

Photosynthetische Primärproduktion der Flechten: Ökologische Bedeutung von hohem Thallus-Wassergehalt und CO₂-Konzentrierungsmechanismus¹⁾

Otto L. Lange und Angelika Meyer

Synopsis

Large changes in water content are characteristic for most of the poikilohydric lichens in nature. When dry, they are inactivated, and a certain minimal level of hydration for photosynthetic carbon gain is necessary. However, photosynthetic production is not only reduced by desiccation, but can also be severely limited by high thallus water content. Increased thallus CO₂ diffusion resistances produced by water blockage in the thallus reduce CO₂ supply to the photobionts. The depression of photosynthesis due to supersaturation with water is not just a laboratory phenomenon but does occur in the field where it can substantially reduce net photosynthesis for some lichens under wet habitat conditions. Diel time courses of CO₂ exchange of lichens under natural conditions from an arid (Namib desert) and a moist (temperate rainforest, New Zealand) habitat demonstrate ecological relevance of low and high thallus water contents for lichen primary production.

The functioning of a CO₂-concentrating mechanism (CCM) within the photobionts has been shown for a series of different lichen species. Through this mechanism an internal pool of dissolved inorganic carbon is accumulated in the vicinity of the carboxylating enzyme. As a result, not only is the photosynthetic efficiency of the photobionts increased, but also of the lichen since this mechanism helps ameliorate the effects of high thallus diffusion resistances. Arguments are considered as to whether the presence of a CCM in the photobionts, which is known from free-living cyanobacteria and green micro-alga, might decisively contribute to a successful functioning of the lichen symbiosis. The mechanism might possibly be intensified in some lichens as an adap-

tation to humid-tropical conditions. The basidiolichen *Dictyonema glabratum*, with CO₂ responses indicative for the presence of a strong CCM, does not exhibit a depression of its net photosynthesis even at maximal water content. Therefore, it can attain a high photosynthetic production in spite of the wet conditions in a montane tropical rainforest in Panama.

In addition to the phanerogamous C₄ plants, lichens represent a second group of multicellular terrestrial organisms which improve their photosynthetic carbon gain by means of a CO₂-concentrating mechanism.

Flechte, Wassergehalt, Photosynthese, Primärproduktion, CO₂-Diffusionswiderstand, CO₂-Konzentrierungsmechanismus

Lichen, water content, photosynthesis, primary production, CO₂ diffusion resistance, CO₂-concentrating mechanism

1 Einleitung

Flechten sind poikilohydr, wechselfeuchte Organismen, deren Wassergehalt kurzfristigen, starken Schwankungen unterworfen sein kann. Feuchtigkeit wird durch die gesamte Thallusoberfläche aufgenommen, und Regen, Nebel, Tau oder sogar hohe Luftfeuchtigkeit alleine dienen als Wasserquelle. Im ausgetrockneten Zustand beträgt der Wassergehalt beispielsweise einer *Cladonia*-Art im Mainfränkischen Trockenrasen weniger als 3% des Thallus-Trockengewichtes (HAHN & al. 1989), was einem negativen Wasserpotential von mehreren tausend bar entspricht. Im voll gesättigten Zustand und bei einem

1) Im Jahre 1958 erschien von Herrn Prof. Dr. Reinhard Bornkamm die Veröffentlichung: „Die Bunte-Erdflechten-Gesellschaft im südwestlichen Harzvorland. Ein Beitrag zur floristischen Soziologie von Kryptogamengesellschaften.“ (Ber. Dtsch. Bot. Ges., 71: 253–270), zu der er bei der Geländearbeit für seine Dissertation angeregt worden war. Der Erstautor des vorliegenden Artikels erinnert sich in diesem Zusammenhang mit großer Freude an schöne und gewinnbringende gemeinsame Diskussionen im

damaligen Göttinger Freundeskreis über die Ökologie der Flechten. Wir widmen Herrn Bornkamm daher fast 40 Jahre danach mit herzlichen Wünschen zum 65. Geburtstag eine Arbeit über ökophysiologische Aspekte der Primärproduktion der Flechten, zumal ein Teil der darin vorgestellten Ergebnisse *Fulgensia fulgens* betrifft, die der Bodenkrustengesellschaft angehört, die von dem Jubilar seinerzeit pflanzensoziologisch bearbeitet worden ist.

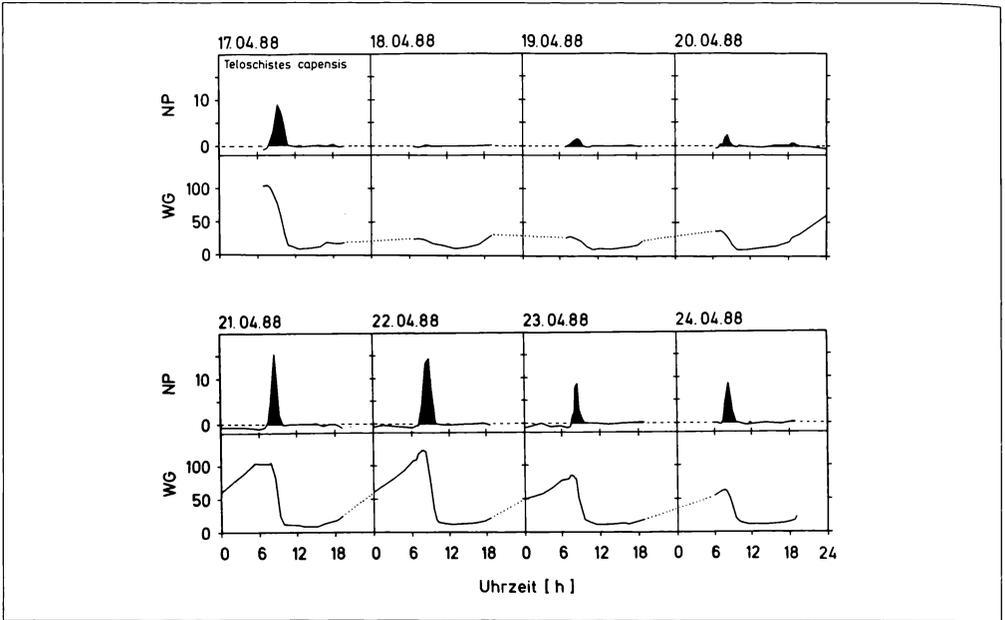


Abb. 1

Tagesläufe des auf Trockengewicht bezogenen CO_2 -Gaswechsels (NP, Netto-Photosynthese positiv, $\text{nmol CO}_2 \text{ g}_{\text{TG}}^{-1} \text{ s}^{-1}$) und des Wassergehaltes (WG, % des Thallus-Trockengewichts) der Strauchflechte *Teloschistes capensis* unter natürlichen Bedingungen in der küstennahen Zone der Namib-Nebelwüste (nördl. Swakopmund). Die Bereiche positiven Stoffgewinns sind schwarz dargestellt. (Nach LANGE & al. 1991)

Fig. 1

Daily time courses of dry-weight related CO_2 exchange (NP, net photosynthesis: CO_2 uptake positive, $\text{nmol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s}^{-1}$, periods of carbon gain have a black filling) and of water content (WG, % of thallus dry weight) for the fruticose lichen *Teloschistes capensis* under natural conditions in the coastal fog zone of the Namib Desert (north of Swakopmund). (After LANGE & al. 1991)

Thallus-Wasserpotential von etwa 0 bar können Flechten einen Wassergehalt von weit mehr als 1000 % ihres Trockengewichtes erreichen (LANGE & al. 1993).

Photosynthetische Stoffwechselaktivität ist an einen bestimmten Mindestwert der Hydratation gebunden, und im völlig ausgetrockneten Zustand befindet sich die Flechte im Zustand latenten Lebens. Es gibt jedoch Arten, die schon bei einem Wasserpotential im Bereich von -380 bar mit photosynthetischer Aktivität beginnen (LANGE 1988). Ein Minimum an verfügbarer Feuchtigkeit, die in Dampfform – nicht als tropfbares Wasser – aufgenommen wird, reicht bei derartigen Spezialisten bereits zur Kohlenstoff-Assimilation aus. Diese im Reich der vielzelligen Pflanzen einzigartige Anpassung ermöglicht die Flechtenexistenz an Trockenstandorten in Wüsten und Halbwüsten.

Zunehmender Wassergehalt fördert zunächst die Fähigkeit einer Flechte zur photosynthetischen Stoffproduktion, und Standorte mit erhöhter Feuchtigkeit weisen häufig auch üppigeres Flechtenwachstum auf. Eigenartigerweise kann aber ein Zuviel an Wasser

auch eine Depression der Netto-Photosynthese für eine Flechte bedeuten, ein Phänomen, das im Grundprinzip seit Ende des vorigen Jahrhunderts bekannt ist (JUMELLE 1892). Da in den Flechten die Orte von Wasseraufnahme und Wasserleitung sowie CO_2 -Aufnahme und CO_2 -Leitung nicht voneinander getrennt sind, führt eine starke Einquellung zur Blockierung der Diffusionswege für CO_2 , und die dadurch erhöhten Diffusionswiderstände vermindern die CO_2 -Versorgung des Photobionten. Tatsächlich ist der Wassergehaltsbereich für optimale Netto-Photosynthese für viele Arten sehr eng.

Bisherige ökophysiologische Arbeit an Flechten konzentrierte sich schwerpunktmäßig auf ihre besondere Anpassung an Trockenheit und auf Stoffwechseltätigkeit bei Wassermangel. Es stellte sich aber heraus, daß auch die Depression der Netto-Photosynthese bei Übersättigung der Flechtenthalli mit Wasser, wie sie beispielsweise am Regenwaldstandort häufig vorkommt, die Primärproduktion der Flechten stark beeinflussen kann und ökologisch bedeutungsvoll ist. In unserem Übersichtsartikel zu dieser Thematik fassen wir neuere Ergebnisse über

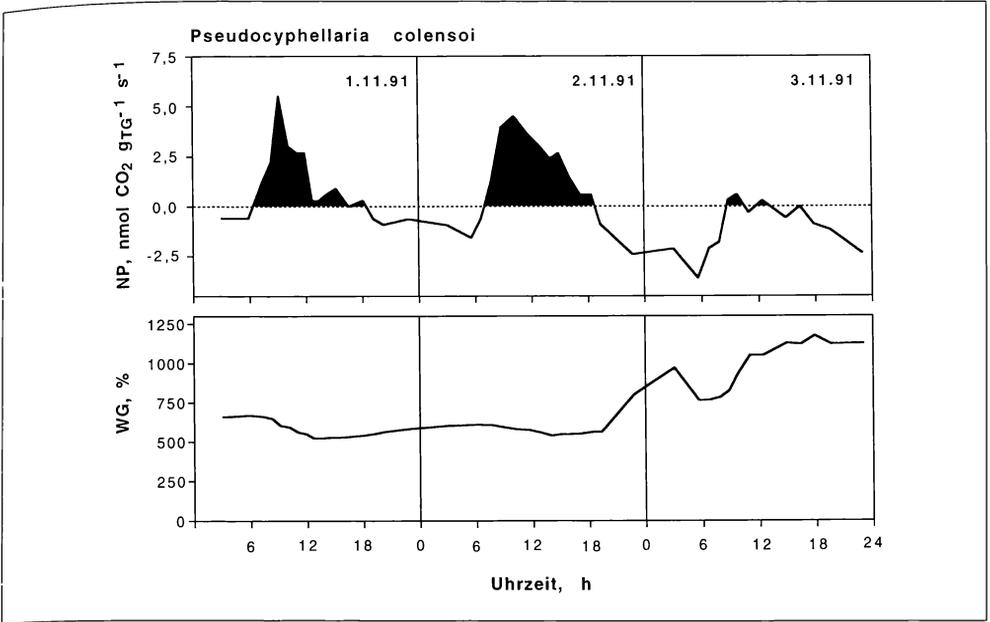


Abb. 2
Tagesläufe des auf Trockengewicht bezogenen CO₂-Gaswechsels (NP) und des Wassergehaltes (WG) der Laubflechte *Pseudocyphellaria colensoi* unter natürlichen Bedingungen im temperaten Regenwald Neuseelands (Urewera Nationalpark, Nordinsel). Die Bereiche positiven Stoffgewinns sind schwarz dargestellt. Im Vergleich zu Abb. 1 ist der zehnfach größere Maßstab für WG zu beachten. (Nach GREEN & al. 1995)

Fig. 2
Daily time courses of dry-weight related CO₂ exchange (NP, net photosynthesis: CO₂ uptake positive, nmol CO₂ g⁻¹ s⁻¹, periods of net carbon gain have a black filling) and of water content (WG, % of thallus dry weight) for the foliose lichen *Pseudocyphellaria colensoi* under natural conditions in a temperate rainforest of New Zealand (Urewera National Park, north island). (After GREEN & al. 1995)

die Photosynthese-Physiologie der Flechten zusammen und interpretieren sie unter ökologischen Gesichtspunkten.

2 Tagesläufe von Wassergehalt und CO₂-Gaswechsel am Standort

An ariden und semi-ariden Standorten sind die Zeitperioden kurz, in denen eine ausreichende Durchfeuchtung aktiven Stoffwechsel und damit Kohlenstoff-Gewinn für die Flechten ermöglicht. Als extremes Beispiel zeigt Abb. 1 das Verhalten der am Boden wachsenden Strauchflechte *Teloschistes capensis* in einer Serie von aufeinanderfolgenden Tagesläufen unter natürlichen Bedingungen in der Namib-Nebelwüste (siehe LANGE & al. 1991). Den größten Teil des Tages ist die Flechte bei starker Sonneneinstrahlung und geringer Luftfeuchtigkeit so stark austrocknet, daß keine Stoffwechselaktivität erkennbar ist. Mit zunehmender relativer Luftfeuchtigkeit erhöht sich der Wassergehalt der Thalli (WG, in % des Thallus-Trockengewichtes) am Spätnachmittag und

nach Sonnenuntergang sowohl durch Wasserdampfaufnahme als auch später in der Nacht durch Nebel und Tau, wodurch die Dunkelatmung der Flechte aktiviert wird. Bei Sonnenaufgang sind die Thalli feucht, und ihre Netto-Photosynthese (NP) steigt mit der Belichtung zu einem steilen Gipfel an. Sobald die Thalli jedoch direkt von den Sonnenstrahlen getroffen werden, verlieren sie sehr schnell wieder Wasser, und die Austrocknung beendet ihre Aktivität. Stoffgewinn dieser Flechte, an deren Standort Regenniederschläge vernachlässigbar gering sind, ist auf diese kurzen frühmorgendlichen Phasen beschränkt, die immer wieder durch mehrtägige Trockenperioden unterbrochen werden. Ein empfindliches Wechselspiel zwischen einer für Photosynthesetätigkeit ausreichenden Belichtung und der Austrocknung durch zu starke Besonnung entscheidet über die Primärproduktion. Wenn überhaupt, dann werden Flechten solcher Standorte nur ganz selten und kurzfristig bis zu ihrer Wasserhaltekapazität gesättigt; der maximale Wassergehalt erreichte während der in Abb. 1 dargestellten Zeitperiode nach Tau- und Nebelbefeuchtung nicht einmal 125 % des Trockengewichtes. Mangel an

Feuchtigkeit ist offenbar stets begrenzend für die Stoffproduktion, und ein Zuviel an Wasser scheidet als ökologisch relevante Limitation aus.

Abbildung 2 zeigt als Gegenbeispiel den Tagesverlauf von CO_2 -Gaswechsel und Wassergehalt der Blattflechte *Pseudocyphellaria colensoi* aus dem schattigen, temperaten Regenwald Neuseelands (siehe GREEN & al. 1995). Hier erreicht der Thallus bei häufigen und ergiebigen Regenfällen und bei ständig hoher Luftfeuchtigkeit den Bereich der Wassersättigung. Der geringste Wassergehalt während der dargestellten drei Meßtage betrug 523%, der höchste 1125%. Die Raten der photosynthetischen CO_2 -Aufnahme sind einerseits bereits verhältnismäßig gering, weil die Lichtintensität nur niedrig ist. Andererseits können aber auch Lichtflecken, die immer wieder auftreten, von der Flechte nicht zu einer wesentlichen Erhöhung ihrer Stoffproduktion genutzt werden, weil der hohe Wassergehalt ihre Leistungsfähigkeit begrenzt. Am 3. November (Abb. 2) überschreitet der Gaswechsel von *P. colensoi* nur kurzfristig den Kompensationspunkt, und die Kohlenstoffbilanz des Tages ist stark negativ. Der Kurvenzug in Abbildung 3, in dem die experimentell ermittelte Abhängigkeit der Netto-Photosynthese vom Thallus-Wasser-

gehalt einer solchen Flechte dargestellt ist, erläutert die Verhältnisse (siehe LANGE & al. 1993). Höchste Raten der CO_2 -Aufnahme werden im Falle von *Pseudocyphellaria faveolata* bei etwa 100% Wassergehalt erreicht, das heißt bei etwa einem Zehntel ihrer maximalen Wasserhaltekapazität. Steigt der Wassergehalt darüber hinaus an, dann fällt die Netto-Photosynthese unter sonst unveränderten Bedingungen ab, bis sie bei etwa 400% nahezu den Kompensationspunkt erreicht, und dieser leicht positive Wert bleibt dann bis zur Wassersättigung konstant (in der Meßkurve der Abbildung nicht weiter verfolgt). Mit schwarzen Balken sind in Abb. 3 die Wassergehaltsbereiche angegeben, die wir an 10 aufeinanderfolgenden Tagen (30. Oktober bis 8. November 1991) während der täglichen Lichtperiode bei *P. faveolata* an ihrem natürlichen Standort registriert haben. An den beiden nicht mit dargestellten Tagen (4. und 5. Nov.) verhinderten hohe Niederschläge die Arbeit mit den Apparaturen; der Wassergehalt der Flechte war sicher nicht geringer als am 3. November. Während des größten Teiles der Tageslichtstunden ist diese Flechte also für eine effektive photosynthetische Primärproduktion zu stark durchfeuchtet. Der hohe Wassergehalt begrenzt die CO_2 -Aufnahme nicht

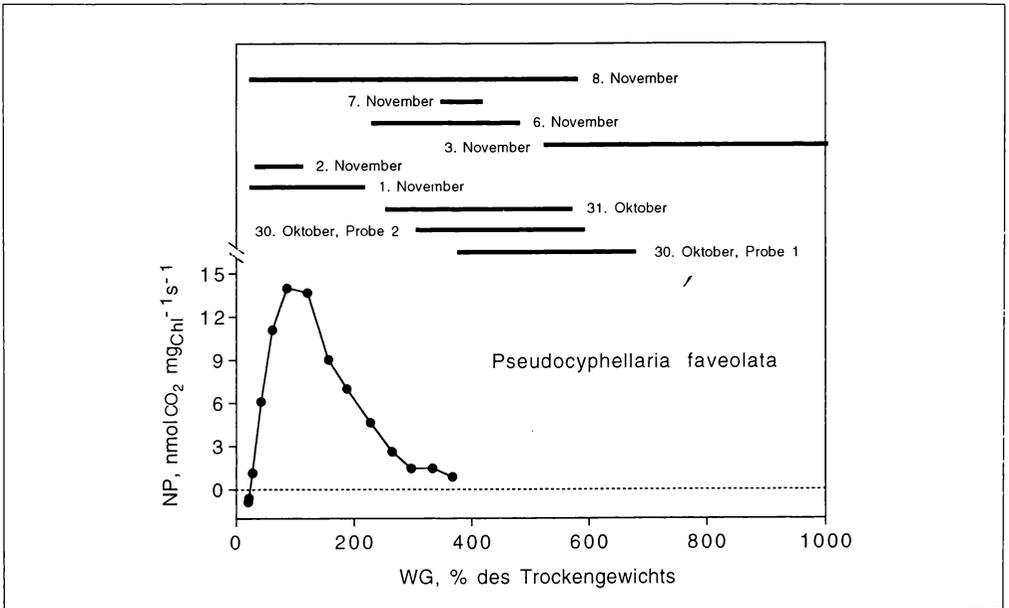


Abb. 3

Unten: Netto-Photosynthese (NP, bezogen auf Chlorophyllgehalt) der Laubflechte *Pseudocyphellaria faveolata* (temperater Regenwald, Neuseeland, siehe Abb. 2) in Abhängigkeit vom Wassergehalt (WG); 15°C, 150 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPF. Oben: die horizontalen Balken zeigen den Bereich des Wassergehaltes der gleichen Art unter natürlichen Bedingungen während der Lichtphase an den bezeichneten Tagen. (Nach LANGE & al. 1993)

Fig. 3

Lower part: chlorophyll-related net photosynthesis (NP) of the foliose lichen *Pseudocyphellaria faveolata* in relation to water content (WG, % of thallus dry weight); 15°C, 150 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPF. Upper part: the horizontal bars show the range of water content of the same species under natural conditions during the day-light hours on the days indicated. (After LANGE & al. 1993)

nur bei hoher Lichtintensität, etwa während der Dauer von Lichtflecken, sondern die Stoffproduktion ist auch dann noch weiter gemindert, wenn im Waldinneren niedrige Lichtintensitäten sowieso nur geringe Photosyntheseraten zulassen (siehe LANGE & al. 1995). Wasser-Übersättigung des Flechtenthallus wird also zu einem limitierenden Faktor für die photosynthetische Primärproduktion von Flechten an derartigen Standorten.

Noch unveröffentlichte Untersuchungen an Gezeinsflechten (*Xanthoria calcicola*, *Lecanora muralis*) im Botanischen Garten Würzburg lassen erkennen, daß es auch im Bereich gemäßigten Klimas nach Regenfällen zu einer starken Minderung des Kohlenstoffgewinns kommen kann, die oft viele Stunden andauert, ehe ein Wasserverlust der Thalli höhere Raten der photosynthetischen CO_2 -Aufnahme erlaubt.

3 Hohe Diffusionswiderstände als Ursache für eine Depression der Netto-Photosynthese bei hohem Wassergehalt

Länger als 100 Jahre ist bereits aus Laboratoriumsuntersuchungen die Tatsache bekannt, daß Übersätti-

gung der Flechten mit Wasser zu einer Depression ihrer CO_2 -Aufnahme führen kann. JUMELLE (1892), von dem die ersten ausführlicheren Studien über den Gaswechsel von Flechten vorliegen, schreibt: 'La plus grande intensité des échanges gazeux ne coïncide pas, au reste, exactement avec la maximum d'humidité de la plante. Les Lichens complètement imbibés d'eau ont, en général, des fonctions moins actives que ceux dont la proportion d'eau est un peu au-dessous du maximum'. Die Beobachtung, daß die Netto-Photosynthese einer Flechte, die zunächst maximal durchfeuchtet ist und anschließend austrocknet, zunächst bei Wasserverlust zu einem Optimum ansteigt, ehe sie dann bei weiterer Dehydratation wieder abfällt, wurde später von STOCKER (1927) für *Lobaria pulmonaria* und *Umbilicaria pustulata* bestätigt und durch RIED (1960) auf weitere Arten ausgedehnt. Seit dieser Zeit ist entsprechendes Verhalten für viele Arten nachgewiesen (Zusammenfassung der Literatur bei LANGE & MATTHES 1981; KERSHAW 1985).

Bereits STOCKER (1927) erklärte die Übersättigungs-Depression der Photosynthese bei den Flechten als physikalische Konsequenz aus der behinderten CO_2 -Zufuhr für die Photobionten: Durch das An-

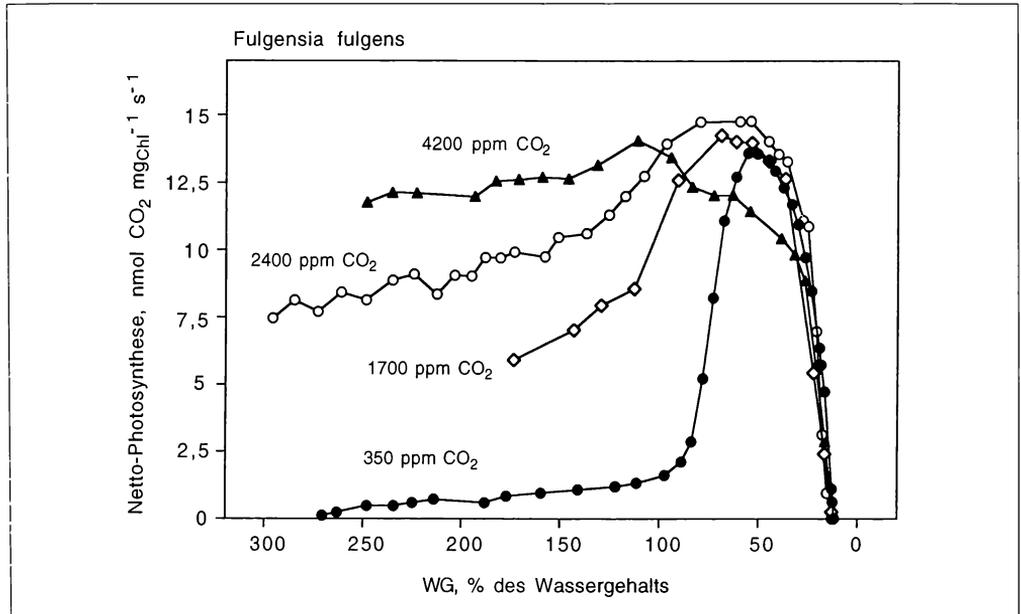


Abb. 4

Netto-Photosynthese (NP, bezogen auf Chlorophyllgehalt) der Bodenkrusten-Flechte *Fulgensia fulgens* (Fränkischer Trockenrasen bei Würzburg) in Abhängigkeit vom Wassergehalt (WG) bei unterschiedlichen Stufen externer CO_2 -Konzentration; 17°C , $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPFD. Die höchsten WG-Werte repräsentieren maximale Wasserhalte-Kapazität des individuellen Thallus. (Nach LANGE & al. 1995)

Fig 4:

The dependence of chlorophyll-related net photosynthesis on thallus water content (WG, % of thallus dry weight) for the soil-crust lichen *Fulgensia fulgens* (from a local xerothermic steppe formation near Würzburg) at four different levels of external CO_2 concentration; 17°C , $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPFD. The highest WG indicated equals the maximal water holding capacity of the thallus. (After LANGE & al. 1995)

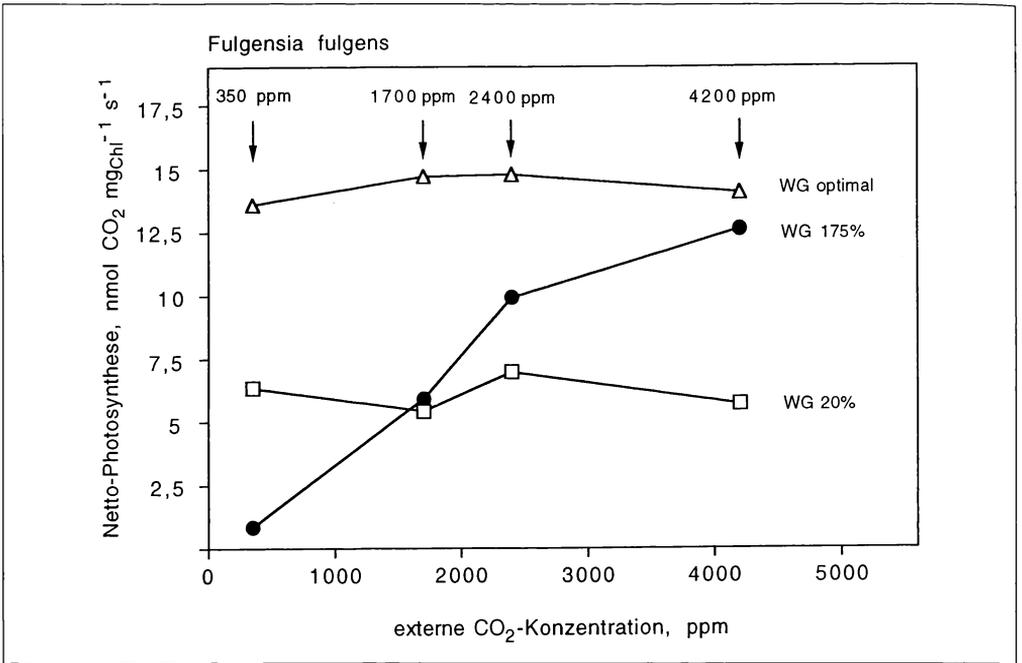


Abb. 5
Netto-Photosynthese (NP, bezogen auf Chlorophyllgehalt) von *Fulgensia fulgens* bei vier Stufen externer CO₂-Konzentration und drei verschiedenen Wasserzuständen (WG optimal, hoch und niedrig). Einzelheiten siehe Abb. 4.

Fig. 5
Chlorophyll-related net photosynthesis of *Fulgensia fulgens* at four different levels of external CO₂ concentration and three different levels of water content (WG: optimal, high, low). See Fig. 4 for details.

schwelen der Hyphen und durch die Wasserfüllung der Kapillarräume in der Rinde der Flechten erhöhen sich die Diffusionswiderstände so stark, daß eingeschränkter CO₂-Fluß von der Atmosphäre zum Ort der Carboxylierung die CO₂-Fixierung limitiert. Die Tatsache hoher Diffusionswiderstände in stark hydratisierten Flechten wurde nachfolgend vielfach bestätigt. SNELGAR & al. (1981a,b; siehe auch GREEN & SNELGAR 1981) schätzten die Größe der Widerstände ab und unterschieden zwischen Transport- und Carboxylierungs-Widerständen. COWAN & al. (1992) bemühten sich um exakte Berechnung aufgrund von Photosynthesemessungen in Helium im Vergleich zu Stickstoff als Trägergas. Wenngleich auch manche Frage noch offen ist (siehe HONEGGER 1991; HONEGGER & PETER 1994) – wir wissen beispielsweise noch nicht viel über die Natur der Poren in der Rinde der Flechten, die den Transport des CO₂ überhaupt ermöglichen – besteht kein Zweifel daran, daß die STOCKER'sche Deutung zumindest einen Großteil des Phänomens erklärt. Sie wurde am Beispiel der Wüstenflechte *Ramalina maciformis* durch die Feststellung bestätigt, daß sich die Depression der Netto-Photosynthese bei maximaler Einquellung des Thallus experimentell vermeiden läßt, wenn man die

externe CO₂-Konzentration genügend steigert. Durch einen erhöhten Gradienten von außen nach innen reicht dann trotz großer Widerstände der CO₂-Fluß zur Sättigung der Photosynthese aus (LANGE & TENHUNEN 1981; siehe auch LANGE & al. 1996).

Diese Tatsache wird in Abb. 4 für eine weitere Art, *Fulgensia fulgens*, aus dem Fränkischen Trockenrasen (Ammerfeld bei Aschfeld, nördl. Würzburg, siehe LANGE & al. 1995) belegt. Die Flechte wurde im Anschluß an vorherige mehrtägige Vorkultur bei täglich einmaliger Befeuchtung für 5 Minuten lang in Wasser eingelegt und anschließend zur Entfernung anheftender Wassertropfen leicht geschüttelt. Sie wurde dann in eine Meßküvette eingebaut, in der sie im Verlauf von mehreren Stunden austrocknete; während dieser Austrocknung wurde kontinuierlich ihre Netto-Photosynthese registriert, und in Abständen wurde ihr Wassergehalt durch Wägen ermittelt (Methodik siehe LANGE & al. 1995). Dieser Austrocknungsverlauf wurde bei unterschiedlichen externen CO₂-Konzentrationen wiederholt. Bei natürlicher Konzentration von 350 ppm ist die Netto-Photosynthese der voll eingequollenen Flechte zunächst fast völlig unterdrückt, und dieser Wert ändert sich nur geringfügig, während der Thallus ca. zwei

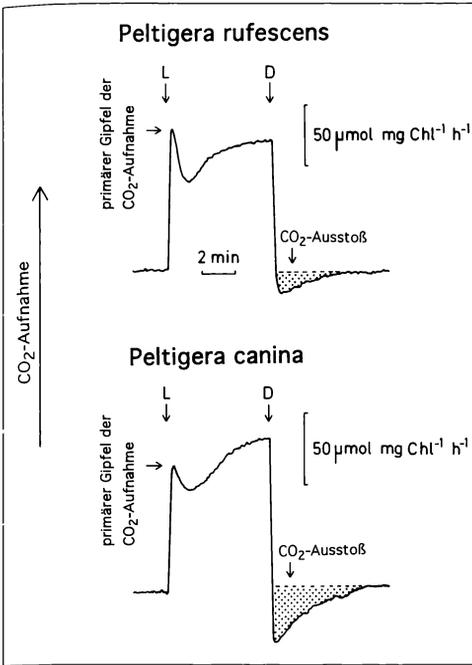


Abb. 6
Zeitverläufe des CO_2 -Gaswechsels der beiden Cyanobakterien enthaltenden Laubflechten *Peltigera rufescens* (Botanischer Garten Würzburg) und *P. canina* (Spessart) im Dunkel/Licht/Dunkel-Wechsel; 20°C , $300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPFD, ca. 390 ppm externe CO_2 -Konzentration. Die Thalli befanden sich 10 min vor Lichtbeginn (L) im Dunkeln und wurden nach 6 min Belichtung wieder verdunkelt (D). Balken kennzeichnen die Maßstäbe für CO_2 -Gaswechsel und Zeit. (Nach BADGER & al. 1993).

Fig. 6
Dark-light-dark time courses of CO_2 exchange for the foliose cyanobacterial lichens *Peltigera rufescens* (Botanic Garden, Würzburg) and *P. canina* (Spessart); 20°C , $300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPFD, ca. 390 ppm external CO_2 concentration. Lichen samples were darkened for 10 min prior to the light-on (L) and illuminated for 6 min before darkening again (D). Bars show scales for time axis and rate of CO_2 uptake. Primary slopes of CO_2 uptake and pools of CO_2 release are indicated. (After BADGER & al. 1993)

Drittel seines Wassergehaltes verliert. Dann kommt es bei einem starken Anstieg der photosynthetischen CO_2 -Aufnahme zu einem Maximum beim optimalen Wassergehalt von ca. 56%, bis anschließende stärkere Austrocknung die Photosynthese erneut nachhaltig begrenzt. Bei einem Wassergehalt von ca. 12% ist die Flechte dann so stark ausgetrocknet, daß keine Stoffwechsellätigkeit mehr meßbar ist. Erhöhung der externen CO_2 -Konzentration reduziert die anfängliche Übersättigungs-Depression der Netto-Photosynthese

deutlich. Während sie bei 350 ppm CO_2 mehr als 90% in Bezug auf die Maximalrate bei optimalem Wassergehalt beträgt, vermindert sie sich auf ca. 65% bei 1700 ppm, und 50% bei 2400 ppm. Bei der höchsten verwendeten CO_2 -Konzentration von 4200 ppm war die Depression zwar noch nicht völlig ausgeschaltet, aber der mit Wasser gesättigte Thallus erreicht immerhin mehr als 80% seiner maximalen Rate; ein solcher Gradient im CO_2 -Gefälle vermag den Photosyntheseapparat also auch bei den hohen Diffusionswiderständen fast mit CO_2 zu sättigen.

Die CO_2 -Abhängigkeit der Netto-Photosynthese dieser Flechte wird also entscheidend vom Wassergehalt ihres Thallus bestimmt. Abbildung 5 skizziert die Verläufe für drei Kardinalpunkte: bei einem Wassergehalt, der optimale Netto-Photosynthese ermöglicht (50 bis 80%, leicht unterschiedlich bei den verschiedenen CO_2 -Konzentrationen), für den Bereich hohen Wassergehalts (ca. 175%) und für den niedrigen Wassergehalt von 20%, der noch die Hälfte optimaler Photosynthese bei 350 ppm erlaubt. Die starke Abhängigkeit der photosynthetischen Leistung des voll eingequollenen Thallus von der externen CO_2 -Konzentration wird deutlich; sie spiegelt die Bedeutung des Diffusionswiderstandes wider. Bei sehr niedrigem Wassergehalt wird die Rate der Photosynthese durch die Dehydratation des photosynthetischen Apparates limitiert und ist weitgehend unabhängig von der Substrat-Konzentration. Überraschend und zunächst nicht erklärbar ist das Ergebnis, daß die absolute Maximalrate der Photosynthese bei dieser Flechte, d.h. die CO_2 -Fixierung bei optimalem Wassergehalt, bereits bei 350 ppm nahezu erreicht wird, obwohl die Versuche bei $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPFD, das heißt bei relativ hoher Lichteinstrahlung durchgeführt worden waren. Eine Erhöhung des externen Angebots an CO_2 erbringt bei optimalem Wassergehalt des Thallus nur eine Steigerung um weniger als 10%. Ein solches Verhalten deutet auf Besonderheiten im CO_2 -Gaswechsel der Flechte hin.

4 CO_2 -Konzentrierungsmechanismus bei Flechten

SNELGAR & GREEN (1980) waren wohl die ersten, die ungewöhnlich tiefe CO_2 -Kompensationspunkte des Gaswechsels bei Flechten entdeckten, so wie sie dann später durch BAUER (1983) bestätigt und im Detail untersucht worden waren. Ähnliches Verhalten war von C_4 -Pflanzen bekannt, und selbst heute noch findet sich in der Literatur die Frage, ob Flechten nicht eventuell nach dem C_4 -Weg Photosynthese betreiben (siehe AHMADJIAN 1993). Wenngleich das mit Sicherheit auszuschließen ist, so fanden sich doch zusätzlich zum niedrigen CO_2 -Kompensationspunkt, zum Fehlen oder zu einer zumindest stark er-

niedrigsten Photorespiration und zu einer oft geringen O_2 -Empfindlichkeit der Photosynthese mehr und mehr Hinweise auf die Existenz eines – anders gestalteten – CO_2 -Konzentrierungsmechanismus bei den terrestrischen Flechten. Eine solche Anreicherung eines Vorrats an gelöstem anorganischen Kohlenstoff in den Zellen war inzwischen für freilebende Cyanobakterien und Mikroalgen nachgewiesen worden (BADGER 1987, BADGER & PRICE 1992, siehe OSMOND & al. 1982) und von RAVEN & al. 1990 für die Cyanobakterien als Photobionten enthaltende Gezeitenflechte *Lichina pygmaea* wahrscheinlich gemacht worden. Zu den weiteren Indizien gehören (siehe GREEN & al. 1985, PALMQVIST 1993, GREEN & al. 1994, PALMQVIST & al. 1994a) die hohe Carboxylierungs-Effizienz vieler Flechten und ihr niedriger K_{mCO_2} -Wert (Michaelis-Menton-Konstante für CO_2) der realen Photosynthese. Hinzu kommen sehr niedrige Diskriminierungs-Verhältnisse der Kohlenstoff-Isotope (relativ hohe ^{13}C -Anteile, weniger negative $\delta^{13}C$ -Werte), wie man sie sowohl im organischen Thallusmaterial als auch während des photosynthetischen CO_2 -Gaswechsels vor allem bei Blaualgen-Flechten findet (LANGE & ZIEGLER 1986, MÄGUAS & GRIFFITHS 1992, MÄGUAS & al. 1993, siehe auch MÄGUAS & al. 1995). Diese Erscheinung wurde zunächst im wesentlichen nur unter dem Gesichtspunkt hoher Thallus-Diffusionswiderstände der mit tropfbarem Wasser hydratisierten Flechten gesehen (LANGE & al. 1988); sie kann jedoch auch für eine Bikarbonat-Pumpe sprechen, die die Geschwindigkeit der Endcarboxylierung durch Rubisco (mit-)bestimmt.

Definitive Schlußfolgerungen ließen die Messungen von BADGER & al. (1993) zu, bei denen der CO_2 -Gaswechsel von Flechten mit einer Apparatur untersucht wurde, die eine zeitlich sehr hohe Auflösung der Signale im Licht/Dunkel-Wechsel ermöglicht. Beim Belichten von zunächst dunkel gehaltenen Blaualgenflechten, z. B. von *Peltigera*-Arten (Abb. 6), findet in den ersten Sekunden zunächst eine sehr schnelle Aufnahme von CO_2 statt. Dieser CO_2 -Einstrom vermindert sich nach einem kurzen Gipfel, und dann wird der Gaswechsel des Thallus durch das Anlaufen der Photosynthese gekennzeichnet. Beim Ausschalten des Lichtes kommt es zunächst zu einem erhöhten Ausstoß von CO_2 , ehe sich der Gleichgewichtszustand der Dunkelatmung einstellt. Derartige zweiphasige Übergangsreaktionen, wie sie von freilebenden Cyanobakterien her bekannt sind, kennzeichnen das Füllen eines Vorrats an gelöstem anorganischem Kohlenstoff in den Zellen des Photobionten bei Lichtbeginn und die etwas langsamere Entleerung dieses Vorrates beim Ausschalten des Lichtes: das Wirken eines Kohlendioxid-Konzentrierungs-Mechanismus (CCM, CO_2 -concentrating mechanism). Durch ihn wird die Konzentration von CO_2 in der Umgebung des carboxylierenden Enzyms Ribulose-

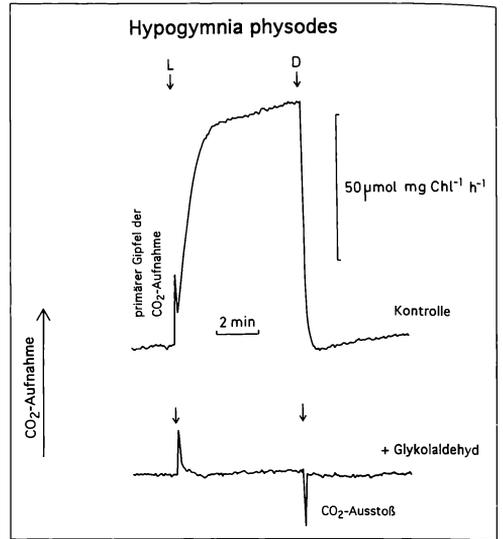


Abb. 7

Oben: Zeitverlauf des CO_2 -Gaswechsels der Grünalgen enthaltenden Laufflechte *Hypogymnia physodes* (Spessart), wie in Abb. 6. **Unten:** Wiederholung des Versuchs mit dem gleichen Thallus, nachdem er zur Hemmung des Kohlenstoff-Stoffwechsels mit Glykonaldehyd behandelt worden war. (Nach BADGER & al. 1993)

Fig. 7

Upper part: Dark-light-dark time course for CO_2 exchange of the foliose green algal lichen *Hypogymnia physodes* (Spessart), see Fig. 6 for details. **Lower part:** Repetition of the experiment with the same lichen sample after treatment with glycolaldehyde for inhibition of carbon metabolism. (After BADGER & al. 1993)

bisphosphat-Carboxylase-Oxygenase (Rubisco) erhöht, wobei die Energie für die dazu notwendigen aktiven Pumpvorgänge aus dem photosynthetischen Elektronentransport stammt (BADGER & PRICE 1992). Flechten mit Grünalgen als Symbiosepartner, wie beispielsweise *Hypogymnia physodes*, können ein im Prinzip ähnliches Verhalten aufweisen (Abb. 7, oben), allerdings treten bei Phycobionten in der Regel bedeutend geringere primäre Aufnahmegipfel des CO_2 auf als bei den Cyanobionten.

Als Beweise für die Existenz eines lichtabhängigen CCM bei Flechten kann die Tatsache angesehen werden, daß die spezifischen Gaswechsellvorgänge auch dann stattfinden, wenn die Prozesse der photosynthetischen CO_2 -Fixierung ausgeschaltet sind. Nach experimenteller Hemmung des photosynthetischen Kohlenstoff-Metabolismus zeigt ein Thallus von *Hypogymnia physodes* (Abb. 7, unten) immer noch eine kurzfristige primäre CO_2 -Aufnahme bei Lichtbeginn und eine rasche CO_2 -Abgabe beim Über-

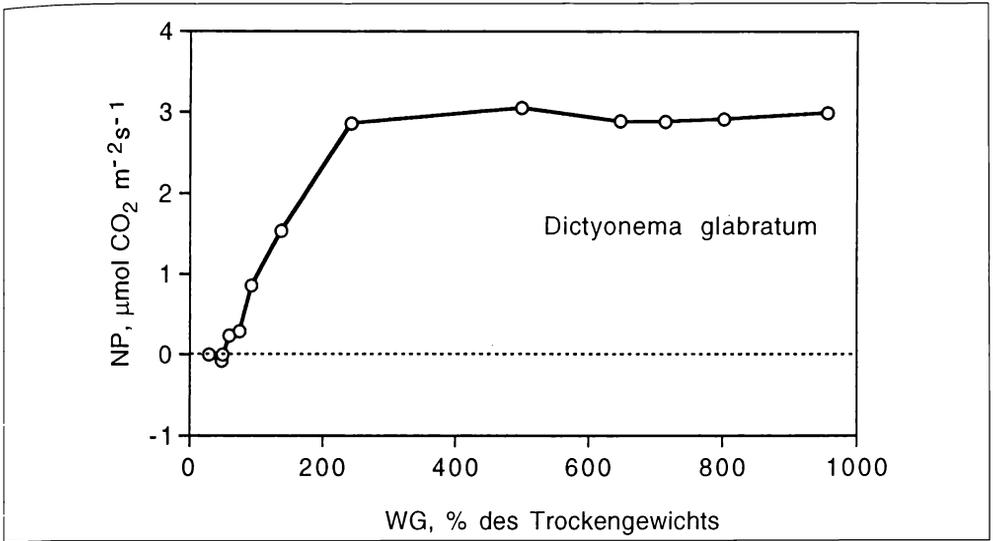


Abb. 8

Netto-Photosynthese (NP, bezogen auf Thallus-Fläche) der konsolenförmigen, Cyanobakterien enthaltenden Basidiolichene *Dictyonema glabratum* (syn. *Cora pavonia*; tropischer Bergregenwald, Panama) in Abhängigkeit vom Wassergehalt (WG); 20°C, 150 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ PPF. Die maximale Wasserhalte-Kapazität betrug etwa 1000%. (Nach LANGE & al. 1994)

Fig. 8

Area-related net photosynthesis (NP) in relation to water content (WG, % of thallus dry weight) for the cyanobacterial basidiolichen *Dictyonema glabratum* (syn. *Cora pavonia*, tropical premontane rainforest, Panama); 20°C, 150 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ PPF, ca. 350 ppm external CO_2 concentration. Maximal water holding capacity of the thallus amounted to ca. 1000% of dry weight. (After LANGE & al. 1994)

gang von Licht zu Dunkelheit. Der CO_2 -Gaswechsel zum Füllen und Entleeren des Vorrates an anorganischem Kohlenstoff in den Zellen der Photobionten erweist sich also als unabhängig von der photosynthetischen CO_2 -Aufnahme oder von photorespiratorischen Vorgängen.

Die biochemischen und physiologischen Prozesse im Zusammenhang mit dem CCM bei Flechten haben inzwischen intensive Untersuchungen stimuliert. Einerseits wird der interaktiven Bedeutung von CCM und Diffusionswiderständen im Flechtenthallus für die Diskriminierungsraten der Kohlenstoff-Isotope bei der Photosynthese nachgegangen (MÁGUAS & al. 1995). Andererseits interessieren neben den Mechanismen des aktiven Transportes von CO_2 bzw. HCO_3^- die Organelle in den Photobionten, in denen der angereicherte anorganische Kohlenstoff gespeichert wird. Es besteht wohl kein Zweifel, daß diese Funktion bei den Cyanobionten wie in den freilebenden Cyanobakterien den Carboxysomen zukommt; bei den Phycobionten könnten die Pyrenoide ähnliche Bedeutung haben (PALMQVIST & al. 1994a). Tatsächlich scheint der CCM in Flechten zu fehlen, deren Photobionten keine Pyrenoide aufweisen (PALMQVIST & al. 1994b, SMITH & GRIFFITHS 1996). Obwohl bisher nur wenige verschiedene Flechtenarten analysiert worden sind, zeigt sich bereits jetzt, daß

die Variationsbreite hinsichtlich Existenz und Wirksamkeit des CCM vor allem unter den Grünalgenflechten groß ist; Generalisierungen sind zur Zeit noch nicht möglich.

Unter ökologischen Gesichtspunkten kann dem Konzentrierungsmechanismus in zweifacher Hinsicht Bedeutung zukommen. Einerseits erhöht er die photosynthetische Leistungsfähigkeit der Flechte dadurch, daß er die Affinität der Photobionten-Zellen für CO_2 verbessert (was für Cyanobakterien besonders wichtig zu sein scheint, deren Rubisco allein eine besonders niedrige Affinität für CO_2 aufweist) und dadurch, daß die photorespiratorischen CO_2 -Verluste vermindert oder sogar ganz vermieden werden (siehe BADGER & PRICE 1992). Andererseits ist zu postulieren, daß ein CCM sich vor allem dann positiv auf den Kohlenstoffgewinn einer Flechte auswirken kann, wenn starke Sättigung mit Wasser die Diffusionswiderstände des Thallus für CO_2 erhöht haben. Durch die aktive Aufnahme von CO_2 bzw. HCO_3^- in die Photobionten hinein erniedrigt sich der thallusinterne CO_2 -Partialdruck in deren Umgebung, wodurch der Gradient des Diffusionsgefälles von der Außenluft her und damit der CO_2 -Fluß erhöht wird. Unter natürlichen Bedingungen ist die maximal zur Verfügung stehende Spanne für den Gradienten von außen nach innen allerdings sehr begrenzt; sie kann

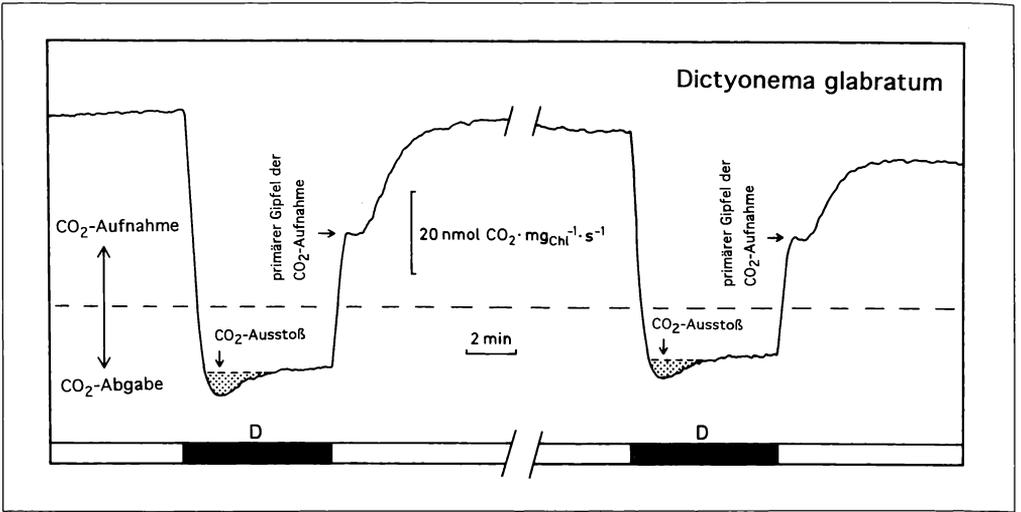


Abb. 9
Zwei hintereinandergeschaltete Zeitverläufe des CO₂-Gaswechsels von *Dictyonema glabratum* (siehe Abb. 8) im Licht/Dunkel/Licht-Wechsel (siehe Abb. 6); 20°C, 300 μmol m⁻² s⁻¹ PPFD, ca. 350 ppm externe CO₂-Konzentration. Die Dunkelphasen sind durch schwarze Balken auf der Abszissen-Achse gekennzeichnet. (Nach LANGE & al. 1994).

Fig. 9
Two subsequent light-dark-light time courses for CO₂ exchange (see Fig. 6) of *Dictyonema glabratum* (see Fig. 8); 20°C, 300 μmol m⁻² s⁻¹ PPFD, ca. 350 ppm external CO₂ concentration. Dark periods (D) are marked at the abscissa. (After LANGE & al. 1994)

theoretisch nicht höher als ca. 350 ppm werden, wenn eine interne CO₂-Konzentration von null ppm erreicht werden könnte (siehe COWAN & al. 1992; GREEN & al. 1994). Das ist angesichts von Diffusionswiderständen, die im Extrem selbst bei über 4000 ppm externer CO₂-Konzentration noch keine Sättigung der Photosynthese zulassen (siehe Abb. 3), sicher kein sehr großer Vorteil. Trotzdem könnte er sich in der gesamten Kohlenstoffbilanz bestimmter Flechten positiv auswirken.

Neben anatomisch-strukturellen Besonderheiten des Flechtenthallus, über deren funktionelle Aspekte bisher noch so gut wie keine quantitativen Erkenntnisse hinsichtlich des Diffusionswiderstandes vorliegen, können die Besonderheiten des CCM mit dafür verantwortlich sein, daß es eine Reihe von Ökotypen unter den Flechten gibt, deren photosynthetischer CO₂-Gaswechsel offensichtlich an hohen Thallus-Wassergehalt angepaßt ist: sie zeigen keine oder nur eine geringe Übersättigungs-Depression ihrer Netto-Photosynthese (siehe LANGE & al. 1993; LANGE & al. 1995). Ein solcher Vertreter, der in den montanen Lagen der feucht-warmen Tropen häufig epiphytisch oder epigäisch auftritt, ist die Basidiolichene *Dictyonema glabratum* (syn. *Cora pavonia*). Unter natürlichen Bedingungen wiesen ihre Thalli in einem montanen Regenwald in Panama flächenbezogene Maximalwerte der Netto-Photosynthese auf, die an die

Leistung der Tropenbäume heranreichen (LANGE & al. 1994). Trotz häufig starker Einquellung bei täglichen Regenfällen sind die Kohlenstoffbilanzen dieser Flechte außergewöhnlich günstig. Ein Grund dafür ist die Besonderheit, daß bei ihr keine Übersättigungs-Depression stattfindet. Bei voller Wassersättigung ihres Lagers von nahezu 1000% ist ihre Netto-Photosynthese ungehindert hoch (Abb. 8). Bezeichnenderweise besitzen die Cyanobionten dieser Flechte einen wirksamen CCM. Unter Freilandverhältnissen (Abb. 9) ließ sich im experimentellen Licht/Dunkel/Licht-Wechsel selbst bei Verwendung einer pneumatisch relativ trägen Meßapparatur die Zweiphasigkeit in der Kinetik des CO₂-Gaswechsels eindeutig nachweisen.

Dictyonema glabratum ist nicht die einzige Flechte, bei der hohe Raten der Netto-Photosynthese trotz hoher Wassersättigung erreicht werden können. Man kennt inzwischen eine Reihe von weiteren Arten, bei denen auch unter natürlichen externen CO₂-Verhältnissen die Übersättigungs-Depression gering ist oder vollständig vermieden wird (LANGE & al. 1993, 1995). Es ist eine reizvolle zukünftige Aufgabe einer funktionell ausgerichteten Ökophysiologie, die biochemischen und/oder strukturellen Grundlagen für eine derartige Anpassung der Flechten an Standortbedingungen mit häufiger und hoher Durchfeuchtung der Lager zu analysieren.

5 Diskussion und Schlußbetrachtung

Die Entdeckung eines CO_2 -Konzentrierungsmechanismus bei den Flechten hat der Photosyntheseforschung bei dieser Organismengruppe neue Impulse verliehen und dazu beigetragen, bisher nicht deutbare Erscheinungen – wie z.B. den niedrigen CO_2 -Kompensationspunkt – befriedigend interpretieren zu können. Sie wirft aber auch ein neues Licht auf den Weg der Evolution bei der Optimierung des photosynthetischen Kohlenstoffgewinns der grünen Landpflanzen.

Eine der wichtigsten Voraussetzungen für die Entstehung und die Differenzierung der autotrophen grünen Pflanzen war die Ausbildung der Rubisco, jenes einzigartigen Enzyms, das die chemischen Reaktionsschritte initiiert, die vom Kohlendioxid zum Kohlenhydrat führen. Ganz offensichtlich hat sich dieses Enzym seit den Anfängen der Evolution der zur Photosynthese fähigen Organismen in seiner Struktur und in seinen Eigenschaften nicht grundsätzlich geändert (AUSTIN 1992), es findet sich heute im Photosyntheseapparat der Cyanobakterien bis zu dem der Höheren Pflanzen.

Vor allem wegen seiner zur Carboxylierung gleichzeitig ablaufenden Oxygenierungs-Eigenschaften, die zu einer Konkurrenz zwischen CO_2 und O_2 um die aktiven Bindungsstellen führt, und wegen seiner relativ geringen Affinität zum CO_2 ist die Rubisco hinsichtlich des Kohlenstoffgewinns der Pflanzen nicht optimal an die derzeitige Atmosphäre mit geringer CO_2 - und hoher O_2 -Konzentration angepaßt. Man kann darüber spekulieren, ob das die Folge davon ist, daß die evolutionäre Entwicklung des Enzyms zu Urzeiten bei anderer Zusammensetzung der Umgebungsluft stattgefunden hat; möglicherweise stellt Rubisco aber die einzige physiko-chemische Möglichkeit überhaupt für eine im Zuge der Photosynthese funktionierende Carboxylierung dar (siehe AUSTIN 1992). Die Photorespiration darf jedoch nicht nur unter dem Gesichtspunkt eines Kohlenstoffverlustes gesehen werden, sondern sie kann auch als Schutz vor Photoinhibition interpretiert werden (HEBER & al. 1990).

Wenn man bei heute lebenden Pflanzen unterschiedlicher phylogenetischer Stellung (z.B. von den Cyanobakterien über die Grünalgen bis hin zu den Angiospermen) die CO_2 - O_2 -Substratspezifität der Rubisco miteinander vergleicht, so zeigt sich, daß die Affinität des Enzyms zum CO_2 schrittweise jeweils etwas höher geworden ist (OGREN 1984; siehe BADGER & ANDREWS 1987). Man kann darin einen Trend der Evolution mit einer Anpassung des Enzyms an die sich im Verlauf der Jahrmillionen verändernde Atmosphäre sehen (LÜTTGE & al. 1994). Diesen Anpassungen des Enzyms an seine Substratverhältnisse sind aber offensichtlich ganz enge Grenzen gesetzt, denn die derzeitige

ge CO_2 -Konzentration der rezenten natürlichen Atmosphäre ist – wenn man von günstigen übrigen Standortbedingungen ausgeht – für die auf die Affinität von Rubisco allein angewiesenen C_3 -Pflanzen, die den überwiegenden Anteil an der terrestrischen Vegetation der Erde ausmachen, unteroptimal geblieben.

Lokale Erhöhung der CO_2 -Konzentration im Bereich der Rubisco vermeidet Nachteile in der Carboxylierungs-Effizienz des Enzyms und reduziert die Oxygenierung. Bekanntermaßen gibt es eine Gruppe unter den Phanerogamen, die C_4 -Pflanzen, die durch eine vorgeschaltete Vorfixierung des CO_2 diese Möglichkeit nutzen und dadurch eine verbesserte photosynthetische Produktivität auch unter der derzeitigen natürlichen CO_2 -Konzentration erreichen. Man nimmt an, daß die Entstehung des C_4 -Weges der Photosynthese eine Antwort der Evolution auf das Absinken der atmosphärischen CO_2 -Konzentration im Paläozän und Miozän gewesen ist (EHLERINGER & al. 1991; HENDERSON & al. 1994). Weniger geläufig ist im allgemeinen die Tatsache, daß auch sehr viele Wasserpflanzen einen – allerdings ganz anders funktionierenden – Anreicherungsmechanismus für CO_2 aufweisen, nämlich den oben beschriebenen CCM in unterschiedlicher Form und Ausprägung (OSMOND & al. 1982). Er wird als Anpassung ihres Photosyntheseapparates an den im allgemeinen geringen CO_2 - und hohen O_2 -Gehalt des aquatischen Milieus gedeutet (RAVEN 1994). Unter den Organismen, die damit ausgestattet sind, befinden sich die Cyanobakterien und viele Mikro-Algen (BADGER & PRICE 1992).

Seit kurzem wissen wir, daß zumindest eine Reihe von Blau- und Grünalgen (genauere Angaben fehlen noch) ihre Fähigkeit zu einer CO_2 -Vorfixierung offensichtlich beibehalten hat, wenn sie sekundär zu Symbiosepartnern in Lichenen geworden sind. Das bedeutet, daß die Flechten als Pendant zu den phanerogamischen C_4 -Pflanzen eine zweite Gruppe von vielzelligen terrestrischen Gewächsen sind, die sich eines CO_2 -Anreicherungs-Mechanismus zur Optimierung ihrer Photosynthese bedient. Für Photobionten im Flechtenthallus sollte dieses Vermögen von ganz besonderer Bedeutung sein. Flechten besitzen keine Spaltöffnungen und Interzellularsysteme, wie sie in den Blättern der Höheren Pflanzen den CO_2 -Transport in der Gasphase ermöglichen. Im Flechtenthallus sind die photosynthetisch aktiven Zellen in der Regel durch Schichten aus oft sehr dichtem Hyphenmaterial von der Außenatmosphäre abgeschlossen. Dadurch begrenzen Transportwiderstände ihre Versorgung mit CO_2 , wodurch sich der für die Carboxylierungseffizienz ihrer Rubisco nachteilige Effekt der niedrigen atmosphärischen CO_2 -Konzentration noch verstärkt. Durch die aktive Anreicherung des gelösten anorganischen Kohlenstoffs am Ort der Carboxylierung innerhalb der Cyano- oder Phycobionten kann die CO_2 -

Konzentration zumindest im Extremfall (siehe *Fulgensia fulgens*, Abb. 3) bis nahe an den Sättigungspunkt der Photosynthese gehoben werden. Damit wird die Primärproduktion der Flechte stark verbessert. Außerdem mindert die durch den CCM bedingte Absenkung der flechteninternen CO₂-Konzentration außerhalb der Photobionten durch Erhöhung des Gradienten nach außen die ungünstige Wirkung der Diffusionsbarrieren, die bei Übersättigung des Thallus mit Wasser für die Produktivität der Flechte besonders schädlich werden können.

Es ist noch nicht möglich, die Bedeutung der hohen Diffusionswiderstände im Thallus der Flechten und der Wirkungsweise des CCM bei den verschiedenen Photobionten für die Produktion der Flechten in irgendeiner Form quantitativ abzuschätzen. Wir glauben jedoch, daß Konzentrierungs-Mechanismen wesentlich dazu beitragen, daß Flechten so erfolgreich und mit so hoher Biomasse auch zeitweilig sehr feuchte Standorte zu besiedeln vermögen. Vielleicht ist die Fähigkeit zur CO₂-Anreicherung ganz generell die Voraussetzung für eine ausreichende photosynthetische Produktion der Photobionten in einem Thallus und damit ein Grund dafür, daß sich die Flechten trotz vieler Restriktionen ihrer ungewöhnlichen Symbiose als ökologische Spezialistengruppe so erfolgreich auf der Erde etabliert und gehalten haben. Sie sind heute mit mehr als 20.000 verschiedenen Arten vertreten, und nach AHMADJIAN (1995) bilden sie die dominierende Vegetation auf etwa 8% der Landfläche der Erde.

Literatur

- AHMADJIAN, V., 1993: The Lichen Symbiosis. – Wiley & Sons, New York: 250 S.
- AHMADJIAN, V., 1995: Lichens are more important than you think. – *BioScience* 45: 124.
- AUSTIN, R.B., 1992: Plant productivity and genetic variation in photosynthesis. – In: J. BARBER, M.G. GUERRERO & H. MEDRANO (eds.): Trends in Photosynthesis Research. – Intercept Ltd., Andover, Hampshire: 319–337.
- BADGER, M.R., 1987: The CO₂ concentrating mechanism in aquatic phototrophs. – In: M.C. HATCH & N.K. BOARDMAN (eds.): The biochemistry of plants: A comprehensive treatise, vol. 10: Photosynthesis. – Academic Press, London: 219–274.
- BADGER, M.R. & T.J. ANDREWS, 1987: Co-evolution of Rubisco and CO₂ concentrating mechanisms. – In: J. BIGGIN (ed.): Progress in Photosynthesis Research. Vol. III. – Martinus Nijhoff, Dordrecht: 601–609.
- BADGER, M.R. & D. PRICE, 1992: The CO₂ concentrating mechanism in cyanobacteria and microalgae. – *Physiol. Plant.* 84: 606–615.
- BADGER, M.R., PFANZ, H., BÜDEL, B., HEBER, U. & O.L. LANGE, 1993: Evidence for the functioning of photosynthetic CO₂ concentrating mechanisms in lichens containing green algal and cyanobacterial photobionts. – *Planta* 191: 57–70.
- BAUER, H., 1983: Net photosynthetic CO₂ compensation concentration of some lichens. – *Z. Pflanzenphysiol.* 114: 45–50.
- COWAN, I.R., LANGE, O.L. & T.G.A. GREEN, 1992: Carbon-dioxide exchange in lichens: determination of transport and carboxylation characteristics. – *Planta* 187: 282–294.
- EHLERINGER, J.R., SAGE, R.F., FLANAGAN, L.B. & R.W. PEARCY, 1991: Climatic change and the evolution of C₄ photosynthesis. – *Trends Ecol. Evol.* 6: 95–99.
- GREEN, T.G.A. & W.P. SNELGAR, 1981: Carbon dioxide exchange in lichens: Partition of total CO₂ resistance at different thallus water contents into transport and carboxylation components. – *Physiol. Plant.* 52: 411–416.
- GREEN, T.G.A., SNELGAR, W.P. & A.L. WILKINS, 1985: Photosynthesis, water relations and thallus structure of Stictaceae lichens. – In: D.H. BROWN (ed.): Lichen physiology and cell biology. – Plenum Press, New York: 57–75.
- GREEN, T.G.A., LANGE, O.L. & I.R. COWAN, 1994: Ecophysiology of lichen photosynthesis, the role of water status and thallus diffusion resistances. – *Crypt. Bot.* 4: 166–178.
- GREEN, T.G.A., MEYER, A., BÜDEL, B., ZELLNER, H. & O.L. LANGE, 1995: Diel patterns of CO₂-exchange for six lichens from a temperate rain forest in New Zealand. – *Symbiosis*, im Druck.
- HEBER, U., NEIMANIS, S., SETLIKOVA, E. & U. SCHREIBER, 1990: Why is photorespiration a necessity for survival under water stress? – *Proc. Int. Congr. Plant Physiol., Soc. Plant Physiol. Biochem.* – New Delhi: 581–592.
- HAHN, S., SPEER, D., MEYER, A. & O.L. LANGE, 1989: Photosynthetische Primärproduktion von epigäischen Flechten im „Mainfränkischen Trockenrasen“. I. Tagesläufe von Mikroklima, Wassergehalt und CO₂-Gaswechsel zu den verschiedenen Jahreszeiten. – *Flora* 182: 313–339.
- HENDERSON, S., HATTERSLEY, P., CAEMMERER, S. VON & C.B. OSMOND, 1994: Are C₄ pathway plants threatened by global climatic change? – In: E.-D. SCHULZE & M.M. CALDWELL (eds.): Ecophysiology of Photosynthesis. Ecological Studies, Vol. 100. – Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York: 529–549.
- HONEGGER, R., 1991: Functional aspects of the li-

- chen symbiosis. – Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 42: 553–578.
- HONEGGER, R. & M. PETER, 1994: Routes of solute translocation and the location of water in heteromorous lichens visualized with cryotechniques in light and electron microscopy. – Symbiosis 16: 167–186.
- JUMELLE, H., 1892: Recherches physiologiques sur les lichens. – Rev. gén. Bot. 4: 49–320.
- KERSHAW, K.A., 1985: Physiological ecology of lichens. – Cambridge University Press, Cambridge: 293 S.
- LANGE, O.L., 1988: Ecophysiology of photosynthesis: Performance of poikilohydric lichens and homoiohydric Mediterranean sclerophylls. – J. Ecol. 76: 915–937.
- LANGE, O.L. & U. MATTHES, 1981: Moisture-dependent CO₂ exchange of lichens. – Photosynthetica 15: 555–574.
- LANGE, O.L. & J.D. TENHUNEN, 1981: Moisture content and CO₂ exchange of lichens. II. Depression of net photosynthesis in *Ramalina maciformis* at high water content is caused by increased thallus carbon dioxide diffusion resistance. – Oecologia 51: 426–429.
- LANGE, O.L. & H. ZIEGLER, 1986: Different limiting processes of photosynthesis in lichens. – In: R. MARCELLE, H. CLIJSTERS & M. VAN POUCKE (eds.): Biological Control of Photosynthesis. – Martinus Nijhoff Publishers, Dordrecht: 147–161.
- LANGE, O.L., GREEN, T.G.A. & H. ZIEGLER, 1988: Water status related photosynthesis and carbon isotope discrimination in species of the lichen genus *Pseudocyphellaria* with green and blue-green photobionts and in photosymbiodemes. – Oecologia 75: 394–411.
- LANGE, O.L., MEYER, A., ULLMANN, I. & H. ZELLNER, 1991: Mikroklima, Wassergehalt und Photosynthese von Flechten in der küstennahen Nebelzone der Namib-Wüste: Messungen während der herbstlichen Witterungsperiode. – Flora 185: 233–266.
- LANGE, O.L., BÜDEL, B., HEBER, U., MEYER, A., ZELLNER H. & T.G.A. GREEN, 1993: Temperate rainforest lichens in New Zealand: High thallus water content can severely limit photosynthetic CO₂ exchange. – Oecologia 95: 303–313.
- LANGE, O.L., BÜDEL, B., ZELLNER, H., ZOTZ, G. & A. MEYER, 1994: Field measurements of water relations and CO₂-exchange of the tropical, cyanobacterial basidiolichen *Dictyonema glabratum* in a Panamenian rainforest. – Botanica Acta 107: 279–290.
- LANGE, O.L., REICHENBERGER, H. & A. MEYER, 1995: High thallus water content and photosynthetic CO₂ exchange of lichens. Laboratory experiments with soil crust species from local xerothermic steppe formations in Franconia, Germany. – In: F.J.A. DANIELS, M. SCHULZ & J. PEINE (eds): Flechten Follmann: Contributions to lichenology in honour of Gerhard Follmann. – Geobotanical and Phytotaxonomical Study Group, Universität Köln: 139–153.
- LANGE, O.L., GREEN, T.G.A., REICHENBERGER, H. & A. MEYER, 1996: Photosynthetic depression at high thallus water content in lichens: Concurrent use of gas exchange and fluorescence techniques with a cyanobacterial and a green algal *Peltigera* species. – Botanica Acta 109 (im Druck).
- LÜTTGE, U., KLUGE, M. & G. BAUER, 1994: Botanik, 2. Auflage. – VCH Verlagsgesellschaft, Weinheim: 600 S.
- MÀGUAS, C. & H. GRIFFITHS, 1992: Different carbon isotope discrimination characteristics in green algal and cyanobacterial photobiont lichens. – In: I. KÄRNEFELT (ed.): Abstracts supplement, The Second International Lichenological Symposium, IAL 2. – Lund: 5.
- MÀGUAS, C., GRIFFITHS, H., EHLERINGER, J. & J. SERODIO, 1993: Characterization of photobiont associations in lichens using carbon isotope discrimination techniques. – In: J. EHLERINGER, A.E. HALL & G.D. FARQUHAR (eds.): Perspectives of plant carbon and water relations from stable isotopes. – Academic Press, San Diego: 201–212.
- MÀGUAS, C., GRIFFITHS, H. & M.S.J. BROADMEADOW, 1995: Gas exchange and carbon isotope discrimination in lichens: Evidence for interactions between CO₂-concentrating mechanisms and diffusion limitation. – Planta 196: 95–102.
- OGREN, W.L., 1984: Photorespiration: pathways, regulation, and modification. – Ann. Rev. Plant Physiol. 35: 415–442.
- OSMOND, C.B., WINTER, K. & H. ZIEGLER, 1982: Functional significance of different pathways of CO₂ fixation in photosynthesis. – In: O.L. LANGE, P.S. NOBEL, C.B. OSMOND & H. ZIEGLER (eds.): Physiological Plant Ecology II, Encyclopedia of Plant Physiology 12B. – Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York: 479–547.
- PALMQVIST, K., 1993: Photosynthetic CO₂ use efficiency in lichens and their isolated photobionts: The possible role of a CO₂ concentrating mechanism in cyanobacterial lichens. – Planta 191: 48–56.
- PALMQVIST, K., MÀGUAS, C., BADGER, M.R. & H. GRIFFITHS, 1994a: Assimilation, accumulation and isotope discrimination of inorganic carbon in lichens: further evidence for the operation of a CO₂ concentrating mechanism in cyanobacterial lichens. – Crypt. Bot. 4: 218–226.

- PALMQVIST, K., SAMUELSON, G. & M.R. BADGER, 1994b: Photobiont-related differences in carbon acquisition among green-algal lichens. – *Planta* 195: 70–79.
- RAVEN, J.A., 1994: Photosynthesis in aquatic plants. – In: E.-D. SCHULZE & M.M. CALDWELL (eds.): *Ecophysiology of Photosynthesis. Ecological Studies*, Vol. 100. – Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York: 299–318.
- RAVEN, J.A., JOHNSTON, A.M., HANDLEY, L.L. & S.G. MCINROY, 1990: Transport and assimilation of inorganic carbon by *Lichina pygmaea* under emersed and submersed conditions. – *New Phytol.* 114: 407–417.
- RIED, A., 1960: Thallusbau und Assimilationshaushalt von Laub- und Krustenflechten. – *Biol. Zentralbl.* 79: 129–151.
- SMITH, E.C. & H. GRIFFITHS, 1996: The occurrence of the chloroplast pyrenoid is correlated with the activity of a CO₂ concentrating mechanism and carbon isotope discrimination in lichens and bryophytes. – *Planta* 198, 6–16.
- SNELGAR, W.P. & T.G.A. GREEN, 1980: Carbon dioxide exchange in lichens: low carbon dioxide compensation levels and lack of apparent photorespiratory activity in some lichens. – *The Bryologist* 83: 505–507.
- SNELGAR, W.P., GREEN, T.G.A. & C.K. BELTZ, 1981a: Carbon dioxide exchange in lichens. Estimation of internal thallus transport CO₂-resistances. – *Physiol. Plant.* 52: 417–422.
- SNELGAR, W.P., GREEN, T.G.A. & A.A. WILKINS, 1981b: Carbon dioxide exchange in lichens: Resistances to CO₂ uptake at different thallus water contents. – *New Phytol.* 88: 353–361.
- STOCKER, O., 1927: Physiologische und ökologische Untersuchungen an Laub- und Strauchflechten. – *Flora* 21: 334–415.

Danksagung

Die Untersuchungen wurden mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft im Rahmen des Sonderforschungsbereiches 251 der Universität Würzburg durchgeführt. Wir danken Frau Doris Faltenbacher-Werner und Herrn Hans Reichenberger für engagierte Mitarbeit. Herrn Prof. Dr. H. Ziegler sind wir für fachlichen Rat verbunden.

Adresse

Prof. Dr. Otto L. Lange
 Dr. Angelika Meyer
 Julius-von-Sachs-Institut für Biowissenschaften
 der Universität Würzburg
 Lehrstuhl für Botanik II
 Mittlerer Dallenbergweg 64
 D-97082 Würzburg

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie](#)

Jahr/Year: 1996

Band/Volume: [25_1996](#)

Autor(en)/Author(s): Lange Otto Ludwig, Meyer Angelika

Artikel/Article: [Photosynthetische Primärproduktion der Flechten: Ökologische Bedeutung von hohem Thallus-Wassergehalt und CO₂-Konzentrierungsmechanismus 153-166](#)