

56. O. L. Lange: Der CO₂-Gaswechsel von Flechten nach Erwärmung im feuchten Zustand

(Aus dem Institut für Forstbotanik und Forstgenetik der Universität Göttingen)

(Mit 5 Abbildungen im Text)

(Eingegangen am 15. November 1965. Vorgetragen in der Dezember-Sitzung)

Flechten sind in vieler Beziehung außerordentlich widerstandsfähige Organismen. Xerophyten unter ihnen vertragen wochen- und monatelanges Austrocknen ohne wesentliche Beeinträchtigung ihrer Vitalität. Im Anschluß an derartige Trockenperioden bedarf es nach der Befeuchtung oft nur kurzer Zeit, bis sie ihre volle photosynthetische Leistungsfähigkeit wiedererlangt haben (RIED 1960a, c, ENSGRABER 1954, zusammenfassende Darstellung über die Resistenz der Flechten bei STEINER 1965). Auch gegen tiefe Temperaturen sind viele Flechten sehr resistent. Bei einigen Formen konnte noch bei Thallustemperaturen unter -20°C CO₂-Gaswechsel nachgewiesen werden (LANGE 1965). Arten, die sich an ihren natürlichen Standorten kurzfristig bis nahezu 70° erwärmen können, haben im ausgetrockneten Zustand ebenfalls eine sehr hohe Hitze-resistenz. So lassen z. B. die Algen mediterraner Erdflechten nach halbstündiger Erhitzung auf 100° bei anschließender Kultur noch keine Schädigung erkennen (LANGE 1953). Auch die photosynthetische Leistungsfähigkeit xerophytischer Flechten wird durch vorausgegangene starke Erhitzung im entquollenen Zustand nicht wesentlich beeinträchtigt (unveröffentlichte Ergebnisse). Im Gegensatz zu dieser hohen Widerstandsfähigkeit steht die große Empfindlichkeit der Flechten gegen Erwärmung im angefeuchteten Zustand. Bei gleicher Dauer der Hitzeeinwirkung werden die Flechtenalgen im feuchten Zustand bereits bei Temperaturen geschädigt, die um 40° bis 50° niedriger liegen als für die ausgetrockneten Thalli. Das wurde an einer Reihe von Arten durch anschließende Kultur der Algen nachgewiesen (LANGE 1953)¹). Als besonders wärmeempfindlich erwies sich bei Untersuchungen über die Temperaturabhängigkeit des CO₂-Gaswechsels in Übereinstimmung mit den Ergebnissen von STÄLFELT (1939/40) der Photosyntheseapparat feuchter Flechten. Diese Beobachtung gab den Anlaß,

¹) Außerdem wurde hier die Atmung der Flechten als Vitalitätstest nach Hitzeeinwirkungen herangezogen. Diese Versuche führten zwar zu ähnlichen Ergebnissen wie die anschließende Kultur des Phykobionten, es kommt ihnen jedoch nur beschränkter Aussagewert über den Lebenszustand des Gesamtorganismus zu. Wie auch aus den vorliegenden Untersuchungen hervorgeht, können andere Lebensprozesse, z. B. die Photosynthese, hitzeempfindlicher als die Atmung sein (vgl. RABINOWITZ 1956, S. 1224).

die Nachwirkung kurzfristiger Erwärmung feuchter Flechten auf ihre Photosynthese und Atmung an einigen Beispielen zu verfolgen.

Flechtenmaterial

Die Versuche sollten an Flechten von verschiedenen Standorten und außerdem an Arten mit möglichst unterschiedlichen Phyklobionten ausgeführt werden.

1. *Cladonia rangiferina* (L.) Web. ist eine Art der nördlichen Hemisphäre mit zirkumpolarer Verbreitung, die in Mitteleuropa in der Gesellschaft des *Cladonietum mitis continentale* offene Rohhumus- und Sandböden besiedelt (KLEMENT 1955). Der Phyklobiont (SCOTT 1957) von *Cladonia rangiferina* gehört nach THOMAS (1939) zur Gattung *Trebouxia* (Syn. *Cystococcus*, vgl. AHMADJIAN 1958). Das Versuchsmaterial wurde vom Rand einer Basaltblockhalde des Hohen Meißners in Nordhessen gesammelt.

2. *Usnea dasypoga* RÖHLING ist Charakterart des *Usneetum barbatae*, dessen Verbreitung sich nach KLEMENT (1955) vom Atlantischen Ozean bis zum Ural erstreckt und das sich in den höheren Mittelgebirgen epiphytisch in wind-offenen Nebellagen findet. Als Algenpartner wird für die Gattung *Usnea Protopococcus* angegeben (v. KEISSLER 1960). Das Versuchsmaterial (vorwiegend var. *tuberculata* Räsän.) stammt von Weißtannen aus dem Schwarzwald (Mehlis-kopf).

3. *Roccella fucoides* (Dicks.) Vain. ist als mediterran-atlantische Art auf Küstenfelsen in unmittelbarer Meeresnähe beschränkt. Sie ist im Mittelmeergebiet und an der Atlantikküste von England an südlich verbreitet (POELT 1962). Der Phyklobiont ist eine *Trentepohlia*-Art. Gesammelt wurde *Roccella* auf Mallorca von Felsen in Meeresnähe bei Cala Millor.

4. *Ramalina maciformis* (Del.) Bory ist eine Wüstenflechte, die nach GALUN und REICHERT (1960) in Nordafrika, Israel und Arabien vorkommt. Im Negev besiedelt sie in der sahara-sindischen Region zusammen mit Krustenflechten vorwiegend Flintgestein (GALUN 1963). Als Phyklobiont wurde von Herrn Dr. W. KOCH (Göttingen) ein Vertreter der Gattung *Trebouxia* aus *Ramalina maciformis* isoliert. Sie wurde in der Nähe von Avdat im mittleren Negev gesammelt.

Herrn Prof. Dr. EVENARI (Jerusalem) und Herrn Dr. PHILIPPI (Karlsruhe) bin ich für die Unterstützung bei der Beschaffung des Flechtenmaterials zu Dank verpflichtet. Herrn Dr. h. c. O. KLEMENT danke ich für taxonomische Revisionen.

Methodik

Nach dem Transport in lufttrockenem Zustand wurden die Flechten gesäubert und mindestens 10 Tage lang unter kontrollierten Bedingungen vorkultiviert. Hierzu wurden sie in einer Heiz-Kühltruhe mit Luftumwälzung bei einer Umgebungstemperatur von 10 °C ausgelegt und täglich mit Wasser besprüht. Die Belichtung erfolgte von außen im 12 : 12 Stunden Licht-Dunkelwechsel mit einer Quecksilberdampfhochdrucklampe (HQL 400 Watt, Fa. Osram)¹⁾. Zu Versuchsbeginn wurden die so behandelten Thalli in lockerer Packung auf durchlöcherten Bänkchen aus Plexiglas befestigt. Nach gründlicher

¹⁾ Diese Methode bewährte sich zur „Kultur“ von Flechten. Die meisten der bisher untersuchten Arten (aus den Gattungen *Cladonia*, *Roccella*, *Stereocaulon*, *Usnea*, *Ramalina*) ließen sich auf diese Weise monatelang bei aktiver Lebenstätigkeit halten.

Durchfeuchtung der Flechten wurden diese in $5 \times 11 \times 7$ cm große Plexiglas-küvetten eingeschlossen und in einem Wasserbad auf 10° temperiert. Die Temperatur der Thalli wurde mit NTC-Widerständen gemessen. Die Flechten wurden auch hier von einer Quecksilberdampfampe gleichen Typs mit einer Intensität von etwa 10 000 Lux (Selen-Sperrschichtphotozelle) beleuchtet. Zur Ermittlung der „Anfangswerte“ von Photosynthese und Atmung wurde der CO₂-Gaswechsel der Flechten nach dem Gasdifferenzverfahren mit dem URAS im Luftstrom gemessen, der durch die Küvetten geführt wurde (nähere Einzelheiten der Methodik vgl. LANGE 1965). Unter den beschriebenen Bedingungen traten keinerlei Lichthemmungserscheinungen der Photosynthesetätigkeit auf; die Temperatur von 10° liegt bei der verwendeten Beleuchtung etwa im Bereich des Optimums der apparenten CO₂-Aufnahme. Regelmäßige Schwankungen der Photosynthesetätigkeit, wie sie etwa von LORENZEN (1959) bei Wechsellichtkulturen von *Chlorella* beschrieben worden sind, traten bei den Flechten nie auf¹⁾. Im allgemeinen wurde der Gaswechsel der Flechten über 24 Stunden verfolgt; während dieser Zeit wurden sie im 12 : 12 (oder 6 : 6) Stunden Licht-Dunkelwechsel belichtet. Zur Hitzebehandlung wurden die voll eingequollenen Flechten dann in den abgeschlossenen, also luftgefüllten Küvetten in einem zweiten, ständig gerührten und auf bestimmte Temperatur einregulierten Wasserbad versenkt. Der Temperaturverlauf eines Thallus während einer derartigen Erhitzung ist in Abbildung 1 dargestellt. Die Temperatur der beleuchteten Flechte (*Rocella*) beträgt während der Gaswechsellmessung $10,4^\circ$. Nach Einführen der Küvette in das Erhitzungsbad (zum Zeitpunkt 10 Min.) steigt die

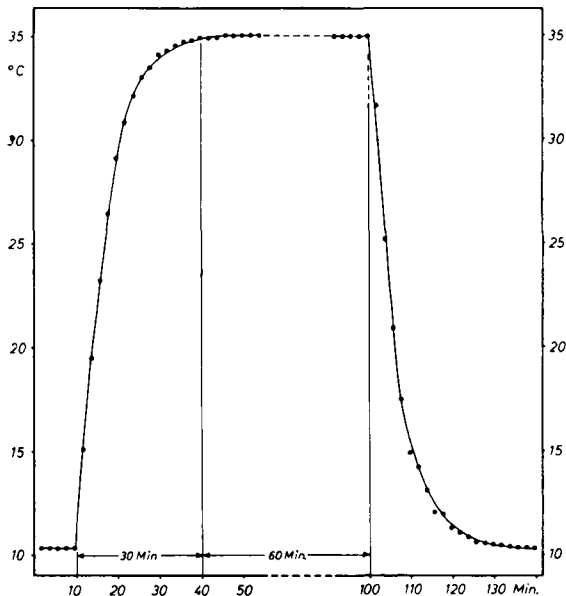


Abb. 1. Temperaturverlauf im Thallus von *Rocella fucooides* während eines Erhitzungsversuches. Registrierung mit NTC-Widerstand bei zweiminütiger Punktfolge. Vgl. Text.

¹⁾ Im Laufe einiger Wochen machte sich bei einigen Arten ein Absinken der Fähigkeit zur CO₂-Aufnahme bemerkbar.

Temperatur erst schnell, dann langsamer an; nach 30 Min. („Vorwärmzeit“) ist der Sollwert von 35° ($\pm 0,2^{\circ}$) erreicht. Dieser Temperatur bleibt das Material — wie auch bei allen anderen Versuchen — 60 Min. lang ausgesetzt. Danach wird die Küvette in das Wasserbad zur Gaswechsellmessung zurückgebracht (Zeitpunkt 100 Min.); die Flechtentemperatur fällt im Laufe von weiteren 30 Min. wieder auf $10,4^{\circ}$ ab. Im Anschluß an die Erwärmung wurden unter den gleichen Bedingungen wie vorher Photosynthese und Atmung für 24 Stunden verfolgt. Danach wurden die Bänkchen mit den Flechten zur Nachkultur in die Heiz-Kühlruhe überführt und wie bei der Vorkultur behandelt. 2 bis 3 Wochen lang wurde an ihnen nun in Abständen von einigen Tagen der Gaswechsel in der beschriebenen Art und Weise gemessen.

Jeder Versuch wurde mindestens einmal wiederholt. Parallel zu jeder Serie von 3 erwärmten Flechtenproben wurde der Gaswechsel einer nicht erwärmten Kontrolle bestimmt, die im übrigen gleich behandelt wurde. Der CO_2 -Gaswechsel nach der Erwärmung wurde prozentual auf den Ausgangswert der apparenten CO_2 -Aufnahme der Flechtenprobe vor der Erwärmung (= 100 %) bezogen. Veränderungen der Photosynthesetätigkeit der Flechten während der Nachkulturzeit, die nicht mit der Erwärmung im Zusammenhang stehen, wurden dadurch berücksichtigt, daß die Bezugswerte jeweils nach dem Verhalten der Kontrollproben korrigiert wurden. Auch die Dunkelatmung wird in Prozenten der apparenten CO_2 -Aufnahme vor der Erwärmung ausgedrückt. So ist in den Abbildungen 2, 4 und 5 am absoluten Abstand zwischen den Meßwerten des CO_2 -Gaswechsels bei Licht und bei Dunkelheit unmittelbar die „reelle Photosynthese“ ablesbar. (Bei den Abbildungen ist zu beachten, daß das Ausgangs-Verhältnis zwischen apparenter CO_2 -Aufnahme und Dunkelatmung — durch gestrichelte Pfeile dargestellt — von Flechtenprobe zu Flechtenprobe etwas unterschiedlich ist.) Die in den Diagrammen angegebenen Einzelpunkte stellen jeweils Mittelwerte von 10 Registrierungen des URAS mit einem zeitlichen Abstand von 6 Min. dar. In den Abbildungen sind meist die Ergebnisse von mehreren Versuchsserien zusammengefaßt, die hintereinander ausgeführt worden waren. Die Punktscharen lassen also die Streuung in der Reaktionsnorm verschiedener Flechtenproben der gleichen Art vom gleichen Standort erkennen. Schwankungen im CO_2 -Gaswechsel traten außerdem durch unvermeidbare Veränderungen im Wassergehalt der Flechten während der Versuche auf (über deren Bedeutung vgl. RIED 1960b¹).

Versuchsergebnisse

In Abbildung 2 ist der Verlauf des CO_2 -Gaswechsels bei Belichtung und Dunkelheit dargestellt, der bei *Cladonia rangiferina* im Anschluß an Erhitzungen auf verschiedene Temperaturen etwa 3 Wochen lang verfolgt wurde. Die Behandlung bei 45° schädigt die Algen dieser Flechte so sehr, daß danach keine Photosynthese mehr nachweisbar ist. Während die Dunkelatmung anfangs nicht wesentlich gegenüber ihrem Ausgangswert verändert ist, weist der CO_2 -Gaswechsel bei Licht und Dunkelheit keine gesicherten Unterschiede auf²). Die

¹) Fräulein ELLEN KILIAN und Fräulein INGE RABE danke ich für die zuverlässige Betreuung der Versuchsarbeiten.

²) Unmittelbar nach der Erhitzung ist die Dunkelatmung der Flechten in der Regel stark erhöht (vgl. LANGE 1953). Diese Atmungssteigerung klingt gewöhnlich in wenigen Stunden ab und ist in den Abbildungen nicht mit erfaßt.

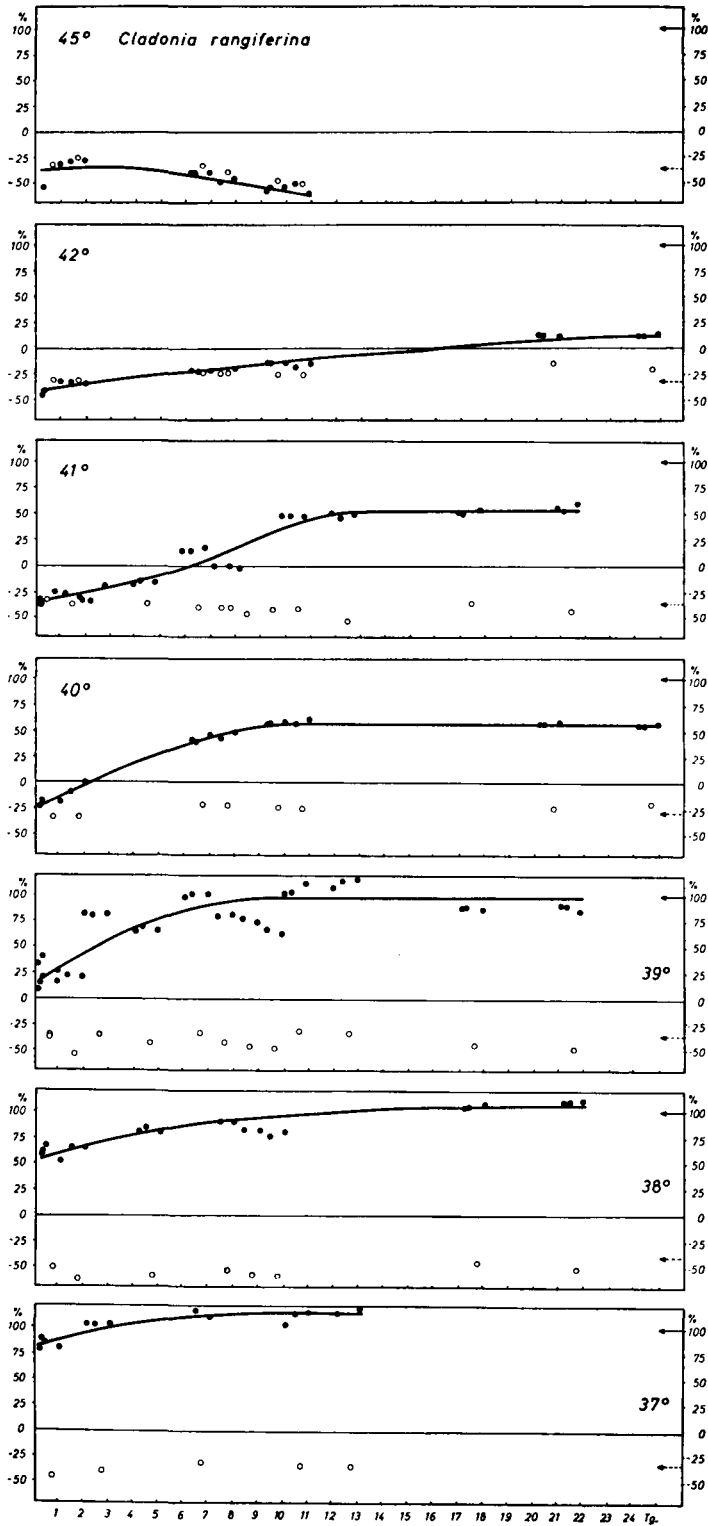


Abb. 2. CO₂-Gaswechsel von *Cladonia rangiferina* bei Belichtung (Punkte) und bei Dunkelheit (Kreise) im Anschluß an einstündige Erwärmung auf verschiedene Temperaturen. Abszisse: Tage nach der Erwärmung (Ende der Erwärmung zum Zeitpunkt 0). Ordinate: aufgenommene bzw. abgegebene CO₂-Menge, bezogen auf die apparente CO₂-Aufnahme vor der Erwärmung (diese = 100 %, ausgezogene Pfeile). Die gestrichelten Pfeile markieren die Atmungsintensität vor der Behandlung.

Atmung nimmt dann langsam zu — offensichtlich ein Ausdruck der irreversiblen Schädigung der ganzen Flechte. Die mikroskopische Kontrolle zeigt die Algen mit nekrotisch verändertem Zellinhalt; die Thalli sind im Gegensatz zu den nicht behandelten Kontrollproben verfärbt. Auch nach Behandlung bei 42° ist die Photosynthese für etwa eine Woche erloschen. Später findet bei Belichtung aber wieder eine erkennbare reelle CO₂-Aufnahme statt. Am Ende der Meßperiode hat der Gaswechsel der ebenfalls verfärbten Thalli wieder den Kompensationspunkt überschritten, es werden aber nur etwa 10 % des Ausgangswertes der apparenten CO₂-Aufnahme erreicht. Dieser Erholungsvorgang wird nach Erwärmen der Flechten auf 41° deutlicher. Auch hier zeigt sich an den ersten zwei Tagen nach der Wärmebehandlung bei Belichtung keine reelle CO₂-Aufnahme gegenüber der Dunkelatmung. Dann gewinnen die Thalli aber ihre Fähigkeit zur Photosynthese mehr und mehr zurück. 6 bis 9 Tage nach der Erwärmung wird der Kompensationspunkt überschritten, und die apparente CO₂-Aufnahme erreicht 50—60 % des Ausgangswertes. Auch unmittelbar nach Erhitzen auf 40° liegt der CO₂-Gaswechsel von *Cladonia* zunächst noch weit unter dem Kompensationspunkt. Er wird aber bereits am Ende des zweiten Tages wieder erreicht. Weit weniger stark macht sich die Erwärmung auf 39° bemerkbar. Im Anschluß an die Behandlung erfährt die apparente Photosynthese zwar eine Depression um etwa 80 %, einige Tage später hat sich diese aber wieder vollkommen ausgeglichen. Noch geringer ist die Beeinflussung durch Behandlung bei 38° und 37°.

Bedeutend wärmeempfindlicher ist der Photosyntheseapparat von *Usnea dasyypoga*. Häufiger Einschluß der Pflanzen in Küvetten macht sich bei dieser Art auch an nicht erhitztem Material schädigend bemerkbar. Deshalb kann der Verlauf des apparenten Gasaustausches nur für 5 Tage nach der Wärmebehandlung angegeben werden (Abb. 3). Während nach Erwärmung auf 36°

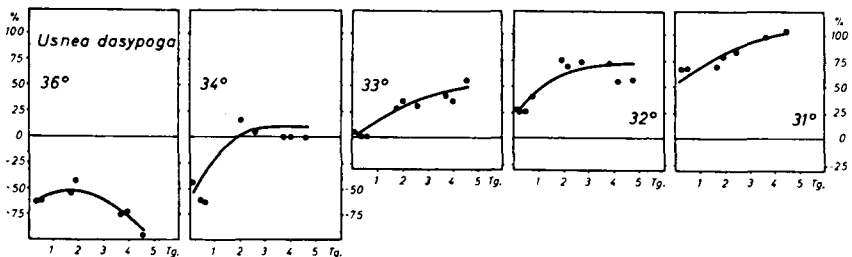


Abb. 3. CO₂-Gaswechsel von *Usnea dasyypoga* bei Belichtung im Anschluß an einstündige Erwärmung auf verschiedene Temperaturen. Weitere Erläuterungen vgl. Abb. 2.

keine CO₂-Aufnahme mehr gegenüber der Dunkelatmung erkennbar ist und die CO₂-Abgabe am 5. Tag — wohl als Zeichen nekrotischer Abbauerscheinungen — erheblich zunimmt, erreicht die Flechte 2 Tage nach einer 34°-Behandlung gerade wieder den Kompensationspunkt. Erwärmung auf 33° senkt die apparente Photosynthese am ersten Tag bis auf den Nullwert. Anschließend setzt aber eine Erholung ein, und nach 5 Tagen werden 50 % des Ausgangswertes erreicht. Selbst einstündige Erwärmung auf 32° und auf 31° läßt anschließend noch eine Depression der Fähigkeit zur CO₂-Aufnahme erkennen, die aber im letzten Fall nach einigen Tagen völlig überwunden ist. Nach der 32°-Behandlung bleibt eine Minderung der Leistungsfähigkeit.

Die Wüstenflechte *Ramalina maciformis* (Abb. 4) zeigt grundsätzlich das gleiche Verhalten wie *Cladonia* und *Usnea*. Auch hier besteht die Nachwirkung der Erhitzung auf höhere Temperaturen (39°) bei nicht oder nur wenig beeinflusster Dunkelatmung in einer völligen Unterdrückung der reellen Photosynthese. Im mittleren Temperaturbereich (36°) kommt es ebenfalls zu einer Depression der apparenten CO₂-Aufnahme, die aber nach einiger Zeit wieder ausgeglichen wird. Beachtenswert ist, daß diese Art heißer Wüstenstandorte eine so außerordentlich geringe Widerstandsfähigkeit hat. Wenn sie auch höhere Temperaturen als *Usnea* ohne Nachwirkung auf ihren CO₂-Gaswechsel verträgt, so erweist sie sich doch als wesentlich empfindlicher als *Cladonia*.

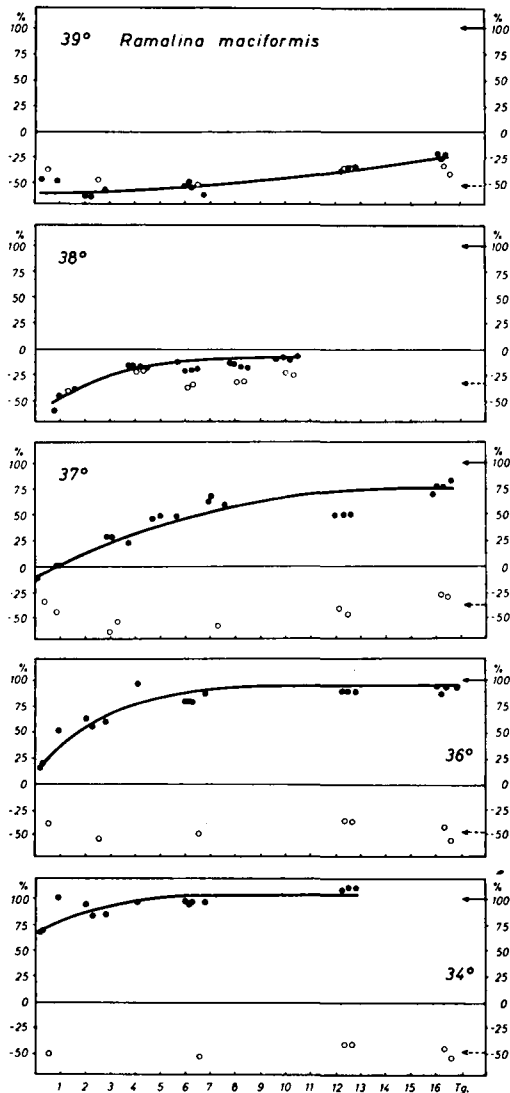


Abb. 4. *Ramalina maciformis*, sonst wie Abb. 2.

Nicht alle Flechten reagieren auf die Erwärmung im feuchten Zustand mit einer zumindest teilweise reversiblen Depression ihrer CO_2 -Aufnahme. Eine andere Verhaltensweise repräsentiert *Rocella fucoides* (Abb. 5). Sie ist trotz ihres mediterranen Standortes sehr empfindlich. Nach Behandlung bei 36° geht ihre apparente Photosynthese auf etwa 35% zurück, und auch die Dunkel-

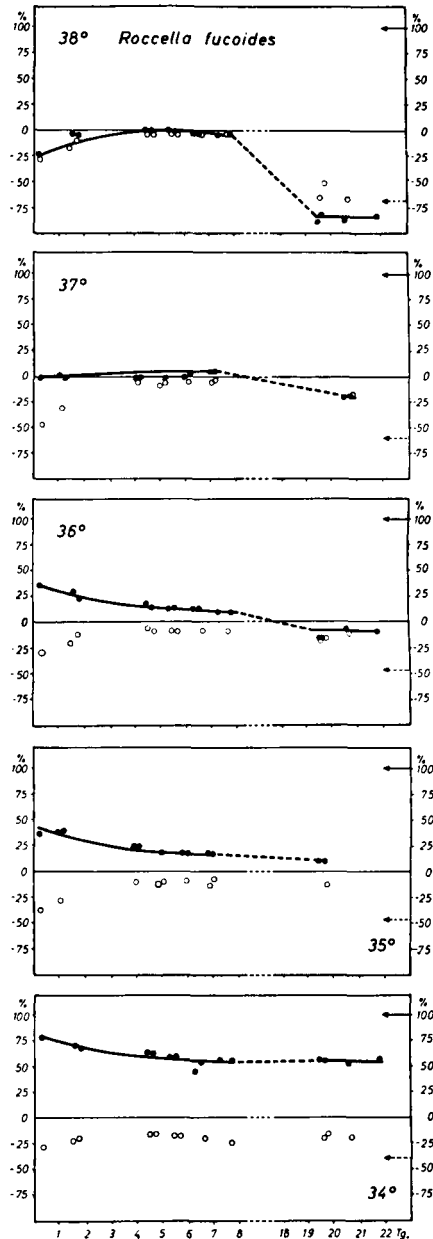


Abb. 5. *Rocella fucoides*, sonst wie Abb. 2.

atmung erfährt eine Depression. Im weiteren Verlauf macht sich eine fortschreitende Abnahme der reellen CO₂-Aufnahme und der Dunkelatmung bemerkbar. Am 19. Tag ist gar keine Photosynthese mehr nachweisbar, die Thalli sind stark verfärbt. Nach Erwärmung auf höhere Temperaturen ist die sofortige Verminderung des CO₂-Gaswechsels stärker. Behandlung bei 38° läßt die Photosynthese völlig zum Erliegen kommen. Eine Erholung ist bei *Roccella* in keinem Falle feststellbar.

Diskussion

Die beschriebenen Untersuchungen bestätigen die sehr geringe Hitzeresistenz feuchter Flechten. Die Photosynthesefähigkeit bei *Usnea dasypoga* und *Roccella fucoides* erlischt bereits nach einstündiger Erwärmung der eingequollenen Thalli auf 36° völlig, was den Tod der Flechte zur Folge hat. Selbst die Wüstenflechte *Ramalina maciformis* wird schon durch Behandlung bei 39° getötet. Ein Vergleich dieser Ergebnisse mit den Hitzeresistenzwerten, die von Vertretern anderer Pflanzengruppen bekannt sind, ist nur bedingt möglich, weil meist methodische Unterschiede in der Erhitzungsdauer und in der Art der verwendeten Vitalitätstests bestehen. Immerhin wird aus den vorliegenden Daten deutlich, daß die Flechten bezüglich ihrer Hitzewiderstandsfähigkeit im feuchten Zustand zu den empfindlichsten der terrestrischen Pflanzen zählen. Bei halbstündiger Einwirkungszeit werden die Blätter der meisten der entsprechend untersuchten höheren Landpflanzen (vgl. SAPPER 1935, LANGE 1959, O. L. und R. LANGE 1963, BIEBL 1964) erst bei Temperaturen zwischen 45° und 52° getötet; die Hitzeresistenz-Grenze schwankt im Temperaturbereich zwischen 40,5° und 59° (Verlängerung der Einwirkungszeit auf 60 Min. erniedrigt die Resistenzgrenze erfahrungsgemäß um etwa 2°). Auch bei den von KAPPEN (1964, 1965) untersuchten Sporophyten und Prothallien einheimischer Farne und selbst bei feuchten Moosen (DIRCKSEN 1964) liegt die Grenze der irreversiblen Schädigung — bezogen auf halbstündige Erhitzung — zumeist bedeutend höher als bei den feuchten Flechten. Vergleicht man das Verhalten der untersuchten Flechten mit den Resistenzwerten, wie sie von Algen vorliegen (Zusammenfassung bei BIEBL 1962), so erweisen sie sich im feuchten Zustand ähnlich wärmeempfindlich wie die von MONTFORT, RIED und RIED (1957) bearbeiteten Tiefen- und Oberflächenalgen der Ostsee. — Weitere Angaben über die Resistenz feuchter Flechten finden sich bei STÄLFELT (1939/40). Er stellte in ausführlichen Versuchen mit *Usnea dasypoga* und *Ramalina farinacea* bei langfristiger Einwirkung überoptimaler Temperaturen eine irreversible Temperaturhemmung der Photosynthese fest. Diese Hemmung, die er bis zu Temperaturen von 30° bei Daueraufenthalt untersuchte, war mit Desorganisationserscheinungen der Flechtenthalli verbunden.

Bei den vorliegenden Messungen an *Cladonia*, *Ramalina* und *Usnea* macht sich eine Erwärmung in einem bestimmten Temperaturbereich in einer anfänglichen Depression ihrer Photosynthesetätigkeit bemerkbar, die anschließend im Laufe einiger Tage oder Wochen mehr oder weniger wieder rückgängig gemacht wird. Als Erklärung hierfür könnte angenommen werden, daß durch die Wärmebehandlung ein Teil der Flechtenalgen getötet wird, daß dann bei der anschließenden Nachkultur aber eine starke Vermehrung der restlichen Algen einsetzt. Die „Erholung“ nach der Wärmebehandlung würde also einer Erneuerung minde-

stens eines Teiles der assimilatorisch tätigen Algenmasse entsprechen. Daß derartige Erscheinungen eine wesentliche Rolle spielen, ist jedoch unwahrscheinlich. Die mikroskopische Kontrolle ließ keine Hinweise auf rasche Teilungsfolgen der Algen innerhalb der Thalli erkennen. Bei der bekannten geringen Wachstumsaktivität der Flechtenalgen wäre das auch kaum zu erwarten. Im Thallus von *Ramalina* müßten z. B. nach Behandlung bei 37° etwa $\frac{2}{3}$ der ursprünglichen Algenmasse im Verlauf von einer Woche wieder zuwachsen (gemessen an der realen Photosynthese), wenn die Erholung der Photosynthesetätigkeit der Gesamtflechte aus einer Algenvermehrung erklärbar sein sollte. Es wird sich also bei der Wiederzunahme der Photosynthese nach der Temperaturbehandlung zumindest vorwiegend um eine allmähliche Reaktivierung (im Sinne von STÅLFELT 1960b) bzw. Restitution des Photosyntheseapparates der Algen handeln, der durch die Erwärmung eine Inaktivierung oder Schädigung erfahren hatte. Derartige Reaktivierungsvorgänge sind im Anschluß an Kälte- und Trockenperioden für viele Pflanzengruppen nachgewiesen (vgl. z. B. KISLJUK 1964, PISEK und WINKLER 1958, TRANQUILLINI 1957, 1959, RIED 1960a, c, STOCKER 1956). Auch Hinweise auf reversible Hemmung bzw. Schädigung der Photosynthesefähigkeit durch erhöhte Temperaturen finden sich in der Literatur (vgl. RABINOWITCH 1956, STÅLFELT 1960a, b). LJUTOVA (1962a, vgl. ALEXANDROV 1964) beobachtete derartige Erscheinungen bei *Campanula persicifolia*. Die gleiche Autorin (LJUTOVA 1962b) untersuchte die Photosynthese an 6 höheren Pflanzen, die durch kurzfristige Erwärmung eine Hitzehärtung erfahren hatten. Sie fand mit zunehmender Härtung eine Depression der Photosynthesefähigkeit. Beide Vorgänge erwiesen sich als reversibel. SEMICHATOVA, SAAKOV und GORBACHEVA (1962) behandelten Blattstücke von *Polygonum sachalinense* mit erhöhten Temperaturen und fanden bei eineinhalbstündiger Einwirkungszeit von 36° bis 41° eine Photosynthesehemmung mit anschließender Wiedererholung. Ebenso verhielten sich Blattscheiben von *Zea mays* nach 1- bis 8-stündigem Aufenthalt bei 38° bis 39° (SEMICHATOVA 1964). Diese Vorgänge liefen aber im Gegensatz zu den langsam vor sich gehenden Erscheinungen bei den Flechten in einigen Stunden ab. Übereinstimmung besteht dagegen zwischen dem Verhalten von *Usnea*, *Ramalina* und *Cladonia* und den von MONTFORT, RIED und RIED (1955, 1957) untersuchten marinen Algen. Auch hier bewirkte kurzfristiges Erwärmen eine Depression der Photosynthesefähigkeit, die teilweise erst im Laufe von 10 bis 12 Tagen wieder ausgeglichen wurde. Der Mechanismus dieser reversiblen Hemmungen oder Schädigungen ist bisher weder bei Algen noch bei höheren Pflanzen aufgeklärt. RABINOWITCH (1956) diskutiert u. a. reversible Änderungen der Plasmaviskosität, die die Diffusionsrate des Kohlendioxyds beeinflussen, oder temperaturabhängige Enzym-Inaktivierungen durch Protein-Denaturierung, die mehr oder weniger reversibel sein können. Hinweise auf dieses Problem finden sich z. B. auch bei LORENZEN (1963), der an synchronisierten Zellen von *Chlorella pyrenoidosa* nach kurzzeitiger Hitzebehandlung (15 Min. bei 46°) einen reversiblen Pigmentschwund nachwies. Bei seinen Untersuchungen zeigt sich ein kompliziertes Wechselspiel zwischen Entwicklungszustand der Algenzellen, Belichtung während und nach der Erhitzung, Begasung und Art und Auswirkung der Hitzeschädigung.

Über den Grund für das abweichende Verhalten von *Rocella* sind nur Vermutungen möglich. Nicht nur der Phykobiont verhält sich in dieser Flechte anders als in den übrigen untersuchten Arten, sondern auch der Mykobiont. Die Flechte reagiert auf die Wärmebehandlung in einem weiten Temperatur-

bereich mit einer Verringerung der Dunkelatmung, die im Laufe der Nachkulturzeit fortschreitet. Bei der 37°- und 38°-Stufe erlischt die Atmung nach 4 Tagen vollkommen (um dann später — offensichtlich als Folge sekundärer Abbauprodukte — wieder anzusteigen). Da die Hauptmasse im Flechtenthallus vom Pilzpartner gebildet wird, spricht das Aufhören der Atmung für eine erhebliche Hitzeschädigung auch des Pilzes (vgl. LANGE 1953), über dessen Empfindlichkeit bei den anderen Arten keine Aussagen gemacht werden konnten. Möglicherweise beeinflusst der geschädigte Pilz bei *Roccella* während der Nachkultur seinerseits die Algen der Symbiosegemeinschaft, wodurch die weitere Abnahme der Photosyntheserate bedingt und eine Erholung verhindert sein könnte.

Die geringe Wärmewiderstandsfähigkeit des Photosyntheseapparates der feuchten Flechten von heißen Standorten ist in ökologischer Hinsicht nur im Zusammenhang mit ihrer poikilohydrischen Eigenschaft und mit der erheblichen Zunahme ihrer Widerstandsfähigkeit bei abnehmender Hydratur verständlich. *Ramalina maciformis* z. B. wird sich an ihrem natürlichen Standort bei starker Besonnung weit über 60° erhitzen können; allerdings trocknet der Thallus dabei stark aus. Diese Austrocknung bildet so einen Schutz vor Hitzeschädigungen (vgl. ROMOSE 1940). Inwieweit es nach Regen- oder Taufällen bei anschließender Besonnung der noch feuchten Flechten am natürlichen Standort der untersuchten Arten zur Inaktivierung der photosynthetischen Leistungsfähigkeit kommen kann, die sich im Laufe der Zeit wieder ausgleicht, kann erst durch weitere Untersuchungen geklärt werden. Vielleicht beruhen die Hemm- und Krüppelformen von *Cladonia*-Arten, die sich an feuchten Moorstandorten finden und die teilweise als eigene Formen beschrieben sind, auf Hitzebeeinflussung. Das Wasser in Hochmoorschlenken und feuchten *Sphagnum*-Bulnen kann sich — in unmittelbarer Nähe derartiger Flechtenrasen — erheblich erwärmen (FIRBAS 1931, SCHMEIDL 1965, vgl. auch URL und FETZMANN 1959), und dadurch wären Schädigungen der eingequollenen Flechten denkbar.

Wenn die Gefahr einer Hitzeschädigung feuchter Flechten an Standorten gemäßigten und ariden Klimas, wo hohe Temperaturen für sie in der Regel mit Austrocknung verbunden sind, auch keine oder eine sehr untergeordnete Rolle spielen wird, so könnte sie doch in feuchtwarmen Gebieten größere Bedeutung erlangen. Sieht man von der Möglichkeit einer Adaptation ab (wie sie entgegen den Erfahrungen von MONTFORT, RIED und RIED 1957 z. B. durch LJUTOVA und FELDMAN 1960 und FELDMANN und LUTOVA 1963 an marinen Algen nachgewiesen wurde) so würde allein schon wegen der nicht ausreichenden Wärmewiderstandsfähigkeit des Photosyntheseapparates zumindest für die empfindlichsten der hier untersuchten Flechtenarten die Besiedlung von feuchtwarmen Standorten z. B. im Bereich des tropischen Regenwaldes bedeutend erschwert oder sogar unmöglich sein. Für tropische Flechten wird also eine wesentlich höhere Widerstandsfähigkeit gegenüber Erwärmung im feuchten Zustand zu erwarten sein.

Zusammenfassung

Thalli der vier Flechtenarten *Cladonia rangiferina* (Meißner), *Usnea dasypoga* (Schwarzwald), *Ramalina maciformis* (Negev) und *Roccella fucoides* (Mallorca) wurden im voll eingequollenen Zustand im Luftraum für jeweils 60 Min. (nach einer Vorwärmzeit von 30 Min.) auf verschiedene Temperaturen

erwärmt. Ihr CO₂-Gaswechsel war vorher mit dem URAS bestimmt worden und wurde nach der Behandlung etwa 3 Wochen lang verfolgt (bei 10°C, 10 000 Lux Beleuchtung). Die reelle photosynthetische CO₂-Aufnahme kam, bei den einzelnen Arten unterschiedlich, nach Behandlung mit Temperaturen zwischen 36° und 45° völlig zum Erliegen. Nach Einwirkung niedrigerer Temperaturen trat bei nicht oder nur wenig beeinflusster Dunkelatmung eine Depression der Photosynthese von *Cladonia*, *Usnea* und *Ramalina* auf, die anschließend im Laufe von Tagen oder Wochen zumindest teilweise wieder ausgeglichen wurde und die als z. T. reversible Hemmung bzw. Schädigung des Photosyntheseapparates gedeutet wurde. Nur bei *Roccella* fehlte eine derartige Erholung. Irreversible Schädigung der Photosynthesefähigkeit um 25 bis 50 % des Ausgangswertes trat noch bei Temperaturen von 32° (*Usnea*), 34° (*Roccella*), 37° (*Ramalina*) und 40° (*Cladonia*) auf. Eine so niedrige Wärmewiderstandsfähigkeit selbst der Wüstenart *Ramalina maciformis* ist in ökologischer Hinsicht nur im Zusammenhang mit der poikilohydrischen Eigenschaft der Flechten und mit der erheblichen Zunahme ihrer Resistenz bei abnehmender Hydratur verständlich.

Literatur

- AHMADJIAN, V., 1958: A Guide for the Identification of Algae Occuring as Lichen Symbionts. Botan. Notiser 111, 632—644.
- ALEXANDROV, V. J., 1964: Cytophysiological and cytoecological investigations of resistance of plant cells toward the action of high and low temperature. Quarterly Rev. of Biol. 39, 35—77.
- BIEBL, R., 1962: Protoplasmatische Ökologie der Pflanzen. 1. Wasser und Temperatur. Protoplasmatologia XII, 344 S. Springer-Verlag, Wien.
- —, 1964: Temperaturreistenz tropischer Pflanzen auf Puerto Rico. Protoplasma 59, 133—156.
- DIRCKSEN, A., 1964: Vergleichende Untersuchungen zur Frost-, Hitze- und Austrocknungsresistenz einheimischer Laub- und Lebermoose unter besonderer Berücksichtigung jahreszeitlicher Veränderungen. Diss. Göttingen.
- ENSGRABER, A., 1954: Über den Einfluß der Antrocknung auf die Assimilation und Atmung von Moosen und Flechten. Flora 141, 432—475.
- FELDMANN, N. L., und M. I. LUTOVA, 1963: Variations de la thermostabilité cellulaire des Algues en fonction des changements de la température du milieu. Cahiers de Biologie Marine 4, 435—458.
- FIRBAS, F., 1931: Untersuchungen über den Wasserhaushalt der Hochmoorpflanzen. Jb. wiss. Bot. 74, 459—696.
- GALUN, M., 1963: Autecological and Synecological Observations on Lichens of the Negev, Israel. Israel J. Bot. 12, 179—187.
- —, und I. REICHERT, 1960: A Study of Lichens of the Negev. Bull. Res. Council of Israel 9D, 127—148.
- KAPPEN, L., 1964: Untersuchungen über den Jahreslauf der Frost-, Hitze- und Austrocknungsresistenz von Sporophyten einheimischer Polypodiaceen (Filicinae). Flora 155, 123—166.
- —, 1965: Untersuchungen über die Widerstandsfähigkeit der Gametophyten einheimischer Polypodiaceen gegenüber Frost, Hitze und Trockenheit. Flora Abt. A 156, 101—115.
- KEISSLER, K. VON, 1960: Usneaceae. In: Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz IX/5/4, 755 S. Akadem. Verlagsges. Leipzig.
- KISLJUK, I. M., 1964: Untersuchungen über die schädigende Wirkung der Abkühlung auf die Zellen der Blätter kälteempfindlicher Pflanzen. (Russisch) In: Cytological aspects of adaptation of plants to the environmental factors, 168—184. Verlag Nauka, Moskau—Leningrad.
- KLEMENT, O., 1955: Prodomus der mitteleuropäischen Flechtengesellschaften. Feddes Repertorium, Beih. 135, 194 S.

- LANGE, O. L., 1953: Hitze- und Trockenresistenz der Flechten in Beziehung zu ihrer Verbreitung. *Flora* 140, 39—96.
- —, 1959: Untersuchungen über Wärmehaushalt und Hitzeresistenz mauretanischer Wüsten- und Savannenpflanzen. *Flora* 147, 595—651.
- —, 1965: Der CO₂-Gaswechsel von Flechten bei tiefen Temperaturen. *Planta* 64, 1—19.
- —, und R. LANGE, 1963: Untersuchungen über Blattemperaturen, Transpiration und Hitzeresistenz an Pflanzen mediterraner Standorte (Costa brava, Spanien). *Flora* 153, 387—425.
- LJUTOVA, M. I., 1962a: Reversibilität der Hitze-Depression von Photosynthese und Protoplasmaabewegung in isolierten Blättern. (Russisch) *Zitologia* (Moskau—Leningrad) 4, 210—213.
- —, 1962b: Der Einfluß der Hitzehärtung auf Photosynthese und Atmung von Blättern. (Russisch) *Bot. Ž.* (Moskau—Leningrad) 47, 1761—1774.
- —, und N. L. FELDMAN, 1960: Untersuchung über die Fähigkeit zur Temperatur-Adaptation bei einigen Meeresalgen. (Russisch) *Zitologia* (Moskau—Leningrad) 2, 699—709.
- LORENZEN, H., 1959: Die photosynthetische Sauerstoffproduktion wachsender *Chlorella* bei langfristig intermittierender Belichtung. *Flora* 147, 382—404.
- —, 1963: Temperatureinflüsse auf *Chlorella pyrenoidosa* unter besonderer Berücksichtigung der Zellentwicklung. *Flora* 153, 554—592.
- MONTFORT, C., A. RIED, und I. RIED, 1955: Die Wirkung kurzfristiger warmer Bäder auf Atmung und Photosynthese im Vergleich von eurhythmischen und kalt-stenothermen Meeresalgen. *Beitr. Biol. Pflanzen* 31, 349—375.
- —, — —, und — —, 1957: Abstufungen der funktionellen Wärmeresistenz bei Meeresalgen in ihren Beziehungen zu Umwelt und Erbgut. *Biol. Zentralbl.* 76, 257—289.
- PISEK, A., und E. WINKLER, 1958: Assimilationsvermögen und Respiration der Fichte (*Picea excelsa* Link) in verschiedener Höhenlage und der Zirbe (*Pinus cembra* L.) an der alpinen Waldgrenze. *Planta* 51, 518—543.
- POELT, J., 1962: Bestimmungsschlüssel der höheren Flechten von Europa. *Mitt. Bot. Staatssammlg.* München 4, 301—571.
- RABINOWITCH, E. I., 1956: *Photosynthesis and Related Processes* II/2, 1211—2088. Interscience Publishers, Inc., New York.
- RIED, A., 1960a: Stoffwechsel und Verbreitungsgrenzen von Flechten. II. Wasser- und Assimilationshaushalt, Entquellungs- und Submersionsresistenz von Krustenflechten benachbarter Standorte. *Flora* 149, 345—385.
- —, 1960b: Thallusbau und Assimilationshaushalt von Laub- und Krustenflechten. *Biol. Zentralbl.* 79, 129—151.
- —, 1960c: Nachwirkungen der Entquellung auf den Gaswechsel von Krustenflechten. *Biol. Zentralbl.* 79, 657—678.
- ROMOSE, V., 1940: Ökologische Untersuchungen über *Homalothecium sericeum*, seine Wachstumsperioden und seine Stoffproduktion. *Dansk. Bot. Ark.* 10, 1—134.
- SAPPER, I., 1935: Versuche zur Hitzeresistenz der Pflanzen. *Planta* 23, 518—556.
- SCOTT, G. D., 1957: Lichen Terminology. *Nature* 179, 486—487.
- SCHMEIDL, H., 1965: Oberflächentemperaturen in Hochmooren. *Wetter und Leben* 17, 87—97.
- SEMICHATOVA, O. A., 1964: Intensität und Dynamik der Photosynthese junger Blätter von *Zea mays* nach unterschiedlich langer Dauer ihrer Behandlung mit hohen Temperaturen. (Russisch) In: *Cytological aspects of adaptation of plants to the environmental factors*, 55—59. Verlag Nauka, Moskau—Leningrad.
- —, V. S. SAAKOV und G. I. GORBACHEVA, 1962: Untersuchungen über die Nachwirkung der Temperatur auf Intensität und Dynamik der Photosynthese von *Polygonum sachalinense*. (Russisch) *Exp. Bot.* (Moskau—Leningrad), Ser IV, 15, 25 bis 42.
- STÄLFELT, M. G., 1939/40: Licht- und Temperaturhemmung in der Kohlensäureassimilation. *Planta* 30, 384—421.
- —, 1960a: Temperatur. In: *Handb. d. Pflanzenphysiol.* V/2, 100—117. Springer-Verlag, Berlin—Göttingen—Heidelberg.
- —, 1960b: Vorleben, Aktivierung, Inaktivierung, „Ermüdung“, Wundreiz. In: *Handb. d. Pflanzenphysiol.* V/2, 186—212. Springer-Verlag, Berlin—Göttingen—Heidelberg.

- STEINER, M., 1965: Wachstums- und Entwicklungsphysiologie der Flechten. In: Handb. d. Pflanzenphysiol. XV/1, 758—801. Springer-Verlag, Berlin—Heidelberg—New York.
- STOCKER, O., 1956: Wassermangel und Zellaktivität. In: Handb. d. Pflanzenphysiol. II, 639—654. Springer-Verlag, Berlin—Göttingen—Heidelberg.
- THOMAS, E. A., 1939: Über die Biologie von Flechtenbildnern. Beitr. z. Kryptogamenfl. d. Schweiz 9/1, 208 S.
- TRANQUILLINI, W., 1957: Standortsklima, Wasserbilanz und CO₂-Gaswechsel junger Zirben (*Pinus cembra* L.) an der alpinen Waldgrenze. Planta 49, 612—661.
- —, 1959: Die Stoffproduktion der Zirbe (*Pinus cembra* L.) an der Waldgrenze während eines Jahres. I. Standortsklima und CO₂-Assimilation. Planta 54, 107—129.
- URL, W., und E. FETZMANN, 1959: Wärmeresistenz und chemische Resistenz der Grünalge *Gloeococcus bavaricus* Skuja. Protoplasma 50, 471—482.