Hoppea, Denkschr. Regensb. Bot. Ges. **61**, Bresinsky-Festschrift (2000): 423-443

Die Lebensbedingungen von Bodenkrusten-Organismen: Tagesverlauf der Photosynthese einheimischer Erdflechten*)

von

Otto L. Lange, Würzburg

1. Einleitung

In ariden und semi-ariden Gebieten, in denen die höhere Vegetation nur spärlich ist oder sogar ganz fehlt, ist die offene Bodenoberfläche zwischen den Blütenpflanzen häufig nicht völlig nackt, sondern sie bildet den Lebensraum für eine Gesellschaft hochspezialisierter, kryptogamischer autotropher Organismen (siehe BELNAP & LANGE 2000). Cyanobakterien („Blaualgen"), Algen, Flechten, Lebermoose und Laubmoose bewachsen gemeinsam mit Mikropilzen und anderen Bakterien den Untergrund in einer oft geschlossenen Schicht. Filamente der Cyanobakterien, Rhizine und Rhizomorphe der Flechten, Rhizoide und Protonemata der Moose durchziehen die obersten Millimeter des Bodens, verkleben die einzelnen Partikel miteinander und bilden so eine „biogene Bodenkruste". Diese verfestigt den Boden und schützt ihn vor Erosion durch Wind oder Wasser. Zerstörung dieses Schutzes beispielsweise durch starke Beweidung, durch Betreten und Befahren kann zu landschaftsverändernden, womöglich katastrophalen Verwehungen oder Auswaschungen führen (BELNAP & GARDNER 1993). Außerdem tragen die Krustenorganismen durch Stickstoff-Fixierung und Kohlenstoff-Assimilation zur

---

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. Otto L. Lange, Julius-von-Sachs-Institut für Biowissenschaften der Universität Würzburg, Lehrstuhl für Botanik II, Julius-von-Sachs-Platz 3, D-97082 Würzburg.

* *Diese Arbeit ist Herrn Prof. Dr. Andreas Bresinsky mit herzlichen Wünschen zu seinem 65. Geburtstag gewidmet. Ihm gilt dabei mein Dank besonders dafür, daß er als Mykologe stets großes Interesse auch an den lichenisierten Pilzen, den Flechten, gezeigt hat, ihre Erforschung im einheimischen Bereich vielfältig unterstützte und die Flechtenkunde durch die von ihm initiierte „Gesellschaft für Mykologie und Lichenologie" nachhaltig gefördert hat.*

Nährstoffzufuhr für das gesamte Ökosystem bei. Erst in letzter Zeit hat man die weltweite Bedeutung dieser unscheinbaren Kryptogamengesellschaften für Erhalt und Stabilisierung fragiler arider Landschaften erkannt. Intensive Forschungsarbeit hat begonnen, die Bodenkrusten biogeographisch zu beschreiben, ihre Funktion zu untersuchen und das ökophysiologische Verhalten ihrer Glieder zu analysieren.

Diese Bodenkrusten-Gemeinschaften finden sich mit einer erstaunlichen Ähnlichkeit der beteiligten Taxa und Lebensformen in allen heißen und kalten Trokkengebieten der Erde, von der Arktis bis in die Wüsten, von den Steppen bis in die lückigen Formationen der mediterranen und der temperaten Vegetationszonen. Arten der Gattungen *Catapyrenium*, *Collema*, *Diploschistes*, *Fulgensia*, *Peltula*, *Psora*, *Squamarina* und *Toninia* sind Beispiele für wichtige, oft dominierende Flechten dieser biogenen Krusten; sie kennzeichnen in der Regel ein Endstadium der Entwicklung. Sie sind es auch, die das Erscheinungsbild der Bodenkrusten am deutlichsten prägen, die in unsere mitteleuropäische Vegetation eindringen.

Phytosoziologische Bearbeitungen der vollständigen Bodenkrusten-Gesellschaften gibt es für Mitteleuropa noch nicht. Die Untersuchungen beschränken sich bisher im wesentlichen auf den Anteil der Flechten (und Moose) in lückigen Trocken- und Halbtrockenrasen. Wegen der auffallenden Färbung der dominierenden Arten nannte REIMERS (1940) die wichtigste Gemeinschaft einheimischer Bodenkrusten-Flechten die „Bunte Erdflechten-Gesellschaft". Diese Erdflechten sitzen überwiegend mit krustigem, placoidem oder schuppigem Thallus dem Untergrund auf. Einige beteiligte strauchige und lobate Lebensformen sind z. B. durch Arten der Gattungen *Cladonia*, *Collema* und *Peltigera* vertreten. Im nordbayerischen Raum finden sich auf flachgründigen Muschelkalkböden vor allem zwei derartige Flechten-Assoziationen, das Fulgensietum fulgentis Gams 1938 und das Cladonietum convolutae Müller 1951 (siehe KLEMENT 1955), wie sie von RITSCHEL (1974) für Mainfranken beschrieben worden sind.

Wir interessieren uns für die Lebensbedingungen dieser Erdflechten und für die funktionellen Anpassungen ihrer unterschiedlichen Lebensformen an den extremen Bodenkrusten-Standorten. Hierzu analysieren wir ihre Stoffwechselreaktionen, insbesondere ihren CO_2-Gaswechsel, unter kontrollierten Bedingungen im Laboratorium und unter natürlichen Freilandverhältnissen. Es zeigt sich, daß dem Wasserhaushalt der Thalli bei allen dieser poikilohydren, wechselfeuchten Organismen eine dominierende Bedeutung für ihre photosynthetische Stoffproduktion zukommt. Dabei bestehen aber große Unterschiede im Verhalten der verschiedenen Lebensformen. Besonders deutlich tritt diese Differenzierung in Erscheinung, wenn verschiedene Flechtenarten unter identischen Standortsverhältnissen miteinander verglichen werden. Wir berichten über Reaktionstypen im Tagesverlauf der Photosynthese bei einer Reihe einheimischer terrestrischer Arten, deren CO_2-Gaswechsel unter quasi-natürlichen Bedingungen im Botanischen Garten Würzburg langfristig registriert wurde.

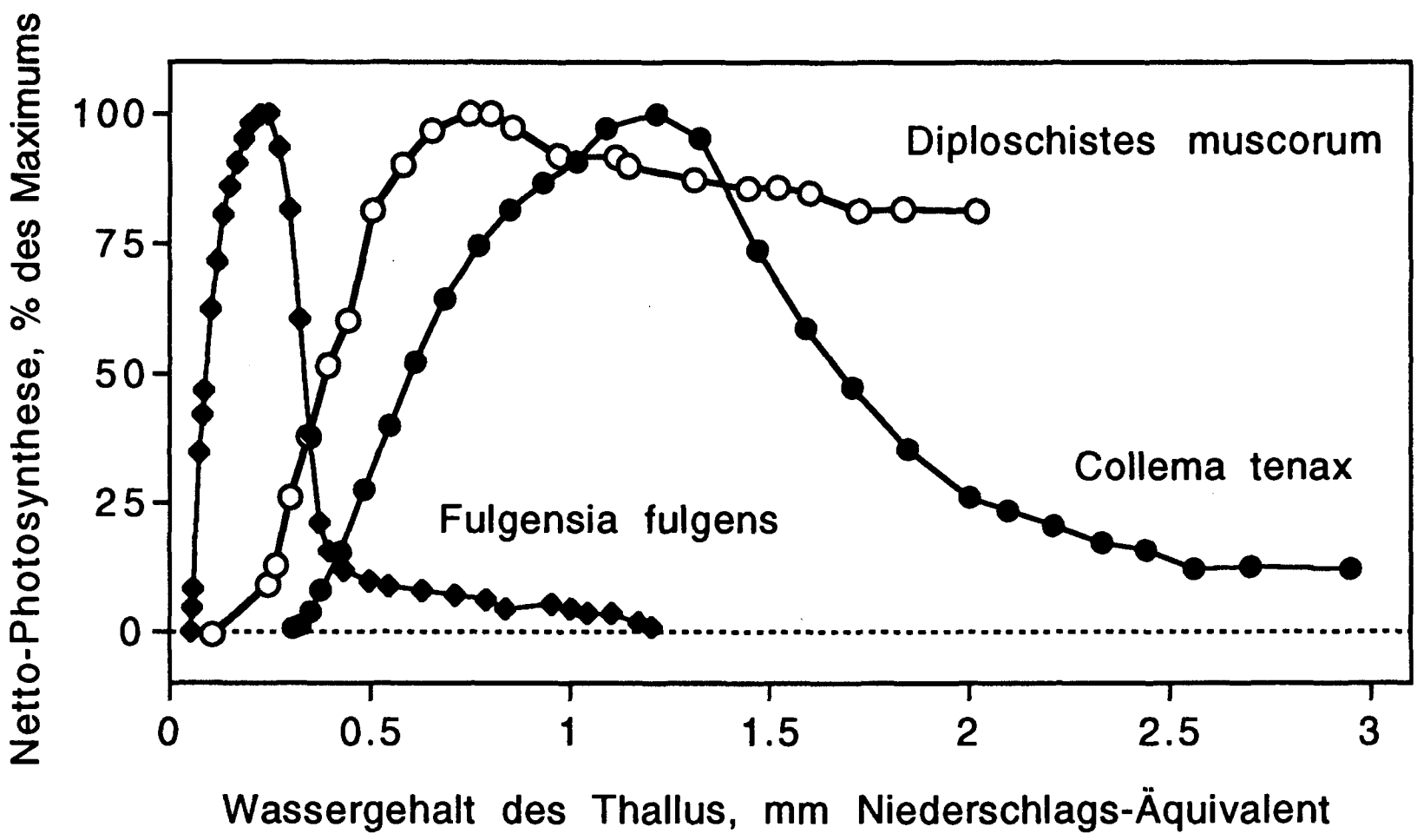

Abb. 1: Abhängigkeit der Nettophotosynthese vom Thallus-Wassergehalt unter kontrollierten Bedingungen für drei verschiedene Reaktionstypen.

2. Abhängigkeit der Photosyntheserate vom Thallus-Wassergehalt

Bei Trockenheit verlieren die Flechten so viel Wasser, daß die dehydratisierten Thalli keinen Stoffwechsel mehr aufweisen. Sie erfahren Befeuchtung und Reaktivierung durch Regen, Nebel und Tau oder allein durch die hohe Luftfeuchtigkeit ihrer Umgebung. Ihr Wasserhaushalt wird in Hinblick auf die Stoffproduktion durch einige Kenngrößen charakterisiert. Der Feuchtigkeits-Kompensationspunkt gibt den geringsten Wassergehalt an, der (unter sonst optimalen Bedingungen) noch positive Netto-Photosynthese erlaubt. Bei optimalem Wassergehalt sind höchste Photosynthese-Raten möglich. Die Wasserhaltekapazität ist die maximale Menge an Feuchtigkeit, die ein Flechtenlager aufzunehmen und zu halten vermag. Thallusstruktur und spezifische physiologische Eigenschaften der Photobionten führen zu Unterschieden in diesen Kenngrößen und damit zu ganz unterschiedlichen Reaktionsmustern hinsichtlich der Abhängigkeit der Photosynthese vom Wassergehalt bei verschiedenen Flechtentypen.

Abbildung 1 zeigt das als Ergebnis von Untersuchungen unter kontrollierten Bedingungen für drei charakteristische Bodenflechten. Der Wassergehalt der Thalli ist als „mm Niederschlagsäquivalent" angegeben (Liter aufgenommene Feuchtigkeit pro m^2 projizierte Thallusfläche; methodische Angaben über die Messungen bei LANGE et al. 1996). *Fulgensia fulgens* weist den niedrigsten Feuchte-Kompensationspunkt auf. Mit zunehmender Hydratation steigt die Netto-

Photosynthese steil an, um bei ca. 0,25 mm ein Optimum zu erreichen. Weitere Zunahme des Wassergehaltes, wie sie unter natürlichen Bedingungen bei Regenniederschlag die Regel ist, hat dann aber wieder ein starkes Absinken der CO_2-Fixierung zur Folge, die bei maximaler Wassersättigung des Thallus bis fast auf den Kompensationspunkt deprimiert wird. Nur innerhalb eines kleinen, optimalen Wassergehalts-Bereiches sind also hohe Photosynthese-Raten möglich, und nicht nur niedrige, sondern überraschenderweise auch hohe Wassergehalte führen zu starker Einschränkung des Kohlenstoffgewinns. Diese, bei vielen Flechten auftretende Hemmung des Gaswechsels durch supraoptimale Hydratation beruht auf der bei hohen Wassergehalten abnehmenden Leitfähigkeit des Thallus für CO_2. *Diploschistes muscorum* gehört zu den wenigen Arten, die diesen Nachteil – wahrscheinlich durch spezielle anatomische Ausbildung der Rinde (siehe LANGE et al. 1997a) – vermeiden können. Das dickere Lager dieser Art mit größerer Wasserhaltekapazität kann über einen weiten Bereich von Wassergehalten hinweg hohe Photosynthese-Raten aufrechterhalten. Gegenüber diesen beiden Phycolichenen („Grünalgenflechten") zeigt die Cyanolichene („Blaualgenflechte") *Collema tenax* mit ihrem gallertigen, homoiomeren Lager anderes Verhalten. Wie es charakteristisch für Cyanobakterien ist (LANGE et al. 1993), benötigt *Co. tenax* zum Erreichen positiver Netto-Photosynthese einen bedeutend höheren Wassergehalt von etwa 0,22 mm; diese Flechte kann also erst mit Kohlenstoffgewinn beginnen, wenn *F. fulgens* das Optimum ihrer photosynthetischen CO_2-Fixierung bereits überschritten hat. Maximale Raten werden bei *Co. tenax* durch einen Wassergehalt ermöglicht, der bei *F. fulgens* einem Höchstmaß an Übersättigungsdepression entspricht. Der Gallertflechte steht aber infolge ihrer hohen Speicherkapazität bedeutend mehr Wasser zur Aufrechterhaltung der Photosynthese zur Verfügung, die jedoch im supraoptimalen Bereich auch bei ihr stark deprimiert ist.

Diese artspezifischen Unterschiede im Verhalten der verschiedenen Flechten bestimmen ihre photosynthetische Produktion unter natürlichen Bedingungen, wie es im Tageslauf ihres CO_2-Gaswechsels zum Ausdruck kommt. Das Verhalten kann zusätzlich durch die besonderen Feuchtigkeitsbedingungen des Untergrundes und durch artspezifisch unterschiedliche Raten des Wasserverlustes modifiziert werden.

3. Der CO_2-Gaswechsel einheimischer Erdflechten unter Freilandbedingungen

3.1 Meßmethodische Voraussetzungen

Für Gaswechselmessungen ist es auch unter Freilandbedingungen notwendig, das Untersuchungsobjekt in eine transparente Küvette einzuschließen, so daß seine CO_2-Aufnahme bzw. -Abgabe analysiert werden kann. Ein Dauereinschluß würde die Flechten aber von ihrer Wasserzufuhr durch Tau und Regen abschneiden, sie

würden keine natürlichen Reaktionen mehr zeigen können. Wir verwenden daher „Klapp-Küvetten", bei denen sich über der Flechtenprobe automatisch jede halbe Stunde ein Plexiglas-Deckel nur für die kurze Dauer von ca. 3 Minuten zur eigentlichen Gaswechselmessung schließt. In der Zwischenzeit liegt die Flechte (ca. 18 cm^2 Thallusfläche) offen den natürlichen Witterungsbedingungen ausgesetzt. Dieser Rhythmus ist ein Kompromiß zwischen dem Bedürfnis, eine genügend dichte zeitliche Folge von Meßpunkten zu erreichen und der Notwendigkeit, die Flechte möglichst wenig durch den Meßvorgang zu beeinträchtigen. Parallel zum CO_2-Gaswechsel werden alle wichtigen kleinklimatischen Parameter registriert. Die Meßeinrichtung wurde derart in den Boden eingesenkt, daß die exponierte Flechtenprobe sich im Niveau der Bodenoberfläche befand. Sie war umgeben von flechtenbewachsenen Muschelkalkscherben, zwischen die Bodenkrustenflechten eingebracht wurden, so daß dadurch der Meßbereich den natürlichen Bedingungen ähnelte. Der Standort befand sich im Botanischen Garten der Universität Würzburg unter Klimaverhältnissen, die – wie in der näheren und weiteren Umgebung – unter entsprechenden Bedingungen natürliche Kalk-Magerrasen mit eingeschlossenen Erdflechtengesellschaften ermöglichen. Tatsächlich werden im Garten in der Abteilung „Mainfränkischer Trockenrasen" auch eingebrachte Erdflechten aus dem Fulgensietum fulgentis in ihrer natürlichen Artenkombination jahrelang erfolgreich gehalten (BUSCHBOM 1987). Die Messungen fanden also unter quasinatürlichen Freilandverhältnissen statt. Der CO_2-Gaswechsel der Flechten wurde auf Thallus-Trockengewicht, projizierte Thallusfläche und auf Gesamtchlorophyll bezogen. Versuchstechnische Einzelheiten sind bei LANGE et al. (1997b) beschrieben.

Für die Zeit von März 1995 bis August 1997 liegen ca. 700 24stündige Tagesgangsmessungen an den epigäischen Flechten *Cladonia convoluta* (Lam.) P. Cout., *Diploschistes muscorum* (Scop.) R. Sant., *Fulgensia fulgens* (Swarz) Elenk., *Squamarina lentigera* (Web.) Poelt und an der Gallertflechte *Collema cristatum* (L.) Weber ex. Wigg. vor, die im gleichen Standortsbereich in der Regel auf großen und kleinen Kalksteinen wächst, aber selten, und zwar gemeinsam mit *Collema tenax* (Sw.) Ach., em. Degel. auch auf Boden vorkommt. Das für die Untersuchungen verwendete Flechtenmaterial entstammt einem Trespen-Halbtrockenrasen (Ammerfeld bei Aschfeld, 25 km nordwestlich von Würzburg). Im mehrwöchentlichen Wechsel wurden die verschiedenen Arten hintereinander und teilweise parallel zueinander untersucht. Die Auswertung dieses Materials ergibt ein repräsentatives und detailliertes Bild über ihr Photosyntheseverhalten und ihre Stoffproduktion.

3.2 Tagesverläufe der Netto-Photosynthese

Die poikilohydren Flechten sind an ihrem xerothermen Standort einem ständigen und oft kurzzeitigen Wechsel zwischen Befeuchtung und Austrocknung ausge-

setzt, was einem Wechsel von Aktivierung und Inaktivierung ihres Stoffwechsels entspricht. Die Thalli waren an etwa 18 % der Tage des Jahres (gemittelt über alle Meßtage während des Untersuchungszeitraums) durchgehend, d. h. von 0 bis 24 h, trocken. Diese Tage häuften sich im Sommerhalbjahr (Abb. 2); es gab aber mit Ausnahme des Novembers selbst im Winter für die Flechten immer wieder Trokkentage. An allen anderen Tagen des Jahres wurden die Flechten zumindest kurzfristig hydratisiert. Befeuchtung geschah an 39 % der Tage durch Regen während der Lichtphase. An 10 % der Tage wurden die Flechten durch Regen ausschließlich während der Nacht befeuchtet, wobei dann die Thalli in der Regel am darauffolgenden Morgen noch aktiv waren. In den Wintermonaten waren die Flechten zeitweilig von Schnee bedeckt und dabei oft im hydratisierten Zustand gefroren. An 22 % aller Tage fiel Tau bzw. Reif, oder die frühmorgendliche Luftfeuchtigkeit alleine war so hoch, daß dadurch Stoffwechsel ermöglicht wurde. Mit Ausnahme der Monate Januar und November trat diese Art der Aktivierung während des ganzen Jahres auf, die größte Tauhäufigkeit gab es im Oktober, wo Tau oder Reif an fast der Hälfte aller Tage die einzige Wasserquelle für die Flechten darstellte.

3.2.1 Regenbefeuchtung während der Lichtphase

Man weiß, daß der Photosyntheseapparat der Flechten nach dem Austrocknen im Zeitraum von Minuten reaktiviert werden kann (LANGE et al. 1989). Auf jede Befeuchtung durch Regenniederschlag während der Lichtperiode reagieren die zunächst ausgetrockneten Thalli mit unmittelbar einsetzender Photosynthese; manchmal ist eine kurze Phase von CO_2-Abgabe vorgeschaltet, ehe die Netto-Photosynthese apparent wird. Vor allem im Sommerhalbjahr kommt es dann aber oft bald wieder zur Austrocknung, so daß die Perioden aktiven Stoffwechsels dann nur kurz sind. Bei bedecktem Himmel und gemäßigter Sonneneinstrahlung kann Regen zu allen Jahreszeiten aber auch zu so nachhaltiger Hydratation der Flechtenthalli führen, daß während des gesamten Tageslaufes Stoffwechselaktivität möglich ist. Bei *D. muscorum,* dessen Gaswechsel nicht durch Übersättigung limitiert wird, hängt die Rate des photosynthetischen Kohlenstoffgewinns dann ganz von der jeweiligen Lichtintensität (gemessen als Flußdichte der photosynthetisch aktiven Photonen, PPFD) ab. Abbildung 3 zeigt das Verhalten an einem feuchten und wechselnd bewölkten Tag im Mai, an dem die Korrelation zwischen Netto-Photosynthese und PPFD deutlich ist. Niedrige Lichtintensitäten, die um 13 h und um 16:30 h unter den Lichtkompensationspunkt absinken, können selbst tagsüber zu respiratorischem CO_2-Ausstoß führen. In Abb. 4 sind alle einzelnen Meßpunkte des CO_2-Austauschs dieses Tages gegen die Lichtintensität aufgetragen, und es zeigt sich eine Sättigungskurve, wie sie bei Lichtlimitation und fehlender Übersättigungsdepression zu erwarten ist.

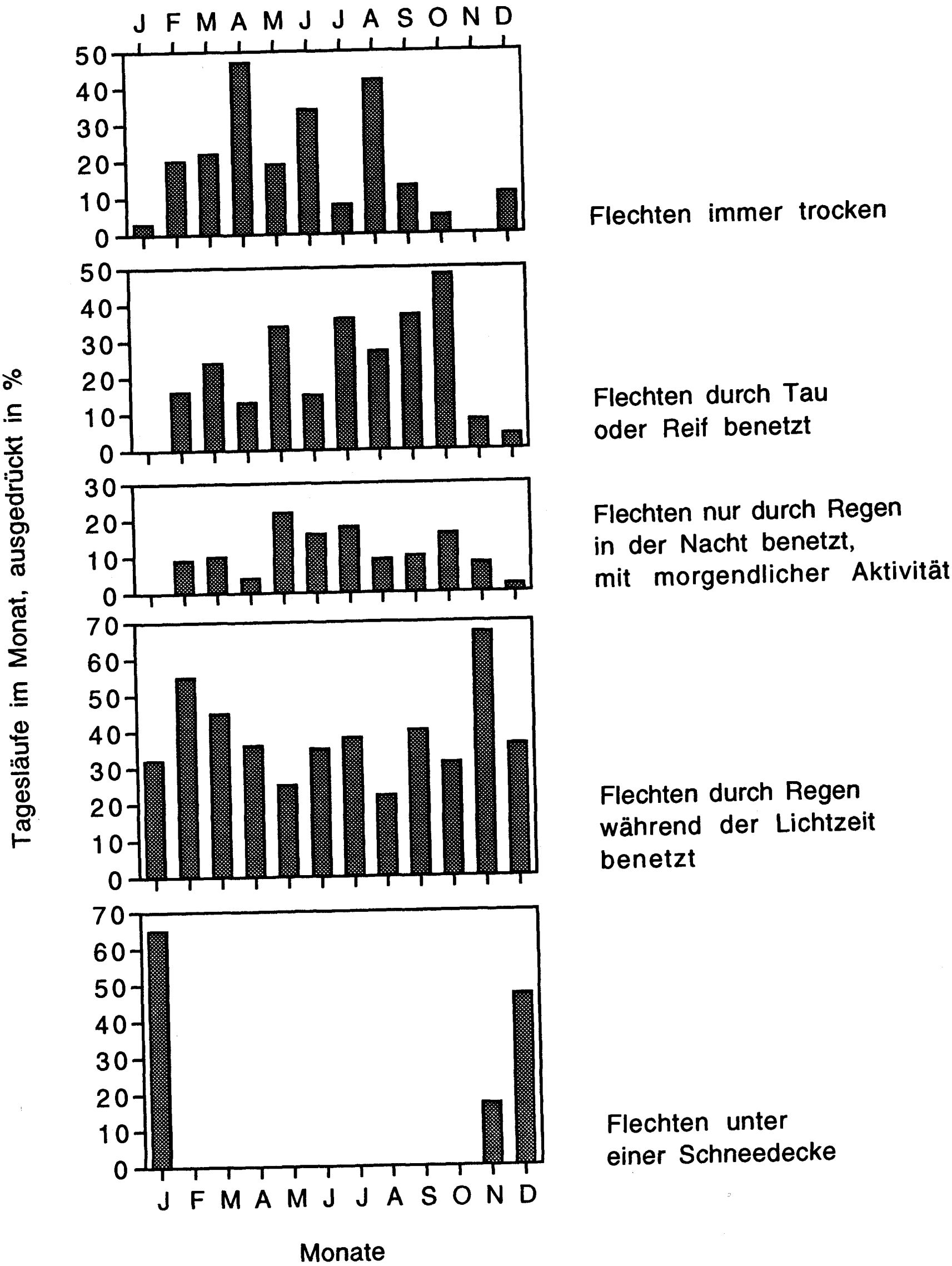

Abb. 2: Witterungstypen hinsichtlich der Hydratationsbedingungen der Bodenflechten an ihrem quasi-natürlichen Standort im Botanischen Garten Würzburg (ca. 700 vollständig und 55 teilweise erfaßte Tagesläufe, verteilt über die Zeit von März 1995 bis August 1997). Angegeben ist die Anzahl der Tageslauftypen (jeweils 0 bis 24 h) in Prozent aller Tage des Monats.

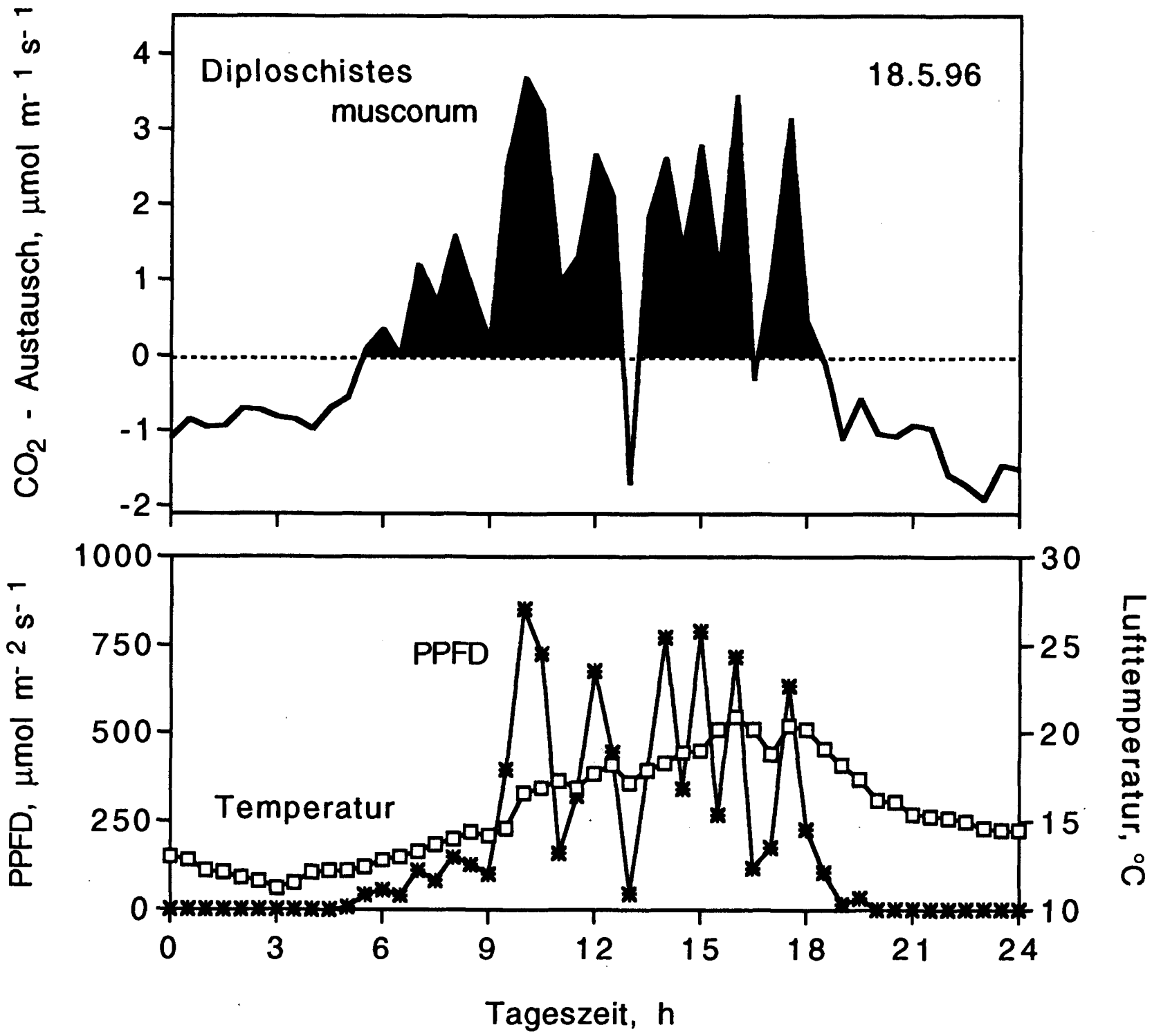

Abb. 3: Regenbefeuchtung während des Tages im Sommerhalbjahr. Tagesverläufe (oben:) des CO_2-Gaswechsels (bezogen auf projizierte Thallusfläche; Zeitperioden des Kohlenstoffgewinns schwarz) von *Diploschistes muscorum* am 19.5.1996 und (unten:) der Lichtintensität (als Flußdichte der photosynthetisch aktiven Photonen, PPFD) und der Lufttemperatur in Bodennähe; Botanischer Garten Würzburg. Man beachte die unterschiedlichen Ordinaten-Maßstäbe in den folgenden Abbildungen 5 bis 11.

Hohe Photosyntheseraten sind bei allen der Versuchsflechten auch im Winter möglich, ihr Photosyntheseapparat ist außerordentlich gut an tiefe Temperaturen angepaßt. Am 8.2.97 (Abb. 5) herrscht in der Nacht Frost, der den Thallus (berührungslose Temperaturregistrierung mit IR-Thermometer) von *D. muscorum* auf fast -5 °C abkühlen und gefrieren läßt. Am Morgen ist die voll hydratisierte Flechte zunächst von kleinen Eiskristallen bedeckt, die gegen 8:30 h schmelzen, und sofort setzt photosynthetische CO_2-Aufnahme ein. Obwohl die Thallustemperatur der Flechte während des ganzen Tages (auch bei geschlossener Küvette) 10 °C niemals überschreitet, wird eine maximale Rate der Netto-Photosynthese von 3,6 µmol m^{-2} s^{-1} erreicht, was den sommerlich Werten entspricht (vgl. Abb. 3).

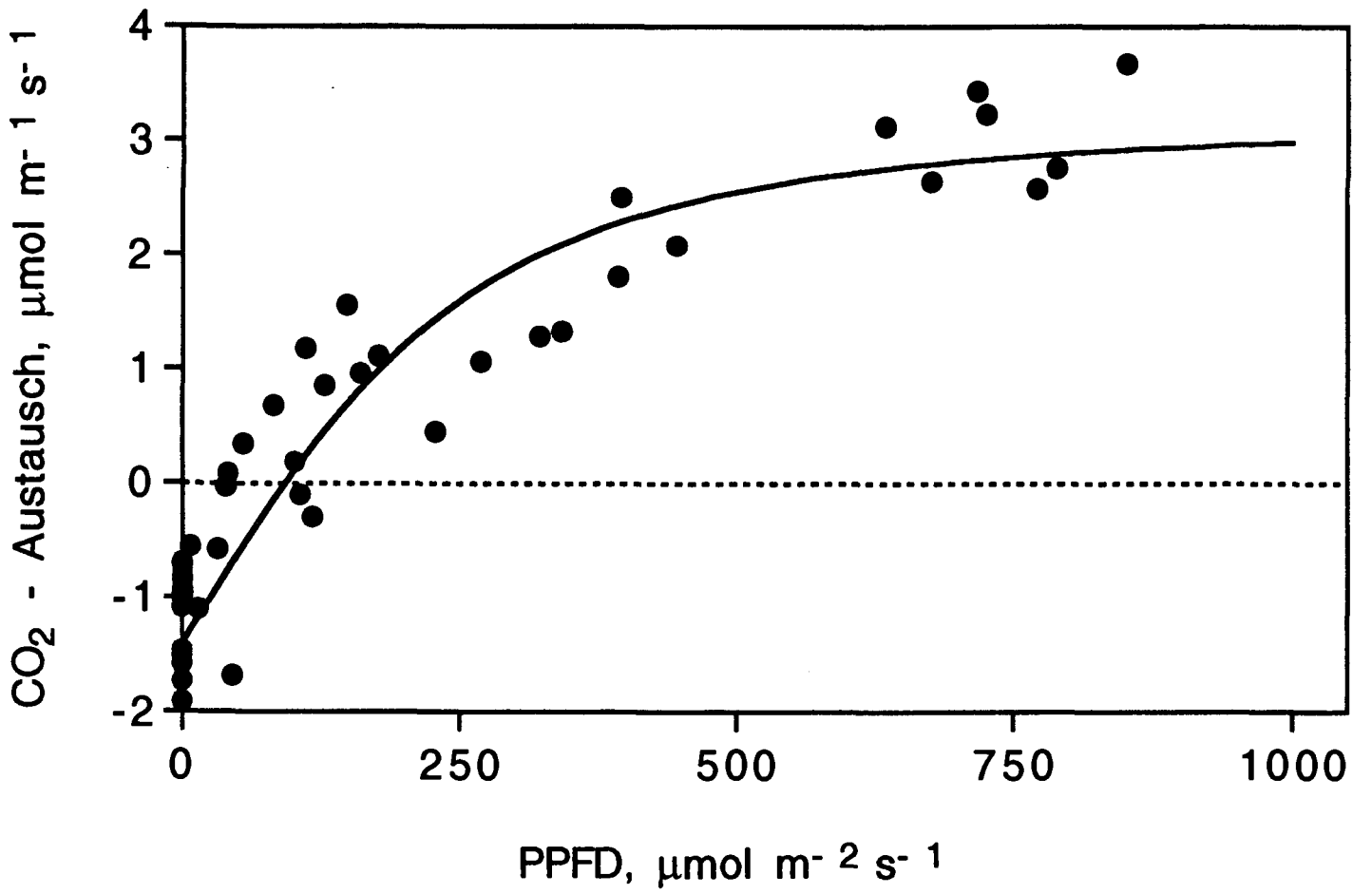

Abb. 4: Abhängigkeit des CO_2-Gaswechsels von *Diploschistes muscorum* von der Lichtintensität (PPFD) am 19.5.1996; siehe Abb. 3.

Die Kohlenstoffbilanz der Flechten ist im Winter häufig besonders günstig, weil der nächtliche respiratorische Kohlenstoffverlust wegen der niedrigen Temperaturen nur gering bleibt. Allerdings wird der Stoffgewinn durch die niedrigen winterlichen Lichtintensitäten begrenzt.

Die Arten mit Übersättigungsdepression ihres Gaswechsels sind gegenüber *D. muscorum* bei starker Regen-Befeuchtung erheblich benachteiligt. Am 24.1.97 sind die Flechten durch Regen völlig eingequollen, Bewölkung und Nebel verhindern ihr Trocknen bei Temperaturen, die nur wenig über dem Gefrierpunkt liegen (Abb. 6). Unter diesen Bedingungen ist *D. muscorum* zu ausgiebiger photosynthetischer Produktion in der Lage, während bei *F. fulgens* die hohen Diffusionswiderstände des Thallus nur viel geringere Raten ermöglichen, so daß ihre Kohlenstoffbilanz weitaus ungünstiger bleibt.

3.2.2 Regenbefeuchtung während der Nacht

Nächtliche Hydratation führt in der Regel zu lang andauernder Atmungstätigkeit der Bodenflechten. Die Austrocknung findet meist erst im Verlaufe des darauffolgenden Vormittags statt, und es kann dann zu ergiebiger Stoffproduktion kommen, wenn günstiger Wasserzustand mit hoher Lichtintensität kombiniert ist. Dieses Reaktionsmuster ist während des Sommerhalbjahrs häufig. Die Länge der photosynthetisch aktiven Periode wird dabei wesentlich von der Wasserhaltekapazität der Thalli bestimmt, so daß sich unter identischen Bedingungen ganz unterschiedliche Tagesverläufe des CO_2-Gaswechsels ergeben können. Nach einer regen-

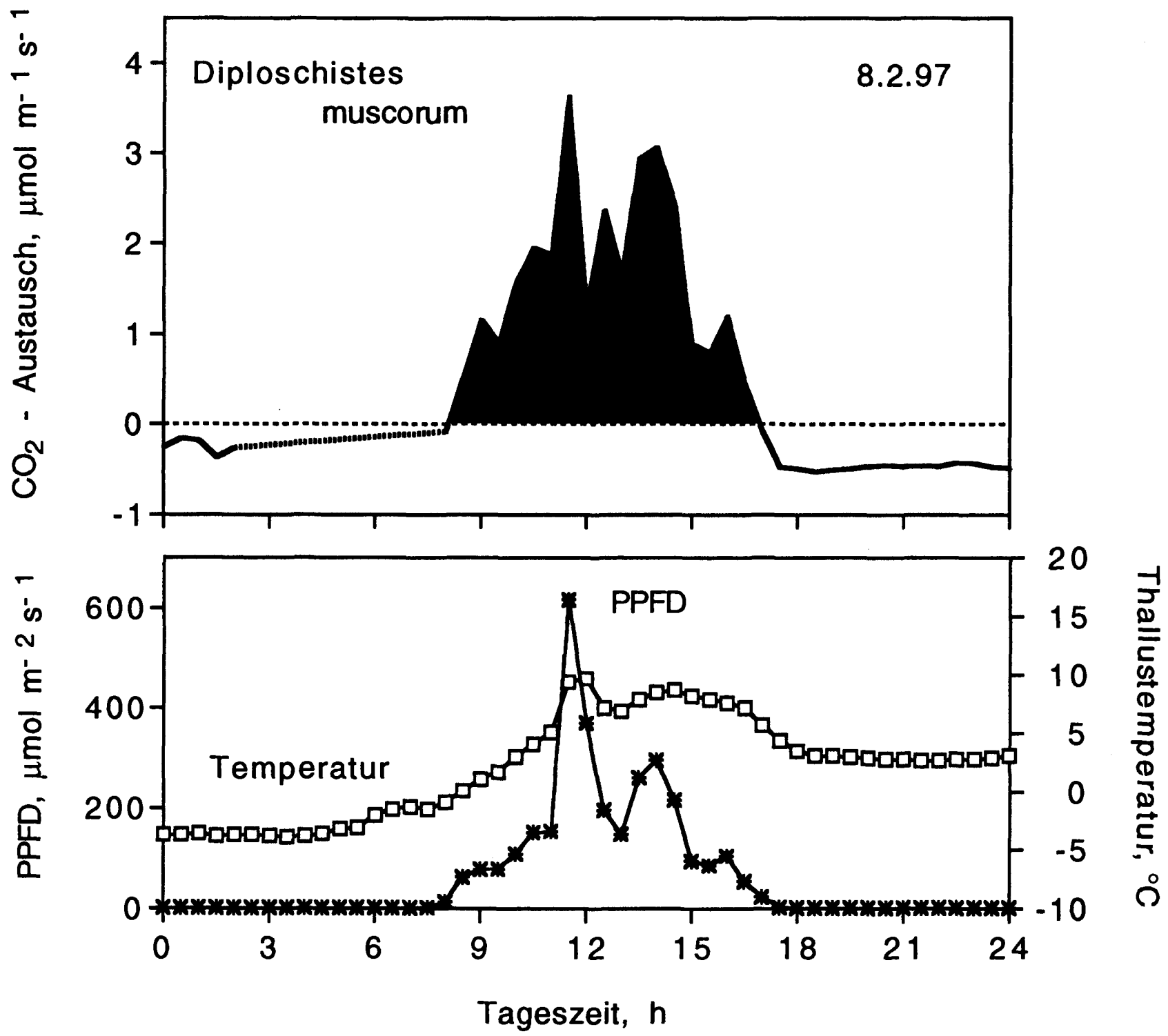

Abb. 5: Hydratisierter Thallus im Winter. Wie Abb. 3, jedoch für den 8.2.1997; keine Messungen im punktierten Abschnitt der Gaswechselkurve.

reichen Nacht am 19.6.97 (Abb. 7) ist der Himmel meist wolkenfrei, und die beiden optimal eingequollenen Flechten *Cl. convoluta* und *Co. cristatum* haben bereits um 4:30 h ihren Kompensationspunkt überschritten. Die heteromere *Cladonia* erreicht das Maximum ihrer Netto-Photosynthese bereits um 6:30 h. Sie verliert sehr schnell ihr Thalluswasser und ist bereits zwischen 8 und 8:30 Uhr ausgetrocknet und inaktiviert. Die Photosyntheserate der gelatinösen, homöomeren *Collema* mit hohem Wassergehalt steigt dagegen noch bis 9:30 h an. Erst dann setzt die Trocknung ein, die gegen 13:00 h zum Erliegen des Gaswechsels führt. Der Vorteil des höheren Wassergehaltes für die Stoffbilanz der Gallertflechte unter diesen Bedingungen ist offensichtlich.

Bei *F. fulgens* können sich Nachteile der Übersättigungsdepression nach nächtlicher Befeuchtung besonders deutlich bemerkbar machen. Die Nacht des 22.6.96 (Abb. 8) führt durch starken Niederschlag zur maximalen Einquellung.

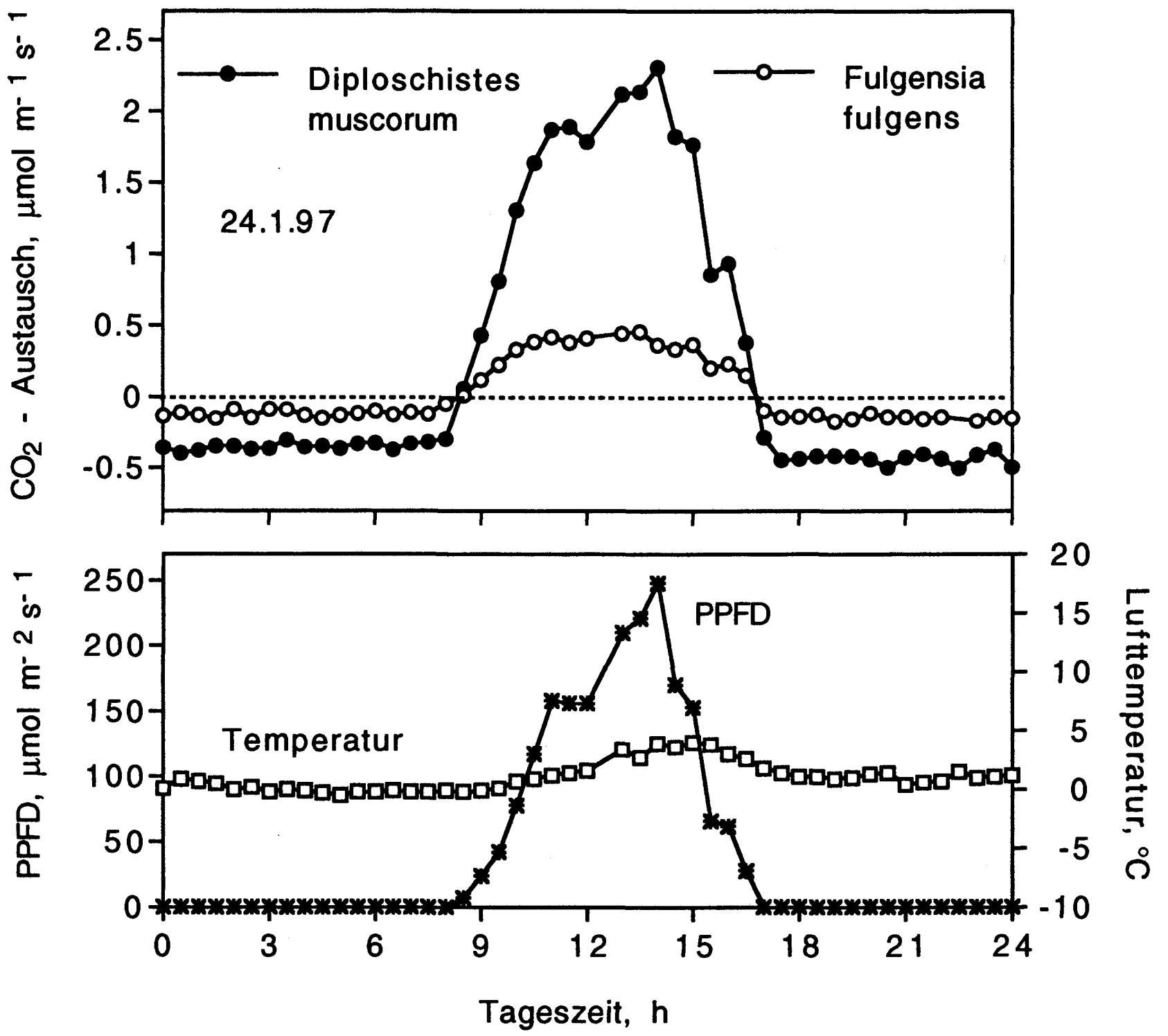

Abb. 6: Regenbefeuchtung mit Übersättigungsdepression von *Fulgensia fulgens*. Wie Abb. 3, jedoch für *Diploschistes muscorum* und *Fulgensia* am 24.1.1997.

Am Morgen endet der Regen, die Lichtintensität steigt an und erreicht bei leichtem Hochnebel um 14:00 h kurzfristig über 800 µmol m^{-2} s^{-1} PPFD. Während dieser ganzen Zeit verharrt die Netto-Photosynthese – weitgehend unabhängig von der Belichtung – auf einem niedrigen Niveau. Bei hohem Wassergehalt ist die photosynthetische CO_2-Fixierung infolge der hohen Diffusionswiderstände lichtgesättigt (vgl. im Gegensatz dazu Abb. 3 & 4). Der Flechtenthallus verliert jedoch ständig etwas Feuchtigkeit, und um 14:30 h erreicht er für nur ganz kurze Zeit seinen optimalen Wassergehalt, was zu einem steilen Photosynthese-Gipfel führt. Anschließend erfolgt völlige Austrocknung und Inaktivierung, die durch einen erneuten Regenguß am Spätnachmittag wieder beendet wird.

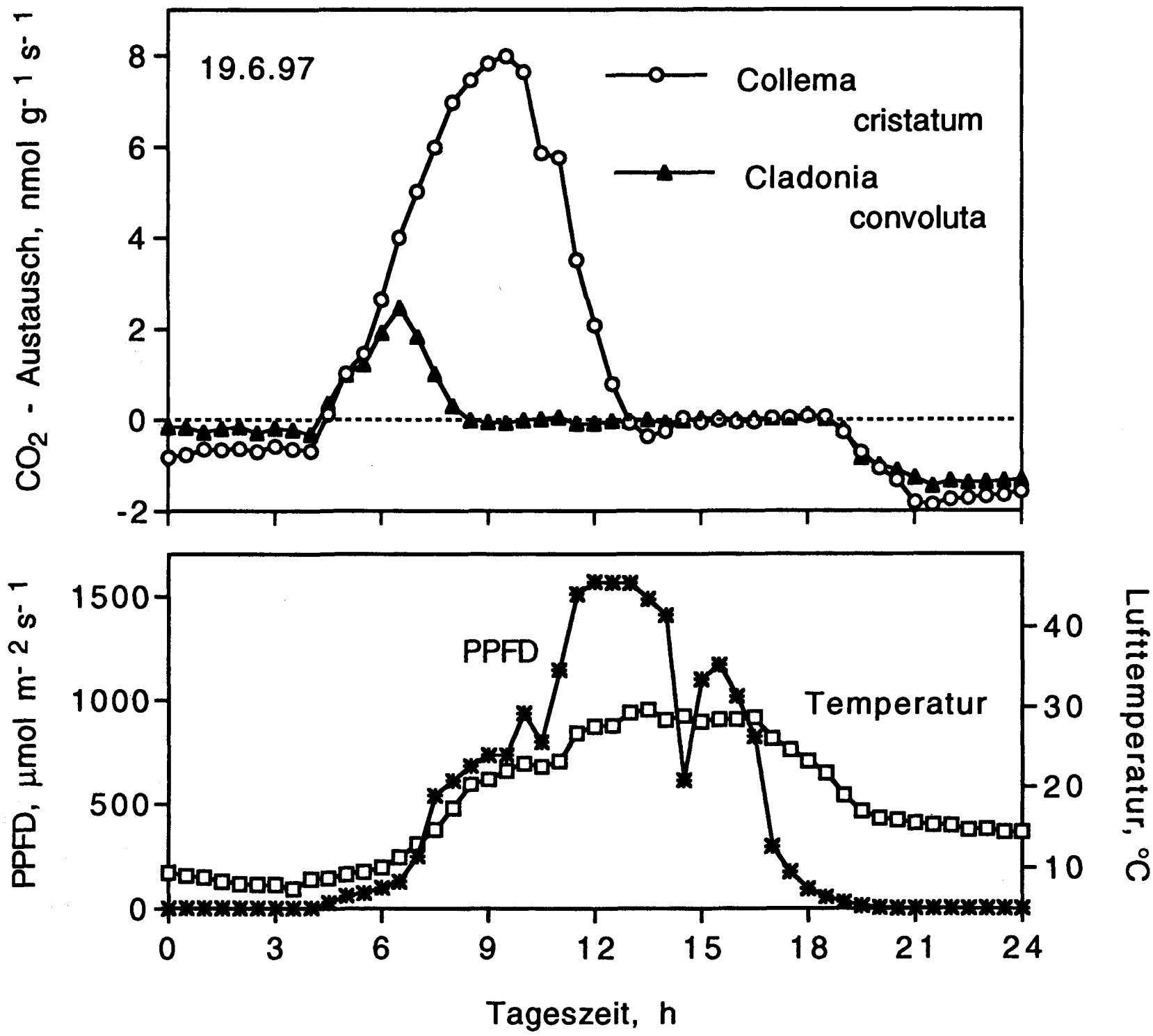

Abb. 7: Regenbefeuchtung in der Nacht mit Aktivität am darauffolgenden Tag. Wie Abb. 3, jedoch für *Collema cristatum* und *Cladonia convoluta* am 19.6.1997; CO_2-Austausch auf Thallus-Trockengewicht bezogen.

3.2.3 Befeuchtung durch Tau und Reif

Tauniederschlag spielt für den Wasserhaushalt der Erdflechten auch im gemäßigten Klima eine große Rolle; an mehr als einem Fünftel aller Tage des Jahres werden sie hierdurch aktiviert. Für alle der untersuchten Phycolichenen reicht die Hydratation selbst durch leichte Taukondensation aus, um zumindest für kurze Zeit die CO_2-Assimilation zu ermöglichen. Der Thallus-Wassergehalt ist dabei so gering, daß er optimalen Gasaustausch ohne Übersättigungsdepression erlaubt. Sobald die aufgehende Sonne auf die taufeuchten Thalli trifft (12.3.97, Abb. 9), steigt die Photosynthese von *Cl. convoluta* zu einem Gipfel an. Seine Höhe und die Zeitdauer der photosynthetischen Aktivität ergeben sich aus dem Wechselspiel zwischen der einerseits fördernden Wirkung ansteigender Lichtintensitäten für die

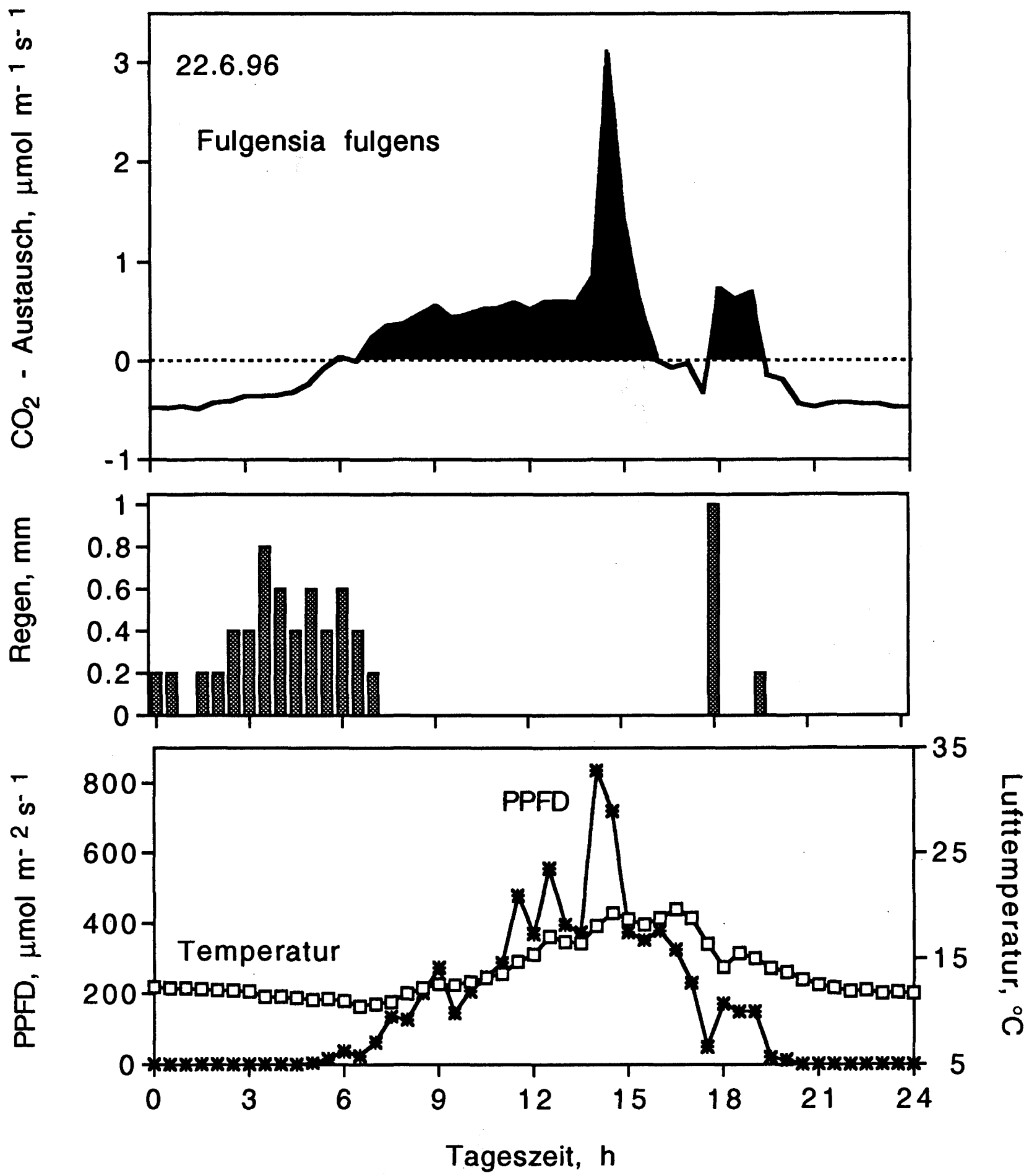

Abb. 8: Regenbefeuchtung in der Nacht mit Aktivität am darauffolgenden Tag. Wie Abb. 3, jedoch für *Fulgensia fulgens* am 22.6.1996. Mitte: Regenniederschlag (in mm pro 30 min).

Photosynthese und andererseits ihrer hemmenden Wirkung durch Wasserverlust der Flechte beim Anstieg von Temperatur und Wasserdefizit der Luft. In der Regel sind die Thalli nach 1 bis 3 Stunden wieder völlig ausgetrocknet und inaktiviert. Nebel mit günstigen Lichtintensitäten in Kombination mit hoher Luftfeuchtigkeit wirkt sich positiv auf die Länge der aktiven Phase für die Flechten aus.

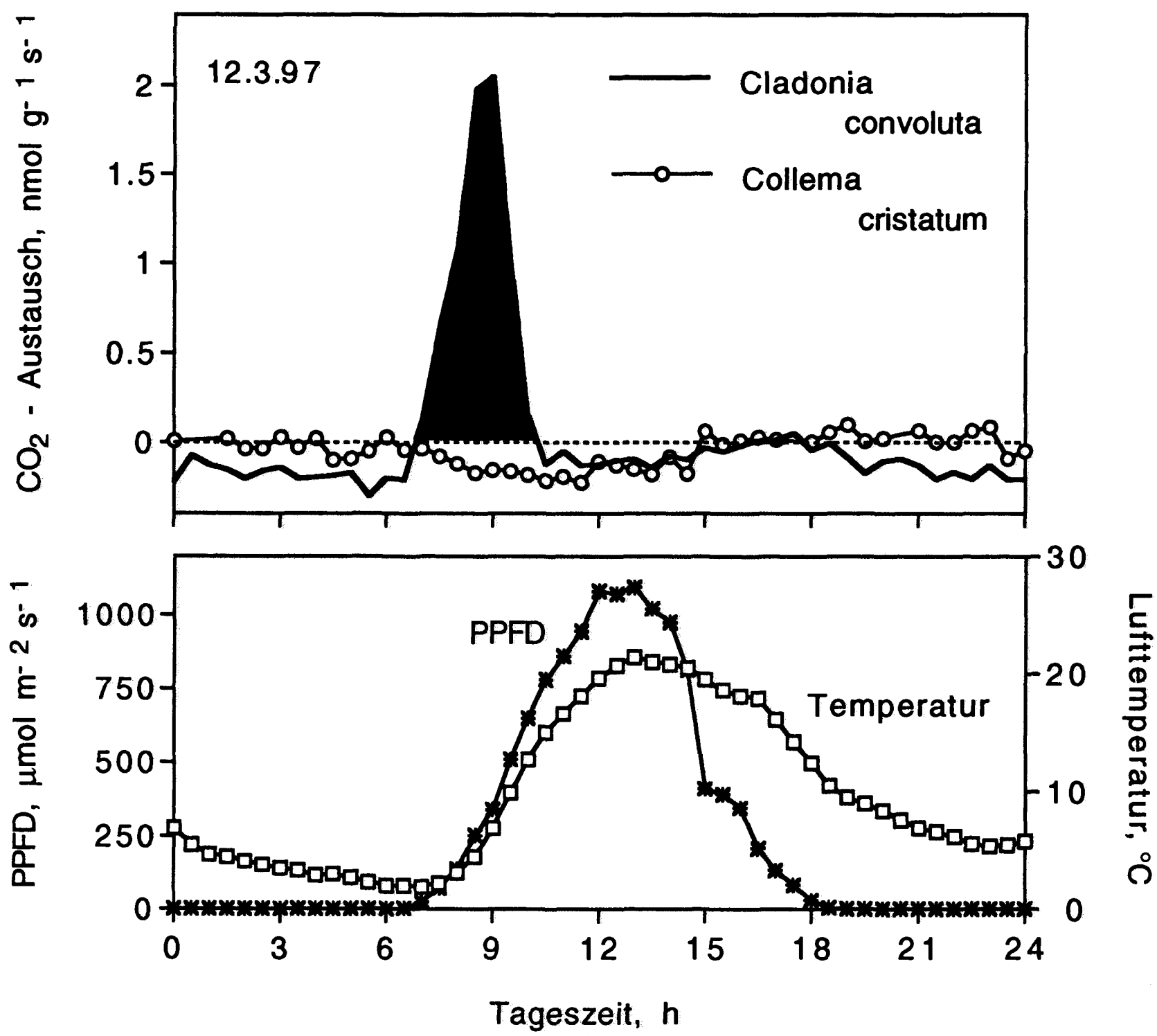

Abb. 9: Taubefeuchtung. Wie Abb. 3, jedoch für *Cladonia convoluta* und *Collema cristatum* am 12.3.1997; CO_2-Austausch auf Thallus-Trockengewicht bezogen.

Besonders während der Sommermonate treten längere Zeitperioden auf, in denen Taufall die einzige Wasserquelle für die Flechten darstellt. Abbildung 10 gibt dafür ein Beispiel, wie die Photosynthesetätigkeit von *D. muscorum* Tag für Tag nur auf die kurze Zeit der morgendlichen Taubefeuchtung beschränkt ist. Die Tagesbilanz ist hierbei besonders günstig, weil sich der Kohlenstoffverlust durch Dunkelatmung auf wenige frühmorgendliche Stunden mit geringen Raten beschränkt (siehe Pfeile, Abb. 10). Die Taukondensation reicht nur dazu aus, die oberen Thallusschichten einschließlich der Algen zu durchfeuchten, während der untere Bereich des Lagers trockener bleibt und daher nur wenig zur Atmung beiträgt. Das wird in Abb. 10 offensichtlich, wenn man die niedrige frühmorgendliche CO_2-Abgabe mit der Atmungsrate vergleicht, die die Flechte am Abend des 12.7. nach gründlicher Regenbefeuchtung aufweist.

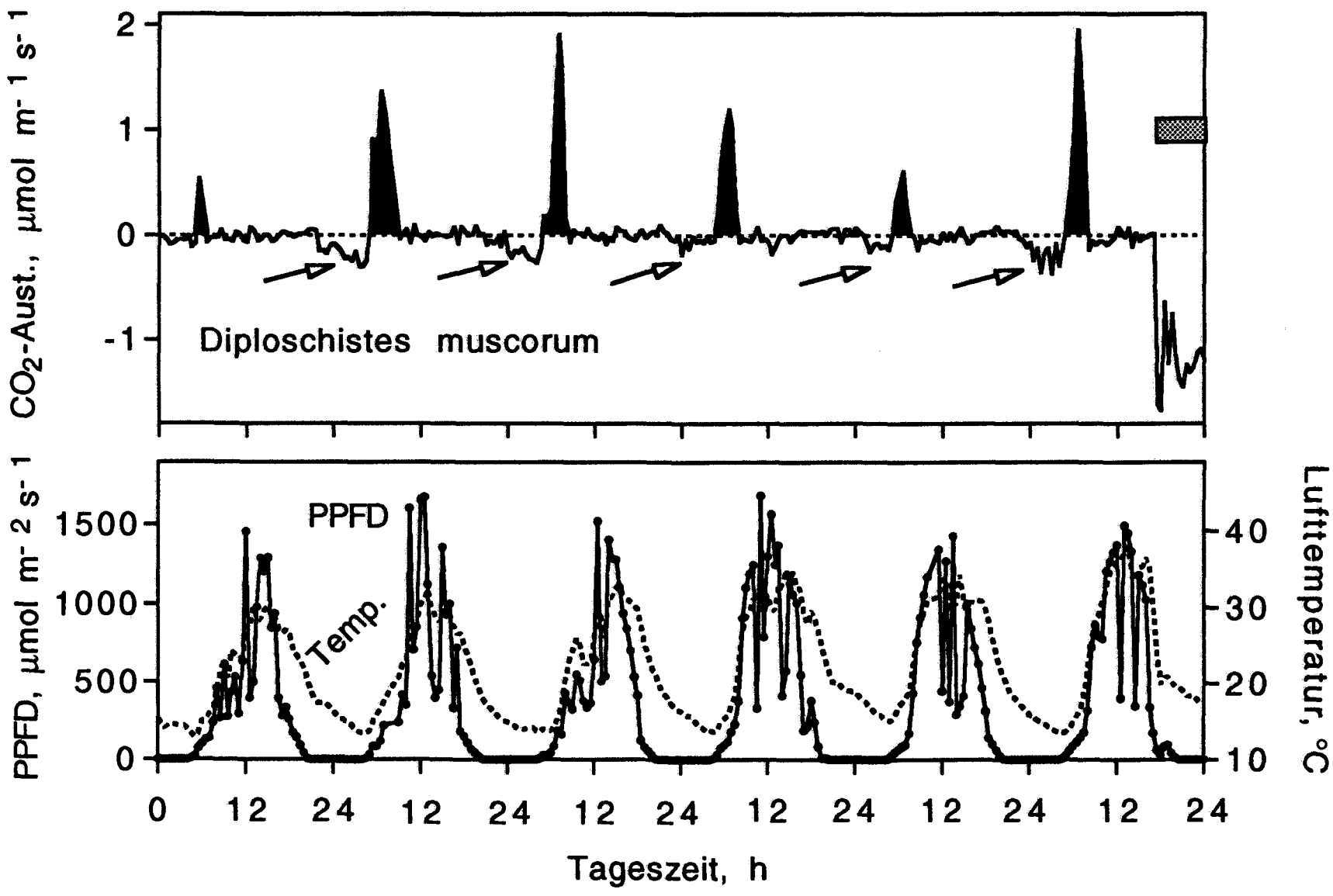

Abb. 10: Taubefeuchtung. Wie Abb. 3, jedoch für *Diploschistes muscorum* und für den Zeitraum 7. bis 12. 7. 1997. Die Pfeile deuten auf die Zeit der Atmungsaktivierung; Balken: Regenniederschlag.

In Übereinstimmung mit ihrem Verhalten unter kontrollierten Bedingungen (siehe Abb. 1) ist *F. fulgens* die Art, die am schnellsten und am intensivsten auf geringste Taumengen reagiert. Häufig kommt es bei ihr zu kurzen Phasen frühmorgendlicher Photosynthese auch dann, wenn keine Taukondensation erkennbar ist. Wenngleich eine Entscheidung darüber nicht eindeutig zu treffen ist, so ist es doch wahrscheinlich, daß in solchen Fällen allein die Hydratation im Gleichgewicht mit der nahezu wassergesättigten Luft zur Aktivierung der Photosynthese führt, eine Fähigkeit, die für viele Phycolichenen bekannt ist (LANGE et al. 1986). Besonders bei *F. fulgens* tritt im Winterhalbjahr auch häufig morgendliche CO_2-Aufnahme nach Reifbildung auf. Am 5.12.96 (Abb. 11) herrscht in der Nacht Frost bis -4 °C, und der trockene Thallus der Flechte ist bei Sonnenaufgang von einer Reifschicht bedeckt. Bereits um 8:30 h ist eindeutig Netto-Photosynthese zu einer Zeit erkennbar, zu der die Temperatur der Luft in Bodennähe -3,6 °C, die der Thallusoberfläche bei geöffneter Küvette -3,9 °C und während der Gaswechselmessung -3,0 °C beträgt. Das Maximum der CO_2-Aufnahme findet um 10:30 h statt, nachdem der Reif getaut ist. Am frühen Nachmittag ist die Flechte dann wieder völlig trocken.

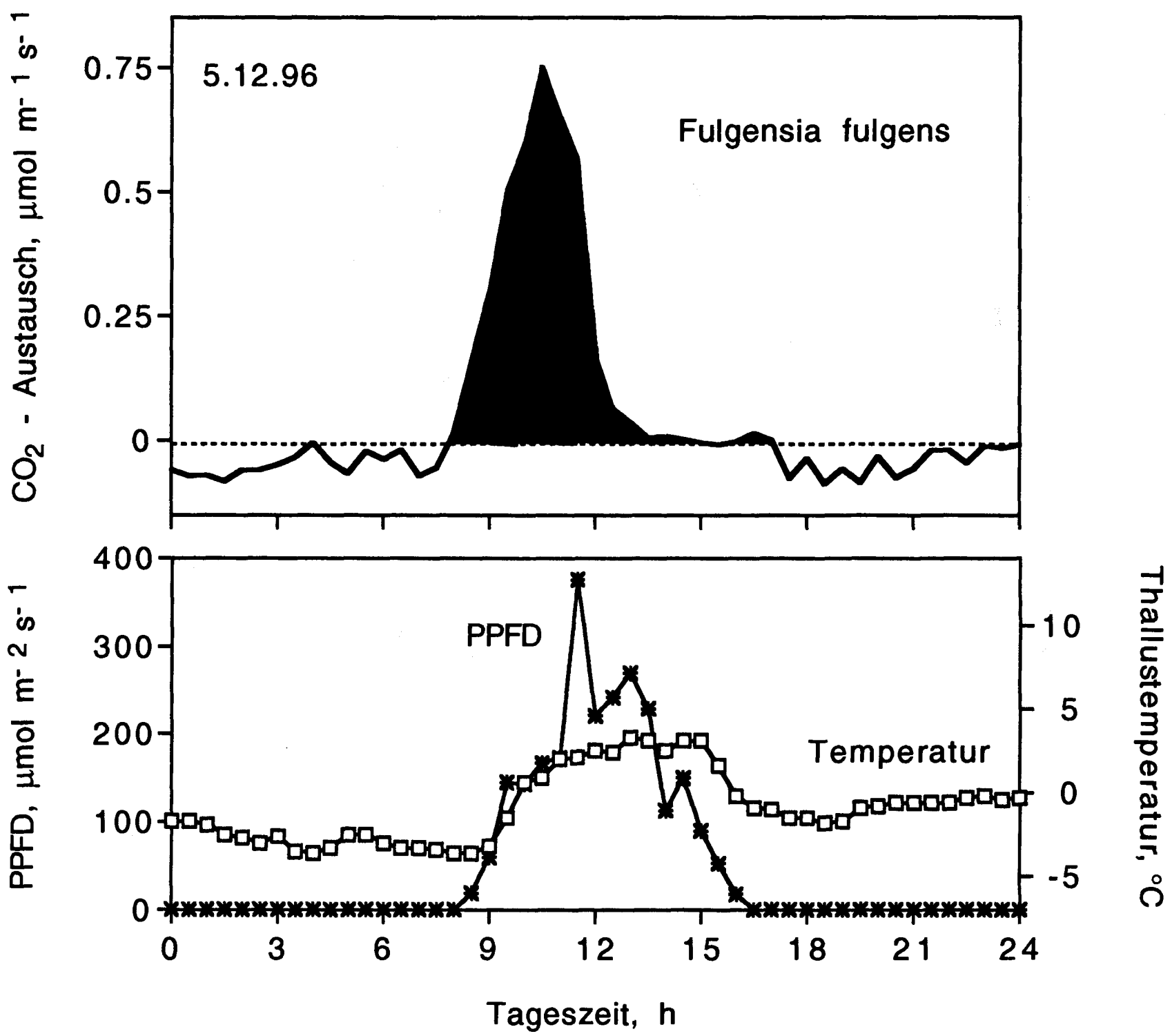

Abb. 11: Reifniederschlag. Wie Abb. 3, jedoch für *Fulgensia fulgens* am 5.12.1996.

Im Gegensatz zu den untersuchten Phycolichenen ist *Co. cristatum* nicht oder nur ganz ausnahmsweise dazu in der Lage, Taukondensation zu Stoffgewinn zu nutzen. Wie für alle Cyanolichenen charakteristisch, liegt der Feuchtigkeits-Kompensationspunkt bei *Collema* so hoch (siehe Abb. 1), daß er normalerweise durch Tau nicht überschritten werden kann. Ein Beispiel dafür bietet Abb. 9. Während die Phycolichene nach dem Taufall hohe NP-Raten aufweist, kommt es unter gleichen Bedingungen bei der Gallertflechte nur zu geringer Atmungstätigkeit.

3.2.4 Verhalten bei Frost und bei Schneebedeckung

Wenn die Flechtenthalli im Winter nur durch wenig Schnee bedeckt sind, läßt sich häufig – auch bei geringfügigem Frost – sowohl Dunkelatmung als auch CO_2-Fixierung mit niedrigen Raten feststellen. Bei starkem Frost kommt der meßbare Stoffwechsel zum Erliegen, wobei dann keine Aussage über den Hydratationsgrad

der Flechten gemacht werden konnte. Aus technischen Gründen waren Gaswechselmessungen unter einer geschlossenen Schneedecke nicht möglich.

4. Diskussion

Im Mittel über alle untersuchten Arten sind die Bodenflechten im Verlaufe eines Jahres für 49 % der Gesamtzeit ausgetrocknet und verharren in metabolischer Inaktivität. Diesen poikilohydren Organismen steht also an ihrem einheimischen Standort nur etwas die Hälfte der Zeit (51 %) für Stoffwechseltätigkeit zur Verfügung, wobei dann der Anteil der Stoffwechselaktivität bei Dunkelheit bedeutend größer ist (31 % der Gesamtzeit) als die Lichtphase mit photosynthetischer Aktivität (20 %). Ihre Existenz ist offensichtlich bedingt durch die Fähigkeit einer effektiven Nutzung dieser begrenzten Zeitabschnitte mit einer günstigen Kombination von Hydratation und Belichtung.

Die absoluten Maxima der Netto-Photosynthese, die von den Bodenflechten unter natürlichen Bedingungen erreicht werden können, liegen erstaunlich hoch. Sie betragen für *Diploschistes muscorum* 5,1, für *Squamarina lentigera* 4,2 und für *Fulgensia fulgens* 3,5 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1}. Das ist zwar weniger als das mittlere maximale, auf Fläche bezogene Maximum von 20-40 µmol m^{-2} s^{-1}, wie es für Blätter von C3-Kulturpflanzen angegeben wird. Die Bodenflechten erreichen aber immerhin die flächenbezogenen Höchstwerte der Nadeln von immergrünen Koniferen in Höhe von 4 - 8 (12) µmol m^{-2} s^{-1} (Angaben nach LARCHER 1995). Das stimmt mit dem hohen Chlorophyllgehalt der Flechten überein. Er beträgt beispielsweise für *D. muscorum* 981 - 416, im Mittel 526 mg m^{-2} (Chl. a+b) und liegt damit in einem Bereich, wie er als typisch für Blätter von C3-Pflanzen gilt (LAWLOR 1990).

Im Gegensatz zu den immergrünen Phanerogamen der gemäßigten Zone, bei denen die Photosynthesefähigkeit während der Winterphase sehr stark reduziert ist (LARCHER 1995), können die Bodenflechten auch die kalte Jahreszeit zu effektivem Kohlenstoffgewinn ausnutzen. Wenn auch mit einer gewissen saisonalen Akklimatisation zu rechnen ist (HAHN et al. 1989), weisen die untersuchten Bodenflechten auch im Winter hohe Photosyntheseraten auf, die dann hauptsächlich durch niedrige Lichtintensität und weniger durch tiefe Temperaturen limitiert werden. Selbst im unmittelbaren Anschluß an Frostperioden ist ohne wesentliche Regenerationphase Stoffgewinn bei diesen Flechten möglich. Aus Untersuchungen unter kontrollierten Bedingungen ist bekannt, daß auch einheimische Flechten noch bei Temperaturen unter dem Gefrierpunkt mit positiver Bilanz CO_2 assimilieren können (LANGE 1965). Das bestätigt sich für die untersuchten Bodenflechten unter Freilandbedingungen. So kann man damit rechnen, daß die untersuchten Arten auch die Zeiten unter Schnee zumindest zu geringem Stoffgewinn ausnutzen

können (siehe KAPPEN 1993), obwohl dazu keine unmittelbaren Messungen möglich waren.

Es ist charakteristisch für die poikilohydren Flechten, daß sie hohe Photosyntheseraten in der Regel nur kurzfristig aufrechterhalten können. Maximalraten treten bei den Bodenflechten vor allem am Tag nach nächtlicher Regenbefeuchtung im Sommer auf, wenn während der Austrocknung oft nur für eine Übergangsphase von wenigen Minuten optimaler Wassergehalt mit hoher Lichtintensität kombiniert ist, ehe die Photosynthese anschließend durch Dehydratation begrenzt wird (siehe Abb. 8). Aber nicht nur Trockenheit, sondern auch Übersättigung mit Wasser führt bei vielen Flechten zur Depression ihrer Photosynthese. Im Gegensatz zu den Blättern höherer Pflanzen, bei denen unbenetzbare Stomata und ein Interzellularsystem die Diffusion von CO_2 im Luftraum von der Atmosphäre bis nahe an die Orte der Carboxylierung erlauben, werden die lufterfüllten Porensysteme vor allem in der Rinde der Flechten bei starker Einquellung durch Wasser blockiert (GREEN et al. 1994). Das behindert den Nachschub an CO_2 zu den Photobionten. Wir wissen noch nicht den Grund dafür, warum einige Arten, z. B. aus der Gattung *Diploschistes* in der Lage sind, diese Übersättigungsdepression zu vermeiden (siehe LANGE et al. 1997a). Andererseits können bereits geringste Mengen an Feuchtigkeit von den Grünalgen enthaltenden Bodenflechten zur Aktivierung der Photosynthese genutzt werden. In Experimenten unter kontrollierten Bedingungen ließ sich nachweisen, daß der Feuchte-Kompensationspunkt von *D. muscorum* und *F. fulgens* bereits bei Wassergehalten überschritten wird, der im Minimum bei 0,04 bzw. 0,06 mm Niederschlagsäquivalent liegt (LANGE et al. 1995). Geringste Taumengen oder sogar hohe Luftfeuchtigkeit alleine (siehe LANGE & KILIAN 1985) ermöglichen bereits ihre aktive Photosynthesetätigkeit.

Im einzelnen bestehen erhebliche Unterschiede im Verhalten der einzelnen Flechten, und die untersuchten Arten repräsentieren verschiedene Reaktionstypen im Tagesverlauf ihres CO_2-Gaswechsels. Während beispielsweise *F. fulgens*, *Co. cristatum* und *S. lentigera* auch bei ausreichender Belichtung durch ihre starke Übersättigungsdepression daran gehindert werden, stärkere Regenbefeuchtung zu hohen Photosyntheseraten optimal zu nutzen, assimiliert *D. muscorum* auch bei maximaler Befeuchtung ohne Limitation. Auch bei *Cl. convoluta* ist die Depression gering. Die Phycolichenen unterscheiden sich von der Cyanolichene *Collema* darin, daß diese zur Reaktivierung ihres Photosyntheseapparates nach Austrocknung einen bedeutend höheren Wassergehalt, und zwar tropfbares Wasser, benötigt (LANGE et al. 1993). Dieser Nachteil, daß sie deshalb Taufall nicht zur Stoffproduktion nutzen kann, wird jedoch dadurch ausgeglichen, daß ihre Aktivitätsperioden nach Regenbefeuchtung infolge ihrer hohen Wasserhaltekapazität bedeutend länger als die der heteromeren Phycolichenen sind.

Unter den gemäßigten Bedingungen des temperaten Klimas kompensieren sich offensichtlich die Vor- und Nachteile im hydratationsabhängigen Photosynthese-

potential der einzelnen Arten weitgehend, so daß sie am gleichen einheimischen Standort koexistieren können. Unter extremeren Bedingungen setzt dann aber deutlich eine Differenzierung ein, und die spezifischen Eigenschaften können existenzbestimmend werden. Das gilt beispielsweise für die küstennahe Nebelzone der Namib-Wüste. Sie ist durch eine reiche Bodenflechten-Vegetation charakterisiert, die so gut wie ausschließlich auf Befeuchtung durch Tau und Nebel angewiesen ist, weil Regenniederschläge vernachlässigbar gering sind. Hierdurch werden Phycolichenen gefördert, die mit ihrem niedrigen Feuchtigkeits-Kompensationspunkt die morgendliche, kurzfristige und geringe Wasserzufuhr unverzüglich zur Produktion ausnutzen können (LANGE et al. 1994). Ihre Aktivitätsmuster stimmen mit denen der einheimischen Grünalgenflechten während der Sommermonate überein. Tatsächlich fehlen an den Nebel-Standorten der Namib die Cyanolichenen in der Artenkombination der Flechtengesellschaften ganz oder sie treten in der Vegetation der biogenen Krusten zumindest völlig zurück. Es ist offensichtlich, daß ihr hoher Feuchte-Kompensationspunkt und ihr Bedarf an tropfbarem Wasser ihre photosynthetische Stoffproduktion an diesen Standorten zu ungünstig gestalten würde. Hohe Wasserspeicherkapazität würde ihnen bei fehlendem Regen keinen Vorteil für die Existenz bieten. Ähnlich liegen die Verhältnisse für die terrestrische Flechtenvegetation in den tau- und nebelreichen Bereichen der Negev-Wüste, wo *Squamarina-*, *Diploschistes-* und *Fulgensia-*Arten dominieren. – Im Gegensatz dazu werden die biogenen Bodenkrusten beispielsweise auf dem Colorado-Plateau in Süd-Utah (USA) von Cyanolichenen, vor allem von *Collema tenax* dominiert, und die Grünalgenflechten treten stark zurück (BELNAP 1993). Hier sind Tau und Nebel sehr seltene Witterungsereignisse, und erratische Regengüsse sind die wesentliche Wasserquelle für die Flechten. Unter diesen Umständen erweist sich ein hoch liegender Feuchtigkeits-Kompensationspunkt nicht als Nachteil für die Produktivität, und die Gallertflechten profitieren von ihrer Fähigkeit, mit dem gespeicherten Wasser die Zeitperioden aktiver Photosynthesefähigkeit zu verlängern (LANGE et al. 1998).

Die vorgelegte Analyse der unterschiedlichen Reaktionstypen unter den Bodenflechten im Freiland soll einerseits der Charakterisierung ihrer Existenzbedingungen am einheimischen Xerothermen-Standort dienen. Andererseits bietet der Vergleich ihres spezifischen Verhaltens unter gemäßigten Klimabedingungen den Schlüssel zum Verständnis ihrer großräumigen Verbreitung in den Kryptogamen-Gesellschaften, die weltweit die biogenen Bodenkrusten aufbauen.

5. Danksagung

Die Untersuchungen wurden von der Deutschen Forschungsgemeinschaft im Rahmen des Sonderforschungsbereichs 251 der Universität Würzburg gefördert. Ich danke Herr H. Walz (Effeltrich) für die technische Kooperation bei der Konstruktion der Meßeinrichtungen und für die vielfältige Unterstützung durch seine

Firma. Mein besonderer Dank gilt den Herren Dr. U. Buschbom, H. Lorenz und F. Mayer für ihr Interesse und ihre Hilfe bei der Durchführung der Freilandarbeiten im Würzburger Botanischen Garten. Herrn H. Reichenberger sei für die verläßliche Betreuung der Langzeit-Messungen gedankt, bei denen wir auch durch Frau Dr. J. Leisner unterstützt wurden. Herrn G. Radermacher und Frau W. Samfaß bin ich für die Hilfe bei der Auswertung des Datenmaterials verbunden.

6. Literaturverzeichnis

BELNAP, J. – 1993 – Recovery rates of cryptogamic soil crusts: inoculant use and assessment methods. – Great Basin Naturalist **53**: 89-95.

BELNAP, J. & J. S. GARDNER – 1993 – Soil microstructure of the Colorado Plateau: the role of the cyanobacterium *Microcoleus vaginatus*. – Great Basin Naturalist **53**: 40-47.

BELNAP, J. & O. L. LANGE (eds.) – 2000 – Biological soil crusts: structure, function and management. Ecological Studies, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg New York (in Vorbereitung).

BUSCHBOM, U. – 1987 – Mainfränkischer Trockenrasen. – Schriftenr. Botan. Garten Würzburg **9**, 36 S.

GREEN, T. G. A., O. L. LANGE & I. R. COWAN – 1994 – Ecophysiology of lichen photosynthesis, the role of water status and thallus diffusion resistances. – Crypt. Bot. **4**: 166-178.

HAHN, S., M. SPEER, A. MEYER & O. L LANGE – 1989 – Photosynthetische Primärproduktion von epigäischen Flechten im „Mainfränkischen Trockenrasen". I. Tagesläufe von Mikroklima, Wassergehalt und CO_2-Gaswechsel zu den verschiedenen Jahreszeiten. – Flora **182**: 313-339.

KAPPEN, L. – 1993 – Plant activity under snow and ice, with particular reference to lichens. – Arctic, J. Arctic Inst. North America **46**: 297-302.

KLEMENT, O. – 1955 – Prodromus der mitteleuropäischen Flechtengesellschaften. – Feddes Repert., Beih. **135**: 5-194.

LANGE, O. L. – 1965 – Der CO_2-Gaswechsel von Flechten bei tiefen Temperaturen. – Planta **64**: 1-19.

LANGE O. L., J. BELNAP & H. REICHENBERGER – 1998 – Photosynthesis of the cyanobacterial soil crust lichen *Collema tenax* from arid lands in southern Utah, USA: role of water content on light and temperature response of CO_2 exchange. – Funct. Ecol. **12**: 195-202.

LANGE, O. L., W. BILGER, S. RIMKE & U. SCHREIBER – 1989 – Chlorophyll fluorescence of lichens containing green and blue-green algae during hydration by water vapor uptake and by addition of liquid water. – Botan. Acta **102**: 306-313.

LANGE O. L., B. BÜDEL, A. MEYER & E. KILIAN – 1993 – Further evidence that activation of net photosynthesis by dry cyanobacterial lichens requires liquid water. – Lichenologist **25**: 175-189.

LANGE, O. L., T. G. A. GREEN, H. REICHENBERGER & 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. – Bot. Acta **109**: 43-50.

LANGE O. L., T. G. A. GREEN, H. REICHENBERGER & P. PROKSCH – 1997a – Do secondary substances in the thallus of a lichen promote CO_2 diffusion and prevent depression of net photosynthesis at high water content? – Oecologia **112**: 1-3.

LANGE, O. L., E. KILIAN – 1985 – Reaktivierung der Photosynthese trockener Flechten durch Wasserdampfaufnahme aus dem Luftraum: Artspezifisch unterschiedliches Verhalten. – Flora **176**: 7-23.

LANGE O. L., E. KILIAN & H. ZIEGLER – 1986 – Water vapor uptake and photosynthesis of lichens: performance differences in species with green and blue-green algae as phycobionts. – Oecologia **71**: 104-110.

LANGE O. L., A. MEYER, H. ZELLNER & U. HEBER – 1994 – Photosynthesis and water relations of lichen soil crusts: field measurements in the coastal fog zone of the Namib Desert. – Funct. Ecol. **8**: 253-264.

LANGE O. L., H. REICHENBERGER & A. MEYER – 1995 – High thallus water content and photosynthetic CO_2 exchange of lichens. Laboratory experiments with soil crust species from local xerothermic steppe formations in Franconia, Germany. In: DANIELS, F., M. SCHULZ & J. PEINE (eds.), Flechten Follmann: contributions to lichenology in honour of Gerhard Follmann. Geobot. Phytotaxonom. Study Group, 139-153. Universität Köln.

LANGE O. L., H. REICHENBERGER & H. WALZ – 1997b – Continuous monitoring of CO_2 exchange of lichens in the field: short-term enclosure with an automatically operating cuvette. – Lichenologist **29**: 259-274.

LARCHER, W. – 1995 – Physiological plant ecology, 5. Aufl. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg New York, 394 S.

LAWLOR, D. W. – 1990 – Photosynthese. Thieme-Verlag, Stuttgart New York, 377 S.

REIMERS, H. – 1940 – Bemerkenswerte Moos- und Flechtengesellschaften auf Zechstein-Gips am Südrande des Kyffhäuser und des Harzes. – Hedwigia **79**: 81-174.

RITSCHEL, G. – 1974 – Beitrag zur Kenntnis der Verbreitung xero- und basiphiler Erdflechten in Mainfranken. – Abh. Naturwiss. Ver. Würzburg **15**: 7-32.