

## Mikroklima, Wassergehalt und Photosynthese von Flechten in der küstennahen Nebelzone der Namib-Wüste: Messungen während der herbstlichen Witterungsperiode

OTTO L. LANGE, ANGELIKA MEYER, ISOLDE ULLMANN und HANS ZELLNER

Lehrstuhl für Botanik II der Universität Würzburg, Bundesrepublik Deutschland

### Microclimate Conditions, Water Content and Photosynthesis of Lichens in the Coastal Fog Zone of the Namib Desert: Measurements in the Fall

#### Summary

The coastal fog zone of the Namib Desert (Namibia, Southwest Africa) where there are hardly any higher plants, is known for its rich lichen vegetation. The functional mechanisms that allow existence of these lichens under the special conditions of the "fog desert" are investigated. The study is part of our general efforts to analyse the ecological basis of the photosynthetic production of lichen-dominated habitats in order to explain physiological factors underlying the success of the lichens.

During the fall, in April 1988, microclimate, water relations, and photosynthesis of 10 characteristic species were studied in their natural environment in one of the lichen fields north of Swakopmund. Time courses of CO<sub>2</sub> exchange and water content were used to estimate the daily primary production and provide information about light dependence of CO<sub>2</sub>-assimilation of well-hydrated thalli, and about their light (LKP) and moisture compensation point (FKP).

Fog is the most important source of water for these lichens. However, dew condensation without fog also results in high degrees of hydration. Maximal water contents of more than 150% of dry weight of the thalli are reached. Soon after sunrise, the hydrated lichens show a steep increase in the rate of net photosynthesis which initially is determined by the increase of photosynthetically active radiation. Subsequently, the lichens lose water, and metabolic activity is then limited by their hydration. Typically, photosynthesis of the drying lichens ceases 2 to 4 hours after sunrise and the water content of the thalli drops below 10%. In addition to hydration through liquid water, water vapor uptake in air of high humidity alone can reactivate the photosynthetic apparatus of the lichens. This may result in a second, smaller peak in CO<sub>2</sub> uptake at late afternoon. This general diurnal pattern of photosynthetic activity is modified according to the actual weather conditions. There occurred one day during the measuring period where no CO<sub>2</sub> was gained.

The characteristics of a species, especially its growth form, determine maximal rate of photosynthesis and the ability of the lichen to make use of the available moisture. The multibranched fruticose species (e.g., *Teloschistes capensis*, *Alectoria* spec., *Ramalina lacera*) reach higher rates of net photosynthesis than the more compact foliose lichens (e.g., *Xanthomaculina convoluta*, *X. hottentotta*, *Xanthoparmelia walteri*), both their maximal apparent quantum use efficiency (initial slope of the light response curve) and their maximal photosynthetic rates at light saturation being greater. Light saturation of the whole thalli in their natural position takes place between 583 (*Xanthomaculina hottentotta*) and 1856  $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (*Ramalina lacera*) photosynthetically active radiation. LKP varies between 16.3 (*Caloplaca elegantissima*) and 31.5  $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (*Xanthomaculina hottentotta*), FKP after desiccation in the morning lies between 15.0 (*Santessonia hereroensis*) and 25.6% (*Ramalina lacera*) water content relative to dry weight of the thallus. *Caloplaca elegantissima*, the only crustose species studied which

grows on stone pebbles, is characterized by medium rates of photosynthesis when related to dry weight or carbon content of the thallus and by high rates when related to chlorophyll content. Its LKP is very low. In the most productive species *Teloschistes capensis*, the maximal daily carbon gain during the daylight period amounts to about 0.25% of the thallus carbon content. This is ten times the relative carbon gain of the *Xanthomaculina* species under the same microclimatic conditions.

The results show that primary production of the cushion forming, fruticose growth form of the lichens is superior in the habitat with heavy fog formation near the coast. This accords with the fact that *Teloschistes capensis* is the dominant species in these lichen fields. Continuation of the work will be extended over other seasons of the year and will concentrate further on the analysis of the different growth forms as adaptations to the extreme environment. Field investigations will be complemented by measurements of the factor dependency of CO<sub>2</sub> exchange under controlled conditions in the laboratory.

## 1. Einleitung

Die Wüstenzonen an den Westküsten der Kontinente, in denen der Regenniederschlag verschwindend gering ist, wo aber regelmäßig reichlich Feuchtigkeit in Form von Nebel und Tau bei häufig hoch mit Wasserdampf gesättigter Luft zur Verfügung steht, stellen „Nebel-Oasen“ dar, in denen bei fast völligem Fehlen von Gefäßpflanzen ein üppiges Flechtenwachstum möglich ist. Berühmt sind die Flechtenbestände der küstennahen Namib-Wüste. Eine der ersten Beschreibungen dieser auffälligen Vegetation stammt aus dem Anfang dieses Jahrhunderts: „Bald leuchtend rostrote, bald grügelbe Büschel von *Physcia*- und *Combea*-Arten überziehen wie üppiger Blumenschmuck die Luvseite abgestorbener Nachtschattengewächse; *Parmelia*- und *Teloschistes*-Arten bilden dünne, tellergroße Pflaster an den Felswänden; *Lecidea*, *Amphiloma* und eine orangerote *Gasparrinia* umklammern häufig die Namibkiesel im Umkreis von Lüderitzbucht. Auf der Fläche zwischen Nonidas und Haigamkab, noch in 15 km Küstenentfernung, ist der Wüstenboden über und über mit Flechten grünlichgelb gefärbt; hinter Cap Croß bilden rostrote Büschel stellenweise dichte Rasen. Alle diese Flechten sind typische Glieder einer Nebelvegetation“ (MEYER 1910; siehe auch WALTER 1937; GIESS 1981; MATTICK 1970; WALTER 1986).

Obwohl die Flechten der Nebel-Namib als vegetationskundliches Phänomen immer wieder Erwähnung in der Literatur gefunden haben, ist ihre intensivere Bearbeitung noch wenig fortgeschritten. Angaben über einzelne Taxa aus diesem Gebiet liegen seit den 20er Jahren vor (z. B. ZAHLBRUCKNER 1926), und in der letzten Zeit findet die Systematik der Flechten in der Namib verstärktes Interesse (z. B. WIRTH & VEZDA 1975; HALE & VOBIS 1978; KÄRNEFELT 1988), so daß die wichtigsten der dominierenden Arten der Flechtenfelder bekannt sind. Für viele andere fehlt aber noch die wissenschaftliche Beschreibung (M. E. HALE, Washington, pers. Mitt.).

Auch über die räumliche Ausdehnung und die klimatischen Bedingungen der Flechtenfelder liegen Untersuchungen erst aus jüngster Zeit vor. WESSELS & VAN VUUREN (1986) stellten mit Hilfe von Satelliten-Aufnahmen (Landsat) fest, daß die Bestände Hunderte von Quadratkilometern entlang der namibischen Küste bedecken. SCHIEFERSTEIN (1989) kartierte eine Reihe von Flechtenfeldern nördlich von Swakopmund und korrelierte Vorkommen und Biomasse der Flechten mit Nebelverteilung und Wassergehalten der Thalli. Aus der Drift von Sand und Flechtenbruchstücken leitete sie Aussagen über die Besiedlung von Freiflächen ab. Diese Arbeit bietet eine erste, wichtige standortsökologische Analyse über die Flechten der Nebel-Namib.

Während es das Ziel von SCHIEFERSTEIN war, die großräumige Verbreitung der Flechten auf die Standortverhältnisse zurückzuführen, beschäftigen uns in der vorliegenden Abhandlung die grundlegenden ökophysiologischen Mechanismen, die den Flechten ihre Existenz unter den speziellen Bedingungen in der Nebelzone der Namib ermöglichen. Wir berichten über Untersuchungen von Mikroklima, Photosynthese und Wasserhaushalt

charakteristischer Lebensform-Typen, die wir am natürlichen Standort im April, der Herbstphase auf der Südhalbkugel, durchführten (siehe auch eine erste Mitteilung über diese Messungen bei LANGE et al. 1990b). Wir setzen damit unsere Arbeit zur Produktionsökologie der Wüsten-Flechten aus dem Negev (z. B. LANGE 1969; KAPPEN et al. 1980) und aus einer Nebel-Oase der südlichen Atakama (REDON & LANGE 1983; LANGE & REDON 1983) fort.

## 2. Standort und Methodik

### 2.1 Untersuchungsgebiet

Die Untersuchungen fanden in den Flechtenbeständen der Küstenplatte zwischen Wlotzkasbaken und Henties Bay etwa 40 km nördlich von Swakopmund statt („Flechtenfeld Nr. 4“ entsprechend der Kartierung von SCHIEFERSTEIN 1989). Der Regenniederschlag dieses Gebietes ist äußerst gering und unregelmäßig (WALTER & BRECKLE 1984); für Swakopmund wird ein mittlerer Jahresniederschlag an Regen von 13 mm angegeben (LOGAN 1960; siehe WESSELS & VAN VUUREN 1986), der an ein bis drei Tagen des Jahres fällt. Im Gegensatz dazu treten Nebel und Tau und verbunden damit, hohe Luftfeuchtigkeit vor allem nachts und in den Vormittagsstunden häufig auf. WALTER (1937) schätzt pro Jahr 202 bis 295 Tage mit atmosphärischem Feuchtigkeits-Niederschlag.

Der Meßstandort liegt etwa 800 m östlich der Küstenstraße auf einer leicht gewellten, landeinwärts etwas ansteigenden Ebene, die von kleinen, versandeten Trockentälern und anstehenden Felsen unterbrochen wird. Höhere Pflanzen treten nur vereinzelt auf; wenige Exemplare von *Arthraerua leubnitziae* und *Zygophyllum stapfii* in Depressionen sind die einzigen Kormophyten. Eine Flechtengesellschaft, in der die Strauchflechte *Teloschistes capensis* und die Blattflechte *Xanthoparmelia walteri* dominieren, bedeckt bis zu 80% der Bodenoberfläche. Lockere Thalli der Wanderflechte *Xanthomaculina convoluta* sind eingestreut. Kleine und große Steine am Boden sind mit Blatt-, Strauch- und Krustenflechten bedeckt. Die Bodenoberfläche ist stellenweise von Erdflechten verkrustet. Abbildung 1 vermittelt einen Eindruck von einer Fläche, die von den bis mehr als 10 cm hohen Polstern von *Teloschistes capensis* beherrscht wird.

### 2.2 Versuchsflechten

Es war das Ziel, die häufigsten der verschiedenen Lebensformen zu erfassen, die für die Flechtenvegetation charakteristisch sind. Folgende Arten, von denen die wichtigsten in Abb. 2 dargestellt sind, wurden für die Messungen herangezogen:

*Alectoria* spec. (*Usneaceae*) ist eine grünlich-weiße, fädige Strauchflechte, die häufig mit wenigen Thallusästen und meist gemeinsam mit *Ramalina maculata* var. *tenuis* MUELL. ARG. den Polstern von *Teloschistes capensis* beigemischt ist. Sie kommt vereinzelt in reinen Büscheln auf Boden und Gestein vor. Da diese Flechte trotz ihrer Häufigkeit noch nicht fruchtend bekannt ist, ist selbst ihre Familien- bzw. Gattungszugehörigkeit nicht eindeutig. Eine Reihe von vegetativen Merkmalen spricht mehr für *Alectoria* als für *Ramalina* (M. E. HALE und D. WESSELS, in lit.), wobei besonders strukturelle Ähnlichkeit zu *Alectoria sarmentosa* (ACH.) ACH. vorliegt.

*Caloplaca elegantissima* (NYL.) ZAHLBR. (*Caloplacaceae*) bildet eng angedrückte, krustige Rosetten mit radialer Lobenstruktur auf Gestein. Die stark skleroplektenchymatische Rinde ist seitlich an der Basis der Loben durch streifenförmige Pseudocyphellen unterbrochen (POELT & PELLETER 1984).

*Heterodermia* cf. *erinacea* (ACH.) W. WEBER (*Physciaceae*) findet sich auf abgestorbenen Pflanzenresten und von Vögeln vertragenen Fischgräten als 5–8 mm breite, stark sorediöse Thalluslappen gemeinsam mit *Ramalina lacera*. Diese beiden Arten sind nicht der terrestrischen Flechtengesellschaft zuzuordnen, sondern sie sind als bezeichnende Arten auf organischem Substrat eingestreut.

*Neofuscelia namaensis* (STNR. et ZAHLBR.) ESSL. (*Parmeliaceae*, siehe ESSLINGER 1978) gehört als braun-schwärzliche, klein-blättrige, fast krustige Flechte zu den typischen Besiedlern kleiner, am Boden liegender Kiesel.



Abb. 1. Flechtenvegetation mit dominierenden Polstern von *Teloschistes capensis*.

Fig. 1. Lichen vegetation with dominating tufts of *Teloschistes capensis*.

*Ramalina lacera* (WITHER.) LAUND. (*Ramalinaceae*) ist eine Bandflechte mit bis zu 15 mm großen, unregelmäßig verbreiterten und stark sorediösen Lagerlappen auf Holz und Fischgräten (siehe *Heterodermia* cf. *erinacea*).

*Santessonia hereroensis* (VAIN.) FOLLM. (*Buelliaceae*, siehe SERUSIAUX & WESSELS 1984) besiedelt als Polster von wenig verzweigten, grauen Lagerstielen am Boden liegende Steine und Felsen. Die im Untersuchungsgebiet endemische Gattung wurde erst kürzlich beschrieben (HALE & VOBIS 1978).

*Teloschistes capensis* (L. f.) VAIN. (*Teloschistaceae*) prägt mit seinen braungelben, feinverzweigten, kleinstrauchigen Thalli auf weite Strecken hin das Erscheinungsbild der Nebelflechtenvegetation in Küstennähe (Abb. 1). Die Lager erreichen eine Höhe von 10 bis 12 cm. und einzelne Polster treten zu band- oder ringförmigen Matten zusammen, die eine Länge von über 1 m haben können (siehe SCHIEFERSTEIN 1989). Die Flechten haften mit dem unteren, vorwiegend abgestorbenen Teil der Thalli, der mit angewehtem Sand und kleinen Steinen durchsetzt ist, am Boden und lassen sich leicht abheben.

*Xanthomaculina convoluta* (HUE) HALE (*Parmeliaceae*, siehe HALE 1985) ist als blätterige „Rollflechte“ der Flechtenvegetation des engeren Untersuchungsgebietes nur vereinzelt beigemischt. Sie findet sich vor allem in Depressionen und Rinnen zusammengeweht.

*Xanthomaculina hottentotta* (ACH.) HALE (*Parmeliaceae*, siehe HALE 1985) ist eine charakteristische Gesteinsflechte, die unregelmäßig blätterige, an einem Nabel angewachsene Lager bis zu 6 cm Höhe bildet.

*Xanthoparmelia walteri* KNOX (*Parmeliaceae*, siehe KNOX 1983) bedeckt über große Flächen bestandesbildend den Boden. Primär wohl an Gesteinspartikel angeheftet, breiten sich die Lager auf Steinpflaster und kiesigem Sand aus. Die zentimetergroßen Thalluslappen führen (ähnlich wie bei den beiden *Xanthomaculina*-Arten) hygroskopische Öffnungsbewegungen durch. Im trockenen Zustand wird die schwärzliche Unterseite nach außen gekehrt, während nach Befeuchtung die Bodenoberfläche von den auf der Oberseite grünen Loben bedeckt ist.

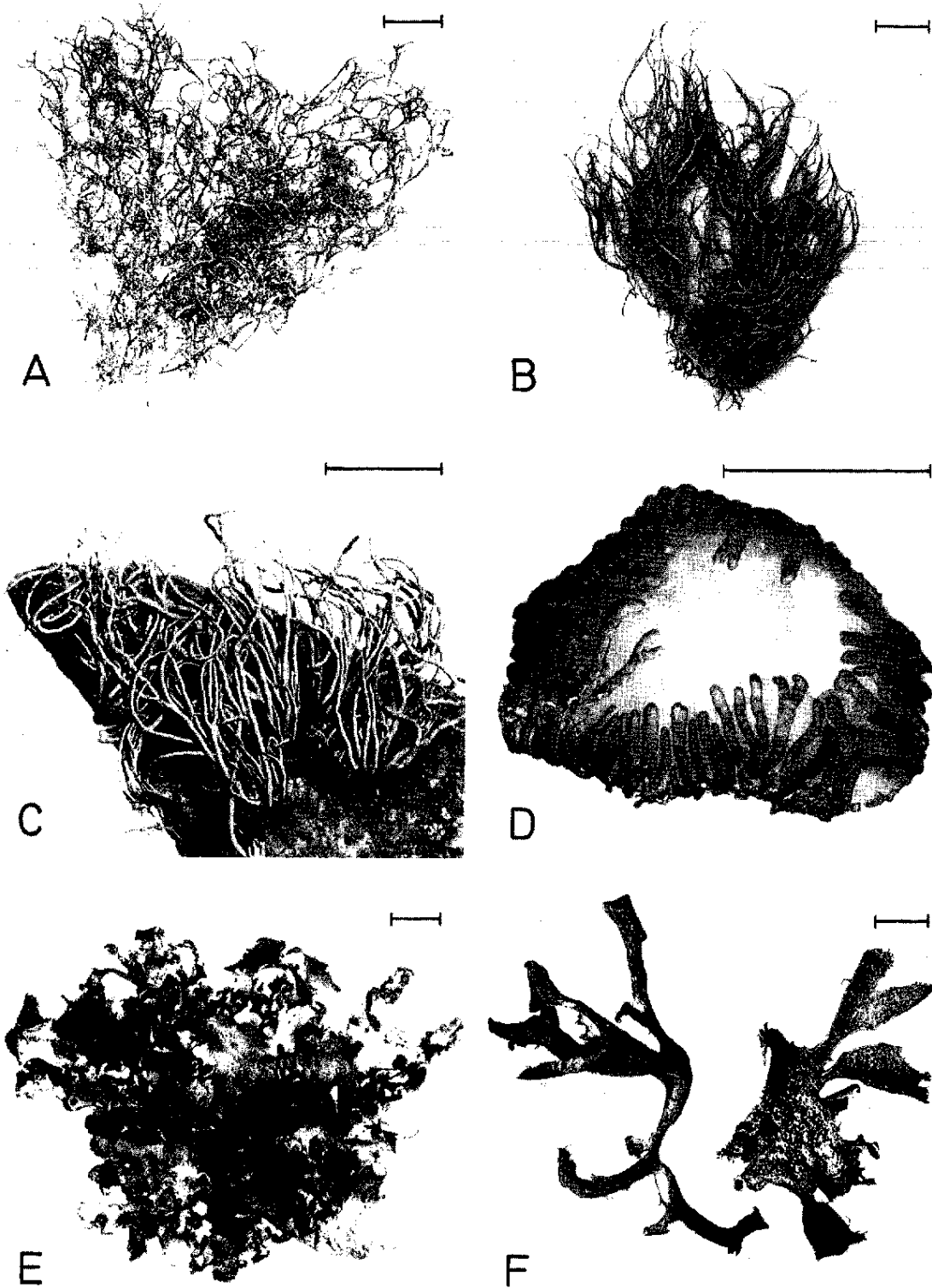


Abb. 2. Habitus der wichtigsten Versuchsarten. A: *Teloschistes capensis*, B: *Alectoria* spec., C: *Santessonia hereroensis* (auf Stein), D: *Caloplaca elegantissima* (von den Außenkanten her einen Kiesel umwachsend), E: *Xanthomaculina hottentotta* (auf Stein), F: *Xanthomaculina convoluta* (linker Thallus trocken und röhrig eingerollt, rechter Thallus feucht und ausgebreitet). Der Balken kennzeichnet jeweils die Länge von 1 cm.

Fig. 2. The most important of the experimental species.

Zur Gaswechselfmessung wurden intakte Thalli der Blattflechten und die oberen, lebenden Teile der unten absterbenden Strauchflechten verwendet. Damit sollte erreicht werden, daß typische, ganze Exemplare der unterschiedlichen Arten miteinander verglichen wurden und keine künstliche Altersdifferenzierung des lebenden Materials bei der Probenvorbereitung stattfand. Für die Arbeiten mit den beiden Gesteinsflechten wurden viele kleine, bewachsene Quarzkiesel verwendet. Vor allen Messungen wurden die Flechtenproben so gut wie möglich im trockenen Zustand von Fremdkörpern befreit.

Für die Untersuchung standen in der Zeit vom 17. – 24. 4. 1988 acht volle Meßtage (und ein Teil des 25. 4.) zur Verfügung. Die einzelnen Flechtenarten wurden in unterschiedlichem Maße zu den Tageslaufmessungen verwendet. Tabelle 1 gibt eine Übersicht über das zur Auswertung herangezogene Datenmaterial und charakterisiert die Bezugswerte für den Gaswechsel der Versuchsarten.

Tabelle 1. Anzahl der vollständigen Tagesläufe des Gaswechsels, die von den einzelnen Arten für die Auswertung zur Verfügung stehen und (in Klammern) die Anzahl der Kalendertage (vom 17. bis 24. 4. 1988), an denen die Messungen stattfanden (außerdem wurden Einzelmessungen am 25. 4. mit in die Auswertungen einbezogen). Auf das Trockengewicht der Thalli bezogene Mittelwerte des Chlorophyll- und Kohlenstoffgehaltes.

Table 1. Number of the dial courses of gas exchange available for evaluation, and (in brackets) number of the calendar days (April 17 to 24, 1988) on which measurements took place, together with the averages of thallus chlorophyll and carbon content relative to dry weight.

	Tagesläufe (Kalendertage)	Chlorophyllgeh. mg g <sup>-1</sup> <sub>TG</sub>	Kohlenstoffgeh. % des TG
<i>Alectoria</i> spec.	10 (8)	0,888	38,7
<i>Caloplaca</i> <i>elegantissima</i>	5 (3)	0,600	37,1
<i>Heterodermia</i> cf. <i>erinacea</i>	2 (1)	1,310	36,5
<i>Neofuscelia</i> <i>namaensis</i>	2 (1)	—	37,3
<i>Ramalina</i> <i>lacera</i>	5 (3)	2,107	39,3
<i>Santessonia</i> <i>hereroensis</i>	11 (6)	1,480	40,3
<i>Teloschistes</i> <i>capensis</i>	10 (8)	1,404	35,0
<i>Xanthomaculina</i> <i>convoluta</i>	10 (8)	1,297	40,2
<i>Xanthomaculina</i> <i>hottentotta</i>	11 (6)	1,648	38,5
<i>Xanthoparmelia</i> <i>walteri</i>	10 (8)	1,340	37,7

### 2.3 Mikroklima und Wasserhaushalt

Die Aufzeichnung mikroklimatischer Parameter erfolgte in einer nahezu ungestörten Vegetationsdecke ca. 20 m vom Standort der Gaswechselfmessungen entfernt. Thermoelemente wurden zur Erfassung der Thallustemperatur in die Lager eingestochen, beschattete Thermoelemente verfolgten unmittelbar daneben die Luft-Temperatur. Quantumsensoren (Fa. LiCor, Lincoln, Nebraska, USA) registrierten neben den Flechtenpolstern in horizontaler Position die photosynthetisch aktive Strahlung (PAR). Belüftete Thermoelement-Psychrometer (Cernusca, Innsbruck, Österreich, siehe CERNUSCA 1973) saugten kontinuierliche Luftströme durch die Flechtenpolster an, in denen die Luftfeuchtigkeit verfolgt wurde. Alle Meßdaten wurden mit einem Datenspeichergerät (21X-Micrologger, Campbell.

Logan, Utah, USA) erfaßt. Die Ablesung der Datensätze erfolgte kontinuierlich alle 2 min; abgelegt wurden Mittelwerte über jeweils 20 min.

Zur Bestimmung des Wassergehaltes der Flechten wurden gesäuberte Proben von etwa 300–800 (1000) mg Trockengewicht in Maschendrahtkörbchen von ca. 4 cm Durchmesser in möglichst natürlicher Stellung fixiert. Die Körbchen wurden am Standort der Flechten auf dem Boden exponiert, so daß die Thalli weiterhin den herrschenden Umweltbedingungen möglichst ungestört ausgesetzt waren, natürlicherweise befeuchtet wurden und austrockneten. Im Abstand von nicht weniger als ca. 20 bis 30 min wurden diese Körbchen mit den Flechten auf einer elektronischen Waage gewogen (PM 460 Delta Range, Mettler, Gießen); jede Wägung benötigte nur einige Sekunden. Im Anschluß an die Meßperiode wurden die Thalli für 48 Stunden bei 105 °C getrocknet; der Wassergehalt (WG) wurde prozentual auf dieses Trockengewicht bezogen.

#### 2.4 CO<sub>2</sub>-Gaswechsel

Zur Messung des CO<sub>2</sub>-Gaswechsels wurden zwei durch einen Generator elektrisch gespeiste CO<sub>2</sub>-Porometer (Fa. Walz, Effeltrich; siehe LANGE et al. 1984, 1985) parallel zueinander betrieben. In Drahtkörbchen fixierte Flechtenproben (siehe auch HAHN et al. 1989; LANGE et al. 1990b) wurden in der Küvette des Porometers exponiert, und das CO<sub>2</sub>-Signal für die das Porometer durchströmende Meßluft wurde als Differenz zur unbeeinflussten Vergleichsluft an einem Linienschreiber beobachtet. In der Regel betrug die Zeit des Einschlusses bis zum Erreichen des Gleichgewichtszustandes (bei einer Durchströmungsrate von 0,5 l min<sup>-1</sup>) weniger als 1 min. CO<sub>2</sub>-Gaswechsel der Proben, Absolutgehalt an CO<sub>2</sub> in der Außenluft, Lufttemperatur in der Porometerküvette und auf die Horizontale einfallende photosynthetisch aktive Strahlung (PAR) wurden von einer Digitalanzeige abgelesen. Unmittelbar nach jeder Gaswechsellmessung wurden die Proben zur Wassergehaltsbestimmung auf der elektronischen Feinwaage gewogen und in ihren Drahtkörbchen wieder am natürlichen Standort exponiert.

Um ein realistisches Bild des Flechtenverhaltens zu gewinnen, muß es das Ziel sein, den natürlichen Tagesverlauf des Wasserzustandes der Untersuchungsproben durch die Gaswechselbestimmungen möglichst wenig zu beeinflussen. Wenngleich Belichtungs-, Temperatur- und Luftfeuchtebedingungen in der Meßküvette des Porometers den Außenbedingungen auch weitgehend entsprechen, ist im Kammerinneren eine höhere Turbulenz als außerhalb unvermeidbar. Um – trotz extrem kurzer Expositionszeiten in der Kammer – der natürlichen Situation der Flechten möglichst nahe zu kommen, wurde darauf geachtet, daß die Proben zwischen den einzelnen Messungen mindestens 25–30 min den Standortbedingungen ausgesetzt waren.

Wassergehaltsbestimmungen fanden an allen Flechtenproben statt, bei denen der photosynthetische Gaswechsel verfolgt wurde. Parallel dazu wurden bei vier verschiedenen Arten jeweils zwei Proben regelmäßig gewogen, die nicht in die Küvette eingebaut wurden. Als Beispiel sind in Abb. 5 Tagesverläufe im Wassergehalt von *Alectoria spec.* an der Kleinklimastation und während der Porometermessungen miteinander verglichen. Es zeigen sich in keinem Fall systematische Abweichungen im Grad der Hydratation, die auf den Einfluß des Küvetten-Einschlusses zurückgeführt werden können. Auch die Licht- und Lufttemperatur-Verhältnisse, unter denen die Messungen in der Porometer-Küvette stattfanden, gleichen denen, wie sie gleichzeitig bei den unbeeinflussten Flechtenpolstern registriert wurden (siehe Abb. 5). Es kann also davon ausgegangen werden, daß die Meßmethode die natürlichen Verhältnisse in guter Annäherung erfaßt.

Für die Routinemessungen befand sich der Porometerkopf in horizontaler Lage, so daß die tiefstehende Sonne in den frühen Morgenstunden die von der Nacht her feuchten Flechtenproben nur seitlich von Osten her direkt belichtete und die westexponierten Teile der Flechten beschattet blieben, was der natürlichen Situation entsprach. Zur experimentellen Steigerung des Lichtgenusses der Proben wurde der Porometerkopf kurzfristig so gedreht, daß die Proben senkrecht zur einfallenden Sonnenstrahlung standen.

#### 2.5 Kohlenstoff- und Chlorophyllbestimmung

Alle Gaswechselraten wurden zunächst auf das Trockengewicht der Flechtenproben bezogen (48 Std. bei 105 °C). Allerdings sind bei einigen Arten (z. B. *Teloschistes capensis*) die Thallusäste teilweise so mit Sandkörnern verklebt, daß eine vollständige Säuberung ohne Schädigung der Thalli

auch im Laboratorium nicht gelingt. (Der durch Glühen ermittelte Mineralgehalt von *Teloschistes capensis* beträgt 27% des Trockengewichtes.) Aus diesem Grunde sind auf Trockengewicht bezogene absolute Gaswechselraten der verschiedenen Arten nur bedingt miteinander vergleichbar. Bessere Vergleichbarkeit ist bei Bezug auf Kohlenstoffgehalt der Versuchsproben gegeben, der durch Elementaranalyse ermittelt wurde (ANA 1500, Carlo Erba, Milano, Italien).

Als weiteres Bezugssystem für den Gaswechsel wurde für typische Proben der wichtigsten Arten außerdem der Gehalt an Gesamt-Chlorophyll in Anlehnung an die Methode von RONEN & GALUN (1984; siehe auch BROWN & HOOKER 1977) durch Extraktion der Thalli in DMSO (Dimethylsulfoxid) bestimmt. Die Absorptionsmessung erfolgte bei 700, 665 und 648 nm im Spektralphotometer.

## 2.6 Auswertung

Die statistische Behandlung der Meßdaten erfolgte mit Hilfe des Programmpakets SYSTAT (SYSTAT Inc., Evanston, Illinois, USA). Die Tagessummen des photosynthetischen CO<sub>2</sub>-Gewinns wurden durch Ausschneiden und Bestimmen der Flächen unter den zeitabhängigen Darstellungen des Gaswechsels ermittelt (Flächenmeßgerät Li-3100, Fa. LiCor, Lincoln, Nebraska, USA).

Lichtabhängigkeit der Photosynthese: Zur Ermittlung von Lichtabhängigkeitskurven wurden aus den Tagesverläufen des Gaswechsels diejenigen Kombinationen von PAR und Netto-Photosynthese (NP) beim morgendlichen natürlichen Anstieg der Belichtung selektioniert, für die der Wassergehalt der Flechten noch nicht begrenzend war; aus den Messungen mit der der Sonne zugewandten Porometerküvette standen zusätzlich Photosyntheseraten bei höherer Lichtintensität zur Verfügung. Durch Addition des Absolutwertes der Dunkelatmung der individuellen Proben kurz vor Sonnenaufgang zur Netto-Photosynthese wurde die „Brutto-Photosynthese“ (BP) berechnet. Durch nichtlineare Regression ließen sich diese Datenkollektive für die einzelnen Arten dann durch „SMITH-Funktionen“ (SMITH 1937; 1938, siehe auch TENHUNEN et al. 1976) folgenden Typs darstellen:

$$BP = \alpha \frac{PAR}{\sqrt{1 + \left(\frac{\alpha PAR}{PML}\right)^2}} \quad (1)$$

In ihnen ist  $\alpha$  der primäre Anstieg der Kurve, d. h. ein Maß für die maximale apparente Quantenausbeute der Photosynthese in Bezug auf einfallende Strahlung. Im Unterschied zur üblichen Verwendung dieser Größe bei ebenen Assimilationsorganen (siehe z. B. BJÖRKMANN 1981) kann  $\alpha$  bei unregelmäßig geformten Thalli nicht auf die Fläche, sondern als relative Einheit nur auf das Trockengewicht bzw. auf den Kohlenstoff- oder Chlorophyllgehalt der Lager bezogen werden. Die Größe stellt dann ein Maß dar für die von der Lebensform abhängigen Lichtausnutzung durch das gesamte Flechtenlager. PML ist der theoretische Wert der maximalen Brutto-Photosynthese bei sättigendem Licht. Diese Angaben beziehen sich auf die natürlichen Temperaturverhältnisse; während der morgendlichen Phase photosynthetischer Aktivität sind die Thallustemperaturen jedoch keinen großen Schwankungen ausgesetzt.

Um die errechneten BP-Raten in Netto-Photosynthese zurückzuverwandeln, wurde vom Funktionswert der BP die Dunkelatmungsrate R der jeweiligen Art (Mittelwert aus allen individuellen Dunkelatmungsdaten) wieder subtrahiert:

$$NP = \alpha \frac{PAR}{\sqrt{1 + \left(\frac{\alpha PAR}{PML}\right)^2}} - R \quad (2)$$

Diese Funktion findet sich in den graphischen Darstellungen (z. B. Abb. 10) als Interpolationskurve eingezeichnet. Die Größe (PML-R) ergibt die theoretische, maximale lichtgesättigte Rate der Netto-photosynthese (NPML). Die Parameter  $\alpha$  und PML bzw. NPML sind spezifische Größen zur Charakterisierung des lichtabhängigen Photosyntheseverhaltens der verschiedenen Flechtenarten. Um die Lichtstärke zu kennzeichnen, die zur Sättigung der Photosynthese führt, wurde anhand von Gleichung (2) für die einzelnen Arten diejenige photosynthetisch aktive Strahlung berechnet, die 90% der theoretisch maximalen Nettophotosynthese ermöglicht (PAR<sub>90%</sub>).



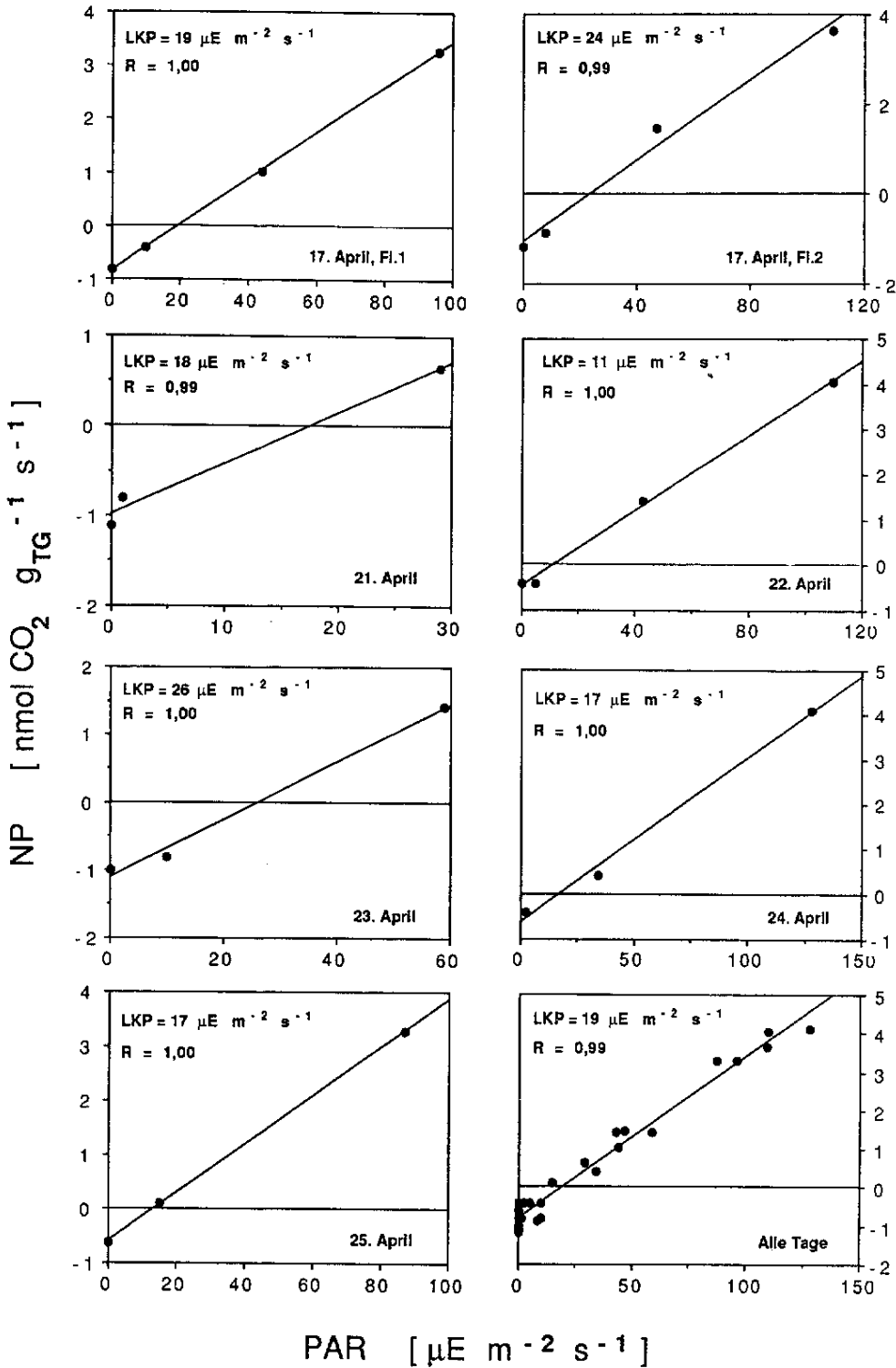


Abb. 3. Bestimmung des Licht-Kompensationspunktes (LKP) bei *Teloschistes capensis*. Für sieben einzelne Tagesverläufe und gemeinsam für alle Tage sind die ersten morgendlichen CO<sub>2</sub>-Gaswechsel-Meßpunkte (NP) in Abhängigkeit von der photosynthetisch aktiven Strahlung (PAR) dargestellt; durch lineare Regression wurde LKP ermittelt (Regressionskoeffizient R).

Fig. 3. Light compensation point (LKP) of *Teloschistes capensis* as determined by linear regression. The first gas exchange (NP) measuring points in the morning are plotted against photosynthetically active radiation (PAR) for seven single dial courses and for all of the days (regression coefficient R).

Lichtkompensationspunkt (LKP): Durch Interpolation wurde der Schnittpunkt der Lichtabhängigkeitskurve mit der Nulllinie als Lichtintensität für die Kompensation des  $\text{CO}_2$ -Gaswechsels bestimmt. Hierzu dienten die ersten drei oder vier Meßpunkte eines jeden Tageslaufes mit ausreichender Befeuchtung einschließlich des letzten Atmungswertes bei noch völliger Dunkelheit. Da infolge des Nebels oder Bodendunstes unter diesen Bedingungen nach Sonnenaufgang die photosynthetisch aktive Strahlung nur langsam zunimmt, kann der zeitliche Lichtgradient während der Gaswechselformung als Fehlerquelle vernachlässigt werden. Abb. 3 zeigt als Beispiel für *Teloschistes capensis* sieben individuelle Lichtabhängigkeitskurven mit Geraden der linearen Regression. In keinem Fall liegt der Regressionskoeffizient unter 0,99. Es handelt sich demnach auch bei Einschluß der Dunkelatmung um einen streng linearen Anstieg der Lichtabhängigkeitskurve. Die Berechnung des LKP wird also nicht durch Phänomene wie den „Kok-Effekt“ gestört (siehe GREEN et al. 1990). In Abb. 3 schwankt LKP zwischen 11 und  $26 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , was eine Vorstellung von der individuellen Streuung vermittelt. Zum Vergleich der verschiedenen Flechten werden die jeweiligen Meßwerte aller Proben und Tage einer Art in eine gemeinsame Regressionsberechnung einbezogen (Abb. 3, Teildiagramm unten rechts).

Feuchtekompensationspunkt (FKP): Bei abnehmendem Wassergehalt erlischt die positive Netto-Photosynthese der Flechte; in der Regel erfolgt kurzfristig eine geringe  $\text{CO}_2$ -Abgabe, bis der Gaswechsel völlig zum Erliegen kommt. Ähnlich wie beim LKP kann auch der FKP als Schnittpunkt der aus den Tagesverläufen konstruierten Feuchteabhängigkeitskurve mit der Kompensationslinie ermittelt werden. Allerdings ist die Phase der Atmung nach Unterschreiten des Feuchtekompensationspunktes zeitlich so begrenzt, daß sie bei den Tageslaufmessungen häufig nicht mit erfaßt werden konnte. Es wurden während des Austrocknungsverlaufes die letzten Kombinationen zwischen WG und

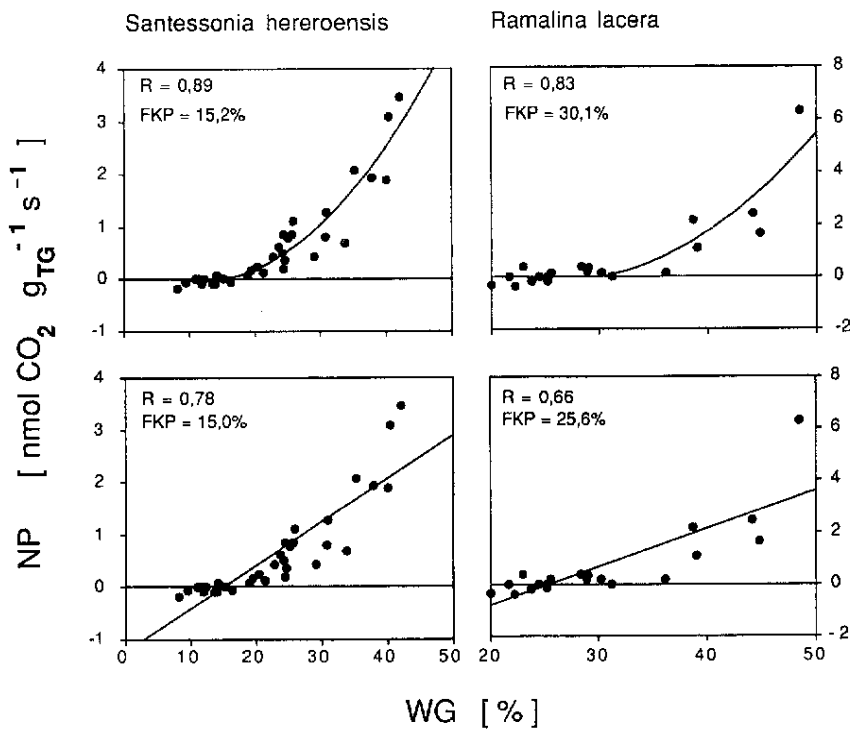


Abb.4. Abhängigkeit des  $\text{CO}_2$ -Gaswechsels vom Wassergehalt der Thalli (WG, in % des Trockengewichtes) für zwei Arten während der morgendlichen Austrocknungsperiode. Die Datenkollektive wurden zur Ermittlung des Feuchte-Kompensationspunktes (FKP) durch lineare (unten) bzw. quadratische (oben) Regressionen approximiert (Regressionskoeffizient R).

Fig. 4.  $\text{CO}_2$  exchange rate (NP) as a function of thallus water content (WG, in percent of dry weight) for two species during the drying period in the morning. For determination of the moisture compensation point (FKP), the data are approximated by linear (below) and quadratic (above) regressions (regression coefficient R).

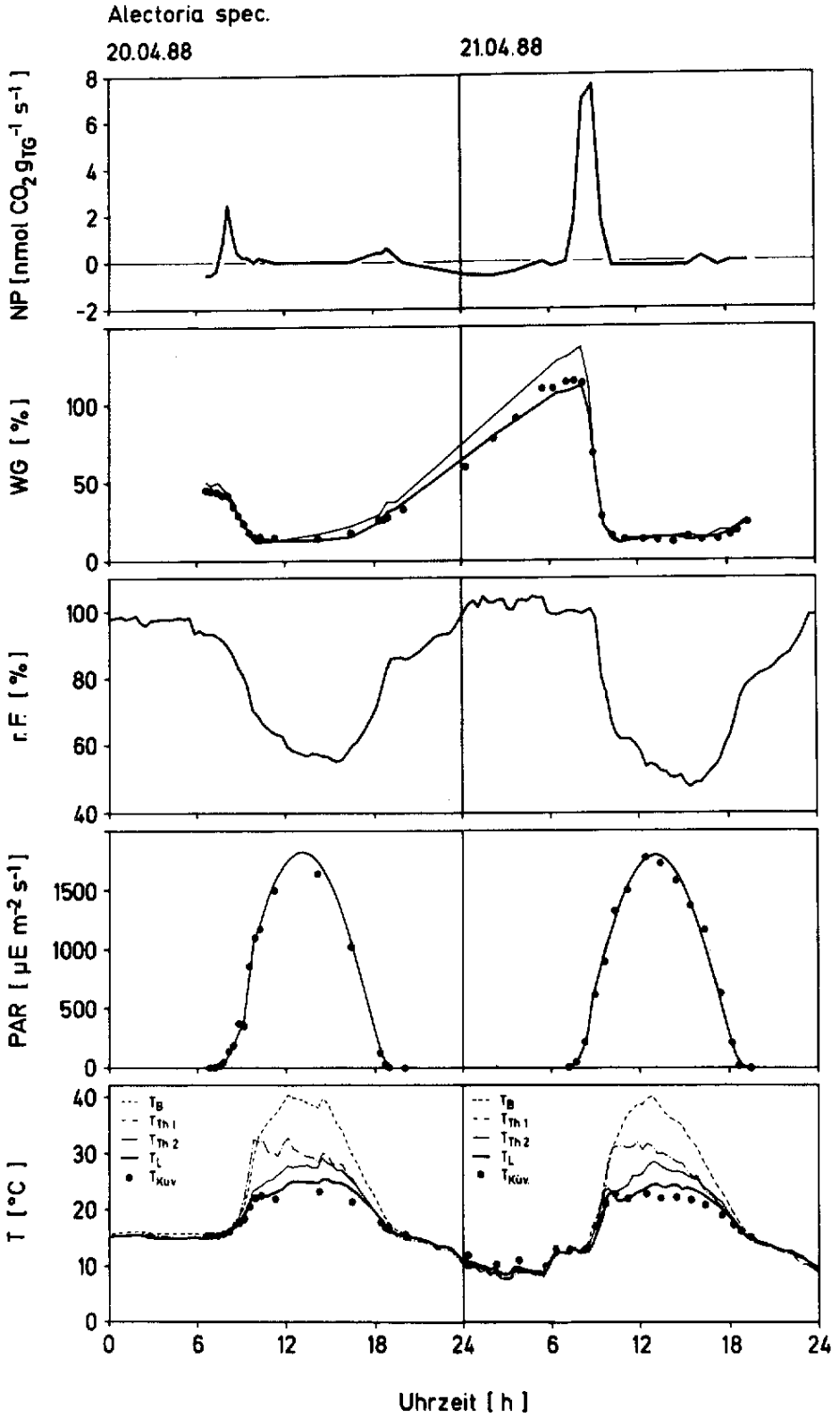
positiver NP, Atmungsraten unmittelbar nach Unterschreiten des Kompensationspunktes und erste Wassergehalte, bei denen kein Gaswechsel mehr nachweisbar war, selektioniert und zur Ermittlung des FKP durch lineare Regression verwendet. Dieses Verfahren ist nicht voll befriedigend, weil der funktionelle Zusammenhang nur bis unmittelbar unter den Feuchtekompensationspunkt durch eine Gerade repräsentiert werden kann. Häufig wird der Zusammenhang zwischen NP und WG besser durch eine quadratische Funktion approximiert. Abbildung 4 zeigt Beispiele für derartige Regressionen im Vergleich zueinander. Es wurde jeweils der Funktionstyp verwendet, der den besten Regressionskoeffizienten lieferte. Entsprechend wurde bei der nachmittäglichen Reaktivierung der Photosynthese der Flechten nach Wasserdampfaufnahme verfahren.

Abkürzungen und Symbole.  $\alpha$ : maximale apparente Quantenausbeute der Photosynthese für die gesamten Flechtenthalli bei Bezug auf einfallende Strahlung (primärer Anstieg der Lichtabhängigkeitskurve, Gleichung 1); BP: Brutto-Photosynthese (NP plus Absolutwert der Dunkelatmung unter gleichen Bedingungen); FKP: Feuchtekompensationspunkt des  $\text{CO}_2$ -Gaswechsels (berechnet aus den Wassergehalts-Abhängigkeitskurven); LKP: Lichtkompensationspunkt des  $\text{CO}_2$ -Gaswechsels (berechnet aus den Licht-Abhängigkeitskurven); NP: (gemessene) Rate der Nettophotosynthese; NPML: theoretisch maximale, lichtgesättigte NP-Rate (berechnet aus Gleichung 2); PAR: einfallende photosynthetisch aktive Strahlung;  $\text{PAR}_{90\%}$ : Photosynthetisch aktive Strahlung, die 90% der theoretischen maximalen NP ermöglicht (berechnet nach Gleichung 2); PML: theoretisch maximale, lichtgesättigte BP-Rate (berechnet nach Gleichung 1); R: (gemessene) Rate der Dunkelatmung; r. F.: relative Luftfeuchtigkeit; T: Temperatur; WG: Wassergehalt der Flechtenthalli bei prozentualen Bezug auf Trockengewicht. — Das jeweilige Bezugssystem wird durch Indizes bei den Einheiten gekennzeichnet (Trockengewicht: TG; Kohlenstoffgehalt: C; Chlorophyllgehalt: Chl).

### 3. Ergebnisse

#### 3.1 Mikroklimatische Verhältnisse und Grundprinzipien bei der Reaktion der Flechten

Abbildung 5 zeigt das Beispiel der Standortsbedingungen für die strauchig-fädige Art *Alectoria spec.* an zwei aufeinanderfolgenden Tagen, an denen die Einstrahlung typischerweise nur in den frühen Morgenstunden durch Bewölkung eingeschränkt ist. Die Lufttemperatur ( $T_L$ ) unmittelbar in Nähe der Flechtenthalli erreicht um die Mittagszeit  $25^\circ\text{C}$  (20.4.) bzw.  $24^\circ\text{C}$  (21.4.). Die Flechtenthalli inmitten des Polsters ( $T_{Th2}$ ) erwärmen sich bis um  $3^\circ\text{C}$ – $4^\circ\text{C}$  höher, und sie erreichen am besonnten Rand des Polsters ( $T_{Th1}$ ) Temperaturen bis  $33^\circ\text{C}$  bzw.  $32^\circ\text{C}$ . Krustenflechten und Bodenoberfläche in der Nähe der *Alectoria*-Polster ( $T_B$ ) erhitzen sich bis über  $40^\circ\text{C}$ . Unter diesen Bedingungen sind alle Flechtenlager stark ausgetrocknet. Ihr minimaler Wassergehalt beträgt zwischen 12 und 13%. Die Nacht vom 19. 4. zum 20. 4. ist klar und mit Lufttemperaturen um  $15^\circ\text{C}$  relativ warm. Die relative Luftfeuchtigkeit direkt in dem Flechtenpolster liegt knapp unter 100%, und erst in den frühen Morgenstunden kommt es an Ausstrahlungsflächen zu geringfügiger Taukondensation. Das führt zu einer Hydratation der Thalli, die zu Beginn der Messungen kurz vor Sonnenaufgang einen Wassergehalt von 45% aufweisen, wodurch zunächst eine geringe Atmung stimuliert wird. Sofort nach dem Anstieg der Lichtintensität setzt dann aber Photosynthese ein, und der Kompensationspunkt wird gegen 7:00 h überschritten. Es kommt zu einem starken, aber begrenzten Anstieg der photosynthetischen  $\text{CO}_2$ -Aufnahme. Interessant ist die immer wieder auftretende Erscheinung, daß die Flechtenthalli auch bei Belichtung aus der Nebelfeuchtigkeit zunächst noch weiterhin Wasser aufnehmen. Am 20. 4. wird das Hydratationsmaximum gegen 7:40 h, am nächsten Tag unter ähnlichen Bedingungen sogar erst nach 8 h erreicht. Mit weiter zunehmender Lichtintensität macht sich dann aber sehr bald eine die Photosynthese hemmende Austrocknung der Flechte bemerkbar, und um 10:00 h wird bei einem Wassergehalt von ca. 15% der Feuchtekompensationspunkt erreicht. Anschließend ist für mehrere Stunden kein Gaswechsel mehr erkennbar. Das Minimum des Wassergehaltes tritt zwischen 11:00 h und 14:00 h auf; die relative Luftfeuchtigkeit ist zu dieser Zeit bis auf ca. 55% abgesunken. Mit nachlassender



Einstrahlung und niedrigerer Lufttemperatur nimmt dann aber die relative Luftfeuchtigkeit wieder kontinuierlich zu. Die Flechte zeigt die Tendenz, sich unter Wasserdampfaufnahme mit ihrer Umgebungsluft in das Wasserpotential-Gleichgewicht zu setzen; ihr Wassergehalt steigt wieder an. Das reaktiviert ihre Photosynthesefähigkeit. Die Gaswechsellmessung um 18:00 h läßt bereits eine leichte  $\text{CO}_2$ -Aufnahme erkennen. Zu höheren Photosyntheseraten kommt es eine Stunde später, und bei einem Wassergehalt von 26–27% ergibt sich ein zweiter Gipfel der Nettphotosynthese. Die Luftfeuchtigkeit beträgt zu diesem Zeitpunkt etwa 80%. Begrenzend für die Aktivität ist die Lichtintensität unter  $50 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , und der Sonnenuntergang beendet dann die photosynthetische Tätigkeit der Flechte.

Die darauffolgende Nacht ist bei Temperaturen unter  $10^\circ\text{C}$  durch starken Taufall charakterisiert. Es kommt zur Ausbildung von Nebel, der in typischer Weise vom Meer her aufzieht und in einer dichten Decke die Flechtenfelder überdeckt. Nebeltröpfchen schlagen sich auf den Flechten nieder. Diese Nebelfeuchtigkeit ist nicht von Tau zu unterscheiden, der auskondensiert, wenn Lücken in der Nebeldecke zeitweilig zu Ausstrahlungsabkühlung führen. Der Wassergehalt der *Alectoria*-Thalli (Abb. 5) steigt zwischen 20:00 h und 5:00 h nahezu linear an, was sich in einer wachsenden Dunkelatmung bemerkbar macht. Sonnenaufgang ist kurz nach 7:00 h; die durch den Nebel nur indirekte, diffuse Einstrahlung trifft auf die Flechten, die anfangs einen hohen Wassergehalt von ca. 110% aufweisen. Das läßt die Photosynthese um 9:00 h zu einem Höchstwert von mehr als  $7 \text{ nmol CO}_2 \text{ g}_{\text{TG}}^{-1} \text{ s}^{-1}$  ansteigen. Dann lockern sich die Nebelschleier mehr und mehr, und die Austrocknung der Thalli macht sich in einem raschen Abfall der Photosynthese bemerkbar. Die Transpirationskühlung senkt die Thallustemperatur der Flechte während dieser Zeit deutlich unter die Lufttemperatur. Der Kompensationspunkt ist bei der Messung um 10:18 h bereits unterschritten. Das Auftreten einer geringen  $\text{CO}_2$ -Abgabe trotz ausreichenden Lichtgenusses entspricht der bekannten Tatsache, daß die mitochondriale Atmung etwas unempfindlicher auf Dehydratation reagiert als die Photosynthese. Während des ganzen Nachmittags ist leichte  $\text{CO}_2$ -Abgabe bzw. gegen 17:00 h  $\text{CO}_2$ -Aufnahme meßbar. Tatsächlich handelt es sich hier um Abweichungen vom Nullpunkt um 0,1 ppm, was in der Meßgenauigkeit der Apparatur liegt. Die relative Luftfeuchtigkeit sinkt an diesem Tag bis auf 48% ab und erhöht sich erst so spät am Nachmittag wieder, daß die Wasserdampf-Hydratation nicht zu wesentlicher Photosynthesetätigkeit führt.

Abb. 5. Zeitverläufe der mikroklimatischen Bedingungen am Standort von *Alectoria spec.* und des  $\text{CO}_2$ -Gaswechsels an zwei aufeinanderfolgenden Tagen. Von oben nach unten: Netto-Photosynthese (NP); Wassergehalt (WG) der Flechtenproben für die Gaswechsellmessungen (Punkte) und an der Mikroklimastation (durchgezogene Linien); relative Luftfeuchtigkeit unmittelbar in einem Flechtenpolster (r. F.); auf die Horizontale einfallende photosynthetisch aktive Strahlung (PAR) für die Porometer-Küvette (Punkte) und neben dem Flechtenpolster (ausgezogene Linie); Temperaturen (T) in der Porometer-Küvette (Punkte), an der Bodenoberfläche ( $T_B$ ), an der Oberfläche ( $T_{Th1}$ ) und innerhalb des Flechtenpolsters ( $T_{Th2}$ ), Lufttemperatur darüber ( $T_L$ ).

Fig. 5. Time courses of microclimatic conditions at the habitat of *Alectoria spec.* and lichen responses on two consecutive days. From top to bottom: Net photosynthesis (NP); water content (WG) of the lichen sample used for gas exchange measurements (dots) and of that at the microclimate station (lines); relative air humidity in a lichen tuft (r. F.); incident photosynthetically active radiation (PAR) for the porometer cuvette (dots) and for the lichen tuft (lines); temperature (T) in the porometer cuvette (dots), at the soil surface ( $T_B$ ), at the surface ( $T_{Th1}$ ) and inside of the lichen tuft ( $T_{Th2}$ ), and in the air above the lichen ( $T_L$ ).

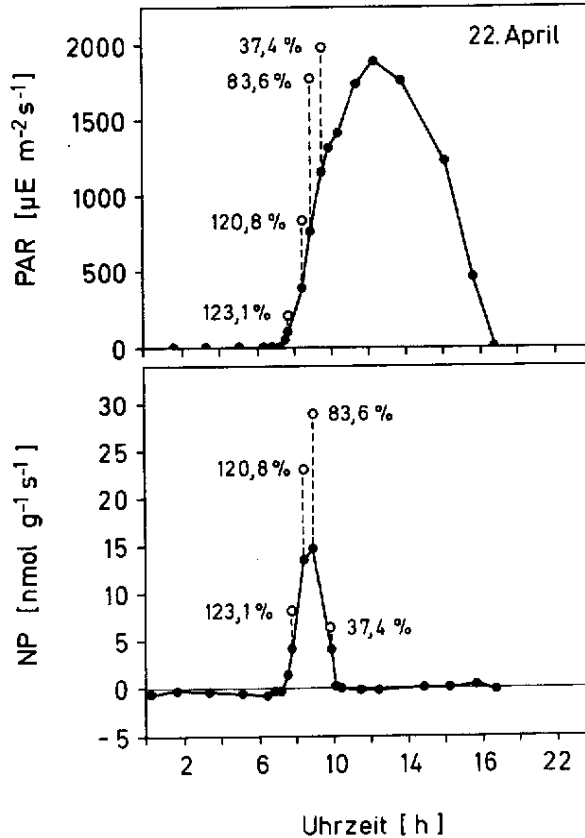


Abb. 6. Tagesverlauf von Netto-Photosynthese (NP) und photosynthetisch aktiver Strahlung (PAR) für die in natürlicher Position horizontal exponierten Thalli von *Teloschistes capensis* (Punkte) und für dieselbe Probe nach Drehen der Porometerküvette in Richtung auf die Sonne (Kreise). Die Zahlen geben den jeweiligen Wassergehalt der Flechtenprobe an.

Fig. 6. Daily time courses of net photosynthesis (NP) and photosynthetically active radiation (PAR) for a horizontally exposed lichen sample of *Teloschistes capensis* (closed symbols) and for the same exposed perpendicular to the direction of the sun (open symbols). The numbers indicate the water content of the sample.

Deutlich ist der morgendliche Anstieg der Photosynthese licht- und der darauffolgende Abfall feuchtelimitiert. Abbildung 6 zeigt für *Teloschistes capensis* den morgendlichen  $\text{CO}_2$ -Gaswechsel und die Belichtung am 22. 4. Drehen der Küvette in Richtung auf die Sonne erhöhte den Lichtgenuß der eingeschlossenen Flechten gegenüber der natürlichen Situation kurzfristig. Das führt im Anstiegs- und Gipfelbereich der Photosynthese-Kurve bei hohen Wassergehalten auch zu erhöhten Raten der  $\text{CO}_2$ -Aufnahme. Diese Reaktion ist viel geringer oder sie fehlt völlig in der zweiten Phase des Photosyntheseverlaufes, während der die geringe Hydratation die Begrenzung der Aktivität darstellt. Dieses empfindliche Wechselspiel zwischen der die Photosynthese fördernden Belichtung und der nachteiligen, austrocknenden Wirkung der Sonneneinstrahlung wurde bei den Messungen immer wieder deutlich, wenn jeder Nebelschleier die Periode der aktuellen  $\text{CO}_2$ -Aufnahme der Flechte verlängerte und direkte Besonnung in kurzer Zeit der Photosynthesetätigkeit ein Ende setzte.

Artspezifische Eigenschaften der einzelnen Flechten bestimmen die erreichten Photosyntheseraten und die Möglichkeit zur Nutzung der gebotenen Feuchtigkeit. Unterschiedlicher Grad der Befeuchtung der Thalli entweder durch Tau alleine, durch Nebel und dann in der Regel mit zusätzlichem Tau, oder allein durch Wasserdampfaufnahme bei hoher Luft-

feuchtigkeit sowie die Kombination von Hydratationszustand und den jeweiligen Lichtverhältnissen entscheiden über den Verlauf der photosynthetischen Primärproduktion von Tag zu Tag und variieren das geschilderte Grundmuster der Reaktion. Während der einzelnen Meßtage konnten folgende Witterungssituationen mit unterschiedlicher Art der nächtlichen Befeuchtung der Flechten miteinander verglichen werden:

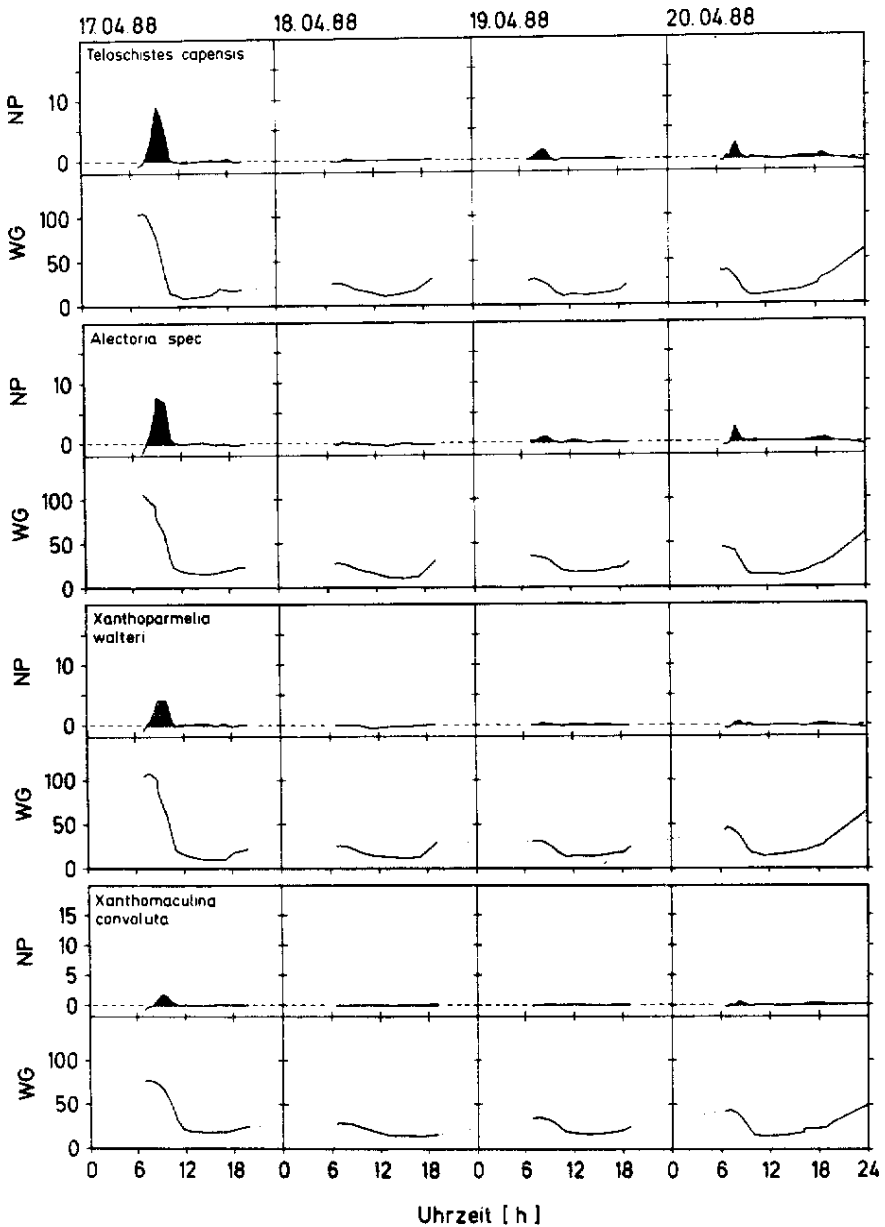
Nebel und Tau:	17. 4., 21. – 23. 4., 25. 4.
ausschließlich Tau:	19. 4., 20. 4., 24. 4.
keine Befeuchtung:	18. 4.

### 3.2 Tagesverläufe des Gaswechsels der verschiedenen Arten

*Teloschistes capensis* repräsentiert den Typ einer „Nebelflechte“, so wie er z. B. von RUNDEL 1978 (siehe auch KAPPEN 1988) im wesentlichen in Anlehnung an Arten der Küste Kaliforniens und der Kalifornischen Halbinsel charakterisiert worden ist. Eine starke Oberflächenentwicklung des fein verzweigten Thallus fördert die rasche Aufnahme von Wasser bzw. Wasserdampf, und die lockeren Flechtenbüschel gewährleisten das leichte Eindringen von Nebel und feuchter Luft auch in die tiefergelegenen Thalluspartien. Abbildung 7 (oberste Reihe) zeigt die Tagesverläufe für  $\text{CO}_2$ -Gaswechsel und Wassergehalt von *Teloschistes capensis* im Verlaufe der acht Meßtage. (Hier, wie auch in Abb. 8 und 9 ist das Verhalten jeweils des gleichen Flechtenindividuums dargestellt, so daß die einzelnen Tagesverläufe streng miteinander vergleichbar sind.) Mit Ausnahme des taufreien 18. 4., wo kaum Stoffwechselaktivität nachgewiesen werden kann, reicht die nächtliche Befeuchtung an allen übrigen Tagen aus, um morgendliche Photosynthesetätigkeit zu ermöglichen. Die Kombination von Nebel und Tau am 21. 4. und 22. 4. erweist sich am ergiebigsten. Wassergehalte bis 104% bzw. 123% werden zwischen 8 und 9 Uhr erreicht und ermöglichen Photosyntheseraten bis 15,6 bzw. 14,6  $\text{nmol CO}_2 \text{ g}_{\text{GT}}^{-1} \text{ s}^{-1}$ . Deutlich korreliert die Höhe der erreichten  $\text{CO}_2$ -Assimilation mit dem Hydratationsmaximum, das in der Nacht erreicht wird. Aber auch Taubefeuchtung ohne Nebel (19., 20., 24. 4.) erbringt bemerkenswerten Stoffgewinn. An mehreren Tagen ist die Tendenz einer Zweigipfligkeit der Photosynthesekurve mit auch spätnachmittäglicher Photosynthese nach Wasserdampfaktivierung erkennbar; höhere Raten werden aber nur am 19. 4. und 20. 4. erreicht.

Ein anderes Extrem in den Lebensformen der Arten, die die Flechtenfelder besiedeln, stellt *Xanthomaculina convoluta* dar (Abb. 7, unterste Reihe). Ihre dicken, massigen Lagerlappen sind flächig und nur wenig zerteilt. Die auf das Trockengewicht bezogenen Wassergehalte erreichen mit ca. 70% nur wenig mehr als die Hälfte derjenigen von *Teloschistes capensis*. Die absoluten Photosyntheseraten sind dementsprechend geringer. Dieser Unterschied besteht nicht nur bei Bezug auf das Trockengewicht, sondern bleibt in ähnlicher Größenordnung auch in Relation zum Kohlenstoff- oder Chlorophyllgehalt der Thalli erhalten. An den drei Tagen mit nur geringer nächtlicher Befeuchtung (18., 19., 20. 4.) reicht die Hydratation nicht zu einer stärkeren Überschreitung des Kompensationspunktes aus. Die röhriigen Thalli bleiben geschlossen und weisen keine oder nur ganz geringe hygroscopische Bewegungen auf. Auch nachmittägliche Aktivierung durch Wasserdampfaufnahme ist kaum nachweisbar.

Die beiden übrigen Arten, an denen während der gesamten Meßperiode Untersuchungen durchgeführt wurden, ordnen sich hinsichtlich ihrer Lebensform und ihrer Reaktionen zwischen die beiden beschriebenen Extreme ein (Abb. 7). Die Photosyntheseraten der strauchig-fädigen *Alectoria spec.* erreichen zwar nicht ganz diejenigen von *Teloschistes capensis*; in ihren Reaktionen, beispielsweise auch in ihrer Fähigkeit zur Ausnutzung der Wasserdampfaktivierung, stimmen aber beide Arten im Prinzip miteinander überein.

Nettophotosynthese NP [ $\text{nmol CO}_2 \text{ g}_{\text{TG}}^{-1} \text{ s}^{-1}$ ], Wassergehalt WG [%]

Interessant ist das Verhalten am 18. 4., wo die nächtliche Befeuchtung nur einen Wassergehalt bis 26% bewirkt, der nach Sonnenaufgang zwar keine positive Netto-Photosynthese ermöglicht, der aber eindeutig zu einer (in der Abbildung nicht erkennbaren) Stimulation der respiratorischen  $\text{CO}_2$ -Abgabe für einige Stunden selbst bei Belichtung führt.

Die blättrige *Xanthoparmelia walteri* weist zwar trockengewichtsbezogene Wassergehalte auf, die denen von *Teloschistes capensis* und *Alectoria spec.* nahekommen, ihr  $\text{CO}_2$ -Gaswechsel bleibt aber deutlich hinter demjenigen der beiden Strauchflechten zurück.



Nettophotosynthese NP [nmol CO<sub>2</sub> g<sub>TG</sub><sup>-1</sup> s<sup>-1</sup>], Wassergehalt WG [%]

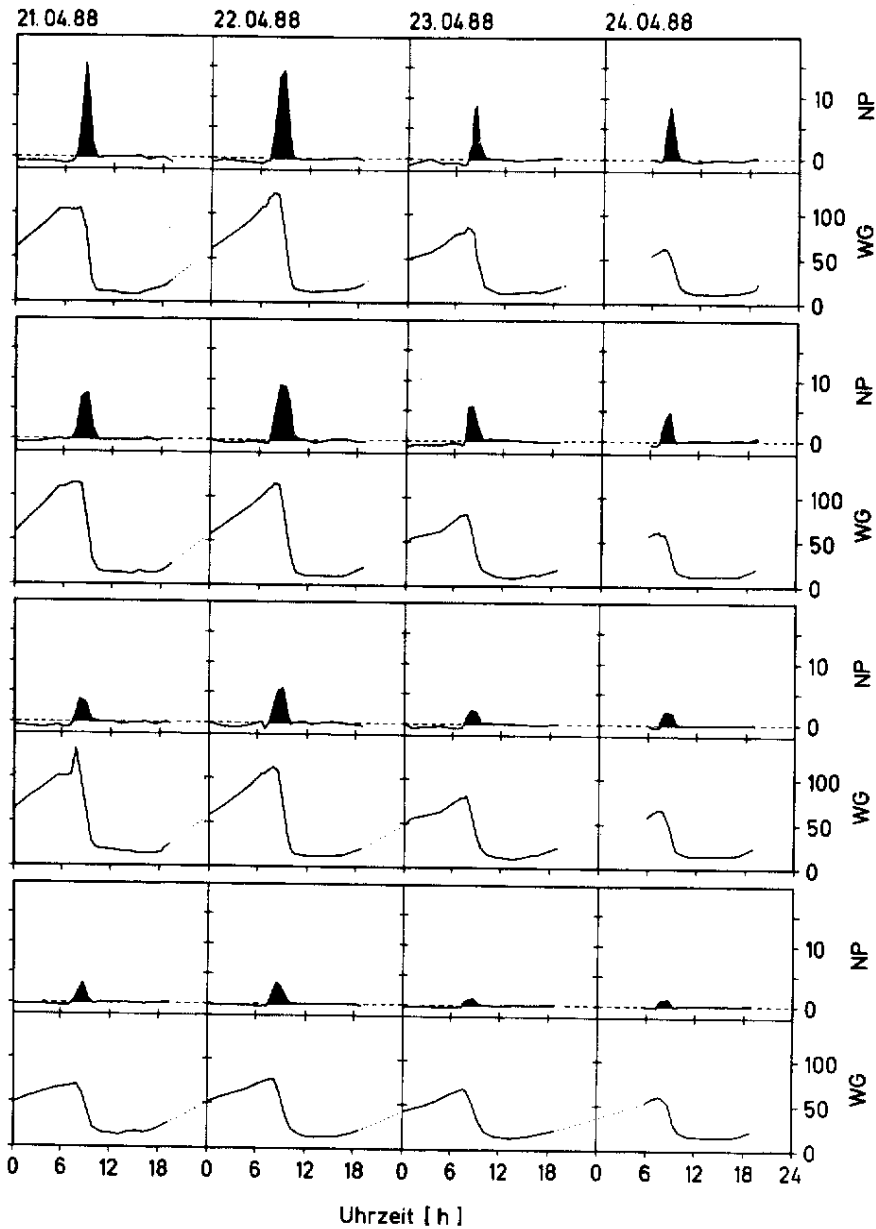
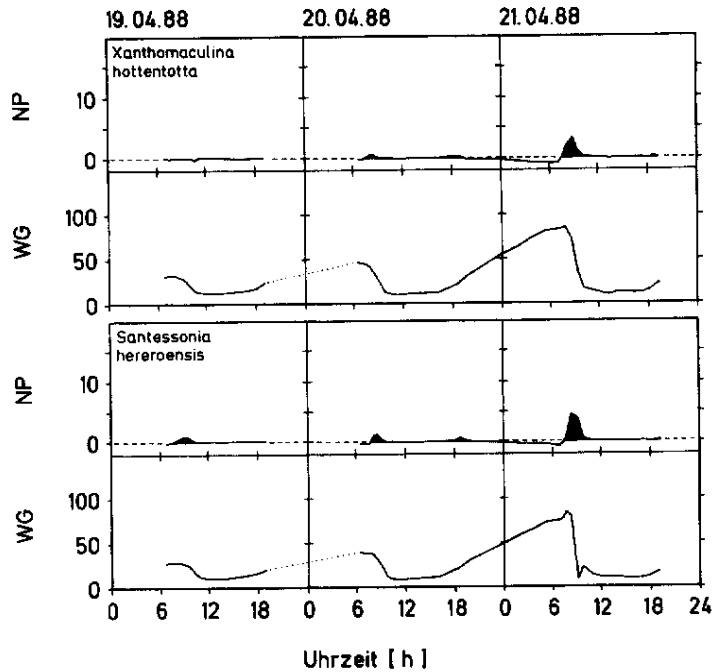


Abb. 7. Tagesläufe von Netto-Photosynthese (NP) und Wassergehalt (WG) von *Teloschistes capensis*, *Alectoria spec.*, *Xanthoparmelia walteri* und *Xanthomaculina convoluta* unter natürlichen Bedingungen. Punktierte Linien interpolieren zwischen kontinuierlich gemessenen Verläufen.

Fig. 7. Daily time courses of net photosynthesis (NP) and water content (WG) of *Teloschistes capensis*, *Alectoria spec.*, *Xanthoparmelia walteri*, and *Xanthomaculina convoluta* under natural environmental conditions. Dotted lines interpolate between the courses of continuous measurements.

Nettophotosynthese NP [ $\text{nmol CO}_2 \text{ g}_{\text{TG}}^{-1} \text{ s}^{-1}$ ], Wassergehalt WG [%]



Jeweils sechs Meßtage liegen für *Xanthomaculina hottentotta* und *Santessonia hereroensis* vor, während *Ramalina lacera* nur an drei Tagen untersucht werden konnte und für *Heterodermia cf. erinacea* nur ein Tageslauf vorliegt (Abb. 8). Die beiden *Xanthomaculina*-Arten stimmen in ihrem Verhalten weitgehend miteinander überein. Der nächtliche Hydratationsgewinn von *Santessonia hereroensis* ist bei Bezug auf das Trockengewicht des Thallus relativ gering, und die Gaswechselraten dieser Art liegen zwischen denen der Blatt- und der Strauchflechten. Demgegenüber ist die Wasseraufnahme der stark sorediösen Lager von *Ramalina lacera* außerordentlich erfolgreich. Am 22. 4. erreicht diese Art mit nahezu 150% den höchsten überhaupt gemessenen Wassergehalt, und das entspricht auch einer maximalen Assimilationsrate von  $18,2 \text{ nmol g}_{\text{TG}}^{-1} \text{ s}^{-1}$ . Bemerkenswert ist auch ihre auffallende Fähigkeit zur Nutzung der nachmittäglichen erhöhten Luftfeuchtigkeit. Von allen untersuchten Arten weisen *Ramalina lacera* und die ebenfalls mit seitlichen Soredienfeldern ausgestattete *Heterodermia cf. erinacea* am 24. 4. den deutlichsten  $\text{CO}_2$ -Gewinn in den Nachmittagsstunden auf.

Ganz entsprechenden Verhaltensmustern wie die besprochenen Strauch- und Blattflechten folgen auch die Flechten auf Gestein, von denen Tagesverläufe des  $\text{CO}_2$ -Gaswechsels in Abb. 9 dargestellt sind. An ihnen sind laufende Wassergehaltsbestimmungen nicht möglich, ohne die Thalli zu zerstören. *Caloplaca elegantissima* und *Neofuscelia namaensis* weisen im Anschluß an die nächtliche Befeuchtung nach Sonnenaufgang ebenfalls zwei- bis dreistündige Phasen photosynthetischer Stoffwechselaktivität auf. Beide Arten lassen deutlich die Fähigkeit zur nachmittäglichen Wasserdampf-Reaktivierung erkennen.

Nettphotosynthese NP [nmol CO<sub>2</sub> g<sub>TG</sub><sup>-1</sup> s<sup>-1</sup>], Wassergehalt WG [%]

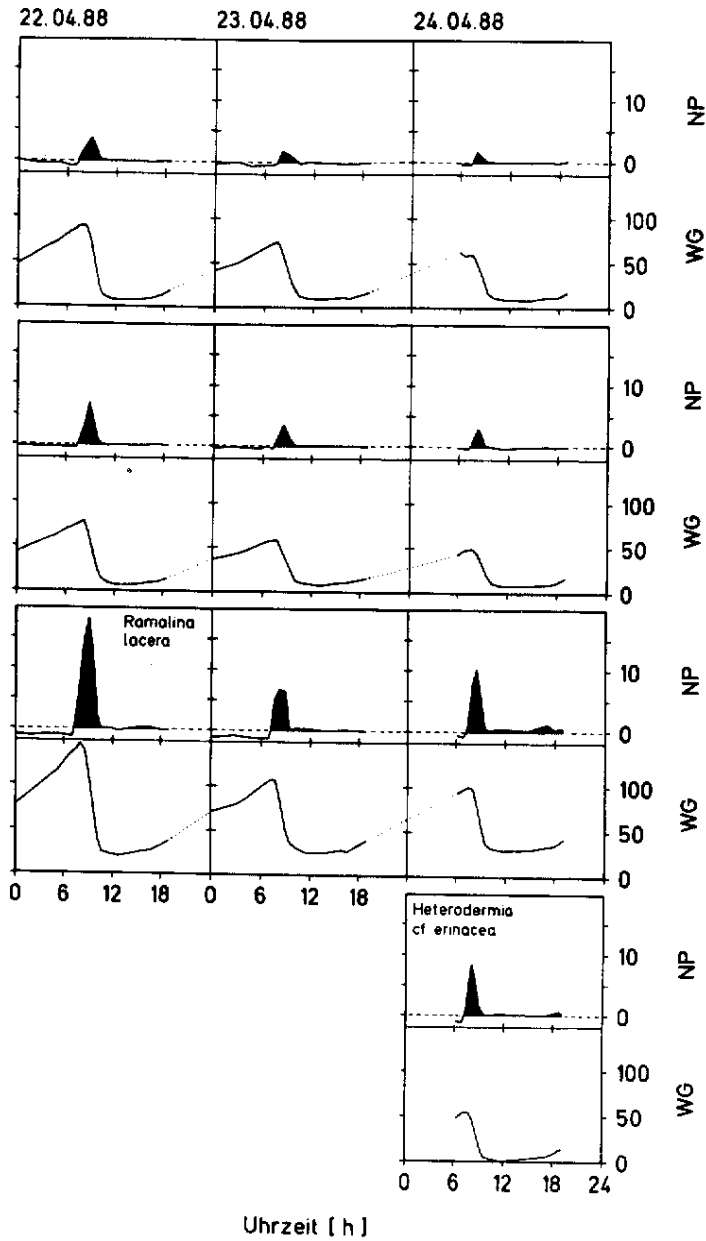


Abb. 8. Wie Abb. 7, jedoch für *Xanthomaculina hottentotta*, *Santessonia hereroensis*, *Ramalina lacera* und *Heterodermia cf. erinacea*.

Fig. 8. As Fig. 7, but for *Xanthomaculina hottentotta*, *Santessonia hereroensis*, *Ramalina lacera* and *Heterodermia cf. erinacea*.

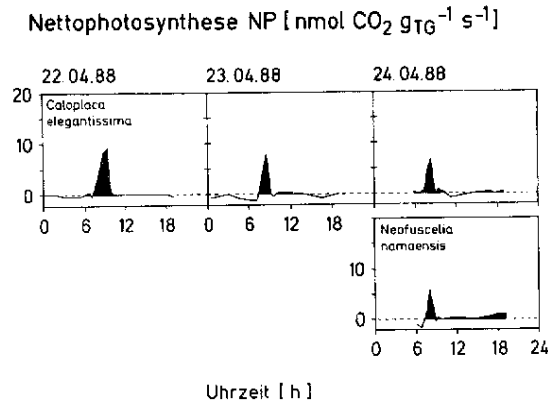


Abb. 9. Wie Abb. 7, jedoch für *Caloplaca elegantissima* und *Neofuscelia namaensis*.

Fig. 9. As Fig. 7, but for *Caloplaca elegantissima* and *Neofuscelia namaensis*.

### 3.3. Lichtabhängigkeit der Photosynthese und Licht-Kompensationspunkt

Die verschiedenen Flechten unterscheiden sich in charakteristischer Art und Weise in der Abhängigkeit ihrer Photosynthese von der einfallenden photosynthetisch aktiven Strahlung. Abbildung 10 zeigt eine Auswahl der Datenkollektive, die die Grundlage für die jeweils berechneten Lichtabhängigkeits-Funktionen bilden; die nach Gleichung (2) ermittelten SMITH-Kurven sind eingezeichnet.

Der Beginn des positiven photosynthetischen Stoffwechsels am Morgen nach Tau- und Nebelbefeuchtung hängt bei nicht-limitierender Hydratation und vergleichbaren Temperaturen einerseits von der zu kompensierenden Rate der Dunkelatmung und andererseits

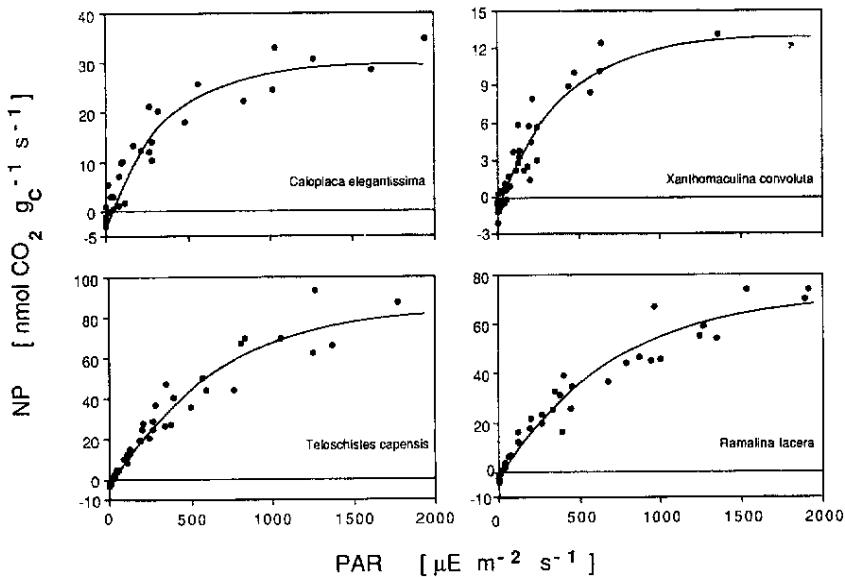


Abb. 10. Abhängigkeit der Netto-Photosynthese (NP) von der photosynthetisch aktiven Strahlung (PAR) für vier Flechtenarten. Eingezeichnet ist die nach Gleichung (2) aus den Daten berechnete „SMITH-Funktion“.

Fig. 10. Net photosynthesis (NP) as a function of photosynthetically active radiation (PAR) for four species. The "SMITH-function" is indicated as calculated for the data from equation (2).

von der apparenten Quantenausbeute ab. Vor allem in der Größe  $\alpha$ , die in Tabelle 2 in Bezug auf Thallus-Kohlenstoffgehalt aufgelistet ist, unterscheiden sich einzelne Arten stark voneinander. Deutlich hebt sich die Gruppe der Strauchflechten mit hoher Quantenausbeute (*Teloschistes capensis*, *Alectoria spec.*, *Ramalina lacera*) von den Blattflechten mit niedrigeren Werten von  $\alpha_c$  ab (*Xanthomaculina convoluta*, *X. hottentotta*, *Xanthoparmelia walteri*). Der feinverteilte Thallus mit großer strahlungsabsorbierender Oberfläche erlaubt effektivere Nutzung des Lichtes als die kompakten Lager der großblättrigen Flechten. Bei *Santessonia hereroensis* mit ebenfalls niedriger apparenter Quantenausbeute macht sich offenbar die massige Struktur der zylindrischen Thallusäste bemerkbar. Eine Sonderstellung nimmt *Caloplaca elegantissima* ein, deren dünne und vielfach aufgeteilte Lagerkruste sich hinsichtlich der Effizienz der Lichtnutzung wie die Strauchflechten verhält. In Übereinstimmung mit  $\alpha_c$  liegt der LKP bei den Blattflechten mit etwas über  $30 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PAR relativ hoch, während die strauchigen Arten nur etwas unter  $20 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$  zur Kompensation benötigen. Der niedrigste Wert tritt bei *Caloplaca elegantissima* mit  $16,3 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$  auf. Man könnte spekulieren, ob bei dieser Gesteinsflechte eventuell eine Reflexion der Strahlung durch die transparenten Kiesel den Lichtgenuß der Thalli von der Unterseite her erhöht.

Berücksichtigt man die relativ langsame Zunahme des Lichtes in den frühen Morgenstunden kurz nach Sonnenaufgang unter Nebelbedingungen, dann entsprechen die extremsten Unterschiede im LKP zwischen *Xanthomaculina hottentotta* und *Caloplaca elegantissima* einem Zeitunterschied beim Erreichen positiver Netto-Photosynthese von 10 bis 20 min. Im Hinblick auf die Kürze der insgesamt für Stoffgewinn zur Verfügung

Tabelle 2. Lichtkompensationspunkt der Netto-Photosynthese (LKP), Effizienz der Lichtausbeute bezogen auf Kohlenstoffgehalt ( $\alpha_c$ ,  $\text{nmol CO}_2 \text{ gC}^{-1} \text{ s}^{-1}$  pro  $\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), aus der Funktion nach SMITH berechnet, theoretisches Maximum der Netto-Photosynthese (NPML<sub>C</sub>) und photosynthetisch aktive Strahlung, bei der 90% der lichtgesättigten Netto-Photosynthese erreicht werden (PAR<sub>90%</sub>).

Table 2. Light compensation point of net photosynthesis (LKP), apparent quantum use efficiency related to thallus carbon content ( $\alpha_c$ ,  $\text{nmol CO}_2 \text{ gC}^{-1} \text{ s}^{-1}$  per  $\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), as calculated from the "SMITH function", theoretical maximum of net photosynthesis (NPML<sub>C</sub>), and photosynthetically active radiation which allows 90% of light saturated CO<sub>2</sub> assimilation (PAR<sub>90%</sub>).

	LKP ( $\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	$\alpha_c$	NPML <sub>C</sub> ( $\text{nmol CO}_2 \text{ gC}^{-1} \text{ s}^{-1}$ )	PAR <sub>90%</sub> ( $\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )
<i>Alectoria spec.</i>	19,7	0,089	35,01	897
<i>Caloplaca elegantissima</i>	16,3	0,075	30,38	919
<i>Ramalina lacera</i>	19,9	0,088	74,58	1856
<i>Santessonia hereroensis</i>	30,7	0,030	23,18	1726
<i>Teloschistes capensis</i>	19,1	0,112	88,54	1704
<i>Xanthomaculina convoluta</i>	30,3	0,030	13,41	1034
<i>Xanthomaculina hottentotta</i>	31,5	0,050	10,91	583
<i>Xanthoparmelia walteri</i>	30,1	0,063	19,94	781

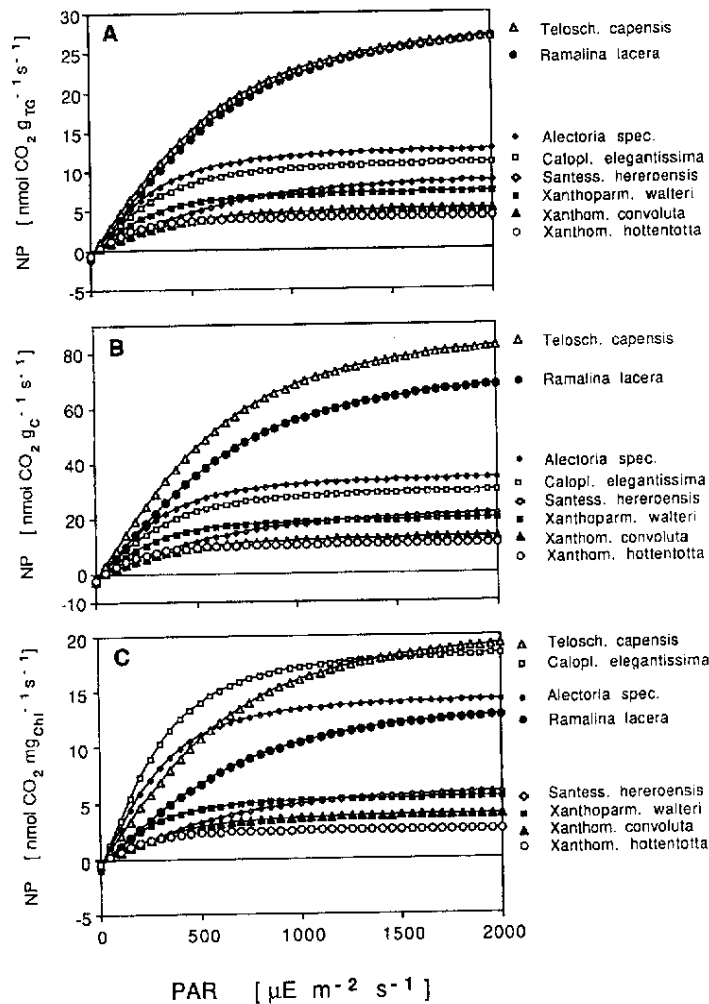


Abb. 11. Abhängigkeit der Netto-Photosynthese (NP) von der photosynthetisch aktiven Strahlung (PAR) bei Bezug auf Trockengewicht (A), Kohlenstoffgehalt (B) und Chlorophyllgehalt (C) der Thalli. Nach Gleichung (2) berechnete „SMITH-Funktionen“ für alle Untersuchungsflechten, für die ausreichende Datenkollektive zur Verfügung stehen.

Fig. 11. Net photosynthesis (NP) as functions of photosynthetically active radiation (PAR) when related to dry weight (A), carbon (B) and chlorophyll content (C) of the thalli. "SMITH-functions" as calculated from equation (2).

stehenden Zeit wird sich eine solche funktionelle Differenzierung produktionsökologisch bemerkbar machen können.

Unterschiede im primären Anstieg der Lichtabhängigkeitskurven bestimmen auch wesentlich ihren übrigen Verlauf, der zusätzlich durch die maximal bei Lichtsättigung erreichten Raten der Netto-Photosynthese charakterisiert ist (Abb. 11). Sowohl bei Bezug auf Trockengewicht der Thalli, als auch in Relation zu ihrem Kohlenstoffgehalt weist *Teloschistes capensis* die höchste Photosynthese-Kapazität auf, was für die aus der Approximationskurve berechneten theoretischen Werte NPML und PML (Abb. 11 A, B, Tabelle 2) gilt und was sich auch an den real gemessenen Daten zeigt (siehe Abb. 10). Demgegenüber beträgt die Leistung der beiden *Xanthomaculina*-Arten nur etwa 15%, und die anderen Arten ordnen sich dazwischen ein. Die Reihenfolge der einzelnen Arten nach der Höhe von NPML ändert sich bei Bezug auf Trockengewicht und Kohlenstoffgehalt

nicht; es treten nur graduelle Änderungen in der Abstufung auf. So macht sich beispielsweise der höhere Kohlenstoffgehalt von *Ramalina lacera* gegenüber *Teloschistes capensis* im Kurvenverlauf der Abb. 11 (A und B) deutlich bemerkbar. Zu einer gewissen Änderung beim Vergleich der verschiedenen Arten in der bei Lichtsättigung maximal erreichbaren Photosynthesekapazität kommt es jedoch, wenn der  $\text{CO}_2$ -Gaswechsel auf den Chlorophyllgehalt bezogen wird (Abb. 11 C). Die Arten mit geringerem Pigmentgehalt wie *Caloplaca elegantissima* und *Alectoria spec.* nähern sich den maximalen Raten von *Teloschistes capensis*. Diese Art weist aber auch unter diesem Bezugssystem die höchste Leistungsfähigkeit auf, und die Blattflechten, insbesondere die beiden *Xanthomaculina*-Arten und *Xanthoparmelia walteri*, bleiben auch hier weit dahinter zurück. Das weist sehr deutlich auf die entscheidende Bedeutung von Thallusmorphologie und Lebensform auf die photosynthetische Leistungsfähigkeit hin.

Sehr hohe Lichtintensitäten werden am Wüstenstandort für hydratisierte Flechten wegen der schnellen Austrocknung der Thalli nur selten zu erwarten sein. Unter den Herbstbedingungen der vorliegenden Messungen traten die maximalen täglichen Photosyntheseraten in der Regel zwischen  $200$  und  $500 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PAR auf. Es kann aber zumindest kurzfristig auch mit wesentlich höherem Lichtgenuß selbst bei starker Hydratation gerechnet werden, was zu Höchstwerten der  $\text{CO}_2$ -Assimilation führt. So betrug beispielsweise am 22. 4. (Abb. 6) die photosynthetisch aktive Strahlung zur Zeit der höchsten Assimilationsrate für *Teloschistes capensis*  $765 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (bei 83,6% WG). Am gleichen Tag erreichte *Xanthomaculina convoluta* ihr Photosynthesemaximum um 8:26 h bei einer horizontalen Einstrahlung von  $440 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , während sie 70 min später bei einer Belichtung von  $1153 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$  immerhin noch fast mit einem Drittel der maximalen Rate  $\text{CO}_2$  assimilierte. Die Maximalwerte der während der Meßperiode auftretenden Photosyntheseraten sind z. B. bei *Caloplaca elegantissima* und *Xanthoparmelia walteri* mit Lichtintensitäten höher als  $1000 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$  verbunden (siehe Tabelle 4). Auch dieser höhere Bereich der Lichtabhängigkeitskurve ist also unter ökologischen Gesichtspunkten durchaus noch relevant, und die unterschiedliche Fähigkeit zur Steigerung der Photosynthese bei zunehmender Lichtintensität muß sich in der täglichen Primärproduktion der einzelnen Arten bemerkbar machen. Wieder zeigen sich sehr deutliche und typische Unterschiede im Verhalten der beiden Lebensformgruppen. Beim relativen Bezug der Netto-Photosynthese auf die theoretische Maximalrate (Abb. 12) wird deutlich, wie die Strauchflechte *Teloschistes capensis* über den gesamten Bereich der natürlicherweise möglichen Einstrahlung ihre Photosyntheserate steigern kann. Die obersten Teile ihres Thallus werden längst lichtgesättigt sein, wenn eine Steigerung des Lichteinfalls in tieferen Teilen des Thallusbüschels noch zu einem Anstieg der Photosynthese führt. Demgegenüber ist die Lichtsättigung der flachen ausgebreiteten Lagerlappen von *Xanthomaculina hottentotta* viel früher erreicht, und auch hier nimmt *Caloplaca elegantissima* eine Mittelstellung ein. Lichtsättigung ( $\text{PAR}_{90\%}$ , siehe Tabelle 2) wird bei den *Xanthomaculina*-Arten und bei *Xanthoparmelia walteri* bereits bei viel niedrigeren Intensitäten erreicht als etwa bei den Polstern von *Teloschistes capensis*. Der Vorteil der strauchigen Lebensform ergibt sich aber nicht nur beim relativen Bezug der Photosyntheseraten, sondern über den gesamten Lichtbereich sind die drei Strauchflechten *Teloschistes capensis*, *Alectoria spec.* und *Ramalina lacera* den Blattflechten auch hinsichtlich der absoluten Raten der Nettophotosynthese überlegen.

### 3.4 Abhängigkeit der Photosynthese vom Hydratationsgrad der Thalli und Feuchte-Kompensationspunkt

Die vormittägliche Phase aktiver Photosynthesetätigkeit wird während der Austrocknung der Flechten durch das Unterschreiten des Feuchte-Kompensationspunktes beendet, der dadurch zu einem produktionsökologisch wichtigen Parameter wird. Der durch Regressionsberechnung für die Austrocknungsverläufe ermittelte FKP schwankt bei den

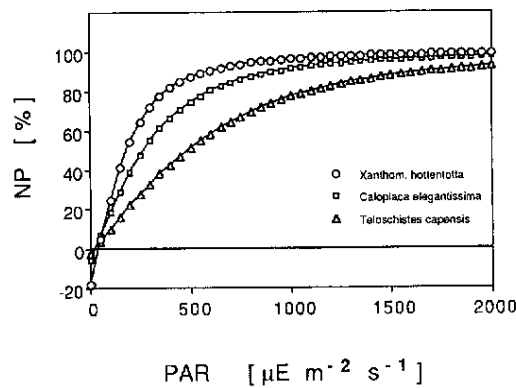


Abb. 12. Abhängigkeit der Netto-Photosynthese (NP, in Prozent der jeweiligen Maximalraten bei Bezug auf Kohlenstoffgehalt) von der photosynthetisch aktiven Strahlung (PAR) für drei Arten.

Fig. 12. Net photosynthesis (NP, in percent of the maximal rates, related to thallus carbon content) as functions of photosynthetically active radiation (PAR).

einzelnen Arten zwischen 15% und etwas über 25% des auf Trockengewicht bezogenen Wassergehaltes (Tabelle 3). Allen Arten ist also gemeinsam, daß sie noch bei erstaunlich geringer Hydratation photosynthetisch aktiv sein können. Hinsichtlich der Variation im FKP handelt es sich aber wohl nicht um charakteristische Unterschiede der einzelnen Arten in der Abhängigkeit ihrer Photosynthese vom Wasserpotential. Bei derart geringen Hydratationsgraden wirken sich Differenzen im Bezugssystem, d. h. im spezifischen Trockengewicht, stark auf den WG aus. Eine funktionelle Korrelation zwischen dem Wasserzustand in den Organismen und ihrer Stoffwechsellistung ist nur unter kontrollierten Bedingungen möglich.

Tabelle 3. Feuchte-Kompensationspunkt (FKP, Wassergehalt in % des Trockengewichtes) der Netto-Photosynthese während der Austrocknung am Vormittag und während der Wasserdampf-Aktivierung am Nachmittag.

Table 3. Moisture compensation point (FKP, water content relative to dry weight of the thallus, %) during drying in the morning and during water vapor activation in the afternoon.

	FKP, am Vorm. (WG, %)	FKP, am Nachm. (WG, %)
<i>Alectoria</i> spec.	18,3	16,4
<i>Ramalina</i> <i>lacera</i>	25,6	—
<i>Santessonia</i> <i>hereroensis</i>	15,0	9,7?
<i>Teloschistes</i> <i>capensis</i>	15,3	13,9
<i>Xanthomaculina</i> <i>convoluta</i>	23,7	—
<i>Xanthomaculina</i> <i>hottentotta</i>	15,7	—
<i>Xanthoparmelia</i> <i>walteri</i>	21,1	—



Auch muß beachtet werden, daß die Austrocknung der Flechten nach Aufreißen der Wolken- und Nebelfelder am Standort, d. h. sobald sie von direkten Sonnenstrahlen getroffen werden, sehr schnell vor sich geht. So kann beispielsweise bei *Teloschistes capensis* der Wassergehalt im Verlaufe von etwa 60 min von über 80% (maximale Photosyntheseraten) bis auf 12% unter den Feuchtekompensationspunkt des  $\text{CO}_2$ -Gaswechsels absinken. Es ist sicher anzunehmen, daß es dabei nicht zu einer gleichmäßigen Austrocknung kommt, sondern daß Feuchtegradienten innerhalb der Lager auftreten. Die hauptsächlich assimilatorisch tätigen Teile wie die dünnen, stark verzweigten Thallusäste und ganz allgemein die außenliegenden Algen der Thalli werden am schnellsten Wasser verlieren, während das Mark des Lagerinneren zunächst noch etwas feuchter bleibt. Diese Verhältnisse müßten sich umkehren, wenn die über die Mittagszeit stark und sicherlich gleichmäßig ausgetrockneten Thalli in den Nachmittagsstunden bei erhöhter Luftfeuchtigkeit wieder schwerer werden, d. h. Wasserdampf aufnehmen. Dann sollten zunächst die äußersten Thallusbereiche hydratisiert werden und das Thallusinnere trockener bleiben. Abbildung 13 zeigt die Abhängigkeit der Netto-Photosynthese von WG für *Teloschistes capensis*

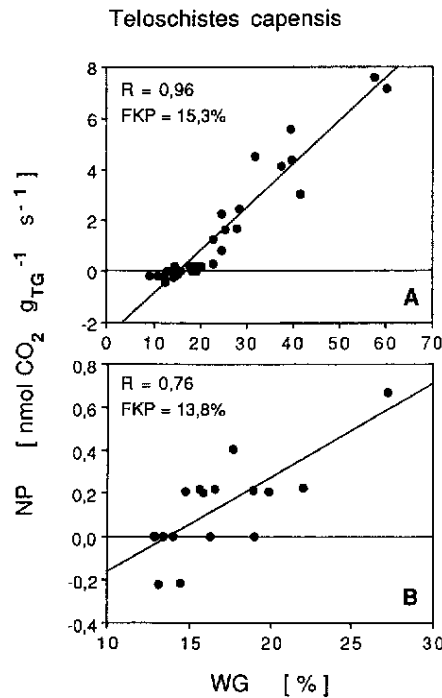


Abb. 13. Netto-Photosynthese (NP) in Abhängigkeit vom Wassergehalt (WG) der Proben von *Teloschistes capensis* während der Austrocknungsphase am Vormittag (A) und während der nachmittäglichen Wasserdampfaufnahme (B). Die Feuchtekompensationspunkte (FKP) wurden durch lineare Regression ermittelt (Regressionskoeffizient R).

Fig. 13. Net photosynthesis (NP) as functions of thallus water content (WG) of *Teloschistes capensis* during the drying phase in the morning (A) and during water vapor uptake in the afternoon (B). The moisture compensation points (FKP) are determined by linear regression (regression coefficient R).

während der morgendlichen Austrocknungs- (A) im Vergleich zu der nachmittäglichen Wiederbefeuchtungsphase (B). Tatsächlich liegt der FKP vormittags höher als am Nachmittag, und ein solcher Unterschied tritt in gleicher Richtung bei allen drei Arten auf, für die das Datenmaterial zur Berechnung der Kompensationsfeuchte zu beiden Zeitpunkten ausreichend war (Tabelle 3). Für eine statistische Absicherung der Differenzen reicht das

Tabelle 4. Maximale Rate der Netto-Photosynthese unter natürlichen Bedingungen, in absoluten Einheiten ( $NP_c$ ) und prozentual (in Klammern) bezogen auf das durch die „SMITH-Funktion“ berechnete theoretische Maximum ( $NPML_c$ ); photosynthetisch aktive Strahlung (PAR) und Wassergehalt der Thalli (WG) zum Zeitpunkt maximaler Netto-Photosynthese; maximaler täglicher Kohlenstoff-Gewinn (ohne Berücksichtigung des Atmungsverlustes während der Dunkelperiode); Kohlenstoffgewinn am 24. 4. 1988. Alle Gaswechselangaben beziehen sich auf den Kohlenstoffgehalt der Thalli. Für die einzelnen Arten standen unterschiedlich große Datenkollektive zur Verfügung (siehe Tabelle 1). Bei zwei Arten (\*) reichten die Daten nicht zur Berechnung der Lichtkurven aus; Wassergehaltsbestimmungen waren für die beiden Gesteinsflechten nicht möglich. Anordnung der Arten nach abfallender Produktion am 24. 4.

Table 4. Maximal rates of net photosynthesis under natural conditions in absolute terms ( $NP_c$ ) and, in brackets, as percentages of the theoretical maxima ( $NPML_c$ ) as determined by the "SMITH-function"; photosynthetically active radiation (PAR) and thallus water content (WG) at the time of maximal net photosynthesis; maximal daily carbon gain during the daylight period; daily carbon gain on April 24, 1988. All of the gas exchange rates are related to thallus carbon content.

	Maximale $NP_c$ -Rate (% von $NPML_c$ ) ( $nmol CO_2 g_c^{-1} s^{-1}$ )	PAR ( $\mu E m^{-2} s^{-1}$ ) und WG (%) zur Zeit maximaler NP	Maximaler täglicher Kohlenstoff-Gewinn ( $mgc g_c^{-1} d^{-1}$ )	Kohlenstoff-Gewinn am 24. April 1988 ( $mgc g_c^{-1} d^{-1}$ )
<i>Teloschistes capensis</i>	50,46 (57%)	569	2,491	1,158
<i>Ramalina lacera</i>	45,50 (61%)	1003	1,821	0,861
<i>Heterodermia cf. erinacea</i>	48,05* (-)	710	0,539	0,517
<i>Caloplaca elegantissima</i>	33,14 (> 100%)	1029	0,806	0,496
<i>Neofuscella namaensis</i>	26,88* (-)	510	0,425	0,373
<i>Alectoria spec.</i>	24,30 (69%)	645	1,055	0,336
<i>Xanthoparmelia walteri</i>	18,60 (94%)	1264	0,456	0,229
<i>Santessonia hereroensis</i>	16,80 (73%)	665	0,481	0,151
<i>Xanthomaculina convoluta</i>	10,08 (75%)	632	0,281	0,113
<i>Xanthomaculina hottentotta</i>	11,30 (> 100%)	804	0,417	0,095

Datenmaterial noch nicht aus. Auch ist die Vergleichbarkeit der beiden Situationen dadurch erschwert, daß bei der nachmittäglichen Wasserdampfaktivierung die geringe Lichtintensität stark limitierend wirkt und die NP-Raten deshalb viel geringer sind als bei entsprechenden Wassergehalten am Vormittag. Die Tendenz zu einer Hysteresis im Verlauf der wasser-gehaltsabhängigen Netto-Photosynthese zwischen Vor- und Nachmittag, die auf Hydrationsgradienten in den Flechtenthalli beruhen muß, ist jedoch deutlich.

### 3.5 Kohlenstoffgewinn der verschiedenen Arten

Das mit ihrer Lebensform gekoppelte unterschiedliche Verhalten der einzelnen Flechtenarten findet seinen Niederschlag in starken Unterschieden des täglichen Kohlenstoffgewinns. Der CO<sub>2</sub>-Gaswechsel der zehn Versuchsarten wurde am 24. 4. unter identischen mikroklimatischen Bedingungen parallel zueinander verfolgt. Es handelte sich um einen Tag ohne Nebel, aber mit sehr reichlich nächtlichem und frühmorgendlichem Taufall, der im Vergleich zu den übrigen Tagen zu mittelhoher Hydratation führte und bei allen Flechten Photosynthesetätigkeit ermöglichte. In Tabelle 4 sind die Arten nach sinkendem Kohlenstoffgewinn an diesem Tag (ohne Berücksichtigung der Atmung während der Dunkelperiode) angeordnet. Bei Bezug auf den Kohlenstoffgehalt der Thalli unterscheiden sich die Extreme, *Teloschistes capensis* auf der einen und die beiden *Xanthomaculina*-Arten auf der anderen Seite, um eine Zehnerpotenz voneinander. Die Größenordnung des Unterschiedes bleibt auch bei Bezug auf Trockengewicht oder Chlorophyllgehalt bestehen. Grundsätzlich sind die Strauch- und Bandflechten produktiver als die Blattflechten; auch *Xanthoparmelia walteri* befindet sich bei den Arten mit geringerem Tagesgewinn, und *Ramalina lacera* und *Heterodermia* cf. *erinacea* weisen am Tag der Vergleichsmessungen hohe Raten auf. Die beiden Flechten auf Kieseln am Boden finden sich im Mittelfeld der Arten; sie erreichen gegenüber den kompakten Blattflechten dreimal höhere Gewinne. Die maximale Tagesproduktion während der gesamten Meßperiode steigt bis nahe 2,5 mg Kohlenstoff-Aufnahme pro g Kohlenstoffgehalt des Thallus an (Tabelle 4), d. h. *Teloschistes capensis* assimiliert an einem Tage bis zu 0,25% der Kohlenstoffmenge, die sein Lager aufbaut.

Die Reihenfolge der Untersuchungsarten nach abfallendem Tagesgewinn an Kohlenstoff entspricht ziemlich genau auch derjenigen nach sinkenden maximal erreichten Raten der Nettphotosynthese unter natürlichen Bedingungen (Tabelle 4). Die absolute photosynthetische Leistungsfähigkeit ist offensichtlich die wesentliche Komponente für die Höhe des Tagesgewinnes, und demgegenüber scheinen Unterschiede etwa in einer artspezifischen Länge der photosynthetisch aktiven Periode der Flechten nach der nächtlichen Befeuchtung zumindest während der erfaßten herbstlichen Witterungsperiode eine untergeordnete Rolle zu spielen.

Neben den unter den natürlichen Bedingungen ermittelten absoluten Maximalwerten der CO<sub>2</sub>-Assimilation ist in Tabelle 4 das Verhältnis dieser Raten zum theoretisch möglichen Maximalwert (NPML) angegeben, so wie er sich aus den berechneten Lichtkurven für den Fall der Lichtsättigung unter der Annahme ergibt, daß die Thalli optimal befeuchtet sind. Bei den Blattflechten und bei *Caloplaca elegantissima* liegen die natürlicherweise aufgetretenen Photosynthesemaxima in der Nähe der theoretischen Höchstwerte der Leistungsfähigkeit; diese Arten werden also offenbar noch im Zustand ausreichender Hydratation lichtgesättigt. Demgegenüber erreichen die Strauch- und Bandflechten wie *Teloschistes capensis*, *Ramalina lacera* und *Alectoria* spec. nur Raten von 57 bis 69% der jeweiligen theoretischen Maximalraten. Bei diesen Arten würde eine mit höherer Belichtung verbundene Ausdehnung der Phase hoher Hydratation noch zu einer zusätzlichen Steigerung der Photosyntheseraten führen. Das könnte in der kühleren Jahreszeit von Bedeutung werden und die Überlegenheit der strauchigen Lebensform in ihrer Produktivität gegenüber den kompakten Blattflechten noch weiter steigern.

#### 4. Diskussion

Das Muster eines kurzfristigen morgendlichen Gipfels der Nettophotosynthese nach Sonnenaufgang im Anschluß an nächtliche Befeuchtung und mit anschließender Wiederaus-trocknung ist für das Verhalten der Flechten an vielen Standorten charakteristisch. Es war zunächst von BÜTTNER (1971) theoretisch beschrieben worden und fand sich typischerweise vor allem unter ariden und semi-ariden Bedingungen, so z. B. in der Negev-Wüste (LANGE et al. 1970 a, b; KAPPEN et al. 1979, 1980), in der Nebelzone der Atacama-Wüste (LANGE & REDON 1983), in der mediterranen Küstenzone Portugals (LANGE et al. 1985) und Kaliforniens (MATTHES-SEARS et al. 1986 a, b), aber auch nach nächtlicher Regen- oder Taubefeuchtung für Flechten xerothermer Halbtrockenrasen (HAHN et al. 1989) und unter maritim beeinflussten Bedingungen an Dünenstandorten der Nordsee (BRUNS-STRENGE & LANGE 1991; LANGE & BRUNS-STRENGE 1991). Unter bestimmten Klimabedingungen reagieren selbst Flechten der Antarktis (z. B. *Umbilicaria aprina*, KAPPEN 1988) und der arktischen Tundrenzone (TENHUNEN et al. 1990) entsprechend. Hiermit stimmt das Verhalten der untersuchten Flechten in der küstennahen Nebelzone der Namib-Wüste überein. Beginn und Ende der Phase positiver Netto-Photosynthese werden durch den Licht- bzw. Feuchtekompensationspunkt der Thalli bestimmt; der Anstieg der Photosynthesekurve ist zunächst im wesentlichen licht- und der Abfall dann anschließend hydrationsbedingt. Die Länge der jeweiligen Produktionszeit wird durch den Grad der Befeuchtung und durch die Geschwindigkeit der austrocknenden Wirkung der Sonneneinstrahlung bestimmt. Selbst gegenüber den anderen Wüstengebieten, aus denen entsprechende Erfahrungen vorliegen, scheint die Zeitspanne der Photosyntheseperiode für die Namib-Flechten mit zwei bis drei Stunden während der Untersuchungsperiode besonders kurz zu sein.

Wichtigste Wasserquelle für die poikilohydran Organismen in der Küstenzone der Namib-Wüste ist der Nebel, der regelmäßig für eine starke Durchfeuchtung der Thalli sorgt und dessen Auftreten und Dauer die Ausdehnung der Flechtenfelder nördlich Swakopmund und deren Artenzusammensetzung bestimmen (SCHIEFERSTEIN 1989). Daneben spielt aber auch der Taufall eine entscheidende Rolle, dessen Wirkung sich unter Nebelbedingungen nicht von derjenigen der Nebelbefeuchtung trennen läßt, der aber – zumindest lokal – auch dann auftreten kann, wenn es zu keiner Nebelbildung kommt. Während der Meßperiode im Herbst, die zur Auswertung zur Verfügung steht, ermöglichte auch alleinige Tau-Hydratation bei allen untersuchten Flechten erheblichen Kohlenstoffgewinn (z. B. am 24. 4., siehe Tabelle 4). Derartige Taubefeuchtung, die in anderen flechtenreichen Wüstengebieten wie im Negev die dominierende Rolle spielt, trägt also auch in der Nebelzone der Namib wesentlich mit zur Stoffproduktion der Flechten bei.

Neben der Befeuchtung durch tropfbares Wasser als wichtigster Form der Hydratation können auch die Namib-Flechten, von denen alle untersuchten Arten Grünalgen als Phycobionten haben, durch Wasserdampfaufnahme erhöhte Luftfeuchtigkeit zur Reaktivierung ihres Photosyntheseapparates nutzen. Eine derartige Fähigkeit ist in bestimmten Vegetationszonen, etwa unterhalb der Nebeloasen in der Atacama-Wüste, für die Flechtenexistenz überhaupt entscheidend (REDON & LANGE 1983). Die vorliegenden Untersuchungen zeigen, daß sie in der Nebelzone der Namib nur unter ganz bestimmten Klimasituationen zu zusätzlichem Stoffgewinn führen kann. Bei absinkenden Temperaturen und eventuellem Transport feuchter Luftmassen vom Meer her kann es am Spätnachmittag zu einer so starken Erhöhung der Luftfeuchtigkeit kommen, daß Wasserdampfaufnahme bei gleichzeitig noch ausreichender Belichtung die Überschreitung des Feuchtekompensationspunktes ermöglicht. Das führte in mehreren beobachteten Fällen zu erneuter Stoffwechselaktivität im Anschluß an die mittägliche Phase starker Austrocknung und zu einem nachmittäglichen Gipfel der Photosynthesetätigkeit. Die relative Luftfeuchtigkeit, bei der diese Reaktivierung stattfand, lag bei ca. 75 bis 85%. Das entspricht bei Gleichgewichtseinstellung einem Wasserpotential der Thalli in der Größenordnung von  $-300$  bis  $-400$  bar – ein

Hydratationszustand, für den auch bei Experimenten unter kontrollierten Bedingungen für Flechtenarten extremer Standorte beginnende photosynthetische Aktivität nachgewiesen worden ist (z. B. LANGE 1988).

Es wäre erstrebenswert, auch Aussagen über die Abhängigkeit des Gaswechsels der einzelnen Flechtenarten vom Wassergehalt bei stärkerer Hydratation zu machen. Die Feststellung des für die Photosynthese optimalen Wassergehaltes oder die Frage nach einer Hemmung des Gaswechsels durch vergrößerte Diffusionswiderstände bei hohem Wassergehalt der Thalli wäre von Wichtigkeit für die Interpretation des tageszeitlichen Verhaltens. Derartige Informationen sind aber aus den vorliegenden Freilandmessungen nicht ableitbar; sie müssen späteren Laboratoriumsuntersuchungen vorbehalten bleiben.

Beim Vergleich der einzelnen untersuchten Flechtenarten ergeben sich erhebliche und offensichtlich bezeichnende Unterschiede im Gaswechselverhalten. Die Lebensform der Thalli scheint ausschlaggebend die Höhe der Primärproduktion zu bestimmen. Die strauchigen und bandförmigen Lager von *Teloschistes capensis*, *Alectoria* spec., *Ramalina lacera* und auch *Heterodermia* cf. *erinacea* führen zu den höchsten Photosyntheseraten sowohl bei Bezug auf Trockengewicht als auch auf Kohlenstoff- bzw. Chlorophyllgehalt. *Teloschistes capensis* erweist sich ganz generell als die Art mit den günstigsten Kohlenstoffgewinnen. Demgegenüber liegt die Kohlenstoffassimilation der großlobigen Blattflechten, insbesondere der beiden *Xanthomaculina*-Arten, um eine Größenordnung niedriger. Der Grund für diese Differenz ist sicherlich im unterschiedlichen Zerteilungsgrad der Lager zu sehen. Einerseits ermöglicht die charakteristische Nebelflechten-Struktur (RUNDEL 1974, 1978; MATTHES-SEARS et al. 1986 a) etwa von *Teloschistes capensis* erfolgreichere Wasseraufnahme bei Nebel- und Taubenetzung; die maximalen frühmorgendlichen Wassergehalte dieser Art sind – auch bei Bezug auf Kohlenstoffgehalt der Thalli – unter gleichen kleinklimatischen Bedingungen höher als die der *Xanthomaculina*-Arten. Dieser produktionsökologische Vorteil wird offensichtlich auch dadurch nicht voll wieder ausgeglichen, daß die kompakteren Blattflechten durch höhere Transpirationswiderstände etwas langsamer ihr Wasser wieder abgeben und daher häufig eine etwas längere Zeitperiode der Stoffwechselaktivität besitzen. Ein weiterer Vorteil der strauchigen Lebensform mit großer Oberflächenentwicklung hinsichtlich der algenführenden Lagerbereiche liegt offensichtlich in der besseren Möglichkeit zur Nutzung des einfallenden Lichtes, in der Erhöhung der Effizienz der Lichtausbeute ( $\alpha$ ). Der 90%-Wert der Lichtsättigung ( $PAR_{90\%}$ , siehe Tabelle 2) wurde bei den *Xanthomaculina*-Arten und bei *Xanthoparmelia walteri* – unter den gegebenen Umständen während der herbstlichen Meßperiode – bereits zwischen ca. 580 und  $1030 \mu E m^{-2} s^{-1}$  erreicht. Demgegenüber waren Arten wie *Teloschistes capensis* und *Ramalina lacera* erst bei über  $1700 \mu E m^{-2} s^{-1}$  lichtgesättigt. Hier kommen bei steigender Lichtintensität offenbar immer tiefere Schichten der Thalluspolster in günstigen Lichtgenuß, was sich im Gegensatz zu den einschichtigen Blattflechten in einer kontinuierlichen Zunahme der Photosynthese des Gesamthallus auswirkt und die Stoffbilanz dieser Flechten noch verbessert, wenn die Lager der Blattflechten bereits lichtgesättigt sind. Auch hinsichtlich der Nutzung der Wasserdampfaufnahme zur Reaktivierung der Photosynthesetätigkeit sind die feinzerteilten Strauch- und Bandflechten mit großer Oberflächenentwicklung offensichtlich besser adaptiert; nur bei ihnen traten höhere Assimilations-Raten während des nachmittäglichen Photosynthesegipfels auf. Diese Unterschiede in der Fähigkeit zur photosynthetischen Kohlenstoff-Assimilation mögen ihren Niederschlag darin finden, daß ein Teil der Flechtenfelder nördlich von Swakopmund – auch habituell, siehe Abb. 1 – von der Strauchflechte *Teloschistes capensis* dominiert werden und insbesondere die beiden *Xanthomaculina*-Arten in ihrer Biomasse-Entwicklung demgegenüber weit zurücktreten. In anderen Bereichen in der Küstenzone der Namib treten Standorte auf, wo neben epigäischen Krusten *Xanthomaculina convoluta* dominiert und *Teloschistes capensis* nahezu völlig fehlt (siehe MATTICK 1970; GIESS 1981). Hier könnte sich möglicherweise bei selteneren Nebelvorkommen das bessere Wasserhaltevermögen der massigen Thalli der lobaten Flechte positiv

auswirken. Die Beantwortung der Frage, welche ökologische Bedeutung in diesem Zusammenhang den hygroskopischen Bewegungen der Thalli von *Xanthomaculina convoluta* etwa hinsichtlich Wasserhaushalt, Stoffbilanz und eventuellem Lichtschutz der Algen zukommt, muß weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben (siehe BÜDEL & WESSELS 1986; LANGE et al. 1990a).

Nur wenig Information liegt über das Verhalten der krustigen Flechten der Flechtenfelder vor. *Caloplaca elegantissima*, einer der häufigsten Vertreter dieser Lebensform auf anstehendem Fels und besonders auf kleinen, am Boden liegenden Kieseln, erwies sich in den wenigen aufgezeichneten Tagesläufen als äußerst produktiv. Sie erreicht mittelhohe Photosyntheseraten im Vergleich zu den anderen Arten (Tabelle 4) und fällt vor allem wegen ihrer hohen auf Chlorophyll bezogenen  $\text{CO}_2$ -Assimilation auf (Abb. 12). Möglicherweise stellt ihre dünne Thalluskruste produktionsökologisch ein besonders effektives System dar. Keine Messungen liegen bislang von den Erdkrusten wie z. B. *Lecidella crystallina* WIRTH & VEZDA vor, die in der Flechtenvegetation des Untersuchungsstandortes mit relativ geringen Deckungsgraden eingestreut sind, die aber an anderen, offensichtlich etwas trockeneren Standorten die Bodenoberfläche fast vollständig überziehen. Es wäre denkbar, daß bei ihnen die wasserhaltende Kraft des Bodens, mit dem sie in engem Kontakt stehen, nach einer Befeuchtung die Zeitperiode aktiver Photosynthesetätigkeit verlängert und für sie dadurch die Möglichkeit zur Existenz noch in Bereichen besteht, wo die relative Seltenheit von Nebellagen für die schneller austrocknenden Strauch- und Blattflechten keine ausreichende Produktionsmöglichkeit mehr bietet.

Aus den Kartierungen von SCHIEFERSTEIN (1989) geht hervor, daß groß- und kleinflächig charakteristische Gradienten im Lebensformspektrum der verschiedenen Flechtenfelder bestehen, die sie mit den klimatischen Verhältnissen, insbesondere mit Ausmaß und Dauer der Nebellagen in Zusammenhang bringen konnte. Es wäre eine reizvolle Aufgabe zu versuchen, diese standörtliche Differenzierung mit den ökophysiologischen Eigenschaften der verschiedenen Flechtentypen in Zusammenhang zu bringen und damit die Vegetationsgliederung auf ihre funktionellen Ursachen zurückzuführen – einer Thematik, zu der die vorliegende Untersuchung die ersten Hinweise liefern kann.

Die vorgestellten Ergebnisse über Wasserhaushalt und  $\text{CO}_2$ -Gaswechsel einer Auswahl von Flechten aus der Nebel-Namib erlauben noch keine konkreten Verallgemeinerungen hinsichtlich der Jahresproduktion der untersuchten Arten, weil sich die Messungen zunächst nur auf eine einzige Klimasituation im Herbst beschränken. Es fehlen ebenfalls noch ausreichende Angaben über die nächtlichen Atmungsverluste der Thalli. Auch die Angaben über spezifische Eigenschaften im Verhalten der einzelnen Flechtenarten müssen zunächst unter einem gewissen Vorbehalt bleiben, weil das Datenmaterial noch keine statistische Auswertung zuläßt. Zwar besteht jede einzelne Materialprobe bei den Gaswechsellmessungen – je nach Größe und Lebensform der Arten – aus zumindest einigen (z. B. *Xanthomaculina hottentotta*) bis vielen (z. B. *Caloplaca elegantissima*) Flechten-„Individuen“, so daß es sich bei den ermittelten Photosyntheseraten jeweils durchaus um Mittelwerte über ein Kollektiv aus der Population handelt. Die Menge der untersuchten Proben und die Anzahl der Tagesläufe, auf denen die Aussagen beruhen (siehe Tabelle 1), ist jedoch infolge der arbeitstechnischen Limitationen während der Untersuchungen im Gelände begrenzt. Wir planen einerseits die Ausdehnung der Untersuchungen auf andere Jahreszeiten, andererseits werden die Messungen unter Freilandbedingungen durch Untersuchungen der Abhängigkeit des Flechten-Gaswechsels von den wichtigsten der Klimafaktoren wie Temperatur, photosynthetisch aktive Strahlung und Hydratationsgrad unter kontrollierten Bedingungen ergänzt werden. Auch Interferenzen in der Wirkung der einzelnen Faktoren auf die Primärproduktion der Thalli, die in der vorliegenden Arbeit nicht mit erfaßt werden konnten, müssen dabei berücksichtigt werden. Die Kombination dieser Ergebnisse mit Hilfe einer modellmäßigen Formulierung der Faktorenabhängigkeit der photosynthetischen Stoffproduktion der untersuchten Arten (vergl. LANGE & BRUNS-STRENGE 1991) soll dann eine

realistische Abschätzung ihrer Stoffproduktion unter den jahreszeitlich unterschiedlichen Klima- und Standortsituationen ermöglichen. Daraus wird sich anschließend die Bedeutung der funktionellen Besonderheiten der einzelnen Lebensformen ableiten lassen, die ihnen ihre Existenz unter den ungewöhnlichen Bedingungen der Nebel-Namib ermöglicht, in der Flechten den kormophytischen Pflanzen überlegen sind.

### Zusammenfassung

Die Nebelzone der Namib-Wüste (Namibia, Südwest-Afrika) ist bekannt für reiches Flechtenvorkommen bei fast völligem Fehlen von Höheren Pflanzen. Die Studie gilt den prinzipiellen ökophysiologischen Mechanismen, die die Existenz der Flechten (*Lichenes*) unter den speziellen Bedingungen der „Nebel-Wüste“ ermöglichen. Sie steht damit im Rahmen unserer Bestrebungen, die produktionsökologischen Grundlagen für flechtenreiche Vegetationszonen zu erfassen, um sie modellmäßig einer großräumigen Beschreibung unter kausalanalytischen Gesichtspunkten zugänglich zu machen.

Während der herbstlichen Witterungsperiode (April 1988) wurden Mikroklima, Wasserhaushalt und Photosynthese 10 charakteristischer Arten am natürlichen Standort untersucht. Es liegen Zeitverläufe von Wassergehalt und  $\text{CO}_2$ -Gaswechsel vor, aus denen die tägliche Primärproduktion, die Lichtabhängigkeit der  $\text{CO}_2$ -Assimilation bei ausreichender Hydratation, Licht- (LKP) und Feuchtekompensationspunkte (FKP) ermittelt werden.

Wichtigste Wasserquelle für die Flechten ist der Nebel, aber auch nächtlicher Taufall ohne Nebel kann zu hoher Befeuchtung führen. Maximal werden Wassergehalte bis über 150% des Trockengewichtes der Thalli erreicht. Die eingequollenen Flechten zeigen bald nach Sonnenaufgang einen steilen Anstieg ihrer Netto-Photosynthese, der von der zunehmenden Lichtintensität bestimmt wird. Anschließend trocknen die Thalli aus, und dann begrenzt der Grad der Hydratation ihre Stoffwechselaktivität. Im typischen Fall ist 2 bis 4 Stunden nach Sonnenaufgang die Photosynthesetätigkeit der trockenen Flechten erloschen; ihr Wassergehalt sinkt auf unter 10% ab. Neben der Befeuchtung durch tropfbares Wasser reaktiviert auch Wasserdampfaufnahme bei erhöhter Luftfeuchtigkeit den Photosyntheseapparat. Das kann zu einem zweiten, niedrigeren Tagesgipfel der  $\text{CO}_2$ -Aufnahme während der späten Nachmittagsstunden führen. Das Grundmuster im Verlauf der photosynthetischen Aktivität wird durch die täglichen Witterungsbedingungen variiert; es treten auch Tage ohne jeglichen  $\text{CO}_2$ -Gewinn auf.

Spezifische Eigenschaften der einzelnen Arten, insbesondere ihre Lebensform, bestimmen die maximal erreichten Photosyntheseraten und die Möglichkeit zur Nutzung der gebotenen Feuchtigkeit. Sowohl bei Bezug auf das Trockengewicht der Thalli, als auch auf ihren Kohlenstoff- oder Chlorophyllgehalt erreichen die strauchigen und bandförmigen Flechtenarten (z. B. *Teloschistes capensis*, *Alectoria* spec., *Ramalina lacera*) gegenüber den kompakten Blattflechten (z. B. *Xanthomaculina convoluta*, *X. hottentotta*, *Xanthoparmelia walteri*) höhere Raten der Netto-Photosynthese. Die Effizienz ihrer Lichtnutzung (bezogen auf einfallende photosynthetisch aktive Strahlung, primärer Anstieg der Lichtabhängigkeitskurve) und die Maximalraten bei Lichtsättigung liegen auf höherem Niveau. Die Lichtsättigung der gesamten Flechtenthalli in ihrer natürlichen Position findet zwischen 583 (*Xanthoparmelia hottentotta*) und  $1856 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (*Ramalina lacera*) statt. Der LKP variiert nur in engem Bereich zwischen 16,3 (*Caloplaca elegantissima*) und  $31,5 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (*Xanthomaculina hottentotta*); der FKP liegt nach der morgendlichen Austrocknungsphase zwischen 15,0 (*Santessonia hereroensis*) und 25,6% (*Ramalina lacera*) des auf Trockengewicht bezogenen Wassergehaltes. *Caloplaca elegantissima*, eine untersuchte krustige Gesteinsflechte, zeichnet sich durch mittelhohe bzw. hohe Photosyntheseraten bei Bezug auf Trockengewicht bzw. Chlorophyllgehalt und durch einen sehr niedrigen LKP aus. Der maximale tägliche Kohlenstoffgewinn (ohne nächtliche Atmung) beträgt bei *Teloschistes capensis* ca. 0,25% des Thallus-Kohlenstoffgehaltes, etwa das Zehnfache der von den *Xanthomaculina*-Arten unter entsprechenden Witterungsbedingungen erreichten Primärproduktion.

Am Untersuchungsstandort in unmittelbarer Küstennähe erweisen sich also die polsterförmig wachsenden Strauchflechten gegenüber den Blattflechten produktionsökologisch als überlegen. Das entspricht der Dominanz der feinverzweigten Thalli von *Teloschistes capensis* in diesen Flechtenfeldern. Eine Fortsetzung der Arbeiten wird sich insbesondere auf die weitere Analyse der Lebensformen als Anpassung an den Extremstandort konzentrieren und Freilandstudien zu anderen Jahreszeiten sowie Messungen der Faktorenabhängigkeit des Gaswechsels unter kontrollierten Laboratoriumsbedingungen gelten.

## Danksagung

Die Untersuchungen wurden durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft im Rahmen des „Sonderforschungsbereiches 251 der Universität Würzburg“ und durch den „Fonds der Chemischen Industrie“ (Frankfurt) gefördert. Wir sind dem „Direktorat of Nature Conservation and Recreation“ Windhoek und dem Leiter der lokalen Naturschutzbehörde, Herrn P. TARR (Swakopmund), für ihre Unterstützung zu Dank verbunden. Herr Dr. D. C. J. WESSELS (University of the North, Sovenga, RSA) nahm an der Freilandarbeit teil und identifizierte kritische Arten des Flechtenmaterials, durch Herrn Prof. Dr. O. H. VOLK (Würzburg) erhielten wir vielfachen Rat. Frau Dipl.-Biol. B. SCHIEFERSTEIN und Herrn Dr. K. LORIS (beide Stuttgart-Hohenheim) sind wir für Diskussionen und Hilfe verbunden. Frau W. FIRNSCHILD, Frau D. FALTENBACHER-WERNER und Frau G. THEUMER danken wir für ihre Mitarbeit bei der Auswertung der Ergebnisse, Herr G. RADERMACHER und Frau Dipl.-Biol. S. HAHN unterstützten uns bei der Verarbeitung der Meßdaten. Die Geländemessungen waren Teil eines Praktikums für fortgeschrittene Studenten unserer Universität, wir danken ihnen für die erfreuliche Zusammenarbeit.

Wir gedenken in großer Hochachtung und in Dankbarkeit der verstorbenen Kollegen und Freunde JOHANN VISSER (Stellenbosch, RSA) und MASON E. HALE (Washington D.C., USA), die an unseren Untersuchungen in Namibia teilhatten.

## Literatur

- BJÖRKMANN, O. (1981): Responses to different quantum flux densities. In: LANGE, O. L., NOBEL, P. S., OSMOND, C. B., & ZIEGLER, H. (eds.): *Physiological Plant Ecology I*, Encyclopedia of Plant Physiology 12A. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, 57–107.
- BROWN, D. H., & HOOKER, T. N. (1977): The significance of acidic lichen substances in the estimation of chlorophyll and phaeophytin in lichens. *New Phytologist* **78**: 617–624.
- BRUNS-STRENGE, S., & LANGE, O. L. (1991): Photosynthetische Primärproduktion der Flechte *Cladonia portentosa* an einem Dünenstandort auf der Nordseeinsel Baltrum. I. Freilandmessungen von Mikroklima, Wassergehalt und CO<sub>2</sub>-Gaswechsel. *Flora* **185**: 73–97.
- BÜDEL, B., & WESSELS, D. C. J. (1986): *Parmelia hueana* GYELN., a vagrant lichen from the Namib Desert, SWA/Namibia. I. Anatomical and reproductive adaptations. *Dinteria* **18**: 3–15.
- BÜTTNER, R. (1971): Untersuchungen zur Ökologie und Physiologie des Gasstoffwechsels bei einigen Strauchflechten. *Flora* **160**: 72–99.
- CERNUSCA, A. (1973): Einsatz mobiler Meßeinrichtungen in der Ökosystemanalyse. In: H. ELLENBERG (Herausg.): *Ökosystemforschung*. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, 195–201.
- ESSLINGER, T. L. (1978): A new status for the brown *Parmeliae*. *Mycotaxon* **7**: 45–54.
- GIESS, W. (1981): Die in der zentralen Namib von Südwestafrika/Namibia festgestellten Pflanzenarten und ihre Biotope. *Dinteria* **15**: 13–72.
- GREEN, T. G. A., KILIAN, E., & LANGE, O. L. (1991): *Pseudocyphellaria dissimilis*: a desiccation-sensitive, highly shade-adapted lichen from New Zealand. *Oecologia* **85**: 498–503.
- HAHN, S., SPEER, D., MEYER, A., & LANGE, O. L. (1989): Photosynthetische Primärproduktion von epigäischen Flechten im „Mainfränkischen Trockenrasen“. I. Tagesläufe von Mikroklima, Wassergehalt und CO<sub>2</sub>-Gaswechsel zu den verschiedenen Jahreszeiten. *Flora* **182**: 313–339.
- HALE, M. E. (1985): *Xanthomaculina* HALE, a new genus in the *Parmeliaceae* (Ascomycotina). *Lichenologist* **17**: 255–265.
- HALE, M. E., & VOBIS, G. (1978): *Santessonia*, a new lichen genus from South West Africa. *Afr. Bot. Notiser* **131**: 1–5.
- KAPPEN, L. (1988): Ecophysiological relationships in different climatic zones. In: M. GALUN (ed.): *CRC Handbook of Lichenology, II*. CRC Press, Inc. Boca Raton, Florida, 37–100.
- KAPPEN, L., LANGE, O. L., SCHULZE, E.-D., BUSCHBOM, U., & EVENARI, M. (1980): Ecophysiological investigations on lichens of the Negev Desert. VII. The influence of the habitat exposure on dew imbibition and photosynthetic productivity. *Flora* **169**: 216–229.
- KAPPEN, L., LANGE, O. L., SCHULZE, E.-D., EVENARI, M., & BUSCHBOM, U. (1979): Ecophysiological investigations on lichens of the Negev Desert. VI. Annual course of the photosynthetic production of *Ramalina maciformis* (DEL.) BORY. *Flora* **168**: 85–108.



- KÄRNEFELT, I. (1988): Two closely related species of *Caloplaca* (*Teloschistaceae*, *Lichenes*) from the Namib Desert. *Bothalia* **18**: 51–56.
- KNOX, D. M. E. (1983): New *Xanthoparmeliae* (*Lichenes*) from southern and central Africa. *J. S. Afr. Bot.* **49**: 143–159.
- LANGE, O. L. (1969): Experimentell-ökologische Untersuchungen an Flechten der Negev-Wüste. I. CO<sub>2</sub>-Gaswechsel von *Ramalina maciformis* (DEL.) BORY unter kontrollierten Bedingungen im Laboratorium. *Flora* **158**: 324–359.
- LANGE, O. L. (1988): Ecophysiology of photosynthesis: Performance of poikilohydric lichens and homoiohydric Mediterranean sclerophylls. *J. Ecology* **76**: 915–937.
- LANGE, O. L., & BRUNS-STRENGE, S. (1991): Photosynthetische Primärproduktion der Flechte *Cladonia portentosa* an einem Dünenstandort auf der Nordseeinsel Baltrum. II. Photosynthesemodell: Entwicklung, Parametrisierung durch Messungen des CO<sub>2</sub>-Gaswechsels unter kontrollierten Bedingungen und Test. *Flora* **185**: 214–232.
- LANGE, O. L., KILIAN, E., MEYER, A., & TENHUNEN, J. D. (1984): Measurements of lichen photosynthesis in the field with a portable steady-state porometer. *Lichenologist* **16**: 1–9.
- LANGE, O. L., KILIAN, E., & ZIEGLER, H. (1990a): Photosynthese von Blattflechten mit hygroskopischen Thallusbewegungen bei Befeuchtung durch Wasserdampf und mit flüssigem Wasser. *Bibliotheca Lichenologica* **38**: 311–323.
- LANGE, O. L., MEYER, A., ZELLNER, H., ULLMANN, I., & WESSELS, D. C. J. (1990b): Eight days in the life of a desert lichen: Water relations and photosynthesis of *Teloschistes capensis* in the coastal fog zone of the Namib Desert. *Madoqua* (Windhoek) **17**: 17–30.
- LANGE, O. L., & REDON, J. (1983): Epiphytische Flechten im Bereich einer chilenischen „Nebeloase“ (Fray Jorge). II. Ökophysiologische Charakterisierung von CO<sub>2</sub>-Gaswechsel und Wasserhaushalt. *Flora* **174**: 245–284.
- LANGE, O. L., SCHULZE, E.-D., & KOCH, W. (1970a): Experimentell-ökologische Untersuchungen an Flechten der Negev-Wüste. II. CO<sub>2</sub>-Gaswechsel und Wasserhaushalt von *Ramalina maciformis* (DEL.) BORY am natürlichen Standort während der sommerlichen Trockenperiode. *Flora* **159**: 38–62.
- LANGE, O. L., SCHULZE, E.-D., & KOCH, W. (1970b): Experimentell-ökologische Untersuchungen an Flechten der Negev-Wüste. III. CO<sub>2</sub>-Gaswechsel und Wasserhaushalt von Krusten- und Blattflechten am natürlichen Standort während der sommerlichen Trockenperiode. *Flora* **159**: 525–538.
- LANGE, O. L., TENHUNEN, J. D., HARLEY, P. C., & WALZ, H. (1985): Method for field measurements of CO<sub>2</sub> exchange and photosynthetic capacity of lichens under mediterranean climatic conditions. In: BROWN, D. H. (ed.): *Lichen Physiology and Cell Biology*. Plenum Press, New York and London, 23–29.
- LOGAN, R. F. (1960): The Central Namib Desert. South West Africa. *Nat. Acad. of Sciences. Nat. Res. Council, Publ.* 758 (Washington): 1–162.
- MATTHES-SEARS, U., NASH III, T. H., & LARSON, D. W. (1986a): The ecology of *Ramalina menziesii*. II. In situ diurnal field measurements at two sites on a coastal-inland gradient. *Can. J. Bot.* **64**: 988–996.
- MATTHES-SEARS, U., NASH III, T. H., & LARSON, D. W. (1986b): The ecology of *Ramalina menziesii*. IV. In situ photosynthetic patterns and water relations of reciprocal transplants between two sites on a coastal-inland gradient. *Can. J. Bot.* **64**: 1183–1187.
- MATTICK, F. (1970): Flechtenbestände der Nebelwüste und Wanderflechten in der Namib. *Namib und Meer* (Gesellsch. f. Wissensch. Entwickl. u. Museum Swakopmund) **1**: 35–43.
- MEYER, H., Herausg. (1910): Das deutsche Kolonialreich. Eine Länderkunde der deutschen Schutzgebiete. Bd. II. Bibliograph. Institut, Leipzig u. Wien.
- POELT, J., & PELLETER, U. (1984): Zwergstrauchige Arten der Flechtengattung *Caloplaca*. *Plant Syst. Evol.* **148**: 51–88.
- REDON, J., & LANGE, O. L. (1983): Epiphytische Flechten im Bereich einer chilenischen „Nebeloase“ (Fray Jorge). I. Vegetationskundliche Gliederung und Standortbedingungen. *Flora* **174**: 213–243.
- RONEN, R., & GALUN, M. (1984): Pigment extraction from lichens with dimethyl sulfoxide (DMSO) and estimation of chlorophyll degradation. *Environm. Exp. Bot.* **24**: 239–245.
- RUNDEL, P. W. (1974): Water relations and morphological variation in *Ramalina menziesii* TAYL. *Bryologist* **77**: 23–32.
- RUNDEL, P. W. (1978): Ecological relationships of desert fog zone lichens. *Bryologist* **81**: 277–293.

- SCHIEFERSTEIN, B. (1989): Ökologische Untersuchungen an den Flechtenfeldern der Namib-Nebelwüste. Diplomarbeit. Universität Stuttgart-Hohenheim.
- SERUSIAUX, E., & WESSELS, D. (1984): *Santessonia* (*Lecanorales*, *Buelliaceae*) in the Namib Desert (South West Africa). *Mycotaxon* **19**: 479–502.
- SMITH, E. L. (1937): The influence of light and carbon dioxide on photosynthesis. *J. Gen. Physiol.* **20**: 807–830.
- SMITH, E. L. (1938): Limiting factors in photosynthesis: Light and carbon dioxide. *J. Gen. Physiol.* **22**: 21–35.
- TENHUNEN, J., LANGE, O. L., HAHN, S., MEYER, A., SIEGWOLF, R., OBERBAUER, S., & GEBAUER, R. (1990): Climate change, physiological response, and the ecosystem role of poikilohydric tundra plants. In: CHAPIN III, F., JEFFERIES, R., REYNOLDS, J., SHAVER, G., & SVOBODA, J. (eds.): *Physiological Ecology of Arctic Plants: Implications for Climate Change*. Academic Press, New York and London, in prep.
- TENHUNEN, J. D., WEBER, J. A., YOCUM, C. S., & GATES, D. M. (1976): Development of a photosynthesis model with an emphasis on ecological applications. II. Analysis of a data set describing the  $P_M$  surface. *Oecologia* **26**: 101–119.
- WALTER, H. (1937): Die ökologischen Verhältnisse in der Namib-Nebelwüste (Südwestafrika) unter Auswertung der Aufzeichnungen des Dr. G. BOSS (Swakopmund). *Jahrb. wiss. Bot.* **84**: 58–222.
- WALTER, H. (1986): The Namib Desert. In: EVENARI, M., NOY-MEIR, J., & GOODALL, D. W. (eds.): *Hot Desert and Arid Shrubs*. Elsevier Science Publishers B.V., Amsterdam, 245–282.
- WALTER, H., & BRECKLE, S.-W. (1984): *Spezielle Ökologie der Tropischen und Subtropischen Zonen*. Fischer-Verlag, Stuttgart.
- WESSELS, D. C. J., & VAN VUUREN, D. R. J. (1986): Landsat imagery – its possible use in mapping the distribution of major lichen communities in the Namib Desert, South West Africa. *Madoqua* (Windhoek) **14**: 369–373.
- WIRTH, V., & VEZDA, A. (1975): Drei neue Flechtenarten aus Südwestafrika. *Stuttgarter Beitr. Naturkunde* **284**: 1–4.
- ZAHLEBRUCKNER, A. (1926): Afrikanische Flechten (*Lichenes*). *Bot. Jb.* **60**: 468–552.

Eingegangen am 28. August 1990

Anschrift der Verfasser: Dr. O. L. LANGE, Dr. A. MEYER, Dr. I. ULLMANN, Dr. H. ZELLNER, Lehrstuhl für Botanik II der Universität Würzburg, Mittlerer Dallenbergweg 64, W-8700 Würzburg, BRD