

ÜBER DIE SO₂-RESISTENZ VON FLECHTEN UND DIE MIT IHR INTERFERIERENDEN FAKTOREN

V. WIRTH & R. TÜRK¹

Abstract

The SO₂ resistance of 23 lichen species was determined by measuring the decrease of the photosynthetic intensity after SO₂ gas-exposure. The most resistant species is *Lecanora conizaeoides* which penetrates deepest into the cities. The sequence of the species arranged according to increasing 'poleophoby' in the cities often differs considerably from that arranged according to increasing sensitivity to SO₂ found in the SO₂ gas-exposure experiments. The sensitivity to SO₂ is rather independent on the growth form. There are sensitive and insensitive species within the fruticose, foliaceous and crustaceous growth form groups. Factors affecting the SO₂ resistance are physical and chemical conditions which may cause reduction of the toxicity of SO₂ (for inst. a high buffer capacity of thallus and substrate and possibly the content of certain lichen substances), morphological and anatomical properties which may hinder the penetration of SO₂ into the thallus (as a thick cortex), and water availability, water content and water capacity of the lichen which influence the absorption of SO₂.

Der starke Rückgang von Flechten in urbanisierten und industrialisierten Räumen ist wesentlich auf die hohe Immissionsbelastung, insbesondere auf die Einwirkung von Schwefeldioxid, zurückzuführen. Die bereits aufgrund von Freilandbeobachtungen angenommene Schädigung des SO₂ auf Flechten konnte experimentell nachgewiesen werden. Die Begasung von Flechtenlagern mit SO₂ führt bei vielen Arten zu einer irreversiblen Einschränkung der Nettophotosynthese (BÖRTITZ & RANFT 1972, TÜRK, WIRTH & LANGE 1974, ARZANI 1974). Die Herabsetzung der Nettophotosyntheserate ist um so bedeutender, je höher die Konzentration des einwirkenden SO₂ ist.

Die Empfindlichkeit der Flechten gegenüber SO₂ ist artspezifisch recht unterschiedlich. In relativ kurzzeitigen Begasungsexperimenten (14 h) von TÜRK & al. (1974) erwiesen sich für die Ermittlung artspezifischer Resistenzunterschiede Begasungskonzentrationen von 4 mg SO₂/m³ Luft als geeignet. Diese Versuche wurden auf eine größere Anzahl von Arten ausgedehnt, wobei Vertreter unterschiedlicher Wuchsformen, unterschiedlicher Ökologie und unterschiedlicher Empfindlichkeit gegenüber anthropogenen Einflüssen – soweit dies von Geländebeobachtungen abgeschätzt werden konnte – herangezogen wurden, um Hinweise auf Faktoren zu erhalten, die mit der SO₂-Resistenz interferieren.

Die Begasung der voll gequollenen Flechten erfolgte im Dunkeln bei einer rel. Luftfeuchte von 96% 14 Stunden lang. Als Schädigungskriterium wurde die Beeinflussung der Nettophotosyntheserate durch das SO₂ herangezogen (näheres zur Methodik, zum Aufbau der SO₂-Begasungsanlage und der CO₂-Gaswechsellanlage (URAS) s. TÜRK et al. (1974).

1. Diese Arbeit wurde im Rahmen eines Forschungsauftrages an Prof. Dr. O. L. LANGE mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft durchgeführt. Herrn Prof. Dr. S. HUNECK, Halle, danken wir für Auskünfte zum Chemismus von Flechtenstoffen.

In Abb. 1 ist die bleibende Einschränkung der Nettophotosyntheserate von 23 Arten nach Begasung mit $4 \text{ mg SO}_2/\text{m}^3$ Luft dargestellt. Die Unterschiede in der SO_2 -Empfindlichkeit sind teilweise bedeutend; sie erlauben eine Anordnung der Flechten nach dem Grad ihrer SO_2 -Resistenz.

Für die kausale Deutung der unterschiedlichen Resistenz der Flechtenarten gegenüber SO_2 ist die Frage nach den mit der SO_2 -Resistenz interferierenden Faktoren von grundlegender Bedeutung. Die recht große Zahl getesteter, in vielen Merkmalen unterschiedener Arten erlaubt bereits gewisse Aussagen über die die SO_2 -Resistenz beeinflussenden Eigenschaften der Flechten.

Abb. 2 gibt eine Übersicht möglicher, die SO_2 -Resistenz beeinflussender Mechanismen. Das Schema lehnt sich in den Grundzügen einem von LEVITT (1972) im wesentlichen für höhere Pflanzen entwickelten Konzept an, wonach sich ein Organismus gegen Schädigungen von außen — LEVITT spricht von stress — auf zweierlei Art schützen kann: mit Mechanismen der stress avoidance und mit Mechanismen der stress tolerance. Unter stress avoidance sind diejenigen der Resistenz dienenden Mechanismen zu verstehen, welche eine Einstellung des thermodynamischen Gleichgewichtes mit den einwirkenden stress-Faktoren, etwa Kälte, erschweren,

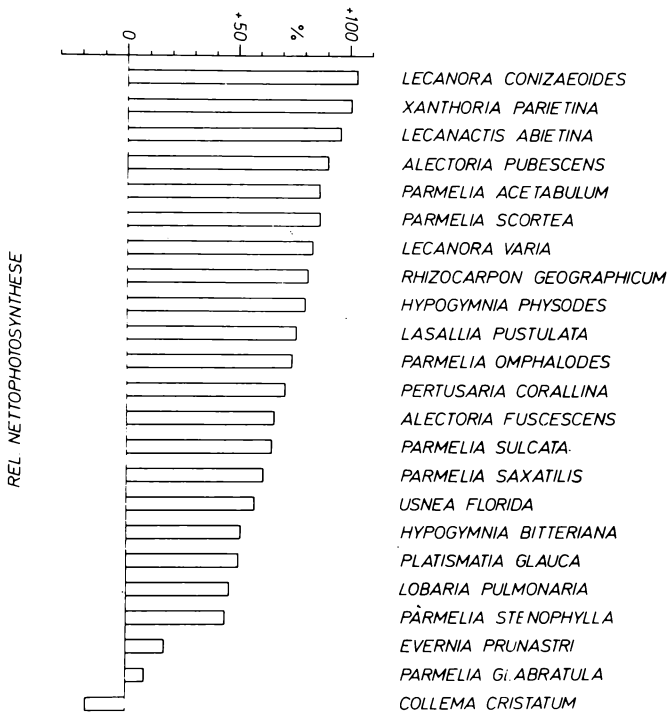


Abb. 1. Nettophotosynthese (in % der Normalwerte) von 23 Flechtenarten nach 14stündiger Begasung mit $4 \text{ mg SO}_2/\text{m}^3$ Luft. Mittel von jeweils 3 in wöchentlichem Abstand vorgenommenen Messungen nach Abklingen eventueller Primärreaktionen.

unter stress tolerance die Resistenzeigenschaften, welche eine Schutzwirkung trotz der Gleichgewichtseinstellung mit den Schadfaktoren gewährleisten.

Im Falle der Einwirkung von SO₂ auf Flechten können als stress-avoidance-Faktoren Eigenschaften angesehen werden, die das Eindringen des SO₂ in stoffwechselaktive Bereiche erschweren oder die Toxizität des SO₂ vermindern, und als stress-tolerance-Faktoren solche, die die rein plasmatische Resistenz gegenüber SO₂-Einwirkung umfassen (vgl. Abb. 2).

Bei den relativ kurzzeitigen Begasungsversuchen wird die Widerstandsfähigkeit der Flechten wesentlich durch avoidance-Mechanismen mitbestimmt. An avoidance-Mechanismen, die das Eindringen des SO₂ in stoffwechselaktive Orte erschweren, dürften anatomisch-morphologische Eigenschaften des Thallus von Bedeutung sein, z.B. Thallusdicke, Cortexdicke, Cortexdicke, Oberflächenbeschaffenheit. Die Ergebnisse mehrerer Versuche machen dies deutlich. Werden z.B. Proben derselben Flechtenart von verschiedenen Standorten begast, die eine jeweils mit relativ dünner Cortex und relativ dünnem Thallus, die andere mit dickerer Cortex und dickerem Thallus, so erweisen sich die dickeren Proben als resistenter gegenüber SO₂ (vgl. TÜRK et al. (1974). *Hypogymnia bitteriana*, deren Cortex durch Flächens-orale fleckenweise unterbrochen ist, zeigt eine größere SO₂-Empfindlichkeit als die nahe verwandte *Hypogymnia physodes* mit intakter Oberringe (vgl. Abb. 1).

Wie weit beeinflußt die Wuchsform in der üblichen Abgung (Krusten-, Blatt-, Strauch-, Bartflechten etc.) die SO₂-Resistenz? Von mehreren Autoren ist aufgrund von Geländedaten angenommen worden, daß Krustenflechten resistenter als Blattflechten, diese resistenter als Strauchflechten sind. Abb. 1 zeigt, daß keine enge Korrelation zwischen Wuchsform und SO₂-Empfindlichkeit existiert; so sind bereits unter den 4 resistentersten Arten 3 Wuchsformtypen (Krusten-, Blatt- und Bartflechten) vertreten. Allerdings zeigen Krustenflechten im ganzen gesehen doch

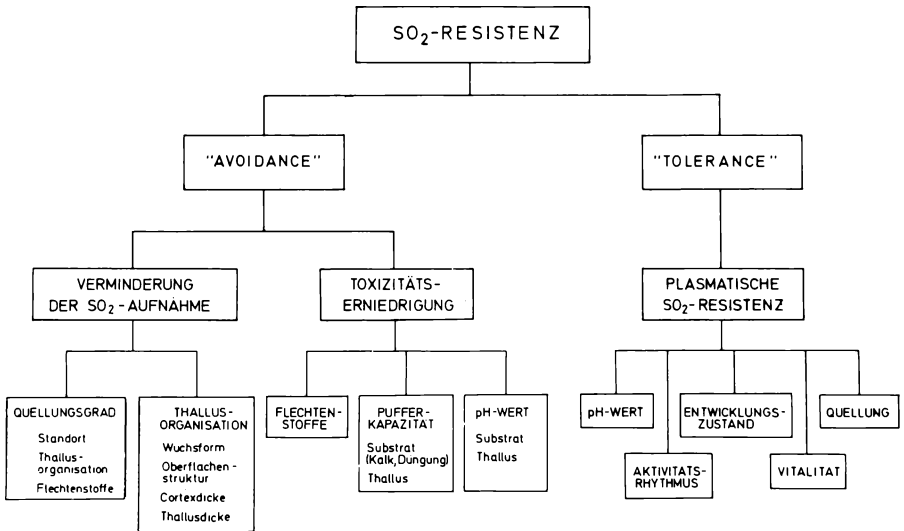


Abb. 2. Mögliche Mechanismen der SO₂-Resistenz bei Flechten

die Tendenz zu erhöhter Resistenz. So liegen sämtliche getesteten Krustenflechtenarten in der vorderen Hälfte des Artenspektrums der Abb. 1. Die experimentellen Ergebnisse bestätigen damit weitgehend die Ansichten BARKMANs (1958 p. 120) und GILBERTs (1970 p. 624). Zweifellos haben anatomisch-morphologische Eigenschaften Einfluß auf die SO₂-Resistenz, doch sind die Wuchsformgruppen in dieser Hinsicht offenbar noch zu mannigfaltig differenziert, als daß sich eine deutliche Abhängigkeit der SO₂-Resistenz von der Wuchsform ergeben könnte (vgl. WIRTH & TÜRK 1975). Die einzige untersuchte Flechte vom Gallertflechtentyp, *Collema cristatum*, ist außerordentlich wenig resistent. Ob dies am spezifischen Blaualgen-Phykobionten, am Fehlen einer schützenden Cortex bei dieser Flechte oder an der charakteristischen gallertigen Organisation liegt, die ein hohes Wasseraufnahmevermögen bedingt, muß offen bleiben. Unter den getesteten Arten besitzt *Collema cristatum* das größte Wasseraufnahmevermögen.

Der Wasserfaktor ist von ausschlaggebender Bedeutung für die SO₂-Resistenz von Flechten, da die SO₂-Aufnahme und zugleich die Schädigung des Thallus durch SO₂ ganz wesentlich von seinem Wassergehalt bzw. seinem Quellungsgrad abhängt, der seinerseits nicht nur von morphologisch-anatomischen Eigenschaften, sondern auch vom Standort der Flechte bestimmt wird (vgl. Abb. 2). Mit steigendem Wassergehalt des Thallus nimmt auch die Schädigung durch SO₂ zu (vgl. TÜRK & al. 1974). Im Prinzip entsprechende Ergebnisse zeigen Transplantationsversuche von SCHÖNBECK (1969): relativ regengeschützt in SO₂-belasteter Umgebung angebrachte Flechtentransplantate werden weniger geschädigt als regenexponierte. Regengeschützt wachsende Flechten, die ihren Wasserhaushalt über eine Gleichgewichtseinstellung mit dem Wasserdampfdruck der Luft bestreiten und entsprechende anatomisch-morphologische Anpassungen entwickelt haben, besitzen in der Regel eine geringe Wasserkapazität (auf die Fläche bezogen) und nehmen daher geringere Mengen an SO₂ auf als regenexponiert wachsende, was eine relativ geringe Schädigung bei SO₂-Einwirkung zur Folge haben könnte. Die einzige ausgeprägt anombrophytische Flechte der Versuchsreihe, *Lecanactis abietina*, erwies sich im Begasungsexperiment als eine der resistentesten Flechten. Betrachtet man die SO₂-Resistenz der Arten im Hinblick auf die hygrischen Verhältnisse ihrer typischen Standorte, so ergibt sich – mit mehreren Ausnahmen – daß Arten feucht-schattiger, beregneter Standorte empfindlicher sind als Arten besonner, austrocknungsgefährdeter Habitate.

Avoidance-Mechanismen, die zu einer Verminderung der Toxizität des SO₂ führen, sind in erster Linie in einer hohen Pufferkapazität kombiniert mit einem hohen pH sowohl des Thallus als auch des Substrates zu sehen. Die Aciditäts- und Puffereigenschaften des Substrates spielen vor allem für Krustenflechten eine Rolle, da sie infolge ihrer dichten Verbindung mit der Unterlage vor allem kleinmolekulare Bestandteile, etwa Calciumkarbonat, z.T. in großen Mengen in den Thallus aufnehmen (SYERS, BIRNIE & MITCHELL 1967) und ihre Thalluseigenschaften somit vom Substrat beeinflußt werden. Besonders eine hohe Pufferkapazität von Thallus und Substrat bewirken, daß der pH des Milieus bei Einwirkung von SO₂ langsamer auf toxische Werte absinkt. Ein niedriger pH ist für viele Flechten bereits per se ungünstig (GILBERT 1970); bei Anwesenheit von SO₂ kommt es zu einer zusätzlichen Schädigung infolge der Einwirkung offenbar toxischer Ionen (vgl. TÜRK & WIRTH 1975). Zahlreiche Feldbeobachtungen unterstreichen die Bedeutung eines puffernden Substrates bzw. einer Unterlage mit hohem pH. In stark im-

missionsbelasteten Gebieten können Flechten auf Kalkstein, Asbestdächern oder im Bereich von Wundströmen an Baumstämmen noch überdauern, wo andere Habitate längst flechtenfrei geworden sind. Die Kalkstein bewohnende Krustenflechte *Lecanora radiosia* erwies sich im Begasungsexperiment als ziemlich resistent (unveröff.). Ein hoher pH des Thallus bzw. des Substrates ist bei Arten (besonders höheren Flechten) mit enger pH-Standortsamplitude als avoidance-Faktor vermutlich von geringer Bedeutung, wenn gleichzeitig die Pufferkapazität gering ist. Bei ihnen kommt es bei Einwirkung von SO₂ oder auch HF bald zu einer Absenkung des pH in nicht standortgemäße Bereiche. Subneutrophytische Epiphyten können entsprechend schneller als Acidophyten aus Stadtgebieten verschwinden (KUNZE 1974).

Auch Flechtenstoffen kann avoidance-Funktion zukommen. Durch Reaktion mit Produkten des SO₂ in wässrigem Milieu kann das SO₂ möglicherweise abgefangen und von stoffwechselaktiven Räumen ferngehalten werden. Es ist formal vorstellbar, daß Flechtenstoff-Aldehyde, wie Atranorm, Psoromsäure, mit dem nucleophilen Agens HSO₃⁻ eine Additionsreaktion eingehen (Abb. 3). Auch eine Addition an C=C-Doppelbindungen, wie sie z.B. in der Fumarprotocetrarsäure vorhanden sind, ist möglich.

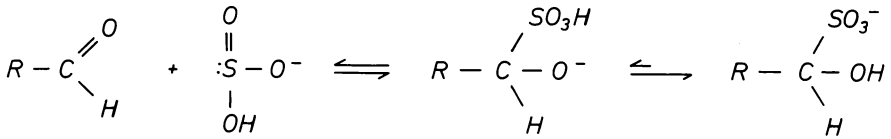


Abb. 3. Reaktion von Flechtenstoff-Aldehyden mit HSO₃⁻

In einer zweiten Versuchsserie wurde bei einigen Arten die rein plasmatische SO₂-Resistenz ermittelt. Dazu wurden die Flechten 24 h lang mit einer 0,3mM Natriumdisulfit-Lösung behandelt, in der im wesentlichen die gleichen Ionen wie bei Absorption von SO₂ in Wasser vorliegen. Unter diesen Bedingungen sind avoidance-Faktoren weitgehend ausgeschaltet, da alle Teile der Flechte gleichen Schadstoff-Konzentrationen ausgesetzt sind. Auch hier zeigten sich artspezifische Resistenzunterschiede, doch war die „Resistenzrangfolge“ teilweise eine andere als bei den Begasungsversuchen (vgl. TURK & al. 1974, WIRTH & TÜRK 1975).

Von der plasmatischen SO₂-Resistenz und den sie beeinflussenden Faktoren sind derzeit nur grobe Vorstellungen möglich. Die plasmatische Resistenz wird offenbar vom Entwicklungszustand des Thallus beeinflußt. Das belegen die Schadbilder der Thalli nach Sulfitbehandlung; vorwiegend die jüngsten Loben zeigen durch Farbveränderung Chlorophyllzerstörung an. Geländebeobachtungen deuten darauf hin, daß die ersten Entwicklungsstadien, denen allerdings auch avoidance-Mechanismen noch weitgehend fehlen, gegen SO₂ empfindlicher sein dürften als ausgewachsene Thalli. Auf alten Grabsteinen in London sind zwar noch gut entwickelte ausgewachsene Flechtenlager zu finden, aber keine juvenilen (LAUNDON 1967). Vermutlich wird auch die plasmatische Resistenz durch den pH beeinflusst: bei schwach saurem pH mit Disulfitlösung behandelte Thalli werden wesentlich weniger geschädigt als bei stärker saurem pH behandelte (TÜRK & al. 1974). Zweifelsohne ist der Quellungsgrad des Plasmas für die Widerstandsfähigkeit des poikilohydran Thallus gegenüber

SO₂ wesentlich. Von Resistenzversuchen in anderen Bereichen (z.B. Kälte, s. KAP-PEN & LANGE 1972) kann angenommen werden, daß möglicherweise Erscheinungen eine Rolle spielen, die in Abb. 2 mit dem Stichwort Aktivitätsrhythmus charakterisiert sind und sich z.B. in saisonalen Veränderungen in der Photosyntheseleistung äußern.

Die Schadwirkung von SO₂ kann durch Resistenzmechanismen der Flechte in vielfältiger Weise gemildert werden; naturgemäß ist aber eine hohe SO₂-Resistenz kein Ergebnis einer Anpassung in phylogenetischem Sinn, sondern eine zufällige Eigenschaft, die allerdings mit Resistenzmechanismen gegenüber anderen stress-Faktoren gekoppelt sein kann. Lediglich die hochresistente *Lecanora conizaeoides* stellt hier vielleicht eine Ausnahme dar; diese Sippe ist möglicherweise erst im letzten Jahrhundert entstanden und ist heute in stetiger Ausbreitung begriffen.

Die experimentell ermittelte „Rangordnung“ hinsichtlich der SO₂-Resistenz (Abb. 1) legt einen Vergleich nahe mit der von vielen Autoren auf der Basis von Stadtkartierungen ermittelten relativen „Poleophobie“ der Arten gegenüber den in Stadtgebieten einwirkenden Schadfaktoren, gemessen am unterschiedlich weiten Vordringen der Arten in die urbanen Zentren. Allerdings ist ein solcher Vergleich erschwert, weil einerseits die Ergebnisse der Geländeuntersuchungen von Ort zu Ort differieren, andererseits auch die experimentellen Ergebnisse in gewissem Maße von der Herkunft des Materials beeinflusst werden. Legt man dem Vergleich Geländedaten von stärker immissionsbelasteten Gebieten zugrunde – wobei epilithische und epigaeische Arten unberücksichtigt bleiben müssen, da für sie kaum entsprechende Ergebnisse vorliegen –, so stimmen bei einigen Untersuchungen die experimentellen Ergebnisse teilweise mit den Geländedaten recht gut überein, bei anderen ergeben sich aber sehr starke Abweichungen. Während etwa in Frankfurt eine ganz andere „Toxitoleranz“-Reihenfolge der Flechten festgestellt wurde als im Experiment (KIRSCHBAUM, KLEE & STEUBING 1974), zeigen Untersuchungen BARKMANs (1958) in Holland nur relativ wenige bedeutende Verschiebungen gegenüber der Reihenfolge in Abb. 1. In Holland erwiesen sich *Parmelia saxatilis*, *Platismatia glauca*, *Usnea florida* und *Alectoria jubata* (vermutlich *fuscescens*) als die empfindlichsten Arten; sie sind auch im Experiment wenig resistent. *Xanthoria parietina*, *Parmelia acetabulum* und *Hypogymnia physodes*, bei BARKMAN als deutlich weniger poleophob eingestuft, zeigen auch im Begasungsversuch eine wesentlich höhere Resistenz. Stark abweichend verhält sich *Parmelia sulcata*; bei BARKMAN als wenig poleophob beurteilt, wird sie durch SO₂-Begasung erheblich geschädigt. *Lecanora conizaeoides*, bekanntermaßen einer der am weitesten in Stadtgebiete eindringenden Epiphyten, ist ganz übereinstimmend damit auch im Experiment die resistenteste Flechte, indem sie als einzige sogar eine geringe Steigerung der Nettphotosynthese nach Begasung erfährt.

Die Tatsache, daß die Ergebnisse der verschiedenen Geländeuntersuchungen über die relative Poleophobie der Arten z.T. erheblich voneinander abweichen und daß die experimentellen Ergebnisse sich häufig nicht in Einklang mit den Resultaten von Kartierungen auch in immissionsgefährdeten Gebieten bringen lassen, weist darauf hin, daß für den Flechtenrückgang oft nicht allein das SO₂ als wesentliche Ursache angesehen werden kann. Das Phänomen dürfte in der Regel auf einen Komplex von Ursachen zurückzuführen sein. Daher ist eine Verwendung von Flechten als Bioindikatoren auf bestimmte SO₂-Konzentrationen zumindest gebietsweise problematisch.

LITERATUR

- ARZANI, G. (1974): Ökophysiologische Untersuchungen über die SO_2 -, HCl- und HF- Empfindlichkeit verschiedener Flechtenarten. Diss. Gießen. 136 S.
- BARKMAN, J. J. (1958): Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Assen.
- BÖRTITZ, S. & H. RANFT (1972): Zur SO_2 - und HF-Empfindlichkeit von Flechten und Moosen. *Biol. Zbl.* 91: 613–623.
- GILBERT, O. L. (1970); Further studies on the effect of sulphur dioxide on lichens and bryophytes. *New Phytologist* 69: 605–627.
- KAPPEN, L. & O. L. LANGE (1972): Die Kälteresistenz einiger Makrolichenen. *Flora* 161: 1–29.
- KIRSCHBAUM, U., R. KLEE & L. STEUBING (1974); Luftqualitätsmessungen infolge von Immissionswirkungen auf Flechten – Flechten als Bioindikatoren. Lufthygienisch-meteorol. Modellunters. in der Region Untermain. 5. Arbeitsber.: 116–127.
- KUNZE, M. (1974): Die Beeinflussung epiphytischer Flechten durch Luftverunreinigungen. In: Untersuchung der klimatischen und lufthygienischen Verhältnisse der Stadt Freiburg i. Br. Arbeitsber. einer interdisziplinären Arbeitsgruppe. Freiburg. S. 91–107.
- LAUNDON, J. R. (1967); A study of the lichen flora of London. *Lichenologist* 3: 277–327.
- LEVITT, J. (1972): Responses of plants to environmental stresses. New York-London.
- SCHÖNBECK, H. (1969): Eine Methode zur Erfassung der biologischen Wirkung von Luftverunreinigungen durch transplantierte Flechten. *STAUB – Reinhaltung der Luft* 29: 14–18.
- SYERS, J. K., A. C. BIRNIE & B. D. MITCHELL (1967): The calcium oxalate content of some lichens growing on limestone. *Lichenologist* 3: 409–414.
- TÜRK, R., V. WIRTH & O. L. LANGE (1974); CO_2 -Gaswechseluntersuchungen zur SO_2 -Resistenz von Flechten. *Oecologia* 15: 33–64.
- TÜRK, R. & V. WIRTH (1975): Der Einfluß des Wasserzustandes und des pH-Wertes auf die SO_2 -Schädigung von Flechten. *Verh. Ges. Ökologie*. 1974.
- WIRTH, V. & R. TURK (1975): Zur SO_2 -Resistenz von Flechten verschiedener Wuchsform. *Flora*. Im Druck.

Anschrift der Verfasser:

Dr. V. WIRTH & Dr. R. TÜRK, Botanisches Institut II, 87 Würzburg, Mittl. Dallenbergweg 64.