

Zbigniew Miszalski

WRAŻLIWOŚĆ POROSTÓW NA SO₂

SENSITIVITY OF LICHENES ON SO₂ POLLUTION

Wprowadzenie

W naszym klimacie porosty nie mają wprawdzie większego znaczenia gospodarczego, jak ma to miejsce na Alasce czy Arktyce [51, 70]. Jednak zrozumiałe zainteresowanie tą grupą roślin wynika przede wszystkim z jej specyfiki. Porosty realizują różne formy trwałej symbiozy grzybów z glonami i są w stanie zajmować stanowiska trudne lub niemożliwe do zasiedlenia przez inne grupy roślin dzięki możliwości przeżywania w skrajnych warunkach klimatycznych związanych z wahaniami termicznymi, z przedłużającym się okresem suszy i silnego nasłonecznienia. W końcu organizmy te dostosowane do surowych warunków wykazują szczególną wrażliwość na antropogenne zanieczyszczenia atmosfery.

Powszechnie porosty uznane są za grupę bardziej wrażliwą na zanieczyszczenia niż rośliny wyższe [22, 35, 45, 54]. Według Hawksworth [25] stężenia 30—50 $\mu\text{g SO}_2/\text{m}^3$ działające w warunkach naturalnych z reguły są szkodliwe dla porostów. Wartości te należy traktować orientacyjnie, gdyż w obrębie tej grupy ujawniają się istotne różnice międzygatunkowe.

Już w 1866 roku Nylander [58] zwrócił uwagę na eliminację niektórych porostów z terenów miejskich. W późniejszym okresie problemowi temu poświęcono wiele uwagi, a w ostatnim czasie zagadnieniem tym zajmował się między innymi Hawksworth i in. [25], Hawksworth i Rose [24], LeBlanc i Rao [48]. Z polskich badaczy Zurzycki [95] opisał porosty Krakowa, a obszerny przegląd i analizę tzw. „wycofywania” porostów z rejonu Krakowa, Puszczy Niepołomickiej i Pustyni Błędowskiej pod wpływem zanieczyszczeń atmosferycznych przedstawił Kiszka w szeregu publikacjach [40, 41, 42, 43, 44]. Usunięcie źródła zanieczyszczenia bądź zmniejszenie emisji może spowodować „powrót” porostów na uprzednio skażone tereny [67].

W niniejszym artykule celowo pominięto literaturę dotyczącą wpływu SO₂ na metabolizm roślin wyższych. Materiał dotyczący wpływu SO₂ na tę grupę roślin został przedstawiony w Wiadomościach Botanicznych w 1981 roku [51, 52].

Biotest

Duża wrażliwość porostów na zanieczyszczenia predestynuje te organizmy jako rośliny wskaźnikowe skażenia atmosfery [11, 78, 82]. Do biotestów nadają się szczególnie porosty o szerokich zasięgach występowania. Porosty o ograniczonym występowaniu są przede wszystkim uzależnione od określonego układu lokalnych lub specyficznych czynników środowiskowych.

Opracowano szereg propozycji wykorzystania porostów do wyznaczenia stref zanieczyszczenia. Część metod o różnym stopniu precyzji bazuje na ogólnym stwierdzeniu występowania porostów w środowisku czystym i braku ich przy skażeniu atmosfery oraz powstaniu między nimi zróżnicowanych układów pośrednich w zależności od stopnia zanieczyszczenia.

Jedna z metod wprowadzona przez LeBlanc i DeSloover [47] opisana również dokładnie między innymi przez Heidt [28], polega na wykreśleniu na mapie izolinii współczynnika IAP (indices of atmospheric purity). Współczynnik IAP wylicza się z następującego wzoru:

$$\text{IAP dla każdego punktu pomiarowego} = \sum_{i=1}^n Q_i \cdot f_i$$

gdzie i — liczba gatunków o wartości 1 do n , n — liczba porostów obecnych w danym punkcie pomiarowym, Q_i — współczynnik ekologiczny wrażliwości danego gatunku na zanieczyszczenia wyrażony stosunkiem sumy liczby gatunków porostów we wszystkich punktach pomiarowych do liczby punktów pomiarowych, na których występuje dany gatunek. (Im wyższy jest ten wskaźnik, tym bardziej wrażliwy jest porost.), f_i — częstość występowania i stopień pokrycia danego gatunku w danym miejscu, f — jest wyznaczone w skali 1—5 dla każdego gatunku, 1 — bardzo rzadko występujący i bardzo niski stopień pokrycia, 5 — bardzo często występujący i gęsto pokrywający.

Izolinie wykreśla się dla wyznaczonych przedziałów wartości np. 1—24, 25—49, 50—74 i >74 . Tę „zmatematyzowaną” metodę można zastąpić z powodzeniem obserwacjami terenowymi dochodząc do podobnych rezultatów. Hawksworth i Rose [24] zastosowali 10-punktową skalę. Poszczególne stopnie zanieczyszczenia wyrażone w średnim stężeniu SO_2 miesięcy zimowych scharakteryzowali występowaniem określonych gatunków porostów (tab. 1).

Mapy rozmieszczenia poszczególnych gatunków porostów wyznaczają lokalne stężenia SO_2 . Listy uszeregowanych gatunków porostów zależnie od stopnia ich wrażliwości podano w pracach: Rao i LeBlanc [66], Arzani [2], Türk i in. [88], Wirth i Türk [91]. Wzajemne porównanie wyników uzyskanych przez różnych autorów jest utrudnione ze względu na różniące się zestawy uwzględnianych gatunków porostów jak i ustawienie tych szeregów w oparciu o różne metody. W praktyce na ogół zgodne są one z mapami występowania porostów, obserwacjami ekologicznymi i laboratoryjnymi analizami.

Stopień zanieczyszczenia atmosfery (głównie przez SO_2) można określić poza powszechnością występowania porostów również rejestracją zmiany właściwości morfologicznych plechy np. koloru, wymiarów, liczby wykształconych soreliów

Tabela I

Jakościowa skala oceny zanieczyszczeń SO₂ w Anglii i Walii z użyciem porostów epifitycznych wg Hawksworth i Rose [24]

Strefa	Kora niezeutrofizowana	Kora zeutrofizowana	SO ₂ (μg/m ³)
0	brak epifitów	brak epifitów	?
1	<i>Pleurococcus viridis</i> s. l. obecny, ale ograniczony do podstawy pnia	<i>Pleurococcus viridis</i> s. l. rozprzestrzeniający się w górę pnia	170
2	<i>Pleurococcus viridis</i> s. l. rozprzestrzeniający się w górę pnia; <i>Lecanora conizaeoides</i> obecny, ale ograniczony do podstawy	<i>Lecanora conizaeoides</i> występuje licznie, <i>L. expallens</i> zdarza się rzadko na podstawie	~150
3	<i>Lecanora conizaeoides</i> rozprzestrzeniający się w górę pnia; <i>Leparia incana</i> rozpowszechniony na podstawach pni	<i>Lecanora expallens</i> i <i>Buellia punctata</i> liczny; <i>B. Canescens</i> pojawia się	~125
4	<i>Hypogymnia physodes</i> i/lub <i>Parmelia saxatilis</i> , lub <i>P. sulcata</i> pojawia się na podstawach pni, ale nie rozprzestrzenia się w górę pnia <i>Lecidea scalaris</i> , <i>Lecanora expallens</i> i <i>Chaenotheca ferruginea</i> ; często obecne	<i>Buellia canescens</i> powszechny; <i>Physcia adscendens</i> i <i>Xanthoria parientina</i> pojawia się na podstawie pni; <i>Physcia tribacia</i> pojawia się na stronie płd.	~70
5	<i>Hypogymnia physodes</i> lub <i>P. saxalis</i> rozprzestrzenia się w górę pnia do 2,5 m lub wyżej; <i>P. glabrata</i> , <i>P. subrudecta</i> , <i>Parmeliopsis ambigua</i> i <i>Lecanora chlorotera</i> pojawia się; <i>Calicium viride</i> , <i>Leparia candelaris</i> , <i>Pertusaria amara</i> zdarza się; <i>Ramalina farinacea</i> i <i>Evernia prunastri</i> jeśli obecna to ogranicza się do podstawy pnia; <i>Platismatia glauca</i> może być obecna na poziomych gałęziach	<i>Physconia grisea</i> , <i>P. farrea</i> , <i>Buellia alboatra</i> , <i>Physcia orbicularis</i> , <i>P. tenella</i> , <i>Ramalina ferinacea</i> , <i>Haematomma coccineum</i> var. <i>porphyrium</i> <i>Schismatomma decolorans</i> , <i>Xanthoria candelaria</i> , <i>Opegrapha varia</i> o <i>O. vulgata</i> pojawia się; <i>Buellia canescens</i> i <i>X. parientina</i> występuje powszechnie; <i>Parmelia acetabulum</i> pojawia się na stronie zach.	~60
6	<i>P. caperata</i> obecny co najmniej na podstawie pnia; liczni przedstawiciele <i>Pertusaria</i> (<i>P. albescens</i> , <i>P. hymenea</i>) i <i>Parmelia</i> (<i>P. revoluta</i> z wyjątkiem płn.-wsch.), <i>P. tiliacea</i> , <i>P. exasperata</i> (płn.); <i>Graphis elegans</i> pojawia się; <i>Pseudevernia furfuracea</i> i <i>Alectoria fuscescens</i> obecna w rejonach górskich	<i>Pertusaria albescens</i> , <i>Physconia pulverulenta</i> , <i>Physciopsis adglutinata</i> , <i>Arthopyrenia alba</i> , <i>Caloplaca luteoalba</i> , <i>Xanthoria polycarpa</i> i <i>Lecania cyrtella</i> pojawia się, <i>Physconia grisea</i> , <i>Physcia orbicularis</i> , <i>Opegrapha varia</i> i <i>O. vulgata</i> występuje licznie	~50
7	<i>Parmelia caperata</i> , <i>P. revoluta</i> (z wyj. płn.-wsch.), <i>P. tiliacea</i> , <i>P. exasperata</i> (na płn.) rozprzestrzenia się w górę pnia; <i>Usnea subfloridana</i> , <i>Pertusaria hemisphaerica</i> , <i>Rinodina roboris</i> (na płd.) i <i>Arthonia impolita</i> (na wsch.) pojawia się	<i>Physcia aipolia</i> , <i>Anaptychia ciliaris</i> , <i>Bacidia rubella</i> , <i>Ramalina fastigiata</i> , <i>Candelaria concolor</i> i <i>Arthopyrenia bififormis</i> pojawia się	~40

8	<i>Usnea ceratina</i> , <i>Parmelia perlata</i> lub <i>P. reticulata</i> (płd. i zach.) zdarza się; <i>Rinodina roboris</i> rozprzestrzenia się w górę pnia (płd.); <i>Normandina pulchella</i> i <i>U. rubiginea</i> (płd.) zwykle obecne	<i>Physcia aipolia</i> licznie; <i>Anaptychia ciliaris</i> zdarza się z owocnikami; <i>Parmelia perlata</i> , <i>P. reticulata</i> (płd. i zach.) <i>Gyalecta flotowii</i> , <i>Ramalina obtusata</i> , <i>R. polinaria</i> i <i>Desmaziera evernioides</i> pojawia się	~ 35
9	<i>Lobaria pulmonaria</i> , <i>L. amplissima</i> , <i>Pachypiale cornea</i> , <i>Dimerella lutea</i> lub <i>Usnea florida</i> są obecne; jeśli tych brakuje to obficie reprezentowana jest grupa porostów skorupiastych z więcej jak 25-oma gatunkami na dobrze oświetlonych drzewach	<i>Ramalina calicaris</i> , <i>R. fraxinea</i> , <i>R. subfarinacea</i> , <i>Physcia leptalea</i> , <i>Caloplaca aurantiaca</i> i <i>C. cerina</i> występuje	~ 30
10	<i>L. amplissima</i> , <i>L. scrobiculata</i> , <i>Sticta limbata</i> , <i>Pannaria</i> spp., <i>Usnea articulata</i> , <i>U. filipendula</i> lub <i>Teloschistes flavicans</i> obecne do lokalnie licznie	jak 9	„czyste”

i izydiów jak i zaburzeniami w przebiegu procesów fizjologicznych. Często stosowaną metodą jest określanie zaniku barwników plechy manifestujące się jako odbarwienie fragmentów plechy [9, 61, 73].

Do określania skażenia środowiska wykorzystuje się również metodę transplantowania plech porostów z terenów nieskażonych. Doświadczenia z transplantowaniem plech porostów na tereny zanieczyszczone prowadziło szereg autorów [9, 16, 23, 38, 73]. W większości tych eksperymentów punktem odniesienia było obniżenie poziomu fotosyntezy wraz z innymi typowymi objawami działania SO_2 , takimi jak akumulacja SO_2 , obniżenie pH, obumieranie plechy itp.

O działaniu SO_2 na porosty świadczą również zaburzenia anatomiczne [13] wyrażające się w zmianie wymiarów, barwy, proporcji poszczególnych fragmentów plechy itd. Przykładową ilustrację takich zmian podają między innymi Richardson i Nieboer [67] na przykładzie *Evernia prunastri*. Niektóre mniej widoczne zmiany w plecze poddanej działaniu SO_2 można ujawnić dopiero przy wykorzystaniu mikroskopu fluorescencyjnego [39].

Wpływ jonów K^+ z plechy jest bardzo czułym miernikiem uszkodzeń porostów zwłaszcza przez jony metali, SO_2 czy ich kombinacji [68]. Tomassini i in. [83] wykorzystali uwalnianie się jonów K^+ do wyznaczenia dawek progowych SO_2 , tzn. takich, które nie powodowały jeszcze zmian w poziomie fotosyntezy. Wartości określano z teoretycznych przeliczeń stężenia SO_2 w wodzie na stężenia w powietrzu. Wyliczone stężenia progowe SO_2 dla *Cladina rangiferina* podano w tabeli 2.

Wielkość progowa dla *Parmelia squarrosa* oceniona na podstawie ubytku chlorofilu w pracy LeBlanca i in. [49] dla ekspozycji rocznej wynosiła 10 ppb 26 μ/m^3 . Przyjmując mniejszą wrażliwość zmian chlorofilu na SO_2 niż intensywności fotosyntezy możemy uznać, że rząd wielkości jest zbliżony z odpowiadającą dawką zamieszczoną w tabeli II.

Tabela II

Wartości progowe stężeń SO_2 dla *Cladina rangiferina* w odniesieniu do hamowania procesu fotosyntezy wg Tomassini i in. [63].

czas ekspozycji	wartości progowe SO_2	
	w $\mu\text{g}/\text{cm}^3$	ppm
1 rok	14	0,0054
1 miesiąc	66	0,025
1 dzień	550	0,21
12 h	840	0,32
3 h	2000	0,76
1 h	3900	1,5

Formy siarki (wnikanie, wiązanie)

Pomimo bardzo wielu prac dotyczących wpływu SO_2 na rośliny nieznaną jest ostatecznie postać chemiczna, w jakiej SO_2 wnika do wnętrza organów asymilacyjnych. W środowisku wodnym SO_2 może tworzyć kwas siarkawy, który dysocjuje na jony: HSO_3^- i SO_3^{2-} , które w pH 7 są w równowadze. Natomiast przy pH 6 przewaga jonów HSO_3^- jest dziesięciokrotna, a przy pH 4 jest ich 1000 razy więcej [74]. Ponieważ porosty są bardziej wrażliwe w niższych wartościach pH, przypuszcza się, że to forma HSO_3^- jest szczególnie toksyczna [15, 17]. Formy zdysocjowanego kwasu siarkawego stają się silniejszymi utleniaczami w niższych wartościach pH, chociaż nie wyklucza się potencjalnych możliwości uczestniczenia w reakcjach redukcji [53, 56]. Inni autorzy [32, 80, 81] przypuszczają, że siarka nie w postaci jonów kwasu siarkawego ale jako $\text{H}_2\text{O}_x \cdot \text{SO}_2$ dyfunduje poprzez membranę i ta forma wraz z obniżeniem się pH powoduje zmiany we wnętrzu komórki.

Według Arzani [2] siarka jest wbudowywana w związki organiczne, SO_2 powoduje zmiany w syntezie aminokwasów [59]. Bardziej szczegółowe dane wskazują na to, że ^{35}S pochodząca z $^{35}\text{SO}_2$ wbudowywana jest w struktury białkowe. Szybkość znakowania się białek wskazuje, że siarka nie jest wbudowywana poprzez aminokwasy siarkowe, lecz reaguje z wiązaniami —S—S— [31]. Przeciwny pogląd prezentują Puckett i in. [63] sugerując, że SO_2 reaguje z resztami aminokwasowymi cysteiny i tryptofanu. Trudno jest jeszcze określić typy reakcji przebiegającej w obrębie plech porostów, wydaje się jednak, że reakcje z grupami —S—S— jak i —SH są możliwe, co nie wyklucza zachodzenia innych reakcji.

Rola komponenta grzybowego

Szybka reakcja procesu fotosyntezy na SO_2 wskazywałaby na łatwą dyfuzję tego gazu do komórek glonowych. Wyizolowane komórki glonów z różnie wrażliwych porostów jak: *Lecanora conizaeoides*, *Usnea* i *Parmelia physodes* wykazują

podobną wrażliwość na siarczyn [31]. Prawdopodobnie więc nie wrażliwość komórek glonowych decyduje o odporności porostu.

Odnotowano również zmiany w odporności glonów na SO_2 w obrębie plechy [65]. Wprawdzie uszkodzenia komponentu glonowego są łatwiejsze do zarejestrowania, co nie musi wynikać z większej wrażliwości, niemniej jednak komponent grzybowy w znacznym stopniu może decydować o dostępności SO_2 do komórek glonowych [71].

O budowie i morfologii plechy decyduje przede wszystkim udział strzępek grzyba. Wykazano, że forma morfologiczna plechy, a głównie stopień jej rozczłonkowania odgrywa istotną rolę w stopniu wrażliwości porostów [66, 92]. Ogólnie porosty skorupiaste są bardziej odporne od tych, które mają rozwiniętą powierzchnię.

Jednak wydaje się, że klucz do szczególnej, a przy tym zróżnicowanej wrażliwości porostów nie leży w czysto fizycznym pochłanianiu SO_2 z otoczenia. Mechanizm wnikania nie polega jedynie na biernej dyfuzji, ale związany jest silnie z metabolizmem porostu. Świadczą o tym wyniki uzyskane przez Smitha [79], który stwierdził, że wnikanie SO_2 do obumarłej plechy jest sześciokrotnie niższe w porównaniu z żywą.

Bilans wodny a pobieranie SO_2 .

Wrażliwość porostów łączy się niewątpliwie z ich specyficzną budową i wynikającym z niej odmiennym przebiegiem funkcji życiowych. Wielu autorów jako główną przyczynę dużej wrażliwości porostów upatruje w braku ochrony w formie epidermy i otwarcie plechy na dyfuzję gazowych zanieczyszczeń powietrza. Takie ujęcie jest znacznym uproszczeniem.

Brak epidermy u porostów naraża je przede wszystkim na znaczne fluktuacje w poziomie ich uwodnienia. Przyczyny tej fluktuacji leżą tak w łatwości odparowywania wody z plechy i przeżywania porostów w stanie powietrzno-suchym jak i w zdolności nasiąkania porostów wodą do poziomu wynoszącego paręset procent ich suchej masy. Porosty pobierają bardzo szybko wodę, ale muszą pozostawać z nią w bezpośrednim kontakcie. Woda pobierana jest całą powierzchnią i praktycznie pochodzi ona bezpośrednio z opadów w postaci deszczu lub rosy. Ten sposób pobierania wody umożliwia porostom zasiedlanie skrajnie trudnych stanowisk, w których podłoże nie zapewnia zaopatrzenia w wodę. Pochłanianie pary wodnej z powietrza nawet w warunkach bliskich wysycenia jest procesem powolnym i do równowagi z otoczeniem dochodzi po paru dniach [84].

Intensywność fotosyntezy porostów bardzo zależna jest od stopnia ich uwodnienia. Punkt kompensacyjny tego procesu leży w granicach 20—25% względnej zawartości wody [6, 7, 10]. Natomiast optimum dla szybkości fotosyntezy ustala się na parokrotnie wyższym stopniu uwodnienia. Łatwość utraty wody może prowadzić do dłuższych lub krótszych okresów całkowitego lub częściowego zablokowania fotosyntezy mimo sprzyjających warunków świetlnych.

Aktywność fotosyntetyczna porostów łączy się bezpośrednio ze stopniem uwodnienia, również i wrażliwość porostów na toksyczne substancje koreluje z poziomem

ich uwodnienia. Wraz ze zmniejszającym się uwodnieniem plechy zmniejsza się pobieranie, a zatem i toksyczność SO_2 [54, 61, 76, 78, 91, 92]. Suche porosty nie reagują nawet na bardzo wysokie stężenie SO_2 w powietrzu ze względu na bardzo ograniczoną absorpcję. Dwutlenek siarki dyfunduje do wnętrza plechy po uprzednim rozpuszczeniu się w wodzie. W warstewce wody przylegającej do plechy porostu może dochodzić do kumulacji SO_2 ze względu na dużą rozpuszczalność tego związku w wodzie [55, 56, 69].

W warunkach laboratoryjnych najczęściej ekspozycje przeprowadza się w środowisku wodnym, aby uniezależnić się od różnego stopnia wnikania SO_2 w zależności od uwodnienia porostów. Szeregi wrażliwości porostów uzyskane tymi metodami są podobne, jednak nie identyczne z uzyskanymi w powietrzu [88, 92]. Znane są sposoby przeliczeń stężenia SO_2 w fazie gazowej na równoważne stężenie w roztworach wodnych. Mimo eksperymentalnego potwierdzenia tych zależności [57] nie wszystkie elementy są uwzględniane w tej metodzie. Pomimo różnic w określeniu wrażliwości porostów w warunkach polowych i laboratoryjnych wynikających z odmiennych technik pomiarowych można przyjąć, że wyniki są zbieżne [30, 53], i jest uzasadnione wykorzystanie metod laboratoryjnych dla celów ekologicznych.

Türk i Christ [84] w badaniach wykonanych w Salzburgu wykazali, że zdolność chłonięcia wody zwiększa się w środowisku miejskim, co wraz ze zwolnionym tempem jej utraty prowadzi do wydłużenia okresu aktywności fizjologicznej porostów. Można przypuszczać, że poprawa bilansu wodnego pochodzi ze wzbogacenia plech w środowisku miejskim w związki podwyższające ich zdolność chłonięcia wody. Wydłużony na tej drodze okres aktywności porostów w miastach pozornie tylko może być uznany za okoliczność sprzyjającą dla vegetacji porostów. Mimo, że wzmożona intensywność fotosyntezy w pewnym zakresie zwiększa możliwości detoksykacji SO_2 w ostatecznym jednak rozrachunku w obciążonym zanieczyszczeniami środowisku miejskim porosty nie mogą egzystować.

Przeżywalność porostów w miastach łączona jest nie tylko z obciążeniem środowiska przez SO_2 , ale współdziałaniem zespołu czynników mikroklimatycznych [85]. Porosty z obrzeża miasta charakteryzują się lepszą kondycją w porównaniu z porostami z centrum mimo bardzo niewielkich różnic w stężeniu SO_2 . Szereg autorów skłania się do opinii, że wycofywanie się porostów z terenów miejskich jest między innymi konsekwencją zmian zespołu czynników mikroklimatycznych [59, 78]. Pogląd ten jest obecnie zarzucony i warunkom mikroklimatycznym przypisuje się jedynie wpływ modyfikujący toksyczne działanie wywołane zanieczyszczeniami. Niemniej środowisko miejskie charakteryzuje się niższą wilgotnością w okresie lata i podwyższoną wilgotnością w okresie jesienno-zimowym związaną z występowaniem częstych opadów mgieł przy równoczesnym wzmożonym obciążeniu atmosfery zanieczyszczeniami. W konsekwencji w okresie jesienno-zimowym wytwarza się bardzo niekorzystny układ współzależności: wydłużony okres uwodnienia plech prowadzący do ożywienia aktywności fizjologicznych i tym samym ułatwionego pobierania substancji toksycznych przy równoczesnym zwiększeniu zanieczyszczenia atmosfery [90].

Specyficzną rolę w zagęszczaniu zanieczyszczeń spełnia śnieg. Na jego powierzchni nie tylko gromadzą się znaczne ilości pyłów, w czasie topnienia śniegu dzięki łatwej rozpuszczalności dochodzi do wytworzenia dużych stężeń SO_2 [19, 93]. Rozpuszczalność SO_2 w wodzie w 20°C wynosi bowiem $39,7 \text{ cm}^3/\text{dm}^3$, a z obniżeniem temperatury do 0°C wzrasta do $79,8 \text{ cm}^3/\text{dm}^3$.

W ośrodkach miejskich, zwłaszcza uprzemysłowionych, szczególnego znaczenia nabiera szeroko dyskutowana obecnie sprawa kwaśnego deszczu [4, 34, 50, 89]. Do obniżenia pH dochodzi w wyniku rozpuszczania się w deszczu nagromadzonych w powietrzu związków, głównie tlenków siarki, fluoru, azotu bądź chloru. Zakwaszony opad jako główne źródło zaopatrzenia w wodę porostów jest pochłaniany przez nie bezpośrednio całą powierzchnią plechy. U roślin wyższych nie dochodzi do tak bezpośredniego oddziaływania, gdyż tylko nieznaczne ilości wody wnikają przez liście, a głównie pobierana jest ona z podłoża, którego własności buforujące mogą istotnie neutralizować pH kwaśnego deszczu.

Podłoże i pH

U porostów tak pochłanianie wody jak i soli mineralnych następuje całą powierzchnią organów asymilacyjnych [79]. Absorbacja jonów metali z podłoża jest procesem tylko częściowo aktywnym, a w znacznym stopniu pasywnym [67]. Lange i Ziegler [46] wykazali, że porosty charakteryzują się bardzo dużą wymianą jonów między plechą a podłożem. W znacznym stopniu niespecyficzne pobieranie metali i innych zanieczyszczeń przez porosty kwalifikuje je jako bardzo dobry materiał do analizy zanieczyszczenia atmosfery przez substancje cząstkowe, a także gazowe. Wyniki analiz zawartości różnych metali w plechach dobrze korespondują z wynikami uzyskanymi metodami fizycznymi i chemicznymi [1].

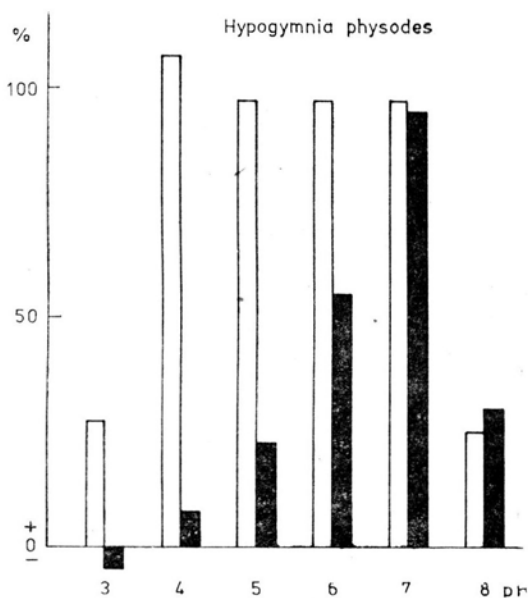
Niektóre metale wnikają do wnętrza plechy w formie krystalicznej. Świadczyć o tym może np. utrzymanie w plesze identycznego stosunku Fe—Ti, jaki występuje w kryształach. Inne metale mogą wnikać też w formie rozpuszczonej.

Porosty w różnym stopniu związane są z podłożem, na którym występują. Niejednokrotnie związki te są luźne jak ma to miejsce u porostów nitkowatych zwisających z gałęzi drzew. Szereg jednak porostów skorupiastych występujących na korze drzew charakteryzuje się bardzo ścisłym kontaktem z podłożem. W takiej sytuacji wpływ właściwości kory odgrywać będzie niebagatelną rolę. Znaczne obniżenie wartości pH kory drzew z terenów znajdujących się pod presją emisji przemysłowych [20, 21] będzie czynnikiem pogłębiającym bezpośrednie oddziaływanie SO_2 i innych składowych zanieczyszczeń atmosfery na porosty.

Porosty rosnące na zasadowym podłożu wapiennym są bardziej odporne na zanieczyszczenia środowiska przez SO_2 . Zarówno jony Ca^{++} jak Sr^{++} mogą stanowić ochronę przed działaniem SO_2 [68]. W tym przypadku niższa wrażliwość nie jest cechą gatunkową, a wynika z buforujących właściwości podłoża [77, 86, 87]. Zgodne to jest z obserwacjami terenowymi. Na stanowiskach zanieczyszczonych emisjami przemysłowymi przeżywalność porostów jest lepsza na podłożach o wysokiej pojemności buforowej i niskiej kwasowości [12, 36].

U porostów pochodzących z pobliza huty obserwowano ze wzrostem siarki w plesze równoległe obniżenie pH [66]. W badaniach laboratoryjnych w wyniku ekspozycji w SO_2 u szeregu porostów stwierdzono, że jedynie dość odporny porost (*Xanthoria parietina*) nie wykazywał ani zmiany pH mierzonej na powierzchni plechy, ani zmian poziomu fotosyntezy. Ustalono, że *Xanthoria parietina* występuje na podłożach zasadowych (o podwyższonym pH), a normalne pH homogenatu plechy tego porostu wynosi 6,0—6,8 a *Hypogymnia* 3,4—3,7. Po obniżeniu pH (plechy) tego porostu do wartości 3 fotosynteza obniża się równie gwałtownie jak u porostów mniej odpornych [87].

W zestawieniu z tymi obserwacjami ciekawe są wyniki Kauppi i Mikkonen [39], którzy prowadząc badania nad *Hypogymnia physodes* zbieranej w rejonie zanieczyszczonym wykazali, że im bliżej źródła emisji i im większy poziom siarki



Ryc. 1. Średnia fotosynteza netto (% wartości) porostu po ekspozycji w SO_2 (czarne słupki) w porównaniu do porostu przetrzymanego w buforze (białe słupki)

i żelaza w plechach tym wyższe jest pH plechy, wyższa zawartość chlorofilu i wyższe przewodnictwo homogenatu. Podczas gdy wyższe przewodnictwo homogenatu można tłumaczyć wspomnianą niżej tendencją do gromadzenia różnych substancji w obrębie plechy, to wzrost pozostałych parametrów byłby przypuszczalnie wynikiem stosunkowo niskich dawek SO_2 docierających do porostów, co może powodować odwrotny kierunek zmian niż w wyższych stężeniach SO_2 . Odmiennej reakcji autorzy tłumaczą jednak ochronnym wpływem pewnych przypadkowych zanieczyszczeń, które wpływają poprzez nawożenie plech.

Przypuszczalnie odporność porostów na SO_2 może być wiązana z pojemnością buforową plechy, która skutecznie może hamować obniżenie pH do toksycznych wartości. Jednak samo działanie SO_2 niezależnie od pH wpływa niekorzystnie na

porosty (ryc. 1). Dwutlenek siarki poprzez kwasowe oddziaływanie tego związku może obniżać pH [18, 86]. W niższych pH toksyczne działanie SO_2 zwiększa się ujawniając się w silniejszym hamowaniu procesu fotosyntezy i oddychania czy obniżenia zawartości chlorofilu w plesze.

Fotosynteza

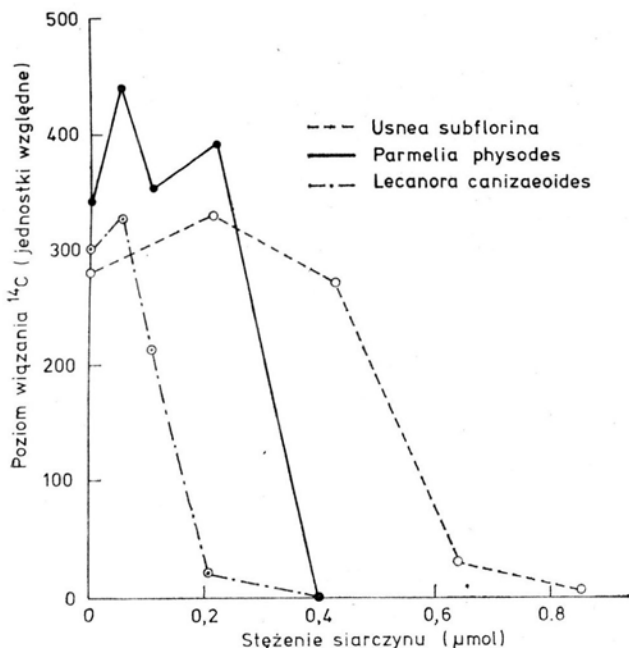
W wyniku toksycznego działania SO_2 w warunkach laboratoryjnych i polowych stwierdza się obniżenie aktywności fotosyntetycznej plech [16, 26, 30, 38, 75] (ryc. 2), które może być trwałe lub ustępować po pewnym czasie od przzerwania ekspozycji [8, 88].

Znane są przypadki, że w wyniku działania SO_2 w naturalnych warunkach następuje obniżenie aktywności fotosyntezy, a regeneracja tego procesu nie następuje nawet po 1 roku [53]. Ujawnienie się korelacji między stężeniem SO_2 a hamowaniem intensywności fotosyntezy stawia fotosyntezę jako czuły miernik aplikowanych nawet krótkotrwałych i niskich dawek SO_2 . Zmiany fotosyntezy pozwalające na uchwycenie różnic między poszczególnymi gatunkami porostów wyraźniej występują w niskich stężeniach SO_2 , a w wyższych stężeniach często zacierają się [90]. Stwierdzono, że hamowanie włączania ^{14}C w wyniku ekspozycji w SO_2 pokrywa się z ogólną wrażliwością porostów [3, 5, 11, 30]. Wrażliwość porostów na SO_2 określona zmianami szybkości fotosyntezy zgodna jest również z danymi uzyskanymi w doświadczeniach terenowych [53].

Nie sprawdziły się jednak przypuszczenia wpływu SO_2 na fotosyntezę przez obniżenie aktywności kluczowego enzymu cyklu Calvina karboksylazy RuDP. Takie stwierdzenie tłumaczyłoby wprost szczególnie silny spadek aktywności fotosyntetycznej u porostów [94]. Natomiast w szczególnych przypadkach takich jak: stosowanie niskich stężeń SO_2 lub krótkiego okresu ekspozycji względnie gdy działanie SO_2 jest osłabione np. podwyższeniem pH, można uzyskać wzrost intensywności fotosyntezy [3, 5, 30, 62, 83]. Dane te wskazują na istnienie możliwości stymulowania reakcji fotochemicznych w chloroplastach. Reakcja ta mogłaby przebiegać z wykorzystaniem jonów siarczynowych jako donora elektronów [56].

W szeregu pracach wykazano również, że działanie SO_2 hamuje proces wiązania N_2 [26, 29, 39]. Kallio i Vorheenmaa [37] uważają, że aktywność wiązania N_2 u porostów zawierających sinice związana jest z obniżeniem aktywności nitrogenazy — enzymu odpowiedzialnego za katalizowanie tego procesu. Jednakże relatywnie niskie stężenie SO_2 stymulują wiązanie N_2 . Podobieństwo pomiędzy kierunkiem zmian poziomu fotosyntezy i poziomu wiązania N_2 zależnie od wysokości dawki SO_2 można tłumaczyć silnym powiązaniem procesu redukcji N_2 i poziomu redukcji ferredoksyny i syntezy ATP w procesie fotosyntezy.

Szereg autorów wskazuje również na możliwości podniesienia poziomu fotosyntezy u roślin wyższych w wyniku odpowiednich warunków ekspozycji w SO_2 . Bliższe szczegóły podano Miszalski [51, 52] w Wiadomościach Botanicznych w artykule dotyczącym wpływu SO_2 na fotosyntezę. Stwierdzenie podobnych zależności u porostów pozwala na podważenie sugestii niektórych autorów, że za-



Ryc. 2. Wpływ siarczynu na poziom wiązania ^{14}C u *Usnea subflorina*, *Parmelia physodes* i *Lecanora canizaeoides* (wg Hill [30])

ležności te są związane z reakcją aparatów szparkowych. Możliwość wywołania odpowiednią wysokością dawki zmiany kierunku reakcji zarówno u roślin wyższych jak i porostów może być przekonującym argumentem na rzecz hipotezy, że mechanizmy zmiany metabolizmu u obu grup roślin są podobne.

Można się spodziewać, że zarówno mechanizm pobierania SO_2 jak i cały dalszy ciąg reakcji metabolicznych zależy od temperatury. Niewiele jest wzmianek w literaturze dotyczących wpływu temperatury na działanie SO_2 . W naturalnych warunkach problem wpływu temperatury jest związany z problemem stopnia uwodnienia i w praktyce trudno jest te zagadnienia rozdzielić. Jednakże jak wykazały doświadczenia Hill [31] temperatura w warunkach całkowitego uwodnienia odgrywa bardzo istotną rolę w sposobie działania SO_2 . I tak porost *Usnea* inkubowany w roztworze w 5°C wykazał mały wzrost wiązania ^{14}C przy niskich dawkach SO_2 i bardzo silne hamowanie procesu w temperaturze 15°C . Te prace byłyby dowodem, że poziom procesów metabolicznych, których przebieg zależy od temperatury jest istotny dla działania SO_2 , bądź że poziom wnikania SO_2 zależy od temperatury. Z pracy Hill [31] i Richardson i Puckett [69] i z zacytowanych przez tych autorów danych wynika, że w większości publikacji eksperymenty przeprowadzono w temperaturach znacznie wyższych niż optymalne dla porostów. Optimum temperatury dla porostów leży zazwyczaj dużo niżej niż roślin wyższych. Detoksykacja zaaplikowanego SO_2 zachodzi szybciej w temperaturach 18°C niż w 5° i efekt ten przypisuje się większemu natężeniu fotosyntezy w wyższej temperaturze [63]. Wniosek ten nie został podbudowany pomiarami fotosyntezy. Jednak detoksykacja przebiega szybciej na świetle niż w ciemności. Także i Nieboer i in. [54] zwrócili uwagę,

że po zaprzestaniu aplikowania SO_2 powrót do wyjściowych wartości fotosyntezy przebiega szybciej w warunkach optymalnych dla tego procesu tzn. przy oświetleniu i nawilżeniu plechy. Christ i Türk [11] wskazują, że porosty w zimie są mniej aktywne fotosyntetycznie w porównaniu do okresu wiosny lub jesieni. Według tych autorów chroni to te porosty przed wysokimi stężeniami SO_2 jakie, występują w warunkach zimowych.

Oddychanie

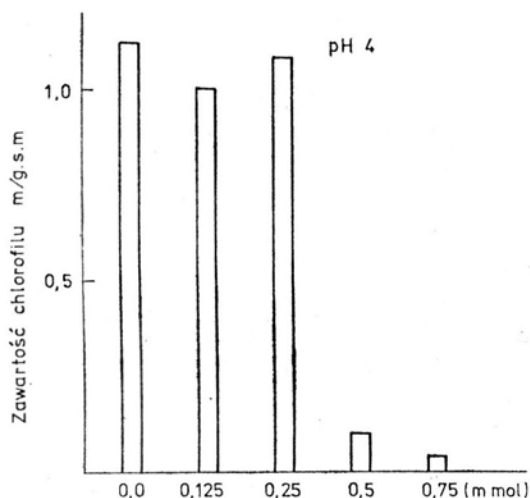
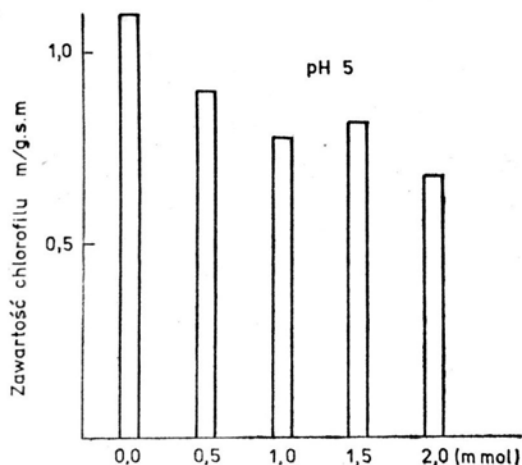
Natężenie oddychania porostów poddanych działaniu SO_2 ulega także zmianie, jednak wrażliwość tego procesu znacznie jest mniejsza niż fotosyntezy [5, 88]. Dawki SO_2 obniżające poziom oddychania równoległe mogą wywoływać plazmolizę komórek glonowych [14]. Przez dobór odpowiedniej dawki SO_2 można wywołać mierzalny spadek oddychania u szeregu porostów. Jednak uzyskane zmiany w natężeniu procesu oddychania nie korelują z wrażliwością gatunków w warunkach naturalnych [3].

Efekt dawki SO_2 wpływający na zmianę oddychania u porostów może być podwyższony przez obniżone pH środowiska [88]. U wrażliwych na SO_2 porostu *Ramalina farinacea* i mchu *Hypnum cupressiformae* obniżeniu intensywności oddychania towarzyszy spadek zawartości chlorofilu, podczas gdy u odpornych *Lecanora conizoides* i *Tartula muralis* nie stwierdzono takiej współzależności [17]. Istnieją również obserwacje [2] braku zmian w przebiegu oddychania pomimo stwierdzonego obniżenia procesu fotosyntezy. Pearson i Skye [61] stwierdzili istotne obniżenie intensywności fotosyntezy u porostów pobranych ze środowisk zanieczyszczonych w porównaniu z porostami ze środowisk czystych. Podobne porównanie dotyczące procesu oddychania nie dało tak wyraźnych różnic. Stwierdzono przeciwną tendencję, tzn. słaby statystycznie nieistotny wzrost intensywności oddychania u porostów pochodzących ze środowisk zanieczyszczonych. Autorzy przypuszczają, że opisane zmiany wynikają ze wzrostu fotooddychania w warunkach pogłębiającego się zanieczyszczenia atmosfery.

Przedstawione powyżej dane są ilustracją do sprecyzowania bardziej ogólnych wniosków. Przede wszystkim zmiany procesu oddychania ujawniają się przy wyższych dawkach SO_2 niż zmiany intensywności fotosyntezy, czy zawartości chlorofilów. Te przesunięcia wywołane są wyższą odpornością tego procesu. Ponadto zmiany i kierunek reakcji nie jest jednoznacznie zdefiniowany i brak jest korelacji z ustaloną wrażliwością porostów innymi metodami. Tak więc wykorzystanie zmian oddychania jako wskaźnika reakcji porostów na zanieczyszczenia jest mało przydatne. Rozpoznanie jest utrudnione, gdyż nieznaną jest reakcja procesu oddychania obu komponentów plechy.

Chlorofil

Często obserwowanym przez wielu autorów następstwem działania SO_2 jest obniżanie poziomu chlorofilu. W starszych pracach np. [12, 61, 65] szkodliwe działanie SO_2 na porosty wiązano z rozbijaniem cząsteczek chlorofilu na feofitynę i magnez. Autorzy tych prac wnioskuje, że ubytek chlorofilu jest przyczyną tzw. wycofywania się porostów z terenów miejskich. W nowszych pracach począwszy



Ryc. 3. Zawartość chlorofilu u *Hypogymnia physodes* w następstwie 24-godzinnej ekspozycji w roztworze $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_5$. (Według Türk i in. [88]).

od Hill [30] i Showman [76] większość autorów wyklucza, aby zmiany chlorofilu były pierwotną przyczyną. W szeregu pracach wykazano bowiem, że ekspozycja porostu w SO_2 może wywołać silny spadek fotosyntezy nie powodując istotnych zmian w poziomie chlorofilu [5, 63, 76]. Natomiast w przypadku ujawnienia się obniżenia poziomu chlorofilu towarzyszy temu zwykle znaczne hamowanie procesu fotosyntezy [53], a dawki SO_2 , dające odwracalne obniżenie poziomu fotosyntezy często nie powodują w ogóle obniżenia poziomu chlorofilu [88]. Przy spadku poziomu chlorofilu o 30–48% stwierdzono również obniżenie aktywności katalazy o 48–86% [45].

Wydaje się prawdopodobne, że spadek poziomu chlorofilu jest następstwem obniżenia pH. Przy niskim pH=4 bardzo łatwo w porównaniu do pH=6 można przekroczyć próg odporności. Przy pH=6 zmiany parametrów fizjologicznych wraz ze wzrostem dawki SO_2 nie są tak gwałtowne jak w niższych pH [88], (ryc. 3).

Beekley i Hoffman [7] stwierdzili obniżenie stosunku chlorofilu a do chlorofilu b. Natomiast Christ i Türk [11] nie wykazali korelacji pomiędzy dawką SO_2 , wartością pH, zawartością chlorofilu i stosunkiem chlorofilu a do b. Najprawdopodobniej aplikowane przez nich dawki były zbyt niskie. Jeśli rozpad chlorofilu następowałby na skutek wypierania przez jony H^+ atomu magnezu z cząsteczki chlorofilu byłaby to przyczyna świadcząca o silnym związku tych zmian z wartością pH [61, 68]. Inną koncepcję przedstawili Puckett i in. [62] wysuwając przypuszczenie, że ubytek chlorofilu jest następstwem jego utleniania, jednak brak jest dowodów silniej podbudowujących to przypuszczenie.

Dotychczasowy stan wiedzy w tym zakresie pozwala na stwierdzenie, że obniżenie poziomu chlorofilu jest to efekt daleko posuniętych zmian metabolicznych pojawiający się w plechach porostów znacznie już uszkodzonych. Obniżenie poziomu chlorofilu może być związane z obniżeniem pH.

Zmiana przepuszczalności błon

U porostu *Hypogymnia* występującego w pobliżu fabryki emitującej SO_2 stwierdzono poza obniżeniem rozmiarów i wzrostu liczby martwych komórek również plazmolizę komórek glonowych [39]. W bardziej szczegółowych badaniach laboratoryjnych ustalono, że plazmolizę komórek glonowych można wywołać stężeniem 0,1 ppm SO_2 działającego w ciągu 1—2 miesięcy [14].

Ekspozycja *Evernia prunastri* w 0,3 ppm SO_2 po 65 dniach narusza pierwotną przepuszczalność błon prowadząc do wypływu elektrolitu z komórki [60]. Również fluorowodór prowadzi do identycznych objawów. Nasilenie wypływu elektrolitu w odniesieniu do stężenia SO_2 jest podobne u gatunków porostów charakteryzujących się różną wrażliwością. Stwierdzono przy tym, że mierzalny efekt wypływu świadczący o zmianie przepuszczalności błon ujawnia się przy niższych dawkach SO_2 niż zmiany intensywności fotosyntezy i oddychania.

Podobnie przy bardzo niskich dawkach SO_2 stwierdza się wpływ jonów K^+ , co łączy się ze zmianami poziomu fotosyntezy i przepuszczalności błon [55, 64]. Tak więc można uznać, że zmiany te są jedną z najbardziej czułych mierzalnych reakcji i mogą leżeć tym samym u podstaw wrażliwości porostów na SO_2 . Wielkość wypływu jonów K^+ świadczy, że pochodzą one z obu komponentów porostu [55]. W literaturze znajduje się szereg informacji o podobnych efektach zmian przepuszczalności błon komórkowych również u roślin wyższych [27, 70].

Wpływ jonów K^+ nie jest uzależniony od uprzedniego pobrania przez plechę jonów Ca^{++} , Mg^{++} , Sr^{++} , Zn^{++} , ale wyraźnie wzrasta po pobraniu Cu^{++} lub Pb^{++} [55]. Wytłumaczenie tak odmiennych efektów nastęrcza pewne trudności. Jednak jony przyspieszające wpływ K^+ zwiększają również wpływ SO_2 na hamowanie intensywności fotosyntezy. Jony te łatwo przenikają przez membrany i w następstwie mogą ułatwiać wnikanie SO_2 do plechy. Tak więc wpływ jonów K^+ może wskazywać na uszkodzenia plechy przez jony metali, SO_2 albo ich kombinacje [68].

Zależność ta może mieć istotne znaczenie zwłaszcza w rejonach zurbanizowanych, w których obok emisji SO_2 występuje również wysoki poziom innych substancji toksycznych, w tym także jonów metali.

Podsumowanie

Reakcja porostów na SO_2 z jednej strony zależy od czysto fizycznego działania sumującego się w pojęciu aplikowanej dawki, która poza stężeniem SO_2 definiowana jest długością czasu ekspozycji i szybkością przepływu powietrza niosącego SO_2 wokół eksponowanego materiału. Szczególne znaczenie dla określenia wrażliwości porostów mają takie czynniki jak stopień uwodnienia plech, pH podłoża lub środowiska wodnego i termiczne warunki decydujące o aktywności metabolicznej. Do pełnej informacji warunków ekspozycji a tym samym i reakcji porostów na SO_2 muszą być brane w równej mierze pod uwagę parametry obu grup. Elementy grupy drugiej nie są specyficzne dla porostów, jednak stopień zależności od tych parametrów jest nieporównywalnie większy niż ma to miejsce u roślin wyższych.

Z nagromadzonych danych uzyskanych w licznych badaniach jak dotychczas nie ujawniono podstawowych różnic w działaniu SO_2 na metabolizm porostów i roślin wyższych. Zaburzenia wywołane przez SO_2 na struktury, procesy i metabolity nie są więc specyficzne dla porostów, lecz mają charakter uniwersalny, a uszkodzenia mechanizmu fotosyntezy podobne są u wszystkich roślin zielonych. Stwierdzone różnice są w zasadzie ilościowe, a większą wrażliwość uwodnionych porostów można łączyć z łatwym przenikaniem SO_2 do wnętrza organizmu. Specyfika reakcji porostów w ich warunkach bytowania polega na częstych zmianach aktywności fizjologicznej plechy oraz sposobie bezpośredniego pobierania wody wraz z zanieczyszczeniami i odwrotnie, większa odporność roślin wyższych może być tłumaczona lepszą izolacją od wpływów środowiska zewnętrznego dzięki zaporze, jaką stanowi epiderma z jej ochronnymi przystosowaniami i mechanizmami pobierania wody z podłoża. Bardzo dużą wrażliwością na SO_2 charakteryzują się również mchy, które podobnie jak porosty chłoną wodę całą powierzchnią [17, 33]. Pewnej analogii można doszukać się porównując rośliny typu C_3 i C_4 , z których C_3 są bardziej wrażliwe na SO_2 . Przyczyny tego zjawiska niektórzy autorzy dopatrują się w słabszej transpiracji i zwiększonym oporze szparkowym roślin typu C_4 , a tym samym utrudnionego wnikania SO_2 do liścia.

Wielu autorów zasadnicze różnice pomiędzy większą wrażliwością porostów w porównaniu z roślinami wyższymi upatruje w braku epidermy, która spełnia rolę izolacji ograniczając wpływy środowiska zewnętrznego. Należy jednak podkreślić, że brak epidermy zwiększa wprawdzie kontakt komórek porostów z SO_2 w powietrzu, ale nie decyduje o wnikaniu tego związku do plechy. Wnikanie SO_2 do komórek odbywa się głównie po rozpuszczeniu tego gazu w wodzie oraz podsiąkaniu i nie-selektywnym pobieraniu jej całą powierzchnią plechy. Bezpośredni kontakt plechy z wodą pozwala na łatwy przepływ jonów w obu kierunkach pomiędzy środowiskiem zewnętrznym a porostem. Brak epidermy u porostów predestynuje także te organizmy jako materiał do badań, gdzie pożądane jest szybkie wywołanie reakcji, natomiast u roślin wyższych ruchy aparatów szparkowych mogą być okolicznością zakłócającą przebieg doświadczenia.

LITERATURA

- [1] Addison P. A., Puckett K. J., 1980. Deposition of atmospheric pollutants as measured by lichen element content in the Athabasca oil sands area. *Can. J. Bot.*, 58, 2323—2334.
- [2] Arzani G., 1974. Ökophysiologische Untersuchungen über die SO₂-, HCl- und Empfindlichkeit verschiedener Flechtenarten. Dissertation-Justus Liebig-Universität Giessen.
- [3] Baddeley M. S., Ferry B. W., Finegan E. J., 1971. A new method of measuring lichen respiration, response of selected species to temperature, pH and sulphur dioxide. *Lichenol.* 5, 18—25.
- [4] Barrie L. A., 1981. The prediction of rain acidity and SO₂ scavenging in eastern North America. *Atmosph. Environ.* 15, 31—41.
- [5] Beekley P. K., Hoffman G. R., 1981. Effects of sulphur dioxide fumigation on photosynthesis, respiration and chlorophyll contents of selected lichens. *Bryologist* 84, 379—390.
- [6] Bertsch A., 1966. Über den CO₂-Gaswechsel einiger Flechten nach Wasserdampfaufnahme. *Planta* 68, 157—166.
- [7] Blum O. B., 1973. Water relations. Ahmadjian V. and Hale M. E. *The Lichens* 381—400. Academic Press, New York and London.
- [8] Börtiz S., Ranft H., 1972. Zur SO₂- und HF-Empfindlichkeit von Flechten und Moosen. *Biol. Zbl.* 91, 613—623.
- [9] Brodo M., 1961. Transplant experiments with corticolous lichens using a new technique. *Ecology* 42, 838—841.
- [10] Butin H., 1954. Physiologisch-ökologische Untersuchungen über den Wasserhaushalt und die Photosynthese bei Flechten. *Biol. Zbl.* 73, 459—502.
- [11] Christ R., Türk R., 1981. Die Indikation von Luftverunreinigungen durch CO₂-Gaswechsellmessungen an Flechtentransplantaten. *Mitt. forstl. Bundes-Vers. Anst. Wien* 137, 145—150.
- [12] Coker P. D., 1967. The effects of sulphur dioxide on bark epiphytes. *Trans. Br. Bryol. Soc.* 5, 341—347.
- [13] Dässler H. G., Ranft H., 1969. Das Verhalten von Flechten und Moosen unter dem Einfluss einer Schwefeldioxidbegasung. *Flora*, 158, 454—461.
- [14] Eversman S., 1978. Effects of low-level SO₂ on *Usnea hirta* and *Parmelia chlorochroa*. *Bryologist* 81, 368—377.
- [15] Ferguson P., Lee J. A., 1979. The effects of bisulphite and sulphate upon photosynthesis in *Sphagnum*. *New Phytol.*, 82, 703—712.
- [16] Ferry B. W., Coppins B. J., 1979. Lichen transplant experiments and air pollution studies. *Lichenol.* 11, 63—73.
- [17] Gilbert O. L., 1968. Biological indicators of air pollution. Ph. D. thesis University of Newcastle upon Tyne.
- [18] Gilbert O. L., 1970. Further studies on the effect of sulphur dioxide on lichens and bryophytes. *New Phytol.* 69, 605—627.
- [19] Granat L., Johansson C., 1983. Dry deposition of SO₂ and NO_x in winter. *Atmosph. Environ.* 17, 191—192.
- [20] Grodzińska K., 1971. Acidification of tree bark as a measure of air pollution in southern Poland. *Bull. Acad. Pol. Sci. Ser. Biol.* 11, 189—195.
- [21] Grodzińska K., 1976. Acidity of tree bark as a bioindicator of forest pollution in southern Poland. In *Proceedings of the First International Symposium on Acid Precipitation and the Forest Ecosystem*. (General Technical Report No. NE-237): 905-911. United States Department of Agriculture Forest Service.
- [22] Hawksworth D. L., 1971. Lichens as litmus for air pollution: a historical review. *Int. J. Environ. Stud.*, 1, 281—296.
- [23] Hawksworth D. L., 1973. Mapping studies. B. W. Ferry, M. S. Baddeley, D. L. Hawksworth. *Air pollution and lichens*. 38—76, Athlone Press, London.
- [24] Hawksworth D. L., Rose F., 1970. Qualitative scale for estimating sulphur dioxide air pollution in England and Wales using epiphytic lichens. *Nature* 227, 145—148.
- [25] Hawksworth D. L., Rose F., Coppins B. J., 1973. Changes in lichen flora of England and Wales

- attributable to pollution of the air by sulphur dioxide. B. W. Ferry, M. S. Baddeley, D. L. Hawksworth, 330—367. Air pollution and lichens. Athlone Press, London.
- [26] Hålgren J. E., Huss K., 1975. Effects of SO₂ on photosynthesis and nitrogen fixation. *Physiol. Plant.* 34, 171—176.
- [27] Härtel O., Miklau-Grassl S., 1974. Über den Einfluss von SO₂ auf Pflanzenzellen. *Phytol.* 16, 81—99.
- [28] Heidt V., 1978. Flechtenkartierung und die Beziehung zu Immissionsbelastung des südlichen Münsterlandes. *Biogeographica* 12, 1—93.
- [29] Henriksson E., Pearson L. C., 1981. Nitrogen fixation rate and chlorophyll content of the lichen *Peltigera canina* exposed to sulphur dioxide. *Amer. J. Bot.* 68, 680—684.
- [30] Hill D. J., 1971. Experimental study of the effect of sulphite on lichens with reference to atmospheric pollution. *New Phytol.* 70, 831—836.
- [31] Hill D. J., 1974. Some effects of sulphite on photosynthesis in lichens *New Phytol.* 73, 1193—1205
- [32] Hocking D., Hocking M. B., 1977. Equilibrium solubility of trace atmospheric sulphur dioxide in water and its bearing on air pollution injury to plants. *Environ. Pollut.* 13, 57—64.
- [33] Inglis F., Hill D. J., 1974. The effect of sulphite and fluoride on carbon dioxide uptake by mosses in the light. *New Phytol.* 73, 1207—1213.
- [34] Irving P. M., Miller J. E., 1981. Productivity of field-grown soybeans exposed to acid rain and sulphur dioxide alone and in combination. *J. Environ. Qual.* 10, 473—478.
- [35] James P. W. 1973. Introduction. B. W. Ferry, M. S. Baddeley, D. L. Hawksworth, 1—5. Air pollution and lichens. Athlone Press, London.
- [36] Johnsen I., Søchting U., 1973. Influence of air pollution on the epiphytic lichen vegetation and bark properties of deciduous trees in the Copenhagen area. *Oikos* 24, 344—351.
- [37] Kallio P., Vaehenmaa T., 1974. On the effect of air pollution on nitrogen fixation in lichens. *Rep. Kevo Subarctic Res. Stat.* 11, 42—46.
- [38] Kauppi M., 1976. Fructicose lichen transplant technique for air pollution experiments. *Flora* 165, 407—414.
- [39] Kauppi M., Mikkonen A., 1980. Floristic versus single species analysis in the use of epiphytic lichens as indicators of air pollutions in a Boreal Fores Region, Northern Finland. *Flora* 169, 255—281.
- [40] Kiszka J., 1977. Korelacja pomiędzy występowaniem porostów rodzaju *Usnea* w okolicach Krakowa a zanieczyszczeniem powietrza przez dwutlenek siarki. *Acta Mycol.* 12, 1—263.
- [41] Kiszka J., 1977. Wpływ emisji miejskich i przemysłowych na florę porostów (*Lichenes*) Krakowa i Puszczy Niepołomickiej. *Wydz. Nauk WSP Kraków*, 5—133.
- [42] Kiszka J., 1978. Porosty rezerwatu „Lipówka” w północnej części Puszczy Niepołomickiej. *Stud. Nat. A. Kraków*, 17 149—158.
- [43] Kiszka J., 1979. Flora porostów (*Lichenes*) okolic Pustyni Błędowskiej. *Stud. Ośr. Dok. Fizjogr.* 7, 349—377.
- [44] Kiszka J., 1981. Flora porostów (*Lichenes*) Puszczy Niepołomickiej. *Stud. Ośr. Dok. Fizjogr.* 9, 335—355.
- [45] Kuziel S., 1974. Influence of sulphur dioxide on chlorophyll content and catalase activity in some chosen lichen species. *Acta Soc. Bot. Pol.* 43, 453—457.
- [46] Lange O. L., Ziegler H., 1963. Der Schwermetallgehalt von Flechten aus dem *Acarosporium sinopicae* auf Erzsackenhalde des Harzes. I. Eisen und Kupfer. *Mitt. Flor. Soziol. Arbeitsgemeinschaft.* (N. F.) 10, 156—183.
- [47] LeBlanc F., DeSloover J., 1970. Relation between industrialization and the distribution and growth of epiphytic lichens and mosses in Montreal. *Can. J. Bot.* 48, 1485—1496.
- [48] LeBlanc F., Rao D. N., 1973. Evaluation of the pollution and drought hypothesis in relation to lichens and bryophytes in urban environments. *Bryologist* 76, 1—19.
- [49] LeBlanc F., Robitaille G., Rao D. N., 1976. Ecophysiological response of lichen transplants to air pollution in the Murdochville Gaspé Copper Mine Ares, Quebec. *J. Hattori Bot. Lab.*, 40, 27—28.
- [50] Meiwes K. J., Khanna P. K., 1981. Distribution and cycling of sulphur in the vegetation of two forestecosystems in an acid rain environment. *Plant and Soil* 60, 369—375.

- [51] Miszalski Z., 1981. Niektóre zagadnienia ingerencji SO_2 w proces fotosyntezy. Część I. Formy występowania i lokalizacja siarki w roślinie oraz wpływ SO_2 na pojemność buforową tkanki, aktywność fotosystemów, barwniki i poziomy fotosyntezy. *Wiad. Bot.* 1, 25, 19—28.
- [52] Miszalski Z., 1981. Niektóre zagadnienia ingerencji SO_2 w proces fotosyntezy. Część II. Zmiany aktywności niektórych enzymów uczestniczących w procesie fotosyntezy i metabolizmie azotowym, różnicowanie wrażliwości roślin. *Wiad. Bot.* 2, 25, 111—122.
- [53] Moser T. J., Nash III T. H., Clark W. D., 1980. Effects of a longterm field sulphur dioxide fumigation on Arctic caribou forage lichens. *Can. J. Bot.* 58, 2235—2240.
- [54] Nash III T. H., 1976. Lichens as indicators of air pollution. *Naturwiss.* 63, 364—367.
- [55] Nieboer E., Richardson D. H. S., Lavoie P., Padovan D., 1979. The role of metal-ion binding in modifying the toxic effects of sulphur dioxide on the lichen *Umbilicaria muhlenbergii*. I. Potassium efflux studies. *New Phytol.* 82, 621—632.
- [56] Nieboer E., Richardson D. H. S., Puckett K. J., Tomassini F. D., 1976. Mansfield T. A., The phytotoxicity of sulphur dioxide in relation to measurable responses in lichens in Effects of air pollutants on plants. 61—85 /Cambridge University Press. Cambridge.
- [57] Nieboer E., Tomassini F. D., Puckett K. J., Richardson D. H. S., 1977. A model for the relationship between gaseous and aqueous concentrations of sulphur dioxide in lichen exposure studies. *New Phytol.* 79, 157—162.
- [58] Nylander W., 1866. Les lichens du Jordin du Luxembourg. *Bull. Soc. Bot. France* 13, 364—372.
- [59] Pearson L. C., 1973. Air pollution and lichen physiology: progress and problems. B. S. Ferry, M. S. Baddeley, D. L. Hawksworth, Air and Pollution and lichens 224—237. Athlone Press, London.
- [60] Pearson L. C., Henriksson E., 1981. Air pollution damage to cell membranes in lichens II. Laboratory experiments. *Bryologist* 84, 515—520.
- [61] Pearsöñ L. C., Skye E., 1965. Air pollution effects pattern of photosynthesis in *Parmelia sulcata* a coricolous lichen. *Science N. Y.* 148, 1600—1602.
- [62] Puckett K. J., Nieboer E., Flora W. P., Richardson D. H. S., 1973. Sulphur dioxide: its effect on photosynthetic ^{14}C fixation in lichens and suggested mechanisms of phytotoxicity. *New Phytol.* 72, 141—154.
- [63] Puckett K. J., Richardson D. H. S., Flora W. P., Nieboer E., 1974. Photosynthetic ^{14}C fixation by the lichen *Umbilicaria muhlenbergii* (Ach) Tuck following short exposures to aqueous sulphur dioxide. *New Phytol.* 73, 1183—1192.
- [64] Puckett K. J., Tomassini F. D., Nieboer E., Richardson D. H. S., 1977. Potassium efflux by lichen thalli following exposure to aqueous sulphur dioxide. *New Phytol.* 79, 135—145.
- [65] Rao D. N., LeBlanc F., 1966. Effects of sulphur dioxide on lichen alga, with special reference to chlorophyll. *Bryologist* 69, 69—75.
- [66] Rao D. N., LeBlanc F., 1967. Influence of an iron-sintering plant on corticolous epiphytes in Wawa Ontario. *Bryologist* 70, 141—157.
- [67] Richardson D. H. S., Nieboer E., 1981. Lichens and pollution monitoring. *Endeavour* 5, 127—133.
- [68] Richardson D. H. S., Nieboer E., Lavoie O., Padovan D., 1979. The role of metal-ion binding in modifying the toxic effects of sulphur dioxide on the lichen *Umbilicaria muhlenbergii*. *New Phytol.* 82, 633—643.
- [69] Richardson D. H. S., Puckett K. J., 1973. B. W. Ferry, M. S. Baddeley, D. L. Hawksworth. Sulphur dioxide and photosynthesis in lichens. in: Air pollution and lichens. 283—298. Athlone Press London.
- [70] Robinson D. C., Wellburn A. R., 1983. Light-induced changes in the quenching of 9-aminoakrioline fluorescence by photosynthetic membranes due to atmospheric pollutants and their products, *Environ. Pollut.* 32, 109—120.
- [71] Saunders P. J. W., 1970. Air pollution in relation to lichens and fungi. *Lichenol.* 4, 337—349.
- [72] Schofield E. A., Hamilton W. L., 1970. Probable damage to tundra biota through sulphur dioxide destruction of lichens. *Biol. Conserv.* 2, 278—281.
- [73] Schönbeck H., 1969. Eine Methode zur Erfassung der biologischen Wirkung von Luftverunreinigungen durch transplantierte Flechten. *Staub-Reinhalung der Luft* 29, 14—18.

- [74] Seel F., 1967. Grundlagen der Analytischen Chemie. Weinheim
- [75] Sheridan R. P., Sanderson C., Kerr R., 1976. Effects of pulpmill emissions on lichens in the Missoula valley, Montana. *Bryologist* 79, 248—452.
- [76] Showman R. E., 1972. Residual effects of sulphur dioxide on the net photosynthetic and respiratory rates of lichen thalli and cultured lichen symbionts. *Bryologist* 74, 335—341.
- [77] Skye E., 1968. Lichens and air pollution. *Acta phytogeogr. Suec.* 52, 1—123.
- [78] Skye E., 1979. Lichens as biological indicators of air pollution. *Ann. Rev. Phytopathol.*, 17, 325—341.
- [79] Smith D. C., 1962. The biology of the lichen thalli. *Biol. Rev.* 37, 537—570.
- [80] Speeding D. J., Ziegler I., Hampp R., Ziegler H., 1980. Effect of pH on the uptake of ^{35}S -sulphur from sulphate, sulphite and sulphide by *Chlorella vulgaris*. *Z. Pflanzenphysiol.* 97, 205—214.
- [81] Speeding D. J., Ziegler I., Hampp R., Ziegler H., 1980. Effect of pH on the uptake of ^{35}S -sulphur from sulphate, sulphite and sulphide by isolated spinach chloroplasts. *Z. Pflanzenphysiol.* 96, 351—364.
- [82] Świeboda M., Kalemba A., 1978. The lichen *Parmelia physodes* (L.) Ach as indicator for determination of the degree of atmospheric air pollution in the area contaminated by fluorine and sulphur dioxide emission. *Acta Soc. Bot. Pol.* 47, 25—40.
- [83] Tomassini F. D., Lavoie P., Puckett K. J., Nieboer E., Richardson D. H. S., 1977. The effect of time of exposure to sulphur dioxide on potassium loss from and photosynthesis in the lichen *Cladonia rangiferina* (L.) Harm. *New Phytol.* 79, 147—155.
- [84] Türk R., Christ R., 1978. Untersuchungen über den Flechtenbewuchs on Eichen im Stadtgebiet Salzburgs und über den Wasserhaushalt einiger charakteristischen Flechten. *Phytol.* 18, 107—126.
- [85] Türk R., Christ R., 1980. Untersuchungen des CO_2 -Gaswechsels von SO_2 -Belastung im Stadtgebiet von Salzburg. Materialien des „International Workshop...“ der Sektion Biowissenschaften der Martin Luther-Universität Halle-Wittenberg, 39—45.
- [86] Türk R., Wirth V., 1974. Der Einfluss des Wasserzustandes und des pH auf die SO_2 -Schädigung von Flechten. *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie*, 167—172. Erlangen.
- [87] Türk R., Wirth V., 1975. The pH dependence of SO_2 damage to lichens. *Oecologia* 19, 285—291.
- [88] Türk R., Wirth V., Lange O. L., 1974. CO_2 -Gaswechsel-Untersuchungen zur SO_2 -Resistenz von Flechten. *Oecologia* 15, 33—64.
- [89] Varshney C. K., Dochinger L. C., 1979. Acid rain: an emerging environmental problem. *Curr. Sci.*, 48, 337—340.
- [90] Villock J., 1959. Ökologisch-physiologische Untersuchungen zur Frage von Grossstadteinflüssen auf die Verbreitung epiphytischer Flechten. Dissertation-Universität Hamburg.
- [91] Wirth V., Türk R., 1974. Über die SO_2 -Resistenz von Flechten und die mit ihr interferierenden Faktoren. *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* 173—179, Erlangen.
- [92] Wirth V., Türk R., 1975. Zur SO_2 -Resistenz von Flechten verschiedener Wuchsform. *Flora* 164 133—143.
- [93] Zając P. K., Grodzińska K., 1982. Snow contamination by heavy metals and sulphur in Cracow agglomeration (southern Poland). *Water, Air and Soil Pollution* 17, 269—280.
- [94] Ziegler I., 1977. Sulphite action on ribulosediphosphate carboxylase in the lichen *Pseudevernia furfuracea*. *Oecologia* 29, 63—66.
- [95] Zurzycki J., 1950. Badania nad nadrzewnymi porostami Krakowa i okolicy. *Mat. do Fizjogr. Kraju* PAU 25, 1—30.

Dr Zbigniew Miszalski
Zakład Fizjologii Roślin PAN,
ul. Sławkowska 17, 31-016 Kraków