

สภาวะที่เหมาะสมในการสังเคราะห์ด้วยแสงของไลเคน *Usnea undulata* Stirt จากป่ารุ่นสอง ณ อุทยานแห่งชาติเขาใหญ่

The optimal photosynthetic condition of the lichen *Usnea undulata* Stirt from secondary forest
in Khao Yai National Park

วันวิสาข์ เพาะเจริญ*¹ และ กัณทรีย์ บุญประกอบ¹

Wanwisa Pojaroen*¹ and Kansri Boonpragop¹

บทคัดย่อ

ไลเคนเป็น poikilohydric ที่ปริมาณน้ำในเซลล์แปรผันตามความชื้นในบรรยากาศ สภาวะที่เหมาะสมต่อกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงของไลเคนมีความแตกต่างกันขึ้นอยู่กับชนิดของไลเคน *Usnea undulata* เป็นไลเคนที่พบในเขตร้อนในประเทศไทย ใช้เป็นยาในสมัยโบราณและในทางการค้า วัตถุประสงค์ของการศึกษาในครั้งนี้คือหาสภาวะที่เหมาะสมสำหรับการสังเคราะห์ด้วยแสงในไลเคน *U. undulata* ในด้าน 1) ระยะเวลาในการฟื้นตัวเต็มที่ภายหลังเซลล์ได้รับน้ำ 2) ปริมาณน้ำในเซลล์ที่เหมาะสมต่อการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงสุด 3) การอิมมิตัวด้วยแสง การทดลองทำโดยการเก็บไลเคนจากอุทยานแห่งชาติเขาใหญ่ พบว่าภายหลังไลเคนได้รับน้ำ กระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงฟื้นตัวขึ้นทันที และการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงสุดเกิดขึ้นเวลา 120 นาที ภายหลังได้รับน้ำปริมาณน้ำในเซลล์ 100% ของน้ำหนักแห้งและที่ความเข้มแสง 500 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ทำให้เกิดการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงสุด ผลของการศึกษาในครั้งนี้ทำให้มีความเข้าใจของลักษณะนิเวศสรีระวิทยาของไลเคนมากขึ้น ซึ่งจะนำไปสู่การอนุรักษ์และการใช้ประโยชน์อย่างยั่งยืน

คำสำคัญ: การสังเคราะห์ด้วยแสง, *Usnea undulata*, การอิมมิตัวด้วยแสง, น้ำในเซลล์

ABSTRACT

Lichens are poikilohydric, which depend on moisture from the atmosphere for living. Optimum condition for photosynthetic activity of lichen differs among species and most importantly, it is not known for lichens in the tropic. The lichen *Usnea undulata* Stirt is found in tropical forest in Thailand has been used for traditional medicine and commercial purposes. The objectives of this study are to find the optimum condition for photosynthesis of *U. undulata* in relation to 1) wetting period of thallus to be fully active 2) optimum water content and 3) light saturation level. The experiment was performed by using *U. undulata* collected from Khao Yai national park. It was found that maximum photosynthesis rate of *U. undulata* was achieved after wetting thallus for 120 minutes, optimum water content of thallus was 100% of dry weight. Light saturation was measured at 500 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ with trend of increase. This study enhances our understanding of lichen physiological ecology and can be used for conservation and sustainable utilization of lichens.

Keywords: poikilohydric, photosynthesis, *Usnea undulata*, light saturation, thallus water

*Corresponding author: yem-yam@hotmail.com

¹หน่วยวิจัยไลเคน ภาควิชาชีววิทยา คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยรามคำแหง บางกะปิ กรุงเทพฯ 10240

¹Department of Biology, Faculty of Science, Ramkhamhaeng University, Bangkok 10240

บทนำ

ไลเคนเป็น poikilohydric คือไม่สามารถรักษาน้ำไว้ภายในเซลล์ได้ ปริมาณน้ำในไลเคนแปรผันตามความชื้นในบรรยากาศ (Lange and Green, 1996 : Lange, 1980) ไลเคนมีความสามารถในการทนต่อสภาวะแห้งได้ยาวนาน (Gilbert, 2000) ในสภาวะที่ไม่มีน้ำไลเคนจะเกิดการพักตัวและกระบวนการเมตาบอลิซึมที่ผันกลับได้อีกครั้งเมื่อได้รับน้ำ (Groulx and Leehowiez, 1983) ปริมาณน้ำในเซลล์ที่เหมาะสมและปัจจัยอื่นมีอิทธิพลต่อกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง ซึ่งเป็นกระบวนการหลักในการดำรงชีวิตของไลเคน โดยไลเคนแต่ละชนิดมีความต้องการปัจจัยสภาพแวดล้อมที่เหมาะสมต่อการสังเคราะห์ด้วยแสงต่างกัน ไลเคน *Usnea undulata* Stirt หรือ ฝอยลม มีลักษณะเป็นเส้นสาย หรือฟรุติโคส พบในป่าเมืองร้อนของไทย ไลเคนชนิดนี้ผลิตสารทุติยภูมิ คือ usnic acid ที่มีความสำคัญในการผลิตยาในสมัยโบราณและทางการค้า สารนี้มีคุณสมบัติต่อต้านจุลินทรีย์ (Bjerke *et al.*, 2004) มีศักยภาพในการนำมาใช้ประโยชน์ได้อีกมาก แต่ปัจจัยที่จำเป็นต่อการดำรงชีวิตของไลเคนชนิดนี้ยังไม่กระจ่าง การศึกษาในครั้งนี้ต้องการตอบคำถามว่าภาวะของน้ำ และแสง ที่เหมาะสมต่อการสังเคราะห์ด้วยแสงของ *U. undulata* คืออะไร โดยมีสมมุติฐานว่าไลเคนชนิดนี้ต้องการแสงที่มีความเข้มค่อนข้างสูง และต้องการน้ำมาก เนื่องจากในธรรมชาติเติบโตอยู่ในที่โปร่งและแสงสัมผัสผิวด้านบนทำให้น้ำระเหยออกไปจากเซลล์เร็ว วัตถุประสงค์ของการศึกษาค้นคว้าครั้งนี้คือ การหาสภาวะที่เหมาะสมสำหรับการสังเคราะห์ด้วยแสงของไลเคน *U. undulata* ในด้าน 1) ระยะเวลาที่ใช้ในการฟื้นตัวเต็มที่ภายหลังเซลล์ได้รับน้ำ และแสง ปริมาณน้ำในเซลล์ที่เหมาะสมที่ทำให้มีการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงสุด 2) ระดับแสงอิ่มตัวของสังเคราะห์ด้วยแสง

อุปกรณ์และวิธีการ

ไลเคน *Usnea undulata* Stirt ลักษณะเป็นเส้นสาย หรือฟรุติโคส เก็บจากป่ารุ่นสองของป่าดิบชื้น ณ อุทยานแห่งชาติเขาใหญ่ ละติจูดที่ 14°25.272' N 101°22.400' E สูงจากระดับน้ำทะเล 700-800 เมตร เก็บตัวอย่างในวันที่ 25-26 กันยายน 2553 แล้วนำมายังห้องปฏิบัติการที่หน่วยวิจัยไลเคนมหาวิทยาลัยรามคำแหง กรุงเทพมหานคร โดยตัวอย่างไลเคนถูกเก็บในสภาพแห้งภายใต้อุณหภูมิห้องปรับอากาศที่ 25±2 °C ก่อนการทดลอง 1 วัน

การเตรียมตัวอย่างไลเคนเพื่อวัดการสังเคราะห์ด้วยแสง เล็กลงเซลล์ส่วนที่สมบูรณ์ ความยาวประมาณ 5-8 เซนติเมตร ทำความสะอาดโดยกำจัดฝุ่นผงออก ซึ่งน้ำหนักแห้งของเซลล์ ให้นำน้ำโดยการจุ่มน้ำ 1 นาที หรือฉีดด้วยน้ำบริสุทธิ์ จากนั้นสะบัดเซลล์บนผ้าสะอาดเพื่อกำจัดน้ำส่วนเกินออก ซึ่งน้ำหนักเปียก ตัวอย่างที่รอการวัด ทำการบ่มไว้ในกล่องใสภายใต้ความเข้มแสง (Photosynthetically active Photon Flux Density: PPF) 20 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ เพื่อเหนี่ยวนำให้ไลเคนเกิดการสังเคราะห์ด้วยแสงตลอดเวลาและฉีดน้ำอย่างสม่ำเสมอ

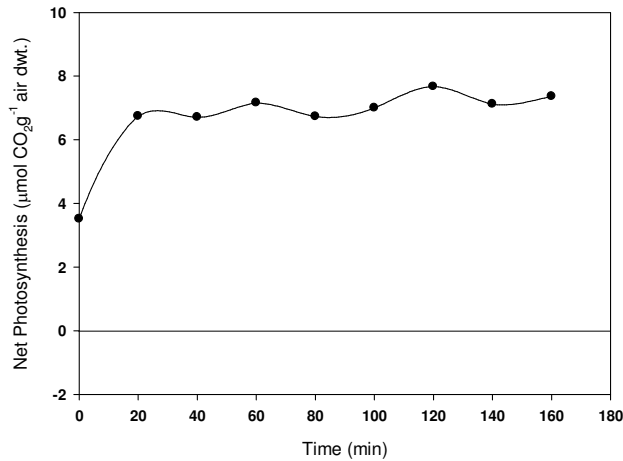
การวัดอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง และการหายใจ ใช้เครื่อง Infrared Gas Analyzer (IRGA) LI 6400 (LI-COR Inc., Lincoln, NE, USA) โดยใช้ conifer chamber สำหรับบรรจุแทลลัสไลเคน การวัดใช้ระบบเปิด ที่มีการไหลของอากาศ (flow rate) 100 ml min^{-1} ในห้องปฏิบัติที่ควบคุมอุณหภูมิ $25 \pm 2 \text{ }^{\circ}\text{C}$ การเตรียมตัวอย่างและการวัดการตอบสนองของการสังเคราะห์ด้วยแสงของไลเคนต่อปัจจัยต่าง ๆ ใช้วิธีมาตรฐานของ Lange (2002) โดยใช้ตัวอย่างไลเคน 5 แทลลัสในแต่ละการทดลอง ได้แก่

- 1) ระยะเวลาในการฟื้นตัวของกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงภายหลังแทลลัสได้รับน้ำ ทำโดยการวัดการสังเคราะห์ด้วยแสงภายใต้ความเข้มแสง $400 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ เมื่อแทลลัสแห้ง และเมื่อแทลลัสเริ่มได้น้ำ โดยวัดทุก 20 นาที หลังแทลลัสเปียก จนกระทั่งอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงคงที่
- 2) การตอบสนองต่อความเข้มแสงที่ระดับต่าง ๆ ทำโดยนำแทลลัสที่ฟื้นตัวเต็มที่แล้วมี ปริมาณน้ำเหมาะสม (100% ของน้ำหนักแห้ง) มาวัดอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงที่ความเข้ม 0, 50, 100, 150, 200, 250, 300, 350, 400, 450, 500 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$
- 3) การหาปริมาณน้ำที่เหมาะสมในแทลลัส (optimum thallus water content) ที่ทำให้ไลเคนมีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงสุด ทำโดย การวัดอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงของแทลลัสแห้ง และได้รับน้ำเต็มที่ ภายหลังจากบ่มไลเคนไว้ในกล่องใสภายใต้ความเข้มแสง $20 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ฉีดน้ำทุก 10 นาที เป็นเวลา 2 ชั่วโมง แล้วนำแทลลัสจุ่มน้ำ 1 นาที สะบัดแทลลัสบนผ้าสะอาดเพื่อกำจัดน้ำส่วนเกินออก ซึ่งน้ำหนักเปียกและวัดอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงภายใต้ความเข้มแสง $400 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ แล้วชั่งน้ำหนักอีกครั้ง หลังจากนั้นบ่มตัวอย่างไว้ในกล่องใสเช่นเดิมแต่ไม่ฉีดน้ำอีก วัดอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงทุก 20 นาที จนแทลลัสแห้งเองโดยตามธรรมชาติ

ผลการทดลอง

1. ระยะเวลาในการฟื้นตัวของกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงภายหลังแทลลัสได้รับน้ำ

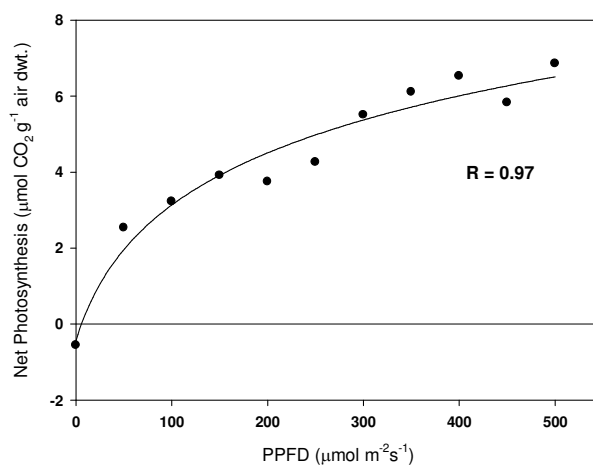
ในสภาพแห้งเมตาบอลิซึมของไลเคน *U. undulata* ช้าง มีเพียงการหายใจซึ่งวัดได้ $-0.59 \mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1}\text{air dwt}$ (ภาพที่ 1) เมื่อเริ่มให้น้ำกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงเริ่มต้นขึ้นทันที โดยวัดได้ถึง $6.74 \mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1}\text{air dwt}$ ในเวลา 20 นาที และเมื่อเวลาผ่านไป 120 นาที ไลเคนมีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงสุด วัดได้ $7.67 \mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1}\text{air dwt}$ หลังจากนั้นอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงเริ่มคงที่ ถึงแม้ว่าจะเพิ่มน้ำอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงก็ไม่เพิ่มขึ้น



ภาพที่ 1 ระยะเวลาในการฟื้นตัวของอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงของไลเคน *U. undulata* ภายหลังแทลลัสได้รับน้ำ จนถึงภาวะมีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง(Net photosynthesis : NP) สูงสุดและคงที่ ภายใต้ความเข้มแสง 400 µmol m⁻²s⁻¹ (เริ่มให้น้ำที่ เวลา 0)

2. การอิ่มตัวด้วยแสง (light saturation level)

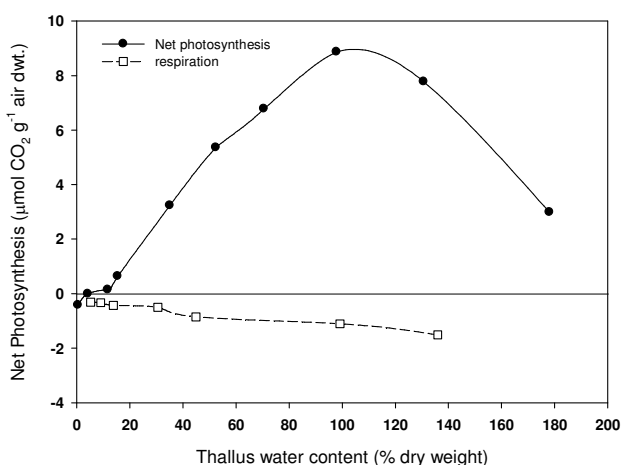
U. undulata ที่มีปริมาณน้ำในแทลลัสพอเหมาะคือ 100 % ของน้ำหนักแห้ง และไลเคนฟื้นตัวเต็มที่ ภายหลังได้รับน้ำ การหายใจในสภาพที่ไม่มีแสงวัดได้ -0.55 µmol CO₂ g⁻¹air dwt เมื่อเริ่มให้แสงที่ 50 µmol m⁻²s⁻¹ ไลเคนมีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงถึง 2.53 µmol CO₂ g⁻¹air dwt และเมื่อให้แสงเพิ่มขึ้น อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงเพิ่มขึ้นอย่างต่อเนื่องจนแสงมีความเข้มสูงถึง 500 µmol m⁻²s⁻¹ อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงมีค่าได้ 6.85 µmol CO₂ g⁻¹air dwt และยังคงมีแนวโน้มที่จะเพิ่มขึ้น (ภาพที่ 2)



ภาพที่ 2 การตอบสนองของอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงต่อความเข้มแสงของไลเคน *U. undulata* เมื่อแทลลัสมีน้ำ 100 % ของน้ำหนักแห้ง

3. ปริมาณน้ำในเซลล์ที่เหมาะสมต่อการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงสุด (optimum water content for maximum photosynthesis)

เมื่อแสงไม่เป็นปัจจัยจำกัดและคงที่ ปริมาณน้ำในเซลล์ที่มากหรือน้อยเกินไปจะยับยั้งการสังเคราะห์ด้วยแสงของไลเคน ปริมาณน้ำในเซลล์ที่ 5 % ของน้ำหนักแห้งทำให้ *U. undulata* มีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงเท่ากับจุดการหายใจ (moisture compensation point: MCP) น้ำในเซลล์ 100 % ของน้ำหนักแห้งทำให้ไลเคนนี้มีการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงสุด คือ $8.86 \mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{air dwt}$ สภาวะที่มีน้ำมากเกินไป (supersaturation) เช่นที่ 130- 178 % ของน้ำหนักแห้ง ทำให้อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงลดลง (ภาพที่ 3) ส่วนการหายใจมีค่าลดลงเมื่อปริมาณน้ำในเซลล์เพิ่มขึ้น ขณะที่ปริมาณน้ำในเซลล์ที่ 136 % มีค่า $-1.51 \mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{air dwt}$



ภาพที่ 3 การตอบสนองของอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงต่อปริมาณน้ำในเซลล์ของ *U. undulata* ภายใต้ความเข้มแสง $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ และการหายใจในที่มีด

วิจารณ์

การที่ไลเคนไม่สามารถรักษาน้ำไว้ภายในเซลล์ และต้องพึ่งพาน้ำจากบรรยากาศ ทำให้กระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงของไลเคนมีข้อจำกัดที่แตกต่างจากพืชมีท่อลำเลียง กระบวนการเมตาบอลิซึมของไลเคน *U. undulata* มีรูปแบบที่คล้ายคลึงกับไลเคนชนิดอื่น แต่มีความแตกต่างกันที่ระดับจุลภาค ไลเคนชนิดนี้ใช้เวลาในการฟื้นตัวเร็วมากภายหลังเซลล์แห้งได้รับน้ำ คืออัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงถึง $8.86 \mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{air dwt}$ ทันทีที่ได้รับน้ำ โดยไม่พบช่วงเวลาที่ย่อยอย่างรุนแรงภายหลังได้รับน้ำ (resaturation respiration period) ดังรายงานของ Lange and Green (1996) ทั้งนี้เนื่องจากไลเคนที่ใช้ในการทดลองในครั้งนี้เป็นตัวอย่างสดมาก คือวัดการสังเคราะห์ด้วยแสงภายหลังจากเก็บมาจากสภาพธรรมชาติเพียง 1 วัน ทำให้ไลเคนยังไม่เข้าสู่ภาวะพักตัวลึก (deep dormancy) ซึ่งจากการทดลองที่คู่ขนานกัน พบว่าการเก็บรักษาตัวอย่างไลเคนไว้ นอกสถานที่ที่อยู่อาศัยเป็นเวลานาน ทำให้ต้องใช้เวลาในการฟื้นตัวของกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงนานถึง 3-4 ชั่วโมง (วันวิสาข์ และ กัณทริย์, ข้อมูลยังไม่พิมพ์เผยแพร่) ซึ่งสอดคล้องกับรายงานของ Link and Nash III

(1984) ซึ่งพบว่าการเก็บตัวอย่าง *Parmelia praesignis* นาน 5 สัปดาห์ก่อนการทดลอง ทำให้ต้องใช้เวลาในการฟื้นตัวของกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงนานถึง 2 ชั่วโมง

ภายหลังไลเคนได้รับน้ำและกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงฟื้นตัวแล้ว ปริมาณน้ำในแทลลัสที่มาก (suprasaturation) หรือน้อยเกินไป ทำให้อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงลดลง (Lange, 1980) ในสภาวะที่น้ำมากเกินไปการแพร่ของคาร์บอนไดออกไซด์ไปยัง carboxylation site ของสาหร่ายถูกขัดขวางด้วยน้ำ (Lange et al., 1993; Lange et al., 1998; Lange et al., 2001; Lange, 2002, Green and Snelgar, 1982) รวมทั้ง Lange et al. (2001) ซึ่งรายงานว่าชั้นของน้ำที่บางแค่ 1 μm เพิ่มการยับยั้งคาร์บอนไดออกไซด์ที่แพร่ไปยังสาหร่ายของ *Pseudocyphellaria amphisticta* Kremp. ส่วนในสภาวะที่น้ำน้อยเกินไปการสังเคราะห์ด้วยแสงถูกจำกัดด้วยการขาดน้ำซึ่งเป็นวัตถุประสงค์ที่จำเป็นสำหรับกระบวนการนี้

เมื่อกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงฟื้นตัวเต็มที่และปริมาณน้ำในแทลลัสเหมาะสม อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงของ *U. undulata* เพิ่มขึ้นตามความเข้มแสง จนกระทั่งความเข้มแสงสูงถึง $500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ซึ่งสูงที่สุดเท่าที่สามารถสร้างได้ในห้องปฏิบัติการ ไลเคนชนิดนี้ก็ยังไม่ถึงสภาวะอิ่มตัวด้วยแสง และแสดงแนวโน้มที่อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงจะเพิ่มขึ้นอีก ทั้งนี้ความเข้มแสงระดับนี้มีค่าประมาณ 1/3 ของความเข้มแสงสูงสุด (full sun) ในธรรมชาติ ซึ่งเมื่อเปรียบเทียบกับไลเคน *Parmotrema tinctorum* ซึ่งเป็นไลเคนพวกแผ่นใบมีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงสุดที่ความเข้มแสงอิ่มตัวเพียง $350 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (ชัยวัฒน์, ข้อมูลยังไม่พิมพ์เผยแพร่) ข้อมูลนี้ทำให้เข้าใจได้ว่า *U. undulata* ซึ่งมีโครงสร้างแบบเส้นสายซึ่งทุกส่วนของแทลลัสสัมผัสอากาศ ทำให้น้ำระเหยออกไปจากแทลลัสได้เร็ว ไลเคนนี้จึงต้องเร่งการสังเคราะห์ด้วยแสงให้มากที่สุด ในเวลาเช้าตรู่เมื่อแทลลัสดูดซับไอน้ำจากบรรยากาศไว้ตลอดคืน ก่อนน้ำจะระเหยออกไปหมดจากแทลลัสเมื่อได้รับแสงอาทิตย์ อุณหภูมิสูงขึ้นและความชื้นในบรรยากาศลดลง ที่อยู่อาศัยตามธรรมชาติของ *U. undulata* จึงเป็นที่โล่งได้รับแสงมากกว่าที่อยู่อาศัยของไลเคนพวกแผ่นใบ ทั้งนี้เพื่อรับแสงอาทิตย์ให้เต็มที่ในเวลาเช้า โดยไลเคนชนิดนี้สร้างสาร usnic acid ซึ่งเป็นสารธรรมชาติที่สามารถดูดซับแสง UV ได้ (Bjerke et al., 2004) เป็นการป้องกันอันตรายจากรังสีนี้

สรุปผล

ไลเคน *Usnea undulata* ซึ่งพบในระบบนิเวศเขตร้อนในประเทศไทยและมีศักยภาพในการนำมาพัฒนาใช้ประโยชน์ มีความต้องการสภาวะที่จำเป็นและเหมาะสมต่อการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงสุด คือแทลลัสต้องการระยะเวลาในการฟื้นตัวหลังได้รับน้ำ เป็นเวลา 120 นาที ปริมาณน้ำในแทลลัส 100 % ของน้ำหนักแห้ง ความเข้มแสงเกินกว่า $500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ อาจทำให้การสังเคราะห์ด้วยแสงสูงขึ้นได้อีก กระบวนการต่าง ๆ เหล่านี้เกิดขึ้นในช่วงเวลาต่าง ๆ ในธรรมชาติอย่างเหมาะสม ข้อมูลพื้นฐานนี้นำมาใช้ในการจัดการอนุรักษ์และใช้ประโยชน์อย่างยั่งยืน

คำนิยม

ขอขอบคุณ สมาชิกหน่วยวิจัยไลเคน ภาควิชาชีววิทยา คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยรามคำแหง และอุทยานแห่งชาติเขาใหญ่ ทุกท่านที่ให้ความช่วยเหลือทั้งในภาคสนามและห้องปฏิบัติการเป็นอย่างดี

เอกสารอ้างอิง

- Bjerke, J.W., G. Dylan and V.C. Terry. 2004. Effects of enhanced UV-B radiation in the field on the concentration of phenolics and chlorophyll fluorescence in two boreal and arctic-alpine lichens. *Environmental and Experimental Botany* 53 (2005) 139-149.
- Gilbert, O. 2000. *Lichen*. The bath Press, London.
- Green, T.G.A. and W.P. Snelgar. 1982. Carbon dioxide exchange in lichen: relationship between the diffusive resistance of carbon dioxide and water vapour. *Lichenologist* 14(3): 255-260 (1982).
- Groulx, M. and M.J. Leehowiez. 1987. Net photosynthetic recovery in subarctic lichens with contrasting water relations. *Oecologia (Berlin)* (1987) 71:360-368.
- Lange, O.L. and T.G.A. Green. 1996. High thallus water content severely limits photosynthetic carbon gain of central European epilithic lichens under natural conditions. *Oecologia* (1996)108:13-20.
- Lange, O.L., J. Belnap and H. Reichenberger. 1998. Photosynthesis of the cyanobacterial soil-crust lichen *Collema tenax* from arid lands in southern Utah, USA: role of water content on light and temperature responses of CO₂ exchange. *Functional Ecology*. 12:195-202.
- Lange, O.L., T.G.A. Green, H. Zellner, B. Büdel, U. Heber and A. Meyer. 1993. Temperate rainforest lichens in New Zealand: high thallus water content can severely limit photosynthetic CO₂ exchange. *Oecologia* (1993) 95:303-313.
- Lange, O.L., T.G.A. Green and U. Heber. 2001. Hydration-dependent photosynthetic production of lichens: what do laboratory studies tell us about field performance?. *Experimental Botany*, Vol,52, No.363.
- Lange, O.L. 1980. Moisture Content and CO₂ Exchange of Lichens I. Influence of Temperature on Moisture-Dependent Net Photosynthesis and Dark Respiration in *Ramalina maciformis*. *Oecologia (Berl.)* 45, 82-87 (1980).
- Lange, O.L. 2002. Photosynthetic productivity of the epilithic lichen *Lecanora muralis*: Long-term field monitoring of CO₂ exchange and its physiological interpretation. I. Dependence of photosynthesis on water content, light, temperature, and CO₂ concentration from laboratory measurements. *Flora* (2002) 197, 233-249.
- Link, S.O. and T.H. Nash III, 1984. A mathematical description of the effect of resaturation on net photosynthesis in the lichen, *Parmelia praesignis* Nyl. *New Phytol.* (1984) 96, 257-262.