

Mikroklima und Musterbildungsprozesse  
—  
Komplexe Interaktionen in der Flechtenvegetation  
entlang eines Transekts der maritimen Antarktis

Inaugural-Dissertation  
zur  
Erlangung des Doktorgrades der  
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät  
der Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf

vorgelegt von  
**Judith Romeike**  
aus Düsseldorf

Düsseldorf  
2002

Gedruckt mit der Genehmigung der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der  
Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf

Referentin: Prof. Dr. Sieglinde Ott

Korreferent: Prof. Dr. Martin Jahns

Tag der mündlichen Prüfung: 01.02.2002

## Abkürzungsverzeichnis

|            |   |
|------------|---|
| bp         | Basenpaare  |
| Fm'        | maximal induzierte Fluoreszenz unter Umgebungslichtbedingungen  |
| Ft         | Fluoreszenz unter Umgebungslicht  |
| ITS        | intertranskriptive Spacer   |
| m üNN      | Höhe über Meeresspiegel [m]   |
| ma bp      | Millionen Jahre vor heute   |
| MET        | Messdatenerfassungssystem Thallus   |
| PCR        | Polymerasekettenreaktion (polymerase chain reaction)  |
| PE         | Polyethylen   |
| PPFD       | Photosynthetische Photonenflussdichte [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ]                                     |
| rDNA       | ribosomale Desoxyribonucleinsäure   |
| REM        | Rasterelektronenmikroskopie   |
| rETR       | relative Elektronentransportrate ( $\text{PPFD } [\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}] \times \Delta F_v / F_m'$ ) |
| rH         | relative Luftfeuchtigkeit [% rH]  |
| TF         | Thallusfeuchtigkeit [% TF/TG]   |
| TT         | Thallustemperatur [ $^{\circ}\text{C}$ ]  |
| UT         | Umgebungstemperatur [ $^{\circ}\text{C}$ ]  |
| WG         | Wassergehalt [Gew. %]   |
| Yield      | $\Delta F_v / F_m'$   |
| $\Delta F$ | variable Fluoreszenzabstrahlung unter Umgebungslicht (= $F_m' - F_t$ )  |

# I Einleitung

## 1 Einleitende Bemerkungen

Die eisfreien Bereiche der Antarktis gelten als ein Extremgebiet der Erde, das nur wenigen Lebensformen ein Überleben ermöglicht. Generell gilt aber die Aussage, dass alle Standorte der Erde von den jeweils dort lebenden Organismen spezielle Anpassungsleistungen fordern. Ein extremer Standort, gleichgültig, ob in den Polargegenden, in Wüsten oder in Gebirgen ist dadurch gekennzeichnet, dass nur relativ wenige Organismen über eine ausreichende ökologische Amplitude oder eine so spezielle Adaptation verfügen, um sich in diesen Habitaten dauerhaft entwickeln zu können. Für die Antarktis bedeutet dies, dass nur wenige Blütenpflanzen, aber zahlreiche Flechten und Moose die notwendigen Voraussetzungen besitzen.

Höhere Pflanzen erreichen bei der Besiedlung antarktischer Gebiete ihre Verbreitungsgrenzen. Lediglich zwei Arten, *Deschampsia antarctica* und *Colobanthus quitensis*, ist in der jüngeren Vergangenheit die Besiedlung bis in die südlichen Bereiche der maritimen Antarktis gelungen. Zusätzlich kommen neuerdings auch lokal *Poa annua*, *P. pratensis* und *Stellaria media* vor (FREY & LÖSCH, 1998). Die Anzahl der in der Antarktis angesiedelten Flechtenarten hingegen beträgt 427, die der Moose 104 und die der Lebermoose liegt bei 50 (OCHYRA, 1998, BEDNAREK-OCHYRA et al., 2000, ØVSTEDAL & SMITH, 2001). Einige Arten konnten bis heute nicht taxonomisch erfasst werden. Die Poikilohydrie der Kryptogamen scheint in diesen Regionen der Homöohydrie der Phanerogamen überlegen zu sein.

Flechten und Moose sind als Pionierpflanzen extremer Lebensräume bekannt und gehören zu den erfolgreichsten biologischen Assoziationen der Erde. Acht Prozent der Erdoberfläche werden von Flechten dominiert (LARSON, 1987). Sie bilden in Gebirgen, Wüsten, arktischen und antarktischen Gebieten das bestimmende Vegetationselement (LONGTON, 1988, KAPPEN, 1993, GREEN et al., 1999). Bezeichnend für Flechten ist ihr langsames Wachstum. Aufgrund der dadurch verursachten mangelnden Konkurrenzfähigkeit unterliegen sie an vielen Standorten der Erde den höheren Pflanzen. Eine hohe Widerstandsfähigkeit (LANGE, 1992) und physiologische Aktivität unter extremen Bedingungen sind Voraussetzung, um eisfreie Gebiete der Antarktis wie z.B. Nunataka bis 86°09'S besiedeln zu können (WISE & GRESSITT, 1965).

### 1.1 Anforderungen der antarktischen Habitate an die Organismen

Die antarktischen Gebiete stellen an die dort vorkommenden Lebewesen eine Reihe von besonderen Anforderungen, die sehr unterschiedlicher Art sein können. Neben dem Relief felsiger Küstenregionen ist das Landschaftsbild terrestrischer Biotope in der Antarktis von großen eisfreien Hochebenen, Fjellen, Moränen und nacheiszeitlichen Hebungsterrassen geprägt

(ALEXANDROVA, 1980, BÖLTER, 1997). Diese starke Gliederung des Geländes, zu der noch der Übergang vom maritimeren Norden zum kontinentaleren Süden hinzutritt, macht sich im Klima, besonders im Mikroklima, und in der Bodenbeschaffenheit bemerkbar. Im Gegensatz zu den gemäßigten Zonen sind die optimalen klimatischen Bedingungen für photosynthetische Aktivität auf eine kurze Vegetationsperiode im antarktischen Sommer beschränkt (SANCHO et al., 1997). Aber auch innerhalb dieser Vegetationsperiode wechseln die abiotischen Faktoren Licht, Temperatur, Wind sowie Schneebedeckung und können für Flechten suboptimal sein. Bedingt durch die eingeschränkte Stoffwechselaktivität der Flechten und die damit einhergehenden niedrigen Wachstumsraten in der Antarktis können die Böden, die vom Eis befreit werden, zunächst für längere Zeiträume vegetationsfrei sein (CHAMBERS, 1967). Von Permafrost geprägte Böden der kontinentalen Antarktis und Fjelle der maritimen Antarktis sind starker Frostaktivität bzw. Austrocknung ausgesetzt (CHAMBERS, 1966b, NORTHOVER & GRIMSHAW, 1967). In Abhängigkeit von den klimatischen Zonen reicht der Permafrost in der maritimen Antarktis ein bis zwei Meter und in den Küstenregionen der kontinentalen Antarktis 0,3-0,5m unter die Oberfläche (BOCKHEIM & UGOLINI, 1990, BOCKHEIM, 1995). WALTON (1982) berichtete von 64 Tau-Gefrierzyklen pro Vegetationsperiode auf Signy Island, BLACK (1973) von über 100 Zyklen in Nord-Viktoria Land, die bis in 10cm Bodentiefe reichen können. Diese Zyklen bewirken eine regelmäßige Umlagerung des Substrats und erschweren so erste Besiedlungsprozesse, da sich Thalli auf der instabilen Oberfläche kaum halten können. Extreme der Temperaturen sind wesentliche Randbedingungen für die biotischen und abiotischen Prozesse der Bodenbildung. Nur Gestein stellt eine sichere Basis dar, während an den anderen terrestrischen Standorten besondere Adaptationen der Organismen zur Standortfixierung erforderlich sind.

Bei den Zyklen kann an der Oberfläche der Dauerfrostböden durch Tauprozesse eine Erhöhung der Bodenfeuchtigkeit durch aufsteigende Kondensationsprozesse erfolgen (GEIGER, 1961). Hierbei können aus Flechten 1-2 Minuten nach dem erneuten Befeuchten durch 'Lekage' Prozesse Zucker, organisches Phosphat und Kalium herausgelöst werden.

Mit zunehmender Vegetationsentwicklung kommt es zu einer Stabilisierung des Gefüges und zu beginnender Humusbildung im Mineralboden. Die Böden der maritimen Antarktis werden als Vorstufe zu Braunerden angesehen (COLLINS et al., 1975, CAMPBELL & CLARIDGE, 1987, BÖLTER, 1997). Auf Festgestein bilden sich flachgründige Leptosole, auf Lockergestein und Moränen Regosole (tiefgründige, aber wenig entwickelte Böden aus Lockergestein). In sandigen Böden treten auch flachgründige Podsole auf (BLUME & BÖLTER, 1993a, 1993b, 1994).

Neben den Eigenschaften des Substrats sind es vor allem die Klimafaktoren, die für das Vorkommen der einzelnen Arten und die Mächtigkeit der Vegetationsentwicklung eine entscheidende Voraussetzung darstellen. Die exogen auf die Flechte einwirkenden, saisonal stark wechselnden Umweltbedingungen wie Wind, Temperatur oder Einstrahlung sind von essentieller Bedeutung. Die physiologischen Aktivitäten der Flechten unterliegen dem jahreszeitlichen

Rhythmus des Lichtes und somit der Temperatur. Entlang des klimatischen Nord-Süd-Gradienten der Antarktis müssen bei den Flechten unterschiedliche Licht- und Temperaturanpassungen vorliegen, die zusammen mit der Poikilohydrie eine optimale Adaptation ihres Photosyntheseapparates an die Umweltbedingungen zum Stoffgewinn und Wachstum erlauben. Die Verbreitungsgrenze der Flechten entsteht in Abhängigkeit von der Temperatur und der Wasserverfügbarkeit (KENNEDY 1993).

Als besonders wesentlich für die Dichte und Verteilung der Vegetation gilt die Wasserverfügbarkeit eines Standorts (KAPPEN et al., 1990), aber auch die Nährstoffverfügbarkeit im Boden beeinflusst das Verbreitungsmuster (RAY & WATKIN, 1989). Dies gilt sowohl für kontinental gelegene Standorte als auch für Gebiete der maritimen Antarktis, in denen große Schwankungen im Kleinklima zu unterschiedlicher Vegetationsmächtigkeit führen. Die Kryptogamen können Matten von der Größe mehrerer Quadratmeter bilden oder auf Felsspalten oder einzelne Sandsteinporen begrenzt sein.

## **1.2 Allgemeine Anpassungsmechanismen der Flechten - Prinzipien der Flechtensymbiose**

Neben speziellen Adaptationen, die an Standorten der Antarktis entwickelt wurden, stellen bereits die allgemeinen Fähigkeiten der Organisationsform der Flechten eine gute Voraussetzung für die dort herrschenden Bedingungen dar. KAPPEN (1973, 1988) sieht die Flechte selbst schon als eine Art Präadaptation an die Naturgesetze der Antarktis. Die Fähigkeit zur Poikilohydrie erlaubt ihnen, in den inaktiven Zustand der Anabiose überzugehen und unbeschädigt Austrocknung zu überstehen (HARTUNG et al., 1998, KAPPEN & VALLADARES, 1999). Die Flechten können als kleines Ökosystem abgesehen werden, in dem ein sensibles Gleichgewicht zwischen Mycobiont und Photobiont besteht. Die charakteristischen Eigenschaften der Flechten, wie z.B. die Poikilohydrie, sind auf das symbiotische Zusammenleben von Pilz und photosynthetisierendem Partner, den Grün- oder Blaualgen, zurückzuführen. Zu den häufigsten Flechtenalgen gehören Arten aus der Verwandtschaft der Gattung *Trebouxia* (PEVELING, 1988), die wohl nur relativ selten freilebend vorkommen (TSCHERMAK-WOESS, 1978). Den größten Teil der Biomasse stellen innerhalb der Flechtensymbiose die Mycobionten, die gleichzeitig als der morphogenetisch bestimmende Partner interpretiert werden, eine Behauptung, die nur begrenzt zutrifft. Die Photobionten versorgen den Mycobionten mit Kohlenhydraten. Der Mineralstoffwechsel und der Wasserhaushalt der Flechten werden weitgehend vom anatomischen Aufbau und von der Physiologie der Flechte bestimmt. Beschreibungen der Beziehungen der Symbionten gehen im Allgemeinen von der Prämisse zweier selbstständiger Organismen aus, die sekundär in einen intensiven Kontakt treten. Durch die interaktive Adaptation ist ein funktionell einheitlicher Organismus entstanden.

Generell hat der Mycobiont gegenüber thermischem Stress eine größere Toleranz als der Photobiont (MCFARLANE & KERSHAW, 1980). Im hydratisierten Zustand sind Flechten in der Lage, Temperaturen bis  $-196^{\circ}\text{C}$  zu überdauern (KAPPEN & LANGE, 1972, LARSON, 1987, KERSHAW, 1985). Auch können sie ohne Vitalitätsverlust bei  $-20^{\circ}\text{C}$  mehr als 10 Jahre überleben (LARSON, 1989). Spezifische Mechanismen erlauben den Flechten eine artabhängige photosynthetische Aktivität noch bei Temperaturen von  $-24^{\circ}\text{C}$  (LANGE, 1965, KAPPEN & LANGE, 1972, KAPPEN, 1973) bzw.  $-17^{\circ}\text{C}$  (SCHROETER et al., 1994).

Während die Poikilohydrie im Zusammenhang mit Wasserhaushalt und Temperatur von Bedeutung ist, können weitere Strategien besonders für die Anpassung an Kälte relevant sein. Die Vermeidung und Tolerierung von Kälte gehört zu den Prinzipien, die in der Ökologie der Pilze eine Rolle spielen. Ein eingeschränktes Keimungsverhalten der Pilzsporen bei niedriger Temperatur kann helfen, den schädigenden Einfluss im Frühjahr und Sommer auftretende Kälte auf die Keimhyphen zu vermeiden (ROBINSON, 2001). Weiterhin garantieren hohe Polyol-Konzentrationen (Ribitol, Sorbitol, Mannitol) und eine hohe plasmatische Toleranz eine gesteigerte Toleranz gegenüber Kälte. Die Fähigkeit der Mycobionten zur Eiskeimaktivität (Ice Nucleation Activity, INA) setzt den Gefrierpunkt der Flechte herab, wodurch selbst bei Minustemperaturen Photosynthese garantiert werden kann (KAPPEN, 1993b, KAPPEN et al., 1995, SCHROETER et al., 1994, SCHEIDEGGER et al., 1995). Nach Trockenheit kann der Photosyntheseapparat der Flechte innerhalb weniger Sekunden durch Niederschlag aktiviert werden (LONGTON, 1988, KAPPEN, 1993). Umgekehrt inaktiviert ein schneller Wasserverlust den Thallus und schützt ihn vor übermäßiger Respiration bzw. Hitzestress.

Auch die Struktur von Thallus und Gewebe ist von Bedeutung. Die Flechten sind durch extreme Flexibilität und Variabilität der Organe sowie durch einen geringen Determinationsgrad gekennzeichnet, was z.B. zu einer Multifunktionalität vegetativer Strukturen und einem hohen Adaptationspotenzial führt. Das Fehlen einer endgültigen Differenzierung von Zellen und Geweben im Flechtenthallus, ermöglicht es der Flechte, im Laufe ihrer Ontogenese durch Umbau neue Strukturen auszubilden.

### **1.3 Klima und Flechtenphysiologie in der Antarktis**

Für Flechten der maritimen Antarktis liegen mehrere physiologische Langzeitstudien vor (SCHROETER, 1997, SCHROETER et al., 1993, 1994, FRIEDMANN et al., 1987, 1993, MELICK & SEPPELT, 1997), die unter anderem für die Einschätzung der Auswirkungen der globalen Erwärmung und für die Einschätzung der Primärproduktion in der Antarktis von Bedeutung sind. Daneben existieren verschiedene mikroklimatische Untersuchungen (HOVENDEN & SEPPELT, 1995, KAPPEN, 1985, KAPPEN et al., 1981, SCHROETER et al., 1995, SOJO et al., 1997, PINTADO et al., 2001, WINKLER et al., 2001). In diesen Studien bleiben jedoch die kurzfristigen kleinklimatischen Feuchtigkeitsunterschiede der Flechten an verschiedenen Standorten

weitgehend unberücksichtigt. Eine Ausnahme bildet die Untersuchung von Flechtenoasen durch KAPPEN (1986), einerseits an offen exponierter Standorten in der maritimen Antarktis und andererseits an nordexponierten Sandsteinporen im Inneren der trocken-kalten Dry Valleys, die eine relative Standortkonstanz belegten. Während die Temperaturen bei den feuchten Thalli normalerweise zwischen 6°C und 8°C liegen, können die Umgebungstemperaturen stärkeren Schwankungen unterliegen. Bedingt durch diese Konstanz der Thallustemperaturen gewinnen die verschiedenen Feuchtigkeitsmuster an Bedeutung. Prinzipiell sind für die Stoffwechselproduktion der Flechten lediglich Klimaparameter relevant, die auf den feuchten Thallus einwirken.

#### **1.4 Verteilung exogener Klimafaktoren entlang von Gradienten und Verbreitungsmustern**

Die bisherigen Ausführungen haben gezeigt, dass die Forschung davon ausgeht, dass der Wasserfaktor für die Physiologie der Flechten und damit für ihr Verbreitungsmuster in der Antarktis von entscheidender Bedeutung ist. Weiterhin wird postuliert und durch punktuelle Messungen belegt, dass ein Feuchtegradient in Nord-Süd-Richtung von der feuchten maritimen zur trockenen kontinentalen Antarktis verläuft. Die starke Gliederung des Geländes an den antarktischen Küsten lässt außerdem erwarten, dass ebenfalls Veränderungen an kurzen Gradienten zu beobachten sein werden, die von der Küste landeinwärts verlaufen. Solche Gradienten sollen sowohl großräumig entlang der antarktischen Halbinsel als auch kleinräumig an den einzelnen Standorten in dieser Arbeit erstmalig vergleichend erfasst werden. Dazu sind detaillierte Messungen des Mikroklimas erforderlich, für deren Wert unter anderem die eingesetzte Messmethode ausschlaggebend ist.

Bei den bisher in der Literatur referierten Untersuchungen wurde der Wassergehalt gravimetrisch bestimmt, was den Nachteil hat, dass der Thallus vom Substrat zeitweise entfernt werden muss und dass keine Messungen der kurzzeitigen Veränderungen über einen längeren Zeitraum möglich sind. In dieser Arbeit werden durch die eingesetzte Messmethode, bei der der Wassergehalt über die Leitfähigkeit in situ bestimmt wird, erstmals für antarktische Flechten kontinuierlich über mehrere Wochen neben den Faktoren Einstrahlung, Temperatur und Windgeschwindigkeit auch Verlaufskurven der Thallusfeuchtigkeit dargestellt. Hierdurch können stoffwechselphysiologisch aktive Zeiten wie auch suboptimale Zeiten der Flechten exakt erfasst und quantifiziert werden. Verlaufskurven sind von besonderer Bedeutung, da die Feuchtigkeit der Flechten durch schnelles Eindringen zugeführten Wassers sprunghaft ansteigen kann, wodurch der Photosyntheseapparat der Flechten aktiviert wird.

Nicht nur die Menge der Wasserzufuhr, sondern auch die Art der Wasserquelle ist von großer Bedeutung. Niederschläge in Form von Regen und Schnee wirken sich unterschiedlich aus und auch Tau, Nebel, Schmelzwasser und Sickerwasser sind von Bedeutung, da sie in

unterschiedlichen ökologischen Nischen in verschiedener Weise zur Verfügung stehen. Die für diese Arbeit gewählte Messmethode kann auch diesen Aspekt erfassen. Wie unterschiedlich die Bedeutung der jeweiligen Wasserquellen ist, ergibt sich zum Beispiel aus der Tatsache, dass eine photosynthetische Aktivität bei Flechten auch unterhalb einer Schneeauflage von 15 cm Dicke möglich ist. In diesem Zusammenhang können Messungen während sommerlicher Kälteperioden auch Hinweise auf jahreszeitlich ablaufende Prozesse geben.

Nicht in jedem Fall genügt es, nur die Größe der exogenen Faktoren zu bestimmen. Bei gleichem Wasserangebot können Anatomie und Morphologie der Flechtenarten durch unterschiedliche Wasseraufnahme- und Wasserspeicherfähigkeit zu abweichendem Wassergehalt führen. Ebenfalls artspezifisch ist dann der optimale Wert des Wassergehaltes. Da also der spezifische Bau der Flechten relevant ist, wurden in der vorliegenden Arbeit vergleichende Messungen an verschiedenen Arten durchgeführt. Geeignet für diese Studien sind habituell vergleichbare Arten aus der selben oder aus unterschiedlichen Gattungen. Solche Arten, die in der Antarktis endemisch sind, sind von besonderer Bedeutung, da sie unter Umständen besonders weitreichende Anpassungen zeigen (CASTELLO & NIMIS, 1997), die sich bei früheren Messungen zum Beispiel in unterschiedlichen Photosyntheseraten niederschlugen (KAPPEN, 1985). Insgesamt ist daher sehr aufschlussreich, dass Verhalten endemischer und kosmopolitischer Arten in Zusammenhang mit der Breite ihrer ökologischen Amplitude zu vergleichen.

Die Beobachtung von ökologischen Nischen mit unterschiedlichen Formen der Wasserversorgung, die durchgeführt wurden, ermöglichen es, die Verbreitungsmuster der Arten mit den realen Standortbedingungen zu korrelieren und nicht länger auf Globalaussagen von trockenen und feuchten Großarealen zurückzugreifen. Es war zu erwarten, dass sowohl das Gesetz der relativen Standortkonstanz als auch die artspezifischen Adaptationen ein viel genaueres Bild ergeben würden, als es bisher gewonnen werden konnte.

## **1.5 Die Besiedlung von Substraten**

Die Arten, die in der Antarktis erfolgreich neue Standorte besiedeln wollen, benötigen bei einer Verbreitung des Mycobionten durch Sporen Strategien, um nicht nur den passenden Partner, sondern auch das geeignete Substrat zu finden. Generell zeigen Besiedlungsmuster von Flechten und die entstehenden Interaktionen von Arten und Individuen an einem Standort die Komplexität der innerhalb der Flechtengesellschaften ablaufenden Prozesse (OTT & SCHEIDEGGER, 1992, OTT ET AL., 1995, 1997, 2000, DE VERA et al., 2000, POELT & DOPPELBAUER, 1956, HAWSKSWORTH, 1988). Bisherige Analysen antarktischer Ökosysteme beschränken sich auf die Kolonisierungsprozesse in Zusammenhang mit Sukzessionsabfolgen, wobei teilweise auch entlang von Transekten gearbeitet wurde (GRIMINGHAM & SMITH, 1971, WINKLER et al., 2001). Auch die Entwicklung von Pflanzengesellschaften in der Antarktis war schon Gegenstand der Forschung (SMITH, 1993, WALTON, 1990). Dagegen wurden Initialstadien der Sukzessionsprozesse lange vernachlässigt und erst kürzlich Gegenstand der Forschung (SMITH,

1982, 1985, 1993, 1995, LONGTON, 1988, SANCHO & VALLADARES, 1993, VALLADARES & SANCHO, 1995).

Wie bereits erläutert, führen Frostbedingungen dazu, dass viele der vorhandenen Substrate instabil sind. Hier sind besondere Verhaltensweisen der Erstbesiedler erforderlich, die in dieser Arbeit näher untersucht werden. Von anderen Standorten außerhalb der Antarktis ist bekannt, dass an der Besiedlung eines Standortes oft verschiedene Arten beteiligt sind, die eng miteinander interaktiv vergesellschaftet sind. Dabei müssen Besiedlungsmuster nicht nur zu horizontalem Kontakt führen, sondern es können stockwerkartige Komplexe gebildet werden. Die Interaktionen der Flechten können dabei unterschiedliche Beziehungen zueinander aufweisen, die von mutualistisch bis parasitisch reichen können. In den Hochgebirgen nimmt die Zahl der parasitischen Flechten über der Baumgrenze zu, und es ist eine interessante Frage, welche Beziehungsmuster an den antarktischen Primärstandorten zu finden sind.

Aufgrund der genannten Überlegungen wurden Flechten von Standorten untersucht, die nur gering und nur von Pionierarten besiedelt sind. Es boten sich Polygonböden an, auf denen die Interaktionen der Flechten und ihre sich überschneidenden ökologischen Amplituden beobachtet werden konnten. Die Interaktionen der Flechten stehen in einem Fließgleichgewicht (OTT & SCHEIDEGGER, 1992), in das mehrere Partner integriert sein können. Hierbei sind die Interaktionen der Flechten von besonderer Bedeutung. Ein Vergleich mit bereits in anderen Bereichen der Erde analysierten Interaktionen, die als ein insgesamt stabiles Fließgleichgewicht beschrieben werden konnten, ermöglicht eine detaillierte Interpretation. Interessant ist hierbei, ob die Anzahl der parasitischen Verhaltensweisen in der Antarktis ansteigt oder ob diese aufgrund der geringen Konkurrenz eine untergeordnete Rolle spielt. Zur dauerhaften Ansiedlung ist auch die Entwicklung rein kommensalistischer Verhaltensweisen mit optimaler Ressourcennutzung und Verbesserung des Klimas in der Gesellschaft denkbar.

## **1.6 Die Besiedlungsgeschichte der Antarktis**

Die Vegetation der Antarktis kann nicht nur unter dem Aspekt der Besiedlung eines bestimmten Standortes unter Einwirkung bestimmter mikroklimatischer Verhältnisse betrachtet werden. Zwischen den Prozessen, die heute im Rahmen der Ontogenese beobachtet werden können, und der Besiedlungsgeschichte besteht ein enger Zusammenhang, da viele Standorte in der Antarktis erst sukzessive vom Eis frei gegeben wurden, andere Kleinstandorte wiederum nie vereist waren. Die heute zu beobachtenden Ansiedlungsprozesse sind Reaktionen auf aktuelle Bedingungen, spiegeln aber gleichzeitig auch die biogeographischen und klimatischen Bedingungen vergangener Zeiten wider. Auf Signy Island können die Akkumulationen der Besiedlung durch die geringe Zersetzungsrate eine Mächtigkeit von bis zu 5 m erreichen (VERBRUGGEN et al., 2001). Die Akzessibilität der Standorte bei der Sporenverbreitung und die Sicherstellung, dass die geeigneten Sporen auf das richtige Substrat treffen, werden in der Antarktis durch einen

dreifachen Isolationseffekt erschwert (SCHÖLLER, 1997). Der antarktische Kontinent ist von den anderen Kontinenten im allgemeinen 3000 km entfernt, lediglich zwischen Südamerika und der Antarktischen Halbinsel beträgt die Entfernung nur 1000 km. Den 14 Millionen km<sup>2</sup> großen Eismassen stehen 2 % eisfreier Gebiete entgegen. Durch diese Eismassen sind die einzelnen Küsten voneinander getrennt und sowohl vorgelagerte Inseln als auch einige Refugien auf Nunataka sind stark voneinander isoliert (KAPPEN, 1997).

Für das Verständnis der heutigen Besiedlung müssen neben aktuellen ökologischen und genetischen Aspekten auch die Bedingungen vergangener Epochen berücksichtigt werden (SCHÖLLER, 1997). Das grundlegende Verbreitungsmuster der Organismen wird durch die Theorie der Kontinentaldrift von Alfred Wegener erklärt. Die Biogeographie geht davon aus, dass sich die Organismen auf dem Gondwana-Kontinent gemeinsam entwickelt haben. Nach der Trennung der heutigen Kontinente voneinander bestehen verschiedene Möglichkeiten für die Erklärung der aktuell existierenden Flechtenvegetation der Antarktis. Sie können z.B. Relikte aus wärmeren antarktischen Palaeoklimaten sein, die auf eisfreien Stellen überdauert und sich adaptiert haben. Eine Alternative sind vereinzelt erfolgende Besiedlungsereignisse durch Fernverbreitung. Arten, die auf diesem Wege die Antarktis erreicht haben, können sich dort adaptiert haben, um anschließend in einem Ausbreitungsprozess weitere antarktische Standorte zu besiedeln (HERTEL, 1984, KAPPEN, 1993, SEPPELT et al., 1995, CASTELLO & NIMIS, 1997, KAPPEN, 2000). Eine dritte Möglichkeit sind häufig auftretende, unabhängige Besiedlungsereignisse, bei denen nicht auf eine Sekundärausbreitung in der Antarktis als Erklärung zurückgegriffen werden muss. Untersuchungen der ökophysiologischen Anpassung zeigen, dass eine hohe Toleranz gegenüber UV-Einflüssen, Austrocknung und Kälte erforderlich ist, und sehen in der physiologischen Plastizität den limitierenden Faktor einer erfolgreichen Besiedlung (KAPPEN, 1993, SCHROETER et al., 1997). Diese Überlegung spricht am ehesten für das Modell einer Ausbreitung von in der Antarktis bereits adaptierten Organismen und damit für seltene Besiedlungsereignisse.

Gleichgültig, ob in der Besiedlungsgeschichte der Antarktis eine Fernverbreitung von anderen Kontinenten her oder innerhalb des antarktischen Kontinents eine Ausbreitung auf die räumlich weit getrennten Standorte die entscheidende Rolle gespielt hat, so ist in jedem Fall ein Transport von Fortpflanzungsstadien über große Entfernungen erforderlich gewesen. Während bei höheren Pflanzen deren Fernausbreitung über Samen und bei Moosen und Farnen über Sporen erfolgt, haben Flechten zwei verschiedene Mechanismen der Verbreitung. Die gemeinsame Verbreitung beider Bionten kann durch vegetative Fragmente oder durch vegetative Diasporen (Isidien und Soredien) erfolgen. Diese können einen Durchmesser zwischen 100µm und 150µm erreichen und sind für den Ferntransport nicht optimal geeignet, da sie relativ schwer sind. Andererseits bieten sie den Vorteil, dass beide Bionten gleichzeitig verbreitet werden. Dem entgegen steht die isolierte Verbreitung der Bionten. Hierbei können vom Mycobionten gebildete Ascosporen oder in der Gattung *Umbilicaria* auch Thalluskonidien, bei denen es sich um wenigzellige

Abschnürungen der unteren Rinde handelt, wegen ihres geringen Gewichts weit transportiert werden. Da ausschließlich der Mycobiont verbreitet wird, sind diese Strukturen auf eine Relichenisierung angewiesen.

Eine Fernverbreitung in die Antarktis oder eine Ausbreitung innerhalb dieses Kontinents kann also am leichtesten durch die kleinen Organe des Mycobionten erfolgen, wobei aber die Anwesenheit eines geeigneten Symbiosepartners erforderlich ist. Bei der Relichenisierung hängt der Erfolg vom Erkennungsprozess und der Kontaktphase zwischen den Bionten im Initialstadium ab. Der relativ großen Zahl flechtenbildender Pilze steht eine verhältnismäßig geringe Zahl von Photobionten gegenüber. AHMADJIAN & JACOBS (1981, 1982) demonstrierten, dass Photo- und Mycobionten nicht wahllos miteinander kombinierbar sind und nur entsprechende Partner lichenisiert werden. Eine besondere Rolle spielt hierbei die Selektivität und Spezifität der Partner. Die Selektivität beschreibt den Prozess, in dem die Bionten bevorzugt mit speziellen Partnern interagieren (BUBRICK et al., 1985, GALUN & BUBRICK, 1984). Flechten, die auf eine Relichenisierung angewiesen sind, könnten eine geringere Selektivität gegenüber ihren Photobionten entwickelt haben (BECK et al., 2001), da bei einer geringen Selektivität eine Relichenisierung wahrscheinlicher ist. Tatsächlich können Pilze während ihres Lebenszyklus auch verschiedene Algen nutzen (FRIEDL, 1987) und falls kein entsprechender Photobiont vorhanden ist, können die Mycobionten auch mit nicht passenden Photobionten eine lockere Assoziation eingehen (OTT, 1987) oder sich saprophytisch verhalten (LAWREY, 1984). In den beiden letzteren Fällen ist die Selektivität hoch, da nur mit einer ganz bestimmten Alge ein Flechtenthallus entsteht und die anderen Mechanismen nur dem Überleben bis zum Augenblick des Kontaktes dienen.

Aus einer Untersuchung der Selektivität antarktischer Flechtenpilze in Bezug auf ihren Photobionten lassen sich Rückschlüsse auf die Besiedlungsgeschichte ziehen. Bei einer Verbreitung mit unlichenisierten Diasporen muss der Mycobiont in der Lage sein, mit denjenigen Algen vorlieb zu nehmen, die zufällig am Standort vorhanden sind. Eine geringe Selektivität fördert also die Neubesiedlung und lässt vermuten, dass eine Fernverbreitung zumindest möglich, vielleicht sogar wahrscheinlich gewesen ist. Für eine Untersuchung in der Antarktis bieten sich besonders die Flechten der Gattung *Umbilicaria* an, da die Gattung in der Antarktis eine außergewöhnliche Diversität besitzt (SANCHO et al., 1992) und den Mycobionten sowohl generativ wie vegetativ isoliert verbreitet.

Voraussetzung für die Untersuchung der Selektivität ist eine genaue Artbestimmung der beteiligten Algen, die nur auf molekularbiologischem Weg erfolgen kann. Molekularbiologische Untersuchungen sind generell hilfreich bei der Analyse von Populationsgenetik und der Phylogenie. Die Methoden wurden bisher in der Lichenologie hauptsächlich für die Erforschung der Taxonomie der Mycobionten eingesetzt (LUTZONI & VILGALYS, 1995, STENROOS & DEPRIEST, 1998, CUBERO et al., 1999, DÖRING et al., 2000, OTT & LUMBSCH, 2001). Erst neuerdings wurden auch die Photobionten und damit die Selektivität des Mycobionten untersucht

(FRIEDL & ROKITTA, 1997, RAMBOLD et al., 1998, BECK, 1999, HELMS et al., 2001, KROKEN & TAYLOR, 2000). Der Schwerpunkt lag hierbei in der Familie Physciaceae (HELMS et al., 2001) und der Cladoniaceae (DE PRIEST et al., 2000), innerhalb dieser Studien wurde bei der Assoziation der Mycobionten mit den Photobionten ein sehr hoher Grad von Selektivität festgestellt. Ein entsprechendes Verhalten wäre für die Besiedlung der Antarktis sehr ungeeignet. Es lag deshalb nahe, entsprechende Untersuchungen an den antarktischen Vertretern der Gattung *Umbilicaria* durchzuführen. Derartige Untersuchungen mit einer gleichzeitigen Korrelation mit Verbreitungsmustern sind bisher noch nie durchgeführt worden, und sie sind für die besondere Situation der Antarktis und ihrer Vegetationsgeschichte von besonderem Interesse.

## 1.7 Zusammenfassung der Arbeitsziele

Aus den bisherigen Ausführungen haben sich eine Reihe von Zielen ergeben, die in dieser Arbeit verfolgt werden sollen:

1. An erster Stelle steht eine detaillierte mikroklimatische Analyse der Standortbedingungen an einem Großgradienten entlang der Antarktischen Halbinsel. Ergänzend werden kleinere Gradienten von der Küste landeinwärts bearbeitet. Ein besonderer Schwerpunkt liegt auf dem Wasserfaktor, wobei nicht nur die Menge, sondern auch die Qualität der verschiedenen Wasserangebote relevant ist. Es soll erstmalig über den bekannten generellen Unterschied von maritimer und kontinentaler Antarktis hinausgegangen werden und das Mosaik von mikroklimatischen Nischen beschrieben werden. Voraussetzung sind Messmethoden, die kontinuierliche Langzeituntersuchungen erlauben.
2. Aus Untersuchungen der Anatomie und Morphologie endemischer und kosmopolitisch verbreiteter Flechten soll abgeleitet werden, inwieweit spezielle adaptive Strukturen die positive Umsetzung der exogenen Klimaeinflüsse möglich machen.
3. Die mikroklimatischen Messungen erlauben erste Aussagen über das Verbreitungsmuster der Arten entlang des untersuchten Großgradientens.
4. Da für die erfolgreiche Besiedlung die Ansiedlung von Initialstadien die Voraussetzung ist und da dieser Prozess in der Antarktis durch instabile Substrate besonders erschwert wird, werden die Besiedlungsmuster auf Polygonböden untersucht. Dabei wird besonders auf die Interaktionsprozesse der beteiligten Flechtenarten Wert gelegt, da bekannt ist, dass Neubesiedlungen häufig durch ein enges Interaktionssystem gefördert werden.
5. Für die Antarktis stellt die Frage der Besiedlungsgeschichte einen besonders interessanten Aspekt dar. Bei einer Fernverbreitung der isolierten Bionten, die wahrscheinlich eine relativ große Rolle gespielt hat, ist die Frage der Relichenisierung entscheidend. Für den Erfolg dieses Prozesses wäre eine geringe Selektivität des Mycobionten in Bezug auf den Photobionten günstig. Es wird deshalb erstmalig mit Hilfe molekularbiologischer Methoden die Variationsbreite der Photobionten in den Thalli verschiedener Arten der Gattung *Umbilicaria* untersucht, wodurch Hinweise auf die genetische Diversität der einzelnen Bionten und ihre Besiedlungsgeschichte erlangt werden können.

## **II Material und Methoden**

### **2 Mikroklima**

#### **2.1 Material**

Die mikroklimatischen Messungen wurden auf Livingston Island an den Flechten *Stereocaulon alpinum*, *Usnea aurantiaco-atra* und *Himantormia lugubris* durchgeführt. Auf Lagoon Island wurden die Mikroklimamessungen an *Usnea antarctica*, *Stereocaulon alpinum* und *Umbilicaria antarctica* durchgeführt. Am südlichsten Standort, Mars Oasis, fanden die Messungen an verschiedenen Thalli von *Usnea sphacelata* statt. Detaillierte Angaben über die untersuchten Flechten erfolgen zum besseren Verständnis in Kapitel 10.

#### **2.2 Methoden**

Eine umfassende Bearbeitung der gesamten ökologischen Verhältnisse war leider im Rahmen eines begrenzten Aufenthalts nicht möglich. Die mikroklimatischen Bedingungen wurden mit Hilfe automatisch aufzeichnender Mikroklimamessstationen festgehalten. Die Untersuchungen sollen ein möglichst umfassendes Bild der unterschiedlichen Verhältnisse entlang eines Transekts, von der nördlichen maritimen Antarktis über die südliche maritime Antarktis hin zur kontinental beeinflussten Antarktis aufzeigen. Es wurde versucht mit möglichst vielfältigen Untersuchungen sowohl die Standortbedingungen als auch ihre Auswirkungen auf die Flechten zu analysieren. Manche Aspekte konnten jedoch nur angerissen werden. Die Auswahl der Standorte erfolgte nach dem Aspekt, möglichst repräsentative Biotope zu erfassen. Gleichzeitig musste die Erreichbarkeit der Standorte gewährleistet sein.

##### **2.2.1 Erfassung des Mikroklimas**

Das Klima erfasst die Gesamtheit aller meteorologischen Einzelvorgänge bzw. die Synthese atmosphärischer Bedingungen (LINACRE, 1992) an bestimmten Orten. Dies umfasst die durchschnittlichen Zustände und den regelmäßigen Ablauf des Wettergeschehens einschließlich wiederholt beobachtbarer Besonderheiten (GEIGER, 1961). Regionen werden als Makroklima bezeichnet, die sich durch die Erfassung von Extremwerten, Mittelwerten, Summen oder durch Häufigkeit und Dauer des Auftretens bestimmter Ereignisse charakterisieren lassen. Unter standardisierten Messhöhen entstehen in bodennahen Luftschichten (GEIGER, 1961) durch Wechselwirkungen mit der Bodenoberfläche erhebliche vertikale Gradienten aller meteorologischen Parameter. Die sich strukturell verändernden Vegetationsdecken und die kleinräumig wechselnden Bodenverhältnisse unterliegen horizontalen Variationen, die als Mikroklima bezeichnet werden. Eine Charakterisierung des Mikroklimas liegt in der mikrometeorologischen Erschließung einzelner Prozesse durch entsprechende Sensoren, deren theoretisch-physikalische Grundlagen im Folgenden erläutert werden (PEARCY et al., 1989a).

Um das Mikroklima entlang eines Transekts von der maritimen nördlichen Antarktis bis zur kontinental beeinflussten Antarktis exemplarisch zu erfassen, wurden auf Livingston Island, Rothera Point, Lagoon Island und Mars Oasis Messstellen eingerichtet. Die Ausstattung der Messstellen wird bei den Standortbeschreibungen angeführt. Die Sensoren wurden so befestigt, dass sie möglichst nahe beieinander lagen, aber Schattenwurf, Luftstromwiderstand o.ä. ausgeschlossen werden konnten. Die Entfernungen zwischen den Messstellen und dem Logger wurden durch unterschiedlich lange Kabel überbrückt. Während des Betriebs waren die Daten-Logger in einem Zelt untergebracht. Zur Erfassung der mikroklimatischen Parameter wurden zwei Messeinrichtungen angewandt, ein Grant-Datenlogger und ein Messdaten-Erfassungssystem Thallus (MET).

### **2.2.1.1 Messdaten-Erfassungssystem Thallus (MET)**

Hierbei handelt es sich um eine Messfühler-technik, die mit einer selbstregistrierenden Apparatur ausgestattet ist. Das System setzt sich aus einem Hauptgerät und Sensorboxen zusammen, an denen die einzelnen Sensoren angeschlossen sind. Die gleichzeitige Erfassung der mikroklimatischen Faktoren ist über eine Länge von bis zu 80 m möglich. Die umfassende Darstellung des Aufbaus und der technischen Details sind in SCHUSTER et al. (2001) dargelegt, dennoch soll im Folgenden das Messprinzip mit seinen Sensoren kurz erläutert werden.

Ein Mikrocomputer bildet die Steuer- und Speichereinheit des MET-Systems. Das Gerät enthält einen Messstellenumschalter, der die angeschlossenen Sensoren programmgesteuert auf den A/D-Wandler des Mikrocomputers zuschaltet. Als Stromversorgung dient neben der internen Batterie eine externe 12 V Batterie. Aufgrund der niedrigen Temperaturen und des damit verbundenen höheren Energieverbrauchs in der Antarktis dient ein zusätzlich angeschlossenes Solarpaneel als Hauptstromversorgung. Die Dialogsteuerung erfolgt über eine an der Frontseite eingelassene Tastatur und die damit verbundene LCD Anzeige. An das Gerät können über eine Sensorbox Sensoren zur Erfassung der Thallustemperatur, der Umgebungstemperatur, der Lichtintensität und der Thallusfeuchtigkeit angeschlossen werden. Die Sensorbox beinhaltet die Signalwandler, Verstärker und Anschlüsse für je einen der erwähnten Sensoren. Generell bestimmt die Kabellänge zwischen Sensorboxen und MET-Gerät den Messradius. Weiterhin können über Direkteingänge am Gerät Sensoren zur Messung der Luftfeuchtigkeit angeschlossen werden. Die Programmierung der Messeingabe und der Messdatenabruf erfolgen am Standort durch einen Laptop, der mit dem Mikrocomputer über eine serielle Schnittstelle in der Steuereinheit gekoppelt werden kann. Während eines Messzyklus werden über den Messstellenumschalter die einzelnen Sensorboxen mit den daran befindlichen Sensoren nacheinander dem Mikrocomputer zugeschaltet. Insgesamt umfasst die Speicherkapazität 255 Messzyklen. Das benutzte Messintervall variierte zwischen 15 Minuten und einer Stunde. Die Datenauswertung erfolgte über das in Windows '95 arbeitende Makro Kalibri, welches speziell hierfür entwickelt wurde.

### **Lufttemperatur**

Die Temperaturmessung erfolgt am MET durch Thermistoren (Heißleiter). Diese zeichnen sich durch einen negativen Temperaturkoeffizienten (NTC) aus, hierbei wird der relativ hohe elektrische Widerstand mit zunehmender Temperatur herabgesetzt. Um direkte Einstrahlung zu verhindern, werden die Sensoren in Aluminiumgehäuse mit strahlungs- und niederschlagsabschirmenden Hütchen angebracht. Der messbare Temperaturbereich ist gegen eine Squirreltemperatursonde zwischen  $-10^{\circ}\text{C}$  bis  $+40^{\circ}\text{C}$  geeicht. Die Lufttemperatursensoren wurden so nah wie möglich in die Umgebung der zu messenden Flechte gebracht, ohne die anderen Sensoren zu beeinflussen.

### **Thallustemperatur**

Um die Thallustemperatur der Flechten zu erfassen, sind besonders kleine Befestigungen notwendig. Hierzu werden in 1 cm große Plastikklammern die o.g. Thermistoren nach SCHUSTER et al. (1982, 2001) eingebaut. Um eine direkte Einstrahlung zu verhindern, werden die Temperaturfühler an der strahlungsabgewandten Thallusseite angelegt. Die Sensoren sind für einen Temperaturbereich von  $-10^{\circ}\text{C}$  bis  $+40^{\circ}\text{C}$  gegen eine Squirreltemperatursonde geeicht.

### **Luftfeuchtigkeit –Transmicor 120**

Die Registrierung der Luftfeuchtigkeit erfolgt über ein Analogsignal am MET-Data Logger. Zur Erfassung dient ein Transmicor aus der Serie 120. Die Eichung erfolgte in einer geschlossenen Plexiglaskammer unter gesättigten Salzlösungen bei einer Luftfeuchtigkeit von 11% rH und 75,4% rH.

### **Thallusfeuchtigkeit**

Die Konstruktion der Sensoren erfolgte nach SCHUSTER et al. (2001). Bei der Befestigung der Sensoren ragen zwei mit definiertem Abstand angeordnete Edelstahlspitzen in das Innere der Thalli. Die Messung der Thallusfeuchtigkeit erfolgt über feuchteabhängige Leitfähigkeitsänderungen zwischen den beiden im Thallus eingestochenen Nadelspitzen. In einem eingestellten Messabstand wurde mit Gleichstrom gemessen. Um Polarisations- und Aufladungseffekte während der Leitfähigkeitsmessung mit Gleichstrom zu vermeiden, wird eine konstante Vorlaufzeit von zwei Sekunden vor dem Registrieren des Messwerts festgelegt. Unterschiedlich hohe Feuchtigkeiten innerhalb der Flechten erfordern flechtenspezifische Eichkurven. Die Eichung der Flechten erlaubt somit den uneingeschränkten Austausch der Sensoren. Um die Flechten zu eichen werden wassergesättigte Thalli in Plexiglaskammern mit definierter Atmosphäre von 33% rH ( $\text{MgCl}_2$ ), 55% rH ( $\text{MgNO}_3$ ) und 97% rH ( $\text{K}_2\text{SO}_4$ ) aufgehängt, bis sich ein Gleichgewicht zwischen der Luftfeuchtigkeit und der Thallusfeuchtigkeit eingestellt hat. Anschließend werden über das MET-Messsystem die Thallusfeuchtigkeitswerte ermittelt und der Thallus bei  $110^{\circ}\text{C}$  getrocknet. Die

Trockengewichtsanalyse wird mit einer Digitalwaage PM100 (Messbereich 0.001g bis 110g, Standardabweichung 0.005g) und einem Infrarot-Trockenaufsatz LP16 (Mettler, FRG) durchgeführt. Die ermittelten Feuchtigkeitswerte werden mit dem auf der Waage ermittelten Differenzgewicht des Wassers in Beziehung gesetzt, diese unterliegen einem Maximalfehler von +/-5%.

### **Licht**

Das Licht wurde als Photonenfluxdichte der photosynthetisch aktiven Strahlung basierend auf GaAsP-Photodioden (Hamamatsu, J) gemessen. Die Energie der einfallenden Strahlung liefert durch die Empfindlichkeit der Diode im Wellenlängenbereich zwischen 400 nm und 700 nm eine direkte Aussage über die Anzahl der anfallenden Lichtquanten. Eine Kalibrierung erfolgte mit zu vernachlässigenden Messabweichungen gegen PAR-Sensoren (SCHROETER, 1991). Die Photodioden werden durch Auflage von Neutralfiltern leicht desensibilisiert, um die weite Strahlungsamplitude mit der maximal möglichen Auflösung des Datenloggers zu koordinieren. Die Sensoren wurden in Norwegen (Hardangervidda) und in Düsseldorf bei unterschiedlichen Lichtverhältnissen gegen einen PAR-Sensor Licor (LI-190SA) kalibriert. Die Messungen wurden in die Einheit  $[\mu\text{E}]=\text{PPFD} [\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}]$  umgerechnet.

#### **2.2.1.2 Messdatenerfassung GRANT**

Es wurden an verschiedenen Messstellen weitere Parameter mit dem Squirrel-Datenlogger 1252, 1259, 1000 (Grant, UK) erfasst. Da aufgrund von parallelen Messungen nicht immer alle Sensoren zur Verfügung standen, konnten nicht alle Messstellen entsprechend ausgestattet werden. Generell werden hiermit Temperatursensoren, Luftfeuchtigkeitssensoren und Anemometer angeschlossen.

### **Strahlung**

Die photosynthetisch aktive Strahlung ist auf den Wellenlängenbereich von 400-700 nm festgelegt (Szeicz 66, McCree 72a,b). Die verwendeten Sensoren (LI-190SA, LICOR, USA) sind so geeicht, dass sie linear auf die Strahlungsenergie im Bereich zwischen 400-700 nm ansprechen und durch ein spezielles Filtersystem den unterschiedlichen Energiegehalt von Photonen verschiedener Wellenlänge berücksichtigen.

### **Temperatur**

Hierzu wurden Thermistoren (Heißleiter) verwendet, die sich durch einen negativen Temperaturkoeffizienten (NTC) auszeichnen. Der relativ hohe elektrische Widerstand wird mit zunehmender Temperatur herabgesetzt. Die Genauigkeit der Messung beträgt bei den eingesetzten Thermistoren (Zyp CS/CM-U-V5, Grant INSTR., UK) 0,002°C.

Da die Abweichung der ermittelten Umgebungstemperaturen zu den Substrattemperaturen eher gering ist, wurden die Daten nur bedingt eingesetzt. Die Lage nahe der Felsoberfläche scheint hierfür ausschlaggebend zu sein.

### **Luftfeuchte**

Der Luftfeuchtefühler ist eine kombinierte Temperatur- und Feuchtigkeitssonde (Typ HMP 35 A/TH, VAISALA, Finnland), die durch einen Membranfilter geschützt ist. Die Sonde ist mit einem HUMICAP-Feuchtesensor (H-Sensor) ausgestattet, der eine Luftfeuchtemessung von 0% rH bis 100% rH mit einer Fehlerquote von 1% rH bei 20°C ermöglicht.

### **Wind**

Die verwendeten Schalenanemometer (Typ 1442 und 14572, W. LAMBRECHT, Göttingen) bestehen aus einem wasserdichten Gleichstrom-Messgenerator, der die durch dreiarmlige Schalensterne erfasste Luftbewegung in elektrische Spannung bzw. Strom umsetzt. Nach Herstellerangaben liegt der Anlaufwert des Messwertgebers erst bei etwa 1 m/s. Die Anemometer wurden gegen einen thermischen Strömungssensor (Testo, Lenzkirch) geeicht. Da die Genauigkeit des Sensors mit steigenden Windgeschwindigkeiten abnimmt wurde folgende Korrekturformel auf die erfassten Daten angewandt:

$$[\text{m/s}] = 15,417x + 1,1096$$

#### **2.2.1.3 Datenerfassung**

Die Ausgangsdaten der klimatischen Sensoren wurden mit entsprechenden Datenloggern (Typ Squirrel 1000/52/59, GRANT INSTR., UK) registriert. Jede Minute wurden die Dateneingänge abgetastet und in einem 15 minütigen Rhythmus gemittelt und gespeichert. Hierbei werden auch kurzfristige Schwankungen berücksichtigt. Dieser Standardmessrhythmus wurde teilweise modifiziert (30 Min., 60 Min.). Gespeicherte Daten wurden über eine RS232-Schnittstelle mit einem speziellen Transfer-Programm (Filewise) auf einen Rechner übertragen. Die Einsatzmöglichkeiten des Miniaturloggers sind bei Temperaturen von -30 bis +65°C und einer Luftfeuchtigkeit von bis zu 95% rH möglich, wobei auf ausreichende Isolierung zu achten ist. Der Squirrel-Logger benötigt im Freiland sechs 1,5 V (Mignon)-Batterien.

Diese Daten wurden mit entsprechender Software (MS Excel 2000, SAS 8.0, SigmaPlot 5.0) bearbeitet. Bei der Berechnung der kategorisierten Lichtwerte wurden die Intervalle so gewählt, dass eine Abgrenzung schattiger und sonnenexponierter Standorte möglich war. Die Kategorien der Thallusfeuchtigkeit erlauben eine Aussage darüber, ob die Mindestfeuchtigkeit für physiologische Stoffwechselaktivitäten der Flechten erreicht wird und wie häufig optimale Feuchtigkeitsgehalte der Flechten im Freiland auftreten. Die Kategorien der Temperaturen erlauben die Abgrenzung suboptimaler Temperaturbereiche für die physiologische Aktivität der

Flechten. Gleichzeitig sind sie sensibel genug, um die Verteilung der Temperaturen aufzuspreizen.

### 2.2.2 Chlorophyll-a-Fluoreszenz

Prinzipiell kann die Chlorophyllfluoreszenz als Indikator für die photosynthetische Elektronentransportrate eingesetzt werden. Diese gibt einen Hinweis auf das physiologische Potenzial der Flechten. Die Messungen wurden mit dem Mini Pam (Walz, FRG) durchgeführt.

Bei der Photosynthese wird Lichtenergie in chemische Energie und zum Teil in Wärme und Fluoreszenz umgewandelt. In Abhängigkeit vom Status der Elektronentransportkette wird die Energie in unterschiedliche Bereiche verteilt. Fällt das Fluoreszenzsignal ab, erhöhen sich photochemische Prozesse und/oder die Wärmeproduktion. Photochemische und nicht-photochemische Prozesse (= Wärme) löschen das Fluoreszenzsignal.

Die Besonderheit der pulsamplitudenmodulierten Messmethode (PAM) (SCHROETER, 1991, SCHREIBER et al., 1994) liegt in dem gepulst ausgesandten Messlicht (20 kHz bei Umgebungslicht). Ein speziell geschalteter Detektor erfasst kontinuierlich die Differenz der Fluoreszenzstrahlung zwischen ein- und ausgeschaltetem Messlicht. Hierdurch können die Änderungen bei Umgebungslicht isoliert betrachtet werden. Auch ohne vorherige Dunkeladaptation kann eine physiologische Aktivität der Flechtenthalli ermittelt werden. Mit der Sättigungspulsmethode lässt sich die vorliegende effektive Quantenausbeute von Photosystem II ( $\Delta F/F_m' = \Phi_{PSII}$  nach GENTY et al., 1989) bestimmen. Das Gerät berechnet aus der aktuellen Fluoreszenz und der intermediären maximalen Fluoreszenz die potenziell physiologische Aktivität ( $\Delta F/F_m'$ ). Unter Einbeziehung der herrschenden Lichtintensität kann die relative Elektronentransportrate berechnet werden ( $rETR = \Delta F/F_m' \times PPF$  [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ]) (SCHROETER et al., 1997). Dieser Wert gibt keinen Aufschluss über den absoluten Aktivitätsstatus des Photosystems II, denn es fehlt der Vergleich der aktuellen Fluoreszenz zur minimalen und maximalen Fluoreszenz, die nur nach Dunkeladaptation gemessen werden kann. Die so gewonnenen Daten erlauben dennoch eine Aussage über die vorhandene oder fehlende physiologische Aktivität der Flechten.

## 3 Besiedlung

### 3.1 Material

Die Flechtenproben wurden 1998/99 gesammelt. Das Material von Natal Ridge und Coal Nunatak wurde aus inneren Randbereichen von Polygonböden, das von Ares Oasis von einem Gletschervorfeld entnommen. Die nachfolgenden Flechten wurden auf ihre Interaktionen mit den angrenzenden Flechten untersucht:

**Natal Ridge**

*Candelariella vitellina* (Ehrh.) Müll. Arg.\*  
*Lepraria neglecta* (Nyl.) Lettau (1958)\*  
*Massalongia carnososa* (dicks.) Körb.  
*Ochrolechia frigida* (Sw.) Lynge (1928)\*  
*Psoroma cf. tenue* forma saxicola Henssen (1981)\*

**Coal Nunatak**

*Lepraria spec.*  
*Psoroma cf. tenue* forma saxicola Henssen (1981)  
*Candelariella flava* (C.W. Dodge & Baker) Castello  
 & Nimis (1994)\*

**Ares Oasis**

*Psoroma cf. tenue* forma saxicola Henssen (1981)  
*Lepraria spec.*  
*Candelariella cf. vitellina* (Ehrh.) Müll. Arg.\*

**Rothera Point**

*Psoroma hypnorum* (Vahl) Gray (1821)  
*Lepraria spec.*  
*Lecania brialmontii*, (Vain.) Zahlbr. (1907)  
*Rinodina olivaceobrunnea* C.W. Dodge & G.E.  
 Baker (1938)  
*Leptogium puberulum* Hue (1915)  
*Massalongia carnososa* (dicks.) Körb.

Die Identifizierung der markierten Arten (\*) wurde von Prof. Dr. Øvstedal mittels HPLC bestätigt. Weitere Arten wurden nach PURVIS et al. (1992) und ØVSTEDAL & SMITH (2001) bestimmt.

**3.2 Methoden**

Um neben der Anlagerung der Flechten auch die einzelnen Kontaktstellen genauer zu untersuchen, wurde für die morphologischen Untersuchungen eine Stereolupe der Firma Will. Herburg (Modell M3) mit 6,3-, 10- und 25- facher Vergrößerung eingesetzt. Anatomische Untersuchungen erfolgten aufgrund von Thallusschnitten. Diese wurden mit Hilfe eines Gefriermikrotoms vom Typ MGW LAUDA (Fa. Leitz, Wetzlar) bei -25°C angefertigt. Die Schnittmächtigkeit variierte von 25-30 µm. Zur Färbung und Konservierung der Schnitte wurden diese in Lactoglycerin Baumwollblau gelegt und mit Klarlack dauerhaft fixiert. Die Auswertung wurde mit Hilfe eines Lichtmikroskops DIALUX 20 EB durchgeführt und die Dokumentation erfolgte mit Hilfe der Nikon F3.

Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen wurden mit dem Stereoscan 200 (Cambridge Instruments) durchgeführt. Zur besseren Leitfähigkeit wurden einige Proben zusätzlich mit Leitsilber behandelt. Anschließend wurden die Proben 24 Stunden auf Silicagel getrocknet und in einem Sputter (Agar Sputter Coater, Agar Scientific Ltd.) bei 35 mA 240 Sekunden mit Gold bedampft. Die Dokumentation der Proben erfolgte mit dem Agfapan APX 100 (SW, Agfa).

**3.2.1 Bodenuntersuchungen**

Das Substrat stellt allgemein für die Vegetation einen entscheidenden Faktor dar. Auch die Flechten sind, abgesehen von wenigen Ausnahmen, streng an ein Substrat gebunden (HENSSSEN & JAHNS, 1974). Neben der Beschaffenheit spielen die damit verbundenen Nährstoff- und Feuchtigkeitsverhältnisse eine entscheidende Rolle. In diesem Rahmen lagen nicht von allen Standorten Bodenproben vor, daher konnten nur wenige einfache Analysen durchgeführt werden.

### **Boden pH-Wert**

Die Bodenproben wurden auf Rothera Point und Mars Oasis 1998/89 entnommen. Zur Bestimmung des Boden pH Wertes wurde an exemplarisch ausgewählten Standorten in unmittelbarer Nähe zu den Standorten der Mikroklimamessung je drei Proben entnommen. Die luftgetrockneten Proben wurden mit Hilfe eines 2 mm Maschensiebs vom Skelettbodenanteil befreit und homogenisiert. Von der verbliebenen Feinbodenfraktion wurden 10 g in 100 ml Bechergläser gefüllt und 25 ml Aqua-bidest. hinzu pipettiert. Diese Suspension wurde mit Parafilm abgedeckt und zwei Stunden auf einem Rührer vermischt. Nach 10-minütigem Absetzen der Bodenteilchen wurde der Überstand dekantiert und der pH-Wert auf elektromagnetischem Weg mittels Glaselektrode (Schott, N6280) ermittelt.

### **Wasserhaltekapazität der Lößbereiche**

Auf Rothera Point wurden Bodenproben von Lößakkumulationen aus dem Oberboden entnommen. Je 50 g und 100 g wurden in PE Flaschen gefüllt, wobei jede Probe ein Gemisch aus fünf Einzelproben darstellt. Im Labor wurden 20 g der Bodenproben in ein Becherglas gefüllt und bei 105°C 24 Stunden getrocknet (STEUBING & FANGMEIER, 1992). Zum Abkühlen wurden sie in einen mit Blaugel beschickten Exsikkator gestellt und das Gewicht wurde mit Hilfe der Analysenwaage ermittelt. Der prozentuale Wasseranteil des Bodens wurde nach STEUBING und FANGMEIER (1992) berechnet.

$$\text{WG [Gew.\%]} = \frac{(\text{Behälter feucht} - \text{Behälter trocken}) \times 100}{\text{Behälter trocken} - \text{Behälter}}$$

WG: Wassergehalt

### **Phosphatbestimmung**

Der Gehalt an pflanzlichem Phosphat im Boden wurde mit Hilfe eines Calcium-Acetat-Lactat Auszuges (CAL-Methode) ermittelt (SCHÜLLER, 1969, VDLUFA, 1991). Phosphor wird bei dieser Methode als Phosphorpentoxid (P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>) mit der CAL Lösung (pH 4,1) aus den Bodenteilchen extrahiert. Nach Anfärben mit Molybdänblau wurden die Phosphatgehalte der Extrakte bei 580 nm photometrisch ermittelt und mit einer Eichgeraden verglichen.

### **Stickstoffgehalt**

Im Boden liegt der für Pflanzen verfügbare Stickstoff in Form von anorganischen Verbindungen wie NO<sub>3</sub><sup>-</sup> und NH<sub>4</sub><sup>+</sup> vor. Große Teile liegen in löslichem, leicht auswaschbarem NH<sub>4</sub><sup>+</sup> vor, lediglich kleine Mengen liegen in Form von NO<sub>3</sub><sup>-</sup> vor (SCHACHTSCHABEL et al., 1992). Da sich die Nitrat- und Ammoniumgehalte im Boden relativ schnell nach der Probenentnahme verändern, kann dies zu unterschiedlichen Befunden führen. Auch die unterschiedliche Lagerung der Proben kann sich auf die Nitrat- und Ammoniumgehalte auswirken. Alle Proben wurden luftgetrocknet und wiesen nach einigen Tagen vergleichbare Wassergehalte auf.

### Nitratgehalt

Zur Ermittlung der Nitratwerte wurde der Nitratstest der Firma Merck (Spectroquant, 14773) eingesetzt. Die Behandlung der Proben erfolgte nach Anleitung. Die Nitratgehalte der Proben wurden folgendermaßen berechnet:

$$\text{mgNO}_3^- / 100 \text{ g Feinerde} = \frac{\text{ppm}(\text{NO}_3^- - \text{Blindwert})}{20} \times 10 = \text{ppm NO}_3^- \times 0,5$$

### Ammoniumgehalt

Die Messungen wurden mit dem Ammonium-Test der Firma Merck durchgeführt (Spectroquant, 14752), wobei die Behandlung der Proben nach Anleitung erfolgte. Außerhalb des Messbereichs liegende Proben wurden entsprechend verdünnt.

Die Ammoniumgehalte der Feinerde wurden folgendermaßen berechnet:

$$\text{mgNH}_4^+ / 100\text{g Feinerde} = \frac{\text{ppm}(\text{NH}_4^+ - \text{Blindwert})}{20} \times 4 = \text{ppm NH}_4^+ \times 0,2$$

## 4 Genetische Diversität der Bionten

### 4.1 Material und Methode

Die untersuchten Proben werden zum besseren Verständnis unter Kapitel 16 angeführt.

#### DNA Extraktion, PCR und Sequenzierung

Zur DNA Extraktion wurden 2 mm große Thallusbruchstücke der Gattung *Umbilicaria* in einem mit flüssigem Stickstoff vorgekühlten Aluminiumblock fein gemörsert. Die DNA Extraktion wurde mit dem DNeasy Plant Mini Kit (Quiagen) durchgeführt und in 100 µl TE Puffer (10 mM Tris/Cl, pH 8.0, 1 mM EDTA) gelöst. Für die Polymerasekettenreaktion (polymerase chain reaction, PCR) wurden die Primer AL1700bf und LR3 für die Photobionten und My 1200+, My 1700+ und ITS4 für die Mycobionten eingesetzt (HELMS et al., 2001). Hierzu wurde 1 µl der gelösten Flechten DNA in 50 µl Reaktionsvolumen gegeben. Dieser Mix setzt sich aus 0,2 mM jeder der dNTPs, 2 mM MgCl<sub>2</sub>, 4% DMSO, 0,2 µl Primer (100 pmol/µl) und 1 Einheit Goldstar Taq-Polymerase zusammen. Nach einer anfänglichen Denaturierungszeit (95°C) von 5 Minuten, schließen sich 33 Zyklen der Denaturierung bei 94°C mit einer Dauer von 40 Sekunden an. Die Anlagerung der Primer erfolgte bei 51°C für 40 Sekunden. Anschließend erfolgte die Elongation bei 70°C für 120 Sekunden plus 3 Sekunden nach jedem Zyklus und die finale Extension bei 72°C für 10 Minuten. Die anschließende Aufreinigung der Produkte erfolgte mit dem High Pure™ PCR Product Purification Kit (Roche). Anschließend wurden die Produkte durch Gelelektrophorese aufgetrennt und mit Ethidiumbromid gefärbt (Marker: Lambda, EcoRI / Hind III). Bei dem Auftreten von Doppelbanden wurden die einzelnen Banden mit pGEM-T Vector

System (Promega) eluiert und mit kompetenten Zellen DH 5 $\alpha$  von *E. coli* cloniert. Die Plasmid DNA wurde mit Wizard Plus SV Miniprep (Promega) isoliert. Mit einer Basenlänge bis zu 750 bp wurden vom 3'-Ende der 18S bis zum 5'-Ende der 26S rDNA die DNA Fragmente amplifiziert. Für die anschließende Sequenzierung wurden fluoreszierende Primer (HELMS et al., 2001) eingesetzt. Die weitere Sequenzierung erfolgte mit dem automatischen ALFexpress II Sequenzgerät (Amersham Pharmacia). Die untersuchten ITS rDNA Sequenzen wurden manuell angeordnet und mit bereits sequenzierten Arten verglichen.

### **Analyse der Sequenzen**

Die ermittelten ITS rDNA Sequenzen dieser Arbeit wurden mit Bioedit manuell angeordnet (HALL 1999; [www.mbio.ncsu.edu/RnaseP/info/programms/BIOEDIT/bioedit.html](http://www.mbio.ncsu.edu/RnaseP/info/programms/BIOEDIT/bioedit.html)) und mit bereits vorhandenen Photobionten Sequenzen von *Trebouxia* verglichen. Die Analyse der Proben stimmt mit der von FRIEDL et al. (2000) und HELMS et al. (2001) vorgenommenen Einordnung in Clades überein. Die Untersuchungen beschränken sich deshalb auf vier unterschiedliche Clades, lediglich benachbarte Cluster wurden hinzugezogen. Benachbarte Regionen hingegen, sowie die 5,8S rDNA Gensequenz wurden von der Analyse ausgeschlossen. Die zusätzlich eingesetzten Photobionten ITS Sequenzen wurden aus der Datenbank von FRIEDL und <http://herbaria.harvard.edu/treebase> entnommen. Phylogenetische Analysen der Sequenzen wurden von FRIEDL (ROMEIKE et al., akzeptiert) durchgeführt.

### **III Standortbeschreibung**

#### **5 Entstehungsgeschichte der Antarktis**

Im frühen Perm (230 ma bp) teilte sich der große Kontinent Gondwana in einen West- und Ost-Bereich. Zu West-Gondwana gehörten Südamerika und Afrika, während Ost-Gondwana sich aus der Antarktis, Indien und Australien zusammensetzte (VALENCIO, 1975). Die Plattenaufbrüche von Indien, Afrika und der Antarktis erfolgten im Jura, während sich Afrika und Südamerika erst in der frühen Kreide (135 ma bp) voneinander trennten. Im frühen Tertiär (55 ma bp) brachen die Antarktis und Australien auseinander (VEEVERS & MC EHINNY, 1970) und leiteten die Bildung des Scotia Arcs ein. Die letztendliche Isolation der Antarktis, d.h. die Abgrenzung der Antarktischen Halbinsel von Südamerika, erfolgten während des mittleren Tertiärs (35 ma bp) und intensivierten durch die Isolation zirkumpolarer Luft- und Gewässerströmungen die Eiskappenbildung. Im Pleistozän (1,6-0,01 ma bp) war die heutige Eisausdehnung erreicht. Von einigen Inseln abgesehen beträgt die Entfernung zwischen dem antarktischen Kontinent und den ihn umgebenden Kontinenten ca. 3000 km. Die klimatische Kühlung der Antarktis, mit der die kühl-temperierte Vegetation einsetzte, wird auf das Oligozän (38-22 ma bp) datiert (KEMP & BARRETT, 1975). Wärmere Intervalle erhöhen die verfügbare Wassermenge und führen durch das Kältetief über den Polen zu einem verstärkten Eiszuwachs. Diese Ereignisse führen zu einer heterogenen Eisbildung (FOGG, 1998).

#### **6 Biogeographische Zonen**

Die geopolitische Abgrenzung der Antarktis erfolgte erstmals mit dem international anerkannten Antarktis Vertrag 1959 (HEAP, 1994). Dieser umfasst alle Landmassen und die angrenzenden Eisschelfe südlich des 60° südlichen Breitengrads (Artikel VI). Die Landmassen der Antarktis erreichen eine Größe von 14 Millionen km<sup>2</sup> (die Fläche entspricht der 1,5-fachen Fläche Europas), von denen im Sommer lediglich 0,3% eisfrei sind. Der größte Bereich ist unerreichbares steilabfallendes Inlandgestein. Klimatisch erfolgt die Abgrenzung der Polarklimate in Richtung Äquator entlang der 10°C Isotherme, d.h. die mittleren Temperaturen des wärmsten Monats übersteigen nicht 10°C. Biogeographisch teilt sich das Antarktische Biom in Zonen, die mit dem Klima korrelieren. Diese weiten geographischen Zonen werden unterschiedlich definiert (SKOTTBERG, 1960, GREENE 1964, WACE 1960, 1965, 1969, GODLEY 1960, HOLDGATE 1967, SMITH 1984, PICKARD & SEPPELT 1984, LONGTON 1979, 1988). Pflanzengeographisch wird zwischen maritimer und kontinentaler Antarktis unterschieden (PICKARD & SEPPELT, 1984). Das Gebiet der maritimen Antarktis erstreckt sich auf die Palmer-Halbinsel etwa bis zum 68° südlicher Breite und auf die Archipele der Süd Shetland Inseln und der Süd Orkney Inseln. Die folgende Unterteilung erfolgt nach SMITH (1984).

## 6.1 Kontinental-Antarktische Zone

Die kontinentale Zone der Antarktis setzt sich aus dem antarktischen Kontinent und seinen küstennahen Inseln (Alexander Island eingeschlossen) zusammen und kann in Küsten-, Hang- und Inlandbereiche unterteilt werden. Abzugrenzen von der kontinentalen Zone ist die Westseite der Antarktischen Halbinsel nördlich 70° südlicher Breite. Das Klima an der Ostseite der Antarktischen Halbinsel ist kalt und trocken. Im Gegensatz dazu ist entlang der Westküste ein klimatischer Übergangsbereich zwischen maritimer und kontinentaler Antarktis ausgebildet. Innerhalb dieser Regionen haben sich isolierte Gebiete mit einer hohen Artendiversität entwickelt. Bereiche des östlichen Alexander Islands, das im Südwesten der Antarktischen Halbinsel mit dem George VI Sund verbunden ist und Charcot Island, das westlich von Alexander Island liegt, gehören ebenfalls in diesen Übergangsbereich. Entlang der Eights Küste (kontinentale Antarktis) hat sich wahrscheinlich die höchste biotische Diversität des Kontinents entwickelt. Diese repräsentiert einen wichtigen Übergangsbereich der tektonisch unterschiedlichen Platten der Ost- und West-Antarktis.

## 6.2 Maritim-Antarktische Zone

In den Bereich der maritimen Antarktis gehören die Süd Sandwich Inseln, Süd Orkney Inseln und die Süd Shetland Inseln sowie die Westküste der Antarktischen Halbinsel und die küstennahen Inseln bis zum 70° südlicher Breite (südliche Marguerite Bay) (OCHYRA, 1998). Der Bereich der maritimen Antarktis wird in einen nördlichen mit kaltem, feuchtem maritimen Klima und einen südlichen Bereich mit kaltem, trockenem maritimen Klima unterteilt. Ersterer erstreckt sich vom 56° bis 66° südlicher Breite, letzterer vom 66° bis 70° südlicher Breite (SMITH, 1991). Während im nördlichen Bereich die Vegetation überwiegend aus zahlreichen Kryptogamen, aber nur zwei Phanerogamen besteht, ist die Anzahl der Arten auch bei den Kryptogamen im südlichen Bereich stark dezimiert, obwohl auch hier die beiden Phanerogamen noch anzutreffen sind.

## 7 Makroklima

Die Antarktis ist der kälteste Kontinent der Erde. Der flache Einfallswinkel der Sonne und die Rotation der Erde um die Sonne, führen zu einem charakteristischen Strahlungsmuster. Die Einstrahlungsdauer nimmt mit südlicher Verbreitung im antarktischen Sommer zu. Insgesamt variiert die Einstrahlungsdauer innerhalb eines Jahres zwischen 24 Stunden während des Sommersolstitiums und Null Stunden im Wintersolstitium. Allerdings wird 80 % der auftreffenden Strahlung durch Schnee und Eis wieder reflektiert. Infolge der westlichen Luft- und Wasserströmungen werden im nördlichen Bereich an der Westküste der Antarktischen Halbinsel regelmäßig Zyklonen gebildet, die für die Niederschlagsmenge verantwortlich sind. Die Regionen des Kontinents werden stärker durch austrocknende katabatische Winde

beeinflusst. Generell werden die höchsten Niederschlagsmengen im Frühjahr und Herbst erreicht. In der maritimen Antarktis fällt der Niederschlag im Sommer häufig in Form von Regen, der in der kontinentalen Antarktis in Form von Schnee. Die Schneebedeckung bis auf Meeresniveau erstreckt sich pro Jahr auf über acht Monate. Variationen können auf lokale Kondensationsereignisse zurückgeführt werden. Die Niederschlagsmengen in der nördlichen maritimen Antarktis betragen ca. 350 mm/Jahr und 500 mm/Jahr (KAPPEN, 1994) und

reduzieren sich in der kontinentalen Antarktis bis auf 50 mm/Jahr und 100 mm/Jahr. Neben dem Niederschlag weisen auch die Temperaturen einen Gradienten innerhalb der Antarktis auf. In der nördlichen maritimen Antarktis und an den flachen Küstenregionen liegen die Sommertemperaturen (November bis Februar) im Durchschnitt über 0°C. In den Sommermonaten kann durch hohe Einstrahlungsintensitäten die Flechten- und Substrattemperatur bis auf 30°C und 35°C ansteigen. Nachts fallen die Temperaturen unter -10°C. Hierdurch kann die Temperaturamplitude an einem Tag bis zu +40°C und innerhalb eines Jahres bis zu 60°C und 70°C betragen (ØVSTEDAL & SMITH, 2001). Die

Temperaturen im Winter übersteigen nur

selten 0°C, fallen in der nördlichen maritimen Antarktis aber nicht unter -10°C. In der südlichen maritimen Antarktis werden für 1-2 Monate durchschnittlich Temperaturen über 0°C erzielt. Im Winter fallen diese selten unter -15°C. In der kontinentalen Antarktis, liegen die Jahresmitteltemperaturen bei -10°C. Der wärmste Monat beträgt durchschnittlich -1°C und der kälteste Monat -23°C. Die Temperaturen im Winter fallen regelmäßig unter -30°C. Ein Überblick über die mittleren Sommer- und Jahrestemperaturen ist in Tab.1 dargestellt.

| Mitteltemperatur [°C]         |           |             |
|-------------------------------|-----------|-------------|
| Region                        | Sommer    | Jahr        |
| <b>Maritime Antarktis</b>     |           |             |
| South Sandwich Islands        | 1         | -2          |
| South Orkney Islands          | 1         | -3 bis -4   |
| South Shetland Islands        | 1 bis 2   | -2 bis -3   |
| NE Antarktische Halbinsel     | -2        | -9          |
| SE Antarktische Halbinsel     | -5        | -16 bis -20 |
| Alexander Island              | -2        | -15 bis -20 |
| <b>Kontinentale Antarktis</b> |           |             |
| Princess Elizabeth Land       | 0 bis -1  | -10         |
| Nördliches Victoria Land      | -2 bis -5 | -12 bis -15 |

**Tab.1** Mittlere Sommer- und Jahrestemperaturen antarktischer Regionen verändert nach ØVSTEDAL & SMITH (2001).

## 8 Geologie

Geologisch gliedert sich die Antarktis in zwei Bereiche, einem älteren kontinentalen Schild, der Ost-Antarktis und einem hauptsächlich magmatischen Bogen (Scotia Arc), der West Antarktis. Livingston Island, Lagoon Island und Rothera Point können geologisch dem Scotia Arc zugeordnet werden. Die geographische Trennung erfolgt durch das 3500 km lange Transantarktische Gebirge (KANDA & KOMÁRKOWÁ, 1997). Der Ostantarktische Bereich ist aus kristallinem Grundgestein zusammengesetzt, das mit verschiedenem Eruptivgestein vermischt

ist. Fast alle entstammen dem Präkambrium. Im Gegensatz dazu enthält die Transantarktische Gebirgsregion eine Vielzahl von Sedimentgestein, das hauptsächlich vom Kambrium bis zum Trias datiert ist. Die Gesteine des älteren Kambriums bis Ordovitiiums sind stark deformiert und werden häufig von flachgelagerten Sedimentgesteinen der Beacon Untergruppe aus dem jungen Devon bis zum Trias überlagert. Mit Ausnahme des Kalksteins des Kambriums ist diese gesamte Sedimentabfolge durch die Dominanz von Sandstein und Konglomeraten und einem geringeren Vorkommen von Schiefer gekennzeichnet.

Den westlichen Bereich des Scotia Arcs bildet ein submariner Gebirgsrücken, der sich östlich von den Anden über Südamerika bis zur Trinity Peninsula und Graham Land auf der Antarktischen Halbinsel erstreckt. Nördlich und östlich setzt sich der submarine Gebirgsrücken von Adelaide Island entlang der Süd Shetland Inseln über die South Orkney Inseln bis nach Südamerika fort. Dieser westlich gelegene Bereich der Antarktis ist geologisch wesentlich jünger und komplexer als der östliche Bereich, verwandtschaftliche Beziehungen zwischen dem südlichen Südamerika und Neuseeland sind vorhanden. Kennzeichnend sind neben Sedimentgestein tertiärer Vulkanismus und plutonische Störungen (GRIFFITH & OGLETHOPRE, 1998). Insgesamt unterlag die Geosynklinale der West Antarktis hohem tektonischen und vulkanischen Stress (KANDA & KOMÁRKOVÁ, 1997). Die meisten Provinzen bestehen aus Resten der langen Aktivität des magmatischen Bogens. Metamorphes Gestein, wie Schiefer und Gneise treten an vielen Bereichen zum Vorschein. Die südlichen Regionen der Antarktischen Halbinsel bestehen entweder aus vulkanischen, plutonischen Produkten der magmatischen Aktivität oder aus Sedimentgestein. In den Ozeanen um die kontinentalen Ränder hat sich Sedimentgestein akkumuliert.

Alexander Island gehört geologisch zu der Le May Group, die einen wichtigen Hinweis auf ein spät-paläozoisch bis früh-mesozoischen Bogen-Graben System entlang des pazifischen Randes von Gondwana gibt. Diese hat sich während der späten mesozoischen Subduktionsphase akkumuliert (BURN, 1983). Vom späten Jura bis zum frühen Känozoikum dominierte der Vulkanismus, mit geringen Mengen an Rhyolit und Basalt. Aus dem späten Känozoikum stammen basaltische und andere vulkanische Gesteine der Süd Shetland Inseln, der westlichen Seeseite der nördlichen Antarktischen Halbinsel und dem Marie Byrd Land. Die Grauwacke Formation der Süd Orkney Inseln ist durch ihr hohes metamorphes Gleichgewicht mit der Miers Formation der South Shetland Inseln vergleichbar (TROW et al., 1997). Vulkanische Breccien der Kreide und quartäre Ablagerungen, wie alluviale Einträge oder Moränenmaterial können diese überlagern.

## **9 Untersuchungsgebiete**

Die Auswahl der Untersuchungsgebiete erfolgte in Abhängigkeit des klimatischen Gradientens längs der Antarktischen Halbinsel. Hierbei wurde ein Untersuchungsgebiet in der nördlichen und südlichen maritimen Antarktis und eines der bereits kontinental beeinflussten Antarktis ausgewählt. Diese Makrostandorte zeigen in der floristischen Zusammensetzung und in der Anzahl der Arten deutliche Unterschiede. Um die klimatischen Faktoren der Flechten näher zu beleuchten und vergleichend zu analysieren, erfolgte die erste Datenerhebung zwischen Januar und Februar 1997 auf der spanischen Antarktis Station Juan Carlos (Livingston Island, nördliche maritime Antarktis). Weitere Aufenthalte fanden von November 1997 bis Februar 1998 und von Dezember 1998 bis Februar 1999 auf der britischen Station Rothera Point auf Adelaide Island (südliche maritime Antarktis) statt. Von hier aus wurden die Untersuchungsgebiete Lagoon Island und Mars Oasis aufgesucht. Die Untersuchungen auf Lagoon Island wurden während einer Woche im Dezember 1997 und für vier Wochen zwischen Dezember 1998 und Januar 1999 durchgeführt. Die Aufenthalte auf Mars Oasis, Alexander Island (kontinentale Antarktis) erfolgten jeweils für eine Woche im Dezember 1997/98 begrenzt. Ein Überblick über die Lage der Standorte ist in Abb.1 gegeben.

### **9.1 Standortbeschreibung - Livingston Island**

#### **9.1.1 Lage und Gestein des Untersuchungsgebiets**

Livingston Island ist eine der größten Süd Shetland Inseln und befindet sich im Nordwesten der Antarktischen Halbinsel zwischen dem 62°27' bis 62°48' südlicher Breite und dem 59°45' bis 61°15' westlicher Länge von Greenwich (SCHROETER et al., 1991). Das Untersuchungsgebiet befindet sich innerhalb eines ca. 3 km<sup>2</sup> großen eisfreien Gebiets (South Bay) (Abb. 1). Geomorphologisch bildet dieses Gebiet die natürliche Grenze zwischen der im Südosten gelegenen Gebirgskette (Mt. Friesland, 1760m üNN) und der relativ flachen eisfreien Byers Peninsula im Nordwesten. Die Region wird von Strandterrassen, glazialen Moränen und Kliffbereichen geprägt (LOPEZ-MARTINEZ et al., 1991, SOBAT et al., 1992). Das vulkanische Gestein der Insel ist in der South Bay von Sedimentgestein überlagert (Punkt 8), welches der Miers Formation zugeordnet wird, die aus Schiefer und Grauwacke besteht (SMELLIE et al., 1984).

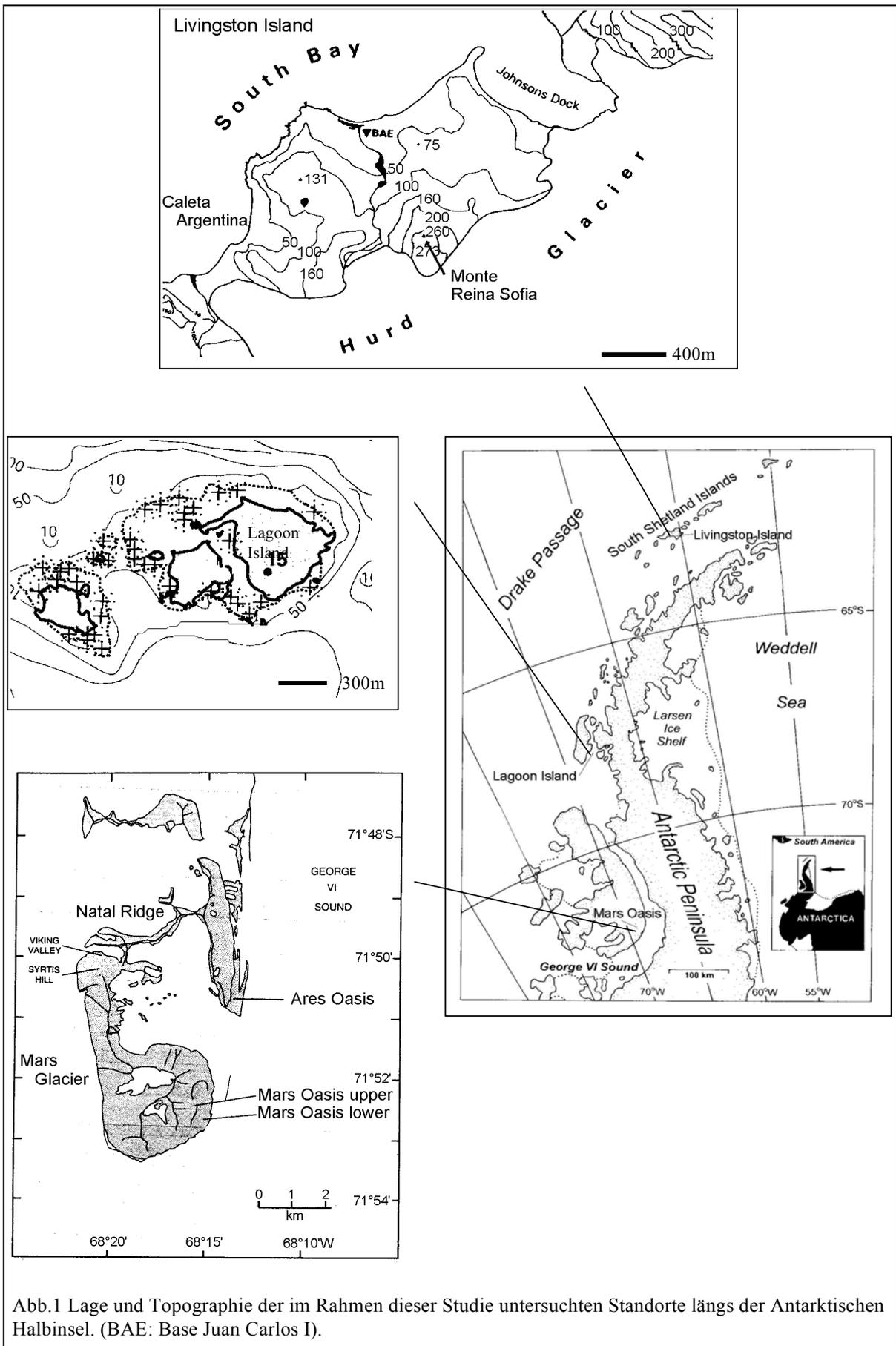


Abb.1 Lage und Topographie der im Rahmen dieser Studie untersuchten Standorte längs der Antarktischen Halbinsel. (BAE: Base Juan Carlos I).

### 9.1.2 Klima

Livingston Island lässt sich der nördlichen maritimen Antarktis zuordnen. Die Antarktische Halbinsel stellt eine Barriere für kontinentale Luftströmungen der Weddelsee (MÄUSBACHER, 1991) und für die Zyklonen mit westlichem Ursprung dar. Die häufige Zyklonenbildung verursacht im Bereich der Süd Shetland Inseln die Bildung maritimer Luftmassen. Regelmäßige Nebelbildung führt zu einer durchschnittlichen Luftfeuchtigkeit von 80% rH und Niederschlagsmengen von 500 mm/Jahr. Niederschläge in Form von Regen und Schnee fallen in der Sommerperiode zu 70 % des Tages, wobei Luftfeuchtwerte von 90% rH regelmäßig erreicht werden (SANCHO et al., 1999). Der hohe Stand der Sonne führt während des Sommersolstitiums zu Lichtintensitäten von über 2000 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ]. Den feuchten, mäßig warmen Sommern folgen trockene, kalte Winter, deren Jahresmitteltemperaturen selten unter  $-30^{\circ}\text{C}$  sinken. Expositionsbedingt werden innerhalb der South Bay die kalten, strengen Südwinde abgelenkt und die milden, humiden Nord-Nordwest Winde bestimmen das Klima. In dieser geschützten Lage ist u.a. die große Artendiversität begründet (SANCHO et al., 1999). Die geographische Lage der Insel lässt durch die starken Meeresströmungen und das mildere Klima nur geringfügig Meereisbildung zu. In den Sommermonaten ist die Bucht grundsätzlich eisfrei.

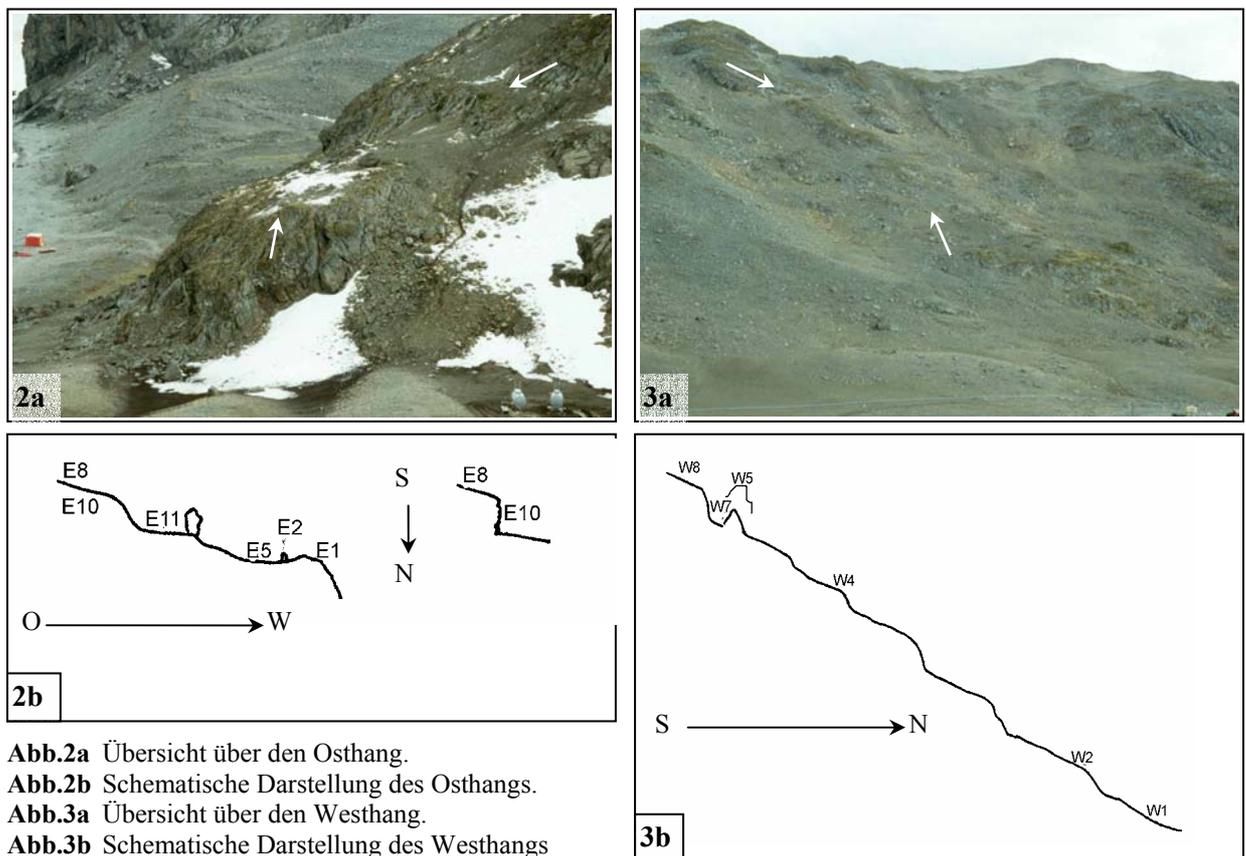
### 9.1.3 Vegetation

Die reichhaltige Vegetation auf Livingston Island dominieren Strauchflechten (KAPPEN et al., 1986), die regelrechte Flechtenheiden bilden können. Nördlich exponierte Felsen sind deutlich wärmer und somit auch trockener. Prinzipiell siedeln sich in nordost- und nordexponierten Lagen eher xerophytische Flechten, wie *Caloplaca spec.* und *Xanthoria spec.* an (KAPPEN & REDON, 1984). Das entstehende Vegetationsmosaik setzt sich aus verschiedenen Gemeinschaften zusammen, die neben der Exposition vom Relief, vom Substrat, der Temperatur sowie der Wasser- und Nährstoffverfügbarkeit abhängen. Grundsätzlich kann man einen Vegetationsgradienten von der Küste zum Inland feststellen (SANCHO et al., 1999). Vertikale Hänge der Küstenfelsen zeichnen sich durch einen dichten Bewuchs frutikoser Flechten wie *Usnea antarctica*, *U. aurantiaco-atra* und oberhalb 30m üNN *Himantormia lugubris* aus. Der dichte Bewuchs nimmt mit der Höhe ab (PINTADO et al., 2001). Nahe der Küste findet man häufig Arten der Gattung *Umbilicaria*. An diesen Standorten siedelt sich regelmäßig *Parmelia saxatilis* als foliose Flechte an. Standorte, die als Vogelsitzplätze genutzt werden, zeigen einen foliosen Flechtenbewuchs der Gattungen *Physcia* und *Xanthoria*. Weitere Assoziationen mit verschiedenen Krustenflechten wie z.B. *Rinodina olivaceobrunnea* und *Buellia anisomera* sowie Moosen wie *Ceratodon purpureus*, *Polytrichum alpinum*, *Tortula princeps* und der Grünalge *Prasiola crispa* sind anzutreffen. Landeinwärts besiedelte Hänge sind mit dichten Moos- und Flechtenpolstern besiedelt. Moosarten wie *Sanionia uncinata*, *Polytrichum alpinum*, *Tortula spec.*, *Pohlia cruda* und *Batramia pratensis* sind dort angesiedelt. Aber auch Flechtenarten wie *Stereocaulon alpinum*, *Sphaerophorus globosus*, *Cladonia spec.*, *Peltigera didactyla*, *Psoroma hypnorum*, *Physconia muscigena* und *Coelocaulon epipnoremum* findet man vor.

Schmelzwasserkanäle sind größtenteils durch *Sanionia uncinata*, *Calliergon sarmentosum*, *Brachythecium austro-salebrosum*, *Bryum pseudotriquetrum*, *Schistidium rivulare* und den Blaualgenflechten *Leptogium puberulum* und *Placopsis contortuplicata* besiedelt. An permanent nassen Schneebetten siedelt sich *Calliergon sarmentosum* an, etwas trockenere Standorte werden von Moosen wie *Sanionia uncinata*, *Bryum pseudotriquetrum* und *Cephalloziella varians* dominiert (SANCHO et al., 1999).

### 9.1.4 Standorte der Mikroklimauntersuchungen

Die hohe Artendiversität innerhalb der South Bay ist auf die für Flechten günstigen klimatischen Bedingungen zurückzuführen. Um ihre Diversität auf kleinem Raum zu erfassen, wurden auf Livingston Island zwei Transekte entlang eines nach Westen exponierten und eines nach Osten exponierten Hangs innerhalb der South Bay gelegt. Der Transekt entlang des Osthangs verläuft von 30m üNN bis 40m üNN (Abb. 2a,b), der längs des Westhangs von 40m üNN bis 85m üNN (Abb. 3a,b).



**Abb.2a** Übersicht über den Osthang.

**Abb.2b** Schematische Darstellung des Osthangs.

**Abb.3a** Übersicht über den Westhang.

**Abb.3b** Schematische Darstellung des Westhangs  
(Pfeile in Abb. 2a und 3a markieren die  
Transektlänge).

Für die mikroklimatischen Messungen wurden die Flechten *Usnea aurantiaco-atra*, *Himantormia lugubris* und *Stereocaulon alpinum* ausgewählt. Am Osttransekt wurden insgesamt 12 Messstellen installiert, die im folgenden als E1 bis E12 bezeichnet werden. Hierbei erhielt die niedrigste Messstelle die Nummer E1 und die höchste Messstelle die Nummer E9. Um gleichbleibende Abstände zwischen den Messstellen zu gewährleisten wurden zusätzlich in

der Mitte des Transekts die Messstellen E10 bis E12 angebracht. Die Messungen entlang des Westhangs erfolgten an acht Messstellen, die im Folgenden als W1 bis W8 bezeichnet werden. Auch hier ist W1 die niedrigste und W8 die höchst gelegene Messstelle. Zur Charakterisierung dieser Mikrostandorte wurden die Umgebungstemperatur und die Lichtintensität an jeder Messstelle ermittelt. An den Flechten selbst wurden Feuchtigkeits- und Temperatursensoren angebracht. Zusätzlich wurde am Osttransekt an den Messstellen E1, E7 und am Westhang an den Messstellen W2, W4 und W5 die Substrattemperatur ermittelt. Für die Erfassung der Windgeschwindigkeiten wurden Anemometer an den Messstellen W1, W2, W3, W6, E1, E5, E11 und E7 angebracht.

Die hohe Luftfeuchtigkeit beanspruchte die empfindlichen Sensoren in ihren Funktionen derart, dass es zu Messausfällen kam. Weitere Messausfälle wurden durch das Einwirken von Raubmöwen (Skuas) verursacht. Aufgrund dieser Datenausfälle werden lediglich die Daten von ausgewählten Messstellen innerhalb des Zeitraums vom 29.1.-9.2.1997 in der vorliegenden Arbeit berücksichtigt.

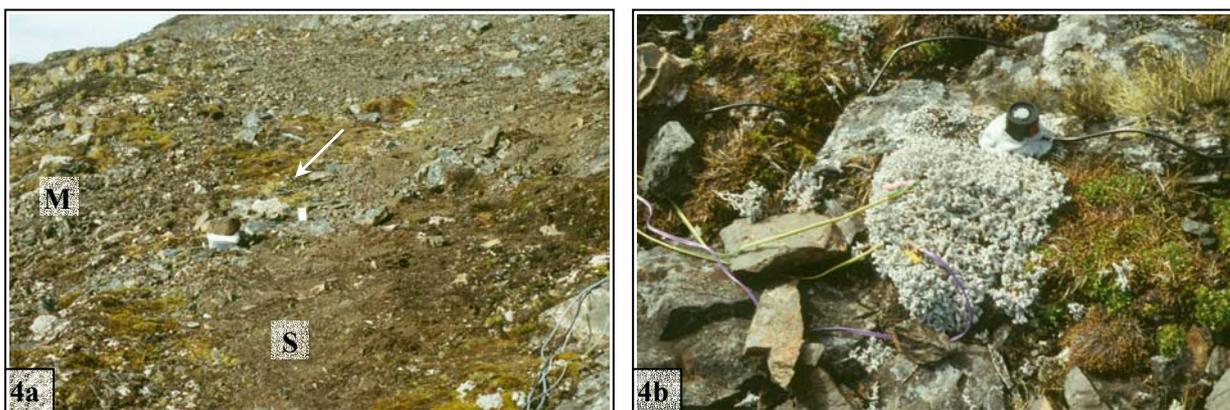
#### **9.1.4.1 Osttransekt (E)**

Der Osthang (30-40m üNN) weist ein heterogenes Relief auf (Abb. 2a, b). Neben leicht geneigten Hangflächen kommen einzelne freigelegte Felsflächen und isoliert stehende Felsen vor. Die Vegetation der einzelnen Bereiche schwankt in Abhängigkeit der Wasserverfügbarkeit. Der obere Bereich des Untersuchungsgebiets ist durch die nach Osten weiter ansteigende Felsfläche begrenzt und zu den weiteren Richtungen frei exponiert. Einzelne Bereiche, an denen Substratbildung eingesetzt hat, werden durch herabfließendes Wasser durchtränkt. Neben verschiedenen Moospolstern hat sich *Stereocaulon alpinum*, E8, hier erfolgreich angesiedelt. Die sich nach Norden anschließende Gesteinsfläche fällt mäßig stark ab (21°). Unterhalb der Gesteinskante befindet sich an der Felsfläche, *Usnea aurantiaco-atra*. An diesen Bereich schließt sich in 35m üNN der nach Osten und Nordwesten offen exponierte mittlere Bereich des Transekts an. Dieser ist schwach geneigt (4°) und von unterschiedlich großem Schutt durchsetzt. Auf einem Stein dieser Fläche befinden sich *U. aurantiaco-atra*, E11 und E12. Da sich diese Messstellen am selben Thallus befinden und somit Aussagen über die Feuchtigkeitsverteilung innerhalb einer Flechte möglich sind, wird dieser Standort gesondert behandelt. In westlicher Richtung, in 8 m Entfernung, befindet sich ein isoliert liegender, ca. 3 m hoher Felsblock. Hieran schließt sich der untere Bereich des Transekts an. Der oberflächige Verlauf der Vegetation (*Stereocaulon alpinum*, *Sphaerophorus globosus*), lässt auf eine geringe Depression (5°) im Untergrund schließen. In dieser Vegetationsdecke liegt der Mikrostandort E5, *S. alpinum*. Westlich angrenzend an diesen Bereich befindet ein 1,50 m hoher und 50 cm breiter Felsblock, an dessen ostexponierter Seite sich E2, *U. aurantiaco-atra* befindet. An der nach Westen erneut leicht ansteigenden Fläche (5°) dominieren Moose. An der Felskante ist ein Übergangsbereich zwischen den Moosen und der Flechtenvegetation entwickelt. Entlang des

Hangs nimmt die Anzahl der Flechtenarten deutlich zu. Unterhalb der Kante befindet sich der Mikrostandort E1, *U. aurantiaco-atra*. Die heterogene Anordnung der Messstellen erschwert die Ermittlung eines Höhengradientens.

#### 9.1.4.1.1 *Stereocaulon alpinum* (E8)

Der Mikrostandort E8 mit der Flechte *Stereocaulon alpinum* befindet sich 40m üNN. Innerhalb eines 2 m breiten und 17° geneigten Drainagebereichs, der nach Westen abfällt, wächst das 15×12 cm große *S. alpinum* Polster (Abb. 4a). Die Bodenstruktur nahe des Mikrostandorts setzt sich aus kleineren Substratpartikeln zusammen, in denen bis zu 5 cm großer Schutt eingebettet ist (Abb. 4b). Nach Norden schließt sich eine 21° geneigte, mit Moos bewachsene Felsfläche an, die stellenweise geringer besiedelt ist. An Randbereichen des Mikrostandorts liegen einzelne Steine dem Boden auf. Die Neigung des Gesteins und das Vorhandensein kleinerer Substratpartikel erhöhen die Wasserspeicherkapazität des Bodens. Hierdurch ist die Ansiedlung von Moospolstern, die sich aus verschiedenen Arten zusammensetzen, sowie der beiden Phanerogamen *Colobanthus quitensis* und *Deschampsia antarctica* keine Seltenheit. Der Thallus selbst wächst neben *Sanionia uncinatus* zwischen einzelnen, dem Substrat locker aufliegenden Steinen.

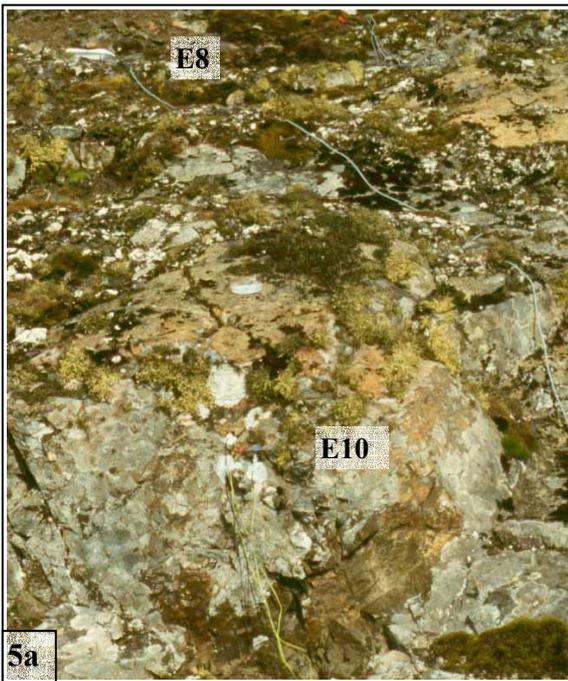


**Abb.4a** Übersicht über den Mikrostandort E8, M: moosbewachsener Hang, der nach Norden abfällt. Es zeigen sich Bodenbildungsprozesse. S: Schuttfläche, nach Westen abfallend.

**Abb.4b** Mikrostandort E8 (*Stereocaulon alpinum*) zwischen Moosen und Schutt.

#### 9.1.4.1.2 *Usnea aurantiaco-atra* (E10)

Nördlich von *Stereocaulon alpinum* (E8) befindet sich an der 2,3 m hohen Felskante 40 cm über dem Boden der 7 cm große nicht fertile *Usnea aurantiaco-atra* Thallus, E10 (Abb. 5a, b). An dieser nordexponierten Felskante ist die Besiedlung rückläufig. Die Substratmächtigkeit an den Gesteinsvorsprüngen kann bis zu 6 cm betragen. Entlang der Felsvorsprünge haben sich neben verschiedenen Krustenflechten Makroflechten wie *Psoroma hypnorum* und *Cladonia pyxidata* auf den Moosen *Andreaea gainii* und *Racomitrium sudeticum* angesiedelt. Der Standort E10 wird lediglich im Süden durch die weiter ansteigende Felsfläche begrenzt. Trotz dieser offenen Exposition kann der Niederschlag, aufgrund der Neigung der Fläche nur eingeschränkt auf die



**Abb.5a** Übersicht über die Mikrostandorte E10, E8

**Abb.5b** Mikrostandort E10, *Usnea aurantiaco-atra* an einer nordexponierten Felswand, die neben Krustenflechten von *Usnea spec.* besiedelt wird.

Flechten einwirken (Abb. 2b). Eine Erhöhung der Feuchtigkeitsmengen erfolgt ferner durch den Fels herab rinnendes Wasser. Hierbei spielen die Moospolster, wie z.B. *Sanionia uncinatus* der oberhalb liegenden Felsfläche eine essentielle Rolle.

#### 9.1.4.1.3 *Usnea aurantiaco-atra* (E11/12)

Die sich unterhalb von E10 anschließende schwach geneigte ( $4^\circ$ ), ca. 12 m breite Schotterfläche verläuft von Nordwest nach Südost. Nach Osten und Nordwesten ist sie offen exponiert. Diese Fläche setzt sich an der Oberfläche aus bis zu 40 cm großen Gesteinsauflagerungen zusammen. Neben vereinzelt Thalli von *Usnea aurantiaco-atra* haben sich lediglich Krustenflechten



**Abb.6** Mikrostandort E11/12, *Usnea aurantiaco-atra* auf einem isolierten Stein, der sich mitten in einer mit Schutt durchsetzten Fläche befindet.

angesiedelt. Im Norden terminiert ein ca. 3 m hoher isoliert stehender Fels diese Fläche. In der Mitte der Fläche befinden sich auf einem 24 cm großen Stein die Mikrostandorte E11 und E12 (Abb. 6). Während für die Messungen die Sensoren am Standort E11 im oberen Drittel des Thallus angeschlossen sind, sind diese an E12 im unteren Bereich des Thallus angeschlossen. Hierdurch sind Aussagen über einen möglichen Gradienten der Feuchtigkeit innerhalb eines Thallus möglich.

#### 9.1.4.1.4 *Stereocaulon alpinum* (E5)

Nordwestlich des Felsens befindet sich innerhalb einer dichten Vegetationsdecke, wie sie für Standorte der nördlichen maritimen Antarktis charakteristisch ist, der Mikrostandort E5. Die Vegetation setzt sich zu 70 % aus *Sphaerophorus globosus* und zu 30 % aus *Stereocaulon alpinum* zusammen (Abb. 7). In diesem Bereich wurden an einem Polster von *S. alpinum* die Sensoren angeschlossen. Zwischen *S. alpinum* Thalli sind vereinzelte Moospflänzchen von *Polytrichum alpinum* entwickelt. In nordwestlicher Richtung weist die Fläche eine Neigung von 14° auf und geht dann in einen flach geneigten Bereich (5°) über. In südwestlicher Richtung steigt die Fläche leicht an. In diesem Bereich dominieren flächenhafte Moospolster (*Sanioina uncinatus*, *Ceratodon spec.*).



Abb. 7 Vegetationsübersicht am Mikrostandort E5, *Stereocaulon alpinum*. Die Vegetationsdecke besteht zu 70% aus *Sphaerophorus globosus* und zu 30% aus *S. alpinum*. Dazwischen können vereinzelt weitere Flechten und Moose wachsen.

#### 9.1.4.1.5 *Usnea aurantiaco-atra* (E2)

Nordöstlich der Vegetationsdecke befindet sich in 30m üNN ein 60 cm hoher Felsbrocken. An seiner ostexponierten Seite befindet sich in 30 cm Höhe der reichlich fruchtende Thallus von *U. aurantiaco-atra*, E2 (Abb. 8). Die Messstelle selbst befindet sich auf einem 3 cm breiten Gesteinsvorsprung, an dessen Anhaftungsstelle am Substrat das Moos *Andreaea gainii* sowie *Sphaerophorus globosus* und verschiedenen Krustenflechten wachsen. Im Nordwesten grenzt an den Fels eine 2,3 m breite Entwässerungsrinne, die sich aus unterschiedlich großen Steinen zusammensetzt. Zwischen diesen Steinen siedeln sich einzelne Moose und vereinzelte *Stereocaulon alpinum* Polster an.



Abb. 8 Mikrostandort E2, *Usnea aurantiaco-atra* am Rand eines nordexponierten Felsens.

#### 9.1.4.1.6 *Usnea aurantiaco-atra* (E1)

Nordwestlich der bereits erwähnten Entwässerungsrinne steigt das Relief erneut leicht an und fällt schließlich in die Bucht mit einer Neigung von 21° ab. Die Struktur und Neigung des

Reliefs führen zu einer ungleichen Feuchtigkeitsverteilung. Randbereiche der Depression sind durch Staunässe geprägt und werden von Moosarten wie *Sanioina uncinatus* und *Polytrichum spec.* besiedelt. Diese können zusätzlich von *Deschampsia antarctica*, *Sphaerophorus globosus*, *Stereocaulon alpinum* und seltener von *Peltigera didactyla* durchsetzt sein. An der sich zur



**Abb. 9** Mikrostandort E1, *Usnea aurantiaco-atra*. Der Moosbewuchs geht langsam in einen dominierenden Flechtenbewuchs über.

Bucht anschließenden 21° geneigten und somit stärker entwässerten Felsfläche dominieren die Flechten. Aufgrund der Gesteinsstruktur und der drainierten Felsbereiche, bildet die Hangkante einen Übergangsbereich von der Moos- zur Flechtenvegetation. Der Mikrostandort E1 befindet sich 20 cm unterhalb der bewachsenen Felskante, auf einem 5 cm breiten Vorsprung. Hier wurde ein 14 cm hoher, reichlich fruchtender *U. aurantiaco-atra* Thallus ausgewählt (Abb. 9). Die exponierte Lage an der Hanginnenseite erlaubt ein uneingeschränktes Einwirken der exogenen Faktoren auf den Mikrostandort.

#### 9.1.4.2 Westtransekt (W)

Die Messstellen des Westtransekts befinden sich am Westhang der Bucht in einer Höhe von 45m üNN bis 85m üNN (Abb. 3a, 3b). Insgesamt erreicht der Westhang eine Höhe von 273 m (Reina Sofia). Im Westen wird dieser Bereich durch eine weitere bis zu 75m üNN hohe Felswand begrenzt. Dem entgegen bildet der steile Abfall zur Bucht im Osten eine Hangbegrenzung. Dieser ist relativ homogen strukturiert. Hierbei werden regelmäßig 18 bis 21° geneigte Felsflächen mit einer Mächtigkeit bis zu 2 m, von 15 m bis 20 m breiten Schuttflächen durchbrochen, wodurch sich eine regelmäßige Struktur ergibt. Insgesamt wurden hier acht Mikrostandorte installiert. Der niedrigste Standort (45m üNN) entspricht hierbei dem Mikrostandort W1 (*Usnea aurantiaco-atra*) und befindet sich auf einer 15° geneigten Schuttfläche. In 46m üNN befindet sich an einer stark mit Moos bewachsenen Felsfläche W2 (*U. aurantiaco-atra*). Der Mikrostandort W4, *Stereocaulon alpinum* befindet sich auf einer leicht geneigten Felsfläche (8°) 68m üNN, die außer im Norden von Felsen umgeben ist. Nördlich im Hangverlauf befindet sich an der Westkante eines 1,2 m hohen Felsens 76m üNN der Thallus von *Himantormia lugubris*, W5. Westlich davon befindet sich ein weiterer isoliert liegender Felsbereich an dessen Südseite Mikroklimamessungen an *U. aurantiaco-atra* (W7) ermittelt wurden. Der höchstgelegene Mikrostandort (85m üNN) W8 (*U. aurantiaco-atra*) befindet sich 8 m weiter südlich oberhalb einer Felsfläche.

### 9.1.4.2.1 *Usnea aurantiaco-atra* (W8)

*Usnea aurantiaco-atra*, am Mikrostandort W8, ist der höchstgelegene Untersuchungsstandort am Westtransekt in 85m üNN und liegt auf einer 38° geneigten, nördlich exponierten Felsfläche (Abb. 10). Hier haben sich zahlreiche, gut entwickelte Thalli von *U. aurantiaco-atra* angesiedelt. An einem dieser Thalli, ca. 13 cm hoch, wurden die Mikroklimamessungen durchgeführt. Westlich der *U. aurantiaco-atra* Messstelle grenzt eine stark moosbewachsene Felsfläche an. In 10 m Entfernung grenzt nach Westen eine Felswand an, nach Süden steigt der Hang weiter an. Die nördliche Kante der Felsfläche fällt steil ab (1,6 m) und geht in einen flachen Bereich über. Aufgrund des temporär stark herabrinnenden Schmelzwassers und der Struktur der Felsoberfläche ergibt sich aus dem Wechsel zwischen dicht besiedelten und unbesiedelten Bereichen ein lückenhaftes Vegetationsmuster. Entlang der Felsfläche erlauben Felsunebenheiten die Ansiedlung staunässeliebender Arten, wie *Depranocladus spec.* Diese dienen wiederum Flechten wie *Cladonia pyxidata* als Substrat. Seltener finden sich *Cladonia borealis* sowie *Ochrolechia frigida* auf *Depranocladus spec.* Die hohe Feuchtigkeit kann zu Degenerationserscheinungen bei *C. pyxidata* führen. Auf der Felsfläche ist ein Hanggrutschen der Moose zu beobachten. Ferner sind Arten wie *Psoroma tenue* und *Leptogium puberulum* zwischen kleineren Gesteinen keine Seltenheit. Zerklüftete bzw. besser entwässerte Stellen werden von den Phanerogamen *Deschampsia antarctica* und *Colobanthus quitensis*, sowie Moosen von *Andreaea spec.* und *Usnea spec.* Jugendstadien besiedelt. Die Mächtigkeit der Moose kann bis zu 20 cm betragen.



Abb. 10 Mikrostandort W8, *Usnea aurantiaco-atra* auf einer leicht abfallenden Felsfläche.

### 9.1.4.2.2 *Usnea aurantiaco-atra* (W7)

Auf der 3,5 m breiten Entwässerungsrinne in einer Höhe von 82m üNN befindet sich ein 2,2 m



Abb. 11a Übersicht über den Mikrostandort E7.



Abb. 11b Mikrostandort E7, *Usnea aurantiaco-atra*.

breiter und 1,6 m hoher Fels, der auf der Südseite lückenhaft von *Usnea aurantiaco-atra* Thalli besiedelt ist. Ausgeprägte Längsklüfte prägen den Felsen. An der südwestlichen Kante setzt sich der Bewuchs aus Krustenflechten und *Andreaea spec.* zusammen. Lediglich in den Felsspalten siedeln sich *Pseudephebe pubescens* sowie *Ochrolechia frigida* auf verschiedenen Moosarten an. Bodennah findet man hier *Placopsis contortuplicata*. Die winterliche Schneeakkumulation führt vermutlich dazu, dass erst in einer Höhe von 20 cm über dem Boden die Besiedlung der Flechten einsetzt. Die Messstelle W7 (*U. aurantiaco-atra*) befindet sich am Rand der südexponierten Seite des Felsens, 40 cm über dem Boden (Abb. 11a, 11b). Der Thallus ist 12 cm hoch und zahlreich fruchtend. Die Begrenzung von W7 erfolgt im Norden durch den Fels selbst, während der Osten offen exponiert ist. Großflächig begrenzt der Gebirgszug im Westen den Standort. Im Süden wird die Messstelle durch die abfallende Felsfläche unterhalb von W8 abgeschirmt.

#### 9.1.4.2.3 *Himantormia lugubris* (W5)



Abb. 12a Übersicht über den Mikrostandort W5.



Abb. 12b Mikrostandort W5, *Himantormia lugubris* an einer nordexponierten stark bewachsenen Felskante zwischen *Usnea aurantiaco-atra*.

Östlich des Mikrostandortes W7 befindet sich in 6 m Entfernung auf einem 1,6 m hohen Felsen der Mikrostandort W5 (*Himantormia lugubris*) (Abb. 12a). Der isoliert stehende Gesteinsblock weist eine U-Form auf. An dem Felsen haben sich zahlreiche Thalli von *Usnea aurantiaco-atra* und lediglich vereinzelt Thalli von *H. lugubris* angesiedelt. Zusätzlich sind an den weniger dicht besiedelten Bereichen, Polster von *Andreaea spec.* angesiedelt, die wiederum mit verschiedenen Flechten der Gattungen *Rinodina*, *Massalongia*, *Ochrolechia*, *Cladonia*, *Lepraria* und *Leproloma* besiedelt sein können. Feuchtere Bereiche können auch von *Stereocaulon alpinum*, *Placopsis contortuplicata* und *Polytrichum spec.* bewachsen sein. Die nordostexponierten Flächen weisen einen dezimierten Bewuchs auf. Dennoch siedeln sich an den Felsen Thalli von *Parmelia saxatilis* an.

Der Mikrostandort W5 befindet sich an einer nordexponierten Kante, 50 cm über dem

Boden. Für die mikroklimatischen Untersuchungen wurde ein fertiler, 12 cm hoher *H. lugubris* Thallus ausgewählt (Abb. 12b). Während alle weiteren Bereiche offen exponiert sind wird der Standort im Süden durch den Verlauf des Felsens begrenzt.

#### 9.1.4.2.4 *Stereocaulon alpinum* (W4)

Der Mikrostandort W4 (*Stereocaulon alpinum*) befindet sich 25 m von W5 entfernt. Die Messstelle W4 befindet sich auf einer 1 m breiten, leicht geneigten (13°) Fläche, die von einer 114 cm hohen Gesteinsschicht (40°) umgeben ist (Abb. 13a). Lediglich im Norden ist der Standort offen exponiert. Das Polster selbst ist 26×9 cm groß und 4,5 cm mächtig (Abb. 13b). Neben *S. alpinum* haben sich *Polytrichum alpinum* sowie *Deschampsia antarctica* angesiedelt. Bedingt durch die umgebenden Felsflächen ist die Artendiversität relativ hoch. Arten wie *Psoroma hypnorum* und *Cladonia borealis* haben sich zahlreich auf der unebenen Felsstruktur angesiedelt. Die Intensität des Kryptogamen-Bewuchses entspricht der des Transektes auf dem ostexponierten Hang. Oberhalb der Stufe siedeln sich mit nordöstlicher Exposition die Laubmoose *Polytrichum alpinum*, *Depranocladus spec.*, *Bryum spec.*, *Andreaea spec.*, aber auch die Lebermoose *Barbilophozia spec.*, *Cephaloziella spec.* sowie die Flechten *Ochrolechia frigida*, *Massalongia carnosa*, *Rinodina olivaceobrunnea*, *Psoroma cinnemomeum* und *Lepraria spec. an.* Als Vertreter der Phanerogamen siedelt sich *Colobanthus quitensis* an. Zwischen den bereits von Krustenflechten bewachsenen Schuttansammlungen wächst die Blaualgenflechte *Leptogium puberulum*.



Abb. 13a Übersicht über den Standort W4.



Abb. 13b Mikrostandort W4, *Stereocaulon alpinum*.

#### 9.1.4.2.5 *Usnea aurantiaco-atra* (W2)

Der Mikrostandort W2 befindet sich 35 m von W4 entfernt, 12 cm über dem Boden (Abb. 14). Neben dem Moos *Calliergion spec.* befindet sich auf einem Gesteinsvorsprung der 10 cm große, fertile *Usnea aurantiaco-atra* Thallus. Die Stufe selbst fällt über 80 cm steil ab (30°) und geht in eine 15° geneigte schuttbeladene Fläche über. Die oberhalb des Standortes liegende nordexponierte Felsfläche weist eine dichte Vegetationsdecke, bestehend aus *Depranocladus uncinatus*, *Psoroma spec.*, *Stereocaulon alpinum* und *Parmelia saxatilis*, sowie *Colobanthus*



**Abb.14** Standortübersicht von W2, *Usnea aurantiaco-atra* an einer nach Norden stufig abfallenden stark bewachsenen Felsfläche.

*quitensis* und *Deschampsia antarctica* auf. Die Moose sind zahlreich bewachsen mit *Cladonia pyxidata*, *Cladonia sarmentosa*, *Ochrolechia frigida* und *Rinodina olivaceobrunnea*. Temporär scheint der Feuchtigkeitsgehalt der Moospolster so hoch zu sein, dass Thalli von *Cladonia spec.* Anzeichen von Degeneration zeigen. Entlang der Felsfläche rinnt der Niederschlag durch die Vegetation. Diese Wasserverfügbarkeit ermöglicht der auf Schmelzwasser angewiesenen Grünalge *Prasiola crista* sich dort anzusiedeln. Neben *Psoroma cinnemomeum* siedeln sich auch *P. hypnorum* und *P. tenue* dort an. Auf *Bryum spec.* siedeln sich zahlreiche die Lebermoose *Barbilophozia spec.* und *Cephaloziella spec.* an. Ferner sind *Lepraria spec.* und *Leproloma spec.*

sowie die Blaualgenflechte *Massalongia carnosa* dort angesiedelt. An den Felsflächen befindet sich *U. aurantiaco-atra*.

## 9.2 Standortbeschreibung - Lagoon Island

### 9.2.1 Lage des Untersuchungsgebiets

Lagoon Island befindet sich in der Marguerite Bay, ca. 5 km entfernt von der englischen Station Rothera Point (Adelaide Island) auf dem 67°35' südlicher Breite und dem 68°16' westlicher Länge von Greenwich (Abb. 1). Die Insel besteht aus jurassischen Vulkaniten (oberen Jura) und Intrusivgesteinen (DEWAR, 1970), die von eozänischen Konglomeraten überlagert werden. An der Gesteinsoberfläche sind durch hohe Metallkonzentrationen rote bis grünliche Verfärbungen sichtbar. Kennzeichnend sind aufgeschüttete Strandregionen und bis zu 53m üNN hohe Berge, die durch Schluchten zerschnitten sind. Die Topographie der Region begrenzt die Bodenbildung auf Felsbecken, Terrassen, Entwässerungsrinnen. Der Einfluss der Gezeiten verursacht am Inselrand ein heterogenes Vegetationsmuster, während die Felsüberhänge in ihren Klüftungen einen charakteristischen Kryptogamenbewuchs aufzeigen.

### 9.2.2 Klima

Adelaide Island und Alexander Island liegen klimatisch und biologisch im Übergangsbereich zwischen der maritimen und der kontinentalen Antarktis. An den südöstlichen Bereich von Adelaide Island, schließt sich im Osten das Gebiet des Laubeuf Fjords an (Abb. 1). Diese Bucht kann von ca. Juli bis Dezember von Eis umsäumt werden. Bedingt durch diese Eismassen, ändern sich die mesoklimatischen Bedingungen derart, dass die Luftfeuchtigkeit stark

herabgesetzt wird und der Anteil reflektierender Strahlung ansteigt. Da die vorherrschende Windrichtung entlang der Antarktischen Halbinsel von Nordosten nach Südwest verläuft (SMITH, 1996), liegt Lagoon Island im Lee der Wright Peninsula. Seltener erreichen Südwinde im Sommer die Bucht. Die 0°C Isotherme verläuft während des wärmsten Monats (Januar) entlang der Westküste der Antarktischen Halbinsel von der nördlichen Marguerite Bay, scharf westwärts zum nördlichen Teil von Alexander Island. Die Monatsmitteltemperaturen liegen zwischen Dezember und Februar bei 0,4°C (Rothera Point). Die mittlere Sonnenscheindauer beträgt hier von Dezember bis Februar 448 Stunden, von Oktober bis März 752 Stunden. Exakte Niederschlagsmessungen existieren nicht, generell nehmen die Niederschlagsmengen aber von der nördlichen zur südlichen maritimen Antarktis von 500 mm/Jahr auf unter 350 mm/Jahr ab (KAPPEN, 1994). Für Farraday, eine Station nördlich von Rothera Point, werden die höchsten monatlichen Niederschlagsmengen von 383 mm/Jahr zwischen November und April gemessen (B.A.S. Meteorological Unit 81-85).

### 9.2.3 Vegetation

Die gut entwickelte Kryptogamenvegetation bedeckt auf Lagoon Island große isolierte Bereiche entlang der Felsen bis zum Hochwasserstand. Eine flächendeckende Vegetation wie sie auf Livingston Island ausgebildet ist, liegt hier lediglich auf entsprechenden Habitaten vor. Eine signifikante Nährstoffquelle bilden die Vertebraten: Skuas (*Catharacta maccormicki*, *C. lonnbergi*), die auf allen naheliegenden Inseln verbreitet sind, sowie verschiedene Robben Arten (*Arctocephalus gazella*, *Ceptonychotes weddelli*, *Mirounga leonina*), die sich an den Stränden sammeln. Strandterrassen von 1,5 bis über 30m üNN zeigen an der Ostseite der Insel extensiven Flechtenbewuchs. Vorherrschend sind *Deschampsia antarctica*, als ein Vertreter der beiden Phanerogamen und das Laubmoos *Polytrichum alpinum* sowie die Flechtenarten *Umbilicaria spec.*, *Usnea spec.* und *Pseudephebe minuscula*. Gut entwickelte Moosteppiche kommen überwiegend an den Hängen und entlang feuchter Rinnen westexponierter Standorte vor. Hierzu gehören die Moose *Andreaea spec.*, *Brachythecium austrosalebrosum*, *Sanionia uncinatus* und *Polytrichum alpinum*. Große Bereiche der Felsterrassen werden von den Makroflechten *Cladonia sp.*, *Stereocaulon alpinum*, *Massalonia carnosus*, *Parmelia saxatilis* besiedelt. Felsflächen, die temporär von Schmelzwasser beeinflusst werden, sind mit großen Thalli der Makroflechten *Umbilicaria spec.* und *Usnea spec.* bewachsen. Aber auch die Grünalge *Prasiola crispa* kann an Schmelzwasser beeinflussten Standorten auf der gesamten Insel vorkommen.

### 9.2.4 Standorte der Mikroklima Untersuchungen

Die Transekte auf Livingston Island wurden entlang eines ost- und eines westexponierten Hangs gelegt. Um Standorte von Lagoon Island mit denen der nördlichen maritimen Antarktis vergleichen zu können, wurden ähnlich exponierte Hänge ausgewählt. Das Untersuchungsgebiet befindet sich im Osten der 53m üNN hohen Insel, Lagoon Island. Entlang eines von Nordost nach Südwest verlaufenden Tals wurden am Westhang sechs Messstellen und am Osthang fünf

Messstellen ausgewählt. Im folgenden werden die Mikrostandorte des Osthangs als B1 bis B6 bezeichnet. Hierbei ist B1 (27m üNN) die höchste und B6 (8,5m üNN) die niedrigste Messstelle. Unterhalb der höchsten Messstelle beträgt der Taleinschnitt ca. 7 m. Die Mikrostandorte des Osthangs (B) erstrecken sich insgesamt über 25 m Länge, die des Westhangs (C) über 23 m Länge. Im folgenden werden letztgenannte als C1 bis C5 bezeichnet. Die niedrigste Messstelle am Osthang befindet sich 9m üNN (C5), die höchste in 27m üNN (C1). Aufgrund von Messausfällen (Punkt 9) und der ariden Bedingungen im antarktischen Sommer werden exemplarisch ausgewählte Messstellen denen von Livingston Island gegenübergestellt. Auch hier wurden alle Mikroklimastandorte mit Lichtsensoren und Umgebungstemperatursensoren ausgestattet. An den Flechten wurden Feuchtigkeits- und Temperatursensoren angebracht. Zusätzlich erfolgte die Ausstattung mit Anemometern an den Messstellen C1, C3, C5, B1, B2, B5 und mit Luftfeuchtigkeitssensoren an den Standorten C1, B4 und B5. An den verschiedenen Standorten wurden Messungen an den Flechten *Usnea antarctica*, *Umbilicaria antarctica* und *Stereocaulon alpinum* durchgeführt.

Die Messungen erfolgten in zwei aufeinanderfolgenden Jahren (Punkt III). Beide Zeiträume sind durch ein arides Klima gekennzeichnet, deshalb wurden für die vergleichenden Analysen der Daten die aktuellsten herangezogen.

#### 9.2.4.1 Transekte B (Osthang) und C (Westhang)

Den oberen Bereich des Untersuchungsgebiets bildet am Osthang (B) eine 4 m breite Fläche, aus der Felsen herausragen. An einem dieser Felsbereiche befindet sich die höchste Messstelle des Westhangs B1 (*Usnea antarctica*). Nach Westen fällt die Fläche leicht ab (5°) und geht in anstehendes Gestein über. Am Übergang, entlang einer Felskante befindet sich der Mikrostandort B2 (*Stereocaulon alpinum*) (Abb. 15). Nordwestlich von dieser Messstelle fällt das Tal steil ab und ist durch einen intensiven Kryptogamenbewuchs gekennzeichnet. Der mittlere Talbereich fällt stärker ab (19°) und flacht im unteren Bereich ab (15°). Im mittleren Talabschnitt (10m üNN), 2 m über dem heutigen Boden verläuft das Tal asymmetrisch. Diese Asymmetrie sowie Schuttauflagerung indizieren das Vorhandensein eines ehemaligen Talbodens. Randlich auf dieser Schuttfläche befindet sich der

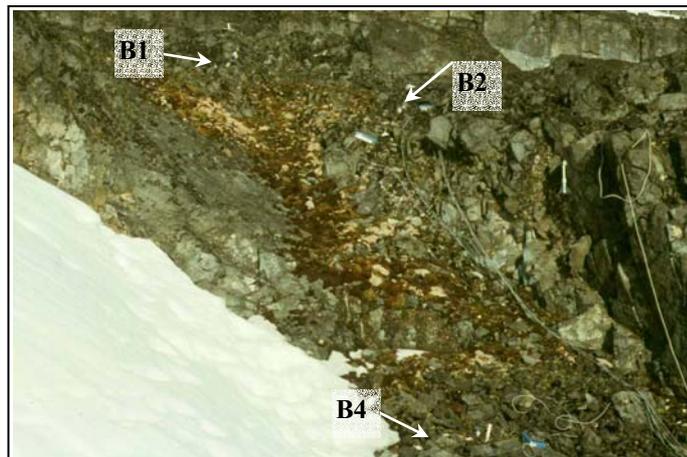


Abb. 15 Übersicht über die Mikrostandorte B1, B2 und B4.

Mikrostandort B4, *U. antarctica* (Abb. 15). Innerhalb des Tals kann es zu 3 m mächtigen Schneeakkumulationen kommen, die durch die geschützte Lage und die kürzere

Beleuchtungszeit nur langsam abtauen und dadurch den Kryptogamen in den Niederungen verlängert Wasser bereit stellen. Am südöstlichen Übergangsbereich zwischen Felsfläche und Schuttauflagerung haben sich verschiedene Moose (*Calliergion spec.*, *Polytrichum alpinum*) und Flechten (*Ochrolechia frigida*, *Psoroma tenue*, *Cladonia spec.*) angesiedelt. Die niedrigsten Messstellen B5 (*U. antarctica*) und B6 (*Umbilicaria antarctica*) wurden an der steil abfallenden Felsfläche (26°) am Talende angebracht. Die Vegetation ist hier nur spärlich ausgebildet.

Die höchsten Mikrostandorte am Westhang (C) befinden sich 22 m westlich von Messstelle B2 (27m üNN) an einer steil abfallenden Felsfläche (35°). Die Messstellen C1 (*Usnea antarctica*) und C2 (*Umbilicaria antarctica*) sind hier einen Meter entfernt angebracht. An der Talinnenseite oberhalb von Messstelle B4 ist die Messstelle C4 (*Stereocaulon alpinum*) lokalisiert. Getrennt durch einen 5 m breiten Felsrücken befindet sich der parallel in einer Gesteinsstufe angebrachte Mikrostandort C3 (*S. alpinum*). In einer Höhe von 7m üNN geht der Felsbereich der Talinnenseite stufig in den Strandbereich über. Innerhalb einer dieser Stufen befindet sich die Messstelle C5 (*U. antarctica*).

Im folgenden werden lediglich die Mikrostandort dargestellt, die zur Datenanalyse eingesetzt wurden.

#### 9.2.4.1.1 *Usnea antarctica* (B1)

Oberhalb des Osthangs befindet sich 27m üNN an einem 50 cm hohen freistehenden, westexponierten Felsen der Mikrostandort B1. Der Thallus von *Usnea antarctica* befindet sich



Abb. 16a Übersicht über den Standort B1.



Abb. 16b Mikrostandort B1, *Usnea antarctica*.

40 cm über dem Boden und ist 3,5 cm hoch (Abb. 16a, 16b). Während der Standort nach Norden und Süden offen exponiert ist, befindet sich im Westen schützend eine 3 m entfernte, 1,5 m hohe Felsfläche. Im Osten steigt der Fels weiter an. Nahe des Standorts nutzen Skuas (*Catharacta spec.*) diese Stellen als Sitzplatz, wodurch sich neben *Pseudephebe minuscula* nitrophile Arten wie *Caloplaca spec.*, *Rhizocarpon geographicum*, *Parmelia saxatilis* und *Xanthoria elegans*

erfolgreich angesiedelt haben. Der Mikrostandort wird neben *U. antarctica* von *P. pubescens* besiedelt.

#### 9.2.4.1.2 *Stereocaulon alpinu* (B2)



**Abb. 17** Mikrostandort B2, *Stereocaulon alpinum* befindet sich längs einer Felskante.

Auf einem 30 cm tiefen und 25 cm breiten Gesteinsvorsprung, der leicht geneigt ist (5°) befindet sich der Mikrostandort B2 (*Stereocaulon alpinum*) (Abb. 17). Dieser Standort befindet sich 23m üNN. Das Polster erreicht einen Durchmesser von 24×13 cm. Seine Mächtigkeit beträgt auf dem 10 cm mächtigen Substrat 3,5 cm. Die Lage des Polsters innerhalb eines Gesteinsvorsprungs bietet einen Schutz vor exogen einwirkenden Faktoren. Schneeanwehungen können durch den Reliefunterschied verwirbelt und akkumuliert werden. Das Abtauen erfolgt zuerst an der nach Westen zugewandten Seite. Als zusätzliche Wasserquelle steht Schmelzwasser zur Verfügung, dass durch die Neigung des Hangs das Polster von *S. alpinum* mit Wasser versorgt. Weitere Polster von *S. alpinum*, Thalli von *Umbilicaria antarctica* und diverse Krustenflechten besiedeln ebenfalls den Standort.



**Abb. 18** Mikrostandort B4, *Usnea antarctica*, wächst isoliert auf einem Stein.

#### 9.2.4.1.3 *Usnea antarctica* (B4)

Im unteren Drittel des Tals 20m üNN sind auf der älteren Talsohle bis zu 30 cm große Steine aufgelagert. Auf diesen haben sich einzelne Thalli von *Usnea antarctica* angesiedelt. Der Mikrostandort B4 befindet sich an einem dieser Thalli (Abb. 18). Der 9 cm hohe Thallus ist auf einem 12×18 cm großen Stein gewachsen. Vereinzelt haben sich zwischen den einzelnen Steinen kleinere Moospolster von Arten der Gattungen *Bryum*, *Pohlia* und *Batramia* entwickelt. An die östliche Seite der Fläche grenzt ein steilabfallender Hang. Die obere Felsfläche dieses Hangs ist mit zahlreichen nitrophilen Flechten bewachsen, wie z.B. *Parmelia saxatilis*, *Physcia spec.*, *Psoroma tenue* und *P. hypnorum*. Die von Nord nach Süd verlaufenden Hänge begrenzen durch ihre Höhe (3 m und 5 m) das Tal. Am Fuße des Hanges sind Moosarten wie *Polytrichum alpinum*, *Andreaea gainii* und *Bryum pseudotriquetrum*,

Flechten wie *Psoroma hypnorum*, *Cladonia spec.* sowie *Deschampsia antarctica* angesiedelt. Das heutige, 4,5 m breite Tal liegt ca. 2 m unterhalb eines weiteren Talbodens und wird aufgrund der hohen Umwälzung und starken Schneeakkumulationen lediglich von Krustenflechten und heran geschwemmten *Prasiola crispa* Thalli bewachsen.

#### 9.2.4.1.4 *Usnea antarctica* (B5)

Nach Süden fällt der Osthang weiter ab (30°) und geht in den Strandbereich über. In 8m üNN

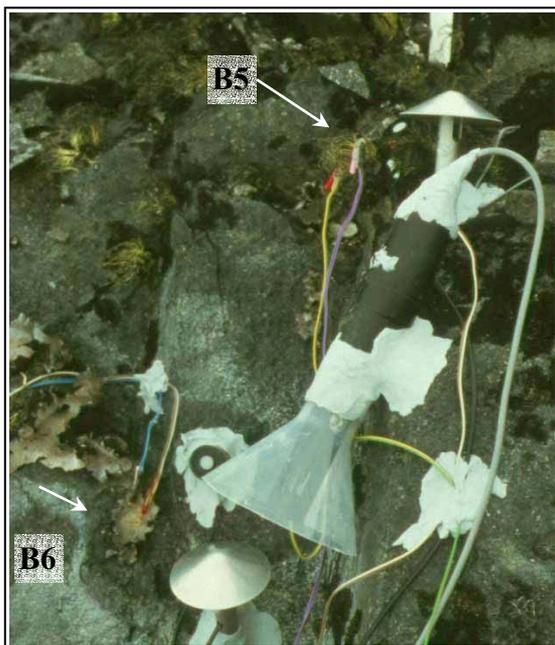


Abb. 19 Mikrostandorte B5, *Usnea antarctica* und B6, *Umbilicaria antarctica*.

finden sich südexponiert die Mikrostandorte B5 und B6. Für die Messungen des Mikroklimas wurde ein 4 cm hoher *Usnea antarctica* Thallus ausgewählt. Dieser befindet sich auf einem schwach geneigten Felsvorsprung (5°), 1,2 m über dem Talboden, 8,5m üNN (Abb. 19). Auf dem Felsvorsprung haben sich verschiedene Moospolster angesiedelt. Der Standort ist westexponiert und wird nur im Norden durch den Hang selbst geschützt. Während der Schneeschmelze kann herabrinnendes Wasser sich in kleinen Felsvorsprüngen sammeln und den charakteristischen Hangbewuchs verursachen. Substratbildung von bis zu ca. 2 cm Mächtigkeit sind nur auf kleineren Felsvorsprüngen entwickelt.

#### 9.2.4.1.5 *Umbilicaria antarctica* (B6)

In 10 cm Entfernung südöstlich der Messstelle B5 befindet sich der Standort B6. Die Mikroklimamessungen wurden hier an einem gut entwickelten Thallus von *Umbilicaria antarctica* (4×5 cm) durchgeführt (Abb. 19). Dieser ist direkt an der Felswand gewachsen. Aufgrund der unregelmäßigen Gesteinsstruktur ist B6 stärker südlich exponiert als B5. Die Standortbeschreibung entspricht im Prinzip der von B5.

### 9.2.4.2 Transekt C (Westhang)

siehe 9.2.4.1. Transekt B (Osthang)

#### 9.2.4.2.1 *Usnea antarctica* (C1)



**Abb. 21a** Mikrostandort C1, *Usnea antarctica* zwischen *Umbilicaria antarctica*

Der höchste Mikrostandort des Westtransekts (C) befindet sich an einer steil abfallenden ( $50^\circ$ ) 2 m hohen Felsfläche (Abb. 20). Der 4 cm hohe Thallus von *Usnea antarctica* befindet sich auf einem 3 cm großem Vorsprung und ist im Nordosten durch den Felsen begrenzt. Ferner haben sich in dessen unmittelbarer Umgebung zahlreiche Thalli von *Umbilicaria antarctica* angesiedelt (Abb. 21a). Der Standort ist südwestlich exponiert.

#### 9.2.4.2.2 *Umbilicaria antarctica* (C2)

Östlich, in 50 cm Entfernung von Messstelle C1 befindet sich 60 cm über dem Boden der Mikrostandort C2. Die Mikroklimamessungen wurden hier an einem gut entwickelten Thallus von *Umbilicaria antarctica* (7 cm Durchmesser) durchgeführt, der zu einer kleinen Population von *U. antarctica* gehört (Abb. 21b).



**Abb. 21b** Mikrostandort C2, *Umbilicaria antarctica* in einer Felsspalte.



**Abb. 20** Übersicht über die Mikrostandorte C1, *Usnea antarctica* und C2, *Umbilicaria antarctica*.

#### 9.2.4.2.3 *Stereocaulon alpinum* (C3)

Unterhalb von C2 grenzt eine 6 m breite schuttüberlagerte Fläche, die nach Südwesten in anstehendes Gestein übergeht. Dieses erreicht zwischen den Mikrostandorten C3 und C4 eine Breite von 3,5 m. An der westexponierten Seite befindet sich in einem 20 cm tiefen, schwach geneigten (5°) Gesteinsvorsprung der Mikrostandort C3 (Abb. 22). Hier hat sich ein Polster von *Stereocaulon alpinum* (26×18 cm) entwickelt, das eine Mächtigkeit von 3 cm aufweist. Der Standort wird im Osten und Süden durch den anstehenden Felsen begrenzt. Unterhalb der Messstelle befinden sich in einer weiteren Stufe getrocknete Algenreste von *Prasiola crispa*, die durch den tauenden Schnee dort hingelangt sind. Der südwestlich angrenzende Bereich wird von Raubmöwen als Vogelsitzplatz genutzt und erlaubt die Entwicklung nitrophiler Kryptogamen. Unterhalb der Gesteinsstufe schließt sich im Westen eine schwache Depression (7°) an, an deren Randbereichen sich noch bis weit in den Sommer hinein Scheereste befinden.



Abb. 22 Mikrostandort C3, *Stereocaulon alpinum*.

#### 9.2.4.2.4 *Stereocaulon alpinum* (C4)

An der ostexponierten Seite des oben genannten Felsbereichs befindet sich der Mikrostandort C4, mit einem gut entwickelten *Stereocaulon alpinum* Polster (38×30 cm). Das Polster selbst befindet sich auf dem mit Schutt überlagerten, leicht geneigten (5°) Talboden 20m üNN. Im Westen grenzt dieses unmittelbar an eine Felswand (Abb. 23). Klimatisch wird das Tal durch seinen Nordsüd Verlauf beeinflusst. Schneeverwehungen können sich akkumulieren und das Polster vollständig bedecken. Der Schattenwurf des Tals verzögert das Abtauen dieser Schneeauflagerungen. Obwohl der untere, südliche Bereich des Polsters zuerst schneefrei wird, wird diesem Polsterbereich durch den Schmelzwasserabfluss längere Zeit Feuchtigkeit bereitgestellt.



Abb. 23 Mikrostandort C4, *Stereocaulon alpinum*.

#### 9.2.4.2.5 *Usnea antarctica* (C5)

An der Innenseite des unteren Taleinschnitts befindet sich in 7m üNN der Mikrostandort C5 (*Usnea antarctica*). Der Taleinschnitt erreicht an dieser Stelle einen Durchmesser von 5,5 m, wobei die Felsen des Hangs stufig abfallen. Innerhalb dieser Stufen können sich verschiedene Arten von Moosen der Gattung *Polytrichum*, *Sanionia* und *Andreaea* ansiedeln, die wiederum verschiedenen Krustenflechten und vereinzelt *Cladonia spec.* als Substrat dienen. Das Substrat selbst kann in diesen Nischen eine Mächtigkeit bis zu 3 cm erreichen. Zwischen den Felsen hat sich aufgrund der verfügbaren Wassermenge ein Polster von *Stereocaulon alpinum* angesiedelt. Die Felsen selbst werden größtenteils von *U. antarctica* besiedelt.



**Abb. 24** Mikrostandort von C5, *Usnea antarctica*.

## **9.3 Standortbeschreibung - Mars Oasis**

### **9.3.1 Lage des Untersuchungsgebiets**

Alexander Island liegt westlich der Antarktischen Halbinsel auf dem 71°52,7' südlicher Breite und dem 68°15' westlicher Länge von Greenwich und bildet den größten schnee- und eisfreien Bereich der südlichen maritimen Antarktis (CONVEY & SMITH, 1997). Die Insel grenzt im Norden und Osten an Schelfeis, den George VI Sund (Abb. 1). Die Distanz zur nördlich gelegenen offenen See beträgt 120 km (SMITH, 1988). Topographisch dominiert die Insel ein Nord-Süd verlaufender Gebirgsrücken, der sich aus Sedimentgestein der Le May Gruppe zusammensetzt (BURN, 1983). Im Süden und Osten stellt das Gebirge in 250-800m üNN ein zergliedertes Plateau dar. Die horizontale Gesteinsabfolge setzt sich aus Sedimentschichten, besonders Schiefer, Sandsteine, Lehm, Konglomerate und vulkanischem Sandstein des späten Juras bis zur frühen Kreide zusammen (HORNE, 1969, BELL, 1973, CRAME & HOWLETT, 1988, MONCRIEFF & KELLY, 1993).

Mars Oasis liegt im Osten von Alexander Island und wird in einen oberen und unteren Bereich eingeteilt. Der untere Teil liegt auf der älteren von zwei Endmoränen, die sich aus der Verbindung zum George VI Eisschelf gebildet haben (SUGDEN & CLAPPERTON, 1981). Das Untersuchungsgebiet befindet sich nordöstlich des oberen terrassenartig strukturierten Bereichs in ca. 125m üNN und verläuft entlang einer östlich exponierten von Moränen geprägte Region. Große Gesteinsblöcke, die durch die dominierende physikalische Verwitterung vom Fels abgesprengt wurden, unterbrechen das Landschaftsbild. Der Gebirgsfuß wird von Schwemmfächern und Schuttkegeln gebildet. Das sich daran anschließende Gebiet ist durch eine Moränenlandschaft mit glazialen Formenschatz (Polygonböden, Steinstreifen) geprägt, in dem neben Entwässerungsrinnen kleine Tümpel und Seen ausgebildet sind. Von besonderer Bedeutung sind allerdings kleine Depressionen am Fuße der großen Felsblöcke. Diese weisen durch ihre Grenzlage an Schmelzwasserkanäle einen höheren Feuchtigkeitsgehalt auf und können somit Moosen und Flechten als Mikrohabitat dienen. Unterhalb von Schuttkegeln und randlich verflochtenen Strömungssystemen, gibt es viele Gebiete mit eisfreien Mineralablagerungen.

### **9.3.2 Klima**

Der Bereich der kontinentalen Antarktis erstreckt sich längs der Antarktischen Peninsula südlich des 68° südlicher Breite über den Osten des Kontinents. Niederschläge fallen nur noch in Form von Schnee und werden oft von starken Winden begleitet. Mikroklimatische Daten liegen für den unteren Bereich von Mars Oasis erst seit 1998 vor. Der durchschnittliche Niederschlag auf Alexander Island reduziert sich auf 200 mm/Jahr (SMITH, 1988). Vielfach kommt es in windigen Bereichen zur Verdriftung großer Schneemassen. Auf Alexander Island liegen die

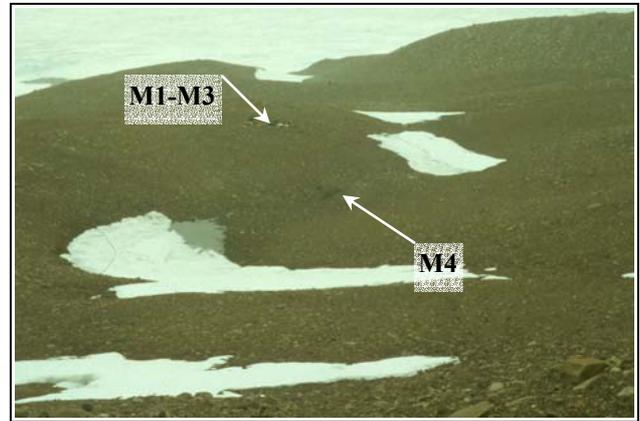
Jahresmitteltemperaturen bei  $-9^{\circ}\text{C}$ , der wärmste Monat liegt durchschnittlich bei  $-1^{\circ}\text{C}$ , der kälteste Monat bei  $-23^{\circ}\text{C}$ . Die Wintertemperaturen fallen regelmäßig unter  $-30^{\circ}\text{C}$ . Im Januar werden mittlere Lichtintensitäten von 550 PPFd [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ], bei mittleren Windgeschwindigkeiten von 3 m/s erreicht (B.A.S.). Die Strahlungsintensität und der damit verbundene Temperaturanstieg im Sommer bewirken ein Schmelzen der Eisoberfläche des George IV Sundes. Warme Luftmassen reichern sich im Sommer mit oberflächlich getautem Wasser des Sundes bis zur Sättigung an. Diese feuchten Luftmassen werden mit der Windströmung durch das angrenzende Gebirge von Mars Oasis zum Aufstieg und somit zur Kondensation gezwungen, woraus regelmäßige lokale Nebelbildung mit Niederschlag am Nachmittag resultiert. Sommerliches Auftauen der Dauerfrostböden (40 cm) kann in Periglazialgebieten lokal zu erhöhten Luft- und Bodenfeuchtigkeitsgehalten führen. In diesen Bereichen entdeckt man an den weniger aufgefrorenen Bereichen, in Rinnen und zwischen Felsblöcken, eine abgegrenzte Kryptogamenvegetation, die diese kleinen Oasen, Mikrostandorte, besiedelt.

### 9.3.3 Vegetation

Der erste Eindruck der Vegetationsverhältnisse im Untersuchungsgebiet lässt Assoziationen mit einer trockenen unbewachsenen Mars Landschaft aufkommen. Voraussetzung für die erfolgreiche Besiedlung eines Standortes ist neben dem Klima und der Exposition die Stabilität des Substrats. Je weiter man südlich in die Antarktis gelangt, umso spärlicher und fragmentierter ist die Vegetation. Die Flechten und Moose sind zunehmend auf Mikronischen angewiesen. Dennoch existieren kleinere Flächen, die von den Moosen *Bryum recurvirostre*, *Dicranella spec.* und *Hypnum spec.* bewachsen werden. Weiterhin sind in der Nähe von Entwässerungsrinnen *Bryum ambyodon*, *B. pseudotriquetrum* (10 cm bis 15 cm tief) und *B. urbanskyii* angesiedelt (CONVEY & SMITH, 1997). In diesen feuchten Arealen findet man außerdem Cyanobakterien (*Nostoc*, *Phormidium*), aber auch filamentöse Grünalgen (*Zygnema*) (SMITH, 1988). An weniger feuchten Standorten nimmt im Vergleich zu den Moosen die Zahl der Flechten zu, solange Substratstabilität und Wasserverfügbarkeit gewährleistet sind (SMITH, 1988). Trockene *Bryum* Standorte werden teilweise von der Flechte *Leproloma cacuminum* überwachsen. Hänge mit einer Neigung von über  $25^{\circ}$  sind aufgrund des hohen Skelettbodenanteils nur geringfügig bis gar nicht bewachsen. Den größten Teil der Flechten stellen die Krustenflechten; einzige frutikose Makroflechte im Untersuchungsgebiet ist *Usnea sphacelata*. Diese besiedelt entlang feiner Fissuren überwiegend die Leeseite von Felsflächen. Jedoch werden steinige Depressionen und extrem exponierte Felsen über 100m üNN ebenso besiedelt. An den Rändern von Polygonböden können sich selbst in 500m üNN (Natal Ridge) neben verschiedenen Cyanobakterien, *Leproloma spec.*, *Caloplaca spec.*, *Psoroma spec.* und *Massalongia carnosa* ansiedeln. Habitate in Meereshöhe können durch lokale Feuchtigkeitsverhältnisse von *Lepraria cf. neglecta*, *Cladonia cf. Metacorallifera*, *Physcia caesea* und *Xanthoria elegans* bewachsen sein (SMITH, 1988).

### 9.3.4 Standorte der Mikroklimauntersuchungen

Das Untersuchungsgebiet befindet sich inmitten einer Moränenlandschaft in 120m üNN. Die Messstellen selbst befinden sich auf dem Rücken einer Mittelmoräne, die an ihrer Ostseite eine Hangneigung von 7° aufweist und nach Norden und Süden mit 15° abfällt. Im Westen wird das Gebiet durch einen 600m üNN horizontal geschichteten Gebirgszug begrenzt. Nördlich und östlich befinden sich in 120m üNN weitere Seitenmoränen, deren Abgrenzung durch Entwässerungsrinnen intensiviert wird. Ober- und unterhalb der Rinnen sind noch Reste von Schneefeldern vorhanden, die die Wasserverfügbarkeit verbessern und lokal die Luftfeuchtigkeit erhöhen. Nach Osten mündet die Moränenlandschaft schließlich am George VI Sund. Die Mikrostandorte M1 bis M3 befinden sich an einer Ansammlung mehrerer Felsbrocken, die insgesamt 3,1 m breit und 3 m lang sind. Der Mikrostandort M4 befindet sich 20 m weiter westlich in einer Entwässerungsrinne mit 8° Hangneigung (Abb. 25).



**Abb. 25** Übersicht über das Untersuchungsgebiet auf Mars Oasis bei aufkommendem Nebel. M1-M4: Messstellen 1-4.

Die Daten beider Messperioden (1997/98) zeigen vergleichbare klimatische Verhältnisse. Da in der Messperiode 1997 eine zusätzliche Messstelle erfasst wurde, wurden diese Daten zur Analyse herangezogen.

#### 9.3.4.1 *Usnea sphacelata* (M1)

Im Untersuchungsgebiet dominiert die Makroflechte *Usnea sphacelata* das Vegetationsbild. Die Thalli erreichen eine durchschnittliche Höhe von 1,5 cm und bilden keine sexuellen Strukturen aus. An allen Standorten auf Mars Oasis wurden für die Mikroklimauntersuchungen Thalli von *U. sphacelata* ausgewählt. Aus diesem Grund werden diese bei der folgenden Mikrostandortbeschreibung nicht wiederholt angeführt. Der Mikroklimastandort M1 befindet sich auf einem 35° geneigten 78 cm hohen Stein 33 cm über dem Boden auf der gegenüberliegenden Seite der Mikrostandorte M2 und M3. Die Entfernung zu den weiteren Messstellen beträgt in westlicher Richtung 1 m. Der Standort selbst weist eine Ostexposition auf und ist im Süden durch den Stein selbst geschützt.



**Abb. 26** (rechts) Übersicht über die Mikrostandorte M2, M3.

**Abb. 27** (links) Mikrostandort M2, *Usnea sphacelata*



#### 9.3.4.2 *Usnea sphacelata* (M2)

Der Thallus des Mikrostandorts M2 ist südlich exponiert ( $160^{\circ}\text{S}$ ) und befindet sich in einem 1cm tiefen Felsvorsprung in 54 cm über dem Boden (Abb. 26, 27). Der Felsen weist insgesamt eine Höhe von 93 cm auf und wird überwiegend von Krustenflechten bewachsen.

#### 9.3.4.3 *Usnea sphacelata* (M3)

Die dritte Messstelle befindet sich in 14 cm Höhe eines  $46 \times 48$  cm großen, ostexponierten Felsens unterhalb Messstelle M2. Diese Felsfläche ist im Gegensatz zu den vorherigen durch einen dichteren Bewuchs mit *Usnea sphacelata* gekennzeichnet. Der Neigungswinkel der Fläche beträgt  $30^{\circ}$ .

#### 9.3.4.4 *Usnea sphacelata* (M4)



**Abb. 28** Mikrostandort M4, *Usnea sphacelata*

Westlich der Mikrostandorte M1 bis M3 befindet sich in 20 m Entfernung der Mikrostandort M4. Der *Usnea sphacelata* Thallus befindet sich innerhalb einer Entwässerungsrinne, der unterschiedlich große Steine aufliegen (Abb. 28). Oberhalb dieser Messstelle befindet sich ein 6 m großes Schneefeld, welches in diese Rinne entwässert und somit temporär die Luftfeuchtigkeit beeinflusst. Der Standort liegt auf einem südostexponierten  $62 \times 46$  cm großen Fels, der

eine Neigung von  $25^{\circ}$  aufweist. Die Besiedlung des Felsens durch Makroflechten erfolgt inmitten kleiner Gesteinsfissuren. Entlang der Flächen siedeln sich noch Krustenflechten wie *Lecania spec.*, *Lecanora spec.*, *Buellia spec.* etc. an.

## IV Ergebnisse

### 10 Mikroklima

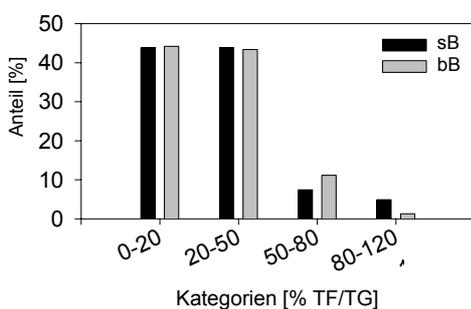
In der Antarktis können auf kleinstem Raum die Bodenverhältnisse und die darüber liegende Vegetation horizontale Variationen aufweisen. Diese können sich aufgrund mikroklimatischer Unterschiede strukturell verändern. Terrestrische Ökosysteme sind in der nördlichen maritimen Antarktis relativ großflächig angelegt. Mit zunehmender südlicher Breite werden die gletscherfreien Bereiche immer seltener und die Entwicklung von Mikro-Ökosystemen wird in diesen bereits vom Kontinent beeinflussten Regionen offensichtlicher. Mit südlicher Verbreitung nimmt der Einfluss der mikroklimatischen Faktoren und hierbei besonders die Bedeutung der vorhandenen Wasserquellen für die Besiedlungsprozesse der Flechten zu. Um ein Spektrum zu erhalten, welchen unterschiedlichen klimatischen Bedingungen die Flechten an unterschiedlichen Makrostandorten auf kleinstem Raum ausgesetzt sind, wurden Mikroklimamessungen an den Flechten *Stereocaulon alpinum* auf Livingston Island und Lagoon Island, *Himantormia lugubris* und *Usnea aurantiaco-atra* auf Livingston Island, *Umbilicaria antarctica* und *Usnea antarctica* auf Lagoon Island sowie *Usnea sphacelata* auf Mars Oasis durchgeführt. In Abhängigkeit von den klimatischen Bedingungen und der ökologischen Amplitude der einzelnen Arten erreichen die in der Antarktis endemischen Flechten *H. lugubris* und *Usnea aurantiaco-atra* bereits auf den Süd Shetland Inseln ihre südliche Verbreitungsgrenze, während *S. alpinum* auf Livingston Island und Lagoon Island vorkommt. Bei den vorliegenden mikroklimatischen Untersuchungen sind die Fragen nach der bereits von POELT (1987) diskutierten Standortkonstanz der Flechten, nach der Breite der ökologischen Amplitude einzelner Flechtenarten und nach den vorhandenen Wasserquellen sowie ihre Bedeutung für die Flechten von besonderem Interesse. Im Rahmen dieser Arbeit wurden Mikroklimamessungen entlang eines Großtransekts von der nördlichen maritimen Antarktis zur südlichen maritimen Antarktis einschließlich Alexander Island durchgeführt. An den jeweiligen Makrostandorten des sogenannten Großtransekts wurden die mikroklimatischen Untersuchungen entlang von kleineren Transekten durchgeführt, die eine charakteristische Topographie des Geländes aufweisen. Um die ökologische Amplitude der Arten an einem Standort zu erfassen bzw. miteinander vergleichen zu können, wurde auf eine unterschiedliche Exposition und wechselnde Vergesellschaftung mit Kryptogamen bei der Auswahl der Standorte geachtet. Bevor die Charakterisierung der mikroklimatischen Bedingungen der Flechten an den Großstandorten dargestellt werden, werden die untersuchten Flechtenarten und ihre Charakteristika angeführt. Abschließend werden die ermittelten mikroklimatischen Einflüsse, die unmittelbar auf die Flechten einwirken vergleichend betrachtet.

## 10.1 Spezifisches Feuchtigkeitsverhalten der Flechten

### 10.1.1 *Usnea aurantiaco-atra*, (Jacq.) Bory (= *U. fasciata* Torrey)

Eine der am häufigsten anzutreffenden Strauchflechten der nördlichen maritimen Antarktis ist *Usnea aurantiaco-atra*. Die geographische Verbreitung dieser Flechte ist auf die maritime Antarktis und die subantarktischen Inseln begrenzt (WALKER, 1985). Auffällig ist die intensive Gelbfärbung des Thallus von der Basis bis fast in den Spitzenbereich. Das Hymenium der Apothecien ist dunkelgrün bis schwarz gefärbt. Eine intensive Gelbfärbung wird durch eine hohe Konzentration der im Cortex eingelagerten Usninsäure hervorgerufen. Anatomisch zeichnet sich die Art durch einen heteromer strukturierten Thallus aus, der in der Mitte einen Zentralstrang aus dicht miteinander verklebten, periklin verlaufenden Hyphen aufweist. Das Algenlager setzt sich aus Photobionten des *Trebouxia* – Typs zusammen. Da Flechten als poikilohydre Organismen keine Organe zur Wasserleitung und –speicherung bzw. -regulation besitzen, können Strukturen wie ein kompakter Zentralstrang durch Quellung der Hyphen die Wasseraufnahme und –abgabe positiv unterstützen. Neben dem Zentralstrang kann zusätzlich Wasser in der kompakt gebildeten Marksicht und den Apothecien aufgenommen werden. Die Reproduktion von *U. aurantiaco-atra* erfolgt durch die Ausbildung generativer Strukturen. Ihre Verbreitung erfolgt ausschließlich durch Ascosporen, die in der Regel zahlreich in entwickelten Fruchtkörpern gebildet werden. *U. aurantiaco-atra* ist der einzige Vertreter der in der Antarktis vorkommenden Arten der Gattung *Usnea*, der sich nur auf sexuelle Weise vermehrt.

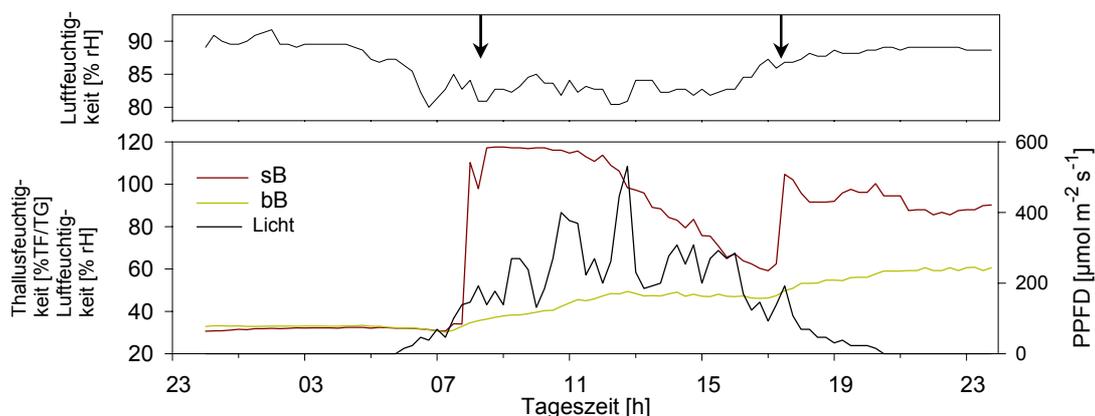
Um eine Einsicht in die Feuchtigkeitsverteilung innerhalb eines Flechtenthallus zu bekommen, wurden in einem subapikalen (sB) und basalen Thallusbereich (bB) von *Usnea aurantiaco-atra* Feuchtigkeitsfühler angeschlossen. Die Verteilung der Feuchtigkeit lässt sich über den Messzeitraum durch die Kategorisierung der Werte darstellen. Hierbei sind die Kategorien so



**Abb. 29** Kategorisierte Feuchtigkeitswerte im subapikalen (sB) und basalen Thallusbereich (bB) von *Usnea aurantiaco-atra* (E11, E12).

gewählt, dass eine Differenzierung in physiologisch aktive und inaktive Phasen der Flechten möglich ist. In den basalen und subapikalen Thallusbereichen stimmt die prozentuale Verteilung der erreichten Feuchtigkeitsgehalte bis 50% TF/TG überein (Abb. 29). Unterschiede zeigen sich erst bei Feuchtigkeitsgehalten über 50% TF/TG. In den subapikalen Regionen werden höhere Feuchtigkeitsgehalte zwischen 80% TF/TG und 120% TF/TG erreicht. Diese weisen einen prozentualen Anteil von 4,8 % auf, während diese im basalen Bereich nur einen Anteil von 1,3% aufweisen. Im basalen Bereich werden häufiger Thallusfeuchtigkeitsgehalte zwischen 50% TF/TG und 80% TF/TG erreicht (11,1%). Im subapikalen Bereich werden diese hingegen mit einer Häufigkeit von lediglich 6% erreicht.

gewählt, dass eine Differenzierung in physiologisch aktive und inaktive Phasen der Flechten möglich ist. In den basalen und subapikalen Thallusbereichen stimmt die prozentuale Verteilung der erreichten Feuchtigkeitsgehalte bis 50% TF/TG überein (Abb. 29). Unterschiede zeigen sich erst bei Feuchtigkeitsgehalten über 50% TF/TG. In den subapikalen Regionen werden höhere Feuchtigkeitsgehalte zwischen 80% TF/TG und 120% TF/TG erreicht. Diese weisen einen prozentualen Anteil von 4,8 % auf, während diese im basalen Bereich nur einen Anteil von 1,3% aufweisen. Im basalen Bereich werden häufiger Thallusfeuchtigkeitsgehalte zwischen 50% TF/TG und 80% TF/TG erreicht (11,1%). Im subapikalen Bereich werden diese hingegen mit einer Häufigkeit von lediglich 6% erreicht.

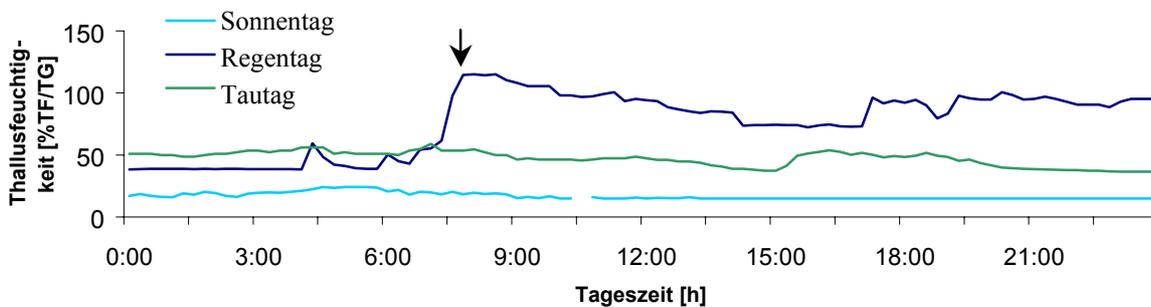


**Abb. 30** Tagesgang der Thallusfeuchtigkeit von *Usnea aurantiaco-atra* im subapikalen und basalen Thallusbereich (sb subapikale Thallusregion, bB basale Thallusregion). Die Pfeile markieren den einsetzenden Niederschlag in Form von Regen.

Diese unterschiedliche Feuchtigkeitsverteilung lässt sich detaillierter durch Tageskurven darstellen. Im folgenden wird der unterschiedliche Einfluss des Niederschlags sowie die unterschiedliche Höhe der aufgenommenen Feuchtigkeit innerhalb eines *Usnea aurantiaco-atra* Thallus dargestellt (Abb. 30). Der Tagesgang der Luftfeuchtigkeit zeigt, dass diese von Mitternacht bis zum Morgen nur langsam auf 80% rH abfällt. Luftfeuchtigkeiten über 85% rH verzögern die Austrocknungsrate der Flechten. Hierdurch werden Thallusfeuchtigkeitsgehalte von 30% TF/TG bis 7:00 Uhr erreicht. Einsetzender Niederschlag gegen 8:30 Uhr führt im subapikalen Thallusbereich zu einem sprunghaften Anstieg der Feuchtigkeit von 30% TF/TG auf 118% TF/TG an. Eine Stagnation der Thallusfeuchtigkeit ist bis 11:30 Uhr zu beobachten. Der nachlassende Niederschlag korreliert mit steigenden Einstrahlungsintensitäten bis zu 550 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] und führt zum langsamen Austrocknen der Flechte. Bis 17:00 Uhr fällt die Thallusfeuchtigkeit im subapikalen Bereich auf ca. 60% TF/TG ab, steigt aber durch erneut einsetzenden Niederschlag auf 90% TF/TG bis Mitternacht an. Im basalen Thallusbereich zeigt sich ein anderes Muster, hier steigt die Thallusfeuchtigkeit trotz nachlassendem Niederschlag gegen 7:00 Uhr kontinuierlich bis maximal 60% TF/TG um Mitternacht an. Der Thallusfeuchtigkeitsverlauf verhält sich damit entgegengesetzt zu dem Feuchtigkeitsverlauf im subapikalen Bereich. Der Feuchtigkeitsanstieg im basalen Bereich kann durch Diffusion von bereits aufgenommenem Wasser durch die Rindenschicht zum Zentralstrang sowie durch die Wasserspeicherkapazität des Zentralstrangs erhöht werden. Die strauchige Wuchsform von *U. aurantiaco-atra* begünstigt aufgrund des Oberflächen / Volumen Verhältnisses eine schnelle Wasseraufnahme aus dem Niederschlag. Niederschlag in Form von Regen und Schnee kann sich an den Thallusspitzen sammeln und im Gegensatz zu dem basalen Bereich häufiger höhere Thallusfeuchtigkeitsgehalte zwischen 80% TF/TG und 120% TF/TG erzielen. Entsprechend zeigen sich an einstrahlungsintensiven Tagen die ersten Austrocknungserscheinungen im subapikalen Thallusbereich. Die höhere Feuchtigkeit in den basalen Thallusbereichen muss nicht unbedingt

zu höheren Photosyntheseraten führen, da in diesen Bereichen der Photobiontengehalt herabgesetzt ist. Die jüngsten Wachstumsbereiche an der Thallusspitze erhalten die höchsten Feuchtigkeitswerte, dennoch erreichen sie insgesamt aufgrund der hohen Austrocknungsrate mit dem basalen Bereich vergleichbare Feuchtigkeitswerte. Diese unterschiedlichen Feuchtigkeitsaufnahmen führen innerhalb eines *U. aurantiaco-atra* Thallus zu einer Feuchtigkeitsamplitude von 80% TF/TG.

*Usnea aurantiaco-atra* und *Himantormia lugubris* sind als antarktische Endemiten deutlich an Gebiete mit hoher Luftfeuchtigkeit angepasst (KAPPEN, 1985) und weisen unter Laborbedingungen ein vergleichbares Feuchtigkeitsverhalten auf. Im Freiland hingegen variieren die Thallusfeuchtigkeitsgehalte der beiden Flechten entsprechend der Witterungsverhältnisse deutlich voneinander. Um einen Einblick darüber zu gewinnen, wie sich unterschiedliche Witterungsverhältnisse auf den Feuchtigkeitsverlauf auswirken, sind in Abb. 31 exemplarisch die Thallusfeuchtigkeitsgehalte des Mikrostandorts E1 von *U. aurantiaco-atra* während eines



**Abb. 31** Feuchtigkeitsverlauf von *Usnea aurantiaco-atra* (E1) an einem Sonnen-, Regen- und Tautag. Der einsetzende Niederschlag an dem Regentag ist durch den Pfeil markiert.

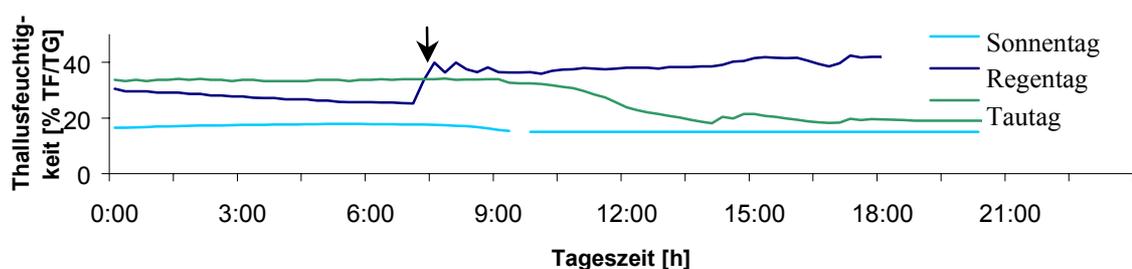
Regen-, Schnee- und Sonnentag angeführt. Im Allgemeinen trocknen poikilohydre Organismen bei Luftfeuchtigkeiten unter 85% rH aus. Andererseits kann Niederschlag in Form von Regen bei *U. aurantiaco-atra* (E1) zu einem raschen Anstieg der Thallusfeuchtigkeit auf 118% TF/TG führen. Innerhalb eines Messintervalls (15 Min.) kann in einem Thallus die Amplitude der Thallusfeuchtigkeit 60% TF/TG und mehr betragen. Gleichmäßige Feuchtigkeitsgehalte werden bei *U. aurantiaco-atra* durch Dauerniederschläge, lange Schneebedeckung, aber auch durch zusätzliche Wasserquellen in Form von Schmelzwasser erzielt. Schneefall (15 cm) und Tauprozesse während des Tages, Tauprozesse sowie leichter Niederschlag am Nachmittag führen zu einer kontinuierlich hohen Thallusfeuchtigkeit von ca. 50% TF/TG. An sonnigen Tagen bleibt die Thallusfeuchtigkeit von *U. aurantiaco-atra* (E1) niedrig und überschreitet lediglich in den Morgenstunden den Initial-Wassergehalt für photosynthetische Aktivität von 20% TF/TG.

### 10.1.2 *Himantormia lugubris*, (Hue) I.M. Lamb (1964)

*Himantormia lugubris* kommt als antarktischer Endemit von der maritimen Antarktis bis zum Graham Land Sektor (South Shetland Islands, West und Nordost Graham Land) vor (LAMB, 1964). Bevorzugt werden windexponierte Standorte an leicht geneigten Kanten von Terrassen

besiedelt, in denen der Boden durch starke Schneeverwehungen länger feucht ist. Bis zur Höhengrenze von *Usnea aurantiaco-atra* kommt *H. lugubris* gemeinsam mit dieser in einer Übergangszone ab 30m üNN eng vergesellschaftet vor. Außergewöhnlich für saxicole Makroflechten, bildet *H. lugubris* einen eher für Krustenflechten typischen Prothallus aus. Das Lager der frutikosen Flechte ist radiär wie das der Arten der Gattung *Usnea* gebaut und ringsum berindet. Auf dem Thallus liegt die Photobiontenschicht mantelförmig auf, diese Bereiche sind morphologisch an den helleren Thallusbereichen sichtbar. Die Verbreitung der Art erfolgt generativ über die Entwicklung von zahlreichen Apothecien längs der Thallusäste.

Unter optimalen Bedingungen wie moderatem Licht, niedrigen Temperaturen (unter 9°C) und feuchtigkeitsgesättigter Atmosphäre, verlaufen die Thallusfeuchtigkeitsgehalte von *Usnea aurantiaco-atra* und *Himantormia lugubris* ähnlich (KAPPEN, 1985). Einsetzender Niederschlag führt bei *H. lugubris* zu einem Thallusfeuchtigkeitsanstieg von 25% TF/TG auf 40% TF/TG (Abb. 32). Bei diesen Kurven entsprechen die Licht- und Luftfeuchtigkeitskurven denen aus Abb. 30. Im Gegensatz zu *U. aurantiaco-atra* können Lichtintensitäten bis 550 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ] und



**Abb. 32** Feuchtigkeitsverlauf von *Himantormia lugubris* (W5) an einem Sonnen-, Regen- und Tautag. Der Pfeil markiert den einsetzenden Niederschlag am Regentag.

gleichzeitig abnehmende Luftfeuchtigkeit die Thallusfeuchtigkeit an einem Regentag bei *H. lugubris* nicht herabsetzen. Im Freiland erreichen feucht erscheinende Thalli bei einer Luftfeuchtigkeit über 85% rH eine maximale Thallusfeuchtigkeit von 40% TF/TG. Dies entspricht weniger als der Hälfte der Thallusfeuchtigkeit von *U. aurantiaco-atra*. Der Verlauf der Feuchtigkeit, d.h. die Feuchtigkeitsaufnahme aus dem Niederschlag erfolgt bei *H. lugubris* ebenfalls sprunghaft bis 39% TF/TG. Die darauffolgende Austrocknung des Thallus ist deutlich verzögert. Zunehmende Einstrahlungsintensitäten und sinkende Luftfeuchtigkeiten führen nicht wie bei *U. aurantiaco-atra* zu einem Austrocknen der Flechte. Der Verlauf der Thallusfeuchtigkeit ist mehr oder weniger konstant. An einem Tag nach Schneefall werden durch zusätzliche Wasserquellen aus dem Schmelzwasser bis 10:30 Uhr gleichmäßig hohe Thallusfeuchtigkeitswerte von 38% TF/TG erreicht. Im Gegensatz zu *U. aurantiaco-atra* steigt bei *H. lugubris* durch erneut einsetzenden Niederschlag gegen 16:00 Uhr die Thallusfeuchtigkeit nicht weiter an, vielmehr bleibt diese nahezu konstant bei ca. 35% TF/TG. Die dunklen Thalli von *H. lugubris* reflektieren im Vergleich zu *U. aurantiaco-atra* geringfügiger die auftreffende Strahlung und können im trockenen Zustand höhere Thallustemperaturen erreichen. Unter einer dünnen Schneedecke kann diese durch die dunklen Thalli schneller schmelzen und der Flechte

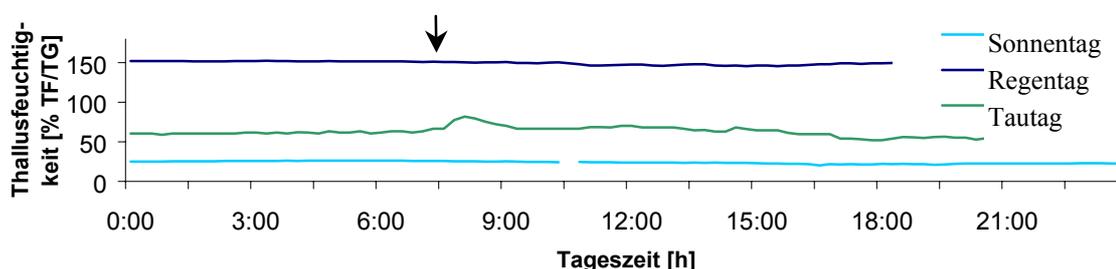
Wasser zur Verfügung stellen. Die Amplitude der Feuchtigkeitsschwankungen im Thallus von *H. lugubris* beträgt während des Untersuchungszeitraums maximal 23% TF/TG und liegt deutlich unterhalb der von *U. aurantiaco-atra*. Die geringen Feuchtigkeitsgehalte und der geringe Photobiontengehalt unterstreichen die geringe Stoffwechselrate der Flechte. Hierdurch unterliegt *H. lugubris* in ihrer Primärproduktion deutlich der von *U. aurantiaco-atra* (KAPPEN et al., 1987). Obgleich beide Flechten eine strauchige Wuchsform zeigen, unterscheidet sich bei gleicher Wasserverfügbarkeit ihr Verhalten bei verfügbarer Feuchtigkeit. Prinzipiell sind *U. aurantiaco-atra* und *H. lugubris* in der Lage, Niederschlag in Form von Regen unmittelbar aufzunehmen, wie dies der sprunghafte Anstieg der Verlaufskurven der Thallusfeuchtigkeit in Abb. 31 und 32 demonstriert. Der Feuchtigkeitsverlauf beider Flechten unterscheidet sich jedoch in seinem Austrocknungsverhalten. *H. lugubris* vermag ihr Feuchtigkeitsniveau über mehrere Stunden auf einem Niveau von ca. 35% TF/TG zu halten, obgleich der Niederschlag nachlässt und die Luftfeuchtigkeit sinkt. Dem entgegen erreicht *U. aurantiaco-atra* durch den einwirkenden Niederschlag Thallusfeuchtigkeiten von 118% TF/TG. Bei dieser Flechte führen sinkende Luftfeuchtigkeiten schneller zum Austrocknen der Flechte.

### 10.1.3 *Stereocaulon alpinum*, Laurer (1827)

Die frutikose Flechte *Stereocaulon alpinum* ist in der maritimen Antarktis weit verbreitet (ØVSTEDAL & SMITH, 2001). Sie besiedelt häufig Rohböden und ist teilweise epibryisch (SANCHO et al., 1999). Ihre Verbreitung erstreckt sich bipolar in allen Klimazonen der Welt. Bevorzugt werden lange schneebedeckte alpine und subalpine Lagen auf Moränen und Alluvionen besiedelt. Ihr Lager ist schuppig, heteromer gebaut und unberindet. Der Thallus von *S. alpinum* gliedert sich in einen Thallus horizontalis und verticalis. Längs angeordnete Hyphen, die massiv und radiär strukturiert sind, bilden das bis zu mehreren Zentimeter hohe Pseudopodetium. In dessen Mitte befindet sich ein Markstrang, der aus annähernd parallel gelagerten und stark gelatinisierten Hyphen besteht. Nach außen folgen in den Phyllocladien die Algen- und Rindenschicht. Die Phyllocladien bedecken schollenförmig das Pseudopodetium (REDON, 1985). Vom Tomentum werden die Blaualgen-haltigen Cephalodien eingeschlossen. Der Photobiont der Flechtenloben stammt aus der Gattung *Trebouxia*. Die kompakte Thallusstruktur ermöglicht der Flechte Wasserhaltekapazitäten bis zu 550% TF/TG (HAHN et al., 1993). Diese hohen Wassergehalte müssen jedoch nicht immer günstig für die Energiebilanz der Flechte sein, da es zur Wasserübersättigung des Thallus und zur Unterdrückung der Photosynthese kommen kann (LANGE & TENHUNEN, 1981). *S. alpinum* kann im Gegensatz zu Arten der Gattung *Usnea* eine positive Photosyntheserate bei einem Feuchtigkeitsgehalt über 200% TF/TG und gleichzeitigen Lichtintensitäten zwischen 597 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] und 1364 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] bei Temperaturen zwischen 14°C und 22°C erzielen (HAHN et al., 1993). Hierdurch hat die Art im Gegensatz zu *Usnea aurantiaco-atra* und *Himantormia lugubris* im feuchten Zustand eine deutliche Anpassung an hohe Lichtintensitäten. Gleichzeitig benötigt sie aufgrund ihres geringen Oberflächen / Volumen Verhältnisses nach Austrocknung mehr Wasser

zur Reaktivierung der Photosynthese, als z.B. Arten der Gattung *Usnea*. Kurze Perioden mit hoher Luftfeuchte sind zur Aktivierung der Photosynthese nicht ausreichend (HAHN et al., 1993).

Diese physiologischen Eigenschaften erweitern die ökologische Amplitude von *Stereocaulon alpinum*. Prinzipiell wurden bei *S. alpinum*, neben *Umbilicaria antarctica*, die höchsten gemessenen Feuchtigkeitswerte ermittelt. Im Gegensatz dazu trocknet *S. alpinum* aber nicht rhythmisch aus. Die Tagesgänge von *S. alpinum* während eines Regen-, Schnee- und Sonnentags (Abb. 33) zeigen ein von *Usnea aurantiaco-atra* und *Himantormia lugubris* abweichendes Feuchtigkeitsverhalten (Abb. 31, 32). Generell liegen die Feuchtigkeitswerte während der Messperiode deutlich über denen von *U. aurantiaco-atra* sowie *H. lugubris* und verlaufen im



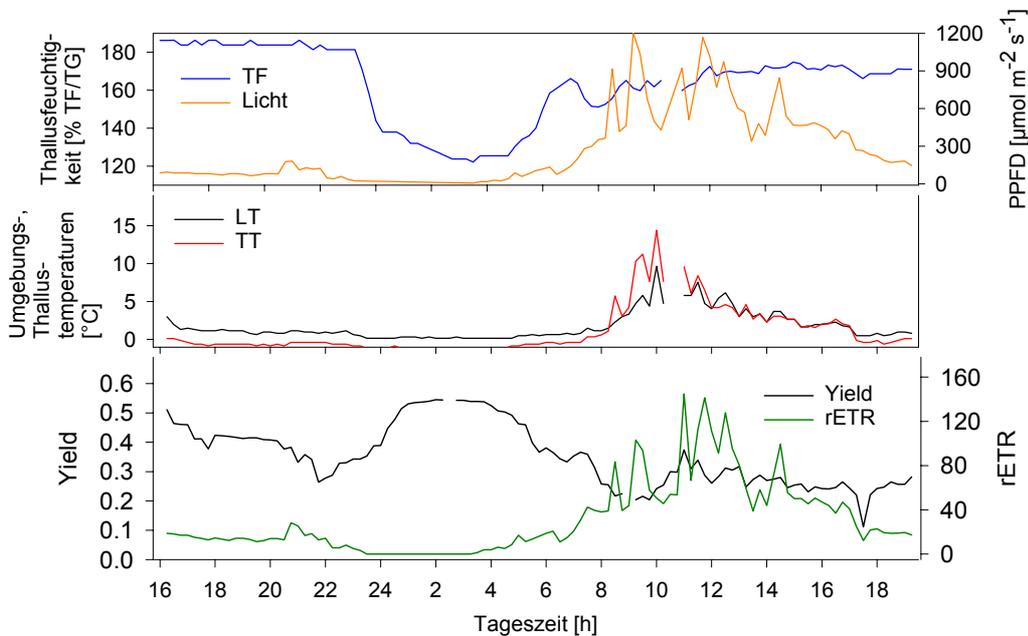
**Abb. 33** Feuchtigkeitsverlauf von *Stereocaulon alpinum* (E8) an einem Sonnen-, Regen- und Tautag. Der Pfeil markiert den einsetzenden Niederschlag an einem Regentag.

Gegensatz zu diesen konstant ohne tageszeitliche Schwankungen. Unabhängig von der Lichtintensität und Niederschlagsdauer weist der Mikrostandort E8 bei Regen eine Thallusfeuchtigkeit von 155% TF/TG auf. Auch sinkende Luftfeuchtigkeitsgehalte und steigende Lichtintensitäten führen zu keinerlei Feuchtigkeitsschwankungen der Flechte. Unter Schneefall ist der Feuchtigkeitsverlauf ebenfalls gleichbleibend. Hierbei werden jedoch nur Thallusfeuchtigkeiten bis zu 60% TF/TG erreicht. Aufliegende Schneemassen versorgen durch Schmelzvorgänge die unteren Polsterbereiche längere Zeit mit Wasser. Ein gleichförmiger Verlauf, unabhängig von der Tageszeit und den exogenen Faktoren Licht, Wind und Temperatur, induziert das Vorhandensein zusätzlicher gleichmäßig zur Verfügung stehender Wasserquellen. Neben diesen verzögern der hohe Pilzanteil, die dichte Polsterstruktur und die Feuchtigkeitsspeicherung des Substrats die Austrocknung. An einem Sonnentag steigt die Feuchtigkeit allerdings ohne länger einwirkende Wasserquellen nicht über 20% TF/TG.

### 10.1.3.1 Photosynthetische Aktivität von *Stereocaulon alpinum*

Die photosynthetische Aktivität einer Flechte kann mit Hilfe der Chlorophyll-a-fluoreszenzmessung erfasst werden. Hierzu wurde exemplarisch auf Lagoon Island (Adelaide Island) der Verlauf der relativen Elektronen Transportrate (rETR) für die Dauer von zwei Tagen an einem Thallus von *Stereocaulon alpinum* in situ ermittelt. Details zur Methode werden in Kapitel 2.2.2 erläutert. Auf den oberen zwei Drittel des Polsters von *S. alpinum* lag während des Messzeitraums eine 4 cm mächtige Schneeschicht. Einsetzende Tauprozesse können der Flechte

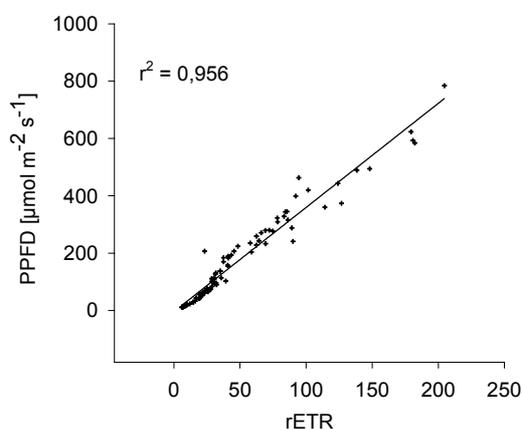
zusätzliches Wasser bereitstellen und einen Mindestgehalt der Thallusfeuchtigkeit von 120% TF/TG gewährleisten. Im Tagesverlauf zeigen die in Abb. 34 dargestellten Feuchtigkeitsgehalte von *S. alpinum*, dass der Initialfeuchtigkeitsgehalt für photosynthetische Aktivität von 30%



**Abb. 34** Mikroklimatische Parameter und photosynthetische Aktivität von *Stereocaulon alpinum* auf Lagoon Island. A: Einstrahlungsintensitäten und Thallusfeuchtigkeit; b: LT Umgebungstemperatur, TT Thallustemperatur und c: Yield:  $\Delta F/F_m'$ , rETR: relative Elektronentransportrate.

TF/TG (HAHN et al., 1993) während des Messzeitraums nicht unterschritten wird und dadurch eine kontinuierliche Stoffwechselaktivität gewährleistet ist. Dies wird auch in den Yieldwerten deutlich, die in diesem Zeitraum mindestens 0.12 betragen. In der Nacht liegen die Thallustemperaturen unter dem Gefrierpunkt, wodurch Schmelzwasser als zusätzliches Wasser nicht mehr vorhanden ist. Die Thallusfeuchtigkeit sinkt hierdurch von 180% TF/TG auf 125% TF/TG. In der Nacht beträgt die Amplitude zwischen den Umgebungs- und Thallustemperaturen von 23:30 Uhr bis 4:30 Uhr  $1,5^\circ\text{C}$ . Mit zunehmenden Einstrahlungsintensitäten übersteigen die Thallustemperaturen die der Umgebung und erreichen ein Tagesmaximum von  $15^\circ\text{C}$ . Gegen 10:00 Uhr beträgt die Amplitude zwischen der Umgebungs- und der Thallustemperatur nur noch  $5^\circ\text{C}$ . Am späten Nachmittag liegen die Thallustemperaturen mit einer Temperaturdifferenz von  $2,5^\circ\text{C}$  erneut unter denen der Umgebung. Der Tagesverlauf der Umgebungstemperatur korreliert mit dem der Einstrahlungsintensität. Im Allgemeinen ist der Lichtkompensationspunkt einer Flechte temperaturabhängig, da die Amplitude der Thallustemperaturen bei *S. alpinum* eine geringe Tagesamplitude aufweist, wurde bei der Analyse ein konstanter Wert von 30 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ] zugrunde gelegt. In der Nacht liegen die Lichtintensitäten von 23:30 Uhr bis 3:30 Uhr unter dem Lichtkompensationspunkt von 30 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ], gleichzeitig liegt die Thallustemperatur unter den Gefrierpunkt fällt, wodurch es zu einem Abfall der

Thallusfeuchtigkeit kommt. Die Einstrahlung kann ein Tagesmaximum von 1200 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] zwischen 9:00 Uhr und 12:00 Uhr erreichen. Das photosynthetische Optimum kann bis zu Lichtintensitäten von 1400 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] bei Temperaturen von 14°C bis 22°C erreicht werden (HAHN et al., 1993). Der Einfluss der Einstrahlung auf den feuchten Thallus bestimmt seine Stoffwechselaktivität (PALMQVIST et al., 2000). Einstrahlungsintensitäten über 800 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] führen zu den höchsten rETR Werten des feuchten *S. alpinum* Thallus. Bereits bei Lichtintensitäten über 600 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] können optimale Photosyntheseleistungen erzielt werden. Mit sinkenden Lichtintensitäten ab 14:30 Uhr sinken auch die rETR Werte von maximal 120 (11:00 Uhr) auf 40 (16:30 Uhr). In der Nacht zwischen 0:30 Uhr bis 4:00 Uhr wurden am feuchten Thallus von *S. alpinum* die maximalen Yieldwerte von 0.55 ermittelt, die der rETR lagen zwischen 23:30 Uhr und 3:30 Uhr bei Null. Hohe Yieldwerte und gleichzeitig niedrige



**Abb. 35** Abhängigkeit der unter Freilandbedingungen gemessenen Elektronentransportrate von den Einstrahlungsintensitäten an *Stereocaulon alpinum* (C4).

rETR Werte zeigen an, dass die Flechte atmet. Bereits ab 23:30 Uhr liegen die Thallustemperaturen unter dem Gefrierpunkt und steigen erst wieder gegen 4:30 Uhr an. In gefrorenen Thalli ist vermutlich die Atmungsrate reduziert. Eine besondere Eigenschaft der Flechten ist die Eiskeim Aktivität, diese erlaubt ihnen auch bei Temperaturen unter dem Gefrierpunkt stoffwechselaktiv zu sein. Die Korrelation zwischen den Lichtintensitäten und der relativen Elektronentransportrate zeigt eine lineare Abhängigkeit (Abb. 35). Während der Freilandmessungen wurde der Lichtsättigungspunkt für photosynthetische Aktivität nicht erreicht, da die entsprechende Faktorenkombination zwischen Temperatur, Lichtintensität und Thallusfeuchtigkeit nicht vorlag. Die vorherrschenden mikroklimatischen Parameter erlauben eine Kohlenstoffassimilation für 20 Stunden während des Tages.

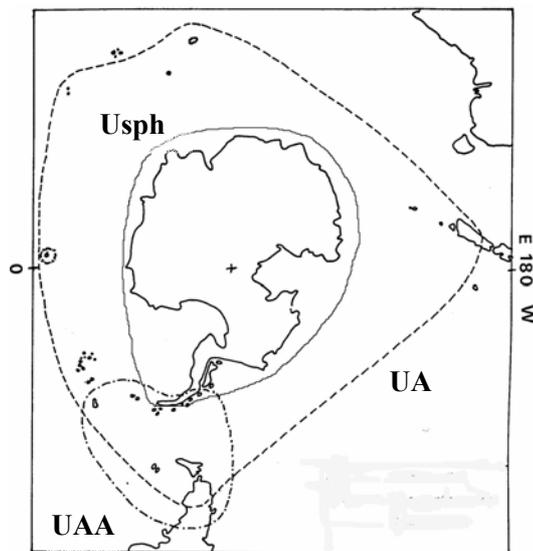
#### 10.1.4 *Usnea antarctica*, Frey & Lamb Du Rietz

*Usnea antarctica*, ebenfalls endemisch in der Antarktis, weist ein größeres zirkumpolares Verbreitungsgebiet als *U. aurantiaco-atra* auf (Abb. 36). Einzelne Thalli können eine Höhe von 1,5 bis 10 cm erreichen. Besiedelt werden überwiegend trockene, steil abfallende, windexponierte Felsflächen mit geringfügiger Schneebedeckung auf acidischem Fels (SCHROETER, 1991). Die Anhaftung am Substrat erfolgt über eine Haftscheibe, der Thallus selbst ist mehr oder weniger dichotom bis reichlich verzweigt (WALKER, 1985). Apikal können die gelbgrünen Thalli von schwarz pigmentierten Bändern unterbrochen sein (REDON, 1985). Der anatomische Thallusbau der frutikosen Art entspricht dem von *U. aurantiaco-atra*. Die Rinde

variiert in ihrer Mächtigkeit. Nach innen umgibt locker strukturiertes Markgewebe den Zentralstrang. Die Verbreitung von *U. antarctica* erfolgt selten sexuell, häufiger erfolgt die Entwicklung von Soredien entlang der Thallusäste (WALKER, 1985). Die Art kann häufig als Pionierflechte auf Moränen neben Krustenflechten und Moosen angesiedelt sein (LINDSAY, 1971, SANCHO & VALLADARES, 1993). Das Austrocknungsverhalten innerhalb der Arten der Gattung *Usnea* ist zwar ungleich intensiv, unterscheidet sich aber nicht im prinzipiellen Verlauf, deshalb wird kein explizites Feuchtigkeitsverhalten unter bestimmten Witterungsverhältnissen von *U. antarctica* und *U. sphacelata* angeführt.

### 10.1.5 *Usnea sphacelata*, R.Br. (1823)

In der kontinentalen Antarktis erreichen *Usnea aurantiaco-atra* und *Usnea antarctica* ihre Verbreitungsgrenze. *Usnea sphacelata* bildet hier das dominierende Vegetationselement (Abb. 36). Die Art weist eine bipolare Verbreitung auf und kommt in der Arktis erst in einer Höhe von 500m üNN bis 600m üNN vor. Der rundum berindete Thallus erreicht maximal eine Höhe von 4 cm. Während die unteren Bereiche aufgrund von hohen Usninsäuregehalten gelb erscheinen, ist der obere Bereich durch starke Melanineinlagerungen schwarz gefärbt. Der Spitzenbereich ist lang ausgezogen. Längs der Thallusäste sind vegetative Strukturen, Soredien differenziert. An die äußere Rinde schließen sich nach innen die charakteristische Algenschicht und die locker



**Abb. 36** Verbreitungsmuster von Arten der Gattung *Usnea* (verändert nach WALKER, 1985). UA: *Usnea antarctica*, UAA: *U. aurantiaco-atra*, Usph: *U. sphacelata*. Verändert nach Walker, 1985.

strukturierten Markhyphen an. Im Inneren des Thallus liegt ein kompakter Zentralstrang aus längs angeordneten Hyphen. Der Zentralstrang von *U. sphacelata* nimmt entgegen *U. aurantiaco-atra* und *U. antarctica* nur einen kleinen Bereich ein (WALKER, 1985). Das medulläre Gewebe ist locker um diesen strukturiert. Diese lockere Anordnung der Hyphen kann möglicherweise isolierend wirken. Eine ähnliche netzartige Anordnung der Pilzhyphen wurde auch bei *Calopogon coralligera* in diesem Zusammenhang diskutiert (OTT & SANCHO, 1993). Die frutikosen Flechten *U. aurantiaco-atra* und *U. antarctica* sind über eine zentrale Haftscheibe am Substrat verankert. Im Gegensatz dazu ist *U. sphacelata* auf Mars Oasis im Substrat über mehrere Hauptäste im Substrat befestigt. Diese gewährleisten der Flechte eine bessere Stabilität und eine höhere

Feuchtigkeitsaufnahme aus dem Sandstein. Da die Flechte primär nur in den harschen Regionen der Antarktis anzutreffen ist, steht ihr überwiegend Schnee als Wasserquelle zur Verfügung. Dennoch ist diese Flechte in der Lage, Wasser auch aus feuchter Luft aufzunehmen (KAPPEN, 1985). Schnee kann direkt von der Flechte aufgenommen werden und den Photosyntheseapparat

der Flechte aktivieren, auch bei Thallustemperaturen unter dem Gefrierpunkt (Eiskeim Aktivität). *U. sphacelata* ist von den aus der Antarktis bekannten *Usnea* Arten am stärksten an niedrige Temperaturen in Kombination mit hohen Lichtintensitäten angepasst.

### 10.1.6 *Umbilicaria antarctica*, Frey & I.M. Lamb

Die foliose Flechte *Umbilicaria antarctica* ist meist rundlich, wenig gegliedert und lediglich an einem Punkt mit der Unterseite am Substrat angewachsen. Ihr Durchmesser kann bis zu 20 cm betragen (KAPPEN et al., 1996). In der maritimen Antarktis besiedeln sie exponierte Felsflächen oder Sickerwasserstreifen von Silikatgestein. Die Lagerrinde des heteromer gebauten Thallus von *U. antarctica* ist beidseitig mehr oder weniger mächtig entwickelt. Sie besteht aus netzartig verzweigten Hyphen, die ein lockeres Pseudoparenchym bilden. An Felsflächen herabrinnendes Wasser gelangt über Rhizinen der Unterseite oder durch Risse der Oberseite in den Thallus. In der kompakten Markschrift, die über dem Umbilicus am mächtigsten entwickelt ist, kann längere Zeit Wasser gespeichert werden. Zusätzlich kann noch in der Photobiontenschicht und in der aufgelagerten Epinekralschicht Wasser eingelagert werden, so dass maximale Feuchtigkeitsmengen von 256% TF/TG im Freiland erreicht werden können.

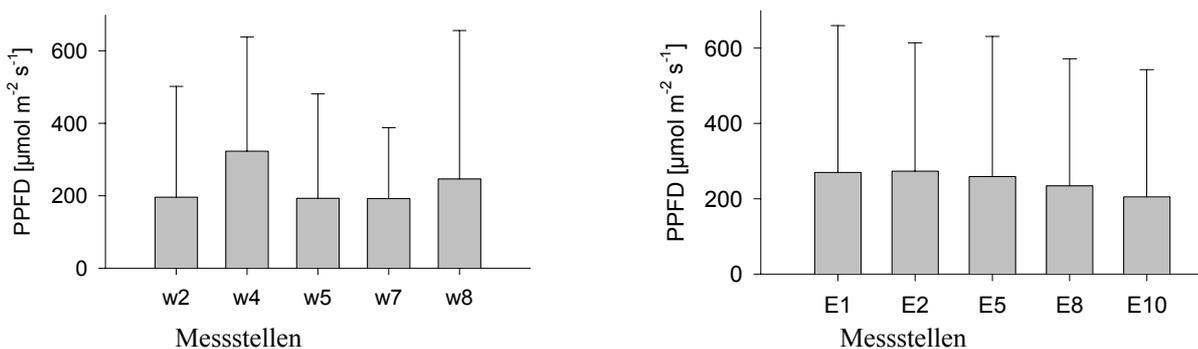
## 10.2 Mikroklimatische Standortdifferenzierung – Livingston Island

Um die ökologische Amplitude verschiedener Flechten zu erfassen, werden im folgenden unterschiedlich exponierte Standorte von *Usnea aurantiaco-atra* auf Livingston Island bzgl. der mikroklimatischen Parameter sowie Standorte von *Himantormia lugubris* und *Stereocaulon alpinum*, miteinander verglichen. Die unterschiedliche Verbreitung der Flechten induziert ihre unterschiedlich breite ökologische Amplitude. Aus diesem Grund wurde die kosmopolitisch verbreitete Art *S. alpinum* in ihrem Feuchtigkeitsverhalten den in der Antarktis endemischen Flechten *U. aurantiaco-atra* und *H. lugubris* gegenüber gestellt. Für diese Darstellung der klimatischen Amplitude von *U. aurantiaco-atra* werden exemplarisch ausgewählte Standorte eines Ost- und Westhangs auf Livingston Island herangezogen. Prinzipiell unterscheiden sich die *U. aurantiaco-atra* Standorte in der Exposition, der Höhe und der angrenzenden Vegetation. Ihre detaillierte Darstellung wurde bereits unter Kapitel 9.1 angeführt. Die verschiedenen *U. aurantiaco-atra* Standorte lassen sich zu klimatischen Gruppen zusammenfassen. Der Nordwest exponierte Standort E1 befindet sich in 30m üNN und wird nicht durch Felswände vor einwirkenden abiotischen Faktoren wie Wind, Temperatur und Einstrahlungsintensität geschützt. Dieser Standort ist von einer mächtigen Moosvegetation umgeben. Die *U. aurantiaco-atra* Standorte W2 (50m üNN), W8 (90m üNN) und E10 (35m üNN) weisen eine Nordexposition entlang verschieden stark bewachsener Kanten von Felsflächen auf. An einem frei stehenden, südexponierten Felsen befindet sich in 85m üNN der Mikrostandort W7. Im Gegensatz dazu befindet sich der Mikrostandort E2 in 31m üNN an einem Ost exponierten freistehenden Felsblock. Der Mikrostandort von *H. lugubris*, W5 befindet sich nordexponiert in 40m üNN am Westhang. Obwohl eine flächendeckende Besiedlung von *S. alpinum* im Untersuchungsgebiet

möglich ist (E5), sind die Standorte nicht einheitlich entlang des Hangs verteilt oder wie bei *U. aurantiaco-atra* allseits vorhanden. Hier liegen die Standorte unterschiedlich am Ost- und Westhang exponiert. Mikrostandort W4 liegt in einer von Osten, Süden und Westen geschützten Vertiefung, die an der Basis eine 1,5 m breite Fläche aufweist und seitlich von *Polytrichum alpestre* und *Andreaea gainii* Polstern begrenzt wird. Dem gegenüber befindet sich E5, eine 3 m<sup>2</sup> große *S. alpinum* Fläche, unmittelbar in einer mehreren Meter breiten Depression. E8 befindet sich innerhalb eines offen exponierten, 4° geneigten Drainagebereichs des Berghangs.

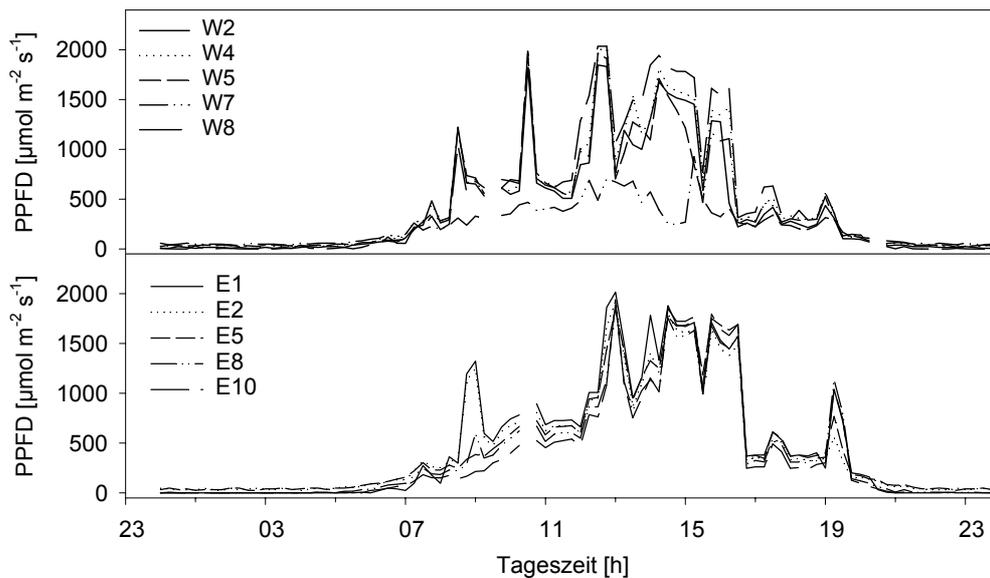
### 10.2.1 Licht

Grundsätzlich erfahren ostexponierte Hänge in der Antarktis höhere Strahlungsintensitäten als westexponierte. Eine erste Unterteilung der Standorte ist durch die Darstellung der mittleren Lichtintensitäten in Abb. 37 möglich. Standorte, die vorwiegend niedrige Einstrahlungsintensitäten aufweisen (W2, W5, W7, E10) erreichen mittlere Lichtintensitäten bis 200 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ]. Hiervon lassen sich die Standorte mit Lichtintensitäten bis 280 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ] abgrenzen (W8, E1, E2, E5, E8). Aufgrund der geringen Horizonteinschränkung und der Nordexposition des Mikrostandortes W4, werden am *Stereocaulon alpinum* Standort (W4) die höchsten mittleren Lichtintensitäten von über 300 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ] erreicht. An den Mikrostandorten des Osthangs wurden im Mittel eher höhere Lichtintensitäten ermittelt als an den Standorten des Westhangs.



**Abb. 37** Mittlere Lichtintensitäten der Standorte von *Usnea aurantiaco-atra* W2, W7, W8, E1, E2, E10, *Stereocaulon alpinum* W4, E5, E8 und *Himantormia lugubris* W5.

sekundäres Maximum der ermittelten Lichtintensitäten liegt an E1, E8 und E10 Mikrostandorten zwischen 200 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] bis 500 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ]. Diese Lichtintensitäten werden mit einem prozentualen Anteil von mindestens 15% (E5) bis 20% (E1, E8) erreicht. Abweichend davon liegen über 20% der Lichtintensitäten an E5 zwischen 20 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] bis 100 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ]. Somit erhält der Mikrostandort einen höheren Anteil niedriger Lichtintensitäten. Die Mikrostandorte W7, W4, W5 und E2 lassen sich ebenfalls in ihrem Lichtmuster zusammenfassen. Hier werden die Lichtintensitäten bis 20 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] mit einem prozentualen Anteil von weniger als 6% erreicht. Abgesehen vom Mikrostandort W8 sind dies die Mikrostandorte entlang des Westhangs. Die prozentual am häufigsten erreichten Lichtintensitäten liegen an W5 mit 52% und W4 mit 42% zwischen 20 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] bis 100 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ]. Ein weiteres Verteilungsmuster der Lichtintensitäten weist W2 auf. An diesem Mikrostandort liegen die häufigsten Werte der ermittelten Lichtintensitäten mit 27% zwischen 20 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] bis 100 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ]. Die Verteilung der Lichtintensitäten bis 10 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] und der zwischen 500 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] und 1000 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] ist mit einem prozentualen Anteil von 10% vergleichbar. An beiden Transekten lassen sich Standorte mit einem höheren Anteil der niedrigen Lichtintensitäten (bis 20 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ]) solchen mit einem höheren prozentualen Anteil der Lichtintensitäten von 200 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] bis 500 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] gegenüberstellen. Die Standorte *Himantormia lugubris* (W5) und *S. alpinum* (W4) werden aufgrund ihrer Höhe (60-80m üNN) und Exposition von den umgebenden Gebirgszügen nur unwesentlich beschattet. Der Standort W7 gehört ebenfalls hierzu, erhält aber vergleichsweise niedrige Einstrahlungsintensitäten. Diese übersteigen nur selten 1000 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ].

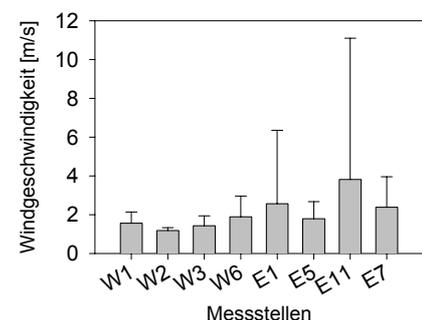


**Abb. 39** Tagesgang der Einstrahlungsintensitäten am Ost- und Westhang auf Livingston Island. *Usnea aurantiaco-atra*: E1, E2, E10, W2, W7, W8, *Stereocaulon alpinum* E5, E8, W4 und *Himantormia lugubris* W5.

Eine kleinräumige Abgrenzung der Messstellen lässt sich durch den in Abb. 39 demonstrierten Verlauf der Lichtintensität an einem Sonnentag darstellen. Im Allgemeinen erreicht die Sonne morgens die Standorte am Westhang vor den Standorten am Osthang. Am Westhang können bereits gegen 8:30 Uhr an den nord- und nordostexponierten Mikrostandorten W2, W4, W5 und W8 Lichtintensitäten von 1000 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ] erreicht werden. Lediglich der südexponierte Mikrostandort W7 (*Usnea aurantiaco atra*) erhält Lichtintensitäten von 500 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ]. Der ebenfalls nordostexponierte Mikrostandort E2 und der relativ offene Standort E1 am Osthang erreichen ebenfalls Lichtintensitäten von 1000 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ]. In den Abendstunden liegen an E1, E5, E8 und E10 Lichtintensitäten von 1000 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ] vor, während E2 sowie die Mikrostandorte am Westhang Lichtintensitäten von ca. 500 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ] aufweisen. Aufgrund des hohen Sonnenstands im antarktischen Sommer und der Reflektion der einfallenden Strahlung durch die angrenzenden Gletscher können alle Messstellen, abgesehen von dem südexponierten Mikrostandort W7, der eine maximale Lichtintensität von 1000 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ] aufweist, an einem klaren Tag um die Mittagszeit maximale Lichtintensitäten von 2000 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ] erzielen. Die Tagesmaxima der Lichtintensitäten werden an beiden Transekten zwischen 13:00 Uhr und ca. 17:00 Uhr erreicht. Die Zeiten, in denen die Lichtintensitäten unter 20 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ] liegen, erstrecken sich von 21:30 Uhr bis 7:00 Uhr morgens. Standorte, die eine frühe und hohe Belichtung erfahren, gelten in der Regel als trocken. Da in der maritimen Antarktis regelmäßig während des Tages die Luftfeuchtigkeit ansteigt, spielt die Exposition der untersuchten Flechten für ihre stoffwechselaktive Zeit eine untergeordnete Rolle.

### 10.2.2 Wind

Der wahrscheinlich wichtigste Effekt des Windes ist seine austrocknende Wirkung auf die Vegetation. Hohe Windgeschwindigkeiten können zu Abrasionen und zum Austrocknen der Flechten führen. Das Untersuchungsgebiet auf Livingston Island liegt in einem geschützten Bereich der South Bay und ist dadurch selten direkt hohen Windgeschwindigkeiten ausgesetzt. Um die Windverhältnisse längs des Hangs zu erfassen, wurde unterhalb von W2 ein zusätzliches Anemometer installiert (W1). Weitere Anemometer wurden an W6, oberhalb von dem Mikrostandort W7 eingerichtet und am Osthang an einem Felsen südlich von E8 (E7) angebracht.

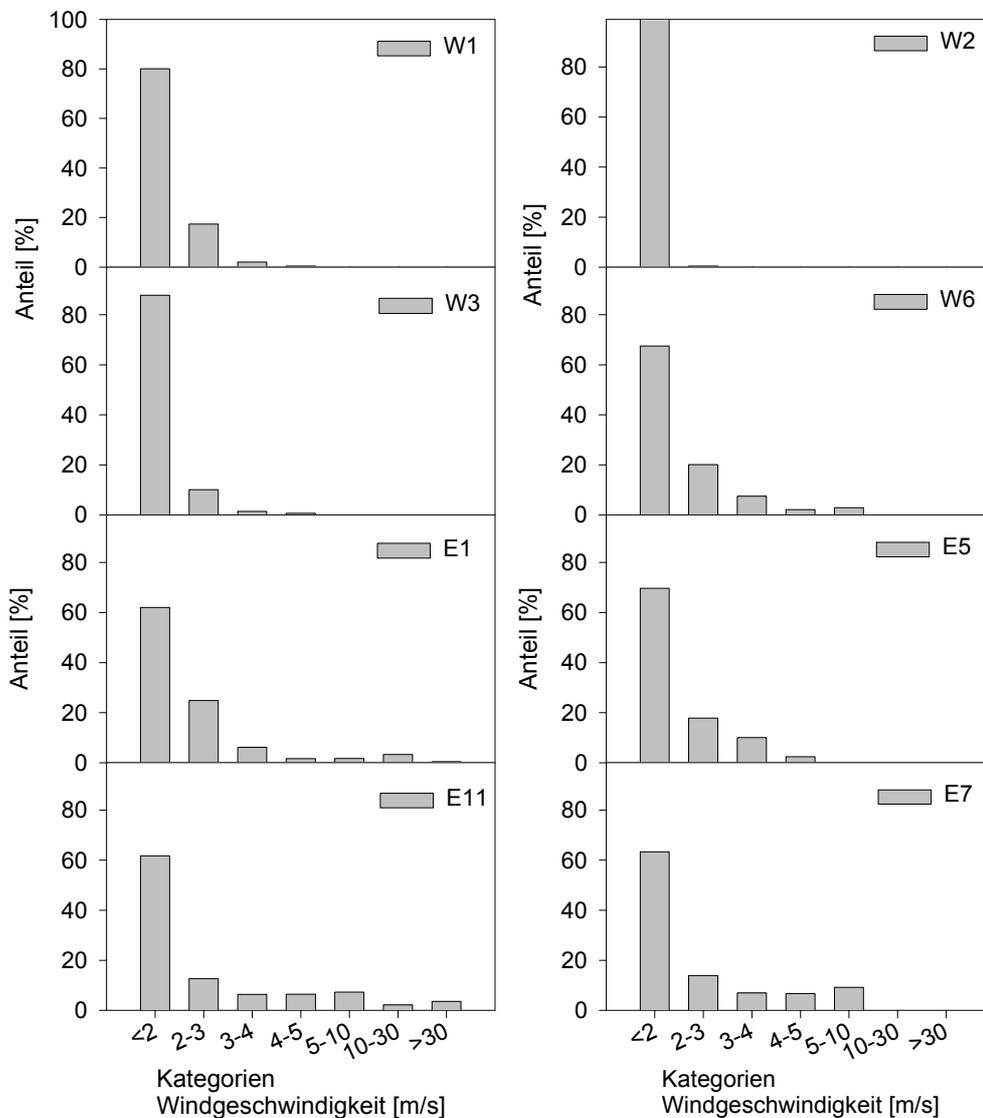


**Abb. 40** Mittlere Windgeschwindigkeiten auf Livingston Island.

Der im antarktischen Sommer dominierende Nordwest-Wind übt einen ungleichen Einfluss auf die Mikrostandorte aus (Abb. 40). Die Felsen, die die South Bay begrenzen schützen den

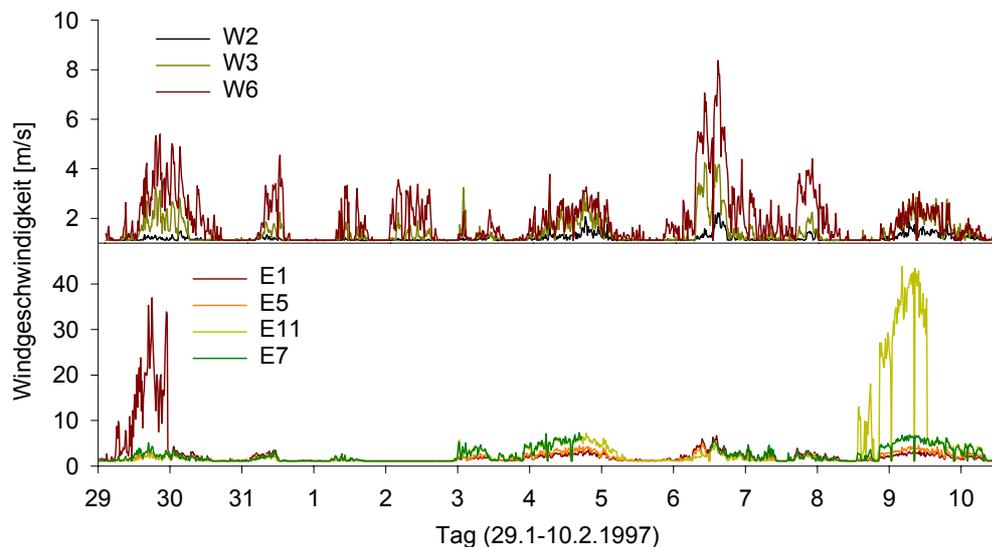
Westhang stärker vor einfallenden Winden als den Osthang. Im Durchschnitt liegen die Windgeschwindigkeiten an den Standorten des Westhangs mit Ausnahme von W6 unter 2 m/s, während die des Osthangs bis zu durchschnittlich 3,9 m/s erreichen können (E11).

Um die Windgeschwindigkeiten der Messstellen voneinander abzugrenzen, eignen sich die in Abb. 41 dargestellten kategorisierten Werte. Die Kategorien wurden so gewählt, dass eine Abgrenzung von windexponierten und windstillen Standorten möglich ist. Standorte (W1, W2, W3), die relativ windstill sind, erreichen maximale Windgeschwindigkeiten bis 5 m/s. Windgeschwindigkeiten bis 10 m/s werden am häufigsten an den Standorten E7 und W6 erzielt. Diese werden mit einer Häufigkeit von 3% und 10 % erreicht. Der Standort E5 ist ebenso maximalen Windgeschwindigkeiten von 5 m/s ausgesetzt, weist aber im Gegensatz zu den



**Abb. 41** Prozentualer Anteil der ermittelten Windgeschwindigkeiten auf Livingston Island. *Usnea aurantiaco-atra*: E1, E11, E7, W1, W2, W3, W6 und *Stereocaulon alpinum* E5.

vorherigen Standorten nur einen prozentualen Anteil von 70 % der Windgeschwindigkeiten unter 2 m/s auf. Windgeschwindigkeiten über 30 m/s werden mit einem prozentualen Anteil von 4 und 1 % an E11 und E1 erzielt. Insgesamt schwanken die Windgeschwindigkeiten unter 2 m/s mit einem prozentualen Anteil von 62% an E11 von *Usnea aurantiaco-atra*, bis zu 99% an dem windgeschützten Mikrostandort W2, *U. aurantiaco-atra*. Ähnlich verhalten sich die Windgeschwindigkeiten zwischen 2 m/s und 3 m/s. Auch hier variieren die Häufigkeiten zwischen 10% (W3) und 25% (E1). Durchschnittlich liegen 13% der ermittelten Windgeschwindigkeiten an E11, E7 und von *Stereocaulon alpinum*, E5, zwischen 2 m/s und 3 m/s. Während an E7 10% der Werte bis 10 m/s und an E1 5% der Werte Windgeschwindigkeiten zwischen 10 m/s und 30 m/s erreichen, erzielt mit einer Häufigkeit von 4% E11 die absolut höchsten Windgeschwindigkeiten über 30 m/s. Dieser ungeschützte Randbereich am Osthang bildet den windexponiertesten Standort.

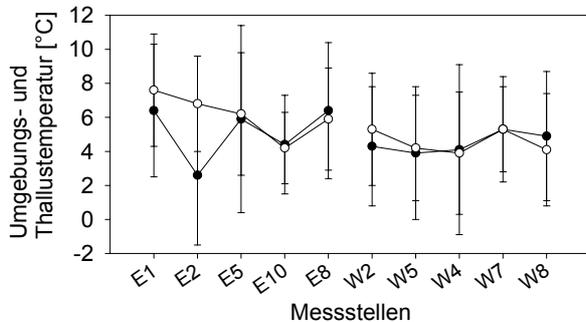


**Abb. 42** Verlauf der Windgeschwindigkeiten an den Mikrostandorten am Ost- und Westtransekt. *Usnea aurantiaco-atra*: E1, E7, E11, W2, W3, W6, *Stereocaulon alpinum*: E5.

Die ungleichen Windverhältnisse lassen sich durch Verlaufskurven deutlicher darstellen. Diese zeigen in Abb. 42, dass exponierte Standorte am Osthang während des Untersuchungszeitraums stärker vom Wind erfasst werden, als die am Westhang. Prinzipiell übersteigen die Windgeschwindigkeiten des Westhangs selten 5 m/s. Eine Ausnahme bildet die stürmische Nordwest Wetterlage am 29.1.1997, hier werden an E1 Windgeschwindigkeiten bis zu 35 m/s erzielt. Ähnlich hohe Windgeschwindigkeiten (40 m/s) werden an E11 in der Nacht vom 9.2 auf den 10.2.1997 erzielt, während bei den anderen Mikrostandorten aufgrund der geschützten Lage in der Bucht lediglich Windgeschwindigkeiten unter 5 m/s erzielt werden. Die Mikrostandorte E1, E11 und W6 werden am stärksten vom Wind beeinflusst. Da die aufkommenden Winde nicht regelmäßig zu einer spezifischen Tageszeit auftreten, werden diese eher vom Großklima

gelenkt und sind weniger auf lokale Windsysteme, wie das Land-See Windsystem, zurückzuführen.

### 10.2.3 Temperatur

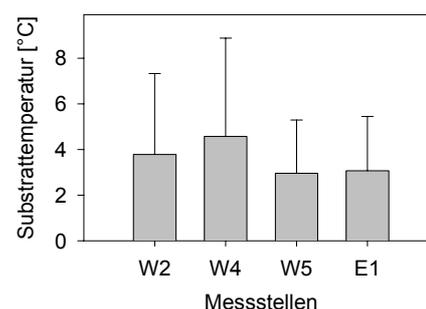


**Abb. 43** Mittlere Temperaturen von *Usnea aurantiaco-atra* (E1, E2, E10, W2, W7, W8), *Stereocaulon alpinum* (E5, E8, W4) und *Himantormia lugubris* (W5). Leere Kreise: Umgebungstemperatur, gefüllte Kreise: Thallustemperatur.

Einen ersten zusammenfassenden Überblick über die Temperaturverhältnisse geben die in Abb. 43 dargestellten Mittelwerte der Umgebungs- und Thallustemperatur wieder. Innerhalb der Messperiode differieren die mittleren Umgebungstemperaturen unabhängig von der Exposition der Thalli. An der *Usnea aurantiaco-atra* Messstelle E1 (30m üNN) wurden durchschnittlichen die höchsten Umgebungstemperaturen von 7,9°C und die niedrigsten Temperaturen an W8 (85m üNN) mit durchschnittlich 4°C ermittelt. An den verschiedenen Mikrostandorten von *U. aurantiaco-atra* schwankt die Amplitude der Thallustemperaturen von 2,3°C (E2) bis 6,2°C (E1) und liegt mit diesen Werten unter denen der Umgebung. Die mittlere Thallustemperatur kann je nach Exposition des Standortes und der angrenzenden Vegetation die der Umgebung übersteigen, darunter liegen, oder ihr entsprechen. Am *U. aurantiaco-atra* Standort (W8) liegt die Umgebungstemperatur unter der Thallustemperatur. Die angrenzenden Moospolster können die Temperaturamplitude zwischen der Umgebungs- und Thallustemperatur verringern. Dem entgegen liegt ein umgekehrtes Temperaturverhalten an der ebenfalls von Moos umgebenden Messstelle E1 vor. Hier liegen durchschnittlich die Umgebungstemperaturen über den Thallustemperaturen. Die höheren Windgeschwindigkeiten an diesem Standort können zu einem Absinken der Thallustemperaturen führen. Die Thallustemperaturen liegen an den Mikrostandorten *U. aurantiaco-atra* (E2, W2) und *Himantormia lugubris* (W5) sowie *Stereocaulon alpinum* (E5) in Abhängigkeit von der umgebenden Vegetation unterhalb denen der Umgebung. Obwohl *H. lugubris* eine dunkle Thallusoberfläche aufweist und somit stärker das einfallende Licht absorbieren kann, was zu einer Erhöhung der Thallustemperaturen in trockenem Zustand führen kann, entsprechen die beiden Temperaturen nahezu einander. Ein tendenziell umgekehrtes Temperaturverhalten zeigt sich an den *U. aurantiaco-atra* Standorten (E10, W8) und *S. alpinum* W4, E8. Hier liegen die Umgebungstemperaturen im Mittel unterhalb denen der Thalli. Die Amplitude zwischen beiden Temperaturen beträgt an den *U. aurantiaco-atra* (W8, E10) und *S. alpinum* (E5, E8) durchschnittlich weniger als 1°C. An dem südexponierten *U. aurantiaco-atra* Mikrostandort (W7), der selten direkte Einstrahlungsintensitäten über 1000 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] erhält, entsprechen die Umgebungs- und Thallustemperaturen einander.

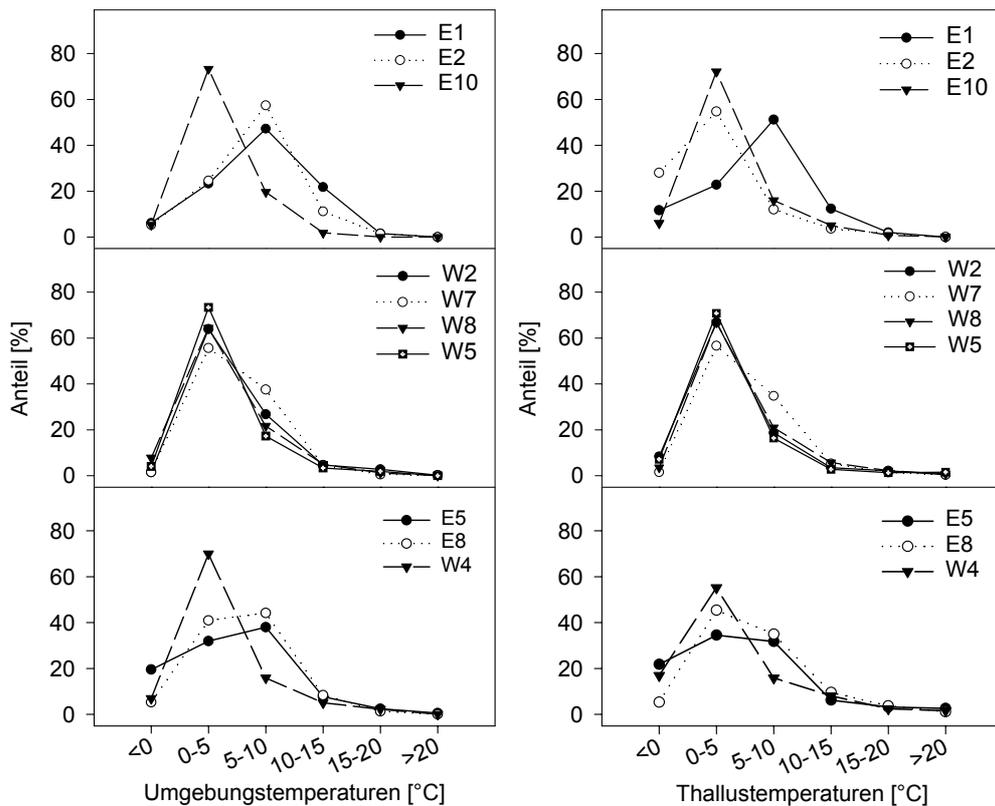
Einen ersten zusammenfassenden Überblick über die Temperaturverhältnisse geben die in Abb. 43 dargestellten Mittelwerte der Umgebungs- und Thallustemperatur wieder. Innerhalb der Messperiode differieren die mittleren Umgebungstemperaturen unabhängig von der Exposition der Thalli. An der *Usnea aurantiaco-atra* Messstelle E1 (30m üNN) wurden durchschnittlichen die höchsten Umgebungstemperaturen von

Einen besonderen Einfluss auf das Temperaturverhalten der Flechten zeigen neben der Struktur und Farbe des Thallus die Wuchsformen. Um diesen Einfluss in Zusammenhang mit dem Temperaturverhalten darzustellen, werden im folgenden die Substrattemperaturen miteinander verglichen. Aufgrund der Polsterstruktur von *Stereocaulon alpinum* (W4) und des mehrere Zentimeter hohen Podetiums ergibt sich ein luftgefüllter Raum, der mit mittleren Substrattemperaturen von 4,5°C über denen von *Usnea aurantiaco-atra* (unter 4°C, W2, E1) liegt. Ausgleichend auf die Temperaturamplitude kann die den Standort umgebende Vegetation wirken (Abb. 44). Hierbei scheint die austrocknende Wirkung des Windes zusammen mit den Einstrahlungsintensitäten das Temperaturverhalten der Flechten stärker zu beeinflussen. Obgleich die Mikrostandorte E1 und W2 ein vergleichbares Vegetationsmuster aufweisen, sind sie unterschiedlichen Temperatur- und Windintensitäten ausgesetzt. Die höheren Windgeschwindigkeiten an E1 können die Substrattemperatur herabsetzen. An W2 (*U. aurantiaco-atra*) werden mittlere Temperaturen von 3,9°C erreicht, während die von E1 mit 3,1°C darunter liegen. Die niedrigsten mittleren Substrattemperaturen werden von *H. lugubris* (W5) und *U. aurantiaco-atra* (E1) mit 3°C erreicht.



**Abb. 44** Mittlere Substrattemperaturen an den Mikrostandorten von *Usnea aurantiaco-atra* (W2, E1), *Stereocaulon alpinum* (W4) und *Himantormia lugubris* (W5).

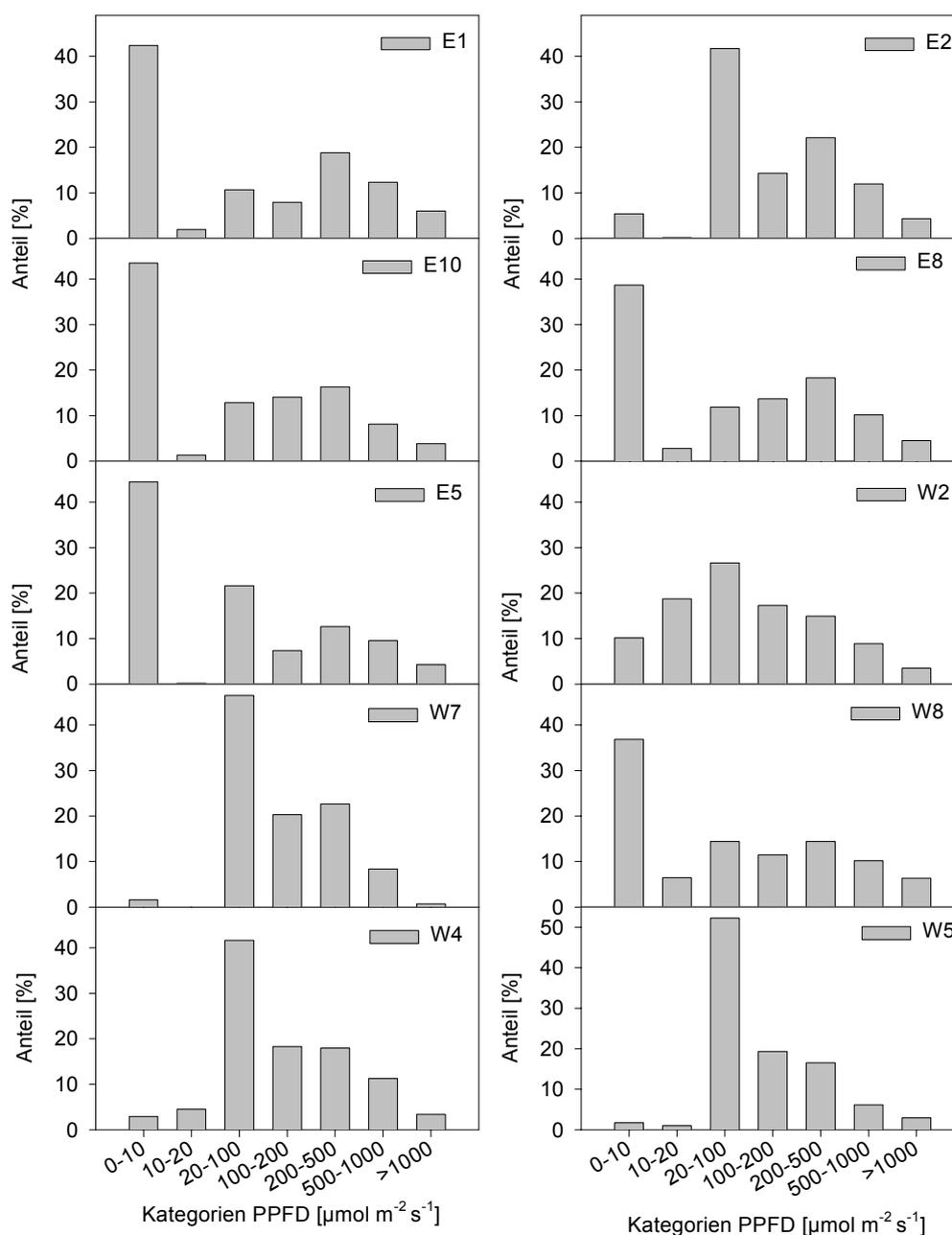
Die in Abb. 45 dargestellten kategorisierten Temperaturwerte unterstreichen die geringen Temperaturunterschiede von *Usnea aurantiaco-atra* (W2, W7, W8) und *Himantormia lugubris* (W5) entlang des Westhangs. Um die Verteilung der kategorisierten Werte zu verdeutlichen wurden die einzelnen Kategorien miteinander verbunden. Ihre Verteilung an den *U. aurantiaco-atra* Standorten entspricht nahezu einander. Umgebungstemperaturen von 0°C bis 5°C werden am häufigsten an den *U. aurantiaco-atra* Mikrostandorten W2, W7, W8 und E10, sowie der von *Himantormia lugubris* (W5) mit einer prozentualen Häufigkeit von 55 % bis über 70 % erreicht. Umgebungstemperaturen zwischen 5°C und 10°C werden an den Mikrostandorten E1 und E2 zu 45 % und 58 % erreicht. Ähnlich verhalten sich auch die Thallustemperaturen. Die Thallustemperaturen liegen an den Standorten *U. aurantiaco-atra* (W2, W7, W8) wie die der Umgebungstemperaturen am häufigsten zwischen 0°C und 5°C. Die niedrigsten Werte der Umgebungstemperaturen werden an W7 mit einem prozentualen Anteil von 58 %, die höchsten Werte hingegen an W5 mit einer Häufigkeit von 70 % erreicht. Der Verlauf der Temperatur an den Standorten entlang des Osthangs weist gegenüber den Standorten am Westhang kein einheitliches Bild auf. Die Umgebungstemperaturen des ostexponierten Mikrostandorts E2 und des nordwestexponierten Standorts E1 weisen einen deutlich höheren prozentualen Anteil der



**Abb. 45** Häufigkeitsverteilung der ermittelten Umgebungs- und Thallustemperaturen von *Usnea aurantiaco-atra* (E1, E2, E10, W2, W7, W8), *Himantormia lugubris* (W5) und *Stereocaulon alpinum* (E5, E8, W4).

Temperaturen zwischen 5°C und 10°C mit einem prozentualen Anteil von 58 % und 50 % auf. An E10 werden mit einer Häufigkeit von 70 % Umgebungstemperaturen von 0°C bis 5°C erreicht. Die Temperaturverteilung entspricht den Standorten am Westhang. Die längere Belichtung des Osthangs führt an den Standorten im Mittel zu höheren Temperaturen. Bei den Thallustemperaturen entspricht die prozentuale Verteilung ungefähr denen der Umgebungstemperatur. Der prozentuale Anteil der Umgebungs- und Thallustemperaturen beträgt an E1 im Temperaturbereich von 5°C bis 10°C 51 %. Abweichend verhalten sich die Temperaturen am Mikrostandort E2. Hier liegen die am häufigsten ermittelten Thallustemperaturen zwischen 0°C und 5°C deutlich unter denen der Umgebungstemperatur und erreichen einen prozentualen Anteil von 55 %. Neben der Topographie der Hänge beeinflusst die Wuchsform das Temperaturverhalten der Flechte. Die frutikosen Flechten *U. aurantiaco-atra* und *H. lugubris* weisen eine deutliche Dominanz beider Temperaturen von 0°C bis 5°C auf, während die polsterbildende Flechte *Stereocaulon alpinum* insgesamt eine größere Temperaturamplitude zeigt. Am trockensten Mikrostandort von *S. alpinum* (W4) liegen 70 % der ermittelten Werte der Umgebungstemperatur zwischen 0°C und 5°C. Die am häufigsten erreichten Thallustemperaturen liegen ebenfalls zwischen 0°C und 5°C. Diese werden mit einem prozentualen Anteil von 55 % erreicht. *S. alpinum* Standorte, die eine höhere Feuchtigkeit

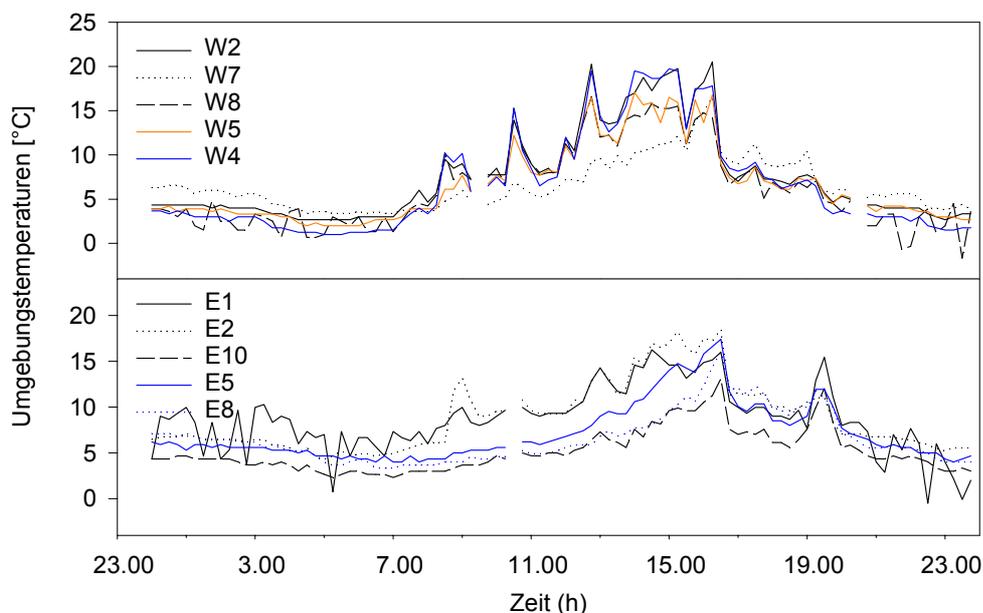
Zur detaillierten Analyse der Lichtverhältnisse der einzelnen Standorte eignen sich eher die in Abb. 38 dargelegten kategorisierten Lichtintensitäten. Die Kategorien wurden so gewählt, dass die Dämmerungsphase von der Nacht abgrenzbar ist und verschiedene Bereiche der Photosyntheseoptima erfasst werden können. Anhand der Verteilung der kategorisierten Lichtintensitäten lassen sich die Mikrostandorte von *Usnea aurantiaco-atra* (E1, E10, W8) und von *Stereocaulon alpinum* (E8, E5) zusammenfassen. Diese zeichnen sich durch einen hohen prozentualen Anteil (bis 45%) der Lichtintensitäten bis 20 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] aus. Ein



**Abb. 38** Häufigkeitsverteilung der Einstrahlungsintensitäten am Ost- und Westtransekt. *Usnea aurantiaco-atra*: E1, E2, E10, W2, W7, W8, *Stereocaulon alpinum* E5, E8, W4 und *Himantormia lugubris* W5.

aufweisen (E5, E8) erreichen häufiger Umgebungstemperaturen zwischen 5°C und 10°C (ca. 40%). Die Thallustemperaturen variieren geringfügiger, liegen aber ebenfalls am häufigsten mit einem prozentualen Anteil von 35 % an E5 und 45 % an E8 zwischen 0°C und 5°C. An beiden *S. alpinum* Standorten wurden Thallustemperaturen zwischen 5°C und 10°C mit einem prozentualen Anteil von 32 % (E8) und 30 % (E5) erzielt.

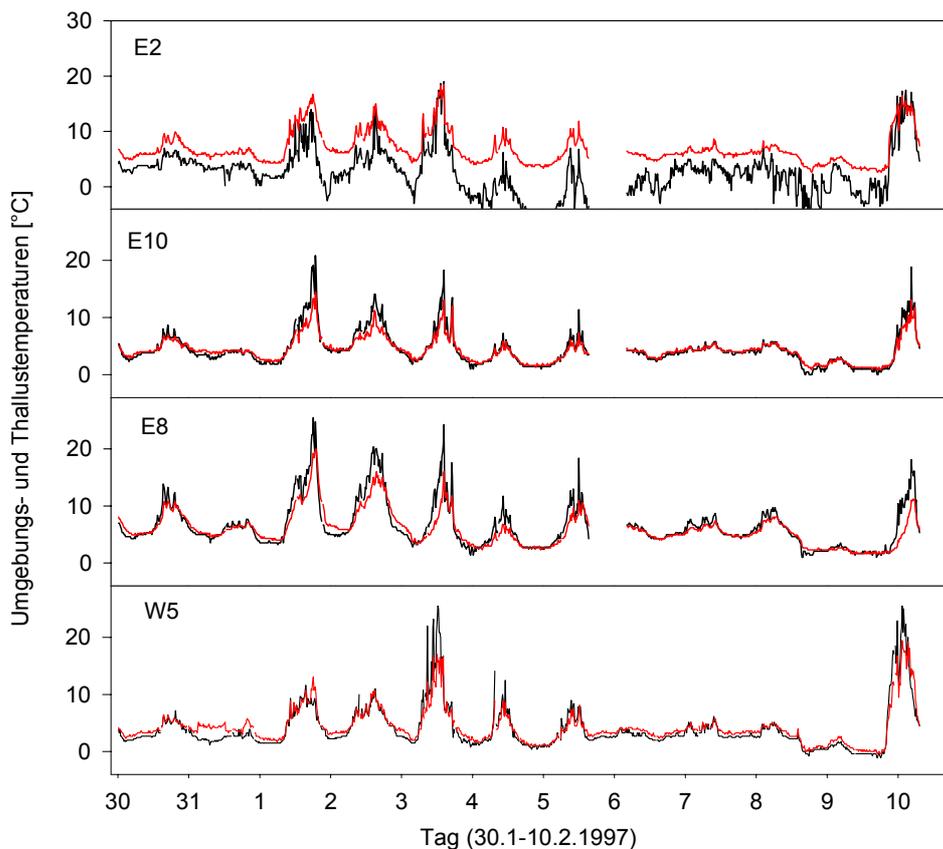
Vergleicht man den Tagesgang der Umgebungstemperaturen der untersuchten Flechten miteinander, so ergeben sich die größten Temperaturunterschiede an einem sonnigen Tag. Diese Tagesgänge unterstreichen die bereits durch die kategorisierten Werte gewonnenen Ergebnisse (Abb. 46). Die *Usnea aurantiaco-atra* Mikrostandorte E1 und E2 am Osthang weisen einen zu den Standorten am Westhang ähnlichen Temperaturverlauf auf, während die Umgebungstemperaturen von *Stereocaulon alpinum* an E5 und E8 sowie die von *U. aurantiaco-atra* an E10 und W7 von 12:00 Uhr bis 14:30 Uhr unter 10°C liegen, erreichen die Standorte am Westhang Umgebungstemperaturen von über 10°C. Am Nachmittag gegen 16:30 Uhr wird an W2 ein Tagesmaximum von 21°C erzielt. Die niedrigsten Umgebungstemperaturen wurden von *U. aurantiaco-atra* an E10 und W7 erreicht, ihr Tagesgang der Umgebungstemperatur weist eine vergleichbar geringe Tagesamplitude auf. An den Mikrostandorten E10 und W7 liegen die Tagesmaxima bei 14°C. Bis Mitternacht liegen die Umgebungstemperaturen am Westhang nur geringfügig über denen des Osthangs. Ab Mitternacht kehrt sich dieses Verhalten wieder um und die Umgebungstemperaturen am Osthang erreichen bereits Temperaturen von 10°C an E1 und



**Abb. 46** Tagesgang der Umgebungstemperaturen an den Mikrostandorten des Ost- und Westtransekts. *Usnea aurantiaco-atra* (W2, W7, W8, E1, E2, E10), *Himantormia lugubris* (W5) und *Stereocaulon alpinum* (W4, E5, E8).

6°C an E2, E5. Diese liegen somit über denen vom Westhang. Hier werden maximale Temperaturen bis zu 6,5°C an W7 erzielt. *Himantormia lugubris* weist mit *U. aurantiaco-atra* (W8) vergleichbare maximale Umgebungstemperaturen von 15°C auf. Der Verlauf der Umgebungstemperaturen der *S. alpinum* Standorte E8, E5 und W4 an einem Sonnentag zeigt, dass W4 am Westhang höhere Umgebungstemperaturen erzielt als die Standorte des Osthangs. E8 weist durch eine vergleichbare Exposition mit *U. aurantiaco-atra*, E10, einen vergleichbaren Tagesgang der Umgebungstemperatur auf.

Die gemeinsame Betrachtung der Umgebungs- und Thallustemperaturen der Flechten, erlaubt eine Aussage über zusätzliche Feuchtigkeitsquellen wie z.B. Taufall. Unterschreitet die Thallustemperatur die der Umgebung, so ist aufgrund des Wasserdampfdruckgefälles zwischen den Flechten und der Umgebung eine Feuchtigkeitsaufnahme der Flechte aus der Umgebung möglich. Beide Temperaturverläufe werden im folgenden exemplarisch an *Usnea aurantiaco-atra* (E2, E10) *Stereocaulon alpinum* (E8) und *Himantormia lugubris* (W5) dargestellt (Abb. 47). Während des Untersuchungszeitraums lagen bis zum 6.2.1997 die Thallustemperaturen in

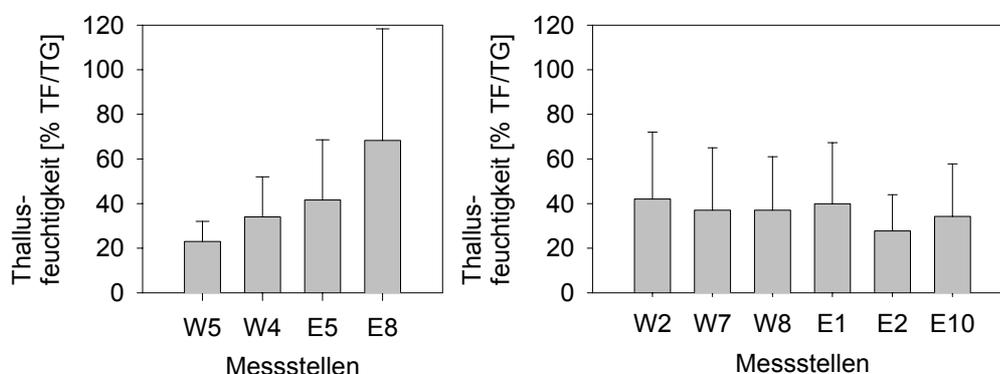


**Abb. 47** Tagesgänge der Umgebungs- und Thallustemperatur an *Usnea aurantiaco-atra* (E2, E10), *Stereocaulon alpinum* (E8) und *Himantormia lugubris* (W5). Rot: Umgebungstemperaturen, schwarz: Thallustemperaturen.

der Nacht an allen Mikrostandorten regelmäßig unter denen der Umgebung. Dieses Verhältnis erlaubt der Flechte aufgrund des Wasserdampfdruckgefälles eine Feuchtigkeitsaufnahme aus der Luft. In den Morgenstunden kehrt sich dieses Verhältnis wieder um und ein Tagesmaximum von 28°C (W5) kann erreicht werden. Vom 6.2. bis 10.2.1997 können aufgrund der hohen Bewölkung die Tagesgänge der Temperaturen ausgeglichener sein. Ein abweichendes Temperaturverhalten zeigt E2. An diesem Standort liegen die Umgebungstemperaturen kontinuierlich über denen des Thallus. Dies kann durch die hohe Einstrahlungsintensität und die damit verbundenen häufige Trockenheit des Thallus verursacht werden.

#### 10.2.4 Feuchtigkeit

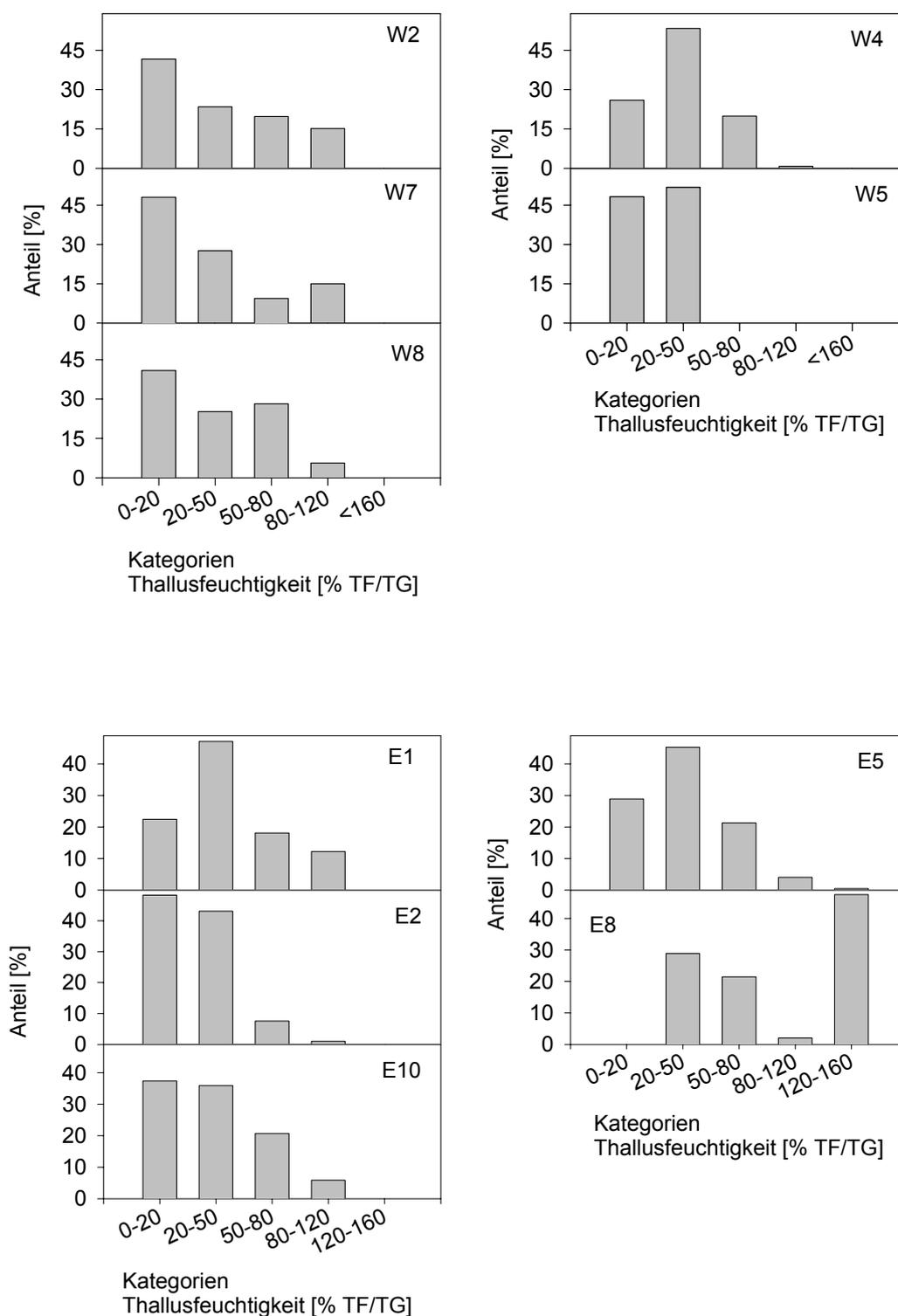
Entscheidend für die Stoffwechselaktivität der Flechten ist, neben Licht und Temperatur, die Feuchtigkeit. Unterschiedliche anatomische Verhältnisse verschiedener Flechtengattungen führen, wie unter 10.1 bereits dargestellt, zu unterschiedlichen Photosynthese-Optima und Toleranzen gegenüber den einwirkenden Klimafaktoren. Um die Mikrostandorte der untersuchten Flechtenarten in ihrem Feuchtigkeitsverhalten zu unterscheiden, werden im folgenden die Mittelwerte der Thallusfeuchtigkeit gegenübergestellt (Abb. 48). Von den *Usnea aurantiaco-atra* Standorten wurde an E2 aufgrund hoher Einstrahlungsintensitäten und hohen Umgebungstemperaturen der niedrigste mittlere Thallusfeuchtigkeitsgehalt von 29% TF/TG ermittelt. Mittlere Thallusfeuchtigkeitsgehalte bis zu 38% TF/TG werden an W7, W8 und E10 erzielt. Hiervon lassen sich die *U. aurantiaco-atra* Standorte mit den höchsten mittleren Thallusfeuchtigkeiten W2 und E1 (über 40% TF/TG) abgrenzen. Insgesamt können exponierte Standorte mit niedrigen Thallusfeuchtigkeitsgehalten und hohen Austrocknungsraten solchen, die isoliert auf Felsflächen vorkommen und solchen, die zwischen Moospolstern wachsen gegenübergestellt werden. Diese angrenzenden Moose können zusätzlich Wasser speichern und den Austrocknungsprozess der Flechten verzögern. Von diesen Standorten grenzt sich das



**Abb. 48** Häufigkeitsverteilung der ermittelten Thallusfeuchtigkeiten an *Himantormia lugubris* (W5), *Stereocaulon alpinum* (W4, E5, E8) und *Usnea aurantiaco-atra* (W2, W7, W8, E1, E2, E10) auf Livingston Island.

Feuchtigkeitsmuster der Strauchflechte *Himantormia lugubris* deutlich ab. *H. lugubris* (W5) erreicht von den untersuchten Flechten die niedrigsten mittleren Thallusfeuchtigkeiten mit 23% TF/TG. *Stereocaulon alpinum* hingegen zeigt unterschiedliche Feuchtigkeitsmuster. Die Mikrostandorte W4 und E5 lassen sich mit mittleren Thallusfeuchtigkeitsgehalten von 38% TF/TG und 45% TF/TG deutlich von dem *S. alpinum* Standort E8 mit mittleren Thallusfeuchtigkeitsgehalten von 70% TF/TG abgrenzen.

Feuchtigkeitsunterschiede der Flechten lassen sich durch kategorisierte Werte deutlicher darstellen. Die Kategorien wurden hierbei so gewählt, dass die photosynthetischen Grenzwerte, wie der Feuchtigkeitsinitialpunkt und optimale Thallusfeuchtigkeiten für Photosynthese sowie eine Wasserübersättigung der Flechten voneinander abgegrenzt werden können. Die Feuchtigkeitsverteilung der Flechten zeigt ein standörtlich individuelles Muster (Abb. 49). Unter den *Usnea aurantiaco-atra* Standorten zeigt sich auch bei der kategorisierten Darstellung der Werte, dass E2 der trockenste Standort ist. An diesem Standort lassen sich 48 % der Werte dem Thallusfeuchtigkeitsgehalt von 0% TF/TG bis 20% TF/TG zuordnen. Am zweithäufigsten werden mit 44 % an diesem Standort Thallusfeuchtigkeitsgehalte zwischen 20% TF/TG und 50% TF/TG erzielt. Die *U. aurantiaco-atra* Standorte E1, W7 und W2 mit den höchsten mittleren Thallusfeuchtigkeitsgehalten erreichen auch bei den kategorisierten Werten innerhalb der *U. aurantiaco-atra* Standorte die höchsten Thallusfeuchtigkeiten zwischen 80% TF/TG und 120% TF/TG mit einem prozentualen Anteil von 12 % und 15 %. Die weiteren *U. aurantiaco-atra* Standorte erreichen Thallusfeuchtigkeiten dieser Kategorie mit einer Häufigkeit unter 5%. Die *Usnea* Standorte W2, W7, W8 und E10 zeigen eine vergleichbare Verteilung der Thallusfeuchtigkeitsgehalte. An W2 sinkt der prozentuale Anteil der Feuchtigkeit mit zunehmender Thallusfeuchtigkeit. Die höchsten Thallusfeuchtigkeiten werden mit einer Häufigkeit von 15% TF/TG erreicht. Der *U. aurantiaco-atra* Standort W8 erreicht im Gegensatz zu den vorherigen Standorten einen prozentualen Anteil der Thallusfeuchtigkeitsgehalte von 50% TF/TG bis 80% TF/TG von 30 % und mit einer Häufigkeit von 25 % Thallusfeuchtigkeitsgehalte zwischen 20% TF/TG bis 50% TF/TG. An diesem Standort kann die Flechte zwar sehr feucht werden, kann aber entgegen den Standorten W2 und E1 die Austrocknungszeit durch die angrenzenden Moospolster nicht langfristig verzögern. An W7 werden die Thallusfeuchtigkeitsgehalte zwischen 50% TF/TG und 80% TF/TG lediglich mit einer Häufigkeit von 10 % erzielt. Die Häufigkeit der erreichten Thallusfeuchtigkeiten zwischen 80% TF/TG und 120% TF/TG von 15 % ist durch die Exposition des Standorts und der damit verbundenen verzögerten Wasseraufnahme aus dem Niederschlag zurückzuführen. Die Standorte E1 und W2 sind beide durch die sie umgebende Moosvegetation beeinflusst. Im Gegensatz zu E1 finden an W2 häufiger Austrocknungsphasen statt. Diese könne die Austrocknung der Flechten verzögern, was sich in dem prozentualen Anteil der Thallusfeuchtigkeiten zwischen 20% TF/TG und 50% TF/TG widerspiegelt. An E1 scheinen die angrenzenden Moose den Thallusfeuchtigkeitsgehalt stärker zu beeinflussen als an W2, da hier der Anteil der Thallusfeuchtigkeit zwischen 20% TF/TG und 50% TF/TG (48 %) deutlich über dem von W2 (20

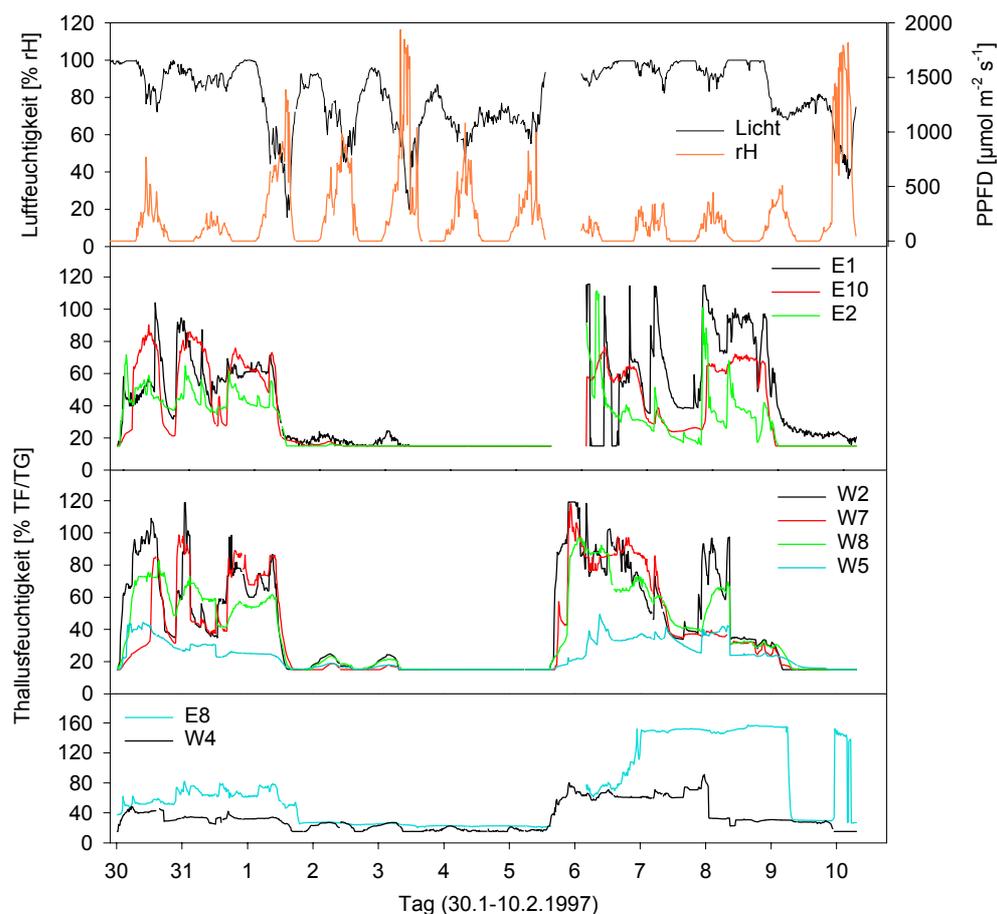


**Abb. 49** Häufigkeitsverteilung der ermittelten Thallusfeuchtigkeitsgehalte der Standorte am Ost- und Westtransekt auf Livingston Island. *Usnea aurantiaco-atra*: W1, W2, W8, E1, E2, E10, *Sterocaulon alpinum*: W4, E5, E8, *Himantormia lugubris*: W5.

%) liegt. Die Standorte E10 und E2 sind beide durch hohe Werte der Thallusfeuchtigkeitsgehalte zwischen 0% TF/TG und 20% TF/TG gekennzeichnet (38 %, 48 %), erreichen aber, im Gegensatz zu W8 und W7, beide mit 38 % und 42 % einen vergleichbaren prozentualen Anteil der Thallusfeuchtigkeitsgehalt zwischen 20% TF/TG und 50% TF/TG. Thallusfeuchtigkeitsgehalte

über 50% TF/TG werden lediglich mit einem prozentualen Anteil unter 20% erzielt. Im Gegensatz zu *U. aurantiaco-atra* zeigt die Verteilung der kategorisierten Werte bei *Himantormia lugubris* ein anderes Bild. Hier werden die maximalen Feuchtigkeitswerte bereits in der Kategorie der Thallusfeuchtigkeitsgehalte zwischen 20% TF/TG und 50% TF/TG erzielt. Der prozentuale Anteil der Thallusfeuchtigkeit zwischen 20% TF/TG und 50% TF/TG beträgt an W5 52 %. Im antarktischen Sommer ist die Flechte während der Hälfte des Untersuchungszeitraums trocken und somit stoffwechselphysiologisch inaktiv. *Stereocaulon alpinum* hingegen erreicht mit 48 % der Werte einen Thallusfeuchtigkeitsgehalt zwischen 120% TF/TG und 160% TF/TG. Diese Thallusfeuchtigkeiten liegen in der Anzahl und Häufigkeit deutlich über denen von *U. aurantiaco-atra* und *H. lugubris*. An E8 liegen die Thallusfeuchtigkeitsgehalte während des gesamten Messzeitraums über 20% TF/TG. Ein sekundäres Maximum wird zwischen den Thallusfeuchtigkeitsgehalten von 20% TF/TG bis 50% TF/TG erzielt. Die häufiger trockenen *S. alpinum* Standorte E5 und W4 zeigen eine deutliche Verlagerung ihrer Feuchtigkeitswerte zu den niedrigeren Kategorien. An W4 liegen 52 % und an E5 48 % der Werte der Thallusfeuchtigkeitsgehalten zwischen 20% TF/TG und 50% TF/TG.

Die Darstellung der Verlaufskurven geben eine Auskunft über die Feuchtigkeitsverhältnisse der Flechte. Im folgenden werden Feuchtigkeitskurven der Mikrostandorte am Ost- und Westhang angeführt. Die Tage vom 30.1 bis 31.1.1997 sind durch Schneeverwehungen gekennzeichnet, an die sich eine zweitägige Schmelzphase anschließt. Hierbei werden Thallusfeuchtigkeiten an den Standorten von *U. aurantiaco-atra* von 60% TF/TG (E1, E2) und 80% TF/TG (E10, W8) bis 100% (W2) erzielt (Abb. 50). Die Thallusfeuchtigkeitsgehalte sinken an diesen Standorten, abgesehen von E10, die durch die Neigung der Felsfläche geringfügiger von Schneeakkumulationen profitieren kann, nicht unter 40% TF/TG. An dem *U. aurantiaco-atra* Standort E1 werden durch einsetzenden Niederschlag in Form von Regen maximale Thallusfeuchtigkeitsgehalte von 120% TF/TG gemessen. Diese hohen Thallusfeuchtigkeitsgehalte verzögern durch zusätzliches Wasser aus der angrenzenden Moosvegetation die Austrocknungszeit der Flechte. Im Gegensatz dazu werden an E10 lediglich 80% TF/TG und an E2 100% TF/TG erreicht. Am südexponierten *U. aurantiaco-atra* Standort W7, der im Norden durch einen 1,5 m hohen Felsblock geschützt wird, kann sich Schnee nicht unmittelbar akkumulieren. Die Flechte ist stärker auf die einsetzenden Tauprozesse angewiesen, hierdurch setzen die Tauprozesse an diesem Standort erst mit einer sechsständigen Verzögerung ein und führen zu einem Anstieg der Thallusfeuchtigkeit auf 100% TF/TG. Gefolgt wird diese Schmelzphase von fünf klaren, sonnigen Tagen. Die Thallusfeuchtigkeitsgehalte liegen während dieser Zeit fast kontinuierlich unter 15% TF/TG. Kurzzeitige Erhöhungen der Luftfeuchtigkeit durch Nieselregen lassen den Feuchtigkeitsgehalt der Flechte auf 25% TF/TG ansteigen. Ein erneuter Feuchtigkeitsanstieg ist erst bei erneut einsetzendem Niederschlag in der Nacht vom 6.2.1997 möglich.



**Abb. 50** Verlaufskurven der Thallusfeuchtigkeiten von *Usnea aurantiaco-atra* E1, E2, W10, W2, W7, W8), *Himantormia lugubris* (W5) und *Stereocaulon alpinum* (E8, W4) auf Livingston Island.

Anders verhält sich die endemische Art *Himantarmia lugubris* (Abb. 50). Im Rahmen der Eichung der Thallusfeuchtigkeit wurde in wassergesättigter Atmosphäre ein Maximalwert von lediglich 90% TF/TG ermittelt. Auch bei den im Freiland ermittelten Werten wurden nur geringe Thallusfeuchtigkeitsgehalte mit einer maximalen Thallusfeuchtigkeit von 42% TF/TG erreicht. Diese erzielen somit gerade ein Drittel des Wassergehalts von *Usnea aurantiaco-atra*. Die höchsten Thallusfeuchtigkeitsgehalte wurden von *H. lugubris* nach Schneefall unter Schmelzwasserbedingungen erreicht. Entgegen *U. aurantiaco-atra* kann die Thallusfeuchtigkeit durch die sich anschließenden Schmelzprozesse nicht erhöht werden, vielmehr erfolgt ein langsamer, kontinuierlicher Austrocknungsvorgang. Die kompakte Thallusstruktur erlaubt der Art eine verzögerte Wasseraufnahme und -abgabe. Auch der Anstieg der Thallusfeuchtigkeit bei Niederschlag zeigt ein anderes Bild. Hier verläuft ein Anstieg der Thallusfeuchtigkeit erst zwei Stunden nach *U. aurantiaco-atra*. Gleichzeitig wird aber im Kontrast zu *U. aurantiaco-atra* die Austrocknungsphase ausgedehnt. Ähnlich wie *Stereocaulon alpinum* kann die Art mehrere Tage Thallusfeuchtigkeitsgehalte um 40% TF/TG aufweisen ohne auszutrocknen. Taufall ist an diesen Standorten möglich, spielt aber für die Erhöhung der Thallusfeuchtigkeit von *H. lugubris* keine Rolle.

*Stereocaulon alpinum* weist, im Gegensatz zu *Usnea aurantiaco-atra* und *Himantormia lugubris*, breitere Feuchtigkeitsamplituden auf. Das prinzipielle Verhalten der Flechte wurde bereits unter Kapitel 10.1 angeführt. Entgegen *H. lugubris*, die ihre höchsten Thallusfeuchtigkeitsgehalte (40% TF/TG) unter Schneebedeckung erreichen kann, ist die Thallusfeuchtigkeit von *S. alpinum* generell höher, aber unter Schnee geringer als bei flüssig verfügbarem Wasser. Tauprozesse, die flüssiges Wasser bereitstellen, führen an E8 und W4 zu Thallusfeuchtigkeitsgehalten von 40% TF/TG und 80% TF/TG. Dauerniederschlag in Form von Regen hingegen verursacht einen Thallusfeuchtigkeitsgehalt von 80% TF/TG und 140% TF/TG (Abb. 50). Die höchsten Thallusfeuchtigkeiten von 150% TF/TG werden an E8 durch Niederschlag und den Hang herabrinnendes Wasser erreicht. Wasser im unteren Thallusbereich kann durch die aus Pilz bestehenden Pseudopodetien und aufgrund der hohen Speicherkapazität der Blaualgen in den Cephalodien durch Quellung die Thallusfeuchtigkeit erhöhen. Die Temperaturverhältnisse lassen an den *S. alpinum* Standorten Taufall zu, dieser scheint wie bei *H. lugubris* eine untergeordnete Rolle bei der Feuchtigkeitserhöhung zu spielen.

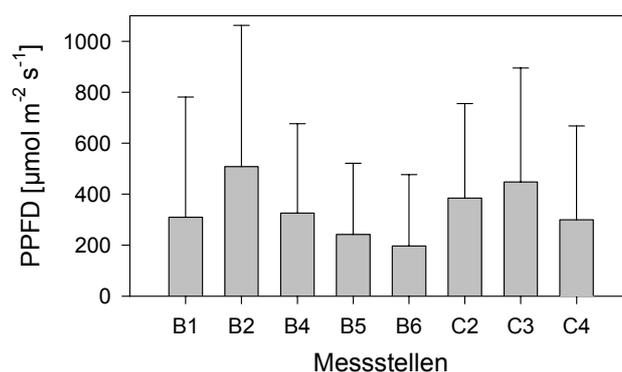
Die Feuchtigkeitsmuster lassen sich folgendermaßen zusammenfassen: Die Standorte von *Usnea aurantiaco-atra* entlang geringfügig bewachsener Felsflächen können solchen mit angrenzender Moosvegetation gegenübergestellt werden. Zusätzliche Wassermengen aus der umgebenden Vegetation und hohe Luftfeuchtigkeiten sind maßgeblich für eine Erhöhung der Thallusfeuchtigkeit verantwortlich. Die Amplitude der Feuchtigkeit von *U. aurantiaco-atra* ist im Vergleich zu *Stereocaulon alpinum* deutlich geringer, übersteigt aber deutlich die von *H. lugubris*. Zum Einen existieren Standorte, die temporär überflutet werden und hohe Feuchtigkeiten zwischen 120% TF/TG - 180% TF/TG aufweisen (E8); diese Standorte befinden sich innerhalb von Drainagebereichen mit geringer Substratumwälzung. Zum Anderen können diesen trockeneren Standorten, solche mit rhythmischem Wasserstau und hohen Feuchtigkeiten von 20 bis 50%TF/TG gegenüber gestellt werden (W4). Diese letztgenannten Standorte befinden sich innerhalb von Depressionen, die geringfügig Staunässe gewährleisten.

### 10.3 Mikroklimatische Standortdifferenzierung - Lagoon Island

Die Transekte auf Lagoon Island wurden entsprechend denen auf Livingston Island, entlang eines ost- und westexponierten Hangs, ausgewählt. Aufgrund der Topographie von Lagoon Island erstrecken sich die Transekte hier über eine Höhendifferenz von 15 m. Die niedrigsten Mikrostandorte von *Umbilicaria antarctica* und *Usnea antarctica* befinden sich 8m üNN und die höchsten liegen in 28m üNN. Als kosmopolitisch verbreitete Flechte wurde auch hier *Stereocaulon alpinum* untersucht. Da *Usnea aurantiaco-atra* auf Lagoon Island nicht mehr vorkommt, wurden die Messungen an *Usnea antarctica* durchgeführt. Die einzelnen Standorte wurden bereits in Kapitel 9.2 erläutert.

### 10.3.1 Licht

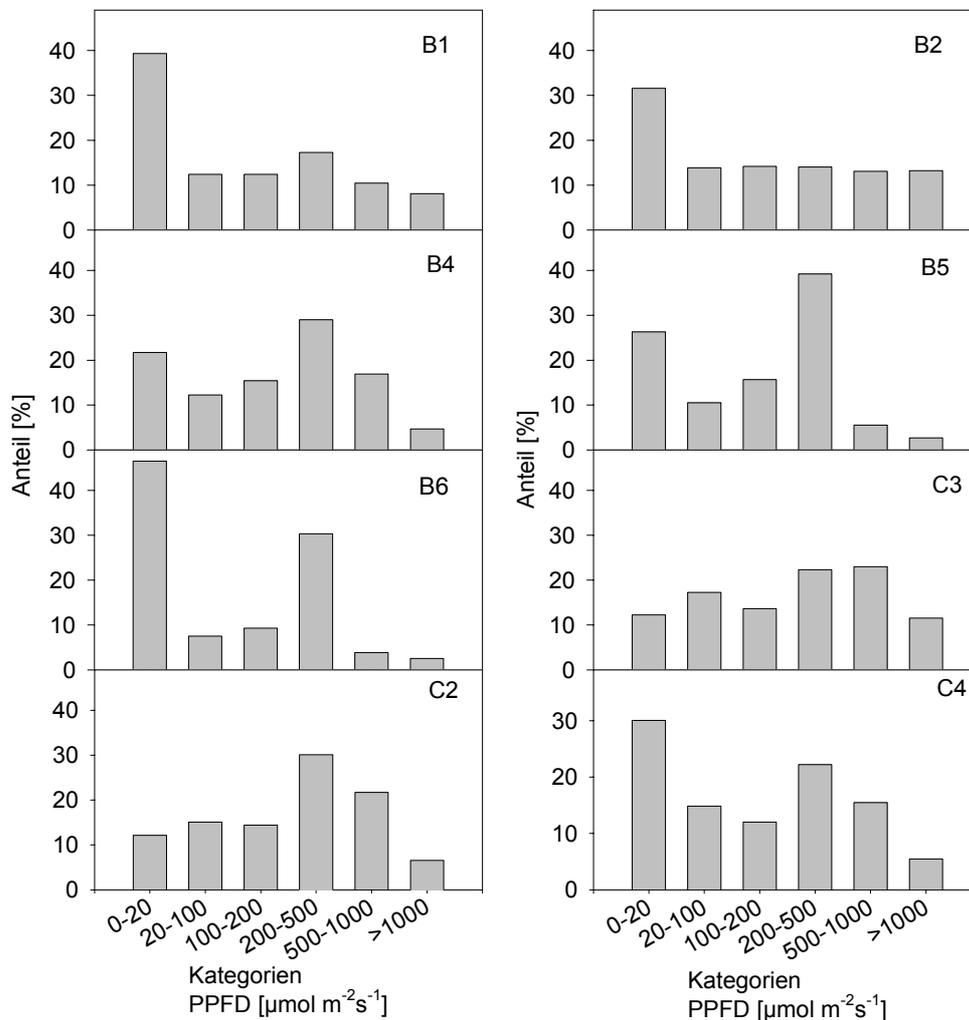
Bis zum Beginn des antarktischen Sommers kann sich in der Marguerite Bay vor Lagoon Island Eis befinden. Diese Eismassen erhöhen die Reflektion der einfallenden Strahlung und senken die Luftfeuchtigkeit. Unterschiedliche Lichtintensitäten an den Mikrostandorten können sich unter diesen Bedingungen durch die Strahlungslänge und den Einfallswinkel der Sonne nivellieren. Erst wenn die Bucht eisfrei ist steigen die Luftfechtigkeiten an und Unterschiede der Strahlungsintensitäten an den Mikrostandorten werden offensichtlicher. Diese Unterschiede spiegeln sich bereits in den Mittelwerten der Lichtintensitäten der Mikrostandorte wider. Anhand der Mittelwerte kann eine Unterteilung der Mikrostandorte in drei Gruppen vorgenommen werden (Abb. 51). Hierbei lassen sich die Mikrostandorte B5 und B6 mit mittleren Lichtintensitäten bis 200 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] solchen mit mittleren Lichtintensitäten bis 300 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] der Mikrostandorte B1, B4 und C4 gegenüberstellen. Die höchsten mittleren Lichtintensitäten werden an den Mikrostandorten B2 und C3 erreicht, diese weisen durchschnittliche Lichtintensitäten bis 500 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] auf. Für die Mikrostandorte C1 und C5 liegen keine Daten vor.



**Abb. 51** Mittlere Einstrahlungsintensitäten an den Mikrostandorten entlang des Ost- und Westhangs auf Lagoon Island.

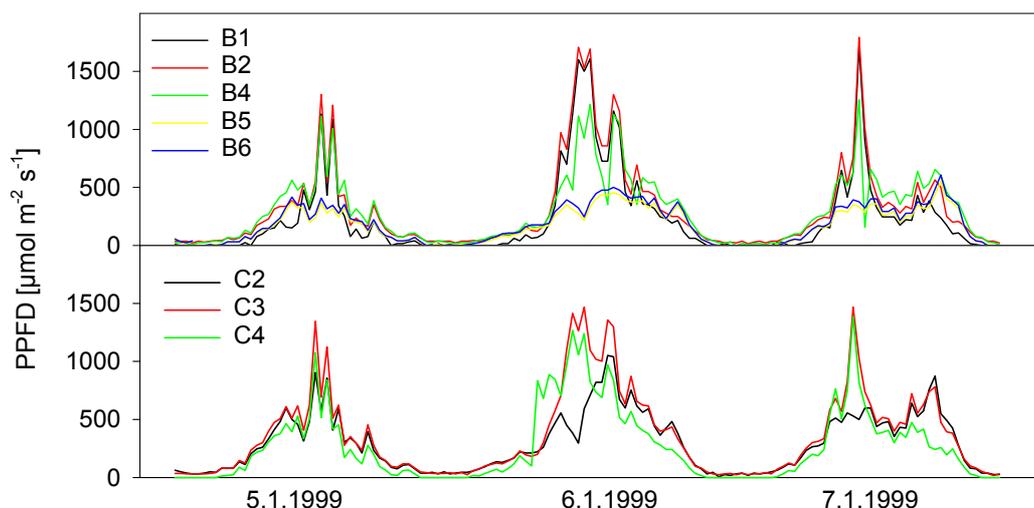
Die Verteilung der Strahlung lässt sich deutlicher durch kategorisierte Werte darstellen. Im antarktischen Sommer nimmt in der südlichen maritimen Antarktis die Sonnenscheindauer zu und die Luftfeuchtigkeit deutlich ab. Aus diesem Grund wurde der Lichtkompensationspunkt für photosynthetische Aktivität von *Usnea antarctica* (20 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ]) als Schwellenwert der niedrigsten Lichtkategorie gewählt. Die Abb. 52 zeigt eine Übersicht über die prozentuale Häufigkeit der an den Mikrostandorten erreichten Lichtintensitäten. Lichtintensitäten bis 20 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] werden mit einer prozentualen Häufigkeit von 30 % bis 48 % an den *U. antarctica* Mikrostandorten C4, B1, B2 und B5 erzielt. Diese Standorte sind am häufigsten niedrigen Lichtintensitäten ausgesetzt. Die höchsten Lichtintensitäten über 1000 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] werden mit einem prozentualen Anteil von 10 % an B2 erzielt. Abgesehen von den höchsten und den niedrigsten Lichtintensitäten kann die Verteilung der dazwischenliegenden Werte folgendermaßen zusammengefasst werden. Eine nahezu gleichmäßige Verteilung der Lichtintensitäten zwischen 20 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] bis 1000 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] wird an B1, *Usnea antarctica* und B2 *Stereocaulon alpinum* erreicht. Neben diesen zeigen *Usnea antarctica* an B4, B5 und *Umbilicaria antarctica* an B6 sowie *S. alpinum* an C2 ein sekundäres Maximum

der Lichtintensitäten zwischen 200 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] und 500 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] mit einem prozentualen Anteil von 30 % (B4, B6, C2) bzw. 40 % (B5).



**Abb. 52** Häufigkeitsverteilung der Einstrahlungsintensitäten auf Lagoon Island. *Usnea antarctica*: B1, B4, B5, C1, *Stereocaulon alpinum*: B2, C3, C4 und *Umbilicaria antarctica*: B6, C2.

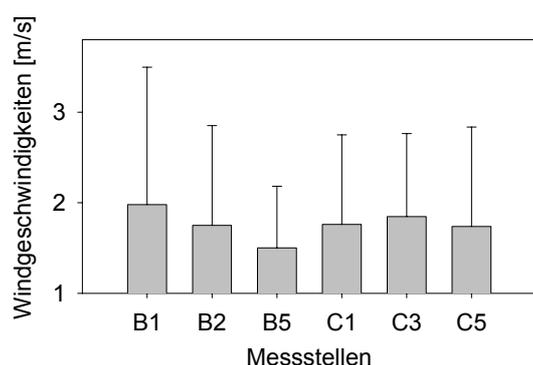
Der Verlauf der Einstrahlungsintensitäten zeigt, dass die Häufigkeiten der Tage mit Lichtintensitäten über 500 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ], im Gegensatz zu den Standorten auf Livingston Island, auf Lagoon Island häufiger während des Sommers auftreten. Die Tageskurven der Lichtintensitäten an den untersuchten Mikrostandorten geben in Abb. 53 unabhängig von der Flechtenart den charakteristischen Verlauf der Lichtverhältnisse an exponierten und geschützten Standorten während des antarktischen Sommers wieder. Die *Usnea antarctica* Standorte B1, B4 und die *Stereocaulon alpinum* Standorte B2, C3 und C4 zeigen einen vergleichbaren Tagesgang der Einstrahlungsintensitäten, sie erreichen gegen Mittag ein Tagesmaximum über 1500 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ]. Hiervon lassen sich die Standorte B5 (*Usnea antarctica*) und C2, B6 (*Umbilicaria antarctica*) abgrenzen. Letztgenannte zeigen eine geringere Tagesamplitude der



**Abb. 53** Tageskurven der Einstrahlungsintensitäten an *Usnea antarctica* (B1, B4, B5) *Stereocaulon alpinum* (C3, C4) und *Umbilicaria antarctica* (B6, C2).

Einstrahlungsintensitäten mit einer maximalen Einstrahlungsintensität an B5 und B6 von 500 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] und an C2 über 1000 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ]. Am Westhang (C-Standorte) wird *S. alpinum* (C4) bereits nachmittags beschattet. Dem entgegen erreichen die Standorte C3 und C2 noch Einstrahlungsintensitäten von 900 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ]. In Abhängigkeit von der Exposition der Flechten werden aufgrund der Reliefenergie von Lagoon Island unterschiedliche Lichtmuster eher offensichtlicher als auf Livingston Island.

### 10.3.2 Wind

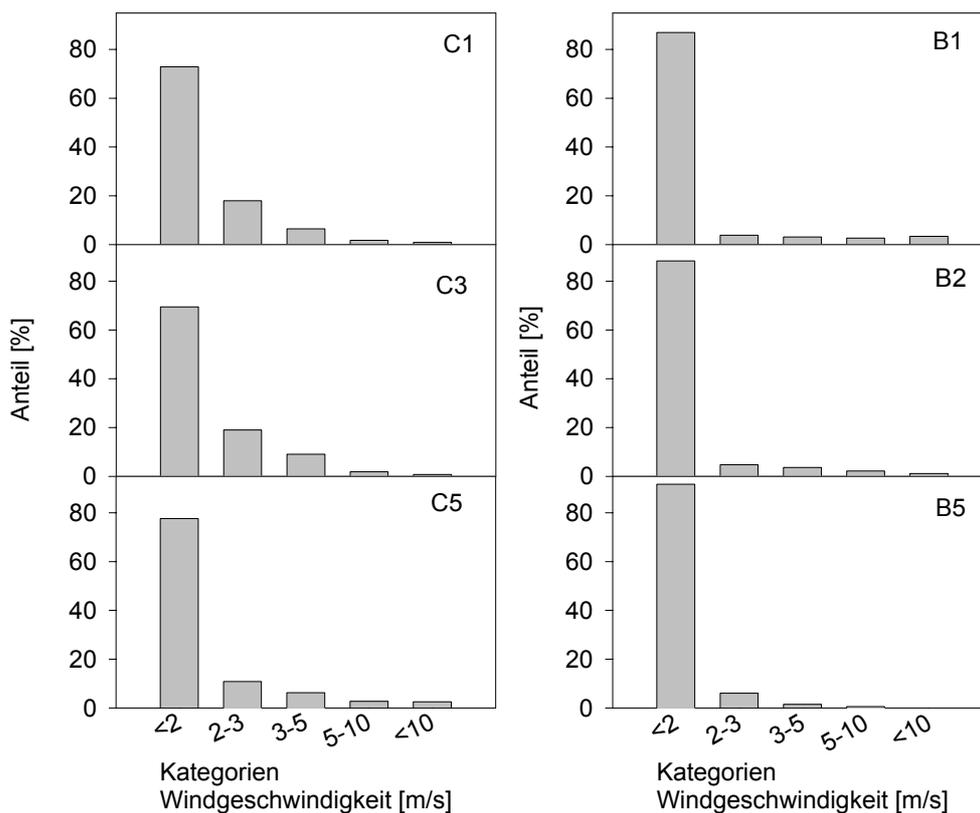


**Abb. 54** Mittlere Windgeschwindigkeiten an den Mikrostandorten auf Lagoon Island. *Usnea antarctica*: B1, B5, C1, C4, C5 und *Stereocaulon alpinum* B2, C3.

Die Verteilung der Anemometer entlang beider Hangbereiche erlaubt die Einschätzung der Windverhältnisse innerhalb des Taleinschnitts und der angrenzenden Hänge. Die mittleren Windgeschwindigkeiten liegen im Gegensatz zu Livingston Island an allen Standorten unter 2 m/s (Abb. 54). Am intensivsten werden die nach Westen exponierten Mikrostandorte B1 und C3 vom Wind erfasst. Diese sind im Durchschnitt Windgeschwindigkeiten von 1,9 m/s und 1,8 m/s ausgesetzt. Mittlere Windgeschwindigkeiten zwischen 1,5m/s bis 1,7 m/s werden an den Standorten erzielt, die sich dicht an Felswänden (C1), geschützt in einer Felsnische (B2) oder an der Talinnenseite befinden (C5). Am geringsten vom Wind beeinflusst wird der südexponierte Standort B5. Hier betragen die durchschnittlichen

Windgeschwindigkeiten 1,5 m/s. Die Hangbereiche bilden durch ihren Nord-Süd Verlauf gegenüber den überwiegend aus Osten sowie Westen einfallenden Winden eine Barriere.

Die Kategorisierung der ermittelten Windgeschwindigkeiten in Abb. 55 zeigt, dass an beiden Hängen entlang der Mikrostandorte die Windgeschwindigkeiten mit einem prozentualen Anteil von 68 % bis 89 % unter 2 m/s liegen. Die anhand der mittleren Windgeschwindigkeiten vorgenommene Unterteilung der Standorte entspricht auch den kategorisierten Werten. An den Standorten B1 und B2 lässt sich die Verteilung der Windgeschwindigkeiten gruppieren. Hier werden die Windgeschwindigkeiten zwischen 2 m/s und 3 m/s bis über 10 m/s mit einem prozentualen Anteil unter 5 % erreicht. Lediglich an B5 liegen die Windgeschwindigkeiten unter diesen. Hier wurden keine Windgeschwindigkeiten über 5 m/s erzielt. Höhere Windgeschwindigkeiten werden an den Mikrostandorten C1, C3 und C5 erzielt. Diese erreichen mit einem prozentualen Anteil von bis 18 % Windgeschwindigkeiten zwischen 2 und 3 m/s erreicht.



**Abb. 55** Häufigkeitsverteilung der ermittelten Windgeschwindigkeiten am Ost- und Westhang auf Lagoon Island. *Usnea antarctica* B1, B5, C1 und C5, *Stereocaulon alpinum* B2, C3.

Die in Abb. 56 dargestellten Kurven der Windgeschwindigkeit zeigen einen ungleichen Verlauf. Generell werden aufgrund der Exposition an den Mikrostandorten des Westhangs (C - Standorte) häufiger höhere Windgeschwindigkeiten erreicht als am Osthang (B - Standorte). Innerhalb der

Standorte am Osthang kann ein Gradient der Windgeschwindigkeiten festgestellt werden. Die höchsten Windgeschwindigkeiten von 10 m/s wurden an B1 und die niedrigsten an B5 (unter 2 m/s) ermittelt.

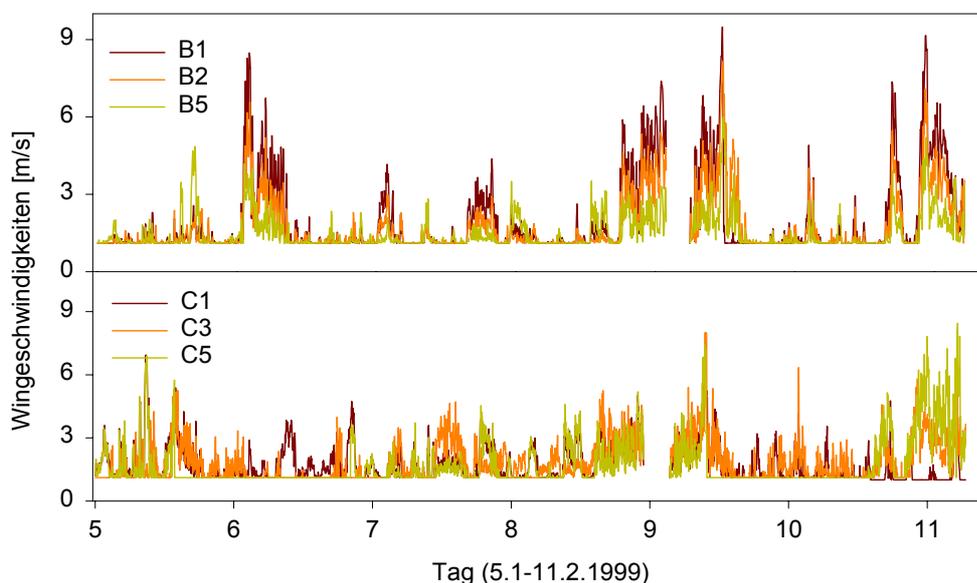


Abb. 56 Verlaufskurven der Windgeschwindigkeiten am Osthang (B-Standorte) und Westhang (C-Standorte) auf Lagoon Island. *Usnea antarctica* (B1, B5, C1, C5), *Stereocaulon alpinum* (B2, C3).

### 10.3.3 Temperatur

Einen Überblick über die Temperaturverhältnisse entlang der Transekte geben auf Lagoon Island die in Abb. 57 dargestellten Mittelwerte der Umgebungs- und Thallustemperaturen. Auf Lagoon Island erreicht B1 (*Usnea antarctica*) mit 7,9°C von allen Mikrostandorten die höchsten mittleren Umgebungstemperaturen und C4 (*Stereocaulon alpinum*) mit 2,8°C die niedrigsten. Die höchsten Thallustemperaturen werden mit 9,8°C an C3 (*Stereocaulon alpinum*) und die niedrigsten mit 2,7°C an C5 (*Usnea antarctica*) erreicht. Innerhalb der mittleren Umgebungs- und Thallustemperaturen aller

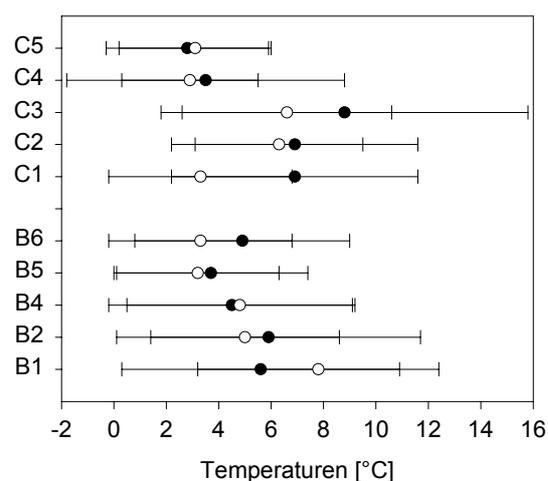
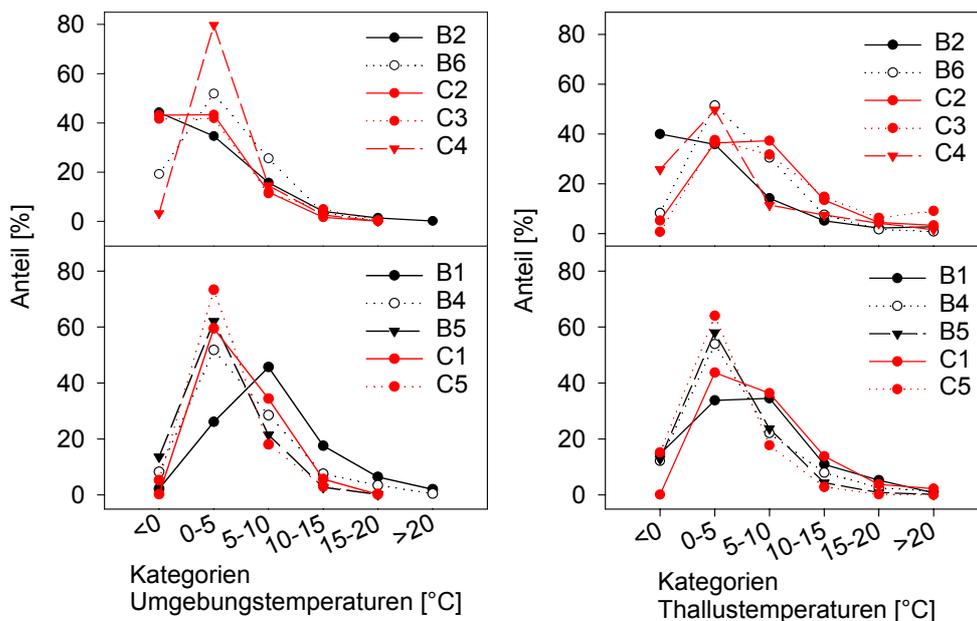


Abb. 57 Mittelwerte der Umgebungstemperaturen (weiße Kreise) und Thallustemperaturen (schwarze Kreise) von *Usnea antarctica* (B1, B4, B5, C1, C5), *Umbilicaria antarctica* (B6, C2) und *Stereocaulon alpinum* (B2, C3, C4).

Mikrostandorte ergibt sich zwischen der Umgebungs- und Thallustemperatur eine Amplitude von  $0,3^{\circ}\text{C}$  an B4 (*Usnea antarctica*) und bis zu  $3,8^{\circ}\text{C}$  an C1 (*Usnea antarctica*).

An den *Usnea antarctica* Standorten B1, B4 und C5 liegen die mittleren Umgebungstemperaturen über denen des Thallus. Alle anderen *Usnea antarctica* Mikrostandorte zeigen ein umgekehrtes Temperaturverhalten. Die Temperaturen von *Umbilicaria antarctica* (B6, C2) sind mit den Temperaturbereichen der *Usnea antarctica* vergleichbar. Die Umgebungstemperaturen liegen zwischen  $3,2^{\circ}\text{C}$  und  $6,3^{\circ}\text{C}$ , die des Thallus variieren zwischen  $5^{\circ}\text{C}$  (B6) und  $7,8^{\circ}\text{C}$  (C2). An beiden Standorten liegt die Umgebungstemperatur unter der Thallustemperatur. Eine etwas breitere Temperaturamplitude zeigt *Stereocaulon alpinum* (C3, C4). Hier liegen die Thallustemperaturen zwischen  $3^{\circ}\text{C}$  und  $8,8^{\circ}\text{C}$ , die der Umgebung zwischen  $2,8^{\circ}\text{C}$  und  $6,5^{\circ}\text{C}$ . Das Polster von *S. alpinum* an der sonnenexponierten Messstelle C3 erreicht nicht nur im Durchschnitt höhere Temperaturen, sondern auch aufgrund der wärmespeichernden Eigenschaft der Polsterstruktur im Mittel die höchsten Thallustemperaturen ( $8,8^{\circ}\text{C}$ ).

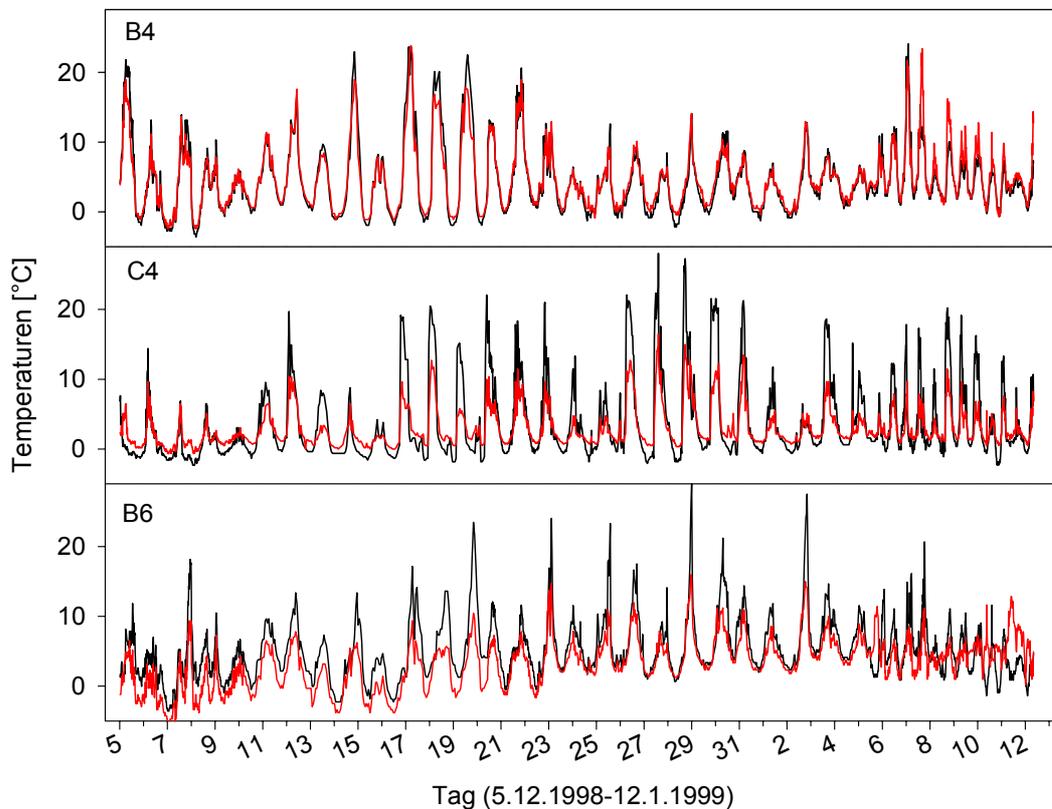
Die Verteilung der Umgebungstemperaturen zeigt wie auf Livingston Island (mit Ausnahme von Standort B1), dass die Umgebungstemperaturen von *Usnea antarctica* am häufigsten zwischen  $0^{\circ}\text{C}$  und  $5^{\circ}\text{C}$  mit einem prozentualen Anteil von 50% an B4 und 72 % an C1 liegen (Abb. 58). Abweichend davon werden an B1 mit einem Anteil von 45 % am häufigsten Umgebungstemperaturen zwischen  $5^{\circ}\text{C}$  und  $10^{\circ}\text{C}$  erzielt. Die prozentuale Verteilung der Thallustemperaturen an B4, B5 und C1 entspricht denen der Umgebungstemperatur. Die häufigsten Thallustemperaturen wurden auch hier mit einem prozentualen Anteil an B4 mit 52%



**Abb. 58** Häufigkeitsverteilung der Umgebungs- und Thallustemperaturen von *Usnea antarctica* (B1, B4, B5, C1, C5), *Stereocaulon alpinum* (B2, C3, C4) und *Umbilicaria antarctica* (C2, B6). (rot: Standorte des Westhangs, schwarz: Standorte des Osthangs).

und C1 mit 62 % zwischen 0°C und 5°C erreicht. An B1 werden häufiger Umgebungstemperaturen zwischen 5°C und 10°C (45%) und Thallustemperaturen zwischen 0°C und 5°C (35%) erzielt. Der sich stärker aufheizende Felsen kann zu höheren Umgebungstemperaturen führen. An C1 liegen 60% der Umgebungstemperaturen zwischen 0°C und 5°C und 39% der Thallustemperaturen zwischen 5°C und 10°C. Die Exposition der Flechten führt hier zu einem stärkeren Aufheizen des Thallus als an B1. An den *Umbilicaria antarctica* Standorten B6 und C2 liegen mit einer Häufigkeit von 52 % und 41 % die Umgebungstemperaturen zwischen 0°C und 5°C und liegen leicht unterhalb der Temperaturverteilung von *Usnea antarctica*. Die am häufigsten ermittelten Thallustemperaturen liegen an B6 zwischen 0°C und 5°C und weisen einen prozentualen Anteil von 50% auf. Der Anteil der Umgebungstemperaturen bis 0°C und zwischen 0°C und 5°C wird an den *S. alpinum* Mikrostandorten C2 und C3 mit je einem prozentualen Anteil von 41 % erreicht. An C4 hingegen liegen 80 % der ermittelten Umgebungstemperaturen und 50 % der Thallustemperaturen zwischen 0°C und 5°C. Die Thallustemperaturen an C2 und C3 erreichen mit jeweils 39 % einen ähnlichen prozentualen Anteil wie die der Umgebungstemperaturen. *S. alpinum* besiedelt Standorte, die im Gegensatz zu denen von *Usnea antarctica* niedrigere Umgebungstemperaturen aufweisen. Die Wuchsform der Flechte kann durch die Struktur des Polsters zu einer Temperaturerhöhung führen.

Die exemplarisch ausgewählten Verlaufskurven der Umgebungs- und Thallustemperaturen an den Standorten B4, C4 und B6 zeigen, dass die Umgebungstemperaturen der im Taleinschnitt angesiedelten *Usnea antarctica* (B4) im Durchschnitt in der Nacht im antarktischen Sommer 0,3°C über denen des Thallus liegen. Die Verlaufskurven der Umgebungstemperaturen in Abb. 59 liegen um Mitternacht unter denen des Thallus. Eine frühe Beschattung des Standorts führt zu Thallustemperaturen, die während des Tages geringfügig über denen der Umgebung liegen. Der stärker sonnenexponierte Mikrostandort C4 (*Stereocaulon alpinum*) zeigt eine breitere Amplitude zwischen den beiden Temperaturen. Auch hier liegen regelmäßig die Thallustemperaturen gegen Mitternacht über denen des Thallus, während sich in den Morgenstunden dieses Temperaturverhältnis umkehrt. Auf Lagoon Island tritt ein Aspekt auf, der besonders für andere Trockengebiete bekannt ist. Ein charakteristisches Merkmal ist der mehr oder weniger regelmäßige Wechsel zwischen den Umgebungs- und Thallustemperaturen, wodurch es zu Taufall kommen kann. Auf Lagoon Island reicht der Taufall aus um die Thallusfeuchtigkeit von *Usnea antarctica* kurzfristig von 15% TF/TG auf maximal 22% TF/TG anzuheben. Die Temperaturkurven von *Umbilicaria antarctica* (B6) weisen eine größere Amplitude zwischen den beiden Temperaturverläufen auf, da sich der Thallus aufgrund der foliosen Struktur und der damit größeren Oberfläche tagsüber stärker aufheizen kann. Weiterhin ergibt sich durch die foliose Wuchsform ein luftgefüllter Raum zwischen Substrat und Flechte, der zu einer Temperaturerhöhung führen kann. Hierdurch liegen im Gegensatz zu *Usnea antarctica* die Umgebungstemperaturen häufiger während des Tages unter denen des Thallus.

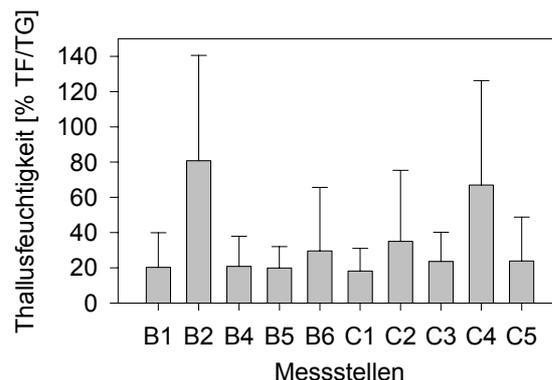


**Abb. 59** Verlaufskurven der Umgebungstemperatur (rot) und der Thallustemperatur (schwarz) von *Usnea antarctica* (B4), *Stereocaulon alpinum* (C4) und *Umbilicaria antarctica* (B6) auf Lagoon Island.

### 10.3.4 Feuchtigkeit

Flechten als poikilohydre Organismen sind für ihre physiologischen Aktivitäten auf die Feuchtigkeit der Umgebung angewiesen. Die frutikosen Arten der Gattung *Usnea* nehmen die Feuchtigkeit über die allseits berindeten Thallusäste auf, während die foliosen Arten der Gattung *Umbilicaria* in der Lage sind, durch spezifische Thallusstrukturen wie Rhizine auf der Thallusunterseite, längs der Felswände herabrinnendes Wasser aufzunehmen. Während *Usnea antarctica* sowohl Felsflächen als auch Bereiche in Gesteinsvorsprüngen mit angrenzender Vegetation besiedelt, bevorzugt *Umbilicaria antarctica* Felsflächen mit herabrinnendem Wasser. *Stereocaulon alpinum*, als kosmopolitische Flechte, besiedelt Gesteinsnischen innerhalb der Strandregionen sowie leicht eingebuchtete Felsbereiche mit ausreichend hoher Feuchtigkeit. Dieses artspezifische Verhalten soll im Zusammenhang mit der standörtlich verfügbaren Feuchtigkeitsmenge untersucht werden. Bis Dezember, also bis in die Mitte des antarktischen Sommers, stellt Schmelzwasser der Schneefelder eine zusätzliche Wasserquelle dar. Die durchschnittlich für poikilohydre Organismen niedrige Luftfeuchtigkeit auf Lagoon Island (unter 85% rH) führt an den Mikrostandorten von *Usnea antarctica* (C1, C5, B1, B4, B5) innerhalb des Untersuchungszeitraums zu mittleren Feuchtigkeiten von 20% TF/TG (Abb. 60), während die der

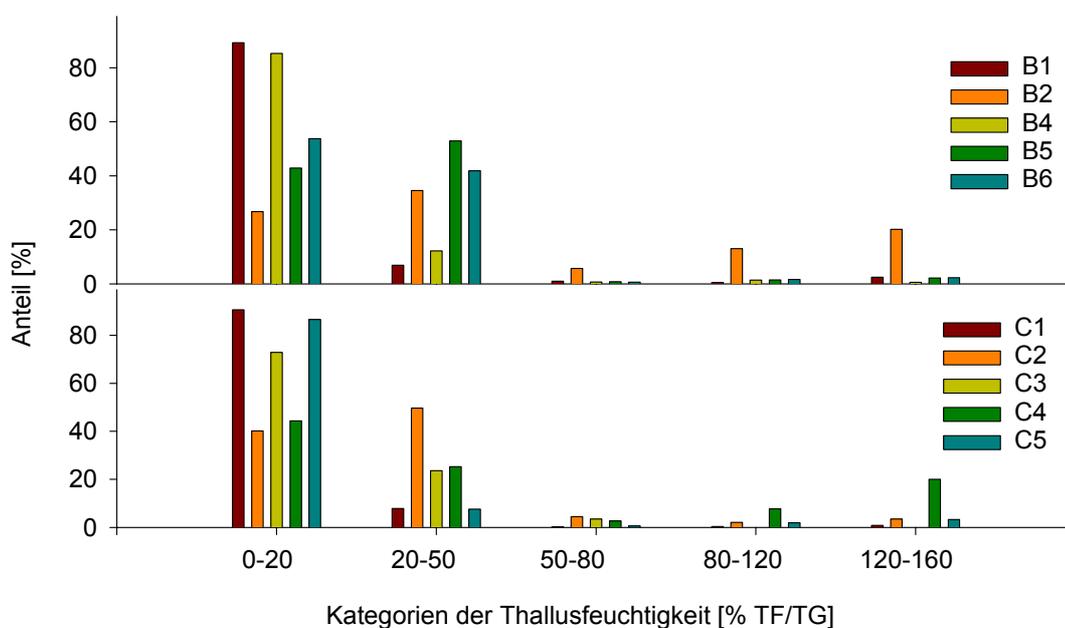
Standorte von *Umbilicaria antarctica* B6 und C2 eine Thallusfeuchtigkeit von jeweils 80% TF/TG und 38% TF/TG erreichen. *S. alpinum* weist am sonnenexponiertesten Standort (C3) eine durchschnittliche Feuchtigkeit von 22% TF/TG auf und am stärker beschatteten Standort, C4 mit temporär zur Verfügung stehendem Schmelzwasser eine Feuchtigkeit von 80 % TF/TG.



Um die Thallusfeuchtigkeit der *Usnea antarctica* Thalli an den verschiedenen Standorten nicht nur quantitativ, sondern auch

**Abb. 60** Mittelwerte der Thallusfeuchtigkeit der Mikrostandorte von *Usnea antarctica* (B1, B4, B5, C1, C5), *Stereocaulon alpinum* (B2, C3, C4) und *Umbilicaria antarctica* (B6, C2) auf Lagoon Island.

qualitativ zu erfassen, werden in Abb. 61 kategorisierte Feuchtigkeitswerte gegenübergestellt. Die Verteilung der Feuchtigkeiten an den *U. antarctica* Standorten zeigt, dass an B1, B4, C1 und C5 mit einem prozentualen Anteil von über 80% die Feuchtigkeiten zwischen 0% TF/TG und 20% TF/TG liegen. Abweichend davon verhält sich B5, hier liegt der prozentuale Anteil der Thallusfeuchtigkeit zwischen 0% TF/TG und 20% T/TG bei 42% und zwischen 20% TF/TG und 50% TF/TG bei 50 %. Der prozentuale Anteil letztgenannter Kategorie wird an den Standorten B1, B4, C1 und C5 mit einer Häufigkeit von weniger als 10 % erzielt. Thallusfeuchtigkeitsgehalte über 50% TF/TG werden von *U. antarctica* mit einem prozentualen

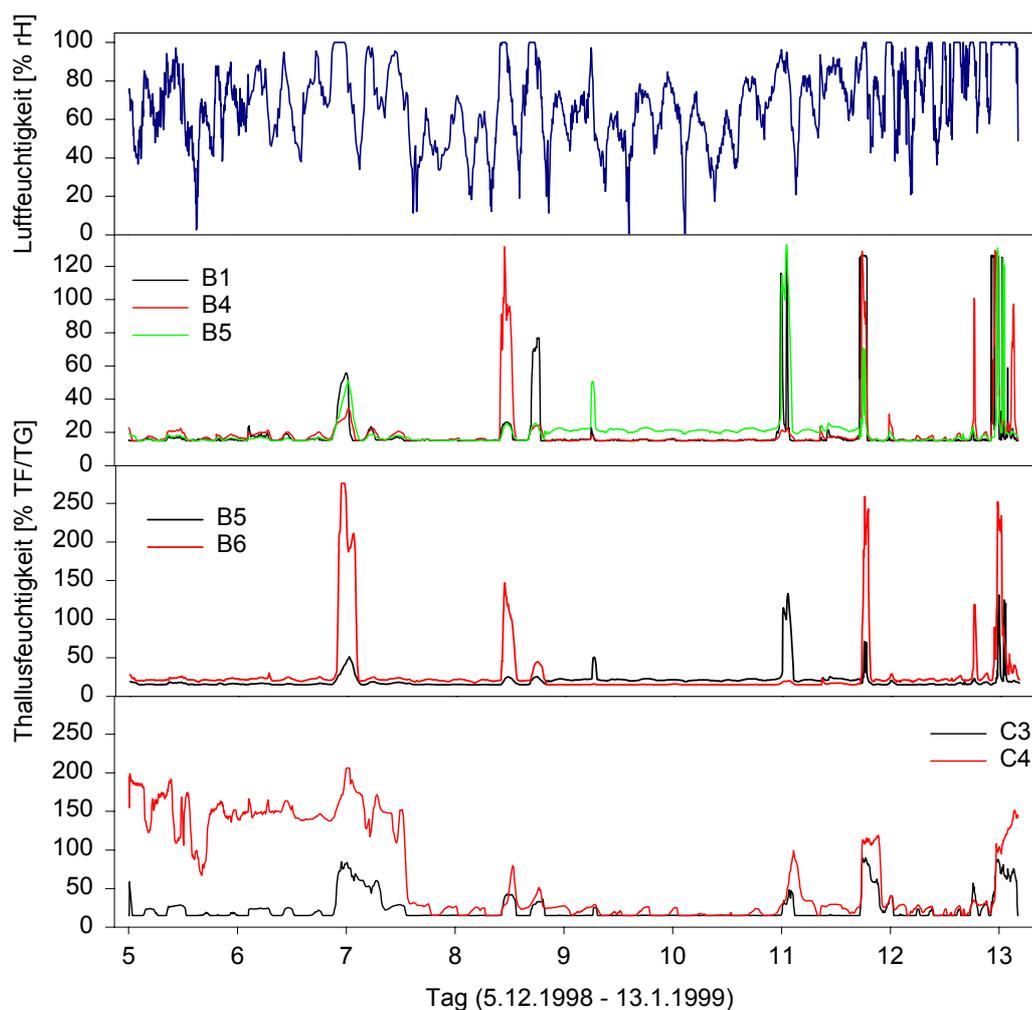


**Abb. 61** Häufigkeitsverteilung der Thallusfeuchtigkeitsgehalte an Ost- und Westhang auf Lagoon Island. *Usnea antarctica* (B1, B4, B5, C1, C5), *Stereocaulon alpinum* (B2, C3, C4) und *Umbilicaria antarctica* (B6, C2).

Anteil von 1 % erzielt. Thallusfeuchtigkeitsgehalte über 120% TF/TG werden an allen *Usnea antarctica* Standorten ebenfalls nur kurzzeitig erzielt. *Umbilicaria antarctica* an C2 und B6 erreichen mit einer Häufigkeit von 49 % und 43 % Thallusfeuchtigkeitsgehalte zwischen 20% TF/TG und 50% TF/TG. Am Westhang (C-Standorte) übersteigen diese die Thallusfeuchtigkeitsgehalte von *Usnea antarctica*. An beiden Mikrostandorten (C2, B6) werden Thallusfeuchtigkeitsgehalte zwischen 120% TF/TG und 160% TF/TG mit einer Häufigkeit von 3% erreicht und entsprechen denen der *Usnea antarctica* Standorte. *Stereocaulon alpinum* an B2 und C4 erreicht die höchsten Thallusfeuchtigkeitsgehalte. An diesen werden Thallusfeuchtigkeitsgehalte zwischen 120% TF/TG und 160% TF/TG mit einer Häufigkeit von 20% erzielt. Insgesamt ist die Luftfeuchtigkeit für Flechten von 79% rH nicht ausreichend, um Feuchtigkeit aus der Luft aufzunehmen. Hierzu werden Luftfeuchtigkeiten von mindestens 85% rH benötigt (SCHROETER, 1991). Lediglich die Flechten, die Schmelzwasser schnell in den Thallus aufnehmen können wie *Umbilicaria antarctica* und *S. alpinum* können dadurch ihre Thallusfeuchtigkeit erhöhen und erreichen auch bei Luftfeuchtigkeiten unter 80% rH Thallusfeuchtigkeitsgehalte über 50% TF/TG.

In Abhängigkeit von der Wasserquelle und der Wasseraufnahmestrategie der Flechte können diese Thallusfeuchtigkeitsgehalte unterschiedlich ausgebildet sein. Während des Untersuchungszeitraums werden Tage der Trockenheit von solchen mit kurzfristigen Feuchtigkeitsanstiegen unterbrochen. Bedingt durch die geringen Niederschlagsmengen und die ungleiche Reliefenergie zwischen den Standorten unterscheiden sich die Feuchtigkeitsverhältnisse an den einzelnen Standorten nur geringfügig. Die unterschiedlichen Feuchtigkeitsgehalte der Flechten lassen sich am besten durch Verlaufskurven der Feuchtigkeit darstellen. Eine exemplarische Gegenüberstellung dieser ungleichen Tagesgänge der Thallusfeuchtigkeit wird in Abb. 62 dargelegt. Der Vergleich der *Usnea antarctica* Standorte zeigt, dass es durch einsetzenden Niederschlag in Abhängigkeit von der Exposition der Standorte zu einer Thallusfeuchtigkeit von bis zu 120% TF/TG kommen kann. Kurzfristig einsetzender Niederschlag in Form von Schnee führt am 7.1.1999 durch eine verzögerte Feuchtigkeitsaufnahme zu einem Thallusfeuchtigkeitsgehalt von ca. 50% TF/TG. In Abhängigkeit von der Exposition des Standorts können auch nur Thallusfeuchtigkeitsgehalte über 50% TF/TG (B1, B5) erreicht werden. Niederschlag in Form von Regen führt bei *Usnea antarctica* zu höheren Feuchtigkeitsgehalten als jene, die durch Schnee hervorgerufen werden können. Dem entgegen erreicht *Umbilicaria antarctica* einen Thallusfeuchtigkeitsgehalt von bis zu 250% TF/TG. Der Vergleich von *Umbilicaria antarctica* (B6) und dem nur wenige Zentimeter entfernten *Usnea antarctica* (B5) Thallus zeigt einen ungleichen Feuchtigkeitsverlauf. Der Feuchtigkeitsanstieg verläuft zwischen den beiden Standorten zwar parallel, aber in unterschiedlicher Intensität. *Umbilicaria antarctica* kann durch tauenden Schnee eine Thallusfeuchtigkeit von 250% TF/TG erzielen, während *Usnea antarctica* aufgrund der Exposition lediglich einen von 48% TF/TG zeigt. Obgleich die Standorte nur wenige Zentimeter entfernt liegen, zeigen sie einen artspezifischen Feuchtigkeitsverlauf. Der *Stereocaulon alpinum*

Standort C4 zeigt unter Schmelzwasserzufuhr zwischen dem 5.1 und 7.1.1999 eine Thallusfeuchtigkeit bis 200% TF/TG, während C3 nicht mehr von dem Schmelzprozess profitieren kann und eine Thallusfeuchtigkeit unter 50% TF/TG erzielt. Einsetzender Niederschlag am 12.1.1999 führt zu einem Thallusfeuchtigkeitsanstieg beider Standorte auf 100% TF/TG.



**Abb. 62** Verlauf der Luft- und Thallusfeuchtigkeitsgehalte von *Usnea antarctica* (B1, B4, B5), *Stereocaulon alpinum* (C3, C4) und *Umbilicaria antarctica* (B6).

Die Thallusfeuchtigkeit von *Stereocaulon alpinum* zeigt im Gegensatz zu *Umbilicaria antarctica* und *Usnea antarctica* einen individuelleren Verlauf. Anhand der kategorisierten Werte konnte der relativ trockene Standort C3 vom feuchten Standort C4 abgrenzt werden. Die in Abb. 62 dargestellten Verlaufskurven der Thallusfeuchtigkeit von *S. alpinum* zeigen im Gegensatz zu den auf Livingston Island erreichten Thallusfeuchtigkeiten einen höheren Feuchtigkeitsgehalt. Die Flechtenart kann diese höheren Feuchtigkeiten im Thallus durch die Aufnahme von verfügbarem Schmelzwasser erzielen. Der maximal gemessene Thallusfeuchtigkeitsgehalt, beträgt am Mikrostandort C4 von *S. alpinum* 200% TF/TG. Auf Livingston Island hingegen wurde eine

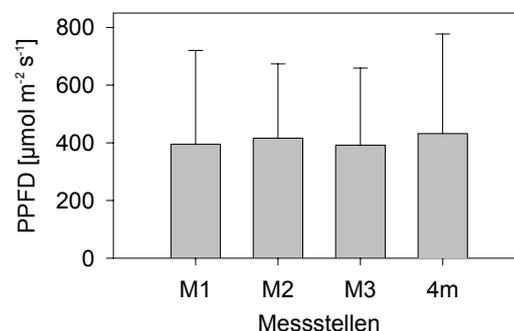
maximale Feuchtigkeit von 156% TF/TG im Thallus von *S. alpinum* erreicht. Die Lage innerhalb des Taleinschnitts erlaubt noch bis Dezember eine Schneeakkumulation von bis zu 3 m. Die Mächtigkeit der Schneeakkumulationen ist abhängig von der Intensität der Schneefälle im vorangegangenen Winter. Während des Messzeitraums kann sich auf dem westexponierten, an der Innenseite des Taleinschnitts gelegenen Mikrostandort C4 eine 8,5 cm hohe Schneeschicht akkumulieren. Diese ermöglicht dem Thallus über den Messzeitraum eine, unabhängig von der Luftfeuchtigkeit, kontinuierlich hohe Feuchtigkeit über 100% TF/TG. Im Verlauf von den eher als trocken zu bezeichnenden Tagen vom 8.1. bis zum 11.1.1999 konnte es durch einsetzenden Niederschlag zu kurzzeitigen Anstiegen der Thallusfeuchtigkeit an *S. alpinum* Polster C3 und C4 kommen. Die Intensität der Thallusfeuchtigkeit an C4 liegt jedoch deutlich über der von C3. Während am 12.1.1999 an C4 die Thallusfeuchtigkeit bis 120% TF/TG ansteigt, erreicht sie an C3 lediglich 95% TF/TG. Die geringere Thallusfeuchtigkeit kann unter anderem an C3 durch ein schnelleres Abschmelzen des umgebenen Schnees im Vergleich zu C4 verursacht werden. Über den Messzeitraum zeigen die *S. alpinum* Polster einen zu Livingston Island vergleichbaren Thallusfeuchtigkeitsverlauf. Feuchtigkeitsschwankungen an einem *S. alpinum* Polster sind innerhalb eines Tages selten zu beobachten. Vielmehr verlaufen die Thallusfeuchtigkeitsgehalte konstant auf einem Feuchtigkeitsniveau (Abb. 10.1.3).

## 10.4 Mikroklimatische Standortdifferenzierung- Mars Oasis

Mit südlicher Verbreitung werden Besiedlungsprozesse immer schwieriger. Auf Alexander Island ermöglichen der grobporige Sandstein und die abnehmenden Niederschlagsmengen neben einigen Krustenflechten nur sehr wenigen Makroflechten eine erfolgreiche Besiedlung. Innerhalb des Untersuchungsgebiets kommt *Usnea sphacelata* als einzige Makroflechte vor. Die detaillierten Beschreibungen der einzelnen Mikrostandorte werden in Kapitel 9.3 angeführt.

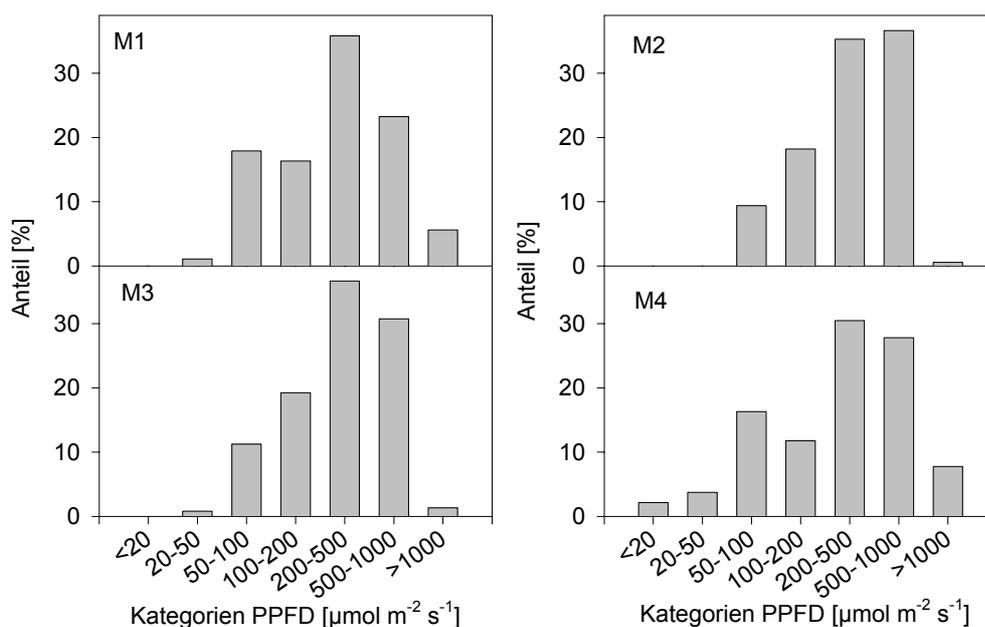
### 10.4.1 Licht

In der Polarzone spielt zwischen dem 66,5° und dem 90° südlicher Breite für die Einstrahlungsverhältnisse nicht die Tageszeit, sondern die Jahreszeit eine Rolle. Aufgrund der Einstrahlungsdauer zu dieser Jahreszeit und der Exposition der Messstellen, zeigen sich nur geringfügige Unterschiede der mittleren Einstrahlungsintensität. Den hohen Einstrahlungsintensitäten auf Mars Oasis wirkt die helle Oberfläche des Sandsteins nur geringfügig durch Reflektion entgegen. Der südlichste Standort (Mars Oasis) erzielt wie in Abb. 63 dargestellt, an M1 und M3 mittlere Lichtintensitäten von 400 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ]. Lichtintensitäten über 400 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] werden an M2 und M4 erzielt.



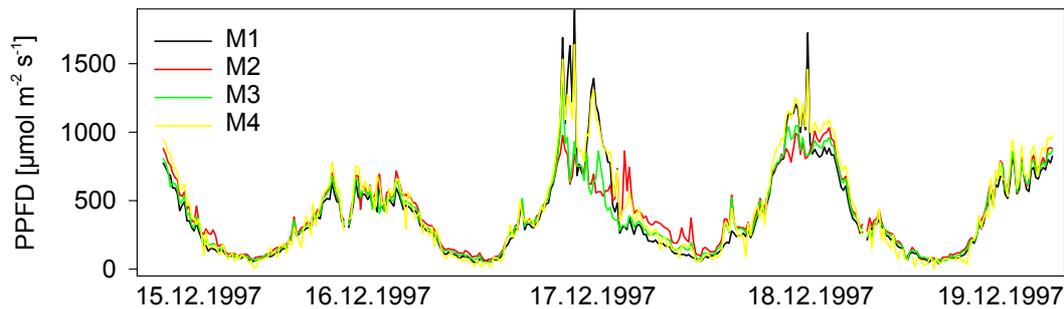
**Abb. 63** Mittlere Einstrahlungsintensitäten an den Mikrostandorten von *Usnea sphacelata* (M1 bis M4) auf Mars Oasis.

Die Kategorisierung der Strahlungsintensitäten in Abb. 64 zeigt entgegen den vorher charakterisierten Standorten auf Livingston Island und Lagoon Island an allen Mikrostandorten eine deutliche Verschiebung der Lichtintensitäten zu den höheren Lichtintensitäten. Von den einzelnen Mikrostandorten erzielt M4 den höchsten prozentualen Anteil der Lichtintensitäten über 1000 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] mit 7 %. Aufgrund der sich über 20 m erstreckenden Neigung des Geländes und der Lage innerhalb einer Entwässerungsrinne wird dieser Mikrostandort stärker beschattet. Dies spiegelt sich in der Häufigkeit (2,5 %) der erreichten Lichtintensitäten bis 20 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] wider. Dem entgegen werden an M2 Lichtintensitäten von bis zu 20 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] nicht erreicht. An den Mikrostandorten M1, M3 und M4 liegen die häufigsten Werte mit einem prozentualen Anteil von 30 % bis 36 % zwischen 200 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] und 500 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ]. Hingegen werden Lichtintensitäten zwischen 500 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] und 1000 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] am häufigsten an M2 mit einem prozentualen Anteil von 35% erreicht. Aufgrund ähnlicher Lichtmuster lassen sich die Belichtungsmuster der Standorte M2 und M3 sowie die Messstellen M1 und M4 zusammenfassen.



**Abb. 64** Häufigkeitsverteilung der Einstrahlungsintensitäten an den *Usnea sphacelata* Standorten M1 bis M4 auf Mars Oasis.

Die in Abb. 65 dargestellten Kurven der Lichtintensitäten zeigen, wie bereits die kategorisierten Werte, eine ausgedehnte Dämmerungsphase im antarktischen Sommer am Standort M4, in der die Lichtintensitäten nicht unter 20 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ] sinken und somit keine Begrenzung der Stoffwechselvorgänge durch die Lichtintensitäten verursacht werden. An diese längeren Dämmerungszeiten, in denen die Lichtintensität nicht unter 20 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ] sinkt, schließt sich regelmäßig bis zum Mittag ein Tagesmaximum von über 1000 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ] an. Während des Tages führen diese hohen Strahlungsintensitäten zu oberflächigen

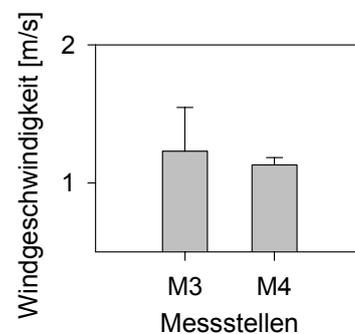


**Abb. 65** Verlaufskurven der Einstrahlungsintensitäten an den Mikrostandorten M1 bis M4 (*Usnea sphacelata*) auf Mars Oasis.

Schmelzenvorgängen des in der Nähe liegenden George VI Sunds. Gleichzeitig werden die mit Wasser angereicherten Luftmassen durch den steil ansteigenden Gebirgsbereich zum Aufsteigen gezwungen, wodurch es regelmäßig am Nachmittag zu Nebelbildung kommt. Dieser kann die Einstrahlungsintensitäten auf 1000 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ] senken. Mikroklimatische Unterschiede der Einstrahlungsverhältnisse zeigen sich an M1 und M4, diese Mikrostandorte erreichen ein ca. 500 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ] höheres Tagesmaximum der Einstrahlungsintensitäten.

#### 10.4.2 Wind

An der Gesteinsansammlung an der sich die Standorte M1, M2 und M3 befinden und in der Entwässerungsrinne in der sich M4 befindet, wurde je ein Anemometer positioniert. Die mittleren Windgeschwindigkeiten an Messstelle M2 betragen 1,25 m/s, die der Messstelle M4 1,18 m/s (Abb. 66). Die leichte Neigung des Geländes schützt M4 vor klimatischen Einflüssen. Aufgrund der zum Messzeitpunkt ermittelten niedrigen Windgeschwindigkeiten ist die Kategorisierung nicht sensibel genug, um die Differenzen zwischen den Standorten signifikant darzustellen.



**Abb. 66** Mittlere Windgeschwindigkeiten an den *Usnea sphacelata* Standorten M3 und M4 auf Mars Oasis.

Der Verlauf der Tageskurven zeigt in Abb. 67 die unterschiedlichen Windverhältnisse der beiden Standorte. Bei den Mittelwerten zeigten sich zwar nur geringfügige Unterschiede, die Verlaufskurven der Windgeschwindigkeiten zeigen diese jedoch deutlich. Generell wird M3 häufiger von höheren Windgeschwindigkeiten (2,8 m/s) beeinflusst, als der Standort entlang der Drainagerinne (M4). Höhere Windgeschwindigkeiten werden zu dieser Jahreszeit eher während des Tages erreicht.

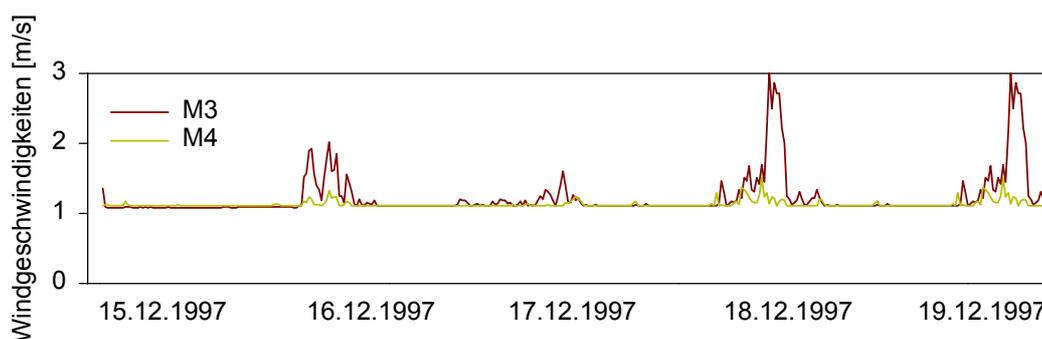


Abb. 67 Verlaufskurven der Windgeschwindigkeiten von *Usnea sphacelata*, M3 und M4 auf Mars Oasis.

### 10.4.3 Temperatur

Die in Abb. 68 abgebildeten durchschnittlichen Umgebungstemperaturen schwanken zwischen 1,5°C an M3 und 4,5°C an M4, die der Thallustemperatur zwischen 2,9°C an M3 und 7,9°C an M4. An allen Mikrostandorten liegen die Thallustemperaturen über denen der Umgebung. Prinzipiell wurden an M4 die höchsten und an M3 die niedrigsten Umgebungstemperaturen und Thallustemperaturen ermittelt. *Usnea sphacelata* (M3) wird aufgrund der bodennahen Lage am Felsen geringfügiger durch die nachmittägliche Nebelbildung, aber stärker von den aufkommenden Winden erfasst. An feuchten Thalli kann die Windgeschwindigkeit durch Verdunstungskälte die Thallustemperaturen herabsetzen. Hierdurch können die Temperaturen an M4 die der Standorte M1 bis M3 überragen.

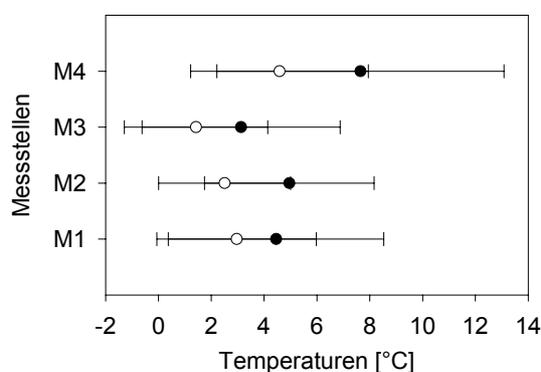
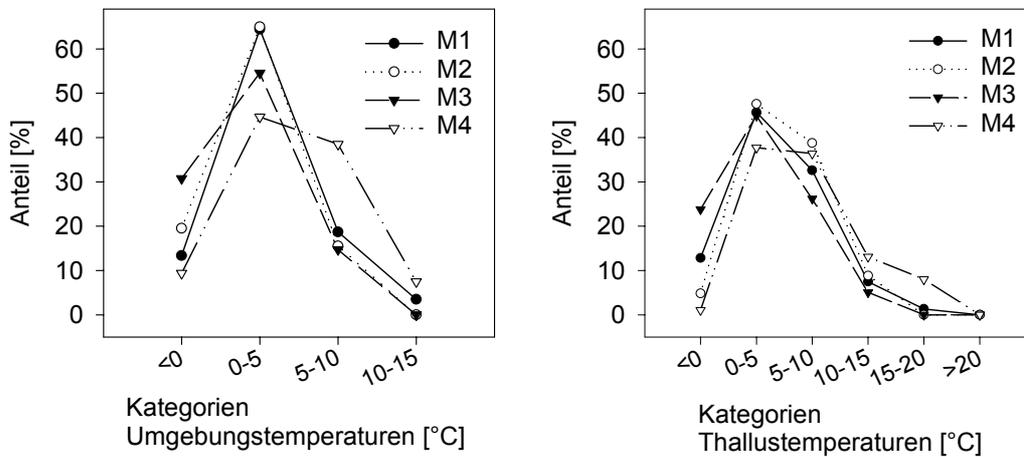


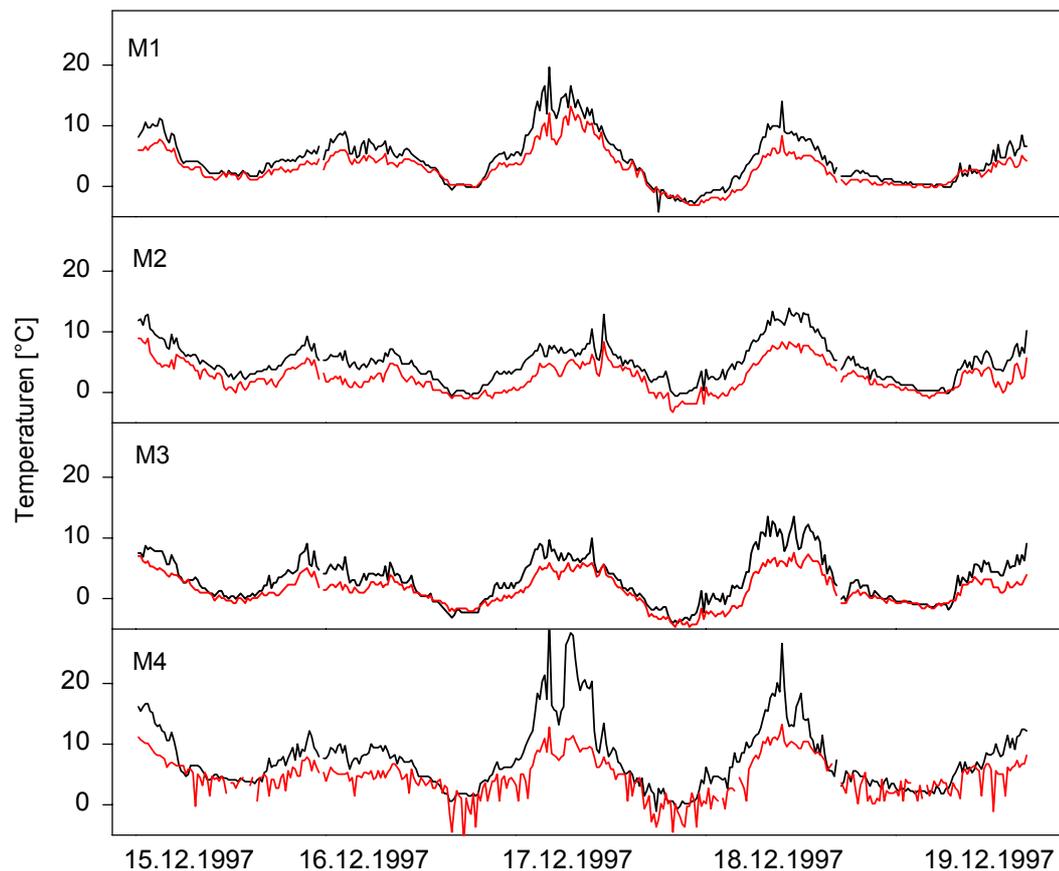
Abb. 68 Mittlere Temperaturverhältnisse von *Usnea sphacelata* (M1 bis M4) auf Mars Oasis. Schwarze Kreise: Thallustemperaturen, weiße Kreise: Umgebungstemperaturen.

Die Kategorisierung der Werte in Abb. 69 zeigt, dass auf Mars Oasis die am häufigsten ermittelten Thallus- und Umgebungstemperaturen zwischen 0°C und 5°C liegen. Die Umgebungstemperaturen werden an M2 mit 65 % und an M4 mit einer Häufigkeit von 42 % erreicht. Bei den Thallustemperaturen erreicht M2 ebenso den höchsten prozentualen Anteil der Temperaturen zwischen 0°C und 5°C mit 48 % und M4 den niedrigsten Anteil mit 39 %. Aufgrund der hohen Einstrahlungsintensität und -dauer im antarktischen Sommer findet eine Verlagerung der Temperatur der Thalli zu den höheren Bereichen statt. Innerhalb der Umgebungstemperaturen werden an M4 Häufigkeiten von 40 % zwischen 5°C und 10°C und der Thallustemperaturen von 35 % erzielt. *Usnea sphacelata* an M4 weist mit einer Häufigkeit von 37 % eine Verschiebung der ermittelten Thallustemperaturen zwischen 5°C und 10°C auf.



**Abb. 69** Häufigkeitsverteilung der Umgebungs- und Thallustemperaturen an den Mikrostandorten von *Usnea sphacelata* während des Untersuchungszeitraums auf Mars Oasis.

Entsprechend der Lichtverhältnisse verhalten sich die in Abb. 70 dargestellten Temperaturkurven. Die Maximalwerte der Temperaturen werden in Abhängigkeit von der Einstrahlung bereits am späten Vormittag gegen 12:00 Uhr erreicht. Die maximale Thallustemperatur an M3 kann bis auf 20°C und an M4 bis auf 27°C ansteigen. Am Mikrostandort M2 werden temporär die niedrigsten Umgebungstemperaturen erzielt. Prinzipiell zeigen die Umgebungs- und Thallustemperaturen aller Mikrostandorte auf Mars Oasis einen ähnlichen Verlauf. Im Gegensatz zu den vorher behandelten *Usnea* Standorten auf Livingston Island und Lagoon Island liegen die Thallustemperaturen während des gesamten Messzeitraums über den Umgebungstemperaturen. Lediglich in der Nacht kann punktuell die Thallustemperatur unter der Umgebungstemperatur liegen. Taufall kann hier nicht erfolgen, wodurch die Flechten stärker auf exogene Wasserquellen angewiesen sind.



**Abb. 70** Verlaufskurven der Temperaturen an den *Usnea sphacelata* Standorten (M1 bis M4) auf Mars Oasis. Rote Linien: Umgebungstemperaturen, schwarze Linien: Thallustemperaturen.

### 10.4.4 Feuchtigkeit

Der Sandstein auf Mars Oasis weist für die Besiedlungsprozesse der Flechten zwei Probleme auf. Einerseits kann durch seine Grobporigkeit die physikalische Verwitterung intensiver einwirken und somit zu mangelnder Festigkeit des Substrats führen. Andererseits kann der auftreffende Niederschlag schnell bis an den Porengrund versickern und der Vegetation nicht mehr zur Verfügung stehen. Dennoch kann sich der Sandstein vorteilhaft auf die Wasserverfügbarkeit am Standort auswirken. Seine Porosität lässt die Feuchtigkeit zwar schnell versickern, steigende Temperaturen können den Flechten diese jedoch durch Verdunstung erneut zur Verfügung stellen. Die bis Anfang des Sommers mit Wasser gefüllte Drainagerinne bei Messstelle M4 kann die Luftfeuchtigkeit lokal erhöhen, während die ebenen Bereiche und besiedelten Felsen auf die feuchten aufsteigenden Luftmassen des Sunds angewiesen sind. An den Standorten M1, M2 und M3 werden auf Mars Oasis durchschnittliche Luftfeuchtigkeitswerte von 70% rH und an M4 von 79% rH erreicht. Die mittleren Thallusfeuchtigkeiten der Thalli von *Usnea sphacelata* liegen an M1 bis M3 bei ca. 25 % TF/TG und an M4 bei 30 % TF/TG (Abb. 71).

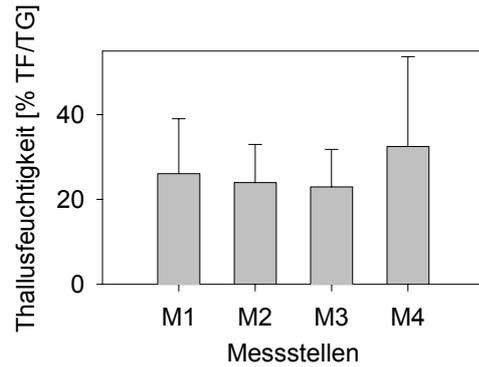


Abb. 71 Mittlere Thallusfeuchtigkeitsgehalte von *Usnea sphacelata* auf Mars Oasis.

In Abb. 72 ist die Häufigkeitsverteilung der Thallusfeuchtigkeiten von *Usnea sphacelata* (M1 bis M4) dargestellt. An den Mikrostandorten M1 bis M3 werden mit einem prozentualen Anteil von ca. 55% Thallusfeuchtigkeitsgehalte bis 20% TF/TG erzielt. *U. sphacelata* an M4 weist hingegen einen prozentualen Anteil dieser Feuchtigkeitsbereiche von 22% auf. Im Bereich von 20% TF/TG bis 50% TF/TG sinkt an den Standorten M1 bis M3 der prozentuale Anteil der erreichten

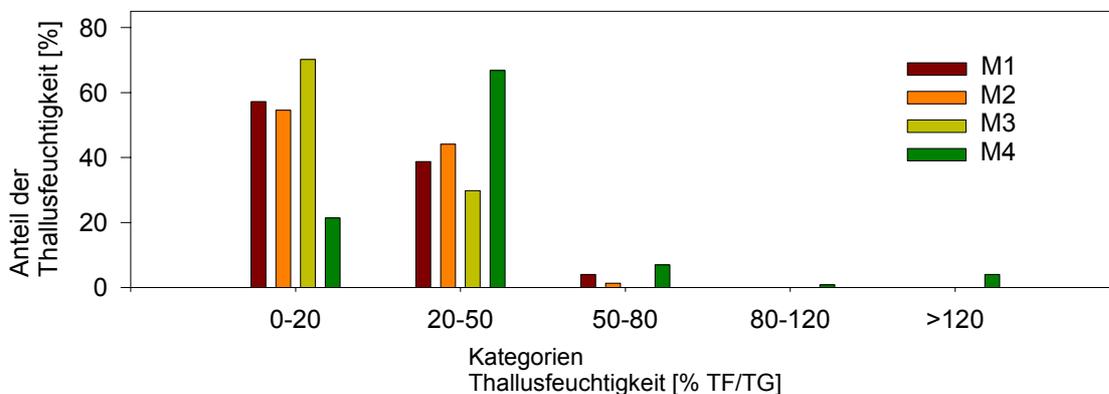
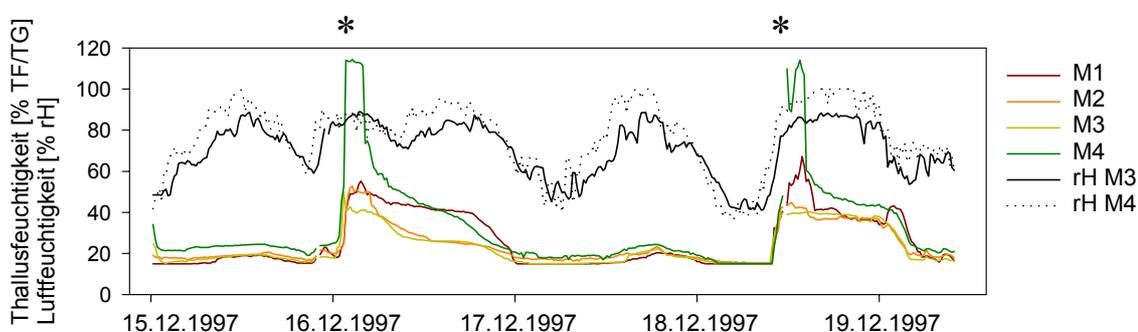


Abb. 72 Häufigkeitsverteilung der Thallusfeuchtigkeit von *Usnea sphacelata* (M1 bis M4) auf Mars Oasis.

Thallusfeuchtigkeitsgehalte von 47% (M2) auf 32% (M3), während an M4 dieser auf ca. 67 % ansteigt. An M4 übersteigen die Thallusfeuchtigkeitsgehalte zwischen 50 und 80% TF/TG die von M1 bis M3. Der prozentuale Anteil dieser Feuchtigkeitsbereiche wird an M1 mit 4 %, an M2 mit 1,5 % und an M4 mit 7 % erreicht. Feuchtigkeitsgehalte über 120% TF/TG wurden nur an *U. sphacelata* (M4) mit einer Häufigkeit von 4% beobachtet. Der *U. sphacelata* Thallus an M4 kann aufgrund der erhöhten Luftfeuchtigkeit in der Drainagerinne im Gegensatz zu den anderen Mikrostandorten deutlich höhere Thallusfeuchtigkeitsgehalte erreichen.

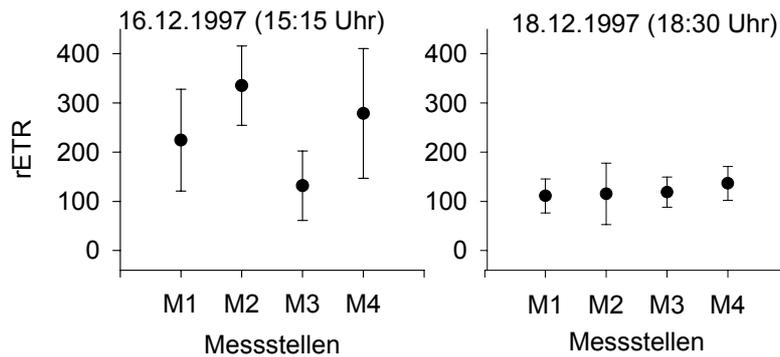
Die Verlaufskurven der Feuchtigkeiten in Abb. 73 zeigen durch Niederschlag in Form von Schnee einen Anstieg der Thallusfeuchtigkeit an M1, M2 und M3 von je 50 % und an M4 bis 120 %. Die Austrocknung der Flechten kann durch aufkommenden Nebel verzögert werden, so dass die Thalli erst am folgenden Morgen vollständig trocken sind. Die Flechten an M1, M2 und M3 erreichen bis 9:00 Uhr morgens, solange die Lichtintensitäten unter 600 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] liegen, Thallusfeuchtigkeitsgehalte zwischen 25% und 30% TF/TG. M4 und M1 können die Feuchtigkeit von 40% TF/TG bis Mitternacht halten. Die Wasseraufnahme erfolgt wie bei *Usnea aurantiaco-atra* relativ schnell, während die Abgabe über mehrere Stunden verlaufen kann. M4 weist neben höheren Luft- und Thallustemperaturen auch höhere Luft- und Thallusfeuchtigkeiten auf als die Mikrostandorte M1 bis M3. Die Thallusfeuchtigkeitsgehalte liegen insgesamt höher als die von *U. antarctica* auf Lagoon Island.



**Abb. 73** Verlauf der Thallusfeuchtigkeit von *Usnea sphacelata* (M1 bis M4) und der Luftfeuchtigkeit (M3, M4) auf Mars Oasis. (\* markiert den einsetzenden Schneefall).

#### 10.4.4.1 Photosynthetische Aktivität von *Usnea sphacelata*

Die wichtigste Voraussetzung für das Leben der Flechten ist die Photosyntheseaktivität der Photobionten (KAPPEN, 1997). Generell ist die Aktivität der Flechten als poikilohydre Organismen eng an ihren Feuchtigkeitsgehalt gekoppelt. Um die Aktivität der Flechten unter natürlichen Bedingungen zu erfassen, wurden punktuelle Chlorophyll-a-Fluoreszenzmessungen an den Mikrostandorten M1 bis M4 an *Usnea sphacelata* durchgeführt. Die in Abb. 74 dargestellten Mittelwerte setzen sich aus acht Einzelmessungen zusammen. Die erste Messung



**Abb. 74** Relative Elektronentransportrate 20 Minuten nach Schneefall (16.12.1997) und nach unmittelbar einsetzendem Schneefall (18.12.1997). Die dazugehörigen Thallusfeuchtigkeitskurven sind in Abb. 73 dargestellt.

erfolgte 20 Minuten nach einsetzendem Schneefall am 16.12.1997. Die mittleren Werte der relativen Elektronentransportraten schwankten an den Messstellen zwischen 120 (M3) und 320 (M2) und zeigen photosynthetische Aktivität an. Die höchsten Thallusfeuchtigkeitsgehalte weist zu diesem Zeitpunkt jedoch M4 auf. Eine weitere Messung erfolgte am 18.12.1997 unmittelbar nach einsetzendem Niederschlag in Form von Schnee. Alle Mikrostandorte weisen hier eine rETR über 100 auf. *U. sphacelata* kann kurze Zeit nach der Aufnahme von Feuchtigkeit den Photosyntheseapparat aktivieren. Aufgrund der spezifischen Eigenschaften von *U. sphacelata* kann Wasser in Form von Schnee schneller in den Thallus aufgenommen werden und die Stoffwechselaktivität gewährleisten, als bei *U. antarctica* und bei *U. aurantiaco-atra*.

## 10.5 Vergleich der Feuchtigkeitsverhältnisse von Arten der Gattung

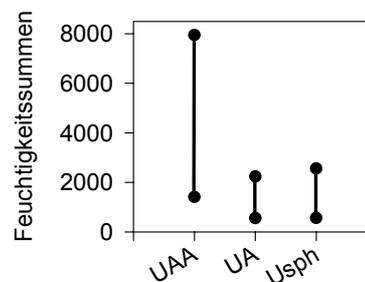
### *Usnea* längs der Antarktischen Halbinsel

Vorangehend wurden die mikroklimatischen Dispositionen der Flechten innerhalb der Untersuchungsgebiete isoliert betrachtet. Im folgenden werden die klimatischen Charakteristika der Flechtenarten an verschiedenen Großstandorten, unter besonderer Berücksichtigung der Feuchtigkeit gegenüber gestellt. Daten von *Himantormia lugubris* und *Umbilicaria antarctica* werden nur an je einem Standort ermittelt und bleiben daher im folgenden unberücksichtigt. Aufgrund unterschiedlicher Verbreitungsareale der einzelnen Flechten können nur verschiedene Arten der Gattung *Usnea* miteinander verglichen werden. Um eine detaillierte Darstellung der Werte und ihre Vergleichbarkeit zu ermöglichen, werden jeweils sieben (Livingston Island, Lagoon Island) bzw. vier Tage (Mars Oasis) gemittelt und gegenübergestellt. Die ermittelten Klimadaten von Livingston Island beziehen sich auf den Zeitraum vom 30.1 - 9.2.1997, die von Lagoon Island auf den 30.12.1998 – 9.1.1999 und die von Alexander Island, Mars Oasis auf den 15.12 – 19.12.1997. Für diese Gegenüberstellung wurden *Usnea aurantiaco-atra* (E1) Livingston Island, *U. antarctica* (B4), Lagoon Island und *U. sphacelata* (M2), Mars Oasis, exemplarisch ausgewählt.

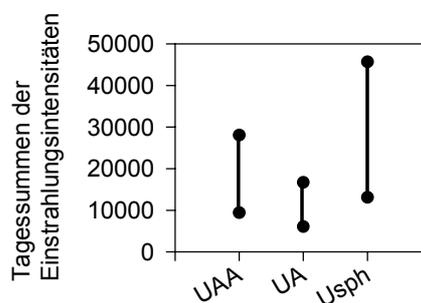
Um zunächst den exogen auf die Flechte einwirkenden Faktor der Feuchtigkeit an den Standorten miteinander vergleichen zu können, wurden die in Abb. 75 dargestellten Summen der ermittelten Thallusfeuchtigkeiten von verschiedenen Arten der Gattung *Usnea* gegenübergestellt. Zur Ermittlung der Feuchtigkeitssummen wurden innerhalb des ausgewählten Messzeitraums von jedem Tag die Feuchtigkeitssummen ermittelt und die niedrigsten und höchsten Tagessummen dargestellt. Insgesamt zeigen die Summen der Thallusfeuchtigkeitsgehalte der Flechten ein, vom längs der Antarktischen Halbinsel, abweichendes Verhalten. In der maritimen Antarktis variieren die Tagessummen der Thallusfeuchtigkeit an dem Mikrostandort E1 von 1410 bis 7948. Obgleich die hohe Feuchtigkeit auf permanent feuchte Thalli deutet, trocknen diese regelmäßig aus. Es wurden maximale Thallusfeuchtigkeitsgehalte von 120% TF/TG ermittelt. Entlang der Antarktischen Halbinsel, an dem bereits vom Kontinent beeinflussten Standort der südlichen maritimen

Antarktis (Lagoon Island) wurden Feuchtigkeitssummen an *U. antarctica* zwischen 553-2237 ermittelt. Diese liegen deutlich unter denen von Livingston Island. Hier führt in deutlich geringeren Intensitäten der Niederschlag in Form von Regen und Schnee sowie Taufall in den frühen Morgenstunden zu einem Anstieg der Thallusfeuchtigkeit. Trotz der südlicheren Lage von Mars Oasis können durch die Verfügbarkeit verschiedener Wasserquellen vergleichbare Tagessummen der Thallusfeuchtigkeit zwischen *U. sphacelata* und *U. antarctica* der südlichen maritimen Antarktis, erreicht werden. Hier liegen die höchsten Thallusfeuchtigkeitssummen bei 2558 und die niedrigsten bei 559. Obgleich die Feuchtigkeitssummen von *U. antarctica* auf Lagoon Island deutlich unter denen von *U. aurantiaco-atra* liegen, zeigen diese Feuchtigkeitsgehalte eine ähnliche Amplitude der Thallusfeuchtigkeit. Die Amplitude zwischen den niedrigsten und höchsten Thallusfeuchtigkeiten der verschiedenen Arten der Gattung *Usnea* erstreckt sich von 15% TF/TG bis ca. 120% TF/TG.

Das Beleuchtungsniveau und damit korrelierend, die Temperaturen können durch starke Wolkenbildung auf Livingston Island herabgesetzt werden. Im Gegensatz dazu kann

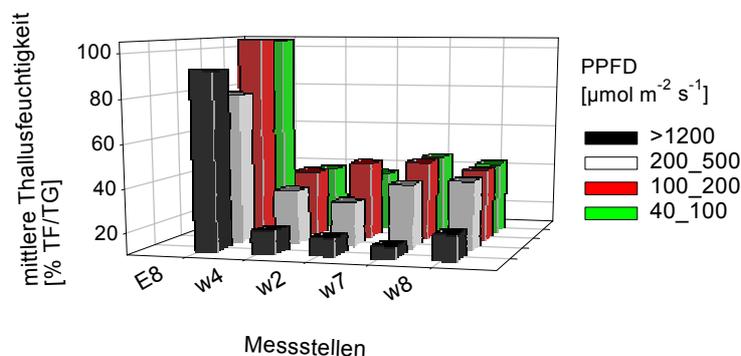


**Abb. 75** Die höchsten und niedrigsten Tagessummen der Thallusfeuchtigkeiten von *Usnea aurantiaco-atra* (UAA) auf Livingston Island, *U. antarctica* (UA) auf Lagoon Island und *U. sphacelata* (Usph) auf Mars Oasis.



**Abb. 76** Maximal und minimal ermittelte Einstrahlungssummen von *Usnea aurantiaco-atra* (UAA) auf Livingston Island, *U. antarctica* (UA) auf Lagoon Island und *U. sphacelata* (Usph) auf Mars Oasis.

das Vorhandensein von Eis um Lagoon Island im antarktischen Sommer bis Dezember und die umgebenden Gletscher die Reflektion der einfallenden Strahlung durch die hellere Felsoberfläche erhöhen. Die Tagessummen der Einstrahlung schwanken auf Livingston Island zwischen 9377 und 28041, die auf Lagoon Island variieren von 6068 bis 16691. Auf Mars Oasis erstreckt sich die Amplitude der Beleuchtung von 13060 bis 45646 (Abb. 76). Der Einfallswinkel der Strahlung ist im antarktischen Sommer auf Mars Oasis ausreichend, um während der gesamten Nacht Lichtintensitäten über 10 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] zu erzielen. Hierdurch können insgesamt die höchsten Einstrahlungssummen erzielt werden. Auf Lagoon Island sinken die Einstrahlungsintensitäten in Abhängigkeit von der Exposition des Standorts bereits für ein bis zwei Stunden unter 10 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ]. Auf Livingston Island beträgt die Zeit niedriger Strahlungsintensitäten sieben Stunden.

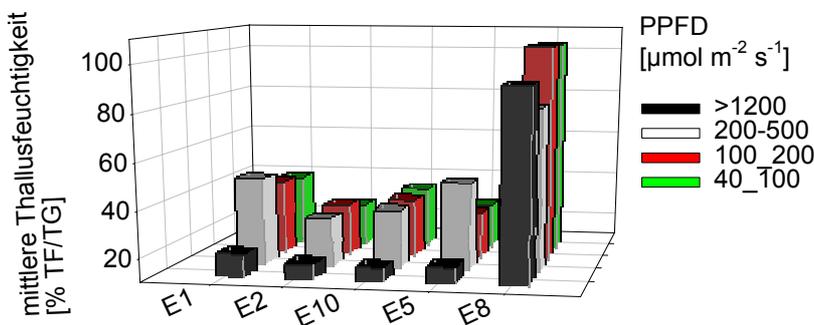


**Abb. 77a** Beziehung zwischen den Einstrahlungsintensitäten und den mittleren Thallusfeuchtigkeitsgehalten von *Stereocaulon alpinum* (E8, W4) und *Usnea aurantiaco-atra* (W2, W7, W8).

Flechten trocknen am schnellsten bei hoher Einstrahlung aus, wenn das Wasserdampfdruckgefälle zwischen Atmosphäre und Flechte besonders groß ist. Die Korrelation der Licht- und Feuchtigkeitswerte von *Usnea aurantiaco-atra* auf Livingston Island ist in Abb. 77a, 77b dargestellt. An den *Usnea aurantiaco-atra*

Standorten (W2, W7, W8, E2) und am *Stereocaulon alpinum* Standort (W4) sind die höchsten mittleren Thallusfeuchtigkeitsgehalte mit Lichtintensitäten zwischen 100 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] und 200 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] korreliert. Flechten feuchterer Standorte wie E1 erreichen die höchsten mittleren Feuchtigkeitsgehalte auch unter Lichtintensitäten zwischen 200 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] und 500 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] (Abb. 77b). Lediglich E10 weist vergleichbare Thallusfeuchtigkeiten bei Lichtintensitäten von 40 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] bis 1000 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] auf. Flechten der eher trockenen Standorte erreichen ihre höchsten mittleren Thallusfeuchtigkeiten bei Lichtintensitäten zwischen 40 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] und 100 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ]. Die mittleren Thallusfeuchtigkeiten von *U. aurantiaco-atra* auf Livingston Island können in Abhängigkeit von der Exposition des Standorts mit Lichtintensitäten von 100 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] bis 200 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] sowie 200 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] und 500 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] korreliert sein. Aufgrund der geringen Feuchtigkeitsgehalte von *Usnea antarctica* während des Untersuchungszeitraums auf Lagoon Island werden die höchsten mittleren Thallusfeuchtigkeiten bei Lichtintensitäten zwischen 40 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] und 100 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] erreicht (Abb. 78). Im Gegensatz dazu werden durchschnittlich die höchsten Thallusfeuchtigkeiten von *U. sphacelata* auf Mars Oasis während der Dämmerung unter

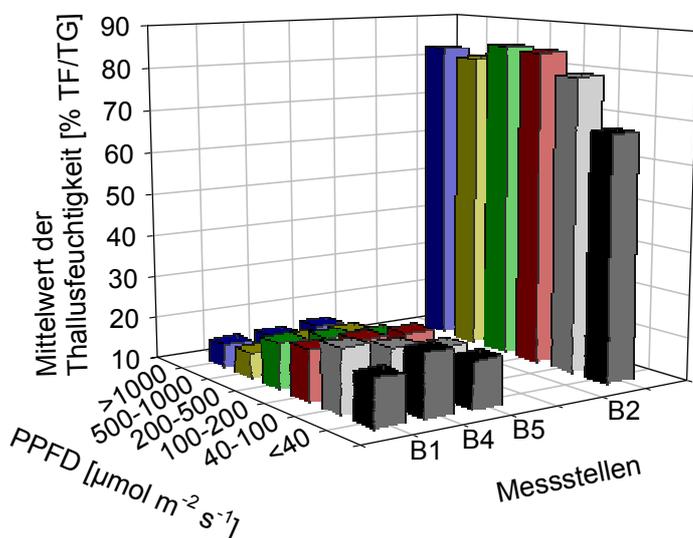
Lichtintensitäten zwischen 10 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] und 20 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] erzielt (Abb. 79). Aufgrund von Nebelbildung können bei Lichtintensitäten zwischen 200 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] und



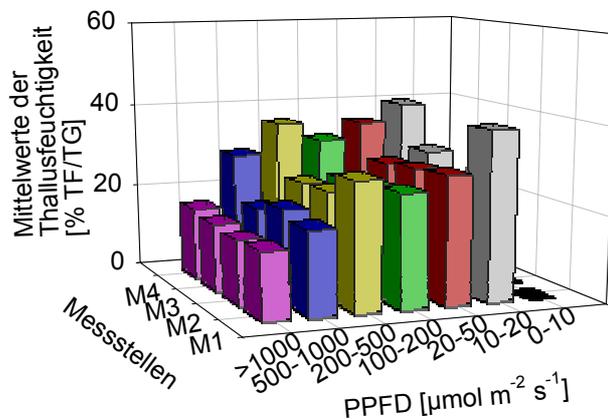
**Abb. 77b** Beziehung zwischen den Einstrahlungsintensitäten und den mittleren Thallusfeuchtigkeitsgehalten von *Stereocaulon alpinum* (E5, E8) und *Usnea aurantiaco-atra* (E1, E2, E10).

500 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] mittlere Feuchtigkeitsgehalte der Thalli von 25% (M1) und 35% (M4) erreicht werden. Entlang des Gradientens der Großstandorte sind aufgrund der rückläufigen Niederschlagsmengen auch abnehmende Thallusfeuchtigkeitsgehalte zu erwarten. Die Untersuchungen haben jedoch gezeigt, dass die Thallusfeuchtigkeitsgehalte der untersuchten Arten der Gattung *Usnea* auf Livingston die höchsten Feuchtigkeiten erreichen. Auf Mars Oasis

hingegen werden höhere Thallusfeuchtigkeitswerte erreicht als auf Lagoon Island.

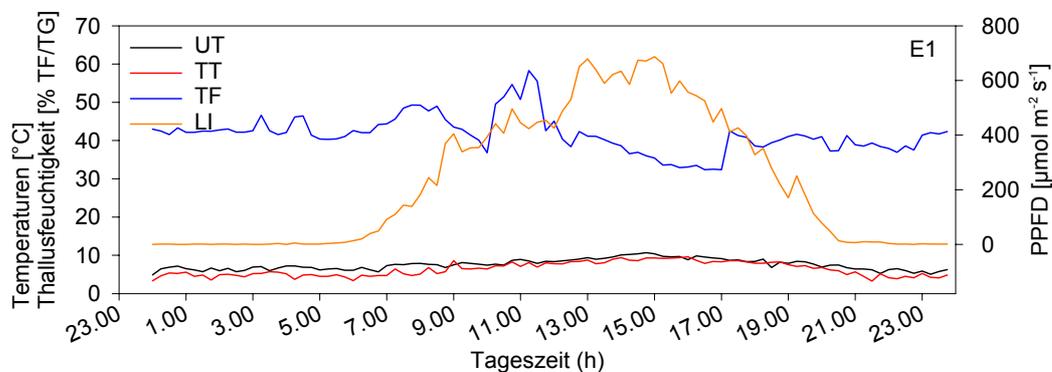


**Abb. 78** Beziehung zwischen den Einstrahlungsintensitäten und den mittleren Thallusfeuchtigkeitsgehalten von *Usnea antarctica* (B1, B4, B5) und *Stereocaulon alpinum* (B2).



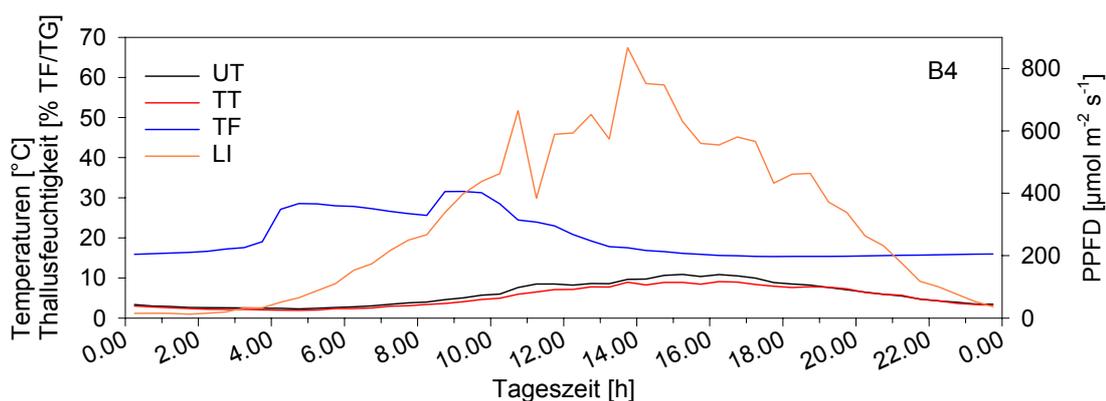
**Abb. 79** Beziehung zwischen den Einstrahlungsintensitäten und den erreichten mittleren Thallusfeuchtigkeitsgehalten von *Usnea sphaelata* (M1 bis M4) auf Mars Oasis.

Um die prinzipiellen Unterschiede der einzelnen Standorte zu verdeutlichen, werden im Folgenden über den Messzeitraum gemittelte Tagesgänge miteinander verglichen. Hierzu werden entlang eines Transekts auf Livingston Island E1, auf Lagoon Island B4 und auf Mars Oasis M2 exemplarisch miteinander verglichen. Die Thallusfeuchtigkeit an E1 schwankt während des gesamten Tages unabhängig von der Einstrahlung zwischen 30% TF/TG und 58% TF/TG (Abb. 80). Nahezu durchgehend liegen die mittleren Thallustemperaturen unterhalb der Umgebungstemperatur, können diese aber auch während der maximalen Einstrahlungsintensitäten übersteigen. Taufall spielt in der nördlichen maritimen Antarktis eine untergeordnete Rolle, da die häufigen Niederschläge diesen überlagern. Von der südlichen maritimen Antarktis hin zur kontinentalen Antarktis gewinnt der Niederschlag in Form von Taufall an Bedeutung. Dieses Ereignis tritt stärker in der kontinentalen Antarktis in Erscheinung.



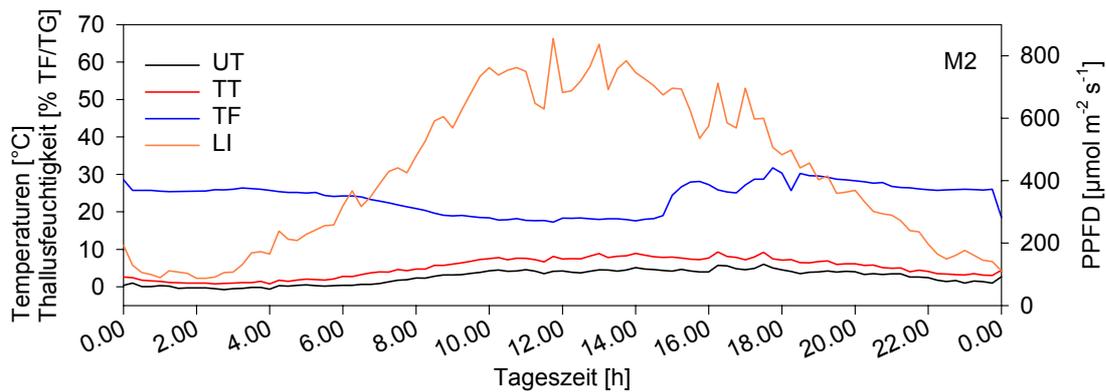
**Abb. 80** Mittlerer Tagesgang von *Usnea aurantiaco-atra*, E1 auf Livingston Island. UT: Umgebungstemperatur, TT: Thallustemperatur, TF: Thallusfeuchtigkeit, LI: Einstrahlungsintensität.

Auf Livingston Island werden aufgrund der starken Bewölkung durchschnittlich Lichtintensitäten von 600 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ] erreicht, diese können innerhalb von sechs Stunden auf 0 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ] sinken. Die vielfach hohe Luftfeuchtigkeit und die damit einhergehenden mittleren Lichtintensitäten auf Livingston Island ermöglichen den Flechten bei ausreichend vorhandener Thallusfeuchtigkeit eine annähernd 24-stündige physiologische Aktivität. Ebenso wie an E1 auf Livingston Island liegen die Thallustemperaturen von *U. antarctica* (B4) nachts unterhalb denen der Umgebung (Abb. 81). Dieser Mikrostandort befindet sich auf Schutt und weist aufgrund seiner Topographie geringere Temperaturunterschiede auf.



**Abb. 81** Mittlerer Tagesgang von *Usnea antarctica*, B4 auf Lagoon Island. UT: Umgebungstemperatur, TT: Thallustemperatur, TF: Thallusfeuchtigkeit, LI: Einstrahlungsintensität.

Zwischen 19:00 Uhr und 23:30 Uhr liegen die Thallustemperaturen unter denen der Umgebung oder entsprechen ihnen. Die niedrige Luftfeuchtigkeit und die geringen Niederschlagsmengen während des Untersuchungszeitraums führen zu einem Feuchtigkeitsanstieg der Flechten am frühen Morgen durch Taufall. Auf Mars Oasis liegen die mittleren Lichtintensitäten geringfügig unterhalb der von Lagoon Island (Abb. 82). Bis auf M2 (*U. sphacelata* auf Mars Oasis) liegen die Thallustemperaturen an E1 (*U. aurantiaco-atra* Livingston Island) und B4 (*U. antarctica*, Lagoon Island) unter denen der Umgebungstemperatur bzw. entsprechen ihnen. An M2 hingegen liegen die Umgebungstemperaturen im Mittel während des gesamten Tages  $0,2^{\circ}\text{C}$  unter denen des Thallus. Im Verlauf des Tages können die Lichtintensitäten auf 800 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ] ansteigen und liegen somit deutlich über denen von Livingston Island. Ausgedehnte Dämmerungsphasen und maximale Einstrahlungsintensitäten von ca. sieben Stunden sind für die Sommersituation auf Mars Oasis charakteristisch. Der Verlauf der Thallusfeuchtigkeit entlang der Standorte des Großtransekts zeigt in Abhängigkeit von der verfügbaren Wasserquelle einen unterschiedlichen Tagesverlauf. Auf Livingston Island führen hohe Luftfeuchtigkeitswerte zu Thallusfeuchtigkeitsgehalten bei *U. aurantiaco-atra* auf über 50% TF/TG. Hingegen werden an *U. antarctica* auf Lagoon Island selten höhere Thallusfeuchtigkeiten durch den Niederschlag verursacht. In den Morgenstunden kann durch Taufall der Thallusfeuchtigkeitsgehalt geringfügig erhöht werden. Am südlichsten Standort Mars Oasis kann *U. sphacelata* aufgrund regelmäßiger



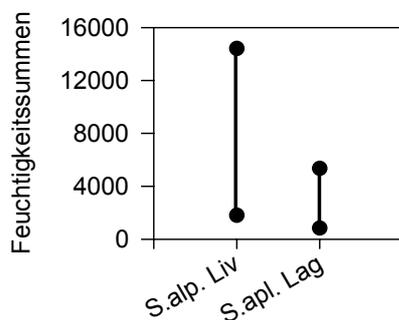
**Abb. 82** Mittlerer Tagsgang von *Usnea sphacelata*, M2 auf Mars Oasis. UT: Umgebungstemperatur, TT: Thallustemperatur, TF: Thallusfeuchtigkeit, LI: Einstrahlungsintensität.

Nebelbildung und einsetzenden Schneefalls die Thallusfeuchtigkeit regelmäßig am Nachmittag erhöhen.

## 10.6 Vergleich der Feuchtigkeitsverhältnisse von *Stereocaulon alpinum* auf Livingston Island und Lagoon Island

*Stereocaulon alpinum* unterscheidet sich in der Wuchsform deutlich von den *Usnea* Arten und zeigt neben physiologischen Anpassungen, eine von *Usnea* Arten abweichende Standortwahl. Die Symbiose von *S. alpinum* mit Blaualgen lässt nur die Ansiedlung an Standorten mit flüssig verfügbarem Wasser zu. Im Gegensatz zu *Usnea aurantiaco-atra* weist die kosmopolitisch verbreitete Art eine breitere ökologische Amplitude auf. Um diese breitere ökologische

Amplitude von *S. alpinum* entlang des Großtransekts in der Antarktis aufzuzeigen, werden die *S. alpinum* Standorte E8 auf Livingston Island und C4 auf Lagoon Island gegenüber gestellt.



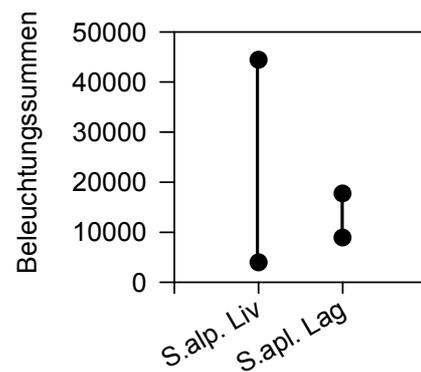
**Abb. 83** Maximal und minimal ermittelte Feuchtigkeitssummen von *Stereocaulon alpinum* auf Livingston Island (S.alp. Liv), und *Stereocaulon alpinum* auf Lagoon Island (S.alp. Lag).

Die abnehmende Luftfeuchtigkeit von der nördlichen maritimen Antarktis zur südlichen maritimen Antarktis spiegelt sich auch in den standörtlichen Bedingungen von *Stereocaulon alpinum* wider. Um diese Unterschiede offensichtlich zu machen, wurden, wie bereits für die Arten der Gattung *Usnea*, die einzelnen Tagessummen der Feuchtigkeit und die der Einstrahlung während des

Untersuchungszeitraums ermittelt und die höchsten und niedrigsten Summen gegenüber gestellt.

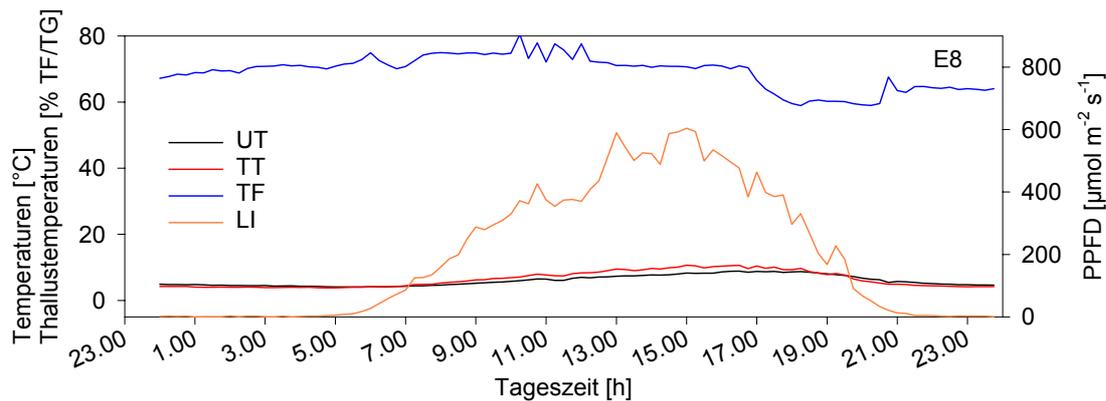
Die Tagessummen der Thallusfeuchtigkeit an Messstelle E8 auf Livingston Island schwanken in der nördlichen maritimen Antarktis zwischen 1808 und 14412, die an C4 betragen 830 und 5347 (Abb. 83). Diese Summen übersteigen um fast das Doppelte die der Arten der Gattung *Usnea*. Auf Livingston Island wurden am Polster von *S. alpinum* maximale Thallusfeuchtigkeitsgehalte von 157% TF/TG ermittelt, die von *S. alpinum* auf Lagoon Island erreichten hingegen 256% TF/TG (B2) und liegen somit trotz des niederschlagsärmeren Standorts darüber. Noch bis Dezember auf dem Polster aufliegende Schneemassen können zu diesen hohen Thallusfeuchtigkeiten führen. In der Nacht fallen auf Lagoon Island die Temperaturen unter bzw. schwanken um den Gefrierpunkt. Durch Gefrieren steht den Flechten das Wasser nicht mehr zur Verfügung.

Der Vergleich der Einstrahlungssummen der verschiedenen Arten von *Stereocaulon alpinum* (E8, C4) ist in Abb. 84 dargestellt. Die häufig auftretenden hohen Luftfeuchtigkeiten auf Livingston Island können die Strahlungsintensität herabsetzen. An den selten klaren Tagen kann aufgrund des Einfallswinkels der Sonne, die Lichtintensität in der Gesamtsumme die der südlichen Standorte übersteigen. Auf Livingston Island variieren die Tagessummen der Lichtintensitäten zwischen 3944 und 44405 (E8) und auf Lagoon Island zwischen 8914 und 17706 (C4). Die Lichtintensitäten auf Livingston Island übersteigen die der *U. aurantiaco-atra* Standorte um mehr als das Doppelte und verhalten sich somit wie die Arten der Gattung *Usnea*.



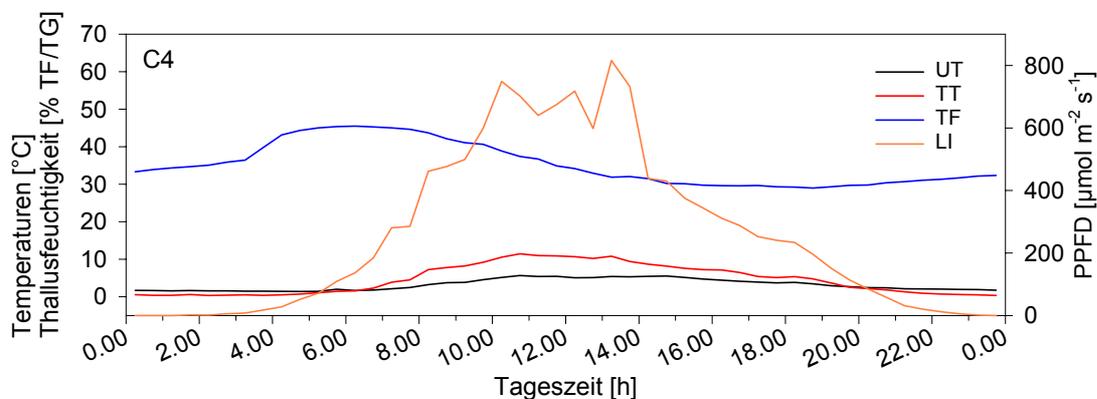
**Abb. 84** Maximal und minimal ermittelte Einstrahlungssummen von *Stereocaulon alpinum* auf Livingston Island (S.alp. Liv), und *Stereocaulon alpinum* auf Lagoon Island (S.apl. Lag).

Die Korrelation von Thallusfeuchtigkeit und Einstrahlungsintensität ist an beiden Standorten von *Stereocaulon alpinum* nicht auf bestimmte Lichtintensitäten begrenzt. Vielmehr können ähnlich hohe Feuchtigkeitsmengen bei niedrigen und hohen Lichtintensitäten vorhanden sein (Abb. 77a, 78). Hierdurch können die Flechten an den Standorten bei Lichtintensitäten zwischen 40 bis über 1200PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] ohne Schädigung stoffwechselaktiv sein. *S. alpinum* ist weniger auf die Luftfeuchtigkeit angewiesen, sondern nutzt vielmehr zusätzliche Wasserquellen mit flüssigem Wasser in Form von Regen, Schnee und Schmelzwasser. Die Ursache hierfür liegt neben der physiologischen Fähigkeit in der Struktur des Polsters, dem nur aus Pilz bestehenden Podetium sowie in der Wasserhaltekapazität des Substrats und der Blaualgen in den Cephalodien.



**Abb. 85** Mittlerer Tagsgang von *Stereocaulon alpinum*, E8 auf Livingston Island. UT: Umgebungstemperatur, TT: Thallustemperatur, TF: Thallusfeuchtigkeit, LI: Einstrahlungsintensität

Die mittlere Thallusfeuchtigkeit von *Stereocaulon alpinum* auf Lagoon Island (Abb. 86) zeigt einen mit *S. alpinum* auf Livingston Island vergleichbaren Tagesgang (Abb. 85). Im Gegensatz zu den Arten der Gattung *Usnea* kann während des Tages ein Feuchtigkeitsniveau von *S. alpinum* auf Lagoon Island über 30% TF/TG erzielt werden, während das von *S. alpinum* auf Livingston Island 60% TF/TG erreicht. Der Anstieg der Thallusfeuchtigkeit in den Morgenstunden auf Lagoon Island ist eher auf das Schmelzen des Schnees mit zunehmenden Einstrahlungsintensitäten zurückzuführen. Die Einstrahlungsintensitäten erreichen auf Livingston Island zwischen 13:00 Uhr und 15:00 Uhr maximale Werte von 600 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ], auf Lagoon Island hingegen werden diese bereits zwischen 10:00 Uhr und 14:00 Uhr mit einer Intensität von 800 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ] erreicht. In der Nacht verlaufen die Thallustemperaturen an beiden Standorten unterhalb derer der Umgebung und kehren sich in den frühen Morgenstunden wieder um. Der Taufall reicht alleine nicht aus, um die Thallusfeuchtigkeit signifikant zu erhöhen.



**Abb. 86** Mittlerer Tagsgang von *Stereocaulon alpinum*, C4 auf Lagoon Island. UT: Umgebungstemperatur, TT: Thallustemperatur, TF: Thallusfeuchtigkeit, LI: Einstrahlungsintensität

## 11 Besiedlung

Im vorherigen Kapitel wurden die klimatischen Unterschiede entlang der Antarktischen Halbinsel behandelt. Hierbei zeigte sich, dass mikroklimatische Unterschiede an den Flechtenstandorten in den südlicheren Regionen offensichtlicher zutage treten. Die südliche maritime Antarktis wird bereits klimatisch vom antarktischen Kontinent beeinflusst, was sich in einem Artwechsel der Flechten ausdrückt. Im Allgemeinen erfolgt die primäre Stabilisierung antarktischer Böden durch Salzkrusten, Bakterien und Cyanophyceae. Diese Stabilisierung ist notwendig, damit sich erste lichenisierte Stadien ansiedeln. Flechten können sich nicht nur nebeneinander, sondern auch übereinander ansiedeln. Hierbei sind die Interaktionen der Flechten von entscheidender Bedeutung. Neben physiologischen Anpassungen der Flechten zeigen sich unter harscheren Bedingungen die Besiedlungsmuster und Interaktionen deutlicher. Im Folgenden Teil der Arbeit werden die Pionierflechtengesellschaften verschiedener Polygonböden näher beleuchtet. Dazu werden Flechtengemeinschaften von Polygonböden auf Natal Ridge sowie Coal Nunatak herangezogen. Zusätzlich werden Besiedlungsproben von Ares Oasis, einem erst kürzlich eisfrei gewordenen Gletschervorfeld wenige Kilometer von Natal Ridge entfernt, behandelt. Auf Rothera Point sind Polygonböden nur noch selten ausgebildet. Polygonböden und Lößgebiete zeichnen sich beide durch hohe Karbonatgehalte aus. Welche Besiedlungsmuster auf Lößansammlungen und Polygonböden erfolgen, soll im Folgenden gegenüber gestellt werden. Hierzu erfolgt zunächst eine kurze Darstellung der Bodeneigenschaften. Anschließend werden die Charakteristika der Flechtenarten angeführt, um einen tieferen Einblick in die Besiedlungsmuster mit bestehenden Interaktionen als Bestandteil von Miniatur-Ökosystemen zu gewinnen. Alle Standorte liegen auf der südlichen Hälfte von Alexander Island.

### 11.1 Standorte und Böden

#### 11.1.1 Natal Ridge, Alexander Island

Natal Ridge ist ein Gebirgsgrat 520m üNN, der 5,5 km nördlich von Mars Oasis auf Alexander Island liegt (Abb. 1). Die Geologie und das Klima wurden bereits unter Punkt 4 und 6 angeführt. Unterschiede in der Sandsteinzusammensetzung sind an der horizontalen Gesteinslagerung erkennbar. Während auf Mars Oasis der helle Sandstein an der Oberfläche lagert, dominiert auf Natal Ridge der dunklere Sandstein, mit einem höheren organischen Anteil. Das Untersuchungsgebiet selbst befindet sich auf einem 180 m breiten, südöstlich geneigten Polygonboden, der nach Westen (600m üNN) und Osten (557m üNN) durch weiter ansteigende Gebirgsbereiche begrenzt wird. Im Norden und Süden wird das Gebiet durch Gletscher begrenzt. Die ehemalige Eisbedeckung ist an den seitlichen Hangeinschnitten sichtbar. Der Gebirgsgrat verursacht eine gegenwärtige Entwässerung nach Süden. Die Windverhältnisse und die

Exposition führen zu einem Luv- (Süden) und Lee-Effekt (Norden), der sich in dem Verteilungsmuster der Flechten widerspiegelt. Die Luvseite mit der intensiveren Schneebedeckung und somit mit der für Flechten günstigeren Wasserverfügbarkeit ist weniger dicht besiedelt, als die windgeschützte, sonnenexponierte Leeseite. Durch die deutliche Sonnenexposition bewirkt der zwischen den Steinen aufsteigende Wasserdampf kleinräumig eine Erhöhung der Luftfeuchtigkeit. Ungleiche Einstrahlungsverhältnisse an den Standorten werden durch die hohe Reflektion, die von den Eismassen ausgeht, nivelliert. Gleichzeitig verhindert die oberflächennahe Lage des Dauerfrostbodens das Versickern des Wassers. Steigende Lichtintensitäten und die damit einhergehenden höheren Temperaturen verursachen in den Morgenstunden regelmäßig Kondensationsvorgänge. In abflusslosen Senken kann es zu Staunässe kommen. An der sonnenexponierten Leeseite trocknen zwar die Flechten schneller aus, die Substratstabilität und der insgesamt wärmere Standort scheinen jedoch die Besiedlungsprozesse der Flechten zu begünstigen. Felsflächen und Steine, die an die Polygonböden angrenzen, unterliegen nur geringer Substratumlagerung. Generell werden Fissuren im Substrat bevorzugt besiedelt (SCHUSTER, 1985, SCHUSTER & JAHNS, 1985). Abgesehen von den Polygonbereichen werden Steine und Felsbrocken von *Usnea sphacelata* besiedelt. Entlang geschützter Kanten siedeln sich vereinzelt Moospolster (*Bryum pseudotriquetrum*) an.

### **Boden**

Die einzelnen Polygone der Böden auf Natal Ridge erreichen an den untersuchten Standorten einen Durchmesser von 30 cm. Der hohe Feinerdeanteil im Zentrum der Polygone gewährleistet eine hohe Wasserspeicherkapazität. Sommerliches Auftauen der Bodenschichten führt zu einer Erhöhung der Feuchtigkeit durch aufsteigenden Wasserdampf. Die Kondensation des Wasserdampfs wird durch die bis zu 50 cm unter der Oberfläche liegende Eisschicht erzeugt. Daten über die Wasserhaltekapazität der Böden liegen lediglich für den 6 km entfernten Mikroklima Standort auf der oberen Terrasse von Mars Oasis vor. Die Böden dort weisen eine Wasserhaltekapazität von 41,2 bis 52 Gew. % auf (Kapitel 3.2.1). Eine thermogravimetrische Analyse der Bodenproben, die von SIEWERT durchgeführt wurde, bestätigte diese Analyse und zeigte extrem kleine Mengen an gebundenem Wasser sowie thermisch labiler, leicht umsetzbarer Komponenten. Die Ursache für die geringe Wasserhaltekapazität der Böden liegt in der Grobporigkeit des Sandsteins. Wahrscheinlich liegt die Wasserhaltekapazität des Bodens aufgrund des Feinerdeanteils in den Polygonen tatsächlich höher. Der regelmäßige Gefrier-Tau Zyklus lenkt die Sortierung der Gesteinspartikel, wodurch charakteristische Frostmusterböden mit groben Steinen an den Rändern und zentralen Feinerdeinseln entstehen. Neben den Auswaschungsvorgängen führen die Kryoturbationen zu Nährstoffschwankungen, charakteristischen pH-Wert- und Stickstoffänderungen innerhalb der Polygone. Nach DIERSSEN (1996) weisen Polygonböden marginal eher basidophile und zentral eher acidophile pH-Werte auf. Dem pH-Wert der untersuchten Proben auf Mars Oasis liegen Mischproben zugrunde, wodurch eine Differenzierung der Bereiche nicht möglich ist. Die analysierten pH-Werte

variierten zwischen 7,6 und 8,3. Die Ammoniumkonzentrationen in den untersuchten Bodenproben von Mars Oasis lagen zwischen 0,11, 0,05 und 0,07 mg/100g Feinerde. Der Nitratgehalt variierte zwischen 0,12, 0,22 und 0,18 mg/ 100g Feinerde. Der Phosphatgehalt schwankte zwischen 0,06, 0,02 und 0,01 mg/ 100g Feinerde. Der Phosphatgehalt ist von besonderer Bedeutung, da das Vorkommen der Flechten und ihre Diversität mit dem absoluten Phosphatwert im Boden positiv assoziiert ist. Generell scheint der Einfluss auf die Flechtenarten und ihre mittlere Verbreitung stärker vom absoluten Phosphatwert als vom Stickstoffvorkommen abzuhängen (LEISHMANN & WILD, 2001).

### **11.1.2 Coal Nunatak, Alexander Island**

Das Untersuchungsgebiet Coal Nunatak liegt ca. 200 km südwestlich von Mars Oasis auf Alexander Island und ragt als isolierter Gebirgsbereich zwischen den Eismassen hervor. Der eisfreie Bereich ist stufig gegliedert. Diese stufige Anordnung führt zu einem charakteristischen Landschaftsbild, das sich aus zwei Komponenten zusammensetzt: ebene, von Frostmusterböden geprägte Flächen und abfallende Flächen, deren Polygonböden durch Solifluktion deformiert wurden. Der Durchmesser der einzelnen Polygonringe beträgt im Gegensatz zu denen von Natal Ridge (30 cm) 1 m und mehr. An den Übergangsbereichen kann das Aufeinandertreffen von Drainagerinnen und oberflächennahen Dauerfrostböden zu Staunässe führen. Durch den stufenartigen Geländeanstieg kommt es im Luv der Felsen zu Schneeakkumulationen. Die hierdurch geprägte Feuchtigkeitsverteilung führt zu einem typischen Besiedlungsmuster, das sich aus Cyanobakterien, Moosen und Flechten zusammensetzt. Weitere Besiedlungsprozesse sind auf kleine, abgegrenzte Bereiche beschränkt, die an der Stufenkante liegen, oder solche, die eine längere Schneeverfügbarkeit gewährleisten. Die behandelten Proben wurden den Randbereichen der Polygone entnommen. Diese Bereiche gewährleisten aufgrund der Neigung des Geländes eine gute Drainage während der Sommermonate. Voraussetzung für die Ansiedlung von Flechten ist eine Drainage des Bodens, die die für Flechten notwendigen wechselfeuchten Bedingungen gewährleisten.

Bodenuntersuchungen liegen für diesen Standort nicht vor. Das Gestein gehört jedoch, wie das auf Natal Ridge der Le May Gruppe an. Es ist daher anzunehmen, dass die Böden vergleichbare Eigenschaften aufweisen.

### **11.1.3 Ares Oasis, Alexander Island**

Dieses Gebiet konnte aus logistischen Gründen nur kurzzeitig in der Saison 1998/99 aufgesucht werden. Da die Ergebnisse sich von denen auf Natal Ridge (520m üNN) unterscheiden, werden die Besiedlungsmuster der Flechten mit ihren Interaktionen angeführt. Ares Oasis befindet sich 3 km östlich von Natal Ridge, 7m üNN. Das Gebiet verläuft über mehrere Quadratmeter flach und

wird durch abgelagertes Moränenmaterial strukturiert. Der 50 m entfernte, ostexponierte Gletscher führt bei hohen Strahlungsintensitäten mit seinem Schmelzwasser und seiner Oberflächenverdunstung lokal zu höheren Feuchtigkeiten. Dieses Schmelzwasser steht der Vegetation aufgrund des fein abgerundeten, sandigen Materials mit einer geringen Wasserhaltekapazität sowie durch Verdunstungsvorgänge nur temporär zur Verfügung. Kleine beschattete oder an Schwemmfächer angrenzende Bereiche zeigen lediglich auf wenigen Quadratzentimetern geringe Besiedlungsansätze. Neben Flechten können sich hier vereinzelt Moose ansiedeln. Aufgrund von Gletscherbewegungen sind Schuttablagerungen auf den Eismassen sichtbar. Diese, eher dunklen Ablagerungen, reflektieren geringfügiger die einfallenden Lichtmengen als die Schneemassen. Tauvorgänge führen durch die unterschiedliche Aufheizung der Oberflächen zu einer charakteristischen Hügellandschaft mit isolierten Eiskernen. Spezifische Bodenuntersuchungen wurden an diesem Standort nicht durchgeführt. Das Gestein entspricht im wesentlichen dem von Mars Oasis und gehört ebenfalls zur Le May Gruppe.

#### 11.1.4 Rothera Point, Adelaide Island

Rothera Point befindet sich auf einem 30 m hohen Gebirgsvorland, das dem Wormland Gletscher vorgelagert ist. Dieses Gebiet lässt sich der südlichen maritimen Antarktis zuordnen. Das Untersuchungsmaterial wurde auf der Westseite in 15m üNN eines frostverwitterten Gebiets entnommen. Zwischen einzelnen Steinen haben sich aus den angrenzenden Periglazialgebieten bis zu 6 m große Lößflächen akkumuliert. Die Vegetation am Rand dieser Bereiche zeigt erste Besiedlungsansätze mit einer Mächtigkeit von 1,5 bis 2 cm. An naheliegenden Steinen haben sich verschiedene Arten der Gattung *Usnea* sowie vereinzelt Thalli von *Cladonia galindezii*, *Pohlia cruda* und *Leptogium puberulum* angesiedelt.

##### Boden

Löß ist als äolischer Flugsand durch seinen hohen Karbonatgehalt gekennzeichnet und kann sich vorteilhaft auf Besiedlungsprozesse auswirken. Die Lößflächen auf Rothera Point und die Polygonböden auf Natal Ridge und Coal Nunatak sind aufgrund ihrer Quellfähigkeit miteinander vergleichbar. Untersuchungen der Lößakkumulationen auf Rothera Point ergaben Werte der Wasserhaltekapazitäten zwischen 43,6, 123,1 und 140,1 Gewicht %. Im Gegensatz zu den analysierten Proben von Mars Oasis erlaubt der hohe Feinmaterialanteil der Lößakkumulationen auf Rothera Point eine dreifach höhere Wasserspeicherkapazität. Gleichzeitig kann die unterschiedliche Substratzusammensetzung zu Schwankungen der Wasserhaltekapazität führen.

## 12 Polygonbesiedlung - Natal Ridge

### 12.1 Arten

Miniatur Ökosysteme lassen sich aufgrund ihrer elementaren Strukturierung besonders deutlich an der Polygonbesiedlung auf Natal Ridge darstellen. Durch gerichtete Sortierungsprozesse entwickeln sich an den Polygonrändern Flechten und Moose. Von diesen Randbereichen wurden Proben entnommen um die Interaktionen der an dem Besiedlungsprozess beteiligten Organismen morphologisch-anatomisch zu untersuchen. Hierbei standen Flechten und Moose (soweit vorhanden) im Mittelpunkt. Im Folgenden werden charakteristische Aspekte der einzelnen Flechtenarten beschrieben.

#### 12.1.1. *Massalongia carnosa*, (dicks.) Körb.

*Massalongia carnosa* ist eine kosmopolitisch verbreitete Flechte, die als Photobionten Cyanobakterien enthält. Sie wächst innerhalb der nördlichen temperaten Zone, in geschützten Bereichen zwischen 10m üNN und 100m üNN (HENSSSEN, 1963). Die Art kann sich epiphytisch auf Moos, Felsblöcken und selten auf Erde ansiedeln. Ihre Verbreitung kann generativ über die Entwicklung von Apothecien und vegetativ über die Entwicklung von Isidien erfolgen. Die Entwicklung von Apothecien ist eng mit den klimatischen Bedingungen verbunden, wie dies bereits mehrfach diskutiert wurde. Während *M. carnosa* sich auf den Süd-Shetland Inseln noch häufig auf sexuelle Weise reproduziert, erfolgt die Vermehrung auf Natal Ridge primär auf vegetative Weise (Isidien). Diese Isidien werden marginal, teilweise auch laminal auf den Loben entwickelt. Ebenfalls können laminal oder marginal auf den Loben hemiangiocarpe Apothecien entwickelt werden, die eine artspezifische Besonderheit darstellen (HENSSSEN, 1963). Die Lagerstruktur ist rosettenförmig und setzt sich aus einzelnen, teilweise dachziegelartig angeordneten schuppigen Loben zusammen. Der Durchmesser der einzelnen Lobe kann 1 cm bis 2 cm betragen. Farblich unterscheidet sich die dunkelbraune Oberseite deutlich von der hellen Thallusunterseite. Aus letzterer gehen Rhizinen zur Befestigung des Thallus hervor. Die Loben enden in einer breiten, abgerundeten Spitze, die tief eingekerbt sein kann. Optisch können hierdurch mehrere Thallusäste entstehen. Vergleichbare Wachstumsgeschwindigkeiten mit dem darunterliegenden Moos können durch Elongation der Loben zu einem asymmetrischen Habitus führen. Anatomisch sind die Loben homöomer strukturiert. Den obersten 3 bis 8 parachymatischen Zellschichten liegt eine gallertige Schicht auf, die einen Schutz vor hoher Einstrahlung liefert. Der medulläre Bereich setzt sich aus locker verwobenen Hyphen zusammen, in denen *Nostoc*-Kolonien eingebettet sind. Longitudinal verlängerte, dicht gelagerte Hyphen bilden die Thallusunterseite, von denen die Rhizinen differenziert werden.

### 12.1.2 *Lepraria neglecta*, (Nyl.) Lettau (1958)

*Lepraria neglecta* ist eine Pionierflechte und gehört in die Familie der Leprariaceae. Die Art besiedelt generell beschattete Felsen, Rinde und Erde in temperaten Regionen und ist offensichtlich bipolar verbreitet (OVSTEDAL & SMITH, 2001). Arten der Gattung *Lepraria* entwickeln weder Apothecien noch Konidien. Ihre Reproduktion erfolgt rein vegetativ, über die Verbreitung der auf der Thallusoberfläche entwickelten Soredien. Diese können einen Durchmesser von 95 µm bis 120 µm erreichen. Durch die Verklumpung einzelner Soredien können bis zu 3 bis 4 mal größere Konsoredien entstehen (ØVSTEDAL & SMITH, 2001), die aufgrund ihres Gewichts eher die Nahverbreitung gewährleisten (MARSHALL, 1996, MARSHALL & CHALMERS, 1997). Morphologisch ist die Art durch spinnwebig, häutig bis wattig-pulvrige Überzüge auf Gestein und Kryptogamen zu erkennen. Vorzugsweise werden Standorte besiedelt, die keinen direkten Niederschlag erfahren. Anatomisch befinden sich in dem kleinlobigen, unberindeten Thallus, Photobionten vom *Trebouxia* Typ. Teilweise können Hyphen an der pudrigen Thallusoberfläche enden und der Anhaftung des Thallus dienen.

Allgemeine morphologische Anpassungen an trockene Wüstengebiete, die bei über 60 % der Krustenflechten auftreten, bestehen aus amorphen oberen Rindenstrukturen, Pruina, pulverigen Oberflächenlagern und Calcium-Oxalat Einlagerungen. Diese Eigenschaften treffen bedingt durch ihr schuppiges, leproses Lager auch auf *Lepraria neglecta* zu und prädestinieren die Art antarktische Habitate zu besiedeln. Randliche Loben und ein Medullagewebe werden lediglich tendenziell entwickelt. Feuchtere Standortbedingungen können das Gleichgewicht zwischen Pilz und Alge stören, so dass die pulvrige, algenhaltige Oberfläche basal einem mächtigen Pilzgewebe aufliegt. Im Extremfall können die algenhaltigen Bereiche abgetragen werden. In diesem Falle liegen lediglich Reste des Mycobionten dem Substrat auf. Diese Thallusreste können entweder das Substrat für weitere Flechten sein oder degenerieren. Hierdurch wird der Nährstoffgehalt im Substrat erhöht. Im Allgemeinen sind die Hyphen um die photobiontenhaltigen Bereiche durch mannigfache Einlagerung von Flechteninhaltsstoffen gekennzeichnet (Abb. 113). Diese bieten vermutlich den Pilzstrukturen nach Ablösen der oberflächigen algenhaltigen Bereiche, einen Schutz vor Austrocknung und hoher Einstrahlung. Im Gegensatz zu den ursprünglich erscheinenden morphologischen Strukturen der Art, ist die komplexe Chemie weit fortgeschritten (LAUNDON, 1992). Die hohe Konzentration an Flechteninhaltsstoffen ermöglicht *L. membranaceae* aufgrund bestimmter Pools von Polyolen, die Feuchtigkeit bei einem Luftfeuchtigkeitsgehalt von bereits 70% rH aufzunehmen (NASH, 1996). Im Gegensatz dazu benötigen zahlreiche Makroflechten zur Feuchtigkeitsaufnahme aus der Luft eine Luftfeuchtigkeit von 80% rH bis 85% rH (SCHROETER, 1991).

### 12.1.3 *Psoroma cf. tenue* forma saxicola, Henssen (1981)

Die Gattung *Psoroma* wird in die Ordnung der Pannariaceae eingegliedert. *Psoroma cf. tenue* forma saxicola gehört zu der *Psoroma hypnorum* Gruppe. Diese zeichnet sich durch den Gehalt von Pannarinsäure aus. Ihre Verbreitung dominiert auf der südlichen Hemisphäre. Häufig siedelt sich die Flechte auf Erde in langen, schneebedeckten Bereichen und auf glazialen Ablagerungen an. Die terrikole Form von *P. cf. tenue* besiedelt subalpine und alpine Habitats. Der Thallus erscheint hell, teilweise dunkelbraun bis schwarz und setzt sich aus dicht angeordneten kleinen Schuppen, die über rhizoidale dickwandige Hyphen im Substrat verankert sind, zusammen. Die Flechte setzt sich aus einzelnen grünalgenhaltigen Loben und angrenzenden, nicht regelmäßig angeordneten Cyanobakterien-haltigen Cephalodien zusammen. Einzelne Loben können eine Größe von bis zu 0,4-0,8 µm erreichen. Anatomisch weisen die Loben von *P. cf. tenue* eine obere und untere Rinde auf. Erstere entwickelt mit zunehmendem Alter gelatinisierte Auflagerungen. Die untere Rinde setzt sich aus isodiametrischen oder verlängerten Zellen zusammen. In dem heteromer gebauten Thallus sind die Markhyphen bis zu 4 µm mächtig und entwickeln durch das Umschließen mehrerer Photobionten eine retikuläre Struktur. Abweichend von der terricolen Form entwickeln sich bei der saxicolen Form große, bis zu zwei Dritteln mächtige degenerierte Thallusbereiche. Die Photobionten liegen lediglich in dem stoffwechselaktiven oberen Drittel des Thalluslager und lassen sich den Chlorococcaceae, *Myrmecia* zuordnen. Diese Algen besitzen ebenso wie die Vertreter der Gattung *Trebouxia* die Fähigkeit Feuchtigkeit bei Temperaturen unter dem Gefrierpunkt aufzunehmen. Vereinzelt liegen zwischen den Loben dunkelrote, granuläre Cephalodien. Ihre Rinde wird durch 1-2 Zellschichten gebildet. Die älteren Medullahyphen formen ein Pseudoparenchym, in dem Cyanobakterien vom Typ *Nostoc* lokalisiert sind. Der Kontakt zwischen den Cephalodien und Loben ist heterogen. Juvenile, zentrale Lobenbereiche können mit den Cephalodien verwachsen sein, während die marginalen Bereiche lediglich über Hyphen miteinander verbunden sind. Im Verlauf ihrer Entwicklung sind die Loben und Cephalodien immer weniger miteinander verbunden, schließlich wird der lockere Kontakt durch die Anlagerung der Hyphen gebildet. Selten können im apikalen Thallus auf Cephalodien grünalgenhaltige Loben entwickelt werden. Der lockere Kontakt zwischen den Loben und Cephalodien ermöglicht der Art eine unabhängige Verbreitung dieser Thallusbereiche. Die Verbreitung der Art erfolgt vegetativ über die Verbreitung einzelner Loben und generativ über die Entwicklung von Apothecien. Diese können dicht aneinander gelagert sein, das Hymenium ist flach, dunkelbraun bis schwarz und der Rand ist granuliert. Die Pycnidien werden als unscheinbar beschrieben (HENSSEN & RENNER, 1981), sind aber im Material von Natal Ridge entwickelt, während Apothecien nur selten zu beobachten sind.

#### 12.1.4 *Candelariella vitellina*, (Ehrh.) Müll. Arg.

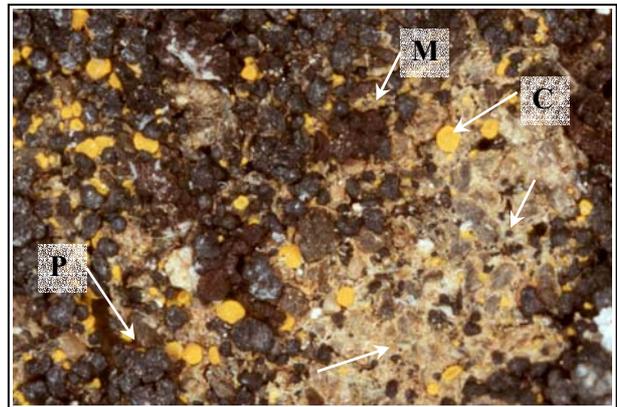
*Candelariella vitellina* ist eine bipolar verbreitete Art, die in Europa, Nordamerika und in der Antarktis von Süd Georgien über die Süd Shetland Inseln bis zur Antarktischen Halbinsel verbreitet ist. Der gelb bis gelborange Thallus ist klein und wächst zerstreut auf trockener Erde, Moosen und epiphytisch auf anderen Flechten. Einzelne Loben können verwachsen, so dass partiell ein krustenartiger Thallus entsteht. Anatomisch weisen die Loben eine homöomere Strukturierung auf. Neben kleinen berindeten Loben werden Apothecien entwickelt. Die Rinde der Loben besteht aus antiklin, netzig verzweigten Hyphen, die zum Teil ein Pseudoparenchym bilden, oder aus periklin verlaufenden stark gelatinisierten Hyphen. Die terminal angelegten Apothecien weisen einen 1 mm mächtigen Rand auf. Als Photobiont sind einzellige Grünalgen mit dem Mycobiont assoziiert.

#### 12.1.5 *Ochrolechia frigida*, (Sw.) Lyngé

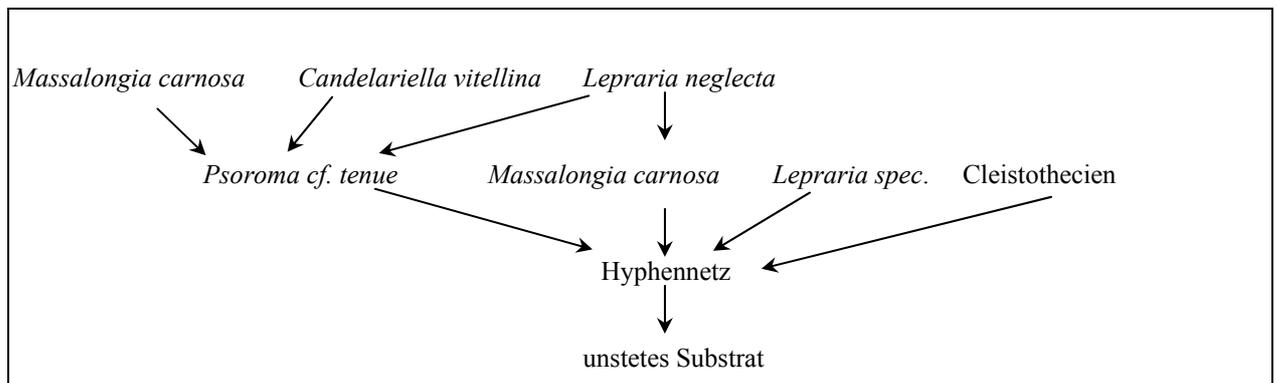
Diese weißfarbene Krustenflechte ist bipolar verbreitet und besiedelt subarktisch bis arktisch-alpine Habitate. Standorte der Antarktischen Halbinsel, einschließlich Charcot Island (70°S), werden erfolgreich besiedelt. Der krustige Thallus kann Phanerogamen, Moose, Flechten sowie pflanzlichen Detritus als Substrat nutzen. Die charakteristische Wuchsform setzt sich aus fingerförmig verzweigten Spinulae und granulös bis warzigen Loben zusammen. Die aus den Loben auswachsenden Spinulae (Hyphen) intensivieren den obligaten epiphytischen Kontakt zu benachbarten Flechten. Morphologisch sind die heteromer strukturierten Loben an der Oberseite berindet und enthalten als Photobionten *Trebouxia*. Der zweischichtigen oberen Rinde lagert eine Epinekralschicht auf, eine untere Rinde wird nicht differenziert. Somit bedecken Hyphen der Markschiebt direkt das Substrat. Flechteninhaltsstoffe werden regelmäßig in den Thallus inkrustiert. Vereinzelt können weiße flache Soredien entwickelt werden. Während in Sektoren der nördlichen maritimen Antarktis (Livingston Island) noch zahlreiche Apothecien entwickelt werden, werden im Süden der maritimen Antarktis, der stärker vom Kontinent beeinflusst wird, lediglich granuläre Thalli differenziert. Für *Ochrolechia frigida* konnte ein parasitisches Verhalten beim Überwachsen sowohl von Kryptogamen als auch von Phanerogamen nachgewiesen werden (GABMANN & OTT, 2001). Die Art besiedelt lebende sowie abgestorbene Moose verschiedener Arten der Gattungen *Andreaea*, *Dicranosweisia* und *Polytrichum*.

## 12.2 Interaktion der Flechten - Natal Ridge

Generell führt die Verbreitung der Flechten über Thallusfragmente zu einer oberflächigen Standortbehauptung. Diese ist notwendig, da unter den harschen Klimabedingungen die Böden regelmäßig umgelagert werden. Die Vegetation innerhalb der 15 cm breiten Polygone ist ungleichmäßig verteilt und entwickelt an den Randbereichen der Polygone eine Mächtigkeit bis zu 0,5 cm. Verschiedene Flechten lagern sich über- und nebeneinander an, wobei einzelne kleine Steine dazwischen liegen können. Der Übergang zwischen dem Feinerdebereich und den stärker steinhaltigen Bereichen repräsentiert die jüngsten Besiedlungsprozesse, da hier die geringsten Substratumlagerungen vorhanden sind. Stärker sortierte Bodenbereiche mit einem hohen Feinerdegehalt oder Steinanteil weisen gegenwärtig anfängliche Stadien einer Flechtenbesiedlung auf (Abb. 87). Die Abfolge der Flechtenansiedlung ist modellhaft in Abb. 88 zusammengefasst.

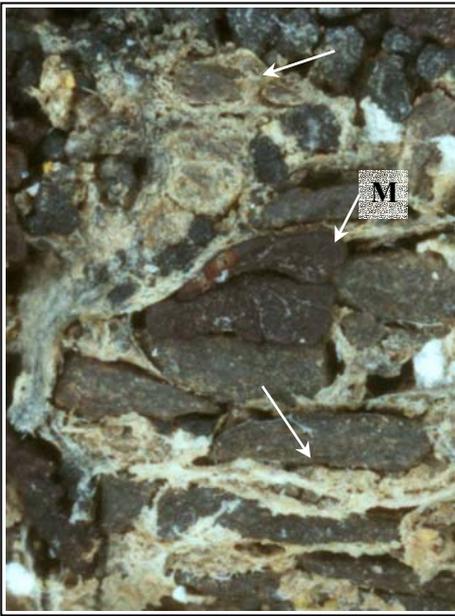


**Abb. 87** 1 cm  
Erste Besiedlungsprozesse der inneren Polygonbereiche. Die weniger dicht bewachsenen Bereiche zeigen ein stabilisierendes Netz (helle Pfeile). M: *Massalonia carnosa*, P: *Psoroma cf. tenue*, C: *Candelariella vitellina*.

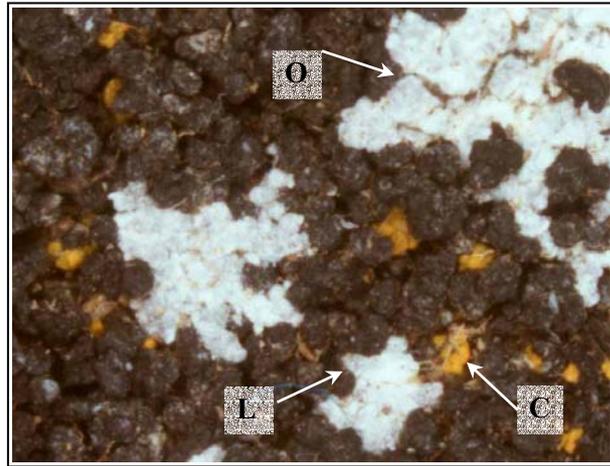


**Abb. 88** Besiedlungsmodell der Flechten auf Polygonböden von Natal Ridge

Entlang der geringfügig besiedelten marginalen Bereiche von Polygonböden umhüllen isolierte Pilzhyphen und degenerierte Cyanobakterienhüllen winzige Gesteinspartikel, zwischen denen überwachsene Flechten erkennbar sind (Abb. 89). Die gallertige Struktur verbackt durch häufige Gefrier-Tau Zyklen zunehmend und fördert dadurch die Substratstabilität. Diese Stabilität bildet die Grundlage für erste Besiedlungsprozesse durch Kryptogamen. Zwischen einzelnen Gesteinspartikeln können zusätzlich Substratanwehungen sowie Thallusfragmente im Boden



**Abb. 89** 1,2 cm  
Pilzhyphen und Blaualgenhüllen umhüllen kleine Gesteinspartikel (Pfeile). Einzelne Flechten wie *Massalonia carnosa* (M) können dabei überwachsen werden.

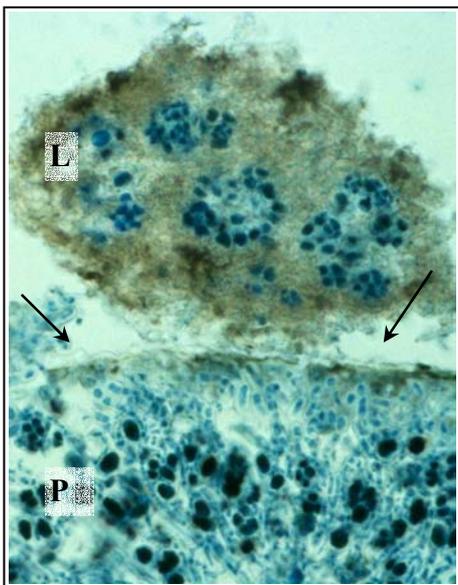


**Abb. 90** 1,2 cm  
Dicht besiedelter Polygonbereich ; zwischen *Psoroma cf. tenue* haben sich Thalli von *Candelariella vitellina* (C), *Lepraria neglecta* (L) und *Ochrolechia frigida* (O) angesiedelt.

siedeln sich unregelmäßig Thalli von *L. neglecta*, *Ochrolechia frigida* und *Candelariella vitellina* an (Abb. 90).

fixiert werden. Erste Loben von *Psoroma cf. tenue* und *Lepraria neglecta* entwickeln sich isoliert auf diesem Hyphennetz. Mit zunehmender Mächtigkeit kann sich neben Cleistothecien von Fremdpilzen auch *Massalonia carnosa* ansiedeln. Zwischen den Fugen von *P. cf. tenue*

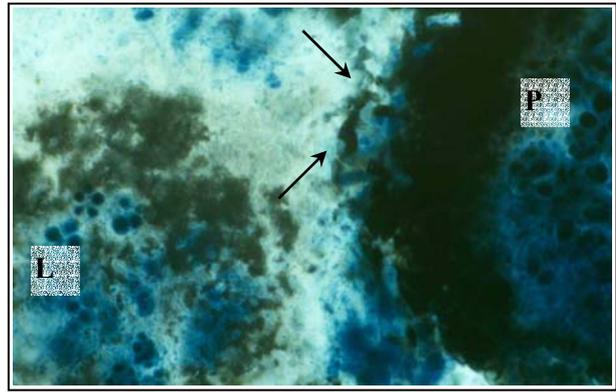
### 12.2.1 *Psoroma cf. tenue* und *Lepraria neglecta*



**Abb. 91a** 87 µm  
*Lepraria neglecta* (L) siedelt sich auf *Psoroma cf. tenue* (P) an. Zur Anhaftung entwickelt *L. neglecta* oberflächlich aufliegende Hyphen.

*Psoroma cf. tenue* ist eine Flechte, die sowohl Grün- als auch Blaualgen als Photobionten besitzt. In den Randbereichen der Polygone besiedelt sie unmittelbar die substratstabilisierenden Pilzhyphen bzw. degenerierten Blaualgenhüllen. Die Verankerung im Substrat erfolgt direkt über rhizoidale Strukturen. Die Verbreitung von *Lepraria neglecta* erfolgt ausschließlich über Soredien, die sich direkt auf dem Substrat oder zwischen bereits angesiedelten Loben von *P. cf. tenue* anlagern können. Die Kontaktzone zwischen beiden Flechten entsteht lokal durch oberflächlich aus den *Lepraria* Loben herausragende Hyphen. Anfangs liegen diese dem benachbarten Thallus ohne offensichtliche Verbindung zwischen den Thalli (Abb. 91a) auf. Im Entwicklungsverlauf sind die *P. cf. tenue* Loben in Abhängigkeit vom Degenerationsgrad mit *L. neglecta* verbunden. Es kann eine Anlagerung der Thalli

mit klarer Trennung der Loben vorliegen, oder die nekrotischen Bereiche von *P. cf. tenue* lösen sich weiter auf, so dass eine klare Grenze beider Flechten nicht mehr zu erkennen ist. Diese aus dem Thallus herausragenden Hyphen können umwachsen werden und durch die entstehenden Unebenheiten der Oberfläche als primäre Anhaftungsbereiche für lichenisierte Primärstadien dienen (Abb. 91b). Die Übergangszone ist bei beiden Flechten auf die obersten Rindenzellen begrenzt. Im Gegensatz zu *Fulgensia fulgens*, die bevorzugt über Rindenaufbrüche in den Thallus von *Squamaria cartilaginea* einwächst (DE VERA, 2000), werden Risse in der Rindenstruktur von *P. cf. tenue* seltener zur Anlagerung genutzt.



**Abb. 91b** 60 µm  
Degenerierte Rindenzellen von *Psoroma cf. tenue* (P) werden von *Lepraria neglecta* (L) Hyphen umwachsen.

*Lepraria neglecta* kann eine mächtige basale Hyphenschicht entwickeln. Beide Bereiche, der degenerierte Thallusbereich von *P. cf. tenue* und der basale Pilzbereich von *L. neglecta*, bilden ein wichtiges Wasserspeicherreservoir für die Flechten und minimieren gleichzeitig durch ihre dichte Aneinanderlagerung die Oberflächenverdunstung. Die photosynthetisch aktiven Bereiche der Photobionten sind auf oberflächennahe Bereiche begrenzt.

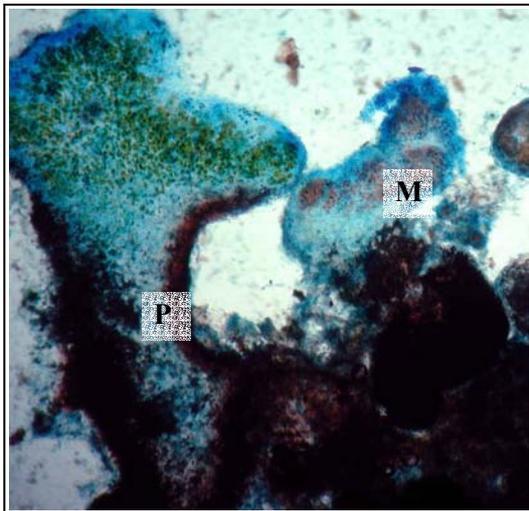
### 12.2.2 *Psoroma cf. tenue* und *Massalongia carnosa*

Im Allgemeinen sind in den feuchten, sandigen Böden der Antarktis neben verschiedenen Blaualgenarten zahlreiche lichenicole Pilze bzw. Cleistothecien von Fremdpilzen neben Cyanobakterien vorhanden. Sowohl *Psoroma cf. tenue* als auch *Massalongia carnosa* enthalten in unterschiedlichen Thallusbereichen Blaualgen. *P. cf. tenue* integriert *Nostoc*-Algen in spezifischen Thallusstrukturen, den Cephalodien. *M. carnosa* besitzt *Nostoc* als Photobionten im Thallus. Die Verfügbarkeit von *Cyanobakterien* der Gattung *Nostoc* im makroskopisch unbesiedelten Substrat erhöht die potenzielle Ansiedlung der Flechten aufgrund der verbesserten Feuchtigkeitsverhältnisse und des Vorhandenseins möglicher Photobionten.

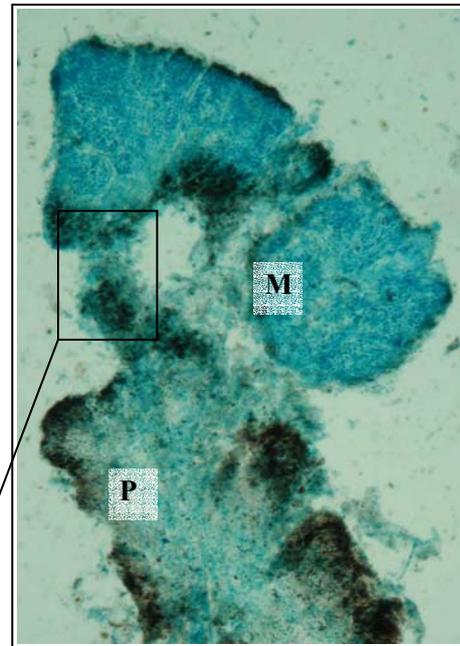
*Psoroma cf. tenue* und *Massalongia carnosa* siedeln sich direkt auf dem Substrat an und grenzen erst mit zunehmender Thallusgröße aneinander (Abb. 92). Hierbei kann asymmetrisches Wachstum von *M. carnosa* eine Überlagerung der Loben von *P. cf. tenue* verursachen. Im vorliegenden Material konnte die erneute Besiedlung von *M. carnosa* auf Coal Nunatak nicht beobachtet werden. Vegetative Verbreitungseinheiten von *M. carnosa* wie Isidien können sich zwischen die einzelnen Loben von *P. cf. tenue* ansiedeln. Die Kontaktzone zwischen beiden Flechten ist über die Gesamtfläche geringer, als die zwischen *P. cf. tenue* und *L. neglecta*. Loben

von *M. carnosa* lagern sich nur partiell durch das Einwachsen ihrer Rhizine in degenerierte Rindenbereiche von *P. cf. tenue* an. Es entsteht ein Übergangsbereich aus locker miteinander verwobenen Hyphen (Abb. 93a, 93b). Die Hyphen von *M. carnosa* können die Rinde von *P. cf. tenue* durchdringen, wobei weder eine schädigende Wirkung noch Abwehrreaktionen beobachtet werden konnten.

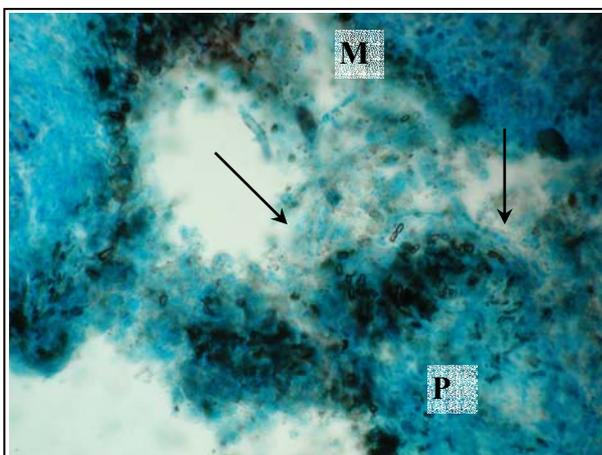
In basalen Bereichen von *Psoroma cf. tenue* Thalli können Initialstadien von nicht näher definierbaren Grünalgenthalli beobachtet werden (Abb. 94a, 94b), die auf die Inkooperierung frei im Substrat vorkommender Grünalgen zurückzuführen ist. Ob sich hieraus *P. cf. tenue* Loben entwickeln, da die Rindenstruktur auf die Art schließen lässt, konnte nicht nachgewiesen werden. Interessant in diesem Zusammenhang ist die Regelmäßigkeit der Entwicklung dieser Struktur.



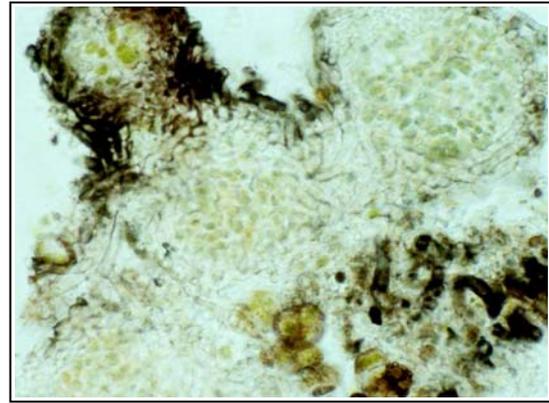
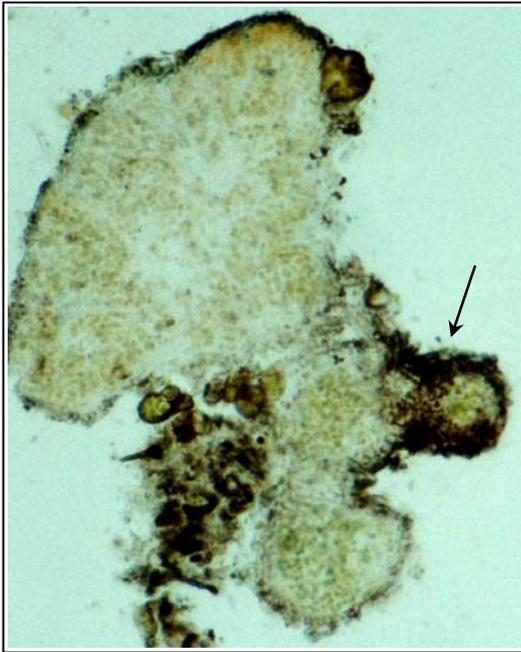
**Abb. 92**  167  $\mu\text{m}$   
*Psoroma cf. tenue* (P) und *Massalonia carnosa* (M) siedeln sich isoliert auf dem Substrat an.



**Abb. 93a, oben**  134  $\mu\text{m}$   
*Psoroma cf. tenue* (P) wird von *Massalonia carnosa* (M) überwachsen.



**Abb. 93b, links**  40  $\mu\text{m}$   
*Massalonia carnosa* (M) Hyphen wachsen in degenerierte Bereiche von *Psoroma cf. tenue* (P) ein.

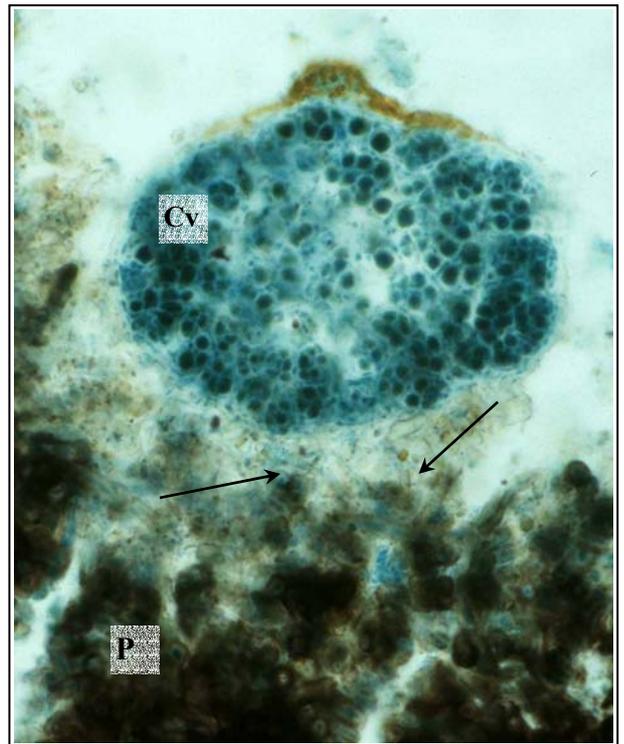


**Abb. 94a**, links 88  $\mu$ m  
*Massalongia carnosa* mit einem Initialstadium  
 eines Grünalghalli.

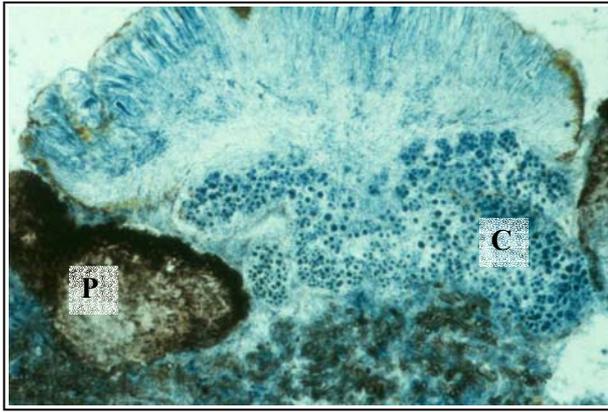
**Abb. 94b**, oben 35  $\mu$ m  
 Ausschnittsvergrößerung von Abb. 94a.

### 12.2.3 *Psoroma cf. tenue* und *Candelariella vitellina*

Eine Besonderheit stellt die Besiedlung miteinander vergesellschafteter Grün- und Blaualgenflechten dar. Ihre obligate oder fakultative Vergesellschaftung mit anderen Flechten wurde bereits von POELT (1958) als synsymbiontische Beziehung bezeichnet. Die Ansiedlung der *Candelariella vitellina* Loben konnte neben bzw. zwischen degenerierten *Psoroma* Loben, denen teilweise Cyanophyceae aufgelagert waren und an juvenilen Cephalodien, beobachtet werden. Anatomisch wird die Interaktion zwischen den beiden Flechten durch oberflächige Anlagerung der *C. vitellina* Rhizinen an benachbarten Loben gebildet. Die Kontaktstellen zwischen beiden Flechten werden durch partielles Einwachsen juveniler Hyphen von *C. vitellina* in adulte, degenerierte, photobiontenfreie Randbereiche von *P. cf. tenue* gebildet (Abb. 95). Im Gegensatz zu *L. neglecta* dringen Hyphen von *C. vitellina* in den locker strukturierten, sich bereits auflösenden oberen Rindenbereich von *P. cf. tenue* ein. Das Eindringen der Hyphen dient aber lediglich der Verankerung und ist auf



**Abb. 95** 35  $\mu$ m  
*Candelariella vitellina* (Cv) besiedelt *Psoroma cf. tenue* (P). Einzelne Hyphen von *C. vitellina* dringen zur Befestigung des Thallus in degenerierte Lobenbereiche von *P. cf. tenue*.

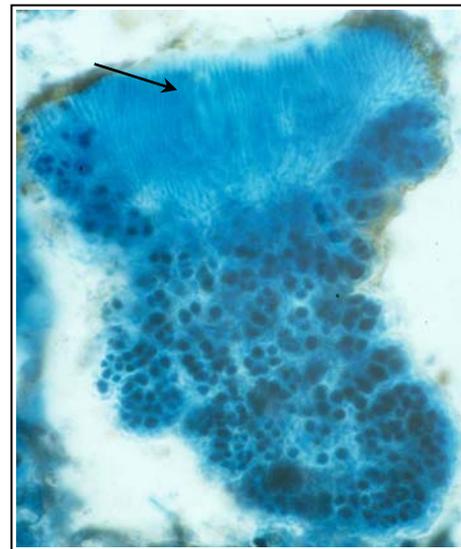


**Abb. 96** *Candelariella vitellina* (C) wächst zwischen degenerierten *Psoroma cf. tenue* Loben (P) ohne in diese einzudringen.

degenerierte Bereiche begrenzt. Adulte Thalli von *C. vitellina* zeigen etagenartig angeordnete Apothecien. Dieses etagenartige Wachstum kann zum Absterben der *P. cf. tenue* Thalli in diesem Bereich oder zu einer gegenseitigen Überlagerung der Loben führen. Das Wachstum der Apothecien von *C. vitellina* kann etagenartig verlaufen und zu einem mehrstufig aufgebauten Komplex führen. Apothecien von *C. vitellina* und degenerierte Bereiche von *P. cf. tenue* weisen eine deutliche Abgrenzung der Thalli auf (Abb. 96). Degenerierte Bereiche von *P. cf. tenue* eignen sich besonders zur

Ansiedlung weiterer Flechten. Gleichzeitig wird durch diesen engen Kontakt die Stabilität des Substrats erhöht und der zu den benachbarten Flechten intensiviert.

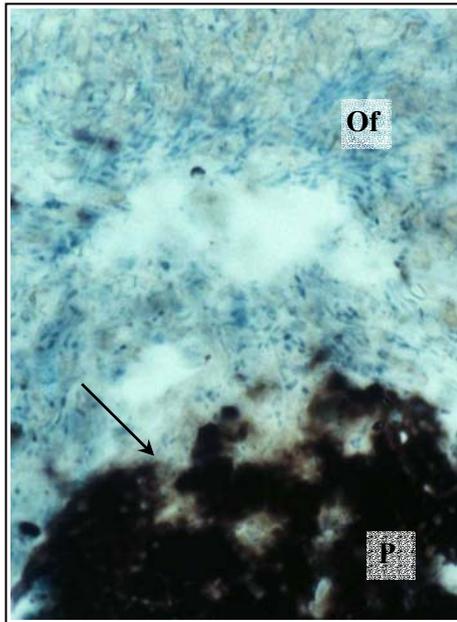
Charakteristisch für Krustenflechten ist die in ihrem Entwicklungsverlauf frühe Differenzierung von Apothecien. *C. vitellina* differenziert in ihrem Lebenszyklus relativ früh sexuelle Verbreitungsstrukturen, wodurch der vegetative Thallus reduziert in Erscheinung tritt. Die Entwicklung von Apothecien erfolgt aus juvenilen Thallusloben mit einer hohen Photobiontendichte (Abb. 97). Noch während das Hymenium von *C. vitellina* ausdifferenziert wird, werden im Fruchtkörper erste Ascusschläuche mit beginnender Sporenentwicklung gebildet. In der weiteren Entwicklung kann es zur Differenzierung weiterer Apothecien auch am bereits vollständig entwickelten Apothecienrand kommen.



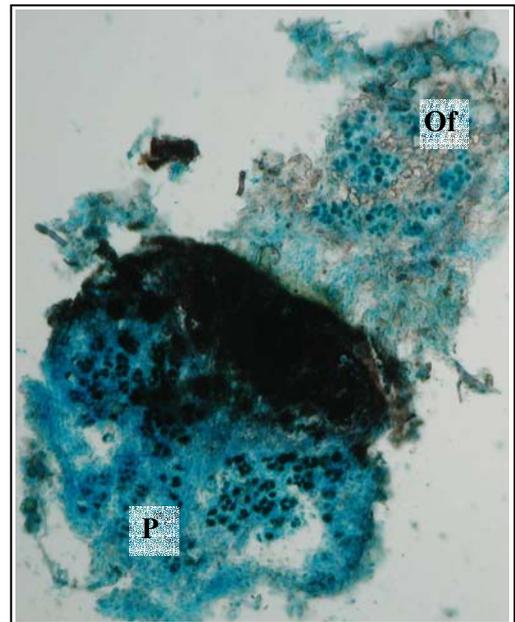
**Abb. 97** Junges Apothecium von *Candelariella vitellina* mit hoher Algendichte. Erste Ascusschläuche sind bereits differenziert.

#### 12.2.4 *Psoroma tenue* und *Ochrolechia frigida*

*Ochrolechia frigida* siedelt sich auf *Psoroma cf. tenue* an. Hierbei können sowohl degenerierte Thallusbereiche als auch grünalgenhaltige Loben von *O. frigida* besiedelt werden. Die Besiedlung der degenerierten Bereiche zeigt ein von den bisher beschriebenen Interaktionen abweichendes Verhalten. Generell unterstützen die longitudinal undifferenzierten Hyphen des Mycobionten (Spinulae) den ersten Kontakt mit dem potenziellen Substrat. Während in Norwegen (Hardangervidda) regelmäßig Spinulae entwickelt werden, fehlen diese in dem vorliegenden Material von Natal Ridge. Entgegen den bereits untersuchten saprophytisch bis parasitischen Verhaltensweisen im arktisch-alpinen Material (GABMANN & OTT, 2001), zeigt *O.*



**Abb. 98**  35  $\mu$ m  
*Ochrolechia frigida* (Of) lagert sich an degenerierte Thallusbereiche von *Psoroma cf. tenue* (P) an. Die Kontaktbereiche lassen bei *P. cf. tenue* auf lytische Prozesse schließen.

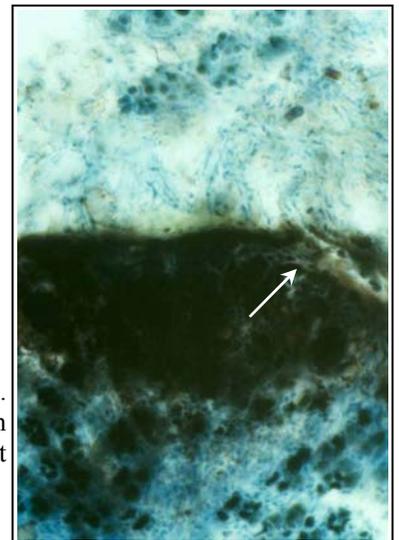


**Abb. 99**  98  $\mu$ m  
*Ochrolechia frigida* (Of) besiedelt photosynthetisch aktive Loben von *Psoroma cf. tenue* (P) und induziert dadurch die Bildung von Flechteninhaltsstoffen (schwarze Einlagerungen in der Lobe).

*frigida* beim Überwachsen von *P. cf. tenue* in der Antarktis ausschließlich ein saprophytisches Verhalten. Hyphen von *O. frigida* penetrieren bevorzugt degenerierte Bereiche der Loben von *P. cf. tenue*. Dieser Prozess führt zur Auflösung der degenerierten Bereiche von *P. cf. tenue* an den Kontaktstellen (Abb. 98). Sichtbare Hyphen von *O. frigida* in degenerierten Lobenbereichen sind ein Hinweis auf lytische Prozesse. Die Ansiedlung von *O. frigida* erfolgt auch auf vitalen algenhaltigen Thallusbereichen von *P. cf. tenue*. Der Kontakt zwischen beiden Flechten scheint bei der Besiedlung photosynthetisch aktiver Bereiche die Produktion von Flechteninhaltsstoffen bei *P. cf. tenue* zu induzieren. In diesen Bereichen weisen die Thalli von *P. cf. tenue* dunkle Inkrustierungen auf (Abb. 99, 100).

Analoge Reaktionen konnten bereits bei dem Kontakt zwischen den Flechten *Fulgensia bracteata* und *Lecidea lurida* nachgewiesen werden (DE VERA et al., 2000).

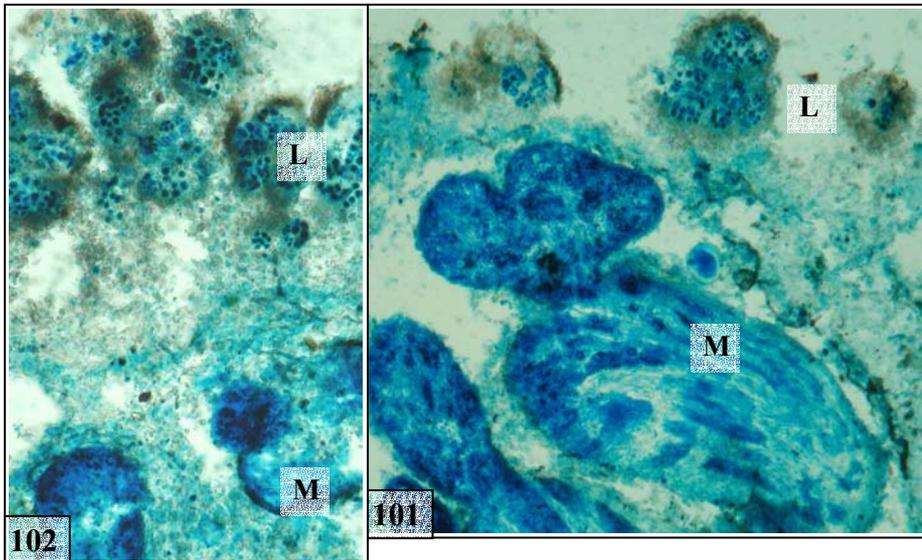
**Abb. 100**  35  $\mu$ m  
 Ausschnitt von Abb. 99. *Ochrolechia frigida* Hyphen penetrieren die Rindenschicht von *Psoroma cf. tenue*.



### 12.2.5 *Massalongia carnosa* und *Lepraria neglecta*

*Massalongia carnosa* besiedelt nur punktuell Polygonböden. Thalli dieser Art können von *Lepraria neglecta* als Substrat genutzt werden und in der weiteren Entwicklung vollständig

überwachsen werden (Abb. 101). Ihre Kontaktzone wird durch auswachsende Hyphen von *L. neglecta* gebildet. Die Wachstumsbedingungen für *L. neglecta* können so günstig sein, dass eine längerfristige Ansiedlung gewährleistet ist. Diese zeigt sich in der Ausbildung eines mächtigen Medullagewebes. Lediglich in den oberen sorediösen Thallusregionen sind Photobionten vorhanden. Unter dem Thallus von *L. neglecta* werden die *M. carnosa* Loben zunächst umwachsen. Fortschreitende Degenerationsprozesse bei *M. carnosa* führen zum Einwachsen der Hyphen von *L. neglecta* (Abb.102).



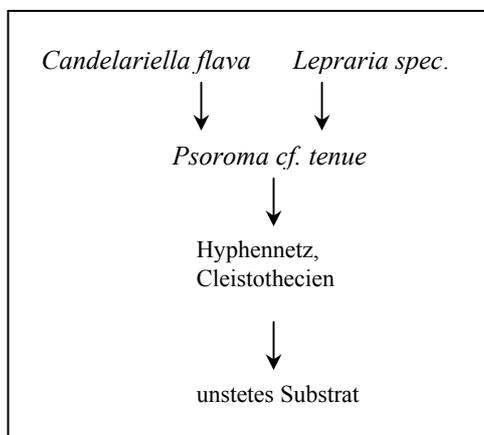
**Abb.101** 167 µm  
*Lepraria neglecta* (L) überwächst *Massalonia carnosa* (M).

**Abb.102** 95 µm  
*Lepraria neglecta* hat *Massalonia carnosa* soweit überwachsen, dass lediglich degenerierte Reste des *M. carnosa* Thallus erkennbar sind. Der Pilzanteil zwischen den Flechten nimmt zu.

### 13 Polygonbesiedlung – Coal Nunatak

#### 13.1 Arten

Im Gegensatz zu den Polygonböden auf Natal Ridge, die einen Durchmesser von 30 cm aufweisen, erreichen die einzelnen Polygone auf Coal Nunatak einen Durchmesser von über 1 m. Häufige Gefrier-Tau Zyklen sind hierfür verantwortlich. Neben der Topographie führen die klimatischen Bedingungen zu einem Wechsel der Flechtenarten. Anstelle von *Candelariella vitellina* hat sich die Flechte *C. flava* erfolgreich angesiedelt. Ferner ist die potenzielle Besiedlungsmöglichkeit der Habitate stark dezimiert und lediglich auf kleine Bereiche begrenzt. Besiedelte Randbereiche von Polygonböden weisen im Gegensatz zu Natal Ridge eine geringere Besiedlungsdichte auf. Eine modellhafte Darstellung des Besiedlungsmusters ist in Abb. 103 dargelegt. Im Folgenden werden lediglich die von Natal Ridge abweichenden Interaktionen zwischen den Flechten dargelegt und die Charakteristika weiterer Flechtenarten angeführt.



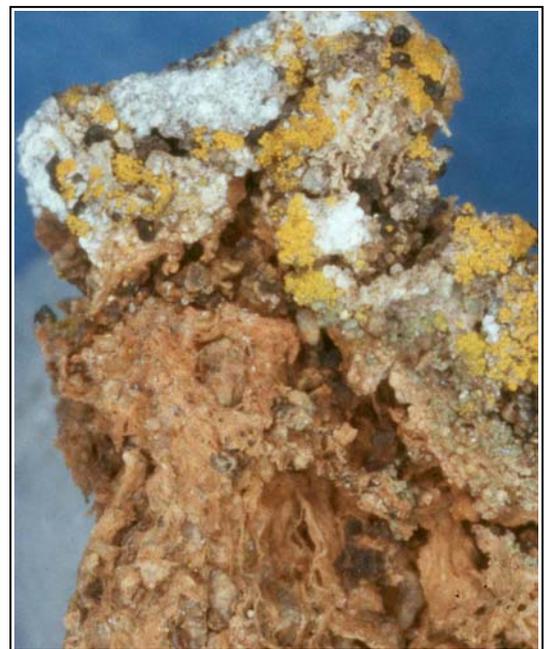
**Abb. 103** Besiedlungsmodell der Polygonböden auf Coal Nunatak

### 13.1.1 *Candelariella flava*, (C.W. Dodge & Baker)

Die in der Antarktis endemische Art *Candelariella flava* ist zirkumpolar verbreitet und stellt in der kontinentalen Antarktis auf nährstoffreichen Habitaten, Moosen oder Felsen ein dominierendes Vegetationselement dar. Sie kommt, soweit dies bis heute bekannt ist, in den maritimen und subantarktischen Regionen, sowie auf der Antarktischen Halbinsel nicht vor (CASTELLO & NIMIS, 1994). Der orangegelbe Thallus zeichnet sich durch berindete, teilweise auch unberindete, dicht gedrängte Granula mit einem Durchmesser von 60-100 µm aus. Die Mächtigkeit des Thallus kann durch die etagenartige Anordnung der Loben bis zu 1,2 mm betragen. Ferner entwickelt sie den für eine Krustenflechte charakteristischen, dunkelgrauen bis schwarzen Prothallus. Der Thallus und die lecanorinen, sessilen Apothecien sind farblich nicht voneinander zu unterscheiden. Die Apothecien weisen in einem frühen Entwicklungsstadium einen dünnen gekräuselten Rand auf, der mit der Reife verschwindet. In den Asci werden acht Sporen entwickelt. Juvenile Loben zeigen einen homöomer strukturierten Thallus, in dem die Photobionten dominieren. Adulte Thalli können sich aus zahlreichen kleinen Loben zusammensetzen, der Thallus ist ebenfalls heteromer strukturiert.

### 13.2 Interaktionen der Flechten - Coal Nunatak

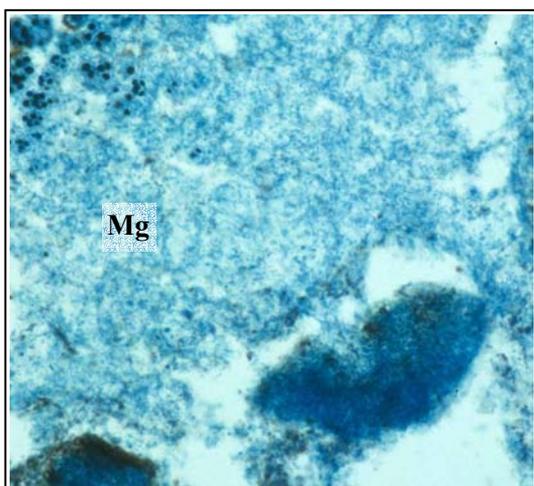
In den südlichen Regionen der Antarktis ist die Vegetationsperiode deutlich kürzer, wodurch die Vegetationsschicht eine geringere Mächtigkeit aufweist. Für eine erfolgreiche Kolonisierung ist zunächst die Stabilisierung des Substrats essentiell. Im wesentlichen sind hier, wie auch auf Natal Ridge, Pilzhyphen und teilweise Rhizoide der Moose an der primären Substratstabilisierung beteiligt. Die ersten Stadien der Besiedlungsprozesse weisen unregelmäßig entwickelte Netzstrukturen auf. Thalli von *Psoroma cf. tenue* forma saxicola, *Lepraria spec.* und *Candelariella flava* siedeln sich auf dem Hyphennetz an (Abb. 104). Die horizontale Wachstumsrichtung kann durch die Substratumlagerung stagnieren, da die jüngeren Bereiche der Flechtenthalli aufgrund geringer Stabilität sensibler auf Substratbewegungen reagieren. Hierdurch kommt der vertikalen Orientierung der Flechten während des Besiedlungsprozesses eine größere Bedeutung zu.



**Abb. 104** 1,2 cm  
Flechtenbewuchs auf stabilisiertem Substrat der inneren Polygonränder auf Coal Nunatak. Leere Blaualgenhüllen und Pilzhyphen stabilisieren primär das Substrat.

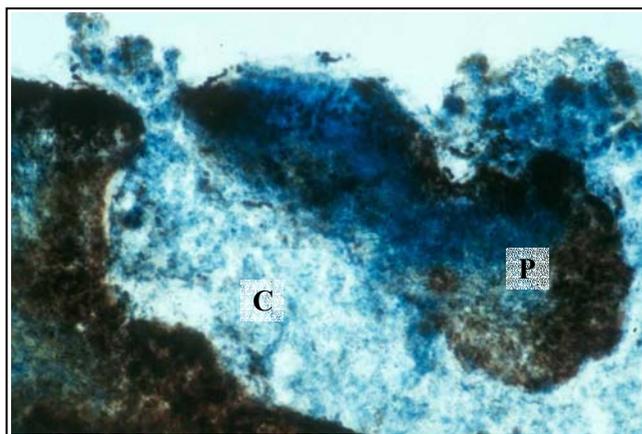
### 13.2.1 *Psoroma cf. tenue* und *Candelariella flava*

Die gemeinsame Ansiedlung von Arten der Gattungen *Psoroma* und *Caloplaca* wird als fakultativ obligate Cyanotrophie bezeichnet. Im Gegensatz zu Arten der Gattung *Caloplaca* weisen *Candelariella* Arten einen höheren Grad an Flexibilität auf. Nitrophile *Candelariella* Arten können gedüngte Standorte auch in Abwesenheit von



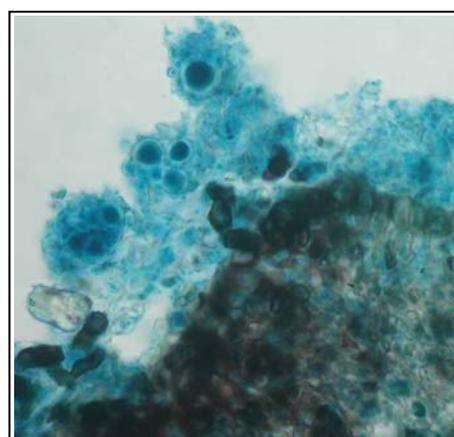
**Abb. 105b**  35 µm  
*Candelariella flava* mit mächtig entwickeltem Medullagewebe (Mg) auf Coal Nunatak.

Thallus von *C. flava* siedelt sich um degenerierte Thallusbereiche von *P. cf. tenue* an, da hier wahrscheinlich neben der Stabilität eine sowohl verbesserte Nährstoff- als auch Wasserverfügbarkeit vorliegt (Abb. 105a). Die Thallusstruktur von *C. flava* kann so mächtig werden, dass die Loben von *P. cf. tenue* vollständig überwachsen und voneinander isoliert werden. Günstige Wachstumsbedingungen erlauben *C. flava* die Entwicklung eines mächtigen Medullagewebes (Abb. 105b). Photobionten von *C. flava* und *P. cf. tenue* sind lediglich in den oberen Thallusbereichen zu beobachten. Der primäre Kontakt der Jugendstadien von *C. flava* erfolgt an den äußeren Rindenzellen degenerierter Bereiche von *P. cf. tenue*. Hierbei werden herausragende Hyphen bevorzugt besiedelt (Abb. 106).



**Abb. 105a**  88 µm  
*Candelariella flava* (C) umwächst *Psoroma cf. tenue* (P) und isoliert dadurch einzelne Loben voneinander. Die Photobionten der Flechten sind lediglich in den oberflächennahen Bereichen vorhanden.

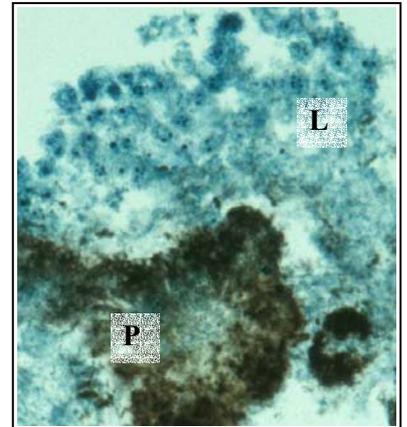
Cyanobakterien besiedeln, sind aber für eine erfolgreiche Besiedlung auf nährstoffarmen Böden auf Blaualgen angewiesen (POELT & MAYRHOFER, 1988). Auf den Polygonböden von Coal Nunatak kommen *Psoroma cf. tenue* und *Candelariella flava* vor. Im Gegensatz zu *C. vitellina* ist bei *C. flava* die sorediöse Thallusstruktur stärker entwickelt. Dennoch können Apothecien selten entwickelt werden. Der sorediöse



**Abb. 106**  28 µm  
Erste Stadien von *Candelariella flava* siedeln sich an den aus den degenerierten Bereichen von *Psoroma cf. tenue* herausragende Hyphen an.

### 13.2.2 *Psoroma cf. tenue* und *Lepraria spec.*

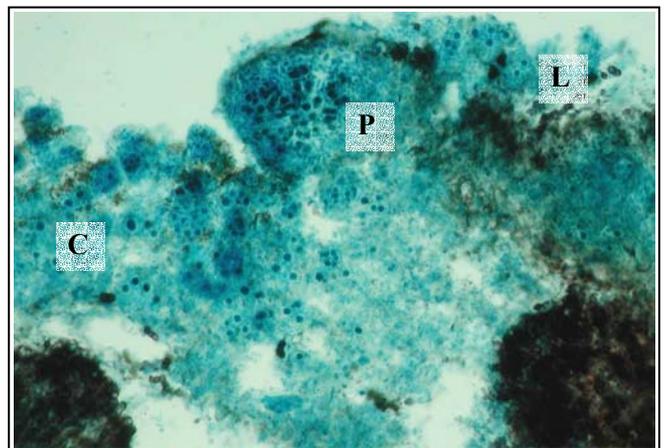
*Lepraria spec.* siedelt sich auf degenerierten Loben von *Psoroma cf. tenue* an. Im Verlauf der Entwicklung können, wie auch bei *Candelariella vitellina* auf Natal Ridge, die *P. cf. tenue* Loben vollständig überwachsen werden (Abb. 107). Die Ansiedlung von *L. spec.* ist eher auf die degenerierten Lobenbereiche von *P. cf. tenue* und weniger auf ihre blualgenhaltigen Cephalodien begrenzt. Der Kontaktbereich zwischen den Flechten wird durch die Aneinanderlagerung der Hyphen gebildet. Teilweise werden die an der Oberfläche von *P. cf. tenue* herausragenden Hyphen wie bei *C. flava* von *L. spec.* umwachsen.



**Abb. 107** 134  $\mu\text{m}$   
*Lepraria spec.* (L) überwächst einzelne degenerierte Loben von *Psoroma cf. tenue* (P).

### 13.2.3 *Psoroma cf. tenue*, *Candelariella flava* und *Lepraria spec.*

*Lepraria spec.*, *Psoroma cf. tenue* und *Candelariella flava* können unmittelbar nebeneinander vorkommen. Der Kontakt von *L. spec.* und *C. flava* zu *P. cf. tenue* wurde bereits angeführt. *P. cf. tenue* nimmt bei der Besiedlung der Polygonböden eine zentrale Stellung in der Gruppe der Flechten ein (Abb. 108). Die alleinige Besiedlung zweier unmittelbar aneinander grenzender, sorediöser Flechten (*L. spec.*, *C. flava*) lag in dem untersuchten Material nicht vor. Durch die zentrale Lage von *P. cf. tenue* lassen sich die Krustenflechten deutlich voneinander abgrenzen. Beidseits der Loben von *P. cf. tenue* können sich *L. spec.* und *C. flava* ansiedeln. Mischthalli, wie sie in kontinental temperaten Regionen (Gotland) beobachtet worden sind, liegen auf Coal Nunatak nicht vor. Aufgrund der Plastizität der Flechtensymbiose können die leprolosen Flechtenarten durch Spalten der *P. cf. tenue* Loben zur Oberfläche wachsen.



**Abb. 108** 44  $\mu\text{m}$   
*Psoroma cf. tenue* (P) nimmt eine zentrale Position bei der Besiedlung von Krustenflechten ein. *Candelariella flava* (C) und *Lepraria spec.* (L) siedeln sich um diese Loben an.

Zusammenfassend können diese Interaktionen der Flechten als mutualistisch charakterisiert werden. Die Besiedlung der Polygonböden durch Flechten ist auf Natal Ridge und Coal Nunatak sehr ähnlich. Obgleich die klimatischen Bedingungen mit der südlichen Verbreitung immer harscher und somit trockener werden, sind Blaualgenflechten noch in der Lage, sich an diesen Standorten anzusiedeln. Divergierend von Natal Ridge können die Flechten *Candelariella flava* und *Lepraria spec.* auf Coal Nunatak *Psoroma cf. tenue*, aufgrund der dominierenden vertikalen Wachstumsrichtung, vollständig überwachsen. Obwohl die Kontaktstellen zwischen den einzelnen Flechtenlagern keine Thallus schädigende Wirkung zeigen, ist die etagenartige Anordnung der Flechten stärker ausgebildet als auf Natal Ridge. Der intensivste Kontakt zwischen den angrenzenden Flechten entsteht durch das Einwachsen von *C. flava* Hyphen in die äußeren Rindenschichten der degenerierten *P. cf. tenue* Loben. Die unteren Thallusbereiche beider Flechten weisen im Gegensatz zu Natal Ridge keine Photobiontenschicht mehr auf.

#### 14 Besiedlung eines Gletschervorfelds - Ares Oasis

Ares Oasis ist ein erst jüngst eisfrei gewordener Standort, der durch einen hohen Sandanteil gekennzeichnet ist. Die Grobporigkeit des Substrats erschwert, sowohl durch die hohe Umlagerungsrate des Substrats als auch durch Frost- und Wasserbewegungen, die Besiedlungsprozesse. Ferner können die anfallenden Wassermengen schnell im Boden versickern und stehen dadurch der Vegetation nur kurzfristig zur Verfügung. Die Beschaffenheit des Bodens erlaubt lediglich wenigen Arten die erfolgreiche Ansiedlung. Temporär überflutete



**Abb. 109a**  1,2 cm  
Biotische Kruste auf Sand, die sich aus Cyanophyceae, Bakterien, Pilzen und Kryptogamen zusammensetzt.



**Abb. 109b**  1,2 cm  
Ausschnittsvergrößerung von Abb. 109a.

Bereiche erlauben im Gegensatz zu den vorherigen Standorten die Ansiedlung von Bryophyten. Auf den isoliert aus dem sandigen Substrat herausragenden Moospflanzen kann sich eine verbackene Kruste, die aus Cyanophyceae, Bakterien, Pilzen und Kryptogamen besteht, entwickeln (Abb. 109a, 109b). Da sich an diesen Standorten die angesiedelten Flechtenarten von den vorherigen unterscheidet,

ist es notwendig, im Folgenden kurz charakteristische Eigenschaften der Arten und Besonderheiten bereits angeführter Arten darzustellen.

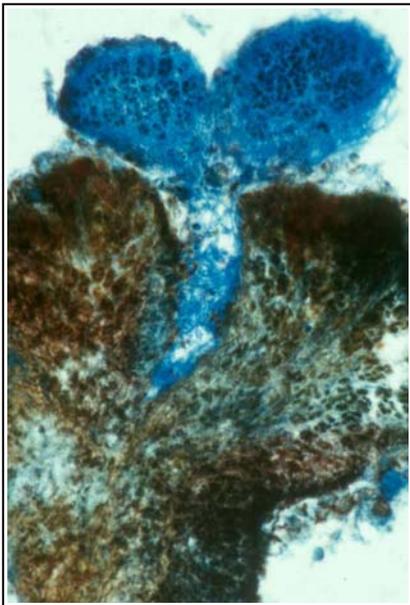
## 14.1 Arten

### 14.1.1 *Bryum pseudotriquetrum*

Generell sind viele Moosarten in der Antarktis unterentwickelt und bilden keine Strukturen zur generativen Verbreitung aus. Die Arten verlieren häufig ihr charakteristisches Aussehen und wurden oftmals als neue Art beschrieben (OCHYRA, 1998). *Bryum pseudotriquetrum* ist ein robustes Moos, das dunkelgrün bis blaugüne Polster differenziert. Die Verankerung im Substrat erfolgt über Rhizoide. Einzelne Äste können 0,5 bis 6 cm groß werden. Die obere Lamina ist hexagonal und 2- bis 3-fach länger als breit. Basale Zellen sind mittellang und rechteckig geformt. Am Rand bilden 2 bis 3 längliche Zellreihen den Abschluss. Die Costa ist charakteristischerweise rotbraun. Die Verbreitung erfolgt in feuchten bis nassen, selten trocken geschützten, aber auch exponierten Felsspalten zwischen Felsvorsprüngen. Vulkanisches Gestein, aber auch Humus, Erde und temporär überflutete Gewässerränder kann besiedelt werden.

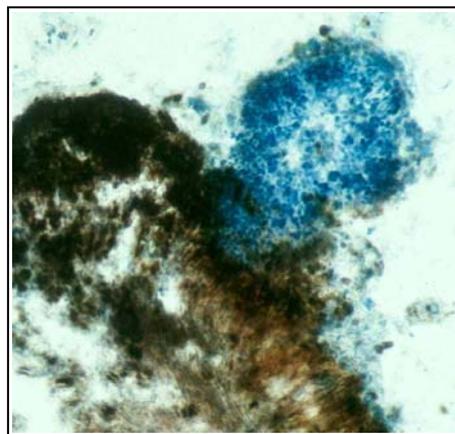
### 14.1.2 *Psoroma cf. tenue*

Im Gegensatz zu den bisher beschriebenen Beobachtungen von *Psoroma cf. tenue*, entwickelt die Art an den Standorten von Ares Oasis längs ihrer degenerierten Thallusbereiche neue Loben. Diese können in Rissen der Thalli erfolgen (Abb. 110) oder sich seitlich aus den degenerierten Bereichen entwickeln (Abb. 111). Ein Differenzierungsprozess kann möglicherweise durch die

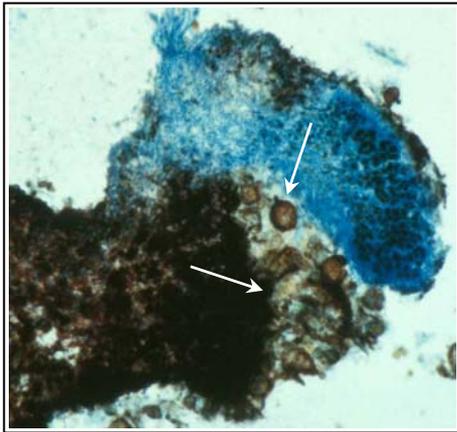


**Abb. 110**  88 µm  
Juvenile Thallusloben von *Psoroma cf. tenue* siedeln sich zwischen älteren degenerierten Loben an.

temporär zur Verfügung stehende hohe Wasserverfügbarkeit induziert werden, da wahrscheinlich mit dem Schmelzwasser Algen verbreitet werden. Diese können bei Kontakt mit



**Abb. 111**  70 µm  
Juvenile *Psoroma cf. tenue* Loben können sich auch unmittelbar an degenerierten Bereichen entwickeln.



**Abb. 112**  110 µm  
Fremdpilzansammlung in den  
Zwischenräumen der *Psoroma cf. tenue*  
Loben.

degenerierten Thallusbereichen von *P. cf. tenue* neue Loben entwickeln. In den Zwischenräumen der Loben ist eine längere Wasserverfügbarkeit gewährleistet, die zu einer vermehrten Ansiedlung von Fremdpilze führen kann (Abb. 112).

### 14.1.3 *Lepraria spec.*

In der Thallusstruktur von *Lepraria spec.* dominiert, ähnlich wie auf Coal Nunatak, der Anteil des Mycobionten. Dieser kann eine Mächtigkeit bis zu 70 µm erreichen. Im Querschnitt des Lagers sind dunklere basale Bereiche erkennbar, in denen keine Photobionten mehr vorhanden sind. Das dunkle Aussehen dieser Bereiche ist wahrscheinlich auf eine stärkere Einlagerung von Flechteninhaltsstoffen zurückzuführen (Abb. 113). Umgeben werden diese Bereiche von locker verwobenen Hyphen.

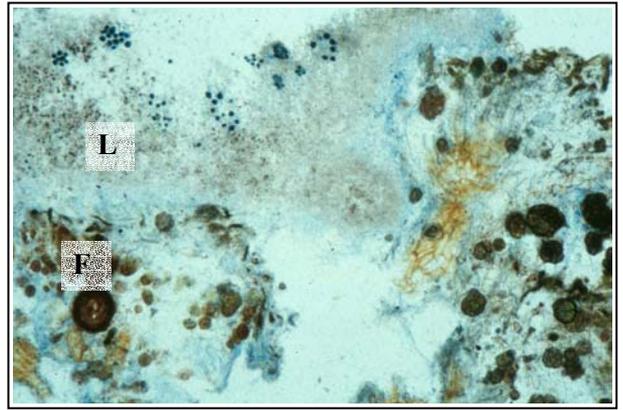
## 14.2 Interaktionen der Flechten - Ares Oasis

In Gallerte eingebettet befinden sich im untersuchten Substrat neben Cyanobakterien nicht lichenisierte Ascomyceten. Weiterhin siedeln sich Pilzhyphen und Rhizoide von Bryophyten um einzelne Gesteinspartikel an und stabilisieren dadurch das Substrat. Die gallertige Struktur der Pilzhyphen, sowie das Umwachsen von Substratpartikeln, erhöhen die Stabilität des Substrats. Erst diese Stabilität und die damit verbesserte Feuchtigkeitsverfügbarkeit erlauben die Besiedlung der Flechten. Abgestorbene Bereiche von *Bryum pseudotriquetrum* werden von zahlreichen Bakterien und Cyanobakterien überlagert.

### 14.2.1 *Bryum pseudotriquetrum*, *Lepraria spec.* und Fremdpilze

*Lepraria spec.* siedelt sich zwischen, bzw. auf abgestorbenen *Bryum pseudotriquetrum* Polstern an, die von Fremdpilzen und Cyanobakterien durchsetzt sind (Abb. 113). Die Anlagerung erfolgt oberflächlich, lediglich durch Aufliegen der Flechte. Einzelne Hyphen von *L. spec.* können in diesen locker strukturierten Bereichen zur Anhaftung hineinwachsen. Der hohe Luftfeuchtigkeitsgehalt im Mesoklima begünstigt das Wachstum der Art offensichtlich so stark,

dass ein mächtiger Hyphenbereich entwickelt werden kann. Photobiontenhaltige Bereiche von *L. spec.* sind auf die obersten Bereiche begrenzt. Wind- und Schneeabrasionen können die Photobiontenschicht der Flechte soweit ablösen, dass lediglich der Mycobiontenbereich vorliegt.



**Abb. 113** 134 µm  
Ansiedlung von *Lepraria spec.* (L) auf Moos, das bereits von Fremdpilzen (F) überwachsen ist.

## 15 Besiedlung von Lößakkumulationen und drainierten Felsflächen

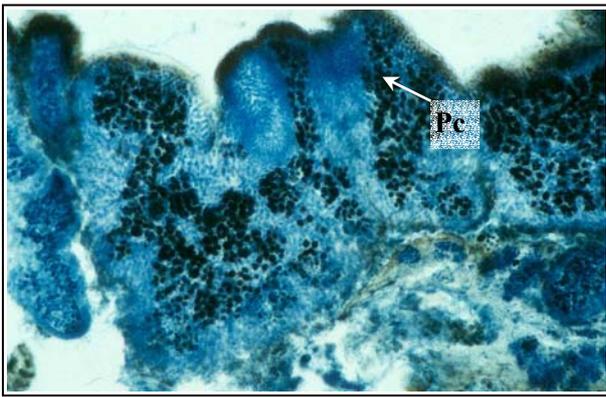
### - Rothera Point

#### 15.1 Arten

Die vorhandene Vegetation ist aufgrund der klimatischen Verhältnisse mit einem Wechsel der Arten verbunden. Die Besiedlungsmuster der Flechten sind auf Rothera Point vielseitiger. Zu den bisher beschriebenen Flechten sind auf Rothera Point noch die Arten *Psoroma hypnorum*, *Rinodina olivaceobrunnea*, *Lecania brialmontii* und *Leptogium puberulum* angesiedelt. Im Folgenden werden die zusätzlich vorkommenden Arten charakterisiert.

##### 15.1.1 *Psoroma hypnorum*, (Vahl) Gray (1821)

Die Art ist kosmopolitisch verbreitet und kommt südlich bis zum 72° südlicher Breite, einschließlich Alexander Island und Charcot Island, in der Antarktis vor. *Psoroma hypnorum* besiedelt häufig feuchte Habitate und Substrate wie Moose, besonders *Sanionia uncinata*, *Andreaea spec.*, *Polytrichum alpinum*, sowie gemischte Moos und Lebermoosmatten in Habitaten mit langer Schneebedeckung. Zusätzlich können auch Zwischenräume von Schutt und feuchten Felsbereichen besiedelt werden. Gattungsspezifisch setzt sich die Art ebenfalls aus grünalgenhaltigen Lobenbereichen und Strukturen mit Cyanobakterien, den Cephalodien zusammen. Anatomisch sind die grünalgenhaltigen Loben heteromer strukturiert. Im Gegensatz zu der auf Coal Nunatak und Natal Ridge angesiedelten saxicolen Form von *P. cf. tenue*, zeigt die terricole Flechte *P. hypnorum* keine degenerierten Thallusbereiche (Abb. 114). Die heteromer strukturierten Thalli zeigen eine charakteristische Berindung. Neben den Loben sind häufig Cephalodien entwickelt. Der flache Thallus dieser Flechten ist schuppig auf dem Substrat angeordnet und das Thalluslager entwickelt einen Durchmesser von über 10 cm. Neben der vegetativen Vermehrung durch die Verbreitung einzelner Loben, erfolgt die generative Reproduktion über die Entwicklung von Apothecien. Primordien der Apothecien werden zahlreich entwickelt und sind konkav geformt, adulte Apothecien hingegen weisen eher eine



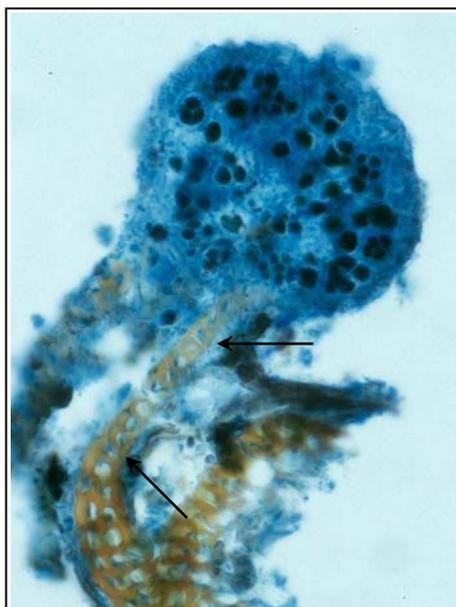
**Abb. 114** 88 µm  
 Longitudinalschnitt durch *Psoroma tenue* Loben mit Pycnidien (Pc). Es sind im Gegensatz zu Natal Ridge an den Loben keine degenerierten Thallusbereiche vorhanden.

**Abb. 115, rechts** 357 µm  
 Etagenartige Anordnung der *Psoroma cf. tenue* Loben. Die Zwischenräume sind durch ein Hyphengeflecht verbunden.



flache Struktur auf und können einen Durchmesser bis zu 6 mm erreichen. Die Ränder der Apothecien können sowohl unterschiedlicher geformt sein, von gekräuselt bis fast schuppig, als auch ähnliche Strukturen aufweisen. Äußerlich ähneln die blaualgenhaltigen Cephalodien den Loben und sind nur durch eine etwas dunklere Färbung erkennbar (ØVSTEDAL & SMITH, 2001). Die Entwicklung neuer Loben führt zu einer etagenartigen Anordnung (Abb. 115). Teilweise sind die einzelnen Loben durch Fremdpilze miteinander verbunden.

### 15.1.2 *Rinodina olivaceobrunnea*, Dodge & Baker



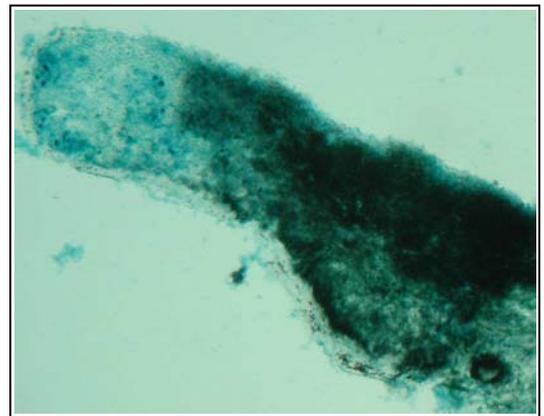
**Abb. 116** 35 µm  
 Junge *Rinodina olivaceobrunnea* Lobe überwächst Moos. Einzelne Hyphen der Flechte penetrieren das Moos (Pfeile), wodurch dieses abstirbt.

*Rinodina olivaceobrunnea* weist eine polare bis alpine Verbreitung in beiden Hemisphären auf und wächst auf pflanzlichem Detritus, Moos und Erde. Der braune krustenartige Thallus überwächst ohne Prothallus mit seinem schuppig - warzigen Lager abgestorbene Moosblättchen. Moosstrukturen werden beim Überwachsen, auch von bereits sehr jungen Loben abgetötet (Abb. 116). Die Verbreitung der Art erfolgt generativ über Ascosporen, die in sessilen, lecanorinen Apothecien entwickelt werden. Diese sind zahlreich vorhanden und durch Melanineinlagerungen deutlich an ihrer dunklen Pigmentierung zu erkennen. Pycnidien werden neben juvenilen Loben in tieferen Moosbereichen differenziert. Eine Verbreitung der Sporen in tiefere Mooschichten gewährleistet die Standorterhaltung, gleichzeitig wird durch die oberflächennahe Verbreitung

der Sporen die horizontale Verbreitung der Flechte auf dem Substrat gewährleistet. Aufgrund der dichten Anordnung der Apothecien sind die Loben in den tieferliegenden Thallusregionen nur schwer erkennbar. Die äußere Rinde weist eine Mächtigkeit von 30-60 µm auf und setzt sich aus parallel angeordneten, gelatinisierten Hyphen zusammen. Das Medullagewebe setzt sich aus losen, unstrukturierten und dickwandigen gelatinösen Hyphen zusammen. Die Photobionten sind trebouxoid.

### 15.1.3 *Lecania brialmontii*, (Vain.) Zahlbr. (1907)

Die in der Antarktis endemische, frutikose und ornithocrophile Flechte *Lecania brialmontii* bildet kleine Polster an schattigen, küstennahen Felsen und Felsvorsprüngen aus, kann aber auch Bryophyten und Erdstellen besiedeln. Einzelne grau bis graubraun, allseits berindete und rund erscheinende Loben weisen einen Durchmesser von 0,7 mm auf. Der Thallus ist heteromer strukturiert und enthält trebouxoide Photobionten, die sich nur in den apikalen Lobenbereichen befinden. Die Verbreitung der Art erfolgt in der Antarktis über abgebrochene Thallusfragmente und generativ über Ascosporen der lecanorinen Apothecien. Anatomisch zeigt sie, ähnlich der *Psoroma cf. tenue* auf Natal Ridge und Coal Nunatak, einen erheblich degenerierten, basalen Thallusbereich, in dem zahlreiche leere Autosporenhüllen vorhanden sind. An der Thallusunterseite können Haare differenziert werden (Abb. 117).



**Abb. 117**  133 µm  
Lobe von *Lecania brialmontii*, der untere Thallusbereich zeigt Anzeichen von Degeneration (dunkle Bereiche).

### 15.1.4 *Leptogium puberulum*, Hue (1915)

*Leptogium puberulum* ist endemisch in der Antarktis. Einzelne aufsteigende Loben mit 2-3 mm Breite und 5-10 mm Länge bilden den foliosen Thallus. An der Unterseite werden vereinzelt Haare differenziert. Hyaline, netzförmig angeordnete und dicht agglutinierte Hyphen orientieren sich zur Oberfläche und bilden die Rinde. Ihr schließt sich eine 150 µm mächtige Medulla an, in der Photobionten der Gattung *Nostoc* homöomer verteilt sind. Die Verbreitung der Ascosporen erfolgt über laminal angelegte, sessile Apothecien. Bevorzugt werden feuchte steinige, küstennahe Böden, sowie feuchte Bryophyten und steinig-sandige Erde besiedelt.

## 15.2 Interaktionen der Flechten - Rothera Point

Generell nimmt mit zunehmend mildem Klima auch die Komplexität der Besiedlungsprozesse zu. Auf Rothera Point herrschen im Vergleich zu den weiter südlich gelegenen Standorten relativ milde Temperaturen. Auch die schneefreie Zeit des antarktischen Sommers ist auf Rothera Point länger. In der nördlichen maritimen Antarktis, den Süd Shetland Inseln, ist die Vegetation noch flächenhaft ausgebildet. Zur südlichen maritimen Antarktis hin sind die besiedelten Bereiche zunehmend auf Mikrooasen reduziert. In der Vegetation werden Sukzessionsabfolgen erkennbar. Zunehmende Konkurrenz um das Substrat, den potenziell besiedelbaren Raum, sowie dessen Nährstoffe sind in der nördlichen maritimen Antarktis offensichtlicher. Geschlossene Vegetationsdecken, wenn sie sich entwickeln können, müssen in der Antarktis keinen Dichtestress auslösen, wodurch die Überlebenschance der Flechten positiv beeinflusst wird (DIERSSEN, 1996). Infolge der limitierten Phanerogamenbesiedlung ist die Stresstoleranz

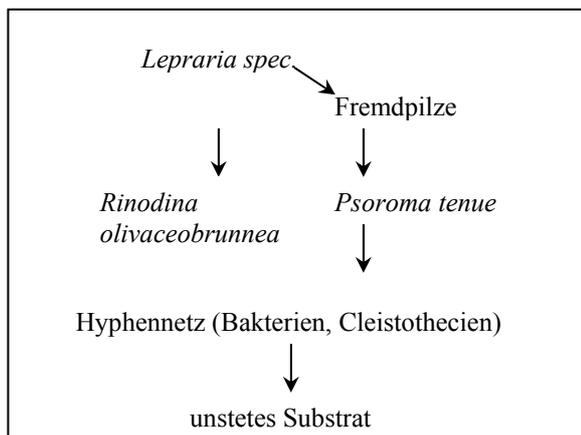
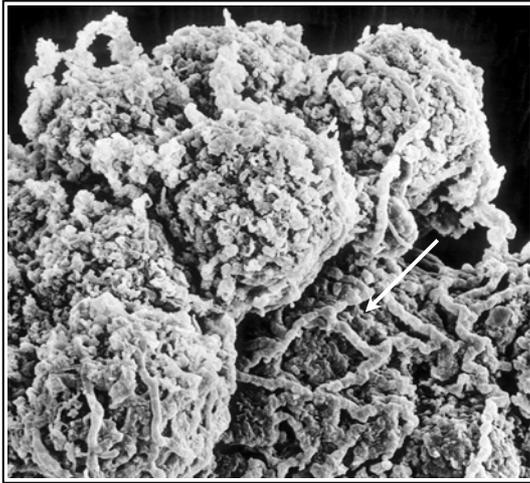


Abb. 118 Besiedlungsmodell an den Rändern von Lößakkumulationen auf Rothera Point.

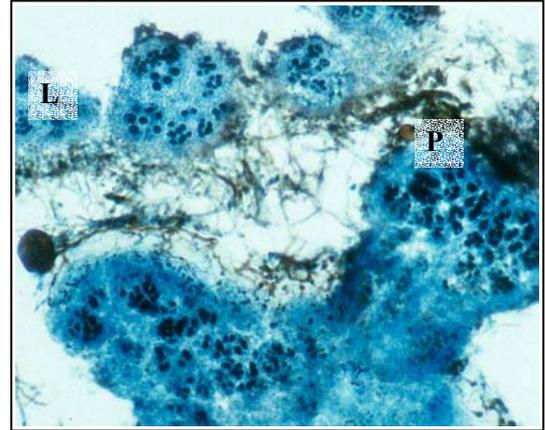
gegenüber physikalischen Standortparametern wichtiger als die Konkurrenzkraft der Art (DIERSSEN, 1996). In Abb. 118 ist die Abfolge der Flechten modellhaft dargelegt. Die Standortbesiedlung ist durch vertikales Wachstum gekennzeichnet. Verglichen mit den zuvor dargelegten Besiedlungsmustern (Coal Nunatak, Natal Ridge) sind hier weniger spezifische Wachstumsformen (*Psoroma cf. tenue* forma saxicola) notwendig, als vielmehr Strategien, die steigende Raumkonkurrenz zu überwinden.

### 15.2.1 *Psoroma hypnorum* und *Lepraria spec.*

Die Interaktion von *Psoroma hypnorum* und *Lepraria spec.* unterscheidet sich nicht wesentlich von den bereits unter Punkt 2.2 und 3.3 dargelegten. *L. spec.* kann das Substratgemisch aus Cyanobakterien und Pilzen direkt besiedeln, oder sich auf bzw. neben *P. hypnorum* ansiedeln. Bei der Anhaftung von *L. sp.* kann das Auswachsen von Hyphen an der Thallusoberfläche den Kontakt zwischen den Flechten unterstützen. Ältere Thallusbereiche zeigen die zusätzliche Besiedlung von Fremdpilzen. Diese sind aber, entgegen den vorherigen Standorten, stärker entwickelt und haben Netze zwischen den Flechtenthalli ausgebildet (Abb. 119a, 119b). Diese Netze bilden den Zwischenraum zwischen den Flechten. Die Hyphen des Fremdpilzes dringen lediglich in die obersten Schichten der Rinde ein. Diese locker verwobene Struktur zwischen den Flechten sorgt einerseits für die Durchlüftung und Stabilisierung des Komplexes, andererseits wird hierdurch die Austrocknungsphase der Flechten hinausgezögert. Die Pilzhyphen festigen die vertikale Anordnung der Flechten und erhöhen durch die zunehmende Stabilität die



**Abb. 119b** 75  $\mu$ m  
REM Aufnahme von *Lepraria spec.* und *Psoroma tenue*, die durch Fremdpilzhyphen verbunden sind.

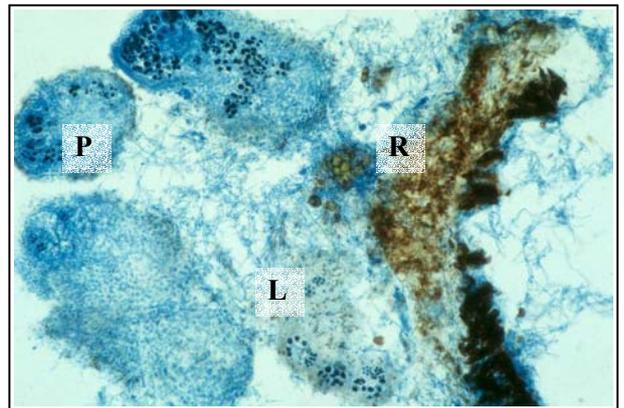


**Abb. 119a** 88  $\mu$ m  
*Lepraria spec.* (L) besiedelt *Psoroma tenue* (P). Beide Thalli werden durch ein Hyphennetz von Fremdpilzen verbunden, wodurch keine schädigende Wirkung entsteht.

Ansiedlung weiterer Flechten. Die etagenartige Anordnung der Flechten verdichtet die Vegetationsschicht. Stetige Neuansiedlung der Flechten kann die Diversität in diesem Komplex fördern.

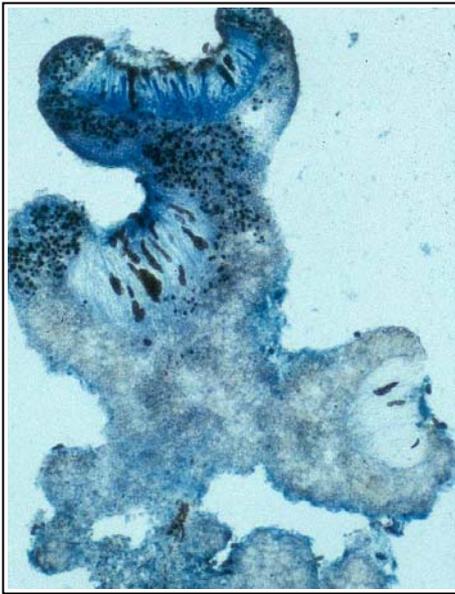
### 15.2.2 *Psoroma hypnorum*, *Lepraria spec.* und *Rinodina olivaceobrunnea*

Auf den Lößansammlungen haben sich *Rinodina olivaceobrunnea*, *Lepraria spec.* und *Psoroma hypnorum* gemeinsam angesiedelt. Die Zwischenräume werden durch die zur Verankerung entwickelten Hyphen der drei Flechten verdichtet (Abb. 120). Charakteristischerweise werden die *P. hypnorum* Loben von *L. spec.* überwachsen. Paralleles Wachstum von *P. hypnorum* und *L. spec.* führt zu Interaktionen, die bereits unter Kapitel 13.2.1 angeführt wurden. Hervorzuheben ist das gleichzeitige Vorkommen von *R. olivaceobrunnea*. Obgleich der Thallus von *R. olivaceobrunnea*, aufgrund des schnellen Wachstums der Flechten *P. hypnorum* und *L. spec.*, Degenerationserscheinungen zeigt, bleiben die zahlreich entwickelten pigmentierten Ascosporen im Substrat vorhanden und können zu einem späteren Zeitpunkt auskeimen. *R. olivaceobrunnea* zeigt beim Überwachsen von Moosen ein ähnlich aggressives Verhalten wie



**Abb. 120** 110  $\mu$ m  
Steigender Konkurrenzdruck unter den Flechten auf Rothera Point führt zum gegenseitigen Überwachsen der Flechten. L: *Lepraria spec.*, P: *Psoroma tenue*; R: *Rinodina olivaceobrunnea*.

*Ochrolechia frigida* (Abb. 98). Dieses Verhalten ist jedoch nicht beim Überwachsen dieser Flechten zu beobachten, vielmehr wird die Art von *P. hypnorum* durch ungleiche



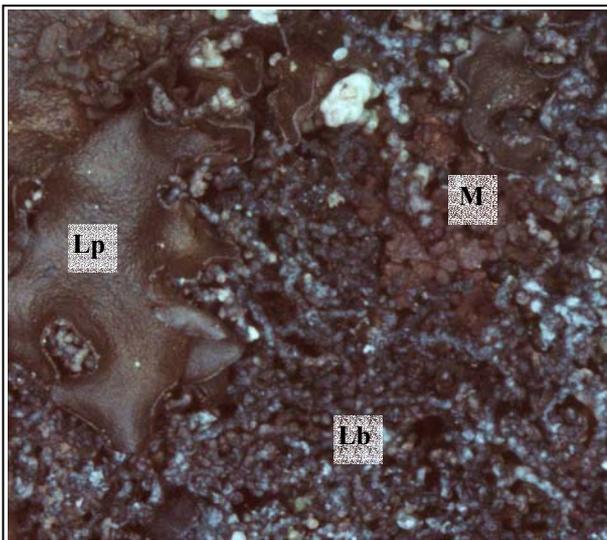
**Abb. 121**  211 µm  
*Rinodina olivaceobrunnea* mit zahlreich entwickelten Apothecien. Photobionten sind nur in den obersten Bereichen enthalten.

Wachstumsgeschwindigkeiten zunehmend verdrängt. Die Konkurrenz der Flechten um das Licht zeigt sich in dem Vorhandensein oberflächennaher Photobiontenschichten.

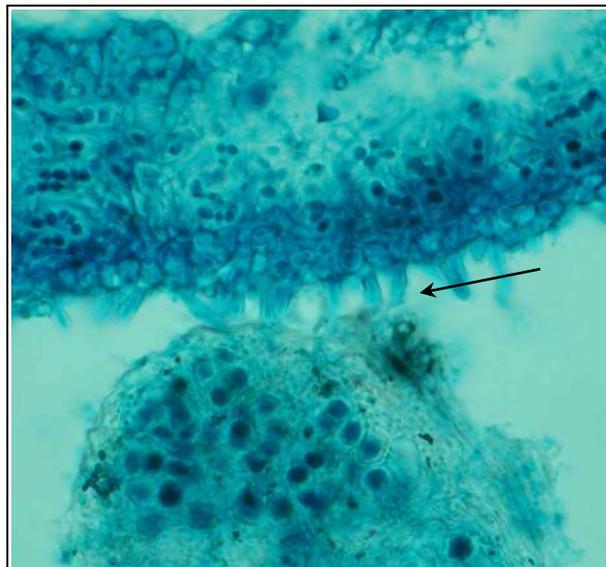
Im Vergleich zu *Candelariella vitellina* auf Natal Ridge entwickelt *R. olivaceobrunnea* schon früh in ihrem Lebenszyklus sexuelle Strukturen (Apothecien). Beide Arten zeigen durch die Entwicklung etagenartig angeordneter Apothecien ein stark gerichtetes, vertikales Thalluswachstum (Abb. 121). *R. olivaceobrunnea* entwickelt gegenüber *C. vitellina* entlang bzw. zwischen Moospflanzen ihre Apothecien und zerstört dabei das Moos, während *C. vitellina* sich lediglich an *P. tenue* anlagert.

### 15.2.3 *Lecania brialmontii* und *Leptogium puberulum*

Die Anordnung der Arten *Leptogium puberulum*., *Lecania spec.* und *Massalongia carnosa* ist in Abb. 122 dargestellt. *L. puberulum* kann sandige und feuchte felsige Habitate besiedeln. Das Untersuchungsmaterial der Flechten stammt von Nischen entlang steil abfallender Felsen, die



**Abb. 122**  0,5 cm  
*Leptogium puberulum* (Lp) und *Massalongia carnosa* (M) siedeln sich auf *Lecania brialmontii* (Lb) an.



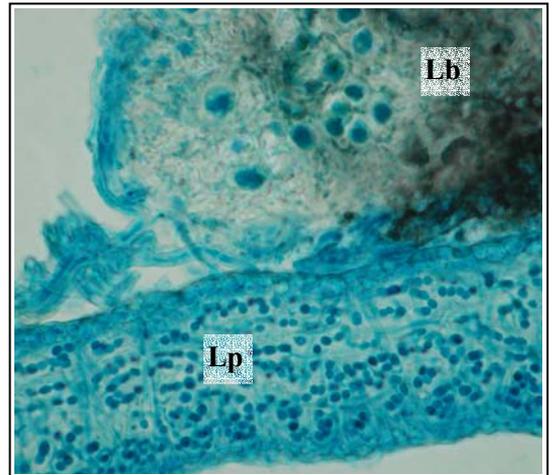
**Abb. 123**  44 µm  
*Leptogium puberulum* siedelt sich auf *Lecania brialmontii* an. Der Übergangsbereich wird durch auswachsende Haare von *L. puberulum* gebildet (Pfeil).

temporär überflutet werden. *L. puberulum* kann das Substrat direkt besiedeln oder unmittelbar auf *L. brialmontii* liegen. Bei dem Kontakt zwischen beiden Flechten bildet *L. puberulum* Haare (Abb. 123). Diese können ebenso von *L. brialmontii* zur Befestigung entwickelt werden (Abb. 124). Hierdurch entsteht ein Zwischenraum, der die Durchlüftung zwischen den Thalli verbessert.

Abb. 124

————— 44 µm

*Lecania brialmontii* (Lb) entwickelt Haare zur Befestigung auf *Leptogium puberulum* (Lp).



#### 15.2.4 *Lecania brialmontii* und *Massalongia carnososa*

Temporär überflutete Habitate werden auf Rothera Point gemeinsam von der Blaualgenflechte *Massalongia carnososa* und der Grünalgenflechte *Lecania brialmontii* besiedelt. *L. brialmontii* zeigt ähnlich wie *Psoroma cf. tenue* das Vorhandensein degenerierter Lobenbereiche. Zwischen diesen siedelt sich *M. carnososa* an (Abb. 125a, 125b). Einzelne *M. carnososa* Loben entwickeln rhizoide Strukturen, die in und zwischen die degenerierten Thallusbereiche eindringen und somit die Ansiedlung stabilisieren. Das Wachstum von *M. carnososa* kann das von *L. brialmontii* übertreffen und den Thallus vollständig überwachsen.

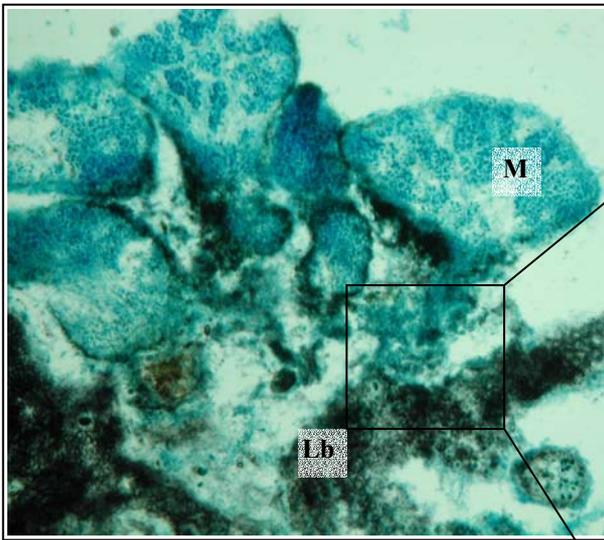


Abb. 125a

————— 167 µm

*Massalongia carnososa* (M) besiedelt degenerierte Thallusbereiche von *Lecania brialmontii* (Lb).

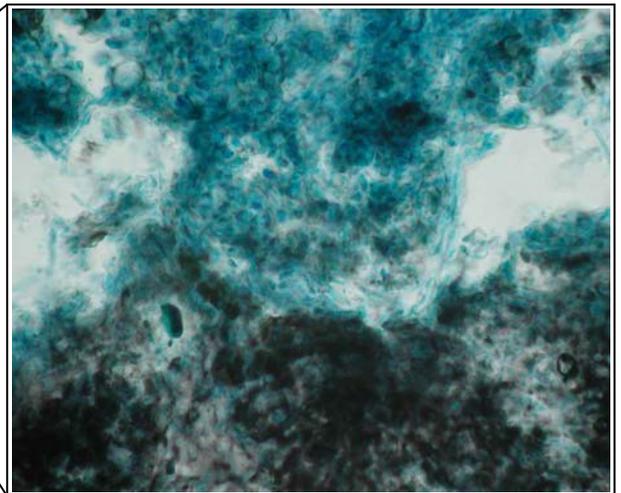


Abb. 125b

————— 44 µm

Ausschnittvergrößerung von Abb. 125a. Zur besseren Anhaftung wachsen *Massalongia carnososa* Hyphen zwischen Loben von *Lecania brialmontii*. Diese dringen mit ihren Rhizinen nicht in die degenerierten Bereiche von *Massalongia carnososa* ein.

Insgesamt weisen die Besiedlungsmuster auf Rothera Point, abgesehen von *Rinodina olivaceobrunnea*, keine parasitischen Verhaltensweisen mit ausgeprägten Infektionen auf, wie es für die Flechte *Fulgensia fulgens* bekannt ist. Die zunehmende Diversität der Arten führt zu steigendem Konkurrenzverhalten. Der dominierende horizontale Bewuchs südlicher Standorte geht nach einem Übergangsbereich in ein vertikales Besiedlungsmuster, mit zunehmender Besiedlungsdichte auf Rothera Point, über. Coal Nunatak und Natal Ridge weisen aufgrund der regelmäßigen Substratumlagerung ein Gleichgewicht, bzw. eine Stagnation der Besiedlungsprozesse auf. Eine Zunahme der Artenvielfalt führt auf Rothera Point durch den zunehmenden Konkurrenzdruck zu Sukzessionsabfolgen der Vegetation.

## 16 Genetische Diversität der Bionten in verschiedenen Arten der Gattung *Umbilicaria*

In Zusammenhang mit den Besiedlungs- und Interaktionsprozessen der Flechten ist die Art der Reproduktion von zentraler Bedeutung. Eine sexuelle Reproduktion setzt bei den Flechten das Vorhandensein beider Bionten im Substrat voraus, während bei der vegetativen Verbreitung beide Bionten gleichzeitig verbreitet werden. Um die Flexibilität und Selektivität der einzelnen Bionten innerhalb der Flechtensymbiose zu analysieren, sind sequenzierte ITS (intertranskriptive Spacer) rDNA Bereiche der Photobionten und Mycobionten hilfreich. Diese sind sensibel genug, innerartliche Variationen aufzudecken, dennoch ist die Konservierung bestimmter Bereiche ausreichend genug. Zu diesem Zweck wurden verschiedenen Arten der Gattung *Umbilicaria* ausgewählt.

### 16.1 Verbreitungsmuster und Reproduktion

Bis heute wird die Besiedlungsgeschichte der Antarktis kontrovers diskutiert. Die Vegetation kann sich aus Reliktvorkommen phylogenetisch alter Arten, oder aus neuen Arten entwickelt haben, die aufgrund der Isolation entstanden sind (GALLOWAY, 1996). Zahlreiche Flechten der Antarktis zeichnen sich durch eine kosmopolitische Verbreitung aus. Besonders an Hochgebirge angepasste Arten zeigen in der Antarktis eine weite Verbreitung (KAPPEN, 1997). Zumindest in den höheren Lagen der Gebirge ist die Gattung *Umbilicaria* prinzipiell auf allen Kontinenten vertreten (CODOGO, 1995). Die insgesamt neun in der Antarktis vorkommenden *Umbilicaria* Arten weisen drei verschiedene Verbreitungsmuster auf. Weltweit sind vier Arten verbreitet, in der südlichen Hemisphäre, in den Bergen Afrikas und Südamerikas zwei Arten präsent. Die restlichen drei Arten sind lediglich in der Antarktis verbreitet und sind somit Endemiten (SANCHO et al., 1998). Ihr Vorkommen ist bis heute nicht eindeutig geklärt. Einerseits kann es sich auf ein Reliktvorkommen phylogenetisch alter Arten, oder um neue Arten handeln, die aufgrund der Isolation entstanden sind (GALLOWAY, 1996). Hierzu ist die Verbreitungsstrategie der Art wesentlich, da Sporen in Abhängigkeit von ihrem Gewicht unterschiedlich viele neue Standorte erreichen (MARSHALL, 1996, MARSHALL & CHALMERS, 1997, KAPPEN & STRAKA, 1988, SMITH, 1984). Innerhalb der Gattungen von *Umbilicaria* sind zahlreiche Sonderformen der Thallusstruktur entwickelt worden, die ihnen eine erfolgreiche Ansiedlung erlauben. Für die Biontendiversität innerhalb eines Flechtenthallus ist die Reproduktionsart, neben der Selektivität der Bionten, von entscheidender Bedeutung. *U. kappeni* verbreitet sich als einzige der untersuchten Flechten vegetativ, über ihre sorediöse Oberfläche. Den Arten *U. decussata*, *U. antarctica* und *U. umbilicarioides* stehen neben der Fähigkeit sexuelle Stadien zu entwickeln (Apothecien) die vegetativ vom Mycobiont gebildeten Thalluskonidien zur Verfügung. Die Fähigkeit der Flechten Strategien entwickelt zu haben, die die Wasseraufnahme optimieren und

ihnen eine Symbiose mit verschiedenen Bionten ermöglichen, führt zur Besiedlung verschiedener ökologischer Nischen. *Umbilicaria antarctica* wächst zusammen mit *U. kappeni* häufig entlang von schneegeschützten, steilen Felsflächen nahe der Küste. Im Gegensatz dazu wachsen *U. umbilicarioides* und *U. decussata* auf Felsen mit lange schneebedeckten Steinen und Felsen.

## 16.2 Flechten und Untersuchungsgebiete

Die sequenzierten Proben der Photobionten und Mycobionten ITS rDNA Bereiche stammen von denen in Tab. 2 angeführten *Umbilicaria* Arten. Diese stammen längs der antarktischen

| Flechten   | Herkunft        | Herbar                      | Photobionten<br>ITS Variationen | Mycobionten<br>ITS Variationen |
|--|-----------------|-----------------------------|---------------------------------|--------------------------------|
| <i>Umbilicaria antarctica</i><br>(Frey & Lamb)             | Lagoon Island   | J Romeike                   | A(1), A(2)                      | 1(1), 1(2)                     |
|  | Rothera Point   | J Romeike                   | A(3), A(4)                      | 1(3), 1(4), 1(5)               |
|  | Charcot Island  | RIL Smith 10720             | A(6)                            | 1(6)                           |
|  |                 | S Ott                       | B(7)                            | 1(7)                           |
|  | Coffer Island   | Cameron A &<br>Kennet 00013 | B(8)                            | 1(8)                           |
|  |                 | Livingston Island           | S Ott                           | B(9)                           |
|  | Thurston Island | P Cleary 05425              | B(10)                           | 1(10)                          |
|  | Harrow Peak     | RIL Smith 09891             | D(11)                           | 1(11)                          |
| <i>U. kappeni</i><br>(Sancho, Schroeter &<br>Valladares)   | Lagoon Island   | J Romeike                   | A(12), A(13)                    | 2(13), 2(14)                   |
|  | Rothera Point   | J Romeike                   | A(15), E(16)                    | 2(15)                          |
| <i>U. decussata</i><br>(Vill.) Zahlbr.                     | Lagoon Island   | S Ott                       | A(17), C(18),<br>A(19)          | 3(17)                          |
|  | Rothera Point   | J Romeike                   | A(20)                           |                                |
| <i>U. umbilicarioides</i><br>(B. Stein) Krog &<br>Swinscow | Lagoon Island   | J Romeike                   | A(21), A(22),<br>A(23), A(24)   | 4(23)                          |

**Tab. 2** Untersuchte Flechtenarten und ihre dazugehörigen Bionten. Die Buchstaben A bis E bezeichnen die Variationen der Photobionten, die Nummern 1 bis 4 bezeichnen die der unterschiedlichen Mycobionten. In den Klammern befinden sich die Nummern der Flechtenproben, identische Nummern lassen sich dem selben Flechtenthallus zuordnen.

Halbinsel von der nördlichen maritimen Antarktis bis zum Antarktischen Kontinent, entlang eines 4860 km langen Transekts. Der nördlichste Standort befindet sich auf Coffer Island, Süd-Orkney Inseln (60°45'S 45°09'W), an der Grenze zur Subantarktis. Livingston Island (62°41'S 60°23'W) ist eine der Süd-Shetland Inseln und befindet sich bereits in der nördlichen maritimen Antarktis, 830 km südwestlich von Coffer Island. In einer Entfernung von 650 km befinden sich die Standorte der südlichen maritimen Antarktis auf Adelaide Island. Zu ihnen gehört der

Standort Lagoon Island (67°34'S 68°07'W) und der 5 km entfernte Standort Rothera Point (67°34'S 68°07'W). Die folgenden Standorte werden eher von kontinentalen Klimabedingungen beeinflusst. Vor der westlichen Küste von Alexander Island befindet sich Charcot Island (69°57'S 75°25'W). Dieser Standort befindet sich 390 km südwestlich von Lagoon Island. Die an der West-Antarktis vorgelagerte Insel Thurston Island (72°28'S 97°40'W) befindet sich 840 km südöstlich von Charcot Island. Der südlichste Standort Harrow Peak (74°04'S 164°45'E) befindet sich nahe der Westküste der Ostantarktis (Victoria Land), 2780 km von Thurston Island entfernt.

### 16.3 Photobionten

Bei der Untersuchung der Flechten wurde versucht, die Sequenzen von beiden Flechtenpartnern zu ermitteln. Teilweise liegen nicht beide Sequenzen von Mycobiont und Photobiont vor. Für die ITS rDNA Analyse wurden vier verschiedene *Umbilicaria* Arten herangezogen. Die einzelnen Arten wurden nach unterschiedlichen Prämissen ausgewählt. Hierbei wurden eine kosmopolitisch verbreitete Art (*Umbilicaria decussata*), eine der Süd-Hemisphäre (*U. umbilicarioides*) und endemische Arten (*U. antarctica*, *U. kappeni*) untersucht, die sich in ihren Reproduktionsmechanismen unterscheiden. Insgesamt liegen von den vier untersuchten *Umbilicaria* Arten 22 Photobiont ITS Sequenzen vor (Tab. 2). Innerhalb dieser wurden fünf verschiedene *Trebouxia* ITS rDNA Sequenzen ermittelt, die im folgenden als Antarctic A, B, C, D und E bezeichnet werden. Während die Variationen A und B jeweils 15- und viermal

| ITS source                      | Position  |
|---------------------------------|-----------|
|                                 | 2347899   |
|                                 | 277358719 |
|                                 | 332750765 |
| <i>Trebouxia jamesii</i> sila*  | -AAGTACTC |
| <i>Trebouxia jamesii</i> A (19) | -.G...T.. |
| <i>Trebouxia jamesii</i> A (22) | -.G..G... |
| <i>Trebouxia jamesii</i> A (12) | A.G.....  |
| <i>Trebouxia jamesii</i> A (17) | -.GA..... |
| <i>Trebouxia jamesii</i> A (13) | N.....T   |
| <i>Trebouxia jamesii</i> A (24) | -G..C..C. |

**Abb. 126** Polymorphismen der Photobiont ITS Sequenzen und dem dazwischenliegenden 5.8S rDNA Gen von *Trebouxia jamesii sila\** (\*: Accession Nr. AF128270) und von 4 untersuchten *Umbilicaria* Proben.

vorkamen, wurden die der Variationen C, D und E lediglich einmal ermittelt. Die 15 Sequenzen der *Trebouxia* Variation A zeigten bei sechs Sequenzen eine Variation an neun Positionen (Abb. 126). Diese Proben lassen sich verschiedenen Standorten auf Lagoon Island zuordnen. Im Gegensatz dazu stimmen die restlichen sieben *Umbilicaria* Proben von drei verschiedenen Standorten (Charcot Island, Rothera Point, Lagoon Island) überein. Die von FRIEDL (ROMEIKE et al., akzeptiert) durchgeführte Stammbaumanalyse ergab bei den Varianten B, C und D eine nahe

Verwandtschaft, während die Variationen A und E sich stark unterscheiden. Die verschiedenen *Trebouxia* Arten lassen sich verschiedenen Clades zuordnen, wobei sich die Varianten B, C und D in ein Clade zusammenfassen lassen. Die monophyletische Herkunft der einzelnen Clades wurde durch bootstrap Tests durch FRIEDL (ROMEIKE et al., akzeptiert) unterstützt. Antarctic Variante A entspricht der Sequenz des Algenstamms *Trebouxia jamesii* aus *Lecidea silacea*

(BECK, 1999). Auch Variante B ist mit der bereits aus *Buellia georgei* ermittelten *Trebouxia* Sequenz bis auf zwei Positionen identisch. Variante E war, abgesehen von einer Basen Subposition in der ITS rDNA Sequenz, mit einer kultivierten *Trebouxia impressa* aus *Parmelina tiliacea* identisch. Stark abweichend von den bisherigen Sequenzen sind die Varianten C und D. Beide Varianten lassen sich einem Clade zuordnen und repräsentieren eine Sammlung verschiedener Arten (*T. aboricola*, *T. asymmetrica*, *T. gigantea*, *T. incrustata*, *T. showmanii*), sowie zwei weiteren *Trebouxia* Stämmen deren Art unklar ist (*T. spec.* 98.003B2, *T. spec.* von *Amandinea punctata*). Für Variante D konnte keine klare Zuordnung ermittelt werden. Es ist möglich, dass sich diese Variante im Laufe der Evolution in der Antarktis entwickelt hat.

Insgesamt können drei der vier untersuchten *Umbilicaria* Arten ihre Flechtensymbiose mit Photobionten verschiedener Varianten eingehen. Die einzelnen Kombinationen zwischen Photo- und Mycobiont sind zusammenfassend in Abb. 127 dargestellt. Von *Umbilicaria antarctica* lassen sich fünf von zehn Photobionten der Antarctic Variation A (= *Trebouxia jamesii*) zuordnen. Photobionten der Variation B wurden viermal ermittelt, die der Variation D nur einmal. *U. decussata* enthielt in drei von vier Proben Photobionten der Variation A (= *T. jamesii*),

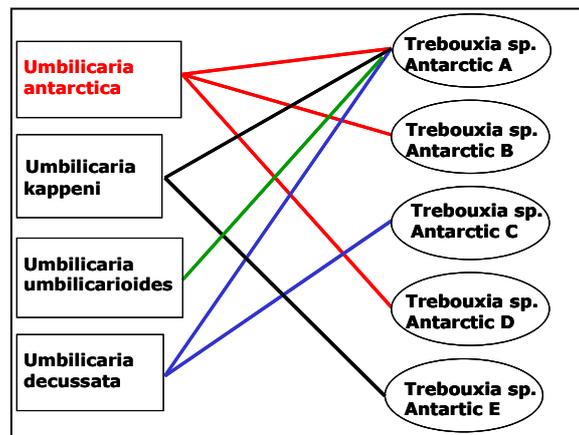


Abb. 127 Kombinationen der Bionten innerhalb der vier untersuchten Arten der Gattung *Umbilicaria*.

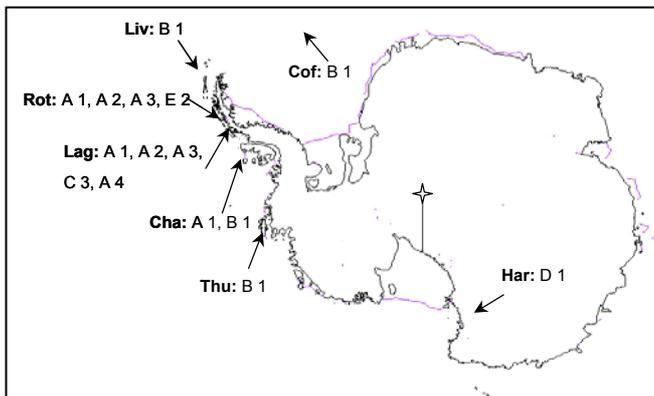


Abb. 128 Untersuchungsgebiete entlang der Antarktischen Halbinsel in Kombination mit den Sequenzvariationen der Photo- und Mycobionten. Har: Harrow Peak, Thu: Thurston Island, Cha: Charcot Island, Lag: Lagoon Island, Rot: Rothera Point, Liv: Livingston Island, Cof: Coffe Island. A-E entspricht den Photobionten Clades, 1-4 bezeichnet die Mycobionten, vgl. Tab. 2.

lediglich in einer Probe konnte der Photobiont der Variation E zugeordnet werden. Ähnlich verhält sich *U. kappeni*; Photobionten der Variation A (= *T. jamesii*) wurden in drei von vier Proben ermittelt, lediglich eine Probe besitzt Photobionten der Variation E (= *T. impressa*). *U. umbilicarioides* enthielt in allen drei Proben Photobionten der Variation A (= *T. jamesii*). In Abb. 128 ist eine Übersicht der gefundenen Kombinationen der Flechtenbionten in Zusammenhang mit ihrem Fundort dargestellt.



*U. umbilicarioides* liegt jeweils nur eine Mycobionten Sequenz vor. Die von außerhalb der Antarktis stammende Sequenz von *U. umbilicarioides* (INVANOVA et al., 1999) ist bis auf drei Positionen (Pos. 527, 714, 715) mit der angeführten identisch. Innerhalb der für *U. decussata* ermittelten ITS Sequenz und der bereits von IVANOVA et al. (1999) sequenzierten liegen an 13 Positionen keine Kongruenzen vor. Dennoch sind innerhalb der phylogenetischen Analyse diese beiden Sequenzen am nächsten verwandt.

## IV Diskussion

Das Klima der Antarktis gilt im Allgemeinen als so extrem, dass fast nur Kryptogamen dort eine Vegetationsdecke bilden können. Genauere Aussagen zum Mikroklima, dem die Flechten in dieser Region ausgesetzt sind, stammen in den meisten Fällen aus Messungen, die im Zusammenhang mit physiologischen Untersuchungen durchgeführt wurden. Aus den so gewonnenen punktuellen Angaben, die sich zum Teil auf die maritime und zum Teil auf verschiedene Standorte der kontinentalen Antarktis beziehen, wurde versucht, ein Gesamtbild zu erschließen, das auch die Verbreitung der einzelnen Arten erklären sollte. Bei genauerer Betrachtung zeigt sich jedoch, dass die klimatischen Einflüsse an dem langen Gradienten von der Spitze der antarktischen Halbinsel, bis hin zum kontinentalen Bereich in Bezug auf die Verteilung der Faktoren und vor allem in der Auswirkung der Faktoren auf die Organismen noch völlig unzureichend bekannt sind. Für die Verbreitungsmuster der Arten im Gebiet spielt neben dem Mikroklima auch die Verfügbarkeit des Substrats eine entscheidende Rolle, was sich ganz besonders im Zusammenhang mit der Ansiedlung von einzelnen Arten und Artengemeinschaften auf unterschiedlich exponiertem und unterschiedlich stabilem Substrat bemerkbar macht. Schließlich kann ein heute bestehendes Verbreitungsmuster von Arten nicht ohne Berücksichtigung der Besiedlungsgeschichte erklärt werden, was mit den Besonderheiten des Antarktischen Kontinents und seiner Vereisung im Laufe der Zeiten zusammenhängt. Es sei nur auf die mögliche simultane Existenz von Reliktflora und eingewanderten Arten hingewiesen. Zu den genannten Aspekten sind durch die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit eine Reihe neuer Erkenntnisse entstanden, die im Folgenden zuerst einzeln und abschließend in einer zusammenfassenden Darstellung angeführt werden sollen.

### 17 Mikroklima

Für das Verständnis terrestrischer Ökosysteme in der Antarktis nimmt nach Ansicht der meisten Forscher der Wasserhaushalt der Flechten eine zentrale Bedeutung ein (SCHROETER et al., 1997). In den Polargebieten besteht eine besonders hohe saisonale Variabilität in Bezug auf Temperatur und Verfügbarkeit von flüssigem Wasser (STEVENS, 1989, CHOWN et al., 2000). Dies macht die Antarktis zu einem Standort, der am ehesten durch Generalisten mit breiter ökologischer Amplitude in diesem Bereich besiedelt werden kann (LUD, 2001). Andererseits besiedeln Spezialisten, z.B. endemische Arten der Antarktis, durch ihre filigrane Einpassung kleinsträumige Nischen.

Stoffwechselphysiologische Aktivitäten und damit die Primärproduktion werden im Sommer in der maritimen Antarktis (KAPPEN & REDON 1987, SCHROETER, 1991, SCHROETER et al., 1991) und in der kontinentalen Antarktis (GJESSING & ØVSTEDAL, 1989, KAPPEN, 1985, KAPPEN & BREUER 1991, SCHROETER et al., 1992) durch die Verfügbarkeit von Wasser limitiert. Ein besonderes Merkmal der Flechten ist ihre Poikilohydrie. Der Wasserzustand der Kryptogamen wird nicht reguliert und steht weitgehend durch die passive Wasseraufnahme und -abgabe mit

seiner Umgebung im Equilibrium (HARTUNG et al., 1998). Der Wassermangel schränkt bei den poikilohydrischen photoautotrophen Lebensformen die Zeiten der Kohlenstoffassimilation ein. Neben der begrenzten Feuchtigkeit sind die Flechten häufig extremen Temperaturschwankungen im trockenen Zustand ausgesetzt. Flechten in der Antarktis sind an niedrige Temperaturen angepasst, ihre Optimalbereiche liegen zwischen 0°C und 10°C (LANGE, 1965, LANGE & KAPPEN, 1972, KAPPEN & FRIEDMANN, 1983). Sie können selbst noch mit im Thallus gefrorenem Wasser photosynthetisch aktiv sein (KAPPEN et al., 1996).

## 17.1 Homogenität der Standortfaktoren

Die Fähigkeit der Flechten, an einem bestimmten Standort zu überleben, kann nicht allein durch eine Messung der klimatischen Bedingungen im Mikrohabitat ausreichend erklärt werden. Für eine Abschätzung der Bedeutung unterschiedlicher mikroklimatischer Verhältnisse für die Flechten an einem Standort bzw. im Vergleich verschiedener Standorte ist der anatomische Bau der Flechten und die dadurch bedingte Wasseraufnahme sowie das Austrocknungsverhalten von besonderer Bedeutung (GRIMINGHAM & SMITH, 1971, RUNDEL, 1988, HUISKES et al., 1997). Mit zunehmender südlicher Breite werden die Bedingungen harscher und führen aufgrund der ungleichen ökologischen Amplituden der Flechten zu unterschiedlichen Verbreitungsmustern der Arten. Innerhalb der Gattung *Usnea* unterscheiden sich z.B. die Arten morphologisch im Größenverhältnis von Zentralstrang zu Markgewebe (WALKER, 1985). *Usnea aurantiaco-atra* hat ein dichtes Medullagewebe um den Zentralstrang herum entwickelt. *U. sphacelata* hingegen weist einen weniger mächtigen Zentralstrang und eine locker strukturierte Medulla auf. Diese Unterschiede führen an den Standorten trotz ungleicher Temperaturen und Lichtintensitäten zu vergleichbaren absoluten Feuchtigkeitsamplituden. Die absoluten Feuchtigkeitsamplituden von *U. aurantiaco-atra* (15% TF/TG bis 120% TF/TG), *U. sphacelata* (15% TF/TG bis 120% TF/TG) auf Mars Oasis und *U. antarctica* (15% TF/TG bis 118% TF/TG) auf Lagoon Island unterscheiden sich im antarktischen Sommer nur unwesentlich voneinander. POELT (1987) und KAPPEN (1986) bezeichnen diese Übereinstimmung als relative Standortkonstanz der Flechten. Anhand der physiologischen Verhaltensweisen der Flechten an offen exponierten Flechtenstandorten der maritimen Antarktis und an Flechten der trockenen kalten Antarktis im Inneren nordexponierter Sandsteingebiete wurde diese Standortkonstanz von KAPPEN (1986) durch Messungen belegt. Die Temperaturen, unter denen physiologische Aktivität erfolgte, entsprachen einander und lagen bei +5°C. Bei gleichem Wasserangebot ist für die Verbreitung der einzelnen Arten in erster Linie die Temperatur ausschlaggebend (SCHROETER et al., 2001).

Unterschiedliche Feuchtigkeitsverteilungen an den Standorten durch ausapernde Schneeflächen wurden großräumig von WINKLER et al. (2001) und kleinräumig von SCHROETER et al. (1992) und KAPPEN et al. (1998b) dargestellt. Die von diesen Forschern angewandte Methodik hatte aber für einen Standortvergleich bestimmte Nachteile. Mit der in dieser Arbeit angewandten Methode zur Erfassung der mikroklimatischen Parameter werden erstmals detaillierte,

kontinuierliche in situ Messungen der Feuchtigkeit an verschiedenen endemischen und kosmopolitisch verbreiteten Flechten dargelegt. Bisher wurde der Feuchtigkeitsgehalt antarktischer Flechten gravimetrisch ermittelt. Diese Messungen sind zwar relativ genau und erfolgen zum einen in größeren Messintervallen und finden zum anderen am natürlichen Standort statt. Auch die seit einiger Zeit angewandte Fluoreszenzmessung (SCHROETER et al., 1993, 1991) erlaubt nur eine indirekte Aussage über die tatsächlichen Feuchtigkeitsmengen im Thallus. Die Feuchtigkeitskurven, die bei den hier diskutierten Untersuchungen durch Leitfähigkeitsmessungen ermittelt wurden, ermöglichen eine Aussage über die Bedeutung der unterschiedlichen Wasseraufnahmestrategien der Flechten unter Standortbedingungen.

Besonders ausgeprägte Unterschiede sind zwischen den Bedingungen der maritimen Antarktis, die auf Livingston Island untersucht wurden, und der kontinentalen Antarktis zu erwarten. Mikroklimatische Feuchtigkeitsunterschiede der Kleinstandorte und ihre Bedeutung für die Vegetationsverteilung lassen sich auf Livingston Island aufgrund der hohen sommerlichen Luftfeuchtigkeiten besonders deutlich aufzeigen und wurden an mehreren Messpunkten entlang ansteigender Transekte untersucht. Die mikroklimatischen Daten der endemischen Flechten (*Usnea aurantiaco-atra*, *Himantormia lugubris*) werden in ihrem standörtlichen Verhalten der kosmopolitisch verbreiteten Art *Stereocaulon. alpinum* gegenübergestellt. Ein Vergleich der Thallusfeuchtigkeit an den Kleinstandorten zeigt auf Livingston Island, dass regelmäßiger Niederschlag unmittelbar auf alle Flechten einwirkt. Eine Abschirmung der Flechten entsteht weniger durch das Vorhandensein schnellwüchsiger Phanerogamen als vielmehr durch den Schutz nahe stehender Felsflächen. Ost- und südexponierte Standorte sind im Sommer deutlich in der Feuchtigkeitsverfügbarkeit benachteiligt. Der Westhang ist thermisch durch die längere Beleuchtung während der Morgenstunden, der Osthang hingegen in den Abendstunden begünstigt. Verglichen mit Kleinstandorten der mittleren Breiten (CANTERS et al., 1991) und der Wüstengebiete (Lange, 1992) ist die photosynthetische Aktivität der Flechten in der maritimen Antarktis im Sommer nicht von der Zeit der täglich einsetzenden Beleuchtung abhängig. Vielmehr können, aufgrund des regelmäßig einsetzenden Niederschlags, frühmorgens beleuchtete Flechten häufig noch nachmittags physiologisch aktiv sein. Ostexponierte Standorte sind durch die Inklination der Sonne zu dieser Jahreszeit länger hohen Beleuchtungsintensitäten ausgesetzt und trocknen daher früher aus. Südexponierte Standorte werden geringfügiger beleuchtet und erhalten durch den dominierenden Nordwest-Wind verzögert geringfügigeren Niederschlag. Bedingt durch diese Lee-Lage erreicht der Niederschlag z.B. einen südexponierten Standort (W7) im Vergleich zu den anderen Standorten erst zeitlich versetzt. An Tautagen kann hier andererseits der Feuchtigkeitsgehalt durch Schmelzwasser, das den Fels herabrinnt, erhöht und gleichzeitig verlängert werden. An dieser Messstelle kann durch die geringe Beleuchtungsintensität und die damit geringere Austrocknung die Zeit der Photosyntheseaktivität verlängert werden. Der ursprüngliche Standortnachteil durch die geringeren Beleuchtungssummen bzw. durch die Exposition wird unter bestimmten Witterungsverhältnissen durch die länger verfügbare Feuchtigkeit wieder ausgeglichen.

Die täglich zunehmende Beleuchtungsdauer begünstigt im Frühjahr den Osttransekt thermisch. Hierdurch schmelzen die auf der Vegetation aufliegenden Schneelagen früher, während die westexponierten Messstellen noch unter Schnee liegen können. Der zentrale Faktor der Feuchtigkeit ist aufgrund des Wasserdampfdruckgefälles eng mit der Lichtintensität korreliert und verantwortlich für die photosynthetische Aktivität der Flechten. Der Schnee reduziert die Temperaturextreme, stellt aber Feuchtigkeit bereit und erlaubt Lichtdurchlässigkeit für eine moderate Photosynthese (KAPPEN & BREUER, 1991). Der Vorteil der im Frühjahr verfügbaren Feuchtigkeit am Osttransekt kehrt sich im weiteren Jahresverlauf um, da der Schnee wegtaut und als Wasserquelle schnell verbraucht wird. Die längeren Schneeeauflagen des Westtransekts ermöglichen photosynthetische Aktivität bis zu einer Mächtigkeit der Schneeeauflagerung von 1 bis 4 cm (KAPPEN & BREUER, 1991). Lichtgesättigte Photosynthese ist unter einer bis zu 15 cm mächtigen Schneedecke bereits bei einigen Stunden Sonnenschein möglich (KAPPEN et al., 1995). Die Flechten des Westtransekts können von der längeren Schneebedeckung naturgemäß erst unter steigenden Lichtintensitäten profitieren und stoffwechselphysiologisch aktiv sein. Unter der Schneedecke ist jedoch 'snowkill' möglich. Hierbei können ungünstige Lichtverhältnisse kombiniert mit hoher Temperatur zu einer destruktiven Respiration führen (BENEDICT, 1990). Der saisonale Schnee ist also ein wichtiger Faktor, da dieser die Entwicklung der Vegetation limitiert (SELKIRK & SEPPELT, 1987, KAPPEN et al., 1990, SMITH, 1990). Die Möglichkeit der frühen Photosyntheseaktivität des Osttransekts und die später einsetzende, aber länger andauernde Photosynthese am Westtransekt führen an den untersuchten Mikrostandorten im Mittel zu ähnlichen klimatischen Bedingungen und somit zu einer vergleichbaren Vegetationsentwicklung. Um die ökologische Amplitude einzelner Arten im Freiland in ihrer Gesamtheit zu erfassen, sind weitere gezielte Messungen innerhalb unterschiedlich zusammengesetzter Vegetationsmuster mit größeren Höhendifferenzen notwendig.

Auf Livingston Island führen heterogene Beleuchtungsmuster bei gleichzeitig hoher Luftfeuchtigkeit nur zu geringfügigen Unterschieden in der Feuchtigkeitsaufnahme der Flechten. Diese Homogenität ist für die antarktischen Endemiten, *Usnea aurantiaco-atra* und *Himantormia lugubris*, Voraussetzung für die Besiedlung. Sie sind dennoch standörtlichen Varianten wie Wind und angrenzender Vegetation ausgesetzt. Während KAPPEN et al. (1990) Expositionseffekte durch Beschattung der Flechten ausgeschlossen haben, konnten von mir beobachtete geringfügige Unterschiede auf diesen Faktor zurückgeführt werden. Obgleich die abiotischen Faktoren auf die Mikrostandorte mit ihrer generell offenen Exposition im Mittel homogen einwirken, nehmen die Messstellen E2 durch hohe Einstrahlungssummen und Messstelle W7 durch frühe Beschattung eine gewisse Sonderstellung ein. Die homogene Vegetationsverteilung zeigt aber, dass die standörtlichen Unterschiede entweder nicht ins Gewicht fallen oder über das Jahr gesehen kompensiert werden. Zugleich stützen die geringfügigen Unterschiede der Kleinststandorte die physiologischen Untersuchungen von SCHROETER (1991). Erst mit stark zunehmender Höhe ändert sich die Vegetationszusammensetzung, was von PINTADO et al. (2001) auf die Temperaturunterschiede

zurückgeführt wird. Der untersuchte Westtransekt, der bis zu einer Höhe von 80m ü NN reicht, zeigte nur zu vernachlässigende Temperaturunterschiede zwischen den Messstellen. Unterschiede werden vermutlich erst innerhalb weit größerer Höhenunterschiede evident.

Aufgrund des stärkeren Gefälles am Westtransekt ist die Vegetationsverteilung insgesamt lückenhafter als am Osthang. Intermediäre Bereiche mit einem geringeren Gefälle weisen mit dem Osttransekt vergleichbare Besiedlung bezüglich der Artendichte und –zusammensetzung auf. Erosion durch Wind, Schnee und Eis spielt in der Antarktis eine nicht zu unterschätzende Rolle (KAPPEN, 1973). Bei der Auswertung der Ergebnisse zeigte sich, dass der abiotische Faktor Wind unterschiedlich auf die geschützte Bucht einwirkt. Der Osthang der Bucht wird durch eine 18 m breite, offene, küstennahe Stelle unterbrochen und somit für einfallende Winde zugänglich. An dem dort liegenden Mikrostandort E11 wurden mit 35 m/s die höchsten Windgeschwindigkeiten aller Standorte ermittelt. Aufgrund dieser hohen Windgeschwindigkeiten werden die anfallenden Schneemengen über diese Stelle hinweg geweht, wodurch die Feuchtigkeitzufuhr am Standort reduziert wird. Diese Einflüsse sind, neben der austrocknenden Wirkung des Windes, wahrscheinlich ausschlaggebend für die geringe Besiedlung an Messstelle E11. Dies gilt, obwohl die Substratstabilität und Hangneigung mit den dichter besiedelten Messstellen E5, E1 vergleichbar sind. Die Messstelle E1 liegt in 10 m Entfernung 1 m unterhalb des besonders exponierten Bereichs und wird zusätzlich von einem Fels abgeschirmt. Durch diesen kann die Windgeschwindigkeit stark herabgesetzt und Schnee akkumuliert werden. Mächtige Schneeauflagerungen erhöhen die potenziell verfügbaren Feuchtigkeitsmengen und begünstigen die Ansiedlung der Kryptogamen. Dies erklärt neben der Substratstruktur auch die flächenhafte Ausbildung von *Stereocaulon alpinum* und die mächtige Moosansiedlung an Messstelle E1. Es kann also festgehalten werden, dass im Allgemeinen die Variation von Mikroklima und Vegetationsmuster zwischen den Kleinstandorten der maritimen Antarktis, auch entlang eines mäßigen Höhengradienten, relativ gering ist. Dies gilt besonders für Unterschiede in der Wasserversorgung, die sich im Laufe der Vegetationsperiode oft ausgleichen. Abweichende Kleinstandorte sind durch spezielle Bedingungen, z.B. durch Windexposition, die sich natürlich wiederum über den Wasserhaushalt auswirkt, charakterisiert. Sie sind aber eher die Ausnahme als die Regel.

Es bleibt die Frage nach Unterschieden zwischen maritimer und kontinentaler Antarktis. In der kontinentalen Antarktis ist der November für exponierte Flechten aufgrund der hohen Luftfeuchtigkeit und der Hauptphase der Schneeschmelze der wichtigste Monat (HOVENDEN et al., 1995). Küstennahe Standorte können aufgrund regional auftretender klimatischer Phänomene den Feuchtigkeitsgradienten, der sich entlang der Antarktischen Halbinsel vom feuchten maritimen zum trockeneren kontinentalen Bereich erstreckt, unterbrechen und höhere Luftfeuchtigkeitswerte auch während der Sommermonate aufweisen. Hierbei scheinen vorgelagerte Schelfeisregionen für die oberflächige Verdunstung und Nebelbildung wichtiger zu sein als offene Wasserflächen. Ungeachtet der vergleichsweise längeren Einstrahlung in diesem

Untersuchungszeitraum am südlichsten Standort (Mars Oasis), werden hier die Niederschläge durch regelmäßige Nebelbildung ergänzt. Dieses Phänomen ist für bestimmte küstennahe Bereiche generell bekannt (LONGTON, 1988). Thurston Island weist hierdurch die reichhaltigste Vegetation entlang der Antarktischen Halbinsel auf. Die Feuchtigkeitsgehalte von *Usnea spacelata* auf Mars Oasis übersteigen die von *Usnea antarctica* auf Lagoon Island. Obgleich die verfügbare Feuchtigkeitsmenge an dem untersuchten südlicheren Kleinstandort während der Sommermonate offensichtlich hoch ist und Flechten im Allgemeinen eine Temperaturadaptation besitzen, dominiert am Standort Mars Oasis fast ausschließlich die Makroflechte *U. spacelata*.

*Usnea spacelata* ist an die harschen Bedingungen der Antarktis adaptiert (KAPPEN, 1985). Am Standort Mars Oasis zeigen die Daten der innerhalb einer Drainagerinne liegenden Messstelle M4, dass dieser wenig exponierte Standort hohe Feuchtigkeitswerte durch zusätzliches Schmelzwasser erreicht. Die Messstelle erreicht mit den Messstellen auf Livingston Island vergleichbare absolute Thallusfeuchtigkeiten von 140% TF/TG. Andererseits weist der auf den ersten Blick von der Feuchtigkeit begünstigte Mikrostandort M4, mit einem Anteil von 3,75 %, Feuchtigkeiten von über 75% TF/TG auf, die nach KAPPEN et al. (1996) als suboptimal gelten müssen. Reichlicher Flechtenbewuchs findet sich auch an Standorten mit lokaler Feuchtigkeitserhöhung durch zusätzliche Evaporation des Wassers, das in den sich anschließenden Schneefeldern zur Verfügung steht. Diese Bedingungen sind von besonderer Bedeutung. Die physiologischen Daten lassen den Rückschluss zu, dass derartig exponierte Standorte (M1, M2, M3) im Sommer zwar seltener unter guten Bedingungen photosynthetisch aktiv sind, dafür aber auch seltener suboptimalen stoffwechselphysiologischen Bedingungen durch übermäßige Wassermengen unterliegen. Um suboptimale Photosynthesebedingungen zu vermeiden, werden offene exponierte Standorte innerhalb einzelner Sandsteinporen und entlang von Felsfissuren besiedelt. Hier kann die aufsteigende Verdunstungsmenge des oberflächennahen Dauerfrostbodens die Feuchtigkeit erhöhen.

Während auf diesem Breitengrad flüssiges Wasser nur eingeschränkt zur Verfügung steht, erlauben die lokal vorkommenden hohen Feuchtigkeitsmengen, z.B. auf Polygonböden, eine eher ungewöhnliche Ansiedlung von Blaualgenflechten wie *Massalongia carnosus*. Die verfügbare Feuchtigkeit und Temperatur sollten eine potenziell reichhaltigere Vegetation erlauben, als sie real entwickelt ist. Erschwerend für Besiedlungsprozesse ist der poröse Sandstein. Standorte mit anderer Oberflächenstruktur, wie z.B. Polygonböden, werden von weiteren Makroflechten erfolgreich besiedelt (Kapitel 11). Generell konserviert die eingeschränkte Vegetationsperiode die vorhandenen Besiedlungsmuster, erschwert aber auch die Ansiedlung zusätzlicher Arten.

Da die Thallusfeuchtigkeit von *Usnea antarctica* auf Lagoon Island während der Messungen im antarktischen Sommer höchstens gerade die Grenze zur physiologischen Aktivität überstieg, ist anhand der ermittelten Daten keine Aussage über physiologische Aktivität möglich. Hierzu wären Messungen im Frühjahr und Herbst aussagekräftiger.

## 17.2 Feuchtigkeitsmuster der Flechten

Mikroklimatische Messungen der abiotischen Bedingungen an einem Standort sind für sich allein genommen noch nicht sehr aussagekräftig. Entscheidend ist die Fähigkeit der Organismen, auf das Angebot der Umwelt zu reagieren. In Bezug auf den Wasserhaushalt bedeutet das nicht nur, dass die physiologische Anpassung relevant ist, sondern auch die unterschiedliche Wasseraufnahme, Wasserabgabe und Wasserspeicherkapazität. Eine wichtige Rolle spielt auch die unterschiedliche Verwertbarkeit verschiedener Wasserquellen von Regen über Schnee zu Tau und Nebel.

Antarktische Fjelle der maritimen Antarktis sind generell früh im Jahr schneefrei (LONGTON, 1988, KAPPEN et al., 1990, WINKLER et al., 1998, WINKLER et al., 2000). Die physiologischen Verhaltensweisen der Flechten sind mit den regionalen Klimabedingungen korreliert (KAPPEN, 1986). Xerische Bedingungen können für die Flechten durch die Wasserspeicherkapazität der teilweise gemeinsam mit den Flechten auf den Felsflächen angesiedelten Moosen überbrückt werden (SCHLENSOG & SCHROETER, 2001). Mit zunehmender Aridität der Standorte gewinnt die Tageslänge an den einzelnen Messstellen an Bedeutung, da die längere Einstrahlung die Austrocknung fördert. Auf Lagoon Island ist die Zufuhr der Feuchtigkeit im Sommer auf wenige Niederschlagsereignisse begrenzt. Die Schneeannehlungen im Frühjahr sowie Schmelzwasser Rinnsale bilden zu dieser Jahreszeit die wichtigen Feuchtigkeitsquellen. Zur Feuchtigkeitsaufnahme steht Flechten mesischer Standorte fließendes Wasser zur Verfügung. An xerischen Standorten der maritimen Antarktis nehmen die Flechten ihre Feuchtigkeit überwiegend aus dem Niederschlag und dem Nebel auf. In Abhängigkeit von der Wasserverfügbarkeit werden unterschiedliche Strategien der Wasseraufnahme verfolgt (LONGTON, 1988). Diese Unterschiede und ihre Auswirkungen treten generell zwischen den Arten auf und spielen an unmittelbar aneinandergrenzenden Flechtenstandorten eine Rolle. Spezifische Strategien der Flechten können für das Wachstum an unmittelbar aneinandergrenzenden Standorten mit verschiedenen mikroklimatischen Bedingungen eine Rolle spielen. Im Folgenden sollen die Strategien verschiedener Arten verglichen werden.

### 17.2.1 *Usnea aurantiaco-atra* und *Himantormia lugubris*

*Usnea aurantiaco-atra* kommt meist auf Küstenfelsen und *Himantormia lugubris* auf Windkanten vor, aber auf Livingston Island findet man die Arten gemeinsam in einem Übergangsbereich. Beide endemischen Strauchflechten nehmen die Feuchtigkeit in unterschiedlicher Weise auf. *U. aurantiaco-atra* kann durch ihre feine Verästelung und durch apikal entwickelte Apothecien die Oberfläche vergrößern und nach anfänglicher Verzögerung schnell viel Feuchtigkeit aus dem Niederschlag aufnehmen. Nach der oberflächigen Wasseraufnahme kann die Feuchtigkeit langsam in den Hyphen des Zentralstrangs oder in den Apothecien gespeichert werden. Die Feuchtigkeitsabgabe erfolgt verzögert, da das Wasser nur

langsam vom Zentralstrang durch das umgebende Gewebe hindurch freigegeben wird (JAHNS & OTT, 1983, SCHÖLLER, 1991, SCHUSTER, 1985). *H. lugubris* verfügt über ein ähnlich kompaktes Speichergewebe, aber die Austrocknungsphase von *U. aurantiaco-atra* verläuft schneller als bei *H. lugubris*. Während *U. aurantiaco-atra* zahlreiche Schwankungen der Thallusfeuchtigkeit aufweist, zeigt *H. lugubris* einen gleichförmigen Feuchtigkeitsverlauf. Wahrscheinlich ist die Struktur der einzelnen Thallusäste hierfür verantwortlich. Die einzelnen Thallusäste von *U. aurantiaco-atra* werden von der Basis zur Spitze im Durchmesser zunehmend enger und dünner, während bei *H. lugubris* mehr oder weniger homogen geformte Thallusäste vorliegen, und dünne Äste verlieren Wasser schneller als dicke.

Beide Arten sind in der Lage, aus feuchter Atmosphäre Feuchtigkeit aufzunehmen. Interessant ist, dass unter Laborbedingungen beide Arten einen parallelen Verlauf der Wasseraufnahme zeigen. Untersuchungen von KAPPEN (1985) haben gezeigt, dass beide Arten nach 144 Stunden in gesättigter Atmosphäre einen parallelen Feuchtigkeitsanstieg auf 80% TF/TG zeigen. Entgegen diesen im Labor ermittelten Feuchtigkeitswerten, zeigt *Himantormia lugubris* aber im Freiland ein abweichendes Verhalten. Ein ähnlicher Unterschied zwischen den im Freiland und im Labor ermittelten Daten wurde bereits bei Untersuchungen an *Stereocaulon alpinum* nachgewiesen (HAHN et al., 1993). Inwieweit die unter konstanten Laborbedingungen ermittelten Daten prinzipiell von denen im Freiland abweichen, sollte geklärt werden. Der reale Wassergehalt der Flechte ist vor allem von der Feuchtigkeitsquelle abhängig. Schneeauflagerungen und Tauvorgänge führen zu den höchsten ermittelten Feuchtigkeitsanstiegen, da eine gleichmäßige, langzeitige Wasserzufuhr erfolgt. Der Feuchtigkeitsverlauf bei *H. lugubris* verläuft unter Schmelzwassereinfluss kontinuierlich. Kurzzeitige Niederschläge können entsprechende Feuchtigkeitsmengen nicht hervorrufen. Höhere Feuchtigkeiten werden erst durch Dauerniederschläge erzielt. Diese Tatsache ist insofern bemerkenswert, als die Grünalgenflechte *H. lugubris* durch Schmelzwasser so lange feucht bleibt, wie es sonst nur für Blaualgenflechten üblich und erforderlich ist. Trotz der Fähigkeit Feuchtigkeit aus der Luft aufzunehmen ist der Feuchtigkeitsanstieg durch Schnee ergiebiger. Diese Eigenschaft erklärt neben der Temperaturanpassung die bevorzugte Besiedlung im Bereich exponierter Windkanten, an denen sich Schneeanwehungen bilden.

Der Rückschluss, dass dunkle Thalli vermehrt Strahlung absorbieren und dadurch schneller austrocknen, trifft bei *Himantormia lugubris*, aufgrund der kompakten Thallusstruktur unter den sommerlichen Verhältnissen an den ermittelten Standorten, nur eingeschränkt zu. Vielmehr kann durch die kompakte Thallusstruktur im eingequollenen Zustand, ähnlich wie bei *Stereocaulon alpinum*, ein Feuchtigkeitsplateau unter verschiedenen Witterungslagen erreicht und gehalten werden. Im Frühjahr unterstützt die dunkle Farbe von *H. lugubris* die Tauprozesse aufliegender Schneemassen. Sowohl *Usnea aurantiaco-atra* als auch *H. lugubris* können Habitate besiedeln, die durch Schneeauflagerungen und Niederschlag beeinflusst werden. Die Zeiten optimaler Stoffwechselaktivität beider endemischer Flechten liegen offensichtlich in verschiedenen

Jahreszeiten. *H. lugubris* profitiert eher von den Schneeauflagerungen im zeitigen Frühjahr, während *U. aurantiaco-atra* höhere Feuchtigkeitsgehalte durch den höheren Niederschlag im späteren Frühjahr und Herbst erzielt. Der ungleiche Feuchtigkeitsgewinn von *U. aurantiaco-atra* und *H. lugubris* führt zu unterschiedlicher jahreszeitlicher Photosyntheseaktivität. Um detaillierte Aussagen über die antarktische Primärproduktion machen zu können, sind deshalb nicht nur Kurzzeit-, sondern auch Langzeituntersuchungen des Wasserhaushalts verschiedener Flechtenarten notwendig.

*Himantormia lugubris* erreicht im Frühjahr einen geringfügigen Feuchtigkeitsvorteil gegenüber *Usnea aurantiaco-atra*. Das reichhaltige Vorkommen der Art an schattigen Standorten kann auf die Notwendigkeit einer kontinuierlichen Thallusfeuchtigkeit zurückgeführt werden, wie sie ähnlich auch für *Stereocaulon alpinum* erforderlich ist. Das fehlende Vorkommen der Art *Himantormia* am Ostransekt ist nicht auf die höheren Einstrahlungsintensitäten, sondern auf die Beleuchtungsdauer zurückzuführen, die zu stärkerer Austrocknung führt. Der generell geringe Energiegewinn der Art unterstützt diese Hypothese (KAPPEN, 1985). Inwieweit dies in Zusammenhang mit der physiologischen Aktivität der Flechte unter bestimmten mikroklimatischen Bedingungen steht, sollte künftig geklärt werden.

### 17.2.2 *Usnea antarctica* und *Umbilicaria antarctica*

In der südlichen maritimen Antarktis zeigen an dem Standort Lagoon Island unmittelbar nebeneinander wachsende Arten ein unterschiedliches Feuchtigkeitsverhalten. Die strauchförmige Flechte *Usnea antarctica* kommt an steilen Felsflächen gemeinsam mit der foliosen Flechte *Umbilicaria antarctica* vor, wo beide nur selten direkt vom Schnee bedeckt werden. Wasser aus tauendem Schnee steht den Flechten nur zu bestimmten Tageszeiten und Niederschlag nur zu bestimmten Jahreszeiten zur Verfügung. Diese eingeschränkte Wasserversorgung macht eine rasche Absorption geringer Wassermengen notwendig. Durch eine rasche Absorption von Wasser wird der Stoffwechsel innerhalb weniger Sekunden aktiviert (LONGTON, 1988, KAPPEN, 1993). Hierdurch kann die Aktivität der antarktischen Flechten bei einigen Flechtenarten bessere Resultate erreichen als in den Hochgebirgen der gemäßigten Breiten (SANCHO et al., 2001). Bei Temperaturen unter dem Gefrierpunkt können gefrorene, Wasser gesättigte Thalli, u.a. durch die Fähigkeit des Mycobionten zur Eiskeimaktivität (Ice Nucleation Activity, ICA), physiologisch aktiv sein. Eine positive Kohlenstoffassimilation ist bei *Usnea antarctica* noch bei Temperaturen von  $-5^{\circ}\text{C}$  gewährleistet. Schneekristalle bilden bei Temperaturen unter dem Gefrierpunkt die Feuchtigkeitsquelle der Flechten (KAPPEN, 1989). Die Gattung *Usnea* erhöht die Feuchtigkeitsaufnahme durch Oberflächenvergrößerung. Feuchtigkeit kann auch in den sexuellen Reproduktionsstrukturen, den Apothecien, gespeichert werden. Dennoch führen die hohe Luftfeuchtigkeit und die zahlreich entwickelten Apothecien an *Usnea aurantiaco-atra* nicht zu einer Feuchtigkeitsübersättigung der Thalli. Die geringen Feuchtigkeitsmengen auf Lagoon Island erlauben nur eine eingeschränkte Stoffwechselaktivität der Flechten. Der Energiegewinn ist nicht ausreichend, um regelmäßig Apothecien zu

entwickeln. Die verfügbaren Schneeauflagerungen sind auf Lagoon Island bis spätestens Dezember aufgebraucht. Das längs der Felsflächen herabrinne Wasser erzeugt bei *Usnea antarctica* keinen signifikanten Feuchtigkeitsanstieg, da es den größten Teil der strauchförmigen Thalli, die über das Substrat emporragen, gar nicht erreicht. Die Zeiten physiologischer Aktivität sind bei *Usnea antarctica* auf die erhöhte Luftfeuchtigkeit während der einsetzenden Niederschläge im Herbst begrenzt.

*Umbilicaria antarctica* hingegen kann das an der Felswand herabrinne Wasser aufnehmen, um den Wassergehalt des Thallus für stoffwechselfysiologische Aktivitäten zu erhöhen. Die Wasseraufnahme der flach wachsenden Thalli von *Umbilicaria antarctica* erfolgt prinzipiell über die gesamte Thallusoberfläche, wobei einzelne Thallusbereiche unterschiedlich effizient sind. Neben der Oberflächenstruktur der Thalli können auch Inkrustierungen die Aufnahmerate beeinflussen (SCHÖLLER, 1997). Luftgefüllte Bereiche in der aufgelagerten Epicortalschicht können bei überstarker Einstrahlung die Lichtmenge in feuchten aber nicht ganz eingequollenen Thalli auf das gewünschte Maß herabsetzen und dadurch die physiologische Aktivität optimieren (SCHLENSOG & SCHROETER, 2001). Verschiedene Untersuchungen haben gezeigt, dass die Wasseraufnahme der *Umbilicaria* Arten durch Rhizinen der Lagerunterseite erfolgt. Oberflächlich auftreffendes Wasser perlt hingegen unmittelbar ab. Nach VALLADARES et al. (1998) ist *Umbilicaria antarctica* substrat-hygrophytisch. Die Rhizinomorphen sind in der Lage, große Mengen an Wasser aufzunehmen und auch länger zu halten. Zusätzlich kann bei den *Umbilicaria*-Arten Wasser in der Photobiontenschicht, in der Epinekralschicht und der Rinde der Unterseite, nicht aber in der oberen Rinde gespeichert werden. Eine mögliche Ursache hierfür ist die Verteilung der Flechteninhaltsstoffe (ZIMMER, 1999). In der unteren Rinde liegen keine höheren Konzentrationen von Flechteninhaltsstoffen vor, während die Hauptkonzentration der hydrophoben Stoffe sich in der oberen Rinde findet, wodurch das Wasser abperlt. *Umbilicaria antarctica* hat ihr Wachstum durch Verlängerung und weniger durch Intensivierung der photosynthetisch aktiven Periode optimiert. Anhand der vorliegenden Untersuchungen kann die Besiedlung längs der Felsflächen nicht eindeutig als mesisch oder xerisch eingestuft werden. Die Feuchtigkeitsaufnahme von *Usnea antarctica* und *Umbilicaria antarctica* an einem Standort zeigt, dass innerhalb weniger Zentimeter eine gemeinsame Ansiedlung von Arten vorkommen kann, die ihre Feuchtigkeit einerseits eher aus dem Niederschlag (*Usnea antarctica*) und andererseits eher aus Schmelzwasser (*Umbilicaria antarctica*) aufnehmen. Insgesamt ist die Feuchtigkeitsverteilung der Standorte zum Einzelzeitpunkt relativ homogen, während sich bei der Betrachtung längerer Zeiträume doch Unterschiede ergeben (SCHLENSOG & SCHROETER, 2001). Die Bevorzugung bestimmter Formen der Wasserversorgung durch einzelne Arten führt also nicht zu einer Trennung der Besiedlungsareale, da alle benötigten Wasserquellen in ausreichendem Maße, wenn auch oft zeitlich versetzt, zur Verfügung stehen.

### 17.2.3 Vergleich der potenziellen physiologischen Aktivität

Die angeführten Verlaufskurven der Feuchtigkeit zeigen eine unterschiedliche Wasserverfügbarkeit an den einzelnen Standorten und eine somit potenziell unterschiedliche Stoffwechselaktivität der Flechten. Im Rahmen dieser Untersuchungen konnten keine kontinuierlichen Messungen der Stoffwechselaktivität durchgeführt werden. Um dennoch einen Zusammenhang zwischen den ermittelten mikroklimatischen Daten und dem physiologischen Zustand der Flechten herstellen zu können, werden im Folgenden die in der Literatur veröffentlichten Labordaten für Grenz- und Optimalwerte des Lichts und der Temperatur mit der für diese Arbeit im Freiland gemessenen Thallusfeuchtigkeit korreliert. Die Analyse beschränkt sich auf Grenzwerte. Physiologisch aktive Flechten benötigen im Allgemeinen einen Mindestgehalt an Feuchtigkeit von 20% TF/TG (LANGE, 1969, LANGE et al., 1990). Aufgrund der außergewöhnlichen Berindung und Pigmentierung kann *Usnea aurantiaco-atra* bis zu einer Temperatur von 10°C und Lichtintensitäten von 500 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] optimale Photosynthese betreiben (KAPPEN, 1985). Langzeituntersuchungen von SCHROETER (1997) haben gezeigt, dass Stoffwechselaktivität bei *U. aurantiaco-atra* während des Jahres bei Temperaturen zwischen -7°C und +7°C möglich ist. *U. aurantiaco-atra* erreicht wie *U. antarctica* ihren Lichtkompensationspunkt bei 20 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ]. Da die Lichtsättigung der photosynthetischen Aktivität temperaturabhängig ist, beschränken sich die Aussagen auf die in Tab. 3 dargestellten Grenzwerte.

| Flechten                     | LKP  | FKP  | Sättigung   |
|------------------------------|--|--|---|
| <i>Usnea aurantiaco-atra</i> | 20 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ]<br>(SCHROETER, 1991)   | 20% TF/TG<br>70% TF/TG supraoptimal<br>(KAPPEN & REDON, 1987)  | bei 0°C und 300 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ]<br>bei 20°C und 500 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] (SCHROETER, 1991)<br>10°C und 60% TF/TG<br>(KAPPEN, 1985) |
| <i>Usnea antarctica</i>      | 20 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] bei<br>5°C (SCHROETER, 1991)<br>bei 20°C und 200 PPFD<br>[ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] | 20% TF/TG<br>150%TF/TG Depression<br>(SCHROETER et al., 1991)  |   |
| <i>Usnea sphacelata</i>      | 30 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ]<br>(KAPPEN, 1988)  | 40% TF/TG Gaswechsel<br>(KAPPEN, 1985)<br>150%TF/TG Depression | bei 5°C und 250 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ], bis 140% TF/TG<br>(KAPPEN, 1983a).<br>unter 75% TF/TG, (KAPPEN et al., 1996)  |

**Tab. 3** Grenzwerte physiologischer Aktivität der verschiedenen *Usnea* Arten. LKP: Lichtkompensationspunkt, FKP: Feuchtigkeitskompensationspunkt.

Die in Tab. 3 angeführten Sättigungswerte der Temperatur und gleichzeitig des Lichts wurden auf Livingston Island während des Untersuchungszeitraums an feuchten Thalli von *Usnea*

*aurantiaco-atra* nicht erreicht. Suboptimale Bedingungen entstehen, wenn niedrige Lichtintensitäten und höhere Temperaturen gemeinsam auf feuchte Thalli einwirken. Die Kombination von Thallusfeuchtigkeiten über 20% TF/TG, Lichtintensitäten unter 20 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ] und Thallustemperaturen über 5°C wurde an der exemplarisch ausgewählten Messstelle E1 auf Livingston Island mit einem prozentualen Anteil von 17,7 % (bezogen auf den Messzeitraum) ermittelt. *U. antarctica* und *U. sphacelata* sind dieser Faktorenkombination nicht ausgesetzt. Physiologische Aktivität ist mit Unterbrechungen während des ganzen Jahres möglich. Negative Stoffwechselbilanzen ergeben sich häufig während des Herbstes und im Frühwinter, wenn die Beleuchtungsdauer rückläufig ist und die Niederschlagsmenge die Stoffwechselaktivität limitiert (SCHROETER, 1991). Innerhalb eines Tages können im Sommer durch niedrige Lichtintensitäten am Abend suboptimale Bedingungen vorliegen. Lichtintensitäten unter 20 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ] werden mit Temperaturen zwischen 5°C und 8°C auf Livingston Island zwischen 22:00 Uhr und 7:00 Uhr erreicht. Hohe Strahlungsintensitäten, die zum Austrocknen der Flechten führen, können diese Spanne verkürzen. Dennoch liegen über fast neun Stunden suboptimale Bedingungen für die Photosynthese vor. Dies ist umso überraschender, als im Allgemeinen davon ausgegangen wird, dass primär der Feuchtigkeitsmangel im Sommer die Kohlenstoffassimilation limitiert, während offensichtlich suboptimale Bedingungen im antarktischen Sommer auch durch unzureichende Einstrahlung ausgelöst werden können. Zusätzlich können auf Livingston Island für *U. aurantiaco-atra* noch kurzzeitig ungünstige Bedingungen für physiologische Aktivität am frühen Morgen, zwischen 7:00 Uhr und 9:00 Uhr, und am späten Nachmittag, zwischen 17:00 Uhr und 20:00 Uhr, durch suboptimale Umgebungstemperaturen vorliegen. Langfristige Einschränkungen der Stoffwechselaktivität der Flechten erfolgen weniger durch geringe Lichtintensitäten als eher durch suboptimale Temperaturen während der Nacht. Abfallende Felsflächen begünstigen durch ihre dünne Besiedlung und Ausstrahlung die nächtliche Abkühlung. Den Flechten dieser dünn besiedelten Standorte fehlt außerdem die für die physiologische Aktivität notwendige Feuchtigkeit. Im Gegensatz dazu kann an Messstellen, an denen sich auch Moose angesiedelt haben, die Feuchtigkeit länger zur Verfügung stehen. Gleichzeitig führt die isolierende Wirkung der Moose zu einer Temperaturerhöhung mit höherer Atmungsaktivität und dadurch wiederum zu suboptimalen Bedingungen. Der Vorteil der Flechten während des Sommers an Standorten der maritimen Antarktis häufiger stoffwechselaktiv zu sein als an den südlicheren Standorten, wird durch die oft ungünstige Kombination der klimatischen Faktoren wieder verringert. Eingeschränkte physiologische Aktivität aufgrund von relativ hohen Thallusfeuchtigkeiten über 150% TF/TG wird in der untersuchten Jahreszeit nicht erreicht.

Die höchsten mittleren Werte der Thallusfeuchte, die von *Usnea antarctica* erreicht werden, betragen 21,9% TF/TG. Exponierte Flechtenstandorte auf Lagoon Island weisen ähnliche Korrelationen zwischen der Feuchtigkeit und dem Licht auf, wie sie auf Livingston Island vorkommen. Die Feuchtigkeitswerte liegen jedoch weit unter denen von Livingston Island. Hohe Strahlungsintensitäten und eine niedrige Luftfeuchtigkeit bedingen am Tage die Aufheizung der

Umgebung bzw. der Thalli. Bei dieser Klimalage kann der für Trockengebiete charakteristische Taufall in den Morgenstunden zu einer Erhöhung der Thallusfeuchtigkeit auf bis zu 25% TF/TG führen. Hierbei wird der Feuchtigkeitskompensationspunkt der Flechten für physiologische Aktivität um 16% TF/TG und damit deutlich, aber nicht sehr weit überschritten. Auch wenn dieser Anstieg der Feuchtigkeit nur unwesentlich ist, so kann der Taufall doch die Austrocknungszeit unter der intensiveren Lichtintensität des Tages verzögern. Während Flechten in der Wüste auf diese morgendliche Feuchtigkeit angewiesen sind (LANGE, 1992), profitieren die Flechten auf Lagoon Island zusätzlich vom Niederschlag. Feuchtigkeitswerte über 20% TF/TG werden an der schattigen *Usnea antarctica* Messstelle B4 mit einem Anteil von 10,7 % und an der exponierten Messstelle B5 mit 24% erzielt. Innerhalb des Messzeitraums liegt aufgrund der ungleichen Wasseraufnahme 72% der Feuchtigkeit an der *Umbilicaria antarctica* Messstelle B6 über 20% TF/TG. Die physiologischen Optimalwerte von *Umbilicaria antarctica* liegen wahrscheinlich in einem anderen Bereich. Suboptimale Bedingungen mit Feuchtigkeiten über 20% TF/TG und Thallustemperaturen über 5°C bei gleichzeitigen Lichtintensitäten unter 30 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ] wurden in dieser Kombination an den *Usnea antarctica* Messstellen nicht erreicht, an der *Umbilicaria antarctica* Messstelle hingegen zu 1,7 %. Ein nächtlicher Feuchtigkeitsanstieg bei *Usnea antarctica* an der Messstelle B4, trotz Luftfeuchtigkeit unter 80% rH, kann auf Kondensationsvorgänge unterhalb der Schuttansammlungen und durch die oberflächennahe Lage des Dauerfrostbodens innerhalb des Tals zurückgeführt werden. Dennoch liegen die charakteristischen klimatischen Verhältnisse für Standorte einer Blockhalde im gemäßigten Klimabereich mit einem regelmäßigen Anstieg der Thallusfeuchtigkeit nicht vor (OTT & JAHNS, 1999). Die Messstelle B5 mit *Usnea antarctica* zeigt durch ihre exponierte Lage in dieser Zeit kaum einen Feuchtigkeitsanstieg. Da hier die Feuchtigkeit in den Morgenstunden nur minimal von 15% auf 18% TF/TG erhöht werden kann, ist der Wassergehalt für eine positive Assimilationsrate nicht ausreichend. Generell kann der Einfluss der unterschiedlichen Exposition der Messstellen hervorgehoben werden, wodurch entscheidende Unterschiede im Wassergehalt erzielt werden. Die Messstelle B4 (*Usnea antarctica*) erhält regelmäßig morgendlichen Taufall, aber dennoch ist die Besiedlung geringer als an der exponierteren Messstelle B5. Die insgesamt niedrigeren Beleuchtungs- und Feuchtigkeitssummen sowie die jahreszeitlichen Schneeakkumulationen begrenzen die erfolgreiche Ansiedlung und somit die Besiedlungsprozesse an diesem Standort. Seitlich steil abfallende Hänge schützen das Tal vor direktem Einfluss einiger abiotischer Faktoren. Die Messstelle B4 bleibt häufig von Schneetreiben und Niederschlägen mit gleichzeitig hohen Windgeschwindigkeiten unbeeinflusst, während die küstennahen, offen exponierten Messstellen B5 und B6 durch diese Einflüsse ihre Feuchtigkeitsmengen deutlich erhöhen können. Im Sommer werden die Besiedlungsprozesse bei B4 durch die fehlende Feuchtigkeit eingeschränkt. Andererseits können in den Wintermonaten innerhalb des Tals mächtige Schneeansammlungen entstehen und dadurch das Substrat nicht besiedelbar machen.

Bei der an niedrige Temperaturen angepassten *Usnea sphacelata* liegt der Lichtkompensationspunkt höher als bei *U. aurantiaco-atra*. Dies ist eine Anpassung an die höheren Strahlungsintensitäten der Standorte der kontinentalen Antarktis (KAPPEN, 1985). Neben der physiologischen Anpassung an niedrigere Temperaturen reduziert sich durch die begrenzte Wasserverfügbarkeit die Photosyntheserate von *U. sphacelata*. Punktuell suboptimale Bedingungen schränken aufgrund der hohen Lichtintensität während des Messzeitraums die physiologische Aktivität der Flechten nicht ein. Eine Korrelation zwischen suboptimalen Temperaturen und feuchten Thalli konnte nicht nachgewiesen werden. Die regelmäßige Nebelbildung kann die Feuchtigkeit der Flechten über 30% TF/TG erhöhen und gewährleistet physiologische Aktivität innerhalb des Untersuchungszeitraums an Messstelle M2 für 6,6% und an Messstelle M4 für 24,7% des Untersuchungszeitraums. Hierbei können auch suboptimale Feuchtigkeitsmengen vorliegen. Auf Mars Oasis werden bevorzugt einzelne Steine mit einem Durchmesser über 20 cm besiedelt. Substratstabilität und suboptimale Feuchtigkeitsbedingungen scheinen in gleichem Maße für diese Art des Besiedlungsmusters verantwortlich zu sein.

Sandstein besitzt durch seine Großporigkeit die Eigenschaft, Wasser schnell aufzusaugen, erschwert aber die Ansiedlung der Flechten durch Versickern der Feuchtigkeit. Das Wasser kann sich andererseits längere Zeit im Felsen bei Temperaturen unter Null Grad halten und den Flechten weiterhin durch Evaporation zur Verfügung stehen. Der Gefrierpunkt für Sandstein liegt bei  $-3^{\circ}\text{C}$ . Häufige Gefrier-Tau-Zyklen fördern die physikalische Verwitterung. Die sich hierbei abschälende Oberfläche hemmt weitere Besiedlungsprozesse, obgleich in Bezug auf andere Faktoren die Ansiedlung verschiedener Makroflechten potenziell möglich wäre. Suboptimale Bedingungen, bei denen die Feuchtigkeit unter 20% TF/TG, die Thallustemperatur über  $5^{\circ}\text{C}$  und die Lichtintensität unter 30 PPFD [ $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ] liegen, kommen an Messstelle M2 mit einem prozentualen Anteil von 8,5% vor. Eine Kombination dieser Temperatur- und Lichtwerte mit Feuchtigkeiten unter 20% TF/TG tritt nicht auf. Ungünstige Faktorenkombinationen scheinen nur vorzuliegen, wenn die Thalli gerade vom physiologisch inaktiven zum aktiven Zustand übergehen. Die Temperatur- und Lichtanpassung von *Usnea sphacelata* erlaubt die sporadische Ansiedlung in zahlreichen Habitaten auf Mars Oasis. An Messstelle M4 können die intensiven Schmelzwasserdrainagen durch Überschwemmung und Substratverlagerung die Ansiedlung erschweren.

Den endemischen Arten steht das Verhalten der kosmopolitisch verbreiteten Art *Stereocaulon alpinum* gegenüber. Der Vergleich verschiedener *S. alpinum* Standorte kann die Breite der ökologischen Amplitude aufdecken. *S. alpinum* besiedelt auf Livingston Island und auf Lagoon Island mesische Standorte, die unterschiedlich lange mit Schmelzwasser gespeist werden. Die Strauchflechte bildet kleinere Polster bis hin zu kleinen Matten. Im Kontrast zu *Usnea antarctica*, die nur geringfügig Wasser speichern kann (HUISKES et al., 1997), wird bei *S. alpinum* durch die polsterförmige Wuchsform in bestimmtem Maße die Verfügbarkeit der Feuchtigkeit verlängert. Die Untersuchungen der Chlorophyllfluoreszenz erlauben eine

zusätzliche Aussage über die physiologische Aktivität der Flechte. *S. alpinum* ist als Hochgebirgsart an hohe Lichtintensität in feuchtem Zustand angepasst (HAHN et al., 1993). Die notwendige hohe Feuchtigkeit erhält die Art durch die Zufuhr von Schmelzwasser, das durch die Polsterform gespeichert werden kann und so der Flechte längere Zeit zur Verfügung steht. Die Ansiedlung der Flechten in einem generell trockenen Gebiet, wie Lagoon Island, ist nur an bestimmten Standorten möglich. Entlang von Felskanten, die Schatten spenden und somit die Austrocknungsprozesse hinauszögern, und innerhalb von Bereichen mit Schmelzwasserabfluss ist eine erfolgreiche Besiedlung möglich. Den Fels herabrinnendes Wasser und Schneeakkumulation auf den Thalli bilden die Feuchtigkeitsquellen. An schattigen Standorten kann der Lichtmangel durch längere Feuchtigkeit (KAPPEN & VALLADARES, 1999) und einen höheren Chlorophyllgehalt kompensiert werden (SANCHO et al., 2001). Die frühe Beschattung an Messstelle C4 auf Lagoon Island führt zu suboptimalen Bedingungen für die physiologischen Aktivitäten. Um ausreichende Feuchtigkeiten für physiologische Aktivitäten zu erhalten, werden suboptimale Bedingungen der Lichtintensität in Kauf genommen. Das Gefrieren der Wasservorräte in der Umgebung während der Nacht und der dadurch drohende Abfall der Thallusfeuchtigkeit wird durch die hohe Wasserspeicherkapazität des Thallus überbrückt. Photosyntheseaktivität ist in gefrorenen, mit Wasser gesättigten Thalli ohne Schädigung möglich. Die Anpassungen der Flechte ermöglichen eine Besiedlung entsprechend der Regel der Standortkonstanz (KAPPEN, 1986), wie sie bereits oben für *Usnea*-Arten besprochen wurde. In der maritimen Antarktis, auf Livingston Island, können die Zeiten der Stoffwechselaktivität an exponierten Standorten durch eine gemeinsame Besiedlung der Standorte mit *Polytrichum alpinum* verlängert werden. Eine ausreichende Wasserversorgung im Untergrund gewährleistet eine ununterbrochene photosynthetische Aktivität der Moose (SCHLENSOG & SCHROETER, 2001). *P. alpinum* kann unter Laborbedingungen selbst bei einer Luftfeuchtigkeit von 40% Wasser durch seine feuchte Oberfläche aufnehmen (NOAKES & LONGTON, 1988) und über Leitgewebe weitertransportieren (BAYFIELD, 1973). Eine Vergesellschaftung von *S. alpinum* und *P. alpinum* verhindert gleichzeitig ein rapides Austrocknen der Flechte, zumal zur Aktivierung des Photosyntheseapparates von *S. alpinum* höhere Wassermengen notwendig sind (HAHN et al., 1993). Es ist für die Flechte vorteilhaft, wenn die Feuchtigkeit in der Umgebung kontinuierlich und nicht stoßweise zur Verfügung steht.

#### 17.2.4 Endemiten und Kosmopoliten

Die endemischen Flechten weisen eine engere ökologische Amplitude auf als die kosmopolitischen Arten. Ihre Adaptation und Spezialisierung an den untersuchten Standorten spiegelt sich in dem Energiehaushalt wider. Den endemischen frutikosen Arten ist es im Gegensatz zu den kosmopolitischen Arten möglich, sexuelle Reproduktionsstadien zu entwickeln. Erreichen die endemischen Arten ihrerseits ihr Verbreitungslimit, so beschränken auch sie sich auf die vegetative Reproduktion (ZIMMER, 1999). Auch Flechten, die sich in der Antarktis im Speziationsprozess befinden (z.B. *Umbilicaria kappeni*), scheinen eine vegetative

Verbreitung zu bevorzugen. Andererseits weist *Himantormia lugubris* als angepasste endemische Art deutlich niedrigere Stoffwechselraten auf und ist dennoch in der Lage, in der maritimen Antarktis zahlreiche Apothecien zu entwickeln. Ganz allgemein haben Untersuchungen gezeigt, dass die Flechten an ihrem Verbreitungslimit konkurrenzschwächer sind (TOPHAM, 1977) und die Bedingungen für das Wachstum nicht immer optimal sind (SCHROETER et al., 2001).

## 18 Besiedlungsmuster

Auch unter geeigneten mikroklimatischen Bedingungen müssen Flechten noch die Aufgabe bewältigen, sich auf einem bestimmten Substrat anzusiedeln und diesen Standort zu behaupten. Wenn, wie es in der Antarktis der Fall ist, zumindest zeitweise ungünstige oder sogar extreme Klimaeinflüsse hinzukommen, müssen unter Umständen spezielle Adaptationen entwickelt werden. Dabei kann es sich zum Beispiel um veränderte, spezialisierte Wuchsformen und um Anpassungen in der Anatomie handeln. Es muss aber auch berücksichtigt werden, dass von anderen extremen Standorten außerhalb der Polargebiete bekannt ist, dass verschiedene Flechtenarten durch intensive Interaktion Besiedlungsvorteile erreichen. Bei den Kontakten handelt es sich in einigen Fällen um parasitische Verhaltensweisen, während aber viel häufiger andere Formen der Interaktion auftreten. Es ist anzunehmen, dass in der Antarktis ähnliche Systeme auftreten. Aus diesem Grunde wurden exemplarisch die Besiedlungsmuster von Polygonböden untersucht, die durch ihre mangelnde Stabilität ein besonders schwieriges Substrat darstellen. Um die Interaktions- und Besiedlungsmuster zu verstehen, reicht es dabei nicht, nur die makroskopischen Flechten zu bearbeiten, sondern auch die Mikroorganismen müssen in die Untersuchungen einbezogen werden.

Für die sekundäre Ansiedlung makroskopisch sichtbarer Organismen in antarktischen Habitaten (SMITH, 1990) ist der fast unsichtbare Prozess der Primärbesiedlung durch Populationen von Mikroorganismen, Algen und Mikroflechten unabdingbare Voraussetzung. Er ist durch die Absonderung organischer und anorganischer Stoffe für die Stabilisierung der Erde von besonderer Bedeutung. Biotische Krusten sind weltweit in den ariden und semi-ariden Landschaften der Erde verbreitet. Die Organismengemeinschaften aus Grün- und Blaualgen, Laub- und Lebermoosen, Pilzen und vor allem Krustenflechten überziehen den Boden in einer oft geschlossenen Schicht. Sie sind durch ihre Rhizoide, Hyphenstränge und Algen dicht in den obersten Millimetern des Bodens verankert. Ein wichtiger Faktor für die Stabilisierung der Polygonböden gegen Kryoturbationen sind die von filamentösen Strukturen abgesonderten Schleim- und Gallertsubstanzen, die die Bodensubstrate binden. Durch ihre Funktion bei der Substratstabilisierung und der Feuchtigkeitsspeicherung übernehmen diese Krusten in verschiedenartiger Zusammensetzung eine wichtige Rolle in den Ökosystemen (LANGE et al., 1997). Der Vergleich der Besiedlung von Polygonböden zeigt, dass diese Habitate für Flechten besiedelbar sind, dass aber nur Arten einer für diese Substratbedingungen charakteristischen

Assoziation sich ansiedeln können. Da Flechten zu den natürlichen Pionieren gehören, ist die Konkurrenz unter ihnen gering. Sich ändernde Umweltbedingungen können den Artwechsel und die Zusammensetzung der Vegetation herbeiführen (TOPHAM, 1977). Eine wichtige Voraussetzung für das Wachstum ist die Art der Wasserversorgung. Der vertikale Besiedlungsprozess auf Böden zeigt, dass Algen erst an die Oberfläche wandern, wenn ausreichend Wasser vorhanden ist. Feuchtigkeit spielt auch bei der vertikalen Besiedlung von Felsen eine große Rolle (KENNEDY, 1993).

Auf den Polygonböden ist nicht die gesamte Fläche von Flechten besiedelt. Der Rand der Polygone besteht aus größeren Steinen, die offensichtlich kein geeignetes Substrat darstellen und ungünstig für die Wasserversorgung sind. Andererseits ist das Zentrum der Polygone durch die Frosteinwirkung zu instabil und die Substrateile werden zu leicht umgelagert. Die Flechtenbesiedlung konzentriert sich deshalb auf den Randbereich der Feinerde und die Erde zwischen den größeren Randsteinen. Damit ist die besiedelbare Fläche relativ klein und ein räumlicher Kontakt der Organismen wird bereits hierdurch erzwungen. Es bleibt aber zu diskutieren, welche Form diese Kontaktaufnahme annimmt und welche Auswirkungen sie hat.

Bereits LONGTON (1967) zeigte, dass vergleichbare Standorte identische Flechtengesellschaften aufweisen. Zwischen den Arten der Gesellschaft finden jedoch Interaktionen statt, die artspezifische Muster aufweisen, die von mutualistisch bis parasitisch reichen können. Im Folgenden werden zunächst die Begriffe für die Kontaktformen erläutert, bevor anschließend versucht wird, die Interaktionen den Definitionen zuzuordnen und ihre morphogenetischen Besonderheiten zu diskutieren.

## 18.1 Theoretische Grundlagen

Flechten als Symbioseorganismen besitzen durch das Zusammenleben von Mycobionten und Phycobionten einen charakteristischen Thallus. Die Symbiosepartner bilden eine morphologisch-anatomisch und physiologisch hoch differenzierte Organisationsform aus. Man gelangt immer mehr zu der Erkenntnis, dass die Flechtensymbiose nicht ausschließlich ein Zusammenleben verschiedener Organismen zum Vorteil der in dieser Gesellschaft sich ergänzenden Partner ist. AHMADJIAN (1993) spricht hierbei von ‚kontrollierendem Parasitismus‘.

Vielmehr handelt es sich um eine Symbiose, die durch einen Zustand des Gleichgewichts geprägt ist und in der mehrere Bionten, sowohl Photo- als auch Mycobionten, eine Assoziation bilden können (POELT, 1977). Es handelt sich um einen interaktiven Komplex, an dem eukaryotische Algen und prokaryotische Cyanobakterien beteiligt sein können. Innerhalb der Symbiose kann in der Artenvielfalt eine abgestufte Interaktion der Bionten beobachtet werden. OTT & SCHEIDEGGER (1992) und OTT et al. (1997) differenzieren die Beziehungen der einzelnen Bionten in Flechtensymbiose, Parabiose und Synsymbiose und gliedern die Interaktionen der Flechten in mutualistisch, parasitisch und saprophytisch.

Eine stabile biotrophische Symbiose zwischen den Bionten mit gleichem Nutzen wird als Mutualismus beschrieben. BEGON et al. (1998) bezeichnen den Mutualismus als Form einer Assoziation, bei der die beteiligten Arten wechselseitig voneinander profitieren und die Mutualisten nicht Symbionten sein müssen. Innerhalb der mutualistischen Symbiose ist die biologische Fitness sehr hoch und führt bei Flechten zu hoch differenzierten Arten (HONEGGER, 1990). Ein Ungleichgewicht innerhalb der Symbiose, bei dem lediglich ein Partner profitiert, wird als Kommensalismus bezeichnet. Wird hierbei ein Partner sogar getötet, handelt es sich um eine antagonistische Symbiose, bzw. um eine Parabiose.

Parasitische Flechten können auf unterschiedlichen Entwicklungsstadien ihrer Wirte leben. Sie können auch auf unterschiedlichen Substratflechten wachsen, so dass die in den Definitionen von Parasitismus oftmals verankerte Regel von der Wirtsspezifität hinfällig wird. Raschwüchsige Lebensformen können als Gelegenheitsparasiten bezeichnet werden, sie überwachsen konkurrenzschwache Arten und bringen sie dadurch zum Absterben. Dementgegen wird beim Raumparasitismus das Substrat bzw. der Wirt nicht aktiv zersetzt, sondern er wird vielmehr durch den Parasiten von Licht und Feuchtigkeit oder anderen für das Überleben des Wirtes wichtigen Umweltfaktoren abgeschlossen und dadurch seiner Existenzgrundlage beraubt. Die intensive Weiterentwicklung des Parasiten kann letztendlich bis zum Abtöten des Wirts führen, sofern dieser nicht durch Regenerationsmechanismen den nachhaltigen Schädigungen entgegentritt und so in der Bilanz nur geringfügig geschädigt wird (POELT & DOPPELBAUER, 1956, POELT, 1958).

Da biologische Assoziationen im Laufe ihrer Entwicklung von einer Form der Symbiose in die andere wechseln können, treffen diese Definitionen oft nicht uneingeschränkt zu. Der interaktive Komplex (HAWKSWORTH, 1988) kann somit auch als Multibeziehungssystem bezeichnet werden (OTT et al., 1997), in dem alle Formen - Epiphyten, Parasymbionten, Symbionten oder Parasiten (HENNSEN & JAHNS, 1974) - verwirklicht werden und in einem Gleichgewichtsverhältnis koexistieren.

Grünalgenflechten sind häufig zusätzlich zu ihrem eigentlichen Photobionten mit Cyanophyceae assoziiert, die als Mutualisten wichtige Stickstofffixierer sind (BEGON et al., 1998). Die Cyanophyceae können locker mit den Hyphen der Mycobionten assoziiert sein oder dichte Kontakte knüpfen und als Paracephalodien oder interne Cephalodien im Flechtenthallus integriert sein. Die Verbreitung der Cephalodien legt den Schluss nahe, dass viele Grünalgenflechten zusätzlich die Sekundärprodukte der Stickstofffixierung durch die Cyanobakterien als Nährsubstrat verwerten können und obligat, semiobligat oder fakultativ für die Entwicklung der Art hierauf angewiesen sind. Diese Beziehung wird als Cyanotrophie beschrieben (POELT & MAYRHOFEN, 1988).

## 18.2 Kontaktformen zwischen den einzelnen Flechten

### 18.2.1 *Psoroma tenue* und *Candelariella vitellina*

Der Thallus von *Psoroma tenue* setzt sich aus Loben und Cephalodien zusammen. Die Fernverbreitung der Art kann über Propagulae oder Ascosporen erfolgen. Letztere erfordert die Relichenisierung mit zwei unterschiedlichen Bionten, was zunächst sehr diffizil erscheint. Dennoch existiert die Art in feuchten, geschützten Habitaten recht häufig, was auf das reichliche Vorkommen beider Bionten in Felsfissuren oder Erdschichten schließen lässt. Das Vorkommen der relativ großen Thalli dieser Flechte am Rand der Polygone ist die Voraussetzung für die Ansiedlung weiterer Flechtenarten

*Candelariella vitellina* siedelt sich über Rhizinomorphe, die eine umfangreiche Hyphenmasse entwickeln können, direkt auf den offenen Polygonböden oder zwischen den Thalli von *P. tenue* an. Diese unberindeten Strukturen können in einem diffusen Hyphenwerk enden und an ihrer Oberfläche kleine Loben entwickeln. Es handelt sich um einen substanziellen Hypothallus, der eine nicht photosynthetisierende Biomasse darstellt und, ähnlich wie bei *O. frigida*, auf eine fakultative, heterotrophe Ernährungsweise schließen lässt (SANDERS, 1994). Die dichten Gewebemassen können die Kapillarwirkung fördern, was in ähnlicher Form auch für abgestorbene Thalluslager gilt, wie sie bei *P. tenue* vorkommen (JAHNS, 1984).

*Candelariella vitellina* und *Psoroma tenue* sind bei der Erstbesiedlung nährstoffreicher Böden nicht auf eine gemeinsame Ansiedlung angewiesen. Die Ansiedlung von *C. vitellina* auf Loben von *P. tenue* erfolgt auf nährstoffärmeren Böden hingegen in unmittelbarem Kontakt nach Etablierung von *Psoroma*. In seltenen Fällen konnte die Anlagerung von Arten der Gattung *Candelaria* an Cephalodien beobachtet werden, wodurch die Beziehung der Flechten als fakultative Cyanotrophie (POELT & MAYRHOFER, 1988) bezeichnet werden kann. Cyanophyceae sind weitverbreitete Prokaryoten außerhalb der maritimen Antarktis und spielen eine wichtige Rolle in der Kohlenstofffixierung (VINCENT et al., 1993). Das Vorhandensein von Cyanophyceae im Flechtenthallus führt durch eine erhöhte Zahl von Heterozysten und der damit verbundenen Intensität der Fixierung und Assimilation von atmosphärischem Stickstoff zu höheren Konzentrationen, als sie bei freilebenden Cyanophyceae im Substrat erreicht wird (SCHLEE, 1992). Der Vorteil der Vergesellschaftung liegt in dem zusätzlichen Erhalt von Sekundärprodukten aus der Stickstofffixierung durch die Cynaophyceae. SCHLEE (1992) zeigte für *Peltigera rufescens* im Vergleich zu den im Substrat freilebenden Blaualgen eine dreifach höhere Stickstofffixierung in der Symbiose. Die von den Cyanophyceae abgegebene Glucose wird dem Mycobionten bereitgestellt und kann direkt zu Mannitol umgewandelt werden. *Trebouxia* Arten hingegen geben Ribitol an die Mycobionten ab. Dieses muss jedoch, bevor es zu Mannitol umgewandelt werden kann, zuvor in Arabitol umgesetzt werden. Hierdurch wird ein weiteres Enzym für die Katalyse benötigt, wodurch der Energieaufwand steigt (SCHLEE, 1992).

Die Kontaktfläche zwischen *Psoroma tenue* und *Candelariella vitellina* ist auf das Aneinandergrenzen der Cortexhyphen beschränkt, in der marginale Hyphen miteinander verwoben sein können. Der lockere Kontakt gewährleistet eine längerfristige Befestigung beider Arten am Standort ohne gegenseitige schädigende Wirkung. Die Interaktion der Flechten kann als mutualistisch interpretiert werden.

Eine langfristige Ansiedlung von *Candelariella vitellina* erfordert das Vorhandensein anderer Flechten, z.B. von *Psoroma tenue*, oder ein konkurrenzfreies, stabiles Habitat. Da Letzteres kaum vorhanden ist, siedelt sich die Art bevorzugt zwischen Thalli von *P. tenue* an und entwickelt dort die zur sexuellen Reproduktion erforderlichen Apothecien. Die Verbreitung der reifen Ascosporen beansprucht eine regelmäßige Relichenisierung mit den entsprechenden Bionten. Parasitische Verhaltensweisen in Bezug auf die Übernahme der Photobionten können zwischen *P. tenue* und *C. vitellina* ausgeschlossen werden, da *P. tenue* *Myrmecia* und *Nostoc* Arten im Thallus inkorporiert hat. Freilebende *Trebouxia* Arten werden bis heute kontrovers diskutiert, sind aber in der Literatur mehrfach beschrieben worden (TSCHERMAK-WOESS, 1978, MUKHTAR et al., 1994, MATTHES-SEARS et al., 1997).

Das Problem der Relichenisierung umgeht *Candelariella vitellina* durch eine langfristige Nutzung vorhandener Basisstrukturen, ohne dass nach jeder sexuellen Fortpflanzung sofort ein neuer Thallus angelegt werden muss. So entstehen zum Beispiel neue junge Apothecien am Rand alter adulter Fruchtkörper. Vertikales Wachstum des einzelnen Flechtenthallus wird in der Antarktis aufgrund der hohen Angriffsfläche und der damit verbundenen Instabilität bei vielen Arten weitgehend reduziert und eine Ausdehnung in vertikaler Richtung erfolgt dadurch, dass andere Flechtenthalli überwachsen werden. Die Besiedlung beruht auf dem abwechselnden, stufenweisen Wachstum der potenziellen Besiedler und ihrer aufeinander abgestimmten Reproduktion. Durch das gemeinsame Zusammenwirken in der Fixierung des Substrats reduzieren sich für die beteiligten Organismen die notwendigen Investitionen (KENNEDY, 1999). Gegenseitiges Überwachsen der Flechten ist weniger auf die Konkurrenz um das Licht, als vielmehr auf die verbesserten Feuchtigkeitsbedingungen (TOPHAM, 1977) und das erhöhte Nährstoffangebot zurückzuführen. Diese Flechteninteraktionen können im dynamischen Gleichgewicht stehen (OTT et al., 1995). *C. vitellina* hat durch das horizontale und vertikale Wachstum eine Strategie entwickelt, den Standort langfristig zu besiedeln. Gleichzeitig wird durch die Ausstreuung reifer Ascosporen die kontinuierliche Standorterweiterung möglich gemacht.

### **18.2.2        *Psoroma tenue* und *Candelariella flava***

Die allgemeine Tendenz, dass mit harscher werdenden Bedingungen die sexuelle Reproduktion der Makroflechten aufgrund energetischer Aspekte zugunsten der vegetativen Reproduktion

zunehmend unterbunden wird, spiegelt sich in dem gesteigerten Vorkommen sorediöser Arten wider. Während auf Natal Ridge *Candelariella vitellina* Apothecien entwickelt, bildet *C. flava* auf Coal Nunatak sorediöse Thalli aus. *C. flava* besiedelt gemeinsam mit *P. tenue* Teile des Polygonbodens, die von Hyphen durchspannen werden. Extreme Veränderungen im abiotischen Bereich können dazu führen, dass das Gleichgewicht im Wachstum der beteiligten Flechten gestört wird (SMITH, 1990). *Psoroma tenue* und *C. flava* haben sich gemeinsam und unabhängig von ihrer unterschiedlichen Größe unter einheitlichen Bedingungen auf den Polygonböden angesiedelt. Die Kontaktzone zwischen ihnen wird durch eine Aneinanderlagerung der Hyphen aber mit deutlich aufrechterhaltener Trennung der Thalli gebildet, und es kann deshalb von einer mutualistischen Beziehung gesprochen werden. Verändern sich jedoch die exogenen Faktoren in einer Weise, dass sie das Wachstum von *C. flava* beschleunigen, so kann das daraus resultierende Auswachsen des Mycobionten die Biomasse derart erhöhen, dass dies zum vollständigen Überwachsen von *P. tenue* führt. Das ursprüngliche Gleichgewicht zwischen den Arten ist an der Tatsache erkennbar, dass auch bereits degenerierte Thalli parallel nebeneinander liegen. Schnelles einseitiges Wachstum von *C. flava* führt dagegen zum Absterben von *P. tenue* und kann wegen des einseitigen Nutzens für eine der Arten als kommensalistische Interaktion interpretiert werden.

Konkurrenz bedeutet in der Biologie die Tendenz, von Nachbarn innerhalb eines Lebensraums die vorhandene Menge Licht, Wasser und Nährstoffe zu beanspruchen (SCHÖLLER, 1997). Die Konkurrenz um den Raum wird durch die unterschiedliche Wachstumsgeschwindigkeit der Flechten bestimmt. Langsamer wachsende und dadurch konkurrenzschwächere Arten werden von schnellwüchsigen überzogen (OTT et al., 1995). Das Überwachsen von *Psoroma* durch *Candelariella flava* kann ohne die Entwicklung von Infektionsstadien und ohne direkte Zerstörung der *Psoroma* Loben lediglich aufgrund der verhinderten Lichtzufuhr zum Absterben der abgedeckten Loben führen. Daher kann der Begriff Kommensalismus durch den Begriff des Gelegenheitsparasitismus und hier durch die spezielle Form des Raumparasitismus nach POELT & DOPPELBAUER (1956) und POELT & VEZDA (1990) verfeinert werden. Die begünstigte Art bestimmt dabei das Vorkommen der weniger konkurrenzstarken Art (SMITH, 1990). Die Vergesellschaftung dieser Flechten zeigt einen Übergang zwischen einem rein mutualistischen Verhalten und einem Gelegenheitsparasitismus mit einer Steuerung des Verhaltens durch sich verändernde exogene Faktoren.

### 18.2.3 *Psoroma tenue* und *Lepraria neglecta*

*Lepraria neglecta* besiedelt nur einzelne abgegrenzte Bereiche zwischen den Loben von *Psoroma tenue*, so dass bei paralleler Wachstumsgeschwindigkeit eine mächtige Vegetation entsteht, in der der Kontakt zwischen den beiden Flechten ebenfalls als mutualistisch eingeordnet werden kann. Es liegt lediglich eine lockere, oberflächige Anlagerung der äußeren Hyphen beider Flechten aneinander vor. Klimatische Veränderungen können das labile Gleichgewicht zwischen den Flechtenpartnern verändern. Besonders feuchte oder nährstoffreiche Bedingungen

können zu Degenerationserscheinungen der Mycobionten und zu einem intensiveren Wachstum der Photobionten führen (SCHUSTER, 1985). In der Antarktis kann bei *L. neglecta* auch eher der Mycobiont allein gefördert und erhalten bleiben. Die hohen Windgeschwindigkeiten können an der sorediösen Thallusoberfläche von *L. neglecta* zum vollständigen Abtragen der Soredien führen, so dass nur der Mycobiont übrigbleibt. Gleichzeitig gewährleisten abgelöste Soredien die Flechtenverbreitung. Der zurückgebliebene Mycobiont ist auf der darunter liegenden Flechte noch vorhanden und lebensfähig. Dieses übriggebliebene Hyphengeflecht bildet schließlich auf *P. tenue* einen Ansatzpunkt für zukünftige Besiedlungsprozesse derselben oder anderer Arten. Die klimatischen Bedingungen führen auf Natal Ridge zu einer Dominanz der Mycobionten. Bereits abgestorbene Mycobionten erhöhen im Substrat die Nährstoffe und die Wasserspeicherkapazität (JAHNS, 1984). Degenerierte Soredien zerfallen in die einzelnen Bionten und stellen dadurch Photobionten für noch lebensfähige Hyphen bereit, wodurch die Wiederbesiedlung durch dieselbe Art gefördert wird.

#### 18.2.4 *Psoroma tenue* und *Ochrolechia frigida*

Bei einem Wachstum ohne Konkurrenz, weder durch Individuen noch durch gut entwickelte Flechtengesellschaften, etablieren sich auf besiedelbarem Substrat verschiedene Flechtenarten. Diese entwickeln eine charakteristische und für die Pflanzensoziation typische Form, die von den umgebenden Flechtengesellschaften unbeeinflusst bleibt (LONGTON, 1967). Die detaillierte Analyse der Kontaktzonen zwischen den Flechten *Psoroma tenue* und *Ochrolechia frigida* zeigt ein von den in den vorigen Abschnitten beschriebenen Interaktionen abweichendes Verhalten. *O. frigida* wurde bereits von GABMANN & OTT (2000) als Flechte mit parasitischem Verhalten eingeordnet. Das parasitische Verhalten ist auf den hohen Unabhängigkeitsgrad des Mycobionten zurückzuführen. Während in Norwegen (Hardangervidda) der Mycobiont auf nährstoffreichen Moosen charakteristische Spinulae differenziert und sich über diese das Substrat parasitisch erschließt, wird vom Mycobionten unter den antarktischen Bedingungen dieser Unabhängigkeitsgrad nicht erreicht. Unter den klimatischen Bedingungen und der geringen Besiedlungsdichte erfolgt die charakteristische Nährstoffversorgung durch den Photobionten. Dennoch kann ein saprotrophes Verhalten der Mycobionten nicht ausgeschlossen werden. Auf Natal Ridge besiedelt *O. frigida* Lager von *P. tenue* und kann durch ihre saprotrophen Eigenschaften Nährstoffe aus den nekrotischen Thalli von *P. tenue* nutzen. Im Gegensatz zu *Lepraria neglecta* wächst *O. frigida* nicht zwischen den Loben von *P. tenue*, sondern überwächst ganze Thallusbereiche und verhindert durch ihre Konkurrenzstärke jegliche weitere Ansiedlung anderer Flechten. Die Kontaktzone zwischen beiden Flechten wird noch durch das Einwachsen von Hyphen in Loben von *P. tenue* intensiviert, nachdem diese durch das Überwachsen bereits zum Absterben gebracht waren. Die marginalen Zonen der degenerierten *P. tenue* Loben werden deutlich von den *O. frigida* Hyphen lysiert. Kennzeichnend für die saprotrophe Ernährungsweise ist der fermentative Abbau von totem organischem Substrat und die Aufnahme organischer Zersetzungsprodukte. Das progressive parasitische Verhalten führt

zum Einwachsen der Hyphen in die abgestorbenen Bereiche von *P. tenue*. Hierbei ist es unklar, ob der Wirt an dieser Stelle bereits völlig abgestorben war, oder ob dies auf den Einfluss von *O. frigida* zurückzuführen ist. Die Ansiedlung von *O. frigida* kann bei *P. tenue* Abwehrmechanismen in Form von Flechteninhaltsstoffeinlagerung in das Photobiontenlager hervorrufen. Dieses Phänomen wurde bereits bei dem Kontakt zwischen *Fulgensia bracteata* und *Squamarina cartilaginea* beobachtet (DE VERA et al., 2000).

### 18.2.5 *Psoroma tenue* und *Rinodina olivaceobrunnea*

*Rinodina olivaceobrunnea* ist eine Krustenflechte, die Moose überwachsen kann und ihrerseits selbst von Flechten überwachsen wird. Generell können ökologische Veränderungen einen Umschlag von der mutualistischen zur parasitären Lebensweise auslösen (ALLEN, 1991). Das jeweilige Substrat scheint bei *R. olivaceobrunnea* einen derartigen Umschlag herbeizuführen. Während die Art beim Überwachsen von Moosen eindeutig parasitisches Verhalten entwickelt und darin *Ochrolechia. frigida* ähnelt, ist die Art nicht so durchsetzungsfähig, dass sie verhindern könnte, von anderen Flechten überwachsen zu werden. Die beobachteten Interaktionen der beteiligten Flechten können als mutualistische Verhaltensweise eingestuft werden. Der beim Abbau von Moosen und Flechten entstehende unterschiedliche Nährstoffgehalt kann eine Ursache für unterschiedlich aggressive Verhaltensweisen sein.

Die Reproduktion von *Rinodina olivaceobrunnea* erfolgt generativ. Ähnlich *Candelariella vitellina* werden die juvenilen Apothecien am Rand älterer Fruchtkörper entwickelt. Der Vorteil liegt in der nicht mehr zwingend erforderlichen Relichenisierung bei gleichzeitiger Standorterhaltung, was natürlich langfristige Lebensfähigkeit der vegetativen Loben voraussetzt. Sexuelle Stadien werden relativ schnell ab einer Lobengröße von 110 µm entwickelt. Solch eine frühe Ausbildung von Fortpflanzungsstrukturen wird generell im Zusammenhang mit parasitischer Lebensweise gesehen, da für Parasiten eine schnelle Generationsfolge erwünscht oder notwendig ist (OTT et al., 1995). Die lichtgeschützten Bereiche in den Moospolstern sind am ehesten für juvenile Thalli geeignet (KLÖCKNER, 1998). Die Verbreitungsmöglichkeiten der Flechte erlauben die Standorterhaltung durch stetige Neuansiedlung in tieferen Schichten der Moospolster bei gleichzeitiger Fernausbreitung durch die zahlreiche Bildung von Ascosporen. Die Hyphenstränge der Flechte durchziehen das Parenchym der Moose vollständig. Es findet eine irreversible Schädigung statt und die besiedelten Pflanzen werden zerstört.

### 18.2.6 *Lecania brialmontii* - *Massalongia carnosa*,

### *Lecania brialmontii* - *Leptogium puberulum*

*Massalongia carnosa* und *Leptogium puberulum* sind Blaualgenflechten und können ihre Photosynthese nicht durch die Aufnahme von Wasserdampf aktivieren (LANGE et al., 1986). Sie sind unfähig bei Temperaturen unter dem Gefrierpunkt Wasser aufzunehmen (GREEN et al.,

1999) und können somit als Indikator für flüssig verfügbares Wasser gedeutet werden. Um so erstaunlicher ist die Tatsache, dass *M. carnosa* an einem Standort unterhalb vom 72° südlicher Breite allgemein vorkommt.

*Lecania brialmontii* scheint ähnlich wie *Psoroma tenue* in ihren degenerierten Thallusbereichen Feuchtigkeit zu speichern. Diese erhöhte Feuchtigkeit nutzt die Blaualgenflechte, um Standorte zu besiedeln, die ihr sonst verschlossen wären. Überwachsen sich Thalli von *Lecania* und *Leptogium puberulum*, so sorgt die Behaarung von *Leptogium* für einen kapillaren Abstand der Thalli, der für die Wasseraufnahme von Bedeutung ist. Die Wasserspeicherkapazität kann noch durch die etagenartige Anlagerung der einzelnen Loben von *Massalongia carnosa* oder von *Lecania brialmontii* intensiviert werden. Gleichzeitig wird durch diese kleinen, luftgefüllten Räume die kühlende Wirkung glatter Felsflächen herabgesetzt.

Betrachtet man die beschriebenen Interaktionen der untersuchten Flechtenarten im Zusammenhang, so ergibt sich ein recht einheitliches Bild. Abgesehen von *O. frigida*, die ein ansatzweise parasitisches Verhalten zeigt, können die Interaktionen als mutualistisch bis kommensalistisch eingestuft werden. Dies steht im Gegensatz zu Beobachtungen in anderen Klimabereichen. Generell sind in trocken-warmen Gebieten auf Gestein zahlreiche parasitische Flechten entwickelt (POELT & DOPPELBAUER, 1956). Die Bedeutung der lockeren Interaktion kann in der Antarktis unter Umständen weniger im Bereich der Ernährung liegen, sondern eine Hilfe bei der Fixierung auf dem Substrat darstellen. Flechten spielen generell eine wichtige Rolle bei der Erdstabilisierung, besonders in Sandgebieten, und sind durch ihre Fähigkeit, Habitate zu besiedeln und Substrat zu zersetzen, ein wichtiges Element in der Vegetation. Dies scheint auch für die Polygonböden der Antarktis zu gelten und soll im Folgenden genauer behandelt werden.

### 18.3 Ökologische Nutzung der Nischen

Die Lebensstrategie einer Flechte ist für die Ontogenie und das Erscheinungsbild einer Art verantwortlich. Gleichzeitig werden aber auch die Kolonisierungsprozesse in einem Habitat durch die Strategien der beteiligten Arten bestimmt. Kolonisierung ist ein kontinuierlich aktiver Prozess (WALTON, 1990). Mechanismen, die im Einzelnen für die Sukzession verantwortlich sind, sind nicht bekannt. Ungeachtet der großen Distanzen zwischen den einzelnen untersuchten Standorten, zeigen die besiedelten Polygonböden deutliche Übereinstimmungen. Ähnlichkeiten in der Vegetationszusammensetzung wurden bereits von VALLADARES & SANCHO (1995) angeführt und hängen wahrscheinlich mit den langsamen metabolischen Aktivitäten und Wachstumsraten zusammen. Die mikroklimatischen Bedingungen innerhalb der Polygone können durch die sie umgebenden Steine so verbessert werden (MATALONI et al., 2000), dass in Abhängigkeit vom Stabilitätsgrad der Erde eine vertikale Orientierung des Flechtenbewuchses favorisiert wird. Dieses Übereinanderwachsen löst das Platzproblem auf dem nur begrenzt zur Verfügung stehenden Substrat. Bevor sich Flechten auf dem Substrat ansiedeln, werden an den kontinental trockeneren Standorten die Erdpartikel durch Pilzhyphen oder Rhizoide der Moose

stabilisiert. Die Bildung komplexer Netze limitiert die oberflächige Verlagerung der Erde. Diese Aggregationen erzeugen außerdem eine größere Kontaktfläche im Substrat und erhöhen dadurch die Austauschkapazität zwischen dem Substrat und den Mikroorganismen. Zusätzlich kann der Kontakt zwischen mehreren Flechten den Erfolg der Ansiedlung erhöhen (HAWKSWORTH, 1988) und die mikroklimatischen Bedingungen begünstigen. Da in der maritimen Antarktis die Häufigkeit der Gefrier–Tau-Zyklen durch Klimaänderung rückläufig ist und die starke Verlagerung von Partikeln zurückgeht, steigt die Menge des Substrats, das durch biotische Krusten verbacken ist.

Nährstoffarme Böden der Antarktis erhalten ihren Stickstoff aus der Atmosphäre bzw. durch den Niederschlag und lediglich in geringeren Mengen aus der Vegetation (BÖLTER et al., 2000). Die Flechten haben die Fähigkeit, aktiv und effizient auch geringe Konzentrationen von gelöstem Ammonium und Nitrat zu nutzen (LANGE & KERSHAW, 1976, CRITTENDEN, 1983, 1989, RAI, 1988, GREENFIELD, 1992). Da die Vegetationsentwicklung nur langsam verläuft (SMITH, 1995), kann der Stickstoffeintrag zusätzlich durch Pinguinkolonien oder Zugvögel verbessert werden. Diese sind aber nicht überall vorhanden. Generell sind die Cyanophyceae eine besonders wichtige Stickstoffquelle, die aber in der maritimen Antarktis eine größere Bedeutung hat als in der kontinentalen Antarktis.

Die analysierten Bodenproben erlauben keine allgemeingültige Aussage über die Polygonböden, geben aber dennoch einen Anhaltspunkt über die bodenbiologischen Verhältnisse. Die unterschiedliche Wasserhaltekapazität der Lößböden auf Rothera Point und der verwitterten Sandsteinbereiche auf Alexander Island ist auf die Gesteinsstruktur zurückzuführen. Das feine, lehmige Lößmaterial auf Alexander Island kann eine vielfach höhere Wassermenge speichern, gleichwohl zeigen diese Bereiche keine geschlossene Vegetationsdecke. Hier ist mit dem Temperaturwechsel zugleich ein Feuchtigkeitswechsel im Boden verbunden, der durch Quellen und Schrumpfen quellfähiger Tonminerale zu Kryoturbationen führt, die den Besiedlungsprozess beeinflussen.

Die ermittelten Nitrat- und Ammoniumwerte in den Polygonböden von Rothera Point und Alexander Island übersteigen die von BÖLTER (1997) ermittelten Werte für Standorte der maritimen Antarktis und entsprechen den Verhältnissen, die für anorganische Ionen im Boden in kalten, trockenen Wüstenbereichen bekannt sind. Geringe Niederschlagsmengen erlauben die Anreicherung des leicht löslichen Nitrats im Boden (CAMPBELL & CLARIDGE, 1987). Das Ammonium kann aus Stickstoffverbindungen, die durch Cyanophyteen produziert wurden, und aus Mineralisierungsprozessen stammen. In polaren und alpinen Zonen begrenzen die niedrigen Temperaturen jedoch die Stickstoffmineralisierung und –verfügbarkeit (VINCENT, 1988, SCHINNER, 1989). Wird organische Substanz durch stickstoffdefiziente heterotrophe Organismen, die Ammonium bevorzugen, schnell abgebaut, so wird Ammonium schnell verbraucht (ROSSWALL, 1981), so dass sich keine höheren Konzentrationen akkumulieren können.

*Psoroma tenue*, als Flechte mit Grünalgen sowohl als auch Blaualgen Photobionten, nimmt eine zentrale Rolle in der Vegetationsentwicklung der untersuchten Standorte ein. Einzelne Polygone weisen eine Artendiversität zwischen 9 und 26 auf, wobei Cyanophyceae am häufigsten vertreten sind (MATALONI et al., 2000). Freilebende *Nostoc* Arten sind im Substrat vorhanden und können dort, genau wie Cyanobakterien in Flechten, unbeschadet austrocknen (COXSON & KERSHAW, 1983). Die in den Cephalodien inkorporierten *Nostoc* Arten stammen vermutlich aus den Polygonböden (JAHNS, 1984). Sie können den Stickstoffgehalt und durch die Besonderheiten des Thallusbaus auch die Wasserspeicherfähigkeit nicht nur für die eigene Flechte, sondern auch für die sich anlagernden cyanophilen Arten wie z.B. *Candelariella* erhöhen. Photobionten weisen unterschiedliche optimale pH-Werte auf, der bei *Nostoc* zwischen 6 und 9,9 und bei *Trebouxia* zwischen 4 und 7,4 liegt. Es besteht ein geringer Übergangsbereich der beiden Arten, innerhalb dessen eine gemeinsame Ansiedlung möglich ist.

Auch die morphogenetische Adaptation von *Psoroma tenue* unterstützt die Besiedlungsprozesse. *P. tenue* weist eine außergewöhnlich hohe Plastizität auf. Die Art besitzt in Abhängigkeit vom Klima die Fähigkeit, auf Natal Ridge eine saxicole und auf Rothera Point eine terricole Thallusstruktur auszubilden. Neben der Substratstabilisierung sind zusätzliche Nährstoff- und Feuchtigkeitsmengen aus den nur langsam abgebauten nekrotischen Thallusbereichen für die zentrale Stellung der Art in den Besiedlungsprozessen auf Polygonböden verantwortlich. Die höhere Wasserspeicherkapazität der Blaualgengallerte sowie der hohe Gehalt an degenerierten, nekrotischen Thallusstrukturen von *P. tenue* verbessern die Feuchtigkeit am Standort (JAHNS, 1988, KERSHAW & ROUSE, 1971) und ermöglichen weiteren Arten erst die Ansiedlung. Flechten sind in der Lage, aus Nekrosemasse Stickstoff zurückzugewinnen (KERSHAW, 1985, CRITTENDEN, 1989). Kapillarkräfte können Nährstoffe durch die nekrotischen Bereiche hindurch bis hin zu den oberen aktiven Bereichen transportieren (JAHNS, 1988). Gleichzeitig sind die photosynthetisch aktiven Bereiche von *P. tenue* auf einen schmalen, oberflächennahen Thallusbereich mit begrenzter photosynthetischer Leistungsfähigkeit reduziert. Unter den klimatischen Bedingungen ist die hieraus resultierende Wachstumsrate der Flechte ausreichend, um das Substrat dauerhaft zu besiedeln. Der Energiegewinn ist jedoch nicht ausreichend, um zahlreiche Apothecien zu entwickeln.

Der essentielle Einfluss von Wachstumsform und Oberflächenstruktur auf die Austrocknungsrate der Flechten wurde von LARSON und KERSHAW (1976) dargestellt. Weitere Untersuchungen beschrieben den Einfluss der Thallusanatomie auf die Austrocknungsrate. Strahlungsintensität kann zum Beispiel durch Rindendicke und Epicortex reduziert werden. (LARSON, 1979, JAHNS, 1988, OTT & SCHEIDEGGER, 1992). Die Arten der Polygonböden siedeln sich in einer bestimmten vertikalen Abfolge an. Das Prinzip der etagenartigen Anordnung der Flechten wird deutlich favorisiert. Dieses kann durch die einzelne Flechte erfolgen, indem diese ihre Thallusschuppen dachziegelartig anordnet (*Massalongia carnosa*, *Psoroma tenue*) oder etagenartiges Wachstum durch die Anordnung ihrer Apothecien erreicht (*Rinodina olivaceobrunnea*, *Candelariella vitellina*). Zum anderen kann diese Abfolge durch die

Anlagerung verschiedener anderer Flechten erfolgen (Abb. 88, 103, 118). Neben der spezifischen Einlagerung von Flechteninhaltsstoffen und der damit einhergehenden Wasserspeicherung innerhalb einzelner Thalli wird durch Kapillar- und Adhäsionskräfte eine langfristige zusätzliche Wasserspeicherung zwischen den einzelnen Flechten bzw. Loben erzielt. Dieses Prinzip der langanhaltenden Wasserhaltekapazität wurde schon an den etagenartig angeordneten Loben von *Parmelia saxatilis* dargestellt (JAHNS, 1984).

Flechten sind durch ihr langsames Wachstum nur bedingt konkurrenzfähig. Die Interaktionen von Flechten, die gemeinsam ein Substrat besiedeln, ist dadurch von besonderem Interesse. Das eigentliche Konkurrenzverhalten mit Ausschluss von Arten ist bei Flechten seltener beobachtet worden. Ein additives Verhalten scheint wahrscheinlicher zu sein als ein Ersetzen der Arten (LAWREY, 1991). Die Konkurrenz durch höhere Pflanzen spielt in der Antarktis eine untergeordnete Rolle. Gegenseitiges Überwachsen führt nicht zum Verdrängen einer Art am Standort, vielmehr entsteht aufgrund des langsamen Wachstums (LAWREY, 1991) ein dynamisches Gleichgewicht zwischen den Flechten (JAHNS & OTT, 1997, OTT et al., 1995, 1997, 2000). Auf instabilem Substrat besteht eine Balance zwischen der Degeneration bzw. Zerstörung der Vegetation und der kontinuierlichen Neuansiedlung. Pionierarten sind praktisch immer anwesend, so dass von ihnen eine kontinuierliche Neubesiedlung erfolgen kann, die eine Basis für weitere Vegetationsentwicklung sein kann (ORWIN, 1970). Einzelne Sukzessionschritte werden wahrscheinlich durch ökologische Faktoren reguliert (LAWREY, 1991). Zwischen foliosen und frutikosen Flechten, die beide sowohl Krustenflechten als auch sich gegenseitig überwachsen können, scheint das Konkurrenzverhalten am ausgeprägtesten zu sein (OTT et al., 2000). Viele epigäische Flechten scheinen regelmäßig andere Flechten zu überwachsen. Solange das Substrat und die übrigen abiotischen Bedingungen sich jedoch nicht gravierend verändern, bleibt die bestehende Flechtengesellschaft insgesamt stabil. Generell zeigen Vorkommen und Sukzession von Krustenflechten die Sensibilität der Flechtenflora gegenüber kleinklimatischen Unterschieden auf (ORWIN, 1970). Die Diversität potenzieller Kolonisten ist größer als die Zahl der Arten, die sich erfolgreich ansiedeln (SMITH, 2000), wobei die Artenzusammensetzung durch die Instabilität des Substrats reguliert wird, die durch regelmäßiges Austrocknen und Wind bzw. Schnee-Abrasionen entsteht. Bei den höheren Pflanzen erfolgen Sukzessionsabfolgen, indem kurzlebige durch langlebige Arten und Spezialisten durch Generalisten ersetzt werden. Diese Abfolgen scheinen bei Flechten weniger häufig entwickelt zu sein (LAWREY, 1991).

Verbesserte klimatische Bedingungen erlauben die Ansiedlung weiterer Arten (Kapitel 15). Das Platzproblem wird hier durch eine vertikal dichtgedrängte Ansiedlung der Arten gelöst. Wachstumsraten der Flechten sind bei der gleichzeitig langsamen Zersetzung in extremen Gebieten so hoch, dass völlig degeneriertes humöses Thallusmaterial nur in geringer Menge vorliegt. Gleichzeitig steigt die Zahl der lichenicolen Pilze. Ihre Hyphen nehmen eine wichtige Rolle bei der Verknüpfung des Systems der Flechtenthalli und bei Durchlüftung und Wasserspeicherung ein. Selbst auf Coal Nunatak, einem auf Alexander Island besonders weit

südlich gelegenen und extremen Grenzstandort, kommen lichenicole Pilze bereits in geringfügigen Mengen vor. Sie scheinen die Bildung gelatinöser Thallusauflagerungen zu induzieren. Parasitische Verhaltensweisen, die zu Schädigungen bzw. zum Absterben der Thalli führen, konnten im Untersuchungsmaterial nicht festgestellt werden. Weniger stabiles Substrat auf Rothera Point weist eine geringe Artendiversität auf und zeigt ähnlich zu Natal Ridge das Vorhandensein von Cyanophyceae und Fremdpilzen, bevor es zur Flechtenansiedlung kommt.

## 18.4 Reproduktion und Substratbesiedlung

Die Spezialisierung und unterschiedliche Adaptation der Flechten ist eng mit dem Energiegewinn der Flechten korreliert. In der Antarktis kann unter den klimatischen Bedingungen nur eine begrenzte Biomasse entwickelt werden. Diese Eingrenzung erfordert eine ökonomische und selektive Nutzung der Ressourcen. Konkurrenzverhalten unter den Flechten spielt bei der Standortbesiedlung in der Antarktis eine untergeordnete Rolle. Für das Besiedlungsmuster scheinen, wie oben ausgeführt wurde, ökologische Faktoren verantwortlich zu sein. Prinzipiell setzt die Besiedlung antarktischer Standorte eine erfolgreiche Reproduktion voraus. Flechten vermögen sich auf unterschiedliche Art und Weise fortzupflanzen. Die sexuelle Verbreitung erfolgt durch die Ausstreuung von Ascosporen, die der vegetativen Verbreitung über spezielle Diasporen oder Thallusfragmente dient (BOWLER & RUNDEL, 1975). BOWLER und RUNDEL (1975) schließen beim Auftreten einer Strategie das Vorkommen einer anderen aus, intermediäre Formen sind aber existent. Prinzipiell weisen die Arten der foliosen und frutikosen Gruppen mit vegetativer Verbreitung ein größeres Verbreitungsgebiet auf als die mit sexueller Reproduktion. Der Vorteil der vegetativen Verbreitung liegt in der schnellen Invasion eines Standorts (BOWLER & RUNDEL, 1975). Weiterhin ersparen sich Flechten, die wie *Lepraria neglecta* nur aus einem sorediösen Überzug des Substrats bestehen, die eigentliche Thallusdifferenzierung. Die bei der sexuellen Reproduktion isoliert verbreiteten Mycobionten benötigen dagegen eine regelmäßige Relichenisierung. Andererseits besteht bei der sexuellen Reproduktion der Vorteil, dass der genetische Austausch regelmäßig erfolgt. Die gemeinsame Verbreitung beider Symbionten in vegetativen Propagueln legt den Schluss nahe, dass ein genetischer Austausch weitgehend reduziert wird, da die vegetativen Verbreitungseinheiten häufig Klone darstellen. FAHSELT (1989) stellte jedoch bei verschiedenen *Umbilicarien* in einem Thallus Zonen mit heterogener Enzymaktivität fest, was auf genetische Heterogenität schließen lässt. Zufällig auftretende Mutationen gehen bei vegetativer Verbreitung nicht verloren, sondern werden durch fehlende Rekombination konserviert. SCHUSTER & JAHNS (1985) konnten außerdem die Verschmelzung von Soredien bei der Thallusentwicklung nachweisen, was ebenfalls einen Austausch von Merkmalen in Form einer vegetativen Durchmischung gewährleistet. Es konnten sogar Thallusverschmelzungen innerhalb der Gattung *Cladonia* beobachtet werden, die auffällige morphologische Veränderungen oberhalb der Kontaktzone zur Folge hatten (JAHNS, 1987).

Generell wird für höhere Pflanzen die Unterteilung in r-Strategen und K-Strategen definiert. JAHNS & OTT (1997) haben unter besonderer Berücksichtigung der Parallelentwicklung von Flechten und Landpflanzen versucht, diese Strategien auf Flechten zu übertragen. r-Strategen investieren überwiegend in die schnelle Reproduktion und weisen eine kurze Lebensspanne auf. K-Strategen bringen mehr Ressourcen für ihre sexuelle Reproduktion auf (LEISTIKOW, 1994). Diese Zuordnung ist nicht allgemeingültig, aber für einen Vergleich durchaus ausreichend (GADGIL & SOLBERG, 1972). r-Strategen sind durch ihre schnelle Reproduktion an unbeständiges, instabiles Substrat angepasst, K-Strategen mit einer sehr späten Reproduktion sind eher auf stabilem Substrat entwickelt. Dieses Konzept erlaubt die interpretierende Korrelation von Lebensform und Umgebung (DURING, 1992). Die Flechten müssen eine Balance zwischen dem Energieverbrauch, der zur Entwicklung sexueller Strukturen notwendig ist, und dem vegetativen Wachstum, also der Standortbehauptung, finden. POELT und VEZDA (1990) ordnen kurzlebige Flechten als konkurrenzschwache Lückenbüßer ein, die an sich rasch verändernden Standorten häufig anzutreffen sind. Kleine Formen verbessern die Überlebenschance und die ausschließliche Verbreitung durch Soredien kann vergleichsweise schnell zur Bildung größerer Populationen führen, die aber ebenso schnell wieder durch andere Arten verdrängt werden können (KENNEDY, 1999). *Candelariella flava* und *Lepraria* Arten scheinen einen entsprechenden Lebenszyklus aufzuweisen und verfolgen somit die r-Strategie. Die Substratbedingungen erlauben diesen Arten ein kontinuierliches Wachstum und die Differenzierung eines sorediösen Thallus, der zum Überwachsen langsamer wachsender Arten (*Psoroma tenue*) in der Lage ist. Gleichzeitig betont das Wachstumsmuster die photobiontenhaltigen Bereiche, wodurch oberflächennah eine größere Biomasse produziert werden kann.

Der Verbreitungsmodus der Flechten auf Polygonböden ist unterschiedlich. Es liegt eine Mischung von Arten vor, die sich rein vegetativ verbreiten, und von solchen, die vereinzelt sexuelle Verbreitungsstrukturen entwickeln. Arten, die sich sexuell verbreiten können (*Psoroma tenue*, *Ochrolechia frigida*), entwickeln nur nach dauerhafter Ansiedlung und unter günstigen klimatischen Bedingungen sexuelle Verbreitungseinheiten und können den K-Strategen zugeordnet werden. Werden Apothecien differenziert, erfolgt eine mehr oder weniger kontinuierliche Bildung dieser sexuellen Stadien (*Candelariella vitellina*, *Rinodina olivaceobrunnea*). Antarktische Flechten differenzieren häufig Apothecien mit geringen Zahlen reifer Ascosporen (LINDSAY, 1978). Diese Aussage ist jedoch nicht allgemeingültig, da die endemische Flechte *Cladonia galindezii* die Fähigkeit besitzt, eine außerordentliche Menge reifer Ascosporen zu bilden (OTT & ROMEIKE, 1998). Polygonböden weisen durch ihre Instabilität Schwankungen im Nährstoff- und Wassergehalt auf. Hieraus resultiert nicht etwa die Dominanz einer Fortpflanzungsstrategie, sondern eine Kombination aus sich vegetativ und generativ fortpflanzenden Arten. Die Zuordnung der Flechten zu den verschiedenen Lebensstrategien lässt darauf schließen, dass die Polygonböden bereits länger besiedelt sind und ein insgesamt langfristig konstantes, aber in sich fließendes Ökosystem entwickelt haben. Je

stabiler im Laufe der Zeit das Substrat wird, desto eher können sich weitere r-Strategen ansiedeln und die bereits vorhandenen Arten überwachsen.

An Extremstandorten wie in der Antarktis oder den Hochgebirgen haben die ökologischen Bedingungen einen signifikanten Einfluss auf die Verbreitungsstrategien. Asexuelle Reproduktion stellt eine wichtige Anpassung an kurze, kalte Vegetationszeiten dar. *Ochrolechia frigida* ist grundsätzlich fähig, häufig sexuelle Reproduktionsstadien zu bilden. Deren Ausbildung hängt mit den klimatischen Bedingungen zusammen. Während in der maritimen Antarktis zahlreiche sexuelle Stadien differenziert werden, liegen in der kontinentalen Antarktis häufiger vegetative Thalli vor. Die Ausbildung isolierter Mycobiontenbereiche (Spinulae) am Thallus hängt ebenfalls mit dem Klima zusammen. In Skandinavien werden diese regelmäßig gebildet, in der maritimen und kontinentalen Antarktis wird ihre Bildung vollständig unterdrückt. Die Art erreicht ihr Verbreitungslimit und unterbindet die algenfreie saprotrophe Entwicklung des Mycobionten. Diese Veränderung kann auch auf die geringere Luftfeuchtigkeit zurückgeführt werden, da beim Wachstum der algenfreien Bereiche die Hyphen locker gelagert und besonders exponiert sind, hierdurch würden die Hyphen schnell austrocknen.

## **19 Genetische Diversität der Bionten von verschiedenen Arten der Gattung *Umbilicaria***

Die einzelnen Bionten der Flechten weisen Besonderheiten auf, die zu unterschiedlichen Verteilungsmustern innerhalb einer Art und an verschiedenen Standorten führen können. Eine beachtliche Anzahl von Algen nutzt hierbei eine spezialisierte Nische. Algen der Gattung *Trebouxia* sind besonders frostresistent und können Temperaturen bis  $-78^{\circ}\text{C}$  überstehen (KAPPEN & LANGE, 1970). Dies ist auch ein Grund, warum sie im arktisch-alpinen Raum die verbreitetsten Photobionten darstellen (HONEGGER, 1996, 1998) Von den Pilzen leben über 21% obligat in ökologischer Symbiose mit Algen oder Cyanophyceae (HAWKSWORTH, 1988). Im Gegensatz zu den genetisch uniformen Thalli der multicellularen Alge repräsentiert die Flechte ein genetisch heterogenes System. Auch wenn einige Flechten parasitische Verhaltensweisen zeigen, ist die Flechte an sich eine mutualistische Symbiose.

Die molekularbiologischen Ergebnisse der Umbilicariaceae erheben keinen Anspruch auf Vollständigkeit, vielmehr geben sie erste detaillierte Informationen über das Verteilungsmuster der Photobionten der Gattung *Trebouxia* und über die Selektivität des Mycobionten der Gattung *Umbilicaria* in der Antarktis.

Ein Zusammenhang zwischen dem Vorkommen der *Trebouxia* Arten und ihrer unterschiedlichen Herkunft, d.h. dem Besiedlungszeitpunkt, ist nicht auszuschließen. Für den Besiedlungszeitraum der Antarktis wurden in den letzten Jahrzehnten verschiedene Theorien aufgestellt. Bei der Migrationhypothese (DODGE, 1964) geht man von einer Verbreitung bipolarer Arten entlang der

von Nord (N-Amerikanische Kordillere) nach Süd (S-Amerikanische Anden) durch kontinuierlich verlaufende Gebirgsketten aus. Die ‚persistence Theory‘ (LINDSAY, 1977, SHEARD, 1977) geht bei den biopolaren Arten davon aus, dass nah verwandte Ahnen vor dem Zerfall der Pangea weit verbreitet waren und sich mit der Kontinentaldrift die Vegetation in der Antarktis nur langsam entwickeln konnte, so dass es sich um eine Reliktflora handelt. Hierbei können sich kleine Populationen unabhängig voneinander entwickelt haben. Diese Populationen können phylogenetisch unterschiedlich sein, an einzelnen Standorten können sie indessen mit anderen Flechten übereinstimmen. Angenommen die *Umbilicaria* Population hat sich aus einem einzigen Ereignis entwickelt, so wäre eine niedrige Variabilität innerhalb der Population zu erwarten. Weiterhin kann durch die postglaziale Besiedlung durch Ferntransport beider Bionten die Vegetation erklärt werden (CASTELLO & NIMIS, 1997). Ihre Vertreter kommen zu dem Schluss, dass die Vegetation in der Antarktis relativ jung ist und erst im Quartär entstanden ist. Eine weitere Möglichkeit besteht über die Fernverbreitung vegetativer Diasporen oder Thallusfragmente. Die übereinstimmenden Ergebnisse der Mycobionten und die Diversität der Photobionten lassen eher auf eine Verbreitung durch Ascosporen oder Thalluskonidien schließen. Da die vegetativen Diasporen schwerer zu verbreiten sind als einzelne Sporen (MARSHALL, 1996, 1997, SMITH, 1991, WYNN-WILLIAMS, 1990), ist es unwahrscheinlich, dass die Photobiontenverteilung auf Lagoon Island so homogen ist. Die rezente Vegetation ist weniger auf ein einziges, wahrscheinlicher wohl auf eine begrenzte Anzahl von Besiedlungsereignissen zurückzuführen. Andere abgekapselte Standorte oder Inseln können abweichende Kombinationen der Bionten durch ihre unterschiedlichen Kolonisierungsereignisse aufweisen. Bei der isolierten Verbreitung der Mycobionten durch Ascosporen oder Thalluskonidien sind diese auf den geeigneten Photobionten zur Relichenisierung angewiesen. Man kann allerdings davon ausgehen, dass die Anzahl der frei verfügbaren Photobionten nicht sonderlich hoch ist. Andererseits ist es aber auch denkbar, dass die, die vorhanden sind, gewisse Präferenzen zum Substrat aufweisen. In allen Fällen wäre die Verteilung der Bionten mit geringen Einzelfällen mehr oder weniger homogen. Es ist dennoch eher unwahrscheinlich, dass die gesamte Population auf ein einzelnes Besiedlungsereignis zurückgeht. Unter diesen Annahmen erscheint es plausibler, dass verschiedene Photobionten im Substrat präsent sind. Die Dominanz eines Photobionten könnte die selektive Reaktion des Mycobionten erklären. Andererseits können Arten der Gattung *Trebouxia* bevorzugt durch lokal biotische und abiotische Faktoren beeinflusst werden (BECK, 1999). Die Erscheinung der Photobionten kann somit von den Substratbedingungen abhängen (Adelaide Island).

## 19.1 Genetische Diversität der Photobionten

Entgegen der bereits veröffentlichten Studien der Physciaceae und Cladoniaceae existiert innerhalb der Umbilicariaceae eine ungewöhnlich hohe Diversität der Photobionten. Diese mag in der niedrigen Selektivität der Mycobionten bei der Wahl des Photobionten-Partners begründet sein. Ein ähnlich niedriges Selektionsverhalten der Mycobionten existiert bisher auf

molekularbiologischer Ebene nicht. Anhand von morphologischen Untersuchungen konnte FRIEDL (1987, 1989) innerhalb sechs verschiedener Arten der Parmeliaceae verschiedener europäischer Standorte zwei oder drei verschiedene *Trebouxia* Arten nachweisen. Im Gegensatz dazu zeigen die Arten der foliosen Physciaceae (*Physcia*, *Physconia*, *Phaeophyscia*) eine hohe Selektivität bei der Wahl ihres Photobionten (BECK et al., im Druck, HELMS et al., 2001). Innerhalb dieser variieren die ITS Genotypen nur geringfügig und weisen eine enge Verwandtschaft innerhalb eines Clades der *Trebouxia* ITS Phylogenie auf.

Im Rahmen dieser Arbeit konnte nur ein begrenztes Spektrum von Arten untersucht werden. Die Möglichkeit, dass mit zunehmender Probenzahl an einem Standort auch die Wahrscheinlichkeit steigt, verschiedene Photobionten zu identifizieren, ist anzunehmen. Insgesamt wurden innerhalb der elf Proben von Lagoon Island drei unterschiedliche Photobiont-Varianten gefunden. Auf Charcot Island wurden lediglich zwei Proben untersucht, dennoch konnten hier zwei verschiedene Photobiont-Genotypen nachgewiesen werden. Die Entfernungen zwischen diesen beiden *Umbilicaria antarctica* Standorten beträgt lediglich 40 m. Hervorzuheben sind die vier analysierten Proben von *U. antarctica* auf Rothera Point, die nur Photobionten eines Genotyps aufwiesen. Innerhalb von *U. decussata* und *U. kappeni* wurden auf Lagoon Island verschiedene Photobiont-Varianten analysiert. Die Untersuchungsgebiete der einzelnen *Umbilicaria* Arten liegen auf Lagoon Island höchstens 50 m voneinander entfernt, so dass sich eine Nahverbreitung der Photobionten überschneiden kann. Die Proben der Photobionten der Standorte von *U. kappeni* liegen 30 m voneinander entfernt. Die verschiedenen Varianten einer bestimmten Art der Gattung *Umbilicaria* korrelieren nicht mit der Größe des Untersuchungsgebiets. Geringe Entfernungen der Standorte oder kleine Untersuchungsgebiete müssen sich nicht auf eine *Umbilicaria* Population beschränken. *U. decussata* ragt aus den bisherigen Ergebnissen heraus, da aus einer Flechtenprobe zwei verschiedene Photobionten sequenziert wurden. Es ist durchaus möglich, dass der zweite Photobiont nicht innerhalb des Thallus entwickelt ist, sondern dass potenzielle Photobionten der Thallusoberfläche anliegen können. Dieses Verhalten unterstreicht das begrenzte Vorkommen der Photobionten im Substrat. Hinzu kommt, dass AOKI et al. (1998) anhand von morphologischen Untersuchungen für *U. decussata* eine dritte Alge *Trebouxia impressa* in der östlichen Antarktis beschreibt. Seine Untersuchungen weisen in verschiedenen Flechtenarten *T. impressa* als Photobionten auf. Die Ergebnisse zeigen, dass innerhalb der Gattung *Umbilicaria* verschiedene Photobionten existent sind. Weiterhin widersprechen sie der Aussage, dass *T. impressa* als dominierender Photobiont in der Antarktis vorliegt (AOKIE et al., 1998).

Obgleich die Photobiontverteilung auf eine geringe Selektivität der *Umbilicaria* Mycobionten schließen lässt, wurde in allen vier *Umbilicaria* Arten die Variation A gefunden. *T. jamesii* wurde in drei von vier Proben in *U. decussata* und *U. kappeni* belegt. Weiterhin konnte *T. jamesii* in *U. umbilicarioides* und in der Hälfte der *U. antarctica* Proben nachgewiesen werden. Es ist anzunehmen, dass *T. jamesii* der bevorzugte Photobiont von *U. antarctica* ist.

Die Homogenität der Photobionten bei *U. umbilicarioides* ist vermutlich darauf zurückzuführen, dass die dichte Besiedlung der Strandterrassen eine große Population darstellt. Die Algenvarianten B und E wurden lediglich in einer *Umbilicaria* Art gefunden. Andererseits könnte *T. jamesii* auch der weitverbreiteste Photobiont innerhalb der Untersuchungsgebiete sein und durch Thallusfragmente weiteren Flechten zur Verfügung stehen. Dennoch kann nicht ausgeschlossen werden, dass *T. jamesii* für eine bestimmte Zeit freilebend auf oder im Substrat vorkommt. Arten der Gattung *Trebouxia* sind in kalten Regionen besonders häufig anzutreffen.

Abgesehen von *Umbilicaria antarctica* verbreiten sich die untersuchten Arten der Gattung *Umbilicaria* generativ durch die Entwicklung von Ascosporen und Thalluskonidien (HESTMARK, 1990), wodurch die Flechten auf Relichenisierungsprozesse angewiesen sind. Die Verbreitung der Photobionten über Diasporen verschiedener Flechten und Standorte wurde mehrfach beschrieben (BECK et al., 1998, GALUN & BUBRICK 1984, OTT, 1987, OTT et al., 1995). Keimschläuche der Mycobionten oder Pilzhyphen eines juvenilen Entwicklungsstadiums der Flechten sind möglicherweise in der Lage, *Trebouxia* Zellen aus Soredien oder anderen Flechten ersatzweise einzunehmen und eine Flechtensymbiose einzugehen, auch wenn der bevorzugte Photobiont nicht vorliegt (BECK, 1999).

Besonders hervorzuheben ist die Tatsache, dass die sich vegetativ über Soredien verbreitende *Umbilicaria kappeni* zwei verschiedene Photobionten aufweist. Die Ursache hierfür kann auf unterschiedlich alte Kolonisierungsprozesse in Abhängigkeit vom Abschmelzen der Gletscher zurückgeführt werden. Eine weitere denkbare Möglichkeit ist, dass das Untersuchungsmaterial aus zwei verschiedenen Populationen hervorgeht. Da das Abschmelzen des Eises unterschiedlich schnell erfolgt, kann auf Lagoon Island eine erneute, unabhängige Kolonisation der Art erfolgt sein. Bedingt durch die sorediöse Oberfläche ist die Nahverbreitung sehr intensiv (MARSHALL, 1996, MARSHALL & CHALMERS 1997, KAPPEN & STRAKA, 1988, SMITH, 1991, WYNN-WILLIAMS, 1990). Zahlreiche Flechten können durch ihre sorediöse Oberfläche die Invasion weiterer Photobionten erschweren. Zusätzlich besteht die Möglichkeit, dass verschiedene Soredien miteinander verschmelzen. Diese Tatsache wurde von SCHUSTER und JAHNS (1985) bereits beobachtet. In der Folge kann die Dominanz unterschiedlicher Photobionten zu einem heterogenen Muster der Photobionten führen.

Möglicherweise ist der Grad der Photobiontendiversität unterschiedlich stark in den einzelnen taxonomischen Gruppen ausgeprägt und dadurch von phylogenetischer Relevanz (RAMBOLD et al., 1998).

Die niedrige Selektivität der Arten der Gattung *Umbilicaria* in der Antarktis kann als Überlebensstrategie unter den harschen Bedingungen interpretiert werden. Ob die geringe Selektivität prinzipiell in antarktischen Flechten weit verbreitet ist, bedarf jedoch noch weiterer Untersuchungen. Interessant in diesem Zusammenhang ist nicht nur, welche Flechte sich einen Photobiontenpool teilt, sondern auch, wie nah die Arten gewachsen sind und wie ihr Reproduktionsmodus erfolgt.

Übereinstimmend mit anderen Flechten aus Europa und Australien verhalten sich die Varianten A, B und E. BECK (1999) konnte Variante A, *T. jamesii* aus *U. cylindrica*, auf Silikatfelsen in Süddeutschland und in anderen Flechten auf Schwermetallböden (*Lecidea silacea*) isolieren. Interessanterweise korreliert das Vorkommen von *T. jamesii* mit eisenhaltigen Standorten (Charcot Island, Lagoon Island, Rothera Point). Höchstwahrscheinlich führen bestimmte Bedingungen der Umgebung zu gewissen Präferenzen der Photobionten und ihrem Vorkommen. Die Untersuchungen haben gezeigt, dass die *Trebouxia* ITS Genotypen kosmopolitisch verbreitet sind. Diese sind in der Lage, große Barrieren wie z.B. Ozeane zu überwinden. Die Verbreitung der Diasporen kann durch den Wind oder Zugvögel erfolgen. Temporär freilebende *Trebouxia* Arten unterstützen die Diversität der Photobionten. Über die Verbreitung der Photobionten in der Antarktis kann bisher nur spekuliert werden. Photobionten der Variante B sind an vier von sieben Standorten längs der Antarktischen Peninsula existent. Obgleich von Lagoon Island und Rothera Point die meisten Proben stammen (15 von 21), wurde diese Variation dort nicht gefunden. *T. jamesii* (Variante A) wurde auf eisenhaltigeren Standorten auf Adelaide Island (Lagoon Island, Rothera Point) und Charcot Island festgestellt.

## 19.2 Genetische Diversität der Mycobionten

Ungeachtet der großen morphologischen Variabilität der *Umbilicaria* Arten wurden entgegen der Photobionten-Variabilität lediglich minimale Unterschiede in den Mycobiont ITS rDNA Regionen gefunden. Diese Ergebnisse stehen der von ZOLLER et al. (1999) beobachteten genetischen Variabilität der Mycobionten entgegen. Möglicherweise kann sich das morphologische Erscheinungsbild schneller als die ITS rDNA Bereiche entwickeln, wodurch eine evolutionäre Verwandtschaft nur unzureichend mit dieser Methode zu erfassen ist. Andererseits können durch die harschen Bedingungen in der Antarktis und den damit einhergehenden langsameren Stoffwechselraten die genomischen Mutationsraten gehemmt werden und somit später in Erscheinung treten. Entgegen den in der Antarktis endemischen *Umbilicaria* Arten zeigen die Sequenzen der kosmopolitisch verbreiteten *U. decussata* eine große Variabilität innerhalb der ITS Bereiche. Dies mag in der ungleichen Evolutionsrate der Arten begründet sein. Die Arten *U. antarctica* und *U. kappeni* zeigen eine hohe Übereinstimmung in den ITS Regionen, weisen aber eine unterschiedliche Reproduktionsart auf. Diese Tatsache kann auf eine erst kürzlich abgespaltene, neu entstandene Art hinweisen. Im Gegensatz zu *U. antarctica* entwickelt *U. kappeni* weder Thalluskonidien noch Ascosporen. Die Art entwickelt zahlreiche Möglichkeiten sich vegetativ zu verbreiten (Soredien, Adventivloben, Thallylen (SANCHO et al., 1998). Bisher ist *U. kappeni* die einzig bekannte *Umbilicaria* Art, die über die gesamte Thallusoberfläche Soredien entwickelt. Die fast identischen ITS rDNA Sequenzen deuten darauf hin, dass die Art mit *U. antarctica* nah verwandt ist. Lediglich der Basenaustausch in einem konservierten ITS 2 Bereich unterlegt die Abgrenzung der Arten und ihren Reproduktionsmechanismen im Sinne einer Autoapomorphie.

Die Kolonisierungsereignisse in der Antarktis werden durch die Vegetationsperioden in ihrer Entwicklung eingeschränkt. Evolutionsschritte werden vielfach möglich und konserviert. Abgesehen von der Selektivität des Mycobionten können die unterschiedlichen *Trebouxia* Arten sowie ihre innerartlichen Basenaustausche innerhalb der untersuchten ITS-Bereiche Informationen über einzelne Besiedlungsereignisse der Antarktis geben. Hierauf aufbauende Untersuchungen werden bereits durchgeführt.

## V Zusammenfassung

Die lichenologische Forschung betrachtet die eisfreien Gebiete der Antarktis als extremen Lebensraum und grenzt die Randbereiche entlang der antarktischen Halbinsel, aufgrund ihres gemäßigten, maritimen Klimas von den weiter südlich gelegenen Bereichen mit zunehmenden kontinentalem Einfluss ab. Zwischen beiden klimatisch definierten Zonen wird die Existenz eines Übergangsgradienten postuliert, ohne dass hierzu aber bisher mehr als Einzelbeobachtungen vorlagen. Gefühlsmäßig geht man davon aus, dass eine prinzipielle Ähnlichkeit zwischen den antarktischen Extrembereichen und den oberen Zonen der Hochgebirge im gemäßigten Klimabereich besteht. Als Folge dieser Erwartungshaltung wird davon ausgegangen, dass im Hochgebirge und im Polarbereich im Prinzip gleiche exogene Faktoren eine ausschlaggebende Rolle für das Vorkommen und das Verbreitungsmuster der Flechtenarten spielen. Die vorliegende Arbeit stellt einen ersten Versuch dar, die Existenz und die Eigenschaften eines derartigen Gradienten vom maritimen zum kontinentalen Bereich der Antarktis durchgehend zu erforschen. Entsprechend wurden mikroklimatische Messungen auf Livingston Island im Norden der maritimen Antarktis über die südliche maritime Antarktis auf Lagoon Island bis hin zum bereits vom Kontinent beeinflussten Standort Mars Oasis auf Alexander Island durchgeführt. Um die Verteilung der exogenen Faktoren und ihren Einfluss auf die Vegetation noch besser verstehen zu können, wurden fünf kleinere Quertransekte bearbeitet, die ansteigend von der Küste landeinwärts verlaufen. Dieser Aspekt ist deshalb besonders interessant, weil derartige ansteigende Transekte in den gemäßigten Bergregionen zu einer starken Verschiebung in der Faktorenverteilung und damit auch in der Vegetation führen.

Generell wird davon ausgegangen, dass für die Flechten die Wasserversorgung eine entscheidende Rolle spielt. Ohne Wasserversorgung gehen die poikilohydrinen Flechten in den Zustand latenten Lebens über. Für die Antarktis wird grundsätzlich von einer reichlichen Wasserversorgung im maritimen Bereich und einer zunehmenden Trockenheit bei steigender Kontinentalität ausgegangen. Entlang von Gradienten, die quer zur Nord-Süd-Richtung von der Küste in die Berge führen, wird ebenfalls von einem Rückgang der Wasserverfügbarkeit ausgegangen. Die Untersuchungen haben gezeigt, dass diese Überlegungen zu vereinfacht sind. Vor allem müssen die verschiedenen Wasserquellen getrennt betrachtet werden. Die Regenmenge ist in der maritimen Antarktis vergleichsweise hoch, aber Regen stellt für Flechten keine optimale Wasserquelle dar. Einerseits ist die Durchnässung nur relativ kurzzeitig und die Aufnahme durch den Thallus in Abhängigkeit von seinem Bau nicht immer gut. Andererseits kann eine starke Durchnässung bei langandauerndem Regen zu suboptimalen Stoffwechselbedingungen führen.

Nebel und Tau sind durch die feine Verteilung der Wassertropfen günstigere Wasserquellen, von denen besonders strauchförmige Flechtenarten mit fein verteilten Thallusästen sehr profitieren. Schnee, der auf den Thalli in dünner Schicht liegt und beim Tauen aufgenommen wird, oder der auch ohne Tauvorgang direkt den Thallus durchfeuchten kann, ist eine weitere Wasserquelle mit Langzeitwirkung für strauchig wachsende Flechten. Blattförmige Arten, wie zum Beispiel *Umbilicaria* Arten, die flach auf Felsen wachsen, haben im herablaufenden Schmelzwasser ausgezeichnete Wasserquellen. Ihr Thallusbau ist, wie durch die Untersuchungen gezeigt werden konnte, besonders an die Erschließung dieser Wasserquelle angepasst. Selbst die instabilen Polygonböden bieten durch ihre hohe Wasserspeicherkapazität günstige Voraussetzungen für den Wasserhaushalt und auch in den weitgehend trocken erscheinenden Felsgebieten der kontinentalen Antarktis tritt aus der Basis der Sandsteine gespeicherte Feuchtigkeit als Sickerwasser aus. Die Flechtenlager selbst können durch ihre vielschichtige Struktur, die durch Überwachsen der eigenen oder fremder Arten entsteht, Wasser speichern und so Trockenzeiten besser überstehen. Moospolster wirken sich in ähnlicher Form fördernd aus.

Da also in der Antarktis sehr unterschiedliche Wasserquellen zur Verfügung stehen, die in den ökologischen Nischen unterschiedlich relevant sind, besteht insgesamt nur wenig Wassermangel. In der maritimen Antarktis liegen die Nischen mit ihren unterschiedlichen Wasserquellen so dicht geschlossen nebeneinander, dass nur sehr wenige Stellen vorhanden sind, die vom Wasserfaktor her flechtenfeindlich sind. Es ist also eine vergleichsweise geschlossene Vegetation möglich, wobei die einzelnen Nischen natürlich jeweils für bestimmte Arten besonders geeignet sind, woraus ein Verbreitungsmosaik der Arten entsteht. Die ansteigenden Gradienten, die in dieser Gegend untersucht wurden, haben keinerlei relevante Differenzierung erkennen lassen. Höhenunterschiede von 80 m, die in Hochgebirgen der gemäßigten Zonen durchaus relevant sein können, sind hier ohne Bedeutung. Veränderungen sind offensichtlich erst bei viel stärkeren Höhenunterschieden zu erwarten. In der kontinentalen Antarktis sind ebenfalls reichlich Nischen mit guter Wasserversorgung gegeben. Der Wasserfaktor kann also nicht generell erklären, warum die Artenzahl und Artenzusammensetzung der Vegetation sich entlang des Gradienten vom Norden der Halbinsel nach Süden verändert. Möglich ist allenfalls, dass die Nischen im kontinentalen Bereich nicht die artspezifisch erwünschte Form des Wassers, z.B. Tau oder Schmelzwasser, zur Verfügung stellen. Da die Zahl der Nischen mit ausreichender Wasserversorgung im kontinentalen Bereich geringer wird, ist die Vegetationsdecke hier nicht mehr geschlossen, sondern bildet ein fleckiges Muster. Insofern bewirkt der Wasserfaktor entlang des Gradienten also eine Reduktion der Gesamtvegetation, erklärt aber die Änderung in der Artenzusammensetzung nur unvollkommen.

Alle Flechtenarten der antarktischen Gebiete müssen in der Lage sein, bestimmte exogene Faktoren zu ertragen, die als extrem gelten können. Dazu gehört die lange Schneebedeckung und Dunkelheit im Winter. Insofern besteht die gesamte Flechtenvegetation aus angepassten Arten, deren ökologische Amplitude aber generell ausreicht, sich in der maritimen Antarktis zu

behaupten. Natürlich ist die ökologische Amplitude in Bezug auf Faktoren wie Kälte, Widerstandsfähigkeit gegen Wind- und Eisabrieb, Lichtintensität und Empfindlichkeit gegen instabile Substrate artspezifisch unterschiedlich. Man kann davon ausgehen, dass es diese Faktoren sind, die im Gradienten von Nord nach Süd für die Veränderung der Artzusammensetzung in den feuchten Nischen mit ausreichender Wasserversorgung verantwortlich sind. Immer mehr Arten erreichen in dem einen oder anderen Faktor die Grenze ihrer Adaptationsfähigkeit und können deshalb nicht weiter nach Süden vordringen oder sich dort langfristig behaupten.

Es konnte aufgezeigt werden, dass besonders die Stabilität des Substrats eine wichtige Rolle spielt. Auf den Polygonalböden, die ein besonders deutliches Beispiel darstellen, können nur bestimmte Randbereiche besiedelt werden, was zu einer räumlichen Einschränkung der Nische führt. Viel interessanter ist aber die Beobachtung, dass die Besiedlung hier auf der Interaktion verschiedener Flechtenarten beruht, die durch ausgeschiedene Gallerte und Hyphenwachstum das Substrat befestigen. Die Arten leben in einem Fließgleichgewicht, in dem sie sich gegenseitig partiell überwachsen und damit auch schädigen, ohne dass eine der Arten völlig verdrängt oder langfristig unterdrückt würde. Durch die gemeinsame vertikale Anordnung ihrer Thalli verbessern sie außerdem die gemeinsame Wasserspeicherkapazität. In diesem Zusammenhang sind auch die anderen Mikroorganismen des Bodens, besonders die Cyanobakterien von besonderer Bedeutung, da sie zur Substratstabilisierung beitragen und vor allem die Stickstoffversorgung durch Assimilation von Luftstickstoff sicherstellen.

Es hat sich gezeigt, dass die Bildung von sexuellen Reproduktionsorganen unter Umständen ein Problem darstellt, da diese Fruchtkörper eine relativ hohe Biomasse enthalten, deren Produktion dem vegetativen Wachstum nicht zur Verfügung steht. Als Folge dieser inneren Konkurrenzsituation zwischen Reproduktion und vegetativem Wachstum werden bei einzelnen Arten in der maritimen Antarktis reichlich Fruchtkörper gebildet, die in der kontinentalen Umgebung sehr selten auftreten. Viele Flechten können aber mit morphologischen Anpassungen auf dieses Dilemma reagieren. Beobachtungen zu diesem Aspekt wurden zwar durchgeführt, sind aber in die hier vorliegende Arbeit nicht aufgenommen.

Vegetative Vermehrung ist eine Alternative zur sexuellen Reproduktion, wobei aber die benutzten Soredien und Isidien nicht gut zur Fernverbreitung geeignet sind. Die Fernverbreitung spielt aber für die gegenwärtige Besiedlung neu eisfrei werdender Standorte sowie auch für die Besiedlungsgeschichte des Gebiets eine entscheidende Rolle. Gleichgültig, ob es sich bei den Flechten der Antarktis um eine Reliktvegetation oder um neu eingewanderte Arten oder - was am wahrscheinlichsten erscheint - um eine Mischung beider Prozesse handelt, gibt und gab es immer das Problem, dass unlichenisierte Sporen und Propagulae des Mycobionten geeignete Algen zur Symbiose finden mussten. Bei einer Besiedlung neuer Standorte müssen also zwei Organismen getrennt verbreitet werden und am Zielort zusammentreffen. Die

Wahrscheinlichkeit für den erfolgreichen Abschluss eines derartigen Ausbreitungsprozesses wird um so größer, je geringer die Selektivität des Mycobionten in Bezug auf seinen Partner ist. Eine Spore kann am ehesten dann eine Flechte bilden, wenn sie mit möglichst vielen der zufällig vorhandenen Partner eine Verbindung eingehen kann. Es war deshalb ein besonders interessantes Ergebnis, dass die Selektivität der Mycobionten von antarktischen *Umbilicaria*-Arten viel geringer ist, als es bei anderen Flechtenarten in gemäßigten Breiten bisher beobachtet wurde. Trotzdem stehen aber diese Untersuchungen zur Verbreitung von Algenarten an den Standorten der Antarktis und in den dort vorkommenden Flechten erst am Anfang und sollten besonders auf Standorte ausgedehnt werden, die in der Vergangenheit zu unterschiedlichen Zeitpunkten eisfrei geworden sind.

## VI Literaturverzeichnis

- AHMADJIAN, V. 1993. *The lichen symbiosis*. John Wiley & Sons, Inc. New York.
- AHMADJIAN, V, JACOBS, JB. 1981. Relationship between fungus and alga in the lichen *Cladonia cristatella* Tuck. *Nature* 289:169-172.
- AHMADJIAN, V, JACOBS, JB. 1982. Artificial reestablishment of lichens. III. Synthetic development of *Usnea strigosa*. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 52:393-399.
- ALEXANDROVA, VD. 1980. The Arctic and Antarctic: their distribution into geobotanical areas. Cambridge University Press, Cambridge.
- ALLEN, MF. 1991. *The ecology of mycorrhizae*. Cambridge.
- AOKI, M, NAKANO T, KANDA H & H DEGUCHI. 1998. Photobionts isolated from antarctic lichens. *J. Marine Biotechn.* 6:39-43.
- BAYFIELD, NG. 1973. Notes on water relations of *Polytrichum commune*, Hedw. *Journal of Bryology* 7:607-617.
- BECK, A. 1999. Photobiont inventory of a lichen community growing on heavy-metal-rich rock. *Lichenologist* 31:501-510.
- BECK, A, FRIEDL, T & G RAMBOLD. 1998. Selectivity of photobiont choice in a defined lichen community: inferences from cultural and molecular studies. *New Phytol.* 139:709-720.
- BECK, A, KASALICKY, T & G RAMBOLD. 2001. (im Druck). The myco-photobiontal selection in a Mediterranean cryptogam community with *Fulgensia fulgida* and considerations on research strategies focussing on the selectivity of lichen bionts. *New Phytol.*
- BEDNAREK-OCHYRA, H, VÁŇA, J, OCHYRA, R & RIL SMITH. 2000. *The liverwort flora of Antarctica*. Polish Academy of Sciences, Cracow, Polen.
- BEGON, ME, HARPER, JL & CR TOWNSEND. 1998. *Ökologie*. Spektrum Akademischer Verlag 347-349.
- BELL, CM. 1976. Sedimentary rocks from Charcot Island. *British Antarctic Survey Bull.* 44:103-104.
- BENEDICT, JB. 1990. Lichen mortality due to late-lying snow: results of a transplant study. *Arctic and Alpine Research* 22:81-89.
- BLACK, RF. 1973. Cryomorphic processes and micro-relief features, Victoria Land, Antarctica. In: FAHEY, BD & RD THOMPSON, pp. 11-24. *Research of Polar and Alpine Geomorphology*. Proc. 3<sup>rd</sup> Guelph Symp. Geomorphologie. Norwich.
- BLUME, HP & M BÖLTER. 1993a. *Soils of Casey Station* (Wilkes Land, Antarctica). Proc. Joint Russian-American Seminar on Cryopedology and Change, Pushchino 96-106.
- BLUME, HP & M BÖLTER. 1993b. Podsole, Leptosole und Regosole der Antarktis. *Mitt. Dtsch. Bodenk. Ges.* 72:843-846.
- BLUME, HP & M BÖLTER. 1994. *Podzolisation processes in Antarctic soils*. XXI Polar Symposium, Inst. Antarctic Biology 231, Polish Academy of Sciences, Warszawa.
- BLUME, HP & M BÖLTER. 1996. Wechselwirkungen zwischen Boden- und Vegetationsentwicklung in der kontinentalen Antarktis. *Verh. Ges. Ökol.* 25:25-34.
- BOCKHEIM, JG. 1995. Permafrost distribution in the southern circumpolar region and its relation to the environment: a review and recommendation for further research. *Permafrost Perigl. Proc.* 6:27-45.
- BOCKHEIM, JG & FC UGOLINI. 1990. A review of pedogenetic zonation in well drained soils of the southern circumpolar region. *Quatern. Res.* 34:47-66.

- BÖLTER, M. 1997. Microbial communities in soils and on plants from King George Island (Arctowski Station, maritime Antarctica). In: BATTAGLIA, B, VALENCIA, J & DWH WALTON (eds.), pp. 162-169. *Antarctic Communities. Species, Structure and Survival*. Cambridge University Press, Cambridge.
- BÖLTER, M, SEPPELT, RD, BEYER, L & K PINKPANK. 2000. Studies on floristic diversity, soil organic matter, and soil microbes from the Windmill Islands, East Antarctica. In: SCHROETER, B, SCHLENSOG, M & TGA GREEN (eds.) pp. 421-432. *New Aspects in Cryptogamic Research*. Contribution in Honour of Ludger Kappen. *Bibliotheca Lichenologica* 75. J Cramer, Berlin Stuttgart.
- BOWLER, PA & PW RUNDEL. 1975. Reproductive strategies in lichens. *Botanical Journal of the Linnean Society* 70 (4):325-340.
- BUBRICK, P, FRENSDORFF, A & M GALUN. 1985. Selectivity in the lichen symbiosis. In: DH BROWN (ed), pp. 319-334. *Lichen, Physiology and Cell Biology*, Plenum Publishing, New York.
- BURN, RW. 1983. Geology of the Le May Group, Alexander Island. *British Antarctic Survey Sci. Rep.* 109:1-64.
- CAMPBELL, IB & GGC CLARIDGE. 1987. *Antarctic soils, weathering processes and environment*. Elsevier, Amsterdam.
- CANTERS, KJ, SCHÖLLER, H, OTT, S & HM JAHNS. 1991. Microclimate influences on lichen distribution and community development. *Lichenologist* 23(3):237-252.
- CASTELLO, M & PL NIMIS. 1994. Critical notes on the genus *Candelariella* (Lichenes) in Antarctica. *Acta Botanica Fennica* 150: 5-10.
- CASTELLO, M & PL NIMIS. 1997. Diversity of lichens in Antarctica. In: B. BATTAGLIA, J VALENCIA & DWH WALTON (eds.), pp. 15-21. *Antarctic Communities. Species, Structure and Survival*. Cambridge University Press, Cambridge.
- CHAMBERS, MJG. 1966b. Investigations of patterned ground at Signy Island, South Orkney Islands. I. Interpretation of mechanical analysis. *British Antarctic Survey Bull.* 9:21-40.
- CHOWN, SL, GASTON, KJ & NJM GREMMEN. 2000. Including the Antarctic: Insight for ecologists everywhere. In: DAVISON, WC, HOWARD-WILLIAMS & P BROADY (eds.), pp. 1-15. *Antarctic ecosystems: Models for a Wider Understanding*. Caxton Press, Christchurch.
- CODOGO, M. 1995. The problem of geographic disjunctions in the Umbilicariaceae (lichens). *Nova Hedwigia* 60(3-4):479-486.
- COLLINS, NJ, BAKER, JH & PJ TILLBROOK. 1975. Signy Island, Antarctica. In: ROSSWELL, T & OW HEAL (eds.), pp. 20:345-374. *Structure and function of tundra ecosystems*. Ecol. Bull.
- CONVEY, P & RIL SMITH. 1997. The terrestrial arthropod fauna and its habitats in northern Marguerite Bay and Alexander Island, maritime Antarctic. *Antarctic Science* 9(1):12-26.
- COXSON, DS & KA KERSHAW. 1983. The ecology of *Rhizocarpon superficiale*. I. The rock surface boundary-layer microclimate. *Canadian Journal of Botany* 61:3009-3018.
- CRAME, JA & PJ HOWLETT. 1988. Late Jurassic and early Cretaceous biostratigraphy of the Fossil Bluff Formation, Alexander Island. *British Antarctic Survey Bull.* 78:1-35.
- CRITTENDEN, PD. 1983. The role of lichens in the nitrogen economy of subarctic woodlands: nitrogen loss from the nitrogen-fixing lichen *Stereocaulon paschale* during rainfall. In: LEE, JA, MCNEILL, S & IH RORISON (eds.), pp. 43-68. *Nitrogen as an Ecological Factor*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, London.
- CRITTENDEN, PD. 1989. Nitrogen relations of mat-forming lichens. In: BODDY, L, MARCHANT R & DJ READ (eds.), pp. 243-268. *Nitrogen, Phosphorus and Sulphur Utilization by Fungi*. Cambridge University Press, Cambridge.

- CUBERO, OF, CRESPO, A, FATEHI, J & PD BRIDGE. 1999. DNA extraction and PCR amplification method suitable for fresh, herbarium-stored, lichenized, and other fungi. *Plant Systematics and Evolution* 216(3-4):243-249.
- DE PRIEST, PR, PIERCEY-NOMORE, M, SIKAROODI, M, KÄRKKÄINEN, K, OKSANEN, I, YAHR, R & T AHTI. 2000. Phylogenetic relationships among sections of *Cladonia* and *Cladina*. P. 14 in Book of abstracts, *The Fourth IAL Symposium, Progress and Problems in Lichenology at the Turn of the Millennium*, Barcelona.
- DE VERA, JP, SCHAPER, T & S OTT. 2000. Interaction and colonization strategies of lichens of the gravel-alvar (Gotland). In: *The Fourth IAL Symposium, Progress and Problems in Lichenology at the Turn of the Millennium*. Pp. 69. Universitat de Barcelona, Barcelona.
- DEWAR, GJ. 1970. The geology of Adelaide Island. *British Antarctic Survey Sci. Rep.* 57:1-66.
- DIERSSEN, K. 1996: *Vegetation Nordeuropas*. Eugen Ulmer Verlag GmbH & Co., Stuttgart.
- DODGE, CW. 1964. Ecology and geographical distribution of Antarctic lichens. In: *Biologie Antarctique*. Paris 2-8 Septembre 1962. Comptes-rendues. Hermann, Paris. 165-171.
- DÖRING, H, CLERC, P, GRUBE, M & M WEDIN. 2000: Mycobiont-specific PCR primers for the amplification of nuclear ITS and LSU rDNA from lichenized ascomycetes. *Lichenologist* 32(2):200-204.
- DURING, HJ. 1992. Ecological classifications of bryophytes and lichens. In: BATES, JW & FARMER, HM (eds.), pp. 1-31. *Bryophytes and lichens in a changing environment*. Clarendon Press, Oxford.
- FAHSELT, D, MAYCOCK, P & PY WONG. 1989: Reproductive modes of lichens in stressful environments in central Ellesmere Island, Canadian high arctic. *Lichenologist* 21(4):343-353.
- FOGG, GE. 1998. *The biology of polar habitats*. Oxford University Press, Oxford.
- FREY, W & R LÖSCH. 1998. *Lehrbuch der Geobotanik. Pflanze und Vegetation in Raum und Zeit*. Gustav Fischer, Stuttgart.
- FRIEDL, T. 1987. Aspects of thallus development in the parasitic lichen *Diploschistes muscorum*. In: PEVELING, E (ed), pp. 95-97. *Progress and Problems in Lichenology in the Eighties. Bibliotheca Lichenologica* 25, J Cramer, Berlin, Stuttgart.
- FRIEDL, T. 1989. *Systematik und Biologie von Trebouxia (Microthamniales, Chlorophyta) als Phycobiont der Parmeliaceae (lichenisierte Ascomyceten)*. Inaugural-Dissertation, Universität Bayreuth.
- FRIEDL, T & C ROKITTA. 1997. Species relationships in the lichen alga *Trebouxia* (Chlorophyta, Trebouxiophyceae): molecular phylogenetic analyses of nuclear-encoded large subunit rRNA gene sequences. *Symbiosis* 23(2+3):125-148.
- FRIEDL, T, BESENDAHL, A, PFEIFFER, P & D BATTACHARYA. 2000. The distribution of group I introns in lichen algae suggests that lichenization facilitates intron lateral transfer. *Mol. Phylogen. Evol.* 14:342-352.
- FRIEDMANN, EI, MCKAY, P & JA NIENOW. 1987. The cryptoendolithic microbial environment in the Ross Desert of Antarctica: satellite-transmitted continuous nanoclimate data 1984 to 1986. *Polar Biology* 7:273-287.
- FRIEDMANN, EI, KAPPEN, L, MEYER, MA & JA NIENOW. 1993. Long-term productivity in the cryptoendolithic microbial community of the Ross Desert, Antarctica. *Microbial Ecology* 25:51-69.
- GADGIL, M & OT SOLBRIG. 1972. The concept of r- and K-selection: evidence from wild flowers and some theoretical considerations. *The Am. Nat.* 106:14-30.
- GALLOWAY, DJ. 1996. Lichen biogeography. In: NASH III, TH (ed), pp. 199-216. *Lichen Biology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- GALUN, M & P BUBRIK. 1984. Physiological interactions between the partners of the lichen symbiosis. In: LINSKENS HF & J HESLOP-HARRISON (eds.), pp. 362-401. *Encyclopedia of Plant Physiology* 17. Cellular Interactions. Springer, Berlin.

- GABMANN, A & S OTT. 2000. The growth strategy and the gradual symbiotic interactions of the lichen *Ochrolechia frigida*. *Plant Biology* 2(3):368-378.
- GEIGER, R. 1961. *Das Klima der bodennahen Luftschicht*. 4 Auflg., Vieweg & Sohn, B, Braunschweig.
- GENTY, B, BRIANTAIS, JM & N BAKER. 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta* 990:87-92.
- GIMINGHAM, CH & RIL SMITH. 1971. Growth form and water relations of mosses in the maritime Antarctic. *British Antarctic Bull.* 25:1-21.
- GJESSING, Y & DO ØVSTEDAL. 1989. Microclimate and water budget of alpine algae, lichens and a moss on some nutantaks in Queen Maud Land. *International Journal of Biometeorology* 33(4):272-281.
- GODLEY, EJ. 1960. The botany of southern Chile in relation to New Zealand and the Subantarctic. In: PANTIN CFA (ed), Series B 152:457-475. *A discussion on the biology of the southern cold temperate zone*. Proceedings of the Royal Society of London.
- GREEN, TGA, SCHROETER, B & LG SANCHO. 1999. Plant life in Antarctica. In: PUGNAIRE, FI & F VALLADARES (eds.), pp. 495-543. *Handbook of Functional Plant Ecology*. Marcel Dekker, Inc., New York, Basel.
- GREENE, SW. 1964. Plant of the land. In: PRIESTLEY, R, ADIE, RJ & Q DE ROBIN (eds.), pp. 239-253. *Antarctic Research. A review of British scientific achievements in Antarctic*. Butterworth, London.
- GREENFIELD, LG 1992. Precipitation nitrogen at maritime Signy Island and continental Cape Bird, Antarctica. *Polar Biology* 11:649-653.
- GRIFFITHS, CJ & RDJ OGLETHORPE. 1998. The stratigraphy and geochronology of Adelaide Island. *Antarctic Science* 10(4):462-475.
- HALL, TA. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analyses program for Windows 95/98/NT. *Nucl. Acids. Symp.* Ser. 41:95-98.
- HAHN, SC, TENHUNEN, JD, POPP, PW, MEYER, A & OL LANGE. 1993. Upland tundra in the foothills of the Brooks Range, Alaska: diurnal CO<sub>2</sub> exchange patterns of characteristic lichen species. *Flora* 188:125-143.
- HARTUNG, W, SCHILLER, P & KJ DIETZ. 1998. Physiology of poikilohydric plants. *Progress in Botany* 59:299-327.
- HAWKSWORTH, DL. 1988. The variety of fungal-algal symbioses, their evolutionary significance, and the nature of lichens. *Botanical Journal of the Linnean Society* 96(1):3-20.
- HEAP, J. 1994. The Antarctic Treaty System: Introduction. In: *Handbook of the Antarctic Treaty System*. Part 1, General Measures 8-19. Washington D.C. Department of State.
- HELMS, G, FRIEDL, T, RAMBOLD, G & H MAYRHOFER. 2001. Identification of photobionts from the lichen family Physciaceae using algal-specific ITS rDNA sequencing. *Lichenologist* 33:73-86.
- HENSSEN, A. 1963. The North American species of *Massalonia* and generic relationships. *Canad. Jour. Bot.* 41:1331-1346.
- HENSSEN, A, JAHNS, HM. 1974. *Lichenes: Eine Einführung in die Flechtenkunde*. Thieme Verlag, Stuttgart.
- HENSSEN, A & B RENNER, B. 1981: Studies in the lichen genus *Psoroma* I. *Psoroma tenue* and *Psoroma cinnamomeum*. *Mycotaxon* 13:433-449.
- HERTEL, H. 1984: Über saxicole, lecideoide Flechten der Subantarktis. In: H HERTEL & F OBERWINKLER (eds.), pp 399-499. *Beiträge zur Lichenologie. Festschrift J. Poelt. Beiheft zur Nova Hedwigia* 79. J. Cramer, Vaduz.
- HESTMARK, G. 1990. Thalloconidia in the genus *Umbilicaria*. *Nord. Jour. Bot.* 9(5):547-574.
- HOLDGATE, MW, ALLEN, SE & MJ CHAMBERS. 1967. A preliminary investigation of the soils of Signy Island, South Orkney Islands. *British Antarctic Survey Bull.* 12:53-71.

- HONEGGER, R. 1996. Experimental studies of growth and regenerative capacity in the foliose lichen *Xanthoria parietina*. *New Phytologist* 133(4):573-581.
- HONEGGER, R. 1998. The lichen symbiosis - what is so spectacular about it? *Lichenologist* 30(3):193-212.
- HONEGGER, R. 1990. Lichen photobionts and the lichen symbiosis. *Exper. Phycol.* 1:40-54. Beiträge zur Lichenologie - Festschrift A. Henssen. *Bibliotheca Lichenologica* 38.
- HONEGGER, R. 1990. Surface interactions in lichens. In: WIESSNER, W, ROBINSON, DG & RC STARR (eds.), pp. 40-54. *Experimental Phycology 1. Cell walls and Surfaces, Reproduction, Photosynthesis*. Springer Verlag, Berlin.
- HORNE, RR. 1969. Sedimentology and palaeogeography of the lower cretaceous depositional through of south-eastern Alexander Island. *British Antarctic Survey Bull.* 22:61-76.
- HOVENDEN, MJ & RD SEPPELT. 1995. Uptake of water from the atmosphere by lichens in continental Antarctica. *Symbiosis* 18(2):111-118.
- HUISKES, AHL, GREMMEN, NJM & JW FRANCKE. 1997. Morphological effects on the water balance of Antarctic foliose and fruticose lichens. *Antarctic Science* 9(1):36-42.
- IVANOVA, NV, P DEPRIEST, VK BOBROVAS & AV TROITSKY. 1999. Phylogenetic analysis of the lichen family Umbilicariaceae based on nuclear ITS1 and ITS2 rDNA sequences. *Lichenologist* 31(5):477-489.
- JAHNS, HM. 1984. Morphology, reproduction and water relations - a system of morphogenetic interactions in *Parmelia saxatilis*. *Beiheft zur Nova Hedwigia*, Festschrift J Poelt 79:715-737.
- JAHNS, HM. 1987. New trends in developmental morphology of the thallus. In: Peveling E (ed), pp. 17-33. *Progress and Problems in Lichenology in the Eighties. Bibliotheca Lichenologica* 25. J. Cramer, Berlin-Stuttgart.
- JAHNS, HM 1988. The lichen thallus. In: GALUN M (ed), pp. 95-143. *CRC Handbook of Lichenology*. Volume I. CRC Press, Inc., Boca Raton.
- JAHNS, HM & S OTT. 1983. Das Mikroklima dicht benachbarter Flechtenstandorte. The microclimate of adjacent lichen habitats. *Flora* 173:183-222.
- JAHNS, HM & S OTT. 1997. Life strategies in lichens - some general considerations. - In: KAPPEN, L (ed), pp. 49-67. *New Species and Novel Aspects in Ecology and Physiology of Lichens. In Honour of OL Lange. Bibliotheca Lichenologica*. J Cramer, Berlin, Stuttgart.
- KANDA, H & V KOMÁRKOVÁ. 1997. Antarctic Terrestrial Ecosystems. In: WIEGOLASKI, FE (ed), pp. 721-761. *Ecosystems of the World 3. Polar and Alpine Tundra*. Elsevier, Amsterdam, New York.
- KAPPEN, L. 1973. Response to extreme environments. In: AHMADJIAN V & ME HALE (eds.), pp. 311-380. *The Lichens*. Academic Press, New York, London.
- KAPPEN, L. 1983: Ecology and physiology of the Antarctic fruticose lichen *Usnea sulphurea* (Koenig) Th. Fries. *Polar Biology* 1:249-255.
- KAPPEN, L. 1985. Vegetation and ecology of ice-free areas of northern Victoria Land, Antarctica. 2. Ecological conditions in typical microhabitats of lichens at Birthday Ridge. *Polar Biology* 4:227-236.
- KAPPEN, L. 1985. Water relations and net photosynthesis of *Usnea*. A comparison between *Usnea fasciata* (maritime Antarctic) and *Usnea sulphurea* (continental Antarctic). In: BROWN, DH (ed), pp. 41-56. *Lichen physiology and cell biology*. Plenum Press, New York, London.
- KAPPEN, L. 1986. Flechtenstandorte als Kleinoasen in der Antarktis. *Düsseldorfer Geobot. Kolloq.* 3:71-76.
- KAPPEN, L. 1988: Ecophysiological relationships in different climatic regions. In: M. GALUN (ed), pp. 37-100. *CRC Handbook of Lichenology*. Volume II. CRC Press, Inc., Boca Raton.

- KAPPEN, L 1989. Field measurements of carbon dioxide exchange of the Antarctic lichen *Usnea sphacelata* in the frozen state. *Antarctic Science* 1(1): 31-34.
- KAPPEN, L. 1993. Lichens in the Antarctic region. In: FRIEDMANN EI (ed), pp. 433-490. *Antarctic Microbiology*. Wiley-Liss, New York.
- KAPPEN, L. 1993. Plant activity under snow and ice, with particular reference to lichens. *Arctic* 46(4):297-302.
- KAPPEN, L 1994: The lichen, a mutualistic system - some mainly ecophysiological aspects. *Cryptogamic Botany* 4(2):193-202.
- KAPPEN, L. (ed) 1997. New species and novel aspects in ecology and physiology of lichens. In Honour of OL Lange. *Bibliotheca Lichenologica*, 67, J. Cramer, Berlin, Stuttgart.
- KAPPEN, L. 2000. Some aspects of the great success of lichens in Antarctica. *Antarctic Science* 12(3):314-324.
- KAPPEN, L & M BREUER. 1991. Ecological and physiological investigations in continental Antarctic cryptogams. II. Moisture relations and photosynthesis of lichens near Casey Station, Wilkes Land. *Antarctic Science* 3(3): 273-278.
- KAPPEN, L & EI FRIEDMANN. 1983: Ecophysiology of lichens in the dry valleys of Southern Victoria Land, Antarctica. II. CO<sub>2</sub> gas exchange in cryptoendolithic lichens. *Polar Biology* 1: 227-232.
- KAPPEN, I & OL LANGE. 1970. The cold resistance of phycobionts from macrolichens of various habitats. *Lichenologist* 4:289-293.
- KAPPEN, L & OL LANGE. 1972. Die Kälteresistenz einiger Macrolichen. *Flora* 161:1-29.
- KAPPEN, L & J REDON. 1987. Photosynthesis and water relations of three maritime Antarctic lichen species. *Flora* 179:215-229.
- KAPPEN, L & J REDON. 1984. Microclimate influencing the lichen vegetation on different aspects of a coastal rock in the maritime Antarctic. *Instituto Antartico Chileno Ser. Cient.* 31:53-65.
- KAPPEN, L & STRAKA, H 1988: Pollen and spores transport into the Antarctic. *Polar Biology* 8:173-180.
- KAPPEN, L & F VALLADARES. 1999. Opportunistic growth and desiccation tolerance: the ecological success of poikilohydrous autotrophs. In: PUGNAIRE, FI & F VALLADARES (eds.), pp. 9-80. *Handbook of Functional Plant Ecology*. Marcel Dekker, Inc., New York, Basel.
- KAPPEN, L, BÖLTER, M & A KUHN. 1986. Field measurements of net photosynthesis of lichens in the Antarctic. *Polar Biology* 5:255-258.
- KAPPEN, L, BÖLTER, M & A KUHN. 1987. Photosynthetic activity of lichens in natural habitats in the maritime Antarctic. In: PEVELING E (ed), pp. 297-312. *Progress and Problems in Lichenology in the Eighties*. *Bibliotheca Lichenologica* 25. J. Cramer, Berlin-Stuttgart.
- KAPPEN, L, FRIEDMANN, EI & J GARTY. 1981. Ecophysiology of lichens in the dry valleys of Southern Victoria Land, Antarctica. I. Microclimate of the cryptoendolithic lichen habitat. *Flora* 171:216-235.
- KAPPEN, L, MEYER, M & M BÖLTER. 1990. Ecological and physiological investigations in continental Antarctic cryptogams. I. Vegetation pattern and its relation to snow cover on a hill near Casey station, Wilkes Land. *Flora* 184:209-220.
- KAPPEN, L, SCHROETER, B & LG SANCHO. 1990. Carbon dioxide exchange of Antarctic crustose lichens in situ measured with a CO<sub>2</sub>/H<sub>2</sub>O porometer. *Oecologia* 82(3):311-316.
- KAPPEN, L, SOMMERKORN, M & B SCHROETER. 1995. Carbon acquisition and water relations of lichens in polar regions-potentials and limitations. *Lichenologist* 27(6):531-545.

- KAPPEN, L, SCHROETER, B, GREEN, TGA & RD SEPPELT. 1998. Microclimatic conditions, meltwater moistening, and the distributional pattern of *Buellia frigida* on rock in a southern continental Antarctic habitat. *Polar Biology* 19:101-106.
- KAPPEN, L, SCHROETER, B, SCHEIDEGGER, C, SOMMERKORN, M & G HESTMARK. 1996. Cold resistance and metabolic activity of lichens below 0°C. *Advances in Space Research* 18(12):119-128.
- KEMP EM & PJ BARRETT. 1975. Antarctic glaciation and early Tertiary vegetation. *Nature* 258:507-508.
- KENNEDY, AD. 1993. Water as a limiting factor in the Antarctic terrestrial environment: A biogeographical synthesis. *Arctic and Alpine Research* 25:308-315.
- KENNEDY, AD. 1999. Modeling the determinants of species distributions in Antarctica. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 31(3):230-241.
- KENNETT, JP. 1977. Cenozoic evolution of Antarctic glaciation, the Circum-Antarctic Ocean and their impact on global paleoceanography. *Journal of Geophysical Research* 82:3843-3860.
- KERSHAW, KA, 1985. *Physiological Ecology of Lichens*. Cambridge University Press, Cambridge.
- KERSHAW, KA & WR ROUSE. 1971: Studies on lichen-dominated systems. I. The water relations of *Cladonia alpestris* in spruce-lichen woodland in northern Ontario. *Canad. Jour. Bot.* 49:1389-1399.
- KLÖCKNER, P. 1998. *Wachstums- und Differenzierungsprozesse vegetativer Flechtenstrukturen unter kontrollierten Bedingungen*. Inaugural Dissertation, Universität Düsseldorf.
- KROKEN, S & JW TAYLOR. 2000. Phylogenetic species, reproductive mode, and specificity of the green alga *Trebouxia* forming lichens with the fungal genus *Letharia*. *The Bryologist* 103(4):645-660.
- LAMB, IM 1964: Antarctic lichens. I. The genera *Usnea*, *Ramalina*, *Himantormia*, *Alectoria*, *Cornicularia*. *British Antarctic Survey Sci. Rep.* 38, London.
- LANGE, OL. 1965. Der CO<sub>2</sub>-Gaswechsel von Flechten bei tiefen Temperaturen. *Planta* 64:1-19.
- LANGE, OL 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*, B 158:324-359.
- LANGE, OL. 1992. *Pflanzenleben unter Streß. Flechten als Pioniere der Vegetation an Extremstandorten der Erde*. Rostra Universitatis Wirceburgensis VI. Bayerische Julius-Maximilians-Universität. Fränkische Gesellschaftsdruckerei und Verlag, Würzburg.
- LANGE, OL & L KAPPEN. 1972. Photosynthesis of lichens from Antarctica. *Antarctic Res. Ser., Antarctic Terrestrial Biol.* 20: 83-95.
- LANGE, OL & JD TENHUNEN. 1981. Moisture content and CO<sub>2</sub> exchange of lichens. II. Depression of net photosynthesis in *Ramalina maciformis* at high water content is caused by increased thallus carbon dioxide diffusion resistance. *Oecologia* 51:426-429.
- LANGE, OL, KILIAN, E & H ZIEGLER. 1986. Water vapor uptake and photosynthesis of lichens: performance differences in species with green and blue-green algae as phycobionts. *Oecologia* 71:104-110.
- LANGE, OL, KILIAN, E & H ZIEGLER. 1990. Photosynthese von Blattflechten mit hygroskopischen Thallusbewegungen bei Befeuchtung durch Wasserdampf oder mit flüssigem Wasser. In: JAHNS HM (ed), pp. 311-323. Contributions to Lichenology in Honour of A. Henssen. *Bibliotheca Lichenologica* 38. J. Cramer, Berlin-Stuttgart.
- LANGE, OL, BELNAP, J, REICHENBERGER, H & A MEYER. 1997. Photosynthesis of green algal soil crust lichens from arid lands in southern Utah, USA: role of water content on light and temperature responses of CO<sub>2</sub> exchange. *Flora* 192: 1-15.

- LARSON, DW. 1979. Lichen water relations under drying conditions. *New Phytologist* 82:713-731.
- LARSON, DW. 1987. The absorption and release of water by lichens. In: PEVELING, E (ed), pp. 351-360. Progress and Problems in Lichenology in the Eighties. *Bibliotheca Lichenologica* 25. J. Cramer, Berlin-Stuttgart.
- LARSON, DW. 1989. The impact of ten years at  $-20^{\circ}\text{C}$  on gas exchange in five lichen species. *Oecologia* 78(1): 87-92.
- LARSON, DW & KA KERSHAW. 1976. Studies on lichen-dominated systems. XVIII. Morphological control of evaporation in lichens. *Canad. Jour. Bot.* 54:2061-2073.
- LAUNDON, JR. 1992. *Lepraria* in the British Isles. *Lichenologist* 24(4):315-350.
- LAWREY, J.D. 1984. *Biology of lichenized fungi*. Praeger Publishers, New York.
- LAWREY, JD. 1991. Biotic interactions in lichen community development: A review. *Lichenologist* 23(3):205-214.
- LEISHMAN, MR & C WILD. 2001. Vegetation abundance and diversity in relation to soil nutrients and soil water content in Vestfolf Hills, East Antarctica. *Antarctic Science* 13(2):126-134.
- LEISTIKOW, KU. 1994. Anthropologische Vorurteile der Pflanzenmorphologie und ihre Berichtigung. *Senckenberg-Buch* 70:81-100.
- LINACRE, ET. 1992. Climate Data and Resources: a Reference and Guide, Routledge.
- LINDSAY, DC. 1971. Vegetation of the South Shetland Islands. *British Antarctic Survey Bull.* 25:59-83.
- LINDSAY, DC. 1977. Lichens of cold deserts. In: SEAWARD MRD (ed), pp. 183-209. *Lichen Ecology*. Academic Press, London.
- LINDSAY, DC. 1978. The role of lichens in Antarctic ecosystems. *The Bryologist* 81:268-276.
- LONGTON, RE 1967. Vegetation in the maritime Antarctic. *Plant and Invertebrate ecology*. Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B 252:213-235.
- LONGTON, RE 1979. Vegetation ecology and classification in the Antarctic Zone. *Canad. Jour. Bot.* 57:2264-2278.
- LONGTON, RE 1988. *The Biology of polar Bryophytes and Lichens*. Cambridge University Press, Cambridge.
- LOPEZ-MARTINEZ, J, MARTINEZ DE PISON, E & A ARCHE. 1991. Pulsaciones glaciares y terrazas marinas escalonadas en los alreohdres de la Base Antártica Española, Isla Livingston, Shetland del Sur. *Geogaceta* 9:44-47.
- LUD, D. 2001. *Biotic Response to UV-B in Antarctica*. NIOO Thesis 12 of the Netherlands Institute of Ecology, Yerseke, Netherlands.
- LUTZONI, F & R VILGALYS. 1995: Integration of morphological and molecular data sets in estimating fungal phylogenies. *Canadian Journal of Botany* 73(1): 649-659.
- MÄUSBACHER, R. 1991. Die jungquartäre Relief- und Klimageschichte im Bereich der Filderhalbinsel, Süd Shetland Inseln, Antarktis. *Heidelberger Geogr. Arbeiten*, Geogr. Institut Heidelberg, Heft 89.
- MARSHALL, WA. 1996. Aerial dispersal of lichen soredia in the maritime Antarctic. *New Phytologist* 134:523-530.
- MARSHALL WA & MO CHALMERS. 1997. Airborne dispersal of antarctic terrestrial algae and cyanobacteria. *Ecography* 20(6):585-594.
- MATALONI, G, TELL, G & DD WYNN-WILLIAMS. 2000. Structure and diversity of soil algal communities from Cierva Point (Antarctic Peninsula). *Polar Biology* 23:205-211.
- MATTHES-SEARS, U, GERRATH, JA & DW LARSON. 1997. Abundance, biomass, and productivity of endolithic and epilithic lower plants on the temperate-zone cliffs of the Niagara Escarpment, Canada. *Int. J. Plant Sci* 158:451-460.

- MACFARLANE, JD & KA KERSHAW. 1980. Physiological-environmental interactions in lichens. IX. Thermal stress and lichen ecology. *New Phytol.* 84:669-685.
- MELICK, DT & RD SEPPELT. 1997. Vegetation patterns in relation to climatic and endogenous changes in Wilkes Land, continental Antarctica. *Journal of Ecology* 85:531-545.
- MONCRIEFF, ACM & SRA KELLY. 1993. Lithostratigraphy of the uppermost Fossil Bluff Group (early Cretaceous) of Alexander Island, Antarctica: history of an Albian regression. *Cretaceous Research* 14:1-15.
- MUKHTAR, A, GARTY, J & M GALUN. 1994. Does the lichen alga *Trebouxia* occur free-living in nature: further immunological evidence. *Symbiosis* 17:247-253.
- NASH, TH, III (ed). 1996: Lichen Biology. Cambridge University Press, Cambridge.
- NOAKES, TD & RE LONGTON. 1988. Pathways of water movement in relation to structure and micromorphology in Antarctic mosses. *Polarforschung* 58:125-138.
- NORTHOVER, MJ & HM GRIMSHAW. 1967. Seasonal trends in nutrient content of the soil of Signy Island, South Orkney Islands. *British Antarctic Survey Bull.* 14:83-88.
- OCHYRA, R. 1998. *The moss flora of King George Island, Antarctica*. Polish Academy of Sciences, W. Szafer Institute of Botany, Cracow.
- ORWIN, J. 1970. Lichen succession on recently deposited rock surfaces. *New Zealand Journal of Botany* 8(4):452-477.
- OTT, S. 1987. Reproductive strategies in lichens. In: PEVELING E (ed), pp. 81-93. Progress and Problems in Lichenology in the Eighties. *Bibliotheca Lichenologica* 25. J. Cramer, Berlin-Stuttgart.
- OTT, S & HM JAHNS, 1999. Flechten auf Blockhalden – eine Übersicht über besiedlungsrelevante Faktoren. In: MÖSELER, BM & R MOLEND (eds.), pp. 85-92. *Lebensraum Blockhalde*. Decheniana 37, Selbstverlag des Naturhistorischen Vereins der Rheinlande und Westfalens, Bonn.
- OTT, S & HT LUMBSCH 2001: Morphology and phylogeny of ascomycete lichens. In: HOCK, B & K ESSER (eds.), pp. 189-210. *The Mycota. IX. Fungal Associations*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- OTT, S & J ROMEIKE. 1998. Symbiosis as a source of evolutionary innovations – life strategies of lichens in terrestrial antarctica habitats. Antarctic Ecosystems: Models for Wider Ecological Understanding. VII SCAR *International Biology Symposium*. New Zealand.
- OTT, S & LG SANCHO. 1993. Morphology and anatomy of *Caloplaca coralligera* (Teloschistaceae) as adaptation to extreme environmental conditions in the maritime Antarctic. *Plant Systematics and Evolution* 185:123-132.
- OTT, S & C SCHEIDEGGER. 1992. The role of parasitism in the co-development and colonization of *Peltula euploca* and *Glyphopeltis ligustica*. *Symbiosis* 12:159-172. OTT, S, MEIER, T & HM JAHNS. 1995. Development, regeneration, and parasitic interactions between the lichens *Fulgensia bracteata* and *Toninia caeruleonigricans*. *Canad. Jour. Bot.* (1):595-602.
- OTT, S, OSENBERG, E & HM JAHNS 1997: Vegetation of the rock alvar of Gotland. III. Interaction of lichens in a rock habitat. In: TIBELL, L & I HEDBERG (eds.), pp. 209-221. *Lichen Studies Dedicated to Rolf Santesson*. Symbolae Botanicae Upsalienses, Acta Universitatis Upsaliensis, Uppsala 32(1):209-211.
- OTT, S, SCHRÖDER, T & HM JAHNS. 2000. Colonization strategies and interactions of lichens on twigs. In: Schroeter, B, SCHLENSOG, M & TGA GREEN (eds.), pp. 445-455. New aspects in Cryptogamic Research. Contribution in Honour of Ludger Kappen. *Bibliotheca Lichenologica*, J Cramer, Berlin, Stuttgart.
- ØVSTEDAL, DO & RIL SMITH. 2001. *Lichens of Antarctica and South Georgia. A guide to their identification and ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- PALMQVIST, K. 2000. Carbon economy in lichens. *New Phytologist* 148:11-36.

- PEARCY, RW, EHLERINGER, NR, MOONEY HA & PW RUNDEL (eds.). 1989a. *Plant physiological Ecology – Field methods and instrumentation*. Chapman & Hall, London.
- PEVELING, E. 1988. Beziehungen zwischen den Symbiosepartnern in Flechten. *Naturwissenschaften* 75:77-86.
- PICKARD, J & R SEPPELT. 1984. Phytogeography of Antarctica. *Journal of Biogeography* 11:83-102.
- PINTADO, A, SANCHO, LG & F VALLADARES. 2001. The influence of microclimate on the composition of Lichen communities following an altitudinal gradient in the maritime Antarctic. *Symbiosis* 31:69-84.
- POELT, J. 1958. Über parasitische Flechten II. *Planta* 51:288-307.
- POELT, J. 1977. *Types of symbiosis with lichens*. In: BIGELOW, HE & EG SIMMONS, (eds.), pp. 2-526. Second Mycological Congress, Tampa, Florida.
- POELT, J. 1987. Das Gesetz der relativen Standortkonstanz bei den Flechten. *Bot. Jahrb. Syst.* 108:363-371.
- POELT, J & H DOPPELBAUER. 1956. Über parasitische Flechten. *Planta* 46:467-480.
- POELT, J & H MAYRHOFER. 1988. Über Cyanotrophie bei Flechten. *Pl. Syst. Evol.* 158(2-4):265-281.
- POELT, J & A VEZDA. 1990. Über kurzlebige Flechten (on shortliving lichens). In: JAHNS HM (ed), pp. 377-394. Contributions to Lichenology in Honour of A. Henssen. *Bibliotheca Lichenologica* 38. J Cramer, Berlin-Stuttgart.
- PURVIS, BW, COPPINS, BJ, HAWKSWORTH, DL & DM MOORE. 1992. *The Lichen of Great Britain and Ireland*. The British Lichen Society. Edmundsbury Press, London.
- RAI, AN. 1988. Nitrogen metabolism. In: GALUN M (ed), pp. 201-237. *CRC Handbook of Lichenology*. Volume I. CRC Press, Inc., Boca Raton.
- RAMBOLD, G, FRIEDL, T & A BECK. 1998. Photobionts in lichens: possible indicators of phylogenetic relationships? *The Bryologist* 101(3):392-397.
- RAY, P & B WATKIN. 1989. The influence of physical factors and ornithogenic products on plant and arthropod abundance at an island nunatak group in Antarctica. *Polar Biology* 10:151-160.
- REDON, J. 1985. Líquenos Antárticos. INACH, Santiago de Chile.
- ROBINSON, CH. 2001. Cold adaptation in Arctic and Antarctic fungi. *New Phytologist* 151:341-353.
- ROMEIKE, J, HELMS, G, FRIEDL, T & S OTT (akzeptiert). Genetic diversity of algal and fungal partners in four species of *Umbilicaria* (lichenized ascomycetes) along a transect of the antarctic peninsula. *Molecular Biology and Evolution*.
- ROSSWALL, T. 1981. The biogeochemical nitrogen cycle. In: LIKENS, GE (ed), pp. 25-49. *Some Perspectives of the Major Biogeochemical Cycles*. Wiley, Chichester.
- RUNDEL, PW. 1988. Water relations. In: M. GALUN (ed), pp. 17-36. *CRC Handbook of Lichenology*. Volume II. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- SABAT, F, SERRAT, D & JM VILAPLAN. 1992. Cenozoic tectonic evolution in Livingston Island (South Shetland, Antarctica): Mesostructural and Geomorphological approach. *Rev. Soc. Geol. España* 5:159-166.
- SANCHO, L & F VALLADARES. 1993. Lichen colonization of recent moraines on Livingston Island (South Shetland Islands, Antarctica). *Polar Biology* 13:227-233.
- SANCHO, LG, KAPPEN, L & B SCHROETER. 1992. The lichen genus *Umbilicaria* on Livingston Island (South Shetland Islands, Antarctica). *Antarctic Science* 4:189-196.
- SANCHO, LG, SCHROETER, B & F VALLADARES. 1998. *Umbilicaria kappeni* (Umbilicariaceae) a new lichen species from Antarctica with multiple mechanisms for the simultaneous dispersal of both bionts. *Nova Hedwigia* 67(3-4):279-288.

- SANCHO, LG, SCHULZ, F, SCHROETER, B & L KAPPEN. 1999: Bryophyte and lichen flora of South Bay (Livingston Island: South Shetland Islands, Antarctica). *Nova Hedwigia* 68(3-4):301-337.
- SANCHO, L, VALLADARES, F, SCHROETER, B & L KAPPEN. 2001. Ecophysiology of Antarctic versus temperate populations of bipolar lichen: The key role of the photosynthetic partner. In: DAVIDSON, W, HOWARD-WILLIAMS, C & P BROADY (eds.), pp. 190-194. *Antarctic Ecosystems: Models for Wider Ecological Understanding*. Caxton Press, Christchurch, New Zealand.
- SANCHO, LG, PINTADO, A, VALLADARES, F, SANDERS, WB. 1994. Role of lichen rhizomorphs in thallus propagation and substrate colonization. *Crypt. Bot.* 4:283-289.
- SCHACHTSCHABEL, P, BLUME, HP, BRÜMMER, G, HARTGE, KH & U SCHWERTMANN. 1992. Lehrbuch der Bodenkunde. Auflg. 13, Scheffer, Schachtschabel Stuttgart.
- SCHIEDEGGER, C, SCHROETER, B & B FREY. 1995. Structural and functional processes during water vapour uptake and desiccation in selected lichens with green algal photobionts. *Planta* 197(2):399-409.
- SCHINNER, 1989. Mikrobielle Aktivitäten im Stickstoffkreislauf alpiner, subalpiner und montaner Böden in den Hohen Tauern. In: CERNUSCA A (ed), pp. 249-256. Struktur und Funktion von Graslandökosystemen im Nationalpark Hohe Tauern. Universitätsverlag Wagner, Innsbruck.
- SCHLEE, D 1992. Sulphite-induced changes of sulphur metabolism in the lichen alga *Trebouxia sp.* *New Phytol.* 122(2):307-311.
- SCHLENSOG, M & B SCHROETER. 2001. Poikilohydry in antarctic cryptogams and its influence on photosynthetic performance in mesic and xeric habitats. In: DAVIDSON, W, HOWARD-WILLIAMS, C & P BROADY (eds.), pp. 190-194. *Antarctic Ecosystems: Models for Wider Ecological Understanding*. Caxton Press, Christchurch, New Zealand.
- SCHREIBER, U, BILGER, W & C NEUBAUER. 1994. Chlorophyll fluorescence as a nonintrusive indicator for rapid assessment of in vivo photosynthesis. In: SCHULZE, ED & MM XALDWELL (eds.), pp. 49-70. *Ecological studies, Ecophysiology of Photosynthesis*, Vol. 100. Springer Verlag, Berlin, New York, London.
- SCHÖLLER, H. 1991. Flechtenverbreitung und Klima. Vegetationsökologische Untersuchungen zur Rolle der Flechten in naturnahen Traubeneichenwäldern des Taunus. *Bibliotheca Lichenologica*, Bd. 42, J. Cramer, Berlin, Stuttgart.
- SCHÖLLER, H (ed). 1997. *Flechten. Geschichte, Biologie, Systematik, Ökologie, Naturschutz und kulturelle Bedeutung*. Waldemar Kramer, FaM.
- SCHROETER, B. 1991. *Untersuchungen zu Primärproduktion und Wasserhaushalt von Flechten der maritimen Antarktis unter besonderer Berücksichtigung von Usnea antarctica Du Rietz*. Inaugural Dissertation. Universität Kiel.
- SCHROETER, B. 1997. *Grundlagen der Stoffproduktion von Kryptogamen unter besonderer Berücksichtigung der Flechten*. Habilitationsschrift der Math.-Nat. Fak., Universität Kiel.
- SCHROETER, B & M SCHLENSOG. 1997. Photosynthetic performance of cosmopolitan lichens in the maritime Antarctic. In: KAPPEN, L (ed), pp. 197-210. New Species and Novel Aspects in Ecology and Physiology of Lichens. In Honour of OL Lange. *Bibliotheca Lichenologica*, J Cramer, Berlin, Stuttgart.
- SCHROETER, B, KAPPEN, L & C MOLDAENKE. 1991. Continuous in situ recording of the photosynthetic activity of Antarctic lichens - established methods and a new approach. *Lichenologist* 23(3):253-265.
- SCHROETER, B, KAPPEN, L & LG SANCHO. 1990. Microclima y fotosíntesis neta de *Usnea antarctica* a partir de mediciones realizadas "in situ" en Isla Livingston (Islas Shetland del Sur, Antártida). *Actas del Tercer Symposium Español de Estudios Antárticos* 1990:105-108.

- SCHROETER, B, KAPPEN, L & F SCHULZ. 1993. Long-term measurements of microclimatic conditions in the fruticose lichen *Usnea aurantiaco-atra* in the maritime Antarctic. In: CACHO, J & SERRAT, D (eds.), pp. 63-69. *Actas des Vismoidio de estudios antarticos*. CICYT, Madrid.
- SCHROETER, B, SCHULZ, F & L KAPPEN. 1997: Hydration-related spatial and temporal variation of photosynthetic activity in Antarctic lichens. In: BATTAGLIA, B, VALENCIA, J & DWH WALTON (eds.), pp. 221-225. *Antarctic Communities. Species, Structure and Survival*. Cambridge University Press, Cambridge.
- SCHROETER, B, GREEN, TGA, KAPPEN, L & RD SEPPELT. 1994. Carbon dioxide exchange at subzero temperatures. field measurements on *Umbilicaria aprina* in Antarctica. *Cryptogamic Botany* 4(2):233-241.
- SCHROETER, B, GREEN, TGA, SEPPELT, RD & L KAPPEN. 1992. Monitoring photosynthetic activity of crustose lichens using a PAM-2000 fluorescence system. *Oecologia* 92(4):457-462.
- SCHROETER, B, KAPPEN, L, SCHULZ, F & L SANCHO. 2001. Seasonal variation in the carbon balance of lichens in the maritime Antarctic: Long-term measurements of photosynthetic activity in *Usnea aurantiaco-atra*. In: DAVIDSON, W, HOWARD-WILLIAMS, C & P BROADY (eds.), pp. 258-262. *Antarctic Ecosystems: Models for Wider Ecological Understanding*. Caxton Press, Christchurch, New Zealand.
- SCHROETER, B, OLECH, M, KAPPEN, L & W HEITLAND. 1995. Ecophysiological investigations of *Usnea antarctica* in the maritime Antarctic. I. Annual microclimatic conditions and potential primary production. *Antarctic Science* 7:251-260.
- SCHÜLLER, A. 1969. Die CAL-Methode, eine neue Methode zur Entwicklung des pflanzenverfügbaren Phosphats in Böden. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde* 123:48-63.
- SCHUSTER, G. 1985. Die Jugendentwicklung von Flechten ein Indikator für Klimabedingungen und Umweltbelastung. *Bibliotheca Lichenologica* 20. J. Cramer, Vaduz.
- SCHUSTER, G & HM JAHNS. 1985: Artificial cultures of lichens in the natural environment. *Lichenologist* 17:247-253.
- SCHUSTER, G, HEROLD, K & HM JAHNS. 1982. Mikroklimatische Messungen an Flechtenstandorten neue Messapparaturen. *Herzogia* 6: 183-200.
- SCHUSTER, G, OTT, S, GASSMANN, A & J ROMEIKE. 2001. In situ measurements of the water content of lichens. In: KRANNER, I, BECKETT, RP & AK VARMA (eds.), pp. 224-235, Kapitel 14. *Protocols in Lichenology. Culturing, Vochemistry, Ecophysiology and Use in Biomonitoring*. Springer Lab Manual Berlin Heidelberg.
- SELKIRK, PM & RD SEPPELT. 1987. Species distribution within a moss bed in greater Antarctica. *Symp. Biol. Hung.* 35:279-284.
- SEPPELT, RD, GREEN, TGA & B SCHROETER. 1995. Lichens and mosses from the Kar Plateau, Southern Victoria Land, Antarctica. *New Zeal J Bot* 33:203-220.
- SHEARD, JW. 1977. Paleogeography, chemistry and taxonomy of the lichenized Ascomycetes *Dimelaena* and *Thamnia*. *The Bryologist* 80:100-118.
- SKOTTBERG, C. 1960. Remarks on the plant geography of the southern cold temperate zone. In: PANTIN CFA (ed), Series B 152:447-457. *A discussion on the biology of the southern cold temperate zone*. Proceedings of the Royal Society of London, London.
- SMELLIE, JL, PANKHURST, PJ, THOMPSON MRA & RES DAVIES. 1984. The geology of the South Shetland Islands: stratigraphy, geochemistry and evolution. *British Antarctic Survey Sci. Rep.* 87:1-85.
- SMITH, RIL. 1982. Plant succession and re-exposed moss banks on a deglaciated headland in Arthur Harbour, Anvers Island. *British Antarctic Survey Sci. Rep.* 51:193-199.

- SMITH, RIL. 1984. Terrestrial plant biology of the sub-Antarctic and Antarctic. In: LAWS, RM (ed), pp.61-162. *Antarctic Ecology*. Vol. I. Academic Press, London.
- SMITH, RIL. 1984. *Colonization and recovery by cryptogams following recent volcanic activity on Deception Island, South Shetland Islands*. British Antarctic Survey Bull. 62:25-51.
- SMITH, RIL. 1985. Studies on plant colonization and community development in Antarctic fjellfields. *British Antarctic Survey Sci. Rep.* 68:109-113.
- SMITH, RIL. 1988. Bryophyte oases in ablation valleys on Alexander Island, Antarctica. *The Bryologist* 91:45-50.
- SMITH, RIL. 1990. Signy Island as a paradigm of biological and environmental change in Antarctic Terrestrial Ecosystems. In: KERRY, KR & G HEMPEL, (eds.), pp.32-50. *Antarctic Ecosystems. Ecological Change and Conservation*. Springer Verlag, Berlin Heidelberg.
- SMITH, RIL 1990. Plant community dynamics in Wilkes Land, Antarctica. Proc. NIPR Symp. *Polar Biology* 3:229-244.
- SMITH, RIL 1991. Exotic sporomorphs as indicators of potential immigrant colonists in Antarctica. *Grana* 30:313-324.
- SMITH, RIL. 1993. The role of bryophyte propagule banks in primary succession: case study of an Antarctic fjellfield soil. In: MILES, J & DWH WALTON (eds.), pp. 55-78. *Primary Succession on Land*. Blackwell, Oxford.
- SMITH, RIL. 1995. Colonization by lichens and the development of lichen-dominated communities in the maritime Antarctic. *Lichenologist* 27:473-483.
- SMITH, RIL 1996. Terrestrial and freshwater biotic components of the western antarctic peninsula. In: *Foundations for ecological research west of the antarctic peninsula, Antarctic Research series*. Vol. 70:15-59. American Geophysical Union.
- SMITH, RIL. 2000. Plant colonization on a 45-year sequence of annual micromoraines on a South Georgia Glacier Foreland. In: DAVIDSON, W, HOWARD-WILLIAMS, C & P BROADY (eds.), pp. 225-232. *Antarctic Ecosystems: Models for Wider Ecological Understanding*. Caxton Press, Christchurch, New Zealand.
- SOJO, F, VALLADARES, F & LG SANCHO. 1997. Structural and physiological plasticity of the lichen *Catillaria corymbosa* in different microhabitats of the maritime Antarctica. *The Bryologist* 100(2):171-179.
- STENROOS, S & PT DEPRIEST. 1998: Small insertions at a shared position in the SSU rDNA of Lecanorales (lichen-forming Ascomycetes). *Current Genetics* 33:124-130.
- STUEBING, L & A FANGMEIER. 1992. *Pflanzenökologisches Praktikum: Gelände- und Laborpraktikum der terrestrischen Pflanzenökologie*. UTB, Stuttgart.
- STEVENS, GC. 1989. The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *American Naturalist* 133:240-256.
- TOPHAM, PB. 1977. Colonization, growth, succession and competition. In: SEAWARD MRD (ed), pp. 31-68. *Lichen Ecology*. Academic Press, London.
- TROUW RAJ, PASSCHIER CW, SIMOES LSA, ANDREIS RR & CM VALERIANO. 1997. Mesozoic tectonic evolution of the south Orkney microcontinent, Scotia arc, Antarctica. *Geological Magazine* 134:(3)383-401.
- TSCHERMAK-WOESS, E. 1978. *Myrmecia reticulata* as a phycobiont and free-living *Trebouxia* - the problem of *Stenocybe septata*. *Lichenologist* 10:69-79.
- VALENCIO, DA. 1975. The south american paleomagnetic data and the main episodes of the fragmentation of Gondwanaland. *Physics of the Earth and Planetary Interviews* 9:221-225.

- VALLADARES, F & LG SANCHO. 1995. Lichen colonization and recolonization of two recently deglaciated zones in the maritime Antarctic. *Lichenologist* 27(6):485-493.
- VALLADARES, F, SANCHO, LG & C ASCASO. 1998. Water storage in the lichen family Umbilicariaceae. *Botanica Acta* 111:99-107.
- VDLUFA. 1991. Methodenbuch I. Die Untersuchung von Böden. VDLU-FA-Verlag, Darmstadt.
- VEEVERS, JJ & MW MC EHINNY. 1970. The separation of Australia from other continents. *Earth Science Reviews* 12:139-159.
- VERBRUGGEN, C, FRENOT, Y, SMITH, RIL & N VAN DER PUTTEN. 2001. *Sub-antarctic Island vascular floras: pre-glacial surcicirs or post-glacial immigrants?* SCAR VIII Biology Symposium, S5P566, Amsterdam.
- VICENT, WF. 1988. *Microbial Ecosystems of Antarctica*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- VINCENT, WF, CASTENHOLTZ, RW, DOWNES, MT & C HOWARD-WILLIAMS. 1993. Antarctic cyanobacteria: light, nutrients, and photosynthesis in the microbial mat environment. *Journal of Phycology* 29:745-755.
- WACE, NM. 1960. The botany of the southern oceanic islands. In: PANTIN CFA (ed), Series B 152:475-490. *A discussion on the biology of the southern cold temperate zone*. Proceedings of the Royal Society of London, London.
- WACE, NM. 1965. Vascular plants. In: VAN MIEGHAM, J & P VAN OYE (eds.), pp. 201-266. *Biogeography and ecology in Antarctica*. Monographiae Biologicae. Vol. 15, Junk.
- WACE, NM. 1969. The terrestrial biogeography of Antarctica. In: VAN ZINDEREN, EM (ed), pp. 213-238. *Palaeoecology of Africa and the surrounding islands and Antarctica* 5. Bakker, Caper Torn, Balkema.
- WALKER, FJ. 1985. The lichen genus *Usnea* subgenus *Neuropogon*. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, Botany Series 13(1):1-130.
- WALTON DWH. 1982. The Signy Island terrestrial reference sites: XV. Microclimatic monitoring, 1972-74. *British Antarctic Survey Bull.* 55:111-126.
- WALTON, DWH. 1990. Colonization of terrestrial habitats - organisms, opportunities and occurrence. In: KERRY, KR & G HEMPEL (eds.), pp. 51-60. *Antarctic Ecosystems. Ecological Change and Conservation*. Springer Verlag, Berlin Heidelberg.
- WINKLER, JB & F SCHULZ. 2000. Seasonal variation of snowcover: a new, inexpensive method for automatically measuring snow depth. In: SCHROETER, B, SCHLENSOG, M, & TGA GREEN (eds.), pp. 381-388. *New Aspects in Cryptogamic Research. Contributions in Honour of Ludger Kappen*. *Bibliotheca Lichenologica*, J. Cramer, Berlin, Stuttgart.
- WINKLER, JB, KAPPEN, L & F SCHULZ. 1998. CO<sub>2</sub> exchange of two chionophilous lichens in the maritime Antarctic preliminary results. *Berichte zur Polarforschung* 299:188-192.
- WINKLER, B, KAPPEN, L & F SCHULZ. 2001. Snow and ice as an important ecological factor for the cryptogams in the maritime Antarctic. In: DAVIDSON, W, HOWARD-WILLIAMS, C & P BROADY (eds.), pp. 220-224. *Antarctic Ecosystems: Models for Wider Ecological Understanding*. Caxton Press, Christchurch, New Zealand.
- WISE, KAJ & JL GRESSIT. 1965. Far southern animals and plants. *Nature* 207:101-102.
- WYNN-WILLIAMS, DD. 1990. Ecological aspects of Antarctic microbiology. In: MARSHALL, KC (ed), pp. 71-146. *Advances in Microbial Ecology*. 11. Plenum Publishing Corp., New York.
- ZIMMER, J. 1999. Morphogenetische Untersuchungen an *Umbilicaria antarctica* und *U. kappenii* – zwei Endemiten aus der Antarktis. Diplomarbeit, Universität Düsseldorf.
- ZOLLER, S, LUTZONI F & C SCHEIDEGGER. 1999. Genetic variation within and among population of the threatened lichen *Lobaria pulmonaria* in Switzerland and implications for its conservation. *Mol. Ecol.* 8(12):2049-2059.