

**Antarktische Nunatakker als Modell-Ökosystem für initiale  
Besiedlungsprozesse und Artendiversität  
in nacheiszeitlichen Perioden**

Inaugural-Dissertation

zur

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

vorgelegt von

**Andreas Engelen**

aus Wesel

Düsseldorf

2008

Aus dem Institut für Botanik 1  
der Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf

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

Referent: Prof. Dr. S. Ott

Koreferent: Prof. Dr. D. Willbold

Tag der mündlichen Prüfung: 04.07.2008

## **Inhalt:**

<b>1. Einleitung</b>	<b>7</b>
1.1 Die Antarktis	7
1.1.1 Klima	8
1.1.2 Erdgeschichtliche Entwicklung	8
1.1.3 Zonierung	9
1.2 Die antarktische Halbinsel	10
1.2.1 Alexander Island	10
1.3 Coal Nunatak	11
1.3.1 Bodencharakteristika	12
1.3.2 Mikro- und Mesoklima	13
1.3.3 Interaktionen	15
1.3.4 Photobiontendiversität	16
1.4 Zusammenfassung der Arbeitsziele	17
<b>2. Ergebnisse und Diskussion</b>	<b>19</b>
2.1 Abiotische Faktoren	20
2.1.1 Mikro- und Mesoklima	21
2.1.2 Bodenparameter	23
2.1.3 Geomorphologische Aspekte	25
2.2 Biotische Faktoren	27
2.2.1 Besiedlung durch Makroorganismen: Flechten und Moose	27
2.2.2 Eintrag von Diasporen	29
2.2.3 Interaktionen in den Lebensgemeinschaften der Flechten und Moose	31
2.2.4 Genetische Diversität der Flechtenalgen (Photobionten)	34
<b>3. Zusammenfassung</b>	<b>37</b>
<b>4. Literaturverzeichnis</b>	<b>38</b>
<b>5. Publikationen</b>	<b>43</b>
• Soil properties of an Antarctic inland site: implications for ecosystem Development	44
• Meso- and microclimate conditions of lichen habitats at an Antarctic terrestrial inland site, Coal Nunatak, Alexander Island	58
• Specificity and selectivity of algal partners in lichen symbioses at coastal and inland sites in Antarctica	75
• Life history strategy of <i>Lepraria borealis</i> Lohtander & Tønsberg (1994) at an Antarctic inland site, Coal Nunatak	97
<b>6. Summary</b>	<b>106</b>
<b>Erklärung</b>	<b>107</b>
<b>Danksagung</b>	<b>108</b>

## **Ergebnisse aus dieser Studie wurden als folgende Beiträge präsentiert:**

### **Publikationen:**

Engelen A., Convey P., Hodgson D. A., Worland M. R., Ott S. (2008) Soil properties of an Antarctic inland site: implications for ecosystem development. *Polar Biology*. In print.

Engelen A., Worland M. R., Convey P., Ott S. (2008) Meso- and microclimate conditions of lichen habitats at an Antarctic terrestrial inland site, Coal Nunatak, Alexander Island. *Oecologia*. Submitted.

Engelen A., Buschbom J., Convey P., Ott S. (2008) Specificity and selectivity of algal partners in lichen symbioses at coastal and inland sites in Antarctica. *New Phytologist*. Submitted.

Engelen A., Convey P., Ott S. (2008) Life history strategy of *Lepraria borealis* Lohtander & Tønsberg (1994) at an Antarctic inland site, Coal Nunatak. *The Lichenologist*. Submitted.

### **Vorträge:**

Buschbom J., Engelen A., Convey P., Ott S. (2007): Habitat-specific symbiont interactions in Antarctica. Botanikertagung, Hamburg, 3.-7. September.

Ott S., Engelen A., Buschbom J., Convey P. (2006): Genetic diversity of photobionts in lichens colonising an antarctic inland ecosystem. 29. Scientific Committee on Antarctic Research (SCAR) Meeting with Open Science Conference, Hobart (Tasmanien), 8-19 Juli.

Engelen A., Ott S., Convey P., Worland R. (2005): The evolution of an Antarctic inland ecosystem depending on environmental factors. 22. Internationale Polartagung der Deutschen Gesellschaft für Polarforschung, Jena, 18.-24. September.

Engelen A., Ott S., Convey P., Worland R. (2005) The evolution of an Antarctic inland ecosystem. Antarctic Terrestrial Biology Workshop, Düsseldorf, 12.-14 September.

Engelen A., Ott S., Convey P., Worland R. (2005): Soil ecology in the context of the evolution of an Antarctic inland ecosystem. 9. SCAR International Antarctic Biology Symposium, Curitiba (Brasilien), 25.-29. Juli.

Engelen A., Convey P., Ott S. (2004): Inland terrestrial habitats in Antarctica – initial colonisation processes, species diversity and environmental influences. 28. SCAR Meeting, Bremen, 25.-31. Juli.

**Poster:**

Ott S., Engelen A. (2007): Antarctic nunataks as model ecosystems for initial colonisation processes and species diversity in post-glacial periods I. DFG Workshop, Bremerhaven, Februar.

Ott S., Brinkmann M., Engelen A. (2006) Antarktische Nunatakker als Modell-Ökosystem für initiale Besiedlungsprozesse und Artendiversität in nacheiszeitlichen Perioden. DFG Workshop, Bremerhaven, Oktober.

Engelen A, Brinkmann M, Convey P, Ott S (2003): Antarctic nunataks as model ecosystems for initial colonisation processes depending on the potential of lichen symbiosis. 4. International Symbiosis Congress, Halifax (Kanada), 17.-23. August.

## Abkürzungsverzeichnis

AAS:	Atomabsorptionsspektrometer
a bp:	Jahre vor heute (annos before present)
Ca <sup>2+</sup> :	Calcium Kation
CaCl <sub>2</sub> :	Calciumchlorid
CEC:	cation exchange capacity
cf:	vergleiche (lateinisch: <i>confer</i> )
ITS:	internal transcribed spacer
kb:	kilo Basen
K <sup>+</sup> :	Kalium Kation
m a.s.l.:	meter above sea level
Mg <sup>2+</sup> :	Magnesium Kation
m über NN:	Meter über Normal Null
rh:	relative Luftfeuchtigkeit [%]
NCBI:	National Center for Biotechnology Information
PAR :	Photosynthetisch aktive Strahlung
P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> :	Phosphorpentoxyd
PPFD:	Photonenflussdichte
ppm:	parts per million
rDNA:	ribosomale DNA
T1:	Transekt 1
T2:	Transekt 2
th/dw:	Thallusfeuchtigkeit/Trockengewicht
TOC:	total organic carbon
UV:	ultraviolett

## 1. Einleitung

### 1.1 Die Antarktis

Als Antarktis wird die Polarregion auf der Südhalbkugel bezeichnet. Geographisch betrachtet befindet sich die Antarktis genau gegenüber der Arktis, welche im Bereich des Nordpols liegt. Arktis wie Antarktis sind Polargebiete, die sich jedoch im wesentlichen voneinander unterscheiden. Im Gegensatz zur Arktis liegt im Zentrum der antarktischen Polarregion eine kontinentale Landmasse, der Südkontinent Antarctica. Während die Arktis an die nördlichsten Ausläufer der Kontinente der Nordhalbkugel anschließt, ist die Antarktis durch einen zirkumpolaren Ozean von den kontinentalen Landmassen der Südhalbkugel isoliert. Die kürzeste Distanz zwischen dem antarktischen Kontinent und der südlichsten Region der Kontinente der Südhalbkugel beträgt ca. 1000km. Hierbei handelt es sich um die Entfernung der Nordspitze der antarktischen Halbinsel von Feuerland, der Südspitze Südamerikas. Die Distanz zu den weiteren, nächstgelegenen, größeren Landmassen Südafrika, Tasmanien und Neuseeland, beträgt bereits 3000-4000km (McGonigal & Woodworth 2003).

Ein besonderes Merkmal des antarktischen Kontinents ist seine fast völlige Vereisung. 99,65% des Kontinents sind von einem durchschnittlich ca. 2km dicken Eisschild überzogen (British Antarctic Survey 2004). Trotz dieser starken Vereisung treten auch eisfreie Gebiete auf, die sich z.B. entlang der Westküste der antarktischen Halbinsel, in den Dry Valleys der Ostantarktis und auf sogenannten Nunatakkern befinden. Nunatakker sind eisfreie Bergspitzen, die sich über das Niveau des umgebenden Eisschildes erheben. Die terrestrischen Ökosysteme der Antarktis sind auf diese eisfreien Gebiete beschränkt, welche als Extremgebiete der Erde gelten und nur wenigen Organismen ein Überleben ermöglichen.

Generell gilt, dass gerade in Extremgebieten wie Wüsten, Polar- oder Hochgebirgsregionen, besondere Anpassungsleistungen von den dort siedelnden Organismen gefordert werden. In der Antarktis dominieren poikilohydre Organismen, wie Flechten und Moose, diese Ökosysteme. Die Flechten sind in der Antarktis mit 427 Arten vertreten. Neben den Flechten sind als Besiedler eisfreier Standorte 104 Laubmoosarten und 50 Lebermoosarten bekannt (Ochyra 1998, Bednarek-Ochyra et al. 2000, Øvstedal & Smith 2001). Auch eine Vielzahl von Mikroorganismen wie Pilze, Algen und Cyanobakterien konnte in den Böden dieser terrestrischen Ökosysteme nachgewiesen werden (Lawley et al. 2004, Brinkmann et al. 2007). Nur zwei Phanaerogamen, *Colobanthus quietensis* und *Deschampsia antarctica* besiedeln neben den Kryptogamen diese terrestrischen Standorte. Jedoch ist ihr Vorkommen primär auf die nördlichen Bereiche der maritimen Antarktis begrenzt, wo höhere Pflanzen ihre südliche Verbreitungsgrenze erreicht haben. Durch menschliche Aktivitäten in der Antarktis

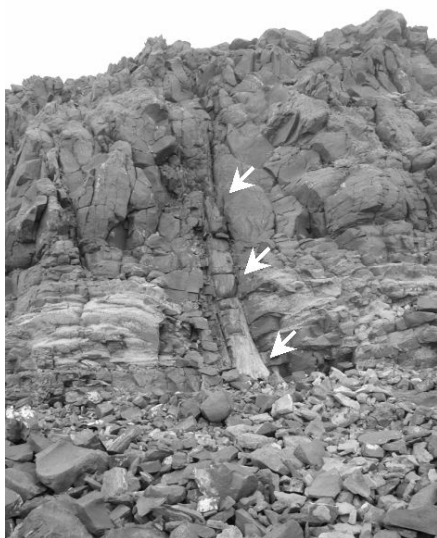
bedingt, konnten in jüngster Vergangenheit auch die Süßgräser *Poa annua* und *P. pratensis* sowie die Caryophyllaceae *Stellaria media* Standorte der nördlichen maritimen Antarktis erschließen (Frey & Lösch 1998).

### 1.1.1 Klima

Die Antarktis ist der trockenste, kälteste und windigste Kontinent (Convey 2001). Mit weniger als durchschnittlich 140mm Niederschlag pro Jahr, der zumeist als Schnee vorliegt, wird die Antarktis zu den Wüsten gezählt. An den gemäßigteren Küstenregionen werden während der Sommermonate Temperaturen von ca. 0°C und während des Winters Temperaturen von -15°C bis -30°C erreicht. Die deutlich harscheren Inlandstandorte weisen im Sommer Temperaturen von -15°C bis -35°C und im Winter Temperaturen von -40°C bis -70°C auf. Tiefsttemperaturen von weniger als -80°C konnten auf der Russischen Station Vostok, die auf dem Polarplateau liegt, aufgezeichnet werden. Kathabatische Winde (Fallwinde), die sich vom Inneren der Antarktis über das Polarplateau hinweg zu den Küstenregionen bewegen, können leicht Orkanstärken mit Windgeschwindigkeiten von 200km/h erreichen (Galimberti 1991).

### 1.1.2 Erdgeschichtliche Entwicklung

Die kontinentalen Landmassen der Antarktis gehörten vor mehr als 170 Millionen Jahren zum Großkontinent Gondwana. Als Folge der Kontinentaldrift bewegte sich die Antarktis langsam in ihre rezente Position. Während der Kontinent zu Beginn des Paläogens vor ca.



**Abb. 1:** Fossiler Baum (Pfeile), Länge ca. 2m, Standort: Coal Nunatak, Alexander Island.

65 Millionen Jahren noch tropisch bis subtropisch war und zu diesem Zeitpunkt noch mit dem australischen Kontinent eine gemeinsame Landmasse bildete, kam es infolge der Süddrift zu einer fortschreitenden Abkühlung. Vor etwa 30 Millionen Jahren bildeten sich erste nennenswerter Eisfelder. An der Wende der erdgeschichtlichen Epochen vom Oligozän zum Miozän, vor ca. 25 Millionen Jahren, öffnete sich zwischen der Antarktis und Südamerika die Drakestraße. Die dadurch ausgelöste Bildung des Zirkumpolarstroms verstärkte den Prozess der Vereisung. Die bis dahin den Kontinent bedeckenden Wälder wurden verdrängt. Heute zeugen unter anderem fossile Bäume von dieser Epoche (Abb. 1).



Die Entstehung des zirkumpolaren Stroms wird als eine der Hauptursachen für das Ereignis einer globalen Abkühlung angesehen (Hallam 1994). Seit etwa fünf Millionen Jahren ist der Kontinent von einem dicken Eispanzer nahezu vollständig bedeckt. Geologisch unterscheidet man heute die Westantarktis und die wesentlich größere Ostantarktis. Beide Regionen sind durch das transantarktische Gebirge voneinander getrennt. Die Westantarktis ist geologisch betrachtet deutlich jünger als die Ostantarktis. Den jüngsten Teil des antarktischen Kontinents bildet die antarktische Halbinsel, die als ein Faltenstrang der Anden vor rund 80-60 Millionen Jahren entstand (McGonigal & Woodworth 2003).

### 1.1.3 Zonierung

Die Antarktis (Abb. 2) wird in die Subantarktis, die maritime Antarktis und die kontinentale Antarktis gegliedert (Smith 1984, Longton 1988). Die Subantarktis ist die klimatisch mildeste Region der Antarktis und erstreckt sich über die nördlichen Inseln der Südpolarregion. Die Vegetation dieser Region wird neben ausgeprägten Moosbänken und Flechtengesellschaften auch von höheren Pflanzen wie horstbildenden Gräsern, z.B. der Gattung *Deschampsia*, geprägt. Als maritime Antarktis wird die Region entlang der antarktischen Halbinsel bis hin zur Nordspitze von Alexander Island bezeichnet. Hier herrschen Moos- und Flechtengesellschaften vor, wobei ein Rückgang der Diversität in diesen Gesellschaften von Norden nach Süden deutlich zu erkennen ist. Die harscheste Region der Antarktis erstreckt sich über die kontinentale Antarktis. Eisfreie Gebiete dieser Region werden von einer begrenzten Anzahl verschiedener Flechten- und Moosarten besiedelt (Øvstedal & Smith 2001).

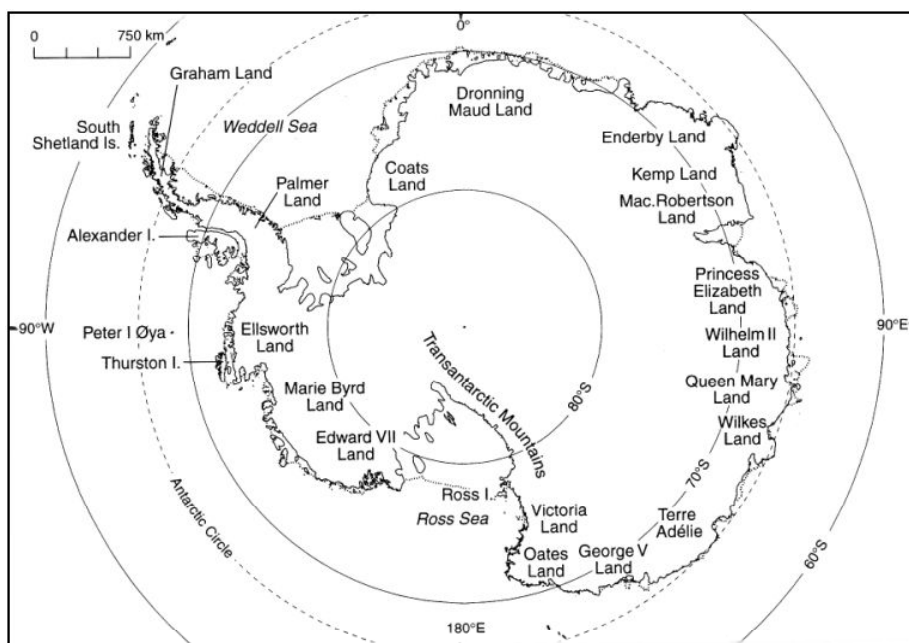
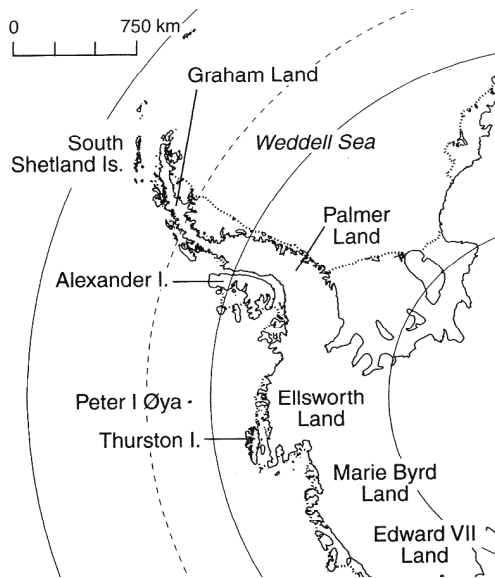


Abb. 2: Übersichtskarte der Antarktis (Øvstedal & Smith 2001).

## 1.2 Die antarktische Halbinsel



**Abb. 3:** Die antarktische Halbinsel (Øvstedal & Smith 2001).

Die antarktische Halbinsel (Abb. 3) resultiert aus einer Auffaltung, die durch die Kontinentaldrift der pazifischen und atlantischen Platte entstanden ist und hat somit den gleichen Ursprung wie die südamerikanischen Anden. Die Gebirge der antarktischen Halbinsel steigen bis auf ca. 2800m an. Als nördlichster Ausläufer des antarktischen Festlandes liegt die antarktische Halbinsel mit einer Länge von ca. 1200km in der westlichen Hemisphäre gegenüber der Südspitze Südamerikas und wird in das nördliche Grahamland und das südliche Palmerland unterteilt. Insbesondere die westlichen Küstenregionen weisen im Vergleich zur antarktischen Kontinentalregion

milde Klimabedingungen auf. Die Temperaturen liegen im Sommer an der Küste zwischen 0°C und 3°C und im Winter zwischen -10 und -20°C (Blümel 1999). Aufgrund dieser relativ milden Bedingungen finden sich entlang der Westküste der antarktischen Halbinsel die vielfältigsten Moos- und Flechtengesellschaften des antarktischen Kontinents. Insbesondere trifft dies für den Norden zu, der zur maritimen Antarktis zählt. Anhand dieser Gesellschaften wurden in der Vergangenheit ausführliche physiologische, ökologische und floristische Untersuchungen durchgeführt (Kappen 1973, 1988, 1993, Kappen & Valladares 1999, Ott et al. 2006, Sancho et al. 2001, Schroeter et al. 1994, 1995, 1997, 2000). Ein Rückgang der Diversität in diesen Gesellschaften entlang der antarktischen Halbinsel von Norden nach Süden wurde bereits beobachtet (Øvstedal & Smith 2001, Romeike 2002).

### 1.2.1 Alexander Island

Alexander Island (Abb. 2, 3) ist mit etwa 43250km<sup>2</sup> Fläche die größte Insel der Antarktis. Sie liegt im Süden vor der Westküste der antarktischen Halbinsel in der Bellingshausensee und erstreckt sich über etwa 378 km Länge und 200km Breite. Alexander Island liegt auf dem 71°52,7' südlicher Breite und dem 68°15' westlicher Länge von Greenwich und weist die größten schnee- und eisfreien Bereiche der südlichen maritimen Antarktis auf (Convey & Smith 1997). Die Insel grenzt im Norden und Osten an Schelfeis des George VI Sund,

wobei jedoch die Nord-Spitze der Insel 120km über das Schelfeis hinaus in nördlich gelegenen offenen See hinein reicht (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 über NN 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).

Alexander Island gehört geologisch zu der Le May Gruppe, 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 Süd-Shetland Inseln vergleichbar (Trouw et al., 1997). Vulkanische Breccien der Kreide und quartäre Ablagerungen, wie alluviale Einträge oder Moränenmaterial, können diese überlagern.

### 1.3 Coal Nunatak



**Abb. 4:** Luftaufnahme von Coal Nunatak.

Bisherige Untersuchungen terrestrischer Ökosysteme der Antarktis konzentrierten sich auf die Küstenstandorte der nördlichen, maritimen Antarktis (Kappen 1973, 1988, 1993, Kappen & Valladares 1999, Ott et al. 2006, Sancho et al. 2001, Schroeter et al. 1994, 1995, 1997, 2000). Erste Untersuchungen von Romeike et al. (2002) beziehen sich primär auf Standorte der südlichen, maritimen Antarktis. Im

Gegensatz zu diesen vorangegangenen Arbeiten handelt es sich hier jedoch um einen Standort, der durch seine spezielle Lage Eigenschaften eines Inlandstandortes erhält. Im Süden von Alexander Island, nahe der Ostküste der Insel, befindet sich Coal Nunatak (Abb. 4). Die Küstenlage des Nunataks ist jedoch nicht offensichtlich erkennbar, da der

George VI Sund permanent vereist ist. Dieser Sund stellt die Verbindung zwischen der Ostküste von Alexander Island und der Westküste der antarktischen Halbinsel dar. Die direkte Verbindung zur antarktischen Halbinsel und die Nähe zur kontinentalen Antarktis sind Ursachen für die besonders extremen klimatischen Bedingungen, die den Standort Coal Nunatak prägen und ihn deutlich von den Küstenstandorten der maritimen Antarktis unterscheiden (Lewis Smith 1984). Zudem muss berücksichtigt werden, dass alle bisher untersuchten terrestrischen Küstenhabitate sich nur ca. 1-50m Meter über den Meeresspiegel erheben. Die Untersuchungsfläche auf Coal Nunatak erreicht im Gegensatz dazu eine maximale Höhe von ca. 450m über NN.

Coal Nunatak ist ein partiell eisfreier, nur äußerst spärlich besiedelter Standort, der die Entwicklung eines Ökosystems unmittelbar nach dem Rückzug der Gletscher der letzten Eiszeit widerspiegelt. Isotopen Analysen weisen darauf hin, dass dieses Gebiet vor ca. 7000 Jahren eisfrei wurde (Hjort et al. 2001).

### **1.3.1 Bodencharakteristika**

Nur ca. 0,2% des antarktischen Kontinents sind eisfrei, wohingegen die übrige Landmasse ganzjährig von Eis bedeckt ist (Fox & Cooper 1998, Convey 2000). An den wenigen eisfreien Standorten in der Antarktis können sich Böden entwickeln.

Die Böden der maritimen Antarktis werden als subantarktische Braunerden und Protorancker (Campbell & Claridge 1987, Bockheim & Ugolini 1990) sowie Histosole (Fabiszewski & Woytun 1993) klassifiziert. Leptosole, Regosole und Podsole wurden für die Küstenregionen der kontinentalen Antarktis beschrieben (Blume & Bölter 1993, 1996). Demgegenüber stehen die Böden der kontinentalen Antarktis, wie sie z. B. in den Dry Valleys der Ostantarktis zu finden sind. In diesen Kältewüsten trägt in erster Linie physikalische Verwitterung zur Bodenbildung bei. Zur Ausbildung einer Humusschicht kommt es kaum. Allerdings werden Karbonate und Salze angereichert (Campbell & Claridge 1987, Bockheim & Ugolini 1990, Beyer et al. 1999).

Tau- und Gefrierzyklen führen zu Bodenbewegungen, den sogenannten Kryoturbationen (Chambers 1967; Hall & Walton 1992), die oftmals das Bild der antarktischen Böden prägen. Hierbei entstehen Formationen wie Bodenpolygone oder Streifen, die als „Patterned Ground“ bezeichnet werden (Washburn 1956).

Kryoturbationen erschweren die Besiedlung dieser Habitate und verzögern damit die Entwicklung von Ökosystemen. Kryptogamengesellschaften, die sich aus Moosen und Flechten zusammensetzen, sowie bodenbesiedelnden Mikroorganismen, wie Algen, Cyanobakterien und Pilze, scheinen instabile Bodenbedingungen tolerieren zu können. Diese Organismen verfügen nicht, wie höhere Pflanzen über ein ausgeprägtes Wurzelsystem, mit dem sie im Boden verankert sind und sind daher den

Bodenbewegungen nicht direkt ausgesetzt. Eisfreie Gebiete der kontinentalen, sowie maritimen Antarktis werden in erster Linie von diesen Kryptogamengesellschaften besiedelt (Smith 1984, Kanda et al. 2002, Olech 2002, Seppelt 2002).

Ein Faktor, der stärker limitierend auf die Besiedlung dieser Böden wirkt als die Kryoturbation, ist die Nährstoffverfügbarkeit. In den Polygonböden von Signy Island (Süd-Orkney Inseln) konnten nur geringe Mengen an pflanzenverfügbarem Stickstoff ermittelt werden (Arnold et al. 2003). Dieser Mangelfaktor wurde auch in Studien von Davey und Rothery (1992) als Ursache für eingeschränkte Wachstumsraten der Bodenorganismen bestätigt.

Bisherige Studien über antarktische Böden und ihre Organismengesellschaften beziehen sich fast ausschließlich auf die gut entwickelten und besiedelten Böden der Küstenregionen der nördlichen, maritimen Antarktis. Untersuchungen von Convey und Smith (1997) haben gezeigt, dass die Böden der Fossil Bluff Formation deutlich einfacher zusammengesetzte Organismengesellschaften aufweisen als die der nördlicher gelegenen Küstenstandorte. Die Fossil Bluff Formation befindet sich im Süd-Osten von Alexander Island an der südlichen Grenze der maritimen Antarktis, ca. 200km nördlich von Coal Nunatak. Die Böden der Fossil Bluff Formation sind, wie die Böden von Coal Nunatak, Kryoturbationsbewegungen ausgesetzt, wodurch Besiedlungsvorgänge negativ beeinflusst werden.

Die Makroorganismengesellschaften, die die Polygonböden von Coal Nunatak besiedeln setzen sich aus wenigen Flechten- und Moosarten zusammen. In erster Linie erfolgt die Besiedlung im Randbereich der Polygone, wie bereits von Romeike (2002) beobachtet wurde. In diesem Rahmen entstand ein Besiedlungsmodell, dem zugrunde liegt, dass zunächst die instabilen Bodenpartikel durch Pilzhyphen und Cleistothecien miteinander verklebt und somit stabilisiert werden. Erst dann kann eine Besiedlung durch makroskopisch sichtbare Organismen an der Bodenoberfläche voranschreiten (Romeike 2002). Dieses Modell bezieht sich aber allein auf die Problematik des instabilen Bodengefüges. Insbesondere die Auswirkungen von Faktoren, wie Nährstoff- und Wasserverfügbarkeit, Korngrößenzusammensetzung, Kohlenstoffgehalt und Boden pH, werden in der vorliegenden Studie bezüglich ihres Einflusses auf Sukzessionsprozesse und die Ökosystementwicklung am Standort Coal Nunatak untersucht.

### **1.3.2 Mikro- und Mesoklima**

Neben den Charakteristika eines Bodens müssen auch klimatische Eigenschaften eines Standortes als abiotische Faktoren berücksichtigt werden, die Einfluss auf Sukzessionsprozesse und Ökosystementwicklung nehmen. Insbesondere das Mikroklima ist für die Kryptogamengesellschaften, die als Erstbesiedler auftreten, von besonderer Bedeutung. An Standorten, die mesoklimatisch betrachtet, nur schlechte Bedingungen für

eine Ökosystementwicklung bieten, können bestimmte Mikronischen mikroklimatische Eigenschaften bieten, die Sukzessionsprozesse ermöglichen. Solche Mikronischen können z. B. feinste Risse in Felsen oder minimale Senken sein, in denen sich Feuchtigkeit akkumulieren kann oder in denen günstigere Temperaturbedingungen herrschen.

Die Artenzusammensetzung der antarktischen Vegetation an terrestrischen Standorten zeigt ein deutliches Nord-Süd-Gefälle. Je weiter ein Standort im Süden liegt, um so trockener und kälter ist dieser. Zudem verkürzt sich die Vegetationsperiode. Dies hat zur Folge, dass sich mit zunehmendem südlichen Längengrad die Biodiversität an terrestrischen Standorten der Antarktis verringert (Convey 2001). Standorte der nördlichen, maritimen Antarktis weisen die höchste Biodiversität in der Antarktis auf. An diesen Standorten sind viele verschiedene Moos- und Flechtenarten mit den einzigen beiden Blütenpflanzen (*Deschampsia antarctica* und *Colobanthus quitensis*) der Antarktis vergesellschaftet (Smith 1984). Nunatakker der kontinentalen Antarktis hingegen werden nur noch von wenigen Flechten- und Moosarten besiedelt.

Hinsichtlich der globalen Erwärmung kann postuliert werden, dass Sukzessionsvorgänge schneller voranschreiten und sich die Biodiversität an terrestrischen Standorten der Antarktis erhöhen kann. Mikro- und Mesoklimadaten geben Aufschluss über die rezente klimatische Situation antarktischer Habitate. Änderungen der klimatischen Bedingungen und ihre Auswirkungen auf Sukzessionsvorgänge und Artenzusammensetzungen können in Zukunft daher im Vergleich mit den bislang erhobenen Mikro- und Mesoklimadaten postuliert und ermittelt werden.

Flechten, symbiotische Organismen, bestehend aus einem Mycobionten (meist einen Ascomyceten) und einem oder mehrerer Photobionten (Grünalge und/oder Cyanobacterium), stellen ein Hauptelement der antarktischen Vegetation dar. Bisherige Untersuchungen der Ökophysiologie der Flechten und der mikroklimatischen Verhältnisse an ihren Standorten wurden in erster Linie an Küstenstandorten der maritimen Antarktis durchgeführt (Kappen 1973, 1988, 1993, Kappen & Valladares 1999, Ott et al. 2006, Sancho et al. 2001, Schroeter et al. 1994, 1995, 1997, 2000). Die Daten, die auf Coal Nunatak erfasst wurden, spiegeln im Gegensatz dazu die mikro- und mesoklimatischen Verhältnisse eines terrestrischen Inland-Habitates der Antarktis mit kontinentalen Einflüssen wider.

Obwohl die Besiedlung durch Flechten an terrestrischen Inlandstandorten in der Antarktis ,wie Nunatakker, relativ spärlich ist, treten , wie bereits oben erwähnt, kleinere Populationen in bestimmten Mikronischen auf. Verbreitungseinheiten der Flechten, wie Ascosporen oder vegetative Diasporen, können mit dem Wind zu diesen isoliert gelegenen Lebensräumen getragen werden und diese besiedeln. Die Studien von Fiege (2007) haben gezeigt, dass Diasporen verschiedener Organismen mit bestimmten Windströmungen an Inlandstandorte, wie Nunatakker, gelangen. Einer der wesentlichen Faktoren, die den Erfolg einer Besiedlung und die Entwicklung einer Population dieser Habitate

beeinflussen, ist das Mikroklima. Klimatische Faktoren können Wachstums- und Sukzessionsvorgänge sowie Differenzierungsprozesse in der Flechtensymbiose beeinflussen.

### **1.3.3 Interaktionen**

Neben vereinzelt vorkommenden Moosen sind Flechten die dominierenden Makroorganismen, die trotz extremer klimatischer Bedingungen eine Verbreitung bis in die kontinentalen Zonen der Antarktis zeigen, was sie zu den wichtigsten Organismen der terrestrischen antarktischen Ökosysteme macht (Øvstedal & Lewis-Smith 2001). Die Besiedlungsstrategien der Flechten an terrestrischen Standorten der Antarktis werden von Interaktionen geprägt, die zwischen den verschiedenen Individuen einer Population auftreten. Insbesondere gilt dies für Gesellschaften, die die Böden dieser Habitats als Substrat erschließen. Hier entstehen in Mikronischen eng verzahnte, kleinräumige Gesellschaften, primär aus Flechten und Cyanobakterien, die seltener auch mit Moosen vergesellschaftet sind. Interaktionen, die innerhalb dieser Gesellschaften auftreten, spielen bei Besiedlungsprozessen eine zentrale Rolle. An Standorten der nördlichen, maritimen Antarktis wurde beobachtet, dass durch Wechselwirkungen, die zwischen diesen Organismen und ihrer Umwelt auftreten, günstigere Bedingungen für Besiedlungsprozesse in Mikronischen entstehen können (Engelen 2002). Auf breiter Basis wird sowohl parasitisches als auch mutualistisches Verhalten der beteiligten Organismen widergespiegelt. An antarktischen Standorten scheint die zwischenartliche Konkurrenz nicht primär Einfluss auf die Besiedlungsvorgänge zu nehmen. Konkurrenz unter Extrembedingungen, wie sie in den Lebensgemeinschaften der Polarregionen oder der Hochgebirgslandschaften anzutreffen ist, ist nicht vergleichbar mit dem Begriff Konkurrenz, wie er für die Lebensgemeinschaften der gemäßigten Breiten zutrifft. Unter Extrembedingungen kann der Faktor Konkurrenz eine verschwindend geringe Rolle spielen oder gar nicht auftreten (Dierßen 1996).

Ausführliche Untersuchungen bezüglich der Interaktionen in Flechtengesellschaften wurden anhand von Populationen der Alvargebiete der schwedischen Insel Gotland (Ott et al 1995, 1997, de Véra 2000) und der Hardangervidda (Norwegen) (Gassmann & Ott 2000) durchgeführt. Diese Biozönosen sind in ihrem Ökosystem von einem Fließgleichgewicht stark geprägt, das eine offensichtlich ausgleichende Wirkung auf das häufig auftretende parasitische Verhalten einzelner Mitglieder dieser Biozönose ausübt.

Wie bereits für die Flechten-Moos-Gesellschaften der temperaten Regionen beschrieben, werden die Gesellschaften der maritimen Antarktis ebenfalls durch ein sogenanntes Fließgleichgewicht charakterisiert. Die durch die Interaktionen in den

Besiedlungsprozessen auftretenden Instabilitäten dieser Biozönosen werden durch eine zyklische Stabilisierung des Ökosystems ausgeglichen (Engelen 2002).

Interaktionen von Flechten und Moosen an terrestrischen Standorten der südlichen, maritimen Antarktis wurden erstmals detailliert von Romeike (2002) untersucht. Der Schwerpunkt der Untersuchungen von Romeike (2002) liegt auf der Erarbeitung der Interaktionen zwischen Moosen, Flechten und Mikroorganismen an Standorten, die sich im Initialstadium der Sukzession befinden. Diese Standorte eisfreier Polygonböden treten häufig in der südlichen, maritimen Antarktis und auf dem antarktischen Kontinent auf. Für diese Standorte konnte eine etagierte Besiedlungsform herausgearbeitet werden. So wird das sandige Substrat zunächst von filamentösen Pilzen und Cyanobakterien erschlossen und befestigt. Anschließend erfolgt dann die Besiedlung des Standortes durch verschiedene Flechtenarten, die stockwerkartig übereinander wachsen.

#### **1.3.4 Photobiontendiversität**

Der Erfolg der Flechten, Standorte besiedeln zu können, die von extremen Umweltbedingungen geprägt sind, hängt in erster Linie von einer besonderen symbiotischen Beziehung zwischen einem Pilz, dem Mycobionten, und einer photosynthetisierenden Alge, dem Photobionten, ab. Etwa 1/5 der bekannten Pilzarten sind in der Lage, mit einem Photobionten zu lichenisieren (Hawksworth 1988), wobei es sich bei den Flechtenpilzen meist um Ascomyceten handelt. Als Photobionten treten in der Flechtensymbiose hauptsächlich Grünalgen der Gattung *Trebouxia* auf (Peveling 1988). Neben den eukaryotischen Grünalgen sind aber auch prokaryotische Cyanobakterien als Symbionten der Mycobionten vertreten (Hawksworth 1988). Obwohl ca. 14000-20000 Pilzarten in der Lage sind Flechten zu bilden (Feurerer & Hawksworth 2007), beschränken sich in dieser Symbiose die Photobionten nur auf wenige Arten (Tschermak-Woess 1988).

Studien von Ahmadjian und Jacobs (1981, 1982, 1983) haben allerdings gezeigt, dass Mycobionten nicht zufällig mit Photobionten kombiniert werden können. Zu einer erfolgreichen und vollständigen Lichenisierung kann es nur kommen, wenn beide Symbionten optimal aufeinander abgestimmt sind. Erfolgt keine Lichenisierung, kann es zu einer graduellen Abstufung des symbiotischen Kontakts zwischen einem Pilz und verschiedenen Algen kommen. Es wird dann z.B. kein vollständig differenzierter Flechtenthallus ausgebildet oder es kommt zu einem parasitischen Verhalten des Pilzes gegenüber dem Photobionten (Schaper 2003). Hinsichtlich der spezifischen Wahl eines Photobionten durch den Mycobionten spricht man von Selektivität bzw. Spezifität (Galun & Bubrick 1984, Rambold et al. 1998). Der Grad der Selektivität und Spezifität der Mycobionten kann sehr stark variieren. So können einige Mycobionten nur mit einer Photobiontenart eine funktionsfähige Flechtensymbiose eingehen (Galun 1988),



wohingegen andere Mycobionten mit mehreren Arten von Photobionten und sogar Gattungen erfolgreich lichenisieren können (Piercy-Normore & DePriest 2001, Helms et al. 2001, Beck et al 2002, Brinkmann 2002, Romeike et al. 2002, Engelen et al. 2008a). Selektivität und Spezifität der Symbionten sind nicht allein artabhängig, sondern stehen auch in Abhängigkeit von Umweltbedingungen oder der Verfügbarkeit des entsprechenden Symbiosepartners. So wurde für die, in der Antarktis endemische Flechtenart *Umbilicaria antarctica* ein geringer Grad an Selektivität nachgewiesen und diese Flexibilität als Anpassung an besonders extreme Umweltbedingungen interpretiert (Romeike et al. 2002). Daraus leitet sich die Hypothese von Romeike et al. (2002) ab, dass unter extremen Umweltbedingungen die Selektivität des Mycobionten gegenüber dem Photobionten abnimmt.

Bisherige Studien über die Photobiontendiversität der antarktischen Flechten bezogen sich in erster Linie auf Flechten der Küstenstandorte der maritimen Antarktis (Romeike et al. 2002, Brinkmann 2002, Langohr 2004, Siegesmund 2005). Inlandstandorte, an denen generell extremere Umweltbedingungen auftreten und eine geringere Diversität terrestrischer Organismen zu verzeichnen ist (Convey & Smith 1997), wurden bislang nur wenig hinsichtlich der Photobiontendiversität berücksichtigt. Coal Nunatak repräsentiert einen solchen Inlandstandort. Extreme klimatische Bedingungen, geringe Nährstoffverfügbarkeit und ein Ökosystem, das sich im Initialstadium der Entwicklung befindet sind Charakteristika dieses Inlandnunataks.

#### **1.4 Zusammenfassung der Arbeitsziele**

Flechten und Moose bilden die dominante Vegetation an terrestrischen Standorten der Antarktis. Während an küstennahen terrestrischen Standorten Artendiversität und Physiologie bereits gut untersucht sind, wurden bislang nur spärliche Untersuchungen hinsichtlich initialer Besiedlungsprozesse durchgeführt. Frühere Untersuchungen entlang eines Transektes in der maritimen Antarktis bis in den Süden von Alexander Island betrafen primär Küstenregionen (Romeike 2002). Basierend auf diesen Arbeiten ist das Ziel dieses Projektes die Charakterisierung des Ökosystems eines antarktischen, von Makroorganismen nur spärlich besiedelten Nunataks, um die Initialphase von Sukzessionsprozessen an terrestrischen Inlandstandorten zu untersuchen. Nunatakker sind besonders interessante Untersuchungsgebiete, da dort im Vergleich zu Küstenregionen initiale Besiedlungsprozesse deutlich verlangsamt ablaufen.

Die Artendiversität der mikrobiellen Gesellschaften und im Besonderen das Vorkommen von Symbionten für eine Besiedlung durch Flechten bilden eine wesentliche Basis für die Ansiedlung von Makroorganismen. Eine Synthese aus ökologischen, geomorphologischen und molekularbiologischen Aspekten liefert detaillierte Informationen über das Ökosystem

des Nunataks. Diese Ergebnisse sollen helfen, die Dynamik initialer Besiedlungsprozesse und die Entwicklung der Artendiversität in nacheiszeitlichen Perioden in Korrelation zu biotischen und abiotischen Faktoren zu verstehen. Insbesondere im Kontext der voranschreitenden, regionalen Erwärmung der antarktischen Halbinsel bieten die, in dieser Studie erfassten ökologischen Daten, eine Grundlage zur Beobachtung der Auswirkungen dieses Erwärmungsprozesses auf die Ökosystementwicklung des untersuchten Standortes.

## 2. Ergebnisse und Diskussion

Flechten und Moose sind als Pionierpflanzen extremer Lebensräume bekannt und bilden das Hauptelement der antarktischen Vegetation (Øvstedal & Smith 2001). 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). Aufgrund des sehr langsamen Wachstums sind Flechten in temperaten Gebieten gegenüber höheren Pflanzen oft nicht konkurrenzfähig, jedoch ist ihre hohe Widerstandsfähigkeit (Lange 1992) und physiologische Aktivität unter extremen Bedingungen eine Voraussetzung, um eisfreie Gebiete der Antarktis wie z.B. Nunatakker besiedeln zu können (Wise & Gressitt 1965).

Flechten, als symbiotische Organismen, bestehend aus einem Pilz, dem Mycobionten, und einer Grünalge und/oder einem Cyanobacterium, dem Photobionten, verfügen über allgemeine Eigenschaften, die dieser Organisationsform ideale Voraussetzungen bieten um die extremen Lebensräume der Antarktis zu besiedeln (Kappen 1973, 1988). So erlaubt z.B. die Fähigkeit zur Poikilohydrie den Flechten, in den inaktiven Zustand der Anabiose überzugehen und unbeschädigt Trockenperioden zu überstehen (Hartung et al. 1998, Kappen & Valladares 1999).

Auch auf Coal Nunatak, dem Untersuchungsgebiet dieser Studie, setzt sich die Makrovegetation in erster Linie aus Flechten, aber auch aus einigen Laubmoosarten zusammen. Coal Nunatak ist ein eisfreier Berggipfel, der umgeben von Gletschern im Süden von Alexander Island liegt (S 72°03' W 68°31'). Durch die südliche Position und die Nähe zum antarktischen Kontinent bedingt, ist Coal Nunatak von einer besonders extremen klimatischen Situation geprägt. Winde in Orkanstärke sowie Temperaturen bis zu -40°C während der Wintermonate prägen diesen Standort und das dortige Ökosystem, welches sich aufgrund dieser extremen exogenen Faktoren in einem Initialstadium der Entwicklung befindet.

Die höchste Erhebung des ca. 4km langen Gipfels erreicht etwa 450m über NN. Die Untersuchungsfläche dieser Studie befindet sich an der Nordausdehnung des Berges und besteht aus einem Osthang, der zum Teil von einem Gletscher bedeckt wird, und einem in Terrassen gegliederten Westhang. Ein besonderes Charakteristikum beider Hänge ist die Ausbildung von Frostmusterböden. Sogenannte Bodenpolygone entstehen durch Tau- und Gefrierzyklen des Bodens, wobei die Polygone des Osthanges deutlich kleiner sind als die des Westhanges und eine weniger gute Sortierung des Bodenmaterials aufweisen, was darauf schließen lässt, dass sich die Bodenpolygone des Westhanges in einem fortgeschrittenerem Entwicklungsstadium befinden, als die des Osthanges. Die Makrovegetation des Osthanges wird neben vereinzelt Populationen der Strauchflechte *Usnea lambii* von kleinen Thalli weniger saxicoler Krustenflechten gebildet. Die Felsoberflächen besiedelnden Populationen von *U. lambii* sowie saxicole Krustenflechten

finden sich auf den Terrassen des Westhanges. Auch Gesellschaften verschiedener Bodenflechten, die mit Laubmoosen assoziiert sind, siedeln sich an. Diese Gesellschaften besiedeln feines Bodenmaterial, wie es nahe der grobkörnigen Randbereiche der Bodenpolygone zu finden ist.

Zur Charakterisierung des Ökosystem auf Coal Nunatak, wurden verschiedene Methoden angewendet, um ein möglichst umfassendes Bild des rezenten Ökosystems zu erhalten. Ökologische Untersuchungen wurden mit morphologisch anatomischen und molekularbiologischen Arbeiten kombiniert. Für die klimatische Charakterisierung wurden Mikro- und Mesoklimamessstationen installiert. Zwei Transekte wurden auf der Untersuchungsfläche eingerichtet. Transekt 1 (T1) lag auf der unteren Terrasse des Westhanges und Transekt 2 (T2) am höher gelegenen Osthang (Abb.5). Beide Transekte weisen die typischen Bodenpolygone auf.



**Abb. 5:** Untersuchungsfläche auf Coal Nunatak. T1: Transekt 1, T2: Transekt 2.

## 2.1 Abiotische Faktoren

Als abiotisch werden alle Umweltfaktoren zusammengefasst, an denen Lebewesen nicht erkennbar beteiligt sind. Sie umfassen alle chemischen und physikalischen Faktoren, die die Wechselwirkungen der Organismen untereinander und zu der, sie umgebenden Umwelt beeinflussen können. Zu diesen Faktoren zählen z.B. klimatische Bedingungen oder Eigenschaften des Bodenchemismus. Alle Pflanzen- und Tierarten sind an definierte Standortbedingungen angepasst. Dadurch entwickeln sie sich an jedem Standort zu einer typischen und an die abiotischen Faktoren angepassten Lebensgemeinschaft. Insbesondere Moose und Flechten sind als poikilohydre Organismen an die extremen Umweltbedingungen der antarktischen, terrestrischen Habitats angepasst und dominieren diese Standorte. Häufig auftretende Trockenperioden können bei eingeschränktem Stoffwechsel im Zustand des latenten Lebens überdauert werden, ohne dass der Organismus geschädigt wird. Bei Anstieg der Luftfeuchtigkeit oder Zufuhr von

Feuchtigkeit über den Niederschlag setzt die physiologische Aktivität dieser Organismen wieder ein.

Im Folgenden werden insbesondere die abiotischen Aspekte der meso- und mikroklimatischen Bedingungen sowie Bodenparameter und geomorphologische Aspekte des hier untersuchten antarktischen Inlandstandortes betrachtet.

### 2.1.1 Mikro- und Mesoklima

Mikro- und mesoklimatische Untersuchungen bilden im Rahmen dieses Projektes einen Teilaspekt zur Charakterisierung des untersuchten antarktischen, terrestrischen Ökosystems auf Coal Nunatak. Während das Mesoklima von der Topographie einer Landschaft abhängig ist, entsteht das Mikroklima in unmittelbarer Bodennähe und wird in kleinsten Räumen von Oberflächenstrukturen und Bewuchs beeinflusst (Geiger 1961). Meso- und Mikroklima stellen abiotische Faktoren dar, die im Hinblick auf die rezente Situation der Ökosystementwicklung auf Coal Nunatak untersucht wurden.

Über eine zweijährige Messperiode (Januar 2004 - Januar 2006) wurden die mesoklimatischen Faktoren Lufttemperatur, Windgeschwindigkeit und Lichtintensität (PAR) gemessen. Zusätzlich wurden auch die Oberflächentemperaturen von Felsen mit Ost- und Westexposition sowie die Bodentemperatur erfasst. Letztere Faktoren zählen zwar nicht zu den mesoklimatischen Faktoren, werden aber direkt von diesen beeinflusst. Dies verdeutlicht den Einfluss, den das Mesoklima auf das Klima der bodennahen Luftschichten nimmt, und somit auch das Mikroklima beeinflussen kann (Geiger 1961).

Während der Sommermonate wurden Lichtintensitäten von ca.  $1000\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  gemessen, während im Winter bedingt durch die Schneedecke die mangelnde Lichtverfügbarkeit die Messwerte nahezu  $0\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  betragen. Zwischen den Sommer- und Wintermonaten liegt eine enorme Temperaturspanne von  $45^{\circ}\text{C}$ . Während im Sommer Lufttemperaturen von  $8^{\circ}\text{C}$  erreicht werden, liegen die Tiefstwerte im Winter bei  $-37^{\circ}\text{C}$ . Auch bezüglich der Windgeschwindigkeit wurden in den Wintermonaten deutlich höhere Werte gemessen als im Sommer, wobei auch im Sommer periodisch sehr starke Winde auftreten können.

Insbesondere Windgeschwindigkeit und Strahlungsintensität beeinflussen die Oberflächentemperaturen von Felsen und die Bodentemperatur (Geiger 1961). So können sich in windstillen Phasen bei hoher Lichtintensität Felsoberflächen auf  $25\text{-}30^{\circ}\text{C}$  erwärmen, während bei starkem Wind die Temperaturen deutlich unter den Gefrierpunkt absinken.

Die mikroklimatischen Untersuchungen des Ökosystems beziehen sich auf Standorte, die von der einzigen, dort in größeren Populationen vorkommenden Makroflechte, *Usnea lambii*, besiedelt werden. Diese Flechte besiedelt Felsoberflächen geschützter Nischen.

Zwei unterschiedlich exponierte Standorte von *Usnea lambii* wurden mikroklimatisch über einen Zeitraum von sechs Wochen während des antarktischen Sommers (2003/04) vermessen.

Wie bereits erwähnt sind Flechten poikilohydre Organismen. Daher ist die Wasserverfügbarkeit für diese Organismen einer der wichtigsten Faktoren. Die Messungen ergaben, dass nur bei Schneefall genug Feuchtigkeit in den Thallus aufgenommen werden konnte. Auch die selten auftretenden, hohen Luftfeuchtigkeiten von über 90%rh reichten nicht für eine effektive Wasseraufnahme aus.

Die Thallustemperatur der untersuchten Flechten ist geringeren Schwankungen ausgesetzt als die Substrat- und Lufttemperatur, da die Sonneneinstrahlung und Windintensität scheinbar einen größeren Effekt auf letztere haben.

Hohe Lichtintensität ist unter anderem ein Faktor, der zur Austrocknung des Flechtenthallus führt. Poikilohydre Organismen wie Flechten können jedoch Zeiten starker Lichtintensität unbeschadet im Zustand der Anabiose überdauern. Daher sind die hohen gemessenen Lichtintensitäten von bis zu  $1800\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , die typisch für den antarktischen Sommer sind, für die Physiologie der dort siedelnden Flechten nicht von Relevanz. Insbesondere Flechten sind in der Lage bei sehr geringen Lichtintensitäten physiologisch aktiv zu werden, wenn genügend Feuchtigkeit zur Verfügung steht (Pannowitz et al. 2003). Derartige Schwachlichtbedingungen in Kombination mit ausreichender Wasserverfügbarkeit traten im Untersuchungszeitraum aber nur relativ selten, meist während der Nachtstunden, auf.

Einzelnen betrachtet spiegeln die untersuchten Faktoren jedoch ein nur einseitiges Bild der mikroklimatischen Bedingungen der untersuchten Flechtenhabitate wider. Alle Faktoren zusammen betrachtet verdeutlichen hingegen komplexe Interaktionen zwischen den einzelnen Faktoren und ihre Auswirkung auf die Flechten. Anhand von Tagesgängen konnte beobachtet werden, dass erst das Zusammenspiel verschiedener Faktoren eine effektive Wasseraufnahme in den Thallus aus dem Niederschlag (Schnee) ermöglicht. So darf z.B. während des Schneefalls kein zu starker Wind herrschen, da sonst keine Akkumulation des Schnees auf dem Flechtenthallus möglich ist.

Besiedlung von Extremstandorten wie Coal Nunatak kann einerseits nur durch Organismen erfolgen, die in der Lage sind diese Bedingungen zu tolerieren (Wynn-Williams, 1991). So ermöglicht die Fähigkeit der Flechten zur Poikilohydrie diesen Organismen ein unbeschadetes Überdauern von Trockenperioden in dem inaktiven Zustand der Anabiose (Hartung et al. 1998, Kappen & Valladares 1999). Des Weiteren verfügen einige Flechten über die Fähigkeit noch bei Temperaturen, die deutlich unter dem Gefrierpunkt liegen photosynthetisch aktiv zu werden (Kappen 1989, Schröter et al. 1994, 1995). Andererseits können unabhängig vom Mesoklima eines größeren Gebietes in Mikronischen, auch an Extremstandorten, deutlich mildere Umweltbedingungen auftreten. Derartige Nischen bieten Schutz vor hoher Lichtintensität. Des Weiteren wird der

Wärmeverlust durch verringerten Windeinfluss und Wärmeabgabe von den umgebenden Felloberflächen gemindert (Gjessing & Øvstedal 1989). Auch die Verdunstungsrate verringert sich bei geminderter Windstärke und diffuser Wärmestrahlung (Kershaw & Larson 1974).

Insbesondere die Wasserverfügbarkeit, wie die Untersuchungen gezeigt haben, ist während der Sommermonate sehr begrenzt. Gjessing und Øvstedal (1989), Kappen (1985), Kappen und Breuer (1991) und Schroeter et al. (1992, 1997) stellten für Standorte der kontinentalen Antarktis die Wasserverfügbarkeit als den am stärksten limitierenden Faktor für metabolische Aktivität und Primärproduktion dar. Da der Metabolismus der Flechten bereits wenige Sekunden nach der Wasseraufnahme physiologische Aktivität zeigt (Longton 1988, Kappen 1993), werden die kurzen Perioden, in denen Wasser zur Verfügung steht, von diesen Organismen optimal ausgenutzt. Das dichte und gelatinöse Gewebe des Zentralstranges und der Rinde der Flechten der Gattung *Usnea* stellt eine besondere Anpassung dar, um die zur Verfügung stehende Feuchtigkeit zu speichern und somit die Perioden der photosynthetischen Aktivität auszudehnen (Jahns & Ott 1983, Schuster 1985, Schöller 1991, Romeike 2002). Die hier untersuchte Flechte *Usnea lambii* gehört zur Gattung *Usnea* (Subgattung *Neuropogon*). Neben dem wasserspeichenden Gewebe verfügt diese Flechte jedoch noch über besonders fein zergliederte Astenden, die eine besonders rasche Wasseraufnahme in den Thallus ermöglichen.

Neben der geringen Wasserverfügbarkeit sind die Flechten auf Coal Nunatak auch hohen Temperaturamplituden und Lichtintensitäten ausgesetzt. Da hohe Lichtintensitäten meist mit hohen Temperaturen und der damit einhergehenden Austrocknung verbunden sind, werden auch diese im Zustand der Anabiose überdauert. In diesem Zustand können die Flechten starke UV-Einstrahlungen unbeschadet überstehen (Lange 1953, 1954, Kappen & Lange 1969).

### 2.1.2 Bodenparameter

Das einfach strukturierte, terrestrische Ökosystem auf Coal Nunatak spiegelt ein sehr frühes Entwicklungsstadium im Vergleich zu den intensiv untersuchten und deutlich weiter entwickelten Ökosystemen der nördlicheren, maritimen Antarktis wider. Im Allgemeinen handelt es sich bei letzteren Habitaten um Küstenstandorte entlang der Westküste der antarktischen Halbinsel oder sogar um Standorte auf Alexander Island, die sich nur wenige Meter über den Meeresspiegel erheben (Smith 1984, 1988, Convey & Smith 1997). Extreme Umweltbedingungen, wie sie auf Coal Nunatak vorherrschen, haben dazu geführt, dass ein Ökosystem in der Initialphase der Entwicklung konserviert wurde und somit die Vegetationsentwicklung seit dem Ende der letzten Eiszeit widerspiegelt. Der Rückzug der

Gletscher, bzw. das Ende der letzten Eiszeit, wurde für diese Region auf ca. 7000 a bp datiert (Bentley et al. 2006).

Einer der wichtigsten Faktoren, der sowohl die physikalischen als auch biologischen Prozesse der Bodenbildung in der Antarktis beeinflusst, ist die Verfügbarkeit von Wasser im Boden. Insbesondere gilt dies für Böden, die sich in als Kältewüsten klassifizierte Regionen befinden (Kennedy 1993, Ellis-Evans 1997, Wynn-Williams et al. 1997, Campbell et al. 1998, Freckman & Virginia 1998). Der Wassergehalt des Bodens auf Coal Nunatak ist mit durchschnittlich 4,9% in etwa vergleichbar mit dem der Böden von McMurdo in der Ostantarktis, aber deutlich höher als in den Dry Valleys (Victoria Land) (Campbell et al. 1997, 1998). Verantwortlich für den Wassergehalt eines Bodens ist die Fähigkeit, das in den Sommermonaten durch Schmelze bedingt zur Verfügung stehende Wasser, zu halten. Maßgeblich beeinflussend wirken hierbei die Partikelgröße eines Bodens und der Anteil an organischem Kohlenstoff.

Insbesondere der Kohlenstoffgehalt der untersuchten Bodenproben ist mit Werten von ca. 1% sehr gering. Entsprechend einer Studie von Bölter et al. (2002) sollte der untersuchte Boden als anorganischer Boden (ahumic soil) eingestuft werden. Der geringe Anteil an organischem Kohlenstoff (TOC) und der nahezu neutrale Boden-pH, wie er auch in den Böden sehr junger Moränen (<100 Jahre) der Windmill Islands (Küstenregion der kontinentalen Antarktis) nachgewiesen wurde (Blume et al. 2002), sind Anzeiger für eine nur geringe biologische Aktivität durch Mikroorganismen und spiegeln somit das frühe Entwicklungsstadium der Pedogenese auf Coal Nunatak wider. Auch im Vergleich zu anderen Böden der Antarktis sind die auf Coal Nunatak ermittelten TOC Gehalte gering. Lawley et al. (2004) wiesen für die Böden von Rothera Point (Adelaide Island, 68°S, westliche antarktische Halbinsel) TOC Gehalte von 5,94%, für die Böden von Mars Oasis 2,56% (dieser Standort liegt nur 20km nördlich von Coal Nunatak entfernt), für die Böden von Signy Island 2,3% (60°S, nördliche maritime Antarktis) und 1,83% für die Böden der Sky Hi Nunatakker (74°S, Ellsworth Land) nach. Nur die Böden der sehr weit südlich gelegenen La Gorce Mountains (87°S, transantarktisches Gebirge) wiesen mit nur 0,42% TOC (Lawley et al. 2004) noch geringere Werte auf als die Böden auf Coal Nunatak.

Neben der geringen biologischen Aktivität wurde für die Böden auf Coal Nunatak auch nur eine sehr geringe Nährstoffverfügbarkeit nachgewiesen. Ammonium und Nitrat als Stickstoffquellen lagen unter der Nachweisgrenze. Der Phosphatgehalt mit durchschnittlich 100mg P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> kg<sup>-1</sup> Boden ist vergleichbar mit dem der Mineralböden der Windmill Islands (Beyer et al. 2002) und deutlich geringer als der Phosphatgehalt typischer Sandböden der gemäßigten Breiten, die Werte von 200-800mg P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> kg<sup>-1</sup> Boden aufweisen (Scheffer et al. 2002).

Geringe Wasser- und Nährstoffverfügbarkeit wirken sich limitierend auf bodenbesiedelnde Organismen wie Mikroorganismen, Flechten und Moose aus und nehmen somit Einfluss auf das Fortschreiten der Pedogenese durch biologische Aktivität.



Durch Tau- und Gefrierzyklen bewirkte Sortierungsprozesse des Bodenmaterials entstehen Bodenpolygone, deren Ränder grobes Gesteinsmaterial aufweisen, wohingegen die Zentren dieser Polygone aus feinkörnigem Material bestehen. Entlang dieser Polygonränder herrschen auf Coal Nunatak Bedingungen vor, die offensichtlich die Besiedlung durch Moose und Flechten begünstigen, da dort in erster Linie derartige Gesellschaften vorzufinden sind. Möglicherweise kann durch die komplexere Struktur der Polygonränder, im Vergleich zu den Zentren, das zur Verfügung stehende Schmelzwasser länger gehalten und Verdunstungsvorgänge verlangsamt werden, so dass Wasser über einen ausgedehnten Zeitraum in diesen Nischen zur Verfügung steht.

Romeike (2002) entwickelte ein Modell für die Besiedlung von Polygonrändern durch Flechten, wobei zunächst Bodenpartikel durch Pilzhyphen und Cleistothecien miteinander verklebt werden. Diese stabilisierten Bodenverhältnisse schaffen eine Grundlage für weitere Besiedlungsprozesse. Mit der Zeit entstehen kleinräumige, auf Mikronischen begrenzte, komplexe Flechtengesellschaften.

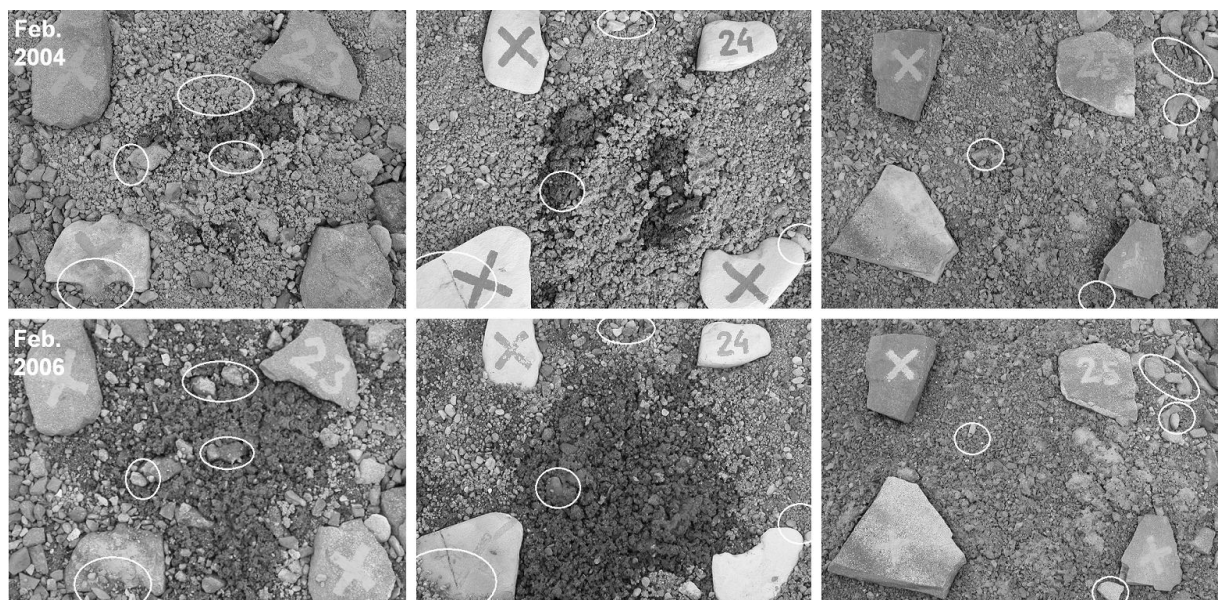
Hinsichtlich der Bodenentwicklung liegt auf Coal Nunatak ein Ökosystem vor, das selbst für antarktische Verhältnisse nur geringe Nährstoffressourcen bietet. Der geringe Gehalt an organischem Kohlenstoff und der nahezu neutrale Boden-pH verdeutlichen die geringe biologische Aktivität des untersuchten Bodens. Die physikalische und biologische Entwicklung dieses Bodens liegt in einem sehr frühen Stadium der Pedogenese vor, welches bedingt durch die extremen klimatischen Bedingungen einen über längere Zeiträume konservierten Zustand erreicht hat.

### **2.1.3 Geomorphologische Aspekte**

Die Geomorphologie als Teilgebiet der physischen Geographie betrachtet die Oberflächenformen und formbildenden Prozesse der Erdoberfläche (Ahnert 2003). Die Untersuchung der feineren Gestaltung der Oberflächenformen durch exogene Prozesse, wie Abtragungsvorgänge, Verwitterungsprozesse oder Frostmusterbildung, stehen für die Ökosystementwicklung auf Coal Nunatak hinsichtlich geomorphologischer Aspekte im Vordergrund. Durch Tau- und Gefrierzyklen werden Bodenpartikel bewegt und es kommt durch Kryoturbationsbewegungen zur Bildung sogenannter Frostmusterböden. Washburn (1956) beschrieb diese Formationen als „patterned ground“. Bodenpolygone, Kreise, Netze, Stufen und Streifen können durch Kryoturbation entstehen und sind typische Erscheinungen einiger Böden der antarktischen Regionen (Chambers 1967, Hall & Walton 1992). Insbesondere Bodenpolygone und Streifen sind charakteristische geomorphologische Formationen der Untersuchungsfläche auf Coal Nunatak. Letztere entstehen durch Solifluktion an Abhängen, wobei Bodenpartikel während der Tauzyklen mit dem Schmelzwasser entsprechend der Gravitation hangabwärts fließen.

Anhand ausgewählter Bodenpolygone der Untersuchungsfläche konnten im Abstand von zwei Jahren kleinere Umlagerungen von Steinen an der Bodenoberfläche beobachtet werden (Abb. 6). Kryptoturbationsprozesse in den Böden der terrestrischen, antarktischen Ökosysteme können sich limitierend auf die Ansiedlung und das Überleben von Organismen an diesen Standorten auswirken (Smith 1993, Wynn-Williams 1993). Somit kann auch die Entwicklung von Ökosystemen durch diese Prozesse verlangsamt werden.

Eisfreie, terrestrische Habitate der maritimen und kontinentalen Antarktis werden in erster Linie von Kryptogamengesellschaften besiedelt (Smith 1984, Kanda et al. 2002, Olech 2002, Seppelt 2002). Kryptogamengesellschaften, bestehend aus Moosen und Flechten sowie bodenbewohnende Mikroorganismen (z.B. Pilze, Algen, Cyanobakterien und Bakterien), besitzen kein ausgeprägtes Wurzelsystem wie höhere Pflanzen. Möglicherweise können diese Organismen daher instabile Bodenbedingungen besonders gut tolerieren, da sie nicht wie höhere Pflanzen über ihr Wurzelsystem in direktem Kontakt mit dem unstabilen Substrat stehen. Darüber hinaus können Kryptogamen, wie Pilze und Cyanobakterien, kleinräumig das Bodengefüge durch gallertige Ausscheidungen stabilisieren (Romeike 2002) und bilden dadurch eine Basis für fortschreitende Sukzessionsprozesse, die jedoch aufgrund der rezenten klimatischen Situation extrem verlangsamt ablaufen. So spiegelt das Ökosystem auf Coal Nunatak einen Entwicklungszustand wider, der einer Initialphase der Besiedlung und der Bodenentwicklung entspricht.



**Abb. 6:** Markierte Bereiche innerhalb von Bodenpolygonen des Transekts 1 (23, 24) und des Transekts 2 (25). Die Bereiche haben eine Größe von je 20x20cm. Eine vergleichende photographische Dokumentation wurde im Abstand von zwei Jahren vorgenommen (Februar 2004 und Februar 2006). Deutlich sichtbare Veränderungen der Oberflächenstruktur des Bodens sind weiß umrandet. Die mit Nummern bzw. „X“ beschrifteten Steine wurden zur Markierung der Bodenbereiche platziert.

## 2.2 Biotische Faktoren

Als biotische Faktoren werden die Umweltfaktoren bezeichnet, an denen lebende Organismen direkt beteiligt sind. Sie ergeben sich aus inter- oder intraspezifischen Wechselwirkungen, die innerhalb eines Ökosystems auftreten. Hierbei kann es sich z.B. um Konkurrenz, Symbiose, Räuber-Beute-Beziehungen oder Fortpflanzungsmechanismen handeln.

Je nach Beschaffenheit des Ökosystems können die Wechselwirkungen zwischen den Organismen sehr unterschiedlich ausgeprägt sein. So erhält die Bedeutung der Konkurrenz an Extremstandorten, wie die terrestrischen Habitate der Antarktis, eine deutlich untergeordnete Rolle im Vergleich zu Ökosystemen temperater Regionen.

Im Folgenden werden insbesondere die biotischen Aspekte der Diversität der Makroorganismen sowie der genetischen Diversität der Flechtenalgen, der Interaktionen in den Lebensgemeinschaften der Flechten und Moose und dem Eintrag von Diasporen an dem hier untersuchten antarktischen Inlandstandort betrachtet.

### 2.2.1 Besiedlung durch Makroorganismen: Flechten und Moose

Die Makrovegetation auf Coal Nunatak setzt sich aus 6 Laubmoosarten (pers. Mittlg. R. I. Lewis-Smith) und 14 Flechtenarten aus 11 Gattungen zusammen (Tab. 1).

Die Flechtenarten *Buellia papillata*, *Caloplaca lewis-smithii*, *Candelariella flava*, *Lepraria borealis*, *Lepraria cacuminum*, *Ochrolechia frigida* und *Psoroma cf tenue* bilden zusammen mit Moosen eng verzahnte Gesellschaften, die feines Bodenmaterial oft in der Nähe von Polygonrändern besiedeln. Durch grobes Gesteinsmaterial gekennzeichnete Randbereiche der Bodenpolygone fungieren als Drainagerinnen, in denen sich Schmelzwasser ansammeln kann. Die unmittelbar angrenzenden Bereiche aus feinem Bodenmaterial werden durch diese Wasserverfügbarkeit zu Mikronischen, in denen für Flechten und Moose günstige Feuchtigkeitsverhältnisse entstehen (Romeike 2002).

Neben den Erdflechten bilden *Caloplaca johnstonii*, *Lecidella pataviana*, *Pseudephebe minuscula*, *Tephromela atra*, *Tephromela disciformis*, *Usnea lambii* und *Xanthoria elegans* eine Gruppe von saxicolen Flechten, die Felsoberflächen besiedeln. Trotz der verschiedenen Substrate kann es aber auch dazu kommen, dass saxicole Flechten wie *U. lambii* oder *T. disciformis* in Vergesellschaftung mit Erdflechten auftreten. Dies ist möglich, wenn kleine Steine, die den saxicolen Flechten als Substrat dienen, von einer Erdflechtengesellschaft umwachsen werden. In diesem Fall profitieren auch die saxicolen Flechten von der Wasserverfügbarkeit der Habitate der Erdflechtengesellschaften. Ähnlich, wie es bei den Erdflechtengesellschaften zu beobachten ist, besiedeln auch die saxicolen Flechten Bereiche auf Felsen, die besonders günstige Feuchtigkeitsverhältnisse aufweisen.

Hierbei kann es sich um feinste Risse und minimale Senken in der Felsoberfläche handeln, die eine Akkumulation von Schmelzwasser ermöglichen.

Neben der erwähnten Wasserverfügbarkeit hängt der Erfolg einer Besiedlung von weiteren Faktoren ab. Reproduktionsfähige Diasporen müssen zunächst verbreitet werden. Die Verbreitung durch Diasporen ist aber nur der erste Schritt der Besiedlung und Neuerschließung eines Standortes. Zunächst müssen die Diasporen den Transport in keimungsfähigem Zustand überstehen und nach ihrer Ablagerung an dem neuen Standort ein ausreichendes ökologisches, physiologisches und biochemisches Potential aufweisen, um sich dort erfolgreich etablieren zu können (Wynn-Williams 1991, Hennion et al. 2006). Auch exogene Faktoren, wie das Mikroklima, spielen eine entscheidende Rolle bei Besiedlungsprozessen. Zur Etablierung eines Organismus an einem Standort ist unter anderem die Anwesenheit von Diasporen derselben Art erforderlich. Diese müssen zum Zeitpunkt ihrer Ankunft und initialen Etablierung an dem neuen Standort geeigneten exogenen Faktoren ausgesetzt sein (Hughes et al. 2006). Insbesondere Kryptogamen, wie Flechten und Moose, die das Hauptelement der antarktischen Vegetation bilden (Øvstedal & Smith 2001), aber auch Pilze, Bakterien, Cyanobakterien, und einige Gruppen von Invertebraten (Rotifera, Tardigraden, Nematoden und Mikroarthropoden) haben eine Reihe besonders stressresistenter Diasporen entwickelt, die ein Überleben unter extremen exogenen Bedingungen ermöglichen (Jahns 1982, Longton 1988, Convey 1996).

Zusammenfassend betrachtet besteht eine erfolgreiche, primäre Besiedlung in erster Linie aus drei wichtigen Schritten. Zunächst müssen die Diasporen den Transfer in keimungsfähigem Zustand überstehen. Ebenso müssen die Diasporen über ein ausreichendes ökologisches, physiologisches und biochemisches Potential verfügen, um sich nach der Ablagerung an dem neuen Standort zu etablieren. Der letzte Schritt ist der Aufbau einer reproduktionsfähigen Population, die in der nachfolgenden Zeit den erschlossenen Standort behaupten kann (Ellis-Evens & Walton 1990, Wynn-Williams 1991, Clarke 2003).

Die Etablierung reproduktionsfähiger Populationen ist an Extremstandorten der Antarktis, wie Coal Nunatak, nur in begrenzten Mikronischen möglich. Diese Nischen können Schutz vor hohen UV-Dosen und starkem Wind sowie günstigere Temperatur- und Feuchtigkeitsbedingungen bieten. Bei den o.g. erwähnten Randbereichen der Bodenpolygone, die den Erdflechtengesellschaften auf Coal Nunatak als Nischen dienen, handelt es sich zudem noch um Bereiche mit relativ hoher Substratstabilität.

Neben diesen exogenen Faktoren spielen auch biotische Wechselwirkungen innerhalb der beschriebenen Mikronischen eine wichtige Rolle für die Etablierung von Populationen. So trägt z.B. die eng verzahnte, etagierte Wuchsform der Moos-Flechtengesellschaften zur Verbesserung der Feuchtigkeitsverhältnisse innerhalb der Populationen bei (Romeike 2002). Auch Mikroorganismen spielen bei den Besiedlungsvorgängen eine wichtige Rolle, da diese in der Regel als Primärbesiedler auftreten. So ist die Besiedlung antarktischer

Habitate durch Flechten und Moose erst als sekundäre Ansiedlung makroskopisch sichtbarer Organismen anzusehen (Smith 1990). Die primäre Ansiedlung von Mikroorganismen wie Algen, Pilze und Cyanobakterien und die damit einhergehende Substratstabilisierung durch gallertige Ausscheidungen ist eine unabdingbare Voraussetzung für eine anschließende, erfolgreiche Besiedlung durch Makroorganismen (Romeike 2002).

Lichenes	Bryophyta
<i>Buellia papillata</i>	<i>Bryum pseudotriquetum</i>
<i>Caloplaca johnstonii</i>	<i>Encalypta procera</i>
<i>Caloplaca lewis-smithii</i>	<i>Pohlia cruda</i>
<i>Candelariella flava</i>	<i>Pottia heimii</i>
<i>Lecidella pataviana</i>	<i>Tortella fragilis</i>
<i>Lepraria borealis</i>	<i>Tortula princeps</i>
<i>Lepraria cacuminum</i>	
<i>Ochrolechia frigida</i>	
<i>Pseudephebe minuscula</i>	
<i>Psoroma cf tenue</i>	
<i>Tephromela atra</i>	
<i>Tephromela disciformis</i>	
<i>Usnea lambii</i>	
<i>Xanthoria elegans</i>	

**Tab. 1:** Flechten- und Laubmoosarten auf Coal Nunatak.

### 2.2.2 Eintrag von Diasporen

Luft- und Wasserströmungen können dem Ferntransport von Diasporen dienen (Benninghoff & Benninghoff 1985, Marshall 1996, Coulson et al. 2002), aber auch anhaftend am Gefieder von Vögeln können diese verbreitet werden (Schlichting et al. 1978, Bailey & James 1979). Ebenso können anthropogene Faktoren wie Treibgut (Barnes 2002, Barnes & Fraser 2003) oder Flugzeuge und Schiffe (Bölter & Stonehouse 2002, Fernot et al. 2005) für die Verbreitung von Diasporen in der Antarktis verantwortlich sein.

Coal Nunatak ist ein äußerst isoliert gelegener Standort, der weder von Menschen noch von Tieren regelmäßig besucht wird. Die seltenen Besuche einzelner Skuas (*Stercorarius antarctica*) können nicht maßgeblich den Eintrag von Diasporen beeinflussen. Der einzige Weg, über den Diasporen an diesen Standort gelangen können, ist daher der Transport über Luftströmungen. Untersuchungen von Fiege (2007) haben gezeigt, dass eine Vielzahl von Organismen auf diese Weise den Standort Coal Nunatak erreichen (Tab. 2). Einige dieser Organismen sind in Südafrika bzw. Südamerika endemisch. Eine Etablierung dieser Organismen an dem Standort Coal Nunatak ist aber aufgrund der rezenten klimatischen Bedingungen nicht möglich.

Diasporen aus temperaten Regionen können zwar in südliche Bereiche der Antarktis eingetragen werden, aber die dort vorherrschenden, harschen Bedingungen verringern die

Möglichkeiten einer erfolgreichen Besiedlung. Daher ist die Verbreitung bereits etablierter Spezies innerhalb der Antarktis für Besiedlungsprozesse von weit größerer Bedeutung. Die Untersuchungen von Fiege (2007) haben für den Standort Coal Nunatak gezeigt, dass Moose, Flechten und Mikroorganismen primär den Windtransport zur Verbreitung ihrer Diasporen nutzen.

<b>Bacteria</b>	<b>Eumycota</b>
<b>Posibacteriota</b> <i>Subtercola boreus</i>	<b>Ascomycetes</b> <i>Alternaria brassicae</i> <i>Ascochyta pisi</i> <i>ascomyete sp.</i> <i>Botryotinia fuckeliana</i> <i>Coniothyrium palmarum</i> <i>Davidiella tassiana</i> <i>Dendryphion nanum</i> <i>Eladia saccula</i> <i>Geomyces pannorum</i> <i>Herpotrichia juniperi</i> <i>Lachnum singerianum</i> <i>Lepidosphaeria nicotiae</i> <i>Lewia infectoria</i> <i>Penicillium sp. GT308</i> <i>Penicillium sp. F2</i> <i>Phaeosphaeria anchiala</i> <i>Satchmopsis brasiliensis</i> <i>Scorias spongiosa</i> <i>Thelebolus microsporus</i> <i>uncultured ascomycete</i> <i>uncultured Pezizomycotina clone</i> <i>uncultured rhizosphere ascomycete</i> <i>uncultured soil ascomycete</i> <i>Xylariales sp.</i>
<b>Negibacteriota</b> <i>Sphingobium sp.</i> <i>uncultured alpha proteobacterium</i> <i>uncultured proteobacterium</i>	
<b>andere Bakterien</b> <i>uncultured bacterium clone</i> <i>uncultured bacterium</i> <i>uncultured bacterium</i> <i>uncultured bacterium</i> <i>uncultured eubacterium</i> <i>uncultured vent bacterium</i>	
<b>Cyanobacteriota</b> <i>uncultured Antarctic cyanobacterium</i> <i>cyanobiont of Histioneis sp.</i>	
<b>Chlorophyta</b> <i>Chlamydomonas sp.</i> <i>Chlorococcum cf. tatrense</i> <i>Coccomyxa sp.</i> <i>Chlorella sorokiniana</i> <i>Muriella sp.</i>	
<b>Bryophyta</b> <i>Orthotrichum sordidum</i>	
<b>Eumycota</b>	<b>andere Pilze</b> <i>uncultured fungus</i>
<b>Basidiomycetes</b> <i>Chalciporus piperatus</i> <i>Cryptococcus vishniacii</i> <i>Exidia glandulosa</i> <i>Rhodotorula armeniaca</i> <i>uncultured tremellomycete</i> <i>uncultured ustilaginomycete</i>	

**Tab. 2:** Molekularbiologisch identifizierte Organismen aus Diasporenfällen, die auf Coal Nunatak ausgebracht worden waren. Die Ergebnisse spiegeln die besten Treffer aus einem Sequenzvergleich mit der Datenbank NCBI wieder (Fiege 2007).

Eigenschaften der Diasporen wie Größe und Gewicht sind ausschlaggebend, ob sie zur Fern- oder Nahverbreitung geeignet sind. Für die Verbreitung von Moosen wurde festgestellt, dass Sporen mit einer Größe von über 20µm zur Nahverbreitung dienen, während kleinere Sporen mit dem Wind in größeren Höhen über weite Strecken transportiert werden können (During 1979, Miles & Longton 1992). Neben den Sporen als sexuelle Stadien können Moose auch über vegetative Stadien verbreitet werden (Longton 1988). Letztere dienen jedoch aufgrund ihrer Größe eher der Nahverbreitung und gewährleisten dadurch die Standorterhaltung. Auch die Flechten weisen ähnliche Verbreitungsstrategien auf. Zur Fernverbreitung dienen die leichteren Ascosporen und vegetativen Soredien, während Thallusfragmente und Isidien der Nahverbreitung dienen

(Jahns 1982). Die Flexibilität von Organismen über Diasporen zur Nah- und Fernverbreitung sowie über vegetative als auch generative Diasporen zu verfügen, kann bei der Besiedlung von Standorten unter Extrembedingungen von Vorteil sein (Hughes et al. 2006).

### 2.2.3 Interaktionen in den Lebensgemeinschaften der Flechten und Moose

Auch in Mikronischen unter geeigneten mikroklimatischen Bedingungen müssen die dort siedelnden Organismen noch die Leistung erbringen, bestimmte Substrate zu besiedeln und die erschlossenen Standorte dauerhaft zu behaupten. Die Erstbesiedlung von Standorten wie Coal Nunatak erfolgt zunächst durch Mikroorganismen wie Algen und Pilze, die zur Substratstabilisierung und Verbesserung der Feuchtigkeitsspeicherung beitragen (Lange et al. 1997). Erst dann erfolgt die Ansiedlung von Makroorganismen. Verschiedene Flechtenarten und Moose bilden in kleinsten Nischen eng verzahnte Gemeinschaften, die oft eine etagierte Struktur aufweisen (Romeike 2002). An Extremstandorten, wie sie in der Antarktis zu finden sind, kann es auch innerhalb geschützter Nischen periodisch zu ungünstigen klimatischen Verhältnissen kommen. Organismen, die diese Standorte besiedeln, müssen sich in spezieller Weise an die gegebenen Bedingungen anpassen. Diese Anpassung kann als eine besondere Wuchsform eines Organismus oder in einer bestimmten Form des Zusammenlebens von vergesellschafteten Organismen ausgeprägt sein. Vorausgegangene Untersuchungen an antarktischen und skandinavischen Standorten haben bereits verdeutlicht, dass sich für verschiedene Flechtenarten durch intensive Interaktionen mit vergesellschafteten Flechten, Moosen und höheren Pflanzen Besiedlungsvorteile zeigen (Ott et al. 1995, Ott et al. 1997, Gassmann & Ott 2000, de Vera 2001, Engelen 2002, Romeike 2002). Diese Interaktionen können durch symbiotische, saprotrophe oder parasitische Strategien charakterisiert sein.

So konnte z. B. beobachtet werden, dass *Buellia papillata* zum Teil saprotroph auf Moosen lebt (Abb. 7a). Wie sich anhand des mikroskopischen Präparates erkennen lässt, ist der Stiel einer Moospflanze von dieser Flechte vollständig umwachsen. Pilzhyphen des Mycobionten dringen in die Zellen der Moospflanze ein, wodurch die saprotrophe Ernährung des Mycobionten erkennbar wird. Dieser Teil der Flechte weist zudem keine Photobionten auf, wodurch die Ernährung des Mycobionten über die Stoffwechselprodukte der Photobionten nicht möglich ist. Da die Entwicklung von Apothecien mit der Bildung von Ascosporen und der damit verbundenen Synthese von Proteinen sehr energieaufwendig ist, kann eine saprotrophe Ernährung alternativ erfolgen. Auch für *Ochrolechia frigida* wurde an Standorten der norwegischen Hochebene Hardangervidda eine saprotrophe Ernährung des Mycobionten nachgewiesen (Gassmann & Ott 2000). Es herrscht jedoch immer ein Fließgleichgewicht zwischen der saprotrophen Zersetzung einer

Wirtspflanze und ihrer Regeneration. Auf diese Weise wird die Erhaltung einer wichtigen, insbesondere an Extermstandorten wie Coal Nunatak nur begrenzt vorhandenen, Ressource gesichert.

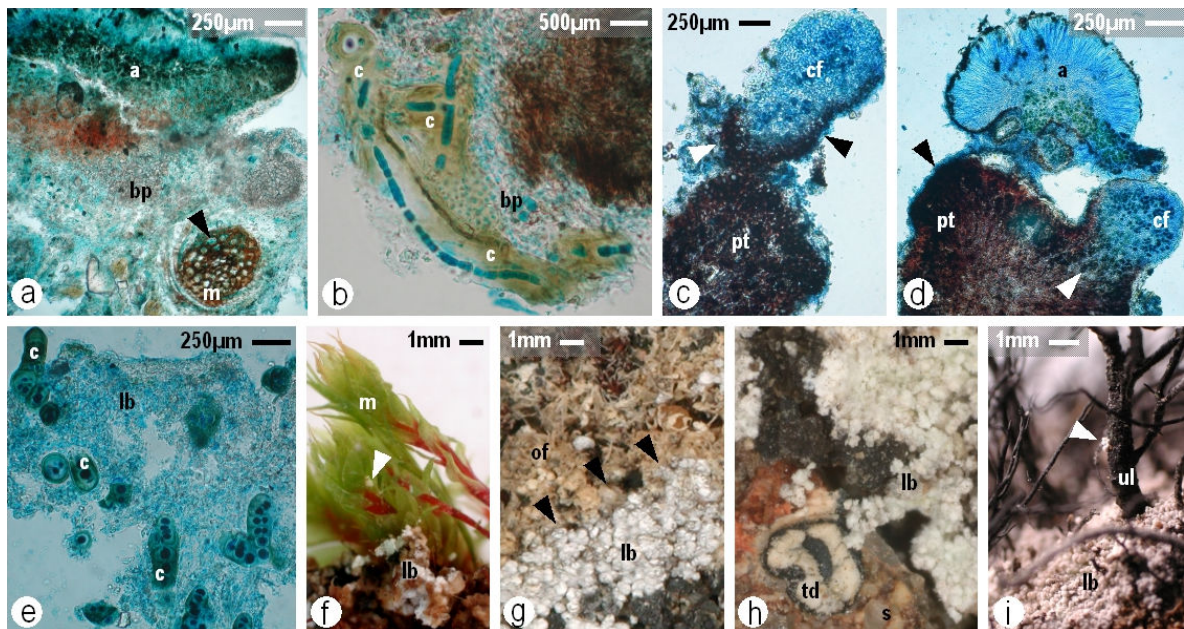
Neben den makroskopisch sichtbaren Organismen spielen Cyanobakterien mit ihrer Fähigkeit Stickstoff fixieren zu können in den untersuchten Lebensgemeinschaften eine wichtige Rolle, insbesondere im Hinblick auf die Stickstoffarmut des Standortes Coal Nunatak (Engelen et al. 2008b). Grünalgenflechten sind häufig zusätzlich zu ihren eigentlichen Photobionten mit Cyanophyceae assoziiert, die als wichtige Stickstofffixierer dienen (Begon et al. 1998). Eine lockere Assoziation zwischen Cyanobakterien und *B. papillata* konnte nachgewiesen werden (Abb. 7b). Hierbei handelt es sich um freilebende Cyanobakterien, die ihrerseits die günstigen Feuchtigkeitsverhältnisse im Moos-Flechtenpolster nutzen können. Cyanobakterien benötigen, anders als Grünalgen, für ihre physiologische Aktivität flüssiges Wasser (Henssen & Jahns 1974).

Neben den freilebenden Cyanobakterien kommen in den untersuchten Moos-Flechtengesellschaften auch Cyanobakterien vor, die, in Cephalodien lokalisiert, einen besonderen Teil des Thallus der Flechte *Psoroma cf tenue* bilden. Das Vorhandensein von Cyanobakterien im Flechtenthallus führt durch die erhöhte Zahl von Heterocysten und der damit verbundenen Intensität der Fixierung von atmosphärischem Stickstoff zu höheren Stickstoffkonzentrationen, als sie bei freilebenden Cyanobakterien erreicht werden (Schlee 1992). Cyanotrophe Flechten wie *Candelariella flava* können stickstoffarme Standorte in Gegenwart von Cyanobakterien besiedeln (Poelt & Mayrhofer 1988). Insbesondere können die guten Stickstoffressourcen der Cephalodien von *P. cf tenue* von *C. flava* genutzt werden. Es konnte beobachtet werden, dass sich Thalli von *C. flava* an die Cephalodien von *P. cf tenue* anlagern (Abb. 7c), Hyphen des Mycobionten von *C. flava* die Cephalodien umwachsen und sogar in sie eindringen (Abb. 7d). Zusätzlich scheinen aber auch noch Interaktionen anderer Form zwischen *C. flava* und *P. cf tenue* stattzufinden, da sich die Rinde von *C. flava* im Kontakt zu *P. cf tenue* dunkel verfärbt (Abb. 7c).

Eine sehr vielseitige Anpassung an die Extrembedingungen auf Coal Nunatak zeigt die Krustenflechte *Lepraria borealis*. Sehr häufig ist sie als Teil der Erdflechtengesellschaften anzutreffen. Der Thallus von *L. borealis* weist einen sehr einfachen Bau auf. Er setzt sich aus vielen kugeligen, sorediösen Strukturen zusammen, die sowohl den Mycobionten als auch den Photobionten enthalten (Brodo et al. 2002). Dieser sorediöse Thallus zerfällt sehr leicht, so dass die einzelnen Fragmente der Nahverbreitung und Standorterhaltung dienen können. Der Mycobiont von *L. borealis* nutzt, ähnlich wie der Mycobiont von *B. papillata*, das Vorhandensein freilebender Cyanobakterien und geht lockere Assoziationen mit diesen Organismen ein (Abb. 7e). Bevorzugt werden Moospolster besiedelt (Abb. 7f), die aufgrund ihrer Feuchtigkeitsverhältnisse günstige Bedingungen für die Ansiedlung von Cyanobakterien schaffen. In enger Vergesellschaftung mit anderen Flechten wie *Ochrolechia frigida* (Abb. 7g), *Tephromela disciformis* (Abb. 7h) und *Usnea lambii* (Abb.



7i) ist *L. borealis* in der Lage, mit den Photobionten dieser Flechten einen Thallus aufzubauen. Wie der Austausch der Photobionten zwischen den Flechten im Einzelnen funktioniert, konnte zwar in dieser Studie nicht geklärt werden, jedoch konnte molekularbiologisch nachgewiesen werden, dass *L. borealis* stets über Photobionten verfügt, die identisch zu den Photobionten der vergesellschafteten Flechten sind (Engelen et al. 2008c). Diese geringe Spezifität und Selektivität des Mycobionten von *L. borealis* bezüglich der Photobionten kann an Standorten mit begrenzter Photobiontenverfügbarkeit von Vorteil sein. Möglicherweise ist die Kombination dieser verschiedenen Strategien für den Besiedlungserfolg von *L. borealis* verantwortlich. Es ist anzunehmen, dass auch andere Flechten, die erfolgreich Extremstandorte wie Coal Nunatak besiedeln, über ähnlich vielseitige Lebensstrategien verfügen, da neben speziellen Adaptationen nur die Nutzung verschiedenster Ressourcen ein Überleben und eine Etablierung an derartigen Standorten ermöglicht.



**Abb. 7:** Interaktionen zwischen Flechten, Moosen und Cyanobakterien. **a:** der Mycobiont von *Buellia papillata* (bp) umwächst den Stil eines Laubmooses (m). Hyphen von *B. papillata* (Pfeil) dringen in die Zellen der Moospflanze ein. Apothecium von *B. Papillata* (a). **b:** *B. papillata* (bp), vergesellschaftet mit Cyanobakterien (c). **c:** Kontakt zwischen einem Cephalodium von *Psoroma cf. tenue* (pt) und *Candelariella flava* (cf). Die Rinde von *C. flava* ist im Kontaktbereich mit *P. cf. tenue* dunkel gefärbt (Pfeile). **d:** Hyphen des Mycobionten von *C. flava* (schwarzer Pfeil) umwachsen, ausgehend von einem Apothecium (a), ein Cephalodium von *P. cf. tenue* (pt). Hyphen des Mycobionten von *C. flava* dringen, ausgehend von einer kleinen Lobe von *C. flava* (cf), in das Cephalodium von *P. cf. tenue* ein (weißer Pfeil). **e:** Mycobiont von *Lepraria borealis* (lb), vergesellschaftet mit Cyanobakterien (c). **f:** *L. borealis* (lb), vergesellschaftet mit einem Laubmoos (m). Kleine, sorediöse Strukturen von *L. borealis* besiedeln die Blättchen des Mooses (Pfeil). **g:** *L. borealis* (lb), in Vergesellschaftung mit *Ochrolechia frigida* (of). Der Kontaktbereich zwischen beiden Flechten ist durch Pfeile gekennzeichnet. **h:** *L. borealis* (lb), in Vergesellschaftung mit *Tephromela disciformis* (td). Ein kleiner Stein (s) dient *T.*

*disciformis* als Substrat. **i:** *L. borealis* (lb), in Vergesellschaftung mit *Usnea lambii* (ul). Kleine, sorediöse Strukturen von *L. borealis* besiedeln den Thallus von *U. lambii* (Pfeil).

#### 2.2.4 Genetische Diversität der Flechtenalgen (Photobionten)

In der Flechtenpopulation von Coal Nunatak, die aus 14 Flechtenarten aus 11 Gattungen besteht, konnten als Photobionten 7 verschiedene IST-Haplotypen der Gattung *Trebouxia* und ein IST-Haplotyp der Gattung *Asterochloris* nachgewiesen werden. *Ochrolechia frigida* verfügt über Photobionten der Gattung *Asterochloris*, während alle anderen Flechten auf Coal Nunatak Photobionten der Gattung *Trebouxia* aufwiesen. Eine Ausnahme bildet *Lepraria borealis*, die sowohl Photobionten der Gattung *Asterochloris* als auch Photobionten der Gattung *Trebouxia* besitzt.

Durch Sequenzvergleich der ITS1-, ITS2- und der 5.8s-Region der rDNA aus den Photobionten der untersuchten Flechten mit der Datenbank NCBI konnten die Photobionten der Flechten *Buellia papillata*, *Candelariella flava*, *Psoroma cf tenue* und *Caloplaca lewis-smithii* der Art *Trebouxia impressa* zugeordnet werden. Die ITS-Sequenzen der Flechten *Caloplaca johnstonii*, *Lecidea pataviana*, *Lepraria borealis*, *Lepraria cacuminum*, *Pseudephebe minuscula*, *Tephromela atra*, *Tephromela disciformis*, *Usnea lambii* und *Xanthoria elegans* zeigten größte Übereinstimmung mit der Art *Trebouxia jamesii*. Letztere Gruppe von Flechten, bzw. Photobionten unterteilt sich jedoch nochmals in zwei Gruppen, wie durch eine Baumberechnung (Maximum Likelihood Tree) belegt wurde (Engelen et al. 2008a). Ein, in der untersuchten Flechtenpopulation, relativ häufig vertretener Haplotyp von *T. jamesii* bildet als Photobiont der Flechten *C. johnstonii*, *L. pataviana*, *L. cacuminum*, *T. atra*, *T. disciformis* und *X. elegans* einen eigenen Zweig. *L. borealis*, *P. minuscula* und *U. lambii* besitzen als Photobionten einen anderen Haplotyp von *T. jamesii*, der schon von Beck (1999) und Romeike et al. (2002) beschrieben wurde. Die Untersuchungen von Beck (1999) beziehen sich auf einen Standort in Österreich, wohingegen die Untersuchungen von Romeike et al. (2002) auf Standorte der maritimen Antarktis bezogen sind. Die Standorte beider Untersuchungen verfügen jedoch über eisenhaltiges Substrat (Beck 1999, Romeike et al. 2002), ein Umstand der für Coal Nunatak nicht zutrifft.

Molekulare Untersuchungen haben belegt, dass identische Haplotypen eines Photobionten über ausgedehnte geographische Regionen (Kroken & Taylor 2000, Yahr et al. 2004, 2006), Kontinente (Piercy-Normore & DePriest 2001) und sogar Hemisphären verteilt sein können. Die Ergebnisse dieser Studie und die Ergebnisse von Beck (1999) sowie Romeike et al. (2002) verdeutlichen, dass Photobionten wie *T. jamesii* effektiv über große Distanzen auf interkontinentaler und globaler Ebene verbreitet werden. Algen der Gattung *Trebouxia* sind besonders frostresistent und können Temperaturen bis -78°C

überstehen (Kappen & Lange 1970). Dies ist auch ein Grund, warum sie im arktisch-alpinen Raum die am meisten verbreiteten Photobionten darstellen (Honegger 1996, 1998).

Alle untersuchten Flechten der Population von Coal Nunatak waren immer mit einem bestimmten Photobionten (Haplotyp) vergesellschaftet. Nur *L. borealis* bildet eine Ausnahme. Der Mycobiont dieser Flechte ist offenbar, wie in Kapitel 2.2.3 beschrieben, in der Lage, mit Photobionten benachbarter Flechten einen Thallus aufzubauen, so dass zwei verschiedene Haplotypen von *T. jamesii* und ein Haplotyp der Gattung *Asterochloris* als Photobionten von *L. borealis* nachgewiesen werden konnten.

Alle untersuchten Flechten, mit einer Ausnahme, besitzen Grünalgen als Photobionten. Nur *P. cf. tenue* weist neben der Grünalge *T. impressa*, Cyanobakterien der Gattung *Nostoc* als Photobionten auf. Diese sind in separaten Thallusabschnitten, sogenannten Cephalodien, lokalisiert (Henssen & Jahns 1974).

Die meisten der untersuchten Flechten verbreiten sich über vegetative Diasporen, bestehend aus Myco- und Photobionten, so dass keine Lichenisierungsprozesse nach erfolgter Verbreitung während der ersten Etablierungsphase an dem neuen Standort nötig sind. Nur die Krustenflechten *B. papillata*, *C. johnstonii*, *C. lewis-smithii*, *L. pataviana*, *P. cf. tenue* und *T. atra* bilden Apothecien aus. Die sexuelle Reproduktion dieser Spezies durch Ascosporen an antarktischen Standorten ist bekannt (Øvstedal & Smith 2001). In diesem Fall muss der über Ascosporen verbreitete Mycobiont auf einen geeigneten, freilebenden Photobionten treffen, so dass es zur Lichenisierung und damit zur Bildung eines neuen Flechtenthallus kommen kann.

Im Vergleich zu einem Küstenstandort der maritimen Antarktis (Lagoon Island) zeigte sich, dass die ökologische Diversität der Flechtenalgen auf Coal Nunatak nicht abnimmt, obwohl Coal Nunatak durch die südlichere Lage und die Nähe zum antarktischen Kontinent deutlich extremere Bedingungen aufweist als Lagoon Island. Dies steht im Widerspruch zu den Studien von Convey (2001), die belegen, dass die Diversität von Organismen an antarktischen Standorten abnimmt, je weiter im Süden diese gelegen sind und je extremer die Umweltbedingungen werden.

Während in der Flechtenpopulation von Lagoon Island ein bestimmter Haplotyp der Gattung *Trebouxia* als Photobiont dominiert, gibt es eine derart ausgeprägte Dominanz eines einzelnen Photobionten auf Coal Nunatak nicht. Bestimmte Haplotypen von Photobionten scheinen in dieser Flechtenpopulation mit bestimmten Mycobionten assoziiert zu sein. Unter den extremeren Umweltbedingungen auf Coal Nunatak im Vergleich zu Lagoon Island scheint es zu einer Zunahme der Spezifität und Selektivität der Symbionten zu kommen. Harschere Bedingungen und eine kürzere Vegetationsphase limitieren die photosynthetische Aktivität der Photobionten und damit ihre Produktivität. Für derart extreme Standorte wie Coal Nunatak kann daher eine feinere Abstimmung innerhalb der symbiotischen Beziehung zwischen den Bionten angenommen werden. Es wird eine höhere Anforderung an die Leistung der Symbiose gestellt als dies für Standorte

mit verhältnismäßig milden Bedingungen gilt, an denen sich auch wenig spezialisierte Generalisten behaupten können. Zu diesen Generalisten könnte der global verbreitete Photobiont *T. jamesii* gehören, der unter moderaten Bedingungen für viele Mycobionten ein geeigneter Photobiont zu sein scheint (Romeike et al. 2002, Brinkmann 2002, Langohr 2004, Siegesmund 2005), während er unter den extremeren Bedingungen auf Coal Nunatak nur noch vereinzelt vorkommt. Das Vorkommen von *T. jamesii* scheint aber nicht nur an Umweltbedingungen gebunden zu sein, sondern auch an bestimmte Mycobionten. Die Untersuchungen von Neuburg (2007) belegen, dass *T. jamesii* auch in der kontinentalen Region der Antarktis als Photobiont verschiedener Flechtenarten zu finden ist. Diese Region ist im Vergleich zu Coal Nunatak weitaus extremeren Umwelteinflüssen ausgesetzt. Vergleichbar mit den Ergebnissen dieser Studie konnte Neuburg (2007) *T. jamesii* als dominanten Photobionten von Makroflechten nachweisen, wohingegen untersuchte Krustenflechten andere Arten der Gattung *Trebouxia* als Photobionten aufwiesen.

### 3. Zusammenfassung

Die vorliegenden Untersuchungsergebnisse verdeutlichen den frühen Entwicklungsstand des Ökosystems auf Coal Nunatak. Die Pedogenese, als Teil der Ökosystementwicklung, liegt in einem Initialstadium vor, charakterisiert durch einen geringen Verwitterungsgrad der bodenbildenden Substanz und geringe biotische Aktivität, die sich im Anteil des organischen Materials und dem nahezu neutralen Boden-pH widerspiegelt. Die knappe Nährstoff- und Wasserverfügbarkeit des Bodens, die Instabilität des Substrats, aber auch die extremen klimatischen Bedingungen lassen eine Besiedlung des Standortes Coal Nunatak nur innerhalb begrenzter Mikronischen zu, in denen günstigere Bedingungen für Besiedlungsprozesse vorliegen.

Die makroskopisch sichtbare Besiedlung dieser Mikronischen erfolgt durch Flechten und Moose, die als typische Pionierpflanzen ideale Anpassungen, wie die Fähigkeit zur Poikilohydrie, an Standorten wie Coal Nunatak aufweisen. Neben den Anpassungen der einzelnen Organismen sind aber insbesondere die Interaktionen, die zwischen den einzelnen Individuen einer Population auftreten, von besonderer Bedeutung für Besiedlungsprozesse. Durch diese Interaktionen können die begrenzt zur Verfügung stehenden Ressourcen, wie z.B. Stickstoff oder Wasser, besser genutzt werden. Insbesondere zwischen den Flechten treten intensive Interaktionen auf, deren besondere Ausprägung an Extremstandorten beobachtet werden kann.

Flechten, als symbiotische Organismen, bestehend aus einem Pilz, dem Mycobionten und einer Alge, dem Photobionten, scheinen durch diese symbiotische Beziehung ein besonders großes ökologisches Potential zu besitzen, wodurch die Besiedlung von Extremstandorten, wie Wüsten, Hochgebirgs- oder Polarregionen, ermöglicht wird. Jedoch wird mit zunehmend extremeren Bedingungen eine höhere Anforderung an die Leistung dieser Symbiose gestellt. Untersuchungen der Flechten von Coal Nunatak ergaben, dass offenbar eine hohe Selektivität der Mycobionten gegenüber ihren Photobionten besteht, was auf eine feinere Abstimmung der symbiotischen Beziehung hinweist.

Durch die Extrembedingungen des Standortes Coal Nunatak bedingt, schreitet die Ökosystementwicklung nur sehr verlangsamt fort und liegt seit der letzten Vereisung des Standortes, die vermutlich ca. 7000 Jahre zurückliegt, in einem Stadium vor, das als Initialstadium bezeichnet werden kann. Eine fortschreitende Erwärmung der antarktischen Halbinsel könnte jedoch zu gesteigerten Sukzessionsgeschwindigkeiten führen und zur Etablierung neuer Spezies, aus nördlicheren Regionen, wie sie als Diasporen an dem untersuchten Standort beobachtet werden konnten. Dies könnte eine drastische Veränderung des Ökosystems zur Folge haben. Daher kann das rezente Ökosystem des Standortes Coal Nunatak als Modellsystem betrachtet werden, das die Umweltbedingungen und die Vegetationsentwicklung seit dem Ende der letzten Eiszeit widerspiegelt oder zumindest den Gegebenheiten dieser Zeit sehr nahe kommt.

## 4. Literaturverzeichnis

- 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 Hattori Botanical Laboratory*. 52:393-399.
- Ahmadjian V, Jacobs JB, 1983:** Algal-fungal relationships in lichens: recognition, synthesis, and development. In: *Algal Symbiosis*. Goff LJ (ed). Cambridge University Press, Cambridge, 147-172.
- Ahnert F, 2003:** Einführung in die Geomorphologie. Ulmer, Stuttgart.
- Arnold RJ, Convey P, Hughes KA, Wynn-Williams DD, 2003:** Seasonal periodicity of physical factors, inorganic nutrients and microalgae in Antarctic fellfields. *Polar Biology*. 26: 396-404.
- Bailey RH, James PW, 1979:** Birds and the dispersal of lichen propagules. *Lichenologist*. 11: 105.
- Barnes DKA, Fraser KPP, 2003:** Rafting by five phyla on man-made flotsam in the Southern Ocean. *Marine Ecology Progress Series*. 262: 289-291.
- Barnes DKA, 2002:** Invasions by marine life on plastic debris. *Nature*. 416: 808-809.
- Beck A, 1999:** Photobiont inventory of a lichen community growing on heavy-metal-rich rock. *Lichenologist*. 31: 501-510.
- Beck A, Kasalicky G, Rambold G, 2002:** Myco-photobiontal selection in a Mediterranean cryptogam community with *Fulgensia fulgida*. *New Phytologist*. 153: 317-326.
- Bednark-Ochyra H, Vána J, Ochyra L, Smith RIL, 2000:** The liverwort flora of Antarctica. Polish Academy of Sciences, Cracow, Polen.
- Begon ME, Harper JL, Townsend CR, 1998:** Ökologie. Spektrum, Heidelberg, Berlin.
- Bell CM, 1976:** Sedimentary rocks from Charcot Island. *British Antarctic Survey Bulletin*. 44: 103-104.
- Benninghoff WS, Benninghoff AS, 1985:** Wind transport of electrostatically charged particles and minute organisms in Antarctica. In: *Antarctic nutrient cycles and food webs*. Siegfried WR, Condy PR, Laws RM (eds). Springer-Verlag, Berlin, 592-596.
- Bentley MJ, Fogwill CJ, Kubik PW, Sugden DE, 2006:** Geomorphological evidence and cosmogenic  $^{10}\text{Be}/^{26}\text{Al}$  exposure ages for the Last Glacial Maximum and deglaciation of the Antarctic Peninsula Ice Sheet. *Geological Society of America Bulletin*. 118: 1149-1159.
- Beyer L, Bockheim JG, Campbell IB, Claridge GG, 1999:** Genesis, properties and sensitivity of Antarctic gelisols. *Antarctic Science*. 11: 387-398.
- Beyer L, Blume HP, Bölter M, Kappen L, Kuhn D, Seppelt RD, 2002:** Soil ecology in relation to plant patterns. In: *Ecological Studies 154. Geocology of Antarctic Ice-Free Coastal Landscapes*. Beyer L, Bölter M (eds). Springer, Berlin, Heidelberg, 375-391.
- Blume HP, Bölter M, 1993:** Soils of Casey Station, Antarctica. In: *Proc 1st Int Symp Cryopedol, Pushchino*. Gilichinski D (ed). Inst t Soil Sci Photosynth, Pushchino, 96-103.
- Blume HP, Bölter M, 1996:** Wechselwirkungen zwischen Boden- und Vegetationsentwicklung in der Kontinentalen Antarktis. *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie*. 25: 25-34.
- Blume HP, Kuhn D, Bölter M, 2002:** Soils and soilsapes. In: *Ecological Studies 154. Geocology of Antarctic Ice-Free Coastal Landscapes*. Beyer L, Bölter M (eds). Springer, Berlin, Heidelberg, 91-113.
- Blümel WD, 1999:** Physische Geographie der Polargebiete. Teubner, Stuttgart
- Bockheim JG, Ugolini FC, 1990:** A review of pedogenetic zonation in well-drained soils of the southern circumpolar region. *Quaternary Research*. 34: 47-66.
- Bölter M, Stonehouse B, 2002:** Uses, preservation, and protection of Antarctic coastal regions. In: *Geocology of Antarctic ice-free coastal landscapes. Ecological Studies 154*. Beyer L, Bölter M (eds). Springer, Berlin, 393-407.
- Bölter M, Beyer L, Stonehouse B, 2002:** Antarctic coastal landscapes: characteristics, ecology and research. In: *Ecological Studies 154. Geocology of Antarctic Ice-Free Coastal Landscapes*. Beyer L, Bölter M (eds). Springer, Berlin, Heidelberg, 5-15.
- Brinkmann M, 2002:** Genetische Diversität von Bionten in der Flechtensymbiose. Diplomarbeit. Heinrich-Heine-Universität, Düsseldorf.
- Brinkmann M, Pearce DA, Convey P, Ott S, 2007:** The cyanobacterial community of polygon soils at an inland Antarctic nunatak. *Polar Biology*. 30: 1505-1511.
- British Antarctic Survey, 2004:** Antarctica, 1:10 000 000 scale map. BAS (Misc) 11. Cambridge: British Antarctic Survey.
- Brodo IM, Duran Sharnoff S, Sharnoff S, 2002:** Lichens of North America. Yale University Press. New Haven, London.
- Burn RW, 1983:** Geology of the Le May Group, Alexander Island. *British Antarctic Survey Scientific Report*. 109: 1-64.
- Campbell IB, Claridge GG, 1987:** Antarctica: soils, weathering processes and environments. Elsevir, New York.

- Campbell IB, Claridge GG, Blaks MR, Campbell DI, 1997:** Moisture content in the soils of Mc Murdo Sound and Dry Valley region of Antarctica. In: Ecosystem Processes in Antarctic Ice-Free Landscapes. Lyons WB, Howard-Williams C, Hawes I (eds). Blakema, Rotterdam, 61-76.
- Campbell IB, Claridge GG, Blaks MR, Campbell DI, 1998:** The soil environment of the McMurdo Dry Valleys, Antarctica. In: Ecosystem Dynamics in a Polar Desert: the Mc Murdo dry Valleys. Prisco J (ed). American Geophysical Union Antarctic Research Series 72. 297-332.
- Chambers MG, 1967:** Investigations of patterned ground at Signy Island, South Orkney Islands: III. Miniature patterns, frost heaving and general conclusions. British Antarctic Survey Bulletin. 12: 1-22.
- Clarke A, 2003:** Evolution, adaption and diversity: global ecology in an Antarctic context. In: Antarctic biology in a global context. Huiskes AHL, Gieskes WWC, Rozema J, Schorno RML, van der Vries SM, Wolff WJ (eds). Backhuis Publishers, Leiden. 3-17.
- Convey P, 1996:** The influence of environmental characteristics on life history attributes of Antarctic terrestrial biota. Biological Reviews. 71: 191-225.
- Convey P, 2000:** Environmental Change and Antarctic terrestrial Life Histories: Fact and Prediction. In: Antarctic Ecosystems: Models for Wider Ecological Understanding. Davison W, Howard-Williams C, Broady P (eds). Natural Sciences, New Zealand. 243-251.
- Convey P, 2001:** Terrestrial ecosystem response to climate change in Antarctica. In: "Fingerprints" of climate change – adapted behaviour and shifting species range. Walther GR, Burga CA, Edwards PJ (eds). Kluwer, New York. 17-42.
- Convey P, Smith RIL, 1997:** The terrestrial arthropod fauna and its habitats in northern Marguerite Bay and Alexander Island, maritime Antarctic. Antarctic Science. 9: 12-26.
- Crame JA, Howlett PJ, 1988:** Late Jurassic and early Cretaceous biostratigraphy of the Fossil Bluff Formation, Alexander Island. British Antarctic Survey Bulletin. 78:1-35.
- Coulson SJ, Hodkinson ID, Webb NR, Harrison JA, 2002:** Survival of terrestrial soil-dwelling arthropods and in seawater: implications for trans-oceanic dispersal. Functional Ecology. 16: 353-356.
- Davey MC, Rothery P, 1992:** Factors causing the limitation of growth of terrestrial algae in maritime Antarctica during later summer. Polar Biology. 12: 595-602.
- de Véra JPP, 2000:** Interaktionen und Besiedlungsprozesse der bunten Erdflechtengesellschaft auf Gotland. Diplomarbeit. Heinrich-Heine-Universität, Düsseldorf.
- Dierßen K, 1996:** Vegetation Nordeuropas. UTB. Stuttgart.
- During HJ, 1979:** Life strategies of bryophytes: a preliminary review. Lindbergia. 5: 2-18.
- Ellis-Evens JC, 1997:** Micro-scale distribution of photoautotrophic micro-organisms in relation to light, temperature and moisture in Antarctic lithosols. In: Ecosystem Processes in Antarctic Ice-Free Landscapes. Lyons WB, Howard-Williams C, Hawes I (eds). Blakema, Rotterdam. 89-102.
- Ellis-Evens JC, Walton D, 1990:** The process of colonization in Antarctic terrestrial and freshwater ecosystems. Proceedings of the NIPR Symposium on Polar Biology. 3: 151-163.
- Engelen A, 2002:** Interaktionen in den Lebensgemeinschaften der maritimen Antarktis und ihre Bedeutung für Besiedlungsprozesse. Diplomarbeit. Heinrich-Heine-Universität, Düsseldorf.
- Engelen A, Buschbom J, Convey P, Ott S, 2008a:** Selectivity and specificity of algal partners in lichen symbioses at coastal and inland sites in Antarctica. New Phytologist. submitted.
- Engelen A, Convey P, Hodgson DA, Worland MR, Ott S, 2008b:** Soil properties of an Antarctic inland site: implications for ecosystem development. Polar Biology. In print.
- Engelen A, Convey P, Ott S, 2008c:** Life strategy of *Lepraria borealis* Lohtander & Tønsberg (1994) at an Antarctic inland site, Coal Nunatak. The Lichenologist. submitted.
- Fabiszewski J, Wojtun B, 1993:** Peat-forming vegetation. In: The maritime Antarctic coastal ecosystem of Admiralty Bay. Rakusa-Suszczewski S (ed). Polish Academy of Sciences, Warsaw. 189-195.
- Fernot Y, Chown SL, Whinam J, Selkirk P, Convey P, Skotniki M, Bergstrom D, 2005:** Biological Invasions in the Antarctic: extent, impacts and implications. Biological Reviews. 80: 45-72.
- Feuerer T, Hawksworth DL, 2007:** Biodiversity of lichens, including a world-wide analysis of checklist data based on Takhtajan's floristic regions. Biodiversity and Conservation. 16: 85-98.
- Fiege C, 2007:** Diasporendiversität an einem isolierten Inlandstandort in der Antarktis. Diplomarbeit. Heinrich-Heine-Universität, Düsseldorf.
- Fox AJ, Cooper APR, 1998:** Climate-change indicators from archival aerial photography of the Antarctic Peninsula, Annals of Glaciology. 27: 636-642.
- Freckman DW, Virginia RA, 1998:** Soil biodiversity and community structure in the Mc Murdo Dry Valleys, Antarctica. In: Ecosystem Dynamics in a Polar Desert: the Mc Murdo dry Valleys. Prisco J (ed). American Geophysical Union Antarctic Research Series 72. 323-335
- Frey W, Lösch R, 1998:** Lehrbuch der Geobotanik. Pflanze und Vegetation in Raum und Zeit. Gustav Fischer. Stuttgart.
- Galimberti D, 1991:** Antarctica – an introductory guide. Zagier & Urruty Publications. Buenos Aires.

- Galun M, Bublick P, 1984:** Physiological interactions between the partners of the lichen symbiosis. In: Cellular Interactions. Linskens HF, Heslop-Harrison J (eds). Encyclopedia of Plant Physiology, Berlin, 362-401.
- Galun M, 1988:** Lichenization. In: CRC Handbook of Lichenology II. Galun M (ed). CRC Press, Boca Raton, Florida, 153-169.
- Gassmann A, Ott S, 2000:** Growth strategy and gradual symbiotic interactions of the lichen *Ochrolechia frigida*. Plant Biology. 2: 368-378.
- Geiger R, 1961:** Das Klima der Bodennahen Luftschicht. Vieweg & Sohn. Braunschweig.
- Gjessing Y, Øvstedal DO, 1989:** Microclimate and water budget of alpine algae, lichens and a moss on some Nunataks in Queen Maud Land. International Journal of Biometeorologie. 33: 272-281.
- Green TGA, Schroeter B, Sancho LG, 1999:** Plant life in Antarctica. In: Handbook of Functional Plant Ecology. Pugnaire FI, Valladares F (eds). Marcel Dekker Inc., New York, Basel, 495-543.
- Hall KJ, Walton DWH, 1992:** Rock weathering, soil development and colonisation under a changing climate. Philosophical Transactions of the Royal Society Series B. 338: 269-277.
- Hallam A, 1994:** An outline of Phanerozoic Biogeography. Oxford University Press. Oxford.
- Hartung W, Schiller P, Dietz KJ, 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: 3-20.
- Helms G, Friedl T, Rambold G, Mayrhofer H, 2001:** Identification of photobionts from lichen family Physciaceae using algal-specific ITS rDNA sequencing. Lichenologist. 33: 73-86.
- Hennion F, Huiskes AHL, Robinson S, Convey P, 2006:** Physiological traits of organisms in a changing environment. In: Trends in Antarctic Terrestrial and Limnetic Ecosystems. Antarctica as a global Indicator. Bergstrom DM, Convey P, Huiskes AHL (eds). Springer, Dordrecht, 129-159.
- Henssen A, Jahns HM, 1974:** Lichenes – Eine Einführung in die Flechtenkunde. Georg Thieme Verlag. Stuttgart.
- Hjort C, Bentley MJ, Ingolfsson O, 2001:** Holocene and pre-Holocene temporary disappearance of the George VI ice shelf, Antarctic Peninsula. Antarctic Science. 13: 296-301.
- Honegger R, 1996:** Experimental studies of growth and regenerative capacity in the foliose lichen *Xanthoria parietina*. New Phytologist. 133: 573-581.
- Honegger R, 1998:** The lichen symbiosis - what is so spectacular about it?. Lichenologist. 30: 193-212.
- Horne RR, 1969:** Sedimentology and palaeogeography of the lower cretaceous depositional through of southeastern Alexander Island. British Antarctic Survey Bulletin. 22: 61-76.
- Hughes KA, Ott S, Bölter M, Convey P, 2006:** Colonisation Processes. In: Trends in Antarctic terrestrial and limnic ecosystems. Antarctica as a global indikator. Bergstrom DM, Convey P, Huiskes AHL (eds). Springer, Dordrecht, 35-54.
- Jahns HM, 1982:** The cyclic development of mosses and the Lichen *Baeomyces rufus* in an Ecosystem. Lichenologist. 14: 261-265.
- Jahns HM, Ott S, 1983:** Das Mikroklima dicht benachbarter Flechtenstandorte. The microclimate of adjacent lichen habitats. Flora. 173: 183-222.
- Kanda H, Ohtani S, Imura S, 2002:** Plant communities at Dronning Maud Land. In: Ecological Studies 154. Geocology of Antarctic Ice-Free Coastal Landscapes. Beyer L, Bölter M (eds). Springer, Berlin, Heidelberg, 249-264.
- Kappen L, Breuer M., 1991:** Ecological and physiological investigations in continental Antarctic cryptogams II. Moisture relations and photosynthesis of lichens near Casey Station, Wilkes Land. Antarctic Science. 3: 273-278.
- Kappen L, 1973:** Response to extreme environments. In: The Lichens. Ahmadjian V, Hale ME (eds). Academic Press, New York, London, 311-380.
- Kappen L, 1985:** Water relations and net photosynthesis of *Usnea*. A comparison between *Usnea fasciata* (maritime Antarctic) and *Usnea sulphurea* (continental Antarctic). In: Lichen physiology and cell biology. Brown DH (ed). Plenum Press, New York, London, 41-56.
- Kappen L, 1988:** Ecophysiological relationships in different climatic regions. In: CRC Handbook of Lichenology. Volume II. Galun M (ed). CRC Press Inc., Boca Raton, 37-100.
- Kappen L, 1989:** Field measurements of carbon dioxide exchange of the Antarctic lichen *Usnea sphacelata* in the frozen state. Antarctic Science. 1: 31-34.
- Kappen L, 1993:** Plant activity under snow and ice, with particular reference to lichens. Arctic. 46: 297-302.
- Kappen L, Lange OL, 1969:** Cold resistance of lichens. Cryobiology. 6: 267.
- Kappen I, Lange OL, 1970:** The cold resistance of phycobionts from macrolichens of various habitats. Lichenologist. 4:289-293.
- Kappen L, Valladares F, 1999:** Opportunistic growth and desiccation tolerance: the ecological success of poikilohydrous autotrophs. In: Handbook of Functional Plant Ecology. Pugnaire FI, Valladares F (eds). Marcel Dekker Inc., New York, Basel, 9-80.



- Kennedy AD, 1993:** Water as a limiting factor in the Antarctic terrestrial environment: A biogeographical synthesis. *Arctic and Alpine Research*. 25: 308-315.
- Kershaw KA, Larson DW, 1974:** Studies on lichen dominated systems. IX. Topographic influences on microclimate and species distribution. *Canadian Journal of Botany*. 52: 1935-1945.
- Kroken S, Taylor JW, 2000:** Phylogenetic species, reproductive mode, and specificity of the green alga *Trebouxia* forming lichens with the fungal genus *Letharia*. *The Bryologist*. 103: 645-660.
- Lange OL, 1953:** Hitze- und Trockenresistenz der Flechten in Beziehung zu ihrer Verbreitung. *Flora*. 140: 39-97.
- Lange OL, 1954:** Einige Messungen zum Wärmehaushalt poikilohydrer Flechten und Moose. *Archiv für Meteorologie, Geophysik und Bioklimatologie Serie B*. 5:182-190.
- Lange OL, 1992:** Pflanzenleben unter Streß. Flechten als Pioniere der Vegetation an Extremstandorten der Erde. *Rostra Universitatis Würzburgensis VI*. Bayerische Julius-Maximilians-Universität. Fränkische Gesellschaftsdruckerei und Verlag, Würzburg.
- Lange OL, Belnap J, Reichenberger H, Meyer A, 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.
- Langohr J, 2004:** Genetische Diversität der Photobionten der Gattung *Usnea* subgenus *Neuropogon* in der Antarktis. Diplomarbeit. Heinrich-Heine-Universität, Düsseldorf.
- Larson DW, 1987:** The absorption and release of water by lichens. In: *Progress and Problems in Lichenology in the Eighties*. Bibliotheca Lichenologica. Vol. 25. Peveling E (ed). J. Cramer, Berlin, Stuttgart, 351-360.
- Lawley B, Ripley S, Bridge P, Convey P, 2004:** Molecular analysis of geographic patterns of eukaryotic diversity in Antarctic soils. *Applied and Environmental Microbiology*. 5963-5972.
- Longton RE, 1988:** *The Biology of polar Bryophytes and Lichens*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Marshall WA, 1996:** Aerial dispersal of lichen soredia in the maritime Antarctic. *New Phytologist*. 134: 523-530.
- McGonigal D, Woodworth L, 2003:** *Die Welt der Antarktis und der Arktis*. Delius Klasing. Bielefeld.
- Miles CJ, Longton RE, 1992:** Deposition of moss spores in relation to distance from parent gametophytes. *Journal of Bryology*. 17: 355-368.
- Moncrieff ACM, Kelly SRA, 1993:** Lithostratigraphy of the uppermost Fossil Bluff Group (early Cretaceous) of Alexander Island, Antarctica: history of an Albian regression. *Cretaceous Research*. 14: 1-15.
- Neuburg M, 2007:** Genetische Diversität von Photobionten aus Flechten der kontinentalen Antarktis. Diplomarbeit. Heinrich-Heine-Universität, Düsseldorf.
- Ochyra R, 1998:** The moss flora of King George Island, Antarctica. Polish Academy of Sciences. Cracow.
- Olech M, 2002:** Plant Communities on King George Island. In: *Ecological Studies 154. Geoecology of Antarctic Ice-Free Coastal Landscapes*. Beyer L, Bölter M (eds). Springer, Berlin, Heidelberg, 215-231.
- Ott S, Meier T, Jahns HM, 1995:** Development, regeneration and parasitic interactions between the lichens *Fulgensia bracteata* and *Toninia caeruleonigricans*. *Canadian Journal of Botany*. 73: 595-602.
- Ott S, Osenberg E, Jahns HM, 1997:** Vegetation of the rock alvar of Gotland. III. Interaction of lichens in a rock habitat. In: *Lichen Studies Dedicated to Rolf Santesson*. Tibell L, Hedberg I (eds). Acta Universitatis Upsaliensis, Uppsala, 209-221.
- Ott S, Romeike J, Convey P, 2006:** Energy budget and the biomass problem in morphogenetic processes in Antarctic lichens. *Antarctic Science*, submitted.
- Øvstedal DO, Smith RIL, 2001:** *Lichens of Antarctica and South Georgia – A guide to their identification and ecology*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Pannewitz S, Schlenzog M, Green TGA, Sancho LG, Schroeter B, 2003:** Are lichens active under snow in continental Antarctica? *Oecologia*. 135:30-38.
- Peveling E, 1988:** Beziehungen zwischen den Symbiosepartnern in Flechten. *Naturwissenschaften*. 75: 77-86.
- Piercy-Normore MD, DePriest PT, 2001:** Algal switching among lichen symbioses. *American Journal of Botany*. 8: 1490-1498.
- Poelt J, Mayrhofer H, 1988:** Über Cyanotrophie bei Flechten. *Plant Systematics and Evolution*. 158: 265-281.
- Rambold G, Friedl T, Beck A, 1998:** Photobionts in lichens: possible indicators of phylogenetic relationships?. *The Bryologist*. 101: 392-397.
- Romeike J, 2002:** Mikroklima und Musterbildungsprozesse - Komplexe Interaktionen in der Flechtenvegetation entlang eines Transekts der maritimen Antarktis. Dissertation. Heinrich-Heine-Universität, Düsseldorf.
- Romeike J, Friedl T, Helms G, Ott S, 2002:** 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*. 19: 1209-1217.

- Sancho L, Valladares F, Schroeter B, Kappen L, 2001:** Ecophysiology of Antarctic versus temperate populations of bipolar lichen: The key role of the photosynthetic partner. In: Antarctic Ecosystems: Models for Wider Ecological Understanding. Davison W, Howard Williams C, Broady P (eds). Caxton Press, Christchurch, New Zealand, 190-194.
- Schaper GM, 2003:** Komplexe Interaktionsmuster und die Dynamik von Entwicklungsprozessen in Flechtenökosystemen. Dissertation. Heinrich-Heine-Universität, Düsseldorf.
- Scheffer F, Schachtschabel P, 2002:** Lehrbuch der Bodenkunde. Springer. Berlin, Heidelberg.
- Schlee D, 1992:** Sulphite-induced changes of sulphur metabolism in the lichen alga *Trebouxia sp.* New Phytologist. 122: 307-311.
- Schlichting HE, Speziale BJ, Zink RM, 1978:** Dispersal of algae and Protozoa by Antarctic flying birds. Antarctic Journal of the USA.13: 147-149.
- Schöller H, 1991:** Flechtenverbreitung und Klima. Vegetationsökologische Untersuchungen zur Rolle der Flechten in naturnahen Traubeneichenwäldern des Taunus. Bibliotheca Lichenologica, Band 42. J. Cramer, Berlin, Stuttgart.
- Schroeter B, Green TGA, Seppelt RD, Kappen L, 1992:** Monitoring photosynthetic activity of crustose lichens using a PAM-2000 fluorescence system. Oecologia. 92: 457-462.
- Schroeter B, Green TGA, Kappen L, Seppelt RD, 1994:** Carbon dioxide exchange at subzero temperatures. Field measurements on Umbilicaria aprina in Antarctica. Cryptogamic Botany. 4: 233-241.
- Schroeter B, Olech M, Kappen L, Heitland W, 1995:** Ecophysiological investigations of *Usnea antarctica* in the maritime Antarctic. I. Annual microclimatic conditions and potential primary production. Antarctic science. 7: 251-260.
- Schroeter B, Schulz F, Kappen L, 1997:** Hydration-related spatial and temporal variations of photosynthetic activity in Antarctic lichens. In: Antarctic Communities. Species Structure and Survival. Battaglia B, Valencia J, Walton DWH (eds). Cambridge University Press, Cambridge, 221-225.
- Schroeter B, Kappen L, Schulz F, Sancho L, 2001:** Seasonal variation in the carbon balance of lichens in the maritime Antarctic: Long-term measurements of photosynthetic activity in *Usnea aurantiaco-atra*. In: Antarctic ecosystems: Models for a wider ecological understanding. Davidson W, Howard-Williams C, Broady P (eds). Caxton Press, Christchurch, 258-262.
- Schuster G, 1985:** Die Jugendentwicklung von Flechten – ein Indikator für Klimabedingungen und Umweltbelastung. Bibliotheca Lichenologica. 20: 1-206.
- Seppelt R, 2002:** Plant Communities at Wilkes Land. In: Ecological Studies 154. Geocology of Antarctic Ice-Free Coastal Landscapes. Beyer L, Böller M (eds). Springer, Berlin, Heidelberg, 233-248.
- Siegesmund M, 2005:** Phylogenetische Analyse der evolutionären Beziehungen von Flechtensymbionten in der Antarktis. Diplomarbeit. Heinrich-Heine-Universität, Düsseldorf.
- Smith RIL, 1984:** Terrestrial plant biology of the sub-Antarctic and Antarctic. In: Antarctic Ecology. Laws RM (ed). Academic Press, London, 61-162.
- Smith RIL, 1988:** Bryophyte oases in ablation valleys on Alexander Island, Antarctica. Bryologist. 91: 45-50.
- Smith RIL, 1990:** Plant community dynamics in Wilkes Land, Antarctica. Proceedings of The NIPR Symposium of Polar Biology. 3: 229-244.
- Smith RIL, 1993:** Dry coastal ecosystems of Antarctica. In: Ecosystems of the world 2A, Dry coastal ecosystems, Polar regions and Europe. van der Maarel E (ed). Elsevier, Amsterdam, 51-71.
- Trouw RAJ, Passchier CW, Simões LSA, Andreis RR, Valeriano CM, 1997:** Mesozoic tectonic evolution of the south Orkney microcontinent, Scotia arc, Antarctica. Geological Magazine. 134: 383-401.
- Tschermak-Woess E, 1988:** The algal partner. In: CRC Handbook of Lichenology I. Galun M (ed). CRC Press, Boca Raton, Florida, 39-92.
- Washburn AL, 1956:** Classification of patterned ground and review of suggested origins. Bulletin of the Geological Society of America. 67: 823-866.
- Wise KAJ, Gressitt JL, 1965:** Far southern animals and plants. Nature. 207: 101-102.
- Wynn-Williams DD, 1991:** Aerobiology and colonisation over Antarctica – the BIOTAS programme. Grana. 30: 380-393.
- Wynn-Williams DD, 1993:** Microbial processes and the initial stabilisation of fellfield soil. In: Primary Succession on Land. Miles J, Walton DWH (eds). Blackwell, Oxford, 17-32.
- Wynn-Williams DD, Russel NC, Edwards HGM, 1997:** Moisture and habitat structure as regulators for microalgal colonists in diverse Antarctic terrestrial habitats. In: Ecosystem Processes in Antarctic Ice-Free Landscapes. Lyons WB, Howard-Williams C, Hawes I (eds). Blakema, Rotterdam, 77-88.
- Yahr R, Vilgalys R, DePriest PT, 2004:** Strong fungal specificity and selectivity for algal symbionts in Florida scrub *Cladonia* lichens. Molecular Ecology. 13: 3367-3378.
- Yahr R, Vilgalys R, DePriest PT, 2006:** Geographic variation in algal partners of *Cladonia subtenuis* (Cladoniaceae) highlights the dynamic nature of a lichen symbiosis. New Phytologist. doi: 10.1111/j.1469-8137.2006.01792.x

## **5. Publikationen**

## **Soil properties of an Antarctic inland site: implications for ecosystem development**

Andreas Engelen<sup>1</sup>, Peter Convey<sup>2</sup>, Dominic A. Hodgson<sup>2</sup>, M. Roger Worland<sup>2</sup>, Sieglinde Ott<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Institute of Botany, Heinrich-Heine-Universität, Universitätsstr. 1, 40225 Düsseldorf, Germany

<sup>2</sup> British Antarctic Survey, Natural Environment Research Council, High Cross, Madingley Road, Cambridge CB3 0ET, England

**Journal: Polar Biology, in print**

## Abstract

Inland Antarctic nunataks typically have simple physically weathered soils and limited ecosystem complexity. In this paper we present quantitative measurements of soil physical and chemical properties at one Antarctic nunatak. We measured pH, grain size, field capacity, soil organic carbon, phosphate, nitrate, ammonium and the cations magnesium, calcium and potassium along two transects. The data obtained indicated that very low levels of nutrients were present/available to biota, and that liquid water was absent, at least from the surface depths of soil, except during periods of active snow melt. Consequently, biological activity is severely limited. We conclude that, due to the climatic and microclimatic conditions at this location, the development of biological communities and soils is maintained in an extremely simple but still apparently stable 'quasi climax' state. Increased soil development and biological complexity can be expected if the contemporary rapid regional warming in the Antarctic Peninsula region continues.

*Keywords: Nunatak, polygon soil, soil parameters, nutrients, ecosystem*

## Introduction

Terrestrial, ice-free habitats in Antarctica are restricted to less than 0.35% of the entire Antarctic continent, with the remainder permanently covered by ice (British Antarctic Survey 2004). Over most terrestrial ice free habitats precipitation rates are very low, and many are classified as frigid deserts (Walton 1984, Sømme 1995). Desiccation stress is considered to be at least as great a constraint on biological activity as are the more obvious low temperatures (Kennedy 1993). Within Antarctica, terrestrial biologists conventionally recognise three distinct biogeographical zones: the continental, the maritime and the sub-Antarctic (Smith 1984).

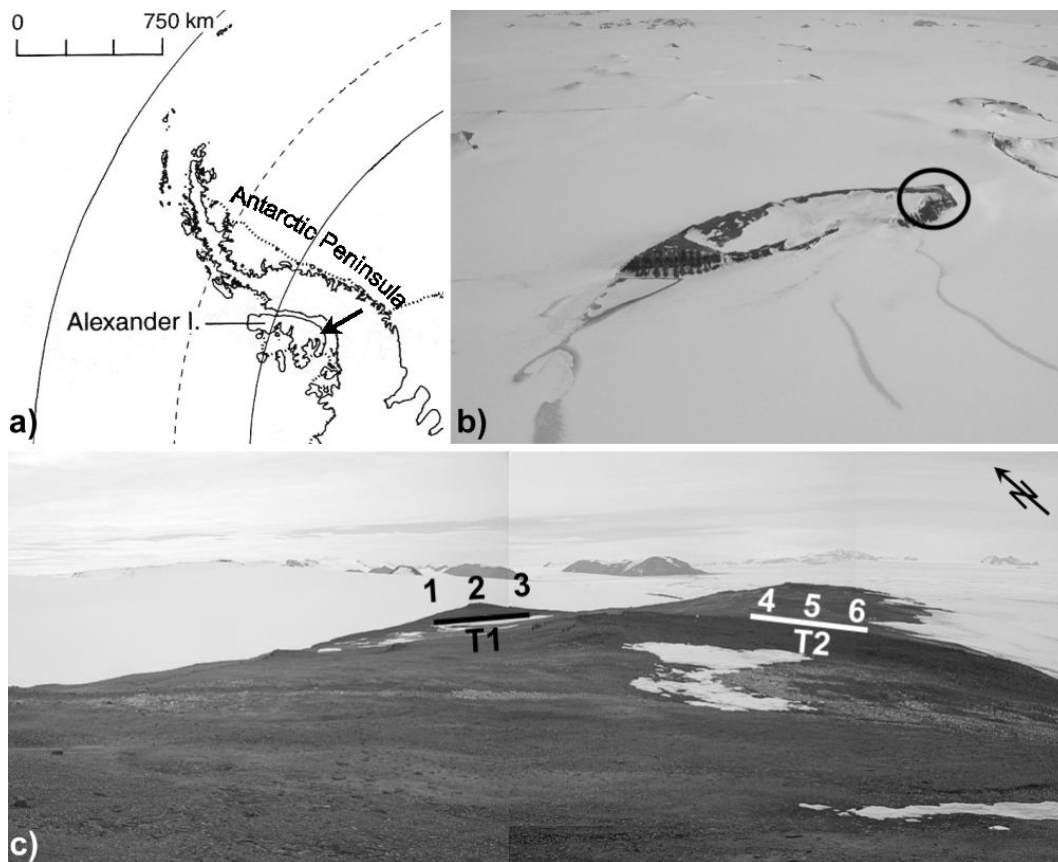
Research on Antarctic soils has focused on the continental cold desert soils of the Dry Valleys in Victoria Land, on coastal areas of Wilkes Land, and on soils of the maritime Antarctic. The latter are generally described as sub-Antarctic brown soils or protorankers (Campbell and Claridge 1987, Bockheim and Ugolini 1990). Histosols also have been described from the maritime Antarctic (Fabiszewski and Woytun 1993). Leptosols, regosols and podzols are typical soil formations of the coastal continental Antarctic (Blume and Bölder 1993, 1996). In contrast, soils of the frigid desert Victoria Land Dry Valleys are characterised by physical weathering only. Accumulation of carbonates and salts frequently occurs (Campbell and Claridge 1987, Bockheim and Ugolini 1990, Beyer et al. 1999).

Among the spectrum of abiotic factors involved in the relatively simple Antarctic ecosystems, soils and their properties are an important element (Holdgate 1970). Antarctic soils are frequently exposed to climatic freeze - thaw events that lead to disturbance of substrata by cryoturbation (Chambers 1967, Hall and Walton 1992), leading to the formation of frost-sorted soil polygons, circles, nets, steps or stripes. These soil formations are often described as “patterned ground” (Washburn 1956). Their mode of formation has been modelled by Kessler and Werner (2003). Briefly, as ice forms on the soil surface, water is drawn up from the underlying soil by capillary action and soil particles are uplifted to take its place. As a result of this upwards frost heave process, loose stones lying on the surface are displaced, eventually collecting in a frost-sorted pattern around each small surface rise. More complicated patterns, such as polygons, arise when a second mechanism interacts with frost heave. The stone piles are compressed when the soil around them freezes and expands. If this compression is sufficiently intense, avalanches of stones form lines and polygons.

Detailed studies have been carried out on polygon soil nutrients and biological colonisation at Signy Island (South Orkney Islands, northern maritime Antarctic, 60°S). Here, nitrate has been found to be a limiting nutrient for soil biota (Arnold et al. 2003), supporting the earlier studies of Davey and Rothery (1992) on factors limiting the growth of terrestrial microalgae on this island. Low levels of nitrogen, rather than the physical environmental factors of low temperatures and freeze-thaw events, lead to the limitation of microalgae in late summer. Arnold et al. (2003) found no significant variations in inorganic nutrients either within or between polygons, while Davey and Rothery (1992) reported clear intra-polygonal differences in physical and chemical properties but very limited inter-polygonal differences. Based on striking differences in microalgal community composition between otherwise similar soil polygons, Davey and Rothery (1992) hypothesised that colonisation of fellfield polygons is a stochastic rather than a nutrient limited event.

In Antarctic soils cryoturbation may be a limiting factor for the establishment and survival of biota (Smith 1993, Wynn-Williams 1993) and, hence, the development of ecosystems. Cryptogamic communities composed of lichens and bryophytes, which lack the root systems of higher plants, as well as soil inhabiting microbiota, are potentially well-equipped to tolerate such conditions, and ice free areas of the continental and maritime Antarctic are predominantly colonised by these organisms (Smith 1984, Kanda et al. 2002, Olech 2002, Seppelt 2002). However, to date research on soils and their developing communities in the maritime Antarctic has been restricted to the relatively well developed and colonised soils of coastal locations of the northern and central maritime Antarctic, especially those of Signy Island (c. 60°S) in the South Orkney Islands, the South Shetland

Islands (62-63°S) and Adelaide Island (c. 68°S). However, at the southern limit of the maritime Antarctic (70-72°S), ice-free ground is found at locations remote from maritime influence, particularly in the ablation areas of the Fossil Bluff Formation exposed on south-eastern Alexander Island (Convey and Smith 1997). These areas are visibly subject to considerable cryoturbation, as well as containing biological communities that are apparently at an earlier stage of development and with much lower complexity than those of more northern localities. Little effort has yet been made to describe the properties of polygon soils at these inland nunataks, or consider how they influence the development of biological communities.



**Figure 1:** Localities: (a) Alexander Island, the arrow marks the location of Coal Nunatak; (b) Coal Nunatak, the circle marks the location of the research area at the north eastern extent of the Nunatak; (c) The research area on Coal Nunatak, position of transect 1 (T1) and transect 2 (T2), the numbers 1-6 mark the positions of the polygons 1-6.

In this study we examined soil properties at Coal Nunatak (72° 4'S 68°31'W) (Fig. 1) and their implications for ecosystem development. Coal Nunatak is located on south-eastern Alexander Island off the west coast of the Antarctic Peninsula. It is protected from the direct influence of the open sea, over 200 km due west in summer, by the high landmass of Alexander Island and the ice shelves that fringe its west coast, and by the permanent ice shelf that occupies George VI Sound to the east (6 km from the study site) and south (20 km from the study site). Lying at the extreme southern limit of the maritime Antarctic, this

region's climate is considered to be intermediate between that of the moist maritime region and the colder and drier continental zone (Smith 1988).

## Materials and Methods

### Research site

Coal Nunatak is located in the south-eastern part of Alexander Island (Fig. 1). It is one of a number of nunataks at the southern end of a mountain ridge, dissected by glaciers, oriented north-south along the east coast of Alexander Island. Geologically, Alexander Island consists of thick fluvialite, deltaic and submarine fan sedimentary rocks forming the Fossil Bluff Group. This was deposited unconformably during the Cretaceous on the older deformed metasediments of the LeMay Group, the oldest rocks to outcrop on Alexander Island, formed during the middle Jurassic, prior to the break-up of Gondwana. Coal Nunatak is a member of the Triton Point formation. Its upper 150 m is composed of very fine to very coarse sandstones and mudstones with interbedded palaeosols and occasional beds of vitric tuff representing fluvial channel floodplain deposits with meandering facies including notable exposures of fossil forests (Nichols and Cantrill 2002, Howe and Francis 2005 and references therein). Terrestrial habitats of Coal Nunatak include areas of frost-sorted polygon sandstone and mudstone dominated crysol soils formed from the weathering of local sedimentary rocks, and exposed bedrock formations present along the relatively broad and flat summit ridge of the nunatak (380-424 m a.s.l.). A very limited lichen and bryophyte flora is present, restricted to rock surfaces and crevices and to the margins of soil polygons. Air temperatures range between extremes of  $-45^{\circ}\text{C}$  in the winter months and  $+7^{\circ}\text{C}$  in summer. Surfaces of rocks exposed to direct insolation can reach temperatures up to  $+26^{\circ}\text{C}$  in summer. The mean annual temperature is about  $-10^{\circ}\text{C}$ . The mean annual humidity has not been measured.

Two research sites were selected at Coal Nunatak (Fig. 1). Transect 1, (T1) was 240 m long at an altitude of c. 380 m a.s.l., sloping c.  $5^{\circ}\text{WNW}$ . It consisted of polygons of approximately 2.5m diameter. Transect 2 (T2) was 70 m long at an altitude of c. 420 m a.s.l. It included smaller polygons of approximately 1m diameter, and sloped c.  $10^{\circ}\text{S}$  to end above the margin of a glacier. Transect T1 was covered by snow until beginning of January, then remained snow free until early March, while T2 was covered by snow until mid-December and then remained snow free until early March. Along both transects three soil polygons were selected for more detailed studies of soil properties. In T1 they are numbered polygon 1, 2 and 3 and in T2 polygon 4, 5 and 6 (Fig. 1c). Soil samples were taken from each polygon at three different sampling points. One sample was taken from



the polygon centre and two samples from opposite positions of the polygon margins. Therefore each transect includes 9 sampling points. During the summer study period no permafrost was present at the study sites up to a depth of 50 cm.

## Soil sampling

Along each transect samples of soil fines were collected from each of the three selected polygons. Samples were taken from three different micro sites across each polygon, one from each margin (collecting the fines from < 5 cm from the margin) and one from the polygon centre. Sampling depth was 0-7 cm. This sampling depth was chosen to correlate the results parallel to investigations on microbial diversity (sampling depth 0-5 cm). Quantities sampled were limited by the requirement not to damage the habitat, and targeted at the biological/chemical analyses. The samples (c. 30 g) were collected using acid washed polyethylene cylinders (diameter 45mm, length 70mm), and were stored and transported with care so as to avoid disturbance and mixing. They were transported to the Rothera Research Station, after which they were stored and transported to Germany at -20°C.

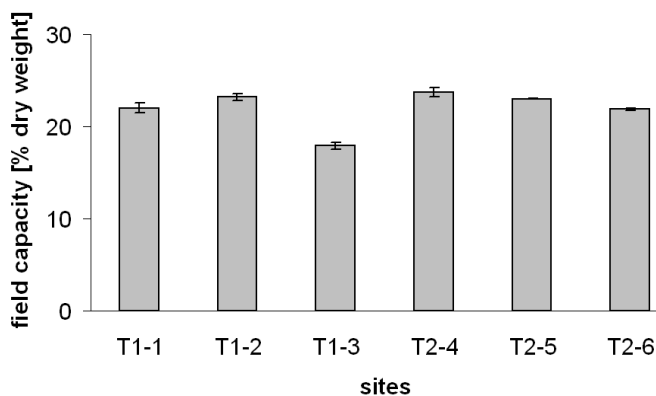
A broad range of standard soil analytical methods was used to provide detailed characterisation of the soils at Coal Nunatak. For each set of three soil samples from each polygon, these analyses included: grain size distribution, total organic carbon (TOC), phosphorus, nitrogen, nutrient cations ( $K^+$ ,  $Ca^{2+}$ ,  $Mg^{2+}$ ), cation exchange capacity (CEC), soil pH, field capacity (a measure of the percentage of water remaining in the soil 2-3 days after it has been saturated and free drainage has ceased) and soil water content. For all analyses except pH, field capacity and water content, dried samples of fine soil (grain size < 2mm) were used. For TOC analysis 2 g of fine soil was used. Investigations on pH, field capacity and water content were carried out using intact soil cores. Combustion of the samples was carried out at 480 °C to determine organic carbon. 5 g of fine soil was required for analyses of the content of phosphorus and the soil pH. For nitrogen analysis 15 g (5 g for ammonium and 10 g for nitrate) and for cations 5 g of fine soil were required. The grain size distribution was determined from a sample of 30 g of fine soil. For measurement of field capacity and water content entire soil cores were used.

Grain size distribution of silt, clay and sand was obtained using the pipette analysis of Köhn (1928) for fractions <0.063mm, and the sand fraction (0.063mm-2mm) was quantified by sieve analysis (Leser 1977). TOC was quantified using a carbon analyser DIMA-1000 (Dimatec). Available phosphate was quantified using the CAL-method (Schüller 1969, Hoffmann 1991). Ammonium and nitrate were quantified by a photometric method using the commercially available kits Spectroquant 14752 and 14733 respectively

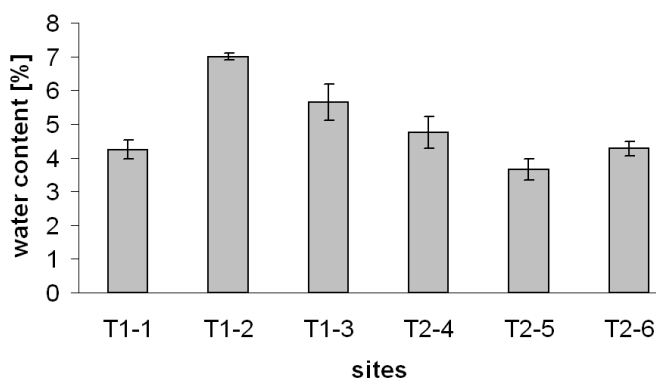
(E. Merck, Darmstadt). Cations ( $K^+$ ,  $Ca^{2+}$ ,  $Mg^{2+}$ ) were determined by atomic absorption spectrometry (AAS) (Varian SpectrAA 100). For AAS-analyses, cations were initially extracted from soil samples into an ammonium-acetate extraction solution (pH 6.8-7.2) of  $1 \text{ mol l}^{-1}$  (Scheffer and Schachtschabel 2002). CEC is calculated by adding up the milliequivalents of acidity, calcium, magnesium and potassium. For determination of soil pH, 5 g sub-samples of soil were eluted with distilled water (10 ml) and 10 mM  $CaCl_2$ . The pH of the resulting suspension was measured using a commercial glass-electrode and a pH meter (Jenway pH-Meter 3310). Soil water content and field capacity were measured using a gravimetric method.

## Results

### Transect 1 (T1)



**Figure 2:** Field capacity of the soil from 3 polygons in transect 1 (T1-1, T1-2, T1-3) and 3 polygons in transect 2 (T2-4, T2-5, T2-6).



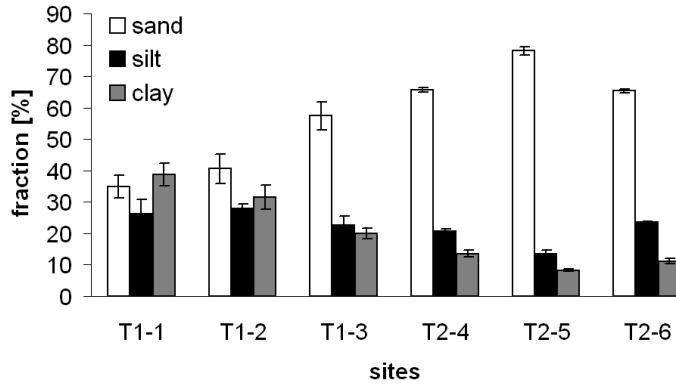
**Figure 3:** Water content of the soil from 3 polygons in transect 1 (T1-1, T1-2, T1-3) and 3 polygons in transect 2 (T2-4, T2-5, T2-6).

There were few systematic differences between the three polygons along this transect, although the field capacity was lower at polygon 3 (2). Soil water content was greatest at polygon 2 (Fig. 3), located in a slight depression where snow and meltwater can accumulate, but water content at all three polygons was clearly lower than the field capacity. Two polygons shared an almost homogenous distribution of grain size fractions, while the coarse sand fraction was dominant at one polygon (Fig. 4). Soil pH was close to neutral and consistent across all three polygons (Fig. 5). Total organic carbon (TOC) was present at low levels, with the minimum being seen in polygon 3 (Fig. 6).

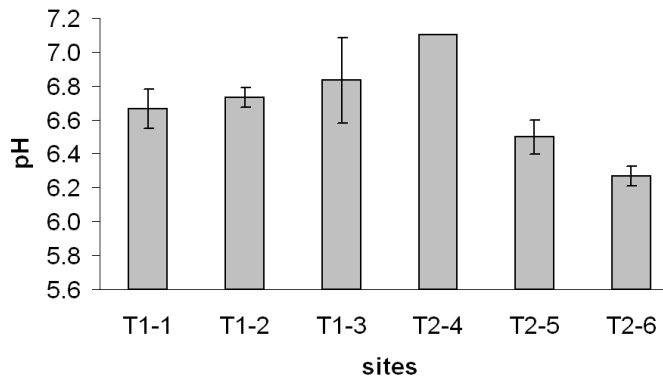
Soil nutrient levels were very low across T1 (Fig. 7). Nitrogen levels (both ammonium and nitrate) were

below detection limits (nitrate < 1.00 ppm, ammonium < 0.03 ppm). Cation composition was dominated by  $\text{Ca}^{2+}$ , with both  $\text{Mg}^{2+}$  and  $\text{K}^+$  detected at low levels (Fig. 8). Cation exchange capacity (CEC) varied little across T1 (Fig. 9).

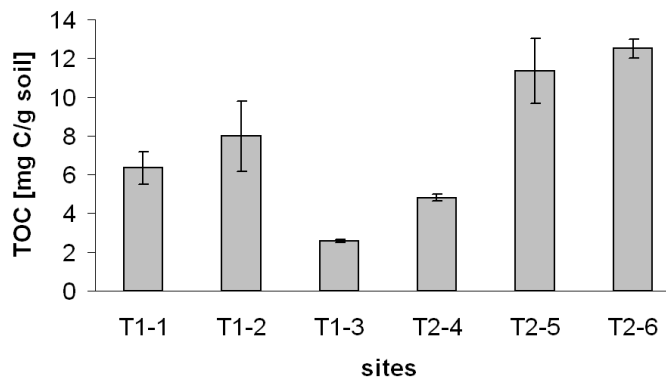
### Transect 2 (T2)



**Figure 4:** Grain size distribution of the soil from 3 polygons in transect 1 (T1-1, T1-2, T1-3) and 3 polygons in transect 2 (T2-4, T2-5, T2-6).



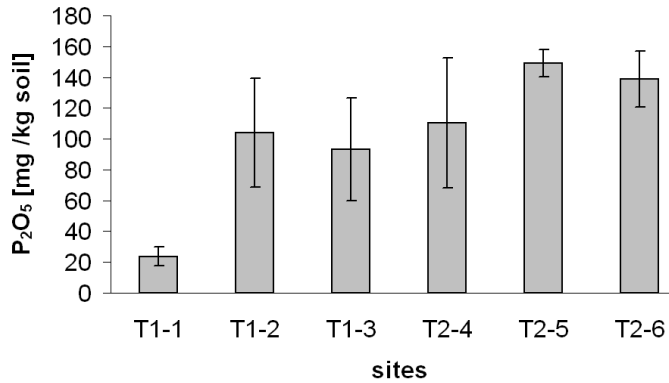
**Figure 5:** Soil pH of the soil from 3 polygons in transect 1 (T1-1, T1-2, T1-3) and 3 polygons in transect 2 (T2-4, T2-5, T2-6).



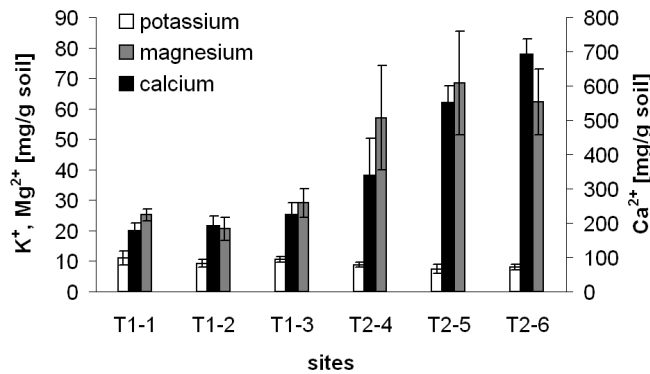
**Figure 6:** Total organic carbon (TOC) of the soil from 3 polygons in transect 1 (T1-1, T1-2, T1-3) and 3 polygons in transect 2 (T2-4, T2-5, T2-6).

Along T2 field capacity (Fig. 2) and soil water content (Fig. 3) were comparable at each polygon, with soil water content again being lower than the field capacity. Grain size distribution in all three polygons was dominated by the sand fraction (Fig. 4). Soil pH was again close to neutral, although there was a trend towards increasing acidity down the slight slope from polygon 4 to 6 (Fig. 5). TOC also increased between each polygon down this slope, with the greatest levels of TOC present in polygons 5 and 6 (Fig. 6). Phosphate concentrations in polygon 5 and 6 were clearly higher than that of polygon 4 (Fig. 7). Nitrogen levels (ammonium and nitrate) were again below detection limits. Cation content was again dominated by  $\text{Ca}^{2+}$  (Fig. 8), with highest cation concentrations and CEC found in polygons 5 and 6 (Fig. 9).

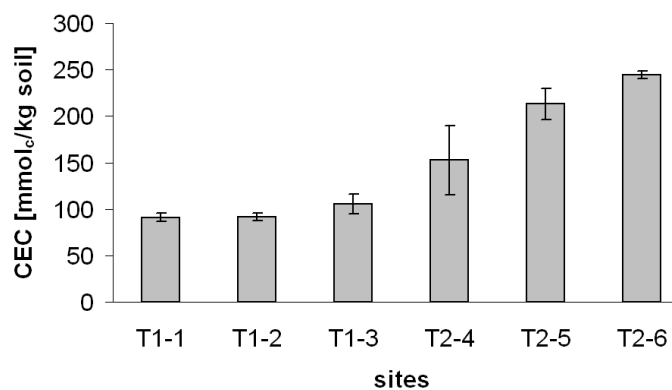
## Comparisons between T1 and T2



**Figure 7:** Phosphate content of the soil from 3 polygons in transect 1 (T1-1, T1-2, T1-3) and 3 polygons in transect 2 (T2-4, T2-5, T2-6).



**Figure 8:** Content of cations of the soil from 3 polygons in transect 1 (T1-1, T1-2, T1-3) and 3 polygons in transect 2 (T2-4, T2-5, T2-6).



**Figure 9:** cation exchange capacity (CEC) of the soil from 3 polygons in transect 1 (T1-1, T1-2, T1-3) and 3 polygons in transect 2 (T2-4, T2-5, T2-6).

Notwithstanding the overall similarity in the measured soil parameters, subsamples obtained across each polygon were generally different, such that only those from polygons 5 and 6 (T2) showed no intrapolygonal variation. Field capacity (Fig. 2) differed little between the two transects, varying between 17.9 and 23.7% dry weight. Soil water contents were generally somewhat lower in T2 (Fig. 3). Grain size of soils across T2 was dominated by the sand fraction, while most of T1 showed more homogenous grain size distributions (Fig. 4). Soil pH differed little between the two transects (Fig. 5). The mean content across T2 was higher than that of T1. The lowest TOC levels were found in polygon 3 (T1; 2.58 mg kg<sup>-1</sup>), and the greatest in polygon 6 (T2; 12.5 mg kg<sup>-1</sup> soil) (Fig. 6). Concentrations of the nutrient phosphate ion were also distinctly higher across T2, and ranged between 23.7 mg kg<sup>-1</sup> soil (polygon 1) and 104.03 mg kg<sup>-1</sup> (polygon 2) (Fig. 7). Low nitrogen levels at both transects indicate that these soils are extremely deficient in available nitrogen. Cation concentrations and CEC were mostly greater in T2 than T1 (Fig. 8 and 9), Ca<sup>2+</sup> consistently being present at the highest level in all polygons and K<sup>+</sup> at the lowest. Ca<sup>2+</sup> had consistently the greatest influence on CEC, followed by Mg<sup>2+</sup>, K<sup>+</sup> and H<sup>+</sup>.

## Discussion

The extremely simple terrestrial ecosystem present on Coal Nunatak appears to be held at a very early developmental stage in comparison with better-known and more developed ecosystems from more northern, generally low altitude coastal, locations elsewhere in the maritime Antarctic or even those at lower altitude on Alexander Island (Smith 1984, 1988, Convey and Smith 1997). This could be considered to mirror the early stages of ecosystem development after glacial retreat, with the severe environmental conditions at locations such as Coal Nunatak serving to restrict further development and succession.

The soil parameters obtained in this study demonstrate some heterogeneity between polygons along the two transects consistent with the particle size sorting processes of cryoturbation and solifluction (Blume et al. 2002). The source of finer material is likely to result from the weathering of local bedrock with some proportion redistributed by wind. One of the most significant factors influencing both the physical processes in pedogenesis and the biological processes of colonisation and establishment is the availability of soil water. This is considered as the primary limiting factor for many soils in Antarctica, particularly those classified as frigid deserts (Kennedy 1993, Ellis-Evans 1997, Wynn-Williams et al. 1997, Campbell et al. 1998, Freckman and Virginia 1998). Although, during the Antarctic summer, water may become available locally through snow and glacial melt, the ability of soil to retain this is fundamental, and this is influenced primarily by grain size and organic content. The water contents of the soils investigated here ranged between 4.2 and 7% (mean 4.9%), comparable to values reported from coastal ecosystems of McMurdo Sound (Campbell et al. 1997, 1998). More extreme conditions are typical in the soils of the neighbouring Victoria Land Dry Valleys, averaging 0.45% in the soil surface layer up to 4.5 cm depth. The polygons present along the two study transects on Coal Nunatak differ in their developmental stage, with those of T2 being at an earlier stage, as indicated by being less well sorted and the presence of more coarse grained material.

Soil pH across the study site was close to neutral, indicative of soils in their earliest stage of development, as seen in the soils of extremely young moraines (< 100 years) of the Windmill Islands (continental Antarctic coast) (Blume et al. 2002). However, within the data obtained some trends are apparent. The downslope decrease in soil pH along T2 may be linked with the higher TOC values also obtained along this transect, as soil acidification is often an effect of soil biological activity. The TOC levels found in Coal Nunatak soils, although very low in absolute terms, are likely to be derived from the activity of soil microbiota including bacteria, cyanobacteria (Brinkmann et al. 2007), algae and fungi (Brinkmann et al., unpublished data). Ahumic soils are defined as containing < 1% dry mass of organic material (Bölter et al. 2002), and clearly include most of the soils

examined in the present study. The soils of Coal Nunatak are generally intermediate between most of the soils of the Antarctic Peninsula and soils of continental Antarctica, such as the McMurdo Dry Valley.

The soils of polygons 5 and 6 (T2) can be classified as being primitive humic soils, slightly exceeding (1.14%, 1.25%, respectively) the 1% threshold (Bölter et al. 2002). These values are very low even in comparison with other Antarctic soils, although comparable low levels have been reported by Blume et al. (2002) in cryosols of King George Island (South Shetland Islands) characterised by very low vegetation cover. In comparison, vegetated podzolised soils of the Windmill Islands contain 0.55-4.0% TOC, and guano enriched soils from recent Adélie Penguin rookeries in the same area reach 16-30% TOC (Blume et al. 2002). Lawley et al. (2004) measured organic contents ranging between 5.94% in soils of Rothera Point, Adelaide Island (68°S, western Antarctic Peninsula), 2.56% at Mars Oasis (2.56%) (72°S, Alexander Island, a low altitude site adjacent to the George VI Sound ice shelf, c. 20km north of Coal Nunatak), 2.3% at Signy Island (60°S, northern maritime Antarctic), 1.83% at Sky Hi Nunataks (75°S, Ellsworth Land) and 0.42% at the LaGorce Mountains (87°S, Transantarctic Mountains). In comparison with the current study at Coal Nunatak, these organic matter levels are all at least 2-5 times greater, with the exception of the extreme southern location of the La Gorce Mountains. However, Lawley et al. (2004) also reported higher TOC levels than the current study (4.34%) from different soil polygons elsewhere on Coal Nunatak, highlighting the possibility of considerable inter-site differences.

The very low nutrient levels found across all the study polygons do not permit informative statistical analyses. As with organic content, several nutrient measures (phosphorus, nutrient cations ( $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ) and CEC) tended to be higher along T2. The content of  $\text{K}^+$  did not differ between transects, while nitrogen (nitrate or ammonium) levels were uniformly below detection limits. The slightly greater nutrient availability in soils of T2 may again be linked with the slightly greater levels of TOC and biological activity. The phosphorus contents of Coal Nunatak soils are comparable to the mineral soils of the Windmill Islands (Beyer et al. 2002), and more generally are slightly lower than values obtained from sandy soils, typically between 200 and 800  $\text{mg kg}^{-1}$  at temperate latitudes (Scheffer and Schachtschabel 2002).

While water is acknowledged as one of most important and limiting factors for colonisation processes in Antarctic habitats, at least equally important is the availability of micro-niches where such water as is present can be retained. Such conditions are present along the margins of some well developed soil polygons in T1. The polygon margins have a more complex three dimensional structure than the majority of the polygon soil surface,

and may experience decreased evaporation rates, thereby becoming more suitable for colonisation of macro-organisms such as lichens.

Soil movement may inhibit soil maturation and, therefore, colonisation by slow growing macro-organisms as lichens. This is despite the fact that soil under active cryoturbation can be effectively colonised by micro-organisms including algae and cyanobacteria (Bölter et al. 2002). Seen in this context, the fact that lichen and bryophyte colonisation is seen only along the margins of certain polygons in T1 is likely to be linked to reduced soil movement relative to the polygon center. Increased water availability by snow accumulation may also be of importance. Romeike (2002) proposed a simple model for the colonisation by lichens of soils at polygon margins on Coal Nunatak. This model involved the initial fixation of unstable soil by fungal hyphae and cleistothecia as a prerequisite for colonisation by the lichen *Psoroma cf. tenue*. This species is the only lichen found at Coal Nunatak that includes both green algae and cyanobacteria as photobionts, and hence has nitrogen fixing capacity. Subsequently, community complexity increases as *Lepraria sp.* and *Candelariella flava* become established on and overgrow *P. cf. tenue*. Lichens of the genus *Candelariella* are known to be nitrophilic species which nevertheless are able to colonise nitrogen poor habitats if nitrogen fixing cyanobacteria are present (Poelt and Mayrhofer 1988).

It is clear from this study that these terrestrial ecosystems of Coal Nunatak include some of the most nutrient-poor soils yet to be examined from the Antarctic. Very low TOC values and an almost neutral soil pH indicate only very low levels of soil biological activity. These very basic soil ecosystems represent a very early stage in soil ecosystem physical and biological development, which nevertheless appears to be held at this relatively stable 'quasi-climax' level due to the prevailing extreme environmental conditions. In the context of the rapid regional warming that is being measured along the Antarctic Peninsula, and by comparison with neighbouring low altitude sites at Mars Oasis and more distant locations throughout the maritime Antarctic, these soil ecosystems provide a valuable baseline for monitoring the consequences of rapid environmental change and identifying when 'quasi-climax' conditions are replaced by accelerated biological successional processes, that is of relevance to both polar regions.

### **Acknowledgements**

We thank the BAS field assistants Neil Stevenson and Robin Jarvis for their invaluable technical support in the field. The British Antarctic Survey and its staff at Rothera Research Station are thanked for their support. This study was financially supported by the Deutsche Forschungsgemeinschaft (Ot96/10-1/2) and the

Düsseldorf Entrepreneurs Foundation, and also forms an output of the BAS BIOFLAME, CACHE and SCAR EBA scientific programmes. These results are included in the doctoral thesis of A.E.

## References

- Arnold RJ, Convey P, Hughes KA, Wynn-Williams DD (2003)** Seasonal periodicity of physical factors, inorganic nutrients and microalgae in Antarctic fellfields. *Polar Biol* 26: 396-404
- Beyer L, Blume HP, Bölter M, Kappen L, Kuhn D, Seppelt RD (2002)** Soil ecology in relation to plant patterns. In: Beyer L, Bölter M (eds.) *Geocology of Antarctic Ice-Free Coastal Landscapes*. Ecological Studies 154. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 375-391
- Beyer L, Bockheim JG, Campbell IB, Claridge GG (1999)** Genesis, properties and sensitivity of Antarctic gelsols. *Antarct Sci* 11: 387-398
- Blume HP, Bölter M (1993)** Soils of Casey Station, Antarctica. In: Gilichinski D (ed.) *Proc 1st Int Symp Cryopedol, Pushchino, Inst t Soil Sci Photosynth, Pushchino* 96-103
- Blume HP, Bölter M (1996)** Wechselwirkungen zwischen Boden- und Vegetationsentwicklung in der Kontinentalen Antarktis. *Verh Ges Ökol* 25: 25-34
- Blume HP, Kuhn D, Bölter M (2002)** Soils and soilsapes. In: Beyer L, Bölter M (eds.) *Geocology of Antarctic Ice-Free Coastal Landscapes*. Ecological Studies 154. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 91-113
- Bockheim JG, Ugolini FC (1990)** A review of pedogenetic zonation in well-drained soils of the southern circumpolar region. *Quaternary Res* 34: 47-66
- Bölter M, Beyer L, Stonehouse B (2002)** Antarctic coastal landscapes: characteristics, ecology and research. In: Beyer L, Bölter M (eds.) *Geocology of Antarctic Ice-Free Coastal Landscapes*. Ecological Studies 154. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 5-15
- Brinkmann M, Pearce D, Convey P, Ott S (2007)** The cyanobacterial community of polygon soils at an inland Antarctic nunatak. *Polar Biol* 30: 1505-1511
- British Antarctic Survey (2004)** Antarctica, 1:10 000 000 scale map. BAS (Misc) 11. Cambridge: British Antarctic Survey.
- Campbell IB, Claridge GG (1987)** Antarctica: soils, weathering processes and environments. Elsevier, New York
- Campbell IB, Claridge GG, Balks MR, Campbell DI (1997)** Moisture content in the soils of Mc Murdo Sound and Dry Valley region of Antarctica. In: Lyons WB, Howard-Williams C, Hawes I (eds.) *Ecosystem Processes in Antarctic Ice-Free Landscapes*. Blakema, Rotterdam, pp 61-76
- Campbell IB, Claridge GG, Balks MR, Campbell DI (1998)** The soil environment of the McMurdo Dry Valleys, Antarctica. In: Prisco J (ed.) *Ecosystem Dynamics in a Polar Desert: the Mc Murdo dry Valleys*. American Geophysical Union Antarctic Research Series 72. pp 297-332
- Chambers MG (1967)** Investigations of patterned ground at Signy Island, South Orkney Islands: III. Miniature patterns, frost heaving and general conclusions. *Brit Antact Surv B* 12: 1-22
- Convey P, Smith RIL (1997)** The terrestrial arthropod fauna and its habitats in northern Marguerite Bay and Alexander Island, maritime Antarctic. *Antarct Sci* 9: 12-26
- Davey MC, Rothery P (1992)** Factors causing the limitation of growth of terrestrial algae in maritime Antarctica during later summer. *Polar Biol* 12: 595-602
- Ellis-Evens JC (1997)** Micro-scale distribution of photoautotrophic micro-organisms in relation to light, temperature and moisture in Antarctic lithosols. In: Lyons WB, Howard-Williams C, Hawes I (eds.) *Ecosystem Processes in Antarctic Ice-Free Landscapes*. Blakema, Rotterdam, pp 89-102
- Fabiszewski J, Wojtun B (1993)** Peat-forming vegetation. In: Rakusa-Suszczewski S (ed.) *The maritime Antarctic coastal ecosystem of Admiralty Bay*. Polish Academy of Science, Warsaw, pp 189-195
- Freckman DW, Virginia RA (1998)** Soil biodiversity and community structure in the Mc Murdo Dry Valleys, Antarctica. In: Prisco J (ed.) *Ecosystem Dynamics in a Polar Desert: the Mc Murdo dry Valleys*. American Geophysical Union Antarctic Research Series 72. pp 323-335
- Hall KJ, Walton DWH (1992)** Rock weathering, soil development and colonisation under a changing climate. *Philos T Roy Soc B* 338: 269-277
- Hoffmann G (1991)** Die Untersuchung der Böden. VDLUFA-Methodenbuch Band I. VDLUFA-Verlag, Darmstadt
- Holdgate MW (1970)** Introduction to Part VII. Vegetation. In: Holdgate MW (ed.) *Antarctic ecology*. Academic Press, London, pp 729-732
- Howe J, Francis JE (2005)** Metamorphosed palaeosols associated with Cretaceous fossil forests, Alexander Island, Antarctica. *Journal of the Geological Society* 162:951-957



- Kanda H, Ohtani S, Imura S (2002)** Plant communities at Dronning Maud Land. In: Beyer L, Bölter M (eds.) *Geoecology of Antarctic Ice-Free Coastal Landscapes*. Ecological Studies 154. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 249-264
- Kennedy AD (1993)** Water as a limiting factor in the Antarctic terrestrial environment: a biogeographical synthesis. *Arctic Alpine Res* 25: 308-315
- Kessler MA, Werner BT (2003)** Self-organisation of sorted patterned ground. *Science* 299: 380-383
- Köhn M (1928)** Korngrößenbestimmung vermittels Pipettanalyse. *Tonindustrie-Zeitung* 53: 729-731
- Lawley B, Ripley S, Bridge P, Convey P (2004)** Molecular analysis of geographic patterns of eukaryotic diversity in Antarctic soils. *Appl Environ Microb* 5963–5972
- Leser H (1977)** *Feld- und Labormethoden der Geomorphologie*. de Gruyter, Berlin
- Nichols GJ, Cantrill DJ (2002)** Tectonic and climatic controls on a Mesozoic forearc basin succession, Alexander Island, Antarctica. *Geological Magazine* 139: 313-330.
- Olech M (2002)** Plant Communities on King George Island. In: Beyer L, Bölter M (eds.) *Geoecology of Antarctic Ice-Free Coastal Landscapes*. Ecological Studies 154. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 215-231
- Poelt J, Mayrhofer H (1988)** Über Cyanotrophie bei Flechten. *Pl Syst Evol* 158: 265-281
- Romeike J (2002)** Mikroklima und Musterbildungsprozesse - Komplexe Interaktionen in der Flechtenvegetation entlang eines Transekts der maritimen Antarktis. Phd thesis, Heinrich-Heine-Universität, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Fakultät, Düsseldorf
- Scheffer F, Schachtschabel P (2002)** *Lehrbuch der Bodenkunde*. Springer, Berlin Heidelberg
- Schüller H (1969)** Die CAL-Methode, eine neue Methode zur Bestimmung des Pflanzenverfügbaren Phosphats in Böden. *Pflanzenernährung und Bodenkunde* 123: 48-63
- Seppelt R (2002)** Plant communities at Wilkes Land. In: Beyer L, Bölter M (eds.) *Geoecology of Antarctic Ice-Free Coastal Landscapes*. Ecological Studies 154. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 233-248
- Smith RIL (1984)** Terrestrial plant biology of the sub-Antarctic and Antarctic. In: Laws RM (ed.) *Antarctic Ecology*. Academic Press, London, pp 61-162
- Smith RIL (1988)** Bryophyte oases in ablation valleys on Alexander Island, Antarctica. *Bryologist* 91: 45-50
- Smith RIL (1993)** Dry coastal ecosystems of Antarctica. In: van der Maarel E (ed.) *Ecosystems of the world 2A, Dry coastal ecosystems, Polar regions and Europe*. Elsevier, Amsterdam, pp 51-71
- Somme L (1995)** *Invertebrates in hot and cold arid environments*. Springer, Berlin Heidelberg
- Walton DWH (1984)** The terrestrial environment. In: Laws RM (ed.) *Antarctic Ecology*. Academic Press, London, pp 1-60
- Washburn AL (1956)** Classification of patterned ground and review of suggested origins. *GSA Bulletin* 67: 823-866
- Wynn-Williams DD (1993)** Microbial processes and the initial stabilisation of fellfield soil. In: Miles J, Walton DWH (eds.) *Primary Succession on Land*. Blackwell, Oxford, pp 17-32
- Wynn-Williams DD, Russel NC, Edwards HGM (1997)** Moisture and habitat structure as regulators for microalgal colonists in diverse Antarctic terrestrial habitats. In: Lyons WB, Howard-Williams C, Hawes I (eds.) *Ecosystem Processes in Antarctic Ice-Free Landscapes*. Blakema, Rotterdam, pp 77-88

**Meso- and microclimate conditions of lichen habitats at an Antarctic terrestrial inland site, Coal Nunatak, Alexander Island**

A. Engelen<sup>1</sup>, R. Worland<sup>2</sup>, P. Convey<sup>2</sup>, S. Ott<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Botanisches Institut, Universität Düsseldorf, Universitätsstraße 1, 40225 Düsseldorf, Germany

<sup>2</sup>British Antarctic Survey, High Cross, Madingley Road, Cambridge CB3 0ET, United Kingdom

**Journal: Oecologia, submitted**

## Abstract

Meso- and microclimate measurements have been carried out at a location in the south of the Antarctic Peninsula. The inland site Coal Nunatak in the south of Alexander Island (S 72°03' W 68°31') is very scarcely colonised by lichens (14 species) and mosses (6 species). For microclimate characterisation the following parameters have been measured: irradiance, air and thallus humidity, air, substrate and thallus temperature and wind speed. Parameters for mesoclimate were: irradiance, air, soil and rock temperature and wind speed. The seasonality in mesoclimatic conditions becomes mirrored in the strong differences between the summer and winter time e.g. about 40°C in air temperature and rock surface temperature can differ even more. These environmental conditions influence obviously the degree of colonisation which is very low compared to coastal sites north of Alexander Island. The microclimate conditions describe a site with low water availability demonstrated by minimized times of thallus humidity where metabolic activity of the lichen thallus is possible. The climate data presented from an inland site form a baseline for interpretation of environmental changes caused by global warming and add valuable and relevant information to the small dataset on climate conditions at lichen habitats across the Antarctic.

*Keywords: climate conditions, Usnea lambii, Antarctic Peninsula, nunatak*

## Introduction

In the Antarctic region the maritime Antarctic is characterised by the greatest terrestrial biodiversity where numerous lichen and moss species are found together with Antarctica's only two flowering plant species (*Deschampsia antarctica* and *Colobanthus quitensis*) (Lewis-Smith 1994). Generally, at Antarctic terrestrial sites the dominant vegetation is mainly formed by mosses and lichens. However, biodiversity declines with increasing latitude as conditions get colder and drier as well as the length of the growing season decreases substantially (Convey 2001). Under predicted scenarios of global change a crucial change in biodiversity has been postulated. The level of biodiversity might likely increase. Taken into consideration these predictions, it is of particular importance to get a comprehensive data set on meso- and microclimatic conditions characterising the recent climatic situation of terrestrial habitats throughout the Antarctic. The climate of polar regions is characterised by a high seasonal variability of temperature and the availability of liquid water (Chown et al., 2000). Numerous investigations on the microclimate conditions and their influence on the ecophysiology primarily on lichens related to photosynthetic

performance have already been carried out from the maritime Antarctic to the continental region (Kappen 1973, 1988, 1993, Kappen & Valladares 1999, Ott et al. in prep., Romeike 2002, Sancho et al. 1997, Schlensoeg et al. 2003, Schroeter et al. 1994, 1995, 1997, 2000). The emphasis of the research was on coastal sites across the maritime Antarctic to the latitude of 67°S, 68°W while a smaller part was done along coastal lines of the continent. The southern part of the Antarctic Peninsula including Alexander Island with its western exposition has been excluded until recently (Romeike 2002).

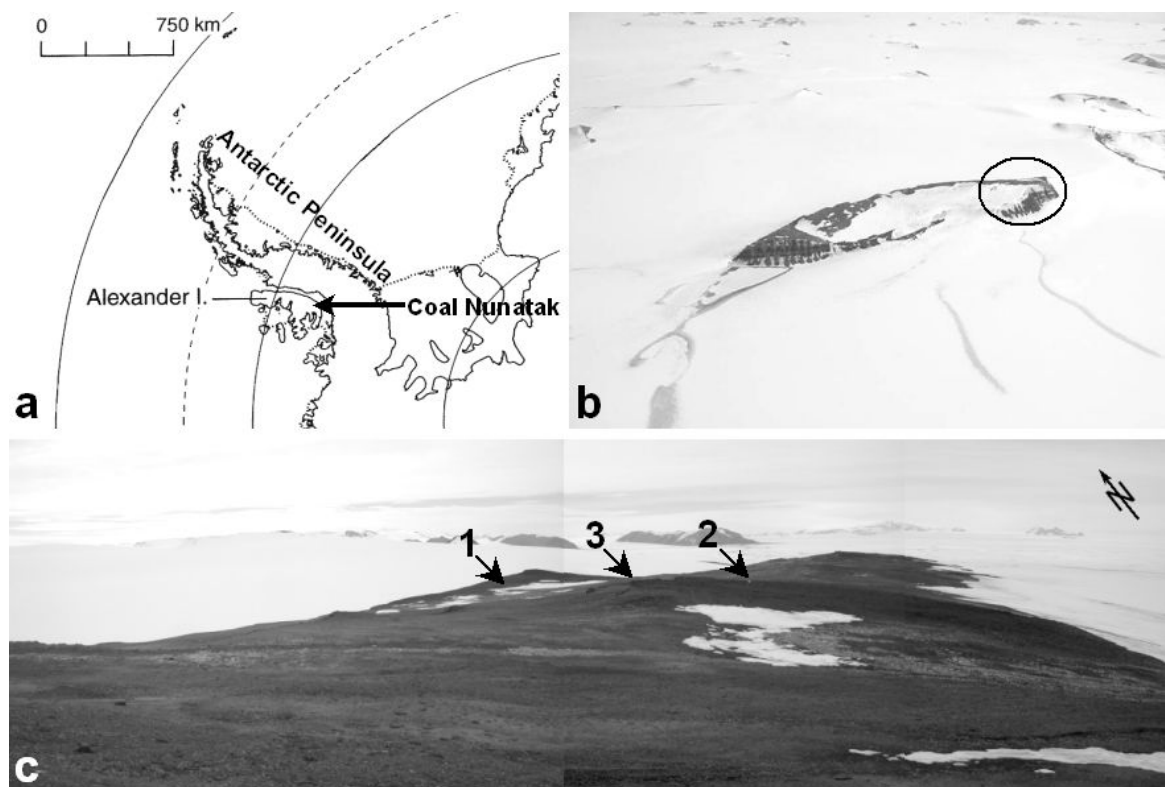
Although colonisation by lichens on inland sites as nunataks appears to be quite rare small populations of several species in micro niches occur. Lichen propagules might be blown by wind to these isolated habitats for colonisation (Fiege 2007). Environmental factors as well as the potential of adaptation and adjustment trigger the colonisation events and growth as well as differentiation processes of the symbiotic lichen organisms. Microclimate is one of the environmental factors that significantly influences the success of colonisation and growth. Therefore, the characterisation of the microclimatic conditions is of great importance. We present data of micro – and mesoclimate investigations of sites colonised by *Usnea lambii* on Coal Nunatak. The Nunatak is situated in the south of Alexander Island (72°03'S 68°31'W, Antarctic Peninsula) and mirrors an initial stage of ecosystem development. The diversity of macro-organisms as lichens and especially mosses is very low (6 moss species, 14 lichen species) (Engelen et al. 2008a, Lewis-Smith pers. com.). The micro- and mesoclimate investigations are part of a broader research at Coal Nunatak to characterise the ecosystem and its stage of development including studies on microbial communities and ecological as well as geological factors (Brinkmann et al. 2007, Engelen et al. 2008a, b, c).

The aim of the study was to investigate the microclimate conditions influencing small populations of *Usnea lambii* and the factors mainly determining distribution and growth of this lichen species at an inland site Coal Nunatak in the south of the Antarctic Peninsula. Additionally, long-term measurements of the mesoclimate combined with data on microclimate will give more detailed information on the climate situation on Coal Nunatak and will help to characterise the habitat.

## Material and methods

### Research area

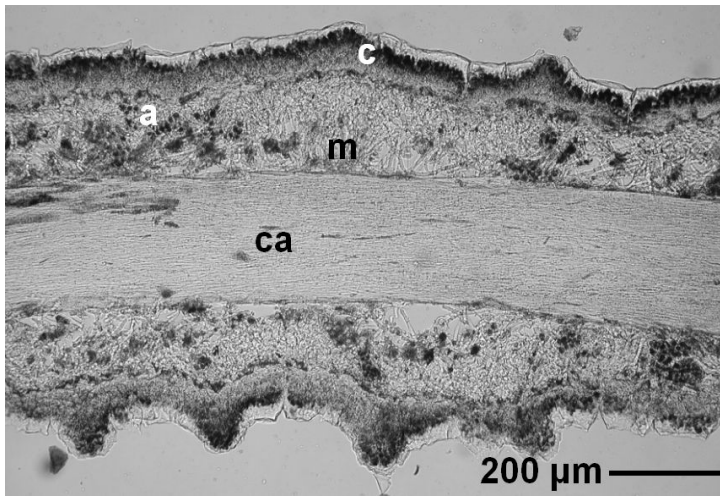
Coal Nunatak is located in the south-eastern part of Alexander Island (S 72°03' W68°31') and a rocky, partly ice free summit standing above the surrounding ice sheet. The research area has a size of 0.35km<sup>2</sup>. At Coal Nunatak two biosites of different expositions have been chosen for microclimatic measurements (site 1: S 72°03.279' W 68°31.174', site 2: S 72°03,571' W 68°31.141') and one site (site 3: S 72°03.571' W 68°31.177') for mesoclimate measurements (Fig. 1). Site 1 is located at an altitude of 393m a.s.l. and site 2 as well as site 3 at 428m a.s.l. The microclimate sites are 300m apart from each other. The mesoclimate site is located c. 20m NW apart from site 2 on a rocky plateau. Site 1 is characterised by a big rock (~1m in diameter) which shelters a smaller, flat rock (~20cm in diameter) from the North. The smaller rock is embedded in fine to coarse grained gravel on the ground. This site is mainly colonised by thalli of *Usnea lambii*. Contrary to site 1, site 2 is a conglomerate of sharply edged, scattered rocks which are also colonised by *U. lambii*. Additionally, few very small thalli of *Pseudephebe minuscula* and crustose lichen species are also colonising these sites. At both sites described above microclimate measurements have been carried out with *U. lambii*.



**Figure 1:** a: Antarctic Peninsula, position of Coal Nunatak on Alexander Island, b: Coal Nunatak, position of the research area on the north eastern extend of the nunatak (circle), c: research area, position of the microclimate sites (1 and 2) and the mesoclimate site (3).

## Material

*Usnea lambii* R. Br. (1832), subgenus *Neuropogon* is disseminated bipolar. The fruticose lichen thallus is characterised by a compact cortex followed by an algal layer (green algae) and a loosely structured medulla. The innermost part is filled by the central cord (axis) formed by densely parallel structured fungal hyphae (Fig. 2). Along the branches soralia containing soredia are differentiated. The lower part of the thallus shows a yellow colour because of its high content of usnic acid while two third of the upper part including the tips is black coloured likely caused by melanin-like substances which might serve as a



**Figure 2:** longitudinal section through the thallus of *Usnea lambii*. a: clusters of photobionts, c: cortex, ca: central axis, m: medulla.

protection to high UV irradiation. The tips of the branches are characterised by very fine and hairy structures.

Two thalli of *U. lambii* on rocks at each research site were used for measuring the microclimate conditions. Snow cover was close to site 2 but melt water to the site was not available and therefore, no effect on thallus humidity to observe.

## Method

### Mesoclimate

Mesoclimatic measurements have been carried out for two years from January 2004-January 2006 using sensors for irradiation (PAR-Sensor, Li-190SA, LICOR, USA), air temperature and substrate temperature (Cambell 107 thermistor probes) and wind speed (type 1442, W. LAMBRECHT, Göttingen). Wind speed, irradiation and air temperature have been measured 2m above ground. Substrate temperature has been recorded on rock surface 50cm above ground and in the soil (10cm depth). The data have been recorded using a Cambell logger.

### Microclimate

The microclimate was measured for six weeks from beginning of January to mid February in the Antarctic summer season 2003/04. The data have been recorded using Squirrel loggers (Grant and Eltek, 1000 series). The method for measuring thallus humidity has been described in detail by Schuster et al. (2001). Wind speed was measured by

Anemometers (type 1442, W. LAMBRECHT, Göttingen). Combined temperature/humidity probes (type HMP 35 A/TH, Vaisala, Finland) have been used for air humidity and temperature. Substrate temperature has been measured by thermistors (FF-U-V5-0, Grant INSTR., UK) and thallus temperature by thermistors with the specification FM-SU-VS5-0 (Grant INSTR., UK). PAR-sensors (Li-190SA, LICOR, USA) have been used for measuring irradiation. For the microclimatic measurements the sensors were mounted as close as possible to the lichen thallus. The sensors for thallus humidity and temperature were directly attached to the lichen thallus (Schuster et al. 2001). Thallus humidity has been correlated to dry weight (th/dw).

## Results

The meso- and microclimatic characterisation of habitats at Coal Nunatak is part of a comprehensive research of the recent developmental stage of the ecosystem including biotic and abiotic factors. While the mesoclimate primarily is effected by topography and surface structure the microclimate is directly influenced by the structure of narrow spaces of the surface.

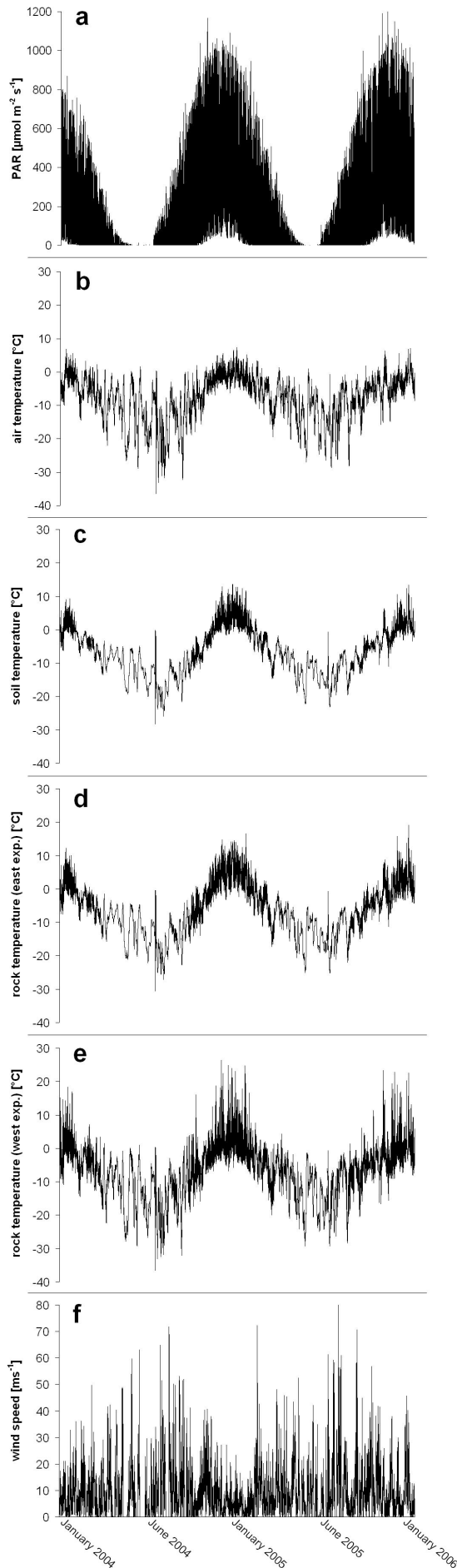
## Mesoclimate

The data of the measurements presented have been carried out for two years from January 2004 to January 2006. The climatic factors as photosynthetic active radiation (PAR), air and substrate temperature as well as wind speed have been measured.

During the short summer period the light intensity can reach about  $1000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  while in winter time for a period of about 60-80 days the light intensity is almost zero primarily caused by snow cover. The light intensity is characterised by a fast increase at the beginning of summer as well as a fast decrease to the beginning of winter (Fig. 3a).

The increase and decrease of light intensity is mirrored in both air and substrate temperature along the measurement period. The range of air temperature is from about  $8^{\circ}\text{C}$  in summer until  $-37^{\circ}\text{C}$  in winter that means a conspicuous difference of  $45^{\circ}\text{C}$ . The amplitude of air temperature in winter is much higher compared to the summer period which might be influenced by the wind. In winter the temperature fluctuates from  $0^{\circ}\text{C}$  to  $-37^{\circ}\text{C}$  and in the middle of the summer (about 60 days)  $8^{\circ}\text{C}$  to  $-8^{\circ}\text{C}$  (Fig. 3b).

Compared to air temperature the fluctuations in soil temperature are much lower but differences between summer and winter time are also obvious. The profile of soil



temperature in winter is defined by longer periods of lower and higher temperatures with differences of about  $15^{\circ}\text{C}$ . With beginning of the summer season and during summer time the temperature increases from  $0^{\circ}\text{C}$  to about  $12^{\circ}\text{C}$  with striking changes almost every day. With decreasing wind speed during the summer season also the soil temperature similar to air temperature becomes relatively constant (Fig. 3c).

Principally, the same profile can be observed in substrate temperature of the rock surface east exposed as well as west exposed. The highest temperature has been measured on the west exposed rock site with  $25\text{--}30^{\circ}\text{C}$  and the lowest with  $-38^{\circ}\text{C}$ . The high values might be reached by warming up the rock surface by high irradiation and minor wind speed during the second half of the day. The west exposed site shows much higher fluctuations in the temperature profile compared to the east exposed site as well as pronounced higher values during summer time and more periods with temperatures lower than  $-25^{\circ}\text{C}$  during winter time. Again, the wind speed as well as the wind direction might primarily be responsible for the differences between the two rock sites (Fig. 3d, e). Comparing the different temperatures measured, the soil temperature shows the lowest fluctuation rate during the period of monitoring for two years.

**Figure 3:** Mesoclimate data achieved from January 2004 to January 2006. **a:** irradiation (PAR), **b:** air temperature, **c:** soil temperature, **d:** rock surface temperature (east exposure), **e:** rock surface temperature (west exposure), **f:** wind speed.



The wind speed ranges from  $80\text{ms}^{-1}$  in winter time as the highest value measured until  $5\text{ms}^{-1}$  on relatively calm days around midsummer. Although the wind speed in average is much higher during the winter season there are also periods during the summer season when wind speed can reach  $40\text{-}50\text{ms}^{-1}$  (Fig. 3f).

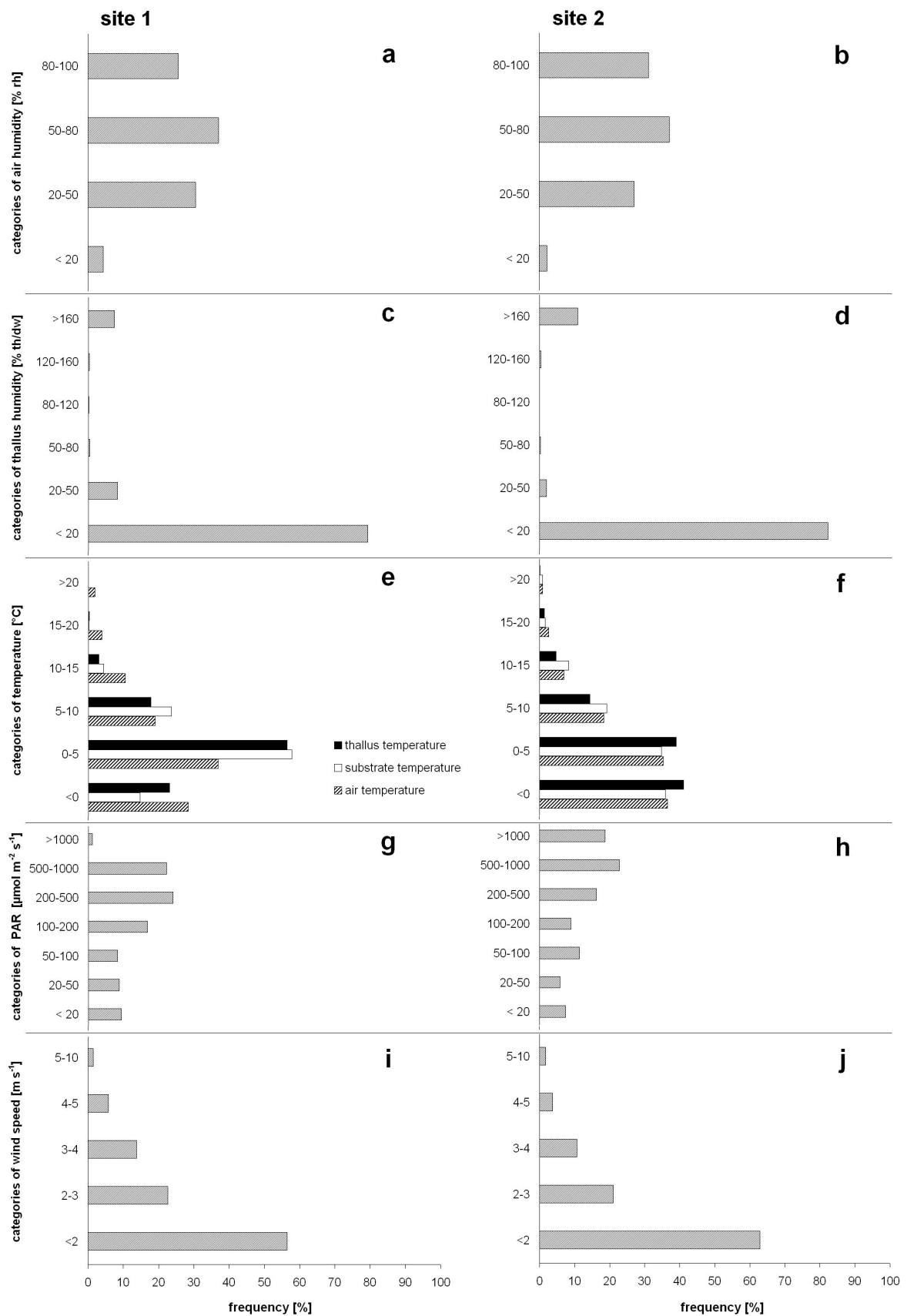
## Microclimate

Besides a few small populations of the lichen *Pseudephebe minuscula* the species *Usnea lambii* is the only and dominant macrolichen found on Coal Nunatak. It is growing in microniches on rock in small populations along the research area (c.  $0.35\text{km}^2$ ). The microclimatical measurements have been carried out at two sites of slightly different altitude 300m apart from each other during several weeks (40 days) in the second half of the summer season 2003/04. The microniches where the data have been recorded differed in exposition and microtopography.

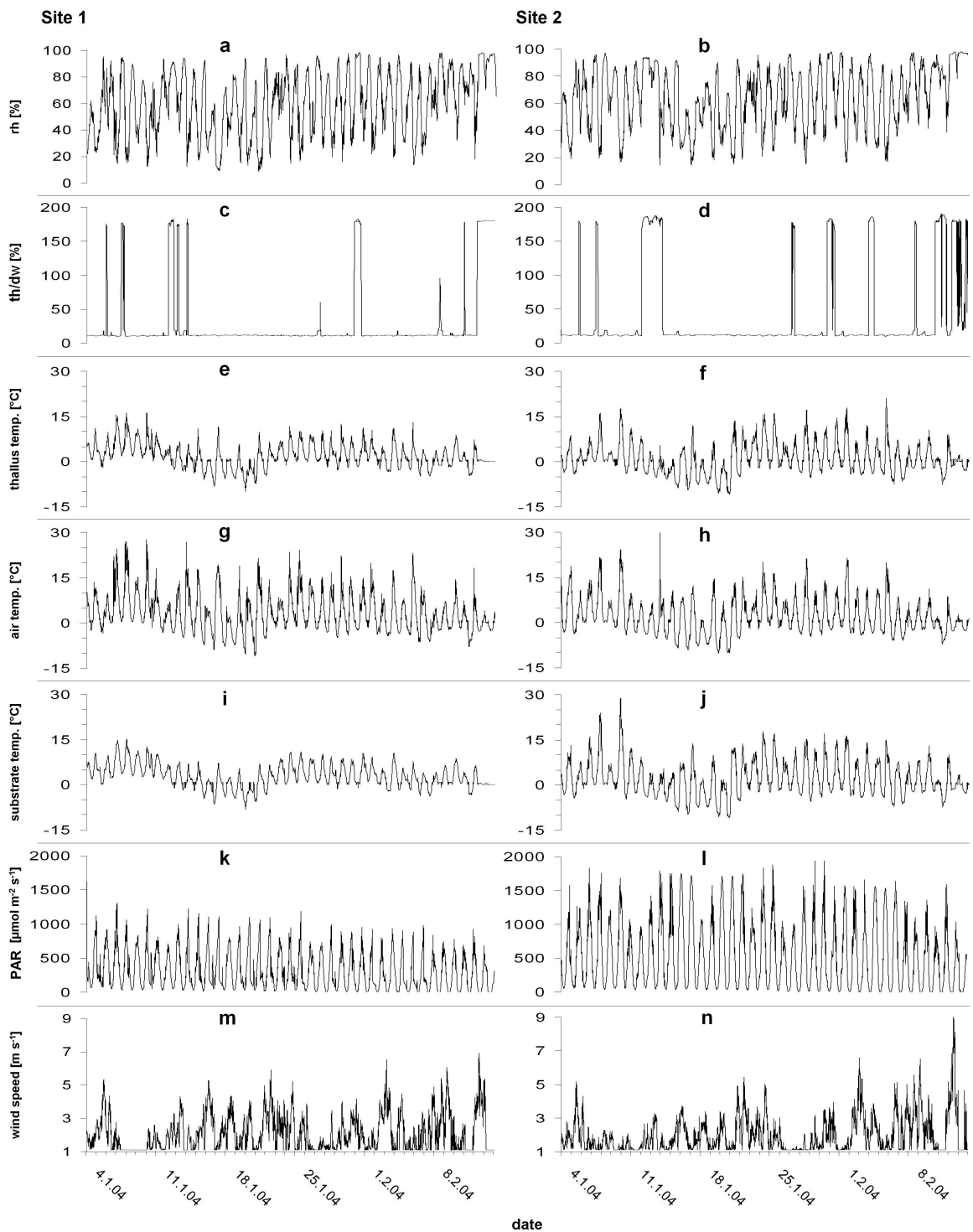
### Air and thallus humidity

Because lichens are poikilohydric organisms water availability is a crucial environmental factor. At Coal Nunatak as an inland site surrounded by glaciers air humidity was clearly below 80% rh for about 75% of the measuring period (Fig. 4a, b). Only at a few days (site 1: 5 days, site 2: 6 days) during the monitoring period of 40 days more than 90% rh has been registered (Fig. 5a, b). Although lichens with green algae as photobionts are principally able for water uptake by high air humidity ( $\geq 90\%$  rh) *Usnea lambii* showed no increase in thallus humidity by  $\geq 90\%$  rh to profit for physiological activity. Only snowfall caused a substantial water uptake followed by a clear increase of thallus humidity which could reach at the highest values 160-180% th/dw (Fig. 5c, d) in 12% at site 1 and slightly higher to 15% of the time at site 2. In about 85% of the measuring period thallus humidity was distinctively below 20% th/dw at both sites. Values of thallus humidity which normally enables a lichen organism to be physiologically active ( $\geq 20\%$  th/dw) have only been achieved in between 2 and 3% of the time (Fig. 4c, d).

During the monitoring period air humidity mostly was in the range of 50-80% rh (frequency about 38%). In only 26% of the time air humidity increased from 80% to almost 100% rh at site 1 and slightly more frequently at site 2 (32%). The registered minor differences in air humidity in all ranges between the two sites are not of relevance for the microclimate (Fig. 4 a, b).



**Figure 4:** Categories of microclimate data from site 1 and site 2. **a, b:** air humidity, **c, d:** thallus humidity, **e, f:** thallus, substrate and air temperature, **g, h:** irradiation (PAR), **i, j:** wind speed.



**Figure 5:** Microclimate data, achieved during 40 days in January/February 2004. **a, b:** air humidity, **c, d:** thallus humidity, **e, f:** thallus temperature, **g, h:** air temperature, **i, j:** substrate temperature, **k, l:** irradiation (PAR), **m, n:** wind speed.

## Temperature

In all three temperatures monitored (thallus, air, substrate) obvious differences occur between the two sites (Fig. 5e-j). At site 1 the temperatures are predominantly in the range between 0°C and 5°C for air temperature in 36%, substrate temperature in 58% and thallus temperature in 56% of the measuring period (Fig. 4e, f). The temperature range 0-5°C at site 2 shows only for air temperature the same frequency as at site 1 while the frequency of substrate temperature (34%) and thallus temperature (38%) is clearly lower. At site 2 the frequency for all the temperatures below 0°C is clearly higher compared with site 1. In the range of 5-10°C the two sites differ only slightly. Substrate and thallus temperature at site 2 reach clearly higher frequencies >10°C due to higher irradiation values (see below) in contrast to site 1. Air temperature showed only very slight differences between the two sites. There is an obvious tendency for lower temperatures at site 2 compared with site 1 what might be caused by different expositions and the microtopography. Wind seems to have a minor influence to the differences described.

While thallus temperature reaches maximum values up to 15°C during the day air temperature can be much higher up to 25°C and exceptionally 30°C at sunny days with almost no wind. Air temperature becomes more directly effected by high irradiation than thallus and substrate temperature. At the end of the measuring period what also means the end of the summer season all three temperatures fluctuate between 0°C and 5°C daily at both sites (Fig. 5e-j). During the night the temperatures decrease to -5°C and exceptionally to -10°C. The pattern of the temperatures differ between the two sites and might be of importance for the lichen thallus and its microclimate. At site 1 thallus and substrate temperature represent almost the same level but air temperature generally is clearly higher during the day while during the night air temperature decreases distinctively more than the other two temperatures (Fig. 5e-j). During the night thallus temperature may be 2-3°C higher than air temperature but still lower than substrate temperature. This minor difference may be of importance for the lichen thallus. At site 2 the three temperatures do not differ during the night course. During the day the air temperature may show a higher increase directly effected by irradiation in the middle of the day than the other two temperatures. The effect of irradiation seems in general to be higher on air and substrate temperature than on the thallus temperature of *Usnea lambii* at both sites for the monitoring time.

## Irradiation

For the monitoring time irradiation at site 1 is slightly lower compared to site 2 (Fig. 5k, l). At site 1 the highest values of irradiation are about 1200  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  on sunny days while at site 2 about 1800  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  have been recorded. This high irradiation is not of importance for mosses and lichens. As poikilohydric organisms they will desiccate and therefore, be

not metabolically active. Low irradiation  $<100\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  may be more relevant as far as the thallus humidity and temperature of the lichens allows metabolic activity. At site 1 the range of irradiation from  $\leq 20$  to  $500\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  appears in about 71% of the monitoring period while at site 2 this range can be registered in only 53% (Fig. 4g, h). Photobionts of lichens are able to assimilate even by irradiation lower than  $20\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  depending on thallus humidity and temperature. Low irradiation ( $\leq 20$  to  $100\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) relevant for photosynthetic activity of the lichen has been measured 15% less frequently at site 1 (21%) compared with site 2 (36%). The opposite effect occurs in the range from 100-500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . While at site 1 the spectrum can be observed in 41% at site 2 it appears in only 27% of the monitoring period. Although both sites are characterised by open exposition the microtopography of the habitat and the position of the lichen thallus on the rocky substrate as well as the angle of inclination of the sun might significantly influence the irradiation in the microclimate. During the monitoring period the irradiation decreases continuously during the night to the end of the summer season in the middle of February.

## Wind

Wind speed differs only slightly between the two sites (Figs. 4i, j; 5m, n). Periods of low wind speed rarely appear. Maximum values higher than  $9\text{ms}^{-1}$  occur periodically at both sites.

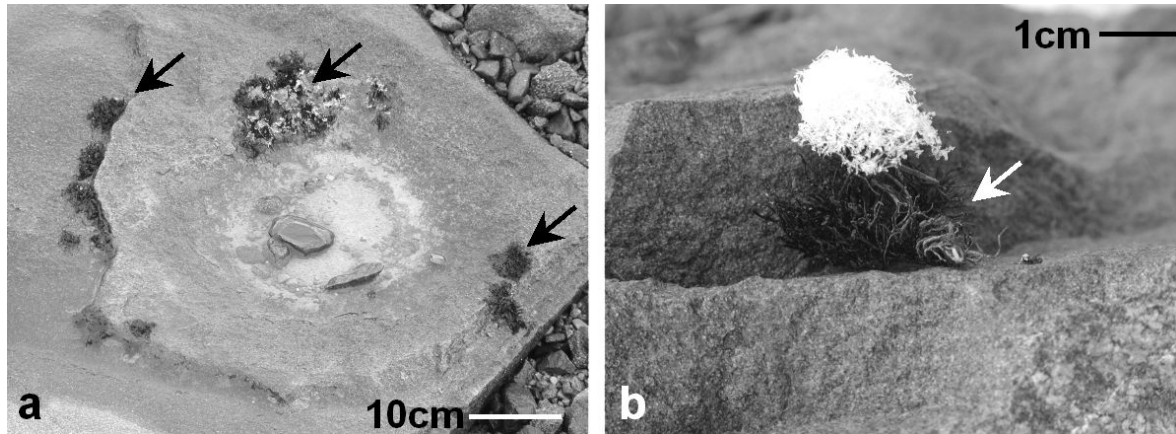
## Summary

During the monitoring period no significant differences in microclimatic factors occur between the two measuring sites except irradiation which reaches higher values at site 2 compared to site 1. Air temperature is slightly higher at site 1 but substrate and thallus temperature are slightly lower in contrast to site 2. For the duration of the monitoring period wind speed and air humidity are almost not differing between both sites. Differences occur in thallus humidity as the most important factor for the success of colonisation of *Usnea lambii*. At site 2 for more than 10% and at site 1 for less than 10% of the measuring period thallus humidity of about 160% th/dw has been recorded.

## Discussion

For the first time micro- and mesoclimatic conditions have been carried out in the southern part of the Antarctic Peninsula on an inland site in the south of Alexander Island. The Antarctic terrestrial inland site Coal Nunatak can be described as a severe environment characterised by scarce colonisation that occurs mainly in microniches. Organisms that colonise such environments must be well adapted to the habitat conditions (Wynn-

Williams, 1991). The fruticose lichen species *Usnea lambii* forms the dominant macrolichen which is distributed across the research area colonising rocks of different size (Fig. 6).



**Figure 6:** Rock habitats of *Usnea lambii*. **a:** depression in a rock surrounded by thalli of *U. lambii* (arrows). The depression is filled with melt water. **b:** a thallus of *U. lambii* (arrow), covered by snow, colonises a small cleft in a rock.

## Mesoclimatic characteristics

The mesoclimatic data mirror the climatic conditions for two years on the inland site Coal Nunatak considering irradiation, air- and substrate temperature and windspeed. The data on these parameters supplement substantially the microclimate data at least for the time of overlapping measurements. Air temperature differ about 50°C from midwinter to midsummer. Although substrate temperatures are slightly more moderate organisms as lichens growing on the rock surface must be able to cope with the extreme low temperature conditions especially as long as the rock is not covered by snow. Lichens are able to cope with such conditions by using short vegetation periods for metabolic activity and outlast periods of extreme temperatures, high UV radiation and aridness in a state of anabiosis without getting affected seriously (Lange, 1953, 1954; Kappen & Lange, 1969). Irradiation is about zero around midwinter and reaches high values during midsummer what means a high range between the seasons. That might not be of importance for lichens and mosses colonising the habitat because during winter time they will be covered by snow and during summer time there occurs high resistance against strong irradiance in the desiccated state (Kappen & Valladares 1999). Windspeed in midwinter is especially high what influences obviously air- and substrate temperature but may have no influence on the lichens and mosses on Coal Nunatak because of the snow cover.

## Microclimatic characteristics

Thalli of *U. lambii* are often placed at northern slopes which are frequently covered by fog growing in slight depressions of rocks where melt water can accumulate or sites sheltered by bigger rocks close by. Abiotic factors like the topography of rocks which directly influences microclimatic conditions create micro-niches for lichen colonisation (Jahns & Fritzler 1982). Rock surfaces with fissures of minimal size provide also microniches for colonisation for thalli of *U. lambii*. These microniches supply melt water and improve the water availability for the lichen at least in restricted periods of time.

To understand Antarctic terrestrial ecosystems the most important factor to be considered is the water budget of organisms colonising these sites (Schroeter et al., 1997). For continental Antarctic sites, water availability is the most limiting factor for metabolic activity and primary production (Gjessing & Øvstedal 1989, Kappen 1985, Kappen & Breuer 1991 and Schroeter et al. 1992). Lichens depend on the formation of meltwater on the rock surface to become hydrated (Kappen et al. 1998). Frequently fog by clouds emerging from lower altitudes covers Coal Nunatak in the morning hours but the thalli of *U. lambii* obviously are not profiting from the high air humidity for water uptake. Snow and subsequently melt water are the main sources for water supply of lichen thalli on Coal Nunatak. Although snow is the main source of water for *U. lambii* it is able to take up water from air humidity (Kappen, 1985). Because times of sufficient water availability for physiological activity is restricted the range for photosynthetic activity in *U. lambii* is to be expected very low. *U. lambii* is able to take up water immediately if it is available e.g. from snow in contrast to *U. antarctica* and *U. aurantiaco-atra* (Romeike 2002). The very low concentration of the secondary metabolite usnic acid as a hydrophobic substance might be responsible for the capability of accelerated water uptake in contrast to *U. antarctica* and *U. aurantiaco-atra*. Water storage capacity was low and precipitation in form of snow led only to a short term wetting of the thalli of *U. lambii*. The relatively fast dehydration of the thallus may also be caused by the erect and open thallus structure.

The very restricted times of snowfall, the lack of rainfall at this location and the air humidity mostly below 90% rh are responsible for the desiccated state of the thalli of *U. lambii* for most of the time during the measuring period. The measurements were carried out in the second half of the summer when meltwater was almost not available. The situation concerning water availability might be different in the first half of the summer when the melting process is going on. That may be due to the fact that populations primarily even they are small develop on little rocks lying on the ground. Additionally, wind speed decreases substantially to the ground and therefore, has no strong influence on colonisation success. Considering the whole summer period on Coal Nunatak water availability for *U. lambii* seems to be restricted to short periods and therefore, may

facilitate only a low energy gain by photosynthetic activity. Temperature plays only a minor role because lichens are known to photosynthesize at temperatures far below 0°C (Kappen 1989, Schroeter et al. 1994, Scheidegger et al. 1995) and at higher temperatures the thalli of *U. lambii* were in a desiccated state. Based on the poikilohydric nature lichens are highly resistant to extreme temperatures, a feature that supports substantially the success of these organisms in cold environments such as the ice-free areas of the Antarctic continent and the adjacent islands (Kappen & Lange 1970, 1972, Kappen 1973, Schlensoeg et al. 2003).

The metabolism of lichens can get activated within a few seconds after a direct water uptake (Longton, 1988; Kappen, 1993) whereby the time of metabolic activity gets expanded as far as possible. Kappen (1988) describes the light compensation point of *U. lambii* at 30  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  (PPFD) and 40% (th/dw) for the compensation point of humidity during gas exchange (Kappen 1985). Due to the data of Kappen (1985, 1988) gas exchange is depressed at values of thallus humidity higher than 150% th/dw considering the conditions described above. Therefore, *U. lambii* will only be metabolically active at very restricted and short times (less than 10% during the measuring period) at the sites on Coal Nunatak which implies a slow growth rate.

Lichen species growing in the Antarctic are able to achieve at least low energy gain at subzero temperatures of about -10°C in *Usnea antarctica* (Schroeter et al. 1995) and at -17°C in *U. lambii* and *Umbilicaria aprina* (Kappen, 1989, Schroeter et al., 1994). The higher light compensation point in *U. lambii* compared to *Usnea aurantiaco atra* (Schroeter 1991) can be interpreted as an adaptation to the high irradiation conditions of continental Antarctica.

The differences in microclimate conditions between site 1 and 2 can be neglected although there are slight differences in the microtopography. The theory about a “relative constancy of habitat conditions” proposed by Poelt (1987) can be demonstrated here.

To characterise the microclimatic conditions at lichen habitats is of great importance to get essential information on the influence of the respective parameters to the budget of lichen species (Pearson & Lawrence 1965). Ice-free areas form typical patterns across the maritime and continental Antarctic zones that are small in area and isolated from other such habitat islands on a range of scales from metres to hundreds of km. The influence of seasonality on Antarctic terrestrial biology is complex. The extreme thermal seasonality experienced across much of the Antarctic restricts biological activity (Convey 2006). Limits are imposed by desiccation to the extent that activity may only possible in some habitats for as little as days to weeks in a year (e.g. Sømme 1986, Schlensoeg et al. 2004).



In the context of global warming the meso- and microclimatical features presented might provide a baseline for interpretation of environmental change through passing a tipping point and entering more typical biological successional processes on inland sites in the south of the Antarctic Peninsula.

## Acknowledgements

S. Ott and A. Engelen thank the British Antarctic Survey (BAS) and all members on Rothera Base in the seasons 2002/03 and 2003/04 for valuable cooperation and excellent support. Our special thanks are due to Neil Stevenson and Robin Jarvis, field assistants of BAS, for their kind and cooperative technical support during the field seasons 2002/03 and 2003/04. The study was funded by the Deutsche Forschungsgemeinschaft (Ot 96/10-1/2/3) and the Entrepreneur Foundation. These results are included in the doctoral thesis of A.E.

## References

- Brinkmann, M., Pearce, D.A., Convey, P., Ott, S., 2007:** The cyanobacterial community of polygon soils at an inland Antarctic nunatak. *Polar Biology*. 30: 1505-1511.
- Chown, S.L., Gaston, K.J., Gremmen, N.J.M., 2000:** Including the Antarctic: Insight for ecologists everywhere. In: Davison, W.C., Howard-Williams, C., Broady, P. (eds.), p. 1-15, *Antarctic ecosystems: Models for a wider ecological understanding*. Caxton Press, Christchurch, New Zealand.
- Convey, P., 2001:** Terrestrial ecosystem response to climate change in Antarctica. In: "Fingerprints" of climate change – adapted behaviour and shifting species range, G.-R. Walther, C. A. Burga and P. J. Edwards (eds.), Kluwer, New York, pp 17-42.
- Convey, P., 2006:** Antarctic terrestrial ecosystems: Responses to environmental change. *Polarforschung* 75 (2-3): 101-111.
- Engelen, A., Buschbom, J., Convey, P., Ott, S., 2008a:** Selectivity and specificity of algal partners in lichen symbioses at coastal and inland sites in Antarctica. *New Phytologist*. submitted.
- Engelen, A., Convey, P., Hodgson, D.A., Worland, M.R., Ott, S., 2008b:** Soil properties of an Antarctic inland site: implications for ecosystem development. *Polar Biology*. In print.
- Engelen, A., Convey, P., Ott, S., 2008c:** Life strategy of *Lepraria borealis* Lohtander & Tønsberg (1994) at an Antarctic inland site, Coal Nunatak. *The Lichenologist*. submitted.
- Fiege, C., 2007:** Diasporendiversität an einem isolierten Inlandstandort in der Antarktis. Diplomarbeit. Heinrich-Heine-Universität, Düsseldorf.
- Gjessing, Y. & Øvstedal, O., 1989:** Microclimate and water budget of alpine algae, lichens and a moss on some Nunataks in Queen Maud Land. *Int. J. Biometeorol.* 33(4), pp. 272-281.
- Jahns, H.M. & Fritzier, E., 1982:** Flechtenstandorte auf einer Blockhalde. *Herzogia*, 6, pp 243-270.
- Kappen, L. 1973:** Response to extreme environments. In: *The Lichens* (V. Ahmadjian & M. E. Hale, eds.) 310-380. New York: Academic Press
- 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., 1988:** Ecophysiological relationships in different climatic regions. In: *CRC Handbook of Lichenology* (M. Galun, ed.): 37-100. Boca Raton, Florida: CRC Press
- Kappen, L., 1989:** Field measurements of carbon dioxide exchange of the Antarctic lichen *Usnea lambii* in the frozen state. *Antarctic science*, 1, pp. 31-34.
- Kappen, L., 1993:** Plant activity under snow and ice, with particular reference to lichens. *Arctic* 46(4), pp 297-302
- Kappen, L. & Breuer, M., 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), pp. 273-278.

- Kappen, L. & Lange, O.L., 1970:** The cold resistance of phycobionts from macrolichens of various habitats. *Lichenologist* 4, 289-293.
- Kappen, L. & Lange, O.L., 1972:** Die Kälteresistenz einiger Macrolichenen. *Flora* 161, 1-29.
- Kappen, L. & Lange, O.L., 1969:** Cold resistance of lichens. *Cryobiology* 6, 267.
- Kappen, L. & Valladares, F., 1999:** Opportunistic growth and desiccation tolerance: the ecological success of poikilohydrous autotrophs. In: *Handbook of Fundamental Plant Ecology* ( F. I. Pugnaire & F. Valladares, eds.): 9-80. Basel: Marcel Dekker
- Kappen, L., Schroeter, B., Green, T.G.A. & Seppelt, R.D., 1998:** Microclimatic conditions, meltwater moistening, and the distributional pattern of *Buellia frigida* on rock in a southern continental habitat. *Polar Biology* 19: 101-106.
- Lange, O.L., 1953:** Hitze- und Trockenresistenz der Flechten in Beziehung zu ihrer Verbreitung. *Flora* 140, pp 39-97.
- Lange, O.L., 1954:** Einige Messungen zum Wärmehaushalt poikilohydrer Flechten und Moose. *Arch. Met. Geograph. Bibl.* B5, pp 182-190.
- Lewis-Smith, R., 1994:** Vascular plants as indicators of regional warming in Antarctica. *Oecologia* 99: 322-328
- Longton, R.E., 1988:** *The Biology of polar Bryophytes and Lichens.* Cambridge University Press, Cambridge
- Pearson, L.C. & D.B. Lawrence, 1965:** Lichens as microclimate indicators in Northwestern Minnesota. *The American Midland Naturalist* /4(2): 257-268.
- Poelt, J., 1987:** Das Gesetz der relativen Standortkonstanz bei den Flechten. *Bot. Jahrb. Syst.* 108, 363-371.
- Romeike, J., 2002:** Mikroklima und Musterbildungsprozesse – Komplexe Interaktionen in der Flechtenvegetation entlang eines Transektes der maritimen Antarktis, Dissertation, Heinrich Heine Universität Düsseldorf, Germany.
- Sancho, L. G., Pintado, A., Valladares, F., Schroeter, B. & Schlenso, M., 1997:** Photosynthetic performance of cosmopolitan lichens in the maritime Antarctic. *Bibliotheca Lichenologica* 67: 197-210.
- Scheidegger, C., Schroeter, B. & Frey, B., 1995:** Structural and functional processes during water vapour uptake and desiccation in selected lichens with green algal photobionts. *Planta* 197, 399-409.
- Schlenso, M., Schroeter, B., Pannowitz, S. & Green A., 2003:** Adaptations of mosses and lichens to irradiance stress in maritime and continental habitats. In: *Antarctic Biology in a Global Context* (A. H. L. Huiskes, W. W. C. Gieskes, J. Rozema, R. M. L. Schorno, S. M. van der Vies & W. J. Wolff, eds.) 161-166, Leiden, Backhuys Publishers
- Schlenso, M., Pannowitz, S., Green A. & Schroeter, B., 2004:** Metabolic recovery of continental Antarctic cryptogams after winter. *Polar Biology* 27: 399-408
- Schroeter, B., 1991:** Untersuchungen zu Primärproduktion und Wasserhaushalt von Flechten der maritimen Antarktis unter besonderer Berücksichtigung von *Usnea antarctica* Du Rietz. Doctoral Thesis, Mat-Nat Fakultät, CAU, Kiel, 148 pp.
- Schroeter, B., Green, T.G.A., Seppelt, R.D., Kappen, L., 1992:** Monitoring photosynthetic activity of crustose lichens using a PAM-2000 fluorescence system, *Oecologia* 92(4), pp. 457-462.
- Schroeter, B., Green, T.G.A., Kappen, L., Seppelt, R.D., 1994:** Carbon dioxide exchange at subzero temperatures. Field measurements on *Umbilicaria aprina* in Antarctica. *Cryptogamic Botany*, 4, pp. 233-241.
- Schroeter, B., Olech, M., Kappen, L., Heitland, W., 1995:** Ecophysiological investigations of *Usnea antarctica* in the maritime Antarctic. I. Annual microclimatic conditions and potential primary production. *Antarctic science* 7 (3), pp. 251-260.
- Schroeter, B., Schulz, F., Kappen, L., 1997:** Hydration-related spatial and temporal variations of photosynthetic activity in Antarctic lichens. In: Battaglia, B., Valencia, J., Walton, D.W.H. (eds.), pp. 221-225. *Antarctic Communities. Species Structure and Survival.* Cambridge University Press, Cambridge.
- Schroeter, B., Kappen, L., Schulz, F., Sancho, L., 2000:** 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., Broady, P. (eds.), pp. 258-262 *Antarctic ecosystems: Models for a wider ecological understanding.* Caxton Press, Christchurch, New Zealand.
- Schuster, G., Ott, S., Gassman, A. & J. Romeike, 2001:** In situ measurements of the water content of lichens. In: Kranner, I., Beckett, R.P. & A.K. Varma (eds.), *Lab Manual, Protocols in Lichenology*, pp. 224-235, Springer Berlin Heidelberg.
- Sømme, L., 1986:** Ecology of *Cryptopygus sverdrupi* (Insecta: Collembola) from Dronning Maud Land, Antarctica. *Polar Biology* 6: 179-184.
- Wynn-Williams, D.D., 1991:** Aerobiology and colonisation over Antarctica – the BIOTAS programme. *Grana* 30, pp 380-393.

**Specificity and selectivity of algal partners in lichen symbioses at coastal  
and inland sites in Antarctica**

Andreas Engelen<sup>1</sup>, Jutta Buschbom<sup>2</sup>, Peter Convey<sup>3</sup>, Sieglinde Ott<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Botanical Institute, Heinrich-Heine-Universität, Universitätsstr. 1, 40225 Düsseldorf, Germany

<sup>2</sup> Institute for Forest Genetics and Forest Plant Breeding, Federal Research Center for Forestry and Forest Products, Sieker Landstr. 2, 22927 Grosshansdorf, Germany

<sup>3</sup> British Antarctic Survey, Natural Environment Research Council, High Cross, Madingley Road, Cambridge CB3 0ET, England

**Journal: New Phytologist, submitted**

## Abstract

Antarctic ice-free inland sites provide a unique perspective on the solutions coevolving organisms have found for survival at the limits of life. Using a community-level approach the ecological and genetic diversity of lichen photobionts colonising an isolated Antarctic inland site, Coal Nunatak on south-east Alexander Island, is described for the first time. A comparison of the results with photobiont data from a coastal, maritime site, makes it possible to test the hypothesis that symbiont interactions are less specific in more extreme environments.

Photobionts of 14 lichen species (42 samples) on Coal Nunatak and 13 lichens (50 samples) from Lagoon Island were investigated using the internal transcribed spacer region (ITS) of the nuclear ribosomal DNA.

While taxon richness is similar, the photobiont community structures differ greatly between the two sites. At Coal Nunatak photobiont taxa occur at intermediate abundances, while the community at Lagoon Island is dominated by a single photobiont lineage.

The results suggest that photobiont specificity is increased under life-averse environmental conditions. Here reduced levels of primary production by the photobionts require an increased fine-tuning of the interactions in the lichen symbioses. Differences in symbiont interactions in different habitats may, thus, influence distribution and diversity patterns of symbiont lineages.

*Keywords: symbiotic association, extreme environment, molecular community ecology, genetic diversity, phylogeny, photobiont, haplotype*

## Introduction

Lichens are often successful colonisers of extreme environments, and can be found worldwide in deserts, high mountain ranges, tropical and polar regions. Antarctica is the windiest, coldest and highest continent on earth. Less than 0.5% of the Antarctic continent is permanently or seasonally free of ice cover. Lichens colonising Antarctic habitats are exposed to some of the most extreme environmental conditions faced in terrestrial environments on Earth (Peck *et al.*, 2006), including high levels of UV radiation, both extremely low and very variable temperatures, lack of liquid water and desiccation stress, and high wind speeds. With two flowering plants and approximately 154 mosses known,

the 427 recorded lichen species form the dominant element of the Antarctic flora (Ochyra, 1998; Bednarek-Ochyra *et al.*, 2000; Øvstedal & Smith, 2001).

The success of lichens under extreme environmental conditions is based on a remarkable symbiotic relation between, at least, two bionts. Approximately 21% of all fungi are known to form lichens (Hawksworth, 1988). In this obligate symbiosis the fungus (mycobiont) is associated with one or more photosynthesizing symbionts, the photobionts, which either can be eukaryotic green algae or cyanobacteria (Hawksworth, 1988). The green algae most commonly found as photobionts in lichens belong to the genus *Trebouxia* (Peveling, 1988). Although between 14 000 and 20 000 lichen-forming mycobionts, mainly ascomycota, are estimated to exist (Feuerer & Hawksworth, 2007) they are associated with only a few different photobiont species (Tschermak-Woess, 1988). Previous studies have demonstrated that mycobionts and photobionts cannot simply be combined randomly (Ahmadjian & Jacobs, 1981, 1982, 1983), in other words that there is a degree of selectivity between the two bionts. Successful and complete lichenisation can only take place when both symbionts possess the appropriate adaptations (Schaper & Ott, 2003).

The degree of specificity and selectivity of the mycobiont partner for particular photobionts varies between species. Rambold *et al.* (1998) defined specificity as the taxonomic range of photobionts with which a mycobiont is associated and selectivity as the exclusiveness with which specific photobionts are chosen as partners. Galun & Bubrick (1984) defined 'selectivity' as the preferred interaction between two bionts, and 'specificity' as the exclusive interaction between photo- and mycobiont. Some fungi are only able to lichenise if a specific algal species is available (Galun, 1988) while, in contrast, other species of fungi are able to form a lichen thallus with several members of the same genus of photobiont, and sometimes with partners related at an even higher systematic level (Piercy-Normore & DePriest, 2001; Helms *et al.*, 2001; Beck *et al.*, 2002; Brinkmann, 2002; Romeike *et al.*, 2002). Symbiont selectivity and specificity are not only species-specific, but also can vary during the life-cycle of the partners and due to partner availability and environmental conditions. Graduated selectivity is expressed in the form of symbiotic contact achieved between mycobiont and photobiont. All stages, ranging from the intimate mutualistic contact of both symbionts in a well developed lichen thallus to a loose-fitting parasitic contact, where the fungus penetrates the algal cells using haustoria and subsequently even kills the algae, are possible (Schaper & Ott, 2003).

High levels of selectivity shown by a mycobiont seem to lead to a low diversity of suitable photobionts being present in a lichen genus as, for example, found in the family Cladoniaceae (Piercy-Normore & DePriest, 2001), the genus *Physcia* (Helms *et al.*, 2001) and the genus *Letharia* (Kroken & Taylor, 2000). In contrast, a lower level of selectivity for photobionts has been reported in the Antarctic species *Umbilicaria antarctica* by

Romeike *et al.* (2002). This lower selectivity was interpreted as a form of flexibility that acts as an adaptation to extreme environmental conditions.

Coevolutionary studies are most commonly based on a single symbiont system representing generally pairwise interactions. Such an approach represents an important tool to reveal how species characteristics (e. g., morphology, physiology, and behaviour), phylogenetic history and population-level processes (e.g. geographic structure, demography and history) interact to produce context-specific outcomes of the interactions. However, these pairwise interactions are always embedded in a community context, that is, a network of multispecies interactions, which structure and characteristics depend on a locality's history and abiotic environment. Thus, community-based approaches that consider interacting species as parts of a larger context provide important insight into coevolutionary processes and trajectories (Thompson, 1994) and their vulnerability to human-induced changes of the surrounding environment and ecosystem (van der Putten *et al.*, 2004).

Such a community perspective can be expected to be especially fruitful in our attempts to understand the lichen symbiosis. It is characterized by very asymmetric relationships: first, with regard to symbiont interactions, with the fungal partner depending obligately on its algal partner for survival and reproduction, while the trebouxoid algae have been reported to occur also free-living (Bubrick *et al.*, 1984). Second, the species diversity of lichen-forming fungi is over 100 times higher than the one of the photobionts, especially, if only green-algal partners that constitute the photobionts in the majority of lichens, are considered. Algal lineages are widely shared among taxonomic mycobiont groups and also within lichen "species" no exclusive associations between mycobiont and photobiont genotypes have been observed. The lichen symbiosis, thus, gives the impression of "diffuse coevolution" (Thompson, 1994). However, Thompson insists that such diffuse systems can be resolved if the effects of geographical, historical and community processes are explicitly considered. Yahr *et al.* (2004, 2006) was the first to apply such an approach to gain insight into coevolution in lichens. She concluded that in the investigated *Cladonia* species, interactions were highly specific and that locally realized associations were probably influenced by environmental conditions.

The effects of asymmetry and associated "diffuseness" will be most pronounced in species-rich lichen-dominated habitats. In these communities potentially large and diverse pools of photobiont lineages might exist that reduce the effects of stochasticity and history and provide ample opportunity for the transfer of photobionts between mycobionts through biotic interactions, as for example, thallus anastomoses, competition at the biont and holobiont level ("algal robbing"), parasitism ("juvenile parasitism") (Ott *et al.*, 1995) and

recycling of algal colonies of degrading symbiotic systems, resulting in algal sharing and locality specific symbiont interactions and associations. Previous investigations showed that photobionts are widely shared between mycobiont species at such localities and that locality-specific symbiont associations are realized. The more extreme such marginal lichen-dominated habitats become, the more it can be expected that environmental factors and community structure and composition will influence individual symbiotic interactions.

To date, studies of the diversity of lichen photobionts in Antarctica concentrate on coastal regions along the Antarctic Peninsula (Romeike *et al.*, 2002; Brinkmann, 2002; Langohr, 2004; Siegesmund, 2005). Inland sites, where environmental conditions are generally more extreme and terrestrial diversity and levels of community development much lower (Convey & Smith, 1997) have scarcely gained attention (Neuburg, 2007). In this study we report diversity data obtained from Coal Nunatak (south-eastern Alexander Island, 70°03'S 068°31'W), a site representative of inland nunatak ecosystems at the extreme southern limit of the maritime Antarctic, and compare it to a cumulative data set combining the results of the studies by Romeike *et al.* (2002), Brinkmann (2002), Langohr (2004) and Siegesmund (2005). The latter studies examined lichens occurring on Lagoon Island (Marguerite Bay, 67°34' S, 68°07'W), a typical coastal site of the southern maritime Antarctic (Convey & Smith, 1997) located approximately 400 km north of Coal Nunatak. We compare the reported photobiont diversity found in 13 lichen species from Lagoon Island with that of 14 lichen species collected on Coal Nunatak, in order to investigate the hypothesis proposed by Romeike *et al.* (2002) that mycobiont selectivity for the photobiont partner will be lower in more extreme environments.

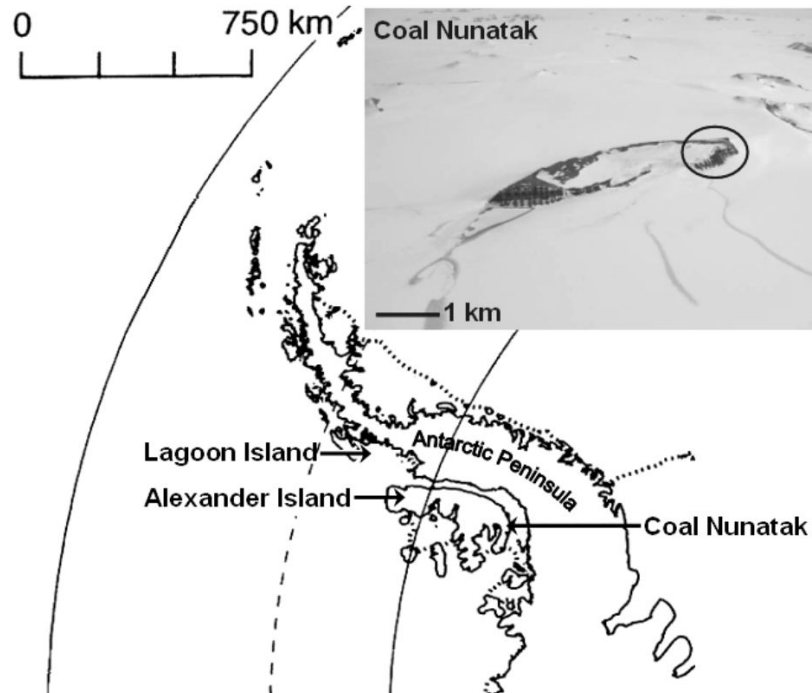
## Material and Methods

### Study site

Coal Nunatak is a 4 km mountain summit exposure located on south-east Alexander Island off the south-west coast of the Antarctic peninsula (70°03'S 068°31'W) (Fig. 1). Coal Nunatak has a north-east to south-west orientation and its summit is 450m above sea level. Surface geomorphology is characterised by extensive development of patterned ground and other typical periglacial features (e.g. frost-sorted soil polygons, stone stripes) and bare rocks.

The research site was situated on the north-eastern end of the nunatak, covering approximately 0.35km<sup>2</sup>. Coal Nunatak experiences a continental rather than a maritime climate (Engelen *et al.*, 2008). From March until mid-December the study site is covered

by snow, becoming mostly snow-free during the short summer period from mid-December to early March. The terrestrial ecosystems seems to be at an early stage of development. Much of the ground is barren to the naked eye, with colonisation by macroscopic vegetation restricted to small and generally sheltered micro-niches on rocks, in crevices, and on soils sheltered by rocks or associated with longer-lying snow patches. Investigations of the vegetation on the nunatak revealed a total of fourteen lichen species and a small number of mosses are known from the nunatak.



**Figure 1:** Location of the research area on Coal Nunatak (inset), and that of Coal Nunatak on Alexander Island (70°03'S 68°31'W). Location of Lagoon Island in The Marguerite Bay (67°35'S 68°16'W).

## Lichen material

The lichen species were collected from the north eastern part of the study area on the north-east of Coal Nunatak. *Xanthoria elegans* was obtained from the western part of the study area. Three separate samples from different locations were obtained for each lichen species. The lichen samples were stored at -20°C and returned to the laboratory in Düsseldorf. Taxonomic determination of the lichen species relied on morphological and anatomical features. Determination of the lichen species has been carried out by authorities (H. Hertel, Munich; D. Øvstedal, Bergen).



## Mycobionts included in the study

The lichen species examined in this study at Coal Nunatak and in previous studies at Lagoon Island are listed in Table 1. Seven of the 14 species recorded from Coal Nunatak were epilithic (crustose lichens: *Tephromela disciformis*, *Tephromela atra*, *Caloplaca johnstonii*, *Lecidella pataviana*; macro lichens: *Usnea lambii*, *Pseudephebe minuscula*, *Xanthoria elegans*) and seven species colonised soil-surface habitats (crustose lichens: *Buellia papillata*, *Candelariella flava*, *Caloplaca lewis-smithii*, *Lepraria cacuminum*, *Lepraria borealis*, *Ochrolechia frigida* and *Psoroma cf. tenue*). *Psoroma cf. tenue* was the only lichen colonising soil sites that has a well differentiated thallus. Five of the 13 lichen taxa collected on Lagoon Island are epilithic macro lichens belonging to the genera *Umbilicaria* and *Usnea*. All other lichen taxa collected at this locality form epilithic crustose thalli.

	reproductive mode		haplotypes													
	sexual	vegetative	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<b>Coal Nunatak</b>																
<i>Buellia papillata</i>	X			3												
<i>Caloplaca johnstonii</i>	X							3								
<i>Caloplaca lewis-smithii</i>	X						3									
<i>Candelariella flava</i>		X			3											
<i>Lecidella pataviana</i>	X								3							
<i>Lepraria borealis</i>		X	3						3	3						
<i>Lepraria cacuminum</i>		X							3							
<i>Ochrolechia frigida</i>		X	3													
<i>Pseudophebe minuscula</i>		X								3						
<i>Psoroma cf. tenue</i>	X					3										
<i>Tephromela atra</i>	X								3							
<i>Tephromela disciformis</i>		X							3							
<i>Usnea lambii</i>		X								3						
<i>Xanthoria elegans</i>		X							3							
<b>Lagoon Island</b>																
<i>Amandinea petermannii</i>	X														2	
<i>Buellia frigida</i>	X									1						
<i>Buellia pycnogonoides</i>	X									1						
<i>Lecidea atrobrunnea</i>	X														1	
<i>undefined crustose lichen</i>	X									1						
<i>Rhizocarpon cf. obscuratum</i>	X									1						
<i>Rhizocarpon geographicum</i>	X									1						
<i>Rhizoplaca aspidophora</i>	X															1
<i>Umbilicaria antarctica</i>		X								17						
<i>Umbilicaria decussata</i>		X								10	1			1		
<i>Umbilicaria umbilicarioides</i>		X								8			1			
<i>Usnea spec.</i>		X										1				
<i>Usnea trachycarpa</i>	X	X								3						
<b>BLAST results</b>																
			Asterochloris spec.													
			T. impressa													
			T. impressa													
			T. impressa													
			T. impressa													
			T. jamesii													
			T. jamesii													
			T. jamesii													
			T. jamesii													
			T. jamesii													
			T. jamesii													
			T. jamesii													
			T. jamesii													
			T. jamesii													

**Table 1:** Reproductive mode and distribution of photobiont haplotypes in lichen species found on Coal Nunatak and Lagoon Island. Haplotype 8 (*Trebouxia jamesii*) occurs at both locations. T. = *Trebouxia*

## Laboratory procedures

For Identification a molecular approach was used to gain insight into the photobiont diversity present at the sites. The nuclear internal transcribed spacer (ITS) region of the rDNA was analysed, including ITS1, ITS2 and the gene coding for the 5.8S ribosomal subunit. The region is located between the genes coding for the 18S and 26S ribosomal units in the ribosomal DNA tandem repeats and has been used routinely in molecular studies of green algal photobionts (Friedl & Rokitta, 1997; Rambold *et al.*, 1998; Beck, 1999; Helms *et al.*, 2001; Kroken & Taylor, 2000; Piercy-Normore & DePriest, 2001; Romeike *et al.*, 2002; Schaper & Ott, 2003; Yahr *et al.*, 2004, 2006).

In order to obtain photobiont DNA, conglomerates of photobiont cells were first removed from the lichen thalli. This avoided the disruption of molecular procedures by secondary lichen metabolites such as phenolic substances. The clusters of photobiont cells were fragmented using liquid nitrogen and quartz sand. For DNA extraction the DNeasy Plant Mini Kit (Qiagen, Hilden, Germany) was used. After extraction the isolated DNA was stored at -20°C.

For a 25 µl PCR reaction, 2.5 µl template, 9 µl sterilized water, 12.5 µl HotStartTaq™ Master Mix (Qiagen) and 0.5 µl of each primer were used. The green algae specific primer with 5'-3' orientation is Al 1700f (Helms *et al.*, 2001). The primer used with 3'-5' orientation (LR3, <http://www.biology.duke.edu/fungi/mycolab/primers.htm>) is not specific for green algae (Friedel & Rokitta, 1997). For the amplification of the photobiont ITS-region a thermocycler (Biometra, Goettingen, Germany) was used with the following PCR program: at 95°C the taq-polymerase was activated for one minute. The DNA was denatured for one minute at 94°C. The annealing temperature of the primers was set to 53°C for one minute. The elongation of the annealed primers by taq-polymerase was in effect for 1.5 min at 72°C. The denaturation, annealing and elongation steps were repeated 35 times, after which the final extension of partially elongated products took 10 minutes at a temperature of 72°C. After final extension the PCR product was cooled at 4°C. The amplified PCR products were purified using the QIAquick PCR Purification Kit (Qiagen, Hilden, Germany). DNA sequencing was carried out by GATC-Biotech (Konstanz, Germany) using an ABI 3730 XL Sequencer. Non algal specific primers used for sequencing were 1800f (5'-3' orientation) (Friedl, 1996) and ITS4 (3'-5' orientation) (White *et al.*, 1990). The resulting ITS rDNA sequences were edited using the application 'Bioedit for Windows' ([www.mbio.ncsu.edu/BioEdit/bioedit.html](http://www.mbio.ncsu.edu/BioEdit/bioedit.html)). NCBI-BLAST searches of GenBank records were performed to confirm that the amplified and sequenced DNA fragments originated from the photobiont and to identify the taxonomic classification of the closest hit. The alignment of all sequences was carried out using clustal w, which is an application embedded in 'Bioedit for Windows' ([www.mbio.ncsu.edu/BioEdit/](http://www.mbio.ncsu.edu/BioEdit/)

bioedit.html). This alignment was subsequently modified by hand, resulting in the delimitation and exclusion of ambiguously aligned regions from the analyses.

## Data analysis

The evolutionary relationships among the haplotypes are based on a single sequence alignment of both field localities and were reconstructed using Multiphyl (Keane *et al.*, 2007), which implements model selection, maximum likelihood (ML) estimation and bootstrap support calculation. The model selection criterion used for hierarchical maximum likelihood ratio testing was AIC1 and resulted in the selection of the SYM model with invariable sites, ML optimization was performed using SPR with 5 rearrangement levels. Bootstrap support was estimated using 100 replicates and the same settings as for the original search.

Photobiont diversity was characterized both for Coal Nunatak and Lagoon Island using ecological and molecular measures. Ecological summary statistics are based on the number of identified taxa and their frequencies at each site. Species richness SR simply represents the number of taxa identified in the site samples. Simpson's (Simpson, 1948) and Shannon's (Shannon, 1948) diversity indices in addition include information on the abundance of each taxon found. Following Rosenzweig 1995 we used Kemp's transformation of Simpson's sample size independent diversity index  $D_S$  calculated as  $K = -\ln D_S$  with  $D_S = \sum ((n(n-1) / (N(N-1)))$ , with  $n$  being the number of individuals per taxon and  $N$  representing the total sample size. In addition, Shannon's index of information entropy  $SH = - \sum n/N \ln(n/N)$  was applied. For each site and diversity index the equitability (evenness), that is, the ratio between observed and maximally possible value, was calculated based on Simpson's index as  $E_D = D / D_{\max}$  with  $D = \sum (n/N)^2$  and based on Shannon's index as  $E_{SH} = SH / SH_{\max}$ . The taxa, i. e. units, forming the base for the ecological diversity measures are first the species name of the highest BLAST hit in GenBank for the sequences and second the DNA sequence-based unique haplotypes identified across both sites.

Ecological measures of diversity are based on taxonomic units, individuals here are counted as either identical or different. Molecular diversity measures, however, take into account all the information present in DNA-sequences and, thus, consider also the degree of divergence between sequences, that is, individual samples. The DNA-sequence alignment was analyzed for each field locality with regard to the number of polymorphic sites  $S$ , the number of haplotypes present  $H$ , the haplotype diversity  $h$  and the mean pairwise distance MPD (Nei, 1987). While haplotype diversity and mean pairwise distance were developed in a population-genetic context considering the diversity within a species

(population), they are here used in a community study including different species. Thus, while their theoretical framework cannot be applied, they summarize important aspects of the photobiont community diversity by incorporating information on the number of taxa (haplotypes) present, the frequency spectrum of the haplotypes and the degree of divergence between taxa.

The diversity measures were calculated for two datasets. First, the original dataset of all available samples from Coal Nunatak and Lagoon Island was analyzed. However, the sampling strategies at both sites differed, with sequences originating from an equal number (3 collections) of samples per mycobiont species at Coal Nunatak and very unequal representations of lichens ranging from one to seventeen collections per mycobiont species at Lagoon Island. Thus, in a second approach the number of samples per mycobiont was adjusted to one sequence per photobiont haplotype found per mycobiont (equalized dataset).

A non-parametric bootstrap procedure was carried out to test if the diversity statistics show significant differences between the photobiont communities at Coal Nunatak and Lagoon Island. Hereby, sequences were randomly drawn with replacement from the total dataset (combining the samples from both Coal Nunatak and Lagoon Island) until the (original) sample size for each locality was reached. Calculated probabilities are based on 1000 bootstrap replicates. The calculation of ecological and molecular diversity indices and the bootstrap routine were implemented in the Perl script Diversity.pl, which is available from the authors.

## Results

Romeike *et al.* (2002), Brinkmann (2002), Langohr (2004) and Siegesmund (2005) characterised the photobionts of 13 different lichen species of seven genera from Lagoon Island, which were associated with six haplotypes of the genus *Trebouxia* (Table 1). In the lichen genus *Umbilicaria* from Lagoon Island four different photobiont haplotypes were found (Table 1). In 14 lichen species of 11 genera from Coal Nunatak we found seven different haplotypes of the genus *Trebouxia* and one haplotype of the genus *Asterochloris*. Lagoon Island is a coastal site of the southern maritime Antarctic whilst Coal Nunatak can be seen as a continental inland site. The photobiont communities of both habitats will be compared.

On Coal Nunatak sexual reproduction has only been recorded in crustose species, with six lichens producing fruiting bodies (Table 1). The reproduction of these lichen species by

ascospores at Antarctic habitats is known (Øvstedal & Smith, 2001). Sexual reproduction on Lagoon Island occurred in nine of the 13 species examined. *Usnea trachycarpa* on Lagoon Island produces both fruiting bodies and soredia as vegetative propagules (Table 1).

### Photobiont DNA-sequence dataset characteristics

Six of the 98 sequences included in the study could not be aligned with the rest of the sequences due to their high sequence divergence. BLAST hits suggest that they represent photobionts belonging to the green algal genus *Asterochloris*. Since they could not be aligned, these sequences were not included in the analyses of molecular diversity. However, they were taken into account in the evaluations of ecological diversity measurements.

The final alignment consisted of 92 sequences (42 originating from Coal Nunatak and 50 from Lagoon Island). Ambiguously aligned regions were delimited based on the total alignment including both sites and amounted to a total of 85 sites being excluded. Thus, the finally analyzed alignment consisted of 355 included nucleotide positions. Within the sequence sample from Coal Nunatak 58 positions were variable, in the sample from Lagoon Island 69 positions showed variability. The equalized dataset included 29 sequences. The alignment length and number of variable positions remained the same in comparison to the original dataset, since for each haplotype a sequence remained in the alignment and only repetitive sequences were removed.

		haplotypes														
		2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14		
haplotypes	2	-	6	5	3	39	38	45	45	44	46	43	3	49		
	3	6	-	1	5	41	40	45	45	44	46	45	5	49		
	4	5	1	-	4	40	39	45	45	44	46	44	4	49		
	5	3	5	4	-	40	39	46	46	45	47	44	2	50		
	6	39	41	40	40	-	1	33	34	34	34	25	38	39		
	7	38	40	39	39	1	-	32	33	33	33	26	37	38		
	8	45	45	45	46	33	32	-	1	1	1	45	46	7		
	9	45	45	45	46	34	33	1	-	2	2	46	46	8		
	10	44	44	44	45	34	33	1	2	-	2	46	45	8		
	11	46	46	46	47	34	33	1	2	2	-	46	47	8		
	12	43	45	44	44	25	26	45	46	46	46	-	43	51		
	13	3	5	4	2	38	37	46	46	45	47	43	-	50		
	14	49	49	49	50	39	38	7	8	8	8	51	50	-		

**Table 2:** Numbers of substitutions identified within the entire internal transcribed spacer (ITS1 and ITS2) and the intervening 5.8S ribosomal DNA gene for *Trebouxia* haplotypes 2- 14.

### Phylogenetic relationships and range of photobionts

Pairwise comparisons between sequences showed that substitutions in the ITS sequences of the *Trebouxia* haplotypes occurred in 1-51 positions (Table 2). Haplotypes 2-5 (Coal Nunatak) and 13 (Lagoon Island) were very similar, differing in only 1-6 positions. Haplotypes 6 and 7 (Coal Nunatak) were also very similar (1 substitution). One to two substitutions were present in haplotypes 8 (Lagoon Island and Coal Nunatak) and 9-11

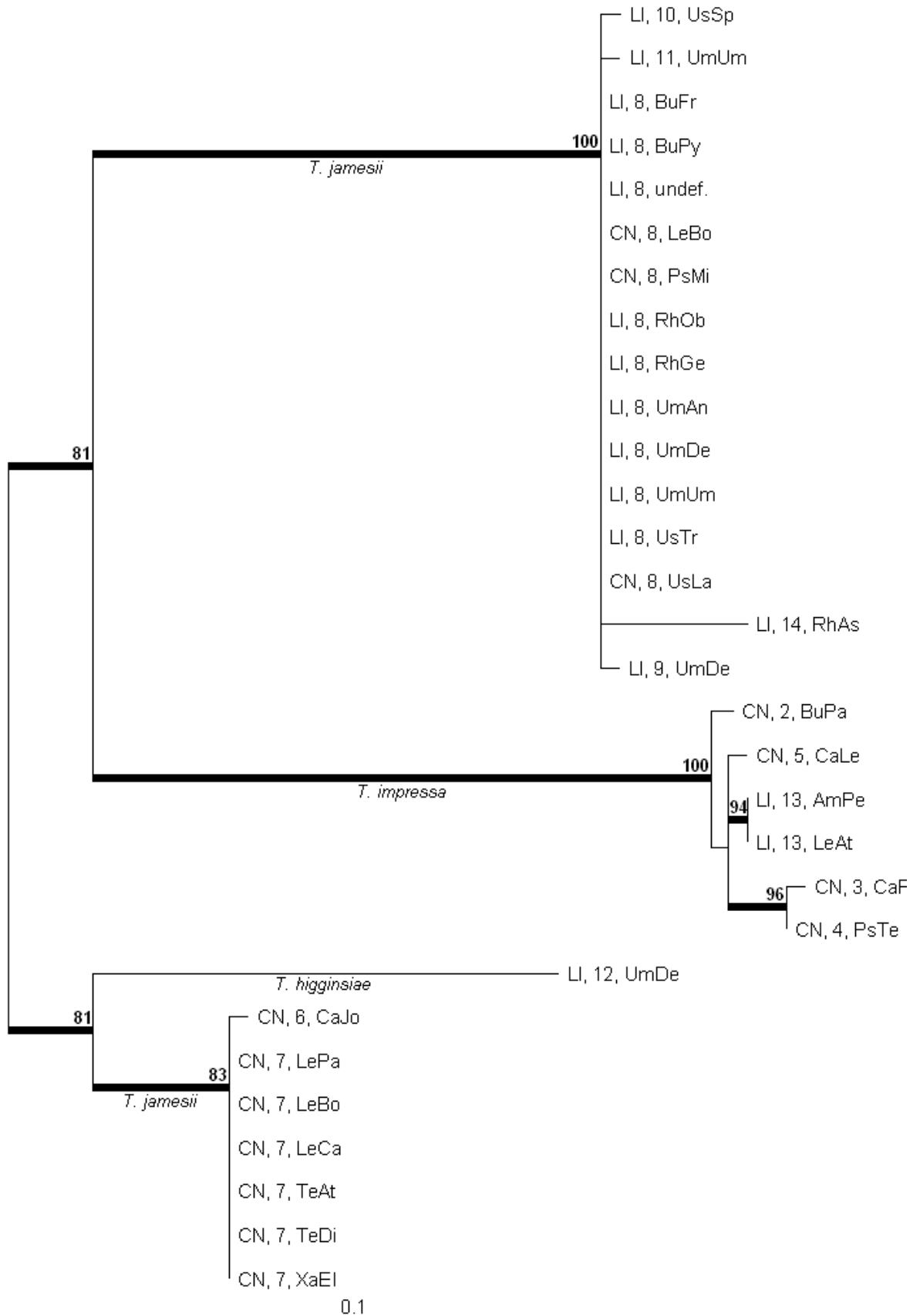
(Lagoon Island). In comparison to the haplotypes 8-11 haplotype 14 (Lagoon Island) showed only 7-8 substitutions but was less similar to the haplotypes 2-7 from Coal Nunatak and 12 and 13 from Lagoon Island, that differ by 38-51 substitutions. Haplotype 12 (Lagoon Island) showed the greatest divergence, with a minimum of 25 and maximum of 51 substitutions compared to all other *Trebouxia* haplotypes (Table 2).

All lichens included in this study exclusively had green algal photobionts with the exception of *Psoroma cf. tenue*, which in addition to the green algal photobiont in its main thallus is associated with cyanobacteria of the genus *Nostoc* in cephalodia (not analyzed in this study). BLAST results showed that the photobiont sequences from Coal Nunatak and Lagoon Island were closely related or identical to ITS sequences from taxa determined as belonging to *Trebouxia s.l.*: 89 photobiont sequences produced highest BLAST hits in the genus *Trebouxia*, six with *Asterochloris* taxa.

The six *Asterochloris* sequences were associated with *Lepraria borealis* and *Ochrolechia frigida* collected on Coal Nunatak. No *Asterochloris* photobionts were observed in the lichen species examined from Lagoon Island.

Thirteen unique *Trebouxia* haplotypes have been identified in total from Coal Nunatak and Lagoon Island (Table 1). Seven *Trebouxia* haplotypes were observed in samples from Coal Nunatak and six haplotypes were found in lichens collected on Lagoon Island. Haplotype 8 was the only haplotype found on both Lagoon Island and Coal Nunatak, with all other photobiont haplotypes found either only on Coal Nunatak (haplotypes 1-7) or only on Lagoon Island (haplotypes 9-13). The ITS sequences of the photobiont haplotype 8 from both locations were identical to that of algal Variant Antarctic A (AF 128270) (Romeike *et al.*, 2002). Algal Variant Antarctic A is concordant with the cultured algal strain of *Lecidea silacea* identified as *Trebouxia jamesii* (Beck, 1999). Haplotypes 9 and 12 were identical to sequences described as belonging to algal Variant Antarctic C (Romeike *et al.*, 2002).

The final ML tree (-lnL = 988.30) showed three highly supported basal groups (Fig. 2). The first group included haplotypes 8 to 11 and 14 with haplotype 8 being identical to a sequence from an alga identified as belonging to *T. jamesii*. The sequences of the second group showed highest BLAST hits with taxa identified as *T. impressa* and included haplotypes 2 to 5 and 13. The third clade consists of two subgroups, one including haplotypes 6 and 7 that have highest BLAST hits with taxa also labeled as *T. jamesii* and a single sequence (haplotype 12) being most similar to GeneBank entries associated with *T. higginsii*.



**Figure 2:** ML-tree of the 8 *Trebouxia* haplotypes (2-14) with 3 highly supported basal groups, (T.: *Trebouxia*), scale bar 0.1 kb

Ll: Lagoon Island, CN: Coal Nunatak; AmPe: *Amandinea petermannii*, BuFr: *Buellia frigida*, BuPa: *Buellia papillata*, BuPy: *Buellia pycnogonoides*, CaFl: *Candelariella flava*, CaJo: *Caloplaca johnstonii*, CaLe: *Caloplaca lewis-smithii*, LeAt: *Lecidea atrobrunnea*, LeBo: *Lepraria borealis*, LeCa: *Lepraria cacuminum*, LePa: *Lecidella pataviana*, PsMi: *Pseudephebe minuscula*, PsTe: *Psoroma cf. tenue*, RhAs: *Rhiziplaca asphidophora*, RhGe: *Rhizocarpon geographicum*, RhOb: *Rhizocarpon cf. obscuratum*, TeAt: *Tephromela atra*, TeDi: *Tephromela disciformis*, UmAn: *Umbilicaria antarctica*, UmDe: *Umbilicaria decussata*, UmUm: *Umbilicaria umbilicarioides*, undef: undefined crustose lichen, UsLa: *Usnea lambii*, UsSp: *Usnea spec.*, UsTr: *Usnea trachycarpa*, XaEl: *Xanthoria elegans*

## Symbiont associations

In the lichens examined from Coal Nunatak, haplotype 8 was found as photobiont of the three lichen species *Lepraria borealis*, *Umbilicaria lambii* and *Pseudephebe minuscula*. *Trebouxia* haplotype 7 was the dominant haplotype in the samples investigated at this locality. It was found as photobiont in six species (*Lecidella pataviana*, *Lepraria borealis*, *Lepraria cacuminum*, *Tephromela atra*, *Tephromela disciformis*, *Xanthoria elegans*). Several haplotypes were restricted to a single lichen species, these being haplotype 2 (*Buellia papillata*), 3 (*Candelariella flava*), 4 (*Psoroma cf. tenue*), 5 (*Caloplaca lewis-smithii*) and 6 (*Caloplaca johnstonii*). The algal genus *Asterochloris* (haplotype 1) was found as photobiont in the two lichen species *Lepraria borealis* and *Ochrolechia frigida*.

Photobiont haplotype 8 was the dominant algal symbiont on Lagoon Island, observed in *Buellia frigida*, *Buellia pycnogonoides*, *Rhizocarpon cf. obscuratum*, *Rhizocarpon geographicum*, an undetermined crustose lichen, *Umbilicaria antarctica*, *Umbilicaria decussata*, *Umbilicaria umbilicarioides* and *Usnea trachycarpa*. Haplotypes 9 to 12 were each found exclusively as photobionts of *Umbilicaria decussata* (haplotypes 9 and 12), *Usnea sp.* (haplotype 10) and *Umbilicaria umbilicarioides* (haplotype 11). Haplotype 13 was associated with two lichen species, *Amandinea petermannii* and *Lecidea atrobrunnea*.

Thirteen of the 14 mycobiont species from Coal Nunatak were associated with only a single algal haplotype, that is, all three lichen samples produced an identical photobiont sequence. In contrast, *L. borealis* contained three different haplotypes (1, 7, 8; Table 1). The ITS rDNA sequences of the photobionts found in *L. borealis* were identical to those of photobionts found in lichen species that were spatially closely associated with each of the samples obtained. Respectively, *L. borealis* when growing in association with *O. frigida* contained haplotype 1, while in association with *T. disciformis* haplotype 7 and in association with *U. lambii* haplotype 8.

At Lagoon Island for seven mycobionts only a single lichen sample was collected. The two samples of *Amandinea petermannii* and the three samples of *Usnea trachycarpa* showed a single photobiont haplotype per mycobiont species. The three *Umbilicaria* species from



Lagoon Island are represented by a comparatively high number of samples (9 to 17 collections). Of these only *Umbilicaria antarctica* is associated with a single photobiont haplotype. *Umbilicaria umbilicarioides* contained one common and one rare photobiont haplotype. *Umbilicaria decussata* was the only lichen species on Lagoon Island to be associated with three different photobiont haplotypes (8, 9 and 12), with haplotype 8 being present in the large majority of its collections.

There does not appear to be any opportunity for differences in reproductive mode to underlie the observed differences in specificity between the two locations. In principle, reliance on vegetative reproduction, where both bionts disperse together within specific propagules, might be expected to reduce photobiont diversity. On Coal Nunatak, half of the lichens studied disperse via vegetative means, while on Lagoon Island 9/13 produce vegetative propagules.

### **Ecological diversity**

All diversity statistics no matter if based on Simpson's index (D, DS, 1/D and K) or Shannon's index (SH) significantly differ between both localities in the original dataset ( $p \leq 0.001$ ) with the inland site Coal Nunatak being more diverse than the coastal site Lagoon Island. Since the numbers of haplotypes are not significantly different between both localities (see below), this is due to the significant difference in evenness as measured by ED and ESH between both sites ( $p \leq 0.001$ ). In the equalized dataset Coal Nunatak remains the more diverse community with more evenly distributed haplotype frequencies. However, based on this dataset there are no significant differences in diversity between the inland and coastal site ( $p$ -values between 0.212 and 0.383) (Table 3).

### **Molecular diversity**

The numbers of haplotypes and variable nucleotide positions are not significantly different between the inland and coastal study localities ( $p = 0.445$  and  $p = 0.465$ , respectively) in the original dataset including all sequences. In contrast, the observed haplotype diversities ( $h$ ) and mean pairwise differences (MPD) differ significantly between both localities if the original dataset is analyzed (for both  $p < 0.001$ ). The photobiont community at Coal Nunatak is approximately three times more diverse with regard to  $h$  and MPD than the one at Lagoon Island for this dataset. The differences in haplotype diversity and mean pairwise difference are reduced and non-significant in the equalized dataset ( $p$ -values between 0.100 and 0.523). Still, the diversity relationship between both localities remains, with Coal Nunatak showing photobiont haplotypes at intermediate frequencies, while Lagoon Island is dominated by a single photobiont haplotype with additional comparatively rare

haplotypes. The most common photobiont haplotype at Coal Nunatak (haplotype 7, found in 7 out of 14 lichens) differed from the dominant haplotype at Lagoon Island (haplotype 8, observed in 9 out of 13 lichens) (Table 3).

Diversity measure		Original Sample			Equalized Sample		
		Coal Nunatak (inland site)	Lagoon Island (coastal site)	p-value	Coal Nunatak (inland site)	Lagoon Island (coastal site)	p-value
ecological	SR	3	3	0.613	3	3	0.665
(tax. based)	K	0.78	0.17	0.001	0.84	0.45	0.294
with <i>Astero</i>	ED	0.04	0.02	0.049	0.13	0.10	0.584
	SH	0.90	0.32	0.001	0.90	0.63	0.302
	ESH	0.23	0.08	0.001	0.32	0.23	0.343
ecological	SR = H						
(hap. based)	K	1.44	0.30	< 0.001	1.62	1.04	0.333
no <i>Astero</i>	ED	0.09	0.03	0.001	0.28	0.16	0.328
	SH	1.64	0.61	< 0.001	1.64	1.30	0.361
	ESH	0.44	0.16	< 0.001	0.62	0.48	0.317
ecological	SR	8	6	0.177	8	6	0.183
(hap. based)	K	1.64	0.30	< 0.001	1.84	1.04	0.169
with <i>Astero</i>	ED	0.10	0.03	< 0.001	0.30	0.16	0.270
	SH	1.81	0.61	< 0.001	1.81	1.30	0.156
	ESH	0.47	0.16	< 0.001	0.65	0.48	0.195
molecular	H	7	6	0.445	7	6	0.414
	S	59	65	0.465	59	65	0.529
	h	0.76	0.26	< 0.001	0.80	0.65	0.212
	MPD	24.50	7.09	< 0.001	25.76	16.82	0.100

**Table 3:** Population statistical analysis of lichen photobionts at Coal Nunatak in comparison to Lagoon Island.

ecological measures: SR = species richness; K = Kemp's transformation of Simpson's sample size independent diversity index  $D_s$ ;  $E_D$  = equitability (evenness), calculated based on Simpson's index;  $E_{SH}$  = equitability (evenness), calculated based on Shannon's index; SH = Shannon Index

genetical measures: H = number of Haplotypes; S = number of polymorphic sites; MPD = mean pairwise distance

p-Value: statistic probability based on 200 bootstrap replicates (genetical measures) and 10000 bootstrap replicates (ecological measures).

with *Astero*: dataset analysed includes sequences of *Asterochloris spec.* (haplotype 1); no *Astero*: dataset analysed without sequences of *Asterochloris spec.* (haplotype 1).

original sample: dataset analysed includes all sequences obtained; equalized sample: identical samples have been removed from the dataset.

## Discussion

Comparisons of the abundance and species richness of photobionts present at Coal Nunatak and Lagoon Island identified a slight, but not significant, higher richness (SR, S and H) of photobionts in lichens from the former site (Table 3). Taxon abundance at the two sites, however, differed significantly in the original dataset and shows the same tendency in the equalized dataset. At Coal Nunatak the photobionts were distributed more homogenously across the lichens examined, as indicated by comparably high K, SH, h and

MPD values and evenness statistics, while at Lagoon Island there was one dominant photobiont, as indicated by the relatively low values of these statistics.

## **Mycobiont diversity sampled**

Whilst the number of lichen species examined from both these sites is similar, it is known that Lagoon Island hosts a more diverse lichen community, with 23 species recorded from the island and a total of 81 species recorded from other locations within a 5 km radius in Ryder Bay (Antarctic Plant Database: [www.antarctica.ac.uk/Resources/BSD/PlantDatabase/](http://www.antarctica.ac.uk/Resources/BSD/PlantDatabase/)). The analyzed lichens from Lagoon Island represent a random sample in as far that they were collected during several collection trips, each in support to independent research objectives without prior knowledge of photobiont identity or diversity. Contrarily, the samples obtained from Coal Nunatak represent the total known lichen diversity at this site.

The examined mycobionts at both localities span comparable phylogenetic ranges and are similarly divers. The mycobiont sample from Coal Nunatak is slightly more diverse with regard to the number of genera and families present. The phylogenetic range represented by most mycobionts at Coal Nunatak is similar to the one of the samples from Lagoon Island with taxa belonging to a variety of groups within the Lecanorales s. str.. The only exception at Coal Nunatak is *Ochrolechia frigida* belonging to the Pertusiales. If this genus is removed, *Asterochloris* only will be represented in the photobiont pool of Coal Nunatak as photobiont of *Lepraria borealis*. Considering that *L. borealis* uses photobionts of neighbouring lichen species, as *Asterochloris* from *O. frigida*, the presence of *Asterochloris* as photobiont of *L. borealis* is not representative anymore after removing *O. frigida* from the sample. The other photobionts of *L. borealis* are shared with mycobionts from the Lecanorales s.str..

## **Habitat-specificity of photobiont assemblages**

At both locations the comparable lichen communities also harbor photobiont pools that are similarly taxon rich, no matter if taxa are defined based on the taxonomic classification of closest BLAST hits (see SR) or DNA-sequence haplotypes (see H). With regard to the samples investigated the phylogenetic range covered by the photobiont lineages at Coal Nunatak however is much larger than on Lagoon Island, due to the presence of the *Asterochloris* photobiont lineage (Siegesmund, 2005). If only lineages belonging to *Trebouxia* are considered, representatives of both localities can be found in all three clades of the phylogenetic tree (Fig. 2).

All *Trebouxia* and *Asterochloris* taxa (found in this study) share the same overall habit of microscopically small unicellular thalli. Molecular studies have shown that identical haplotypes are widespread and can be found across geographic regions (Kroken & Taylor, 2000; Yahr *et al.*, 2004, 2006), continents (Piercy-Normore & DePriest, 2001) and even hemispheres. Haplotype 8 is present at the inland and coastal site investigated, but also has been described from other localities in the maritime and continental Antarctic (Romeike *et al.*, 2002) as well as from Europe (Beck, 1999). These results suggest that trebouxiod photobionts are effectively dispersed across large distances up to the intercontinental and global scale.

Considering the relatively small distance between both investigated sites and the high abundance of haplotype 8 at both sites, the hypothesis that both habitats share a common photobiont pool from which recruitment can occur seems plausible. If such a common photobiont pool exists, then both lichen communities appear to be quite specific as to which photobiont taxa and lineages are recruited, with most photobiont haplotypes being unique to the habitats. Hereby, the communities at the maritime site and the more extreme nunatak locality are equally specific with regard to the total number of photobiont taxa that are “filtered” out of the photobiont rain and the number of shared and unique taxa. Such a pattern of haplotypes being unique to specific habitats suggests either selection of existing phenotypes that are preadapted to local environmental conditions and communities, or a process of local adaptation. Such an interpretation is in line with the conclusions drawn by Yahr *et al.* (2004) in an extensive community study, who found a homogeneous photobiont pool across comparable geographic distances and proposed that local adaptation of the photobiont was of importance at some sites.

All localities analyzed by Yahr *et al.* (2004) shared the same habitat and vegetation type, reflected by the occurrence of similar *Cladonia sp.* communities. In contrast, our localities represent very different environmental conditions. Sampling at such different sites enhances the detection of environmental selection acting in photobiont lineages that might lead to ecological specialization and, furthermore, allows the differentiation between photobiont fitness and holobiont fitness. However, despite the fact that mycobiont diversity is comparable at Coal Nunatak and Lagoon Island, we cannot exclude the possibility that our results are simply due to the presence of different mycobiont species at the analyzed sites.

## **Environmental determinants of symbiont interactions**

Despite the fact that photobiont communities at Coal Nunatak and Lagoon Island are equally taxon rich and consist of phylogenetically diverse sets of algal lineages, the

distribution of relative abundances of photobionts at Coal Nunatak differed conspicuously from that at Lagoon Island, as indicated by ecological (K, ED and ESH) and molecular diversity measures (h and MPD). In particular, while at Lagoon Island one haplotype (haplotype 8) occurs as the dominant photobiont in the lichen community, at Coal Nunatak photobionts are distributed more uniformly among mycobionts. In the following we will argue that this is due to the increased specificity and selectivity of symbiont interactions under the extreme environmental conditions of Coal Nunatak. Such a result has been also found by Tylianakis *et al.* (2007), who observed that in more disturbance-prone habitats specializations of host-parasitoid interactions were higher.

The ITS sequence of photobiont haplotype 8 found on Coal Nunatak in this study was also reported in lichens from the maritime Antarctic sites Lagoon Island, Rothera Point and Charcot Island by Romeike *et al.* (2002). It is identical to the sequence of *T. jamesii* cultured from *Lecidea silacea*, which was collected from siliceous and heavy-metal containing rocks at localities in Austria (Beck, 1999). Though the information on haplotype 8 is limited, it seems that this variant of *T. jamesii* is a generalist with an at least bi-hemispherical distribution that occurs under a variety of (micro-) climatic conditions, ranging from extreme habitats at the limits of vegetation to more moderate maritime and polar habitats to comparably benign temperate localities.

With a frequency of occurrence of 86% haplotype 8 is abundant on Lagoon Island being photobiont to all but 3 mycobiont species. This predominance can be due either to a generally high productivity and multiplication rate of this lineage in comparison to the other haplotypes or be the result of a (pre-) adaptation or resistance to specific environmental conditions found on Lagoon Island. Romeike *et al.* (2002) in a broader sampling of Antarctic localities pointed out that this haplotype is only described from iron-rich sites so far as e.g. the rock substrata on Lagoon Island. Haplotype 8 is the second most abundant photobiont at Coal Nunatak, while haplotypes 9-13 are not found at the inland site at all. It seems that this lineage of *T. jamesii* is a productive and highly fit generalist that successfully interacts with a broad range of mycobiont taxa under the comparatively moderate environmental conditions found on Lagoon Island.

Thus, under moderate maritime Antarctic conditions as experienced on Lagoon Island, *T. jamesii* appears to be an ecologically suitable photobiont for many fungal partners, but under the more extreme continental influenced climate and poor nutrient conditions of Coal Nunatak *T. jamesii* seems to be less successful. Environmental conditions seem to be the important factor influencing the distribution of *T. jamesii* as photobiont of crustose lichens.

The low specificity of haplotype 8 with regard to its mycobiont partner at Lagoon Island, suggests that at this locality symbiont interactions do not need to be very attuned. It seems that no matter how compatible mycobiont and photobiont are and how well the physiological interactions between the symbionts are, the productivity of this algal lineage is not a limiting factor for holobionts in this lichen community. In contrast, at Coal Nunatak photobionts are shared by a comparatively low number of mycobionts, suggesting symbiotic interactions that are much more specific. This might be due to the harsh environmental conditions and the overall short growing season at the inland site that limits photosynthetic activity and thus photobiont productivity. In such a life-averse habitat in which primary production is limited, symbiont interactions can be expected to be fine-tuned for the holobiont to survive and to successfully compete for space.

## Conclusions

Symbiont specificity and selectivity intuitively are defined and understood at the population-level. In the present paper we have shown that community-level studies supplement population-genetic approaches and provide information on the characteristics of symbiotic interactions that otherwise cannot be deduced. Thus, the employed community approach made it possible to separate the effects of habitat-specific selection regimes on the photobiont from the ones on the holobiont and to describe the degree of ecological specialization of photobionts alone.

## Acknowledgements

We thank the British Antarctic Survey for logistic support allowing access to the study sites on Alexander Island and its staff at Rothera Research Station for their support. We are especially thankful to the BAS field assistants Neil Stevenson and Robin Jarvis for their kind and invaluable technical support in the field. Thanks are due to Dag Øvstedal and Hannes Hertel for determination of the lichen species. This project was funded by a grant of the Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG) to SO (Ot96/10-1/2) and the Düsseldorf Entrepreneurs Foundation, and also forms an output of the BAS BIOFLAME and SCAR EBA scientific programmes. JB is supported by DFG grant DE1172/3-1. These results are included in the doctoral thesis of A.E.

## References

- 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 Hattori Botanical Laboratory* 52: 393-399.
- Ahmadjian V, Jacobs JB. 1983.** Algal-fungal relationships in lichens: recognition, synthesis, and development. In: Goff LJ, ed. *Algal Symbiosis*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 147-172.

- Beck A. 1999.** Photobiont inventory of a lichen community growing on heavy-metal-rich rock. *Lichenologist* 31: 501-510.
- Beck A, Kasalicky G, Rambold G. 2002.** Myco-photobiontal selection in a Mediterranean cryptogam community with *Fulgensia fulgida*. *New Phytologist* 153: 317-326.
- Bednark-Ochyra H, Vána J, Ochyra L, Smith RIL. 2000.** *The liverwort flora of Antarctica*. Cracow, Poland: Polish Academy of Sciences.
- Brinkmann M. 2002.** *Genetische Diversität von Bionten in der Flechtensymbiose*. Diploma thesis, University of Düsseldorf, Germany.
- Bubrick P, Galun M, Frensdorff A. 1984.** Observations on free-living *Trebouxia* de Puymaly and *Pseudotreboxia* Archibald, and evidence that both symbionts from *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. can be found free-living in nature. *New Phytologist* 97: 455-462.
- Convey P, Smith RI. 1997.** The terrestrial arthropod fauna and its habitats in northern Marguerite Bay and Alexander Island, maritime Antarctic. *Antarctic science* 9: 12-26.
- Engelen A, Worland R, Convey P, Ott S. 2008.** Meso- and microclimate conditions of lichen habitats at an Antarctic terrestrial inland site, Coal Nunatak, Alexander Island. *Oecologia*. submitted
- Feuerer T, Hawksworth DL. 2007.** Biodiversity of lichens, including a world-wide analysis of checklist data based on Takhtajan's floristic regions. *Biodiversity and Conservation* 16: 85-98.
- Friedl T, Rokitta C. 1997.** Species relationships in the lichen genus *Trebouxia* (Chlorophyta, Trebouxiophyceae): molecular phylogenetic analyses of nuclear-encoded large subunit rRNA gene sequences. *Symbiosis* 23: 125-148.
- Friedl T. 1996.** Evolution of the polyphyletic genus *Pleurastrum* (Chlorophyta): inferences from nuclear-encoded DNA Sequences and motile cell ultrastructure. *Phycologia* 35: 456-469.
- Galun M. 1988.** Lichenization. In: Galun M, ed. *CRC Handbook of Lichenology II*. Boca Raton, Florida: CRC Press, 153-169.
- Galun M, Bubrick P. 1984.** Physiological interactions between the partners of the lichen symbiosis. In: Linskens HF, Heslop-Harrison J, eds. *Cellular Interactions*. Berlin, Germany: Encyclopedia of Plant Physiology, 362-401.
- Hawksworth DL. 1988.** The variety of fungal-algal symbioses, their evolutionary significance, and the nature of lichens. *Botanical Journal of the Linnean Society* 96: 3-20.
- Helms G, Friedl T, Rambold G, Mayrhofer H. 2001.** Identification of photobionts from lichen family Physciaceae using algal-specific ITS rDNA sequencing. *Lichenologist* 33: 73-86.
- Keane TM, Naughton TJ, Mc Inerney JO. 2007.** MultiPhyl: a high-throughput phylogenomics webserver using distributed computing. *Nucleic Acids Research*. doi:10.1093/nar/gkm359.
- Kroken S, Taylor JW. 2000.** Phylogenetic Species, reproductive Mode, and Specificity of the Green Alga *Trebouxia* forming Lichens with the Fungal Genus *Letharia*. *The Bryologist* 103: 645-650.
- Langohr J. 2004.** *Genetische Diversität der Photobionten der Gattung Usnea subgenus Neuropogon in der Antarktis*. Diploma thesis, University of Düsseldorf, Germany.
- Nei M. 1987. *Molecular evolutionary genetics*. New York, USA: Columbia University Press.
- Neuburg M. 2007.** *Genetische Diversität von Photobionten aus Flechten der kontinentalen Antarktis*. Diploma thesis, University of Düsseldorf, Germany.
- Ochyra R. 1998.** *The moss flora of King George Island, Antarctica*. Cracow, Poland: Polish Academy of Sciences.
- Ott S, Meier T, Jahns HM. 1995.** Development, regeneration and parasitic interactions between the lichens *Fulgensia bracteata* and *Toninia caeruleonigricans*. *Canadian Journal of Botany* 73: 595-602.
- Øvstedal DO, Smith RIL. 2001.** *Lichens of Antarctica and South Georgia. A guide to their identification and ecology*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Peveling E. 1988.** Beziehungen zwischen den Symbiosepartnern in Flechten. *Naturwissenschaften* 75: 77-86.
- Piercy-Normore MD, DePriest PT. 2001.** Algal switching among lichen symbioses. *American Journal of Botany* 8: 1490-1498.
- Rambold G, Friedl T, Beck A. 1998.** Photobionts in lichens: possible indicators of phylogenetic relationships? *The Bryologist* 101: 392-397.
- Romeike J, Friedl T, Helms G, Ott S. 2002.** 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* 19: 1209-1217.
- Rosenzweig ML. 1995.** *Species diversity in space and time*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Siegesmund M. 2005.** *Phylogenetische Analyse der evolutionären Beziehungen von Flechtensymbionten in der Antarktis*. Diploma thesis, University of Düsseldorf, Germany.
- Schaper T, Ott S. 2003.** Photobiont Selectivity and Interspecific Interactions in Lichen Communities. I. Culture Experiments with the mycobiont *Fulgensia bracteata*. *Plant Biology* 5: 441-450.
- Shannon CE. 1948.** A Mathematical Theory of Communication, *Bell System Technical Journal* 27: 379-423, 623-656.
- Simpson EH. 1949.** Measurement of diversity. *Nature* 163: 688.

- Tschermak-Woess E. 1988.** The algal partner. In: Galun M, ed. *CRC Handbook of Lichenology I*. Boca Ration, Florida: CRC Press, 39-92.
- Thompson JN. 1994.** *The Coevolutionary Process*. Chicago, USA: The University of Chicago Press.
- Tylianakis JM, Tscharnkte T, Lewis OT. 2007.** Habitat modification alters the structure of tropical host-parasitoid food webs. *Nature* 445: 202-205.
- van der Putten WH, de Ruiter PC, Bezemer TM, Harvey JA, Wassen M, Wolters V. 2004.** Trophic interactions in a changing world. *Basic and Applied Ecology* 5: 487-494.
- White TJ, Burns T, Lee S, Taylor J. 1990.** Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In: Innis M, Gelfand D, Sninsky J, White T, Orlando FL, eds. *PCR Protocols. A Guide to Methods and Applications*. London, UK: Academic Press, 315-322.
- Yahr R, Vilgalys R, DePriest PT. 2004.** Strong fungal specificity and selectivity for algal symbionts in Florida scrub *Cladonia* lichens. *Molecular Ecology* 13: 3367-3378.
- Yahr R, Vilgalys R, DePriest PT. 2006.** Geographic variation in algal partners of *Cladonia subtenuis* (Cladoniaceae) highlights the dynamic nature of a lichen symbiosis. *New Phytologist*. 171: 847-860.



**Life history strategy of *Lepraria borealis* Lohtander & Tønsberg (1994) at  
an Antarctic inland site, Coal Nunatak**

Andreas Engelen<sup>1</sup>, Peter Convey<sup>2</sup>, Sieglinde Ott<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Botanical Institute, Heinrich-Heine-Universität, Universitätsstr. 1, 40225 Düsseldorf, Germany

<sup>2</sup> British Antarctic Survey, Natural Environment Research Council, High Cross, Madingley Road, Cambridge  
CB3 0ET, England

**Journal: The Lichenologist, submitted**

## Abstract

Coal Nunatak is an ice-free inland nunatak located on southern Alexander Island, adjacent to the west coast of the Antarctic Peninsula (72°03'S 68°31'W). Situated close to the Antarctic continent, it is characterised by harsh environmental conditions. Macroscopic colonisation is restricted to micro-niches offering suitable conditions for a small number of lichens and mosses. The extreme environmental conditions place particular pressures on colonisers. *Lepraria borealis* is the dominant lichen species present on Coal Nunatak, and shows distinctive life history strategy features, in particular expressing unusually low selectivity of the mycobiont towards potential photobionts. To assess selectivity, we measured algal DNA sequence polymorphism in a region of 480-660 bp of the nuclear internal transcribed spacer region of ribosomal DNA. We identified three different photobiont species, of two different genera. We interpret this strategy as being advantageous in facilitating the colonisation and community dominance of *L. borealis* under the isolation and extreme environmental conditions of Coal Nunatak.

*Key words:* *Lepraria borealis*, *life history strategy*, *photobionts*, *selectivity*, *reproductive mode*

## Introduction

Terrestrial, ice-free habitats in Antarctica are restricted to less than 0.5 % of the entire continental area (British Antarctic Survey 2004). Antarctica's environmental conditions present challenges to its biota that lie at the extremes of the spectra available globally (Peck *et al.* 2006). Of the macroscopic flora present on the continent, lichens colonising exposed rock and soil habitats are exposed to some of the most extreme conditions (Peck *et al.* 2006), including high levels of UV radiation, extremely low and very variable temperatures, lack of liquid water and desiccation stress, and high wind speeds and abrasion. With 427 recorded species, lichens form the dominant and most widespread element of the Antarctic flora (Ochyra 1998; Bednarek-Ochyra *et al.* 2000; Øvstedal & Lewis Smith 2001). Communities composed of cryptogams (lichens, bryophytes) and soil inhabiting microbiota appear well adapted to such harsh conditions, forming the dominant vegetation at ice-free terrestrial habitats across the Antarctic Peninsula and the Antarctic continent (Olech 2002; Seppelt 2002; Kanda *et al.* 2002).

The present study took place on Coal Nunatak, an ice-free mountain ridge standing clear of the surrounding ice sheet on southern Alexander Island, off the south-west coast of the Antarctic Peninsula. Unlike most described habitats of the maritime Antarctic, this region

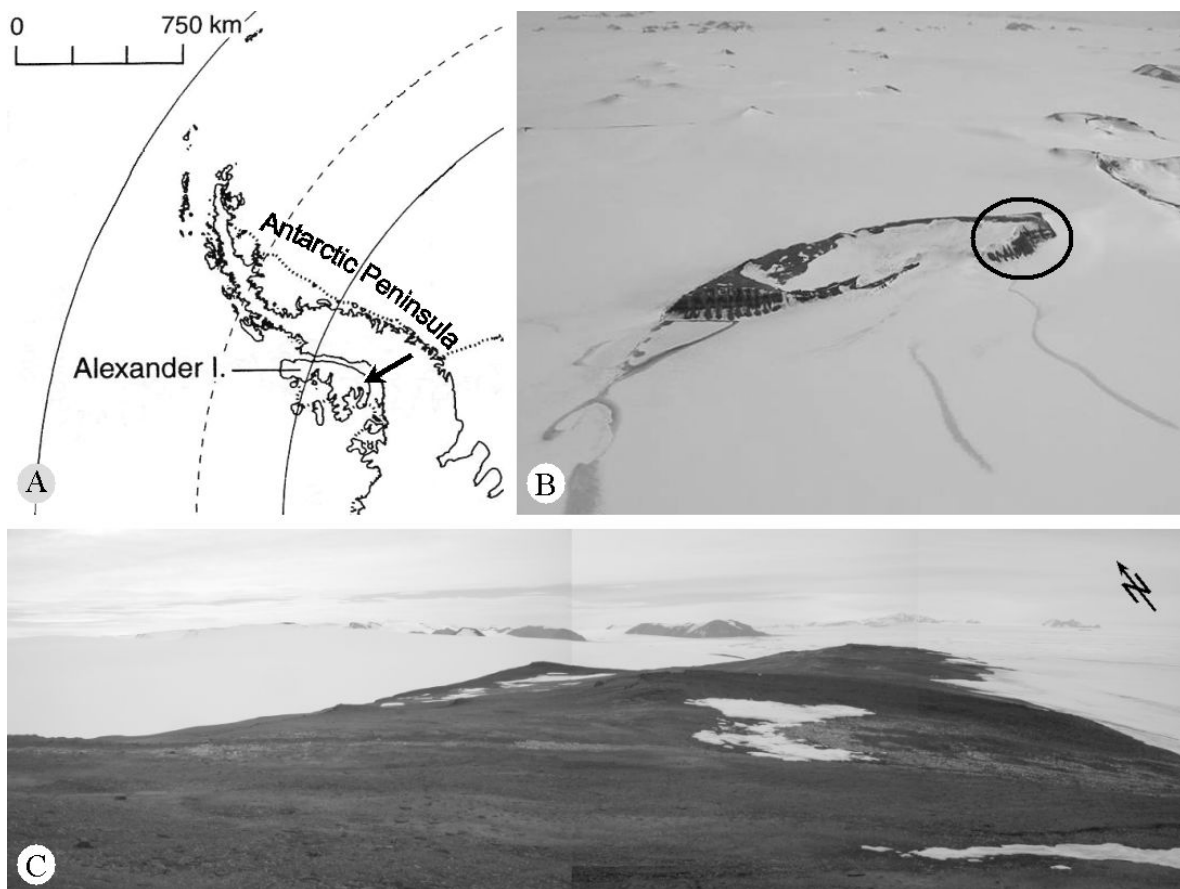
is remote from the influence of maritime conditions, being isolated to the east and south by the permanent George VI Ice Shelf, and to the west and north by the bulk of Alexander Island and its western ice shelves. Climatic conditions are more typical of inland locations, and are considered intermediate between those of the maritime and continental Antarctic (Lewis Smith 1984). Ecosystems are characterised by critically low soil nutrient contents (Lawley *et al.* 2004; Engelen *et al.* 2008a) and the harsh climatic conditions (Engelen *et al.* 2008b). Instability of the simple mineral soils, largely through freeze-thaw processes, is thought to be a limiting factor for the initial establishment and survival of biota (Lewis Smith 1993; Wynn-Williams 1993) and the subsequent development of ecosystems.

The macroflora of Coal Nunatak is not extensive. The margins of frost-sorted soil polygons support limited development of small bryophyte cushions and tiny lichen populations. Only six bryophyte species (of 6 genera, British Antarctic Survey, unpubl. data) and 14 lichen species (11 genera) (Engelen *et al.* 2008c) are currently known. Additionally, a variety of soil inhabiting microbiota have been identified using molecular biological techniques (Brinkmann *et al.* 2007). Lichens possess a range of features that equip them to cope with harsh and unpredictable environmental conditions, being able to take advantage of short periods suitable for metabolic activity, interspersed with varying periods of anabiosis during which they may experience extreme temperatures, high radiation loads, desiccation and physical abrasion (Kappen & Lange 1969; Longton 1988). However, to date, little research attention has been devoted to understanding the life history features that underlie the evident ability of lichens to dominate terrestrial communities under more severe environmental conditions than are tolerated by other elements of the flora.

The majority of lichens recorded from Coal Nunatak are epilithic (e.g. *Usnea lambii* syn. *sphacelata* R. Br. (1823) Wirtz, *Pseudephebe minuscula* (Nyl. Ex Arnold) Brodo & D. Hawksworth (1977), *Buellia papillata* (Sommerf.) Tuck. (1866), *Lecidella pataviana* (A. Massal.) Knoph & Leukert (1990)), with only a few species colonising the soil surface (e.g. *Candelariella flava* (C.W. Dodge & Baker) Castello & Nimis (1994), *Psoroma tenue* Henssen (1981)). The sterile, leprose, species *Lepraria borealis* Lohtander & Tønberg (1994) is the most widespread species found, and is often associated with *Usnea lambii*, *Ochrolechia frigida* (Sw.) Lyngby (1928) and *Tephrolema disciformis* Øvstedal sp. nov. Our study focuses on the life history of *L. borealis*. *L. borealis* is a bipolar species (Øvstedal & Lewis Smith 2001), and is characterised by a simple thallus organisation without the formation of apothecia (Crespo *et al.* 2006). Reproduction occurs through the formation of vegetative diaspores, which results in both bionts being dispersed together within a single propagule, and relichenisation not being required.

## Materials and Methods

Coal Nunatak is a broad mountain summit ridge located on south-east Alexander Island (70°03'S 068°31'W) (Fig. 1). The nunatak has a north-east to south-west orientation and its summit is 467m above sea level. The development of cryptogamic communities is largely restricted to the shallow north-west slopes of the ridge at c. 400-430m a.s.l. Surface geomorphology is characterised by extensive development of patterned ground and other typical periglacial features (e.g. frost-sorted soil polygons, stone stripes), and exposed bedrock (Engelen *et al.* 2008a).



**Figure 1:** Localities: **A**, Alexander Island, the arrow marks the location of Coal Nunatak; **B**, Coal Nunatak, the circle marks the location of the research area at the north eastern extent of the Nunatak; **C**, The research area on Coal Nunatak.

On Coal Nunatak *L. borealis* is the dominant crustose lichen species on both soil and rock habitats. The lichen predominantly colonises either directly on or very closely associated with several other lichen species. It does not develop a well-structured thallus, rather being characterised by a leprose thallus without a distinct medulla or marginal lobes. Colonies are generally 2-3mm in diameter, often coalescing into larger patches coloured white to pale grey. It forms soredia-like structures of 90-110µm, which agglomerate into larger

consortia whose surface structure is characterised by a dense mass of loose hyphal ends (Øvstedal & Lewis Smith 2001).

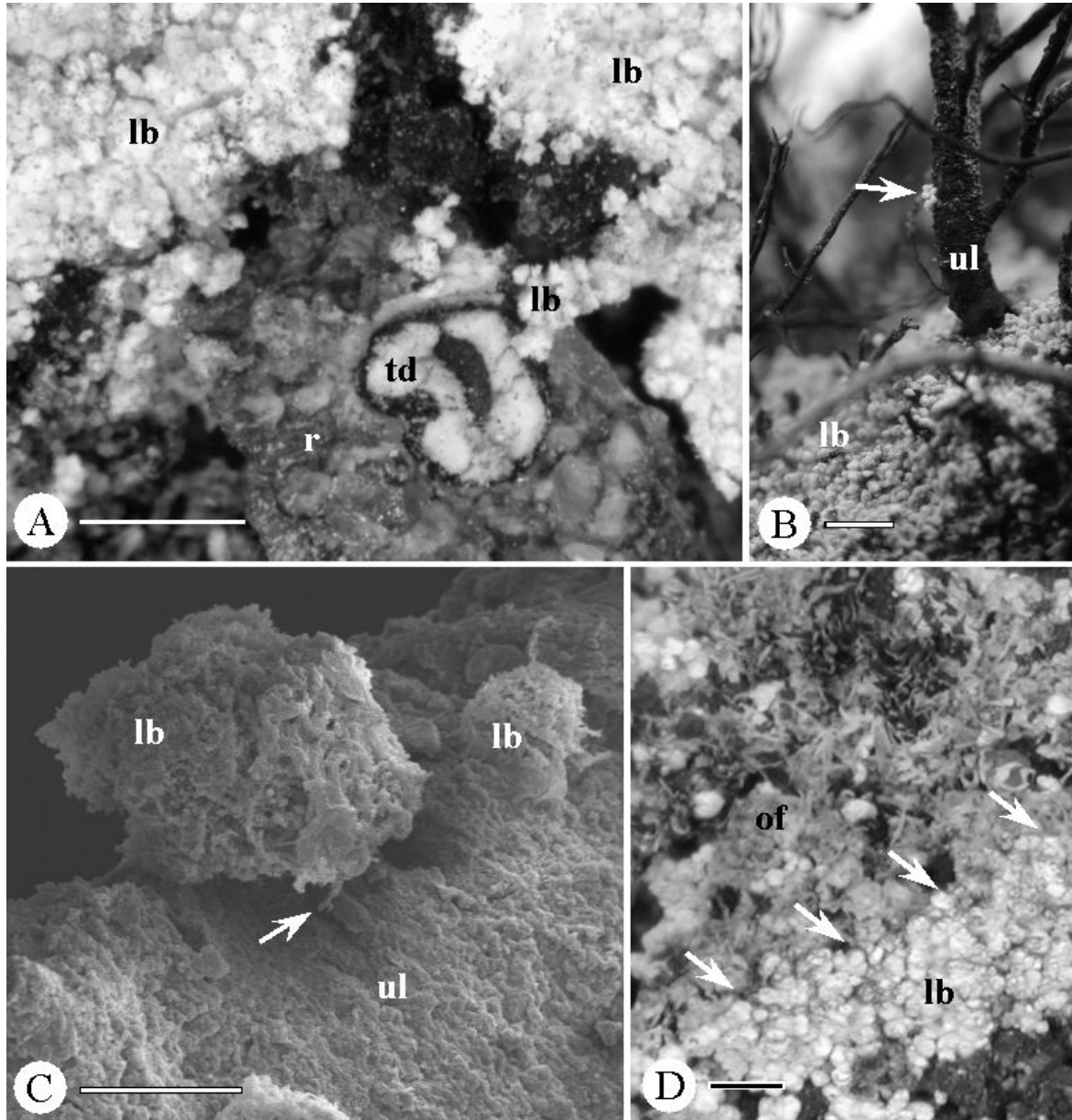
Lichen samples were collected from soil sites associated with small rocks. They were composed of *Lepraria borealis* either in association with *Usnea lambii*, *Tephromela disciformis* or *Ochrolechia frigida*. *L. borealis* and *O. frigida* colonise the soil surface and, more infrequently, bryophytes. *U. lambii* and *T. disciformis* colonise rock surfaces only. Samples were temporarily stored dry under field conditions before being transported to the British Antarctic Survey Rothera Research Station (Adelaide Island), where they were frozen (-20°C) and subsequently returned to the laboratory in Düsseldorf. Taxonomic determination relied on standard morphological and anatomical features. Morphological and anatomical investigations used both light and scanning electron microscopy (LEO 1400). Photobiont identity was established (n = 3 independent samples each lichen species) through a molecular analysis of the internal transcribed spacer (ITS) region of the rDNA (Friedl and Rokitta 1997; Helms *et al.* 2001; Romeike *et al.* 2002; Schaper & Ott 2003; Engelen *et al.* 2008c). DNA extraction, PCR, sequencing and the phylogenetic analysis were completed as described by Romeike *et al.* (2002).

## Results and Discussion

Three distinct photobionts were identified associated with *L. borealis* at Coal Nunatak, representing two different genotypes of the genus *Trebouxia* and one of the genus *Asterochloris*. The ITS rDNA sequences of the photobionts found in *L. borealis* were to 100% identical to those of photobionts found in the specific lichens that were spatially closely associated with each of the samples obtained. When growing in association with *T. disciformis* (Fig. 2a) or *U. lambii* (Fig. 2b, c) *L. borealis* contained the same *Trebouxia* genotypes as the associated lichens (Fig. 3). Likewise, in association with *Ochrolechia frigida* (Fig. 2d) the same *Asterochloris* genotype was present in both lichens (Fig. 3).

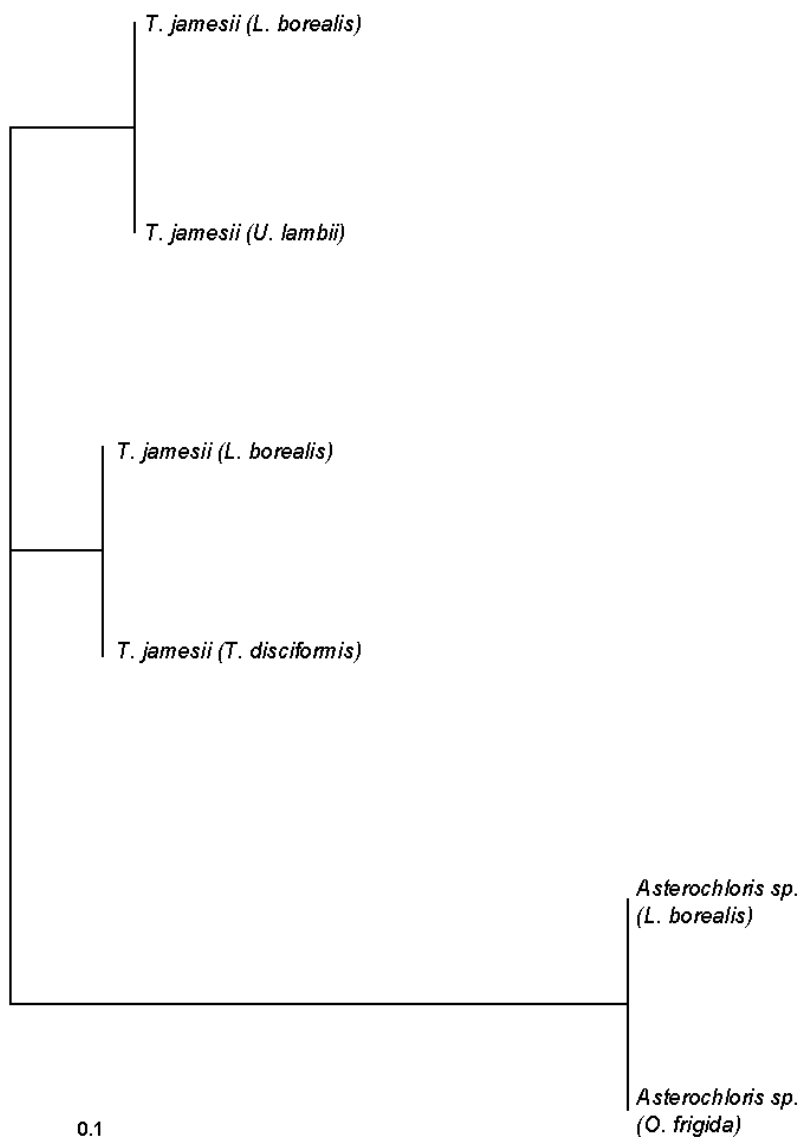
That *L. borealis* is able to form its characteristic thallus with three different photobiont species of two different genera indicates an unusually low level of selectivity of the lichen-forming fungus in this symbiosis. ‘Selectivity’ describes the degree to which symbionts interact preferentially with one another (Galun 1988). High levels of mycobiont selectivity automatically lead to a low diversity of suitable photobionts being present in a lichen genus, as is found in the family Cladoniaceae (Piercy-Normore & DePriest 2001) and the genera *Physcia* (Helms *et al.* 2001) and *Letharia* (Kroken & Taylor 2000). In contrast, a lower level of selectivity and a wider diversity of photobionts has been reported in the endemic Antarctic species *Umbilicaria antarctica* (Romeike *et al.* 2002), interpreted as a

form of plasticity that can be advantageous under extreme environmental conditions. Low selectivity describes the association of a lichen-forming fungus with more common algal species in the habitat. A change of environmental conditions may cause a replacement of the algal symbiont towards a different species or genotype appearing as a preference by the fungal partner (Piercy-Normore 2006).



**Figure 2:** *Lepraria borealis* in close association with *Tephromela disciformis*, *Usnea lambii* and *Ochrolechia frigida*. **A**, *L. borealis* (lb) associated with *T. disciformis* (td) growing on a small rock (r); **B**, *L. borealis* (lb) associated with *U. lambii* (ul). Thalli of *L. borealis* (arrow) are attached to the thallus of *U. lambii*; **C**, Thalli of *L. borealis* (lb) are attached by outgrowing hyphae (arrow) to the thallus of *U. lambii* (ul); **D**, *L. borealis* (lb) associated with *O. frigida* (of); Arrows mark the borderline between *O. frigida* and *L. borealis*.

Scales: A=2mm; B=1mm; C=100µm; D=5mm



**Figure 3:** Neighbour-joining tree of the 2 *Trebouxia* genotypes found as photobionts of *L. borealis*, *U. lambii* and *T. disciformis* and the *Asterochloris* genotype found as photobiont of *L. borealis* and *O. frigida*. Scale: 0.1 kb

The interaction between *L. borealis* and its various host lichen species differs from the interactions described for *Fulgensia bracteata* and *Toninia sedifolia* (cf. Ott *et al.* 1995). As *F. bracteata* overgrows the thallus of *T. sedifolia*, the germinating hyphae invade the thallus of the latter, ‘capturing’ the photobiont for incorporation into its own thallus. Molecular genetic analyses confirm that both lichen species share the identical photobiont. The end point of the interaction is that the thallus of *T. sedifolia* degenerates. In contrast, the interaction between *L. borealis* and its ‘host’ lichen species can be described as very loose. In this case, a

limited number of short hyphae are involved in contact between soredia of *L. borealis* and *U. lambii* (Fig. 2c) and the other two species. Although it is clear that contact is made with the thallus surface, it has not been confirmed whether the thallus itself is penetrated because of substantial difficulties on preparation for light microscopy and SEM. Repeated attempts failed caused by the loose contact between *L. borealis* and the respective lichen species.

Expression of the unusually low photobiont selectivity of *L. borealis* appears to be modulated through the mycobiont always being associated with the specific photobiont of the interacting or ‘host’ lichen species. However, it remains unclear when or how the

exchange or ‘capture’ of the photobiont takes place between lichen species. As *L. borealis* does not rely on sexual reproduction mechanisms (in which the two bionts are dispersed separately), it has no requirement for relichenisation. Rather, it reproduces using soredia-like thallus pieces, in which both bionts are dispersed together. The thallus structure of *L. borealis* is relatively poorly defined, being a loose conglomerate of fungal hyphae and green algae, which suggests that the symbiotic contact between bionts may be unspecialised.

In the context of the harsh environmental conditions of Coal Nunatak, the particular low degree of selectivity found in the mycobiont of *L. borealis* can be interpreted as highly advantageous for colonisation and adaptation and therefore for competition with other lichen species in extreme habitats.

### Acknowledgements

We thank the British Antarctic Survey for logistic support allowing access to the study site on Alexander Island, and its staff at Rothera Research Station for their support. We are especially thankful to the BAS field assistants Neil Stevenson and Robin Jarvis for their kind and invaluable technical support in the field. Thanks are due to Dag Øvstedal and Hannes Hertel for determination of the lichen species. This project was funded by a grant of the Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG) to SO (Ot96/10-1/2/3) and the Düsseldorf Entrepreneurs Foundation, and also forms an output of the BAS BIOFLAME and SCAR EBA scientific programmes. These results are included in the doctoral thesis of A.E.

### References

- Bednark-Ochyra, H., Vána, J., Ochyra, L. & Lewis Smith, R. I. L. (2000)** *The liverwort flora of Antarctica*. Cracow: Polish Academy of Sciences.
- Brinkmann, M., Pearce, D. A., Convey, P. & Ott, S. (2007)** The cyanobacterial community of polygon soils at an inland Antarctic nunatak. *Polar Biology* 30: 1505-1511.
- British Antarctic Survey (2004)** Antarctica, 1:10 000 000 scale map. BAS (Misc) 11. Cambridge: British Antarctic Survey.
- Crespo, A., Arguello, A., Lumbsch, H.T., LLimona, X. & Tønsberg, T. (2006)** A new species of *Lepraria* (Lecanorales: Stereocaulaceae) from the Canary Islands and the typification of *Lepraria isidiata*. *The Lichenologist* 38: 231-221.
- Engelen, A., Convey, P., Hodgson, D. A., Worland, M. R. & Ott, S. (2008a)** Soil properties of an Antarctic inland site: implications for ecosystem development. *Polar Biology*. In print
- Engelen, A., Worland, R., Convey, P., Ott, S. (2008b)** Meso- and microclimate conditions of lichen habitats at an Antarctic terrestrial inland site, Coal Nunatak, Alexander Island. *Oecologia*. submitted
- Engelen, A., Buschbom, J., Convey, P. & Ott, S. (2008c)** Selectivity and specificity of algal partners in lichen symbioses at coastal and inland sites in Antarctica. *New Phytologist*. submitted
- Friedl, T. & Rokitta, C. (1997)** Species relationships in the lichen genus *Trebouxia* (Chlorophyta, Trebouxiophyceae): molecular phylogenetic analyses of nuclear-encoded large subunit rRNA gene sequences. *Symbiosis* 23: 125-148.
- Galun, M. (1988)** Lichenization. In *CRC Handbook of Lichenology II* (M. Galun, ed): 153-169. Boca Raton: CRC Press.
- Helms, G., Friedl, T., Rambold, G. & Mayrhofer, H. (2001)** Identification of photobionts from lichen family Physciaceae using algal-specific ITS rDNA sequencing. *The Lichenologist* 33: 73-86.



- Kanda, H., Ohtani, S. & Imura, S. (2002)** Plant Communities at Dronning Maud Land. In *Ecological Studies 154. Geoecology of Antarctic Ice-Free Coastal Landscapes* (L. Beyer & M. Bölter, eds): 249-264. Berlin, Heidelberg: Springer.
- Kappen, L. & Lange, O. L. (1969)** Cold resistance of lichens. *Cryobiology* 6: 267.
- Kroken, S. & Taylor, J. W. (2000)** Phylogenetic species, reproductive mode, and specificity of the green alga *Trebouxia* forming lichens with the fungal genus *Letharia*. *The Bryologist* 103: 645-650.
- Lawley, B., Ripley, S., Bridge, P. & Convey, P. (2004)** Molecular analysis of geographic patterns of eukaryotic diversity in Antarctic soils. *Applied and Environmental Microbiology* 5963-5972.
- Lewis Smith, R.I. L. (1984)** Terrestrial plant biology of the sub-Antarctic and Antarctic. In *Antarctic Ecology* (R. M. Laws, ed.): 61-162. London: Academic Press.
- Lewis Smith, R. I. L. (1993)** Dry coastal ecosystems of Antarctica. In *Ecosystems of the world 2A, Dry coastal ecosystems, Polar regions and Europe* (E. van der Maarle, ed.): 51-71. Amsterdam: Elsevier.
- Longton, R. E. (1988)** *Biology of polar bryophytes and lichens*. Cambridge, New York: Cambridge University Press.
- Ochyra, R. (1998)** *The moss flora of King George Island, Antarctica*. Cracow: Polish Academy of Sciences.
- Olech, M. (2002)** Plant Communities on King George Island. In *Ecological Studies 154. Geoecology of Antarctic Ice-Free Coastal Landscapes* (L. Beyer & M. Bölter, eds): 215-231. Berlin, Heidelberg: Springer.
- Ott, S., Meier, T. & Jahns, H. M. (1995)** Development, regeneration, and parasitic interactions between the lichens *Fulgensia bracteata* and *Toninia caeruleonigricans*. *Canadian Journal of Botany* 73: 595-602.
- Øvstedal, D. O. & Lewis Smith, R. I. L. (2001)** *Lichens of Antarctica and South Georgia. A guide to their identification and ecology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Peck, L. S., Convey, P. & Barnes, D. K. A. (2006)** Environmental constraints on life histories in Antarctic ecosystems: tempos, timings and predictability. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 81: 75-109.
- Piercy-Normore, M. D. (2006)** The lichen-forming ascomycete *Evernia mesomorpha* associates with multiple genotypes of *Trebouxia jamesii*. *New Phytologist* 169: 331-344.
- Piercy-Normore, M. D. & DePriest, P. T. (2001)** Algal switching among lichen symbioses. *American Journal of Botany* 8: 1490-1498.
- Romeike, J., Friedl, T., Helms, G. & Ott, S. (2002)** 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* 19: 1209-1217.
- Schaper, T. & Ott, S. (2003)** Photobiont selectivity and interspecific interactions in lichen communities. I. Culture experiments with the mycobiont *Fulgensia bracteata*. *Plant Biology* 5: 441-450.
- Seppelt, R. (2002)** Plant Communities at Wilkes Land. In *Ecological Studies 154. Geoecology of Antarctic Ice-Free Coastal Landscapes* (L. Beyer & M. Bölter, eds): 233-248. Berlin, Heidelberg: Springer.
- Wynn-Williams, D. D. (1993)** Microbial processes and the initial stabilisation of fellfield soil. In *Primary Succession on Land* (J. Miles & D. W. H. Walton, eds): 17-32. Oxford: Blackwell.

## 6. Summary

The results presented clearly demonstrate the early developmental stage of the ecosystem of Coal Nunatak. The pedogenesis as part of ecosystem development is present in an initial stage, characterised by a low degree of weathering of the soil forming material and low biotic activity, mirrored by low organic matter and an almost neutral soil pH. The low content of nutrients and water in the soil, the unstable substrate and extreme climatic conditions are factors, that limit colonisation at Coal Nunatak to special microniches. Such niches might provide environmental conditions more suitable for colonisation processes.

Macroscopic visible organisms as lichens and mosses form communities and small populations colonising these microniches. Lichens as well as mosses are poikilohydric organisms and therefore, well adapted to the severe environmental conditions of Coal Nunatak. Besides adaptation mechanisms of single organisms interactions within communities are of great importance for colonisation processes. Depending on interactions limited resources as e.g. nitrogen or water can be used more efficient. Especially within lichen communities at habitats characterised by extreme environmental conditions intense interactions occur.

Lichens are symbiotic organisms consisting of a fungus, the mycobiont, and an algae or/and a cyanobacterium, the photobiont. The ecological potential of the lichen symbioses seems to be responsible for the ability of lichens to colonise extreme habitats as deserts, high mountain ranges and polar regions. Examinations on the lichens of Coal Nunatak have shown that there is obviously a high selectivity of the mycobionts concerning the suitable photobionts. This might indicate a distinct fine tuning of the symbiotic relationship between fungal and algal symbiont.

The very slow progression of ecosystem development and successional processes at Coal Nunatak is caused by the extreme environmental conditions of this location. The developmental stage of the ecosystem can be described as a “quasi-climax” level of an initial colonisation stage, which has not changed significantly since the last glacial maximum, c. 7000 a bp. In the context of the rapid regional warming that is being measured along the Antarctic Peninsula, these ecosystem provides a valuable baseline for monitoring the consequences of environmental change and identifying when ‘quasi-climax’ conditions are replaced by accelerated biological successional processes. New species from northern regions as found as diaspores at Coal Nunatak could get established, which might lead to tremendous changes in the ecosystem.

Therefore the recent ecosystem of Coal Nunatak may serve as model system, which mirrors the environmental conditions and vegetation development since the end of the last glacial maximum or at least comes close to this conditions.

## **Erklärung**

Die hier vorgelegte Dissertation habe ich eigenständig und ohne unerlaubte Hilfe angefertigt. Die Dissertation wurde in der vorgelegten oder in ähnlicher Form noch bei keiner anderen Institution eingereicht. Ich habe bisher keine erfolglosen Promotionsversuche unternommen.

Düsseldorf, den 14.05.08

(Andreas Engelen)

## Danksagung

An dieser Stelle möchte ich Allen Danken die mich in den letzten Jahren meiner Promotion begleitet und unterstützt haben.

Mein besonderer Dank gilt Frau Prof. Dr. Sieglinde Ott, die es mir ermöglichte an einem ganz besonderen und wunderschönen Ort, an den nur wenige Menschen gelangen, eine sehr interessante Arbeit durchzuführen.

Ich möchte mich auch bei Herrn Prof. Dr. Dieter Willbold für die Übernahme des Koreferats bedanken.

Allen aktiven und ehemaligen Mitgliedern unserer Arbeitsgruppe möchte ich für das angenehme Arbeitsklima und ihre Hilfsbereitschaft danken. Besonders möchte ich an dieser Stelle meinen Mitdoktoranden Marcus Brinkmann erwähnen, der mich in die molekularbiologische Laborarbeit eingeführt hat. Herrn Dr. Günter Schuster möchte ich für seine Hilfe bezüglich kniffliger, elektronischer Geräte danken. Durch ihn bin ich mit dem Innenleben von Computern sehr vertraut geworden. Den technischen Assistentinnen Ulrike Eilersiek und Eva Maria Posthoff danke ich für ihre praktische Hilfe bei molekularbiologischen Laborarbeiten und dem Ansetzen von Kulturen. An dieser Stelle möchte ich auch Constanze Fiege und Eva Langer erwähnen, die mit ihren Diplomarbeiten ein weiteres Stück in das Puzzle des Ökosystems von Coal Nunatak eingefügt haben. Auch möchte ich der Biologie Werkstatt danken für die Anfertigung von speziellen Probenbehältern und Messsensoren. Stellvertretend für die Mitarbeiter der Werkstatt seien hier Herr Seidel von der Schlosserei und Herr Müller von der Elektronikabteilung erwähnt.

Dr. Alexander Ickinger vom geologischen Institut der Heinrich-Heine-Universität und Thorsten Unterhuber möchte ich für ihre Hilfe bei der Untersuchung der Bodenproben danken. Dr. Jutta Buschbom vom fortsgenetischen Institut der Uni Hamburg danke ich für ihre fachliche Unterstützung bei der Auswertung molekularbiologischer Daten. Prof. Dr. Dag Olav Øvstedal (University of Bergen, Department of Botany), Prof. Dr. Hannes Hertel (Botanische Staatssammlung München), Dr. Soili Stenroos (University of Helsinki, Finnish Museum of Natural History) und Dr. Nora Wirtz sei für die Bestimmung der Flechtenarten gedankt.

Ohne die logistische Unterstützung der British Antarctic Survey wäre die Durchführung dieser Studie nicht möglich gewesen. Besonders möchte ich den Feldassistenten Neil Stevenson und Robin Jarvis danken, die mich während der Freilandarbeiten tatkräftig unterstützt haben. Auch dem Personal der Forschungsstation Rothera sei an dieser Stelle gedankt. Für die fachliche Kooperation möchte ich mich bei Dr. Peter Convey, Dr. Roger Worland, Dr. Dominic Hodgson und Dr. Kevin Hughes bedanken. Den technischen Assistenten Paul Geissler und Mairi Nicolson danke ich für ihre Hilfe bei der Klimadatenerfassung. Dr. Kevin Hughes und Michael Dinn möchte ich besonders für ihre Gastfreundschaft danken, die ich während mehrerer Aufenthalte in Cambridge bei der British Antarctic Survey genießen durfte.

Finanziert wurde dieses Projekt von der Deutschen Forschungsgemeinschaft. Besonders möchte ich mich für die Vergabe eines Stipendiums bei der Düsseldorf Entrepreneurs Foundation bedanken.

Zuletzt möchte ich meiner Familie, Marita und meinen Eltern danken, die immer für mich da waren und mich in allem unterstützt haben.