

Zur Biogeographie und ökophysiologischen Anpassung bipolarer Flechten

Maik Veste, Cottbus und Tassilo Feuerer, Hamburg

Abstract. Aspects of biogeographical relation and ecophysiological adaptation of bipolar lichens, based on more than 200.000 distributional data sets as well as ecophysiological measurements of Antarctic lichens, are discussed. For the first time calculated values of similarity of the Antarctic region with all other continents are presented. The isolated position of the Antarctic lichen flora is confirmed. Sørensen indices are visualized by diagrams. Antarctic lichen populations of *Usnea aurantiaco-atra* show low net photosynthesis rates compared to those of most species from less extreme habitats, due to low temperature, nitrogen limitation and low chlorophyll content.

1 Einleitung

Die Pflanzenwelt, zu der wir hier auch die Flechtenflora zählen, kämpft an wüstenhaften Standorten, vor allem aber in Polnähe, mit den schwierigsten Bedingung weltweit. Es ist sowohl die Kälte, als auch die Trockenheit, die dazu führen, dass größere Teile der kontinentalen Antarktis vegetationsfrei sind. Die maritime Antarktis dagegen bietet einigen Flechten und Moosen erträgliche, ja sogar günstige Umweltbedingungen (WALTER & BRECKLE 1991, KAPPEN 2000). Hier finden sich an bevorzugten Standorten bis zu 200 Flechtenarten auf einem einzigen Quadratkilometer (LEWIS SMITH 2007). Zur maritimen Antarktis zählen neben der westlichen Küste der antarktischen Halbinsel auch die Süd-Orkney-Inseln, die Süd-Shetland-Inseln, die Süd-Sandwich-Inseln und die Bouvet-Insel. Die Lufttemperaturen überschreiten hier mindestens ein bis zwei Monate lang die Null-Grad-Grenze, die Niederschläge liegen zwischen 350 und 500 Millimeter. 17 subantarktische Inseln oder Inselgruppen stehen der maritimen Antarktis ökologisch nahe, darunter auch die Antipoden-Inseln, die Macquarie-Insel, die Campbell-Insel, die Prinz-Edward-Inseln, das Tristan-da-Cunha-Archipel, die Crozet-Inseln, die Kerguelen sowie die Heard-Insel und die Macdonald-Inseln.

Ziel der lichenologischen Forschung in der Umgebung der Pole ist es unter anderem, die Verbreitung aller Taxa zu dokumentieren, deren phylogeographische Beziehung zu verwandten Arten anderer Kontinente oder Regionen zu klären, wie auch die Evolution der Arten und als Grundlage dafür, deren ökophysiologische Anpassungen zu analysieren. Die Erforschung evolutiver Prozesse bipolarer Arten ist dabei von besonderem Interesse, da viele der Disjunktionen durch relativ junge Fernverbreitungsereignisse entstanden sind. Es ist zu erwarten, dass in diesen Fällen Artbildungsprozesse modellhaft zu beobachten sind. Die Untersuchung der Korrelation genetischer Daten mit ökophysiologischen Eigenschaften von Populationen beider Polregionen wird dabei als erster Schritt verstanden. Durch die Charakterisierung zentraler Lebensprozesse, wie der Photosynthese und der Atmung einzelner Populationen ist es möglich, deren Dynamik unter sich ändernden Umweltbedingungen einzuschätzen und neben Rückschlüssen auf ihre Vegetationsgeschichte auch ihr Verhalten unter dem Einfluss einer regionalen

Temperaturerhöhung, wie sie für die maritime Antarktis beschrieben wird (IPCC 2007), zu modellieren.

2 Zur Biogeographie bipolarer Flechten

Aus der Antarktis im weiteren Sinn, also dem antarktischen Kontinent und den subantarktischen Inseln sind gegenwärtig etwa 400 Flechtenarten (LEWIS SMITH 2007) gemeldet, vom antarktischen Festland und den Süd-Shetland Inseln 247 Arten (FEUERER 2008). Eine panarktische Artenliste (KRISTINSSON et al. 2006) zählt 1899 Taxa auf. Dabei ist die taxonomische Umgrenzung der beteiligten Arten in vielen Fällen problematisch, in der Antarktis mehr noch als in der Arktis. Die einzelnen Bearbeitungen der antarktischen Arten in den letzten Jahrzehnten (DOGDE 1973, CASTILLO & NIMIS 1995, OLECH 2001, ØVSTEDAL & LEWIS SMITH 2001) unterscheiden sich erheblich hinsichtlich der Anzahl der akzeptierten Sippen, wie auch deren taxonomischer Bewertung. Trotz großzügiger, vor allem auf die Antarktis, aber auch auf die Arktis ausgerichteter Forschungsprogramme verbleiben viele Unsicherheiten (ROGERS 2007). Breit angelegte molekulare Routineuntersuchungen der letzten Jahre haben zur Klärung beigetragen (KIM et al. 2006), jedoch machen Untersuchungen, die sich mit einzelnen Arten oder Artengruppen beschäftigen, deutlich, dass zentrale Fragen offen bleiben. So ist die Umgrenzung mehrerer *Usnea*-Arten der Sektion *Neuropogon* auch nach aufwendigen Bearbeitungen mehrerer Gene zahlreicher Individuen weiterhin ungeklärt (SEYMOUR et al. 2007, WIRTZ 2006). LEWIS SMITH (2007: 387) rechnet in der Zukunft mit einem Anstieg der Artenzahlen in Zusammenhang mit detaillierten Bearbeitungen und dem Schließen der Besammlungslücken durch umfänglichere Feldforschung.

Die Floren von Arktis und Antarktis setzen sich aus verschiedenen Elementen zusammen, von denen das bipolar disjunkte Element bereits früh besondere Beachtung fand (DU RIETZ 1926, 1940, LAMB 1947, LINDSAY 1977, WALKER 1985). JØRGENSEN (1983) zählt bis zu 25 Prozent der antarktischen Flechtenflora zum bipolaren Element. Die Zählung ihrer Mitglieder erlaubt einen gewissen Spielraum, je nach der Wertung von subkosmopolitisch verbreiteten Arten und solchen Arten, die zwar in den gemäßigten Breiten beider Halbkugeln vorkommen, nicht jedoch sowohl in der Arktis als auch in der Antarktis. Während die panarktische Flechtenflora nicht streng von den benachbarten Floren der Nordhalbkugel zu trennen ist, besitzt die antarktische Flora eine bemerkenswerte Eigenständigkeit. Diese Sonderstellung wird in den Diagrammen des Sørensen-Index der einzelnen Kontinente deutlich (Fig. 1).

Dazu wurden die Checklisten (FEUERER 2008) aller Länder folgender Großregionen jeweils addiert: Afrika, Antarktis, Asien, Australien, Europa, Mittelamerika und Karibik, Mittlerer Osten, Nordamerika, Ozeanien und Südamerika. Diese Gliederung entspricht einer, vor allem im amerikanischen Bereich, in neuerer Zeit üblichen Einteilung. Die Antarktis besitzt die geringste Übereinstimmung mit allen anderen Regionen. Der Sørensen-Index liegt hier nur bei 0,04 für die Ähnlichkeit mit Mittelamerika und der Karibik. Der ähnlichste Kontinent ist mit 0,1 Australien. Australien seinerseits hat geringe Ähnlichkeiten mit den anderen Großregionen. Diese Sonderstellung der antarktischen Flechtenflora ist angesichts des hohen Anteils bipolarer oder subkosmopolitischer Arten besonders bemerkenswert.

Sørensen-Index

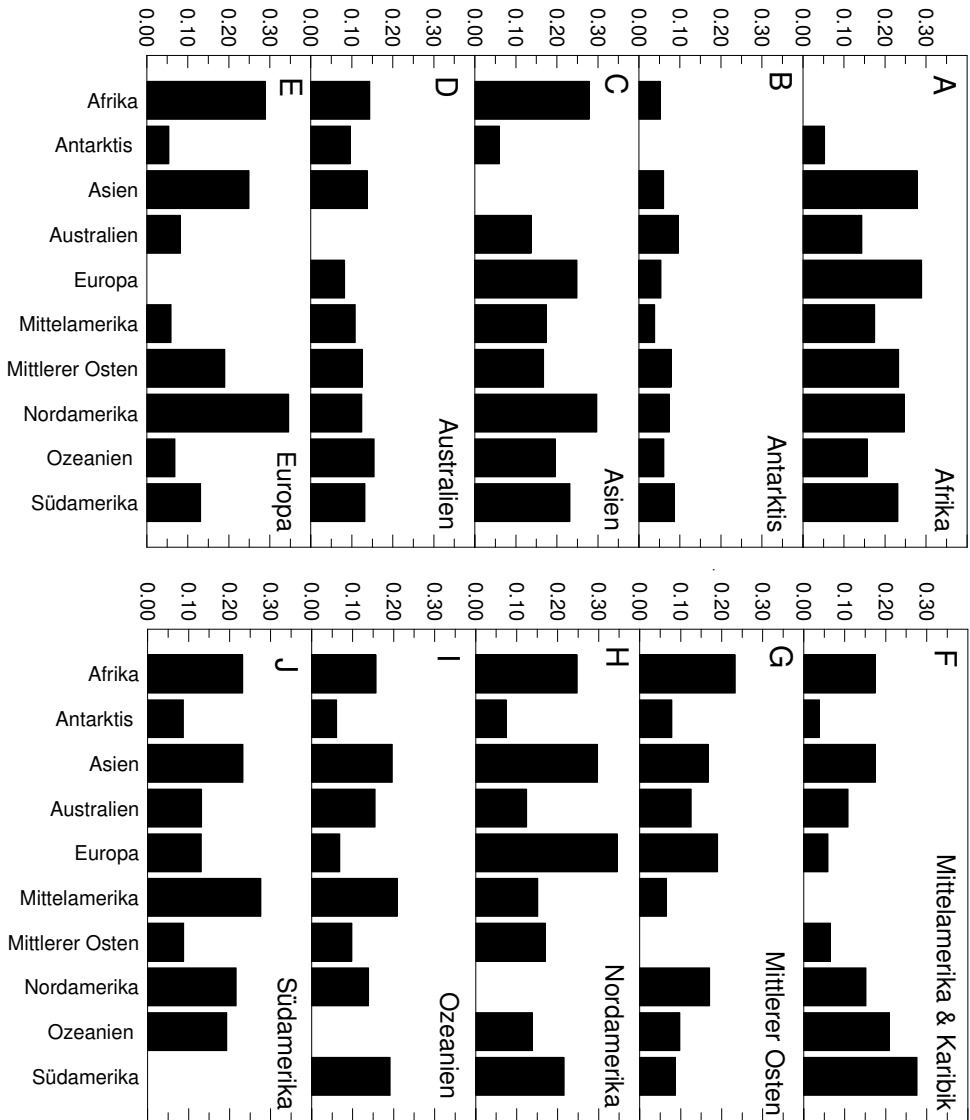


Abb. 1: Ähnlichkeits-Indizes der Großregionen nach SØRENSEN.

Fig. 1: Index of similarity for continental regions after SØRENSEN.

Dabei ist die Ähnlichkeit der Flechtenfloren verschiedener Großregionen durchschnittlich kleiner als diejenige von Moosen, aber größer als diejenige von Blütenpflanzen und Farnen. Ursache ist die unterschiedliche durchschnittliche Größe der Verbreitungsgebiete der Arten. Flechten besitzen kleinere Verbreitungsgebiete als Moose, aber größere als Blütenpflanzen und Farne. Gegenwärtig sind Verbreitungsdaten aller Pilze nicht ausreichend zugänglich um zusammenfassende Aussagen formulieren zu können. Jedenfalls besitzen manche Gruppen, z. B. die Polyporales, größere Verbreitungsgebiete als Flechten und damit größere Ähnlichkeiten ihrer Großregion-Floren (MUELLER et al. 2006). Die festgestellte Ähnlichkeit der antarktischen Flechtenflora mit dem australischen Florenreich ist vorwiegend durch Übereinstimmungen mit Neuseeland verursacht, dessen Flora in diesem Ansatz mit derjenigen Australiens zusammengefasst wurde. Die geringe Ähnlichkeit mit der Flora Südamerikas, das den geringsten Abstand zur maritimen Antarktis besitzt, kann nicht ausreichend erklärt werden. Untersuchungen von KAPPEN & STRAKA (1988) zeigen, dass eine Besiedlung der sub- und maritimen Antarktis aus Südamerika zwar möglich ist, betonen aber auch die Unterschiede der Zusammensetzung der Kryptogamenfloren der kontinentalen Antarktis zu den umliegenden Kontinenten. Ein Faktor ist vermutlich die geringe Evolutionsgeschwindigkeit bei der Entstehung extrem kälteadaptierter Arten. Die Antarktis ist erst seit dem mittleren Tertiär vereist. Vermutlich sind deshalb die seltenen Fernverbreitungsereignisse, die zu bipolaren Arten geführt haben, erfolgreicher als die Einwanderung aus Patagonien bei gleichzeitiger Kälteanpassung.

3 Ökophysiologische Anpassungen

Die physiologische Toleranz und Plastizität gegenüber extremen Umweltbedingungen stellt für Flechten einen wichtigen Faktor für die Besiedlung der polaren Gebiete dar. Als poikilohyde Organismen benötigen Flechten nur eine temporär ausreichende Wasserversorgung, um photosynthetisch aktiv zu sein. Weiterhin sind Flechten dafür bekannt, in extremen Ökosystemen sowohl bei hohen Temperaturen in Wüsten (KAPPEN 1988), als auch bei extrem niedrigen Temperaturen in den Trockentälern der Antarktis zu überleben (KAPPEN 2000). Spezielle physiologische Anpassungen erlauben es den Flechtenalgen, auch bei Temperaturen unter dem Gefrierpunkt Photosynthese zu betreiben. Die Mycobionten können auch bei niedrigen Temperaturen noch Stoffwechselprodukte von den Algen übernehmen und in Hyphenwachstum umsetzen. Gaswechsellmessungen an *Usnea aurantiaco-atra* (VESTE et al. 2006) zeigen, dass diese Flechte auch bei einer Lufttemperatur von -5°C in der Lage ist, Photosynthese zu betreiben (Abb. 2). Die optimale Photosynthese bei Lichtsättigung liegt zwischen 5°C und 15°C . Bei dieser niedrigen Umgebungstemperatur ist die Lichtsättigung der Photosynthese mit $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ sehr niedrig. Bei Temperaturen über dem Gefrierpunkt steigt die für die Sättigung benötigte Strahlungsintensität an und kann mehr als $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ betragen (Abb. 3).

Auch der Photosyntheseapparat der Flechten ist an die extrem niedrigen Temperaturen in den Polargebieten angepasst. Sowohl Gaswechsellmessungen im Freiland als auch Laboruntersuchungen der Chlorophyllfluoreszenz an *Usnea sphacelata*, *Umbilicaria aprina*, *Umbilicaria antarctica* und *Xanthoria elegans* zeigen, dass sie bei Temperaturen zwischen -10°C bzw. -17°C noch Netto-Photosynthese betreiben können (KAPPEN 1989, SCHROETER et al. 1994, BARTÁK et al. 2007).

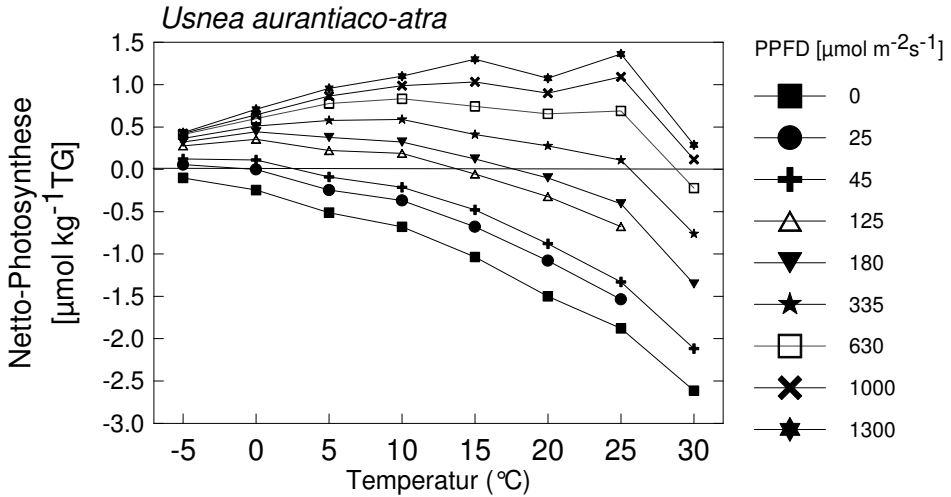


Abb. 2: Einfluss der Temperatur auf die Netto-Photosynthese bei verschiedenen Strahlungsintensitäten (PPFD = Photosynthetische Photonendichte) bei *Usnea aurantiaco-atra* von Livingston Island, Süd-Shetlands, maritime Antarktis (TG = Trockengewicht).

Fig. 2: Effects of temperature on net photosynthesis (per kg dry weight) at different irradiation levels (PPFD = Photosynthetic Photon Flux Density) of *Usnea aurantiaco-atra* from Livingston Island, Maritime Antarctic.

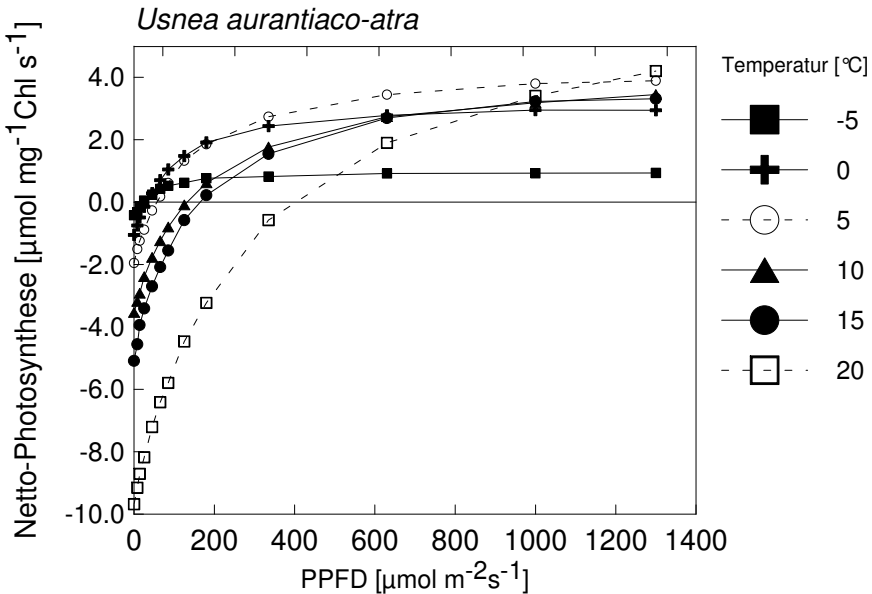


Abb. 3: Licht- und Temperaturabhängigkeit der Netto-Photosynthese von *Usnea aurantiaco-atra* von Livingston Island, maritime Antarktis; Chl = Chlorophyll, PPFD = Photosynthetische Photonendichte (nach VESTE et al. 2006).

Fig. 3: Light- and temperature dependency of net photosynthesis of *Usnea aurantiaco-atra* from Livingston Island, Maritime Antarctic, Chl = chlorophyll, PPFD = Photosynthetic Photon Flux Density (after VESTE et al. 2006).

Unterschiede in der Photosyntheseleistung der Flechten lassen sich auch kleinräumig bei *Usnea aurantiaco-atra* entlang eines Höhengradienten von der Küste bis auf 200 m ü.N.N. auf Livingston Island finden. Die maximale Photosynthese der Flechten, die unmittelbar an der Küste wuchsen, war signifikant höher als diejenige von Flechten im Inland (Abb. 4). Ursache dieses Unterschieds könnte eine bessere Nährstoffversorgung der Flechten im Strandbereich sein, da bei Flechten, wie bei höheren Pflanzen, die Stickstoffversorgung eine wichtige Rolle für die Photosyntheseleistung spielt. Auf Livingston Island lassen sich entlang einer Catena von der Küste zum Inland gute Übereinstimmungen zwischen der Nährstoffversorgung und der Photosyntheserate bei Flechten finden (VALLADARES & SANCHO 2000). Weiterhin zeigte PALMQVIST et al. (2002), dass die N-Gehalte in *U. aurantiaco-atra* in der Umgebung von Pinguinkolonien mit 8-11 g N pro kg Trockengewicht doppelt so hoch waren als außerhalb der Brutkolonien (4-5 g N kg⁻¹ TG), auch die Photosyntheseleistung war deutlich erhöht. Sowohl Laubflechten, als auch Strauchflechten sind in der Lage, den vom Wind verwehten Staub zwischen den Rhizinen bzw. den Thallusästen oder an der Thallusoberfläche zu akkumulieren und so ihre Nährstoffversorgung zu verbessern. Zwar sind die Polargebiete im allgemeinen nährstoffarme Standorte an denen Stickstoff einen limitierenden Faktor für das Wachstum und die Photosynthese darstellt (SMITH & GREMMEN 2001, WASLEY et al. 2006), aber gerade in der Nachbarschaft von Seevogelkolonien und Gebieten mit Tieraktivitäten (Robben, See-Elefanten u.a.) ist Stickstoff im Überfluss vorhanden. Massenvorkommen nitrophiler Flechtenarten weisen darauf hin (KAPPEN & SCHROETER 2002). Ein weiterer Eintragungsweg für N ist die biologische Stickstofffixierung, die in der Antarktis durch freilebende *Nostoc*-Arten auf 52–119 mg N m⁻² a⁻¹ (DAVEY & MARCHANT 1983) und in Moos-Polstern auf bis 329 mg N m⁻² a⁻¹ (NAKATSUBO & INO 1987) geschätzt wird. Im Vergleich hierzu fixieren Cyanobakterienkrusten in warmen Wüsten zwischen 0,7–1,3 g N m⁻² a⁻¹ (RUSSOW et al. 2005).

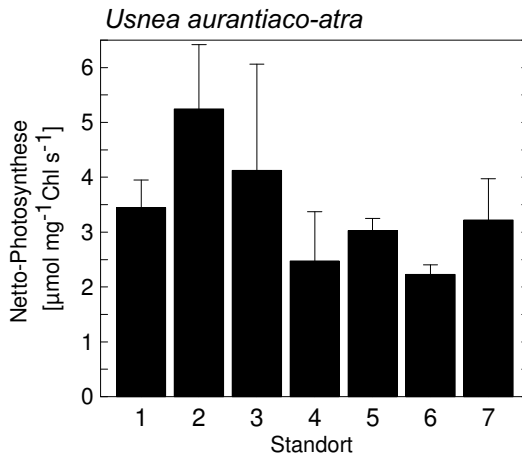


Abb. 4: Mittlere maximale Netto-Photosyntheserate von *Usnea aurantiaco-atra* an verschiedenen Standorten auf Livingston Island, Süd-Shetlands, maritime Antarktis. 1-3 direkt an der Küste, 4-7 entlang eines Höhengradienten von 40 m-200 m ü. NN (South Bay, Reinia Sofia) (Chl = Chlorophyll).

Fig.4: Mean maximum net photosynthesis of *Usnea aurantiaco-atra* at different locations on Livingston Island, South Shetlands, Maritime Antarctica, 1-3 at the coast, 4-7 along an altitudinal gradient 40 m-200 m a.s.l (South Bay, Reinia Sofia) (Chl = chlorophyll, Standort = habitat).

Deutliche Unterschiede in der physiologischen Aktivität bestehen hingegen zwischen Populationen subkosmopolitischer Flechten, die sich an die regionalen Klimabedingungen in ihrem jeweiligen Verbreitungsgebiet angepasst haben (SANCHO et al. 2000). Diese Arten folgen nicht uneingeschränkt dem Walter'schen Gesetz der relativen Standortskonstanz“, wie es von POELT (1987) auch für Flechten postuliert wurde. *Umbilicaria nylanderiana* ist eine typische bipolare Flechte. Sie kommt sowohl in der maritimen Antarktis als auch in den Rocky Mountains, Neuengland, Skandinavien und in Bergen Spaniens oberhalb der Baumgrenze vor. Labormessungen zeigten, dass die Netto-Photosynthese (bezogen auf das Trockengewicht) der mediterranen Populationen um etwa das Zehnfache über der Photosynthese der antarktischen Population lag (Abb. 5A). Ursache dieser Unterschiede ist der geringere Chlorophyllgehalt in *U. nylanderiana* aus der Antarktis (Chl a+b = 0.299 mg g⁻¹ TG) im Vergleich zu den Flechten aus der mediterranen Population (Chl a+b = 1.1012 mg g⁻¹ TG) (SANCHO et al. 2000). Auch wenn die Netto-Photosyntheserate auf den Chlorophyllgehalt bezogen wird (Abb. 5B) bleibt der Unterschied zwischen den Werten beider Populationen bestehen, was sowohl für die optimale Temperatur der Photosynthese (Abb. 6A), als auch für den Lichtkompensationspunkt (Abb. 6B) in den verschiedenen Populationen von *U. nylanderiana* gilt. Dies unterstreicht die Bedeutung der Algenpartner für die öko-physiologische Anpassungsfähigkeit der Flechten an die klimatischen Bedingungen (SANCHO et al. 2000).

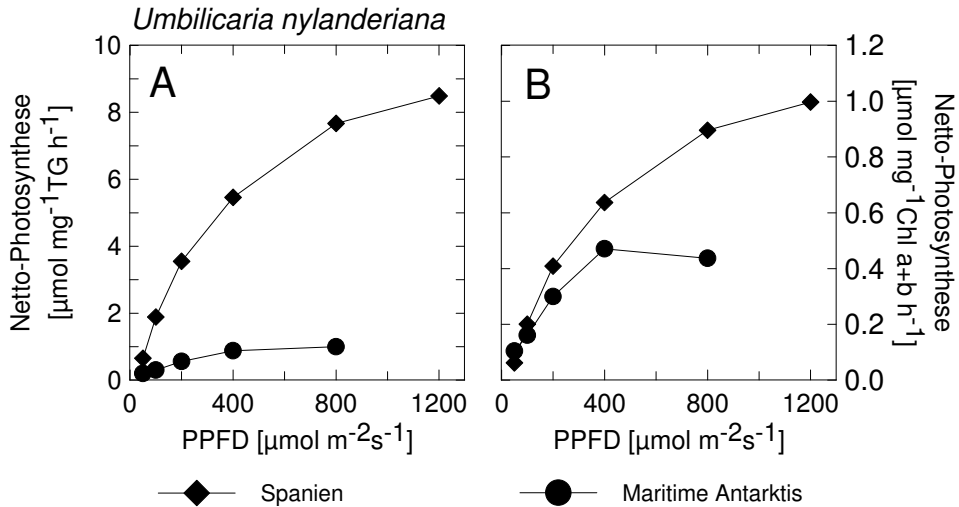


Abb. 5: Netto-Photosynthese von *Umbilicaria nylanderiana* bezogen auf das Trockengewicht (A) und auf den Gesamt-Chlorophyllgehalt (Chl a+b) (B) aus Bergen in Spanien und der maritimen Antarktis (nach SANCHO et al. 2000); (TG = Trockengewicht, PPFD = Photosynthetische Photonendichte)

Fig. 5: Net photosynthesis of *Umbilicaria nylanderiana* related to dry weight (A) and to the total chlorophyll content (Chl a+b) from Mediterranean mountains (Spain) and from the maritime Antarctic (after SANCHO et al. 2000); (TG = dry weight, PPFD = Photosynthetic Photon Flux Density)

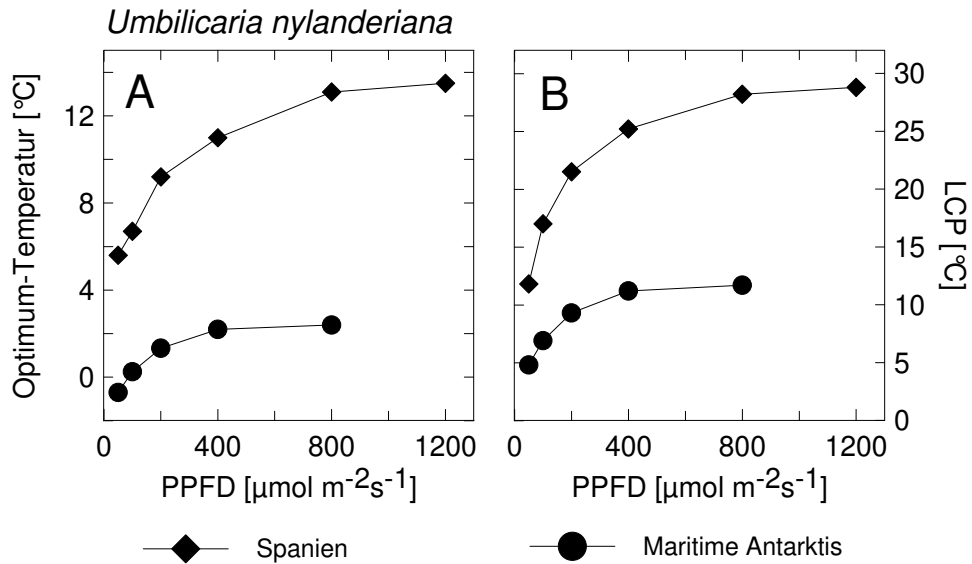


Abb. 6: Optimale Temperatur (A) und unterer Temperaturkompensationspunkt LCP (B) in Abhängigkeit von der eingestrahlt Lichtmenge (PPFD = Photosynthetic Photon Flux Density) für *Umbilicaria nylanderiana* aus Bergen in Spanien und der maritimen Antarktis (nach SANCHO et al. 2000).

Fig. 6: Optimum temperature (A) and lower temperature compensation point LCP (B) for *Umbilicaria nylanderiana* in relation to light intensity (PPFD = Photosynthetic Photon Flux Density) from Mediterranean mountains (Spain) and from the maritime Antarctic (after SANCHO et al. 2000).

4 Schlussfolgerungen und Ausblick

Die physiologische Anpassungsfähigkeit der Arten ist ein entscheidender Faktor für die zukünftige Zusammensetzung der jeweiligen Kryptogamengesellschaften und der Verbreitung ihrer Mitglieder unter dem Druck des globalen Wandels. Insbesondere die Anpassungsfähigkeit von Symbiosegemeinschaften wie die der Flechten, die aus einem photoautotrophen und einem heterotrophen Partner bestehen, ist von besonderem Interesse, da die Atmung des Mykobionten und die Photosynthese der Alge unterschiedlich, ja sogar gegenläufig auf den Temperaturanstieg reagieren können. Dabei sind die komplexen abiotischen und biotischen Interaktionen in den Ökosystemen, die auch zu neuen Vergesellschaftungen und damit anderen Ökosystemen führen, erst wenig verstanden. Diesbezügliche Daten werden gerade für das Verständnis der gegenwärtig ablaufenden Änderungen des Klimas und des damit verbundenen starken Wandels der Lebens- und Umweltbedingungen in der Arktis und Antarktis von großer Bedeutung sein. Bereits heute führt die rasche Erwärmung der Erdatmosphäre im Verlauf der vergangenen Jahrzehnte zu einer Verschiebung der Klimazonen (IPCC 2007) und als deren Folge zu

signifikanten Verschiebungen der Verbreitungsareale von Pflanzen- und Tierarten, so auch in den arktischen und sub-antarktischen Gebieten (CONVEY 2003, SANCHO & PINTADO 2004). Gerade für die Erfassung dieser langfristigen Veränderungen der Vegetation sind sowohl kontinuierliche ökophysiologische Untersuchungen als auch detaillierte Kenntnisse der Flora von grundlegender Bedeutung um Anpassungsprozesse an Klimaänderungen und ihre Auswirkungen auf die Vegetation auf allen Skalenebenen, vom Organismus bis zum Ökosystem, modellieren und einschätzen zu können. So tragen auch die breit angelegten Untersuchungen von FRED DANIÉLS wichtige Resultate für das Verständnis der Biodiversität in den arktischen Regionen und deren Änderungen unter dem Einfluss des Klimawandels bei (DANIÉLS & ALSTRUP 1996, SIEG & DANIÉLS 2005, DANIÉLS et al. 2005).

Danksagung. Die ökophysiologischen Untersuchungen von M. Veste wurden durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft im Rahmen des Schwerpunktprogramms SPP 1158 „Antarktisforschung mit vergleichenden Untersuchungen in arktischen Eisgebieten“ gefördert. Die biodiversitätsinformatischen Daten von T. Feuerer basieren auf Ergebnissen des von der Deutschen Forschungsgemeinschaft geförderten Projektes „Untersuchungen zur globalen Diversität lichenisierter Ascomyceten mittels Korrelationsanalysen von geographischen, ökologischen und anatomisch-morphologischen Daten“.

5 Literatur

- BARTÁK, M., P. VÁCZI, J. HÁJEK & J. SMYKLA (2007): Low-temperature limitation of primary photosynthesis processes in Antarctic lichens *Umbilicaria antarctica* and *Xanthoria elegans*. - *Polar Biol.* **31**: 47-51.
- CASTILLO, M. & P. L. NIMIS (1995): A critical revision of Antarctic lichens described by C. W. Dodge. - *Bibl. Lichenol.* **57**: 71-92.
- CONVEY, P. (2003): Maritime Antarctic climate change: signals from terrestrial biology. - In: DOMACK, E., BURNETT, A., LEVENTER, A. et al. (eds.): Antarctic peninsula climate variability: a historical and palaeoenvironmental perspective. - *Pub. Am. Geophys. Union Antarct. Res. Ser.* 79:45–158.
- DANIÉLS, F. J. A. & V. ALSTRUP (1996): On the vegetation of Eastern North Greenland. - *Acta Bot. Neerl.* **45**: 583.
- DANIÉLS, F. J. A., A. ELVEBAKK, S. S. TALBOT & D. A. WALKER (2005): Classification and mapping of Arctic vegetation. - *Phytocoenologia* **35** (4): 715-1079.
- DAVEY, A. & H. MARCHANT (1983): Seasonal variation in nitrogen fixation by *Nostoc commune* Vaucher at the Vestfold Hills, Antarctica. - *Phycologica* **22**: 377-385.
- DODGE, D. W. (1973): Lichen flora of the Antarctic Continent and adjacent islands. - Phoenix Publishing, Canaan, New Hampshire.
- DU RIETZ, G. E. (1926): Den subantarktiska florens bipolära element i lichenologisk belysning. - *Svensk Bot. Tidskr.* **20**: 299-303.
- DU RIETZ, G. E. (1940): Problems of bipolar plant distribution. - *Acta Phytogeogr. Suec.* **13**: 215-282.
- FEUERER, T. (2008): Checklists of lichens and lichenicolous fungi. - <http://www.checklists.de>.
- IPCC (2007): Fourth Assessment Report (AR4) – Climate Change 2007. - Intergovernmental Panel for Climate Change. <http://www.ipcc.ch/>
- JØRGENSEN, P. M. (1983): Distribution patterns of lichens in the Pacific region. - *Austral. J. Bot. Suppl. Ser.* **10**: 43-66.

- KAPPEN, L. & B. SCHROETER (2002): Plants and lichens in the Antarctic, their way of life and their relevance to soil formation. - In: BEYER, L. & M. BÖLTER (eds.): *Geoecology of Antarctic ice-free coastal landscapes*. - Springer, Heidelberg: 327-373.
- KAPPEN, L. (1988): Ecophysiological relationships in different climatic regions. - In: GALUN, M. (ed.): *CRC Landbook of lichenology*. - CRC Press, Boca Raton, Florida: 37-100.
- KAPPEN, L. (1989): Field measurements of carbon dioxide exchange of the Antarctic lichen *Usnea sphacelata* in the frozen state. - *Antarct. Sci.* **1**: 31-34.
- KAPPEN, L. (2000): Some aspects of the great success of lichens in Antarctica. - *Antarct. Sci.* **12**: 314-324.
- KAPPEN, L. & H. STRAKA (1988): Pollen and spores transport into the Antarctic. - *Polar Biol.* **3**: 173-180.
- KIM, J. H., I.-Y. AHN, S. G. HONG, M. ANDREEV, K.-M. LIM, M. J. OH, Y. J. KOH & J.-S. HUR (2006): Lichen flora around the Korean Antarctic scientific station, King George Island - Antarctic. - *J. Microbiol. (Korea)* **44**: 480-491.
- KRISTINSSON, H., E. S. HANSEN & M. ZHURBENKO (2006): Panarctic lichen checklist. CAFF-Flora group. Outprint 22. Dec. 2006.
- LAMB, I. M. (1947): A monograph of the lichen genus *Placopsis* Nyl. - *Lilloa* **13**: 151-288.
- LEWIS SMITH, R. I. (2007): Half a continent in a square kilometre: the exceptional lichen diversity of a small Antarctic island. - In: KÄRNEFELT, I. & A. THELL (eds.): *Lichenological contributions in honour of David Galloway*. *Bibl. Lichenol.* 95. - J. Cramer in der Gebrüder Borntraeger Verlagsbuchhandlung, Berlin-Stuttgart: 387-403.
- LINDSAY, D. C. (1977): The lichens of Marion and Prince Edward Islands, Southern Indian Ocean. - *Nova Hedwigia* **28**: 667-689.
- MUELLER, G. M., J. P. SCHMIT, P. R. LEACOCK, B. BUYCK, J. CIFUENTES, D. E. DESJARDIN, R. E. HALLING, K. HUORTSTAM, T. ITTURIAGA, K.-H. LARSSON, D. J. LODGE, T. W. MAY, D. MINTER, M. RAJCHENBERG, S. A. REDHEAD, L. RYVARDEN, J. M. TRAPPE, R. WATLING & Q. WU (2006): Global diversity and distribution of macrofungi. - *Biodivers. Conserv.* **16**: 37-48.
- NAKATSUBO, T. & Y. INO (1987): Nitrogen cycling in an Antarctic ecosystem 2. Estimation of the amount of nitrogen fixation in a moss community on East Ongul Island. - *Ecol. Res.* **2**: 31-40.
- OLECH, M. (2001): Annotated checklist of Antarctic lichens and lichenicolous fungi. - Institute of Botany Jagiellonian University, Kraków.
- ØVSTEDAL, D. O. & R. I. LEWIS SMITH (2001): *Lichens of Antarctica and South Georgia. A guide to their identification and ecology*. - *Studies in Polar Research*. Cambridge University Press, Cambridge.
- PALMQUIST, K., L. DAHLMAN, F. VALLADARES, A. TEHLER, L. SANCHO & J.-E. MATTSSON (2002): CO₂ exchange and thallus nitrogen across 75 contrasting lichen associations from different climatic zones. - *Oecologia* **133**: 295-306.
- POELT, J. (1987): Das Gesetz der relativen Standortskonstanz bei den Flechten. - *Bot. Jahrb. Syst.* **108**: 363-371.
- ROGERS, A. D. (2007): Evolution and biodiversity of Antarctic organisms: a molecular perspective. - *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* **362**: 2191-2214.
- RUSSOW, R., M. VESTE & F. BÖHME (2005): A natural ¹⁵N approach to determine the biological fixation of atmospheric nitrogen by biological soil crusts of the Negev desert. - *Rapid Commun. Mass Spectrom.* **19** (23): 3451-3456
- SANCHO, L. & A. PINTADO (2004): Evidence of high annual growth rate for lichens in the maritime Antarctic. - *Polar Biol.* **27**: 312-319.
- SANCHO, L. G., F. VALLADRES, B. SCHROETER & L. KAPPEN (2000): Ecophysiology of Antarctic versus temperate populations of bipolar lichens: the key role of photosynthetic partner. - In: HOWARD-WILLIAMS, C. & B. DAVISON (eds.): *Antarctic Ecosystems: Models for wider ecological understanding*. - New Zealand Natural Science, Christchurch: 190-194.
- SCHROETER, B., T. G. A. GREEN, L. KAPPEN & R. D. SEPPELT (1994): Carbon dioxide exchange at subzero temperatures. Field measurements on *Umbilicaria aprina* in Antarctica. - *Cryptog. Bot.* **4**: 233-241.

- SEYMOUR, F. A., P. D. CRITTENDEN, N. WIRTZ, D. O. ØVSTEDAL, P. S. DYER & H. T. LUMBSCH (2007): Phylogenetic and morphological analysis of Antarctic lichen-forming *Usnea* species in the group *Neuropogon*. - *Antarct. Sci.* **19**: 71-82.
- SIEG, B. & F. J. A. DANIELS (2005): Altitudinal zonation of vegetation in continental West Greenland with special reference to snowbeds. - *Phytocoenologia* **35** (4): 887-908.
- SMITH, V. R. & N. J. M. GREMMEN (2001): Photosynthesis in a sub-Antarctic shore zone lichen. - *New Phytol.* **149**: 291-299.
- VALLADARES, F. & L. G. SANCHO (2000): The relevance of nutrient availability for lichen productivity in the maritime Antarctic. - *Bibl. Lichenol.* **75**: 405-419.
- VESTE, M., B. SCHROETER, J. HERMANN, T. FEUERER, J.-P. FRAHM, T. G. A. GREEN & L. SANCHO (2006): Influence of temperature and light intensity on the photosynthesis of the lichens *Usnea aurantiaco-atra* and *Usnea antarctica* from the maritime Antarctic. - *Verh. Ges. Ökol.* **36**: 299.
- WALKER, F. J. (1985): The lichen genus *Usnea* subgenus *Neuropogon*. - *Bull. British Museum (Nat. Hist.), Bot. Ser.* **13**(1): 1-130.
- WALTER, H. & S.-W. BRECKLE (1991): Ökologie der Erde. Band 4, Gemäßigte und arktische Zonen außerhalb Euro-Nordasiens. - Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.
- WASLEY, J., S. A. ROBINSON, C. E. LOVELOCK & M. POPP (2006): Climate change manipulations show Antarctic flora is more strongly affected by elevated nutrients than water. - *Global Change Biol.* **12**: 1800-1812.
- WIRTZ, N. (2006): Phylogenie und Phylogeographie antarktischer und bipolarer Flechten der Gattung *Usnea*, *Neuropogon*. - Dissertation, Universität Duisburg-Essen.

Anschriften der Verfasser:

Dr. Maik Veste
 Brandenburgische Technische Universität Cottbus
 Forschungszentrum für Landschaftsentwicklung und Bergbaulandschaften
 Konrad-Wachsmann-Allee 6
 03046 Cottbus
 Germany
 e-mail: maik.veste@t-online.de

Dr. Tassilo Feuerer
 Universität Hamburg
 Biozentrum Klein-Flottbek und Botanischer Garten
 Ohnhorststr. 18
 22609 Hamburg
 Germany
 e-mail: feurerer@botanik.uni-hamburg.de