

### 36. Harald Kylin: Über die Kälteresistenz der Meeresalgen.

(Eingegangen am 19. April 1917).

Während einer Reise nach der zoologischen Station Kristineberg an der Westküste Schwedens im Januar dieses Jahres machte ich einige Beobachtungen über die Kälteresistenz der Meeresalgen, und da meines Wissens in der Literatur noch keine Angaben über dieses Thema vorliegen, werde ich hier meine Beobachtungen zusammenstellen.

Bei meiner Untersuchung verwandte ich besondere Aufmerksamkeit darauf, daß das Gefrieren der Algen bei vollständig bestimmter und konstanter Temperatur geschah. Zu diesem Zwecke wurden Thallusteile der zu untersuchenden Algen in mit Meerwasser gefüllte Präparatröhrchen gelegt. Nachdem die Röhrchen mit einem Kork zugeschlossen worden waren, wurden sie in eine gefrierende, konzentrierte Salzlösung, welche eben die gewünschte Temperatur besaß, gelegt. Als Salzlösungen benutzte ich solche von  $\text{KNO}_3$ ,  $\text{MgSO}_4$ ,  $\text{BaCl}_2$ ,  $\text{KCl}$  und  $\text{H}_4\text{NNO}_3$ , und erhielt dadurch folgende Temperaturen:  $-2,9^\circ$  ( $\text{KNO}_3$ ),  $-5,7^\circ$  ( $\text{MgSO}_4$ ),  $-7,8^\circ$  ( $\text{BaCl}_2$ ),  $-10,7^\circ$  ( $\text{KCl}$ ) und  $-16,8^\circ$  ( $\text{H}_4\text{NNO}_3$ ). Diese Temperaturen stellen die eutektischen Punkte der Salzlösungen dar, sie stimmen aber nicht alle mit den Angaben über die eutektischen Punkte überein, die wir der Literatur entnehmen. Dies steht damit im Zusammenhang, daß die benutzten Salze nicht vollkommen rein waren. Für meine Experimente bedeutet dies natürlich nichts, da ich nur beabsichtigte, eine konstante Temperatur zu bekommen, und während der Versuchsserien wurde auch mehrmals nachgeprüft, daß sich die Temperatur wirklich konstant hielt. Die Temperatur  $-4,0^\circ$  wurde durch eine etwas verdünnte Lösung von  $\text{MgSO}_4$  erhalten. Die Lösung fing bei  $-3,9^\circ$  zu gefrieren an, wurde aber erst dann verwendet, als soviel Eis abgeschieden worden war, daß der Gefrierpunkt bei  $-4,0^\circ$  lag. Die Temperatur  $-4,0^\circ$  war aber auf diesem Wege schwierig konstant zu halten, und sie variierte während meiner Experimente von  $-3,9$  bis  $4,1^\circ$ .

Die Gefäße mit den oben erwähnten Salzlösungen wurden in größere Gefäße gestellt, die eine Mischung von Schnee und Kochsalz enthielten, deren Temperatur einige Grade unter dem eutektischen Punkte der Salzlösung war. Konstante Temperaturen unter  $-16,8^\circ$  habe ich für diese Untersuchung nicht hergestellt. Tiefer liegenden

Temperaturen wurden aber die Algen dadurch ausgesetzt, daß die mit Algen versehenen Präparatröhrchen direkt in eine Mischung von Schnee und Kochsalz gesteckt wurden. In diesen Versuchsserien variierte die Temperatur zwischen  $-18^{\circ}$  und  $-20^{\circ}$ .

Nach einer bestimmten Zeit wurden die Präparatröhrchen aus den Salzlösungen herausgenommen und zum Auftauen in ein mit Wasser von  $+2^{\circ}$  bis  $+3^{\circ}$  gefülltes Gefäß gelegt. — Die Temperatur des Laboratorium schwankte zwischen  $+2^{\circ}$  und  $+3^{\circ}$ . — Die Röhrchen wurden bis zum nächsten Tage liegen gelassen, und dann wurde bei Tageslicht untersucht, welche Algen durch das Gefrieren erfroren waren.

Die im Leben roten Florideen werden beim Absterben orange-farbig, und es bietet demnach keine Schwierigkeiten dar, die erfrorenen und die nicht erfrorenen Florideen voneinander zu unterscheiden. Die Phacophyceen ändern ebenfalls beim Absterben ihre Farbe. Die lebenden sind braun, die erfrorenen mehr oder weniger grünlich verfärbt. Bei den gröbereren Formen lassen sich die erfrorenen und die nicht erfrorenen Thallusteile schon makroskopisch leicht voneinander unterscheiden, die zarteren untersucht man am besten mikroskopisch. Die Grünalgen ändern bei ihrem Absterben die Farbe nicht. In diesem Falle habe ich die Thallusteile in eine 20prozentige Lösung von Natriumnitrat gelegt, um durch das Eintreten oder Nicht-Eintreten von Plasmolyse entscheiden zu können, ob sie lebend oder tot waren.

Es ist schon von MOLISCH (1897, S. 38) nachgewiesen worden, daß die Florideen beim Erfrieren ihre Farbe verändern. MOLISCH arbeitete besonders mit *Nitophyllum*, und wies nach, daß diese Alge orangefarbig wird, wenn man sie im Wasser bei  $-5^{\circ}$  einfrieren läßt; er zieht daraus die Schlußfolgerung, daß diese Floridee schon im gefrorenen Zustande ihr Leben einbüßt und nicht erst beim Auftauen. Während meiner Untersuchungen habe ich auch in bezug auf andere Florideen dieselbe Beobachtung machen können. Besonders günstige Objekte waren *Trilliella intricata* und *Delesseria sanguinea*. Läßt man diese Algen bei  $-5^{\circ}$  im Meerwasser einfrieren, beobachtet man, daß sie nach etwa anderthalb Stunden orangefarbig werden, und nach zwei bis drei Stunden sind die Thallusteile lebhaft orangerot gefärbt. Durch diesen Farbenwechsel wird auch bewiesen, daß die Algen abgestorben sind, und daß sie schon im gefrorenen Zustande erfroren sind. — Der Farbenwechsel beruht darauf, daß das Phykoerythrin nach dem Absterben aus den Chromatophoren herausgelöst wird. Die Phykoerythrinlösung besitzt eine lebhaft orange-farbige Fluoreszenz (vgl. des Näheren KYLIN 1910).

Das Grünwerden der Phaeophyceen beim Absterben ist schon seit langem bekannt, aber in sehr verschiedener Weise erklärt worden.

Das wahrscheinlichste ist aber, daß es mit den verschiedenen Verhältnissen, in welchen die gelben und grünen Farbstoffe dieser Algen im Leben und nach dem Absterben mit einander vermischt sind, im Zusammenhang steht (vgl. WILLSTÄTTER 1914).

Die Ergebnisse der verschiedenen Versuchsserien sind in der Tabelle 1 zusammengestellt worden.

Tabelle 1. Die Kälteresistenz einiger Meeresalgen;  
l = lebend; t = tot.

Temperatur	- 2,9°			- 4,0°			- 5,7°			- 7,8°			- 10,7°			- 16,8°			- 18° zu - 20°				
	3	6	10	3	6	10	3	6	10	3	6	10	3	6	10	3	6	10	3	6	10		
<i>Tralliella intricata</i> . . . . .	t	t	t	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
<i>Delesseria sanguinea</i> . . . . .	l	l	l	1/4 t	1/2 t	t	t	t	t	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
<i>Delesseria sinuosa</i> . . . . .	—	—	—	l	l	l	1/4 t	1/2 t	t	t	t	t	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
<i>Laurencia pinatifida</i> . . . . .	l	l	l	1/4 t	1/2 t	t	1/2 t	t	t	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
<i>Ceramium rubrum</i> . . . . .	—	—	—	l	l	l	l	1/2 t	t	t	t	t	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
<i>Choudrus crispus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	l	l	l	l	l	t	t	t	t	t	
<i>Nemalion multifidum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	l	l	l
die Kriechfäden im Winter	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Bangia fuscopurpurea</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	l	l	l
<i>Porphyra hiemalis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	l	l	l
<i>Laminaria saccharina</i> einjährige Individuen	—	—	—	l	l	l	1/2 t	t	t	t	t	t	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Laminaria saccharina</i> altes Blatt mehrjähriger Individuen	—	—	—	—	—	—	—	—	—	l	l	l	l	l	l	t	t	t	—	—	—	—	—
<i>Laminaria digitata</i> junges Blatt mehrjähriger Individuen	—	—	—	—	—	—	—	—	—	l	l	l	t	t	t	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pyliella litoralis</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	l	l	l	l	1/2 t	t	t	t
<i>Fucus vesiculosus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	l	l	l
<i>Fucus serratus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	l	l	l
<i>Ascophyllum nodosum</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	l	l	l
<i>Enteromorpha intestinalis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	l	l	l
<i>Chladophora rupestris</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	l	l	l	t	t	t	t	t

Zu den Ergebnissen, die aus der Tabelle 1 hervorgehen, sind einige Bemerkungen hinzuzufügen. Sehr kälteempfindlich ist *Trailiella intricata*, welche schon nach drei Stunden abgestorben ist, wenn man sie bei  $-2,9^{\circ}$  einfrieren läßt, also bei einer Temperatur, die nur unbedeutend mehr als ein Grad unter dem Gefrierpunkt des Meerwassers liegt. — Der Gefrierpunkt des Meerwassers schwankt je nach dem Salzgehalte, und zwar so, daß ein Gefrierpunkt von  $-1,70^{\circ}$  einem Salzgehalt von 3,0% entspricht, und ein Gefrierpunkt von  $-1,85^{\circ}$  einem Salzgehalt von 3,3%. Der Salzgehalt des Meerwassers schwankte während meiner Untersuchungen von 3,0 bis 3,3%.

*Delesseria sanguinea* und *Laurencia pinnatifida* sind ebenfalls als besonders kälteempfindlich zu bezeichnen, sie sind jedoch etwas weniger empfindlich als *Trailiella*, da sie  $-2,9^{\circ}$  vertragen und erst absterben, wenn sie bei  $-4^{\circ}$  eingefroren werden. Nach der Tabelle zu urteilen, wäre *Delesseria sinuosa* weniger frostempfindlich als *Delesseria sanguinea*. Dies ist aber sicher nur scheinbar. Von *Delesseria sanguinea* habe ich die jungen Blätter, die im Winter herauswachsen, und zur Zeit meiner Untersuchung erst 1 bis 2 cm lang waren, benutzt, von *Delesseria sinuosa* dagegen ältere Thallusteile, die im Frühling des vorigen Jahres ausgewachsen waren (betrifft die Biologie der *Delesseria*-Arten vgl. KYLIN 1907, und vgl. weiter unten die *Laminaria*-Arten).

*Ceramium rubrum* ist weniger empfindlich als *Delesseria* und *Laurencia*. Sie trägt gut, bei  $-4^{\circ}$  eingefroren zu werden, und ist erst nach zehn Stunden bei  $-5,7^{\circ}$  abgestorben. Noch weniger empfindlich ist *Chondrus Crispus*, die erst bei einer Temperatur von  $-16,8^{\circ}$  erfriert. Die drei Arten *Nemalion multifidum*, *Bangia fuscopurpurea* und *Porphyra hiemalis* sind als besonders kälteresistent zu bezeichnen, da sie bei einer Temperatur von  $-18^{\circ}$  bis  $-20^{\circ}$  nach zehn Stunden noch nicht erfroren waren. Von *Nemalion multifidum* habe ich die im Winter vorkommenden Kriechfäden untersucht. Die erwachsene Pflanze kommt nur im Sommer vor, und es ist nicht unwahrscheinlich, daß sie während dieser Zeit jener großen Kälteresistenz entbehrt.

Unter den Phaeophyccen sind *Fucus vesiculosus*, *F. serratus* und *Ascophyllum nodosum* besonders kälteresistent, und *Pylaiella littoralis* schließt sich diesen nahe an. Die *Laminaria*-Arten, *L. saccharina* und *L. digitata* besitzen je nach den verschiedenen Entwicklungsstadien eine verschiedene Kälteresistenz. Die einjährigen Individuen von *L. saccharina* sterben schon bei einer Temperatur von  $-5,7^{\circ}$  ab, und wahrscheinlich verhält sich eine junge *Laminaria digitata* in ähnlicher Weise. Bei den alten *Laminaria*-Individuen findet im

Winter ein Blattwechsel statt, es scheint aber, als ob das alte Blatt gegen die Kälte mehr resistent wäre als das junge, eben herauswachsende. Leider ist meine Untersuchung in diesem Punkte nicht vollständig, da ich das alte Blatt von *Laminaria saccharina* und das junge Blatt von *L. digitata* untersucht habe, und ein direkter Vergleich demnach nicht gestattet ist. *Laminaria saccharina* habe ich dagegen in zwei verschiedenen Entwicklungsstadien untersucht, und es zeigte sich, daß diese in bezug auf ihre Kälteresistenz sehr verschieden sind. Die junge, einjährige Pflanze ist bedeutend kälteempfindlicher als die alte, mehrjährige.

Es ist von mehreren Forschern nachgewiesen worden, daß die jungen embryonalen Gewebe eine größere Kälteresistenz besitzen als die etwas älteren, eben herausgewachsenen. Besonders lehrreich ist die Untersuchung von APELT (1907, S. 249), durch welche nachgewiesen wurde, daß die oberen Teile der jungen Kartoffeltriebe weniger frostempfindlich sind als die unteren. Es scheint ja, als ob diese Beobachtungen mit den meinigen in bezug auf die *Laminaria*-Arten im Widerspruch ständen. Dies ist aber nicht der Fall, da die beiden Untersuchungen nicht miteinander vergleichbar sind. Besser sind meine Beobachtungen mit denjenigen vergleichbar, die WINKLER (1913, S. 471 und 485) in bezug auf die Kälteresistenz der Laubbäume gemacht habe. Er hat nämlich nachweisen können, daß der Todespunkt der jungen Triebe während der Wachstumsperiode im Frühling und Vorsommer zwischen  $-3^{\circ}$  bis  $-5^{\circ}$  liegt, hingegen der Todespunkt der vorjährigen Triebe während derselben Zeit zwischen  $-8^{\circ}$  bis  $-10^{\circ}$ . Die jungen Triebe sind demnach in diesem Falle kälteempfindlicher als die älteren, und dies stimmt ja vollkommen mit meinen Beobachtungen in bezug auf die *Laminaria*-Arten überein.

In der Tabelle 1 sehen wir, daß *Delesseria sanguinea* frostempfindlicher ist als *D. sinuosa*. Es ist aber schon bemerkt worden, daß diese Angaben miteinander nicht vergleichbar sind, weil von der ersten Art die jungen im Winter eben herauswachsenden Blätter, von der letzteren dagegen ältere Blätter, die im vorigen Frühling ausgewachsen waren, untersucht wurden. Wahrscheinlich besitzen die beiden *Delesseria*-Arten dieselbe Frostempfindlichkeit, und die Angaben in der Tabelle 1 wären dann so zu deuten, daß die jungen Blätter frostempfindlicher sind als die älteren in ähnlicher Weise wie bei *Laminaria saccharina*. — Ältere Blätter von *Delesseria sanguinea* sind im Winter nicht zu haben, da sie schon im Spätsommer und Herbst abfallen. Junge Blätter von *Delesseria sinuosa* bekommt man erst im Frühling.

Die verschiedene Frostempfindlichkeit der Meeresalgen spielt eine hervorragende Rolle in bezug auf die Verteilung der Algenvegetation auf verschiedene Meerestiefen. In der algologischen Literatur hat man aber bis jetzt die Bedeutung der Winterkälte für die Algenvegetation nicht berücksichtigt, und ich will deshalb dieses Thema etwas eingehender behandeln.

Ebbe und Flut fehlt an der schwedischen Westküste nicht vollständig, der Unterschied zwischen der Ebbegrenze und der Flutgrenze beträgt aber nur etwa drei Dezimeter. Diese beiden Grenzen werden aber von verschiedenen Faktoren so unbestimmt gemacht oder sogar so verwischt, daß sie die Verteilung der Algenvegetation nicht merkbar beeinflussen. Bei der Zusammenwirkung mehrerer Faktoren kann die Wasserlinie im Sommer bis 0,5 m, im Winter bis 0,65 m unterhalb des Mittelwasserstandes verschoben werden. — Diese Angaben gelten für die Gegend in der Nähe der zoologischen Station Kristineberg. — Ein größerer oder geringerer Teil der Algenvegetation wird dabei von Wasser entblößt, und diese bloßgelegte Vegetation kommt unter neue Bedingungen, die sie mehr oder weniger schädlich beeinflussen. Im Sommer wird sie der Austrocknung, im Winter der Kälte ausgesetzt. Diejenigen Algen, die sich gegen Austrocknung nicht schützen können, oder von solcher leicht geschädigt werden, können deshalb erst unterhalb 0,5 m vorkommen, und diejenigen, die im Winter leicht erfrieren, sind in die Meeresabschnitte unterhalb 0,65 m Tiefe verwiesen.

An der schwedischen Westküste kommen meistens jedes Jahr im Januar und Februar einige Tage vor, wo eine Temperatur von  $-6^{\circ}$  bis  $-8^{\circ}$  zusammen mit einem niedrigen Wasserstande herrscht. Dabei sterben die frostempfindlicheren Arten, wenn sie oberhalb 0,65 m vorkommen, ab. Und verwenden wir nun die Angaben in der Tabelle I, können wir behaupten, daß *Trailliella intricata*, die *Delesseria*-Arten, *Laurencia pinnatifida*, *Ceramium rubrum* und die *Laminaria*-Arten im Winter oberhalb 0,65 m Wassertiefe erfrieren müssen. Unter diesen Arten kommen die *Delesseria*-Arten im allgemeinen erst unterhalb 5 m vor. *Trailliella intricata* und *Ceramium rubrum* sind im Sommer nicht selten oberhalb 0,65 m, epiphytisch auf *Ascophyllum nodosum* oder *Fucus vesiculosus*. Nach einer kalten Winternacht mit niedrigem Wasserstand beweisen aber die jetzt orangefarbigten Büschel von *Trailliella* und *Ceramium*, daß diese Algen erfroren sind. Die *Laminaria*-Arten kommen erst unterhalb 0,60 bis 0,65 m Tiefe vor. Im Sommer sieht man aber junge Laminarien, die auf geeigneten Lokalitäten schon in einer Tiefe von 0,3 bis 0,4 m gut gedeihen. Im Winter erfrieren sie aber leicht. Es

ist demnach die Winterkälte, die daran schuld ist, daß man an der schwedischen Westküste ältere *Laminarien* erst unterhalb 0,60 bis 0,65 m Tiefe findet

In bezug auf *Laurencia pinnatifida* habe ich einige interessante Beobachtungen gemacht. Diese Alge kommt oft als Epiphyt auf *Fucus serratus* vor. Sie ist einjährig, fertil im Vorsommer und stirbt nach der Verbreitung der Sporen ab. Die Sporen keimen unmittelbar, die jungen Keimlinge vertragen aber nicht, vom Wasser entblößt zu werden, und können deshalb im Sommer nicht oberhalb 0,5 m Tiefe gedeihen. Im vorigen Winter beobachtete ich eben einen Felsen, der unmittelbar unterhalb der Linie für 0,5 m Tiefe mit *Laurencia pinnatifida* reichlich bewachsen war. Die Individuen waren etwa 3 bis 4 cm hoch. Während einiger Tage im Januar sank das Wasser bis zu 0,6 m; die Kälte war während dieser Tage — 6° bis — 8°. In dieser Zeit erfroren die Individuen, die bloßgelegt worden waren. Die physiologische obere Grenze für das Vorkommen von *Laurencia pinnatifida* an der schwedischen Westküste ist demnach zu 0,60 bis 0,65 m Tiefe zu setzen in ähnlicher Weise wie für die *Laminaria*-Arten, und es ist die Winterkälte, die diese physiologische Grenzlinie bestimmt.

Unter den Rotalgen sind *Chondrus crispus*, *Nemalion multifidum*, *Bangia fuscopurpurea* und *Porphyra hiemalis* als kältereresistent zu bezeichnen. Unter diesen bilden *Bangia* und *Porphyra* Formationen oberhalb der Mittelwasserlinie (vgl. ferner KYLIN 1907, S. 220—221) und es ist demnach notwendig, daß sie im Winter besonders kältereresistent sind. *Nemalion* bildet Formationen, welche die mittlere Wasserlinie markiert, und die im Winter vorkommenden Kriechfäden müssen eine stärkere Kälte vertragen können. *Chondrus crispus* kommt im allgemeinen erst unterhalb 0,50 m Tiefe vor.

Unter den kältereresistenten Phaeophyceen bilden *Fucus vesiculosus* und *Ascophyllum nodosum* zusammen eine Formation, welche sich von unmittelbar unterhalb der Mittelwasserlinie bis 0,5 m Tiefe erstreckt. *Pylaiella littoralis* ist gemein als Epiphyt auf *Fucus* und *Ascophyllum*. Diese drei Arten werden oft von Wasser entblößt und müssen dann im Winter die Kälte vertragen können. *Fucus serratus* kommt erst in einer Tiefe von 0,5 m vor. Wahrscheinlich verträgt diese Art eine Austrocknung im Sommer weniger gut, die Winterkälte verträgt sie dagegen gut, und kann demnach im Winter ohne Schaden von Wasser entblößt werden.

Die beiden untersuchten Grünalgen: *Enteromorpha intestinalis* und *Chladophora rupestris* sind beide als kältereresistent zu bezeichnen. *Enteromorpha* wird im Winter bloßgelegt, *Chladophora* dagegen

weniger oft; sie gedeiht aber gut schon in einer Tiefe von etwa 0,50 m, und muß deshalb kälteresistent sein.

Es ist schon von mehreren Forschern nachgewiesen worden, daß sich das Eis beim Gefrieren der Pflanzen nicht innerhalb der Zellen, sondern außerhalb derselben in den Interzellularräumen bildet. Bei den Algen fehlen aber die Interzellularräume, und das Eis bildet sich deshalb beim Gefrieren außerhalb des Thallus dieser Pflanzen. In bezug auf die Meeresalgen hat MOLISCH (1897, S. 24) diese Tatsache für *Derbesia Lamourouxii* nachgewiesen. Bei *Codium bursa* bilden sich aber nach MOLISCH manchmal Eiskrystalle innerhalb der etwas keulenförmig aufgetriebenen Zellschläuche, die senkrecht zur Oberfläche des Thallus gestellt sind.

Bei den größeren Fucaceen ist es leicht, indirekt nachzuweisen, daß sich das Eis beim Gefrieren nicht innerhalb des Thallus bildet. Wenn man eines kalten Wintertages die von Wasser entblöbte *Fucus-Ascophyllum*-Vegetation untersucht, findet man, daß die Thallusteile, die ringsum mit Eis umgeben sind, nach dem Entfernen des Eises nicht steif gefroren sind, und daß demnach kein Eis innerhalb des Thallus gebildet worden ist. Läßt man Thallusteile von *Fucus*-Arten, *Ascophyllum*, *Laminaria*-Arten, *Delesseria* oder *Porphyra* in feuchter Luft frieren, beobachtet man, daß sich die Thallusoberfläche mit einer Eiskruste bedeckt, daß aber der Thallus nach dem Entfernen dieser Kruste nicht steif, sondern noch weich und biegsam ist. Innerhalb des Thallus ist demnach kein Eis gebildet worden.

\* \* \*

Es ist von LIDFORSS (1907) nachgewiesen worden, daß die Pflanzen ihre Kälteresistenz vergrößern, wenn sie Gelegenheit bekommen, Zucker aufzunehmen. Diese Beobachtung LIDFORSS ist später von MAXIMOW (1912) bestätigt worden, und dieser Forscher wies auch nach, daß das Aufnehmen von verschiedenen Salzen ebenfalls die Kälteresistenz der Pflanzen vergrößert. Durch diese Untersuchungen angeregt, stellte ich mir die Frage, ob die Meeresalgen weniger frostempfindlich werden, wenn sie mit Zucker oder Salzlösungen behandelt werden. Zum Zwecke einer Untersuchung dieser Frage wurden Lösungen verschiedener Stärke von Traubenzucker oder Natriumnitrat in Meerwasser hergestellt. In diesen Lösungen wurden die Algen ein bis drei Tage liegen gelassen, es zeigte sich aber, daß mehrere Algen die stärkeren Lösungen dieser Stoffe überhaupt nicht vertrugen. Die Ergebnisse sind in den Tabellen 2 und 3 zusammengestellt worden. In der Tabelle 2 sind die Gefrierpunkte der verschiedenen Lösungen angeführt. Diese sind aber nicht experimentell bestimmt, sondern theoretisch berechnet. Die Gefrierpunktserniedrigung des Meerwassers wurde ermittelt (sie

betrug  $-1,7^{\circ}$ ), und dazu die von dem Traubenzucker bedingte Erniedrigung addiert ( $1n = -1,85^{\circ}$ ). Die Gefrierpunktserniedrigung der Nitratlösungen läßt sich wegen der elektrolytischen Dissoziation des Nitrats nicht in dieser Weise ermitteln. Zu den Tabellen sei noch bemerkt, daß eine 1-normalige Traubenzuckerlösung 18prozentig, eine 1-normalige Natriumnitratlösung 8,5prozentig ist. Temperatur des Laboratoriums  $+2^{\circ}$  bis  $+3^{\circ}$ .

Tabelle 2. Thallusteile in Traubenzuckerlösung;  
l = lebend; t = tot

Konzentration der Zuckerlösung	$\frac{1}{8}n$ (Gefrierp. $-1,9^{\circ}$ )			$\frac{1}{4}n$ (Gefrierp. $-2,2^{\circ}$ )			$\frac{1}{2}n$ (Gefrierp. $-2,6^{\circ}$ )			1 n (Gefrierp. $-3,5^{\circ}$ )			2 n (Gefrierp. $-4,4^{\circ}$ )					
	nach . . . Tagen			1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
<i>Trailiella intricata</i> . .	l	l	l	l	l	l	t	t	t	t	t	t	t	t	t	t	t	t
<i>Delesseria sanguinea</i> . .	l	l	l	l	l	l	l	l	$\frac{1}{4}t$	$\frac{3}{4}t$	$\frac{1}{2}t$	t	t	t	t	t	t	t
<i>Laurencia pinnatifida</i> . .	l	l	l	l	l	l	l	l	$\frac{1}{2}t$	$\frac{1}{2}t$	$\frac{1}{2}t$	t	t	t	t	t	t	t
<i>Ceramium rubrum</i> . .	l	l	l	l	l	l	l	l	$\frac{1}{4}t$	l	$\frac{1}{2}t$	t	$\frac{1}{4}t$	$\frac{3}{4}t$	t	t	t	t
<i>Chondrus crispus</i> . .	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	$\frac{1}{2}t$	l	l	l	l	l	l
<i>Porphyra hiemalis</i> . .	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l
<i>Laminaria saccharina</i> . .	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	$\frac{1}{2}t$	t	t	t	t	t	t
einjährige Individuen																		
<i>Pylaiella littoralis</i> . .	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	$\frac{1}{4}t$	t
<i>Fucus vesiculosus</i> . .	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l

Tabelle 3. Thallusteile in Natriumnitratlösung;  
l = lebend; t = tot.

Konzentration der Nitratlösung	$\frac{1}{8}n$			$\frac{1}{4}n$			$\frac{1}{2}n$			1 n			2 n		
	nach . . . Tagen			1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
<i>Trailiella intricata</i> . .	l	l	l	$\frac{1}{2}t$	$\frac{3}{4}t$	$\frac{3}{4}t$	t	t	t	t	t	t	t	t	t
<i>Delesseria sanguinea</i> . .	l	l	l	l	$\frac{1}{4}t$	$\frac{1}{4}t$	$\frac{3}{4}t$	t	t	t	t	t	t	t	t
<i>Laurencia pinnatifida</i> . .	l	l	l	l	l	l	l	$\frac{1}{2}t$	t	t	t	t	t	t	t
<i>Ceramium rubrum</i> . .	l	l	l	l	l	l	l	$\frac{1}{4}t$	t	t	$\frac{3}{4}t$	t	l	$\frac{1}{2}t$	t
<i>Chondrus crispus</i> . .	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	$\frac{1}{2}t$	l
<i>Porphyra hiemalis</i> . .	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l
<i>Laminaria saccharina</i> . .	l	l	l	l	l	l	l	$\frac{1}{4}t$	$\frac{1}{2}t$	$\frac{1}{4}t$	t	t	t	t	t
einjährige Individuen															
<i>Pylaiella littoralis</i> . .	l	l	l	l	l	l	l	$\frac{1}{2}t$	t	l	t	t	$\frac{1}{2}t$	t	t
<i>Fucus vesiculosus</i> . .	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l

Betrachten wir erst die Tabelle 2, so finden wir, daß *Trailiella intricata* in der  $\frac{1}{2}$ -n Traubenzuckerlösung schon nach einem Tage abgestorben ist. Die drei Rotalgen *Delesseria sanguinea*, *Laurencia pinnatifida* und *Ceramium rubrum* werden auch von dieser Lösung mehr oder weniger beschädigt, während dagegen *Chondrus crispus* erst nach drei Tagen in einer 1-n Lösung etwas beschädigt war, und *Porphyra hiemalis* die 2-n Lösung während dreier Tage gut vertrug. Unter den Phaeophyceen entsprechen die einjährigen Individuen von

*Laminaria saccharina* am ehesten *Ceramium rubrum*, *Pylaiella litoralis* entspricht *Chondrus crispus* und *Fucus vesiculosus* *Porphyra hiemalis*. — Die Schädlichkeit der Zuckerlösungen stellt mit ihren plasmolisierenden Eigenschaften im Zusammenhang. Diejenigen Algen, die eine Plasmolyse gut vertragen, bleiben lebend, diejenigen aber, die eine solche nicht vertragen, sterben ab. Der osmotische Druck der untersuchten Meeresalgen wurde nicht ermittelt, bemerkt sei aber, daß die Zellen von *Porphyra hiemalis* und *Pylaiella litoralis* in den n-Lösungen schwach plasmolysiert wurden, und daß diese Plasmolyse nach drei Tagen noch nicht zurückgegangen war.

Die meisten der untersuchten Algen wurden von den Nitratlösungen stärker als von den Traubenzuckerlösungen beschädigt. Nur *Porphyra hiemalis* und *Fucus vesiculosus* vertragen während dreier Tage die 2-n Nitratlösung. Die größere Schädlichkeit der Nitratlösungen wird leicht dadurch erklärt, daß das Nitrat elektrolitisch gespalten wird, und daß demzufolge die Nitratlösungen einen stärkeren osmotischen Wert besitzen als die entsprechenden Zuckerlösungen.

Und nun zur Hauptfrage zurück: werden die kälteempfindlichen Meeresalgen weniger empfindlich, wenn man sie mit Lösungen von Traubenzucker oder Natriumnitrat behandelt? Unter den empfindlicheren Arten wurden *Trailliella intricata*, *Delesseria sanguinea*, *Laurencia pinnatifida* und *Ceramium rubrum* untersucht. Da sie aber die Nitratlösungen sehr schlecht vertragen, wurde nur die Einwirkung der Traubenzuckerlösungen ermittelt, und zwar nur die Lösungen von  $\frac{1}{8}$ -n und  $\frac{1}{4}$ -n, weil die stärkeren Lösungen die Algen schädlich beeinflussen. Die Algen wurden drei Tage in den Zuckerlösungen liegen gelassen und dann bei verschiedenen Temperaturen in derselben Lösung, mit welcher sie behandelt worden waren, eingefroren. Die Ergebnisse sind in Tabelle 4 zusammengestellt.

Tabelle 4. Thallusteile drei Tage mit Traubenzuckerlösung ( $\frac{1}{8}$  n oder  $\frac{1}{4}$  n) behandelt, dann in derselben Lösung gefroren; l = lebend; t = tot.

Gefroren bis zum	— 2,9 °				— 4,0 °				— 5,7 °				— 7,8 °			
	$\frac{1}{8}$ n		$\frac{1}{4}$ n		$\frac{1}{8}$ n		$\frac{1}{4}$ n		$\frac{1}{8}$ n		$\frac{1}{4}$ n		$\frac{1}{8}$ n		$\frac{1}{4}$ n	
Konz. der Zuckerlösung	5	10	5	10	5	10	5	10	5	10	5	10	5	10	5	10
nach . . . Stunden																
<i>Trailliella intricata</i>	t	t	t	t	t	t	t	t	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Delesseria sanguinea</i>	l	l	l	l	$\frac{1}{2}$ t	t	$\frac{1}{2}$ t	t	t	t	t	t	—	—	—	—
<i>Laurencia pinnatifida</i>	l	l	l	l	$\frac{1}{2}$ t	t	$\frac{1}{2}$ t	t	t	t	t	t	—	—	—	—
<i>Ceramium rubrum</i>	—	—	—	—	l	l	l	l	$\frac{1}{2}$ t	t	$\frac{1}{2}$ t	t	t	t	t	t

Vergleichen wir nun die Ergebnisse der Tabellen 1 und 4, so finden wir, daß die untersuchten, frostepfindlichen Florideen durch die Behandlung mit Traubenzuckerlösungen ihre Resistenz gegen Kälte nicht vergrößert haben. Sie erfrieren bei derselben Temperatur gleichgültig, ob sie in reines Meerwasser oder in Meerwasser mit Zusatz von etwas Traubenzucker eingefroren werden.

Während des Winters wird, wie bekannt, die Stärke der überwinternden Pflanzenteile mehr oder weniger vollständig in Zucker verwandelt. Die submerse wintergrüne Flora besteht, wie LIDFORSS nachgewiesen hat (1907, S. 31), aus zwei verschiedenen Elementen, „die man als die konstant submerse und die amphibischen bezeichnen könnte. Zur ersteren Kategorie gehören *Elodea*, *Ceratophyllum*, *Stratiotes* und *Chara*; diese vegetieren das ganze Jahr durch submers und überwintern am Boden der Teiche in einer Tiefe, wo das Wasser normal nicht gefriert. Alle diese Pflanzen sind dadurch ausgezeichnet, daß die in Blättern und Sprossen aufgespeicherte Stärke im Winter nicht aufgelöst wird. Die andere Kategorie umfaßt diejenigen Pflanzen, welche im Frühling normale Luftsprosse entwickeln, und meistens eine so zu sagen subterrestre Lebensweise führen (*Ranunculus lingua*, *Mentha aquatica*, *Sium*, *Veronica beccabunga*, *Menyanthes*, *Calla*, usw.); diese verhalten sich, trotzdem sie im Winter unterhalb der Wasserfläche vegetieren, ganz wie die typischen Landpflanzen, indem sie bei andauernder Kälte ihre Blattstärke vollkommen in Zucker umwandeln.“

In den Meeresalgen (Florideen, Phacophyceen und Chlorophyceen) sind reduzierende Zuckerarten nur in sehr geringen, kaum nachweisbaren Mengen vorhanden (vgl. KYLIN 1915), und, wie ich gefunden habe, ist dieses sowohl im Winter wie im Sommer der Fall. Bei einigen Florideen (*Bangia fuscopurpurea*, *Chondrus crispus*, *Porphyra laciniata* und *Rhodymenia palmata*) kommt aber ein Disaccharid, die Trehalose, vor, die dagegen bei *Ceramium rubrum* fehlt. Stärke ist in den Florideenzellen sowohl im Winter wie im Sommer vorhanden. Bei den Phacophyceen fehlt Stärke, wird aber bei den bisher untersuchten Arten von einem anderen Polysaccharid, dem Laminarin, ersetzt. Zuckerarten (Mono- und Disaccharide) sind bei den Phacophyceen im Winter wie im Sommer nur in sehr geringen Mengen vorhanden. Die von mir untersuchten Meereschlorophyceen (*Enteromorpha* und *Cladophora*) besitzen während des ganzen Jahres reichliche Mengen Stärke, aber nur sehr geringe Mengen reduzierende Zuckerarten. Die Disaccharide dieser Algen sind nicht untersucht.

Aus dem oben Angeführten geht demnach hervor, daß die Reservestoffe aus der Kohlenhydratreihe bei den Meeresalgen im Winter nicht in reduzierende Zuckerarten umgewandelt werden, und daß sich also die Meeresalgen in dieser Hinsicht an „die konstant submerse wintergrüne Flora“ anschließen, was ja von vornherein zu erwarten war

Es ist von besonderem Interesse, daß die Pflanzen der beiderlei Kategorien der submersen wintergrünen Flora eine ganz verschiedene Widerstandsfähigkeit gegen Kälte besitzen. Die konstant submersen Pflanzen sind kälteempfindlich, die amphibischen dagegen kälteresistent, und dies deutet nach LIDFORSS (1907, S. 49) auf einen Parallelismus zwischen Zuckerarmut und Kälteempfindlichkeit bzw. Zuckerreichtum und Kälteresistenz hin.

Die verschiedene Kälteresistenz der untersuchten Meeresalgen kann aber nicht mit Zuckerarmut oder Zuckerreichtum in Zusammenhang gebracht werden. Nebenbei sei bemerkt, daß die Zuckerrübe trotz ihrem großen Zuckergehalt sehr frostempfindlich ist.

LIDFORSS (1907, S. 46) hat auch versucht, die besonders kälteempfindliche *Elodea canadensis* durch von außen zugeführten Zucker kälteresistenter zu machen, aber vergebens. *Elodea* stimmt also in dieser Hinsicht mit den von mir untersuchten kälteempfindlichen Florideen überein.

\*            \*            \*

Es ist oben nachgewiesen worden, daß Lösungen von Traubenzucker oder Natriumnitrat im Meereswasser auf die empfindlicheren Algen tödlich einwirken, sogar in Konzentrationen, die nicht als besonders stark zu bezeichnen sind. Diese schädliche Einwirkung steht mit den plasmolysierenden Eigenschaften der Lösungen im Zusammenhang. Um aber dieses Thema etwas genauer zu verfolgen, wurde noch eine Experimentserie, und zwar in folgender Weise gemacht. Meerwasser wurde bis auf etwa ein Viertel seines Volumens konzentriert. Dann wurde frisches Meerwasser in verschiedenen Mengen zugesetzt, und zwar so, daß vier Mischungen erhalten wurden. Die Gefrierpunkte dieser Mischungen wurden bestimmt. Sie betragen  $-3,1^{\circ}$ ,  $-3,8^{\circ}$ ,  $-5,3^{\circ}$  und  $-6,9^{\circ}$ . In diese Mischungen wurden Thallusstücke verschiedener Algen gelegt, und die Einwirkung nach bestimmten Zeiten untersucht. Die Ergebnisse sind in Tabelle 5 zusammengestellt worden. Temperatur des Laboratoriums  $+2^{\circ}$  bis  $+3^{\circ}$ .

Tabelle 5. Thallusteile in konzentriertem Meerwasser;  
l = lebend; t = tot.

Gefrierpunkt des Wassers	— 3,1 °				— 3,8 °				— 5,3 °				— 6,9 °			
	2	6	24	48	2	6	24	48	2	6	24	48	2	6	24	48
<i>Trailiella intricata</i>	1/4t	1/2t	3/4t	t	3/4t	t	t	t	t	t	t	t	t	t	t	t
<i>Delesseria sanguinea</i>	l	l	l	l	l	l	l	t	1/2t	t	t	t	1/2t	t	t	t
<i>Laurencia pinnatifida</i>	l	l	l	l	l	l	l	1/4t	1/2t	t	t	t	1/2t	t	t	t
<i>Ceramium rubrum</i>	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	1/4t	1/2t	l	1/4t	t	t
<i>Chondrus crispus</i>	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	t
<i>Porphyra hiemalis</i>	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l
<i>Laminaria saccharina</i>	l	l	l	l	l	l	l	1/2t	l	l	l	t	l	l	t	t
einjährige Individuen																
<i>Laminaria digitata</i>	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	t
junges Blatt mehrjähriger Individuen																
<i>Pyraliella littoralis</i>	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	1/4t	3/4t
<i>Fucus vesiculosus</i>	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l
<i>Enteromorpha intestinalis</i>	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l
<i>Chladophora rupestris</i>	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l

Unter den untersuchten Algen erwies sich *Trailiella* als besonders empfindlich, indem sie schon von der Lösung mit dem Gefrierpunkt — 3,1° nach und nach getötet wurde. Als empfindlich sind auch die Arten *Delesseria sanguinea*, *Laurencia pinnatifida*, *Ceramium rubrum* und die einjährigen Individuen von *Laminaria saccharina* zu bezeichnen. Die übrigen sind mehr oder weniger resistent.

Vergleichen wir nun die Ergebnisse der Tabellen 2, 3 und 5, d. h. die Einwirkungen von resp. Traubenzucker, Natriumnitrat und konzentriertem Meerwasser, so finden wir, daß *Trailiella intricata* von den verschiedenen Lösungen am leichtesten beschädigt wird. Auf der nächsten Stufe stehen *Delesseria sanguinea* und *Laurencia pinnatifida*, dann *Ceramium rubrum* und die einjährigen Individuen von *Laminaria saccharina*. Die übrigen Arten wurden erst von den stärker konzentrierten Lösungen getötet, oder lebten noch, als die Versuchszeit abgelaufen war. Die Ergebnisse der Tabellen verlaufen miteinander parallel, was ja von vornherein zu erwarten war, da es sich in allen Tabellen um einen und denselben schädlich einwirkenden Faktor handelt, nämlich die plasmolysierende (osmotische) Eigenschaft der Lösungen.

Vergleichen wir aber einerseits die Tabelle 1, andererseits die Tabellen 2, 3 und 5, so finden wir, daß die Kälteresistenz der unter-

suchten Meeresalgen mit dem Vermögen dieser Algen, konzentrierte Lösungen zu vertragen, parallel verläuft. Der Parallelismus ist so hervortretend, daß man unbedingt die Schlußfolgerung ziehen muß, daß wenigstens in erster Linie ein und derselbe Faktor bei dem Erfrieren und beim Abtöten durch konzentrierte Lösungen wirksam ist. Und dies ist, wie ich glaube, auch der Fall. Um dies aber besser zu verstehen, muß man bedenken, daß bei dem Gefrieren des Meerwassers reines Eis ausfriert, und daß es immer eine Mischung von Eis und Salzlösung gibt, bis der eutektische Punkt erreicht ist. Und je nachdem mehr Eis gebildet wird, wird die noch vorhandene Salzlösung mehr und mehr konzentriert. Diese konzentrierte Salzlösung wirkt plasmolysierend auf die Algen. Vertragen aber die Algen diese plasmolysierende Wirkung gut, so vertragen sie auch die Kälte gut, und sind also widerstandsfähig gegen die Kälte. Vertragen sie dagegen eine Plasmolyse weniger gut, werden sie schon bei einem geringeren Kältegrade (vorausgesetzt, daß Eis gebildet worden ist) beschädigt, und erfrieren leicht.

„Der Gefriertod der Pflanze ist im wesentlichen auf einen zu großen, durch die Eisbildung hervorgerufenen Wasserverlust des Protoplasmas zurückzuführen“ (MOLISCH 1897, S. 73). Die Theorie, daß das Erfrieren eigentlich auf einem Wasserentzug infolge der Eisbildung beruht, wurde von MÜLLER-THURGAU (1880—86) begründet, und dann haben MOLISCH (1897) und MAXIMOW (1914) dieser Meinung lebhaft beigepflichtet. MAXIMOW meint aber, daß das sich beim Gefrieren der Pflanze bildende Eis nicht nur eine wasserentziehende, sondern auch eine mechanisch-koagulierende Wirkung auf die Plasmakolloide ausübt, und faßt schließlich die Ergebnisse seiner Untersuchungen folgendermaßen zusammen: „die Pflanze wird nicht von der niedrigen Temperatur an sich, nicht vom spezifischen Temperaturminimum abgetötet, sondern von den physikochemischen Veränderungen, welche im Plasma unter dem Einfluß des sich im Pflanzenkörper bildenden Eises eintreten.“

Aus meinen Experimenten lassen sich keine sicheren Schlüsse in bezug auf die mechanisch-koagulierende Wirkung des Eises auf die Plasmakolloide ziehen. Auf eine solche deutet aber vielleicht die Tatsache, daß *Trilliella* bei  $-2,9^{\circ}$  schon nach drei Stunden erfroren ist, in einer Lösung von konzentriertem Meerwasser, deren Gefrierpunkt  $-3,1^{\circ}$  betrug, dagegen erst nach 48 Stunden vollkommen abgestorben war. Die Ergebnisse meiner Untersuchung sprechen aber entschieden für die Richtigkeit der von MÜLLER-THURGAU begründeten Theorie, daß das Erfrieren in erster

Linie durch Wasserentzug infolge der Eisbildung bedingt ist.

Es ist schon von mehreren Forschern nachgewiesen worden, daß die Pflanzen erst dann bei niedriger Temperatur absterben, wenn sich Eis in den Pflanzengeweben bildet (vgl. besonders die Untersuchung von VOIGTLÄNDER 1909). Während meiner Untersuchungen habe ich mehrmals beobachtet, daß dies auch in bezug auf die Meeresalgen gilt, nur mit dem Unterschied, daß sich bei diesen Pflanzen das Eis nicht innerhalb, sondern außerhalb der Zellengewebe bildet. Präparatröhrchen mit *Trailliella* habe ich während zehn Stunden ohne Eisbildung bis  $-2,9^{\circ}$  abgekühlt, ohne daß die Alge abgestorben war. Wäre Eisbildung eingetreten, würde die Alge schon nach drei Stunden tot gewesen sein. Bis zu  $-4^{\circ}$  habe ich diese Alge während zwei Stunden ohne Eisbildung abgekältet, ohne daß sie in irgendeiner Weise beschädigt worden war. Eine Eisbildung ist demnach für das Erfrieren notwendig.

Upsala, im April 1917.

#### Literaturverzeichnis.

- APELT, A., Neue Untersuchungen über den Kältetod der Kartoffel. — Beiträge zur Biol. der Pflanzen, Bd. 9, Breslau 1907.
- KYLIN, H., Studien über die Algenflora der schwedischen Westküste. Akadem. Abh. Upsala 1907.
- — Über Phykoerythrin und Phykocyan bei *Ceramium rubrum* (Huds.) Ag. — Zeitschr. für physiol. Chemie, Bd. 69, Straßburg 1910.
- — Untersuchungen über die Biochemie der Meeresalgen. — Ebenda, Bd. 94, Straßburg 1915.
- LIDFORSS, B., Die wintergrüne Flora. — Lunds Universitets Årsskrift, N. F. Bd. 2, Afd. 2, Lund 1907.
- MAXIMOW, N. A., Chemische Schutzmittel der Pflanzen I—III. — Ber. der deutsch. bot. Ges., Bd. 30, Berlin 1912.
- — Experimentelle und kritische Untersuchungen über das Gefrieren und Erfrieren der Pflanzen. — Jahrb. für wiss. Bot., Bd. 53, Leipzig 1914.
- MOLISCH, H., Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen. Jena 1897.
- MÜLLER-THURGAU, H., Über das Gefrieren und Erfrieren der Pflanzen I—II. Landw. Jahrb., Bd. 9, Berlin 1880; Bd. 15, Berlin 1886.
- VOIGTLÄNDER, H., Unterkühlung und Kältetod der Pflanzen. — Beiträge zur Biol. der Pflanzen, Bd. 9, Breslau 1909.
- WILLSTÄTER, R., und PAGE, H. J., Über die Pigmente der Braunalgen. — Annalen der Chemie Bd. 404, Leipzig 1914.
- WINKLER, A., Über den Einfluß der Außenbedingungen auf die Kälteresistenz ausdauernder Gewächse. — Jahrb. für wiss. Bot., Bd. 52, Leipzig 1913.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1917

Band/Volume: [35](#)

Autor(en)/Author(s): Kylin Harald

Artikel/Article: [Über die Kälteresistenz der Meeresalgen. 370-384](#)