© Alpine Forschungsstelle Obergurgl; download https://www.uibk.ac.at/afo/publikationen/copy_of_index.html.de und www.zobodat.at



# Kapitel 10 | Leben auf Schnee und Eis

Birgit Sattler, Daniel Remias, Cornelius Lütz,
Hieronymus Dastych, Roland Psenner

***Zusammenfassung***

Wir wissen heute, dass Gletscher nicht nur Eismassen, sondern Ökosysteme sind, welche in einen supraglazialen (auf dem Gletscher), englazialen (im Gletscher) sowie einen subglazialen (unter dem Gletscher) Lebensraum gegliedert werden können. Die Bedingungen für Organismen auf sowie in Schnee und Eis sind durch wiederholte Gefrier- und Tauzyklen, hohe UV-Strahlung und oft durch Nährstoffarmut gekennzeichnet. Die noch schneebedeckte Fläche des Gletschers beherbergt über eine kurze Zeitspanne im Frühsommer eine Vielfalt von Schneealgen, die sich durch Pigmente vor UV-Strahlung schützen und die im Volksmund als „Roter Schnee" bekannt sind. Sobald der Schnee abschmilzt, finden sich auf der blanken Eisoberfläche Eisalgen, aber auch aktive mikrobielle Nahrungsnetze, welche sich in zylinderförmigen Schmelztrichtern auf dem Eis („Kryokonitlöcher") etablieren und im Wesentlichen aus Viren, Bakterien, Pilzen, Algen und – je nach geographischer Position – auch aus Tieren bestehen. Besiedelt werden die Gletscheroberflächen über lokalen und regionalen Transport aus der Luft bzw. über Schmelzwasser. Die biologische Aktivität der Gletscherorganismen wurde bislang weit unterschätzt, spielt jedoch im globalen Kohlenstoffkreislauf eine Rolle.

***Abstract***

Nowadays, glaciers are known as ecosystems which can be separated into a supraglacial, englacial and subglacial environment. Living conditions are harsh and characterized by repeated freeze- and thaw cycles, high UV-radiation and often low nutrient levels. During early summer, snow algae, containing UV protective pigments and known as "red snow", are flourishing on the surface of the snow cover. Once the snow pack is melting, ice algae can be found on the bare glacial surface. Beside the presence of psychrophilic phototrophs, active microbial communities are established in so called cryoconite holes (water filled cylindrical depressions which are formed by melting processes of dark matter). These food webs consist mainly of viruses, bacteria, algae, and fungi and – depending on the geographical position – also metazoa. The inocula are mostly airborne (local or regional) or transported by meltwater flows. Glacial communities play a hitherto neglected role in the global carbon cycle.

© Alpine Forschungsstelle Obergurgl; download https://www.uibk.ac.at/afo/publikationen/copy_of_index.html.de und www.zobodat.at



## Bedingungen und Anforderungen für Lebensgemeinschaften in Schnee und Eis

Der Autor Ludwig Lang hat im Jahre 1927 in seinem Werk „Gletschereis" das damalige Auffassungsbild über Gletscher dokumentiert, indem er schreibt: „Am Menschen gemessen, ist der Gletscher ein Stück toter Natur, die nur langsam und allmählich ihre Züge verändert." Tatsächlich sind viele Lebensräume, „am Menschen gemessen", unwirtlich und extrem. Eis und Schnee galten deshalb lange Zeit als unbelebte und lebensfeindliche Wüste. Doch dieses Bild hat sich grundlegend verändert – inzwischen ist weitgehend bekannt, dass ein Gletscher über eine Vielzahl von Lebensräumen verfügt, welche von Spezialisten besiedelt werden. Heute unterscheidet man zwischen einem supraglazialen Lebensraum, welcher die Oberflächengemeinschaften betrifft, einem englazialen, der die Organismen *im* Eis beherbergt, und einem subglazialen Habitat – damit sind die Lebensräume im Gletscherbett gemeint.

Die Lebensbedingungen für die hauptsächlich mikrobiell dominierte Lebewelt in Schnee und Eis sind jedoch hart und erfordern entsprechende Anpassungen. Sie sind charakterisiert durch tiefe Temperaturen mit zum Teil großen Tagesschwankungen. Wiederholte Gefrier- und Tauzyklen über einen Tagesrhythmus stellen an den Stoffwechsel einer Zelle große Anforderungen. Der Organismus sollte durch eine geeignete Kombination von Enzymen und Schutzstoffen wie z.B. Zucker verhindern können, dass das Zellwasser bei Temperaturen unter 0°C gefriert und durch die Bildung von Eisnadeln die Zellmembran beschädigt. Diese speziellen Gefrierschutzproteine, welche reich sind an α-Helices und polaren Gruppen, sind charakteristisch für Kälteanpassungen und ermöglichen auch ein Einfrieren über längere Perioden, ohne dass der Organismus beim Auftauen Schaden erleidet.

Zudem werden speziell die Oberflächengemeinschaften von Gletschern durch hohe UV-Strahlung belastet, was wiederum eine Anpassung wie Strahlungsschutz durch Pigmentierung oder eine effiziente DNA-Reparatur im Falle einer Schädigung des Erbmaterials erfordert. Glaziale Ökosysteme sind meist nährstoffarm, es kann aber beim Ausfrieren oder Umkristallisieren von Schnee und Eis zu lokalen Anreicherungen von Nährstoffen kommen. Außerdem sollten wir nicht vergessen, dass in vielen Teilen der Erde, z.B. in den Alpen, beträchtliche Mengen an Stickstoffverbindungen aus den Niederschlägen stammen. Organisches und anorganisches Material wird über Windverfrachtung, Schmelzwasserkanäle bzw. schmelzende Schneeauflagen transportiert. Letzteres verlangt die Verfügbarkeit von flüssigem Wasser, wovon jede Lebensform in erster Linie abhängt. Im englazialen Lebensraum findet im gefrorenen Zustand auch kaum

© Alpine Forschungsstelle Obergurgl; download https://www.uibk.ac.at/afo/publikationen/copy_of_index.html.de und www.zobodat.at



ein Austausch von Nährstoffen bzw. ein Abtransport von Stoffwechselprodukten statt. Bei sehr tiefen Temperaturen spricht man von einer „Cryobiose", was soviel wie einer Kältestarre entspricht. Flüssiges Wasser jedoch, und sei es auch nur ein Mikrofilm, welcher dunkle Partikel bzw. ein Konglomerat von mineralischem und organischem Material umhüllt, kann die mikrobielle Aktivität wieder initiieren. Subglazial findet man zum Teil sogar anaerobe Mikroorganismen, welche ihre Energie auch chemolithotroph, d.h. aus der chemischen Umwandlung anorganischen Materials, gewinnen können.

Allein durch den mechanischen Druck, welcher auf eine Zelle während des Gefrier- und Tauprozesses einwirkt, wird von der Zellmembran gleichzeitige Stabilität und Flexibilität gefordert. Beides erhält sie durch einen erhöhten Einbau bestimmter Lipide, und zwar der ungesättigten cis-Fettsäuren. Die Ausstattung eines Organismus mit verschiedenen Lipiden gibt somit auch Auskunft über dessen Lebensbedingungen. All diese speziellen Anpassungen wie Gefrierschutzproteine, Pigmente und Lipide spielen nicht nur für das Bestehen der glazialen Lebensgemeinschaften, sondern auch für die Nutzung in der Biotechnologie eine interessante Rolle.

## Die Lebensgemeinschaften in Schnee und Eis

### Algen

Die hochalpine Flora besteht neben den hinreichend bekannten Vertretern der Blütenpflanzen (Kap. 6), auch aus zahlreichen unauffälligeren Arten der „niederen Pflanzen". Darunter sind in Gebirgslebensräumen vor allem die Algen, Leber- und Laubmoose zu verstehen, welche an gletschernahen und anderen exponierten Pionierstandorten gehäuft auftreten. Als weitere dominante Lebensform gehören hier die Flechten erwähnt (als Symbiose von Algen und Pilz), sowie auch die Cyanobakterien, welche als Prokaryonten jedoch nicht zu den Algen gehören.

Im unmittelbaren Gletschervorfeld sind, abgesehen von bakteriellen Lebensgemeinschaften, Bodenalgen die Erstbesiedler des frisch ausgeaperten anorganischen Substrates. Obwohl makroskopisch meist nicht erkennbar, weil diese Mikroorganismen in der oberen Gesteinsschicht fein verteilt wachsen, spielen sie eine wichtige Rolle bei der initialen Bodenbildung unmittelbar nach dem Gletscherrückzug.

Der tschechische Algenforscher Hans Ettl war im 20. Jahrhundert mehrmals in Obergurgl auf Besuch. Ihm verdanken wir einen ausführlichen Bericht über die Algenflora von Tirol (Ettl 1968), in dem nicht nur zahlreiche Artenfunde aus dem Raum Obergurgl dokumentiert wurden,

© Alpine Forschungsstelle Obergurgl; download https://www.uibk.ac.at/afo/publikationen/copy_of_index.html.de und www.zobodat.at



sondern etliche, neu entdeckte Spezies zum ersten Mal beschrieben wurden. Ettl konzentrierte sich dabei aber auf Habitate wie Kleingewässer, Felsbewuchs oder alpine Böden, während die Vegetation auf sommerlichem Schnee und Eis nur einen kleinen Raum seiner Forschungen einnahm und vor allem auf Proben aus dem Raum Kühtai in den nördlichen Stubaier Alpen fußte.

In diesem Abschnitt wird jene wenig bekannte Gruppe von Mikroalgen beschrieben, die sich auf den speziellen Lebensraum „nasser Altschnee" bzw. „feuchte Gletscheroberflächen" angepasst haben (die Algen anderer alpiner Lebensräume werden in Kap. 6, Gärtner, besprochen). Es handelt sich hier um Kälte liebende (psychrophile) bzw. Kälte tolerante einzellige Grünalgen (Chlorophyta), die ausschließlich auf diesem Substrat vorkommen und sich außerhalb nicht vermehren können. Schnee- und Eisalgen sind ein weltweites Phänomen und man findet sie nicht nur in den Alpen und anderen Hochgebirgen der Erde, sondern auch in den polaren Küstengebieten, wo ähnliche Bedingungen herrschen. Eine (aus heutiger Sicht) historische Zusammenfassung über das Vorkommen dieser extremophilen Organismen lieferte die Ungarin Elisabeth Kol (1968). Obwohl sie wahrscheinlich nie in Tirol war, beschrieb sie lokales, jedoch fixiertes Algenmaterial, welches ihr von anderen KollegInnen (gesammelt H. Ettl, überreicht von F. Wawrik) vermittelt wurde (Kol 1970). Ausgehend von diesen toten Zellen können die z.T. vagen Beschreibungen von Kol bezüglich Plausibilität und Reproduzierbarkeit heutigen Ansprüchen leider nicht mehr genügen. Heutige Funde lassen sich schwer mit ihren Daten korrelieren. Aktuelle Übersichten zur Thematik, mit einer Betonung auf Ökologie und Physiologie, bieten Hoham und Duval (2001) sowie Komárek und Nedbalová (2007).

Über die Auswirkung der Klimaerwärmung auf Schnee- und Eisalgen der Alpen gibt es noch keine Studien. Es kann jedoch von einer Gefährdung von Schneealgen in niederen alpinen Lagen ausgegangen werden, falls es dort keine Schneefelder mehr geben sollte, die bis in den Sommer überdauern. Eisalgen wiederum sind auf die Präsenz von Eis angewiesen, womit durch den aktuellen Gletscherrückzug die potentiellen Lebensräume immer kleiner werden.

### Schneealgen („Roter Schnee")

Viele Bergwanderer haben schon einmal Roten Schnee bemerkt, doch nur den wenigsten ist wohl bewusst, dass es sich dabei um eine massenhafte Ansammlung von Mikroalgen handelt (welche man ja gemeinhin in Gewässern erwartet). Irrtümlich werden derartige Schneefärbungen oft für angewehten Saharastaub oder anthropogene Verschmutzungen gehalten

© Alpine Forschungsstelle Obergurgl; download https://www.uibk.ac.at/afo/publikationen/copy_of_index.html.de und www.zobodat.at



(diese Phänomene gibt es natürlich auch, sind aber seltener und verursachen niemals eine lebhaft rosarote Färbung, die auch mehrere cm in die Tiefe geht). Einen Überblick über die historischen „Verwirrungen" bezüglich des färbenden Prinzips gibt Werner (2007).

Roter Schnee kommt im Ötztal an geeigneten Stellen häufig vor (z.B. Rotmoostal). Er kann sich in sommerlichen Altschneefeldern entwickeln, welche in Seehöhen ab etwa 2000 m von Mai weg anzutreffen sind. Je höher die Lage, desto später kann die Färbung auftreten (Juni, Juli) bzw. sich in kühlen Sommern sogar bis zum Einbruch des nächsten Winters halten (September, Oktober). Bei den Färbungen handelt es sich meist um kleinräumige, wenige Quadratmeter große Vorkommen, wobei diese vor allem in Senken, Rinnen oder flachen Schneefeldern auftreten, wo die Populationen während der Schmelze nicht rasch durch Schmelzwasser ausgewaschen werden und sich Wasser im Schnee länger halten kann. In einer Saison mit besonders starker Färbung (z. B. im Jahre 2009 mit zahlreichen Mitteilungen aus dem ganzen Alpenraum) kann der Rote Schnee durch optimale Niederschlags- und Temperaturbedingungen besonders gut gedeihen (d.h. viel Neuschnee im Winter, langsames kontinuierliches Abtauen im Sommer). Dann findet man die Zellen auch an exponierten Standorten wie Steilhängen oder Kuppen, die in anderen Jahren i.d.R. weiß bleiben. Eine weitere Bevorzugung erfahren generell sonnenexponierte Südhänge, weil dort durch die Wärmeeinwirkung der Schmelzwassergehalt im Schneekörper höher ist. Wie alle Lebewesen sind auch Schneealgen für ihre Lebensvorgänge auf flüssiges Wasser angewiesen. Friert das Schneefeld während der Nacht oder während eines sommerlichen Kälteeinbruches durch, so überleben diese Organismen aufgrund ihrer Anpassungen in Form eines Zystenstadiums. Neben dem Tolerieren zahlreicher Gefrier-Tau-Zyklen im Milieu bestehen weitere physiologische Anforderungen bezüglich der Adaptierung an niedrige Nährstoffgehalte und an Strahlungsstress durch sehr helle oder sehr dunkle Bedingungen. An der Oberfläche können durch Reflexionen an den Schneekristallen besonders hohe Strahlungen auftreten (insbesondere im UV-Bereich), während Zellen, die weiter in der Tiefe situiert sind mit rasch (logarithmisch) abnehmender Sonnenenergie im Schneekörper zurecht kommen müssen.

Sommerschnee ist ein kleines Ökosystem, in dem die Schneealgen durch ihre Photosynthese den Platz der Primärproduzenten einnehmen. Der Vorteil, der durch die Eroberung dieses speziellen Standorts gewonnen wurde, ist faktische Konkurrenzlosigkeit, denn andere Algen können hier nicht gedeihen. Auf heterotropher Seite sind am Standort Bakterien, Schneepilze (z.B. *Chionaster nivalis*) und

© Alpine Forschungsstelle Obergurgl; download https://www.uibk.ac.at/afo/publikationen/copy_of_index.html.de und www.zobodat.at



bei besonders guten Bedingungen auch Bodenciliaten zu erwähnen, welche von der Präsenz der Algen profitieren.

Das zeitliche Auftreten von Schneealgen hängt stark mit der Saisonalität im Gebirge zusammen und ist in Abb. 1 für Chloromonaden vereinfacht dargestellt. In diesem Zusammenhang muss ergänzt werden, dass diese Organismen einen komplexen Lebenszyklus besitzen (Ettl et al. 1983), bei dem die Zellen ihre Morphologie in Anpassung an die sich ändernden Umweltbedingungen stark verändern können, und gewisse Stadien treten auch nur zu ganz bestimmten Zeiten auf.

Zu Beginn der Schneeschmelze entsteht flüssiges Wasser im Schnee. Dies, zusammen mit der stärker und länger andauernden Sonneneinstrahlung, ist ein Signal für die Auskeimung der Zysten aus dem Vorjahr, welche auf der Bodenoberfläche überwintert haben. Dabei erfolgt eine interne Zellteilung (Mitose und Meiose) zu vier Flagellaten. Die Zystenwand bricht auf und die Schwärmer sind in der Lage, im Wasserfilm, der sich zwischen den gra-

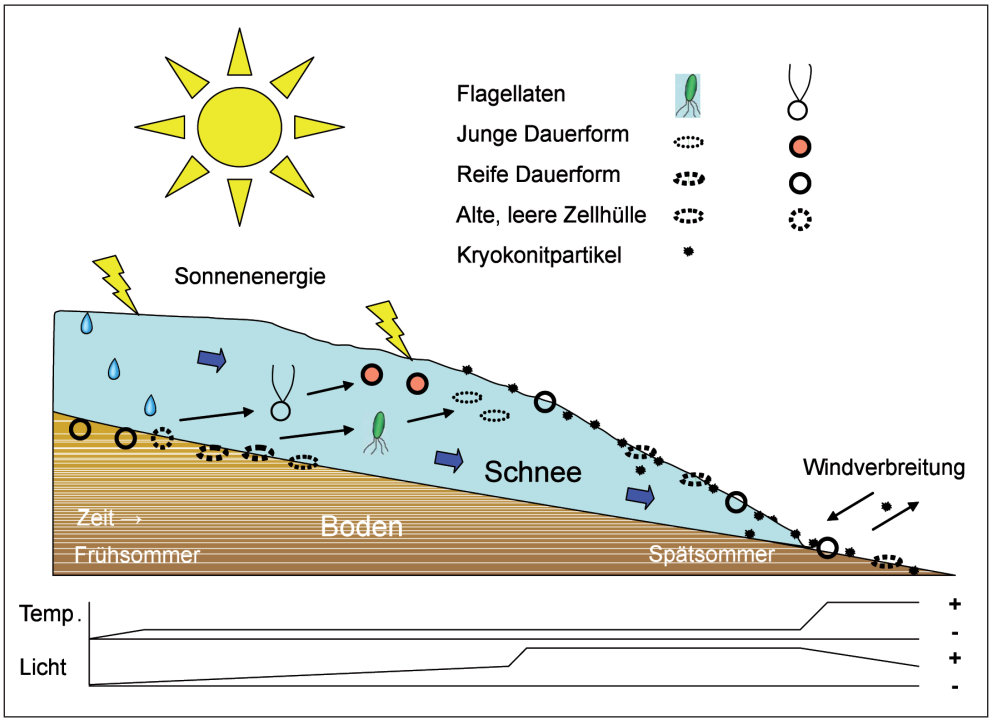


Abb. 1:
Schematischer Lebenszyklus alpiner Schneealgen im Laufe der Saison. Die zeitliche Abfolge erfolgt von links nach rechts. Die Kurven im unteren Bereich symbolisieren die sich dabei verändernden Temperatur- und Lichtverhältnisse (weitere Erklärungen im Text).

© Alpine Forschungsstelle Obergurgl; download https://www.uibk.ac.at/afo/publikationen/copy_of_index.html.de und www.zobodat.at



nulären Schneekristallen u.a. durch Kapillarkräfte hält, empor zu schwimmen. Zu diesem Zeitpunkt, meist im April, ist die Schneeoberfläche noch vollkommen weiß (weshalb diese Stadien im Feld fast nie gefunden werden). Die Flagellaten schwimmen nicht bis zur Oberfläche, sondern nur so weit, bis ausreichend Licht vorhanden ist, um weitere Zellteilungen (= vegetativ) oder meiotische Verschmelzungen (= generativ) durchzuführen. Im Anschluss an diese rasche Vermehrung, wahrscheinlich innerhalb weniger Tage, erfolgt ein Abwurf der Geißeln und eine Umwandlung in junge Zysten (auch als Dauerstadien bezeichnet), welche durch die fortwährende Schneeschmelze später passiv an die Oberfläche gelangen (Mai bis Juni) und somit erst dann die Färbung verursachen. Dort sind sie weder mobil noch finden weitere Teilungen statt, doch aufgrund des fortwährend aktiven Stoffwechsels (Remias et al. 2005) sind sie in der Lage, an Größe zuzunehmen und massiv Reservestoffe einzulagern. Dabei handelt es sich nicht oder nur in geringem Maß um die bei Grünalgen geläufige Chloroplasten-Stärke, sondern v.a. um Fette und sekundäre Carotinoide (v.a. Astaxanthin), die sich im Cytoplasma in Form von Fetttropfen anhäufen. Letztere verursachen die Orange- oder Rotfärbung dieser Zellen, obwohl es sich eigentlich um Grünalgen handelt. Über die Rolle der Sekundärcarotinoide wird vielfach diskutiert: Die häufigsten Argumente geben ihnen eine Funktion beim Schutz des Chloroplasten vor Starklicht, als potente Antioxidantien für den intrazellulären Stressschutz (z.B. gegen Radikale) oder als physiologische Möglichkeit, die überschüssige photosynthetische Energie in stickstofffreie Reservestoffe umzuwandeln. Schließlich können die rot gefärbten Schneeflächen im Spätsommer zart nach Wassermelone riechen, was den biologischen Ursprung der Färbung auch ohne Lichtmikroskop plausibel macht. Vermutlich handelt es sich dabei um volatile Spaltprodukte der Carotinoide, die ab einer gewissen Konzentration nicht weiter eingelagert werden können.

Die Zysten müssen bis zum Ende der Schneeschmelze ausgereift und dadurch robust für sich ändernde Umweltbedingungen sein, denn wenn die Zellen auf den Boden gelangen (meist Juli, August), ändern sich die Temperaturen dramatisch: während im Schnee ziemlich konstant 0 bis 0,5°C vorherrschen, können alpine Böden bei Sonneneinstrahlung sehr warm werden. Die Zysten müssen dort Trockenheit aushalten und werden zu Winterbeginn wieder eingeschneit. In dieser Hinsicht sind verdickte Zellwände als mechanischer Schutz und ein verringerter Wassergehalt durch die Fetteinlagerung von Vorteil. Vor Winterbeginn kann durch starke Winde eine Fernverbreitung der im Staub befindlichen Zellen durch Aufwehung stattfinden. Dies ist wahrscheinlich ein wichtiger Faktor für die häufige Verbreitung dieser Organismen in kalten Regionen der Erde. Durch Wind wird

© Alpine Forschungsstelle Obergurgl; download https://www.uibk.ac.at/afo/publikationen/copy_of_index.html.de und www.zobodat.at



auch feiner Gesteinsstaub aus der Umgebung auf die Schneeflächen aufgetragen, der Altschnee (und v.a. auch nackte Gletscher, siehe nächster Abschnitt) „dreckig" ausschauen lässt. Im Zusammenhang mit Schnee- und Eisökosystemen werden diese Partikel als Kryokonit bezeichnet. Sie sind im Schnee die einzige wesentliche Quelle für anorganische Nährstoffe.

Die genaue Zahl der Arten, die im Schnee vorkommen, ist unbekannt. Ihre Systematik liegt noch im Argen, da viele der Zysten sehr ähnlich ausschauen und eine differenzierte Beschreibung im Lichtmikroskop oft sehr schwierig ist. Roter Schnee in der Antarktis oder Arktis schaut auf dem ersten Blick fast identisch aus wie jener aus dem Raum Obergurgl (Abb. 2). Derartige rote, runde Zellen mit Durchmessern von 10 bis 30 µm werden gewöhnlich in einer Sammelart, *Chlamydomonas* cf. *nivalis*, zusammengefasst. In Tirol sind noch zwei weitere Arten anzutreffen, die oberflächlich gelblich-orangen bis hellrosa (und in der Tiefe grünlichen) Schnee verursachen können, nämlich *Chloromonas nivalis* und *Chloromonas brevispina*. Bei diesen beiden Spezies, deren spindelförmige, grün-orange gefärbte Zysten ornamentierte Oberflächen besitzen, handelt es sich wahrscheinlich ebenfalls um Sammelarten. Sie sind jedoch, vor allem als Reinvorkommen, deutlich seltener anzutreffen als die erstgenannte „Leitart" aus dem Roten Schnee.

Darüber hinaus gibt es noch Sonderstandorte, die aufgrund der unterschiedlichen Ökologie „alternativen" Roten Schnee verursachen können. In diesen Fällen ist die makroskopische Färbung die gleiche, im Lichtmikroskop sind die Zellen jedoch nicht kreisrunde Zysten, sondern z. B. länglich-oval oder, bei deutlich größeren Maßen (30 bis 50 µm), oval und mit mehrschichtiger Zellwand. Erstere sind typisch für Roten Schnee, der auf Gletschern statt auf Böden vorkommt. Hier fällt die Gefahr der Erwärmung am Standort nach der Schneeschmelze weg, weshalb die Zysten nicht ruhend sind, sondern auch während

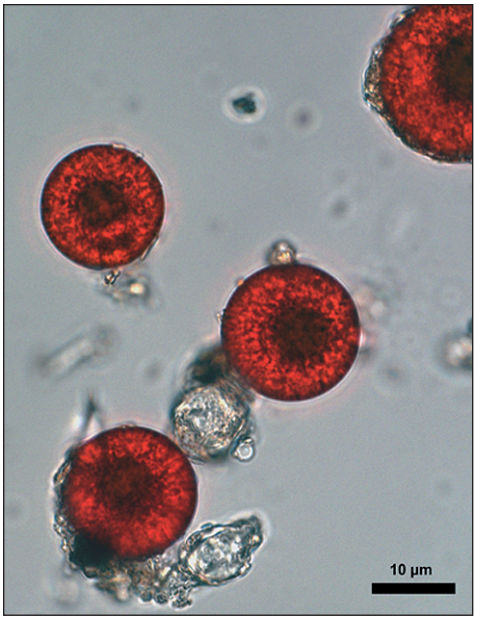


Abb. 2:
*Chlamydomonas* cf. *nivalis* (Chlamydomonadales) aus dem hinteren Rotmoostal. Diese Art verursacht Roten Schnee im Rotmoos als auch auf der Hohen Mut. Der dunkle zentrale Bereich besteht aus dem Chloroplasten, welcher durch die cytoplasmatischen Sekundär-Carotinoide überdeckt ist. (Foto: D. Remias)

© Alpine Forschungsstelle Obergurgl; download https://www.uibk.ac.at/afo/publikationen/copy_of_index.html.de und www.zobodat.at



des restlichen Sommers flagellatenartige Sporen bilden. Zweitere finden sich v.a. im Schneematsch über der Eisoberfläche von zugefrorenen Hochgebirgseen. Der Lebenszyklus ist noch unbekannt, da die Zellen nach dem Auftauen in das Seesediment absinken. Diese Form wird meist den wenig bekannten bzw. schlecht beschriebenen Spezies wie *Chlainomonas rubra* oder *Chlamydomonas bolyaiana* zugeordnet (Ettl et al. 1983).
Gegenwärtig sind international Bemühungen im Gange, diese Algen aufgrund molekularer Daten zu unterscheiden und, falls möglich, in Form von Reinkulturen zu isolieren und in Folge den Lebenszyklus aufzuklären, was bislang bei einigen Arten aufgrund erfolgloser Kultivierversuche noch nicht gelungen ist.

## Eisalgen

Eines der wahrscheinlich exotischsten und am wenigsten bekannten Habitate für Grünalgen befindet sich auf der Oberfläche von Gletscherfeldern. Auch hier handelt es sich um hoch spezialisierte Arten, die bislang nur von diesem Habitat bekannt sind. Im Gegensatz zum Roten Schnee sind derart besiedelte Eisflächen mit dem freien Auge sehr schwer bis fast gar nicht zu erkennen, weil die Zellen bestenfalls eine schwärzlich-dunkelbraune Färbung verursachen, die im Glanze des Sonnenlichtes einen leichten Dunkelviolett-Stich einnehmen kann. Kryokonit, ein komplexes Gemisch aus feinsten anorganischen und organischen Partikeln, verleiht ausgeaperten Gletschern auch ohne Eisalgen eine fast identische Färbung. Von daher ist die Forschung auf ein gutes Feldmikroskop angewiesen, mit dem das Vorhandensein von Zellen vor Ort überprüft werden muss.
Die Eisalgen der Alpen entstammen der Gruppe der Jochalgen (Zygnemaphyceae), und es handelt sich bei den aus dem Raum Obergurgl bekannten Beständen ausschließlich um zwei Varietäten

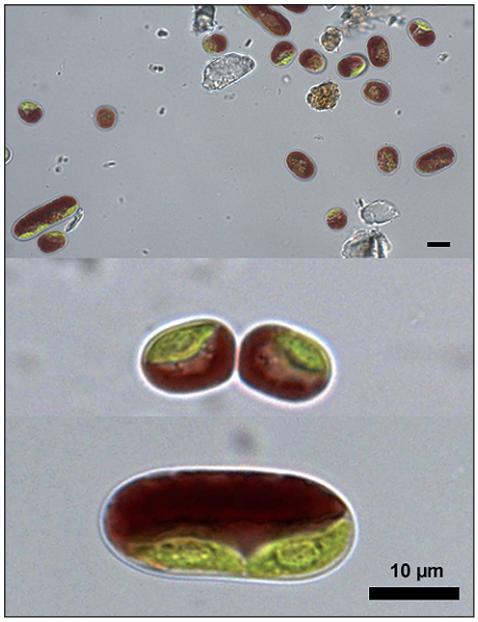


Abb. 3:
*Mesotaenium berggrenii* (Zygnematales) ist ein obligater Bewohner von permanenten Eisflächen und wurde auf mehreren Gletschern des Ötztals gefunden. Das braune Sekundärpigment unbekannter Natur ist in den Vakuolen gespeichert. Die kleineren, kürzeren Zellen gehören der var. *alaskana* an, die in Tirol dominierend ist. (Foto: D. Remias)

© Alpine Forschungsstelle Obergurgl; download https://www.uibk.ac.at/afo/publikationen/copy_of_index.html.de und www.zobodat.at



der Art *Mesotaenium berggrenii* (Abb. 3, Remias et al. 2009). Feldproben besitzen im Lichtmikroskop eine unverwechselbare grün-braune Färbung, die einerseits durch den Chloroplasten und andererseits durch einen unbekannten vakulären Sekundärstoff verursacht wird. Von letzterem ist bislang nur eine hohe UV-Absorption bekannt. Die kleinere Form, var. *alaskana,* wurde erstmals aus Nordamerika beschrieben (Kol 1968). Sie ist daran zu erkennen, dass sie vor der Zellteilung zwei Chloroplasten besitzt und danach nur mehr einen. Die etwas größere Standard-Form hat jeweils die doppelte Chloroplastenzahl, ist jedoch in den Tiroler Alpen bislang nur als Beimischung zur var. *alaskana* bekannt. Bislang sind nur drei lokale Standorte entdeckt worden, nämlich der Gurgler Ferner (mit massiven Vorkommen südlich dem Hochwildehaus zwischen Mitterkamm und Schwärzenkamm), der Tiefenbachferner und der Sulztal Ferner in den Stubaier Alpen. Eine Tiroler „Gletscherinventur" im Sinne dieser Organismen ist noch ausständig, aber es darf angenommen werden, dass viele weitere Standorte bislang schlicht übersehen wurden. Wie bei den Schneealgen handelt es sich bei den Eisalgen um ein weltweites Phänomen, denn derartige Jochalgen sind auch aus dem Himalaya und den Polargebieten bekannt. Es könnte sich hier letztlich ebenfalls um eine Sammelart aus eng verwandten Vertretern von *Mesotaenium* handeln. Eine zweite Art aus dieser Gruppe, *Ancylonema nordenskiöldii*, zeichnet sich durch die Bildung mehrzelliger, unverzweigter Fäden aus. Letztere wurde in Tirol noch nicht gefunden und scheint nur auf den allerhöchsten Gletschern der Alpen (Mt. Blanc, siehe Kol 1968) und in hocharktischen Gebieten (z.B. Spitzbergen) vorzukommen.

Die Jochalgen auf Eis unterscheiden sich von herkömmlichen Schneealgen in ihrer Ökologie und in ihrem Lebenszyklus. Da diese Artengruppe keinerlei bewegliche Stadien besitzt, kann sie nicht in eine schmelzende Schneedecke einwandern. Daher leben sie permanent auf der vereisten Gletscheroberfläche und sind darauf angewiesen, dass der winterliche Schnee wegschmilzt bzw. die Decke dünn genug wird, um ausreichend Licht für die Photosynthese durchzulassen. Weiters sind sie für aktive Stoffwechselvorgänge auf den dünnen Wasserfilm angewiesen, der die Gletscheroberfläche im Hochsommer bedeckt. Man findet *M. berggrenii* bevorzugt auf trockeneren Stellen am Eis, die eine krispe Oberfläche besitzen. Mulden oder Rinnen sind weniger geeignet, da sie dort leichter ausgewaschen werden können. Auch in Kryokonitlöchern kommen sie wahrscheinlich nur sekundär vor. Interessanterweise bestehen die Populationen nur aus zartwandigen, vegetativen Zellen, die sich während der Sommersaison beständig teilen. Offensichtlich nehmen diese keinen Schaden durch Gefrier- und Auftau-Vorgänge oder der erhöhten UV-Strahlung im Hochgebirge. Robuste Zystenstadien, wie bei den Chloromonaden

© Alpine Forschungsstelle Obergurgl; download https://www.uibk.ac.at/afo/publikationen/copy_of_index.html.de und www.zobodat.at



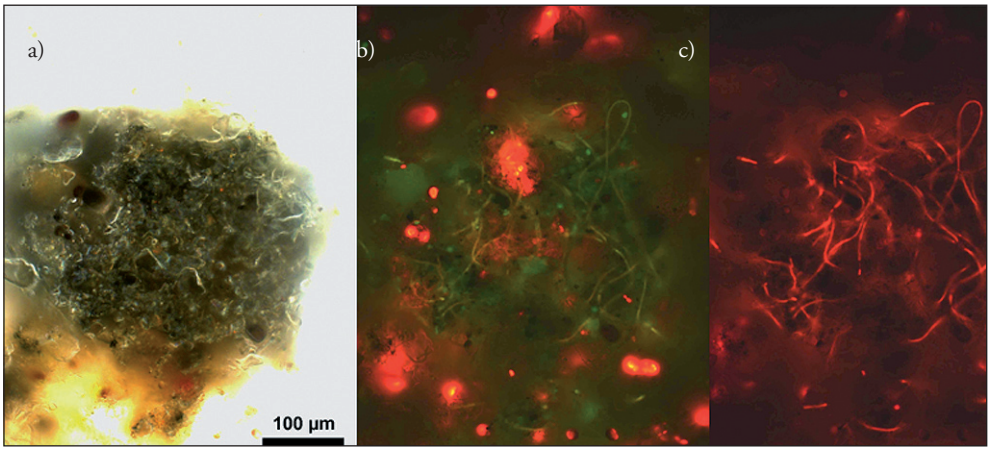


Abb. 4 a–c:
Kryokonitpartikel (Durchmesser zirka 0,2 mm) im Lichtmikroskop. a) Hellfeld-Aufnahme; b) Fluoreszenzaufnahme (Blauanregung): *Mesotaenium* Autofluoreszenz in rot, prokaryontische Fäden schwach grünlich; c) Fluoreszenzaufnahme (Grünanregung), nur sehr geringe Autofluoreszenz des Chlorophylls, nun sind aber Zellfäden der Prokaryonten sehr gut (rot) zu erkennen. (Foto: D. Remias)

des Roten Schnees üblich, kommen nicht vor, wenngleich Zygotenstadien beschrieben wurden. Diese wurden in Tirol noch nicht beobachtet.

Ähnlich wie Schnee stellen auch Gletscheroberflächen kleine, höchst spezialisierte Ökosysteme dar. Neben *M. berggrenii* findet man noch fädige, wahrscheinlich photoautotrophe Prokaryonten, die jedoch stets nur im Inneren der Kryokonitpartikel vorkommen (Abb. 4). Das gesammelte Eismaterial enthält auch schwarze „Gletscherflöhe“ (Collembola) von 2 bis 3 mm Länge. Es ist jedoch nicht belegt, dass sie Algenzellen fressen. Das gleiche gilt auch für einige nur gelegentlich im Habitat beobachtete „Protozoa“.

In manchen Fällen befinden sich auf Gletschern sowohl Eis- als auch Schneealgen. Dabei handelt es sich jedoch um zwei zeitversetzte Ökosysteme: zuerst entwickelt sich der Rote Schnee, und nach dessen Abschmelzen kommen die ruhenden Zysten auf der Gletscheroberfläche zu liegen. Dann, meist im August und im September bis zu den ersten Kälteeinbrüchen, ist für wenige Wochen die „Saison“ der Eisalgen, die den Rest des Jahres inaktiv eingefroren sind.

© Alpine Forschungsstelle Obergurgl; download https://www.uibk.ac.at/afo/publikationen/copy_of_index.html.de und www.zobodat.at



## Kryokonite als mikrobieller Lebensraum

Gletscherschnee und -eis sind an ihrer Oberfläche ständigen Verunreinigungen ausgesetzt, welche entweder aus der Atmosphäre oder durch Transport mit supraglazialem Schmelzwasser eingebracht werden. Auch Staub von angrenzenden freiliegenden Hängen, kleinste Gesteinsbruchstücke bis gröberer Hangschutt von Felswänden oder auch über weite Strecken durch die Luft transportiertes organisches Material lagern sich auf der Eis- und Schneeoberfläche des Gletschers ab. Durch die Sonneneinstrahlung erwärmen sich die dunklen Partikel, schmelzen somit sukzessive in das Eis ein (Abb. 5) und lassen dabei zylinderförmige oder auch zuweilen recht ungewöhnlich geformte Vertiefungen im Eis zurück. Diese Vertiefungen werden als Kryokonitlöcher bezeichnet (Abb. 6).

Das Phänomen des Einschmelzens von Verunreinigungen in das darunter liegende Eis beschrieb erstmalig Adolf Erik von Nordenskjöld im Rahmen seiner Forschungsreise im Jahre 1870 auf das grönländische Inlandeis. Seine ursprüngliche Annahme war, dass es sich dabei um Ansammlungen von Meteoritenstaub han-

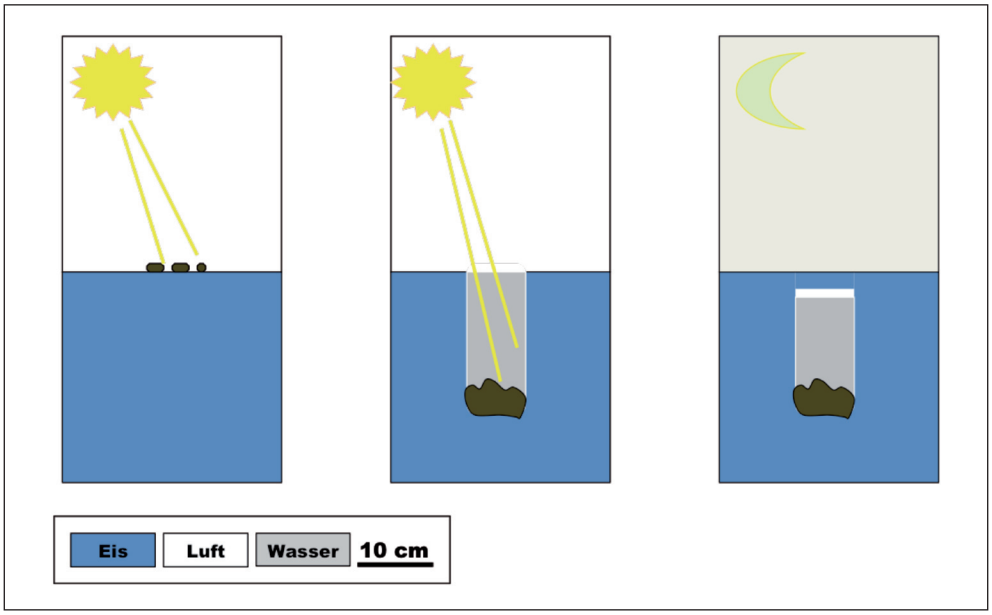


Abb. 5:
Schematische Darstellung der Bildung eines Kryokonitloches: dunkles Material (organischen und anorganischen Ursprungs) wird auf der Eisoberfläche deponiert, absorbiert Sonnenenergie und schmilzt sich in das Eis, indem es einen wassergefüllten Schmelzwassertrichter mit einer sedimentbedeckten Sohle hinterlässt.

© Alpine Forschungsstelle Obergurgl; download https://www.uibk.ac.at/afo/publikationen/copy_of_index.html.de und www.zobodat.at



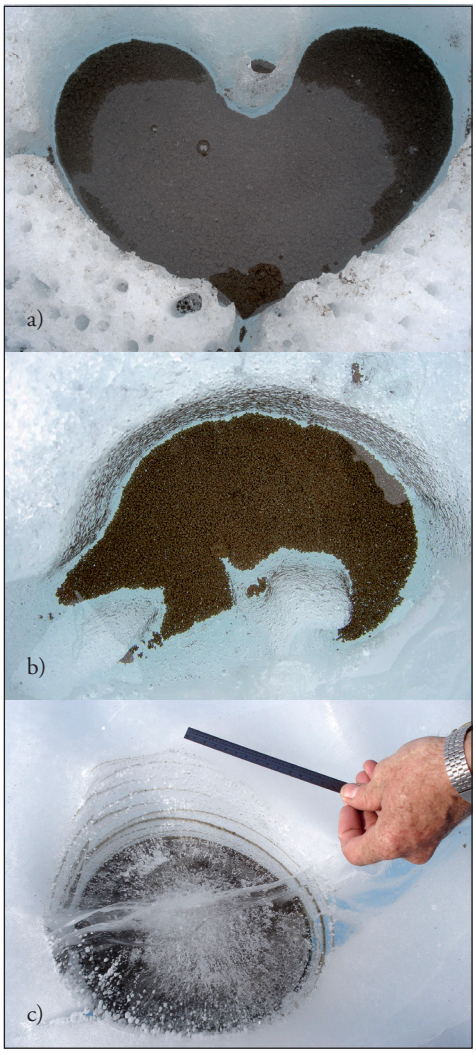


Abb. 6 a–c:
a) und b) Kryokonitlöcher außergewöhnlicher Form; c) Kryokonitloch mit Eisbedeckung (Foto: B. Sattler)

delt. Der Begriff Kryokonit wurde somit von Nordenskjöld geprägt und stammt aus dem Griechischen: „kryos“ steht für „Frost“ oder „Eis“, das Wort „konia“ kann mit „Staub“ übersetzt werden.

Anhängig von der Lage der Gletscher können die Kryokonite beträchtliche Flächen der Gletscher überziehen (Takeuchi et al. 2001, Säwström et al. 2002). Im Falle des Rotmoosferners konnte eine Bedeckung mit Kryokonitmaterial bis zu maximal 28 % festgestellt werden (Fitz 2005), wodurch auch die Albedo der Gletscheroberfläche verändert wird. Diese Fläche stellt ein wichtiges Teilgebiet des Rotmoosferners dar und spielt im Zusammenhang mit der Erwärmung und dem Gletscherrückgang eine bedeutende Rolle bei der Ablation. Eine Verringerung der Albedo hat direkten Einfluss auf den Energiehaushalt des Gletschers. Auf Grundlage meteorologischer Parameter wie auftreffende und abgegebene kurz- und langwellige Strahlung, Windverhältnisse, Temperatur und Luftfeuchtigkeit lassen sich Wärmehaushaltsrechnungen erstellen (Takeuchi et al. 2000). Sie geben Aufschluss darüber, in welchem Ausmaß verringerte Albedo zum Abschmelzen der Eisflächen beitragen kann.

In den Alpen wurden diese so genannten Kryokonitlöcher erstmals von Otto Steinböck beschrieben, welcher sich über ihren ungemein regelmäßigen Bau und die meist kreisrunde Öffnung, welche wie ausgestanzt wirkte (Steinböck 1936), erstaunt zeigte. Diese Vertiefungen im Eis verhalten sich wie Sedimentfallen und akkumulieren organisches (Pollen, Pflan-

© Alpine Forschungsstelle Obergurgl; download https://www.uibk.ac.at/afo/publikationen/copy_of_index.html.de und www.zobodat.at



zenbruchstücke, verfrachtete Insekten, etc.) und anorganisches Material (Staub lokalen bzw. regionalen oder weiter entfernten Ursprungs). Aufgrund der höheren Strahlungsabsorption der enthaltenen Teilchen bleibt sowohl die Sohle als auch das überliegende Wasser meist in einem flüssigen Zustand (Abb. 6 a, b), kann jedoch auch mit Schnee bedeckt oder sogar mit einem Eisdeckel über den Tag-Nacht-Zyklus oder über die Wintermonate versiegelt sein (Abb. 6 c und Abb. 5).

Die Entwicklung der Kryokonitlöcher ist abhängig vom Ort der Deposition in Verbindung mit Intensität und Dynamik von Einstrahlung, Temperatur, Niederschlag und Ablation und korreliert negativ mit der Hangneigung. Ihre Lebensdauer reicht von wenigen Tagen bis hin zur endgültigen „Konservierung" aufgrund eines dauerhaften Frierzustandes, wie es über den Winter oder über längere Perioden in Polargebieten vorkommen kann. In Meereseis können Zellen in den feinen Kanälen leben, die sich zwischen den Eiskristallen bilden (Junge 2002). Die Rhythmik der Jahreszeiten und die damit verbundenen Temperaturschwankungen im Jahres- wie auch im Tagesverlauf prägen Kryokonite in ihrer Entwicklung. Die hohen Temperaturen während der Ablationsphase haben positive Auswirkungen auf Nährstoffzufuhr durch Schmelzwasser und Umsatzraten der Primär- und Sekundärproduzenten, können sich jedoch auch negativ auswirken, indem übermäßig viel von der Eisoberfläche abschmilzt und somit biogenes Material ausgeschwemmt wird. Vorhandene Kryokonitlöcher mit bereits angesammeltem Sediment können für das transportierte Material jedoch auch eine Falle darstellen, in welcher nicht nur Partikel abgelagert werden, sondern auch gelöste Substanzen an bereits vorhandene Partikel absorbieren, wie das z.B. für Radioisotopen aus Atombombenversuchen und dem Tschernobyl-Unfall nachgewiesen wurde (Tieber et al. 2009). Verglichen mit den chemischen Eigenschaften von Eiskernen des Rotmoosferners kann in den Kryokonitlöchern bei verschiedenen Ionen eine Anreicherung in der Konzentration festgestellt werden. So findet man z.B. für $NH_4^+$-N einen Anreicherungsfaktor von 2,3, während $HCO_3^-$ um den Faktor 6,1 angereichert werden kann (Fitz 2005). Typisch dabei ist die Ausbildung so genannter „granules", ein aus dem Englischen übernommener Begriff, welcher am ehesten mit „Korn" übersetzt werden könnte. Granules sind kornartige Strukturen mit einem Durchmesser von 0,1 bis 3 mm, bestehend aus kleinsten mineralischen Bruchstücken, hauptsächlich in Verbindung mit fädigen Cyanobakterien („Blaualgen"). Derartige Granules sind auch aus dem Fließgewässerbereich bekannt (Droppo et al., 1997) und, sofern die Vertiefung von Schmelzwasser durchflossen ist, durchaus vergleichbar.

Die anhaftenden Cyanobakterien bilden mit den heterotrophen Bakterien netz-

© Alpine Forschungsstelle Obergurgl; download https://www.uibk.ac.at/afo/publikationen/copy_of_index.html.de und www.zobodat.at



artige Schichten aus (Abb. 4 a–c), deren Ausmaß und Zusammensetzung schlussendlich die Farbe des Kryokonites beeinflussen (Takeuchi et al. 2001). Je nach Anteil an aktiver oder bereits abgestorbener organischer Substanz erscheint das Sediment braun (wenig organische Substanz) bis hin zu schwarz, was auf einen hohen Anteil organischer Substanz hinweist, welche bereits mikrobiell abgebaut und umgewandelt wurde.

Die Granules stellen für die beschriebene Biozönose ein geeignetes Mikrohabitat dar, in welchem – trotz ausgeprägtem Nährstoffmangels des Schmelzwassers – zu bestimmten Zeiten Photosynthese, Fixierung von $N_2$ und auch Ab-/Umbau organischer Substanz möglich ist. Inmitten der von Nährstoffarmut geprägten Situation eines Gletschers stellen Kryokonitlöcher somit „Oasen" dar, in welchen Mikroorganismen vergleichsweise gute Lebensbedingungen finden.

## Biologische Komponenten

Etablieren können sich auf der Gletscheroberfläche nur Arten, die auf ganz spezielle Weise an diesen Lebensraum angepasst sind. Während die ersten Beschreibungen der Primärproduzenten aus den Anfängen der Erforschung kalter Ökosysteme überliefert sind (Nordenskjöld 1870, Wittrock 1885), gibt es inzwischen eine Reihe an Publikationen, welche die Lebensgemeinschaften innerhalb eines Kryokonitloches beschreiben, wie z.B. De Smet und van Rompu (1994,) Margesin et al. (2002), Müller und Pollard (2004), Hodson et al. (2007), Anesio et al. (2009).

Wie und von welchen Organismen die Eisoberfläche besiedelt wird, hängt von vielen Faktoren ab. Neben der geographischen Lage, der Geologie, physikalischen Parametern wie Partikelbeschaffenheit, Strahlung, Exposition und den meteorologischen Bedingungen spielen die Eigenschaften des Bodens der unmittelbaren Umgebung eine große Rolle. Die Beschaffenheit sowie der Entwicklungsgrad eines Bodens bzw. der umgebenden Vegetation bestimmen als Quelle organischen Materials die Besiedelung grundlegend mit. Der Transport abgestorbener biogener Substanz wie auch aktiver Organismen erfolgt wie bereits erwähnt mit atmosphärischen Einträgen. Feinste Partikel in der Atmosphäre in Verbindung mit Wasser können bereits ein Lebensraum für Mikroorganismen sein. Sattler et al. (2001) zeigten, dass über die Luft, in Wolkentröpfchen transportierte Mikroben trotz widrigster Bedingungen (wie Temperaturen unter 0°C und hoher UV-Strahlung) aktiv und sogar zu Reproduktion befähigt sein können. Grundlage bildet die relativ gute Nährstoffversorgung (hoher Gehalt an Kohlenstoff und Stickoxiden) durch Anheftung an Partikel wie

© Alpine Forschungsstelle Obergurgl; download https://www.uibk.ac.at/afo/publikationen/copy_of_index.html.de und www.zobodat.at



Staub, Ruß oder Pollen in Verbindung mit Wasser aus stark unterkühlten Wolkentröpfchen. Aber auch Bakterien und Mikroalgen selbst können die Ausbildung derartiger Aerosole initiieren, indem diese als Kondensationspunkt vorhandener Luftfeuchtigkeit oder auch als Ausgangspunkt für die Bildung von Eiskristallen dienen. Sie werden als IN (ice nucleators, also Auslöser von Eiskristallbildung) bezeichnet (Morris et al. 2008).

Die Lebensgemeinschaften der Algen und Cyanobakterien stellen sowohl quantitativ als auch hinsichtlich der Produktivität den weitaus größten Anteil biologischer Vorgänge innerhalb dieser Systeme dar. Dies lässt sich unschwer auch aufgrund der großflächig auftretenden Färbung vor allem älteren Schnees und Firns erkennen, welche, je nach dominanten Organismengruppen und deren spezifischer Pigmentierung – mannigfaltig sein kann (rot, grün, braun bis schwarz) und praktisch in allen vergletscherten Regionen vorkommt (Psenner et al. 2003).

Schnee- und Eisflächen sind jedoch nicht nur Lebensraum für Schneealgen. Die von den Primärproduzenten bereitgestellte organische Substanz bildet einen guten Nährboden für Mikroorganismen,

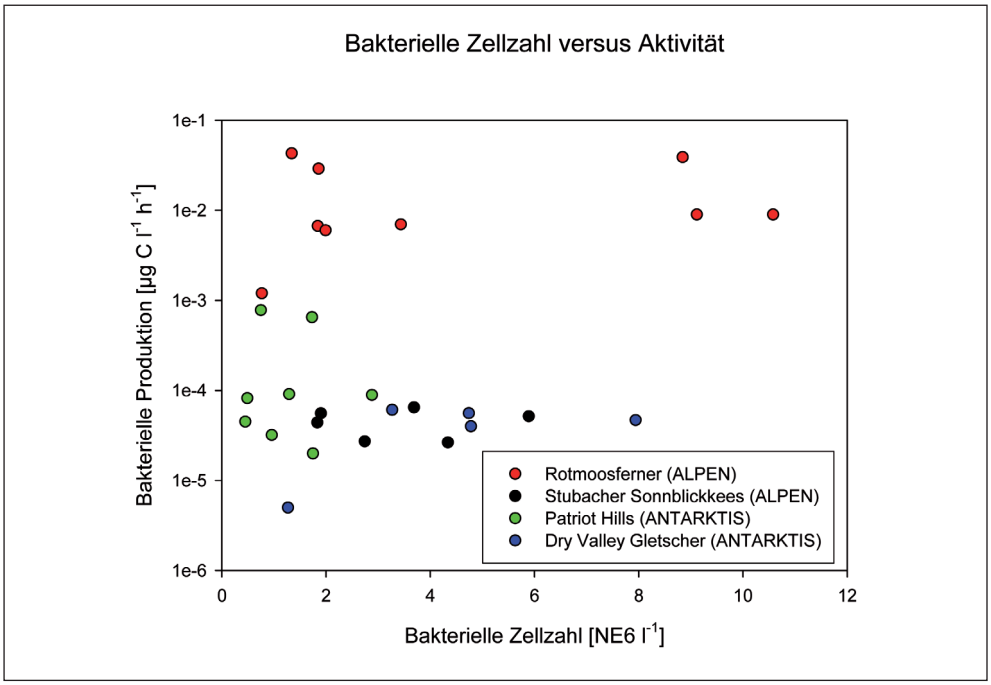


Abb. 7:
Vergleich der bakteriellen Zellzahl versus Aktivität in alpinen und antarktischen Gletschern (Sediment der Kryokonitlöcher)

© Alpine Forschungsstelle Obergurgl; download https://www.uibk.ac.at/afo/publikationen/copy_of_index.html.de und www.zobodat.at



welche als Bestandteil der Nahrungsnetze in den Kryokonitlöchern leben. Innerhalb der so genannten GLIMCOs („glacier ice microbial communities") findet man Viren, Bakterien, Pilze, Algen, aber auch eukaryotische Einzeller bis hin zu Tieren – abhängig von der geographischen Position. Diese mikrobiellen Gemeinschaften sind jedoch äußerst wichtig für den Kohlenstoffhaushalt eines Gletschers, vor allem bei Freiwerden des organischen Kohlenstoffes während der Ablationsperiode. Im Vergleich zu polaren Gletschern findet man in Bezug auf das Verhältnis von Zellzahl zu Aktivität die weitaus höchsten Kohlenstoffproduktionsraten (Abb. 7).

Interessanterweise konnte auf der Gletscheroberfläche des Rotmoosferners eine Saisonalität des Verhältnisses zwischen Auto- und Heterotrophie festgestellt werden. So erkennt man im Frühsommer, wenn der Sonnenstand noch niedriger ist, ein Überwiegen der Heterotrophie (d.h. Abbau organischer Substanz), welches dann im Hochsommer wechselt zur Autotrophie (Aufbau organischer Substanz durch Photosynthese). Später im Herbst, wenn die Sonne wieder niedriger steht, kippt dieses Verhältnis wieder (Abb. 8). Einen unerwarteten Befund zu diesem Thema lieferte eine Untersuchung von Kryokoniten in arktischen Gebieten (Anesio et al. 2009), die zeigte, dass

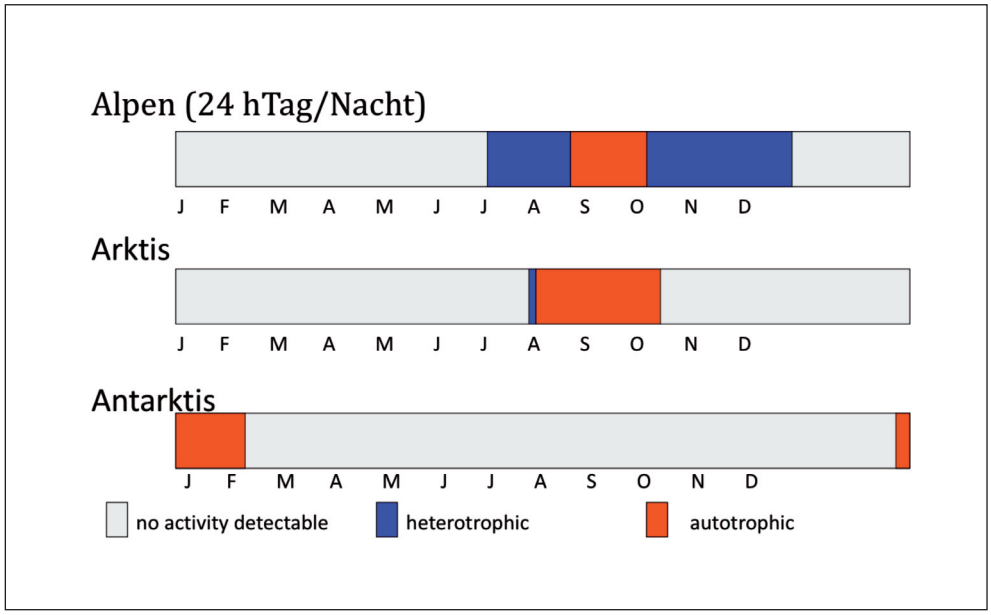


Abb. 8:
Saisonales Verhältnis zwischen Auto- und Heterotrophie auf alpinen (am Beispiel des Rotmoosferners), arktischen und antarktischen Gletschern

© Alpine Forschungsstelle Obergurgl; download https://www.uibk.ac.at/afo/publikationen/copy_of_index.html.de und www.zobodat.at



Kryokonite – im Gegensatz zu fast allen Gewässern der Welt, die in Summe heterotroph sind – als autotrophe Systeme beschrieben werden können, d.h. dass die Photosynthese gegenüber der Respiration überwiegt.

Einzellige eukaryotische Organismen aus dem Alpenraum wurden bereits von Steinböck (1957) beschrieben. Im Sediment von Kryokonitlöchern sowie in oberflächigen Kryokoniten konnte er sowohl Ciliaten als auch Bärtierchen (Tardigrada, *Macrobiotus sp.*: jetzt *klebelsbergi*) und Rädertierchen (Rotifera, Gattung *Philodina*) nachweisen. Das massenhafte Vorkommen von Tardigraden wurde auch von Dastych et al. (2003) bestätigt. In Proben aus 44 alpinen Kryokonitlöchern aus dem Rotmoosferner konnte er insgesamt über 4.500 Vertreter des Bärtierchens *Hypsibius klebelsbergi* Mihelčič (siehe Abb. 9) zählen, welches sich unter anderem auch durch einen hohen Gehalt an Trehalose vor der Kälte schützen kann. Die meist vegetarischen Tardigraden sind eine besondere Organismengruppe, da sie zu den wahren Überlebenskünstlern zählen. Sie können Perioden ohne Sauerstoff ebenso problemlos überdauern wie extrem tiefe Temperaturen. Fällt die Temperatur sukzessive ab, so können sie ihre Extremitäten einziehen und über mehrere Jahre sogar in einem so genannten Tönnchenzustand überdauern. Diese Daseinsform nennt man, wie bereits eingangs beschrieben, Cryobiose, wobei tieftemperaturaktive Komponenten aktiv werden, welche Gefrierschutz-Substanzen, wie z. B. Zucker, herstellen. Zusätzlich schützen Gefrierschutzproteine die Zellmembran vor der Zerstörung durch die Eisnadelbildung. Ihre Temperaturtoleranz bewegt sich in den Extrema von -270°C auf +150°C. Thaler (1999) beschreibt in seiner Zusammenfassung nivaler Invertebraten der Alpen auch den Gletscherfloh (*Isotoma*

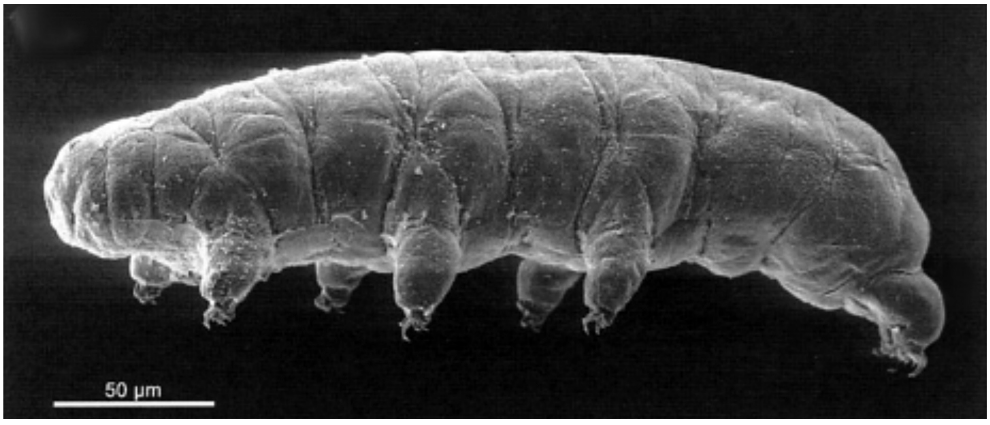


Abb. 9:
*Hypsibius klebelsbergi* Mihelčič, lateral (Dastych et al. 2003)

© Alpine Forschungsstelle Obergurgl; download https://www.uibk.ac.at/afo/publikationen/copy_of_index.html.de und www.zobodat.at



*saltans*) als dauerhaften Bewohner der Eis- und Schneeoberfläche.

Glaziale Systeme bieten somit ausreichend Habitatmöglichkeiten für angepasste Gemeinschaften, welche gleichermaßen sensibel auf Veränderungen reagieren. Die dramatischste Veränderung ist der Verlust des Lebensraumes, wenn Schneefelder oder große Eisflächen abschmelzen. Marginale Schmelzprozesse führen zu einer vermehrten Verfügbarkeit von flüssigem Wasser, was die Aktivität wiederum fördern kann. In funktioneller Weise sind glaziale Ökosysteme jedoch äußerst wertvoll für daran angrenzende Nischen, speziell in Hinblick auf das Ausmaß der $CO_2$-Fixierung und Produktion von gelöstem Kohlenstoff. Eine Größenordnung, welche bislang im globalen Kontext weit unterschätzt worden ist (Anesio et al. 2009).

## Literatur


Anesio, A.M., Sattler, B., Hodson, A.J., Fritz, A. & Psenner, R. (2009) High microbial activities on glaciers: importance to the global cycle. Glob. Change Biol., doi: 10.1111/j.1365-2486.2008.01758.x

Dastych, H., Kraus, H. & Thaler, K. (2003) Redescription and notes on the biology of the glacier tardigrade *Hypsibius klebelsbergi* Mihelčič, 1959 (Tardigrada), based on material from the Ötztal Alps. Austria. Mitt. hamb. zool. Mus. Inst., Band 100, S. 73-100.

De Smet, R.W.H. & van Rompu, E.A. (1994) Rotifera and Tardigrada in some cryoconite holes on a Spitsbergen (Svalbard) glacier, Belgian Journal of Zoology, 124: 27-37.

Droppo, I.G., Leppard, G.G., Flannigang, D.T. & Liss, S.N. (1997) The freshwater floc: A functional relationship of water and organic an inorganic floc constituents affecting suspended sediment properties. Water, Air and Soil Pollution 99: 43-54.

Ettl, H. (1968) Ein Beitrag zur Kenntnis der Algenflora Tirols. Ber. nat.-med. Ver. Innsbruck 56: 177-354.

Ettl, H. (1983) Chlorophyta I: Phytomonadina. In: Süßwasserflora von Mitteleuropa, Vol. 9., Ettl H., Gerloff J., Heynig H. & Mollenhauer D. (eds.), Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Germany, 807 S.

Fitz, G. (2005) Kryokonite alpiner Gletscher. Dipl. Universität Innsbruck, 124 S.

Hodson, A., Anesio, A.M., Tranter, M., Fountain, A., Osborn, M., Priscu, J.C., Laybourn-Parry, J. & Sattler, B. (2007) Glacial Ecosystems. Ecological Monographs, 78: 41-67.

Hoham, R.W. & Duval, B. (2001) Microbial Ecology of Snow and Freshwater Ice with Emphasis on Snow Algae. In: Snow Ecology, Jones et al. (eds.), Cambridge University Press, New York, 168-228.

© Alpine Forschungsstelle Obergurgl; download https://www.uibk.ac.at/afo/publikationen/copy_of_index.html.de und www.zobodat.at



Junge, K. (2002) Bacterial abundance, activity and diversity at extremely cold temperatures in Arctic sea ice. Ph.D. Univ. Washington, 106 S.

Kol, E. (1968) Kryobiologie I, Kryovegetation, In: Elster, H.J., Ohle, W. (eds.) Die Binnengewässer, Band 24, Schweizerbart, Stuttgart, 216 S.

Kol, E. (1970) Vom roten Schnee der Tiroler Alpen. Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici 62: 129-136.

Komárek, J. & Nedbalová, L. (2007) Green cryosestic algae. In: Cellular origin, life in extreme habitats and astrobiology (volume 11): algae and cyanobacteria in extreme environments, part 4: phototrophs in cold environments, J. Seckbach (eds), Springer, Dordrecht, 323-344.

Lang, L. (1927) Gletschereis. Kosmos. Gesellschaft der Naturfreunde Franckh´sche Verlagshandlung, Stuttgart.

Margesin, R., Zacke, G. & Schinner, F. (2002) Characterization of heterotrophic microorganisms in Alpine glacier cryoconite, Arctic, Antarctic, and Alpine Research, 34: 88-93.

Morris, C.E., Sands, D.C., Bardin, M., Jaenicke, R., Vogel, B., Leyronas, C., Ariya, P.A. & Psenner, R. (2008) Microbiology and atmospheric processes: an upcoming era of research on bio-meteorology. Biogeosciences Discuss. 5: 191-212.

Mueller, D.R. & Pollard, W.H. (2004) Gradient analysis of cryoconite ecosystems from two polar glaciers, Polar Biology, 27, 66 – 74.

Nordenskjöld, A.E. (1870) Redegörelse för en Expedition till Grönland ar 1870. Öfv. kgl. Vetensk.-Akad. Förh. 10.

Remias, D., Lütz-Meindl, U. & Lütz, C. (2005) Photosynthesis, pigments and ultrastructure of the alpine snow alga *Chlamydomonas nivalis*. Eur. J. Phycol. 40: 259-268.

Remias, D., Holzinger, A. & Lütz, C. (2009) Physiology, ultrastructure and habitat of the ice alga *Mesotaenium berggrenii* (Zygnemaphyceae, Chlorophyta) from glaciers in the European Alps, Phycologia 48: 302-312.

Psenner, R., Wille, A., Priscu, J.C., Felip, M., Wagenbach, D. & Sattler, B. (2003) Extremophiles: Ice Ecosystems and Biodiversity, In: Knowledge for Sustainable Development. An Insight into the Encyclopaedia of Life Support Systems, UNESCO Publishing-Eolss Publishers, Vol. III, pp 573-598, Oxford, UK.

Sattler, B., Puxbaum, H. & Psenner, R. (2001) Bacterial growth in supercooled cloud droplets. Geophys. Res. Letters 28(2): 239-242.

Säwström, C., Mumford, P., Marshall, W., Hodson, A. & Laybourn-Parry, J. (2002) The microbial communities and primary productivity of cryoconite holes in an Arctic glacier (Svalbard 79°N). Polar Biol 25: 591-596.

Steinböck, O. (1936) Über Kryokonitlöcher und ihre biologische Bedeutung. Zeitschrift für Gletscherkunde 24: S. 1-21.

© Alpine Forschungsstelle Obergurgl; download https://www.uibk.ac.at/afo/publikationen/copy_of_index.html.de und www.zobodat.at



Steinböck, O. (1957) Über die Fauna der Kryokonitlöcher alpiner Gletscher. – „Der Schlern", Athesia, Bozen, 31.

Takeuchi, N., Koshima, S., Yoshimura, Y., Seko, K. & Fujita, K. (2000) Characteristics of cryoconite holes on a Himalyan Glacier, Yala Glacier Central Nepal. Bull. Glaciol. Res. 17: 51-59.

Takeuchi, N., Kohshima, S., Goto-Azuma, K. & Koerner, R.M. (2001) Biological characteristics of dark colored material (cryoconite) on Canadian Arctic glaciers (Devon and Penny ice caps). Reprinted from Memoirs of National Institute of Polar Research, Special Issue, Nr. 54: 495-505.

Thaler, K. (1999) Nival invertebrate animals in the East Alps: a faunistic overview. In: Margesin R. & Schinner, F. (eds), Cold Adapted Organisms. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New-York, 165-179.

Tieber, A., Lettner, H., Hubmer, P., Sattler, B., & Hofmann, W. (2009) Accumulation of anthropogenic radionuclides in cryoconites on Alpine glaciers. J. Environ. Radioactivity 100: 590-598 doi:10.1016/j.jenvrad.2009.04.008.

Werner, P. (2007) Roter Schnee oder die Suche nach dem färbenden Prinzip, Akademie Verlag, Berlin, 91 S.

Wittrock, V.B. (1885) Über die Schnee- und Eisflora, besonders in arktischen Gegenden. Studien und Forschungen von A.E. Nordenskjöld. Brockhaus, Leipzig.

## Verzeichnis der AutorInnen

Hieronymus Dastych
Zoologisches Institut und
Zoologisches Museum,
Martin-Luther-King-Platz 3,
20146 Hamburg, Deutschland
Dastych@zoologie.uni-hamburg.de

Cornelius Lütz
Universität Innsbruck,
Institut für Botanik
Sternwartestr. 15, 6020 Innsbruck, Österreich
Cornelius.Lutz@uibk.ac.at

Roland Psenner
Universität Innsbruck
Institut für Ökologie,
Technikerstr. 25, 6020 Innsbruck, Österreich
Roland.Psenner@uibk.ac.at

Daniel Remias
Universität Innsbruck
Institut für Botanik
Sternwartestr. 15, 6020 Innsbruck, Österreich
Daniel.Remias@uibk.ac.at

Birgit Sattler
Universität Innsbruck
Institut für Ökologie
Technikerstr. 25, 6020 Innsbruck, Österreich
Birgit.Sattler@uibk.ac.at

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Publikationen Alpine Forschungsstelle Obergurgl

Jahr/Year: 2010

Band/Volume: 1

Autor(en)/Author(s): Sattler Birgit, Remias Daniel, Lütz Cornelius, Dastych Hieronymus, Psenner Roland

Artikel/Article: Kapitel 10: Leben auf Schnee und Eis 229-249