© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Zur Kälteresistenz einiger Hochmooralgen.

Von **Karl Höfler**, Wien.

Mit einer Abbildung.

Untersuchungen an Meeresalgen hatten mir (1932) den Anlaß zur Aufstellung eines Programms der vergleichenden Protoplasmatik gegeben, wobei damals der Versuch einer plasmatischen Kennzeichnung der Pflanzenstämme (Rot-, Braun-, Grünalgen) und höheren systematischen Einheiten im Vordergrunde stand. In den letzten Jahren habe ich nun an Süßwasseralgen vergleichend-zellphysiologische Untersuchungen neu aufgenommen. Ich wählte in erster Linie Algen der Hochmoore, da mir dieser Biotop die reichsten Bestände zu bieten schien. Neben anderen Fragen wurde auch der Kälte- und Gefrierresistenz einiges Augenmerk zugewandt. Während von Kylin (1917) und Biebl (1939) vergleichende Versuche über die Kälteresistenz verschiedener Meeresalgen vorliegen, scheint für Süßwasseralgen diesbezüglich noch wenig bekannt zu sein.

Meine gelegentlichen Beobachtungen in dieser Richtung reichen weit zurück. Ich habe zur Zeit, als ich mich mit dem Membraneisen der Desmidiaceen, andererseits mit Messungen der Plasmapermeabilität von Algenzellen beschäftigte, in den Torfmooren der Ramsau bei Schladming noch nach Kälteeinbruch im Spätherbst Algen gesammelt. So hackte ich am 23. November 1921 die bereits starke Eisdecke auf und brachte die hervorgequollenen Algen — unter Vermeidung jeder Erwärmung — in ein kaltes Versuchszimmer. Die Algen begannen trotz der Kälte am starken diffusen Tageslicht lebhaft zu assimilieren, Bläschen abzuscheiden und stiegen im Fläschchen empor. Bei der mikroskopischen Untersuchung staunte ich über den Arten- und Individuenreichtum der unter dem Eise lebenden Algenvegetation.

Ich prüfte bei $1\frac{3}{4}$° C das Plasmolyseverhalten der frisch gesammelten Proben. In 0,6 n Kaliumchlorid, im Moorwasser vom Standort gelöst, ließen die meisten Algen (die sonst leicht und „schön" plasmolysieren) im Laufe der ersten Minuten keine, sodann eine ganz langsame, konkavbuchtige oder „krampfige" Plasmolyse eintreten. Das weist auf eine Erstarrung des Plasmas, bzw. eine starke Zunahme der Plasmaviskosität und des Haftvermögens hin. Ich fand solches Verhalten u. a. bei *Pleurotaenium nodulosum*, *Cosmarium conspersum*, *Desmidium Swartzii*, *Bulbochaete setigera*, in schwächerer Ausprägung bei *Closterium Dianae*, *Cl. parvulum*, *Oedogonium* sp.

Ein Zygnema sp. aber verhielt sich anders, es plasmolysierte in eindrucksvoller Weise rasch und unter baldiger Konvexrundung der Protoplasten. Es handelte sich um eine Form, die nach meinen damaligen Ein-

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

drücken erst unter der Eisdecke zur Entwicklung gelangt war und von den im Sommer und Herbst am Standort häufigen Zygnemen (*Z. pectinatum* u. a.) habituell deutlich verschieden war. Mein damaliges Protokoll betont die Unterschiede im Plasmolyseverhalten. Das *Zygnema* sp. sei nach seinem plasmatischen Verhalten am besten „psychrophil". Die Plasmolyse wurde stark, die Form kugelkonvex. Nach der Klärung, die die nächstfolgenden Jahre brachten (Weber u. Hochenegger 1923, Huber u. Höfler 1930), werden wir sagen dürfen, daß das dem Winteraspekt eigentümliche *Zygnema* sp. auch bei Temperaturen von $1\frac{3}{4}^0$, im Gegensatz zu den mit ihm vergesellschafteten Algen, eine normal niedrige Viskosität, verbunden mit hoher Wasserpermeabilität des Protoplasmas, bewahrt.

Am folgenden Tag zeigte *Pleurotaenium nodulosum* im temperierten Zimmer (T = 11—12° C) ein normales Plasmolyseverhalten und eine Rückdehnung der Protoplaste im Harnstoff, welche der am sommerlichen und herbstlichen Material beobachteten nahekam. Die hohe winterliche Plasmaviskosität hinterläßt demnach keine wesentliche Nachwirkung, sie ist im großen ganzen thermostabil, d. h. von der thermischen Vorgeschichte nicht wesentlich beeinflußt (vgl. F. u. G. Weber, 1916, S. 843). Die Thermostabilität der Wasserpermeabilität ist (für das Plasma von Gewebszellen) jüngst von Seemann (1951) nachgewiesen worden.

Ich hatte in späteren Jahren wiederholt solch winterliches, unter der Eisdecke hervorgeholtes Algenmaterial vor mir. — Die schönsten und interessantesten Proben des Winteraspektes hat dann im Februar 1950 Dozent Dr. H. Schindler gesammelt. Er unternahm knapp nach dem Ende einer scharfen, mehrwöchentlichen Kälteperiode am 8. bis 14. Februar eine wissenschaftliche Exkursion in das Ramsauer Arbeitsgebiet.

Die unter $\frac{3}{4}$ m Schnee und unter 30—35 cm dicker Eisdecke hervorgeholten Algenproben waren von überraschendem Reichtum. Der winterliche Diatomeenaspekt wird in der vorstehenden Arbeit von Cholnoky und Schindler beschrieben. Auch sonst herrschte unter dem Eise trotz der Lichtarmut reichstes Algenleben, das hinter dem sommerlichen wenig zurückstand. Wir hatten vom Standplatz vorher im September 1949 wiederholt Material für zellphysiologische Versuche eingebracht (vgl. Höfler u. Schindler 1951). Unter den Desmidiaceen waren jetzt im Winter andere Formen dominant; so waren u. a. *Cosmarium tetrophthalmum*, *Netrium interruptum* reichlich vertreten. Beide Arten fanden sich in lebhafter Teilung, als das Material nach 9 Tagen im Wiener Institut durchgesehen wurde. Die genannten Arten waren, mit vielen anderen, im Winteraspekt in größerer Individuenzahl vertreten als im Sommeraspekt. Sie sind nicht kaltstenotherm wie viele Diatomeen oder Chrysophyceen, sie vegetieren aber bei Temperaturen wenig über dem Nullpunkt wie es scheint ebensogut, z. T. vielleicht besser als bei den im Sommer und Herbst im alpinen Hochmoor herrschenden Temperaturen.

All die zahlreichen Algen des Aspektes überwintern aber doch im flüssigen Medium unter der Eisdecke. Wie verhalten sich nun die Algen beim Einfrieren? Ich habe zur Frage der Gefrierresistenz seit Jahren gelegentliche Beobachtungen gesammelt und im Winter 1949/50 auch einige planmäßige Versuche angestellt, worüber unten berichtet werden soll. — Schindler hat

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

im Februar 1950 auch eingefrorenes Material am Standort gesammelt. Etwa 10 cm unter der Eisoberfläche war Sphagnum-Moos mitsamt den dazwischen hausenden Algenwatten festgefroren. Das Einfrieren war unter natürlichen Bedingungen an der Grenze von Eis und Wasser bei etwa 0° wohl ganz allmählich erfolgt. Der Eisblock wurde langsam aufgetaut, die Algen wurden von Schindler schon in der Ramsau am 1. und 2. Tag nach dem Sammeln und später von uns gemeinsam wieder in Wien überprüft.

In anscheinend ganz intaktem Zustande fanden sich u. a.: *Xanthidium fasciculatum*, *Cosmarium connatum*, *C. tetrophthalmum*, *Euastrum elegans*, *Desmidium Swartzii*, *Peridinium* sp. Intakt waren auch die winterlichen Dauerzellen (Akineten) von *Zygnema* RT (wohl *pectinatum*). Getötet waren hingegen die meisten zuvor im Eisblock eingeschlossenen Diatomeen. *Pleurotaenium nodulosum* war z. T. lebend, bei vielen Exemplaren war der Protoplast verändert. Die Beschreibung dieser interessanten abnormalen bzw. nekrotischen Formen behält sich Dozent Schindler vor, sie soll in einer eigenen Mitteilung erfolgen. Verändertes Aussehen zeigten auch *Eremosphaera viridis* und *Closterium striolatum*. — Bei der Durchsicht in Wien nach 6 Tagen erschien bei vielen Arten der Protoplast mehr oder minder verändert, doch könnte dies ja schon auf sekundärer Wirkung des durch abgestorbene Organismen verunreinigten Wassers beruhen.

Oftmals hatte ich Gelegenheit, die Wirkungen des Einfrierens in Wien zu beobachten. In verschiedenen Jahren wurden Ramsauer Hochmooralgen zu Ende September oder Anfang Oktober nach Wien gebracht und teils in einem durchströmten Wasserbecken im Kalthaus des Pflanzenphysiologischen Instituts, teils daselbst zwischen den Fenstern gehalten; anderes Material stand auf einer offenen, nach Osten gelegenen Veranda meiner Wohnung und war nachts den kalten, spätherbstlichen Temperaturen, am Vormittag guter Belichtung oder für kurze Zeit der Sonne ausgesetzt. Während der Frostperioden, die ja in Wien im allgemeinen nur kurz dauern, wird das Gros der Algengläser zwischen Westfenstern, die wertvollsten Proben in einem Süderkerfenster untergebracht. Einzelne Proben ließ ich dann einfrieren.

Wenn sich in den Standgläsern dünne Eisdecken oder Eisnadeln bilden, die die Algen noch nicht fest umschließen, so wird dadurch wohl keiner Art ein Schaden getan. Mit anderen Worten: Temperaturen des Wassers um 0° oder die bei leichter Unterkühlung erreichten sind für die winterlich adaptierten Algen stets harmlos.

Froren die Proben langsam durch und durch, so wird auch das von den meisten Formen ertragen. Ich habe (1942, S. 286) kurz darüber berichtet. Ein großes Standglas mit Desmidiaceenmaterial war im ungeheizten Zimmer für mehrere Wochen eingefroren. Nach dem Auftauen waren alle *Closterium Dianae*-Zellen ohne Ausnahme getötet. Dagegen waren auch großzellige Formen, wie *Netrium digitus*, *Pleurotaenium nodulosum*, *Cosmarium margaritiferum*, *C. tetrophthalmum*, *Xanthidium cristatum*, *Euastrum oblongum*, *E. verrucosum*, *Micrasterias pinnatifida*, *Staurastrum cuspidatum*, sowie zahlreiche kleine *Cosmarium*-, *Euastrum*- und *Staurastrum*arten am Leben geblieben.

Im Frühwinter 1944 fror eine auf Schlamm vom Standort (Ibmer Moor) gehaltene Desmidiaceenprobe in der Nacht vom 22. zum 23. Dezember ein und

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

wurde am 24. Dezember mittags in einem Zimmer von 11° C aufgetaut. *Netrium digitus*, *Euastrum oblongum*, *E. ansatum*, *Cosmarium pyramidatum*. *C. Brebissonii*, *Staurastrum Dickiei*, *Staurastrum brevispinum*, *Pleurotaenium truncatum*, *Micrasterias sol* lebten. Die Diatomee *Pinnularia dactylus* war getötet. In einer anderen Dose mit ähnlichem Bestand, die eine Woche festgefroren blieb, war außer *Pinnularia* auch *Micrasterias sol* und *Cosmarium Brebissonii* getötet, *C. pyramidatum* am Leben, *C. conspersum* teils lebend, teils tot. — In anderen Fällen zeigte sich, daß die Mehrzahl der großzelligen Desmidiaceen tot oder geschädigt waren und nur kleinzellige Formen überlebten. Das ist von anderen Autoren schon oft beobachtet worden.

Wir dürfen nach alldem die Algen nicht einfach in gefrierempfindliche und -feste einteilen. Für die Gefrierresistenz der Zelle ist vielmehr die Art des Einfrierens und Auftauens von Bedeutung. Es existiert darüber ein reiches Schrifttum.

Seit Müller-Thurgaus (1880, 1886) und Molischs (1897) Versuchen ist bekannt, daß der Eistod der Zelle in den meisten Fällen durch Wasserentzug infolge der Eisbildung verursacht wird. Molisch hat den Gefriervorgang als erster im Mikroskop direkt beobachtet. Er hat in seinen bekannten Versuchen gezeigt, daß die bei —3° bis —6° C einfrierenden Spirogyrafäden binnen 1 Minute oder in noch kürzerer Zeit stark schrumpfen, indem ihnen von dem die Zellen umgebenden Wasser Eis entzogen wird. Daß dieses wirklich außerhalb der Zellen gefriert, läßt sich zeigen, wenn man frische Spirogyrafäden, die vom oberflächlich anhaftenden Wasser vorsichtig befreit worden sind, in Olivenöl einlegt und so gefrieren läßt. Man sieht dann im Gefriermikroskop, wie das austretende Wasser die schrumpfende Alge mit einer Eisröhre umgibt, die sich vom Öl scharf abhebt. Ebenso bildet sich im gefrierenden Gewebe höherer Pflanzen das Eis meist in den Interzellularen.

Molisch hat ferner gezeigt und zahlreiche spätere Forscher haben bestätigt, daß die Objekte im Gefrierapparat erst dann eine Schädigung erfahren, wenn sie wirklich gefrieren. Unterkühlung allein schädigt nicht. „Staubfadenhaare von *Tradescantia crassa* blieben, durch 6 Stunden einer Temperatur von —5° bis —9° C in Luft ausgesetzt, am Leben, während sie sich als abgestorben erwiesen, wenn sie bei —5° C im Wasser wirklich gefroren" (1897, S. 68).

Wir wissen andererseits, daß die Eisbildung sowohl außerhalb der Zellen als in den Zellen stattfinden kann. Das hat Akerman (1927) erwiesen, der die gesamte Literatur kritisch behandelt und nachprüft. Er hat gezeigt, daß bei rascher Temperaturabnahme die Eisbildung oft innerhalb der Zellen erfolgt, bei langsamer dagegen sehr oft nur in den Interzellularen. Nach Akerman (S. 15) vollzieht sich eine bloß interzellulare Eisbildung dann, wenn der Zellinhalt vorher wesentlich unterkühlt worden ist; die Temperatur muß so tief fallen, daß sie bis unter den Gefrierpunkt des Zellinhaltes herabsinkt. Ganz allgemein tritt ja eine gewisse Unterkühlung des Zellinhaltes beim Abkühlen vor dem Gefrieren ein. Bei rascher Temperaturabnahme erfolgt nun vielfach die Eisbildung innerhalb der Zellen, bei langsamer nur in den Interzellularen.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Die schützende Wirkung der Plasmolyse ist seit Lidforß (1907) bekannt und wurde zumal durch Maximow und Iljin eingehend studiert; sie beruht nach Akerman (1927, S. 38) in erster Linie darauf, daß die Eisbildung im Inneren der Zellen durch die Plasmolyse verhindert wird.

Die Gefrierresistenz der Zellen überhaupt hängt einerseits von der Fähigkeit des Plasmas, Wasserverlust zu ertragen, andererseits aber vom Widerstand des Zellinhaltes gegen Eisbildung ab — wogegen die seinerzeit von Mez (1905) aufgestellte Lehre vom spezifischen Kälteminimum der verschiedenen Plasmen schon durch Maximow (1914) endgültig widerlegt worden ist.

Ich stellte mir nun die Frage, wie sich verschiedene Algen meiner Hochmoorgesellschaften einem rasch erfolgenden Einfrieren gegenüber verhalten. — Ich hatte zu solchen Versuchen Gelegenheit, als im Jänner 1950 eine Periode scharfen Frostes einsetzte.

Vier ausgewählte Algenproben, von derem guten Lebenszustand ich mich durch mikroskopische Prüfung überzeugte, wurden in etwa 1 cm dicker Schicht in dickwandige Glasschälchen von 5 cm Durchmesser ausgegossen und am 22. Jänner 1950 um 13 Uhr auf die Veranda meiner Wohnung gebracht. Sie standen dort am Licht, aber vor direkter Besonnung geschützt. Die Kontrollen wurden am Fenster eines kalten, aber frostfreien Zimmers untergebracht. Nach kurzem waren die Proben auf der Veranda durchgefroren. In der Nacht vom 24. zum 25. zeigte das Minimumthermometer dort, wo die Algen standen, einen Tiefpunkt von —14° C, in der Nacht zum 27. Jänner ein Minimum von —17° C. Diese Temperatur wurde während des Versuches nachts noch zweimal erreicht. Tagsüber lagen die Temperaturen im Mittel um —7 bis —10° C[1]). Die Proben blieben gefroren bis zum 7. Februar. An diesem Tag kam Föhnwetter. Bis zum Morgen des 8. Februar war alles aufgetaut. Ich konnte den Tag der Durchsicht der Versuche widmen. Zur sauberen Durchführung der

[1]) Von der Meteorologischen Anstalt in Wien, XIX., Hohe Warte, erhielt ich folgende Temperaturmessung für die Zeit vom 19. Jänner bis 8. Februar. Die nächtlichen Minima sind nicht verzeichnet.

1950	7h	14h	21h	1950	7h	14h	21h
19. I.	— 6,8	—7.4	— 7.0	30. I.	—13.5	—6.9	—10.0
20. I.	— 7.4	—6.0	— 6.2	31. I.	—12.6	—8.1	— 7.6
21. I.	— 6.7	—2.4	— 2 6	1. II.	— 7.6	—5.1	— 5.7
22. I.	— 1.8	—3.4	— 5.9	2. II.	— 6.1	—5,5	—10.5
23. I.	— 9.2	—5.4	— 8.5	3. II.	— 8.4	—6.7	— 7.0
24. I.	— 9.0	—6.5	— 9.5	4. II.	—10.2	—8.4	— 7.7
25. I.	— 9.8	—6.2	— 8.2	5. II.	— 8.2	—6.5	— 6.0
26. I.	— 8.7	—6.0	— 8.8	6. II.	— 4.0	—0.3	— 2.0
27. I.	—12.2	—5.7	— 3.9	7. II.	— 0.5	+7.8	+ 3.5
28. I.	— 8.0	—4.6	— 7.1	8. II.	+ 1.6	+5.1	+ 1.2
29. I.	—11.0	—5.8	—10.1				

Die Temperaturen auf der den N- und NO-Winden ausgesetzten Veranda meiner Wohnung, die in Wien-Penzing im Wiental liegt, waren wohl niederer, zumal die mittägige Erwärmung fehlte.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Gefrierversuche ist es ja nötig, daß der Lebenszustand der Algen gleich nach dem Auftauen geprüft wird, bevor durch die Wirkung abgestorbener Pflanzen und Tiere das Wasser chemisch verändert wird, was zu sekundärer Schädigung der überlebenden Organismen führen kann.

Die Mehrzahl der Algen erwies sich als tot. Sie hatten die starke Frosteinwirkung nicht überstanden.

Im Material I aus dem Ramsauer Schwaigermoos (RMK) waren getötet: alle sehr zahlreichen Zellen von *Closterium Dianae* und, wie es schien, auch alle sonstigen großen und mittleren Desmidiaceen.

Im Material II aus RT, dem „Ramsauer Torfmoor" (vgl. Heimerl 1892, Höfler 1926, Cholnoky und Schindler 1951): die Diatomeen *Pinnularia viridis*, *Tabellaria flocculosa*, *Desmidium Swartzii*; ferner die Grünalgen *Microspora* sp., *Ulothrix* sp., 8μ breit (das Schrumpfungsbild der Chromatophoren wies auf primären Eistod beim Einfrieren hin).

Im Material III und IV (RT), außer den genannten, die Grünalgen *Mesogerron fluitans*, *Geminella mutabilis*, *Pediastrum* sp. Im artenreichen Material IV wurden von durchwegs getöteten Desmidiaceen-Arten im besonderen notiert: *Pleurotaenium nodulosum*, *Euastrum oblongum*, *E. anatum*, *Arthrodesmus convergens*, *Cosmarium tetrophthalmum*, *C. palangula*, *Staurastrum Dickiei*, *Desmidium Swartzii*.

An den getöteten Zellen vieler Arten waren die Chloroplasten typisch geschrumpft, was auf primäre Tötung der Protoplasten durch Wasserentzug hinweist. *Cosmarium tetrophthalmum* war getötet, der Protoplast aber fast nicht geschrumpft.

Ein sehr interessantes und charakteristisches Nekrosebild zeigte am 8. Februar frisch nach dem Auftauen in Probe I das in Hunderten von Zellindividuen vertretene *Closterium Dianae*. Aus den geschrumpften und getöteten Plastiden waren Lipoidtröpfchen ausgetreten und diese hatten die Carotinoide bevorzugt gespeichert, sie waren gelb gefärbt. Die toten Chloroplasten waren grün geblieben. Vgl. Abb. 1. Die ausgetretenen Tröpfchen erinnern an Myelinkugeln, wie sie Weber (1933) aus mit Kaliumoleat behandelten Chloroplasten austreten sah. Acht Tage später waren die toten Zellen bleich geworden oder entfärbt, die Myelinkugeln aber mit scharfen Konturen erhalten; sie scheinen sich mit Haptogenmembranen zu umkleiden!

Abb. 1. **Closterium Dianae.** Durch Kälte getötet. Aus den Plastiden sind Lipoidtröpfchen ausgetreten.

Eine Minderzahl von Algen wurde aber nach dem Auftauen am 8. Februar lebend befunden.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

So in Material I die Blaualge *Aphanothece* sp., 4 × 6 μ (wohl *microscopica* Näg.) und die dominante *Microcystis elabens* Kuetz. (vgl. Geitler 1930, S. 145).

In Material III die zahlreich vorhandenen Fadenstücke der Winterform von *Zygnema* sp. *(pectinatum)*, deren Dauerzellen (Akineten nach Fritsch 1915 und Oltmanns 1922) dunkelgrün und gepfropft mit Reservestoffen, welche Ölkugeln gleichen, gefüllt sind; sie hatten das jähe Einfrieren durchwegs überlebt. Die 7 bis 8 μ breiten Gallertscheiden erschienen trüb, wie geronnen, sie waren an der sonst glatten Außenkontur kerbig und über jeder zweiten bzw. vierten Zellquerwand ringförmig eingeschnürt; sie blieben übrigens in diesem Zustand erhalten. — Ferner lebten *Oocystis solitaria*, eine 8 bis 12 μ breite kugelige Grünalge (*Chlorococcum* sp. ??) und — am augenfälligsten — alle im Präparat vorhandenen Blaualgen.

Im Material IV, das am artenreichsten war, lebte vieles: von mittelgroßen Desmidiaceen *Euastrum sublobatum* Bréb. (vgl. Krieger S. 544) und die kettenförmigen *Desmidium quadratum* Nordst. (vgl. West-Carter V, Taf. 168, Fig. 4, 7) und *Sphaerozosma excavatum:* von Grünalgen *Ancistrodesmus falcatus, Oocystis solitaria*, eine kleine *Geminella* sp., die systematisch unklaren, früher als „*Urococcus*" bezeichneten Zellen. Ferner die reichlich vorhandenen Blaualgen, von denen ich *Lyngbya putealis* Mont. (vgl. Geitler 1925, S. 400, Fig. 517), *Nostoc Kihlmani* Lemm., *Scytonema mirabile* nennen kann. Von *Anabaena* sp. lebten nur die 36 × 11 μ großen Dauerzellen.

Ein Plasmolyseversuch mit Rohrzucker bewies den lebenden Zustand der Zellen. Gut plasmolysierbar waren u. a.: *Desmidium quadratum*, ein *Oedogonium* sp., das *Chlorococcum* (?), *Chaetosphaeridium, Coelastrum* sp., die Heteroconte *Chlorobotrys regularis*. Grenzplasmolyse zeigte unter den Blaualgen auch *Scytonema mirabile*.

Von den großzelligen Desmidiaceen überlebte *Cosmarium conspersum*. Die dickwandigen, eiseninkrustierten Membranen (vgl. Höfler 1926) haben wohl beim Einfrieren der umgebenden Flüssigkeit die Erhaltung der Zellform ermöglicht; dadurch wurde der Protoplast vor mechanischer Schädigung bewahrt.

In den Kontrollen, die nicht eingefroren waren, lebten auch alle oben angeführten, im Versuch getöteten Algen.

Die 17 Tage lang eingefrorenen Proben des Hauptversuches wurden auf der Veranda unter günstigen Bedingungen in ihren Schälchen weiterkultiviert. Es entwickelte sich eine individuenreiche Algenvegetation, die allerdings nur eine kleine Artenauswahl aus der ursprünglichen Gesellschaft enthielt, wie sie in den Kontrollgläsern auch jetzt noch fast lückenlos vorhanden war.

Bei einer Durchsicht am 8. April zeigte das Material in Schälchen III: von Blaualgen reichlich vermehrte *Microcystis elabens* und *Aphanothece, Nostoc Kihlmani;* von Conjugaten und Grünalgen *Zygnema pectinatum, Geminella mutabilis, Oedogonium* sp., *Chlorococcum* sp., mehrere unbestimmte Protococcales und einiges andere.

Im Material IV dominierten die massenhaft vermehrten Blaualgen, vor allem *Aphanothece*. An grünen Algen fanden sich *Chlamydomonas* sp., *Dic-*

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

tyosphaerium Ehrenbergianum, Ancistodesmus falcatus, Oocystis sp., *Ulothrix* sp. (Z. 6 μ breit, ebenso lang), *Oedogonium* sp. (worin in vielen Fäden nur ein Teil der Zellen lebte) und die Heteroconten *Chlorobotrys regularis* und *Characiopsis acuta* Borzi var. *Schröterei* Printz, ferner eine kleine *Mougeotia*, 7 μ breit, — von lebenden Desmidiaceen aber nur Fäden von *Sphaerozosma excavatum*. Es bleibt naturgemäß unentschieden, ob diese Algen als vegetative Zellen das Einfrieren überstanden oder in Form von Dauerzellen überwintert hatten; letzteres ist zumindest bei *Zygnema* und *Mougeotia* anzunehmen. Über die Resistenz der vegetativen Zellen gibt nur die erste Durchsicht nach dem Auftauen Auskunft.

Die mitgeteilte Versuchsreihe hat nicht bei konstanten oder genau bezeichneten Temperatur- und Lichtverhältnissen stattgefunden, aber unter ökologischen Bedingungen, die den in der Natur gegebenen näher kommen, als es etwa bei Laboratoriumsversuchen der Fall wäre. Die Proben waren rasch ein- und durchgefroren und blieben 17 Tage lang gefroren, ohne dazwischen aufzutauen. Wichtig erscheint mir, daß die Algen, auch während sie im Eise eingeschlossen waren, am Tage gutem Licht (wobei Besonnung vermieden blieb) ausgesetzt waren. Wir wissen, daß viele Blütenpflanzen, zumal Alpenpflanzen, auch bei Temperaturen weit unter 0° ihre CO_2-Assimilation in gewissem Maß aufrechterhalten, und Gleiches gilt vermutlich für die lebend eingefrorenen Algen. Dauernde Verdunkelung wäre ein unnatürlicher Faktor. Das Auftauen ist dann am 7. Februar allmählich und unter ähnlichen Bedingungen wie am natürlichen Standort erfolgt. Schädigungen der Zellen, wie sie ein plötzliches Auftauen durch mechanisches Zerreißen des Wandplasmas verursachen kann (Akerman 1919, Iljin 1933/34), fallen also hinweg.

Unter solchen Umständen erweist sich nun die Kälteresistenz der Algen der gleichen Biozönose deutlich abgestuft. Die beobachteten Diatomeen werden getötet. Als ein Hauptergebnis der Versuche ist festzuhalten, daß die meisten hochmoorbewohnenden Blaualgen durch volle Gefrierresistenz ausgezeichnet sind. Dies gilt vor allem für *Aphanothece* und *Microcystis elabens*. [Daß für Blaualgen die oberen Temperaturgrenzen des Lebens besonders hoch liegen (Molisch 1926, Bünning 1946), ist allgemein bekannt.] Daß übrigens nicht alle Blaualgen-Zellen gefrierbeständig sind, eine Verallgemeinerung also nicht zulässig wäre, geht daraus hervor, daß *Anabaena*, deren Fäden im Kontrollglas samt den vegetativen Zellen und Heterocysten gut überwintert hatten, in der eingefrorenen Probe vollständig fehlte; allein die Dauerzellen hatten, wie erwähnt, das Einfrieren ertragen.

Bei den Grünalgen und Conjugaten erscheint die Resistenz von Art zu Art abgestuft. *Closterium Dianae* gehört zu den gefrierempfindlichsten Formen. Von den Desmidiaceen überdauern im mitgeteilten Versuch nur wenige Arten. Unter den Chlorophyceen ist die Zahl der resistenten Arten bei weitem größer.

Die Kälte- und Gefrierbeständigkeit ist zweifellos einer der wichtigsten unter den Selektionsfaktoren, welche im Hochmoor die Zusammensetzung des Algenanteiles der natürlichen Biozönosen bestimmen. Einfrieren und Austrocknung wirken auslesend, aber sicherlich nicht durchwegs in gleichem Sinne.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Literatur.

Akerman, A., 1919, Über die Bedeutung der Art des Auftauens für die Erhaltung gefrorener Pflanzen. Bot. Notiser, Jahrg. 1919, S. 49 u. 105.

— 1927, Studien über den Kältetod und die Kälteresistenz der Pflanzen. Lund.

Biebl, R., 1939, Über die Temperaturresistenz von Meeresalgen verschiedener Klimazonen und verschieden tiefer Standorte. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 88, S. 389.

Bünning, E. und H. Herdtle, 1946, Physiologische Untersuchungen an thermophilen Blaualgen. Zeitschr. f. Naturforschung, Bd. 1, S. 93, Wiesbaden.

Cholnoky, B. und H. Schindler, 1951, Winterlicher Diatomeenaspekt des Ramsauer Torfmoores. Verh. der Zool. Bot. Ges., Bd. 92, S =.

Fritsch, F. E., 1916, The morphology and ecology of an extreme terrestrial form of Zygnema (Zygogonium) ericetorum (Kuetz.) Hansg. Ann. of Bot. 1916, Vol. 30, p. 135.

Geitler, L., 1925, Cyanophyceae. Paschers Süßwasserflora, Heft 12.

— 1930, Cyanophyceae (Blaualgen) Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. Rabenhorsts Kryptogamenflora, Bd. XIV.

Heimerl, A., 1891, Desmidiaceae alpinae. Verh. d. k. k. Zool.-Bot. Ges. in Wien, Bd. 41, S. 587.

Höfler, K., 1926, Über Eisengehalt und lokale Eisenspeicherung in der Zellwand der Desmidiaceen. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. I. Abt., Bd. 135, S. 104.

— 1942, Einige Beobachtungen an Closterium Dianae und Pleurotaenium nodulosum. Protoplasma, Bd. 37, S. 283.

Höfler, K. und H. Schindler, 1951, Vitalfärbung von Algenzellen mit Toluidinblaulösungen gestufter Wasserstoffionenkonzentration. Protoplasma, Bd. 40.

Huber, B. und K. Höfler, 1930, Die Wasserpermeabilität des Protoplasmas. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 73, S. 351.

Iljin, W. S., 1933, Über den Kältetod der Pflanzen und seine Ursachen. Protoplasma, Bd. 20, S. 105.

— 1934, The point of death of plants at low temperatures. Bull. de l'Association Russe pour les Recherches Scientifiques a Prague, Vol. I (VI), p. 1.

Krieger, W., 1933, Die Desmidiaceen Europas. Rabenhorsts Kryptogamenflora, Bd. XIII. Abt. 1.

Kylin, H., 1917, Über die Kälteresistenz der Meeresalgen. Ber. d. d. Bot. Ges., Bd. 35, S. 370.

Lepeschkin, W. W., 1937, Zell-Nekrobiose und Protoplasma-Tod. Protoplasma-Monographien, Bd. XII.

Lidforß, B., 1907, Die wintergrüne Flora. Lunds Univ. Arsskrift, N. F., Bd. 2/2, Nr. 13.

Maximow, N. A., 1914, Experimentelle und kritische Untersuchungen über das Gefrieren und Erfrieren der Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 53, S. 327.

— 1929, Internal factors of frost and drought resistance in plants. Protoplasma, Bd. 7, S. 259.

Mez, K., 1905, Neue Untersuchungen über das Gefrieren eisbeständiger Pflanzen. Flora, Bd. 94, S. 112.

Molisch, H., 1897, Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen. G. Fischer, Jena.

— 1926, Pflanzenbiologie in Japan. G. Fischer, Jena.

Müller-Thurgau, H., 1880/86, Über das Gefrieren und Erfrieren der Pflanzen. Landwirt. Jahrb., Bd. 9, S. 133 u. Bd. 15, S. 453.

Oltmanns, F., 1922, Morphologie und Biologie der Algen. 2. Aufl. Bd. 1.

Seemann, F., 1950, Der Einfluß der Wärme und UV-Bestrahlung auf die Wasserpermeabilität des Protoplasmas. Protoplasma Bd. 39, S. 535.

Weber, F., 1933, Myelinfiguren und Sphärolithe aus Spirogyra-Chloroplasten. Protoplasma, Bd. 19, S. 455.

Weber, F. und G., 1916, Die Temperaturabhängigkeit der Plasmaviskosität. Ber. d. d. Bot. Ges., Bd. 34, S. 836.

Weber, F. und H. Hohenegger, 1923, Reversible Viskositätserhöhung des Protoplasmas bei Kälte. Ber. d. d. Bot. Ges., Bd. 40, S.

West, G. S. und N. Carter, 1923, A Monograph of the British Desmidiaceae. Vol. V., London.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. Frueher: Verh.des Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien. seit 2014 "Acta ZooBot Austria"

Jahr/Year: 1951

Band/Volume: 92

Autor(en)/Author(s): Höfler Karl

Artikel/Article: Zur Kälteresistenz einiger Hochmooralgen 234-242