

Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Göttingen

## Über die hydraturabhängige Entwicklung und die Austrocknungsresistenz von Cyanophyceen\*

Von

UTE HESS

Mit 17 Textabbildungen

(Eingegangen am 5. Juni 1962)

Aus zahlreichen Literaturangaben ist bekannt, daß Cyanophyceen im Freiland unter sehr verschiedenen, zum Teil extremen Bedingungen existieren können (JAAG 1945; BÜNNING u. HERDTLE 1946; ZEHNDER 1953). Einige halten dabei weitgehende Austrocknung an ihren natürlichen Standorten aus (GESSNER 1955; SCHWABE 1960). Experimentelle Laboratoriumsstudien über die Beziehungen der Blaualgen zum Wasserfaktor liegen jedoch nur wenige vor.

Die ersten Untersuchungen darüber stammen von GLADE (1914), der festgestellt hat, daß man einige Cyanophyceen sehr lange austrocknen kann, ehe sie absterben. In neuerer Zeit hat LANGE (1953) für Flechtencyanophyceen ebenfalls eine hohe Austrocknungsresistenz ermittelt; er fand zudem bei ihnen keine Beeinträchtigung der Lebensfähigkeit nach direkter Befeuchtung in trockenem Zustand. Volle Entwicklungsfähigkeit nach voraufgegangener Trocknung selbst bei schneller Wiederbefeuchtung hat auch EVANS (1959) gefunden, ganz im Gegensatz zu den von ihm untersuchten Grünalgen und Diatomeen, die gegen rasche Wiederbefeuchtung sehr empfindlich waren (siehe auch ILJIN 1933). Bei Studien über das Wachstum war demgegenüber bei Cyanophyceen keine besondere Unempfindlichkeit gegen erniedrigte Luftfeuchtigkeit nachzuweisen (MÄGDEFRAU 1931).

Es war daher von Interesse, Untersuchungen über das Wachstum von Cyanophyceen in verschiedenen Feuchtigkeitsbereichen anzustellen und außerdem ihre Austrocknungsresistenz unter variierten Bedingungen zu ermitteln.

### A. Material und Methode

#### *I. Untersuchte Algen und ihre Herkunft*

Um Material für die Kulturen geeigneter Algen zu erhalten, wurden an verschiedenen Standorten Bodenproben gesammelt und Algenbezüge von Felsen und dergleichen abgekratzt (insgesamt 122 Proben); aus ihnen wurde eine große Anzahl

---

\* Dissertation der Mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Göttingen 1962.

von Cyanophyceen herausgezüchtet, von denen sich schließlich unter den angewandten Kulturbedingungen 12 Arten als gut wachsend erwiesen:

Art <sup>1</sup>	Fundort
Oscillatoriaceen:	
<i>Lyngbya limnetica</i>	in einem Teich auf treibenden Weidenblättern, Göttingen
<i>Lyngbya aerugineo-coerulea</i>	beschatteter Weg, Göttingen
<i>Phormidium rubroterricola</i>	lockere, wenig beschattete Erde, Göttingen
<i>Phormidium gelatinosum</i>	Macchie, wenig beschatteter Boden, Mallorca
<i>Oscillatoria</i> spec.	Teichrand, im Sand, Göttingen
<i>Oscillatoria tenuis</i> var. <i>tergestina</i>	unter Flechten auf zementiertem Platz, Mallorca
Nostocaceen:	
<i>Nostoc rivulare</i>	auf Holzpflock in Bach, Botanischer Garten Göttingen
<i>Nostoc muscorum</i>	auf Stein zwischen nassem Moos, Villach
Scytonemataceen:	
<i>Scytonema mirabile</i>	auf zementiertem Platz, Mallorca
<i>Tolypothrix distorta</i>	senkrechte, südexponierte Mauer, poröses Gestein, Mallorca
<i>Tolypothrix rechingeri</i> f. <i>saxicola</i>	aus Bodenritze in Zementboden, Mallorca
Rivulariaceen:	
<i>Calothrix scopulorum</i>	Stein unter gelegentlich tropfendem Wasserhahn, unbeschattet, Botan. Garten Göttingen

## II. Kulturmethoden

Die Herauszüchtung der Cyanophyceen aus den Proben gelang am besten durch Auslegung des Materials auf Agarplatten in Petrischalen, die im Arbeitszimmer in 1 m Abstand von einem Nordfenster aufgestellt wurden; die Cyanophyceen krochen dann — je nach Art verschieden rasch und weit — auf den Agar aus.

Die Trennung der Cyanophyceen von Grünalgen, Moosen und Diatomeen machte wenig Schwierigkeiten, weil die Cyanophyceen in der Regel schneller vom Impfblock wegekrochen, als ihnen Moose und andere Algen allein durch Wachsen folgen konnten. Die nicht kriechenden Cyanophyceen-Stationen bildeten dichte Komplexe, die nicht oder kaum von anderen Algen oder Protonemafäden durchsetzt wurden. Außerdem genügte die stark verdünnte Nährlösung den Ansprüchen von Moosen und Grünalgen auf die Dauer nicht.

Das Mitführen von Pilzen und Bakterien war durch einfaches Überimpfen nie restlos zu vermeiden; wurde jedoch sehr häufiges Umimpfen auf Agar ohne organische Nährlösungsanteile (Fe-Citrat und Citronensäure) mit Schüttelkultur und anderen Isolierungsverfahren kombiniert, so gelang es schließlich doch, die hier untersuchten Arten pilzfrei zu bekommen.

Die für alle weiteren Versuche verwendete Nährlösung enthielt in 1000 cm<sup>3</sup>: 0,01 g K<sub>2</sub>HPO<sub>4</sub>; 0,025 g MgSO<sub>4</sub> · 7 H<sub>2</sub>O; 0,02 g Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub>; 0,025 g Na<sub>2</sub>SiO<sub>3</sub>; 0,04 g Ca(NO<sub>3</sub>)<sub>2</sub>; 2 cm<sup>3</sup> einer 0,01<sup>o</sup>/<sub>10</sub>igen Fe-Citrat-Citronensäure-Lösung. Ihr wurden 15 g gewässerter Merck-Fadenagar zugesetzt (in einigen Fällen auch nur 5 bis hinauf zu 40 g).

<sup>1</sup> Die Bestimmung der Algen wurde nach GEITLER (1932) durchgeführt.

### III. Hydraturversuche

Die relative Feuchtigkeit (RF) in den Kulturschalen wurde mittels verschieden konzentrierter Salzlösungen (WALTER 1931) variiert. Als Versuchsgefäße dienten Petrischalen (10 cm Durchmesser), deren Boden mit 15 cm<sup>3</sup> 1,5%igem Nähragar ausgegossen wurde. War dieser erstarrt, wurde die Schale umgedreht und in den nun das Unterteil bildenden Deckel 20 cm<sup>3</sup> NaCl-Lösung der gewünschten Konzentration gefüllt<sup>1</sup>. Angesetzte Hydraturkonzentrationen (nach MÄGDEFRAU 1931):

mol NaCl	0,0	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,8	1,0	1,2	1,6	2,0	2,4	3,0	4,0
% RF	100	99,7	99,4	99,1	98,8	98,4	98,1	97,5	96,8	96,2	95	93	91	88	83

Zum Angleichen der Agaroberfläche — nur das auf ihr stattfindende Wachstum wurde protokolliert, also nicht auch die Entwicklung der Algen im Nährboden — an die gewünschte Feuchtigkeit standen jeweils die Schalen gleicher Salzkonzentration zunächst während einer Woche unter einem Glassturz. Erst dann wurden Impfböcke (5 × 5 mm ± 10%) auf den Agar gebracht, wozu die Schalen kurz einen Spalt breit geöffnet wurden. Zum Schutz gegen Verdunstung wurden die Schalen während der ganzen Versuchsdauer mit wasserdampfundurchlässiger Polyäthylen-Folie überspannt und mit Gummiringen abgedichtet.

Die Versuche wurden teils im Dauerlicht (340 bzw. 680 Lux) in einem Dunkelmzimmer bei 21 ± 1°C, teils in 12:12stündigem Licht-Dunkel-Wechsel (680 Lux) in einem Klimaschrank bei 21 ± 0,5°C durchgeführt. Die Kulturschalen standen in etwa 30 cm Abstand unter einem Leuchttaggregat aus drei Leuchtstoffröhren (Osram HNI 40 W) bzw. in 60—80 cm Abstand unter einem Aggregat aus sechs Glühlampen (Osram 60 und 100 W) auf einer gleichmäßig ausgeleuchteten Fläche (maximale Intensitätsschwankung innerhalb eines Versuchs ± 1%; Intensitätsmessungen mit einem Selenelement von Lange, Berlin). Sollten die Kulturen von der Seite her beleuchtet werden, so wurden die Schalen zu mehreren übereinander unter enge Dunkelstürze gestellt, in die Licht nur durch einen 15 mm breiten seitlichen Spalt einfiel, wobei die Lichtintensität am Spalt 1000 Lux betrug. Schrägeinfall von Licht durch das Glas der oberen bzw. unteren Schalen wurde durch schwarze Kartonplatten zwischen den einzelnen Schalen ausgeschaltet. Die Dunkelstürze standen in 20—30 cm Entfernung vor einer senkrecht montierten Leuchtstoffröhre in deren intensitätsgleichem mittleren Abschnitt.

### IV. Austrocknungsversuche

Die Austrocknung fand in Exsiccatoren über P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> statt; von Zeit zu Zeit wurden Proben der Algen herausgenommen und auf ihre Fähigkeit geprüft, auf frischem Agar wieder auszuwachsen. Die Trocknung wurde in den Grundversuchen unter den gleichen Licht- und Temperaturverhältnissen durchgeführt, unter denen die Algen angezogen worden waren und unter denen anschließend auch das Wiederauswachsen beobachtet wurde (Dauerlicht von 680 Lux, 21 ± 1°C). In späteren Versuchen wurden die Lichtverhältnisse vor, während und nach der Trocknung variiert. Das Wiederauswachsen auf frischem Agar wurde mikroskopisch im Abstand von Stunden bis Tagen protokolliert.

#### 1. Langsamtrocknung

Die mit den zu untersuchenden Cyanophyceen gut bewachsenen Agarplatten wurden im Exsiccator offen über P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> gestellt. Bei mehrmaligem Erneuern des

<sup>1</sup> Veränderte Feuchtigkeitsverhältnisse konnten auch mit verschiedenen Agarkonzentrationen erreicht werden. Da genaue Werte für die RF dazu nicht vorliegen, konnten hiermit jedoch nur vergleichende Versuche angestellt werden.

$P_2O_5$  war der Agar unter den Cyanophyceen innerhalb von 14—18 Tagen eingetrocknet (bei trockenem  $P_2O_5$  betrug die R.F. = 3%). Von nun an wurden in Abständen von Tagen Algenproben aus der Schale entnommen und auf frischen Agar geimpft.

Da sich die getrockneten Algenproben selbst mit dem Skalpell nicht aus der Schale lösen ließen, wurde der Agar durch einen stets gleich groß gehaltenen Wassertropfen an der gewünschten Stelle und für genau gleich große Proben aufgeweicht. Die Algenproben ließen sich nun (nach etwa 5 min) haarscharf bis zur Grenze des Tropfens herausnehmen. Bei diesem engbegrenzten Anquellen des Agars kam es nicht zu einer Befeuchtung der übrigen Bereiche der Kultur, die noch länger trocknen sollten. In der Regel quollen die Algen gleichzeitig mit dem Agar auf, in oder auf dem sie lagen. Bei *Tolypothrix distorta* dauerte das jedoch sehr lange, da die Fäden über die Agaroberfläche herausragten und zudem schwer benetzbar waren; deshalb wurden hier die hochstehenden Trichome mit dem Skalpell abgekratzt und die so entstandenen Trichombruchstücke aufgeimpft.

## 2. Schnelltrocknung

Von einer gut entwickelten Kultur wurden kleine Agarstückchen (etwa  $3 \times 3 \times 1$  mm) herausgeschnitten und einzeln auf sterilisierten Deckgläsern im Exsiccator über  $P_2O_5$  getrocknet. Infolge der geringen Agarmenge war schon nach etwa 6 Std maximale Trockenheit erreicht (frisch eingebrachtes  $P_2O_5$  blieb trocken). In Abständen von Stunden oder Tagen nach Einbringen in die Exsiccatoren wurden die Deckgläser mit den flach angetrockneten Algenproben nach unten auf frischen Agar gelegt; 24 Std später ließen sich die Deckgläser mühelos entfernen.

## V. Beurteilung des Verhaltens der Algen, besonders ihres Wachstums

Aus dem unterschiedlichen Verhalten der einzelnen Arten in Vorversuchen ergaben sich nicht nur verschiedene Versuchsanordnungen, sondern auch unterschiedliche Meßmethoden. Stets erfolgte die Beobachtung durch Folie, Glas und Agar, wobei darauf zu achten war, daß nur die Fäden auf der Agaroberfläche protokolliert wurden, da nur dort die durch die NaCl-Lösungen eingestellten Hydraturverhältnisse herrschten.

### 1. Bestimmung der Fläche

Hatten sich die Algen gleichmäßig über einen Teil der Agaroberfläche ausgebreitet und war auch die Dichte der Fäden in den verschiedenen Hydraturen gleich, so gab die mit Algen bedeckte Fläche, die sich in der Regel schon mit dem bloßen Auge erkennen ließ, ein Maß für den Zuwachs. Die äußeren Umrisse der Kultur wurden an aufeinanderfolgenden Tagen mikroskopisch gemessen und auf Papier übertragen, die Fläche wurde ausgeschnitten und gewogen. Bei langsamwüchsigen Kulturen erfolgte der Zuwachs meist so gleichmäßig, daß Radiusmessungen den Flächenberechnungen zugrunde gelegt werden konnten.

### 2. Bestimmung der Dichte

In einigen Fällen fand während einer begrenzten Zeit keine Vergrößerung der von Fäden bedeckten Fläche statt. Die zunehmend dichtere Lagerung der Algen, beurteilt nach der Anzahl der Hormogonien im Gesichtsfeldauschnitt des Mikroskops, zeigte hier den Zuwachs der Kultur an.

### 3. Messung der Trichomlängen

Bei langsamwüchsigen Oscillatoriaceen wie auch bei den Scytonemataceen und Rivulariaceen wurde der Zuwachs der aus dem Impfblock herauswachsenden Fäden direkt in Skalenteilen mit dem Ocularmikrometer gemessen.

#### 4. Zuwachsmessungen mit Hilfe der phototaktischen Ausrichtung

Einige Oscillatoriaceen, die bei Belichtung von oben sehr ungleichmäßig wuchsen, bildeten bei scharf einseitiger Beleuchtung einen gut sichtbaren, gegen die Lichtquelle gerichteten Streifen dichtgelagerter Fäden von der Breite des Impfblocks. Die Länge des Streifens (in Millimetern bzw. Skalenteilen des Ocularmikrometers) war dem Zuwachs der Gesamtprobe proportional.

Bei den Nostocaceen, bei denen nur eine lockere Verbindung zwischen Impfblock und den vordersten, aufs Licht hin gekrochenen Hormogonien bestand, waren die in solchen Versuchen erhaltenen Werte vor allem Ausdruck der Kriechgeschwindigkeit.

#### 5. Vergleich der Versuchsmethoden

Um die Brauchbarkeit der verschiedenen Versuchsanordnungen zu überprüfen, wurde die gleiche Cyanophyceenart nach mehreren Methoden im ganzen Hydraturbereich untersucht; alle angewendeten Meßmethoden ergaben gut übereinstimmende Resultate.

### B. Ergebnisse

#### I. Hydraturversuche

Für die nachstehenden Ergebnisse sind stets die Werte mehrerer Parallelversuche zusammengefaßt und gemittelt. In der Regel sind nicht die absoluten Werte angeführt, sondern die Meßdaten sind für die einzelnen Meßtage als Prozente des jeweiligen Höchstwertes — im folgenden als Wachstumswerte bezeichnet — angegeben. Wachstumswerte von 100 stellen dabei das absolute Optimum dar, solche zwischen 75 und 100 werden als optimal bezeichnet; gegenüber Wachstumswerten unter 75 ließ sich das absolute Optimum (Wachstumswert 100) in allen untersuchten Fällen mindestens mit  $2\sigma$  (95,75% Wahrscheinlichkeit) sichern.

#### 1. Feuchtigkeitsansprüche wachsender Cyanophyceenkulturen

##### a) Oscillatoriaceen

In Abb. 1 sind die Wachstumswerte der untersuchten sechs Oscillatoriaceen in Abhängigkeit von der relativen Feuchtigkeit (RF) wiedergegeben. Nur zwei von ihnen wuchsen in höchster Feuchtigkeit am besten, nämlich *Lyngbya limnetica* und *Oscillatoria* spec. *Lyngbya aerugineo-coerulea* und *Phormidium gelatinosum* dagegen hatten ihr Entwicklungsoptimum in 99,7% RF; sie erreichten aber in 100% RF auch noch Wachstumswerte über 75. Bei den letzten beiden Arten lag das Wachstumsoptimum in 99,1% RF, und die Proben wuchsen in höchster Feuchtigkeit bedeutend schlechter: *Phormidium rubroterricola* erreichte in 100% RF noch den Wachstumswert 69, *Oscillatoria tenuis* var. *tergestina* sogar nur 43. Dementsprechend traten auch nur bei den vier letztgenann-

ten Arten, deren Optimum nicht bei 100% RF lag, *HQ*-Werte<sup>1</sup> über 100 auf:

Tabelle 1. *Hydraturquotienten (HQ) der sechs Oscillatoriaceen*

Art	100	99,7	99,4	99,1	98,8	98,3	97,5	96,8
<i>Oscillatoria spec.</i>	100	65	36	27	24	11	7	2
<i>Lyngbya limnetica</i>	100	71	60	40	30	21		
<i>L. aerugineo-coerulea</i>	100	129	108	97	70	61	35	17
<i>Phorm. gelatinosum</i>	100	124	120	110	97	80	70	56
<i>Phorm. rubroterricola</i>	100	113	132	147	108	94	75	39
<i>Osc. tenuis var. tergestina</i>	100	121	174	230	174	184	94	23

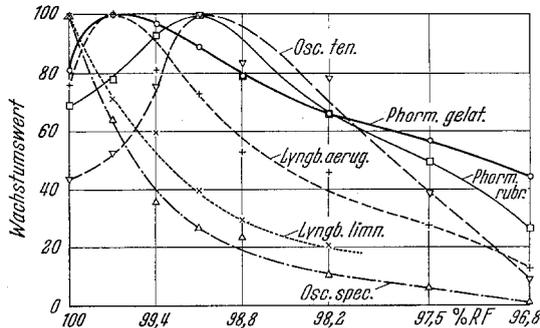


Abb. 1. Wachstum der sechs Oscillatoriaceen in Abhängigkeit von der relativen Feuchtigkeit der Umgebung.  $\times$  *Lyngbya limnetica*  $\cdots\cdots$ ,  $\Delta$  *Oscillatoria spec.*  $-\cdot-\cdot-$ ,  $+$  *Lyngbya aerugineo-coerulea*  $-\cdot-\cdot-$ ,  $\square$  *Phormidium gelatinosum*  $-\cdot-\cdot-$ ,  $\nabla$  *Oscillatoria tenuis var. tergestina*  $-\cdot-\cdot-$ ,  $\square$  *Phormidium rubroterricola*  $-\cdot-\cdot-$ . Ordinate: Wachstumswerte 0—100. Abszisse: Hydratur in % RF

Auch die niedrigen Feuchtigkeitsgrade wurden von den sechs Oscillatoriaceen verschieden gut ertragen. Während *Lyngbya limnetica* und *Oscillatoria spec.* in 98,2% RF kein nennenswertes Wachstum mehr zeigten (Abb. 1), wuchsen die vier anderen Arten darin noch gut. Die beiden Phormidien erreichten selbst in 96,8% RF noch höhere Wachstumswerte als 25, *Phormidium gelatinosum* sogar noch einen solchen von 45; *Lyngbya aerugineo-coerulea* und *Oscillatoria tenuis* wiesen bei diesem Trockenheitsgrad mit 13 und 10 kein deutliches Wachstum mehr auf.

Restlose Verhinderung des Wachstums in niedriger RF war bei Oscillatoriaceen nicht zu erfassen, da immer auch die nur aus dem Impfblock hervorgekrochenen Trichome in die Messungen mit eingingen und Wachstum vortäuschten.

Zur Ermittlung der Kurven der Abb. 1 dienten alle Meßdaten mit Ausnahme der jeweiligen Anfangswerte, da sich bei drei der sechs Oscilla-

<sup>1</sup> Der Hydraturquotient *HQ* gibt das Verhältnis der Wachstumswerte in den einzelnen Hydraturen zu demjenigen in 100% RF wieder:

$$HQ = \frac{\text{Wachstumswerte in } x\% \text{ RF}}{\text{Wachstumswerte in } 100\% \text{ RF}} \cdot 100$$

toriaceen das endgültige Optimum erst nach mehreren Tagen eindeutig erkennen ließ.

Diese Arten wuchsen anfangs in einer Feuchtigkeitsstufe am besten, in der sie später oft nicht einmal mehr Wachstumswerte über 75 erreichten. Das Optimum verschob sich hierbei erst nach längerer Zeit in denjenigen Feuchtigkeitsbereich, in dem es dann verblieb. Dementsprechend konnten auch nur die Wachstumswerte der Versuchstage nach erfolgter Einstellung des endgültigen Optimums zur Darstellung der Wachstumskurven der Abb. 1 verwendet werden.

In Abb. 2 A ist diese Verschiebung am Beispiel von *Lyngbya limnetica*, die anfänglich in 99,7% RF (21. Tag), später in 100% RF am besten

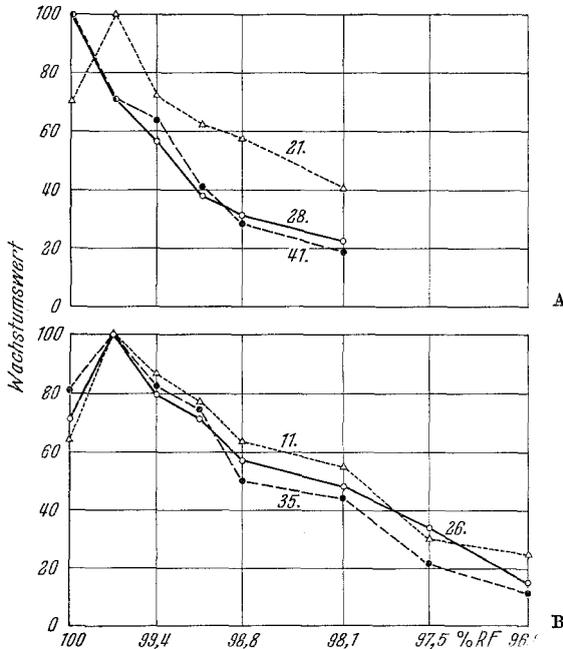


Abb. 2. Wachstumswerte zweier Oscillatoriaceen an verschiedenen Versuchstagen: A *Lyngbya limnetica* (21., 28. und 41. Tag); B *Lyngbya aerugineo-coerulea* (11., 26. und 35. Tag). Ordinate: Wachstumswerte. Abszisse: Hydratur in % RF

wuchs, veranschaulicht. Mit dem 28. Tag war nicht nur das Optimum in 100% RF erreicht, sondern auch in den übrigen Feuchtigkeitsstufen hatten sich endgültige Wachstumswerte eingestellt, wie der gleichsinnige Verlauf der Kurve vom 41. Tag zeigt. Demzufolge konnte auch erst aus den Werten vom 28. Tag an die für *L. limnetica* charakteristische Wachstumskurve bestimmt werden (Abb. 1). Die beiden anderen Arten mit Optimumverschiebung waren *Oscillatoria spec.* und *Phormidium rubroterricola*, von denen sich erstere genau wie *Lyngbya limnetica* verhielt (Anfangsoptimum bei 99,7% RF), während letztere zu Beginn in

99,4, später in 99,1% RF am besten wuchs. Bei den übrigen Arten hatten, wie das Beispiel der Abb. 2 B zeigt, schon die Kurven der ersten gemessenen Wachstumswerte den gleichen Verlauf wie diejenigen nach mehrwöchiger Versuchsdauer.

Zusammenfassend ergibt sich aus den Versuchen mit den Oscillatoriaceen, daß sich die Wachstumskurven der sechs Arten (Abb. 1) auffallend im Grad ihrer Empfindlichkeit gegenüber erniedrigter Dampfspannung unterscheiden. Nur zwei von ihnen, *Lynghya limnetica* und *Oscillatoria spec.*, reagierten auf jede Feuchtigkeitserniedrigung mit schlechterer Entwicklung, während die anderen ihr Entwicklungsoptimum im nicht dampfgesättigten Raum hatten.

### b) Nostocaceen

Hormogonien von *Nostoc rivulare* krochen in allen Feuchtigkeitsgraden zwischen 100 und 93% RF vom Impfblock auf den Agar aus.

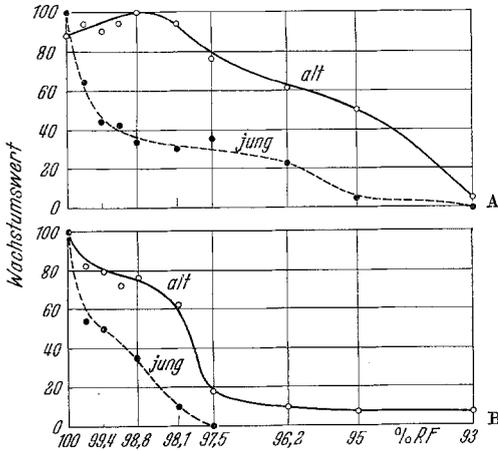


Abb. 3. *Nostoc rivulare* (A) und *Nostoc muscorum* (B). — ältere, aber noch kriechfähige Trichome, schon vor Versuchsbeginn in der Ausgangskultur gebildet; --- junge Hormogonien, erst nach Versuchsbeginn bei Keimung der Dauerzellen entstanden. Ordinate: Wachstumswerte. Abszisse: Hydratur in % RF

Zum Auswachsen dieser ausgekrochenen Hormogonien im weiteren Versuchsverlauf kam es jedoch nur bis hinab zu 95% RF (Abb. 3 A). Dabei konnte ein weiterer Feuchtigkeitsbereich optimal ausgenutzt werden; erst bei 95% RF war die Entwicklung etwa nur noch halb so gut wie im günstigsten Bereich (Abb. 3 A, alte Fäden). Da der Zuwachs in den höchsten Feuchtigkeitsstufen ebenfalls gut war, kann — unter Berücksichtigung einer gewissen Streuung — wohl der gesamte Bereich von 100 bis 98,1% RF als optimal für die Entwicklung von *N. rivulare* angesprochen werden.

Hormogonien von *Nostoc rivulare*, die erst im Laufe des Versuchs aus Dauerzellen ausgekeimt waren, erwiesen sich als sehr viel empfindlicher (gestrichelte Kurve in Abb. 3 A). Zwar wurde auch bei ihnen ganz am Anfang des Versuchs — allerdings nur durch rascheres Auskeimen der Dauerzellen bedingt — in den Hydraturen um 99% RF die beste Entwicklung beobachtet, jedoch verschob sich das Optimum schon im Laufe von 3—4 Tagen zu den höheren Feuchtigkeitsstufen, und die Algen wuchsen jetzt im dampfgesättigten Raum am besten. In allen anderen Hydraturstufen war die Entwicklung mit zunehmender Trockenheit geringer, so daß sich — im Gegensatz zum Verhalten der etwas älteren

Hormogonien — eine von 100<sup>0</sup>/<sub>0</sub> RF zu den niedrigeren Hydraturen ständig abfallende Kurve ergab (Abb. 3A, junge Fäden). Die Werte für die untere Grenze ertragbarer Trockenheit stimmten mit den Wachstumswerten für die älteren Hormogonien überein. Während letztere in 95<sup>0</sup>/<sub>0</sub> RF nur noch Wachstumswerte von 50 erreichten und in 93<sup>0</sup>/<sub>0</sub> RF nach dem Auskriechen nicht mehr weiterwuchsen, entwickelten sich die wenigen, aus Dauerzellen entstandenen jungen Hormogonien in 95<sup>0</sup>/<sub>0</sub> RF noch schlechter, und ab 93<sup>0</sup>/<sub>0</sub> RF fand überhaupt keine Keimung der Dauerzellen mehr statt.

*Nostoc muscorum* kroch (Abb. 3B), soweit bewegliche Hormogonien in die Versuchsschalen gelangten, ebenso wie *N. rivulare* im gesamten Bereich der Feuchtigkeitsskala von 100—93<sup>0</sup>/<sub>0</sub> RF vom Impfblock auf den Agar aus. Gute Entwicklungsmöglichkeiten boten sich für die Alge jedoch nur von 100—98,1<sup>0</sup>/<sub>0</sub> RF; in 97,5<sup>0</sup>/<sub>0</sub> RF blieben die ausgekrochenen Hormogonien unter Bildung von Dauerformen liegen, und in den noch trockneren Bereichen kam es häufig sogar zum Zerfall der außerhalb der Impfböcke liegenden Fäden und anschließendem Absterben der Zellen. Gelegentlich krochen auch bei dieser Art bei Versuchsbeginn die Hormogonien in den mittleren Hydraturen besonders rasch vom Impfblock aus; jedoch holten die hohen Feuchtigkeitsgrade durch besseres Wachstum der ausgekrochenen und inzwischen zur Ruhe gekommenen Fäden sehr bald (im Versuch innerhalb von 40 Std) deren Vorsprung auf. Im Gebiet guter Entwicklung zwischen 100 und 98,1<sup>0</sup>/<sub>0</sub> RF wurden jetzt die absolut höchsten Werte in voller Dampfsättigung erreicht (Abb. 3B, alte Fäden).

Wenn bei Versuchsbeginn unbewegliche Fäden mit Dauerzellen vorlagen, konnte deren Keimung nur im Bereich von 100—98,1<sup>0</sup>/<sub>0</sub> RF beobachtet werden, dem gleichen also, der sich auch für das Wachstum älterer Fäden als günstig erwiesen hatte. Von 97,5<sup>0</sup>/<sub>0</sub> RF an abwärts blieben die Dauerstadien der Algen an der Impfstelle liegen. Auch in 98,1<sup>0</sup>/<sub>0</sub> RF keimten nur in etwa der Hälfte der Proben die Dauerzellen aus, und die jungen Hormogonien wuchsen nur sehr wenig weiter, während mit zunehmender Feuchtigkeit der Umgebung bei vollständiger Keimung der Dauerzellen eine immer bessere Entwicklung der Algen eintrat (Abb. 3B, junge Fäden).

Beide untersuchten *Nostoc*-Arten wuchsen also in einem verhältnismäßig weiten Hydraturbereich gut an, soweit sie als ältere Hormogonien in die Versuche gelangt waren. Die jungen Hormogonien, die erst im Laufe des Versuchs durch Keimung von Dauerzellen entstanden waren, erwiesen sich als überaus empfindlich und wurden in ihrer Entwicklung durch jede Feuchtigkeitserniedrigung deutlich beeinträchtigt. Die Dauerzellen der beiden *Nostoc*-Arten keimten nur in demjenigen Hydraturbereich aus, der auch das Auswachsen der jeweiligen älteren Fäden ermöglichte: *N. rivulare* von 100—95<sup>0</sup>/<sub>0</sub> RF, *N. muscorum* von 100—98,1<sup>0</sup>/<sub>0</sub> RF.

## c) Scytonemataceen, Rivulariaceen

$\alpha$ ) *Tolypothrix rechingeri* f. *saxicola* und *Tolypothrix distorta*. Bei den beiden Arten, die während der Untersuchungszeit keine Hormogonien abschnürten, konnte die Entwicklungsintensität am Zuwachs der Trichome ermittelt werden.

*Tolypothrix rechingeri* f. *saxicola*, eine sehr langsamwüchsige Form, entwickelte in 99,4% RF die längsten Fäden (gestrichelte Kurve in Abb.4). Auch in 99,7% RF war das Wachstum noch gut; in der höchsten Feuchtigkeit sowie in den niederen Hydraturen 99,1—98,1% RF war es wesentlich geringer.

*Tolypothrix distorta* wuchs in 98,8% RF am besten (ausgezogene Kurve in Abb.4), auch in den beiden benachbarten Hydraturen entwickelte sie sich noch sehr gut. In höherer Feuchtigkeit bis zu voller Dampfsättigung sowie in den trockneren Bereichen war das Wachstum deutlich schwächer; die Empfindlichkeit gegen abnehmende Feuchtigkeit war aber geringer als bei *Tolypothrix rechingeri*.

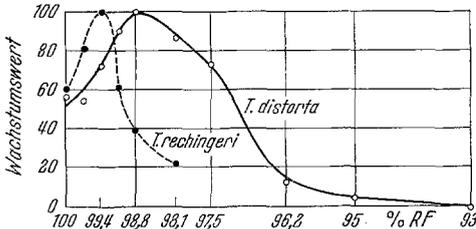


Abb. 4. Trichomwachstum (in Wachstumswerten) von *Tolypothrix distorta* ——— und *Tolypothrix rechingeri* f. *saxicola* — — —. Ordinate: Wachstumswerte. Abszisse: Hydratur in % RF

$\beta$ ) *Scytonema mirabile* und *Calothrix scopulorum*. Bei diesen Arten wurden von den auswachsenden Fäden Hormogonien abgeschnürt, weshalb hier die Messung des Trichomlängenzuwachses am Impfblock allein nicht die Gesamtentwicklung wiedergab,

sondern zusätzlich mußte die Anzahl der abgeschnürten Hormogonien bestimmt werden. Da diese annähernd gleich lang waren und sich stets nur über eine begrenzte Fläche ausbreiteten, erfaßten wir mit der Bestimmung der Dichte ihrer Lagerung einen Teil des Zuwachses der gesamten Probe. Diese Daten wurden, ebenso wie die Meßdaten der verbleibenden Trichomlängen am Impfblock, als Wachstumswerte dargestellt.

Bei *Scytonema mirabile* war das Trichomlängenwachstum am Impfblock (Abb.5, ausgezogene Kurve) in 97,5 und 98% RF am besten; im trocknen Bereich wuchsen nur in 83% RF keine Trichome aus, aber auch im feuchten waren in 100 und 99,7% RF fast keine Trichome in Verbindung mit der Impfstelle zu beobachten. Im gesamten dazwischenliegenden Hydraturbereich von 99,4—88% RF wurden stets höhere Wachstumswerte als 25 erreicht. Die Hormogonienbildung — durch Abschnürung von den Fadenenden — nahm dagegen im wesentlichen mit abnehmender Feuchtigkeit ab (Abb.5, gestrichelte Kurve); sie war im Hydraturbereich von 100—98% RF optimal. Dadurch beeinflusste sie das Längenwachstum der Trichome in den hohen Hydraturen. Das zeigte

sich auch im zeitlichen Verlauf der Versuche: in den ersten Versuchstagen waren auch in den höchsten Hydraturen stets noch Trichome mit dem Impfblock verbunden.

Abb.6 zeigt ein ähnliches Verhalten der Rivulariacee *Calothrix scopulorum*. Die Hormogonienabschnürung, die noch bis 95% RF sehr lebhaft war, verringerte sich zu den trockneren Bereichen auffallend schnell und hörte in 83% RF völlig auf. Auswachsene Trichome, die mit der Impfstelle in Verbindung blieben, konnten im ganzen Untersuchungsbereich beobachtet werden, und zwar mit einem Optimum bei

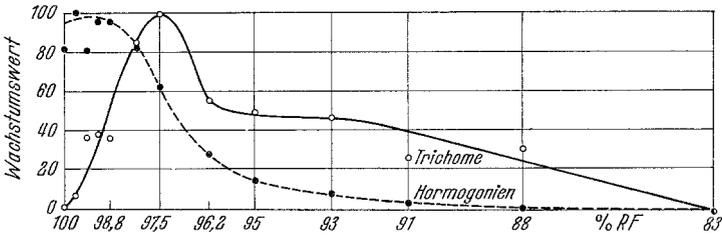


Abb. 5. *Scytonema mirabile*. Trichomwachstum — und Hormogonienabschnürung - - - (beides in Wachstumswerten). Ordinate: Wachstumswerte. Abszisse: Hydratur in % RF

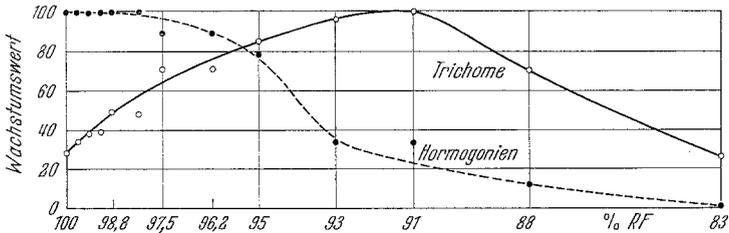


Abb. 6. *Calothrix scopulorum*. Trichomwachstum — und Hormogonienabschnürung - - - (beides in Wachstumswerten). Ordinate: Wachstumswerte. Abszisse: Hydratur in % RF

91% RF. Mit 83% RF war demnach die Grenze erträglicher Trockenheit noch nicht unterschritten, während andererseits selbst bei voller Dampfsättigung ein Längerwerden der Trichome durch die Hormogonienbildung nicht völlig verhindert wurde.

Abb. 7 zeigt Ausschnitte aus Kulturen von *Calothrix scopulorum*, die im Laufe von 30 Tagen in 100 (A) bzw. 95% RF (B) herangewachsen sind. Zu diesem späten Zeitpunkt hat sich das Verhältnis von Trichomlängenwachstum zu Hormogonienbildung noch mehr zugunsten der niedrigen Hydraturen verschoben, so daß jetzt in 95% RF keine Hormogonien mehr abgeschnürt werden, während in 100% RF bei lebhafter Hormogonienbildung nur sehr geringes zusammenhängendes Trichomwachstum beobachtet werden kann.

Daß sich der Längenzuwachs der Fäden im Gebiet größter Feuchtigkeit erst im Laufe der Zeit zugunsten der Hormogonien so stark verminderte, zeigt Tab. 2, wonach die Trichomlängen am 2,5. und 4. Versuchstag von 97,5–100% RF noch

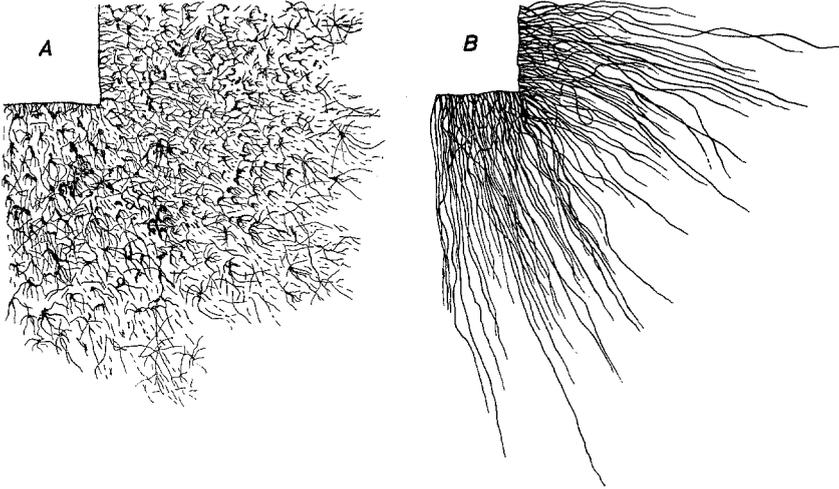


Abb. 7. *Calothrix scopulorum*. A in 100% RF, überwiegend Hormogonien. B in 95% RF, lange Trichome. Etwa 10 ×

Tabelle 2. *Trichomlängenwachstum und Hormogonienbildung (beides in Wachstumswerten) von Calothrix scopulorum nach verschieden langer Versuchszeit*  
Wachstumswerte von 76–100 = + + + +, von 51–75 = + + +, von 26–50 = + +, von 1–25 = +, von 0 = –

% RF	Trichome			Hormogonien		
	Versuchstag 2,5	4,0	7,5	2,5	4,0	7,5
100	50 ++	49 ++	28 ++	17 +	38 ++	100 ++++
99,4	70 +++	65 +++	38 ++	83 ++++	88 ++++	100 ++++
98,8	73 +++	81 ++++	49 ++	100 ++++	88 ++++	100 ++++
98,1	94 ++++	83 ++++	48 ++	83 ++++	100 ++++	100 ++++
97,5	100 ++++	89 ++++	71 +++	50 ++	63 +++	89 ++++
95	76 ++++	89 ++++	85 ++++	50 ++	75 +++	78 ++++
93	78 ++++	100 ++++	96 ++++	50 ++	38 ++	33 ++
91	79 ++++	90 ++++	100 ++++	17 +	38 ++	33 ++
88	42 ++	62 +++	70 +++	17 +	13 +	11 +
83	0 –	43 ++	26 ++	0 –	0 –	0 –

recht hohe, bis gegen 99% RF sogar noch optimale Werte erreichten. Erst nach 7,5 Tagen kam es infolge starker Hormogonienabschnürung von 100—97,5% RF in den anschließenden trockneren Bereichen zu den höchsten Werten für das Längenzuwachstum der Fäden.

Beide Arten, *Scytonema mirabile* und *Calothrix scopulorum*, zeigten also weitgehend übereinstimmendes Verhalten: in einem breiten Hydraturbereich mit aktiver Zelltätigkeit wurden nur in dessen trocknerem Abschnitt lange Trichome entwickelt, während in den mittleren und höheren Hydraturen mit zunehmender Feuchtigkeit eine immer stärkere Hormogonienbildung dem Längenzuwachs der Fäden entgegenwirkte.

### 2. Verschiedene Agarkonzentrationen zur Einstellung der Feuchtigkeit

Wie Abb.8 zeigt, verschob sich bei Kultur auf verschieden konzentriertem Agar bei *Phormidium rubroterricola* das Wachstumsoptimum im Laufe des Versuchs von 1,0 (im nur anfänglich breiten optimalen Bereich) nach 2,0% Agar, im gleichen Sinne also in trocknere Bereiche wie schon bei den Hydraturversuchen (siehe S. 195). Weitere Versuche ergaben auch für die anderen Arten, daß deren Reaktion bei Kultur auf unterschiedlich konzentriertem Agar mit ihrem Verhalten über verschiedenen Salzkonzentrationen weitgehend übereinstimmte.

### 3. Einfluß der Vorbehandlung

Wurden die Algen vor Versuchsbeginn in verschiedenen Feuchtigkeitsgraden kultiviert,

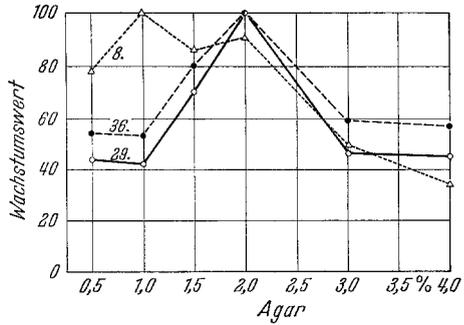


Abb. 8. *Phormidium rubroterricola*. Wachstum auf unterschiedlich konzentriertem Agar an verschiedenen Versuchstagen (8., 29. und 36. Tag). Ordinate: Wachstumswerte. Abszisse: Agarkonzentration

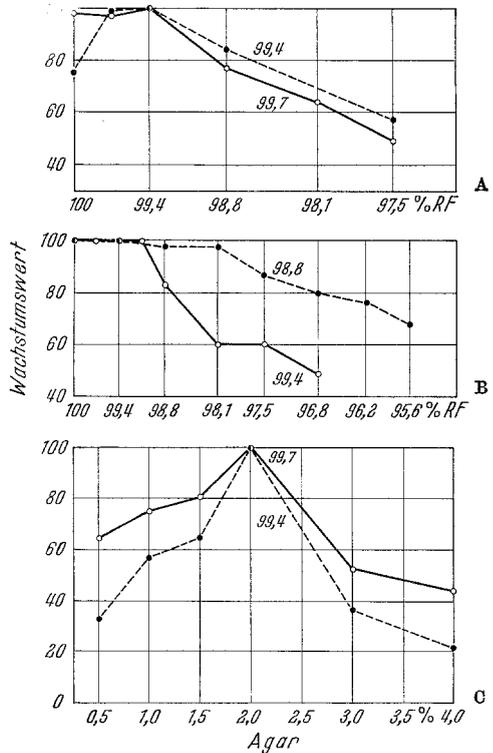


Abb. 9. Wachstum nach unterschiedlicher Vorbehandlung. A *Phormidium gelatinosum* nach Aufzucht in 99,7 und 99,4% RF; B *Nostoc rivulare* nach Aufzucht in 99,4 und 98,8% RF; C *Phormidium rubroterricola* nach Aufzucht in 99,7 und 99,4% RF. Ordinate: Wachstumswerte. Abszissen: Hydratur in % RF (A, B) bzw. Agarkonzentration (C)

so stellten die geprüften Oscillatoriaceen (Abb.9) trotz der unterschiedlichen Vorbehandlung im anschließenden Hydraturversuch ihr jeweils charakteristisches Wachstumsoptimum wieder ein. Bei *Nostoc* wurde eine Veränderung der Breite des optimalen Wachstumsbereichs beobachtet; ihr darf aber vielleicht, obwohl sie als deutliches Anzeichen einer Beeinflussung durch die Vorbehandlung anzusehen wäre, wegen der bei Nostocaceen oft stark streuenden Einzelwerte keine große Bedeutung zugemessen werden.

## II. Austrocknungsversuche

Bei starker Erniedrigung der Hydraturen, wie hier während der Austrocknung der Algen über  $P_2O_5$ , gelangen diese erst in eine Phase latenten Zustandes, ehe sie absterben. Schon vor Eintritt des Zelltodes sind Änderungen vitaler Funktionen an den getrockneten Algen festzustellen, die die vitale Dürresistenz der Art charakterisieren. Erst „das Wasserpotential, bei dem . . . auch das latente, d.h. völlig ruhende und inaktivierte Leben erlischt, nennen wir den Letalpunkt“ (STOCKER 1947).

Letzterer ergibt sich aus der Dauer und dem Grad der Trocknung, die zum Zelltod führen, in den hier angestellten Versuchen also aus der Anzahl Tage oder Stunden des Aufenthaltes einer Alge über  $P_2O_5$ , nach denen sie sich erstmalig nicht mehr erholen, d.h. auf frischem Agar nicht wieder auswachsen konnte. Weniger leicht zu kennzeichnen ist die vitale Dürresistenz; sie äußert sich in unseren Versuchen in der mehr oder weniger starken Verzögerung des Auswachsens getrockneter Proben gegenüber ungetrockneten, kann also durch einen Vergleich der Zeiten vom Ende der Trocknung bis zum Beginn des Auswachsens beurteilt werden. Der für jede der unterschiedlich lange getrockneten Proben aller Arten gebildete Trocknungsquotient

$$TQ = \frac{\text{Tage bis zum Auswachsen der ungetr. Kontrolle}}{\text{Tage b. z. Auswachsen der } n \text{ Tage getr. Algenprobe}} \cdot 100$$

wird um so kleiner, je stärker das Auswachsen einer getrockneten Probe verzögert ist. Er gibt den Grad der Schädigung durch eine bestimmte Trocknungsdauer an; bei unendlicher Verzögerung wird er 0, was totale Schädigung und damit Erreichen des Letalpunktes bedeutet.

Die Aufstellung des Quotienten diene vor allem dem Vergleich der Arten untereinander, weshalb die nachfolgenden Ergebnisse, soweit sie graphisch dargestellt sind, ausschließlich in Form der errechneten *TQ*-Werte mitgeteilt werden (in einigen Fällen sind die dazugehörigen Auswachszeiten aus Tabellen zu ersehen).

### 1. Einfluß der Trocknungsgeschwindigkeit

#### a) Langsamtrocknung

Tab. 3 umfaßt die Ergebnisse der Versuche, in denen 42 Tage alte, gut ausgewachsene Kulturen langsam (innerhalb von 14 Tagen, siehe S. 192) im Exsiccator über  $P_2O_5$  im Dauerlicht eingetrocknet worden waren.

Den vier Oscillatoriaceen schadeten schon wenige Tage Trockenheit erheblich, wobei *Lyngbya limnetica* als die am wenigsten resistente Art

Tabelle 3. Auswachsdauer in Tagen und TQ-Werte (in Klammern) von Cyanophyceen nach n-tägigem Aufenthalt (Langsamtrocknung) über trockenem P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>

Art	Tage über P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>							
	2—3	5—7	10	15	20—50	60—100	120—210	500
<i>Lyngb. limn.</i>	31 (3,2)	— (0)	— (0)	— (0)				
<i>Phorm. rubr.</i>	6 (75)	11 (41)	— (0)	— (0)				
<i>Osc. ten. v. terg.</i>		26 (31)	— (0)	— (0)				
<i>Phorm. gelat.</i>	4 (100)	6 (67)	11 (36)	— (0)				
<i>Nostoc riv.</i>	6 (67)	6,5 (62)	7 (57)		7,7 (52)	9 (45)	8 (50)	12 (33)
<i>Nostoc musc.</i>	10 (100)	15 (67)	15 (67)	20 (50)	18,1 (55)	18,5 (54)	18,8 (53)	28 (36)
<i>Scyt. mirab.</i>	7 (82)		7,5 (77)		8,2 (71)	8 (72)	8 (72)	10 (58)
<i>Tolyp. dist.</i>			7,0 (73)		6,7 (76)		6,8 (75)	
<i>Cal. scop.</i>			5,3 (96)	7,2 (70)	6,7 (74)	8 (63)	9,3 (54)	

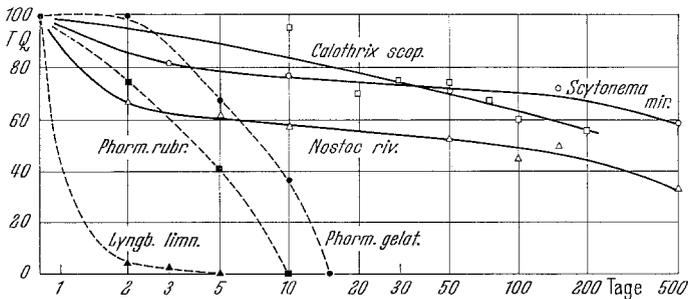


Abb. 10. Auswachsen von Cyanophyceen nach Langsamtrocknung im Dauerlicht. — — — Oscillatoriaceen, — — — Dauerorgan-bildende Cyanophyceen. Ordinate:

TQ-Werte (=  $\frac{\text{Tage bis zum Auswachsen der ungetrock. Kontr.}}{\text{Tage b.z. Auswachsen d. n Tage getrock. Probe}} \cdot 100$ ).  
 Abszisse: Dauer des Aufenthalts über P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> (in Tagen, logarithm.)

nur 3 Tage Trockenheit ertrug, *Phormidium gelatinosum* als widerstandsfähigste dagegen nach 10 Tagen Trocknung noch auswuchs. 15 Tage

Trockenheit wurden von keiner der untersuchten Oscillatoriaceen mehr überstanden, während alle anderen Cyanophyceen auf Grund ihrer Fähigkeit zur Bildung von Dauerorganen (siehe S. 205) noch nach sehr langer Trockendauer (maximal untersucht 500 Tage) wieder zu frischen Kulturen auswachsen konnten.

Nur bei den Oscillatoriaceen sanken also die  $TQ$ -Werte auf 0 (Abb.10). Die  $TQ$ -Kurven der anderen Formen, die in der Regel nach kurzer Trocknung von 100 bald auf einen kleineren Wert absanken, nahmen dann über lange Zeit nur sehr allmählich weiter ab.

### b) Schnelltrocknung

Während des Agareintrocknens hatten die Algen bei der Langsam-trocknung Gelegenheit zur Ausbildung trockenresistenter Organe. Bei der Schnelltrocknung dagegen, bei der nur so kleine Proben verwendet wurden, daß sie schon innerhalb weniger Stunden völlig austrockneten (siehe S. 192), war die Wahrscheinlichkeit der Bildung von Dauerorganen sehr gering. Es bestand damit die Möglichkeit, auch von den dauerformenbildenden Hormogonalen rein vegetatives Material im Trockenzustand zu untersuchen.

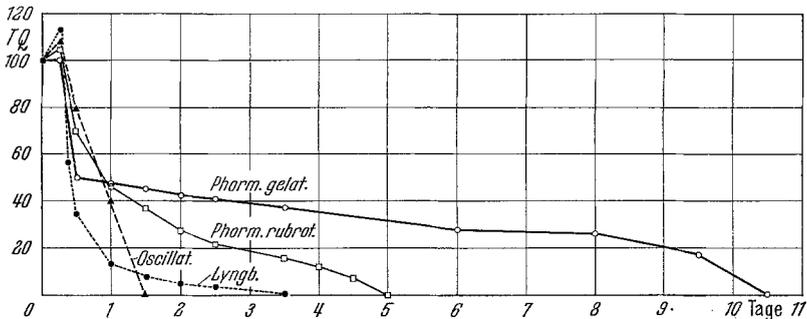


Abb. 11. Auswachsen von Oscillatoriaceen nach Schnelltrocknung im Dauerlicht. Ordinate:  $TQ$ -Werte. Abszisse: Tage über  $P_2O_5$

Bei den Oscillatoriaceen ergaben sich bei der Schnelltrocknung im wesentlichen gleiche Resistenzwerte wie durch Langsamtrocknung. Der Abfall der  $TQ$ -Werte ließ sich hierbei durch Probenentnahmen in engen Zeiträumen genauer verfolgen. Es zeigte sich, daß bei Einsetzen der Trocknung die  $TQ$ -Werte nicht sofort abfielen; häufig krochen sogar kurzfristig getrocknete Algen schneller als die Kontrollen aus, wodurch sich  $TQ$ -Werte über 100 ergaben (Abb. 11). Nach weiterer Trocknung fielen die  $TQ$ -Werte für *Oscillatoria tenuis* steil bis 0 ab, während die drei anderen Arten mit zunehmender Trockendauer eine nur allmählich immer stärkere Verzögerung im Auswachsen aufwiesen, ehe der Letalpunkt erreicht war. Am ausgeprägtesten zeigte dies *Phormidium gelatinosum*,

bei dem trotz starker Anfangshemmung erst die während 252 Std (10,5 Tage) getrockneten Proben total geschädigt waren. Wiederholungsversuche mit Proben aus unterschiedlich alten Kulturen ergaben nur unwesentlich abweichende *TQ*-Werte, wobei der jeweilige Gesamtkurvenverlauf immer der gleiche blieb.

Anders verhielten sich diejenigen Arten, die zur Bildung von Dauerorganen befähigt waren (Abb. 12). Bei älteren *Nostoc*-Fäden mit Dauerzellen trat schon bei den erst kurze Zeit getrockneten Proben eine merklliche Verzögerung im Auswachsen ein, die sich — genau wie bei Langsamtrocknung — mit zunehmender Trocknungsdauer nicht weiter verstärkte. Junge, 3—4 Tage alte Fäden wurden dagegen schon durch sehr

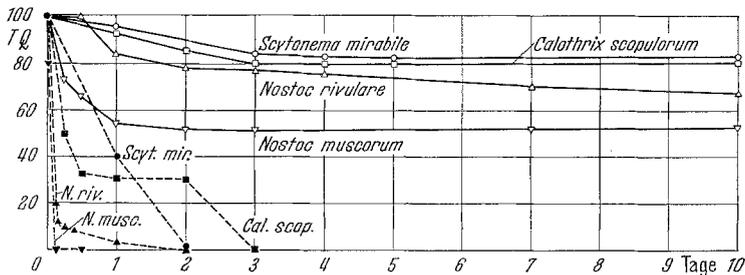


Abb. 12. Auswachsen von Scytonemataceen, Nostocaceen und Rivulariaceen nach Schnelltrocknung im Dauerlicht. — — — junge, rein vegetative Fäden, — — — ältere Fäden mit Dauerorganen. Ordinate: *TQ*-Werte. Abszisse: Tage über  $P_2O_5$ .

kurze Trocknung erheblich geschädigt: solche rein vegetativen Fäden von *N. muscorum* starben nach nur 2 Std Exsiccatoraufenthalt ab, diejenigen von *N. rivulare* waren ebenfalls schon durch kurze Trocknung stark geschädigt (bei 2—3 Trockenstunden *TQ* 20, bei 4,5 Std *TQ* 10). Sie waren allerdings selbst nach 24stündiger Trocknungsdauer noch zu allmählichem Auswachsen befähigt.

Der zu erwartende Unterschied zwischen jungen, rein vegetativen und älteren, mit Dauerorganen ausgerüsteten Fäden fand sich auch bei den beiden Scytonemataceen, da sie zur Bildung von Hormocysten befähigt sind. Die Kurven der *TQ*-Werte aus den Versuchen mit älterem Material verliefen ähnlich denen aus der Langsamtrocknung: schon kurze Trockenzeiten bewirkten eine Verzögerung, die bei längerer Trocknung nicht mehr zunahm. Junge Fäden dagegen ertrugen nicht einmal 2 Trockentage und waren schon nach einem Trockentag stark geschädigt.

Im gleichen Sinne verhielt sich die Rivulariacee *Calothrix scopularum*, deren vegetative Fäden sich denen der Scytonemataceen in der Resistenz etwas überlegen zeigten; ältere, die Dauerzellen gebildet hatten, wurden wieder durch Trocknung kaum beeinträchtigt.

Zusammenfassend ergibt sich aus den Schnelltrochnungsversuchen, daß die vegetativen *Nostoc*-Fäden mit einem Steilabfall der *TQ*-Werte im Bereich von 1–2 Trochnestunden bedeutend empfindlicher als die Oscillatoriaceen waren, während bei den vegetativen Fäden von *Scytonema mirabile*, *Tolypothrix distorta* und *Calothrix scopulorum* die *TQ*-Werte etwa im gleichen Bereich wie bei den empfindlicheren Arten der Oscillatoriaceen lagen. Eine Verzögerung der Hemmwirkung oder gar eine Förderung nach kurzer Trochnung war nur bei den Oscillatoriaceen zu beobachten.

## 2. Einfluß der Vorbehandlung

Da neben dem Alter einer Kultur auch deren Hydraturzustand die Austrochnungsresistenz der Algen beeinflusst haben könnte, gingen wir bei den Trochnungsversuchen immer von Agarplattenkulturen aus (1,5% Agar), die durch Polyäthylfen-Folie-Verschluf gegen Austrochnung

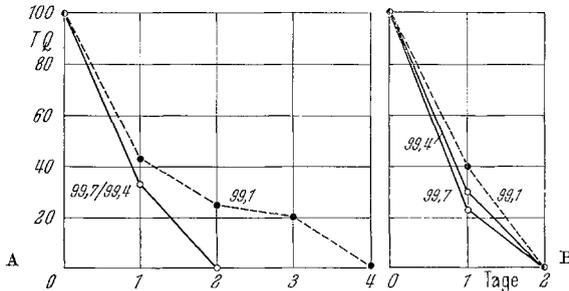


Abb. 13. *Tolypothrix distorta*. Auswachsen von unterschiedlich vorbehandelten Trichomen (aus 99,7; 99,4; 99,1% RF) nach Schnelltrochnung im Dauerlicht. A Auswachsen einzelner Trichome. Ballseitiges Auswachsen von Trichomen am Impfblock. Ordinate: *TQ*-Werte. Abszisse: Tage über  $P_2O_5$

geschützt waren; wir hatten also stets Ausgangsmaterial von gleichem Hydraturzustand. Vergleichsweise angestellte Untersuchungen mit Algen aus verschiedenen Hydraturen erbrachten in einem Falle tatsächlich eine geringfügige Erhöhung der Dürre-resistenz bei den Algen aus der trockneren Hydraturstufe. Der Letalpunkt, der bei *Tolypothrix distorta* für die Algen aus 99,7 und 99,4% RF einheitlich schon mit dem 2. Trochnetag erreicht war, lag beim Material aus 99,1% RF bei einzelnen Fäden erst am 4. Tag der Trochnung (Abb. 13 A); jedoch ertrug die Mehrzahl der Algen aus 99,1% RF ebenfalls nur 1 Trochnetag (Abb. 13 B).

## 3. Einfluß des Lichtes auf die Austrochnungsresistenz

### a) Untersuchungen an Wechsellichtkulturen<sup>1</sup>

Von Kulturen, die im 12:12stündigen Licht-Dunkel-Wechsel aufgezogen waren, wurden Proben zur Austrochnung während der Licht- oder während der Dunkelperiode (jeweils nach der 9. Std) entnommen. Die Trochnung selbst erfolgte im Dauerlicht.

<sup>1</sup> Die Befunde dieses Kapitels können nur mit Vorbehalt wiedergegeben werden. Die Versuche bedürfen weiterer Wiederholungen, ehe ihre Ergebnisse als völlig gesichert angesehen werden können.

Von *Lyngbya limnetica* waren während der Lichtzeit entnommene Proben (L-Proben) nach 0,5 Tag Trocknung schon stark geschädigt (TQ 26), und ein ganzer Trockentag wurde nicht mehr ertragen, während sich entsprechende Proben aus der Dunkelzeit (D-Proben) überraschenderweise erst nach Einwirkung von 3 Tagen Trockenheit nicht mehr erholten (Abb. 14A). — L-Proben von *Phormidium rubroterricola* ertrugen 1,5 Trockentage nur schlecht, 2 Tage Trocknung überhaupt nicht mehr; im Vergleich dazu zeigten entsprechende D-Proben nach 1,0 und 1,5 Trockentagen eine deutlich geringere Verzögerung des Auswachsens, und selbst nach 2,0, 2,5 und 3,0 Trockentagen erholten sie sich noch; und zwar sogar schneller als die 1,5 Tage getrockneten L-Proben (Abb. 14B).

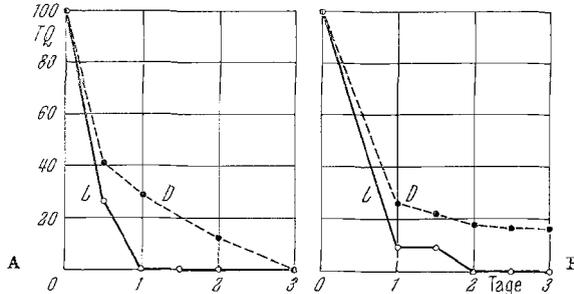


Abb. 14. Auswachsen von zwei Oscillatoriaceen aus der Licht-(L) bzw. der Dunkelzeit (D) einer Wechsellichtkultur (12:12 Std) nach Schnelltrocknung im Dauerlicht. A *Lyngbya limnetica*; B *Phormidium rubroterricola*. Ordinate: TQ-Werte. Abszisse: Tage über  $P_2O_5$ .

Bei Anzucht im Licht-Dunkel-Wechsel waren die beiden Oscillatoriaceen also während der Lichtzeit auffallend empfindlicher gegen scharfe Trocknung (im Dauerlicht) als während der Dunkelzeit. — Getrocknete Proben der beiden Oscillatoriaceen aus Dauerlichtanzucht erbrachten TQ-Werte, die zwischen denjenigen der L- und D-Proben der im Licht-Dunkel-Wechsel angezogenen Kulturen lagen. Der physiologische Zustand von Dauerlichtkulturen ließ sich danach nicht ohne weiteres demjenigen von Anzuchten aus der Lichtzeit bei Wechselbeleuchtung gleichsetzen.

Versuche mit den übrigen Hormogonien aus Wechsellichtaufzuchten zeigten keine meßbaren unterschiedlichen Resistenzen der L- und D-Proben. Da jedoch alle diese Versuche mit 30 Tage altem Material angestellt wurden, können bei Nostocaceen, Scytonemataceen und der Rivulariacee die inzwischen gebildeten Dauerorgane die vielleicht vorhandenen Unterschiede der rein vegetativen Stadien verwischt haben. Die Versuche sagen für diese Arten demnach nur, daß nach einer Aufzucht im Licht-Dunkel-Wechsel die Dauerorgane in der Licht- und in der Dunkelzeit keinen Unterschied in ihrer Austrocknungsresistenz aufweisen.

#### b) Trocknung im Dauerlicht oder Dauerdunkel

Die bisher besprochenen Ergebnisse über die Austrocknung stammen von Versuchen, bei denen die Proben im Dauerlicht getrocknet wurden. Bei Trocknung im Dauerdunkel konnte *Lyngbya limnetica*, die bei der Dauerlichttrocknung stets spätestens nach 3 Trockentagen völlig geschädigt war, in jedem Fall 3tägige Dauerdunkeltrocknung ertragen; sowohl die L- als auch die D-Proben aus einer Anzucht im Licht-Dunkel-Wechsel erholten sich (Abb. 15A). Auch von *Phormidium rubroterricola*

vertrugen alle im Dauerdunkel getrockneten Proben 3 Trockentage, wogegen von den im Dauerlicht getrockneten lediglich die D-Proben die gleiche Zeit überstanden (Abb. 15B).

Bei beiden Oscillatoriaceen wurde also durch Trocknung im Dauerdunkel die schädigende Wirkung des Trocknungsprozesses herabgesetzt. Licht während der Trocknung wirkte in jedem Falle resistenzmindernd.

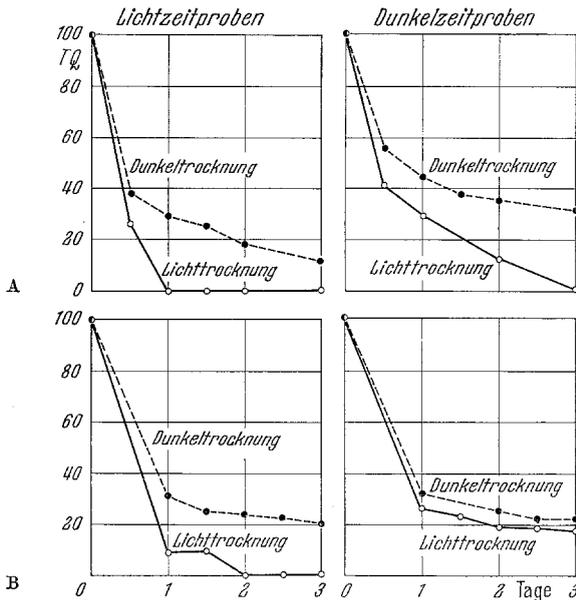


Abb. 15. Auswachsen von zwei Oscillatoriaceen aus der Licht- bzw. der Dunkelzeit einer Wechsellichtkultur nach Schnelltrocknung im Dauerlicht — bzw. im Dauerdunkel ---. A *Lyngbya limnetica*, B *Phormidium rubroterricola*. Ordinate: TQ-Werte. Abszisse: Tage über  $P_2O_5$ .

Die vergleichsweise im Dauerlicht und Dauerdunkel getrockneten dauerformenbildenden Cyanophyceen ließen keinerlei Unterschiede erkennen. Die Resistenz der Dauerstadien war also auch während der Trocknung durch Licht nicht nennenswert beeinflussbar.

### c) Dauerlicht oder Dauerdunkel nach dem Trocknen

Nach dem Austrocknen wurden die Algen zur Erholung teils in Dauerlicht, teils in Dauerdunkel gebracht. Die Möglichkeit einer Schädigung durch die Dunkelzeit ist nach Versuchen sehr unwahrscheinlich, in denen ungetrocknetes Material nach 80 Dunkeltagen im anschließenden Licht teilweise nach genau gleicher Zeit auswuchs wie aus Licht umgeimpfte Proben. Diese Versuche zeigten zudem, daß ein Auswachsen und im Falle der *Nostoc*-Dauerzellen selbst das Auskeimen im Dauerdunkel nicht eintrat (siehe auch HARDER 1917). Aus diesem Grunde konnte die Dunkelzeit als reine Erholungsphase betrachtet werden. Die getrockneten Proben wurden zum Auswachsen ins Licht gebracht, sobald die im Dauerlicht stehenden Parallelen auszuwachsen begannen. Bei der Berechnung der TQ-Werte wurde

daher die Dunkelzeit — im Anschluß an die Trocknung als reine Erholungszeit geboten — von der Auswachsdauer abgezogen.

Eine bessere Erholung der Algen nach Aufenthalt im Dauerdunkel im unmittelbaren Anschluß an die Trocknung hat sich bei keiner der acht untersuchten Arten finden lassen.

### C. Diskussion

Nach den Untersuchungen von MÄGDEFRAU (1931) hat *Oscillatoria princeps* ihr Wachstumsoptimum bei hohen Feuchtigkeitsgraden; schon bei 99,5% RF war in MÄGDEFRAUS Untersuchungen die untere Grenze für ihre Entwicklung erreicht. Auch in plasmolytischen Bestimmungen zeigten die Cyanophyceen verhältnismäßig hohe osmotische Empfindlichkeit (siehe DRAWERT 1949). Bei den vorstehenden Untersuchungen hat sich aber ergeben, daß die Feuchtigkeitsansprüche verschiedener Cyanophyceen recht unterschiedlich sind. Wider Erwarten kamen mehrere Arten bei hoher Feuchtigkeit nicht zur besten Entwicklung, die Kurven ihrer feuchtigkeitsabhängigen Wachstumswerte stellten also Optimumkurven dar.

Ähnliches ist in letzter Zeit wiederholt für Pilze beschrieben worden (siehe STOCKER 1956a, SCHMIEDEKNECHT 1958, SCHWENKE 1960). NAKATANIS Untersuchungen (1956) über die Empfindlichkeit mariner Cyanophyceen gegenüber verschiedenen konzentrierten Salzlösungen ergaben — wie auch HÖFLERS (1931) und vor allem BIEBELS (1937—1959) Versuche mit marinen Rot-, Braun- und Grünalgen — ebenfalls Optimumkurven. Über Luftalgen liegen entsprechende Angaben von ZEUCH (1934) für *Pleurococcus* und von ITZEROTT (1936) für *Prasiola* vor.

Unsere vorstehenden an Luft- wie Süßwassercyanophyceen gewonnenen Befunde gestatten, eine Eingliederung der untersuchten Arten nach ökologischen Gesichtspunkten zu versuchen (Tab. 4).

Eine Einteilung nach ihrem Wachstumsoptimum führt zu den ökologischen Typen (Sp. I), wobei in Anlehnung an WALTER (1931) bei deren Benennung nur die Entwicklungsbegrenzung durch erniedrigte Feuchtigkeit berücksichtigt ist. Danach sinken die Wachstumswerte der Hygrophyten schon oberhalb von 99% RF, die der Mesophyten zwischen 97,5 und 95% RF und nur die der Xerophyten erst unterhalb 95% RF deutlich gegenüber dem Optimum ab. Zur besonderen Charakterisierung des Verhaltens der Formen in extrem hohen bzw. niedrigen Hydraturen können die beiden nächsten Spalten der Tabelle dienen. Die Reaktion auf volle Dampfsättigung kennzeichnet die jeweilige Hydrotoleranz (Sp. II); dabei sind Algen mit Wachstumswerten über 80 in 100% RF als hydrophil, solche, die hier nicht den Wachstumswert 50 erreichen, als hydrophob bezeichnet. Zur Kennzeichnung der Xerotoleranz (Sp. III), also des Verhaltens in geringer Feuchtigkeit, dient der Xerotoleranzbereich; er ist definiert als die Differenz zweier Hydraturen, nämlich der des absoluten Optimums (Wachstumswert 100) und der des Wachstumswertes 25; hierbei bezeichnen geringe Werte (< 2,5) die xerophoben, hohe Werte (> 6) die xerophilen Arten.

Wie die Tabelle zeigt, können bei einer solchen Aufstellung recht unterschiedliche Kombinationen zustande kommen. Arten vom gleichen ökologischen Typ, also mit gleichem optimalem Wachstumsbereich, können sich unter extremen Bedingungen noch sehr unterschiedlich

Tabelle 4. In den Hydraturversuchen ermittelte Wachstumsbereiche von *Cyanophyceen*

I: Optimaler Wachstumsbereich: absolutes Wachstumsoptimum (WW 100) und in Klammern optimaler Wachstumsbereich (WW > 75), angegeben in % R.F. II: Hydrotoleranz: Entwicklung in 100% R.F. angegeben in Wachstumswerten. III: Xerotoleranz: Entwicklung in Hydraturen unterhalb des Wachstumsoptimums, Hydratur des Wachstumswertes 25 (WW 25) — angegeben in % R.F. — und in Klammern Differenz der Hydraturen vom Wachstumsoptimum bis zum Wachstumswert 25 ( $\Delta$ : 100—25)

Art	I optimaler Wachstumsbereich (% R.F.)		II Verhalten in hoher Feuchtigkeit		III Verhalten in geringer Feuchtigkeit		Standort
	WW 100 (WW > 75)	ökolog. Typ	WW bei 100% R.F.	Hydrotoleranz	WW 25 (% R.F.) ( $\Delta$ : 100-25)	Xerotoleranz	
<i>Lyngbya limnetica</i>	100 (100—99,6) = 0,4	Hygrophyt	100	hydrophil	98,5 (1,5)	xerophob	Im Teich auf treibenden Blättern, Göttingen (submers)
<i>Oscillatoria spec.</i>	100 (100—99,8) = 0,2	Hygrophyt	100	hydrophil	99,0 (1,0)	xerophob	Teichrand, im Sand, Göttingen
<i>Lyngbya aeruginosa- coerulea</i>	99,7 (100—99,1) = 0,9	Hygrophyt	76	hydrotolerant bis hydrophil	97,4 (2,3)	xerophob	Schattiger Weg neben Teich, Göttingen
<i>Oscillatoria tenuis var. tergestina</i>	99,1 (99,4—98,2) = 1,2	Meso- hygrophyt	43	hydrophob	97,1 (2,0)	xerophob	Unter Flechten auf zementiertem Platz, Mallorca
<i>Phormidium rubroterricola</i>	99,1 (99,8—98,4) = 1,4	Meso- hygrophyt	69	hydrotolerant	96,4 (2,7)	mäßig xerotolerant	Lockere, schwach be- schattete Erde, Göttingen
<i>Phormidium gelatinosum</i>	99,7 (100—98,5) = 1,5	Meso- hygrophyt	81	hydrophil	95,4 (4,3)	xerotolerant	Schwach beschatteter Boden, Maccie, Mallorca

<i>Nostoc muscorum</i>	100 (100—98,8) = 1,2	Meso- hygrophyt	100	hydrophil	97,6 (2,4)	xerophob	Feuchter, beschatteter Stein mit Moos, Villach
<i>Nostoc rivulare</i>	98,8 (100—97) = 3,0	Mesophyt	88	hydrophil	94,0 (4,8)	xerotolerant	Auf schattigem Holz- pflock im Bach, Göttingen (litoral)
<i>Tolypothrix rechingeri</i> f. <i>saxicola</i>	99,4 (99,9—99,2) = 0,7	Hygrophyt	60	hydrotolerant	98,2 (1,2)	xerophob	In Bodenritze von zementiertem Platz, Mallorca
<i>Tolypothrix distorta</i>	98,8 (99,4—97,5) = 1,8	Mesophyt	57	hydrotolerant bis hydrophob	96,5 (2,3)	xerophob	Senkrechte Südmauer, poröses Gestein, Mallorca (echte Luftalge)
<i>Scytonema</i> <i>mirabile</i>	97,5 (98,3—96,2) = 2,1	Mesophyt	0	hydrophob	88 (9,5)	xerophil	Auf Platz mit geschlos- sener Zementdecke, Mallorca
Hormogon.	99,7 (100—97,6) = 2,4	Mesophyt	82	hydrophil	96,0 (3,7)	mäßig xerotolerant	
<i>Calothrix</i> <i>scopulorum</i>	91 (96—88,2) = 7,8	Xerophyt	28	hydrophob	83 (8,0)	xerophil	Auf unbeschattetem Stein unter gelegentlich tropfendem Wasser- hahn, Botanischer Garten Göttingen (amphi- bisch)
Hormogon.	100—97 (100—94,2) = 5,8	Xerophyt	100	hydrophil	91,5 (5,5)	xerotolerant	

verhalten, weshalb die Angabe des überhaupt ertragbaren Feuchtigkeitsbereichs neben dem optimalen durchaus nicht überflüssig ist. *Oscillatoria tenuis* und *Phormidium gelatinosum* z. B. sind beide nach ihrem optimalen

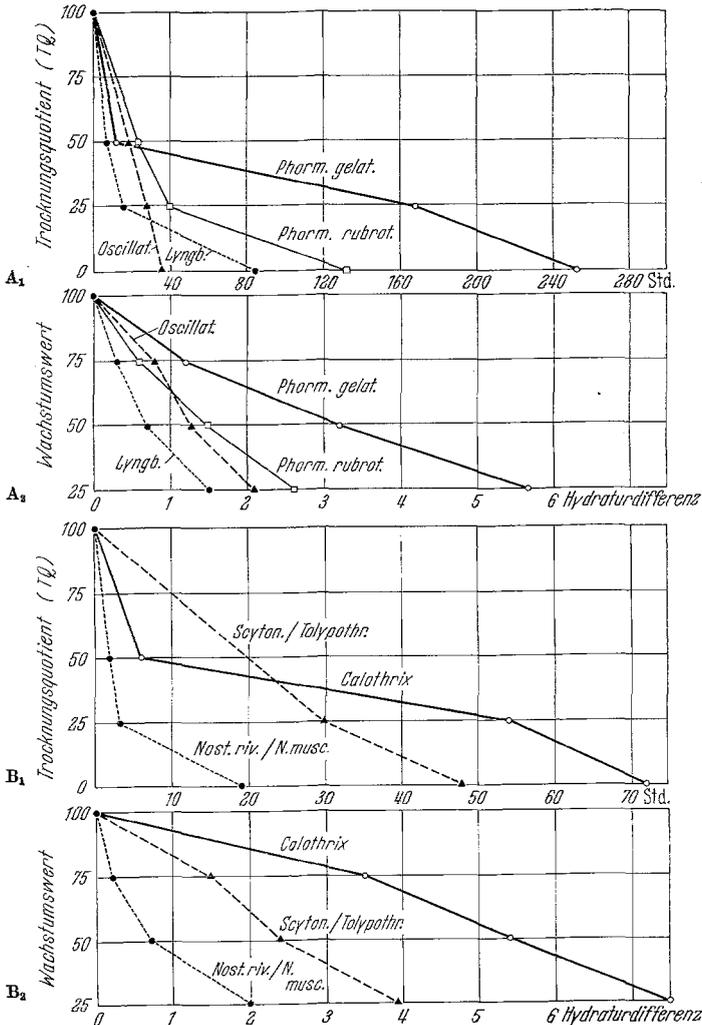


Abb. 16. Latenzbereiche (1) und Xerotoleranzbereiche (2) von Cyanophyceen. A Oscillatoriaceen: *Lyngbya limnetica* ······, *Oscillatoria tenuis* — — —, *Phormidium rubroterricola* — — —, *Phormidium gelatinosum* — — —. B Dauerorganbildende Hormogonien: — — — Rivulariaceen, — — — Scytonemataceen, ······ Nostocaceen. Latenzbereiche (1): in den Austrocknungsversuchen ermittelte Trocknungsdauer bis zum Erreichen der TQ-Werte 50, 25 und 0 (Letalpunkt). Ordinate: TQ-Werte. Abszisse: Stunden über P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>. Xerotoleranzbereiche (2): in den Hydraturversuchen ermittelte Feuchtigkeitsdifferenz zwischen dem Wachstumswert 100 und den Wachstumswerten 75, 50 und 25. Ordinate: Wachstumswerte. Abszisse: Differenz der Hydraturen

Wachstumsbereich (Sp. I) als Mesohygrophyten einzuordnen; der überhaupt ertragene Feuchtigkeitsbereich jedoch (Sp. II und III) ist bei *Phormidium gelatinosum* beiderseits des Wachstumsoptimums deutlich breiter als bei *Oscillatoria tenuis*. Ebenso haben die beiden Mesophyten *Nostoc rivulare* und *Tolypothrix distorta* zwar das gleiche Wachstumsoptimum, aber sehr verschieden breite Bereiche noch erträglicher Hydraturen.

Die unterschiedlichen optimalen Wachstumsbereiche und noch deutlicher die verschieden breiten Xerotoleranzbereiche der einzelnen Algen kennzeichnen deren genotypisch festgelegte, teilweise recht hohe plasmatische Resistenz. Die Ergebnisse der Austrocknungsversuche bestätigen diese Unterschiede. Für einen Vergleich mit den Daten der Hydraturversuche sind die Oscillatoriaceen in Abb. 16 (A) getrennt von den dauerorganbildenden Cyanophyceen (B) angeführt. Dabei zeigt sich, daß jeweils gerade die Arten relativ lange Trocknung überstanden, die auch im Hydraturversuch die größte Xerotoleranz aufwiesen. Beim Vergleich der Einheiten der Abszissen (Stunden) von  $A_1$  und  $B_1$  der Abb. 16 fällt außerdem die relativ hohe plasmatische Resistenz der Oscillatoriaceen gegenüber den vegetativen Stadien der anderen Cyanophyceen auf, was mit GLADES (1914) Befunden über die hohe Trockenempfindlichkeit der vegetativen Fäden sporentragender Cyanophyceen übereinstimmt.

Daß die von GLADE angegebene gleich hohe Widerstandsfähigkeit von Oscillatoriaceen und Dauerstadien der übrigen Hormogonalen sich in den vorliegenden Versuchen nicht bestätigen ließ, ist vermutlich durch unsere viel stärkere Trocknung bedingt.

Die hohe Widerstandsfähigkeit der Dauerstadien von Nostocaceen, Scytonemataceen und Rivulariaceen dürfte vor allem auf eine durch die Encystierung bedingte konstitutionelle Dürre-resistenz zurückzuführen sein; die gleichzeitig erhöhte plasmatische Resistenz auf Grund weitgehenden Fehlens des resistenzmindernden freien Wassers spielte hier wohl nur eine untergeordnete Rolle. Daher schieden derartige dauerorganführende Wuchsformen beim Vergleich der reinen plasmatischen Resistenz der einzelnen Arten von vornherein aus.

Eine genauere Analyse der Befunde der Austrocknungsversuche gibt Tab. 5. Neben der Gesamttrocknungsdauer bis zum Erreichen des Letalpunktes (Sp. IV) sind drei Unterteilungen zur Charakterisierung der Dürre-resistenz angegeben: die Dauer der noch nicht schädigenden Trocknung (Sp. I), diejenige Trocknungsdauer, mit der eine Schädigung von 50% erreicht wurde („Anfangsschädigung“, Sp. II), und die daran anschließende Trocknungsdauer bis zum Erreichen letaler Schädigung („Restschädigung“, Sp. III).

Für die Trocknungsdauer ohne schädigende Wirkung (Sp. I) gibt es Werte nur für die Oscillatoriaceen. Das besagt jedoch nicht, daß sie bei den übrigen Arten bei Prüfung in noch engeren Zeitabschnitten nicht ebenfalls nachweisbar wäre. Möglicherweise wurde hierbei die „Reaktionsphase“ des Trocknungsprozesses erfaßt,

die demnach bei den Oscillatoriaceen relativ am längsten gewesen sein dürfte; das spräche wiederum für deren hohe plasmatische Resistenz, da allgemein eine Verzögerung schädigender Dürreerzeiße (= Verlängerung der Reaktionsphase) als Zeichen hoher Plasmaresistenz gewertet wird (STOCKER 1956 b). — Förderung durch schwache Trocknung könnte sogar auf eine Härtung (= Erhöhung der plasmatischen Resistenz) zurückgeführt werden, wie sie auch ENSGRABER (1954) unter ähnlichen Bedingungen bei Moosen gefunden hat.

Tabelle 5. *Reaktion der untersuchten Cyanophyceen auf unterschiedlich lange Austrocknung*

Angaben in Stunden der Trocknungsdauer. I: Dauer einer nicht schädigenden Trocknung (*F* = Förderung gegenüber der Kontrolle). II: Trocknungsdauer bis zur Schädigung von 50% („Anfangsschädigung“), die *TQ*-Werte sinken von 100 auf 50. III: Anschließende Trocknungsdauer bis zu voller Schädigung („Restschädigung“), die *TQ*-Werte sinken von 50 auf 0. IV: Letale Resistenz: gesamte Trocknungsdauer bis zum Erreichen des Letalpunktes

Art	I keine Schädigung	II Anfangs- schädigung ( <i>TQ</i> 100—50)	III Rest- schädigung ( <i>TQ</i> 50—0)	IV letale Resistenz
<i>Lyngbya limnetica</i>	6 ( <i>F</i> )	4	74	84
<i>Oscillatoria tenuis</i> v. <i>tergestina</i>	6 ( <i>F</i> )	16	14	36
<i>Phormidium</i> <i>rubroterricola</i>	6 ( <i>F</i> )	18	108	132
<i>Phormidium</i> <i>gelatinosum</i>	6	6	240	252
<i>Nostoc rivulare</i>	—	2	34	36
<i>Nostoc muscorum</i>	—	2	0,5	2,5
<i>Tolypothrix distorta</i>	—	18	30	48
<i>Scytonema mirabile</i>	—	20	28	48
<i>Calothrix scopulorum</i>	—	6	66	72

Die jeweilige Trocknungsdauer bis zu einer Schädigung von 50% („Anfangsschädigung“, Sp. II) zeigt gewisse Übereinstimmungen mit den Hydrotoleranzgraden (Tab. 4, Sp. II). Arten mit relativ spätem Abschluß (nach 16—20 Std) der Anfangsschädigung (*Oscillatoria tenuis*, *Phorm. rubroterricola* und die beiden Scytonemataceen) reagierten regelmäßig im Hydraturversuch nur schwach hydrotolerant, zum Teil deutlich hydrophob. Diesen Arten, die ja erst mit einsetzender Trocknung — wenn auch nur kurzfristig — in für sie günstige Hydraturen gelangten, schädeten die ersten Trockenstunden naturgemäß weniger als den hydrophilen Arten (*Lyngbya limnetica*, *Phormidium gelatinosum*, die beiden *Nostoc*-Arten und *Calothrix scopulorum*), die sämtlich schon durch kurze Trocknung stark gehemmt wurden (bei Oscillatoriaceen im Anschluß an die noch nicht schädigenden ersten Trockenstunden, Sp. I).

Im weiteren Verlauf der Trocknung (Sp. III) erwiesen sich dann gerade einige hydrophile Arten als besonders widerstandsfähig: sowohl bei *Phormidium gelatinosum* unter den Oscillatoriaceen als auch bei *Calothrix scopulorum* aus der Gruppe der übrigen Cyanophyceen trat die letale Schädigung erst nach relativ

langer Zeit ein, ein Ausdruck ihrer vergleichsweise hohen plasmatischen Resistenz, wofür ja auch ihr Verhalten in den Hydraturversuchen spricht, in denen sich beide — jeweils innerhalb ihrer Gruppe — durch auffallend breite Wachstumsbereiche auszeichnen (Abb. 16).

Die Lage des Letalpunktes war in gewissen Grenzen beeinflussbar; er konnte etwa durch Härtung (S. 206) oder durch Trocknung unter Lichtausschluß (S. 207) verschoben werden. Im Licht-Dunkel-Wechsel angezogene Algen schienen während der Lichtzeit dürrerempfindlicher zu sein als während der Dunkelzeit (S. 207). Diese lichtabhängige Veränderung der Dürrerempfindlichkeit spricht für die allgemeine

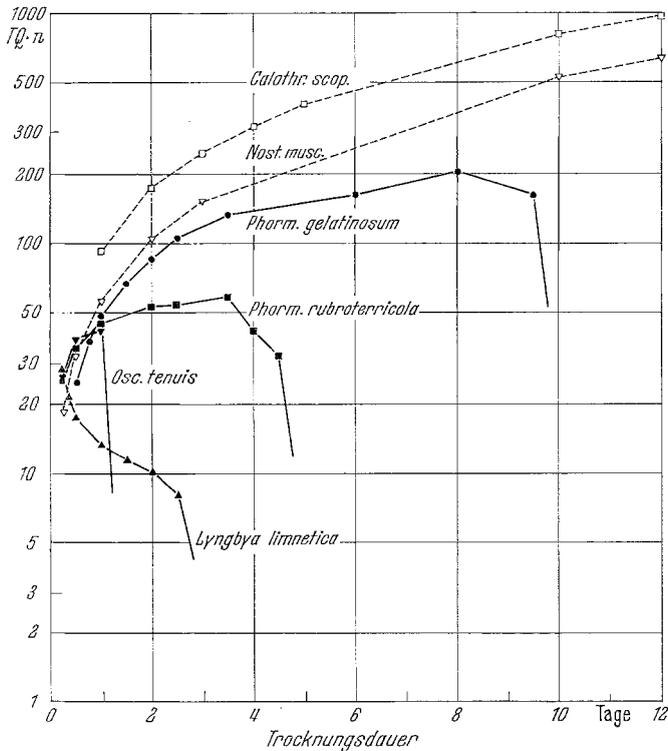


Abb. 17.  $TQ \cdot n$  (Trocknungsquotient · Trocknungsdauer) als Maß der Austrocknungsresistenz bei Oscillatoriaceen —; zum Vergleich  $TQ \cdot n$  der Dauerzellen-führenden Fäden von *Nostoc muscorum* und *Calothrix scopulorum* — — —. Ordinate:  $TQ \cdot n$ -Werte, logarithmisch. Abszisse: Trocknungsdauer =  $n$  Tage über  $P_2O_5$ .

Annahme, daß die Stabilität des plasmatischen Gefüges durch Belichtung verändert werden kann (STÄLFELT 1956), woraus sich ein verringertes Wasserbindungsvermögen ergeben könnte.

Die Dürreresistenz einer Alge darf nicht allein nach den  $TQ$ -Werten beurteilt werden: einem  $TQ 20$  am 2. Trocknungstag entspricht eine weit geringere Resistenzleistung der Zelle als beispielsweise dem gleichen  $TQ$  nach 6 Trocknungstagen. Besser charakterisiert wird sie demnach durch

das Produkt aus  $TQ$  und Trocknungsdauer, wie es Abb. 17 für die Oscillatoriaceen wiedergibt. *Phormidium gelatinosum*, dessen hohe Resistenz so besonders deutlich wird, setzt sich weit von den anderen Oscillatoriaceen ab; seine Resistenzkurve nähert sich sogar — bis zum letztlich doch erfolgenden Zusammenbruch — den Kurven der zum Vergleich eingetragenen dauerzellenführenden Arten. (Die rein vegetativen Stadien der letzteren mit ihrer sehr geringen Resistenz würden in Abb. 17 höchstens im Bereich der *Oscillatoria tenuis* erscheinen.)

Ob Beziehungen zwischen der physiologischen Leistung und den Verhältnissen am Standort der Cyanophyceen bestehen, läßt sich sehr schwer sagen. Nicht gänzlich ausgeschlossen ist, daß bei *Calothrix scopulorum* solche Beziehungen bestehen könnten. Dieser hydrotolerante Xerophyt (s. Tab. 4), der als einzige dauerzellenbildende Art auch im vegetativen Zustand mehr als 2 Trockentage ertrug (Tab. 5), wird am natürlichen Standort (s. Tab. 4) sowohl volle Durchfeuchtung als auch gänzliche Austrocknung ertragen müssen; die Alge hätte demnach im Versuch ihren standortbedingten amphibischen Charakter deutlich gezeigt. Ob die hier angenommenen Hydraturverhältnisse am Standort aber wirklich zutreffen, läßt sich nicht mit Sicherheit sagen, da nur ungenügende Beobachtungen darüber vorliegen. Auch bei *Polypothrix distorta* könnte man Wechselbeziehungen zwischen dem Verhalten in unseren Versuchen und den Standortbedingungen vermuten. Diese Art, die im Versuch durch einen engen Wachstumsbereich und durch geringere Austrocknungsresistenz der vegetativen Fäden gekennzeichnet ist, andererseits über schwer benetzbare Scheiden verfügt, siedelte am natürlichen Standort als echte Luftalge. Aber auch hier dürfen Vergleiche nur mit größter Vorsicht angestellt werden. Noch weit schwieriger wird es jedoch sein, vom physiologischen Verhalten einer Alge über die mikroklimatischen Bedingungen am Standort hinaus Beziehungen zum Großklima ihres Verbreitungsgebietes aufzudecken; hierzu wäre ein weit umfangreicheres Material zu bearbeiten.

### Zusammenfassung

1. Von 12 Cyanophyceen verschiedener Standorte wurden in Hydraturversuchen die feuchtigkeitsabhängigen Wachstumsbereiche ermittelt.

2. Es ergaben sich starke Unterschiede im Feuchtigkeitsbedarf der Arten. Nicht alle Formen gediehen in höchster Feuchtigkeit (100% RF) am besten; es konnten dort Wachstumshemmungen um über 50% gegenüber dem bei niedrigen RF-Werten liegenden Optimum auftreten. Bei einigen Arten wurde eine erst allmähliche Einstellung des Wachstumsoptimums beobachtet.

3. Bei Scytonemataceen und Rivulariaceen traten nur in niedrigen Hydraturgraden lange Trichome auf; hohe Feuchtigkeit führte zu lebhafter Hormogonienabschnürung.

4. In Austrocknungsversuchen zeigten im Gegensatz zu Oscillatoriaceen die Scytonemataceen, Rivulariaceen und Nostocaceen hohe Resistenz (bis 500 Tage über  $P_2O_5$ ), soweit sie während der Trocknung als ältere Fäden mit Dauerformen vorlagen. Ihre jungen, rein vegetativen Fäden waren dagegen bedeutend empfindlicher als einige der Oscillatoriaceen.

5. Die durch Austrocknung bedingten Letalpunkte der Algen waren in gewissen Grenzen verschiebbar: Lichtausschluß während der Trocknung sowie Vorbehandlung in niedrigen Hydraturen verzögerten das Eintreten letaler Schädigung.

6. Keine der untersuchten Arten war gegen Wiederbefeuchtung — selbst nach  $P_2O_5$ -Trocknung — empfindlich.

7. Bei manchen Arten konnte man eine gewisse Übereinstimmung ihres physiologischen Verhaltens mit dem am Standort herrschenden Mikroklima annehmen. Eine Einordnung in die Walterschen Gruppen der Hygro-, Meso- und Xerophyten wurde im Rahmen der Diskussion versucht.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. R. HARDER, danke ich für die Überlassung des Themas und für wertvolle Ratschläge.

### Literatur

- BIEBL, R.: Protoplasmatische Ökologie der Pflanzen I. Wasser und Temperatur. In: Protoplasmatologia, Handbuch der Protoplasmaforschung Bd. 12. Wien: Springer 1962.
- BÜNNING, E., u. H. HERDTLE: Physiologische Untersuchungen an thermophilen Blaualgen. Z. Naturforsch. 1, 93—99 (1946).
- DRAWERT, H.: Zellmorphologische und zellphysiologische Studien an Cyanophyceen I. Planta (Berl.) 37, 161—209 (1949).
- ENSGRABER, A.: Über den Einfluß der Antrocknung auf die Assimilation und Atmung von Moosen und Flechten. Flora (Jena) 141, 432—475 (1954).
- EVANS, H. J.: The survival of freshwater algae during dry periods II. J. Ecol. 47, 55—81 (1959).
- GEITLER, L.: *Cyanophyceae* in: RABENHORSTS Kryptogamenflora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz, Bd. 14. Leipzig 1932.
- GESSNER, F.: Hydrobotanik, die physiologischen Grundlagen der Pflanzenverbreitung im Wasser I. Energiehaushalt. Berlin: Deutscher Verlag der Wissenschaften 1955.
- GLADE, R.: Zur Kenntnis der Gattung *Cylindrospermum*. Beitr. Biol. Pflanz. 12, 295—344 (1914).
- HARDER, R.: Über die Beziehung des Lichtes zur Keimung von Cyanophyceensporen. Jb. wiss. Bot. 58, 237—294 (1917).
- HÖFLER, K.: Hypotonietod und osmotische Resistenz einiger Rotalgen. Österr. bot. Z. 80, 52—71 (1931).
- ILJIN, W. S.: Über Absterben der Pflanzengewebe durch Austrocknung und ihre Bewahrung vor dem Trockentode. Protoplasma 19, 414—442 (1933).

- ITZEROTT, H.: Untersuchungen zum Wasserhaushalt von *Prasiola crispa*. Jb. wiss. Bot. **84**, 254—275 (1936).
- JAAG, O.: Untersuchungen über die Vegetation und Biologie der Algen des nackten Gesteins in den Alpen, im Jura und im schweizerischen Mittelland. Beitr. Kryptog. Fl. Schweiz **9**, H. 3, 1—560 (1945 a).
- LANGE, O. L.: Hitze- und Trockenresistenz der Flechten in Beziehung zu ihrer Verbreitung. Flora (Jena) **140**, 39—97 (1953).
- LEVITT, J.: Frost, drought, and heat resistance. Ann. Rev. Plant Physiol. **2**, 245—268 (1951).
- MÄGDEFRAU, K.: Untersuchungen über die Wasserdampfaufnahme der Pflanzen. Z. Bot. **24**, 417—449 (1931).
- NAKATANI, S.: Hydrature studies of blue-green algae I. Isolation of some marine *Cyanophyceae*. J. Sci. Hiroshima Univ. Ser. B, Div. 2, **7**, 191—199 (1956).
- SCHMIEDEKNECHT, M.: *Pseudopeziza medicaginis* (Lib.) Sacc., ein xerophiler pflanzenpathogener Ascomycet. Naturwissenschaften **45**, 525 (1958).
- SCHWABE, G. H.: Zur autotrophen Vegetation in ariden Böden. Blaualgen und Lebensraum IV. Öst. bot. Z. **107**, 281—309 (1960).
- SCHWENKE, H. J.: Untersuchungen über Sporenkeimung und Mycelwachstum von *Septotis populiperda* Waterman et Cash. Phytopath. Z. **35**, 389—400 (1959).
- STÄLFELT, M. G.: Viscosity, permeability and protoplasmic streaming. In: Hol-laenders Radiation Biology **3**, 551—580 (1956).
- STOCKER, O.: Die Trockenresistenz der Pflanzen. Rapp. VIII<sup>e</sup> Congr. Int. Bot. 1954.
- STOCKER, O.: Wassermangel und Zellaktivität. In: Ruhlands Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. 2, S. 639—654. Berlin, Göttingen, Heidelberg: Springer 1956 a.
- STOCKER, O.: Die Dürrerresistenz. In: Ruhlands Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. 3, S. 696—741. Berlin, Göttingen, Heidelberg: Springer 1956 b.
- WALTER, H.: Die Hydratur der Pflanze und ihre physiologisch-ökologische Bedeutung. Jena 1931.
- ZEHNDER, A.: Beitrag zur Kenntnis von Mikroklima und Algenvegetation des nackten Gesteins in den Tropen. Ber. schweiz. bot. Ges. **63**, 5—26 (1953).
- ZEUCH, L.: Untersuchungen zum Wasserhaushalt von *Pleurococcus vulgaris*. Planta (Berl.) **22**, 614—643 (1934).

Dr. UTE HESS,

34 Göttingen, Pflanzenphysiologisches Institut der Universität, Untere Karspüle 2