Neue Untersuchungen über das Erfrieren eisbeständiger Pflanzen.

Von **Carl Mez**, Halle.

Unter Erfrieren einer Pflanze sei der Tod des Protoplasmas verstanden, welcher eintritt, wenn die Innentemperatur unter ein Minimum sinkt. Dies Minimum ist nicht nur für jede Pflanze, sondern auch für ihre verschiedenen Organe und Entwicklungszustände ein spezifisches und verschiedenes.

Die von Pictet[1]) nachgewiesene Tatsache, dafs Rotatorien zwar die Temperatur von — 60°[2]) aushalten, bei weiterer Abkühlung aber sterben; in gleicher Weise die Resultate der Untersuchungen von C. de Candolle[3]), dafs die Samen von *Avena, Triticum* etc. — 57° aushielten, während diejenigen von *Lobelia Erinus* unter gleichen Umständen ihre Keimkraft verloren hatten, stellen zahlenmäfsig derartige Minima dar. Im allgemeinen ist jedem Laien bekannt, dafs im Garten die einen Pflanzen im Winter erfrieren, die anderen dagegen selbst sehr tiefe Frostgrade leicht ertragen.

H. Müller-Thurgau[4]) und ebenso Molisch[5]) haben neuerdings versucht, die vielfachen Erscheinungen des Erfrierens der Pflanzen auf ein einfaches Schema zurückzuführen, derart, dafs sie im Erfrierungstod wesentlich einen Austrocknungstod sehen[6]). Sie gehen von der bekannten Erfahrung aus, dafs beim Gefrieren gequollener Colloide das Wasser rein (für sich) auskristallisiert, so dafs getrennt nebeneinander (meist in netzartiger Anordnung) Wasser und stark ausgetrocknetes Colloid erstarren. Ohne Zweifel mufs auch beim Erstarren des colloidalen Protoplasten eine derartige Trennung von Wasser (Zellsaft) und Plasma unter Austrocknen des letzteren stattfinden. Experimentelle Untersuchungen von Spezialfällen, nämlich einerseits des Gefrierens der gegen Kälte sehr wenig widerstandsfähigen Kar-

---

1) Pictet in Arch. sc. phys. nat. Genève 3. sér. XXX (1893) pag. 311.

2) Alle Temperaturangaben der vorliegenden Arbeit sind in Centigraden gemacht.

3) C. de Candolle l. c. XXXIII (1895) pag. 504.

4) H. Müller-Thurgau in Landwirtsch. Jahrb. XV (1886) pag. 534—536.

5) H. Molisch, Unters. über d. Erfrieren der Pflanzen (Jena 1897).

6) H. Müller-Thurgau, schon l. c. IX (1880) pag. 162; Molisch l. c. pag. 73.

toffel, anderseits insbesondere des Gefrierens submerser Wassergewächse (verschiedener Algen) haben die genannten Forscher dazu geführt, allgemein Erfrierungstod und Austrocknungstod als identisch anzusehen.

Mit Recht hat Pfeffer[1]) darauf hingewiesen, dafs dieser Schlufs genau ebenso einseitig sei, wie die Annahme, dafs die Tötung durch Hitze stets durch das Gerinnen des Eiweifses bewirkt werde. Trotzdem hat Pfeffer[2]) nicht völlig H. Müllers und Molischs Anschauungsweise verworfen: wir finden bei ihm sowohl den Satz, dafs durch weitgehende Wasserentziehung die Widerstandsfähigkeit der Protoplasten gesteigert werde[3]), wie die gegenteilige Ansicht, dafs der Tod der gefrorenen Pflanzen durch eine weitere Erniedrigung der Temperatur ganz oder zum Teil auf einer gesteigerten Wasserentziehung beruhe[4]).

Darüber, dafs die Versuche H. Müllers-Thurgau nicht beweisend sind, wird unten gehandelt werden; der Eistod der Kartoffel sowie der von Molisch untersuchten Wasserpflanzen und der Staubfadenhaare von *Tradescantia* kann nicht als Erfrierungstod angesehen werden. Die von Molisch (dessen Experimente an sich durchaus richtig sind) untersuchten Objekte halten in Öl [wie Molisch[5]) selbst beobachtet hat] und ebenso nach meiner Erfahrung auch in unterkühltem Wasser mit Leichtigkeit Temperaturen aus, welche tief unter der Eisbildungstemperatur liegen.

Da der Kältetod das Absterben ist, welches beim Überschreiten des jeweiligen Minimums eintritt; da die fraglichen Objekte noch (teilweise tief) unter der Gefriertemperatur am Leben erhalten werden können, tritt in den von Molisch für die Begründung der Müllerschen Erfrierungstheorie verwendeten Fällen mit der Eisbildung nicht der Erfrierungs-, sondern der typische Austrocknungstod ein. Dies kann nicht verwundern, wenn man bedenkt, dafs ungeschützte Wasserpflanzen und Organe von der Art der genannten Staubfadenhaare ihren ganzen Lebensbedingungen nach in allererster Linie durch Austrocknung, nicht aber durch Erfrieren gefährdet sind.

Wesentlich anders werden sich die nicht ständig von dem mit

---

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, ed. 2, II (1904) pag. 315, Anm.
2) Pfeffer l. c. pag. 299, 309 und besonders 323, Anm.
3) Pfeffer l. c. pag. 303.
4) Pfeffer l. c. pag. 323, Anm.
5) Molisch l. c. pag. 25.

hoher spezifischer Wärme versehenen Wasser umgebenen oder an ein Klima mit Eisbildung gewöhnten [1]) Landpflanzen verhalten.

Bei diesen liegen die durch das jeweilige spezifische Minimum bedingten Erfrierungsverhältnisse in viel klarerer Weise vor: während manche megatherme Pflanzen über 0° erfrieren [2]), halten selbst saftreiche Organe resistenterer Arten, insbesondere derjenigen gemäfsigter und kalter Klimate, Eisbildung in ihren Geweben ohne Schaden aus (diese Pflanzen bezeichne ich als eisbeständige) und erfrieren erst, wenn die steif durchgefrorenen Teile weiter, unter das spezifische Minimum herab, abgekühlt werden [3]). Weder bei trockenen Samen noch bei ausgedörrten Kryptogamen ist eine Eisbildung in dem Sinn denkbar, wie sie bei zellsaftreichen und turgescenten Geweben sich überall bei genügender Abkühlung einstellt [4]).

Am klarsten führen dementsprechend Untersuchungen über spezifische Minima zellsaftfreier Samen oder nur mit absorbierter Flüssigkeit versehener Organe zum Ziel. Die oben angeführten Daten über spezifische Minima betreffen derartige Objekte.

Zugleich lehrten alle bisher angestellten Untersuchungen [5]) über das Erfrieren zellsaftfreier oder zellsaftarmer Organe im Vergleich mit Teilen derselben Pflanzen, welche reich mit Zellsaft versehen sind, dafs mit der Menge des Zellsaftes das spezifische Minimum steigt, der Kältetod also bei höherer Temperatur eintritt.

Mit dem Wasserverlust wird die Resistenz gegen alle Agentien gesteigert [6]). Zwar werden, entsprechend den bestehenden spezifischen Minima und entsprechend den ökologischen Anpassungen, im allgemeinen Samen wärmerer Klimate bei gleichem Wassergehalt weniger widerstandsfähig gegen Kälte sein als solche kälterer Gegenden [7]); aber bei der gleichen Spezies ist die Resistenz der trockenen Samen

---

1) Das Problem der „Gewöhnung“ an härteres Klima fasse ich in dem von H. Müller-Thurgau [l. c. XV (1886) pag. 538 ff.] präzisierten Sinn, dafs durch Erfrieren der weniger beständigen Exemplare eine natürliche Auslese der frostbeständigeren erfolgt.

2) Beispiele bei Goeppert, Die Wärmeentwicklung in der Pflanze (Breslau 1830) pag. 43; Sachs in Landwirtsch. Versuchsstat. II (1860) pag. 194, 195 und besonders mit Berücksichtigung aller Störungen durchgeführte Versuche bei Molisch l. c. pag. 55—65.

3) Vgl. Pfeffer l. c. pag. 297, 299.

4) Vgl. Pfeffer l. c. pag. 297, 315.

5) Vgl. z. B. Goeppert l. c. pag. 45—57, besonders pag. 55.

6) Pfeffer l. c. pag. 315, Anm.

7) Vgl. z. B. Goeppert l. c. pag. 64.

gröfser als die der zellsaftarmen embryonalen Gewebe[1]) oder der Spaltöffnungs-Schliefszellen[2]); diese wiederum ist höher als die Widerstandsfähigkeit des zellsafterfüllten Parenchyms[3]).

Diese anerkannten Tatsachen wären wohl an sich schon geeignet, es wahrscheinlich zu machen, dafs Eisbildung in den Geweben das Leben nicht gefährdet, sondern schützt. Denn besonders von Prillieux[4]), Sachs[5]) und Müller-Thurgau[6]) wurde festgestellt, dafs in saftreichen Pflanzenteilen die Bildung des Eises wesentlich in den Intercellularen stattfindet und ein allmähliches Austrocknen der Protoplasten bewirkt[6]). Warum soll in einem Fall Trockenheit schützen, im andern aber schaden?

Noch klarer aber wird bewiesen, dafs H. Müllers und Molischs Gleichstellung: Kältetod = Austrocknungstod nur eine besonders auf submerse, durch Austrocknung in erster Linie bedrohte Wasserpflanzen beschränkte, scheinbare Giltigkeit besitzt, wenn man die Ergebnisse der physikalischen Chemie auf die vorliegende biologische Frage anwendet.

Wenn der Gefriertod „im wesentlichen auf einen zu grofsen, durch die Eisbildung hervorgerufenen Wasserverlust des Protoplasmas zurückzuführen ist, wodurch die Architektur derselben zerstört wird“ [7]), so mufs folgerichtig vorausgesetzt werden, dafs die Eisbildung in saftreichen Pflanzenteilen wenigstens einigermafsen proportional der Temperaturerniedrigung im Innern dieser Teile sei[8]). Nur dadurch könnte erklärt werden, dafs fest gefrorene Organe bei weiterer Erniedrigung der Temperatur erfrieren; bei stetig fallender Temperatur müfste fortschreitend vollständigere Entziehung des Zellsaftes und dadurch immer weiter gesteigerte Austrocknung der Protoplasten stattfinden.

Hier kommen infolge der geringen Zuverlässigkeit der Untersuchungsmethoden unrichtige Resultate von H. Müller-Thurgau[9]) in

---

1) Vgl. auch Pfeffer l. c. pag. 317; Molisch l. c. pag. 70.

2) Molisch l. c. pag. 30—33.

3) Vgl. auch Pfeffer l. c. pag. 317.

4) Prillieux in Ann. sc. nat. 5. sér. XII (1869) pag. 125—134.

5) Sachs in Ber. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. XII (1862) pag. 16.

6) H. Müller-Thurgau l. c. IX (1880) pag. 134 und XV (1886) pag. 453.

7) Molisch l. c. pag. 73.

8) H. Müller-Thurgau l. c. XV (1886) pag. 472: „Aus obigen Versuchsresultaten geht hervor, dafs bei zunehmender Temperaturerniedrigung jeweils weitere Quantitäten von Wasser gefrieren.“ — Vgl. auch l. c. pag. 536 und IX (1880) pag. 151.

9) H. Müller-Thurgau l. c. XVII (1886) pag. 469 ff.; vgl. auch Molisch l. c. pag. 69 und Pfeffer l. c. pag. 309.

Frage; er gibt an, dafs in 100 g gefrorener Apfelsubstanz bei —4,5° = 63,8 % Eis, bei —8° = 72,4 %, bei —15,2° aber = 79,3 % Eis enthalten gewesen seien. Unter dem Eindruck dieser Zahlen bemerkt Pfeffer[1]), dafs danach die Eisbildung bei —30° eine sehr ansehnliche sein müsse.

H. Müllers Berechnungen, welche zu den geschilderten Versuchsergebnissen führen, sind aber keineswegs einwandsfrei: Zunächst wird von ihm die Schmelzwärme von Eis und von im Wasser gelöst gewesenen, auskristallisierten Salzen identisch gesetzt, was unrichtig ist und „da eine verhältnismäfsig kleine Differenz im Eisgehalt schon einen ziemlich grofsen Unterschied im Wärmeverbrauch bedingt", zu wesentlich von der Wirklichkeit abweichenden Ergebnissen führen mufs. Ferner ist die Versuchsanordnung, wonach das zur Bestimmung des im Untersuchungsobjekt vorhandenen Wärmequantums verwendete Wasser sehr erheblich über die Temperatur der Umgebung erwärmt und in die kältere Isolation eingesetzt wird, durchaus zu beanstanden. In einem guten Isolator sind auf sehr geringe Distanzen grofse Wärmedifferenzen vorhanden: dem Schlufs „die an das Glas angrenzende Watte wurde zwar anfangs erwärmt, mufste aber später die aufgenommene Wärme wieder an das Wasser abtreten" darf bei Ausführung physikalischer Messungen nicht beigestimmt werden. Auf andere Einwände (z. B. Ungenauigkeit der Messung der Innentemperatur in einem grofsen, mit dem Korkbohrer hergestellten und nach oben nicht verschlossenen Loch mit einem dem Gewebe nicht einmal anliegenden Quecksilberthermometer etc.) sei hier nicht eingegangen.

Der Weg zu zuverlässigen Resultaten ist bereits von H. Müller-Thurgau[2]) selbst gezeigt worden: nicht annähernd, sondern mit absoluter Genauigkeit läfst sich aus dem Temperaturgang im Innern der gefrierenden Gewebe der Verlauf der Eisbildung ermitteln.

Für die Eisbildung im Innern von Pflanzenorganen kommt es auf den Zellsaft an. Dieser stellt eine Lösung verschiedener Elektrolyte und Nichtleiter in Wasser dar; sein Verhalten beim Gefrieren wird durch chemisch-physikalische Gesetze bestimmt:

Jede Lösung einer Substanz in Wasser mufs unter den Gefrierpunkt des Wassers abgekühlt werden, bevor sich Eis ausscheidet. Für verdünnte Lösungen, wie sie unter normalen Umständen den

---

1) Pfeffer l. c. pag. 299.

2) H. Müller-Thurgau l. c. IX (1880) pag. 147—150 und XV (1886) pag. 473; vgl. auch Pfeffer l. c. pag. 312.

Zellsaft darstellen, ist die Erniedrigung des Gefrierpunktes proportional der molekularen Konzentration [Raoult'sches Gesetz[1])]; dabei gilt das Dalton'sche Gesetz wie für Gase auch für die Lösungen osmotischer Substanzen, dafs die Gefrierpunktserniedrigung, welche mehrere Stoffe in gemeinsamer Lösung hervorbringen, gleich ist der Summe der Erniedrigungen, die sie für sich allein erzeugen würden[2]).

Wird zunächst von den Unterkühlungserscheinungen abgesehen, so stellen sich die bei andauernder Abkühlung eintretenden Erscheinungen wie folgt dar:

Eine Lösung, welche wenig Salz enthält, ist im Gleichgewicht mit Eis bei einer Temperatur etwas unter 0 Grad.

Wird die Temperatur nun weiter erniedrigt, so scheidet sich chemisch reines Eis aus[3]); die zurückbleibende Lösung wird dadurch konzentrierter, ihr Gefrierpunkt niedriger. Wird weiter Wärme entzogen, so kommt man schliefslich zu einer Flüssigkeit von niedrigstem Gefrierpunkt. — Wird auch dieser weiter Wärme entzogen, so scheidet sich wieder Eis aus, gleichzeitig aber auch Salz, da die Lösung beim Ausscheiden des Eises übersättigt wird. Und zwar müssen sich Eis und Salz in demselben Verhältnis ausscheiden, in welchem sie in der gesättigten Lösung enthalten waren[4]). Die Salzlösung erstarrt jetzt wie eine einheitliche Substanz und ohne weitere Erniedrigung des Gefrierpunktes.

Diese Vorgänge sind mit absoluter Genauigkeit durch Registrierung der Temperatur in der erstarrenden Lösung zu verfolgen. Mit jedem Auskristallisieren eines Moleküls der Lösung wird eine bestimmte Menge Wärme frei; erst dann, wenn diese freigewordene Wärme durch die aufsen herrschende Untertemperatur abgesogen ist, kann die Kristallisation weiter gehen. Sie liefert, so lange noch Lösung in flüssigem Aggregatzustand vorhanden ist, immer neue Kristallisationswärme: Die Flüssigkeit („eutektische Mischung") erstarrt also bei konstant bleibender Temperatur[5]).

---

1) Nernst, Theoretische Chemie, ed. 4 (1903) pag. 152.

2) Nernst l. c. pag. 156.

3) Vergl. H. Müller-Thurgau, l. c. IX (1880) pag. 143, welcher in dem aus einer gefrorenen Rübe gesammelten Eis ungefähr 1 pro Mille feste Bestandteile fand.

4) Nernst l. c. pag. 126.

5) Nernst l. c. pag. 126.

Wird die Temperaturkurve eines in Kältemischung gebrachten zellsaftreichen Pflanzenteils gezeichnet, so verläuft diese, wieder angenommen, dafs Unterkühlung vermieden wird, im einfachsten Fall in folgender Weise:

In fast geradlinigem Abfall sinkt die Temperatur bis zum Gefrierpunkt. Dann geht die Linie horizontal weiter, bis alles überschüssige Wasser erstarrt ist und nur noch das eutektische Gemisch der Lösung vorliegt; dann erfolgt ein kurzer Temperaturabfall zur Temperatur des eutektischen Gemisches, darauf, so lang letzteres erstarrt, wieder ein horizontaler Verlauf und endlich ein jäher, geradliniger Temperaturabfall, dadurch bedingt, dafs nun keine Kristallisationswärme mehr frei wird.

Wird die verschiedene Wärmeleitungsfähigkeit der Lösungen resp. Gewebe in nicht erstarrtem und erstarrtem Zustand vernachläfsigt und zugleich die Aufsentemperatur gleich absolut Null gesetzt, so mufs die Neigung der Abfallslinien vor und nach der Erstarrung (also der Winkel, welchen dieselben in der graphischen Darstellung mit der Abscisse bilden) die gleiche sein.

Diese beiden Bedingungen sind in Wirklichkeit beim Gefrieren saftreicher Pflanzenorgane nicht erfüllt. Es wird unten gezeigt werden, dafs die Fähigkeit der Wärmeleitung in dem Moment um mehr als das Doppelte abnimmt, in welchem Eisbildung in den Geweben auftritt; auch macht sich bei den für das Arbeiten praktischen Kältemischungstemperaturen (—10 ° bis —25 °) die wechselnde Wärmedifferenz von Objekt und Kältegemisch (Aufsentemperatur) über und unter den Erstarrungstemperaturen, wenigstens für genaue Messungen, stets sehr deutlich bemerkbar. Trotzdem kann beim Verfolgen des Temperaturverlaufs im Innern eines gefrierenden saftreichen Pflanzenteils niemals ein Zweifel obwalten, wann die Erzeugung von Kristallisationswärme aufhört, der Zellsaft also so vollständig wie möglich gefroren ist.

Ein Ergebnis meiner gleich des näheren zu besprechenden Versuche ist, dafs der die Beendigung der Kristallisation anzeigende Temperaturabfall bei keinem geprüften Objekt unter —6 ° lag; aller erstarrungsfähige (nicht adsorbierte) Zellsaft erstarrt zwischen 0 und —6 °; tiefere Aufsentemperaturen können bei beliebig langer Einwirkung kein gröfseres Quantum von Zellsaft zum Gefrieren bringen als eine Temperatur von —6 ° dies bei genügend langer Einwirkung tut. Dem entsprechend tritt bei —30 ° keine stärkere Austrocknung der Proto-

plasten infolge von Wasserentziehung bei der Eisbildung ein als bei —6°.[1]) Eine Pflanze, welche die Eisbildung in ihren Geweben überhaupt erträgt, stirbt also nicht infolge von Austrocknung der Protoplasten, sondern infolge der Abkühlung unter das spezifische Minimum.

Mit diesem Satz wird ein wesentlich gleiches Verhalten der eisbeständigen saftreichen Pflanzenorgane einerseits, der zellsaftfreien oder zellsaftarmen anderseits behauptet.[2]) Durch folgende Untersuchungen bin ich zu diesem Ergebnis gelangt:

An Stelle der wenig genau anzeigenden und insbesondere durch übermäfsige Zerquetschung der Gewebe leicht zu (speziell was die Unterkühlungserscheinungen betrifft) unrichtigen Resultaten führenden, auch nur bei relativ grofsen Objekten anwendbaren Thermometer habe ich zur Verfolgung der Innentemperatur abgekühlter Pflanzenteile mich nadelförmiger Thermoelemente aus Kupfer und Eisenkonstantan und eines Siemens und Halske'schen störungsfreien Galvanometers nach Deprez d'Arsonval bedient. Die Ablesung des Ausschlags erfolgte mit Hilfe des gleichfalls von Siemens und Halske gelieferten Lampenapparats durch Reflexion eines Lichtspalts auf die Skala.

Zur Herstellung des Kältegemischs wurde in den meisten Fällen Stafsfurter Abraumsalz verwendet; bei Anwendung desselben im Überschufs gelang es leicht, auch bei nicht allzu komplizierter Isolation während eines halben Tages völlig konstante Temperatur von —14,5° herzustellen. — Nur in relativ wenigen Fällen war es notwendig, durch Verwendung von Chlorammonium Kältegemische von —22° bis —25° zu erzeugen.

Das zu beobachtende Objekt wurde derart an die vor jedem neuen Versuch frisch lackierte Thermonadel gespiefst, dafs sich die Lötstelle tief im Innern der Gewebe befand. Mit Hilfe eines geteilten Korks wurde darauf das Objekt in ein Reagensglas freischwebend eingeschlossen, das Reagensglas allseitig und reichlich mit Watte umhüllt und so in ein weiteres Glasgefäfs eingeschoben. Das Ganze wurde darauf in die Kältemischung versenkt. — Auf diese Weise

---

1) Vergl. oben pag. 93; sollte das eutektische Gemisch der Salze einen tieferen Gefrierpunkt haben, so kann doch das die Lösung noch bewirkende Wasser als fest mit dem Salz verknüpft („Kryohydrat") auch vorher schon nicht für die Benetzung der Protoplasten in Frage gekommen sein.

2) Vergl. oben pag. 91.

konnte eine Isolation des abzukühlenden Objekts erreicht werden, welche ein so langsames Sinken der Innentemperatur gewährleistete, dafs alle Ablesungen mit Bequemlichkeit vorgenommen werden konnten.

Die Genauigkeit der Messungen beträgt bei Einschaltung des inneren Widerstandes des Galvanometers über $^1/_{100}{}^0$, bei Ausschaltung desselben ungefähr $^1/_{1000}{}^0$.

Rascheres Sinken der Innentemperatur und damit für mehrere Versuchsanordnungen wertvolle Abkürzung der Versuchsdauer konnte leicht dadurch erzielt werden, dafs die Watteumhüllung des Objektcylinders durch Wasser ersetzt oder samt dem äufseren Glas beseitigt, also in letzterem Fall der Objektcylinder direkt in das Kältegemisch eingehängt wurde.

Die Versuche wurden mit einer grofsen Anzahl saftreicher parenchymatischer Pflanzenteile, nämlich zunächst mit Blattstielen von *Helleborus viridis*, *Saxifraga cordifolia, Zantedeschia aethiopica, Strelitzia augusta,* Blättern von mehreren *Sempervivum*-Arten, Sprofsgliedern von *Opuntia missouriensis, O. ficus-indica, Rhipsalis cassytha,* Stammteilen von *Asparagus officinalis, Begonia metallica, Peperomia incana,* Knollen von *Solanum tuberosum* ausgeführt. Bald ergab sich, dafs die in reichster Menge zur Verfügung stehende *Impatiens parviflora* ein vorzügliches Objekt für die Arbeit sei; an den unteren Knoten der Stengel dieser Pflanze hauptsächlich wurden die Resultate der vorliegenden Arbeit gewonnen.

Die Temperaturablesungen auf der Skala wurden, wenn dies bei langsamem Abfall der Temperaturkurven möglich war, mit der Lupe, andernfalls mit bloſsem Auge vorgenommen; Korrekturen der Ablesungen wurden, soweit dies nach den Regeln physikalischer Beobachtung zulässig war, nach der graphischen Darstellung der Kurven gemacht. Die Zeitablesung erfolgte von einer mit springendem, arretierbarem Sekundenzeiger versehenen Taschenuhr.

Bei meinen Versuchen hatte ich zunächst die Absicht, mit Hilfe der genauen thermo-elektrischen Messung die von H. Müller-Thurgau[1]) gelegentlich gegebenen gegenseitigen Verhältnisse von Überkältungspunkt [„kritischem Punkt“ Bachmetjews[2])] und Gefrierpunkt saftreicher Pflanzenteile nachzuprüfen. Denn es müfste

---

1) H. Müller-Thurgau l. c. XV (1886) pag. 490.

2) Bachmetjew in Kranchers entomol. Jahrb. VIII (1899) pag. 127.

Gefrierpunkt und Überkältungspunkt in einfachem Verhältnis stehen, was der Wirklichkeit entsprechend nach H. Müllers Zahlen nicht der Fall ist[1]). — Vorgreifend sei hier bemerkt, dafs eine einfache Relation gefunden werden kann, wenn nicht nur das Verhalten der bei der Kristallisation Wärme liefernden Flüssigkeiten (thermisch aktiven Substanzen), sondern auch dasjenige der Trockensubstanzen (thermisch passiven Bestandteile) ins Auge gefafst wird.

Zunächst waren meine Resultate, welche durchaus denen von H. Müller-Thurgau glichen, nicht ermutigend, bis bei *Impatiens parviflora* die Beobachtung gemacht wurde, dafs der Verlauf der Temperaturkurve nach der Eisbildung für den Kältetod der Pflanze eine viel gröfsere Wichtigkeit besitzt als die bisher hauptsächlich studierten Phasen: Unterkühlungspunkt, Gefrierpunkt und der durch seinen Umfang faszinierende plötzliche Temperatursprung zwischen beiden.

Wird nämlich ein parenchymatischer, nicht mit besonders starken Intercellularen versehener, saftreicher Pflanzenteil abgekühlt, so tritt fast regelmäfsig bei Thermometerversuchen, wo das Quecksilbergefäfs in die Pflanzenteile eingequetscht wird und dadurch stets von einer homogenen Zellsafthülle umgeben ist, Unterkältung[2]) des Zellsafts ein. Bei Anwendung der Thermonadel als Mefsinstrument wird die Unterkältung häufiger vermieden, ist aber doch (bei Verwendung der unteren Knoten von *Impatiens parviflora*) eine sehr gewöhnliche Erscheinung. Der Verlauf der Temperaturkurve ist also der, dafs der Abfall über den Gefrierpunkt weg steil nach unten geht. Erst mehr oder weniger weit unter dem (stets wenig unter 0^0 liegenden) Gefrierpunkt hört der Abfall auf und es tritt eine plötzliche sehr intensive Temperatursteigerung ein, welche die Innentemperatur nach der Theorie der physikalischen Chemie auf den Gefrierpunkt selbst bringen sollte.

Diese als Unterkältung oder Unterkühlung bei allen homogenen Flüssigkeiten wohlbekannte Erscheinung hat darin ihre Ursache, dafs sich behufs Auftreten der Kristallisation im Innern der Flüssigkeit Kerne[3]) bilden müssen. Ein flüssiger Stoff wird sich um so leichter unterkühlen, d. h. unter den Schmelzpunkt (Gefrierpunkt) abkühlen lassen, je weniger Kerne sich in ihm bilden und mit je geringerer Geschwindigkeit letztere wachsen[4]).

---

1) Vergl. auch Pfeffer l. c. pag. 310.
2) Vergl. Pfeffer l. c. pag. 313.
3) Vgl. Nernst l. c. pag. 99.
4) Nernst l. c. pag. 100.

Dabei sind, wenigstens was den ausgepreſsten und durch Filtration und Aufkochen völlig gereinigten Zellsaft von *Impatiens parviflora* betrifft, nach meinen Beobachtungen zwei Labilitätszonen vorhanden: die eine liegt bei und wenig unterhalb des Schmelzpunktes (Gefrierpunktes) der Flüssigkeit, die andere nach dem äuſsersten Unterkühlungspunkt (kritischen Punkt) der Flüssigkeit zu. Diese Labilitätszonen manifestieren sich in der Weise, daſs es in den bezeichneten Kurvenstrecken nur sehr geringer Störungen (Unterbrechung der Kontinuität der Flüssigkeit durch feste Verunreinigungen, Erschütterung) bedarf, um die Kristallisation einzuleiten, während in der gleichfalls zwischen Schmelzpunkt und extremstem Unterkühlungspunkt (um die Mitte der Kurvenstrecke herum) gelegenen Zwischenstrecke selbst starke Erschütterungen selten die Kristallisation einzuleiten vermögen.

Diese Erscheinung, welche vielleicht allgemeinere Giltigkeit hat, die ich aber nur an wenigen Objekten verfolgte, ist am leichtesten (wenn auch nicht am genauesten) bei Messung der Innentemperatur mit dem Quecksilberthermometer zu beobachten. Hat man das Gefäſs des Thermometers in einen Knoten des Stengels von *Impatiens parviflora* eingebracht, so können Stöſse auf das System durch Bewegen des Thermometers leicht ausgeführt werden. Dieselben haben am häufigsten innerhalb der oben bezeichneten Labilitätszonen den Erfolg, daſs Kristallisation eintritt, welche durch Steigen (oder am Schmelzpunkt durch Stehenbleiben) der Quecksilbersäule sich anzeigt. Gleichfalls ist das Vorhandensein der Labilitätszonen daraus zu erschlieſsen, daſs bei Ausarbeitung einer groſsen Zahl von Abkühlungskurven des gleichen Objekts sich stets zwei Gruppen ergeben: solche, die bei *Impatiens parviflora* zwischen —9 und —37 Galvanometerteilstrichen der von mir benützten Thermonadel (= —0,72 ° bis —2,90 °) und solche, die zwischen —63 und —102 Teilstrichen (= —5,01 ° bis —8,17 °) den Übergang zum horizontalen Verlauf (letztere stets unter Einschaltung des plötzlichen Anstiegs der Kurve) aufweisen, während Zwischenkurven wesentlich seltener vorkommen.

Die erstbezeichnete Gruppe von Kurven stellt die Temperaturgänge bei vermiedener oder geringer Unterkühlung, die andere diejenigen bei starker Unterkühlung des Zellsafts im Objekt dar.

Hier sei auf einige unrichtige und zugleich für die Theorie des Erfrierens saftreicher, aber Eisbildung im Innern ertragender Pflanzen wichtige Angaben hingewiesen.

Zunächst kann keine Rede davon sein, daſs praktisch der Unterkühlungspunkt des Zellsafts bei pflanzlichen Organen ein fester Punkt

(„kritischer Punkt“) sei, wie Bachmetjew[1]) will. Dieser Autor hat bei seinen Abkühlungsversuchen mit Insekten nebenbei auch mit *Malva silvestris* experimentiert; er glaubt zu der sehr einfachen Regel über das Erfrieren der Insekten gekommen zu sein, dafs der Kältetod dann eintrete, wenn bei der Abkühlung nach eingetretener Kristallisation des Safts und damit erfolgtem Anstieg der Innentemperatur zum Schmelzpunkt (Gefrierpunkt) die Kurve wieder bis zur Temperatur des „kritischen Punktes“, bei welchem der Temperatursprung erfolgte, gefallen sei. „Wenn die Temperatur des Schmetterlings niedriger als sein kritischer Punkt sein wird, kann er nicht mehr belebt werden“[2]).

Damit setzt Bachmetjew einen wenigstens für das Individuum festen extremen Unterkältungspunkt voraus. Zwar geben seine Resultate[3]) sehr grofse Differenzen der kritischen Punkte einer und derselben Spezies und auch sein unwahrscheinliches Ergebnis[4]), dafs die Geschlechter der Insekten bei sehr differenten Temperaturen den kritischen Punkt haben (und dementsprechend nach seiner Theorie auch bei gewaltig differenten Temperaturen erfrieren müfsten) spricht nicht für die Richtigkeit seiner Annahme von wenigstens für das Individuum festen kritischen Punkten, sowie für die Zulässigkeit seiner Erfrierungstheorie. Für Pflanzen gilt dieselbe sicher nicht, den ich habe oft den Temperatursprung erfolgen und die Temperatur wieder unter den kritischen Punkt fallen sehen, ohne dafs das Untersuchungsobjekt tot war.

Immerhin könnten die Verhältnisse bei Insekten insofern etwas anders liegen wie bei Pflanzen, als jene eine stete (ob auch bei Temperaturen unter 0^0 noch vorhandene?) Bewegung des Blutsaftes im Innern aufweisen und durch diese Bewegung schon eine Störung der Flüssigkeit (Kernbildung, s. oben pag. 98) bewirkt werden könnte, welche eventuell die Schwankungen des kritischen Punktes einschränkt[5]).

Bei Pflanzen aber ist praktisch von einer festen Lage des kritischen Punktes auch für dasselbe Individuum keine Rede. Nur

---

1) Bachmetjew l. c. pag. 127; H. Müller-Thurgau [l. c. XV (1886) pag. 490—492] dagegen zeigt in seinen Tabellen der „Überkältungspunkte“, dafs er nicht mit festen Punkten rechnet.

2) Bachmetjew l. c. pag. 129.

3) Bachmetjew l. c. pag. 127 *(Aporia crataegi)*.

4) Bachmetjew l. c. pag. 128.

5) Doch betont Bachmetjew (l. c. pag 127) besonders, dafs Erschütterung der Schmetterlinge auf ihren kritischen Punkt keinen Einflufs habe.

durch Versuchsreihen kann festgestellt werden, welches die untere Grenze der kritischen Punkte erfahrungsgemäfs ist. Hier wirken einerseits (wie unten auszuführen sein wird) ganz bestimmte Agentien auf Kernbildung und Kristallisation innerhalb der oberen Labilitätszone (dicht unter dem Schmelzpunkt des Zellsafts) hin; anderseits ist in der unteren Labilitätszone die Menge der störenden Zufälligkeiten, welche nur schwer sich beim Experiment ausschalten lassen und in der Natur stets vorhanden sind (Windbewegung, Schalleinwirkungen etc.) eine so grofse, dafs die theoretisch vorhandene Stabilität des extremsten Unterkühlungspunktes völlig schwindet.

Ferner sei darauf hingewiesen, dafs die Annahme, jede Pflanze müsse unterkältet werden, um zu gefrieren, ein für die Theorie des Erfrierens saftreicher und zugleich eisbeständiger Pflanzen bedenklicher Irrtum ist.

Müller-Thurgau hatte bei seinen diesbezüglichen mannigfachen Versuchen insbesondere die Unterkühlungserscheinungen im Auge und hat die nach seiner eigenen Angabe sehr häufig aufgetretenen Fälle, dafs keine Unterkühlung eintrat, als Fehlversuche verworfen[1]). Nur so ist es erklärlich, dafs er den Satz aufstellte[2]), dafs eine mehr oder minder ansehnliche Unterkühlung nötig sei, um in der Pflanze die Eisbildung einzuleiten.

Dieser Satz hat im allgemeinen nur für saftreiche parenchymatische Pflanzenteile ohne Intercellularräume Geltung. Soweit andere Pflanzenteile (Blätter etc.) in Frage kommen, tritt überhaupt keine oder nur eine relativ schwache Unterkühlung (innerhalb der oberen Labilitätszone) auf. Ob überhaupt die in Capillarräumen mögliche, tief unter die Unterkühlungsgrenze nicht in capillarer Spannung befindlicher Flüssigkeiten herabgehende[3]) extremste Unterkühlung auch in homogenen Pflanzenteilen jemals erreicht wird, ist mir sehr zweifelhaft. Untersuchungen über diese Frage sind noch nicht zum Abschlufs gelangt.

Im Verlauf der Experimente wurde ich bei Verfolgung der Unterkühlungserscheinungen oft dadurch gestört, dafs das Unterkühlungsphänomen nicht eintrat. Dies war insbesondere dann der Fall, wenn die Pflanzenteile nicht allseitig von Luft umgeben waren, son-

---

1) Müller-Thurgau l. c. XV (1886) pag. 474.

2) Müller-Thurgau l. c. XV (1886) pag. 459 und besonders pag. 486; vgl. auch Molisch l. c. pag. 67 und ebenso Pfeffer l. c. pag. 306 und etwas eingeschränkt pag. 297.

3) Vgl. Molisch l. c. pag. 18, 44; Pfeffer l. c. pag. 313.

dern sich an der Nadel gelockert hatten und irgendwo das Glas berührten. Dieser Fall der Unterkühlungsverhinderung ist ohne weiteres dadurch erklärlich, dafs im Objekt dort, wo es nicht durch eine Lufthülle isoliert wird, die niedrige Temperatur des Glases lokale starke Abkühlung und lokale Eisbildung bewirkt, welche im übrigen Objekt die Unterkühlung verhindert.

Auch beim Experimentieren mit dem Prefssaft von *Impatiens parviflora* wurde beobachtet, dafs die Unterkühlung häufig nicht eintrat. In solchen Fällen kann der steile Abfall der Temperaturkurve bereits bei ungefähr $+ 3^0$ beginnen flacher zu werden, um bei $-0{,}7^0$ in die horizontale Linie des Gefrierens des Wassers überzugehen. Die centrale Lage der Thermonadel in der Achse des mit Saft erfüllten Reagensglases hat zur Folge, dafs am Glas selbst schon ein bedeutender Eismantel vorhanden sein kann, ohne dafs (besonders in Anbetracht der bei der Kristallisation erzeugten Wärme) die Flüssigkeit um die Nadel herum schon zum Schmelzpunkt abgekühlt ist. Das Eis an der Peripherie verhindert dann selbstverständlicherweise die Unterkühlung der Flüssigkeit in der Umgebung der Nadel.

Derartige Verhinderungen der Unterkühlung wurden bei den Versuchen längere Zeit als sehr unangenehme Fehlversuche angesehen, bis ihre Ursache und ihre für die Theorie des Erfrierens wichtige Bedeutung erkannt wurde.

Prefssaft von *Impatiens parviflora* kann nicht wesentlich unterkühlt werden, so lange er trüb ist. Ob kolloidale Teile, welche die Filter passieren, oder kristallische (die Rhaphiden dringen mit Leichtigkeit durch dreifache Papierfilter durch) die Kristallisationskerne abgeben, sei dahingestellt.

Wird der Prefssaft mehrmals aufgekocht und filtriert, so gelingt es leicht, eine absolut klare, hell weingelbe Flüssigkeit zu erhalten, welche nicht mehr absetzt, keinen Filterrückstand läfst und als homogen anzusehen ist. — Mit derart gereinigtem Saft wurden die Experimente angestellt.

Auch solcher homogener Saft ergab sehr häufig bei aller Vorsicht des Experimentierens keine Unterkühlung. Bricht man in diesem Fall die Abkühlung nicht ab, sondern läfst die ganze Menge des Saftes erstarren, so sieht man bei raschem Auftauen erstaunliche Mengen kleinster Gasbläschen[1]) aufsteigen. Die Flüssigkeit läfst also beim Erstarren gelöstes Gas sich ausscheiden. Erst dann, wenn durch

---

1) Vergl. z. B. auch Molisch l. c. pag. 8, 27.

wiederholtes Ausfrieren alles gelöste Gas entfernt und durch Aufbringen einer Ölschicht Neuaufnahme von Gas verhindert wird, hat man das Eintreten der Unterkühlung mit Sicherheit in der Hand.

Man wird in diesen Gasbläschen, welche bei Abkühlung der das Gas in gelöstem Zustand enthaltenden Flüssigkeit entstehen, nicht direkt die Kristallisationskerne sehen dürfen; wohl aber wirkt die infolge der Temperaturerniedrigung eintretende Abscheidung des Gases lokal (um jedes Bläschen herum) wärmebindend, schafft also kleinste tiefe Abkühlungspunkte, welche ihrerseits die Kernbildung behufs allgemeiner Kristallisation bewirken.

Diese Beobachtung, dafs lufthaltiger Zellsaft nicht oder nicht tief unterkühlt werden kann, ist geeignet, eine ganze Anzahl von Beobachtungen an gefrorenen Pflanzen in Zusammenhang zu bringen und zu erklären.

Dafs die dünne Wasserschicht, welche die Zellwände gegen die Intercellularräume hin überzieht, bei genügender Abkühlung zuerst gefrieren müsse, ist keineswegs so selbstverständlich, wie dies allgemein [1]) angenommen wird. Angesichts der bedeutenden Oberflächenspannung dieses Wasserhäutchens sollte man eher das Gegenteil vermuten. Wohl aber wird das der Erstarrung des Zellsafts weit vorausgehende Gefrieren der extracellularen Flüssigkeit dadurch erklärt, dafs sie an die Luft angrenzt und deshalb die gröfste Gasmenge gelöst enthält.

Mit dem Gefrieren dieses extracellularen Wassers beginnt dann sowohl eine langsame Entwässerung der Protoplasten, wie die Anhäufung des Eises an Stellen, wo durch die Eisbildung keine allzu nachteiligen Zerreifsungen eintreten [2]).

Gleichfalls durch den Gasreichtum der Flüssigkeit erklärt wird die zweite bevorzugte Stelle des ersten Auftretens des Eises, nämlich in den toten Tracheen der Holzkörper [3]). Unterstützt wird die Eisbildung hier auch durch die allgemein anzunehmende Zuckerarmut des winterlichen Gefäfswassers [4]).

Auch im Innern lebender zellsaftreicher Parenchymzellen pflegt das Gefrieren des Zellsaftes vom Auftreten von Gasblasen begleitet

---

1) H. Müller-Thurgau l. c. IX (1880) pag. 136; Sachs in Ber. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. XII (1860) pag. 12; Pfeffer l. c. pag. 308.

2) Vergl. Pfeffer l. c. pag. 307.

3) H. Müller-Thurgau l. c. XV (1886) pag. 481.

4) Vergl. A. Fischer im Jahrb. f. wissensch. Bot. XXII (1891) pag. 84.

zu sein, was schon H. Müller-Thurgau[1]) und Molisch[2]) beobachtet haben. Dies Auftreten von Gasblasen ist, wie ich nach eigenen Versuchen bestätigen kann, beim Gefrieren von Zellsaft mindestens sehr häufig, vielleicht allgemein. Molisch benützt mit Recht das Vorhandensein der Blasen als Kriterium dafür, dafs Eis in den Zellen gebildet wurde.

Wo immer Gas im Zellsaft gelöst ist, wird die Unterkühlung entweder vollständig verhindert oder doch gemindert; dies geht aus den oben beschriebenen Experimenten mit Prefssaft hervor.

Auf eine zweite Ursache der Unterkühlungsverhinderung oder -Verminderung wurde ich aufmerksam, als ich (vergl. oben pag. 103) mit dem von Öl bedeckten Zellsaft arbeitete. Verwendung fanden Ricinus- und Olivenöl, welche beide selbst in dünner Schicht den Abschluſs der Flüssigkeit gegen die Luft sicher bewirken.

Wird nun die mit Öl bedeckte Flüssigkeit behufs Entfernung der ausgefrorenen Gasblasen unvorsichtig erwärmt, so kann alle Luft ausgetrieben sein und trotzdem die Unterkühlung nicht eintreten. In diesem Falle wird man finden, dafs eine partielle Emulgierung des Öls stattgefunden hat.

Ebenso wie gelöste Luft verhindert oder vermindert emulgiertes Öl die Unterkühlung in saftreichen Pflanzenteilen.

Ferner wirkt, nach bisheriger Erfahrung, unterkühlungshemmend das Vorhandensein von Gummi (gelöst, aber nicht mit der Flüssigkeit gekocht!), Kirschgummi, Pflanzenschleim.

Endlich sei darauf hingewiesen, dafs in Wasser abgekühlte Pflanzenteile stets ohne oder ohne wesentliche Unterkühlung gefrieren. Dies gibt das Mittel, experimentell das Gefrieren ohne Unterkühlung sicher zu erzielen.

Die entgegengesetzte Art des Gefrierens, nämlich mit möglichst starker Unterkühlung, hat man in der Hand, wenn man die Untersuchungsobjekte in Ricinusöl abkühlt.

Mit diesen beiden technischen Hilfen — sicher eintretender Unterkühlung in Ricinusöl, sicher verhinderter Unterkühlung in Wasser — wird es leicht, nachzuweisen, dafs Stammstücke von *Impatiens parviflora* rascher erfrieren, also rascher zu ultra-

1) H. Müller-Thurgau l. c. IX (1880) pag. 142.

2) Molisch l. c. pag. 27.

minimaler Temperatur abgekühlt werden, wenn das Gefrieren mit Unterkühlung eintritt, als wenn Unterkühlung verhindert wird.

Versuche, welche mit anderen, die Eisbildung in den Geweben aushaltenden Pflanzenteilen gemacht wurden, hatten das gleiche Resultat, welches eine neue Theorie des Erfrierens eisbeständiger Pflanzen darstellt:

Je früher die Eisbildung in saftreichen, eisbeständigen Pflanzenorganen eintritt, um so länger bewahren dieselben eine das Minimum übersteigende Innentemperatur.

Eine Anzahl von Beobachtungsreihen, welche dies beweisen, findet sich in den Zahlentabellen pag. 106 und 107.

Zur Interpretation dieser Zahlentabellen, welche ohne weiteres in Kurvenform gezeichnet werden können und dann die vorliegenden Verhältnisse wesentlich übersichtlicher zeigen, sei folgendes bemerkt:

Die spezifische Wärme von Ricinusöl ist geringer als die von Wasser; der Ausschlag zuungunsten der unterkühlten Probestücke ist deswegen in Wirklichkeit nicht ganz so grofs, wie er nach den Zahlenreihen erscheinen könnte. Immerhin ist er, selbst nach Anbringung diesbezüglicher Korrekturen, noch so gewaltig, dafs Zweifel über die für die Wärmebewahrung der unterkühlten Exemplare höchst ungünstige Wirkung der Unterkühlung nicht möglich sind. — Es wäre leicht, aus dem vorhandenen Beobachtungsmaterial auch Zahlenreihen vorzuführen, welche mit und ohne Unterkühlung in Luft gewonnen wurden; die hier gegebenen abzudrucken wurde vorgezogen, weil die experimentelle Nachprüfung der hier dargestellten Kurven leichter und sicherer sich ermöglicht.

Objekt a ist ohne jede Unterkühlung gefroren; der Temperaturverlauf im Innern geht von +150 bis —8 abwärts (wobei, wie die graphische Darstellung der Kurve zeigt, etwa bei +20 der Abfall langsamer wird); —8 wird nach 22′47″ erreicht; darauf hält sich die Temperatur bis 36′0″ auf —8 und fällt von 36′0″ bis 48′0″ (hier wurde der Versuch abgebrochen) bis —9.

Objekt b ist mit schwacher Unterkühlung gefroren. Die Temperatur geht von +150 bis —28 abwärts, die untere Grenze wird nach 23′31″ erreicht. Dann folgt ein kurzer horizontaler Verlauf der Kurve (äufserliches Gefrieren des Objekts) bis 24′30″, darauf ein langsamer Anstieg bei weiter vorschreitendem Gefrieren, welcher seine Höhe mit —26 nach 25′52″ erreicht. Auf dieser Höhe hält

Impatiens parviflora, gleiche Stengelstücke.
Aufsentemperatur = —14,5°.

Unter Wasser, ohne resp. ohne wesentliche Unterkühlung gefroren. Alle Objekte am Leben geblieben.					Unter Oleum Ricini, mit starker Unterkühlung gefroren. Alle Objekte sind tot.				
Galvanometer-teilstriche	Temp. in Centigrad	Zeit in Minuten und Sekunden			Galvanometer-teilstriche	Temp. in Centigrad	Zeit in Minuten und Sekunden		
		a	b	c			d	e	f
150	9,93	0,0	0,0	0,0	150	9,93	0,0	0,0	0,0
130	9,34	2,2	1,32	2,3	130	9,34	1,15	1,17	1,20
110	8,75	4,16	3,16	4,24	110	8,75	2,45	2,39	2,44
90	7,16	6,40	5,15	6,47	90	7,16	4,25	4,5	4,19
70	5,57	9,17	7,24	9,32	70	5,57	6,15	5,40	5,53
50	3,98	11,50	9,46	12,26	50	3,98	8,0	7,20	7,39
40	3,18	13,7	11,2	13,53	30	2,39	9,45	9,15	9,30
30	2,39	14,28	12,30	15,22	10	0,80	11,50	11,22	11,36
20	1,59	15,55	14,0	17,2	0	0	12,55	12,35	12,45
10	0,80	17,39	15,47	18,45	— 5	0,40	13,29	13,15	13,25
0	0	19,55	17,27	20,40	— 10	0,80	14,1	13,55	14,9
— 5	0,40	21,40	18,14	21,31	— 15	1,19	14,40	14,34	14,54
— 6	0,48	22,0	18,22		— 20	1,59	15,29	15,17	15,36
— 7	0,56	22,25	18,33	21,43	— 25	1,98	16,1	16,0	16,20
— 8	0,64	22,47—36,0	18,44	21,51	— 30	2,39	16,45	16,43	17,5
— 9	0,72	48,0	18,54	22,1 × 28,45—34,45	— 35	2,78	17,28	17,25	17,53
—10	0,80		19,2	22,12 × 26,1 × 38,15—49,0	— 40	3,18	18,10	18,16	18,43
—11	0,87		19,15	22,24 × 25,51	— 41	3,27			27,55
—12	0,95		19,27	22,35 × 25,42	— 42	3,36			28,10
—13	1,03		19,40	22,46 × 25,30	— 43	3,45			28,25
—14	1,11		20,7	22,59 × 25,18	— 44	3,53			28,39
—15	1,19		20,18	23,8	— 45	3,58	19,0 × 26,18	19,10	19,31 × 29,2
—16	1,27		20,31	23,17	— 46	3,67	26,38		29,24
—17	1,35		20,45	23,30 × 25,1	— 47	3,76	26,57		29,44
—18	1,43		20,58	23,44	— 48	3,83	27,15	30,45	30,5
—19	1,51		21,11	23,55	— 49	3,92	27,37	31,6	30,24

—20	1,59	21,22		24,7
—21	1,67	21,37		24,23
—22	1,75	21,48		24,43
—23	1,83	22,4		25,0
—24	1,91	22,15		
—25	1,98	22,32		
—26	2,07	22,51 × 25,52—29,0		
—27	2,15	23,12 × 25,2 × 47,0		
—28	2,23	23,31—24,30		

— 50	3,98	19,45 × 28,3	20,5 × 31,15	20,25 × 30,45
— 51	4,06	28,20		31,9
— 52	4,16	28,40	31,40	31,24
— 53	4,25	29,0	31,55	31,43
— 54	4,34	29,28	32,12	31,59
— 55	4,37	20,35 × 29,50	20,55 × 32,35	21,15 × 32,20
— 56	4,46	30,22	32,53	32,40
— 57	4,55	30,48	33,9	33,5
— 58	4,64	31,20	33,30	33,34
— 59	4,73	31,48	33,48	34,5
— 60	4,77	21,47 × 32,13	21,48 × 34,10	22,10 × 34,40
— 61	4,86	32,45	34,35	35,19
— 62	4,95	33,15	34,55	36,0
— 63	5,01	33,45	35,23	36,54
— 64	5,10	34,17	35,40	37,45
— 65	5,17	22,45 × 34,58	22,42 × 35,58	23,8 × 38,27
— 66	5,25		36,25	39,10
— 67	5,35		36,58	39,32
— 68	5,43		38,8	40,43
— 69	5,52			41,15
— 70	5,57	22,42	23,39	24,10 × 41,40
— 71	5,66		38,34	42,5
— 72	5,75		38,58	42,28
— 73	5,83		39,20	42,50
— 74	5,91		39,43	43,18
— 75	5,97	22,48	24,38 × 40,4	25,12 × 43,43
— 76	6,05		40,28	
— 77	6,13		41,0	
— 78	6,21		41,20	
— 79	6,29		41,50	
— 80	6,36	24,45	25,40 × 42,20	26,20
— 81	6,43		42,43	
— 82	6,51		43,15	
— 83	6,59		43,55	
— 84	6,68		44,30	
— 85	6,76	25,27	26,44 × 45,5	27,28
— 86	6,86	26,12		
— 90	7,16		27,50	
— 95	7,56		29,0	
—100	8,05		30,15	

sich die Temperatur bis 29′0″ und fällt gegen Abschluſs des Versuchs in fast 20 Minuten (Zahl 47′0″) um einen Teilstrich bis auf —27.

Objekt c wurde seines etwas unregelmäſsigen Temperaturverlaufs wegen gewählt. Die Innentemperatur geht hier von +150 bis —23 ziemlich stetig abwärts; —23 wird nach 25′0″ erreicht. Darauf kommt eine ganz allmähliche Erwärmung auf —9 (28′45″); hier steht die Temperatur bis 34′45″ und braucht dann zum Fallen um einen Teilstrich weitere 15 Minuten (10 = 38′15″ bis 49′0″).

Schon im kleinen Rahmen dieser wenigen Versuche zeigt sich der zu beweisende Satz bestätigt: Ohne Unterkühlung wird (innerhalb der Versuchsdauer) bei a —9 nicht überschritten und die Abkühlung bis zu diesem Punkt dauerte 48 Minuten. Wann die Temperatur —10 erreicht worden wäre, blieb ununtersucht; nach Analogie der anderen Kurven hätten wenigstens noch 8 Minuten dazu gehört. — Das Objekt mit der ganz geringen Unterkühlung auf 14 Teilstriche unter seinen Gefrierpunkt (der 1 Teilstrich tiefer liegt als derjenige von a) ist c. Hier wird (nach der Kristallisation) Temperatur —10 nach 49 Minuten schon nach unten verlassen. — Noch stärker ist die (immerhin sehr mäſsige) Unterkühlung bei b. Nach ungefähr der gleichen Zeit wie die vorigen Objekte steht b (47 Minuten) auf —27.

Gemeinsam ist den Kurven a—c, daſs sie nach länger als $^3/_4$ Stunden nicht unter —27 Teilstriche gefallen sind.

Ganz andere Resultate ergeben die Objekte, welche mit starker Unterkühlung gefroren sind (d—f).

Objekt d fällt von +150 auf —86 in 26′12″, steigt darauf jäh auf —45 (26′18″) und fällt ziemlich rasch wieder; nach rund 35 Minuten steht seine Innentemperatur auf —65.

Objekt f fällt nicht ganz so tief (von +150 auf —75 in 25′12″); sein Temperatursprung ist etwas höher und führt auf —41 (27′55″); nach rund 35 Minuten steht seine Innentemperatur auf —61.

Objekt e hat von +150 auf —100 einen tieferen Abfall als die beiden vorhergehenden; es erreicht seinen Unterkühlungspunkt nach 30′15″. Der Anstieg (bis —48) ist weniger hoch als der von Objekt d; nach rund 35 Minuten steht seine Innentemperatur auf —62.

Die Kurven d, e, f erreichen alle sehr tiefe Temperaturgrade schon nach sehr kurzer Zeit; ihr Anstieg nach der Unterkühlung ist nun trotz seiner Gröfse nicht imstande, die Innentemperatur auch nur annähernd auf die Höhe zu bringen, welche von den Objekten, deren Unterkühlung verhindert wurde oder gering war, gehalten

wurde. Nach ungefähr $^3/_4$ Stunden ist ihre definitive Temperatur (von der Unterkühlung ganz abgesehen) auf etwa —80 gefallen.

Die Erklärung für dies gegensätzliche Verhalten von Pflanzenteilen, welche einerseits mit und anderseits ohne Unterkühlung gefrieren, ist zweifellos die einfache Erwägung, dafs die Wärmeleitung in Eis eine sehr viel langsamere ist als die in Wasser. In tropfbar flüssigen Körpern verbreitet sich die Wärme durch Strömung. Der Übergang des Zellsafts in den festen Aggregatzustand schützt ohne weiteres die in der Pflanze noch vorhandene Energie vor allzu raschem Abströmen[1]). Der Eskimo baut sich ein Eishaus, um in demselben warm zu haben.

Wie oben (pag. 95) bereits angedeutet, ist es leicht, eine sehr genaue Schätzung der Leitungsfähigkeitsverminderung durch den Übergang des Zellsafts in den festen Aggregatzustand in der Weise vorzunehmen, dafs man die Winkel, welche bei graphischer Darstellung der Temperaturkurven vor Eintritt der Kristallisation und nach vollendeter Erstarrung mit der Abscisse gebildet werden, mifst und vergleicht.

Unter Beobachtung der Vorsicht, dafs nach beendeter Kristallisation erst dann beweisende Verhältnisse angenommen werden, wenn die Abfallslinien auf längere Strecken wieder völlig gerade verlaufen, sowie dafs vor der Erstarrung gleichfalls geradliniger Abfall erfolgt ist, ergeben sich für *Impatiens parviflora* folgende Zahlen:

Winkel vor der Kristallisation	Zugehörige Winkel nach der Kristallisation
14° 30′ 2″	30° 14′ 25″
15° 4′ 56″	31° 20′ 56″
13° 16′ 5″	27° 34′ 58″
14° 2′ 18″	29° 15′ 8″
Durchschnitt: 14° 13′ 20″	29° 36′ 22″

Bei dem bezeichneten Objekt ist also die Wärmeableitung durch den flüssigen Saft mehr als doppelt so grofs als die durch den erstarrten.

Mit dem Satz, dafs die Eisbildung in den Geweben eisbeständiger Pflanzen den Rest der nach dem Erstarren im Innern der Organe vorhandenen freien Wärme schützt, also dem Leben nützlich ist,

1) Dieser Erkenntnis sehr nahe ist schon Müller-Thurgau [l. c. XV (1886) pag. 494], wenn er darauf hinweist, dafs in einer Miete die äufseren gefrorenen Rüben die inneren vor dem Erfrieren bewahren.

trete ich in Gegensatz zu meinen Vorgängern, welche die Hauptgefahr für das Pflanzenleben in der Eisbildung in den Geweben sehen.

Ein Schulbeispiel für die Richtigkeit der hier vorgetragenen Theorie ist der zuerst von Molisch[1]) in Anschluſs an Sachs[2]) durchgeführte Versuch, eine Pflanze teilweise in Wasser zu stellen und das Ganze niederer Temperatur auszusetzen. Molisch arbeitete mit *Tradescantia zebrina* in der Weise, daſs er einen Sproſs in ein mit Wasser gefülltes Becherglas derart einhängte, daſs die Hälfte des Sprosses von Wasser, die andere dagegen von Luft umgeben war. Wurde nun das Objekt über Nacht der Temperatur von -5^0 ausgesetzt, so beobachtete er bei langsamem Auftauen des Eises in kühlem Raum, daſs die obere in die Luft ragende Sproſshälfte vollständig erfroren war, während die untere, soweit sie in Eis steckte, unbeschädigt blieb.

Hier bezweifelt Molisch, daſs ein Gefrieren der von Wasser umgebenen Gewebe wirklich stattgefunden habe, wie er auch bezüglich der Sachs'schen Versuche, Stücke von Kürbis, Rübe, Bohne, Saubohne, Tabak in Wasser einfrieren zu lassen, wobei dieselben nach Sachs die härtesten Kältegrade überstehen, zweifelhaft ist.

Dies geschieht mit Unrecht, denn bei meinen in Wasser unter den Gefrierpunkt abgekühlten Objekten wurde durch den Gang der Temperatur im Innern (durch Eintreten eines geringen Temperatursprungs von der Unterkühlungs- zur Schmelztemperatur oder durch horizontalen Verlauf und folgenden Abfall der Kurve) unzweifelhaft bewiesen, daſs intensive und vollständige Eisbildung in den Geweben eintrat. Trotzdem blieben alle Objekte am Leben.

Die Erklärung liegt in der verschiedenen Natur der den oben angezogenen *Tradescantia*-Sproſs umgebenden Medien und in dem von diesen Medien bedingten verschiedenartigen Gefrieren seiner Teile. Die obere von Luft umgebene Hälfte wird mit Unterkältung rasch abgekühlt, sie erfriert. Soweit die Pflanze dagegen in Wasser steckt, geht die Abkühlung (gemäſs der hohen spezifischen Wärme des umgebenden Mediums) langsam vor sich, und sowohl durch das gefrierende Wasser ringsum[3]) wie durch das Eis in den bereits gefrorenen

---

1) Molisch l. c. pag. 43.

2) Sachs in Landwirtsch. Versuchsstat. II (1860) pag. 25.

3) In der Unterkühlungsverhinderung durch den Pflanzenteilen anliegendes Eis dürfte auch der Vorteil der (den Schnee lange Zeit haltenden) „rauhen Furche“ für das Wintergetreide zu finden sein. [Vergl. eine andere Erklärung bei H. Müller-Thurgau l. c. XV (1886) pag. 552.]

in Luft befindlichen Geweben wird die Unterkühlung verhindert[1]). Das Absinken der Temperatur unter das spezifische Minimum wird, wegen der hohen spezifischen Wärme des Wassers und wegen der bereits beim Taupunkt eintretenden Eisbildung in der Pflanze, später überschritten und damit der Todespunkt später erreicht werden im unteren, von Wasser umgebenen Teil der Pflanze als im oberen in die Luft ragenden.

Es wurde hier von langsamer und rascher Abkühlung gesprochen, weil der Temperaturabfall in einem von Wasser umgebenen Objekt ein viel langsamerer ist als in einem von Luft umgebenen. Dies tritt, trotz der geringeren Wärmeleitungsfähigkeit der Luft, nur der hohen spezifischen Wärme des Wassers wegen ein und mufste hier als Accidens angegeben werden. Im übrigen haben meine Versuche durchaus das Resultat der mit dem gleichen Gegenstand beschäftigten Forscher (aufser Sachs) gehabt[2]), dafs die Geschwindigkeit des Gefrierens und Auftauens für das Leben der eisbeständigen Pflanzen im allgemeinen ohne erkennbare Bedeutung ist.

Eingeschaltet sei hier, dafs meine Versuche auch eine Erklärung für die wenigen Ausnahmefälle geliefert haben, bei welchen rasches Auftauen den Tod herbeiführte, während langsameres die Objekte zu retten vermochte.

Für die reifen Früchte von Apfel und Birne hat H. Müller-Thurgau[3]), für das Blatt von *Agave americana* hat Molisch[4]) nachgewiesen, dafs diese Objekte nach mässigem Gefrieren bei sehr langsamem Auftauen lebend erhalten werden können, während rasches Auftauen den Tod herbeiführen kann.

Wird der Saft von *Impatiens parviflora* (besonders schön geht der Versuch, wenn dem Saft 20 % Zucker zugesetzt wird und er dadurch der Konzentration und Natur der Obstsäfte sich nähert) im Reagensglas zu völliger Kristallisation gebracht und dann durch Erwärmen des Gefäfses in der Hand rasch aufgetaut, so tritt meist der Fall ein, dafs oberflächliches Schmelzen, im Innern aber weiterer Temperaturabfall zu beobachten ist. Das Galvanometer zeigte öfters

1) Eisbildung in homogenen Geweben (Blätter scheinen sich anders zu verhalten) setzt sich von Zelle zu Zelle fort, als ob keine Trennungswände vorhanden wären. Bei starker Unterkühlung eines Pflanzenorgans kann die Fortleitung der Eisbildung eine aufserordentlich rasche sein und das Fortschreiten des Prozesses mit einer Explosionswelle (vergl. Nernst l. c. pag. 665) verglichen werden.

2) Vergl. Pfeffer l. c. pag. 300, 317.

3) H. Müller-Thurgau in Schweiz. Zeitschr. f. Obst- und Gartenb. 1894.

4) Molisch l. c. pag. 47.

einen Abfall im Innern an, welcher bis 3,7° unter den vorherigen tiefsten Stand betrug. Hier liegt die gleiche Erscheinung vor, welche beim Verdunsten der flüssigen Kohlensäure und der damit Hand in Hand gehenden Bildung fester Kohlensäure bekannt genug ist: die Schmelzwärme wird bei raschem Auftauen nicht nur der Umgebung, sondern auch den tiefern Schichten des Objekts selbst entnommen und dies dadurch partiell weiter abgekühlt. Liegt das spezifische Minimum nahe unter dem Gefrierpunkt, so kann dieser Wärmeentzug ohne Zweifel erst partiellen, dann allgemeinen Tod der Objekte herbeiführen.

Mit *Agave* hat Verf. nicht experimentiert; bei völlig gefrorenen Äpfeln aber wurden bei raschem Auftauen in der warmen Hand etwa 5 mm unter der Oberfläche Temperatursenkungen bis 1,8° beobachtet.

Es ist zu erwarten, dafs die Erscheinung des Absterbens von Pflanzen bei raschem Auftauen noch mehrfach bei solchen Objekten aufgefunden werden wird, welche sehr viel Wasser und zugleich sehr reichlich darin gelöste Körper enthalten. Denn mit der Menge der plötzlich auftauenden Kristallmassen mufs die Wärmeabsorption wachsen.

Aus der hier gegebenen Erklärung geht hervor, dafs auch die scheinbaren Ausnahmen von der allgemeinen Regel (dafs die Geschwindigkeit des Auftauens auf das Leben der Pflanzen keinen Einflufs hat, sondern dafs die Abkühlung unter ein spezifisches Minimum den Tod herbeiführt) sich ungezwungen dem Schema als Spezialfälle eingliedern lassen.

Von jeder neuen Theorie mufs, soll sie ihre Berechtigung erweisen, verlangt werden, dafs sie bisher zusammenhangslose Einzelbeobachtungen und nicht erklärte Tatsachen in Zusammenhang bringt und verständlich macht.

Hier sei zunächst auf die Erscheinung hingewiesen, dafs viele submerse Wasserpflanzen ein fast unbeschränktes geographisches Areal einnehmen.

Man wird dies nicht allein durch die Leichtigkeit der Verbreitung derartiger Gewächse durch Wasservögel erklären können, denn Wassergewächse mit in die Luft ragenden Blättern verhalten sich wesentlich verschieden.

Als typisches Beispiel sei hier *Aldrovanda vesiculosa* erwähnt, deren Tellereisenfangapparate nur in warmem Wasser der tropischen und subtropischen Zone sich ausgebildet haben können und darin

funktionsfähig sind [1]), an den nördlichen Standorten unserer Flora dagegen die bekannte zusammengeklappte Blasenform zeigen.

Die submerse Tropenpflanze *Aldrovanda* wird sowohl durch die hohe spezifische Wärme des Wassers wie durch die Verhinderung der Unterkältung ihres Zellsaftes genau ebenso vor dem Erfrieren bewahrt, wie dies bei dem oben (pag. 110) zitierten untergetauchten Teil des Sprosses von *Tradescantia zebrina* im Experiment der Fall war.

Gleichfalls hier einzufügen dürfte die Erscheinung sein, dafs bei der Mehrzahl der Wassergewächse unserer Breiten die Überwinterung mittels Winterknospen jene durch die (weit kältebeständigeren) Samen an Wichtigkeit beträchtlich übertrifft.

Inwieweit die Verhinderung der Unterkühlung durch Pflanzenschleim für alpine und Steppengewächse von Wichtigkeit ist, mufs noch genauer untersucht werden. Bemerkenswert ist jedenfalls, dafs der Besitz von Pflanzenschleim, welcher bisher allein mit der Speicherung von Wasser in Verbindung gebracht wurde, auch mit dem Erfrierungsschutz in Zusammenhang steht in gleicher Weise, wie die hauptsächlich dem Verdunstungs- und Insolationsschutz dienenden Haarbekleidungen und andere ähnliche Einrichtungen [2]) auch die Wärmeausstrahlung herabsetzen. Die Funktion der Wasserbewahrung und des Kälteschutzes gehen faktisch, auch ohne Annahme einer Identität von Kältetod und Austrocknungstod, völlig parallel.

So wird es verständlich, dafs die regionär an die subalpine und alpine Formation der hohen Berge grenzende Flora des schattigen Waldes nur wenig zur Artbildung der Höhenflora beigetragen hat, während Tiefenformationen von steppenartigem Charakter für die meisten frostbeständigen alpinen Arten (erinnert sei an die interessanten Hochfloren von Apennin, Armenien, Anden) den Ursprung darstellt.

In die Wirkung der Aufsenbedingungen auf das Erfrieren von Pflanzen wurde bisher keinerlei klare Einsicht gewonnen. Vielleicht können Verhältnisse, wie sie Pfeffer [3]) andeutet, dafs häufig die am Nordabhange eines Berges stehenden Individuen eines Waldbaums frosthärter sind, zuweilen aber auch leichter erfrieren als die an dem Südabhang erwachsenen Exemplare, jeweils als Einzelfälle Erklärung finden, wenn zufällig vorhandene auf die Unterkühlung der Säfte einwirkende Verhältnisse berücksichtigt werden.

---

1) F. Cohn in Cohns Beitr. I (1875) pag. 78.

2) Vgl. auch Pfeffer l. c. pag. 848, 849.

3) Pfeffer l. c. pag. 303.

Hier seien Beobachtungen angeführt, welche mir die Herren Garteninspektor Schwan in Halle und Förster Plume auf Scharfenstein bei Ilsenburg mitteilten und welche erwähnenswert erscheinen. Beide Herren schilderten Fälle, in welchen, bei im übrigen gleichen Aufsenbedingungen (insbesondere gleicher Temperatur) benachbart stehende Bäume erfroren, wenn sie lokal im Windschutz waren, während die windbewegten Exemplare intakt blieben. Im ersten Fall handelte es sich um eine winterkahle Allee von *Juglans regia,* welche sich einen Berg hinauf erstreckte und in der die obern, dem Wind ausgesetzten Exemplare völlig gesund blieben, die untern windgeschützten dagegen erfroren. Der zweite Fall betrifft Buchen in dichtem Bestand, deren junge Blätter am Leben blieben, soweit die Exemplare im Wind am Waldrand standen oder über den Bestand hinausragten, während die Blätter der vor Wind geschützten Exemplare erfroren seien. In den Kreisen der Forstbeamten sei es durchaus bekannt, dafs „stagnierende" Luft eine grofse Erfrierungsgefahr bilde.

Goeppert[1]) zitiert Buffon und Du Hamel, welche ebenfalls die Winde eher für nützlich als für schädlich halten. „Frühlingsfröste bei Nordwind schadeten an der Mittagsseite oft mehr als an der Nordseite, obgleich es hier kälter sei".

H. Müller-Thurgau[2]) berichtet gleichfalls von ausgedehnten Frostschäden, welche die jungen Blätter von Eichen, Buchen, Erlen etc. betrafen und wesentlich in Tälern aufgetreten waren, während die nahe belegenen Wälder der Bergrücken wenig oder gar nicht gelitten hatten.

Derselbe[3]) führt (mit wenig einleuchtender Erklärung) die Tatsache an, dafs im Herbst von den Pfählen gelöste (aber nicht auf den Boden gelegte!) Reben weniger leicht erfrieren als die angebunden gebliebenen; erstere wurden durch den geringsten Wind hin- und herbewegt.

Diese Beobachtungen sind durchaus der Erwartung widersprechend. Luftbewegung befördert (auch abgesehen von der Steigerung der Transpiration) die Wärmeabgabe[4]). Solche Tatsachen werden nur dadurch erklärlich, dafs durch das Rütteln des Windes die Unterkältung des Zellsafts verhindert, also die Eisbildung und damit der Schutz des freien Wärmerestes im Innern rasch herbeigeführt wird,

---

1) Goeppert l. c. pag. 58.
2) H. Müller-Thurgau in Landwirtsch. Jahrb. XV (1886) pag. 467.
3) H. Müller-Thurgau l. c. XV (1886) pag. 544.
4) Pfeffer l. c. pag. 849.

während die windgeschützten Exemplare starker Unterkältung unterliegen.

Endlich hat A. Fischer[1]) darauf aufmerksam gemacht, dafs gerade diejenigen Bäume (Nadelhölzer, Birke), welche die kältesten Standorte in vertikaler wie horizontaler Verbreitung einnehmen, welche also am wenigsten empfindlich gegen Frost sind, während des Winters ihre gesamte Stärke in fettes Öl verwandeln. Unten wird nochmals auf diesen Punkt einzugehen sein; hier sei nur darauf hingewiesen, dafs (vergl. oben pag. 104) fettes Öl in Emulsion die Unterkühlung verhindert und damit, nach der hier entwickelten Theorie, die Frostbeständigkeit vermehrt.

Die im Spätherbst einsetzenden Stoffumwandlungen der eisbeständigen Pflanzen haben überhaupt das gröfste Interesse für die Theorie des Erfrierens der Pflanzen, und werden allgemein[2]) als in dieser Beziehung hochwichtig angesehen, ohne dafs bisher eine befriedigende Erklärung der Bedeutung dieser Umsetzungen im Hinblick auf die thermischen Verhältnisse der Pflanzen gegeben wurde.

Wesentlich handelt es sich überall mit Eintritt der kalten Jahreszeit um ein Wegschaffen der Stärke aus Pflanzenorganen, die in Gefahr kommen, tief abgekühlt zu werden. Das Süfswerden der Kartoffeln, welches von H. Müller-Thurgau[3]) studiert wurde, soll allein darauf beruhen, dafs der für die Atmung gebildete Zucker infolge der Herabsetzung der Atmung in der Kälte nicht verbraucht wird, sondern sich anhäuft.

Anders steht es mit der von Russow[4]) entdeckten und von A. Fischer[5]) genauer untersuchten Umwandlung der Rindenstärke in Zucker bei den meisten deutschen Waldbäumen (soweit die Stärke nicht in fettes Öl verwandelt wird) sowie mit der gleichen Veränderung, welche Lidforss[6]) für alle grünen Zellen wintergrüner Gewächse nachgewiesen hat. Hier steht es fest, dafs der gebildete Zucker nicht der Atmung wegen erzeugt wird und im ersten Frühling zur Rückbildung von Stärke Verwendung findet.

---

1) A. Fischer im Jahrb. wissensch. Bot. XXII (1891) pag. 155; vergl. auch Pfeffer l. c. pag. 317.

2) Vergl. A. Fischer l. c., Molisch l. c. pag. 64, Pfeffer l. c.

3) H. Müller-Thurgau l. c. XI (1882) pag. 751 ff.

4) Russow in Sitzungsber. Dorpat. Naturf.-Gesellsch. VI (1882) pag. 492.

5) A. Fischer l. c. pag. 158—160.

6) Lidforss in Bot. Centralbl. XLVIII (1896) pag. 33.

A. Fischer[1]) deutet mit aller Reserve die Möglichkeit an, dafs die Stärke durch die Kälte geschädigt werden könne und dafs es deswegen der Pflanze vielleicht von Vorteil sei, wenn an Stelle der Stärke das resistentere fette Öl trete. — Ohne dafs diese Annahme absolut ausgeschlossen wäre (denn das Verhalten trockener Stärke in den sehr tiefe Temperaturen leicht ertragenden Samen könnte ein anderes sein als das bei sehr tiefer Abkühlung eintretende nasser Stärke in zellsaftreichen Organen) wird man doch diese Hypothese zurückstellen, wenn man bedenkt, dafs auch die gleichfalls relativ tiefen Temperaturen ausgesetzte Stärke im Holz nafs lagert und doch nicht in Zucker umgewandelt wird und besonders wenn nachweisbar durch die Umwandlung der Stärke in Zucker oder Öl ein direkter Vorteil für die Wärmeökonomie der Pflanze entsteht.

Dieser Vorteil ist vorhanden. Bereits oben (pag. 98) wurde angedeutet, dafs ein klares Verhältnis von Unterkühlungspunkt und Gefrierpunkt eines Pflanzenorgans gefunden werden kann, wenn nicht nur die Lösungen in dem Organ, sondern auch die Menge der ungelösten Körper in Betracht gezogen wird.

Wird eine homogene Lösung unterkühlt, so stellt sich ihre Temperatur beim plötzlichen Gefrieren in jähem Sprung genau auf die Gefrier- (Schmelz-) Temperatur ein[2]). In sehr vielen Fällen ist die Bestimmung des Schmelzpunktes von der Unterkühlung aus die praktisch bequemste. Mit ihrer Hilfe hat Verf. stets vor jedem Versuch die Nullpunktsbestimmung des Galvanometers ausgeführt. — Da nach Unterkühlung einer homogenen Flüssigkeit sich bei der Kristallisation stets die Temperatur des Schmelzpunktes einstellt, folgt reciprok, dafs Schmelzpunkt und tiefster Unterkühlungspunkt in folgendem Verhältnis stehen müssen: Einer Flüssigkeit kann Energie nur bis zu der Grenze entzogen werden, bei welcher der bleibende Energierest noch die Temperaturerhöhung auf den Schmelzpunkt bewirken kann.

Anders liegt der Fall, wenn die unterkühlte Flüssigkeit in Berührung steht mit festen Körpern, welche den Gang ihrer Temperatur mitmachen. Unter dieser Bedingung wird die Menge der festen Körper bestimmend sein für die Temperatur, welche bei dem gelegentlich der Eisbildung eintretenden Sprung erreicht wird. Ist die Menge der festen Körper klein, so wird das Wärmequantum, welches von ihnen absorbiert wird nur ein geringes sein und die Schmelztemperatur wird beim Sprung beinahe erreicht werden. Ist die Menge der wärmezeh-

1) A. Fischer l. c. pag. 155.

2) Nernst l. c. pag. 329.

renden Körper dagegen grofs, so stellt sich nach der Unterkühlung der Zellsaft gleich von Anfang an auf eine Eistemperatur, welche tief unter der Schmelztemperatur liegen kann.

Für die Theorie des Erfrierens eisbeständiger Pflanzen ist streng zu unterscheiden zwischen flüssigen und festen Körperkonstituenten. Erstere lassen bei der Kristallisation Wärme frei werden; ich will sie thermisch aktive Bestandteile nennen. Letztere dagegen folgen retardierend der Temperatur der Flüssigkeiten; sie sind thermisch passiv.

An sich könnte es nun gleichgiltig erscheinen, ob die Menge der thermisch aktiven oder der thermisch passiven Bestandteile überwiegt, denn die Summe der freien Wärme in der Pflanze wird nicht dadurch geändert, dafs vor Eintritt des Winters feste Teile (Stärke) in flüssigen Zustand (Zucker oder Öl) umgewandelt werden. Ebensoviel Wärme wie die thermisch passiven Bestandteile brauchen würden, um bei der Kristallisation der thermisch aktiven erwärmt zu werden, genau ebensoviel hätten sie vorher nach aufsen abgeben und um dieselbe Gröfse die Abkühlung der thermisch aktiven Substanzen verzögern können.

Aber dies gilt nur von der freien Wärme, welche bei Beginn der Abkühlung für die festen und gelösten Bestandteile die gleiche ist. Viel gröfsere Wichtigkeit besitzt die latente Energie (Kristallisationswärme) der Flüssigkeiten, welche die freie Wärme der thermisch passiven Bestandteile um ein Vielfaches überragt; sie kommt der Pflanze zugut, sobald die Eisbildung in den Geweben eintritt.

Auch sei nicht übersehen, dafs infolge der vorhandenen Wärmeleitungsdifferenz von gefrorenem und flüssigem Zellsaft (vgl. oben pag. 109) die thermisch passiven Bestandteile vor Eintritt der Eisbildung ihre Wärme relativ rasch abgeben; dieser Umstand bewirkt, dafs, wie oben ausgeführt wurde, bei Anhäufung fester Körper in den Zellen die Schmelztemperatur des Zellsafts nach stattgehabter Unterkühlung nicht erreicht werden kann.

Die Quantität der thermisch passiven Bestandteile ist daher für das Leben der frostbedrohten Pflanze von höchster Bedeutung, ja sie kann bei grofser Menge direkt bedrohlich wirken. Die thermisch passiven Bestandteile einer eisbeständigen Pflanze wirken praktisch wärmezehrend, die thermisch aktiven dagegen Wärme erzeugend.

Diese Überlegungen können mit Leichtigkeit ihre experimentelle Bestätigung finden. Schon bei informatorischen, mit dem Quecksilber-

thermometer angestellten Versuchen war mir die Regel aufgefallen, dafs bei stattgefundener Unterkühlung die beim Temperatursprung erreichte Temperatur dem Nullpunkt umso näher lag, je weniger tief die Unterkühlung gewesen war.

Zunächst wurden diese scheinbar mit den Sätzen der physikalischen Chemie unvereinbaren Beobachtungen für zweifelhaft gehalten und die Ursache der Abweichungen in der Anordnung der Versuche vermutet. — In dieser Beziehung ist, besonders wenn mit dem Galvanometer gemessen wird, öfters grofse Vorsicht nötig. Aber die Resultate der Versuche änderten sich nicht, als die anfänglich nur viermal täglich (jeweils vor und nach den Vormittags- und Nachmittagsversuchen) vorgenommenen Nullpunktbestimmungen vor jedem einzelnen Versuch gemacht wurden. Auch hatten jeweils zwischen Versuchen mit lebenden Pflanzenteilen eingeschaltete Experimente mit homogenem Prefssaft das eindeutige Ergebnis, dafs hier stets ein fester Punkt (Schmelzpunkt) nach der Unterkühlung erreicht wurde. Bei den lebenden Objekten dagegen (und ebenso bei abgetöteten) lagen Unterkühlungspunkte und Schmelzpunkte bald tief, bald hoch.

Besonders beweisend in dieser Richtung sind Experimente, welche mit Objekten angestellt werden, die reich sind an thermisch passiven Elementen. Ein solches Objekt ist die stärkeerfüllte Kartoffel.

Wird eine Kartoffel in verschiedene gleichgrofse Stücke geschnitten und jedes Stück für sich unterkühlt, so erhält man beinahe stets unter sich verschiedene Paare von Unterkältungs- und Anstiegpunkten, welche die Regel beweisen, dafs tiefe Unterkältungs- und tiefe Anstiegpunkte sowie hohe Lage beider vergesellschaftet sind.

Vier Kurven [1]) dieses Objekts sind nebenstehend (pag. 119) eingeschaltet.

Gelegentlich dieser Kurven sei eingefügt, dafs sowohl die hier in ihrem Temperaturgang dargestellten vier Stücke, an deren Gefrieren nicht gezweifelt werden kann, wie die Gesamtheit der vom Verf. mit Kartoffeln angestellten Versuche zeigte, dafs wenigstens die von ihm benützte Kartoffelsorte Eisbildung in ihren Zellen wohl vertragen kann.

Die Kartoffel ist ein Objekt, welches für die Lehre vom Erfrieren der Pflanzen eine erhebliche Wichtigkeit dadurch gewonnen hat, dafs H. Müller-Thurgau [2]) zum Ergebnis gekommen ist, dafs

---

1) Auch die pag. 106/107 gegebenen Kurven von *Impatiens parviflora* stellen die gleiche Erscheinung dar.

2) H. Müller-Thurgau l. c. IX (1880) pag. 168 ff. und l. c. XV (1886) pag. 505.

dies Objekt auch nicht die geringste Eisbildung ertrage[1]). Nach Müllers Darstellung soll die Kartoffel ohne Nachteil die Abkühlung auf eine Temperatur ertragen, bei welcher sie zugrunde gehe, sobald Eisbildung eintrete. So wäre die Kartoffel ein Typobjekt für die Theorie, dafs der Erfrierungstod wesentlich ein Austrocknungstod sei.

Kartoffel, gleiche Teilstücke, in Luft.
Aufsentemperatur = —14,5°.

Galvanometerteilstriche	Temperatur in Centigraden	Zeit in Minuten und Sekunden			
		a	b	c	d
50	3,98	0,0	0,0	0,0	
40	3,18	0,36	0,38	0,27	
35	2,78				0,0
30	2,39	1,11	1,15	0,55	0,21
20	1,59	1,47	1,54	1,21	1,2
15	1,19	2,6	2,15	1,36	1,21
10	0,80	2,25	2,36	1,52	1,40
5	0,40	2,46	2,58	2,6	1,58
0	0	3,6	3,13	2,21	2,19
5	0,40	3,28	3,41	2,37	2,39
10	0,80	3,50	4,4	2,54	2,58
12	0,95				**4,15**
15	1,19	4,11	4,27	3,9	3,20
20	1,59	4,35	4,51	3,26	3,44
22	1,75				**4,10**
25	1,99	5,0	5,16	3,43	
30	2,39	5,24	5,45	4,0	
35	2,78	5,50	6,11	4,21	
36	2,86			**5,15**	
40	3,18	6,16	6,40	4,40	
45	3,58	6,44	7,9	**5,1**	
48	3,82		**9,45**		
50	3,98	7,10	7,41		
55	4,37	7,40	8,11		
60	4,77	8,7	8,45		
63	5,01	**11,0**			
65	5,17	8,37	9,20		
66	5,25		**9,30**		
70	5,57	9,8			
75	5,97	9,40			
80	6,36	10,13			
84	6,68	**10,50**			

An sich würde dies Verhalten der Kartoffel, selbst wenn es sich bestätigt hätte, kein Argument gegen die hier dargestellte Erfrierungstheorie sein, denn diese bezieht sich allein auf eisbeständige Pflanzen, d. h. auf solche, welche die Eisbildung in ihren Geweben ertragen, ohne abzusterben. In Wirklichkeit aber verhält sich die Kartoffel

1) Vergl. auch Pfeffer l. c. pag. 316.

(wenigstens die von mir benützte Sorte) anders als angegeben ist: wurde ein Stück unterkühlt, bis der Temperatursprung erfolgt war (wodurch Eisbildung bewiesen ist) und dann sofort ins Warme gebracht, so lebte dies Stück stets[1]). — Zweifel über stattgehabten Tod von zu Erfrierungsversuchen benützten gröfseren Objekten können überhaupt niemals obwalten, wenn man die Konstatierung des Lebenszustandes aufschiebt und die Stücke 24 Stunden im Warmen aufbewahrt. Das Verfallen und die Verfärbung[2]) toter Objekte, welches nach dieser Zeit stets unverkennbar eingetreten ist, zeigen mit Sicherheit an, ob der Tod eingetreten ist oder nicht. — Alle meine sofort nach stattgefundenem Temperatursprung in die Wärme gebrachten Kartoffelstücke waren nach 24 Stunden nur äufserlich (an den Schnittflächen) gebräunt, im Innern, speziell auch in der Umgebung der Thermonadel, dagegen noch ebenso weifs und vollsaftig wie Kontrollstücke, die nicht der Kälte ausgesetzt gewesen waren. Daraus geht hervor, dafs die Stücke lebten[3]).

Auch bei unbefangener Würdigung der Versuche von Müller-Thurgau gelangt man zum gleichen Ergebnis. Wird von seinen Abbildungen[4]) insbesondere Fig. 1 mit den dort gezeichneten sehr spärlichen Erfrierungsstellen ins Auge gefafst und berücksichtigt, dafs die abgebildete Kartoffel den Temperatursprung von -3^0 auf -1^0 schon gemacht hatte[4]), so mufs [besonders in Anbetracht der Versuchsanordnung, dafs das Quecksilbergefäfs die Gewebe des Objekts nicht berührte, sondern noch durch eine Luftschicht isoliert war[5])] gefolgert werden, dafs die Gewebe in der Umgebung des Thermometers erst mindestens -3^0 und dann mindestens -1^0 kalt waren, also erst unterkältet waren und dann gefroren sind, ohne abzusterben. Auf der angegebenen Figur ist die nächste Erfrierungsstelle von dem für das Thermometer bestimmten Bohrloch 1 cm entfernt. Diese und ähnlich weit gelegenen Eisbildungsstellen können den beobachteten Temperatursprung nicht herbeigeführt haben. Letzterer mufs zurückgeführt werden auf das Gefrieren der dem Thermometer nächst belegenen, gesund gezeichneten Gewebe.

---

1) Ob diese Stücke durch das Gefrieren geschwächt waren und vielleicht nach kürzerer oder längerer Zeit eingegangen wären, wurde als hier nicht in Betracht kommende Frage nicht untersucht.

2) Vergl. Sachs l. c. pag. 189, 190.

3) Auch Sachs (l. c. pag. 172) beobachtete Gefrieren und folgendes Weiterleben der Kartoffel.

4) H. Müller-Thurgau l. c. XV (1886) pag. 457 und tab. VII.

5) H. Müller-Thurgau l. c. IX (1880) pag. 168.

Nach dieser Feststellung wäre es nicht ohne Interesse, die Frage nochmals zu prüfen, ob die Anreicherung kalt gelegter Kartoffeln mit Zucker[1]) wirklich nur auf die geminderte Atmung zurückzuführen ist oder ob es sich bei dieser Zuckeranhäufung um die gleiche Erscheinung handelt, wie sie uns bei der winterlichen Stärkeumwandlung in Bäumen und grünen winterharten Gewächsen entgegentritt.

Die hier vorgetragene Theorie macht das letztere wahrscheinlicher[2]), denn die Auflösung der Stärke (resp. die Auflösung des aus der Stärke entstandenen Zuckers) bindet Wärme, welche bei der Kristallisation als Vorrat wieder frei wird[3]). Die Anhäufung thermisch aktiver Substanzen vor Beginn des Winters stellt eine Wärmespeicherung dar. Erst wenn von aufsen wieder Wärme zufliefst, findet die Rückverwandlung des termisch aktiven Zuckers in die thermisch passive Stärke statt.

Im Anschlufs an diese Ausführungen sei angeregt, die Unterscheidung unserer Bäume in „Fettbäume“ und „Stärkebäume“, wie sie A. Fischer[4]) je nach der winterlichen Umwandlung aller Stärke in Fett oder ihrer Lagerung in Holz und Mark (während sie in der Rinde in Zucker verwandelt wird) vornimmt, in der Weise zu ändern, dafs „Fettbäume“ und „Zuckerbäume“ nach den thermisch aktiven Substanzen, welche zu Beginn des Winters aus der Stärke (bei Zuckerbäumen wenigstens in der Rinde) gebildet werden, unterschieden seien.

Das fette Öl der Fettbäume wirkt selbstverständlich neben seiner Eigenschaft die Unterkühlung zu vermindern ebenso wie der Zucker thermisch aktiv, d. h. als Wärmespeicher für den Fall der Kristallisation.

Die Verbindung beider Eigenschaften dürfte insbesondere deswegen, weil hier alle (auch die im Holz befindliche) Stärke in fettes Öl verwandelt wird und dadurch die Menge der thermisch aktiven Bestandteile eine gewaltige Gröfse erreicht, der Grund sein, weswegen die Fettbäume in ganz besonderem Grade gegen Kälte resistent sind und deshalb pflanzengeographisch die Baumgrenzen bilden (vgl. oben pag. 115).

Die Zuckerbäume dagegen sind, trotz der Speicherung thermisch aktiver Substanz in der Rinde, den Fettbäumen gegenüber deswegen im Nachteil, weil bei ihnen die Stärke in Holz und Mark keine Um-

---

1) H. Müller-Turgau l. c. XI (1882) pag. 751—828.

2) Auch A. Fischer (l. c. pag. 133 ff.) ist derselben Ansicht.

3) Die gleiche Theorie bezüglich der Kristallisation des Insektensaftes ist angedeutet bei Bachmetjew l. c. pag. 131.

4) A. Fischer l. c. pag. 111, 159.

wandlung erfährt (Wärme-zehrend bleibt) und zugleich die Minderung der Unterkühlung nicht in allen Organen sicher erreicht wird.

In der Anhäufung gröfserer Mengen thermisch aktiver Reservestoffe kann der Grund gesehen werden, weshalb gut genährte Bäume widerstandsfähiger sind gegen Frost als schlecht genährte[1]).

Besonders betont sei hier, dafs in anderer Beziehung, nämlich im Hinblick auf Schnee- und Rauhreifdruck, welcher gefrorene Äste wie Glas splittern läfst, die Zuckerbäume den Fettbäumen gegenüber im Vorteil sind. Zuckergehalt erhöht den Turgordruck, setzt also Gefrier- und Unterkühlungspunkte herab[2]). Es scheint, dafs Schutz der Innenwärme durch baldige Eisbildung und Schutz des Aufbausystems durch hinausgeschobene Eisbildung antagonistische Tendenzen sind.

Man könnte gegen die hier vorgetragene Theorie des Erfrierens eisbeständiger Pflanzen einwenden[3]), dafs die Menge der durch die Kristallisation erzeugten Wärme nicht grofs genug sei, um so bedeutende Wirkung auszuüben, wie sie hier vorausgesetzt wird. Allein es ist nur die Frage nach der Isolation gegen die Aufsenwelt, welche hier angeregt wird. Bezüglich der Wärmeisolation z. B. eines Baumstammes durch das trockene Peridem[4]), sowie durch bereits in der Rinde gebildetes Eis dürfen keine zu geringen Werte eingesetzt werden. Hier sei an die Versuche Hartigs[5]) erinnert, welcher fand, dafs in einem Winter, in dem die Lufttemperatur häufig auf —15° bis —22° sank, im Innern eines Stammes als Minimum —13° erreicht wurde. Ob die (durch die longitudinale Richtung der Holzfasern begünstigte) Leitung von Wärme aus den im Boden befindlichen Wurzeln in den abgekühlten Stamm[6]) diese Wärmedifferenz zu erklären imstande ist, erscheint zweifelhaft. Näher liegend ist jedenfalls die Erklärung der relativ hohen Innentemperatur durch Freiwerden der Kristallisationswärme der thermisch aktiven Substanzen und genügende Isolation derselben gegen die Aufsenwelt.

---

1) Vgl. H. Müller-Thurgau l. c. XV (1886) pag. 545, 546.

2) Pfeffer l. c. pag. 317.

3) Sachs (l. c. pag. 170) hat, wie seine Beispiele zeigen, nur die Atmungs- und nicht die Kristallwärme im Auge, wenn er verneint, dafs Eigenwärme der Pflanze unter Umständen eine von der Umgebung unabhängige Temperatur geben könne.

4) Vgl. Pfeffer l. c. pag. 848.

5) Zitiert nach Pfeffer l. c. pag. 851.

6) Vgl. Pfeffer l. c. pag. 850.

Keinerlei Bedenken erregt es, die Ergebnisse der Untersuchungen Seignettes[1]), wonach bei Knollen und Zwiebeln bei einer Bodentemperatur von —6° ein höherer Temperaturüberschufs gegenüber dem Boden beobachtet wurde, als bei + 3 und + 11°, als richtig anzusehen und als Beweis der hier entwickelten Theorie einzusetzen. Denn die isolierende Wirkung des Bodens[2]) ist noch bedeutender als die des Periderms und durchaus geeignet, lange Zeit die Kristallisationswärme der thermisch aktiven Substanzen der Pflanze zu erhalten.

Für die wintergrünen Blätter dürfte hauptsächlich die sehr wirksame Schneebedeckung als Isolation in Frage kommen[3]).

Die Ergebnisse der vorstehenden Ausführungen über das Erfrieren eisbeständiger (d. h. die Eisbildung in den Geweben aushaltender) Pflanzen seien nochmals zusammengefafst:

1. Es ist für die eisbeständigen Pflanzen von Vorteil und schiebt das Erfrieren (d. h. die Abkühlung unter das spezifische Minimum) hinaus, wenn die Eisbildung in den Geweben so bald wie möglich eintritt.

2. Der Grund dafür ist darin zu sehen, dafs das Eis die frei vorhandene Innenwärme langsamer ableitet, als dies der flüssige Zellsaft tut.

3. Aus Satz 1 folgt, dafs Unterkühlung des Zellsafts, d. h. Abkühlung desselben unter seinen Schmelz-(Gefrier-)punkt das Erfrieren rascher drohen läfst, als verhinderte Unterkühlung (Gefrieren bei Schmelzpunktstemperatur).

4. Manche Pflanzen besitzen Einrichtungen, welche die Unterkühlung des Zellsafts mindern oder verhindern. Insbesondere gehört das fette Öl, welches in den „Fettbäumen“ während des Winters aus der sommerlichen Stärke gebildet wird, zu den die Unterkühlung hemmenden Körpern.

5. Bei der Kristallisation des Zellsafts und der darin gelösten Verbindungen oder der in den Zellen suspendiert vorhandenen Öle etc. (Flüssigkeiten, thermisch aktive Substanzen) wird Kristallwärme erzeugt; die winterliche Umwandlung festen Reservematerials (Stärke) in gelöstes (Zucker, fettes Öl etc.) stellt eine Speicherung potentieller Energie dar.

6. Von: Zeitpunkt der Eisbildung, Menge der entstehenden Kristallisationswärme, genügender Isolation derselben, Aufsentemperatur und spezifischem Minimum einer eisbeständigen Pflanze hängt es ab, ob und wann dieselbe erfriert.

---

1) Zitiert nach Pfeffer l. c. pag. 832 Anm.

2) Vgl. H. Müller-Thurgau l. c. XV (1886) pag. 550; Pfeffer l. c. pag. 302, 304.

3) Vgl. Sachs in Flora XLV (1862) pag. 22; H. Müller-Thurgau l. c. XV (1886) pag. 551.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1905

Band/Volume: 94

Autor(en)/Author(s): Mez Carl Christian

Artikel/Article: Neue Untersuchungen über das Erfrieren eisbeständiger Pflanzen 89-125