



LUND UNIVERSITY

Die Wintergrüne Flora. Eine Biologische Untersuchung.

Lidforss, Bengt

Published in:
Lunds universitets årsskrift. Avdelning 2.

1907

[Link to publication](#)

Citation for published version (APA):
Lidforss, B. (1907). Die Wintergrüne Flora. Eine Biologische Untersuchung. *Lunds universitets årsskrift. Avdelning 2.*, 2(13), 1-76.

Total number of authors:
1

General rights

Unless other specific re-use rights are stated the following general rights apply:
Copyright and moral rights for the publications made accessible in the public portal are retained by the authors and/or other copyright owners and it is a condition of accessing publications that users recognise and abide by the legal requirements associated with these rights.

- Users may download and print one copy of any publication from the public portal for the purpose of private study or research.
- You may not further distribute the material or use it for any profit-making activity or commercial gain
- You may freely distribute the URL identifying the publication in the public portal

Read more about Creative commons licenses: <https://creativecommons.org/licenses/>

Take down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

LUND UNIVERSITY

PO Box 117
221 00 Lund
+46 46-222 00 00

LUNDS UNIVERSITETS ÅRSSKRIFT. N. F. Bd 2. Afd. 2. Nr 13.
KONGL. FYSIOGRAFISKA SÄLLSKAPETS HANDLINGAR. N. F. Bd. 2. Nr 13.

DIE WINTERGRÜNE FLORA

EINE BIOLOGISCHE UNTERSUCHUNG

VON

BENGT LIDFORSS.

MIT 4 TAFELN.



LUND 1907
HÅKAN OHLSSONS BUCHDRUCKEREI

I. Einleitung.

Die verschiedene Widerstandsfähigkeit der Pflanzen gegen Kälte ist ja eine allbekannte Tatsache, die in fast jedem Garten beim Anbruch der ersten Spätherbstfröste demonstriert wird. Ebenso weiss man schon lange, dass die Widerstandsfähigkeit gegen Kälte, wo sie faktisch vorhanden ist, keineswegs eine konstante Grösse darstellt, sondern dass sie, wie so viele andere Eigenschaften und Fähigkeiten der Pflanze, von den äusseren Lebensbedingungen beeinflusst wird, so dass der Kältetod einer bestimmten Pflanzenart je nach den äusseren Umständen bei recht verschiedenen Temperaturen stattfinden kann. Diese Tatsache wurde wohl zuerst vor bald achtzig Jahren von GÖPPERT ¹⁾ festgestellt, welcher fand, dass einige wintergrüne Annuellen (*Senecio vulgaris*, *Poa annua*, *Fumaria officinalis*), die im November und Dezember bis -11° C. ausgehalten hatten, schon bei -9° C. zu Grunde gingen, nachdem sie 15 Tage in einem Warmhause zugebracht hatten. Schon aus diesem Befunde lässt sich schliessen, dass eine gewisse Erhöhung resp. Verminderung der Widerstandsfähigkeit gegen Kälte ohne sichtbare Veränderungen im inneren oder äusseren Bau der Pflanze eintreten kann, und in der Tat hat denn auch KJELLMAN ²⁾, gestützt auf seine Beobachtungen am arktischen Pflanzenleben, gezeigt, dass die bis dahin herrschenden Vorstellungen von äusseren Schutzmitteln gegen Kälte wenigstens sehr übertrieben waren, eine Kritik, die dann später von KIHLMAN ³⁾ weiter geführt worden ist. Die KJELLMANSche Auffassung, welche auch die Annahme involvirt, dass der hauptsächlich Kälteschutz im Plasma selbst zu suchen sei, ist wohl gegenwärtig zum wissenschaftlichen Gemeingut geworden ⁴⁾.

In seiner soeben erwähnten Arbeit äussert KJELLMAN ⁵⁾, dass wenn, wie er vermutet, die Widerstandsfähigkeit der winterharten Pflanzen ihren Grund in einer bestimmten Qualifikation der Zellbestandteile hat, es wahrscheinlich noch eine geraume Zeit vergehen wird, ehe wir mit den Hilfsmitteln, über welche die Wissenschaft

¹⁾ GÖPPERT, Wärmeentwicklung in den Pflanzen (1830) p. 63.

²⁾ F. R. KJELLMAN, Ur polarväxternas lif i Nordenskölds studier och forskningar p. 473 u. f.

³⁾ KIHLMAN, Pflanzenbiologische Studien aus Russisch-Lappland.

⁴⁾ Vgl. z. B. SCHIMPER, Pflanzenphysiologie pag. 46 u. f. ferner p. 717.

⁵⁾ l. c. p. 480.

verfügt, zu bestimmten Anschauungen über dies Thema gelangen können». Fast zur selben Zeit, wo KJELLMAN dies schrieb, wurde der erste Schritt in dieser Richtung getan. Es war MÜLLER-THURGAU¹⁾, welcher in seiner klassischen Arbeit »Ueber Zuckeranhäufung in Pflanzenteilen in Folge niedriger Temperatur« den Nachweis erbrachte, dass das sogenannte Süsswerden der Kartoffel keineswegs, wie man bis dahin geglaubt hatte, eine laetale Erscheinung ist, sondern einen durch niedere Temperatur hervorgerufenen, aber von der Pflanze regulatorisch geleiteten Stoffwechselprozess darstellt, der darin besteht, dass Stärke in Zucker verwandelt wird, welcher letzterer bei höherer Temperatur wieder zu Stärke regeneriert wird. Diese bei niedriger Temperatur stattfindende Zuckeranhäufung wurde von MÜLLER-THURGAU ausser bei der Kartoffel auch bei einigen anderen Pflanzen und Pflanzenteilen (Keimpflanzen von Hanf, Rebenblätter, Kohlrabiknollen) konstatiert²⁾; indessen finden sich in den nach gewissen Richtungen bahnbrechenden Untersuchungen dieses Forschers keine Äusserungen, die darauf hindeuten, dass der Verfasser in der von ihm entdeckten Zuckeranhäufung einen Kälteschutz erblickt³⁾.

In demselben Jahre wie die Untersuchung MÜLLER-THURGAU's erschien eine Arbeit von Russow »Über das Schwinden und Wiederauftreten der Stärke in der Rinde der einheimischen Holzgewächse«⁴⁾. Russow vertritt hier die Ansicht, dass die von ihm entdeckten Stärkeumsetzungen in der Baumrinde: das Schwinden der Stärke im November und ihr Wiedererscheinen im März mit dem Fallen und Steigen der Temperatur zusammenhängen muss, und zwar so, dass die Umbildung von Fett oder Öl in Stärke bei steigender Temperatur sehr rasch, dagegen die Umwandlung von Stärke in Fett oder Öl bei sinkender Temperatur sehr langsam stattfindet. Diese Studien von Russow wurden dann erweitert und vertieft von ALFRED FISCHER, welcher in seinen bekannten Untersuchungen »Beiträge zur Physiologie der Holzgewächse«⁵⁾ den Nachweis erbrachte, dass die im Herbst in der Rinde vorhandene Stärke vor dem Anbruch des Winters ganz allgemein in Glucose oder ähnliche Stoffe verwandelt wird; die im Innern der Bäume vorhandene Stärke schwindet dagegen nur bei gewissen Bäumen, den sogenannten Fettbäumen, wo sie in fettes Öl verwandelt wird; bei den anderen Bäumen, den sog. Stärkebäumen, bleibt die Reservstärke im Holz und Mark vom Herbst bis zum Mai unverändert. Der Umstand, dass die Fettbäume, zu denen in erster Linie *Tilia*, *Betula* und die nordischen *Coniferen* gehören, am weitesten nach Norden und am höchsten in den Gebirgen vordringen, ist nach FISCHER'S Ansicht ein Beweis dafür, dass durch die winterliche Umwandlung der Stärke in fettes Öl eine Steigerung der Widerstands-

¹⁾ MÜLLER-THURGAU, Landwirtschaftliche Jahrbücher, Bd. XI (1882) p. 751—828.

²⁾ l. c. p.

³⁾ Auch in den Untersuchungen dieses Forschers »Ueber das Gefrieren und Erfrieren der Pflanzen« (Landwirtschaftl. Jahrbücher Bd. IX (1880) und eben daselbst Bd. XII finden sich keine Andeutungen in dieser Richtung.

⁴⁾ Sitzungsber. der Dorpat. Naturf.-Ges. VI 1882.

⁵⁾ Beiträge zur Physiologie der Holzgewächse, Jahrb. für wissenschaftl. Botanik. Bd. XXII p. 72—160.

fähigkeit gegen Kälte erreicht wird. In welcher Weise man sich diese Steigerung zu denken hat, führt FISCHER nicht näher aus, doch vermutet er¹⁾, dass »die Einlagerung von Fett in das Protoplasma und die damit zusammenhängende Verdrängung des Wassers aus demselben das letztere entschieden unempfindlicher gegen hohe Kältegrade machen wird; ob auch die Stärke durch Kälte zerstört werden kann und deshalb an ihre Stelle das resistenterere Fett tritt ist wohl experimentell nicht geprüft; die Constitution der Stärke könnte dafür sprechen«.

Die Untersuchungen von FISCHER sind dann von anderen Forschern und für andere Florengebiete bestätigt worden; nach ROSENBERG²⁾ findet auch bei manchen unterirdischen Rhizomen im Winter eine ähnliche Stärkeauflösung statt. In jüngster Zeit haben NIKLEWSKI³⁾ und LECLERC DU SABLON⁴⁾ den Kohlehydratstoffwechsel der Baumstämme während der verschiedenen Jahreszeiten *quantitativ* verfolgt ohne indessen Tatsachen von grösserem Interesse ans Licht befördert zu haben. Keiner von den jetzt erwähnten Forschern berücksichtigt die Frage, ob die betreffenden Stoffmetamorphosen irgend eine biologische Bedeutung, etwa als Kälteschutz, haben können.

Ueber das Verhalten der stickstofffreien Reservestoffe der immergrünen Blätter im Winter hatte schon 1888 E. SCHULZ⁵⁾ einige Angaben gemacht, die indessen zu fragmentarisch waren, um die wirkliche Sachlage klarzustellen. Vor etwa zehn Jahren begann ich im botanischen Institute zu Jena, auf Anregung meines damaligen Lehrers Herrn Professor STAHL'S, eine Untersuchung über den winterlichen Chemismus der Laubblätter mit besonderer Berücksichtigung der Kohlehydrate. In meiner vorläufigen Mitteilung⁶⁾ teilte ich mit, dass nach den bis dahin gemachten Erfahrungen *alle chlorophyllhaltige Zellen im Winter stärkefrei sind*, dabei aber meistens sehr reich an reduzierenden Zuckerarten. Auch die untersuchten Moose verhielten sich analog; als stärkereich auch im Winter erwiesen sich mehrere *submerse* Pflanzen, was indessen auf die relativ hohe Wintertemperatur des betreffenden Quellwassers zurückgeführt wurde. Auch wurde konstatiert, dass die Stärke bei höherer Temperatur regeneriert wird, obwohl diese Regeneration infolge des Spaltenverschlusses *im Dunkeln* oft unterbleibt. Durch Anbringen von Ritzen u. s. w. konnte doch auch unter diesen Umständen eine Stärkeregeneration erreicht werden, die im Freien bei Tageslicht und höherer Temperatur regelmässig erfolgt. — Auch wurde in manchen Blättern ein grösserer Fettgehalt während des Winters festgestellt.

¹⁾ l. c. p. 153.

²⁾ O. ROSENBERG, Die Stärke der Pflanzen im Winter, Vorläufige Mitteilung Bot. Centralbl. Bd. LXVI (1896) p. 337—340.

³⁾ NIKLEWSKI, Untersuchungen über die Umwandlungen einiger stickstofffreien Reservestoffe während der Winterperiode der Bäume, Beih. zu Botan. Centralbl. Bd. XIX, Abt. 1. p. 68—117.

⁴⁾ LECLERC DU SABLON, Recherches physiologiques sur les matières de réserves des arbres, Rev. Générale de botanique, Bd. XVI p. 341 u. ff. Bd. XVII p. 1. u. ff.

⁵⁾ E. SCHULZ: Über die Reservestoffe wintergrüner Blätter, Flora 1888.

⁶⁾ B. LIDFORSS, Zur Physiologie und Biologie der wintergrünen Flora, Bot. Centralbl. Bd. XLVIII (1896) p. 33.

Meine diesbezügliche Angaben sind dann später von OVERTON¹⁾, CZAPEK²⁾ und MIYAKE³⁾ bestätigt worden und haben auch in die Lehr- und Handbücher Eingang gefunden⁴⁾. In wie fern aber die betreffenden Stoffmetamorphosen zu der im Winter meistens erhöhten Widerstandsfähigkeit gegen Kälte in Beziehung stehen ist seit FISCHERS Untersuchungen bis auf die jüngste Litteratur nur gelegentlich und meistens im verneinenden Sinne⁵⁾ erwogen worden. Ich selbst habe allerdings in meiner vorläufigen Mitteilung, gestützt auf gewisse physikalische Analogien, darauf hingewiesen, dass durch die Fetteinlagerung wahrscheinlich nicht nur das Erstarren des Zellsaftes verzögert, sondern vor Allem die Eisbildung im Plasma selbst möglichst verhütet wird. Der biologische Nutzen der winterlichen Zuckeranhäufung schien mir darin zu liegen, dass durch die Ueberführung der Stärke in Glucose u. s. w. der Zellsaft um beträchtliche Quantitäten wasseranziehender Stoffe bereichert wird, das Wasser also stärker festgehalten und die Eisbildung resp. das Anwachsen der Eiskristalle auf den Aussenseiten der Zellwände wesentlich erschwert.

Ich will diesen Gesichtspunkten eine relative Berechtigung nicht aberkennen, doch wird das Hauptproblem bei der Frage von der Kälteresistenz von derartigen Erwägungen gar nicht berührt. Denn dies lautet nicht: durch welche Mittel verhindert die Pflanze der Gefrieren resp. die Eisbildung in den Geweben⁶⁾, sondern: worauf beruht es, dass gewisse Pflanzen vollständig gefrieren können ohne ihre Vitalität zu verlieren, während andere auch bei sehr geringer Eisbildung zu Grunde gehen? Und weiter: wie kommt es, dass eine und dieselbe Pflanze im Winter das Gefrieren ohne Schaden verträgt, im Frühling dagegen auch bei relativ niedriger Temperatur abstirbt?

Diese Fragen bilden das Hauptthema dieser Arbeit, das sich aus leicht begreiflichen Gründen hauptsächlich auf die wintergrüne Flora bezieht. Dieselbe Frage ist in jüngster Zeit auch von einem anderen Forscher, C. MEZ⁷⁾, behandelt worden. Ich werde auf die interessante Arbeit von Mez in einem späteren Abschnitt zurückkommen, glaube aber schon jetzt hervorheben zu sollen, dass die von Mez in den Vordergrund gestellten Faktoren allerdings bei kurz andauernden Temperaturerniedrigungen eine Rolle spielen können, dass dieselben aber für die nordische Pflanzenwelt, welche oft monatelang im gefrorenen Zustande verharrt, wenig oder gar nicht in Betracht kommen.

¹⁾ OVERTON, Beobachtungen und Versuche über das Auftreten von rotem Zellsaft bei Pflanzen, Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik. Bd. XXXIII p. 111 (1899).

²⁾ CZAPEK, Der Kohlenhydratstoffwechsel der Laubblätter im Winter (Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch. Bd. XIX p. 121).

³⁾ MIYAKE, On the starch in evergreen Leaves. Botan. Mag. Tokyo Vol. XIV. 1900. No. 158.

⁴⁾ STRASBURGER, Botanisches Praktikum, CZAPEK, Biochemie Bd. I.

⁵⁾ CZAPEK, Biochemie Bd. I.

⁶⁾ Dagegen kann es natürlich für die Pflanze von grösster Wichtigkeit sein, die Eisbildung im Plasma resp. im Zellsaft zu verhindern. Vgl. Abschnitt. VI.

⁷⁾ C. MEZ, Ueber das Gefrieren eisbeständiger Pflanzen, Flora, 1905.

II. Morphologisch-biologische Vorbemerkungen.

Die wintergrüne Flora Südschwedens ist nicht gerade reich, setzt sich immerhin aus verschiedenen Elementen zusammen, die in anderen Florengebieten eine weit reichere Entfaltung zeigen. Indessen habe ich aus leicht begreiflichen Gründen meine Untersuchung nicht auf die in Südschweden wildwachsenden Wintergrünen beschränkt, sondern auch fast alle wintergrüne Pflanzen herangezogen, die im botanischen Garten zu Lund die Winterkälte ohne Deckung aushalten können. Da das Klima in der südschwedischen Küstengegend ziemlich mild ist¹⁾ — *Wellingtonia gigantea* hat im botanischen Garten zu Lund ganz beträchtliche Dimensionen erreicht — so bezieht sich meine Untersuchung auf eine verhältnismässig grosse Anzahl Pflanzen, die in Süd- oder Mittel-Europa ihre Heimat haben.

Zur vorläufigen Orientirung kann das untersuchte Pflanzenmaterial in folgende morphologisch-biologische Formationen geteilt werden:

1) Die Hartlaubgewächse (SCHIMPER'S Sklerophyllen).

Die Repräsentanten dieser zuerst von SCHIMPER²⁾ aufgestellten Gruppe von Wintergrünen haben in Europa ihre hauptsächlichste Verbreitung in den Mittelmeerländern, wo sie als Formationen immergrüner xerophilen Laubhölzer den vielleicht wichtigsten Teil der Vegetation darstellen, und stets zu zusammenhängenden und dichten Gehölzen vereinigt, stellenweise niedere bis mittelhohe Wälder bilden. Die ökologische Voraussetzung dieser Formation ist, wie SCHIMPER hervorhebt, mildtemperirte Gebiete mit Winterregen und langer Sommerdürre. Während der letzteren ist die Temperatur allerdings für die Assimilation andauernd günstig, dagegen wirkt ihr die Trockenheit, in dem sie Verengung oder Verschluss der Spaltöffnungen bedingt, entgegen. Die Wintertemperaturen sind aber an vielen Tagen hoch genug um eine erhebliche Assimilation zu ermöglichen, und auch die Bodenfeuchtigkeit ist zu dieser Zeit so reichlich, dass eine ergiebige Aufnahme von Wasser und Mineralsalzen stattfinden kann. Der Nutzen des immergrünen Laubes

¹⁾ Lund, in südlichen Schweden (Schonen), liegt dicht am Öresund und hat ungefähr dasselbe Klima wie Kopenhagen.

²⁾ Pflanzengeographie pag. 538 u. ff.

in einem solchen Klima ist ohne weiters einleuchtend. — Als anatomische Eigentümlichkeiten dieser immergrünen Sklerophyllen hebt SCHIMPER hervor: die Dickwandigkeit sämtlicher auch der parenchymatischen Zellen, Reichtum an Sklerenchym, starke Ausbildung der Cuticula, Zurücktreten der Intercellularen, dabei aber auch das Fehlen der Wasserspeicher und schützender Haarbekleidung, so wie an den Laubknospen das Fehlen einer schützenden Haarbekleidung.

Zu den bekannteren Vertretern dieser Gruppe gehören z. B. *Quercus Ilex*, *Myrtus communis*, *Olea europaea*, *Viburnum Tinus*, *Nerium Oleander*, *Laurus nobilis*, *Arbutus Unedo*, *Buxus sempervivens*, *Ilex Aquifolium*, so wie einige Halbsträucher unter den Labiaten wie *Rosmarinus officinalis*, *Thymus vulgaris*, *Lavandula latifolia*, ferner Arten von *Calamintha*, *Stachys*, *Teucrium* u. s. w. Von diesen Pflanzen gedeihen *Ilex*, *Buxus* sowie die erwähnten Labiaten in Schonen sehr gut auf freiem Lande und wurden demgemäss in das Bereich der Untersuchung hineingezogen.

2) Die Felsenbewohner.

Während die geophilen Pflanzen¹⁾ während des Winters sich in die Erde verkriechen und hier als mit Reservestoffen gefüllte Speicherorgane sich den Gefahren der winterlichen Austrocknung und teilweise auch der Kälte entziehen, ist bei den perennen Felsenbewohnern das unterirdische System meistens nicht im Stande, die aufzuspeichernden Reservestoffe zu beherbergen. Diese Aufgabe fällt zum grössten Teile den Laubblättern zu, deren Persistenz während des Winters offenbar mit der petrophilen Lebensweise zusammenhängt. Die Blätter der Felsenbewohner erreichen, konform ihrer Nebenfunction als Speicherorgane, oft eine beträchtliche Dicke, wie bei den *Crassulacéen* und vielen *Saxifragacéen*, die als typischen Vertreter dieser Gruppe gelten können. Die im Winter persistierenden Blätter sind meistens rosettenförmig gestaucht und dem Boden angedrückt, so dass sie nicht durch den Schneeedruck zerbröckelt werden; bei Pflanzen mit gestreckten Internodien z. B. bei den felsenbewohnenden *Cerastien* sind die Wintersprosse transversalgeotropisch, wodurch derselbe Effekt erzielt wird. Auch als Schutz gegen Austrocknung bei kaltem windigem Wetter ist natürlich diese enge Anlehnung an den Boden von Bedeutung.

Die meisten Felsenbewohner sind ausgesprochen xerophil, was sich durch Succulenz, Wollhaarigkeit, Wachüberzüge und dergleichen kundgiebt. Doch findet man auch Felsenbewohner, die an ziemlich schattigen Orten wachsen können wie z. B. *Saxifraga cespitosa* und manche wintergrüne Farne (*Asplenium Adiantum nigrum*, *A. Trichomanes*, *A. septentrionale* u. s. w.), die aber auch unter diesen Umständen als wintergrüne Pflanzen den xerophilen Charakter mehr oder wenig deutlich zur Schau bringen.

¹⁾ Vgl. F. ARESCHOUG, Die Geophilen Pflanzen, Lunds Universitets Årsskrift 1896.

Abgesehen von den schon erwähnten Familien (*Crassulaceae*, *Saxifragaceae*, *Alsinaceae*, *Polypodiaceae*,) finden sich in Nord- und Mitteleuropa wintergrüne Felsenbewohner z. B. auch unter den *Rosacéen* (*Alchemilla*- und *Potentilla*-arten, die an steinigen Orten wachsen), und ganz besonders unter den *Cruciferen* (*Arabis*, *Iberis*, *Aubrieta*-arten u. a.). In Südschweden ist indessen die Anzahl der zu dieser Gruppe hörenden wintergrünen — aus denselben Gründen wie in Nord-Deutschland — ziemlich gering, und hauptsächlich auf einige *Crassulacéen* und Farne beschränkt. Im botanischen Garten zu Lund wird indessen, wie es in derartigen Anlagen meistens der Fall ist, eine beträchtliche Anzahl solcher Pflanzen kultiviert, so dass diese Gruppe ein ziemlich reichhaltiges Untersuchungsmaterial geliefert hat.

3) Die subglacialen Wintergrünen.

Bei dieser Gruppe kommt noch als biologisch bedeutungsvolles Moment die Kürze der Vegetationsperiode hinzu; durch das winterliche Persistiren der Laubblätter werden diese Pflanzen dazu befähigt, sofort beim Frühlingserwachen jeden noch so flüchtigen Sonnenblick assimilatorisch auszunutzen. Die physiologische Trockenheit des im Frühling oft gefrorenen Bodens bedingt bei diesen Pflanzen bis zu einem gewissen Grade einen xerophilen Charakter der Laubblätter, die anderseits durch ein mit grossen Intercellularen versehenes Schwammparenchym eine ausgiebige Transpiration unterhalten können.

Die subglacialen Wintergrünen rekrutieren sich teilweise aus demselben Familien wie die Felsenbewohner, mit denen sie auch durch den niedrigen, gedrungenen Wuchs und rosettenförmige Anordnung der Blätter übereinstimmen. Zu den Repräsentanten der *Cruciferen*, *Silenacéen*, *Alsinacéen* und *Crassulacéen* gesellen sich aber auch als wichtiger Bestandteil dieser Gruppe *Ericinéen*, von denen manche Arten als Heidepflanzen weiter nach Süden vordringen und demgemäss auch von mir untersucht wurden. Echte subglaciale Pflanzen habe ich dagegen im Winter an ihren natürlichen Standorten nicht untersuchen können.

4) Die wintergrüne Flora der Laubwälder.

In den Buchenwäldern, wie sie in Schonen vorhanden sind, existieren im Frühling in Bezug auf den Lichtgenuss recht günstige Assimilationsverhältnisse, die aber nachdem die Buchen ihr Laub entwickelt haben, erheblich verschlechtert werden, um dann wieder im Herbst etwas günstiger zu werden. Den hauptsächlichlichen Blütenschmuck der Buchenwälder bildet bekanntlich eine aus *Anemone*, *Corydalis*- und *Gagea*-arten bestehende Frühlingsflora, die schon Anfang Mai ihre

¹⁾ Vgl. F. ARESCHOUG, Undersökningar öfver de tropiska växternas bladbyggnad i jämförelse med de arktiska och boreala växterna. K. Vet. Akademiens handl. Bd. 39 N:o 2.

²⁾ WARMING, Plantesamfund, p. 186.

volle Entfaltung erreicht, um dann nach dem Ausschlagen der Buchen rasch von der Erdoberfläche zu verschwinden. Ausser diesen Frühlingsephemeren finden sich auch einige andere Pflanzen, deren Blätter wenigstens teilweise das ganze Jahr durch persistiren und die hierdurch befähigt werden, die günstigen Lichtverhältnisse im Frühling und Herbst ausnutzen zu können. Es gehören zu dieser Kategorie u. a. *Galeobdolon luteum*, *Geum urbanum* und *Geum intermedium*, *Oxalis Acetocella*, *Pyrola*-arten, *Anemone Hepatica*, gewisse *Carex*-arten u. s. w.; von Pflanzen mit mehr südlicher Verbreitung wären zu nennen *Asarum europæum*, *Vinca minor* u. s. w. Alle diese Pflanzen haben im Winter entweder rosettenförmig gestauchte Blätter welche dem Boden anliegen oder horizontal kriechende (transversalgeotropische) Stengel. Die Blätter sind oft, wie z. B. bei *Galeobdolon*, typische Schattenblätter, in anderen Fällen wie z. B. *Pyrola* lederartig mit schwacher Andeutung von xerophilie.

5) Die wintergrünen Annuellen.

Zu dieser Kategorie gehören in erster Linie die *plantæ annuæ hiemantes* ASCHERSON's, unter denen besonders *Holosteum umbellatum* und die einjährigen *Cerastien* als typische gelten können. Diese Pflanzen zeigen eine ausgeprägte Psykroklinie, indem die Stengel im Winter und Vorfrühling durch Transversalgeotropismus und Epinastie dem Boden angepresst sind, später aber durch Umstimmung des Geotropismus und Schwinden der Epinastie aufrecht werden¹⁾. Ihre Blätter sind sehr zart gebaut; da die Keimung erst im September—Oktober stattfindet, so spielt sich das Wachstum zum guten Teil ab zu einer Zeit, wo das Tageslicht erheblich geschwächt und die Luft-Temperatur relativ niedrig ist, ein Umstand, der das Fehlen einer dicken Cuticula, Haarbekleidung und sonstiger Schutzmitteln bis zu einem gewissen Grade erklärt. Da das Mesophyll ausserdem ziemlich locker gebaut ist, so vertrocknen diese Blätter überaus leicht, und das Persistieren dieser zarten Gebilde während des nordischen Winters erscheint beim ersten Blicke fast unbegreiflich. Eine schützende Schneedecke ist auch für diese Pflanzen von bestimmtem Nutzen, denn in schneefreien, aber kalten Wintern geht regelmässig ein Teil von den älteren Blättern zu Grunde, während dagegen die jüngeren Blätter sowie die Stengel mit ihren Knospen immer unversehrt bleiben.

Ausser den oben erwähnten Pflanzen gehören zu dieser Gruppe *Lamium purpureum*, *L. amplexicaule*, *Veronica hederifolia*, *V. agrestis*, *Senecio vulgaris*, *Viola tricolor* u. a. Von diesen Pflanzen keimen die Samen teils im Herbst, teils im Frühling; die im Herbst herangewachsenen Pflanzen überwintern und nehmen schon im zeitigen Vorfrühling das Wachstum wieder auf. Auch diese Pflanzen sind psykroklinisch und ihre Blätter zeigen einen sehr zarten, gegen Austrocknung schlecht geschützten Bau. Werden abgeschnittene Blätter in ein geheiztes Zimmer gebracht, sind sie oft schon in einer viertel — halben Stunde völlig welk.

¹⁾ Vgl. LIDFORSS, Ueber den Geotropismus einiger Frühjahrspflanzen, Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXXVIII Heft. 3.

Von biologischem Gesichtspunkte erscheinen die *plantæ annuæ hiemantes* als eine Gruppe von Pflanzen, die ihre Existenz dadurch sichern, dass sie ihre Hauptentwicklung zu einer Zeit durchlaufen, wo die im Freien herrschende Concurrenz um Licht und Raum bedeutend milder ist als während der wärmeren Jahreszeit.

Ausser den jetzt in aller Kürze¹⁾ abgehandelten Pflanzenformationen bleiben noch zwei Gruppen übrig, die in diesem Zusammenhange erwähnt werden müssen. Zuerst diejenigen Pflanzenfamilien, bei denen das immergrüne Laub ein systematischer Charakter ist, (z. B. die *Ericaceen* und die *Coniferen*) der sich unter den verschiedensten klimatischen Bedingungen, auch mitten unter der laubabwerfenden Vegetation erhalten hat²⁾. Zweitens diejenigen Arten, die man mit LALANNE³⁾ zweckmässig als Pflanzen mit *subpersistentem* Laub bezeichnen kann, und bei denen im Herbst und im Vorwinter ein guter Teil der Blätter zu Grunde geht, während andere persistiren um im nächsten Frühling abzusterben. Als Beispiele solcher Pflanzen erwähnt LALANNE einige *Rubus*-arten und in der Tat finden sich innerhalb dieser Gattung alle Uebergänge zwischen solchen Arten, deren ganzes Laub fast unbeschädigt im Winter persistirt, (*R. rhamnifolius* WHE u. A.) und solchen, die wie *R. caesius* L. und die meisten *R. corylifolii* während des Winters vollständig kahl sind. Zu dieser Kategorie könnten auch manche zweijährige Pflanzen gerechnet werden, bei denen die im ersten Jahre gebildete Blattrosette teilweise abstirbt, während die jüngeren und jüngsten Blätter mit erhaltener Vitalität den Winter durchmachen. Auch verschiedene perenne Wiesenpflanzen mit gestauchten Blättern wie z. B. *Hieracium Pilosella*, *Plantago*-arten, *Bellis* u. s. w. schliessen sich den soeben erwähnten Biennen an; es handelt sich wohl in diesen Fällen auch um eine Ausnutzung des Lichtes, bevor die Gräser in die Höhe schiessen.

¹⁾ Einige anatomische und morphologische Verhältnisse der verschiedenen wintergrünen Gruppen werden in einem späteren Abschnitt etwas ausführlicher besprochen werden.

²⁾ Vgl. SCHIMPER, Pflanzengeographie p. 690.

³⁾ LALANNE, Rech. sur les Caract. anat. des Feuilles persistantes. Bordeaux 1890.

III. Die Kohlehydrate der wintergrünen Blätter in den verschiedenen Jahreszeiten.

Aus der im vorigen Abschnitt gegebenen Uebersicht geht hervor, dass die wintergrüne Flora in Nord- und Mitteleuropa aus morphologisch wie biologisch überaus verschiedenen Elementen gebildet wird. Xerophile Fettkräuter mit dicken, fleischigen Blättern wie *Sempervivum* und schattenliebende, dünnblättrige Waldpflanzen wie *Galeobdolon*, dickhäutige Sklerophyllen wie *Ilex* und zarte, dem äusseren Habitus nach ganz wehrlose Frühlingskräuter wie *Holosteum* — solche Extreme geben ein sprechendes Zeugnis ab für die überaus heterogene Zusammensetzung der wintergrünen Flora.

Doch gibt es bei allen diesen Pflanzen, wie verschieden ihre Organisation auch sonst sein mag, einen gemeinsamen Charakterzug, der allerdings nicht morphologischer, sondern chemisch-physiologischer Art ist. Man kann diese Uebereinstimmung in der Weise formulieren, dass *die Pflanzen der wintergrünen Flora während der kalten Jahreszeit durchgängig dem saccarophyllen Typus angehören*, indem ihre Blätter im Winter *stärkefrei*, aber *sehr zuckerreich* sind.

Bekanntlich hat STAHL in seiner gedankenreichen Arbeit »Ueber den Sinn der Mycorrhizenbildung«¹⁾ zwei physiologische Typen von Laubblättern unterschieden, Stärkeblätter und Zuckerblätter; letztere sind solche, die in der freien Natur niemals oder doch nur unter den günstigsten Assimilationsbedingungen Stärke speichern, sondern die Assimilationsprodukte in löslicher Form (als Zucker) anhäufen; erstere speichern dagegen beim Assimilationsprozess rasch und reichlich Stärke. Die biologische Bedeutung dieser verschiedenen Speicherungsmodi wird nun von STAHL in folgender Weise erläutert. Erstens wird, wie schon ARTHUR MEYER hervorgehoben, eine energisch assimilierende Zelle um so besser ihre Function erfüllen können, je mehr sie befähigt ist, entstehende Kohlehydrate entweder auszustossen oder sie als unlösliche Stärke zu speichern. Einen zweiten Vorteil der Stärkebildung erblickt STAHL, und zweifelsohne mit Recht, in der Förderung der mit der Assimilation so innig verknüpften Transpiration, »denn mit der Abnahme der Konzentration des

¹⁾ E. STAHL, Der Sinn der Mycorrhizenbildung, Eine vergleichend-biologische Studie, Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. XXXIV Heft. 4 (1900).

Zellsaftes ist eine leichtere Wasserdampfabgabe verbunden, während umgekehrt eine Zunahme gelöster Substanzen z. B. von Glykose, weniger von Rohzucker, eine Erschwerung der letzteren zu Folge haben muss». Demgemäss finden sich Stärkeblätter hauptsächlich bei Pflanzen, die von einer lebhaften und ausgiebigen Wasserströmung durchzogen werden, Zuckerblätter dagegen bei trägwüchsigen Pflanzen mit relativ schwacher Transpiration.

STAHL hat bei dieser Gelegenheit sein Augenmerk in erster Linie auf den Parallelismus zwischen Saccarophyllie und Wurzelverpilzung, anderseits zwischen Amylophyllie und fehlender Verpilzung gehabt. Doch weist STAHL auch darauf hin, dass der Prozentsatz der saccarophyllen Pflanzen auf trockenem Substrate (wenigstens in der Umgegend von Jena) ein grösserer ist als auf nassem Boden, und in der Tat dürfte man wohl auch berechtigt sein, die mit der Zuckeranhäufung verbundene Steigerung des Turgors als ein Mittel im Dienst der Wasserversorgung, resp. der *Wassererhaltung* der Pflanze zu betrachten. Dass die Pflanze auf eine gesteigerte Trockenheit des Substrates gewöhnlich durch eine Erhöhung des Turgors reagiert, ist ja übrigens schon lange bekannt, und in jüngster Zeit besonders von E. PRINGSHEIM¹⁾ näher festgestellt worden.

Mit der oben angedeuteten Anschauungsweise STAHL's harmoniert es völlig, dass die Blätter der wintergrünen Pflanzen, die während der kalten Jahreszeit auf einem physiologisch sehr trockenen Substrate wachsen, den saccarophyllen Typus sehr rein zum Ausdruck bringen. Es kommt aber in diesem Zusammenhange noch eine andere Frage zur Sprache, die nämlich, ob die wintergrüne Flora sich hauptsächlich aus solchen Arten zusammensetzt, die das ganze Jahr durch Stärkearmut und Zuckerreichtum ausgezeichnet sind, oder aber ob die Saccarophyllie in diesem Falle als eine Art Saison-Chemismus aufzufassen sei.

Die Belege, durch welche diese Frage und überhaupt das Vorkommen der Saccarophyllie bei den Winterblättern einigermaßen geklärt wird, teile ich jetzt mit, mit der Bemerkung, dass die den Angaben zu Grunde liegenden Beobachtungen, wo nicht anders angegeben ist, in Lund und Umgegend gemacht sind. Sie dürfen indessen Gültigkeit nicht nur für Skandinavien, sondern auch für Nord- und Mittel-Deutschland besitzen. Zuerst sollen die einschlägigen Verhältnisse bei den terrestren Gefässpflanzen behandelt werden, es folgt dann in einem besonderen Abschnitt die wintergrüne submerse Flora sowie einige Ausblicke auf andere Florengebiete. Einige Angaben über das Verhalten der Moose und einiger Thallophyten im Winter folgen erst in einem späteren Abschnitt.

Der mikrochemische Nachweis von Stärke und Zucker wurde in der üblichen Weise geführt. Bei der Zuckerreaktion mit Fehlings Reagenz macht sich bekanntlich der Übelstand geltend, dass auch manche Gerbstoffe die alkalische Kupfer-

¹⁾ E. PRINGSHEIM, Über Turgorregulationen in welkenden Pflanzenteilen, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XLII.

lösung reduciren, was natürlich bei quantitativen Untersuchungen immer berücksichtigt werden muss. Im Mesophyll ist aber der Gerbstoff, wenn überhaupt vorhanden, meistens auf bestimmte Zellen oder Zellschichten beschränkt, wodurch die Möglichkeit gegeben wird, Zucker und Gerbstoff einigermaßen auseinander halten zu können. Dass die in den Winterblättern auftretende Vermehrung des ausgeschiedenen Kupferoxyduls in erster Linie auf Zucker und nicht auf Gerbstoff beruht, davon kann man sich schon durch Anwendung gewisser Gerbstoffreagentien z. B. $K_2Cr_2O_7$, leicht überzeugen.

1) Spezielle Beobachtungen.

Filicineae.

Polypodium vulgare. ²¹/₁₀. In Mesophyll und Schliesszellen ziemlich viel Stärke. ¹³/₁₂. Blätter stärkefrei, zuckerreich.

Scolopendrium officinale. ¹¹/₁₀. Mesophyll und Schliesszellen sehr stärkereich. ¹⁸/₁. Mesophyll stärkefrei, ebenso die meisten Schliesszellen; in einigen offenbar toten (erfrorenen?) Schliesszellen Stärke vorhanden. Mesophyll und Epidermis sehr stärkereich.

Asplenium aculeatum, *A. septentrionale* und *A. Trichomanes* wurden im Herbst und Winter mit analogen Resultaten untersucht.

Equisetaceae.

Equisetum hiemale. ²⁸/₉. Palissadzellen sehr stärkereich. ¹²/₁. Stengel gänzlich stärkefrei, Sklerenchym zuckerreich.

Lycopodiaceae.

Lycopodium clavatum. ²¹/₁₀. Blätter ziemlich stärkereich. ¹⁸/₁. Blätter stärkefrei, zuckerreich.

Coniferae.

Taxus baccata. ⁸/₁₀. Die oberste Schicht des Palissadenparenchyms fast stärkefrei, das ganze übrige Mesophyll (auch das Transfusionsgewebe) überaus stärkereich. Im unteren Teile des Blattes ist indessen die Stärkemenge etwas geringer als im oberen und mittleren Teile. Im Dezember-Januar sind die Blätter vollkommen stärkefrei, geben aber sehr starke Zuckerreaktion.

Pinus austriaca. ¹²/₁₀. Junge Blätter stärkearm, die älteren Blätter ziemlich stärkereich im Mesophyll. Im Dezember-Januar vollkommen stärkefrei, aber sehr zuckerreich.

Thuja dolabrata. ²/₁₀. Das ganze Mesophyll sehr stärkereich. ²/₂. Blätter ganz stärkefrei, überaus zuckerreich.

Thuja occidentalis. ³⁰/₉. Mesophyll sehr stärkereich. ³/₁. Blätter stärkefrei, sehr zuckerreich.

Verschiedene andere *Coniferen*, deren Blätter im Dezember und Januar auf Zucker geprüft wurden, erwiesen sich sehr zuckerreich (*Pinus silvestris*, *P. Jeffreyi*, *P. austriaca*, *Abies Nordmanniana*, *A. excelsa* u. s. w.).

Gnetaceae.

Ephedra Nebulensis. Im Winter (¹¹/₁₂, ²¹/₁) erwiesen sich sowohl das Chlorenchym wie das Mark- und Gefässbündelgewebe vollkommen stärkefrei, aber sehr zuckerreich.

Juncaceae.

Juncus platycarpus. Die Halme persistiren grösstenteils während des Winters. ¹⁰/₁₀. Die äusseren palissadförmigen Zellen stärkefrei, das innere Grundgewebe sehr stärkereich. ³/₁. Alle Zellen stärkefrei, zuckerreich.

Luzula maxima. ¹²/₁₀. Mesophyll sehr stärkereich. ³/₁. Mesophyll und Schliesszellen stärkefrei, sehr zuckerreich (nach Invertirung).

Cyperaceae.

Carex maxima. ¹⁰/₁₀. Assimilationsparenchym sehr stärkereich, am meisten in der nach der morphologischen Unterseite schauenden Schicht. ⁶/₁. Blatt stärkefrei, sehr zuckerreich.

Cladium Mariscus: wie *Carex*.

Gramineae.

Die im Winter untersuchten Gräser (*Festuca* und *Poa*-Arten mit teilweise erhaltenen grünen Blättern) erwiesen sich in Bezug auf Mesophyll und Schliesszellen stärkefrei und ziemlich zuckerreich.

Araceae.

Arum italicum. ¹³/₁₀. In den Schliesszellen viel Stärke, Mesophyll stärkefrei. ⁴/₁. Blätter ganz stärkefrei, sehr zuckerreich.

Liliaceae.

Lilium candidum. ³⁰/₉. Mesophyll fast stärkefrei, in den Schliesszellen viel Stärke. Im Januar vollkommen stärkefrei, dabei sehr zuckerreich.

Ruscus aculeatus. ³⁰/₉. Stärke in den Schliesszellen, sonst stärkefrei. Im Dezember—Januar stärkefrei.

Einige *Allium*-arten mit wintergrünen Blättern (*Allium carinatum* u. a.) erwiesen sich im Januar stärkefrei und sehr zuckerreich.

Yucca filamentosa. ³⁰/₉. Mesophyll ganz stärkefrei. ⁵/₁. Blätter stärkefrei, sehr viel Zucker. *Rhodea japonica*: wie *Yucca*.

Irideae.

Die *Iris*-arten mit teilweise persistirenden Blättern (*Iris florentina* *I. neglecta*, *I. Monnieri*) erwiesen sich im Winter (Dezember) stärkefrei, aber im ganzen Mesophyll sehr zuckerreich. Im Herbst (¹⁰/₁₀) sind die Blätter im Mesophyll auch stärkefrei, in den Schliesszellen ist aber ziemlich viel Stärke vorhanden.

Alsinaceae.

Holosteum umbellatum. Im Winter ist die Pflanze bei Temperaturen unter Null in Stengel und Blättern vollkommen stärkefrei, dabei reich an Zucker. Da *Holosteum* als sehr zeitige Frühjahrs-pflanze auf recht niedrige Temperaturen abgestimmt ist, so wird das Wachstum und die Transpiration oft schon im Winter bei vorübergehenden Temperatursteigerungen aufgenommen, und demgemäss findet man oft schon im Januar sowohl in den Schliesszellen wie im Mesophyll erhebliche Stärkemengen, die bei sinkender Temperatur wieder verschwinden. Die Blätter bilden Anthocyan, aber immer erst Ende März, Anfang April, nicht im Winter.

Stellaria media und *Arenaria serpyllifolia* verhalten sich in Bezug auf den Kohlehydratwechsel im Winter ganz wie *Holosteum*.

Cerastium bosniacum. ¹⁰/₁₀. Im Schwammparenchym sehr kleine Stärkemengen, dagegen viel Stärke in den Palissaden; fast keine Zuckerreaktion. Im Januar: Blätter vollkommen stärkefrei, starke Zuckerreaktion.

Cerastium hirsutum stimmt mit der vorigen Art überein, ebenso *Arenaria graminifolia*.

Silenaceae.

*Dianthus caesi*us. Blätter im Oktober sehr stärkereich; im Dezember stärkefrei, zuckerreich.

Andere *Dianthus*-Arten sowie *Saponaria officinalis* und *Silene*-sp. stimmen mit *Dianthus caesi*us überein.

Ranunculaceae.

Anemone Hepatica. ¹⁸/₁₀. Mesophyll und Schliesszellen sehr stärkereich; in der unteren Epidermis zahlreiche Chloroplasten, welche ebenfalls Stärkekörner enthalten. ¹⁵/₁. Blätter ganz stärkefrei, sehr zuckerreich.

Ranunculus gramineus und *R. abortivus*. ¹⁵/₁. Blätter stärkefrei, zuckerreich.

Helleborus antiquorum. ³⁰/₉. Mesophyll stärkefrei, Schliesszellen stärkereich. ¹³/₁. Blätter ganz stärkefrei.

Helleborus foetidus und *H. multifidus* wie die vorige Art.

Berberideae.

Berberis buxifolia. ³/₁₀. Viel Stärke in Mesophyll und Schliesszellen. ²¹/₁₂. Blätter stärkefrei, zuckerreich.

Mahonia Aquifolium. Blätter im Winter ganz stärkefrei, aber verhältnismässig arm an reduzierenden Zuckerarten (schlecht ernährte Sträucher).

Epimedium chrysanthum. ¹⁸/₁₀. Mesophyll, besonders das Schwammparenchym, stärkereich, ebenso die untere Epidermis; Schliesszellen stärkearm; obere Epidermis auch etwas Stärke. ¹³/₁. Blätter vollkommen stärkefrei, zuckerreich.

Papaveraceae.

Manche *Papaver*-Arten (*Pap. Argemone*, *dubium* u. s. w.) keimen im Spätsommer oder im Herbst und entwickeln dann eine im Winter persistirende Blattrosette, deren Blätter (durch Epinastie) dem Boden angepresst sind. Im Herbst erwiesen sich diese Blätter stärkereich (³⁰/₉) im Winter (¹⁷/₁₂) stärkefrei, aber sehr zuckerreich.

Chelidonium majus. Die im Winter persistirenden Grundblätter sind im Herbst (²¹/₉) ziemlich stärkereich, im Winter (¹⁷/₁₂) ganz stärkefrei, aber zuckerreich.

Cruciferae.

*Arabis albid*a. ¹/₁₀. Die oberste Palissadenschicht stärkefrei, das übrige Mesophyll, besonders das Schwammparenchym strotzend voll von Stärke. Im Palissadenparenchym deutliche Zuckerreaktion, sehr schwach im Schwammparenchym. ³/₁. Blätter vollkommen stärkefrei, sehr zuckerreich.

Aubrietia graeca und *A. Libanotica*: wie *Arabis*.

Iberis sempervivens. ³⁰/₉. Mesophyll stärkefrei, Schliesszellen stärkehaltig. ²¹/₁₂. Blätter ganz stärkefrei, zuckerreich.

Cochlearia danica, *Isatis tinctoria*, *Bunias orientalis*, *Capsella Bursa pastoris*, *Erysimum* waren im Januar alle stärkefrei, aber sehr zuckerreich.

Resedaceae.

Reseda luteola. Die überwinternden grundständigen Blättern enthalten im Herbst erhebliche Stärkemengen im Mesophyll ($^{31/10}$) sind aber im Winter ($^{16/12}$) ganz stärkefrei und zuckerreich.

Violaceae.

Viola odorata. ($^{28/9}$). Blätter ziemlich stärkehaltig; $^{80/12}$ stärkefrei, zuckerreich.
Viola tricolor: wie die vorige Art.

Cistaceae.

Helianthemum grandiflorum. $^{10/10}$. Das ganze Mesophyll überaus stärkehaltig. Rindenparenchym, Mark und Markstrahlen des Stengels ebenfalls sehr stärkehaltig.
 $^{3/1}$. Vollkommen stärkefrei (auch im Sprossachsel), sehr zuckerreich.
Helianthemum rosmarinifolium und *H. ölandicum*: wie die vorige Art.

Euphorbiaceae.

Euphorbia Myrsinites und *E. Lathyris*. $^{2/1}$. Blätter stärkefrei, sehr zuckerreich.
Pachysandra procumbens. $^{12/10}$. Mesophyll stärkefrei; Schliesszellen stärkehaltig. $^{17/12}$. Blätter stärkefrei, zuckerreich.

Buxaceae.

Buxus sempervirens. $^{10/10}$. Die Palissadenzellen stärkefrei; Schwammparenchym stärkehaltig, die zwei untersten Schichten stärkehaltig. $^{18/1}$. Blätter ganz stärkefrei, überaus zuckerreich.

Empetraceae.

Empetrum nigrum. $^{21/10}$. Mesophyll überaus stärkehaltig. $^{23/12}$. Blätter stärkefrei, sehr zuckerreich.

Oxalidaceae.

Oxalis Acetosella. $^{18/10}$. Mesophyll sehr stärkehaltig. $^{16/12}$. Blätter vollkommen stärkefrei, zuckerreich.

Linaceae.

Linum perenne und *L. alpestre*. $^{3/10}$. Viel Stärke im Mesophyll und Schliesszellen. $^{12/12}$. Blätter stärkefrei, zuckerreich.

Geraniaceae.

Diejenigen *Geranium*-arten, die in den floristischen Handbüchern als einjährig bezeichnet werden (*Geranium pusillum*, *G. molle* u. a.) und mit rosettenförmig angeordneten Blättern überwintern, besitzen im Herbst viel Stärke im Mesophyll ($^{11/10}$), sind aber im Winter stärkefrei und zuckerreich.

Celastraceae.

Evonymus radicans und *E. japonicus*. $^{11/10}$. Mesophyll überaus stärkehaltig, $^{12/12}$. Blätter vollkommen stärkefrei, sehr zuckerreich.

Aquifoliaceae.

Ilex Aquifolium. $^{8/10}$. Im Schwammparenchym reichliche Stärkemengen, wenig im Palissadenparenchym. $^{2/1}$. Blätter ganz stärkefrei, ziemlich starke Zuckerreaktion; in den Schliesszellen, Epidermiszellen und im Mesophyll ziemlich viel Fett.

Crassulaceae.

Sedum Corsicum. $^{30/9}$. Die cylindrischen Blätter enthalten im oberen Teile und in der Mitte sehr grosse Stärkemengen (im Mesophyll). Im unteren Teile sind auch beträchtliche Stärkemengen vorhanden, aber merkbar weniger als im oberen Teile. $^{18/12}$. Blätter stärkefrei, sehr zuckerreich.

Sedum rupestre. $^{1/10}$. Mesophyll der Blätter überaus stärkehaltig; und die jungen und jüngsten Blätter sind mit Stärke vollgeproft. $^{12/12}$. Blätter vollkommen stärkefrei, sehr zuckerreich, dabei auch ziemlich viel Öl in den meisten Mesophyllzellen. Wie *S. rupestre* verhalten sich auch alle übrigen untersuchten *Sedum*-arten (*S. acre*, *sexangulare*, *dasyphyllum*, *reflexum*).

Sempervivum Requiemii. $^{18/10}$. Sämtliche Mesophyllzellen stärkehaltig, auch junge, nur 1 cm lange Blätter sind sehr stärkehaltig; im Grundgewebe des Sprossachsels auch viel Stärke. $^{5/1}$. Blätter ganz stärkefrei, sehr zuckerreich, Sprossachsel ebenso.

Mit *S. Requiemii* stimmen *S. montanum*, *S. Braunii*, *S. Stephani*, vollkommen überein.

Saxifragaceae.

Saxifraga cordifolia. $^{18/10}$. Das ganze Mesophyll sehr stärkehaltig, besonders die Palissadenzellen. Epidermiszellen an der Oberseite etwas Stärke, die an der Unterseite stärkehaltig. $^{2/1}$. Mesophyll, Epidermis und Schliesszellen vollkommen stärkefrei, aber zuckerreich.

Saxifraga aizoides. Mesophyll stärkehaltig, Schliesszellen stärkehaltig, Epidermis sonst stärkefrei. $^{2/1}$. Blatt gänzlich stärkefrei, zuckerreich.

Saxifraga umbrosa. ¹¹/₁₀. Ältere Blätter: die roten Partien stärkefrei, die grünen sehr stärkeereich; die älteren, *gelben* Blätter enthalten im Mesophyll massenhaft grosse Stärkekörner, um welche die Chloroplasten dünne Häute bilden. Jüngere Blätter durchgängig sehr stärkeereich. ³/₁. Blätter vollkommen stärkefrei, aber sehr zuckerreich.

Saxifraga serrata, *S. multicaulis*, *S. geoides*, *S. geraniifolia*, *S. decipiens*. ⁴/₁₀. Mesophyll und Schliesszellen bei allen diesen Arten sehr stärkeereich, oft ganz vollgepropft mit grossen Stärkekörnern. ³/₁. Blätter stärkefrei, sehr zuckerreich.

Saxifraga palmata. ³⁰/₉, ³/₁. Wie die Vorigen.

Rosaceae.

Geum urbanum. ¹³/₁₀. Grosse Stärkemengen im ganzen Mesophyll; in den Schliesszellen und in den unteren Epidermiszellen ebenfalls reichliche Stärkemengen. ²⁰/₁₂. Blätter stärkefrei, sehr zuckerreich.

Potentilla micrantha. ¹²/₁₀. Viel Stärke im Mesophyll und Schliesszellen. ¹⁵/₁₂. Blätter stärkefrei, zuckerreich.

Drupaceae.

Prunus Laurocerasus. ³⁰/₉. Pallissadzellen stärkefrei, im Schwammparenchym reichliche Stärkemengen. ³⁰/₁₂. Blätter vollkommen stärkefrei, ziemlich zuckerreich.

Pomaceae.

Cotoneaster buxifolia. ¹⁸/₁₀. Mesophyll äusserst stärkeereich, sowohl Schwamm- wie Palissadenparenchym. ⁵/₁. Blätter stärkefrei, sehr zuckerreich.

Araliaceae.

Hedera Helix. ³⁰/₉. Viel Stärke im ganzen Mesophyll. ²¹/₁₂. Blätter stärkefrei, sehr zuckerreich; in den Schliesszellen und im Mesophyll ziemlich viel Öl.

Umbelliferae.

Von manchen *Umbelliferen* (*Anthriscus*, *Myrrhis*, *Carum*) entwickeln die einjährigen Pflanzen Blätter, welche den Winter unbeschädigt durchmachen, und im Herbst (⁸/₁₁) stärkeereich, im Winter aber (¹¹/₁₂) stärkefrei und zuckerreich sind.

Aristolochiaceae.

Asarum europaeum. ³⁰/₉. In Mesophyll deutliche, aber nicht besonders grosse Stärkemengen. ¹⁰/₁. Blätter stärkefrei, ziemlich zuckerreich.

Bicornes.

Vaccinium vitis idaea. ²¹/₁₀. Mesophyll sehr stärkeereich, in den Epidermiszellen der unteren Blattseite auch viele kleine Stärkekörner. ⁵/₁. Blätter ganz stärkefrei, sehr zuckerreich.

Calluna vulgaris. ²¹/₁₀. Mesophyll sehr stärkeereich, besonders in Palissadenparenchym. ⁵/₁. Blätter stärkefrei, sehr zuckerreich.

Erica Tetralix: wie *Calluna*.

Pyrola minor. ²¹/₁₀. Mesophyll stärkeereich; die Epidermiszellen der Unterseite enthalten grosse Chloroplasten mit mehreren kleinen Stärkekörnern. Schliesszellen stärkefrei. ⁶/₁. Das ganze Blatt stärkefrei, sehr zuckerreich.

Pyrola secunda stimmt mit *Pyrola minor* überein.

Myrtillus nigra. ²¹/₁₀. Die einjährigen Sprosse, welche ein gut entwickeltes Assimilationsparenchym besitzen, führen in der Epidermis, der Rinde sowie im Mark und Markstrahlen grosse Stärkemengen. Im Winter sind diese Sprosse ganz stärkefrei, aber sehr zuckerreich.

Primulaceae.

Lysimachia Nummularia. ²⁵/₉. Mesophyll sehr stärkeereich. ¹⁷/₁₂. Blätter vollkommen stärkefrei, sehr zuckerreich.

Plumbagineae.

Armeria elongata und *A. maritima*. ⁷/₁₀. In Mesophyll und Schliesszellen viel Stärke. ⁸/₁₂. Blätter stärkefrei, zuckerreich.

Borragineae.

Myosotis arvensis. ²⁷/₁₀. Junge Blattrosetten: Mesophyll und Schliesszellen ziemlich stärkeereich. ²/₁. Blätter ganz stärkefrei, zuckerreich.

Scrophulariaceae.

Veronica saxatilis. ²⁷/₉. Ziemlich viel Stärke in den Schliesszellen und im ganzen Mesophyll. ³⁰/₁₂. Blätter vollkommen stärkefrei, zuckerreich. Mit analogen Resultat wurden *V. fruticosa*, *V. pinguifolia*, *V. Chamaedrys*, *V. agrestis*, *V. hederæfolia* und *V. officinalis* untersucht.

Verbascum Thapsus. Die grossen, im Herbst dem Boden anliegenden Blätter der einjährigen Pflanzen enthalten im Oktober viel Stärke in Mesophyll und Schliesszellen. In Dezember erwiesen sich die Blätter ganz stärkefrei, und sehr zuckerreich.

Auch die überwinternden Blätter von *Pentstemon* sp., *Linaria genistaefolia* erhielten im Dezember viel Zucker, keine Stärke.

Labiatae.

Thymus Chamaedrys. ^{11/10}. Das ganze Mesophyll, auch das Palissadenparenchym überaus stärkereich. ^{12/12}. Blätter ganz stärkefrei, sehr zuckerreich — *Thymus Corsicus* ebenso.

Teucrium alpinum. ^{18/10}. Mesophyll sehr stärkereich, die Stärke über das ganze Mesophyll gleich verteilt. ^{23/12}. Blätter stärkefrei, zuckerreich.

Galeobdolon luteum. ^{21/9}. Mesophyll und Schliesszellen stärkereich. ^{30/11}. Blätter vollkommen stärkefrei, zuckerreich.

Ajuga reptans. Wie *Galeobdolon*.

Gentianaceae.

Die *Gentiana*-arten gehören zu den typischen Saccarophyllen STAHL's und es war demnach nicht befremdend, dass *Gentiana acaulis* sowohl im Oktober wie im Winter völlig stärkefreie Blätter besass. Im Winter ist der Zuckergehalt besonders reichlich.

Apocynaceae.

Vinca minor. ^{11/10}. Blätter sehr stärkereich am meistens in den mittleren Mesophyllschichten, in den wenig stärkereichen Zellen viele kleine Öltröpfchen. ^{20/1}. Blätter ganz stärkefrei, sehr zuckerreich; ziemlich viel Öl in den meisten Mesophyllzellen und in den Schliesszellen.

Vinca angustifolia. Das ganze Mesophyll überaus stärkereich, am meisten in den mittleren Schichten. Im Winter (^{21/1}) stärkefrei, zuckerreich.

Vinca latifolia: wie die Vorigen.

Compositae.

Homogyne alpina. ^{10/10}. Mesophyll und Schliesszellen ziemlich stärkereich. ^{16/12}. Blätter stärkefrei, zuckerreich.

Bellis perennis. ^{16/12}. Mesophyll stärkehaltig, ebenso die Epidermiszellen der Unterseite der Blätter. ^{18/12}. Blätter ganz stärkefrei, zuckerreich.

Hieracium Pilosella. ^{1/9}. Mesophyll ziemlich stärkereich. ^{17/12}. Blätter vollkommen stärkefrei, zuckerreich.

2) Allgemeine Ergebnisse in Bezug auf den Kohlehydratstoffwechsel.

Die speziellen Belege, welche im Vorigen mitgeteilt worden, beziehen sich auf etwa 130 Gefässpflanzen, die sich wieder auf etwa vierzig verschiedene Familien verteilen. Die an allen diesen Arten angestellten Beobachtungen bestätigen ausnahmslos meine schon früher gemachte Angabe, dass die Blätter der wintergrünen Pflanzen im Winter — wenigstens in Skandinavien und Norddeutschland — vollkommen stärkefrei sind. Ebenso geht aus den mitgeteilten Belegen hervor, dass die wintergrünen Blätter zur Winterzeit fast immer erhebliche, oft auffallend grosse Mengen direkt reduzierender Zuckerarten enthalten. Die wintergrüne Flora dokumentiert sich also in der kalten Jahreszeit als entschieden saccarophyll.

Indessen lehrt die Untersuchung der betreffenden Blätter in verschiedenen Jahreszeiten, dass diese Saccarophyllie nur eine temporäre Erscheinung ist, und dass die überwiegende Mehrzahl der wintergrünen Pflanzen im Sommer typische Stärkeblätter besitzen. Dagegen ist die Zahl der Wintergrünen mit konstanter (echter) Saccarophyllie auffallend klein, was vielleicht damit zusammenhängt, dass die Xerophyten sich in unseren Breiten nur im geringen Massstabe an der Zusammensetzung der wintergrünen Flora beteiligen. Von den untersuchten Wintergrünen zeichnen sich eigentlich nur folgende durch mehr oder weniger konstante Saccarophyllie aus: *Helleborus foetidus*, *antiquorum* und *multifidus*, *Gentiana acaulis*, *Euphorbia Myrsinites* und *E. Lathyris*, *Pachysandra*, *Lilium candidum*, *Allium*-arten, *Ruscus*, *Rhodea japonica*, *Yucca filamentosa*, *Iris*-arten, *Arum italicum*.

Die übrigen Arten zeichnen sich fast alle durch im Sommer stärkereiche Blätter aus, welche im Herbst gewöhnlich ein Stärkemaximum erreichen. Die wintergrünen Blätter erreichen dies Stärkemaximum ungefähr zur selben Zeit, wo nach FISCHERS Untersuchungen das Stärkemaximum der Bäume eintritt, in unseren Breiten also Ende September—Oktober. Diese herbstliche Stärkeanhäufung, die sich ausscheidend auch in den nicht wintergrünen Laubblättern bemerkbar macht¹⁾, dürfte teilweise auf einer durch erbliche Peridiocität bedingten Disposition des Plasma resp. der Chloroplasten beruhen, teilweise kommt sie zweifelsohne dadurch zustande, dass die tagsüber durch Assimilation gebildete Stärke wegen des nächtlichen Temperaturfalls nicht auswandern kann. Jedenfalls kann man sich leicht davon überzeugen, dass im Herbst das Mesophyll mancher wintergrünen Blätter schon früh morgens mit Stärke voll gegropft ist. Dies wurde z. B. ^{27/9} 7 Uhr morgens für *Homogyne alpina*, *Veronica saxatilis*, *Saxifraga serrata* und *S. palmata* konstatiert; ^{10/10} 7 Uhr morgens für *Ilex Aquifolium*, *Taxus baccata*, *Sedum corsicum*, *Semprevivum Requienii* u. s. w.

Von den uns interessierenden Wintergrünen fallen besonders zwei Gruppen, die *Ericacéen* und die *Crassulacéen*, durch einen kolossalen Stärkereichtum im Herbst

¹⁾ Vgl. BERTHOLD, Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation, Teil 1, passim.

auf. Die dicken Blätter der *Sempervivum*- und *Sedum*-arten strotzen dann förmlich von Stärke, und das Mesophyll der Blätter von *Vaccinium*, *Erica Tetralix*, *Calluna vulgaris*, *Pyrola*-arten u. s. w. ist zu jener Zeit so stärkereich wie sonst nie. Diese ausgeprägte Amylophyllie wirkt ja im ersten Augenblick etwas befremdend bei Pflanzen, die wie die *Crassulacéen* und *Ericinéen* so zu sagen einen xerophyten Ruf haben. Man hat aber nach meiner Ansicht unter den Xerophyten wenigstens zwei verschiedene Gruppen zu unterscheiden, einerseits diejenigen Xerophyten, welche in Gegenden mit überwiegend trockenem Klima zu Hause sind, und andererseits solche, welche trockene Lokalitäten in sonst nicht regenarmen Ländern bewohnen. Zur letzteren Kategorie gehören u. a. die Nord- und Mitteleuropäischen *Crassulacéen* und bis zu einem gewissen Grade auch die bei uns heimischen *Ericinéen*, deren Stärkereichtum sehr gut zu der zeitweise ausgiebigen Transpiration korrespondiert¹⁾.

Beim Herannahen des Winters, meistens im Laufe des November werden nun diese Stärkemengen aufgelöst und in Zucker verwandelt. Der physiologische Mechanismus dieser Stärkeaflösung, welche einerseits durch erbliche Periodicität bedingt ist, andererseits durch die im Spätherbst eintretende Temperaturerniedrigung ausgelöst wird, ist noch wenig aufgeklärt. Dass die Stärkeaflösung in diesem wie in anderen Fällen auf pflanzlichem Gebiete durch diastatische Fermente bewirkt wird, kann ja nicht bezweifelt werden, allein in Anbetracht der auffallenden Raschheit, womit sich dieser Prozess bei Temperaturen dicht am Nullpunkt abspielt, könnte man die Frage aufwerfen, ob hier nicht Beschleuniger der Fermentwirkung mit im Spiele sind. Die Versuche von EFFRONT²⁾ haben ja schon vor einigen Jahren gezeigt, dass die Verzuckerung von Stärke durch Zusatz von beispielsweise 0,05 % Asparagin siebenmal mehr gefördert wird als beim Asparaginfreien Kontrollversuch, und auch die Wirkung der tryptischen Fermente soll nach den in jüngster Zeit gemachten Erfahrungen durch Zusatz von Aminosäuren beschleunigt werden. Andererseits scheint es aus einigen Befunden MÜLLER-THURGAUS hervorzugehen, dass die Proteinstoffe der Pflanze durch Temperaturerniedrigung einen gewissen Zerfall erleiden, indem süsse Kartoffel eine Zunahme der nichtproteinartigen stickstoffhaltigen Reservestoffe zeigten³⁾. Bei dem Zerfall der Eiweisstoffe wäre ja die Bildung von Asparagin resp. andere Aminosäuren sehr wohl denkbar, die dann als Beschleuniger bei der Stärkeaflösung eine Rolle spielten. Irgend welche Belege, welche diese Auffassung stützen konnten, habe ich gegenwärtig nicht zu verzeichnen; die Annahme scheint mir doch einer genaueren Prüfung wert, besonders da es schon durch MÜLLER-THURGAU'S Untersuchungen bekannt ist, dass bei niedriger Temperatur die Stärkeaflösung zuerst langsam, dann aber ziemlich schnell verläuft.

¹⁾ Vgl. STAHL, Der Sinn der Mykorrhizenbildung, Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXXIV, p. 596—597, wo auch der biologische Polymorphismus der Xerophyten hervorgehoben wird.

²⁾ EFFRONT, Die Diastasen und ihre Rolle in der Praxis. Deutsche Übersetzung von Dr. Max Bücheler I. Band. p. 127.

³⁾ MÜLLER-THURGAU, Ueber Zuckeranhäufung in Pflanzenteilen in Folge niedriger Temperatur, Landwirtschaftl. Jahrb. Bd. XI (1882) p. 819—823.

Von bestimmten Interesse ist, dass auch die Blätter derjenigen Bäume, die man seit FISCHERS Untersuchungen als Fettbäume bezeichnet, sich im Winter durch Zuckerreichtum auszeichnen. Zu den Fettbäumen gehören bekanntlich, ausser *Tilia* und *Betula*, die *Coniferen*, deren Blattorgane im Winter auch einen vermehrten Fettgehalt zeigen. Die Nadeln sämtlicher untersuchten *Coniferen*, die im Winter darauf geprüft werden, gaben eine sehr starke Zuckerreaktion. Eine winterliche Vermehrung des Fettes lässt sich mikrochemisch auch bei manchen andern wintergrünen Blättern nachweisen, so z. B. bei *Ilex*-arten, *Sedum*, *Pachysandra*, *Evonymus*, *Viburnum*, *Hieracium Pilosella*¹⁾ u. s. w., alle Arten, deren Blätter in Winter auch relativ viel Zucker enthalten. Ein gegenseitiges Vikariieren von Fett und Zucker als winterliche Reservestoffe der Blätter, lässt sich, so weit meine Untersuchungen reichen, bei den wintergrünen Blättern nicht annehmen.

Auch bei Zuckerblättern ist ein Kohlehydratwechsel analog dem im Vorigen behandelten zweifelsohne vorhanden, obwohl derselbe auf mikrochemischen Wege nicht so leicht nachweisbar ist. Doch lässt es sich nicht verkennen, dass manche typische Zuckerblätter z. B. die von *Yucca filamentosa*, *Lilium candidum* u. a. im Winter eine viel stärkere Zuckerreaktion geben als im Sommer und Herbst. Diese Vermehrung der reduzierenden Kohlehydrate dürfte auch in derselben Weise zustande kommen wie bei den Stärkeblättern, also einerseits durch eine bei der niedrigeren Temperatur eintretenden Hemmung der Auswanderung der Assimilationsprodukte, andererseits durch Aufspaltung von gelösten Polysacchariden. So enthalten die Rhizome und demgemäss wohl auch die Blätter von *Gentiana lutea* ein Trisaccharid, die von A. MEYER entdeckte Gentianose²⁾, und in den Blättern von *Yucca* findet sich ein anderes, zu der Inulingruppe gehörendes Polysaccharid, das Sinistrin³⁾. Da im Sommer der Gehalt der Yuccablätter an Traubenzucker recht gering ist, im Winter dagegen die Zuckerreaktion äussert kräftig ausfällt, so erscheint es wahrscheinlich, dass das Sinistrin ebenso wie die Stärke im Winter in einfachere Kohlehydrate (Hexosen) gespalten wird. Auch die Gentianose dürfte vielleicht einem ähnlichen Schicksal erliegen, doch fehlen zur Zeit nähere Untersuchungen hierüber.

Im Frühling, wenn die Vegetation wieder aus der Winterruhe erwacht, erfolgt in den wintergrünen Blättern eine Rückbildung der Stärke, die mit der in den

¹⁾ Einige von diesen Pflanzen enthalten auch im Sommer fettes Öl als Elaiosphären, besonders im Palissadenparenchym, welche anscheinend nicht wieder in den Stoffwechsel hineingezogen werden (Vgl. LIDFORSS, Studier öfver elaiosfärer i örtbladens mesofyll och epidermis, Lunds univ. årsskrift 1893). Das Fett, warum es sich hier handelt tritt meistens als im Plasma gleichmässig verteilte Tröpfchen auf. — Einen vermehrten Fettgehalt bei den wintergrünen Blättern hat auch CZAPEK konstatiert.

²⁾ Vgl. CZAPEK, Biochemie Bd. I p. 225, 362.

³⁾ ARTHUR MEYER, Über die Assimilationsprodukte der Laubblätter angiospermer Pflanzen, Bot. Zeit. Jahrg. 43 (1885) p. 737.

Baumstämmen zur selben Zeit stattfindenden Stärkeregeneration vollkommen analog ist. Dieser Vorgang erfolgt in Südschweden meistens Anfang und Mitte April, in günstigen Fällen schon im März oder sogar Ende Februar. Das für die Stärkeregeneration nötige Temperaturminimum liegt indessen für verschiedene Pflanzen verschieden hoch, am niedrigsten bei gewissen *plantae annuae hiemantes*, von denen z. B. *Holosteum umbellatum* schon bei Temperaturen unter $+5^{\circ}$ die Stärke regeneriert, so dass die Blätter dieser Pflanze bisweilen schon im Januar stärkehaltig sind; beim Sinken der Temperatur wird dann die Stärke wieder aufgelöst. Allgemein tritt aber erst die Stärkeregeneration im Frühling ein, wenn der Boden aufgetaut ist, und die Blätter das Transpirationsgeschäft wieder aufnehmen können. Zur selben Zeit setzt aber auch die Assimilation ein, doch lässt sich in vielen Fällen durch Versuche im Dunkeln eine aus präformierten Kohlehydraten stattfindende Stärkeregeneration exakt nachweisen.

Solche Versuche gelingen indessen, wie ich schon in meiner vorläufigen Mitteilung hervorgehoben habe, mit abgeschnittenen Blättern nicht so prompt wie mit Baumzweigen, in denen die Stärkeregeneration im Dunkeln bei günstiger Temperatur sehr schnell erfolgt. Allerdings wird in den Schliesszellen die Stärkeregeneration sehr rasch, unter Umständen schon nach einer halben Stunde, bemerkbar, allein das Mesophyll bleibt in vielen Fällen, trotz günstiger Temperatur, fortwährend stärkefrei. Dies Ausbleiben der Stärkeregeneration wird zweifelsohne dadurch bedingt, dass die Spaltöffnungen im Dunkeln geschlossen bleiben, wodurch der für diesen Vorgang nötige Gasaustausch bezw. Sauerstoffzutritt verhindert wird. Für diese Annahme spricht u. a. der Umstand dass eine Stärkeregeneration im Dunkeln verhältnismässig leicht und ausgiebig bei solchen Blättern erzielt werden kann, die durch ein besonders reich entwickeltes Interzellulärsystem gewissermassen von der äusseren Atmosphäre unabhängig sind (*Scolopendrium*, *Empetrum* u. s. w.).

In meiner schon öfters erwähnten ersten Mitteilung habe ich darauf aufmerksam gemacht, dass man in den wintergrünen Blättern durch Anbringen von Ritzen, bezw. Herstellen von Schnittflächen eine lokale Stärkebildung hervorrufen kann. Ich deutete diesen Befund zu Gunsten der Auffassung, dass die Ursache des Ausbleibens der Stärkeregeneration im Dunkeln auf einen durch den Spaltenverschluss bedingten Sauerstoffmangel beruhe, ähnlich wie STAHL gefunden hat, dass die Ableitung der Kohlehydrate durch Verklebung der Spaltöffnungen mit Cacaowachs verzögert wird¹⁾. CЗАРЕК²⁾ macht nun auf eine andere Möglichkeit aufmerksam, dass nämlich die Stärkebildung durch den traumatischen Reiz der Verwundung hervorgerufen wäre. Es ist wohl möglich, dass ein traumatischer Reiz hier auch mit im Spiele ist, doch möchte ich darauf aufmerksam machen, dass der verschiedene Verhalten der Lenticellen-führenden Zweige und der Spaltöffnungsführenden Laubblätter doch kaum anders als eben durch das verschiedene Verhalten dieser

¹⁾ STAHL, Einige Versuche über Assimilation und Transpiration. Bot. Zeit. 1894.

²⁾ CЗАРЕК, Ueber den Kohlehydratstoffwechsel der Laubblätter im Winter, Ber. d. deutsch. botan. Ges. 1901.

Einrichtungen gedeutet werden kann; wissen wir doch seit KLEBAHNS Untersuchungen, dass die Lenticellen auch im Winter Luft hindurchlassen, während die Schliesszellen der meisten Wintergrünen in unseren Breiten den ganzen Winter durch hermetisch geschlossen bleiben. Jedenfalls beweist aber die nach Verwundung im Dunkeln auftretende Stärkeregeneration, dass das Mesophyll der wintergrünen Blätter zu der betreffenden Zeit Zuckermengen enthalten, die für eine ausgiebige Stärkebildung genügen.

3) Ausblicke auf andere Florengebiete.

1) Oberitalien.

In Anbetracht der allgemeinen Verbreitung der jetzt besprochenen Stoffmetamorphosen bei der skandinavischen und norddeutschen Flora schien es mir von Interesse, die wintergrüne Vegetation eines südlicher gelegenen Florengebietes in Bezug auf die nämlichen Verhältnisse zu prüfen. Ich unternahm deshalb schon vor mehreren Jahren, im Winter 1897—98, eine Reise nach Ober-Italien, und bekam, dank der Liebenswürdigkeit des Herrn Prof. SACCARDO, im botanischen Institute zu Padua einen Arbeitsplatz, so dass ich die schöne wintergrüne Vegetation des dortigen botanischen Gartens an Ort und Stelle untersuchen konnte. Besonders interessierten mich die wintergrünen Hartlaubgewächse, die bekanntlich ein sehr charakteristisches Element der Mittelmeerflora ausmachen.

Es zeigte sich bald, dass auch hier, im nördlichen Mittelmeergebiet ähnliche Verhältnisse obwalten wie im Norden, indem die persistierenden Blätter im Winter meistens ihre Stärke verlieren und dabei einen auffallenden Zuckerreichtum zeigen. Aus meinen in Padua gemachten Aufzeichnungen mögen folgende hier Platz finden:

3—8 Januar:

<i>Magnolia grandiflora</i>	Blätter gänzlich stärkefrei, sehr zuckerreich.
<i>Erybothrya japonica</i>	» » » » »
<i>Aucuba himalaica</i>	» » » » »
<i>Passiflora caerulea</i>	» » » » »
<i>Ligustrum italicum</i>	» » » » »
<i>Crataegus</i> sp.	» » » » »
<i>Laurus nobilis</i>	» » » » »
<i>Viburnum suspectum</i>	» » » » »
<i>Olea europaea</i>	» » » wenig Zucker.
<i>Osmanthus</i> sp.	» » » » »
<i>Prunus Laurocerasus</i>	» » » zuckerreich.
<i>Ficus scandens</i>	» » » » »

<i>Choisya</i> sp.	Blätter gänzlich stärkefrei, sehr zuckerreich.
<i>Iris florentina</i>	» » » » »
<i>Scilla campanulata</i>	» » » » »
<i>Juniperus communis</i>	Blätter ziemlich stärkereich.

Es geht aus diesen Beobachtungen hervor, dass auch in Gebieten mit so mildem Klima wie die Mittelmeerregion sich im Winter ganz analoge Stoffumwandlungen vollziehen wie in nördlichen Regionen, indem die wintergrünen Blätter dann ihre Stärke verlieren, während gleichzeitig der Zuckerreichtum Platz greift. Dass von den untersuchten Pflanzen zwei *Oleaceen*, *Osmanthus* sp. und *Olea europaea*, auch im Winter zuckerarm sind, hängt offenbar damit zusammen, dass bei diesen Pflanzen der nicht reduzierende Mannit die reduzierenden Zuckerarten zum grössten Teile vertritt¹⁾.

Die Stärkeregeneration begann im Winter 97—98 in Padua schon Mitte Januar, als die Temperatur einige Tage ungefähr die gleiche Höhe erreicht hatte wie in Südschweden im April. Schon mehrere Tage früher, als noch die Blätter der übrigen Pflanzen im Freien stärkeleer waren, hatte ein im botanischen Garten kultivierter *Juniperus communis* die Stärke so ausgiebig regeneriert, dass das Mesophyll förmlich davon strotzte. Offenbar machte sich der nordische Charakter des *Juniperus* auch in diesem niedrigen Minimum für die Stärkeregeneration geltend.

b) Japan.

Ueber die wintergrüne Flora Japans und ihren Kohlehydratstoffwechsel in den verschiedenen Jahreszeiten hat K. MIYAKE²⁾ eine Untersuchung veröffentlicht, aus der es hervorgeht, dass in denjenigen Teilen von Japan, deren Klima mit demjenigen von Nord- und Mitteleuropa verglichen werden kann, ganz ähnliche Verhältnisse bestehen wie in unseren Breiten. Im nördlichen Japan verlieren die Blätter der wintergrünen Arten meistens die im Chlorenchym und Schliesszellen vorhandene Stärke, während einige wenige Arten eine ganz geringe Stärkemenge behalten. Ferner soll nach MIYAKE der Stärkegehalt der immergrünen Blätter im Frühjahr ein reichlicher sein als im Spätsommer und Frühherbst.

Im mittleren und südlichen Japan, wo das Klima teilweise subtropisch ist, besitzen viele immergrüne Gewächse auch während der kältesten Jahreszeit Stärke in den Chloroplasten; geringer ist die Anzahl Arten, bei denen sie gänzlich fehlt. In Anbetracht der in diesen Gegenden herrschenden hohen Wintertemperatur war ja dies Resultat schon von vornherein zu erwarten.

¹⁾ Vergl. CZAPEK, Biochemie Bd. I p. 199 u. ff.

²⁾ K. MIYAKE, On the starch of evergreen leaves and its relation to carbonassimilation during the winter. Bot. Mag. Tokyo. Vol. XIV, 1900. No 158.

4) Die submerse Flora.

In meiner vorläufigen Mitteilung habe ich einige Befunde erwähnt, die im Winter 1895—96 an einigen in der Nähe von Jena wachsenden submersen Phanerogamen gemacht wurden. Die betreffenden Pflanzen waren: *Myosotis palustris*, *Veronica Beccabunga*, *Sium angustifolium*, *Nasturtium officinale*, *Cardamine amara*, *Callitriche* sp.; die Bezeichnung submers ist ja für diese Pflanzen im Sommer wenig angemessen, im Winter vegetieren sie aber, wie auch die im folgenden zu erwähnenden Pflanzen, ausschliesslich oder doch zum grössten Teile unterhalb der Wasseroberfläche.

Es zeigte sich nun, dass die Winterblätter dieser submersen Pflanzen, im scharfen Gegensatz zu den untersuchten Landpflanzen, äusserst reichliche Stärkemengen führten. Mesophyll und Schliesszellen strotzten förmlich von Stärke, so dass die Blätter nach Behandlung mit der SACHS'schen Jodprobe eine tief blauschwarze Farbe annahmen.

Das abweichende Verhalten der untergetauchten Blätter wurde nun in meiner ersten Mitteilung auf die relativ hohe Temperatur des Jenenser-Quellenwassers zurückgeführt; diese sinkt nämlich im Laufe des Winters kaum unter $+5^{\circ}$, und die in einem solchen Medium vegetierenden Pflanzen befinden sich offenbar unter ganz anderen Verhältnissen wie die Landpflanzen. Dass die submerse Lebensweise an sich nicht die Ursache der Nichtumwandlung der Stärke darstelle, wurde daraus gefolgert, dass Blätter einer *Myosotis palustris*, die einem im botanischen Garten zu Jena befindlichen, jährlich zufliessenden Teiche entnommen waren, sich gänzlich stärkefrei, aber sehr glucosereich erwiesen.

Fortgesetzte, hauptsächlich in Schweden ausgeführte Untersuchungen haben indessen gezeigt, dass die Verhältnisse nicht so einfach liegen, sondern dass es allerdings manche submers vegetierende Pflanzen gibt, welche, wenn das Wasser genügend abgekühlt wird, ihre Stärke in Zucker verwandeln; aber neben diesen findet sich auch eine Anzahl Arten, deren Blätter und Stengel während des ganzen Winters höchst beträchtliche Stärkemengen führen, obwohl das sie umspülende Wasser sich auf längere Zeit in der Nähe des Nullpunkts hält.

Ich werde zuerst die Pflanzen der ersten Kategorie behandeln.

Elodea canadensis.

Nach SCHENCK¹⁾, dem wir eine interessante Schilderung von der Überwinterung der submersen Gewächse verdanken, ist *Elodea* eine sehr widerstandsfähige, üppige Pflanze, welche auch in kälteren Gegenden gut gedeiht. Dies ist insofern richtig, als die Pflanze, eben dank der submersen Lebensweise, das südschwedische Winterklima sehr gut verträgt; dagegen genügt, wie wir später des näheren sehen werden,

¹⁾ H. SCHENCK, Die Biologie der submersen Gewächse,

schon eine geringe Temperaturerniedrigung unter dem Nullpunkte um die Pflanze völlig zu vernichten, da Gefrieren in diesem Falle fast immer das Erfrieren mit sich bringt.

Auf dem Boden der Teiche und anderer Wassersammlungen, soweit dieselben nicht zugefroren sind, bildet *Elodea* im Winter frisch grüne Matten; die fast horizontale Lage der Zweige macht es wahrscheinlich, dass der im Frühling und Sommer vorhandene negative Geotropismus beim Sinken der Temperatur eine Umstimmung erfährt; doch habe ich diese Frage bis jetzt nicht experimentell entscheiden können¹⁾. Wird ein derartiger Winterprozess der SACHS'schen Jodprobe unterworfen, so werden Stengel und Blätter tiefschwarz; die mikroskopische Untersuchung ergibt, dass in den Chloroplasten sämtlicher Blattzellen, mit Ausnahme der äussersten Randzellen, grosse Stärkekörner vorhanden sind; auch das Parenchym des Stengels ist sehr starkreich, das Leitgewebe dagegen ziemlich arm an Stärke. Fetttröpfchen sind gar nicht vorhanden; mit FEHLING'S Reagenz geben die Blätter meistens keine oder sehr schwache Zuckerreaktion; auch in dieser Hinsicht verhalten sich die äusserst am Blattrande liegenden 2—3 Zellreihen etwas verschieden, indem sie meistens deutlich nachweisbare Zuckermengen enthalten.

Die Temperatur des Wassers in dem Teiche, dem das Untersuchungsmaterial von *Elodea* entnommen wurde, hielt sich, wie durch direkte Messungen festgestellt wurde, monatelang in der Nähe des Nullpunkts. Die Nichtumwandlung der Stärke kann also in diesem Falle schwerlich auf mangelnder Abkühlung beruhen, sondern muss als eine für *Elodea* spezifische Eigenschaft angesehen werden, eine Eigenschaft, wodurch allerdings für die Verbreitung der Pflanze im Freien eine bestimmte Grenze gesetzt wird.

Ceratophyllum demersum.

Ebenso wie *Elodea* überwintern die *Ceratophyllum* am Boden der Teiche, wohin sie im Spätherbst heruntersinken, was wohl in erster Linie durch den grossen Stärkereichtum der Organe bewirkt wird. Das Parenchym des Stengels enthält im Winter Massen von grossen, stattlichen Stärkekörnern, die Epidermis ist dagegen fast stärkefrei. Ebenso strotzen die Blätter von Stärke mit Ausnahme von den äussersten etwa centimeterlangen Zipfeln, welche ganz stärkefrei sind. Öltröpfchen fehlen, dagegen enthalten sowohl Stengel wie Blätter, im Gegensatz zu *Elodea*, erhebliche Zuckermengen.

Stratiotes aloides.

Von dieser Pflanze erwähnt SCHENCK²⁾ im Anschluss an der Darstellung NOLTES, dass »die Mutterpflanze sich nun endlich (d. h. am Ende der Vegetationsperiode)

¹⁾ Möglich wäre ja auch, dass das Horisontallagern der *Elodea* im Winter durch dieselbe Ursache wie das Heruntersinken der *Ceratophyllum*-arten bewirkt wird (eine durch die Stärkespeicherung hervorgerufene Vermehrung des spezifischen Gewichtes).

²⁾ l. c.

auch auf den Teichgrund senkt, wo sie bis auf den mittlersten Axenkörper mit seinem Blättertrieb zerstört und mit Stärke vollgepropft ebenfalls überwintert». Dies Heruntersinken wird zweifelsohne einerseits durch den zu dieser Zeit enormen Stärkereichtum der Pflanze bewirkt, andererseits ist offenbar auch ein anderer Faktor mit im Spiele. Die *Stratiotes*-blätter sind nämlich im Winter vollkommen durchscheinend, und man kann sich leicht davon überzeugen, dass dies darauf beruht, dass die Interzellularräume der Blätter vollständig mit Wasser injiziert sind. Wie diese Injection zustande kommt, kann ich gegenwärtig nicht sagen, es ist aber klar, dass auch hierdurch das spezifische Gewicht der Pflanze erhöht wird.

Die *Stratiotes*-blätter sind im Winter sehr starkreich, besonders die peripheren Chlorenchymschichten, wo die grossen Chloroplasten zahlreiche paketenförmig aufeinandergelagerte Stärkekörner enthalten. Die Mesophyllzellen sind nicht ganz zuckerfrei, geben aber nur schwache Zuckerreaktion. Fettes Öl ist in nennenswerten Mengen nicht vorhanden.

Chara sp.

Wie *Elodea* bildet auch *Chara* im Winter frischgrüne Rasen auf dem Boden der Teiche, wo das Wasser nicht gefroren ist. Mit der SACHS'schen Jodprobe behandelt, wird der ganze Thallus blauschwarz; die Chloroplasten enthalten im Winter immer viel Stärke. Zucker scheint gänzlich zu fehlen, ebenso fettes Öl.

Menyanthes trifoliata.

Die horizontalen Rhizome von *Menyanthes* fallen im Winter durch ihre lebhaft grüne Farbe auf. Sie befinden sich zu dieser Zeit immer unterhalb der Wasseroberfläche, aber meistens nur auf Fusstiefe, so dass sie öfters im Eis eingefroren werden. Ein Querschnitt zeigt, dass das Grundgewebe und zwar sowohl das überaus mächtige Rindenparenchym wie auch das ziemlich reduzierte Mark, von zahlreichen, grossen mit Luft erfüllten Interzellulargängen durchzogen wird, so dass ein vom umgebenden Eis ausgeübter Druck ohne Schaden vertragen werden kann.

Menyanthes stellt in Bezug auf die Qualität der im Winter aufgespeicherten Kohlehydrate einen ganz anderen Typus als die vorhin besprochenen submersen Pflanzen dar. Die als Assimilationsorgane kräftig entwickelten Rhizome sind nämlich in allen Teilen stärkefrei, dagegen sehr zuckerreich. Die geringsten Zuckermengen enthalten die Epidermiszellen; viel Zucker dagegen das Chlorenchym und die Gefässbündel mit angrenzendem Grundgewebe, wo die Stärkescheide sich als besonders zuckerreiche Schicht abhebt. Fettes Öl ist nicht vorhanden.

Calla palustris.

Die im Winter lebhaft grünen Rhizome dieser Pflanze bieten, abgesehen von der verschiedenen Orientierung der Gefässbündel, eine vollkommene Analogie zu der

soeben geschilderten Verhältnisse bei *Menyanthes*. Die meistens dicht unterhalb der Wasseroberfläche vegetierenden, bei andauernder Kälte im Eis völlig eingefrorenen Rhizome werden von zahlreichen Luftkanälen durchzogen und enthalten im Winter gar keine oder doch nur winzige Stärkekörnchen. Fettiges Öl fehlt auch, dagegen ist das ganze Grundgewebe sehr zuckerreich.

Ranunculus Lingua.

Diese stattliche Sumpfpflanze, die sich bekanntlich im Sommer meterhoch und noch höher über dem feuchten Substrate erhebt, bildet im Winter mit ihren lebhaft grünen Rhizomen und den langgestielten triangulär-herzförmigen Blättern stellenweise ein grünes Flechtwerk bis auf ein halbes Meter unterhalb der Wasseroberfläche; am Rande der Teiche ragen zuweilen einige Blätter ganz oder teilweise in die Luft hinaus. Solche Blätter sind immer stärkefrei und zuckerreich. Die untergetauchten Blätter verhalten sich, je nachdem der Winter kalt oder mild ist, verschieden. So waren z. B. solche Blätter im Februar 1902, als sich die Temperatur des umgebenden Wassers eine Zeit lang auf $+3^{\circ}$ gehalten hatte, sehr stärkereich, aber fast zuckerfrei. Im Winter 1906—1907 dagegen, wo die Temperatur des Wassers auf demselben Niveau wochenlang $+0,5^{\circ}$ betrug, erwiesen sich Blätter und Rhizome von *R. Lingua* vollkommen stärkefrei, aber sehr zuckerreich.

Mentha aquatica.

Auch diese Pflanze entwickelt im Spätherbst belaubte, im Winter submers vegetierende Sprosse, die sich ganz ähnlich wie diejenigen von *R. Lingua* verhalten; im Februar 1902 strotzten diese Blätter von Stärke zur selben Zeit, wo die terrestrischen Wintergrünen ganz stärkefrei und sehr zuckerreich waren.

Analoge Verhältnisse findet man auch bei manchen anderen Sumpfpflanzen, die im Frühling normale Luftsprosse entwickeln, im Winter aber submers vegetieren. Zu dieser Kategorie gehören u. a. die oben erwähnten Pflanzen: *Myosotis palustris*, *Veronica Beccabunga*, *V. Anagallis*, *Sium angustifolium*; in dem direkt aus dem Berggrunde hervortretenden und deshalb ziemlich warmen Quellwasser bei Jena (Ölmühle) strotzten die Blätter dieser Pflanzen von Stärke; in einem Bache in der Nähe von Lund (Åkarp), der von ziemlich weit entlegenen, offenen Quellen gespeist wird, werden diese Pflanzen im Januar regelmässig stärkefrei und sehr zuckerreich, vorausgesetzt dass der Winter nicht abnorm milde ist, wie es in den letzten Jahren ein Paar Mal vorgekommen ist. Indessen wird die Stärke bei diesen Pflanzen, ebenso wie bei einigen zeitigen Frühjahrspflanzen (*Holosteum umbellatum*), sehr leicht regeneriert (schon bei Temperaturen zwischen $+3^{\circ}$ — $+4^{\circ}$).

Aus den jetzt mitgeteilten Beobachtungen geht es hervor, dass die submers wintergrüne Flora eigentlich aus zwei verschiedenen Elementen besteht, die man als die konstant submersen und die amphibischen bezeichnen könnte. Zur ersteren Kategorie gehören *Elodea*, *Ceratophyllum*, *Stratiotes*¹⁾ und *Chara*²⁾; diese vegetieren das ganze Jahr durch submers und überwintern am Boden der Teiche in einer Tiefe, wo das Wasser normal nicht gefriert. Alle diese Pflanzen sind dadurch ausgezeichnet, dass die in Blättern und Sprossen aufgespeicherte Stärke im Winter nicht aufgelöst wird. Die andere Kategorie umfasst diejenigen Pflanzen, welche im Frühling normale Luftsprosse entwickeln, und meistens eine so zu sagen subterrestre Lebensweise führen (*Ranunculus Lingua*, *Mentha aquatica*, *Sium*, *Veronica Beccabunga*, *Menyanthes*, *Calla* u. s. w.); diese verhalten sich, trotzdem sie im Winter unterhalb der Wasseroberfläche vegetieren, ganz wie die typischen Landpflanzen, indem sie bei andauernder Kälte ihre Blattstärke vollkommen in Zucker umwandeln.

Von bestimmtem Interesse ist, dass die Pflanzen der beiderlei Kategorien, wie wir später sehen werden, eine ganz verschiedene Widerstandsfähigkeit gegen Kälte besitzen.

¹⁾ Im Sommer ragen bekanntlich die *Stratiotes*-Blätter mit der oberen Hälfte über die Wasseroberfläche hervor, doch ist die Pflanze als solche an die submers Lebensweise gebunden.

²⁾ Auch einige nicht näher bestimmte stärkeführende Grünalgen verhalten sich wie *Chara*.

IV. Die biologische Bedeutung der winterlichen Zuckeranhäufung.

Im zeitigen Frühjahr, wenn die Vegetation nach einigen schönen Tagen mit heiterem Sonnenschein die ersten Zeichen des Erwachens gezeigt hat, macht man bekanntlich oft die traurige Erfahrung, dass manche Pflanzen, welche die Winterkälte gut vertragen haben, jetzt von den Nachtfrosten stark beschädigt worden sind. Im botanischen Garten zu Lund sind es besonders die *Ilex*- und *Taxus*-bäumchen, welche im März oder Ende Februar von der nächtlichen Kälte schlecht mitgenommen werden; und zwar vorwiegend oder ausschliesslich auf der Südseite. Es handelt sich in diesem Falle nicht um junge, zarte und deshalb vielleicht empfindliche Blätter, sondern um dieselben Organe, welche im Winter eine viel stärkere Temperaturerniedrigung ohne Schaden vertrugen und deren Widerstandsfähigkeit gegen Kälte also jetzt aus irgend einem Grund erheblich geringer worden ist wie vorher.

Diese im Frühling eintretende Verminderung der Kälteresistenz ist eine schon lange bekannte Tatsache, deren schädliche Folgen die Gärtner in erster Linie durch Deckung der betreffenden Pflanzen abzuwenden suchen. Sehr treffend und anziehend schildert NÖRDLINGER¹⁾ diese Verhältnisse, wenn er schreibt: »Doch haben wir den wirksamsten Faktor der Kältebeschädigung, nämlich rasche Wiedererwärmung, erst noch anzuführen. Sie geschieht vor allem häufig und wie voriges Jahr so empfindlich, durch kräftig erwärmenden Sonnenschein. CH. MARTIUS schreibt zwar ganz richtig lebhafter Besonnung bei Tage den Vorteil zu, dass dadurch ein Teil der bei Nacht verstrahlten Wärme der Erdoberfläche wieder zugeführt werde. Aber der Vorteil dieser unbestreitbaren Tatsache kommt nur den der Sonne nicht zugänglichen, vorzugsweise auf den Nordseiten stehenden Gewächsen zu gut. Für die anderen ist die Sonne die fatalste Gefährtin der Kälte. Die Belege hierfür sind zahllos. Jeden Winter sehen wir die immergrünen Bäume, wie gemeine Föhre und Fichte, so weit sie die Sonne treffen kann, eine krankhafte, braunrötliche oder gelbe, Seeföhre, junge Lärchen eine hellblaue, Lebensbäume, Mahonien und dergl. eine rotbraune oder braune Färbung »der Blätter« annehmen, die sich bei späterer Rückkehr der Wärme wieder verliert. Ist der Sonneneindruck stärker, so sterben

¹⁾ Illustrierte Gartenzeitung von LEBEL, 25 Jahrg. 1881, S. 6 ff., citirt nach MÜLLER-THURGAU.

die Blätter ab. — — Nach der Intensität dieser Wiedererwärmung bemisst sich einigermaßen der entstehende Schaden. Auf der sich während der starken Kälte schönsten Sonnenscheines erfreuenden Filderebene waren die unbedeckten *Wellingtonien* schon um Neujahr verloren und standen bereits im März fuchsrot da. Im Stuttgarter Thal und an dessen Nordhängen durch wochenlangen Nebel oder den Schatten des Berges gegen die Sonne geschützt, ging ihrer nur eine kleine Anzahl zu Grunde — — — Bildet die rasche Erwärmung der gefrorenen Pflanzenteile die Hauptgefahr des strengen Winters, so begreifen wir, dass alle Momente, welche erstere ermässigen, die Gefahr mindern müssen, alle sie erleichternden den Schaden vergrössern».

Ueber ähnliche Erfahrungen liegen in der Litteratur eine Menge Angaben von Seiten der Forstmänner, Landwirte und Obstbaumzüchter vor, auf welche ein näheres Eingehen hier überflüssig ist. Man suchte früher diese Tatsachen dadurch zu erklären, dass man annahm, nicht die Kälte an sich, sondern das rasche Auftauen bewirke den Tod der Pflanzen. Diese Auffassung war eine Zeit lang, besonders auf Grund der Autorität von SACHS, auch unter den Botanikern die herrschende, bis MÜLLER-THURGAU¹⁾ in seinen wichtigen Untersuchungen über das Gefrieren und Erfrieren der Pflanzen überzeugend nachwies, dass das rasche bzw. langsame Auftauen in den aller meisten Fällen keinen Einfluss auf die Erhaltung bzw. Vernichtung der Vitalität der Pflanzenorgane ausübt. Die Anschauungsweise von MÜLLER-THURGAU ist dann später durch die Versuche MOLISCH's²⁾ weiter erhärtet worden und in letzter Zeit ist sogar von MEZ³⁾ der Versuch gemacht worden die letzten Ausnahmen von allgemeiner Regel, dass der Modus des Auftauens für die Vitalität belanglos ist, als nur scheinbare zu erklären.

In welcher Weise bewirkt nun die Erwärmung diese Verminderung der Kälteresistenz?

MÜLLER-THURGAU, der in seiner bahnbrechenden Arbeit dieser Frage eine eingehende Behandlung gewidmet hat, macht zuerst darauf aufmerksam, dass die der Sonne ausgesetzten Teile der Pflanze in bestimmten Fällen einen höheren Wassergehalt zeigen als die anderen; durch sorgfältige Versuche konnte er feststellen⁴⁾, dass die den Sonnenstrahlen ausgesetzten Bäume gegen Ende des Winters auf der Südseite eine wasserreichere Rinde besitzen als auf der Nordseite. Da nun die wesentlichste Veränderung, welche beim Gefrieren vor sich geht, in einer Wasserentziehung aus den Zellen besteht, so sieht MÜLLER-THURGAU »keinen Grund ein, warum man nicht diese Wasserentziehung selbst als die Todesursache betrachten soll«, und mit dieser Anschauung stimmt es dann recht gut überein, dass der Wassergehalt der Zellen die Gefahr des Erfrierens ganz wesentlich beeinflusst.

¹⁾ MÜLLER-THURGAU, Über das Gefrieren und Erfrieren der Pflanzen II, Landwirt. Jahrb. XV (1886) p. 503—537.

²⁾ MOLISCH, Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen, Jena, 1897.

³⁾ C. MEZ, Neue Untersuchungen über das Gefrieren eisbeständiger Pflanzen, Flora 1905.

⁴⁾ l. c. S. 528 ff.

Lunds Univ. Årsskrift. Afd. 2. Bd 2.

»Je grösser der Wassergehalt der Zellen, desto mehr Wasser wird denselben beim Gefrieren bei einer bestimmten Temperatur entzogen, desto grösser auch die Umänderung, die in ihnen vorgeht. In wasserreichen Zellen ist in der Regel auch der Aufbau des Protoplasmas lockerer, die festen Bestandteilen, die Micellen, sind weiter von einander entfernt, und es ist, wie leicht verständlich, hierdurch die Gefahr vergrössert, dass bei plötzlichem Entzug von eingelagertem Wasser ihre Anordnung verloren geht, mit anderen Worten, der organisierte Aufbau des Protoplasmas zusammenstürzt».

Als weitere Belege für diese Ansicht führt MÜLLER-THURGAU an, dass Samen, welche in Wasser von 0° gequellt worden, bei genügender Temperaturerniedrigung erfrieren und damit »den Beweis liefern, dass die blosse Einlagerung von Wasser genügt einen Pflanzenteil frostempfindlicher zu machen«. Ferner wird darauf hingewiesen, dass »während längerer Zeit benetzte Blätter leichter erfrieren als nicht benetzte«. Gegen diese Beweisführung liesse sich wohl einwenden, dass in quellenden Samen aller Wahrscheinlichkeit nach auch bei 0° Stoffwechselprozesse ablaufen, welche die innere Konstellation der Zelle mächtig beeinflussen können, und was die »während längerer Zeit benetzten Blätter« betrifft, so erscheint es doch nicht unwahrscheinlich, dass sich diese in einem weniger lebenskräftigen Zustand befunden haben¹⁾. Doch lässt es sich auch beim gegenwärtigen Stand der Wissenschaft wohl annehmen, dass das oben citirte Raisonement von MÜLLER-THURGAU einen wahren Kern hat, dass also ein wasserreiches Plasma durch Wasserentziehung im allgemeinen leichter zu Grunde geht als ein wasserarmes. Streng hiervon zu unterscheiden ist aber die u. a. von MOLISCH²⁾ konstatierte Tatsache, dass angewelkte d. h. wasserarme Blätter *langsamer* gefrieren als solche mit normalem Wassergehalt und demgemäss, wenn schon das Gefrieren überhaupt tödlich wirkt, in dieser Weise vielleicht die Gefahr einer kurz andauernden Kälte überwinden können.

Mit der weitblickenden Kritik, welche diesem hochverdienten Forscher eigen ist, macht indessen MÜLLER-THURGAU darauf aufmerksam, dass es unrichtig wäre, wollte man annehmen, der Wassergehalt eines Pflanzenteiles bedinge allein die Gefahr des Erfrierens. Von ganz besonderem Interesse sind einige Angaben³⁾, welche MÜLLER-THURGAU über die Nadeln der Nordseite und diejenigen der Südseite bei einer *Abies Nordmanniana* macht. »Am 3 März zeigten nicht die der Sonne ausgesetzten Nadeln einen höheren Wassergehalt, sondern die der Nordseite. Dennoch waren die Nadeln der Südseite weiter vom Ruhezustande des Winters entfernt; es geht dies aus einer anderen Beobachtung hervor, welche gleichzeitig zur Erklärung jenes unerwarteten Versuchsergebnisses beitragen dürfte. Die Nadeln der Südseite enthielten nämlich bereits ziemlich viel Stärke, die der Nordseite keine Spur;

¹⁾ Nach MOLISCH (Botanische Beob. auf Java, I Sitzb. d. Wien. Ak. CVIII Abt. I, p. 747) sollen Blätter, die unter Wasser gehalten werden, in manchen Fällen rasch absterben.

²⁾ MOLISCH, Ueber das Erfrieren etc. S. 70.

³⁾ l. c. S. 531.

bei letzteren war solche auch in den mittags entnommenen Proben nicht nachzuweisen. Die Nadeln der Südseite hatten also zu dieser Jahreszeit bereits ihre Ernährungstätigkeit aufgenommen, die der Nordseite noch nicht, woraus wohl geschlossen werden darf, dass die direkte Sonnenbestrahlung in den Zellen der ersteren Veränderungen vollbracht hat, welche in denen der letzteren erst später eintreten. Es werden dies aber Aenderungen sein, welche andererseits verursachen, dass Tannennadeln, die man im Sommer künstlicher Kälte aussetzt, schon bei geringen Kältegraden erfrieren, obgleich sie im vorausgegangenen Winter ganz bedeutende Kälte zu widerstehen vermochten. Wenn also in der zweiten Hälfte des Winters Frost eintritt, so trifft er die verschiedenen Seiten der *Coniferen* in verschiedenen Zustände an, und zwar wird dieser Unterschied in Bezug auf die Widerstandsfähigkeit um so grösser sein, je mehr sonnige Wintertage eingewirkt haben¹⁾.

Diese Ausführungen treffen ohne Zweifel die Nadel auf den Kopf, obwohl sie es völlig unentschieden lassen, von welcher Art diejenigen Veränderungen sind, welche die Widerstandsfähigkeit vermindern. Dass gerade die Stärkebildung daran Schuld sei, war natürlich ein Gedanke, der beim damaligen Stand der Wissenschaft recht sinnlos anmuten musste, und zwar auch deshalb, weil es MÜLLER-THURGAU schon damals sehr wohl bekannt war²⁾, dass je besser die überwinternden Teile der Pflanze im Herbst mit Reservestoffe versehen sind, desto eher werden sie im Allgemeinen dem Frost zu widerstehen vermögen; wirft er doch sogar die Frage auf »ob die Reservestoffe als solche selbst schützend wirken, oder ob die gleichen Umstände, welche die Assimilation fördern, auch die Widerstandsfähigkeit des Protoplasma steigern«.

Verschiedene Beobachtungen und Überlegungen hatten es mir wahrscheinlich gemacht, dass die in der Zelle befindlichen Zuckermengen als Schutzstoffe gegen das Erfrieren eine gewisse Rolle spielten, und dass also die durch Erwärmung verursachte Herabsetzung der Kälteresistenz mit der bei der Regeneration der Stärke eintretenden Zuckerverminderung im kausalen Zusammenhang stehe. So hatte ich mehrmals die Beobachtung gemacht, dass Erwärmung an und für sich keineswegs eine grössere Kälteempfindlichkeit bei den wintergrünen Blättern herbeizuführen brauchte; nur wenn tatsächlich Stärkeregeneration erfolgte, trat eine Verminderung der Kälteresistenz ein. In den bei uns im Norden meistens sehr trüben Dezembertagen habe ich Zweige von *Ilex* und *Taxus* mehrere Wochen in geheizten Zimmern gehabt, ohne dass die Spaltöffnungen sich aufmachten und ohne dass eine Regeneration der Stärke eintrat; solche Blätter erwiesen sich ungefähr ebenso unempfindlich gegen Kälte wie die Blätter im Freien. Wenn aber Ende Februar oder im März die im warmen Zimmer stehenden Zweige auf längere Zeit von den Sonnenstrahlen

¹⁾ Nordische Botaniker mögen vielleicht daran erinnert werden, dass die oben citirten Ausführungen MÜLLER-THURGAU's sich auf Süddeutschland beziehen, wo ein »sonniger Wintertag« von ganz anderer Wirkung ist als im Norden.

²⁾ l. c. S. 545.

getroffen wurden, öffneten sich die Spaltöffnungen, die Stärke wurde regeneriert, und jetzt war die Kälteresistenz erheblich geschwächt. Analoge Erfahrungen habe ich auch mit Zweigen von *Thujaopsis dolabrata*, *Helianthemum rosmarinifolium* und anderen Wintergrünen gemacht, deren Blätter nach erfolgter Stärkeregeneration schon bei mässiger Kälte erfroren.

In derselben Richtung gingen die Erfahrungen, welche ich im Laufe der Zeit mit den wintergrünen Arten der submersen Flora machte. Es zeigte sich hier, wie im folgenden des näheren dargelegt werden soll, dass die im Winter stärkereichen, aber zuckerarmen bzw. zuckerfreien Arten schon bei Temperaturen dicht unter den Nullpunkte erfroren, während dagegen die zuckerreichen Repräsentanten der submersen Winterflora, trotz ihres grossen Wassergehaltes, eine ebenso grosse Kälteresistenz besaßen wie die wintergrünen Landpflanzen. Diese Befunde waren auch insofern vom Interesse, als die beiden Gruppen, die empfindlichen und die widerstandsfähigen, in Wasser von fast der gleichen Temperatur vegetierten, so dass eine verschiedene Kälte- bzw. Wärmestimmung des Plasmas mit grosser Wahrscheinlichkeit ausgeschlossen war.

Auch die Tatsache, dass winterlicher Zuckerreichtum bei Laubblättern und Baumrinden sich als eine in den nördlichen Breiten durchaus typische Erscheinung herausgestellt hatte, legte den Gedanken nahe, dass die gelösten Kohlehydrate eine gewisse Schutzwirkung gegen die nachteiligen Folgen der Kälte ausüben. Es erschien demnach wünschenswert zu prüfen, ob man durch willkürliche Vermehrung bzw. Verminderung der in den Laubblättern und anderen Pflanzenorganen befindlichen Zuckermengen die Kälteresistenz beeinflussen könne.

Einige Vorversuche, die mit partieller Verdunkelung assimilirender Laubblätter ausgeführt wurden, fielen gleich positiv aus. Blätter von einer *Rumex*-art, wahrscheinlich *Rumex obtusifolius*, die in zwei Tagen über die Blattspreiten quer verlaufende Stanniolstreifen getragen hatten und dann bei einer Kälte um -8° – -10° steif gefroren wurden, erwiesen sich nach den Auftauen tot in den vorher verdunkelten Partien, aber sonst unbeschädigt. Derartige Versuche wurden auch mit anderen Blättern, und teilweise mit demselben Erfolge, ausgeführt. Indessen kann man schwerlich behaupten, dass die in dieser Weise gewonnenen Resultate an und für sich die Rolle des Zuckers als kälteschutzpendende Substanz beweisen, da durch die Verdunkelung der ganze Stoffwechsel der Zelle in andere Bahnen geleitet werden kann, was in vielen Fällen bekanntlich zu einer Mehrproduktion organischer Säuren Anlass giebt. Bei der beim Gefrieren eintretenden Wasserentziehung und der dadurch bewirkten Konzentration des Zellsafts könnte natürlich ein Plus von organischen Säuren die schädlichen Wirkungen des Gefriervorganges erheblich verschärfen.

Es wurde deshalb ein anderer Weg eingeschlagen, indem die Versuchsobjekte mit Zucker gefüttert wurden. Es geschah dies meistens in der Weise, dass abgeschnittene Blätter der Versuchspflanzen mit den Stielen in Zuckerlösungen verschiedener Qualität und Konzentration gestellt wurden und dann zusammen mit

Blättern, die eine entsprechende Zeit mit den Stielen in reinem Wasser gesteckt hatten, der niederen Temperatur ausgesetzt wurden. In dieser Weise konnte eine verschiedene Kälte- bzw. Wärmestimmung vermieden werden; von verschiedenen Stadien von Winterruhe oder Frühlingserwachen konnte keine Rede sein; die einzige Differenz zwischen Versuch- und Kontrollblättern, womit man zu rechnen hatte, bestand, abgesehen von geringen Schwankungen des Wassergehalts, eben in dem verschiedenen Zuckergehalt.

Es ist aber klar, dass man bei derartigen Versuchen aus naheliegenden Gründen nicht auf allzu grosse Erfolge rechnen kann. Aus ARTHUR MEYERS Untersuchungen ¹⁾ ist es ja genugsam bekannt, dass die verschiedenen Kohlehydrate in Bezug auf Stärkebildung für bestimmte Pflanzen keineswegs gleichwertig sind, so dass z. B. die *Rubiaceen* und *Campanulacéen* mit Vorliebe aus Lävulose, die *Silenacéen* dagegen vorwiegend aus Galaktose Stärke bilden; gewisse Beobachtungen, die ich gemacht habe, deuten darauf hin, dass diese physiologische Ungleichwertigkeit der Kohlehydrate wenigstens teilweise auf der ungleichen Leichtigkeit, womit sie das Hyaloplasma passiren, beruht. Man muss sich also zuerst in jedem konkreten Falle wirklich davon überzeugen, dass der Zucker in die Zellen aufgenommen wird, was ja teils durch die FEHLINGSche Reaktion, teils und noch besser durch Konstatierung einer erfolgten Stärkebildung geschehen kann. Andererseits ist es natürlich für das Gelingen solcher Versuche eine notwendige Bedingung, dass die aufgenommenen Zuckermengen nicht all zu rasch zu Stärke verdichtet werden, und schliesslich beweist ja die Tatsache, dass manche zuckerreiche Pflanzenorgane — es braucht ja nur an das Zuckerrohr und die Zuckerrübe erinnert werden — schon bei geringer Kälte getötet werden, dass ein reichlicher Zuckergehalt keineswegs immer genügt um eine höhere Kälteresistenz zustande zu bringen.

Ausserdem stellte es sich bald heraus, dass manche Blätter, auch wenn sie in feuchter Luft unter Glocken gehalten werden, den Aufenthalt in so starken Zuckerlösungen, wie sie hier nötig waren, schlecht vertragen, indem sie bald welk werden. Dies war besonders mit den stark transpirirenden Blättern mancher Tropenpflanzen der Fall. Dagegen fanden sich unter den Sklerophyllen des Mittelmeergebietes einige Arten, welche für die betreffenden Versuche sehr geeignet waren, und auch mit einigen anderen Pflanzenorganen wurden positive Resultate erhalten.

Ich werde zuerst über diese Versuche berichten und dann die Erfahrungen, die ich in dieser Hinsicht an der wintergrünen submersen Flora gemacht habe, mitteilen.

¹⁾ ARTHUR MEYER, Ueber Bildung der Stärkekörner in den Laubblättern aus Zuckerarten, Mannit und Glycerin, Bot. Zeit. 1886, Sp. 81 ff.

Gefrierversuche mit Blättern, deren Zuckergehalt künstlich erhöht wurde.

Versuche mit *Viburnum Tinus*.

Dieser hübsche Strauch, der als kleiner Baum oft bei uns in Gewächshäusern u. s. w. kultiviert wird, gehört zu den wintergrünen Hartlaubgewächsen der Mittelmeerregion; im Winter 1897—98 hatte ich oft Gelegenheit die Pflanzen im Freien zu beobachten so z. B. bei Padua und um Triest, wo sie wild wächst und folglich die in dieser Gegend normale Winterkälte gut verträgt. Indessen ist *Viburnum Tinus*, wenn es in Gewächshäusern kultiviert wird, recht empfindlich gegen Kälte, so dass schon ein viertelstündiger Aufenthalt bei -8° meistens genügt, um die Blätter zu töten. Andererseits sind die Blätter insofern eisbeständig, als sie bis zu einem gewissen Grade gefrieren können ohne abzusterben; Eisbildung an und für sich wirkt also nicht tödlich.

Diese Eigenschaft — die relative Eisbeständigkeit und die immerhin grosse Empfindlichkeit gegen Kälte — macht *Viburnum Tinus* zu einem sehr guten Versuchsobjekt für Untersuchungen wie die vorliegende. Dazu kommt noch ein anderer Umstand. Wenn die Blätter absterben, bräunen sie sich meistens sehr schnell, und man kann sich also ohne weiteres makroskopisch über den vitalen Zustand eines Blattes orientieren, und besonders leicht die abgestorbenen Partien von den lebenden unterscheiden. Die Bräunung erfolgt in den Palissadenzellen und in gewissen Zellen des Schwammparenchyms und beruht allem Anscheine nach darauf, dass ein im Zellsaft vorhandenes Chromogen (wahrscheinlich ein gerbstoffähnlicher Körper) von einer aus dem abgestorbenen Plasma austretenden Oxydase zu einer braunen Verbindung oxidiert wird. In den gebräunten Partien des Blattes können die Epidermis- und besonders die Schliesszellen unter Umständen noch eine Zeit lang am Leben bleiben; ein gebräuntes Blatt resp. Blattpartie ist doch auf die Dauer immer rettungslos verloren.

Zu meiner Verfügung standen in den Gewächshäusern des botanischen Gartens drei mittelgrosse Sträucher, die sich in einem ziemlich schlechten Ernährungszustand befanden, was aber für meine Versuche gerade vorteilhaft war. Einen vierten, etwas kräftigeren Baum hatte ich aus einer hiesigen Gärtnerei bezogen.

Die Versuche wurden in der Weise ausgeführt, dass abgepflückte Blätter mit den Stielen in kleine, tintenfassähnliche Flaschen, welche die Zuckerlösung enthielten, gestellt wurden. Die Blätter standen am Fenster unter übergestülpten Glasglocken in einem Zimmer, wo die Temperatur am Tage $+12^{\circ}$ — 14° erreichte, in der Nacht aber meistens auf $+5^{\circ}$ herunterging.

Die Versuche wurden immer so ausgeführt, dass ausser den Zuckerblättern¹⁾ immer eine ungefähr gleiche Anzahl Kontrollblätter in den Gefrierkasten eingeführt

¹⁾ So werden im folgenden die mit Zucker gefütterten Blätter genannt.

wurden, wobei natürlich genau darauf geachtet wurde, dass die beiderlei Blätter derselben Temperatur ausgesetzt wurden. Die Kontrollblätter wurden entweder direkt von den im Gewächshause befindlichen *Viburnum*sträuchern gepflückt, oder sie wurden in Flaschen mit reinem Wasser — ebenfalls unter Glocken — neben den Zuckerblättern aufgestellt.

Die mikroskopische Untersuchung ergab, dass die Blätter der benutzten *Viburnum*sträucher zur Zeit, wo die Versuche ausgeführt wurden, meistens ganz stärkefrei waren. Schnitte, die in üblicher Weise mit FEHLINGS Reagenz geprüft wurden, gaben eine allerdings deutliche, aber doch schwache Zuckerreaktion.

Bevor die Gefrierversuche mitgeteilt werden, werde ich noch einige Befunde anführen, welche beweisen, dass die *Viburnum*blätter tatsächlich verschiedene Kohlehydrate ziemlich rasch und ausgiebig aufnehmen.

Eine solche Aufnahme der von aussen zugeführten Kohlehydrate lässt sich schon makroskopisch demonstrieren, indem man die Blätter, die mit den Stielen in Zuckerlösungen getaucht sind, von Zeit zu Zeit der SACHS'schen Jodprobe unterwirft. Man findet dann zwei bis drei Tagen im unteren Teile der Mittelrippe einen stärkehaltigen Saum, der sich durch den blauschwarzen Farbenton sehr scharf gegen das übrige Mesophyll abhebt. Ebenso kann man durch Auflegen von Blattstücken auf Zuckerlösungen im Dunkeln eine ausgiebige Stärkebildung von den Blatträndern aus konstatieren und zwar bei Verwendung von Rohrzucker, Glucose, Maltose, Lävulose, Galaktose und Mannit. Dass in dieser Weise auch, wenigstens in den ersten Tagen, eine grosse Vermehrung des Zuckergehalts bei den in Zuckerlösungen gestellten Blättern erzielt wird, lässt sich schon qualitativ mit dem FEHLING'schen Reagenz überaus deutlich nachweisen.

Diejenigen, welche diese Versuche eventuell wiederholen wollen, möchte ich noch auf einige Umstände aufmerksam machen, die bei einer Nachprüfung zu beachten sind. Erstens dass mein Versuchsmaterial von schlecht ernährten, eingetöpften Bäumchen herrührte und zweitens, dass die hier beschriebenen Versuche durchgängig im Winter, zum grössten Teile in den kurzen und meistens trüben Dezember- und Januar-tagen ausgeführt wurden. Diese Umstände bewirkten, dass meine Versuchsblätter von vornherein relativ arm an Kohlehydrate waren — sie enthielten keine Stärke und nur wenig Zucker — aber eben deshalb konnte der von aussen zugeführte Zucker seine Wirkung entfalten. Dagegen halte ich es für sehr möglich, ja sogar für wahrscheinlich, dass die im folgenden beschriebene Versuche andere (negative) Resultate geben werden, wenn man Blätter verwendet, deren Gehalt an gelösten Kohlehydraten schon vorher erheblich ist. Ebenso ist darauf zu achten, dass die Versuche bei relativ niedriger Temperatur ausgeführt wurden; bei höherer Temperatur wird natürlich nicht nur die Raschheit der Zuckeraufnahme, sondern auch die Stärkebildung und der durch die Atmung bewirkte Zuckerverbrauch gewisse Veränderungen erfahren.

Versuch I. 3 Blätter, welche mit ihren Stielen 18 Stunden in 7 % *Rohrzuckerlösung* gestanden hatten, wurden 15 Minuten einer Temperatur von -10° C. ausgesetzt. Die stiefgefrorenen Blätter wurden nach dem Auftauen sofort gebräunt mit Ausnahme von einem etwa 3 millimeter breiten Streifen um die Mittelrippe in der unteren Hälfte des Blattes.

Zwei Kontrollblätter, direkt vom Baume gepflückt, wurden nach dem Auftauen sofort gleichmässig gebräunt.

Versuch II. Sechs Blätter von *Viburnum Tinus*, welche 10 Tage bei ziemlich niedriger Temperatur (5° – 12°) mit den Stielen in 10 % *Rohrzuckerlösung* getaucht waren, wurden in einer kalten Nacht einer Temperatur von -7° C. ausgesetzt. Alle sechs Blätter erwiesen sich nach dem Auftauen vollkommen gesund und unbeschädigt, während vier Kontrollblätter, direkt von dem bei gleicher Temperatur gehaltenen Baume gepflückt, vollkommen abgetötet waren.

Versuch III. Zwei Blätter, welche 3 Tage in 15 % *Rohrzucker* getaucht waren, wurden während einer halben Stunde einer Temperatur von -7° ausgesetzt. Kontrollblätter, welche bei der gleichen Temperatur in Wasser gestanden hatten, waren eine Stunde nach dem Auftauen ganz braun, die Zuckerblätter dagegen frisch grün, abgesehen von einer leichten Bräunung am Rande des einen Blattes. Nach vier Stunden trat doch auch in den Zuckerblättern eine gewisse Veränderung ein, indem die peripher gelegenen Partien etwas dunkler wurden, während dagegen die Stellen rings um die stärkeren Blattrippen nach drei Tagen vollkommen gesund blieben.

Versuch IV. Ein Blatt, das 3 Tage in 15 % *Rohrzuckerlösung* verweilt hatte, wird während $1\frac{1}{2}$ Stunde einer Temperatur von -6° – -7° ausgesetzt. Das Kontrollblatt wird nach dem Auftauen sofort braun, das Zuckerblatt bräunt sich auch ziemlich rasch mit Ausnahme von einem Streifen ringsum die Mittelrippe, der noch am dritten Tage vollkommen gesund aussieht.

Versuch V. Zwei Blätter, die 6 Tage in 15 % *Rohrzuckerlösung* verweilt hatten, werden während 30 Minuten einer Temperatur von -7° ausgesetzt. Nach dem Auftauen bräunt sich das Kontrollblatt sofort, die zwei Zuckerblätter sind noch am zweiten Tage vollkommen gesund.

Versuch VI. Ein Blatt, das 8 Tage in 15 % *Rohrzuckerlösung* verweilt hatte, wird während $1\frac{1}{2}$ Stunde gefroren, wobei die Temperatur von -7° auf $-3,5^{\circ}$ heraufgeht. Kontrollblatt nach dem Auftauen sofort braun, das Zuckerblatt bleibt frisch grün.

Versuch VII. Drei Blätter, von denen die zwei 8 Tage in 5 % *Rohrzucker*, das dritte die gleiche Zeit in 15 % *Rohrzucker* verweilt hatten, werden in 4 Stunden

einer Temperatur von -10° ausgesetzt. Nach dem Auftauen erweisen sich die zwei ersten Blätter tot (gebräunt), das dritte ist in den unmittelbar an den Nerven gelegenen Partien abgestorben, im übrigen gesund (frisch grün). Dies letztere Blatt war vor dem Versuche etwas gelblich, und hatte wahrscheinlich in der letzten Zeit wenig Zucker aufgenommen, was das Versuchsergebnis erklären dürfte.

Versuch VIII. Ein Blatt, das zuerst 6 Tage in 15 % *Rohrzuckerlösung* verweilt hatte und dann auf drei Tage in reines Wasser überführt wurde, wurde während einer halben Stunde einer Temperatur von -7° ausgesetzt. Nach dem Auftauen bräunten sich die peripheren Partien und zwar auch am unteren Teile des Blattes, während eine mittlere Zone vollkommen frisch blieb.

Versuch IX. Ein Blatt, das 7 Tage in 10 % *Lävuloselösung* verweilt hatte, wurde auf eine halbe Stunde einer Temperatur ausgesetzt, die von -6° auf -10° herunterging. Nach dem Auftauen blieb das Blatt frisch grün, während ein Kontrollblatt sich sofort bräunte.

Versuch X. Ein Blatt wie im Versuch IX wurde eine halbe Stunde einer Temperatur von -10° ausgesetzt. Nach dem Auftauen erwies es sich unbeschädigt, Kontrollblatt tot.

Versuch XI. Drei Blätter, welche 10 Tage bei niedriger Temperatur ($+5^{\circ}$ – $+12^{\circ}$) in 5 % *Lävuloselösung* verweilt hatten, wurden abends in ein ungeheiztes Gewächshaus gebracht, wo die Temperatur in der Nacht auf -7° herunterging. Sämtliche drei Blätter blieben nach dem Auftauen frisch grün, während die Kontrollblätter sich nach dem Auftauen sofort bräunten.

Versuch XII. Dieselbe Versuchsanordnung wie im vorigen Versuch, aber anstatt *Lävulose* 5 % *Glucose*. Ausfall des Versuches ganz wie im Versuch XI.

Versuch XIII. Drei Blätter, welche drei Tage in 7,5 % *Glucose* verweilt hatten, wurden 15 Minuten einer Temperatur von -9° ausgesetzt. Alle drei Blätter erwiesen sich nach dem Auftauen in den Randpartien beschädigt, aber in jedem Blatte blieb eine centrale Partie um die Mittelrippe frisch grün. Kontrollblätter vollkommen erfroren.

Versuch XIV. Ein Blatt, das 5 Tage in 5 % *Galaktose* verweilt hatte, wurde während 15 Minuten einer Temperatur von -8° ausgesetzt. Nach dem Auftauen erwies sich das Blatt zum grössten Teile unbeschädigt, während das Kontrollblatt ganz tot war.

Versuch XV. Wiederholung des vorigen Experimentes mit zwei Blättern. Resultat ganz dasselbe.

Versuch XVI. Ein Blatt, das 5 Tage in 10 % *Laktoselösung* verweilt hatte, wurde 15 Minuten bei -9° gefroren. Nach dem Auftauen zum grössten Teile unbeschädigt, Kontrollblatt ganz tot.

Versuch XVII. Zwei Blätter, Vorbehandlung dieselbe wie im vorigen Versuch, Expositionszeit ebenfalls 15 Minuten, aber bei -11° . Zuckerblätter unbeschädigt, Kontrollblätter tot.

Versuch XVIII. Zwei Blätter, Vorbehandlung wie in Versuch XVI, 15 Minuten bei -13° . Die Kontrollblätter bräunen sich unmittelbar nach dem Auftauen; die Zuckerblätter sind auch tief beschädigt, allein die Verfärbung tritt viel langsamer ein, und zwischen den gebräunten Partien sind noch am nächsten Tage grüne Parenchyminseln vorhanden.

Versuch XIX. Fünf Blätter, welche sechs Tage in 10 % *Lävulose* gestanden hatten, wurden in einer Nacht, wo die Temperatur auf -10° herunterging, mit fünf Kontrollblättern ins Freie gebracht, wo sie bis zum folgenden Morgen belassen wurden. Die Kontrollblätter wurden nach dem Auftauen sofort tief schwarz, die Zuckerblätter erwiesen sich dagegen vollkommen unbeschädigt; nur am oberen Rande eines Blattes stellte sich allmählich Verfärbung ein.

Versuch XX. Das Versuchsmaterial bestand aus Blättern, welche während vier Tage in 10 % *Lävulose*, resp. 5 % *Lävulose*, 15 % *Rohrzucker*, 7,5 % *Glucose*, 5 % *Galaktose*, 10 % *Laktose*, 10 % *Maltose* und 10 % *Mannit* gestanden hatten. Von jeder Sorte kamen 2—3 Blätter und 11 Kontrollblätter in das ungeheizte Gewächshaus, wo die Temperatur in der Nacht auf -7° herunterging. Am nächsten Morgen waren von den Kontrollblättern neun völlig abgestorben, zwei dagegen fast unbeschädigt; von den Versuchsblättern erwiesen sich zwei Blätter beschädigt und zwar eins aus 5 % *Lävulose*, eins aus 5 % *Galaktose*; die übrigen blieben auch während der nächsten 3—4 Tage vollkommen frisch, und wurden nach dieser Zeit beseitigt.

Versuche mit *Nerium Oleander*.

Nerium gehört bekanntlich ebenso wie *Viburnum Tinus* zu den wintergrünen Sklerophyllen des Mittelmeergebietes, ist aber anscheinend etwas empfindlicher gegen Kälte als *Viburnum*; wenigstens sah ich im Winter 1897—98 bei Padua und Triest manche Bäumchen, deren Blätter teilweise stark von der Kälte gelitten hatten. Die in meinen Versuchen benutzten Exemplare standen in einem Frigidarium und waren verhältnismässig besser ernährt als die *Viburnum*sträucher.

Durch Vorversuche wurde zuerst konstatiert, dass *Nerium*blätter ohne Schwierigkeit Zucker von aussen aufnehmen. Nach einwöchigem Aufenthalt in 10 % *Rohrzuckerlösung* resp. 5 % *Glucose* oder 5 % *Maltose* gaben die anfangs stärkefreien

Blätter bei der Jodprobe intensive Stärkereaktion in den unmittelbar an die Mittelrippe grenzenden Mesophyllpartien.

Versuch I. Drei Blätter, welche bei ziemlich niedriger Temperatur ($+5^{\circ}$ — $+12^{\circ}$) 10 Tage in 10 % *Rohrzuckerlösung* verweilt hatten, wurden abends in das ungeheizte Gewächshaus gebracht. In der Nacht ging die Temperatur bis auf -7° herunter. Alle drei Blätter waren am nächsten Morgen (und noch am fünften Tage) vollkommen unbeschädigt, während 6 Kontrollblätter, welche direkt von dem im Frigidarium stehenden Baume gepflückt waren, sich sofort als abgestorben erwiesen.

Versuch II. Vier Blätter, welche 10 Tage mit 5 % *Lävulose* gefüttert waren, aber sonst wie die Blätter im Versuch I behandelt wurden, erwiesen sich auch vollkommen unbeschädigt.

Versuch III. Drei Blätter nach zehntägiger Aufenthalt in 5 % *Glucose*lösung, sonst wie im Versuch I und II. Diese Blätter sind teilweise beschädigt, enthalten aber dabei grösse Partien, die frisch grün bleiben, während die Kontrollblätter über die ganze Fläche tot sind.

Die geringere Schutzwirkung der *Glucose*, welche auch in anderen Fällen konstatiert wurde, beruht wahrscheinlich darauf, dass das benutzte Traubenzuckerpräparat ziemlich viel Mineralsalze enthielt, welche die Schutzwirkung des Zuckers herabsetzten.

Versuche mit *Myrtus communis*.

Kleine Myrtenzweige, welche während zehn Tage in 10 % *Rohrzuckerlösung* gestanden hatten, wurden zusammen mit Kontrollzweige aus reinem Wasser etwa eine Stunde einer Temperatur von -5° ausgesetzt. Am ersten Tage konnte kein Unterschied zwischen den beiderlei Objekten gesehen werden, allein nach 3—4 Tagen fingen die Blätter der Kontrollzweige an unter Verfärbung auszutrocknen, während von den Zuckerblättern sich die überwiegende Mehrzahl durch ihre Turgescenz und die frisch grüne Farbe als unbeschädigt dokumentierte.

Analoge Resultate wurden auch bei Verwendung von 10 % *Lävulose* erhalten.

Versuche mit *Coprosma lucida*.

Versuche die Blätter dieser Pflanze durch Zuckeraufnahme kälteresistenter zu machen gaben keine sichere Resultate, und ich würde die Pflanze in diesem Zusammenhang gar nicht erwähnen, wenn nicht ein besonderer Nebenumstand von Interesse wäre. Beim Durchmustern eines sonst erfrorenen und gebräunten Blattes fiel es mir wiederholt auf, dass in den Winkeln zwischen der Mittelrippe und deren Seitenzweige meistens kleine, eng umschriebene Partien waren, in denen die lebhaft

grüne Farbe erhalten war und die aus lebenden Zellen bestanden, was auch bei der mikroskopischen Untersuchung bestätigt wurde. Diese am Leben gebliebenen Zellschichten begrenzen jene Grübchen, die von LUNDSTRÖM¹⁾ als Domatien beschrieben worden und nach den Angaben dieses Auctors regelmässig von Achariden bewohnt sind. In Bezug auf die anatomischen und sonstigen Verhältnisse dieses Gebildes verweise ich auf die eingehende Schilderung LUNDSTRÖMS, von besonderem Interesse ist aber in diesem Zusammenhang die von LUNDSTRÖM allerdings nicht erwähnte Tatsache, dass die betreffenden Zellschichten bei Vornahme der Zuckerprobe sich als ungewöhnlich zuckerreich erweisen und meistens eine erheblich stärkere Zuckerreaktion geben als das benachbarte Palissad- und Schwammparenchym. Ganz besonders stark war der Zucker-gehalt im Domatiengewebe solcher Blätter, die einige Tage in Zuckerlösungen gestanden hatten.

Obwohl also die Versuche mit *Coprosma* in Bezug auf das normale Mesophyll keine positive Resultate bei Zuckerfütterung ergaben, ist es doch vom bestimmten Interesse, dass die zuckerreicheren Partien um die Domatien eine merkbar grössere Kälteresistenz zeigen als das übrige Mesophyll.

Versuche mit *Helianthus annuus*.

Zur Verwendung gelangten junge Keimpflanzen von 5—10 cm Länge, welche abgeschnitten teils in reines Wasser teils in Zuckerlösungen gestellt wurden. Dies Versuchsobjekt war insofern ungünstig, als die Stengel schon in 10 % Rohrzuckerlösungen die Turgescenz teilweise verloren und in den unteren Partien beschädigt wurden. Aus den Versuchsprotokollen teile ich folgenden Versuch mit:

Versuch I. Zwei Stengel, welche während vier Tage in 5 % Rohrzucker verweilt hatten, wurden, nebst zwei Kontrollstengeln aus reinem H₂O, während andert halbe Stunde einer Kälte bis auf — 4,5° ausgesetzt. Alle vier Objekte waren beim Herausnehmen aus dem Gefrierkasten steif gefroren. Unmittelbar nach dem Auftauen waren die Kontrollstengel schlaff wie stark plasmolysirte Pflanzenteile, die zwei Zuckerstengel dagegen völlig turgescient. Beiderlei Objekte wurden dann mit den unteren Teilen in Wasser unter Glocken gestellt. Nach drei Tagen waren die Verhältnisse in Bezug auf die Turgescenz unverändert. Die mikroskopische Untersuchung ergab, dass in den Kontrollstengeln alle Zellen tot waren, in den Zuckerstengeln waren von den Rinden- und Markzellen wenigstens 50 % am Leben geblieben.

Dieser Versuch wurde mehrmals wiederholt, und zwar immer mit analogem Resultate.

¹⁾ LUNDSTRÖM, Die Anpassungen der Pflanzen an Thiere, Nov. act. reg. Soc. Scient. Ups 1887 p. 16.

Versuche mit Keimwurzeln.

Auf Grund ihrer leichten Stoffaufnahme erscheinen die jungen Wurzeln beim ersten Blick als sehr günstige Versuchsobjekte bei Experimenten mit von aussen zugeführten Zucker. Indessen werden die Wurzeln in ganz anderer Weise als die Stengel von äusseren Faktoren affiziert, wozu kommt, dass sich oft individuelle Verschiedenheiten in störender Weise geltend machen. Doch habe ich auch mit diesen Objekten positive Resultate zu verzeichnen, und zwar mit den Keimwurzeln von *Zea Mays* und *Vicia Faba*.

Die Keimwurzeln dieser Pflanzen sind, wenigstens wenn sie im Wasser kultiviert werden, sehr empfindlich gegen Kälte, so dass meistens schon ein kurzer Aufenthalt bei Temperaturen wenig unter dem Nullpunkt genügt, um ihr Leben zu vernichten.

Versuch I. Drei Keimlinge von *Vicia Faba* (Wurzellänge 3 cm) und zwei Keimlinge von *Zea Mays* (Wurzellänge 1—2 cm) kamen auf 18 Stunden in eine 10 % Rohrzuckerlösung; von beiden Arten kamen auf dieselbe Zeit je zwei Keimlinge in reines Leitungswasser. Versuchs- und Kontrollpflanzen wurden dann in 4 Stunden einer Kälte ausgesetzt, die auf — 3° herunterging. Alle Objekte waren beim Herausnehmen aus dem Gefrierkasten steif gefroren. Nach den Auftauen erwiesen sich die Kontrollpflanzen in allen Teilen tot, die Versuchskeimlinge, sowohl von *Zea* wie von *Vicia*, waren dagegen lebend, obwohl bei den Wurzeln der letzteren eine dunklere Färbung auf eine gewisse Beschädigung hindeutete. Dass diese Wurzeln doch ihre Lebensfähigkeit nicht eingebüsst hatten, ging daraus hervor, dass sie in Wasser überführt weiter wuchsen und Seitenwurzeln ausbildeten.

Versuch II. Drei Keimpflanzen von *Vicia Faba* (Wurzellänge 5—8 cm) und zwei von *Zea Mays* (Wurzellänge 1,5 cm) wurden während 18 Stunden in einer 5 % Lävuloselösung gehalten und dann zusammen mit Kontrollpflanzen aus Leitungswasser während etwa 4 Stunden einer Temperatur ausgesetzt, die während des Versuches von — 3° auf — 1,5° hinaufging. Nach dem Auftauen zeigten sich sofort die Kontrollpflanzen in allen Teilen abgestorben. Die Versuchspflanzen machten dagegen einen ganz unbeschädigten Eindruck und wurden auf übliche Weise in Wasserkultur genommen, wo sie in normaler Weise weiter wuchsen.

Diese Versuche wurden mit Keimwurzeln von der grossamigen *Vicia Faba* öfters wiederholt, und immer mit positivem Erfolg. Dagegen misslangen analoge Versuche, die ich mit Zeakeimlingen aus Samen anderer Provenienz anstellte; die betreffenden Wurzeln zeichneten sich durch eine viel reichere Wurzelhaarbildung als die zuerst verwendeten aus, und zeigten, als sie auf 20—48 Stunden in Zuckerlösungen getaucht waren, keine nachweisbare Erhöhung der Kälteresistenz.

Schliesslich möchte ich hervorheben, dass es mir in keinem Falle gelang, eine durch Zuckeraufnahme bewirkte Kälteresistenz bei *Pisum sativum* zu erzielen; die mit Zucker gefütterten Pisumwurzeln erfroren immer ebenso leicht wie die in reinem Wasser kultivierten. Bei der grossen Anzahl von Erbsen-Varietäten und Rassen werden sich doch vielleicht auch bei dieser Sippe Formen finden, die sich für Experimente dieser Art tauglich erweisen werden.

Versuche mit *Elodea canadensis*.

Es wurde schon im vorigen beiläufig erwähnt, dass *Elodea* eine sehr kälteempfindliche Pflanze ist, für deren Blätter und Stengel das Gefrieren meistens mit Erfrieren gleichbedeutend ist. Da die grünen Teile der Pflanze auch im Winter fast zuckerfrei sind, erschien es nicht ausgeschlossen, dass man durch von aussen eingeführten Zucker die Kälteresistenz etwas erhöhen könnte, und zwar um so eher als Versuche mit im Sommer stärkefrei gemachten *Elodea*-zweigen gelehrt hatten, dass wenigstens Rohrzucker sehr leicht von den *Elodea*-zellen aufgenommen wird und reichliche Stärkebildung veranlasst. Indessen erzielte ich bei *Elodea* in dieser Weise gar keinen Erfolg, obwohl die Versuchsbedingungen in Bezug auf die Qualität der Zuckerarten, die angewendete Konzentration des Zuckers und die Dauer der Einwirkung in verschiedener Weise variiert wurden. In der Tat scheinen die stärkereichen *Elodea*-zellen im Winter eine ausgeprägte Abneigung gegen weitere Aufnahme von Kohlehydraten zu besitzen, denn nach den mikrochemischen Befunden zu urteilen war der Zuckergehalt der Versuchsblätter immer ein sehr geringer, auch wenn sie wochenlang in Zuckerlösungen verweilt hatten. Das Misslingen der Versuche war ja unter solchen Umständen nicht befremdend.

Indessen gelang es auf andere Weise die Kälteempfindlichkeit der *Elodea* merkbar abzuschwächen. Es geschah dies in der Weise, dass die Blätter nicht im Wasser sondern in feuchter Luft der niederen Temperatur ausgesetzt wurden. Bekanntlich geht *Elodea* bei höherer Temperatur auch in dampfgesättigter Atmosphäre bald zu Grunde, bei Temperaturen in der Nähe des Nullpunkts kann sie ohne Schaden in feuchter Luft gehalten werden. Die Versuche wurden in der Weise ausgeführt, dass ein *Elodea*-spross von passender Länge in ein Reagenzrohr eingeschoben wurde, dessen Mündung nachher mit Watte verstopft wurde. Auf dem Boden des horizontal gelegten Rohres befand sich eine dünne Wasserschicht.

Nachdem die in dieser Weise beschichteten Röhren 10 Tage bei Temperaturen nahe $\pm 0^\circ$ aufbewahrt worden, ergab die mikroskopische Zuckerprobe einen erheblichen Zuwachs des vorhin nur spärlich vorhandenen Zuckers; in den Chloroplasten waren aber noch beträchtliche Stärkemengen vorhanden.

Zwei solche Sprosstücke von je 10 cm Länge wurden nun zusammen mit Kontrollzweigen direkt aus Wasser eine halbe Stunde einer Temperatur $-1,5^\circ$ — -3° ausgesetzt. Beim Herausnehmen aus dem Gefrierkasten waren die Objekte alle steif gefroren. Von den zuckerreichen Sprossen war der eine einem kräftigen Gipfelspross,

das andere Stück einer tiefer gelegenen Partie entnommen; die Blattzellen des Gipfelsprosses erwiesen sich fast alle unbeschädigt; in den Blättern des älteren Sprosstückes waren viele Zellen tot, allein die an den Blatträndern gelegenen 5—10 Zellreihen enthielten fast ausschliesslich lebende Zellen. In den Kontrollblättern waren entweder alle Zellen tot, oder doch nur die äusserste Randschicht am Leben geblieben. — Nachdem die Blätter auf fünf Stunden in Wasser verweilt hatten, wurden sie wieder untersucht, und zwar mit demselben Resultate wie vorhin; von jeder Sorte wurden jedesmal etwa 20 Blätter mikroskopisch geprüft. — Der Versuch wurde mit gleichem Ergebnis zweimal wiederholt.

Es wurde schon erwähnt, dass die äussersten Randzellen der Blätter sich durch eine grössere Widerstandsfähigkeit gegen Kälte auszeichnen, indem dieselben auch in den zuckerarmen Kontrollblättern am Leben blieben. Auch bei den vielen vergeblichen Versuchen, die *Elodea*-blätter durch von aussen zugeführten Zucker kälteresistenter zu machen, war mir das verschiedene Verhalten der Randzellen öfters aufgefallen. Bei vorsichtiger Vornahme der Zuckerprobe konnte ich nun in vielen Fällen feststellen, dass in diesen Zellen eine relativ reichliche Ausscheidung von Kupferoxydul entstand. Nun ist aber in den *Elodea*-blättern auch eine gerbstoffähnliche Verbindung vorhanden¹⁾, die durch verschiedene Farbstoffe als kristallinische Verbindung in den lebenden Zellen niedergeschlagen wird, und dieser Stoff findet sich, wie man durch derartige Vitalfärbungen leicht zeigen kann, besonders reichlich in den Randschichten des Blattes. Da viele den Gerbstoffen nahestehenden Verbindungen auch die FEHLINGSche Flüssigkeit reduzieren, war ja immer die Möglichkeit gegeben, dass die Kupferoxydulausscheidung in jenen Zellen von dem betreffenden gerbstoffähnlichen Körper hervorgerufen sei. Als aber Blätter, in denen der betreffende Körper durch Nilblau vital ausgefällt war, mit FEHLINGS Reagenz behandelt wurden, entstand eben an denjenigen Stellen in der Zelle, wo die blauen Krystallaggregate vorhin lagen, ein rotbrauner amorpher Niederschlag, während die Kupferoxydulausscheidung wie sonst in der ganzen Zelle auftrat. Dieser Befund spricht entschieden dafür, dass es sich hier um eine wirkliche Zuckerreaktion handelt, und ich halte es demgemäss für sehr wahrscheinlich, dass die stärkere Kälteresistenz dieser Randzellen auf einen höheren Zuckergehalt zurückzuführen ist.

Die Widerstandsfähigkeit der submersen Wintergrünen gegen Kälte.

Elodea canadensis. Dass diese Art eine sehr geringe Widerstandsfähigkeit gegen Kälte besitzt ist bereits erwähnt. Der Unterkühlungspunkt liegt sehr niedrig, so dass ein kurzer Aufenthalt bei -2° genügt, um die Sprosse und Blätter steif

¹⁾ Aber nicht ein wirklicher Gerbstoff; vgl. PFEFFER, Untersuch. aus dem. bot. Institut zu Tübingen, Bd. II s. 223.

gefrieren zu lassen. Gefrorene *Elodea*sprosse erwiesen sich nach dem Auftauen immer tot, auch wenn das Gefrieren nicht in feuchter Luft sondern in Wasser stattfand. Eine gewisse Resistenz zeigten nur die oben erwähnten zuckerhaltigen Randzellen.

Chara sp. Thalluszweige, welche bei -2° gefroren wurden, gingen regelmässig zu Grunde.

Stratiotes aloides. Diese Pflanze ist etwas weniger empfindlich gegen Kälte als *Elodea*. In Blättern, welche in zwei Stunden einer Temperatur von $-2,5^{\circ}$ ausgesetzt wurden, waren die Zellen in den zwei äussersten Schichten noch unbeschädigt, die inneren, grösseren Zellen des Grundgewebes waren dagegen bis auf den Tonoplasten, welche als intakte Membran die grosse Vacuole umschliess, alle abgestorben. Die beim Gefrieren eintretende Wasserentziehung hatte also in diesem Falle, ähnlich wie eine starke Salpeterlösung, anomale Plasmolyse hervorgerufen. Auf die theoretische Bedeutung dieses Befundes werde ich im folgenden zurückkommen.

Bei Einwirkung etwas stärkerer Kälte (eine Stunde bei -4°) gingen *Stratiotes*-blätter vollkommen zu Grunde.

Ceratophyllum demersum. Diese Pflanze, deren Sprossachsel und Blätter im Winter nicht unerhebliche Zuckermengen enthalten, ist auch gegen Kälte bedeutend resistenter als die drei soeben angeführten Arten. Sprosse, welche einer Temperatur um -5° ausgesetzt waren bis sie steif erfroren, erwiesen sich nach dem Auftauen ganz unbeschädigt; weder im Stengel noch in den Blättern war eine tote Zelle zu sehen. Bei stärkerer Abkühlung — eine Stunde bis -6° — ging indessen auch *Ceratophyllum* zu Grund.

Menyanthes trifoliata. Grüne, submers vegetirende Sprosse wurden in drei Stunden einer Temperatur von -7° ausgesetzt. Nach dem Auftauen vollkommen unbeschädigt, nicht eine einzige Zelle tot. Dieser Versuch mehrmals mit dem nämlichen Resultate wiederholt.

Calla palustris (grüne, submers Sprosse) und *Ranunculus Lingua* (submers Sprosse und Blätter) erwiesen sich im Besitz von derselben Kälteresistenz wie *Menyanthes*. Diese drei Pflanzen sind im Winter sehr zuckerreich. (vgl. S. 28—29.)

Eine ziemlich grosse Widerstandsfähigkeit gegen Kälte findet sich auch bei den im Winter submers vegetirenden *Myosotis palustris*, *Veronica Beccabunga*, *V. Anagallis* und *Sium angustifolium*, vorausgesetzt, dass das umgebende Wasser genügend abgekühlt ist. Alle diese Pflanzen ertrugen das Gefrieren ohne Schädigung. Als sie aber eine Woche unter Wasser in einem Zimmer aufbewahrt waren,

wo die Temperatur doch niemals mehr als $+5^{\circ}$ betrug, waren sie bedeutend empfindlicher geworden; inzwischen war aber auch Stärkeregeneration und Wachstum eingetreten.

Obwohl die Anzahl der submersen Wintergrünen, welche untersucht werden konnten, nicht gerade gross ist, so lässt es sich doch nicht verkennen, dass auch hier ein deutlicher Parallelismus zwischen Zuckerarmut und Kälteempfindlichkeit resp. Zuckerreichtum und Kälteresistenz vorhanden ist.

V. In welcher Weise kommt der durch den Zucker bewirkte Kälteschutz zustande?

Der Erfriervorgang und die Ursachen des Erfrierens.

Es ist gegenwärtig, besonders durch die schon erwähnten Untersuchungen MOLISCH's, eine wohl konstatierte Tatsache, dass gewisse tropische Pflanzen schon bei Temperaturen über dem Nullpunkte absterben, auch wenn dafür gesorgt wird, dass durch die physiologische Wasserarmut der abgekühlten Erde kein Wassermangel in den betreffenden Organen entsteht. Dies »Erfrieren« bei Temperaturen dicht über dem Nullpunkt beruht zweifelsohne darauf, dass der Stoffwechsel durch die niedere und diesen Pflanzen ungewohnte Temperatur in anormalen Bahnen gelenkt wird, die schliesslich das Absterben der Pflanze herbeiführen¹⁾. Es ist dies eine Erscheinung, die wohl am nächsten zu vergleichen ist mit dem Verschwinden mancher Wasserpflanzen am Ende des Frühlings²⁾ oder das rasche Absterben mancher alpinen Gewächse in unseren Gärten; diese Pflanzen sind eben auf relativ niedrige Temperaturen abgestimmt, und eine stärkere, länger andauernde Erwärmung übt auf sie einen ebenso schädlichen Einfluss aus wie niedere Temperaturgrade auf die betreffenden Tropenpflanzen.

Jedenfalls ist das Erfrieren bei Temperaturen über dem Nullpunkt streng von dem normalen Erfrieren zu unterscheiden, das normalerweise immer mit Eisbildung verknüpft ist. Bekanntlich spielt sich der Vorgang beim Gefrieren eines Pflanzenteiles meistens in der Weise ab, dass die ersten Eiskristalle sich auf die gegen die Interzellularen sehenden Aussenwände der Cellulosemembranen absetzen; jeder Eiskristall wirkt dann als ein Anziehungscentrum für das im Plasma und Zellsaft vorhandene Wasser, das der Zelle in dieser Weise ganz wie bei der Plasmolyse entzogen wird. Gerade diese Wasserentziehung ist nun nach MÜLLER-THURGAU³⁾, dem sich auch MOLISCH anschliesst, die eigentliche Todesursache beim Erfrieren, indem die im Plasma bzw. im Zellsaft vorhandenen Stofflösungen dadurch so

¹⁾ MOLISCH weist darauf hin, dass in diesem Falle vielleicht eine übermässige Produktion von organischen Säuren den Tod herbeiführe, was nicht unwahrscheinlich vorkommt.

²⁾ Vgl. z. B. GÖBEL, Pflanzenbiolog. Schilderung, II, p. 247.

³⁾ MÜLLER-THURGAU und MOLISCH, angeführte Arbeiten.

konzentriert werden, dass Umsetzungen erfolgen, welche zu einer Zertrümmerung der Plasmaarchitektur führen. Nach dieser Auffassung würde also ganz allgemein die Todesursache beim Gefrieren die nämliche sein wie beim Austrocknungstod.

Gegen diese Ansicht erhob PFEFFER schon in der ersten Auflage seiner Pflanzenphysiologie Einspruch unter dem Hinweis, dass bei solchen Pflanzen, die schon durch geringe Kältegrade getötet werden, die Wasserentziehung nicht schädlich wirke, »da diese durch Transpiration oder Plasmolyse ohne Nachteil weiter getrieben werden kann«. Auch in der letzten Auflage der Pflanzenphysiologie (1903) führt PFEFFER¹⁾ als Beweis gegen die MÜLLER-MOLISCH'sche Theorie die Tatsache an, dass wasserdurchtränkte Samen, welche gänzlich Austrocknen vertragen, doch leicht erfrieren, und dass demgemäss mit der Austrocknungsfähigkeit nicht notwendig eine Resistenz gegen Kälte verknüpft sein muss. Demgegenüber machen MÜLLER-THURGAU und MOLISCH²⁾ geltend, dass beim Gefrieren die Wasserentziehung sehr rasch, bei der Austrocknung dagegen langsam geschieht, und dass der verschiedene Effekt der beiden Vorgänge hierin begründet sei. In jüngster Zeit hat man auch Erfahrungen gemacht, welche beweisen, dass die verschiedene Schnelligkeit, womit beim Gefrieren der Pflanze durch Eisbildung Wasser entzogen wird, für ihr Leben entscheidend sein kann; denn in anderer Weise sind schwerlich die Versuche von MEZ³⁾, in denen *Impatiens*-blätter mit bzw. ohne Unterkühlung gefroren tot bzw. lebend waren, zu deuten.

Immerhin wird wohl die Sachlage am besten durch PFEFFER'S Ausspruch gekennzeichnet, dass der Kältetod zwar in vielen, jedoch nicht in allen Fällen durch die Wasserentziehung herbeigeführt wird. Dass es einen Kältetod ohne Wasserentziehung gibt, beweisen ja schon die bereits erwähnten Erfahrungen an Tropenpflanzen, welche bei Temperaturen über Null absterben, und es ist ja theoretisch nicht einzusehen, warum nicht bei anderen Pflanzen ein analoger Effekt durch Temperaturen unter Null herbeigeführt werden könne; wissen wir ja doch dass es ein grober Irrtum wäre, wollte man annehmen, dass aller Kraft- und Stoffwechsel schon bei dem Nullpunkte aufhöre⁴⁾. Aber gerade wie die Eisbildung tatsächlich auch innerhalb der Zelle stattfinden kann, aber *normalerweise* nur in den Interzellularen auftritt, so dürfte praktisch genommen Wasserentziehung in den meisten Fällen die Todesursache sein. Damit ist aber, wie PFEFFER hervorhebt, kein Einblick in diejenigen Strukturverhältnisse und Eigenheiten des Protoplasmas gewonnen, die es bedingen, dass die Wasserentziehung tödlich wirkt oder ertragen wird⁵⁾.

¹⁾ PFEFFER, Pflanzenphysiologie, II Aufl., Bd. II, p. 315.

²⁾ Vgl. besonders MOLISCH, l. c. 68—73.

³⁾ C. MEZ, l. c.

⁴⁾ Es mag nur daran erinnert werden, dass noch bei -2° bis -4° eine merkliche Sauerstoffatmung im Gange ist. Vgl. PFEFFER, Pflanzenphysiologie, Bd. I, S. 572.

⁵⁾ PFEFFER, Pflanzenphysiologie, Bd. II, S. 316.

Ueber diese Fragen haben in jüngster Zeit einige von GORKE mitgeteilte Befunde etwas Licht verbreitet¹⁾. Dass die Wasserentziehung in erster Linie dadurch schädlich wirkt, dass die Zellflüssigkeit viel konzentrierter wird als vorher, hatte schon MÜLLER-THURGAU hervorgehoben, und in der Tat kann man sich ja leicht vorstellen, wie Stoffe, die normalerweise in sehr verdünnter Lösung im Plasma bzw. Zellsaft vorhanden sind, bei höherer Konzentration eine direkte Giftwirkung ausüben können. GORKE hat nun das Verdienst, das Wesen dieser Giftwirkung — wenigstens bis zu einem gewissen Grade — aufgeklärt zu haben. Ich werde zuerst die Theorie GORKES mit seinen eigenen Worten wiedergeben und dann über die von ihm erbrachten Belege in aller Kürze berichten. GORKE schreibt (p. 150—151):

»Sieht man zunächst von den wenigen Pflanzen, die über Null erfrieren, ab, so tritt durch die Eisbildung eine Wasserentziehung ein, und die Pflanzensäfte in gefrorenen Pflanzen stellen dann viel konzentriertere Lösungen dar, als in nicht gefrorenen Pflanzen. In diesen konzentrierten Lösungen werden nur die gelösten Salze auf die gelösten Eiweissverbindungen aussalzend wirken. Nun ist zwar eine vorübergehende Abscheidung der Eiweisskörper mit keiner Veränderung derselben verknüpft, was schon daraus hervorgeht, dass das Aussalzen für die Trennung der verschiedenen Eiweisskörper allgemein angewandt wird; doch findet bei genügend langer Einwirkung eine chemische Änderung, Denaturierung, des Eiweisses statt, allerdings ohne dass wir vorläufig angeben können, worauf diese Änderung der Eigenschaften beruht. Doch ist dies für die vorliegende Untersuchung auch zunächst gleichgültig. Da Zellsaft stets sauer reagiert, so wird natürlich durch die Eisabscheidung auch die Säurekonzentration gesteigert und hierdurch die Denaturierung noch erleichtert».

Wenn diese Überlegungen richtig sind, fährt GORKE fort, so müsste der Saft nicht erfrorener Pflanzen die Eiweisskörper, so weit sie aussalzbare sind, in gelöster Form enthalten²⁾, aus dem Saft durch Frost getöteter Pflanzen dagegen müssten die Eiweisskörper zum Teil ausgeschieden sein. Diese Schlussfolgerung wurde auch durch die Versuche bestätigt.

Zuerst wurde der Saft erfrorener und nicht erfrorener Pflanzen mit einander verglichen. Zu diesem Zwecke wurde in zwei gleich grossen Kästen unter völlig gleichen Bedingungen im Treibhause Sommergerste bei einer Temperatur von $+9^{\circ}$ — 12° gezogen. Nach etwa vier Wochen wurde der eine Kasten über Nacht

¹⁾ GORKE, Ueber chemische Vorgänge beim Erfrieren der Pflanzen, Landwirt. Versuchstationen 1906.

²⁾ Diese Schlussfolgerung ist nicht ganz richtig, weil im Zellsaft Verbindungen (z. B. Gerbstoffe) vorhanden sein können, welche nach der durch die Zerquetschung der Zellen bewirkte Aufhebung der Semipermeabilität des Plasmas schon bei gewöhnlicher Temperatur mit Eiweisskörpern unlösliche Verbindungen eingehen können. Die Versuche GORKES und seine daraus gezogenen Schlussfolgerungen werden doch von dieser Eventualität nicht berührt, welche indessen in gewissen Fällen anscheinend realisiert ist (vgl. die Versuche mit dem Saft nicht erfrorener Pflanzen).

bei -10° — 12° ins Freie gebracht und am nächsten Tage, als die Pflanzen sich nach dem Auftauen als tot erwiesen hatten, der Saft durch den Druck einer starken Rübenpresse aus den zerkleinerten Pflanzenteilen ausgepresst. Aus je 197 g Pflanzen wurden 143 g Saft gewonnen und in je 10 ccm Saft die Trockensubstanz, Asche und der Gesamtstickstoff bestimmt. In Trockensubstanz und Aschegehalt wurden nur kleinere Unterschiede innerhalb der Versuchsfehler gefunden, der Gesamtstickstoff erwies sich bei den nicht erfrorenen Pflanzen als etwas höher (4,1 mg).

Ferner wurden je 10 ccm Saft mit je 100 ccm gesättigter Zinksulfatlösung und überschüssigem Zinksulfat versetzt, wodurch alle aussalzbaren Eiweisskörper ausgesalzen wurden. Die beiden Lösungen wurden am nächsten Tag filtriert, die Filter mit gesättigter Zinksulfatlösung gewaschen, wodurch die löslichen Stickstoffverbindungen entfernt wurden und die Filter nach KJELDAHL verbrannt. Es konnten aus dem Saft der nicht erfrorenen Gerste Eiweisskörper entsprechend 12,8 mg N ausgesalzen werden, während bei der erfrorenen Gerste die aussalzbaren Eiweisskörper nur 8,4 mg N enthielten. Die Differenz zwischen diesen beiden Zahlen (4,4 mg) ist fast dieselbe wie beim Gesamtstickstoff. — In gleicher Weise und mit gleichem Resultat wurden untersucht junge Pflanzen von Senf sowie Blattgewebe von Pelargonie und Begonie.

Entsprechende Ergebnisse wurden auch in Versuchen mit dem Saft nicht erfrorener Pflanzen erhalten, und zwar ergab sich hier die interessante Tatsache, dass eine Denaturierung der Eiweisskörper um so leichter durch Abkühlen der ausgepressten Säfte stattfindet, je leichter die betreffenden Pflanzen erfrieren. So wurde bei dem Saft von Begonien und Pelargonien, die bei -5° erfroren, bereits durch längeres Abkühlen auf -3° ein Niederschlag erzeugt; bei der im Treibhause gezogenen Sommergerste war Abkühlung auf -7° , bei Wintergerste, im Freien gezogen, Abkühlung auf -10° , bei Winterroggen, der erheblich widerstandsfähiger ist, Abkühlung auf -15° , bei Fichtennadeln tagelanges Abkühlen auf -40° nötig. Obwohl nun die auspressten Pflanzensäfte natürlich nicht als identisch mit den in der lebenden Zelle durch die semipermeable Vacuolenwand getrennten Stoffgemischen des Plasmas und des Zellsafts betrachtet werden dürfen, so sind doch auch diese Befunde recht bemerkenswert und erhalten auch eine weitere Bedeutung durch den von GORKE erbrachten Nachweis, dass von den untersuchten Pflanzen diejenigen, welche leicht erfrieren, auch Eiweisskörper enthalten, die durch Elektrolyten leicht ausgesalzen werden. Als bemerkenswert hebt GORKE des weiteren hervor, dass die gegen Kälte widerstandsfähigen Fichtennadeln relativ wenig Mineralbestandteile enthalten, was indessen mit der erfahrungsgemäss geringen Transpiration der Coniferen zusammenhängen dürfte.

Die jetzt besprochene Denaturierung der Eiweisskörper beim Gefrieren dürfte vielleicht manchen Leser etwas sonderbar anmuten, da ja noch in letzter Zeit wiederholt behauptet wurde, dass die Proteinstoffe durch Gefrieren ihrer wässrigen

Lösungen nicht verändert werden¹⁾. In der Tat kann man denn auch natürliches Eiweiss (aus Eiern) gefrieren lassen, ohne dass nach dem Auftauen irgend welche sichtbare Veränderung auftritt. Dies ist aber nur der Fall, wenn die Eiweisslösung salzarm ist. Eine völlig klare 1-prozentige Albuminlösung, die 0,2 % Mineralsalze enthält, hinterlässt, wenn sie durchgefroren wird, nach meinen Erfahrungen beim Auftauen einen Niederschlag aus denaturierten Eiweiss, der sich nicht wieder löst. GORKE berichtet auch über ähnliche Erfahrungen, welche nach seiner Ansicht zeigen, dass man ganz allgemein eine Denaturierung der Eiweisskörper durch Abkühlen erreichen kann. Er operierte mit einer Lösung von käuflichem Eiweiss, die mit einer verdünnten mit Apfelsäure angesäuerten Lösung von KCl, CaHPO₄, MgSO₄ etwa in demselben Verhältnis wie diese Substanzen in den Pflanzenaschen enthalten sind, gemischt wurde; in dieser Lösung, welche sich bei gewöhnlicher Temperatur unverändert hielt, entstand durch Abkühlen auf — 15° — 22° ein kräftiger, flockiger Niederschlag, der sich nicht wieder löste.

Es wäre natürlich durchaus verfehlt, wollte man die soeben vorgetragene Auffassung vom Zustandekommen des Kältetodes auf alle Fälle übertragen, wo eine Pflanze durch niedere Temperatur getötet wird. Zuerst ist es ja ganz klar, dass diese Erklärung nur für solche Fälle im Betracht kommen kann, wo das Absterben durch Wasserentziehung herbeigeführt wird. Und auch dann wird man immer mit der Möglichkeit zu rechnen haben, dass im Plasma bzw. im Zellsaft Stoffe vorhanden sein können, die bei höherer Konzentration eine Giftwirkung ausüben, ohne dass dabei ein Niederschlag zu entstehen braucht, wissen wir doch, dass ein so kräftiges Plasmagift wie Osmiumsäure die Eiweisskörper zu nicht denaturierbaren Verbindungen oxydirt²⁾, also gerade das Gegenteil von einer Denaturierung im gewöhnlichen Sinne bewirkt.

Trotzdem glaube ich, dass der von GORKE gegebene Erklärungsversuch für viele Fälle zutrifft und tatsächlich einen bestimmten Fortschritt auf diesem heiklen Gebiete bedeutet. Bei manchen Wasserpflanzen, z. B. *Elodea*, *Stratiotes* u. a., kann man, wenn die Zellen durch Kälte getötet wurden, unter den Mikroskope direkt sehen, dass das Plasma jetzt aus einem koagulierten Eiweissgerinsel besteht, das übrigens oft den Eindruck einer gar nicht schlechten Fixierung macht. Und so lange keine stichhaltige Bedenken dieser Auffassung entgegen steht, sehe ich nicht ein, warum man dieselbe ablehnen sollte, insbesondere, da, wie wir bald sehen werden, es noch andere Tatsachen gibt, welche mit dieser Ansicht von den Ursachen des Erfrierens

¹⁾ So wird z. B. noch im Sammelreferat von HANS ARON »Ueber organische Kolloide«, (Biochemisches Centralblatt, Dezemberheft 1906) angegeben, dass »Eiweisse lassen beim Auftauen keine Fällung wahrnehmen«. Vgl. auch AMBRONN, Einige Beobachtungen über das Gefrieren der Kolloide, Ber. über die Verhandl. der K. Sächs. Ges. d. Wiss. 1891, I, S. 28. — Die Angabe von MÜLLER-THURGAU (Landwirt. Jahrbücher 1886 p. 537) über das Gefrieren von Eiweiss bezieht sich auf das Weisse eines gekochten Eies.

²⁾ MÖNCHEBERG und BETHE, die Degeneration der markhaltigen Nervenfasern etc., Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 54, p. 135.

in guter Übereinstimmung stehen. Ich werde also im folgenden die GORKISCHE Auffassung acceptiren, aber mit dem ausdrücklichen Vorbehalt, dass es sich hier nicht um eine Zauberformel, die alles einleuchtend macht, sondern nur um eine auf konkrete Fälle anwendbare Erklärungsweise handelt.

Immerhin können wir von diesem Standpunkte aus jetzt zwei Faktoren namhaft machen, von welchen die Kälteresistenz in einem gewissen Grade abhängig ist: einerseits die Qualität, d. h. in diesem Falle die Aussalzbarkeit der im Plasma enthaltenen Eiweissstoffe, andererseits die Quantität der in der Zelle gelöst vorhandenen Mineralstoffe. Als drittes Moment wäre noch die Konzentration der plasmatischen Eiweisskörper zu nennen, da HOFMEISTERS Untersuchungen gezeigt haben¹⁾, dass konzentrierte Eiweisslösungen leichter als verdünnte ausgesalzen werden.

Fragt man sich nun ob die Pflanze wohl im Stande sei, durch Regulation eines oder einiger dieser Faktoren ihre Widerstandsfähigkeit gegen Kälte nötigenfalls zu erhöhen, so erscheint dies sehr problematisch. Allerdings geht aus einer Beobachtung MÜLLER-THURGAUS hervor, dass in der Kartoffel bei niederer Temperatur die Menge der stickstoffhaltigen Nichtproteine zunimmt; es werden also in diesem Falle tatsächlich Eiweisskörper in andere Verbindungen, wahrscheinlich Aminosäuren, überführt, und somit die Konzentration der in der Zelle gelösten Proteinstoffe etwas herabgesetzt. Ob dies aber praktisch eine Bedeutung für die Kälteresistenz haben kann, muss vorläufig dahingestellt bleiben; für die Blätter scheint eine solche Annahme wenig wahrscheinlich, da die betreffende Stoffmetamorphose, soweit sie sich als Eiweisszerfall kundgibt, sich doch wohl in erster Linie nur auf die als Reservestoffe aufgespeicherten Eiweisskörper erstrecken kann. Dass auch die Bausteine des Protoplasmas durch die niedere Temperatur gewisse Umwandlungen erfahren können, erscheint allerdings nicht ganz ausgeschlossen; wissen wir doch, dass eine halbstündige Erwärmung des Blutserums auf 56° genügt um eine Umwandlung von Serumalbumin zu Globulin zu bewirken²⁾; fände nun bei niederer Temperatur der umgekehrte Prozess, d. h. Umwandlung von dem leicht aussalzbaren Globulin in Albumin, statt, so wäre vielleicht damit auch eine Erhöhung der Kälteresistenz gegeben. Vorläufig wissen wir aber von derartigen Stoffwechselprozessen in den Pflanzenzellen gar nichts, so dass die jetzt angedeuteten Möglichkeiten eben nur als solche hingenommen werden müssen.

Über den Gehalt der wintergrünen Blätter an Mineralstoffen liegen dagegen eine Menge Angaben vor³⁾, aus denen hervorgeht, dass die Menge der Aschenbestandteile in den wintergrünen Blättern im Oktober grösser ist als im Juli und in

¹⁾ Vgl. K. SPIRO, Ueber die Fällung von Kolloiden, HOFMEISTERS Beiträge Bd. IX (1904), S. 300—322.

²⁾ LEOPOLD MOLL, Ueber künstliche Umwandlung von Albumin in Globulin, HOFMEISTERS Beiträge, Bd. IV, p. 563.

³⁾ Litteratur bei CZAPEK, Biochemie, Bd. II, p. 786 u. ff.

älteren (zwei- und dreijährigen) Blättern grösser als in einjährigen. Obwohl nun diese Vermehrung der Mineralstoffe hauptsächlich die Ausbildung der Zellwände betrifft, so steht doch so viel fest, dass von einer Abnahme der Aschenstoffe der wintergrünen Blätter im Herbst bzw. Winter keine Rede sein kann.

Es bleibt also noch die Frage zu beantworten, ob die winterliche Zuckervermehrung, die wir schon als eine bei den wintergrünen Pflanzen allgemeine Erscheinung kennen gelernt haben, einen Einfluss auf die Aussalzbarkeit der Eiweisskörper ausüben kann.

Ueber diesen Punkt haben schon PAULI und RONA¹⁾ eine kurze Angabe gemacht, nach welcher die Aussalzung von Albumin durch die Gegenwart gewisser Nichtelektrolyte wie Rohrzucker und Harnstoff gehemmt werden soll. Etwas ausführlicher hat sich KARL SPIRO²⁾ mit diesem Thema beschäftigt. Für unsere Fragestellung von hervorragendem Interesse ist die von SPIRO mitgeteilte Tatsache, dass die mehrwertigen Alkohole der Fettreihe, z. B. Glycerin, Mannit, Traubenzucker, Milchsucker, koagulationshemmend wirken. Und zwar äussert sich diese Hemmung teils darin, dass bei zunehmenden Gehalt an Alkohol der Koagulationspunkt steigt — durch Glycosezusatz konnte dieser Punkt von 58,9° bis auf 85,6° verschoben werden — teils darin, dass mit dem steigenden Gehalt an mehrwertigen Alkoholen die Hitze-koagulation der Eiweissstoffe unvollständiger wird. In dieser Weise funktioniert offenbar der Zucker als ein koagulationshemmender Schutzstoff für die Eiweisskörper.

So interessant die jetzt erwähnten Befunde SPIROS von unserem Gesichtspunkte erscheinen, so können sie doch nicht ohne weiteres auf die beim Gefrieren stattfindenden Koagulationserscheinungen überführt werden. Es wurden deshalb einige Versuche angestellt, die von chemisch-physikalischem Standpunkte als etwas primitiv bezeichnet werden müssen, die aber vollständig genügen, um den Einfluss der mehrwertigen Alkohole auf die Kältekoagulation der Eiweisskörper darzutun.

Ich teile unten einige von diesen Versuchen mit.

Gefrierversuche mit Eiweisslösungen.

Zur Verwendung gelangte zuerst ein von GRÜBLER bezogenes Präparat »Albumin aus Eiweiss«.

Versuch I: 90 ccm H₂O wurden mit 10 ccm von der konzentrierten KNORschen Nährlösung³⁾ versetzt, und in diesen 100 ccm 1 g Albumin aufgelöst. Die nicht ganz klare Lösung wurde filtriert und von dem Filtrat je 10 ccm in drei

¹⁾ HOFMEISTERS Beiträge Bd. III (1903).

²⁾ SPIRO l. c. S. 316–318 (Ueber die Einwirkung der Alkohole auf die Eiweisskoagulation).

³⁾ Bereitet nach PFEFFER, Pflanzenphysiologie Bd. I S. 413.

Reagenzröhren gebracht, von denen das eine (A) 10 % Rohrzucker, das andere (B.) 5 % Rohrzucker und das dritte (C) keinen Zusatz enthielt. Die drei Röhren wurden dann in ein Kältegemisch gestellt, bis der Inhalt vollkommen erstarrt war.

Nach dem Auftauen zeigte sich, dass die Flüssigkeit in A ganz klar war wie vor dem Gefrieren. In C dagegen, war ein beträchtlicher Niederschlag entstanden, der sich am Boden abgesetzt hatte. In B war ebenfalls ein Niederschlag vorhanden, aber lange nicht so reichlich wie in C.

Versuch II. Je 10 ccm der oben erwähnten salzhaltigen Eiweisslösung wurde teils mit einem Zusatz von 5 % *Glukose* (A), teils ohne Zusatz (B) in Reagenzröhren gefroren, wobei genau darauf geachtet wurde, dass die Flüssigkeit in beiden Röhren vollkommen erstarrt war. Nach dem Auftauen ist die Flüssigkeit in A vollkommen klar, in B dagegen trüb mit einem deutlichen Niederschlag am Boden der Röhre.

Versuch III. Die gleiche Versuchsanordnung wie im vorigen Experimente, aber anstatt *Glucose* 5 % *Galaktose*. Resultat vollkommen analog.

Versuchsergebnisse, die mit den jetzt referierten vollkommen übereinstimmen, wurden ausserdem erhalten bei Zusatz von 5 % *Lävulose*, 10 % *Maltose*, 10 % *Laktose*, 6 % *Mannit* und 3 % *Glycerin* zu der salzhaltigen Albuminlösung. Alle diese Lösungen blieben nach dem Erfrieren und Auftauen ganz klar, ohne Spur von Niederschlag, während die gleichzeitig erfrorenen Kontroll-Eiweisslösungen immer einen reichlichen Bodensatz vom denaturierten Albumin ergaben.

Ausser mit Albumin aus Eiweiss wurden auch einige Versuche mit einem von MERCK bezogenen »Albumin aus Blut« ausgeführt. Das betreffende Präparat war ziemlich alt und löste sich nur teilweise (etwa zur Hälfte) in reinem Wasser. Zu 40 ccm der klaren filtrierten Flüssigkeit wurde 10 ccm der konzentrierten KNORschen Nährlösung gegeben, wobei kein Niederschlag entstand. Von dieser salzhaltigen Eiweisslösung kamen je 10 ccm in drei Röhren von denen das eine (A) 10 % Rohrzucker, das andere (B) 5 % Rohrzucker, das dritte (C) keinen Zusatz enthielt. Die Röhren wurden in Kältemischung vollständig durchgefroren. Nach dem Auftauen war die Flüssigkeit in A ganz klar geblieben, in B war am Boden der Röhre ein deutlicher Niederschlag vorhanden, in C ebenso, aber 2–3mal so reichlich wie in B.

Versuche mit Hühnereiweiss.

Zwei Reagenzröhren wurden mit verdünntem, vorher geschlagenem Hühnereiweiss versetzt und zwar kam in dem einen Rohre (A) auf 4 ccm Eiweiss 6 ccm H₂O, im anderen (B) auf 2 ccm 8 ccm H₂O. Beiderlei Eiweisslösungen wurden mit je 1 ccm KNORscher Nährlösung und 14 % Rohrzucker versetzt, filtriert und

dann zusammen in einer Kältemischung gefroren. Nach dem Auftauen war die Lösung in B ganz klar, in A war eine leichte Trübung zu sehen. Die Röhren wurden nun abermals gefroren, und nach dem Auftauen stellte sich heraus, dass in A ein deutlicher Niederschlag entstanden war, während die Flüssigkeit in B vollkommen klar blieb. Nach einem nochmaligen Gefrieren hatte sich der Niederschlag in A deutlich vermehrt, die Flüssigkeit in B blieb klar wie vorher.

Dies Ergebnis ist nach zwei Seiten hin bemerkenswert. Erstens geht aus dem Versuch hervor, dass eine bestimmte Zuckermenge nur eine gewisse Menge Eiweiss vor Denaturierung schützen kann, und zweitens, dass ein wiederholtes Gefrieren eine stärkere Denaturierung hervorruft als ein einmaliges. In Anbetracht der biologischen Wichtigkeit dieser Verhältnisse wurden diese Versuche — mit gewissen Abänderungen — mehrmals wiederholt, in der Hauptsache aber stets mit demselben Resultate. Aus den jetzt beschriebenen Versuchen geht also hervor, dass die mehrwertigen Alkohole der Fettreihe im Stande sind, die sonst beim Gefrieren salzhaltiger Eiweisslösungen stattfindende Denaturierung der Eiweisstoffe zu verhindern, und zwar besitzen diese Fähigkeit nicht nur die echten Kohlehydrate (*Lävulose, Glucose, Galaktose, Saccharose, Maltose, Laktose*) sondern auch Alkohole wie Mannit und Glycerin. Dabei vermag eine bestimmte Zuckermenge nur einen entsprechenden Teil des Eiweisskörpers vor Denaturierung zu schützen, so dass je konzentrierter die Eiweisslösung ist, um so mehr Zucker zur Verhütung der Denaturierung nötig ist.

Es ist natürlich immer Vorsicht geboten, wenn man die in vitro gewonnenen Erfahrungen der Chemie auf das Gebiet des Zellebens übertragen will. Einerseits verlaufen die chemischen Reaktionen in Kapillaren nicht immer in derselben Weise wie in Reagenzröhren, auch wenn die reagierenden Stoffgemische sonst identisch sind, und andererseits macht ja die innere Konstellation der Zelle oft Reaktionen möglich, die wir bis jetzt ausserhalb der Zelle nicht nachahmen können. Trotzdem halte ich es in diesem Falle für erlaubt, die an Eiweisslösungen gewonnenen Erfahrungen auf die beim Erfrieren der Pflanzenorgane sich abspielenden Vorgänge zu übertragen, und dies um so eher, als es sich hier nicht um eine Lebenserscheinung, sondern um das gerade Gegenteil, d. h. um die gewaltsame Vernichtung der lebendigen Structur, handelt. Da nun die mikroskopische Untersuchung zeigt, dass in manchen Fällen das Plasma erfrorener Zellen tatsächlich koaguliert¹⁾ ist, da wir ferner wissen, dass Zucker im Stande ist, eine Denaturierung der Eiweisskörper zu verhindern, und da es schliesslich in bestimmten Fällen gelingt, die Kälteresistenz der Blätter durch von aussen zugeführten Zucker erheblich zu erhöhen, so halte ich es für berechtigt zu schliessen, dass *der Zucker das Plasma gegen Erfrieren*

¹⁾ Sehr schön lässt sich dies in plasmareichen erfrorenen Zellen von *Elodea, Stratiotes* und anderen submersen Gewächse beobachten.

schützt, indem er die sonst beim Gefrieren eintretende Denaturierung der im Plasma enthaltenen Eiweisskörper verhindert.

Der Einfluss der Ernährung auf die Widerstandsfähigkeit gegen Kälte.

Bekanntlich ist es eine von den Praktikern schon lange gemachte Erfahrung, dass eine und dieselbe Pflanzenart um so *widerstandsfähiger gegen Kälte ist, je besser und kräftiger sie ernährt ist*. MÜLLER-THURGAU, der in seiner ausgezeichneten Arbeit über das Gefrieren und Erfrieren der Pflanzen sich eingehend mit diesem Gegenstand beschäftigt hat¹⁾, giebt teils aus eigener Erfahrung, teils aus der Litteratur eine grosse Anzahl Belege für den Einfluss der Ernährung auf die Kälteresistenz. Stauende Nässe im Boden, welche bekanntlich Wachstum und Tätigkeit der Wurzeln wesentlich beeinträchtigt, wird sich also in dieser Beziehung in ungünstigem Sinne geltend machen, und die Erfahrung zeigt auch, dass Obstbäume und Reben im nassen Terrain frostempfindlicher als auf trockenem sind; ebenso wäre die Tatsache, dass Getreide auf nassen Äckern ganz besonders dem Auswintern ausgesetzt ist, auch auf Ernährungsstörungen zurückzuführen. Andererseits bedingt auch zu grosse Trockenheit des Bodens eine Herabsetzung der Kälteresistenz, weil durch die Trockenheit nicht nur das Wachstum von Wurzeln und Blättern, sondern auch die Aufnahme der mineralischen Stoffe und die Assimilation beschränkt wird. Auch diese Verhältnisse werden von MÜLLER-THURGAU mit konkreten Beispielen erläutert.

Das Verständnis dieser Tatsachen wird nun wesentlich erleichtert, seitdem wir wissen, dass die in der Zelle in gelöster Form vorhandenen Kohlehydrate im Stande sind, das Plasma bis zu einem gewissen Grade vor den Gefahren des Gefrierens zu schützen: je kräftiger die Kohlenstoffassimilation von statten geht, und je besser die überwinterten Teile der Pflanze mit aufgespeicherten Kohlehydraten versehen sind, desto besser werden sie im Allgemeinen das Gefrieren im Winter ertragen können.

In diesem Zusammenhange möchte ich noch auf eine andere Tatsache hinweisen, das ein interessantes Gegenstück zu der durch Zuckerreichtum bewirkten Kälteresistenz bildet. Es ist nämlich eine mehrfach bestätigte Erfahrung, dass *überreichliche Stickstoffdüngung* einerseits meistens ein sehr üppiges Wachstum hervorruft, andererseits *einen ungünstigen Einfluss auf die Widerstandsfähigkeit gegen Frost ausübt*²⁾. Diese Wirkung der einseitigen Stickstoffdüngung wird einigermas-

¹⁾ l. c. S. 545 u. ff.

²⁾ Vgl. MÜLLER-THURGAU l. c. S. 545.

sen begreiflich, wenn man bedenkt, dass bei der reichlichen Stickstoffzufuhr erhebliche Mengen Kohlehydrate für die Synthese stickstoffhaltiger Verbindungen beschlagnamt werden, so dass in dieser Weise ein relativer Zuckermangel entsteht ¹⁾, während andererseits die Konzentration der stickstoffhaltigen Verbindungen, in erster Linie wohl der Eiweisskörper, in den Zellen vergrössert wird. Dass unter sonst gleichen Bedingungen ein Minus von Zucker und ein Plus von Eiweiss die Kälteresistenz des Plasmas herabsetzen soll, lässt sich nach den in vorigem mitgeteilten Tatsachen wohl erwarten.

Die Kälteresistenz der rotblättrigen Varietäten.

Vor einigen Jahren teilte mir Prof. CONWENTZ mündlich die interessante Tatsache mit, dass in den deutsch-russischen Ostseeprovinzen die rotblättrige Form von *Fagus silvatica* weiter gegen Norden vordringt als die normale grünblättrige. Vor kurzem hat HENYWIECKI ²⁾ aus Dorpat berichtet, dass die im dortigen botanischen Garten angestellten Versuche der Acklimation der gewöhnlichen Buche misslangen, während die rotblättrigen Exemplare gut gedeihen. In diesem Falle kann es also nicht bezweifelt werden, dass die rotblättrige Form eine grössere Resistenz gegen Kälte besitzt als die normale.

Weitere Beispiele dieser Art wurden neulich von TISCHLER in einem interessanten Aufsatz »Ueber die Beziehungen der Anthocyanbildung zur Winterhärte der Pflanzen« angeführt ³⁾. Ausser der Blutbuche, deren grössere Kälteresistenz ebenfalls von Forstautoritäten bestätigt wird, werden in dem erwähnten Aufsatz noch drei andere Pflanzen und zwar *Acer polymorphum*, *Prunus cerasifera* und *Nandina domestica* angeführt, deren rotblättrige Formen erfahrungsgemäss gegen Kälte resistenter sind als die grünblättrigen. TISCHLER hat sich nun die Aufgabe gestellt zu untersuchen, in welcher Weise das Auftreten von Anthocyan und das Ertragen tieferer Temperaturen mit einander zusammenhängen. Zu diesem Zwecke hat TISCHLER die rot- und grünblättrigen Formen der vier oben genannten Arten (*Prunus cerasifera*, *Acer palmatum*, *Fagus silvatica*, *Nandina domestica*) einer vergleichend-anatomischen Untersuchung unterworfen, und als allgemeines Ergebnis feststellen können, dass die rotblättrigen Formen in allen vier Fällen sich durch grösseren Reichtum an stickstofffreien Reservestoffen auszeichnen (bei *Prunus* mehr fettes Öl, bei den drei übrigen mehr Stärke). Ueber das Vorkommen von Zucker sind die Angaben TISCHLERS etwas unbestimmt, was ja bei Verwendung einer nur qualitativen Probe nicht zu verwundern ist; jedenfalls müssten die Differenzen in dieser Hinsicht ziemlich gross sein, um bei der mikrochemischen Zuckerprobe hervortreten zu können. Wenn aber die rotblättrigen Formen tatsächlich mehr Stärke

¹⁾ Dass reichliche Stickstoffdüngung die Zuckerrüben zuckerärmer macht, ist bekanntlich eine von den Praktikern schon lange gemachte Erfahrung.

²⁾ Ref. Bot. Centralbl. 1906, N:o 16.

³⁾ G. TISCHLER, Beihefte zu Bot. Centralbl. Bd. XVIII (1905), Abt. I, S. 452.

bezw. Öl als die grünen speichern, so erscheint es doch sehr wahrscheinlich, dass dieser Ueberschuss sich auch im winterlichen Zuckergehalt geltend machen wird, und die bessere Kälteresistenz der roten Formen wäre dann in derselben Weise zu erklären wie die grössere Widerstandsfähigkeit der mit Zucker gefütterten *Viburnum*-blätter u. s. w.

Auch im botanischen Garten zu Lund findet sich eine rotblättrige Pflanze, welche die Winterkälte entschieden besser verträgt als die grünblättrige Stammform. Es ist dies eine *Ajuga reptans* f. *atropurpurea*, die auf einem Beete zusammen mit der grünen Form kultiviert wird. Im Winter erfrieren von der letzteren Form immer die älteren Blätter, so dass die Pflanze einen ziemlich derangierten Eindruck macht, während die in nächster Nähe befindliche rotblättrige Form nicht die geringste Frostbeschädigung aufzeigt. Auch durch direkte Gefrierversuche überzeugte ich mich davon, dass die Blätter der f. *atropurpurea* erheblich kälteresistenter sind als die grünen.

Von meinem Standpunkte war es natürlich von grossem Interesse diese zwei Formen auf ihren Zuckergehalt zu prüfen. Die Blätter der beiderlei Formen wurden zu diesem Zwecke bei 100° getrocknet, fein pulverisirt und dann dreimal je eine Stunde mit 80-prozentigem Alkohol zentrifugiert. Nach Abdampfung des Alkohols wurde der Rückstand in 50 ccm. Wasser gelöst, der Gerbstoff durch Zusatz einer kleinen Menge Bleizucker ausgeschieden und im Filtrat der Zucker nach der von BANG ¹⁾ neulich angegebenen Methode bestimmt. In beiden Fällen wurde genau derselbe Glucosegehalt gefunden (6 % der Trockensubstanz).

Ich habe dies Ergebnis mit aufgenommen, um an einem konkreten Beispiel zu zeigen, wie vorsichtig man auf diesem Gebiete mit den Schlussfolgerungen sein muss. Denn in der Tat beweist der negative Ausfall des Versuches gar nichts, weil die Blätter im Winter gepflückt waren, also zu einer Zeit, wo die meisten älteren Blätter der grünen Form schon erfroren waren. Da nun für die Analyse natürlich nur lebende Blätter ausgewählt wurden, so bestand die eine Portion fast ausschliesslich aus jungen, die andere dagegen sowohl aus jungen wie aus älteren Blättern. Das Ergebnis der Analyse besagt also nur, dass die überlebenden Blätter der grünen Form denselben Glucosegehalt haben wie die roten Blätter im Durchschnitt, ein Ergebnis, das natürlich keineswegs ausschliesst, dass die grüne Form im ganzen zuckerärmer ist als die rote. Wenn die Jahreszeit es erlauben wird, gedenke ich diese Frage wieder in Angriff zu nehmen.

Im übrigen scheinen mir die Befunde TISCHLERS eine hübsche Illustration zu der STAHL'schen Auffassung von der biologischen Bedeutung des Anthocyans zu geben. Gerade für solche Pflanzenarten, welche an der nördlichen Grenze ihrer Existenzbedingungen ihr Dasein fristen, wird das Anthocyan als wärmeabsorbierendes

¹⁾ I. BANG, Zur Methodik der Zuckerbestimmung, Biochemische Zeitschrift Bd. II, Heft 3. — Herrn Prof. BANG, der bei dieser und anderen Gelegenheiten mir die Räumlichkeiten und Hilfsmittel des chem.-physiol. Institutes zur Verfügung stellte, bitte ich hierfür sowie auch für freundlichst erteilte Rathschläge meinen herzlichsten Dank entgegenzunehmen.

Mittel im Sinne STAHL's eine grosse Bedeutung erlangen können, und, wie die oben angeführten Tatsachen beweisen, für das Gedeihen der Pflanzen von ausschlaggebender Bedeutung sein. Andererseits ist es klar, dass das Anthocyan in südlicheren Gegenden gerade das Gegenteil bewirken kann, indem die Blätter dadurch so stark erwärmt werden, dass infolge allzu starker Transpiration ein Schluss der Spaltöffnungen und damit eine Störung der Assimilationstätigkeit zu Stande kommt. Wenn also die italienischen Forscher BUSCALIONI und POLLACI in ihrer Heimat eine durch die Anthocyanbildung bewirkte Herabsetzung der Assimilation und Transpiration konstatiert haben wollen, so beweist ein derartiger Befund an und für sich nichts gegen die von STAHL begründete Auffassung von der biologischen Bedeutung des Anthocyans. Das nämliche gilt auch von den Beobachtungen WHITTENS¹⁾, dass die Knospen und Zweige der rotgefärbten *Persica vulgaris* infolge der stärkeren Wärmeabsorption und des dadurch bedingten vorzeitigen Ausschlagens von den Nachtfrost mehr beschädigt werden als die Zweige der anthocyanfreien Varietäten.

¹⁾ WHITTEN, Das Verhältnis der Farbe zur Tötung von Pfirsichknospen durch Winterfrost. Inaug. dissertation, Halle 1902.

VI. Die Wirkungssphäre des durch die Zuckervermehrung erzielten Kälteschutzes.

Es wurde schon in einem vorigen Abschnitt (S. 55 u. f.) betont, dass die Widerstandsfähigkeit gegen Kälte von mehreren Faktoren abhängt, unter denen der Zuckerreichtum nur einer ist. Als andere hierbei in Betracht kommenden Momente wurden in erster Linie die chemische Qualität der das Plasma zusammensetzenden Eiweisskörper, bezw. ihre leichtere oder schwerere Aussalzbarekeit geltend gemacht, dann aber auch der Gehalt der Zelle an Mineralstoffen. Nun steht es von vornherein zu erwarten, dass bei manchen Pflanzen die Natur der plasmatischen Eiweissstoffe eine derartige ist, dass auch grosse Zuckermengen nicht genügen werden um eine bei starker Wasserentziehung stattfindende Destruierung zu verhindern. In der Tat braucht man ja nur an das Zuckerrohr, die Zuckerrübe und andere kalteempfindlichen, aber dabei sehr zuckerreichen Pflanzen zu denken, um sofort darüber klar zu werden, dass dieser Fall in der Pflanzenwelt des öfteren realisiert ist. Demgemäss ist es auch nicht befremdend, dass es in manchen Fällen gar nicht gelingt, die Kälteresistenz durch von aussen zugeführten Zucker zu erhöhen, auch wenn derselbe nachweislich von den Zellen aufgenommen wird.

Andererseits lässt sich schon theoretisch voraussehen, dass es Fälle geben wird, wo eine relativ hohe Kälteresistenz ohne Beihülfe gelöster Kohlehydrate erreicht wird. Wahrscheinlich ist dies bei manchen Bakterien der Fall, welche auch im wachstumstätigen Zustand in der Natur nicht von Kälte getötet werden¹⁾. Denn obwohl gewisse Bakterien tatsächlich Kohlehydrate als Reservstoffe speichern können, scheint dies doch nicht allgemein der Fall zu sein; eine bei den Bakterien sehr verbreitete Eigenschaft ist aber ihre Fähigkeit, ohne Schaden Salzlösungen von einer Konzentration zu ertragen, die auf höhere Pflanzen bald tödlich wirkt. Schon die Leichtigkeit, womit die Neutralsalze der Alkalimetalle den Plasmaschlauch mancher Bakterien durchdringen, legt ja den Gedanken nahe dass die Zusammensetzung der das Plasma aufbauenden Eiweisskörper hier eine andere sei als diejenige der höheren Pflanzen, und wenn es sich dann herausstellt, dass eben diese permeablen

¹⁾ Vgl. PFEFFER, Pflanzenphysiologie, Bd. II, p. 305.

Bakterien gut oder doch leidlich auf Agar mit 8—10 % Kochsalz wachsen ¹⁾, so wird man wohl mit Fug eben in diesem grundverschiedenen Verhalten der Eiweisskörper die Ursache der auffallenden Kälteresistenz der Bakterien erblicken.

Auch eine andere Pflanzengruppe und zwar die Laubmoose scheinen in dieser Hinsicht eine gewisse Analogie mit den Bakterien darzubieten.

Die Kälteresistenz der Laubmoose.

In meiner vorläufigen Mitteilung habe ich über einige Moose (*Polytrichum commune*, *Bryum roseum*) berichtet, die sich im Winter ganz wie die höheren Pflanzen verhielten, indem sie im Freien sehr zuckerreich (und stärkefrei) waren, dagegen im Thermostaten (im Dunkeln) in kurzer Zeit Stärke regenerierten. In Südschweden habe ich in den letzteren Jahren zu verschiedenen Gelegenheiten Laubmoose untersucht, die sich ganz analog verhielten; aber ich habe doch den bestimmten Eindruck bekommen, dass die Laubmoose in Bezug auf den Kohlehydratstoffwechsel nicht so strenge Gesetzmässigkeiten aufweisen wie die höheren Pflanzen. Wahrscheinlich hängt dies damit zusammen, dass das Temperaturoptimum für viele Lebensprozesse bei den Laubmoosen sehr niedrig liegt; manche Arten wachsen bekanntlich am besten im Spätherbst und Vorfrühling, und von einer Winterruhe, vergleichbar mit derjenigen der höheren Pflanzen, kann bei ihnen kaum die Rede sein. In dieser Weise erklären sich wohl solche Tatsachen wie z. B. dass *Ceratodon purpureus* und *Grimmia pulvinata* am 3 Januar bei +2° nach einer zehntägigen Kälteperiode mit Temperaturfall auf —15° allerdings stärkefreie, aber (auch nach Inversion) sehr zuckerarme Blätter besaßen. Zu gleicher Zeit erwies sich *Mnium cuspidatum* im Besitz zahlreicher, allem Anscheine nach frisch regenerierter Stärkekörner.

Wenn nun auch die Moosblätter im Winter in manchen Fällen sich als ziemlich zuckerreich erweisen, so ist das Gegenteil doch so oft der Fall, dass man schon aus diesem Grunde sich fragen muss, ob nicht die bekanntlich sehr grosse Kälteresistenz der Moose vielleicht in etwas anderer Weise als bei den höheren Pflanzen zustande kommt.

Von diesem Gesichtspunkte ist es eine bemerkenswerte Tatsache, dass der Zellsaft der Laubmoose nach den übereinstimmenden Untersuchungen von STAHL ²⁾ und CZAPEK ³⁾ meistens nur geringe oder gar keine Mengen von Pflanzensäuren enthalten, so dass eventuel sich vorhandene Gerbstoffe nicht in Zellsaft gelöst sondern in den Zellmembranen befinden. Die bei den höheren Pflanzen meistens vorhandene Gefahr, dass das Plasma bei starker Wasserentziehung durch im Zell-

¹⁾ Vgl. A. FISCHER, Vorlesungen über Bakterien, II Aufl. p. 30.

²⁾ STAHL, Pflanzen und Schnecken, Jena 1888.

³⁾ CZAPEK, Flora Bd. I, XXXVI p. 365 (1899).

saft gelösten Stoffe vergiftet werden könne, erscheint demgemäss schon aus diesem Grunde erheblich vermindert.

Es lässt sich indessen zeigen, dass das Plasma der Laubmoose wenigstens in bestimmten Fällen Eigenschaften besitzt, welche allem Anscheine nach beim Zustandekommen der hohen Kälteresistenz der Moose eine gewisse Rolle spielen.

Wenn man nämlich ein Moosblatt z. B. von *Mnium cuspidatum* in eine plasmolysierende KNO₃- (5,5 %) Lösung überführt, so findet man oft nach zwei Stunden, dass die Plasmolyse zurückgegangen ist. Wird das Blatt jetzt in eine stärkere, etwa 10-prozentige Salpeterlösung überführt, so erscheint die Plasmolyse aufs Neue. Durch die ENGELMANNsche Sauerstoffprobe lässt sich auch zeigen, dass Blätter, die einer derartigen Behandlung ausgesetzt wurden, noch ihre Vitalität im vollen Masse erhalten haben. Das ganze Verhalten dieser Mooszellen spricht dafür, dass ihr Plasma ebenso wie dasjenige der Bakterien eine verhältnismässig grosse Permeabilität für Salze besitzt, und in der Tat erhält man, wenn man derartig behandelte Blätter in Alkohol überträgt, innerhalb der Zelle einen reichlichen Niederschlag von KNO₃-krystallen. Andererseits ist eben die grosse Permeabilität sowie die Tatsache, dass die Zellen in diesen starken Salzlösungen — wenigstens eine Zeit lang — unbeschädigt bleiben, ein Beweis dafür, dass die Eiweisskörper der betreffenden Mooszellen Eigenschaften besitzen, welche für die Kälteresistenz aus leicht begreiflichen Gründen sehr vorteilhaft sein müssen.

Analoge Beobachtungen wurden auch mit anderen Moosen z. B. *Mnium undulatum*, *Neckera trichomanoides*, *Bryum roseum*, *Bryum pseudotriquetrum* u. a. gemacht. Blattstücke von *Neckera*, in denen die anfangs deutliche Plasmolyse nach 48-stündigem Aufenthalt in 7 % KNO₃-Lösung völlig zurückgegangen war, assimilierten noch so lebhaft, dass sie, in eine mit *Narcissus*-pollen beschickten Zucker-Gelatinekultur unter Deckglas überführt, eine ausgiebige Keimung der in ihrer unmittelbaren Nähe befindlichen Pollenkörner veranlassten ¹⁾.

¹⁾ Werden Pollenkörner in Kulturtropfen unter Deckglas überführt, so keimen bekanntlich nur die am Deckglasrande befindlichen Körner, indem die anderen durch Sauerstoffmangel daran gehindert werden.

VII. Anderweitige Schutzmittel gegen Kälte.

Durch die im Spätherbst stattfindende Ueberführung von Stärke in Zucker wird die Zellflüssigkeit mit erheblichen Mengen osmotisch wirkender Substanz bereichert, was unter sonst gleichbleibenden Umständen eine Steigerung des Turgors zu Folge haben muss. In der Tat lehren auch plasmolytische Bestimmungen, dass der Turgor bei den wintergrünen Blättern im Winter eine wesentliche Steigerung erfährt, die in gewissen Fällen einer Zunahme von 2—3 % Salpeter entspricht.

Im folgenden gebe ich eine Übersicht über die bei einigen wintergrünen Pflanzen zu verschiedenen Jahreszeiten gefundenen Turgorwerte. Die Bestimmungen wurden in gewöhnlicher Weise ausgeführt, indem Schnitte in kleine, mit Deckeln versehene Schalen überführt wurden, welche die plasmolysierende Lösungen enthielten, und dann mikroskopisch untersucht. Die Fehlerquellen, welche dieser Methode anhaften, konnten bei meinen Objekten und für meine Zwecke ausser Rechnung gelassen werden.

Die Tabelle zeigt, dass durchgängig eine Steigerung des Turgors im Winter stattfindet, und zwar erstreckt sich diese Steigerung nicht nur auf die Mesophyllzellen sondern auch auf die Epidermiszellen. Einen auffallend und überraschend geringen Turgor besitzen die *Crassulacéen* (2—3 % KNO_3), einen sehr hohen aber die meisten wintergrünen Bäume und Sträucher, deren Blätter im Winter frei in die Luft hinausragen (10—11 % KNO_3). Zwischen diesen Extremen befinden sich die meisten wintergrünen Kräuter und Halbsträucher.

Im Frühling, wo die Stärkeregeneration wieder einsetzt und die wintergrünen Blätter meistens strotzend voll Stärke sind, geht der Turgor wieder auf das relativ niedrige Herbstniveau zurück.

	September.	Oktober.	November.	Januar.	April.
<i>Saxifraga cordifolia.</i>	Epidermis 0/0 2,5 KNO_3 Mesophyll 0/0 3—3,5 KNO_3	—	—	Epidermis 0/0 5 KNO_3 Mesophyll 0/0 6 KNO_3	Epidermis 0/0 2,5 KNO_3
<i>Saxifraga elatior.</i>	Epidermis 0/0 2,5 KNO_3	—	—	Epidermis 0/0 3,5 KNO_3	—
<i>Sedum reflexum.</i>	Epidermis 0/0 2 KNO_3	—	—	Epidermis 0/0 3 KNO_3	Epidermis 0/0 2—2,5 KNO_3
<i>Sedum rupestre.</i>	Epidermis 0/0 2 KNO_3 Mesophyll 0/0 2,5 KNO_3	—	Epidermis 0/0 3 KNO_3 Mesophyll 0/0 3,5 KNO_3	Epidermis 0/0 3—3,5 KNO_3	—
<i>Sedum album.</i>	Epidermis 0/0 2 KNO_3	—	—	Epidermis 0/0 3—3,5 KNO_3	—
<i>Sempervivum Requienii.</i>	Epidermis 0/0 2 KNO_3	—	—	Epidermis 0/0 3,5 KNO_3	—
<i>Sempervivum montanum</i>	Epidermis 0/0 2,5 KNO_3	—	—	Epidermiszellen 0/0 4 KNO_3	—
<i>Iberis sempervirens.</i>	Epidermis 0/0 3,5—4 KNO_3	—	—	Nebenzellen 0/0 3,5 KNO_3	—
<i>Pachysandra procumbens</i>	Epidermis 0/0 6,5—7 KNO_3	—	—	Epidermis 0/0 7 KNO_3	Epidermis 0/0 2,5 KNO_3
<i>Rhodea japonica.</i>	Epidermis 0/0 3 KNO_3	—	Epidermis 0/0 5 KNO_3	Epidermis 0/0 9 KNO_3	—
<i>Helleborus antiquorum.</i>	—	—	—	Epidermis 0/0 10 KNO_3	Epidermis 0/0 4—4,5 KNO_3
<i>Lilium candidum.</i>	Epidermis 0/0 4,5 KNO_3	—	Epidermis 0/0 4 KNO_3	Epidermis 0/0 5,5 KNO_3	Epidermis 0/0 6—6,5 KNO_3
<i>Arum ponticum.</i>	—	Epidermis 0/0 3 KNO_3	—	Mesophyll 0/0 7,5 KNO_3	—
<i>Ruscus aculeatus.</i>	Epidermis 0/0 3 KNO_3	—	—	Epidermis 0/0 7 KNO_3	Epidermis 0/0 5,5—6 KNO_3
<i>Saxifraga serrata.</i>	—	—	—	Epidermis 0/0 6 KNO_3	—
<i>Saxifraga multicaulis.</i>	—	—	—	Mesophyll 0/0 7 KNO_3	—
<i>Vinca minor.</i>	—	—	—	Epidermis 0/0 6 KNO_3	Epidermis 0/0 3 KNO_3
<i>Arabis alba.</i>	—	—	—	Mesophyll 0/0 6 KNO_3	—
<i>Euphorbia Lathyris.</i>	—	—	—	Epidermis 0/0 4 KNO_3	—
<i>Ilex Aquifolium.</i>	—	Epidermis 0/0 3 KNO_3 Mesophyll 0/0 3,5—4 KNO_3	—	Epidermis 0/0 3,5 KNO_3	Epidermis 0/0 4 KNO_3
	—	Epidermis und Mesophyll 0/0 7 KNO_3	—	Mesophyll 0/0 4,5—5 KNO_3	Mesophyll 0/0 4 KNO_3
	—	Mesophyll 0/0 4,5 KNO_3	—	Epidermis und Mesophyll 0/0 8,5 KNO_3	Epidermis 0/0 9,5 KNO_3
<i>Taxus baccata.</i>	—	Epidermis 0/0 3 KNO_3	—	Epidermis 0/0 6 KNO_3	—
<i>Hedera helix.</i>	—	Mesophyll 0/0 9,5 KNO_3	—	Mesophyll 0/0 6,5 KNO_3	—
	—	—	—	Epidermis 0/0 4,5 KNO_3	—
	—	—	—	Epidermis 0/0 10 KNO_3	—
<i>Stratiotes aloides.</i>	—	—	—	Mesophyll 0/0 11 KNO_3	Mesophyll 0/0 9—9,5 KNO_3
<i>Ranunculus Lingua</i>	—	—	—	Mesophyll 0/0 11 KNO_3	Epidermis 0/0 8 KNO_3
(Luttblatt).	—	—	—	Epidermis 0/0 10,5 KNO_3	Mesophyll 0/0 9 KNO_3
<i>Ranunculus Lingua</i>	—	—	—	Mesophyll 0/0 1,8 KNO_3	—
(Submerses Blatt).	—	—	—	Mesophyll 0/0 4,5 KNO_3	—
	—	—	—	Mesophyll 0/0 3,5 KNO_3	—

Frägt man sich nun ob diese im Winter stattfindende Turgorsteigerung als solche von Bedeutung als Kälteschutz sei, so kann diese Frage bis zu einem gewissen Grade bejaht werden. Denn durch die Vermehrung der im Zellsaft gelösten Stoffe wird der Gefrierpunkt derselben erniedrigt¹⁾, und dies hat auch auf die Eisbildung in den Interzellularen einen verzögernden Einfluss. Demgemäss wird die Pflanze auch in dieser Weise verhüten können, dass jeder Temperaturfall unter Null sofort Eisbildung hervorruft, was vielleicht von Vorteil sein mag, insofern wiederholtes Gefrieren und Auftauen erfahrungsgemäss schädlicher als andauerndes Verharren im gefrorenen Zustande sei. Als Schutz gegen Gefrieren überhaupt kann aber diese Turgorsteigerung wenigstens in den nördlichen Gebieten gar nicht in Betracht kommen, da die Temperatur hier während langer Perioden weit unter den Gefrierpunkt des Zellsafts sinkt.

In jüngster Zeit wollte C. Mez²⁾ die ökologische Bedeutung der winterlichen Zuckervermehrung darin erblicken, dass bei der Kristallisation des Zellsafts und der darin gelösten Verbindungen (thermoaktive Substanzen) Kristallwärme erzeugt wird, wodurch die Abkühlung der gefrierenden Pflanzenteile vermindert werde. Die winterliche Umwandlung festen Reservematerials (Stärke) in gelöstes (Zucker, fettes Öl) stellt also nach Mez eine Speicherung potentieller Energie dar, die als Wärme der Pflanze beim Gefrieren zu gute kommt.

Ich will nicht bestreiten, dass ein in dieser Weise bewirkter Kälteschutz einen praktischen Nutzen haben kann, wenn es sich um Temperaturfälle handelt, die sich in kurzen Intervallen abspielen. Allein für diejenigen Pflanzen, welche den nordischen Winter durchmachen, müssen doch die in dieser Weise der Pflanze disponibel werdenden Wärmemengen eine sehr untergeordnete Rolle spielen. Für die in Skandinavien heimische Vegetation ist der praktische Wert dieser Wärmezufuhr sicher gleich Null.

Abgesehen von der Wärmespeicherung hat nach Mez die im Winter stattfindende Umwandlung der Stärke in Öl auch den Nutzen mit sich, dass dadurch eine Unterkühlung der Pflanzenteile vermieden wird. Nach einigen von Mez gemachten Erfahrungen verhindert nämlich emulgiertes Öl ebenso wie gelöste Luft die Unterkühlung in saftreichen Pflanzenteilen, und da es sich ferner gezeigt hat, dass Pflanzenteile, die ohne Unterkühlung gefroren waren, am Leben blieben, während gleiche, Objekte, die mit Unterkühlung bei derselben Temperatur gefroren werden, zu Grunde gingen, so erblickt Mez auch in dieser Wirkung des Öles einen Kälteschutz.

¹⁾ Vgl. PFEFFER, Pflanzenphysiologie Bd. II, p. 317; LIDFORSS, Zur Physiologie und Biol. d. wintergr. Flora, S. 43.

²⁾ C. MEZ l. c.

Es ist wohl möglich, dass auch diese Auffassung eine gewisse Berechtigung hat, doch möchte ich darauf aufmerksam machen, dass die Versuche, durch welche Mez den schädlichen Einfluss der Unterkühlung dartat, an einer Pflanze ausgeführt sind, die sehr wenig resistent gegen Kälte ist (*Impatiens parviflora*) und meistens schon den ersten Herbstfrösten unterliegt. Es erscheint deshalb sehr gewagt, die an dieser Pflanze gewonnenen Erfahrungen auf die oft überaus kälteresistenten Wintergrünen zu übertragen, die nach meinen Erfahrungen eine Unterkühlung meistens sehr gut vertragen. Alles in allem scheint es, dass die Frage von der biologischen Bedeutung der winterlichen Ölbildung noch eine offene ist; in den wintergrünen Blättern ist die Ölbildung übrigens eine mehr in den Hintergrund tretende Erscheinung.

Bisjetzt wurde in dieser Arbeit nur auf die direkte Kältewirkung Rücksicht genommen. Indessen kann bekanntlich die Winterkälte auch indirekt der Vegetation verhängnisvoll werden, indem die physiologische Wasserarmut des gefrorenen Bodens die wintergrünen Pflanzen der Gefahr des Austrocknens aussetzt. Demgemäss findet man auch bei den meisten wintergrünen Pflanzen eine mehr ohne weniger ausgeprägte xerophile Struktur. Indessen giebt es auch wintergrüne Pflanzen, deren zarte, fast jeglichen Transpirationsschutz entbehrende Blätter anscheinend der Austrocknung gänzlich preisgegeben sind. Diese und damit zusammenhängende Verhältnisse werden im nächsten Abschnitt kurz besprochen werden.

Als ein Schutz gegen die Gefahren der winterlichen Austrocknung muss auch bis zu einem gewissen Grade die Neigung der wintergrünen Organe, sich dem Boden anzuschmiegen, betrachtet werden. In einfachsten Falle kommt diese Lage einfach durch Turgorerschaffung zu Stande; auf diese Weise sinken im Spätherbst die langgestielten Blätter von *Saxifraga cordifolia* u. *S. crassifolia* zum Boden, um im nächsten Frühling die assimilierenden Spreiten wieder zu erheben. In anderen Fällen (wie bei den Blättern von *Geum urbanum*) wirkt neben der Turgorerschaffung (die vornemlich durch die physiologische Trockenheit des abgekühlten Bodens verursacht wird) auch ein aus Collenchymstreifen gebildeter Mechanismus, der von WILLE¹⁾ näher untersucht ist. Ganz allgemein tritt aber bei den wintergrünen grundständigen Blättern im Herbst und Winter eine stark ausgebildete Epinastie auf, wodurch die Blätter dem Boden angepresst werden (*Bellis perennis*, *Capsella Bursa pastoris*, *Myosotis arvensis*, *Lamium purpureum*, *Oenothera*-arten, *Papaver dubium*, *Geranium pusillum*, *G. molle* u. s. w.). Diese Epinastie ist oft so stark, dass wenn man im Winter die Erde unter den Blättern wegnimmt, dieselben sich nach einiger Zeit vertikal nach unten richten (*Bellis perennis*).

¹⁾ WILLE, Om de mekaniske Aarsager til at visse Planters Bladstilke krumme sig vid Temperaturer, der nærme sig Fryspunktet. Öfers. af K. Vet. Ak. Förh. 1884, 2, 72.

Bei anderen wintergrünen Kräutern, welche vor dem Einbruch des Winters schon eine aus gestreckten Internodien bestehende Sprossachse entwickelt haben, tritt im Winter neben Epinastie auch ein durch Umstimmung bewirkter Transversalgeotropismus auf¹⁾, wodurch die Pflanze dem Boden angepresst wird. Beispiele dieser Art sind *Veronica hederifolia*, *Lamium purpureum*, *L. amplexicaule*, *Stellaria media*, *Viola tricolor* v. *arvensis*, *Galeobdolon luteum* u. s. w.

Alle diese Einrichtungen bzw. Lageveränderungen sind für die nordischen Wintergrünen, abgesehen von ihrer Wirkung als Transpirationsschutz, auch insofern vom Nutzen, als sie diesen Pflanzen den notwendigen Schutz gegen den Druck der Schneemassen gewähren. Besonders am Ende des Winters oder im Vorfrühling kann der Druck der beim Auftauen zusammenzintenden Schneemassen sehr gross werden, und würde erheblichen Schaden anrichten, wenn nicht die überwinternden Blätter sich durch ihre dem Boden angeschmiegte Lage vor Zerbröckelungen und Deformationen zu schützen wüssten.

In der nordischen Flora giebt es allerdings auch Beispiele von wintergrünen Gewächsen, welche im Winter die aufrechte Lage behaupten. Es sind dies in erster Linie die Nadelbäume, die durch den eigenartigen Bau ihrer Blattorgane und die grosse Geschmeidigkeit ihrer Aeste vom Schneedruck meistens unbeschädigt bleiben. Zu dieser Kategorie gehört auch *Ledum palustre*, deren Blätter im Winter infolge Turgorerschaffung abwärts sinken, sich dem Stamme ringsum anschmiegen und in dieser Weise die Hauptmasse des schmelzenden Schnees vorbeirutschen lassen.

Ähnliche rein passive Lageveränderungen der Blätter, die aber der Pflanze augenscheinlich vom grossen Nutzen sind, finden auch bei Pflanzen von mehr südlicher Herkunft statt. Die lanzettförmigen Blätter von *Euphorbia Lathyris* nehmen im Winter infolge Turgorerschaffung eine vertikal nach unten gerichtete Lage ein, so dass sie ähnlich wie diejenigen von *Ledum*, einen grünen Gürtel oder Mantel die Sprossachse bilden. Sogar einige wintergrünen Sklerophyllen, wie *Prunus Laurocerasus* und *P. lusitanica*, lassen unter dem Drucke des Schnees ihre Blätter in eine äusserlich an die Schlafstellung gewisser *Papilionaceen* erinnernde Lage hinabsinken. (Vgl. Taf. IV).

¹⁾ LIDFORSS, Ueber den Geotropismus einiger Frühjahrspflanzen, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXVIII, Heft. 3.

VIII. Anatomische Eigentümlichkeiten bei der wintergrünen Flora.

Es bedarf eigentlich keiner genaueren Überlegung um darüber klar zu werden, dass die nordischen Wintergrünen keine Einrichtungen besitzen, welche im Stande wären die Winterkälte ihren Geweben fernzuhalten. Die Pflanzen als poikilotherme und an die Scholle festgebannte Organismen sind nun einmal der Winterkälte preisgegeben¹⁾ und gefrieren im Winter regelmässig in unseren Breiten, auch wenn sie die Dimensionen dickstämmiger Bäume erreichen. Ein auf anatomisch-morphologischer Grundlage basirter Kälteschutz scheint bei diesen winterharten Gewächsen um so weniger einen Sinn zu haben, als die Untersuchungen von MÜLLER THURGAU und MOLISCH, wie bereits hervor gehoben unwiderlegbar dargetan haben, dass *rasches* Gefrieren oder *rasches* Auftauen *in den allermeisten Fällen* nicht schädlicher wirkt als langsame Temperaturveränderungen.

Trotzdem wäre es sicher unberechtigt, wollte man hieraus schliessen, dass die nordischen Pflanzen gar keine Structureigentümlichkeiten besässen, um sich gegen die Gefahren des Erfrierens zu schützen, nur ist dabei nicht zu vergessen, dass es sich dann streng genommen nicht um Schutz gegen Kälte, sondern um Schutz gegen *vorzeitige Erwärmung* handelt. Denn für die meisten Pflanzen, die überhaupt in Bezug auf Erfrieren eine kritische Periode haben, besteht diese keineswegs zur Zeit der stärksten Winterkälte, sondern im Ausgange des Winters und im Vorfrühling, wo die tagsüber erwärmten und vielleicht durch stattgefundene Stärkeregeneration zuckerärmer gewordenen Blätter und Zweige den Nachfrösten ausgesetzt werden. Es ist kaum zu bezweifeln, dass solche anatomische Structureigentümlichkeiten, welche die betreffenden Organe gegen vorübergehende und vorzeitige Erwärmung schützen können, auch bei der nordischen Vegetation vorhanden sind, obwohl die betreffenden Strukturen gegenwärtig meistens als Schutz ausschliesslich gegen Austrocknung aufgefasst werden. Dass aber ein dickes Periderma als schlechter Wärmeleiter die Zweige gegen vorzeitige Erwärmung bis zu einem gewissen

¹⁾ Auf die Schutzwirkung des Schnees, die früher vielfach überschätzt wurde, gegenwärtig wohl allgemein in richtiger Weise gewürdigt wird, dürfte es überflüssig sein hier des näheren einzugehen.

Grade schützen kann und schützt, scheint mir sehr wahrscheinlich. Da indessen diese Verhältnisse bald von anderer Seite eine eingehende Behandlung erfahren werden, und streng genommen ausserhalb des Rahmens meiner Untersuchung liegen, will ich mich darauf beschränken, nur auf einen in mehreren Beziehungen lehrreichen Fall hinzuweisen.

Dieser Fall bezieht sich auf den Pfirsichbaum und zwar handelt es sich um solche Varietäten desselben, welche sich durch purpurne (stark anthocyanhaltige) Zweige auszeichnen. Nach den Befunden WHITTENS¹⁾, der diesbezügliche Versuche sowohl bei Halle als in Missouri angestellt hat, erwärmen sich die purpurnen Zweige an sonnigen Wintertagen so stark, dass der Baum aus der Winterruhe geweckt und dann von den Nachtfrosten stark beschädigt wird, während grünzweigige Varietäten zur selben Zeit unbeschädigt bleiben. In diesem Falle bewirkt also das Anthocyan gerade das Gegenteil von dem, was es der Blutbuche leistet, obwohl es in beiden Fällen als wärmeabsorbierendes Mittel functioniert. Nun hat WHITTEN gezeigt, dass man durch Weissung mit Kalkmilch die Entwicklung der purpurnen Zweige erheblich verzögern kann, so dass sie in dieser Weise dem Erfrieren entgehen. Dass bei unseren nordischen Bäumen das dicke Periderma dieselbe günstige Wirkung ausübt wie in obigen Falle der künstliche Kalkanstrich, erscheint sehr wahrscheinlich, ja man könnte sogar die Frage anregen, ob nicht vielleicht die weisse Farbe der Birke den Baum gegen vorzeitiges Ausschlagen schützt. Durch partielle Schwärzung eines Birkenbaumes, etwa mit Beinschwarz, würde es vielleicht gelingen, dieser Frage näher zu treten.

Was die wintergrünen Blätter betrifft, so werden diese, wenigstens in den nördlichen Gebieten, in hervorragender Weise durch die Schneedecke gegen die Gefahren vorzeitiger Erwärmung geschützt. Allerdings gilt dies in höheren Grade nur von den Blättern der Kräuter und Halbsträucher, während z. B. die Blätter der *Coniferen* oft ohne Schneebedeckung frei in die Luft hinausragen. Für diese Organe bietet aber der im Winter konstant auftretende hermetische Spaltenverschluss, durch welchen die Regeneration der Stärke meistens verhindert wird, eine nicht zu unterschätzende Garantie gegen die Gefahren der vorzeitigen Erwärmung. Denn nach den Erfahrungen STAHL'S²⁾, die ich für viele Fälle ausser den von ihm angeführten bestätigen konnte, bleibt dieser Verschluss auch nach Erhöhung der Temperatur tagelang bestehen, und unter solchen Umständen ist der Schaden, welche die Erwärmung mit sich bringt, relativ gering. Scheint dagegen die Märzsonne mehrere Tage nach einander von unbewölkten Himmel hernieder, dann können die Schliesszellen meistens nicht der Verlockung widerstehen, und die Wirkungen der Erwärmung machen sich bald bei *Ilex*, *Taxus* und anderen wintergrünen Bäumen als ausgedehnte Frostschäden sichtbar.

¹⁾ Das Verhältnis der Farbe zur Tötung von Pfirsichknospen durch Winterfrost. Inaug. diss. von J. C. WHITTEN, Halle 1902.

²⁾ STAHL. — Einige Versuche über Assimilation und Transpiration, Bot. Zeit. 1894. Vgl. auch LIDFORSS, Zur Physiologie und Biologie der wintergrünen Flora S. 39.

Es wurde schon im vorigen Abschnitt darauf hingewiesen, dass die Blätter der wintergrünen sich im Allgemeinen durch einen mehr oder weniger ausgeprägt xerophilen Charakter auszeichnen, dessen ökologische Bedeutung bei Berücksichtigung der physiologische Trockenheit des abgekühlten resp. gefrorenen Bodens leicht verständlich ist. Ich werde in diesen Zusammenhang nicht näher auf diese Verhältnisse eingehen, die seit ARESCHOUGS klassischen Untersuchungen über die Anatomie des Blattes ein Lieblingstema der nordischen Botaniker geworden ist. Nur möchte ich hervorheben, dass die von ARESCHOUGS Schüler EHLE¹⁾ gemachte Beobachtung, dass die im Frühling entwickelten Blätter von *Carex* eine etwas andere Struktur besitzen als die überwinternden, auch für viele andere wintergrüne Kräuter zutrifft, z. B. *Saxifraga multicaulis* und verwandte Arten dieser Gattung, *Veronica hederæfolia*, *Galeobdolon luteum*, *Lamium purpureum*, *Stellaria media* u. s. w. Und zwar äussert sich dieser Unterschied immer, wie EHLE für die *Carex*-arten konstatiert hat, darin, dass die überwinternden Blätter eine mehr xerophile Struktur haben als die im Frühling und Sommer entwickelten. Bei *Veronica*, *Lamium* und *Stellaria*, deren Blätter auch im Winter eine dünne Epidermis ohne alle transpirationshemmende Einrichtungen besitzen, macht sich die Neigung zur Xerophilie fast ausschliesslich darin geltend, dass die Interzellularen kleiner werden, während das Palissadenparenchym erheblich gefördert wird, eine Erscheinung, die sich sehr wohl mit ARESCHOUGS Auffassung von der Bedeutung des Palissadenparenchyms als transpirationshemmender Faktor vereinigen lässt.

Im übrigen ist es aber auffallend, wie schlecht die soeben erwähnten Pflanzen (*Lamium purpureum*, *Veronica hederæfolia*, *Stellaria media*, zu welchen sich u. a. auch *Holosteum* gesellt) gegen Austrocknung geschützt sind. In der Tat findet man denn auch, dass abgeschnittene Zweige und Blätter dieser Pflanzen überaus schnell welken, wenn sie ohne Wasserzufuhr gelassen werden. Man macht aber dann auch die recht überraschende Erfahrung, dass die zarten Pflänzchen eine weitgehende Austrocknung vertragen können. So haben direkte Versuche gezeigt, dass abgeschnittene Zweige von *Lamium purpureum* und *Veronica hederæfolia*, welche durch Austrocknung bei niedriger Temperatur 80 % ihres Wassers verloren hatten, durch eintägiges Liegen in Wasser wieder belebt werden konnten und das Wachstum aufnahmen, obwohl von den älteren Blättern manche abgestorben waren. Bei diesen Pflanzen sind es auch immer die ältesten Blätter welche bei starker Kälte beschädigt werden, und wir haben also hier einen Fall, wo Austrocknungsfähigkeit und Kälteresistenz nicht nur koexistieren, sondern auch die selben graduellen Abstufungen zeigen.

Schon aus diesen, absichtlich fragmentarisch gehaltenen, Angaben über die Anatomie der wintergrünen Flora geht es hervor, dass die wintergrünen Pflanzen auch in dieser Beziehung keineswegs einen einheitlichen Typus darstellen; in der Tat lassen sich ja auf dem Gebiete der Blattanatomie kaum grössere Gegensätze

¹⁾ Botan. Notiser 1900.

erblicken als z. B. einerseits ein *Sempervivum*- oder ein *Ilex*blatt, anderseits ein *Lamium*- oder *Holosteum*blatt. Auf der Tafel II findet der Leser einige Repräsentanten der verschiedenen anatomischen Typen abgebildet, in Bezug auf welche ich des näheren auf die der Tafel beigegebenen Erklärung verweise.

Immerhin giebt es doch bei den wintergrünen Gefäßpflanzen einige anatomische Verhältnisse, welche für die Mehrzahl — wenigstens der nordischen Repräsentanten — der Gruppe charakteristisch sind¹⁾. Als eine solche gemeinsame Eigenschaft wäre vielleicht in erster Linie die *reichliche Ausbildung der Intercellularen* zu erwähnen, die auch bei solchen Blättern vorhanden ist, welche sonst einen ausgeprägten xerophilen Charakter besitzen. Wenn nun auch das stark entwickelte Intercellularsystem in erster Linie den Zweck hat, eine zeitweise ausgiebige Transpiration zu ermöglichen, und demgemäss ganz allgemein als ein Ausdruck des tropophilen Charakters des wintergrünen Laubes gelten muss, so ist dadurch keineswegs ausgeschlossen, dass die betreffende Eigenschaft den Blättern anderweitigen Nutzen bringt. In Gegenteil ist es höchst wahrscheinlich, dass eben durch die reichlich vorhandenen Intercellularen ein durch die Eisbildung bewirktes Zerreißen der Gewebe verhütet wird, indem die beim Gefrieren der Gewebe sich bildenden Eismassen den nötigen Raum präformiert vorfinden. Mit dieser Auffassung harmoniert auch die Tatsache, dass die Intercellularen in den wintergrünen Herbstblättern *ungewöhnlich früh* ausgebildet werden, was besonders deutlich bei Pflanzen mit rosettenförmig gestauchten Blättern zu sehen ist. So enthalten die im Herbst entwickelten Blattrosetten der wintergrünen Arten von *Saxifraga*, *Arabis*, *Iberis*, *Sempervivum* u. s. w. im Centrum ganz kleine Blätter, deren Länge oft nur einige Millimeter beträgt und die erst im nächsten Frühjahr ihre normale Grösse erhalten, allein in diesen kleinen Gebilden sind immer ebenso wohl ausgebildete Intercellularen vorhanden, wie in den grossen, völlig ausgewachsenen Blättern. Bei anderen in Frühling und Sommer sich entwickelnden Blättern erreichen die Intercellularen bekanntlich erst auf einem viel späteren Stadium ihre volle Entwicklung.

Eine zweite anatomisch-physiologische Eigentümlichkeit der wintergrünen Blätter ist das zeitweise reichliche Auftreten von *Stärke in den Epidermiszellen*. Im Winter sind natürlich die Epidermiszellen wie die übrigen Zellen der wintergrünen Blätter stärkefrei, allein im Herbst (Oktober), wenn das Stärkemaximum seinen Höhepunkt erreicht, und im Frühling (April), wenn die Stärkeregeneration stattgefunden hat, ist nicht nur das ganze Mesophyll strotzend voll Stärke, sondern auch die Epidermiszellen enthalten in vielen Fällen höchst erhebliche Stärkemengen. Besonders grosse Stärkemengen finden sich zu dieser Zeit in den Epidermiszellen der Blätter mancher immergrünen Bäume und Sträucher südlicher Herkunft wie z. B. *Ilex Aquifolium*, *Buxus sempervivens*, *Evonymus radicans* u. *E. angustifolius*, *Laurus nobilis*, *Arbutus Unedo* u. s. w. aber auch bei den nordischen *Ericinéen*

¹⁾ Über den Bau des Holzkörpers bei sommer- und wintergrünen Gewächsen vgl. S. SIMON, Ber. d. deutsch. Col. Ges. Bd XX (1902) s. 229—249.

wie *Pyrola*, *Erica*, *Oxycoccus*, *Andromeda*, *Diapensia* u. s. w. und bei den *Coniferen* (*Taxus baccata* u. a.) ist das nämliche der Fall. Geringe, aber immerhin bemerkenswerte Stärkequantitäten finden sich übrigens zu jener Zeit in den Epidermiszellen der meisten wintergrünen Kräuter, die sonst stärkeführend sind, also nicht dem saccarophilen Typus angehören.

Durch Versuche im Dunkeln kann man leicht zeigen, dass diese epidermale Stärke — ebenso wie die im Mesophyll zu jener Zeit vorhandene — in erster Linie aus präformiertem Zucker gebildet wird, was übrigens für gewisse Fälle auch daraus hervorgeht, dass die betreffenden Epidermiszellen nur farblose Leukoplasten enthalten. Das letztere gilt aber hauptsächlich von den Wintergrünen südlicher Herkunft; für die Mehrzahl der nordischen Wintergrünen ist dagegen das *reichliche Vorhandensein von Chloroplasten in der Epidermis eine charakteristische Eigenschaft*. Besonders bei den hochnordischen Arten ist diese Eigentümlichkeit sehr ausgeprägt, dieselbe kommt indessen, obwohl nicht so konstant, auch bei Wintergrünen mit mehr südlicher Verbreitung, ja sogar bei einigen Sklerophyllen des Mittelmeergebietes (*Viburnum suspectum*, *Arbutus Unedo*) vor¹⁾.

Unter den Wintergrünen der kalttemperierten Zonen sind es eigentlich nur die xerophilen Saccarophyllen und gewisse an exponierte Lokalitäten gebundene Felsenbewohner, (*Crassulacéen*, *Arabis*- und *Iberis*-arten), denen epidermale Chloroplasten abgehen, was vielleicht mit den besonderen Ansprüchen, die bei diesen Gewächsen auf das primäre Hautgewebe gestellt werden, zusammenhängt²⁾. Bei den übrigen, im nördlichen Europa wildwachsenden Wintergrünen ist dagegen epidermaler Chlorophyllgehalt eine überaus häufige, man möchte fast sagen typische Erscheinung, und zwar finden sich Chloroplasten nicht nur in der unteren, sondern oft auch in der oberen Epidermis, wie aus folgender Uebersicht hervorgeht:

Chloroplasten sowohl in der unteren wie oberen Epidermis besitzen:

<i>Oxycoccus palustris</i> .	<i>Arctostaphylos uva ursi</i> .
<i>Pyrola uniflora</i> .	» <i>alpina</i> .
» <i>secunda</i> .	<i>Silene acaulis</i> .
» <i>minor</i> .	<i>Saxifraga stellaris</i> .
<i>Diapensia lapponica</i> .	<i>Polypodium vulgare</i> .

Chloroplasten vorwiegend in der oberen Epidermis besitzen:

<i>Ledum palustre</i> .	<i>Azalea procumbens</i> .
<i>Cassandra calyculata</i> .	<i>Empetrum nigrum</i> .
<i>Andromeda polifolia</i> .	

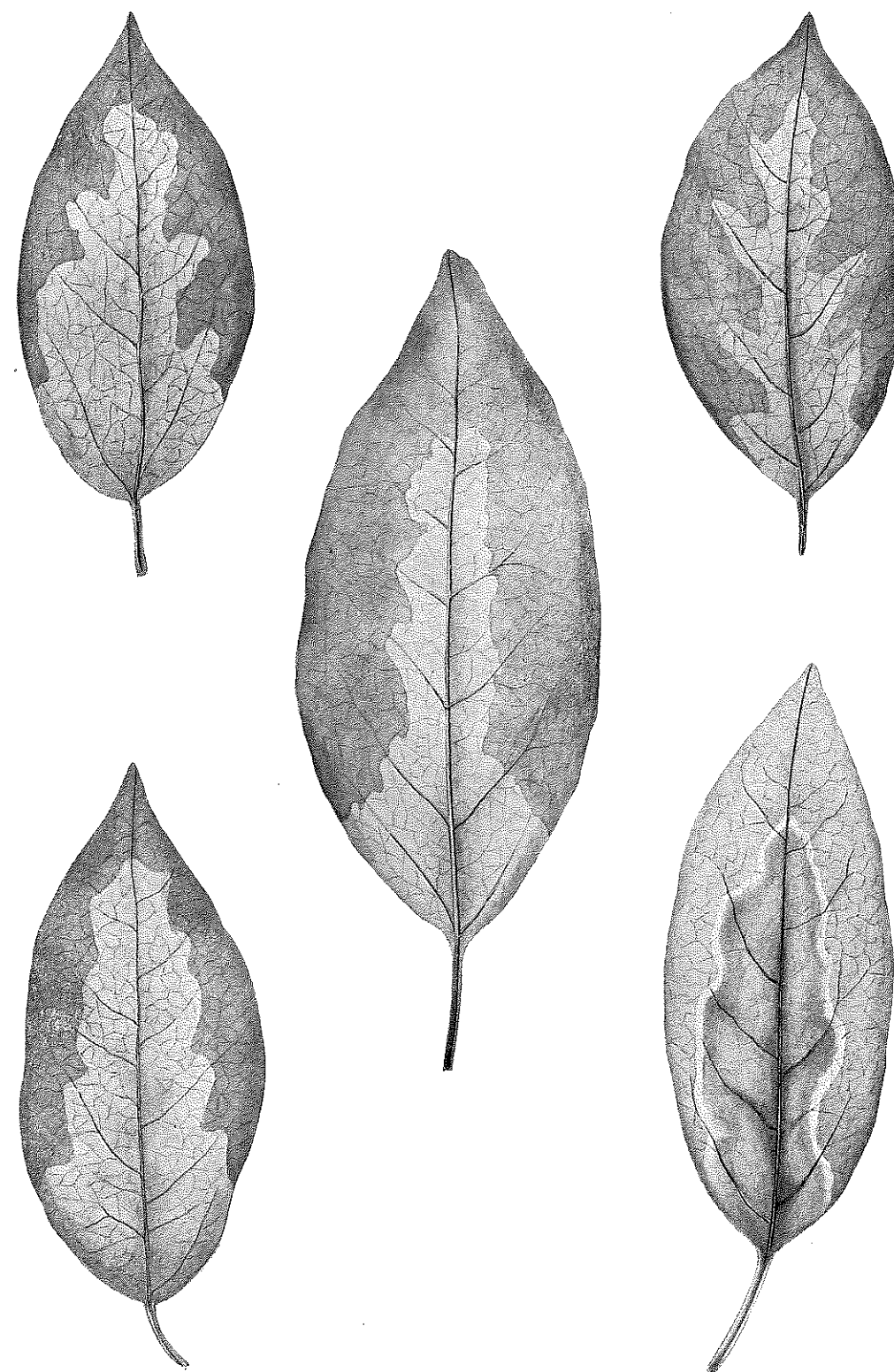
¹⁾ In einigen diesbezüglichen Fällen ist es allerdings Gemütssache, ob man von Leukoplasten oder sehr schwach tingierten Chloroplasten reden will.

²⁾ Vgl. W. BENECKE, Die Nebenzellen der Spaltöffnungen, Bot. Zeit. 1892.

Inhaltsverzeichnis.

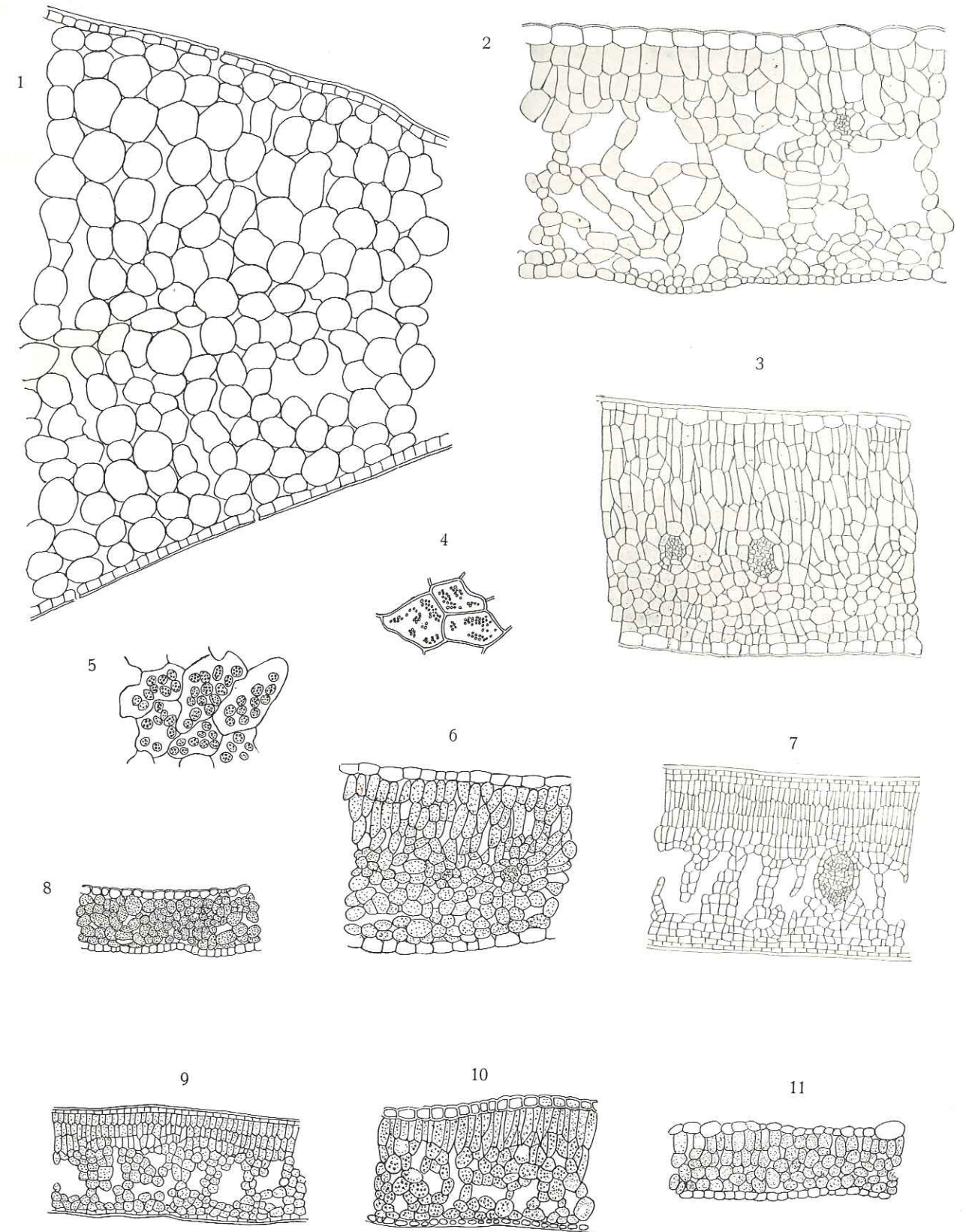
	Seite
I. Einleitung	1—4
II. Morphologisch-biologische Vorbemerkungen	5—9
III. Die Kohlehydrate der wintergrünen Blätter zu den verschiedenen Jahreszeiten	10—12
Specielle Beobachtungen	12—20
Allgemeine Ergebnisse in Bezug auf den Kohlehydratstoffwechsel	21—25
Ausblicke auf andere Florengebiete	25—26
Die submerse Flora	27—31
IV. Die biologische Bedeutung der winterlichen Zuckersamhäufung	32—37
Gefrierversuche mit Blättern, deren Zuckergehalt künstlich erhöht wurde	38—47
Die Widerstandsfähigkeit der submersen Wintergrünen gegen Kälte	47—49
V. In welcher Weise kommt der durch den Zucker bewirkte Kälteschutz zustande? ...	
Der Erfriervorgang und die Ursachen des Erfrierens	50—56
Gefrierversuche mit Eiweisslösungen	56—59
Der Einfluss der Ernährung auf die Widerstandsfähigkeit gegen Kälte	59—60
Die Kälteresistenz der rotblättrigen Varietäten	60—62
VI. Die Wirkungssphäre des durch die Zuckervermehrung erzielten Kälteschutzes	62—64
Die Kälteresistenz der Laubmoose	64—66
VII. Anderweitige Schutzmittel gegen Kälte	66—70
VIII. Anatomische Eigentümlichkeiten bei der wintergrünen Flora	70—76
Tafelerklärung	77

(Fertiggedruckt am 30. April 1907).



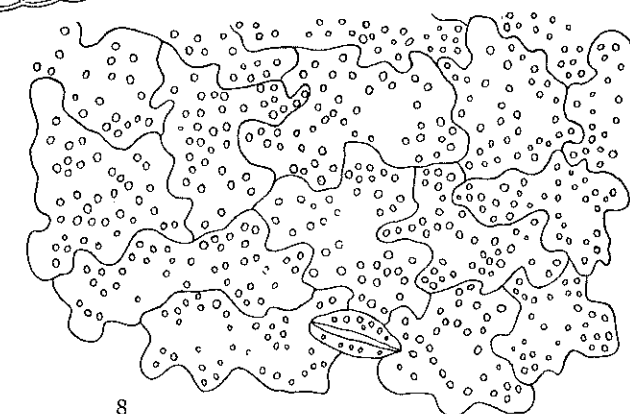
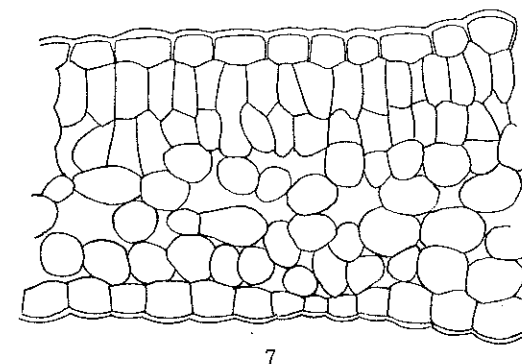
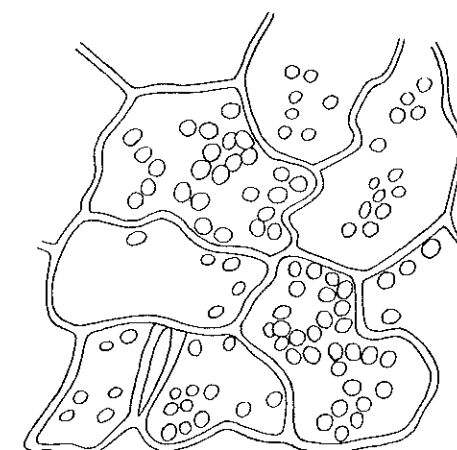
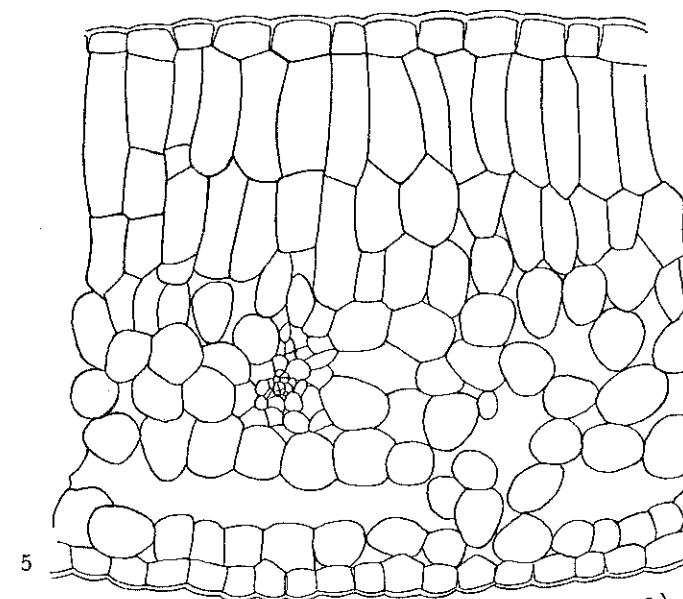
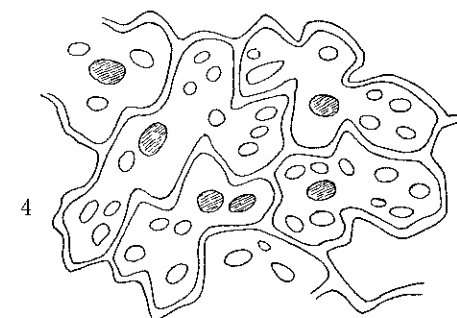
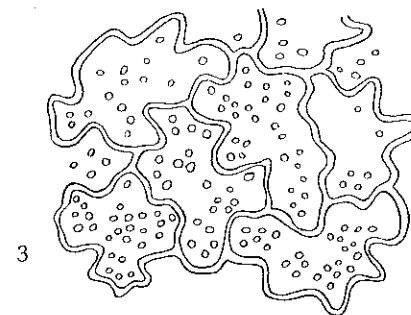
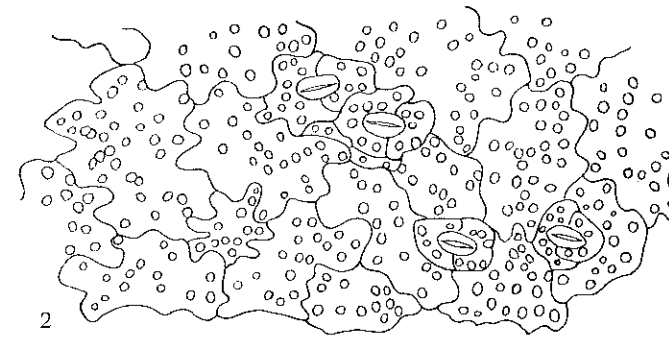
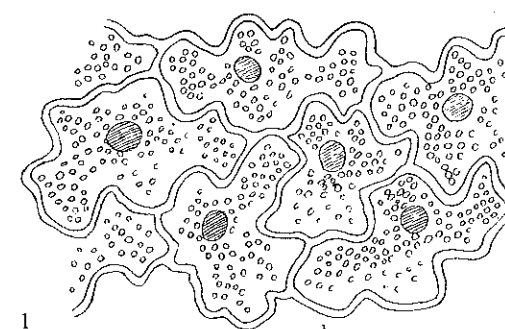
Gezeichnet von Gustaf Köhler.

Rpr. Gumælii Grafiska Anstalt, Malmö.



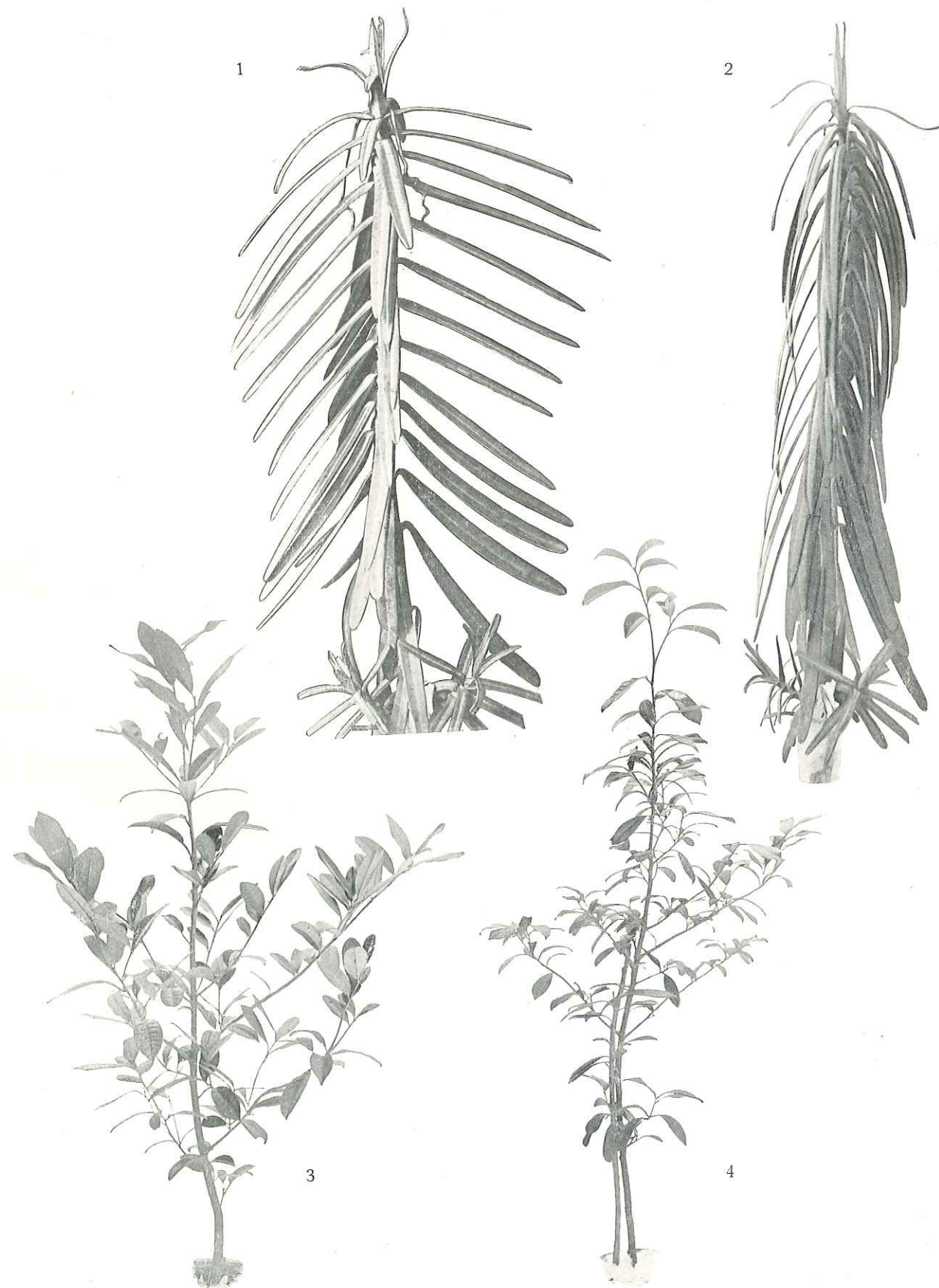
Gezeichnet von Heribert Nilsson.

Rpr. Gumælii Grafiska Anstalt, Malmö.



Gezeichnet von Heribert Nilsson.

Rpr. Gumælii Gr. Anstalt, Malmö.



Phot. O. Mattsson.

Rpr. Gumælii Grafiska Anstalt, Malmö.