

7. Julius Wiesner: Über Frostlaubfall nebst Bemerkungen über die Mechanik der Blattablösung.

Mit einer Abbildung.

Eingegangen am 24. Januar 1905.

Ich habe in diesen Berichten bereits drei Formen des Laubfalles beschrieben, den „Sommerlaubfall“¹⁾, den „Treiblaubfall“²⁾ und den „Hitzelaubfall“³⁾. Indem ich mich nun anschicke, meine Beobachtungen über eine vierte Form des Laubfalles hier kurz zusammenzufassen, fühle ich das Bedürfnis, die etwaigen Bedenken jener zu zerstreuen, welche in meinem Verfahren, die Beobachtungen darzustellen, eine unnötige Belastung unserer Terminologie erblicken.

Es ist mir um nichts anderes zu tun, als zur Klärung des Laubfallproblems, welches ja verwickelter ist als es früher schien und dem Uneingeweihten auch heute noch erscheinen mag, einiges insbesondere nach biologischer Richtung beizutragen, zunächst durch möglichst genaue Charakteristik typischer Fälle. Um Umschreibungen zu vermeiden, aber auch um diese typischen Fälle möglichst anschaulich, ich möchte sagen plastisch hervortreten zu lassen, habe ich jeden derselben durch ein passend gewähltes Schlagwort gekennzeichnet. Ob man die von mir gewählten Termini beibehalten will, ist mir wirklich gleichgültig. Den Zweck, den sie erfüllen sollen, habe ich ja genügend hervorgehoben.

1. Seit Jahren mache ich hier (Wien) die Beobachtung, dass der erste Frost eine starke Entblätterung der sommergrünen Holzgewächse herbeiführt. Der im Gefolge des ersten Frostes eintretende Laubfall ist oft sehr auffällig. Er tritt um so schärfer hervor, je früher der erste Frost sich einstellt, je reicher also noch die sommergrünen Holzgewächse mit frischem Laub geschmückt sind. Stellt sich der erste Frost hingegen erst später ein, wenn sich das Laub infolge anderer äusseren Einwirkungen schon zum grossen Teile oder gänzlich von den Bäumen und Sträuchern abgelöst hat, so ist diese Erscheinung weniger deutlich zu sehen oder tritt überhaupt nicht ein⁴⁾.

1) Bd. XXII (1904), S. 64.

2) l. c., S. 316 ff.

3) l. c., S. 501 ff.

4) Dies war z. B. in dem milden Winter von 1872 auf 1873 in der Umgebung von Wien (Mariabrunn) der Fall, wo der erste Frost erst am 9. Januar 1873 sich einstellte. WIESNER, Über einige im laufenden Winter beobachtete Vegetationserscheinungen. Österr. bot. Zeit. 1873, wo es S. 45 heisst: „Die Entlaubung der Holzgewächse ging insofern nicht genau so wie in anderen Jahren vor sich, als sie ohne Mitwirkung von Frost erfolgte.“

Ich bezeichne im Nachfolgenden diese durch Frost bedingte Entlaubung als „Frostlaubfall“. —

Die ersten genaueren Beobachtungen über diesen Frostlaubfall sind in der bekannten grundlegenden Abhandlung MOHL's zu finden. Er gab an, dass bei einigen Gewächsen mit saftreichem Blattwulst in der Trennungsschicht unter Ausscheiden von alsbald zu Eis erstarrendem Wasser eine bereits vorbereitete Loslösung, zum Teil auch ein Zerreißen der Zellen stattfindet, wobei sich eine Eislamelle zwischen dem sich später loslösenden Blatte und dem am Aste zurückbleibenden Blattstumpfe bildet, welche noch den Zusammenhang zwischen Blatt und Stamm herstellt. Wenn diese Eislamelle auftaut, fällt das Blatt ab. MOHL hat diese Erscheinung an *Paulownia* und noch einigen anderen grossblättrigen Holzgewächsen beobachtet. Er erklärt die Entstehung der Eislamelle folgendermassen: „Es ist nun nicht leicht zu sagen, auf welche Weise der Frost dieses Austreten von Saft bewirkt, allein es wird kaum zu bezweifeln sein, dass dieser Austritt von Saft dadurch bedingt wird, dass die Kälte, ehe sie den ganzen Zweig durchdringt und seine Saftmassen zum Erstarren bringt, zunächst eine Kontraktion der äusseren Schichten des Zweiges veranlasst und dass dadurch ein Teil der um diese Zeit in den Zweigen reichlich vorhandenen Saftmasse in die bereits gebildete Spalte der Trennungsschicht ausgepresst wird und hier gefriert.“ MOHL fügt bei, dass ihn diese Erklärung nicht ganz befriedige¹⁾.

Wie MOHL zeigte, kann die Ablösung des Blattes auch schon während des Frostes erfolgen. Das Schmelzen der Eislamelle ist also für den Ablösungsprozess kein absolutes Erfordernis. Auch kann bei und nach Frost die Ablösung auch erfolgen, ohne dass es zur Bildung einer Eislamelle kommen muss.

In meinen älteren Studien über Laubfall habe ich einiges über die Einwirkung des Frostes auf die Entlaubung mitgeteilt, wobei ich mich zumeist in Übereinstimmung mit MOHL befand²⁾. Es wurde von mir die Beobachtung gemacht, dass bei frühzeitig hereinbrechendem Frost die Blätter von *Aesculus Hippocastanum* sich massenhaft und zwar in frischem grünen, noch lebenden Zustande ablösen, nachdem die in der Trennungsschicht gebildete Eislamelle auftaute.

2. Die Entblätterung tritt kürzere oder längere Zeit nach unmittelbarer Wirkung des Frostes ein, und zwar kann man im grossen und ganzen zwei Haupttypen unterscheiden: es lösen sich die Blätter nach eingetretener Frostwirkung entweder sehr bald ab, oder die Loslösung erfolgt, selbst wenn die Temperatur über dem Taupunkt sich befindet, viel später, nach Tagen oder sogar erst nach Wochen.

1) Bot. Zeit. 1860, S. 16.

2) l. c. S. 45 und „Untersuchungen über die herbstliche Entlaubung der Holzgewächse“. Ber. der Wiener Akad. der Wiss., Bd. 64 (1871).

Der Frost ergreift durch Erfrieren entweder jene am Grunde des Blattes gelegenen Gewebe, in welchen die Loslösung der Blätter erfolgt (Trennungsschicht), oder es bleiben die Gewebe intakt, und die Frostwirkung macht sich in dem eigentlichen Blattkörper bemerkbar, in der Spreite, die entweder ganz oder zum Teil erfriert.

Diese beiden zuletzt genannten Typen fallen gewöhnlich mit den beiden früher genannten zusammen. Wenn nämlich die Gewebe der Trennungsschicht erfrieren und der eigentliche Blattkörper intakt geblieben ist, so folgt der Blattfall unmittelbar der Frostwirkung; wenn aber die Blattspreite erfriert, sei es ganz, sei es nur teilweise, und die Trennungsschicht unberührt bleibt, so ist ein längerer Zeitraum erforderlich, bis auf die Frostwirkung die Laubablösung folgt.

Es gibt Übergänge zwischen diesen Haupttypen, wie es ja auch bei besonders frostempfindlichen Blättern vorkommen kann, dass das ganze Blatt bis auf den Grund, also mitsamt der Trennungsschicht erfriert und schon bei dem ersten Frost zugrunde geht und sich ablöst. Diese Übergänge hängen innig mit jenen zusammen, welche zwischen sommergrünen und wintergrünen Gewächsen bestehen.

3. Auf die durch Frostwirkung hervorgerufenen Veränderungen in der Trennungsschicht, welche zur Ablösung des Laubes führen, komme ich weiter unten zurück. In diesem Paragraphen fasse ich die Fälle zusammen, in welchem der Blattkörper durch Frost angegriffen wird und infolge der daselbst hervorgerufenen Veränderungen sekundär in der Trennungsschicht Zustände geschaffen werden, welche mehr oder minder lange nach dem Erfrieren des Blattes zu dessen Loslösung führen.

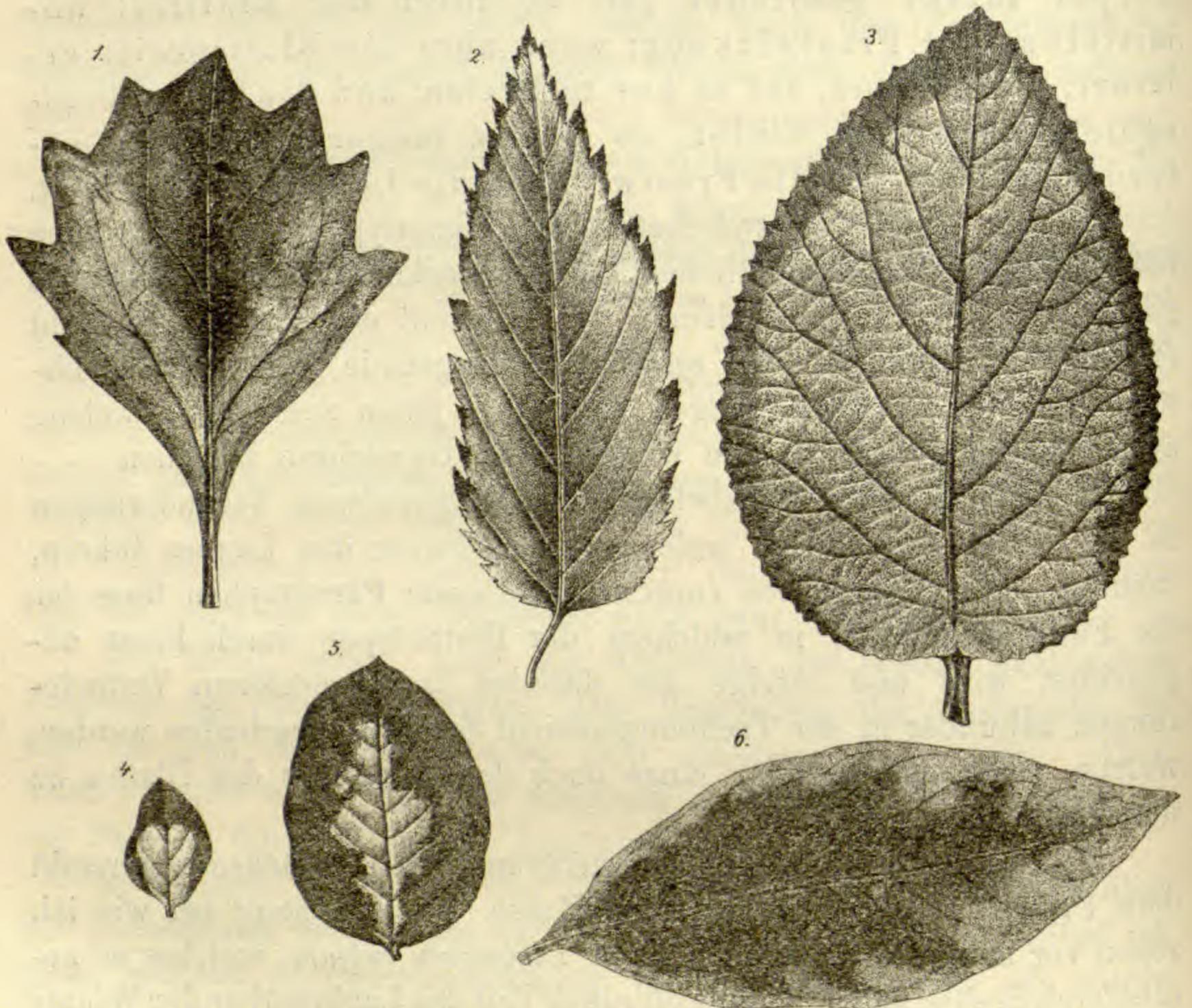
Das Laub verschiedener sommergrüner Holzgewächse widersteht dem Froste in sehr verschiedenem Masse. Sehr resistent ist, wie ich schon vor langer Zeit angeben habe, *Ligustrum vulgare*, welches an geschützten Stellen selbst bei uns oft einen Teil des Laubes über den Winter hinaus lebend erhält. Sehr merkwürdig ist in dieser Beziehung auch das in unseren Gärten jetzt häufig gezogene aus Japan stammende *Ligustrum ovalifolium* Hassk. Die Sträucher dieser Pflanze ertrugen hier im belaubten Zustande alle leichteren Fröste, und erst die starke, an der Jahreswende hereingebrochene Kälte tötete das Laub.

Durchgängig habe ich gefunden, dass das spät gebildete Laub welches im halbentwickelten Zustande im Winterbeginn seine Weiterentwicklung einstellt, der Kälte gegenüber viel resistenter ist als das vollkommen ausgebildete Laub. Die jungen Sprossenden von *Ligustrum ovalifolium* haben die starken im Januar dieses Jahres stattgefundenen Fröste zum Teil wenigstens überlebt.

Es erfriert entweder der ganze Blattkörper oder nur ein Teil desselben. In beiden Fällen wird aber das Blatt später abgeworfen.

Ich bilde einige dem Frostlaubfall erlegene Blätter verschiedener Holzgewächse nebenbei ab (Fig. 1—6). Es ist an diesen Abbildungen zunächst zu ersehen, dass selbst ein partielles Erfrieren des Blattkörpers zum Laubfall führen könne, und tatsächlich immer hierzu führt.

Diese Abbildungen lehren aber auch, in welcher Weise das Erfrieren des Blattkörpers vor sich geht. Niemals erfriert, wie es bei kleinen Blättern den Anschein hat, die ganze Spreite mit einem Male.



Infolge Frostwirkung abgelöste Blätter in natürlicher Grösse.

1. *Baccharis ovalifolia*. 2. *Kerria japonica*. 3. *Viburnum Lantana*. 4, 5. *Symphoricarpus* sp. 6. *Ligustrum ovalifolium*.

Die erfrorenen Partien sind dunkel, die intakt gebliebenen hell gehalten.

Der Prozess des Erfrierens schreitet vielmehr bei jeder Pflanze in gesetzmässiger Weise vor, Regel ist wohl, dass das Blatt vom Rande aus erfriert, bei langgestreckten Blättern [*Salix*, *Spiraea Reevesiana* Lindl.¹⁾ usw.] wird rasch die Spitze des Blattes ergriffen, und es schreitet die Frostwirkung von dieser fast ausschliesslich fort. Bei *Berberis vulgaris* erfriert häufig die obere Blatthälfte, während die untere noch lange intakt bleibt. Bei tiefgezähnten Blättern (*Kerria*

1) Von Gärtnern gewöhnlich *Spiraea chinensis speciosa* genannt.

japonica) geht die Frostwirkung von der Spitze und den Blattsähen aus. Merkwürdig ist die partielle Frostwirkung bei den Blättern von *Baccharis ovalifolia*, wo von der breiten Spitze ausgehend der Frosttod der Gewebe keilförmig zum Grunde der Spreite fortschreitet, während die Blattränder in grosser Breite am Leben bleiben. Das Laub von *Ligustrum ovalifolium* verhält sich insofern ähnlich wie das von *Baccharis*, als der Rand des Blattes, aber hier inklusive der Spitze, intakt bleibt, während die Innenpartien erfrieren und gebräunt werden. (Siehe die nebenstehenden Figuren.)

Beim Erfrieren wird das Blatt entweder an seiner Unterseite (*Salix*, *Spiraea Reevesiana* usw.) oder an seiner Oberseite konvex (*Ligustrum ovalifolium*) oder bleibt flach.

Alle hier genannten, durch die Frostwirkung hervorgerufenen Veränderungen beruhen auf Eigentümlichkeiten im anatomischen Bau und auf bestimmten physikalischen Verhältnissen. Auf diese Gegenstände kann aber hier nicht eingegangen werden.

In dem Falle, welchen wir hier im Auge behalten, wenn also der Frost die Spreite schon früher ergreift als den Blattgrund, ist in diesem die Trennungsschicht immer schon angelegt, zum mindesten in Form eines Meristems¹⁾.

Die Frostwirkung im Parenchym der Spreite beruht auf einer Tötung des Protoplasmas, welches nunmehr durch Verdunstung sehr leicht und sehr rasch das Wasser abgibt. Bei mittlerer Temperatur werden die vorher saftigen Blätter in überraschend kurzer Zeit, oft schon nach wenigen Stunden lufttrocken, wie man sich ausdrückt rauschdürr. Die Frostwirkung äussert sich am Blatte stets in einer starken Entwässerung. An grossen Blättern vieler Pflanzen geht dem Austrocknen ein auffälliger Welkezustand voran, z. B. bei *Sambucus nigra*, deren Blätter nach dem ersten Froste stark gewelkt herabhängen und später erst eintrocknen.

Die durch Frost getöteten oder verletzten Blätter verhalten sich nicht anders als sonst irgendwie verletzte oder getötete Blätter: sie lösen sich ab. Auf welche Art, wird weiter unten gezeigt werden.

4. Es sollen nun die am Blattgrunde vor sich gehenden Veränderungen, welche unmittelbar zu der durch vorangegangene Frostwirkung hervorgerufenen Ablösung der Blätter führen, erörtert werden. Wenn ich auch in vorliegender Mitteilung diesen Gegenstand in aller Kürze abhandeln will, so kann ich behufs klarer und übersichtlicher Darstellung doch nicht umhin, die Ursachen,

1) Bei dieser Gelegenheit möchte ich einschalten, dass die Trennungsschicht nicht immer, wie es den Darlegungen MOHL's entsprechen würde, aus einem Folgermeristem hervorgeht, sondern in manchen Fällen sich als ein Rest des primären Meristems darstellt.

welche überhaupt unmittelbar zur Ablösung der Blätter führen, in gedrängter Form darzulegen.

Die Ablösung der Blätter erfolgt in der Regel in der bekannten von MOHL (1860) entdeckten Trennungsschicht. Seltener erfolgt sie in anderen Geweben. Nach den von mir angestellten sehr zahlreichen Beobachtungen geht infolge von Frostwirkung hervorgerufene Ablösung von Blättern stets in der Trennungsschicht vor sich, weshalb ich auf die abweichenden Fälle in dieser Schrift nicht näher einzugehen habe.

Innerhalb der Trennungsschicht geht aber die Lösung in sehr verschiedenen, und zwar in einer der nachfolgend skizzierten Formen vor sich:

- a) Es stellt sich in den Zellen der Trennungsschicht ein so starker osmotischer Druck ein, dass die Elemente derselben sich von einander trennen und mit glatten Wänden aus dem Verbande treten.
- b) Die Zellen der Trennungsschicht gehen infolge des macezierenden Einflusses organischer Säuren aus dem Verbande.
- c) Eintrocknen der Blätter bis zur Trennungsfläche, während der am Stamme zurückbleibende Blattstumpf, das ist die unterhalb der Trennungsfläche gelegene Partie der Blattbasis, noch turgesziert. (Loslösung infolge von Spannungsunterschieden.)
- d) Vollkommenes Absterben des Blattes bis auf den Grund, wobei auch die Trennungsschicht ihr Leben einbüsst und eintrocknet. Das trockene Blatt trennt sich nur infolge äusserer mechanischer Kräfte und zwar in der (toten) Trennungsschicht ab, offenbar weil hier die Kohäsion am geringsten ist, oder durch Vermoderung.

5. Der sub a angeführte Fall kommt häufig vor und stellt sich stets ein, wenn Bedingungen gegeben sind, unter welchen die Zellen der Trennungsschicht stark turgeszieren. So z. B. bei Ablösung der Blätter im absolut feuchten Raume. Ferner in folgendem, von mir zuerst konstatierten Falle¹⁾. Wenn *Azalea* in austrocknendem Boden wurzelt und auch die oberirdischen Organe trocken gehalten sind, so tritt bei reichlichem Zufluss von Wasser zur Pflanze eine rasche Ablösung der Blätter ein, indem die stark turgeszierenden Zellen der Trennungsschicht aus dem Verbande gehen. Auch im Freien kann man nach einer Trockenperiode, welcher starker Regen folgt, an Ahornen reichlichen Abfall grüner, lebender Blätter wahrnehmen.

Der hier ins Auge gefasste Typus der Blattablösung kommt, soweit meine Beobachtungen reichen, beim Frostlaubfall

1) Mitgeteilt von MOLISCH, Untersuchungen über Laubfall. Sitzungsberichte der Wiener Akad. der Wiss., Bd. 93, S. 154.

niemals vor. Es ist überhaupt unwahrscheinlich, dass dieser Typus beim Frostlaubfall eine Rolle spiele: wird ja bei der Frostwirkung infolge Tötung des Protoplasmas der Zellturgor gänzlich aufgehoben.

6. Die sub b angeführte macerierende Wirkung organischer Säuren spielt beim herbstlichen Laubfall eine sehr grosse Rolle, was ich schon vor langer Zeit feststellte und seither immer wieder bestätigt gefunden habe.

Von meinen neueren einschlägigen Beobachtungen führe ich an, dass die beim Frosttod freigelegten Flächen der Trennungsschicht in der Regel sauer reagieren, besonders wenn der Blattwulst, in welchem die Trennungsschicht liegt, noch saftig ist¹⁾. Die freigelegten, sauer reagierenden Flächen der Trennungsschicht, von welchen eine dem abfallenden Blatte, die andere dem am Sprosse zurückbleibenden Blattstumpf angehört, ist von unverletzten Zellen begrenzt, welche durch die macerierende Wirkung der organischen Säuren (oder stark sauer reagierender Salze) aus dem Verbande gingen. Wie gelangen nun diese saueren Substanzen, welche im Zellsafte auftreten, zur Membran? Normales Protoplasma ist für organische Säuren nicht durchlässig, wohl aber totes. Es ist also gar nicht zu bezweifeln, dass das Protoplasma der Trennungsschicht durch Frosttod für die organischen Säuren durchlässig geworden ist und so zu den Membranen gelangt ist. —

Wie ausserordentlich häufig die Zellen der Trennungsschicht durch organische Säuren maceriert werden, lässt sich folgender Tatsache entnehmen. Werden Sprosse sommergrüner Gewächse in der Zeit, in welcher die Trennungsschicht schon angelegt ist, in 2,5prozentige Oxalsäurelösung gebracht, so lösen sich fast bei allen Pflanzen in wenigen Tagen die Blätter infolge der macerierenden Wirkung der Oxalsäure vom Stamme los, genau so wie unter normalen Verhältnissen im Herbst.

Die Ablösung der Blätter in verdünnter Oxalsäurelösung unter-

1) Es kann bei Pflanzen, deren Blätter sehr reich an sauren Substanzen sind, die Ablösung der Blätter erfolgen, ohne dass sich die geringste Spur einer sauren Reaktion an den durch die Entlaubung freigelegten Flächen der Trennungsschicht nachweisen lässt, z. B. bei Echeverien und vielleicht bei allen Succulenten. Die Ablösungsflächen sind hier völlig trocken. Die Ablösung erfolgt da infolge Wasserverlustes des sich lostrennenden Blattes, während die am Stamme zurückbleibende Partie des Trennungsgewebes noch turgesziert. Es findet also hier derselbe Trennungsmodus statt wie bei *Sambucus nigra*, der oben ausführlich beschrieben ist.

Blattablösung infolge macerierender Wirkung organischer Säuren kommt, wie u. a. auch oben dargelegt wurde, ungemein häufig vor. Dieser meiner schon vor langer Zeit ausgesprochenen Angabe widerspricht PFEFFER (Pflanzenphysiologie 2. Aufl., II p. 278) insofern, als er sagt, dass eine Ablösung von Blättern infolge macerierender Wirkung organischer Säuren nur „gelegentlich“ auftrete.

bleibt in jenen Fällen, in welchen organische Säuren bei diesem Prozesse nicht beteiligt sind (z. B. bei *Buxus sempervirens*) oder bei welchen überhaupt kein Laubfall stattfindet (z. B. bei *Eupatorium adenophorum*¹⁾).

7. Es lässt sich der Nachweis liefern, dass die Blattablösung bei einer und derselben Pflanze entweder infolge starker Turgeszenz der Zellen der Trennungsschicht oder durch die macerierende Wirkung organischer Säuren erfolgen könne.

Aus meinen einschlägigen Beobachtungen wähle ich jene heraus, die sich auf *Goldfussia isophylla* beziehen, weil diese in Gewächshäusern oft kultivierte Pflanze das ganze Jahr hindurch zu Versuchen über Laubfall benutzt werden kann. Diese Pflanze empfiehlt sich auch deshalb zu unseren Versuchen, als sich bei derselben auch die Internodien vermittelt einer Trennungsschicht ablösen.

Sprosse dieser Pflanze, welche sowohl am Blattgrunde, als an den Internodialgrenzen Trennungsschichten ausgebildet hatten, wurden in drei Portionen geteilt. Eine Partie der Sprosse wurde unter Wasser gebracht, eine zweite kam in eine 2½prozentige Lösung von Oxalsäure, die dritte in eine 10prozentige Lösung von Kalisalpeter. Von den im (destillierten) Wasser liegenden Sprossen lösten sich nach drei Tagen die ältesten Blätter organisch ab. Später folgten die jüngeren Blätter. Die Internodien trennten sich selbst nach wochenlanger Einwirkung von stets frisch zugetztem Wasser nicht, auch die jüngsten, noch ganz unentwickelten Blätter lösten sich nicht ab. Die Ablösung der Blätter erfolgte in der Art, dass die stark turgeszenten Zellen sich mit glatten Wänden aus dem Verbande lösten. Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass in diesem Falle die starke Turgeszenz der Zellen der Trennungsschicht die Ursache der Loslösung der Blätter bildete. — In der verdünnten Oxalsäurelösung hatten sich schon nach zwei Tagen alle ausgewachsenen Blätter von den Stengeln gelöst. Nach vier Tagen waren, bis auf die jüngsten noch unentwickelten, alle Blätter abgefallen, und der ganze Stengel war in seine Internodien zerfallen. Die Zellen turgeszierten nicht, gingen aber mit glatten Wänden aus dem Verbande. Hier erfolgte die Ablösung der Blätter infolge der macerierenden Wirkung der Oxalsäure. Dass die durch Aufhebung des Turgors eingetretene Zusammenziehung der Zellen nicht die Ursache der Ablösung sein kann, geht aus den in Salpeterlösung eingetauchten Zweigen hervor. Die Zweige werden hierbei plasmolysiert, aber nicht ein einziges Blatt hat sich, selbst nach wochenlanger Einwirkung der Salpeterlösung, vom Zweige ge-

1) MOLISCH, l. c., S. 155, hat zuerst konstatiert, dass an diesem Strauche keine organische Ablösung der Blätter erfolgt.

trennt. Plasmolyse kann also bei der Ablösung der Blätter dieser Pflanze nicht im Spiele sein.

In der Natur kommt der Blattabwurf vielleicht auch durch die macerierende Wirkung organischer Säuren in Kombination mit einer durch Turgorspannung der Zellhäute hervorgerufenen Loslösung der Zellen zustande. In diesen bisher noch nicht genauer untersuchten Fällen müsste die Turgorspannung der macerierenden Wirkung der organischen Säuren selbstverständlich vorangehen. Bei Frostwirkung ist aber, wenn organische Säuren intervenieren und die Frostwirkung sich unmittelbar in der Trennungsschicht geltend macht, die Mitwirkung einer Turgorspannung bei der Blattablösung ausgeschlossen, da, wie schon bemerkt, das Protoplasma der Trennungsschicht durch die Kälte getötet wird, wobei es für organische Säuren durchlässig geworden ist und eine Turgeszenz der Zellen nicht stattfinden kann.

Beim Frostlaubfall lässt sich häufig leichter als beim gewöhnlichen herbstlichen Laubfall die Mitwirkung organischer Säuren zeigen, nämlich saure Reaktion an den frischen Trennungsflächen nachweisen, weil bei der plötzlichen Tötung der Zellen der Trennungsschicht reichlicher saurer Zellsaft zur Membran tritt als bei dem langsamen Absterben des Protoplasmas der genannten Gewebeschicht im Herbste vor Eintritt des Frostes.

8. Der sub *c* angeführte Fall kommt nach Frostwirkung häufig vor, und zwar dann, wenn der ganze Blattkörper durch den Frost angegriffen wird, sei es partiell oder total, aber die unterhalb der Trennungsfläche gelegene Partie des Blattes, der Blattstumpf, intakt bleibt.

Schon nach dem ersten Froste erfrieren die Blätter von *Sambucus nigra*. Die erfrorenen Blätter transpirieren sehr stark bei über Null gelegener Temperatur. Es zeigt sich dies beim Hollunder in einem schlaffen Herabhängen der Blätter, welchem alsbald ein vollkommenes Eintrocknen folgt. Schneidet man solche mit welken Blättern versehene Sprosse ab, und stellt man sie mit dem abgeschnittenen Ende ins Wasser, so fallen die Blätter dieser Sprosse in der Wärme ebenso ab, wie die im Freien am Stamme befindlichen. Im Freien dauert diese Ablösung oft mehrere Wochen, während in einem temperierten Raume die Ablösung schon nach wenigen Tagen vor sich geht. Im Warmhause hatte sich an abgeschnittenen, mit erfrorenen Blättern besetzten Ästen, welche in einem mit Wasser gefüllten Gefässe standen, das ganze Laub innerhalb dreier Tage abgelöst. Versorgt man aber dergleichen Äste nicht mit Wasser, so vertrocknen die Blätter, ohne sich abzulösen. Vergleicht man nun die an den Ästen zurückbleibenden Anteile der Trennungsschichten, so ergibt sich, dass dieselben an den ins Wasser gestellten Ästen turgeszierten, während sie an den trocken

gehaltenen welk oder trocken waren. Es ist leicht einzusehen, dass einerseits die Zusammenziehung des eintrocknenden Blattgewebes, andererseits die Turgeszenz des am lebenden (oder am genügend mit Wasser versorgten, abgeschnittenen) Stamm zurückbleibenden Anteils der Trennungsschicht jene Spannung herbeiführt, welche zur Ursache der Blattablösung wird.

Genau derselbe Vorgang ist an *Ligustrum ovalifolium* zu beobachten, wenn das Laub erfroren ist. Die ins Warmhaus gebrachten Sprosse liessen ihre Blätter, wenn die Sprossenden ins Wasser tauchten, in 6—12 Tagen fallen, während an den nicht mit Wasser versorgten Sprossen die Blätter festsitzen blieben. Die Blätter lösten sich im ersteren Falle ab, ob Axillarknospen vorhanden waren oder nicht. Besonders rasch erfolgte die Ablösung jener Blätter, in deren Achseln Knospen standen. Diese Knospen kamen (anfangs Januar) im Warmhaus fast sofort ins Treiben. Die Ablösung nahm aber hier den Charakter des „Treiblaubfalls“ an, während dort, wo die Blattachsel leer blieb, die Ablösung genau in der Weise wie bei *Sambucus* erfolgte. *Ligustrum ovalifolium* ist nicht nur wegen der erheblichen Widerstandskraft des Laubes gegen Frost und andere äussere Einflüsse, sondern auch wegen des unter Umständen bei diesem Holzgewächse zur Geltung kommenden „Treiblaubfalles“ ein gutes Beispiel des Überganges von sommergrünen zu immergrünen Gewächsen.

9. Es soll nun versucht werden, jenen Vorgang der Blattablösung zu erklären, bei welchem durch Wasserausscheidung seitens der Trennungsschicht bei Frost eine Eislamelle zwischen dem Blattkörper und dem Blattstumpfe gebildet wird. Es ist dies der oben erwähnte, von H. VON MOHL so genau beschriebene Fall.

MOHL hat diesen Fall, soweit es sich um die Mechanik der Blattablösung handelt, nicht erklärt, sondern hat nur versucht, die Ursache des bei Frost erfolgenden, reichlichen Saftaustrittes aus der Trennungsschicht ausfindig zu machen. Eine Spaltung der Trennungsschicht war nach MOHL der Bildung der Eislamelle bereits vorausgegangen.

Schon die vorhin mitgeteilten Tatsachen geben Anhaltspunkte, um den ganzen Vorgang des Frostlaubfalls, wie er sich bei *Paulownia*, *Gymnocladus* usw. einstellt, zu erklären.

Der Frost tötet die Trennungsschicht und wohl auch in mehr oder minder hohem Grade die benachbarten parenchymatischen Gewebe des Blattgrundes; das Protoplasma stirbt ab, die Zellen verlieren ihre Turgeszenz, wobei das Protoplasma einen grossen Teil des Zellsaftes abgibt. So erklärt sich der Austritt des Wassers aus den erfrorenen Trennungsgeweben der Blätter in einfacher Weise. Man braucht nicht, wie es MOHL getan hat, ein Herauspressen des Saftes durch infolge der Kälte eingetretene Zusammenziehung der peri-

pheren Gewebe als hauptsächlich oder ausschliesslich wirkenden Faktor anzusehen.

Der aus den Zellen austretende Saft reagiert stark sauer. Die in demselben gelösten, organischen Säuren wirken mazerierend auf die Trennungsgewebe ein. Indem die Mazeration vor sich geht, erstarrt das reichlich austretende Wasser zwischen der sich (infolge Mazeration der Zellen) spaltenden Trennungsschicht zu Eis und bildet die von MOHL beschriebene Eislamelle.

Bei spät eintretendem Froste erfolgt die Ablösung der Blätter von *Paulownia* ohne Mitwirkung der Kälte, also ohne Bildung einer Eislamelle. Der Ablösungsmodus ist dann ein anderer. Es kann deshalb, wie es MOHL beobachtet hat, schon vor Eintritt des Frostes eine Spaltung innerhalb der Trennungsschicht sich vollzogen haben.

Es ist aus dem hier vorgeführten Tatbestande zu ersehen, dass der hier beschriebene Vorgang (Austritt von Zellsaft aus den durch Frost getöteten Zellen, mazerierende Wirkung der im austretenden Zellsaft enthaltenen organischen Säuren) zur Blattablösung führen kann, ohne dass sich eine Eislamelle bildet, was ich bei *Elaeagnus argentea* und *Forsythia viridissima* gesehen habe, die bei rasch hereinbrechendem Froste ihre Blätter im grünen, lebenden Zustande abwarfen, und zwar auch bei Temperaturen unter Null.

10. Noch ist jener Fall der Blattablösung in Betracht zu ziehen, den ich oben sub *d* charakterisiert habe, in welchem die Ablösung des Laubes in der getöteten und eingetrockneten Trennungsschicht vor sich geht.

Ich habe diesen Fall an zahlreichen Holzgewächsen beobachtet, z. B. *Cornus sanguinea*, *Populus nigra*, *Acer tataricum*. Er stellt sich ein, wenn spät zur Entwicklung gekommene Blätter erfrieren, namentlich wenn die Blätter vor dem Frost durch Regen reich mit Wasser versorgt wurden.

Der Frost tötet in diesem Falle das Blatt einschliesslich der Trennungsschicht. Das Blatt trocknet nach Eintritt des Frosttodes rasch ein und bleibt oft sehr lange noch am Stamme. Die betreffenden Bäume oder Sträucher hatten Mitte November (1904) fast ihr ganzes Laub verloren, aber an den Zweigenden stehen jetzt noch (Mitte Januar 1905) die spätgebildeten Blätter.

Die Ablösung dieser Blätter erfolgt entweder mechanisch oder chemisch, nämlich entweder durch Wind oder andere äussere mechanische Kräfte oder durch Vermoderung.

Die Kohäsion ist in der Region der Trennungsschicht in der Regel am geringsten. So bei allen eben genannten Holzgewächsen. Ein Gewicht von 30 bis 120 *g* pro Quadratmillimeter reicht häufig hin, um das gefrorene und eingetrocknete Blatt in der Region der Trennungsschicht abzureissen, während ein weitaus höheres Gewicht

erforderlich ist, um den Blattstiel zu zerreißen. Dies nur zur beiläufigen Charakterisierung der Kohäsionsverhältnisse. Es treten die Unterschiede in der Bruchfestigkeit der betreffenden Partien der Blätter mit nicht geringerer Klarheit dem Beobachter entgegen. Blätter dieser Art werden durch Wind und Schneedruck von den Ästen abgebrochen und zwar in der Regel in der Trennungsschicht. Die meisten Zellen zerreißen dabei; merkwürdigerweise gehen manche Zellen derselben beim Bruch mit glatter Fläche aus dem Verbande.

Je länger die Atmosphärenteilchen auf solche gefrorene, eingetrocknete Blätter einwirken, desto brüchiger wird das Blatt. Die grösste Brüchigkeit stellt sich in der Region der Trennungsschicht ein. Es genügt dann oft nur eine leise Berührung mit dem Finger, um das Blatt gerade im Bereiche der Trennungsschicht zur Ablösung zu bringen. Hier hat ein Vermoderungsprozess stattgefunden, wie sich durch folgende Versuche zeigen lässt. Werden Sprosse mit Blättern der beschriebenen Art unter Wasser getaucht, so lösen sich dieselben innerhalb weniger Tage an der Trennungsschicht schon nach sehr schwachen mechanischen Angriffen, z. B. durch Schütteln des Gefässes, in welchem sie sich befinden, ab. Auch in absolut feuchten Räumen erfolgt eine Vermoderung der Blätter, welche zunächst in der Trennungsschicht sich einstellt. In beiden Fällen scheint die Vermoderung unter Mitwirkung von Mikroorganismen vor sich zu gehen.

Dass sich die durch Vermoderung eingeleitete Schwächung der Kohäsion gerade innerhalb der Trennungsschicht vollzieht, hat einen doppelten Grund. Gerade die Trennungsschicht enthält in dem Meristemzustande, in welchem sie sich bei jenen Blättern, die wir im Auge haben, befindet, relativ reichliche Eiweisskörper, also besonders leicht zersetzliche Körper, bildet deshalb auch ein besonders günstiges Substrat zur Entwicklung von die Vermoderung bewirkenden Organismen, und dann sind die Kohäsionsverhältnisse innerhalb der Trennungsschicht schon wegen der zarten Membranen dieses Gewebes derartige, dass gerade diese Gewebeschicht am raschesten mechanisch angegriffen wird. So wird es verständlich, dass äussere mechanische Angriffe gerade innerhalb der Trennungsschicht am meisten Erfolg haben werden.

Wie meine eingangs genannten Notizen über den Laubfall, mögen auch die vorliegenden nur als vorläufige Mitteilungen angesehen werden.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1905

Band/Volume: [23](#)

Autor(en)/Author(s): Wiesner Julius Ritter

Artikel/Article: [Über Frostlaubfall nebst Bemerkungen über die Mechanik der Blattablösung. 49-60](#)