

der Achse des Pflänzchens. In beiden Fällen erreichten die vier resp. drei neugebildeten Blattspreiten ungefähr den Flächeninhalt der verlorenen einzelnen Kotyledonarspreite und schufen in dieser Weise einen Ersatz für diesen Verlust, indem sie an deren Stelle zur Assimilation dienten.

Schliesslich will ich noch bemerken, dass ich bei meinen mehrfachen Kulturen der verschiedensten Cyclamenarten manchmal beobachtet habe, dass die Keimlinge scheinbar zwei Kotyledonen hatten. Aller Wahrscheinlichkeit nach waren aber diese Fälle dadurch hervorgebracht, dass nach Verletzung des Kotyledonarstiels sich nun zwei erste Laubblätter — ähnlich wie bei dem beschriebenen Keimling von *Cyclamen creticum* deren drei — ausgebildet hatten. Da ich der Sache keinen besonders grossen Wert beilegte, habe ich aber den wahren Tatbestand nicht festgestellt.

8. P. Sorauer: Die mechanischen Wirkungen des Frostes.

Mit Tafel II.

Eingegangen am 24. Januar 1906.

In Fig. 1 ist der Querschnitt eines noch sehr jungen Eichenzweiges dargestellt, der am 19./20. Mai 1904 durch Spätfrost beschädigt wurde, aber nachträglich sich weiterentwickelt hatte und Mitte Juni zur Untersuchung abgeschnitten worden war.

Man erkennt einen unregelmässig fünfseitigen Markkörper (*m*), umgeben von einem noch schmalen, einseitig stärker ausgebildeten Holzringe (*h*). Dieser Holzring schliesst aber nach aussen hin nicht mit einer regelmässig gebauten Cambialzone ab, sondern geht plötzlich in ein lockeres, weitzelliges Parenchymholz über (*ph*), das nach der Rinde hin derbwandigere, dem normalen Prosenchym sich nähernde Elemente aufweist. Dass dieser Gürtel von Lockerungsgewebe wirklich zum Holze gehört, beweisen die in demselben zerstreuten kurzen Gefässzellen (*g'*), die im Bau ihrer Verdickungsschichten denen der normalen Gefässe ähnlich sehen oder gleichen.

Der Befund zeigt, dass nach der Frostwirkung die Cambialzone an Stelle des normalen Holzes ein dünnwandiges, grosszelliges, äusserst lockeres Holz aufgebaut hat, das erst nach mehreren Wochen allmählich zum normalen Holzbau zurückzukehren beginnt. Dieses

Lockerungsgewebe ist bereits mehrfach beschrieben worden und bedarf daher keiner ausführlichen Darstellung.¹⁾ Die Erscheinung berührt auch das Gebiet der „falschen Jahresringe“ und Doppelringe, über welche ebenfalls eingehende Arbeiten vorliegen²⁾, und findet eine Ergänzung in meinen Beobachtungen über Fächerung des Jahresringes bei den Krebsgeschwülsten.³⁾ Genau dieselben Vorkommnisse, die hier bei dem Holz der Eiche vorgeführt werden, behandelt die neueste Studie von PETERSEN bei der Buche.⁴⁾

Im vorliegenden Querschnitt erscheint der Bastring (*b*) wenig irritiert; nur der Inhalt der jugendlichen Bastzellen erweist sich häufig gebräunt, entsprechend der Ausfüllung einzelner Gefässe des Holzringes mit rotgelber, gummiähnlicher Substanz. Das Rindenparenchym besitzt einzelne gebräunte Zellgruppen. Die Aussenschicht der Rinde zeigt keine besonderen Verfärbungserscheinungen, wohl aber ist dies bei der Markkrone der Fall, die gänzlich gebräunt erscheint. Diese Bräunung lässt in der Masse nach, als die Schnitte sich der härteren, gesunderen Zweigbasis nähern. Ebenso lassen die Verschiebungen der Cambiumzone (*c*), die auf der stark gelockerten Zweigseite äusserst gross sind, allmählich nach.

Bei den zahlreichen Gewebezerklüftungen macht sich ein Unterschied in der Richtung der entstandenen Lücken bemerkbar. Innerhalb des Markkörpers ist die grösste Ausdehnung der Lücken in der Richtung des Radius zu finden, und man erkennt, dass dies mit der eigenartigen strahligen Ausbildung des Markes zusammenhängt. Dasselbe zeigt sich fünfeckig ausgebuchtet, und diese Ausbuchtungen kommen dadurch zustande, dass die den Holzring zusammensetzenden Gefässbündel bald mehr, bald minder nach aussen treten. Es sind dies die Bündel, welche in die nächst höheren Blätter übergehen; dieselben sind, wie bei allen Zweigen, schon um so weiter nach der Rinde vorgeschoben, je näher das Blatt liegt, zu dem sie gehören.

In der Zeichnung erweist sich der nach oben gerichtete Teil des Holzringes am weitesten ausgebuchtet, weil hier das nächste

1) R. HARTIG, Lehrbuch der Pflanzenkrankheiten. III. Aufl. 1900. S. 214, 220. — R. HARTIG, Innere Frostspalten. Forstl. naturwissenschaftl. Zeitschr. 1896, S. 483.

2) L. KNY, Über die Verdoppelung des Jahresringes. Sep. Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenb. 1879. — RATZEBURG, Waldverderbnis I. S. 160, 234. II. 154, 190. — HARTIG, R., Doppelringe als Folge von Spätfrösten. Forstl. naturwiss. Zeitschr. 1895. S. 1–8. — KÜSTER, E., Patholog. Pflanzenanatomie. Jena. 1903. S. 25 u. A. Hier auch die betreffende Literatur.

3) SORAUER, P., Handbuch der Pflanzenkrankheiten. II. Aufl. 1. Th. S. 399, Taf. IV.

4) PETERSEN, O. G., Natterfrostens virkning paa Bøgens ved. Sep. Det forstlige Forsøgsvaesen. I. 1904.

Blatt liegt, und die Markscheibe geht bereits in einer breiten Brücke (*mb*) nach aussen. Von da ab schwächen sich von rechts nach links, der Blattstellung gemäss, die Ausbuchtungen ab, und die Fächerung des Holzringes erfolgt schliesslich nur noch durch gewöhnliche Markstrahlen.

Die hier meist durch Zerreiissung des Gewebes entstandenen Lücken entsprechen nun in ihrer Weite und Grösse den Markausbuchtungen: je breiter dieselben sind, desto stärker wird die radiale Zerklüftung. Im Gegensatz hierzu finden sich die Lücken (*l*) in der Rinde tangential gestreckt. Sie entstehen teils durch Abheben der collenchymatischen Schichten von dem chlorophyllreichen Rindenparenchym, teilweise aber auch durch Zerreiissung einzelner Parenchymzellen. Bemerkenswert ist, dass sowohl die Lückenbildung in der Rinde als auch die Entwicklung des Lockerungsgewebes (*ph* und *lg*) mit seinen zickzackartigen, braunen Streifen verquollener Membranen (*z*) auf derjenigen Zweigseite, welche die für die nächstliegenden Blätter bestimmten Gefässbündel enthält, stärker sind, als auf der Gegenseite. Nunmehr erklärt sich auch der Umstand, dass man bei der Untersuchung frostbeschädigter Zweige eine Seite in der Regel stärker verletzt findet, als die entgegengesetzte. Der nächstliegende Schluss, dass der Frost einseitig stärker gewesen, ist nicht immer zutreffend. Denn, wenn man eine Anzahl übereinanderstehender Internodien untersucht, wird man sich überzeugen, dass bald die eine, bald die andere Seite desselben Zweiges stärkere Frostbeschädigungen aufweist, je nach der Stellung der Knospe, der zunächst der Schnitt ausgeführt worden ist.

Die in der Zeichnung zur Darstellung gebrachten Zerklüftungs- und Heilungsvorgänge sind, wie erwähnt, mit Ausnahme der Zickzacklinien aus gequollenen Membranen bereits von anderen Beobachtern als Folgen von Frostwirkungen beschrieben worden. Indes stützte sich diese Ansicht eben nur auf die Tatsache, dass nach Frühjahrsfrösten an den beschädigten Zweigen diese Gewebeveränderungen aufgetreten sind. Daher erschien bisher der Einwurf berechtigt, dass möglicherweise auch andere Faktoren mitgewirkt haben können. In Rücksicht auf die Frage, ob wir berechtigt sind, aus einem solchen im Freien uns entgegentretenden Befunde auf Frostbeschädigung bestimmt schliessen zu dürfen, erschien es daher geboten, experimentell die geschilderten Merkmale hervorzurufen. Diese Versuche sind nun seit einigen Jahren ausgeführt worden. Die Methode war dieselbe wie sie bei dem Erfrieren des Getreides (Landwirtschaftl. Jahrbücher 1903, Heft I) zur Anwendung gelangt war. Ein weiter Zylinder mit doppeltem Mantel, der die Kältemischung aufnahm, und entsprechend angebrachten Thermometern wurde über niedrige Pflanzen gestülpt oder bei grösseren

Bäumen an einem Galgen über einzelnen Zweigen in bestimmter Höhe erhalten.

Die Ergebnisse der einzelnen Versuche werden in einer späteren Arbeit ausführlicher mitgeteilt werden. Hier sei nur hervorgehoben, dass es tatsächlich gelungen ist, sämtliche oben beschriebenen Merkmale durch künstliche Frostwirkung zu erzeugen. Auch die Ausbildung des Lockerungsringes konnte in ihren Anfängen beobachtet werden, wobei zunächst die Markstrahlen und später das übrige cambiale Gewebe sich beteiligten. Derartige Reproduktionserscheinungen waren nur dann wahrzunehmen, wenn schwache Frostgrade auf eine ganz jugendliche, noch krautartig weiche Achse einwirkten. Sobald der Zweig älter und der Holzring fester wurde, traten die Zerklüftungserscheinungen und Neubildungen von Geweben zurück, und nur die vielfachen Braunfärbungen des Zellinhalts und der Membranen deuteten die Frostwirkungen im Rinden- und Markkörper an.

Dagegen wurde nur an ausgewachsenen Organen und zwar an Blättern eine bisher unbekannt gebliebene Erscheinung beobachtet, nämlich ein Schülferigwerden der Cuticulardecke durch mannigfaltige Risse. Dieser Umstand dürfte eine grössere Aufmerksamkeit beanspruchen, da sich vielleicht durch ihn das bekannte Vorkommen des verschiedenen Verhaltens einzelner Sorten derselben Pflanzenspezies bestimmten Parasiten gegenüber erklären liesse. Ich erinnere an die Erfahrung, dass bei Veredlung mehrerer Sorten auf denselben Mutterstamm einzelne Äste, die von bestimmten Sorten gebildet werden, mit *Fusicladium* befallen sich erweisen, während andere Sorten derselben Baumkrone frei vom Pilze bleiben.

Von den in den letzten Jahren ausgeführten Versuchen sei nur einer hier angeführt. In Fig. 2 ist die Mittelrippe eines Lindenblattes dargestellt, welches dadurch gelitten hatte, dass man am 10. Mai 1904 eine im Kalthause überwinterte, mit weichen, frischen Trieben versehene Topflinde mit einzelnen Zweigen in den Schneemantel eindrückte, der sich auf dem Gefrierzylinder gebildet hatte. *O* bedeutet die Blattoberseite, *U* die Unterseite, *s* Schleimzellen, *h* jüngstes Holz, *b* Bastzellen, *e* Epidermis, *o* Oxalatkristalle, *l*, *l'* und *l''* Lücken im Gewebe durch Frostwirkung entstanden; bei *l'* hat sich das collenchymatische Deckgewebe der Rippenoberseite vom Parenchym, bei *l''* das dem Markkörper entsprechende Parenchym vom Holzkörper der Gefässbündel abgehoben; bei *l* ist das Collenchym mit einer anhaftenden Parenchymlage vom übrigen Rindenparenchym abgetrennt.

Im Gefrierraum selbst waren -8°C. ; die äussere Lufttemperatur betrug $+11^{\circ}\text{C.}$ Die Thermometerkugel, welche neben der Spitze des jungen Lindentriebes in den Schneemantel des Gefrierzylinders

eingedrückt worden war, zeigte während der ganzen Versuchsdauer nicht unter $+1^{\circ}\text{C}$.

Die Berührungszeit dauerte zwei Stunden, und man sah bei der Entfernung der Zweigchen vom Gefrierzylinder keinerlei Veränderungen an denselben. Ein Glasigwerden oder Erschlaffen der Blätter wurde zunächst nicht beobachtet; aber 12 Stunden später liessen einzelne der älteren Blätter oberseits einen matten, rauchgrauen Anflug erkennen, ohne dass anscheinend die Turgeszenz gelitten hatte. Andere, etwas jüngere Blätter waren stellenweise am Rande oder einem grösseren Teil der Blattfläche schwarzbraun verfärbt, weich und schlaff. Hier erwies sich der Zellinhalt zu oftmals frei im Zentrum der Zelle belegenen, klumpig geballten, leuchtend braun gefärbten, gleichartigen Massen zusammengezogen. Die Zellwandungen waren hell. Dort, wo das erschlaffte Gewebe in das grüne, turgeszente überging, zeigte sich nur die Blattoberseite leicht rauchgrau und mit fast metallischem Anfluge. Letzterer kam dadurch zustande, dass der Inhalt der Epidermiszellen gebräunt und geballt war, das darunter liegende, stark turgeszente Mesophyll mit seinem normal frisch grünen Inhalt aber durch die Epidermis hindurchschimmerte und dieselbe bedeutend spannte. Ein ähnlicher Metallganz der Blätter tritt bei gewissen Vergiftungserscheinungen durch Gasexhalation (Teer- und Asphaltdämpfe) auf.

Im anscheinend ganz gesund gebliebenen Mesophyllteile des Lindenblattes waren bei genauerer Durchsicht auch Schädigungsspuren erkennbar. In einzelnen Zellgruppen war der Inhalt zu blaugrünen, tropfigen Massen zusammengezogen, wie man sie im Winter bei vielen winterharten Blättern (z. B. *Rhododendron*) findet. In den feinen Nervenendigungen fanden sich gebräunte Spiralgefässe.

Die mechanischen Wirkungen des Frostes (s. Fig. 2) machten sich teils in den Gefässbündeln selbst, teils aber, und zwar hauptsächlich in deren nächster Umgebung bemerkbar. An allen irgendwie verfärbten Stellen — auch da, wo nur der Inhalt der Epidermiszellen gebräunt war — hatte sich unterseits die Epidermis zu beiden Seiten einer jeden stärkeren Rippe abgehoben, so dass jedes Gefässbündel von zwei Höhlungen der Länge nach begleitet erschien. Bei dem Abheben der Epidermis war keinerlei Zerreißung der Membranen bemerkbar, sondern nur ein Auseinanderweichen der Zellen. Diese Vorgänge sind bereits in einer früheren Arbeit¹⁾ beschrieben und neuerdings von SOLEREDER²⁾ bestätigt worden.

1) SORAUER, Frostblasen an Blättern. Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten 1902, S. 44, mit Abbildungen.

2) SOLEREDER, Über Frostblasen und Frostflecken an Blättern. Zentralblatt für Bakteriologie usw. II. Bd. XII. 1904. Nr. 6/8.

In Rücksicht darauf, dass diese Abhebungserscheinungen in den erwähnten Arbeiten bereits besprochen und abgebildet worden sind, ist in Fig. 2 hier eine Anzahl anderer Gewebezzerklüftungen vorgeführt worden. Bei *l* ist eine Lückenbildung dadurch entstanden, dass sich der collenchymatische Aussenrand der Blattmittelrippe auf der Unterseite vom Rindenparenchym abgehoben hat. Bei *l'* hat sich die collenchymatische Decklage der Rippenoberseite vom darunterliegenden chlorophylllosen Parenchym getrennt und bei *l''* ist die Parenchymscheibe vom Holzkörper der Gefässbündel abgesprengt worden.

Überblicken wir die hier von der Linde und Eiche dargestellten und betreffs der Frostblasen zitierten Erscheinungen von Gewebezzerklüftungen, erkennt man ein bestimmtes Prinzip. Wir bemerken nämlich, dass in der Mehrzahl der Fälle die Lückenbildung an den Grenzzonen zustande kommt, wo weiche, parenchymatische Gewebe neben derben prosenchymatischen oder collenchymatischen Gruppen liegen. Bei den Blättern offenbart sich dasselbe Prinzip durch das Abheben der meist durch verdickte Aussenwandungen derberen Epidermis von dem Mesophyllkörper.

Dieser Umstand, dass die Lückenbildung sich meist dort einstellt, wo dünnwandiges Gewebe an dickwandiges grenzt, erlangt nun dadurch eine Bedeutung, dass durch die hier nur in einzelnen Beispielen vorgeführten Versuche diese Form der Frostzerklüftung als allgemeine Regel festgestellt werden konnte.

Man kann also jetzt mit Bestimmtheit sagen, dass der Frost in seinen mechanischen Wirkungen überall gleichartig zum Ausdruck gelangt, indem er vorzugsweise dort die Gewebe auseinanderweichen lässt, wo derb- und dünnwandige Formen einander beeinflussen. Diese Beeinflussung wird in erster Linie bei der durch die Kälte erfolgenden Zusammenziehung der Gewebe sich geltend machen. Es wird ein parenchymatisches, wasserreiches Gewebe eine stärkere Zusammenziehung erfahren, als ein derber Holzkörper oder inhaltsarme Collenchymlagen. Wenn wir diese Schlussfolgerung bei einem Achsenkörper zur Anwendung bringen, so würden wir unter der Voraussetzung einer gleichzeitig auf alle Gewebeformen gleich stark wirkenden Kälte erwarten dürfen, dass der Rindenkörper in seiner Gesamtheit sich stärker zusammenzieht, als der Holzzylinder. Tatsächlich wird diese Differenz aber verstärkt, weil, wenn die Kälte auf eine Achse wirkt, sie langsam von aussen nach innen fortschreitet, also für längere Zeit die Rinde schon erkältet ist, während der Holzzylinder noch seine frühere Wärme und Ausdehnung besitzt.

Die Differenz, welche hier zwischen Holzzylinder und Rindenmantel hervorgehoben worden ist, muss notwendigerweise auch in den einzelnen konzentrischen Lagen derselben Gewebeform obwalten,

d. h. in dem Rindenkörper, z. B. werden die äusseren Lagen zuerst abgekühlt werden und sich zusammenziehen, während die jüngeren, inneren noch in ihrer bisherigen Ausdehnung verbleiben.

Somit können wir jede Achse als ein System betrachten, das aus konzentrischen Ringen besteht, von denen die äusseren während der Frostwirkung bis zu einem bestimmten Grenzpunkte eine stärkere Zusammenziehung erleiden, als die nächst inneren.

Die Zusammenziehung erfolgt nun zwar sowohl radial als tangential, aber die tangential überwiegt bedeutend. Letztere wirkt, wenn man sich den bei Kälte schrumpfenden Rindengürtel in seiner Gesamtheit vorstellt, sowohl als Zug innerhalb der Rinde selbst als auch nach dem Parallelogramm der Kräfte als ein bestimmter Druck der Gesamtrinde auf das Cambium. Dieser Druck wird sich je nach der individuellen Beschaffenheit der Achse zurzeit der Frostwirkung und je nach der Intensität derselben so steigern können, dass er in Zusammenpressungen einzelner cambialer Zellen oder Zelllagen zum Ausdruck kommt. Tatsächlich konnte ich derartige Erscheinungen nachweisen. Bei Blättern wird eine Verstärkung des Epidermisdruckes infolge gesteigerter Spannung zu Quersfaltung der Wandungen des Palisadenparenchyms führen können, wie solche von NOACK¹⁾ und GRÜSS²⁾ beobachtet worden sind.

Wenn aber der tangential Zug ein gewisses Maximum übersteigt, wird an der Stelle des geringsten Widerstandes die Rinde über dem Holzzylinder gesprengt werden, oder es reissen auch noch die Holzringe entzwei, so dass ein Stamm einen tiefen klaffenden Längsspalt erhält. Diese Zusammenziehung ist von SACHS und CASPARY gemessen worden. Ihre Folgen kommen bei dem von der Natur im grossen ausgeführten Experiment der Frostspaltenbildung zum Ausdruck. Es ist bekannt, dass bestimmte Baumarten, namentlich Rosskastanien und Eichen in sehr kalten Wintern mit bedeutendem Knall der Länge nach aufklüften. Diese Frostspalten schliessen sich bei Tauwetter wieder und zwar derartig eng, dass ein während des Frostes in den Spalt gesteckter Stab nur mit grossem Kraftaufwand später herausgezogen werden kann (GÖPPERT'scher Versuch). Durch den festen Schluss der Frostspalten bei Eintritt der wärmeren Witterung wird der Heilungsvorgang derart beeinflusst, dass die Überwallungsränder sich nicht flach über die Wundfläche legen, sondern steil gegeneinander über die Spaltlinie emporwachsen und die sogenannten „Frostleisten“ bilden: eines der besten diagnostischen

1) NOACK, F., Zeitschr. für Pflanzenkrankh. 1905, S. 29.

2) GRÜSS, PRINGSHEIM's Jahrbücher für wissenschaftl. Botanik, Bd. XXIII, Heft 4.

Merkmale zur nachträglichen Feststellung von schweren Frostbeschädigungen in einer Gegend.

Die Spannungsdifferenzen, welche bei den bekannten Frostspalten in so extremer Form zum Ausdruck gelangen, müssen natürlich bei allen Frostwirkungen zur Geltung kommen, wenn wir sie auch nicht stets in äusserlich kenntlichen Zerklüftungen finden werden. Es kann vorkommen, dass bei gewissen Bäumen der Rindenkörper so dehnbar ist, dass er bei dem tangentialen Zuge nicht zerreisst, aber trotzdem der Holzkörper darunter zerklüftet. Diese Fälle sind zuerst von HARTIG 1896 genauer beschrieben und als „innere Frostspalten“ bezeichnet worden. Dabei zieht der Autor den Umstand in Betracht, dass infolge einer sich geltend machenden Rindenlockerung Parenchymholz gebildet werde. Es sind dies die Vorkommnisse, welche hier in Fig. 1 bei dem Eichenquerschnitt zur Anschauung gebracht worden sind.

Wenn wir diese Idee verfolgen und uns fragen, wie eine solche Rindenlockerung wohl zustande kommen könnte, werden wir uns erinnern müssen, dass die Gewebe wohl dehnbar, aber nicht vollkommen elastisch sind. Je nach ihrem spezifischen Charakter werden sie, wenn die mechanische Zerrung durch die Frostwirkung aufgehört hat, mehr oder weniger länger geworden sein, als sie vorher gewesen. Am leichtesten wird eine solche Überverlängerung im weichen Rindenkörper zum Ausdruck kommen und zwar müssten im Prinzip selbst die einzelnen annähernd konzentrisch gelagerten Zellreihen des Rindenkörpers zu einander in verschiedener Überverlängerung sich verhalten. Die peripherischen Rindenlagen sind durchschnittlich aus tangential länger gestreckten Zellen aufgebaut als die jüngeren Lagen der Innenrinde. Bei ihnen könnte also eine so starke Überverlängerung eintreten, dass sie auf dem darunterliegenden, mehr isodiametrischen Parenchym nicht mehr vollkommen Platz haben, und dann müssten sie sich stellenweis nach aussen abheben. Es entstünden auf diese Weise tangentiale Rindenpalten, wobei die Zellen nicht zerreißen, sondern nur voneinander weichen.

In dieser Weise fände die Lückenbildung nach Frostwirkung, wie sie im Experiment erzielt worden ist, ihre einfache Erklärung.

Wenn unsere Anschauung über die Entstehung tangentialer Lücken durch Spannungsdifferenzen richtig ist, dann müssten selbstverständlich auch andere Ursachen, welche solche Differenzen einleiten, zu Abhebungen innerhalb des Rindenkörpers führen. Dies ist nun auch wirklich der Fall. Bei sehr üppig wachsenden Zweigen (Kirsche, Apfel) findet man bisweilen eine so grosse Wachstumssteigerung der peripherischen Rindenlagen, dass diese stellenweis vom inneren Rindenparenchym sich abheben. Das letztere antwortet

in solchen Fällen auf die Befreiung vom Druck der überliegenden Schichten dadurch, dass die Zellen schlauchartig in die entstandene Lücke hineinwachsen und eine gerüstartige Lockerung in der Rinde hervorrufen.

Bei jeder Frostwirkung sind also zwei mechanische Vorgänge mit Notwendigkeit als wirksam stets anzuerkennen: die Zusammenziehung der Gewebe nebst den durch die Verschiedenartigkeit ihres Aufbaues entstehenden Spannungsdifferenzen und zweitens die folgende Überverlängerung bestimmter Gewebeformen, wie namentlich des Parenchyms und Collenchyms. Bei geringerer Intensität der Kälte oder vorgeschrittenem Alter und dadurch bedingtem festeren Gefüge eines Zweiges werden diese mechanisch wirksamen Faktoren nicht zum sichtbaren Ausdruck kommen, aber bei jugendlichen, noch krautartig weichen Achsen sehen wir die verschiedenartigen, in den Zeichnungen dargestellten Zerklüftungen ausnahmslos sich einstellen.

Die Gewebesprengungen durch Frost müssen, wenn sie auf Verschiedenartigkeit der Zusammenziehung der einzelnen Gewebeformen und ihre gegenseitige Beeinflussung zurückzuführen sind, eine grosse Ähnlichkeit mit den durch Trockenheit veranlassten Störungen haben. Dies ist nun auch der Fall. Erinuert sei an die Zerklüftung des Markkörpers, die bisweilen zu einer Fächerung des Markparenchyms führt; namentlich aber weist die radiale Zerklüftung des Holzkörpers innerhalb der Markstrahlen sehr deutlich auf das Reißen einer Holzscheibe beim Austrocknen hin.

Ausser den Zerklüftungen im Marke und Holzkörper erklären die Spannungsdifferenzen auch die Vorkommnisse von Abhebungen oder Zerreißungen im Rindenkörper, die nicht nur bei holzigen Achsen, sondern auch bei krautartigen Stengeln eine auffällige Ähnlichkeit in den verschiedenen Pflanzengattungen erkennen lassen. Im Rindenkörper von Zweigen zeigt sich mehrfach eine besondere Empfindlichkeit in der Umgebung der Hartbaststränge, ohne dass diese selbst erkennbar irritiert werden. Manchmal allerdings sind dieselben erkrankt, namentlich, wenn das darüberliegende Auge frostbeschädigt ist. Der Zweig kapselt dann die erkrankten Organe durch einen Korkmantel ein, ohne dass es zu Zerklüftungen kommt. In anderen Fällen aber finden sich Lücken an der Aussen-seite der Hartbaststränge; es ist dann ein Teil der die Kalk-oxalatkristalle führenden Zellreihen mit ihren zarten Wandungen zerrissen.

Die meisten Lücken entstehen durch die Spannungsdifferenzen zwischen dem Rindenparenchym und den äusseren Collenchymlagen, wobei das glatte Auseinanderweichen der Zellen ohne jegliche Zerreißungserscheinung die Regel bildet.

Die gleichen Vorgänge lassen sich in den Blattstielen und stärkeren Blattnerven auffinden. Durch die Frostwirkung hebt sich besonders oft die obere collenchymatische Decklage vom darunterliegenden Parenchym ab. An der Unterseite macht sich die Spannungsdifferenz in erster Linie an der Rippenböschung geltend. Die Rippen ragen über die Ebene der Blattfläche unterseits wie Höhenzüge hervor, und an deren Abdachung wird jede Spannung, bei der die Blattfläche in ihrer Gesamtheit mehr nach oben gekrümmt wird, am stärksten sich geltend machen. Deshalb sehen wir auch bei ganz normalen Blättern mit starkem hyponastischen Wachstum gerade in der Nähe der Rippen unterseits die grösste Lockerung des Schwammparenchyms. Wenn intensive Frostwirkung die Blattränder nach oben hebt, kann die Spannung an den Rippenböschungen sich derart steigern, dass dort die Epidermis nicht nur gezerrt wird, sondern sogar zerreisst, wie bei den Frostblasen von mir beschrieben worden ist¹⁾.

Bei den krautartigen Stengeln, die scheinbar ganz unregelmässig zerklüften, lässt sich doch, namentlich in den Grenzregionen zwischen erfrorenen und gesund gebliebenen Geweben, eine Gesetzmässigkeit erkennen. Die meisten Zerklüftungen im Rindenkörper entstehen durch Ablösung der Collenchymlagen vom zarteren Rindenparenchym. Im Achsenkörper platzt vorzugsweise das Parenchym der Markscheibe vom Holzteil der einzelnen Gefässbündel ab, indem die Markscheibe sich stark zusammenzieht, ohne dass die Gefässbündel folgen können.

Bei der vorliegenden Darstellung habe ich versucht, das Zustandekommen der Zerklüftungen nach Frostwirkung auf Spannungsdifferenzen zwischen den verschieden gebauten und gelagerten Gewebeformen zurückzuführen. Aus den eingehenden Studien von SACHS, PRILLIEUX, MÜLLER-THURGAU, MOLISCH und anderen Forschern, deren Beobachtungen wir bei PFEFFER²⁾ zusammengestellt finden, ergibt sich der Schluss, dass man die Zerklüftungen durch die Bildung von Eismassen entstanden glaubt, welche aus dem Gewebe in die Interzellularräume ausgeschieden werden. In neuester Zeit hat NOACK³⁾ direkt beobachtet, dass unter sich abhebenden Stellen der Oberhaut Eisdrusen entstanden.

An der Richtigkeit der Beobachtungen ist nicht zu zweifeln;

1) Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten, 1902, S. 44.

2) PFEFFER, Pflanzenphysiologie, II. Aufl. 2. Bd. 1904, S. 306 ff.

3) NOACK, FR., Über Frostblasen und ihre Entstehung. Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten 1905, S. 29.

auch ich konnte mehrfach grössere Eisansammlungen in gefrorenen krautigen Organen wahrnehmen. Aber andererseits fand ich auch vielfach starr gefrorene Pflanzenteile ohne Ausscheidung grosser, geschlossener Eismassen und doch mit nachträglich sich zeigenden Lücken. Auch ist es unschwer, sich zu überzeugen, dass bei winterharten Pflanzen, die starr gefroren sind, man die Gewebelücken nicht in der vom Froste am leichtesten durchdringbaren Blattfläche findet, sondern in den Blattstielen und an den Blattrippen.

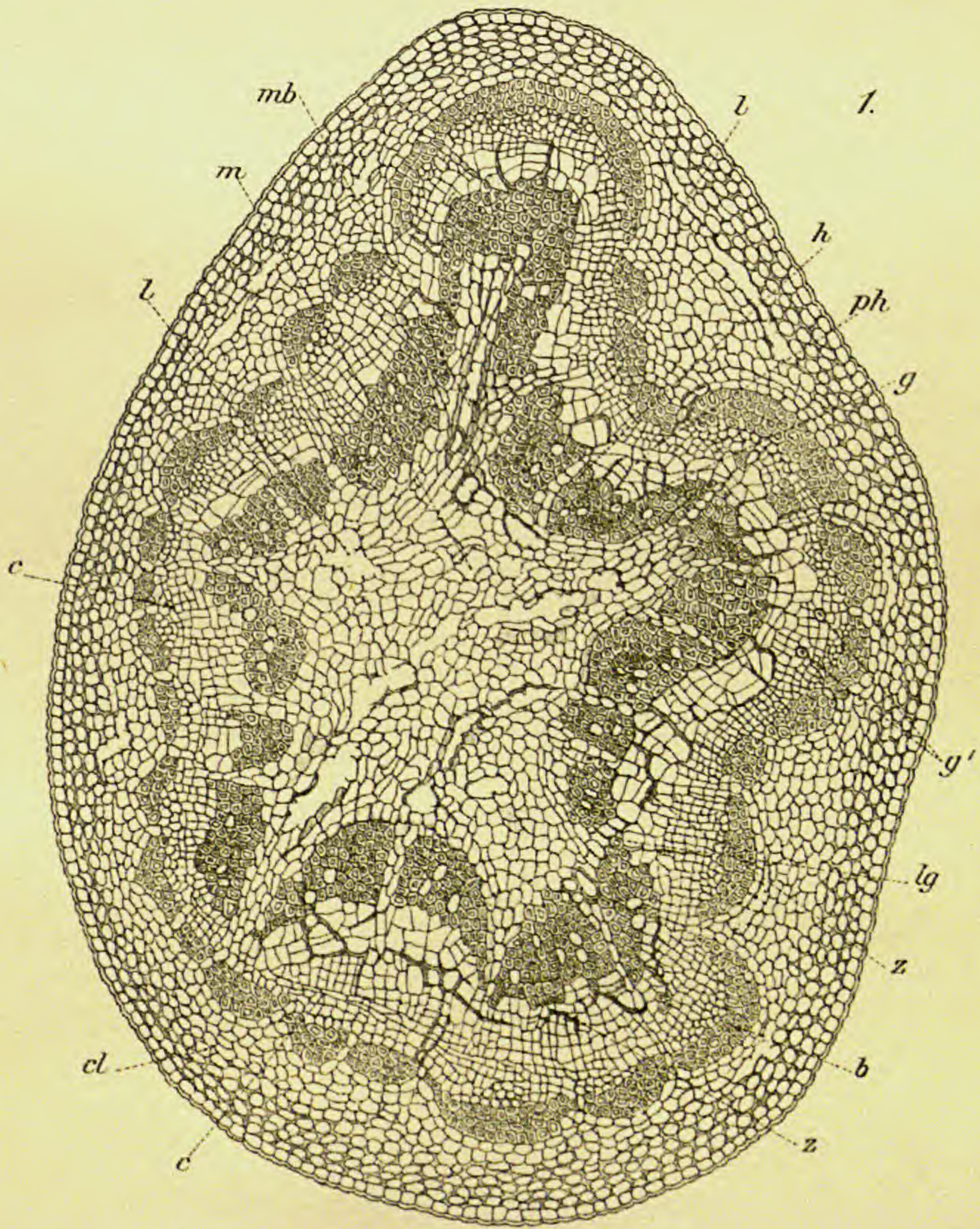
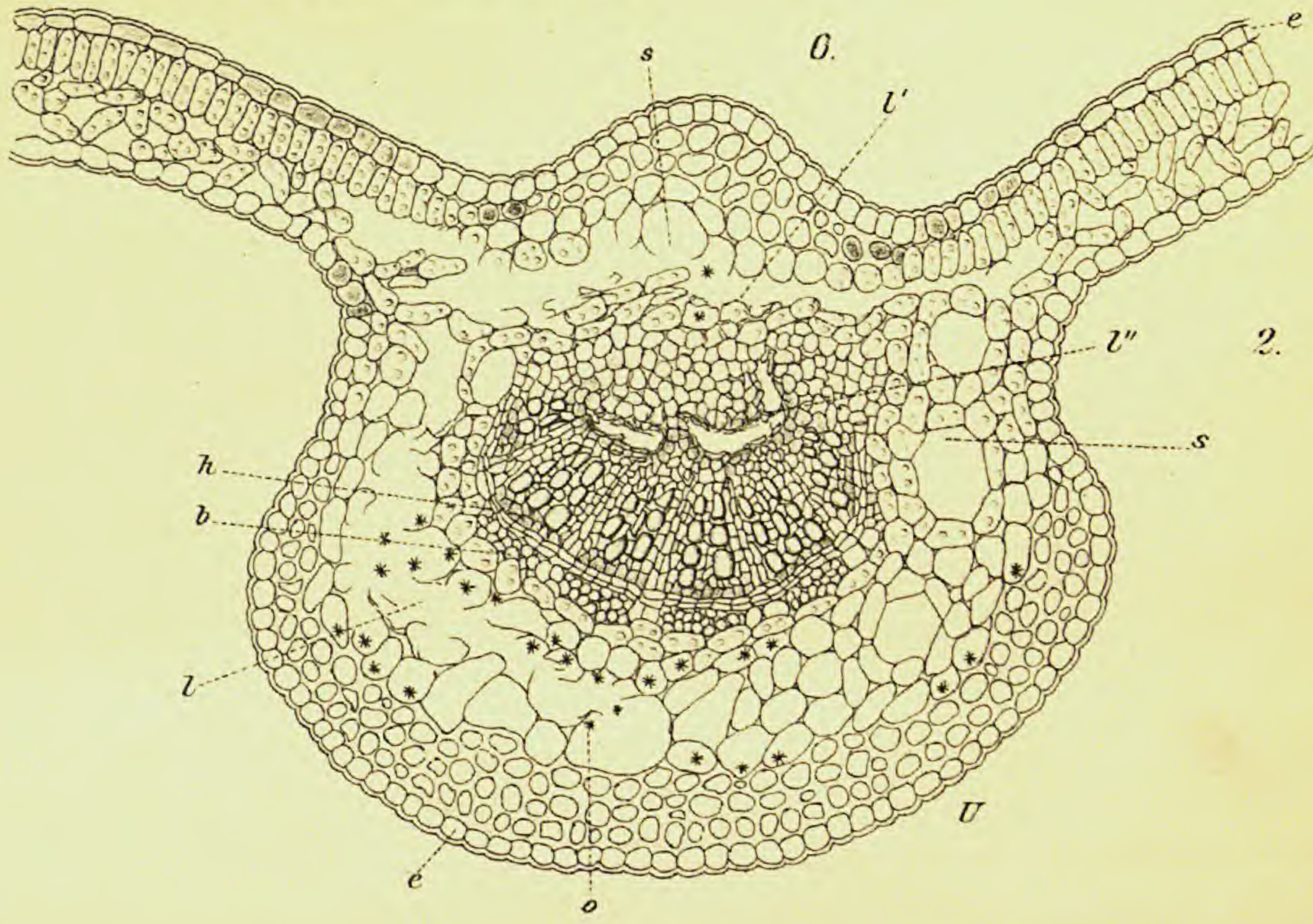
Epheu und Rhododendron z. B. zeigen häufig vollständig unzerklüftete Intercostalfelder, während an den Blattrippen, im Blattstiel und an jungen Zweigen Abhebungen der Collenchymlagen und Zerklüftungen in der Stengelrinde sowie Lücken im Markkörper vorhanden sind. Die Zellen sind meist nur auseinander gewichen und wölben sich unversehrt in den Hohlraum vor. Dasselbe Vorkommnis lässt sich bei sehr saftreichen Blättern, wie von Grünkohl und Spinat, beobachten.

Man sollte meinen, dass gerade das Mesophyll der Blattfläche am meisten geneigt wäre, bei der Ausscheidung von Wasser in die Interzellularen grössere Eisdrusen zu bilden. Dass die Blattfläche in erster Linie irritiert wird, zeigen Versuche mit dem Erfrieren zarter Pflanzen bei Temperaturen über Null, wo man als erstes Merkmal das Glasigwerden einzelner Stellen der Blattfläche feststellen kann.

Schliesslich muss auch auf die Verteilung der Lücken im Achsenkörper besonders aufmerksam gemacht werden. Das beschriebene radiale Spalten des Holzkörpers und das Zerreißen des Markes in der Nähe der Gefässbündel, welche bei krautigen Stengeln bisweilen fast gänzlich isoliert erscheinen, würden bei der Theorie der Zerklüftung durch Eisdrusen voraussetzen, dass sich in den dem Froste am spätesten zugänglichen, der Rinde an Wasserreichtum nachstehenden Geweben mächtige Eisausscheidungen bilden, während dabei die Rinde nur geringe Störungen zeigen kann. Ausserdem ist es mir bisher nicht gelungen, in älteren, holzigen Achsen grosse Eisdrusen zu beobachten. Und gerade die vereisten Gefässröhren, die man findet, werden nicht gesprengt. In krautartigen, namentlich absterbenden Stengeln sieht man wohl geschichtete Eisdrusen, aber dabei auch Hohlräume, die grösser als die Eismassen sind, also durch diese nicht entstanden sein können.

In Erwägung dieser Umstände komme ich zu dem Schlusse, dass manche Zerklüftungen der Gewebe wohl durch die Eisdrusenbildung hervorgebracht werden können, dass aber die Mehrzahl der Fälle auf Spannungsdifferenzen zwischen benachbarten, verschieden gebauten Gewebeformen zurückgeführt werden muss. Auch da, wo man Eisdrusen und Abhebungen direkt entstehen sieht, lässt sich

doch nicht feststellen, ob das Eis in die gleichzeitig durch die Frostspannung sich bildenden Lücken als dem widerstandslosesten Orte sich anhäuft, oder ob es sich durch sein Anwachsen die Lücken selbst erst sprengt. Dass vorhandene Hohlräume durch das keilförmige Fortschreiten von Eisdrusen vergrößert werden können, ist nicht zu bezweifeln.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1906

Band/Volume: [24](#)

Autor(en)/Author(s): Sorauer Paul

Artikel/Article: [Die mechanischen Wirkungen des Frostes. 43-54](#)