

Das Erfrieren der Pflanze.

Von

Prof. Dr. Hans Molisch.

Vortrag, gehalten am 14. Dezember 1910.

Mit 7 Figuren im Texte.

I. Einleitung.

Wenn in einem warmen Gewächshause während einer kalten Winternacht nicht geheizt und die Temperatur auf etwa -5°C sinken würde, dann würden die meisten hier befindlichen tropischen und subtropischen Pflanzen steif gefrieren und nach dem Auftauen würden die Blätter und krautigen Stengel schlaff herabhängen, sich verfärben und sich als getötet erweisen. Unsere Holzgewächse aber und viele Kräuter, die dem heimischen Klima angehören, widerstehen im Walde viel niedrigeren Temperaturen, können beinhart gefrieren, in diesem Zustande Tage, ja Wochen verharren und können, wenn sie auftauen, wieder weiterwachsen. Das Gänseblümchen (*Bellis perennis*), das gemeine Kreuzkraut (*Senecio vulgaris*), die Goldnessel (*Galeobdolon luteum*), der Efeu, die Brombeere, die Tanne, Fichte, Föhre und Hunderte anderer Kräuter, Sträucher und Bäume vermögen sehr tiefe Temperaturen unter Null zu ertragen, ohne Schaden zu erleiden. Daraus geht hervor, daß die Pflanzen sich niederen Temperaturen gegenüber

sehr verschieden verhalten und daß es vielen in unserer Flora gelungen ist, sich der Kälte anzupassen und ihr erfolgreich zu widerstehen.

Das Leben kann nur innerhalb gewisser Temperaturgrenzen bestehen, sowohl nach oben als nach unten hin. Die meisten saftreichen Pflanzen sterben schon bei $+45$ bis 49°C . Gewisse wärmeliebende (thermophile) Bakterien, die im Heu, Pferdemist und anderen organischen Abfällen leben, wachsen am besten bei Temperaturen, bei denen schon andere Pflanzen absterben, sie entwickeln, vermehren und bewegen sich bei $+60$ bis 70°C , also bei einer Temperatur, bei der man sich die Finger verbrennt. Eine solche dampfende Nährlösung mit lebhaft beweglichen Bakterien, die für andere Lebewesen wegen ihrer hohen Temperatur tödlich wäre, nimmt sich unterm Mikroskop wunderbar aus und stellt ein hochinteressantes Beispiel von Anpassung an extrem hohe Temperaturen dar. Gewisse in heißen Quellen vorkommende Algen sollen Temperaturen von 57 , 70 , 85 , ja sogar bis 93°C ertragen. Derlei Angaben bedürfen aber einer sorgfältigen Nachuntersuchung, da die Temperaturbestimmungen nicht immer mit der nötigen Kritik durchgeführt werden. So gibt man an, daß die Algen, die in den aus der Erde hervorquellenden heißen Wässern zu Karlsbad in Böhmen gedeihen, bei viel höheren Temperaturen vorkommen, als ich sie beobachten konnte. Da, wo ich in Karlsbad Oscillarien und Kieselalgen zuerst auftreten sah, war die Temperatur 49 — 50° , niemals höher und dasselbe stellte ich in einer mächtigen heißen Quelle auf dem Vulkan

Gedeh auf Java fest. Wenn man hier schon von weitem weiße Dampfwolken von der Quelle aufsteigen sah, bildete man sich unwillkürlich die Meinung, daß die Quelle ungewein heiß sein müsse. Dennoch zeigte das Thermometer bei sorgfältiger Beobachtung an den Stellen, wo eine dünnfädige, in herrlichen spangrünen Rasen wachsende *Oscillarie* wuchs, nur 49°C . —

Lufttrockene Samen verschiedener Pflanzen, ferner gewisse Moose, Flechten, Pilzsporen und Bakterien können eine oder mehrere Stunden allmählich auf 80 bis 100, ja sogar kurze Zeit auf 120°C erhitzt werden, ohne daß sie ihr Leben einbüßen. Bei noch höheren Wärmegraden büßen schließlich alle Pflanzen ihr Leben ein, jede hat ihre obere Temperaturgrenze des Lebens. Aber auch eine untere und mit dieser wollen wir uns heute beschäftigen.

II. Das Erfrieren von Pflanzen bei Temperaturen knapp über dem Eispunkt.

Unter Erfrieren einer Pflanze versteht man eine Schädigung oder ein Absterben infolge niederer Temperatur oder Kälte, unter Gefrieren hingegen die Erstarrung ihres Saftes zu Eis. Damit kann eine Schädigung verknüpft sein, es muß aber nicht der Fall sein. Eine Pflanze, die gefriert, muß also nicht erfrieren.

Es kann vorkommen, daß gewisse Pflanzen schon bei Temperaturen knapp über Null erfrieren, also bei einer Temperatur, wo von einer Eisbildung noch keine

Rede ist, und hiebei können wir wieder zwei Fälle unterscheiden.

A. Das Verwelken von Pflanzen infolge von niederer Temperatur.

Läßt man nach Sachs Tabak-, Kürbis- oder Schminkbohnenpflanzen in Blumentöpfen in einem Zimmer stehen und sinkt hier die Temperatur auf etwa $+4$ bis $+2^{\circ}\text{C}$, so welken die Blätter. Wird die Temperatur der Topferde auf 18°C erhöht, während die Temperatur des Zimmers in der Umgebung der Blätter die ursprüngliche Tiefe behält, so werden die Blätter wieder straff. Diese Erscheinung ist so zu erklären. Wenn die Temperatur auf einige wenige Grade über Null sinkt, verlieren die Wurzeln das Vermögen, genügende Mengen Wasser aufzunehmen, die Blätter aber fahren bei dieser Temperatur fort, Wasser relativ reichlich durch Verdampfung abzugeben. Das Laub transpiriert stark, die Wurzeln nehmen wenig Wasser auf, daher muß es zu einem Welken und, wenn dieser Zustand zu lange andauert, zu einem Verwelken kommen. Die Pflanze vertrocknet schließlich und geht zugrunde. Daß wirklich dieses Absterben eine Transpirationserscheinung, ein Welken ist, davon kann man sich leicht überzeugen, wenn man über die genannten Pflanzen Glasglocken stülpt und dadurch ihre Transpiration hemmt oder völlig unterdrückt, dann welken die Pflanzen trotz der niederen Temperatur nicht.

B. Das Erfrieren von Pflanzen bei Temperaturen über dem Eispunkt bei Ausschluß der Transpiration.

Es gibt auch Pflanzen, die knapp über Null erfrieren, ohne daß sie transpirieren. Ich habe diesen Gegenstand im Winter 1896/97 eingehender studiert und namentlich in der Gesneriacee *Episcia bicolor* Hook. (*Physodeira bicolor*) ein geradezu klassisches Versuchsobjekt kennen gelernt. Bringt man eine gesunde Topfpflanze dieser Art aus dem Warmhaus in das Kalthaus, dessen Temperatur etwa $+3^{\circ}\text{C}$ ist, und sorgt man durch Überstülpen mit Glasglocken, Absperren derselben mit Wasser und durch Bedecken mit Dunkelstürzen aus Pappe dafür, daß die Transpiration und Wärmeausstrahlung möglichst gehemmt werden, so werden die bei dieser niederen Temperatur stehenden Pflanzen schon nach 12—24 Stunden geschädigt: die meisten Blätter zeigen dann zahlreiche meist hellergroße Flecke, diese werden immer größer und größer, bis das Blatt seine grüne Farbe vollends einbüßt und eine braune Farbe annimmt. Nach vier Tagen waren alle Blätter ganz braun und hatten ihre Lebensfähigkeit eingebüßt, während die Pflanzen des Warmhauses unter sonst gleichen Verhältnissen ganz unversehrt blieben.

Man kann die Versuche auch so machen, daß man die *Episcia*-Blätter in Eiswasser legt und dafür sorgt, daß die Temperatur konstant 0 oder höchstens $+1^{\circ}\text{C}$

verbleibt. Die Blätter beginnen sich dann schon nach drei Stunden zu verfärben, nach 24 Stunden waren alle grobenteils oder vollständig abgestorben. Ebenso, jedoch graduell verschieden verhalten sich andere tropische, auf höhere Temperatur gestimmte Pflanzen, wie *Sanchezia nobilis*, *Eranthemum tricolor*, *E. Cooperi*, *Coleus*-Hybriden, *Achimenes* und zahlreiche andere.

Es ist daher sichergestellt, daß zahlreiche warmen Gegenden angehörige Pflanzen bei Temperaturen knapp über Null auch bei Ausschluß der Transpiration und Wärmeausstrahlung zugrunde gehen, und nach verschiedenen Erwägungen, auf die ich hier nicht näher eingehen kann, neige ich zu der Ansicht, daß das Erfrieren über Null unabhängig von der Transpiration auf durch niedrigere Temperatur hervorgerufene Störungen im Stoffwechsel der lebenden Substanz zurückzuführen ist.

III. Das Erfrieren der Pflanze nach vorherigem Gefrieren.

Von viel größerer Wichtigkeit und einschneidenderer Bedeutung als das Erfrieren über Null ist der Eistod der Pflanze. Es wurde schon früher hervorgehoben, daß viele Pflanzen gefrieren können, ohne abzusterben, und daß wieder andere mit dem Gefrieren, mit der Eisbildung, sicher dem Tode anheimfallen.

Das Gänseblümchen, das Löffelkraut, eine Fichte und viele andere Pflanzen können beinhart gefrieren,

nach dem Auftauen aber leben sie weiter. Nach Chodat werden Sporen von dem Schimmelpilz *Mucor Mucedo* durch -110°C nicht getötet. Gewisse Diatomeen können nach Pictet auf -200°C abgekühlt werden, ohne zu erfrieren. Dasselbe gilt von bestimmten Bakterien. Hingegen sind Kartoffelknollen, Kürbis-, Tabakpflanzen und junge Nußbaum- oder Weinstockblätter rettungslos verloren, falls sie gefrieren.

1. Ein Gefrierapparat für mikroskopische Beobachtungen.

Um einen tieferen Einblick in den Gefrierprozeß der Zellen, Gewebe und Organe zu gewinnen, ist es notwendig,

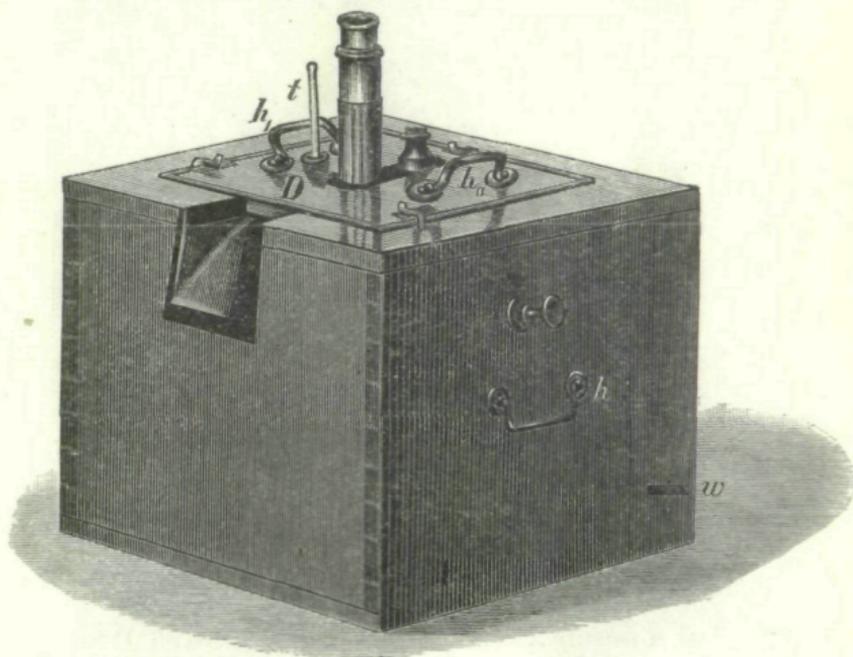


Fig. 1. Gefrierapparat für mikroskopische Beobachtungen.

den Gefriervorgang direkt unterm Mikroskop zu beobachten, und zu diesem Zwecke bediene ich mich des in den Figuren 1—3 abgebildeten Gefrierapparates. Er be-

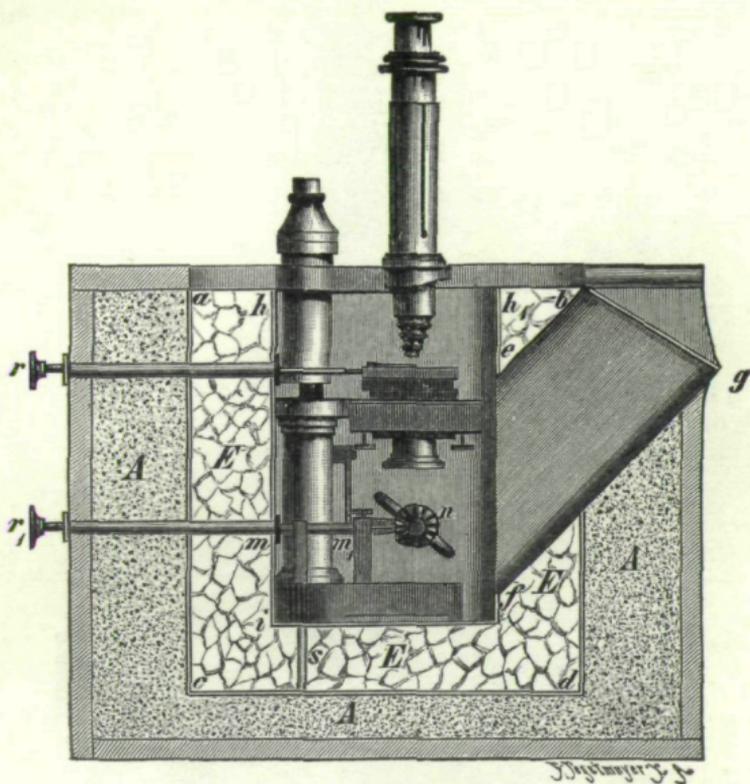


Fig. 2. Gefrierapparat im senkrechten Durchschnit.

steht im wesentlichen aus einem doppelwandigen würfelförmlichen Holzkasten, 27 cm hoch, 33 cm breit und ebenso tief (Fig. 1). Der 7 cm breite Raum *A* (Fig. 2) zwischen den beiden Wänden ist mit Sägespänen gefüllt, um den inneren Raum mit einem schlechten Wärmeleiter zu umgeben. Der innere, mit Zinkblech ausgekleidete

Hohlraum des Kastens $a b c d$ (Fig. 2) enthält einen aus Zinkblech bestehenden, hauptsächlich durch die Säule s und durch den den Lichteinfall vermittelnden Zinkblechfensterkanal $e b g f$ (Fig. 2), zum Teil auch durch die

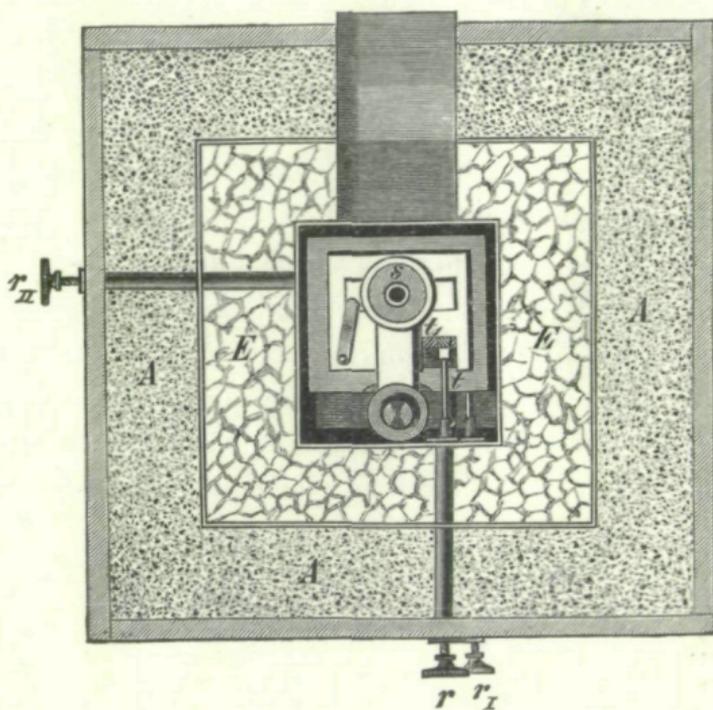


Fig. 3. Gefrierapparat im Querschnitt.

Metallröhren $r r_I$ (Fig. 2) und r_{II} (Fig. 3) getragenen Einsatz $h h_I i f$ (Fig. 2), dazu bestimmt, das Mikroskop aufzunehmen.

Der zwischen dem Mikroskopraum $h h_I i f$ (Fig. 2) und der Doppelwand des Kastens vorhandene Zwischenraum E dient zur Aufnahme der Kältemischung. Mikro-

skop und Eisraum werden mittels eines Deckels *D* (Fig. 1) geschlossen, der durch einen Ausschnitt dem Tubus und der Mikrometerschraube des Mikroskops den Durchtritt gestattet und überdies ein Loch zur Aufnahme eines empfindlichen Thermometers (Fig. 1) besitzt, dessen Kugel das gefrierende Präparat nahezu berührt. Durch passende Schlüssel $r r_I$ und r_{II} ist es möglich, den Spiegel richtig einzustellen und das Präparat nach Belieben zu verschieben, während sich das Mikroskop im geschlossenen Gefrierapparat befindet.

Wenn das Instrument während des Winters in einem ungeheizten Zimmer steht und der Eisraum mit einer passenden Kältemischung beschickt ist, so erreicht man in der Umgebung des Präparates leicht eine Temperatur von -12° und es ist dann möglich, bei allerdings nach und nach sehr langsam steigender Temperatur mehrere Stunden in einem Zuge zu arbeiten.

2. Das Gefrieren lebloser Körper.

Bevor ich auf das Gefrieren von Zellen und Geweben eingehe, möchte ich zunächst das Verhalten lebloser Substanzen beim Gefrieren besprechen, da dies für die richtige Beurteilung des Gefriervorgangs in der Pflanze von Wichtigkeit ist. Wie verhalten sich zunächst kolloidale Körper?

Betrachtet man eine 2 % wässrige Gelatinelösung, die schon bei gewöhnlicher Zimmertemperatur eine steife Gallerte bildet, in einem mikroskopischen Präparat meines

eben geschilderten Gefrierapparates, so kann man im Momente des Gefrierens folgendes beobachten: An zahlreichen Punkten tauchen unter Abscheidung von Luftblasen rundliche Eismassen auf, die, der benachbarten Gelatinegallerte das Eis entziehend, sich rasch vergrößern

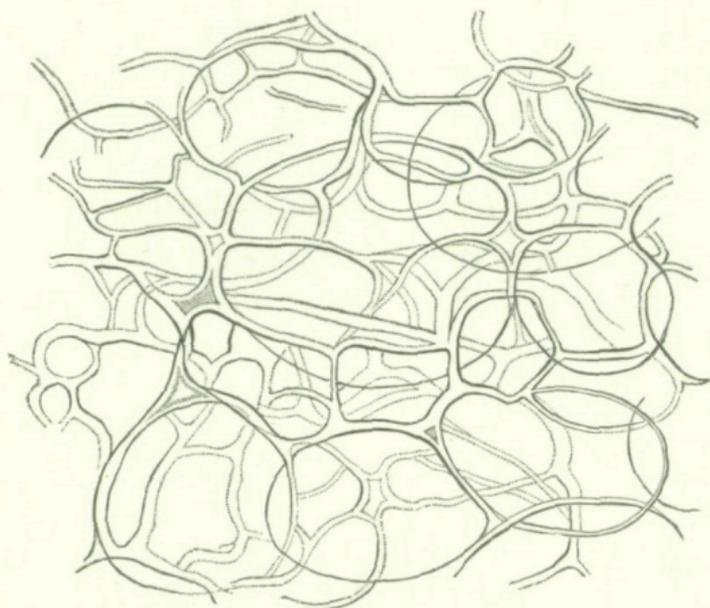


Fig. 4. Wässrige 2% Gelatinelösung gefroren und dann aufgetaut. (Vergr. etwa 300.)

und dabei die immer wasserärmer werdende Gelatine ringsum zur Seite schieben, so daß diese, wenn die Eisbildung ihr Ende erreicht hat, als ein höchst kompliziertes Maschenwerk zwischen den Eisklumpchen ausgespannt erscheint. Die ursprünglich homogene Gelatine ist nun in eine Art Schwamm umgewandelt, in welchem das höchst komplizierte Gerüstwerk aus Gelatine, die

Hohlräume aber aus Eis bestehen. (Siehe Fig: 4.) Gießt man eine 2^o/_o Gelatinelösung auf einer Glasplatte in dünner Lage aus und läßt man dann gefrieren, so bilden sich in der Gelatine herrliche Eisblumen. Ich konnte sie in allen ihren feinsten Einzelheiten fixieren und dauernd aufbewahren, indem ich die Innenwand eines Erlenmeyerkolbens mit flüssiger 2^o/_o Gelatinelösung ausspülte, dann den Kolben, mit der Öffnung nach unten gekehrt, im Freien der Kälte aussetzte und schließlich, nachdem die Eisblumen entstanden waren, in den Kolben absoluten Alkohol goß, um damit die gefrorene Gelatine zu benetzen. Nachher wurde beim Auftauen das Eis herausgelöst und das Gelatinenetzwerk in Form der Eisblumen gleichzeitig dauernd fixiert. Ich habe derartig fixierte Eisblumen, die einen wunderbaren Anblick gewähren, schon seit langer Zeit in Aufbewahrung, ohne daß auch nur das geringste Detail verloren gegangen wäre. Die Fixierung an der Innenwand eines Kolbens hat auch den Vorteil, daß die Eisblumen vor Staub und der Berührung mit den Händen geschützt bleiben. Zu ähnlichen Ergebnissen wie bei der mikroskopischen Betrachtung gefrierender Gelatine gelangt man auch bei anderen kolloidalen Körpern: Stärkekleister, Tragant, arabisches Gummi und Hühnereiweiß. Es ergab sich als wesentliches Resultat, daß beim Gefrieren eine Scheidung eintritt zwischen Wasser und Kolloid,¹⁾ in dem an zahl-

¹⁾ Vom kryohydratischen oder eutektischen Punkt ist hier abgesehen. Man versteht darunter jene Temperatur, bei der aus einer gekühlten Salzlösung nicht mehr Wasser

reichen Punkten Eiskristalle entstehen, die mehr minder rasch (unterm Mikroskop oft blitzartig rasch) den gequollenen Kolloiden, bezw. ihren Lösungen das Wasser entziehen, sich auf Kosten dieses vergrößern und, das immer wasserärmere

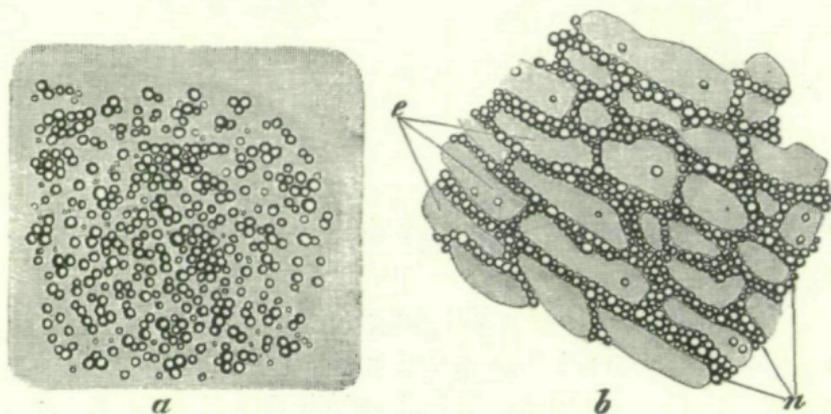


Fig. 5. Milchsaft von *Ficus elastica*.

(Vergr. etwa 300.)

a Milchsaft frisch, *b* Milchsaft gefroren, *e* Eis, *n* Netz von zusammengedrängten Kautschuktröpfchen.

Kolloid vor sich herdrängend, als Netzwerk zwischen sich einschließen.

Analog wie die Kolloide verhalten sich Emulsionen, Farbstoff- und Salzlösungen.

Emulsionen stellen die Milchsäfte der Pflanzen dar. Der in unseren Wohnungen so häufig kultivierte Gummi-
baum, *Ficus elastica*, enthält reichlich Milchsaft, der aus einer wasserklaren Flüssigkeit und darin eingebetteten,

und Salz getrennt für sich, sondern der letzte flüssige Rest als einheitliches Gemisch erstarrt.

meist aus Kautschuk gebildeten Kügelchen besteht. (Fig. 5 a.) Wenn dieser Milchsaft gefriert, hört die gleichmäßige Verteilung der Kügelchen auf; es entsteht ein aus Kautschukkügelchen bestehendes unregelmäßiges Netz, dessen Maschen von Eis ausgefüllt sind, in der Weise, wie es die Fig. 5 b versinnlicht. Nach dem Auftauen gewinnt der Milchsaft wieder sein natürliches Aussehen. Ob wir es nun mit einer Emulsion, einem Kolloid oder mit einer Lösung zu tun haben, immer kristallisiert reines Eis heraus, so daß es stets zu einer Scheidung kommt zwischen Wasser und dem betreffenden anderen Körper.

Spielt sich dieser Vorgang unterm Deckglas ab, so entsteht ein kompliziertes, netzartiges Gerüstwerk dieses Körpers, in dessen hohlen Maschen das Eis liegt. Das wachsende Eis duldet nichts Fremdes in seiner Architektur und schiebt daher, sich vergrößernd, alles Fremde vor sich her; da an verschiedenen nahegelegenen Punkten fast gleichzeitig Eiskristalle entstehen, so schließen diese, endlich aufeinander treffend, den Fremdkörper als eine Art Zwischensubstanz zwischen sich ein.

3. Das Gefrieren lebender Objekte.

a) Zellen.

Nach den mit leblosen Substanzen über das Gefrieren gemachten Erfahrungen war zu erwarten, daß bei Zellen, da sie kolloidale Körper, Lösungen und Emulsionen enthalten, ähnliche Vorgänge beobachtet werden dürften.

Brachte ich eine Amöbe (Fig. 6 a) in den Gefrierapparat, der auf -9°C eingestellt war, so verlangsamte

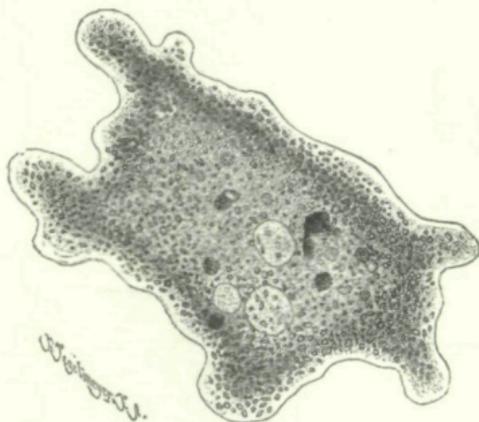


Fig. 6 a. Amöbe.

a Intakt. Die kleinen zahlreichen Körper sind Kristalle, dazwischen liegen Vakuolen und Nahrungsballen. (Vergr. etwa 300.)

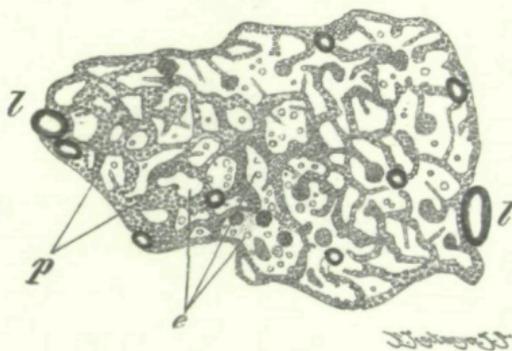


Fig. 6 b. Amöbe.

b Gefroren. Innerhalb der Amöbe bildet sich an zahlreichen Punkten unter Abscheidung von Luftbläschen *z* Eis auf Kosten des Plasma- und Vakuolenwassers. Dadurch wird das Plasma *p* samt seinen festen Einlagerungen zwischen die Eisklumpchen *e* als unregelmäßiges Gerüstwerk zusammengedrängt.

sich zunächst die Bewegung und nach wenigen Minuten setzte sie völlig aus. Nach etwa 25 Minuten gefror die

umgebende Flüssigkeit und gleich darauf erstarrte die ganze Amöbe, dabei das Aussehen eines unregelmäßigen Netzes annehmend (Fig. 6 b). Das Netz kommt dadurch zustande, daß innerhalb der lebenden Substanz an zahlreichen Punkten Eisschollen entstehen, die sich auf Kosten des das Plasma durchtränkenden und die Vakuolen erfüllenden Wassers rasch vergrößern und das nun seines



Fig. 6 c. Amöbe.

c Aufgetaut. Die Amöbe zeigt deutlich die Hohlräume, die vorher von Eis erfüllt waren, dazwischen das tote Plasmagerüst.

Wassers beraubte Plasma samt seinen verschiedenen festen Einschlüssen und konzentrierten Salzlösungen zwischen sich einzwängen. Die Amöbe stellt somit im gefrorenen Zustande ein Eisklumpchen dar, das von einem höchst komplizierten Gerüstwerk, bestehend aus sehr wasserarmem Plasma, konzentriertem Zellsaft und Luftbläschen, durchsetzt ist (Fig. 6 c).

Die aufgetaute Amöbe sieht ganz anders aus als die lebende. Während die lebende, abgesehen von den Va-

kuolen und festen Einschlüssen, ein ziemlich homogenes Aussehen darbietet, gleicht die aufgetaute einem grobporigen

Schwamm: das im Eise eingeschlossene Plasmagerüst bleibt ziemlich erhalten und die dazwischen liegenden, früher von Eis erfüllten Räume führen

nunmehr Wasser. Gefrorene Amöben dieser Art erweisen sich nach dem Auftauen als abgestorben. —

Höchst lehrreich gestaltet sich der Gefriervorgang bei *Spirogyra*, einer in un-

seren Wassertümpeln häufigen Alge (Fig. 7 a). Im Gefrierapparat sieht man zuerst das Einbettungswasser zu Eis

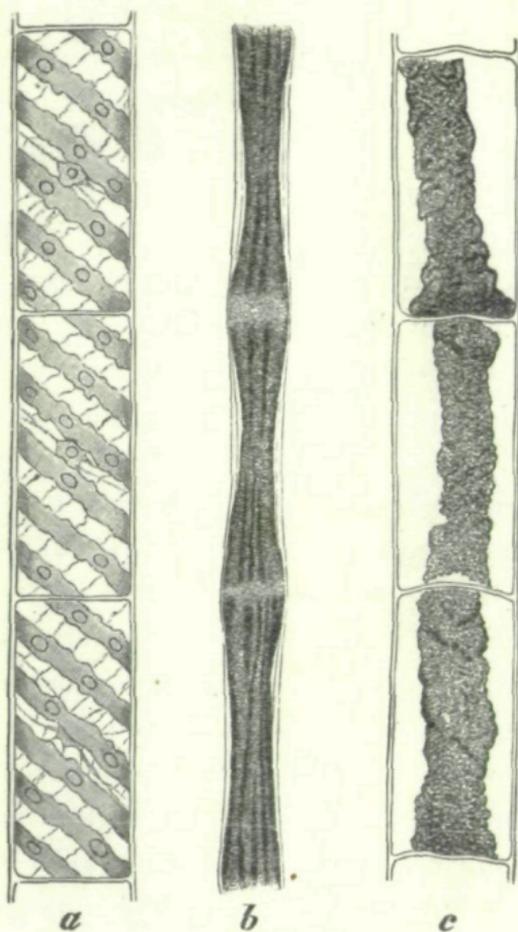


Fig. 7. *Spirogyra* sp. (Vergr. etwa 300.)

a intakt. *b* gefroren, im Eis liegend, die Zellen hochgradig geschrumpft, innerhalb dieser bildet sich kein Eis. *c* aufgetaut. Zellen wieder angeschwollen, der Protoplast samt dem Chlorophyllband und dem Zellkern desorganisiert.

erstarren. Die Eiskristalle dringen Wolken gleich in dem Gesichtsfeld vor, bis sie unter reichlichem Abscheiden von Luftbläschen die *Spirogyra* völlig umschließen. Stellt man nun auf den Faden scharf ein, so bemerkt man deutlich, wie die Zellen binnen einer Minute oder in noch kürzerer Zeit schrumpfen, indem ihnen von dem die Zelle umgebenden Eis das Wasser entzogen wird. Das Chlorophyllband, früher samt dem Kern sichtbar, ist jetzt auf ein sehr enges Volum zusammengesunken und nur mehr als eine grüne undifferenzierte Masse kenntlich (Fig. 7 b). Luftblasen bilden sich innerhalb der Zellen nicht. Unmittelbar nach dem Auftauen hat die Zelle ungefähr ihr früheres Volumen angenommen, die Chlorophyllbänder werden in vielen Zellen wieder deutlicher, aber während sie früher scharf begrenzt waren, erscheinen sie jetzt ebenso wieder Zellkern gequollen, mitunter zu Klumpen zusammengeslossen und verraten durch ihr Aussehen nur zu deutlich den eingetretenen Tod (Fig. 7 c). Schon durch den bloßen Anblick der beim Gefrieren geschrumpften *Spirogyra*-Fäden erhält man einen deutlichen Begriff davon, wie groß die Wassermenge sein muß, die der Zelle entzogen wird. Eine in der angegebenen Weise erfrorene *Spirogyra* sieht einer eingetrockneten täuschend ähnlich. Ich will auf weitere Fälle und Einzelheiten nicht eingehen, wenn ich aber alle meine Erfahrungen zusammenfasse, so kann man drei Arten von Erfrierungsvorgängen der Zelle unterscheiden:

a) Die Zellen gefrieren und erstarren faktisch, indem sich innerhalb des Zellinhaltes Eis bildet (Amöbe, *Phycomyces*, Staubfadenhaare von *Tradescantia*).

b) Das Erfrieren erfolgt, ohne daß die Zelle selbst gefriert. In diesem sehr häufigen Falle tritt Wasser aus der Zelle heraus und gefriert dann an der äußeren Oberfläche der Wand. Die dabei oft kolossal schrumpfende Zelle ist dann von einer knapp anliegenden, aus ihrem eigenen Wasser gebildeten Eisröhre umschlossen (*Spirogyra*, *Cladophora*, *Derbesia*).

c) Es können die unter *a* und *b* angegebenen Vorgänge in ein und derselben Zelle Platz greifen. —

Ob nun eine Zelle in der einen oder anderen Weise erfriert, stets ist dies, ebenso wie bei toten Objekten, mit einem sehr starken Wasserentzug verknüpft. Schon aus der großen Eismenge, die sich innerhalb oder außerhalb der Zelle bildet, sowie aus der mit der Eisbildung verknüpften Schrumpfung des ganzen Protoplasten oder seiner Teile ist zu entnehmen, daß die Wasserentziehung eine sehr bedeutende, in vielen Fällen geradezu kolossale sein muß.

b) Gewebe.

Früher war allgemein die Meinung verbreitet, daß sich das Eis regelmäßig im Innern der Zellen bildet, die Zellen hiedurch zerrissen werden und daher absterben. Das Eis entsteht aber für gewöhnlich gar nicht in der Zelle sondern außerhalb. Die Zellhaut ist von Wasser durchtränkt, die äußerste Wasserschicht der Membran, die an die Zwischenräume (Interzellularen) zwischen den Zellen grenzt, gefriert zuerst, diese Eisschicht vergrößert

sich auf Kosten des Zellwassers, sie kann schließlich eine so große Mächtigkeit erreichen, daß man zentimetergroße und noch größere Eisklumpchen mitten zwischen den Zellen finden kann, und das Entstehen solch mächtiger Eisbrocken ist, wenn nicht schon früher so ausgedehnte Interzellularen vorhanden waren, nicht selten mit einem Zerreißen früher geschlossener Gewebmassen verbunden. Diese außerhalb der Zelle stattfindende Eisbildung tritt besonders bei langsamer Abkühlung ein, bei rascher kann das Eis auch im Innern der Zellen entstehen. —

Reines Wasser gefriert unter gewöhnlichen Verhältnissen bei 0° . Durch gelöste Stoffe aber wird der Gefrierpunkt erniedrigt und da in den Zellen nie reines Wasser vorhanden ist, so folgt schon daraus, daß die Pflanze nicht bei Null, sondern bei einer etwas tieferen Temperatur (Gefrierpunkt) erstarren wird, wie H. Müller-Thurgau ausführlich gezeigt hat. —

Auch die Erscheinung der Unterkühlung (Überkältung) bedingt, daß das Gefrieren oft bei noch tieferen Temperaturen statthat. Bekanntlich können Wasser oder Salzlösungen oft bedeutend unter ihren Gefrierpunkt abgekühlt werden, wenn Erschütterungen, die Berührung mit Eis oder mit Kristallen der gelösten Substanz vermieden werden. Der Grad der Unterkühlung kann besonders in Kapillaren bedeutend verstärkt werden. Wir dürfen uns daher nicht wundern, daß alle diese Momente auch in der Pflanze eine Erniedrigung des Gefrierpunktes durch eine Unterkühlung ermöglichen können.

So liegt nach Mitteilungen des genannten Autors bei der Kartoffelknolle der Gefrierpunkt bei -1°C , der Überkältungs- oder Unterkühlungspunkt bei ungefähr -3°C . Wenn also eine Kartoffel gefriert, so muß sie zuerst auf -3° abgekühlt werden; erst dann erstarrt sie, wobei die Temperatur infolge der Eisbildung plötzlich auf den Gefrierpunkt von -1 steigt.

IV. Stirbt die gefrorene Pflanze erst beim Auftauen?

Der Pflanzenphysiologe J. Sachs war der Meinung, die auch in gärtnerischen Kreisen verbreitet war, daß die Pflanze nicht im Momente des Gefrierens im noch gefrorenen Zustande abstirbt, sondern erst beim Auftauen. Eine gefrorene Pflanze könne am Leben bleiben, wenn man sie ganz allmählich auftauen läßt, sie werde aber getötet, wenn sie rasch zum Auftauen gebracht wird.

Ganz entgegengesetzter Ansicht aber war Göppert, der sich lange Zeit mit dieser Frage beschäftigt hat. Nach diesem Forscher tritt der Tod der Pflanze schon beim Gefrieren oder im Zustande des Gefrorenenseins ein, das rasche oder langsame Auftauen spielt dabei keine Rolle.

Göppert machte einen sehr hübschen Versuch. Manche Orchideenblüten haben milchweiße Blüten (*Calanthe veratrifolia*) und wenn man sie zwischen den Fingern zerquetscht, werden sie augenblicklich blau, weil sich aus dem in den Zellen vorhandenen farblosen Indikan

Indigblau bildet. Dasselbe zeigt sich beim Gefrieren der Blüte. Sie wird im gefrorenen Zustande alsbald dunkelblau. Göppert ging von der Ansicht aus, daß das Indigo sich nur in der abgestorbenen Zelle entwickelt, und betrachtete daher die Blaufärbung der gefrorenen Blüte als ein Zeichen des Todes. Diese Deutung wurde bestritten, aber da ich später in einer speziellen Arbeit über den Nachweis und das Vorkommen des Indikans in der Pflanze gezeigt habe, daß in der lebenden Zelle unter normalen Verhältnissen niemals Indigblau auftritt und daß das Erscheinen des blauen Farbstoffs als ein sicheres Zeichen des Todes betrachtet werden muß, kann wohl an der Richtigkeit der Deutung Göpperts nicht mehr gezweifelt werden. Eine Bestätigung fand der eben geschilderte Versuch durch ein Experiment mit *Begonia*, das wir Detmer verdanken. Viele *Begonia*-Blätter haben die Eigentümlichkeit, sich beim Absterben zu verfärben, die ursprünglich grüne Farbe geht in eine bräunliche über. Dies geschieht, wenn man sie durch Chloroformdampf oder durch höhere Temperatur abtötet. Beim Absterben werden die Chlorophyllkörner für die im Zellsaft reichlich vorhandenen organischen Säuren durchlässig und infolgedessen mißfarbig braun. Läßt man nun ein *Begonia*-Blatt gefrieren, so tritt die Braunfärbung schon im gefrorenen Zustande und nicht erst beim Auftauen ein. Detmer fügt jedoch hinzu, daß er auch Tatsachen kennen gelernt habe, „durch welche die Angaben von Sachs eine Bestätigung finden, nach denen gefrorene Pflanzenteile, während sie infolge schnellen Auftauens zugrunde gehen,

durch langsameres Auftauen am Leben erhalten werden können“. Welcher Art aber diese Beobachtungen waren, darüber spricht sich der genannte Forscher nicht aus.

Überaus eingehend hat sich mit unserer Frage H. Müller-Thurgau beschäftigt, wobei er zu einem der Sachsschen Ansicht ganz entgegengesetzten Standpunkt gelangte. Er sagt: „Seit Jahren habe ich mich mit der Lösung dieser Frage beschäftigt, viele Hunderte von Pflanzen bei verschiedensten Temperaturen gefrieren und langsam auftauen lassen und — es möge dies gleich der Besprechung dieser Versuche vorausgeschickt werden — niemals eine Pflanze, respektive einen Pflanzenteil durch langsames Auftauen retten können, der bei schnellerem Auftauen zweifellos sich als getötet erwiesen hätte.“

Es ist vielfach die Meinung verbreitet, daß gefrorene Pflanzen im kalten Wasser von 0° sehr langsam auftauen. Dies ist aber, wie Müller-Thurgau betont und an gefrorenen Äpfeln, Birnen und Kartoffelknollen zeigt, nicht der Fall und aus physikalischen Gründen auch gar nicht zu erwarten. Im Wasser geht das Auftauen viel rascher vor sich als in entsprechend kalter Luft. Gefrorene Pflanzenteile überziehen sich nämlich, in kaltes Wasser von 0° gelegt, rasch mit einer ziemlich dicken Eiskruste, wobei Wärme gebildet wird, die zum Auftauen des Eises in den Geweben führt und eben deshalb ein rascheres Auftauen im Wasser bedingt.

Müller-Thurgau fand aber auch einen Fall, der tatsächlich lehrt, daß in gewissen Fällen die Art des

Auftauens von Einfluß für die Rettung gefrorener Objekte sein kann. Dieser Fall betrifft gefrorene Äpfel und Birnen. In möglichster Anlehnung an natürliche Verhältnisse wurden die genannten Früchte allmählich steigender Kälte ausgesetzt und zum Gefrieren gebracht. Wurde nachher ein Teil in lauwarmes Wasser, ein zweiter in Wasser von 0° gebracht, ein dritter mit den Stielen in warmer Zimmerluft von 20° und ein vierter in solcher von 0° aufgehängt, so ergab sich folgendes. Während bei Temperaturen von -5° bis -7° die widerstandsfähigen Sorten unbeschädigt blieben, unabhängig davon, ob sie rasch oder langsam auftauten, zeigten bei den empfindlicheren Sorten durchgehends nur die im warmen oder kalten Wasser aufgetauten Früchte Schädigungen, die in warme oder kalte Luft gebrachten hingegen nur geringe oder gar keine.

Gerade der von Müller-Thurgau aufgefundene Ausnahmefall und die noch immer im Kreise der Praktiker vielfach verteidigte Anschauung, daß die gefrorene Pflanze erst beim raschen Auftauen stirbt, bewog mich vor 13 Jahren, die Frage neuerdings einem genaueren Studium zu unterwerfen und wenn möglich durch neue Experimente zu klären.

Eigene Versuche.

a) Mit *Nitophyllum*. Unter den Meeresalgen haben die Rotalgen oder Florideen seit jeher die Aufmerksamkeit auch der Laien wegen ihrer schönen Formen und ihrer in verschiedenen Nuancen des Rot erscheinenden

Farbe auf sich gelenkt. Eine solche ungemein zierliche Alge ist *Nitophyllum punctatum*. Der in dieser Alge vorhandene grüne Farbstoff, das Chlorophyll, ist durch einen gleichzeitig vorhandenen roten Farbstoff, das Phykoerythrin, vollständig verdeckt. Der rote Farbstoff zeigt in wässriger Lösung im durchfallenden Lichte eine karminrote Farbe, im auffallenden hingegen eine prachtvoll orangerote Fluoreszenz. Nimmt man einen lebenden Rasen dieser rotgefärbten Alge aus dem Meerwasser und legt ihn in süßes oder destilliertes Wasser, so stirbt die Alge ab, der rote Farbstoff geht aus den Chlorophyllkörnern in den Zellsaft über, er geht in Lösung, fluoresziert und das ist der Grund, warum die ganze Alge nun orangerot zu fluoreszieren beginnt.

Das Auftreten der Fluoreszenz ist ein sicheres Zeichen des Todes. Aus diesem Grunde glaubte ich diese Alge für die Entscheidung der Frage verwerten zu können, ob die Pflanze schon in gefrorenem Zustande abstirbt oder erst beim Auftauen, denn wenn sie schon beim Gefrieren vom Tode ereilt wird, mußte sich schon bei der gefrorenen Alge der Farbenschlag von rot zu orange zeigen. Als ich die Alge in der Luft einer Temperatur von -16° aussetzte, trat bei der steif gefrorenen Pflanze eine prachtvoll orangerote Fluoreszenz ein, ein Zeichen, daß der Tod nicht erst beim Auftauen, sondern schon vorher eintritt. —

b) Mit *Ageratum mexicanum*. Diese zur Einfassung von Teppichbeeten in unseren Parkanlagen und Stadtgärten ihrer schönen blauen Blüten wegen häufig ver-

wendete Pflanze hat eine besondere Eigentümlichkeit: Im lebenden Zustande haben die Blätter keinen besonderen Duft, im toten aber duften sie intensiv nach Cumarin, jenem Körper, dem der Waldmeister (*Asperula odorata*) seinen angenehmen Geruch verdankt. Läßt man einen lebenden beblätterten Sproß total verwelken oder taucht man ihn für ein paar Sekunden in siedendes Wasser, so duftet er einige Zeit nach Eintritt des Todes nach Cumarin. Dieser Geruch ist ein sicheres Merkmal des eingetretenen Todes dieser Pflanze. Als ich nun in einer kalten Winternacht eine Topfpflanze unter einem Glassturz einer Temperatur von -7°C aussetzte, gefror die ganze Pflanze steif und bedeckte sich mit Reif. Und als ich am frühen Morgen bei der erwähnten Temperatur von der vollständig erstarrten Pflanze den Glassturz abhob, duftete der innere Luftraum ebenso wie die Pflanze intensiv nach Cumarin, wieder ein Beweis, daß die Pflanze schon in gefrorenem Zustande abgestorben war. —

c) Mit anderen Pflanzen. Auch die anderen Versuche, die ich mit verschiedenen Pflanzenarten angestellt habe, stehen im Einklang mit denen von *Nitophyllum* und *Ageratum*. Hunderte der verschiedensten Objekte wurden im Laufe mehrerer Winter darauf hin geprüft, ob langsames oder rasches Auftauen für die Erhaltung des Lebens von Bedeutung ist, und übereinstimmend hat sich ergeben, daß es in der Regel für die Erhaltung des Lebens gleichgültig ist, ob man rasch oder langsam auftaut. Es gibt aber Ausnahmen. Wie bereits (p. 166) bemerkt wurde, hat Müller-Thurgau bei den Früchten ge-

wisser Äpfel- und Birnensorten eine solche festgestellt und ich bin in der Lage, eine zweite Ausnahme namhaft machen zu können, die die Blätter der sogenannten 100 jährigen Aloë, *Agave americana* betrifft. Hier zeigte sich, daß tatsächlich die Geschwindigkeit des Auftauens für die Erhaltung oder Nichterhaltung des Lebens von Bedeutung sein kann. Alles in allem genommen wird man aber, auch wenn noch weitere Ausnahmen gefunden werden sollten, doch zugeben müssen, daß derartige Vorkommnisse Seltenheiten sind.

V. Die Ursachen des Erfrierens.

Zum Schlusse wollen wir noch die Frage erörtern, wodurch denn eigentlich der Gefriertod der Pflanze herbeigeführt wird. Ich sehe dabei von dem Erfrieren über Null ab, da ich mich ja darüber bereits früher (p. 145—148) geäußert habe, und will hier nur den mit der Eisbildung verknüpften Tod in Betracht ziehen.

Die von älteren Botanikern (Duhamel, Senebier, Rafn und anderen) vertretene Ansicht, daß das Erfrieren eigentlich auf einem Zerreißen der Zellwand infolge des sich im Zellinnern bildenden und ausdehnenden Eises beruhe, hat wohl nur mehr historisches Interesse, da diese Anschauung insbesondere von Göppert, ferner von Caspary, Sachs und Nägeli widerlegt wurde. Es muß ja diese Ansicht schon deshalb aufgegeben werden, weil ja das Eis sehr häufig gar nicht innerhalb, sondern außerhalb der Zelle entsteht. Damit soll natürlich nicht gesagt sein, daß durch das Gefrieren nicht tatsächlich

auch mechanische Verletzungen der Gewebe erfolgen können, denn nicht selten bilden sich in den Interzellularen (Lufträumen zwischen den Zellen) so große Eismassen, daß Gewebe sich voneinander abheben oder zerreißen. —

Es ist von Sachs behauptet worden, daß das Absterben der Pflanze gar nicht beim Gefrieren oder im gefrorenen Zustande erfolge, sondern erst beim Auftauen, aber wie ich früher dargetan habe, ist diese Ansicht bereits widerlegt, denn das rasche oder langsame Auftauen ist für die Erhaltung des Lebens eines gefrorenen Pflanzenteils gewöhnlich gleichgültig.

Müller-Thurgau hat hingegen den Gedanken ausgesprochen und zu begründen gesucht, daß das Erfrieren eigentlich auf einen Wasserentzug infolge der Eisbildung hinauslaufe. „Sämtliche das Erfrieren betreffende Tatsachen sind mit der Anschauung, daß die Wasserentziehung als Todesursache zu betrachten sei, leicht in Einklang zu bringen; immer ist jedoch dabei zu berücksichtigen, daß beim Gefrieren das Wasser, wenigstens der größte Teil, rasch den Zellinhalten entzogen wird.“ —

Daß der große mit der Eisbildung verbundene Wasserverlust der Zelle sehr häufig die Ursache des Gefriertodes ist, geht auch aus meinen mikroskopischen Beobachtungen hervor. Ich sprach mich seinerzeit darüber folgendermaßen aus: „Mag die Eisbildung in der Zelle oder außerhalb der Zelle Platz greifen, immer werden dem Protoplasma bedeutende Wassermengen entzogen.“

Beobachtet man, wie in einer gefrierenden Amöbe oder in einem gefrierenden Staubfadenhaar das Zellwasser blitzschnell zu Eis erstarrt, oder beobachtet man, wie sich eine gefrierende *Spirogyra* auf Kosten ihres eigenen Wassers mit einer Eiströhre umgibt und wie sie in kaum einer Minute infolge dieses Wasserverlustes derartig schrumpft, daß sie mit Rücksicht auf ihre Kontraktion und auch sonst in ihrem Aussehen einer an der Luft verwelkten und eingetrockneten *Spirogyra* täuschend ähnlich ist (siehe Fig. 7), so drängt sich einem der Gedanke förmlich auf, daß der Tod hier durch Wasserentzug bedingt wird. . . . Nun ist es aber eine lange bekannte Tatsache, daß die lebende Substanz eine zu weitgehende Entziehung des Wassers in der Regel gar nicht verträgt und daß das molekulare Gefüge, die Architektur des Protoplasmas für immer zerstört wird, wenn der Wasserverlust eine gewisse Grenze überschreitet.“ Eigentlich ist es ja bei dem Verwelken der Pflanze auch so. Ein Blatt, eine Blüte oder eine Wurzel stirbt beim Verwelken, weil eine gewisse Menge Wasser für die Zellen notwendig ist. Wenn diese der lebenden Substanz entzogen wird, so bricht ihre Struktur zusammen und der Tod tritt ein. Die Wasserentziehung kann noch andere Schädigungen im Gefolge haben. Infolge des Gefrierens können sehr konzentrierte Lösungen der Zelle geschaffen werden, die vielleicht giftig wirken, und früher gelöste Körper können sogar ausgeschieden werden. Durch eingehende Untersuchungen von Schaffnit an Preßsäften verschiedener Pflanzen ist auch gezeigt worden, daß mit niederer Tem-

peraturzustandsänderungen der gelösten Eiweißstoffe eintreten, wodurch sie ausgesalzt werden.

Wenn der Eistod der Pflanze auf einem allzu starken plötzlichen oder raschen Wasserentzug beruht, so findet man es begreiflich, daß der Wassergehalt einer Pflanze oder eines Organs für den Gefriertod nicht gleichgültig ist. Die von den Knospenschuppen umhüllten Knospenblätter sind sehr wasserarm und halten große Winterkälte aus. Sowie sich aber die Blätter aus den Knospen hervorschieben und wasserreicher werden, werden sie frostepfindlich.

Lufttrockene Samen sind bekanntlich sehr kälte-widerstandsfähig, im gequollenen Zustande aber erfrieren sie leicht. Pflanzen, die ein Austrocknen vertragen, widerstehen auch der Kälte gewöhnlich ausgezeichnet. Nun scheint aber dem die Tatsache zu widersprechen, daß zwar gequollene Samen schadlos lufttrocken werden können, daß sie aber, wenn sie gequollen gefrieren, dennoch getötet werden. Es darf aber nicht vergessen werden, daß beim langsamen Eintrocknen das Wasser langsam entzogen, beim Gefrieren jedoch sehr rasch entrissen wird, was eben mit einer Schädigung verbunden ist.

Mit dem Gesagten soll aber nicht behauptet werden, daß die mit der Eisbildung verbundene rasche Wasserentziehung stets die Ursache des Erfrierens sein muß. Es hat Pfeffer darauf aufmerksam gemacht und ich bin auch seiner Meinung, daß auch noch andere Ursachen hiebei eine Rolle spielen können. Er hat darauf hingewiesen, daß ein bestimmtes Temperaturminimum Schädigung

digungen und Tötung herbeiführen kann. Diesen Gedanken von einem spezifischen Minimum hat dann später Mez eingehend durch eine feinere Methodik zu begründen versucht. Nach Mez erfrieren Pflanzen, die ohne Schaden Eisbildung ertragen, erst, wenn die steif gefrorenen Teile unter das spezifische Minimum, das für verschiedene Pflanzen ein spezifisches und verschiedenes ist, abgekühlt werden. Auch Mez' Schüler Apelt, Bartetzko und Voigtländer schlossen sich mehr oder weniger ihrem Lehrer an, allein es wird von dem letzteren doch schon wieder zugegeben, daß der Wasserentzug beim Gefrieren als Todesursache häufiger in Betracht kommen dürfte und daß die Eisbildung kein so nebensächlicher Faktor ist, wie es Mez angenommen hat. So kommt Voigtländer auf Grund seiner Versuche mit *Agave*, *Echeveria*, *Tradescantia*, *Ricinus* und *Tropaeolum*, bei denen mittels nadelförmiger Thermolemente und Galvanometerskala der Todespunkt und der Unterkühlungsgrad festgestellt wurde, zu dem wichtigen, aber allerdings nicht neuen Resultate, daß im Zustande der Unterkühlung, selbst wenn diese tief unter den Todespunkt herabgetrieben wird, der Tod nicht eintritt, wohl aber, wenn auch die Eisbildung hinzukommt. Voigtländer scheint übersehen zu haben, daß ich bereits bei den Staubfadenhaaren von *Tradescantia* darauf aufmerksam gemacht habe, daß die Zellen im Zustande der Unterkühlung nicht gleich absterben, wohl aber sofort, wenn es in den Zellen selbst bei höherer Temperatur zur Eisbildung kommt. Da diese

Tatsache für die Theorie des Erfrierens von Bedeutung ist, so will ich diese Stelle aus meinem Buche wörtlich zitieren: „Ich habe mir durch direkte mikroskopische Untersuchung zahlreicher Zellen (*Vallisneria*-, *Elodea*-Blätter, Farnprothallien, Moose, *Spirogyra* usw.) den Beweis erbracht, daß die Objekte im Gefrierapparat erst dann eine Schädigung erlitten, wenn sie wirklich gefroren. Staubfadenhaare von *Tradescantia crassula* blieben durch 6 Stunden einer Temperatur von -5 bis -9°C in Luft ausgesetzt am Leben, während sie sich immer als abgestorben erwiesen, wenn sie bei -5°C im Wasser wirklich gefroren“ (p. 68).

In jüngster Zeit wurde auch Schaffnit durch neue Versuche zu dem Ergebnis geführt, daß für den Kälte-tod verschiedene Ursachen in Frage kommen: primär Wasserentziehung, sekundär chemische Stoffumlagerungen und für Pflanzen, die unbeschadet ihrer Lebensfähigkeit austrocknen können, auch ein spezifisches Minimum.

So sehen wir denn, daß in letzter Zeit wichtige Tatsachen bekannt geworden sind, die uns in der Kenntnis des Erfrierens der Pflanze ein Stück vorwärts gebracht haben; die Tatsache aber, warum die Pflanzen der Kälte gegenüber so verschieden widerstandsfähig sind, warum die einen schon knapp über Null erfrieren, die anderen, wenn sie zu Eis erstarren, und warum wieder andere selbst wochen-, ja monatelang im steifgefrorenen Zustande außerordentlich tiefe Temperaturen ertragen, ist heute noch ein ungelöstes Rätsel und wird erst gelöst werden, wenn wir einmal einen tieferen Einblick in die spezifische

Konstitution des Protoplasmas der verschiedenen Gewächse, die noch tief verschleiert vor dem Auge des Forschers liegt, gewinnen sollten.

Die spezifische Zusammensetzung des Plasmas, seine Architektur, Chemie und Physik, mit einem Worte seine Konstitution ist der große, noch dunkle Punkt der biologischen Forschung, vor dem wir in so vielen Fällen bei der Analyse der Lebenserscheinungen Halt zu machen gezwungen sind. Die Frage, warum das Eichenblatt uns in einer ganz bestimmten Form entgegentritt, warum die Lilienblüte gerade 6 Blumenblätter und 6 Staubgefäße besitzt, warum die Sinupflanze auf einen Berührungsreiz ihre Blättchen rasch zusammenschlägt, warum der Hopfen nach rechts, die Bohne nach links windet, warum die Kinder den Eltern gleichen, warum eine Pflanze schon über Null erfriert, die andere tief unter Null der Kälte erfolgreich widersteht, all das vermögen wir heute noch nicht klar zu durchschauen, wir wissen nur, daß es mit dem spezifischen Bau der lebenden Substanz auf das innigste zusammenhängt.

Literatur.

Diejenigen Leser, die sich eingehender über das Erfrieren der Pflanze zu unterrichten wünschen, seien auf einige in diesem Vortrage berührte Schriften aufmerksam gemacht, von denen meine unter (1) genannte die einschlägige Literatur bis zum Jahre 1897 enthält.

1. Molisch Hans, Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen. Jena 1897.

2. Molisch Hans, Über das Gefrieren in Kolloiden. Flora 1907, S. 121.
 3. Pfeffer W., Pflanzenphysiologie, 2. Bd., 1904, 2. Aufl., S. 297.
 4. Mez C., Neue Untersuchungen über das Erfrieren eisbeständiger Pflanzen. Flora 1905.
 5. Apelt A., Neue Untersuchungen über den Kältetod der Kartoffel. Inaug.-Dissertation, Halle a. S. 1907.
 6. Bartetzko H., Untersuchungen über das Erfrieren von Schimmelpilzen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1909.
 7. Voigtländer H., Unterkühlung und Kältetod der Pflanzen. Beitr. z. Biologie d. Pflanzen 1909.
 8. Schaffnit E., Studien über den Einfluß niederer Temperaturen auf die pflanzliche Zelle. Sonderabdr. aus Bd. 3, Heft 2 d. Mitteilungen des Kaiser Wilhelm-Instituts f. Landwirtschaft i. Bromberg, S. 93.
 9. Fischer H. W., Gefrieren und Erfrieren, eine physikochemische Studie. Beitr. z. Biologie der Pflanzen. X. Bd., 2. Heft, 1911.
-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Schriften des Vereins zur Verbreitung naturwissenschaftlicher Kenntnisse Wien](#)

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: [51](#)

Autor(en)/Author(s): Molisch Hans

Artikel/Article: [Das Erfrieren der Pflanze. 141-176](#)