

Zusammenhang zwischen Austrocknungsresistenz und Frosthärte bei Immergrünen

Von

A. Pisek und W. Larcher

Aus dem Botanischen Institut der Universität Innsbruck

Mit 4 Textabbildungen

(Eingelangt am 6. November 1953)

Hinsichtlich der Schädigung durch Kälte als solche unterschied schon Molisch (1896) zwischen Pflanzen, denen bereits Temperaturen knapp über 0° schlecht bekommen (vgl. darüber Seible 1939, Spranger 1941), und solchen, die erst schwachem oder starkem Frost, d. h. Temperaturen unter dem Eispunkt erliegen. Die letzteren kann man einteilen in Pflanzen, die erfrieren, sobald sich Eis in den Geweben zu bilden anfängt (eisempfindliche), und eisbeständige, die steif frieren können, ohne Schaden zu leiden, d. h. reichliche Eisbildung vertragen, ehe sie zugrunde gehen. Da pflanzliche Gewebe nicht reines Wasser, sondern Lösungen enthalten, liegt ihr Gefrierpunkt auf alle Fälle etwas unter 0° . Dazu kommt, daß organische Lösungen sich einige Grade unter ihren Gefrierpunkt unterkühlen lassen, ehe sie gefrieren. Auch die Kleinheit der Zellen fördert die Unterkühlbarkeit des Zellsaftes. Bei glücklichem Zusammentreffen aller dieser Umstände kann aber bestenfalls erreicht werden, daß die Säfte in den Geweben einige Grade unter Null auszufrieren beginnen; die Resistenz wird hierdurch also nur in bescheidenen Grenzen erhöht. Zunächst gefriert tracheidales und interzelluläres Wasser, wobei letzteres durch das Plasma hindurch der Vakuole so viel Wasser entziehen kann, daß das mit dem nunmehr konzentrierten Zellsaft im Hydratgleichgewicht stehende Protoplasma durch den Wasserentzug geschädigt wird. Frosttod wäre demnach eine Art Austrocknungstod (Keßler und Ruhland 1938, S. 160). Auf die Fähigkeit des Plasmas, Wasserentzug zu vertragen, kommt es also sehr an. Eisempfindliche vertragen offenbar nur schwache, eisbeständige Pflanzen überdauern hingegen mehr oder weniger weitgehende Entwässerung des Plasmas. Bei reichlicher Eisbildung mag sie zusammen mit rein mechanischen Schädigungen des Protoplasten, wie Verletzung durch Eiskristalle oder wohl auch Zerquetschen, zum Tod führen.

Bei den Blättern mancher Immergrüner nordischer Herkunft (*Ericaceen*) wechselt der Zustand mit der Jahreszeit zwischen eisempfindlich (Sommer) und eisbeständig (Winter).

Auch bei raschem Auftauen können Schäden entstehen. Iljin (1954) stellt sich diese in etwas gröberer Weise als Rupturen des Plasmas (Pseudoplasmolyse!) vor, Kessler und Ruhland (1958) vor allem als Folge disharmonischer Quellung der verschiedenen Plasmakomponenten.

Alle diese Veränderungen, mögen sie beim Gefrieren als auch Auftauen eintreten, finden letzten Endes im Protoplasma statt, d. h. die Frostresistenz muß in erster Linie eine plasmatische Resistenz sein. Außerdem noch aufgezeigte, auffallende zellphysiologische Veränderungen bei Frosteinwirkungen, von denen besonders aktive Erhöhungen des osmotischen Wertes des Zellsafts infolge Zuckerzunahme auf Kosten von Speicherstärke (Pisek 1950) sowie Ansammlung stark wasserbindender Kolloide im Plasma (Ullrich 1943, Levitt 1951) u. a. zumeist auf geänderte Fermentwirksamkeit hinauslaufende Umstellungen genannt werden, sind letztlich auch auf plasmatische rückführbar.

Wenn die Frosthärte tatsächlich — sei es auch nur zum Teil — auf der Fähigkeit des Plasmas beruht, Entwässerung zu vertragen, dann ist zu erwarten, daß ein Individuum im frostharten Zustand auch austrocknungsresistenter ist als im empfindlichen. Unter Austrocknungsresistenz verstehen wir im Sinne von Pisek und Berger (1958) und Höfler (1943) „die Fähigkeit“ (der vegetativen Organe), „starke Wasserverluste ohne Gefährdung des Lebens zu ertragen“ (Höfler 1943, S. 94). Sie ist die plasmatische Komponente der Dürre-resistenz, jener „komplexen Eigenschaft, die der Pflanze das Ausharren auf wasserarmem Standort und das Überdauern von Trockenperioden ermöglicht“ (Höfler).

Um die aufgeworfene Frage zu prüfen, knüpften wir an die Erfahrungen an, die am Innsbrucker Institut über die jahreszeitlichen Schwankungen der Frosthärte von Blättern der Bäume und Zwergsträucher an der alpinen Waldgrenze gesammelt wurden (Ulmer 1937, Pisek und Schießl 1947). Es ergab sich grundsätzlich ein beträchtlicher Unterschied zwischen Sommer- und Winterfrosthärte. Wenn irgend, konnten gerade bei diesen Arten faßbare Unterschiede der Austrocknungsresistenz erwartet werden.

I. Material und Methode

Material

Die Zweigproben der Nadelhölzer *Pinus Cembra* L. und *Picea excelsa* Link. sowie von *Rhododendron ferrugineum* L., *Loiseleuria procumbens* Desv. und *Arctostaphylos Uva-ursi* Spreng. als Vertretern der Ericaceenheide stammen wieder aus den unberührt im Naturzustand belassenen Beständen des Alpengartens der Universität auf dem Patscherkofel (1980 m ü. d. M.) bei Innsbruck, woher sie schon seinerzeit von Ulmer (1937) und Pisek und Schießl (1947) bezogen wurden.

Pinus Cembra und *Picea excelsa*, die beiden Nadelbäume, die hier untersucht wurden, stehen unmittelbar an der Waldgrenze; *Pinus Cembra*

wurzelt auf einem leichten Geländerücken und ist deshalb dem Föhn stärker ausgesetzt als die unter einem Gefällsbruch am Unterrand des Alpengartens stehende gedrungene *Picea* von ausgesprochenem Baumgrenzencharakter. Die *Rhododendron-ferrugineum*-Sträucher des ausgedehnten Bestandes, deren wir uns bedienten, besetzten den Rand einer Schneemulde, waren also relativ exponiert, weshalb sie wintersüber bei Föhn mit periphersten Zweigen häufig aus dem Schnee ragten und zurückfroren. Das *Loiseleuria*- und *Arctostaphylos*-Material wurde den vielfach schneefrei geblasenen Flecken außerhalb der Mulde entnommen. Die Proben wurden mit der Patscherkofelseilbahn zu Tal befördert und in kühlem Raum sofort bearbeitet, um unkontrollierbare Einflüsse irgendwelcher Art (Gefahr der Enthärtung im Winter in geheizten Räumen) zu vermeiden.

Außer den alpinen Immergrünen zogen wir noch einen stattlichen aufrechten Busch von *Hedera Helix* L. nördlich des Gewächshauses im Botanischen Garten zu Versuchen heran, um wenigstens einen Vertreter anderer Verbreitung (Boreo-meridional ozeanisch, Meusel 1943) kennenzulernen. Die Form des Busches bewirkt, daß sich im Winter der Schnee als Haube sammelt, während untere Partien, woher regelmäßig die Probelblätter entnommen wurden, frei bleiben. Es wurden nur ganzrandige der sogenannten Alters- oder Sonnenform benützt, nachdem sich in orientierenden Versuchen erwiesen hatte, daß im allgemeinen gleich alte, etwa gleich große, ganzrandige Blätter untereinander vergleichbarere Werte und bessere Resultate geben als die geteilten, die stärker individuell variieren.

Methode

Entsprechend der Unterscheidung zwischen Austrocknungsfähigkeit des Protoplasmas und der Austrocknungsfähigkeit der Zelle als Ganzem, die Höfler (1943) unter Berücksichtigung der Studien Iljins (1927, 1930, 1933, 1935) über den Zelltod bei Wasserverlust getroffen hatte, sollte eine Methode angewendet werden, die die Austrocknungsfähigkeit des Protoplasmas zu messen gestattet. Iljin vertritt in seinen Arbeiten die Ansicht, der Protoplast der höheren Pflanzen werde beim Austrocknen dadurch geschädigt, daß die äußere Plasmagrenzschicht an den wenig elastischen und überdies mit Nachbarzellen mehrfach verbundenen Zellwänden haften bleibt, während das restliche Plasma der sich zusammenziehenden Vakuole folgt, wodurch es zu groben Zerreißen im Plasmagefüge kommen kann. Ähnliches geschieht nach Iljin bei unsachtem Wiederaufsättigen: Die Zellwand quillt als erstes, sie erlangt wieder ihre frühere Ausdehnung, das schwerer quellbare Plasma bleibt zurück; es bietet sich das Bild einer Plasmolyse („Pseudoplasmolyse“, Iljin 1934). Im Plasma selbst sättigen sich die verschiedenen Kolloide ungleich schnell auf, wobei innere Zerstörungen auftreten, die den Zelltod im Gefolge haben (Ullrich 1943, S. 178).

Solcherlei mechanischen Schädigungen des Plasmas kam Höfler (1943) bei seinen Austrocknungsresistenz- und Abhärtungsversuchen an einschichtigen Jungermannialenblättchen aus dem Wege, weil sich gezeigt hatte, daß

die Zellmembranen dieser Lebermoose dank ihres spezifischen Feinbaues (Höfler 1950) sehr elastisch, und vor allem auf Grund der Einschichtigkeit einzigartig beweglich, beim Welkevorgang den schrumpfenden Protoplasten gut folgen, weshalb die Gefahr eines Losreißen des Plasmas ausgeschlossen ist.

Der Umstand, daß die Versuche über das ganze Jahr auszudehnen waren, also bei den verschiedenen, jeweils am Standort herrschenden Temperaturen durchgeführt werden mußten, zwang uns, von der Höflerschen Versuchsanordnung mit Kammern abnehmender Luftfeuchtigkeit Abstand zu nehmen. Wir mußten uns damit begnügen, die abgetrennten, ganzen Blätter und Nadeln langsam austrocknen zu lassen, wie dies Oppenheimer (1932) eingeführt hat und im Laufe der Zeit vielfach mit Erfolg geübt wurde (Pisek und Berger 1938, Rouschal 1938, Höfler, Migsch und Rottenburg 1941, Arvidsson 1951).

Streng genommen, wird durch diese Art der Prüfung die Austrocknungsresistenz der Zelle und nicht die des Protoplasmas ermittelt. Innerhalb gleichmäßigen Materials einer Spezies auftretende jahreszeitliche Änderungen können aber ohne Bedenken als Änderungen der Austrocknungsresistenz des Protoplasmas gewertet werden. Sind es doch bei peinlicher Auswahl möglichst gleichgestalteter, ausgereifter Blätter stets gleicher Herkunft und Exposition immer gleichartige Zellen, die vom Winter auf den Sommer keine wesentlichen Form- und Größenveränderungen erfahren.

Die abgenommenen Blätter und Nadeln (nie ganze Triebe) wurden ohne vorherige Aufsättigung in freier Atmosphäre im Schatten austrocknen gelassen oder winters zur Beschleunigung des Wasserverlustes in Exsikkatoren über konzentrierte Schwefelsäure gebracht, die im Freien in einem Wetterhäuschen aufgestellt waren. Aufsättigung vor Beginn des Versuchs unterblieb deshalb, weil besonders zur kalten Jahreszeit die natürliche Frosthärte dadurch vermindert oder gar aufgehoben worden wäre (vgl. Pisek und Schießl 1947). Ein Teil der Blätter wurde als „Wägeprobe“ in — der Austrocknungsgeschwindigkeit angepaßten — Zeitabständen gewogen, ein zweiter Teil gleichartiger Blätter diente als „Parallelprobe“, die nicht gewogen wurde, zur Feststellung eingetretener Schäden. Die Parallelprobe enthielt bezüglich Wasserverlust immer einige „Vorläufer“ und „Nachzügler“ gegenüber dem Durchschnitt, so daß sich mit großer Genauigkeit das Vergleichsblatt zu einem fraglich geschädigten Blatt der Wägeprobe finden ließ. Diese Testblätter kamen nun in Schalen mit Wasser bis zu ihrer vollständigen Aufsättigung bzw. Aufquellung, worauf sich Schadensflecken im Sommer stets sehr deutlich, im Winter meist schlecht, je nach Pflanzenart verschieden, zu erkennen gaben. In solchen Zweifelsfällen mußte die Diagnose auf Grund mikroskopischer Schnitte durch die auf Schaden verdächtigen Blatteile gestellt werden. Wegen der Zähflüssigkeit des Protoplasmas und seines Haftens an der Wand, Eigenschaften, die sich im Winter allgemein, vornehmlich aber bei den Koniferennadeln störend bemerkbar machten, ließ sich einfache Plasmolyse nur selten zum Nachweis lebender Zellen verwenden. Doch bewährte sie sich nach Vitalfärbung mit Neutralrot sehr bei Fichtennadelquerschnitten; plasmolysierte Zellen der Fichtennadeln

sind selbst im Winter daran gut zu erkennen, daß die Farbintensität des vorher gespeicherten Neutralrot deutlich zugenommen hat. Bei den Ericaceen, auch bei der Zirbe, versagt das Verfahren, weil Zellsaftbestandteile (wohl Gerbstoffe) die Vitalfarbstoffe ausfällen. Bei diesen Objekten lieferte das Fluoreszenzmikroskop immer klare Übersichtsbilder, worüber an anderer Stelle ausführlicher berichtet wird (Larcher 1953). Hier sei nur kurz bemerkt, daß die Blattzellen aller unserer Versuchsobjekte sich durch Vakuoleneigenfluoreszenz auszeichnen. Da der fluoreszierende Stoff im Zellsaft gelöst ist (durch Plasmolyse leicht nachweisbar), liefert sein Austreten aus der Zelle und das damit verbundene Verlöschen der Zellsaftfluoreszenz ein sicheres Anzeichen für die Zerstörung der Semipermeabilität des Plasmas. Voraussetzung für die Anwendbarkeit dieses „Eigenfluoreszenztests“ zur raschen und übersichtlichen Unterscheidung lebender von toten Zellen ist allerdings, daß alle lebenden Zellen tatsächlich fluoreszieren. Die Voraussetzung war für das Mesophyll bei allen untersuchten Arten erfüllt¹. Meist genügte für die Schadensfeststellung und -abschätzung ein rascher Blick durchs Fluoreszenzmikroskop bei schwacher Vergrößerung ohne jegliche Behandlung des Schnittes; in den seltenen Zweifelsfällen erlaubte Plasmolyse mit einem nicht fluoreszierenden Hyper-tonikum (Glyzerin) unter dem Fluoreszenzmikroskop sichere Diagnose.

Es ist eine alte Erfahrung, daß zunächst alte Blätter, dann die ausgereiften jüngeren und zuletzt Knospen der Trockenheit zum Opfer fallen. Schon Irmscher (1912) hat diese Absterbefolge sehr genau an Laubmoosen verfolgt. Auch in unseren Austrocknungsversuchen erwiesen sich die unentwickelten und die überalterten Blattorgane von Immergrünen weniger resistent als gut ausgereifte ein- bis zweijährige. Wie bei wachsendem Wasserverlust die Schäden an der Pflanze von den alten Blättern zu den Knospen fortschreiten, so wird auch das Einzelblatt bei zunehmender Austrocknung nicht sofort als Ganzes abgetötet, sondern sukzessiv, d. h. die Blattzellen sterben hauptsächlich gruppenweise, was teils von den Nerven, teils vom Rande, nicht selten auch von inselartig über die ganze Blattspreite verteilten Bezirken ausgeht.

Erschienen nun die ersten Schäden, so wurden die Versuche nicht sofort abgebrochen, sondern fortgesetzt, bis die Probe vollkommen der Austrocknung erlegen war, bevor sie in der üblichen Weise bei 105° C getrocknet wurde. Auf diese Weise war es möglich, mehrere Fixpunkte herauszugreifen.

Zuerst sterben die empfindlichsten Blattareale; wir nennen das mit Höfler, Migsch und Rottenburg (1941) den „kritischen Punkt“. In Wirklichkeit handelt es sich um einen engen Bereich, der jenen Zeitpunkt im Austrocknungsverlauf bedeutet, bei dem allererste, für das Blatt weiters nicht verderbliche Schäden (unter 1–2%) zum Vorschein kommen. Da bei

¹ Im allgemeinen fluoreszieren die Vakuolen im Mesophyll entweder bläulich oder aber weißlich; bei den Ericaceen finden sich hingegen im selben Schnitt sowohl gleißendhell weißlich bis gelb fluoreszierende als auch schwach mattblau leuchtende Zellen. Man muß die letzteren natürlich mitberücksichtigen!

unseren Untersuchungen eine Aufsättigung der frischen Pflanzen unterbleiben mußte, wird der kritische Punkt im folgenden nicht wie von Höfler, Migsch und Rottenburg als Defizit, sondern als „kritischer Wassergehalt“, d. i. als der Wassergehalt im kritischen Punkt in Prozenten des Trockengewichtes ausgedrückt (in den Diagrammen durch Punkte markiert). Vor Erreichen des kritischen Wassergehaltes gelangen die Proben in einen „kritischen Bereich“, angedeutet durch allererste vereinzelte punktförmige Schäden auf den empfindlichsten Blättern und nach oben hin begrenzt durch die letzte Messung, bei der noch alles gesund gefunden wurde (Kreise). Nach Unterschreiten des kritischen Wassergehaltes wird unter allmählicher Zunahme der Schäden ein Stadium erreicht, bei dem etwa 10% der Blätter bzw. der Blattfläche (Dreiecke! Entspricht dem subletalen Defizit, Oppenheimer 1932, S. 190) der Austrocknung zum Opfer gefallen sind. Schließlich leben nur mehr die resistenteren zwei Drittel der Blätter bzw. Blattzellen (Marke ×, „Drittelschädigung“). Kritischer Wassergehalt und Wassergehalt bei Drittelschaden markieren also die Austrocknungsresistenz einerseits der empfindlicheren, andererseits der Mehrheit der resistenten Zellen eines Blattes.

II. Temperatur- und Niederschlagsverhältnisse während der Versuchsdauer

Zu Beginn der Versuche um die Jahreswende 1949/50 und im Jänner 1950 herrschte strenge Kälte (Abb. 2, Patscherkofel: absolutes 2 m-Luftminimum -18°C ; Innsbruck: -16°C , beide absolute Minima des Winters 1949/50), die wegen der Schneearmut im Jänner und Februar die Vegetation besonders stark in Mitleidenschaft ziehen konnte, zumal die zweite Jännerhälfte und der ganze Februar föhnreich waren. Erst das zweite und dritte Monatsdrittel des April brachten am Patscherkofel größere Schneefälle, die größten des ziemlich schneearmen Winters. Ab Ende April stieg sowohl im Tal als auch in der Höhe die Temperatur rasch an, so daß sich im Mai die Minima auf dem Patscherkofel um -2° hielten, in Innsbruck nie mehr zum Eispunkt absanken. Trotz seiner Niederschlagsarmut kann der Mai am Patscherkofel als der feuchteste Monat gelten, denn zu dieser Zeit schmilzt alljährlich die Schneedecke ab, was bis in die ersten Juniwochen fort dauert. Im Tal schwanden die letzten Schneeflecken bereits Mitte April. Ein warmer, regenarmer Juni und ein heißer Juli folgten. Mit dem sehr feuchten September, der auf dem Patscherkofel schon fünf Frosttage und Minima bis zu -4° brachte, setzte an der Waldgrenze ein auffallend kühler Herbst ein. Ende des ebenfalls kalten Oktober lagen am Patscherkofel einige Dezimeter Schnee, die den bis zu 10 cm Tiefe stark abgekühlten Boden weiterhin gefroren hielten. Auf dem Patscherkofel und in Innsbruck fiel nun die Lufttemperatur während des recht trockenen Dezember schnell ab und erreichte kurz vor Weihnachten das Winterminimum (Patscherkofel -16°C , Innsbruck -18°C). Mitte Jänner 1951 traf das lange ausgebliebene Tief ein und brachte Schnee, der infolge der bis zum Aprilanfang nur kurz unterbrochenen Niederschläge zu wahren Massen anwuchs. Im März lagen

die Temperaturminima noch sehr tief, und auch später hielt das Frühjahr nur sehr zaghaft seinen Einzug. So sind noch im Mai auf dem Patscherkofel Minima von -4°C (gegenüber -1° bis -2°C im Mai 1950) und nicht nur genau doppelt so viele Frosttage wie im Vorjahr, sondern auch drei Eistage zu verzeichnen. Der Juni war in Innsbruck der wärmste Monat mit dem Jahresmaximum, dem Patscherkofel brachte er noch einen Frosttag, blieb dort also kühl. Ausgiebiger Juliregen hatte die Temperaturen gedrückt, so daß erst im August auf dem Patscherkofel die Lufttemperatur auf ihr Jahresmaximum ansteigen konnte. Was Frühjahr und Sommer an Wärme entbehrt hatten, kam besonders am Patscherkofel dem trockenen und ziemlich warmen Herbst zugute. Auf die beiden fast niederschlagsfreien Monate Oktober und November folgte mit mäßigen Schneefällen eine ausgesprochen winterliche, kalte Jahreswende.

Als charakteristisch für die Versuchsperiode sind demnach hervorzuheben: Der frühe Kälteeinbruch im Nachsommer 1950, der Schneereichtum des Spätwinters 1950/51 und vor allem der verzögerte Frühlingseinzug und Sommerbeginn 1951 infolge der langanhaltenden Kälte.

III. Ergebnisse

Der Jahresgang der Austrocknungsresistenz bei den einzelnen Arten

Vor- und zweijährige Nadeln von *Pinus Cembra*, die während der an der alpinen Waldgrenze mit den beiden Sommermonaten Juli und August zusammenfallenden Triebperiode gegen Austrocknung — und, wie wir aus Ulmer (1937) und Pisek und Schießl (1947) wissen, auch gegen Frost — am empfindlichsten sind, beantworteten erste herbstliche Nachtfröste im Laufe des September mit deutlicher Steigerung ihrer Widerstandsfähigkeit auch gegen Entwässerung (Abb. 1). Anfangs bis Mitte Oktober gefundene Austrocknungsresistenz (kritischer Wassergehalt: 80%, Wassergehalt bei Drittelschaden: 60% des Trockengewichtes) kommt dem winterlichen Höchststand (kritischer Wert: 70%, Drittelschaden: 55%) schon außerordentlich nahe. Auf diesem verharrend, überdauert die Zirbe die strengen Monate November bis Februar. Ab März stellt sich allmählich größere Aktivitätsbereitschaft auf Kosten der Resistenz ein, was sich weit ins Frühjahr hinauszieht, wie auch die Erwärmung der Luft und vor allem der obersten Bodenhorizonte nur sehr langsam fortschreitet. Im Mai, ja sogar noch im Juni, sind die Blätter widerstandsfähiger als im Hochsommer, obwohl die auf dem Patscherkofel um diese Zeit auf ihrem Höhepunkt stehende Schneeschmelze ergiebigsten Wassernachschub gewährleistet. Nur die immer wiederkehrenden Nachtfröste (auf dem Patscherkofel 7 Frosttage im Mai 1950 und 14 im Mai 1951), die dem Plasma völliges Aufgeben seines Resistenzzustandes nicht erlauben, können eine Erklärung hierfür sein.

Die Jahresschwankung der Austrocknungsresistenz stimmt im wesentlichen völlig mit der jahreszeitlichen Änderung der Frosthärte, wie sie uns durch Ulmer (1937) und Pisek und Schießl (1947) bekannt worden ist, überein. Beide Kurven machen die Wellenbewegung konform mit.

Bei *Picea excelsa* schwankt der Wassergehalt am kritischen Punkt, dessen Unterschreitung erste Schäden im Gefolge hat, mit geringerem Jahresauschlag als bei 30% Schaden. Dies hat seine Ursache darin, daß bei der Fichte nicht nur im Sommer, sondern auch im Winter allererste Schäden sehr früh, d. h. bei noch recht hohen Wassergehalten auftauchen. Verfolgt man hingegen, bei welchem Wassergehalt im Lauf des Jahres das empfindlichere Drittel der Nadeln jeweils zugrunde geht, so findet man deutlichst alle bei der Zirbe beobachteten Merkmale: Sommerminimum,

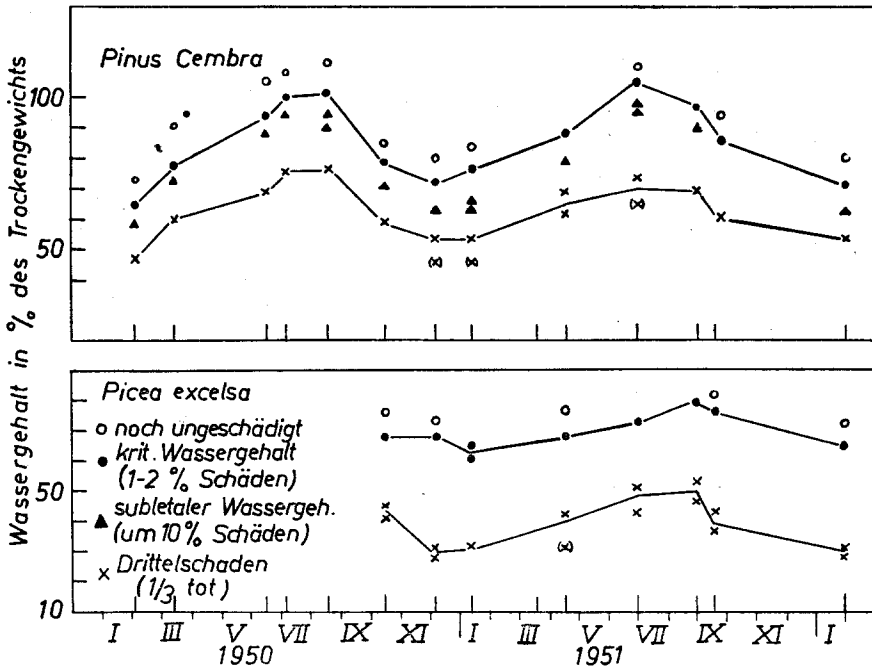


Abb. 1. Jahresgang der Austrocknungsresistenz vor- und zweijähriger isolierter Nadeln von *Pinus Cembra* und *Picea excelsa*.

Wintermaximum der Resistenz, ausgiebige Resistenzzunahme -im Herbst und langsamer Verlust im Frühling.

Zur Feststellung des Jahresperiodismus der Austrocknungsresistenz ist es übrigens gar nicht notwendig, den Resistenzgrad zu bestimmen. Schon im Austrocknungs- und Schadensbild kommen Unterschiede zwischen Sommer- und Winterzustand der Blätter klar zum Ausdruck. Diese seien nur für zwei der untersuchten Arten beschrieben: Bei *Pinus Cembra* verlieren im Sommer die dunkelgrünen, lackartig glänzenden, dreikantigen Nadeln bald ihren Turgor, die Nadeln werden weich, schlaff, soweit das im Rahmen ihres Stützgewebes möglich ist, verlieren alsbald ihren Glanz und ihr Grün stumpft ab. Als äußerlich sichtbares Zeichen der Volumsverminderung fallen die ehemals prall konvex vorgewölbten Seitenflächen der Nadeln ein, so daß sich als Querschnittsbild ein dreizackiger Stern ergibt. In diesem

Zustand beginnen sich die Nadeln der Länge nach etwas einzuziehen, häufig auch um ihre Längsachse schraubig zu verdrehen. Gleichzeitig deuten meist einige gelbe Flecken oder wenigstens Hartstellen, die vorzugsweise von der Spitze ausgehen und zum Ansatz weiterwandern, auf Trockenschäden. Wiederaufsättigen der Nadeln läßt die toten Stellen im Sommer an gelber oder aber dunkler Verfärbung erkennen, vor allem heben sich dann die ungeschädigten Bereiche prall, steif und lebhaft grün ab. Anders im Winter. Die frischen Nadeln entbehren schon von Anfang der lebhaft dunkelgrünen Färbung; sie sind eher grünbraun. Der Glanz geht sehr bald verloren, die Farbänderung ist kein Kriterium mehr, auch das Einfallen der Seitenwände zeigt nicht mehr die Nähe der Schadensgrenze an, da sich selbst längere Zeit welke Nadeln vollständig lebend erwiesen. Einziehen und schraubiges Verdrehen sind selten zu beobachten, meist erst dann, wenn die Nadeln zum größten Teil abgestorben sind und brechen. Dem ersten Turgeszenzverlust, dem „Weichwelkstadium“, folgt ein „Zähwelkstadium“, bei dem die Nadeln noch biegsam bleiben, jedoch gegenüber früher schon etwas Widerstand zu spüren ist, und die Fältelung auf der durch das Biegen verkürzten Seite nicht mehr so eng wie früher, sondern mit größerem Abstand dafür aber tiefer einschneidet. Nach Aufquellen heben sich geschädigte Stellen nur sehr undeutlich ab. Die Diagnose ist an mikroskopische Untersuchung gebunden. Offensichtlich wird im Winter das Wasser bereits im Inneren der Nadeln fester zurückgehalten als im Sommer, so daß es nicht so rasch an die verdunstende Oberfläche gelangt.

Noch auffallender als die Zirbe zeigt *Rhododendron ferrugineum* verschiedenes Welke- und Schadensbild in Winter und Sommer. Die glänzenden dunkelgrünen, unterseits dunkelrosten, vorjährigen Blätter verlieren im Sommer sehr rasch ihr Wasser, werden weich und die Ränder rollen sich nach unten ein. Auf den eingerollten, noch sehr weichen, bereits etwas heller grünen, aber noch lebenden Blättern stellen sich bald, inselartig verstreut, dunkle kastanienbraune Flecken ein, die sich geschwinde ausdehnen und schließlich über die Hälfte bis Dreiviertel des noch immer weichen Blattes erstrecken. Das Blatt ist also größtenteils abgestorben, solange es noch weich und biegsam ist; erst nachher wird es unvermittelt hart und spröde. Die Schäden sind ohne weiteres sehr gut sichtbar; um absolut sicherzugehen, wurden die Blätter dennoch in die feuchte Kammer zur Aufsättigung gebracht. Entsprechend der herabgesetzten Verdunstungsgeschwindigkeit behalten die Proben im Winter länger Turgor, Glanz und dunkle Farbe, die allerdings schon seit dem Herbst infolge des Anthocyan gehaltes in der obersten Palisadenparenchymschicht ins Kupfrige spielt. Beim allmählichen Vertrocknen werden die Blätter zunächst weich und heller, verlieren den Glanz und bleiben entweder glatt oder biegen ihre Ränder nur eben merklich nach unten ein. Dem „weichwelken“ Stadium folgt ein lange anhaltendes „zähwelkes“, das durch ledrig-zähe Biegsamkeit der gelblich gewordenen Blätter gekennzeichnet ist. In diesem Zustand können die Blätter noch vollkommen intakt sein (höchstens einzelne Zellen abgestorben) oder aber nach Aufsättigung kleinere, auch im Winter dunkle,

verstreute Flecken den kritischen Wert anzeigen. Gleitend nimmt der Wassergehalt ab, die Zähigkeit der Blätter und die Zahl und Ausdehnung der Flecken zu, bis (ganz im Gegensatz zu der sommerlichen Plötzlichkeit) vorerst begrenzte Bereiche, endlich die ganze Blattbreite, bruchhart werden. Bei *Rhododendron ferrugineum* fällt dieses langsame winterliche Austrocknen nach Eintreten der ersten Defekte im Vergleich zum raschen Verpuffen des Wassers im Sommer sehr auf. Während im Sommer die Austrocknungsgrenze für das ganze Blatt ziemlich gleichzeitig erreicht ist, was sich im gleichzeitigen Absterben großer Flächen kundtut, vermag im winterlichen Blatt eine ansehnliche Zahl von Zellen wesentlich länger auszuhalten als die empfindlichen. Außerdem ist auch die Steifheit der Blätter vor Erreichen des kritischen Punktes im Winter ein Ausdruck der Wasserarmut. Die Gegenüberstellung der ermittelten Zahlenwerte bestätigt dies: Im Winter sinkt der kritische Wassergehalt auf weniger als zwei Drittel (65%), der Wassergehalt bei Drittelschaden sogar fast auf die Hälfte (54%) des sommerlichen Maximalwertes.

Von allen untersuchten alpinen Arten kommt *Rhododendron ferrugineum* die größte Amplitude im Jahresgang der Austrocknungsresistenz zu (Abb. 2). Mehr als dies verdient jedoch die ausgeprägte Anpassungsfähigkeit an das augenblickliche Temperaturklima und die Labilität der Resistenz bei *Rhododendron* hervorgehoben zu werden. Ganz im Gegensatz zur Zirbe, die aus ihrer sibirischen Heimat eine große Autonomie in der jahreszeitlichen Umstellung ihres Protoplasmas von Aktivität zur Winterruhe mitgebracht hat und nur zu gewissen Zeiten (zwischen September und November im Sinne einer Abhärtung, im Spätwinter im Sinne eines Resistenzverlustes, vgl. Pisek und Schießl 1947) in bemerkenswertem Ausmaße durch die Witterung beeinflusst wird, folgt dieser die Alpenrose rasch und willig, kaum behindert durch die auch ihr unverkennbar innewohnende Rhythmik. Der Kaltlufteinbruch im August 1950 genügte, um bei der Alpenrose im Gegensatz zur Zirbe eine merkbare Resistenzzunahme hervorzurufen und damit den herbstlichen Anstieg einzuleiten. Schon im Oktober fast auf winterlichem Stand, erreichte die Widerstandsfähigkeit ihren Höhepunkt während des sehr kalten, äußerst schneearmen Dezember mit einem kritischen Wassergehalt bei 50% des Trockengewichtes. Auf die Jännerversuche 1951 folgt eine Lücke in den Bestimmungen wegen der Schneemassen, die alle Versuchspflanzen begruben.

Es ist wohl dem außergewöhnlich kalten Frühjahr zuzuschreiben, daß die Austrocknungsresistenz im Mai noch sehr ansehnlich war und erst im Juli zur Zeit der Blüten- und Blattentfaltung auf ihren kleinsten Wert zurückgekehrt ist. Während des warmen Nachsommers 1951 stieg die Widerstandsfähigkeit bis Ende September kaum an, ganz im Gegensatz zum Vorjahr, dessen Herbst viel kälter war. Schon Pisek und Schießl (1947) haben erstmals auf Grund von Frosthärtebestimmungen diese ausgesprochene Labilität der endogenen Rhythmik von *Rhododendron* betont.

Ganz ähnlich wie die Alpenrose verhält sich in Austrocknungsresistenz, Frosthärte und deren Jahresgängen *Arctostaphylos Uva ursi*. Die

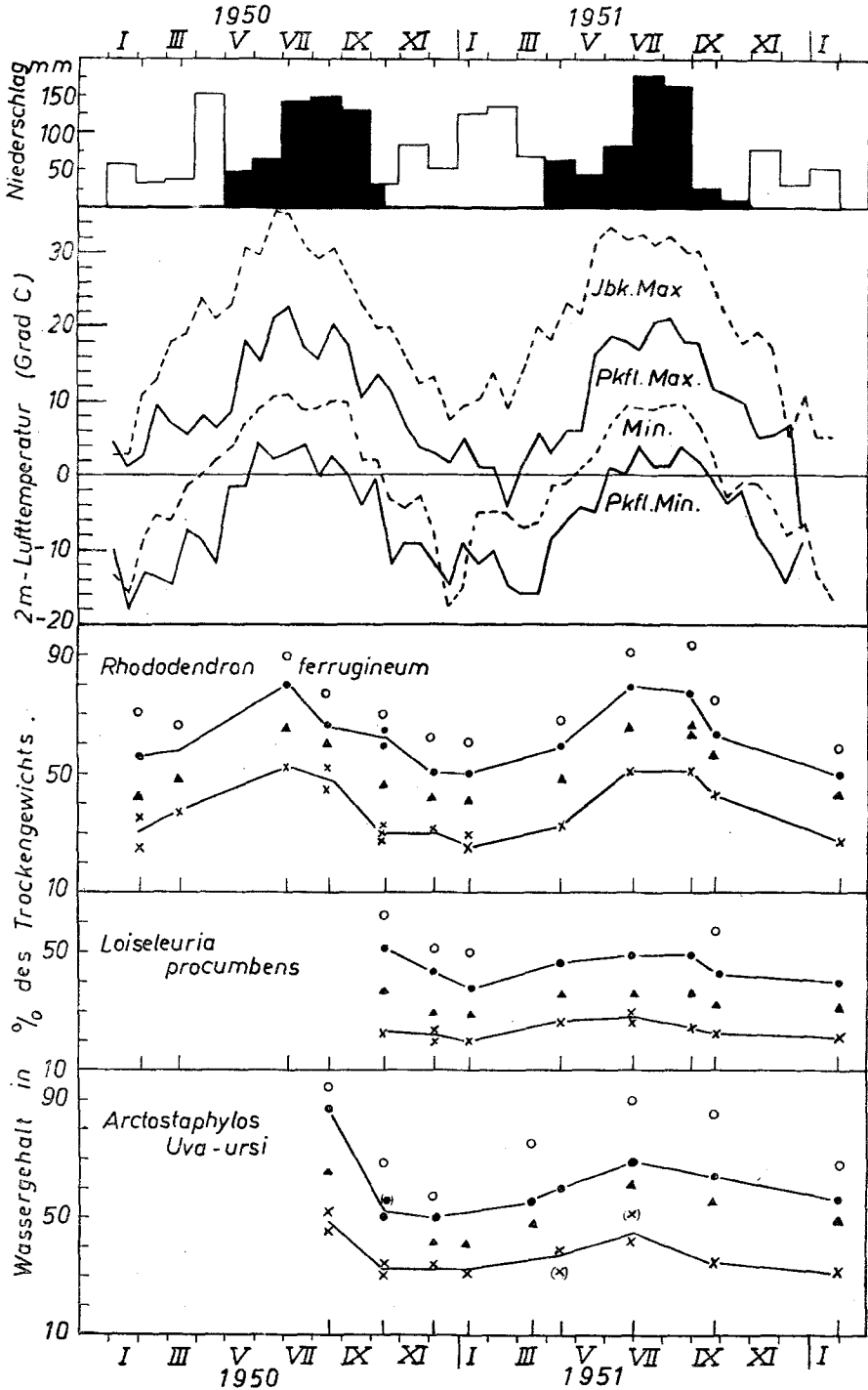


Abb. 2. Niederschläge in Millimeter je Monat (schwarz = als Regen, weiß = als Schnee) auf dem Patscherkofel (2000 m). Halbmonats-Temperaturextreme auf dem

Jahresamplitude ihrer Trockenresistenz ist allerdings geringer. Wie *Rhododendron* registriert auch *Arctostaphylos* getreu die thermischen Klimabedingungen. Um den Einfluß des Alterns der Blätter besser verfolgen zu können, wurden von *Arctostaphylos* stets Blätter desselben Zuwachses (und zwar des von 1950) verwendet. Die Blätter, die im Mai—Juni sproßten, waren im August zwar auf ihre endgültige Größe herangewachsen, hatten sich aber nicht zur Dicke und Härte der reifen Blätter ausgestaltet. Die noch fühlbar zarten, heurigen Blättchen waren im August—September recht empfindlich. Ein Wassergehalt von 85—90% des Trockengewichtes wurde für sie kritisch; sank er weiter auf 65%, gab es 10% Schäden². Mit einem sprungartigen Resistenzanstieg auf den vollen Winterwert schickten sich im Oktober die Blätter zu ihrer ersten Überwinterung an, aus der sie erst anfangs Mai wieder „erwachten“. Die einmal überwinterten Blätter behielten auch im Sommer eine gewisse Widerstandsfähigkeit gegen Austrocknung bei, die im Spätherbst, als es der zweiten Überwinterung entgegenging, wieder rasch anwuchs, aber nicht ganz auf das frühere Maximum stieg, was sich besonders im Auftreten erster Schäden zeigt. Und das, obwohl inzwischen die Trockensubstanz im Blatt mit dem Altern zugenommen hat und daher schon im Wege der Berechnung³ die Wassergehaltszahlen gedrückt werden und dadurch eher höhere Resistenz vorgetäuscht werden könnte.

Der Jahresgang der Austrocknungsresistenz bei *Loiseleuria procumbens*, der frosthärtesten Ericacee (Ulmer, Pisek und Schiefl!), zu dessen Ermittlung stets Blättchen vorjähriger Zuwächse herangezogen wurden, verläuft außerordentlich flach, d. h. mit geringer Schwankung zwischen Sommer und Winter. *Loiseleuria* verträgt schon im Sommer so starkes Austrocknen (kritischer Wassergehalt im Sommer bei 50% des Trockengewichtes, entspricht 50% Defizit vom Frischwassergehalt), daß im Winter bei Resistenzzunahme ein nicht sehr viel geringerer Wassergehalt erwartet werden kann (kritischer Wassergehalt im Winter 35% Trockengewicht = 65% Defizit). Das Resistenzminimum wurde sehr früh, nämlich schon anfangs Mai, zur Zeit des bevorstehenden Blühbeginns erreicht, ungeachtet der Kälte, die damals noch herrschte. Andererseits macht sich trotz Anhaltens der warmen Witterung bereits während des September bei 30%igen Schä-

² Pisek und Berger (1938) fanden an ähnlichem Blattmaterial im August einen subletalen Wassergehalt von 63—45% des Trockengewichtes.

³ Wassergehalt = $\frac{\text{Frischgewicht} - \text{Trockengewicht}}{\text{Trockengewicht}} \times 100$.

Patscherkofel (ausgezogene Kurve) und in Innsbruck (unterbrochene Kurve) während der beiden Jahre 1950 und 1951. Austrocknungsresistenzgänge von stets vorjährigen Blättern von *Rhododendron ferrugineum* und *Loiseleuria procumbens* sowie von Blättern des Zuwachses 1950 von *Arctostaphylos Uva-ursi*. Ordinate: Wassergehalt in Prozenten des Trockengewichtes, unmittelbar vor Auftreten erster Schäden (○), bei 1—2% Schäden (● kritischer Schaden), bei 10% Schäden (▲ subletaler Schaden) und bei 30% Schaden (× Drittelschaden).

den ein Resistenzanstieg geltend, der mit dem Anlangen auf der winterlichen Höhe der Widerstandsfähigkeit im Oktober endet. Man kann darin Anzeichen größerer Autonomie in der Jahresrhythmik als bei den vorher genannten Ericaceen sehen, zumal Pisek und Schießl dasselbe für die Frosthärte hervorhoben.

Liegen von *Hedera Helix* auch keine Jahresgänge der Frosthärte vor, so lohnte es sich doch, sie als ozeanisches Element in die Untersuchungen einzubeziehen. Hoher Frischwassergehalt gestattet den Efeublättern einen großen Jahresausschlag ihrer Trockenresistenz. Das im Tal viel später als auf dem Patscherkofel einsetzende Frostwetter ermöglichte es, daß im Zusammenhang mit der späten Blüte (bis Mitte Oktober) die sommerliche

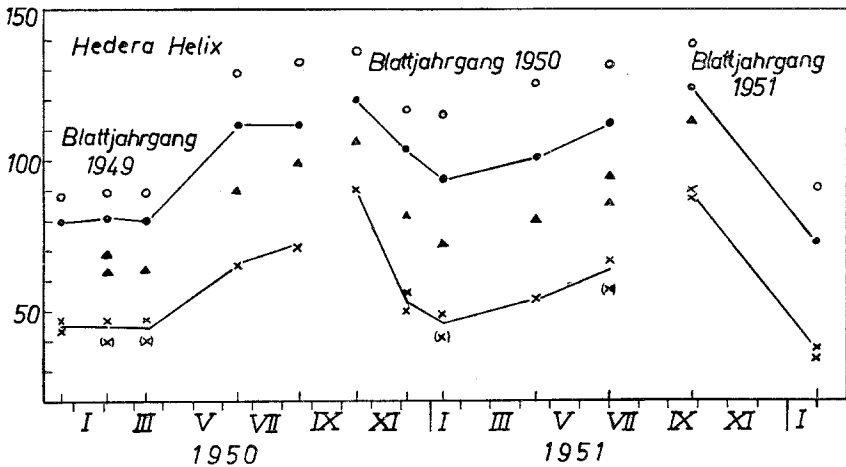


Abb. 3. Jahresgang der Austrocknungsresistenz vorjähriger Blätter von *Hedera Helix*. Erläuterung wie bei Abb. 2.

Aktivität und infolgedessen auch die hohe Empfindlichkeit weit in den Herbst hinein erhalten blieben (Abb. 3). In der kurzen Frist von 1—2 Monaten stellen sich die Blätter dann zur Winterruhe um, die mit maximaler Resistenz verbunden ist. Im allgemeinen folgt die Austrocknungsresistenz des Efeus dem Gang der Lufttemperaturen in 2 m Höhe, bleibt aber dann im Frühjahr etwas zurück. Wie bei *Arctostaphylos* beeinflusst das Altern der Blätter merklich den Resistenzwechsel, vor allem die Rückkehr zum Sommerwert.

Verwöhnungsversuche

Im Jänner 1951 und 1952 wurden Proben von *Pinus Cembra*, *Rhododendron ferrugineum* und *Hedera Helix* nicht nur im Freien aufgestellt, sondern auch im warmen Zimmer bei 18—20° C der Austrocknung überlassen, um den Einfluß eventueller Verwöhnung auf die Austrocknungsresistenz zu erkunden. Bis zum Eintreten erster Schäden verging mindestens eine Woche. Da wir uns bewußt waren, daß die zu erwartenden Schwankungen sich unterhalb des Ausmaßes des Jahresausschlages halten, also recht mäßig sein

würden, hatten wir uns auf diese drei Arten mit der größten Jahresschwankung der Austrocknungsresistenz beschränkt.

Sämtliche Versuchsobjekte senkten ihre Austrocknungsresistenz bezeichnenderweise zwar nicht bis aufs Sommerminimum (endogene Rhythmik!), wohl aber auf das herbstliche Ausmaß. Bei der Zirbe ging der kritische Wert um 48% seiner Jahresgesamtschwankung zurück (vom Jahresmaximum bei 70—76% Wassergehalt auf 81—95% Wassergehalt; Jahresminimum bei 100% Wassergehalt pro Trockengewicht); der Wert bei Drittschaden sank um rund 40% der Jahresschwankung (vom Maximum bei 53—54% Wassergehalt auf 61—67%; Minimum bei 75% Wassergehalt) zurück. Bei *Rhododendron* war die Einbuße 50% bzw. 52%, bei *Hedera* etwa 45% bzw. 40% der Jahresschwankung.

Obwohl es uns sehr verlocken würde, in obigen Ergebnissen spezifische Unterschiede in der Verwöhnbarkeit zu erblicken, wagen wir es doch nicht, diesen Stichproben solche Bedeutung zuzumessen. Vielmehr genügt uns schon die Tatsache, daß die winterliche Austrocknungsresistenz durch Wärme ebenso wie die Frosthärte und dieser gleichsinnig beeinflußt wird, als bemerkenswertes Indizium für die Verknüpfung der beiden Eigenschaften.

Kurze Besprechung und Zusammenfassung der Ergebnisse

1. Isolierte Nadeln von *Pinus Cembra*, *Picea excelsa* und Blätter von *Rhododendron ferrugineum*, *Arctostaphylos Uva-ursi*, *Loiseleuria procumbens* sowie von *Hedera Helix* wurden im Laufe von zwei Jahren zu allen Zeiten bei der für die betreffende Jahreszeit charakteristischen Temperatur der Austrocknung überlassen. An Hand definierter Schäden wurde jeweils der Grad der plasmatischen Austrocknungsresistenz, d. i. die Widerstandsfähigkeit des Plasmas gegen Schäden infolge hohen Wasserverlustes bestimmt. Er wird angegeben als jener Wassergehalt (bezogen auf das Blatttrockengewicht), den die Blätter noch aufweisen, wenn sie zu etwa 1—2% (kritischer Wassergehalt), um 10% (subletaler Wassergehalt) und zu einem Drittel geschädigt sind.

2. Die Austrocknungsresistenz weist eindeutig eine Jahresrhythmik auf: Bei allen untersuchten Arten nimmt die Resistenz im Herbst zu und verweilt während der Wintermonate auf ihrem Höhepunkt, von dem sie im Frühling allmählich wieder absinkt. Der Abstand der beiden Extremwerte ist von Art zu Art stark verschieden (Tabelle).

Setzt man den Wassergehalt (in % Trockengewicht), bis zu welchem die Blätter im Sommer austrocknen müssen, damit sie erste Schäden zeigen (kritischer Wassergehalt), = 100, so treten solche im Winter erst auf, wenn der Wassergehalt gesunken ist auf:

80%	. . .	<i>Loiseleuria procumbens</i>
80%	. . .	<i>Picea excelsa</i>
75%	. . .	<i>Pinus Cembra</i>
71,5%	. . .	<i>Arctostaphylos Uva-ursi</i>
67%	. . .	<i>Hedera Helix</i>
65%	. . .	<i>Rhododendron ferrugineum</i>

$\frac{1}{3}$ -Schäden werden im Winter bei 71–50% des entsprechenden Sommergehalts bemerkt:

- 71% . . . *Loiseleuria procumbens*
- 67% . . . *Arctostaphylos Uva-ursi*, *Pinus Cembra*
- 64% . . . *Picea excelsa*
- 54% . . . *Rhododendron ferrugineum*
- 50% . . . *Hedera Helix*

Am geringsten ist der Jahresausschlag bei *Loiseleuria*, etwas stärker schwankt die Resistenz bei den Nadelhölzern, besonders bei der Fichte (wenn Drittelschaden die Grundlage der Berechnung bildet). Den Koni-

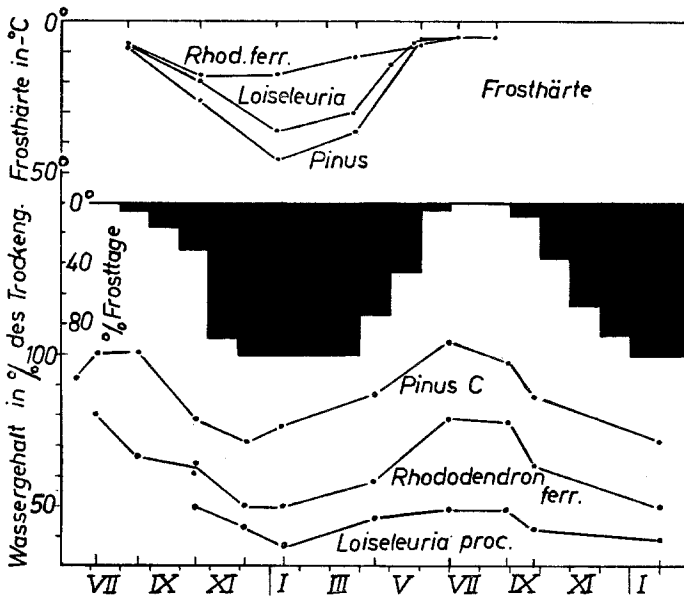


Abb. 4. Frosthärtigkeit in Minusgraden Celsius (nach Pisek und Schießl 1947) und Austrocknungsresistenz (als kritische Wassergehalte) von *Pinus Cembra*, *Rhododendron ferrugineum* und *Loiseleuria procumbens*. Frosthäufigkeit auf dem Patscherkofel (Frosttage in % Monatstage) während der Winter 1950/51 und 1951/52. Die Jahresgänge der Frosthärtigkeit und Austrocknungsresistenz verlaufen im wesentlichen konform mit den Temperaturverhältnissen (hier als Frosthäufigkeit dargestellt).

feren schließt sich *Arctostaphylos Uva-ursi* mit einer ähnlichen Breite der Jahresschwankung an. Alle diese Arten werden von *Rhododendron ferrugineum* und *Hedera* übertroffen.

Der jahreszeitliche Rhythmus der Austrocknungsresistenz stimmt allgemein und grundsätzlich mit dem der Frosthärtigkeit nach Ulmer (1937), Pisek und Schießl (1947) überein (Abb. 4). Beide Eigenschaften sind zum Teil endogen, zum Teil durch das augenblickliche Klima bedingt. Bei manchen Arten sind sie vorwiegend endogen („resistenzstabile Arten“), bei anderen stark temperaturabhängig („resistenzlabile Arten“). Bei

Rhododendron ferrugineum, das hinsichtlich der Frosthärte nach Pisek und Schießl (S. 48) ausgesprochen labil erscheint, finden sich unverkennbare Anzeichen, daß dasselbe auch hinsichtlich seiner Austrocknungsresistenz gilt.

3. Wenn auch spezifische Wasserkapazität, Form, Größe und Lage der Zellen im hoch differenzierten Spermatophytenblatt die Höhe der Austrocknungsresistenz beeinflussen (Iljin 1950), so kann die Jahresschwankung, die sich aus der Untersuchung gleichwertigen Materials derselben Individuen ergibt doch als rein plasmatisch im Sinne Höflers (1943) angesehen werden. Während eines Jahres ändert sich die Ausgestaltung, die Form und Größe der Zellen vorjähriger, reifer Blätter nicht so, daß ein maßgeblicher Einfluß dieser Gestaltsfaktoren auf die Resistenzschwankungen durch diese Änderungen zu befürchten wäre.

4. Die gleichzeitige und gleichsinnige Beeinflussung von Austrocknungsresistenz und Frosthärte durch den inneren Zustand (Wechsel zwischen Aktivitäts- und Ruhezeiten) wie auch durch thermische Einwirkung, möge diese nun natürlich (Witterung am Standort) oder aber künstlich (Enthärtungsversuche) die Pflanzen treffen, weist eindeutig darauf hin, daß beiden Arten pflanzlicher Resistenz eine gemeinsame plasmatische Komponente zugrunde liegt.

Man kann jedoch deshalb nicht erwarten, daß bei bestimmter Änderung der plasmatischen Grundlage die Frosthärte, die Austrocknungsresistenz oder gar die reichlich komplexe Dürre-resistenz sich alle stets gleichzeitig in ähnlichem Ausmaße ändern müßten. Jede dieser Resistenzen umfaßt außer der gemeinsamen Teileigenschaft der plasmatischen Resistenz noch andere Eigenschaften oder hängt von verschiedenen Umständen ab. So ist z. B. für die Dürre-resistenz alles, was die Wasseraufnahme erleichtert und die Wasserabgabe herabsetzt, in erster Linie maßgebend, während dies für die Frosthärte überhaupt keine Rolle spielt.

Literatur

- Arvidsson, I., 1951: Austrocknungs- und Dürre-resistenzverhältnisse einiger Repräsentanten ödländischer Pflanzenvereine nebst Bemerkungen über Wasserabsorption durch oberirdische Organe. Oikos, Suppl. 1, Kopenhagen 1951.
- Höfler, K., 1943: Über die Austrocknungsfähigkeit des Protoplasmas. Ber. dtsh. Bot. Ges. 60.
- 1950: Durch plasmatische Trockengrenzen bedingte Lebermoosvereine. Abstract of Comm., Int. Bot. Congr., Stockholm.
- H. Migsch und W. Rottenburg, 1941: Über die Austrocknungsresistenz landwirtschaftlicher Kulturpflanzen. Forschungsdienst 12.
- Iljin, W. S., 1927: Über die Austrocknungsfähigkeit des lebenden Protoplasmas der vegetativen Pflanzenzelle. Jb. wiss. Bot. 66.
- 1950: Über die Ursache der Resistenz von Pflanzenzellen gegen Austrocknung. Protoplasma 10.
- 1953: Über das Absterben der Pflanzengewebe durch Austrocknung und über ihre Bewahrung vor dem Trockentode. Protoplasma 19.
- 1954: The point of death of plants at low temperature. Bull. Assoc. Russe p. Rech. sc. a Prague I.
- 1955: Lebensfähigkeit der Pflanzenzellen in trockenem Zustand. Planta 24.

- Irmischer, E., 1912: Über die Resistenz der Laubmoose gegen Austrocknung und Kälte. Jb. wiss. Bot. 50.
- Keßler, W., und W. Ruhland, 1938: Weitere Untersuchungen über die inneren Ursachen der Kälteresistenz. Planta 28.
- Larcher, W., 1955: Schnellmethode zur Unterscheidung lebender von toten Zellen mit Hilfe der Eigenfluoreszenz pflanzlicher Zellsäfte. Mikroskopie 8.
- Levitt, J., 1951: Frost, drought and heat resistance. Ann. Rev. of Pl. Phys. 11.
- Meusel, H., 1945: Vergleichende Arealkunde. Berlin.
- Molisch, H., 1897: Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen. Jena.
- Oppenheimer, H. R., 1952: Zur Kenntnis der hochsommerlichen Wasserbilanz mediterraner Gehölze. Ber. dtsh. Bot. Ges. 50 A.
- Pisek, A., 1950: Frosthärte und Zusammensetzung des Zellsafts bei *Rhododendron ferrugineum*, *Pinus Cembra* und *Picea excelsa*. Protoplasma 39.
- und E. Berger, 1958: Kutikuläre Transpiration und Trockenresistenz isolierter Blätter und Sprosse. Planta 28.
- und R. Schießl, 1947: Die Temperaturbeeinflussbarkeit der Frosthärte von Nadelhölzern und Zwergsträuchern an der alpinen Waldgrenze. Ber. Naturw.-med. Verein Innsbruck 47.
- Rouschal, E., 1958: Zur Ökologie der Macchien I. Jb. wiss. Bot. 87.
- Seible, D., 1959: Ein Beitrag zur Frage der Kälteschäden an Pflanzen bei Temperaturen über dem Gefrierpunkt. Beitr. zur Biol. d. Pfl. 26.
- Spranger, E., 1941: Das Erfrieren der Pflanzen über null Grad mit besonderer Berücksichtigung der Warmhauspflanzen. Gartenbauwiss. 16.
- Ullrich, H., 1945: Biologische Kältewirkungen und plasmatische Frostresistenz. Protoplasma 38/1.
- Ulmer, W., 1957: Über den Jahresgang der Frosthärte einiger immergrüner Arten der alpinen Stufe sowie der Zirbe und Fichte. Jb. wiss. Bot. 84.