

# Untersuchungen über den Nadelfall der Koniferen.

Von

F. W. Neger und J. Fuchs.

Mit 22 Textfiguren.

## Einleitung.

Bei Gelegenheit der Untersuchungen über die Wirkung der schwefeligen Säure auf die Lebensfunktionen der Bäume (Neger und Lakon, 1914) war die Beobachtung gemacht worden, daß sich die einzelnen Nadelhölzer, wenn sie gasförmiger bzw. wässriger schwefeliger Säure ausgesetzt waren, hinsichtlich des Nadelfalles sehr verschieden verhalten.

So mußte vor allem auffallen, daß die Douglastanne nach der Einwirkung der schwefeligen Säure ihre Nadeln bei der geringsten Berührung verliert, auch wenn Zweige und Nadeln noch wasserreich sind, während die Fichte noch wochen- und monatelang nach der Räucherung ihre Nadeln behält, sofern nur dafür gesorgt wird, daß der Wassergehalt nicht unter ein gewisses Maß herabsinkt. Eine Zwischenstellung nehmen andere, wie *Tsuga* und *Abies*, ein.

Diese und einige andere Erfahrungen legten den Gedanken nahe, die Mechanik des Nadelfalles bei den verschiedenen Nadelhölzern näher zu untersuchen, um so mehr als — wie sich bei näherem Zusehen erwies — über diese Verhältnisse bis jetzt recht wenig bekannt ist. So bringt das neueste, hierfür in Betracht kommende Werk: „Kirchner-Löw-Schröters, Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas“ nur äußerst dürftige Angaben über die feineren anatomisch-physiologischen Vorgänge des Nadelfalles der Koniferen.

Die einzige Holzart, für welche nähere — wenn auch keineswegs erschöpfende — Mitteilungen gemacht werden, ist die Fichte; alle diesbezüglichen Angaben stützen sich auf die sorgfältige Untersuchung von Behrens (1886), welche auch die meisten anderen

Nadelhölzer mit Rücksicht auf den Nadelfall behandelt. Die hier zweifellos bestehende Lücke möglichst auszufüllen, ist der Zweck des ersten Teiles der nachstehenden Abhandlung.

In logischem Zusammenhang hiermit, sowie mit den oben zitierten Untersuchungen über die Wirkung der Abgase auf die Nadelhölzer stand, die Faktoren zu ermitteln, welche jene eigentümliche Rotfärbung der Nadeln vieler Koniferen verursachen, die unter den verschiedensten äußeren Bedingungen auftritt, am häufigsten in der Zeit des Überganges vom Winter zum Frühling, und in der Regel den Nadelfall zur Folge hat.

Die Versuche, diese Erscheinung zu erklären, sind zahlreich; keiner kann voll befriedigen. Alle entbehren bis jetzt noch der Sicherstellung durch das Experiment. Was dieser Rotfärbung der Nadeln aber noch ein besonderes Interesse verleiht, ist der Umstand, daß sie große Ähnlichkeit besitzt mit jenen Nadelverfärbungen, die als Folge der Wirkung saurer Gase beobachtet werden, und daher sehr häufig mit diesen verwechselt wird. Vom Standpunkt der Rauchexpertise ist es aber unbedingt notwendig, daß einmal der experimentelle Nachweis geliefert wird, daß nicht nur saure Gase, sondern auch andere äußere Faktoren jene charakteristische Nadelverfärbung zu bewirken vermögen, sowie daß ermittelt wird, welche Faktoren dies sind. Man bezeichnet die fragliche Erscheinung in der Regel mit dem Namen: Frosttrocknis (eventuell auch „Frostschütte“), wobei man von der Vorstellung ausgeht, daß Frost sowie Vertrocknung der Nadeln eine Hauptrolle spielen.

Die Erscheinung der „Frosttrocknis“ experimentell klar zu legen, wird also die Aufgabe des zweiten Teiles dieser Abhandlung sein.

---

## I. Kapitel.

### Die Mechanik des Nadelfalles der Koniferen.

#### a) Allgemeine Betrachtungen über die Ursachen des Blattfalles überhaupt.

Wiesner hat in einer Reihe von Untersuchungen die äußeren und inneren Ursachen des Blattfalles zu erforschen gesucht. Er unterscheidet neben den bekannten Erscheinungen des Herbst-, des Frostlaubfalles und des Laubfalles infolge von Altersschwäche

noch einen Treiblaubfall, einen Sommer- und Hitzelaubfall, sowie einen Laubfall infolge erhöhter Luftfeuchtigkeit.

Es sei zunächst der Versuch gemacht zu entscheiden, inwieweit die genannten Typen von Laubfall für die Nadelhölzer in Betracht kommen.

Dem Herbstlaubfall — (vgl. Wiesner, 1871) dem stets zeitlich mit dem Eintritt der kalten Jahreszeit zusammenfallenden Blattfall unserer sommergrünen Holzgewächse — sind nur die Gattungen *Larix*, *Pseudolarix*, *Glyptostrobus* und *Taxodium* unterworfen. Es liegt nicht im Rahmen dieser Arbeit, die kausalen Beziehungen des herbstlichen Laubfalles zu erörtern. Bekanntlich ist dies ein äußerst schwieriges Problem, das trotz sorgfältigen Untersuchungen noch immer nicht als gelöst betrachtet werden kann, indem zwei einander diametral gegenüberstehende Anschauungen sich zurzeit bekämpfen. Die Hauptvertreter derselben sind einerseits Klebs (1911), andererseits Volkens (1911).

Als Frostlaubfall bezeichnet Wiesner (1905) die vorzeitige Entlaubung unter dem Einfluß inframinimaler Temperatur, und zwar unterscheidet Wiesner hier zwei Möglichkeiten: „Entweder die Trennungsschicht erfriert und der eigentliche Blattkörper bleibt intakt, oder die Blattspreite erfriert ganz oder teilweise und die Trennungsschicht bleibt unberührt. Im ersteren Fall folgt der Blattfall unmittelbar der Frostwirkung, im letzteren Fall ist ein längerer Zeitraum erforderlich, bis auf die Frostwirkung die Laubablösung folgt.“

Bei den Laubhölzern kommen nach Wiesner beide Möglichkeiten in Betracht. Alle Anzeichen sprechen dafür, daß bei den Koniferen — außer etwa bei der Eibe — nur die letztere Art von Frostlaubfall vorkommt.

Im zweiten Teil dieser Arbeit soll auf die Vorgänge des Frostlaubfalls zurückgegriffen werden.

Der Blattfall infolge natürlichen Todes (Altersschwäche) ist charakteristisch für die älteren, d. h. mehr als einjährigen Assimilationsorgane sog. immergrüner Holzpflanzen und somit insbesondere der immergrünen Nadelhölzer. Nach den Beobachtungen von Wiesner können zwar auch die einjährigen Nadeln fast aller Koniferen nach Abschluß der ersten Vegetationsperiode abgeworfen werden; in der Regel aber erfolgt der Nadelfall erst viel später, z. B. nach 3 (Kiefer), nach 6 (Fichte), nach

10—12 Jahren (Tanne)<sup>1)</sup>. Weiteres über diese Art von Blattfall s. u.

Der von Wiesner sog. Treiblaubfall ist dadurch gekennzeichnet, daß er zeitlich zusammenfällt mit der Entwicklung des neuen Laubes, und kommt gleichfalls vorwiegend bei immergrünen Holzgewächsen vor.

Nur bei einigen sommergrünen Bäumen kann mit einer gewisser Einschränkung von Treiblaubfall gesprochen werden, z. B. bei einigen Eichenarten, deren im Herbst absterbende, aber im Winter noch hängen bleibende Blätter erst dann vollzählig abgeworfen werden, wenn das neue Laub zur Entwicklung kommt.

Wiesner (1904) sagt über den Treiblaubfall: „Die immergrünen Holzgewächse reagieren wenig auf die äußeren Einflüsse, welche bei sommergrünen rasch zur Entlaubung führen. Ihre Entlaubung ist also verhältnismäßig wenig von äußeren Einflüssen abhängig und sie besitzen in einem angeborenen Wechselverhältnis zwischen dem Treiben der Laubknospen und dem Abfall der Blätter das Hauptmittel, um das überflüssige Laub zu entfernen.“

Wiesner beobachtete namentlich bei Eibe und Fichte<sup>2)</sup> starken Nadelfall während der Zeit des Treibens.

Der oben erwähnte Treiblaubfall der Eiche, Buche, Hainbuche wird namentlich an Heckenpflanzen und geschneitelten Bäumen beobachtet, d. h. dann wenn die Blätter verhältnismäßig spät zur

1) Das Alter, welches die Nadeln unserer immergrünen Koniferen, wie *Abies*, *Picea*, *Pinus* usw., im günstigsten Fall erreichen, hängt außer von inneren durch Vererbung festgelegten Faktoren auch von äußeren Umständen, z. B. Lichtgenuß, Wasserversorgung, Feuchtigkeitsgehalt der Luft ab. So ist bekannt, daß die Kiefernadeln auf dünnen Standorten kaum 3 Jahre, auf frischem Boden 3—4 Jahre alt werden, ferner daß das Alter der Tannennadeln in reiner, feuchter Hochgebirgsluft (z. B. Korsika, Alpen) 10—12 Jahre und mehr beträgt, während es in trockener, unreiner Luft kaum 8 Jahre oder weniger erreicht.

Näheres über das Alter, das die Assimilationsorgane wintergrüner Laub- und Nadelhölzer erreichen können, siehe bei G. Kraus (1880).

2) Ob der erhöhte Nadelfall der Fichte im ersten Frühjahr wirklich als Treibfall zu bezeichnen ist, kann angezweifelt werden. Möglicherweise ist derselbe so zu erklären, daß die im Laufe des Winters aus irgendwelchen Gründen abgestorbenen, älteren Nadeln erst im Frühjahr zum Abfall gelangen, weil erst dann infolge der höheren Temperatur ein derartiger Wasserverlust eintritt, daß der Ablösungsmechanismus der Fichtennadel zur Geltung kommt. Fichtennadeln können nämlich, wenn sie längst abgestorben sind, noch wochen- und monatelang am Polster festhaften, wenn infolge tiefer Temperatur die Wasserabgabe unterbunden ist, wie man namentlich im Winter an zu Deckmaterial verwendeten Fichtenzweigen beobachten kann (s. Neger, 1911).

Entwicklung kommen. Nach Dingler (1905) ist das physiologische Alter eines Blattes maßgebend für den Zeitpunkt des Abfalls. Spät gebildetes Laub kann durch Frühfröste überrascht werden, ehe das normale Alter erreicht ist, und wird dann am Abfall gehindert, trotzdem die Trennungsschicht schon ausgebildet ist<sup>1)</sup>.

Als Sommerlaubfall bezeichnet Wiesner den fast unmerklich einsetzenden Blattfall bei Abnahme des absoluten Lichtgenusses, nachdem die Sonne ihren höchsten Stand erreicht hat. Für die Nadelhölzer, namentlich die immergrünen, kommt diese Art von Laubfall, nach Wiesner und Molisch (1886), nicht in Betracht.

Was schließlich den Hitzelaubfall anlangt, der nach Wiesner auf supramaximaler Erwärmung durch die direkten Sonnenstrahlen beruht, wobei die im Innern der Krone befindlichen Assimilationsorgane infolge geringerer Wärmestrahlung besonders gefährdet sind, so dürfte auch dieser Typus von Blattfall bei den Nadelhölzern keine allzugroße Rolle spielen; denn wie Wiesner selbst nachwies (1908), sind kleine nadelförmige Assimilationsorgane der Gefahr supramaximaler Erwärmung in viel geringerem Grade ausgesetzt als große breite Laubblätter. Wiesner ermittelte die Zeit, welche verstreicht, bis Blattgebilde von annähernd gleicher Konsistenz, aber verschiedener Größe, in den Brennpunkt einer der Sonne ausgesetzten

---

1) Lakon (1915) sucht das Hängenbleiben der Blätter von Eiche, Buche usw. im Winter so zu erklären, daß die spätentwickelten (physiologisch jungen) Blätter vom Frost überrascht werden, ehe noch eine Trennungsschicht gebildet worden ist, und deshalb nicht abfallen können. Offenbar hat Lakon bei seiner Beobachtung unterlassen, die Blätter auf die Anwesenheit einer Trennungsschicht hin zu untersuchen.

Im Januar 1915 wurden Zweige von Buche und Eiche, deren Blätter noch fest saßen, ins warme Zimmer gebracht, und zwar wurde die eine Hälfte (jeder Art) trocken gehalten, während die übrigen mit der Schnittfläche ins Wasser eintauchten. Eine Trennungsschicht war an allen in normaler Weise ausgebildet. Nach ca. 2 Monaten trat Blattfall ein (bei Buche früher als bei Eiche), aber nur an jenen Zweigen, welche in Wasser tauchten; die mikroskopische Untersuchung zeigte, daß jetzt unter der Trennungsschicht eine Korksicht entstanden war, durch welche erst der Blattfall eingeleitet wurde. Offenbar stand die Bildung dieser Korksicht mit dem beginnenden Treiben in Beziehung und insofern ist der Abfall der überwinterten Blätter von Buche, Eiche usw. im Frühjahr ein echter Treiblaubfall.

Andererseits scheinen diese Tatsachen darauf hinzuweisen, daß für das Zustandekommen des Blattfalles im Herbst außer der Anwesenheit einer Trennungsschicht noch andere — uns zunächst unbekannt — Bedingungen verwirklicht sein müssen, vielleicht, wie Dingler meint, ein gewisses Lebensalter, was dann allerdings, entgegen der Ansicht von Klebs, dafür spräche, daß innere (vererbte) Anlagen die Periodizität mit bestimmen.

Linse gebracht, anfangen zu brennen. So fand er, daß Phylloiden einer *Acacia*-Art schon nach 9 Sekunden, Blätter einer *Erica*-Art erst nach 40—50 Sekunden Feuer fingen, und leitet hieraus den Satz ab, daß eine weitgehende Laubzerteilung, bezw. kleindimensionale Ausbildung der Assimilationsorgane infolge der durch die relativ große Oberfläche gegebenen raschen Wärmeableitung — verbunden mit außerordentlich leichter Durchstrahlbarkeit — einen weitgehenden Wärmeschutz sichert. Die Kleinblättrigkeit vieler Pflanzen der südeuropäischen Macchie (*Asparagus*, *Erica*, viele Labiaten, Caryophyllaceen u. a.) kann in diesem Zusammenhang erwähnt werden.

Offenbar sind auch die meisten Nadelhölzer durch die Form und Kleinheit ihrer Assimilationsorgane gegen die Gefahr einer supramaximalen Erwärmung vorzüglich geschützt, so daß der Hitzelaubfall für sie kaum jemals in Betracht kommt.

Wiesner glaubt gleichwohl Fälle von Hitzelaubfall bei *Pinus*-Arten beobachtet zu haben, fand aber gleichzeitig, daß die jüngeren Nadeln gegen übermäßige Erwärmung weit resistenter sind als ältere, vermutlich deshalb, weil erstere infolge besserer Wasserversorgung die Temperaturregelung leichter durchzuführen vermögen als letztere.

Eine besondere Behandlung beansprucht der Laubfall infolge erhöhter Luftfeuchtigkeit. Es ist bekannt, daß die Sprosse vieler Laubhölzer, wenn sie in einen dauernd feuchten Raum gebracht werden, ihre Blätter fallen lassen. Anscheinend ist die Unterbindung der Transpiration der wirksame Faktor für die Ablösung der Blätter und es liegt nahe, auch den natürlichen herbstlichen Laubfall der sommergrünen Holzgewächse mit einer Stockung der Transpirationstätigkeit in kausale Beziehung zu bringen<sup>1)</sup>.

Welcher Faktor auch den Blattfall im dauernd feuchten Raum herbeiführen möge (ob Transpirationshemmung oder andere Stö-

---

1) Wiesners Versuch — künstliche Entfernung der Blattspreite, in deren Folge sich dann die Blattstiele von selbst ablösen — scheint für diese Auffassung zu sprechen. Wiesner selbst hat später nach einer anderen Erklärung gesucht und glaubte eine solche in der Anhäufung von  $\text{CO}_2$  im abgeschlossenen Raum gefunden zu haben. Dagegen sprechen aber die Erfahrungen von Furlani (1906) und H. Fischer (1912), die zeigen, daß alle Stoffwechselvorgänge durch eine Erhöhung des  $\text{CO}_2$ -Gehaltes angeregt werden und denen zufolge die Ablösung der Blätter infolge von  $\text{CO}_2$ -Anreicherung schwer verständlich wäre, sowie die Tatsache, daß, wie Pfeffer (1904) mitteilt, Entziehung von  $\text{CO}_2$  den Blattfall zur Folge haben kann.

rungen des Stoffwechselprozesses), jedenfalls sind die immergrünen Nadelhölzer gegen derartige Einflüsse ziemlich unempfindlich, wobei ihnen nicht zum wenigsten die derbe Beschaffenheit der Cuticula und die Gewohnheit mit ihrem Wasserkapital hauszuhalten, sowie vielleicht auch die Eigentümlichkeit, eine innere Atmosphäre<sup>1)</sup> zu besitzen, welche sie bis zu einem gewissen Grad von der umgebenden unabhängig macht, zugut kommen mag.

Wenn die Blätter immergrüner Holzgewächse also wenig oder gar nicht auf äußere Störungen der Stoffwechselvorgänge reagieren, so wird man sich fragen müssen: welche Umstände sind es dann, die den normalen Blattfall<sup>2)</sup> herbeiführen. Wiesner hat gezeigt, daß der Blattfall sowohl bei Laub- als auch bei Nadelhölzer mit steigendem Alter zunimmt.

Mit dem Altern der Blätter sind dieselben Vorgänge verbunden, die wir auch sonst an alternden Organen beobachten, nämlich ein allmähliches Sinken des Wassergehaltes, wie man leicht beobachten kann, wenn man den Wassergehalt der einzelnen Nadeljahrgänge eines mehrjährigen Nadelholztriebes bestimmt (z. B. bei Tanne: 1jährig 57,34%, 2jährig 56,92%, 3jährig 56,17%, 4—5jährig 55,29% usw.<sup>3)</sup>). Demgemäß wird die Saugkraft, bezw. die Verdunstungsgeschwindigkeit der jüngeren Blätter größer sein als die der älteren, und es wird sehr bald von selbst ein Wettkampf der einzelnen Nadeljahrgänge einstellen, bei dem die älteren sich im Nachteil befinden.

Dies wird aber anderweitige Störungen des Stoffwechsels zur Folge haben, m. a. W.: auch bei den immergrünen Holzgewächsen, deren Blätter, wie wir gesehen haben, nahezu unempfindlich sind gegen äußere Schwankungen der Lebensfaktoren, sind es im letzten Ende Stoffwechselvorgänge, welche den Blattfall vorbereiten, welche aber ihre Ursache in den Altern der Zellen<sup>4)</sup> haben.

1) Sog. homobarische Blätter (s. Neger, 1912).

2) Den wir oben kurzweg als Blattfall infolge von Altersschwäche bezeichnet haben.

3) Diese Bestimmung des Wassergehalts ist im Winter ausgeführt worden.

4) Wobei das Alter der einzelnen Nadeljahrgänge allerdings keine absolut feste Zahl ist, sondern entsprechend den äußeren Lebensbedingungen innerhalb gewisser Grenzen schwankt (s. S. 611).

Die dem Blattfall vorangehenden Stoffwechselstörungen wurden schon frühzeitig erkannt, namentlich von Ebermayer (1876), Weber u. a. Nachdem dann Wehmer (1892) darauf aufmerksam gemacht hatte, daß infolge falscher Interpretierung der Analysenresultate die Abwanderung der Mineralstoffe aus absterbenden Blättern nicht als einwandfrei erwiesen gelten kann, wurde die ganze Frage erneut von Ramann (1912)

Man wird also, wie dies schon Dingler tat, dem physiologischen Alter eines immergrünen Blattes für den Zeitpunkt des Falles eine nicht geringe Bedeutung beimessen müssen.

Schwere Störungen des normalen Lebensganges durch mächtig wirkenden Faktoren sind es schließlich auch, wenn infolge der Einwirkungen giftiger Gase wie  $\text{SO}_2$ ,  $\text{HCl}$ ,  $\text{HF}$ ,  $\text{SiF}_4$  u. a. die Nadeln der immergrünen Koniferen frühzeitig zu Boden fallen. Wie an anderer Stelle (1914) ausgeführt wurde, beeinflussen giftige Gase sowohl den Assimilations- wie den Transpirationsvorgang in sehr ungünstigem Sinn, den letzteren derart, daß zunächst die Wasserabgabe gesteigert, die Wasserbewegung im Innern der Achse aber herabgesetzt wird, was dann früher oder später zu einer Vertrocknung der Blätter — und in der weiteren Folge zum Abfall — führt.

Wenn somit die physiologische Ursache des Blattfalles in den meisten Fällen in einer Herabsetzung bzw. Störung der Stoffwechselfvorgänge zu suchen sein wird, so ist damit noch nicht der Ort bestimmt, an welchem die Ablösung erfolgt, d. h. es bedarf hiezu eines besonderen anatomischen Vorganges.

Bei den ältesten Autoren, von welchen hier nur Schacht genannt sein möge (1856), finden wir die Ansicht vertreten, daß die Blätter durch eine Korkschicht abgetrennt würden, und diese Vorstellung behielt ihre Geltung — selbst Th. Hartig schloß sich ihr (1878) noch an — trotzdem daß schon im Jahr 1860 H. v. Mohl ihre Unrichtigkeit nachgewiesen hatte. 1879 bestätigte Bretfeld die Ausführungen H. v. Mohls; er erkannte, daß die Korkbildung nicht die primäre, sondern eine für den Blattlösungsvorgang selbst unwesentliche sekundäre Erscheinung ist. Bei den baumartigen Monokotylen, Aroideen, Orchideen usw. fand Bretfeld die Trennungszone, längs der die Ablösung erfolgt, schon im Jugendzustand ausgebildet. Weitere Beiträge in dieser Richtung wurden geliefert von Fouilly (1899), Tison (1900), Löwi (1906), Lee (1911) u. a.

Die anatomischen Verhältnisse des Blattabfalles der Nadelhölzer waren, von der oben zitierten Behrens'schen Abhandlung abgesehen, noch wenig berücksichtigt worden.

---

und Swart (1914) untersucht und dabei die Richtigkeit der alten Theorie von der Rückwanderung der Aschenbestandteile aus ablebenden Blättern definitiv bewiesen.

1) Eine kurze Übersicht über die geschichtliche Entwicklung dieser Frage gibt H. v. Mohl in der zitierten Arbeit.

Es soll nun im folgenden versucht werden, die Vorgänge des Blattabfalles dieser Pflanzengruppe nach ihrer physiologischen und anatomischen Seite hin vergleichend zu betrachten.

## b) Eigene Untersuchungen über den Nadelfall der Koniferen.

### 1. Physiologische Ursachen des Nadelfalles.

Daß Wasserverlust in den meisten Fällen dem Nadelfall vorausgeht, ergab sich aus einer Reihe von Wasserbestimmungen.

Nadeln, welche zum Abfallen reif waren — oft genügte ein schwacher Stoß —, waren durchweg wasserärmer als benachbarte festhaftende; z. B. bei einem Exemplar von *Abies magnifica* des forstbotanischen Gartens, das durch Frost gelitten hatte, wurden die Werte 57 % bzw. 47 % (als Wassergehalt) ermittelt.

Besonders leicht lassen *Picea* und *Tsuga* ihre Nadeln beim Austrocknen fallen. Um zu ermitteln, wie weit der Wassergehalt gesunken sein muß, damit dieser Vorgang eintritt, wurden im Winter 1913/14 frische, gesunde Triebe zum Trocknen ins warme Zimmer gebracht. Sowie die ersten Nadeln sich zum Abfall anschickten, wurde der Wassergehalt derselben festgestellt und folgende Werte gefunden:

<i>Picea</i>	. . . .	20,3 %,
<i>Tsuga</i>	. . . .	32,8 „

Der Wassergehalt frischer Nadeln (gleiches Alter, vom gleichen Sproß) betrug:

<i>Picea</i>	. . . .	62,2 %,
<i>Tsuga</i>	. . . .	65,2 „

Es bedarf also eines Wasserverlustes von 41,9 % (bei *Picea*) und 32,4 % (bei *Tsuga*), damit die Nadeln zum Abfall kommen.

Daß die Nadeln der Fichte selbst im abgestorbenen Zustand bis zu einem gewissen Grad von der noch lebenden Achse her mit Wasser versorgt werden und daher nicht sofort abfallen, sofern der Wasserverlust nicht sehr schnell erfolgt, geht aus folgendem kleinen Versuch hervor.

Einige Triebe einer Fichtentopfpflanze wurden einer mäßigen Wirkung des Föhnapparats<sup>1)</sup> ausgesetzt, bis die vom warmen Luft-

1) Bei intensiver Wirkung des Föhnapparats fallen die Nadeln natürlich sogleich ab.

strom getroffenen Nadeln getötet waren, was an einer nachträglich sich einstellenden schwachen Rötung erkennbar war. Der Wassergehalt war dabei auf 45 % gesunken, befand sich also noch weit über dem oben ermittelten kritischen Punkt (von 20,3 %). Die Pflanze stand dann, gut bewässert, noch wochenlang im geheizten Zimmer an einem sonnigen Fenster, ohne daß an den getöteten Trieben Nadelfall eintrat. Wenn dagegen ein solcher Sproß abgeschnitten wurde, so fielen die abgestorbenen Nadeln schon nach 1—2 Stunden bei der geringsten Berührung ab.

Es kann nach diesem Versuch kein Zweifel darüber bestehen, daß getötete Fichtennadeln in geringem Maße aus der noch lebenden Achse Wasser nachziehen.

Starker lokaler Wasserverlust wurde auch dadurch erzielt, daß die Nadeln eines Teiles der Spreite beraubt wurden<sup>1)</sup>.

Die Versuche wurden teils an Topfpflanzen ausgeführt — die, zwar noch in Winterruhe, aber im geheizten Zimmer standen —, teils an Bäumen im Freien (im Botanischen Garten), vorwiegend zur Zeit des Treibens, teils mit abgeschnittenen Zweigen (gleichfalls zur Zeit des Treibens), und zwar mit folgenden Pflanzen: *Taxus baccata*, *Picea excelsa*, *Tsuga canadensis*, *Abies Nordmanniana*, *Pseudotsuga Douglasii*, *Larix europaea*, *Cedrus Deodara* und *Pinus strobus*.

Das Ergebnis der ersten Versuchsreihe (Topfpflanzen) war im allgemeinen ein baldiges Abfallen der austrocknenden (angeschnittenen) Nadeln. Eine Ausnahme machte nur *Abies*. Die Nadelstümpfe wurden 5—6 Wochen lang nicht abgeworfen, bis Anfang April Saftsteigen eintrat; nun fielen sie sämtlich innerhalb 14 Tagen ab. Der Abfall ist also bei *Abies* offenbar nicht auf Rechnung der Austrocknung, sondern des Treibens zu setzen.

---

1) Um zu ermitteln, welche Rolle dabei etwa der Wundreiz spielen könnte, wurden die Versuche zunächst in der Weise angestellt, daß die obere Schnittwunde durch eine Wachs-Kollophoniummischung wieder geschlossen wurde (in diesem Fall wäre also der Wundreiz allein tätig, während bei Weglassung dieses Verschlusses Wundreiz und Wasserverlust zusammen wirkten). Es zeigte sich, daß Nadelfall nicht eintrat, wenn etwa nur die obere Hälfte der Nadel beseitigt und die Wunde luftdicht abgeschlossen wurde.

Wenn dagegen die Nadel bis auf ein wenige Millimeter langes Stück der Basis entfernt wurde, dann fiel dieser Stummel nach kurzer Zeit ab, auch wenn die Wundfläche verklebt war.

Die Versuche wurden deshalb — um den Wundreiz auszuschließen — in der Weise angestellt, daß stets nur die obere Nadelhälfte oder nur die Spitze abgeschnitten wurde.

Die zweite Versuchsreihe im Freien an treibenden Pflanzen hatte das Resultat, daß die Nadelstümpfe von *Picea*, *Tsuga*, *Larix*, *Cedrus*, *Taxus* wochenlang gesund blieben und nicht abfielen.

Anders verhielt sich auch hier wieder *Abies* (eine Mittelstellung nahm *Pseudotsuga* ein); bei ersterer Gattung wurden die Stümpfe ausnahmslos bald abgeworfen.

Dieser auffallende Gegensatz ist nicht leicht zu erklären. Es hat den Anschein, als ob die Nadelstümpfe der erstgenannten Gat-



Fig. 1. *Abies pectinata*.

Links in Wasser stehend, starker Nadelfall; rechts trocken, kein Nadelfall.

tungen (*Picea*, *Cedrus* usw.), die, wie wir gesehen haben, im Winterzustand infolge von Austrocknung (am reichlichsten die angeschnittenen und daher der Vertrocknung preisgegebenen) leicht abfallen, an treibenden Pflanzen von der Achse her gut mit Wasser versorgt und so am Abfallen gehindert wurden.

Bei der Tanne dagegen (z. T. auch *Pseudotsuga*), deren Trennungsschicht aus toten Zellen besteht, die sehr viel Luft enthalten (s. u.), scheint die Wasserversorgung von der Achse her auf

Schwierigkeiten zu stoßen und demgemäß wird die Nadel abgestoßen, wobei — im Zusammenhang mit dem Treiben — ein unter der Trennungsschicht entstehendes Korkgewebe sein übriges tut.

Besonders interessant war das Ergebnis der dritten Versuchsreihe mit abgeschnittenen Zweigen, die teils in Wasser tauchten, teils von unten her der Vertrocknung preisgegeben waren. Es läßt sich am anschaulichsten in einer Tabelle veranschaulichen.



Fig. 2. *Picea excelsa*. Links trocken, starker Nadelfall; rechts in Wasser, kein Nadelfall.

	Nadelfall: +, kein Nadelfall: —	
	in Wasser tauchend	trocken
<i>Abies</i> . . . . .	+	—
<i>Picea</i> . . . . .	—	+
<i>Tsuga</i> . . . . .	—	+
<i>Cedrus</i> . . . . .	—	+
<i>Larix</i> . . . . .	—	+
<i>Taxus</i> . . . . .	—	+
<i>Pseudotsuga</i> . . . . .	—	+

(Bildlich sind hier nur *Abies*, *Pseudotsuga*, *Picea* und *Taxus* dargestellt, Fig. 1—4.)

Auch dieser Versuch spricht dafür, daß die Nadeln von *Picea*, *Tsuga* usw. — auch die angeschnittenen — von der Achse her mit Wasser versorgt werden (wo solches zur Verfügung steht) und daher nicht abfallen, daß dagegen die Wasserversorgung der Tannennadeln erschwert ist (lufthaltige Trennungsschicht<sup>1)</sup>).

Daß an den trocken gehaltenen Tannenzweigen die Nadeln<sup>1)</sup> so sehr fest haften, ist vermutlich darauf zurückzuführen, daß die oberhalb und unterhalb der Trennungsschicht befindlichen Gewebe

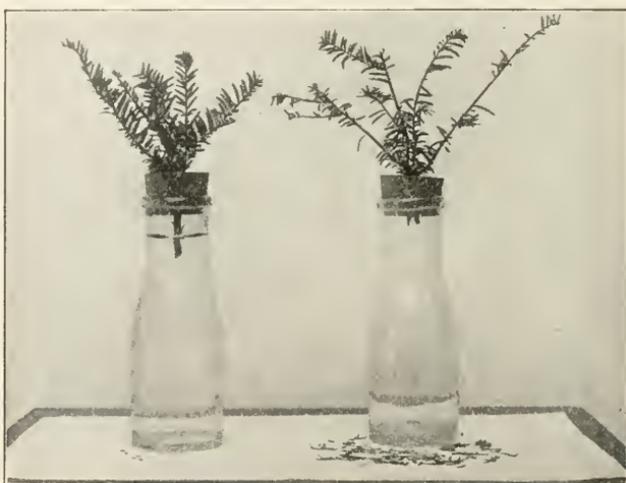


Fig. 3. *Taxus baccata*.

Links in Wasser tauchend, kein Nadelfall; rechts trocken, starker Nadelfall.

sich (bei Eintrocknung) in gleichem Maße zusammenziehen und daher ein Antagonismus zwischen beiden Geweben nicht zustande kommt.

Jedenfalls findet so das zähe Haften der Nadeln an Tannenzweigen (Herbar, Deckmaterial) eine plausible Erklärung.

Ein Nebenversuch bezweckte die Feststellung, ob durch Erhöhung der Luftfeuchtigkeit das bisher gewonnene Bild des Nadelfalles der Koniferen eine Änderung erfährt.

1) Bezw. Nadelstümpfe.

Über eine Topfpflanze von *Abies Nordmanniana* sowie über abgeschnittene, in Wasser tauchende Zweige von *Abies Nordmanniana*, *Tsuga canadensis*, *Pseudotsuga Douglasii*, *Cedrus Deodara*, *Pinus strobus*, *Taxus baccata* wurden Glasglocken gestülpt. Die Nadeln waren in der üblichen Weise in der oberen Hälfte gestutzt. Die Beobachtung erstreckte sich auf einen Zeitraum von 3 Wochen. Der Feuchtigkeitsgehalt der Luft betrug andauernd 90–95 %.



Fig. 4. *Pseudotsuga Douglasii*.

Links in Wasser stehend, kein Nadelfall; rechts trocken, schwacher Nadelfall, vorwiegend der älteren Nadeln.

Bei sämtlichen Arten blieben die Stümpfe haften<sup>1)</sup>.

Bemerkenswert ist namentlich das Verhalten von *Abies*, deren Nadelstümpfe offenbar deshalb nicht abfielen, weil durch die feuchte Atmosphäre eine Austrocknung derselben verhindert wurde.

1) Auch dieser Versuch zeigt, daß — mäßige Beschneidung der Nadeln vorausgesetzt — der Wundreiz vernachlässigt werden kann.

Wenn sich auch aus den geschilderten Versuchen im allgemeinen der Schluß ziehen läßt, daß die Austrocknung der Nadeln — wenigstens bei den zum Versuch herangezogenen Arten — auf die eine oder andere Weise für den Nadelfall von ausschlaggebender Bedeutung ist, so darf dieser Schluß nicht ohne weiteres verallgemeinert werden; denn die Douglastanne nimmt unter gewissen Umständen eine Sonderstellung ein.

Bei dieser Art wurde nämlich beobachtet, daß die jüngeren und älteren Nadeln ein verschiedenes Verhalten zeigen.



Fig. 5. *Pseudotsuga Douglasii*.

Nach Vortrocknung in Wasser gelegt; die jüngsten Nadeln (1913) fallen ab, während die älteren (1912, 1911 usw.) haften bleiben.

Wenn abgeschnittene Zweige von *Ps. Douglasii* mit etwa sechs Nadeljahrgängen an der Luft liegen bleiben, dann lösen sich vorwiegend die Nadeln der älteren Jahrgänge (3—12jährig) ab, während die jüngeren (1—3jährig) noch lange Zeit fest haften.

Wenn aber vorgetrocknete Zweige, deren ältere Nadeln noch größtenteils fest sitzen, in Wasser gelegt werden, dann findet eine glatte Ablösung vorwiegend der jüngeren Nadeln statt, während nur die älteren am Zweig sitzen bleiben (Fig. 5).

Eine Erklärung für dieses merkwürdige verschiedene Verhalten zu geben, wird nicht leicht sein.

Noch auffallender ist der Nadelfall der Douglastanne, zuweilen auch der Weißtanne, nach Einwirkung wässeriger oder auch gasförmiger schwefeliger Säure. In beiden Fällen ist der Zusammenhang zwischen Nadel und Achse derart gelockert, daß trotz ungeminderten Wassergehalts die Nadeln bei der geringsten Berührung abfallen.

Dieses Verhalten steht in bemerkenswertem Gegensatz zu dem der Fichte, bei welcher nach Abtötung durch  $\text{SO}_2$  niemals Nadelfall eintritt, sofern der Wassergehalt der Nadeln unverändert bleibt.

Es verdient erwähnt zu werden, daß bei Einwirkung eines alkalischen Giftes (z. B.  $\text{NH}_3$ ), an Stelle der  $\text{SO}_2$ , der Nadelfall der Douglastanne ausbleibt, ebenso, wenn die mit  $\text{SO}_2$  behandelten Zweige nachträglich in  $\text{NH}_3$ -Dampf gebracht werden.

Man wird nicht fehl gehen, hieraus den Schluß zu ziehen, daß die schwefelige Säure in irgend einer Weise eine mazerierende Wirkung auf die Zellen der Trennungsschicht auszuüben vermag.

## 2. Die Anatomie des Nadelfalles.

Behrens, der die anatomischen Vorgänge beim Nadelfall der Koniferen zuerst eingehender studiert hat (1886), unterscheidet folgende Arten des Blattabwurfs:

- α) Abwurf infolge einer sekundär angelegten Trennungsschicht im Blattstiel: alle Taxaceen (mit Ausnahme von *Dacrydium*).
- β) Abwurf durch den Korkmantel der Achse: Cupressaceen, Taxodiaceen, Araucariaceen.
- γ) Abwurf durch eine schon frühzeitig — vor der fertigen Ausbildung des Blattes — angelegte Trennungsschicht: die meisten Abietaceen (außer *Pinus*).

Nach Behrens bildet *Abies* den Übergang vom zweiten zum dritten Typus, indem angeblich die zwar vorhandene Trennungsschicht an dem Zustandekommen des Blattabfalls nicht beteiligt wäre, dieser vielmehr durch eine unter der Trennungsschicht entstehende Lentizelle erfolgt. Wir können die Auffassung von Behrens nicht teilen, wie später gezeigt werden soll.

### α) Nadelfall der Taxaceen.

Wir haben von dieser Familie hauptsächlich *Taxus* untersucht. Ergänzend zu den Angaben von Behrens sei bemerkt,

daß die Ablösung ebenso wie bei den Dikotylen durch ein kurz vor dem Nadelfall entstehendes Folgeremistem erfolgt, daß aber kein Auseinandertreten der Zellen mit intakten Wänden aus dem Verband stattfindet. Die Trennungsschicht besteht aus Zellen mit ungemein dünnen, zarten Wänden, die quer zur Längsachse der Nadel verlaufen (Fig. 6).

Ferner ist hervorzuheben, daß das Absterben der Blätter bei der Eibe durchaus nicht immer eine Ablösung zur Folge haben muß. Man kann sehr häufig beobachten, daß die Nadeln ganzer

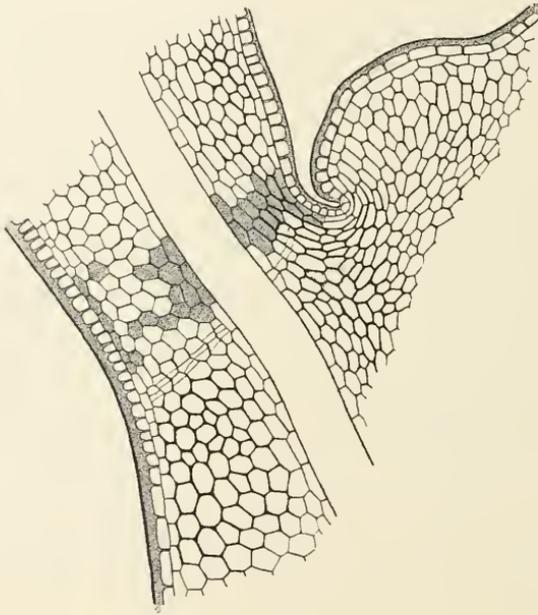


Fig. 6. *Taxus baccata*.

Trennungsschicht aus sehr zarten, meristematisch bleibenden Zellen bestehend, welche den Treiblaubfall verursacht. Vergr.  $53\frac{1}{2}$ .

Triebe abgestorben sind, ohne daß ein Abfall eintritt; sie haften im Gegenteil sehr fest und beim Versuch, die Nadeln abzulösen, brechen sie an einer beliebigen Stelle des Blattstiels oder der Spreite ab. Dies hat darin seinen Grund, daß dann keine Trennungsschicht gebildet wurde; gewöhnlich ist in diesem Fall auch die Achse abgestorben.

In dem oben beschriebenen Fall der Bildung einer Trennungsschicht — man beobachtet diese namentlich in der Zeit des Treibens und insofern hat der normale (in der Natur besonders im Früh-

jahr sich abspielende) Nadelfall der Eibe durchaus den Charakter eines Treiblaubfalles — gehen der Entstehung des Folgeremistems eigentümliche Umänderungen in den nahe dem Blattstiel liegenden Mesophyllzellen voraus. Der Inhalt der letzteren färbt sich braun, es entstehen offenbar Degenerationsprodukte und reichlich fettes Öl. Auch in dem Gefäßbündel sind solche Inhaltsveränderungen nachweisbar. Allem Anschein nach wird der Zusammenhang des Blattes mit der Achse nicht — wie bei den Dikotylen — durch ein einfaches Zerreißen, sondern durch eine Art Mazeration unterbrochen.

Außer dieser Art von Nadelfall — wir dürfen sie wohl als die normale bezeichnen — kommt bei der Eibe noch eine zweite vor.

Wenn im Winterzustand — an Topfpflanzen — die obere Hälfte der Nadel abgeschnitten wird, so erfolgt in Kürze — sei es infolge von Austrocknung, sei es durch den Wundreiz — eine spontane Ablösung des Nadelstumpfes, und zwar genau an der gleichen Stelle, wo sonst das Folgeremistem sich bildet, merkwürdigerweise ohne daß auch nur eine Spur einer sekundär gebildeten Trennungsschicht zu erkennen wäre.

Es muß dahingestellt bleiben, wie zu erklären ist, daß trotz des Mangels einer Trennungsschicht die Ablösung stets an der gleichen scharf umschriebenen Stelle des Blattstiels erfolgt.

### §) Nadelfall der Cupressaceen und Taxodiaceen.

Von Cupressaceen wurde *Juniperus chinensis*, als Vertreter der Sektion *Sabina*, und *J. alpina*, als Vertreter der Sektion *Oxycedrus*, untersucht, von Taxodiaceen *Taxodium distichum*, *Sequoia sempervirens* und *Cryptomeria japonica*.

Die Nadeln der beiden *Juniperus*-Arten werden durch Peridermbildung abgeworfen, doch besteht hinsichtlich des Zeitpunktes und der Art der Bildung ein wesentlicher Unterschied. Bei *Juniperus alpina* besitzen die zweijährigen Sproßabschnitte schon Periderm, die Ablösung der Nadeln erfolgt jedoch erst nach 4—5 Jahren. Inzwischen stirbt wohl die eine oder andere Nadel ab und wird auf die von Behrens geschilderte Weise abgetrennt (Fig. 7).

An den Sprossen von *J. chinensis* tritt Peridermbildung erst nach 3—4 Jahren ein und gleichzeitig damit erfolgt Abschnürung aller Nadeln. Dieselben bleiben aber noch lange Zeit haften.

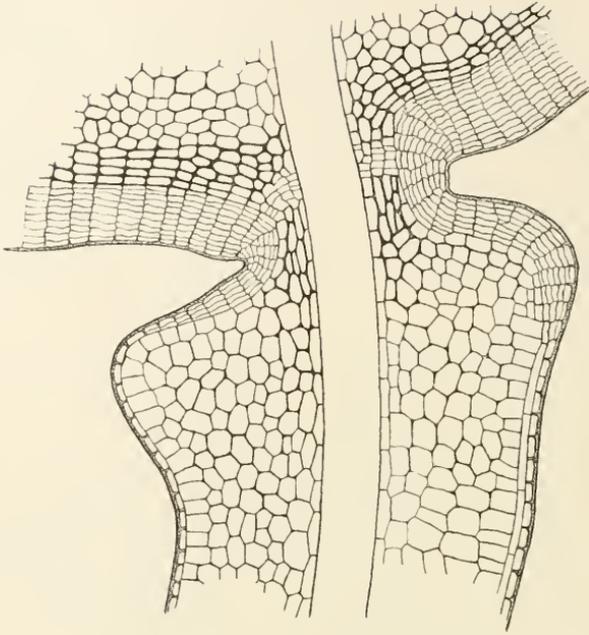


Fig. 7. *Juniperus alpina*.  
Abstoßen der Nadel (4-jährig) durch Peridermbildung. Vergr. 60.

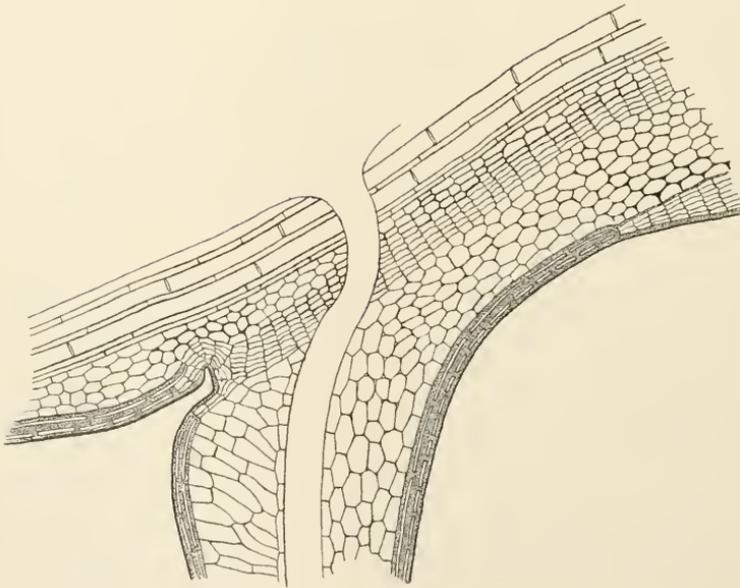


Fig. 8. *Juniperus chinensis*.  
Das die Nadel abschneidende Periderm vereinigt sich im weiteren Verlauf nach unten mit dem äußeren Rindenperiderm. Es handelt sich hier um eine Nadel an der oberen Grenze des Periderms. Vergr. 30.

Wenn es vorkommt, was nicht selten ist, daß schon im 1., 2. oder 3. Jahr die eine oder andere Nadel abstirbt, so wird sie durch ein „tief im Innern der Rinde aus der dem Phloem angrenzenden Parenchym-schicht entstehendes Phellogen“<sup>1)</sup> abgegliedert (Fig. 8).

Diesen anatomischen Unterschieden gemäß spielt sich der Nadelfall beim Austrocknen eines Zweiges verschieden ab. Beim Typus *Oxycedrus* genügt, entsprechend der schmalen Ansatzstelle der Nadel, schon eine schwache Berührung, um die Ablösung herbeizuführen. Die mit breiter Fläche der Achse aufsitzenden Nadeln der *Sabina*-Arten dagegen bleiben haften. Vermutlich spielt bei *Oxycedrus* ein Antagonismus zwischen austrocknendem Blattgewebe und frischem, wasserreichem Rindengewebe eine Rolle; bei *Sabina* dagegen fehlt dieser Antagonismus, denn sowohl das Blatt wie das äußere Rindengewebe sind wasserarm geworden.

Bezüglich der Abschnürung der Nadeln bei *Sequoia*, *Cryptomeria* und *Taxodium* können wir den Angaben von Behrens nichts hinzufügen.

#### γ) Nadelfall der Abietaceen.

Von Abietaceen wurden untersucht *Picea excelsa*, *P. Omorica*, *Abies Nordmanniana*, *A. pinsapo*, *A. pectinata*, *Keteleeria Fortunei*, *Pseudotsuga Douglasii*, *Tsuga canadensis*, *Cedrus Deodara*, *C. Libani*, *Larix europaea*, *Pseudolarix Kämpferi*, *Pinus silvestris*, *P. flexilis*, *P. strobus*.

Alle diese Abietaceen besitzen eine schon früh ausgebildete Trennungsschicht, ähnlich wie sie Bretfeld (1879) bei den baumartigen Monokotylen usw. beschrieben hat.

Wie bei diesen wird auch bei den genannten Abietaceen (mit Ausnahme der Gattung *Pinus*) die Trennungsschicht schon zu einer Zeit angelegt, in welcher das Gewebe der Nadel noch nicht differenziert ist. In vielen Fällen erfolgt die Abtrennung der Nadel an der Grenze einer Hart- und Zartschicht. Als Hartschicht ist die eigentliche Trennungsschicht aufzufassen, die in der Regel am Blattpolster haften bleibt, als Zartschicht die nadelwärts angrenzenden Zellen mit oft ungleichmäßig zarten Wänden.

1) Wie schon Behrens ausführt.

*Picea excelsa.*

Behrens (a. a. O.) hat den Aufbau der Nadel und des Blattkissens bei *Picea excelsa* genau beschrieben. Was er nicht erwähnt hat, ist, daß auf die kleinzellige Sklerenchymschicht nadelwärts nicht sofort die großzellige, sog. hyaline Schicht folgt, sondern erst eine Reihe dreieckiger zahnförmiger Zellen mit z. T. äußerst zarten Wänden (s. Fig. 9).

Es ist ohne weiteres verständlich, daß diese zarte Zellschicht bei der Abtrennung der Nadel eine wesentliche Rolle spielt.

Einschaltungsweise sei hier ein Punkt kurz behandelt, der für das allgemeine Verständnis der Morphologie der Koniferennadel von Wichtigkeit ist.

Behrens drückt sich aus: „Der Peridermmantel der Achse setzt sich in die Nadelbasis bis zur Trennungsschicht fort.“

Gleich anderen Autoren faßt also Behrens das Gewebe unter der Trennungsschicht noch als zur Nadel gehörig auf. Er findet bei *Picea*, *Tsuga*, *Larix*, *Cedrus* die Trennungsschicht in der Mitte des Stiels. Will man an dieser Auffassung festhalten, dann liegt der ungewöhnliche Fall vor, daß bei diesen Abietaceen die eine Hälfte des Nadelstieles abgeworfen wird, die andere aber stehen bleibt. Faßt man andererseits bei *Picea*, *Larix* und *Cedrus* nur den Teil von der Rinde bis zur Trennungsschicht als Stiel auf, so muß man dies folgerichtig auch bei *Tsuga* und *Pseudotsuga* tun. Das geht aber insofern nicht an, als bei diesen, besonders bei *Tsuga*, eine deutlich gestielte Spreite abgeworfen wird.

Um einen Ausweg in diesen Widersprüchen zu finden, empfiehlt es sich, die Nadel bezw. den Nadelstiel, wo ein solcher vorhanden ist, da beginnen zu lassen, wo die Trennungsschicht sich findet, bis zu welcher sich ja auch das Periderm der Achse fortsetzt. Der Teil unter der Trennungsschicht ist dann als Polster aufzufassen. Bei *Tsuga* ist, wie schon erwähnt, ein deutlicher Stiel ausgebildet, bei *Picea*, *Larix*, *Cedrus* fehlt ein solcher; *Pseudotsuga* und einige *Abies*-Arten nehmen eine Mittelstellung ein.

Die Trennungsschicht von *Picea* wird schon sehr früh angelegt. Untersucht man vom Austreiben der Knospen an die jungen Nadeln von Zeit zu Zeit, so findet man, daß die Stelle der späteren Trennungsschicht als primäres Meristem erhalten bleibt, während das benachbarte Gewebe eine weitergehende Differenzierung erfährt. Allmählich wird auch die Trennungsschicht ausgebildet, zuerst, etwa nach 3 Wochen, die kleinzellige Sklerenchymplatte, dann nach 6—7 Wochen die großzellige, sog. hyaline Schicht (Fig. 9).

Hand in Hand mit der Ausbildung der letzteren geht die Entstehung des Periderms der Achse. Nun erst kann ein Nadelfall eintreten. Ein einfacher Versuch beweist dies. Läßt man abgetrennte, einerseits 3 Wochen, andererseits ca. 7 Wochen alte Triebe der Fichte austrocknen, dann tritt nur bei den letzteren Nadelfall ein, nicht aber bei ersteren. Es kann also kein Zweifel darüber

bestehen, daß die kleinzellige Sklerenchymschicht nicht ausreicht, um den Nadelfall herbeizuführen, vielmehr ist dazu das Vorhandensein der hyalinen Schicht und des Rindenperiderms nötig.

Daß auch das letztere eine wichtige Rolle beim Nadelfall spielt, läßt sich aus dem Umstand schließen, daß bei *Tsuga*, *Larix* und *Cedrus*, wo nur eine Trennungsschicht vorhanden ist, der Nadelfall gleichfalls erst nach der Bildung des Periderms erfolgt.

Die Rolle des letzteren wird darin bestehen, daß es die Vertrocknung, und damit die Volumenabnahme des Polsters verzögert

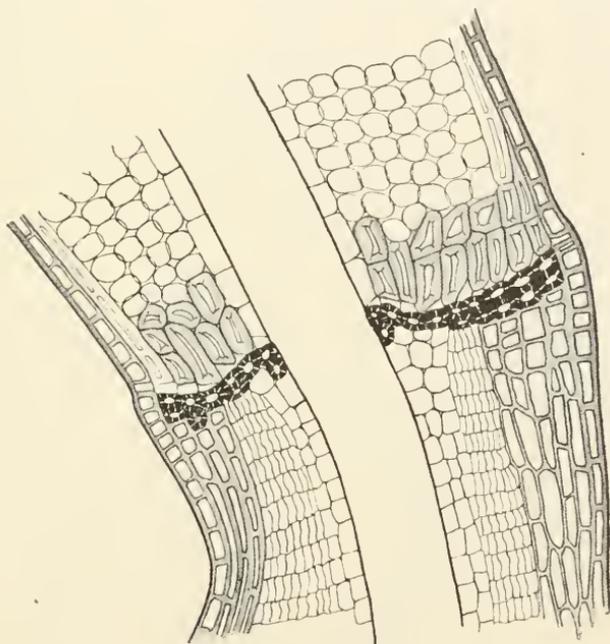


Fig. 9. *Picea excelsa*.

Dickwandige Trennungsschicht, darüber hyaline Schicht, zwischen beiden zartwandige, zahnförmige Zellen, Nadel einjährig (d. h. einmal überwintert). Vergr. 115.

oder verhindert, während die Nadel, welche eines solches Schutzes entbehrt, namentlich in der hyalinen Schicht, eine starke Kontraktion erfährt, die dann früher oder später zum Nadelfall führt<sup>1)</sup>.

Ergänzend sei erwähnt, daß hinsichtlich der Ausbildung der Trennungsschicht kein Unterschied besteht zwischen den beiden

1) Es sei hier noch einmal an die früher von mir (1911) gemachte Beobachtung erinnert, daß der Nadelfall der Fichte unterbleibt an von *Lophodermium macrosporum* infizierten Nadeln. Das Mycel dieses Pilzes hat die Eigentümlichkeit, die Zellen der hyalinen Schicht auszufüllen und sie so an der Kontraktion zu hindern. N.

Sektionen von *Picea: Eupicea* und *Omorica*, wie eine Untersuchung der Nadeln von *P. Omorica* lehrte.

*Abies*. Die Trennungsschicht von *Abies* ist zuerst von Sanio (1860) und dann von Stahl (1873) beschrieben worden. Als Zeit-

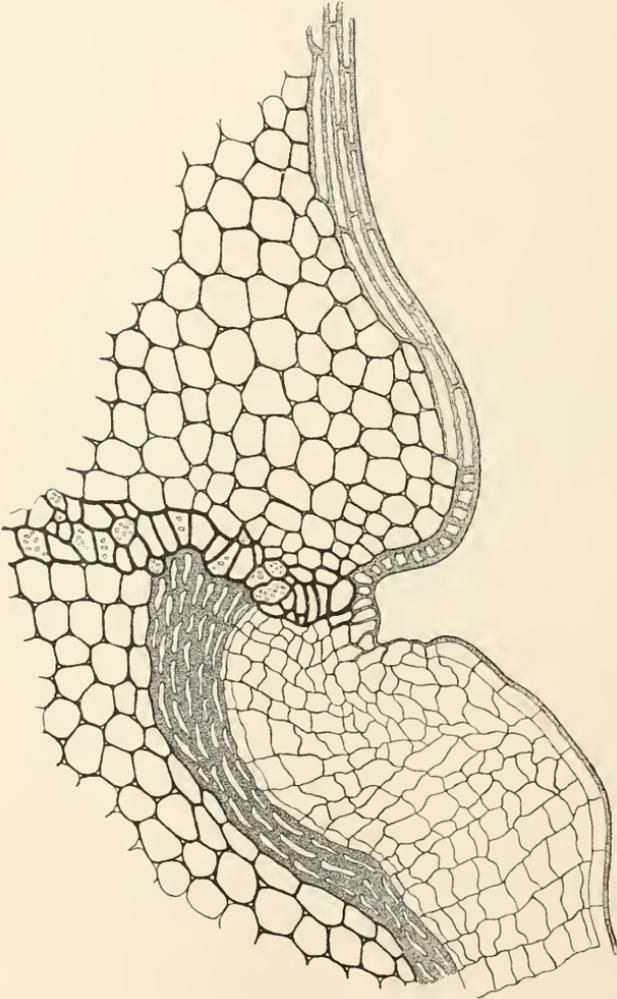


Fig. 10. *Abies Nordmanniana*.

Dickwandige Trennungsschicht, reich an Kristallen. Bemerkenswert sind die an der Trennungsstelle dünnwandigen Epidermiszellen, das unter der Epidermis befindliche Periderm und das noch tiefer liegende Kollenchym. Vergr. 75.

punkt ihrer Entstehung gibt Stahl den ersten Sommer an. Hierzu wäre zu bemerken, daß nach unseren Beobachtungen ihre Bildung schon etwa 8 Tage nach dem Aufbrechen der Knospen beginnt;

nach 3—4 Wochen ist sie von dem übrigen Gewebe deutlich unterschieden, wenn auch noch nicht voll ausgebildet<sup>1)</sup>. Unterschiede zwischen den einzelnen Arten scheinen in dieser Hinsicht nicht zu bestehen. Wenigstens verläuft der Vorgang bei *Abies pinsapo* und *A. Nordmanniana* genau ebenso wie bei unserer Weißtanne.

Die Peridermbildung der Achse beginnt nach etwa 7 Wochen und damit auch die Anlage eines Peridermwulstes unterhalb der Trennungsschicht. Infolge der stärkeren Tätigkeit des Kambiums gerade unter dem Rande der Blattbasis wölbt sich die Epidermis bogenförmig vor. Das so entstandene höckerige Gebilde drückt schließlich gegen den Rand der Blattbasis, was jedenfalls zur Abstoßung der Nadel wesentlich beiträgt. Unter der Stelle starker Peridermbildung befindet sich ein breites Kollenchymband, dessen Aufgabe vermutlich ist, ein festes Widerlager für den oben beschriebenen Peridermhöcker zu bilden. Nicht ganz bedeutungslos dürfte ferner sein, daß die Innenwand der Epidermiszellen in der Höhe der Trennungsschicht — zuweilen auch die betr. Außenwand — unverdickt bleibt.

Füllzellen werden nicht gebildet, auch Interzellularen fehlen vollkommen, Teilungen „in der unter der Trennungsschicht liegenden Parenchymzellreihe“ (vgl. Behrens a. a. o. S. 34) treten nicht auf (Fig. 10).

Die Darstellung, welche Stahl und Behrens von der Entstehung der „Lentizelle“ geben, ist für *Pseudotsuga* zutreffend, nicht aber für *Abies*-Arten<sup>2)</sup>.

***Keteleeria*.** Diese der Gattung *Abies* systematisch nahe stehende Gattung zeichnet sich vor ihr hinsichtlich der Art des Blattfalles dadurch aus, daß ein abgeschnittener Sproß beim Vertrocknen die Nadeln ebenso leicht fallen läßt wie ein Fichtensproß.

1) Im fertig ausgebildeten Zustand ist diese Trennungsschicht auffallend lufthaltig. Der Luftgehalt scheint allerdings mit zunehmendem Alter zu steigen und ist schließlich derartig, daß es an Schnitten mit keinem Mittel möglich ist, die Luft vollkommen daraus zu entfernen. Es wurde schon früher darauf hingewiesen, daß damit vielleicht gewisse Erscheinungen des Nadelfalles zusammenhängen (S. 618). Außerdem enthalten die Zellen der Trennungsschicht auffallend viel oxalsauren Kalk in Form kleiner Kristalle.

2) Man erhält daher den Eindruck, als ob Stahl bei der Untersuchung und Beschreibung der „Lentizellenbildung“ unter der Trennungsschicht nicht eine *Abies*-Art, sondern *Pseudotsuga* unter den Händen gehabt habe (was wohl nicht ausgeschlossen ist, da die *Pseudotsuga*-Arten früher als zu *Abies* gehörig betrachtet wurden).

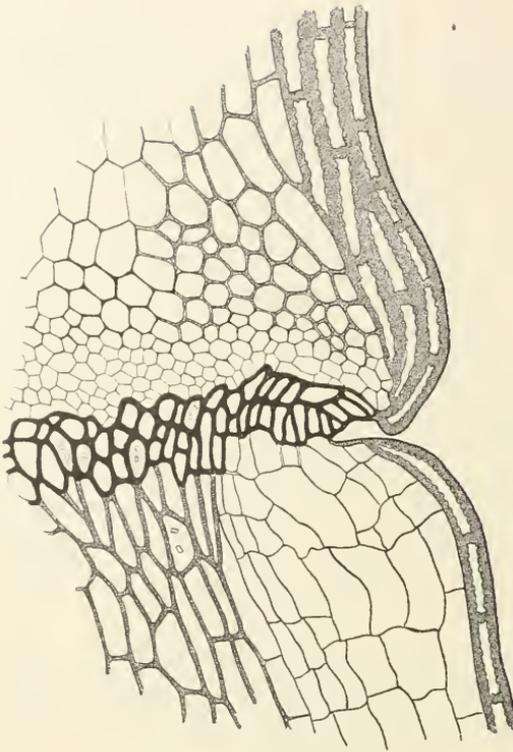


Fig. 11. *Keteleeria Fortunei*.

Vorgebildete dickwandige Trennungsschicht (Hartschicht), darüber dünnwandiges Gewebe (Zartschicht). Vergr. 107.

In anatomischer Hinsicht — was die Trennungsschicht aulngt — erinnert *Keteleeria* aber weit mehr an *Abies* als an *Picea*. Auffallend ist aber besonders das aus überaus zarten Zellen bestehende Gewebe der Blattbasis da, wo diese an die Trennungsschicht grenzt. Man könnte es mit den zartwandigen zahnförmigen Zellen bei *Picea* vergleichen. Hier erfolgt auch die Trennung, wenn die Nadel abfällt; in bezug auf den Peridermhöcker des Nadelkissens, der gegen einen ähnlichen Höcker an der Blattbasis drückt, erinnern die Verhältnisse bei *Keteleeria* an *Abies* (Fig. 11).

*Pseudotsuga*. Bei dieser Gattung behält, wie bei *Picea*, das Gewebe der späteren Trennungsschicht verhältnismäßig lange einen meristematischen Charakter. Die Sklerotisierung beginnt etwa 4—5 Wochen nach dem Aufbrechen der Knospen und zwar im Gewebe der Unterseite. Merkwürdigerweise wird nicht eine sich ganz hindurch ziehende Schicht von Sklerenchymzellen gebildet. Denn bei der ausgewachsenen Nadel zieht sich die aus dickwandigen Zellen gebildete Trennungsschicht von unten her bis an das Gefäßbündel, oberhalb des Gefäßbündels setzt sie aus und erst etwa 4—6 Zellreihen vom Gefäßbündel entfernt tritt die Trennungsschicht wieder auf, um von hier bis zum oberen Rand der Nadel — auch wieder 4—6 Zellen breit — sich hinzuziehen.

Diese eigentümlichen Verhältnisse sind in den Fig. 12 und 13 dargestellt.

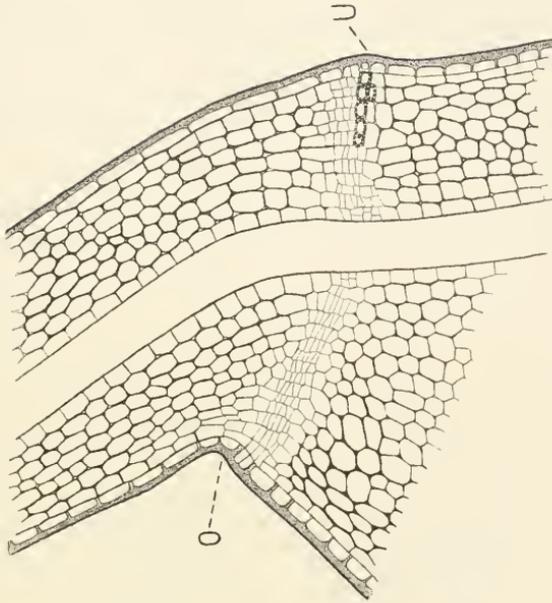


Fig. 12. *Pseudotsuga Douglasii*.

5 Wochen alte Nadel (*O* = Oberseite, *U* = Unterseite). Das die Trennungsschicht bildende Meristem durchzieht die Nadelansatzstelle. Trennungsschicht nur an der Unterseite teilweise ausgebildet. Vergr. 108.

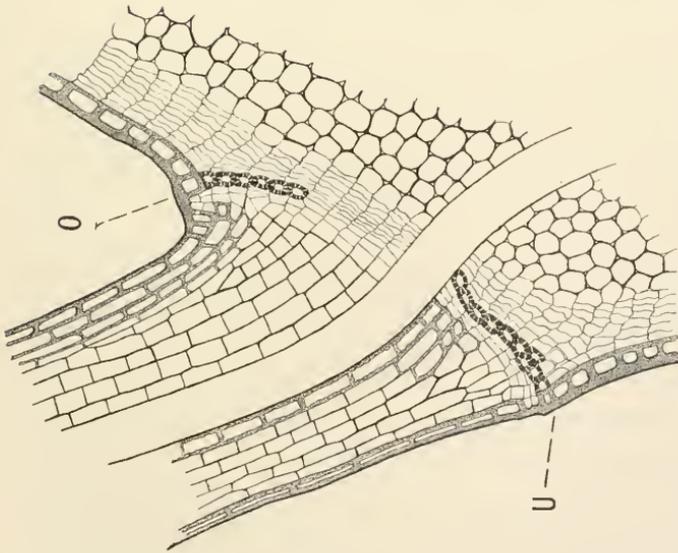


Fig. 13. *Pseudotsuga Douglasii*.

Älteres Entwicklungsstadium einer diesjährigen Nadel. Die dickwandige Trennungsschicht ist an der Unterseite (*U*) vollkommen ausgebildet; an der Oberseite (*O*) bleibt eine ca. 5 Zellen breite Schicht unverdickt. Darunter das an das Rindenperiderm anschließende Korkgewebe, das an der unverdickten Stelle besonders dicht ist. Vergr. 98.

Gerade an der Stelle, an welcher die Trennungsschicht nicht ausgebildet ist, setzt in dem darunter liegenden Gewebe eine besonders lebhaft Zellteilung und Korkbildung ein. Man hat den Eindruck, als ob dieses im ausgebildeten Zustand besonders dichte Korkgewebe dazu bestimmt wäre, die fehlende Trennungsschicht zu ersetzen.

Die Innenwände der Epidermiszellen bleiben genau in der Höhe der Trennungsschicht unverdickt. Die Zellwände der Zartschicht sind auch hier sehr dünn. Das Lumen der Zellen der Trennungsschicht ist bei *Pseudotsuga* — wie bei *Abies* — mit kleinen Kalkoxalatkristallen erfüllt.

Etwa 4—5 Wochen nach der Fertigausgestaltung der Trennungsschicht beginnen auch Zellen unterhalb der Trennungsschicht sich zu teilen und damit scheint der Vorgang seinen Anfang zu nehmen, den Stahl und Behrens als Lentizellenbildung (für *Abies*) beschrieben haben. Diese „Lentizelle“ ist 3—4 Monate nach dem Austreiben der Knospen fertig; ihre Zellen stehen in unmittelbarem Zusammenhang mit dem oben erwähnten, die Lücke der Trennungsschicht ausfüllenden Korkgewebe.

Für die eigentümlichen im vorigen Kapitel geschilderten Vorgänge des Nadelfalles bei *Pseudotsuga*, z. B. die Ablösung der jüngsten Nadeln in Wasser nach Vortrocknung, läßt sich auf Grund der Blattanatomie kaum eine Deutung geben.

*Tsuga.* Zu der eingehenden Beschreibung, die Behrens von den Verhältnissen bei *Tsuga canadensis* gegeben hat, ist nur wenig hinzuzufügen.

Die Trennungsschicht wird auch hier sehr früh, etwa 2—3 Wochen nach dem Beginn des Treibens, angelegt. Die braunen Inhaltsstoffe in den oberen Zellen der Trennungsschicht fehlen noch, werden aber schon in den nächsten Wochen ausgeschieden. Wie Behrens hervorhebt, ist bei *Tsuga* auch die Epidermis an der Trennungsschicht beteiligt (Fig. 14); dagegen erwähnt er nicht, daß unterhalb der Zellreihe mit braunem Inhalt noch eine Reihe verdickter Zellen vorhanden ist, die einen wesentlichen Bestandteil der Trennungsschicht ausmachen.

Eine aktive Rolle beim Nadelfall scheinen die eigentümlich gestalteten Epidermiszellen, direkt unter der Trennungsschicht, mit ihren zur Längsachse schief gerichteten Querwänden zu spielen.

Auffallend ist, daß nach dem Nadelfall die Oberfläche des Polsters stets eine konkave Wölbung erkennen läßt, die darauf hindeutet, daß hier eine Kontraktion des Gewebes stattgefunden hat. Die Oberfläche der gewölbten Blattnarbe ist von den stark verdickten Zellen gebildet, während die mit braunem Inhalt versehenen Zellen gleichzeitig mit der Nadel abgestoßen werden. Die Peridermbildung der Achse beginnt etwa 4–5 Wochen nach der Triebentwicklung, also etwa Anfang Juli.

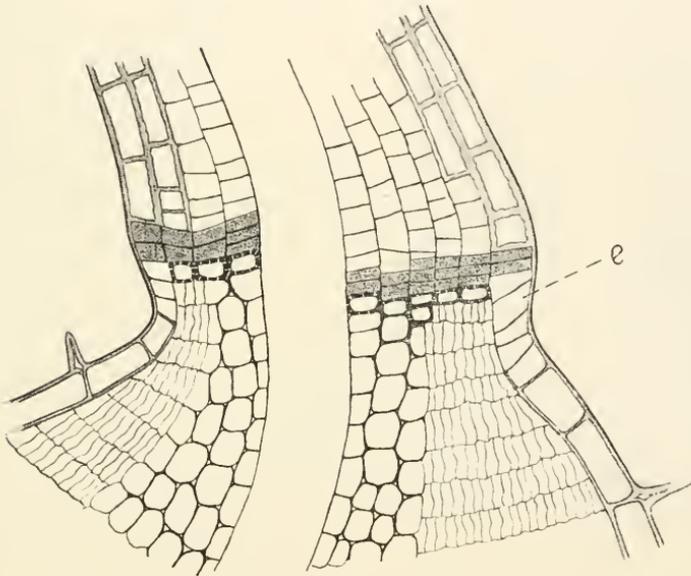


Fig. 14. *Tsuga canadensis*.

Nadel zweijährig. Zellen der Trennungsschicht mit braunen Massen erfüllt, darunter dickwandige Zellen und subepidermales Korkgewebe. *e* = Epidermiszellen mit schiefen Wänden. Vergr. 140.

### *Cedrus*, *Larix*, *Pseudolarix*.

Bei *Cedrus* und *Larix* wird die Trennungsschicht schon sehr früh, nämlich etwa 2–3 Wochen nach dem Beginn des Treibens, fertig ausgebildet.

Sie besteht bei beiden Gattungen aus sklerotisierten Zellen, die deutliche Korkreaktion geben. Bei *Cedrus* sind sie denen der Trennungsplatte von *Picea* sehr ähnlich und wie diese getüpfelt. Bei *Larix* sind sie teils klein-, teils großlumig, weniger stark verdickt und weniger getüpfelt. Ein Unterschied zwischen Primär-

nadeln und Kurztrieb nadeln hinsichtlich der Trennungsschicht besteht weder bei *Larix* noch bei *Cedrus*.

Man ist wohl berechtigt — angesichts der verschiedenen Lebensdauer der Nadeln bei *Larix* und *Cedrus*, erstere sommergrün, letztere immergrün — Unterschiede in der Ausbildung der Trennungsschicht zu erwarten. Nun bestehen solche zweifellos, aber sie sind eigentlich nicht derart, daß sie das verschiedene Verhalten zu erklären vermöchten.

Bei *Larix* zieht sich die Trennungsschicht durch die ganze

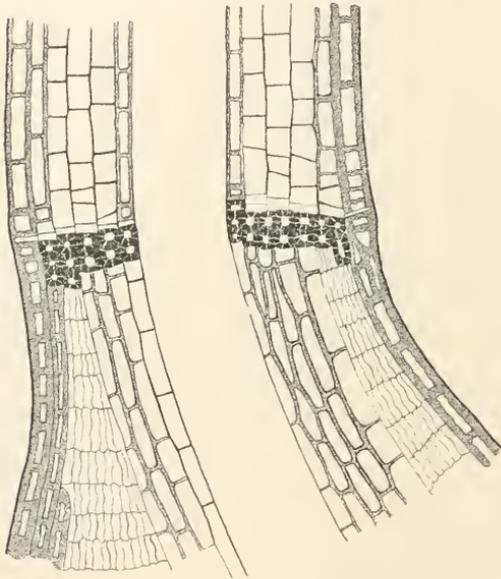


Fig. 15. *Cedrus Deodara*.

6 Wochen alte Nadel. Über der dickwandigen Trennungsschicht zartwandige Zellen. Das subepidermale Periderm im Blattpolster läßt einen den Zentralstrang einhüllenden Parenchymzylinder übrig. Vergr. 105.

Nadel hindurch, d. h. sie erstreckt sich bis in die Epidermis; bei *Cedrus* bleibt die Epidermis unverändert, d. h. die Trennungsschicht erstreckt sich nur bis an die Epidermis; bei *Larix* ist die Trennungsschicht von dem nach oben sich anschließenden Gewebe der Nadelbasis nicht scharf abgegrenzt, weshalb man zuweilen über die Mächtigkeit der Trennungsschicht im Zweifel sein kann; bei *Cedrus* grenzt die Trennungsschicht äußerst scharf an eine aus sehr dünnwandigen Zellen bestehende Zartschicht (Fig. 15 und 16).

Das Auswachsen der Kurztriebe zu Langtrieben erfolgt sowohl bei *Cedrus* wie bei *Larix* etwa 4–5 Wochen nach der Entwicklung der Maitriebe. Gleichzeitig tritt Peridermbildung an der Achse ein und dann besteht die Möglichkeit des Blattfalles.

Über die Art der Ablösung bei der Lärche liegen Beobachtungen von Mayr und Behrens vor, die sich aber bis zu einem gewissen Grad widersprechen.

Während Behrens die Sache so darstellt, daß der Abfall der Nadeln „durch ungleichmäßige Kontraktion im Gewebe des Blatt-

grundes“ — also ähnlich wie bei *Picea* — zustande kommt, behauptet Mayr, daß der Abwurf die Folge der Bildung eines zweiten, innerhalb des Nadelkissens entstehenden Korkgewebes sei, welches „nach rückwärts und unter dem ins Blatt ausbiegenden Gefäßbündel entlang sich fortsetzt und das Gefäßbündel gewissermaßen unterbindet“.

Was die Behrenssche Auffassung betrifft, so ist einzuwenden, daß bei *Larix* nicht nur die für *Picea* charakteristische hyaline Schicht oberhalb der sklerotisierten Trennungsschicht fehlt, sondern auch die zwischen beiden Schichten befindlichen zarten, zahnförmigen Zellen, welche für den Nadelfall besonders große Bedeutung zu haben scheinen, daß also auch der Nadelfall von *Larix* dem von *Picea* kaum an die Seite gestellt werden kann.

In der Tat haften die Nadeln der Lärchen (Lang-, noch besser Kurztriebe) beträchtlich besser als die der *Picea*-Arten (vgl. Herbariummaterial). Die Gattung *Cedrus*, deren Nadeln ähnlich leicht abfallen wie Fichten-nadeln, besitzt zwar auch keine hyaline Schicht, wohl aber, wie oben ausgeführt wurde, eine Schicht äußerst zartwandiger Zellen oberhalb der eigentlichen Trennungsschicht.

Andererseits hat die wiederholte Untersuchung von Lärchen-nadeln bei Beginn des Abfalles (August 1914) ergeben, daß die Mayrsche Darstellung zu Recht besteht, d. h., daß noch vor dem Abfall ein zweites, im Nadelkissen verlaufendes Periderm entsteht<sup>1)</sup>.

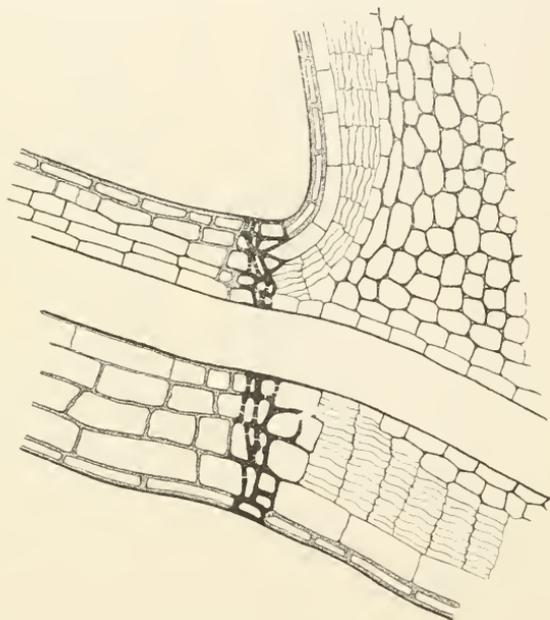


Fig. 16. *Larix europaea*.

Primärnadel. Zustand in der grünen, noch nicht dem Abfall geweihten Nadel. Das subepidermale Periderm dringt nahe der Trennungsschicht bis an den Zentralstrang vor. Vergr. 105.

1) Nach Behrens (a. a. O.) entstände dieses zweite Periderm erst im Frühjahr nach dem Nadelfall.

Die Ablösung der Nadeln selbst erfolgt dann allerdings längs der vorgebildeten Trennungsschicht<sup>1)</sup>.

Ob der weiterhin bestehende Unterschied zwischen *Cedrus* und *Larix*, daß bei letzterer Gattung das bald nach der Ausbildung des Blattes entstehende Periderm (des Polsters) sich bis an das Gefäßbündel unmittelbar unter die Trennungsschicht erstreckt (Fig. 16), während bei *Cedrus* ein den Zentralstrang umhüllender Grundgewebezylinder erhalten bleibt (Fig. 15), zu dem verschiedenen Verhalten der beiden Gattungen hinsichtlich des Blattfalles in irgend einer Beziehung steht, muß dahingestellt bleiben.

Dagegen bereitet das abweichende Verhalten der Lärchenprimärnadeln, die bekanntlich überwintern und erst im Laufe des zweiten Jahres abfallen, der Erklärung keine Schwierigkeiten. Der anatomische Bau dieser Primärnadelu stimmt vollkommen überein mit demjenigen der später entstehenden sommergrünen Langtriebnadeln; aber das zweite — offenbar den Abfall bewirkende — Periderm entsteht hier eben verspätet, d. h. im Laufe des zweiten Jahres.

So dürfte also der normale Nadelfall bei *Cedrus* hauptsächlich durch den Antagonismus zweier Zellschichten, der von *Larix* durch die Bildung des zweiten Periderms bestimmt werden. Nur beim vorzeitigen Nadelfall, z. B. nach dem Zustutzen der Nadelspreiten der Lärche, kommt Ablösung der Nadeln, ohne vorherige Bildung eines zweiten Periderms, längs der Trennungsschicht zustande, ebenso — wie selbstverständlich — an abgeschnittenen und vertrocknenden Sprossen.

Demnach wären bei der Lärche strenggenommen, zwei Arten von Nadelfall zu unterscheiden, nämlich ein solcher, der durch Peridermbildung veranlaßt wird und ein solcher, der auch ohne Korkbildung vor sich geht.

Dem durch *Larix* vertretenen Typus schließt sich die Gattung *Pseudolarix*, deren Nadelu gleichfalls sommergrün sind, im großen und ganzen an.

Als auffallende anatomische Unterschiede können folgende erwähnt werden: An die Trennungsschicht schließt sich nach unten eine Reihe von verdickten, deutlich getüpfelten Zellen an; nach

---

1) In den Zellen zwischen der ersten und zweiten Korksicht entstehen jetzt nekrotische Massen von bräunlicher Färbung.

oben grenzen an die Trennungsschicht sehr zartwandige Zellen, sowie ein das Gefäßbündel umhüllender Hohlzylinder von langgestreckten, getüpfelten, stark verdickten Zellen (Fig. 17).

Das bald nach der Ausbildung der Nadel<sup>1)</sup> entstehende primäre Periderm erstreckt sich aber bei *Pseudolarix* nicht bis an die Trennungsschicht, im Gegensatz zu *Larix* wo es sich bis an die Trennungsplatte fortsetzt (s. o.).

Aber auch bei *Pseudolarix* wird der Nadelfall — wie bei *Larix* — durch ein unter dem primären Periderm auftretendes

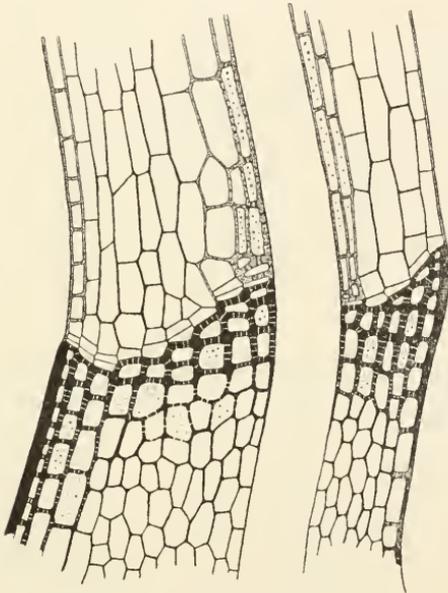


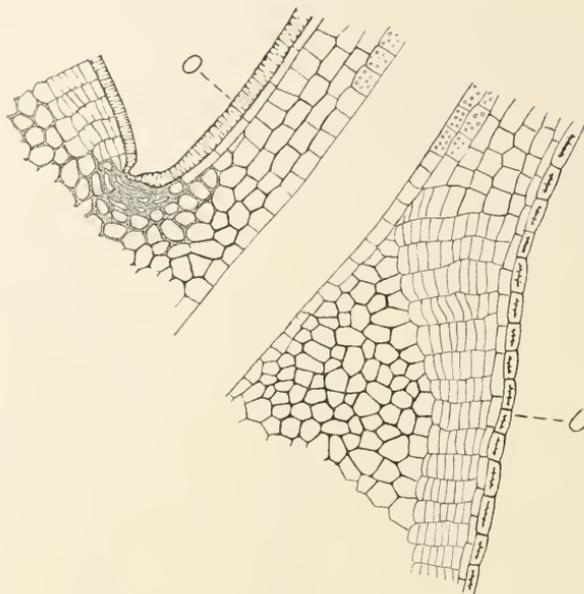
Fig. 17. *Pseudolarix Kämpferi*.

Junge Nadel mit fertig ausgebildeter Trennungsschicht. Korkgewebe im Blattpolster noch nicht ausgebildet. Vergr. 100.

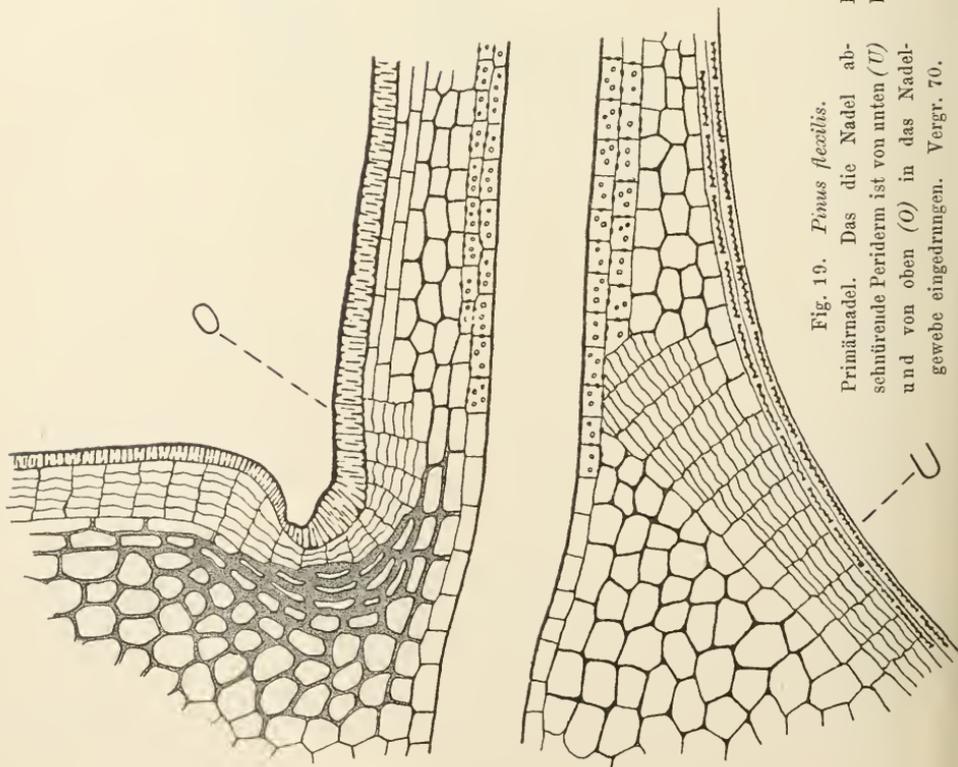
neues Phellogen eingeleitet, welches einen Teil des Polsters samt dem Gefäßbündel abschnürt. (Diese beiden Korkgewebe sind in der beigegebenen Figur nicht dargestellt.)

***Pinus*.** Wie die verwandten Gattungen *Larix* und *Pseudolarix* nehmen auch die *Pinus*-Arten unter den Abietaceen eine Sonderstellung ein. Denn auch hier erfolgt die Ablösung durch Peridermbildung, allerdings bei den Primärnadeln und Kurztrieb-  
nadeln in verschiedener Weise.

1) Wenn auch etwas später als bei *Larix*.

Fig. 18. *Pinus flexilis*.

Einjährige Primärnadel. Das die Nadel zum Abfall bringende Periderm dringt von unten (U) in die Nadel ein. An der Oberseite (O) noch kein Periderm. Vergr. 60.

Fig. 19. *Pinus flexilis*.

Primärnadel. Das die Nadel abschütrende Periderm ist von unten (U) und von oben (O) in das Nadelgewebe eingedrungen. Vergr. 70.

Nur für letztere hat Behrens den Modus des Nadelfalles beschrieben, von ersteren spricht er nicht.

Die Ablösung der Primärnadeln wurde bei *Pinus flexilis*<sup>1)</sup> untersucht. Sie erfolgt in der Weise, daß das von unten nach oben fortschreitende Periderm der Achse sich zunächst in die Unterseite der Nadel fortsetzt (Fig. 18). In dem Maß, als sich das Achsenperiderm weiter gegen die Sproßspitze hin entwickelt, dringt dann auch von oben Periderm in die Nadel vor (Fig. 19). Schließlich vereinigen sich die beiden Korkgewebe in der Nadel und es kommt zur Abtrennung derselben.

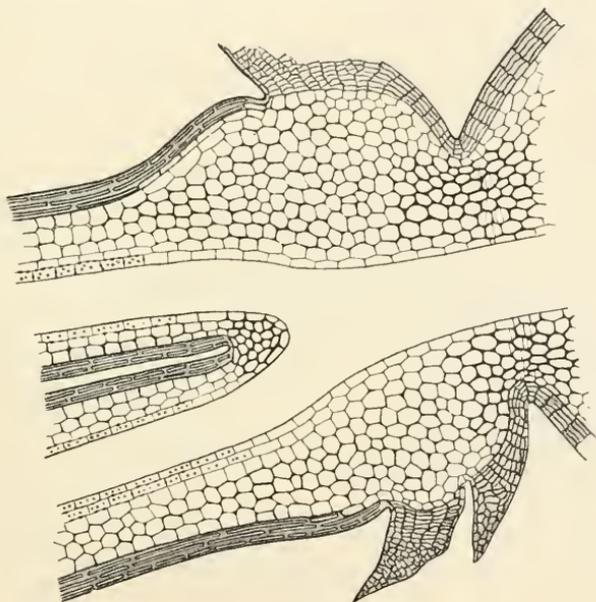


Fig. 20. *Pinus silvestris*.

Kurztrieb. Abtrennung durch eine schmale Zone dünnwandiger Korkzellen an der verjüngten Insertionsstelle. Vergr. 40.

Der Abwurf der Kurztriebe ist von Behrens bei *P. strobus* und von Höhnel (1878) bei *P. Laricio*, *P. silvestris* und *P. pumilio* untersucht worden. Beide Autoren fanden als Ursache der Ablösung in allen Fällen die Entstehung einer schmalen, dünnwandigen Korkschicht, genau an der Grenze von Kurz- und Langtrieb.

Wir haben dem nichts hinzuzufügen, geben aber der Vollständigkeit halber eine bildliche Darstellung des Vorganges (Fig. 20).

1) Diese Art eignet sich hierfür besonders gut, weil sie sehr lang Primärnadeln entwickelt.

## 3. Die Vernarbung.

Ergänzend sei mit einigen Worten der Vorgang des Wundschlusses an den Blattnarben gestreift. Derselbe erfolgt bei den Koniferen ebenso wie bei den Dikotylen durch Peridermbildung. Staby (1886) sagt hierüber: „Die Art und Weise den Blattnarben nach dem Abfall der Blätter den nötigen Verschuß zu geben, ist bei den Cycadeen, Koniferen und Dikotylen gleich . . . .“

Nach unseren Beobachtungen erfolgt bei *Picea*, *Cedrus*, *Tsuga*, *Pseudotsuga* Peridermbildung schon bald (meist 2—6 Wochen) nach dem Nadelfall.

In einigen Fällen, z. B. bei *Taxus*, konnte schon nach 10 Tagen der Beginn der Peridermentwicklung beobachtet werden. Das zu-

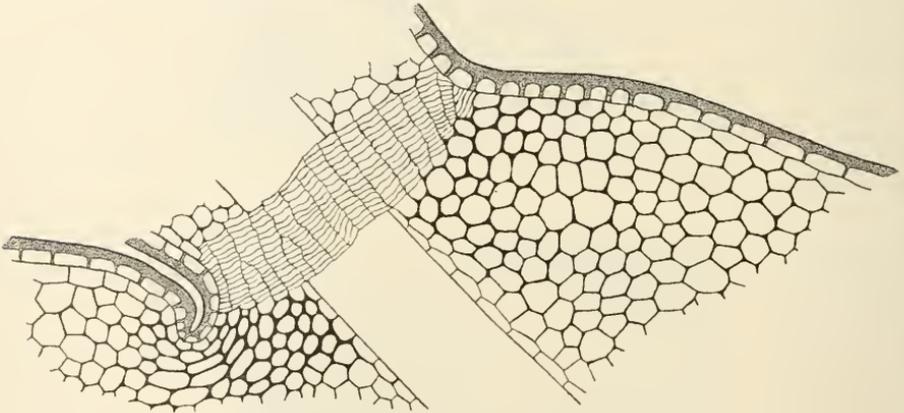


Fig. 21. *Taxus baccata*.

Wundkorkbildung an der Nadelnarbe, 14 Tage nach der Abtrennung der Nadel. Vergr. 75.

gehörige Kambium entstand regelmäßig in der 3.—4. Zellreihe unter der Narbenoberfläche; zum Schluß wird, wie schon Behrens bemerkt, auch dieses Gewebe durch den Korkmantel der Achse abgetrennt.

Etwas abweichend verläuft die Wundkorkbildung bei *Pseudotsuga*. Das Kambium dringt von den Narbenrändern schief nach innen vor, so daß ein kegelförmiger Ausschnitt entsteht, dessen Spitze die Stelle bildet, an der das Gefäßbündel vom Korkgewebe abgeschnürt wird (ca.  $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$  mm von der Narbe entfernt).

In diesem wie in den ähnlichen Fällen von *Picea*, *Abies* usw. schließt das Vernarbungsperiderm an das vorhandene Achsenperiderm an.

Bemerkenswert ist auch das Verhalten der Nadeln nach Verwundung durch Abschneiden eines Teiles der Spreite. Der Wundschluß erfolgt durch Ausscheidung von Wundgummi und durch Wundkork, letzteres namentlich nur bei hoher Luftfeuchtigkeit. Während der Winterruhe unterbleibt die Wundkorkbildung ganz, die Wundgummiausscheidung ist spärlich.

Der Wundkork an den Nadeln der Eibe entsteht nicht wie sonst an Blättern in Form von Kallus (s. Küster, Pathol. Anatomie, 1903), sondern etwas unterhalb der Wunde als Phellogen, das nach außen Korkzellen bildet (Fig. 21).

### Zusammenfassung des I. Kapitels.

In weitaus den meisten Fällen wird der Nadelfall durch Wasserverlust — sei es infolge direkter äußerer Einflüsse, sei es infolge von Altersschwäche — veranlaßt.

In einzelnen Fällen sind besondere Faktoren wirksam, z. B. Mazeration (bei *Pseudotsuga*), in anderen Fällen unterbleibt der Nadelfall ganz, mangels einer Trennungsschicht (Eibe z. T.), oder wenn das Gewebe des Blattpolsters und der Nadelbasis infolge Vertrocknung gleichmäßig schwinden (*Abies*).

Eine Trennungsschicht wird entweder nachträglich angelegt (*Taxus*) oder schon bei der Entwicklung der Nadeln (die meisten *Abietaceen*, außer *Pinus*). Am vollkommensten ist die Einrichtung des Nadelabwurfs bei *Picea*; etwas einfacher bei *Cedrus* und *Tsuga*. *Abies* und *Keteleeria* haben eine Trennungsschicht, deren Zellen reich sind an Luft und Kalziumoxalat.

Bei *Pseudotsuga* ist die Trennungsschicht unterbrochen. Bei *Larix* und *Pseudolarix* erfolgt der Nadelfall durch ein sekundär entstehendes zweites Hypoderm, aber entlang der Trennungsschicht. Bei allen übrigen Nadelhölzern (*Taxodiaceen*, *Cupressaceen* usw., sowie bei *Pinus*) wird ein Periderm zur Abstoßung der Nadeln angelegt.

## II. Kapitel.

### Die Frostrocknis (oder Frostschütte) der Fichte (und anderer Nadelhölzer).

Es ist oben davon die Rede gewesen, daß einer der vorbereitenden bzw. auslösenden Faktoren des Nadelfalles der Frost sein kann: Frostlaubfall.

Wiesner, der die Bezeichnung Frostlaubfall geprägt hat (1905), denkt allerdings hauptsächlich an verfrühten herbstlichen Laubfall infolge von Frühfrost und behandelt vorwiegend den Frostlaubfall der Laubhölzer.

Weit häufiger aber als bei Laubhölzern und als im Spätherbst macht sich der Frostlaubfall geltend an vielen Nadelhölzern und in der Zeit der frühjährlichen Kälterückschläge, also bei Spätfrösten.

Man bezeichnet diesen Vorgang gern auch — wegen der Massenhaftigkeit der abgeworfenen Nadeln — als Schütte (Frostschütte) oder auch, weil die betreffenden Organe den Eindruck der Vertrocknung machen, als: Frostrocknis.

Dabei ist zu beachten, daß sehr ähnliche Erscheinungen auch durch Pilze — *Lophodermium*-Arten — veranlaßt werden. Von diesen letzteren soll hier natürlich nicht die Rede sein. Vielmehr wird uns im folgenden nur jener Vorgang beschäftigen, für welchen Parasiten nicht verantwortlich zu machen sind.

Die Ansichten über die Ursachen der Frostschütte (Frostrocknis) sind zurzeit nicht geklärt. Der Name drückt allerdings ohne weiteres aus, daß Frost in irgend einer Weise daran beteiligt sei.

Wie aber im einzelnen der ganze Vorgang sich abspielt, das ist keineswegs sicher entschieden. Es sind verschiedene Versuche zur Erklärung dieses Phänomens gemacht worden.

Die am meisten in Aufnahme gekommene Deutung stammt von Ebermayer (1873). Sie geht im wesentlichen dahin, daß im ersten Frühjahr, wenn der Boden noch gefroren ist, die oberirdischen Organe (Nadeln) aber schon einer sehr starken Insolation unterliegen, ein Mißverhältnis zwischen Wasseraufnahme und Wasserabgabe entsteht, welches schließlich zu einer Vertrocknung der Nadeln führt. Die im gefrorenen Boden befindlichen Wurzeln sind noch nicht fähig Wasser aufzunehmen, während in den Nadeln — unter dem Einfluß starker Insolation — eine der-

artige Verdunstung stattfindet, daß die letzteren erkranken und absterben<sup>1)</sup>.

Die Ebermayersche Hypothese klingt namentlich überzeugend für den Fall, daß an mehrjährigen Trieben gerade die jüngsten, d. h. einmal überwinterten Nadeln absterben, die ein Jahr älteren nahezu gesund und die noch älteren vollkommen gesund bleiben. Man könnte sich vorstellen, daß die Nadeln um so mehr der Vertrocknung (bei gefrorenem Boden) ausgesetzt seien, je jünger sie sind.

Gegen die von Ebermayer vertretene Auffassung, die vieles für sich hat<sup>2)</sup>, wandte sich H. Mayr (1909) mit einer anderen Erklärung, deren Kernpunkt ist, daß infolge von Kältestarre die Chlorophyllkörper nicht die Schutzstellung annehmen können und daher durch Insolation getötet werden<sup>3)</sup>.

Die Mayrsche Hypothese<sup>4)</sup> klingt a priori wenig überzeugend, insbesondere wenn es sich darum handelt, zu erklären, warum — wie oben ausgeführt wurde — die jüngeren Nadeln häufiger und leichter der Frostrocknis erliegen als die älteren (des gleichen Triebes).

Eine experimentelle Prüfung hat die Frage der Nadelschütte der Koniferen vor kurzem von Hausrath (1913) erfahren; allerdings kann dabei höchstens von einem orientierenden Versuch, nicht aber von einer entscheidenden Untersuchung die Rede sein.

1) In ähnlicher Weise wird die in Nordamerika häufig auftretende frühjährliche Blattdürre der Koniferen zu erklären gesucht (s. Zeitschr. f. Pflanzenkrankh., 1908).

2) Mit Recht wandte allerdings schon Holzner (1877) dagegen ein, daß, wenn es sich um eine einfache Vertrocknung der Kiefernadeln handelte, nicht einzusehen ist, wie die Rötung in so kurzer Zeit (oft nach 2—3 Tagen) zustande kommen kann. Holzner hält daher eine direkte Frostwirkung, d. h. plötzlichen Frosttod, für die Ursache der — nicht parasitären — Nadelschütte, eine Auffassung, welche durch den Erfolg unserer Versuche sehr gestützt wird.

3) Daß Chlorophyllkörper durch eine supramaximale Lichtintensität getötet werden können, ist zweifellos. Allem Anschein nach ist das Chlorophyll in dieser Hinsicht sogar weit empfindlicher als das übrige Zellplasma (vgl. Pringsheim, 1879).

Ob aber in den überaus derben, mit einer dicken Epidermis und Cuticula versehenen Nadeln der Fichte jemals eine derartig intensive Lichtwirkung zustande kommen kann, daß die Chloroplasten geschädigt oder gar getötet werden — selbst wenn sie zufällig die Flächenstellung einnehmen —, kann als fraglich gelten.

4) An einer anderen (älteren) Stelle (1903) vertritt Mayr allerdings die Ansicht, „daß es weder eine Frost- noch eine Vertrocknungsschütte gebe“, sondern alle Schütteerkrankungen — wenigstens bei der Kiefer — auf Pilzinfektion zurückzuführen seien. Mit dieser Auffassung wird Mayr wohl nicht viel Beifall finden.

Hausrath stellte sich die Aufgabe, zu ermitteln, welcher von den beiden oben genannten Erklärungsversuchen — der Ebermayersche oder der Mayrsche — mehr Anspruch auf Glaubwürdigkeit habe.

Der Versuch wurde in der Weise angestellt, daß eingetopfte Fichten (dreijährig) und Kiefern (einjährig) durch starke Belichtung in den Zustand der Profilstellung der Chlorophyllkörner gebracht worden (so daß die von Mayr ins Auge gefaßte Tötung der Chlorophyllkörner überhaupt nicht eintreten konnte), dann die Pflanzen in Gefrierkisten versetzt und schließlich der Zimmertemperatur ( $16^{\circ}$  C) ausgesetzt wurden. Kontrollpflanzen (Fichte und Kiefer) befanden sich unter gleichen Verhältnissen, nur daß der Boden nicht gefroren und überdies regelmäßig bewässert wurde. Der Erfolg war ungleich. Während die Fichten keinerlei Schädigung erkennen ließen, trat an der in der Gefrierkiste befindlichen Kiefer Frostschütte ein, wohingegen die Kontrollkiefer gesund blieb.

Es wäre gewagt, aus diesen wenigen und nicht genügend lang ausgedehnten Versuchen allgemeine Schlüsse zu ziehen.

Für die Fichte, mit welcher wir uns hauptsächlich beschäftigt haben, können wir den Befund Hausraths nur bestätigen, wie aus folgendem hervorgeht.

### Eigene Versuche,

#### die Frostrocknis bei der Fichte künstlich zu erzeugen.

Es wurde dabei zuerst versucht, die Frostrocknis nach den von Ebermayer bzw. Mayr gegebenen Erklärungsweisen zu bewirken.

##### 1. Verdunstung der Triebe bei gefrorenem Boden.

Im gut geheizten Vegetationshaus wurden Fichtentopfpflanzen mit dem Topf in eine Kältemischung gesetzt, während gleichzeitig die Luft des Versuchshauses durch Ventilatoren andauernd in Bewegung gehalten wurde. Dieser Versuch wurde tage-, z. T. sogar wochenlang fortgesetzt, ohne jeglichen Erfolg. Trotzdem daß im Boden andauernd sehr niedrige Temperatur herrschte (zeitweise mehrere Grade unter 0, bis höchstens  $+ 1^{\circ}$  C), trat keine Nadel-schütte ein<sup>1)</sup>.

1) Bei einem anderen Versuch, der gleichfalls vollkommen ergebnislos verlief, wurde durch ein mit gespannten Wasserdämpfen gefülltes Röhrensystem eine starke Er-

Es wurden dann neue Versuche in folgender Modifikation angestellt:

Die Versuchspflanzen befanden sich wieder in Gefrierkisten (bei 2—3° Kälte), während auf die oberirdischen Organe mittels des Föhnapparates ein warmer Luftstrom gelenkt wurde. Wenn die Temperatur unter 35° blieb, trat kein Absterben der Nadeln ein. Bei höherer Temperatur allerdings (40—50° C) wurde Absterben der Nadeln beobachtet — aber offenbar infolge supra-maximaler Erwärmung. Denn Kontrollfichten, d. h. Pflanzen, deren Wurzelsystem nicht gefroren war, sondern Zimmertemperatur hatte und begossen wurde, zeigten die auf Tötung hinweisende Nadelverfärbung bei der gleichen Temperatur.

Demnach dürfte die Ebermeyersche Erklärung der Nadel-schütte nicht oder nur in extremen Fällen zutreffen.

Eigentlich war uns dieses Resultat nicht überraschend. Die Voraussetzung für die Richtigkeit der Ebermeyerschen Hypothese ist — wie oben ausgeführt wurde —, daß an einem mehrere Nadeljahrgänge umfassenden Trieb die jüngsten, d. h. einmal überwinterten Nadeln bei Wassernot schneller austrocknen als die älteren.

Dies ist aber nicht der Fall. Wie in einer früheren im hiesigen Institut ausgeführten Arbeit (1914) dargelegt wurde, ist bei Wassernot die Wasserabgabe um so geringer, je jünger eine Fichtennadel ist.

Um dies durch einige Zahlen zu belegen, seien jener Arbeit folgende Angaben entnommen. (Die Wasserabgabe ist dabei nicht auf das Gewicht der Zweige bezogen, sondern auf das in denselben überhaupt enthaltene Wasser, d. h. von dem vorhandenen Wassergehalt sind in bestimmten Zeiten so und so viel Gramm Wasser abgegeben worden; diese Zahl wurde als spezifische Transpiration bezeichnet. Über die Methode, die bei der Ermittlung dieser Zahlen verfolgt wurde, siehe die zitierte Abhandlung.)

Fichte (21. XII. 1911).	Triebe mit	
	1jährigen	2jährigen Nadeln
Spezifische Transpiration		
nach 24 Stunden . . .	8,73 ‰	11,27 ‰
„ 48 „ . . .	12,02 „	17,56 „

wärmung der die oberirdischen Teile umgebenden Luft erzielt. Allerdings krankte dieser Versuch auch daran, daß das Wurzelsystem nur schwer auf tiefer Temperatur zu halten war.

Fichte (11. I. 1912).		Triebe mit	
	1 jährigen	2 jährigen	3 jähr. Nadeln
Spezifische Transpiration			
nach 24 Stunden . . .	9,45 ‰	11,68 ‰	12,84 ‰
„ 48 „ . . .	12,93 „	16,27 „	17,58 „

Ähnliche Unterschiede (in der spezifischen Transpiration) wurden für die verschiedenen Nadeljahrgänge bei der Tanne, Eibe, Kiefer und anderen Nadelhölzern gefunden.

Die Erklärung für diese auf den ersten Blick etwas überraschende Tatsache, daß die älteren (meist derberen) Nadeln mehr Wasser verlieren sollen als die jüngeren, etwas zarteren, ist einfach in der geringeren Beweglichkeit des Spaltöffnungsapparates der älteren Nadeln zu suchen.

Mit Hilfe der Evakuations-Infiltrationsmethode (Neger, 1912) läßt sich nämlich leicht nachweisen, daß die Beweglichkeit der Stomata mit zunehmendem Nadelalter abnimmt, d. h. ein vollkommener Spaltöffnungsschluß findet bei Wassermangel nur an den jüngsten Nadeln (der Tanne, Fichte, Eibe) statt, während ältere Nadeln bei Wassernot ihre Stomata nicht mehr vollkommen schließen können.

Aus alledem geht hervor, daß die Ebermayersche Hypothese der Frostschütte für den speziellen Fall, in welchem die jüngsten (einjährigen) Nadeln vertrocknen, während die älteren grün bleiben, der physiologisch-anatomischen Grundlage entbehrt, und wir dürfen uns nicht wundern, wenn diesbezügliche Versuche, die Frostschütte nach Ebermayer künstlich zu erzeugen, erfolglos bleiben.

## 2. Versuche, die Frostschütte entsprechend der Mayrschen Hypothese (s. o.) künstlich hervorzurufen.

Auch hier wurde hauptsächlich mit Fichte operiert. Eingetopfte Pflanzen wurden einige Wochen in einem mäßig kühlen Raum bei gedämpfter Beleuchtung gehalten, damit die Chlorophyllkörner die Schattenstellung annehmen. Hierauf wurden sie bei tiefer Wintertemperatur ins Freie gestellt und zwar so, daß sie niemals von direktem Sonnenlicht getroffen werden konnten. Nachdem so die Kältestarre erreicht war, wurden die Pflanzen an einem klaren, verhältnismäßig warmen Wintertag den direkten Sonnenstrahlen ausgesetzt.

In keinem einzigen Fall trat die für Frosttrocknis charakteristische Erscheinung des Absterbens der jüngeren Nadeljahrgänge ein, was ja auch a priori kaum zu erwarten war (s. o.). Dieselben blieben ebenso gesund und grün wie die älteren.

Es kann somit die Mayrsche Hypothese über das Zustandekommen der Frosttrocknis als nicht zutreffend bezeichnet werden.

### 3. Tatsächliche Ursache der Frostschütte.

Den ersten Anlaß zur Ermittlung der wahren Ursache der Frostschütte gab eine Beobachtung, die früher im Rauchversuchshaus zu Tharandt gemacht worden war. Im Frühjahr 1913 wurden Fichten (in Töpfen) ins geheizte Zimmer gebracht und dann, wenn sich das Leben in den Trieben eben zu regen begann, einer sehr verdünnten Atmosphäre von  $\text{SO}_2$  ausgesetzt.

Es zeigte sich nun, daß nur die jüngsten Nadeljahrgänge durch  $\text{SO}_2$  geschädigt wurden, während die älteren durchaus gesund blieben. Ausgehend von der Erkenntnis, daß die schwefelige Säure auf ruhende Organe weit geringeren schädlichen Einfluß hat, als auf in Assimilationstätigkeit befindliche<sup>1)</sup> (vgl. die a. a. O. beschriebenen Versuche mit *Elodea canadensis*), dürfte obiger Befund so gedeutet werden, daß die jüngeren Nadeljahrgänge früher zur Lebenstätigkeit erwachen und eben deshalb gegen  $\text{SO}_2$  empfindlicher seien als die älteren.

Wenn dies wirklich zutrifft, so mußte auch anderen lebensfeindlichen Faktoren gegenüber ein ähnlich verschiedenes Verhalten nachzuweisen sein.

Es wurden daher abgeschnittene, aber noch nicht ausgetriebene Zweige von Fichten, welche den Zustand des Erwachens zur Vegetation dadurch dokumentierten, daß einzelne Knospen schon ausschlugen, einer Kältemischung von  $- (8-10^0) \text{ C}$  mehrere Tage lang ausgesetzt.

Nach dem Herausnehmen der Zweige wurden die einzelnen Nadeljahrgänge mittels Plasmolyse untersucht und gefunden, daß die Schädigung durch Frost am intensivsten war bei den jüngsten, d. h. einmal überwinterten Nadeln, während mit zunehmendem Alter ein immer geringerer Grad von Störung der Lebensfähigkeit nachzuweisen war.

---

1) Daß also die schwefelige Säure gewissermaßen ein überaus empfindliches Reagens auf Assimilationstätigkeit darstellt.

Wenn die so behandelten Zweige nun dem Licht ausgesetzt wurden, dann färbte sich der jüngste Nadeljahrgang fuchsrot, die zweijährigen Nadeln nahmen eine bräunliche Farbe an, während die noch älteren Nadeln grün blieben.

Es war somit auf künstlichem Wege das gleiche erreicht worden, was bei der sog. Frostschütte regelmäßig auftritt, nämlich



Fig. 22.

Fichtenzweig, im Mai 1914 (vor dem Austreiben) einer Kältemischung von  $-8-19^{\circ}\text{C}$  ausgesetzt. Die Nadeln von 1913 größtenteils erfroren, weniger die von 1912, am wenigsten die von 1911.

eine Tötung der jüngsten (einmal überwinterten) Nadeln, bei geringer oder ausbleibender Schädigung der älteren.

Da sich dieser Unterschied direkt nur mittels Farbenphotographie zum Ausdruck bringen ließe, so wurde so lange gewartet, bis die abgestorbenen Nadeln zum Abfallen reif waren, und dann der betreffende Zweig mittels gewöhnlicher Photographie zur Anschauung gebracht (Fig. 22).

Was sich aus diesen Versuchen, die mit gleichem Erfolg mehrfach wiederholt wurden, mit einiger Sicherheit ergibt, ist folgendes:

1. Das Erwachen zur Lebenstätigkeit erfolgt in den einzelnen Nadeljahrgängen verschieden früh, zuerst in den vorjährigen Nadeln, dann in den 2-, 3- usw., n-jährigen Nadeln. Dementsprechend werden durch Spätfröste am intensivsten die jüngeren Nadeljahrgänge, weniger oder gar nicht die — noch nicht erwachten — älteren geschädigt.
2. Die Erscheinung der Frostschütte ist keine Folge von übermäßiger Verdunstung der jüngsten Nadeln — bei gefrorenem Boden —, auch nicht die Folge der Tötung von Chlorophyll durch zu intensives Licht — bei Unfähigkeit die Profilstellung anzunehmen —, sondern eine besondere Form von Spätfrostwirkung, die sich vorwiegend (zuweilen sogar ausschließlich) auf die jüngeren Nadeljahrgänge erstreckt<sup>1)</sup>.

Es ist hier der Platz, einer Untersuchung zu gedenken, die vor kurzem von Winkler (1913) im Pfefferschen Laboratorium ausgeführt worden ist.

In dieser Arbeit versucht der Verfasser — ebenso wie wir — die Widerstandsfähigkeit der einzelnen Nadeljahrgänge gegen Frost zu ermitteln. Merkwürdigerweise kommt er zu Resultaten, die unter sich sehr wenig Übereinstimmung zeigen. So findet Winkler bei seinem Versuch vom 20. Juni, daß die einjährigen (d. h. neugebildeten) Nadeln von *Pinus pumilio*, *P. laricio* und *Picea pungens* bei  $-4^{\circ}\text{C}$  getötet werden, während in dem 6 Tage später angestellten Versuch (26. Juni) die neugebildeten Nadeln der drei genannten Holzarten bei einer Temperatur von  $-6^{\circ}\text{C}$  lebend geblieben sein sollen, die 3jährigen Nadeln aber getötet worden wären.

Unter Nichtberücksichtigung der Resultate des Versuches vom 20. Juni zieht Winkler dann aus dem Versuch vom 26. Juni den Schluß, daß einjährige (d. h. dies-

---

1) Unter dieser Voraussetzung wird auch das lokale und zeitliche Auftreten der Frostschütte der Nadelhölzer (bes. Fichte) durchaus verständlich.

Bekanntlich sind es namentlich Süd- und Westlagen, an welchen die Nadelschütte beobachtet wird, fast niemals Nordlagen. Ferner zeigt sich die Erscheinung am stärksten in trockenen Frühjahren, wenn März und April durch helle, warme Tage und darauffolgende kalte Nächte ausgezeichnet sind.

Unter diesen örtlichen und jahreszeitlichen Verhältnissen erwachen die jüngsten Jahrestriebe schneller zur Lebenstätigkeit als die älteren, die länger in der Winterruhe verharren. Die erste Frostnacht schädigt dann nur die jüngsten, läßt dagegen die älteren Nadeln unberührt.

Die scharfe Scheidung zwischen getöteten und lebend gebliebenen Jahrestrieben, wie sie häufig zu beobachten ist, kann auf andere als die angegebene Weise kaum erklärt werden.

jährige) Nadeln von Bergkiefer, Schwarzkiefer und Stechfichte kälterestenter seien als mehrjährige. Zwischen den einzelnen Jahrgängen der überwinterten Nadeln, d. h. zwischen vorjährigen und noch älteren Jahrgängen fand Winkler überhaupt keinen Unterschied<sup>1)</sup>.

Die Resultate Winklers sind nicht entscheidend. Abgesehen davon, daß sie durch den Mangel an Übereinstimmung untereinander mit Mißtrauen erfüllen müssen, stehen sie z. T. in direktem Gegensatz mit unseren Erfahrungen.

Auch bei einigen unserer Versuche war ein Teil der Fichtenriebe schon ausgeschlagen und deutlich zeigte sich, daß die jüngsten, d. h. diesjährigen, Nadeln durch den Frost stark beschädigt waren, desgleichen die Nadeln des vorigen Jahrgangs, die älteren aber um so weniger, je höheres Alter sie hatten.

Von den diesjährigen Trieben (Maitrieben) waren am wenigsten jene beschädigt, welche noch fast in der Knospe steckten oder wenigstens nur wenig weit ausgetrieben hatten, während diejenigen, welche schon eine beträchtliche Länge erreicht hatten, ausnahmslos getötet waren.

Wir können deshalb die Ansicht Winklers, nach welcher die jüngeren Blätter der Immergrünen kälterestenter seien als die älteren, in keiner Weise teilen.

Dies ist auch schon insofern unwahrscheinlich, als die Kälteresistenz mit dem Wassergehalt in einer gewissen Beziehung stehen dürfte, derart, daß die wasserärmsten Organe auch die kälteresistentesten sind.

Der Wassergehalt der Koniferennadeln nimmt aber mit dem Alter ab<sup>2)</sup>. So ergaben eine Reihe von zu verschiedenen Jahreszeiten angestellten Wasserbestimmungen folgende Werte:

Fichte (I, 1912). Mittelwerte aus zwei Versuchsreihen:

1jährig . . . . .	57,0 %,
2jährig . . . . .	55,22 „
3jährig . . . . .	53,8 „

Tanne (I, 1912). Desgl.:

2jährig . . . . .	56,92 %,
3jährig . . . . .	56,17 „
4—5jährig . . . . .	55,29 „

1) Nur in dem Versuch Tab. XI (2. März) werden Unterschiede im Verhalten der einzelnen Nadeljahrgänge (von mehr als 1 Jahr) festgestellt. Indessen sind die Ergebnisse dieses Versuches wenig geeignet, um daraus allgemeine Schlüsse ziehen zu lassen, indem bald die älteren, z. B. dreijährigen (*Pinus*-Arten), bald die jüngeren (*Torreyia*, *Taxus*) Nadeln größere Frosthärte an den Tag legten.

2) Vgl. auch die Ausführungen Wiesners (1905) u. a. hierüber.

Eibe (I, 1912). Mittelwerte aus drei Versuchsreihen:

1jährig . . . . .	62,2 ‰,
2jährig . . . . .	61,28 „

Kiefer (XI, 1911) Desgl.:

1jährig . . . . .	57,44 ‰,
2jährig . . . . .	57,02 „

Ähnliche Unterschiede wurden für verschiedenalterige Blätter immergrüner Laubbäume gefunden (z. B. *Ilex aquifolium*). Mittelwerte aus zwei Versuchsreihen:

1jährig . . . . .	60,0 ‰,
2jährig . . . . .	58,4 „

Es ist aber klar, daß die Konzentration des Zellsaftes um so größer sein wird, je wasserärmer die betreffenden Organe sind. Demnach muß die Konzentration des Zellsaftes in älteren Nadeln größer sein als in jüngeren<sup>1)</sup> — abgesehen davon, daß die ersteren auch absolut reicher sind an Salzen — und dementsprechend sind erstere bei gleichen Kältegraden weniger gefährdet (durch Eisbildung im Innern der Zellen) als letztere.

Nach den neuesten Untersuchungen von Maximow (1914) darf ja wohl als sicher angenommen werden, daß die Pflanze nicht von der niedrigen Temperatur an sich — nicht vom spezifischen Temperaturminimum — abgetötet wird, sondern von den physikochemischen Veränderungen, welche im Plasma unter dem Einfluß des sich bildenden Eises eintreten, indem letzteres nicht nur eine wasserentziehende, sondern auch eine mechanisch-koagulierende Wirkung auf die Plasmakolloide ausübt.

### Die Rotfärbung der Koniferennadeln.

Nachdem so festgestellt war, daß die einzelnen Nadeljahrgänge — namentlich in der Zeit des Erwachens zur Lebensfähigkeit — einen verschiedenen Grad von Empfindlichkeit gegenüber der Abkühlung unter 0° zeigen, wurde noch untersucht, auf welche Faktoren die eigentümliche fuchsrote Färbung zurückzuführen sei, welche unter Umständen bei verschiedenen Nadelhölzern auftritt.

1) Solange noch keine Rückwanderung der Salze aus den Nadeln in die Achse stattgefunden hat.

Der Umstand, daß sich dieselbe nicht immer, sondern nur unter ganz bestimmten Verhältnissen einstellt, ließ die Vermutung aufkommen, daß jene Färbung von der Art der Todesursache abhängt.

Besonders auffallend und häufig wird sie (außer bei Frosttrocknis) auch bei der Einwirkung heißer Luft auf die Fichten bzw. Tannennadeln — z. B. in der Nähe von Lagerfeuern im Wald — beobachtet.

Alle Versuche, die intensive Nadelrötung mit bestimmten Todesursachen in Beziehung zu bringen, erwiesen sich als trügerisch. Sie kann nämlich nach jeder beliebigen Todesursache eintreten, vorausgesetzt, daß folgende Bedingungen verwirklicht sind:

Intensive Lichtwirkung.

Anwesenheit von Wasser und Sauerstoff.

Die Nadelrötung ist ein postmortaler Vorgang, der mit der Todesursache in keiner Beziehung steht.

Es ergibt sich dies aus folgenden Versuchen:

a) Versuche mit Frost.

Eben austreibende Zweige von Fichte, Tanne und Douglas-tanne wurden, nachdem sie 6 Tage einer Kältemischung von  $-6-8^{\circ}$  ausgesetzt waren, in Wasser eintauchend teils der Sonne ausgesetzt, teils in einen Dunkelraum gebracht. Von Fichte und Tanne wurden außerdem je ein Zweig trocken (d. h. nicht in Wasser eintauchend dem Licht, bzw. der Dunkelheit ausgesetzt). (18. V.)

Am 20. V., also nach 2 Tagen, hatten die der Sonne ausgesetzten Triebe von Tanne, Fichte und Douglastanne eine fuchsrote Färbung angenommen, die sich im Laufe der nächsten Tagen noch steigerte und annähernd gleich stark war, bei den in Wasser eintauchenden wie bei den trockenstehenden Trieben.

Hingegen hatten die im Dunkeln befindlichen Zweige ihre fahl gelbgrüne Farbe beibehalten und änderten dieselbe auch nicht, solange sie im Dunkelraum blieben. Wenn dann nachträglich (d. h. nach 5 Tagen) die bis dahin dunkelgehaltenen Zweige dem Sonnenlicht ausgesetzt wurden, trat die fuchsrote Färbung ein, soweit die Nadeln noch Wasser enthielten (d. h. bei den in Wasser eintauchenden). Wo hingegen schon vollkommene Eintrocknung der Nadeln und Triebe stattgefunden hatte, da blieben die ersteren auch bei voller Sonnenbestrahlung dauernd fahlgrün und fielen schließlich ab.

Dieser Versuch zeigt, daß die durch die Frostwirkung getöteten Nadeln (Tod durch Plasmolyse nachgewiesen) sich nur röten, wo sie — unter Anwesenheit von Wasser — dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt sind.

b) Versuch mit Föhnapparat.

Am 22, V. 1914 wurden abgeschnittene Fichtentriebe in eine weite Glasröhre (Lampenzylinder) gebracht und durch diese Röhre der heiße Luftstrom eines Föhnapparates geleitet (60—70°), etwa 1—2 Minuten lang. Infolge dieser Behandlung war in den meisten Nadeln augenblicklich der Tod eingetreten (Plasmolysereaktion).

Die Zweige wurden dann teils in Wasser tauchend, teils trocken dem Licht, bezw. vollkommener Dunkelheit ausgesetzt. Erfolg wie bei a., d. h.:

Die dem Licht ausgesetzten Nadeln wurden fuchsrot und zwar um so intensiver, je wasserreicher die Triebe waren und je länger die Lichtwirkung andauerte. Die im Dunkelraum befindlichen Triebe blieben immer grün. Aber auch diese färbten sich rot, wenn sie nachträglich dem Licht ausgesetzt wurden, aber nur insoweit sie wasserhaltig waren. Die im Dunkelraum vollkommen ausgetrockneten Triebe behielten nun auch im vollen Sonnenlicht ihre grüne Färbung bei.

c) Diese Versuche wurden, mehr oder weniger modifiziert, vielfach wiederholt und stets mit demselben Erfolg.

So wurde als Todesursache Brühen in kochendem Wasser (1—2 Minuten) oder in überhitztem Wasserdampf (1—2 Minuten), ferner verschiedene giftige Gase, namentlich  $\text{SO}_2$ , angewendet.

Auch wurde der Versuch mit dem Föhnapparat in der Weise angestellt, daß der Föhnluftstrom auf einzelne Zweige lebender bewurzelten Pflanzen (nicht abgeschnittene Triebe) gerichtet war (Fichte, Tanne, Eibe, Douglastanne, Tsuga, Zeder).

Dann wurden einzelne der so getöteten Zweige in eine Düte aus schwarzem Papier gebunden, die anderen unverändert gelassen und die Pflanzen in die Sonne gesetzt.

In allen Fällen trat intensive Rötung an den dem Licht exponierten Zweigen ein, während die verdunkelten dauernd fahlgrün blieben<sup>1)</sup>.

Wenn dann die schwarzen Düten weggenommen wurden, so

1) An diesen wurde nur Rötung der Schließzellen (mikroskopisch) nachgewiesen.

trat auch an den bisher verdunkelten Trieben Rotfärbung ein, sofern die Triebe mit der Pflanze in Verbindung blieben d. h. von dort her noch andauernd — wenn auch schwach — mit Wasser versorgt wurden. Wurden dagegen verdunkelte Zweige nachträglich abgeschnitten, so daß die ohnehin schon wasserarm gewordenen Nadeln von der weiteren Wasserzufuhr abgeschnitten wurden und demgemäß schnell vertrockneten, so blieb auch die Rotfärbung aus.

Daß zur Rötung abgestorbener Koniferennadeln schließlich auch Sauerstoff nötig ist, ging aus folgendem Versuch hervor:

Durch Föhn (60—70°, 1 Minute) getötete Fichtenzweige wurden in ein Glasgefäß gebracht, welches zur Hälfte mit Wasser gefüllt war, so daß nur ein Teil der Zweige in Wasser eintauchte, während der obere Teil herausragte, aber von einer mit Wasserdampf gesättigten Atmosphäre umgeben war. Das Gefäß wurde dann ins Sonnenlicht gestellt.

Nach einigen Tagen hatte sich der aus dem Wasser herausragende Teil der Fichtentriebe fuchsrot gefärbt, während die Farbe der untergetauchten Nadeln (fahlgrün) nur wenig verändert war.

Offenbar hatte das umgebende Wasser, in welchem — infolge der Entwicklung einer Mikroorganismenwelt — bald Sauerstoffmangel eintrat, die Nadeln vor der Einwirkung des Sauerstoffs geschützt und daher die Rötung verhindert, obwohl die beiden anderen dafür erforderlichen Faktoren, Feuchtigkeit und Licht, vorhanden waren.

All diese im Laboratorium gemachten Erfahrungen stehen in Einklang mit den verschiedenen Beobachtungen, die in der Natur gemacht werden können.

Am auffallendsten ist die fuchsrote Färbung der Fichtennadeln (und anderer Koniferen) wenn die Todesursache ein plötzlich wirkender Faktor ist — Frost, Überhitzung durch Feuerbrand, mechanische Verletzung —. In diesem Falle sind die Nadeln noch verhältnismäßig wasserreich und die Rötung kann am Licht eintreten. Offenbar ist die Wasserversorgung selbst abgetöteter Zweige vom gesunden Teil einer bewurzelten Pflanze her nicht unbeträchtlich, so daß also das zur Entstehung der Rötung nötige Wasser zur Verfügung steht. Dies ging aus dem S. 15 beschriebenen Nebenversuch hervor.

Anders verhalten sich Fichtentriebe, welche eines langsamen Todes sterben, z. B. infolge von Wassernot (Dürre). Dieselben verlieren während des „Auslebens“ so viel Wasser, daß, wenn der

Tod schließlich eingetreten ist, das zur Rötung nötige Wasser nicht mehr ausreicht.

Daß Herbarpflanzen (Fichte, Tanne usw.) niemals jene leuchtend rote Färbung zeigen, mag teils auf den Wassermangel, teils auf das Fehlen der Lichtwirkung zurückzuführen sein.

Umgekehrt erklärt sich die Erfahrung, daß gerade im Winter an abgeschnittenen Fichtenzweigen die Lichtseite oft leuchtend-rot gefärbt ist, auf einfache Weise dadurch, daß infolge der niedrigen Temperatur die Wasserabgabe sehr langsam erfolgt<sup>1)</sup>. Wenn im Sommer bei hoher Temperatur Fichtenzweige abgeschnitten und der Vertrocknung (im Licht) preisgegeben werden, so erfolgt sehr bald Nadelfall (starker Wasserverlust), aber die Rötung bleibt in der Regel aus oder ist jedenfalls lange nicht so intensiv wie im Winter.

Daß ferner bei akuter Rauchvergiftung die Rotfärbung der Tannen-, Fichten- und Kiefernnadeln besonders intensiv ist, leuchtet nach dem oben Ausgeführten ohne weiteres ein.

Durch das giftige Gas erfolgt eine plötzliche Tötung der Nadeln, die bei wenig herabgesetztem Wassergehalt nun dem vollen Tageslicht ausgesetzt sind und sich in der bekannten Weise verfärben.

Welche Zeit nötig ist, um die grelle, leuchtend-rote Färbung, die wir in der Natur häufig beobachten, herbeizuführen, hängt ganz von der Intensität der Beleuchtung ab. Unter günstigen Umständen genügen 1—2 Tage.

Wenn oben der Nachweis geliefert wurde, daß die Rotfärbung der Koniferennadeln am Licht ein postmortaler Vorgang ist, so ist damit auch schon zum Ausdruck gebracht, daß dieser Vorgang und die herbstliche Rotfärbung der Laubblätter zwei grundverschiedene Prozesse sind. Denn nach Tswett (1908) kann als sicher angenommen werden, daß die herbstliche Verfärbung des Laubes keine postmortale Zersetzung der Zellinhaltsstoffe, sondern ein physiologischer Prozeß ist.

Welche Stoffe es sind, die die leuchtend-rote Farbe der durch Frost, Hitze, Gifte getöteten und dann im Licht sich verfärbenden Koniferennadeln bedingen, das wird erst eine weitere sorgfältige Untersuchung lehren müssen.

---

1) Sehr häufig — aber durchaus nicht immer — geht mit der makroskopisch sichtbaren Rotfärbung der Nadeln Hand in Hand eine Rötung der Schließzellen.

Daß ein Zersetzungsprodukt des Chlorophylls einen wesentlichen Anteil an der Nadelrötung hat, ist sehr wahrscheinlich; denn bei Nadeln von dorsiventralem Bau — mit deutlicher Differenzierung von Assimilations- und Durchlüftungsgewebe (Tanne, Douglasie), ist es namentlich das erstere, welches den roten Farbstoff in großer Menge enthält.

Wir schließen das zweite Kapitel dieser Abhandlung mit folgenden zusammenfassenden Sätzen:

- a) Die Frosttrocknis (Frostschütte) vieler wintergrüner Nadelhölzer (Tanne, Fichte u. a.) — insbesondere jene Form, bei welcher die einzelnen (überwinterten) Nadeljahrgänge verschieden betroffen werden — ist ein spezieller Fall von Spätfrost und hat seine Ursache in dem ungleichen Erwachen der einzelnen Nadeljahrgänge zur Assimilationsfähigkeit im ersten Frühjahr (jüngere Nadeln früher als ältere).
- b) Die bei der Frosttrocknis so häufig beobachtete fuchsrote Färbung der Nadeln ist ein postmortaler Vorgang, der mit der Art der Todesursache nichts zu tun hat.

Sie tritt ein, wenn die getöteten Nadeln bei verhältnismäßig hohem Wassergehalt und Sauerstoffzutritt dem vollen Sonnenlicht ausgesetzt sind. Sie unterbleibt, wenn einer dieser Faktoren fehlt, z. B. bei Lichtabschluß oder wenn die Nadeln erst nach vollkommener Austrocknung dem Licht ausgesetzt werden, usw.

### Literatur-Verzeichnis.

- Behrens, J., Über die anatomischen Beziehungen zwischen Blatt und Rinde der Koniferen. Dissertation. Kiel 1886.
- Bretfeld, Über Vernarbung und Blattfall. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XII, 1879—81, S. 133.
- Dingler, Versuche und Gedanken zum herbstlichen Laubfall. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1905, S. 463.
- Ebermayer, Die physikalischen Einwirkungen des Waldes auf Licht und Boden, Bd. I, 1893.
- —, Die gesamte Lehre von der Waldstreu. Berlin 1876.
- Fischer, H., Pflanzenernährung mittels Kohlensäure. Gartenflora, Bd. 61, 1912, S. 298.
- Fouilloy, Sur la chute des feuilles de certaines monocotyles. Rev. gén. Bot., 1899, S. 306.

- Furlani, Über den Einfluß der Kohlensäure auf den Laubfall. Österr. Bot. Zeitschr., 1906, S. 400.
- Hartig, Theodor, Anatomie und Physiologie der Holzpflanzen, 1878, S. 221.
- Hausrath, Versuche zur Entstehung der Vertrocknungsschütte. Forstw. Zentralbl., Bd. 35, 1913, S. 352,
- Höhnel v., Über den Ablösungsvorgang der Zweige einiger Holzgewächse und seine anatomischen Ursachen. Mitteil. a. d. forstl. Versuchswesen Österreichs, 1878, S. 258.
- Holzner, Die Beobachtungen über die Schütte der Kiefer usw. Freising 1877.
- Klebs, Über die Rhythmik in der Entwicklung der Pflanzen. Sitzungsber. d. Heidelb. Akad. Wiss., 1911.
- Kraus, G., Über die Lebensdauer der immergrünen Blätter. Sitzungsber. Naturf.-Ges. Halle 1880.
- Küster, Pathologische Pflanzenanatomie, Jena 1903, S. 163.
- Lakon, Die Frage der jährlichen Periodizität der Pflanzen usw. Naturw. J. f. Forst- u. Landw., 1915.
- Lee, The morphology of leaf fall. Annals of Botany, Bd. XXV, 1911, S. 51.
- Löwi, Über eine merkwürdige anatomische Veränderung in der Trennungsschicht bei der Ablösung der Blätter. Österr. Bot. Zeitschr., Bd. X, 1906, S. 381.
- Maximow, Experimentelle und kritische Untersuchungen über das Gefrieren und Erfrieren der Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1914, S. 328.
- Mayr, Sekretionsorgane der Fichte und Lärche. Bot. Zentralbl., Bd. XX, 1884, S. 150.  
— —, Ist der Schüttepilz ein Parasit? Forstw. Zentralbl., 1903, S. 548.  
— —, Waldbau auf naturgesetzlicher Grundlage, Berlin 1909, S. 85.
- Mohl, H. v., Über die anatomischen Veränderungen des Blattgelenkes, welche den Abfall der Blätter herbeiführen. Bot. Zeitung, 1860, S. 1 ff.
- Molisch, Untersuchungen über Laubfall. Sitzungsber. d. Akad. Wien, 1886.
- Neger, Zur Mechanik des Nadelfalles der Fichte. Naturw. J. f. Forst- u. Landw., 1911.  
— —, Spaltöffnungsschluß und künstliche Turgorsteigerung. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XXXI, 1912.
- Neger und Lakon, Studien über den Einfluß von Abgasen auf die Lebensfunktionen der Bäume. Mitteil. d. forstl. Versuchsanstalt zu Tharandt, Bd. I, 1914.
- Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie, II. Aufl., II. Bd., 1904, S. 278.
- Pringsheim, Über Lichtwirkung und Chlorophyllfunktion in der Pflanze. Jahrb. f. wiss. Bot., 1879.
- Ramann, Wandern die Nährstoffe beim Absterben der Blätter? Zeitschr. f. Forst- u. Jagdw., 1898, S. 157.  
— —, Die Wanderungen der Mineralstoffe beim herbstlichen Absterben der Blätter. Landw. Versuchsstat., 1912, S. 157.
- Sanio, Vergleichende Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Korkes. Jahrb. f. wiss. Bot., 1860, S. 39.
- Schacht, Anatomie und Physiologie der Gewächse, 1856, I, S. 292.
- Staby, Über den Verschuß der Blattnarben nach Abfall der Blätter. Flora, 1886, S. 155.
- Stahl, Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Lentizellen. Bot. Zeitg., 1873, S. 598.  
— —, Zur Biologie des Chlorophylls. Jena 1909.
- Swart, N., Die Stoffwanderung in ablebenden Blättern. Jena 1914.

- Tison, A., Recherches sur la chute des feuilles chez les Dicotyledones. Mém. Soc. Linnéenne Normandie, 1900.
- Tschirch, Pflanzenanatomie, 1889, S. 236.
- Tswett, Über die Verfärbung und Entleerung des absterbenden Laubes. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1908, S. 88.
- Volken, Laubfall und Lauberneuerung in den Tropen. Berlin 1911.
- Wehmer, C., Zur Frage nach der Entleerung absterbender Organe, insbesondere der Laubblätter. Landw. Jahrb., 1892, Bd. 10, S. 152.
- Wiesner, J., Untersuchungen über die herbstliche Entlaubung der Holzgewächse. Sitzungsber. d. Akad. Wiss. Wien, 1871.
- —, Über den Hitzelaubfall. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1904, S. 64.
- —, Über den Treiblaubfall und über Ombrophilie immergrüner Holzgewächse. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1904, S. 316.
- —, Über Laubfall infolge Sinkens des absoluten Lichtgenusses. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1904, S. 501.
- —, Die biologische Bedeutung des Laubfalles. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1905, S. 172.
- —, Über Frostlaubfall nebst Bemerkungen über die Mechanik der Blattablösung. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1905, S. 49.
- —, Versuche über die Wärmeverhältnisse kleiner, insbesondere lineargeformter, von der Sonne bestrahlter Pflanzenorgane. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1908, S. 702.
- Winkler, Über den Einfluß der Außenbedingungen auf die Kälteresistenz ausdauernder Gewächse. Jahrb. f. wiss. Bot., 1913 (Bd. LII), S. 467.
-

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik](#)

Jahr/Year: 1915

Band/Volume: [55](#)

Autor(en)/Author(s): Neger Franz Wilhelm, Fuchs J.

Artikel/Article: [Untersuchungen über den Nadelfall der Koniferen.  
608-660](#)