Vergleichend-morphologische Untersuchung über die Kurztriebe einiger Arten von Pinus.

Von **Wilhelm Schneider.**

(Mit Tafel XV.)

1. Die Aufgabe.

Über das Variieren der Blattzahl am Kurztrieb bei der Gattung Pinus liegt bereits eine große Anzahl von Beobachtungen vor. Aber nur für P. silvestris (Kronfeld)[1]) sind die Mitteilungen nahezu erschöpfend. Kronfeld[1]) hat eine zusammenfassende Übersicht über die von ihm und anderen Forschern an zahlreichen Pinusarten gemachten Beobachtungen gegeben. Aus seiner Tabelle entnehme ich für die einzelnen nach der normalen Zahl der Nadeln unterschiedenen Typen folgende Zahlen:

für normal 5-nadelige Arten Kurztriebe mit 3, 4, 5, 6,
" " 3 " " " " 2, 3, 4,
" " 2 " " " " 2, 3

und für P. silvestris solche mit 2, 3, 4, 5 Nadeln. Einnadelige Kurztriebe bei zweinadeligen Arten sind darin nicht verzeichnet, obwohl sie schon vorher von Strasburger[2]) gefunden worden sind. In der neueren Literatur sind kurze Notizen über Nadelvermehrung und Verminderung ziemlich häufig. Sie gehen aber nicht über die von Kronfeld gemachten Mitteilungen hinaus. Meine Beobachtungen sind unten pag. 436 (Tabelle, Spalte 8) angegeben und gleichzeitig die aufgefundenen Nadelverwachsungen (Spalte 7) bei den einzelnen Arten beigefügt. Aus dieser Tabelle ist ersichtlich, daß die häufigst in Deutschland angepflanzten Pinusarten zu einer starken Änderung der Nadelzahl befähigt sind. Von anderen Spezies standen mir größtenteils nur einzelne Gartenexemplare, an denen die Abweichungen fast immer sehr gering waren, zur Verfügung. Vermutlich kommen aber auch bei ihnen oder wenigstens bei einem großen Teil von ihnen größere Unregelmäßigkeiten vor.

Im Vergleich zu den bis jetzt mitgeteilten Zahlen über das Variieren der Zahl der Nadeln am Kurztrieb sind Beobachtungen über Verwachsungen von Pinusnadeln auffallend gering. Strasburger[3]) bildet eine Verwachsung der beiden Nadeln eines Kurz-

1) M. Kronfeld, Bemerkungen über Coniferen. Botan. Zentralbl. 1899, Bd. I, pag. 68.

2) Strasburger, Coniferen und Gnetaceen, pag. 387. Jena 1872.

3) Strasburger, l. c. Taf. XXVI, Fig. 11 u. 12.

triebes von P. Pumilio ab. Außerdem gibt Beissner[1]) solche für die Nadeln von P. Thunbergi monophylla Hort., P. Cembra monophylla Carr. und P. excelsa monophylla Carr. an. Hier sind jeweils sämtliche Nadeln der einzelnen Kurztriebe mehr oder weniger fest miteinander verschmolzen. Über Verwachsungen eines Teiles der Nadeln bei fünfnadeligen Kieferarten fehlen jegliche Notizen.

Mitteilungen über Verkümmerungen von Nadeln am Kurztrieb habe ich nirgends gefunden. Die Autoren begnügen sich zumeist mit einer Registrierung der abweichenden Zahlen. Darüber, wie diese anatomisch zustande kommen, sind keine Angaben gemacht. Ich habe deshalb in der vorliegenden Arbeit versucht, diese Lücke durch eine eingehende anatomische Untersuchung der abweichend benadelten Kurztriebe auszufüllen. Es ergab sich dabei, daß eine Reduktion der Bündel- bzw. Nadelzahl — (jeder Nadel kommt ein Bündel zu, das sich sekundär teilen kann) — einmal dadurch zustande kommen kann, daß entweder eine geringere Anzahl von Einzelbündeln von vornherein im Kurztrieb gebildet wird, oder aber, daß ein Teil der Bündel im Kurztrieb verkümmert und schließlich noch dadurch, daß zwei, drei oder gar vier Nadeln eines Kurztriebes miteinander verwachsen. Nadelvermehrung tritt ein durch Ausbildung einer größeren Zahl von Einzelbündeln oder durch eine Metamorphose von Niederblättern.

2. Wichtige Gesichtspunkte.

Es ist unmöglich, den Entwicklungsgang abweichend benadelter Kurztriebe zu studieren, sondern man ist allein auf die fertig ausgebildeten angewiesen. Man muß deshalb an diesen Objekten nach Anhaltspunkten für die Erklärung des Zustandekommens der Abweichungen in Gestalt und Zahl der Nadeln suchen, und als solche haben sich in erster Linie die Ursache der morphologischen Gestaltung der Pinusnadeln und die Beziehungen zwischen Nadelzahl und Leitbündelverlauf im Kurztrieb erwiesen.

Für die eigenartige Gestaltung der Pinusnadeln ist der Raum innerhalb der Niederblattscheide des Kurztriebes maßgebend. Dieser ist bei der Gattung Pinus zylindrisch. Die Nadeln werden bei ihrem interkalaren Längenwachstum durch diesen Hohlzylinder hindurchgeschoben, der damit ausschlaggebende Bedeutung für die Gestaltung der Blätter erhalten muß. Bei solchen sehr beschränkten Raumverhältnissen und dem Bestreben der Blattanlagen sie vollständig auszunutzen, kommt es nun dazu, daß die Summe der Volumina der Nadeln eines

1) L. Beissner, Handbuch der Nadelholzkunde, pag. 249, 280 u. 286. Berlin 1891.

Kurztriebes in der Regel gerade das Volumen eines Zylinders ausmacht. Daher die Zylinderform der Nadeln von P. monophylla Torrey et Fremont, die halbzylindrische Ausbildung der Nadeln des Kurztriebes zweinadeliger Kiefernarten und die prismatische Gestalt der Blätter drei- und fünfnadeliger Spezies. Diese letzteren sind von zwei radiär gestellten Prismenflächen und einem Drittel bzw. einem Fünftel Zylindermantel begrenzt. So kommt es, daß bei dreinadeligen Kurztrieben der Winkel der Prismenflächen der Nadeln etwa $360:3 = 120^0$ und bei fünfnadeligen etwa $360:5 = 72^0$ beträgt. Diese einfache Beziehung zwischen der Nadelzahl am Kurztrieb und der Querschnittsform der Nadeln hat Eichler[1]) in eine Regel gefaßt, nach der die Querschnitte der Nadeln Kreissektoren sind, deren Zentriwinkel sich dadurch ermitteln lassen, daß man die 360 Bogengrade des Kreises mit der Anzahl der Nadeln am Kurztrieb dividiert. Die Querschnittsform ist also eine einfache Funktion des in der Niederblattscheide verfügbaren Raumes. Diese Regel hat weitgehende Gültigkeit. Man findet sie bei normalen Kurztrieben allenthalben bestätigt. Nur bei einem Teile der variierenden Kurztriebe erfährt sie eine Einschränkung, von der unten noch die Rede sein wird.

In Übereinstimmung mit Eichler's Regel ist die naturgemäße Einteilung der Pinusarten nach der normalen Anzahl der Nadeln am Kurztrieb in die vier Typen des ein-, zwei-, drei- und fünfnadeligen Kurztriebes (vgl. Zang)[2]). Aus praktischen Gründen ist diese Einteilung der Reihenfolge in der Besprechung der einzelnen Arten nicht zugrunde gelegt.

Als wesentlicher wie die eben gemachten Ausführungen über das Zustandekommen der Querschnittsform der Kiefernnadeln erwiesen sich für die folgenden Untersuchungen die Beziehungen zwischen Nadelzahl und Leitbündelverlauf im Kurztrieb. Sie lassen sich leicht durch einen Vergleich des Bündelverlaufes in den Kurztrieben zwei-, drei- und fünfnadeliger Kiefernarten feststellen.

Die in einem zwei Nadeln tragenden Kurztrieb einer normal zweinadeligen Spezies an der Basis des Kurztriebes, also in nächster Nähe der Ansatzstelle am Langtrieb, zu einem geschlossenen Hohlzylinder vereinigten Bündelelemente treten etwa in der Mitte des Kurztriebes in zwei Bündel — Vollbündel — auseinander. Diese teilen sich ihrerseits ebenfalls im Kurztrieb noch einmal in je zwei kleinere Bündel, die ich Halbbündel nennen will, da sie durch sekundäre

1) Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, 1889, Bd. II, pag. 30.

2) W. Zang, Die Anatomie der Kiefernnadel und ihre Verwendung zur systematischen Gliederung der Gattung Pinus. Dissert. Gießen 1904, pag. 12.

Zweiteilung aus einem größeren, einem primären Vollbündel, hervorgegangen sind, das seinerseits die Summe der einer normalen Nadel zukommenden Bündelelemente enthält. Diese beiden Halbbündel sind dann auch in der Nadel, wenigstens bis in die Nähe der Nadelspitze, wo sie sich in der Regel wieder zu einem einzigen Bündel vereinigen, anzutreffen. Es entspricht also den Bündelelementen jeder Nadel des zweinadeligen Kurztriebes die Hälfte der Elemente des Bündelverbandes an der Basis des Kurztriebes.

Genau das Gleiche gilt auch für die abnormal zweinadeligen Kurztriebe von P. monophylla, nur daß bei diesen die sekundäre Spaltung der Vollbündel unterbleibt.

Die gleichen Verhältnisse wie bei normal zweinadeligen Arten zeigen sich auch bei den dreinadeligen, nur daß hier die Dreiteilung der Bündelelemente im Kurztrieb entsprechend dem Vorhandensein von drei Nadeln am Kurztrieb an Stelle der Zweiteilung tritt. Eine sekundäre Spaltung jedes einzelnen dieser drei primär gebildeten Vollbündel tritt ebenfalls auf, so daß jede Nadel auch zwei Halbbündel in einer gemeinsamen Endodermisscheide besitzt. Nur bei P. edulis fehlt wie bei P. monophylla diese Aufteilung.

Bei allen fünfnadeligen Pinusarten erfolgt im Kurztrieb eine Fünfteilung des Bündelzylinders, und jede Nadel wird von einem einzigen Leitbündel, einem Vollbündel, durchzogen. Sekundäre Teilung in Halbbündel findet nicht statt.

Es ist also daraus zu erkennen, daß für zweinadelige Kiefernarten eine Spaltung der an der Basis des Kurztriebes zu einem geschlossenen Hohlzylinder vereinigten Bündelelemente in zwei, für dreinadelige Arten in drei und für fünfnadelige in fünf Vollbündel charakteristisch ist. Eine einfache Nadel erhält also nie die Gesamtheit der im Kurztrieb vorkommenden Bündelelemente, sondern stets nur einen Teil, höchstens die Hälfte derselben. Das gilt auch für die Nadel von P. monophylla Torrey et Fremont, wie gleich des Näheren gezeigt werden wird.

3. Pinus monophylla Torrey et Fremont.

Obgleich bei P. monophylla der einnadelige Kurztrieb das normale Verhalten dieser Art darstellt, erwies sich eine ausführliche Behandlung desselben als notwendig. Es stellte sich nämlich heraus, daß der einnadelige Kurztrieb vom zweinadeligen abzuleiten ist, und außerdem sind die Nadeln dieser Art hinsichtlich ihrer Wertigkeit noch von ganz besonderem Interesse.

Diese Nadeln besitzen eine scharfe, dornige Spitze und sitzen einzeln an den Kurztrieben. Man war nun lange der Ansicht, daß sie das Ergebnis einer Verwachsung zweier Nadeln seien, und Lauche[1]) vertritt auch noch diesen Standpunkt. Strasburger[2]) hatte schon vorher die Frage nach der Wertigkeit der Nadeln von P. monophylla auf Grund der Erscheinung, daß sich „der Bündelkreis im Kurztrieb einseitig öffnet und als einfaches und einfach bleibendes Bündel in die die Achse scheinbar unmittelbar fortsetzende Nadel eintritt", dahingehend beantwortet, daß es sich um ein einfaches Blatt handele. Zu dem gleichen Resultat kam Thomas[3]). Nach seiner Ansicht lassen „das einfache Leitbündel mit deutlichem oben und unten und die Stellung der Harzkanäle keinen Zweifel darüber, daß man es mit einer einzigen allein zur Entwicklung kommenden Nadel zu tun hat". (Vgl. auch Anmkg. 4 u. 5.)

Für die Beurteilung der Wertigkeit der Nadel von P. monophylla ausschlaggebend ist die Frage nach dem Zustandekommen der Dorsiventralität des einfachen Leitbündels, das den Nadeln dieser Art zukommt. Nach Strasburger[2]) soll sie, wie schon erwähnt, das Resultat des einseitigen Öffnens des Bündelringes im Kurztrieb sein, und Zang[6]) gibt an, daß sich parenchymatisches Gewebe keilförmig zwischen die Bündelelemente des Kurztriebes schiebt, und daß durch Zunahme der Keildicke nach oben das Leitbündel seine definitive Gestalt erhält.

Beides entspricht nicht ganz den Tatsachen. Ein wichtiges Moment wurde von beiden Forschern übersehen, nämlich die Verkümmerung

1) Lauche, Deutsche Dendrologie, 1880.

2) Strasburger, l. c. pag. 389.

3) F. Thomas, Zur vergleichenden Anatomie der Coniferenblätter. Pringsheims Jahrb. 1865, pag. 24.

4) Auch Beissner*) schließt sich dieser Ansicht an.

5) Auf eine weitere Auffassung, die sich bei Bertrand**) findet und überhaupt den Blattcharakter der Pinusnadel leugnet, will ich nicht näher eingehen, da diese Frage für die vorliegende Untersuchung nicht von Bedeutung ist. Außerdem ist die Tatsache, daß die Pinusnadel ein Blatt ist, nicht im geringsten zu bezweifeln. Das zeigt am deutlichsten das pag. 422 u. f. beschriebene nachträgliche Auswachsen von Niederblättern der Niederblattscheide des Kurztriebes in Nadeln, die den primär entstandenen völlig gleichen. Auch Zang†) hat ohne Kenntnis dieser Tatsache unter Zuhilfenahme von Untersuchungen Goebels††) gezeigt, daß die Pinusnadel wirklich ein Blatt ist.

6) Zang, l. c. pag. 38.

*) Beissner, l. c. pag. 254.

**) C. E. Bertrand, Anatomie comparée des tiges et des feuilles chez les Gnétacées et les Conifères. Annales des sciences naturelles, V. Serie, Bot., XX (1874), pag. 71.

†) Zang, l. c. pag. 13.

††) K. Goebel, Organographie der Pflanzen, pag. 547. Jena 1901.

der einen Hälfte der Bündelelemente im Kurztrieb, die allerdings mehr oder weniger den Anschein eines einseitigen Öffnens erweckt. In jedem einnadeligen Kurztrieb von P. monophylla ist an der Basis des Kurztriebes der gleiche geschlossene Bündelring anzutreffen (Taf. XV, Fig. I, *1*) wie bei allen übrigen Arten. Dieser Bündelring, der etwa in der Mitte des Kurztriebes noch vertreten ist, beginnt dann einseitig schwächer zu werden (Taf. XV, Fig. I, *2*). Aus der geschwächten Partie verschwinden nach oben einzelne Teile (Taf. XV, Fig. I, *3*) und schließlich nach und nach die ganze eine Hälfte des Bündelzylinders. Die Tracheiden dieses Teiles endigen blind und keilen sich in dickwandiges Parenchym ein, und auch die Siebröhren gehen in Parenchymzellen über. Auf diese Weise erhält das eigentliche Nadelbündel seine definitive Gestalt (Taf. XV, Fig. I, *4*). Ein Vergleich dieses Bündelverlaufes mit dem im zweinadeligen Kurztrieb (vgl. pag. 388) zeigt nun aufs deutlichste, daß die Elemente des geschlossenen Bündelzylinders an der Basis des Kurztriebes zwei Vollbündeln entsprechen. Diese sind im einnadeligen Kurztrieb an der Basis auch noch angelegt, aber die Bündelelemente für das eine Vollbündel verbleiben im Kurztrieb, wo sie früher oder später in Parenchym übergehen. Es verkümmert also das Bündel für die zweite Nadel und damit auch die Nadel selbst. Es ist also kein bloßes einseitiges Öffnen, sondern es findet im Kurztrieb eine deutliche Reduktion der an der Basis angelegten zwei Vollbündel auf ein einziges statt, das dann als einfaches dorsiventrales Leitbündel die Nadel durchzieht. Damit ist die Einwertigkeit der Nadel des einnadeligen Kurztriebes von P. monophylla zwar schon sichergestellt. Es lassen sich aber noch andere von früheren Forschern nicht genügend oder gar nicht berücksichtigte Momente verwenden.

Hierher gehört aber nicht die ausnahmslose Einspitzigkeit der Nadel, denn ich habe bei P. silvestris und P. Pumilio einnadelige Kurztriebe gefunden, deren Nadeln ohne Zweifel trotz ihrer Einspitzigkeit eine Verwachsung von zwei Nadeln darstellen.

Wohl aber kann die Dorsiventralität des Leitbündels ohne Berücksichtigung der Art ihres Zustandekommens durch die Verkümmerung des zweiten Nadelbündels dafür in Anspruch genommen werden; denn es ist kaum anzunehmen, daß bei der Voraussetzung einer Verwachsung zweier Nadeln alle Elemente des Bündelzylinders des Kurztriebes als dorsiventrales Leitbündel in die Nadel eintreten sollen. Das einfachste und nach den im zweinadeligen Kurztrieb von P. monophylla vorliegenden Verhältnissen einzig denkbare wäre dann, daß dieser geschlossene Bündelzylinder entweder als Ganzes oder nach einer Auf-

teilung in zwei Halbzylinder in die Nadel eintreten würde. Da aber in der Nadel nur ein Halbzylinder als dorsiventrales Leitbündel vertreten ist, so ist dies ein Beweis für ihre Einwertigkeit.

Außerdem liefert ein Vergleich der anatomischen Verhältnisse des Erstlingsblattes mit der Nadel eine weitere Stütze. Mohl[1]) hat diesen bei seinen Untersuchungen über Sciadopytis ebenfalls mit Erfolg verwendet. Er fand, daß das einwertige auf die Kotyledonen folgende Erstlingsblatt von Sciadopitys verticillata stets nur von einem einzigen Leitbündel durchzogen ist, und daß die definitive Nadel stets von zwei vollständig getrennten Bündeln, deren jedes seine eigene Endodermisscheide besitzt, durchsetzt wird. Diese Tatsache war mit auschlaggebend für seine Folgerung, daß es sich bei Sciadopitys um eine Doppelnadel[2]) handele. Bei P. monophylla besteht nun ein derartiger Unterschied im Typus zwischen Erstlingsblatt und Nadel nicht. Beide haben ein Leitbündel in kreisförmiger Scheide. Die Unterschiede sind nur quantitativer Art. Das Erstlingsblatt hat schwächer verdickte Epidermiszellen; das Hypoderm ist einschichtig, selten stellenweise zweischichtig, oder es kann auf kurze Strecken ganz fehlen, während das der definitiven Nadel in der Regel mehrschichtig (zwei- bis dreischichtig) ist und sich zwischen den Spaltöffnungsreihen keilförmig in das Assimilationsparenchym vorschiebt. Zang[3]) gibt für die Nadel von P. monophylla stets einschichtiges Hypoderm an; das trifft nach meinen Beobachtungen nur bei nicht vollständig ausgebildeten Nadeln zu, bei denen dies allerdings häufig vorkommt. Die Spaltöffnungen des Erstlingsblattes sind nur wenig kleiner als die der Nadel, und im Assimilationsgewebe ergeben sich keine Unterschiede. Das Leitbündel des Erstlingsblattes besitzt weniger Elemente im Holz- und Siebteil und die Zellen der Endodermis sind gewöhnlich etwas kleiner wie bei der Nadel. Qualitativ besteht also kein Unterschied zwischen beiden, und diese Übereinstimmung ist eine weitere Bestätigung der Auffassung, daß die zylindrische Nadel von P. monophylla wirklich nur ein einziges Blatt ist.

Auch die entwicklungsgeschichtliche Prüfung bestätigt diesen Befund.

Zunächst möchte ich eine kurze Skizze der Entwicklung des benadelten Kurztriebes zwei-, drei und fünfnadeliger Pinusarten vorausschicken, da diese das für die Gattung Pinus typische Verhalten

---

1) H. v. Mohl, Morphologische Betrachtungen der Blätter von Sciadopytis. Botan. Ztg. 1871, pag. 7.

2) Goebel (l. c. p. 628) ist anderer Ansicht. Er hält sie für ein Phyllocladium.

3) Zang, l. c. pag. 19.

zeigen, von dem P. monophylla in einigen Punkten etwas abweicht. Die Arten des zwei-, drei- und fünfnadeligen Typs verhalten sich in allen wesentlichen Punkten gleich, so daß die folgende Schilderung für P. Pumilio ohne weiteres auch auf die übrigen angewendet werden kann.

Sehr frühzeitig entstehen in den Achseln der Knospenschuppen der die Langtriebe abschließenden Gipfelknospen die Vegetationspunkte der Kurztriebe. Bei diesen „überzieht eine kontinuierliche Dermatogenschicht zunächst den Scheitel: unter derselben befindet sich eine doppelte Lage Periblem und das spitz nach oben zulaufende Plerom: die beiden letzteren nur schwach voneinander geschieden“ (Strasburger)[1]. Dieser Vegetationspunkt schnürt nun eine größere Anzahl von Niederblättern seitlich ab und zwar so, daß man auf Längsschnitten stets Neubildungen verschiedenen Alters trifft. Nach Beendigung der Niederblattbildungen entstehen die Nadelanlagen als kegelförmige Erhebungen um den Vegetationspunkt des Kurztriebes, der seinerseits an seiner ursprünglichen Stelle bleibt und auch an völlig ausgebildeten Kurztrieben und am Ende der verkürzten Achse II. Ordnung stets als unscheinbarer kleiner Höcker anzutreffen ist. Die Nadelanlagen wachsen nun rasch in die Länge und bilden je eine Spitze aus, die die Fähigkeit zur weiteren Streckung bald einbüßt. Der übrige Zuwachs erfolgt interkalar von der basalen Zone der jungen Nadel aus.

Bei P. monophylla ist der Entwicklungsgang des Kurztriebes im wesentlichen der gleiche. Nur ein wichtiger Unterschied tritt dabei zutage. Es bleibt kein Kurztriebvegetationskegel an der Nadelbasis, sondern alles embryonale Gewebe, das nicht an der Bildung von Niederblättern beteiligt war, geht restlos in der einzigen Nadelanlage auf.

Bei einem Vergleich der Erscheinung, daß der Vegetationspunkt am Ende des Kurztriebes verschwunden ist, mit der gleichen bei Sciadopitys verticillata scheint es sich auf den ersten Blick um etwas ähnliches wie bei dieser Art zu handeln, das eher für eine Nadelverwachsung spricht wie dagegen. Bei Sciadopitys wird nämlich der Vegetationspunkt der sekundären Achse von den verschmolzenen Nadelanlagen mit in die Höhe gehoben, was der Umstand klar beweist, daß man Durchwachsungen[2] der Doppelnadel von Sciadopitys beobachtet hat. Das Doppelblatt hatte sich gespalten und zwischen seinen Teilhälften war eine kleine Achse entstanden, die an ihrem Scheitel einen Wirtel neuer Doppelnadeln trug.

---

1) Strasburger, l. c. pag. 384 u. 385, Taf. XXIII, Fig. 15.
2) Vgl. Strasburger, l. c. pag. 388.

Wenn dieser Fall dem von P. monophylla homolog wäre, so müßte zwischen den Nadeln der zweinadeligen Kurztriebe von P. monophylla der Vegetationspunkt des Kurztriebes noch vorhanden sein. Davon, daß das aber nicht der Fall ist, kann man sich leicht auf jedem Längsschnitt durch den Kurztrieb und den proximalen Teil der Nadeln überzeugen. In keinem Falle habe ich bei zweinadeligen Kurztrieben den Vegetationspunkt des Kurztriebes noch vorgefunden. Es muß daher hier ebenfalls alles embryonale Gewebe bei der Bildung der beiden Nadeln aufgebraucht worden sein. Die Strasburger'sche[1]) Angabe, daß der verschrumpfte Vegetationskegel des normalen Kurztriebes von P. monophylla an der Basis der Nadel häufig noch nachzuweisen sei, konnte ich nicht bestätigen. Man kann sich in der Tat bei beiläufigen Untersuchungen, wie sie die Strasburger's ist, sehr leicht täuschen, da die Niederblätter auf kleinen Erhebungen stehen, die einem Kurztriebvegetationspunkt nicht unähnlich sind, wenn die Blätter sich mit einigermaßen glatter Oberfläche losgelöst haben. Man darf deshalb diese Untersuchung nur an jungem Material ausführen, an dem wenigstens die jüngsten Niederblätter noch vollzählig erhalten sind. In diesem Falle zeigt jeder Längsschnitt, daß alle diese Erhebungen Niederblätter tragen.

Dieser Vergleich hat ergeben, daß bei P. monophylla ganz andere Verhältnisse vorliegen als bei Sciadopitys verticillata. Wenn man weiter daraus auch nicht direkt einen Schluß auf die Wertigkeit der fraglichen Pinusnadel ziehen darf, so war der Vergleich in diesem Zusammenhang doch nicht minder interessant.

Man könnte nun auf Grund der Tatsache, daß an der Basis jedes Kurztriebes von P. monophylla die Bündelelemente für zwei Nadeln vertreten und zweinadelige Kurztriebe auch relativ häufig sind, annehmen daß eine zweite Nadelanlage an einem im ausgebildeten Zustand einnadeligen Kurztrieb gelegentlich vorkommen könne. Das konnte ich jedoch nicht ein einziges Mal beobachten. Stets setzte die Nadel, ohne eine weitere Anlage irgendwelcher Art am Ende der sekundären Achse zurückzulassen, letztere direkt fort.

Aus den vorstehenden Ausführungen geht also hervor, daß die Nadel des einnadeligen Kurztriebes von P. monophylla ein einfaches Blatt ist. An der Basis des Kurztriebes dieser Art sind zwar die Bündelelemente für zwei Nadeln vertreten. Aber die einem Vollbündel

---

1) Strasburger, l. c. pag. 389.

entsprechende Hälfte des Bündelzylinders verkümmert im Kurztrieb, und daraus resultiert der einnadelige Kurztrieb. Dieser leitet sich also eigentlich vom zweinadeligen durch Verkümmerung eines Nadelbündels ab.

4. Einnadelige Kurztriebe bei normal zweinadeligen Kiefern.

Einnadelige Kurztriebe bei normal zweinadeligen Kiefern sind ziemlich häufig. Ich habe sie bei allen von mir darauf abgesuchten Arten gefunden. (Vgl. Tabelle pag. 436.)

In der Art der Verringerung der Nadelzahl ergaben sich bei den einzelnen Spezies keinerlei Verschiedenheiten. Bei allen kommt die Reduktion entweder durch eine Verkümmerung einer Nadel oder durch eine Verwachsung beider zustande; es müssen also Kurztriebe mit einer einwertigen und solche mit einer zweiwertigen Nadel unterschieden werden.

a) Kurztriebe mit einer einwertigen Nadel.

In vielen Fällen sind die einwertigen Nadeln auf den ersten Blick als solche erkennbar. Aber oft muß man noch die mikroskopische Untersuchung zu Hilfe nehmen, die in allen diesen Fällen Reduktion der Nadelzahl durch Bündelverkümmerung ergibt. Die Nadeln sind entweder halbzylindrisch wie die normale Nadel oder auf dem größten Teil ihrer Länge zylindrisch und nach der Spitze zu halbzylindrisch werdend, oder sie zeigen auf der dem Holzteil des Leitbündels zugekehrten Seite eine mehr oder weniger tiefe Furche, und schließlich können sie auch vollständig zylindrische Gestalt wie die Nadel von P. monophylla haben, was aber nicht häufig vorkommt.

Die Zylinderform ist die einzige des einnadeligen Kurztriebes, die Eichler's Regel ganz entspricht. Daß gerade diese — wie schon erwähnt — bei zweinadeligen Spezies selten vorkommt und die anderen Möglichkeiten der Ausbildung einwertiger Nadeln nach der Zahl vorherrschen, erscheint auf den ersten Blick unverständlich. Aber es lassen sich überall Anzeichen finden, die Mittel an die Hand geben, diese Abweichungen von der Norm in einfacher Weise zu erklären.

Den einfachsten Fall bietet also die zylindrische Nadel des einnadeligen Kurztriebes. Ihr kreisförmiger Querschnitt läßt sich aus der Tatsache erklären, daß keine zweite Nadel ihr den zur Verfügung stehenden Raum in der Niederblattscheide streitig gemacht hat. Solche Nadeln habe ich bei P. Pumilio gefunden. Anatomisch zeigten sie gegenüber den normalen keine Unterschiede.

Eine Abart der eben beschriebenen Form wird durch diejenige zylindrische Nadel repräsentiert, die nach der Spitze zu sich allmählich einseitig abflacht und in die halbzylindrische Gestalt übergeht. Ob ein einseitiger Druck in einem jugendlichen Stadium diese Ausbildung veranlaßt hat, oder ob es sich um eine starke Anlehnung an das normale Aussehen der Nadeln zweinadeliger Kurztriebe handelt, wie es bei P. Cembra häufig vorkommt (s. pag. 428), kann nicht festgestellt werden. Vielleicht ist es aber auch darauf zurückzuführen, daß an der Spitze überhaupt eine größere oder geringere Variabilität der Gestaltung möglich ist. Bei P. Cembra und namentlich bei P. Pumilio habe ich häufig Nadeln gefunden, die ihre Querschnittsform an der Spitze nach dem Kreis bzw. nach der Ellipse mehr oder weniger stark verschoben hatten.

Sehr viel Ähnlichkeit mit den beiden beschriebenen Formen hat eine dritte. Sie erscheint auf dem größten Teil ihrer Länge zylindrisch und nur in der Nähe der Spitze wird eine Furche deutlich erkennbar. Diese setzt sich aber, wie die mikroskopische Betrachtung ergibt, stets bis zur Nadelbasis fort. Über den Umstand, der diese eigentümliche Ausbildung veranlaßt, geben Längsschnitte, die senkrecht auf den die Furche bildenden Flächen stehen und das obere Ende des Kurztriebes treffen, Auskunft. Man findet, daß in dieser Furche der Vegetationskegel des Kurztriebes eingeschlossen ist. Es hat also offenbar in diesem Falle die Nadelanlage nicht vermocht, den Kurztriebvegetationskegel bei Seite zu schieben, wie es in den beiden erstgenannten Fällen geschehen ist. Dieses Unvermögen hat an der Nadelbasis dazu geführt, daß sich der Vegetationskegel sozusagen in die ursprünglich zylindrische Nadelanlage hineingekeilt hat, wodurch naturgemäß auf dieser Seite eine Furche zustande kommen mußte, da ja der basale Teil der Nadel die Zone darstellt, von der das ganze Längenwachstum ausgeht. Daß die gegebene Erklärung richtig ist, zeigt auch jeder Querschnitt (Taf. XV, Fig. II) durch die Nadel. Beim Anblick eines solchen Bildes gewinnt man in der Tat sofort den Eindruck, als ob diese Einbuchtung durch einen einseitigen Druck auf die Oberfläche eines Zylinders entstanden wäre. Der ganze zentrale Teil hat eine starke Einknickung erfahren, so daß die beiden Leitbündel ungefähr um 150° zueinander gedreht erscheinen, also in einem wesentlich größeren Winkel wie in der normalen Nadel, wo er 90° nicht zu übersteigen pflegt. Beide Bündel sind, wie bei allen einwertigen Nadeln, von einer einzigen Endodermisscheide umschlossen. Die Harzkanäle sind, wie bei zylindrischen Nadeln, gleichmäßig über die Peripherie verteilt.

Die halbzylindrische Nadel zeigt keinerlei Verschiedenheiten im Vergleich zur normalen Nadel zweinadeliger Kurztriebe. Diese starke Abweichung vom typischen Verhalten einnadeliger Kurztriebe ist nun in allen derartigen Fällen auf die Anwesenheit deutlicher Rudimente der zweiten Nadel zurückzuführen, die an diesen Kurztrieben stets in der verschiedensten Ausbildung vorhanden sind. Die Nadel teilt sich mit dem Rudiment in den Raum der zylindrischen Niederblattscheide nahezu gleichmäßig, und damit erklärt es sich, daß sie nur etwa die Hälfte des Zylindervolumens einnimmt. Genau dieselbe Rolle, die der Vegetationspunkt des Kurztriebes bei der gefurchten Nadel spielt, kommt hier dem Nadelrudiment zu. Es beeinflußt ebenfalls in der allein zur Streckung in die Länge befähigten Region die Gestaltung des ganzen Organs. Der Vegetationskegel des Kurztriebes bleibt zwischen Nadel und Nadelrudiment am oberen Ende des Kurztriebes zurück.

Die Verkümmerung der Leitbündel für die zweite Nadel erfolgt in den vier beschriebenen Fällen in genau derselben Weise. Sie stimmt vollständig mit der für P. monophylla geschilderten typischen Art überein. Die Verschiedenartigkeit in der Gestaltung einwertiger Nadeln erklärt sich dadurch, daß andere oder gleichartige Elemente den Nadeln den Platz in der Niederblattscheide streitig machen.

b) Kurztriebe mit einer zweiwertigen Nadel.

Verwachsungen beider Nadeln am Kurztrieb zweinadeliger Pinusarten sind nicht so häufig wie einwertige Nadeln. Aber trotzdem sind sie nicht gerade selten und bei aufmerksamem Absuchen wird man auch immer welche finden.

Ein Teil derselben ist ohne Schwierigkeit als Verwachsung beider Nadeln mit unbewaffnetem Auge zu erkennen. Diese besitzen eine sehr große Ähnlichkeit mit den einwertigen zylindrischen gefurchten. Aber sie sind in der Regel doch schon makroskopisch von letzteren zu unterscheiden; denn sie spalten sich in der Nähe des oberen Endes gewöhnlich vollständig auf, so daß jedes dieser Gebilde zwei Spitzen als äußerliches deutliches Zeichen der Zweiwertigkeit erhält.

Verfolgt man nun hier den Verlauf der Blattspuren im Kurztrieb, so ergibt sich im Vergleich zum normalen Verhalten des zweinadeligen Kurztriebes kein Unterschied. Sämtliche im Kurztrieb vertretenen Bündelelemente treten in Gestalt von zwei Vollbündeln, die sich in je zwei Halbbündel aufspalten, in die Nadel ein, so daß ein Zweifel an ihrer Zweiwertigkeit nicht bestehen kann. In dem Gebilde sind also vier Leitbündel (Taf. XV, Fig. III) vorhanden und zwar je zwei in einer

gemeinsamen Endodermisscheide, deren Längsrichtung im Querschnittsbild der der normalen Nadeln eines zweinadeligen Kurztriebes ungefähr entspricht. Beide Nadeln sind nur mehr oder weniger mit ihren flachen, dem Holzteil der Leitbündel zugekehrten morphologischen Oberseiten verschmolzen. Diese Verwachsung schreitet höchstens bis etwa in die Mitte dieser Seiten fort, so daß die übrigen freien Teile der Oberseite der Nadeln eine längsverlaufende Furche bilden. Nach dem oberen Ende löst sich diese Verschmelzung, wie schon erwähnt, wieder auf, so daß jeder Nadel eine freie Spitze zukommt. Strasburger[1]) hat einen Querschnitt durch eine solche Nadel abgebildet. Er führt diese Art der Verschmelzung als homolog zur Verwachsung der beiden Nadeln der sekundären Achse von Sciadopytis an, indem hier wie bei Sciadopytis der Vegetationspunkt des Kurztriebes von den verschmolzenen Nadeln mit in die Höhe gehoben werden soll. Daß das aber nicht der Fall ist, konnte an Längsschnitten durch Nadelbasis und Kurztrieb leicht festgestellt werden. An allen diesen Kurztrieben war der Vegetationskegel am oberen Ende des Kurztriebes anzutreffen, eingeschlossen in die Furche der Doppelnadel[2]). Ich habe Kurztriebe mit derartig verwachsenen Nadeln gefunden, bei denen beide Nadeln bis über die Hälfte ihrer Länge vollständig frei waren, bis zu solchen, deren Zweispitzigkeit undeutlich war, aber bei allen konnte der Vegetationspunkt des Kurztriebes mit großer Sicherheit an der Ursprungsstelle der zweiwertigen Nadel am Kurztrieb nachgewiesen werden. Alle diese Tatsachen zeigen deutlich, daß diese Art der Verwachsung so locker ist, daß sie kaum mit als Beweis für die kongenitale Verwachsung der Nadeln von Sciadopitys herangezogen werden kann.

Es fehlt aber auch wieder nicht an einer kongenitalen Verwachsung der beiden Nadeln des zweinadeligen Kurztriebes, die ihrerseits wohl als homologes Gebilde der Doppelnadel von Sciadopytis an die Seite gestellt werden darf (Taf. XV, Fig. IV). An diesen konnte ich den Vegetationspunkt des Kurztriebes an der Basis der Nadel und an der Spitze nicht mehr nachweisen, so daß er also in der Doppelnadel aufgegangen sein dürfte. Ich habe solche Nadeln nur bei P. silvestris und P. Pumilio gefunden. Man wird diese bei makroskopischer Be-

---

1) Strasburger, l. c. pag. 387 und Taf. XXVI, Fig. 11 u. 12.

2) Die Vermutung Goebel's (Organographie, pag. 628), daß die Verwachsung der beiden Nadeln des zweinadeligen Kurztriebes von P. Pumilio auch zustande kommen könne, wenn der Vegetationskegel des Kurztriebes an seiner ursprünglichen Stelle zurückbleibt, wird damit bestätigt, d. h. wenigstens für den von Strasburger beschriebenen Fall. Allgemein trifft das jedoch nicht zu (siehe unten).

trachtung stets für einfache Blätter halten, denn sie sind den normalen gegenüber nicht durch besondere Merkmale, die direkt auf eine Verwachsung hindeuten, ausgezeichnet. Es ist stets nur eine einzige Spitze ausgebildet, und im Innern sind zwei Leitbündel von einer gemeinsamen Endodermisscheide umgeben. Es könnte nach einem Vergleich mit Sciadopytis höchstens das Auftreten zweier Längsfurchen auf den dem Xylem und dem Phloëm zugekehrten Seiten dafür in Anspruch gegenommen werden. Aber die dem Siebteil zugekehrte Furche fehlt öfters und ist — wenn vorhanden — nur schwach ausgebildet. Sie reicht in der Regel nur bis zur Mitte der Nadel oder nur wenig darüber hinaus. Furchenbildung ist aber bei Pinus kein typisches Zeichen für Nadelverwachsungen, denn sie kommt auch bei einwertigen Nadeln (s. pag. 395) vor.

Aber jede Serie von Querschnitten zeigt klar und deutlich, daß hier keine einwertige Nadel vorliegt. Der Bündelzylinder an der Basis des Kurztriebes teilt sich wie beim normal zweinadeligen Kurztrieb in zwei Bündel. Diese ändern ihre gegenseitige Lage durch Drehung derart, daß ihre Markstrahlen einen Winkel von etwa 90° bilden. So treten sie in die Nadel ein, ohne eine vorherige sekundäre Spaltung in Halbbündel. Die beiden einfachen Bündel in dieser Nadel sind also Vollbündel, obwohl sie in einer einzigen Endodermisscheide verlaufen; denn jedem einzelnen derselben kommt die Hälfte der Elemente des Bündelzylinders an der Basis des Kurztriebes zu, also die gleiche Anzahl wie einer normalen Nadel eines zweinadeligen Kurztriebes. Dieser Fall ist übrigens auch bei Nadelverwachsungen von P. Cembra nicht selten (vgl. pag. 406).

Schließlich deutet noch ein weiterer Befund an der Doppelnadel von P. Pumilio die Zweiwertigkeit an. Die beiden Vollbündel vereinigen sich nämlich nicht vor ihrer Auflösung in das Transfusionsgewebe, wie es für die Halbbündel der einwertigen Nadeln des zweinadeligen Kurztriebes die Regel ist. Dieses Kriterium gilt aber nur für P. Pumilio, da bei P. silvestris in normalen Nadeln auch gewöhnlich diese Verschmelzung unterbleibt.

Die Ähnlichkeit der Querschnitte dieses Typus der Pinusdoppelnadel mit der von Sciadopitys ist sehr groß. Bei Anwesenheit von zwei Furchen zeigt sie dieselben Umrisse wie das Doppelblatt von Sciadopytis. Die Furche auf der dem Holzteil zugekehrten morphologischen Oberseite ist auch in der Regel etwas tiefer als die der Unterseite. Nur kann man bei diesen Gebilden nicht in allen Fällen feststellen, daß die eigentliche Oberseite dieses Blattgebildes nach

unten gekehrt ist, wie das bei Sciadopitys stets der Fall ist. Durch diese Konstanz ist auch die Symmetrieebene der Doppelnadel von Sciadopytis genau festgelegt. Sie fällt mit einer Meridianebene zusammen. Die Symmetrieebene der Pinusdoppelnadel ist dagegen nicht genau fixiert. Sie kann auch eine verschieden starke Drehung aus der Medianen nach der Transversalen hin erfahren und zeigt damit das gleiche Verhalten wie die normalen Kurztriebe. Das Auseinanderweichen der beiden Vollbündel im Kurztrieb ist bei Pinus eben an keine unabänderlich bestimmte Richtung gebunden. Ein wichtigerer Unterschied gegen Sciadopytis ist die Tatsache, daß bei dieser Pinusdoppelnadel beide Leitbündel in einer einzigen Endodermisscheide verlaufen, während sie bei Sciadopytis stets scharf voneinander getrennt sind und jedes von seiner eigenen Endodermis umgeben ist. Die Endodermis der Pinusdoppelnadel erfährt nur an den Stellen, wo die Furchen verlaufen, eine unbedeutende Einbuchtung, die auf der morphologischen Unterseite auch dann vorhanden ist, wenn die entsprechende Furche fehlt.

Aus dem Vergleich mit Sciadopitys ist also ersichtlich, daß die Verwachsung dieser Pinusnadel noch viel weiter geht als bei Sciadopitys. Dafür spricht außerdem noch das Vorhandensein einer einzigen Spitze bei der Pinusdoppelnadel, während das Doppelblatt von Sciadopitys stets deren zwei besitzt und dadurch seine Zweiwertigkeit schon äußerlich verrät.

5. Pinus Cembra.

Es seien nunmehr die bei P. Cembra bei dem Variieren der Blattzahl am Kurztrieb auftretenden Verhältnisse erörtert; denn bei keiner der übrigen von mir untersuchten Arten war die Regelmäßigkeit so groß und auffallend wie gerade bei P. Cembra.

Kurztriebe mit anormaler Nadelzahl sind bei dieser Art keine Seltenheit und zwar besonders drei- und viernadelige. Auch sechs- und siebennadelige trifft man an sonst ganz normalen Zirbelkiefern öfters an. Dagegen wurden die Kurztriebe mit mehr als sieben und weniger als drei Nadeln fast nur an einem der vier Exemplare des Kieler botanischen Gartens gefunden. Von diesem stammen auch alle unten näher beschriebenen Nadelverwachsungen.

a) Kurztriebe mit einfachen Nadeln.

Fast alle mehr- oder wenigernadeligen Kurztriebe lassen sich bei P. Cembra von dem normalen fünfnadeligen und dem zehnnadeligen

Kurztrieb ableiten. Ich unterscheide deshalb zwei Subtypen, den fünfnadeligen und den zehnnadeligen.

Als Vertreter des fünfnadeligen Subtyps sind außer der Grundform vier-, drei-, zwei- und einnadelige Kurztriebe zu nennen. Bei diesen tritt zunächst stets die für den normalen Kurztrieb typische Aufteilung des Bündelzylinders in fünf Vollbündel auf, von denen beim fünfnadeligen Kurztrieb je eins eine Nadel versieht. Bei einer Reduktion der Blattzahl am Kurztrieb beginnt erst nach dieser Fünfteilung die Verkümmerung einzelner Bündel. Sie nehmen an Größe nach oben ab und treten dabei etwas schräg nach außen, so daß sie auf dem Querschnitt halblängs oder gar längs getroffen werden, was bei P. Cembra in der Regel ein typisches Zeichen für die Bündelverkümmerung ist. Tracheiden und Siebröhren machen einem dickwandigen Parenchym Platz und sind am Ende der sekundären Achse vollständig geschwunden.

Beim zehnnadeligen Kurztrieb spalten sich vom Bündelzylinder des Kurztriebes, der seine Gestalt übrigens vorher in ein fünfseitiges Prisma umgewandelt hat, zunächst fünf Leitbündel ab. Diese treten etwas weiter nach außen und stellen den äußeren Bündelkreis vor (Taf. XV, Fig. VI). Es bleiben nach der Trennung der Außenkreisbündel von diesem Bündelprisma fünf Bruchstücke für den inneren Kreis übrig. Diese vereinigen sich merkwürdigerweise stets noch einmal zu einem geschlossenen Bündelzylinder, der nach erneuter Prismenbildung zu den Gliedern des Außenkreises alternierend fünf Innenkreisbündel liefert, an deren Bildung diesmal die Elemente des Bündelprismas restlos beteiligt sind (Taf. XV, Fig. V, *1*). Die Innenkreisbündel und damit auch die zugehörigen Nadeln stellen den eigentlichen Stammkreis dar, während der Außenkreis als abgeleiteter Bündelkreis anzusprechen ist, was sich ohne weiteres daraus erklärt, daß die Nadeln des Außenkreises nachträglich umgewandelte Niederblätter[1]) sind, ihre Bündel also ursprünglich Niederblattbündel waren, die durch entsprechende Vergrößerung zu Nadelbündeln geworden sind. Die Nadeln beider Kreise zeigen anatomisch keine Unterschiede.

Vom zehnnadeligen Kurztrieb leiten sich durch Bündelverkümmerungen alle Kurztriebe mit mehr als fünf Nadeln (vgl. Taf. XV, Fig. V, *1* u. *2*) mit noch zu besprechenden wenigen Ausnahmen, außerdem ein kleiner Teil fünf- und viernadeliger und vereinzelt auch dreinadelige Kurztriebe ab. Verkümmerungen treten in weitaus der größten Mehrzahl der Fälle in beiden Kreisen auf. Das ist für acht-, sieben-

1) Der Beweis dafür wird pag. 422 u. f. erbracht.

und viernadelige Kurztriebe die Regel. Selten sind sie auf einen Kreis und zwar dann gewöhnlich den Außenkreis beschränkt. In ihm können auch alle Bündel verkümmern, was natürlich nur bei fünf- und weniger als fünfnadeligen Kurztrieben möglich ist. Bei den drei- und fünfnadeligen Kurztrieben, die sich vom zehnnadeligen Subtyp ableiten, war dies stets der einzig beobachtete Fall. Ihre Nadeln entstammten also alle dem Innenkreis. Bei viernadeligen Kurztrieben habe ich jedoch mehrfach gefunden, daß ein Teil ihrer Nadeln auch dem Außenkreis angehörte.

In zwei Ausnahmefällen tritt eine Vermehrung der Zahl der Bündel im Stammkreis ein. Im äußeren Kreis habe ich derartige Abweichungen nie konstatieren können, sondern nur im inneren.

Die erste dieser beiden Möglichkeiten besteht darin, daß im Bündelzylinder eine einfache Sechs- oder Siebenteilung an die Stelle der normalen Fünfteilung der Bündelelemente tritt, und immer die entsprechende Zahl von Nadeln zur Entwicklung kommt. Bei derartigen Kurztrieben kann der Außenkreis fehlen oder vorhanden sein. Das letztere habe ich jedoch nur ein einziges Mal bei einem elfnadeligen Kurztrieb beobachtet. Es kommt also hier einfach im Stammkreis eine größere Anzahl von Blättern zur Entwicklung als an normalen Kurztrieben, und wegen der engen Anlehnung dieser Art der Nadelvermehrung an das normale Verhalten habe ich sie primäre Vermehrung genannt, im Gegensatz zur sekundären, die stets mit einer Metamorphose einer anderen Blattgattung und der Bildung abgeleiteter Kreise verbunden ist. Als Beispiele für letztere sind bereits der zehnnadelige Kurztrieb von P. Cembra und seine Abkömmlinge beschrieben.

Bevor ich auf den zweiten stark abweichenden Fall der Bündelmehrung im Stammkreis eingehe, sei zunächst die von mir an den einzelnen Kurztrieben beobachtete Verteilung der ausgebildeten Nadeln auf die beiden Nadelkreise in folgender Zusammenstellung wiedergegeben.

1 nadeliger	Kurztrieb	**1**				
2 „	„	**2**				
3 „	„	**3**	0 + **3**			
4 „	„	**4**	0 + **4**	1 + **3**	2 + **2**	
5 „	„	**5**	0 + **5**			
6 „	„	**6**	2 + **4**	3 + **3**		
7 „	„	**7**	3 + **4**	4 + **3**		
8 „	„		3 + **5**	4 + **4**		
9 „	„		4 + **5**	5 + **4**		
10 „	„		5 + **5**			
11 „	„		5 + **6**			

Die für den Stammkreis gültigen Zahlen sind darin durch besondere Größe und stärkeren Druck ausgezeichnet.

Die weitere Möglichkeit der Bündelvermehrung im Stammkreis besteht in der Zweiteilung einzelner Bündel (vgl. Taf. XV, Fig. VIII, *2* u. *3*). Diese habe ich bei Kurztrieben mit einfachen Nadeln nur ein einziges Mal bei einem viernadeligen Kurztrieb, bei solchen mit verwachsenen Nadeln dagegen häufiger beobachtet. Dieser viernadelige Kurztrieb leitete sich vom zehnnadeligen Subtyp ab. Die Bündel des Außenkreises verkümmerten sämtlich und außerdem zwei im Innenkreis. Eines der drei übrigbleibenden Nadelbündel nahm nun mit der zunehmenden Verkümmerung der beiden anderen Bündel an Größe zu und teilte sich schließlich sekundär in zwei gleichgroße Hälften, von denen jede eine Nadel versah. Dieses Bündel hatte in seiner Nachbarschaft die beiden anderen bleibenden Nadelbündel, so daß die Annahme, daß seine Vergrößerung auf Kosten der Elemente der verkümmernden Bündel geschehen sei, ausgeschlossen sein dürfte. Die beiden Nadeln, die diese beiden aus der Zweiteilung hervorgegangenen Bündel erhielten, zeigten keinerlei Abweichungen von den beiden anderen und vom normalen Verhalten.

Es liegt hier der merkwürdige Fall vor, daß Nadeln nur von Halbbündeln (s. pag. 387) durchzogen sind. Aber es besteht zwischen diesen Bündeln und einem Vollbündel nicht der geringste Größenunterschied, da das Vollbündel vor seiner Teilung auf die einem Doppelbündel entsprechende Größe gebracht wurde. Die Bündel, die nun aus diesem hervorgehen, besitzen also die einem Vollbündel entsprechenden Bündelelemente, so daß die Teilbündel entwicklungsgeschichtlich wohl Halbbündel sind, aber an Größe den Vollbündeln völlig gleichen.

b) Nadelverwachsungen.

Nadelverwachsungen fand ich bei P. Cembra nur an dem schon erwähnten Exemplar des Kieler botanischen Gartens und zwar solche von zwei Nadeln in großer Zahl. Daneben kamen auch Verschmelzungen von drei und vier Nadeln vor, waren aber im Vergleich zu ersteren selten. An einem und demselben Kurztrieb war gewöhnlich nur eine Verwachsung zu finden, vereinzelt aber auch deren zwei.

An der Bildung verwachsener Nadeln sind, abgesehen von einem speziellen Falle, der pag. 404 besprochen ist, nie Bündel des Außenkreises beteiligt, obwohl dieser nach meinen Beobachtungen immer vorhanden war, sondern stets nur Bündel des Innenkreises. Die Bündel, die die miteinander verschmelzenden Nadeln durchsetzen, sind im Kurztrieb stets benachbart und meist deutlich voneinander getrennt.

Vereinzelt kommt es jedoch auch vor, daß sie nur eine unvollkommene Trennung erfahren und auch in diesem Zustand in die Nadeln eintreten.

Die bei den Kurztrieben mit einfachen Nadeln vertretene Regelmäßigkeit in der Bildung fünfgliederiger Bündelkreise ist hier auch vorhanden, aber Abweichungen verschiedenster Art kommen dabei doch vor. Die Kurztriebe mit Nadelverwachsungen ließen sich alle vom zehnnadeligen Subtyp ableiten. Eine Vermehrung der Nadelbündel im Stammkreis ist jedoch auf verschiedene Weise möglich und ist auch häufiger anzutreffen.

Der einfachste Fall ist durch die Kurztriebe repräsentiert, die in zwei Kreisen je fünf Nadelbündel besitzen. Im Innenkreis sind bei diesen merkwürdigerweise Verkümmerungen selten, während sie im Außenkreis die Regel sind. Der Verlauf und die Verkümmerung der Bündel im Kurztrieb unterscheidet sich gegenüber denen mit einfachen Nadeln in den meisten Fällen nicht. Nur eine Ausnahme in der Art der Verkümmerung von Innenkreisbündeln habe ich an zwei Kurztrieben beobachtet. Sie erfolgte nämlich in der für P. monophylla typischen Weise (s. pag. 390).

Eine Nadelvermehrung im Stammkreis ist bei Kurztrieben mit Nadelverwachsungen weit häufiger, als bei solchen mit einfachen Nadeln. Sie erfolgt auf dreierlei Art, und zwei von diesen Möglichkeiten sind uns schon bei Kurztrieben mit einfachen Nadeln begegnet.

Die erste, die primäre Nadelvermehrung, ist ziemlich selten und liefert meist sechs- bis siebengliederige Stammkreise. In einem Falle waren es sogar acht Bündel, von denen aber eins verkümmerte.

Häufiger ist die zweite Art der Vermehrung der Stammkreisbündel. Sie erfolgt durch die bereits erwähnte sekundäre Aufteilung einzelner Bündel im Kurztrieb (Taf. XV, Fig. VIII, *2* u. *3*) (s. pag. 402). Sie kommt nur bei Stammkreisbündeln vor, und die durch Aufteilung eines Leitbündels gebildeten (Halb-)Bündel durchsetzen in allen Fällen eine Nadelverwachsung (Taf. XV, Fig. VIII, *3* u. *4*). Im Außenkreis können Nadeln vorhanden sein, es kommt aber auch vor, daß alle Bündel verkümmern. Die Aufteilung der Leitbündel erfolgt wie bei dem beschriebenen viernadeligen Kurztrieb erst nach voraufgegangener Vergrößerung. Sie ist aber oft nicht so vollständig wie dort. Die Holzteile der Teilbündel sind zwar in der Regel voneinander getrennt (Taf. XV, Fig. VIII, *3*), aber die Siebteile bleiben oft miteinander in Verbindung. Sie treten dann so in die Nadelverwachsung ein, wo wieder eine stärkere Vereinigung erfolgt (Taf. XV, Fig. VIII, *4*). Die Holzteile pflegen

ebenfalls wieder zu verschmelzen und die beiden Bündel erhalten eine Endodermisscheide. In der Nähe der Nadelspitze erfolgt aber wieder eine Trennung, die immer vollständig ist. Jedes Leitbündel erhält seine eigene Endodermis und diese Spaltung zeigt sich auch äußerlich in der Ausbildung zweier getrennter Nadelspitzen an. Die Aufteilung des Leitbündels kann in vereinzelten Fällen beim Eintritt in die Nadelverwachsung nocht nicht erkennbar sein. Sie tritt aber auch dann stets an der Spitze in der geschilderten Weise auf, so daß die Zahl der ausgebildeten Nadelspitzen bei diesen Verwachsungen das sicherste Merkmal für die Bestimmung ihrer Wertigkeit ist.

Gleich häufig wie die eben beschriebene Art der Bündelvermehrung ist eine andere. Sie liefert im Stammkreis stets sechs Leitbündel, und diese Vermehrung geschieht auf Kosten der Bündel des Außenkreises. Es treten hier nicht fünf Bündel wie bei dem normalen zehnnadeligen Subtyp in Winkelabständen von $360:5=72^0$, sondern nur vier in genau den gleichen Abständen in den Außenkreis. Es müssen also in diesem Bündelring zwei Bündel um einen Winkel von etwa $2 \times 72 = 144^0$ zueinander liegen, und das ist an der Stelle, an der theoretisch das fünfte Bündel zu ergänzen ist. Das für den Innenkreis nach Austritt der Außenkreisbündel übrig bleibende Bruchstück an dieser Stelle ist in typischen Fällen etwa dreimal so groß als jedes der drei übrigen und zeigt dadurch, daß seine Elemente drei Vollbündeln entsprechen. In Übereinstimmung damit kann man stets feststellen, daß sich nach der Wiedervereinigung aller Bruchstücke zu einem neuen Bündelzylinder aus diesem nicht fünf, sondern sechs Bündel differenzieren. Eines dieser sechs Bündel ist seiner Stellung nach als fünftes Bündel des Außenkreises aufzufassen, und damit erklärt sich auch sofort das Fehlen der sonst bei P. Cembra ausnahmslos auftretenden Bündelverkümmerung bei der Verringerung der Zahl der Bündel in einem der beiden Kreise, wie sie ja hier im Außenkreis vorliegt. Dieses Bündel ist nach meinen Beobachtungen immer an der Bildung von Nadelverwachsungen beteiligt, und jedenfalls ist gerade das der Grund der Erscheinung, daß es so eng an den Innenkreis gebunden ist. Der in Taf. XV, Fig. VII, *1—3*, abgebildete Kurztrieb zeigt die erwähnten Tatsachen in sehr anschaulicher Weise. Hier liefert der Außenkreis vier einfache Nadeln (Taf. XV, Fig. VII, *1*) und der innere drei einfache und eine dreiwertige. Diese schiebt sich gerade an der Stelle, an der man das fünfte Bündel des Außenkreises ergänzen muß, nach außen zwischen die Nadeln des Außenkreises (Taf. XV, Fig. VII, *2* u. *3*). Das in dem Innenkreis gerückte Bündel ist das

mittlere der drei Nadelbündel dieser Verwachsung. In anderen Fällen, die durch das Hinzukommen von Bündelverkümmerungen im Außenkreis kompliziert werden, ist es oft nicht leicht, mit Sicherheit das in den Stammkreis gerückte Außenkreisbündel als solches zu identifizieren und festzustellen, daß es die Nadelverwachsung mit versieht. Aber beides war sehr oft doch möglich. In dem auf diese Weise sechsgliederig gewordenen Innenkreise wurden Verkümmerungen nicht beobachtet.

Auf eine andere Erscheinung muß in diesem Zusammenhang noch hingewiesen werden. Ein einziges Mal habe ich nämlich auch das Auftreten eines dritten Bündelkreises beobachtet. In ihm verkümmerten allerdings alle Bündel, so daß es praktisch dabei zu keiner Nadelvermehrung kam. Dieser Kurztrieb trug acht Nadeln, darunter zwei Doppelnadeln, so daß die Gesamtwertigkeit zehn betrug. Der Außenkreis bildete sich in der üblichen Weise, war fünfgliederig und lieferte auch fünf einfache Nadeln. Der nach dem Austritt dieses Kreises aus den übriggebliebenen Bündelelementen entstehende geschlossene Ring zeigte nun in der Bildung der beiden anderen Kreise eine sehr bemerkenswerte Abweichung. Die fünf Bündel des mittleren Kreises verkümmerten nämlich sozusagen in statu nascendi. Sie hatten nicht die übliche Größe und traten gleich schräg nach oben und außen. Mit diesen zugleich begann auch die Verkümmerung von zwei Bündeln des Innenkreises. Es war also vor der Bildung desselben nicht erst wieder zu einer Ringbildung gekommen, sondern das Austreten der verkümmernden Bündel des mittleren Kreises bedingte direkt die Bildung der Bündel des Innenkreises. Durch diese Vorgänge werden im Außenkreis fünf und im Innenkreis drei definitive Nadelbündel geliefert. Die Summe der Nadelwertigkeiten betrug aber zehn. Die fehlenden zwei Valenzen wurden nun durch die sekundäre Aufteilung zweier Leitbündel im Innenkreis ersetzt. Dadurch war die Zahl der Bündel im Stammkreis wieder auf fünf zurückgebracht, und je zwei aus einem Bündel hervorgegangenen Teilbündel versahen die beiden Nadelverwachsungen (Taf. XV, Fig. VIII, *1—3*).

Die verwachsenen Nadeln zeigen in der Regel einige Besonderheiten. So kommt allen die Eigentümlichkeit zu, daß stets so viele freie Spitzen ausgebildet werden, als Nadeln an der Verwachsung beteiligt sind, und zwar sind diese Spitzen der Länge nach bei allen im großen und ganzen wenig oder gar nicht voneinander verschieden. Die Verschmelzung erfolgt längs eines größeren oder geringeren Teiles der planen Prismenflächen und darin zeigt sich auch im allgemeinen der Grad der Verwachsung an. Der geringste Grad

läßt z. B. äußerlich noch deutlich die Grenzen der einzelnen Nadeln mit bloßem Auge erkennen. Bei inniger Verschmelzung sind diese dagegen überhaupt nicht mehr oder nur noch mikroskopisch festzustellen.

Dieser Unterschied im Grade der Verwachsung zeigt sich fast in allen Fällen auch an den Leitbündeln. Im ersten Falle sind diese scharf voneinander getrennt. Jedes hat seine eigene Endodermis und ist auf seiner ganzen Länge von dem benachbarten durch Parenchym isoliert (Taf. XV, Fig. IX), während bei inniger Verwachsung auch die Leitbündel gewöhnlich miteinander verschmolzen und von gemeinsamer Endodermis umgeben sind (Taf. XV, Fig. VIII, *4*). In der Nähe des oberen Endes tritt aber auch hier, bedingt durch das Vorhandensein freier Nadelspitzen, eine vollständige Aufspaltung in Einzelbündel auf (Taf. XV, Fig. VIII, *5*).

Auch Kombinationen zwischen den beiden eben beschriebenen Möglichkeiten des Bündelverlaufes kommen vor, wenn mehr als zwei (drei oder vier) Nadeln an der Verwachsung beteiligt sind (Taf. XV, Fig. X).

Im allgemeinen kommt es bei allen Verwachsungen von Nadeln zu einer Reduktion der Zahl der Spaltöffnungsreihen. Diese Tatsache ist auch leicht verständlich; denn die Nadeln verschmelzen stets mit zwei benachbarten Prismenflächen, die ja bei den Arten des fünfnadeligen Typs allein die Spaltöffnungen tragen. Durch die Verringerung der Größe der Oberfläche dieser Flächen ist ohne Zweifel die Abnahme der Spaltöffnungen bedingt, denn eine Reduktion der Spaltöffnungsreihen ist nur an diesen zu konstatieren. Einige zahlenmäßige Beispiele seien in folgender Tabelle gegeben:

Verwachsung von	Es sollten vorhanden sein [1])	Es sind vorhanden
2 Nadeln (lose)	$2 \cdot 8 = 16$	10
2 „ (stark)	$2 \cdot 8 = 16$	9
3 „ (lose)	$3 \cdot 8 = 24$	12
3 „ (stark)	$3 \cdot 8 = 24$	9
4 „ (lose)	$4 \cdot 8 = 32$	16

Ähnlich steht es mit den Harzkanälen. Ihre Zahl ist stets kleiner als die Summe der wesentlichen Harzkanäle [2]) der Nadeln, die an der

1) Jede der beiden Prismenflächen der normalen Nadeln besitzt im Durchschnitt vier Spaltöffnungsreihen.

2) Wesentliche Harzgänge sind diejenigen, die am frühesten in der Nadel beginnen und am spätesten unter der Nadelspitze endigen. Es sind für alle Arten

Verwachsung beteiligt sind. Die Abnahme kommt in der Regel nicht durch Verschmelzen mehrerer Harzgänge zustande, sondern dadurch, daß nicht alle als wesentlich bezeichneten in dem Nadelgebilde auftreten. Nur vereinzelt scheint eine Verschmelzung vorzuliegen, und dann erfolgt gewöhnlich auch nach der Nadelspitze zu eine Aufspaltung. Unabhängig von den wesentlichen Harzgängen treten häufiger als bei normalen Nadeln akzessorische Harzkanäle auf. Die Zahl aller Harzgänge in Nadelverwachsungen ist meist nur zwei, bei Verschmelzung von drei und vier Nadeln ist sie jedoch auch oft größer und beträgt vereinzelt fünf.

6. Pinus Strobus.

Häufiger als bei P. Cembra habe ich das Variieren der Nadelzahl am Kurztrieb innerhalb weiterer Grenzen bei P. Strobus beobachtet. Vier-, sechs- und siebennadelige Kurztriebe sind an sonst ganz normalen Weymouthskiefern öfters zu finden. Eine stärkere Nadelvermehrung beobachtete ich dagegen nur an ausnehmend kräftig benadelten Exemplaren in einigen jüngeren, 10 bis 20 Jahre alten Beständen. Diese zeigten aber noch eine auffallende Erscheinung. Sie besaßen durchweg eine große Neigung zur Bildung von Scheidenknospen. Das Auswachsen des Vegetationskegels des Kurztriebes zur Scheidenknospe wird außer durch günstige Bodenverhältnisse auch durch Beschädigungen der Endknospen der Langtriebe bedeutend gefördert, und gerade diesen Umstand glaube ich mit dafür verantwortlich machen zu müssen, denn ein großer Teil dieser Exemplare hatte unter Verbeißen durch Wild zu leiden. Die Exemplare von P. Cembra in einem dieser Bestände, die dort ebenfalls ausgezeichnete Vegetationsbedingungen zu haben schienen und auch teilweise verbissen waren, hatten dagegen nur ganz vereinzelt Scheidenknospen gebildet. Die Scheidenknospenbildung ist bei P. Strobus für die sekundäre Nadelvermehrung von Wichtigkeit. Bei Durchmusterung einer größeren Zahl mehrnadeliger Kurztriebe fällt sofort auf, daß zwischen den Nadeln der verschiedenen Kreise ein Unterschied im Alter besteht. Man sieht, daß die Außenkreisnadeln stets fertig entwickelt sind, während die anderen in den Fällen, wo sie ihre definitive Ausbildung noch nicht erreicht haben, zunächst einmal kleiner und dünner sind und sich dann auch noch in der Farbe von den Außenkreisnadeln unterscheiden. So fand ich sie im März frisch

---

zwei. — Als akzessorische Harzgänge werden alle übrigen bezeichnet. Sie sind in ihrem Verlaufe meist nur auf den mittleren Teil der Nadel beschränkt (vgl. Zang, l. c. pag. 30).

gelblichgrün, so daß sie also deutlich gegen das Blaugrün der älteren abstachen. Dieser Altersunterschied deutet darauf hin, daß die Innenkreisnadeln nachträglich entstanden sind. Es fragt sich nun, welcher Teil des Kurztriebes für diese Neubildung verantwortlich gemacht werden kann. In erster Linie ist da natürlich an den Vegetationskegel des Kurztriebes zu denken, denn er ist am benadelten Kurztrieb das einzige embryonale Gewebe, von dem außerdem bekannt ist, daß es unter Umständen zu einer stattlichen Weiterentwicklung befähigt ist. Und diese Vermutung bestätigt sich auch in allen Fällen. Der Vegetationspunkt hat an diesen Kurztrieben stets mit seiner Entwicklung zur Scheidenknospe begonnen, und aus den untersten der von ihm gebildeten Knospenschuppen dieser Knospen gehen die Nadeln durch Metamorphose und Bildung abgeleiteter Kreise (P. Cembra!) hervor. Die Scheidenknospe dieser Kurztriebe wächst manchmal nach Abschluß der Metamorphose der Knospenschuppen zu einem Langtrieb aus. Es ist dies aber weit seltener als bei normalen Kurztrieben, deren Vegetationspunkt zur Scheidenknospe geworden ist. Beim größten Teil der Kurztriebe mit Nadelvermehrung, die von der Metamorphose der Knospenschuppen herrührt, bleibt die Scheidenknospe sitzen, wächst also nicht zum Langtrieb aus.

Die Ansatzstellen der neuentstandenen Nadeln am Kurztrieb sind infolge ihres Ursprunges vom Vegetationspunkt des Kurztriebes weiter nach dem Zentrum desselben hin gelegen als die Stammkreisnadeln. Der Stammkreis wird damit Außenkreis und die abgeleiteten Kreise werden Innenkreise. Es ist also gerade umgekehrt wie bei P. Cembra. Die Bündel und somit auch die Nadeln verschiedener Kreise alternieren — soweit das möglich ist — stets miteinander, d. h. es kommen die Nadeln eines Kreises im allgemeinen nicht vor die des benachbarten zu stehen, sondern zwischen dieselben.

P. Strobus zeigt nun P. Cembra gegenüber eine Reihe von Verschiedenheiten. Zunächst ist bei Kurztrieben mit einer größeren Zahl von Nadeln die Bildung mehrerer abgeleiteter Kreise (eins bis drei) auffallend. Dann fehlen in allen Kreisen — auch im Stammkreis — Bündelverkümmerungen vollständig, und die Zahl der Bündel in einem Kreise schwankt zwischen eins und acht (Stammkreis drei bis acht, abgeleitete Kreise eins bis sechs). Es löst sich stets nur gerade die der vorhandenen Zahl von Nadeln entsprechende Anzahl von Leitbündeln vom Verbande der Bündelelemente los. Ein geringerer Teil der Bündelelemente ist nicht an der Bildung der Nadelbündel beteiligt,

sondern versieht die mehr oder weniger entwickelten Scheidenknospen dieser Kurztriebe.

Für den Stammkreis aller Kurztriebe von P. Strobus ist die Fünfzahl der Leitbündel charakteristisch. Daneben sind aber auch durch primäre Vermehrung sechs und sieben, ja sogar acht Nadeln nicht selten. In entsprechender Weise erfolgt die Bildung drei- und viernadeliger Kurztriebe. Es entsteht von vornherein im Kurztrieb eine geringere Anzahl von Einzelbündeln. Diese Art der Nadelverringerung wurde wegen ihrer Identität mit der primären Vermehrung primäre Verringerung genannt. An Kurztrieben, die durch sekundäre Nadelvermehrung abgeleitete Kreise gebildet hatten, besaß der Stammkreis mindestens fünf Nadeln.

Fünfgliederige Innenkreise sind auch häufig, aber es läßt sich nicht sagen, daß sie öfter vorkämen als vier- und dreinadelige Kreise. Eine und zwei Nadeln wurden ausschließlich im innersten Kreise angetroffen, was vielleicht darauf hindeutet, daß hier die Vermehrung noch nicht abgeschlossen sein mag.

Für die Bündelbildung gelten die gleichen Verhältnisse wie bei P. Cembra, nur daß die Zahl der Bündel in einem Kreise von fünf verschieden sein kann.

Am besten lassen sich die beobachteten Schwankungen der Zahl der Kreise und der Anzahl der Nadeln in denselben bei den verschiedenen Kurztrieben tabellarisch veranschaulichen.

3 nadeliger	Kurztrieb	**3**			
4 „	„	**4**			
5 „	„	**5**			
6 „	„	**6**	**5** + 1		
7 „	„	**7**	**5** + 2		
8 „	„	**8**	**5** + 3	**6** + 2	**7** + 1
9 „	„		**5** + 4	**7** + 2	
10 „	„		**5** + 5		
11 „	„		**5** + 6	**7** + 4	**5** + 4 + 2
12 „	„		**5** + 5 + 2	**5** + 4 + 3	
13 „	„		**5** + 5 + 3		
14 „	„		**5** + 4 + 5		
15 „	„		**5** + 5 + 5		
16 „	„		**5** + 4 + 5 + 2		
17 „	„		**5** + 5 + 5 + 2		

Die für den Stammkreis gültigen Zahlen sind wieder durch Größe und stärkeren Druck hervorgehoben.

Nadelverwachsungen habe ich bei P. Strobus nur ganz selten gefunden. In nur vier Exemplaren lagen mir solche vor. Es waren entweder zwei oder drei Nadeln zu einer verschmolzen. Sie unterschieden sich anatomisch nicht von den bei P. Cembra vorkommenden.

Größere Unregelmäßigkeiten scheinen an solchen Kurztrieben ebenfalls vorzukommen, jedoch kann ich mir wegen der unzureichenden Zahl von Beobachtungen darüber kein bestimmtes Urteil erlauben.

7. Kurztriebe von Pinus silvestris mit mehr als zwei Nadeln.

Bei P. silvestris ist eine Vermehrung der Nadelzahl am Kurztrieb sehr häufig zu beobachten. Wie schon erwähnt sind an gut ernährten Kiefern fast immer dreinadelige Kurztriebe in größerer oder geringerer Zahl zu finden. Viernadelige Kurztriebe sind schon weit seltener. Sie treten vereinzelt zwischen zwei- und dreinadeligen auf und wurden auch stets nur an Exemplaren gefunden, die eine sehr starke Neigung zur Bildung mehrnadeliger Kurztriebe besaßen. Fünf-, sechs- und siebennadelige Kurztriebe fand ich nur an drei etwa fünfzehnjährigen Kiefern von ungefähr 2,50 m Höhe, größtenteils mit drei- und viernadeligen vergesellschaftet. Zweinadelige traten an diesen Exemplaren stark in den Hintergrund. An einzelnen Zweigen fehlten sie ganz, an anderen waren sie nur in geringerer Zahl vertreten. Fünf- und sechsnadelige Kurztriebe waren an manchen Jahrestrieben etwa ebenso häufig wie drei- und viernadelige oder auch sogar in der Überzahl; an anderen traten sie jedoch mehr zurück. Siebennadelige Kurztriebe habe ich nur zwei gefunden, die beide in anatomischer Hinsicht besondere Fälle darstellen. Bei allen mehrnadeligen Kurztrieben waren die Nadeln durchweg sehr stark entwickelt.

In der Art der Bildung mehrnadeliger Kurztriebe schließt sich P. silvestris direkt an P. Strobus an. Durch primäre Nadelvermehrung entstehen drei- oder viernadelige Stammkreise und bei sekundärer Nadelvermehrung wird der Stammkreis ebenfalls zum Außenkreis (Taf. XV, Fig. XI *s*) und der hier einzige abgeleitete Kreis zum Innenkreis (Taf. XV, Fig. XI *a*). Auffallend war an diesen Kurztrieben, daß Scheidenknospen viel seltener zur vollen Entfaltung kamen als bei P. Strobus. Aber der Kurztriebvegetationspunkt hatte sich doch immer stärker ausgebildet und mindestens eine größere Zahl von Niederblättern produziert, und aus einem Teil derselben waren die Nadeln des Innenkreises entstanden. Die Zahl der Glieder in den einzelnen Kreisen ist ähnlichen Schwankungen unterworfen wie bei P. Strobus. Die Alternanz der Nadeln in beiden Kreisen ist nicht immer durchgeführt.

Einige Abweichungen verdienen besondere Beachtung. Zunächst ergibt sich in der Bündelbildung ein kleiner Unterschied. Die Leitbündel der Nadeln beider Kreise entstehen nämlich gleichzeitig aus einem Bündelring und ordnen sich dann in zwei Kreisen an. Auch

die Spaltung der Vollbündel erfolgt öfters sofort bei der Bündelbildung, so daß sie den Anschein erweckt, als ob sich aus dem Bündelzylinder direkt 2 x Bündel differenzierten, wenn x die Zahl der Nadeln am Kurztrieb ist (Taf. XV, Fig. XII).

Dann boten die beiden siebennadeligen Kurztriebe eigenartige Verhältnisse. An der Basis des einen war der Bündelring im Querschnitt nicht kreisförmig, sondern langgestreckt elliptisch. Diese Ellipse spaltete sich in zwei kreisförmige Bündelringe. Der eine von ihnen lieferte drei und der andere vier Vollbündel. Die sieben Nadeln dieses Kurztriebes waren von einer einzigen Niederblattscheide umgeben. Dieser Umstand zeigt, daß zur Zeit der Entstehung der Niederblätter nur ein Vegetationspunkt an diesem Kurztrieb vorhanden war, der alle Niederblätter seitlich um sich herum abgeschnürt hat. Es liegt also hier ein einfacher Kurztrieb vor und nicht etwa eine Verwachsung von zweien, wie man nach der Aufteilung in zwei Bündelringe annehmen könnte. Wäre dies der Fall, so müßten zwei Vegetationspunkte vorhanden sein, deren jeder eine selbständige Niederblattscheide für jeden Nadelkreis gebildet hätte. Daß aber nur ein Vegetationspunkt vorhanden ist, konnte ich an zwei viernadeligen Kurztrieben von P. Laricio, die die gleiche Spaltung des Bündelzylinders zeigten, auf Längsschnitten direkt feststellen (vgl. Taf. XV, Fig. XIII, *1* u. *2*, viernadeliger Kurztrieb von P. Laricio).

Die Nadeln dieses einfachen Kurztriebes gehören nun auch zwei Kreisen an, die sich aber hinsichtlich ihrer Entstehung nicht voneinander unterscheiden. Beide sind Stammkreise. Es liegt also hier ein merkwürdiger Fall primärer Nadelvermehrung vor, bei dem an einem Kurztrieb zwei Stammkreise auftreten. Vielleicht handelt es sich dabei um eine Fasziation.

Der andere siebennadelige Kurztrieb trug seine Nadeln in drei Kreisen. Der äußerste war durch eine einzige Nadel repräsentiert, die durch Metamorphose aus einem Niederblatt der Niederblattscheide entstanden war. Das Bündel dieser Nadel war das einzige Niederblattbündel, das eine Vergrößerung erfahren hatte. Die übrigen sind unscheinbar geblieben, so daß auch in der Bildung abgeleiteter Nadelkreise aus den Niederblätteru der Niederblattscheide des Kurztriebes Unterschiede bei den einzelnen Arten aufzutreten scheinen, wie ein Vergleich mit P. Cembra vermuten läßt. Der Stammkreis und der aus Knospenschuppen hervorgegangene Innenkreis dieses Kurztriebes wurden von je drei Nadeln gebildet.

Eine weitere bemerkenswerte Ausnahme lieferte ein dreinadeliger Kurztrieb. Sein Bündelring teilte sich nämlich in vier Leitbündel, von denen eins in statu nascendi verkümmerte. Es ist der einzige Fall, wo ich bei mehrnadeligen Kuztrieben von P. silvestris und allen anderen Arten des zweinadeligen Typs in einem Bündelkreise eine Verkümmerung beobachtet habe. Ein Nadelrudiment habe ich daran nicht gefunden.

Zum Schlusse sei noch eine Zusammenstellung über die Verteilung der Nadeln auf die einzelnen Kreise der mehrnadeligen Kurztriebe gegeben, wobei wieder die Zahlen für den Stammkreis durch Größe und Stärke des Druckes ausgezeichnet werden sollen.

3 nadeliger	Kurztrieb	**3**		
4 „	„	**4**	[**2** + **2**] [1])	**3** + 1
5 „	„		**3** + 2	
6 „	„		**3** + 3	**4** + 2
7 „	„		**3** + **4** [2])	1 + **3** + 3

An allen übrigen zweinadeligen Pinusarten, bei denen ich mehrnadelige Kurztriebe gefunden habe, habe ich nur primäre Vergrößerung der Nadelzahl im Stammkreis beobachtet. Die eigentümliche Spaltung in zwei Bündelzylinder bei zwei viernadeligen Kurztrieben von P. Laricio ist schon genügend berücksichtigt.

8. Pinus aristata.

Zwischen P. Cembra einerseits und P. Strobus und P. silvestris andererseits steht P. aristata. Bei ihr kommt, wie auch bei P. edulis (vgl. pag. 414), Reduktion der Nadelzahl durch Bündelverkümmerung und durch primäre Nadelverringerung vor. Vier- und dreinadelige Kurztriebe leiten sich etwa zur Hälfte von den fünfnadeligen durch Verkümmerungen ab, die nach dem für P. monophylla beschriebenen Typus erfolgen, und die andere Hälfte entsteht durch primäre Verringerung der Bündelzahl im Kurztrieb.

Die sekundäre Nadelvermehrung erfolgt nach demselben Typ wie bei P. Strobus. Ich habe aber nur einen einzigen aus Knospenschuppen der Scheidenknospe bervorgegangenen Innenkreis beobachtet, in dem eine bis vier Nadeln zur Entwicklung kamen. Fälle von primärer Nadelvermehrung habe ich nicht gefunden, jedoch dürfte reichliches Beobachtungsmaterial auch solche ergeben.

9. Normal dreinadelige Arten.

(P. Jeffreyi, P. ponderosa, P. rigida.)

Bei normal dreinadeligen Kiefernarten sind Schwankungen in der Zahl der Nadeln am Kurztrieb ebenfalls nicht selten. Zweinadelige

1) u. 2) Wahrscheinlich fasziierte Kurztriebe. [1) P. Laricio.]

Kurztriebe habe ich an allen mir zur Verfügung stehenden Exemplaren dreinadeliger Arten gefunden, vier- und mehrnadelige, von denen erstere in Kronfeld's [1]) Tabelle verzeichnet sind, dagegen aus Mangel an Beobachtungsmaterial nicht.

Die zweinadeligen Kurztriebe dieser Arten trugen zwei halbzylindrische Nadeln, die von der normalen nur in der Form des Querschnittes verschieden waren. Eine Bündelverkümmerung habe ich in keinem Falle beobachtet. Eine Verringerung der Nadelzahl erfolgte stets primär. Aus den Ausführungen Kronfeld's [1]) ist an dieser Stelle noch wichtig, daß die viernadeligen Kurztriebe dieser Arten primäre Vermehrung im Stammkreis zeigen.

10. Pinus Parryana, Pinus edulis und Pinus monophylla.

P. monophylla, P. edulis und P. Parryana [2]) sind drei sehr nahe verwandte Arten. Sie zeigen weitgehende Übereinstimmungen in den Einzelheiten des Baues der Geschlechtsorgane und im anatomischen Verhalten der Nadeln, wenn man von der Form des Querschnittes absieht. Deshalb sollen sie auch zusammen behandelt werden, obwohl sie verschiedenen Typen angehören und sich im Variieren nicht ganz gleichen.

P. monophylla und P. edulis weichen von den übrigen Vertretern mit drei und weniger als drei Nadeln am Kurztrieb dadurch ab, daß ihre Nadeln von einem einzigen Leitbündel, einem Vollbündel, durchzogen sind, während jene stets zwei Halbbündel in der Nadel besitzen. Auch bei P. Parryana ist nur ein einziges Bündel in der Nadel vorhanden. Das ist jedoch nicht auffallend, da das für alle fünfnadeligen Arten zutrifft, und P. Parryana ist diesem Typus anzuschließen, wie unten noch des näheren gezeigt werden wird.

Nach Beissner [3]) hat P. monophylla ein-, zwei- und dreinadelige Kurztriebe. Zweinadelige sind auch relativ häufig. An dem Exemplar im botanischen Garten zu Kiel waren etwa 2 % aller Kurztriebe zweinadelig. Dreinadelige Kurztriebe sind dagegen sehr selten. Ich habe sie an den beiden einzigen mir zur Verfügung stehenden Exemplaren nicht gefunden.

P. edulis trägt drei- und zweinadelige Kurztriebe etwa in gleicher Zahl und vereinzelt zwischen diese verteilt auch einnadelige. Diese

---

1) Kronfeld, l. c. pag. 68 u. 69.

2) Als vierte Art gehört hierher noch P. cembroides. Leider hatte ich davon kein Material, weshalb ich diese Art unberücksichtigt gelassen habe.

3) Beissner, l. c. pag. 254 u. 255.

Spezies ist dem dreinadeligen Typ zuzurechnen, da sich zwei- und einnadelige Kurztriebe vom dreinadeligen ableiten lassen.

P. Parryana hat Kurztriebe mit fünf, vier, drei und zwei Nadeln. Nach Beissner[1]) sind viernadelige Kurztriebe am häufigsten, und nach Mayr sind auch manchmal zweinadelige in der Überzahl. Sie ist dem fünfnadeligen Typ anzuschließen. Allerdings ist dies nicht auf den ersten Blick klar, da die anatomische Untersuchung wegen des vollständigen Mangels an Bündelverkümmerungen keinen Aufschluß darüber gibt, ob der fünfnadelige Kurztrieb das typische Verhalten darstellt, oder sich von einem wenigernadeligen durch primäre Nadelvermehrung ableitet. Aber für die Angliederung an den fünfnadeligen Typ sprechen die folgenden Tatsachen. Zunächst habe ich beim zwei- und dreinadeligen Typ nie beobachtet, daß fünf Nadeln in einem Kreise stehen, und dann sind die Nadeln von P. Parryana alle von einem einzigen Leitbündel durchzogen, was nur bei Arten des fünfnadeligen Typs die Regel ist. Es besteht also ein engeres Verhältnis zweifelsohne zum fünfnadeligen Typ. Sie ist in der Tabelle (pag. 436) an letzter Stelle angeführt, da sie gewissermaßen doch schon in der Benadelung zu den Typen mit weniger Nadeln überleitet. Der fünfnadelige Kurztrieb ist also der Normaltyp, aus dem die übrigen durch primäre Verringerung hervorgehen.

Auf andere Weise kommt die Reduktion der Zahl der Nadeln am Kurztrieb bei P. edulis zustande. Der dreinadelige Kurztrieb ist hier der normale, von dem sich die übrigen durch Bündelverkümmerungen ableiten. Etwa in der Mitte des Kurztriebes ist noch ein vollständig gleichmäßiger, geschlossener Bündelring vorhanden. Dieser — anfangs im Querschnitt kreisförmig — verändert seine Begrenzung in ein gleichseitiges Dreieck. Es beginnt damit auch das allmähliche Schwinden der Bündelelemente an einer oder zwei Seiten dieses Dreieckes, je nach der Zahl der verkümmernden Bündel. Beim zweinadeligen Kurztrieb würden somit die durch die Bündel der beiden Nadeln radiär hindurchgelegten Achsen einen Winkel von etwa 120° bilden müssen. Das ist aber nur der Fall, wenn das Rudiment der dritten Nadel mit den beiden ausgebildeten um den Platz in der Niederblattscheide konkurriert. Sind keine Reste verkümmerter Nadeln vorhanden, so verändern die beiden Bündel nach der Verkümmerung des dritten ihre gegenseitige Lage derart, daß die oben erwähnten Achsen in einer Geraden zusammenfallen. Solche Nadelrudimente sind bei P. edulis

1) Beissner, l. c. pag. 254 u. 255.

übrigens sehr häufig und zwar besonders an einnadeligen Kurztrieben. Die Nadeln dieser sind nach meinen Beobachtungen alle mehr oder weniger halbzylindrisch und weisen dadurch äußerlich schon auf das Vorhandensein von weiteren Raum beanspruchenden Anlagen hin (Taf. XV, Fig. XIV).

Mehrfach habe ich bei P. edulis auch primäre Verringerung der Zahl der Nadeln im Stammkreis, wie bei P. Parryana gefunden. Auf diese Art kamen nach meinen Beobachtungen aber nur zweinadelige Kurztriebe zustande; die einnadeligen leiteten sich ohne Ausnahme durch Bündelverkümmerung vom dreinadeligen ab.

Über den normalen Befund bei P. monophylla ist schon berichtet. Sie soll im folgenden nur mit in den Vergleich des Verhaltens dieser drei Arten im Variieren der Nadelzahl hineingezogen werden. Sie stimmt darin weitgehend mit P. edulis überein. Bei P. monophylla wäre allerdings dann der zweinadelige Kurztrieb als Stammform, von der sich der einnadelige ableitetet, aufzufassen. Reduktion der Blattzahl durch Verkümmerung ist hier das Charakteristikum. Anders ist das P. Parryana. Dieser Art fehlen jegliche Spuren von Bündelverkümmerungen. Primäre Verringerung der Zahl der Nadeln im Stammkreis ist hier das Typische. Damit zeigt sich aber wieder in gewisser Beziehung eine Anlehnung an P. edulis. Bei dieser Species habe ich dieselbe Verringerung an den zuletzt beschriebenen zweinadeligen Kurztrieben mehrfach konstatiert. Vermutlich besteht nun die gleiche Annäherung auch zwischen P. Parryana und P. monophylla in den dreinadeligen Kurztrieben dieser Art. Bei diesen erfolgt die Vermehrung jedenfalls primär im Stammkreis. Es ist nicht anzunehmen, daß die dritte Nadel in einem abgeleiteten Kreise steht, denn ich habe drei Nadeln in zwei Kreisen bei keiner anderen Pinusart gefunden. Außerdem treten bei zweinadeligen Kurztrieben nie Rudimente eines dritten Nadelbündels auf. Damit ist es sicher, daß der zweinadelige Kurztrieb sich nicht durch Verkümmerung eines Leitbündels von dreinadeligen ableitet. Die Vermehrung muß daher primär sein. Es sind also Übergänge in dem Verhalten bei dem Variieren der Nadelzahl am Kurztrieb zwischen den drei Arten vorhanden, wenngleich sich P. Parryana durch den gänzlichen Mangel von Bündelverkümmerungen stärker von P. edulis und P. monophylla unterscheidet.

In diesem Zusammenhang sei noch das Verhalten des Vegetationskegels des Kurztriebes erwähnt. P. Parryana zeigt darin keine Abweichung im Vergleich zu den Arten des fünf-, drei- und zweinadeligen Typs, d. h. der Vegetationspunkt des Kurztriebes ver-

bleibt am Ende der sekundären Achse zwischen den Nadeln als kleiner aber deutlich erkennbarer Höcker. Anders ist das bei P. edulis und P. monophylla. Hier ist von ihm nichts mehr zu sehen. Bei P. monophylla ist er in der Bildung der Nadel mit aufgegangen. Ob bei P. edulis die gleichen Verhältnisse vorliegen, oder ob er nur an Größe so stark abgenommen hat, daß er auf Längsschnitten nicht mehr sichtbar ist, vermag ich nicht zu entscheiden.

11. Nadelrudimente.

Von Wichtigkeit ist im Hinblick auf das Vorkommen der als Bündelverkümmerung gedeuteten Erscheinung die Frage, ob ein Zusammenhang zwischen dieser und der Reduktion der Nadelzahl in der Tat besteht, d. h. ob der Bündelverkümmerung wirklich die Bedeutung zukommt, daß sie das Unterbleiben der Ausbildung der diesen Bündeln entsprechenden Nadeln anzeigt, oder ob es sich nur um einen besonderen Fall von primärer Nadelverringerung handelt, bei dem der Verbleib der Elemente für einen Teil der Bündel im Kurztrieb nichts weiter zu bedeuten hat.

Mit großer Sicherheit läßt sich nun feststellen, daß das erstere zutrifft; denn in vielen Fällen findet man zu den verkümmernden Bündeln gehörige Reste von unzweifelhaft echten Nadeln, und gerade die Zugehörigkeit eines Nadelrudimentes zu einem verkümmerten Bündel ist der beste Beweis, daß die Reduktion der Nadelzahl aufs Engste mit der Verkümmerung der Leitbündel im Kurztrieb verbunden ist. Solche Rudimente habe ich in mannigfacher Ausbildung bei P. Cembra, edulis, silvestris, Pumilio und Laricio gefunden, aber nur an Kurztrieben, die deutliche Bündelverkümmerungen zeigten.

Bei den normal zweinadeligen Arten und bei P. monophylla ist nun die Bündelverkümmerung viel schwerer zu erkennen als bei P. Cembra, da die Tracheiden nicht schräg nach außen treten, also auch auf dem Querschnitt nicht längs oder halblängs getroffen werden (vgl. Taf. XV, Fig. I, *1—4* u. VIII, *1*). Gerade hier zeigt das Auftreten eines Nadelrudimentes am deutlichsten, daß das zweite Bündel auch wirklich verkümmert. Eine Folge davon muß natürlich sein, daß auch die zugehörige Nadel eine Reduktion erfährt. Diese kann dabei selbstverständlich auch ihren unteren Grenzwert, Null, erreichen, so daß dann jegliche Andeutung von dem Vorhandensein einer Nadel fehlt, und das ist der gewöhnliche Fall.

Reste verkümmerter Nadeln lagen mir von den genannten Arten in sehr mannigfacher Ausbildung vor. Sie hatten alle einen mehr oder

weniger großen Einfluß auf die Gestaltung der übrigen ausgebildeten Nadeln des Kurztriebes. In ihrer Ausgestaltung glichen diese Rudimente bald kleinen Höckern und bald verwelkten Miniaturnadeln (Taf. XV, Fig. XIV). Übergänge aller Art zwischen diesen sind ebenfalls vorhanden. Ein einziges Mal habe ich bei P. silvestris ein Rudiment gefunden, das innerhalb der Niederblattscheide dieselbe mattgelbgrüne Farbe zeigte, wie die Nadel selbst. Nur seine Spitze war verwelkt und sah über die Blattscheide hinaus. Die Bündelverkümmerung war hier im Kurztrieb nicht so weit vorgeschritten wie in den anderen Fällen. Es trat zwar auch ein einseitiges Schwächerwerden des auf dem Querschnitt anfangs gleichmäßig erscheinenden Ringes von Bündelelementen auf, aber es führte nicht bis zum vollständigen Schwund. Bei der folgenden Teilung der Bündelelemente ging die eine sozusagen halbverkümmerte Hälfte nach der einen und die andere ungeschwächte nach der anderen Seite. Diese versah die eigentliche Nadel. Erstere ließ schon auf ihrem Verlauf bis zur Nadelbasis ein weiteres Schwinden erkennen, so daß in das Rudiment nur noch winzige Leitbündel eintraten. Diese lösten sich schon in geringer Höhe über der Basis in das Transfusionsgewebe auf, und gleich darüber begann die durch das Absterben verursachte Schrumpfung der Gewebe dieses Rudimentes.

Interessant wäre noch die Frage, ob auch bei P. monophylla derartige Reste verkümmerter Nadeln vorkommen können. Am normalen Kurztrieb ist das, wie die Entwicklungsgeschichte zeigt, offenbar nicht der Fall. Wohl aber ist es bei in ihrer Anlage zweinadeligen Kurztrieben denkbar. Es ist wohl möglich, daß die eine der beiden Nadelanlagen in ihrer Ausbildung stark gehemmt wird und dann nach beendeter Entwicklung der anderen nicht sehr von ihrem unteren Grenzwert, Null, verschieden ist.

12. Das Niederblatt und seine Metamorphose zum Laubblatt bei Pinus.

Niederblätter treten bei der Gattung Pinus am Kurztrieb und am Langtrieb als Schutzorgane für deren Vegetationspunkte auf. Am Kurztrieb bilden sie nach Abschluß seiner Entwicklung eine Scheide um die Basis der Nadeln, die bei einer Reihe von Arten abfällt und bei anderen persistiert.

Die Niederblätter am Vegetationskegel des Langtriebes funktionieren bei der weiteren Entfaltung desselben zur Gipfelknospe als Knospenschuppen. Diese werden beim Auswachsen der Knospen zu Langtrieben zu den Tragblättern der Kurztriebe.

a) Stellung der Niederblätter.

In den Kapiteln über P. Strobus, P. Cembra u. a. wurde schon festgestellt, daß die Nadeln, die aus Niederblättern hervorgehen, ebenfalls in Kreisen angeordnet sind. Danach sollte man wohl annehmen, daß die Niederblätter am Kurztrieb und die Knospenschuppen der Scheidenknospen wirtelig angeordnet seien. Für letztere trifft das bestimmt nicht zu, wie aus der Tatsache der spiraligen Anordnung der in ihren Achseln entspringenden Kurztriebe am Langtrieb ohne weiteres erkennbar wird.

Aber auch die Niederblätter des Kurztriebes stehen nicht in Kreisen. In der Literatur ist vielfach die Behauptung zu finden, sie ständen dekussiert, und nur bei Strasburger[1]) ist erwähnt, daß neben der dekussierten Blattstellung auch $^2/_5$-Stellung der Niederblätter vorkommt. Die Auffassung, daß sie dekussiert, also in zweigliedrigen alternierenden Kreisen stehen sollen, ist aber nicht zutreffend; denn man trifft, wie die Entwicklungsgeschichte des Kurztriebes ergibt, auf medianen Längsschnitten durch den jungen Kurztrieb nie Blätter gleichen Alters, sondern das folgende Niederblatt wird stets erst angelegt, wenn das vorhergehende deutlich vorhanden oder schon ansehnlich groß geworden ist (Taf. XV, Fig. XV). Die Gleichaltrigkeit der beiden Blätter eines Kreises ist aber Bedingung der dekussierten Blattstellung.

Daß die Niederblätter überhaupt nicht in Kreisen angeordnet sind, zeigt schon die makroskopische Betrachtung an einigen hierzu besonders geeigneten Objekten, wie z. B. der jungen Kurztriebe von P. Cembra. An Kurztrieben aller Pinusarten, bei denen die Nadeln gerade die Niederblattscheide durchbrechen, sind auf Querschnitten alle Details der Blattstellung zu fixieren. Bei allen von mir untersuchten Spezies lagen die gleichen Verhältnisse vor. Auch an Kurztrieben ein und derselben Art, die in der Benadelung variierten, war die Blattstellung der Niederblätter konstant. In allen Fällen traten fünf Geradzeilen auf und nach zwei Umgängen der Spirale kam das sechste Niederblatt direkt vor das erste usw. zu stehen (Taf. XV, Fig. XVI).

Zur Bestimmung der Blattstellung sind auch Serienschnitte durch manche Kurztriebe, wie z. B. der mehradeligen von P. silvestris und P. Cembra, geeignet. Die Niederblattbündel dieser Kurztriebe sind teilweise sehr kräftig entwickelt. Die kräftigsten unter ihnen sind mit so starken Bündeln ausgerüstet, daß man deren Verlauf im Kurztrieb

---

1) Strasburger, l. c. pag. 388.

mit Leichtigkeit an Querschnitten verfolgen kann. Auf dünnen Serienschnitten zeigt sich die spiralige Anordnung stets in der Aufeinanderfolge des Austreteus der kleinen Leitbündel aus dem Bündelzylinder des Kurztriebes. Es löst sich zunächst ein Niederblattbündel los und tritt in radialer Richtung nach außen. In einem Winkel von etwa $360 \times {}^2/_5 = 144^0$ dazu folgt etwas höher das zweite und in den gleichen Abständen auch die anderen. Das dritte Bündel kommt dabei neben das erste, das vierte zwischen das erste und das zweite und das fünfte zwischen das zweite und das dritte zu stehen. Weiter läßt sich das aber meist nicht verfolgen. Zur Bestimmung der Blattstellung würde es ja auch genügen, aber die hier vorhandene Lücke, das Fehlen der weiteren Bündel, wird durch den zehnnadeligen Kurztrieb von P. Cembra sehr schön ausgefüllt (vgl. Taf. XV, Fig. XVII); denn hier repräsentieren die fünf Außenkreisnadeln die fünf letzten Niederblätter der Niederblattspirale. Die Bündel der übrigen Niederblätter, sind meist so kräftig, daß sie auf Querschnitten deutlich zu erkennen sind. Sie stehen stets vor den Bündeln der Außenkreisnadeln, so daß also das sechste Niederblattbündel wieder deutlich vor dem ersten, das siebente vor dem zweiten usw. steht. Diese Anordnung entspricht der ${}^2/_5$-Stellung der Hauptblattstellungsreihe.

Interessant ist die Frage, ob ein Zusammenhang zwischen der Stellung der Niederblätter und der der Nadeln am Kurztrieb besteht. Um sich dieses Verhältnis klar zu machen, muß man vom fünfnadeligen Kurztrieb ausgehen. Hier findet man, daß die Niederblätter fast immer direkt vor den Nadeln stehen (Taf. XV, Fig. XVI). Die Nadeln setzen also die Niederblattorthostichen unmittelbar fort. Sie wiederholen in zwei sehr stark gestauchten Windungen einer Spirale, die sich von einem Kreise nicht mehr unterscheidet, die Stellung der Niederblätter. Es kommt dabei die erste Nadel vor das erste (oberste der Spirale) und sechste Niederblatt, die zweite vor das zweite und das siebente usw.

In wenigen Fällen kommen Abweichungen davon vor, und zwar stets dann, wenn Niederblätter in Nadeln übergehen (Taf. XV, Fig. XVII). Die aus Niederblättern hervorgegangenen Außenkreisnadeln setzen dann die Orthostichen der unteren Niederblätter des Kurztriebes, die an der Metamorphose der oberen (vgl. pag. 422—425) in keiner Weise beteiligt sind, also auch keine Platzänderungen erfahren haben können, direkt fort, wie sich an jungen Kurztrieben leicht feststellen läßt, und diese Orthostichen alternieren mit den Stammkreisnadeln. Es ist nun nicht anzunehmen, daß dieses Verhalten auf eine sekundäre Verschiebung

zurückzuführen ist; denn die Außenkreisnadeln sind bei ihrer Entstehung aus Niederblättern nicht aus den Niederblattgeradzeilen herausgerückt. Außerdem zeigen Kurztriebe mit sehr jugendlichen Stadien der Metamorphose zur Nadel schon diese Alternanz, und schließlich dürfte auch eine nachträgliche Verschiebung der Stammkreisnadeln ausgeschlossen sein, da die Glieder des Stammkreises schon ansehnlich entwickelt sind, wenn die Niederblätter die Umwandlung zur Nadel beginnen. Niederblattorthostichen und Nadeln wurden also jedenfalls an den Stellen angelegt, an denen sie am ausgebildeten Kurztrieb anzutreffen sind.

Es sind also bei fünfnadeligen Arten zwei Möglichkeiten der Stellung der Niederblätter im Vergleich zu den Nadeln. Einmal setzen die Nadeln die Niederblattspirale direkt fort (normales Verhalten), und das andere Mal (sekundäre Nadelvermehrung) alternieren sie mit den Niederblattgeradzeilen.

Bei allen Arten mit weniger als fünf Nadeln am Kurztrieb scheint ein Zusammenhang zwischen der Stellung der Niederblätter und der der Nadeln nicht vorhanden. Diese Tatsache wird sofort verständlich, wenn man sich vergegenwärtigt, daß, wie in dem Kapitel über die Phylogenie der Gattung Pinus noch näher auszuführen sein wird, alle weniger als fünfnadeligen Arten höchstwahrscheinlich von fünfnadeligen abzuleiten sind. Durch den Ausfall beliebiger Nadeln bei der Reduktion der Nadelzahl am fünfnadeligen Kurztrieb entstehen Verschiebungen im Nadelkreis, da die Nadeln den Raum in der Niederblattscheide gleichmäßig und vollständig auszunutzen bestrebt sind.

Der Vollständigkeit halber sei noch erwähnt, daß die Niederblätter die um den Vegetationspunkt des Langtriebes und auch des Kurztriebes beim Auswachsen desselben zum Scheidentrieb stehen, nicht nach $^2/_5$-, sondern nach $^5/_{13}$-Stellung angeordnet sind. Sie zeigen die gleiche Anordnung wie die Kurztriebe, was sich ja in einfacher Weise daraus erklärt, daß diese Niederblätter später zu den Tragblättern der Kurztriebe werden.

b) Anatomie des Niederblattes.

In anatomischer Hinsicht zeigt das Niederblatt im Typus Annäherung an die Nadel, wenngleich es im einzelnen an erheblichen Abweichungen nicht fehlt.

Die Niederblätter haben im Querschnitt sichelförmige Gestalt, sie greifen bisweilen auf dem größten Teil ihrer Länge weit um die Basis der Nadeln herum, so daß sich manchmal ihre freien Ränder auf

kürzere Strecken sogar noch überdecken. Ihre Größe ist verschieden. Bei den Arten mit abfälliger Blattscheide sind die äußersten klein und schmal, und nur die inneren sind stärker entwickelt. Bei den Arten mit persistierender Niederblattscheide sind dagegen die Größenunterschiede mehr oder weniger verwischt.

In diesen häutigen Niederblättern sind dieselben Gewebesysteme in der gleichen gegenseitigen Lagerung wie bei der normalen Nadel vertreten, und darin zeigt sich die Annäherung an die Nadel. Die Zellen der Epidermis der nach außen gekehrten morphologischen Unterseite sind nach außen bedeutend stärker verdickt als nach innen und mit einer kräftigen Cuticula überzogen. An der Innenseite sind die Oberhautzellen viel schwächer verdickt. Spaltöffnungen habe ich trotz eifrigen Suchens nicht gefunden. Es ist daher anzunehmen, daß — sofern sie überhaupt vorkommen — sie sehr selten sind. Unter der Epidermis liegt das gewöhnlich einschichtige aus schwach verdickten Zellen bestehende Hypoderm. Daran schließen sich in der Regel zwei Harzkanäle an, die ebenfalls von sklerenchymatischen Elementen umgeben sein können. Das Parenchym besteht aus großen zylindrischen Zellen. Diese sind entweder ganz mit Plasma angefüllt und dünnwandig, oder das Plasma ist auf einen Wandbeleg reduziert, und die Zellwand ist schwach verdickt. Einige der mit reichlich Plasma versehenen Zellen besitzen Chlorophyll, wodurch der schwachgrünliche Schimmer der jungen noch lebenden Niederblätter hervorgerufen wird. Besonders auffallend sind die großen Interzellularen in diesem Gewebe. In dem Parenchym liegt das kleine Leitbündel, das aus einer geringen Zahl von Siebröhren und Schraubentracheiden besteht. Transfusionsgewebe fehlt ihm vollständig und ebenso die Endodermis. Die wesentlichsten Unterschiede im Vergleich zur Anatomie der normalen Nadel sind also der Mangel an Spaltöffnungen in der Epidermis, das Fehlen der tafelförmigen Anordnung des Assimilationsparenchyms und der Wandfalten in demselben, Fehlen der Endodermis und des Transfusionsgewebes.

Auf den bestehenden Größenunterschied unter den einzelnen Niederblättern habe ich schon hingewiesen. Er äußert sich vor allem in der Ausbildung und der Größe der Leitbündel. Bei Arten mit abfälliger Niederblattscheide sind die Leitbündel der äußeren und ältesten Niederblätter vollständig rudimentär. Sie bestehen oft nur aus etwa drei bis fünf Schraubentracheiden. Die Leitbündel der inneren Niederblätter sind dagegen ansehnlicher. Überhaupt scheinen die jüngsten und innersten Blätter der Niederblattscheide in der Größe des Leitbündels

bei allen Pinusarten bevorzugt. Auf Querschnitten durch Kurztriebe sind in der Regel nur die Bündel dieser zu sehen und auch auf Schnitten durch die Niederblätter selbst ist an noch lebendem Material der Größenunterschied unter den Leitbündeln im allgemeinen sehr deutlich zu erkennen.

c) Die Metamorphose zum Laubblatt.

Unter geeigneten Bedingungen können diese Niederblätter in Laubblätter übergehen. Hierzu sind die Niederblätter der Niederblattscheide des Kurztriebes und die Knospenschuppen der Scheidenknospen in gleicher Weise befähigt. Es führt aber bei verschiedenen Arten in der Regel nur entweder die eine oder die andere Blattgattung diese Metamorphose aus. Nur an einem einzigen Kurztrieb habe ich eine Ausnahme davon beobachtet (pag. 411).

a) Auswachsen der Niederblätter der Niederblattscheide.

Die Metamorphose der Niederblätter der Blattscheide des Kurztriebes ist bei P. Cembra die Regel. Es ist hierzu stets nur eine beschränkte Anzahl der vorhandenen Niederblätter befähigt, und zwar sind es im Maximum fünf. Es sind die fünf obersten und ihrer Entstehung nach auch die jüngsten der Niederblattscheide. Nach ihrer Umbildung stellen sie den abgeleiteten Außenkreis dar, in dem die Zahl der ausgebildeten Nadeln zwischen eins und fünf schwanken kann. Die auffälligste Erscheinung ist hierbei die Regelmäßigkeit, mit der in zwei alternierenden Bündelkreisen je fünf gleichgroße Leitbündel auftreten (vgl. Taf. XV, Fig. V, *1*). Die fünf Bündel des Außenkreises sind durch eine entsprechende Vergrößerung aus Niederblattbündeln zu Nadelbündeln geworden. Ungeachtet der Zahl der Außenkreisnadeln erfährt stets die gleiche Anzahl von ursprünglichen Niederblattbündeln diese Größenzunahme, und darin drückt sich am deutlichsten die bevorzugte Stellung in bezug auf die Fähigkeit zur Umwandlung in Nadeln, die den fünf jüngsten Niederblättern der Niederblattspirale zukommt, aus.

Die Metamorphose des Niederblattes wird durch Wachstumsvorgänge vollzogen. Bei gleichzeitigem Längenwachstum wölbt sich zunächst die innere morphologische Oberseite des Niederblattes vor (Taf. XV, Fig. XVIII, *1* u. *2*) und setzt dieses solange fort, bis die Nadel ihre definitive prismatische, von zwei planen und einer gewölbten Fläche begrenzte Gestalt besitzt (Taf. XV, Fig. XVIII, *3*). An den Seiten sind dann zunächst noch die seitlichen häutigen Teile des weit um die Nadelbasis greifenden Niederblattes vorhanden. Diese ver-

trocknen und werden bei der weiteren Ausbildung der Nadeln schließlich abgeworfen (Taf. XV, Fig. XVIII, *4*). Nur vereinzelt bleiben sie als kleine Fortsätze erhalten.

In der anatomischen Struktur werden die bei der Niederblattanatomie hervorgehobenen Unterschiede von der Nadel vollständig ausgeglichen. Die Epidermis der planen Prismenflächen bildet je vier bis fünf Reihen von Spaltöffnungen, während die der gewölbten Außenseite wie bei der Nadel spaltöffnungsfrei bleibt. Die Spaltöffnungen[1]) entstehen in derselben Weise wie bei der jungen Nadel. Es treten an Niederblättern, die in der Metamorphose nicht ganz bis zur Ausbildung der prismatischen Gestalt vorgeschritten sind, zweierlei Reihen von Epidermiszellen auf den Prismenflächen auf: Reihen mit langgestreckten und solche mit quadratischen Zellen. Diese sind durch rasch aufeinander folgende Querteilungen entstanden. Einzelne von ihnen wachsen nun wieder in die Länge, während die dazwischen liegenden kurz bleiben. Erstere sind die Schließzellenmutterzellen. Aus ihnen entstehen die Schließzellen durch eine einfache Längsteilung mit darauf folgender Aufspaltung. Durch Überwachsen benachbarter Epidermiszellen wird der Vorhof gebildet, und die Atemhöhle entsteht gewöhnlich aus einer Zelle, die U-förmige Gestalt annimmt. Das Hypoderm begleitet in einer einzigen Schicht die ganze Epidermis. Die Zellen des Assimilationsparenchyms ordnen sich gruppenweise tafelförmig an, bilden die charakteristischen Wandfalten aus und erhalten alle Chlorophyllkörner. Um das größer gewordene Leitbündel herum, das nun alle dem Pinusleitbündel eigenen Elemente besitzt, ist ein Transfusionsgewebe entstanden, in das reichlich parenchymatische Zellen eingestreut sind. Das Leitsystem hat sich außerdem von dem eigentlichen Mesophyll durch eine Endodermis abgegrenzt.

Damit stimmen Außenkreis- und Innenkreisnadeln in allen anatomischen Einzelheiten überein, und nur in seltenen Fällen entstehen kleine Abweichungen durch die Harzkanäle. Diese sind bei den Stammkreisnadeln von P. Cembra in das Parenchym eingebettet, beim Niederblatt dagegen mit dem Hypoderm in Verbindung. Es kommt nun manchmal vor, daß bei den Wachstumsvorgängen die Loslösung vom Hypoderm unterbleibt und die Harzgänge dadurch mit dem Hautgewebe verbunden sind. Dies ist die einzige Abweichung, die ich beobachtet habe. Unterschiede sind also im allgemeinen nicht vorhanden, und wo sie vorhanden sind, sind sie äußerst geringfügig.

---

1) A. Mahlert, Beiträge zur Kenntnis der Anatomie der Laubblätter der Coniferen usw. Botan. Zentralbl. 1885, Bd. XXIV, pag. 54.

Mit dem so beschriebenen Entwicklungsgang der Außenkreisnadeln ist also der Beweis erbracht, daß die Nadeln der mehrnadeligen Kurztriebe von P. Cembra im Außenkreis aus den Niederblättern der Niederblattscheide des Kurztriebes entstanden sind. Der Außenkreis muß deshalb auch als abgeleiteter Kreis in Anspruch genommen werden im Gegensatz zum inneren, dem Stammkreis, der die einem normalen Kurztrieb allein zukommenden Nadeln trägt.

Die gleiche Erscheinung der Umwandlung von Niederblättern in Laubblätter kommt auch bei anderen Kiefernarten in dem sogenannten Ergrünen der Niederblätter der Niederblattscheide des Kurztriebes[1]) vor. Ich habe es aber leider nur bei P. Strobus gefunden und zwar auch nicht häufig. Aber es war doch eine Beurteilung dieser Metamorphose möglich. Sie gleicht den bei P. Cembra gefundenen Verhältnissen fast vollständig, nur daß die Entwicklung zum Laubblatt nicht so weit nach der Nadel hin vorschreitet und die ergrünten Niederblätter sozusagen fertige Gebilde darstellen, während die gleichen Entwicklungsstufen beim Auswachsen zur Nadel die eingeleitete Metamorphose noch weiter fortsetzen und zu Ende führen. Die ergrünten Niederblätter stehen nicht in Kreisen, und es erfahren nur die Niederblattbündel eine Vergrößerung, die solche ergrünten Niederblätter versehen.

Die ergrünten Niederblätter bleiben in der Regel kurz und kommen kaum über eine Länge von 3 cm hinaus. Bisweilen können sie aber auch einer bedeutenderen Streckung fähig werden. Ich habe in mehreren Fällen solche Niederblätter gefunden, die bis zu 6 cm lang waren, also schon die Größe einer kleinen Stammkreisnadel von P. Strobus erreicht hatten. In diesem Falle kann man von einer ähnlichen Vollendung der Umwandlung des Niederblattes in die Nadel sprechen, wie sie bei P. Cembra vorliegt.

In der Form des Querschnittes kommen sie den fichtennadelähnlichen Erstlingsblättern der jungen Pinuspflanze nahe (Taf. XV, Fig. XX). Sie können aber auch manchmal ausgebildeten Nadeln außerordentlich ähnlich werden (Taf. XV, Fig. XXI). Anatomisch ergeben sich den normalen Nadeln gegenüber nur sehr geringfügige meist quantitative Unterschiede. Die Metamorphose der Niederblätter ist also beim Ergrünen in bezug auf die Ausbildung der Gewebesysteme dieselbe wie beim Auswachsen zur Nadel. Es unterbleibt im allgemeinen

---

1) Vgl. Goebel, l. c. pag. 184.

dabei nur eine stärkere Streckung und die Ausbildung der definitiven Querschnittsform, so daß also eigentlich die Bildung von Nadeln, die den Stammkreisnadeln gleichen, nur ein Spezialfall des Ergrünens der Niederblätter darstellt.

Ein einziges Mal habe ich auch bei P. Strobus eine Verwachsung von Niederblättern gefunden. Es waren zwei solcher ergrünter Niederblätter mit ihren benachbarten seitlichen Kanten verschmolzen (Taf. XV, Fig. XXII). Dieses Doppelblatt besaß vier Harzkanäle und zwei Leitbündel, je eins in einer Endodermisscheide. Am oberen Ende war eine Aufspaltung in zwei Spitzen aufgetreten.

β) Auswachsen der Knospenschuppen der Scheidenknospen.

Sehr viel Ähnlichkeit mit der Metamorphose der Niederblätter der Blattscheide hat die der Knospenschuppen der Scheidenknospen, die bei P. Strobus, aristata und silvestris die sekundäre Nadelvermehrung hervorruft. In den Achseln der aus diesen hervorgegangenen Nadeln unterbleibt die sonst übliche Kurztriebbildung. Der Vegetationspunkt ist jedoch immer ein verschieden stark ausgebildeter Höcker, der in seiner Ausbildung dem Vegetationspunkt am oberen Ende des Kurztriebes der meisten Pinus-Arten nicht unähnlich ist. Die Knospenschuppen sind scheinbar stärker zur Metamorphose befähigt, wie die Niederblätter der Blattscheide. Gewöhnlich ist die Zahl der aus ihnen hervorgegangenen Nadeln zwar auch nicht größer als fünf. Zwei, drei und vier herrschen bei weitem vor. Aber es kommt bisweilen zu einer erheblichen Vergrößerung der Anzahl solcher Nadeln. Der 17nadelige Kurztrieb von P. Strobus hatte deren 12, also eine Zahl, die das doppelte der normalen Nadelzahl noch übersteigt.

Die Ausbildung der einzelnen Gewebesysteme bei der Metamorphose erfolgt in genau derselben Weise, wie bei der vorbeschriebenen Umwandlung des Niederblattes der Niederblattscheide in die Nadel. Es wäre nur noch etwas über die Form des Querschnittes und ihre Veränderung im Laufe der Umwandlung zu sagen. Es wölbt sich bei gleichzeitigem Längenwachstum die Außenseite der Knospenschuppe (Taf. XV, Fig. XIX, *1* u. *2*) und nicht die Innenseite wie bei dem Niederblatt durch Längsteilungen der Zellen stärker vor und bildet nach außen zwei plane Flächen. Die Nadel erhält also Keilform, und dadurch, daß die Keilschneide nach außen gerichtet ist, kann sie sich bequem zwischen die Nadeln des Außenkreises hineinschieben. Die dritte der Scheidenknospe zugekehrte Begrenzungsfläche dieser keilförmigen Gebilde war bis jetzt schwach gewölbt oder seltener nahezu

ganz eben, so daß die Form des Umrisses nur ganz unwesentlich von der der Nadel abweicht (Taf. XV, Fig. XIX, *2* u. *3*). Aber trotzdem liegen hier im großen und ganzen, was die Anordnung der Begrenzungsflächen in bezug auf die Lage zum Leitbündel anbelangt, gerade die umgekehrten Verhältnisse vor wie bei der normalen Nadel (vgl. Taf. XV, Fig. XIX, *5*). Hier ist dem Siebteil die gewölbte spaltöffnungslose Teilfläche des Zylindermantels zugekehrt, und die planen Prismenflächen liegen zu beiden Seiten des Holzteiles, während dort die Begrenzungsflächen in ihrer Lage zum Leitbündel sozusagen eine Drehung um 180° erfahren haben. Die prismatischen Flächen liegen zu beiden Seiten des Siebteiles und die gewölbte (manchmal auch ebene), die allein Spaltöffnungen besitzt, vor dem Holzteil. Haben diese Nadeln eine Länge von etwa 4—6 cm erreicht, so beginnt ihre Querschnittsform sich allmählich zu verändern. Die seither schwach gewölbte Fläche verstärkt ihre konvexe Krümmung bedeutend (Taf. XV, Fig. XIX, *4*). Gleichzeitig verschwindet die mehr oder weniger scharfe Schnittkante der planen Flächen, und diese gehen dadurch ebenfalls in eine konvex gekrümmte Fläche über. Bei weiterer Streckung in die Länge wird die Krümmung dieser schwächer, während die der anderen zunimmt, aber bald deutlich erkennen läßt, daß sie nur einer Bildung prismatischer Flächen vorausgegangen ist. Es ist also eine allmähliche Verschiebung des Umrisses der Innenkreisnadeln eingetreten, so daß er sich von dem der normalen Nadel nicht mehr unterscheidet (Taf. XV, Fig. XIX, *5*). Die Veränderung vollzieht sich fast auf der ganzen Länge der Nadel; nur die Basis ist in der Regel davon ausgeschlossen.

Häufig bleibt der eben beschriebene Ausgleich der anfänglichen Verschiedenheit in der Anordnung der Begrenzungsflächen auf halbem Wege stehen, oder es treten andere Formveränderungen, die durch Druckwirkungen hervorgerufen werden, auf. Auf beide Arten entstehen Nadeln mit polygonalem Querschnitt (vgl. Taf. XV, Fig. XIX, *4*). Solche Nadeln werden meistens von vier symmetrisch gelegenen ebenen oder schwach gewölbten Flächen begrenzt; aber häufig, namentlich wenn Druckwirkungen eine Rolle spielen, ist der Umriß auch ganz unregelmäßig und manchmal auch von mehr als vier Seiten gebildet.

Die Metamorphose der Knospenschuppen der Scheidenknospen ließ sich also ebenfalls ontogenetisch verfolgen. Damit ist auch bewiesen, daß die Innenkreise der Kurztriebe mit sekundärer Nadelvermehrung bei P. Strobus, aristata und silvestris abgeleitete Kreise sind und der Außenkreis der Stammkreis. Dadurch, daß die Neubildung

von Nadeln innerhalb des Stammkreises vom Vegetationspunkt des Kurztriebes ausgeht, kommen in bezug auf die gegenseitige Lage von Stammkreis und abgeleiteteten Kreisen gerade die umgekehrten Verhältnisse zustande wie bei P. Cembra, bei der ja der Außenkreis aus den Niederblättern der Niederblattscheide hervorgeht.

Auch an Langtrieben kommt bisweilen ein ähnlicher Übergang der Tragblätter der Kurztriebe in Laubblätter[1]) vor. Diese gleichen den Erstlingsblättern der Pinuskeimpflanzen. Sie sind besonders an den Langtrieben, die aus Scheidenknospen von Kurztrieben hervorgegangen sind, häufiger anzutreffen. Gewöhnlich treten sie nur in den unteren Partien der Jahrestriebe auf und in ihren Achseln kommen Kurztriebe nur selten zur Entwicklung. Nach oben machen sie häutigen Gebilden, die benadelte Kurztriebe stützen, Platz. Dieses Verhalten erinnert lebhaft an die Erstlingsblätter der jungen Kiefern und es liegt die Annahme nahe, daß letztere eigentlich auch nichts anderes sind als derartige stark entwickelte und assimilatorisch tätige Tragblätter von Kurztrieben, denn in ihren Achseln entspringen die ersten benadelten Kurztriebe, die in der ontogenetischen Entwicklung der Pinuspflanzen auftreten. Sie sind also morphologisch mit den an Langtrieben älterer Pflanzen gelegentlich auftretenden metamorphosierten Deckblättern vollständig identisch.

13. Eichler's Regel bei abweichend benadelten Kurztrieben.

Die von Eichler aufgefundene Beziehung zwischen der Querschnittsform und der Blattzahl an normalen Kurztrieben der Gattung Pinus erfährt nun bei der größten Mehrzahl der Kurztriebe, die in der Benadelung variieren, eine oft nicht unerhebliche Einschränkung. Im allgemeinen hat sie für den Stammkreis aller Arten, wenigstens in gewissen Entwicklungsphasen, Geltung, und am deutlichsten ist sie bei den Arten durchgeführt, bei denen die Zahl der Nadeln in diesem Kreise einfachen Schwankungen unterliegt. Die vorhandenen Nadeln nutzen den verfügbaren Raum bei gleichmäßiger Verteilung ganz aus, und dadurch erhält jede die Form eines Teilzylinders, dessen Winkel der planen Flächen sich auf die bekannte Weise (s. pag 387) ermitteln läßt.

Nicht immer ist das bei den Arten möglich, bei denen sich die verringerte Zahl der Nadeln durch Bündelverkümmerungen von der

---

1) Goebel, l. c. pag. 184.

normalen ableiten läßt. Es trifft dann in der Regel nur zu, wenn keine Nadelrudimente als Platzkonkurrenten in der Niederblattscheide auftreten. Ist das der Fall (Taf. XV, Fig. XIV), so erhält das Rudiment ebenfalls Anteil am Zylindervolumen und die Nadeln teilen sich nur in den übrig bleibenden Raum.

Aber ähnliche Abweichungen kommen auch vor, wenn Nadelrudimente nicht vorhanden sind, so vor allem bei P. Cembra. Die Nadeln der einnadeligen Kurztriebe dieser Art liefern z. B. ein ähnliches Querschnittsbild wie die normalen Nadeln, ohne daß Nadelrudimente an diesen Kurztrieben beeinflussend auf die Gestaltung eingewirkt hätten. An der Ansatzstelle am Kurztrieb ist der Querschnitt auch nahezu kreisförmig. Er verschiebt sich aber sofort in die prismatische Gestalt mit einem Prismenwinkel von ungefähr 70°. Dasselbe gilt auch für die Nadeln zweinadeliger Kurztriebe, und an Kurztrieben mit mehr als fünf Nadeln ist diese Querschnittsform ebenfalls häufig. Vor allem zeigen sie alle Nadeln, die aus Niederblättern hervorgegangen sind, einerlei wie groß ihre Zahl im Außenkreis ist, und häufig haben auch die Stammkreisnadeln ungeachtet ihrer Zahl im Kreis diesen Querschnitt. Die Innenkreisnadeln sind nun, wenn Nadelrudimente fehlen, nicht im geringsten durch die Außenkreisnadeln in der vollständigen Ausnutzung des Raumes in der Niederblattscheide gehemmt, denn die Metamorphose der Niederblätter beginnt nach meinen Beobachtungen erst, wenn die Stammkreisnadeln etwa die Niederblattscheide durchbrechen. Beim ein- und zweinadeligen Kurztrieb sind ja auch gar keine Außenkreisnadeln zur Entwicklung gelangt und trotzdem haben die Nadeln die gleiche Gestalt erhalten wie die normale. Diese auffallende Erscheinung ist nur verständlich, wenn man den Nadeln von P. Cembra die Neigung zur Bildung dieser für die Nadeln des normalen Kurztriebes typischen Querschnittsform zuschreibt.

Diese Neigung zur Annahme einer bestimmten Querschnittsform kommt übrigens allen sekundär entstandenen Nadeln zu. Auch die aus Knospenschuppen entstandenen Innenkreisnadeln von P. Strobus, aristata und silvestris nehmen durchweg bei unbeeinflußter, vollständiger Metamorphose prismatische Gestalt mit nahezu konstantem Prismenwinkel an. Dieser Winkel beträgt für die beiden ersten Arten 70—80° (Taf. XV, Fig. XVIII, *4* u. XIX, *5*) und für die letztgenannte wenig über 90°. An älteren mehrnadeligen Kurztrieben von P. Strobus und P. silvestris habe ich jedoch eine merkwürdige Abweichung hiervon konstatieren können. Ihre Nadeln zeigten nämlich fast alle das Be-

streben zum Übergang in eine etwas flachgedrückte halbzylindrische Gestalt. Die Kante der beiden Prismenflächen wurde dabei undeutlicher und verschwand schließlich ganz. Hierher gehören auch die Fälle, in denen die Nadeln polygonalen Querschnitt annehmen. Dieses ist bei abgeleiteten Innenkreisnadeln nicht selten (vgl. pag. 426). Es kommt aber auch hie und da bei Stammkreisnadeln vor, wofür natürlich nur Druckwirkungen verantwortlich gemacht werden können.

An der Basis der Innenkreisnadeln von Kurztrieben mit mehreren Nadelkreisen kommt es in der Regel zu einer weiteren Gestaltsänderung. Die Nadeln der Innenkreise keilen sich nämlich zwischen die Nadeln des Außenkreises ein und nehmen deshalb an der Basis gewöhnlich Keilform an (Taf. XV, Fig. V, *2*), wobei die Keilschneide nach außen gerichtet ist. Bei P. Cembra erfahren die Stammkreisnadeln, die ja zur Zeit des Beginnes der Niederblattmetamorphose schon recht ansehnlich sind, die gleiche Gestaltsveränderung durch die Druckwirkungen, die die Niederblätter bei ihrer Umwandlung auf diese ausüben.

14. Was bestimmt die Schwankungen in der Benadelung?

Die bisher gemachten Ausführungen beschränken sich auf die morphologischen und anatomischen Verhältnisse der anormal benadelten Kurztriebe. Eine kausale Erklärung des Zustandekommens der Abweichungen ist damit natürlich nicht gegeben. Es wäre noch die Frage zu diskutieren, ob nicht einige der Befunde geeignet sind, eine Vermutung über die Ursache des Variierens der benadelten Kurztriebe zuzulassen und zu begründen.

Bei Tubeuf[1]) finde ich, daß Nadelvermehrung ein Zeichen besonderer Üppigkeit sei. In der Tat waren in verschiedenen Beständen an Exemplaren mit überaus kräftig entwickelten Nadeln mehrnadelige Kurztriebe reichlich vertreten. Die Unterschiede gegen die normalen Nadeln sind bisweilen außerordentlich groß, wie der in folgender Tabelle enthaltene zahlenmäßige Vergleich zeigt. Unter I. sind darin die Abmessungen der Nadeln von Exemplaren eingetragen, deren Benadelung keine Abweichungen zeigte, und unter II. die der eben erwähnten Exemplare mit kräftig entwickelten Nadeln, von denen eine große Zahl ohne Auswahl gemessen wurde.

---

1) v. Tubeuf, Teratologische Bilder; I. Zapfen- und Verbänderungssucht bei der Kiefer, P. silvestris. Naturwiss. Zeitschr. f. Land- u. Forstwirtsch. 1910, Bd. VIII, pag. 271.

Art	Länge in Zentimetern	Breite in Millimetern	Mittel der Breite
I. P. Strobus . .	6—10	0,6—0,8	0,68
II. [1])	6—14	0,7—1,5	1,3
I. P. silvestris . .	3—4,5	1,0—1,5	1,2
II. [1])	5—10	1,2—3,5	2,3

Diese kräftige Ausbildung der Nadeln der meisten mehrnadeligen Kurztriebe spricht zwar sehr für günstige Ernährungsbedingungen. Beachtet man weiter die Tatsache, daß bei P. silvestris drei- und mehrnadelige Kurztriebe in größerer Zahl nur an Exemplaren mit kräftig entwickelten Nadeln, dagegen einnadelige Kurztriebe an solchen mit schwach und mittelmäßig entwickelten häufig waren, mehrnadelige dagegen dort kaum vorkamen, so gewinnt die Ansicht, daß Mehrnadeligkeit auf üppige Ernährung zurückzuführen ist, sehr an Wahrscheinlichkeit.

Aber ich halte es für zweifelhaft, ob das in allen Fällen zutrifft; denn an einem Exemplar von P. Cembra im Kieler Botanischen Garten kamen mehrnadelige Kurztriebe in großer Zahl vor, und daneben waren auch wenigernadelige und solche mit Nadelverwachsungen nicht selten. Die Nadeln dieses Baumes — (der 4 m hoch, etwa 50 Jahre alt ist, aber noch keine Geschlechtsorgane produziert) — waren aber ganz normal in bezug auf Länge und Breite. Genau das Gleiche gilt auch für Nadeln der Kurztriebe mit erhöhter Nadelzahl bei P. aristata. Es erscheint mir nun fraglich, ob diesen Exemplaren an ihren Standorten besonders günstige Bodenverhältnisse geboten waren, die man für die Nadelvermehrung verantwortlich machen könnte. Es wäre dann schwer einzusehen, warum die Exemplare in nächster Nähe derselben (Abstand 10 bis 15 m), die doch die gleichen Lebensbedingungen haben, ganz normal sind.

Ähnliche Beobachtungen habe ich auch an einigen Exemplaren der gemeinen Föhre in einem größeren jungen Bestande gemacht. Die Benadelung der Bäumchen war ganz normal und nur vereinzelte zeigten eine größere Neigung zur Bildung mehrnadeliger Kurztriebe.

Anfänglich war ich geneigt in den zuletzt beschriebenen Fällen das abweichende Verhalten vereinzelter Exemplare für eine Krank-

1) Messungen wurden an Nadeln von Kurztrieben mit normaler und erhöhter Nadelzahl vorgenommen, bei letzteren sowohl an Stammkreisnadeln — auch an Nadeln mehrnadeliger Kreise — wie an sekundär entstandenen Innenkreisnadeln.

heitserscheinung zu halten. Aber da sich sonst keinerlei Symptome vorfanden und ein Krankheitserreger nicht festgestellt werden konnte, müssen wahrscheinlich innnere Ursachen für die Neigung zur Bildung abweichend benadelter Kurztriebe bei diesen Kiefern angenommen werden. Das Gleiche gilt meiner Ansicht nach auch für das Variieren der Nadelzahl überhaupt, wenngleich im allgemeinen den Bodenverhältnissen eine Rolle dabei zuzufallen scheint.

15. Zusammenfassung.

In der folgenden Zusammenfassung habe ich versucht die allgemeineren Ergebnisse der vorliegenden Arbeit herauszuheben.

Im normalen Kurztrieb aller Pinusarten erfolgt eine Aufteilung des Leitbündelzylinders in ebensoviele Bündel als Nadeln vorhanden sind. Die Gesamtheit der Bündelelemente einer Nadel entspricht einem Vollbündel, das noch im Kurztrieb eine sekundäre Aufspaltung in zwei Halbbündel erfahren kann.

Die Nadeln eines Kurztriebes sind normalerweise unter sich gleiche Teilzylinder, die zusammen das Volumen eines Vollzylinders ausmachen, da sie bei ihrem Längenwachstum die zylindrische Niederblattscheide des Kurztriebes passieren müssen. Abweichungen irgendwelcher Art von dieser Gestalt kommen bei normalen Kurztrieben kaum vor, bei variierenden sind sie dagegen relativ häufig und werden im allgemeinen durch Druckwirkungen, die von weiteren Raum beanspruchenden Anlagen in der Niederblattscheide herrühren, hervorgerufen. In anderen Fällen besitzen die Nadeln gewisser Kurztriebe die eigentümliche Neigung zur Ausbildung einer gewissen Querschnittsform, deren Zentriwinkel bei den einzelnen Arten nahezu konstant ist, ohne daß Druckwirkungen dafür verantwortlich gemacht werden können. Insbesondere gilt das für alle durch sekundäre Nadelvermehrung entstandenen Nadeln.

Der einnadelige Kurztrieb von P. monophylla trägt eine einwertige Nadel, wie sich aus dem Verhalten des Bündelzylinders im Kurztrieb ergibt. In der Bildung derselben geht alles embryonale Gewebe des Kurztriebes auf. Sie setzt die sekundäre Achse, ohne eine Anlage irgendwelcher Art an ihrer Basis zurückzulassen, direkt fort. Die Dorsiventralität ihres einfachen Leitbündels ist das Ergebnis eines Schwundes der einen Hälfte des Bündelzylinders im Kurztrieb. Letzterer entspricht zwei Vollbündeln, die in den Nadeln zweinadeliger Kurztriebe auch anzutreffen sind. Eines derselben verkümmert normalerweise im Kurztrieb und daraus resultiert der einnadelige Kurztrieb.

Ergänzend zu den früheren Beobachtungen über das Variieren der Nadelzahl am Kurztrieb habe ich bei den in Deutschland als Waldbäume häufig angepflanzten Pinusarten sehr starke Abweichungen feststellen können. (Vgl. Tabelle S. 436, Spalte 8).

Die anatomische Untersuchung der variierenden Kurztriebe hat nun ergeben, daß eine Nadelvermehrung primär — d. h., daß der Bündelzylinder des Kurztriebes simultan in eine die normale überschreitende Zahl von Einzelbündeln zerfällt — oder sekundär durch eine Metamorphose von Niederblättern zustande kommen kann. Die Nadelverringerung erfolgt ebenfalls auf zwei Arten. Die eine ist der primären Vermehrung analog. Die Aufteilung des Bündelzylinders liefert eine hinter der Normalzahl zurückbleibende Anzahl von Einzelbündeln. Im zweiten Falle erfolgt sie durch Bündelverkümmerungen im Kurztrieb.

Die primäre Nadelvermehrung ist häufiger als die sekundäre. Letztere wurde nur bei vier Arten beobachtet. Bei drei von diesen kamen beide Möglichkeiten der Vergrößerung der Nadelzahl zusammen vor. Die beiden Arten der Nadelverringerung treten meist getrennt bei verschiedenen Arten auf. Nur bei P. edulis und P. aristata kommen beide vor, aber an verschiedenen Kurztrieben.

Bei primärer Vermehrung und Verringerung der Bündelzahl — einfache Schwankungen — ist mit dem Auftreten der abnormen Nadelzahl und einigen wenigen dadurch bedingten Eigentümlichkeiten die Verschiedenheit vom normalen Befund erschöpft. Dagegen verdienen die Einzelphasen bei der Bündelverkümmerung und der sekundären Nadelvermehrung eine weitere Betrachtung.

Bündelverkümmerungen verknüpfen stets die normalen Kurztriebe mit den wenigernadeligen. Das ist z. B. bei der Bildung einnadeliger Kurztriebe der zweinadeligen Arten, bei P. monophylla, edulis, aristata und Cembra der Fall. Sie erfolgen nach zwei Typen. 1. Der Bündelzylinder an der Basis des Kurztriebes erfährt zunächst eine einseitige Schwächung, die schließlich zum vollständigen Schwund der den verkümmernden Bündeln entsprechenden Elemente führt. Die Tracheiden und Siebröhren dieser Teile gehen in Parenchym über. Dieser Typ ist bei allen genannten Arten außer P. Cembra vertreten. — 2. Der zweite wurde nur bei P. Cembra gefunden. Hier differenzieren sich aus dem Bündelzylinder an der Basis des Kurztriebes stets entweder fünf Bündel in einem Kreise oder zehn in zwei alternierenden Kreisen. Die Bündel sind vollständig getrennt und der Größe nach kaum unterschieden. Die verkümmernden unter ihnen treten schräg nach oben und außen, so daß sie auf dem Querschnitt durch den Kurz-

trieb längs oder halblängs getroffen werden, was bei P. Cembra ein typisches Zeichen für Bündelverkümmerung ist. Die Elemente dieser Bündel verbleiben im Kurztrieb.

An zwei Kurztrieben habe ich Bündelverkümmerungen in statu nascendi beobachtet, d. h. die Bündel waren kleiner und traten gleich vor der definitiven Abspaltung der übrigen nach außen und oben.

Für P. Cembra ist noch besonders hervorzuheben, daß auch in dem durch sekundäre Nadelvermehrung gebildeten zweiten Bündelkreise, der hier Außenkreis ist, Bündelverkümmerungen vorkommen, ein Fall, der nur bei dieser Art beobachtet wurde. Dadurch ergaben sich bei dieser Art zwei Typen, von denen sich alle abweichenden Kurztriebe ableiten ließen: der fünfnadelige und der zehnnadelige. Bei den Abkömmlingen des letzteren treten Bündelverkümmerungen meist in beiden Kreisen auf. Nur im Außenkreis kommt es vor, daß die Bündel sämtlich verkümmern.

Im Zusammenhang mit der Bündelverkümmerung steht das Auftreten von Nadelrudimenten (P. Cembra, edulis, silvestris, Pumilio und Laricio). Dieses Vorkommen beweißt, daß es sich bei dem Verbleib des zum Rudiment gehörigen Bündels im Kurztrieb auch tatsächlich um eine Verkümmerung handelt, und dasselbe gilt natürlich auch in den Fällen, in denen auch das Rudiment nicht mehr vorhanden ist, d. h. seinen unteren Grenzwert, Null, nicht überschritten hat.

Hinsichtlich der sekundären Nadelvermehrung ergeben sich bei den einzelnen Arten Verschiedenheiten, die ihren Grund in dem verschiedenen Ursprung der Nadeln, die die sekundäre Vermehrung hervorrufen, haben. All diese Nadeln sind aus Niederblättern hervorgegangen. Bei P. Cembra sind sie aus den Niederblättern der Niederblattscheide des Kurztriebes entstanden. Bei P. Strobus, aristata und silvestris sind es umgewandelte Knospenschuppen der Scheidenknospen der benadelten Kurztriebe, also ebenfalls metamorphosierte Niederblätter. Ursprünglich waren diese Schutzorgane des auswachsenden Vegetationskegels des Kurztriebes, und erst bei der stärkeren Entfaltung desselben zur Scheidenknospe sind sie zu Knospenschuppen geworden. Die aus diesen hervorgehenden Nadeln bilden ebenfalls Kreise (1 bis 3), die also aus sekundär entstandenen Nadeln bestehen. Sie wurden deshalb abgeleitete Kreise und der ursprüngliche, der die eigentlichen einem normalen Kurztrieb allein zukommenden Nadeln besitzt, im Unterschiede dazu Stammkreis genannt. Die abgeleiteten Kreise, die also aus solchen Knospenschuppen hervorgehen, kommen natürlich innerhalb des schon vorhandenen Stammkreises zu stehen. Die abgeleiteten Kreise

sind also Innenkreise und der Stammkreis ist Außenkreis (P. Strobus, aristata, silvestris).

Genau umgekehrt ist das bei P. Cembra, bei der die Nadeln des hier einzig vorhandenen abgeleiteten Kreises aus den Niederblättern der Niederblattscheide des Kurztriebes hervorgehen. Hier müssen naturgemäß die Nadeln des abgeleiteten Kreises den Außenkreis und der Stammkreis den Innenkreis vorstellen.

Wie aus dieser Darstellung schon ersichtlich ist, pflegen die beiden Möglichkeiten der sekundären Vergrößerung der Nadelzahl getrennt bei verschiedenen Arten aufzutreten. Nur ein einziges Mal habe ich beobachtet, daß an einem siebennadeligen Kurztrieb von P. silvestris an demselben Kurztrieb sekundär entstandene Nadeln vorkamen, die zum Teil aus Niederblättern der Niederblattscheide und zum Teil aus Knospenschuppen der Scheidenknospe entstanden waren.

Die Entwicklung dieser Niederblätter verläuft in beiden Fällen ungefähr gleich. Die vorher bestehenden morphologischen und anatomischen Unterschiede zwischen Niederblatt und Nadel einerseits und Knospenschuppe und Nadel andererseits — Niederblatt und Knospenschuppe sind in der anatomischen Struktur nicht verschieden — werden dabei vollständig ausgeglichen. Dieser Ausgleich besteht im wesentlichen in folgendem: Ausbildung der typischen äußeren Gestalt, Bildung von Spaltöffnungsreihen in der Epidermis, Bildung von Wandfalten im Assimilationsparenchym und etagenförmige Anordnung desselben, Vergrößerung des Leitbündels und Abgrenzung desselben nach dem Mesophyll durch eine Endodermis.

Die Entstehung von Nadeln aus den Niederblättern der Blattscheide ist nur ein Spezialfall des viel häufigeren Ergrünens der Niederblätter. Die Metamorphose ist dabei genau die gleiche, nur daß sie nicht so weit nach der Nadel vorschreitet. Diese Gebilde sind gewöhnlich klein und erreichen nur ganz vereinzelt ungefähr die Größe einer Nadel.

Größere Unregelmäßigkeiten zeigten im allgemeinen die Kurztriebe von P. Cembra, die Nadelverwachsungen trugen. An diesen wurde der abgeleitete Außenkreis stets beobachtet. Aber nur in einem Falle, der allerdings ziemlich häufig vorkam, war eines der Außenkreisbündel an der Bildung von Nadelverwachsungen beteiligt. Dieses war dann auch stets in den Innenkreis gerückt und versah mit einem oder mehreren Innenkreisbündeln die Verwachsung. Die innige Verbindung dieses Bündels mit dem Stammkreis hat ihren Grund höchstwahrscheinlich in der Tatsache, daß es das aus der Verschmelzung hervorgegangene Nadelgebilde mit versieht. — Außer dieser Art der Bündelvermehrung

im Stammkreis, die auf Kosten der Zahl der Bündel des Außenkreises erfolgt, und der primären Vergrößerung der Zahl der Nadeln im Stammkreis fand sich noch eine dritte stark abweichende häufiger vor. Sie wurde durch sekundäre Aufspaltung einzelner Stammkreisbündel bewerkstelligt. Es verkümmerten gewöhnlich ein oder mehrere Bündel des Stammkreises, und dieser Verlust wurde ganz oder teilweise auf diese Art ergänzt, so daß also hier eigentlich ein dritter (seltener) Typ der Nadelvermehrung vorliegt. Ein einziges Mal habe ich diese Erscheinung auch an einem Kurztrieb, der nur einfache Nadeln trug, beobachtet. Dieser Fall ist deshalb besonders interessant, weil hier Nadeln nur von Halbbündeln durchzogen sind, die sich aber hinsichtlich der Größe nicht von Vollbündeln unterscheiden.

Einige Besonderheiten der Nadelverwachsungen seien hier noch angeführt. Ein allen mit einer einzigen Ausnahme (s. pag. 397 u. f.) zukommendes Merkmal ist die Ausbildung so vieler freier Nadelspitzen, als Nadeln an der Verwachsung beteiligt sind. Der Grad der Verwachsung zeigt sich gewöhnlich schon äußerlich an und bedingt auch die kleinen anatomischen Abweichungen der verschiedenen Nadelverwachsungen untereinander.

Die oben erwähnte Ausnahme, die nur eine einzige Spitze ausbildet, ist eine kongenitale Verwachsung der beiden Nadeln des Kurztriebes von P. silvestris und P. Pumilio. Sie ist besonders interessant im Hinblick auf die homologe Verschmelzung der beiden Blattanlagen der sekundären Achse von Sciatopytis verticillata, die bei dieser Pinusdoppelnadel sogar noch inniger ist als bei der von Sciatopytis.

Erwähnenswert ist schließlich noch die Tatsache, daß die Niederblätter der Niederblattscheide des Kurztriebes spiralig nach $\frac{2}{5}$-Stellung, also nicht dekussiert, wie vielfach angegeben, stehen. Bei fünfnadeligen Kurztrieben wiederholen im allgemeinen die Nadeln in zwei stark gestauchten Windungen, die von einem Kreise nicht mehr zu unterscheiden sind, diese Blattstellung. An Kurztrieben mit weniger als fünf Nadeln ist das nicht mehr zu erkennen. Als Grund hierfür möchte ich annehmen, daß sich phylogenetisch wahrscheinlich alle wenigernadeligen Kurztriebe schließlich von dem fünfnadeligen ableiten. Die ursprüngliche gegenseitige Lage von Nadeln und Niederblättern wird verwischt, da die Nadeln der Kurztriebe mit weniger als fünf Blättern sich gleichmäßig in den ganzen Raum der Niederblattscheide teilen.

Zum Schlusse sei noch in einer Tabelle die Verteilung auf die verschiedenen Arten und die Ergebnisse der einzelnen Möglichkeiten des Variierens zusammengestellt.

1	2		3	4	5	6	7	8
Art und Typ	Zahl der abgeleiteten Kreise		Aus Verkümmerungen von Bündeln resultierende Nadelzahlen		Aus primärer Vermehrung und Verringerung resultierende Nadelzahlen		Nadelverwachsungen [3]	Daraus resultierende Nadelzahlen von Kurztrieben
	⚹ [1]	○ [2]	Im Stammkreis	In abgeleiteten Kreisen	Im Stammkreis	In abgeleiteten Kreisen		
P. Cembra · · · · · 5	1	—	4, 3, 2, 1	4, 3, 2, 1	7, 6	—	1^2, 1^3, 1^4	1—11
P. Strobus · · · · · 5	—	1—3	—	—	8, 7, 6, 4, 3	6, 5, 4, 3, 2, 1	1^2, 1^3	3—17
P. Lambertiana · · 5	—	—	—	—	6	—	—	5 u. 6
P. aristata · · · · · 5	—	1	4, 3	—	4, 3	4, 3, 2, 1	—	3—9
P. Parryana · · · · · 5	—	—	—	—	4, 3, 2	—	—	2—5
P. edulis · · · · · 3	—	—	2, 1	—	2	—	—	1—3
P. Jeffreyi · · · · · 3	—	—	—	—	4 [4], 2	—	—	2—4 [4]
P. ponderosa · · · 3	—	—	—	—	4 [4], 2	—	—	2—4 [4]
P. rigida · · · · · 3	—	—	—	—	4 [4], 2	—	—	2—4 [4]
P. densiflora · · · · 2	—	—	—	—	3	—	—	2 u. 3
P. silvestris · · · · 2	1	1	1, [3] [5]	—	4, 3	3, 2, 1	1^2	1—7
P. Pumilio · · · · 2	—	—	1	—	3	—	1^2	1—3
P. Laricio · · · · · 2	—	—	1	—	4, 3	—	1^2	1—4
P. Pinaster · · · · 2	—	—	1	—	3	—	1^2	1—3
P. Murrayana · · · 2	—	—	1	—	—	—	—	1 u. 2
P. monophylla · · · 1	—	—	1	—	3 [6]	—	—	1—3 [6]

1) Abgeleiteter Kreis aus den Niederblättern der Niederblattscheide des Kurztriebes.
2) Aus Knospenschuppen der Scheidenknospen hervorgegangene abgeleitete Kreise.
3) Als Symbol ist 1^x gewählt, wobei der Exponent angibt, wieviel Nadeln zu einer verschmolzen sind.
4) Kronfeld, l. c. pag. 68.
5) Vgl. pag. 412
6) Beissner, l. c. pag. 254.

Anhang.

Zur Phylogenie der Gattung Pinus.

Einleitend zu meinen eigenen Ausführungen über die Phylogenie der Gattung Pinus, die, wie gleich erwähnt werden möge, sich auf die in der Ontogenie auftretenden Abweichungen in der Benadelung bei verschiedenen Kiefernarten stützen, seien die Ergebnisse, die die paläontologische Forschung auf dem gleichen Gebiete gezeitigt hat, vorausgeschickt.

Im Vordergrunde steht hier eine Untersuchung Jeffrey's[1]). Das wichtigste aus seinen Ausführungen sei hier kurz mitgeteilt. Der Verfasser geht davon aus, daß die Struktur der Blätter der Gymnospermen von großer Wichtigkeit für die Phylogenie dieser Gruppe ist. Er stützt die Ergebnisse seiner Untersuchungen auf die eigentümlichen anatomischen Verhältnisse der fossilen Kurztriebe und Nadeln und kommt zu dem Resultat, daß die Pinusarten der Kreide, die die Vorläufer unserer rezenten Arten sind, von Prepinus statenensis abzuleiten seien. Die von ihm untersuchten Prepinuskurztriebe entstammen der mittleren Kreide von Kreischerville, Staten Island, also einer geologisch jüngeren Schicht wie die ältesten uns bekannten Kurztriebe der Gattung Pinus, die schon in der unteren Kreide gefunden worden sind. Aber es ließ sich feststellen, daß Prepinus statenensis identisch ist mit den jurassischen Arten Leptostrobus Heer und Pinitis Solmsi. Sie hatten vor den älteren Resten voraus, daß ihre Kurztriebe viel besser erhalten waren und deshalb ein genaueres Studium der morphologischen und anatomischen Verhältnisse gestatteten. Die Wurzel der ältesten Pinusarten geht also mit Prepinus bis in den Jura hinunter.

Wichtig ist an den Ausführungen Jeffrey's ferner, daß Prepinus Kurztriebe besaß, deren Nadeln in großer Zahl — etwa 25 — spiralig den Vegetationskegel des Kurztriebes umgaben. In der anatomischen Struktur weichen sie erheblich von denen der rezenten Kiefern ab, stimmen aber weitgehend mit denen der Pinusarten der Kreide überein, die sich also ebenfalls in einer Reihe von anatomischen Merkmalen von den rezenten unterscheiden. Den Kiefernarten der Kreide war aber schon eine genau fixierte Anzahl von Nadeln am Kurztrieb (5, 3 oder 2) und die wirtelige Anordnung derselben eigen.

---

1) Jeffrey, On the Structure of the Leaf of Cretaceous Pines. Annal. of Bot. 1908, Vol. XXII, pag. 207—220 (Plates XIII u. XIV).

Jeffrey war es nun nicht darum zu tun, den Anschluß der heutigen Arten an die der Kreidezeit im einzelnen zu geben, sondern er beschränkt sich darauf, die Gattung Pinus, die also in sicher bestimmbaren Resten erst aus der Kreide bekannt ist, auf geologisch ältere Vertreter aus der Klasse der Coniferen zurückzuführen. Und das dürfte ihm durch seine Untersuchungen in ausgezeichneter Weise gelungen sein. Er geht dabei auf Cordaites zurück und leitet Prepinus von Cordaites ab. Der allmähliche Ausgleich der anatomischen Unterschiede der Blätter bzw. Nadeln von Cordaites über Prepinus und die Pinusarten der Kreide bis zu den rezenten Kiefern läßt es wahrscheinlich erscheinen, daß diese Reihe auch dem tatsächlichen Entwicklungsgang entspricht.

Auch an einem Versuche, einzelne rezente Vertreter von solchen älterer Formationen direkt abzuleiten, hat es nicht gefehlt. Ettinghausen[1]) hat sich bemüht, die in Österreich einheimischen Arten P. Laricio, silvestris, Pumilio und Cembra auf eine einzige tertiäre Wurzel, P. Palaeo-Strobus, zurückzuführen. Der Zusammenhang der Arten wird durch die Übergänge in Nadeln, Samen, Blütenkätzchen und Zapfen dargestellt. In den ältesten tertiären Schichten zu Häring kommt nur die Hauptstammform, P. Palaeo-Strobus, vor, die sich in den jüngeren Schichten in zwei Reihen spaltet, deren eine die Kiefern mit zwei Nadeln, die andere die mit drei bis fünf Nadeln in einer Scheide enthält. Am Anfang der ersteren steht P. Palaeo-Laricio, aus der P. Laricio, silvestris und Pumilio hervorgegangen sind, und die zweite Reihe beginnt mit P. Palaeo-Cembra, aus der P. Cembra ihren Ursprung genommen haben soll. Aber für diese letzte Reihe ist die Beweisführung nach meinem Dafürhalten nicht überzeugend, denn sie ist eigentlich nur auf Unterschiede in Länge und Breite der fossilen Nadeln gegründet. Wie stark aber gerade diese beiden Faktoren an rezenten Arten wechseln, zeigen am besten die pag. 430 gemachten Angaben über P. Strobus und P. silvestris. Interessant ist die Beobachtung, daß ein Vergleich fossiler Reste mit den analogen Teilen rezenter Arten zeigt, daß an letzteren atavistische Erscheinungen vorkommen.

Erwähnung verdienen hier noch einige Angaben Zeiller's[2]). Nach

---

1) v. Ettinghausen, Beiträge zur Erforschung der Phylogenie der Pflanzenarten. Denkschriften der Wiener Akademie, mathem.-naturwiss. Klasse, 1878, Bd. XXXVIII, pag. 65—80 (10 Tafeln).

2) Zeiller, Eléments palaeobotaniques, 1900, pag. 278 u. 279. Progr. rei bot. 2, 1908, pag. 171—226, bes. 212—214.

diesen sollen in der unteren Kreide die drei Haupttypen, also fünf-, drei- und zweinadelige Arten und außerdem auch Bindeglieder verschiedener Art, gleichzeitig aufgetreten sein. Dieses Vorkommen von Bindegliedern hat natürlich für die Phylogenie ganz besonderes Interesse. Leider hat Zeiller keine näheren Angaben darüber gemacht. Aber die Tatsache, daß die einzelnen Sektionen durch Übergänge miteinander verbunden sein sollen, läßt erkennen, daß auch die verschiedenen Typen, die man hinsichtlich der Benadelung unterscheiden kann, stammesgeschichtlich in direktem Zusammenhang stehen; denn den einzelnen Sektionen kommt im allgemeinen eine fixierte Zahl von Nadeln am Kurztrieb zu. Solche Übergänge zwischen einzelnen Typen kennt man nun tatsächlich schon unter den ältesten Pinusresten. Es gehört hierher der viernadelige Kurztrieb bei Jeffrey[1]) und die Nadel des zweinadeligen Kurztriebes, die nur ein einziges Leitbündel besitzt[1]). In dem Fehlen der bei den zwei- und dreinadeligen Arten der Kreide allgemeinen sekundären Aufspaltung des Vollbündels in zwei Halbbündel zeigt diese Nadel deutliche Beziehungen zum fünfnadeligen Typ. Ähnliche Übergänge in der Benadelung zwischen einzelnen Typen sind auch aus dem Tertiär bekannt (Ettinghausen).

Bei den rezenten Kiefern sind nun solche Übergänge bei allen Typen durchgängig vorhanden. Am besten sind sie aus einer Zusammenstellung wie der Kronfeld's[2]), dessen Zahlen teilweise noch durch die pag. 436 (Tabelle Spalte 8) mitgeteilten ergänzt werden, zu erkennen. So verrät P. monophylla ihre Beziehungen zum zweinadeligen Typ durch das relativ häufige Auftreten zweinadeliger Kurztriebe. Die zweinadeligen Arten zeigen Beziehungen nach oben und unten. Durch einnadelige Kurztriebe sind sie mit dem einnadeligen verbunden und durch die häufige Dreinadeligkeit mit dem dreinadeligen. Das gleiche gilt auch für den dreinadeligen Typ. Auch er zeigt Übergänge zum zwei- und fünfnadeligen. Bei letzterem kommt nun ebenfalls Verringerung und Vermehrung der Nadelzahl vor. Und diese Steigerung der Zahl der Nadeln über fünf, die auch bei P. silvestris konstatiert ist, würde dann allerdings, wenn für diesen Typ dasselbe gilt wie für die übrigen — und das ist wohl anzunehmen — auf eine Form hindeuten, deren Kurztriebe mehr als fünf Nadeln trugen. Über diese vergleiche unten.

Nach den Ausführungen Ettinghausen's haben nun eine Reihe zweinadeliger Arten ihren Ursprung von einer fünfnadeligen unter Re-

---

1) Jeffrey, l. c. Taf. XIV, Fig. 17 u. 19.
2) Kronfeld, l. c. pag. 68.

duktion der Nadelzahl am Kurztrieb genommen. Die gleiche Erscheinung tritt nun auch an der rezenten P. monophylla zutage. An der Basis eines jeden normalen Kurztriebes dieser Art sind die Elemente für zwei gleichwertige Vollbündel vertreten und erst aus der allmählichen Verkümmerung eines dieser beiden Vollbündel resultiert der einnadelige Kurztrieb. Es kommen bei dieser Art aber auch zweinadelige Kurztriebe vor. Bei diesen unterbleibt die Verkümmerung des zweiten Vollbündels im Kurztrieb, und dieses versieht die zweite Nadel. Diese Tatsache zeigt, daß der zweinadelige Kurztrieb der ursprünglichere ist, von dem sich der einnadelige ontogenetisch und höchstwahrscheinlich auch phylogenetisch ableitet. Bei dieser letzten Annahme, daß die einnadeligen Kurztriebe auch stammesgeschichtlich aus den zweinadeligen entstanden sind, muß man notwendig der in der Ontogenie bei dieser Art auftretenden Reduktion der Nadelzahl eine große Bedeutung für die Phylogenie zuschreiben. Die gleiche Bedeutung wird man dann aber auch den bei anderen Arten vorkommenden Reduktionen beimessen dürfen, denn diese erfolgen in genau derselben oder doch einer ganz ähnlichen Weise. Überall ist ein kontinuierlicher Übergang mehrnadeliger Kurztriebe in wenigernadelige zu finden, wobei teilweise der Zusammenhang mit dem normalen Kurztrieb noch erkenntlich ist, ja sogar durch Nadelrudimente unter Umständen dem bloßen Auge deutlich wird. Schließlich zeigen die schon erwähnten Übergänge in der Benadelung zwischen den einzelnen Typen, daß phylogenetisch ein Zusammenhang zwischen diesen besteht.

Nimmt man nun an, wie es hier geschehen soll, daß also die Nadelverringerung in der stammesgeschichtlichen Entwicklung der Gattung Pinus ein wichtiges Moment darstellt, so wird man nach dem Gesagten auch folgern dürfen, daß in deren Verlauf wenigernadelige Arten aus mehrnadeligen entstanden sind. Das zeigt übrigens auch direkt das Beispiel von P. monophylla.

Die Vergrößerung der Nadelzahl über fünf deutet nun — wie schon erwähnt — auf Formen hin, deren Zahl der Nadeln am Kurztrieb größer ist als die aller rezenten Vertreter der Gattung Pinus. Diese fehlen nun unserer heutigen Flora, haben aber in älteren Floren tatsächlich existiert, wie die Paläontologie gezeigt hat. In erster Linie ist hier an Prepinus zu denken. Außerdem sind Übergangsformen zwischen Pinus und Cedrus[1]) (Strobo-Cedrus und Cedro-Cembra) in den Arten P. Heerii, P. depressa und P. Toilezzi Coeman bekannt. Das

1) v. Zittel, Handbuch der Paläontologie.

Auftreten dieser birgt nun eine Berechtigung zu der Annahme in sich, daß sich beide Gattungen auf den Entwicklungsstufen, in denen diese Übergänge vorkamen, ähnlicher waren als heute, sich also auch in der Benadelung näher kamen. Und diese dürfte wiederum kaum von der der rezenten Gattung Cedrus unterschieden gewesen sein, denn Cedrus ist schon lange vor Cedro-Cembra und Strobo-Cedrus in ihrem heutigen Typus bekannt. Die Nadelvermehrung in der Ontogenie würde also auf mehrnadelige Vorläufer, die in der Benadelung Cedrus ähnelten (vgl. Prepinus!), hindeuten und somit eine atavistische Erscheinung darstellen.

Die phylogenetische Entwicklung wenigernadeliger Arten aus mehrnadeligen darf also nach dem Gesagten wohl angenommen werden. Diese Entwicklungsrichtung wäre dann gleichzeitig auch die progressive. Das zeigt in deutlicher Weise einmal der normale Kurztrieb von P. monophylla und dann aber auch der dreinadelige Kurztrieb von P. silvestris, der sich vom viernadeligen durch Bündelverkümmerung ableitete (vgl. pag. 412). Er deutet nämlich darauf hin, daß wenigstens bei P. silvestris der dreinadelige Stammkreis ursprünglich aus einem höhernadeligen hervorgegangen ist und nicht durch primäre Nadelvermehrung aus dem zweinadeligen. — Die entgegengesetzte Annahme, wonach Nadelvermehrung der progressiven Entwicklung entsprechen würde, wird nun — ganz abgesehen von dagegen sprechenden anatomischen Eigentümlichkeiten — schon durch das jüngere geologische Alter des einnadeligen Typs, dessen einziger Vertreter erst aus den jüngsten Perioden der Erdgeschichte bekannt ist, unwahrscheinlich. Außerdem hätten sich dann jedenfalls auch schon aus den fünfnadeligen Arten der Kreidezeit Vertreter der Gattung Pinus entwickelt, deren typische Zahl der Nadeln am Kurztrieb größer als fünf wäre. Das Fehlen dieser Formen in unserer heutigen Flora und ihr Vorkommen in geologisch älteren Schichten, aus denen echte Pinusreste noch nicht bekannt sind oder zum ersten Male auftreten, verschafft der Annahme, daß die Nadelverringerung der progressiven Entwicklungsrichtung entspricht, einen genügenden Grad der Wahrscheinlichkeit.

Wie nun die ersten typischen Kiefern an die mehrnadeligen Vorläufer anzureihen sind, ist im einzelnen nicht einwandfrei zu bestimmen. Immerhin scheint mir eine in der Ontogenie bei allen rezenten Pinusarten auftretende Konstanz die Vermutung zu rechtfertigen, daß alle eigentlichen Kiefernarten ihren Ausgang von einer fünfnadeligen Art genommen haben, die ihrerseits dann von einem mehrnadeligen Vorläufer abzuleiten wäre. Alle Kurztriebe der rezenten Vertreter der

Gattung Pinus sind nach $^5/_{13}$-Stellung am Langtrieb angeordnet, und die Stellung der Niederblätter der Niederblattscheide des Kurztriebes ist bei allen Arten die $^2/_5$-Stellung. Diese Konstanz in der Ontogenie ist nun sicher durch die stammesgeschichtliche Entwicklung der Pinuskurztriebe bedingt. Vergegenwärtigt man sich nun weiter, daß die Nadeln der Arten des fünfnadeligen Typs die Niederblattspirale in der Regel fortzusetzen pflegen (vgl. pag. 419), so liegt die Annahme durchaus sehr nahe, daß die Entwicklung der Kiefern von einer Stammform ausgegangen ist, die diese Eigentümlichkeiten zeigte, und das ist natürlich eine fünfnadelige.

Die Veränderungen bei der Entstehung wenigernadeliger Arten aus dieser würden sich dann wie auch in der Ontogenie nur auf den Nadelkreis beschränkt haben. Sie erfolgten wahrscheinlich durch den Ausfall beliebiger Nadeln. Die gestörte gegenseitige Lage von Niederblättern und Nadeln bei Kurztrieben mit weniger als fünf Nadeln ist wenigstens dadurch in sehr einfacher Weise erklärt.

Der Stammbaum würde sich also folgendermaßen gestalten: Die Urstammform ist eine vielnadelige Art, die in der Benadelung an Cedrus erinnert. Nach Jeffrey ist es die jurassische Prepinus statenensis. Von dieser wäre die fünfnadelige Stammform aller Kiefernarten — jedenfalls unter Einschaltung von Zwischengliedern mit abnehmender Nadelzahl — abzuleiten. Daraus haben sich wohl zunächst die fünfnadeligen Sektionen Strobus, Cembra und Pseudostrobus entwickelt, und entweder aus diesen oder auch aus der Stammform direkt sind Arten mit vier- und dreinadeligen Kurztrieben hervorgegangen. Ob es in Wirklichkeit viernadelige Arten in dem Sinne, wie wir z. B. von fünfnadeligen sprechen, gegeben hat, ist zwar nicht mehr zu entscheiden. Aber es ist immerhin sehr wichtig, daß schon aus der mittleren Kreide unter den ältesten Pinusresten viernadelige Kurztriebe bekannt sind. Für die Phylogenie sind sie auf alle Fälle als Bindeglieder zwischen fünf- und dreinadeligen Kurztrieben von großem Interesse, und dabei spielt es auch keine Rolle, ob sie an fünf- bzw. dreinadeligen Arten als Abkömmlinge von deren normalen Kurztrieben oder als Repräsentanten eines neuen Typs aufgetreten sind. Die gänzliche Ausschaltung viernadeliger Kurztriebe in der stammesgeschichtlichen Entwicklung wäre unverständlich. Aus Arten mit vier- und dreinadeligen oder auch fast ausschließlich dreinadeligen Kurztrieben sind wiederum zweinadelige hervorgegangen. Diese können aber auch teilweise direkt aus fünfnadeligen Spezies entstanden sein, die in ihrer Benadelung mit P. Parryana Ähnlichkeit hatten. Es ist leicht denkbar,

daß fünf-, vier- und dreinadelige Stadien in ähnlicher Weise weniger deutlich ausgeprägt wurden und schließlich die zweinadeligen Kurztriebe vorherrschten, wie das an der rezenten P. Parryana bisweilen auch der Fall ist. Es verbleibt dann zum Schluß noch P. monophylla als einziger Vertreter des einnadeligen Typs, der seinen Ursprung aus einer zweinadeligen Art genommen hat (vgl. pag. 440). P. monophylla oder richtiger einnadelige Kiefernarten sind die Endglieder der phylogenetischen Entwicklungsreihen innerhalb der Gattung Pinus.

Wie nun im einzelnen die Arten in ihrer Entwicklung zusammengehören, kann ich nicht entscheiden, da dazu sehr eingehende Studien der anatomischen Verhältnisse der vegetativen und auch der generativen Organe, welch letztere in dieser Arbeit ganz außer acht gelassen sind, gehören. Es soll im folgenden nur eine kurze Anwendung auf die drei Arten P. Parryana, P. edulis und P. monophylla gegeben werden, da diese dazu durch ihre Zugehörigkeit zu verschiedenen Typen bei weitgehendster Übereinsimmung in allen anatomischen Einzelheiten besonders geeignet erscheinen.

Die Stellung dieser drei Arten im System ist ein unzweideutiges Zeichen ihrer direkten phylogenetischen Zusammengehörigkeit. Alle drei Arten sind höchstwahrscheinlich auf eine fünfnadelige Stammform zurückzuführen. Aus dieser sind zunächst wohl P. Parryana und eine dreinadelige Art, von der P. edulis und P. monophylla ihren Ausgang genommen haben, hervorgegangen. Ob beides unter Einschaltung von Zwischengliedern geschehen ist, oder ob die Entwicklung direkt gegangen, ist natürlich nicht zu entscheiden. Es sollen deshalb auch unten in dem Versuch einer schematischen Darstellung des Stammbaumes dieser drei Arten an den Stellen, an denen der direkte Zusammenhang unsicher ist, solche Zwischenglieder durch punktierte Linien angedeutet werden. Daß für P. edulis und P. monophylla eine dreinadelige Art als gemeinsamer Vorläufer anzunehmen sein wird, zeigt folgende Erwägung. Für P. edulis ist das ganz außer Frage, denn sie ist typisch dreinadelig. Anders ist das bei P. monophylla, denn sie zeigt in der Entstehung ihrer normalen Kurztriebe deutliche Beziehungen zum zweinadeligen Typ. Aber es kommen bei P. edulis auch Anklänge an diesen Typ vor, in einer wenn auch nicht großen Anzahl zweinadeliger Kurztriebe, die durch primäre Verringerung der Nadelzahl entstanden sind. Solche zweinadeligen Kurztriebe sind nun auch bei P. monophylla häufig. Sie sind sogar hier der Typus, von dem sich alle einnadeligen ableiten. Aus den dreinadeligen, die bei P. monophylla auch vorkommen, sind sie auf dieselbe Weise entstanden, wie

die eben erwähnten zweinadeligen Kurztriebe von P. edulis. P. monophylla tritt damit also auch dem dreinadeligen Typ näher. Außerdem ist bei beiden Arten die Übereinstimmung in der Reduktion der Blattzahl am Kurztrieb sehr groß, weicht dagegen von der bei P. Parryana vorkommenden etwas ab, so daß man wohl für die beiden ersteren einen gemeinsamen Vorläufer annehmen darf, und zwar einen dreinadeligen, denn durch das Vorkommen dreinadeliger Kurztriebe tritt P. monophylla auch mit dem dreinadeligen Typ in Verbindung. Das Schema des Stammbaumes dieser drei Arten würde also etwa folgendermaßen aussehen:

Vielnadelige Urstammform
|
Fünfnadelige Stammform aller Kiefernarten
|
Fünfnadelige Art
|
P. Parryana — Dreinadeliger Vorläufer von P. edulis und P. monophylla
|
P. edulis — Zweinadeliger Vorläufer von P. monophylla
|
P. monophylla.

Über die übrigen rezenten Arten ergeben sich keine näheren Anknüpfungspunkte. Man wird aber wohl auch für alle Arten mit weniger als fünf Nadeln am Kurztrieb schließlich fünfnadelige Vorläufer annehmen dürfen.

In den Nadeln fünfnadeliger Arten ist nun stets nur ein einziges Leitbündel vertreten und bei den Arten des drei- und zweinadeligen Typs dagegen in der Regel zwei. Das war nun schon bei den ersten uns bekannten Arten dieser Typen aus der unteren Kreide der Fall. Es muß also mit der Vergrößerung des verfügbaren Raumes für die einzelnen Nadeln, der ja bei der Gattung Pinus von ausschlaggebender Bedeutung für die Verteilung der Blattelemente über den Querschnitt ist, eine Aufteilung des Nadelbündels mit folgendem Auseinanderweichen der beiden Halbbündel erfolgt sein. Daß das nun wirklich möglich ist, zeigt die mehrfach von mir beobachtete Andeutung einer Spaltung des Nadelbündels bei P. aristata und P. Parryana durch breite mehrreihige Markstrahlen längs einer größeren Strecke in der Nadel. Diese Erscheinung gewinnt vielleicht noch besonderes Interesse dadurch, daß bei diesen Arten gewöhnlich eine größere Zahl weniger-

nadeliger Kurztriebe vertreten zu sein pflegt. Beide Tatsachen weisen darauf hin, daß P. aristata und P. Parryana sich gegenwärtig in einem phylogenetischen Übergangsstadium zu befinden scheinen. Vermutlich gilt das gleiche auch für alle Kiefernarten, bei denen neben normalen Kurztrieben eine größere Anzahl solcher mit verringerter Nadelzahl vorzukommen pflegt, wie das z. B. auch bei P. edulis u. a. der Fall ist.

Die Urstammform aller Kiefernarten ist also eine vielnadelige Art, nach Jeffrey Prepinus statenensis. Aus dieser ging wohl noch unter Einschaltung von Zwischengliedern mit abnehmender Nadelzahl die fünfnadelige Stammform der eigentlichen Kiefern hervor. Daraus haben sich dann jedenfalls die fünfnadeligen Arten der Kreide entwickelt, und entweder von diesen oder auch von der ersteren direkt haben die dreinadeligen und wohl auch zweinadelige Arten ihren Ursprung genommen. Letztere sind wahrscheinlich zum Teil auch aus dreinadeligen entstanden. P. monophylla, die einzige einnadelige Art, leitet sich von einer zweinadeligen ab.

Vorliegende Arbeit wurde im botanischen Institut der Universität Kiel angefertigt. Herrn Geheimrat Prof. Dr. Reinke und Herrn Prof. Dr. Schroeder fühle ich mich für die Anregungen und Ratschläge, durch die sie mich in meiner Arbeit unterstützten, zu Dank verpflichtet, desgleichen Herrn Geheimrat Prof. Dr. Schenck, Darmstadt, und Herrn Prof. Dr. Wüst, Kiel, für Material und Literatur.

Figurenerklärung zu Tafel XV.[1])

Fig. I, *1—4*. Entstehung des dorsiventralen Leitbündels bei P. monophylla. Verkümmerung der einen Hälfte des Bündelzylinders des Kurztriebes.

Fig. II. P. silvestris. Einwertige, zylindrische, gefurchte Nadel.

Fig. III. Lockere Verwachsung der beiden Nadeln eines zweinadeligen Kurztriebes (P. silvestris).

Fig. IV. Kongenitale Verwachsung der beiden Nadeln eines zweinadeligen Kurztriebes (P. silvestris).

Fig. V, *1* u. *2*. P. Cembra. Neunnadeliger Kurztrieb.

Fig. VI. P. Cembra. Außenkreis und Bündelring, der die Innenkreisbündel liefert.

---

1) Die Figuren (außer XV) sind Querschnitte. Fig. I Vergr. 45; Fig. II bis XXII Vergr. 20—25.

Fig. VII. P. Cembra. Bündelvermehrung im Innenkreis auf Kosten der Zahl der Bündel im Außenkreis bei Kurztrieben mit Nadelverwachsungen.

Fig. VIII, *1*. P. Cembra. 3 Bündelkreise; der mittlere Kreis und zwei Bündel des inneren Kreises verkümmern. — Fig. VIII, *2*. Innenkreis dieses Kurztriebes: Vergrößerung zweier Leitbündel. — Fig. VIII, *3*. Teilung (hier unvollständig) derselben. — Fig. VIII, *4*. Doppelnadel dieses Kurztriebes in der Mitte. — Fig. VIII, *5*. Doppelnadel dieses Kurztriebes an der Spitze.

Fig. IX. P. Cembra. Lockere Verwachsung dreier Nadeln eines Kurztriebes.

Fig. X. P. Cembra. Kombination zwischen lockerer und innigerer Verwachsung bei einer dreiwertigen Nadel.

Fig. XI. P. silvestris. Fünfnadeliger Kurztrieb. *s* Stammkreis; *a* abgeleiteter (Innen-) Kreis.

Fig. XII. P. silvestris. Bündelbildung bei mehrnadeligen Kurztrieben.

Fig. XIII, *1* u. *2*. P. Laricio. Viernadeliger Kurztrieb (zwei Stammkreise).

Fig. XIV. P. edulis. Einnadeliger Kurztrieb mit zwei Nadelrudimenten.

Fig. XV. Junger Pinuskurztrieb (Ls.).

Fig. XVI. P. Cembra. Fünfnadeliger Kurztrieb. Nadeln und Niederblätter in ihrer gegenseitigen Lage. Niederblätter in $^2/_5$-Stellung.

Fig. XVII. P. Cembra. Junger zehnnadeliger Kurztrieb, die Alternanz von Nadeln und Niederblattorthostichen bei sekundärer Nadelvermehrung zeigend.

Fig. XVIII, *1—4*. P. Cembra. Metamorphose des Niederblattes der Niederblattscheide des Kurztriebes zur Nadel.

Fig. XIX, *1—5*. P. Strobus. Metamorphose der Knospenschuppe der Scheidenknospe des Kurztriebes.

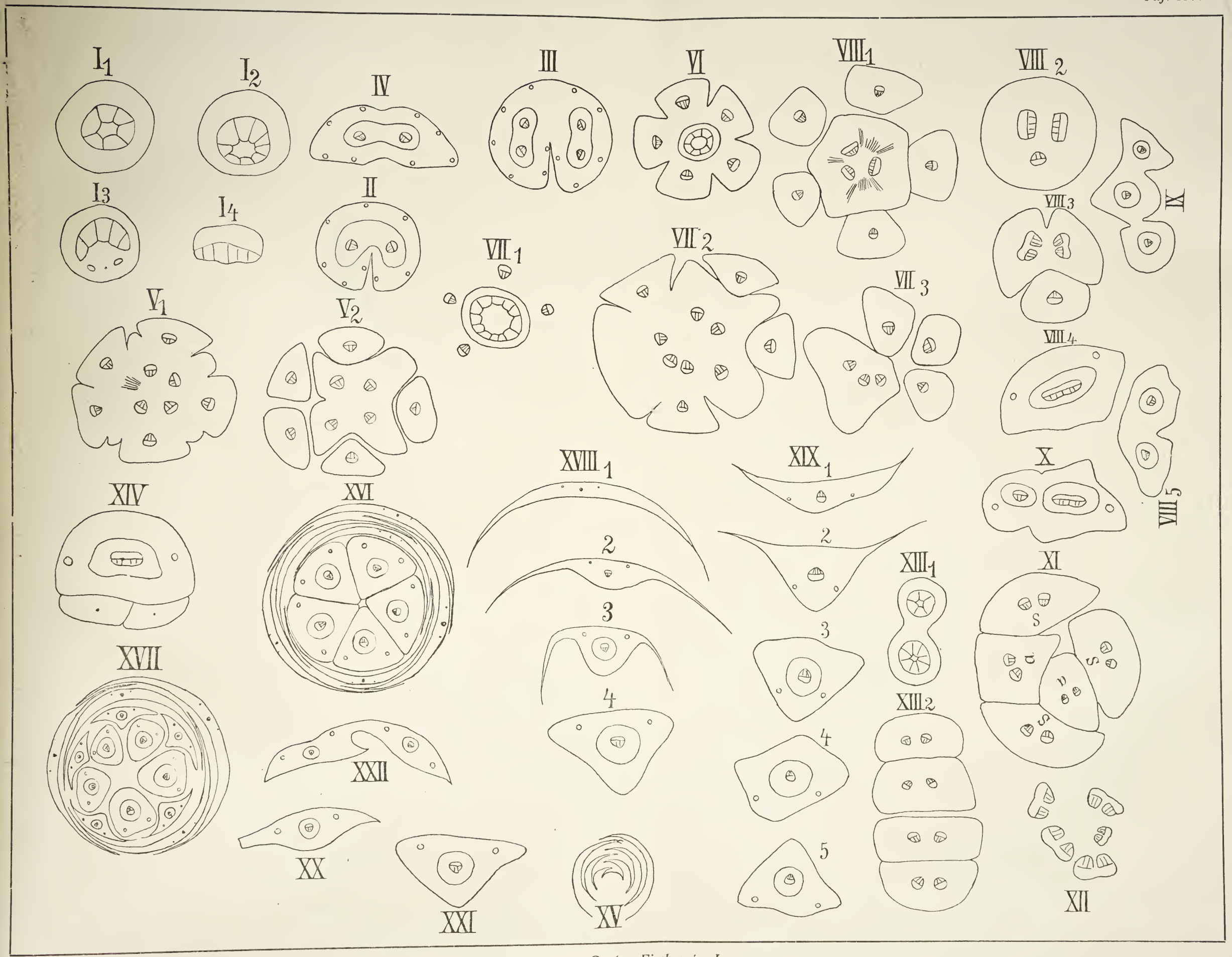
Fig. XX. P. Strobus. Ergrüntes Niederblatt der Niederblattscheide.

Fig. XXI. P. Strobus. Ein solches, das einer normalen Nadel sehr ähnlich geworden ist.

Fig. XXII. P. Strobus. Zwei verwachsene ergrünte Niederblätter.

Druckfehlerberichtigung.

In der Abhandlung von J. v. Wiesner muß es auf pag. 131, Zeile 21 von unten, heißen: Tropensonne, nicht Tropenzone.



Verlag von Gustav Fischer in Jena.

W. Schneider.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1913

Band/Volume: 105

Autor(en)/Author(s): Schneider Wilhelm

Artikel/Article: Vergleichend-morphologische Untersuchung über die Kurztriebe einiger Arten von Pinus 385-445