

Zeitschrift: Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse
Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft
Band: 77 (1967)

Artikel: Über den Nachweis spontaner Hybriden von *Pinus mugo* Turra und *Pinus silvestris* L. aufgrund von Nadelmerkmalen
Autor: Marcet, Enrique
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-54330>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 24.04.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Über den Nachweis spontaner Hybriden von *Pinus mugo* Turra und *Pinus silvestris* L. aufgrund von Nadelmerkmalen

Von *Enrique Marcet*

(Aus dem Institut für Waldbau der Eidgenössischen Technischen Hochschule in Zürich)

Manuskript eingegangen am 11. Mai 1967

Inhalt

	Seite
1. Einleitung	315
2. Problemstellung	318
3. Untersuchungsmethodik	319
4. Das Pflanzenmaterial	321
5. Ergebnisse	
5.1 <i>Pinus mugo</i> , <i>P. silvestris</i> und künstliche Hybriden	330
5.1.1 Die Stomatafrequenz	330
5.1.2 Der Querschnittsindex	335
5.1.3 Der Stomatalinien-Quotient	337
5.1.4 Die Harzkanalzahl	339
5.1.5 Andere Merkmale	340
5.2 Natürliche Hybriden	341
5.2.1 Falätschen	342
5.2.2 Praspöl	343
5.2.3 Briançonnais	344
5.2.4 Plaun God	345
5.2.5 Chandolin	346
5.2.6 Pyrenäen	347
5.3 Die Korrelation der Merkmale	351
6. Diskussion	352
Zusammenfassung	358
Résumé	358
Summary	359
Literatur	360

Vorwort

Der vorliegende erste Teil einer dendrologisch-genetischen Studie über unsere Berg- und Waldföhren wurde durch einen Beitrag ermöglicht, den uns der Schweizerische Schulrat aus dem Jubiläumsfonds ETH 1930 in verdankenswerter Weise zur Verfügung gestellt hat. Dem Vorstand des Instituts für Waldbau, Herrn Rektor Prof. Dr. Dr. h. c. H. Leibundgut, danke ich für die ständige und grosszügige Unterstützung und manche wertvolle Ratschläge. Dank gebührt besonders auch den zahlreichen in- und ausländischen Kollegen, welche mir durch Materialbeschaffung, durch die Organisation von Exkursionen oder mit wertvollen Hinweisen behilflich waren.

1. Einleitung

Keine einheimische Baumart zeigt auch nur annähernd ein so variables Erscheinungsbild wie die Bergföhre (*Pinus mugo* Turra), welche von der niederliegenden, polykormen Strauchform mit ausgesprochen basitoner Verzweigung bis zur aufrechten, monokormen Baumform mit akrotoner Verzweigung alle Übergänge aufweisen kann. Hinzu kommt eine beträchtliche Variation der Zapfenform und -grösse sowie besonders der Apophysenausbildung. Es hat daher bis heute nicht an Versuchen gefehlt, die grosse Mannigfaltigkeit dieser Kollektivart systematisch zu ordnen, zum Teil sogar unter Zuhilfenahme neu ausgeschiedener Arten. Die taxonomische Unsicherheit kommt auch in den verschiedenen Nomenklaturen zum Ausdruck, welche teils auf die Zapfenform, teils aber auf die Wuchsform Bezug nehmen. So unterscheidet z. B. Willkomm (1861, 1887) die Zapfenformen *uncinata* (mit *rostrata* und *rotundata*), *pumilio* und *mughus*, welche Tubeuf (1913) jedoch lediglich seinen Wuchsformen *arborea*, *frutescens erecta* und *prostrata* unterordnet. Nun variiert jedoch, wie verschiedentlich gezeigt wurde (Brunies, 1914; Vierhapper, 1915; Hess, 1921; Fankhauser, 1926), die Zapfenform im grossen und ganzen unabhängig von der Wuchsform, wenn auch bestimmte Kombinationen besonders häufig auftreten, wie z. B. die *arborea*-Wuchsform mit *uncinata*-Zapfen oder die *prostrata*-Wuchsform mit *mughus*-Zapfen. Ein blosses Vorherrschen bestimmter Kombinationen kann jedoch nicht genügen, die Bezeichnung von Wuchsformen mit Namen der Zapfenformen zu rechtfertigen. Vollends fragwürdig erscheint aber dieses Vorgehen angesichts der Tatsache, dass gelegentlich die verschiedenen Zapfenformen auf ein und demselben Individuum vorkommen (Lüdi, 1929).

Zum variablen Erscheinungsbild der Bergföhre tragen ausser der erblich bedingten Vielgestaltigkeit auch die zahlreichen, durch extreme Wuchsbedingungen verursachten Modifikationen wesentlich bei. Infolge ihres hohen Lichtbedarfes und langsamen Wachstums verfügt die Bergföhre

nur über wenig Konkurrenzkraft. Gleichzeitig ist sie aber in so hohem Masse standortsvag, dass sie sich auf alle erdenklichen Extremstandorte zurückziehen vermag, wo ihre Wuchsform dann allerdings entsprechend modifiziert wird. Dass es sich dabei nicht etwa um erbliche «Bodentrassen» handelt, haben Pillichody (1908) und Fankhauser (1926) an verschiedenen Beispielen aufgezeigt, nämlich dass Spirken auf Hochmoorböden und solche auf trockenen Kalkböden bedenkenlos vertauscht werden können. Auch Tubeuf (1912) stellte fest, dass alle 3 Wuchs- und Zapfenformen sowohl auf Moorböden als auch auf festem Boden vorkommen können. Ferner sind manche Legföhren in Lawinenzügen oder schneereichen Gebirgslagen lediglich Standortsmifikationen, wie durch Verpflanzung in schneearme Niederungen leicht nachzuweisen ist. Genetisch bedingte Legföhren bleiben dagegen auch unter günstigen Kulturbedingungen mindestens buschförmig.

Als weitere Ursache für die grosse Formenmannigfaltigkeit der Bergföhre ist auch immer wieder deren spontane Kreuzung mit der Waldföhre (*Pinus silvestris* L.) geltend gemacht worden, ohne dass indessen diese wichtige Frage je durch quantitative Methoden überzeugend geklärt worden wäre. Immerhin sprechen die theoretischen Voraussetzungen durchaus für diese Möglichkeit:

1. Entsprechend der Pinussystematik von Shaw (1914) gehören beide Arten in die *Lariciones*-Gruppe der Untersektion *Pinaster* der Sektion *Diploxylon* und sind infolgedessen sehr nahe miteinander verwandt.
2. Ihre Verbreitungsgebiete berühren oder überschneiden sich häufig, namentlich im zentral- und westalpinen Teil des Bergföhrenareals sowie in den Pyrenäen.
3. Die Blütezeiten weichen in gleichen Wuchsgebieten nur geringfügig voneinander ab.
4. Wie die bisherigen Kreuzungsversuche ergaben, sind beide Arten kompatibel und bringen keimfähige Samen hervor.

Auf mutmassliche Hybriden weist unseres Wissens erstmals Christ (1864) im Zusammenhang mit den besonders stark variierenden und sich der Bergföhre annähernden Waldföhren des Oberengadins hin, während derselbe sonst die beiden Arten als stets scharf getrennt und Übergangslos wissen will. Brügger (1886) rechnet bereits fest mit Hybriden und fasst die verschiedenen «Modifikationen» solcher Übergangsformen als *Pinus rhaetica* Bruegg. zusammen. Purkyne (zit. nach Focke, 1881) beschreibt Bastarde in Südböhmen, und Petersen (1903) vermutet solche in Bergföhren-Aufforstungen des Küstengebietes Dänemarks. Brunies (1906) weist bereits anhand von Messungen an Nadelquerschnitten auf den intermediären Charakter von Übergangsformen im Schweizerischen Nationalpark hin. Zederbauer (1911) und Tubeuf (1913) rechnen

durchaus mit dem Vorkommen natürlicher Hybriden, desgleichen Liese (1927), der eine Bastardierung indessen nur zwischen der Engadiner Föhre und *Pinus uncinata* für möglich hält. Gams (1928/29) nimmt an, dass viele sogenannte Unterarten der Waldföhre nichts anderes als hybridogene Formen seien. Noch weiter geht derselbe in seiner Auffassung, wonach alle aufrechten wie niederliegenden Bergföhren der Unterart *uncinata* hybridogenen Ursprungs seien (1929). Nach Gaussen (1913) kommen auch in den Pyrenäen Übergangsformen von möglicherweise hybridogenem Ursprung vor, welche Flous (1933, 1934) eingehend beschreibt und als «Pin de Bouget» bezeichnet. Dengler (1932) hält eine natürliche Bastardierung zwar für verhältnismässig selten, aber aufgrund seiner erfolgreichen Kreuzungsversuche für durchaus möglich. Schmid (1936, 1951) schliesslich nimmt an, dass zu den Schwärmen von Hybriden und hybridogenen Formen an der alten und rezenten Grenze zwischen den Wald- und Bergföhren zum Teil auch die auf dieses Grenzgebiet beschränkten aufrechten Bergföhren gehören, und zwar als Kreuzungsprodukte zwischen der Waldföhre und der Legföhre, eine Ansicht, die übrigens auch Gams (1930) teilt.

Neben der aufrechten Bergföhre (Spirke) ist namentlich auch die Engadiner Föhre (*Pinus silvestris engadinensis* Heer) wiederholt als altes Kreuzungsprodukt angesehen worden, so von Mayr (1906), Gams (1928/29, 1930) und Schmid (1951). Entsprechend nimmt Wieser (1956) auch für die der Engadiner Föhre durchaus vergleichbare Tiroler «Edelkiefer» eine *uncinata*-Beteiligung an, wie übrigens auch Rubner (1957) in der nordostbayerischen Höhenkiefer «Spirkenblut» vermutet.

Bevor erfolgversprechende Untersuchungen über den Ursprung der Formenmannigfaltigkeit bei der Bergföhre unternommen werden, scheint es daher unerlässlich, zunächst abzuklären, ob spontane Kreuzungen zwischen den beiden Föhrenarten tatsächlich vorkommen, beziehungsweise ob natürliche Hybriden mit genügender Sicherheit als solche nachgewiesen werden können. Die Beantwortung dieser, in der vorliegenden ersten Publikation behandelten Frage erachten wir als Voraussetzung für das weitere Vorgehen, nämlich die Prüfung des Einflusses der Partnerkombination beim Kreuzungsexperiment auf die erbliche Wuchsform der Nachkommen.

Zum Studium dieser Fragen bieten gerade die Schweizer Alpen sehr günstige Voraussetzungen. Zunächst erfolgt hier der durch ein reiches Formengemisch gekennzeichnete Übergang von der im Osten vorherrschenden Legföhre zu der in den Westalpen und Pyrenäen allein vorkommenden Spirke. Dann finden sich im Gebiet der Alpen auch verschiedene mehr oder weniger ausgedehnte Zonen, wo sich Berg- und Waldföhren berühren oder durchdringen, so dass hier jedenfalls die äusseren Bedingungen für eine spontane Hybridisierung gegeben sind.

2. Problemstellung

Eine Analyse mutmasslicher Hybriden kann grundsätzlich auf zweierlei Arten erfolgen, nämlich durch Beurteilung ihrer – z. B. durch Selbstung erzeugten – Nachkommen oder aber durch eine Analyse der Hybriden selber. Ersteres ist zweifellos sicherer, wenn auch wesentlich aufwendiger, weshalb wir uns mindestens für eine erste Klärung für das zweite Vorgehen entschieden haben. Eine solche Analyse setzt indessen nicht nur das Auftreten mehr oder weniger intermediär geprägter Eigenschaften voraus, sondern auch bestimmte äussere Gegebenheiten, die mit hinreichender Wahrscheinlichkeit für eine hybridogene Entstehung dieser intermediären Eigenschaften sprechen. Beide Voraussetzungen scheinen in unserem Fall gegeben: Einmal kommen Zwischenformen von Berg- und Waldföhren mit gleitenden Übergängen verschiedener morphologischer Eigenschaften tatsächlich vor, und zweitens finden sich diese Zwischenformen nur in Kontaktgebieten der beiden Arten.

Von den verschiedenen Merkmalen, die für unsere Zwecke in Frage kamen, mussten nun diejenigen ausgewählt werden, welche nicht nur leicht und eindeutig zu messen oder zu zählen sind, sondern zwischen den Elternarten auch möglichst stark divergierende Werte ergeben, so dass dazwischen viel «Spielraum» für eine deutlich erkennbare intermediäre Merkmalsprägung bleibt. Dabei beschränkten wir uns nicht zuletzt aus rein praktischen Gründen auf Nadelmerkmale, da Nadeln etwa im Unterschied zu Blüten oder Zapfen stets beliebig verfügbar sind. Zudem sind Nadelmerkmale bei ähnlichen Untersuchungen, aber mit anderen Föhrenarten auch bereits mit Erfolg benützt worden (Mergen, 1958, 1959; Fowler und Heimburger, 1958).

Die Eignung der im Hinblick auf eine möglichst drastische Kennzeichnung der beiden Elternarten ausgewählten Nadelmerkmale musste nun zunächst an zahlreichen Berg- und Waldföhren verschiedener Herkunft erprobt werden, und zwar auch unter Berücksichtigung allfälliger modifizierender Umweltseinflüsse. In einem nächsten Schritt war die Ausbildung dieser Merkmale dann an künstlich hergestellten F_1 -Hybriden zu prüfen, wo ja am ehesten eine deutliche intermediäre Prägung quantitativer Merkmale erwartet werden durfte. Analog waren dann schliesslich die als natürliche Hybriden erachteten Zwischenformen zu analysieren, wobei von vornherein damit gerechnet werden musste, dass diese durchaus nicht nur F_1 -Individuen, sondern auch Hybridengenerationen höherer Ordnungen sowie Rückkreuzungen darstellen.

Es soll also mit der vorliegenden Arbeit versucht werden, den Nachweis spontaner Hybriden zwischen Berg- und Waldföhren gewissermassen aufgrund eines Analogiebeweises zu erbringen.

3. Untersuchungsmethodik

Da, wie noch gezeigt werden wird und auch aus anderweitigen Untersuchungen hervorgeht (Schütt und Hattemer, 1959), der Nadeljahrgang auf die Ausbildung bestimmter Merkmale einen signifikanten Einfluss ausüben kann; wurden für die vorliegenden Versuche nur Nadeln vom selben Jahrgang, nämlich demjenigen von 1965 verwendet. Ferner wurden nur völlig ausgewachsene, d.h. nicht vor September 1965 eingesammelte sowie möglichst kräftig entwickelte Nadeln ausgesprochen lichtständiger Triebe berücksichtigt. Bei der vorgängigen Überprüfung verschiedener, voraussichtlich geeigneter quantitativer Nadelmerkmale erwiesen sich vor allem die Stomatafrequenz sowie eine am Nadelquerschnitt ermittelte Verhältniszahl (der sog. Querschnittsindex) als unseren Anforderungen am besten entsprechend. Neben diesen 2 Hauptmerkmalen wurde zusätzlich auch die Anzahl Harzkanäle sowie das Verhältnis der dorsalen zur ventralen Anzahl Stomatalinien (der sog. Stomatalinien-Quotient) untersucht, da diese trotz kleinerer spezifischer Unterschiede die Ergebnisse der Hauptmerkmale gut bestätigen.

3.1 Die Stomatafrequenz

In halber Nadellänge wurden auf der flachen (ventralen) Innenseite die Spaltöffnungen (Stomata) einer einzelnen Stomatalinie auf der Länge von genau 5 mm gezählt. Dazu wurde jeweils diejenige Linie mit der regelmässigsten Stomatasequenz ausgesucht. Die Auszählung erfolgte am Zeiss-Stereomikroskop «Opton» bei 40facher Vergrößerung und mit Hilfe eines Handnumerators. Untersucht wurde frisches oder nur kurzfristig in Wasser aufbewahrtes Nadelmaterial, welches die einzelnen Stomata dank ihres weissen Wachsverschlusses deutlich als weisse Punkte auf der grünen Nadelfläche zu erkennen erlaubt. Durch Alkoholaufbewahrung würde der Wachs hingegen bald weggelöst. Nun weisen aber namentlich die Waldföhrennadeln meist noch breite und kontinuierliche Wachsstreifen auf, von denen sich die einzelnen Stomata nur undeutlich abheben. Dieser oberflächliche Wachs musste daher durch sorgfältiges Abreiben entfernt werden, so dass nur noch die Stomatagraben weiss markiert blieben.

3.2 Der Querschnittsindex $\frac{b \cdot d}{h}$

Bei beiden Föhren kann die Nadelgrösse durch individuelle Veranlagung oder durch den Standort beträchtlich variiert werden, weshalb auch irgendwelche absolute Messwerte für vergleichende Untersuchungen nur sehr bedingt brauchbar sind. Die am Nadelquerschnitt durchge-

fürten mikroskopischen Messungen wurden daher nur in Form von Verhältniszahlen verwendet.

An Querschnitten aus dem mittleren Teil von in 70% Alkohol aufbewahrten Nadeln wurde bei 50facher Vergrößerung mittels eines Okularmikrometers (1 Mikrometerwert = $22,4 \mu$) die Nadelbreite b und Nadelhöhe h sowie der Abstand zwischen den beiden kollateralen Gefäßbündeln d gemessen und auf halbe Mikrometerwerte geschätzt (s. Abb. 1). Aufgrund der in Abschnitt 5.1.2 näher ausgeführten Überlegungen wurden nun alle 3 Messwerte in der Beziehung $\frac{b \cdot d}{h}$ kombiniert, welche unserer Forderung nach einer hochspezifischen zahlenmässigen Kennzeichnung der beiden Föhrenarten sehr gut entsprach. Grösste Sorgfalt war dabei auf eine zur Nadellängsachse absolut rechtwinklige Schnittführung zu legen; da durch schiefe Schnitte die Querschnittsproportionen verzerrt würden.

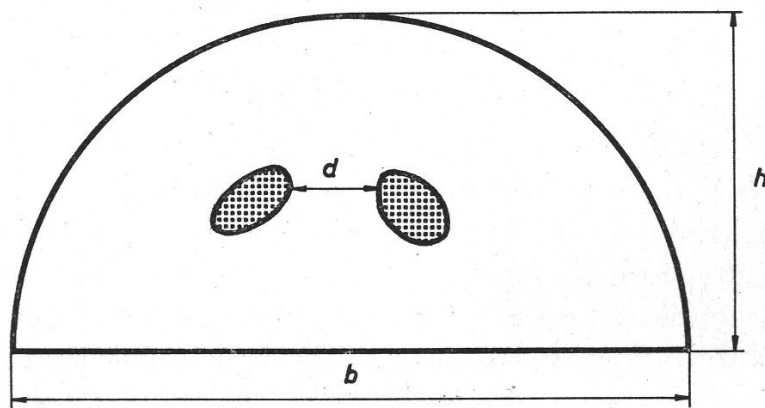


Abbildung 1

Die Nadeldimensionen des Querschnittsindex $\frac{b \cdot d}{h}$

b = Nadelbreite; h = Nadelhöhe; d = Abstand der Gefäßbündel

3.3 Der Stomatalinien-Quotient

Wiederum in der Nadelmitte wurde bei 25facher Vergrößerung die Anzahl der Stomatalinien auf beiden Nadelseiten ermittelt und der Quotient $\frac{\text{Aussenseite (dorsal)}}{\text{Innenseite (ventral)}}$ gebildet. Da die Linien gegen die Nadelbasis allmählich auskeilen, ist für die Vergleichbarkeit dieser Quotienten wesentlich, dass die Zählung stets am selben Nadelort, also z. B. in der Nadelmitte, erfolgt. Bei streckenweise unterbrochenen Linien erfolgte die Auszählung derart, dass Linienbruchstücke von mehr als Radiuslänge des

mikroskopischen Gesichtsfeldes ($r = 4 \text{ mm}$) als ganze Linien gerechnet, kürzere Bruchstücke dagegen zu ganzen Linien summiert wurden.

3.4 Die Anzahl Harzkanäle

An den Querschnitten aus der Nadelmitte, die der Ermittlung des Querschnittsindex dienten, wurden gleichzeitig auch die angeschnittenen Harzkanäle gezählt. Da die Harzkanalzahl nach den Untersuchungen von Schütt und Hattemer (1959) sowie von Steven und Carlisle (1959) nicht nur zwischen verschiedenen Bäumen sowie den Nadeljahrgängen desselben Individuums oder den Nadeln desselben Kurztriebes erheblich variieren kann, sondern sogar innerhalb derselben Nadel, war für die Vergleichbarkeit der Ergebnisse entscheidend, dass die Zählungen immer am selben Nadelort erfolgten. Dabei wurden sämtliche Harzkanäle berücksichtigt, also neben den normalen marginalen auch die selteneren medialen sowie die kleineren sekundären.

4. Das Pflanzenmaterial

Für die vorliegenden Untersuchungen sind insgesamt 3780 Nadeln von 189 Bäumen (79 Bergföhren, 70 Waldföhren, 40 künstliche oder natürliche Hybriden) analysiert worden. Dazu wurden, soweit möglich, nur ältere Bäume berücksichtigt.

4.1 *Pinus mugo*, *Pinus silvestris* und natürliche Hybriden

Zur Ermittlung der Artmittelwerte konnten dabei für *P. mugo* 66 Bäume (39 Spirken und 27 Legföhren) von 14 verschiedenen Provenienzen und für *P. silvestris* 51 Bäume von 13 verschiedenen Provenienzen berücksichtigt werden. Insgesamt sind dabei 18 Provenienzen durch 5 Bäume, 3 durch 4 Bäume und 6 durch 3 Bäume vertreten. Die in den Tabellen 1 und 2 durch einen Stern (*) gekennzeichneten Bäume sind nur im Vergleich mit den natürlichen Hybriden (Abschn. 5.2) verwendet worden, nicht aber für die Bildung der Artmittelwerte. Nicht in den Tabellen, sondern nur im Text aufgeführt sind ferner 3 Berg- und 12 Waldföhren, welche einzig im Zusammenhang mit Voruntersuchungen über die Stomatafrequenz (Abschn. 5.1.1) benützt wurden. Die 22 mutmasslichen spontanen Hybriden zwischen *P. mugo* und *P. silvestris* schliesslich stammen aus 7 verschiedenen Herkunftsgebieten (Tab. 4).

Auf Seite 328 sind die 24 Herkunftsgebiete sowie diejenigen Formenkreise (*P. mugo*, *P. silvestris*, natürliche Hybriden) aufgeführt, von welchen Nadeln gesammelt wurden. Mit Ausnahme der Provenienz 17 handelt es sich dabei durchwegs um autochthone Populationen.

Tabelle 1
Pinus mugo Turra

		Hauptmerkmale		Nebenmerkmale	
Pro- venienz	Baum Nr.	Stomatafrequenz (n = 20)	Querschnitts- index (n = 5)	Stomata- linien- Quotient (n = 20)	Harzkanal- zahl (n = 5)
1a	3031	39,6 ± 0,57	10,2 ± 0,45	1,36	5,4
	3032	44,2 ± 0,51	7,4 ± 0,61	1,49	4,4
	3033	45,3 ± 0,66	5,8 ± 0,45	1,23	3,6
	3034	44,4 ± 0,80	6,3 ± 0,73	1,40	3,8
	3035	44,1 ± 0,58	6,3 ± 0,70	1,22	5,8
1b	322*	38,2 ± 0,72	5,9 ± 0,48	1,42	3,2
	323*	45,9 ± 0,58	7,1 ± 0,52	1,31	4,2
	347*	42,8 ± 0,55	5,5 ± 0,47	1,39	4,2
2a	3005	47,2 ± 0,44	6,7 ± 0,88	1,37	4,0
	3006	47,2 ± 0,48	7,2 ± 0,79	1,26	3,6
	3007	43,2 ± 0,31	9,3 ± 0,66	1,28	4,0
	3008	46,6 ± 0,45	7,8 ± 0,96	1,19	4,0
	3009	46,2 ± 0,48	5,7 ± 0,80	1,34	3,2
2b	3036*	44,4 ± 0,44	7,7 ± 0,71	1,40	5,2
	3038*	44,6 ± 0,53	7,6 ± 0,54	1,18	4,0
	3039*	42,2 ± 0,66	8,1 ± 0,77	1,24	3,0
3	340*	40,8 ± 0,92	9,4 ± 0,96	1,41	4,4
4	351	41,8 ± 0,48	7,7 ± 0,77	1,58	4,0
	352	42,8 ± 0,46	4,2 ± 0,44	1,61	4,0
	353	43,1 ± 0,55	4,1 ± 0,44	1,66	2,4
	354	39,8 ± 0,64	4,0 ± 0,40	1,49	3,0
5	315	43,4 ± 0,69	6,3 ± 0,27	1,94	3,4
	316*	42,0 ± 0,63	8,1 ± 0,36	1,57	4,4
	355	43,8 ± 0,53	6,2 ± 0,25	1,37	4,0
	362	42,8 ± 0,54	4,4 ± 0,73	1,65	4,2
	P. 178	43,6 ± 0,44	7,2 ± 0,60	1,37	7,4
	P. 907	44,8 ± 0,72	7,5 ± 0,54	1,47	7,6
6	3	44,2 ± 0,62	5,5 ± 0,66	1,42	3,4
	37	48,1 ± 0,53	9,0 ± 0,66	1,46	3,6
	38	44,0 ± 0,62	10,6 ± 0,52	1,50	2,8
	310	47,2 ± 0,60	9,1 ± 0,60	1,88	4,2
	311	47,6 ± 0,73	5,8 ± 0,53	1,50	4,4
7	334	48,0 ± 0,52	3,6 ± 0,56	1,74	2,8
	335	46,0 ± 0,62	7,8 ± 0,57	1,60	3,2
	337	44,2 ± 0,56	5,8 ± 0,44	1,39	2,6
	338	44,0 ± 0,48	9,7 ± 0,61	1,35	3,6
	373	46,6 ± 0,43	6,3 ± 0,77	1,72	0,6

		Hauptmerkmale		Nebenmerkmale	
Pro- venienz	Baum Nr.	Stomatafrequenz (n = 20)	Querschnitts- index (n = 5)	Stomata- linien- Quotient (n = 20)	Harzkanal- zahl (n = 5)
8	121	40,2 ± 0,58	1,8 ± 0,19	1,40	4,0
	123	41,0 ± 0,70	3,6 ± 0,17	1,48	2,4
	124	40,7 ± 0,57	5,1 ± 0,45	1,32	4,2
	125	43,6 ± 0,66	5,8 ± 0,70	1,28	5,0
	211	39,8 ± 0,58	6,9 ± 0,35	1,48	4,0
9	145	43,1 ± 0,48	6,7 ± 0,73	1,34	3,6
	146	46,2 ± 0,47	5,7 ± 0,45	1,45	2,4
	147	38,6 ± 0,72	4,7 ± 0,50	1,38	3,8
	149	40,6 ± 0,50	3,6 ± 0,34	1,51	4,0
	150	45,2 ± 0,49	6,1 ± 0,55	1,56	4,0
10	382	45,5 ± 0,56	7,2 ± 0,61	1,58	3,0
	383	42,4 ± 0,51	6,4 ± 0,78	1,26	3,0
	384	44,0 ± 0,60	6,0 ± 0,58	1,51	2,4
	386	42,2 ± 0,48	7,4 ± 0,45	1,53	2,8
	387	40,4 ± 0,47	3,6 ± 0,38	1,40	3,4
11a	3012	42,7 ± 0,40	6,2 ± 0,39	1,26	6,2
	3023	44,4 ± 0,37	2,3 ± 0,29	1,31	3,0
11b	3016	37,7 ± 0,53	4,8 ± 0,57	1,37	5,0
	3017	41,9 ± 0,39	5,6 ± 0,58	1,19	4,8
	3019	44,2 ± 0,37	5,0 ± 0,34	1,79	4,0
12	3028*	43,4 ± 0,48	3,9 ± 0,35	1,50	4,2
	3029*	43,2 ± 0,50	4,0 ± 0,40	1,25	5,0
13	154	40,4 ± 0,44	7,5 ± 0,51	1,39	4,2
	155	46,0 ± 0,50	6,0 ± 0,50	1,35	4,0
	156	44,9 ± 0,60	4,6 ± 0,43	1,52	4,2
14	131	45,8 ± 0,48	5,5 ± 0,62	1,16	3,0
	132	41,9 ± 0,60	7,0 ± 1,09	1,29	4,8
	133	46,9 ± 0,66	4,8 ± 0,44	1,38	3,0
	134	44,0 ± 0,51	2,8 ± 0,40	1,24	3,2
15	135	47,8 ± 0,73	7,4 ± 0,27	1,33	4,0
	136	42,9 ± 0,68	5,3 ± 0,43	1,54	4,0
	137	41,4 ± 0,53	4,5 ± 0,29	1,25	3,2
	141	47,8 ± 0,58	2,1 ± 0,33	1,32	3,6
	142	49,4 ± 0,36	5,8 ± 0,40	1,18	4,0
16	126	43,2 ± 0,81	4,7 ± 0,86	1,31	2,4
	127	45,5 ± 0,78	6,1 ± 0,60	1,17	4,4
	128	45,4 ± 0,63	7,5 ± 1,04	1,37	3,0
	129	44,4 ± 0,50	6,3 ± 0,24	1,15	3,0
	130	51,6 ± 0,64	3,6 ± 0,53	1,27	4,0

Tabelle 2
Pinus silvestris L.

		Hauptmerkmale		Nebenmerkmale	
Pro- venienz	Baum Nr.	Stomatafrequenz (n = 20)	Querschnitts- index (n = 5)	Stomata- linien- Quotient (n = 20)	Harzkanal- zahl (n = 5)
2b	4036	49,9 ± 0,72	22,4 ± 0,84	0,94	13,2
	4037	53,2 ± 0,61	26,5 ± 1,42	1,13	12,2
	4042	54,0 ± 0,72	25,8 ± 0,48	1,05	10,6
	4043	51,3 ± 0,51	23,3 ± 0,80	1,15	12,4
3	427*	59,2 ± 0,96	36,7 ± 1,59	0,95	9,0
4	440a	63,1 ± 0,95	27,2 ± 0,72	1,01	19,8
	440b	62,9 ± 0,61	25,1 ± 1,42	1,15	10,6
	440c	59,1 ± 0,51	21,9 ± 1,24	1,19	13,6
	441	68,0 ± 0,64	20,5 ± 1,52	1,14	12,6
	442	66,0 ± 0,81	24,3 ± 1,03	1,05	19,4
5	42	64,6 ± 1,02	26,0 ± 1,98	1,10	7,2
	444	66,2 ± 0,72	26,8 ± 1,54	1,09	9,0
	446	70,8 ± 0,63	22,0 ± 1,04	1,13	9,6
	447	65,1 ± 0,46	28,0 ± 1,78	0,98	13,2
	P. 676*	67,9 ± 0,70	44,8 ± 2,77	1,03	17,4
	P. 908	61,1 ± 1,39	27,5 ± 1,32	1,29	15,0
9	491	55,6 ± 0,55	28,8 ± 0,82	1,26	14,0
	492	53,6 ± 0,46	23,2 ± 0,98	1,10	11,6
	496	53,8 ± 0,30	28,3 ± 0,44	1,15	18,6
	497	57,0 ± 0,58	20,8 ± 1,10	1,15	18,8
	498	55,0 ± 0,38	23,1 ± 1,05	0,96	14,8
11b	4004*	55,1 ± 0,73	25,4 ± 1,60	1,05	11,0
	4006*	56,1 ± 0,54	34,6 ± 2,55	1,14	9,0
	4010*	54,2 ± 0,92	22,4 ± 1,13	1,17	9,8
12	4019*	57,9 ± 0,53	41,5 ± 2,72	1,08	10,4
	4020*	50,1 ± 0,59	34,3 ± 0,96	1,29	12,2
17	422	64,6 ± 0,73	27,8 ± 1,35	1,20	8,6
	423	59,6 ± 0,73	25,8 ± 0,36	1,26	9,2
	424	62,8 ± 0,60	31,5 ± 1,88	1,04	8,4
	425	66,8 ± 0,86	24,3 ± 0,69	1,20	6,6
	426	60,8 ± 0,53	25,8 ± 1,59	1,12	8,6
18	484	61,7 ± 0,50	20,8 ± 0,57	1,12	13,0
	485	60,1 ± 0,49	26,6 ± 0,49	1,11	12,4
	487	62,6 ± 0,50	28,8 ± 2,16	1,22	11,8

		Hauptmerkmale		Nebenmerkmale	
Pro- venienz	Baum Nr.	Stomatafrequenz (n = 20)	Querschnitts- index (n = 5)	Stomata- linien- Quotient (n = 20)	Harzkanal- zahl (n = 5)
19	459	55,8 ± 0,93	35,9 ± 1,53	1,09	12,8
	460	44,0 ± 0,50	25,5 ± 0,29	1,04	19,0
	461	56,8 ± 0,73	21,0 ± 0,98	1,02	9,0
	462	57,6 ± 0,64	25,1 ± 2,20	1,03	13,0
	463	50,6 ± 0,60	22,7 ± 1,23	1,10	11,6
20	428	53,5 ± 0,68	33,0 ± 0,60	1,07	9,0
	429	58,6 ± 0,94	34,8 ± 1,04	0,91	11,4
	430	50,4 ± 0,72	26,2 ± 2,47	1,04	5,6
	431	50,8 ± 0,78	41,8 ± 2,02	0,92	7,2
	432	50,6 ± 0,53	20,5 ± 1,77	0,98	8,0
21	433	59,1 ± 0,58	31,3 ± 2,33	1,22	18,0
	434	55,8 ± 0,65	23,5 ± 1,28	1,17	15,2
	435	55,8 ± 0,64	29,4 ± 1,54	1,23	20,8
22	464	64,4 ± 0,52	35,4 ± 1,69	1,07	13,0
	465	63,0 ± 0,63	24,0 ± 0,88	1,28	8,8
	466	64,6 ± 0,73	44,3 ± 2,10	1,17	13,4
	468	63,9 ± 0,65	21,9 ± 1,34	1,14	9,0
	469	62,4 ± 0,56	25,4 ± 0,94	1,17	9,0
23	449	61,6 ± 0,87	23,9 ± 0,91	1,05	8,6
	450	62,2 ± 0,84	25,0 ± 1,14	1,03	9,6
	451	62,6 ± 0,71	23,8 ± 1,13	1,09	12,0
24	456	44,8 ± 0,87	23,1 ± 1,87	1,09	11,4
	457	47,4 ± 0,60	25,5 ± 1,32	1,15	11,4
	458	50,0 ± 0,70	20,6 ± 1,16	0,03	7,0

Tabelle 3
Künstliche Hybriden

		Hauptmerkmale		Nebenmerkmale	
Pro- venienz	Baum Nr.	Stomatafrequenz (n = 20)	Querschnitts- index (n = 5)	Stomata- linien- Quotient (n = 20)	Harzkanal- zahl (n = 5)
Dengler	500	51,4 ± 0,71	9,4 ± 0,55	1,21	7,4
	501	48,6 ± 0,52	11,9 ± 0,68	1,13	4,2
	502	51,0 ± 0,41	10,6 ± 0,81	1,27	5,8
	503	48,5 ± 0,69	12,8 ± 0,50	1,18	2,0
	504	54,0 ± 0,66	11,0 ± 0,91	1,31	3,8
	505	49,8 ± 0,48	11,5 ± 0,59	1,10	7,0
	507	48,6 ± 0,48	12,2 ± 0,86	1,23	4,4
	508	49,2 ± 0,76	10,0 ± 0,83	1,23	5,8
	509	51,3 ± 0,77	13,2 ± 0,65	1,31	6,2
	510	47,8 ± 0,61	14,0 ± 0,70	1,16	2,6
	511	53,6 ± 0,66	9,2 ± 0,26	1,21	6,6
	512	49,7 ± 0,73	9,7 ± 1,27	1,26	3,8
	513	54,4 ± 0,77	13,9 ± 1,61	1,07	5,4
	514	51,3 ± 0,71	17,1 ± 1,04	1,27	4,4
Schmid	51	58,2 ± 1,30	13,4 ± 0,89	1,39	9,8
	52	54,0 ± 1,17	16,5 ± 1,77	1,15	6,8
	57	55,2 ± 0,63	15,5 ± 0,87	0,93	5,8
Leibund- gut	5	50,7 ± 0,65	10,6 ± 0,46	1,53	4,0

Tabelle 4
Natürliche Hybriden

		Hauptmerkmale		Nebenmerkmale	
Pro- venienz	Baum Nr.	Stomatafrequenz (n = 20)	Querschnitts- index (n = 5)	Stomata- linien- Quotient (n = 20)	Harzkanal- zahl (n = 5)
1 a	4031	51,2 ± 0,70	14,2 ± 0,70	1,10	8,6
	4033	48,4 ± 0,87	13,1 ± 1,00	1,04	4,8
	4034	51,0 ± 0,60	15,0 ± 0,95	1,14	6,8
	4035	49,7 ± 0,52	13,6 ± 0,50	1,12	6,0
1 b	325	55,6 ± 0,81	13,9 ± 1,50	1,22	4,4
	345	50,4 ± 0,78	15,3 ± 1,60	1,34	5,4
2 b	3037	41,7 ± 0,52	11,4 ± 0,44	1,29	6,6
	3045	45,4 ± 1,31	10,4 ± 0,96	1,31	3,2
	4038	49,4 ± 0,43	14,5 ± 0,47	1,12	10,6
3	339	49,7 ± 0,68	17,4 ± 0,93	1,19	10,2
	344	46,6 ± 0,54	16,2 ± 1,36	1,13	11,2
5	48	55,1 ± 0,78	14,0 ± 1,02	1,39	12,4
	356	47,6 ± 0,71	13,6 ± 0,40	1,42	6,0
	357	49,8 ± 0,62	14,9 ± 1,01	1,54	4,2
	358	50,6 ± 0,49	17,2 ± 1,06	1,36	6,2
	P. 204	55,5 ± 0,84	10,5 ± 1,02	1,24	7,0
	P. x	52,0 ± 0,68	12,8 ± 1,09	1,32	5,6
11 b	3010	47,7 ± 0,62	11,1 ± 0,33	1,32	7,2
	3026	47,4 ± 0,72	13,0 ± 0,72	1,11	6,4
	3027	45,8 ± 0,51	12,6 ± 0,18	1,21	6,2
12	3030	44,9 ± 0,43	16,4 ± 0,17	1,10	7,6
	4018	51,2 ± 0,57	14,6 ± 0,91	0,99	6,2

Provenienz

1. *Französische Pyrenäen*
 - a) Vallon de Marcadau, Massiv von Cauterets (1900 m ü.M.): *P. mugo* (Spirken), Hybriden («Pin de Bouget»).
 - b) Cambredase, Forêt de St-Pierre (1800 m ü.M.): bei Zürich nachgezogene *P. mugo* (Spirken) und Hybriden.
2. *Französische Westalpen*
 - a) Bois de l'Ours ob Briançon, Hautes-Alpes (1900 m ü.M.): *P. mugo* (Spirken).
 - b) St-Chaffrey ob Briançon, Hautes-Alpes (1700 m ü.M.): *P. mugo* (Spirken), *P. silvestris*, Hybriden.
3. *Chandolin VS* (2000 m ü.M.): *P. mugo* (Spirken), *P. silvestris*, Hybriden.
4. *Schwarzwald (Deutschland)*, Murgtal (850–1000 m ü.M.): *P. mugo* (Spirken), *P. silvestris*.
5. *Falätschen ZH*, Erosionstrichter am Uto bei Zürich (600–800 m ü.M.): *P. mugo* (Spirken), *P. silvestris*, Hybriden.
6. *La Tourbière BE*, Hochmoor bei Les Genevez im Berner Jura (1000 m ü.M.): *P. mugo* (Spirken).
7. *Ballmoos LU*, Hochmoor auf dem Lindenberg (850 m ü.M.): *P. mugo* (Spirken).
8. *Grimsel BE*, am Hinterstock ob Handegg (1550 m ü.M.): *P. mugo* (Legföhren).
9. *Lenzerheide GR*, Bova Gronda (1500 m ü.M.): *P. mugo* (Legföhren), *P. silvestris*.
10. *Wolfgang-Davos GR*, Drusatschawald (1650 m ü.M.): *P. mugo* (Spirken).
11. *Schweizerischer Nationalpark*
 - a) Fuorn, God dal Fuorn (1900 m ü.M.): *P. mugo* (Spirken).
 - b) Praspöl, zwischen Punt Praspöl und Punt Periv (1700 m ü.M.): *P. mugo* (Spirken), *P. silvestris*, Hybriden.
12. *Samedan GR*, Plaun God (1900 m ü.M.): *P. mugo* (Spirken), *P. silvestris*, Hybriden.
13. *Abruzzen (Italien)*, im Majellotta des Majella-Gebirges (2000 m ü.M.): *P. mugo* (Legföhren).
14. *Dinarisches Gebirge, Bosnien (Jugoslawien)*, Bjelasnica- und Hranisava-Gebirge (1750–1850 m ü.M.): *P. mugo* (Legföhren).
15. *Tatra (Tschechoslowakei)*, Lemnitzerspitze (1500–1850 m ü.M.): *P. mugo* (Legföhren).

16. *Südkarpaten (Rumänien)*, Bucegi-Berge (1900 m ü.M.): *P. mugo* (Legföhren).
17. *Illnau ZH*, Hochmoor «Wildert» (520 m ü.M.): natürlicher Anflug von *P. silvestris* unbekannter Provenienz.
18. *Rheinau ZH*, «Winzelerboden» (370 m ü.M.): *P. silvestris*.
19. *Ganter VS*, an der Simplonstrasse im Gantertal (1370 m ü.M.): *P. silvestris*.
20. *Schlarigna GR*, God da Chastlatsch (1740 m ü.M.): *P. silvestris*.
21. *Tirol (Österreich)*, Seefelder Plateau (980–1050 m ü.M.): *P. silvestris*.
22. *Schottland*, aus verschiedenen Gebieten (3–270 m ü.M.): *P. silvestris*.
23. *Südschweden*, bei Stockholm (59° 30' nördl. Breite): *P. silvestris*.
24. *Finnisch-Lappland*, bei Kevo (69° 45' nördl. Breite): *P. silvestris*.

4.2 Die künstlichen Hybriden

Die für unsere Untersuchungen zur Verfügung gestandenen 18 aus kontrollierter Bestäubung hervorgegangenen Hybriden (Tab. 3) sind unabhängig voneinander an 3 verschiedenen Instituten hergestellt worden.

Dengler-Kreuzungen

Erstmals 1926, aber vor allem 1930 hat Prof. A. Dengler am Waldbauinstitut in Eberswalde zahlreiche Kreuzungen zwischen Waldföhren märkischer Herkunft und einer in Chorin zu Zierzwecken angepflanzten Legföhre durchgeführt (Dengler 1932, 1939, 1942). Dank dem Entgegenkommen von Prof. A. Scamoni vom Institut für Forstwissenschaften Eberswalde war es uns möglich, Nadeln der 14 noch vorhandenen Kreuzungen zu untersuchen (Tab. 3, Nrn. 500–505 und 507–514). Die Identifizierung der Elternbäume sowie die Rekonstruktion der Kreuzungskombinationen war indessen nicht mehr möglich.

Schmid-Kreuzungen

Etwa gleichzeitig wie Prof. Dengler in Eberswalde hat Prof. E. Schmid vom Institut für Systematische Botanik der Universität Zürich Kreuzungen zwischen einer Legföhre (♀) und Waldföhren (♂) durchgeführt (Schmid, 1951). Die heute im Botanischen Garten der Universität Zürich noch vorhandenen Hybriden sind indessen schlecht wüchsig und dürftig benadelt, da sie zuvor jahrelang unter sehr ungünstigen Wachstumsbedingungen gehalten wurden. Für unsere Zwecke konnten wir daher nur 3 noch einigermaßen normal benadelte Individuen berücksichtigen (Tab. 3, Nrn. 51, 52, 57).

Leibundgut-Kreuzungen

Am Institut für Waldbau der ETH führte Prof. H. Leibundgut 1957 verschiedene Kreuzungen mit Pflanzlingen von Spirken und Waldföhren durch, welche aus der «Falätschen», einem sehr steilen Erosionstrichter mit autochthoner Berg- und Waldföhrenbestockung am Uto bei Zürich, stammten. Infolge verschiedener misslicher Umstände ist von diesen Kreuzungsnachkommenschaften nur ein Sämling der Kreuzung Spirke (♀) × Waldföhre (♂) übrig geblieben, den wir für unsere Untersuchungen benutzen konnten (Tab. 3, Nr. 5).

5. Ergebnisse

5.1 *Pinus mugo*, *Pinus silvestris* und künstliche Hybriden

5.1.1 Die Stomatafrequenz

Bei jedem Versuchsbaum wurde die Stomatafrequenz an 20 Nadeln ermittelt, und zwar unter Berücksichtigung jeweils nur einer Nadel je Kurztrieb. Um ferner allfällige Versuchsfehler durch unterschiedliche Lichtexposition möglichst einzuschränken, wurden, wie schon erwähnt, nur voll belichtete Nadeln berücksichtigt. Dass jedenfalls die Stomatafrequenz bei ausgesprochenen Licht- und Schattennadeln stark signifikant verschieden ist, zeigt beispielsweise die Untersuchung einer besonders dichtkronigen Spirke aus den Pyrenäen (Prov. 1 b, Nr. 323, Abb. links unten in Tafel II):

Lichtnadeln	$\bar{X}_{n=20} = 45,9 \pm 0,58$	} $t_{38} = 3,376^{***}$
Schattennadeln	$\bar{X}_{n=20} = 43,4 \pm 0,48$	

Ein erster Vergleich der Baummittelwerte von *P. mugo* und *P. silvestris* in den Tabellen 1 und 2 ergibt zwar einen deutlichen Unterschied zwischen den beiden Arten, aber ebenso eine unterschiedliche Variationsbreite.

Im Unterschied zu *P. mugo* ($\bar{X}_{n=66} = 44,0 \pm 0,34$) erscheint *P. silvestris* wesentlich unausgeglichener ($\bar{X}_{n=51} = 58,3 \pm 0,88$), weil ihre Stomatafrequenz offensichtlich durch die Höhenlage des Herkunftsortes beeinflusst wird. In tiefen und mittleren Lagen bis 850 m ü.M. (Prov. 4, 5, 17, 22, 23) ist sie durch eine gleichmässig hohe Stomatafrequenz

¹ t-Test: * Signifikanz bei P = 0,05

** Signifikanz bei P = 0,01

*** Signifikanz bei P = 0,001

gekennzeichnet, in Hochlagen ab 1050 m ü.M. (Prov. 2b, 9, 19, 20, 21) sowie interessanterweise auch im hohen Norden (Prov. 24) dagegen durch deutlich kleinere Werte. Der Unterschied zwischen den beiden Höhenlagen ist statistisch denn auch sehr stark gesichert:

<i>P. silvestris</i> /Tieflogen	$\bar{X}_{n=26} = 63,5 \pm 0,53$ } $\bar{X}_{n=25} = 53,5 \pm 0,80$ }	$t_{49} = 11,013$ ***
<i>P. silvestris</i> /Hochlagen (+ hoher Norden)		

Dass es sich bei der niedrigeren Stomatafrequenz der hoch gelegenen und nordischen Waldföhren nicht etwa um eine rassische Eigenschaft handelt, sondern vielmehr um eine Anpassungserscheinung an irgendwelche extremen Klimafaktoren, dürfte aus den 3 folgenden Teilversuchen deutlich hervorgehen:

a) *Tieflogen-Waldföhren in hoher Lage*

In der 1908/09 von der Eidgenössischen Anstalt für das forstliche Versuchswesen auf dem God da Munt (1920 m ü.M.) ob Samedan angelegten Föhrenversuchsfläche Nr. 4 (Burger, 1931) finden sich heute noch 3 Bäume der Tieflogenherkunft «Rheinau», welche folgende Stomatafrequenz-Mittelwerte aufweisen:

- Nr. 18.1: $\bar{X}_{n=20} = 59,2 \pm 0,74$
- Nr. 18.2: $\bar{X}_{n=20} = 56,8 \pm 0,43$
- Nr. 18.3: $\bar{X}_{n=20} = 56,8 \pm 0,62$

Der Vergleich dieser 3 Bäume mit unseren 3 in Rheinau aufgewachsenen Versuchsbäumen (Tab. 3, Prov. 18) ergibt eine sehr stark gesicherte Reduktion der Stomatafrequenz durch die Hochlage:

<i>P. silvestris</i> /Rheinau in Rheinau (370 m ü.M.)	$\bar{X}_{n=60} = 57,6 \pm 0,38$ } $\bar{X}_{n=60} = 61,5 \pm 0,31$ }	$t_{118} = 7,971$ ***
<i>P. silvestris</i> /Rheinau in God da Munt (1920 m ü.M.)		

b) *Hochlagen-Waldföhren in tiefer Lage*

Der zu a reziproke Versuch wurde mit Engadiner Föhren als besonders typischen Hochlagenföhren durchgeführt. Dazu wurden aus unserer

Versuchsherkunft «Schlarigna» (Prov. 20) 3 Bäume ausgelesen, und zwar absichtlich diejenigen mit der grössten Stomatafrequenz, um das Ergebnis nicht zu begünstigen (Tab. 2, Nrn. 428, 429, 430). Drei in tiefer Lage aufgewachsene Engadiner Föhren fanden sich im Versuchsgarten der Forstlichen Versuchsanstalt bei Zürich (550 m ü.M.), nämlich:

$$\begin{aligned} \text{Nr. 4044: } \bar{X}_{n=20} &= 62,1 \pm 0,75 \\ \text{Nr. 4045: } \bar{X}_{n=20} &= 63,2 \pm 0,77 \\ \text{Nr. 4046: } \bar{X}_{n=20} &= 63,0 \pm 1,03 \end{aligned}$$

Der Vergleich der Mittelwerte dieser beiden Gruppen zeigt eine sehr stark gesicherte Zunahme der Stomatafrequenz infolge Verbringung der Hochlagenherkunft in die Niederung:

<i>P. silvestris</i> /Engadin bei Schlarigna (1740 m ü. M.)	$\bar{X}_{n=60} = 54,3 \pm 0,62$	} $t_{118} = 14,410 ***$
<i>P. silvestris</i> /Engadin bei Zürich (550 m ü. M.)	$\bar{X}_{n=60} = 63,0 \pm 0,51$	

c) Nordische Waldföhren in südlicher Breite

Mangels geeigneten Materials konnte der Effekt einer horizontalen Verbringung nur in dieser Richtung untersucht werden. Als hochnordische Herkunft standen die 3 Waldföhren aus Finnisch-Lappland (Tab. 2, Prov. 24) zur Verfügung, während die 3 folgenden Bäume aus einem im Jahre 1861 im Revier Altenberg im Erzgebirge (760 m ü. M.) angelegten Anbauversuch mit Lapplandföhren (Neger, 1913) stammen:

$$\begin{aligned} \text{Nr. 475: } \bar{X}_{n=20} &= 61,4 \pm 0,40 \\ \text{Nr. 478: } \bar{X}_{n=20} &= 62,3 \pm 0,64 \\ \text{Nr. 479: } \bar{X}_{n=20} &= 59,8 \pm 0,71 \end{aligned}$$

Der Vergleich der Mittelwerte der beiden Gruppen ergibt eine besonders grosse und auch sehr stark gesicherte Vergrösserung der Stomatafrequenz infolge Verbringung der Lapplandföhren nach Süden:

<i>P. silvestris</i> /Lappland in Lappland (69° 45' n.Br.)	$\bar{X}_{n=60} = 47,4 \pm 0,50$	} $t_{118} = 21,996 ***$
<i>P. silvestris</i> /Lappland im Erzgebirge (50° 45' n.Br.)	$\bar{X}_{n=60} = 61,1 \pm 0,37$	

Aus diesen 3 Teilversuchen geht also eindeutig hervor, dass *P. silvestris* unter den extremen klimatischen Bedingungen des Gebirges bzw. des hohen Nordens eine geringere Stomatafrequenz aufweist als in den tieferen Lagen.

Bei *P. mugo* kommt eine analoge Prüfung des Höheneinflusses auf unser Merkmal streng genommen nur für die Spirken in Frage, deren Vertikalverbreitung von etwa 500 m ü.M. bis zur alpinen Waldgrenze reicht, während die Legföhre in der Regel ja nur in grösserer Höhe auftritt. Die aus den Baummittelwerten (Tab. 1) der 15 höchstgelegenen (Prov. 2a, 10, 11a) und 15 tiefstgelegenen Spirken (Prov. 5, 6, 7) gebildeten Höhenlage-Mittelwerte ergeben jedoch keinen gesicherten Unterschied:

<i>P. mugo</i> /Hochlagen (1650–1900 m ü.M.)	$\bar{X}_{n=15} = 43,7 \pm 0,68$	} $t_{28} = 1,804 (0)$
<i>P. mugo</i> /Tiefanlagen (600–1000 m ü.M.)	$\bar{X}_{n=15} = 45,2 \pm 0,47$	

Aber auch zwischen den aus den Baummittelwerten der 39 Spirken (Prov. 8, 9, 13, 14, 15, 16) und 27 Legföhren (Prov. 1a, 2a, 4, 5, 6, 7, 10, 11a) gebildeten Wuchsform-Mittelwerten besteht kein signifikanter Unterschied:

<i>P. mugo</i> (Spirken)	$\bar{X}_{n=39} = 44,1 \pm 0,38$	} $t_{64} = 0,010 (0)$
<i>P. mugo</i> (Legföhren)	$\bar{X}_{n=27} = 44,0 \pm 0,61$	

Angesichts der unterschiedlichen Reaktion von *P. mugo* und *P. silvestris* auf das Höhenklima stellten wir uns die Frage, ob die beiden Arten hinsichtlich der Stomatafrequenz allenfalls auch auf die Witterung extremer Jahre verschieden reagieren. Zur Untersuchung dieser Frage bot sich insofern eine günstige Gelegenheit, als das Jahr 1965, aus welchem unser gesamtes Nadelmaterial stammt, durch eine kühle und nasse, das Vorjahr jedoch durch eine warme und trockene Vegetationsperiode gekennzeichnet war. Die MZA in Zürich registrierte z.B. während der Monate April bis September folgende Niederschläge und Durchschnittstemperaturen:

	Niederschlag (mm)	Durchschnittstemperatur (°C)
1964	605	15,2
1965	1004	13,0

In einem Versuchsgarten unseres Instituts am Albisriederberg bei Zürich (625 m ü. M.) wurden nun die Nadeljahrgänge 1964 und 1965 von je 3 hier aufgewachsenen Spirken und Waldföhren untersucht und für $n = 20$ folgende Mittelwerte erhalten:

	1964	1965	t-Test 1964/65
<i>P. mugo</i>	Nr. 363: $43,6 \pm 0,50$	< $44,8 \pm 0,34$	$t_{38} = 2,090 *$
	Nr. 364: $43,4 \pm 0,67$	(<) $44,8 \pm 0,47$	$t_{38} = 1,767 (0)$
	Nr. 366: $43,3 \pm 0,72$	< $45,4 \pm 0,59$	$t_{38} = 2,311 *$
<i>P. silvestris</i>	Nr. 470: $65,4 \pm 0,74$	> $61,2 \pm 0,63$	$t_{38} = 4,470 ***$
	Nr. 472: $65,2 \pm 0,50$	> $61,2 \pm 0,61$	$t_{38} = 5,076 ***$
	Nr. 473: $62,2 \pm 0,66$	> $58,0 \pm 0,46$	$t_{38} = 5,232 ***$

Demnach weist *P. mugo* im nass-kühlen Jahr 1965 eine leicht vergrösserte Stomatafrequenz auf, doch ist der Unterschied gegenüber 1964 nur bei 2 Bäumen und nur schwach gesichert. Ganz im Gegensatz dazu reagiert *P. silvestris* im trocken-warmen Jahr 1964 mit einer deutlichen Vergrösserung der Stomatafrequenz, bei durchwegs sehr stark gesicherten Unterschieden gegenüber 1965. Wiederum erweist sich also *P. mugo* hinsichtlich der Stomatafrequenz als umweltsunabhängiger als *P. silvestris*. Die Beschränkung unserer Untersuchungen auf Nadeln desselben Jahrgangs erweist sich damit als durchaus berechtigt.

Um nun einen zulässigen Vergleich der mittleren Stomatafrequenz zwischen *P. mugo*, *P. silvestris* und den künstlichen Hybriden durchführen zu können, ist es aufgrund der Voruntersuchungen über den Einfluss der Höhenlage angezeigt, hierfür also nicht alle Waldföhren, sondern nur die in tiefen und mittleren Lagen aufgewachsenen Provenienzen zu berücksichtigen. Diese Einschränkung ist auch deshalb erforderlich, weil nämlich die Stomatafrequenz der Hybriden ebenfalls durch die Höhenlage des Wuchsortes beeinflusst wird (s. Abschn. 5.2). Da alle 18 künstlichen Hybriden in tiefer Lage aufwuchsen, dürfen sie daher auch nur mit tiefgelegenen Waldföhren verglichen werden:

<i>P. mugo</i>	$\bar{X}_{n=66} = 44,0 \pm 0,34$ } $\bar{X}_{n=18} = 51,5 \pm 0,66$ } $\bar{X}_{n=26} = 63,5 \pm 0,53$ }	$t_{82} = 10,226 ***$
Künstliche Hybriden		
<i>P. silvestris</i> (Tieflogen)		$t_{42} = 14,181 ***$

Der Unterschied zwischen *P. mugo* und *P. silvestris* ist hoch signifikant, wobei sich die Baummittelwerte (Tab. 1 und 2) in keinem einzigen Fall überschneiden. Das kleinste *P.-silvestris*-Mittel beträgt 59,1, das grösste *P.-mugo*-Mittel dagegen nur 51,6. Sogar die Nadeleinzeltwerte überschneiden sich nur in wenigen Fällen. Für *P. mugo* betragen die Einzelwertextreme 33 (Prov. 9, Nr. 147) bzw. 54 (Prov. 7, Nr. 334), für *P. silvestris* 51 bzw. 76 (beide Prov. 5, Nr. P.908).

Die künstlichen Hybriden sodann verhalten sich in diesem Merkmal eindeutig intermediär, wobei sie sich von beiden Elternarten sehr stark gesichert unterscheiden (s. Abb. rechts in Tafel I). Die Baummittelwerte überschneiden sich etwas mit den höchsten Werten von *P. mugo*, nicht aber mit denjenigen von *P. silvestris*. Die Einzelwertextreme betragen 42 (Nr. 510) bzw. 63 (Nrn. 51 und 52).

5.1.2 Der Querschnittsindex $\frac{b \cdot d}{h}$

Für die Aufstellung der Formel $\frac{b \cdot d}{h}$ waren folgende Überlegungen massgebend: Nadeln von *P. silvestris* weisen im Querschnitt eine zur Breite b verhältnismässig geringe Höhe h auf, während solche von *P. mugo* durch ausgesprochen hohe Querschnitte charakterisiert sind. Im Durchschnitt aller in den Tabellen 1 und 2 aufgeführten Bäume (exkl. mit *) beträgt der Quotient $\frac{b}{h}$ für *P. silvestris* ($n = 51$) $2,10 \pm 0,012$, für *P. mugo* ($n = 66$) dagegen nur $1,68 \pm 0,015$. Die künstlichen Hybriden ($n = 18$) nehmen mit $\frac{b}{h} = 1,95 \pm 0,025$ eine deutliche Zwischenstellung ein. Ferner unterscheiden sich die 2 Föhrenarten durch den gegenseitigen Abstand der beiden kollateralen Gefässbündelstelen d . Dieser Abstand ist bei *P. silvestris* deutlich grösser als bei *P. mugo*, doch tritt der Unterschied noch stärker hervor, wenn d in Beziehung zur Nadelhöhe h gesetzt wird. So beträgt der Quotient $\frac{h}{d}$ für *P. silvestris* ($n = 51$) nur $2,62 \pm 0,056$, für *P. mugo* ($n = 66$) dagegen fast viermal mehr, nämlich $10,18 \pm 0,481$. Mit $\frac{h}{d} = 4,18 \pm 0,150$ erweisen sich die künstlichen Hybriden ($n = 18$) wiederum als intermediär (s. Abb. links in Tafel I).

Wird der ersterwähnte Quotient $\frac{b}{h}$ nun durch Einbeziehung von d zur Formel $\frac{b \cdot d}{h}$ erweitert, erhalten wir eine für unsere Zwecke sehr geeignete

Masszahl. Die erforderlichen Messungen am Querschnitt wurden jeweils an 5 Nadeln je Baum durchgeführt.

Der grosse Vorteil dieses Merkmals z.B. gegenüber der Stomatafrequenz besteht in seiner Unabhängigkeit von der Höhenlage. So unterscheiden sich die Waldföhren aus tiefer und hoher (inkl. nördlicher) Lage überhaupt nicht:

<i>P. silvestris</i> /Hochlagen (+ hoher Norden)	$\bar{X}_{n=25} = 26,5 \pm 1,08$	} $t_{49} = 0,106 (0)$
<i>P. silvestris</i> /Tieflogen	$\bar{X}_{n=26} = 26,3 \pm 0,96$	

Desgleichen bestehen innerhalb *P. mugo* weder zwischen hoch- und tiefgelegenen Spirken noch zwischen Spirken und Legföhren gesicherte Unterschiede:

<i>P. mugo</i> /Hochlagen	$\bar{X}_{n=15} = 6,1 \pm 0,47$	} $t_{28} = 1,263 (0)$
<i>P. mugo</i> /Tieflogen	$\bar{X}_{n=15} = 7,0 \pm 0,51$	
<i>P. mugo</i> (Legföhren)	$\bar{X}_{n=27} = 5,2 \pm 0,30$	} $t_{64} = 1,552 (0)$
<i>P. mugo</i> (Spirken)	$\bar{X}_{n=39} = 6,5 \pm 0,31$	

Der Vergleich der aus den Baummittelwerten gebildeten Formenkreis-Mittelwerte ergibt zunächst einen sehr stark gesicherten Unterschied zwischen den beiden Elternarten, wobei *P. silvestris* einen 4,4mal grösseren Wert als *P. mugo* aufweist:

<i>P. mugo</i>	$\bar{X}_{n=66} = 6,0 \pm 0,23$	} $t_{82} = 12,028 ***$
Künstliche Hybriden	$\bar{X}_{n=18} = 12,4 \pm 0,56$	
<i>P. silvestris</i>	$\bar{X}_{n=51} = 26,4 \pm 0,71$	} $t_{67} = 11,225 ***$

Die Baummittelwerte variieren bei *P. mugo* von 1,8 (Prov. 8, Nr. 121) bis 10,6 (Prov. 6, Nr. 38) und bei *P. silvestris* von 20,5 (Prov. 20, Nr. 432) bis 44,3 (Prov. 22, Nr. 466). Sogar bei den Nadeleinzelnwerten tritt keine einzige Überschneidung auf (!), denn der grösste ermittelte *P.-mugo*-Einzelwert beträgt nur 11,8 (Prov. 7, Nr. 338), der kleinste *P.-silvestris*-Einzelwert dagegen immer noch 15,0 (Prov. 20, Nr. 432).

Die künstlichen Hybriden schliesslich verhalten sich wiederum deutlich intermediär, was bereits die einfachen Quotienten $\frac{b}{h}$ und $\frac{h}{d}$ erwarten

liessen. Die Baummittelwerte variieren von 9,2 bis 17,1, wobei einzig Überschneidungen mit den grössten *P.-mugo*-Mittelwerten auftreten, nicht aber mit denjenigen von *P. silvestris*. Die Nadeleinzelwerte betragen im Extrem 7,7 (Nr. 508) bzw. 22,8 (Nr. 52). Von den beiden Elternarten unterscheiden sich die künstlichen Hybriden sehr stark gesichert.

5.1.3 Der Stomatalinien-Quotient

Die äusseren (dorsalen) und inneren (ventralen) Stomatalinien wurden für jeden Baum an denselben 20 Nadeln gezählt, welche auch der Ermittlung der Stomatafrequenz dienten. Der Quotient ist indessen nur als

$$\text{Baumeinzelwert } x = \frac{\sum_1^{20} \text{dorsal}}{\sum_1^{20} \text{ventral}} \text{ berechnet worden. Einzig für den}$$

Vergleich der mutmasslichen natürlichen Hybriden mit *P. mugo* und *P. silvestris* desselben Standortes erfolgte die Berechnung der Quotienten für jede einzelne Nadel (s. Abschn. 5. 2).

Nadeln von *P. mugo* weisen durchschnittlich etwas grössere Linienabstände und damit auch weniger Linien je Nadelseite auf als die Nadeln von *P. silvestris*. Ferner sind ihre dorsalen Seiten stets deutlich linienreicher als die ventralen, wogegen Nadeln von *P. silvestris* dorsal nur wenig mehr als ventral oder sogar gleichviel Linien aufzeigen. Dieser Unterschied zwischen den beiden Föhrenarten ist auf den verschiedenen Nadelquerschnitt zurückzuführen, der bei *P. mugo* annähernd halbkreisförmig, bei *P. silvestris* jedoch wesentlich flacher ist (s. Abb. links in Tafel I). An unserem gesamten Nadelmaterial wurden die folgenden extremen Linienzahlen ermittelt:

	dorsal	ventral
<i>P. mugo</i>	5-17	3-12
<i>P. silvestris</i>	7-24	6-23

Bei *P. mugo* variiert der Quotient von 1,19 bis 1,94, wobei das Mittel aller 66 Bäume $1,42 \pm 0,021$ beträgt. Bei dieser Art beeinflusst jedoch die Höhenlage des Wuchsortes den Quotienten insofern, als er in Hochlagen deutlich grösser ist als in der Niederung. Dies kommt z.B. beim Vergleich der 15 höchst- und tiefstgelegenen Spirken zum Ausdruck, deren Mittelwerte sich stark gesichert unterscheiden:

<i>P. mugo</i> /Hochlagen	$\bar{X}_{n=15} = 1,38 \pm 0,042$	} $t_{28} = 2,782 **$
<i>P. mugo</i> /Tief lagen	$\bar{X}_{n=15} = 1,56 \pm 0,049$	

Der Mittelwert in tiefer Lage entspricht dabei übrigens sehr genau dem theoretischen Wert $\frac{U/2}{d} = 1,57$, den ein vollkommen halbkreisförmiger Nadelquerschnitt bei gleichmässiger Linienverteilung ergeben würde.

Zwischen Spirken (Tab. 1, Prov. 1 a, 2 a, 10, 11) und Legföhren (Tab. 1, Prov. 8, 13, 14, 15, 16), die nach dem oben dargestellten Sachverhalt nur in ähnlicher Höhenlage verglichen werden dürfen – in unserem Fall nur in der Hochlage –, besteht kein gesicherter Unterschied:

<i>P. mugo</i> (Spirken)	$\bar{X}_{n=20} = 1,37 \pm 0,034$	} $t_{40} = 0,992 (0)$
<i>P. mugo</i> (Legföhren)	$\bar{X}_{n=22} = 1,33 \pm 0,025$	

Bei *P. silvestris* variiert der Quotient von 0,03 bis 1,29, und es besteht hier im Vergleich zu *P. mugo* kein signifikanter Unterschied zwischen Hoch- und Tieflage:

<i>P. silvestris</i> /Hochlagen	$\bar{X}_{n=25} = 1,04 \pm 0,046$	} $t_{49} = 1,915 (0)$
<i>P. silvestris</i> /Tief lagen	$\bar{X}_{n=26} = 1,13 \pm 0,016$	

Das unterschiedliche Verhalten von *P. mugo* und *P. silvestris* wird durch die nachstehende Gegenüberstellung der durchschnittlichen Linienzahlen verständlich:

		Hochlagen	Tief lagen
<i>P. mugo</i>	{ dorsal	16,9	20,7
	{ ventral	12,4	13,5
<i>P. silvestris</i>	{ dorsal	23,1	27,4
	{ ventral	21,7	24,2

Daraus geht hervor, dass *P. mugo* in hoher Lage deshalb einen kleineren Quotienten aufweist, weil hier die ventrale Linienzahl viel weniger (8%) reduziert wird als die dorsale (19%). Demgegenüber wird bei *P. silvestris*

die Linienzahl in der Hochlage ventral (14%) und dorsal (19%) in ähnlichem Umfang vermindert. Das spezifische Verhalten von *P. mugo* dürfte dabei im wesentlichen auf die leichte Verflachung ihrer Nadeln in hohen Lagen zurückzuführen sein. Im Durchschnitt der 15 Hochlagenspirken beträgt nämlich der Quotient $\frac{\text{Nadelbreite } b}{\text{Nadelhöhe } h} = 1,71$, bei den 15 Tieflagenspirken jedoch nur 1,64. Bei *P. silvestris* beträgt dieser Quotient dagegen in beiden Höhenlagen 2,10.

Für einen Vergleich der beiden Föhrenarten mit den ja durchwegs in tiefer Lage aufgewachsenen künstlichen Hybriden können demnach alle 51 Waldföhren, jedoch nur die 15 Spirken aus tiefen und mittleren Lagen einbezogen werden. Bei den Hybriden variiert der Quotient von 0,93 bis 1,39, und ihr Mittelwert liegt deutlich intermediär zwischen den Werten der beiden Elternarten, wobei der Unterschied gegenüber diesen stark bis sehr stark gesichert ist:

<i>P. mugo</i> /Tieflage	$\bar{X}_{n=15} = 1,56 \pm 0,049$	} $t_{31} = 6,120$ ***
Künstliche Hybriden	$\bar{X}_{n=18} = 1,22 \pm 0,029$	
<i>P. silvestris</i>	$\bar{X}_{n=51} = 1,08 \pm 0,025$	$t_{67} = 2,933$ **

5.1.4 Die Anzahl Harzkanäle

Wie bereits erwähnt, konnte der diagnostische Wert der Harzkanalzahl infolge ihrer beträchtlichen Variabilität jedenfalls aufgrund bisheriger Untersuchungen nicht besonders hoch veranschlagt werden. Etwas günstiger scheint es sich mit der Lage der Harzkanäle zu verhalten, was jedoch für unseren Zusammenhang bedeutungslos ist, da beide Föhrenarten zur Gruppe mit marginalen Harzkanälen gehören. Indessen kommen bei beiden Arten auch mediale Harzkanäle vor, an unserem Material z. B. bei 6 Bergföhren (mit 1–2 medialen HK) und bei 34 Waldföhren (mit 1–6 medialen HK). Erwähnt sei noch, dass die Anordnung der Harzkanäle insofern typisch ist, als nur eine einzige *P. mugo* gefunden wurde, deren Nadeln am ventralen Rand mehr als 1 Harzkanal aufwiesen, während bei *P. silvestris* hier in der Regel mehrere Kanäle auftreten.

Zur Berechnung der Baummittelwerte (Tab. 1–3) wurden die Harzkanäle an 5 Nadeln je Baum ausgezählt. Bei *P. mugo* variieren diese Mittelwerte von 0,6 bis 7,6, wobei als absolut höchster Einzelwert 9 Harzkanäle gefunden wurden, während andererseits 2 Bäume (Prov. 7, Nrn. 378 und 382) überhaupt keine Harzkanäle aufwiesen. Bei *P. silvestris* variieren die Baummittelwerte von 5,6 bis 20,8, wobei im Minimum 4, im Maximum 22 Harzkanäle gezählt wurden. Kein signifikanter Unter-

schied konnte in diesem Merkmal zwischen Spirken und Legföhren sowie zwischen hoch- und tiefgelegenen Spirken oder Waldföhren nachgewiesen werden. Bei den künstlichen Hybriden schliesslich variieren die Baummittelwerte von 2,0 bis 9,8, und als extreme Einzelwerte wurden 2 bzw. 11 Harzkanäle gezählt.

Der Vergleich der aus den Baummittelwerten gebildeten Formenkreis-Mittelwerte ergab im Sinne unserer Versuchsfrage wesentlich günstigere Ergebnisse, als aufgrund der bisherigen Erfahrungen eigentlich zu erwarten war, nämlich sehr stark gesicherte Unterschiede sowohl zwischen den beiden Elternarten als auch zwischen diesen und den sich intermediär verhaltenden künstlichen Hybriden:

<i>P. mugo</i>	$\bar{X}_{n=66} = 3,8 \pm 0,14$	} $t_{82} = 4,423 ***$
Künstliche Hybriden	$\bar{X}_{n=18} = 5,3 \pm 0,44$	
<i>P. silvestris</i>	$\bar{X}_{n=51} = 11,9 \pm 0,52$	$t_{67} = 7,168 ***$

5.1.5 Andere Nadelmerkmale

Die Epidermiszellen: Zur Unterscheidung von *P. mugo* von jeder andern *Pinus*-Art und damit auch von *P. silvestris* gibt es kaum ein eindeutigeres Nadelmerkmal als die Form der Epidermiszellen am Nadelquerschnitt. Während diese bei *P. mugo* rechteckig sind, mit einem durchschnittlichen Seitenverhältnis von 5:2 (Brunies, 1906) und einem strichförmigen Lumen, besitzt *P. silvestris* quadratische, mit einem punktförmigen Lumen versehene Epidermiszellen. Bei den künstlichen Hybriden fanden wir zwar vorwiegend Nadeln mit quadratischen Epidermiszellen, wie das bereits Dengler (1939) bei seinen Kreuzungen feststellte, daneben jedoch auch solche mit elliptischen oder leicht rechteckigen Zellen mit kurzen, strichförmigen Lumina, also intermediäre Bildungen. Für unsere speziellen Zwecke war dieses Merkmal daher nicht brauchbar.

Die Sklerenchymbrücke zwischen den Gefässbündeln: Zwischen den beiden kollateralen Gefässbündelstelen finden sich bei den Nadeln von *P. silvestris* stets mehrere Reihen stark verdickter Sklerenchymzellen, welche meist den ganzen Zwischenraum ausfüllen. Bei *P. mugo* fehlt diese Sklerenchymbrücke entweder ganz oder besteht nur aus einer Zellschicht. Bei den künstlichen Hybriden kommen alle Übergänge von fehlenden bis stark und mehrreihig ausgebildeten Brücken vor, weshalb sich auch dieses Merkmal für unsere Zwecke nicht eignete.

Die Randzähnelung: Da die Frequenz der Zähnelung an den Nadelkanten z. B. zur Diagnose von Hybriden zwischen *Pinus peuce* Griseb.

und *Pinus strobus* L. (Fowler und Heimburger, 1958) oder zwischen *Pinus elliottii* Engelm. und *Pinus taeda* L. (Mergen, 1958) bereits mit Erfolg angewendet wurde, untersuchten wir dieses Merkmal auch an unserem Nadelmaterial. Es ergaben sich jedoch keinerlei Unterschiede zwischen *P. mugo* und *P. silvestris*.

5.2 Die natürlichen Hybriden

Nachdem die Analyse künstlicher F_1 -Hybriden eine eindeutige intermediäre Prägung der 4 untersuchten Nadelmerkmale ergeben hat, wurde nun versucht, mit den gewonnenen Erkenntnissen bestimmte spontane und transitäre Formen von mutmasslich hybridogenem Ursprung zu diagnostizieren. Dabei lagen einerseits insofern günstigere Voraussetzungen gegenüber dem bisherigen Vorgehen vor, als die mutmasslichen Hybriden nun mit unmittelbar benachbarten Berg- und Waldföhren verglichen werden konnten, welche mit grosser Wahrscheinlichkeit derselben lokalen Population angehören wie ihre mutmasslichen Elternindividuen. Ferner entfielen die modifizierenden Einflüsse verschiedener Standorte, namentlich aber der unterschiedlichen Höhenlage. Wie bereits früher erwähnt, musste andererseits natürlich damit gerechnet werden, dass es sich bei diesen Hybridenpopulationen vermutlich nicht nur um F_1 -Generationen handeln kann. Wo *P. mugo* und *P. silvestris* sich über ausgedehnte Gebiete mischen, wie z.B. längs dem Spöl im Schweizerischen Nationalpark, können beide Arten derart «variieren», dass sie fast lückenlos durch alle möglichen Übergangsformen miteinander verbunden erscheinen. Jedenfalls ist es oft sehr schwer zu entscheiden, wo die eine Art aufhört und die andere beginnt. Typische intermediäre Erscheinungsformen sind dabei eher seltener als mehr *P.-mugo*- oder *P.-silvestris*-ähnliche Varianten. Es liegen somit ganz ähnliche Verhältnisse vor wie etwa bei den heterogenen Hybridenschwärmen der Graupappel (Marcet, 1961).

Der transitorische Charakter dieser mutmasslichen Hybriden fällt zunächst vor allem in der Beastung, der Zweigstellung, der Benadelung und der Borkenbildung auf. Verglichen etwa mit *P. silvestris*, bleiben bei den Hybriden die unteren, beschatteten Äste allgemein etwas länger stehen. Ferner bleiben die Zweigenden etwas aufgerichtet, wenn auch nicht so stark wie bei *P. mugo*, während dies bei *P. silvestris* ja nur anfangs der Fall ist. Wegen der meist etwas grösseren Zahl von Nadeljahrgängen sowie der dunkler grünen Nadelfarbe erscheinen ihre Kronen im Vergleich mit *P. silvestris* auch dichter und dunkler. Mannigfaltige Zwischenbildungen hinsichtlich Struktur und Farbe kann namentlich die Borke aufweisen, wobei häufig (ähnlich wie bei *P. silvestris* und im Unterschied zu *P. mugo*) in der Jugend ein anderer Borkentyp als im Alter auftritt. So

bildet das Periderm am oberen Stammteil und an Ästen nach Abfall der Nadelkissen oft eine der «Spiegelrinde» von *P. silvestris* ähnliche dünn-schuppige, orange- bis rotgelbe Feinborke. Bei den Hybriden überzieht diese jedoch nicht gleichmässig grössere Flächen, sondern wird immer wieder unterbrochen von grossen, rundlichen, braunen Schuppen. An der alten Stammborke sind dagegen die Hybriden häufig nicht mehr von der bekanntlich in diesem Merkmal ausserordentlich stark variierenden *P. silvestris* zu unterscheiden. Sogar die reine *P. mugo* kann in höherem Alter eine ausgesprochen waldföhrenähnliche, plattige Borke aufweisen (s. Abb. links oben in Tafel II). Als ein makroskopisches Merkmal von hohem diagnostischem Rang ist schliesslich die Stellung der weiblichen Zäpfchen im ersten Jahr zu bewerten. Bei *P. mugo* bleiben diese mindestens bis zum Herbst mehr oder weniger gerade aufgerichtet, während sie sich bei *P. silvestris* schon bald nach der Bestäubung mittels ihres deutlich längeren Stieles ganz nach unten zurückkrümmen. Bei den Hybriden stehen die Zäpfchen seitlich oder schräg nach oben ab und nehmen damit eine deutliche Zwischenstellung ein.

In verschiedenen Gebieten, wo *P. mugo* und *P. silvestris* gemischt auftreten, wurden nun aufgrund der verschiedenen habituellen und makroskopischen Indizien einzelne typische Zwischenformen als mutmassliche spontane Hybriden ausgelesen und mit den Elternarten desselben lokalen Wuchsgebietes verglichen. Da innerhalb der einzelnen Wuchsgebiete jeweils nur einzelne Bäume berücksichtigt wurden, erfolgte die Berechnung der Formenkreis-Mittelwerte nicht wie bisher aus den Baummittelwerten, sondern aus den Einzelwerten.

5.2.1 Falätschen

Wie an zahlreichen Hängen und Kreten des Albis zwischen dem Sihl- und Reppischtal von 600 bis 900 m ü.M. finden sich auch im steilen Erosionstrichter der Falätschen noch weitgehend erhaltene Reste des postglazialen Reliktföhrenwaldes. Neben den in dieser Waldgesellschaft nur trügwüchsigen Spirken und Waldföhren kommen hier auch verschiedenste Übergangsformen vor, welche infolge ihrer habituellen Zwischenstellung schon von Schmid (1936, 1951) als Hybriden aufgefasst wurden. Für die mikroskopische Nadelanalyse wurden hier 6 typische Übergangsformen ausgesucht und mit je 6 Spirken und Waldföhren der unmittelbaren Nachbarschaft verglichen (Tab. 1, 2 und 4, Prov. 5). Dabei zeigt sich zunächst, dass sich die Baummittelwerte der beiden Hauptmerkmale mit denjenigen der beiden Elternarten in keinem einzigen Fall überschneiden. Ein Vergleich der 3 Formenkreis-Mittelwerte ergibt die gleichen Verhältnisse wie die Untersuchung der künstlichen Hybriden,

nämlich eine deutliche intermediäre Stellung der mutmasslichen Hybriden in allen 4 Merkmalen. Namentlich was die beiden Hauptmerkmale betrifft, besteht eine sehr weitgehende Übereinstimmung mit den aus einem wesentlich umfangreicheren Zahlenmaterial hervorgegangenen Ergebnissen des Abschnitts 5.1.

	Stomatafrequenz (n = 120)	Querschnittsindex (n = 30)
<i>P. mugo</i>	$43,4 \pm 0,25$	$6,6 \pm 0,28$
Hybriden	$51,8 \pm 0,38$	$13,2 \pm 0,46$
<i>P. silvestris</i>	$66,0 \pm 0,44$	$29,2 \pm 1,50$
	$t_{238} = 18,565$ ***	$t_{58} = 13,506$ ***
	$t_{238} = 24,316$ ***	$t_{58} = 9,681$ ***

	Stomatalinien-Quotient (n = 120)	Harzkanalzahl (n = 30)
<i>P. mugo</i>	$1,59 \pm 0,031$	$5,2 \pm 0,34$
Hybriden	$1,40 \pm 0,022$	$6,9 \pm 0,50$
<i>P. silvestris</i>	$1,12 \pm 0,016$	$11,9 \pm 0,69$
	$t_{238} = 4,997$ ***	$t_{58} = 2,804$ **
	$t_{238} = 10,458$ ***	$t_{58} = 5,840$ ***

In beiden Hauptmerkmalen sind dabei die Unterschiede zwischen den Hybriden und ihren Elternarten durchwegs sehr stark gesichert, in den 2 anderen Merkmalen stark bis sehr stark.

5.2.2 Praspöl

Ein ausgedehntes Kontaktgebiet von Berg- und Waldföhren erstreckt sich an den Hängen des Spöltals im Schweizerischen Nationalpark. Bereits Brunies (1906) hat hier Übergangsformen festgestellt, die «bezüglich des Wuchses, der Benadelung, der Berindung und der Ausbildung der Zapfen so genau die Mitte zwischen den beiden Arten halten, dass ihre Zuteilung zu dem einen oder andern Typus unmöglich ist». Für unsere Nadeluntersuchungen wählten wir am linksufrigen Hang, in einer durchschnittlichen Meereshöhe von 1700 m zwischen Punt Praspöl und Punt Periv 3 mutmassliche Hybriden, 3 Spirken und 3 Waldföhren aus (Tab. 1, 2 und 4, Prov. 11 b), welche letztere hier übrigens fast nur in Form der Engadiner Föhre vorkommt. Für die 4 Nadelmerkmale ergaben sich folgende Formenkreis-Mittelwerte:

	Stomatafrequenz (n = 60)	Querschnittsindex (n = 15)
<i>P. mugo</i>	41,3 ± 0,43	5,1 ± 0,29
Hybriden	47,0 ± 0,37	12,2 ± 0,33
<i>P. silvestris</i>	55,1 ± 0,44	27,4 ± 1,70
	$\left. \begin{array}{l} t_{118} = 10,086 \\ \quad \quad \quad *** \end{array} \right\}$	$\left. \begin{array}{l} t_{28} = 15,967 \\ \quad \quad \quad *** \end{array} \right\}$
	$\left. \begin{array}{l} t_{118} = 14,255 \\ \quad \quad \quad *** \end{array} \right\}$	$\left. \begin{array}{l} t_{28} = 8,781 \\ \quad \quad \quad *** \end{array} \right\}$

	Stomatalinien-Quotient (n = 60)	Harzkanalzahl (n = 15)
<i>P. mugo</i>	1,47 ± 0,060	4,6 ± 0,20
Hybriden	1,23 ± 0,028	6,6 ± 0,28
<i>P. silvestris</i>	1,13 ± 0,021	9,9 ± 0,36
	$\left. \begin{array}{l} t_{118} = 4,751 \\ \quad \quad \quad *** \end{array} \right\}$	$\left. \begin{array}{l} t_{28} = 5,917 \\ \quad \quad \quad *** \end{array} \right\}$
	$\left. \begin{array}{l} t_{118} = 1,876 \\ \quad \quad \quad (0) \end{array} \right\}$	$\left. \begin{array}{l} t_{28} = 7,361 \\ \quad \quad \quad *** \end{array} \right\}$

Die Hybriden zeigen wiederum in allen 4 Merkmalen intermediäre Werte, wobei die Unterschiede gegenüber den Elternarten mit nur einer Ausnahme sehr stark gesichert sind. Einzig im Stomatalinien-Quotienten beträgt die Fehlerwahrscheinlichkeit 10%. Sehr deutlich macht sich nun auch der Einfluss der Höhenlage auf die Stomatafrequenz bei *P. silvestris* geltend, verglichen etwa mit der gut 1000 m tiefer gelegenen Falätschen. Aber auch auf die Hybriden hat die Höhenlage interessanterweise einen ähnlichen Einfluss, denn ihr Mittelwert liegt um 4,8 unter demjenigen der Falätschen und 4,5 unter dem Gesamtmittel der 18 künstlichen Hybriden.

5.2.3 Briançonnais

Im Gebiet von Briançon in den französischen Westalpen des Departements Hautes-Alpes bildet *P. mugo* ausgedehnte und grossenteils reine Bestände. Sie wächst in diesem Gebiet bis hinauf zur oberen Waldgrenze, welche an Südhängen bei etwa 2400 m ü.M. liegt, stets aufrecht-baumförmig. Am Col de Granon auf 2300 m erreichen einzelne Individuen noch Durchmesser bis zu 40 cm, bei allerdings stark gedrungenem Wuchs. Unter günstigeren Wuchsbedingungen werden hier jedoch Durchmesser von 50 cm und mehr gemessen. Baumhöhen von über 25 m, wie sie bereits P. E. Müller (1887) in diesem Gebiet festgestellt hat, sind durchaus keine Seltenheiten (s. Abb. rechts oben in Tafel II). An einem liegenden Baum wurde kürzlich sogar eine Gesamtlänge von 30 m ermittelt².

² Nach einer mündlichen Mitteilung von Ing. des Eaux et Forêts J. Florent, chef du Centre de gestion, Briançon.

Die Ablösung der Waldföhren durch die höher gelegenen Bergföhren erfolgt namentlich an Steilhängen, wie z.B. in den Waldungen von Villard de St-Chaffrey auffallend abrupt bei etwa 1700 m ü.M., weshalb die Zonen mit Mischbeständen der beiden Arten nur verhältnismässig schmal sind. Dennoch finden sich in diesen Kontaktzonen zahlreiche Übergangsformen, welche in den lokalen Wirtschaftsplänen direkt als Hybriden bezeichnet werden. Für unsere Untersuchungen wählten wir 3 dieser mutmasslichen Hybriden sowie je 3 Berg- und Waldföhren der nächsten Umgebung aus (Tab. 1, 2 und 4, Prov. 2b), deren Analyse folgende Formenkreis-Mittelwerte ergab:

	Stomatafrequenz (n = 60)	Querschnittsindex (n = 15)
<i>P. mugo</i>	$43,8 \pm 0,34$	$7,8 \pm 0,37$
Hybriden	$45,5 \pm 0,63$	$12,1 \pm 0,59$
<i>P. silvestris</i>	$51,5 \pm 0,39$	$24,1 \pm 0,72$
	$t_{118} = 2,455$ *	$t_{28} = 6,164$ ***
	$t_{118} = 7,983$ ***	$t_{28} = 12,774$ ***

	Stomatalinien-Quotient (n = 60)	Harzkanalzahl (n = 15)
<i>P. mugo</i>	$1,29 \pm 0,026$	$4,1 \pm 0,30$
Hybriden	$1,26 \pm 0,027$	$6,8 \pm 0,83$
<i>P. silvestris</i>	$1,08 \pm 0,019$	$12,6 \pm 0,32$
	$t_{118} = 0,811$ (0)	$t_{28} = 3,073$ **
	$t_{118} = 5,154$ ***	$t_{28} = 6,480$ ***

In den beiden Hauptmerkmalen unterscheiden sich die intermediären Werte der Hybriden wiederum signifikant von den beiden Elternarten. Bei den Nebenmerkmalen ist einzig der Unterschied zwischen *P. mugo* und den Hybriden im Stomatalinien-Quotienten nicht gesichert. Extrem stark wirkt sich hier die Hochlage auf die Reduktion der Stomatafrequenz bei *P. silvestris* und den Hybriden aus, was einen nur schwach gesicherten Unterschied zwischen *P. mugo* und den Hybriden in diesem Merkmal zur Folge hat.

5.2.4 Plaun God

Ein besonders grosser Reichtum an transitären Formen findet sich im Wald Plaun God bei Samedan im Oberengadin (1900 m ü.M.), was schon vor 100 Jahren Brügger (1886) veranlasst hat, verschiedene, unter der Kollektivbezeichnung *Pinus rhaetica* Bruegg. zusammengefasste Bastard-

formen aufzustellen. Für unsere Zwecke suchten wir uns hier unter den beiden Föhrenarten und der mutmasslichen Hybridenpopulation je 2 repräsentative Bäume aus. Die nachstehenden Mittelwerte bringen auch hier wieder ein deutlich intermediäres Verhalten der Hybriden in den beiden Hauptmerkmalen sowie in der Harzkanalzahl zum Ausdruck, wobei die Unterschiede gegenüber beiden Elternarten durchwegs sehr stark gesichert sind:

	Stomatafrequenz (n = 40)	Querschnittsindex (n = 10)
<i>P. mugo</i>	$43,3 \pm 0,34$	$4,0 \pm 0,22$
Hybriden	$48,0 \pm 0,62$	$15,5 \pm 0,52$
<i>P. silvestris</i>	$54,0 \pm 0,74$	$37,9 \pm 1,85$

$\left. \begin{array}{l} t_{78} = 6,761 \\ *** \end{array} \right\}$
 $\left. \begin{array}{l} t_{18} = 20,416 \\ *** \end{array} \right\}$
 $\left. \begin{array}{l} t_{78} = 6,195 \\ *** \end{array} \right\}$
 $\left. \begin{array}{l} t_{18} = 11,630 \\ *** \end{array} \right\}$

	Stomatalinien-Quotient (n = 40)	Harzkanalzahl (n = 10)
<i>P. mugo</i>	$1,42 \pm 0,053$	$4,6 \pm 0,21$
Hybriden	$1,09 \pm 0,033$	$6,9 \pm 0,35$
<i>P. silvestris</i>	$1,20 \pm 0,030$	$11,3 \pm 0,36$

$\left. \begin{array}{l} t_{78} = 6,324 \\ *** \end{array} \right\}$
 $\left. \begin{array}{l} t_{18} = 5,647 \\ *** \end{array} \right\}$
 $\left. \begin{array}{l} t_{78} = 2,454 \\ * \end{array} \right\}$
 $\left. \begin{array}{l} t_{18} = 8,701 \\ *** \end{array} \right\}$

Abweichend vom bisher festgestellten Verhalten tritt indessen im Stomatalinien-Quotienten eine signifikante Inversion zwischen den Hybriden und *P. silvestris* auf, und zwar weil die eine der beiden *P. silvestris* den für diese Art extrem hohen Wert von 1,29 aufweist (s. Tab. 2, Prov. 12, Nr. 4020).

5.2.5 Chandolin

Aus einem reichhaltigen Zweig- und Zapfenmaterial, das uns aus der Umgebung von Chandolin im Wallis (2000 m ü.M.) zukam, wurden Nadeln von je 1 Berg- und Waldföhre analysiert sowie von 2 weiteren Bäumen, welche aufgrund der Nadelform und -farbe, insbesondere aber aufgrund der seitlich rechtwinklig abstehenden jungen Zäpfchen als Hybriden erachtet wurden (Tab. 1, 2 und 4, Prov. 3). Die Ergebnisse der Nadeluntersuchungen bestätigten diese erste Diagnose, denn die Mittelwerte der beiden Hauptmerkmale sowie des Stomatalinien-Quotienten liegen deutlich intermediär zwischen denjenigen der Elternarten, bei durchwegs sehr stark gesicherten Unterschieden. Eine Inversion tritt

lediglich bei der Harzkanalzahl, und zwar zwischen den Hybriden und *P. silvestris* auf:

	Stomatafrequenz	Querschnittsindex
<i>P. mugo</i>	$40,8 \pm 0,92$ (n=20)	$9,4 \pm 0,96$ (n=5)
Hybriden	$48,2 \pm 0,49$ (n=40)	$16,8 \pm 0,78$ (n=10)
<i>P. silvestris</i>	$59,2 \pm 0,96$ (n=20)	$36,7 \pm 1,59$ (n=5)
	$t_{58} = 7,785$ ***	$t_{13} = 5,712$ ***
	$t_{58} = 11,343$ ***	$t_{13} = 12,750$ ***

	Stomatalinien-Quotient	Harzkanalzahl
<i>P. mugo</i>	$1,43 \pm 0,056$ (n=20)	$4,4 \pm 0,24$ (n=5)
Hybriden	$1,16 \pm 0,024$ (n=40)	$10,7 \pm 0,33$ (n=10)
<i>P. silvestris</i>	$0,98 \pm 0,026$ (n=20)	$9,0 \pm 0,32$ (n=5)
	$t_{58} = 5,236$ ***	$t_{13} = 13,380$ ***
	$t_{58} = 4,655$ ***	$t_{13} = 3,230$ **

5.2.6 Pyrenäen

Im Zusammenhang mit anderweitigen Versuchen wurden 1949 in einem Versuchsgarten bei Zürich zahlreiche aufrechte Bergföhren aus den französischen Ostpyrenäen (Tab. 1, Prov. 1b) durch Saat nachgezogen. Von den jetzt 17jährigen Bäumen steht heute noch ein Dutzend auf dem Areal der Forstlichen Versuchsanstalt bei Birmensdorf, Zürich. In dieser Sämlingspopulation traten auch einzelne auffallend abweichende Formen auf, welche für unseren Zusammenhang insofern von besonderem Interesse waren, als sie praktisch in allen diagnostisch wichtigen Merkmalen eine fast modellmässige Zwischenstellung zwischen *P. mugo* und *P. silvestris* einnehmen. Einzig in den rotundat bis rostrat ausgebildeten Apophysen kommt *P. mugo* noch unverkennbar zum Ausdruck. Von diesen Zwischenformen wurden nun 2 Bäume näher untersucht (Tab. 4, Prov. 1b). Baum Nr. 325 ist einstämmig, von sehr ansprechendem Wuchs (s. Abb. rechts unten in Tafel II) und überragt die gleichaltrigen Spirken aus der nämlichen Nachkommenschaft beträchtlich. Baum Nr. 345 dagegen ist dreistämmig und sehr breitkronig, mit auffallend langen, steifen und gelbgrünen Nadeln. Da das Saatgut ja ausschliesslich von reinen

Spirken gewonnen wurde, wird es sich bei diesen 2 Bäumen mit grosser Wahrscheinlichkeit um spontane F₁-Hybriden handeln.

Von 3 ausgewählten Spirken derselben Sämlingsnachkommenschaft (Tab. 1, Prov. 1 b) unterscheiden sich die beiden mutmasslichen Hybriden in allen 4 Nadelmerkmalen stark bis sehr stark gesichert:

	Stomatafrequenz	Querschnittsindex
<i>P. mugo</i>	$42,2 \pm 0,58$ (n=60)	$6,2 \pm 0,31$ (n=15)
Hybriden	$53,0 \pm 0,70$ (n=40)	$15,3 \pm 1,15$ (n=10)
	$t_{98} = 11,889$ ***	$t_{23} = 9,065$ ***

	Stomatalinien-Quotient	Harzkanalzahl
<i>P. mugo</i>	$1,40 \pm 0,032$ (n=60)	$3,9 \pm 0,16$ (n=15)
Hybriden	$1,28 \pm 0,031$ (n=40)	$4,9 \pm 0,32$ (n=10)
	$t_{98} = 2,480$ **	$t_{23} = 3,062$ **

Leider verfügten wir über kein Vergleichsmaterial von *P. silvestris* derselben Herkunft, doch ist angesichts der bisherigen Untersuchungsergebnisse zweifellos auch eine deutliche Unterscheidung von dieser Elternart anzunehmen.

Intermediäre Formen scheinen nach den Mitteilungen von Gaussen (1931 b) und Flous (1933, 1934) in den Pyrenäen recht häufig vorzukommen. Da diese sogenannten «Pins de Bouget» nur in den Kontaktzonen von *P. mugo* und *P. silvestris* gefunden werden, liegt es nahe, sie als spontane Hybriden zu deuten. Dank der Unterstützung durch das Laboratoire Forestier de Toulouse war es uns möglich, auch Nadeln von 4 «Pins de Bouget» aus dem Vallon de Marcadau (Tab. 4, Prov. 1 a) sowie von 5 Spirken der gleichen Herkunft (Tab. 1, Prov. 1 a) in unsere Untersuchungen einzubeziehen. Wie die nachstehenden Mittelwerte zeigen, verhalten sich die «Pins de Bouget» zu *P. mugo* durchaus im Rahmen der bisher analysierten künstlichen oder spontanen Hybriden, und zwar bei sehr stark gesicherten Unterschieden in allen 4 Nadelmerkmalen:

	Stomatafrequenz	Querschnittsindex
<i>P. mugo</i>	$43,5 \pm 0,34$ (n=100)	$7,2 \pm 0,40$ (n=25)
«Pin de Bouget»	$50,1 \pm 0,36$ (n=80)	$14,0 \pm 0,40$ (n=20)
	$t_{178} = 13,218$ ***	$t_{43} = 11,722$ ***

	Stomatalinien-Quotient	Harzkanalzahl
<i>P. mugo</i>	$1,36 \pm 0,020$ (n=100)	$4,6 \pm 0,22$ (n=25)
«Pin de Bouget»	$1,11 \pm 0,018$ (n=80)	$6,6 \pm 0,40$ (n=20)
	$t_{178} = 6,667$ ***	$t_{43} = 4,510$ ***

Trotz ihrer guten Übereinstimmung mit den andern untersuchten Hybriden wurden die «Pins de Bouget» nicht in die nachfolgenden Vergleiche miteinbezogen, da uns für die Diagnose keine andern Pflanzenteile als die Nadeln vorlagen.

Um die 18 mutmasslich spontanen Hybriden mit allen in Abschnitt 5.1 untersuchten Berg- und Waldföhren vergleichen zu können, muss zunächst wiederum der Einfluss der Höhenlage auf die 4 Nadelmerkmale abgeklärt werden. Während diese Frage bei den durchwegs in tiefer Lage aufgewachsenen künstlichen Hybriden ja nicht untersucht werden konnte, verfügen wir nun über spontane Hybriden aus verschiedener Höhenlage, nämlich die Provenienzen 1 b und 5 mit insgesamt 8 Bäumen aus tiefer Lage und die Provenienzen 2b, 3, 11b und 12 mit insgesamt 10 Bäumen aus hoher Lage. Wie bereits aus den vorhergehenden Untersuchungen hervorgeht, werden bei den spontanen Hybriden *beide* Stomatamerkmale durch die Hochlage modifiziert, wobei sich die aus den Baummittelwerten berechneten Höhenlagen-Mittelwerte stark bis sehr stark gesichert unterscheiden:

	Stomatafrequenz	Stomatalinien-Quotient
Hybriden/Hochlagen (n = 10)	$47,0 \pm 1,10$	$1,18 \pm 0,034$
Hybriden/Tieflagen (n = 8)	$52,1 \pm 1,05$	$1,35 \pm 0,035$
	$t_{16} = 3,789$ **	$t_{16} = 35,913$ ***

In den beiden am Nadelquerschnitt ermittelten Merkmalen erweisen sich die Hybriden dagegen als ebenso indifferent gegenüber der Hochlage wie *P. mugo* oder *P. silvestris*:

	Querschnittsindex	Harzkanalzahl
Hybriden/Hochlagen (n = 10)	$13,8 \pm 0,77$	$7,5 \pm 0,78$
Hybriden/Tieflagen (n = 8)	$14,0 \pm 0,69$	$6,4 \pm 0,92$
	$t_{16} = 0,247$ (0)	$t_{16} = 0,952$ (0)

In letzteren 2 Merkmalen können daher alle 18 spontanen Hybriden mit unseren 66 Berg- und 51 Waldföhren verglichen werden, wobei durchwegs sehr stark gesicherte Unterschiede auftreten:

	Querschnittsindex	Harzkanalzahl
<i>P. mugo</i> (n = 66)	$6,0 \pm 0,23$	$3,8 \pm 0,14$
Hybriden (n = 18)	$13,9 \pm 0,37$	$7,0 \pm 0,59$
<i>P. silvestris</i> (n = 51)	$26,4 \pm 0,71$	$11,9 \pm 0,52$
	$t_{82} = 16,313$ ***	$t_{82} = 7,967$ ***
	$t_{67} = 10,207$ ***	$t_{67} = 5,168$ ***

Ein entsprechender Vergleich der beiden Stomatamerkmale ist dagegen nur getrennt nach Hoch- und Tieflagen möglich, wozu die Provenienzen von *P. mugo* und *P. silvestris* in derselben Weise gruppiert wurden wie schon im Zusammenhang mit den künstlichen Hybriden (s. Abschn. 5.1.1 und 5.1.3) (s. S. 351).

Wie dieser Mittelwertsvergleich zeigt, unterscheiden sich die mutmasslichen Hybriden in der Stomatafrequenz in beiden Lagen von ihren Elternarten stark bis sehr stark gesichert, während im Stomatalinien-Quotienten einzig der Unterschied zwischen Hybriden und *P. silvestris* in der Hochlage nicht signifikant ausfällt (Fehlerwahrscheinlichkeit 20%).

Die deutliche Zwischenstellung, welche die 18 mutmasslichen Hybriden hinsichtlich der untersuchten Nadelmerkmale in beiden Höhenlagen einnehmen, zeigt sich auch in der Reaktion der Stomatamerkmale auf die Höhenlage. Während *P. silvestris* nur mit der Stomatafrequenz, *P. mugo* dagegen nur mit dem Stomatalinien-Quotienten auf die Meereshöhe des

	Stomatafrequenz	Stomatalinien-Quotient
Hochlagen:		
<i>P. mugo</i> (n = 15)	43,7 ± 0,68	1,38 ± 0,042
Hybriden (n = 10)	47,0 ± 1,10	1,18 ± 0,034
<i>P. silvestris</i> (n = 25)	53,0 ± 0,80	1,04 ± 0,046
	$t_{23} = 2,967$ **	$t_{23} = 2,815$ **
	$t_{33} = 4,341$ ***	$t_{33} = 1,649$ (0)

Tieflagen:		
<i>P. mugo</i> (n = 15)	45,2 ± 0,47	1,56 ± 0,049
Hybriden (n = 8)	52,1 ± 1,05	1,35 ± 0,035
<i>P. silvestris</i> (n = 26)	63,5 ± 0,53	1,13 ± 0,016
	$t_{21} = 6,890$ ***	$t_{21} = 2,795$ *
	$t_{32} = 10,166$ ***	$t_{32} = 6,498$ ***

Wuchsortes reagiert, sind diese beiden Verhaltensweisen bei den mutmasslichen Hybriden kombiniert, das heisst in beiden Merkmalen weisen sie in der Hochlage kleinere Werte auf als in der Tieflage. Bei der Stomatafrequenz kommt die Zwischenstellung der Hybriden sogar noch im Ausmass dieser Reaktion zum Ausdruck. Gegenüber in tiefen Lagen erscheint nämlich die Stomatafrequenz in hoher Lage bei *P. silvestris* um 16,5% reduziert, bei den Hybriden dagegen nur um 9,8%.

Die Ergebnisse dieses Abschnittes zeigen also deutlich, dass die mutmasslichen Hybriden hinsichtlich der 4 untersuchten Nadelmerkmale eine den künstlichen Hybriden durchaus analoge Zwischenstellung zwischen *P. mugo* und *P. silvestris* einnehmen.

5.3 Die Korrelation der Nadelmerkmale

Aus den Untersuchungen der Abschnitte 4 und 5 ergibt sich eine ausgesprochen spezifische Prägung der 4 untersuchten Nadelmerkmale in allen 3 Formenkreisen (*P. mugo*, *P. silvestris*, Hybriden). Die Variation dieser Merkmale muss also korreliert erfolgen. Die Abhängigkeit ist in unserem Fall am besten mit einer Rankkorrelation (Kendall, 1955) nachzuweisen, wobei zu prüfen ist, ob auch bei Berücksichtigung aller Versuchsbäume z.B. der Querschnittsindex noch eine Korrelation mit den 3 übrigen Merkmalen ergibt. Der Grad der Korrelation zwischen den jeweils 2 Variablen wird dabei mit Hilfe des Korrelationskoeffizienten

$$R = 1 - \frac{6 (\text{Rankdiff.}^2)}{n (n^2 - 1)}$$

und der entsprechenden Tabellen (Snedecor,

1956) geschätzt. Als Grundlage für die folgenden Berechnungen dienen die Baummittelwerte.

a) *Rankkorrelation zwischen dem Querschnittsindex und der Stomatafrequenz*

Für die Berechnung können alle 66 Bergföhren und alle 18 künstlichen Hybriden, infolge des Höheneinflusses auf die Stomatafrequenz jedoch nur die 26 Waldföhren und 8 spontanen Hybriden aus tiefer Lage berücksichtigt werden. Für diese 118 Bäume ergibt sich eine sehr stark gesicherte Korrelation:

$$R = 1 - \frac{6 (21\ 224)}{118 (13\ 923)} = 0,9225 \quad ***$$

b) *Rankkorrelation zwischen dem Querschnittsindex und der Harzkanalzahl*

Da beide Merkmale von der Höhenlage des Wuchsortes unabhängig sind, können alle 66 Bergföhren, 51 Waldföhren und 36 Hybriden einbezogen werden. Für diese 153 Bäume ergibt sich ebenfalls eine sehr stark gesicherte Korrelation:

$$R = 1 - \frac{6 (191\ 593)}{153 (23\ 408)} = 0,6790 \quad ***$$

c) *Rankkorrelation zwischen dem Querschnittsindex und dem Stomatalinien-Quotienten*

Infolge des Höheneinflusses auf den Stomatalinien-Quotienten bei *P. mugo* und den Hybriden sollten hier eigentlich nur deren Tieflagenherkünfte berücksichtigt werden. Da aber nur 15 Spirken aus tiefer Lage verfügbar sind, wurde in diesem Fall der Höheneinfluss zugunsten einer grösseren Anzahl Versuchsbäume vernachlässigt und mit allen 66 Bergföhren, 51 Waldföhren und 36 Hybriden, also insgesamt 153 Bäumen gerechnet. Trotz diesem Vorgehen ergibt sich wiederum eine sehr stark gesicherte (inverse) Korrelation:

$$R = 1 - \frac{6 (123\ 918)}{153 (23\ 408)} = 0,7924 \quad ***$$

6. Diskussion

Die Merkmale: Die vorliegende Untersuchung erweist zunächst die gute Eignung der 4 untersuchten Nadelmerkmale im Hinblick auf eine eindeutige Kennzeichnung und signifikante Unterscheidung von *P. mugo* und *P. silvestris*. Nach möglichst weitgehender Einschränkung der durch

äussere Ursachen, wie Nadeljahrgang, Nadeltopographie, Lichtexposition und Höhenlage, bedingten Variation verbleibt bei allen Merkmalen eine überraschend geringe intraspezifische Streuung. Bei beiden Arten beträgt z.B. der Variabilitätskoeffizient für die aus den Baummittelwerten berechneten Gesamtmittel stets weniger als 5%.

Unter Berücksichtigung der verschiedenen Vor- und Nachteile der einzelnen Merkmale erweist sich der Querschnittsindex $\frac{b \cdot d}{h}$ als das unserer Zielsetzung am besten entsprechende Merkmal. Vor allem unterscheiden sich darin die 2 Föhrenarten ausgeprägter als in den 3 andern Merkmalen. Im Durchschnitt aller untersuchten Bäume erreicht der Querschnittsindex bei *P. silvestris* den 4,4fachen Betrag des *P.-mugo*-Wertes, während dieser Faktor bei der Harzkanalzahl 3,1 und bei der Stomatafrequenz sowie dem Stomatalinien-Quotienten nur 1,4 beträgt. Das dadurch bedingte breite, interspezifische «Zwischenfeld» erleichtert ganz besonders das Erkennen von Hybriden aufgrund intermediärer Merkmalsprägungen. Ein weiterer, wesentlicher Vorteil dieses gewissermassen konstruierten und ökologisch wohl indifferenten Ausdrucks besteht darin, dass die Gesamtproportion trotz umweltsbedingter Änderung der einzelnen Komponenten, wie Nadelbreite und -höhe, praktisch konstant bleibt. Auch die festgestellte Verflachungstendenz der Nadeln bei hochgelegenen Bergföhren vermag jedenfalls keinen signifikanten Einfluss der Höhenlage zu bewirken.

Im Unterschied zum Querschnittsindex stellt die Stomatafrequenz zweifellos ein ökologisch wichtiges Merkmal dar, das für den Gasaustausch und die Transpiration von unmittelbarer Bedeutung ist und daher auch dem Einfluss entsprechender Umweltsfaktoren unterliegt. So kann beispielsweise durch Erhöhung der Insolation und Temperatur, aber auch durch Wassermangel allgemein eine Vergrösserung der Stomatafrequenz bewirkt werden (Stålfelt, 1956). Gleichlautende Ergebnisse zeigen auch unsere Voruntersuchungen an Licht- und Schattennadeln sowie über den Einfluss des warm-trockenen Sommers 1964 und des kühl-nassen Sommers 1965 auf die entsprechenden Nadeljahrgänge. Als erhebliche Komplikation für unsere vergleichenden Untersuchungen erwies sich aber vor allem die bei *P. silvestris* ausgeprägte Abhängigkeit der Stomatafrequenz von der Höhenlage des Wuchsortes, da in Hochlagen signifikant kleinere Werte auftreten als in tiefen und mittleren Lagen. Da derselbe Effekt auch durch das hochnordische Klima bewirkt wird, liegt es nahe, den dafür verantwortlichen Klimafaktor in der Temperatur zu vermuten, welche sich ja an beiden Orten im Minimum befindet.

Unsere Ergebnisse weisen nun darauf hin, dass die von Mergen (1958) an *Pinus elliottii* Engelm. festgestellte relative Umweltsunab-

hängigkeit der Stomatafrequenz, jedenfalls nicht auch für *P. silvestris* gilt. Um dieses Merkmal vorbehaltlos als diagnostisches Hilfsmittel in Verbindung mit *P. silvestris* und Hybriden benutzen zu können, sollten die zu vergleichenden Bäume beziehungsweise deren vegetative Kopien daher in gleichen Höhenlagen kultiviert werden. Vermutlich dürfte es bereits genügen, wenn dazu die Pflanzen nur während der Bildungszeit und Ausreifung des zu untersuchenden Nadeljahrganges am selben Standort wachsen, und zwar am besten in Niederungen, weil die spezifischen Unterschiede unter günstigen Wuchsbedingungen am stärksten hervortreten.

Im Gegensatz zu *P. silvestris* zeigt nun *P. mugo* weder einen signifikanten reduzierenden Einfluss der Höhenlage auf die Stomatafrequenz noch eine Frequenzerhöhung im warm-trockenen Sommer 1964 gegenüber dem kühl-nassen Sommer 1965. Es wäre naheliegend, ihre ausgeprägte Milieunempfindlichkeit in diesem physiologisch wichtigen Merkmal irgendwie mit ihrer allgemein hohen klimatischen Indifferenz zu erklären. Nun ist aber auch die Zahl der Stomatalinien variabel, weshalb die Stomatafrequenz (je Stomatalinie) allein keine ausreichende Auskunft über die gesamte Stomatazahl der Nadel vermitteln kann. Eine bessere Vergleichsbasis stellt z. B. die gesamte Stomatazahl des mittleren, 5 mm langen Nadelausschnittes dar, welche durch Multiplikation der Stomatafrequenz mit der Zahl der Stomatalinien erhalten wird. Wie aus nachstehender Zusammenstellung aus allen verfügbaren Werten ersichtlich ist, wird bei *P. mugo* die Linienzahl in der Hochlage wesentlich stärker reduziert als bei *P. silvestris*. Die gesamte Stomatazahl nimmt infolgedessen auch bei *P. mugo* mit der Meereshöhe ab (18%), wenn auch etwas weniger als bei *P. silvestris* (24%):

	<i>Pinus mugo</i>		<i>Pinus silvestris</i>	
	Tieflage	Hochlage	Tieflage	Hochlage
Stomatafrequenz je 5 mm Stomatalinie	45,2 (= 100 %)	43,7 (= 97 %)	63,5 (= 100 %)	53,0 (= 83 %)
Anzahl Stomatalinien	17,1 (= 100 %)	14,6 (= 85 %)	25,8 (= 100 %)	23,5 (= 91 %)
Anzahl Stomata je 5 mm Nadellänge	773 (= 100 %)	638 (= 82 %)	1638 (= 100 %)	1246 (= 76 %)

Die geringere Abhängigkeit der *P. mugo* von der Höhenlage des Wuchsortes kommt also auch in der gesamten Stomatazahl zum Ausdruck. Als diagnostisches Merkmal im Sinne der Versuchsfrage wäre die auf diese Weise geschätzte Stomatazahl indessen nicht besonders geeignet, da die Linienzahl mit dem Individuum und der Nadelgrösse stark variiert.

Die aufgrund der beiden Hauptmerkmale erhaltenen Resultate werden auch durch die 2 Nebenmerkmale sehr gut bestätigt, namentlich was die spezifische Differenzierung der beiden Föhrenarten betrifft. Die intermediäre Merkmalsbildung bei den Hybriden kommt zwar in den Mittelwerten ebenfalls deutlich zum Ausdruck, doch treten hier auch Einzelwerte auf, die ganz im Bereich von *P. mugo* oder *P. silvestris* liegen. Speziell die Harzkanalzahl gilt bekanntlich als nur bedingt geeignet für diagnostische Zwecke, da sie von verschiedenen äussern und innern Faktoren abhängig ist, unter anderem auch von der Grösse des Nadelquerschnitts. Für vergleichende Untersuchungen müsste letztere daher eigentlich durch einen entsprechenden Reduktionsfaktor berücksichtigt werden (Clavadetscher, im Druck), was in unserem Fall jedoch vernachlässigt wurde. Der Stomatalinien-Quotient schliesslich liefert neben sehr spezifischen Durchschnittswerten ein interessantes Nebenergebnis, da er sich nur bei *P. mugo* als von der Höhenlage abhängig erweist. Es liegt hier also gewissermassen ein Gegenstück zum Verhalten der Stomatafrequenz bei *P. silvestris* vor.

Sowohl die nach den Merkmalen getrennt durchgeführten Vergleiche zwischen den 3 Formenkreisen als insbesondere auch die hoch gesicherten Rankkorrelationen zeigen deutlich, dass alle 4 untersuchten Merkmale spezifisch geprägt werden und parallel von der einen Art zur anderen variieren.

Die Hybriden: Hinsichtlich des intermediären Verhaltens in den untersuchten Nadelmerkmalen stimmen die nach habituellen und makroskopischen Kriterien ausgelesenen Übergangsformen so weitgehend mit den künstlich hergestellten F_1 -Hybriden überein, dass sie mit hinreichender Sicherheit als spontane Hybriden zwischen *P. mugo* und *P. silvestris* aufgefasst werden dürfen. Dafür spricht auch die Tatsache, dass jedenfalls solche Übergangsformen bisher nie isoliert in ausgedehnten, reinen Berg- oder Waldföhrenbeständen gefunden wurden, sondern stets nur in der Kontaktzone der beiden Elternarten, wo ein ausreichendes Angebot an artfremdem Nahpollen gewährleistet zu sein scheint. Ein gewichtiges Argument liefert schliesslich auch die Vererbung der Abhängigkeit von der Höhenlage der beiden Stomatamerkmale. Während die Stomatafrequenz nur bei *P. silvestris* mit einer Wertabnahme auf die Hochlage reagiert, der Stomatalinien-Quotient dagegen nur bei *P. mugo*, treten diese beiden spezifischen Reaktionsweisen der Elternarten bei den Hybri-

den kombiniert auf. Die Vererbung dieser Abhängigkeit erfolgt also dominant.

Die grosse Formenmannigfaltigkeit in den verschiedenen Kontaktgebieten der beiden Föhrenarten ist also zweifellos auf ein fortgesetztes Eindringen von Genen der einen Art in die andere durch interspezifische Hybridisierung zurückzuführen. Diese Introgressionen führten schliesslich zu den heute vorliegenden lokalen Hybridschwärmen, die neben den Elternarten vermutlich nicht nur F_1 -Hybriden umfassen, sondern auch weitere Kreuzungsgenerationen sowie Rückkreuzungen zu den Elternarten. Dass nun die untersuchten Nadelmerkmale auch bei den spontanen Hybriden intermediär geprägt sind, weist auf eine Steuerung durch eine grössere Zahl von Genen hin, was ja bei quantitativen Eigenschaften normalerweise der Fall ist. Indessen ist über den tatsächlichen Hybridstatus unserer vorwiegend nach qualitativen Eigenschaften ausgewählten spontanen Hybriden nichts bekannt. Erst die eingeleiteten Kreuzungsexperimente werden zu dieser Frage mehr Informationen liefern können.

Dass übrigens *P. mugo* nicht nur mit der Engadiner Föhre (*P. silvestris engadinensis* Heer) hybridisiert, wie Christ (1864) und Liese (1927) annahmen, sondern auch mit andern Waldföhrenrassen, beweist das Vorkommen von Hybriden in den Pyrenäen und Westalpen sowie besonders dasjenige in tiefer Lage am Uto. Aber schon die erfolgreiche Verwendung von Waldföhren aus Tieflagen bei der Herstellung der uns vorgelegenen künstlichen Kreuzungen liess mindestens vermuten, dass auch spontane Kreuzungen nicht nur mit Engadiner Föhren vorkommen dürften. Diese ältere Ansicht ist wohl darauf zurückzuführen, dass die Engadiner Föhre ihrerseits bereits im Verdacht stand, von *P. mugo* introgressiert zu sein, wofür jedoch die vorliegenden Untersuchungen keinerlei Anhaltspunkte liefern. Ebenso wenig lässt sich ferner aus unseren Ergebnissen ein hybrider Status der aufrechten, baumförmigen *P. mugo* nachweisen, wie das z. B. Gams (1930) und Schmid (1938, 1951) vermuten. In keinem der untersuchten Nadelmerkmale wurde ein auch nur annähernd signifikanter Unterschied zwischen Spirken und Legföhren gefunden. Abgesehen vom Verzweigungstyp sowie der Häufigkeit, mit der bestimmte Zapfenformen auf den verschiedenen Wuchsformen vorkommen, liegt lediglich ein Unterschied in der geographischen Verbreitung vor, welche bekanntlich im Osten ein Massenzentrum für die Legföhre, im Westen dagegen für die Spirke aufweist. Eine gewisse genetisch bedingte Variabilität scheint jedoch auch innerhalb der beiden Wuchsformen vorzuliegen, was angesichts ihrer ausgedehnten West-Ost-Verbreitung durchaus verständlich wäre. So erreichen beispielsweise westliche Spirken nicht nur grössere Baumdimensionen (s. Abb. oben rechts in Tafel II), sondern bilden auch dichtere Kronen als etwa diejenigen der Schweizer Alpen oder gar der voralpinen Reliktföhrenwälder. Diese

grössere Kronendichte, die übrigens auch bei hier aufgewachsenen Bäumen westlicher Herkunft noch deutlich zum Ausdruck kommt (s. Abb. unten links in Tafel II), steht zweifellos im Zusammenhang mit einer grösseren Seitenschattentoleranz. Nicht durchforstete Spirkenaltbestände beispielsweise in der Briançonnais der französischen Westalpen erschienen uns denn auch deutlich dichter und dunkler als etwa im Fuorngebiet des Schweizerischen Nationalparks. Ferner weisen auch entsprechende Nadeluntersuchungen darauf hin, dass eine genetische Differenzierung der Spirke in geographisch-klimatische Rassen durchaus in Betracht zu ziehen ist. Zwischen den 10 westlichsten und 10 östlichsten Spirken unseres Versuchsmaterials ergab sich nämlich ein bei $P = 0,05$ signifikanter Unterschied in den beiden Hauptmerkmalen:

	Stomatafrequenz	Querschnittsindex
Spirken/Westen (n = 10)	$44,8 \pm 0,73$	$7,3 \pm 0,50$
Spirken/Osten (n = 10)	$42,5 \pm 0,71$	$5,4 \pm 0,50$

} *

Dieses Nebenergebnis ist indessen nur als Hinweis zu bewerten, denn unser Versuchsmaterial, das ja nicht speziell im Hinblick auf diese Frage ausgewählt wurde, reicht nicht aus, um allfällige geographisch-klimatische Rassen oder gar eine klinale Variation von West nach Ost sicher nachzuweisen.

Die hier nur mehr angedeutete Rassenfrage bei *P. mugo* sowie natürlich auch bei der in dieser Hinsicht viel besser untersuchten *P. silvestris* wird namentlich dann bei der künstlichen Kreuzung mit wirtschaftlicher Zielsetzung zu berücksichtigen sein. Es ist durchaus denkbar, dass geeignete Kombinationskreuzungen wesentliche waldbauliche Vorteile aufweisen könnten. Auch bestehen bereits Hinweise für ein überlegenes Wachstum gewisser Hybriden gegenüber *P. mugo*. Es sei in diesem Zusammenhang etwa an den Hybriden Nr. 325 aus den Pyrenäen erinnert, der in seiner Wuchsleistung die gleichaltrigen Bergföhren seiner unmittelbaren Umgebung beträchtlich übertrifft. Aus den Pyrenäen berichtet ferner auch Flous (1933), dass die höchstwahrscheinlich hybridogene «Pin de Bouget» stets durch ihre Grösse auffalle. Aber auch im Praspöl oder Briançonnais finden sich nicht selten «Zwischenformen» von unverkennbar überdurchschnittlicher Wuchsleistung.

Zusammenfassung

Mit vorliegender Arbeit wurde versucht, spontane «Zwischenformen» von *Pinus mugo* Turra und *Pinus silvestris* L. aufgrund von quantitativen Nadeleigenschaften und durch Vergleich mit künstlich hergestellten Hybriden als natürlich entstandene hybridogene Formen nachzuweisen. Die Analyse von 4 mikroskopischen Nadelmerkmalen ergab im wesentlichen folgende Resultate:

1. Die Nadeln von *Pinus mugo* weisen eine kleinere Stomatafrequenz (je 5 mm Stomatalinie), einen kleineren Querschnittsindex

$$\frac{\text{Breite} \times \text{Abstand zw. Gefässbündeln}}{\text{Höhe}},$$

eine kleinere Harzkanalzahl sowie einen grösseren Stomatalinien-Quotienten $\frac{\text{dorsal}}{\text{ventral}}$ auf als von *Pinus silvestris*, während sich die künstlichen Hybriden in diesen 4 Merkmalen intermediär verhalten.

2. Durch die Höhenlage des Wuchsortes werden nur die beiden Stomatamerkmale signifikant modifiziert, wobei aber beide Föhrenarten völlig verschieden reagieren: Bei *Pinus silvestris* bewirkt die Hochlage eine Reduktion der Stomatafrequenz, bei *Pinus mugo* dagegen eine Reduktion des Stomatalinien-Quotienten.
3. Die in verschiedenen Kontaktgebieten der beiden Elternarten gefundenen habituellen «Zwischenformen» zeigen nicht nur eine den künstlichen Hybriden analoge intermediäre Prägung der untersuchten Nadelmerkmale, sondern erweisen sich zudem in *beiden* Stomatamerkmalen als von der Höhenlage abhängig. Die fraglichen Formen müssen daher als natürliche Hybriden von *Pinus mugo* und *Pinus silvestris* aufgefasst werden.

Résumé

Ce travail cherche à prouver que des formes intermédiaires spontanées entre *Pinus mugo* Turra et *Pinus silvestris* L. sont des hybrides naturels. La méthode de recherche utilisée est basée sur les propriétés quantitatives des aiguilles et sur la comparaison avec des hybrides artificiels. L'analyse de quatre propriétés microscopiques des aiguilles donne les résultats suivants:

- 1° Par rapport au *Pinus silvestris*, les aiguilles de *Pinus mugo* sont caractérisées par une plus petite fréquence de stomates (par ligne de 5 mm),

un plus petit nombre de canaux résinifères, un plus petit index de section transversale

$$\frac{\text{largeur} \times \text{distance entre les vaisseaux fasciculés}}{\text{hauteur}}$$

et un plus grand quotient des lignes des stomates $\left(\frac{\text{dorsale}}{\text{ventrale}}\right)$, tandis que les hybrides artificiels sont intermédiaires.

- 2° L'altitude de la station n'influence que les caractéristiques des stomates. Les deux espèces de pin réagissent cependant d'une façon différente: Les stations élevées provoquent une réduction de la fréquence des stomates chez *Pinus silvestris*, alors qu'elles entraînent une réduction du quotient des lignes des stomates chez *Pinus mugo*.
- 3° Les formes intermédiaires des zones de contact des deux populations parentes montrent non seulement des caractères intermédiaires des aiguilles analogues aux hybrides artificiels mais encore que les deux caractéristiques des stomates sont dépendantes de l'altitude de la station. C'est pourquoi les formes douteuses doivent être considérées comme hybrides naturels de *Pinus mugo* et de *Pinus silvestris*.

Summary

In the present investigations an attempt was made to verify spontaneous transition forms between *Pinus mugo* Turra and *Pinus silvestris* L. as natural hybrids by means of quantitative needle characteristics and by comparing these putative hybrids with those from controlled pollination. The analysis of 4 microscopic characteristics gave the following results:

1. Needles of *Pinus mugo* show a lower frequency of the stomates (per 5 mm row), a smaller cross-section index

$$\left(\frac{\text{width} \times \text{distance between vascular bundles}}{\text{height}}\right),$$

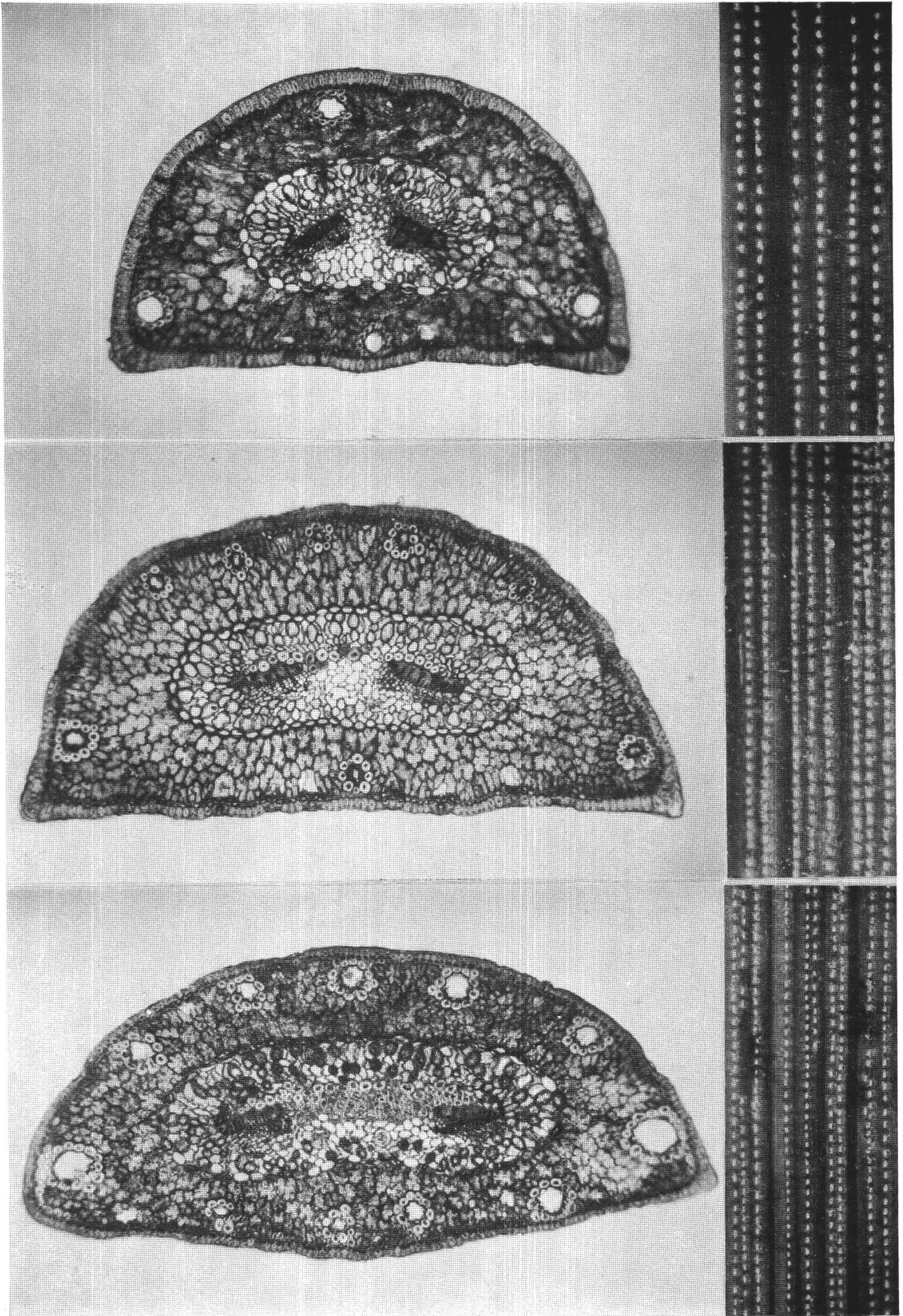
a smaller number of resin ducts as well as a larger quotient of the stomatal rows $\left(\frac{\text{dorsal}}{\text{ventral}}\right)$ than *Pinus silvestris*, while the artificial hybrids show intermediate values in these characteristics.

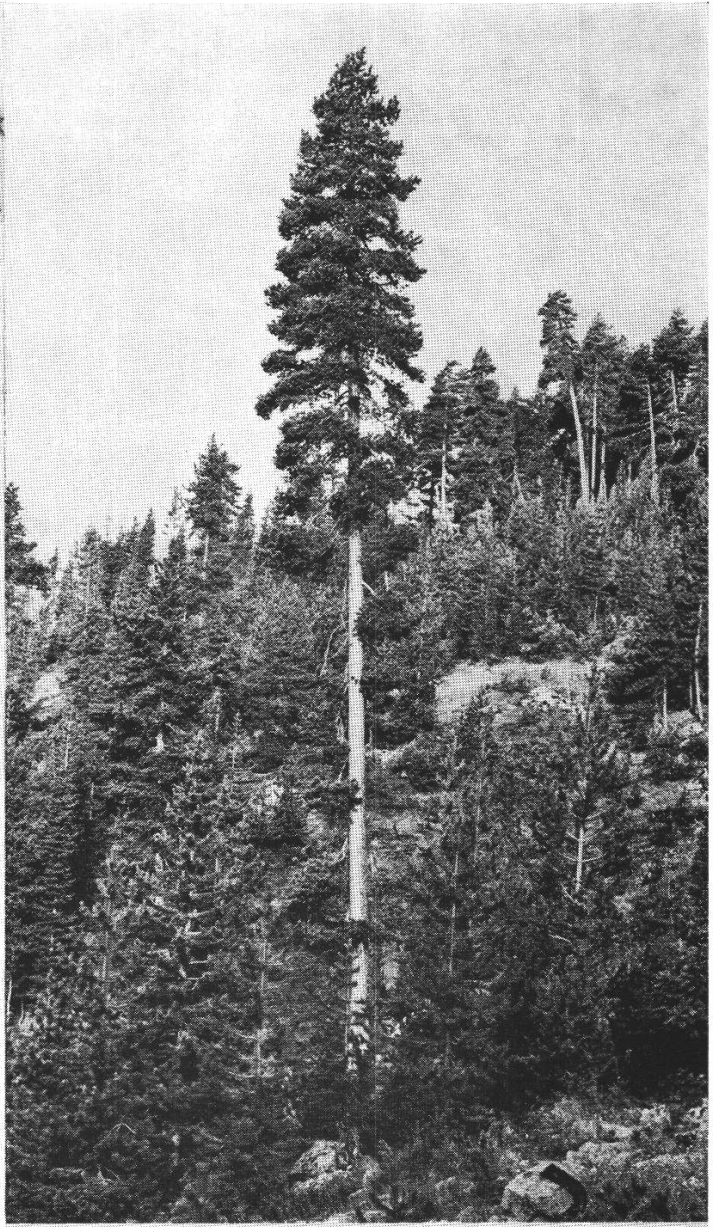
2. Only the stomate characteristics are modified by high altitude, but the reaction is different in both species: in *Pinus silvestris* a high altitude causes a reduction of the stomate frequency whereas in *Pinus mugo* it causes a reduction of the quotient of the stomatal rows.

3. Putative hybrids from areas where both parental species join behave intermediate in the investigated needle characteristics like artificial hybrids. Furthermore, they show a clear dependance on high altitude in *both* stomate characteristics. Therefore, the transition forms in question are considered to be natural hybrids of *Pinus mugo* and *Pinus silvestris*.

Literaturverzeichnis

- Brügger Ch. 1886. Mitteilungen über neue und kritische Formen der Bündner- und Nachbarflora. Jahresber. d. Naturforsch. Ges. Graubündens **29**, 46–178.
- Brunies S. 1906. Die Flora des Ofengebietes. Chur.
- 1918. Der Schweizerische Nationalpark. Basel.
- Burger H. 1931. Einfluss des Samens auf die Eigenschaften forstlicher Holzgewächse. Die Föhre. Mitt. Schweiz. Anstalt f. d. forstl. Versuchswesen **16**, 153–230.
- Christ H. 1864. Beiträge zur Kenntnis der europäischen *Pinus*-Arten. Flora **10**, 147–158.
- Clavadetscher H. (im Druck). Morphologische Untersuchungen an Nadeln und Zapfen von Föhre (*Pinus silvestris* L.) verschiedener Provenienz. Diss. ETH.
- Dengler A. 1932. Künstliche Bestäubungsversuche an Kiefern. Zschr. f. Forst- u. Jagdwesen **64**, 513–555.
- 1939. Über die Entwicklung künstlicher Kiefernkreuzungen. Zschr. f. Forst- u. Jagdwesen **71**, 457–485.
- 1942. Herkunfts- und Kreuzungsversuche im Versuchsgarten des Waldbauinstituts Eberswalde. Mitt. Dtsch. Dendr. Ges. **55**, 157–169.
- Fankhauser F. 1926. Beiträge zur Kenntnis der Bergkiefer. Festschrift zum 50jährigen Bestehen der Eidg. Inspektion für Forstwesen, Jagd und Fischerei, 65–126.
- Flous F. 1933. Les pins montagnards et subalpins des Pyrénées. Trav. du Lab. forest. de Toulouse, tome **1**, vol. 1, art. 26, 1–10.
- 1934. La question des pins sylvestres aux Pyrénées. Trav. du Lab. forest. de Toulouse, tome **1**, vol. 2, art. 1, 1–12.
- Focke L. 1881. Pflanzenmischlinge. Berlin.
- Fowler D.P. und C. Heimbürger. 1958. The Hybrid *Pinus peuce* Griseb. × *Pinus strobus* L. Silvae Genetica **7**, 81–86.
- Gams H. 1928/29. Remarques ultérieures sur l'histoire des Pinaies du Valais comparées à celle de l'Europe orientale. Bull. Murith. **46**.
- 1930. Über Reliktföhrenwälder und das Dolomitphänomen. Veröff. d. Geobot. Inst. Rübel, Heft 6.
- Gaussen H. 1931b. Les Forêts de la vallée d'Aure. Trav. du Lab. forest. de Toulouse, tome **3**, art. 9, 1–10.
- Hess E. 1921. Forstbotanische Monographie des Oberhasli von Interlaken bis zur Grimsel. Diss. ETH.
- Kendall M.G. 1955. Rank Correlation Methods. London.
- Liese J. 1927. Zur Frage der Bastardbildung zwischen *Pinus silvestris* und *montana*. Forstarchiv **3**, 202–205.
- Lüdi W. 1929. Ist unsere Bergföhre ein Bastard? Mitt. Naturf. Ges. Bern, 1929, 1–4.
- Marcet E. 1961. Taxonomische Untersuchungen in der Sektion *Leuce* Duby der Gattung *Populus* L. Mitt. Schweiz. Anst. f. d. forstl. Versuchswesen **37**, 269–329.





- Mayr H. 1906. Fremdländische Wald- und Parkbäume. Berlin.
- Mergen F. 1958. Genetic Variation in Needle Characteristics of Slash Pine and in some of its Hybrids. *Silvae Genetica* 7, 1-9.
- 1959. Applicability of the Distribution of Stomates to verify Pine Hybrids. *Silvae Genetica* 8, 107-109.
- Müller P.E. 1887. Om Bjergfyrren (*Pinus montana* Mill.). Kopenhagen.
- Neger F.W. 1913. Die nordische oder Lapplandkiefer. *Tharandter Forstl. Jahrb.* 64, 101-125.
- Petersen O.G. 1903. *Tidsskrift for Skovvaesen* 15 B.
- Pillichody A. 1908. Über die Bergkiefer im Jura und ihre Verwendung bei Aufforstungen von Frostlöchern. *Schweiz. Zschr. f. Forstwesen* 59, 175-181.
- Rubner K. 1957. Über Kiefernrasen, insbesondere die nordostbayerische Höhenkiefer. *Forstarchiv* 28, 1-8.
- Schmid E. 1936. Die Reliktföhrenwälder der Alpen. Beiträge zur geobot. Landesaufnahme der Schweiz, Heft 21.
- 1951. Die aufrechten Bergföhren in der Schweiz. *Schweiz. Beiträge zur Dendrologie* 3, 9-13.
- Schütt P. und H.H.Hattemer. 1959. Die Eignung von Merkmalen des Nadelquerschnittes für die Kiefern-Bastarddiagnose. *Silvae Genetica* 8, 93-99.
- Shaw G.R. 1914. The Genus *Pinus*. Publ. of the Arnold Arboretum No. 5.
- Snedecor G.W. 1956. *Statistical Methods*. Iowa State College Press.
- Stälfelt M.G. 1956. Morphologie und Anatomie des Blattes als Transpirationsorgan. *Handbuch der Pflanzenphysiologie* Bd. 3, Berlin, Göttingen, Heidelberg. 324-341.
- Steven H.M. und A. Carlisle. 1959. The native Pinewoods of Scotland. Edinburgh, London.
- Tubeuf K. von. 1912. Die Wuchsformen der Bergkiefer, *Pinus montana*. *Mitt. Dtsch. Dendr. Ges.* 21, 141-148.
- 1913. Vegetationsbilder. I. *Pinus montana* Mill. *Naturwiss. Zschr. f. Forst- u. Landwirtschaft.* 11, 185-224.
- Vierhapper F. 1915. Zirbe und Bergkiefer in unsren Alpen. *Zschr. d. dtsh. u. österr. Alpenvereins* 6, 26.
- Wieser R.F. 1956. Alpine Kiefernrasen. *Allg. Forstzeitung* 67, 199-200.
- Willkomm M. 1861. Beiträge zur Forstbotanik I. Versuch einer Monographie der europäischen Krummholzkiefern. *Jahrbuch d. Forstakad. Tharandt* 14, 166-258.
- Zederbauer E. 1911. Einige Versuche mit der Bergföhre. *Zentralbl. f. d. ges. Forstwesen* 37, 298-310.

Tafel I

- Links: Nadelquerschnitte von *Pinus mugo* (oben), eines Hybriden (Mitte) und von *Pinus silvestris* (unten). Vergrößerung 55 ×
- Rechts: Spaltöffnungen auf der Nadelinnenseite von *Pinus mugo* (oben), eines Hybriden (Mitte) und von *Pinus silvestris* (unten). Vergrößerung 22 ×

Tafel II

- Oben links: Alte *Pinus mugo* mit föhrenähnlicher Borke
- Oben rechts: *Pinus mugo* in den Westalpen
- Unten links: Dichtkronige *Pinus mugo* aus den Pyrenäen
- Unten rechts: Natürlicher Hybride Nr. 325

Alle Fotos vom Verfasser