Auffallende Heterophyllie (Verschiedenblättrigkeit) bei der Espe (Populus tremula)

VON GEORG SPITZLBERGER

1. Der entwicklungsgeschichtliche Zusammenhang

Auch die Pflanzenwelt hat ihre Geschichte, die in der seit rund 3 Milliarden Jahren sich vollziehenden Evolution des Lebens auf dieser Erde ein nicht minder faszinierendes Geschehen darstellt wie die Entwicklung der Tierwelt, der auch das Lebewesen Mensch sein Dasein verdankt. Das Fortschreiten von einfachen zu komplizierteren Formen, das in allen Bereichen festzustellen ist, geschieht dabei nahezu gesetzmäßig in den jüngeren Perioden in immer kürzer werdenden Zeitabschnitten. Das bedeutet im Hinblick auf die Pflanzenwelt, daß die heute die Vegetation der Erde bestimmenden *Angiospermen* oder Bedecktsamer (vereinfacht auch oft Blütenpflanzen genannt) im Gegensatz zu den weitaus älteren *Gymnospermen* (Nacktsamern), *Pteridophyten* (Farnartigen) und den noch älteren *Thallophyten* (z. B. Algen), die bis ins Präkambrium (600 - 700 Mill. Jahre) zurückreichen, ihre ersten Vorläufer erst in der Triaszeit und im Jura (225 - 140 Mill. Jahre) hatten und schließlich erst seit der Oberen Kreide (100 Mill. Jahre) und besonders im Tertiär seit 70 Millionen Jahren eine geradezu „explosionsartige" Entwicklung bis zu heute rund 260000 bekannten Arten erfahren haben.

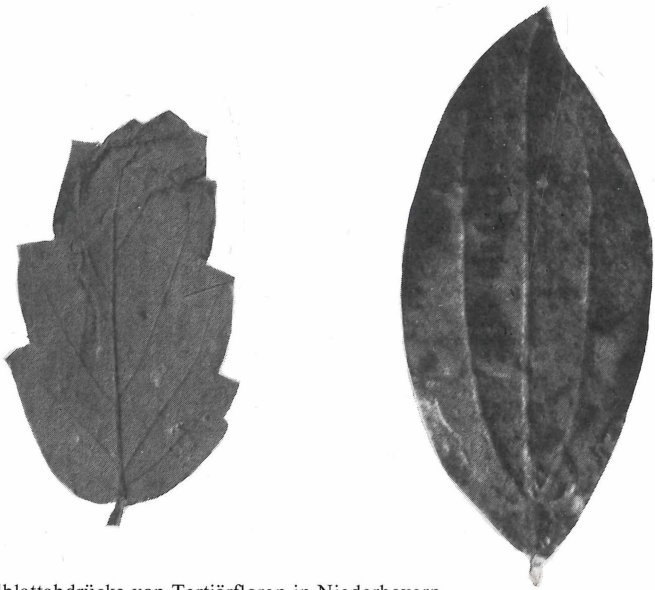
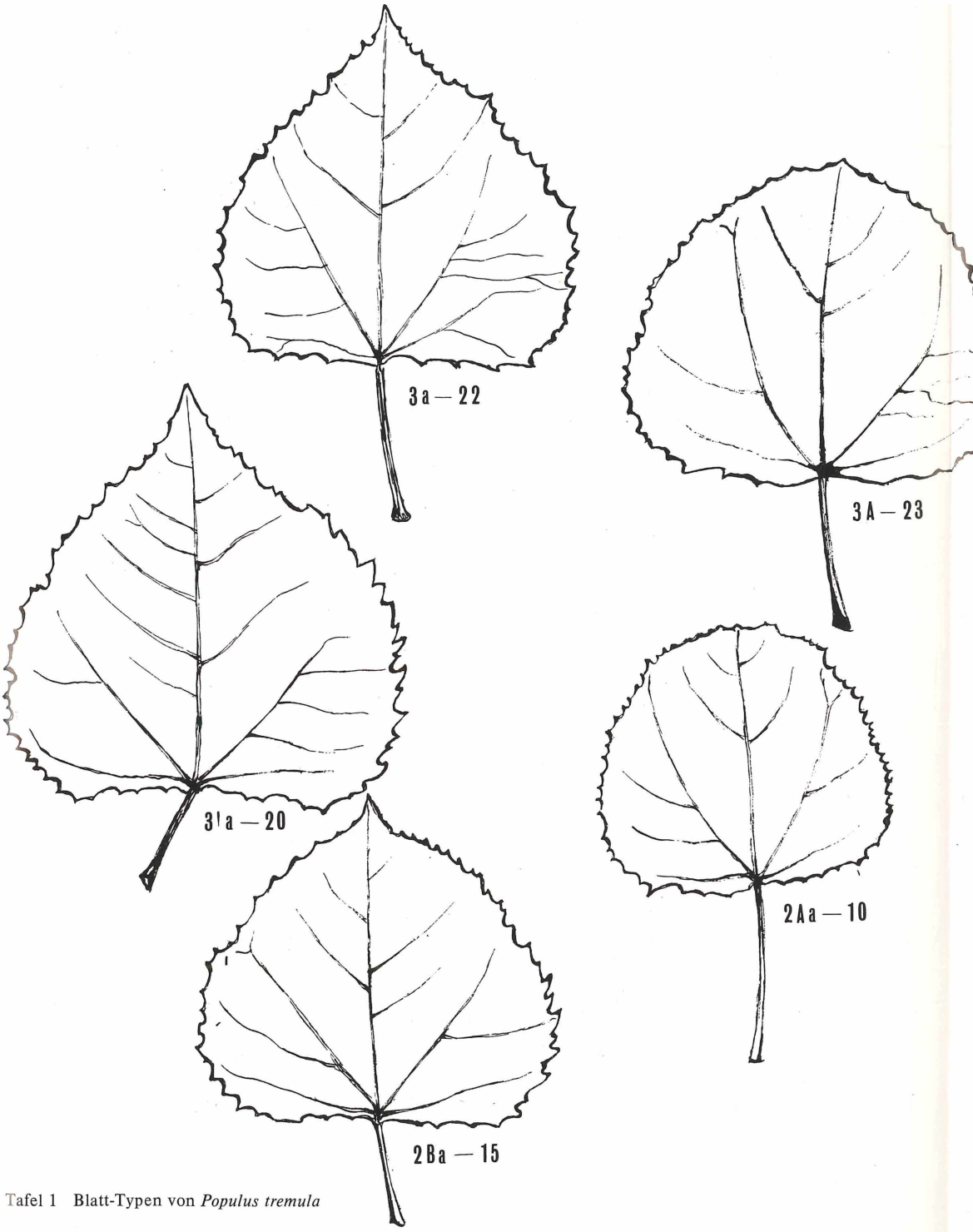
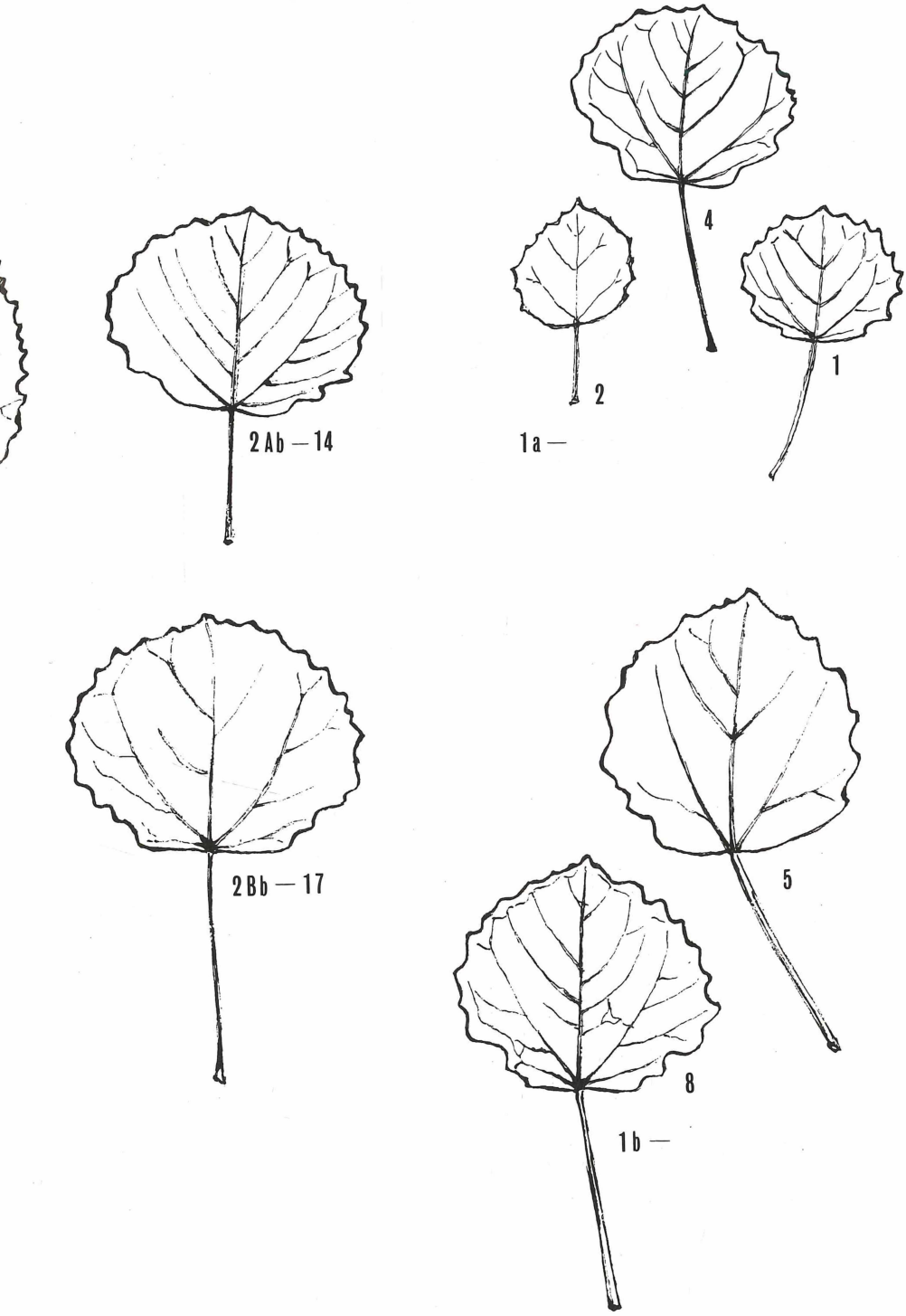
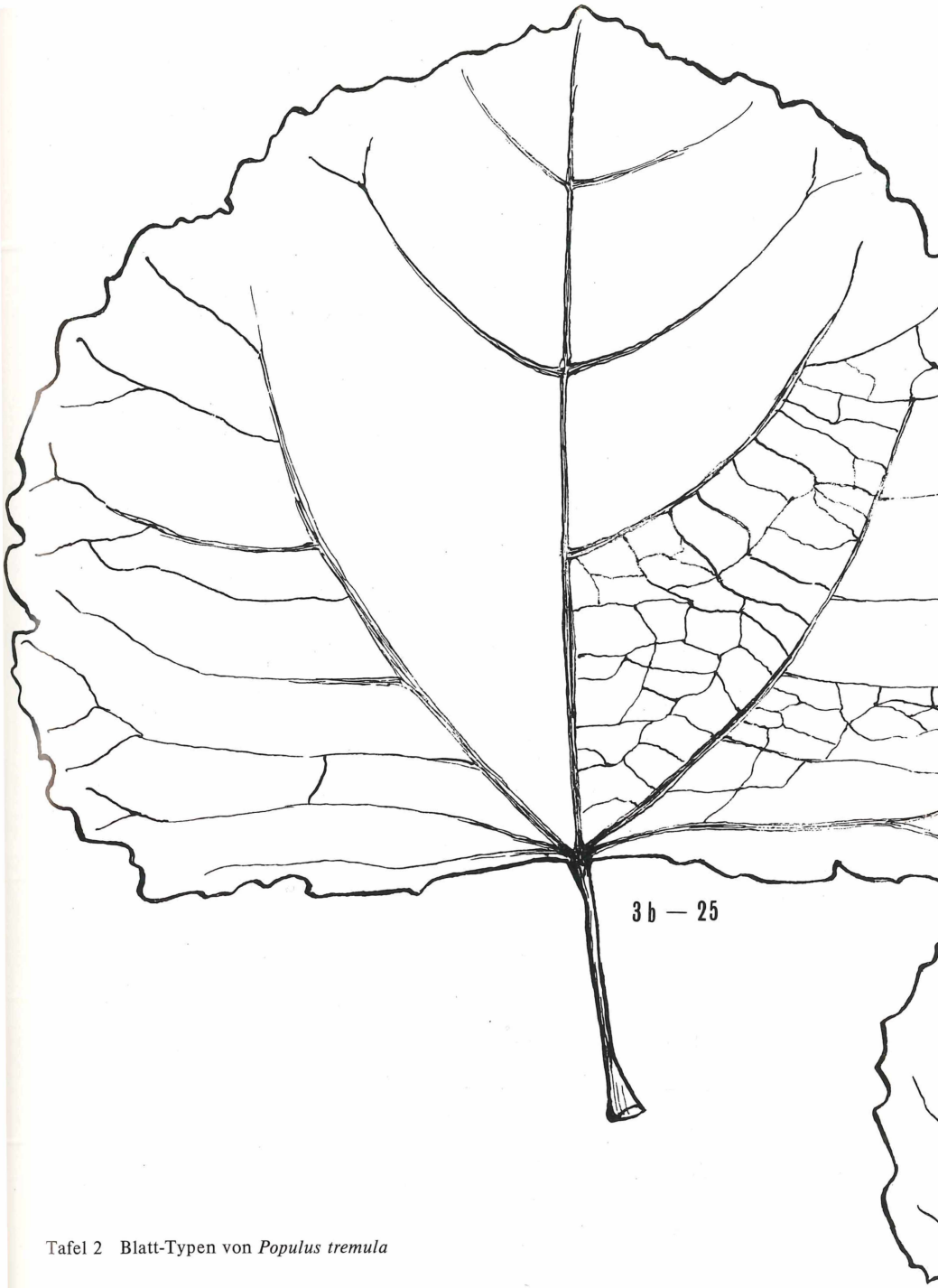


Abb. 1 Einzelblattabdrücke von Tertiärfloren in Niederbayern
a) Achldorf, Ldkr., Landshut: *Zelkova sp.*, eine den Ulmen verwandte heute nur mehr auf Kreta, im Kaukasus und in ost- und Mittelasien vorkommende Gattung; M 5:3
b) Niederaichbach, Ldkr. Landshut: Blatt einer tertiären Form des Zimtbaums *(Cinnamomum sp.)*; M 2:1.

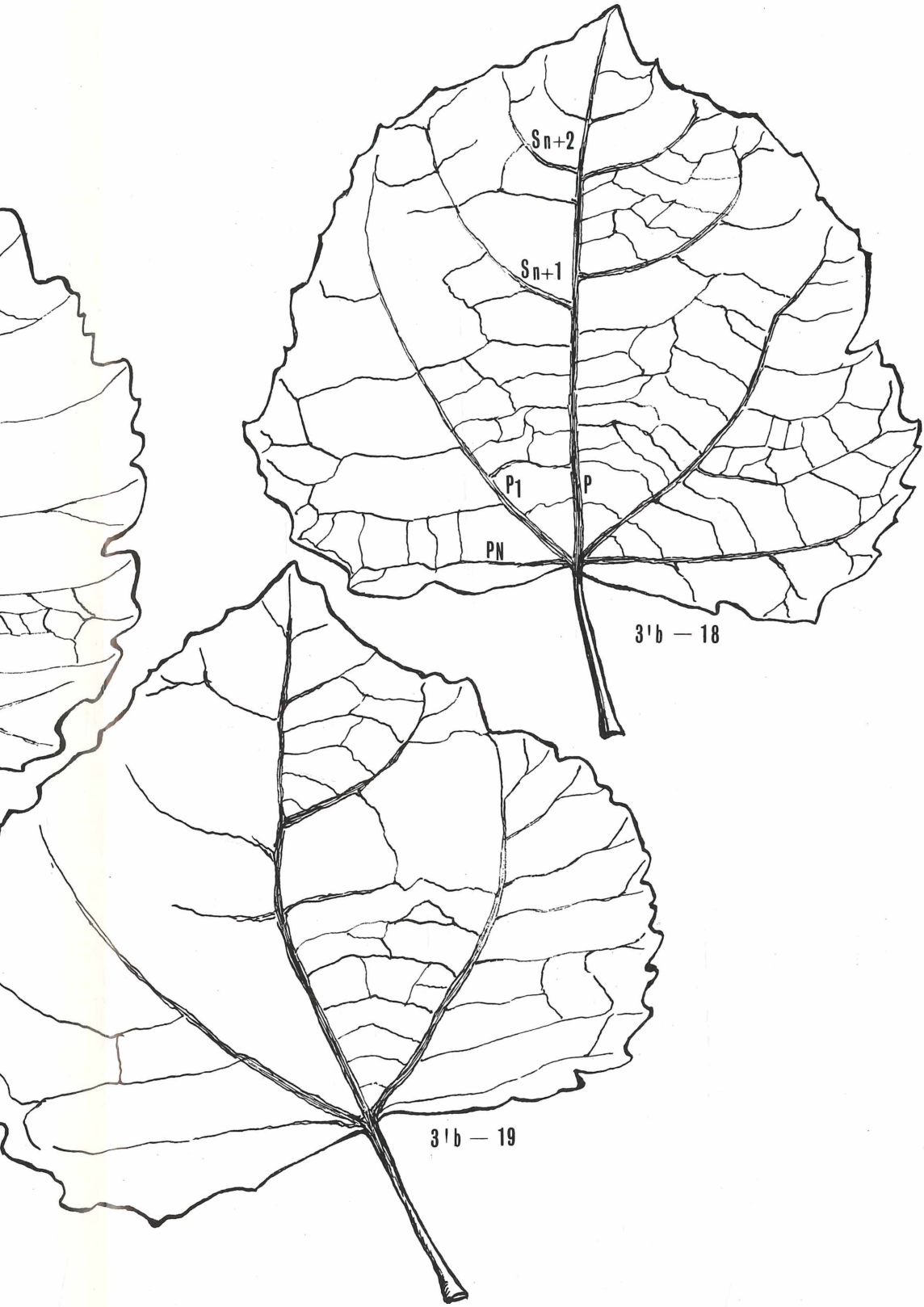


Tafel 1 Blatt-Typen von *Populus tremula*


4
2
1
1a —
2Ab — 14
2Bb — 17
5
8
1b —



Tafel 2 Blatt-Typen von *Populus tremula*


Sn+2
Sn+1
P1
P
PN
3'b — 18
3'b — 19

Gerade die miozänen Kiesablagerungen der Oberen Süßwassermolasse (OSM) des Alpenvorlandes enthalten in ihren tonigen Mergellagen an zahlreichen Fundstellen Überreste von sogenannten Tertiärfloren, in erster Linie als Blattabdrücke, seltener als Früchte. In den gröberen Schichten finden sich auch immer wieder verkieselte Hölzer, Teile der ehemaligen Baumstämme, deren morphologische Untersuchung Artbestimmungen zuläßt[1]. Da die Blätter als Zeugnisse dieser frühen Pflanzenwelt weitaus in der Überzahl sind, ist die paläobotanische Forschung gezwungen, diese kostbaren Überreste so sorgfältig wie möglich auszuwerten, um unter anderem aus der Artenzusammensetzung Rückschlüsse auf das seinerzeitige Klima und seine Veränderungen zu ziehen[2].

Wenn in groben Zügen ermittelt werden konnte, daß das allmähliche Zurücktreten tropisch-subtropischer Gewächse zugunsten subtropisch-gemäßigter eine generelle Abkühlung während der Tertiärzeit bedeutet, kann die feinere Unterscheidung zeigen, daß wir, wie später in der Abfolge der Eis- und Warmzeiten des Quartärs, schon im Tertiär mit einer wechselnden Folge von feuchtwarmen Perioden und kühleren Zeiten zu rechnen haben[3]. Es steht also außer Frage, daß der Bestimmung und palökologischen Auswertung[4] der Blätterfunde ein entscheidender Wert zukommt. Es bestehen dabei jedoch nach wie vor einige Schwierigkeiten.

Abb. 2 Niederaichbach, Ldkr. Landshut: Blattabdruck der tertiären Ahornart *Acer trilobatum*.

2. Das Problem der Artabgrenzung bei tertiären Floren

Obgleich die Herausbildung der heutigen Gattungen im Tertiär bereits voll im Gang ist und durch Vergleich mit heutigen Arten Zuordnungen naheliegen, ist eine exakte Artbestimmung kaum möglich, da die damaligen Artkomplexe ausgestorben und nicht mit den heutigen identisch sind. Außerdem sind an den Abdrücken nur in seltensten Fällen kutikulare Reste mit Zellenstrukturen, Spaltöffnungen oder Härchen als artspezifische Kriterien erhalten, so daß für die Bestimmung meist nur die äußeren Merkmale der Blattform, der Randausbildung und oft auch der Nervatur zur Verfügung stehen. Es ergibt sich für den Paläobotaniker also grundsätzlich die Notwendigkeit, diese in der Rezentbotanik weniger beachteten Einzelheiten systematisch genauer zu untersuchen, um genügende Kriterien für die Beurteilung des tertiären Fundmaterials zu gewinnen. Vor allem ist zu versuchen, für die einzelnen Gattungen die Variabilitätsgrenzen von Blattform und Nervaturmuster und deren gegenseitige Bedingtheiten zu erarbeiten. Erkenntnisse dieser Art können Kriterien für die Fragwürdigkeit oder Erlaubtheit von Artabgrenzungen werden und vielleicht auch einmal Einblick in Zusammenhänge genetischer Art eröffnen. Möglicherweise aber wird man sich auf Grund gattungsspezifischer Neigungen zu größerer oder geringerer Varianz damit bescheiden müssen, daß ein weiteres Vordringen als bis zu Formgattungen und arbeitshypothetischen Artgruppen nicht möglich ist. Die Problematik der Artabgrenzung in der älteren Forschung hat R. HANTKE am Beispiel der Eichen und Ahorne dargelegt[5].

Ein mehrfach in Bestimmungsbüchern erwähntes aber im einzelnen nicht untersuchtes Phänomen ist die Heterophyllie bei den Pappelarten, wobei im allgemeinen darauf verwiesen wird, die Wurzelausschläge besäßen größere Blätter als sie die Normalform darstellt.

Um über die Blattveränderlichkeit grundsätzliche Einblicke zu gewinnen, liegt es nahe, an rezenten Artindividuen exakte Untersuchungen anzustellen. Dies war der Anlaß für die vorliegende Studie an einer Espe im Spätsommer 1981, wobei das primäre Anliegen, die Heterophyllie als Faktum aufzuzeigen, zu überraschenden Ergebnissen geführt hat.

3. Die Typen der vorkommenden Blattformen bei *Populus tremula*

Das Artindividuum wurde 1974 einem kleinen Espenbestand eines mit verschiedenen Büschen (Weißdorn, Hagebutte, Schlehe) bestandenen Hanges bei Niederkam Ldkr. Landshut als 50 cm hoher dreisprossiger Strauch ausgegraben und in einen Garten verpflanzt. Dort wuchsen die Sprossen bis in ca. 80 cm Höhe. Im Herbst 1976 war der Wurzelstock fast vollständig von Wühlmäusen abgefressen, so daß das Bäumchen buchstäblich umfiel und kaum noch an eine Rettung zu denken war. Dennoch in einen Garten in Achdorf eingepflanzt, kam im Frühjahr 1977 wider Erwarten ein Austrieb zustande, der normale kleine Espenblätter trug. 1978 bis 1980 zeigte der Espenstrauch bei langsamem Wachstum kein wesentlich neues Bild, nur daß die Blätter an der Spitze der Langtriebe ein wenig größer und zugespitzt ausfielen, was ja der bekannten Bemerkung entsprach. Seit dem starken Austrieb im Frühjahr 1981 wurde jedoch eine ungewöhnliche Differenzierung der Blattgrößen und Blattformen festgestellt.

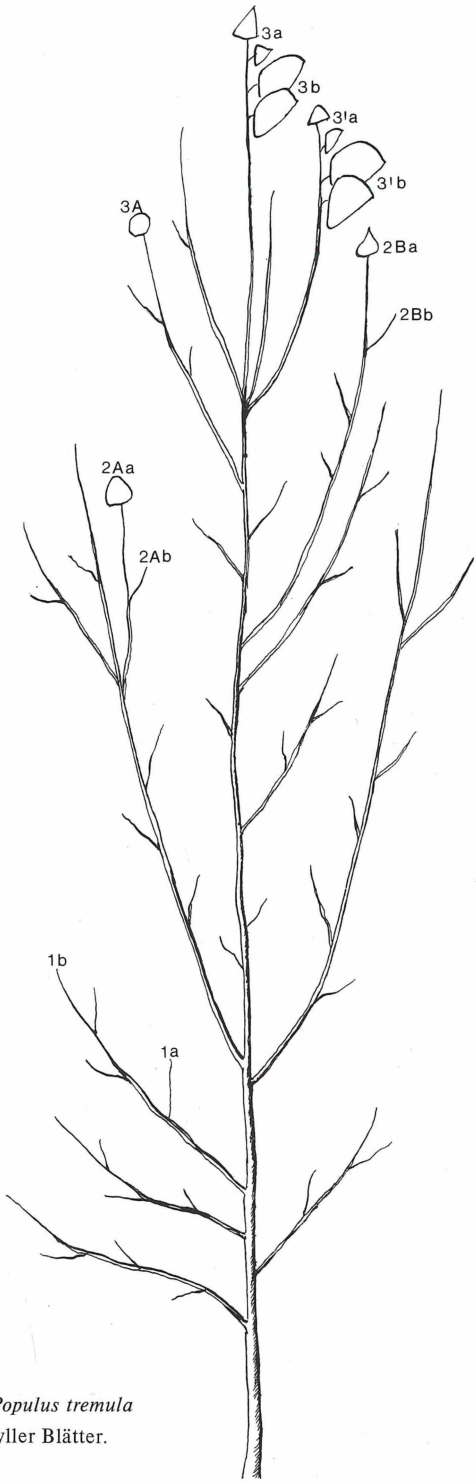


Abb. 3 Sproßsystem von *Populus tremula* mit Ansatzstellen heterophyller Blätter.

Bei der Probenentnahme am 18. 10. 1981 wurden an dem jetzt ca. 4,50 Meter hohen Strauch fünf Zonen unterschieden:

1. Untere kleine Seitenzweige unmittelbar vom Hauptsproß ausgehend mit den Blatt-Typ 1a (kleine Normalblätter) an den Sekundärzweigen, und Blatt-Typ 1b (größere Normalblätter) an der Zweigspitze.

2A. Zwei starke Kronenseitenzweige mit den Blatt-Typen 2Aa (pappelartig, kleingezähnt, rundlich) an den Zweigspitzen und 2Ab (mittelgroße, gewellte Normalblätter) an den Sekundärzweigen.

2B. Größere vom Hauptsproß ausgehende Zweige mit den Blatt-Typen 2Ba (pappelartig, spitz gezähnt) an den Zweigspitzen und 2Bb (große Normalblätter) an den Sekundärzweigen.

3. Oberste Langtriebe des Hauptsprosses mit Blatt-Typ 3a und 3'a (pappelartig, spitz, gezähnt) an den Triebspitzen, und Typ 3b und 3'b (pappelartig, gewellt, sehr groß) in dritter und vierter Position an den Triebspitzen.

3A. An unterem Langtrieb an der Spitze Blatt-Typ 3A ähnlich 2Aa (kleingezähnt, rundlich) aber etwas größer.

Die insgesamt 25 ausgewählten Einzelblätter, die diese verschiedenen Blatt-Typen repräsentieren, sind nach den unterschiedlichen Merkmalen der Blattform (rundlich : spitz; länger als breit : breiter als lang), des Blattrandes (feingezähnt : wellig gezähnt; glatt : gekräuselt), der Blattgröße, der Stiellänge (Verhältnis Stiel/Länge) und des Nervaturmusters zu vergleichen, wofür Tabelle Abb. 4 die gemessenen Daten und die berechneten Verhältnisse angibt[6].

Bei den Verhältniszahlen Breite : Länge bedeutet 1,0 (= so breit wie lang), <1,0 (= länger als breit), >1,0 (= breiter als lang); das heißt, daß fast alle Blätter breiter als lang sind. Natürlich scheint damit zunächst der sehr unterschiedliche Phänotypus verschleiert, denn Formen mit der Rundblättrigkeit des typischen Espenlaubes und andererseits mit spitzblättriger Pappelartigkeit sind Extreme, ebenso wie die kleine spitze Zähnung oder die gewellte große Zähnung.

Es stehen sich also eine ganze Reihe gegensätzlicher Merkmalspaare gegenüber, die in verschiedenen Kombinationen so entgegengesetzte Blatt-Phänotypen ergeben, daß sie zunächst für Blätter verschiedener Arten der Gattung *Populus* und keinesfalls vom gleichen Baumindividuum zu stammen scheinen. Solche Gegensatzpaare sind:

a) die Normalblätter wie 1a, 1b, 2Ab, 2Bb

b) die spitzen pappelartigen Blätter 2Ba, 3a, 3'a, 3b, 3'b.

Berücksichtigt man auch noch die absolute Größe der Blätter, dann werden die Exemplare Nr. 2 (kleinstes Beispiel des Typs 1a) und Nr. 25 (größtes Beispiel des Typs 3b, rund 20 mal so groß wie Nr. 2!) sowohl nach Größe wie nach Blattform zu stärksten Gegensätzen, da sich ja auch die Form der Basis bei beiden Gegensatzgruppen unterscheidet: Die Normalblätter besitzen eine waagrecht gerade bis leicht konvexe Basislinie; je pappelähnlicher die Blätter werden, um so mehr nimmt die Basislinie konkave Form an. Insofern nehmen die Typen 2Aa und 3A eine Sonderstellung ein. Sie zeigen mit konkaver Basis und feiner Zähnung bereits starke Annäherung an die Pappelartigkeit, vor allem durch die Verlagerung der größten

Breite in das untere Blattviertel, im Gegensatz zu den Normalblättern, bei denen die größte Breite ungefähr in der Mitte liegt. Die Spitze fehlt vollständig.

Blatt-Nr.	Blatt-Typ	Breite	Länge	Stiel	Breite / Länge	Stiel / Länge	
1	1a	2,3	1,8	2,1	1,28	1,16*	*Stiel = 1,16 der Länge; längster Stiel im Verh. zur Länge
2	1a	1,8	1,8	1,2**	1,0	0,7	**kürzester Stiel
3	1a	2,4	2,4	2,3	1,0	0,95	
4	1a	3,2	2,6	2,4	0,88	0,92	
5	1b	3,6	3,7	3,2	0,97	0,86	
6	1b	3,5	3,3	2,5	1,06	0,75	
7	1b	3,6	3,3	3,0	1,09	0,91	
8	1b	3,8	3,4	3,2	1,12	0,94	
9	1b	3,3	3,0	2,1	1,1	0,7	
10	2Aa	4,5	4,1	2,9	1,1	0,71	
11	2Aa	3,7	3,4	2,1	1,09	0,62	
12	2Ab	2,9	2,4	2,0	1,20	0,83	
13	2Ab	2,9	2,6	1,7	1,11	0,65	
14	2Ab	3,7	2,9	1,9	1,27	0,66	
15	2Ba	5,5	5,1	1,6	1,08	0,31	
16	2Bb	3,9	3,0	3,4	1,3	1,13	
17	2Bb	4,2	3,4	3,4	1,23	1,0	
18	3'b	11,0	9,8	2,9	1,12	0,29	
19	3'b	11,7	9,0	3,1	1,3	0,34	
20	3'a	6,2	6,3	1,6	0,98	0,25*	*kürzester Stiel im Verh. zur Länge
21	3b	14,4	11,6	3,6	1,24	0,31	
22	3a	5,4	5,4	2,4	1,0	0,44	
23	3A	5,8	4,7	2,6	1,23	0,55	
24	3b	13,6	12,1	3,6	1,12	0,3	
25	3b	15,5	12,0	3,9**	1,29	0,33	**längster Stiel

Abb. 4 Tabelle der Maßverhältnisse der heterophyllen Blätter von *Populus tremula.*

Die von den Extremwerten 1,2 cm bis 3,7 cm variierende Stiellänge zeigt nach fünf Gruppen geordnet zu den Mittelwerten

1,3	cm	1	Exemplare
1,65		3	
2,25		10	
3,15		8	
3,65		3	

Da jedoch weniger die absoluten Werte, sondern das jeweilige Verhältnis der Stiellänge zur Blattlänge die Varianz aufzeigt, ist es anschaulicher, das Verhältnis Stiel : Länge als Zahl

anzugeben. Mit einem Blick sind auf diese Weise die Extremwerte erkennbar, also die Exemplare mit den jeweils kürzesten Stielen, bei denen die Verhältniszahl am kleinsten ist, das heißt die Blätter Nr. 20, 18, 24, also Blätter der obersten Langtriebe; wogegen die größten Verhältniszahlen, das heißt also die relativ längsten Stiele die Exemplare Nr. 1, 3, 16, 17 besitzen, die den Typen 1a (kleine Normalblätter) und 2Bb (große Normalblätter) entsprechen. Das ist nicht verwunderlich, denn gerade die langen Stiele und die fast kreisrunden Blätter erzeugen vereint den für die Espe typischen Effekt bei jedem leisen Windhauch sich zu bewegen, eben „wie Espenlaub zu zittern."

Abb. 5 *Populus tremula.* Normalblatt des Typs 2Ab.

4. Die Typologie der Nervatur

Bei der gegebenen auffälligen Varianz der Blattformen kommt der Frage, inwieweit die Nervatur unbeeinflußt davon artspezifische Eigentümlichkeiten besitzt, die zur Bestimmung herangezogen werden können, besondere Bedeutung zu. Der Vergleich der Aderungsmuster zeigt, daß es sich bei allen Exemplaren um handnervige Blätter handelt, die in Fortsetzung des Stiels eine starke Hauptader P besitzen, mit der symetrischen vom Stielgrund zwei weitere Primäraderpaare PN und P_1ausgehen, wobei erstere schwach ausgeprägt fast waagrecht verlaufen. Wegen ihrer wechselnden Zahl und schwachen Ausprägung nach Art von Tertiärnerven bleibt eine Reihe von der Hauptader ausgehenden S-Ader zunächst unberücksichtigt; dagegen gehören die ab der halben oder dreiviertel Höhe angesetzten stärkeren paarweise Sekundäradern S_{n+1} und S_{n+2}, teils gegenständig, teil leicht versetzt, zum Grundmuster der pappelähnlichen Blätter. Der Abstand der Ansatzpunkte zwischen S_{n+1} und S_{n+2} ist kleiner als der zwischen P_1und S^{h+1}. Der eventuell folgende Abstand S^{n+2} - S^{n+3} entspricht ungefähr dem Abstand S_{n+1} - S_{n+2}.

Ein besonderes Chrakteristikum ist ferner, daß die gegen den Rand zu verlaufenden feiner werdenden Adern in kurzem Abstand vor dem Rand sich spalten, wobei die Adernspitzen jeweils in die nächstliegenden Zähne münden.

Was die Ansatzwinkel der P_1-Adern an der Mittelader P betrifft, fällt auf, daß diese bei den typischen Espenblättern kleiner sind (30°–40°), die Adern also steiler verlaufen; je „pappelähnlicher" die Blätter sind, um so größer werden die Winkel (45°–65°), ähnlich wie bei den fossilen Pappelblättern. Ein Maximum ist bei der rezenten Art *Populus nigra (it.)* mit 65° anzumerken. Wie Vergleiche mit Herbarbeispielen anderer rezenter Arten (Originale im Herbar des Naturwissenschaftlichen Vereins Landshut im Stadtmuseum Landshut) zeigen, liegen hier Anhaltspunkte vor, die bei systematischer Untersuchung für die Klärung verwandtschaftlicher Zusammenhänge Aufschlüsse erwarten lassen. Dabei ist wahrscheinlich primär die Entwicklung des Adernsystems zu betrachten, da dieses in der Hauptsache die Form der Blattspreite bestimmt.

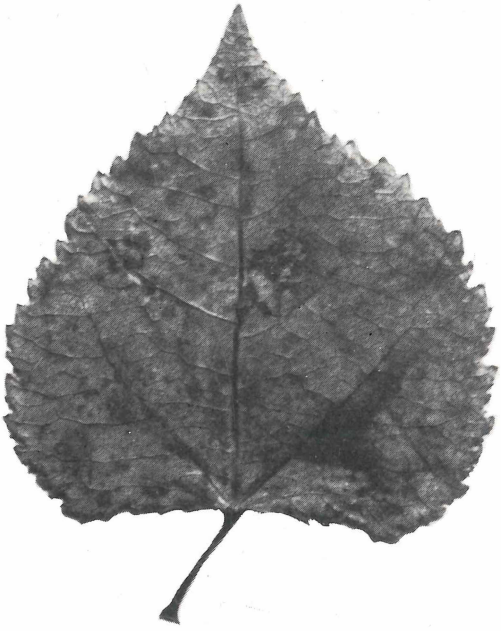


Abb. 6 *Populus tremula.* Pappelartiges Blatt des Typs 3'a.

Ein besonderes Kennzeichen des Espenblattes ist der Verlauf der tertiären Nebenadern T (P_{1r}) 1rl ff., die von P_1, S_{n+1} ff. durchwegs in mehr oder weniger rechten Winkeln ausgehend sich mit den jeweils von der gegenüberliegenden S-Ader ausgehenden Gegenadern treffen und beide zusammen einen zum Blattrand hin gesehen leicht konvexen Bogen beschreiben. Häufig spalten sich die Sekundäradern dabei in der gemeinsamen Mittelzone quartär und bilden charakteristische an Quadrate und Polygone erinnernde kleine Flächen, die das gesamte Blatt mosaikartig gesprengelt erscheinen lassen.

Damit ist ein jeweils nur kleine Abweichung aufweisendes stets gleichartiges Adernsystem gegeben, das phylogenetisch älter verankert sein dürfte als die bei den Pappelartigen leicht zu störende Ausprägung der durch die anderen Faktoren bedingten Blattgestalt.

Das Beispiel der Espe zeigt somit überzeugend, daß das Aderungssystem der einzelnen Gattungen und ihrer Arten sehr wohl Bestimmungsmerkmale liefert, die vermutlich einen höheren Grad an Zuverlässigkeit besitzen als die Blattgestalt, oder die jedenfalls bei starker Variabilität der letzteren mit entscheidende Anhaltspunkte zur Bestimmung beitragen können.

5. Zur Deutung der phylogenetischen Heterophyllie

Das beachtenswerte Phänomen ist in größerem Zusammenhang auch von entwicklungsgeschichtlichem Interesse, sowohl ontogenetisch wie vermutlich auch phylogenetisch. Obgleich die Espe erst im Quartär nachgewiesen und zunächst nur bis in die Dryas-Alleröd-zeit (Präboreal-Boreal 10000 - 9000 v. Chr.) zurückzuverfolgen ist[7], liegt der Vergleich mit den fossilen Pappelfunden des Tertiärs nahe, worauf bereits H. POTONIÉ hingewiesen hat. Demnach stehen die Populus-Arten des Miozäns rezenten Formen wie *P. alba, P. tremula, P. euphratica, P. nigra* nahe[8]. Dabei drängt sich zunächst eine gewisse Ähnlichkeit mit *Populus latior* A. BRAUN von Öhningen auf[9], wobei bezüglich der Blattlänge und der Zähnung weitere Exemplare etwas variieren. Zum Beispiel zeigt das Blatt aus dem Fischbachton von Frechen bei Köln (Abb. 5 F)[10], das Kramer als *Populus latior* A. BR. bestimmt, eine etwas gelängtere Blattgestalt und Kleinzähnigkeit, die unseren Espentypen 2Ba (Nr. 15) und 3a (Nr. 22) ähnelt, jedoch mit dem Unterschied, daß letztere eine konkave Basis besitzen, während jenes eine konvexe Basis aufweist. Letzteres gilt auch für das Blatt von Kreuzau (Abb. 5 K)[11], das in seinem ganzen Habitus ohnehin stark einem Espen-Normalblatt ähnelt. FERGUSON läßt sich zu Recht nicht auf eine engere Artbestimmung ein und weist es einer Gruppe *„Populus Section Leuce Duby"* zu, der seiner Ansicht nach *Populus attenuata* A. BRAUN, *Populus grossidentata* HEER und *Populus crenata* UNGER als Synonyme angehören. Mit Interesse zu bemerken ist, das SZAFER[12] die Art *Populus crenata* UNGER als der rezenten Espe *(P. tremula)* ähnlich bezeichnet. Zu erwähnen ist auch, daß die Breiten/Längen-Verhältniszahlen der hier verglichenen Blätter sich ebenfalls ähnlich verhalten: Fischbachton (1,0); Kreuzau (1,09); Nr. 15 (1,08); Nr. 22 (1,0).

Demgegenüber besitzt das Pappelblatt von Derching (Abb. 5, D1)[13] die durchschnittliche Verhältniszahl 1,13 und vor allem eine konkave Basis, was es ebenfalls mit den genannten Typen unserer Espe vergleichbar macht. Ein Vergleich eines Fossilfundes von Spišske Podhradie mit der Espe *„Populus cf. tremula L."* ist auch bei KNOBLOCH vermerkt[14].

Daß der Vergleich der Blattgestalt freilich zunächst nur Verwandtschaftsbeziehungen wahrscheinlich macht, deren genauere genetische und chronologische Zusammenhänge bei dem wenigen aus riesigen Zeiträumen stammenden Vergleichsmaterial nicht erfaßbar sind, ist mit Vorsicht zu betonen, obgleich auch in den Aderungssystemen insofern eine Ähnlichkeit besteht, daß die symmetrischen P_1 Nerven ziemlich steil im Winkel von ca. 40° abgehen, während die Seitennerven gegen die Blattspitze zu größeren Winkeln tendieren. Ein Unter-

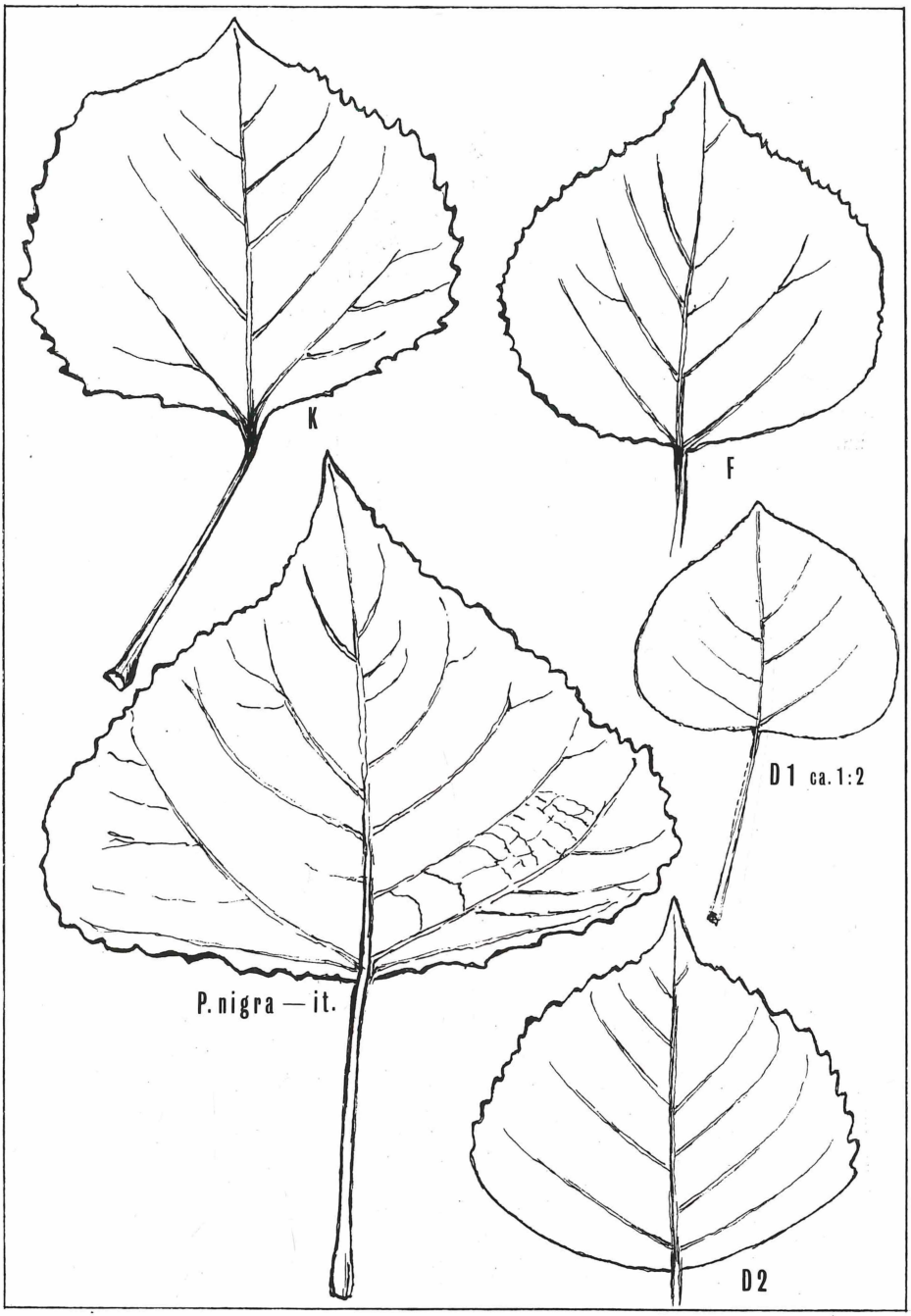


Abb. 7 Fossile Pappelblätter von Kreuzau, Frechen und Derching; *Populus nigra (italica)* rezent.

schied besteht allerdings darin, daß die bei unseren Espenblättern durchwegs schwach ausgebildeten ersten Seitennerven S_1 ff. bei den fossilen Blättern als ein gut ausgebildetes Nervenpaar S_1 erscheinen, ähnlich wie bei den rezenten Normalblättern.

Trotz dieser notwendigen Einschränkungen ist jedoch die Vermutung zu präzisieren, daß die bei der Ontogenese „infolge der zeitlichen Änderung vom äußeren oder inneren Bedingungen (innerhalb der Blattfolge an verschieden alten Sproßabschnitten) induzierte Heterophyllie"[15] im Grunde auf einer Wiederverwirklichung im Erbgut enthaltener phylogenetisch älterer Reproduktionsmuster bei komplizierten Wachstumsvorgängen beruht, die man mit „Rückfall" bezeichnen könnte. In ähnlichem Sinne deutet F. KIRCHHEIMER seine Beobachtung von gelegentlich auftretenden Träufelspitzenblättern an den Gattungen Juglans, Salix, Betula, Carpinus, Fraxinus, Acer, Tilia und Vitis als Regenerationsatavismen und „Reminiszenz an die blattökologischen Formen der Tertiärzeit." „Die Träufelspitzen waren fast immer an Stockausschlägen, an stark zurückgeschnittenen oder durch Frost beschädigten Zweigen zu finden"[16]. Als eine Ursache werden hier also äußere Reize gesehen, als eine andere mögliche Verursachung von Blattveränderungen auch Virenerkrankungen vermutet[17] und darauf hingewiesen, daß „many of these effects would be the result of interactions between genetically controlled growth systems"[18]. Hier sind vermutlich Zusammenhänge aufzuklären, wie sie die biochemische Genetik am Beispiel der Histone als Repressoren genetischer Aktivität diskutiert[19]. Biochemische Untersuchungen haben hier zu erweisen, daß die Wachstumsvorgänge in den rasch aufschießenden Langtrieben unter anderen, chemisch beeinflußten, vermutlich „repressiven" Bedingungen geschehen als in den übrigen Zweigen, so daß phylogenetisch ältere Ausprägungen zustandekommen. Bei der Espe bedeutet das eben einen „Rückfall in die Pappelvergangenheit." Ähnlich gibt es ja bei Pappeln, insbesondere *Populus euphratica,* eine Art Rückfall in die Weidenvergangenheit: „Diese Arten zeichnen sich durch eine interessante Heterophyllie aus; Blätter von Langtrieben und Schößlingen sind weidenartig, langlanzettlich, während die der Kurztriebe denen der übrigen Pappeln gleichen und eine rundlich-ovale Form mit grob gezähnten Rändern besitzen. In diesen Merkmalen stimmen sie mit der tertiären Art *Populus mutabilis* überein"[20].

Heterophyllie in einer Tertiärflora?

Ein die Problematik der Artabgrenzung innerhalb der Gattung *Populus* unmittelbar illustrierendes Beispiel bieten zahlreiche Abdrücke von Pappelblättern aus der Sandgrube Burtenbach bei Wettenhausen, Ldkr. Günzburg[21]. Eine Auswahl von rund dreißig Blättern, die herkömmlicherweise den hypothetischen Artengruppen *P. latior, P. balsamoides* und *P. mutabilis* zuzuordnen sind, zeigt bezüglich der Blattformen in Basis, Spitze und Zähnung sowie bezüglich der Nervatur eine Variabilität in der Kombination von pappelartigen und espenartigen Kriterien wie sie durchaus mit dem hier vorgestellten Espenbeispiel zu vergleichen sind. Von den auch hinsichtlich der Größe sehr variablen Blättern zeigt Abb. 8 einige Exemplare: a mit espenähnlicher Basis, b mit welliger Zähnung, c mit kleinspitziger Zähnung, d Blatt mit Träufelspitze, e Blatt ohne Spitze, kleinzähnig.

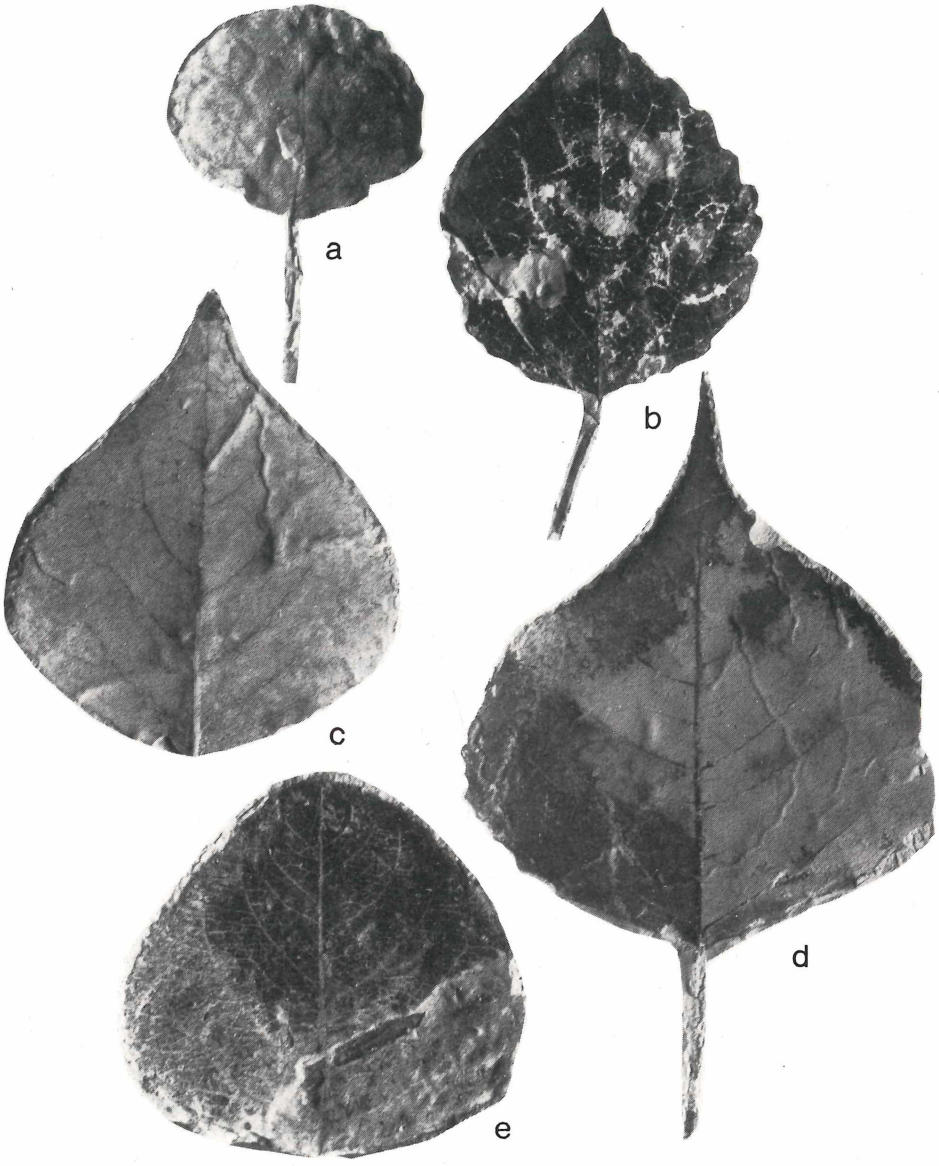


Abb. 8 Einzelblätter der Gattung *Populus* aus der Tertiärflora Burtenbach, Ldkr. Günzburg.

Zunächst scheint es also, daß bereits zur Zeit der Flora von Burtenbach ein Genvorrat mit ähnlichen Reproduktionsprogrammen für verschiedene Merkmalsausprägungen bestand wie sie im genetischen Erbe der Espe noch heute latent mitgetragen und nur unter besonderen Umständen verwirklicht werden. Es ergeben sich damit eine Reihe von Fragen, deren wichtigste freilich ist, ob die Variabilität ebenfalls als Heterophyllie eines oder (wievieler?) mehrerer Artindividuen anzusprechen ist, oder ob das gemeinsam vererbte genetische Material ontogenetisch jeweils wegen verschiedener Einwirkungen zu verschiedenen Ausprägungen führte. Möglicherweise sind hier Ansätze zu einer biochemisch experimentellen Erforschung der Wirkungszusammenhänge für Repression oder Aktualisierung latent vorhandener Reproduktionsprogramme in rezenten Salicaceen gegeben, was letzten Endes zu einer revidierten Auffassung des Artenbegriffs und zum Verständnis von „Artausprägungen" führen könnte.

Daneben steht aber auch die Frage, inwieweit wir es bei den Relikten des Tertiärs mit ausgeformten Belegen aus dem „Genpool" von Populationen zu tun haben, in denen in langen Zeiträumen sich durch verschiedene genetische Prozesse erst die Typenbildung vollzog.

So könnte die Erforschung der Ursachen der Heterophyllie mit ein Beispiel für die Erhellung der im molekularen Bereich ablaufenden Prozesse phylo- und ontogenetischen Wachstums bedeuten. Dies kann nicht durch Experimente geschehen, die nur mit der Veränderung äußerer Faktoren arbeiten, um „die Metamorphose zu beeinflussen und in abweichende Bahnen zu lenken", da sich „auf solche Weise die normalen Bedingungen ihres normalen Ablaufs studieren lassen"[22]. Nach dem oben Dargelegten sind es mit der Phylogenese zusammenhängende biochemische Vorgänge, die mit einen weiteren Schlüssel zum Verständnis jenes ungeheuer vielfältigen nach Selbstordnung strebenden Geschehens der Evolution des Lebens werden bieten können.

Heterophyllie Verschiedenartigkeit der Blattformen an einundderselben Pflanze, verursacht durch äußere Einwirkungen wie Untergetauchtsein (Wasserblätter : Luftblätter), Schnitt, Frost oder besondere Wachstumsschübe, die bestimmte biochemische, genetisch gesteuerte Prozesse auslösen.

Obere Süßwassermolasse (OSM)

Die im Obermiozän und Altpliozän abgelagerten Schotter (Kiese und Sande mit Tonmergellinsen), die das tertiäre Hügelland bilden.

Abbildungsnachweis:

Sämtliche Fotos und Zeichnungen vom Verfasser; Abb. 5 K (nach FERGUSON), F (nach KRAMER), D1–2 (nach Originalen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie München); alle rezenten Beispiele nach Originalen im Herbar des Verf.

Epoche			in Mill. Jahren Beginn vor	Dauer
			0	
Känozoikum (Erdneuzeit)	Quartär			1,8
			1,8	
	Jung-Tertiär	Pliozän		3,2
			5	
		Miozän		23,5 } 63,2
			28,5	
	Alt-Tertiär			36,5
			65	
Mesozoikum (Erdmittelalter)	Kreide			75
			140	
	Jura			55
			195	
	Trias			30
			225	

Abb. 9 Übersicht der Epochen des Erdmittelalters und der Erdneuzeit

Anmerkungen:

1) Als Literatur in Auswahl zur Einführung in das Forschungsgebiet „Kieselhölzer aus Südbayern" vgl. die grundlegenden Arbeiten von ALFRED SELMEIER: Die Kieselhölzer des bayerischen Miozäns, Ber. Naturw. Ver. Landshut 23, 1958, 24-94. - Fossile Holzreste aus Bayern, Ber. Naturw. Ver. Landshut 25, 1968, 73-110. - Ein verkieseltes Eichenholz aus jungtertiären Schichten Niederbayerns (Aidenbach), Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. 11, 1971, 205-222. - Verkieselte Sequoia-Hölzer, Taxodioxylon gypsaceum (Göpp.) Kräusel, aus jungtertiären Schichten Südbayerns, Ber. Bayer. Bot. Ges. 43, 1972, 109-126. - Platanenähnliche Holzreste aus tertiären Schichten des Molassebeckens (Bayern, Österreich); Fagaroxylon bavaricum n. sp., ein verkieseltes Rutaceen-Holz aus obermiozänen Schichten Niederbayerns, Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. 15, 1975, 131-156; 157-167. - Zwei verkieselte Diospyros-Hölzer aus tertiären Schichten Südbayerns, Naturw. Zeitschr. für Niederbayern 26, 1976, 20-46.- WALTER JUNG, Sind die fossilen Palmenhölzer aus der Oberen Süßwassermolasse Bayerns umgelagert? Ber. Bayer. Bot. Ges. 52, 1981, 109-116.

2) WALTER JUNG, Blatt- und Fruchtreste aus der Oberen Süßwassermolasse von Massenhausen, Kreis Freising (Oberbayern), Palaeontographica 112 B, 1963, 119-166. - ders., Pflanzenreste aus dem Jungtertiär Nieder- und Oberbayerns und deren lokalstratigraphische Bedeutung, Ber. des Naturw. Vereins Landshut 25, 1968, 43-61. - ERVÍN KNOBLOCH, Tertiäre Floren von Mähren, Brünn 1969. - WALTER JUNG, Eine reiche Fundstelle obermiozäner Pflanzenreste in der Oberen Süßwassermolasse Südbayerns (= Achldorf; Anm. d. Red.), N. Jb. Geol. Paläont. Mh., Stuttgart 1970, 542-548. - KLAUS KRAMER, Die obermiozäne Flora des unteren Fischbachtones im Tagebau Frechen bei Köln, Mitteilungen der Deutschen Dendrologischen Gesellschaft 67, 1974, 199-233.

3) MARTIN SCHWARZBACH, Das Klima der Vorzeit, Stuttgart 1974, 206 ff.

4) Vgl. F. KIRCHHEIMER, Träufelspitzige Regenblätter in einigen miozänen Tertiärfloren, Biolog. Zentralblatt 49, 1929, 623-639.

5) RENÉ HANTKE, Die fossilen Eichen und Ahorne aus der Molasse der Schweiz und von Oehningen (Süd-Baden), Neujahrsbl. der Naturf. Ges. Zürich 167, 1965.

6) Die Messungen wurden an den angetrockneten Exemplaren durchgeführt, wobei die geringe beginnende Schrumpfung im Vergleich zu den vollständig getrockneten bis 10% verkleinerten Herbarexemplaren unberücksichtigt bleiben konnte.

7) HELGE VEDEL - JOHAN LANGE, Bäume und Sträucher , Ravensburg 1972, 134; 208 - HARRY GODWIN, The History of the British Flora, Cambridge 1975, 282.

8) H. POTONIÉ - W. GOTHAN, Lehrbuch der Paläobotanik, Berlin 1921, 358 f.

9) WALTHER GOTHAN - HERMANN WEYLAND, Lehrbuch der Paläobotanik, Berlin 1964, Abb. 279 a (nach HEER).

10) KLAUS KRAMER a. a. O. 212 Nr. 22.

11) DAVID K. FERGUSON, The Miocene Flora of Kreuzau (Western Germany), Amsterdam 1971, Taf. 7 C.

12) WLADISLAW SZAFER, Miocenska flora ze Starych Gliwic na Sląsku (Die Miozänflora von Alt-Gleiwitz in Schlesien), Warschau 1961, 32.

13) Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie München, Abb. Postkarte F 482 des Deutschen Kunstverlags München-Berlin.

14) ERVÍN KNOBLOCH a. a. O. 155.

15) DIETRICH v. DENFFER, in: EDUARD STRASBURGER, Lehrbuch der Botanik, Stuttgart 1978, 176.

16) F. KIRCHHEIMER a. a. O. 637 f.

17) I. KLASTERSKY, A cowl forming virosis in Roses, Lime-trees and Elm-trees, Stud. Bot. Čech. 12, 1951, 73.

18) R. MELVILLE, A metrical study of leafshape in hybrids, Kew Bulletin (Royal Botanic Gardens) 14, 1960, 174 f.

19) DIETER HESS, Biochemische Genetik, Berlin 1968, 283 ff.

20) Urania Pflanzenreich, Höhere Pflanzen Bd. 1, Leipzig 1973, 215.

21) Von Herrn PROF. W. JUNG freundlicherweise auf dieses Vorkommen aufmerksam gemacht, dankt der Verfasser den Herren A. BIERWEILER, R. KUHN und H. SCHMID für die entgegenkommende Bereitstellung ihrer Fundstücke herzlich.

22) WILHELM TROLL, Allgemeine Botanik, Stuttgart 1959, 686.

Aus der Thematik des vorstehenden Beitrags wurde vom Verf. am 12. März 1982 bei der von der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft Frankfurt/M. und dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Göttingen veranstalteten 12. Jahrestagung des Arbeitskreises für Paläobotanik und Palynologie der Lichtbildervortrag „Probleme der Artenabgrenzung in tertiären Blattfloren im Lichte phylogenetischer Heterophyllie bei rezenten Salicaceen" gehalten, dessen Zusammenfassung im Courier Forschungsinstitut Senckenberg 51, 1982 zum Abdruck gelangen wird.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Naturwissenschaftliche Zeitschrift für Niederbayern

Jahr/Year: 1982

Band/Volume: 29

Autor(en)/Author(s): Spitzlberger Georg

Artikel/Article: Auffallende Heterophyllie (Verschiedenblättrigkeit) bei der Espe (Populus tremula) 80-95