

**Zur Frage der Wirkung exogener und endogener Faktoren bei der Phasenentwicklung
der Blätter des Apfelbaumes
(*Malus domestica* BORKH.)**

von

Josef LERCH*

**To the effect of exogenous and endogenous factors during the phase development of ap-
ple tree leaves
(*Malus domestica* BORKH.)**

Synopsis: The phase differences and the phase development of morphological leaf characteristics were investigated under equal environmental factors by separating apple-seedlings (*Malus domestica* BORKH.) in juvenile and adult grafts. It was partly possible to draw conclusions as to the effect and the combined effect of endogenous and exogenous factors during the phase development.

Inhaltsverzeichnis:

1. Einleitung
2. Phasendifferenz
3. Phasenentwicklung
4. Entwicklung der Blattmerkmale am Baum
5. Entwicklung der Blattmerkmale am einjährigen Sproß
6. Serienpfropfungen aus einjährigen juvenilen und adulten Sprossen
7. Vergleich von Serienpfropflingen und Seitensprossen gleichen Ursprungs und deren Beziehung zum Transportweg
8. Wirkung künstlicher Eingriffe
9. Zusammenfassung
10. Literatur

*) Anschrift des Verfassers: Dr. J. Lerch, A-5411 Oberalm 500/ Salzburg (Österreich)

Abkürzungen und Maße:

Blattmerkmal:	Maß (Mittelwert):	
F	Blattfläche	cm ²
Z	Epid. Zellen-Zahl	Z in Millionen aus F/f berechnet
F·N	Gesamtaderung	Produkt aus F und N
N	Aderndichte	Zahl der auf 1 cm Länge geschnitt. Adern
H	Behaarung	5-teilige Skala
E	Epid. Zellen-Dichte	Zahl der auf 363 μ Länge geschnittenen Epidermiszellen
f	Epid. Zellen-Fläche	μ^2 empirisch aus E berechnete Tabelle
W	Epid. Zellen-Wellung	6-teilige Skala
Jn	Internodienlänge	mm
Q	Blattquerschnitt	Mikrometerablesung, Blattdicke = Q·36, 3 μ

1. Einleitung:

Die Jugend- und Altersformen höherer Pflanzen und deren Phasenentwicklung sowie die diese Entwicklung bewirkenden Faktoren haben im Laufe der Zeit zu verschiedenen Theorien Anlaß gegeben. Aus den Erkenntnissen der Pflanzenphysiologie entwickelte Theorien haben sich in weiterer Folge auch mit den Problemen der Phasenentwicklung befaßt, so die Theorie der Hydratur der Pflanzen (WALTER, 1950, 1960) und die Theorie des Leitungswiderstandes des Stammes (HUBER, 1926, 1937). PASSECKER (1947, 1962a, 1962b) hat eine spezielle Theorie über die Entwicklungsphasen holziger Gewächse entwickelt, die mit den Thesen der Alterung der Vegetationspunkte und der Phasengliederung des Sproßkörpers allgemeine Beachtung gefunden hat. In neuerer Zeit geht man scheinbar von solchen allgemeinen Theorien wieder mehr ab und wendet sich neuen Möglichkeiten zu, die die Elektronenmikroskopie und Molekularbiologie geschaffen haben.

In der vorliegenden Arbeit wurde versucht, mittels einer morphologischen Methode aus den Merkmalsveränderungen der Blätter des Apfelbaumes (*Malus domestica* BORKH.) während dessen ontogenetischer Entwicklung Rückschlüsse zu ziehen auf die sie bewirkenden Faktoren. Dabei stellt sich vorerst die Frage, wie aus dem vielseitigen Komplex möglicher Ursachen auf die wahrscheinlichste Ursache geschlossen werden könnte. Dazu ist vor allem erforderlich, daß möglichst alle jene Faktoren, nach deren Wirkung im speziellen Fall nicht gefragt wird, aus- bzw. gleichgeschaltet werden. Ausgehend vom eigentlichen Problem des Gegensatzes der juvenilen und adulten Formen wurden deshalb bei einer größeren Anzahl von Apfelsämlingen (PASSECKER'sche Züchtungen in Imst/Tirol) vegetative Nachzuchten (Pfropflinge auf gleichwertigen Unterlagen) aus der Basis (J)- und Kronen (A)-Region hergestellt. Diese wurden bei dadurch gleich gehaltenen Bedingungen innerhalb (Lage am Baum, Sonne, Schatten u. dgl.) und außerhalb der Bäume zu selbständigen mehrjährigen Pflanzen herangezogen. An den paarweise (J, A) sich ent-

sprechenden Pflanzen wurden durch mehrere Entwicklungsjahre die Veränderungen der Merkmalswerte der Blätter bei den J- und A-Pfropflingen festgestellt. Aus dem Verlauf der Veränderungskurven der einzelnen Phasen sowie der Phasendifferenzen konnte sodann auf mögliche Faktoren dieser Veränderungen geschlossen werden. Wenn diese Methode auch mit vielen Unsicherheitsmomenten zu rechnen hat und daher meist nur auf Vermutungen angewiesen ist, so hat sie doch verschiedene, z.T. auch signifikante Aufschlüsse zu geben vermocht.

Bereits vorhandene Untersuchungsergebnisse aus einer im Jahre 1974 an der Universität Innsbruck abgeschlossenen Dissertation (LERCH, 1974) wurden für die hiesigen zusammengefaßten Interpretationen verwendet. Der Kürze wegen wurden nur Ergebnisse über die morphologische Entwicklung der Blattmerkmale einbezogen. Die in der Dissertation angeführten Untersuchungen über Sproßwachstum, Fertilität, Wassergehalt, Bewurzelung, Austrieb wurden hier nicht berücksichtigt. Auch mußten die Angaben über Meßmethoden, Auswertung usw. weggelassen werden. Diesbezüglich sei auf obige Dissertation verwiesen, von der Leihexemplare zur Verfügung stehen.

2. Phasendifferenz:

2.1. Methode:

Für die oben erwähnten Untersuchungen standen fertil gewordene Sämlinge zur Verfügung, bei denen am Wurzelhals noch kürzere seitliche Sprosse der J-Form vorhanden waren. Die Messungen wurden bei den J- bzw. A-Nachzuchten von 10 ausgewählten Sämlingen an Blättern jeweils gleicher relativer Lage an den einjährigen Verlängerungstrieben durchgeführt, im Jahre 1964 nach der Pfropfung (1963) und nach einem Rückschnitt der fünfjährigen Pfropflinge im Jahre 1968 an den Austrieben aus schlafenden Augen. Die pro Klon und Phase (J, A) gewonnenen Mittelwerte und die relativen A/J 100%-Werte sowie die Gesamtmittelwerte samt Streuungen und P-Werten sind in Tab. 1 zusammengestellt.

2.2. Ergebnisse:

Bei den Merkmalen F (Blattfläche), E (Epidermiszellendichte), N (Aderndichte), H (Behaarung), Z (Epidermiszellen-Zahl), F.N. (Gesamtaderung) waren die A-Werte größer als die J-Werte, die Phasendifferenz A - J daher positiv, bei den Merkmalen F (Epidermiszellen-Fläche), W (Epidermiszellen-Wellung) waren die J-Werte größer als die A-Werte, die Phasendifferenz A - J daher negativ. Eine hohe Signifikanz ($P < 0,001$) der Phasendifferenz ergab sich bei den Merkmalen E, W, H, f.

Die Phasendifferenzen der Jahre 1964 und 1968 waren im wesentlichen, auch was ihre Signifikanz betrifft, gleich geblieben.

2.3. Interpretation:

Aus diesen Ergebnissen kann geschlossen werden:

1. Das Erhaltenbleiben (Persistenz) der Phasendifferenzen bei den Pflöpfingen im Jahre 1964 beweist, daß als Ursache dieser Differenz nicht allein die verschiedene Lage am ursprünglichen Sämlingsbaum (unten, oben) gewesen sein kann, sondern daß dieses Erhaltenbleiben auch bei den von der Mutterpflanze losgelösten Teilen eine endogene Ursache voraussetzt.
2. Das Erhaltenbleiben der Phasendifferenzen nach einem Rückschnitt der Pflanzen an den Austrieben aus schlafenden Augen im Jahre 1968 bestätigt weiterhin die Persistenz der Phasen und ihrer Differenzen in den schlafenden Augen trotz der inzwischen eingetretenen sonstigen Veränderungen.
3. Der auffallend hohe Grad der Signifikanz ($P < 0,001$) der Phasendifferenzen bei primären Merkmalen von Zellen: E, W, H, f deutet gleichfalls auf eine endogene Ursache hin.

3. Phasenentwicklung:

3.1. Methode:

Die Feststellung von statischen Blattmerkmals-Mittelwerten an einjährigen J- bzw. A-Pflöpfingen konnte wohl das Vorhandensein von signifikanten Phasendifferenzen bestätigen, aber es konnte daraus keine Aussage über die dynamische Veränderung dieser Werte im Laufe einer mehrjährigen ontogenetischen Entwicklung abgeleitet werden.

Um diese Frage zu klären, sind ähnliche Untersuchungen auch an verschiedenen Zwischenstadien erforderlich. Bei diesen Untersuchungen muß ebenfalls ein weiterer Einfluß der Lage (unten, oben) am Baum (Pflöpfing der 1. Nachzucht) durch weitere vegetative Nachzuchten (sogen. Subphasen) ausgeschaltet werden. Im gegebenen Fall wurden von zwei Klonen (I, X) je zwei Zwischenstadien pro Phase, insgesamt daher vier (J_U, J_O, A_U, A_O) ausgewählt. Abb. 1 zeigt die Methode: Vom Sämlingsbaum (S) wurden vorerst zwei Phasen (J, A) zu selbständigen Pflanzen herangezogen, hier als Mutterbäume (M_J, M_A) bezeichnet. Nach drei Jahren wurde derselbe Vorgang bei den Mutterbäumen wiederholt und auf diese Weise wurden die als Subphasen bezeichneten Pflöpflinge ($P_{J_U}, P_{J_O}, P_{A_U}, P_{A_O}$) erhalten. An diesen Subphasen wurden in zwei aufeinanderfolgenden Jahren (1966, 1967) Messungen durchgeführt. Weiters wurden zum Vergleich Messungen (u, o) an ihren Mutterbäumen (M_J, M_A) verwendet. Im Jahre 1968 wurden die Subphasen-Pflöpflinge knapp oberhalb der Pflöpfstelle zurückgeschnitten, das Ergebnis dieser sogen. »Verjüngung« wird später in 8.4. besprochen werden.

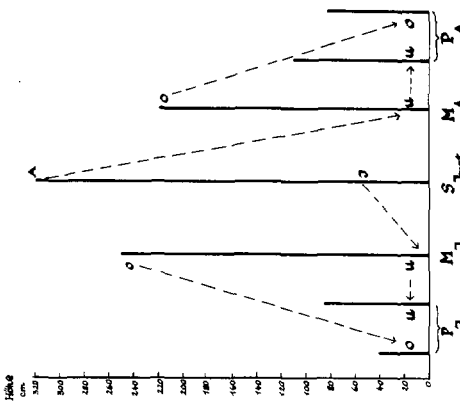


Abb. 1 Skizze zur Subphasen-Methode
 S_{1st} = Sämmlingsbaum Imst (PASSECKER) im Jahre 1962 von Klon I u. X.
 M_J,A = erste vegetative Nachzuchten der 3 bzw. 4jährigen Mutterbäume (J,A)
 P_J,A = zweite vegetative Nachzuchten
 Subphasen: u = unten
 o = oben

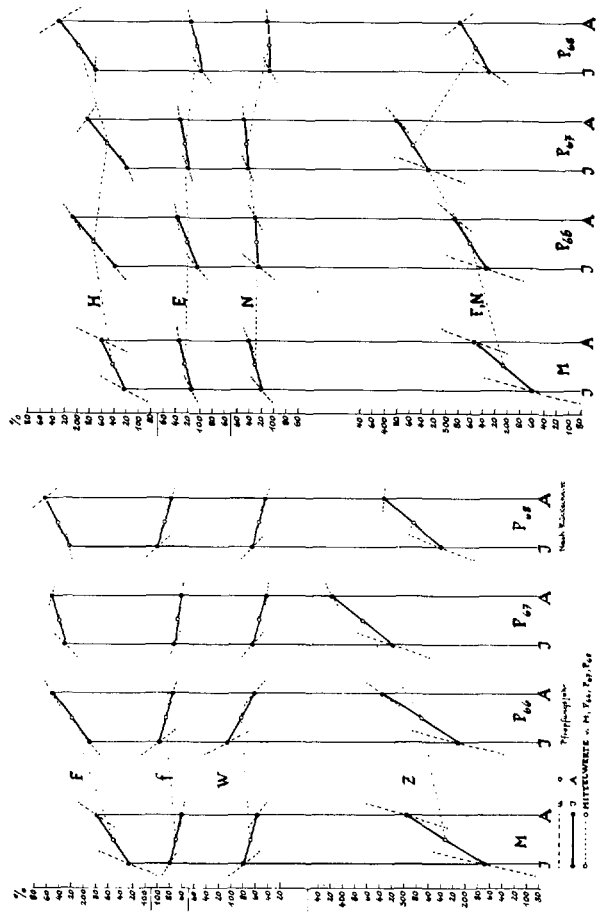


Abb 2a, 2b Subphasen-Entwicklung
 P₆₆, P₆₇, P₆₈ = Subphasen-Pfropfungen in den Jahren 1966, 1967, 1968
 M = relative Vergleichswerte der Mutterbäume 1966

3.2. Ergebnisse und Interpretation:

Die aus diesen Messungen der beiden Klone innerhalb von drei Jahren gewonnenen und relativierten Mittelwerte sind in Abb. 2a,b graphisch dargestellt. Daraus lassen sich folgende Ergebnisse entnehmen:

1. Das im wesentlichen übereinstimmende Verhalten bei den Mutterbäumen (M) und bei den Pflöpfingen (P_{66} , P_{67}) bestätigt neuerdings das Erhaltenbleiben sowohl der Phasen- wie der Subphasen-Differenzen (Persistenz). Dazu Abb. 3a,b und Tab. 2.

Blattmerkmale		Differenz		1.Nachzucht		2.Nachzucht	
		A-J	o-u	Abschnitt 2. ex 64		Abschnitt 3. ex 66+67+68	
		Phasen Subphasen		A - J	J	A	
				P - Werte			
					o-u	o-u	
F	Blattfläche			0,2	0,05		Zufall
Z	Epidermiszellen-Zahl			0,01	0,01		Zufall
F.N	Gesamtaderung	A > J		0,02	0,01		Zufall
N	Aderndichte		o > u	0,02	0,01	0,02	
H	Behaarung			0,001	0,3		Zufall
E	Epidermiszellen-Dichte			0,001	0,01	0,1	
f	Epidermiszellen-Fläche	A < J		0,001	0,01	0,1	
W	Epidermiszellen-Wellung		o < u	0,001	0,01	0,1	

Tab. 2 Phasen- und Subphasen-Differenzen

2. Der Entwicklungsverlauf der Phasen ($J \rightarrow A$) und der Subphasen ($u \rightarrow o$) sowohl bei den Mutterbäumen im Jahre 1966 wie bei deren Nachzuchten im Jahre 1966 und 1967 zeigt bei den einzelnen Merkmalen eine deutliche Übereinstimmung bezüglich der Richtung wie auch der Intensität der Veränderungen:

steigend bei F, Z, F.N, E, N

fallend bei f, W

Diese dynamische Entwicklung steht in unmittelbarem Zusammenhang mit den oben angeführten statischen Differenzen.

3. Die Intensität (Steilheit) dieser Veränderungen nimmt von 1966 auf 1967 ab und zwar bei A in stärkerem Maß als bei J. Daraus könnte auf einen im allgemeinen abnehmenden Verlauf der Phasenentwicklungs-Intensität geschlossen werden, der jedoch bei den einzelnen Merkmalen nicht miteinander gleichgeschaltet ist.

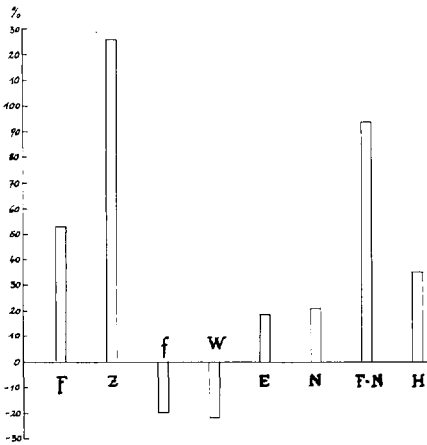


Abb 3a Relative Phasendifferenzen (A-J) der Mutterbäume (M)

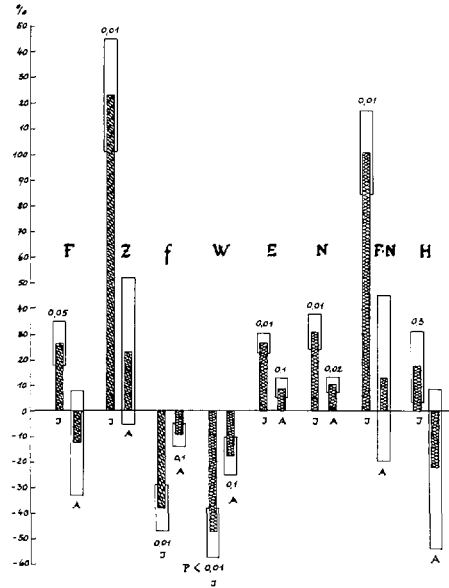


Abb 3b Relative Subphasendifferenzen (o-u) bei J und A samt Streuungen und P-Werten, berechnet aus deren relativen Gesamt-Mittelwerten (Klon I und X) aus den Jahren 1966, 1967, 1968

4. Mit der Verflachung der Unterschiede ist auch eine Abnahme der Signifikanz verbunden, wie dies aus Abb. 3b und Tab. 2 zu ersehen ist. Auch die bereits oben erwähnte hohe Signifikanz der Phasendifferenzen bei den Merkmalen E, f, W (außer H), also bei Zellmerkmalen, wiederholt sich bei der Phasentwicklung.

4. Entwicklung der Blattmerkmale am Baum:

4.1. Methode:

Während vorhin die Entwicklung der Blattmerkmale mittels einer Zerlegung der Pflanzen (J, A) in selbständige Subphasen verfolgt wurde, soll nun diese Veränderung der Blätter unmittelbar an ihrer natürlichen Lage am Baum festgestellt werden. Da eine Messung von Phasendifferenzen dabei nicht vorgesehen war, wurde nur die J-Form (Klon I) verwendet. Abb. 4 zeigt eine Skizze dieses dreijährigen Bäumchens bei Bezeichnung der gemessenen Blätter.

4.2. Ergebnisse:

Abb. 5a bringt eine Darstellung der Veränderung der Blattmerkmals-Mittelwerte entlang der Hauptachse des Baumes, gegliedert in drei Jahresabschnitte (1962, 1963,

1964). Als Abszissen dienten die Längen der Transportwege ab Wurzelhals. Die Werte der Abschnitte 62 und 63 stellen die Merkmalsmittelwerte der seitlichen einjährigen Sprosse an der Hauptachse dar, die Werte des Abschnittes 64 jedoch die Einzelblattwerte am einjährigen Verlängerungsproß. Die Entwicklung der Abschnittsmittelwerte 62-63-G/64 ist außerdem in Form eines Säulendiagramms dargestellt. Ähnliches gilt auch für die Seitenachse B in Abb. 5b links bezügl. der Abschnitte B/63, B/64. Die Kurven der Einzelblattwerte bei den einjährigen Endsprossen der Seitenachsen A/64 und B/64 und der Hauptachse G/64 zeigt die Abb. 5b rechts. Weiters ist dort auch die Entwicklung der Mittelwerte von A/64 → B/64 → G/64 dargestellt.

In Abb. 6 sind die auf eine gemeinsame Basis relativierten Gesamt-Mittelwerte der Abschnitte 63 u. 64 der Hauptachse (H) und der Seitenachsen (A, B) vergleichsweise gegenübergestellt.

4.3. Interpretation:

1. Betrachtet man vorerst den Verlauf der Abschnitts-Mittelwerte bei der Hauptachse (62-63-64) in Abb. 5a, so zeigt sich bei den einzelnen Merkmalen die gleiche Tendenz wie bei den Subphasen (Abb. 2 a, b): steigend bei den Merkmalen F, Z, F, N, Q (= Blattquerschnitt), E, N (Ausnahme 1964), fallend bei den Merkmalen f, W. Das gleiche Bild zeigen in Abb. 5b rechts auch die Abschnitts-Mittelwerte der am Baum gestaffelten einjährigen Endsprosse A/64 - B/64 - G/64.

2. Aus Abb. 6 ergibt sich eine im wesentlichen in gleicher Richtung verlaufende Entwicklungstendenz von den Seitensproß-Gesamt-Mittelwerten (A, B) zum Mittelwert des Hauptsprosses (H) mit einer Unregelmäßigkeit bei N und W. Hervorzuheben ist die bevorzugte Entwicklungsintensität bei den Merkmalen F, Z, F.N im korrelativen Zusammenhang mit der Entwicklung der Transportweglängen (TWg).

3. Gegenüber der ausgeprägten Phasenentwicklungstendenz bei den Merkmals-Mittelwerten aufeinanderfolgender Seitensprosse unterscheidet sich wesentlich die Entwicklung der insertionsmäßig aufeinanderfolgenden Einzelblätter bei einjährigen Sprossen (Abb. 4 und Abb. 5a, b). Diese Entwicklung läßt keine einheitliche Tendenz erkennen, sodaß eine phasenmäßige Entwicklung weder nachzuweisen noch auszuschließen ist.

4. Aus diesen Ergebnissen ist sowohl bei den einzelnen Achsen wie auch innerhalb des ganzen Baumes eine apikal gerichtete Entwicklung der Blattmerkmals-Mittelwerte im Sinne einer Phasenentwicklung von J nach A festzustellen. Sie nimmt bei Merkmalen, die direkt mit der Blattgröße verbunden sind (F, Z, F.N), gegenüber der Entwicklung anderer Merkmale eine bezüglich der Entwicklungs-Intensität bevorzugte Stellung ein. Im Gegensatz zu den Merkmals-Mittelwerten der aufeinanderfolgenden Sprosse lassen jedoch die aufeinanderfolgenden Einzelblätter einjähriger Sprosse eine deutliche apikale Phasenentwicklung nicht erkennen. Diese waren während ihrer zeitlich nacheinander erfolgenden Entwicklung auch der Wirkung

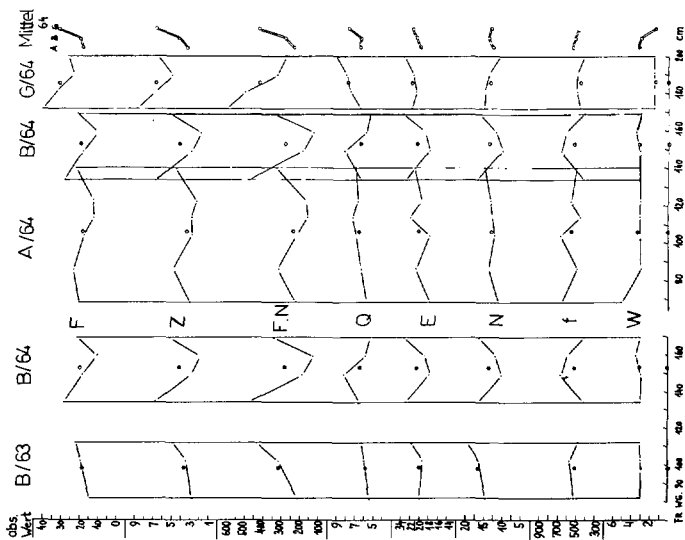


Abb. 5b Seitensproß B/63, 64 aus Abb. 4 einjährige Verlängerungsprosse A/64, B/64, G/64 absolute Werte und Gesamt-Mittelwerte



Abb. 5a Hauptachse aus Abb. 4 (Klon I/J) Hauptsproß-Mittelwerte (absolut) 1962, 63, 64

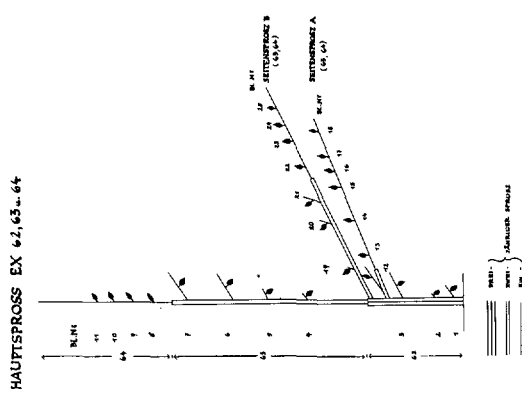


Abb. 4 Baumskizze Klon I/J — ex 1964

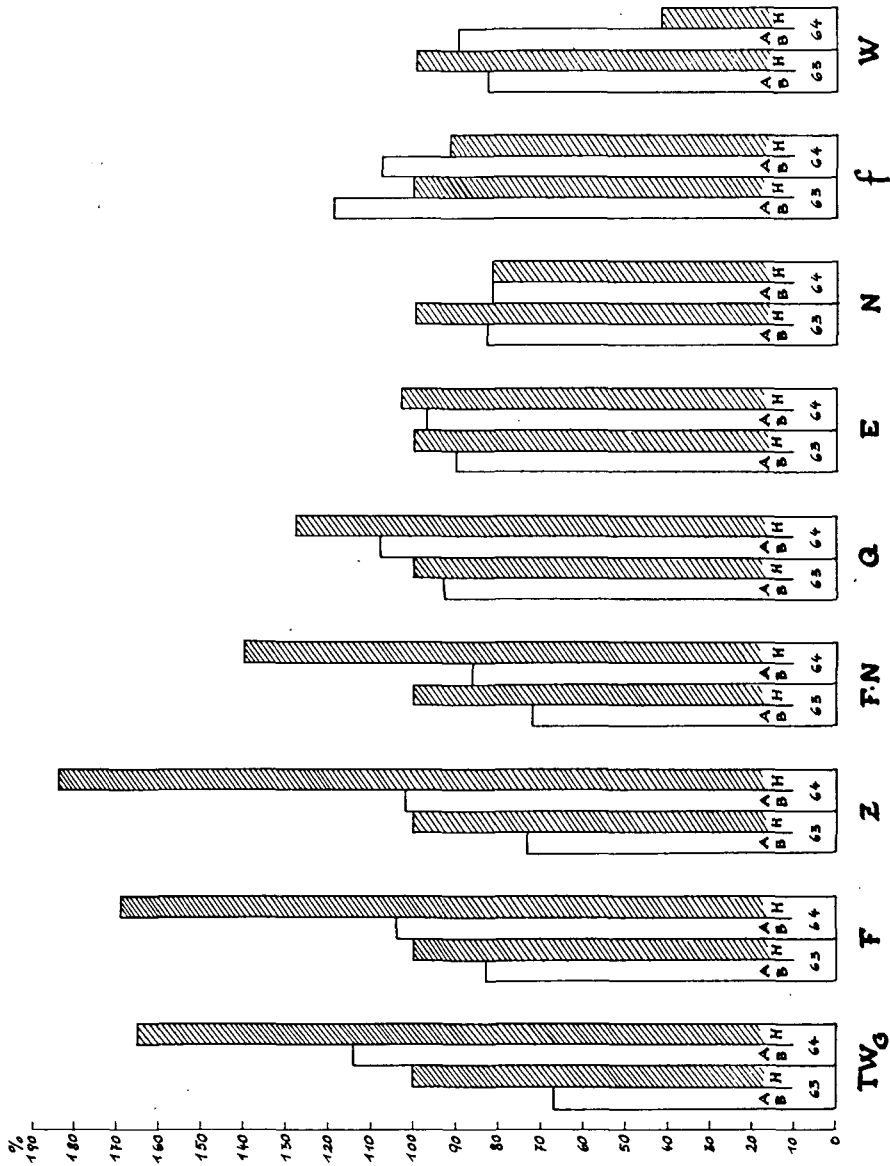


Abb. 6 Relative Gesamt-Mittelwerte (63-64) der Blattmerkmale (zu Abb. 4)

H = Hauptachse

A, B = Seitenachsen-Mittelwerte

Relativ-Werte bezogen auf Mittel-Werte der Hauptachse 63 = 100

TW_g = Transportweglänge

von zeitlich nacheinander sich ändernden Außenfaktoren unterworfen, sodaß ihre Entwicklungskurven wohl davon mitgeprägt wurden.

5. Entwicklung der Blattmerkmale am einjährigen Sproß:

5.1. Methode:

Der vorhin erwähnte Unterschied zwischen der Entwicklung der Blattmerkmals-Mittelwerte von nacheinander inserierten einjährigen Seitensprossen und der Entwicklung von nacheinander inserierten Einzelblättern an einjährigen Sprossen wird hier zunächst an solchen Einzelblättern einjähriger Sprosse näher untersucht.

Hierfür wurden einjährige Endsprosse von vierjährigen J- bzw. A-Pfropflingen (Klon X) verwendet. Es wurden sämtliche zur Zeit der Messung (August 1966) noch vorhandenen Blätter gemessen. Um den Vergleich zwischen beiden Phasen (J, A) zu vereinfachen, wurden diese Meßergebnisse bei jeder Phase in Abb. 7 in fünf miteinander koordinierte Abschnitte zusammengefaßt. Für die Merkmale W und H, sowie für F, In (= Internodienlänge) und N wurden in den Abb. 8 und 9 auch die zwischen J und A koordinierten Entwicklungskurven aller Blätter dargestellt.

5.2. Ergebnisse und Interpretation:

5.2.1. Zu Abb. 7:

- Die Phasendifferenzen waren, wenn auch stellenweise etwas verändert, an den einjährigen Sprossen erhalten geblieben,
- die Entwicklungskurven von F, Z, F. N weisen durch ihre miteinander korrelierten Maximumkurven auf im Laufe der Entwicklung sich ändernde Außenfaktoren hin,
- Z und f sind gegenläufig korreliert, wie dies der Formel $Z=F/f$ entspricht,
- die gegenläufige Korrelation von W und H, die bei A (Abb. 8) meist auch von Blatt zu Blatt sich verfolgen läßt, deutet einen endogenen Zusammenhang an, zumal diese beiden Zellmerkmale unabhängig voneinander gemessen wurden,
- aus Abb. 9 ergibt sich eine bei J deutlicher als bei A ausgeprägte gleichlaufende Korrelation zwischen der Internodienlänge (In) und der Aderndichte (N); die ansonsten gleichfalls damit korrelierende Blattfläche (F) erreicht einige Blätter vorher ihr Maximum. Dies könnte besagen, daß die Blattfläche zu dem etwas höher inserierten Knoten bzw. Internodium und zu der Aderndichte des diesem Internodium zugehörigen Blattes in Beziehung steht.

5.2.2. Um die Korrelation verschiedener Merkmale mit der Blattfläche (F) gesondert zu untersuchen, wurden in Abb. 10 die Merkmale nach steigenden Werten von F gereiht. Die in der Darstellung eingezeichneten und zwischen J und A koordinierten Regressionsgeraden verlaufen innerhalb jedes einzelnen Merkmals zueinander pa-

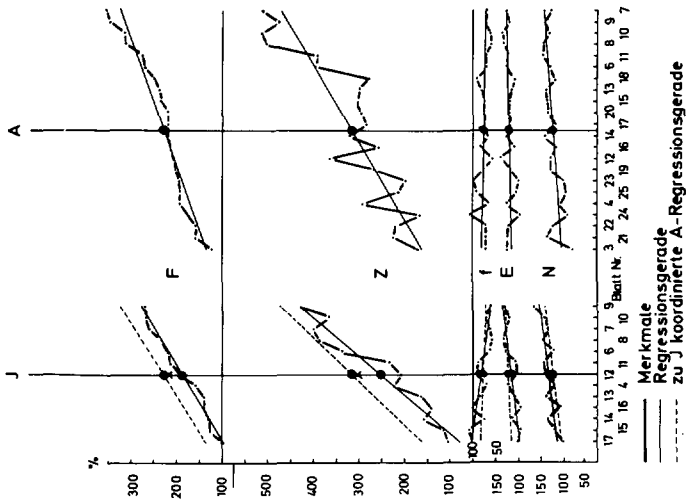


Abb. 10 Reihung der Einzelblätter (Klon X/66) nach Blattgröße

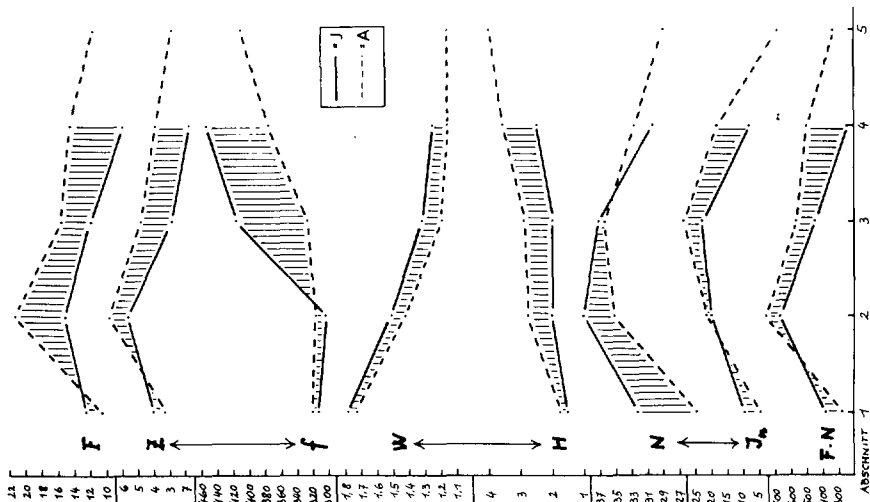


Abb. 7 Entwicklung der Blattmerkmale von J- und A-Pfropflingen (Klon X/66) am einjährigen Sproß
 Korrelations-Gruppen
 absolute Werte, Einzelblätter abschnittsweise (1-5) gemittelt
 I_n = Internodienlänge

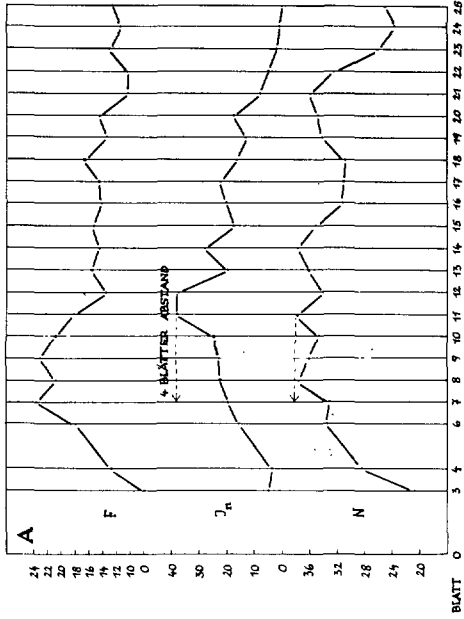
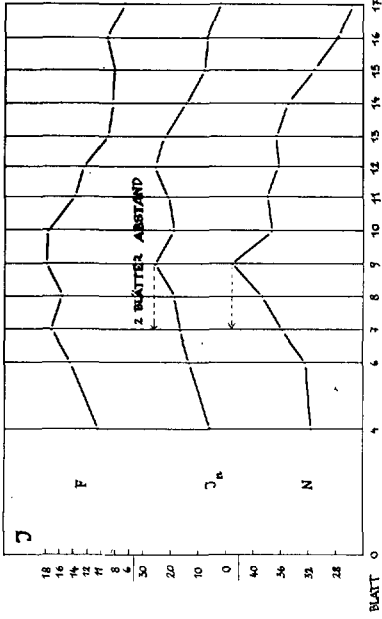


Abb. 9 Korrelation zwischen den Merkmalen: Blattfläche (F) – Internodienlänge (J_n) – Aderndichte (N) bei den Einzelblättern eines einjährigen Sprosses (Klon X/66) absolute Werte

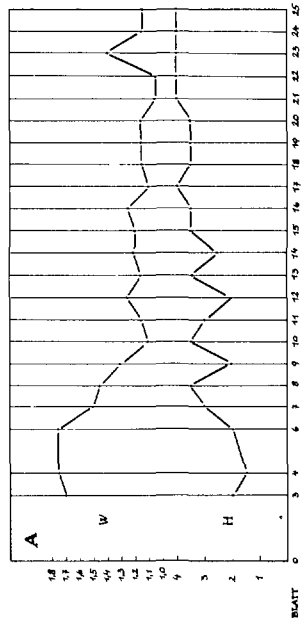
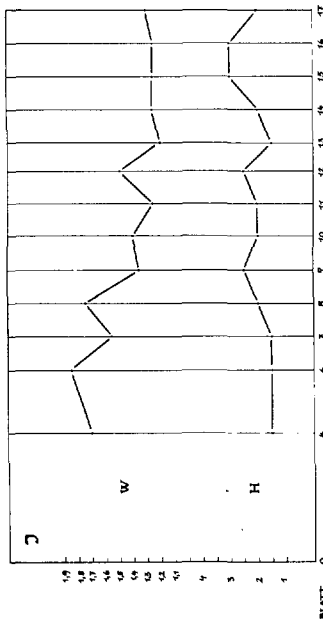


Abb. 8 Korrelation zwischen den Merkmalen Wellung (W) u. Behaarung (H) bei den Einzelblättern eines einjährigen Sprosses (Klon X/66) absolute Werte

parallel, was bedeutet, daß die in diesem Fall fast unverändert erhalten gebliebenen Phasendifferenzen durch die Veränderung der Blattgrößen nicht betroffen wurden. Die Veränderungen der Werte der angeführten Blattmerkmale jedoch verlaufen korreliert steigend oder fallend im Sinne der Phasenentwicklung.

Das Vorhandensein von Maximumkurven bei F bzw. Z und bei F.N sowie die Unabhängigkeit der Phasendifferenzen von der Größe der Einzelblätter am einjährigen Sproß lassen als Ursache einen während der Entwicklung des Sprosses sich zeitlich verändernden Faktor vermuten, der die Größenentwicklung der Blätter und damit auch der Zellzahl und der Gesamtaderung beeinflußt hatte.

Die in Abschnitt 4 vorgebrachte Überlegung über die Wirkung zeitlich sich verändernder Außenfaktoren auf die Veränderung von Blattmerkmalen stimmt somit mit diesem Ergebnis überein, sodaß ein Schluß auf die Einwirkung von Umweltfaktoren bezüglich der Entwicklung von Blattmerkmalen, insbesondere von F, Z, F.N am einjährigen Sproß berechtigt erscheint. Einen Beweis für diese Ansicht könnte aber erst die Kultur in einem Klimahaus erbringen.

5.2.3. Zusammenfassend kann aus der Veränderungsfolge der Blattmerkmale die Vermutung ausgesprochen werden, daß der Entwicklungsprozeß am einjährigen Sproß ein doppelter sein dürfte: einerseits - wie die Entwicklung der Blattmerkmals-Mittelwerte des ganzen Sprosses zeigt - eine phasenmäßige Entwicklung des gesamten Korrelations-Komplexes, die aber andererseits bei den einzelnen aufeinanderfolgenden Blättern wahrscheinlich durch ernährungsphysiologische, in der Zeit sich verändernde Faktoren innerhalb des Baumes (Knospen, Reservestoffe etc.) und durch die jahreszeitliche Veränderung von Umweltfaktoren stark modifiziert wird. Es ist sicher anzunehmen, daß außer den hier erwähnten Faktoren auch noch unbekannte, v.a. endogene Ursachen mitwirken.

Die Frage nach der Phasenentwicklung der einjährigen Sprosse ist also bezüglich einer am Baum in apikaler Richtung von einjährigem Sproß zu einjährigem Sproß fortschreitenden phasenmäßigen Entwicklung der Merkmals-Mittelwerte dieser Sprosse zu bejahen, wie dies bereits auch in den Abschnitten 3 und 4 gezeigt werden konnte. Bezüglich der Entwicklung jedoch von Blatt zu Blatt am einjährigen Sproß muß diese Frage zumindest offen bleiben, wenn auch manche phasenartige Veränderungen wie z.B. bei W und H in Abb. 7 dies möglich erscheinen lassen.

6. Serienpfropfungen aus einjährigen J- bzw. A-Sprossen:

6.1. Methode:

Zur offen gelassenen Frage bezüglich des Vorhandenseins einer Phasenentwicklung bei den Einzelblättern am einjährigen Sproß wurde durch eine Zerlegung von einjährigen Sprossen (Klon X) in selbständige Pfropflinge bei gleicher Reihung derselben wie am Muttersproß festzustellen versucht, ob sich vielleicht bei diesen

Serienpfropflingen eine Phasenentwicklung von Pfropfling zu Pfropfling nachweisen ließe. Zur Erläuterung dieser Methode diene das in Abb. 11 dargestellte Schema (X/63 = Muttersproß, X/PS = Pfropfungsserie).

6.2. Ergebnisse und Interpretation:

1. Kurvenverlauf und Phasendifferenzen

Die Abb. 12 a, b zeigen die Veränderungen der Merkmals-Mittelwerte bei den einzelnen Pfropflingen entsprechend ihrer gleichen Reihung wie am Muttersproß. Dieser Verlauf der Kurven läßt ebensowenig wie der Verlauf der Merkmalsmittelwerte der Einzelblätter am Muttersproß (Abb. 7) eine im Sinne einer Phasenentwicklung gerichtete Entwicklung erkennen. Jedoch zeigen diese Kurven eine auffallende Ähnlichkeit mit den entsprechenden Kurven der Muttersprosse (Abb. 7), besonders bei den Merkmalen F, Z, f. Aus diesen Nachbildungen der Merkmale des Muttersprosses bei den Serienpfropfungen scheint hervorzugehen, daß jeweils die Knospe, aus der der einzelne Pfropfling erwuchs, als Träger der bereits in den Winterknospen des Muttersprosses programmierten Entwicklungsfolge anzusehen sei. Zwischen den Gesamt-Mittelwerten der J- bzw. A-Abkömmlinge sind jedoch deren Phasendifferenzen erhalten geblieben (Abb. 12b rechts, Säulendiagramme) wie auch die weitere Entwicklung dieser Gesamt-Mittelwerte von 1964 auf 1965 im Sinne der Phasendifferenzen gerichtet verläuft.

2. Werden die einzelnen Pfropflinge nach der mittleren Größe der Blätter (F) gereiht, dann ergibt sich das gleiche Bild wie bei einem einjährigen Sproß bei der gleichen Reihung seiner Einzelblätter. Vergleiche Abb. 13 mit Abb. 10. Dies beweist, daß

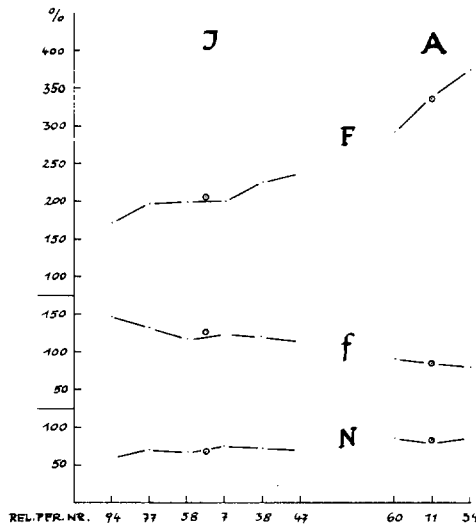


Abb. 13 Pfropfungsserie X/PS
Pfropflings-Mittelwerte nach Blattgrößen gereiht (relative Werte)

auch die Korrelationsverhältnisse bei den Pfropfungsserien erhalten geblieben sind. Es spricht dies auch dafür, daß die Pfropfungsserie als Gesamtheit betrachtet sich so verhält wie der einjährige Sproß, von dem sie abstammt.

3. Weitere Ähnlichkeiten zwischen Muttersproß und Serienpfropflingen zeigen sich beim Übergang vom ersten auf den zweiten Trieb (Abb. 12a) sowie in dem Zusammenhang zwischen der ursprünglichen Knospengröße am Muttersproß mit der Sproßlänge und Blattgröße am Pfropfling (Abb. 14).

6.3. Gesamtinterpretation:

1. Bei Serienpfropflingen aus einem einjährigen Sproß wirken als Faktoren für die Ausbildung der Blattmerkmals-Mittelwerte der einzelnen Pfropflinge höchstwahrscheinlich die an ihrer Ursprungsstelle am Muttersproß vorhanden gewesenen Merkmale der zugehörigen Einzelblätter und deren Achselknospen. Als Träger der Nachbildungen dieser Merkmale kommen in erster Linie also wohl die Winterknospen besonders bei den Merkmalen F, Z, f wie auch für die Sproßlängen in Betracht.

2. Eine Phasenentwicklung aber der nach ihrer natürlichen Abstammungsreihe geordneten einzelnen Pfropflinge konnte ebenso wie bei den Einzelblättern eines einjährigen Sprosses weder bewiesen noch ausgeschlossen werden.

3. Hingegen blieben bei den Mittelwerten der ganzen als Einheit betrachteten J- bzw. A-Pfropfungsserie die Phasendifferenzen weiter bestehen (Persistenz) und entwickelten sich im Jahre nach der Pfropfung 1965 im Sinne dieser Differenz weiter (Abb. 12 a, b).

4. Die Ergebnisse der Serienpfropfungen aus einem einjährigen Sproß stimmen somit mit den Ergebnissen bei den Einzelblättern einjähriger Sprosse überein. Dies erhöht den Wahrscheinlichkeitsgrad dieser Aussagen.

7. Vergleich von Serienpfropflingen und Seitensprossen gleichen Ursprungs und deren Beziehung zur Transportweglänge:

7.1. Methode:

Die in den Abschnitten 3 (Entwicklung am Baum), 4 (Einzelblätter am einjährigen Sproß und 5 (Serienpfropfungen) aufgeworfenen Fragen wurden an einem gleichwertigen Parallelsproß des für die Serienpfropfungen verwendeten Sprosses X/63 weiter verfolgt. An diesem auf der gemeinsamen Unterlage belassenen Sproß wurden im selben Jahr (1964) gleichfalls Messungen (X/64) der Blattmerkmals-Mittelwerte seiner einjährigen Seitensprosse durchgeführt. Abb. 11 zeigt die Anordnung. In gleicher Weise wurden später auch bei Klon I/70 Seitensprosse zweiter Ordnung in die Versuchsergebnisse einbezogen.

Seitenpflanzung
1. Ordnung
X/PS
ex 1. 2. Trieb

Seitensprosse
1. Ordnung
X/64

Seitensprosse 2. Ordnung
I/70
ex 1. ex 2. Trieb

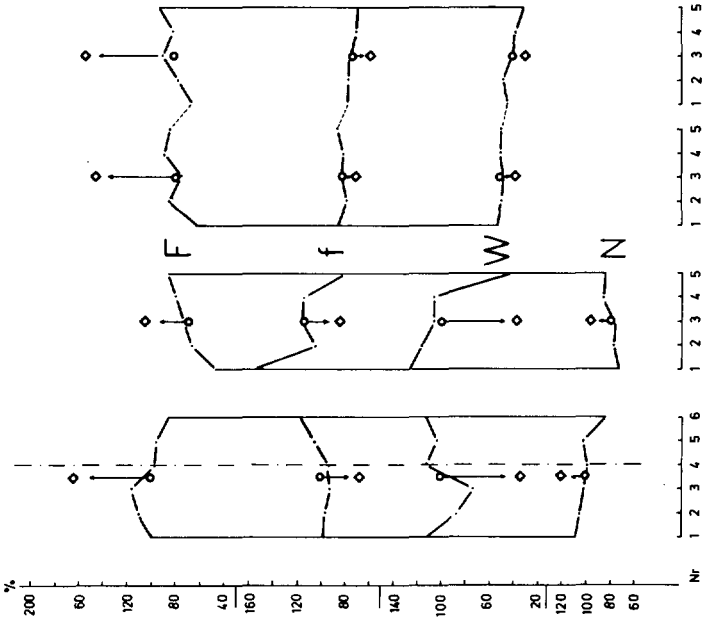


Abb. 15 Entwicklungstendenzen (steigend/fallend) der Blattmerkmals-Mittelwerte pro Sproß

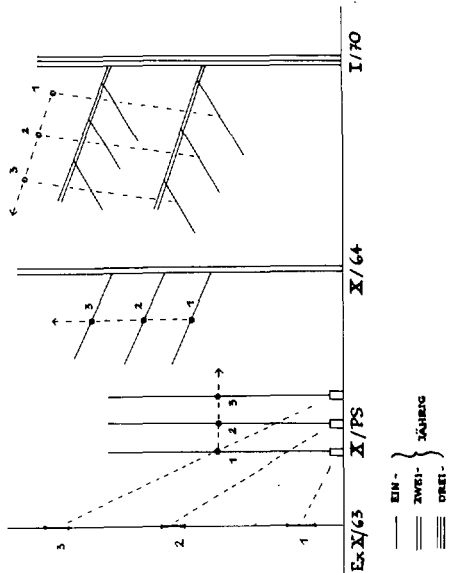


Abb. 11 Zerlegung eines einjährigen Sprosses (X/63) in eine Pflanzungsreihe (X/PS)
X/64 = Seitensprosse 1. Ordnung eines Parallelsprosses zu X/63
I/70 = Seitensprosse 2. Ordnung eines Parallelsprosses zu X/63

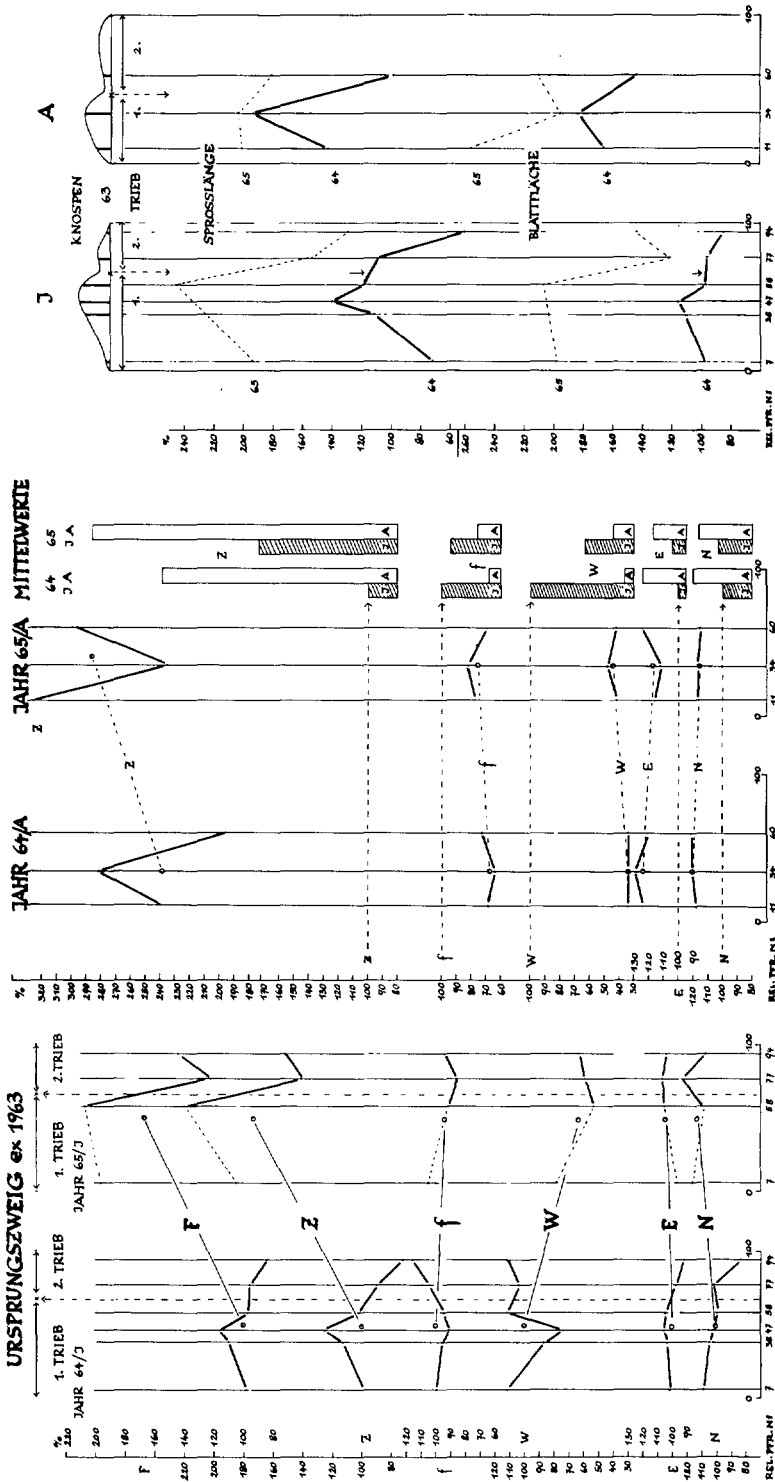


Abb. 14 Pflropfungsserie X/PS Vergleich zwischen den Knospen-
größen des Ursprungszeitpunktes (X/63)
und den Sproßlängen und Blatt-
flächen der J- bzw. A-Pflropflinge
im Jahre 1964 und 1965

Abb. 12a A-Pflropfungsserie wie Abb. 12a
rechts = Entwicklung der Gesamt-
Mittelwerte von J und A vom Jahre
1964-65

Abb. 12b J-Pflropfungsserie von X/PS im Jahre
1964 und 1965
relative Pflropfungs-Mittelwerte
Entwicklung der Gesamt-Mittelwerte
von 1964 auf 1965

Zwischen den Versuchspflanzen X/PS und X/64 bestand somit nicht nur die Gleichheit von Klon, Phase und Unterlage, sondern auch zufolge der gemeinsamen Unterlage eine weitgehende Übereinstimmung bei den Einwirkungen der Umwelt besonders auch auf die Ausbildung der vorjährigen Winterknospen. Für die vergleichenden Ergebnisse der sich entsprechenden Mittelwerte der Pfropflinge und Seitensprosse war diese Übereinstimmung von besonderem Wert.

7.2. Ergebnisse:

In Abb. 15 sind die Ergebnisse bei den J-Formen von X/PS und X/64 vergleichsweise gegenübergestellt, die Daten für X/PS wurden aus Abb. 12a übernommen. Die angeführten Werte sind relative Mittelwerte der einzelnen Pfropflinge bzw. der Seitensprosse. Für die A-Formen sind nur die Gesamt-Mittelwerte und die zugehörige J → A-Richtung angegeben.

Der für die hiesige Untersuchung wesentliche Vergleich bezieht sich nur auf den unterschiedlichen Verlauf der Mittelwerte und läßt folgendes erkennen: bei den Pfropflingen von X/PS war keine Phasenentwicklung nachweisbar, bei den Seitensprossen von X/64 hingegen zeigte sich eine der Phasenentwicklung entsprechende Veränderung:

steigend bei F, N
fallend bei f, W.

Ein ähnliches Bild ergab sich auch bei I/70 bezüglich der Seitensprosse zweiter Ordnung.

7.3. Interpretation:

Diesen verschiedenen Ergebnissen bei den ursprünglich unter gleichen Bedingungen gebildeten Winterknospen (1963) lagen nach deren Austreiben im nächsten Jahr (1964) folgende Zusammenhänge bzw. Gegensätze zugrunde:

1. bei X/PS sind durch die Abpfropfung für alle Pfropflinge die Transportweglängen gleichgeschaltet worden, sodaß nur mehr die bereits von den Winterknospen bzw. deren Deckblättern (vergl. Abb. 7) übernommenen Unterschiede sich in deren vegetativen Nachzuchten auswirken konnten,
2. bei X/64 hingegen waren zufolge der verschiedenen bestehen gebliebenen Insertionshöhen der Seitensprosse ihre Transportwege verschieden lang, sodaß diese verschiedene Länge vom Beginn des Austreibens an eine andauernde Wirkung auf die Entwicklung der Blattmerkmale ausüben konnte.

Daraus ergibt sich, daß wahrscheinlich dieser Unterschied bezüglich des Fehlens oder Vorhandenseins einer verschiedenen Länge der Transportwege zumindest auch als mitwirkender Faktor der im einen Fall (X/PS) nicht nachweisbaren, im anderen (X/64) dagegen sich zeigenden Phasenentwicklung angesehen werden könnte.

7.4. Transportweg-Faktor:

Dieser Zusammenhang zwischen verschiedenen Merkmalsveränderungen mit der Länge der Transportwege wurde bereits bei 4.3. anlässlich der Bevorzugung der Merkmale an der Hauptachse mit der Verlängerung der Transportwege in Verbindung gebracht. Dasselbe konnte auch bei weiteren derartigen Untersuchungen wiederholt bestätigt werden. Die Merkmalsgruppe F, Z, F.N zeigt sich besonders für wachstumsfördernde Umweltfaktoren empfänglich und korreliert auch gleichlaufend mit der Transportwegverlängerung. Diesen Zusammenhang kennzeichnet weiter auch die in Abb. 16 dargestellte Skizze eines vierjährigen Pflöpfings (Klon I). Die auf eine gemeinsame Basis (Mittelwerte der Abschnitte 63 + 64 = 100%) relativierten Meßwerte verlaufen sowohl von Seitensproß zu Seitensproß wie auch von der Seitenachse zur Hauptachse bei allen angeführten Werten steigend in gleichlaufender Korrelation.

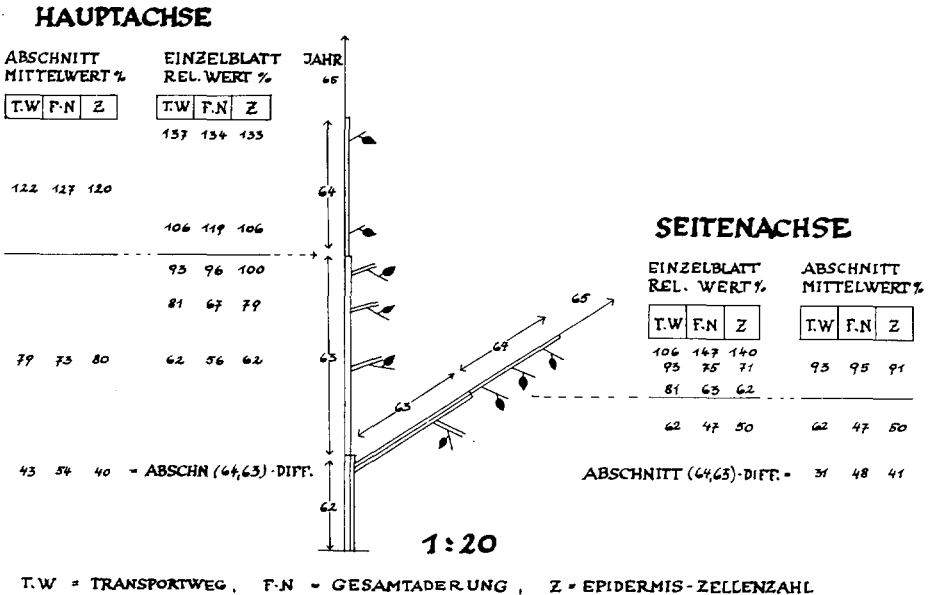


Abb. 16 Baumskizze Klon I/J ex 1965
Korrelation zwischen Transportweg, Gesamtaderung u. Epidermiszellenzahl

8. Wirkung künstlicher Eingriffe:

8.1. Aufpfropfungen:

Dreijährige J- bzw. A-Pfropflinge des Klonen II wurden in 190 cm Stammhöhe mit ihren gegenteiligen Phasen gepfropft, um deren Verhalten unter den künstlich veränderten Verhältnissen festzustellen. Sechs Jahre nach der Pfropfung wurden Messungen an den Blättern durchgeführt und in Abb. 17 graphisch dargestellt, und zwar jeweils pro Merkmal auf der linken Seite für den J-Stamm mit der aufgepfropften A-Krone und rechts für den A-Stamm mit der aufgepfropften J-Krone. Die aufgepfropften gegenteiligen Phasen haben also, abgesehen von ihrer eigenen Phasentwicklung, die unterscheidenden Phaseigenschaften durch sechs Jahre weiterhin beibehalten.

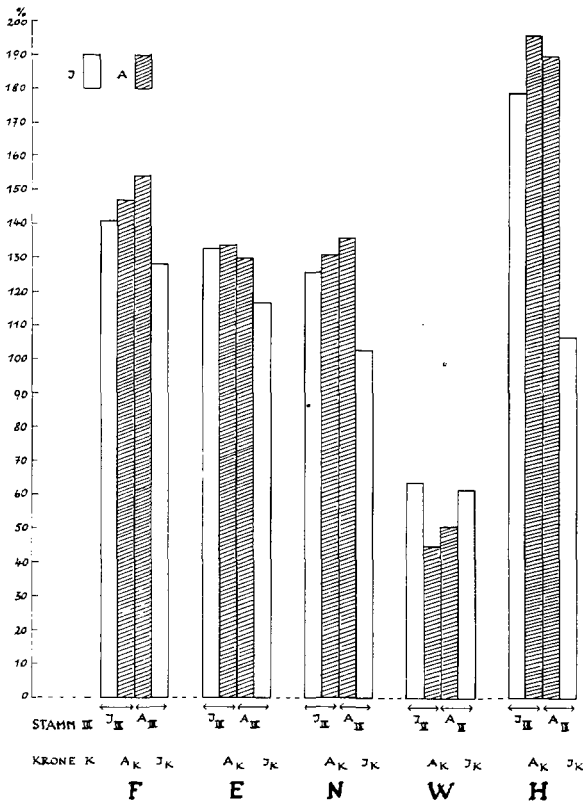


Abb. 17 Kronenpfropfungen mit gegenteiligen Phasen (Klon II)
Messung 1971: Stämme 9 Jahre, Kronenpfropfungen 6 Jahre

8.2. Strangulation:

An zweijährigen Okulaten von J und A (Klon X), beide auf einer gemeinsamen Unterlage stehend, wurden im Frühjahr 1965 Drahtschlingen oberhalb der Okulationsstelle angebracht. Die Wirkung dieser Strangulation wurde im Herbst des gleichen Jahres festgestellt (Abb. 18). Dabei zeigte sich ein sprunghaftes Ansteigen der Aderndichte (N) verbunden mit einer Verkleinerung der Blattfläche (F) und der Zellzahl (Z). Die sonstigen Entwicklungen blieben im normalen Rahmen einer Phasenentwicklung. Außerdem setzte A in Gegensatz zu J reichlich Blütenknospen an. Die Veränderungen an den Blättern sind wohl nur als durch Außenfaktoren bewirkte xeromorphe Strukturveränderungen und damit als Modifikationen aufzufassen. Ein eindeutiger Beweis dafür könnte aber nur durch Abpfropfungen erbracht werden.

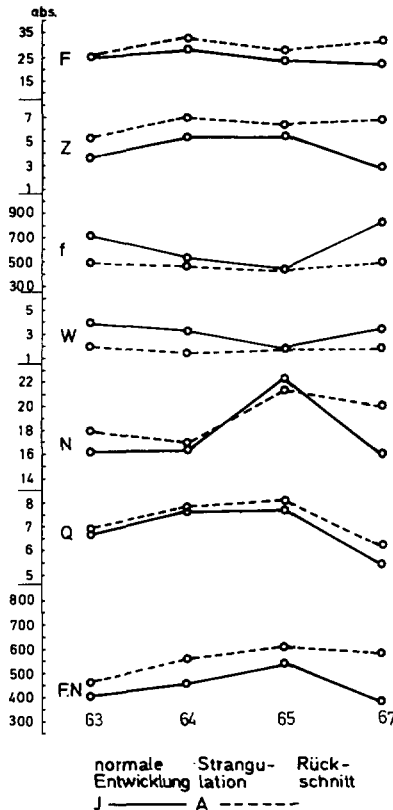


Abb. 18 Entwicklung der Blattmerkmals-Mittelwerte (Klon X/J,A) nach Strangulation und Rückschnitt

8.3. Rückschnitt:

Die gleichen Pflanzen wie oben wurden zwei Jahre nach der Strangulation knapp unterhalb der Strangulationsstelle zurückgeschnitten. Aus Abb. 18 ist die Wirkung zu ersehen. Nach dem Rückschnitt trat eine Umkehrung der Entwicklungsrichtung bei allen Merkmalen, besonders bei J, ein. Die bei J und A verschiedene Größe dieser Veränderungen hat auch zu einer Vergrößerung der Phasendifferenzen geführt.

8.4. Interpretation:

Die angeführten künstlichen Eingriffe haben nicht eine im Sinne der Phasentwicklung gerichtete Wirkung hervorgerufen, sondern entweder nur die Persistenz bereits vorhandener Entwicklungsphasen bestätigt oder partielle, wahrscheinlich vorübergehende Merkmalsänderungen (Modifikationen) bewirkt. So sind im Falle der wechselseitigen Kronenpfropfungen die Phasen wie auch ihre weiteren Entwicklungen erhalten geblieben, insbesondere konnte bei der aufgepfropften J-Form auch nach sechs Jahren keine Annäherung an den A-Stamm erreicht werden. Durch eine Strangulation der Stämme traten nur partielle xeromorphe Veränderungen der Blätter ein, auch konnte bei J im Gegensatz zu A keine Fertilität erzielt werden. Ein Rückschnitt konnte nur die Wiedererweckung einer in den schlafenden Augen persistierenden Entwicklungsphase, nicht aber eine echte Rejuvenation hervorrufen. Ein damit übereinstimmendes Ergebnis zeigten auch die Subphasenpfropflinge in Abb. 2a, b nach deren Rückschnitt im Jahre 1968.

Somit ist anzunehmen, daß sich die von normalen Umwelteinflüssen abweichenden künstlichen Eingriffe in anderer Weise auswirken dürften als die im Laufe der phylogenetischen Entwicklung wahrscheinlich einprogrammierten natürlichen Einwirkungen der Umwelt.

9. Zusammenfassung:

9.1. Abschließend soll versucht werden, eine Einteilung der Faktoren bezüglich ihrer Wirkungsweise vorzunehmen:

1. Endogene Faktoren
 - a) strukturelle und physiologische Faktoren
 - b) genetische Faktoren
2. Exogene Faktoren
3. Künstliche Eingriffe

ad 1a) Strukturelle und physiologische Faktoren

Als solche wären die Winterknospen (5.2., 6.2., 7.3.), die Reservestoffe, das

bereits ausgebildete Leitungssystem und bes. die Transportweg-Längen (4.3., 7.) in Betracht zu ziehen. Sie dürften teils auslösend, teils modifizierend auf die Phasenentwicklung einwirken.

ad 1b) Genetische Faktoren

Wirkungen, die sich auf das ganze hier angeführte Korrelationsgefüge sowohl hinsichtlich einer von J nach A gerichteten Entwicklung wie der daraus sich ergebenden Phasendifferenzen (3.2., 4.3., 7.2.) erstrecken, dürften einer zentralen Steuerung in den Zellen der Vegetationspunkte unterliegen. Ein weiteres Kennzeichen einer endogen-genetisch verursachten Phasenentwicklung dürfte durch das Erhaltenbleiben (Persistenz) der bereits erreichten Entwicklungsphasen in ruhenden Meristemen (2.3., 3.2., 6.2., 8.4.) und in der damit verbundenen Irreversibilität gegeben sein. Weiters spricht für einen endogen-genetischen Ursprung der Phasenentwicklung die hohe Signifikanz der Phasendifferenzen bei Zellmerkmalen (E, W, f in Tab. 1, 2) sowie deren Beständigkeit gegenüber Außenfaktoren (2.2., 3.2.).

ad 2. Exogene Faktoren

Die Veränderungen infolge der Wirkung von Umweltfaktoren zeigen sich in sehr verschiedener Weise bezügl. der Größe und der Richtung derselben (4.3., 5.2.). Eine exakte Trennung der echten endogenen Phasenentwicklungen und der exogenen Modifikationen könnte in jedem einzelnen, neu auftretenden Fall erst durch Abpfropfungen und die dadurch ermöglichte Prüfung auf Persistenz durchgeführt werden.

ad 3. Künstliche Eingriffe

wie Abpfropfungen, Strangulation und Rückschnitt können wahrscheinlich die echte Phasenentwicklung nicht dauernd verändern (8.).

9.2. Der Wirkungszusammenhang

der genannten Faktoren der ontogenetischen Entwicklung ist zunächst zu teilen in die genetisch gesteuerte echte Phasenentwicklung und die Veränderungen derselben durch modifizierende Faktoren innerhalb und außerhalb der Pflanze (Modifikationen).

Eine ausschlaggebende Bedeutung kommt dabei verschiedenen wechselseitigen Korrelationen (5.2., 6.2.) zu, deren Gefüge sich bei endogenen Veränderungen wahrscheinlich in gleicher Weise verhält wie bei den Phasendifferenzen und der Phasenentwicklung. Nach den hiesigen, nur auf einige Merkmale beschränkten Untersuchungen zeigten sich diese Veränderungen

steigend bei F, Z, F.N, Q, E, N
und fallend bei f, W

Diese und andere derartige kausale, morphologische Zusammenhänge können vielleicht auch für die Erforschung der in den Genen gelegenen Ursachen der ontogenetischen Entwicklung von Bedeutung sein.

Literatur

- HUBER, B. (1926): Ökologische Probleme der Baumkrone, *Planta*, **E**, **2** (4/5): 476-488.
- HUBER, B. (1937): Methoden, Ergebnisse und Probleme der neueren Baumphysiologie. Ber. Deutsch. Bot. Ges., **55** (1): 46-62.
- LERCH, J. (1974): Beobachtungen, Versuche und Untersuchungen zur Phasenentwicklung höherer Pflanzen, im besonderen beim Apfelbaum. Dissertation, Botan. Institut der Univ. Innsbruck, Maschinschrift: 1-246, 129 Tab., 136 Abb.
- PASSECKER, F. (1947): Entwicklungsphasen und vegetative Vermehrung holziger Gewächse. Zbl. Ges. Forst- u. Holzw., **70** (3/4): 270-292.
- PASSECKER, F. (1962a): Die Rückführung adulter Gehölze in die juvenile Entwicklungsphase durch vegetative Vermehrung. Ber. Deutsch. Bot. Ges., **74** (9): 436-440.
- PASSECKER, F. (1962b): Das Alterungsproblem bei der höheren Pflanze. — *Forsch. u. Fortschritte*, **36** (10): 293-298 und **36** (11): 330-334.
- WALTER, H. (1950): Einführung in die Phytologie. I. Grundlagen des Pflanzenlebens. 3. Auflage, Stuttgart. V pp.
- WALTER, H. (1960): Einführung in die Phytologie. III. Grundlagen d. Pflanzenverbreitung. 1. Teil, Standortslehre. 2. Auflage, Stuttgart. V pp.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte des naturwissenschaftlichen-medizinischen Verein Innsbruck](#)

Jahr/Year: 1977

Band/Volume: [64](#)

Autor(en)/Author(s): Lerch Josef

Artikel/Article: [Zur Frage der Wirkung exogener und endogener Faktoren bei der Phasenentwicklung der Blätter des Apfelbaumes \(*Malus domestica* Bork.\). 41-66](#)