Die Übertragung der bisher nur an nichtforstlichen Versuchspflanzen beobachteten Ergebnisse auf forstliche ist berechtigt, seit *Mitscherlich* die Gleichartigkeit der Wirkungswerte der Nährstofffaktoren für land- und forstwirtschaftliche Gewächse (Fichten, Erlen, Hafer) (Zeitschr. f. Forst- und Jagdwesen 1921) dargetan hat.

Ist hiernach im Altholz und in Freikulturen in vollem Licht eine Kohlensäurewirkung wohl ausgeschlossen, so kommen auch im Naturverjüngungsbetriebe, solange der Jungwuchs im Schatten erwächst, nur die alleruntersten Blätter bezw. Nadeln für eine CO<sub>2</sub>-Düngung in Frage, die in unmittelbarer Bodennähe von einer Anreicherung an CO<sub>2</sub> überhaupt profitieren können. Keinesfalls dürfen wir jedoch hieraus den Schluß ziehen, daß wir ungestraft die Waldstreu den Beständen entnehmen dürfen (außer bei Trockentorflagen), weil die darin produzierte Kohlensäure pflanzenbaulich nicht wesentlich sei. Wie bei allen waldbaulichen Fragen, so ist auch hinsichtlich der Waldstreu ein ganzer Komplex von Wachstumsfaktoren in gegenseitiger Wechselbeziehung wirksam, vor allem wohl Wasser, Stickstoff und physikalische sowie biologische Einflußnahme auf den Boden.

## Zur Kenntnis der panaschierten Gehölze V u. VI. 1)

Von Prof. Dr. Ernst Küster, Gießen.

Das Bild, das benachbarte Blätter eines panaschierten Zweiges zeigen, wird in seinem Wechsel zuweilen von leicht erkennbaren Gesetzmäßigkeiten beherrscht: die ersten Blätter eines Jahrestriebes haben häufig eine andere Zeichnung als die späteren.

Dabei sind zwei Arten des Wechsels vorstellbar: entweder die Zeichnung nimmt im Laufe einer Vegetationsperiode an Kompliziertheit zu, d. h. die Aufteilung der Spreiten in verschieden gefärbte Areale wird immer feinmaschiger — oder die Zeichnung vereinfacht sich, die verschieden gefärbten Areale der Spreite werden absolut größer oder jeder von ihnen beansprucht einen immer größeren Bruchteil der ganzen Spreite.

Beispiele für die erste Art der Panaschierung kennt jeder Gartenliebhaber in vielen Varietäten des Coleus hybridus hort., die mit einfach sektorial geteilten Blättern anfangen und schließlich höchst komplizierte Mosaikpanaschierung oder pulverulente Panaschierung aufweisen. 2) Die zweite Kategorie der Buntblättrigkeit veranschaulichen z. B. manche panaschierte Sorten von Acer pseudoplatanus, die beim Beginn ihrer Jahresproduktion fein gesprenkelte Blätter liefern, später einfarbige Sektoren aufweisen und die kleinfelderige Sprenkelung ganz vermissen lassen.

Beide Erscheinungen stehen in ähnlichem Gegensatz zu denjenigen zahlreichen Fällen der Buntblättrigkeit, in welchen die grün-weißen oder rein-weißen Anteile an allen Abschnitten der Jahrestriebe auftreten und wieder ihr Ende finden können (Spiraea, sektorial panaschierte Cupressineen usw.).

Außer den angeführten kommen an manchen panaschierten Gehölzen auch noch andere Gesetzmäßigkeiten vor, die sich im Laufe einer Vegetationsperiode auswirken, so z. B. die von mir für Ulmus beschriebenen<sup>3</sup>), bei der die Frühblätter einer eigenartigen Varietät rein weiß oder nur spärlich grün gesprenkelte sind, dann ziemlich unvermittelt die Spätblätter mit reicher Grünausstattung folgen.

<sup>1)</sup> Vgl. Mitt. d. DDG. Nr. 28, 1919, S. 85; Nr. 31, 1921, S. 141; Nr. 32, 1922, S. 110.
2) Vgl. Küster, Die Verteilung des Anthocyans bei Coleus-Spielarten (Flora 1917, Bd. 110, S. 1), Über sektoriale Panaschierung und andere Formen der sektorialen Differenzierung (Monatshefte f. d. naturwiss. Unterr. 1919, Bd. 12, Bg. 1/2, S. 37). Über die verschiedenen Formen der Panaschierung vgl. Küster, Pathologische Pflanzenantomie. 2. Aufl. 1916, S. 10ff.
3) Vgl. Küster, Mitt. d. DDG. Nr. 31, 1921, S. 141.

Für krautartige Gewächse ließen sich viele Beobachtungen anführen, nach den die Panaschierung bei Exemplaren der nämlichen Art bald regellos an irgendwelchen Teilen des Sprosses auftritt, bald die zuerst entstehenden, untersten Internodien bevorzugt. —

Als progressive Panaschierung möchte ich diejenige bezeichnen, bei der im Laufe einer Vegetationsperiode die mehrfarbige Zeichnung bunter Spreiten immer komplizierter wird und die normale grüne Farbe mehr und mehr zurücktritt.

Als neues Beispiel für diese weitverbreitete Art der Panaschierung nenne ich hier eine »pulverulent« panaschierte Form der Sambucus nigra, weil ihre Sprosse über die Erscheinung der Progression mit der Deutlichkeit eines Schulbeispiels vielseitigen Aufschluß gibt. Das Exemplar des Botanischen Gartens zu Gießen, das ich seit einer Reihe von Sommern beobachte, produziert zunächst Blätter mit verhältnismäßig großen grünen und blassen Arealen; die Triebspitzen, mit den im Sommer das Wachstum sein Ende findet, tragen fein gesprenkelte Blätter; weiß



herrscht an ihnen bei weitem vor. Wie weit die Progression der Panaschierung im Laufe einer Vegetationsperiode geht, wechselt mit den Jahren und wird anscheinend von meteorologischen Faktoren bestimmt. Im Sommer 1923 sah ich die Triebspitzen sich dem reinen Weiß besser nähern als im Vorjahre; im Sommer 1923 waren ihre Blätter völlig weiß oder spärlich grün gesprenkelt, während 1922 auch die letzten Blätter der Saison noch reichlich grüne Anteile besaßen. Übrigens sind auch diejenigen Triebspitzen, an den sich nur vereinzelte grüne Sprenkel finden, zur Produktion normaler Gewebemassen nicht unfähig und entwickeln manchmal kräftige, rein grüne Sektoren.

Die Progression der Panaschierung läßt sich besonders gut an starkwüchsigen Zweigen erkennen, die hier und da gleich »Wasserlohden« an dem Baume sich entwickeln; auch ihre Blätter sind panaschiert, aber die Progression geht bei ihnen langsam vor sich und verteilt sich auf eine größere Zahl von Internodien. Zuerst entstehen Blätter, an den nur hier und da Anzeichen der Buntheit als feine

mattgrüne oder weiße Sprenkel sichtbar sind, und zwar in der Nähe des Blattrandes, die Progression läßt an den folgenden Internodien auch die inneren Teile der Spreite allmählich marmoriert werden. Neben der Progression in horizontaler Richtung macht sich eine vertikale bemerkbar. Die Sprenkel der untersten Blätter sind häufiger mattgrün als weiß: vorzugsweise die oberste Mesophyllschicht wird weiß, die übrigen sind noch normal grün. Je weiter sich der Jahrestrieb entwickelt, um so weiter schreitet die Panaschure in vertikaler Richtung zur unteren Blattfläche vor; um so zahlreicher und umfangreicher werden die Spreitenareale, die, im durchfallenden Lichte betrachtet, sich als chlorophyllfrei erweisen. 1)

Die untersten Schichten »widerstehen« mithin der albikaten Veränderung am längsten. Daß die verschiedenen Schichten des Mesophylls verschiedenen Agentien gegenüber sich verschieden verhalten, ist der pathologischen Pflanzenanatomie längst bekannt (hyperhydrische Gewebe, Gallenbildungen usw.); welcher Art die bei der Panaschierung wirksamen Faktoren, welche die zur marmorierten und pulverulenten Blattsprenkelung führenden »inäqualen Teilungen« veranlassen²), sein mögen, läßt

sich zurzeit noch nicht beurteilen.

## VI. Über bunte Ulmen.

Die progressive Panaschierung führt zu einer immer reicheren Zeichnung der Blätter und immer weiter gehenden Abnahme der normal grünen oder überhaupt der chlorophyllführenden Areale der Spreiten, so daß schließlich völlig weiße oder sehr chlorophyllarme Ulmen und im Assimilationsdienst wenig leistungsfähige Blätter entstehen.

Umgekehrt wird als regressive Panaschierung diejenige zu bezeichnen sein, bei der die Buntzeichnung der Blätter sich von einem Internodium zum andern fortschreitend vereinfacht und ein Gesundungsprozeß sich anbahnt oder völlig auswirkt, so daß schließlich Blätter entstehen, die in ihrer Größe, Farbe und Assimilationsleistung den normalen nahe oder gleich kommen.

Von den Beispielen für regressive Panaschierung, die bei krautartigen Pflanzen wie bei Gehölzen weit verbreitet ist, wähle ich die Ulme zur näheren Betrachtung, bei der ich jenes Phänomen in verschiedenen Formen beobachten konnte. Wie die bunten Formen bestimmter Ahorn-Arten (Acer campestre, A. pseudoplatanus u. a.), so sind auch die der Ulmen untereinander auffallend verschieden;

<sup>1)</sup> Bei dieser Gelegenheit möchte ich des Interesses gedenken, welches Schmetterlinge (Pierisbrassicae) panaschierten Pflanzen, insbesondere dem panaschierten Holunder, von welchem oben die Rede war, zu schenken geneigt sind. Daß panaschierte Pflanzen (Acer negundo) gern von Schmetterlingen umflattert werden, ist aus der Literatur schon bekannt. Meine eigenen Beobachtungen an dem pulverulenten Holunder fielen mir deswegen besonders auf, weil die weißen Triebspitzen der panaschierten Zweige wenig Leuchtkraft hatten und daber keine besondere Anziehungskraft den Insekten gegenüber erwarten lassen konnten. Beobachtungen an sonnigen Tagenzeigten, daß die Schmetterlinge den panaschierten Baum anhaltender umflattern als die benachbarten reingrünen; sie lassen sich von Zeit zu Zeit auf den weißen Triebspitzen nieder, verlassen sie aber bald wieder; wiederholtes Niederlassen eines Tieres auf demselben Baum während desselben Besuchshabe ich nur ausnahmsweise beobachtet. Auch sah ich die Tiere nur selten länger als eine Minute den Baum umflattern. Wiederholt fiel mir auf, daß die Tiere den sichtbaren Teil der panaschierten Baume trennte, ein- oder zweimal im Kreise folgten. Aufgehängte Papierfähnchen, die sich leuchtend weiß von dem panaschierten Laube abhoben, hatten auf die Tiere keine bemerkenswerte Anziehungskraft. — Es ist mir nicht unbekannt, daß Pieris brassicae zuweilen auch für reingrüne, nicht blübende, nicht duftende, nektarlose Bäume ein hartnäckiges Interesse zeigt, indem er flatternd über ihnen bemerkenswert lange verweilt, ohne daß sich ein Grund für jenes erkennen ließe. Bei aller Skepsis glaube ich mit Sicherheit feststellen zu können, daß die Schmetterlings-Aufmerksamkeit von dem panaschierten Holunder erheblich stärker gefesselt wird als von jenen grünen Bäumen. An die Kohlweißlingfrequenz eines blühenden Kruziferenbeetes reicht freilich der Schmetterlingsbesuch despanaschierten Holunders nicht entfernt heran.

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup>) Vgl. Küster, Über Mosaikpanaschierung und vergleichbare Erscheinungen (bei d. D. Bot.-Ges, 1918, Bd. 36, Bg. 2, S. 51).

neben solchen mit deutlich regressiver Panaschierung treten bei den Ulmen auch andere auf, deren Jahrestriebe keinerlei Gesetze oder Regeln der Progression oder Regression erkennen lassen. —

Auf den Promenaden der Stadt Gießen werden mehrere Formen der bunten Ulmen kultiviert, die hinsichtlich der Regression ihrer Panaschierung unsere Auf-

merksamkeit in Anspruch nehmen.

Bei einer der vorliegenden Formen werden in der ersten Hälfte des Jahrestriebes sehr kontrastreich panaschierte, buntscheckige Blätter produziert; in den oberen Abschnitten der Triebe geht diese auffällige »marmorierte«¹) Panaschierung verloren: es entstehen zunächst stark gesprenkelte, pulverulent panaschierte Blätter, deren mattgrüne Anteile ganz vorzugsweise in den mittleren Teilen der Blätter sich häufen und in breiter Zone den Hauptnerv begleiten. Das Ende der Jahresproduktion bilden Blätter, die in der Nähe ihrer Hauptgruppe nur noch vereinzelte blattgrüne Sprenkel aufzuweisen haben.

Was die vertikale Verbreitung der Sprenkel betrifft, so gilt für sie Analoges wie vorhin (Mitteilung V) für die progressive Panaschierung. Bei den stark panaschierten Blättern nehmen alle Schichten des Mesophylls an ihr teil und es entstehen mehr oder minder ausgedehnte rein weiße Areale; bei den schwach panaschierten fehlen die letzteren ganz, und Gruppen weißer Zellen treten nur noch in der obersten Mesophyllschicht auf. Diese ist demnach — ähnlich wie bei dem progressiv panaschierten Holunder (s. o.) — der Bildung farbloser Anteile auch unter Bedingungen noch ausgesetzt, die in den tieferen Mesophyllschichten keine solchen mehr zustande kommen lassen.

Die Ulme, über die ich 1921 bereits berichtet habe, entwickelt alle Jahre irgendwelche Abweichungen von dem damals beschriebenen Schema ihrer Panaschierung.

Als eine mir neue Art der Buntblättrigkeit beobachtete ich an demselben Exemplar Spreiten, die in ihrem apicalen Teil normal grün, im basalen Teil albimarginat (mit grünen Zähnen — vgl. 1921 a. a. O., S. 142, Abb. a—e) ausgefallen waren. Beiliegende Abbildung (a, b) zeigt zwei solcher Blätter: die normal grünen Anteile haben verschiedene Größen, sie liegen in beiden Fällen rechts und links von der Mittelrippe, sind aber niemals symmetrisch; eines der beiden dargestellten Blätter zeigt auch an seiner Basis noch ein normal grünes Areal.

Die Zahl der Zweige, an den ich diese Panaschierung beobachten konnte, ging bisher über drei nicht hinaus. Die halb grün, halb bunt gebildeten Blätter entwickeln sich an Trieben, die zunächst rein grüne Blätter produzieren oder solche, die an ihrer Basis nur ein bescheidenes buntes Areal aufzuweisen haben (progressive Panaschierung). Bei solchen finden sich überraschende Mißformen, da die Spreiten an den grünen Teilen ihre normale Breite haben, an den bunten nach schmal lanzettlicher Form streben (Abb. c); ihr weißer Saum erscheint zuweilen wie straff gespannt. Einmal sah ich die hier beschriebene Panaschierung bis an die Spitze des Jahrestriebes sich fortsetzen — in andern Fällen schließlich in normal grüne Beblätterung übergehen (regressive Panaschierung). An demselben Baum kann somit progressive und regressive Panaschierung gleichzeitig auftreten; die vorherrschende ist bei der hier beschriebenen Ulme aber weitaus die regressive Form (1921 a. a. O.), d. h. diejenige, die mit reinweißen oder mattgrünen Blättern ihre Jahresproduktion beginnt und mit reingrünen Blättern oder solchen, die wenigstens reingrüne Anteile aufweisen, ihr Ende findet.

Eine weitere Eigentümlichkeit der hier beschriebenen Panaschierung ist, daß sie — nach den wenig zahlreichen Beobachtungen zu schließen, die ich bisher machen konnte — stets sektorenweise auftritt, d. h. nicht an der ganzen Beblätterung eines Triebes gefunden wird, sondern nur an einem Sektor der letzteren auftritt.

<sup>1)</sup> Vgl. Küster, Pathol. Pflanzenanatomie. 2. Aufl. 1916, S. 11.

Dieser kann durch den ganzen Jahrestrieb seine ursprüngliche Breite behalten derart, daß von den beiden Orthostichen der Ulme nur eine bunt, die andere normal grün sich zeigt — oder der bunte Sektor kann seine Breite verändern; er tut es an den mir vorliegenden Stücken in der Weise, daß er an Ausdehnung zunimmt und in den oberen Internodien des Triebes auch die Blätter der andern Orthostiche in Mitleidenschaft zieht, d. h. bunt werden läßt.

Die hier beschriebene Panaschierungsform ist trotz den überraschenden und fremdartigen Bildern, die sie zu liefern vermag, von der für vorliegende Ulme typischen Grün-Weißrandpanaschierung abzuleiten (1921 a. a. O.): die hier gezeichneten Blätter unterscheiden sich von den typischen, mit mehr oder minder zahlreichen und großen grünen Zähnen ausgestatteten nur dadurch, daß der grüne Anteil an Größe so zunimmt, daß er die Hälfte des Blattes und mehr beansprucht. Für diese Deutung spricht ebensosehr der anatomische Befund wie die Beblätterung derjenigen Zweige, die erst eine Reihe typischer Grün-Weißrandblätter entwickeln und hiernach die halbgrün, halbbunt gebildeten Spreiten auftreten lassen (regressive Panaschierung).

Eine neue bemerkenswerte Eigentümlichkeit der zuerst geschilderten Ulme liegt darin, daß die beiden Hälften der Spreiten in verschieden hohem Grade an der Buntfarbigkeit teilnehmen. Daß die Laubblätter der Ulmen ausgesprochen asymmetrisch sind, ist bekannt. An den marmoriert panaschierten Zweigen läßt sich nun beobachten, daß die in ihrem Flächenwachstum geförderten Spreitenhälften reicher an normal grünen Anteilen sind als die andern. Da überdies bei vielen Gewächsen caeteris paribus grüne Spreitenanteile stärker wachsen als entsprechende blasse, so entstehen bei unserer Ulme zuweilen monströse Blattformen mit übermäßig

stark geförderten Blatthälften.

Die Beziehungen zwischen Panaschierung und Größenentwicklung der Spreitenhälften sind an den von mir untersuchten Exemplaren und Zweigen nicht derart, daß sie an jedem Blatt erkennbar würden; vielmehr treten sie nur bei etwa  $^2/_3$  der Blätter mit Deutlichkeit zutage. Niemals konnte ich ein Blatt finden, bei dem umgekehrt die schwächer entwickelte Spreitenhälfte an grünen Anteilen reicher gewesen wäre

Der Unterschied in der Panaschierung der beiden Spreitenhälften besteht nicht etwa darin, daß auf der geförderten Hälfte alle Anteile der Spreiten, die grünen wie die blassen, größer werden als auf der andern, sondern der prozentuale Anteil der grünen und blassen Form wird auf beiden Blatthälften ein anderer: die normal grünen Anteile sind auf der geförderten Hälfte zahlreicher, die völlig weißen Anteile auffallend geringer an Zahl als auf der schwächeren Blatthälfte. Dieser Unterschied kann soweit gehen, daß auf der geförderten Hälfte nur geringe Sprenkel reinweißer Anteile gebildet werden, auch wenn auf der gegenüberliegenden etwa  $50\,^0/_0$  reinweiß geblieben sind. Daß die geförderte Blatthälfte reicher an grün ist, — nicht etwa umgekehrt die reicher grün gefärbte stärker wächst und zur geförderten wird — ergibt sich aus der Betrachtung der Blattbasen.

Die Förderung der grünen Anteile auf der morphologisch geförderten Blatthälfte kann nach meinen Beobachtungen zwei Formen annehmen: entweder die geförderte Entwicklung der grünen Anteile wird auf der ganzen Spreitenhälfte gefunden, oder nur an ihrer Basis, oft mit besonderer Bevorzugung der Randpartien.

Die kausale Erforschung der Blattasymmetrie ist noch unvollkommen.<sup>1</sup>) Nordhausen konnte zeigen, daß bei kräftig belichteten Blättern die Asymmetrie viel stärker wird als bei schwach belichteten; übrigens gehört auch die Panaschierung zu den-

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup>) Vgl. Göbel, Organographie. 1. Aufl. 1898, Bd. 1, S. 99; dasselbe 2. Aufl. 1913, Bd. 1, S. 263. Nordhausen. M., Untersuchungen über Asymmetrie von Laubblättern höherer Pflanzen nebst Bemerkungen zur Anisophyllie (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 37, 1902, S. 12).

jenigen entwicklungshemmenden Faktoren, die bei manchen Ulmenformen die Asymmetrie der Spreiten fast völlig verschwinden lassen können: die oben erwähnte schmalblättrige bunte Ulme läßt an ihren blassen Blättern kaum noch Asymmetrie erkennen, während an den grünen Blättern derselben Form die Asymmetrie sehr sinnfällig wird. 1)

Wenn auch Nordhausen den Einfluß äußerer Faktoren auf die Ausbildung der Asymmetrie dartun konnte, so scheint doch auch nach seinen Untersuchungen der determinierende Faktor in inneren Bedingungen zu liegen (Exotrophie). Aus den Beziehungen, die sich zwischen Farbenverteilung und morphologischem Bau, insbesondere der Asymmetrie der Blättern feststellen ließen, darf daher zunächst nur geschlossen werden, daß dieselben uns noch unbekannten inneren Bedingungen, die auf dem Wege der Selbstdifferenzierung asymmetrische Spreiten entstehen lassen, unmittelbar oder mittelbar auch auf die inäqualen Teilungen — ihre Häufigkeit, den Zeitpunkt ihres Auftretens oder anderes — entscheidenden Einfluß haben.

Nachdem uns die Beziehungen der Panaschierung zur Asymmetrie der Spreiten deutlich geworden sind, darf ich nochmals auf die früher erwähnte Grün-Weißrand-Ulme zurückkommen. An den von mir beschriebenen Zweigen war stets das grüne Feld auf der geförderten Spreitenhälfte größer (zuweilen bis zum 10 fachen, in andern Fällen nur um geringe Werte) als auf der andern Hälfte. Wie gesagt, war die Zahl der beobachteten Zweige und Blätter klein; nachdem aber an Ulmenformen anderer Art die Beziehungen der Farbenverteilung zur Asymmetrie als gesetzmäßig sich erkennen ließen, läßt sich vermuten, daß auch bei der Grün-Weißrand-Ulme die gleiche Gesetzmäßigkeit im Spiele ist.

## Populus canadensis Moench und P. monilifera Aiton.

Von Karl Gustav Hartwig, Bremen.

(Mit Tafel 3 und 4.)

Aus Anlaß meiner Ausführungen über P. canadensis und monilifera im Jahrbuch 1922, S. 170 u. f. sandte unser verehrter Präsident mir einige Druckbogen aus Sargents »Journal of the Arnold Arboretum«, April 1923, Number II, S. 111 ff., in denen A. Rehder sich ebenfalls mit diesen beiden Pappeln beschäftigt. Ich lasse hier die Übersetzung folgen und behalte Rehders Schreibweise auch in der Übersetzung bei.

Populus canadensis Moench, Verz. Bäume & Sträuch, Weißenstein, 81 (1785). — Ascherson, Fl. Prov. Brandenb. I, 646 (1864). — Koehne, Deutsch. Dendr. 81 (1893). — Mathieu, Fl. Forest. 495 (1897). — Ascherson & Graebner, Syn. Mitteleur. Fl. IV 34 (1908).

P. helvetica Poederlé, Man. de l'Arb. II, 148 (1792), P. latifolia Moench, Méth. 338 (1794).

P. nigra b) helvetica Poiret, Encycl. Méth. v. 234 (1804).

P. deltoides Schneider, III. Handb. Laubholzk. I, 7, fig. 1 d-f, 3 o-p, 9 g-m (1904), non Marshall.

P. pseudocanadensis Schneider, l. c. 8 (1904).

¹) Von den verschiedenartigen Panaschierungen, die sich bei Ulmen finden, war beieits oben die Rede. Mir sind auch bunte Ulmen bekannt, bei den die blassen Blätter ungefähr ebenso groß sind wie die grünen; der Grad der Asymmetrie ist bei ihnen derselbe wie bei den normal grünen.

## ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Mitteilungen der Deutschen Dendrologischen

Gesellschaft

Jahr/Year: 1923

Band/Volume: 33

Autor(en)/Author(s): Küster Ernst

Artikel/Article: Zur Kenntnis der panaschierten Gehölze V u. VI. 183-188