

(Aus dem Botanischen Institut Potsdam-Sanssouci und dem Forstbotanischen Institut Tharandt b. Dresden.)

Vergleichende Untersuchungen über die Farbeigenschaften und den Bau der Blätter von Aurea-Varietäten verschiedener Gehölze¹.

Von KLAUS MICHAEL.

Mit 17 Textabbildungen.

1. Einleitung.

Gelbblättrige Gehölze spielen wegen ihres Zierwertes in der Gartengestaltung eine nicht unwichtige Rolle. Wohl als Mutanten der normalgrünen Arten entstanden, sind sie erst als Kulturformen genauer bekannt geworden. Über das Auftreten buntblättriger Varietäten findet sich eine Angabe in einem der Evolution gewidmeten Aufsatz von KORSCHINSKY (1901). Er erwähnte die var. *zlatia* von *Fagus silvatica* mit goldgelben Blättern, von der Sämlingsbäume 1893 in den Schweizeralpen und 1894 in Serbien aufgefunden worden waren. Wahrscheinlich haben aber viele der gegenwärtig kultivierten Aurea-Varietäten von Gehölzen ihren Ursprung in Knospenmutationen, die an Exemplaren der Normalformen mitunter vorkommen und vegetativ weiter vermehrt werden können. Vererbungsversuche wurden mit blaßgrünen Sippen krautiger Arten von CORRENS (1908) und BAUR (1908, 1910) angestellt (*Mirabilis jalapa*, *Antirrhinum* u. a.).

Von hier aus angeregt, untersuchte KRÄNZLIN (1908) die Anatomie der Blätter verschiedener panaschierter Pflanzen; dabei prüfte er auch drei ausgesprochene Aurea-Varietäten von Gehölzen. Bei den assimilationsphysiologischen Arbeiten von PLESTER (1912), WILLSTÄTTER und STOLL (1918) und GABRIELSEN (1948) wurden nur wenig morphologische und anatomische Beobachtungen gemacht, die z. T. schwer miteinander zu vereinen sind.

Über Chlorophyllgehalt und Lichtabsorption der Blätter haben die Untersuchungen SEYBOLDS mit EGLE (1938) und WEISSWEILER (1942 und 1943) Aufklärung gebracht. Der Vergleich zwischen Assimilationsleistung und Lichtabsorption wird in der letztgenannten Arbeit (1943) — wohl im Anschluß an WILLSTÄTTER und STOLL (1918) — auf der Annahme aufgebaut, daß zwischen Aurea-Varietät und Normalform keine wesentlichen anatomischen Unterschiede bestehen.

In einer eigenen Arbeit (MICHAEL 1953) wurde die photosynthetische Leistung der Aurea-Varietäten und ihrer Normalformen erneut untersucht. Dabei zeigte sich, daß jede Deutung stoffwechselphysiologischer Einzelergebnisse eine sichere morphologisch-anatomische Ausgangsstellung erforderte, die erst zu schaffen war. Es fehlte außerdem eine zusammenfassende Untersuchung der Biologie der Aurea-Varietäten, an die sich die anatomischen Arbeiten anlehnen konnten. Eine solche Untersuchung erschien schon deshalb geboten, weil bei der Fülle chlorotischer Erscheinungen in der Natur und im genetischen Experiment eine klare Herausarbeitung der strukturellen Kennzeichen der Aurea-Varietäten erforderlich ist, die als Kulturpflanzen eine gewisse Stabilität gewonnen haben und wohl berechtigt als eigene systematische Kategorie neben ihre Normalformen gestellt werden.

Der experimentelle Teil der Arbeit wurde von 1947 bis 1951 am Forstbotanischen Institut in Tharandt durchgeführt, wo in einem besonderen Quartier des Forstbotanischen Gartens Aurea-Varietäten und Normalformen verschiedener Gehölze beisammen stehen. Aus dem biologischen Fragenkreis wurde der eigenartige Farbwechsel der Blätter während der Vegetationsperiode mit Hilfe der Farbenphotographie in seinem ganzen Umfang erfaßt. Die morphologischen Beobachtungen wurden durch Flächen-, Längen- und Breitenmessungen an einem größeren Blattmaterial fundiert und durch Bestimmung der Dimensionsquotienten erweitert. Bei den anatomischen Untersuchungen wurde Zahl, Größe und Farbe der Chloroplasten und die Entwicklung der Blattdicke sowie der einzelnen Gewebearten im Laufe der Vegetationszeit verfolgt.

Herrn Prof. Dr. W. MÜLLER-STOLL in Potsdam (früher in Tharandt), der mich zu den Untersuchungen angeregt hat, danke ich für seine Ratschläge und die ständige Förderung meiner Arbeiten.

2. Das Pflanzenmaterial.

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurden die folgenden Gehölzarten und -formen zu eingehenderen Untersuchungen herangezogen:

Normalformen (N)

1. *Corylus avellana* L. Haselnuß
2. *Quercus robur* L. Stieleiche
3. *Ulmus glabra* HUDS. (= *U. montana* WIRTH.) Bergulme
4. *Philadelphus coronarius* L.
5. *Philadelphus pubescens* LOIS. var. *intectus* A. H. MOORE (= *Ph. latifolius* SCHRAD.)
6. *Chamaecyparis pisifera* SIEB. et ZUCC. var. *filiifera* HARTW. et RUEMPL.

Aureaformen (A)

1. *C. avellana* L. var. *aurea* KIRCHN. Goldhasel
2. *Q. robur* L. var. *concordia* (KIRCHN.) LEM. Goldeiche
3. *U. glabra* HUDS. var. *lutescens* REHD. (= *U. montana* var. *aurea* hort.) Goldulme
4. *Ph. coronarius* var. *aureus* REHD.
5. *Ph. pubescens* LOIS. var. *intectus aureus* hort.
6. *Ch. pisifera* SIEB. et ZUCC. var. *filiifera aurea* BEISSN.



Abb. 1. *Philadelphus pubescens* v. *aureus* (links) neben der grünen Normalform, Forstbotan. Garten Tharandt 28. 7. 1951.

Der größte Teil der Versuchspflanzen war von der Firma Hermann A. Hesse, Weener/Ems, geliefert und im Jahre 1938 in einem besonderen Quartier des Baumschulgeländes zusammen mit Sträuchern von *Philadelphus coronarius* aus der eigenen Anzucht des Forstbotanischen

¹ Erster Teil einer Dissertation der Mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät der Pädagogischen Hochschule Potsdam.

Gartens zu Tharandt angepflanzt worden. Da bis 1947 einige Exemplare eingegangen waren, mußte für die Untersuchungen auf eine ältere grünblättrige Bergulme und eine ebenfalls 1938 von Hesse bezogene Goldhasel aus der systematischen Abteilung des Gartens zurückgegriffen werden, in der sich auch die beiden Formen von *Philadelphus pubescens intectus* (Abb. 1) und *Chamaecyparis pisifera filifera* befanden.

Die Aurea-Varietäten von *Quercus robur* und *Ulmus glabra* waren Veredlungen, die von *Corylus avellana* war aus Ablegern herangezogen, also wurzelecht, und beide Formen von *Philadelphus coronarius* stammten ebenso wie die von *Chamaecyparis* aus Stecklings-Vermehrung.

Außer diesen genauer untersuchten Pflanzen sind auch Bäume in den Parkanlagen des Pillnitzer Schlosses, in Privatgärten Dresdens und in verschiedenen Handelsgärtnereien beobachtet worden, um ein möglichst vollständiges Bild von den Lebenserscheinungen der gelblättrigen Gehölze zu gewinnen.

3. Beobachtungen zur Biologie der Aurea-Varietäten.

a) Die Laubfärbung während der Vegetationsperiode.

Die Blätter der Aurea-Varietäten machen während des Sommers regelmäßig bestimmte Farbveränderungen durch, so daß es gerechtfertigt sein dürfte, von einem periodischen Farbwechsel der Blattorgane zu sprechen. Während diese Erscheinung in ihrer Gesamtheit bisher nicht erkannt zu sein scheint, liegen Einzelbeobachtungen verschiedener Autoren vor, die sich gut in die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung eingliedern lassen. Da das menschliche Auge gleichzeitig dargebotene Farbreize gut beurteilen und unterscheiden kann, aber das Farberinnerungsvermögen schwach ist, war eine Gesamterfassung des Farbwechsels dieser Blätter bislang auch schwer möglich. Erst durch den Farbfilm lassen sich alle mit der Laubfärbung zusammenhängenden Erscheinungen exakt festhalten. Leider können derartige Aufnahmen hier nicht wiedergegeben werden.

Der Farbwechsel des Laubes der Aurea-Varietäten verläuft in mehreren Phasen. Schon in der Phase des Austriebes unterscheiden sich die Blätter der Varietät deutlich von denen der Normalform durch ihre hellere Farbe. Bei *Quercus* ist diese Farbe nach vorübergehendem Auftreten von bräunendem Anthocyan ein helles Gelb, bei *Philadelphus* ein helles Gelbgrün und ein ähnliches Gelbgrün bei *Ulmus* und *Corylus*. Die Blätter sind in dieser Phase völlig gleichmäßig und einheitlich gefärbt, gleichgültig ob es sich um Sonnen- oder Schattenblätter handelt. Die Goldeichen boten deshalb in den Tagen um den 25. 5. 1951 einen prächtigen Anblick, der durch die danebenstehenden normalen Eichen mit kräftig grün gefärbtem Laub zu einem wirksamen Kontrast gesteigert wurde. Die Blätter der Normalformen ergrünen ziemlich rasch nach ihrer Entfaltung, während bei den Aurea-Varietäten zunächst keine und dann nur eine langsame Zunahme des grünen Farbtons zu bemerken ist.

Es folgt nun eine Phase der Differenzierung von Sonnen- und Schattenblättern der Aurea-Varietäten. Während die Sonnenblätter in den oberen Kronenteilen sich nur von gelb nach grünlichgelb verfärben, werden die Blätter in den unteren Kronenteilen weitgehend gelbgrün und soweit sie völlig beschattet sind schließlich hellgrün. Die zeitliche Lage dieser Phase ist bei den einzelnen Arten verschieden, bei *Quercus* begann sie etwa am 2. 6. und erreichte am 21. 6. 1951

einen gewissen Endzustand; bei *Philadelphus* spielte sie sich im Mai ab. Die Blätter von *Corylus avellana aurea* wurden ziemlich einheitlich hellgrün, da der Strauch sehr beschattet stand. Die Abb. 2 gibt belästerte Triebe aller Aurea-Varietäten und Normal-



Abb. 2. Bepflanzte Triebe der Aurea- und Normalformen von *Ulmus glabra*, *Philadelphus pubescens*, *Corylus avellana* und *Quercus robur*, 24. 5. 51. Mit Ausnahme von *Corylus* bei jeder Form oben Sonnen-, unten Schattenzweig.

formen aus verschiedener Lichtstellung, Abb. 3 einzelne Blätter in der Differenzierungsphase wieder. Die Bäume und Sträucher der Aurea-Varietäten sehen nun nicht mehr einheitlich gefärbt aus, sondern bieten ein

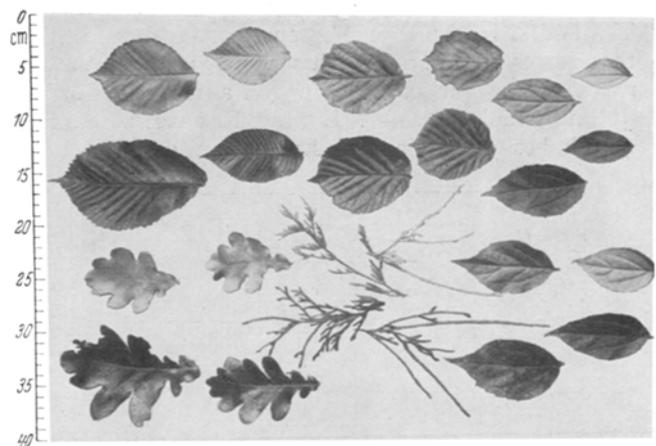


Abb. 3. Einzelblätter der Aurea- und Normalformen von *Quercus robur*, *Ulmus glabra*, *Corylus avellana*, *Philadelphus coronarius*, *Ph. pubescens* und Triebe von *Chamaecyparis pisifera filifera*, 22. 6. 51. Bei jeder Form links Schatten-, rechts Sonnentypus.

mosaikartiges Bild, in dem die hellgrünen Stellen ohne weiteres anzeigen, wo Schattenblätter sitzen.

In der folgenden Phase der Ausbleichung werden die Sonnenblätter und besonnte Stellen der Halbschattenblätter verändert. Bei *Philadelphus* begann diese Phase an den oberen, der Sonne stark ausgesetzten Zweigen unmittelbar nach der Blüte Anfang Juli und setzte sich bis in den Herbst fort. Die Sonnenblätter färbten sich über hellgelb nach gelbweiß und weiß, bräunten sich dann am Rand und starben schließlich ab (Abb. 4). Wenige Tage nach der Randbräunung, die 1951 am 7. 7. begann, fielen die betroffenen Blätter ab. Dieser hochsommerliche Laubwurf griff immer weiter um sich und erreichte Ende Juli einen gewissen Höhepunkt. Am 16. 8. waren die obersten Zweige von der Spitze her etwa 50 cm weit entblättert. Es erschienen zu dieser Zeit bei der Varietät und der

Normalform junge Langtriebe über dem bisherigen Laubmantel, die aus dem Wurzelstock hervorgewachsen waren (Abb. 5). Sie trugen bei der Varietät hellgrüne, ziemlich große Blätter, die ihre Farbe bis in den Herbst hinein nur wenig aufhellten. Das Nebeneinander von hellgelb ausgebleichenen und z. T. am Rand gebräunten Sonnen- und hellgrünen Schattenblättern zeigt die Abb. 6. Bei einem vollständig beschatteten *Philadelphus coronarius* var. *aureus* in einer Tharandter Anlage trat die Phase der Ausbleichung fast gar nicht in Erscheinung und ein hochsommerlicher Laubwurf fand nicht statt.



Abb. 4. Hellgrünes Schattenblatt (links), hellgelbes Sonnenblatt (Mitte) und weißliches, ausgebleichenes Sonnenblatt mit gebräunter Randstelle von *Philadelphus pubescens aureus*.

Der Strauch von *Corylus avellana* var. *aurea* im Tharandter Forstgarten bildete wegen seines schattigen Standortes kaum Sonnenblätter aus, wies nur sehr geringe Ausbleichungserscheinungen auf und verlor im Juli nur wenige Blätter. Ein tagsüber voll besonntes, 4 m hohes Exemplar im Lustgarten des Pillnitzer



Abb. 5. Längster vorjähriger Trieb (teilweise entlaubt) und junger Langtrieb (rechts) von *Philadelphus pubescens aureus* im Spätsommer (Strauch von Abb. 1).

Schlosses machte die Phase der Differenzierung in gelbe Sonnen- und hellgrüne Schattenblätter und die Phase der Ausbleichung genau so durch wie *Philadelphus*. Nach Abwurf der am Rand gebräunten Sonnenblätter waren die oberen Zweige Ende Juli 1951 schon fast kahl.

Bei der Aurea-Varietät von *Ulmus* führte die Ausbleichung zu hellgelben Sonnenblättern, die nur zum Teil ganz weiß wurden und abfielen. Während hier das Ausmaß des hochsommerlichen Laubfalls geringer war als bei *Philadelphus*, unterblieb er bei *Quercus* ganz. Die Blätter, die starker Sonnenbestrahlung ausgesetzt sind, werden hellgelb und schließlich weißgelb. Gleichzeitig geht aber an weniger stark bestrahlten Stellen selbst bei extremen Sonnenblättern der Prozeß des Ergrünes (2. Phase) weiter, so daß die Öhrchen am Blattgrund und andere vor Sonne geschützte Teile mehr und mehr hellgrün werden.

Die herbstliche Laubverfärbung setzte bei den Goldweiden wesentlich später ein als bei den Normalformen. Triebe, die aus der grünblättrigen Unterlage der Veredlung hervorgegangen waren, zeigten schon braune Verfärbung, während in den Kronen noch gelbe Sonnen- und hellgrüne Schattenblätter zu sehen waren. Der gelbe Farbton der Sonnenblätter veränderte sich dann in Dottergelb und Hellbraun, und gleichzeitig färbten sich die hellgrünen Schattenblätter hellbraun. Bei *Philadelphus* und *Ulmus* ging der hochsommerliche Laubfall unmittelbar in den herbstlichen über, dessen genauer Zeitpunkt nur an der Verfärbung der hellgrünen Schattenblätter zu erkennen war. Die Blätter an den jungen Langtrieben von *Philadelphus* behalten ihre Farbe (hellgrün bei der Varietät, grün bei der Normalform) fast bis zum Laubfall, während sich die Blätter der Kurztriebe bei den beiden Formen vorher hellgelb bis weißlich verfärbten.



Abb. 6. Teileines Strauches von *Philadelphus coronarius aureus* mit ausgebleichenen und teilweise am Rand absterbenden Sonnenblättern, hellgrüne Schattenblätter weiter im Innern des Laubwerkes, 3. 8. 51.

Chamaecyparis begann etwa am 20. 5. 1951 auszutreiben, was sich in einer Streckung der an den Zweigspitzen gestauchten Internodien und dem Auseinanderderrücken der Schuppenblätter äußerte. Während auf der Unterseite der Schuppenblätter der Normalform das Fehlen der Wachsstreifen einen guten Anhaltspunkt für die Identifizierung der neugebildeten Blattorgane darstellt, läßt bei der Varietät schon die hellere Färbung an der sich streckenden Basis der Schuppenblätter eine solche zu. Auf der Südseite nimmt der

Neutrieb der Varietät eine gelborange Farbe an (Anthocyan), auf der Nordseite eine gelbe bis orangegelbe Tönung (weniger Anthocyan). Schattenzweige aus dem Inneren des Baumes haben einen hellgrünen Ausrieb. Die Normalform sieht zu dieser Zeit von Süden her bräunlich-hellgrün, von Norden her hellgrün aus. Bei *Chamaecyparis* tritt also schon während der Austriebsperiode eine Differenzierung der Zweige nach ihrer Lichtstellung ein. Die Zweige wachsen nun bis fast in den Juli hinein fort, also viel länger als bei den meisten Laubgehölzen. Dadurch geraten die jungen Blattanlagen in die strahlungsreichsten Sommerwochen. Dies wirkt sich bei den Sonnenzweigen so aus, daß gar kein wesentliches Ergrünen Platz greift, sondern daß sich nach dem Verschwinden des Anthocyans eine hellgelbe Farbe einstellt. Vermutlich wird hier die Bildung von Chlorophyll schon sehr frühzeitig durch die starke Strahlung gehemmt. Es findet also bei den Sonnenzweigen ein unmittelbarer Übergang von der Phase des Austriebs in die der Ausbleichung statt. Die Außenzweige der Nordseite und die Schattenzweige im Inneren der Pflanzen ergrünen im Laufe des Sommers außerordentlich stark. Im Forstgarten wurden die beiden untersuchten Bäume zur Gewinnung von Schmuckreisig jedes Jahr stark geschnitten, wodurch ein dichter geschlossener Wuchs der fast pyramidenförmigen Bäume hervorgerufen wurde. Gleichalte Bäume in einer Tharandter Anlage waren wesentlich lockerer bezweigt, die Aurea-Varietät sah auch viel stärker gelbgrün aus. Die Ausbleichung der Schuppenblätter führt bei der Varietät im Hochsommer ganz vereinzelt zu Bräunung und Abwurf, der aber im Vergleich mit den Laubgehölzen bedeutungslos ist. Im Herbst veränderte sich die Farbe der Normalform nach schmutzig-dunkelgrün, die der Varietät im Forstgarten ganz wenig, in der Tharandter Anlage etwas mehr nach schmutzig-gelb.

Der alte Baum der Varietät sah im ganzen nur wenig hellgrüner aus als derjenige der Normalform; im Gipfel fanden sich noch gelbe Zweige. Diese Exemplare standen mitten unter gleichhohen Koniferen an einem NO-Hang und wurden etwas schwächer besonnt als die frei im Baumschulgelände stehenden Pflanzen. Aber auch bei einer älteren Concordia-Eiche mit mächtig entwickelter Krone, die im Pillnitzer Lustgarten ziemlich frei stand, traten die gelben Blätter während des Sommers im Gesamteindruck völlig zurück; er wurde von hellgrüner Farbe beherrscht. Wir haben also neben dem Farbwechsel, der sich periodisch in jedem Sommer wiederholt, eine Farbveränderung des Laubes mit zunehmendem Alter zu unterscheiden, die auf einen Endzustand hinführt. Während bei jungen, freistehenden Bäumen die Krone gut durchleuchtet wird und deshalb vor allem gelbe Sonnenblätter trägt, entstehen später immer mehr teilweise oder stets beschattete Kronenteile mit hellgrünem Laub. Mit dem Alter nimmt der mengenmäßige Anteil der Schattenblätter zu, wodurch bei der Aurea-Varietät von Jahr zu Jahr die gelben Farbtöne, die an Jugendstadien durchaus vorherrschen, mehr zugunsten der gelbgrünen bis hellgrünen zurücktreten.

Bei der Bedeutung der wirksamen Beleuchtungsstärke für die Differenzierung der Sonnen- und Schattenblätter erscheint eine Berücksichtigung der unmittelbar an den Gehölzen gemessenen Lichtstärken notwendig. In der

Tabellē 1 sind einige Meßdaten vom 31. Mai und 7. Juni 1951 wiedergegeben. Man erkennt, daß die Schattenblätter im Innern des Strauches der Normalform von *Philadelphus pubescens*, an dem die Beobachtungen durchgeführt wurden, absolut und relativ weniger Licht erhalten als bei der gelben Varietät. Bei bedecktem Himmel sind die Unterschiede geringer, aber besonders bei den tiefer inserierten Schattenblättern durchaus noch vorhanden.

Tabelle 1. Lichtgenuß der Sonnen- und Schattenblätter an einem Strauch von *Philadelphus pubescens* (Aurea- und Normalform) bei klarem und bedecktem Himmel. Messung mit Photozelle. So = Sonnenblätter, Sch = Schattenblätter.

Form	Lichtstellung der Blätter	Insertionshöhe über Erdboden cm	klarer Himmel 31. 5. 51 13 Uhr		Himmel bedeckt 7. 6. 51 10.30 Uhr	
			Lichtstärke in 1000 Lux	relativer Lichtgenuß	Lichtstärke in 1000 Lux	relativer Lichtgenuß
Aurea	So frei	130	84	1.00	15	1.00
	Sch innen	50	6	0.071	1.5	0.10
	Sch innen	25	2	0.024	1.5	0.10
Normal	So frei	130	82	1.00	15	1.00
	Sch innen	50	2	0.024	1	0.067
	Sch innen	25	0.9	0.011	0.5	0.033

b) Über das Ergrünen der Aurea-Blätter

Es entsteht nun die Frage, ob die unterschiedliche Ausfärbung der Sonnen- und Schattenblätter ebenso wie ihre verschiedene morphologische und anatomische Struktur schon im Knospenstadium determiniert ist. Ein Ergrünen ursprünglicher Sonnenblätter konnte bei *Philadelphus coronarius aureus* beobachtet werden. Am höchsten Zweig eines Strauches waren im Laufe des Sommers zwei Blätter von einem Nachbarstrauch der Normalform her überwachsen und beschattet worden. Diese Blätter waren hellgrün und größer als die übrigen, die am 16. 8. bis zu weißer Farbe ausgebleicht waren. Durch Außeneinflüsse wurde also hier der Sonnenblattcharakter abgeändert.

An gelben Sonnenblättern von *Quercus robur concordia* wurden auf der Unterseite häufig grüne Stellen in der unmittelbaren Umgebung von Blattgallen gefunden, die von den Larven der Gallmücke (Cecidomyide) *Neuroterus albipes* SCHENK verursacht waren. Die Gallen sind flach linsenförmig, 4–6 mm im Durchmesser und gelblichweiß. Da sie nur an den Blattunterseiten auftreten, dürfte keine Beschattung möglich sein. Hier muß also mit der Wirkung von Stoffwechseleränderungen — vielleicht Enzymausscheidungen — gerechnet werden, die den Einfluß der Strahlung ausgleichen. Auch KÜSTER (1925) hat den hemmenden Einfluß der Cecidogenese auf die Chlorophyllreduktion bei panaschierter *Picea excelsa* festgestellt.

In diesem Zusammenhang dürfte auch die Frage von Bedeutung sein, ob an Exemplaren der Aurea-Varietäten normalgrüne oder panaschierte Blätter auftreten. Bei *Quercus robur concordia* und *Ulmus glabra lutescens* sind mir in den Beobachtungsjahren nie solche Blätter zu Gesicht gekommen. Dies muß deshalb hervorgehoben werden, weil gerade diese beiden Varietäten Veredlungen sind und dadurch die Möglichkeit einer Chimärenbildung besteht. An dem erwähnten 4 m hohen Strauch von *Corylus avellana aurea* im Lustgarten des Pillnitzer Schlosses bemerkte ich am 1. 7. 1951 ein voll ergrüntes Blatt, das aber genau so klein geblieben war wie die nebenstehenden gelben. Dieser Strauch hatte ein Alter von etwa 80 Jahren.

Panaschierte Blätter habe ich nur 1951 an einem Strauch von *Philadelphus coronarius aureus* in einer Tharandter Anlage beobachtet. An einem Kurztrieb befanden sich gelbbunte Blätter, die einen normalgrünen und einen gelben Spreitenteil hatten. Bei einem Blatt lief die Grenze sogar genau längs der Mittelrippe. An demselben

Strauch traten auch gelbe Blätter mit kleineren grünen Arealen auf, besonders an einem einjährigen Langtrieb.

Um über den Vorgang des Ergrünerens von Blättern der Aurea-Varietäten Genaueres zu erfahren, wurden je 2 Zweige von Normalform und Aurea-Varietät von *Philadelphus pubescens* am 26. 4. 1951 geschnitten und in Gläsern an einem Südfenster des Laboratoriums aufgestellt. Die Zweige erhielten hier um die Mittagszeit direktes Sonnenlicht, das durch zwei Glasscheiben filtrierte wurde und also fast frei von ultravioletter Strahlung war. Der Tagesgang der Beleuchtungsstärke wurde am 1. 6. 1951 mit senkrecht gehaltenem Photoelement gemessen, da sich die Blätter mehr und mehr parallel zur Fensterfläche einstellten. Zu Mittag betrug der Lichtgenuß etwa 58% von dem im Freien bei gleicher Haltung des Photoelements. Gegenüber den Verhältnissen im Freien waren die Pflanzen nur während zweier Mittagsstunden dem Starklicht ausgesetzt. Die Zweige hatten am 26. 4. 51 kleine Triebe und Blättchen. Aurea-Varietät und Normalform ließen sich gut an der Farbe unterscheiden. Die weitere Entwicklung verlief so, daß die Triebe ihr Wachstum bald einstellten und auch die Blätter nicht die normale Größe erreichten. Es vertiefte sich dabei nicht nur die grüne Farbe bei der Normalform, sondern auch bei der Varietät, so daß am 9. 6. 1951 kaum noch Unterschiede vorhanden waren. Die Aufnahme Abb. 7 zeigt das Endstadium dieses Versuchs. Die Blätter der Varietät waren wesentlich grüner als Schattenblätter am natürlichen Standort.

Da die Zweige in den Wassergläsern Wurzeln geschlagen hatten, wurden sie am 1. 7. 51 im Garten unter einem schattenspendenden Baum ausgepflanzt. Sie wuchsen gut an und trieben erneut aus, meist von unten her. Dabei entstanden Triebe und Blätter der gewohnten Größe, die sich genau so ausfärbten wie an den Muttersträuchern. Dadurch befanden sich Ende August an den bewurzelten Zweigen der Varietät zu gleicher Zeit hellgrüne, große und dunkelgrüne, kleine Blätter, so daß der Unterschied im Grad des Ergrünerens als Folge der Lichtverhältnisse während des Blattwachstums eindeutig demonstriert wurde.

Der Versuch ließ sich an Zweigen mit vollständig ausgebildeten Blättern im Sommer nicht wiederholen. Auch hier ergrünt die gelben Sonnenblätter der Varietät am Fenster etwas, erreichten aber noch nicht

triebsperiode bis zur Erreichung der vollen Blattgröße die beobachtete starke Wirksamkeit auf das Ergrünen eigen ist. Ob dabei der Verringerung der Lichtintensität oder der Veränderung des Beleuchtungsrhythmus und der Verkürzung der Starklichtbestrahlung oder der Veränderung der Lichtqualität durch Herausfiltern der ultravioletten Strahlung entscheidende Bedeutung zukommt, kann gegenwärtig noch nicht gesagt werden.

MONTFORT (1948) untersuchte den Chlorophyllgehalt von Blättern aus verschiedenem Strahlungsklima und stellte die Begriffe der photostabilen und photolabilen Pflanzen auf. Zu den letzteren rechnet er auch die Aurea-Formen, deren Vergilbung als photochemischer Vorgang aufgefaßt wird. MONTFORT u. KRESS-RICHTER (1950) berichteten über den völligen Ausgleich der im Sonnenlicht entstandenen Chlorophyllzerstörung durch Neubildung des Farbstoffs während einer folgenden Trübperiode in den Blättern von *Humulus lupulus* var. *aurea* und *Sambucus nigra* var. *aurea*.

c) Austrieb und Laubfall.

Vom Herbst 1950 an wurden auch phänologische Beobachtungen an Aurea-Varietäten und ihren Normalformen durchgeführt. Während bei *Corylus*, *Philadelphus* und *Chamaecyparis* Varietät und Normalform zu gleicher Zeit austrieben, war es bei *Quercus* und *Ulmus* anders. Die Concordia-Eichen öffneten ihre Knospen gleichzeitig zu einem Zeitpunkt, in dem von den fünf Exemplaren der Normalform schon drei ausgetrieben hatten (12. 5. 51). Die normalgrünen Unterlagen der Concordia-Eichen zeigten ihre ersten Blättchen regelmäßig in allen Beobachtungsjahren wesentlich zeitiger als die Veredlungen und machten genau den Rhythmus einer danebenstehenden grünblättrigen Eiche mit. Die Knospen der Goldulme platzten 16 Tage später auf als die der Normalform (25. 4. 1951).

Die Herbstverfärbung begann bei den Aurea- und Normalformen von *Corylus* und *Philadelphus* ungefähr zum gleichen Termin, wenn mehrere Jahre überblickt werden. Die Blätter der Goldeichen verfärbten sich in allen Beobachtungsjahren viel später als die der Normalformen (10. 11. 51). Die Blätter der Goldulme änderten ihre Farbe sehr viel früher als die der benachbarten älteren Bergulme, aber ungefähr zur gleichen Zeit wie einige jüngere Ulmen an anderer Stelle des Gartens (5. 10. 50).

Der herbstliche Blattfall verhielt sich im allgemeinen entsprechend der Laubverfärbung. Während die Goldeichen in wenigen Tagen alle Blätter abwarfen, standen einige Bäume der Normalform fast den ganzen Winter über mit dem alten Laube da.

Wenn man die Vegetationszeit vom Datum des Aufplatzens der Knospen bis zu dem Datum rechnet, an dem sich der größte Teil der Blätter verfärbt hat, dann erhält man für das Jahr 1951 folgende Zahlen für die Aurea- und Normalformen:

	Aurea	Normal
<i>Corylus avellana</i>	195	195
<i>Quercus robur</i>	179	166—177
<i>Ulmus glabra</i>	162	172—199
<i>Philadelphus coronarius</i>	183	191
<i>Philadelphus pubescens</i>	189	198

Bei denjenigen Aurea-Varietäten, die schon im Hochsommer etwas Laub abwerfen (*Philadelphus*, *Ulmus*), ist die Vegetationszeit etwas kürzer als bei den Normalformen. Die Unterschiede sind aber gering und könnten erst nach

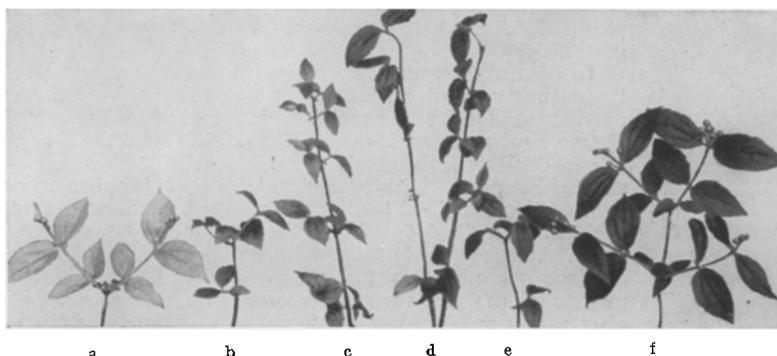


Abb. 7. Beblätterte Triebe von *Philadelphus pubescens aureus*, die bei verringertem Lichtgenuß ergrünt sind (b u. c), neben entsprechend behandelten Trieben der Normalform (d u. e). Zum Vergleich Aurea-Zweig (a) und Normalzweig (f) aus dem Freiland. (1. 6. 51).

einmal den hellgrünen Farbton von Schattenblättern. Daraus muß geschlossen werden, daß den äußeren Einflüssen der Strahlung nur während der Aus-

langjähriger Beobachtung als gesichert angesehen werden. Dessen ungeachtet dürfte die Verschiebung der Vegetationsperiode bei den Aurea-Varietäten von *Quercus* und *Ulmus* in den Sommer hinein als gesichertes Ergebnis zu betrachten sein.

d) Blühen und Früchten.

In den Blühterminen wurden Unterschiede zwischen Varietät und Normalform nur bei den Arten festgestellt, die auch zu verschiedenen Zeiten austrieben. Die Goldeichen blühten fünf Tage später auf als die Normalformen, die Goldulmen zwei Tage später.

Die Mannbarkeit trat bei der Goldhasel mit 16 Jahren ein, beim Pfeitenstrauch spätestens mit 15 Jahren (genaue Ermittlung war unmöglich). Da die Anlage der Blüten außer vom Alter auch von Standort und Witterung abhängig ist, lassen sich zum Vergleich der Aurea-Varietät mit der Normalform nur die unmittelbar nebeneinanderstehenden Eichen heranziehen. Die Goldeichen blühten 1948 zum ersten Mal, während an den benachbarten grünen Eichen keine Blüten hingen. 1950 blühten beide Formen, die Goldeichen fruchteten aber wesentlich besser. In der Morphologie der Blüten und Blütenstände konnten keine Unterschiede zwischen Aurea-Varietät und Normalform beobachtet werden.

Der Fruchtansatz war bei den Goldeichen im allgemeinen etwas reichlicher als bei den Normalformen. 1950 trugen die beiden Goldeichen 6 und 28 Eicheln, die beiden danebenstehenden grünblättrigen 0 und 2. An der Goldhasel entwickelten sich 1951 aus 25 weiblichen Blüten 6 Nüsse, weniger als an den gleichalten Sträuchern der Normalform, die im Aurea-Varietäten-Quartier ziemlich frei standen. Die Aurea-Varietäten von *Philadelphus pubescens* und *coronarius* fruchteten in allen Beobachtungsjahren genau so reichlich wie die Normalformen. Die Goldulmen trugen 1951 sehr viele Früchte.

Unterschiede in der Morphologie der Früchte waren am ehesten bei Arten zu erwarten, die lange Zeit Chlorophyll in etwa vorhandenen Anhangsgebilden des Fruchtknotens führen. Dies ist bei der Ulme der Fall, deren verbreiteter Fruchtknotenrand zunächst ergrünt und auch assimilieren dürfte. Die Früchte begannen 1951 Ende Mai abzufallen und wurden am 1. 6. vom Baum genommen. Es zeigte sich, daß die Früchte der Goldulme kleinflächiger waren als die der Normalform. Von je 200 Stück wurde der Längsdurchmesser (Achsenansatzpunkt — Same — Griffelkanal) gemessen. Es ergaben sich die unten folgenden statistischen Werte (in mm)*.

Die Differenz D ist als völlig gesichert anzusehen, da $D : \mu_D = 3.2 : 0.22 = 14.6 > 3$ ($\mu_D =$ mittlere Schwankung der Differenz $= \sqrt{\mu_A^2 + \mu_N^2}$). Auch im Fruchtgewicht traten Unterschiede auf. Je 100 Früchte wogen bei der Varietät 0.712 g, bei der Normalform 0.793 g. Die Früchte der Varietät sind also um 10% leichter als die der Normalform.

Bei den anderen Arten wurden keine Messungen vorgenommen, da zu wenig Früchte vorhanden waren. Dem Augenschein nach unterschieden sich die Eicheln der Varietät in der Größe wenig von denen der Normalform. Anfangs waren sie etwas heller grün gefärbt, später glich sich der Unterschied aus. Die Nüsse der Goldhasel waren etwas kleiner als die der Normalform.

*	Arithmetisches Mittel M	Variationsbreite	Mittlere Streuung σ	Mittlere Schwankung des Mittels μ	μ^2
Aureaform	16.5	11—21	± 1.9	± 0.14	0.0196
Normalform	19.7	13—25	± 2.3	± 0.17	0.0289
Differenz D	3.2			Summe	0.0485

Die Keimung und Weiterentwicklung der Samen wurde zunächst bei *Ulmus glabra* verfolgt. Vier Tage nach der Ernte wurden die Früchte in lockerer Erde ausgesät. Von der Goldulme gingen 5% auf, von der Normalform 20%. Die Goldulmensämlinge wuchsen langsamer, am 18. 8. hatten sie eine mittlere Höhe von 4.3 cm, während die Sämlinge der Normalform schon 5.7 cm hoch waren. Keimblätter, Primär- und Folgeblätter nahmen denselben tiefgrünen Farbton an. Nach Abschluß der ersten Vegetationsperiode betrug die mittlere Höhe der Goldulmensämlinge 5.9 cm, die der Normalform 10.5 cm. Im Mittel hatte ein Goldulmensämling fünf Laubblätter ausgebildet, einer der Normalform neun Blätter. Bei den „Goldulmensämlingen“ dürfte es sich genetisch um ein Gemisch von unmittelbaren Goldulmennachkommen und Bastarden mit der Normalform handeln, da zur Blütezeit reichlich Pollen der Normalform in der Luft war.

Samen von *Philadelphus pubescens* gingen nach Frühjahrsaussaat in Töpfen gut auf. Schon die Keimblätter vieler Nachkommen der Varietät waren wesentlich heller gefärbt als die der Normalform, die Primär- und Folgeblätter ebenso. Es fanden sich auch einige grünblättrige Sämlinge. Nach dem Herausbringen aus dem Gewächshaus stellten sich Ausbleichung und Randbräunung an mehreren Exemplaren ein, einige wurden ganz weiß. Die einzelnen Sämlinge differierten sehr im Höhenwuchs. Am Ende der ersten Vegetationsperiode waren sie durchschnittlich kleiner als die der Normalform. BAUR (1908, 1910) fand in der Nachkommenschaft gelbgrüner Pflanzen von *Antirrhinum majus* ein ähnliches Verhalten und bestimmte den Aurea-Faktor als zygotischen Letalfaktor.

4. Gestaltung und Dimensionsverhältnisse der Blätter.

a) Anzahl der Blätter und Triebe.

Bei einer Untersuchung der Blätter tritt zunächst die Frage auf, ob den Aurea-Varietäten dieselbe Gesamtblattfläche für die Photosynthese zur Verfügung steht wie den Normalformen. Es zeigte sich, daß die gelbblättrigen Gehölze pro Jahrestrieb ungefähr dieselbe Anzahl Knoten — und damit Blätter — haben wie die Normalformen. Die Jahrestriebe selbst wurden im Winter 1951/52 an den 16jährigen Eichen gezählt, wobei sich folgende Mittelwerte ergaben:

	Kurztriebe	Langtriebe	Triebe gesamt	Äste I. Ordnung
Aureaform	1014	96	1110	50
Normalform	1045	118	1163	47

Die Concordia-Eichen hatten also 95% der Triebe der Normalform. Dem geringen Unterschied kann keine Bedeutung beigemessen werden, so daß für die Aurea-Varietäten und ihre Normalformen die gleiche Anzahl Jahrestriebe angenommen werden kann. Damit muß die

Ausgangsfragelauten: Wie verhalten sich die mittleren Flächen eines Blattes von Aurea- und Normalform zueinander?

b) Blattfläche.

Da aus Assimilations- und Transpirationsuntersuchungen ein großes und streng vergleich-

Tabelle 2. Mittlere Fläche¹ eines Einzelblattes von Aurea (A)- und Normalformen (N) verschiedener Gehölze (einseitig in cm² gemessen). So = Sonnenblätter, Sch = Schattenblätter, p. Sch = periphere Schattenblätter, Joh = Blätter des Johannistriebes.

Art	Blatt-Typ	Aureaform $M_A \pm \sigma$	Normalform $M_N \pm \sigma$	D/μ_D	Aureaform VB_A	Normalform VB_N	Rel. Blattfläche der Varietät Q_F	Anzahl der Blätter je Form "
<i>Corylus avellana</i>	p. Sch	25.8 ± 8.0	31.5 ± 8.3	3.3	42.4—11.5	45.3—13.6	0.82	46/43
<i>Quercus robur</i>	So	17.5 ± 4.8	22.4 ± 6.3	5.6	31.1—9.1	41.8—10.0	0.78	86/80
	Sch	23.4 ± 7.6	30.4 ± 8.6	3.3	41.6—11.4	48.7—15.4	0.77	33/28
	Joh	26.0 ± 7.0	28.4 ± 7.5	1.2	42.1—17.6	44.4—16.0	0.92	29/23
<i>Ulmus glabra</i>	So	29.7 ± 6.5	31.0 ± 9.6	0.5	47.8—15.7	52.2—19.2	0.96	41/18
	p. Sch	38.2 ± 7.4	43.7 ± 10.1	3.4	61.5—17.0	70.2—20.4	0.87	55/64
<i>Philadelphus pubescens</i>	So	22.7 ± 6.2	29.0 ± 7.2	4.7	39.5—12.7	48.7—16.7	0.78	49/49

¹ Für die ganze Arbeit gültige Bezeichnungen:

M = Mittelwert, σ = Streuung der Einzelwerte, VB = Variationsbreite, D = Differenz der Mittelwerte von Normalform (N) und Varietät

(A) = $M_N - M_A$, μ_D = mittlere Schwankung der Differenz = $\sqrt{\mu_N^2 + \mu_A^2}$, $Q_F = M_A/M_N$.

bares Blattmaterial zur Verfügung stand, wurde es zur Beantwortung dieser Frage herangezogen. Bei der Entnahme der Blätter waren nur die kleinsten, meist an der Basis der Jahrestriebe sitzenden, verworfen worden, deren Fläche weniger als 8 qcm betrug. Die Flächenwerte wurden an Lichtpausen der Blätter durch Planimetrieren gewonnen und statistisch verarbeitet (Tabelle 2).

Die Häufigkeitsverteilung war bei allen Formen etwas asymmetrisch, und zwar links (nach den kleineren Blättern zu) steiler als rechts. Die Mittelwerte sind bei allen Aurea-Varietäten kleiner als bei den zugehörigen Normalformen. Die Differenz dieser Mittelwerte gilt dann als gesichert, wenn $D/\mu_D > 3$. Es trifft das zu für die peripheren Schattenblätter von *Corylus*, für die Sonnen- und Schattenblätter des Maitriebes von *Quercus*, für die peripheren Schattenblätter von *Ulmus* und die Sonnenblätter von *Philadelphus pubescens*. Beim Johannistrieb (Joh) von *Quercus* kann der Differenz keine reale Bedeutung beigemessen werden, die mittlere Blattfläche bei Varietät und Normalform dürfte also etwa gleich sein. Die Sonnenblätter von *Ulmus* mußten von einem älteren Baum aus 4—7 m Höhe entnommen werden, während die der Varietät aus 2—4 m Höhe stammten. Bei Sonnenblättern aus größerer Höhe findet im allgemeinen eine Zunahme der xeromorphen Merkmale statt, also auch eine Verkleinerung der Blattspreite. Deshalb kann hier die Grundtendenz nicht so in Erscheinung treten und die Differenz der Mittelwerte nicht signifikant sein.

Die Variationsbreite ist bei allen Formen beträchtlich. Die obere Grenze der Normalformen wird von keiner der zugehörigen Varietäten erreicht, meist noch nicht einmal annähernd. Die mittlere relative Blattfläche der Aurea-Varietäten (Q_F) bewegt sich zwischen 0.96 und 0.77. Lassen wir die Blätter der Johannistriebe der Eiche und die Sonnenblätter der Ulme außer Betracht, dann gruppieren sich die übrigen Quotienten Q_F ziemlich eng um den Wert 0.80. Die Blattfläche der Aurea-Varietäten ist also im Mittel um $1/5$ kleiner als die der Normalformen!

Die angeführten Zahlen gestatten es, das Verhältnis der Blattflächen von Sonnen- und Schattenblättern innerhalb einer Form zu bestimmen. Bezieht man den Mittelwert der Sonnenblätter auf den der Schattenblätter der Normalform, dann erhält man für *Quercus* 0.74 und für *Ulmus* 0.71. Daraus ist zu entnehmen, daß sich die Verminderung der Blattfläche der Aurea-Varietät gegenüber ihrer Normalform ungefähr in demselben Verhältnis bewegt wie diejenige des Sonnenblattes gegenüber dem Schattenblatt der Normalform.

c) Umrißform der Blätter.

Da die Blätter der Aurea-Varietäten sich nicht bis zu derselben Flächengröße entwickeln wie die der Normalformen, ist zu fragen, ob sie eine andere Umrißform erreichen oder nicht. Deshalb wurden Länge und Breite der Blätter an den Lichtpausen auf 1 mm genau gemessen; die Ergebnisse finden sich in der Tabelle 3. Man erkennt, daß die Blattlänge der Aurea-Varietäten (ohne Stiel gemessen) kleiner ist als bei den Normalformen. Der Quotient für die relative Blattlänge $Q_L (= L_A/L_N)$ bewegt sich etwa zwischen 0.81 und 0.90, während der für die relative Blattbreite $Q_B (= B_A/B_N)$ zwischen 0.90 und 1.10 liegt. Die Blätter der Aurea-Varietäten wachsen also ungefähr zu derselben Breite heran wie die der Normalformen. Bei den Blättern der Eiche zeigt sich, daß die Verkürzung der Blattlänge sowohl bei Sonnen- wie Schattenblättern des Maitriebs da ist. Die Breite hat sich nicht oder nur sehr wenig (Q_B : 1.00 und 0.93) vermindert.

Ein Vergleich zwischen Sonnen- und Schattenblatt ein- und derselben Form ergibt bei der Normalform für

Tabelle 3. Mittlere Länge und Breite eines Einzelblattes (in mm) von Aurea-Varietät (A) und Normalform (N).

Art	Blatt-Typ	Mittl. Länge		$Q_L = \frac{A}{N}$	Mittl. Breite		$Q_B = \frac{A}{N}$
		A	N		A	N	
<i>Corylus avellana</i>	p. Sch	65	72	0.90	54	60	0.90
<i>Quercus robur</i>	So	65	82	0.79	43	43	1.00
	Sch	77	95	0.81	50	54	0.93
	Joh	96	94	1.02	44	45	0.98
<i>Ulmus glabra</i>	So	80	91	0.88	54	49	1.10
	p. Sch	88	107	0.82	62	58	1.07
<i>Philadelphus pubescens</i>	So	80	90	0.89	44	48	0.92

die Länge den Wert 0.86, bei der Aurea-Varietät 0.84. Das Verhältnis der Länge von Sonnen- und Schattenblatt ist also größer als das von Aurea- und Normalblatt (Sonnenblatt 0.79). Beim Breitenquotienten findet man für die Normalform 0.80 und für die Varietät 0.86, d. h. die Breite der Sonnenblätter ist gegenüber derjenigen der Schattenblätter deutlich geringer und zwar in stärkerem Maße als beim Vergleich des Aurea-Blattes mit dem Normalblatt (Sonnenblatt 1.00, Schattenblatt 0.93).

Ganz aus dem bisher Erörterten heraus fallen die Zahlen für die Blätter des Johannistriebes. Der Längen- und Breitenquotient (1.02 und 0.98) sind fast gleich, d. h. Varietät und Normalform unterscheiden sich praktisch nicht. In den absoluten Werten kommt zum Ausdruck, daß die Blätter des Johannistriebes wesentlich länger sind als die des Maitriebes, die sie auch in der Fläche übertreffen.

Aus der Feststellung, daß die Blätter der Aurea-Varietäten in der Länge gegenüber denen der Normalform verkürzt, in der Breite aber meist fast gleich sind, ergibt sich für die Blätter der Aurea-Varietät ein verhältnismäßig breiterer, mehr eiförmiger Umriß. Bei der Durchsicht der Lichtpausen war dies schon aufgefallen, jedoch gestatten erst die Messungen ein objektives Urteil. Um nun auch noch zwischen den einzelnen Arten einen gradweisen Unterschied in der Ausbildung dieser breiteren Blattform genau zu erfassen, wurde für jede Varietät und jede Normalform der Quotient Breite : Länge berechnet, den ich als die „Brei-

Tabelle 4. Die Breitenentwicklung (Formzahl) der Blätter von Aurea-Varietät (A) und Normalform (N).

Art	Blatt-Typ	Breitenentwicklung = Breite: Länge		Relative Breitenentwicklung der Varietät
		A	N	
<i>Corylus avellana</i>	p. Sch	0.83	0.83	1.00
<i>Quercus robur</i>	So	0.66	0.52	1.27
	Sch	0.65	0.57	1.14
	Joh	0.46	0.48	0.96
<i>Ulmus glabra</i>	So	0.68	0.54	1.26
	p. Sch	0.70	0.54	1.30
<i>Philadelphus pubescens</i>	So	0.55	0.53	1.04

tenentwicklung“ des Blattes bezeichnen möchte. (Die Breitenentwicklung ist nur als Formzahl aufzufassen.) Bezieht man die Breitenentwicklung der Aurea-Varietät auf die der Normalform, dann erhält man in der so gewonnenen relativen Breitenentwicklung ein Maß, mit dem sich die verschiedenen Aurea-Varietäten vergleichen lassen. Wenn diese Maßzahl den Wert 1 annimmt, dann ist die Breitenentwicklung bei Varietät und Normalform gleich, wenn sie einen Wert größer als 1 annimmt, dann ist die Breitenentwicklung bei der Varietät größer als bei der Normalform. Aus der Tabelle 4 entnimmt man, daß die Blätter der Aurea-Varietäten von *Quercus* und *Ulmus* die größte relative Breitenentwicklung aufweisen (1.14—1.30). Bei *Corylus* (1.00) und *Philadelphus pubescens* (1.04) gleichen sich Varietät und Normalform in der Breitenentwicklung.

Für die Blätter vom Johannistrieb der Eiche wurde eine relative Breitenentwicklung von 0.96 gefunden. Die Aurea-Varietät unterscheidet sich also auch in diesem Merkmal nicht von der Normalform.

Es wäre nun noch die Breitenentwicklung von Sonnen- und Schattenblättern der Eiche zu vergleichen. Bezieht man die Werte des Sonnen- auf die des Schattenblattes, dann erhält man für die Aurea-Varietät 1.02 und

für die Normalform 0.91. Gesicherte Unterschiede sind also hier nur bei der Normalform vorhanden.

Durch die Feststellung, daß die Blätter der Aurea-Varietäten nicht so lang sind wie die ihrer Normalformen, entsteht die Frage, ob es sich hier nur um eine geometrische Verkürzung handelt oder ob auch morphologisch irgendeine Reduktion vorliegt. Zur Aufklärung erschienen die Blätter der Ulme geeignet, weil sie pennat gerippt sind und die einzelnen Rippen unterseits stark hervortreten. Deshalb wurden an den Blättern der Normalform und der Aurea-Varietät die Seitennerven 1. Ordnung auf jeder Blattseite getrennt (wegen der habituellen Asymmetrie in der Ausbildung der Spreite) gezählt und die mittlere Nervenzahl pro Blatt errechnet. Dabei ergab sich:

Blatt-Typ	Form	Mittlere Anzahl der Seitenrippen pro Blatt	
		rechts	links
Sonnenblatt	Aureaform	14.6	14.3
	Normalform	16.5	16.9
peripheres Schattenblatt	Aureaform	14.3	14.4
	Normalform	15.7	15.7

An den Sonnenblättern der Goldulme werden also im Durchschnitt beiderseits der Mittelrippe zwei Seitennerven weniger angelegt als bei der Normalform, an den peripheren Schattenblättern der Goldulme ein Seitennerv weniger.

An der Aurea-Varietät und der Normalform von *Chamaecyparis pisifera filifera* wurden die morphologischen Eigenschaften der Blattorgane nicht messend verfolgt, weil sich große Schwierigkeiten entgegenstellten, die in der schuppenblattartigen Gestalt begründet sind. Wenn man sich längere Zeit mit Zweigen dieser Konifere beschäftigt, gewinnt man allerdings den Eindruck, daß Zweige und Schuppenblätter der Aurea-Varietät etwas kleiner und zarter sind als die der Normalform.

Die morphologischen Beobachtungen und Messungen an den Blättern lassen sich folgendermaßen zusammenfassen:

1. Die mittlere Fläche eines Blattes der Aurea-Varietät ist gegenüber derjenigen der Normalform eindeutig geringer. (Ausnahme: Blätter vom Johannistrieb der Eiche.) Den Aureaformen steht also nicht dieselbe Gesamtblattfläche für die Photosynthese zur Verfügung wie den Normalformen, sondern etwa $\frac{1}{5}$ weniger.
2. Blätter der Aurea-Varietäten erreichen im Mittel nicht die Länge wie vergleichbare der Normalform, in der Breite gleichen sie ihnen fast.
3. Die Blätter der Aurea-Varietäten haben einen verhältnismäßig breiteren, mehr eiförmigen Umriß.
4. Von den Sonnenblättern der Goldulme werden im Durchschnitt beiderseits der Mittelrippe zwei Seitennerven weniger angelegt als bei der Normalform, von den peripheren Schattenblättern einer weniger.

d) Diskussion.

Wenn wir nur die Blattfläche ins Auge fassen, dann könnte der Eindruck entstehen, als würden z. B. die Blätter der Concordia-Eiche in demselben Verhältnis zu denen der Normalform stehen wie die Sonnen- zu den Schattenblättern. Man könnte an eine Verstärkung des Sonnenblattcharakters denken. Berücksichtigt man aber, daß Sonnenblätter absolut viel schmalere

sind als Schattenblätter, während die Breitenentwicklung der Aurea-Blätter ziemlich groß ist, dann wird diese Deutung unmöglich.

Da es sich bei den Aurea-Varietäten von *Quercus* und *Ulmus* um Veredlungen handelt, könnte an topophysische Einflüsse gedacht werden. Es ist bekannt, daß die Blattgestalt je nach der Baumhöhe variiert. Eine Reihenbildung in der Blattausformung der Birke, die zunehmender Erschwerung der Wasserzufuhr entspricht, beschreibt z. B. HUBER (1927). Aus Untersuchungen desselben Autors von 1926 ergibt sich: „Die mittlere Blattgröße (in Klammer jeweils Zahl der untersuchten Blätter) nimmt ab bei Stieleiche zwischen 2 und 12 m von 61.0 (8) auf 40.6 qcm (17)/Verh. 1.50“ . . . Bezieht man den Wert der Blätter aus 12 m auf den von 2 m Höhe, dann findet man für die relative Blattfläche der Höhenblätter die Zahl 0.66. Bei meinen Untersuchungen hat sich für die relative Blattfläche des Sonnenblattes (bezogen auf das Schattenblatt) der Normalform die Zahl 0.74 ergeben. Die Variabilität der mittleren Fläche eines Blattes in einem Höhenintervall von 10 m bewegt sich also relativ in demselben Bereich wie die Variabilität von Sonnen- und Schattenblatt aus derselben Höhe und von Sonnenblättern der Aurea-Varietät und Normalform. Vergleicht man die absoluten Flächenwerte HUBERS mit den hier vorgelegten, dann fällt der Größenunterschied auf. Der wesentlich ältere Baum, den HUBER untersuchte, bildete offenbar viel großflächigere Blätter aus als die hier untersuchten erst 15jährigen Eichen.

Aus welcher Region die Edelreiser bei den Aurea-Varietäten von *Quercus* und *Ulmus* entnommen worden sind, läßt sich nachträglich nicht mehr feststellen. Aus rein gärtnerisch-technischen Gründen dürften die unteren Kronenteile bevorzugt worden sein. Es wäre dann unter Annahme einer Nachwirkung der Topophysis zu erwarten, daß der veredelte Baum großflächigere Blätter entwickelt. Dies ist offenbar nicht der Fall. Stammten die Edelreiser aus größerer Höhe, dann wären unter obiger Annahme kleinflächigere Blätter zu erwarten, was auch gefunden wurde. Da diese Blätter aber in ihrer Gestalt nicht Sonnenblättern der Normalform entsprechen, denn ihre Breitenentwicklung ist größer, die absolute Breite fast gleich, wird auch diese Erklärungsmöglichkeit unwahrscheinlich.

Da anzunehmen ist, daß einige Aurea-Varietäten mutativ an Bäumen der Normalformen entstanden sind, könnte man sich vorstellen, daß diese Sportzweige in größerer Kronenhöhe entstanden sind. Irrendwelche dahingehende Mitteilungen aus der Literatur sind mir nicht bekannt. An Eiche habe ich bisher derartige Beobachtungen selbst nicht machen können. Aber an einem Haselstrauch in Tharandt fand ich 1949 einen Trieb, der gleichmäßig gelbe Blätter von sonst normaler Gestalt trug und der als Sproßmutation anzusehen war, da keine Anzeichen pathologischer Art an diesem etwa 3 m hohen Strauch mit sonst grünen Blättern zu finden waren. Dieser Trieb war aus einer Knospe mittlerer Höhe hervorgegangen. Da er für die Assimilationsuntersuchungen verwendet wurde, konnte keine Veredlung von ihm hergestellt werden. Die einzelnen morphologischen Größen (allerdings nur aus je 3 Blättern ermittelt) waren folgende:

	gelbe Sproßmutation	grüne Normalblätter	Verhältnis A/N
Mittlere Fläche eines Blattes in qcm	40.9	48.5	0.84
Mittlere Länge in mm	80	82	0.98
Mittlere Breite in mm	73	74	0.99
Breitenentwicklung (Breite : Länge)	0.91	0.90	1.01

Die relativen Werte gleichen fast denen, die an Sträuchern des Forstgartens gewonnen sind, die absoluten gehen darüber hinaus. Da die grünen Blätter aus genau derselben Höhe unter dem Gesichtspunkt strengster Vergleichbarkeit entnommen waren, ergibt sich, daß hier nicht die Topophysis für die Verkleinerung der Blattfläche herangezogen werden kann.

Weit wichtiger für die Beurteilung der Sachlage als die Stellung der Blätter in verschiedener Baumhöhe scheint hier die Beblätterung der einzelnen Jahrestriebe zu sein. Sie wird auf der Abb. 8 für *Corylus* und *Ulmus* dargestellt. In beiden Fällen sind die

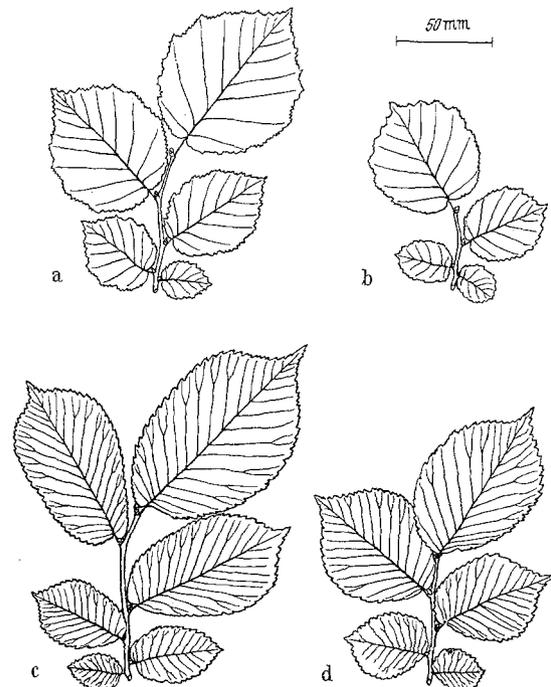


Abb. 8. Beblätterte Jahrestriebe von *Corylus avellana* (a = normal, b = aurea) und *Ulmus glabra* (c = normal, d = aurea).

Größenunterschiede zwischen Blättern desselben Triebes sehr erheblich. An der Basis stehen die kleinflächigsten, nach der Spitze zu werden sie immer großflächiger. Meist wird das letzte Blatt an der Spitze wieder etwas kleiner. Bei anderen Holzgewächsen ist die eben erwähnte Erscheinung noch deutlicher, etwa bei einem Langtrieb der Buche, wie ihn TROLL (1939) abbildet (S. 1310, Abb. 1070). Wir können also mit dem letztgenannten Autor sagen, daß die Größe der Laubblätter einer periodisch an- und absteigenden Förderungstendenz unterliegt. In den kleinen Blättchen an der Basis der Triebe haben wir dementsprechend Hemmungsformen vor uns. Es liegt nahe, die Blätter der Aurea-Varietäten ebenfalls als Hemmungsformen aufzufassen, da sie gegenüber denen der Normalformen in der Fläche deutlich verringert sind.

In welcher Weise wird nun die Blattfläche bei den kleinen Basisblättchen ausgebildet? Das wichtigste Kriterium dürfte das Verhältnis Blattbreite : Länge,

die Breitenentwicklung sein und entsprechende morphologische Merkmale, wie z. B. die Zahl der Seitenrippen. Für die — nach Lichtpausen gezeichneten — Ulmenblätter in Abb. 8 ergibt sich:

Blatt-nummer	Aurea-Varietät				Normalform			
	Fläche qcm	Länge mm	Breite mm	$Q = B/L$	Fläche qcm	Länge mm	Breite mm	$Q = B/L$
1	4.1	25	22	0.88	3.8	26	17	0.65
2	9.4	40	33	0.82	9.6	43	29	0.67
3	19.6	60	44	0.73	14.3	55	33	0.60
4	28.1	81	54	0.67	32.1	87	52	0.60
5	26.1	71	52	0.73	45.9	110	64	0.57
6	—	—	—	—	33.2	95	50	0.53

Die Breitenentwicklung an der Basis des Triebes ist also größer als an der Spitze des Triebes. Dies geht auch aus den Angaben der Blattgröße von WALTER (S. 681) hervor, wenn man daraus das Verhältnis Breite: Länge errechnet.

Es handelt sich hier offenbar um eine allgemeine Gesetzmäßigkeit. Die Anzahl der Seitenrippen ist bei den Basisblättchen geringer als bei den höher inserierten Blättern, was WALTER bereits erwähnt hat. Da nun von mir bei den Blättern der Aurea-Varietät im Mittel 2 bzw. 1 Seitenrippe weniger gefunden wurde als bei der Normalform, so scheint es nicht unbegründet, wenn wir das Blatt der Aurea-Varietät als ein in seiner Ausgestaltung ähnlich gehemmes Blatt auffassen, wie das Basisblättchen des Jahrestriebes.

Die übrigen untersuchten Arten zeigten in der Blattfolge am Jahrestrieb mehr oder weniger Ähnlichkeit mit *Ulmus*. Die Kleinflächigkeit der Basisblättchen tritt überall auf. Für *Corylus* geht das aus Abb. 8 hervor. Während die Blätter an der Triebspitze im Mittel 9 Seitenrippen aufweisen, haben die Blättchen

Zusammenfassend sollen also auf Grund der bisher besprochenen morphologischen Eigenschaften die Blätter der Aurea-Varietäten als Hemmungsformen gedeutet werden. Es wird weiter zu fragen sein, ob dieser Charakterzug sich auch in anderen Merkmalen wiederfindet.

e) Die Dimensionsquotienten.

Als Kennzahlen zur Charakterisierung des Bauverhaltens der Blätter haben sich die Dimensionsquotienten mehr und mehr eingebürgert (siehe u. a. MÜLLER-STOLL 1948). Sie wurden von mir im Sommer 1949 an Blättern ermittelt, die an kurzen Zweigen zu voller Wassersättigung gebracht worden waren. Nach der Bestimmung des Frischgewichts wurden die Blätter lichtgepaust, bei 105° C getrocknet und erneut gewogen. Die Flächengröße der Blätter ergab sich nach dem Planimetrieren der Lichtpausen.

Wie zweimalige Wägungen derselben Blattproben ergaben, ist der rein technische Fehler bei der Bestimmung der Dimensionsquotienten sehr gering, er liegt bei 1%. Die Reproduzierbarkeit der Ergebnisse wird aber durch die individuellen Schwankungen des Versuchsmaterials beeinträchtigt. Bei 3 Proben von je 4 Eichenblättern betrug der größte Unterschied im Quotienten Trockengewicht: Oberfläche 7% vom niedrigsten Wert. Für das Mittel aus diesen 3 Proben dürfte die Sicherheit größer sein. Die Abweichung dieses Mittels vom wahrscheinlichsten Wert wird mit 3% reichlich abgeschätzt sein.

Da die Dimensionsquotienten je nach dem Alter der Blätter verschiedene Werte annehmen, wird stets das Datum der Entnahme vom Baum angegeben. Von den in der Tabelle 5 zusammengestellten Arten ist für den Vergleich zwischen Aurea- und Normalform *Quercus* am besten geeignet, da am Standort weder Unterschiede der Bodenverhältnisse noch des Lichtfeldes vorlagen. Sowohl am 16. 7. wie am 5. 10. hatte die Varietät ein geringeres Trockengewicht, bezogen auf die Oberfläche, als die Normalform. Die Differenz beträgt 10% vom Wert der Normalform und liegt da-

Tabelle 5. Dimensionsquotienten der Blätter von Aurea (A)- und Normalformen (N) verschiedener Gehölze. So = Sonnenblätter (bei *Chamaecyparis* Triebe). Sch = Schattenblätter, p. Sch = periphere Schattenblätter.

Art	Blatt-Typ	Datum	Trockengew.		Oberfläche Frischgew.		Wassergeh. Oberfläche		Wassergeh. Trockengew.	
			Oberfläche		Frishgew.		Oberfläche		Trockengew.	
			A	N	A	N	A	N	A	N
<i>Corylus avellana</i>	p. Sch	13. 9.	0.17	0.18	1.84	1.95	0.38	0.34	2.27	1.94
<i>Quercus robur</i>	So	16. 7.	0.26	0.29	1.14	1.11	0.62	0.61	2.42	2.09
	So	5. 10.	0.35	0.39	0.98	0.95	0.67	0.67	1.89	1.72
	Sch	5. 10.	—	0.27	—	1.21	—	0.56	—	2.05
<i>Ulmus glabra</i>	So	6. 9.	0.29	0.28	1.18	1.11	0.56	0.62	1.96	2.26
<i>Philadelphus pubescens</i>	So	22. 7.	0.15	0.16	1.43	1.46	0.55	0.53	3.63	3.33
	So	15. 10.	0.15	0.18	1.47	1.50	0.53	0.50	3.46	2.77
	So jung	22. 10.	0.10	0.15	1.30	1.25	0.67	0.66	7.00	4.42
<i>Philadelphus coronarius</i>	So	22. 7.	0.18	0.23	1.30	1.17	0.59	0.62	3.27	2.38
	So jung	20. 10.	0.13	0.18	1.12	1.20	0.78	0.67	6.04	3.84
<i>Chamaecyparis pisifera</i> v. <i>filifera</i>	So	12. 5.	(1.19)	1.42)	(0.28)	0.26)	(2.38)	2.40)	2.00	1.68
	So	25. 10.	—	—	—	—	—	—	2.04	1.93
	So	4. 11.	—	—	—	—	—	—	2.00	1.89

an der Basis nur 5 oder 6. Bei *Quercus* variiert die Zahl der Seitenrippen, die sich in Blattlappen erstrecken, zwischen 2 bei Basisblättchen und 7 bei Spitzenblättern. Die Reihe zunehmender Blattlänge und -fläche wird allerdings bei *Quercus* ziemlich häufig durch plötzlich auftretende kleine Blätter unterbrochen. Es handelt sich aber in solchen Fällen nur um kleine Anomalien, die den allgemeinen Sachverhalt nicht beeinträchtigen.

mit über dem technischen Fehler von 1% und über dem durch individuelle Schwankung bedingten von 3%, kann also als gesichert gelten. In der Oberflächenentwicklung (Oberfläche: Frischgewicht) sind nur geringe Unterschiede, die 3% vom Wert der Normalform betragen. Im Flächenwassergehalt oder Sukkulentengrad gleichen sich Varietät und Normalform fast vollständig, während der Wassergehalt pro Trockengewichtseinheit bei der Varietät beträchtlich größer ist

als bei der Normalform (16 und 10%). Stellen wir den Werten für die Sonnenblätter der Normalform die Schattenblätter gegenüber, dann finden wir im Hartlaubcharakter (Trockengewicht : Oberfläche) eine starke Abnahme (um 31%) beim Schattenblatt, in der Oberflächenentwicklung eine deutliche Zunahme (um 27%), im Flächenwassergehalt eine Abnahme (um 16%) und im Wassergehalt pro Trockengewichtseinheit eine Zunahme (um 19%). Bis auf den Flächenwassergehalt verhält sich also das Schattenblatt ähnlich zum Sonnenblatt wie das Blatt der Varietät zur Normalform. Das Konstantbleiben des Sukkulenzgrades beim Blatt der Varietät zeigt aber einen unverkennbaren Unterschied auf.

In den Zahlenwerten für die Blätter von *Philadelphus pubescens*, die am 22. 7. und 15. 10. entnommen worden waren, spiegelt sich derselbe Grundzug wieder wie bei *Quercus*: Die Blätter der Aurea-Varietät zeigen geringeren Hartlaubcharakter, fast gleiche Oberflächenentwicklung, etwas höheren Flächenwassergehalt und höheren Wassergehalt pro Trockengewichtseinheit. Am 22. 10. wurden ganz junge Blätter an frisch ausgewachsenen Trieben gefunden und untersucht. Das Verhältnis zwischen Varietät und Normalform ist dasselbe wie bei den älteren Blättern, der Wassergehalt ist allerdings sehr viel höher als bei der Normalform. Ordnen wir die Blätter der Normalform ihrem Alter nach, d. h. stellen wir die jungen Blätter oben an und vergleichen sie mit den älteren, dann erkennen wir folgende Grundtendenz: Vom Jugend- zum Altersstadium Zunahme des Hartlaubcharakters (um 17% vom Alterswert), Zunahme der Oberflächenentwicklung (um 17% vom Alterswert), Abnahme des Flächenwassergehaltes und Abnahme des Wassergehaltes pro Trockengewicht. Wenn wir nur den Schritt vom Juni- zum Oktoberblatt ins Auge fassen, dann finden wir eine Zunahme des Hartlaubcharakters um 11% (vom Oktoberwert), eine sehr geringe Zunahme der Oberflächenentwicklung um 3%, eine geringe Abnahme des Flächenwassergehaltes um 6% und eine große Abnahme des Wassergehaltes pro Trockengewicht um 20%.

Vergleicht man die Dimensionsquotienten der Normalform vom 22. 7. mit denen der Aurea-Varietät vom 15. 10., dann ergibt sich fast vollständige Übereinstimmung. Das bedeutet, daß sich die Blätter der Varietät am 15. 10. in einem Entwicklungszustand befanden, den die Blätter der Normalform schon am 22. 7. durchlaufen haben. Offenbar sind die Blätter der Aurea-Varietät in ihrer Entwicklung zurückgeblieben bzw. gehemmt.

Diese Hemmung der Entwicklung kann nun auch mit den Dimensionsquotienten von *Philadelphus coronarius*, weniger ausgeprägt mit den mehr schattenblattartigen von *Corylus avellana* und deutlich auch mit den Dimensionsquotienten der beblätterten Zweige von *Chamaecyparis* begründet werden. Die Blätter der Aurea-Varietäten sind im allgemeinen trockensubstanzärmer und wasserreicher als die der Normalformen. Diese Eigenschaften haben in ähnlicher Weise jugendliche Blätter, so daß sich auch aus den Dimensionsquotienten zwanglos die Folgerung ergibt, die Blätter der Aurea-Varietäten als in der Entwicklung stehengebliebene oder gehemmte Organe aufzufassen.

Die Werte für *Ulmus glabra* geben die Verhältnisse nicht richtig wieder, weil die Blätter am abgeschnittenen Zweig nicht zu voller Wassersättigung gebracht werden konnten. Im Zimmer welkten sie in kaum 24 Stunden, in der feuchten Kammer hielten sie sich etwas länger, erreichten aber nicht die Turgeszenz, die sie am Baum hatten. Alle Dimensionsquotienten, in die das Frischgewicht direkt oder durch den Wassergehalt indirekt eingegangen ist, sind deshalb unbrauchbar. Sie konnten aber aus Transpirationsuntersuchungen am Standort bestimmt werden und zeigten dann die gleiche Tendenz, wie sie für die anderen Arten festgestellt worden ist.

Bei *Chamaecyparis pisifera filifera* sind die Schuppenblätter an ihrer Basis so stark mit der Sproßachse verwachsen, daß eine Trennung zur genauen Ermittlung des Frischgewichtes der Blattorgane nicht möglich ist. Es konnte deshalb nur Frisch- und Trockengewicht eines kleinen Zweigsystems bestimmt werden. Da die einzelnen Schuppenblätter dekussiert stehen und nur an der Spitze allseitig frei sind, wird eine sehr komplizierte Oberfläche gebildet, die sich nur näherungsweise angeben läßt. Dazu wurde je 1 Zweig der Aurea-Varietät und Normalform nach Wassersättigung und Wägung auf einem Stück Millimeterpapier fotografiert. Nach maßstabgerechter Herstellung der Zweigbilder wurde ihre Fläche bestimmt. Diese Fläche der Zweigbilder ist ungefähr die senkrechte Projektion der Zweigoberfläche auf eine Ebene und sehr wahrscheinlich jener proportional. Die Projektionsfläche wurde verdoppelt und als Oberfläche in die Dimensionsquotienten eingesetzt. Vermutlich wurde so die Oberfläche etwas zu klein gefunden, da sich bei einem Zylinder die Manteloberfläche zur Durchmesserfläche wie $2\pi rh : 2rh = \pi : 1$ verhält. Aus diesem Grunde sind alle Dimensionsquotienten, die mit Hilfe der Oberfläche gebildet wurden, bei *Chamaecyparis* in Klammern gesetzt worden.

5. Anatomische Untersuchungen an Aurea-Blättern.

a) Ziel und Methode.

Das Ziel der anatomischen Untersuchungen war nicht, eine vollständige Beschreibung des inneren Baues der Blattorgane zu geben, sondern bestand vor allem in dem Vergleich der Blätter von Aurea-Varietät und Normalform. Dabei wurden besonders diejenigen anatomischen Elemente berücksichtigt, an denen sich der photosynthetische Vorgang abspielt oder die mit dem Gaswechsel in Zusammenhang stehen.

Der Aufbau des Mesophylls und die Spaltöffnungs-dichte wurden an Pflanzenmaterial studiert, das nach sorgfältiger Auswahl in 50% Alkohol konserviert worden war. Die Spaltöffnungs-dichte wurde in der üblichen Weise durch Auszählen begrenzter Epidermisflächen im Mikroskop bestimmt. Da die in Frage kommenden Arten nur unterseits Stomata führen, brauchte nur die untere Epidermis untersucht zu werden.

Um festzustellen, ob durch die Aufbewahrung in 50%igem Alkohol Veränderungen, Schrumpfungen und dergleichen eingetreten waren, wurden frische Blätter von *Quercus robur* L. in derselben Weise untersucht. Es befanden sich 509 ± 59 Stomata auf dem Quadratmillimeter der unteren Epidermis, die Variationsbreite betrug 500—524 Stomata pro qmm für verschiedene Blätter. Beim Alkoholmaterial waren 505 ± 69 Stomata pro qmm ausgezählt worden. Die Abweichung vom Mittelwert des Frischmaterials beträgt nur 0.8%.

Für den Vergleich zwischen Aurea-Varietät und Normalform wurden nicht nur die absoluten Dicken der Gewebeschichten herangezogen, sondern auch relative Größen gebildet, weil die Gesamtblattdicke bei den Aurea-Varietäten fast immer kleiner war als bei den Normalformen. Zunächst wurde die Dicke des Mesophylls auf die jeweilige Gesamtblattdicke bezogen. Dieser Quotient wird im folgenden als „Mesophyllentwicklung“ bezeichnet und als Dezimalbruch angegeben. Zieht man den Zahlenwert von 1 ab, dann erhält man die relative Dicke des Hautgewebes. Um die Aufgliederung des Meso-

phylls zu charakterisieren, wurde nicht der von SCHRAMM (1912) eingeführte Mesophyllquotient

$$\frac{\text{(Dicke des Palisadenparenchyms)}}{\text{(Dicke des Schwammparenchyms)}}$$

verwendet, da hier ein erstes variables Merkmal auf ein zweites variables Merkmal bezogen wird, wobei die Änderung des zweiten in der Natur nicht stets eine gegenläufige des anderen zur Folge haben muß, denn beide können in bestimmten Grenzen mehr oder weniger unabhängig variieren. An Stelle dieses Mesophyllquotienten wurde der Begriff der „Palisadenentwicklung“ eingeführt, der als Quotient aus der Höhe des Palisadenparenchyms und der Dicke des Mesophylls definiert ist. Bei Subtraktion dieses Wertes von 1 erhält man den Anteil des Schwammparenchyms am Mesophyll.

b) Die Blattstruktur der Laubgehölze.

x) *Blattdicke.*

Im Gewebeaufbau bestehen zwischen den Aurea-Varietäten und Normalformen keine bemerkenswerten Unterschiede. Alle Gewebearten treten in gleicher Weise auf, ebenso Merkmale wie Schleimzellen, Haare, Kristalldrüsen, Wachsausscheidungen u. a. Die Anzahl der Zellschichten ist in vergleichbaren Blättern dieselbe, nur bei *Quercus robur* var. *concordia* kommt manchmal die Reduktion um eine Zellschicht vor.

Die Blattdicke ist bei der Aurea-Varietät fast immer mehr oder weniger stark verringert. Aus der Tabelle 6 entnimmt man für *Quercus* eine Reduktion auf 83% beim Maitrieb, auf 86% beim Johannistrieb. Nach dem Quotienten $Q_D = \text{Dicke der Aurea-Varietät} : \text{Dicke der Normalform}$ geordnet folgen *Ulmus glabra* (0.82), *Philadelphus coronarius* (0.84), *Philadelphus pubescens* (0.87) und *Corylus avellana*-Sproßmutation (0.88), wenn die Sonnenblätter verglichen werden. Vergleichen wir die Schattenblätter, dann erhalten wir 0.92 bei *Ulmus*, 0.94 bei *Corylus avellana* aus dem Forstgarten, 1.01 bei *Philadelphus pubescens* und 1.27 bei *Quercus*. Auch bei *Corylus* kommen gleichdicke Spreiten vor. Während also die Sonnenblätter der Aurea-Varietäten nur eine Dicke von 83—88% derjenigen der Normalform erreichen, bewegen sich die Werte für Schattenblätter zwischen 92—127%. Die Dickenunterschiede zwischen jungen und alten Blättern lassen sich bei *Philadelphus pubescens* in der Tabelle 6 verfolgen. Die jungen Blätter haben 92% von der Dicke der alten erreicht.

Dickenunterschiede zwischen Aurea- und Normalblättern hat bereits KRÄNZLIN (1908) bei *Sorbus aucuparia dirkenii aurea* und *Ligustrum vulgare aureum* ($A/N =$

0.89), nicht aber bei *Ptelea trifoliata aurea* festgestellt. Interessant sind in diesem Zusammenhang die Angaben KÜSTER'S (1927) über Dickenunterschiede zwischen den hellen und grünen Partien panaschierter Blätter. Für *Quercus robur pulverulenta* ergibt sich aus seinen Angaben, daß die blassen Gewebeteile nur 63% der Dicke der voll ergrüntem besitzen.

β) *Mesophyllentwicklung.*

Um die Ausdehnung der einzelnen Gewebe im Blatt zu beurteilen, müssen relative Größen herangezogen werden, da zwischen Aurea-Varietät und Normalform Dickenunterschiede vorliegen. Es ist klar, daß in einem habituell dünneren Blatt z. B. das Palisadenparenchym nicht dieselbe Höhe haben kann, wie in einem habituell dickeren, wenn nicht ganze Zellschichten des übrigen Mesophyllgewebes unterdrückt werden sollen. Ähnliches gilt für das Verhältnis von Mesophylldicke zu Gesamtdicke, das eingangs als Mesophyllentwicklung definiert wurde. Diese Mesophyllentwicklung ist bei den Sonnenblättern der Aurea-Varietäten fast immer etwas kleiner als bei den Normalformen. Eine Ausnahme macht nur die untersuchte Sproßmutation von *Corylus avellana*. Die Quotienten $Q_M = \frac{A}{N}$ bewegen sich zwischen 0.95 und 1.01. Bei den Aurea-Varietäten ist also das Mesophyll, welches das trophische Parenchym enthält, weniger ausgedehnt, während die Epidermen, bezogen auf die Gesamtblattdicke, etwas mehr Raum einnehmen. Absolut gleichen sich die Höhen der beiderseitigen Epidermiszellen von Varietät und Normalform. Nur bei *Quercus robur concordia* ist sie etwas kleiner, aber eben nicht in dem Maße, wie das Mesophyll verringert ist.

Analoge Verhältnisse finden wir wieder zwischen jungen und alten Blättern von *Philadelphus pubescens*. Der Quotient $Q_M' = \text{junge} : \text{alten Blättern}$ beträgt 0.96. Die beiderseitigen Epidermen haben bei den jungen Blättern einen größeren Anteil an der Gesamtblattdicke als die älteren. Absolut genommen sind sie gleichhoch. In der individuellen Ausbildung des Blattes erreicht also die Epidermis eher den Endzustand als das Mesophyll, das noch über längere Zeit hinweg an Raumauffüllung zunimmt.

γ) *Palisadenparenchym.*

Das Palisadenparenchym der Sonnenblätter erreicht bei keiner Aurea-Varietät dieselbe absolute Höhe im Blattquerschnitt wie bei der zugehörigen Normalform.

Tabelle 6. *Mittlere Blattdicke und Gewebeausdehnung im Blatt-Querschnitt für Aurea (A) — und Normalformen (N). S = Sonnenblätter, Sch = Schattenblätter, p. Sch = periphere Schattenblätter, Joh = Blätter des Johannistriebes.*

Art	Blatt-Typ	Blattdicke in μ			Höhe d. Palisadenparenchyms in μ			Mesophyllentwicklung			Palisadenentwicklung		
		A	N	$Q_D = \frac{A}{N}$	A	N	$Q_P = \frac{A}{N}$	A	N	$Q_M = \frac{A}{N}$	A	N	$Q_{PE} = \frac{A}{N}$
<i>Quercus robur</i>	So	168	202	0.83	87.9	118	0.75	0.82	0.86	0.95	0.64	0.68	0.94
	Sch	115	90	1.27	34.8	26.9	1.29	0.76	0.74	1.03	0.40	0.40	1.00
	Joh	177	205	0.86	83	102.5	0.81	0.83	0.85	0.98	0.56	0.59	0.95
<i>Corylus avellana</i>	So	112	127	0.88	49.8	52.9	0.94	0.81	0.80	1.01	0.55	0.52	1.06
	p. Sch	76	81	0.94	21.8	24.9	0.88	0.74	0.77	0.96	0.39	0.40	0.98
<i>Ulmus glabra</i>	So	191	234	0.82	92.7	130.7	0.71	0.83	0.84	0.99	0.59	0.66	0.89
	Sch	131	143	0.92	52.8	65.3	0.81	0.76	0.78	0.97	0.53	0.58	0.91
<i>Philadelphus coronarius</i>	So	149	178	0.84	56	61	0.92	0.80	0.81	0.99	0.47	0.42	1.12
<i>Philadelphus pubescens</i>	So (alt)	124	143	0.87	34.2	43.5	0.79	0.78	0.80	0.98	0.35	0.38	0.92
	So (jung)	107	131	0.82	33.2	35.8	0.93	0.74	0.77	0.96	0.42	0.35	1.20
	Sch	115	114	1.01	33.2	31.6	1.05	0.83	0.81	1.02	0.35	0.34	1.03

Am stärksten ist der Unterschied bei den Blättern der Ulme, wo das Verhältnis zwischen Aurea- und Normalform 0.71 beträgt. Beim Maitrieb der Eiche ergibt sich 0.75, beim Johannistrieb ist der Unterschied geringer, für $Q_P = \frac{A}{N}$ findet man 0.81. Die entsprechenden Werte betragen für alte Blätter von *Philadelphus pubescens* 0.79, für junge 0.93. Vergleicht man junge und alte Blätter der Normalform, dann ergibt sich für die absolute Palisadenhöhe der jungen Blätter 0.82 vom Wert der alten. Die übrigen Zahlen ersieht man aus Tabelle 6.

Bei den Schattenblättern sind zwischen Varietät und Normalform nur geringe oder keine Unterschiede vorhanden. So beträgt Q_P bei *Ulmus* 0.81, bei *Corylus* 0.88, wo einzelne Blätter allerdings auch denselben Wert erreichen wie bei der Normalform, bei *Philadelphus pubescens* 1.05 und bei *Quercus* 1.29.

Der Vergleich der absoluten Höhe des Palisadenparenchyms muß durch den eines relativen Wertes, die Palisadenentwicklung, ergänzt werden, da zwischen den Blättern der zu vergleichenden Formen starke Dickenunterschiede vorliegen. Das Verhältnis zwischen Aurea-Varietät und Normalform wird durch den Quotienten $Q_{PE} = \frac{A}{N}$ zahlenmäßig ausgedrückt. Es ist zu erkennen, daß die Palisadenentwicklung (d. h. die Höhe der Palisaden bezogen auf das Mesophyll) in den Blättern der Aurea-Varietäten nur wenig hinter derjenigen der Normalform zurückbleibt, oder sie sogar etwas übertrifft.

Der Durchmesser der Palisadenzellen wurde zunächst an Querschnitten mit Okularmikrometer bestimmt. Diese orientierenden Messungen ergaben, daß zwischen Aurea-Varietät und Normalform ein Unterschied besteht. Die Zahlen der Tabelle 7 geben darüber Aufschluß. Eine genaue Bestimmung wurde an

Blättern von *Quercus* durchgeführt; dazu wurden Flächenschnitte der Blattoberseite von Alkoholmaterial hergestellt. Bei starker Vergrößerung wurden dann die Umrisse der Palisadenzellen an zusammenhängenden Zellgruppen mit dem Zeichenapparat gezeichnet und später der Durchmesser von je 400—500 einzelnen Zellen gemessen (Abb. 9). Bei der Gold-eiche ist der mittlere Durchmesser von 7.4 μ um 0.5 μ kleiner als bei der Normalform mit 7.9 μ .

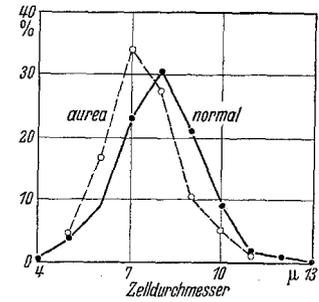


Abb. 9. Variationskurven für den Durchmesser der Palisadenzellen von Sonnenblättern der Aurea- und Normalform von *Quercus robur*.

Die Verteilung der Einzelwerte ist normal, das arithmetische Mittel und der häufigste Wert fallen zusammen. Trotz der großen Variationsbreite ist die Differenz $D = 0.5 \mu$ signifikant, weil $D : \mu_D = 0.5 : 0.085 = 5.9 > 3$.

Es erschien ferner wichtig, die innere Oberfläche der Palisadenschicht und ihren Interzellularraum zu berechnen. Aus den Zeichnungen zusammenhängender Gruppen von Palisadenzellen konnte auch die Zahl der Zellen pro qmm ermittelt werden; die Höhe der Palisadenzellen war aus den Querschnittsmessungen bekannt. Damit sind alle Grundgrößen gegeben, die für die Berechnung der inneren Oberfläche der Palisadenschicht (unter der Voraussetzung einer allseitigen Freistellung ihrer Zylinderwandflächen) und ihres Interzellularraumes notwendig sind ($O = 2r \cdot \pi \cdot h \cdot n$; $J = 100 - (100 r^2 \cdot \pi \cdot n)$; Bezeichnung und Verfahren wie bei MÜLLER-STOLL (1947). In der Tabelle 8 sind die Ergebnisse zusammengestellt. Entsprechend dem etwas kleineren Durchmesser der Palisadenzellen der Varietät wurde eine größere Anzahl von Palisadenzellen auf dem qmm gefunden. Die Oberfläche der Palisadenschicht ist allerdings kleiner, was auf die geringere Höhe der Zellen zurückzuführen ist. Der Interzellularanteil der Palisadenschicht übertrifft bei der Varietät mit 29,2% den bei der Normalform von 26,8% etwas.

Tabelle 7. Mittlerer Durchmesser einer Palisadenzelle in μ bei Aurea (A)- und Normalformen (N).

Art	Datum	Sonnenblatt			Schattenblatt		
		A	N	$Q = \frac{A}{N}$	A	N	$Q = \frac{A}{N}$
<i>Quercus robur</i>	16.6.	7.9	8.5	0.93	9.5	9.5	1.0
<i>Ulmus glabra</i>	16.6.	9.5	11.7	0.81	10.1	9.5	1.06
<i>Philadelphus coronarius</i>	18.9.	14.9	15.8	0.94	—	—	—
<i>Philadelphus pubescens</i>	26.5.	14.2	15.8	0.90	20.6 o. 14.2 u.	23.1 o. 15.8 u.	0.89 o. ¹ 0.90 u. ¹

¹ o. = oben, u. = unten

Tabelle 8. Bau des Palisadenparenchyms von *Quercus robur* L.

	Aureaform (A) (v. <i>concordia</i>)	Normalform (N)	$Q = \frac{A}{N}$
Anzahl der Palisadenzellen je qmm Blattoberseite (n)	16 280	14 800	1.10
Durchmesser der Palisadenzellen in μ	7.43	7.94	0.94
Höhe der 1. Reihe der Palisadenzellen in μ	51.9	65.2	0.80
Höhe der Palisadenschicht	83	102.5	0.81
Oberfläche der 1. Reihe der Palisaden je qmm Blattoberseite in qmm	19.70	24.08	0.82
Oberfläche der Palisadenschicht je qmm Blattoberseite in qmm	31.5	37.8	0.83
Interzellularanteil der Palisadenschicht %	29.2	26.8	1.09

In der Anordnung und Verteilung der Palisadenzellen waren auf Flächenschnitten keine Unterschiede zwischen Varietät und Normalform zu erkennen. Die Zellen waren dicht gepackt, besaßen einen kreisförmigen oder schwach elliptischen Umriß und waren mitunter ganz schwach gegeneinander abgeplattet.

Eine Verkürzung der obersten Palisadenschicht beobachtete auch KRÄNZLIN (1908) bei den von ihm untersuchten Aureaformen von *Sorbus* und *Ligustrum*. In dem von KÜSTER (1927) untersuchten Fall pulverulenter Panaschierung bei *Quercus* beruht die geringere Dicke der blassen Gewebeteile in erster Linie auf einem Höhenverlust der Palisaden, die im normal grünen Gewebe erheblich längere Zellen bilden. Ist in solchen Blättern die erste oder die zweite Palisadenschicht ergrünt, so besteht sie aus ansehnlich langen, die andere aber aus sehr kurzen Zellen. FUNAOKA (1924) hat bei *Acer negundo* und *Glechoma hederacea* Panaschierungen beschrieben, bei denen in den blassen Partien eine Palisadenschicht ganz ausfällt. Man darf es wohl als eine weit verbreitete Erscheinung ansehen, daß bei bestimmten Typen in chlorophylldefektem Blattgewebe Hypoplasie besonders im Palisadenparenchym eintritt.

δ) Schwammparenchym.

Im Schwammparenchym unterschied sich die Gestalt der Zellen bei den Aurea-Varietäten nicht von der bei den Normalformen. Zelleinschlüsse, besonders Kristalldrüsen, waren in derselben Zahl und Größe vorhanden. Die absolute Höhe des Schwammparenchyms war bei den Varietäten etwas kleiner. Für die Sonnenblätter ließ sich folgende Reihe aufstellen (Nach $Q = \frac{A}{N}$ geordnet): *Philadelphus coronarius* 0.75, *Ulmus* 0.78, *Corylus*-Sproßmutation 0.81, *Quercus*-Johannistrieb 0.90, *Philadelphus pubescens* 0.91, *Quercus*-Maitrieb 0.98. Für die Schattenblätter erhält man: *Corylus* 0.92, *Ulmus* 1.00, *Philadelphus pubescens* 1.02 und *Quercus* 1.33.

Berücksichtigt man die geringere Dicke der Blätter der Aurea-Varietäten und verwendet man ein relatives Maß, etwa die Höhe des Schwammparenchyms bezogen auf das Mesophyll, dann ergibt sich, daß bei den Sonnenblättern der Aurea-Varietäten meist ein etwas größerer Teil des Mesophylls vom Schwammparenchym eingenommen wird als bei den Normalformen. (Wenn die Zahlen der Palisadenentwicklung von 1 abgezogen werden, ergibt sich das relative Maß.)

e) Größe der Spaltöffnungen.

Epidermis und Spaltöffnungen weisen in Bau und Gestalt bei den Blättern der Aurea-Varietäten gegenüber denen der Normalform keine Unterschiede auf.

Die Anzahl der oberen Epidermiszellen je Flächeneinheit wurde an Blättern von *Quercus robur* bestimmt.

Es ergab sich:

Aureaform 1219 Zellen pro qmm (0.54 qmm ausgezählt)
Normalform 1210 „ „ „ (0.67 „ „)

Ein Unterschied besteht demnach nicht.

An Epidermisschnitten verschiedener frischer Blätter wurden die Schließzellen in der Längen- und Breitenausdehnung gemessen und aus 60—70 Einzelmessungen Mittelwerte berechnet:

Art	Form	Mittlere Schließzellen-			
		länge		breite	
		μ	VB in μ	μ	VB in μ
<i>Quercus robur</i>	A	29.0	34.2—24.9	18.3	23.3—14.0
	N	28.7	32.6—24.9	20.6	23.4—17.1
<i>Philadelphus coronarius</i>	A	30.9	34.2—26.4	27.0	31.1—23.3
	N	33.0	37—28	28.2	31—25

Die Schließzellen der var. *concordia* von *Quercus* sind im Mittel um 1% länger und um 11% schmaler als bei der Normalform. Da unkontrollierbare Verschiedenheiten im Öffnungszustand der Stomata bei der Probenahme einen Einfluß ausgeübt haben können, darf aus dem Ergebnis wohl nicht auf einen wesentlichen Unterschied in der Spaltöffnungsbreite von Varietät und Normalform geschlossen werden.

Ähnliches gilt für die Schließzellen von *Philadelphus coronarius aureus*, die im Mittel um 6% kürzer und um 4% schmaler als bei der Normalform waren.

ζ) Spaltöffnungsdichte

Aus der Tabelle 9 geht hervor, daß die Aurea-Varietäten mehr Stomata pro qmm Blattunterseite haben als die Normalformen. Die Abweichung bewegt sich zwischen 39 und 3%. Sie ist am stärksten ausgeprägt bei *Philadelphus pubescens*, dann folgen *Philadelphus coronarius*, *Quercus*, *Corylus* und *Ulmus*. Die Differenz der Mittelwerte ist bei den Sonnenblättern von *Quercus* und *Philadelphus* gut gesichert, bei den peripheren Schattenblättern von *Corylus* und *Ulmus* jedoch nicht.

Allerdings sind die Abweichungen der Aurea-Varietäten von den Normalformen meist gering, wenn man

Tabelle 9. Spaltöffnungsdichte auf der Blattunterseite bei Aurea (A)- und Normalformen (N) verschiedener Gehölze. Mittelwerte aus Zählungen an mindestens 10 Probestellen je Blatt¹.

Art	Form	Spaltenzahl pro qmm $M \pm \sigma$	D/μ_D	Variationsbreite für verschied. Blätter	Unters. Blattfläche in qmm		Relat. Spaltenzahl d. Varietät
					zahl		
<i>Quercus robur</i>	A	571 ± 100	4.6	476—642	7	1.47	1.13
	N	505 ± 69	—	472—543	8	1.68	—
<i>Ulmus glabra</i>	A	477 ± 68	1.3	438—519	8	1.68	1.03
	N	463 ± 65	—	448—482	7	1.47	—
<i>Corylus avellana</i>	A	148 ± 23	1.0	141—158	3	1.08	1.04
	N	143 ± 24	—	128—150	7	2.52	—
<i>Philadelphus coronarius</i>	A	106 ± 13	5.3	99—116	3	4.80	1.23
	N	86 ± 13	—	84—88	2	3.20	—
<i>Philadelphus pubescens</i>	A	89 ± 16	9.5	73—104	7	11.20	1.39
	N	64 ± 12	—	56—70	4	6.40	—

¹ σ = Streuung der Einzelwerte der Zählflächen, μ = mittlere Schwankung des Mittels M , D = Differenz der Mittelwerte von Varietät und Normalform, μ_D = mittlere Schwankung der Differenz D

berücksichtigt, wie große Unterschiede zwischen Sonnen- und Schattenblättern einer Art vorkommen können. HUBER (1925) fand z. B. bei einer Stieleiche folgende Spaltöffnungszahlen: „Sonnenblätter aus 12 m Höhe (mittl. Blattdicke 0.19—0.20 mm) 430 Spaltöffnungen/qmm, Schattenblätter aus 1.5 m Höhe ($\bar{d} = 0.14—0.15$ mm) 280 Spaltöffnungen/qmm.“ Daraus berechnet man eine Abweichung der Schattenblätter in Höhe von 35 % vom Wert der Sonnenblätter.

Nun handelte es sich bei den hier untersuchten Blättern der Stieleiche sowohl bei Varietät wie Normalform um streng vergleichbare Sonnenblätter. Die um 13 % höhere Spaltöffnungsdichte bei der var. *concordia* ist deshalb immerhin beachtlich.

PLESTER (1912) hat an je 5 Blättern von *Mirabilis jalapa* var. *chlorina* und *typica* Spaltöffnungszählungen vorgenommen. Er fand als relative Spaltenzahl der Varietät *chlorina* oberseits 1.22, unterseits 1.21. Dieses Ergebnis fügt sich gut in die Tabelle 9 ein. Es kann deshalb angenommen werden, daß die Aurea-Varietäten sowohl von krautigen Formen wie auch von Holzpflanzen pro Blattflächeneinheit mehr Spaltöffnungen ausbilden.

c) Schuppenblätter von *Chamaecyparis pisifera filifera*.

Da der Bau der beblätterten Zweige der Cupressineen von KLEMM (1886) untersucht worden ist, soll hier nur die Form und anatomische Gliederung der Schuppenblätter von Langtrieben kurz umrissen werden. Bei ihnen tritt keine Differenzierung in Flächen- und Kantenblätter auf wie bei Kurztrieben (Abb. 10).



Abb. 10. Sonnenzweige der Aurea- (rechts) und Normalform (links) von *Chamaecyparis pisifera filifera* mit Lang- und Kurztrieben.

Die Größe der Schuppenblätter ist an den Langtrieben sehr verschieden. Die mittlere Blattlänge für je einen Langtrieb schwankte an einem Ast der Normalform zwischen 15 und 4 mm (Mittel etwa 7 mm), an einem Ast der Varietät zwischen 14 und 5 mm (Mittel etwa 6 mm). Die Breite der Blätter variierte bei Normalform und Varietät zwischen 2.0 und 1.2 mm (Mittel etwa 1.4 mm). Bei den Flächen- und Kantenblättern der Kurztriebe traten in der Größe nur ganz geringe Schwankungen auf, ihre mittlere Länge betrug 3 mm.

Während die äußere Gestalt des Blattes verhältnismäßig einfach ist, birgt es im Inneren eine reizvolle Mannigfaltigkeit von Geweben. Einen Überblick darüber geben die Längsschnitte der Abb. 11.

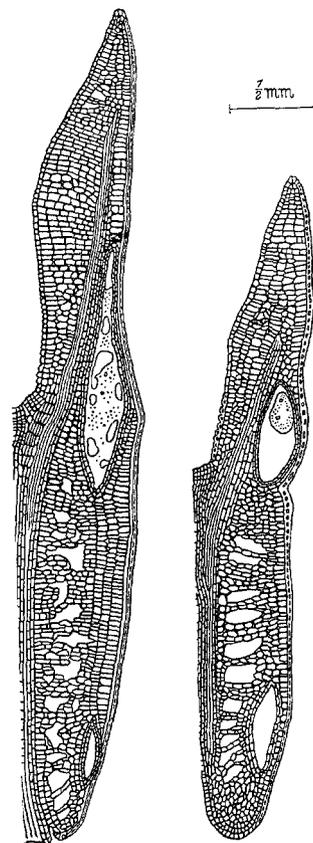


Abb. 11. Längsschnitte durch Schuppenblätter der Langtriebe von *Chamaecyparis pisifera filifera*, links Normalform, rechts Aureaform.

Das Blatt gliedert sich in einen mit der Achse verwachsenen Teil und die freie Spitze. Ein Leitbündel durchzieht das ganze Blatt, in der Spitzenregion verläuft es mehr in der Nähe der morphologischen Blattunterseite, rückt dann in die Mitte und steigt im unteren Teil parallel zu den Achsenleitbündeln abwärts. Es wird umgeben von hohetüpfelten Zellen des Transfusionsgewebes und von einer Zellgruppe, die wohl als Ableitungsgewebe im Sinne von KLEMM (1886) aufgefaßt werden muß. In der freien Blattspitze schließt sich an dieses nach der morphologischen Unterseite zu ein meist einreihiges Palisadenparenchym an, dessen Zellen bei der Normalform reichlich Chloroplasten führen, nach der morphologischen Oberseite ein mehrreihiges Parenchym, das nur schwach grün erscheint, und kleine Interzellularräume zwischen sich läßt. In der Blattbasis ist das Mesophyll in ein mehrreihiges Palisadenparenchym auf der Blattunterseite und ein lakunöses Füllgewebe differenziert, das im ganzen hellgrün gefärbt ist. In der Mitte des Blattes wird das Palisadenparenchym durch einen großen Harzbehälter verdrängt, der die Gestalt einer langgestreckten Höhlung besitzt. Ein kleinerer accessorischer Harzbehälter wurde an der Basis des Blattes gerade angeschnitten (Abb. 11). Das Hautgewebe wird durch eine einschichtige Epidermis gebildet, deren Zellen auf der morphologischen Unterseite stark verdickte Außenwände haben; auf der Oberseite der freien Blattspitze aber gleichmäßig dünne, etwas nach außen gewölbte Zellwände. Auf der Unterseite befindet sich zwischen Epidermis und Palisadenparenchym ein Hypoderm mit stark verdickten und verholzten Wänden.

Die Gewebeverteilung in einem gelben Schuppenblatt der Varietät ist die gleiche wie beim Blatt der Normalform (Längsschnitt durch ein 5 mm langes Blatt Abb. 11). Bei schwacher Vergrößerung erscheint das Palisadenparenchym der Blattunterseite und der Spitze gelb-grünlich, das lakunöse Füllgewebe farb-

los. Auf Querschnitten ist der Farbenunterschied zwischen diesen beiden Geweben des Mesophylls ebenso deutlich. Weil nur die Zellen des Palisadenparenchyms einen gelben Farbton haben, sehen die Querschnitte fast farblos aus. Das Palisadenparenchym besteht meist nur aus einer Zellreihe. Sonst sind im Vergleich mit der Normalform keine wesentlichen anatomischen Unterschiede vorhanden. Im inneren Bau der Schuppenblätter von Langtrieben unterscheidet sich also die Varietät nur darin von der Normalform, daß das Palisadenparenchym der morphologischen Blattunterseite zur Basis des Blattes hin meist nur als eine Zellreihe entwickelt ist, während es bei der Normalform häufig 2—3-reihig ist.

6. Der Chloroplastenapparat der Blätter.

a) Verteilung und Größe der Chloroplasten.

Die folgenden Feststellungen beziehen sich auf die Verhältnisse während der Ausbleichungsphase der Aurea-Formen in den Monaten Juli und August. Querschnitte durch Aurea-Sonnenblätter sehen in dieser Zeit schon mit bloßem Auge betrachtet weißlich-gelb aus. Bei *Quercus robur concordia* war mit dem Mikroskop in den Palisadenzellen ein wandständiger, farbloser Plasmaschlauch zu erkennen, in dem

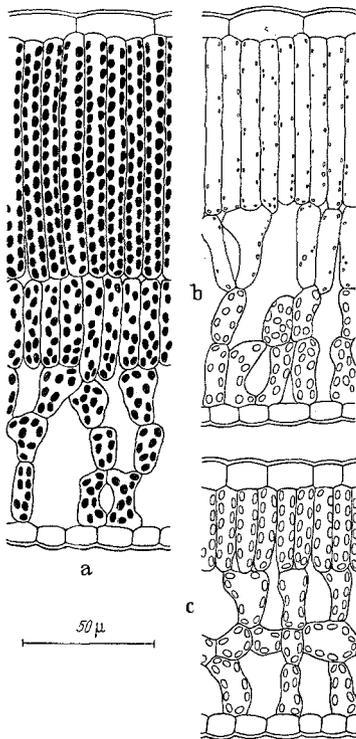


Abb. 12. Blattquerschnitte von *Quercus robur*, der Zustand der Chloroplasten zeigend. a = Sonnenblatt der Normalform (29. 7.), b = Sonnenblatt der Aurea-Varietät (29. 7.), c = Schattenblatt der Aurea-Varietät (16. 6.).

nur kleine Körnchen von anderem Lichtbrechungsvermögen wahrgenommen wurden. In den beiden unteren Zellreihen des Schwammparenchyms lagen gelbe Chloroplasten, die noch einen Schimmer von Grün zeigten. Aus der Abb. 12 lassen sich Einzelheiten der Verteilung entnehmen. Die Blätter der Aurea-Varietäten beider *Philadelphus*-Arten verhalten sich ganz ähnlich. Ein äußerlich gelb gefärbtes Sonnenblatt von *Philadelphus coronarius aureus* führte in den Zellen des Palisadenparenchyms noch Chloroplasten, die aber kleiner und blasser grün gefärbt waren als in den Zellen des Schwammparenchyms. Im Palisadenparenchym

hellgelber Blätter waren keine Chloroplasten mehr zu identifizieren, wohl aber im Schwammparenchym (Abb. 13). Sehr weit ausgebleichte Sonnenblätter wurden von *Philadelphus pubescens* untersucht. Hellgelbe Blätter besaßen nur noch in den unteren Reihen des Schwammparenchyms gelbgrüne Chloroplasten.

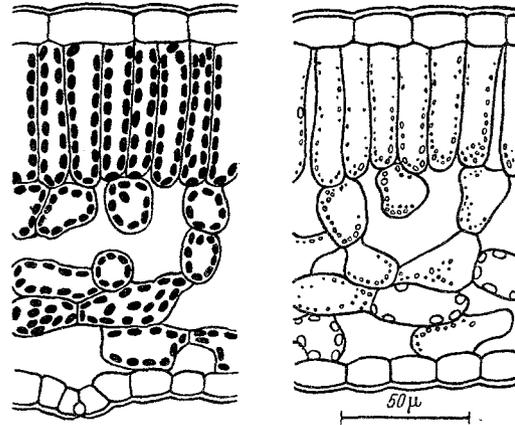


Abb. 13. Querschnitte von Sonnenblättern von *Philadelphus coronarius*, links: Normalform, rechts: Aureaform mit starker Plastidenzerstörung (16. 7.).

Auf dem Querschnitt durch eine fast weiße Spreitenhälfte eines sonst fahlgelben Blattes, das schon eine gebräunte, nekrotische Stelle am Rand hatte, erschien das gesamte Mesophyll fast farblos. Chloroplasten fanden sich nur in den Schließzellen der Spaltöffnungen und in wenigen Zellen des Schwammgewebes. In den übrigen Zellen waren nur kleine, farblose Körperchen erkennbar. Bei diesen Sonnenblättern läßt sich also folgender Grundzug erkennen: In den Blattgeweben nimmt die Chloroplastengröße und -farbe von der morphologischen Blattunterseite zur Oberseite hin ab.

Eine gewisse Sonderstellung nimmt das Sonnenblatt von *Ulmus glabra lutescens* ein (Abb. 14). Die Chloroplasten mit dem größten Durchmesser (1.9μ) liegen in der obersten Zellreihe des Schwammparenchyms. In das Palisadenparenchym hinein werden die Chloroplasten kleiner und farbloser. Aber auch in der untersten Zellreihe des Schwammparenchyms liegen nur noch wenige, schwach fahlgrün schimmernde und sehr kleine Chloroplasten. Die Zellen der zweiten Reihe sind fast immer mit gelbem Inhalt erfüllt, ohne daß Chloroplasten wahrzunehmen sind.

Um einen Anhaltspunkt dafür zu gewinnen, in welcher Größenordnung sich der Schwund der Plastiden im Mesophyll bei den Aurea-Varietäten bewegt, wurden Messungen durchgeführt, aus denen das Chloroplastenvolumen berechnet wurde. Unter der Annahme, daß ein Chloroplast die Form eines dreieckigen Ellipsoids hat, wurde für den Rauminhalt die Formel $V = \frac{4}{3} \pi \cdot a \cdot b \cdot c$ zugrunde gelegt. Die Ergebnisse sind in Tabelle 10 zusammengefaßt.

Es wird deutlich, daß bei den Aurea-Varietäten ein Plastid im Palisadenparenchym ein beträchtlich kleineres Volumen einnimmt als bei den entsprechenden Normalformen. Relative Volumen von 0.33, von 0.08 (2. Reihe des Palisadenparenchyms bei *Ulmus*), 0.02 und schließlich 0 (bei *Quercus*) wurden gefunden. Aber auch im Schwammparenchym haben die Chloroplasten ein kleineres Volumen als bei den Normalformen (0.93 bis 0.23).

Für die Frage der Pigmentkonzentration in den Blättern ist es wichtig zu ermitteln, wie groß das Volumen

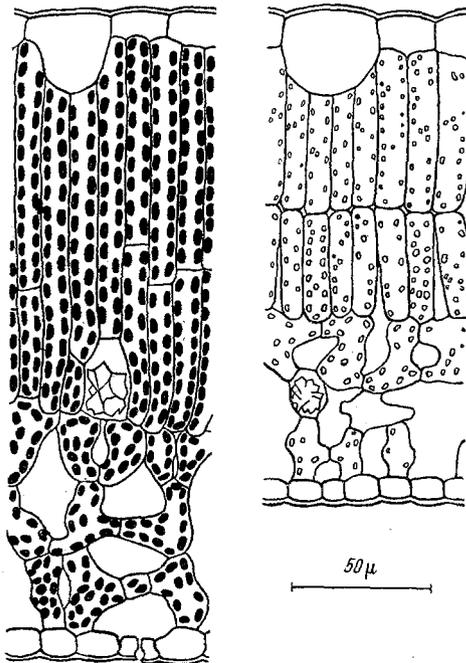


Abb. 14. Querschnitte durch Sonnenblätter von *Ulmus glabra*, links: Normalform, rechts: Aureaform mit rückgebildeten Plastiden (2. 8.).

aller Chloroplasten in einem bestimmten Flächenstück eines Blattes ist. Da für *Quercus robur* schon Messungen über die Anzahl der Palisadenzellen je qmm Blattoberseite durchgeführt worden waren, wurden solche auch für die unterste Schicht des Schwamm-

Tabelle 10. Mittleres Volumen eines Plastiden in den Sonnenblättern von *Aurea* (A)- und Normalformen (N) verschiedener Gehölze im Juli und August (jeweils 10–20 Plastiden gemessen). P = Palisadenparenchym, S = Schwammparenchym.

Art	Farbe des Blattes der Varietät	Gewebe	Chloroplastenvolumen in μ^3		
			A	N	$Q_V = \frac{N}{A}$
<i>Quercus robur</i>	hellgelb	P	0	26.5	0.00
		S	7.5	17.1	0.44
<i>Ulmus glabra</i>	gelb	P	0.5 (I) 1.9 (II)	22.7	0.02 (I) 0.08 (II)
		S	3.3	14.3	0.23
<i>Philadelphus coronarius</i>	gelb	P	7.5	22.8	0.33
		S	17.1	21.2	0.81
	hellgelb	P	0.5	27.5	0.02
		S	19.9	21.4	0.93
<i>Philadelphus pubescens</i>	hellgelb	P	0.5	26.5	0.02
		S	8.6	20.9	0.41

parenchyms vorgenommen. Die Anzahl der Chloroplasten in den Zellen der verschiedenen Mesophyllschichten war aus den mikroskopischen Untersuchungen am Frischmaterial bekannt. Es wurden Blätter mit zwei Schichten Palisadenparenchym und drei Schichten Schwammparenchym der Berechnung zugrunde gelegt:

Blattgewebe	Anzahl der Plastiden je qmm Blattfläche			Gesamtes Plastidenvolumen je qmm Blattfläche in μ^3		
	A	N	$Q_Z = \frac{A}{N}$	A	N	$Q_V = \frac{A}{N}$
Palisadenparenchym	0	679 900	0.00	0	16 840 000	0.00
Schwammparenchym	181 380	205 800	0.88	1 359 000	3 516 000	0.39
Gesamtes Mesophyll	181 380	885 700	0.20	1 359 000	20 356 000	0.05

Man erkennt, daß bei etwas geringerer Plastidenzahl im Schwammparenchym das gesamte Plastidenvolumen erheblich niedriger ist. Dies war auf Grund der Volumenunterschiede der einzelnen Chloroplasten (s. Tabelle 10) zu erwarten. Da nun im Palisadenparenchym der gelben Blätter am Ende der Ausbleichungsphase überhaupt keine Plastiden vorhanden sind, ergibt sich für das gesamte Mesophyll als relative Plastidenzahl 0.20 und als relatives Plastidenvolumen 0.05.

In den Schattenblättern der Aurea-Varietäten fanden sich im Spätsommer über alle Zellreihen des Mesophylls hinweg gleichmäßig verteilt hellgrüne Chloroplasten, deren Volumen ein wenig geringer war als das in Schattenblättern der entsprechenden Normalformen. Abgesehen von etwas geringerem Chlorophyllgehalt werden also in den Schattenblättern der Aurea-Varietäten keine besonderen Verhältnisse für die Assimilation vorliegen (Abb. 12c). In Übereinstimmung damit setzten periphere Schattenblätter der Aurea-Varietäten, deren Chlorophyllgehalt über 50% (gegen normal) lag, ungefähr dieselbe CO_2 -Menge um wie entsprechende der Normalformen (MICHAEL 1951, 1953).

Anders ist es bei den Sonnenblättern. Eine funktionsfähige Plastidengarnitur dürfte während der Spätsommermonate im Palisadenparenchym nicht vorhanden sein. Die Assimilation des Kohlendioxyds wird also vorwiegend in den Zellen des Schwammparenchyms stattfinden, in extremen Fällen nur in den Schließzellen der Spaltöffnungen.

Bei den mit der Momentanmethode von HOLDHEIDE, HUBER u. STOCKER (1936) durchgeführten Photosyntheseversuchen mit beblätterten Zweigen von Aurea- und Normalformen derselben Gehölze ergab sich, daß die relative Assimilationsgröße der Aurea-Varietäten (bezogen auf die Normalformen) bei den Sonnenblättern von der niedrigsten Beleuchtungsstärke (3000 Lux) zur höchsten (30 000 Lux) ständig ansteigt (MICHAEL 1951, 1953). Blätter mit Chlorophyllgehalten über 50% der Normalform erreichten bei hoher Beleuchtungsstärke etwa denselben Wert wie normal grüne Blätter, während bei einem Chlorophyllgehalt unter 25% nur eine relative Assimilationsgröße von 0.86 und niedriger erzielt wurde. Auch die Atmungsintensität war bei den Varietäten gegenüber den Normalformen stark herabgesetzt. Im Sonnenlicht wurden ähnliche Werte der apparenten Assimilation gefunden wie im Lampenlicht. Es dürfte deshalb wahrscheinlich sein, daß auch im Freien die Sonnenblätter sogar bei voller Sonnenbestrahlung weniger Kohlendioxyd assimilieren als die der Normalformen.

Ein gehemmter Assimilationsstoffwechsel der Aureaformen ergibt sich auch aus Beobachtungen KRÄNZLIN'S

(1908) über die Stärkebildung in den Blättern. Mit Ausnahme der Schließzellen wurde in gelben Blättern nie Stärke gefunden. Solche entstand bei den zur Untersuchung benutzten Aureaformen von *Ligustrum*, *Ptelea* und *Sorbus* aber sofort beim Einbringen von Blattstücken in Zuckerlösung.

b) Veränderung der Plastiden während der Vegetationszeit.

Aus dem Befund, daß Schattenblätter der Aurea-Varietäten in allen Mesophyllschichten Chloroplasten ausbilden, läßt sich die Vermutung herleiten, daß auch die Sonnenblätter grundsätzlich dazu in der Lage sind. Es ist daher zu fragen, welche Entwicklung die Plastiden während der Blattdorfaltung im Frühjahr durchmachen. Entsprechende mikroskopische Untersuchungen wurden 1951 an *Quercus* und *Philadelphus* durchgeführt. Das durchschnittliche Verhältnis der Hauptachsen eines Plastiden ($a : b : c$) wurde bei *Philadelphus pubescens* mit $100 : 80 : 44$ bestimmt, wenn die Chloroplasten nach etwa einstündiger Belichtung des Blattes untersucht wurden. Bei *Philadelphus coronarius* ergaben sich genau dieselben Zahlen. Ähnliche

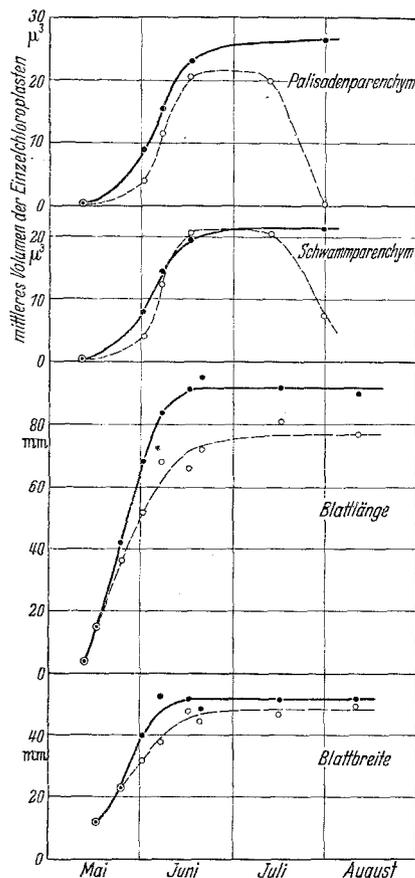


Abb. 15. Entwicklung der Blattgröße (Länge und Breite) und der Chloroplastengröße (Volumen) im Palisaden- und Schwammparenchym von Aurea (gestrichelt) und Normalform (ausgezogen) bei Sonnenblättern von *Quercus robur* von April bis Juli.

Werte erhielt MEYER 1923 bei *Tropaeolum majus* ($100 : 74 : 41$). Da das Verhältnis der beiden von der Fläche her sichtbaren Hauptachsen $a : b$ meist dasselbe blieb, wurden im allgemeinen nur die Hauptachsen a und c gemessen.

Im ausgebildeten Blatt der Normalformen haben die Chloroplasten der Palisadenzellen ein größeres Volumen als im Schwammparenchym. Sie verhalten sich also gerade umgekehrt wie bei den Aurea-Varietäten. In den Abb. 15 u. 16 ist das Plastidenwachstum ge-

trennt für die beiden Mesophyllschichten dargestellt. Man erkennt, daß sich die Plastiden im Palisaden- und Schwammparenchym bei der Concordia-Eiche bis zum 16. Juni nur wenig an Volumen unterschieden, während sie bei der Normalform zu dieser Zeit das Verhältnis $23,0 : 19,5$ erreichten. Obwohl zur Untersuchung die Blätter des am spätesten austreibenden Exemplars der Normalform herangezogen wurden (12.5.), zeigten sich die Plastiden aus dem Palisadenparenchym der Varietät immer kleiner als die ent-

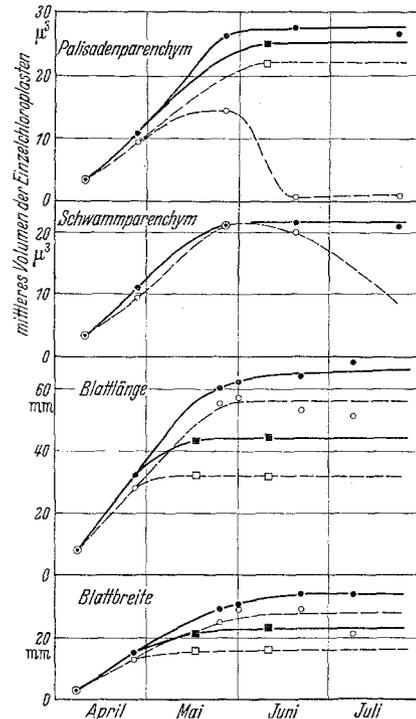


Abb. 16. Entwicklung der Blattgröße (Länge und Breite) und der Chloroplastengröße (Volumen) im Palisaden- und Schwammparenchym von Aurea (gestrichelt) und Normalform (ausgezogen) bei Sonnenblättern der Kurztriebe von *Philadelphus pubescens*; runde Signaturen: Freilandmaterial, quadratische Signaturen: im künstlich gedämpftem Licht ergrünte Zweige.

sprechenden der Normalform. Am 1. 6. sahen die Plastiden der Varietät ganz hell und gelblich aus, die der Normalform hellgelbgrün. Die letzteren ergrünten stetig weiter, die ersteren erschienen am 16. 6. hellgelb. Sie waren schließlich nur noch mit großer Mühe aufzufinden, so daß Messungen unmöglich wurden. Während des Beginns der Ausbleichungsphase konnten die Kurven deshalb kaum auf Meßwerte gestützt werden. Erst der Endzustand ließ sich wieder messend erfassen. Das Plastidenwachstum in den Palisadenzellen von Blättern der Varietät läßt sich wohl am besten als gehemmt auffassen. In der Ausbleichungsphase tritt dann eine Volumenverminderung hinzu, die bis zur Zerstörung der Plastiden führt. Im Schwammparenchym blieben die Plastiden bei der Varietät zunächst hinter denen der Normalform an Größe zurück, holten sie am 16. 6. ein, um dann wieder abzunehmen.

Bei der Aurea-Varietät von *Philadelphus pubescens* (Abb. 16) verläuft das Plastidenwachstum im Schwammparenchym ganz ähnlich. Im Palisadenparenchym wird es aber schon früher gehemmt.* Die Plastiden erreichen hier im Mai nicht die Größe derjenigen aus dem Schwammparenchym, sie sehen hellgelblich aus und sind schließlich kaum noch wahrzunehmen. Mitte Juni sind nur noch winzige Reste von ihnen vorhanden. Aus der Abb. 16 läßt sich ent-

nehmen, daß Wachstum und Degeneration der Plastiden im Schwammparenchym fast genau so verläuft wie im Palisadenparenchym, nur mit einer starken Verzögerung. Deshalb nimmt das Maximum der Plastidengröße eine längere Zeitspanne ein als beim Palisadenparenchym.

Auch bei GABRIELSEN (1948) finden sich einige Bemerkungen über die Beschaffenheit der Plastiden bei Aurea-Blättern. Bei *Sambucus canadensis aurea* wird Farbänderung der Blätter von grünlich-gelb über reingelb zu blaßgelb und schließlich weißgelb erwähnt. Zunächst werden die Plastiden als intakt bezeichnet, in stark ausgebleichten Blättern wurden sie aber in mehr oder weniger fortgeschrittenem Zustand der Auflösung gefunden. Einzelheiten über den Gang dieser Auflösung werden nicht mitgeteilt.

Es drängt sich die Frage auf, in welchem Verhältnis die Plastidenvolumina der Aurea-Varietäten zu denen der Normalformen während der Frühjahrs- und Sommermonate stehen. Bei dem jahreszeitlichen Wechsel der Plastidengröße in den Blättern der Varietät kann eine sinnvolle Antwort nur für einen bestimmten Zustand etwa für den der maximalen Größenentwicklung bei den Aurea-Varietäten gegeben werden. Die Termine sind naturgemäß für die einzelnen Arten je nach der Laubentfaltung verschieden. Aus dem reichhaltigen Material der Messungen sind die Werte in der Tabelle 11 zusammengestellt worden.

Man sieht, daß für die Plastiden im Palisadenparenchym Verhältniszahlen zwischen 0.56 und 0.89 gelten, für die im Schwammparenchym solche von 0.61 bis 1.06. Das heißt: Im Palisadenparenchym erreichen die Plastiden der Varietät im Juni nicht die Größe der Normalformen, während dieser Fall im Schwammparenchym eintreten kann (*Quercus* und *Philadelphus pubescens*), aber nicht bei allen Varietäten eintritt (*Ulmus* und *Philadelphus coronarius*).

Das Volumen aller Chloroplasten je qmm Blattfläche wurde bei *Quercus* auch für die Phase der Differenzierung der Varietät berechnet:

Blattgewebe	Anzahl der Plastiden je qmm Blattfläche			Gesamtes Plastidenvolumen je qmm Blattfläche in μ^3		
	A	N	$Q_Z = \frac{A}{N}$	A	N	$Q_V = \frac{A}{N}$
Palisadenparenchym	618 000	679 900	0.91	12 670 000	15 449 000	0.82
Schwammparenchym	181 500	205 800	0.88	3 741 000	4 014 000	0.93
Gesamtes Mesophyll	799 500	885 700	0.90	16 411 000	19 463 000	0.84

Während sich die relative Plastidenzahl der Concordia-Blätter mit 0.90 nur wenig von der Normalform unterscheidet, weicht das relative Plastidenvolumen mit 0.84 beträchtlich davon ab. In der folgenden Ausbleichungsphase dürfte zunächst das Plastidenvolumen der Concordia-Blätter stärker vermindert werden als die Plastidenzahl. Am Ende der Ausbleichungsphase wird auch die Plastidenzahl stark verringert, wobei die Zellen des Palisadenparenchyms schließlich plastidenfrei werden. Im Zusammenhang mit der Untersuchung der morphologischen Veränderungen der Aurea-Plastiden wurden auch Messungen über die spektrale Absorption der Farbstoffextrakte durchgeführt; über die Ergebnisse wird in einer besonderen Veröffentlichung unter dem Gesichtspunkt der photosynthetischen Leistung berichtet (MICHAEL 1953).

Bei KRÄNZLIN (1908) überrascht die Feststellung, daß die Chromatophoren der gelben Blätter dieselbe Größe besaßen wie die der grünen. Da weder Durchmesser noch Volumina der Chloroplasten angegeben werden, ist anzunehmen, daß der Autor hier nach dem Augenschein geurteilt hat. Die Beobachtungen wurden an fixierten und gefärbten Präparaten durchgeführt, so daß nachträgliche Form- und Größenänderungen nicht ausgeschlossen sind. Aus einzelnen Bemerkungen ist zu schließen, daß KRÄNZLIN vor allem im Juni seine Untersuchungen vornahm, also zu einer Zeit, in der die Aurea-Plastiden ihre maximale Größe erreichen. In dieser Periode sind die Unterschiede noch nicht sehr groß, wenngleich bei genauer Messung erfaßbar, so daß sie wahrscheinlich der Beobachtung entgangen sind.

Ähnliches dürfte auch für die Angaben bei WILLSTÄTTER u. STOLL (1918) gelten. Die Autoren teilen mit, daß bei ihren Versuchspflanzen die Aurea-Plastiden in Form, Zahl und Anordnung denjenigen normaler Blätter gleichen. Aus den Tabellen über die Gaswechselversuche kann man entnehmen, daß die Untersuchungen von Ende Mai bis Mitte Juni begonnen wurden. Die Beobachtungen liegen somit offenbar zeitlich vor der Ausbleichungsphase, wenn die Unterschiede in den Chloroplasten-Volumina noch nicht sehr groß sind. Da die bereits durch KRÄNZLIN festgestellten Unterschiede in der Blattdicke von WILLSTÄTTER u. STOLL nicht bemerkt wurden, kann angenommen werden, daß ihre mikroskopische Untersuchung nur orientierenden Charakter trug.

c) Die Entwicklungshemmung der Aurea-Plastiden.

Betrachtet man in der Tabelle 11 die Zahlenangaben für die Schattenblätter einiger Arten, dann stellt man fest, daß die Plastidenvolumina der Aurea-Varietäten in beiden Mesophyllschichten geringer sind als bei den Normalformen. Da die absoluten Werte — insbesondere bei den Normalformen — größer sind als bei den Sonnenblättern, dürfte die Genauigkeit der Angaben auch höher liegen. Dieser Tatbestand deutet daraufhin, daß nicht nur eine Hemmung des Plastidenwachstums in den dem Sonnenlicht besonders ausgesetzten Blattgeweben vorliegen kann, sondern daß auch ein endogener Faktor wirksam ist.

Um diese Hypothese weiter zu prüfen, wurden die Plastiden der *Philadelphus*-Blätter von dem Ergrünungsversuch am 9. 6. (S. 300) ausgemessen und die Ergebnisse mit denen von am Strauch gewachsenen verglichen. Zu dieser Zeit begannen sich die jüngsten Triebe zu bräunen. Die Blätter hatten fast ihr Wachstum beendet. Die Triebe waren bei beiden Formen im Mittel nur 16 mm lang, maximal 20 mm, während im Freien die Kurztriebe 65—80 mm erreicht hatten. Auch die Blätter der abgeschnittenen Zweige waren wesentlich kleiner als an den Sträuchern geblieben. Der Gang des Blattwachstums ist für die besprochenen *Philadelphus*-Formen in der Abb. 16 graphisch dargestellt. Das Aussehen der Blätter gibt die Abb. 7 wieder. In der Abb. 16 ist auch der Verlauf des Plastidenwachstums der Versuchsblätter eingetragen. Man er-

Tabelle 11. Mittleres Volumen eines Plastiden in den Sonnen- und Schattenblättern von Aurea (A)- und Normalformen (N) verschiedener Gehölze Mitte Mai bis Mitte Juni.
P = Palisadenparenchym. S = Schwammparenchym.

	Art	Datum	Farbe des Blattes der Varietät	Ge- webe	Chloroplastenvolumen in μ^3		
					A	N	$Q_V = \frac{A}{N}$
Sonnenblätter	<i>Quercus robur</i>	16.6.	grünlichgelb	P	20.5	23.0	0.89
				S	20.6	19.5	1.06
	<i>Ulmus glabra</i>	19.5.	hellgrünlich	P	15.1	24.6	0.61
				S	13.9	18.7	0.74
	<i>Philadelphus coronarius</i>	27.5.	gelb mit grünem Schimmer	P	17.8	26.9	0.66
				S	14.2	23.4	0.61
<i>Philadelphus pubescens</i>	26.5.	gelbgrün	P	14.6	26.3	0.56	
			S	21.1	21.0	1.00	
Schattenblätter	<i>Quercus robur</i>	16.6.	hellgrün	P	18.5	30.0	0.62
				S	19.3	22.0	0.88
	<i>Ulmus glabra</i>	16.6.	hellgrün	P	23.3	32.4	0.72
				S	14.5	25.4	0.57
	<i>Philadelphus pubescens</i>	26.5.	zarthellgrün	P	29.1	44.5	0.65
				S	27.2	37.6	0.72
	<i>Corylus avellana</i>	18.5.	gelbgrün	P	12.3	14.2	0.87
				S	12.1	15.2	0.80

kennt, daß die Chloroplasten der Normalform fast das Volumen wie bei Blättern aus dem Freiland erreicht haben, während die Chloroplasten aus dem Palisadenparenchym der Varietät weit größer geworden sind. Im übrigen unterschieden sich die Plastiden aus dem Palisaden- und Schwammparenchym nur unwesentlich in der Größe. Das relative Volumen eines Chloroplasten aus dem Palisadenparenchym eines ergrünten Blattes der Aurea-Varietät betrug 0.88, aus dem Schwammparenchym 0.84 (bezogen auf den jeweiligen Wert bei einem Blatt der Normalform aus dem Versuch). Es zeigt sich also, daß trotz der Ausschaltung übermäßiger Beleuchtung die Chloroplasten in den Blättern der Varietät nicht dieselbe Größe erlangt haben wie bei der Normalform. Damit dürfte die Ansicht eine wesentliche Stütze erfahren, daß bei der Ausbildung der Plastiden in den Blättern der Aurea-Varietäten auch ein endogener Faktor hemmend wirkt. Die Chloroplasten waren im Palisaden- und Schwammparenchym kräftig grün gefärbt, so daß kein Unterschied gegenüber denen der Normalform festgestellt werden konnte. Das Palisadenparenchym der Normalform sah im ganzen viel grüner aus als das der Varietät. Pro Palisadenzelle wurde bei der Normalform eine größere Anzahl Chloroplasten gezählt (im Mittel 15 gegenüber 11 bei der Varietät). Auch die Zellen des Schwammparenchyms waren plastidenreicher (18 gegenüber 13).

Da eine Relation zwischen Zellmasse und Zellgröße zu erwarten ist, könnte eine etwas geringere Chloroplastenzahl pro Zelle aus der geringeren Größe der Palisadenzellen bei der Varietät erklärt werden. Die mittlere Höhe der Palisadenzellen betrug bei der Normalform 32.6μ , bei der Varietät 29.4 . Da die Durchmesser nahezu gleich waren, ergibt sich ein relatives Volumen von 0.90 für die Varietät. Die relative Chloroplastenzahl beträgt aber nur 0.73 für eine Palisadenzelle. Da die Ermittlung beider Größen mit gewissen Fehlern behaftet ist, dürfte auch die Differenz der relativen Werte statistisch nicht ganz gesichert sein. Es scheint mir jedoch die Auffassung berechtigt, daß auch die Zahl der Plastiden bezogen auf das Zellvolumen bei den Aurea-Varietäten nicht so groß ist wie bei den Normalformen.

Bei den Blättern, die unmittelbar vom Baum entnommen wurden, waren die Unterschiede in der Chloroplastenzahl allerdings nicht so groß, daß sie über die Unterschiede im Zellvolumen hinausgingen. Manchmal waren die Chloroplastenzahlen auch gleich. Die an sich einfach erscheinende Aufgabe, die Chloroplasten in Zellen zu zählen, kompliziert sich sehr, wenn statistisch gesicherte Mittelwerte gewonnen werden sollen. Bei den Aurea-Varietäten erschwert die helle Färbung der Chloroplasten

ihre Auffindung ganz besonders, vor allem wenn sie sich in Flächenstellung befinden. Es wird deshalb auf eine Wiedergabe der Einzelwerte für die verschiedenen Varietäten und Normalformen verzichtet.

Für den Gewebenaufbau der Blätter aus dem Ergrünungsversuch war charakteristisch, daß sie nicht die Ausgestaltung von Schattenblättern aufwiesen, sondern fast genau den Zustand fixierten, der am 26. 4. festgestellt worden war. Die Gesamtdicken betragen 104μ bei der Varietät und 117μ bei der Normalform, die mittleren Flächen eines Blattes 3.1 qcm bei der Varietät und 5.6 qcm bei der Normalform ($Q_F = 0.55$).

Von den geformten Bestandteilen der Zellen interessiert noch der Zellkern. Sein Wachstum und seine Degeneration in den Palisadenzellen der Blätter von Aurea-Varietäten verläuft ähnlich wie das der Plastiden, nur zeitlich sind die Verhältnisse etwas anders. Besonders geeignet erwies sich für diese Beobachtungen *Philadelphus*. Kurz nach dem Austrieb waren die Kerne aller Mesophyllzellen wesentlich größer als die Plastiden. Unterschiede zwischen Varietät und Normalform konnten nicht festgestellt werden. Als die Chloroplasten ihre volle Größe erreicht hatten, übertrafen sie im Durchmesser (von der Fläche her gesehen) die Kerne. Zu dieser Zeit hatten die Kerne der Aurea-Varietät einen relativen Durchmesser von 0.90 (bezogen auf den der Normalform) sowohl im Palisaden- wie im Schwammparenchym. In der beginnenden Ausbleichungsphase sank er auf 0.64 im Palisadenparenchym und fiel während dieser Phase immer weiter ab. Im Schwammparenchym hält er sich noch längere Zeit bei 0.90.

d) Die Chloroplasten bei *Chamaecyparis*.

In den Zellen des Palisadenparenchyms von *Chamaecyparis pisifera filifera* liegen bei der Normalform ziemlich gleichmäßig verteilt viele Chloroplasten von linsenförmiger Gestalt (bis zu 70 pro Zelle, Abb. 17). Ihr Durchmesser beträgt im Mittel 3.1μ (es kommen solche bis zu 3.7μ vor), und ihre Farbe ist grün. Die Zellkerne (Durchmesser 9.2μ) sind meist von einem Kranz aus 5 Chloroplasten umgeben. Weiter zum Blattinneren hin befinden sich die Zellen des Füllgewebes mit größeren Interzellularräumen. In einer Zelle des Füllgewebes liegen etwa 36—42 Chloroplasten von gleicher Größe und Farbe.

Bei gelben Schuppenblättern der Varietät wurden in den Palisadenzellen fast farblose, nur noch fahl-

gelb schimmernde Plastiden von annähernd gleicher Größe und Gestalt wie im grünen Blatt beobachtet.



Abb. 17. Teilbild aus dem Palisadenparenchym des Schuppenblattes von *Chamaecyparis pisifera filifera*, Querschnitt durch die freie Blatts Spitze, morphologische Unterseite.

Die Zellkerne erschienen dunkler als die Umgebung (bei der Normalform heller). Ihr Durchmesser schwankte zwischen 6.2 und 7.7 μ , war also etwas kleiner als bei der Normalform.

Der Querschnitt durch ein hell-gelbgrünes Blatt von der lichtabgewandten Seite zeigte denselben Aufbau wie das gelbe von der Lichtseite. Der einzige Unterschied bestand darin, daß die Chloroplasten deutlich zu sehen waren. Ihre Farbe war ein helles Gelbgrün, das zwischen dem Farbton der Normalform und dem des

Lichtblattes der Varietät lag. Die Größe war dieselbe wie bei der Normalform (3.1 μ). Querschnitte durch ein Blatt mit hellgelber und hell-gelbgrüner Längshälfte erschienen schon dem bloßen Auge auf der Porzellanplatte zweifarbig. Im Mikroskop wurden auf der einen Seite Zellen mit fast farblosen Plastiden, auf der anderen solche mit hell-gelbgrünen Chloroplasten gefunden. Die Befunde bei der Aurea-Varietät dieser Konifere schließen sich also ohne weiteres an die für die Laubgehölze gewonnenen an, nur daß ein Zustand extremer Degeneration der Plastiden und damit eine völlige Ausbleichung des Gewebes hier fehlen.

7. Zusammenfassung.

1. Durch Vergleich von Aurea- und Normalform derselben Gehölzarten wurden Untersuchungen über diejenigen Eigenschaften der Blattorgane durchgeführt, die in direktem oder indirektem Zusammenhang mit der Stoffproduktion stehen.

2. Die Blätter der Aurea-Varietäten machen während des Sommers eine ausgeprägte periodische Farbänderung durch. Auf die Phase des Austriebs folgt die Phase der Differenzierung von Sonnen- und Schattenblättern; erstere werden gelb, letztere hellgrün. Daran schließt sich im Sommer die Phase der weißgelben Ausbleichung der Sonnenblätter an, die bei *Philadelphus*, *Corylus* und *Ulmus* zu einem teilweisen hochsommerlichen Laubabwurf führen kann.

3. Bei einigen Aurea-Varietäten bestehen gegenüber den Normalformen Unterschiede in den Terminen des Austriebs, der herblichen Blattverfärbung und des Laubfalls (*Quercus* und *Ulmus*).

4. Da die mittlere Fläche eines Blattes der Aureaformen eindeutig kleiner ist als bei den Normalformen und die Aurea-Blätter bei gleicher Breite im Mittel nicht die Länge von Normalblättern erreichen, sind sie als Hemmungsformen anzusehen.

5. Die Aurea-Blätter sind gegenüber Normalblättern substanzärmer; sie haben geringeren Hartlaubcharakter, fast gleiche Oberflächenentwicklung, etwas höheren Flächenwassergehalt und höheren Wassergehalt pro Trockengewichtseinheit.

6. Das Laub der Aureaformen ist dünner infolge geringerer Mesophyllhöhe. Das Palisadenparenchym erreicht besonders bei den Sonnenblättern nicht die gleiche Ausdehnung wie bei Normalblättern, während das Schwammparenchym nahezu voll entwickelt wird. Die Spaltöffnungsichte war auf Aurea-Sonnenblättern von *Quercus* und *Philadelphus* etwas größer als bei den Normalformen.

7. Das mittlere Volumen eines Chloroplasten im Palisadenparenchym steigt bei Sonnenblättern während der Austriebsphase gleichsinnig mit der Normalform an, wobei die Aurea-Chloroplasten immer etwas kleiner und heller gefärbt sind. Im erwachsenen Blatt nimmt das mittlere Volumen eines Chloroplasten während der Ausbleichungsphase mehr und mehr ab, bis die Plastiden vermutlich funktionsunfähig werden. Im Schwammparenchym der Sonnenblätter vollzieht sich die Plastiden-Degeneration ähnlich, nur mit einer starken Verzögerung, die nicht bei allen Arten zum völligen Schwinden führt. Bei Sonnenblättern der Goldeiche betrug das gesamte Plastidenvolumen je Blattflächeneinheit in der Phase der Differenzierung 84% vom Wert der Normalform und sank in der Ausbleichungsphase auf 5%.

8. Auch in den Aurea-Schattenblättern bleibt zu allen Jahreszeiten das mittlere Volumen eines Chloroplasten kleiner als bei den Normalformen. Ergrünungsversuche mit Aurea-Sonnentrieben im Schwachlicht bestätigten, daß bei der Größenentwicklung der Aurea-Plastiden offenbar ein endogener Hemmfaktor mitwirkt.

Literatur.

1. BAUR, E.: Die aurea-Sippen von *Antirrhinum majus*. Z. Vererbungslehre 1, 124 (1908).
2. BAUR, E.: Untersuchungen über die Vererbung von Chromatophorenmerkmalen bei *Melandrium*, *Antirrhinum* und *Aquilegia*. Z. Vererbungslehre 4, 81 (1910).
3. CORRENS, C.: Vererbungsversuche mit blaßgrünen und buntblättrigen Sippen bei *Mirabilis jalapa*, *Urtica pilulifera* und *Lunaria annua*. Z. Vererbungslehre 1, 291 (1908).
4. FUNAKA, S.: Beiträge zur Kenntnis der panaschierten Blätter. Biol. Zbl. 44, 343 (1924).
5. GABRIELSEN, E. K.: Effects of different chlorophyll concentrations on photosynthesis in foliage leaves. Physiol. Plant. 1, 5 (1948).
6. HOLDHEIDE, W., B. HUBER u. O. STOCKER: Eine Feldmethode zur Bestimmung der momentanen Assimilationsgröße von Landpflanzen. Ber. dtsh. bot. Ges. 54, 168 (1936).
7. HUBER, B.: Die Beurteilung des Wasserhaushaltes der Pflanze. Ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie. Jb. Bot. 64, 1 (1925).
8. HUBER, B.: Aus der Biologie der Baumkrone. Mitt. dtsh. dendrol. Ges. 38, 60 (1927).
9. HUBER, B.: Ökologische Probleme der Baumkrone. Planta (Berl.) 2, 476 (1926).
10. KLEMM, P.: Über den Bau der beblätterten Zweige der Cupressineen. Jb. Bot. 17, 499 (1886).
11. KORSCHINSKY, S.: Heterogenese und Evolution. Ein Beitrag zur Theorie der Entstehung der Arten. Flora (Jena) 89, 240 (1901).
12. KRÄNZLIN, G.: Anatomische und farbstoffanalytische Untersuchungen an panaschierten Pflanzen. Diss. Berlin 1908.
13. KÜSTER, E.: Beiträge zur Kenntnis der panaschierten Gehölze VIII—XIII. Mitt. dtsh. dendrol. Ges. 35, 146 (1925).
14. KÜSTER, E.: Anatomie des panaschierten Blattes. In: K. LINSBAUER, Handbuch der Pflanzenanatomie. II. Abt., 2. T., Bd. VIII. Berlin 1927.
15. MICHAEL, K.: Untersuchungen zur Biologie gelbblättriger Gehölze unter besonderer Berücksichtigung ihrer photosynthetischen Leistung. Ber. dtsh. bot. Ges. 64, (11) (1951).
16. MICHAEL, K.: Untersuchungen über die photosynthetische Leistung gelbblättriger Gehölze. Flora (Jena) 140, (1953).
17. MONTFORT, C.: Sonnen- und Schattenpflanzen als biochemische und physiologische Reaktionstypen. Natur u. Volk 78, 86 (1948).
18. MONTFORT, C. u. I. KRESS-RICHTER: Reversible photo-

chemische Chlorophyllzerstörungen in besonnten Laubblättern von Aurea-Formen und ihre Beziehungen zu Strahlungsklima und Erbgut. *Planta* (Berl.) **38**, 516 (1950). — 19. MÜLLER-STOLL, W. R.: Der Einfluß der Ernährung auf die Xeromorphie der Hochmoorpflanzen. *Planta* (Berl.) **35**, 225 (1947). — 20. PLESTER, W.: Kohlen-säureassimilation und Atmung bei Varietäten derselben Art, die sich durch ihre Blattfärbung unterscheiden. *Beitr. Biol. Pflanzen* **11**, 249 (1912). — 21. SCHRAMM, R.: Über die anatomischen Jugendformen der Blätter einheimischer Holzpflanzen. *Flora* (Jena) **104**, 225 (1912). — 22. SEYBOLD, A. u. K. EGLE: Lichtfeld und Blattfarbstoffe II. *Planta* (Berl.) **28**, 87 (1938). — 23. SEYBOLD, A. u. A. WEISSWEILER: Spektrophotometrische Messungen

an grünen Pflanzen und an Chlorophyll-Lösungen. *Bot. Arch.* **43**, 252 (1942). — 24. SEYBOLD, A. u. A. WEISSWEILER: Weitere spektrophotometrische Messungen an Laubblättern und an Chlorophyll-Lösungen sowie an Meeresalgen II. *Bot. Arch.* **44**, 102 (1942/43). — 25. SEYBOLD, A. u. A. WEISSWEILER: Zur Klärung einiger elementarer Fragen der Photophysiologie. *Bot. Arch.* **44**, 456 (1943). — 26. TROLL, W.: Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Bd. I, 2. Berlin 1939. — 27. WALTER, H.: *Ulmaceae*. In: KIRCHNER-LOEW-SCHRÖTER, Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Bd. II, 1, S. 601 (Stuttgart). — 28. WILLSTÄTTER, R. u. A. STOLL: Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure. Berlin 1918.

(Aus dem Staatlichen Institut für Pflanzenphysiologie Wittental bei Freiburg i. Br.)

Dauer-Schnellpräparate für zytologische Untersuchungen.

Von H. BLEIER.

Es sind schon viel Schnellmethoden beschrieben worden, die aber alle für den praktischen Züchter den Nachteil haben, daß sie umständlich und auch nicht schnell genug sind.

Seit 1947 arbeiten wir mit bestem Erfolg mit Celodal (von Bayer-Leverkusen) als Einschlußmittel für Präparate in unseren zytologischen Reihenuntersuchungen.

Wir fixieren und färben die Objekte nach der bekannten Eisen-Karmin-Essigsäure-Methode von BELLING (1926) und HEITZ (1936), evtl. Vorfizierung in Carnoy. Wurzelspitzen werden nach dem Fixieren in Filtragol nach BAUCH-OVERBECK (1949) mazeriert. Die Dauer der Färbung in Eisen-Karmin-Essigsäure und der Mazeration richtet sich nach dem Objekt. Getreideährchen lassen sich in der Karmin-Essigsäurelösung jahrelang aufbewahren. Wenn eine Überfärbung der Objekte eingetreten ist, kann der Farbstoff bis zum richtigen Färbungsgrad wieder entzogen werden, wenn man die Objekte so lange in eine etwa 50% Essigsäurelösung bringt, bis die Färbung normal ist, und dabei evtl. erhitzt.

Zur Herstellung eines Dauerpräparates wird das gefärbte Objekt auf den Objektträger gebracht, 1 Tropfen Celodal auf das Objekt gegeben, das Deckglas aufgelegt und vorsichtig gequetscht.

Wird das Präparat frisch, ohne vorherige Mazeration, nach BELLING-HEITZ hergestellt, so kann man das Celodal direkt nach der Karmin-Essigsäure dazugeben, am besten in Form eines um den Karmin-Essigsäuretropfen gelegten Rings des zähflüssigen Celodals, damit z. B. Pollenmutterzellen beim Quetschen nicht unter dem Deckglas herausgepreßt werden; entsprechend sind auch die Mengen der Karmin-Essigsäure und des Celodals zu bemessen. Schlecht färbbare Objekte

werden besser vorher etwas angefärbt, oder man stellt das Präparat nach BELLING-HEITZ vollständig her und gibt an die eine Seite des Deckglases Celodal, dessen Konsistenz sich durch Zugabe oder Verdunsten von Wasser leicht variieren läßt, an die andere Seite ein Stück Filtrierpapier. Nach kurzer Zeit ist die Karmin-Essigsäure unter dem Deckglas entfernt und durch das Celodal ersetzt und das Dauerpräparat fertig.

Die Celodalmethode läßt sich auch zur Herstellung von Mikrotom-Dauerpräparaten verwenden. Nach dem Differenzieren und Wässern wird einfach ein entsprechend großer Tropfen Celodal auf die Schnitte gebracht, das Deckglas aufgelegt, und das Dauerpräparat ist nach kurzer Trocknungszeit fertig. Es entfällt also das zeitraubende Entwässern.

Die Celodalmethode zur Herstellung von mikroskopischen Dauerpräparaten entspricht also allen Anforderungen, die ein praktischer Züchter an eine Schnellmethode stellen muß: sie ist einfach und wirklich schnell.

Die Präparate halten sich jahrelang. Wir haben beste Erfahrungen bei verschiedenen Kulturpflanzen gemacht. Auch FELTZ (1952) hat unsere Celodalmethode bei Rübenuntersuchungen erfolgreich verwendet.

Literatur.

1. BAUCH, R. u. H. J. OVERBECK: Gewinnung isolierter Zellen aus pflanzlichen Geweben durch Pektinase-wirkung. *Züchter* **19**, S. 272—273 (1949). — 2. BELLING, J.: The Iron-Acetocarmine Method of Fixing and Staining Chromosomes. *Biol. Bull.* **50**, S. 160—162 (1926). — 3. FELTZ, H.: Untersuchungen an diploiden und polyploiden Zuckerrüben. *Diss. Hohenheim* 1952. — 4. HEITZ, E.: Der Nachweis der Chromosomen. *Z. Botanik* **18**, S. 625—681 (1926).