

eine seits die leichteren zuerst keimen, sind die zuletzt keimenden die schwereren. Jede Keimgruppe ist also zu gleichen Teilen mit einem Negativum und einem Positivum begabt, was man als Begründung für das ausgeglichene Verhalten der zu verschiedenen Zeiten keimenden Kiefern Samenkörner bezüglich der Triebkraftprobe ansehen kann. Bei der Lärche scheinen an unbearbeitetem Saatgut ähnliche Verhältnisse vorzuliegen wie bei der Kiefer, jedoch ist dies am Handelssaatgut nicht zu erkennen, da infolge der mechanischen Beanspruchung

der Lärchensamenkörner bei der Klengung die dadurch hervorgerufene Schädigung größeren Einfluß auf die Vitalität der Keimlinge zu haben scheint als das Gewicht und damit die Menge vorhandener Endospermmasse.

Literatur

1. ROHMEDER, E.: Wachstumsleistungen der aus Samen verschiedener Größenordnung entstandenen Pflanzen. Forstwiss. Cbl. 61, 2, S. 42 (1939). — 2. ROHMEDER, E.: Keimversuche mit Fichtensamen verschiedener Korngröße. Forstwiss. Cbl. 61, 6, S. 177 (1939).

Bericht

Die Rolle des Photoperiodismus in der Forstpflanzenzüchtung¹⁾

Von DIETRICH HOFFMANN, Rotenkirchen

(Eingegangen am 31. 10. 1952)

Der Arbeit liegen Untersuchungen zugrunde, die der Verfasser während eines einjährigen Studiums an der forstlichen Fakultät der Universität Harvard, Harvard Forest, Petersham, Mass., USA, von Herbst 1949 bis Herbst 1950 im Rahmen des Forschungsprogrammes der „*Maria Moors Cabot Foundation for botanical research, Harvard Universiyy*“ durchführte. Die hier folgende teilweise Veröffentlichung erfolgt mit Genehmigung der Cabot Foundation und der Universität.

Im Frühjahr 1949 wurde auf einer in der Nähe von Boston (42° NB) gelegenen Fläche eine Klon-Prüfanlage für *Pappeln* eingerichtet. Ca. 1000 Klone (je 2 bis 4 Stecklinge) von *P. trichocarpa*, *P. deltoides*, *P. tacamahaca* u. a. aus dem Gesamtverbreitungsgebiet der betreffenden Arten (*P. trichocarpa*: 33. bis 62. Breitengrad; *P. deltoides*: 30. bis 52. Breitengrad) wurden im weiten Verbande angebaut. Innerhalb der einzelnen Arten waren Herkünfte der verschiedensten Klima- und Höhenlagen vertreten.

Die Beobachtungen im Verlauf der ersten Vegetationsperiode konzentrierten sich auf Vitalität und Höhenwuchs des Aufwuchses. Dabei ergab sich, daß gewisse Provenienzen nicht nur ein sehr geringes Wachstum zeigten, sondern vor allem auch schon sehr früh im Jahre ihr Höhenwachstum abschlossen. Am Ijährigen Aufwuchs solcher Pflanzen wurden im Herbst knotige Verdickungen dicht unter der Terminalknospe beobachtet, die zahlreiche Blattnarben mit nur mm-langen Internodien aufwiesen. Diese Erscheinung wurde zunächst als eine Folge der Sommerdürre angesehen. Der Aufwuchs war gut verholzt und kräftig und überstand den folgenden Winter ohne Schaden. Andere Provenienzen setzten ihr Höhenwachstum bis in den Spätherbst hinein fort und trugen schwere Frostschäden in der Gipfelzone davon (bis 40 cm unter der Terminalknospe). Dies traf insbesondere bei Klonen von *P. deltoides*, aber auch bei solchen von *P. trichocarpa*, zu. Da die Fläche keinerlei Düngung erhalten hatte, mußten andere Faktoren für den unterschiedlichen Grad der Ausreifung verantwortlich sein.

Aus der im folgenden Winter aufgestellten tabellarischen Zusammenstellung der für die Herkunftsorte aller verwendeten Klone charakteristischen Daten, besonders auch der Bestimmung der geographischen Herkunft, ergab sich nun, daß jene Klone mit der typischen Verdickung an der Sproßspitze aus Gebieten nördlich, jene mit mangelhaft ausgereiften Trieben aus Gebieten südlich des 42. Breitengrades stammten. Ausnahmen von dieser

Regel bildeten einerseits *P. trichocarpa*-Klone kalifornischer Herkunft (33° NBj) aus Höhenlagen zwischen 1000 und 1500 m ü. N. N., die gleichfalls geringen Höhenwuchs und gute Verholzung zeigten; andererseits *trichocarpa*-Klone aus einem Gebiet, unter dem 46. Breitengrad, das eine wesentlich längere Periode zwischen den mittleren Daten des letzten und ersten Frostes aufwies als das Gebiet um Boston. Von diesen Ausnahmen zunächst abgesehen, deutete das Ergebnis der Daten-Sammlung darauf hin, daß das unterschiedliche Wachstum und die Unterschiede im Reifezustand der einzelnen Klone mit ihrer Reaktion auf die Tageslänge des neuen Standortes zusammenhingen.

Zur Klärung dieser Frage wurde im Frühjahr 1950 ein Gewächshaus-Versuch angesetzt, bei dem 77 Stecklinge von *P. trichocarpa* und *P. deltoides* und 27 Sämlinge aus Kreuzungen zwischen *P. tremuloides* Bostoner Herkunft und *P. tremula* aus drei verschiedenen europäischen Herkünften (Schweden — 63° 30' —, Norwegen — 58° 31' — und Deutschland — 48° 5' — in Töpfen angezogen und der Aufwuchs in drei Gruppen drei verschiedenen Tageslängen ausgesetzt wurde. Die Stecklinge von *P. trichocarpa* entstammten Gebieten von 58° 20' bis 60° 37' (Alaska, 17 Klone) und von 42° 45' bis 45° 30' (Oregon, 14 Klone). Die 14 Klone von *P. deltoides* waren in einem Gebiet zwischen 31° und 33° 25' beheimatet.

Die verwendeten Tageslängen im Versuch waren: Gruppe 1: 10-Stunden-Tag für die Dauer des Versuches, Gruppe 2: Normale Tageslänge unter dem 42. Breitengrad, Gruppe 3: Normale Tageslänge unter dem 60. Breitengrad.

Während die ersten beiden Gruppen normales Sonnenlicht erhielten, wurde in Gruppe 3 mit dem Sonnenlicht des Normaltages (42°) plus einer elektrischen Zusatzbeleuchtung von zwei 300-Watt-Birnen gearbeitet.

Der Versuch lief vom 27. April bis 29. August. Von diesem Tage an erhielten alle drei Gruppen wieder die normale Tageslänge des Bostoner Tages. Messungen des Höhenwuchses und Beobachtungen über die Beendigung des Höhenwuchses wurden alle fünf Tage ange stellt. Die letzte Messung erfolgte am 5. September.

Versuchsergebnisse

Zunächst ist die Frage zu beantworten, ob der Begriff „Photoperiodismus“ überhaupt anwendbar ist auf die Reaktion von Holzgewächsen auf die Tageslänge. Der von den amerikanischen Forschern GARNER und ALLARD (1920) geprägte Begriff bezog sich ursprünglich auf die Reaktion von krautigen Gewächsen (Tabak, Sojabohne u. a.) auf die Tageslänge, die sich in der Weise äußerte,

1.) Autoreferat über eine im Januar 1951 vorgelegte Arbeit zur Erlangung des akademischen Grades eines „master in forestry“ an der „Graduate school of arts and sciences“, Harvard University, Cambridge, Massachusetts, USA.

daß die Pflanzen nur bei einer nach Stunden und Minuten bestimmmbaren Tageslänge Blütenknospen zu bilden vermochten. Aus dieser Bestimmbarkeit der für die Induktion von Blütenknospen erforderlichen Tageslänge in absoluten Werten ergab sich die Dreiteilung in Langtag-, Kurztag- und tagneutrale (*indeterminate*) Pflanzen. Langtagpflanzen blühen nur bei Tageslängen über 12 Stunden, Kurztagpflanzen nur bei solchen unter 12 Stunden. Tagneutrale Pflanzen sind unter beiden Tageslängen blühfähig. Diese Einteilung gilt, wie gesagt, für *krautige* Gewächse. Hier tritt die Reaktion in der *reproduktiven* Phase in Erscheinung.

Im vorliegenden Versuche wurde jedoch mit *Holzgewächsen* gearbeitet, bei denen in erster Linie die *vegetative* Phase interessiert. Bei sonst hervorragenden Wuchseigenschaften wäre die Blühunfähigkeit einer Holzart kein Hinderungsgrund für den Forstwirt, sie anzubauen. Er muß dann nur auf ihre natürliche Verjüngung verzichten. In der vegetativen Phase tritt nun die Reaktion der Holzgewächse auf Veränderungen der Tageslänge in der Weise in Erscheinung, daß sich der Zeitpunkt der Beendigung des Höhenwachstums und der Ausreifung des Höhentriebes verändert. Und zwar ist die Korrelation zwischen der Tageslänge und dem Zeitpunkt des Eintrittes der Vegetationsruhe, wie der Versuch ergab, um so straffer, je größer der Unterschied zwischen der Tageslänge des Herkunftsortes und der des neuen Anbauortes ist. Der wesentliche Unterschied zwischen dem Photoperiodismus krautiger Pflanzen nach GARNER and ALLARD und dem hier untersuchten der Pappel liegt nun darin, daß die Bildung der Winterknospen bei letzteren nicht bei einer nach Stunden bestimmmbaren und unter allen Verhältnissen gleichen Tageslänge, sondern je nach dem Breitengrad des Anbauortes bei sehr verschiedenen Tageslängen eintrat. Klon 982 (60° 37', Alaska) beendete sein Wachstum im 10 h Tag am 5. Juni, im Bostoner Normaltag zwischen dem 5. und 10. Juni (15 h), im Langtag des 60. Breitengrades zwischen dem 30. Juni und 5. Juli (18 h 45').

In dieser Hinsicht läßt sich also eine Einteilung in Langtag-Typen usw. nicht durchführen. Stattdessen ergibt sich aus dem Versuch eine andere Möglichkeit der Einteilung, die für die *Forstpflanzenzüchtung* bedeutsam werden kann. Die nördlichen Klone von *P. trichocarpa* zeigten mit ganz wenigen Ausnahmen folgenden typischen Entwicklungsgang: Einem schnellen Start im Frühjahr folgt eine Periode hohen täglichen Zuwachses, die auch unter der Tageslänge des Herkunftsortes sehr abrupt schon im Frühsommer endet. Herkünfte der gleichen species aus einem Gebiet südl. des 48. Breitengrades zeigten dagegen ein langsames Anlaufen der Entwicklung, geringeren Zuwachs pro Tag und späteren Eintritt der Vegetationsruhe. Leider reicht das Versuchsmaterial nicht aus, um daraus schon sichere Schlüsse ziehen zu können. Doch müßte dieser Weg gangbar sein. Eine Einteilung in Lang- und Kurztagtypen einfach auf Grund der Tatsache, daß die betreffenden Klone aus Gebieten nördlich oder südlich des neuen Anbauortes stammen, ist jedoch inkorrekt und abzulehnen. Mit dieser Einschränkung kann auch bei Holzgewächsen mit dem Begriff „*Photoperiodismus*“ gearbeitet werden.

Das bisher Gesagte läßt bereits erkennen, daß der Photoperiodismus genetisch bedingt ist, wie das für krautige Pflanzen bereits bewiesen wurde (MURNEEK and WHITE 1948). Das Verhalten der *tremuloides* \times *tremula*-Bastarde macht dies noch deutlicher. Figur 1 zeigt den Wuchsverlauf der drei Bastardgruppen im Bostoner Normaltag. Die in allen drei Fällen gleiche Mutter stammt aus der Umgebung von Boston. Die Unterschiede im Eintritt der Vegetationsruhe müssen also auf den Einfluß der väterlichen Reaktion auf die ihrem Herkunftsor nicht entsprechende Tageslänge zurückgeführt werden. Die z. T. erhebliche Vorverlegung des Eintritts der Vegetations-

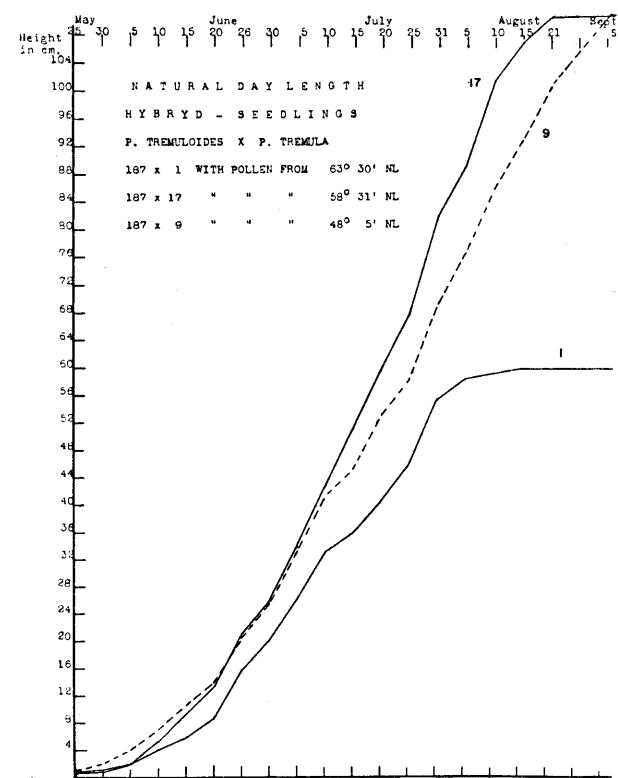


Fig. 1. Wuchsverlauf von Sämlingen aus *P. tremuloides* \times *P. tremula*. In allen drei Kreuzungen ist die gleiche Mutter (Umgebung von Boston, 42° n. Br.) verwendet. Der Pollen kam zur Kreuzung 187 \times 1 aus Sundmo (Schweden) 63° 30'; 187 \times 17 aus Arendal (Norwegen) 58° 31'; 187 \times 9 aus München 48° 5'. — Höhe in Zentimeter; Länge der Meßperioden 5 Tage.

ruhe bei 187 \times 1 und 187 \times 17 zeigte den Weg zur *Züchtung frühfrost-resistenter Sorten* bei Aspen und sicherlich auch bei Schwarzpappeln. Umgekehrt haben neuere Versuche des Verfassers in Deutschland gezeigt, daß die Einkreuzung südlicher Provenienzen eine bessere Ausnutzung langer Vegetationsperioden ermöglicht. Wahlos und unter Nichtachtung dieser Erbeinflüsse durchgeführte Kreuzungen können andererseits zu völligen Mißerfolgen insofern führen, als entweder große Frostempfindlichkeit oder unzulängliche Wuchsleistungen die Folge sind. Endlich dürften Kombinationszüchtungen mit besonders wüchsigen Eltern extrem nördlicher und südlicher Herkunft möglich sein mit dem Ziel, die Bastarde in einem Gebiet zwischen diesen Extremen anzubauen. Der Versuch muß die Wege für die Auswertung aller Möglichkeiten zeigen.

Die Tatsache, daß Bastarde mit gleicher Mutter, aber verschiedenen Vätern bei gleicher Tageslänge unterschiedliche Reaktionen zeigen, legt die Vermutung nahe, daß es sich hier um einen Fall nuclearer Vererbung handelt. Ein Einfluß des Plasmas dürfte nicht in Frage kommen, da der Kern des Pollens praktisch plasma-frei ist, wenn er in die Eizelle eindringt. Obgleich die vorliegenden Versuchsergebnisse unzulänglich für die Klärung des Vererbungsmodus sind, liegt die Vermutung nahe, daß multiple Faktoren für den Eintritt der photoperiodischen Reaktion verantwortlich sind. Nach MATHER (1950) sind kumulative Effekte typisch für diese Art der Vererbung. Die Tatsache, daß der Bastard 187 \times 1 (Vater von 63° 30') im Langtag des 60. Breitengrades sein Wachstum am 5. September noch nicht beendet hatte, deutet auf das Vorhandensein eines solchen Effektes hin.

Neben den beiden oben genannten und durch ihren typischen Wachstumsverlauf definierten Gruppen treten im Grenzgebiet zwischen den Gruppen, aber auch innerhalb ihrer Gebiete Klone auf, die eine untypische Reak-

tion auf die Veränderung der Tageslänge zeigen. MOSHKOV (1934-35) gelang es, aus einem großen Versuchsmaterial einzelne Exemplare verschiedener Holzarten zu isolieren, die trotz ihrer südrussischen Herkunft im langen Tag von Leningrad rechtzeitig ihr Wachstum beendeten, während ihre Artgenossen sämtlich erfroren. Im vorliegenden Versuch beendete ein Klon vom 44. Breitengrad sein Wachstum im 10-Stunden-Tag nicht bis zum Ende des Versuchs. Er erreichte damit die Maximalhöhe der ganzen Gruppe. Solche Klone sind das geeignete Ausgangsmaterial für Züchtungsarbeiten in Gebieten, in denen ihre Art nicht heimisch ist und andere Artgenossen etwa wegen Frostgefahr oder unzulänglicher Leistungen auch für einen Anbauversuch nicht in Frage kommen. Schließlich muß noch von den Klone gesprochen werden, die, obgleich sie aus Gebieten mit fast gleicher Tageslänge wie der des neuen Standortes stammen, unter schweren Frostschäden leiden. Ein in dieser Weise reagierender Klon entstammte einem um 2° nördlich des Anbauortes liegenden Herkunftsgebiete, dessen Vegetationszeitlänge sich jedoch zu der des Anbauortes verhielt wie 1,7 : 1. In dieser letzteren Tatsache dürfte die Erklärung für die Frostempfindlichkeit des Klones liegen. Der Klon scheint auf andere Temperaturverhältnisse ausgelesen zu sein, als er sie am Anbauort findet. Die Frage, ob hier die mittlere Temperatur der Vegetationszeit oder etwa das ± rasche Absinken der Herbsttemperatur (im langjährigen Mittel) den Ausschlag gibt, kann hier nicht beantwortet werden. Jedenfalls ist in diesem Falle die als Folge der Verbringung eines Klones nach Süden zu erwartende photoperiodische Reaktion, die sich in der Verkürzung der Wachstumsperiode äußern müßte, überdeckt worden durch die Reaktion auf einen anderen, ins Minimum geratenen Faktor. Klone aus Alaska dagegen, deren heimische Vegetationszeit z. T. ebenfalls erheblich länger ist als die des Anbauortes, reagierten nicht in der eben beschriebenen Weise, sondern offenbar nur auf die erhebliche Verkürzung der Tageslänge, d. h. sie beendeten ihr Höhenwachstum außerordentlich früh.

Aus diesem unterschiedlichen Verhalten kann geschlossen werden, daß die Reaktion auf andere Standortsunterschiede als die in der Tageslänge nur dann durch die photoperiodische Reaktion überdeckt wird, wenn der Unterschied zwischen der Tageslänge des Herkunfts- und des Anbauortes erheblich ist.

Zusammenfassung

Die Erblichkeit des Photoperiodismus in Holzgewächsen, besonders in verschiedenen Arten der Gattung *Populus*, der sich in einer Veränderung des Zeitpunktes der Beendigung des Höhenwachstums äußert, wenn die Tageslänge verändert wird, kann nicht bezweifelt werden. Damit wird der Photoperiodismus ein wichtiger Faktor bei der Begrenzung des Verbreitungsgebietes einer Art und bei der Abgrenzung einzelner Provenienzen. Bei der

Durchführung von Züchtungsarbeiten muß diese Tatsache in verstärktem Maße beachtet werden. Auf dem Wege der Selektion können untypisch reagierende Exemplare gefunden werden, die zu neuen Ausgangspunkten für die Forstpflanzenzüchtung werden. Es muß angenommen werden, daß auch andere Holzarten als die Pappel auf die Veränderung der Tageslänge reagieren. So liegt die Vermutung nahe, daß die schlechte Wuchsleistung der südfranzösischen Kiefer in Gebieten nördlich ihres Vorkommens auf diese Reaktion zurückzuführen ist. Hier dürfte die Veränderung sowohl der photoperiodischen als auch der sonstigen klimatischen Reaktions-Bedingungen (Temperaturmittel) in der gleichen Richtung gewirkt haben. Der längere Tag und das rauhere Klima des Anbaugebietes haben zu jährlich wiederkehrenden Schädigungen des Organismus der Bäume geführt, die sich schließlich im Krüppelwuchs geäußert haben. Die Richtigkeit dieser Hypothese kann nur der Versuch beweisen.

Zur Durchführung grundlegender Versuche, deren es zur Klärung aller mit dem Photoperiodismus zusammenhängenden Probleme noch einer großen Zahl bedarf, ist die Pappel dank ihres raschen Wuchses besonders geeignet. Dabei sollte von dem Artenreichtum und der großen Nord-Süd-Ausdehnung des amerikanischen Kontinents verstärkt Gebrauch gemacht werden. In kommenden Versuchen ist in erster Linie zu prüfen, wie die Reaktion der Pflanze ausgelöst wird. Die Ergebnisse des vorliegenden Versuchs lassen vermuten, daß das Ausmaß der täglichen Zu- oder Abnahme der Tageslänge dabei eine Rolle spielt. Der plötzliche Fortfall der täglichen Zusatzbelichtung in der Langtaggruppe am 29. September führte bei allen noch wachsenden Klonen zu schweren Zuwachsminderungen oder zur sofortigen Beendigung des Höhenwachstums. Die Langsamkeit der Zunahme der Tageslänge im Normaltag führte bei den nördlichsten Herkünften aus Alaska zur Beendigung des Wachstums vor Erreichung der maximalen Tageslänge. Die Lösung dieser Frage bedeutet die Lösung vieler anderer Probleme. Aber auch der jetzige Stand unserer Kenntnisse bringt dem Forstpflanzenzüchter Hilfe bei der Bewältigung seiner Aufgaben.

Literatur

GARNER, W. W., and ALLARD, H. A.: Effect of the relative length of day and night and of other environmental factors on growth and reproduction in plants. *Journal of agricultural research* 31, 553-606 (1920). — ALLARD, H. A.: Length of day in relation to the natural and artificial distribution of plants. *Ecology* 13, 221-234 (1932). — GARNER, W. W.: Recent work on photoperiodism. *Botanical review* 3, 259-273 (1937). — MATHER, K., and DARLINGTON, C. D.: The elements of genetics. London, George Allan & Unwin Ltd. (1950). — MOSHKOV, B. S.: Photoperiodismus und Frosthärtung ausdauernder Gewächse. *Planta* 23, 774-803 (1935). — MURNEEK, A. D., and WHYTE, R. O.: Vernalization and photoperiodism: a symposium. Waltham, Mass., *Chronica Botanica* (1948). — WAREING, P. F.: Photoperiodism in woody species. *Forestry* 22 (2), 211-221 (1948).

Referate

HYUN, S. K.: Serodiagnostic Investigation on the Affinities of Different Species of Genus *Quercus* and Genus *Castanea*. (Serodiagnosische Untersuchungen über die Verwandtschaft von verschiedenen Arten der Gattung *Quercus* und der Gattung *Castanea*.) *Bulletin of Kyushu University Forests*, No. 17, June, 1949.

The affinities of different species of genus *Quercus* and genus *Castanea* have been investigated serodiagnostically, taking advantage of seed protein. Rabbits were immunized by injection with solutions obtained by extracting their seeds in physiological solution. The precipitin reaction was tested on the obtained immune serum.

1. On the genus *Quercus*: The seed protein of *Quercus* was proved to be too stable to affect it serochemically and to be lacking of antigenicity in vivo by nature, and the germination treat-

ment of seeds was proved to be the only method to make the seed protein become antigenic active due to the formation of a kind of metamorphosed protein in seeds, caused by seed protein decomposition at the first stage of germination. Thus the above treatment was called the "Germinating Method", and by means of this method the serodiagnostic investigation on the relationship between the fifteen species of genus *Quercus* and each species belonging to genera *Lithocarpus*, *Shia* and *Castanea* was carried out and following conclusions were obtained. 1). The relationship between different species of *Quercus* determined by serological method coincides with the results concluded by systematic botany in general. 2). The degree of serological reaction of seed protein of *Quercus* coincides with that of relations between species of genus *Quercus* based on the shape of cupula scale. 3). Both of *Q. mongolica* and *Q. aliena* situate between *Q. serrata* and *Q. dentata* in the serological relationship. 4).