

Über die geographische Variabilität blattmorphologischer Merkmale bei *Populus deltoides* Bartr.

Von ENRIQUE MARCET

Institut für Waldbau der Eidg. Techn. Hochschule in Zürich

(Eingegangen am 30. 8. 1961)

I. Einleitung

Die im östlichen Nordamerika heimische Schwarzpappel *Populus deltoides* BARTR.¹⁾, welche nicht nur in ihrem natürlichen Verbreitungsgebiet eine bedeutende wirtschaftliche Rolle spielt, sondern auch als Kreuzungspartner der europäischen Schwarzpappel *Populus nigra* L. unsere Wirtschaftspappelsorten entscheidend prägt, ist in ihrer Gesamtheit bis heute noch nie erschöpfend systematisch untersucht worden. Die Schwierigkeit einer solchen Erfassung beruht vor allem auf der großen ökologischen und morphologischen Variabilität, welche ihrerseits durch das riesige, im Norden von Quebec bis North Dakota und im Süden von Florida bis Texas reichende Verbreitungsgebiet bedingt ist. Westlich des Mississippi geht ihr Areal zudem allmählich in dasjenige der „Prairie-Pappel“ (Plains Cottonwood) *Populus sargentii* DODE über, welche jedoch nicht einheitlich als eigene Art, sondern ebenso als Varietät (z. B. var. *occidentalis* RYDB.) der *Populus deltoides* aufgefaßt wird (15, 16). Im Kontaktgebiet der beiden Pappeln ist sodann auch mit Hybriden zu rechnen (17), wodurch die Formenmannigfaltigkeit weiterhin vergrößert wird. Erschwerend wirkt sich ferner aus, daß die bisherigen Beschreibungen einzelner Typen innerhalb des *P. deltoides*-Komplexes häufig nur auf Grund kultivierter Exemplare erfolgten. Vor allem scheinen sich die Beschreibungen früherer europäischer Autoren ursprünglich nur auf einige wenige Klone gestützt zu haben, welche seinerzeit als Stecklinge eingeführt und zum Teil in großem Ausmaß vegetativ vermehrt wurden. Zu diesen gehören z. B. die in Europa unter dem nomenklatorisch zwar unkorrekten Bezeichnungen *Populus angulata* AIT., *Populus carolinensis* Foug., *Populus missouriensis* HENRY, *Populus monilifera* AIT. und *Populus virginiana* Foug. bekannten Klone. Diese, teils aus ganz verschiedenen und weit voneinander entfernten Herkunftsgebieten stammenden Klone repräsentieren natürlich ein sehr unterschiedliches Material, das eine weitere Unterteilung der Kollektivart *Populus deltoides* in Varietäten, ja sogar Unterarten mindestens für die europäischen Autoren zu rechtfertigen schien. So finden wir in unserer Literatur die *Populus deltoides* meist unterteilt in die südliche var. *angulata* (AIT) SARG., die nördliche var. *monilifera* HENRY und die var. *missouriensis* HENRY, welche letztere im Übergangsgebiet der beiden anderen auftritt.

Wesentlich komplizierter gestaltet sich dagegen das Problem für die amerikanischen Dendrologen, welche sich einer ungleich größeren Formenmannigfaltigkeit und allen möglichen Zwischenformen gegenüber sehen, und daher die als etwas willkürlich empfundene europäische Systematik nicht vorbehaltlos übernehmen. Die Frage wird daher vorläufig noch offen gelassen oder man geht bestenfalls so weit, den *deltoides*-Komplex in eine nördliche (northern Cottonwood) und eine südliche Form (southern Cottonwood)

zu unterteilen. Diese Zweiteilung, z.B. in die nördliche var. *monilifera* HENRY (= *P. monilifera* AIT.) und die südliche var. *missouriensis* HENRY (= *P. angulata* AIT.) findet sich indessen auch bei europäischen Autoren, wie HOUTZAGERS (9), MÜLLER (14) und VON WETTSTEIN (22).

Aus den verschiedenartigen Schwierigkeiten, auf welche hier nicht näher eingegangen werden kann, geht jedenfalls hervor, daß es bereits fast unmöglich ist, eine Übereinstimmung zwischen der älteren und neueren Literatur zu erreichen, geschweige denn zwischen der amerikanischen und europäischen.

II. Problemstellung

Im Jahre 1950 führte eine Gruppe europäischer Pappel-Experten im Auftrag des Holz-Komitees der OECE (3) eine fünfwöchige Studienreise in den USA durch, anlässlich welcher u. a. auch die geographische Variabilität und Fragen der Standortsrassenbildung bei der *Populus deltoides* in einigen typischen Pappelgebieten Nordamerikas studiert wurden. Die Ergebnisse dieser Studienreise scheinen im wesentlichen die europäische Auffassung hinsichtlich der Existenz von 3 Varietäten zu bestätigen. Im Verlaufe eines neunmonatigen Studienaufenthaltes in den USA und in Kanada im Jahre 1959 hatte der Schreibende dann ebenfalls Gelegenheit, die *P. deltoides* in ganz verschiedenen Teilen ihres großen Verbreitungsgebietes kennen zu lernen, u. a. auch in den eigentlichen Zentren der 3 fraglichen Varietäten. Angesichts der interessanten Feststellungen der OECE-Studiengruppe schien uns dabei lohnenswert zu untersuchen, ob sich diese Befunde anhand geeigneter morphologischer Blattmerkmale bestätigen lassen. Wir sammelten daher zunächst nach Möglichkeit reichlich Blattmaterial, mußten dann aber einsehen, daß der Versuch in der geplanten Weise wegen Schwierigkeiten der Beschaffung von absolut gleichwertigen Blättern nicht durchführbar war. Da sich die verschiedenen Reisen auf die Zeit von April bis September verteilten, war einmal mit erheblichen zyklischen Fehlerquellen zu rechnen (1). Hinzu kamen altersphasenbedingte und topophysische Unterschiede als weitere streuungsfördernde Faktoren, welche jedoch bei unseren beschränkten technischen Hilfsmitteln nicht zu vermeiden gewesen wären. Vergleichende morphologische Blattstudien haben aber nur dann einen Sinn, wenn sie mit in jeder Hinsicht gleichwertigem Material durchgeführt werden. Bekanntlich sind die in der Pappel-Literatur etwa abgebildeten „typischen Pappelblätter“ infolge Nichtbeachtung dieser Bedingung für Vergleiche meist unbrauchbar.

Eine ausgezeichnete Gelegenheit, die geplante Untersuchung in etwas anderer Form dennoch durchzuführen, wenn auch unter Verzicht der extrem südlichen Vorkommen, dafür aber mit einwandfrei vergleichbarem Blattmaterial, bot sich dann in Form eines reichhaltigen Populeturns der Universität von Wisconsin in Madison, wo der Schreibende während eines Vierteljahres am Department of Plant Pathology and Genetics des College of Agriculture an ver-

¹⁾ In der "Check list of native and naturalized trees of the United States" (12) als *Populus deltoides* BARTR. 1785 (ex MARCH.) aufgeführt.

Tab. 1. — Herkunft der in Madison überlebten oder aus natürlichen Ursachen eingegangenen Klone, geordnet nach der geographischen Breite.

Herkunft				Klon	in Madison	(+) lebend (-) abgestorben
No	nördl. Breite	östl. Länge	Staat			
1	44 15	83 40	Michigan	1629		+
				1633		+
2	44 05	73 30	New York	1099		+
3	43 25	76 30	New York	467		+
				468		+
				469		+
				470		+
				471		+
				472		—
4	43 10	89 20	Wisconsin	111		+
				112		+
				132		+
				135		+
				136		+
5	43 05	77 40	New York	474		+
				475		+
				476		+
				477		+
				478		+
				480		+
				483		+
6	42 50	78 40	New York	486		+
7	42 40	89 40	Wisconsin	124		+
8	42 35	86 05	Michigan	1071		+
				1075		+
9	42 20	96 25	Iowa	511		—
10	41 55	85 55	Michigan	1347		+
11	41 50	83 25	Michigan	776		+
				778		+
12	41 30	74 00	New York	551		+
				552		+
				553		+
				555		+
13	41 20	83 05	Ohio	539		+
14	40 40	82 20	Ohio	1109		+
15	40 30	80 35	W. Virginia	424		+
16	39 55	80 40	W. Virginia	423-A		+
				423-C		+

Herkunft				Klon	in Madison	(+) lebend (-) abgestorben
No	nördl. Breite	östl. Länge	Staat			
17	39 10	90 50	Missouri	665		+
18	38 30	82 15	Ohio	420-A		+
				420-B		+
				420-C		+
				420-E		+
19	38 00	85 55	Kentucky	416-E		—
				416-F		+
				416-G		+
20	37 55	87 00	Kentucky	414-G		+
21	37 30	89 25	Illinois	1650		—
				1652		+
22	37 00	89 10	Illinois	408-A		+
				408-D		—
23	36 55	90 30	Missouri	704		+
				696		—
				699		—
24	36 25	99 25	Oklahoma	1912		—
				1915		—
25	35 45	98 55	Arkansas	404		—
26	35 40	78 30	N. Carolina	583		—
				584		—
				585		+
				588		+
				589		—
				590		+
27	34 45	101 25	Texas	2098		+
28	33 35	91 15	Mississippi	394-D		—
29	33 25	90 55	Mississippi	1606		—
30	32 45	91 05	Louisiana	392-J		—
				392-I		—
				392-H		—
31	32 30	90 40	Mississippi	388-B		—
32	31 50	87 55	Alabama	1367		—
				1368		—
				1369		—
				1370		—
				1371		—
33	31 25	92 30	Louisiana	450		—

schiedenen Forschungsaufgaben mitarbeitete.³⁾ Das Populetum stellt eine etwas vereinfachte vegetative Kopie des 1947 von Prof. Dr. SCOTT S. PAULEY im Auftrag der Maria Moors Cabot Foundation für die Harvard-Universität bei Weston (Mass.) angelegten Populetums dar, in welchem der *Populus deltoides*-Komplex mit 346 verschiedenen Klonen autochthoner Herkunft („wild native specimens“) aus 24 amerikanischen Bundesstaaten vertreten ist (2). Die von uns benutzte Kopie bei Madison (Wisc.) wurde 1951 mit 78 Klonen von 36 verschiedenen Herkunftsorten aus 16 Staaten angelegt, wovon aber im Verlaufe der ersten 9 Jahre 33 Klone eingingen und zwar 25 aus standörtlichen Ursachen, während 8 Klone im Zuge von Straßenbauarbeiten liquidiert werden mußten. In der Zusammenstellung der Herkunft und Klone in Tabelle 1, sowie in Darstellung 2a sind diese 8 Klone daher nicht aufgeführt.

³⁾ Dem Direktor des Instituts, Dr. A. J. RIKER, sowie seinen Mitarbeitern Dr. J. E. KUNTZ, Dr. R. F. PATTON und Dr. J. BEEBEE sei an dieser Stelle für die großzügige Unterstützung, welche mir während meines Aufenthaltes gewährt wurde, mein besonderer Dank abgestattet. Ebenso verdanke ich zahlreiche, wertvolle Anregungen den Pappel-Experten Dr. SCOTT S. PAULEY von der Universität in Minnesota in St. Paul, Dr. L. C. MAISENHOLDER von der Delta Branch der Southern Forest Experiment Station in Stoneville (Miss.), Dr. J. J. JOKELA von der Universität von Illinois in Urbana, sowie Dr. C. HEIMBURGER von der Southern Research Station in Maple (Ontario/Kanada).

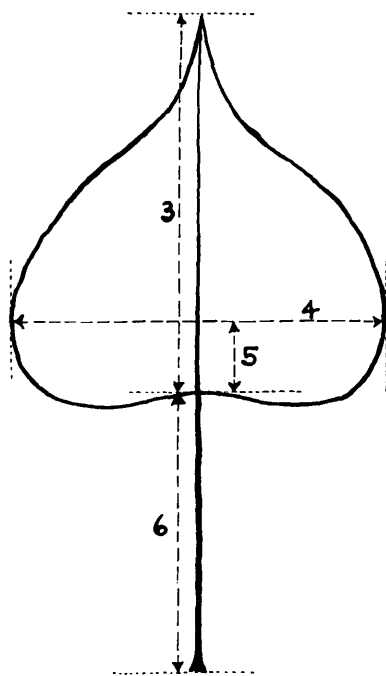
Gegliedert nach der geographischen Lage ihrer Herkunft sind in Madison (nördl. Br.: 43° 08'/östl. Lg.: 89° 20') aus natürlichen Ursachen abgestorben:

1) 12 Klone südlich des 36. nördl. Breitengrades aus den Staaten Alabama, Mississippi und Louisiana.

2) 4 Klone westlich des 96. östl. Längengrades aus den Staaten Iowa, Arkansas und Oklahoma. Dabei dürfte es sich aber bereits um mehr oder weniger stark durch *Populus sargentii* beeinflusste Formen handeln, worauf z. B. die Blätter des Klons „Texas 2098“³⁾, der einzigen von jenseits dieser Grenze stammenden und in Madison bis jetzt überlebenden Herkunft hinweisen (vgl. Abb. 1). Die breite Plattform und die kleine Zahl der Randzähne dieser Herkunft scheinen sogar schon zu südwestlichen Pappelarten, z. B. zu *Populus wislizenii* SARG. (vgl. Abb. 2) überzuleiten. Für unsere Untersuchung wurde dieser Klon daher nicht mitberücksichtigt.

3) 8 Klone aus den Staaten North Carolina, Kentucky, Missouri und Illinois aus einer Zone zwischen dem 35. und 38. nördl. Breitengrad, aus welcher auch die 9 südlichsten reinen *P. deltoides*-Herkünfte stammen, welche in Madison

³⁾ Im Verzeichnis der Klone (2) wird Oklahoma als Herkunftstaat angegeben; auf Grund der aufgeführten Koordinaten muß er aber aus Texas stammen und zwar vom Oberlauf des Red Rivers.



Darstellung 1.

Die in mm gemessenen Blattdimensionen 3) bis 6).

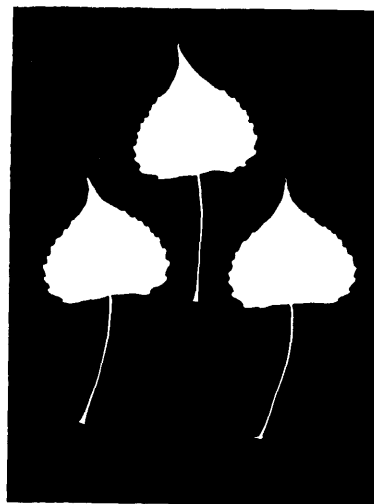


Abb. 1 Populus Sargentii aus Texas (Klon Ze98)

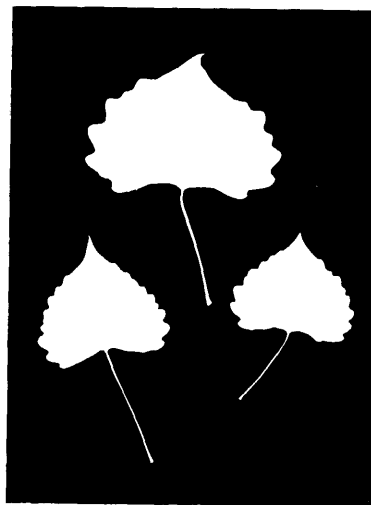


Abb. 2 Populus wislizenii aus New Mexico

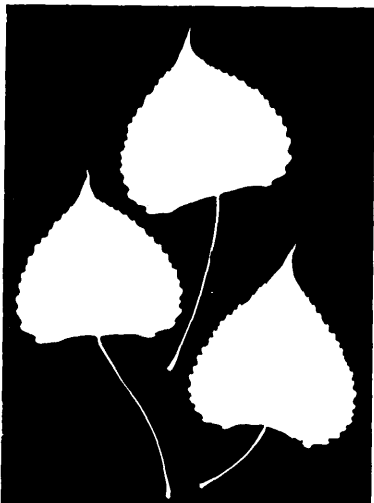


Abb. 3 Populus deltoides vom Mississippi-Unterlauf

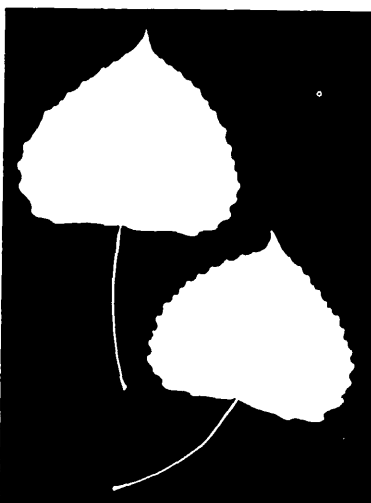


Abb. 4 Populus deltoides vom Mississippi-Unterlauf

Abb. 1—4.
Kontaktfotos; auf $\frac{1}{4}$ nat.
Größe verkleinert.

mindestens zum Zeitpunkt der Untersuchung noch am Leben waren.

4) 1 verhältnismäßig nördlicher Klon aus dem Staat New York.

Aus einer an die „Harvard-Pappeln“ unmittelbar angrenzenden weiteren Pappel-Kollektion der Universität von Madison konnten zu dem oben erwähnten Material zusätzlich noch 6 Klone von 2 Herkunftsorten aus dem Staat Wisconsin mitberücksichtigt werden (Herkünfte 4 und 7 in Tab. 1), sodaß schließlich für unsere blattmorphologischen Studien insgesamt 50 verschiedene Klone von 23 Herkunftsorten aus 9 verschiedenen Staaten (zw. $35^{\circ}40'$ und $44^{\circ}15'$ nördl. Breite und zw. $73^{\circ}30'$ und $90^{\circ}50'$ östl. Länge) zur Verfügung standen.

Die vom 13. bis 15. Juni 1959 eingesammelten Blätter stammen ausschließlich aus dem obersten Drittel (3.- bis 5.-oberstes Blatt) von Gipfeltrieben und Nebenleittrieben, welche zu diesem Zweck mittels einer Stangenschere heruntergeholt wurden, sodaß alle Sorgfalt auf die Auswahl eines absolut gleichwertigen Materials verwendet werden konnte. Dieses Vorgehen war deshalb möglich, da das ganze Populetum ohnehin wegen Straßenbauarbeiten aufgegeben werden muß. Von den 2 bis 4 vorhandenen Bäumen je Klon sammelten wir insgesamt 10 normal ausgebildete und unverletzte Blätter, an welchen die folgenden 6 quantitativen Merkmale untersucht wurden (vgl. Darstellung 1):

- 1) Anzahl der Drüsen (extraflorale Nektarien) am Übergang der Blattspreitenbasis in den Blattstiel.
- 2) Anzahl der Blattrandzähne je Blattseite.
- 3) Länge der Mittelrippe in mm.
- 4) Größte Blattbreite in mm.
- 5) Abstand der größten Blattbreite von der Basis der Mittelrippe in mm.
- 6) Länge des Blattstiels in mm.

Die Mittelwerte dieser 6 Merkmale, sowie von 4 Indices (Merkmalsquotienten)

$$7) = \frac{3)}{4)}, \quad 8) = \frac{3)}{5)}, \quad 9) = \frac{4)}{6)}, \quad 10) = \frac{3)+6)}{4)}$$

sind in Tabelle 2 aufgeführt, wobei die Reihenfolge der 50 Klone nach der Zahl der Drüsen erfolgt, was weiter unten noch näher begründet wird. Neben diesen Merkmalen ist auch die Blattform, insbesondere hinsichtlich der Ausbildung der Blattspitze, der Blattbasis und der „Blattschultern“ verglichen worden, sowie die Bewimperung des Blattrandes.

Schließlich wurden auch noch einige Stamm- und Kroneneigenschaften taxiert, um abzuklären, ob diese eventuell im Zusammenhang mit der Blattmorphologie variieren.

Tab. 2. — Klon-Mittelwerte (für n = 10) der quant. Merkmale 1) bis 6), sowie der Indices 7) bis 10), geordnet nach zunehmender Drüsenzahl.

Klon	Typ	1)	2)	3) mm	4) mm	5) mm	6) mm	7)	8)	9)	10)
111	B	0	24.0	92.0	82.7	22.8	83.6	1.11	4.04	0.99	2.12
590	B	0	25.0	74.3	66.1	17.5	64.6	1.12	4.24	1.02	2.10
467	B	0	24.8	82.7	74.2	19.4	72.5	1.11	4.26	1.02	2.09
471	B	0	24.8	76.3	68.0	17.2	65.3	1.12	4.44	1.04	2.08
468	B	0	25.2	75.3	68.9	17.7	66.2	1.09	4.25	1.04	2.05
135	B	0	22.2	105.2	88.8	27.2	75.5	1.18	3.87	1.18	2.03
132	B	0	21.1	111.4	93.9	29.3	79.2	1.19	3.80	1.19	2.03
588	B	0	23.1	81.1	68.8	24.5	57.8	1.18	3.31	1.19	2.02
112	B	0	23.8	81.2	75.8	20.1	70.2	1.07	4.04	1.08	2.00
136	B	0	23.2	103.8	89.6	25.8	74.9	1.16	4.02	1.20	1.99
124	B	0	24.8	96.1	90.7	21.9	84.1	1.06	4.39	1.08	1.99
1099	B	0.1	23.2	69.4	63.7	15.5	56.4	1.09	4.48	1.13	1.98
585	B	0.4	22.6	93.1	77.4	24.6	67.3	1.21	3.78	1.15	2.07
470	B	0.5	26.0	63.1	57.6	14.3	53.3	1.10	4.41	1.08	2.02
469	B	0.6	25.4	76.8	68.8	18.5	67.0	1.12	4.15	1.03	2.09
778	Ab	1.3	17.9	87.4	79.8	17.9	78.0	1.10	4.88	1.02	2.07
1629	Ab	1.8	21.3	85.2	79.7	16.1	75.9	1.07	5.29	1.05	2.02
776	Ab	2.0	20.3	98.9	85.3	19.1	98.9	1.16	5.18	0.86	2.32
480	Ab	2.0	20.2	83.4	79.8	14.0	58.7	1.04	5.96	1.36	1.78
486	Ab	2.0	17.0	78.2	75.9	12.0	65.6	1.03	6.52	1.16	1.89
475	A	2.2	21.2	81.7	80.2	16.5	56.8	1.02	5.00	1.41	1.73
476	Ab	2.4	19.2	72.7	70.2	15.3	64.0	1.04	4.75	1.10	1.95
1633	Ab	2.5	21.4	94.2	89.1	17.4	76.3	1.06	5.41	1.17	1.91
478	Ab	2.5	17.7	67.7	70.2	13.5	66.1	0.96	5.01	1.06	1.91
477	A	2.7	20.2	68.2	69.6	13.6	51.1	0.98	5.01	1.36	1.71
551	A	2.8	20.8	102.0	90.4	23.4	71.6	1.13	4.36	1.26	1.92
474	A	3.1	22.0	61.1	60.2	11.4	49.9	1.01	5.36	1.21	1.84
408-A	A	3.7	18.2	87.3	87.5	18.9	81.0	1.00	4.62	1.08	1.92
1347	A	3.8	20.8	79.4	81.1	13.1	62.5	1.00	6.06	1.30	1.75
483	Ab	3.9	26.5	69.9	68.0	16.1	70.2	1.03	4.34	0.97	2.06
539	A	3.9	16.3	72.4	78.0	17.5	64.9	0.93	4.14	1.20	1.76
416-G	A	3.9	21.0	94.3	95.5	21.4	81.1	0.99	4.41	1.18	1.84
423-A	A	4.0	21.2	96.8	96.5	20.3	89.7	1.00	4.77	1.08	1.93
552	A	4.1	28.6	88.7	87.9	20.9	64.5	1.01	4.24	1.36	1.74
423-C	A	4.1	29.2	100.2	99.1	20.5	80.4	1.01	4.89	1.23	1.82
1652	Ab	4.1	19.7	93.7	87.5	23.9	78.6	1.07	3.92	1.11	1.97
420-C	A	4.2	22.8	95.2	90.4	21.6	82.7	1.05	4.41	1.09	1.97
1109	Ab	4.2	20.1	113.7	104.0	19.2	96.0	1.09	5.92	1.08	2.02
1075	Ab	4.3	23.4	86.3	81.5	16.8	65.8	1.06	5.14	1.24	1.87
704	Ab	4.3	17.6	76.6	69.1	17.1	59.8	1.11	4.48	1.16	1.97
420-B	A	4.4	19.2	85.2	81.3	18.0	65.0	1.05	4.73	1.25	1.85
420-E	A	4.5	23.8	102.1	94.9	19.5	77.8	1.08	5.24	1.22	1.90
553	A	4.6	25.5	101.8	97.7	20.0	80.7	1.04	5.09	1.21	1.87
555	A	4.7	21.6	105.1	97.1	20.5	66.4	1.08	5.13	1.46	1.77
424	A	4.7	20.6	95.1	102.5	18.5	63.1	0.93	5.14	1.62	1.54
665	Ab	4.8	21.6	92.4	86.0	19.9	78.9	1.07	4.64	1.09	1.99
416-F	A	4.9	18.5	119.5	107.9	24.6	104.3	1.11	4.86	1.03	2.07
414-G	A	4.9	27.6	112.9	111.1	19.7	92.4	1.02	5.73	1.20	1.85
1071	A	5.3	23.0	77.0	85.6	18.9	76.7	0.90	4.07	1.12	1.80
420-A	A	5.3	21.0	105.5	104.0	22.4	83.7	1.01	4.71	1.24	1.82

III. Ergebnisse

1. Die Analyse der Blattmerkmale

Innerhalb des gesamten Blattmaterials lassen sich zunächst deutlich 2 verschiedene Grundformen unterscheiden, welche jedoch durch Zwischenformen mehr oder weniger miteinander verbunden erscheinen. Der eine Blatt-Typ, im folgenden als A bezeichnet, ist fast so breit wie lang, besitzt ausgeprägte „Schultern“ und eine kurze Spitze. Die Blattbasis ist herzförmig oder mehr oder weniger gerade und weist stets mindestens 2 Drüsen auf. Der Blattrand ist mit verhältnismäßig großen und stumpfen Zähnen besetzt und dicht bewimpert (vgl. Abb. 5—8).

Der andere Typ, im folgenden als B bezeichnet, ist im allgemeinen etwas kleiner, deutlich länger als breit und besitzt keine „Schultern“, dafür eine bedeutend länger ausgezogene Spitze. Die Basis ist keilförmig oder gerade und weist keine oder höchstens 1 bis 2 Drüsen auf. Die Zähne am Blattrand sind etwas zahlreicher, dafür kleiner und schärfer

und der Blattrand ist nur spärlich bewimpert (vgl. Abb. 11 u. 12).

Neben diesen 2 extremen Grundformen weisen einige Klone einen im folgenden mit A_h bezeichneten Blatttyp auf, der zwar in den wesentlichen Merkmalen an Typ A angeschlossen erscheint, jedoch ebenso gewisse Anklänge an Typ B erkennen läßt, so daß der Eindruck erweckt wird, es handle sich hier um hybridogene Zwischenformen der Typen A und B. Im Unterschied zum reinen Typ A sind z. B. durchschnittlich etwas weniger Drüsen vorhanden, der Rand ist bei ungefähr gleicher Zahnzahl schärfer gezähnt und die Blattdimensionen sind etwas kleiner. Ferner sind die „Blattschultern“ weniger ausgeprägt, die Spitze ist etwas länger ausgezogen und die Basis weniger deutlich herzförmig, sondern eher geschweift (vgl. Abb. 9 u. 10).

Von den verschiedenen quantitativen Blattmerkmalen ist nun die *Drüsenzahl* insofern besonders interessant, als sie die auffälligste Abhängigkeit aller Merkmale vom Blatttyp erkennen läßt. Aus diesem Grund erfolgte auch die

Reihenfolge der Klone in *Tabelle 2* nach diesem Merkmal. Besonders deutlich geht diese Abhängigkeit z. B. aus *Tabelle 3* hervor, wo für die beiden extremen Blatttypen je 3 besonders repräsentative Klone mit ihren durchschnittlichen Drüsenzahlen (für $n = 10$) aufgeführt sind.

Die Drüsen wurden unmittelbar nach der Blatternte am noch frischen Blattmaterial unter dem Binokular bei 20facher Vergrößerung untersucht und für jede Blatthälfte getrennt gezählt. Die Drüsenzahl bezieht sich dabei auf die Anzahl der einzelnen sekretierenden Lappen eines Nektariums, welche nur am Grunde verwachsen sind und deshalb leicht gezählt werden können. Obwohl nun die Blätter von *Populus deltoides* nach der Literatur (z. B. 4, 5, 8, 9, 20) stets solche Drüsen besitzen müßten, finden sich in unserem Material 11 Klone von 4 verschiedenen Herkunftsorten, deren Blätter keine Spur von Drüsen erkennen lassen! Um sicher zu sein, daß dem nicht nur zufälligerweise bei den 10 ausgewählten Blättern so sei, wurden noch zahlreiche weitere Blätter dieser 11 Klone untersucht, was aber zum selben Ergebnis führte. Demgegenüber beträgt die größte gefundene Drüsenzahl beim Blatttyp A 6 Drüsen pro Blatt, was bei manchen Klonen recht häufig vorkommt. Die beiden Blatthälften weisen dabei in der Mehrzahl der Fälle gleich viel Drüsen auf oder differieren bei asymmetrischen Drüsenzahlen nie um mehr als 1 Drüse (z. B. 0/1 oder 1/2 oder 2/3). Die im folgenden zitierten Drüsenzahlen, einschließlich der Mittelwerte in *Tabelle 2* beziehen sich immer auf alle Drüsen pro Blatt.

Die Drüsenzahl ist aber nicht nur mit der Blattform korreliert, welche indessen komplexer Natur und daher zahlenmäßig nicht erfaßbar ist, sondern ebenso mit einzelnen, die Blattform bedingenden quantitativen Merkmalen. Dieser Sachverhalt wird besonders deutlich, wenn z. B. aus den ersten 15 der nach der Drüsenzahl geordneten Mittelwerten der *Tabelle 2* neue Mittelwerte für den Typ B (mit 0 bis 0.6 Drüsen) und aus den letzten 15 Werten solche für den Typ A (mit 4.1 bis 5.3 Drüsen) gebildet und auf diese Weise die hinsichtlich der Drüsenzahl extremsten Klone miteinander verglichen werden, wie es in *Tabelle 4* durchgeführt ist.

Damit wird einmal die weiter oben gegebene Beschreibung der 2 extremen Blatttypen auch zahlenmäßig belegt. Sogar die Form der Blattbasis kommt dabei insofern zum Ausdruck, als der Index 8) (Länge der Mittelrippe/Abstand der größten Blattbreite von der Mittelrippen-Basis) beim Typ A größer ist, weil bei einer vorwiegend herzförmigen Basis die größte Blattbreite tiefer liegt als bei einer keilförmigen, wie sie den Typ B kennzeichnet. Wie aus *Tabelle 4* (unterste 2 Zeilen) ersichtlich ist, unterscheiden sich die 2 lediglich nach der Drüsenzahl ausgeschiedenen Blatttypen in 4 Einzelmerkmalen und ebensovielen Merkmals-Indices im t-Test signifikant. Damit ist aber auch der diagnostische Wert der Drüsenzahl für unseren Zusammenhang eindeutig erwiesen. Es bleibt noch nachzuweisen, ob die verschiedenen Merkmale auch bei Berücksichtigung aller 50 Klone noch eine Korrelation mit der Drüsenzahl er-

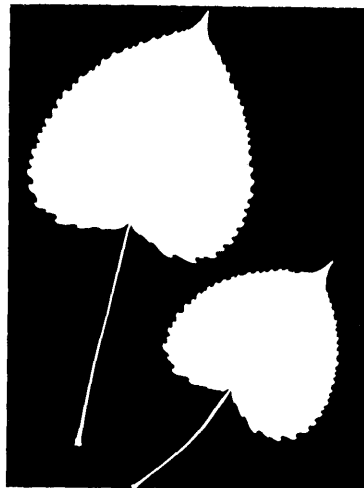


Abb. 5 Typ A aus Kentucky (Klon 414-C)

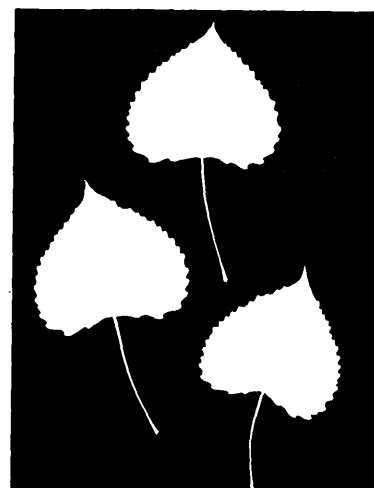


Abb. 6 Typ A aus Ohio (Klon 539)

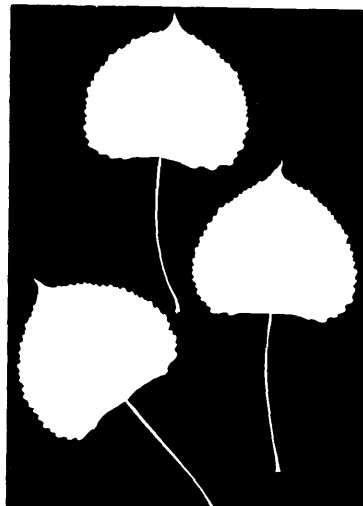


Abb. 7 Typ A aus Michigan (Klon 7071)

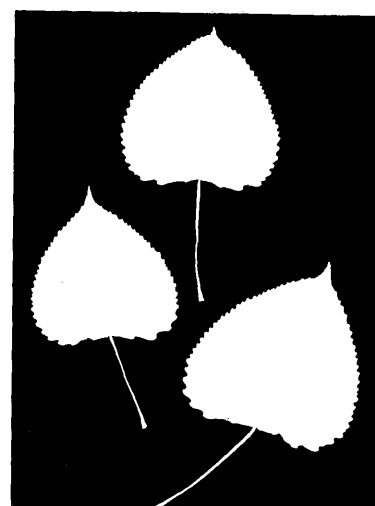


Abb. 8 Typ A aus New York (Klon 552)

Abb. 5—8. Kontaktfotos; auf $\frac{1}{4}$ nat. Größe verkleinert.

geben. Da es sich dabei um Korrelationen zwischen jeweils 2 Variablen handelt, von denen keine als unabhängig bezeichnet werden kann, erfolgt eine Prüfung der Abhängigkeit zweckmäßigerweise mit einer sog. Rank-Korrelation (11). Wie das fingierte Beispiel in *Tabelle 5* zeigt, werden dabei zuerst die zusammengehörigen Werte der zu vergleichenden Merkmale (z. B. Drüsenzahl und Blattlänge) nebeneinander gesetzt (vgl. Kolonne 1). Dann wird die Reihenfolge („Rank“) der Werte festgelegt (vgl. Kolonne 2), die „Rank“-Differenz gebildet und diese Differenz quadriert (vgl. Kolonne 3).

Mit Hilfe des Korrelations-Koeffizienten

$$R = 1 - \frac{6 (\sum \text{Rank-Diff.}^2)}{n (n^2 - 1)}$$

kann nun der Grad der Korrelation zwischen den 2 Variablen geschätzt werden. Die Absicherung der Korrelation erfolgte nach den Tabellen für Korrelations-Koeffizienten von SNEDECOR (21), wobei $R = 0.279$ (interp.) eine bei $P = 0.05$ bzw. $R = 0.362$ (interp.) eine bei $P = 0.01$ gesicherte Korrelation für $n - 2 (= 48)$ Freiheitsgrade anzeigt.

Die Rank-Korrelationen wurden nur für diejenigen 3 Merkmale gerechnet, welche bereits mit dem t-Test signifikante Unterschiede zwischen den 2 Blatttypen ergaben (vgl. *Tab. 4*). Gesicherte normale Korrelationen, d. h. mit

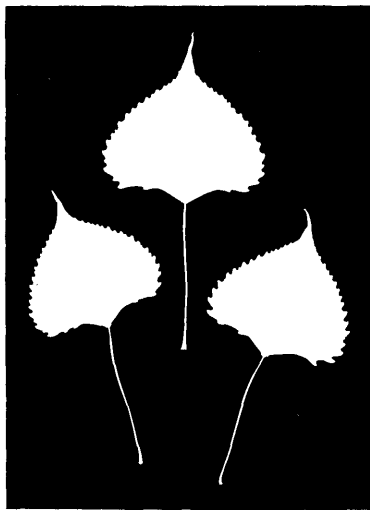


Abb. 9 Typ A₁ aus New York (Klon 476)



Abb. 10 Typ A₁ aus Michigan (Klon 1633)

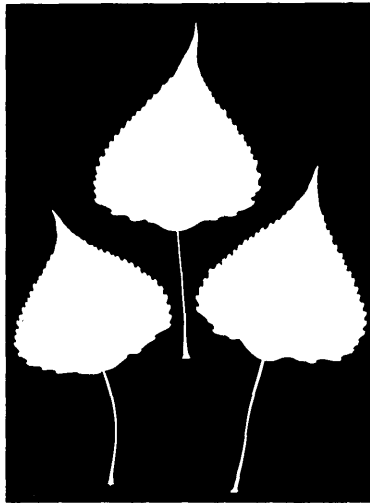


Abb. 11 Typ B aus Wisconsin (Klon 136)

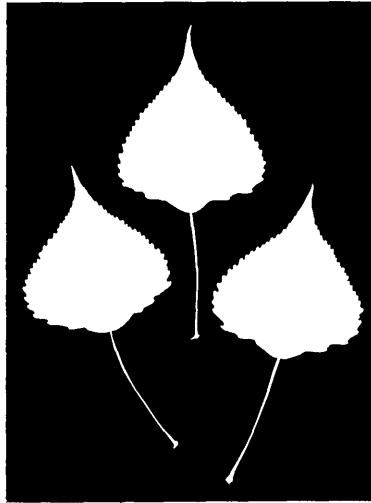


Abb. 12 Typ B aus North Carolina (Klon 585)

Abb. 9–12. Kontaktfotos; auf 1/4 nat. Größe verkleinert.

der Drüsenzahl zunehmende Werte ergaben die folgenden Merkmale:

No. 3) (Länge der Mittelrippe): $R = 1 - \frac{6(13\ 272)}{50(2499)} = 0.363^{**}$

No. 4) (größte Blattbreite): $R = 1 - \frac{6(8462)}{50(2469)} = 0.594^{**}$

No. 6) (Länge des Blattstieles): $R = 1 - \frac{6(14\ 568)}{50(2499)} = 0.300^{*}$

No. 8) (Länge der Mittelrippe / Abstand der größten Blattbreite von der Basis der Mittelrippe): $R = 1 - \frac{6(12\ 153)}{50(2499)} = 0.416^{**}$

No. 9) (größte Blattbreite / Länge des Blattstieles): $R = 1 - \frac{6(11\ 912)}{50(2499)} = 0.428^{**}$

Gesicherte *inverse* Korrelationen, d. h. bei zunehmender Drüsenzahl abnehmende Werte ergaben die folgenden Merkmale:

No. 7) (Länge der Mittelrippe / größte Blattbreite): $R = 1 - \frac{6(9220)}{50(2499)} = -0.852^{**}$

No. 10) (Länge von Stiel und Mittelrippe / größte Blattbreite): $R = 1 - \frac{6(8705)}{50(2499)} = -0.583^{**}$

Was das Merkmal 2) (Anzahl der Randzähne) betrifft, so unterscheiden sich im t-Test zwar die 2 Blatttypen darin signifikant, doch besteht zwischen diesem Merkmal und der Drüsenzahl keine gesicherte Korrelation:

$$R = 1 - \frac{6(16\ 462)}{50(2499)} = -0.210$$

Als wichtigste Ursache für das Nichtzustandekommen einer gesicherten Korrelation ist hier vor allem die große Streuung der in *Tabelle 4* ja nicht mitberücksichtigten 20 „Zwischenformen“ anzusehen, innerhalb welchen gleichzeitig der größte (29.2 Zähne) und kleinste Durchschnittswert (16.3 Zähne) aller 50 Klone auftritt.

Werden die 50 Klone allein nach der Blattform klassiert, d. h. ohne Berücksichtigung der Drüsenzahl, entfallen 22 auf den Typ A, 13 auf Typ A₁, und 15 auf Typ B (vgl. *Tab. 2*). Für die Typen A und B ergibt sich dabei eine hochgradige Übereinstimmung mit der in *Tab. 4* nach der Drüsenzahl vorgenommenen Einteilung in diese 2 Hauptformen. Von den 15 dort berücksichtigten Klone vom drüsenreichen Typ erweisen sich 10 als zum reinen Typ A und 5 zu dem ihm nahestehenden Typ A₁ gehörig, während sämtliche 15 drüsenlose oder -arme Klone dem Typ B angehören. In *Tabelle 6* sind nun die Mittelwerte der 10 Merkmale für die allein nach der Blattform ausgeschiedenen Typen aufgeführt. Im t-Test bei $P = 0.05$ signifikante Differenzen zwischen den 2 jeweiligen Durchschnittswerten sind durch punktierte Verbindungslinien angegeben.

Verglichen mit den nach der Drüsenzahl ausgeschiedenen Typen (vgl. *Tab. 4*) ergibt die Typenausscheidung nach der Blattform, also völlig gleichsinnige Ergebnisse. Im ersten Fall unterscheiden sich die Mittelwerte von 8 ver-

schiedenen Blattmerkmalen (exkl. Drüsenzahl) im t-Test signifikant, im zweiten Fall von 7 (inkl. Drüsenzahl), wobei sich die Länge der Mittelrippe (3) und des Blattstieles (6) nicht signifikant unterscheiden. Die Tatsache, daß beide Verfahren praktisch zum gleichen Ergebnis führen, bestätigt erneut die enge Korrelation, welche insbesondere zwischen der Drüsenzahl und der Blattform, aber auch zwischen anderen Blattmerkmalen besteht.

Die Mittelwerte in *Tabelle 6* erlauben nun auch, den etwas weniger einheitlichen Typ A₁ näher zu charakterisie-

Tab. 3. — Beispiele für die Abhängigkeit der Drüsenzahl vom Blatttyp.

Typ A		Typ B	
Klon	Drüsenzahl	Klon	Drüsenzahl
114—G	4.9	111	0
420—A	5.3	590	0
1071	5.3	585	0.4

Tab. 4. — Mittelwerte (für n = 15) der Blattmerkmale 1) bis 10) der nach der Drüsenzahl ausgeschiedenen 2 Blatttypen.

Blatttyp	1)	2)	3)	4)	5)	6)	7)	8)	9)	10)
A	4.6	21.7	97.5	93.4	20.0	78.1	1.04	4.88	1.21	1.88
B	0.1	23.9	85.4	75.7	21.1	69.2	1.13	4.10	1.09	2.04
t ₂ -Werte		2.8	2.4	4.2	0.8	2.2	4.2	4.7	2.4	4.6
Signifikanz		**	*	***	0	*	***	***	*	***

Tab. 5. — Fingiertes Beispiel einer „Rank“-Korrelation für Drüsenzahl und Blattlänge.

1 Drüsen- zahl	2 Blattlänge mm	3 Rank		Rank-Diff.	Diff. ²
		Drüsen- zahl	Blattlänge		
0	96	1	2	1	1
1.5	81	2	1	1	1
4.7	112	3	5	2	4
5.3	110	4	4	0	0
5.5	105	5	3	2	4
...
					Σ Diff. ²

ren. Eine gewisse Zwischenstellung geht bereits daraus hervor, daß er sich in 5 Merkmalen (1), 2), 5), 7), 8)) vom Typ B und in 4 (1), 4), 9), 10)) vom Typ A signifikant unterscheidet. Die 3 folgenden, wesentlichen Gesichtspunkte sprechen aber dagegen eher für eine stärkere Annäherung an Typ A:

1) Die durchschnittliche Drüsenzahl (3.1) ist um ein Vielfaches größer als beim Typ B (0.1) und nur wenig, wenn auch signifikant kleiner als beim Typ A (4.0).

2) Das Verhältnis der Mittelrippenlänge zur Blattbreite ist praktisch dasselbe wie beim Typ A und signifikant verschieden von demjenigen beim Typ B.

3) Das Verhältnis der Mittelrippenlänge zum Abstand der größten Blattbreite von der Basis der Mittelrippe ist praktisch dasselbe wie beim Typ A und weist damit auf eine mehr oder weniger herzförmige Blattbasis hin, wie sie den Typ A kennzeichnet.

Bei allen Klonen ist schließlich auch die *Bewimperung des Blattrandes* an 10 Blättern untersucht worden, indem gutachtlich 4 Grade (kahl, spärlich, normal und sehr dicht bewimpert) unterschieden wurden. Die 2 extremen Blatttypen kommen auch in diesem Merkmal deutlich zum Ausdruck, da Typ A im allgemeinen eine dichte, Typ B dagegen eine spärliche Bewimperung aufweist. Während vereinzelte Blätter mit völlig kahlen Rändern einzig bei 5 Klonen vom Typ B gefunden wurden (Klon 135, 136, 585, 588 und 1099), gehören die am dichtesten bewimperten Blätter durchweg zum Typ A (z. B. Klon 420-A, 420-B, 416-G, 424, 551, 477, 555 und 1347). Die „Zwischenformen“ vom Typ A₁ sind meist normal bewimpert, in einem Fall (Klon 778) jedoch spärlich und in 2 Fällen (Klon 478 und 704) sehr dicht.

2. Die geographische Verbreitung der verschiedenen Blatttypen

Was die Verbreitung der verschiedenen Blatttypen innerhalb des Areals von *Populus deltoides* betrifft, so fällt zunächst auf, daß unser Typ A im mittleren Mississippi-Tal und längs des Ohio am „reinsten“ ausgebildet ist, repräsentiert namentlich durch die Klone 114-G, 408-A, 416-F, 416-G, 420-A, 420-C, 420-E, 423-A, 423-C und 424, deren Blätter gleichzeitig auch viele Drüsen (3.7—5.3) aufweisen. Dieser Raum entspricht dem nördlichen Randgebiet des eigentlichen Verbreitungsmaximums der *P. deltoides*, dessen Zen-

trum sich weiter südlich, im sog. „Delta“⁴⁾ befindet, von wo jedoch im Populetum von Madison keine Herkünfte überleben. Verschiedene Blatt-Stichproben aus diesem Gebiet, z. B. zwischen Baton Rouge (Louisiana) und Greenville (Mississippi), sowie auch zwischen New Orleans und der Golfküste erweisen sich entweder als mit unserem Blatttyp A völlig identisch oder zeigen einzelne Merkmale des Typs A noch ausgeprägter ausgebildet. Zum Beispiel sind häufig die Blätter im Verhältnis zu ihrer Länge noch breiter oder sie besitzen weniger, aber größere und stumpfere Zähne (vgl. Abb. 3 und 4).

Dieser Blatttyp, welcher also zweifellos eine *südliche Form* der *Populus deltoides* repräsentiert, kommt indessen vereinzelt auch noch außerhalb, nämlich nördlich und nord-östlich seiner Hauptverbreitung vor. So finden wir den gleichen Typ wiederum im südlichen Michigan an Zuflüssen des südöstlichen Michigan-Sees (z. B. Klon 1071 und 1347), am Südwestufer des Erie-Sees (z. B. Klon 539) und am Südufer des Ontario-Sees (z. B. Klon 474, 475, 477 und 480). Das vom Verbreitungsschwerpunkt dieses Typs am weitesten entfernte Vorkommen schließlich befindet sich im Staat New York, im Hudson-Tal (z. B. Klon 551, 552, 553 und 555).

Andrerseits kennzeichnet die als Typ B beschriebene Plattform offensichtlich eine *nördliche Form* der *Populus deltoides*, deren Verbreitungszentrum wohl im nordwestlichsten Teil des Gesamtareals, insbesondere im obersten Teil des Mississippi-Tales liegt (10). Durch unsere Untersuchung wird dieser Typ einmal im südlichen Wisconsin mit 6 Klonen erfaßt (Klon 111, 112, 124, 132, 135 und 136), dann am Südufer des Ontario-Sees (z. B. Klon 467, 468, 469, 470 und 471) und am Champlain-See im Staat New York (Klon 1099). Ein besonders interessantes und weiter unten noch eingehender zu besprechendes Vorkommen findet sich schließlich in North Carolina, etwa 200 km von der atlantischen Küste entfernt.

Bei der „Zwischenform“ A₁ spricht nun neben der Blattmorphologie auch ihre geographische Verbreitung für die Möglichkeit, daß es sich dabei um Hybride zwischen dem südlichen und dem nördlichen Typ handeln könnte. Die südlichsten Herkünfte dieses Typs stammen vom mittleren Mississippi-Tal, etwas nördlich der Ohio-Mündung (Klon 704 und 1652), sowie etwas nördlich der Missouri-Mündung (Klon 665). Es ist dabei durchaus möglich, daß der Typ A bereits in diesem Gebiet mit südlichen Ausläufern des von weiter oben am Mississippi stammenden Typs B in Kontakt steht, sodaß eine gegenseitige genetische Beeinflussung stattfinden konnte. Die übrigen Herkünfte vom Typ A₁ treten alle im Gebiet der Großen Seen, gemeinsam mit den beiden anderen Typen auf.

Da nun, wie gezeigt wurde, die Zahl der Drüsen in hohem Maße mit der Plattform korreliert ist, läßt sich die geographische Verbreitung der nur beschreibend erfaßbaren Plattformen indirekt durch dieses quantitative Merkmal sehr anschaulich wiedergeben, wie aus der *Darstellung 2* ersichtlich ist. Auf der durchsichtigen Pause (*Darstellung 2b*) kennzeichnen dabei 0 bis 0.6 Drüsen den Blatttyp B und 2 und mehr Drüsen den Typ A bzw. A₁. Übrigens hat unseres Wissens einzig REHDER (18) insofern ebenfalls auf einen Zusammenhang zwischen Drüsenzahl und geographischer Verbreitung hingewiesen, als er für die nördliche Form (northern Cottonwood) 2 bis 3 Drüsen, für die südliche (southern Cottonwood) aber 3 bis 4 angibt und da-

Tab. 6. — Mittelwerte der Merkmale 1) bis 10) der allein nach der Plattform ausgeschiedenen Typen A, A₁ und B.

Blatttyp	n	1)	2)	3)	4)	5)	6)	7)	8)	9)	10)
A	22	4.0	22.0	91.6	89.9	18.9	73.0	1.02	4.90	1.25	1.83
A ₁	13	3.1	20.3	85.9	80.5	17.2	74.9	1.06	5.04	1.08	2.00
B	15	0.1	23.9	85.4	75.7	21.1	69.2	1.13	4.10	1.09	2.04

⁴⁾ Als „Delta“ wird das einige hundert Meilen oberhalb der Mississippi-Mündung liegende, etwas über 2 Mill. Hektar umfassende Alluvialgebiet bezeichnet.

mit mindestens die Richtung des von uns ermittelten „Gefälles“ bestätigt.

3. Zusätzliche Beobachtungen an Stamm und Krone

Mit Ausnahme der 2 Jahre älteren 6 Klone aus Wisconsin wurden bei den übrigen 44 Klonen zusätzlich auch noch die *Schaftform*, die *Borkenbildung* und die *Kronenausbildung* gutachtlich taxiert. Schaft und Krone wurden dabei nach 3 Güteklassen bewertet und zwar von gerade (Kl. 1) bis krumm (Kl. 3) bzw. von lang und dicht (Kl. 1) bis kurz und schütter (Kl. 3). Zur Erfassung der Verborkung wurde sowohl die Höhe über dem Boden gemessen, bis zu welcher die Verborkung bereits fortgeschritten war, als auch der Verborkungsgrad selber nach 5 Klassen taxiert, nämlich von glatt (Kl. 1) bis sehr tiefrissig (Kl. 5).

In der nachstehenden *Tabelle 7* sind die Klassen-Mittelwerte dieser 4 Merkmale für die 22 Klone vom eindeutigen Blatttyp A, die 13 vom „Übergangstyp“ A₁, und die 9 (ohne die Wisconsin-Herkünfte) vom eindeutigen Typ B aufgeführt. Ein Vergleich dieser Mittelwerte zeigt deutlich, daß die Bäume vom Blatttyp A gleichzeitig sowohl eine schlechtere Schaftform und Kronenausbildung, als auch eine stärkere und höher hinauf reichende Borkenbildung aufweisen als diejenigen vom Typ B. Der Typ A₁ verhält sich dabei in 3 der 4 Merkmale intermediär.

Auch die absoluten Extremwerte hinsichtlich der schlechtesten Stamm- und Kronenausbildung, sowie der Verborkung finden sich durchweg unter den Klonen vom Blatttyp A oder allenfalls vom Typ A₁, nie jedoch unter den B-Typen:

Schaft krumm (Klasse 3): Klon 420-B (A), 420-C (A), 423-C (A), 553 (A) und 704 (A₁).

Krone kurz und schütter (Klasse 3): Klon 408-A (A), 1347 (A), 704 (A₁) und 483 (A₁).

Verborkung mind. 3 m hoch: Klon 114-G (A), 416-G (A), 416-F (A), 420-E (A), 553 (A) und 776 (A₁).

Borke tiefrissig (Klassen 4 u. 5): Klon 416-G (A), 420-A (A), 420-C (A), 420-E (A), 423-A (A), 423-C (A), 475 (A) und 555 (A).

Die *geographische Verbreitung* dieser Klone mit extremer Stamm- und Kronenausbildung verhält sich dabei folgendermaßen:

Stammform: Die absolut schlechtesten Formen weisen 3 südliche A-Typen aus dem mittleren Ohio-Tal, 1 nördlicher A-Typ aus dem Hudson-Tal, sowie 1 südlicher A₁-Typ vom Mississippi, nördlich der Ohio-Mündung auf.

Kronenausbildung: Die dürftigste Entwicklung zeigt je 1 A-Typ aus dem Mündungsgebiet des Ohio und aus Süd-Michigan, sowie je 1 A₁-Typ aus dem mittleren Mississippi-Tal und vom Südufer des Ontario-Sees.

Borkenhöhe: Die am höchsten hinauf verborkten Stämme zeigen 4 A-Typen vom Ohio, 1 A-Typ aus dem Hudson-Tal, sowie 1 A₁-Typ vom Südufer des Ontario-Sees.

Verborkungsgrad: Die stärkste Verborkung findet sich bei 8 Klonen vom Typ A, von denen 6 aus dem Ohio-Tal stammen, 1 vom Südufer des Ontario-Sees und 1 aus dem Hudson-Tal.

Tab. 7. — Klassenmittelwerte der Stamm- und Kronenmerkmale

Typ	n	Schaftform	Kronenausbildung	Höhe d. Verborkung (m)	Verborkungsgrad
A	22	2.1 (1.5-3.0)	2.0 (1.0-3.0)	2.4 (2.0-3.0)	3.0 (1.5-5.0)
A ₁	13	1.7 (1.0-3.0)	2.2 (1.5-3.0)	2.2 (1.5-3.0)	2.6 (1.5-4.0)
B	9	1.2 (1.0-1.5)	1.6 (1.0-2.0)	2.0 (0.5-2.5)	2.3 (1.0-3.0)

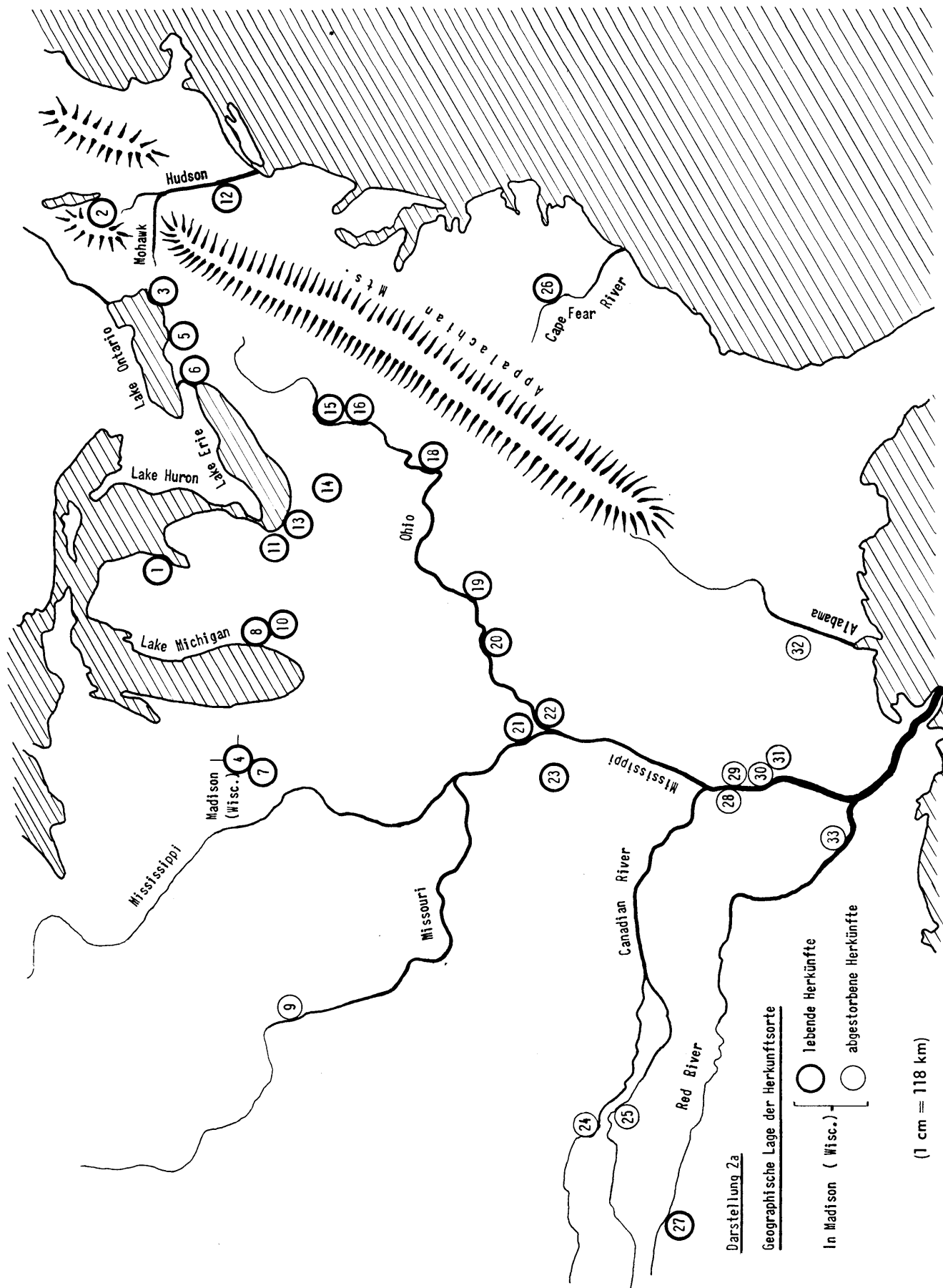
IV. Diskussion der Ergebnisse und Folgerungen

Das überraschendste Ergebnis der *blattmorphologischen Untersuchung* ist wohl die Tatsache, daß bei 11 der untersuchten 50 Klone von *Populus deltoides* keine Spur von Drüsen am Übergang der Blattspitze in den Blattstiel festzustellen war. Daß es sich dabei nicht etwa um eine modifikative Anomalie handelt, z. B. infolge des nicht zusa-genden Klimas, beweisen die im Gebiet des Populeturns autochthonen 6 Klone, welche durchweg drüsenlose Blätter besitzen. Dieser Befund ist deshalb besonders hervorzuheben, weil die Blattdrüsen bei *Populus deltoides* bisher als Differenzialmerkmal ersten Ranges galten, um diese Kollektivart von der stets drüsenlosen *Populus nigra* zu unterscheiden. Die Abwesenheit von Drüsen kann in diesem Zusammenhang also nicht mehr als zuverlässiges Merkmal betrachtet werden. Andererseits hat sich die Drüsenzahl als ein geeignetes Merkmal zur Kennzeichnung verschiedener Blatttypen innerhalb des *P. deltoides*-Komplexes erwiesen.

Im Unterschied zu den Drüsen darf die Bewimperung der Blattrandzähne insofern weiterhin als gutes taxonomisches Merkmal gelten, als sie nur bei *P. deltoides* und den euramerikanischen Schwarzpappelhybriden vorhanden ist, dagegen bei *P. nigra* fehlt. Da jedoch bereits Mitte Juni bei verschiedenen Klonen von *P. deltoides* einzelne Blätter völlig kahl sein können, ist unbedingt angezeigt, für Vergleiche mehrere Blätter zu prüfen. Schließlich erwies sich die Bewimperung aber auch als ein intraspezifisch interessantes Merkmal, indem die Dichte des Haarbesatzes mit dem Blatttyp deutlich variiert.

Was die *geographische Verbreitung der verschiedenen Blatttypen* betrifft, so vermögen die vorliegenden Ergebnisse die eingangs erwähnten Erhebungen der OECE-Studien-gruppe, sowie die daraus abgeleiteten wanderungsgeschichtlichen Hypothesen, wie sie insbesondere Rol (19) in seinem Bericht darstellt, weitgehend zu stützen. Wir haben zwar bisher absichtlich vermieden, unsere Blatttypen mit den in der europäischen Literatur etwa ausgeschiedenen Varietäten der *Populus deltoides* in Zusammenhang zu bringen. Es scheint indessen naheliegend, daß z. B. unser nördlicher Typ B gleichzusetzen ist mit der var. *monilifera*, welche Rol hauptsächlich aus Michigan (um Midland) und aus Süd-Wisconsin (um Madison!) angibt und HOUTZAGERS (10) aus Minnesota, wo nur diese Varietät vorkommt.

Entsprechend müßten ferner die südlichen Vertreter unseres Typs A der var. *missouriensis* zugeordnet werden, welche im Norden an das Areal der var. *angulata* anschließend bzw. zum größten Teil mit diesem zusammenfallend, auf ein kleines Gebiet von Ost-Missouri, Süd-Illinois, West-Kentucky und Nordwest-Tennessee beschränkt ist. Unser Blatttyp A stimmt jedoch so weitgehend mit zahlreichen, weiter im Süden, d. h. im Verbreitungszentrum der var. *angulata* untersuchten Blättern überein, daß jedenfalls auf Grund unserer Untersuchungen keine Notwendigkeit besteht, noch eine var. *missouriensis* von der var. *angulata* abzugrenzen. Rol (19) selber vermutet, daß es sich bei der var. *missouriensis* wohl nur um einen Oekotyp der var. *angulata* handelt und mehrere Autoren (z. B. 7, 9, 14, 20, 22) unterscheiden überhaupt nur eine nördliche und eine südliche Varietät innerhalb der Kollektivart *Populus deltoides*. Für unsere Ansicht, daß es sich beim Typ A um Formen der var. *angulata* handle, sprechen nun ebenfalls die verschiedenen nördlichen Vorkommen vom gleichen Blatttyp (z. B. am Südufer des Erie-Sees und im Hudson-Tal), welche von verschiedenen Autoren, so auch von der OECE-Studien-



Darstellung 2a

Geographische Lage der Herkunftsorte

In Madison (Wisc.)

gruppe als eindeutig der var. *angulata* zugehörige Typen angesprochen worden sind. Diese exklavischen *angulata*-Vorkommen zeugen wohl von einer starken Arealausdehnung nach Norden während des postglazialen thermischen Optimums. Sie finden sich heute nur noch an klimatisch begünstigten Lagen, wie eben an der Südspitze des Michigan-Sees, am Südwestufer des Erie-Sees, am Südufer des Ontario-Sees und in dem, für atlantische Einflüsse weit offen stehenden, in Nord-Südrichtung verlaufenden Hudson-Tal. Die Einwanderung vom mittleren Mississippi in nördlicher Richtung zu den Seen dürfte dabei sowohl längs des Ohio erfolgt sein, wo A-Typen noch fast bis hinauf nach Pittsburgh vorkommen, als auch auf einer westlicheren Route, z. B. längs des Ohio, des Wabash- und Maumee-Rivers. Der Vorstoß nach Osten schließlich wird längs der Südufer der erwähnten Seen und via Mohawk-Tal ins Hudson-Tal erfolgt sein. Im Gegensatz zu der Auffassung der OECE-Studiengruppe, wonach südliche Typen aus dem unteren Mississippi-Tal zunächst ostwärts gewandert und dann durch die Südstaaten in nördlicher Richtung längs der atlantischen Küste schließlich ins Hudson-Tal gelangt sein sollen, scheint uns der Weg ins Hudson-Tal über die Seen und durch das Mohawk-Tal aus zweierlei Gründen naheliegender: Einmal kommen südlich des Hudson bis mindestens nach Carolina hinein keine *angulata*-Typen vor (19), obwohl auch in diesem etwa 600 km langen Gebiet zwischen den Appalachian Mts. und der atlantischen Küste zahlreiche günstige Standorte vorliegen würden. Vor allem scheint uns aber, daß *angulata*-Populationen aus dem nördlichen, kontinentaleren Teil ihres Verbreitungsgebietes im Norden sicher eine größere Überlebenschance hatten als solche aus dem extremen Süden und Südosten (Mississippi, Alabama, Florida und Georgia), wie sie für eine Nord-Wanderung östlich der Appalachian Mts. ja in erster Linie in Frage kämen. Diese Route ist zwar zweifellos auch beschritten worden, doch scheint der Vorstoß nach Norden nicht über Carolina hinaus geführt zu haben.

Durch 12 Klone vom Blatttyp B von Süd-Wisconsin bis zum Champlain-See wird schließlich auch die vermutlich vom oberen Mississippi-Tal ausgegangene Ausbreitung der nördlichen var. *monilifera* in östlicher Richtung, wie sie z. B. Rol. darstellt, gut belegt. Da ein genau gleicher Typ interessanterweise aber auch viel südlicher, auf der Ostseite der Appalachian Mts. in North Carolina wiederum vorkommt, ist anzunehmen, daß er wie die *angulata*, von den Seen her durchs Mohawk-Tal ins Hudson-Tal gelangte, wo ihn auch die OECE-Studiengruppe feststellte. Von hier aus konnte er dann ungehindert längs des atlantischen Küstengebietes nach Süden bis North Carolina vorstoßen. Zur gleichen Ansicht gelangte nun auch die OECE-Gruppe auf Grund eindeutiger *monilifera*-Vorkommen östlich der Appalachian-Mts. in Maryland und Virginia.

Im Anschluß an die rein blattmorphologische Charakterisierung der südlichen und nördlichen Form von *Populus deltoides* sei noch kurz auf einige kennzeichnende Unterschiede im ökologischen Verhalten hingewiesen, wie sie aus Beobachtungen sowohl im Populetum von Madison, als auch anlässlich Exkursionen in autochthonen Pappelbeständen hervorgingen.

So muß aus dem Verhalten der verschiedenen Klone im Populetum, wo die Pappeln in regelmäßigem, aber etwas engem Verband stehen, geschlossen werden, daß die Herkünfte vom Blatttyp A (*angulata*) deutlich empfindlicher gegen Kronenkonkurrenz sind, als etwa diejenigen vom Typ B (var. *monilifera*), da ihre Kronen durchschnittlich kürzer

und schütterer sind. Ferner weisen ihre krummeren Stämme auf eine stärkere phototropische Reaktion hin. Diese allgemein größere Seitendruck-Empfindlichkeit kennzeichnet aber nicht nur die A-Typen aus dem Süden, sondern ebenso diejenigen aus den nördlichen Splittervorkommen!

Aus Literaturangaben (3, 19), sowie eigenen Beobachtungen geht ferner hervor, daß auch die Ansprüche an die Bodenfeuchtigkeit bei den *angulata*-Typen etwas höher sind als bei der *monilifera*. Das Fehlen eines Grundwasseranschlusses bei den sonst für Pappeln gut geeigneten physikalischen und chemischen Bodenbedingungen im Populetum von Madison dürfte daher für die hier quantitativ und qualitativ schlechtere Leistung der *angulata*-Klone mit eine Rolle spielen.

Während also die Licht- und Feuchtigkeitsansprüche bei den nördlichen und südlichen Herkunftstypen der var. *angulata* anscheinend gleichermaßen als reaktiv hoch zu veranschlagen sind, müssen angesichts der großen Nord-Süd-Distanzen notwendigerweise beträchtliche Unterschiede hinsichtlich der Temperaturansprüche bestehen, was für das Überleben in Madison wohl entscheidend war. Starke Winterfröste treten zwar auch noch weit im Süden auf, doch ist hier vor allem der Temperaturverlauf im Frühjahr viel gleichmäßiger und stabiler als im Norden oder gar bei uns in Mitteleuropa, wo Spätfröste bekanntlich eine weitaus größere Gefahr darstellen als die Winterkälte. Solche Überlegungen führten bisher wohl dazu, bei uns die nördliche var. *monilifera* der zwar schöneren und wüchsigeren var. *angulata* vorzuziehen, welche ihrerseits eher für die südlichen Gebiete Europas geeignet erschien. Da nun aber reine *angulata*-Formen auch im Norden des Verbreitungsgebietes der *Populus deltoides* vorkommen, wie z. B. an den Großen Seen oder im Hudson-Tal, erscheint mindestens eine vermehrte Prüfung dieser wertvollen Varietät auch in nördlicheren Gebieten Europas durchaus angezeigt, vorausgesetzt, daß ihren relativ hohen Ansprüchen hinsichtlich Lichtbedarf und Bodenfeuchtigkeit Rechnung getragen wird. Ihre wertvollen Eigenschaften sind bei uns bisher vor allem in Kreuzungen mit den einheimischen Schwarzpappeln geschätzt, z. B. in der cv. *robusta* oder den italienischen Züchtungen. Bei optimalen Wuchsbedingungen vermag sie aber ebenso als reine Art Stämme von außerordentlicher Qualität, namentlich von hervorragender natürlicher Astreinheit aufzubilden, wie sie sogar bei unseren besten Kultursorten kaum zu finden sind (vgl. Abb. 13). Überhaupt bieten die autochthonen nordamerikanischen Pappelbestände noch reiche Auslesemöglichkeiten, sei es für züchterische Zwecke oder für die direkte Verwendung. Schon innerhalb kleinerer lokaler Vorkommen kann eine beträchtliche Variabilität verschiedener Eigenschaften vorliegen, unter anderem auch hinsichtlich phänologischer Merkmale. So konnten wir am unteren Mississippi beispielsweise am 28. 4. 59 in einem einzigen Bestand am selben Standort aus den verschiedenen Entwicklungsstadien der Fruchtkätzchen auf zeitliche Unterschiede in der Blüte bzw. der Samenreife von 2 bis 3 Wochen zwischen einzelnen Individuen schließen.⁵⁾ In Anbetracht der wiederholten Überschwemmungen kann sich diese Streuung als großer Vorteil für das Gelingen der an sich stark gefährdeten Samenvermehrung erweisen. Da sich die schon im jüngsten Sämlingsstadium außerordentlich lichtbedürftige *angulata* hier praktisch nur auf frischen, noch vegetationslosen Al-

⁵⁾ Ähnliche phänologische Individualunterschiede wurden uns in natürlichen Pappelbeständen am Sangamon-River bei Urbana (Illinois) bestätigt, wo Dr. J. J. JOKELA am selben Standort Austreibungsunterschiede von 3 bis 4 Wochen beobachtete.



Abb. 13. — Hervorragende natürliche Astreinheit einer 30- bis 35-jährigen *Populus deltoides* im Mississippi National Forest (Sunflower County/Miss.). Foto MARCET.

luvialbänken der unmittelbaren Uferzone erfolgreich ansamen kann, welche indessen im Frühjahr regelmäßig mehrmals überflutet und zum Teil auch mit Schlick überführt werden, gewährleistet eine zeitlich gestaffelte Ansamung natürlich mehr Sicherheit als dies bei gleichzeitiger Reife aller Samen der Fall wäre.

Die regelmäßige Schlicküberführung wirkt bei den flussnahen Populationen zudem ganz offensichtlich selektiv hinsichtlich des vegetativen Reproduktionsvermögens. Durch die periodische Materialüberführung gerät die ursprüngliche Wurzel nämlich immer tiefer in den Boden hinein, so daß sie namentlich bei tonigen Ablagerungen infolge Sauerstoffmangels allmählich abstirbt. Besitzt der Baum aber eine genügend große vegetative Reproduktionskraft, vermag er aus der überführten Stammbasis immer wieder neue, oberflächennahere Wurzeln zu bilden und damit zu überleben. Die durchschnittlich bessere Stecklingsbewurzelung von *angulata*- gegenüber *monilifera*-Typen ist daher u. a. sicher auch auf diesen Selektionsdruck zurückzuführen, denn im Flußoberlauf, d. h. im Verbreitungszentrum der *monilifera*, spielen Überschwemmungen und Überführungen eine

geringere Rolle. In der europäischen Literatur finden sich zwar verschiedentlich gerade entgegengesetzte Angaben hinsichtlich der Stecklingsbewurzelung, doch dürften sich auch diese wiederum nur auf ein paar eingeführten Klone beziehen. Im Gegensatz dazu geben indessen auch MAISENHELDER und HEAVRIN (13) aus dem Verbreitungszentrum des südlichen Typs ein Bewurzelungsprozent von 75 bis 90% an, während HEIMBURGER (6) aus dem Süden der kanadischen Prairiestaaten, d. h. aus der nordwestlichsten Ecke des Verbreitungsgebietes von *Populus deltoides*, das Bewurzelungsvermögen der Stecklinge als sehr schlecht bezeichnet.

Diese paar ergänzenden Ausführungen deuten jedenfalls darauf hin, daß sich die als südliche und nördliche Form bezeichneten geographischen Rassen innerhalb des *Populus deltoides*-Komplexes nicht nur blattmorphologisch unterscheiden, sondern sich darüber hinaus auch wie verschiedene Ökotypen verhalten.

Zusammenfassung

Im Populetum der Universität von Wisconsin in Madison (USA) wurden an je 10 absolut vergleichbaren Blättern von 50 *Populus deltoides*-Klonen aus 9 amerikanischen Bundesstaaten 6 quantitative Blattmerkmale und 4 Merkmals-Indices untersucht und variationsstatistisch bearbeitet. Die blattmorphologischen Untersuchungen ergaben im wesentlichen folgende Ergebnisse:

- 1) Aus dem gesamten Blattmaterial lassen sich 2 distinkte Blatttypen (A und B) ausscheiden, sowie ein weniger eindeutiger, stärker variierender Typ (A_1), dessen teilweise intermediäre Merkmalsausbildung auf eine hybridogene Entstehung hinweist.
 - 2) Die beiden extremen Blatttypen A und B unterscheiden sich signifikant in 6 verschiedenen Merkmalen, wobei sich die Zahl der Drüsen besonders typisch verhält: Typ A besitzt durchschnittlich 4,0, Typ B dagegen nur 0,1 Drüsen. 11 Klone vom Typ B sind dabei völlig drüsenlos!
 - 3) Zwischen der Drüsenzahl und 7 weiteren Blattmerkmalen bestehen gesicherte (Rank-)Korrelationen.
- Aus der geographischen Verbreitung der Blatttypen geht ferner hervor, daß
- 4) der drüsenreiche Blatttyp A eine südliche Form der *Populus deltoides* repräsentiert, der drüsenarme bzw. drüsenlose Typ B jedoch eine nördliche Form.
 - 5) Verschiedene Anhaltspunkte deuten schließlich darauf hin, daß die nach der Blattmorphologie ausgeschiedenen 2 Haupttypen gleichzeitig auch verschiedene Ökotypen darstellen.

Résumé

Titre de l'article: *De la variabilité géographique des caractéristiques morphologiques des feuilles chez Populus deltoides Bartr.*

Dans le populetum de l'université de Wisconsin, à Madison USA, l'auteur analyse 6 caractéristiques quantitatives des feuilles et 4 quotients de caractéristiques de chaque fois 10 feuilles absolument comparables de 50 clones de *Populus deltoides* provenant de 9 Etats différents des USA; ces relevés furent interprétés statistiquement. Ces études de la morphologie des feuilles donnèrent en résumé les résultats suivants:

- 1) De la totalité du matériel analysé, on peut distinguer 2 types bien marqués de feuilles (A et B), ainsi qu'un type moins caractéristique, aux variations plus fortes (A_1), dont la formation partielle de caractéristiques intermédiaires indique une origine hybride.

2) Les deux types extrêmes A et B de feuilles se différencient d'une manière significative par 6 caractéristiques différentes, parmi lesquelles le nombre des glandes se comporte d'une façon particulièrement typique: le type A possède en moyenne 4.0 glandes par feuille, le type B n'en a en revanche que 0.1. 11 clones du type B sont démunis de toute glande!

3) Il existe des corrélations assurées entre le nombre de glandes et 7 autres caractéristiques des feuilles.

La répartition géographique des types de feuilles montre que

4) le type de feuilles A, riche en glandes, représente une forme méridionale du *Populus deltoides*; en revanche, le type B, pauvre en glandes ou même sans glandes, en est une forme septentrionale.

5) Différents indices montrent finalement que les deux types principaux distingués selon des critères de morphologie des feuilles représentent également différents écotypes.

Summary

Title of the paper: *Investigations on the geographical variability of morphological characteristics in Populus deltoides Bartr.*

Studies on the morphological characteristics of the leaves from 50 clones of *Populus deltoides* BARTR. from 9 different states were made at the populetum of the University of Wisconsin in Madison (USA). For 10 absolutely comparable leaves from each clone, an examination and statistical analysis was made of 6 quantitative leaf characteristics and 4 character-indices. These investigations of leaf morphology gave mainly the following results:

1) From the entire sample it was possible to distinguish 2 distinct leaf types (A and B) as well as a less distinct and more variable type (A₁), whose partially intermediate structure indicates hybridization.

2) The 2 extreme leaf types, A and B, differ significantly in 6 characteristics. Among these, the number of glands was found to vary very typically: leaves of type A show an average of 4 glands, while leaves of type B show an average of only 0.1 glands. 11 clones of type B have no glands at all!

3) A significant (rank-)correlation exists between the number of glands and 7 other characteristics.

The investigations on the geographical distribution of the leaf types show that:

4) the gland-rich type A represents a southern form of *Populus deltoides*, while the gland-poor (or glandless) type B belongs to a northern form.

5) Additional factors indicate that the two principal types separated by leaf morphological characteristics also represent different ecotypes.

Literatur

- (1) BROEKHUIZEN, J. T. M.: Seasonal variation in the leaf shape of some poplar clones. Institute of Forestry Research, Div. of Silviculture; Communication No. 3, 1961. — (2) Check List of Cottonwood and Balsam Poplar clonal lines, in the possession of the Maria Moors Cabot Foundation for botanical Research, Harvard University 1951 (hektographiert). — (3) Documentation OECE: Les peupliers américaines. Mission d'Assistance Technique No. 13, Paris 1951. — (4) FAO-Publ. No 12: Les Peupliers dans la production du bois et l'utilisation des terres. Rome, 1956. — (5) HARLOW, W. M., and HARRAR, E. S.: Textbook of Dendrology. New York, 1958. — (6) HEIMBURGER, C.: Communication about Poplars in Canada. Proc. 4th Internat. Poplar Congress, Annex 4, pp. 65–68, 1951. — (7) HENRY, A.: The Black Poplars. Gardeners Chronicle 1914. — (8) HESMER, H.: Das Pappelbuch. Bonn 1951. — (9) HOUTZAGERS, G.: Die Gattung *Populus* und ihre forstliche Bedeutung. Hannover 1941. — (10) HOUTZAGERS, G.: Les peupliers *deltoides*, *tremuloides* et *grandidentata* dans leur aire naturelle. Commission Internat. Peuplier, Rapp. cinquième session, 1951. — (11) KENDALL, M. G.: Rank Correlation Methods. London, 1955. — (12) LITTLE, E. L.: Check List of native and naturalized Trees of the US. Agr. Handbook 41, US Dept. Agr., 1953. — (13) MAISENHOLDER, L. C., and HEAVRIN, CH. A.: Silvics and Silviculture of the Pioneer Hardwoods — Cottonwood and Willow. Hektographierte Publ. des Delta Research Center of the Southern Forest Exp. Station, Stoneville/Miss. — (14) MÜLLER, R.: Gebrauchspappeln und ihre Kontrolle. Die Holzzucht, 1948. — (15) PHILLIPS, G. R., GIBBS, F. J., and MATTOON, W. R.: Forest Trees of Oklahoma. Okla. Planning and Resources Bd., 1953. — (16) POOL, R. J.: Handbook of Nebraska Trees. Nebr. Univ. Conserv. Bul. 32, 1951. — (17) READ, R. A.: Silvical Characteristics of Plains Cottonwood. Station Paper 33, Rocky Mts. Forest and Range Exp. Station, 1958. — (18) REHDER, A.: Manual of cultivated Trees and Shrubs, hardy in North America. New York, 1960. — (19) ROI, R.: Les Peupliers et les principales essences forestières de l'Est des Etats-Unis. Annales de l'Ecole Nationale des Eaux et Forêts et de la Station de Recherches XII, 2, (1951). — (20) SARGENT, CH. S.: Manual of the Trees of North America. Boston, 1926. — (21) SNEDECOR, G. W.: Statistical Methods. Iowa State College Press, 1956. — (22) WETTSTEIN, W.: Die Pappelkultur. Wien 1952.

Breeding for Frost Resistance

By JON DIETRICHSON*)

(Received for publication July 3, 1961)

In Norway, as in several other northern countries, it is important that the forest seed which is marketed gives sufficiently hardy plants. By "hardy" is understood resistant to spring, autumn and winter frosts. The objective of plant improvement — to produce a forest with a greater volume yield and of better quality than the natural forest — cannot be realised in the northern countries until we have reliable guarantees that the populations or individuals we are working with are sufficiently hardy. Since the climatic conditions vary from place to place, the direct field observations during surveys will not always provide a basis for a reliable prognosis of hardiness. This is especially danger-

ous if we are dealing with climatic races which are at the limits of tolerance.

Examination of wood-formation in microscopic sections appear, however, to be effective for verification of field observations.

The international Scots pine provenance experiment at Matrand, Eidskog, is situated in the south-east part of Norway, at approximately 60° N., and 130 m. above sea level. The plot, which was planted in 1940, has failed as a production experiment because a large percentage of the plants succumbed to an attack of what was presumed to be the weevil (*Pissodes pini*). The plot which is now about 20 years old, has in spite of its sparseness given some valuable information regarding variations in hardiness. 23

*) The Norwegian Forest Research Institute, Section of Plant Improvement, Vollebekk, Norway.