

Die Entstehung sogenannter Jugendformen bei *Chamaecyparis*

Von W. LANGNER

(Eingegangen am 1. 6. 1963)

Problem und gegenwärtiger Stand der Erkenntnisse

SCHAFFALITZKY DE MUCKADELL (1959) behandelt eingehend die Frage, welche Änderungen in apikalen Meristemen von Holzpflanzen mit dem Alter eintreten. Im Rahmen weitgespannter Erörterungen setzt er sich insbesondere mit der Frage nach der Entstehung der sogenannten Jugendformen und ihrer Fixierung auseinander. Ebenfalls der Klärung dieser Frage sollen die folgenden Ausführungen und Experimente an *Chamaecyparis pisifera* dienen.

BEISSNER (1879) vertrat die Auffassung, die sogenannten Jugendformen bei den Cupressineen, die in der Literatur zunächst unter der Bezeichnung *Retinispora* als selbständige Gattung liefen, kämen dadurch zustande, daß von jungen Sämlingen erste Seitentriebe mit noch jugendlichen, nadelförmigen Blättern oder auch spätere Seitentriebe mit noch nicht die Altersform kennzeichnenden Benadelungen bewurzelt und dadurch deren Benadelungsarten dauernd fixiert worden seien. Er ist auch der Meinung, ihm sei der experimentelle Nachweis gelungen (1909). Obgleich aber keinem nach ihm die Wiederholung seines Experimentes glückte (DRUDE 1904, WOYCICKI 1954, PASSECKER 1954), halten, offenbar unter dem Eindruck der BEISSNER'schen Autorität, seit seinen Veröffentlichungen bis in die jüngste Vergangenheit zahlreiche Autoren an der Möglichkeit vegetativer Fixierbarkeit jugendlicher Benadelungen fest. So stellt MOLISCH (1920) die Fixierung von Jugendformen bei *Biota*, *Chamaecyparis* und *Thuja* nach der Methode BEISSNERS als feststehende Tatsache hin. ROHMEDEK (1956, 1957) macht im Zusammenhang mit der Klonalterungstheorie auf diesen Fall bei *Chamaecyparis* aufmerksam und weist insbesondere auch auf die Gartenkultur der Japaner hin, die es seit langem verstanden hätten, „erste Seitensprosse der Jugendformen vegetativ zu vermehren“. Auch DE FERRÉ et ROUANE schreiben noch 1960 in dieser Hinsicht von einer feststehenden Tatsache (*beaucoup de ces formes horticoles sont des formes de jeunesse fixées*) und MICHAELIS (1951) nimmt BEISSNERS Vorstellung ebenso für richtig an, wie HUBER (NEGER und MÜNCH 1952). HERRMANN (1961), der in gleicher Weise die *Retinispora*-Formen als von BEISSNER experimentell für bewiesen hält, kommt sogar auf Grund ähnlicher Versuche bei Fichte zu der Vorstellung, es sei ganz allgemein möglich, den für ein bestimmtes Alter typischen Wachstumsverlauf durch vegetative Vermehrung zu fixieren. Wörtlich schreibt er: „Die Loslösung aus dem normalen Mutterverband hat beim vegetativen Abkömmling offenbar eine Erhaltung der gegenwärtigen inneren Leistung zur Folge.“ Schließlich ist noch BRINK (1962) zu nennen, der bei der Untersuchung möglicher Ursachen des Wechsels zwischen phänotypisch unterschiedlichem Wachstum in verschiedenen Lebensaltern der Pflanze ebenfalls davon spricht, daß die sehr plötzlich aufeinanderfolgenden Jugend- und Altersformen **hochgradig beständig** nicht nur beim gleichen Individuum, sondern auch bei klonmäßiger Vermehrung seien.

Daß sich die Fixierungshypothese für die *Retinispora*-Formen so hartnäckig gehalten hat, ja daß sie überhaupt entwickelt werden konnte, ist angesichts der Tatsache er-

staunlich, daß schon CARRIÈRE (1867) mitteilte, eine *Chamaecyparis thyoides* var. *andelyensis* mit nadelförmiger Belaubung sei aus Samen einer *Chamaecyparis thyoides* mit schuppenförmigen Blättern entstanden. Auch BEISSNER besaß auf Grund anderer Beobachtungen die gleiche sehr viel einleuchtendere Erklärungsmöglichkeit, es handle sich bei den Jugendformen einfach um vegetative Vermehrungen von Aufspaltungen oder Mutationen. Er zeigte (1879), daß Samen der *Retinispora*-Art *Chamaecyparis pisifera squarrosa* normale *Chamaecyparis pisifera*-Sämlinge ergaben. Ebenso ergaben Samen von *Thuja orientalis melandensis* Pflanzen normaler *Thuja orientalis*, und aus Samen von *Chamaecyparis thyoides* var. *andelyensis* BEISSNER entstand eine Einzelpflanze von *Chamaecyparis thyoides* var. *ericoides*. Bei einem späteren Versuch (BEISSNER 1899) enthielt die 15 Pflanzen umfassende 7 Jahre alte Nachkommenschaft einer *Chamaecyparis pisifera squarrosa* 12 normale *pisifera*-Formen, 2 Pflanzen zeigten am Basalteil den Typ *squarrosa* mit plumosaartiger Spitze und eine Pflanze war eine typische *squarrosa*-Form. Ausdrücklich schreibt er im Jahr danach (BEISSNER 1900), daß derartig abweichende Pflanzenformen als abweichende Sämlinge und Sportzweige entstehen, und durch Stecklinge, Ableger oder Veredelung vermehrt werden könnten. Schon 1888 weist er sogar ausdrücklich darauf hin, daß Sämlinge, die mehr als andere jugendliche Entwicklung zeigen und diese länger beibehalten, die Ausgangspflanzen aller dichtbuschigen Jugendformen seien. Aber er folgert dennoch nicht, daß die Sämlingsvariation die Ursache für das Entstehen der sogenannten Jugendformen ist. Immer wieder verlegt er den Schwerpunkt der Erklärung auf die Entnahme von Stecklingen aus bestimmten Teilen des Sämlings. Daß die Fixierung nicht sogleich gelänge, sei selbstverständlich. Man müsse diese ungeschlechtliche Vermehrung der charakteristischen Zweige ständig fortsetzen. Dann erreiche man das Verharren im Jugendzustand ebenso, wie man es bei den aus Japan eingeführten Gartenformen fände, die seit undenklichen Zeiten dort künstlich erzogen und stets nur auf diesem Wege fortgepflanzt worden seien. Sämlingsaufspaltungen in den Nachkommenschaften von *Chamaecyparis pisifera squarrosa* stellte auch MICHAELIS (1951) fest, jedoch ebenfalls ohne daraus Folgerungen für die Frage der Fixierung von Jugendformen zu ziehen.

WOYCICKI (1954) war dann, soweit ich dies feststellen konnte, der erste, der auf Grund des Ausgangs seiner Versuche zu der Vermutung kam, ja als sicher unterstellte, daß *Retinispora*-Formen nichts anderes seien als vegetative Vermehrungen von sogenannten „Sports“ oder solcher Sämlinge, die auf Grund ihrer Veranlagung in der „juvenile form“ verharren. Den experimentellen Nachweis dieser Vorstellung mußte WOYCICKI allerdings noch schuldig bleiben. Auch SCHAFFALITZKY (1959) hält die Jugendformen auf Grund seiner Literaturstudien als aus erblicher Variation oder Mutation hervorgegangen. PASSECKER (1959/60) schließlich kommt auf Grund seiner Versuche zur gleichen Vermutung. Er ging das Problem als erster durch Stecklingsvermehrung und gleichzeitige weitere Beobachtung der Sämlinge an, ohne daß ihm allerdings der letzte

Beweis gelang. Er fand, daß Stecklinge von 2jährigen *Chamaecyparissämlingen*, die noch in der jugendlichen Form verharrten, sich in ihrer Entwicklung erwartungsgemäß gleich verhielten wie die Sämlinge, und hält es für denkbar, daß sich unter seinen Sämlingen auch Individuen finden, die dauernd nur benadelte Sprosse entwickeln. Er fährt wörtlich fort: ... „man kann mit Sicherheit annehmen, daß auch die durch Stecklingsvermehrung gewonnenen Nachkommen solcher Individuen dauernd in der benadelten Form verbleiben“.

Eigene Experimente

Daß WOYCICKI (1954) und PASSECKER (1959/60) die richtige Lösung für das Problem des Entstehens der Jugendformen gefunden hatten, bestätigt das Ergebnis von Experimenten, die ich durchführte, weil ich unabhängig von diesen die gleiche Vermutung hatte.

Der erste Versuch zeigte, daß sich 1768 Sämlinge, entstanden aus im Februar 1955 ausgesäten Samen einer frei abgeblühten normalen *Chamaecyparis pisifera* im Alter von 3 Monaten folgendermaßen unterschieden: 67% hatten bereits Seitentriebe, die entweder den Übergangsformen zugerechnet werden mußten oder auch schon die beschuppte Altersform darstellten, 20% besaßen nur den benadelten Mitteltrieb (Jugendform), 8% hatten nur die Kotyledonen mit einer Sproßknospe ausgebildet und 5% waren ohne Chlorophyll. Da nur die Sämlinge mit Seitentrieben nach dem normalen cyclophysischen Entwicklungsgang dieser Art eine vom Primärsproß abweichende Benadelung aufweisen konnten, besagt dieses Ergebnis zunächst allerdings nur, daß bei den für diese Beurteilung allein brauchbaren 1184 Sämlingen mit Seitentrieben (67% von 1768 Stück) kein Verharren in der Jugendform stattgefunden hatte. Für eine Entscheidung darüber, ob sämtlichen Sämlingen dieser Nachkommenschaft die Befähigung zu diesem Verharren fehlte, hätte der Austrieb der Seitenknospen auch der übrigen Sämlinge (nur benadelter Mitteltrieb, nur Kotyledonen mit Sproßknospe) mit Ausnahme der bald absterbenden chlorophyllfreien Pflanzen abgewartet werden müssen. Da dieses Material aber mit für den nachfolgend dargestellten 2. Versuch benötigt wurde, war dies nicht möglich. Lediglich an einem für Kontrollzwecke gesondert gehaltenen Teil der gleichen Nachkommenschaft konnte die Entwicklung sämtlicher Sämlinge, insgesamt 345, verfolgt werden. Diese gingen im Laufe von 17 Monaten, nämlich bis zum Oktober 1956, sämtlich in die Altersform oder in eine Form über, die sich kaum von dieser unterscheiden ließ. Es ist daher der Schluß berechtigt, daß auch die gesamte Nachkommenschaft des ersten Versuches, mit den Kontrollpflanzen also insgesamt 2113 Stück, keine Sämlinge enthielt, die befähigt gewesen wären, später benadelte Sprosse auszubilden. Die zunächst beobachteten geringen Abweichungen von der beschuppten Altersform verloren sich nach und nach. Im Jahre 1961 waren nur noch Pflanzen mit einwandfrei beschuppten Trieben vorhanden. Bei den zu Beginn beobachteten Abweichungen dürfte es sich wohl lediglich um eine für diese Baumart charakteristische Variabilität der Benadelung handeln, die vielleicht zudem jahrgangsweise als Folge einer Interaktion zur Umwelt mehr oder weniger ausgeprägt ist.

Volle Klarheit konnte aber nur ein Stecklingsversuch in Verbindung mit der weiteren Beobachtung der zur Stecklingsentnahme verwendeten Sämlinge ergeben. Entsprechend meiner Vermutung wurde mit Material des ersten Experimentes ein solcher Versuch etwas umfangreicher

angelegt, als dies für die Widerlegung der BEISSNERSchen Vorstellung nötig gewesen wäre. Von den 1768 Sämlingen dieses ersten Versuches eigneten sich hierfür 1038. Alle übrigen wiesen nicht die für eine Stecklingsbewurzelung erforderlichen Triebblängen auf. Es wurden insgesamt 2292 Stecklinge abgenommen, gesteckt und neu bewurzelt, und zwar sowohl die benadelten Hauptsprosse als auch die an diesen und aus deren Adventivknospen gebildeten bereits beschuppten Seitentriebe I. und II. Ordnung. Die Untersuchung 3 Monate nach der Stecklingsentnahme zeigte, daß sich keiner der Sämlinge in seiner weiteren Entwicklung nach der Stecklingsentnahme von den zugehörigen Stecklingen unterschied, und daß es auch keinen unter den zur Stecklingsgewinnung herangezogenen 1038 Sämlingen gab, dessen vegetativen Abkömmlinge in der Form der Primärbenadelung oder in einer von der späteren Schuppenform abweichenden Art der Benadelung verharrt hätten. Sämtliche bewurzelten Stecklinge und sämtliche Sämlinge zeigten das gleiche Bild wie der geschilderte Kontrollversuch: Immer wenn neue Triebe gebildet wurden, zeigten diese schon nach 3 Monaten die Altersform oder es waren doch wenigstens die Spitzen dieser Triebe bereits nicht mehr benadelt sondern beschuppt.

Im einzelnen entstanden bei unseren Versuchen 5 verschiedene Gruppen, in die sich die insgesamt 2292 Stecklinge, von denen 1072 neue Triebe bildeten, einordnen lassen:

- 144 Stecklinge (Hauptsprosse), entnommen von 144 Stück 8 Wochen alten Sämlingen ohne Seitenknospen. 46 der Stecklinge bildeten neue Triebe.
- 484 Stecklinge (Hauptsprosse), entnommen von 484 Stück 8 Wochen alten Sämlingen ohne Seitenzweige. 103 der Stecklinge bildeten neue Triebe.
- 105 Stecklinge, entnommen von 28 Stück 6 Monate alten Sämlingen, denen 3 Monate nach der Aussaat sämtliche Knospen amputiert worden waren. Es wurden sowohl die neu gebildeten Haupttriebe (28) als auch die in verschiedener Sproßhöhe regenerierten Seitentriebe I. Ordnung (77) gesteckt. Von den Haupttrieben bildeten nur 5, von den Seitentrieben 6 neue Triebe.
- 729 Stecklinge, entnommen von 169 Sämlingen 3 Monate nach der Aussaat. Es wurden die Hauptsprosse (169) sowie die Seitentriebe I. Ordnung aus verschiedenen Sproßhöhen gesteckt (560). Von den Hauptsproßstecklingen trieben 159, von den Seitentrieben 138 aus.
- 830 Stecklinge, entnommen von 63 Sämlingen 4 Monate nach der Aussaat. Es wurden die Hauptsprosse (63), die Seitentriebe I. Ordnung (345) und II. Ordnung (767) gesteckt, von denen insgesamt 615 neue Triebe bildeten.

Es zeigt sich also, daß auch nicht die Entnahme von Stecklingen an bestimmten Insertionsstellen des Sämlings und der Zeitpunkt der Stecklingsentnahme zur Fixierung der für *Chamaecyparis* typischen Jugendformen oder richtiger gesagt zur Fixierung der Triebbildung mit Primärbenadelung zu führen vermag.

Um jedoch zu beweisen, daß das nicht zu bestreitende Vorhandensein von vegetativ hergestellten sogenannten Jugendformen bei den Cupressineen entweder eine Folge des Vorkommens derartiger Typen in Mendelspaltungen oder des Auftretens von Sproßmutanten an normalen Pflanzen ist, daß also das Vorkommen solcher Typen unter Stecklingen mit der vegetativen Vermehrung von Sämlings- oder Sproßmutanten zu erklären ist, mußte nach Material gesucht werden, in oder an dem derartigen Mutanten vorhanden waren. Dies war auch der Gedanke von

PASSECKER (1959/60). Er machte daher einen Versuch mit einer Nachkommenschaft von *Chamaecyparis pisifera squarrosa* und fand an diesem Material, wie bereits dargestellt, zwar noch nicht die volle, wohl aber die an Sicherheit grenzende Bestätigung dieser Vermutung.

Da unter den Nachkommen der in dem oben dargestellten Versuch von 1955 verwendeten *Chamaecyparis pisifera* keine derartigen Aufspaltungen aufgetreten waren, konnte dieser Beweis damals auch von meiner Seite nicht erbracht werden. Erst ein Stecklingsversuch mit der Nachkommenschaft einer im hiesigen Arboretum stehenden *Chamaecyparis pisifera plumosa aurea* (Abb. 1) erbrachte den einwandfreien experimentellen Nachweis für die Richtigkeit der Lösung des Problems durch WOYCICKI (1954) und PASSECKER (1959/60). Diese Wuchsform von *Chamaecyparis pisifera* hatte im Herbst 1960 reichlich Zapfchen ausgebildet. Da der Baum isoliert von anderen *Chamaecyparis*-vorkommen steht, mußte angenommen werden, daß die wenigen in den Zapfchen enthaltenen vollen Samen durch Selbstbefruchtung entstanden waren und daß darum die aus ihnen hervorgehende Nachkommenschaft in einem zur Klärung unseres Problems ausreichenden Maße Aufspaltungen enthielt.



Abb. 1. — Mutterbaum *Chamaecyparis pisifera plumosa aurea*.

Die Aussaat erfolgte im Gewächshaus. Um das Risiko der Anzucht wie auch der späteren Stecklingsbewurzelung möglichst klein zu halten, wurden 6 zeitlich aufeinanderfolgende Aussaaten in der Zeit vom Beginn des Januar bis zum Ende des Februar 1961 durchgeführt. Sobald die Sämlinge nach Beendigung des Kotyledonenwachstums nochmals einen 3 bis 4 cm langen Hauptspöß gebildet hatten, was im allgemeinen 4 bis 5 Monate nach der Aussaat der Fall war, wurde dieser Hauptspöß kurz oberhalb der untersten Seitenknospen abgeschnitten und gesteckt (Steckling 1). Ein Teil der Sämlinge erreichte nicht das für die Stecklingsentnahme erforderliche Höhenmaß. Sie starben überdies im Laufe der Zeit meist ab, so daß angenommen werden kann, daß es sich um nicht lebensfähige Mutanten handelte. Bei 125 Sämlingen war die Entnahme von Stecklingen möglich. Die couperten Sämlinge wurden parallel zu den zugehörigen, bewurzelten Stecklingen weiter beobachtet. Wenn möglich, wurde später dann auch noch einer der an diesen Sämlingen sich neu bildenden Ersatzsprosse abgeschnitten und bewurzelt (Steckling 2). Sämt-

liche frisch gesteckten Triebe gehörten der benadelten Form an. Es waren also bei dieser Aussaat im Gegensatz zu der für die beiden ersten Versuche verwendeten Nachkommenschaft auch aus kurz oberhalb des Kotyledonen sitzenden Seitenknospen der couperten Sämlinge nochmals benadelte Formen entstanden. Auf eine Absteckung von Seitentrieben mußte wegen der Kleinheit des Materials verzichtet werden. Dies konnte auch ohne Gefährdung der Aussagekraft dieses Versuchs geschehen, weil die beiden ersten Versuche bereits einwandfrei gezeigt hatten, daß aus derartigen Seitentrieben niemals Jugendformen entstanden waren. Nach Überwinterung im Freien wurden am 9. Mai 1962 die überlebenden Sämlinge, die vor der Überwinterung aus den Seitenknospen neue benadelte Triebe ausgebildet hatten, und die bewurzelten Stecklinge, die lediglich einen nicht bonitierbaren kurzen, aber abgeschlossenen 1. Höhentrieb aufwiesen, nochmals umpflanzt. Nach Abschluß der sich nunmehr bildenden neuen Höhentriebe wurden sie am 15. Oktober 1962 hinsichtlich ihrer Wuchsformen bonitiert. Die Bonitur bezog sich auf den jeweils zuletzt gebildeten Trieb. Dies war bei den Sämlingen und den Stecklingen 1 also der 3. Trieb nach Abschluß des Kotyledonenwachstums (am Ende des Aussaatjahres 1961 hatten sie als Folge der Gewächshauskultur bereits den 2. neuen, wenn auch nur sehr kurzen, Trieb gebildet). Bei den Stecklingen 2 war es sogar schon der 4. Trieb, weil die Ersatzknospen ohne die Amputation des Mitteltriebes ja normalerweise erst später Triebe entwickelt hätten. Durch die geschilderte Behandlung war bereits im Herbst 1961 der 2. und 3. (sehr kurze) Trieb gebildet worden.

Bei dem größten Teil der Pflanzen waren sämtliche der zahlreichen an den verschiedensten Stellen neu gebildeten Triebe ausschließlich benadelt. Nur bei einem kleineren Teil waren besonders die letzten Enden der Triebe bereits einwandfrei beschuppt. Jedoch waren auch bei diesen Pflanzen die meisten tiefer sitzenden Triebe noch benadelt. Bei der Bonitur wurde so verfahren, daß alle Pflanzen mit Alterstriebe, gleich in welcher Häufigkeit, als Altersformen (A), alle übrigen als Jugendformen (J) bezeichnet wurden. Insgesamt blieben 97 Klone am Leben. Sie zeigten am Bonitierungsstag, dem 15. Oktober 1962, die erhoffte starke Aufspaltung nach verschiedenen Benadelungsformen: 81 Klone waren benadelte Jugendformen, 16 normale Altersformen. Da über die Hälfte dieser Klone, nämlich 57, außer aus dem Sämling wenigstens noch aus einem Steckling bestanden, konnte dieses Material für eine Klärung des vorliegenden Problems herangezogen werden. Das Ergebnis entspricht der Erwartung. Es traten bis zum 15. Oktober 1962 keine intraklonalen Unterschiede in der Benadelungsform auf (Abb. 2), und es sind auch bis zum Abschluß dieser Arbeit keine solchen Unterschiede beobachtet worden. 9mal besteht der ganze Klon aus Altersformen, 48mal aus Jugendformen (Tabelle 1). Für 9 Klone, bei denen auch der Steckling 2 vorhanden war, bedeutet dies zugleich, daß sich auch später gebildete Sprosse von den vorhergebildeten in der Eigenschaft Benadelungsweise nicht unterscheiden. Denn die aus den belassenen Seitenknospen des Sämlings entstandenen neuen Sprosse trugen ja an ihrer Spitze bereits Knospen für den nächstjährigen Austrieb und dieser wurde bonitiert. Die Sorgfalt der Durchführung des Experimentes*) fand üb-

*) Diese Arbeiten oblagen meinen Assistentinnen Fräulein Dr. ILLIES und Fräulein NEVE. Ein Teil der Stecklingsbewurzelungen wurde in der Wächtersbacher Zweigstelle des Institutes ausgeführt, wofür ich Herrn Dr. HEITMÜLLER auch an dieser Stelle danke.



Abb. 2. — Oben: Sämling 28 (links) mit zugehörigem Steckling 1 (rechts). Beide Pflanzen besitzen ausschließlich benadelte Triebe. — Unten: Sämling 27 (links) mit zugehörigem Steckling 1 (rechts). Beide Pflanzen besitzen die beschuppten Triebe der Normalform.

rigens eine Kontrolle darin, daß die Sämlinge in der Farbe ihrer Benadelung stark variierten (grüne, gelbliche, rötliche Nadeltönung), so daß Sämlings- und Stecklingsverwechslungen zwischen verschiedenen Klonen ohne Schwierigkeiten zu erkennen gewesen wären.

Tabelle 1

Anzahl der verklonten Sämlinge*)	Typ des Austriebes**)		
	der am Sämling belassenen Ne- bentriebsknospen	des Stecklings 1 (Hauptspieß des Sämlings)	des Stecklings 2 (neuer Seitenspr. d. coupiert. Säml.)
1	A	A	A
7	A	A	
1	A		A
6	J	J	J
41	J	J	
1	J		J

*) Bei jedem einzelnen dieser Sämlinge waren die in den Spalten 2 bis 4 angegebenen Benadelungsformen sowohl am Sämling selbst als auch an seinen zugehörigen Stecklingen entstanden.

**) A = beschuppte Altersform, J = benadelte Jugendform.

Es kann in Verbindung mit den anderen beiden Versuchen nach dem Ausgang dieser Untersuchungsserie daher kein Zweifel mehr bestehen, daß durch Entnahme und Wiederbewurzelung des ersten Sämlingstriebs oder der Seitentriebe von der Basis des Primärsprosses (Steckling 2) oder auch von späteren Seitentrieben nur dann benadelte Pflanzen erzeugt werden können, wenn der Sämling eine Mutation darstellte, die auch als Sämlingspflanze in dieser mutierten Form weitergewachsen wäre. Die von BEISSNER beschriebene Art der Fixierung von Jugendformen gibt es nicht.

Dieses Experiment bezieht sich zwar lediglich auf den Nachweis der Richtigkeit der von WORCICKI (1954) und PASSECKER (1959/60) geäußerten Überzeugung hinsichtlich der Entstehung sogenannter Jugendformen durch Bewurzelung der noch benadelten ersten Haupt- und Nebensprosse von Sämlingen, wenn diese selbst eine entsprechende Mutation darstellten, es entbindet aber gleichzeitig infolge seiner Eindeutigkeit von der Notwendigkeit, nun auch noch zu prüfen, ob Jugendformen dadurch entstehen könnten, daß an normalen Pflanzen auftretende benadelte

Sproßmutanten nach Stecklingsbewurzelung oder Pfropfung in der gleichen Weise weiter wachsen, wie sie dies ohne Abtrennung von ihrer Ursprungsstelle getan hätten. Die früher häufig geäußerte Verwunderung darüber, daß in solchen Fällen gelegentlich ein erneutes „Zurückschlagen“ in die Form des nichtmutierten Typs erfolgt, ist inzwischen in diesem Zusammenhang ohne Aussagewert geworden. Sie war lediglich aus der damaligen Unkenntnis über das Geschehen des Mutierens überhaupt verständlich. Wird der mutierte Sproß einer Pflanze mit der Neigung zu gelegentlicher Rückmutation gepfropft oder durch Stecklinge vermehrt, so entsteht selbstverständlich eine neue Pflanze mit der gleichen Neigung. Solche Fälle von Veranlagung zur Rückmutation sind inzwischen allgemein bekannt geworden. Bei *Picea abies* beschrieb ich bereits an einer zwergigen Sämlingspflanze das Rückmutieren in eine mehr normale Form (LANGNER 1954). Weitere Fälle konnten im Rahmen des zu anderen Zwecken seit Jahren laufenden Pfropfprogramms festgestellt werden, von denen der folgende mitgeteilt sei:

Von einer aus Samen entstandenen Fichte, die dadurch von der Norm abweicht, daß an normalen Trieben in großer Regelmäßigkeit auch zwergig wachsende Sprosse gebildet werden, wodurch ein ganz charakteristischer Gesamthabitus entsteht, wurden sowohl Reiser von normalen wie auch von zwergigen Trieben gepfropft. In beiden Fällen entwickelten die Pfropflinge den Habitus des Ausgangsbaumes (Abb. 3). Beiden Triebarten war also die Veranlagung zum Mutieren und Rückmutieren gemeinsam und nur diese gemeinsame Veranlagung konnte fixiert werden.

Diskussion

Es bedarf keines besonderen Hinweises, daß das bei *Chamaecyparis* gefundene Ergebnis auch für die anderen Cupressineen, bei denen Jugendformen beschrieben wurden, Gültigkeit besitzt. Eine Fixierung bestimmter, während eines kürzeren oder längeren Wachstumsverlaufes erreichter topo- oder cyclophysischer (periphyischer) Formausprägungen auf vegetativem Wege ist offenbar nicht möglich. Sie kann daher auch keinen Beitrag zur Altersphasentheorie (ROHMEDEY 1957) oder zur Theorie der Fixierbarkeit altersmäßig bestimmter Wachstumsabläufe bei Bäumen (HERRMANN 1961) liefern.

Die Fixierbarkeit wird allerdings gelegentlich vorge-
täuscht sein können, wenn der vegetativ vermehrte Sproß das Endstadium der periphyischen Entwicklung darstellt, und wenn als Folge einer Veranlagung zur Irreversibilität eine Umstellung auf vorangegangene Stadien nicht stattfindet. Ein solcher Fall dürfte bei dem bekannten Beispiel der Araucarie vorliegen (VÖCHTING 1904). Hier handelt es sich offenbar um den von WADDINGTON (1957) diskutierten „canalised path to alternative end-stades“. Auch dieser Vorgang steht selbstverständlich unter genetischer Kontrolle und beruht offenbar auf Regelungs- und Steuerungsvorgängen (MITTELSTAEDT u. a. 1956), die ihre Basis in einem Zusammenwirken von Zellkern und Zellplasma besitzen (BRINK 1962). Mit der Vorstellung einer Strategie der Gene und dem Ablauf biochemischer Vorgänge (WADDINGTON 1957) ist es aber natürlich ebenso vereinbar, daß sich verschiedene Entwicklungsphasen ohne oder mit Übergängen aneinanderreihen und gegebenenfalls auch wieder rückläufig gebildet werden. Die Herauslösung einer Phase aus dem allgemeinen Verband einer Pflanze bedeutet aber sicherlich immer, daß der veranlagungsmäßig mögliche weitere Ablauf mit herausgelöst

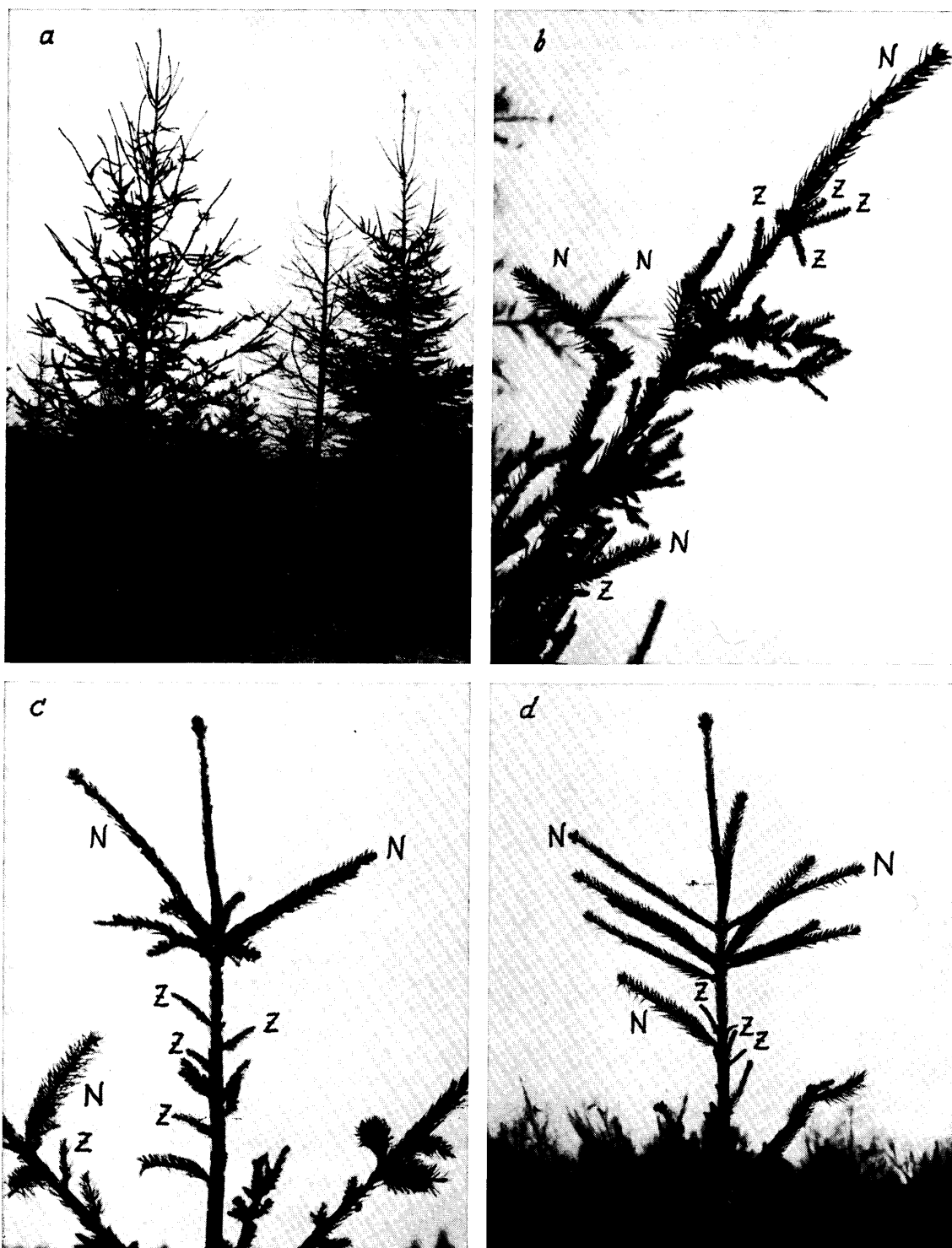


Abb. 3 a. — Links: Fichte, deren Phänotyp durch regelmäßig wechselnd gebildete normale und zwergige Triebe geprägt ist. Rechts: Normale gleichalte Fichte zum Vergleich. — Abb. 3 b. — Zweig des abweichenden Phänotyps (a links) mit normalen (N) und zwergigen (Z) Trieben. — Abb. 3 c. — Pfropfling vom normalen Reis (b : N). — Abb. 3 d. — Pfropfling vom zwergigen Reis (b : Z). Es besteht kein Unterschied zwischen c und d. An beiden Pfropflingen werden, wie beim Ausgangsbaum (a links), normale (N) und zwergige (Z) Triebe gebildet.

wird. Ist ein solcher weiterer Ablauf veranlagungsmäßig nicht möglich, wie etwa bei der von uns untersuchten Jugendformmutation bei *Chamaecyparis*, dann wird durch die Stecklingsvermehrung eine Fixierung etwa der benadelten Primärspießform einer nicht mutierten Pflanze nur vorgetäuscht. Die vegetative Vermehrung eines solchen Triebes einer nicht mutierten Pflanze kann in Wirklichkeit den normal bevorstehenden Ablauf morphologischer Ver-

änderungen nicht verhindern. Es bereitet bei Berücksichtigung informationstheoretischer Überlegungen kaum Schwierigkeiten, die verschiedensten Erklärungsmöglichkeiten für das Entstehen und Ausbleiben derartiger Entwicklungsabläufe zu finden, worauf aber im Rahmen dieser Arbeit nicht eingegangen werden soll.

Ähnliche Entstehungsursachen wie für die Jugendformen der Cupressineen dürften auch für die aus Japan

stammenden Koniferenzwergbäumchen in Frage kommen. Bei ihnen soll es sich um zwergig wachsende Ernährungskrüppel handeln, die durch jahrzehntelange Mißhandlung dazu gebracht wurden, diesen zwergigen Krüppelwuchs anzunehmen (KLEINSTÜCK 1925). Möglicherweise wurden aber wohl lediglich zwergig wachsende Mutanten unbeachtet ausgelesen, worauf auch schon die Schilderung KLEINSTÜCKs über das von den Japanern verwendete Ausgangsmaterial schließen läßt (Auslese von Umweltkrüppeln). Eine solche Selektion ist aber auch ohne diese Darstellung leicht vorstellbar, wenn man die naheliegende Annahme macht, daß die vorgenommenen Mißhandlungen umfang- und eingriffsmäßig anteilmäßig am geringsten bei bereits von Natur aus unwüchsigen Mutanten sein werden. Dann würden diese Mutanten die größeren Aussichten haben zu überleben als normal wachsende Typen. Ebenso bestünde die Möglichkeit, daß durch die Art der von KLEINSTÜCK mitgeteilten Düngerbeigaben (Raps- und Ölkuchen), die vielleicht auch bei der Samenkeimung oder ersten Keimlingsentwicklung verwendet wurden, eine mutative Wirkung erzielt und dadurch mixoploide, krüppelig wachsende Pflanzen entstanden, wie sie schon bei verschiedenen Holzarten durch Colchizinbehandlung experimentell hergestellt worden sind. Weitere Untersuchungen hierzu wären erwünscht.

Zusammenfassung

1. Es wird für *Chamaecyparis pisifera* experimentell nachgewiesen, daß es keine Fixierung von Jugendformen im Sinne BEISSNERs gibt, sondern daß WOYCICKI (1954) und PASSECKER (1959/60) Auffassung zu Recht besteht: Abgeschnittene Triebe mit nadelförmigen Blättern ergeben nach Bewurzelung nur dann Pflanzen mit weiterhin benadelten Trieben, wenn diese auch ohne Abtrennung und Wiederbewurzelung diese Benadelungsform beibehalten hätten. Es handelt sich dann um die vegetative Vermehrung von entsprechend mutierten Sämlingen. In allen anderen Fällen wird auch bei den vegetativen Abkömmlingen wie beim zugehörigen Sämling die beschuppte Form gebildet.
2. Es wird diskutiert, daß offenbar Anfangs- oder Zwischenstadien einer aufeinanderfolgenden Stadienreihe, ganz allgemein zeitlich begrenzte Entwicklungsstadien, auf vegetativem Wege nicht fixiert werden können, sondern lediglich ganze nach dem Zeitpunkt der vegetativen Vermehrung liegende Entwicklungsabläufe. Ein Beispiel hierfür bei *Picea abies* wird mitgeteilt.
3. Die neueren Erkenntnisse über Regelungs- und Steuerungsvorgänge lassen erkennen, daß es durchaus Erklärungsmöglichkeiten für das Zustandekommen oder Ausbleiben derartiger Entwicklungsabläufe gibt.
4. Es werden Untersuchungen zur Klärung der Entstehung der aus Japan stammenden Koniferenzwergbäumchen angeregt, und es wird die Vermutung geäußert, daß auch diese Krüppel wie die Jugendformen von *Chamaecyparis* Mutanten darstellen.

Summary

Title of the paper: *The origin of so-called juvenile forms in Chamaecyparis.*

1. Experimental evidence is presented to show that in *Chamaecyparis pisifera* there is no fixation of juvenile forms in the sense of BEISSNER, but supporting the opinion of WOYCICKI (1954) and PASSECKER (1959/1960). Cuttings bearing needle-like leaves develop, after rooting, into

plants with needle-bearing shoots only if they retain this type of foliage when left on the parent tree. This therefore represents vegetative propagation of seedlings which have mutated for this character. In all other cases, scale-like leaves develop in both the ramets and the ortet.

2. Obviously initial or intermediate stages of a series or, more generally speaking, stages of development set in time cannot be fixed by vegetative propagation. This is possible only with the total processes of development which would have taken place in the cutting if left on the parent tree. An example of this is given in *Picea abies*.
3. Recent knowledge concerning the processes of regulation and control indicate possibilities for explaining the occurrence or failure of such developmental processes.
4. Investigations into the origin of dwarfed conifers from Japan are suggested; it is presumed that these dwarfs are also mutants like the juvenile forms in *Chamaecyparis*.

Résumé

Titre de l'article: *Origine des formes soi-disant juvéniles de Chamaecyparis.*

1. L'expérience a prouvé que chez *Chamaecyparis pisifera* il n'y a pas de fixation des formes juvéniles comme le pense BEISSNER, ce qui confirme l'opinion de WOYCICKI (1954) et de PASSECKER (1959/1960). Les boutures portant des feuilles aciculaires se transforment, après formation des racines, en des plants à pousses portant des feuilles du même type, seulement s'ils conservent ce type de feuillage quand on les laisse sur l'arbre mère. Cela représente donc une propagation végétative de semis qui ont muté pour ce caractère. Dans tous les autres cas, des feuilles en forme d'écaillés se développent à la fois dans les ramets et dans les ortets.
2. Il est certain que les stades initiaux ou intermédiaires d'une série ou, plus généralement, les stades de développement dans le temps ne peuvent être fixés par propagation végétative. Ceci n'est possible qu'avec toutes les étapes successives de développement qui se seraient produites chez la bouture si on l'avait laissée sur l'arbre mère. Un exemple est donné dans le cas de *Picea abies*.
3. Des connaissances récentes concernant les étapes de régulation et de contrôle indiquent des explications possibles de l'existence ou de l'absence de tels types de développement.
4. Des recherches sur l'origine de conifères nains au Japon sont conseillées; on suppose que ces éléments nains sont aussi des mutants comme les formes juvéniles chez *Chamaecyparis*.

Literatur

- BEISSNER, L.: Beobachtungen über ächte und falsche *Chamaecyparis* (*Retinospora*). Regels Gartenflora 1879, S. 109—116. — BEISSNER, L.: Über Jugendformen von Pflanzen, speziell von Coniferen. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 1888, 6, p. LXXXIII—LXXXVI. — BEISSNER, L.: Jahres-Versammlung zu Dresden 1899. Mitt. dtsch. dendrol. Ges., 1899—1902, 2. Aufl. 1910. 1899, 7. Aug. S. 3. — BEISSNER, L.: Interessantes über Coniferen. Mitt. dtsch. dendrol. Ges. 1899—1902, 2. Aufl. 1910. 1900, 201—213. — BEISSNER, L.: Handbuch der Nadelholzkunde. 2. Auflage. Berlin, Paul Parey 1909, S. 498—500. — BRINK, R. A.: Phase change in higher plants and somatic cell heredity. The Qu. Rev. of Biology 37, 1—22 (1962). — CARRIÈRE, É.-A.: Traité général des Conifères I, 1867, 120—143, Paris. — DRUDE, O.: Kulturversuche über Variation und Mutation. Verh. d. Ges. dtsch. Naturf. u. Ärzte, 2. Teil, 1. Hälfte, S. 192—195, 1904. — FERRÉ, Y. DE et ROUANE, P.: Formes horticoles de *Thuja* et de *Chamaecyparis*. Bull. de la

Soc. d'histoire naturelle de Toulouse. T. 95, Fasc. 3—4 pp. 287—302, 1960. — HERRMANN, S.: Wachstumsuntersuchungen an vegetativ vermehrten Bäumen sowie über ein Verfahren zur Gewinnung schnellwüchsiger Forstpflanzen. Allg. Forst- u. Jgdz. 132, 196—203 (1961). — KLEINSTÜCK, M.: Holz und Holzpflege bei den Japanern. Mitt. dtsh. dendrol. Ges. 1925, S. 312—313. — LANGNER, W.: Rückmutation bei Zwergfichte. Z. Forstgen. 3, 138—139 (1954). — MICHAELIS, P.: Über die Jugendform der Nachkommen von *Chamaecyparis pisifera* f. *squarrosa* und f. *typica* und ihre Stabilität. Deutsche Baumschule 3, 219—221 (1951). — MITTELSTAEDT, H.: Regelungsvorgänge in der Biologie. Beihefte zur Regelungstechnik. Oldenbourg, München 1956. — MOLISCH, H.: Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärtnerei. 3. Aufl. Gustav Fischer, Jena 1920. — NEGER, F. W. / MÜNCH, E.: Die Nadelhölzer. Sammlung Göschen Bd. 355. Vierte Aufl. bearb. v. BR. HUBER. Walter de Gruyter u. Co., Berlin 1952. — PASSECKER, F.: Die Entwicklungsphasen der Gehölzpflanzen und

ihre praktische Bedeutung. Veröff. Kärntner Landesinst. angew. Pflanzensoziol. Klagenfurt 1954, 1. 88—102. — PASSECKER, F.: Gibt es eine Fixierung von „Jugendformen“ im Sinne Beijers? Mitt. dtsh. dendrol. Ges. 61, 45—49 (1959/60). — ROHMEDEK, E.: Das Problem der Alterung langfristig vegetativ vermehrter Pappelklone. Forstw. Centralbl. 75, 380—407 (1956). — ROHMEDEK, E.: Altersphasenentwicklung der Waldbäume und Forstpflanzenzüchtung. Silv. Gen. 6, 136—142 (1957). — SCHAFFALITZKY DE MUCKADELL, M.: Investigations on aging of apical meristems in woody plants and its importance in silviculture. Kandrups og Wunsch's Bogtrykkeri, København 1959. — VÖCHTING, H.: Über die Regeneration der *Araucaria excelsa*. Jb. wiss. Bot. XL, 1, 1904, S. 144. — WADDINGTON, C. H.: The strategy of the genes. George Allen and Unwin Ltd., London 1957. — WOYCICKI, ST.: On the origin of the *Retinospora* forms in *Thuja*, *Biota* and *Chamaecyparis*. Acta Soc. Botan. Poloniae Vol. XXIII Nr. 3, 1954, pp. 443—448.

Abies Karyotype Analysis¹⁾

By FRANÇOIS MERGEN and JEFFERY BURLEY
Yale University, School of Forestry
New Haven, Connecticut, U. S. A.

(Received for publication August 9, 1963)

Members of the genus *Abies* are found throughout the northern hemisphere and comprise over 40 species. Although of considerable importance commercially, little work has been done on the genetics of this group, especially on their phylogenetic and cytological relationships. Various aspects are currently under investigation at the Yale School of Forestry and results on treatment with colchicine (MERGEN and LESTER, 1961 b), and phenological and cytological studies (MERGEN and LESTER, 1961 a) have been published.

In a recent publication, KLAHN and WINIESKI (1962) presented a crossability pattern based on extensive natural and artificial hybridization but they did not discuss the cytological aspect of their hybrids. In 1933, SAX and SAX published camera lucida drawings of metaphase stages in the female gametophyte tissue of *Abies cephalonica* and *Abies concolor*. In both these species five of the 12 chromosomes are heterobrachial while the others are approximately isobrachial. MEHRA and KOSHOO (1956) found a similar condition for *Abies pindrow* and they observed that two of the isobrachial chromosomes bore subterminal secondary constrictions. For their determinations they used root tips of germinating seed that were pre-treated with colchicine, α -bromonaphthalene or 8-oxyquinoline. Although they took actual measurements in some critical cases to determine the morphology of the chromosomes, they gave no indication of the differential quantitative effect of the chemical pre-treatments. The examination of meiotic chromosomes of four species during microsporogenesis showed that three chromosomes of one of the species (*Abies sachalinensis*) had distinct satellites (MERGEN and LESTER, 1961 a).

With the exception of one instance, all of the reports on chromosome numbers give the value as $n = 12$, with 24 chromosomes in the sporophytic tissue. The only report of a natural polyploid *Abies* is by KANEZAWA (1949); he examined the chromosome number in three twin seedlings of *Abies firma* and two of them possessed 24 chromosomes while one seedling appeared tetraploid with 48 chromosomes.

Artificial polyploidy after treatment with colchicine has been induced in nine species of *Abies* (MERGEN and LESTER, 1961 b) but none of these seedlings survived for any considerable time after the treatment.

Because the chromosomes in the *Pinaceae* are long and have a tendency to become tangled up it is desirable to treat the dividing cells so as to shorten and separate the chromosomes for study. Previous published chromosome studies used a variety of methods and reagents to obtain better metaphase plates, but none of these reports presented quantitative estimates of the variation caused by these treatments.

The purpose of this study was to determine the karyotypes for several species of *Abies* and to observe the differential effects of several chemical treatments on chromosome size and structure.

Materials and Methods

1. Karyotype. For the karyotype analysis, female gametophyte tissue was used from cones collected during the early part of July, 1959. The fir trees that were used are growing in the George P. Brett Pinetum of Yale University, at Fairfield, Connecticut, and the following species were sampled: *Abies alba* MILL., *Abies* \times *Borisii-regis* MATTF., *Abies cephalonica* var. *Apollinis* (LINK) BEISS., *Abies firma* SIEB. & ZUCC., *Abies lasiocarpa* (HOOK.) NUTT., and *Abies nobilis glauca* BEISS. The ovules were dissected out in the field and placed in either FAA or modified NAWASHIN's fixative. They were placed under vacuum overnight to insure good penetration of the fixative.

After hydrolysis in either IN HCl, or in 1 : 1 95% ETOH and concentrated HCl, the cells were squashed in BELLING's iron acetocarmine. Staining with crystal violet was also tried but with little success. After staining, the cover slips were sealed to the slide with paraffin to retard drying of squashed cells. Camera lucida drawings ($\times 1250$) were prepared of a minimum of four complete metaphase plates per species. These drawings were projected at $\times 4$, and the length of the chromosomes was measured with a mapping wheel with an accuracy of ± 0.25 mm on the projected enlarged drawing. Translated into absolute units, this in-

¹⁾ This study was supported by a grant from the National Science Foundation for research in forest genetics (G-8891). Laboratory assistance by Mrs. L. PIERCE SCANLON is acknowledged.