

Zusammenfassung

Die Nachkommen eines aufgrund des Pollens als mixoploid vermuteten Mutterbaumes der Schwarzerle lassen verschiedene Abnormitäten erkennen. So sind unter den Keimlingen nur 14% normal ausgebildet.

Die Keimlinge wurden aufgrund der Ausbildung des 1. Laubblattes vorsortiert. Die Messung der Pflanzengröße im Sommer des ersten Jahres (Alter 4 Monate) ergab eine zweigipfelige Kurve, was auf eine Aufspaltung derart hinweist, daß ein Großteil der Pflanzen im Wachstum stark zurückbleibt. Die kleinen Pflanzen gingen später zu Grunde.

Die verbliebenen großen Pflanzen erwiesen sich aufgrund der Spaltöffnungslängen als fast durchwegs triploid, trotzdem blieben sie im Wachstum hinter den Kontrollpflanzen zurück. Von der Keimlingssortierung erwiesen sich fast alle verbliebenen spitzblättrigen Pflanzen als triploid, die rundblättrigen hingegen verhielten sich ähnlich den Kontrollen und zeigten auch normale Spaltöffnungslängen.

Die an den ein- und zweijährigen Pflanzen bestimmte Blattform ließ gleichfalls zwei Gruppen von Pflanzen erkennen, die sich im allgemeinen mit der Keimlingssortierung deckten; die Pflanzen mit ausgezogener Blattspitze zeigen große, die mit eingezogener Spitze normale Spaltöffnungen.

Die großen Pflanzen wurden gemeinsam mit den Kontrollpflanzen auf einer Versuchsfläche ausgepflanzt, erwiesen sich jedoch auch späterhin als nicht brauchbar; nach 7 Jahren blieb eine einzige als triploid anzusprechende Pflanze noch konkurrenzfähig.

Summary

The progenies of a black alder mother tree, that is supposed to be mixoploid, let see different abnormalities. So there are 14% only normally grown seedlings.

The seedlings were sorted by the formation of the first leaf. The measure of the plant height in July of the first year (4 months old) gave a two-peaked curve, showing to a splitting that a great deal of plants falls short of growth. These small plants died later.

The remaining big plants showed nearly all to be triploid by measuring the length of the stomatas, but all of them

grew slower than the control plants. The assortment of the pointed-leaved plants showed nearly all remaining plants to be triploid; the round-leaved plants remained similar to the control plants and showed normal length of stomata too.

The form of leaves — determined on one- and two-years plants — took cognisance of two groups of plants too, which were coincided with the seedlings-assortment; the plants with pointed leaf-peak showed great, those with pulled in leaf-peak normal length of stomatas.

The big plants together with the control plants were brought to a field trial, but they showed not to be available for longer time; 7 years later only one of the triploid plants was able to compete.

Literatur

- EIFLER, I.: Künstliche Polyploidieerzeugung bei *Picea abies* und *Betula verrucosa*. Z. Forstgen. 4, 1955. — HYUN, S. K.: Induction of polyploidy in pines by means of colchicine treatment. Z. Forstgen. 3, 1954. — ILLIES, Z. M.: Colchizinversuche an *Larix decidua* MILLER und *Picea abies* (L.) KARST. Z. Forstgen. 1, 1952. — JENSEN, H., and LEVAN, A.: Colchicine induced tetraploidy in *Sequoia gigantea*. Hereditas 27, 1941. — JOHNSON, H.: Cytological studies on diploid and triploid *Populus tremula* and crosses between them. Hereditas 26, 1940. — JOHNSON, H.: Cytological studies of triploid progenies of *Populus tremula*. Hereditas 28, 1942. — JOHNSON, H.: Progeny of triploid *Betula verrucosa* EHRH. Bot. Notiser (2) 1946. — JOHNSON, H.: On the C_0 and C_1 generation in *Alnus glutinosa*. Hereditas 36, 1950. — JOHNSON, H., och EKLUNDH, C.: Colchicine-behandling som metod vid växtförädling av lövträd. Svensk Papp. Tidn. 43—44, 1940. — LOEWEL, E. L., SCHANDER, H., und HILDEBRANDT, W.: Untersuchungen zur Entwicklung von Frühselektionsmethoden für die Apfelzüchtung. Züchter, 4. Sonderheft 1957. — MIROW, N. T., and STOCKWELL, P.: Colchicine-treatment of pine seeds. J. Heredity 30, 1939. — MÜNTZING, A.: The Chromosomes of a giant *Populus tremula*. Hereditas 21, 1936. — NILSSON-EHLE, H.: Über eine in der Natur gefundene Gigasform von *Populus tremula*. Hereditas 21, 1936. — SCHWANITZ, F.: Untersuchungen an polyploiden Pflanzen. IV. Zum Wasserhaushalt von diploiden und polyploiden Pflanzen. Züchter 19, 1948/49. — SCHWANITZ, F.: Untersuchungen an polyploiden Pflanzen. XII. Der Gigascharakter der Kulturpflanzen und seine Bedeutung für die Polyploidiezüchtung. Züchter 21, 1951. — SCHWANITZ, F.: Entwicklungsphysiologische Grundlagen der Frühdiagnose. Züchter, 4. Sonderheft, 1957. — WETTSTEIN, W., und HOLZER, K.: Vergleichende Untersuchungen an Schwarzerlen (*Alnus glutinosa*). Züchter 28, 1958.

Le développement des stomates chez le genre *Populus* au cours de l'accroissement des feuilles

Par C. MUHLE LARSEN

Institut de Populiculture, Union Allumettiere, Grammont, Belgique¹⁾

Intraduction

Les stomates qui forment les pores de l'épiderme des feuilles sont des unités très caractéristiques dans la structure des plantes. Leur fonction particulière et leur importance dans l'assimilation et la transpiration ont fait l'objet de nombreuses recherches et études appropriées.

Par suite de leur situation dans l'épiderme, les stomates peuvent facilement être mesurés et comptés. Les études sur des feuilles du genre *Populus* poursuivies régulièrement

a l'Institut de Populiculture depuis 1950 ont exclusivement utilisé cette méthode descriptive afin de rechercher des plants polyploides et d'ajouter quelques caractéristiques distinctives à la description usuelle des clones et des familles.

Etant donné que les études préliminaires démontrent des variations considérables dues partiellement à la constitution génétique des espèces et partiellement aux conditions du milieu dans lequel les feuilles ont vécu, il était nécessaire que les recherches dans ce domaine aient eu une ampleur inattendue.

Au cours des années écoulées, j'ai reçu du Prof. Dr. W. WETTSTEIN un bon nombre de feuilles des différents peupliers

¹⁾ Subsidies par l'Institut pour l'encouragement de la Recherche Scientifique dans l'Industrie et l'Agriculture (I.R.S.I.A.). L'étude suivante est dédiée au Prof. Dr. W. WETTSTEIN pour son 70ème anniversaire.

noirs et il a également mis à ma disposition un certain nombre de ses anciennes mesures de stomates qui sont utilisées ci-après.

Dès le début de nos recherches sur les stomates, la question des échantillonnages se posait, elle semblait être fortement liée à celle du développement des stomates au cours de l'accroissement des feuilles.

C'est donc le thème que je traite dans les pages suivantes en rendant hommage à mon Cher Confrère Prof. WETTSTEIN à l'occasion de son soixante-dixième anniversaire.

Méthodes de travail

Une procédure très simple a été adoptée pour la préparation du matériel nécessaire.

Des petits morceaux d'épiderme sont prélevés au moyen d'une lame de rasoir sur des feuilles fraîches ou sèches. Les coupes aussi minces que possible sont plongées dans l'alcool d'une concentration de 95% environ jusqu'au moment de l'examen. Elles sont alors déposées dans une goutte d'eau sur un porte-objet recouvert d'un couvre-objet et examinées sous le microscope sans aucune ajoute de produits colorants ou autres.

L'agrandissement utilisé était toujours de 430X. La longueur des stomates a été mesurée en utilisant un micromètre avec une unité, égale à 0.0035 mm. 100 stomates par préparation constituent la base de chaque valeur moyenne de longueur (L). La longueur a été choisie pour caractériser les dimensions des stomates car elle est moins influencée par leur état au moment de fixation (\pm ouverte) que la largeur. D'ailleurs un bon nombre de calculs faits sur la base des susdites mesures de WETTSTEIN le confirment nettement (voir tableau 1).

Tableau 1. — Comparaison entre les variations existant parmi les longueurs et les largeurs des stomates, selon des mesures requies du W. WETTSTEIN, 1961. Chacune des valeurs se base sur 100 mesures individuelles.

| Série n° | Longueur L ₁ | s _{L₁} | $\frac{s \times 100}{L_1}$ | Largeur L ₂ | s _{L₂} | $\frac{s \times 100}{L_2}$ |
|----------|-------------------------|----------------------------|----------------------------|------------------------|----------------------------|----------------------------|
| 428.3 | 10.15 | 0.90 | 8.8 | 6.15 | 0.98 | 15.9 |
| 424.4 | 11.15 | 0.90 | 8.1 | 6.25 | 0.75 | 12.0 |
| 427.4 | 11.00 | 1.00 | 9.1 | 6.70 | 0.85 | 12.7 |
| 428.4 | 11.30 | 1.13 | 10.0 | 7.00 | 0.80 | 11.4 |
| 218.4 | 11.70 | 0.90 | 7.7 | 7.10 | 0.90 | 12.7 |

Tableau 2. — Longueur des stomates relevée à 2 stades différents du développement d'une même feuille.

| Dénomination et n° des feuilles | | | | Premier examen | | Deuxième examen | | | |
|------------------------------------|--------|----|------|-------------------------------------------|-------------|-----------------|-------------------------------------------|-------------------------------------|--|
| | | | | Grand- deur de la feuille cm² | $L \pm s_L$ | | Grand- deur de la feuille cm² | $\overline{L} \pm s_{\overline{L}}$ | |
| | | | | 25. 7. 1955 | | | 16. 8. 1955 | | |
| <i>P. robusta</i> V. 69 | 1 | 26 | 7.43 | 0.14 | 155 | 9.09 | 0.09 | | |
| | 2 | 34 | 7.39 | 0.10 | 128 | 8.83 | 0.08 | | |
| | 9 | 53 | 7.01 | 0.09 | 184 | 8.89 | 0.08 | | |
| | 11 | 16 | 7.30 | 0.17 | 171 | 9.12 | 0.08 | | |
| | 13 | 23 | 7.35 | 0.19 | 212 | 9.05 | 0.07 | | |
| | | | | 22. 8. 1955 | | | 20. 10. 1955 | | |
| <i>P. robusta</i> V. 69 | 22 | 12 | 8.48 | 0.23 | 228 | 9.08 | 0.07 | | |
| | 26 | 15 | 8.35 | 0.21 | 181 | 9.22 | 0.10 | | |
| | 27 | 16 | 8.74 | 0.21 | 183 | 9.23 | 0.06 | | |
| | 28 | 31 | 7.25 | 0.16 | 184 | 9.56 | 0.09 | | |
| | | | | 27. 7. 1955 | | | 16. 8. 1955 | | |
| <i>P. del- toïdes</i> | V. 101 | 6 | 18 | 7.88 | 0.16 | 185 | 9.15 | 0.08 | |
| | V. 413 | 14 | 21 | 6.51 | 0.10 | 230 | 9.08 | 0.08 | |

Pour l'enregistrement du nombre des stomates, tous les stomates visibles dans le champ du microscope sous le même agrandissement sont comptés.

La valeur moyenne qui correspond à une superficie de 0.098 mm² a été établie sur la numération dans 20 champs.

Précisons qu'uniquement les stomates ayant leur forme définitive ont été comptés tandis que l'examen des cellules mères des stomates n'a pas été effectué, car la méthode d'enregistrement ne le permet pas. Les deux cellules qui constituent le stomate doivent atteindre une certaine grandeur avant que la fente médiane ne se forme et que le stomate ne se présente comme l'unité caractéristique qui fait l'objet de nos mesurages. La surface des feuilles a été estimée par la méthode de quadrillage, unité 1 cm².

Les distributions des données enregistrées sont reportées sur des papiers de probabilité gaussienne car il a été démontré que la longueur de 100 stomates poursuit une distribution normale ou gaussienne (MUHLE LARSEN, 1961 a) ce qui est également le cas en ce qui concerne les densités chez les feuilles bien développées.

En estimant les écarts-étalons (s) graphiquement au moyen du papier de probabilité gaussienne on obtient des valeurs très concordantes à celles calculées classiquement.

Observations et constatations

Le chapitre traite primordialement les variations des longueurs et des densités dans la garniture stomatique (A). Ensuite, quelques considérations ont été mentionnées concernant les variations et répartitions des stomates sur une même feuille d'après leur position (B).

A. — Variations des longueurs et des densités dans la garniture stomatique

A partir du moment où nous pouvons facilement examiner les stomates, ils s'agrandissent fortement au cours du développement de la feuille, et leur densité diminue, comme les exemples suivants le démontrent.

Cette démonstration a été faite suivant trois méthodes différentes:

1. — Un certain nombre de feuilles a été examiné à deux époques différentes. Dans chaque cas, les deux prélèvements ont été effectués sur la même feuille, celle-ci restant sur l'arbre durant la période d'accroissement.

Le résultat du tableau 2 montre clairement qu'un accroissement des stomates a eu lieu pendant l'accroissement de la feuille. Nous constatons également que s_L est plus grand pour les jeunes stomates que pour ceux qui ont atteint leur longueur finale.

La figure 1 présente la distribution des longueurs sur le papier de probabilité gaussienne.

Nous retrouvons, sur les feuilles adultes, une distribution normale, transformée sous forme d'une droite, tandis que la distribution des jeunes stomates reste encore tronquée.

2. — Sur des nouvelles greffes du clone S. 10-9 (*P. deltoïdes*, presque pur génétiquement), un nombre de feuilles jeunes a été enlevé et examiné au mois de juillet 1961, tandis que les deux feuilles voisines qui restaient sur les pousses jusqu'à l'état adulte, ont été examinées plus tard, notamment fin août ou au mois d'octobre. De cette manière on évite qu'une influence due à la position de la feuille sur la tige masque éventuellement le résultat.

De ces examens, nous retenons ici, au tableau 3, les données concernant quatre séries de relevés du 4 juillet et du 3 octobre 1961.

Les distributions de données, L, D_i et D_s, comportant toutes les valeurs individuelles, ont été montrées dans la

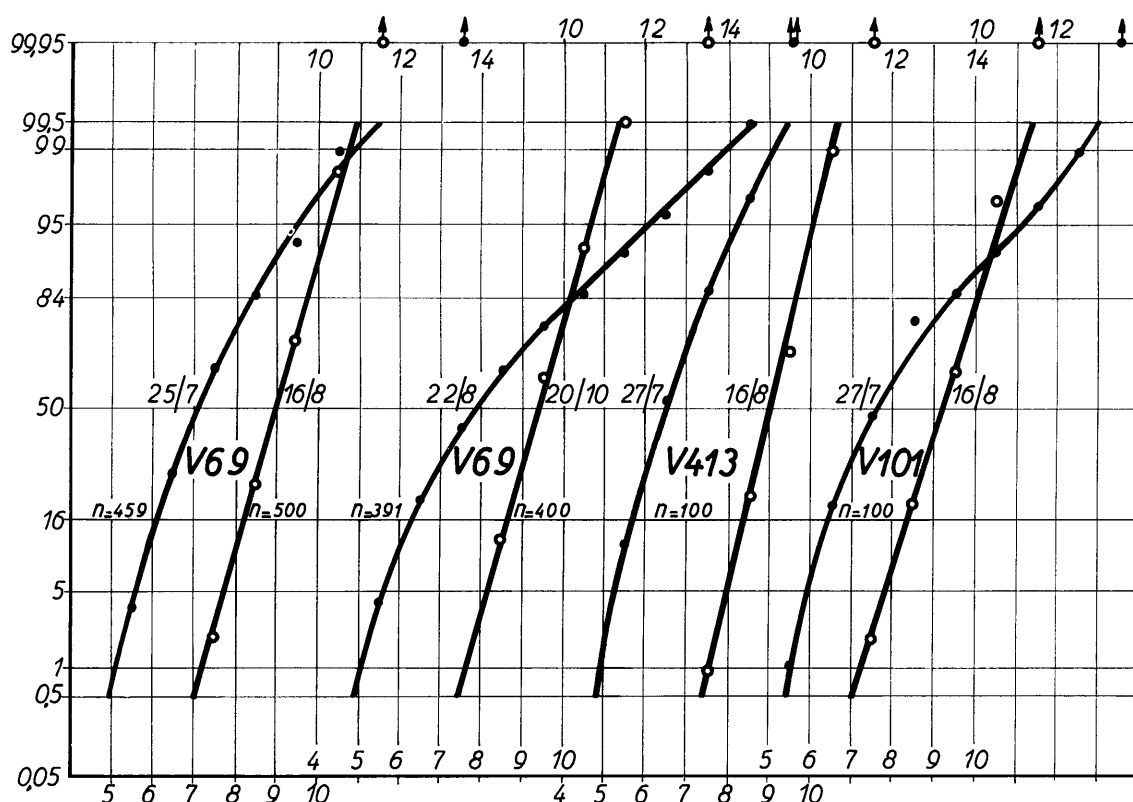


Fig. 1. — Distribution des longueurs des stomates, en unités. Les échantillons ont été prélevés des mêmes feuilles à deux époques différentes, voir le texte et le tableau 2.

figure 2. Ici, nous retrouvons également une distribution tronquée de L et de la densité D_s des jeunes feuilles.

Le résultat confirme les constatations précédentes concernant l'agrandissement en longueur au cours de l'accroissement de la feuille. En outre, il montre une diminution prononcée de la densité des stomates par cercle pendant la même période.

L'exemple est relevé d'un si grand nombre de mesures ayant toutes donné des résultats similaires, que nous supposons que cette diminution reflète la règle générale.

Mentionnons encore un cas où nous avons compté un nombre de stomates extrêmement élevé dans des jeunes feuilles de *P. trichocarpa*, V. 235.

Sur trois pousses, les feuilles n° 13 ont été examinées le 12 juillet 1961, et plus tard, trois feuilles adultes, les n°s 13, 15 et 16 d'une autre pousse ont été examinées fin octobre 61. Malgré le nombre restreint des comptages, les densités ont montré une distribution parfaitement normale.

Les deux examens montrent les valeurs moyennes suivantes:

| | Juillet | Octobre |
|-------------------------------------|-----------------|------------------|
| Longueur des stomates (300 mesures) | 7.58 ± 0.10 | 12.54 ± 0.07 |
| Densité D_i (37 et 60 comptages) | 36.4 ± 1.11 | 12.4 ± 0.21 |
| Densité D_s | 0 | 0 |
| Grandeur des feuilles, cm^2 | 24 | 78 |

Comme nous l'avons déjà dit, le comptage d'un si grand nombre de stomates sur des jeunes feuilles de *P. trichocarpa*, reflète un cas extrême. Normalement, on se trouve dans une situation où l'on peut distinguer clairement un nombre de stomates à l'état définitif en même temps qu'on soupçonne des autres stomates prêt à éclore. Dans ces cas, on ne compte que les stomates à l'état définitif. Dans l'ex-

Tableau 3. — Longueur et densités des stomates du clone S. 10—9, relevées à 2 époques différentes.

| Greffes n° | Feuilles jeunes 4. 7. 1961 | | | | | Feuilles n° | Feuilles adultes 3. 10. 1961 | | | | |
|------------|----------------------------|--------|------|-------|-------|-------------|------------------------------|-------|-------|-------|--|
| | Feuilles n° | cm^2 | L | D_i | D_s | | cm^2 | L | D_i | D_s | |
| 1 | 20 | 31 | 8.14 | 17.8 | 10.2 | 19 | 162 | 10.23 | 12.7 | 7.9 | |
| | | | | | | 21 | 200 | 10.97 | 10.7 | 7.0 | |
| | | | | | | 19 | 157 | 10.61 | 12.0 | 7.2 | |
| 2 | 20 | 32 | 7.72 | 15.7 | 11.3 | 21 | 142 | 10.81 | 11.9 | 7.2 | |
| | | | | | | 19 | 167 | 10.51 | 10.6 | 7.6 | |
| 3 | 20 | 23 | 8.33 | 15.7 | 10.4 | 21 | 190 | 11.59 | 10.0 | 5.7 | |
| | | | | | | 19 | 122 | 10.45 | 10.6 | 7.7 | |
| 4 | 20 | 36 | 7.54 | 18.4 | 14.7 | 21 | 124 | 11.00 | 11.7 | 6.5 | |

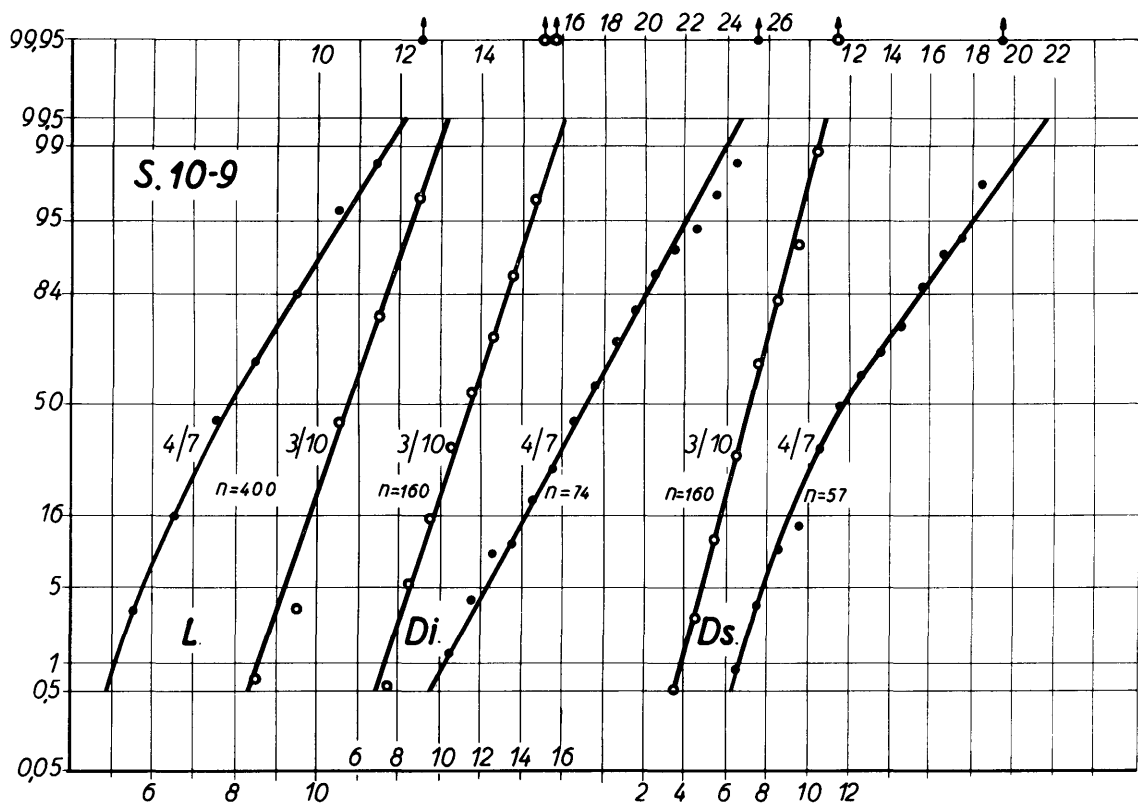


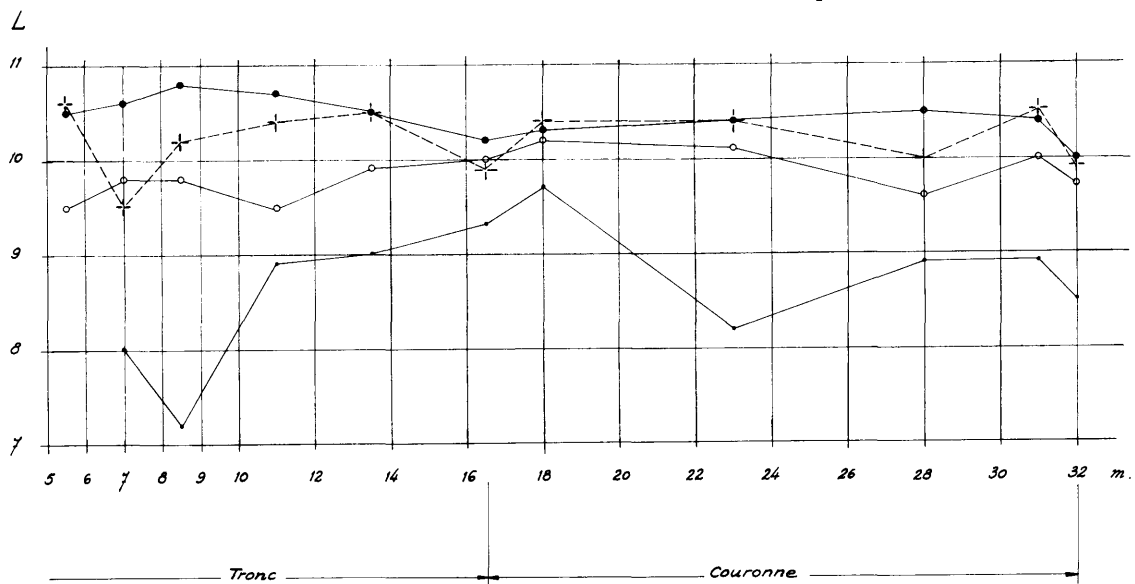
Fig. 2. — Distribution des longueurs et des densités, en unités, à deux époques différentes, pour un même clone.
Voir texte et tableau 3.

emple ci-avant, on est par hasard tombé sur une situation où l'épanouissement se produit à une vitesse élevée.

Inversement, nous avons également pu constater dans certains cas, que la formation des nouveaux stomates à l'état définitif est ralentie. Ces cas ont été trouvés dans une

période de basse température. Il semble donc, que la formation des stomates, surtout leur densité, est très influencée par la température, comme c'est d'ailleurs le cas avec l'accroissement de la feuille elle-même.

Au cours du développement continu de la feuille, ce retard semble être récupéré.



1 arbre de Herinnes. Longueur de stomates à des hauteurs différentes au mois de juillet 1955, mesurages sur des feuilles sèches.

Fig. 3. — Longueurs des stomates, en unités, d'un arbre possédant des feuilles d'un développement différent, voir le texte et le tableau 4.

• b_* (b. m)

† m

○ (m - s)

• s

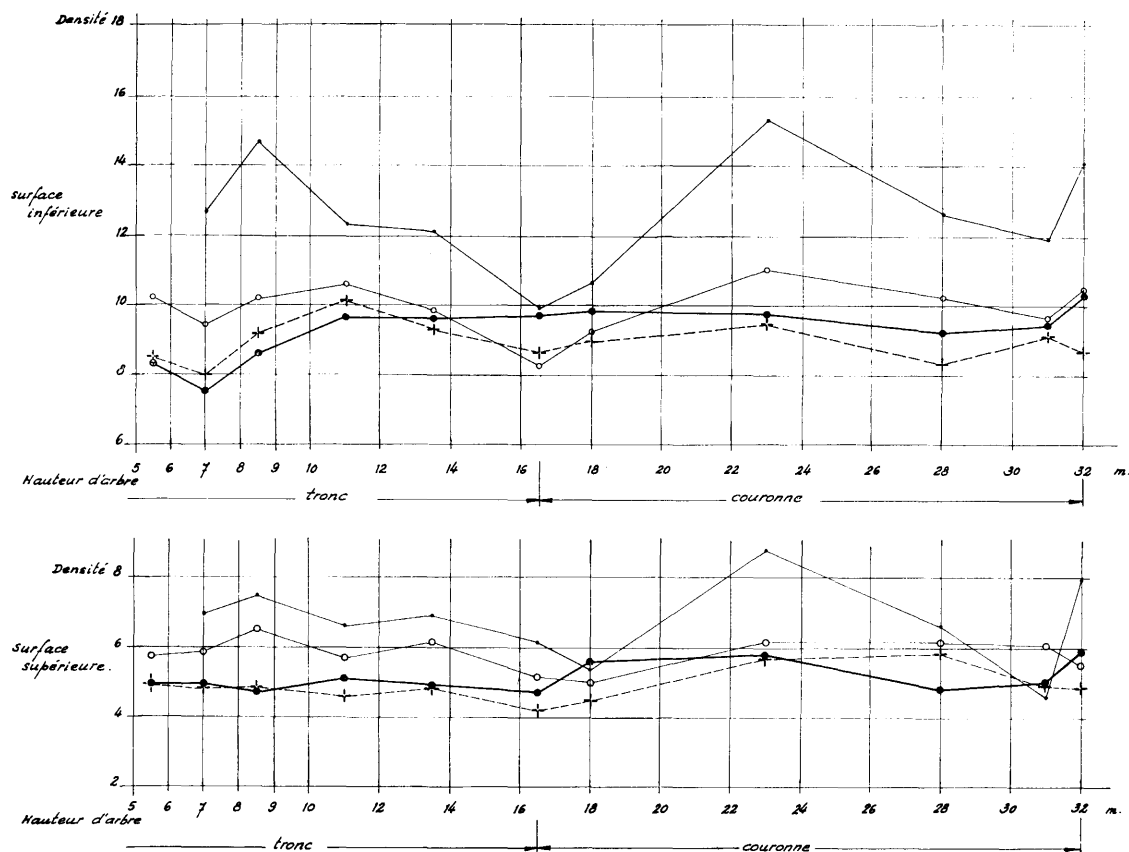


Fig. 4. — Densités des stomates du même arbre qu'à la fig. 3, voir le texte et le tableau 4.

Des chiffres du tableau 2 on peut déduire que les stomates sont plus nombreux dans les grandes feuilles adultes que dans les jeunes feuilles. La différence est assez élevée. En effet, elle varie de 1.5 à 5.3 fois pour la densité D_s et de 2.2 à 5.2 fois pour la densité D_i . Les chiffres moyens pour ces différences sont 3.1 et 3.4 fois respectivement.

Même dans le cas extrême de *P. trichocarpa*, V. 235, nous ne constatons pas de diminution, et chez d'autres feuilles du même clone, nous avons retrouvé toujours un nombre de stomates par feuille plus élevé chez les feuilles adultes que chez les feuilles à l'état jeune.

3. — Chez le peuplier, les pousses terminales, ainsi qu'un grand nombre de pousses latérales, ont un accroissement continu durant la saison végétative. C'est la raison pour laquelle nous trouvons, à une même époque, des feuilles d'un développement différent. En conséquence, nous avons pu constater, à plusieurs reprises, des variations considérables dans la longueur et dans la densité des stomates, suivant le degré de développement des feuilles.

Nous avons donc recherché les caractéristiques des stomates sur des feuilles d'un développement différent, relevées à une même époque. A cette fin nous avons choisi un

arbre de Herinnes (hybride euramericana) abattu au mois de juillet 1955, à une époque où les pousses ont atteint au moins la moitié de la longueur totale qu'elles auront en fin de saison.

Des feuilles ont été prélevées à 11 niveaux différents sur l'arbre et à 5 emplacements sur les pousses, notamment à la base (b), entre la base et le milieu de la pousse (b-m), au milieu (m), entre le milieu et le sommet (m-s), et finalement, au sommet de la pousse (s). Les feuilles ont atteint un degré de développement différent: b et b-m tout à fait développées, m \pm développées, m-s peu développées, et s très peu développées.

Cinq feuilles ont été examinées de chacun de 11 \times 5 prélèvements.

Les figures 3 et 4 montrent le résultat des mesures respectivement de la longueur des stomates et de leur densité sur les feuilles séchées. Pour la facilité, les deux catégories de feuilles b et b-m sont représentées par leur moyenne.

Les valeurs moyennes par catégorie sont mises ensemble au tableau 4 qui montre également les écarts-étalons y relatifs ainsi que la grandeur des feuilles.

Tableau 4. — Longueur et densité des stomates par catégorie de feuilles prélevées sur un seul arbre, le 27 juillet 1955, examinées à l'état sec.

| Catégorie de feuilles | \bar{L} | $s_{\bar{L}}$ | \bar{D}_i | s_{D_i} | \bar{D}_s | s_{D_s} | Grandeur des feuilles en cm ² | | |
|------------------------|-----------|---------------|-------------|-----------|-------------|-----------|------------------------------------------|------|------|
| | | | | | | | Moyenne | Max. | Min. |
| b développées | 10.45 | 0.10 | 9.4 | 0.16 | 5.2 | 0.15 | 17 ¹⁾ | 32 | 5 |
| b — m développées | 10.47 | 0.08 | 9.1 | 0.16 | 5.1 | 0.15 | 29 ²⁾ | 49 | 11 |
| m \pm développées | 10.21 | 0.10 | 8.9 | 0.20 | 4.9 | 0.15 | 38 | 77 | 19 |
| m — s peu développées | 9.82 | 0.07 | 9.9 | 0.26 | 5.8 | 0.10 | 46 | 67 | 21 |
| s très peu développées | 8.66 | 0.24 | 12.6 | 0.46 | 6.7 | 0.41 | 34 | 56 | 14 |

1) $s_G = 0.81$ 2) $s_G = 0.96$

De la *figure 3* et du *tableau 4* il ressort que les feuilles «fin développement» possèdent partout sur l'arbre les longueurs stomatiques les plus grandes, et que les valeurs augmentent avec l'âge de la feuille, les plus jeunes ayant des valeurs extrêmement petites et un écart-étalon plus élevé que celui des autres catégories.

Les densités D_i et D_s , au contraire, sont plus grandes sur les jeunes feuilles que sur les feuilles à la fin de leur développement, voir la *figure 4* mais l'écart-étalon reste le plus élevé quand la feuille est jeune.

En regardant la superficie des feuilles, nous retrouvons l'image ordinaire: la grandeur augmente de la base vers le haut de la pousse, et ce n'est que dans la catégorie (s) qu'une diminution due au degré de développement se manifeste.

D'ailleurs, l'ensemble des données indique qu'il n'existe pas un rapport simple entre la grandeur de la feuille et les caractéristiques des stomates.

Ainsi, l'essai donne une confirmation générale de l'influence du degré de développement sur la longueur et la densité des stomates.

Il nous reste encore à savoir si nous pouvons également retrouver une diminution de la densité pendant que les feuilles s'épanouissent.

Etant donné que la superficie des feuilles augmente vers le haut de la pousse, tandis que le degré de développement diminue, nous ne pouvons pas utiliser l'ensemble des données pour ce but.

Donc, ce ne sont que les deux catégories, b et b-m, qui peuvent servir comme base d'une telle comparaison.

Le résultat démontre que pendant que les feuilles s'agrandissent de 17 ± 0.81 à 29 ± 0.96 cm², la densité D_i reste pratiquement constante, 9.1 ± 0.16 et 9.4 ± 0.16 .

L'augmentation du nombre de stomates pendant cette courte période est donc de 1.7 fois.

Un résultat pratique à retenir des trois paragraphes précédents est donc le suivant: des feuilles qui n'ont pas encore atteint leur maturité ne peuvent pas servir comme base, quand il s'agit de la détermination stomatique d'un plant ou d'une espèce.

B. — Les variations et répartitions des stomates sur une même feuille

Bien que le stade du développement des feuilles représente la source principale des variations stomatiques, il semble indiqué d'ajouter quelques mots concernant les variations et répartitions des stomates sur une même feuille afin de mieux s'orienter avant la discussion suivante.

Il ressort d'une publication précédente (MUHLE LARSEN, 1961 a) que la longueur des stomates est fortement influencée par le facteur «position sur la feuille». Plus tard, une analyse similaire est faite quant à la densité des stomates dans les mêmes deux demi-feuilles.

Le résultat global des estimations graphiques est condensé dans le *tableau 5*. Quant à la longueur des stomates, nous constatons que 33% et 22% des moyennes (\bar{X}) se trouvent

en dehors des limites $\bar{X} \pm 3 s_{\bar{X}}$ dans les faces inférieure et supérieure de la feuille respectivement. Les deux pourcentages correspondant aux densités s'élèvent à 15 et 14.

En conséquence, un seul échantillon épidermique ne nous procure pas les valeurs moyennes de L et D caractérisant exactement la feuille en question. Si l'on regarde la distribution des longueurs \bar{L} indiquées dans la *figure 2* de la susdite publication, on ne constate aucun rapport d'après leur position sur la feuille. Toutefois, les deux feuilles adultes en questions ont une dimension dépassant la grandeur normale, leur développement était, pour ainsi dire poussé au maximum et de cette façon, la répartition des stomates semble être plus homogène que normalement.

En examinant d'autres feuilles bien développées d'un même clone que précédemment, nous avons constaté la plus forte densité au sommet de la feuille. La différence était largement significative. En outre, les parties vers la nervure centrale semblent avoir généralement une densité faiblement plus élevée que les autres parties de la feuille, mais nous ne trouvons pas entre elles des différences significatives.

Les feuilles de *P. trichocarpa* sont plus allongées que celles des peupliers noirs, et une variation stomatique suivant les positions différentes de la feuille se manifeste plus clairement.

Ainsi l'examen de trois feuilles du clone S. 3-117, identiques en ce qui concerne la grandeur et la formation des nervures principales, a donné comme résultat que les endroits près de la nervure centrale possèdent des stomates significativement plus petits que ceux se trouvant vers le bord de la feuille. En outre, la longueur des stomates diminue de la base vers le sommet de la feuille, les deux parties extrêmes ayant des valeurs significativement différentes.

Sur le plan pratique il en ressort que le sommet et les bordures des feuilles doivent être évités dans les prélèvements épidermiques pour des études comparatives en général.

Discussion

A. — Généralités. Depuis le jour où MALPIGHI a découvert les stomates dans les feuilles, il y a 300 ans environ, un grand nombre de botanistes s'occupaient de leur anatomie ainsi que de leur fonctionnement. Les études sont spécialement poussées dans les problèmes de la physiologie des stomates, et dans le domaine de l'anatomie ce sont surtout l'origine et la formation des cellules-mères ainsi que la naissance de l'ouverture stomatique qui ont fait l'objet des recherches. Les manuels et les traités de botanique rapportent clairement ce fait.

Par contre, les renseignements sur le développement des stomates, du débourrement jusqu'à l'accroissement complet de la feuille, semblent être sporadiques ou manquants jusqu'à nos jours dans la littérature qui date d'avant guerre.

Tableau 5. — Variations hétérogènes des stomates provenant de deux demi-feuilles de l'hybride noir, V. 68.

| Description et nombre d'examins | | | Longueurs | | | | Densités | | | |
|---------------------------------|--------|----|-----------|------|---------------|-----|----------|------|---------------|-----|
| | | | L | s | $s_{\bar{L}}$ | *) | D | s | $s_{\bar{D}}$ | *) |
| Face inférieure | a — n | 28 | 8.54 | 0.34 | 0.10 | 38% | 14.5 | 0.98 | 0.54 | 11% |
| | 1 — 14 | 28 | 8.61 | 0.27 | 0.10 | 28% | 13.5 | 1.25 | 0.63 | 13% |
| | Total: | 56 | 8.58 | 0.30 | 0.10 | 33% | 14.0 | 1.25 | 0.59 | 15% |
| Face supérieure | 1 — 14 | 28 | 8.29 | 0.26 | 0.10 | 22% | 8.8 | 0.80 | 0.40 | 14% |

*) Pour-cent des moyennes \bar{X} se trouvant en dehors des limites $\bar{X} \pm 3 s_{\bar{X}}$.

Le problème est en réalité attaché intimement à celui de la formation et de l'agrandissement des cellules.

L'opinion générale à ce sujet était vraisemblablement exprimée dans la phrase suivante: «Das weitere Wachstum des Blattes vollzieht sich in der Regel durch Streckung interkalar, und zwar so, daß von der Spitze nach der Basis fortschreitend das Blattmeristem in Dauergewebe übergeht» (STRASBURGER et autres, 1923, p. 92).

Nous retrouvons la même pensée dans une phrase de BOYSEN JENSEN (1943, p. 307), disant: «Dans les tiges et les racines, l'accroissement embryonnaire et l'allongement des cellules se produisent en concomitance, tandis qu'au contraire, dans la feuille, ces deux formes de développement auront lieu à des époques différentes».

Les deux phrases reflètent clairement l'influence que la figure classique de SACHS a eu sur les botanistes et suivant laquelle la phase des divisions cellulaires se produit uniquement dans la feuille embryonnaire, tandis que la phase d'allongement domine tout son développement suivant.

En feuilletant la littérature, nous retenons l'impression que les chercheurs de stomates ont travaillé plus ou moins inconsciemment d'après l'hypothèse que le nombre des stomates et des cellules reste constant durant l'allongement de la feuille. Par conséquent, pour eux, la grandeur de la feuille constituait une bonne base de comparaison, car l'accroissement des cellules serait donc grosso modo en rapport avec l'agrandissement de la feuille.

Le fait que la grandeur de la feuille est souvent influencée de la même manière que les stomates, par les conditions du milieu, a quelquefois brouillé la piste des chercheurs désirant établir un rapport net entre la grandeur de la feuille et les longueurs et densités des stomates.

En réalité, l'influence d'environnement arrête l'agrandissement de la feuille et fixe, pour ainsi dire, le développement des stomates à un certain stade. Mais étant donné que le développement de la surface entière n'a pas toujours subi exactement le même rythme que la formation et l'agrandissement des stomates, on ne peut pas obligatoirement retrouver partout un même rapport entre ces deux caractéristiques.

Les expérimentations nouvelles, dans le domaine de la physiologie végétale, ont provoqué un changement de point de vue en ce qui concerne les divisions cellulaires de la feuille.

C'est ainsi que EAMES et MACDANIELS dans leur «Plant Anatomy» (1947, p. 321) en parlant de la feuille sans préciser de quels tissus il s'agit, mentionnent simplement que des nouvelles cellules peuvent être formées pendant toute la période de l'agrandissement de la feuille.

Pendant le «Third Easter School in Agriculture Science, University of Nottingham, 1956» (MILTHORPE, 1956), F. G. GREGORY s'exprime d'une façon plus neutre dans le même sens: «The process of cell division however comes to an end sooner or later and the cells pass into their mature condition. In the dicotyledons this stage begins soon after unfolding of the bud and growth is thus in the main expansion growth, though division and extension of cells occur together».

Pendant cette conférence, l'étude de ASBY and WANGER-MANN (1950) est mentionnée à deux reprises. Dans cette étude sur *Ipomea*, il est démontré que l'agrandissement des feuilles d'une superficie de 0.5 cm² à 2–3.3 cm² était presque entièrement dû aux divisions cellulaires tandis que l'agrandissement suivant des feuilles, était provoqué uniquement par une elongation cellulaire.

Dans les discussions à Nottingham, citées à la p. 106. R. BROWN signale que les divisions cellulaires continuent pendant une longue période chez les lupins. S. E. ARNEY ajoute, à son tour, que celles-ci continuent jusqu'à la fin de la vie des feuilles chez «Marrowsten kale».

Chez les fraisiers, les divisions ainsi que l'elongation cellulaires se terminent environ au moment où les feuilles ont atteint une grandeur de 14 cm² (7 plastochromes).

Dans un autre discours à la même occasion, E. BÜNNING présente la théorie de zone d'inhibition: «These meristemoids, i.e. the initials of guard cells and hairs, are also surrounded by a zone of inhibition. The extension of this zone depends on the size of the initial and is greater with hair initials than with guard cell initials. Because of this, a very regular pattern of stomata and hairs in the epidermis develops, which is comparable to the regularity and origin of the pattern of leaf primordia at the growing point.

During the further development of the epidermis, several species of plants again show the formation of meristemoids with inhibiting fields. With the increasing area of the leaf the several pairs of guard cell initials become separated, and their zones of inhibition finally no longer touch each other. At this moment the reactivation of embryonicity in the gaps can start and a second generation of stomata originates».

Cette théorie donne, en réalité, l'explication générale de nos observations.

B. — L'accroissement des stomates pendant le développement de la feuille ne pose pas de problèmes particuliers, car nos observations sont parfaitement en concordance avec l'avis général.

Déjà l'étude classique de WEISS (1865), qui se base sur plus de 200 espèces différentes, souligne la variation existante dans la grandeur des stomates provenant d'un même morceau épidermique. Il écrivait: «Selbst auf ein und demselben Oberhautstücke derselben Blattfläche an einer und derselben Pflanze variiert die Größe der einzelnen Spaltöffnung oft in sehr bedeutender Weise».

A titre d'exemple, il indique une variation de la superficie de 0.00036 mm² à 0.00148 mm² (la variation de longueur de 0.024 mm à 0.054 mm) relevée d'une jeune feuille de *P. nigra*.

Dans les observations précédentes, voir fig. 1, nous avons trouvé un champ de variation de même grandeur qui s'explique entièrement en acceptant la formation des stomates nouveaux pendant la vie de la feuille.

Comme nous l'avons démontré, les longueurs et les densités de stomates chez le peuplier sont distribuées suivant la loi de GAUSS, et les courbes exprimant la densité des stomates chez plusieurs types de *Pinus* reflètent une même distribution normale (MERGEN, 1958, 1959). Il ressort des graphiques précédents que les distributions, récupérées parmi les jeunes éléments, sont plus ou moins tronquées. La raison est claire, car il existe une dimension minimum pour que les stomates se produisent à l'état définitif.

La théorie de BÜNNING explique parfaitement, non seulement la distribution régulière des stomates dans la feuille, mais également la régularité de la distribution des longueurs des stomates, car la transformation des distributions tronquées en distributions parfaitement normales, chez les jeunes feuilles au cours de leur développement, s'harmonise en réalité avec le fait qu'un grand nombre de nouveaux stomates sont formés pendant le développement de la feuille.

Tableau 6. — Nombre de stomates par feuille chez *Mercurialis perennis* L. suivant les comptages de SALISBURY, Noeuds 1—3.

| Nombre de feuilles | Superficie moyenne de la feuille cm ² | Densité moyenne par mm ² | Nombre de stomates par feuille |
|--------------------|--------------------------------------------------|-------------------------------------|--------------------------------|
| 18 | 5.5 | 86.0 | 47.300 |
| 22 | 10.1 | 78.7 | 79.500 |
| 21 | 23.8 | 63.7 | 127.800 |
| 5 | 51.2 | 75.2 | 385.000 |

C. — L'augmentation du nombre de stomates pendant l'accroissement de la feuille est le thème principal de notre étude. Les observations précédentes ont démontré clairement que le nombre de stomates par feuille est plus élevé à la fin de l'évolution que dans les feuilles jeunes, et nous savons déjà que la grandeur de la feuille n'influence pas la grandeur et la densité des stomates (MUHLE LARSEN, 1961 b).

Existe-il dans la littérature d'autres exemples de l'augmentation du nombre des stomates et des cellules épidermiques que ceux mentionnés précédemment?

L'étude précieuse de SALISBURY (1927) traite exclusivement de la densité des stomates chez un grand nombre d'espèces différentes.

SALISBURY, en commençant d'étudier la densité des stomates par rapport à la grandeur de la feuille, souligne qu'il est important que, non seulement, le milieu dans lequel ont vécu les feuilles soit aussi uniforme que possible, mais qu'aussi l'environnement interne des feuilles soit comparable. Il semble, qu'il a pensé surtout aux variations dans les tissus vasculaires et de ses effets. En tout cas, il n'a pas fait, dans son étude, allusion directe au degré de développement de la feuille chez les dicotylédones.

En examinant la densité chez 46 paires de feuilles de *Mercurialis perennis* L., il a trouvé que la densité moyenne des stomates par unité de la surface, est la plus grande chez la petite feuille de la paire.

Cette constatation s'explique bien par le fait que la petite feuille reste fixée à un stade de développement plus jeune que l'autre feuille.

Comme conclusion générale, SALISBURY dit que l'effet de la position de la feuille sur la tige masque plus ou moins le rapport entre la grandeur des feuilles et la densité des stomates.

En supposant que les feuilles des trois premiers noeuds sont entièrement développées, et donc directement comparables, nous avons calculé le nombre de stomates par feuille d'une grandeur différente, voir le tableau 6.

Il ressort du tableau que les feuilles extrêmement grandes possèdent plus que 8 fois le nombre des stomates que les petites feuilles.

Dans le cas où l'on n'admet pas que ces grandes feuilles aient subi une même influence du milieu que les autres feuilles, nous constatons toutefois que le nombre des stomates augmente plus que 2½ fois chez les autres feuilles s'épanouissant de 5.5 à 23.8 cm².

SALISBURY propose un rapport, le «Stomatal Index»

$$I = \frac{S}{E + S} \times 100$$

où S est le nombre de stomates par unité de surface et E le nombre des autres cellules épidermiques dans la même surface. De cette manière, il exprime, en pour-cent, la proportion des «ultimate divisions of the dermatogen of the leaf which have been converted into stomata».

Mais son point de départ pour l'établissement de ce rapport est que «the more stomata that are formed the fewer

unspecialised cells may remain». Alors, en réalité, il suppose que le nombre total des cellules dans l'épiderme reste constant.

En outre il présume qu'une espèce «tends to form a definite proportion of stomatal initials» sous les mêmes conditions de milieu.

Son étude sur le *Sambucus* prouve qu'il existe une corrélation entre la densité des stomates et la densité des autres cellules épidermiques. Il déduit en outre que les différences dans la densité des stomates sont exclusivement dues aux différences dans le développement des cellules épidermiques.

En utilisant, le rapport I, nous arrivons à la conclusion qu'une proportion constante ne peut se réaliser que si les cellules épidermiques augmentent à un même rythme que les cellules stomatiques.

Par conséquent, il faut penser qu'il existe aussi une formation des nouvelles cellules épidermiques au cours de l'épanouissement de la feuille.

Malheureusement, notre étude ne comporte pas le comptage des cellules épidermiques mais en examinant les chiffres que SALISBURY a donnés dans son tableau XXIX, nous arrivons à sa conclusion qui exprime que les facteurs qui gouvernent la grandeur de la feuille, n'influencent pas la proportion des stomates formés.

En Hongrie, un certain nombre de comptages des stomates et d'autres cellules épidermiques ont été faits à deux époques de l'année sur des feuilles des différents peupliers (KOPECKY, 1952, tableau XIV). Il en ressort que le nombre des cellules dans les deux groupes varie d'une époque à l'autre, mais notamment d'une telle manière que l'indice I d'un même groupe botanique reste à peu près constant. Ainsi, les valeurs moyennes de I des six types d'hybrides noirs, étaient en mai et août exactement identiques, soit I = 8.22.

Les comptages de MOTHES (1932, tableau 1) sur la base des feuilles de *Nicotiana* confirment la présence d'un plus grand nombre de stomates et de cellules épidermiques dans la surface des grandes feuilles que dans celle des petites feuilles. Même en écartant les plus petites feuilles, on trouve que les plus grandes feuilles, 17.1 dm², possèdent environ trois fois le nombre de stomates que les petites de 2.8 dm².

Les exemples démontrent donc que la formation des stomates pendant l'agrandissement des feuilles n'est pas un phénomène isolé mais qu'elle est combinée avec une augmentation des nouvelles cellules épidermiques.

En outre, l'importance de l'indice I est fortement diminuée et l'on peut bien se contenter, en caractérisant les feuilles, d'utiliser uniquement la densité des stomates.

D. — Selon ma connaissance, WEISS est le premier qui a constaté la corrélation entre la longueur des stomates et leur densité, en disant (1865): «Die kleinsten Spaltöffnungen finden sich in der Regel bei Pflanzen, welche ihrer sehr viele besitzen». En réalité, cette corrélation se manifeste non seulement chez des plants différents, mais aussi parmi différentes feuilles et échantillons d'un même clone. Ce rapport est important, car il permet des conclusions plus générales dans des cas où nous ne disposons que de données concernant l'un des deux éléments.

La variation des longueurs et des densités d'après leur position dans la feuille a déjà été communiquée brièvement par MUENSCHER (1915). SALISBURY (1927) a examiné une centaine de feuilles à ce point de vue, et ses résultats restent bien acceptés par plusieurs auteurs, e. a. SKENE (1947) et STILES (1936). Les résultats concernant les dicotylédones

sont en réalité les mêmes que nous avons obtenus chez le genre *Populus*.

La variation semble être en bonne concordance avec le développement de la feuille. Suivant l'avis général la partie apicale de la feuille arrête son développement assez tôt, tandis que le développement complet de la partie basale s'arrête en dernier lieu.

Ce point de vue implique que la densité la plus grande ainsi que la longueur la plus petite doivent se trouver au sommet de la feuille, et que les deux caractéristiques suivent leurs gradients vers la base de la feuille, conformément aux constatations de SALISBURY, confirmées au cours de notre travail.

Des variations similaires du développement semblent exister dans la direction transversale de la feuille, soit de la nervure centrale vers la bordure de la feuille, car des variations systématiques de la longueur et de la densité des stomates sont également constatées dans cette direction.

Nous nous en référons à l'étude que AVERY (1935) a consacrée aux feuilles de *Nicotiana* et à leur contenu de substance de croissance. Là, il a démontré que la concentration des substances de croissance est forte dans les feuilles jeunes, et a une tendance à s'affaiblir en même temps que les feuilles approchent de leur maturité. La substance de croissance est d'ailleurs nulle dans la moitié apicale des grandes feuilles.

En plus, il a démontré qu'il existe un gradient dans la concentration de la partie apicale montant vers la base de la feuille, et que l'intensité relative de la croissance au milieu de la feuille est plus faible autour de la nervure centrale que vers la bordure de la feuille.

Ainsi, il existe une bonne harmonie entre la présence des substances de croissance et le développement des stomates.

Dans les feuilles des monocotylédones, SALISBURY a trouvé que la variation de la densité suit un schème différent mais notamment bien en rapport avec le développement de la feuille, d'une telle façon que les jeunes parties de la feuille possèdent la plus grande densité, et celles les plus âgées ont une densité inférieure.

Cette constatation généralise donc le fait que le développement des stomates est intimement lié à l'évolution de la feuille.

Nous constatons donc des variations importantes pendant l'agrandissement de la feuille, tandis que les variations existantes parmi les différentes parties d'une même feuille adulte, sont relativement minimes, quoique significativement assurées. Il en résulte que la formation des cellules ainsi que leur accroissement continue beaucoup plus tard et plus fréquemment dans les feuilles, que l'opinion générale l'acceptait auparavant.

Si nous regardons, finalement, les variations des stomates dans des feuilles très grandes, nous ne retrouvons pas une variation systématique suivant l'emplacement mais, au contraire, une variation aléatoire.

Il est à estimer qu'il s'agit ici des cas idéaux, pour lesquels conditions du milieu aussi bien externes qu'internes ont permis un développement rapide et complet de toutes les parties de la feuille et tout en donnant une distribution des stomates extrêmement uniforme.

Résumé

L'étude sur le développement des stomates au cours de l'accroissement des feuilles se base sur des mesures et des comptages chez les peupliers, complétée par des comparaisons avec les renseignements récupérés dans la littérature sur d'autres espèces botaniques.

Il en ressort que, non seulement les longueurs des stomates s'agrandissent pendant le développement de la feuille, mais que le nombre de stomates par feuille augmente en raison de la formation des nouvelles cellules stomatiques pendant la même période. En outre, des autres cellules épidermiques se forment à un même rythme, étant donné que l'indice stomatique reste constant pendant le développement de la feuille.

Ainsi, la grandeur de la feuille n'est pas en soi une bonne base de comparaison, ce qui est souvent présumé par des chercheurs en se basant sur l'hypothèse ancienne suivant laquelle la formation des cellules n'a lieu que dans le stade embryonnaire de la feuille, tandis que la phase d'allongement domine tout son développement suivant.

Sur le plan pratique, des feuilles qui n'ont pas encore atteint leur maturité ne peuvent pas servir comme base, quand il s'agit de déterminer la grandeur et la densité des stomates d'un plant ou d'une espèce. Le sommet et les bordures des feuilles doivent également être évités dans les prélèvements épidermiques, car ici les variations inévitables des stomates sont souvent les plus grandes.

Suivant la littérature consultée, les constatations faites sur le peuplier sont également valables pour les feuilles des dicotylédones en général.

Summary

The study of the development of the stomata during the development of the leaves is based on measurements and countings on poplars, completed by comparisons with details found in literature on other botanical species.

The conclusion is that, not only does the length of the stomata increase during the development of the leaf, but also the number of stomata per leaf increases in proportion to the formation of new stomatic cells during the same period. Furthermore, other epidermic cells appear at the same rhythm, because the Stomatal Index remains constant during the development of the leaf.

In consequence, the size of the leaf is not in itself a good basis of comparison as often thought by searchers working from the old hypothesis by which the formation of cells only takes place in the embryonic state of the leaf, whereas the phase of expansion dominates the whole of the following development.

On the practical side, leaves which have not yet reached maturity cannot serve as basis when it comes to determine the size and the density of the stomata in a plant or in a species. The apical part and the borders of the leaves must also be left aside when sampling bits epiderm because it is here that inevitable stomatal variations are often the most important.

According the consulted literature, ascertainments made on poplars are also valid for the leaves of dicotyledons in general.

Littérature

- ASHBY, E., and WANGERMANN, E., (1950): — Voir MILTHORPE, p. 99 et 143. — AVERY, G. S., Jr.: Differential distribution of a phytohormone in the developing leaf of *Nicotiana*, and its relation to polarized growth. *Bull. Torr. Bot. Club* 63, 1—15 (1935). — BOYSEN JENSEN, P.: *Plantefysiologi*. Anden Udg. Munksgaard, København, 1943. — BÜNNING, E.: General processes of differentiation. — Voir MILTHORPE, pp. 18—30. — EAMES, A. J., and MACDANIELS, L. H.: An introduction to plant anatomy. Second edit. McGraw-Hill, New York and London, 1947. — GREGORY, F. G., (1956): — Voir MILTHORPE, p. 12. — KOPECKÝ, F.: *Erdészeti genetika és a hazai nyármesítés* (Forstgenetik und die Pappelzüchtung). *ERTI Evkönye* 2, 51—68 (1952). — MERGEN, F.: Genetical variation in needle characteristics of slash pine and in some of its hybrids. *Silvae Genetica* 7, 1—9 (1958). — MERGEN, F.: Applicability of the distribution of stomates to verify pine hybrids. *Silvae Genetica* 8, 107—109

(1959). — MILTHORPE, F. L. (Editeur): The growth of leaves. Proc. third easter school in agric. sci., University of Nottingham 1956. Butterworths Scientific Publications, London, 1956, 223 pp. — MOTHE, K.: Ernährung, Struktur und Transpiration. Biol. Zentralblatt, Leipzig, 52, 193—223 (1932). — MUENSCHER, W. L. C.: A study of the relation of transpiration to the size and number of stomata. Amer. Jour. Bot. 2, 487—504 (1915). — MUHLE LARSEN, C.: Utilisation du papier de probabilité gaussienne en botanique forestière. Biométrie-Praximétrie 2, 87—105 (1961 a). — MUHLE LARSEN, C.: Développement des stomates de peupliers au cours d'une année

sèche. Physiologia Plantarum 14, 877—889 (1961 b). — SALISBURY, E. J.: On the causes and ecological significance of stomatal frequency with special reference to the Woodland Flora. Phil. Trans. Roy. Soc., B, 216, 1—65 (1927). — SKENE, MACGREGOR: The biology of flowering plants. Sidgwick and Jackson, Ltd., London, 1947. — STILES, W.: An introduction to the principles of plant physiology. Methuen and Co. Ltd., London, 1936. — STRASBURGER et al.: Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. 16. Aufl. Fischer, Jena, 1923. — WEISS, A.: Untersuchungen über die Zahl und Größenverhältnisse der Spaltöffnungen. Jahrb. wiss. Bot. 4, 126—196 (1865).

Morphologische Merkmale und physiologisches Verhalten in einer Einzelbaumnachkommenschaft von *Chamaecyparis pisifera plumosa aurea*

Von W. LANGNER und G. H. MELCHIOR¹⁾

Untersuchungsmaterial

In einer früheren Arbeit (LANGNER 1964) war eine stark aufspaltende Nachkommenschaft von *Chamaecyparis pisifera plumosa aurea* zur Klärung der Frage benutzt worden, ob es möglich sei, die bei dieser Art vorkommenden sogenannten Jugendformen dadurch zu erzeugen, daß die benadelten Triebe einjähriger Sämlinge oder auch benadelte Sproßteile älterer, im ganzen nicht mehr jugendlicher Formen künstlich bewurzelt werden. Das Ergebnis war, daß eine solche vegetative Fixierung nicht möglich ist, sondern daß es sich bei den vorkommenden Formen mit vom zweiten Jahre ab noch benadelten oder bereits beschuppten Trieben in Wirklichkeit um genetisch bedingte Abweicher handelt.

1962 wurden die damals vorhandenen 97 Pflanzen auf eine beschuppte Form (sogenannte Altersform) mit 16 Klonen und eine benadelte Form (sogenannte Jugendform) mit 81 Klonen verteilt. Die weitere Beobachtung des Materials ergab, daß bei den 1967 noch vorhandenen 86 Klonen zwei weitere Formen nach der Benadelungsart unterschieden werden konnten. Die eine dieser Formen unterscheidet sich von der sogenannten Jugendform dadurch, daß außer der für diese in der Literatur als *Squarrosa*-Form bekannte Jugendform charakteristischen Benade-

lung an einem mehr oder weniger großen Teil der Gesamtpflanze Zweige und Zweigabschnitte nadelförmig spitze, an der Basis mit den Zweigen verwachsene Blätter besitzen, die sogenannte *Plumosa*-Form, während die andere Form lediglich die *Plumosa*-Benadelung aufweist (KRÜSSMANN 1955).

Nachfolgend werden diese 4 Formen folgendermaßen bezeichnet:

Form 1: *Squarrosa*-Form (sogenannte Jugendform).

Form 2: *Squarrosa-Plumosa*-Form (*Squarrosa*- und *Plumosa*-Benadelung nebeneinander).

Form 3: *Plumosa*-Form (ohne *Squarrosa*-Benadelung).

Form 4: *Squamosa*-Form (sogenannte Altersform), charakterisiert durch am Zweig enganliegende, schuppenförmige Nadeln (*squamosus* = beschuppt).

Es wurden absichtlich die Bezeichnungen Jugend- und Altersform vermieden, weil nach den Vorstellungen der Autoren das Alter als Ursache ihres Entstehens entweder ausscheidet oder allenfalls nur von sekundärer Bedeutung sein dürfte.

Um zu prüfen, ob für diese vier nach der Benadelung ausgeschiedenen Formen (Gruppe Benadelung) auch andere Merkmale oder auch bestimmte Verhaltensweisen charakteristisch sind, wurden 9 weitere Gruppen gebildet. Bei 8 von diesen wurden innerhalb jeder Gruppe sämtliche 86 Klone getrennt nach Einzelmerkmalen auf die 4 Formen der Gruppe Benadelung verteilt. Bei der 9. Gruppe war dies nur für 39 den *Squarrosa*- und den *Squarrosa*-

¹⁾ Aus dem Institut für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung in Schmalenbeck der Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft.

Herrn Prof. Dr. W. von WETTSTEIN zum 70. Geburtstag gewidmet.

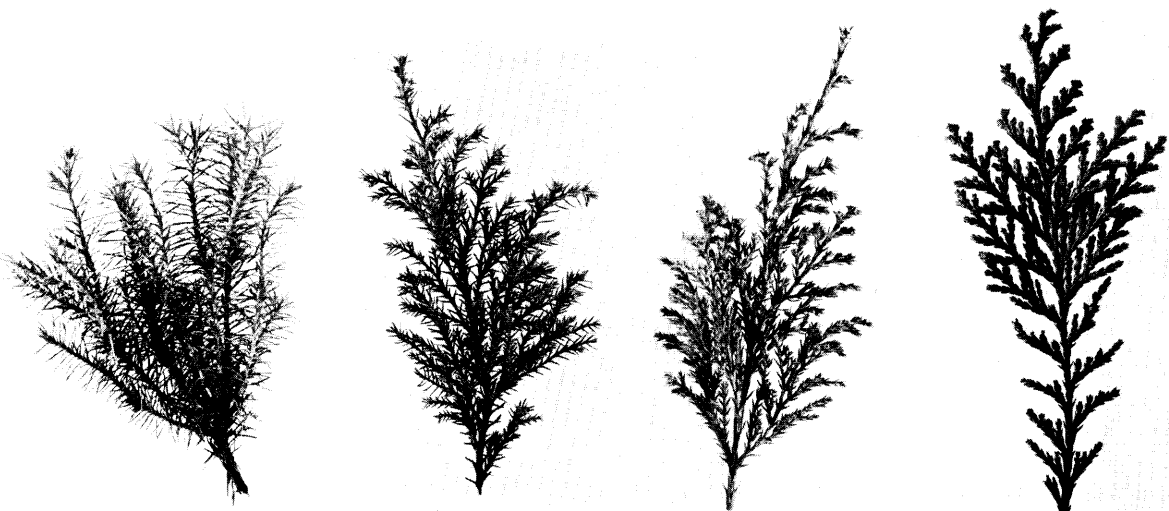


Abb. 1. — Zweige von Nachkommen einer *Chamaecyparis pisifera plumosa aurea*. — (a) sr = *Squarrosa*form; (b) sp = *Squarrosa-Plumosa*form; (c) p = *Plumosa*form; (d) sm = *Squamosa*form. phot. GRÄFIN WALLWITZ