

## Mitteilungen.

---

### 6. Ernst Küster: Über Mosaikpanaschierung und vergleichbare Erscheinungen.

(Eingegangen am 15. Februar 1918.)

---

Mosaikartige Felderung macht sich auf Pflanzenorganen der verschiedensten Art und durch verschiedenartige Differenzierungen bemerkbar. Die bekanntesten Fälle sind diejenigen, in welchen normal ergrünte Felder mit weißen oder gelblichen Arealen wechseln, derart, daß die Oberfläche eines Organs — in erster Linie kommen Blattspreiten in Betracht — wie aus Mosaikstücken zusammengesetzt erscheint, deren Größe und deren Form von der morphologischen Gliederung des gefelderten Organs unabhängig sind. Bei „buntblättrigen“ Pflanzen, deren Zeichnung der hier gegebenen Schilderung entspricht, liegt „marmorierte Panaschierung“ vor, wenn die einzelnen Felder noch ansehnliche Größe — mehrere mm oder cm Durchmesser — aufweisen; sind die einzelnen Felder sehr klein, so daß das panaschierte Blatt grün-weiß gesprenkelt erscheint, so liegt „pulverulente Panaschierung“ vor. Selbstverständlich sind diese und jene Form der Panaschierung nicht scharf gegeneinander abzugrenzen<sup>1)</sup>.

Dieselbe Zeichnungsweise wie an Blättern tritt auch an vielen Früchten auf.

Ein Mosaik, dessen Felder sich nicht durch Reichtum an Chlorophyll und Mangel an diesem, sondern durch Auftreten und Fehlen des Zellsaftanthocyans unterscheiden, tritt auf den Blättern des als Zierpflanze gern kultivierten formenreichen *Coleus hybridus hort.* auf<sup>2)</sup>. Je nach der Größe der scharf gegeneinander abgesetzten, oft bemerkenswert gradlinig begrenzten Felder kann man auch hier zwischen Marmorierung und pulverulenter Zeichnung unterscheiden.

---

1) KÜSTER, Pathol. Pflanzenanatomie. 1916. 2. Aufl., p. 14 ff.

2) KÜSTER, Die Verteilung des Anthocyans bei *Coleus*-Spielarten. (Flora 9171, Bd. 110, p. 1.)

Sowohl die Panaschierung, wie die Anthocyanzeichnung treten nicht nur im Mosaiktyp, sondern — wohl noch häufiger als in diesem — in sektorialer Verteilung am Pflanzenkörper auf. Anthocyansektoren neben farblosen findet man bei Blüten und Blütenständen (Compositae) bekanntermaßen sehr oft, während marmorierte Anthocyanzeichnung auf Blüten ein seltenes Phänomen ist (Beobachtungen an einer — vermutlich heterozygotischen — *Hesperis matronalis*). Analoga zu der Anthocyanmarmorierung der Blätter verschiedener Art dürfen wir vielleicht in den mit Anthocyankörnern oder Gruppen von solchen ausgestatteten Maiskolben<sup>1)</sup>, in anthocyangescheckten Endospermen<sup>2)</sup> u. a. sehen.

Mosaikfelderung wird dann am leichtesten wahrgenommen werden, wenn benachbarte Felder durch so auffallende Merkmale wie die Färbung sie abgiebt, sich von einander unterscheiden. Auf eine Felderung ganz anderer Art hat WINKLER<sup>3)</sup> unlängst aufmerksam gemacht. —

Die Form der Mosaikfelder, ihre scharfe Umgrenzung und oft auch die Anordnung der ein Mosaikfeld aufbauenden gleichartigen Zellen führen zu der Vermutung, daß die aus gleichartigen Zellen gebildeten Gruppen Abkömmlinge einer Mutterzelle (oder mehrerer nebeneinander liegender Zellen) sind: verschiedenartig ausgebildete Nachbarfelder stellen demnach die Deszendenz von zwei in irgend welchem Sinn verschiedenartig veranlagten Schwesterzellen dar. Ist diese Annahme zutreffend, so wird die andere notwendig: daß nämlich bei einer bestimmten Zellenteilung, von der wir zunächst nur wissen, daß sie der Anlage differenter Gewebefelder vorausgeht, eine Mutterzelle in zwei ungleichartig begabte Tochterzellen zerlegt wird. Ähnliche Betrachtungen hat BAUR<sup>4)</sup> über die Entwicklungsgeschichte der an einer *Antirrhinum*-Form auftretenden roten Sprenkelungen — auch der vegetativen Teile — angestellt.

WEISMANN rechnet mit der Möglichkeit, daß an den Zellkern und seine Teile gebundene Anlagen bei der Teilung sich ungleich

---

1) EMERSON, The inheritance of a recurring somatic variation in variegated ears of maize. (Americ. Natur. 1914. Vol. 48, p. 87; vgl. Ztschr. f. ind. Abstammungs- u. Vererbungslehre, 1915, Bd. 14, p. 32.)

2) EMERSON, Anomalous endosperm development in Maize and the problem of bud sports. (Ztschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre. 1915, Bd. 14, p. 241.)

3) WINKLER, Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. (Zeitschr. f. Bot. Bd. 8, 1916, p. 417, 447.)

4) Einführung in die exper. Vererbungslehre. 2. Aufl. Berlin 1914, p. 304.

auf die beiden Tochterzellen verteilen können, und nimmt „zwei äußerlich ununterscheidbare Arten von Kernteilung“ an: „eine solche, bei welcher die beiden Tochterkerne gleichartiges Idioplasma erhalten, und eine andere, bei der sie verschiedenes Idioplasma erhalten, eine Homoiokinesis und eine Heterokinesis, oder erbgleiche und erbungleiche Teilung. Die erstere wird auf einer ganz gleichmäßigen Verteilung der „Anlagen“ auf beide Stäbchenhälften beruhen müssen, der somit eine Verdoppelung durch Wachstum vorhergegangen sein wird; bei der letzteren wird dieses Wachstum mit einer ungleichen Gruppierung der Anlagen verbunden sein<sup>1)</sup>“. Auch bei der Entstehung der uns interessierenden Mosaikzeichnung sind Teilungen im Spiele, die eine ungleiche Verteilung der Qualitäten auf die Tochterzellen bewirken. Um nichts zu präjudizieren, wollen wir sie als inäquale Teilungen bezeichnen.

Von den in den inäqualen Schwesterzellen schlummernden den „Anlagen“ und der Art des Unterschiedes, der bei der inäqualen Teilung sich zur Geltung bringt, kann man sich verschiedene Vorstellungen machen. Entweder es scheiden bei der inäqualen Teilung irgendwelche Kern- oder Plasmaanteile aus dem Besitz einer Zelle aus, welche von dieser nicht regeneriert werden können, so daß bestimmte Gestaltungs- und Differenzierungsprozesse, welche als Funktion jener Zellenorgane zu gelten haben, für die von ihnen entblöbte Tochterzelle ein für alle Mal — d. h. für sie und ihre ganze Deszendenz und unter allen nur erdenklichen Lebensbedingungen — ausgeschaltet werden; — oder es bleiben beiden Tochterzellen die gleichen Gestaltungs- und Differenzierungsmöglichkeiten erhalten, verschieden aber sind ihre Reaktionsfähigkeiten insofern, als die eine der beiden Zellen ein bestimmtes Entwicklungsschicksal unter andern äußeren Einwirkungen erfährt als ihre Schwesterzelle, und unter gleichen Bedingungen die beiden Zellen ungleich sich verhalten und ungleichartige Gruppen von Deszendenten liefern. Von den Pflanzenzellen, darf es ja als erwiesen gelten, daß eine Spezifität, wie sie für die verschiedenen Arten tierischer Zellen in Anspruch genommen zu werden pflegt, ihnen nicht eigen ist: aus Wurzeln können Sproßvegetationspunkte und Achsengewebe hervorgehen, Dermatogen kann Epidermis-, Grundgewebe- und Leitbündelgewebe bilden, Gefäße können sowohl aus den Xylem- als auch — nach Eingriffen

1) WEISMANN, Die Continuität des Keimplasmas usw. Jena 1885, p. 32, Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. Jena 1892, p. 46, 47.

bestimmter Art — aus den Phloemderivaten des Kambiums hervorgehen: In den Zellen der verschiedenartigsten Gewebe schlummern dieselben Potenzen, und es hängt von den auf die Zellen wirkenden Bedingungen ab, welche Entwicklungsmöglichkeit verwirklicht wird.

Die beiden Modi der inäqualen Zellenteilung, zu deren Unterscheidung unsere theoretischen Betrachtungen soeben geführt haben, sind von grundsätzlich verschiedener Art — sowohl in ihren morphologischen Voraussetzungen wie in ihren Folgen für die Ontogenie eines Organs oder einer ganzen Pflanze. Der erste Modus wird, wie bereits vorhin angedeutet wurde, am leichtesten durch die Annahme einer ungleichen Verteilung der in der Mutterzelle vorhandenen geformten Bestandteile zu erklären sein<sup>1)</sup>; beim zweiten Modus muß es noch fraglich bleiben, ob er in gleichem Sinne erklärt werden kann und darf; es wäre sehr wohl vorstellbar, daß inäquale Teilungen der zweiten Art auch bei vollkommen gleicher Verteilung der geformten Bestandteile der Mutterzelle zustande kämen.

Für die Ontogenie des Organs, in dem sich inäquale Teilungen vollziehen, ist von größter Bedeutung der Umstand, daß inäquale Teilungen der ersten Kategorie irreversible Veränderungen der von ihnen betroffenen Zellengenerationen einleiten, während bei inäqualen Teilungen der zweiten Art die Reversion der Veränderung im Bereich des Möglichen liegt, jedenfalls nicht durch den Charakter der Teilung selbst ausgeschlossen wird: Erst der „Rückschlag“ gibt den vollgültigen Beweis dafür, daß die inäquale Teilung zur zweiten Kategorie zu stellen war.

Inäquale Teilungen der ersten Art liegen z. B. vor, wenn bei einer Zellenvermehrung nicht auf alle Tochterzellen ein Chromatophor entfällt und neben farbigen Zellen auch Zellenalbinos entstehen — bei einzelligen Lebewesen sind Teilungen dieser Art bereits wiederholt in unmittelbarer Beobachtung studiert worden<sup>2)</sup>. Auf inäquale Teilungen der zweiten Art dürfen wir schließen, wenn z. B. in Bakterienkulturen neue Mutanten entstehen und

---

1) Vgl. z. B. BOVERI, Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena 1904. BALTZER, Über die Beziehungen zwischen dem Chromatin u. der Entwicklung und Vererbungsrichtung bei Echinodermenbastarden (Arch. f. Zellforschung 1910, Bd. 5, p. 497).

2) Vgl. z. B. PASCHER, Fusionsplasmodien bei Flagellaten usw. (Arch. f. Protistenkde. 1916. Bd. 37, p. 31); betrifft *Myxochrysis paradoxa*.

die neuen Formen zur Rückkehr zur Stammform sich befähigt zeigen<sup>1)</sup>).

Bei vielzelligen Lebewesen liegen die Dinge vermutlich nicht anders als bei Protisten. Die Prüfung und Beurteilung des einzelnen Falles machen aber bei ihnen große Schwierigkeiten, da sich die in Vegetationspunkten oder in jugendlichen Organen abspielenden inäqualen Teilungen der unmittelbaren Beobachtung entziehen. —

Was läßt sich über diejenigen inäqualen Teilungen ermitteln, die den eingangs beschriebenen Mosaikfelderungen zu Grunde liegen? Wir kehren zur Erörterung der Panaschierungserscheinungen und der bei *Coleus* beobachteten Anthocyansprenkelungen zurück.

In der Epidermis haben wir, wie bekannt, eine Gewebeform vor uns, deren Zellen bei außerordentlich zahlreichen Pflanzen arm an Chlorophyll sind oder von solchem nichts erkennen lassen; die zu ihr gehörigen Schließzellen ergrünen aber lebhaft, obwohl sie unter denselben äußeren Bedingungen sich entwickeln wie ihre farblosen Nachbarinnen. Es wäre recht wohl vorstellbar, daß auch in den blassen Anteilen einer panaschierten Pflanze Zellen entstünden, die zu normalem Ergrünen befähigt wären — mit andern Worten, daß an einem Gewächs durch eine oder mehrere inäquale Teilungen chlorophyllarme Bezirke entstehen und ein Teil der von diesen sich ableitenden Zellendeszendenz durch „Rückschlag“ hinsichtlich seines Chromatophorengehalts wieder normal würde. Beispiele dafür, daß Zellen, die auf „physiologischem“ Wege chlorophyllfrei geworden sind, unter dem Einfluß irgendwelcher Faktoren abnormer Weise ergrünen, sind uns von Spermatozoen und Pollenschläuchen her überdies bereits bekannt: über ergrünende Spermatozoen von *Oedogonium* hat KLEBS<sup>2)</sup> Beobachtungen angestellt, ergrünende Pollenschläuche hat LIDFORSS<sup>3)</sup> beschrieben. Leider

1) Beide hier unterschiedene Arten der inäqualen Teilung sind dem ersten der drei von HÄCKER (Allgem. Vererbungslehre 1911, p. 207) unterschiedenen Fälle zu subsummieren. Der zweite und dritte Fall seiner Unterscheidung kommt nur mittelbar und nur dann für die Beurteilung der inäqualen Teilungen in Betracht, wenn die von HÄCKER erwähnten Entwicklungsdifferenzen durch ungleichartige Veranlagung der beiden Schwesterzellen, über die bereits bei der inäqualen Teilung entschieden worden ist, bedingt sind.

2) KLEBS, Bedingungen der Fortpfl. bei einigen Algen und Pilzen. 1896. p. 299.

3) LIDFORSS, Untersuchungen über die Reizbewegungen der Pollenschläuche. (Zeitschr. f. Bot. 1909. Bd. 1, p. 443, 458 Anm.)

wissen wir noch nichts über die Bedingungen, welche den genannten Zellenformen die Fähigkeit zum Chlorophyllbilden wiedergeben.

Bei Untersuchung der panaschierten Pflanzen sind wir auf die Prüfung der an den Blättern auftretenden Mosaikfelderung angewiesen und auf das, was sich aus der Verteilung der grünen und blassen Areale über ihre Ontogenie erschließen läßt.

Die durch den Krieg geschaffenen Umstände nötigen mich, ausführliche Berichterstattung über die hier angeschnittenen Fragen auf Zeiten zu verschieben, die dem Abschluß der Arbeit und ihrer Veröffentlichung günstiger sind als die jetzigen. Ich beschränke mich zunächst darauf, einen Fall der Panaschierung anzuführen, der durch BAURs grundlegende Untersuchungen besondere Bedeutung für die Forschung gewonnen hat, die albomarginaten Pelargonien<sup>1)</sup>. Die ganzen Pflanzen sind, wie BAUR gezeigt hat, von einer farblosen subepidermalen Gewebelage gleichsam umhüllt. Gleichwohl vermögen auch von dieser sich hier und da normal ergrünende Zellen abzuleiten: es entstehen dann tiefgrüne, scharf umgrenzte Partien, in welchen das mit normalem Chlorophyllgehalt ausgestattete Gewebe unmittelbar an die Epidermis stößt.

Eine beträchtliche Zahl albomarginat-panaschierter Pflanzen weist denselben Typus auf, wie BAURs Untersuchungsobjekte. In der Vermutung, daß die an ihnen gefundenen tiefgrünen Partien einer neuen inäqualen Zellenteilung, welche blaßbleibende Zellen von normal ergrünenden trennt, ihre Entstehung verdanken, bestärkt mich der Umstand, daß auch bei andern panaschierten Pflanzen des gleichen Typus innerhalb der weißen Randzone einzelne Zellen oder Zellengruppen verschiedenen Umfanges zum normalen Grün „zurückkehren“ können. Überall sind die grünen Partien von den blassen durch scharfe Grenzen abgesetzt. Das ist besonders zu betonen, da die auf den blassen Anteilen panaschierter Pflanzen gelegentlich auftretenden unscharf umgrenzten grünen Felder (manche Spielarten des panaschierten *Acer negundo*) nichts mit dem Rückgewinn der Ergrünungsfähigkeit zu tun haben, vielmehr auf unvollkommenen Chlorophyllverlust und unvollständiges Bleichen der blassen Anteile zurückzuführen sind. Daß solches oft eine Folge allzu schwacher Belichtung ist, wissen die Gärtner. —

1) BAUR, Das Wesen und die Erblichkeitsverhältnisse der „varietates albomarginatae hort.“ von *Pelargonium zonale* (Zeitschr. f. indukt. Abstamm. u. Vererbungslehre. 1909. Bd. 1, p. 330). Unters. über die Vererbung von Chromatophorenmerkmalen bei *Melandrium* usw. (Ebenda 1910. Bd. 3, p. 81.)

Die als *Coleus hybridus* hort. gezüchteten Formen sind die auf dem Wege mannigfaltiger Kreuzung gewonnenen, von den Abarten des *Coleus scutellarioides* sich ableitenden Mischformen, die sich von einander besonders auffällig durch die Farbe ihrer vegetativen Teile unterscheiden. Der Bastardcharakter der Gartenformen legt den Gedanken nahe, daß die Entstehung der marmorierten und gesprenkelten Formen usw. auf eine vegetative Aufspaltung der im Bastard vereinigten Anlagen zurückzuführen sei<sup>1)</sup>. Ein von *Veronica longifolia* (blau) und *V. longifolia alba* gewonnener Bastard spaltet zuweilen vegetativ derart, daß Trauben entstehen, die auf der einen Seite weiße, auf der andern blaue Blüten entwickeln<sup>2)</sup>. Aufspaltungen ähnlicher Art sind auch an den Sprossen vieler anderer Pflanzen, namentlich oft an Blüten und Früchten, beobachtet worden<sup>3)</sup>. Höchst wahrscheinlich können ebenso gut wie die an genanntem Beispiel und vielen ähnlichen beobachteten sektorialen Differenzierungen auch marmorierte Mischungsbilder auf vegetative Spaltung der in Bastarden vereinigten Anlagen zurückgeführt werden. „Werden etwa schwarze und weiße Nonnen . . . gekreuzt, so erscheinen unter anderem Mosaikbastarde mit schachbrettartigen weißen Zeichnungen auf dem schwarzen Flügel in verschiedener Ausdehnung. . . Außer diesen abnormen Mosaikbastarden gibt es aber auch Fälle, in denen  $F_1$  typisch den Charakter eines Mosaiks in mehr oder minder großem Prozentsatz zeigt. So ergaben Kreuzungen von weißen und schwarzen Leghornhühnern entweder weiße mit schwarzen Flecken oder schwarz und weiß geflitterte oder solche, deren Sprenkelung so fein ist, daß ein gleichmäßiges Blau erscheint“<sup>4)</sup>. Was hier über die Größenordnung der Mosaikareale gesagt ist, die an den dem Züchter bekannten Mosaikbastarden auftreten, ist auch für die Zeichnung unserer *Coleus*-Formen Wort für Wort zutreffend. Für die Beantwortung der Frage, ob die Zeichnung der letzteren durch Bastardbildung und -anlagenaufspaltung zu erklären ist, ist freilich durch jene Feststellung noch nichts gewonnen, da grobe Marmorierung ebenso sehr wie pulverulente Sprenkelung auch ohne heterozygotische Veranlagung zustande kommen können — das demonstrieren besonders anschaulich die panaschierten Blätter<sup>5)</sup>.

1) Vgl. BAUR 1914 a. a. O.

2) DE VRIES, Das Spaltungsgesetz der Bastarde. (Ber. d. D. bot. Ges. 1900. Bd. 18, p. 83, 86.)

3) Vgl. z. B. DE VRIES, Mutationstheorie 1903. Bd. 2, p. 675; JOHANNSEN, Elemente der exakten Erblchkeitslehre. 2. Aufl. Jena 1913. p. 619.

4) GOLDSCHMIDT, Einführung in die Vererbungswissenschaft. 1911, 256.

5) Vgl. auch JOHANNSEN 1913 a. a. O.

Leider geht es nicht an, rote Mosaikfelder aus marmorierten *Coleus*-Blättern zu isolieren und zur Regeneration anzuregen, um die neugebildeten Pflanzen auf ihren Gehalt an roten und an anderen Mosaikbestandteilen zu prüfen.

Die an *Coleus*-Blättern auftretende Marmorierung kann man sich auf sehr verschiedene Weise durch inäquale Teilungen zustande gekommen denken und von einem aus gleichartig veranlagten Vegetationspunkte ableiten. Diese Möglichkeiten zu diskutieren würde hier zu weit führen. Ihre Prüfung führt mich zu der Vermutung, daß auch bei den *Coleus*-Spielarten die durch inäquale Teilungen herbeigeführten und eingeleiteten Veränderungen in der Qualifikation der Zellen keine irreversiblen seien, und daß anthocyanhaltige Zellen auch anthocyanfreie Deszendenten liefern können, wenn von neuem inäquale Teilungen in ihnen erfolgt sind. Zu dieser Annahme, daß in anthocyanhaltigen Zellen auch die Fähigkeiten zur Produktion anders gearteter Elemente irgend wie schlummern, daß allerdings in ihnen — so lange keine neue inäquale Teilung erfolgt — die Potenzen zur Bildung anthocyanhaltiger Zellen in irgend einem Sinne „dominieren“, führten mich die Beobachtungen an sektorial halbierten *Coleus*-Pflanzen, die auf beiden Hälften die der Grundfarbe entgegengesetzten Qualitäten in vereinzelt Sprenkelungen aufweisen, und an solchen, deren sektoriale Abschnitte sich durch die Art ihrer Sprenkelung oder Marmorierung unterscheiden.

B o n n , Januar 1918

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1918

Band/Volume: [36](#)

Autor(en)/Author(s): Küster Ernst

Artikel/Article: [Über Mosaikpanaschierung und vergleichbare Erscheinungen.  
54-61](#)