

Über weißrandige Blätter und andere Formen der Buntblättrigkeit.

Von Ernst Küster in Bonn.

Mit 27 Abbildungen im Text.

Die große Schar von Gewächsen, die der Gartenliebhaber ihres „bunten“ Laubes wegen schätzt und als panaschiert zu bezeichnen pflegt, stellt eine in jeder Beziehung höchst ungleichartige Genossenschaft von Pflanzen dar: die panaschierten Pflanzen unterscheiden sich voneinander nicht nur hinsichtlich der Farbentöne, die an ihrem Laub mosaikartig nebeneinander gestellt erscheinen, nicht nur durch die Verteilung der ihnen eigenen Farben auf die Sprosse und Blätter, sondern auch — und diese Punkte beschäftigen den an dem Panaschierungsphänomen wissenschaftlich Interessierten in erster Linie — hinsichtlich der Entwicklungsgeschichte und der Ätiologie der Buntblättrigkeit.

Eine Einteilung der verschiedenen Formen der Panaschierung habe ich 1916 zu geben versucht¹⁾.

In zwei Hauptgruppen habe ich diejenigen Fälle vereinigt, welche entweder Grün und Blau in scharf abgegrenzten Feldern nebeneinander zeigen — oder welche zwischen normal ergrünzten und blassen Anteilen nur unscharfe Grenzen erkennen lassen.

Wir werden uns in den nachfolgenden Erörterungen fast ausschließlich mit Panaschierungen der ersten Gruppe beschäftigen.

Bei ihnen werden nach der Verteilung der grünen und blassen Spreitenanteile folgende Untergruppen zu unterscheiden sein:

1. Marginale Panaschierung, d. h. diejenige Form der Buntblättrigkeit, bei welcher normal grüne Blätter weiße oder gelbe Ränder aufweisen,

2. sektoriale Panaschierung, bei der die weiße und grüne Farbe sektorenweise über Blätter oder Sprosse sich verteilt zeigen, und

3. marmorierte und pulverulente Panaschierung: eine Blattspreite erscheint als mehr oder minder unregelmäßig zusammengesetztes Mosaik grüner und weißer Areale. Sind diese verhältnismäßig groß, so liegt marmorierte Panaschierung vor; sind sie klein, und geben sie der Spreite das Aussehen einer in Grün ausgeführten „Spritzarbeit“, so liegt pulverulente Panaschierung vor.

Die nachfolgenden Betrachtungen gelten in erster Linie den marginaten Panaschierungen: „Albomarginate“ Kräuter und Holzpflanzen, d. h. solche, deren Blätter einen mehr oder minder breiten, regelmäßig oder unregelmäßig geformten, weißen oder gelben Rand aufweisen („varietates foliis argenteo- vel aureo-marginatis“). werden

1) Küster, E. Pathologische Pflanzenanatomie. 2. Aufl., 1916, p. 9 ff.

in unseren Gärten gern kultiviert. Nur selten sieht man in der freien Natur spontan ein albomarginates Exemplar auftreten. Wir werden uns daher hauptsächlich mit den aus Ziergärten und Baumschulen bekannten Panaschierungen zu beschäftigen haben.

I. Vier Typen der marginaten Panaschierung.

Auch dann, wenn wir gemäß unserer Aufgabe diejenigen weißrandigen Spielarten, die wegen der unscharfen Grenze ihres blassen Spreitenrandes zu der ersten Hauptgruppe der Panaschierungserscheinungen gehören, unberücksichtigt lassen, bleiben innerhalb der Gruppe der albomarginaten Gewächse noch viele Mannigfaltigkeiten zu unterscheiden: die Unterschiede sind einerseits morphologischer Art und beziehen sich auf die Verteilung grüner und blasser Areale über die Blattspreite — andererseits kommen sie in der anatomischen Struktur der Blattquerschnittsbilder zum Ausdruck.

Folgende Typen sind zu unterscheiden:

1. Typus des *Pelargonium zonale*.

Wir beginnen mit demjenigen Gewächs, dessen albomarginaten Formen durch die Untersuchungen Baur's besonderes Interesse gesichert worden ist²⁾.

Die weißrandigen Spielarten des *Pelargonium zonale* sind untereinander sehr verschieden, und selbst an den Sprossen eines Individuums und an den Blättern des nämlichen Sprosses lassen sich allerhand Unterschiede feststellen. Im großen und ganzen wiederholt sich immer folgendes Bild: ein weißer Rand wechselnder Breite umrahmt die ganze Spreite. Die weiße Zone dringt stellenweise in Form schmaler Keile, die der Richtung der Hauptnerven des Blattes folgen, mehr oder minder tief in sein Inneres ein. Auch dann, wenn solche Keile fehlen, ist die Grenze zwischen den grünen und weißen Anteilen des Blattes eine sehr unregelmäßig gekerbte oder gebuchtete Linie, deren Verlauf keine Gesetzmäßigkeit erkennen läßt, niemals aber äquidistant zum Blattrand streicht.

An der Grenze der grünen und weißen Anteile bemerkt man sehr häufig Areale von mattgrüner Färbung: die mikroskopische Untersuchung ergibt, daß die normal grünen Anteile des Mesophylls an der Peripherie des grünen Spreitenteils in treppenförmig gebildetem, oft recht kompliziert sich abstufoendem Profil ihr Ende nehmen (Fig. 1): je mehr farblose Mesophyllschichten die grünen Anteile überlagern, um so matter erscheint das betreffende Areal. Zu dieser am Rand der grünen Spreitenteile wahrnehmbaren Abstufung kommt als weitere Komplikation hinzu, daß auch die mattgrünen Partien

²⁾ Baur, E. Das Wesen und die Erbliehkeitsverhältnisse der „varietates albomarginatae hort.“ von *Pelargonium zonale* (Zeitschr. f. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre 1909, Bd. 1, p. 330).

als schmale Sektoren bis ins Innere der Spreite, bis zum Anheftungspunkt des Stieles vordringen können, und daß ferner inmitten dunkelgrüner Flächen inselförmige Einsprengsel mattgrüner Färbung erscheinen — und umgekehrt relativ dunkel gefärbte grüne Inseln auf hellerem mattgrünem Feld sich zeigen können. Solche Varianten in der Verteilung der Farben und Farbtöne finden sich zwar nicht an jedem Blatte, aber doch fast an jedem Sprosse kräftig grünender Individuen.

Von weiteren Varianten wird später noch zu sprechen sein.

Baur hat in seiner zitierten Abhandlung über die albomarginaten Spielarten des *Pelargonium* über die Anatomie der panaschierten Blätter eingehend berichtet und vor allem festgestellt, „daß nicht bloß der Blattrand aus Zellen mit farblosen Chromatophoren aufgebaut ist, sondern die ganze Pflanze. Blatt, Blattstiel und Stamm stecken quasi in einer farblosen Haut ... Die peripheren zwei bis drei Zellagen, die sonst, bei rein grünblättrigen



Fig. 1. Verschiedenartige Abstufungen des grünen Gewebes am Blattrand albomarginater Blätter von *Pelargonium zonale*. — Vgl. Anm. 4. auf S. 003.

Pflanzen (natürlich mit Ausnahme der Epidermiszellen) grüne, chlorophyllhaltige Chromatophoren führen, sind bei diesen Weißbrandpflanzen überall, auch in den scheinbar grünen Teilen farblos³⁾. Diese Verhältnisse sind auch in den schematischen Darstellungen von Fig. 1 zum Ausdruck gebracht⁴⁾.

Schon in sehr jugendlichen Blättern läßt sich die chlorophyllarme oder chlorophyllfreie „Haut“, in der der normal-grüne Kern der Pflanze steckt, leicht erkennen. Baur nimmt an, daß ein solcher Unterschied auch am Vegetationspunkt selbst schon besteht, wenn er auch der unmittelbaren Beobachtung nicht zugänglich ist; der Vegetationspunkt bestehe also aus zweierlei Gewebesorten: der äußere Mantel liefert albikate, der innere Anteil liefert lauter normal-grüne Mesophyllzellen.

Wie Baur bereits beschrieben und abgebildet hat⁵⁾, treten hier und da Anomalien auf, die dem bisher Mitgeteilten sich schlecht einzuordnen scheinen: an weißbrandigen Exemplaren findet man gelegentlich Blätter, welche besonders dunkelgrün gefärbte Teile aufweisen.

3) Baur. 1909, a. a. O., p. 334.

4) In diesen und ähnlichen Darstellungen im folgenden ist nur das farblose und das grüne Mesophyll, nicht die Epidermis zur Anschauung gebracht.

5) Baur. 1909, a. a. O., p. 345 und Fig. 18.

Diese reichen meist bis an den Rand der Spreite, so daß dieser stellenweise der weiße Saum abgeht. Fig. 2 zeigt zwei panaschierte



Fig. 2 a.



Fig. 2 b.



Fig. 2 c.

Fig. 2. Marginale Blätter mit tiefgrünen, nicht gerandeten Anteilen (*Pelargonium peltatum*). a: Oberseite eines Blattes: der tiefgrüne Anteil umfaßt $1\frac{1}{2}$ Blattzipfel. Die gestrichelte Linie (rechts unten) zeigt den Verlauf der Grenze Grün-Weiß auf der Blattunterseite. b: Profil der Grenze Grün-Weiß an der mit * bezeichneten Stelle von a (keine farblose subepidermale Mesophyllschicht!). c: Ähnliches Blatt mit größerem tiefgrünem Areal. Beide Blätter stark asymmetrisch; die grüne Hälfte ist stets die geförderte. a u. c $\frac{3}{4}$ d. nat. Gr.

Blätter von *P. peltatum*, deren Grün-Weiß-Verteilung offenbar dem von Baur abgebildeten Fall im wesentlichen entspricht.

Die nächste Figur (Fig. 3) zeigt ein mit tiefgrünem bis zum Blattrand durchgehenden Sektor ausgestattetes Blatt von seiner Unter-

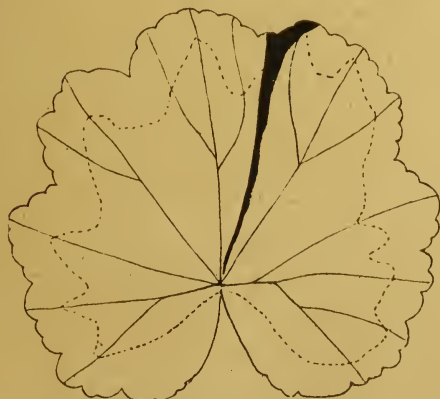


Fig. 3. Marginates Blatt mit tiefgrünem Sektor; die Unterseite des Blattes ist dargestellt. Die Grenze des weißen Randes ist durch punktierte Linien erkennbar gemacht (*Pelargonium zonale*).

seite: die Form des Sektors ist auf beiden Seiten der Spreite verschieden; auf der Unterseite hebt sie sich mit stärkerem Farbkontrast von der Nachbarschaft ab als auf der Oberseite.

Schließlich stellt Fig. 4 einige ausgewählte Fälle tiefgrüner Flecken auf den Spreiten von „Mme Salleray“ zusammen: Lage,



Fig. 4 a.



Fig. 4 b.



Fig. 4 a.



Fig. 4 b.



Fig. 4 c.

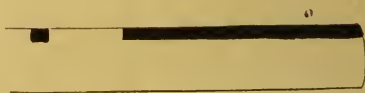


Fig. 4 c.

Fig. 4. Tiefgrüne Randflecken an albomarginaten Blättern (*Pelargonium zonale*). Dazu schematische Profilbilder. Erklärung im Text.
a und b $\frac{2}{3}$ d. nat. Gr., c nat. Gr.

Größe und Form der tiefgrünen Areale wechseln, desgleichen ihre anatomische Struktur, von der später noch zu sprechen sein wird.

Sind die tiefgrünen Flecke ansehnlich groß, oder liegen sie am Blattrand oder gar an diesem inmitten farblosen Gewebes, so sind sie leicht aufzufinden. Seltener als solche vermochte ich diejenigen tiefgrünen Anteile aufzuspüren, die als kleine Einsprengsel inmitten der mattgrünen inneren Teile der Spreite liegen.

Überall da, wo sich dem Auge tiefgrüne Blattfärbung zeigt, reicht die normal ergrünte Mesophyllmasse bis zur Epidermis, wird also von dieser nicht durch die vorhin erwähnte farblose Mesophyll-

schicht getrennt⁶⁾. Nicht immer aber reicht das tiefgrüne Gewebe auf beiden Seiten bis zur Epidermis. Bei Fig. 4a ist ein Fall dargestellt, in welchem — wie das Querschnittschema klar macht — am Rand des Blattes allerdings sämtliche Schichten des Mesophylls normal grün sind; an der Grenze von Grün und Weiß macht sich eine Profilierung bemerkbar, wie sie auch an der Grenze des üblichen mattgrünen Binnenfeldes der Pelargonienblätter häufig ist. Fig. 4b zeigt ein tiefgrünes Randfeld, das nur blattoberseits die denkbar dunkelste Schattierung der grünen Laubfarbe erreicht; denn blattunterseits liegen — vom äußersten Rande abgesehen — zwei Schichten farblosen Mesophylls. Bei dem dritten Fall schließlich (Fig. 4c) beschränkt sich die grüne Farbe auf die beiden unter der oberen Epidermis liegenden Zellschichten; der schematische Querschnitt zeigt ferner, daß nicht weit von der grünen randständigen Zone noch ein allseits von blassem Gewebe umgebenes grünes Einsprengsel liegt, es ist eine Gruppe von zwei grünen, der subepidermalen Mesophyllschicht angehörigen Zellen und ist seiner Kleinheit wegen auf dem Blatte (Fig. 4c) nicht eingetragen worden. —

Mit der Feststellung, daß bei den weißrandigen Pelargonien ein normal grüner Gewebekern von einer blassen Gewebehülle überzogen ist, bringt Baur die von ihm a. a. O. erwähnten Anomalien durch die Vermutung in Einklang, daß bei diesen gleichsam „der grüne innere Komponent der Chimäre durch ein Loch in der weißen äußeren Haut hinausguckt“. Wir werden uns mit dieser Auffassung später noch zu beschäftigen und sie an der Hand weiterer Beobachtungen an panaschierten Pelargonien und anderen Gewächsen zu prüfen haben.

Ähnliche Verhältnisse wie bei den Pelargonien liegen bei zahlreichen andern in albomarginater Form bekannten Arten vor, die wir hinsichtlich des Charakters ihrer Randpanaschierung mit jenen gleichstellen dürfen.

Nur eine von ihnen soll noch eingehender beschrieben werden.

Neben den durch ihre Fleckenpanaschierung⁷⁾ interessanten Formen enthält die Gattung *Abutilon* auch marginat-panaschierte Spielarten: ein elfenbeinweißer Rand umzieht in wechselnder Breite ein mattgrünes Binnenfeld (Fig. 5a). Mustert man eine größere Zahl von Blättern, so findet man wohl hie und da solche, die an dem weißen Rand noch ein grünes Blättzähnen oder einen größeren grünen Anteil besitzen. Oft stellt sich erst bei genauerer Untersuchung heraus, daß die grünen Anteile verschiedene Nuancen aufweisen. In Fig. 5 ist mit beabsichtigter Übertreibung des Unterschiedes auf die ungleiche Farbe der tiefgrünen Randflecken und

6) Spreitenareale, deren grünes Mesophyll bis zur Epidermis reicht, will ich im folgenden „tiefgrün“ nennen.

7) Lindemuth, Studien über die sogenannte Panaschüre und einige begleitende Erscheinungen (Landwirtsch. Jahrb. 1907, Bd. 36, p. 807).

der etwas matten Binnenfelder hingewiesen. Die grünen Randpartien machen ein auffallend starkes Flächenwachstum durch; oft bekommen die Laubblätter dadurch groteske asymmetrische Formen. Das mattgrüne Binnenfeld kann sich auf eine der beiden Blattspreiten (Fig. 5 b) oder auf spärliche Streifen, die am Grund der Nerven liegen, beschränkt zeigen (c).

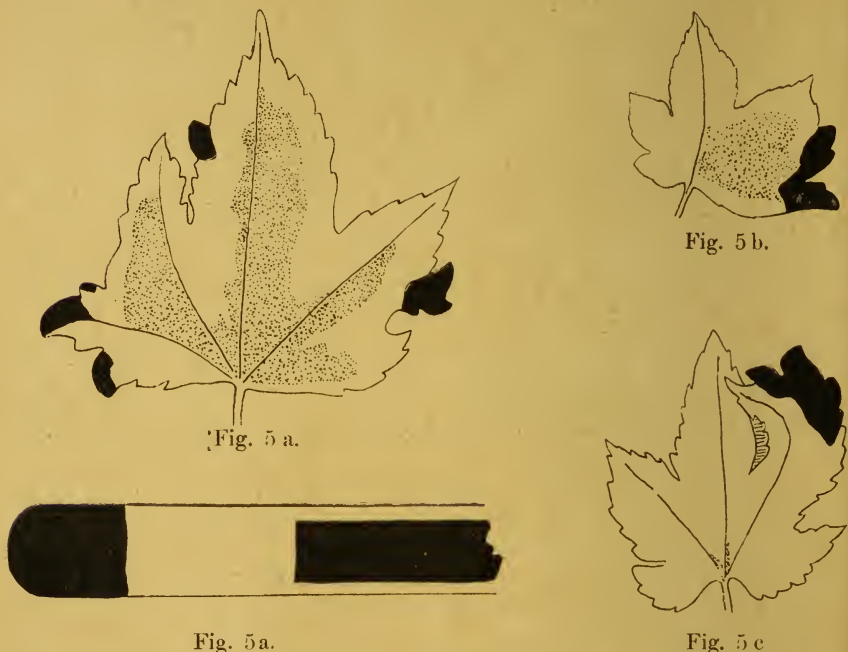


Fig. 5. Albomarginate Blätter von *Abutilon* mit mattgrünen Binnenfeldern und stark wachsenden tiefgrünen Randflecken ($\frac{2}{3}$ d. nat. Gr.). Darunter schematische Darstellung des tiefgrünen Blattrandes und des mattgrünen Binnenfeldes.

In den mattgrünen Binnenfeldern liegen an der ober- und unterseitigen Epidermis je eine Schicht farblosen Mesophylls. An den tiefgrünen Arealen fehlt eine solche Schicht. —

Zum *Pelargonium*-Typus rechne ich wegen der die Epidermis begleitenden farblosen Lage Mesophyllzellen noch die marginaten Panaschuren von *Brassica oleracea*, *Acer negundo*, *Buxus marginatus*, *Fuchsia globosa*, *Farfugium „argenteum marginatum“*, *Cornus alba* und verschiedenen Solanaceen wie *Nicotiana gigantea*, *Solanum dulcamara* u. a. Auch bei den Monokotyledonen gibt es marginale Panaschierungen, bei welchen die grünen Blattanteile von farblosem Mesophyll über- und unterlagert erscheinen (*Dracaena Santeri*, *Cleria* sp.).

Selbstverständlich soll mit vorliegenden Blättern nicht eine Klassifikation der albomarginaten buntblättrigen Pflanzen gegeben werden,

die alle bisher gezüchteten Formen der Randpanaschüre berücksichtigt und zwischen mehreren scharf umgrenzbaren Typen unterscheidet. Von scharfen Grenzen der hier aufgestellten Gruppen kann nicht die Rede sein; vielmehr leiten sich die einen von den andern ab, und sind die besonders charakteristisch entwickelten Formen durch Übergänge aller Art miteinander verbunden. Die beiden im folgenden genannten Typen gleichen in mehreren Merkmalen dem Pelargonientypus, unterscheiden sich aber habituell hinreichend von diesem, um als eigene Typen gelten zu dürfen.



Fig. 6 a.

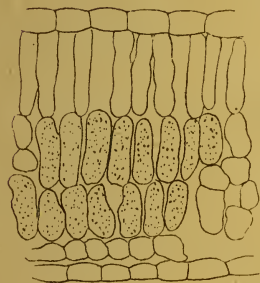


Fig. 6 b.

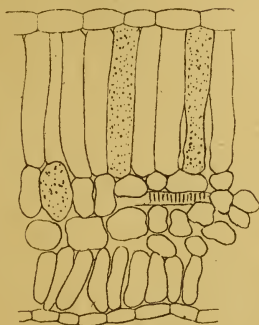


Fig. 6 c.

Fig. 6. Grünsprenkel von dem farblosen Rand albomarginater Blätter. a) schematischer Querschnitt von *Saxifraga sarmentosa*, b und c Querschnitt durch die Blätter von *Solanum Balbisii*. Die chlorophyllhaltigen Zellen sind durch Punktierung kenntlich gemacht.

2. Typus der *Saxifraga sarmentosa*.

Die genannte Spezies wird in einer panaschierten, ziemlich langsam wachsenden Spielart gezogen, deren Blätter einen ansehnlich breiten blassen Rand und ein mattgrünes Binnenfeld unterscheiden lassen (f. *tricolor* hort.). Letzteres zeigt auf Querschnitten an der oberen und unteren Epidermis eine oder mehrere Schichten farblosen Mesophylls. Besonders matt gefärbte Inseln entstehen im grünen Binnenfeld dann, wenn zwei farblose Palissadenschichten übereinander liegen.

Was den albomarginaten Blättern der *S. sarmentosa* ihren besonderen Charakter gibt, ist die Grünsprenkelung des blassen Randes; schon bei Betrachtung mit unbewaffnetem Auge läßt sich erkennen, daß in dem Rande hunderte feinsten Grünsprenkel liegen. Bei Untersuchung mikroskopischer Querschnitte stellt sich heraus, daß

die grünen Inseln der ersten, im übrigen farblosen Palissadenschicht, häufiger der zweiten oder der zweiten und dritten oder noch tiefer liegenden Gewebelagen angehören (Fig. 6a). Je tiefer sie liegen, um so heller erscheinen sie natürlich bei makroskopischer Betrachtung des Blattes. Irgendwelche Gesetzmäßigkeit in ihrer Verteilung habe ich nicht bemerken können.

Die kleinsten Grünsprenkel, die ich finden konnte, waren Gruppen von vier Zellen. Vermutlich entstehen gelegentlich auch Sprennkel von noch geringerem Umfang. —

Zu demselben Typus rechne ich die Panaschierung, die ich an *Solanum Balbisii* 1915 und 1916 im botanischen Garten zu Bonn kultivieren konnte, nachdem sie im Sommer 1915 aus einem normal grünen Individuum spontan entstanden war.

Die Blätter hatten einen gelblich-weißen Rand von wechselnder Breite, der in allen seinen Teilen grüne pulverulente Sprennkelung aufwies. Dem unbewaffneten Auge erschienen die Grünsprennkel zum Teil als polygonal umrissene Areale, zum größeren Teil als punktförmige kleinste Spritzer. Das mattgrüne Binnenfeld, mit dem die Sprennkelhälfen oft sehr ungleich bedacht sind (Fig. 7), entspricht hinsichtlich des grünen und des subepidermalen farblosen Mesophylls durchaus den für *Pelargonium* geschilderten Verhältnissen; Fig. 7c zeigt den Querschnitt durch ein Blatt, das auf der Oberseite in der rechten Hälfte zwei farblose Schichten, in der linken nur eine solche aufweist.

Fig. 6 erklärt die Struktur der auf dem farblosen Rand der Blätter sichtbaren Grünsprennkel. Bei b sehen wir einen Grünsprennkel, der in der zweiten und dritten Mesophyllschicht liegt und aus vielen Zellen besteht; bei c sind mehrere kleinste, aus nur je einer Zelle bestehende Sprennkel dargestellt, die in der obersten oder der zweiten Zellenschicht liegen. In noch anderen Fällen gehören die Sprennkel allein der dritten Lage an.

Wir haben oben festgestellt, daß auch an den blassen Rändern der Pelargonienblätter grüne Flecke und Sprennkel auftreten; kennzeichnend für den hier behandelten Typus sind die Reichlichkeit, mit der die Sprennkel auftreten, und ihr dadurch bedingter Einfluß auf die Gesamterscheinung des Blattes.

3. Typus der *Spiraea Bumalda*.

Bei den Rosaceen ist die „Neigung“ zur Produktion panaschierter Formen beträchtlich.

Großer Beliebtheit erfreut sich der in Ziergärten viel gezogene niedrige *Bumalda*-Spierstrauch (*Spiraea Bumalda hort.* = *Sp. pumila* Zabel).

Die Panaschierung der Spiraeen ist insofern eine sehr unregelmäßige, als normal grüne Sprosse neben bunten zu entstehen pflegen,

und diese ihrerseits meist neben normal grünen Blättern panaschierte entwickeln, auf deren Spreiten sich Grün und Weiß in sehr verschiedenartiger Weise kombinieren können. Gar nicht selten ist der Fall, daß eine kleine Gruppe panaschierter Blätter zwischen normal



Fig. 7 a.



Fig. 7 b.

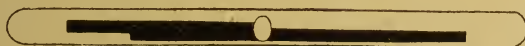


Fig. 7 c.

Fig. 7. Albomarginate Blätter mit gesprenkeltem Spreitenrand (*Solanum Balbisii*). a und b zwei Blätter in $\frac{3}{4}$ d. nat. Gr., c schematischer Querschnitt durch ein ähnliches Blatt; die Grünsprenkel sind nicht eingetragen.

grünen stehen, ja daß nur ein einziges panaschiertes Blatt an einem Sprosse gefunden wird: der nämliche Vegetationspunkt kann panaschierte Blätter, nach diesen normal grüne, später wieder panaschierte, schließlich wieder normal grüne liefern.

Die Panaschierung ist eine deutlich sektorale. Werden mehrere panaschierte Blätter an demselben Sproß erzeugt, so bedeutet entweder das Auftreten der Buntheit einen an demselben Vegetationspunkt mehrfach sich wiederholenden Prozeß anomaler Gewebeproduktion

(diesen Fall deuteten wir bereits vorhin an), oder die panaschierten Blätter stehen in Orthostichen übereinander: ein Sektor des Sprosses ist also albikat, zu dessen Erklärung die Annahme einmaliger Entstehung albikaten Gewebes am Vegetationspunkt genügt. Seine Lage und seine Breite wechseln, so daß entweder nur Blätter entstehen, die zum Teil noch normal grün sind, oder auch solche, die nirgends mehr normales Grün aufweisen.

Auch dann wenn die Buntfarbigkeit nur an einzelnen Blättern erscheint oder mehrere Blätter bunt werden, ohne in ihrer Zeichnung Beziehungen zu einander zu verraten, die zur Annahme eines albikaten Sproßsektors nötigten, muß die Panaschierung eine sektoriale genannt werden, da alsdann die einzelnen Spreiten normal grüne Sektoren und albikate aufzuweisen pflegen (Fig. 8).



Fig. 8 a.



Fig. 8 b.



Fig. 8 d.



Fig. 8 c.

Fig. 8. Sektoriale Panaschierung von *Spiraea Bumalda*. a, b und c verschiedenartige Verteilung der tiefgrünen und mattgrünen-marginaten Blattareale; bei d schematischer Querschnitt durch den mattgrünen Sektor des Blattes c.

a, b und c $\frac{2}{3}$ d. nat. Gr. -

Die Zeichnung der panaschierten Blätter ist verschieden: neben rein weißen Blättern — solche sind namentlich an den obersten Internodien blühender Sprosse und an den der aus den Achseln bunter Blätter sich entwickelnden Trieben häufig — erscheinen solche, die Reinweiß und Normalgrün unvermittelt nebeneinander zeigen — oft derart, daß je eine Längshälfte der Spreite weiß und grün ausfällt — und marginat-panaschierte Spreiten, die uns hier besonders interessieren. Bei ihnen sehen wir einen mehr oder minder breiten weißen Rand und neben diesem eine mattgrüne Zone wechselnder Breite. Fig. 8 gibt hierüber Aufschluß: der weiße Rand wird nur da ge-

funden, wo ein albikater, mattgrüner Spreitensektor vorliegt; die normalgrünen Sektoren haben keinen weißen Rand, sondern gehen bis zum Rand der Spreite durch. Fig. 8a zeigt weiterhin, daß der reinweiße Saum ansehnlich breit werden und die mattgrünen Anteile gleichsam zurückdrängen kann. Ist ein Blatt ringsum weißgerandet, so ist der innere mattgrüne Bezirk meist sehr schmal.

Die anatomische Untersuchung lehrt, daß an den mattgrünen Spreitenteilen unter der Epidermis mindestens eine farblose Mesophyllschicht liegt. Sie lehrt außerdem, daß die an bunten Blättern auftretenden albikaten Sektoren dreierlei Art sein können: entweder es treten auf beiden Seiten farblose subepidermale Zellen auf. — oder es beschränken sich diese auf die Ober- oder auf die Unterseite (vgl. die Schemata in Fig 9); entwickelt ein Spreitensektor nur blattunterseits farbloses Mesophyll, so ist er bei makroskopischer



Fig. 9 a.



Fig. 9 b.

Fig. 9. Marginale Panaschierung bei sektorial geteilten Blättern von *Spiraea Bumalda*: a farbloses Mesophyll auf beiden Blattseiten, der mattgrüne Blattsektor „geht durch“, b farbloses Gewebe (vom äußersten Rand abgesehen) nur auf der Blattunterseite; der mattgrüne Blattsektor ist nur auf dieser erkennbar. —

Ein nur auf der Oberseite sichtbarer Sektor in Fig. 8 c und d.

Untersuchung der Oberseite, nur da wahrzunehmen, wo er den ihm entsprechenden weißen Blattrand noch als schmales Streifchen auf der Blattoberseite erscheinen läßt.

Vom zuerst geschilderten *Pelargonium*-Typus unterscheidet sich der *Spiraea*-Typus vor allem durch die Mischung panaschierter und gleichmäßig grüner Blätter, die wir fast an jedem Sproß konstatieren können, — ferner durch die große Verbreitung der an den Blättern auftretenden Sektorenteilung, bei welcher tiefgrüne Anteile neben mattgrüne zu liegen kommen; bei den Pelargonien fehlte zwar diese Gliederung nicht, war aber selten.

Zu demselben Typus wie *Spiraea Bumalda* ist ein beliebter gelb-bunter Zierstrauch aus der Familie der Oleaceen zu stellen, das albomarginate *Ligustrum ovalifolium*.

Seine Zeichnung ist sehr mannigfaltig: außer gleichmäßig blassen und gleichmäßig grünen Blättern entstehen marginat-panaschierte, die einen blassen Rand von wechselnder Breite und Form und ein mattgrünes Binnenfeld aufweisen. Außerdem entstehen nicht gerade selten an panaschierten Zweigen Blätter, die außer blasser Rand und mattgrünem Binnenfeld noch tiefgrüne Areale von meist deutlicher Sektorform erkennen lassen (Fig. 10). Seltener erscheinen an den Blatträndern dunkelgrüne isolierte Partien.

Dunkelgrüne Sektoren können auf der Ober- wie auf der Unterseite der Spreiten sichtbar werden. Fig. 11 zeigt vier aufeinanderfolgende Blattpaare eines panaschierten Zweiges von der Ober- und Unterseite: bei dem untersten Blattpaar ist der auftretende tiefgrüne Sektor auf der Oberseite noch von einem mattgrünen Sektor unterbrochen, auf der Unterseite ist er zusammenhängend; das zweite Blattpaar weist nur auf der Unterseite einen tiefgrünen Sektor auf. Ähnliches wiederholt sich bei dem dritten Blattpaar, dessen tiefgrüner Sektor am Rande gerade noch auf die Blattoberseite „herumreicht“ — ebenso wie es vorhin für die Sektoren der *Spiraea* zu beschreiben war (Fig. 9b).

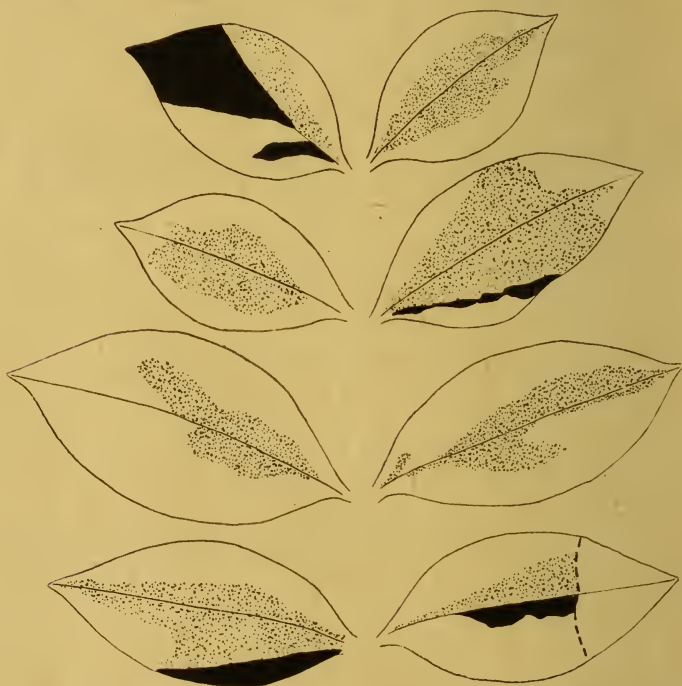


Fig. 10. Albomarginate Blätter mit dunkelgrünen Sektoren; vier aufeinanderfolgende Blattpaare von *Ligustrum ovalifolium*. $\frac{3}{4}$ d. nat. Gr. Rechts ein verstümmeltes Blatt.

Die Anatomie der panaschierten Ligusterblätter zeigt insofern Übereinstimmung mit den albomarginaten Pelargonien u. s. w., als an den matten Arealen das grüne Mesophyll von farblosen Schichten über- bzw. unterlagert wird. Auf manche beachtenswerte Einzelheiten einzugehen, welche die Struktur der tiefgrünen und mattgrünen Blattareale auszeichnet, darf wohl unterlassen werden, da die Schilderung ihrer Mannigfaltigkeit zu weit führen würde. —

Weiterhin rechne ich die panaschierte Form des *Hibiscus Cooperi* in die Gruppe der *Spiraea*-Panaschierung.

4. Typus der *Sambucus nigra*.

Die Panaschierung des albomarginaten Holunders (*Sambucus nigra*) ist durch einen weißen Blattrand, ein tiefgrünes Binnenfeld und eine zwischen beiden vermittelnde mattgrüne Stufe von wechselnder Breite gekennzeichnet. Abweichungen von diesem Ausbildungstypus sind nicht selten: hie und da reicht der tiefgrüne Teil bis zum Blattrand, so daß der helle Saum streckenweise unterbrochen wird, — außerdem erscheinen am Rand oder in seiner unmittelbaren

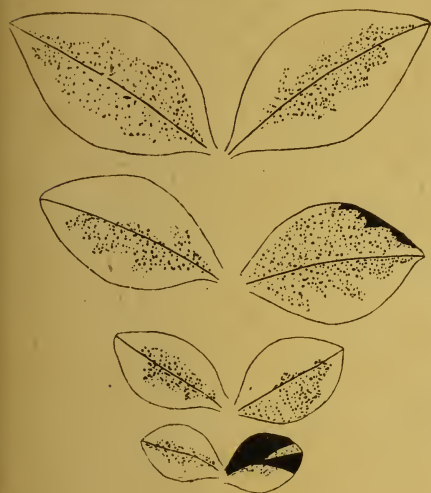


Fig. 11 a.

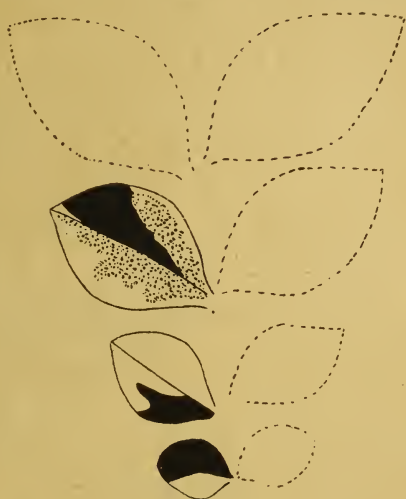


Fig. 11 b.

Fig. 11. Panaschierter Zweig von *Ligustrum ovalifolium*: Vergleich der Ober- und Unterseite der Blätter. Vgl. den Text. a Oberseite, b Unterseite. Bei b sind nur diejenigen Blätter voll gezeichnet, auf deren Spreiten tiefgrüne Sektoren auftreten. $\frac{3}{4}$ d. nat. Gr.

Nähe dunkelgrüne „Inseln“ auf hellem Grund. Andererseits können auch mattgrüne Felder inselartig auf dunkler gefärbtem Grund sich zeigen.

Überdies treten Erscheinungen auf, die die Panaschierung des Holunders als sektoriale zu bezeichnen gestatten: zuweilen entstehen tiefgrüne oder gleichmäßig blasse Anteile größeren Umfangs, die mehrere Blätter oder sektorenartige Teile eines Blattes oder eines Foliolum in Anspruch nehmen (Fig. 12).

Die mikroskopische Untersuchung des weißen Randes macht mit dem in Fig. 13 a dargestellten Bilde bekannt: die farblosen subepidermalen Schichten fehlen dem grünen Binnenfeld; nur da wo mattgrüne Zwischenzonen sichtbar sind, erscheint das grüne Binnenfeld eine Strecke weit von farblosem Mesophyll über- oder unterlagert (Fig. 13 b). Der schematisierte Querschnitt durch eine auf tiefgrünem Grund sich zeigende mattgrüne Insel ist in Fig. 13 c wiedergegeben.

Von *Ilex aquifolium* werden verschiedenartige panaschierte Zierformen kultiviert. Die albomarginate Spielart (s. u. pag. 229) dürfte dem *Sambucus*-Typus näher stehen als den andern.

Auch bei den Monokotyledonen treten Randpanaschierungen auf (weißbrandiges *Chlorophytum capense*, weißbrandige *Agave*- und *Funkia*-Arten, von welchen weiter unten noch die Rede sein wird) welche hinsichtlich der Verteilung des grünen und blassen Mesophylls der beschriebenen Buntblättrigkeit der *Sambucus* ähnlich sind.



Fig. 12 a.

II. Reinweiße Sprosse.

An vielen panaschierten Kräutern und Holzpflanzen treten reinweiße Triebe in wechselnder Häufigkeit auf — sowohl bei marginaten wie sektorialen oder marmorierten Panaschierungen kann man sie beobachten. Handelt es sich um Holzpflanzen, so läßt sich zuweilen feststellen, daß vorzugsweise das „alte Holz“ imstande ist, reinweiße Triebe zu produzieren.

Der Umstand, daß reinweiße Sprosse an der Photosynthese nicht teilnehmen können, wird die Annahme rechtfertigen, daß jene von den grünen oder bunten Sprossen desselben Individuums hier nicht immer ausreichend ernährt werden, und wird es erklären, daß nicht immer den reinweißen Sprossen eine lange Lebensdauer beschieden und eine reiche Blattproduktion möglich ist; freilich fehlt es auch nicht an Fällen, in welchen kräftige panaschierte Baumindividuen ihre weißen Triebe jahraus jahrein üppig ihr Wachstum fortsetzen lassen (*Ulmus* s. u.). Weiterhin wäre zu berücksichtigen, daß nicht nur weiße Sprosse, sondern auch einzelne weiße Blätter oder Blatteile allerhand schädigenden Einflüssen gegenüber sich erheblich weniger widerstandsfähig erweisen als die grünen (aus Gründen ihrer „enzymatischen“

Qualifikation?). Auch dieser Umstand macht es verständlich, daß weiße Triebe oft früher zugrunde gehen als grüne und bunte.

Trotz diesen Schwierigkeiten gelingt es bei einer Reihe panschiierter Gewächse verhältnismäßig leicht, sich reinweißes Material in ausreichender Menge zu beschaffen.

An einigen der von mir untersuchten albomarginaten Gewächse soll im folgenden die Frage geprüft werden, inwieweit die „reinweißen“ Zweige ihren Namen verdienen.



Fig. 12 b.

Fig. 12. Sektoriale Teilung eines marginaten Blattes von *Sambucus nigra*. Bei a ein zur Hälfte blasses Blatt; das oberste Foliolum mit mattgrüner Insel auf tiefgrünem Grund (vgl. Fig. 13 c), der weiße Blattrand von wechselnder Breite und mehrfach unterbrochen: die Blattspindel sektorial geteilt ($\frac{1}{2} + \frac{1}{2}$). Bei b sektoriale Teilung in tiefgrüne Foliola (das oberste, die beiden untersten), zwei spärlich gerandete (rechts), ein Foliolum ohne tiefgrüne Anteile (links) und ein sektorial geteiltes Foliolum (links). $\frac{1}{2}$ d. nat. Gr.

1. *Pelargonium zonale*.

Reinweiße Äste sind an albomarginaten Individuen nicht selten. Sie wachsen eine Zeitlang kräftig, produzieren zahlreiche Blätter, die allerdings — bei den von mir untersuchten Spielarten — an

Größe hinter den weißbrandigen merklich zurückbleiben, stellen aber dann ihr Wachstum ein. Die Achsen der weißen Triebe sind ebenfalls chlorophyllfrei; sie haben einen elfenbeingelben Ton und sind durchscheinend.

Verdienen die weißen Teile der Pelargonien die Bezeichnung „reinweiß“? Sie haben insofern Anspruch auf diese, als in der Tat sehr oft nur weiße Blätter an ihnen entstehen, als auch ihre Seitentriebe alle blaß sein und keinerlei Rückschläge zum Normalgrünen wahrnehmbar werden können. Es fragt sich, ob die weißen Triebe auch dann reinweiß bleiben würden, wenn es gelänge, das Wachstum ihrer Vegetationspunkte beliebig lange anhalten zu lassen.

Von Bedeutung ist es, daß auch unter den üblichen Kulturbedingungen gelegentlich „Rückschläge“ auftreten: die „reinweißen“ Zweige produzieren bunte Blätter. Die Neigung zur Produktion der letzteren scheint bei verschiedenen Spielarten

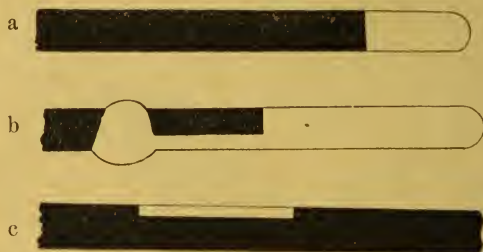


Fig. 13. Panaschierte Blätter von *Sambucus nigra*. a weißer Rand ohne mattgrüne Stufe, b dasselbe mit mattgrüner Stufe, c mattgrüne Insel auf tiefgrünem Grund (vgl. Fig. 12 a).

ungleich groß zu sein. „Madame Salleray“ ist eine Spielart, an der ich wiederholt bunte Blätter an Sprossen nachweisen konnte, deren Laub im übrigen durch viele Internodien blaß war, und deren transparente Achsen — weder äußerlich noch bei Durchmusterung der Quer- und Längsschnitte — grüne Anteile erkennen ließen. Die bunten Blätter erschienen vereinzelt im farblosen Laub der blassen Triebe und zeigten bald ansehnlich breite, normalgrüne Sektoren, die bis zum Rand der Spreite durchgingen und das ganze Mesophyll gleichmäßig gefärbt zeigten, — bald kleine Sprenkelungen, die erst bei Lupenuntersuchung sich erkennen ließen, und die mitten im weißen Gewebe liegen können. Ich habe bei „Mme Salleray“ bisher nur blattoberseits Grünsprenkel finden können.

Viel häufiger als an den Laubblattspreiten zeigt „Mme Salleray“ an den Stipeln Grünsprenkel: ein Nebenblatt zeigt deren manchmal 8—10 — freilich erst bei Lupenbetrachtung. Die Grünsprenkel liegen (ausschließlich?) am Rande der Nebenblätter; ihr Mesophyll ist bis zur Epidermis normalgrün.

Hierzu wäre zu bemerken, daß grüne Randsprenkel auch auf den weißen (oder weißbrandigen) Nebenblättern der typischen albomarginaten Sprosse bei „Mme Salleray“ häufig sind.

An den Blattstielen der farblosen Triebe habe ich bisher ebensowenig grüne Anteile gefunden wie an den farblosen Achsen.

2. *Ilex aquifolium*.

An kräftig wachsenden albomarginaten Individuen von *Ilex aquifolium* treten — vorzugsweise am alten Holz — sehr kräftige, schön belaubte Zweige „reinweißer“ Qualität in nicht geringer Zahl auf. Auch sie täuschen nur bei makroskopischer Prüfung dem Auge völlig reinweiße Beschaffenheit vor: bei Durchmusterung zahlreicher weißer Blätter mit der Lupe wird man auf einigen grüne Sprengelungen finden, die ganz unregelmäßig auftreten und vielen Blättern und vielen Trieben gänzlich fehlen. Ich habe nicht selten Blätter vor

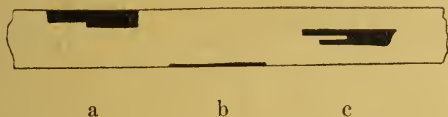


Fig. 14. Grünsprengel auf weißen Blättern von *Ilex aquifolium*. a Grünsprengel unter der oberen Epidermis, b liegt an der unteren Epidermis, c Grünsprengel von komplizierter Form. Schematisiert.

mir gehabt, die 20–30 feinste Grünsprengel erkennen ließen, deren Verteilung über die Spreite ebensowenig Gesetzmäßiges erkennen ließ wie die Form der einzelnen Fleckchen. Randständige Grünsprengel scheinen selten zu sein, nervenständige häufiger; noch häufiger liegen sie zwischen Blattrand und Mittelrippe, ohne an diese oder jenen zu grenzen. Nur die nervenständigen sind — soweit meine Erfahrungen reichen — zuweilen ansehnlich groß und nehmen sogar die Form 1–2 cm langer Streifen an.

Hinsichtlich ihrer Lage im Mesophyll unterscheiden sich die grünen Inseln voneinander so stark wie nur denkbar: entweder sie liegen an der Ober- oder an der Unterseite der Blätter — oder inmitten des farblosen Mesophylls (vgl. die Schemata Fig. 14).

3. *Acer negundo*.

Daß panaschierte Ahornbäume (*Acer negundo* fol. var.) reinweiße Äste produzieren, ist eine häufige Erscheinung: sie entstehen besonders zahlreich am alten Holz und wachsen oft mit bemerkenswerter Gradheit nach oben — gar nicht selten mehrere Jahre hindurch, gehen aber schließlich zugrunde.

Die blassen Anteile mancher Gartenformen des genannten Ahorns zeichnen sich durch besonders reines Weiß aus, — bei andern sind die blassen Areale kräftig gelb und oft unregelmäßig grün

gefleckt. Die kontrastreichen Gartenformen mit weißer, ja blendend weißer Albikatur eignen sich besonders gut dazu, um sie auf versprengte grüne Anteile zu untersuchen. Solche treten in der Tat auf, — allerdings selten. Gleichwohl war es mir in langjähriger Beobachtung eines Bonner Exemplars möglich, eine stattliche Anzahl von Beobachtungen über das Auftreten grüner Sprengel auf sonst völlig weißen, sehr laubreichen Ästen zu sammeln. Es handelt sich bei solchen Sprengelungen um sehr kleine, nur wenige mm² messende grüne Areale, die in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle am Rand des Blattes sich finden; vereinzelt fand ich Gruppen von grünen Sprengeln, von welchen wenigstens eines bis an den Rand

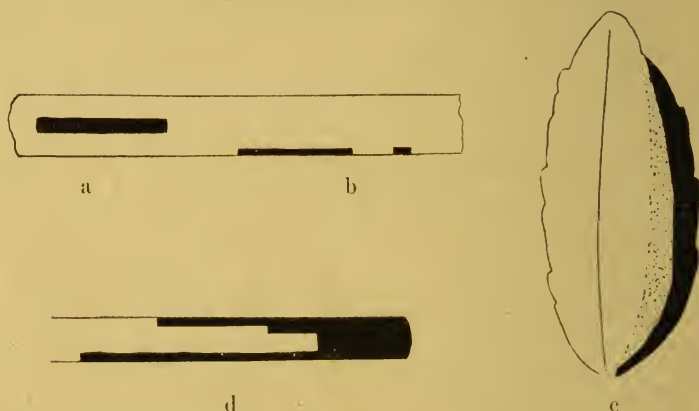


Fig. 15. Grünsprengel und Grünsektor an weißen Blättern von *Eonymus radicans*. a und b schematische Darstellung verschieden gelegener Grünsprengel, c randläufiger Grünsektor mit mattgrüner Stufe, 2× nat. Gr., d schematische Querschnittszeichnung des bei c abgebildeten Sektors.

reichte, noch seltener fand ich vereinzelte grüne Fleckchen, die nicht am Rande, doch in seiner Nähe lagen, oder gar Sprengelgruppen, die mit keinem ihrer Anteile bis zum Rande reichten.

Die Anatomie der Grünsprengel zeigt verschiedene Bilder. Im allgemeinen scheint die oberste Palissadenschicht die bevorzugte zu sein; nur ihre Zellen sind normalgrün. Am Rand der Blätter sind meist alle Mesophyllschichten grün.

4. *Eonymus radicans*.

Die in panaschierter Form besonders beliebte *Eonymus radicans* produziert neben bunten Zweigen auch reingrüne und reinweiße. Sieht man letztere in größerer Anzahl durch, so erkennt man, daß die Produktion zahlreicher reinweißer Blätter nicht unbedingt das spätere Auftreten grüner Anteile ausschließt. Es ist nicht schwer, bei *Eonymus*, deren weiße Triebe sehr stattlich werden, 50–60 cm oder noch größere Länge erreichen und entsprechend zahlreiche Blatt-

paare entwickeln, Albinozweige ausfindig zu machen, an welchen auf viele Internodien mit reinweißen Blättern ein oder mehrere bunte Blätter folgen, die dann wieder von vielen reinweißen abgelöst werden.

a) Verhältnismäßig häufig ist der Fall, daß die versprengt auftretenden bunten Blätter in der Nähe der Mittelrippe einen schmalen Streifen mattgrünen Gewebes aufweisen. Wie Fig. 15 a zeigt, liegt hier zwischen 4—5 farblosen Schichten oberseits und 2 farblosen Lagen unterseits eine aus 3—4 Schichten gebildete grüne Zellenplatte.

b) Mustert man die „reinweißen“ Zweige mit der Lupe, so entdeckt man an manchen von ihnen Blätter mit unterseitiger grüner Sprenkelung: auf weißem Grunde heben sich grüne Spritzer kleinsten Formates ab. Sie sind zuweilen Gruppen nur weniger Zellen. Oft liegen sie am Blattrand, nicht viel seltener im Inneren der Spreite. Bei ihnen fand ich die unterste Schwammschicht grün, alle andern weiß (Fig. 15 b).

c) Selten ist der Fall, daß an weißen Zweigen ansehnlich große grüne Sektoren auftreten. Das in Fig. 15 c und d dargestellte Blatt entnahm ich einem Albinosproß; 16 weiße Blätter — reinweiße und einige, die bei Lupenprüfung sich sehr spärlich gesprenkelt erwiesen, gingen ihm voraus; vier reinweiße, noch nicht ausgewachsene Blätter (Sprenkelung war an ihnen nicht, vielleicht noch nicht sichtbar) folgten ihm. Am Rand dieses Blattes war das ganze Mesophyll grün; über die treppenförmige Abstufung des grünen gibt Fig. 15 d Aufschluß.

Sehr üppig sind zuweilen die weißen Triebe der albomarginaten *Cornus alba*; auch an ihnen fand ich zwischen zahlreichen reinweißen Blättern vereinzelte bunte mit ansehnlich großen Grünsprenkeln.

„Reinweiße“ Sprosse und Sproßsysteme zeigen sich nicht nur an albomarginaten Individuen, sondern auch bei Gewächsen, deren Buntblättrigkeit sie zu andern Gruppen der panaschierten Pflanzen stellt. Wenigstens an einem Beispiel möchte ich in diesem Zusammenhang auch auf die zu sektorialer, marmorierter oder pulverulenter Panaschierung neigenden Pflanzen eingehen.

5. *Ulmus campestris*.

An den Ulmenbäumen unserer einheimischen Parkanlagen u. s. w. fallen nicht selten reinweiße Sprosse von mächtigem Umfange neben marmoriert panaschierten auf.

Die weißen Sprosse verhalten sich untereinander recht verschieden. Entweder wir sehen an ihnen während der ganzen Vegetationsperiode ausschließlich weiße Blätter entstehen — oder es erscheinen nach Produktion mehr oder minder zahlreicher weißer Blätter panaschierte. Diese Panaschierung folgt manchmal den Kennzeichen der sektorialen, derart, daß übereinanderstehende Blätter hinsichtlich ihrer Grün-Weißzeichnung in allen Einzelheiten sich ähneln; in andern

Fällen ist nichts von sektorialer Bildung zu erkennen und jedes Blatt individuell gezeichnet — marmoriert oder pulverulent (Beobachtungen an dem panaschierten Exemplar des Botanischen Gartens in Halle a. S. und den Bäumen der Bonner Anlagen).

Die reinweißen Blattfolgen verdienen ihren Namen insofern nicht, als auch auf ihnen — und gar nicht selten — noch Spuren normalgrüner Gewebebildung sich zeigen können. Allerdings sind diese sehr klein und entziehen sich auch einem guten Auge, so lange es



Fig. 16. Inversion der Panaschierung bei *Hostia japonica*. a weißbrandige Form mit grünem Binnenfeld, b grünrandige Form mit weißem Binnenfeld. Die mattgrünen Stufen sind durch Punktierung angedeutet. $\frac{1}{2}$ d. nat. Gr.

unbewaffnet bleibt. Auf vielen weißen Blättern sucht man umsonst nach ihnen: selbst ansehnlich gliederreiche Blattfolgen scheinen frei von ihnen bleiben zu können. Anderwärts trifft man auf einer Spreite mehrere oder viele (10—20) winzige Grünsprenkel. Ich habe diese kleinsten Areale grünen Gewebes stets auf der Blattunterseite gefunden; ob auch oberseits solche auftreten können, mag dahingestellt bleiben. Besonders oft liegen die Grünsprenkel in der Nähe der Spreitenmittelrippe, sehr selten fand ich sie am Blattrand. Oft liegen sie zu kleinen Gruppen vereinigt nebeneinander.

Außerhalb der Gartenanlagen beobachtete ich Analoges nur an *Rubus* sp., deren Zweige oft marmorierte Panaschierung zeigen und gelegentlich auch rein weiß ausfallen. Auch bei *Rubus* können Grünsprengel auftreten. —

Bei der großen Verbreitung der auf weißen Sprossen nachweisbaren Grünsprengelungen gewinnt die Frage Interesse, ob es überhaupt Pflanzen gibt, die neben panaschierten Sprossen reinweiße — völlig reinweiße und sprengelfreie — Triebe entwickeln können. Vermutlich werden alle panaschierten Arten auch an ihren blassen Sprossen grüne Anteile entwickeln können, wenn sie nur lange genug leben und überhaupt die zur Entwicklung grüner Areale erforderlichen Lebensbedingungen — über die vorläufig nichts bekannt ist — finden.



Fig. 17. Grünrandiges buntes Blatt von *Evonymus japonica* (tiefgrüner Rand, hellgrünes Binnenfeld). a der grüne Rand reicht bis zu einem Gefäßbündel; b drei Schichten grüner Gewebe, die oberste mit einer Lücke. c Stück aus der Mitte des Blattes; die subepidermale Grünschicht der Blattunterseite mit Lücke.

III. Inversion der Panaschierung.

Unter den in Gärten gern gezogenen Hostien oder Funkien befinden sich verschiedene buntblättrige Spielarten.

Von *Hostia japonica* Voss (= *Funkia lancifolia* Spr.) sind mehrere randpanaschierte Formen bekannt: die *forma albo-marginata* Voss (= *F. cucullata* f. *albo-marginata hort.*) hat weißen Rand und grünes Binnenfeld, die *forma undulata* Voss (= *F. undulata* Otto et Dietr.) hat grünen Rand und weißes Binnenfeld: die eine der beiden Panaschierungen stellt die Inversion der andern dar (Fig. 16). Beiderlei bunte Formen sind ferner für *Chlorophytum* u. a. bekannt.

Auch bei Dikotyledonen tritt ähnliches auf.

Unter den sehr zahlreichen bunten Formen, die von *Ilex aquifolium* gezogen werden, gibt es solche mit weißem Rand und grünem Binnenfeld und andere mit inverser Panaschierung d. h. tiefgrünem Rand und heller gefärbtem Binnenfeld.

Ähnliches hatte ich weiterhin bei Spielarten der *Eronymus japonica* zu untersuchen Gelegenheit. Die schematischen Darstellungen in Fig. 17 geben ohne weiteres über die Verteilung der grünen und der blassen Gewebeanteile Aufschluß und zeigen, daß hier der blasser Gewebekern gleichsam in einer grünen Haut steckt, die stellenweise ebenso unterbrochen sein kann, wie es früher bei albomarginater Panaschierung für die weiße Gewebehülle zu schildern war.



Fig. 18. Grünrandiges Blatt von *Eronymus japonica*.
Nat. Gr.

Ebenso wie bei *Hostia* entspricht bei *Eronymus* die Form des grünen Randes im Flächenbild des Blattes durchaus der Form des weißen Randes, wie er die albomarginaten Blätter kennzeichnet (Fig. 18).

Inversion der Randzeichnung beschreibt Baur⁸⁾ für *Pelargonium zonale*⁹⁾.

Besonderes Interesse gewinnt die inverse Panaschierung in denjenigen Fällen, in welchen man beide Formen an einem Individuum vereinigt findet und die eine Form nach Art einer Knospenmutation aus und an der anderen entstehen sieht.

Trotz eifrigem Bemühen habe ich bisher dergleichen Bildungen nur an zwei Arten panaschierter Holzpflanzen entdecken können.

Der erste Fall betrifft das früher schon eingehend behandelte albomarginale *Ligustrum ovalifolium*. Ausnahmsweise entstehen an den panaschierten Sträuchern Zweige mit tiefgrünem Blattrand und hellem grünem Spreitenmittelfeld (Fig. 19a): der Farbenunterschied zwischen Rand und Binnenfeld ist gering und trägt zu der schlechten Auffindbarkeit der invers marginaten Zweige bei. Fig. 19 b zeigt den Querschnitt durch ein Blatt dieser Art: auch die mittleren Meso-

8) Vgl. Baur, 1909, a. a. O., p. 345 und Fig. 19.

9) Vorgetäuscht wird eine Inversion der Randpanaschierung in denjenigen Fällen, in welchen zwar auch ein grüner Blattrand mit hellerem oder weißem Binnenfeld sich kombiniert, aber das letztere durch Verbleichen zustande kommt, also eine zur Kategorie der Fleckenpanaschüre gehörigen Form der Buntblättrigkeit zustande bringt (s. o., und Pathol. Pflanzenanat., 2. Aufl., 1916, p. 22): Die Grenze zwischen grünem Rand und blassem Mittelfeld ist nicht scharf, sondern verwaschen. Auch diese Form der Panaschierung tritt bei *Pelargonium zonale*, bei der Spielart „Boule de neige“ auf, — überhaupt produziert die oftgenannte Spezies verschiedene Formen der Fleckenpanaschierung. Weiterhin tritt — neben der im Text erläuterten und in Fig. 18 dargestellten Buntblättrigkeit — eine grünrandige Form mit unscharfen Grenzen ihrer Farbenfelder bei *Eronymus japonica* auf.

phyllschichten enthalten Chloroplasten; diese sind aber kleiner und ein wenig heller als die der oberen und unteren Schicht. Wie Fig. 19 zeigt, entspricht die Verteilung der tiefgrünen und der helleren Gewebeschichten dem in Fig. 17a gezeigten Schema.

Der zweite von mir beobachtete Fall bezieht sich auf den Ahorn.

Bei panaschierten weißrandigen Spielformen von *Acer negundo* treten neben bunten Zweigen auch solche auf, deren Blätter reinweiß sind, und solche, deren Spreiten durchweg grün sind. Es fehlt nicht an Mischungen der Charaktere in dem Sinne, daß auch an grünen Ästen hier und da wieder Buntheit sich bemerkbar machen kann.



Fig. 19 a.



Fig. 19 b.

Fig. 19. Inversion der Panaschierung; grünrandige Blätter von *Ligustrum ovalifolium*. a 2 Blattpaare; $\frac{3}{4}$ nat Gr.; b Querschnitt durch ein Blatt mit tiefgrünem Rand.

Weiterhin fällt an den grünen Zweigen auf, daß die Spreiten oft an der Mittelrippe mehr oder minder große Areale von mattgrüner Beschaffenheit aufweisen: im durchfallenden Lichte betrachtet weisen diese etwas schwächer gefärbten Anteile eine Transparenz auf, die einigermaßen an die der auf Papier entstandenen Fettflecke erinnert.

Die hellen Binnenfelder zeigen dieselbe Anordnung wie alle tiefgrünen Felder bei den weißrandigen Blättern (Fig. 20 a). pflegen aber an Ausdehnung hinter ihnen zurückzubleiben.

Auf mikroskopischen Präparaten erkennt man, daß an den mattgrünen Teilen normalgrüne und völlig chlorophyllfreie Schichten am Aufbau des Mesophylls teilnehmen: auf eine grüne Palisadenschicht folgt eine oder folgen zwei Lagen farbloser kugeligter Zellen, schließlich kommt wieder eine Schicht normalgrüner Zellen. An den tiefgrünen Spreitenteilen ist das Mesophyll in seiner ganzen Tiefe normalgrün (Fig. 20 b).

Das Bonner Exemplar, an dem meine Untersuchungen angestellt worden sind, trägt demnach ständig vier Blattsorten nebeneinander:

- I. einfarbige:
 - a) reinweiße,
 - b) reingrüne;
- II. bunte:
 - a) Blätter mit weißem Rand und grünem Binnenfeld,
 - b) Blätter mit tiefgrünem Rand und mattem Binnenfeld.



Fig. 20 a.

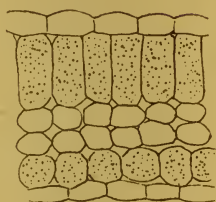


Fig. 20 b.

Fig. 20. Inversion der Panaschierung bei *Acer negundo*. a weißrandiges Blatt mit mattgrüner Stufe; $\frac{1}{2}$ d. nat. Gr., b Querschnitt durch das mattgrüne Binnenfeld eines grünrandigen Foliolum; die beiden mittleren Zellenlagen sind durchaus chlorophyllfrei.

IV. Entstehung albomarginater Formen.

Über die Entstehung albomarginater Formen hat Baur auf Grund seiner Beobachtungen an *Pelargonium zonale* Vermutungen aufgestellt.

Baur geht bei seinen Erklärungsversuchen von der Schilderung sektorial panaschierter Individuen aus und stellt fest, daß in ihren Achsen die Grenzflächen der grünen und blassen Zylindersektoren keineswegs immer genau den Radien folgen, sondern allerhand Unregelmäßigkeiten im Verlauf aufweisen können, sogar so weitgehende, wie es Fig. 21 veranschaulicht: bei b sieht man den weißen Gewebeanteil den grünen eine Strecke weit überlagern. Blätter, die an dem der Stelle b entsprechenden Sektor der panaschierten Achse entstehen, werden — wenn auch die vom blassen Gewebe überlagerten grünen Schichten der Achse am Aufbau des Blattes teilnehmen, albomarginate Panaschierung aufweisen; Sprosse, die aus den Achseln solcher Blätter entstehen, werden durchweg derartige Zeichnung aufweisen.

Ich habe mich bemüht, an andern Arten als den Baur'schen Versuchspflanzen die Entstehung marginater Panaschierung zu beobachten.

Trotz langjährigen Bemühungen, in Gärten und in der freien Natur geeignetes Material zu ermitteln, ist die Zahl der von mir gefundenen Fälle bisher eine beschränkte geblieben. Ich werde sie im folgenden kurz beschreiben.

1. Ein aus der Umgegend von Bonn stammendes Weißkohlexemplar war dadurch ausgezeichnet, daß auf einige normalgrüne Blätter albomarginate folgten. Die randpanaschierten Blätter bildeten zusammen eine Gruppe, die die Hälfte des Achsenumfanges ausmachte, also einem Sektor von 180° Breite entsprach. Sämtliche Blätter, die in diesem Raum standen, waren albomarginat panaschiert; die-

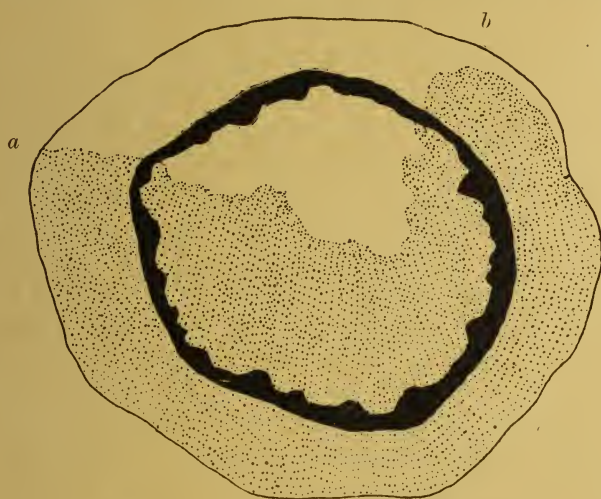


Fig. 21.

Fig. 21. Sektoriale Panaschierung bei *Pelargonium zonale* und die Entstehung marginater Panaschierung (nach Baur): Querschnitt durch eine sektorial panaschierte Achse; bei *a* regelmäßig radialer Verlauf der Grenze zwischen grünen und blassen Anteilen, bei *b* unregelmäßiger Verlauf.

jenigen, welche an der Grenze des Sektors standen, ließen auf ihrer Spreite eine deutliche Scheidelinie erkennen, die von dem normalgrünen Teil einen randpanaschierten von wechselnder Breite — entsprechend der Stellung des betreffenden Blattes — trennte; an Blättern dieser Art war also der weiße Rand nur streckenweise entwickelt (Fig. 22).

Hinsichtlich ihrer anatomischen Struktur entsprechen die albomarginaten Blätter dem *Pelargonium*-Typus: das mattgrüne Binnenfeld weist unter der oberseitigen Epidermis zwei Lagen farbloses Palissadengewebe, an der unteren Epidermis eine Schicht farbloses Schwammparenchym auf.

2. In den Jahren 1915 und 1916 beobachtete ich im Botanischen Garten zu Bonn das schon oben erwähnte randpanaschierte Exem-

plar von *Solanum Balbisii*. Auch hier entstanden albomarginate Blätter an einer Pflanze, die bis dahin normalgrüne Blätter in großer Zahl produziert hatte. Auch hier bildeten die panaschierten Blätter zusammen einen Sektor, der wiederum die Breite von 180° aufwies. Auch hier entstanden an den Grenzen des Achsensektors Blätter, die sektorenweise normalgrün und randpanaschiert waren.

Von der anatomischen Struktur der Blätter war oben bereits die Rede (vgl. Fig. 6).



Fig. 22. Sektorial geteiltes Blatt von *Brassica oleracea*: ein Teil ist tiefgrün, der andere mattgrün und weißgerandet.

Die am Panaschierungssektor entstehenden Achseltriebe waren durchweg von vollkommen panaschierten Blättern belaubt.

3. Ein von mir 1918 aufgefundenes Exemplar der Spelle (*Moehringia trinervia*) war dadurch ausgezeichnet, daß ein Sektor des Sprosses, der anfangs nur reingrüne Blätter produziert hatte, albomarginate Blätter entwickelte; aus ihren Achseln entstanden Sprosse mit durchweg weißrandiger Beblätterung.

4. Komplizierte Verhältnisse fand ich bei einer *Arabis* sp. vor. Die panaschierte Blattrosette ist in Fig. 23 wiedergegeben.

Die Verteilung der beiden Qualitäten — normalgrün und bunt — ist deutlich sektorial: der Sektor, zu welchem die Blätter 8—13 gehören, umfaßt (etwas mehr als) $5\frac{1}{2}$ normalgrüne Spreiten. Die übrigen Blätter (1—7) zeigen reichhaltige Buntheit: es befinden sich

unter ihnen zwei Blätter, welche keine normalgrünen Anteile aufzuweisen haben (2 und 7), ein normalgrünes Blatt (3) und vier Blätter (1, 4, 5 und 6), die — ähnlich wie Blatt 8 — in sektorialer Verteilung nebeneinander beide Ausbildungsformen zeigen. Besonders kompliziert ist Blatt 1 ausgefallen, das inmitten des randpanaschierten Teiles einen mittleren Sektor tiefgrünen Gewebes erkennen läßt. Übrigens entsprechen die in Fig. 23 gezeichneten Umrisse des weißen Randes stellenweise nicht mit Sicherheit der Wirklichkeit, da die Blätter des von mir untersuchten Exemplars stellenweise schon zer-



Fig. 23. Mehrere Sektoren albomarginater Panaschierung am Sproß von *Arabis* sp. Vgl. den Text.

stört waren. Aus demselben Grunde vermag ich auch nicht mit Sicherheit anzugeben, ob die Pflanze vor den panaschierten Blättern auf dem ganzen Umfang ihrer Achse normalgrüne entwickelt hat; daß solche normale Produktion vorgelegen hat, halte ich für wahrscheinlich.

Von den beiden zuerst geschilderten Fällen unterscheidet sich der vorliegende dadurch, daß die randpanaschierten Blätter hier mehreren Sektoren von geringer Breite angehören.

Hinsichtlich ihrer anatomischen Struktur sind die albomarginaten Blätter der *Arabis*-Pflanze zum *Pelargonium*-Typ zu stellen. —

Sehen wir zunächst von der *Arabis*-Panaschierung — wegen der dem beobachteten Falle anhaftenden Unsicherheiten — ab, so läßt

- sich auf Grund der an *Brassica*, *Solanum* und *Moehringia* gewonnenen Befunde feststellen, daß die Randpanaschierung auftritt, ohne daß eine sektorale Teilung der Achse in Grün und Weiß vorausgegangen wäre. Die Beobachtungen lehren, daß albomarginate Buntblättrigkeit auch ohne die von Baur beschriebene Vermittlung sektorialer Panaschierung spontan auftreten kann. Zu sektorialer Teilung des Sprosses steht aber die Randpanaschierung insofern in Beziehung, als sie selbst sektorenweise auftritt.

Sektorialbildungen der für *Brassica* und *Solanum* beschriebenen Art entsprechen den von Beyerinck¹⁰⁾ erwähnten bunten Pelargonien, den von Buder¹¹⁾ erörterten hypothetischen „einseitigen“ Periklinalchimären¹¹⁾ und einem der von Winkler¹²⁾ experimentell erzeugten Mischgebilde. —

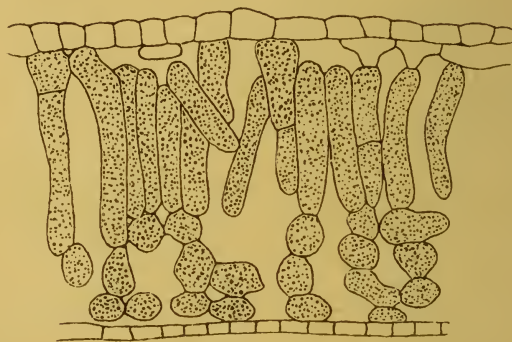


Fig. 24. Albomarginates Blatt von *Ligustrum ovalifolium*: lokale Verdrängung der farblosen subepidermalen Mesophyllschichten.

Wie bei dem geschilderten Weißkohlexemplar die ganze Pflanze aus einem normalgrünen und einem marginaten Sektor besteht, so bei *Spiraea Bumalda* (s. o.) jedes einzelne panaschierte Blatt: hier wiederholen sich im kleinen an jeder sektorial geteilten Spreite dieselben Spaltungserscheinungen, wie sie bei *Brassica* und *Solanum Balbisii* u. s. w. sich am Vegetationspunkt eines Sprosses abspielen.

V. Über inäquale Zellteilungen und ihre Bedeutung für die Entstehung bunter Blätter.

Bei denjenigen Panaschierungen, die durch scharfe Grenzen der grünen und blassen Mesophyllanteile gekennzeichnet sind, besteht das Mesophyllgewebe — auf seine Färbung hin betrachtet — aus

10) Beyerinck, M. W., Über die Entstehung von Knospen und Knospenvarianten bei *Cytisus Adami* (Botan. Zeitg., 2. Abt., Bd. 59, 1901, p. 113, 118).

11) Buder, 1911, Studien an *Laburnum Adami* (Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre 1911, Bd. 5, p. 209, 283, Anm. 3).

12) Winkler, H., Weitere Mitteilungen über Pfropfbastarde (Zeitschr. f. Bot. 1909, Bd. 1, p. 315).

Zellen zweierlei Art: grünen und blassen; beide Zellensorten stehen nebeneinander, ohne durch Übergangsformen miteinander verbunden zu werden.

Namentlich die sektoriale Panaschierung, welche z. B. bei *Tradescantia zebrina* u. a. sehr oft internodienreiche Sprosse in der regelmäßigsten Weise zur Hälfte aus grünem, zur andern Hälfte aus weißem Gewebe sich aufbauen läßt, führt zu der Annahme, daß schon am Vegetationspunkt Zellen zweierlei Art entstehen — und zwar gesetzmäßig derart, daß an einer Seite des Vegetationspunktes lauter blasse, an der andern lauter grüne Zellen entstehen bzw. solche, deren Deszendenz grün zu werden und grün zu bleiben imstande ist, während die Nachkommenschaft der an der andern Hälfte des Vegetationskegels entstehenden Zellen jene Fähigkeiten abgehen.

Da nun jede Pflanze aus einer Eizelle entstanden ist und als solche einmal ein einzelliges Wesen dargestellt hat, muß naturnotwendig die Differenzierung in zwei Sorten von Zellen bei einer der späteren Zellteilungen erfolgt sein. Diese Betrachtungen hat Baur bereits bei der Behandlung des Panaschierungsproblems angestellt¹³⁾. Baur hat ferner hervorgehoben, daß kritische Zellteilungen, bei welchen die Qualitäten der Geschwisterzellen in der angeführten Weise sich ungleich verteilen, sich auch noch in sehr späten Phasen der Entwicklung vollziehen können. Je später die kritische Zellteilung — wir wollen sie als inäquale Teilung bezeichnen — erfolgt, um so geringer wird die Zahl der Deszendenten sein, die nach Trennung der beiden ungleich begabten Schwesterzellen entstehen; um so kleiner wird das aus gleichartigen Zellen aufgebaute Areal ausfallen, das sich irgendwie von seiner Nachbarschaft unterscheidet: handelt es sich um eine sektoriale Panaschierung eines Sprosses, so wird angenommen werden dürfen, daß die inäquale Teilung am Vegetationspunkt stattgefunden hat. Die marmorierten und pulverulenten Panaschierungen dagegen setzen inäquale Teilungen voraus, die sich in dem jugendlichen Blatt abgespielt haben — vielleicht kurz bevor die letzten Zellteilungen in dem heranwachsenden Blatt sich vollzogen haben: in der Tat fehlt es nicht an Panaschierungsformen, bei welchen die grünen und farblosen Areale nur aus wenigen Zellen bestehen (Fig. 6 a und c).

Leider ist es nicht möglich, die inäqualen Teilungen, die zur Panaschierung führen, unmittelbar zu beobachten oder auf Schnitten durch den Vegetationspunkt die bei jenen kritischen Teilungen entstandenen Schwesterzellen als ungleich begabt zu erkennen: selbst für sehr viel spätere Stadien der Entwicklung gibt uns das Mikroskop über die Ungleichartigkeit der Zellen, aus welchen normal ergrünende

13) Vgl. Baur, a. a. O., p. 348. Küster, Pathol. Pflanzenanat., 2. Aufl., 1916, p. 17.

bezw. blasse Gewebe werden sollen, keine befriedigende Auskunft. Wir sind daher für alles, was die inäquale Zellenteilung betrifft, auf Vermutungen angewiesen.

Offenbar kann man sich von der ungleichartigen Befähigung der bei einer inäqualen Teilung resultierenden Schwesterzellen und der Ursachen jener Ungleichartigkeit verschiedene Vorstellungen machen. Entweder geht die unterschiedliche Befähigung auf ungleiche Verteilung bestimmter Zellenorgane zurück, deren Neubildung den Zellen nicht möglich ist; dadurch daß etwa bestimmte Kernanteile, Chromatophoren oder plasmatische Gebilde anderer Art, welche im Zellenleben besondere Funktionen haben und hinsichtlich ihrer Wirkung auf dieses nicht durch andere — bereits vorhandene oder durch Neubildung entstehende — Anteile ersetzt werden können, bei der inäqualen Zellenteilung nur einer Tochterzelle zufallen, würde es sich erklären lassen, daß auch die Deszendentenmassen jener beiden Schwesterzellen verschiedene Charaktere entwickeln und dauernd beibehalten — oder es bleiben beiden Tochterzellen alle Zellenorgane erhalten und die gleichen Gestaltungs- und Differenzierungsmöglichkeiten zugänglich, durch irgendwelche hypothetischen — vielleicht chemischen — Unterschiede der beiden Zellen werden aber ihre Reaktionsfähigkeiten verschieden — in dem Sinne, daß die eine der beiden Zellen ein bestimmtes Entwicklungsschicksal unter anderen äußeren Einwirkungen erfährt als ihre Schwesterzelle — oder unter gleichen Bedingungen die beiden Zellen sich ungleich verhalten und ungleichartige Gruppen von Deszendenten liefern¹⁴⁾.

Diese beiden Arten der inäqualen Teilung unterscheiden sich nicht nur hinsichtlich der Zellenmorphologie voneinander, sondern auch in ihrer Bedeutung für die Ontogenie der betreffenden Pflanzenorgane dadurch, daß der erste Modus inäqualer Teilung irreversible Veränderungen in der Folge der Zellengenerationen einleitet, während nach Teilungen, die dem zweiten Modus angehören, eine Reversion im Bereich des Möglichen liegt.

Welcher Art mögen die inäqualen Teilungen sein, die der Theorie nach — bei der Ontogenese panaschierter Organe sich abspielen?

Aus den oben angeführten Gründen bleiben wir auf Hypothesen angewiesen, deren Brauchbarkeit wir an der Struktur der panaschierten Organe zu prüfen haben.

Baur hat sich zu der Frage nach der Qualität der inäqualen Teilungen dahin geäußert, daß bei den panaschierten Pflanzen zweierlei Chromatophoren in den Zellen zu vermuten wären — ergrünungsfähige und -unfähige: wenn bei der inäqualen Teilung eine Tochterzelle nur Chromatophoren der zweiten Art auf ihren Lebensweg mit-

14) Küster, Über Mosaikpanaschierung und vergleichbare Erscheinungen (Ber. d. D. bot. Ges. 1918, Bd. 36, p. 54).

bekommt, so wird sich aus ihr nur blasse Zellendeszendenz entwickeln können; Zellen, welche nur grüne Chromatophoren erben, liefern nur grüne Deszendenz; diejenigen Zellen aber, welche beiderlei Chromatophoren enthalten, können normal ergrünende und — nach inäqualer Teilung — blasse Nachkommen haben.

Ich will auf eine Kritik der Theorie um so weniger eingehen, als Baur selbst erwähnt, daß er keinen großen Wert auf sie lege¹⁵⁾. Hervorzuheben bleibt, daß nach Baur's Annahme die Entstehung blasser Zellen einen irreversiblen Vorgang der Qualitätentrennung bedeutet.

Baur hätte die Theorie nicht aufgestellt, wenn sie nicht den Habitus der von ihm studierten marginat-panaschierten Pelargonien so gut zu erklären imstande wäre.

Es fragt sich, ob sie auch den Abweichungen vom Habitus gegenüber immer befriedigt.

Bei den albomarginaten Pelargonien steckt — nach Baur's anschaulichem Bild — ein grüner Gewebekern in einer farblosen Gewebehaut. Hie und da fehlt aber der farblose Mantel, und das grüne Mesophyll reicht bis zur Epidermis.

Hie und da habe ich wiederholt auf dem mattgrünen Binnenfeld der Pelargonienblätter oberseits kleine tiefgrüne Sprengel gefunden, an welchen auch die der obersten Palissadenreihe angehörigen Zellen normal ergrünt waren. Man kann annehmen, daß diese Zellen sich von den tiefer liegenden Mesophyllschichten herleiten und nur deswegen die Epidermis erreichen, weil durch irgendeine Beschädigung an jener Stelle das subepidermale Gewebe geschwunden und durch Abkömmlinge der tiefer liegenden Mesophyllschichten ersetzt worden ist. Es ist in der Tat bei panaschierten Pflanzen z. B. bei Liguster, keine Seltenheit, daß die subepidermale Schicht — zumal auf der Blattunterseite — stellenweise verdrängt wird und nicht mehr erkennbar ist; dann stoßen die grünen Palissaden unmittelbar an die Epidermis. Ein solcher Fall ist in Fig. 24 gezeigt.

Auch bei Pelargonien tritt dergleichen ein — wenigstens dann, wenn infolge schwacher Intumescenzbildung die normale Gewebstruktur gestört wird¹⁶⁾. Ich habe derartige Gewebeschädigungen an albomarginaten Pelargonien 1916 in großer Reichlichkeit beobachten können. Die in Rede stehenden tiefgrünen Gewebesprengel unterscheiden sich aber von jenen so auffällig durch die große Regelmäßigkeit ihrer Mesophyllschichtenfolge, daß sie mit den genannten hyperhydridischen Anomalien kaum noch Ähnlichkeit haben.

Man weiß, daß bei Periklinalchimären, die aus spezifisch verschiedenen Komponenten sich aufbauen, eine Schädigung der äußeren

15) Vgl. Küster, *Pathol. Pflanzenanat.*, 2. Aufl., 1916, p. 18.

16) Küster, a. a. O., p. 44ff. Lingelsheim, Eine neue Krankheitserscheinung an Kulturpelargonien (*Zeitschr. f. Pflanzenkrankh.* 1916, Bd. 26, p. 375).

Schichten den inneren Anteil an die Oberfläche bringen kann¹⁷⁾. Es wäre vorstellbar, daß auch bei den periklinalen Panaschierungen derartiges aufträte.

Die in Fig. 2 dargestellten halbgrünen Blätter der panaschierten Pelargonien entstehen nicht nur da, wo in sektorial geteilten Achsen die Grenze der grünen und blassen Sektoren verläuft (Baur, a. a. O., s. o. Fig. 21), sondern auch als unerwartete Anomalien zwischen dem weißrandigen Laub eines marginaten Exemplars. Vielleicht ließe sich die Annahme äußern, daß solche Blätter aus Anlagen hervorgehen, die in frühen Stadien ihrer Entwicklung gröblich verstümmelt worden sind; bei der großen Regenerationskraft, die sehr jugendlichen Blättern zukommt, wäre es vorstellbar, daß die durch das Trauma beseitigten Anteile ergänzt — und zwar ausschließlich unter Beteiligung des grünen Gewebekerns ergänzt worden wären.

Form und Größe der tiefgrünen Blattanteile lassen mir allerdings diese Annahme nicht gerade befriedigend erscheinen.

Völlig versagen wird sie aber dann, wenn die an albomarginaten Blättern auftretenden grünen Areale als isolierte grüne Inseln — am Rand des Blattes oder in seiner nächsten Nähe — und durch breite farblose Spreitenanteile von dem grünen Binnenfeld getrennt sich zeigen. Wollten wir die grünen Randpartien, wie sie z. B. in Fig. 5 (*Abutilon*) dargestellt sind, entwicklungsgeschichtlich auf den grünen Gewebekern, der im mattgrünen Binnenfeld normalerweise sichtbar ist, zurückführen, so bliebe nichts anderes übrig, als eine Zerreißung der grünen zentralen Gewebemasse anzunehmen. Wohl ist bekannt, daß wucherndes Wundgewebe irgendwelche Zellengruppen aus ihrem natürlichen Verband losreißen und von diesem eine Strecke weit forttragen kann; die Bildung der randständigen Grünsprengel in ähnlicher Weise zu erklären, wäre m. E. ohne gewagte Hilfshypothesen nicht möglich.

Große Schwierigkeiten macht schließlich die Erklärung der Grünsprengel an sogenannten farblosen Zweigen. Ich habe oben gezeigt, daß das Auftreten solcher Grünsprengel an panaschierten Pflanzen verschiedenster Art nicht gerade eine Seltenheit ist. Zu beachten ist, daß sie auch an Sprossen auftreten, deren Achsen nirgends einen grünen Gewebekern aufzuweisen haben, und daß die Grünsprengel erscheinen, nachdem schon zahlreiche reinweiße Blätter gebildet worden sind. Zwar ließe sich die Möglichkeit erwägen, daß auch die Vegetationspunkte der sogenannten reinweißen Triebe Zellen beiderlei Art produzieren oder in ähnlicher oder gleicher Weise zu produzieren fähig wären wie die Vegetationspunkte grüner Triebe derselben Spezies; der Unterschied der reinweißen und der andern

17) Buder, Studien an *Laburnum Adami* (Zeitschr. f. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, 1911, Bd. 5, p. 209); vgl. auch Joh. Meyer, Die *Crataegomespili* von Bronvaux (ibid. Bd. 13, 1915, p. 193).

Triebe käme dann eben dadurch zustande, daß die inäqualen Zellteilungen bei jenen besonders häufig sich wiederholten, und nur gleichsam kleinen Residuis der Zellendeszendenz die Fähigkeit zum normalen Ergrünen erhalten bliebe. Diese Annahme würde eine Ablehnung der Periklinaltheorie Baur's in sich schließen. Sie würde weiterhin voraussetzen, daß zwischen den Vegetationspunkten weißer Zweige und den der bunten Triebe wichtige Unterschiede bestehen, indem jene fortwährend inäquale Teilungen vollziehen müßten, während an den Vegetationspunkten bunter Zweige eine oder wenige inäquale Teilungen genügen, um das charakteristische Panaschierungsbild zustande zu bringen.

Diese und andere Schwierigkeiten führen mich zu der Forderung, die Lehre von der Spezifität der blassen und grünen Zellen aufzugeben: die geschilderten Panaschierungssphänomene können am einfachsten und widerspruchslos durch die Annahme erklärt werden, daß nicht nur von grünen (bezw. zum normalen Ergrünen befähigten) Zellen sich blasser (bezw. zum normalen Ergrünen und Grünbleiben nicht befähigte) abspalten, sondern auch von blassen wieder grüne hervorgehen können. Die Veränderung der Qualitäten, welche bei inäqualen Teilungsschritten erfolgt, bedeutet demnach keine unwiderrufliche des nach ihr sich bildenden Zellenmaterials, sondern ist ein reversibler Vorgang. Sie steht hierin in prinzipiellem Gegensatz zu denjenigen inäqualen Teilungen, bei welchen Zellenorgane, die niemals und unter keinen Umständen aus anderen Bestandteilen der Zellen neu gebildet werden können, nicht auf beide Schwesterzellen sich verteilen, sondern einer von diesen vorenthalten bleiben.

Der Vorgang, daß bei einem in Vermehrung begriffenen Zellenmaterial inäquale Teilungen sich vollziehen, „neue“ Charaktere auftreten und „Mutationen“ wahrnehmbar werden können, und die notwendig gewordene Folgerung, daß die neuartigen Zellenformen in ihrer Deszendenz wieder Rückschläge erfahren und neben den blassen „Mutanten“ wieder grüne „Atavisten“ erscheinen lassen können, erinnert an gewisse Erfahrungen der Mikrobiologie.

Seit den Untersuchungen Massini's und seiner Entdeckung der Laktosevergärung durch *Bacterium coli mutabile*¹⁸⁾ ist die Frage nach sprunghaft auftretenden Veränderungen der Mikroorganismen, nach ihren „Mutationen“ oft und erfolgreich behandelt worden.

An Mikroorganismen der verschiedensten Art hat sich zeigen lassen, daß bei ihrer Züchtung auf geeigneten Nährböden in größerer oder geringerer Anzahl Individuen nachweisbar werden, welche andere Eigenschaften als das Ausgangsmaterial haben, und deren neue Qualitätenmischung bei ihrer Deszendenz konstant bleibt. Es hat sich

18) Massini, Über einen in biologischer Hinsicht interessanten *Coli*-Stamm (*Bacterium coli mutabile*). Ein Beitrag zur Variation der Bakterien. (Arch. f. Hygiene 1907, Bd. 61, p. 250).

ferner zeigen lassen, daß die neuen „Mutanten“ zur Stammform zurückzuschlagen, aus den Mutanten „Atavisten“ werden können¹⁹⁾.

Auch in diesen Fällen scheint es sich um Qualitätsveränderungen zu handeln, welche unvermittelt bei einer Zellenteilung auftreten. Dadurch werden die von den Bakteriologen studierten Fälle mit uns interessierenden an bunten Pflanzen sich abspielenden Vorgängen der inäqualen Teilung vergleichbar. Der wissenschaftlichen



Fig. 25 a.

Erforschung sind letztere wegen der Größe der in Betracht kommenden Zellen besser zugänglich als die an Mikroben auftretenden Prozesse, — anderseits eröffnet die Möglichkeit, bei Kultur der Mikroorganismen die Zellen der von einem Individuum sich ableitenden Deszendenz voneinander zu trennen und auf der Kulturplatte jede einzelne zu beliebig vielen weiteren Teilungen zu bringen, Wege zur Erforschung der Zellmutation, die gegenüber dem Zellenmaterial der höheren Pflanzen verschlossen bleiben. Die von Beyerinck studierte panaschierte *Chlorella* vermittelt als kultivierbarer „bunter Mikrobe“, der normalgrüne und blasse Zellen zu produzieren vermag²⁰⁾, zwischen den buntblättrigen Zierpflanzen einerseits, dem Forschungsgebiet der Mikrobiologen anderseits.

19) Vgl. z. B. Beyerinck, M. W. Mutationen bei Mikroben (Folia microbiologica Bd. 1, 1912, p. 1). Baerthlein, Über Mutationserscheinungen bei Bakterien (Arb. k. Gesundheitsamt, 1912, Bd. 40, p. 433—536).

20) Beyerinck, M. W., *Chlorella variegata*, ein bunter Mikrobe (Rec. trav. bot. néerland. 1904, Bd. 1, p. 14; vgl. Zentralbl. f. Bakteriol., Abt. II, 1905, Bd. 14, p. 338), Beyerinck, 1912, a. a. O.

Namentlich aus den Ergebnissen Beyerinck's ist bekannt, daß bei der Mutation der Bakterien aus einer Stammform Mutanten der verschiedensten Art sich ableiten, bei den hypothetischen inäqualen Teilungen die Trennung der Qualitäten also in der verschiedensten Weise erfolgen kann²¹⁾. Ich halte es für wahrscheinlich, daß auch bei den



Fig. 25 b.



Fig. 25 c.



Fig. 25 c.

Fig. 25. Ungleichartige Panaschierung an den Blättern des nämlichen Jahrestriebes (*Acer pseudo-platanus* var. *Leopoldii*). a Blatt mit sektorialer Teilung, ein Sektor ist pulverulent gezeichnet, der Rest des Blattes ist blaß; b Blatt mit grober Sprenkelung; c Blätter mit normal-grünen, pulverulenten und blassen Sektoren. $\frac{2}{3}$ d. nat. Gr.

inäqualen Teilungen der höheren Pflanzen nicht nur immer die Fähigkeit zum normalen Ergrünen das Unterscheidungsmerkmal zweier ungleich begabter Schwesterzellen ausmacht, sondern daß auch Aufspaltungen anderer Art sich vollziehen können — auch bei Material und Arten, bei welchen heterozygotischen Charakter vorauszusetzen

21) Vgl. z. B. Beyerinck, 1912, a. a. O., p. 35.

kein Grund vorliegt²²⁾. Vielleicht treten auch bei den höheren Pflanzen Zellmutationen auf, die sich sehr viel schwerer nachweisen lassen als die durch unterschiedliche Pigmentierung ausgezeichneten Mutanten der panaschierten Pflanzen. Offenbar lassen sich bei den Mikroben — durch Kultur auf verschiedenen Nährböden und auf anderen Wegen — die Qualitäten vieler Mutanten besser prüfen und diese leichter als solche erkennen als analoge Mutanten im Zellenverband höherer Pflanzen. —

Auch darin scheint das Forschungsmaterial der Mikrobiologen günstigere Aussichten zu gewähren als das uns beschäftigende, daß die Frage nach den Ursachen, welche zu inäqualen Teilungen führen, bei den Mikroben leichter in Angriff zu nehmen sein dürfte als bei den höheren Pflanzen.

Einigermmaßen entmutigend muß es wirken, daß auch den Bakterien gegenüber die Frage nach den Lebensbedingungen, unter welchen die Mutationen auftreten, noch wenig erforscht ist. Beyerinck gibt allerdings einige Anhaltspunkte zu ihrer Beurteilung und stellt namentlich fest, daß in alternden Kulturen sich Mutanten sehen lassen, daß man andererseits durch fortgesetztes Überimpfen das Mutieren der Mikroben verhindern kann.

Über die Bedingungen, welche bei den höheren Pflanzen zu abnormen inäqualen Teilungen und insbesondere zur Panaschierung führen, sind wir noch völlig im unklaren. Vier Kategorien von Beobachtungen glaube ich hier anführen zu sollen, die vielleicht Fingerzeige für die künftige entwicklungsmechanische Erforschung des Panaschierungsproblems abzugeben imstande sind.

1. Die Neigung zur inäqualen Teilung und zur Entwicklung der von solchen sich herleitenden Buntblättrigkeit ist bei verschiedenen Familien und Gattungen verschieden. In den verschiedensten Teilen Deutschlands habe ich bestätigt gefunden, daß man an freudig grünen Kleefeldern nur ausnahmsweise nach panaschierten Exemplaren vergeblich sucht; Kartoffelfelder geben nur sehr selten positiven Befund, obwohl, wie wir früher hörten, für die Gattung *Solanum* Panaschierungen der verschiedensten Art bereits bekannt sind. Die verschiedenen Arten der Gattung *Rumex* fallen sehr oft bunt aus, Kohlfelder liefern buntblättrige Pflanzen der allerverschiedensten Art — mit sektorialer, marmorierter, pulverulenter und marginater Panaschierung — und unter den Holzgewächsen der einheimischen Flora übertrifft *Acer campestre* alle anderen durch die Häufigkeit, mit der er bunte Zweige und Blätter liefert. Auch an Ulmen und Buchen

22) Küster, E., Die Verteilung des Anthocyans bei *Coleus*-Spielarten (Flora, 1917, Bd. 110, p. 1). Über Mosaikpanaschierung und vergleichbare Erscheinungen (Ber. d. D. bot. Ges. 1918, p. 36, Bd. 54). Über sektoriale Panaschierung und andere Formen der sektorialen Differenzierung (Naturw. Monatshefte f. d. biol. u. s. w. Unterricht 1919, p. 37).

sind bunte Zweige nicht gerade selten, während an der Linde und Eiche ich noch niemals spontan auftretende Buntheit entdeckt habe.

2. In verschiedenen Entwicklungsphasen eines Sprosses bzw. eines Vegetationspunktes ist die Neigung zur inäqualen Zellenteilung



Fig. 26.



Fig. 27 a.



Fig. 27 b.



Fig. 27 c.

Fig. 26. Marmoriertes Blatt von *Ulmus campestris*. Die mattgrünen punktiert eingetragenen Areale liegen vorzugsweise an der Mittelrippe. $\frac{1}{2}$ d. nat. Gr.

Fig. 27. Grünrandige Blätter von *Hydrangea* (*H. nivalis*?). a unsymmetrisches Binnenfeld; b dichotom gespaltenes Binnenfeld; bei durchfallendem Licht gezeichnet, so daß die mattgrünen Stufen erkennbar werden; c kompliziertere Zeichnung, sektoriale Gliederung und pulverulente Mosaikzeichnung. $\frac{2}{3}$ d. nat. Gr.

nicht immer die gleiche. Besonders auffällig ist der Wechsel der Panaschierung, der sich an den Zweigspitzen eines von mir jahrelang beobachteten Ahorns (*Acer pseudo-platanus* var. *Leopoldii*) be-

merkbar macht: die ersten Blattpaare eines Jahrestriebes sind meist sektorial geteilt und regelmäßig pulverulent gezeichnet (Fig. 25 a), die letzten erheblich kleineren Blätter desselben Triebes zeigen nicht grüne Sprenkelung, sondern zusammenhängende normalgrüne Felder von ansehnlicher Ausdehnung (Fig. 25 c). Zwischen jenen und diesen vermitteln zuweilen Blätter mit grober Sprenkelung (Fig. 25 b). Nach unserer oben erörterten Annahme entstehen um so kleinere Grünfelder oder Grünsprenkel, je später im Entwicklungslauf eines Organs die letzten inäqualen Teilungen sich vollziehen. Bei genannter Ahornform spielen sich demnach in den jugendlichen Blättern an der Basis des Jahrestriebs länger inäquale Teilungen ab als in den später folgenden Blättern.

3. Nicht alle Teile einer Spreite lassen die Wirkungen inäqualer Teilungen mit gleicher Häufigkeit erkennen.

Bevorzugte Stellen für Zellenmutation sind vor allem die Blattränder. An ihnen erfolgen Abspaltung blasser Deszendenten in großer Zahl — vor allem wäre an die für *Sambucus* geschilderte albomarginate Panaschierung zu erinnern; ob die weißen Ränder der Pelargonien nur aus Deszendenten der nach Baur schon am Vegetationspunkt durch besondere Qualifikation ausgezeichneten beiden äußeren Zellenlagen abstammen, oder ob auch die Abkömmlinge tiefer liegender Schichten durch Produktion blasser Mutanten den weißen Rand noch verbreitern helfen, mag dahingestellt bleiben. Ferner ist an die tiefgrünen Randareale von *Abutilon* zu erinnern (Fig. 5) und die Grünsprenkel weißer Zweige, die bei vielen Arten (*Acer negundo* u. a.) sich mit Vorliebe oder sogar ausschließlich am Blattrand sich finden, hinzuweisen.

Weiterhin wäre der panaschierten Ulmen hier zu gedenken. Es scheint, daß in ihren Blättern zuweilen in der Nachbarschaft der Mittelrippen besonders günstige Bedingungen für das Auftreten inäqualer Teilungen verwirklicht sind; wenigstens finden sich die Grünsprenkel weißer Ulmensprosse mit deutlich erkennbarer Bevorzugung in nächster Nähe der Mittelrippen. Die Marmorierung der in den Gärten kultivierten Ulmen zeigt im allgemeinen völlig gleichmäßige bzw. gesetzlose Verteilung der grünen oder blassen Areale über die Spreitenfläche: ein von mir gefundenes wildwachsendes Exemplar der *Ulmus campestris* war dadurch ausgezeichnet, daß sich die mattgrünen Felder seiner Spreiten vorzugsweise den Mittelrippen anschlossen (vgl. Fig. 26).

Eine sehr schöne kontrastreiche Panaschierung, die ich an einer Hortensie beobachten konnte (*Hydrangea nivalis*?), wird in Fig. 27 dargestellt; die Spreiten haben ein schneeweißes Binnenfeld, das bemerkenswerterweise den Mittelrippen oder stärkeren Seitennerven des Blattes folgt.

Auch die Häufigkeit, mit der grüne Sprengel bei manchen *Pelargonium*-Spielarten gerade die Nebenblätter bevorzugen, gewinnt in diesem Zusammenhang an Interesse.

4. Durch Zurückschneiden panaschierter Holzgewächse gelingt es in manchen Fällen, die Buntblättrigkeit besonders reich werden zu lassen, oder Exemplare, die „träge“ geworden waren, wieder zur Bildung panaschierter Blätter und Sprosse anzuregen. Daß an altem Holz sich nicht selten „reinweiße“ Sprosse zeigen, war schon früher zu erwähnen. Auf Beobachtungen, die ich an zurückgeschnittenen Exemplaren und über ihre gesteigerte Buntblättrigkeit sammeln konnte, wird in anderem Zusammenhange zurückzukommen sein. Über die Faktoren, die in Knospen des alten Holzes wirksam zu sein und auf die inäqualen Teilungen und das Auftreten von Panaschierungen Einfluß zu haben scheinen, lassen sich zurzeit keine näheren Angaben machen.

Bonn, Juli 1918.

Nochmals über das „Knacken“ beim Rentier.

Von E. Mohr, Hamburg.

Vor einiger Zeit veröffentlichte ich in dieser Zeitschrift (9) einen kleinen Aufsatz, in dem ich sagte, daß die Literatur über das Knacken beim Rentier recht spärlich sei und ich selbst nur bei Brehm gefunden hätte, daß er sich mit der Frage nach der Ursache dieser Erscheinungen befaßt. Es ist jedoch eine kleine, wenn auch spärliche Literatur darüber vorhanden, und es sind schwedische Forscher gewesen, die sich damit befaßt haben, die ja erklärlicherweise leichter zur Beobachtung von Rentieren kommen können als solche südlicherer Gegenden, die nur auf die Insassen von zoologischen Gärten angewiesen sind.

In einer laut Umfrage auf deutschen Büchereien nicht vorhandenen schwedischen Zeitschrift findet sich ein kleiner Aufsatz von Erik Bergström (7), der nicht nur eine erfreuliche Zusammenstellung der schwedischen Literatur über unseren Gegenstand bringt, sondern auch über neue, eigene Versuche berichtet. Da nun einerseits schwedisch geschriebene Arbeiten — zumal die älteren — in Deutschland leicht übersehen werden und es andererseits ganz wünschenswert ist, die Literatur über ein so spezielles Kapitel möglichst beieinander zu haben, halte ich es für ganz nützlich, eine kurze Besprechung der schwedischen Arbeiten vorzunehmen, die mir nun bis auf Nilsson (3) entweder selbst oder in vollständigem Zitat zugänglich sind.

Linné (1) war anfangs der Ansicht, das Knacken entstände weder in den Hufen noch im untersten Gelenk. Doch später meinte

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1919

Band/Volume: [39](#)

Autor(en)/Author(s): Küster Ernst

Artikel/Article: [Über weißbrandige Blätter und andere Formen der Buntblättrigkeit. 212-251](#)