

Die Verteilung des Anthocyans bei Coleusspielarten.

Von Ernst Küster.

(Mit 27 Abbildungen im Text.)

Die Verteilung anthocyanhaltiger Zellen über ein Pflanzenorgan ist entweder eine gleichmäßige, so daß dieses in allen Teilen sich gefärbt zeigt — oder es wechseln anthocyanhaltige Areale mit anthocyanfreien: die Organe erscheinen dann gefleckt oder gesprenkelt oder in irgendeiner anderen Weise „gezeichnet“.

In anthocyanhaltigen Pflanzenorganen finden wir — wie bekannt — entweder alle Gewebeschichten mit Pigment versorgt — oder es lassen sich anthocyanhaltige Gewebelagen neben anthocyanfreien unterscheiden. Blätter, die keinerlei „Zeichnung“ auf ihren Spreiten erkennen lassen, zeigen auf dem Querschnitt oft rote Schichten neben farblosen — rote Epidermen über anthocyanfreiem Mesophyll, rotes Mesophyll zwischen farblosen Epidermen, anthocyanhaltige Grundgewebelagen in regelmäßigem Wechsel mit anthocyanfreien und ähnliches mehr¹⁾.

Bei der kausalen Behandlung der Frage nach der ungleichmäßigen Verteilung anthocyanhaltiger Zellen im Gewebematerial eines Pflanzenorgans werden diejenigen Fälle verhältnismäßig leicht verständlich scheinen, in welchen unterschiedliche Gewebeformen eines Organs auch hinsichtlich der Anthocyanbildung sich ungleich verhalten. Wir wissen aus Beobachtungen und aus Versuchen der verschiedensten Art, daß Epidermis und Grundgewebe des nämlichen Organs auf gleiche Reize mit verschiedenartigen Reaktionen antworten können, so daß auch ihr differentes Entwicklungsschicksal, das sich in der ungleichen Färbung ausspricht, nicht überraschen kann. Analoge Unterschiede in der Veranlagung verschiedener Zellen- oder Gewebesorten werden für Erklärung der Erscheinung heranzuziehen sein, daß sich hinsichtlich der Anthocyanproduktion auch die Schließzellen von den Nebenzellen, Drüsenköpfe von Drüsenstielen unterscheiden können u. dgl. m.

Weiterhin erscheinen uns diejenigen Fälle kausal gut verständlich, in welchen die Lage der gleichen Gewebeformen angehörigen Zellen

1) Vgl. z. B. Hassack, C., Untersuchungen über den anatomischen Bau bunter Laubblätter nebst einigen Bemerkungen betreffend die physiologische Bedeutung der Buntfärbung derselben (Botan. Zentralbl. 1886, Bd. XXVIII, pag. 84.)

zu Unterschieden in ihrer Ernährung und überhaupt ihrem Chemismus zu führen geeignet scheint. Bekannt sind die an Laub- und Blütenblättern sehr zahlreicher Pflanzen leicht erkennbaren Beziehungen zwischen dem Verlauf der Leitbündel und der Verteilung des Anthocyans. Wenn das Grundgewebe eines Blattes in der Nähe der Leitbündel sich rötet, im übrigen aber farblos bleibt — oder wenn umgekehrt die den Bündeln folgenden Teile im Gegensatz zu den anderen anthocyanfrei bleiben, so werden wir geneigt sein dürfen, die in den Leitbündeln strömenden Nährmaterialien oder die durch sie bewirkte Versorgung mit Wasser oder vielleicht auch das Wirken irgendwelcher von den lebenden Anteilen der Leitbündel produzierten Stoffe, deren Einfluß auf Gestaltungsvorgänge Haberlandt¹⁾ unlängst studiert hat, für die differente Färbung der Gewebe und das Zustandekommen einer den Leitbündeln folgenden, positiven oder negativen Zeichnung verantwortlich zu machen. — Ähnlich liegen die Verhältnisse z. B. dann, wenn die Randpartien eines Blattes sich in der Färbung von den Binnenteilen der nämlichen Spreiten unterscheiden, wenn ferner Zellen, die den Atemhöhlen angrenzen, sich hinsichtlich des Anthocyangehaltes anders verhalten als die anderen Teile des Grundgewebes, wenn die Spitzen der Blattsäbne und die Einkerbungen zwischen solchen sich abweichend verhalten usw.

In allen bisher besprochenen Fällen ist entweder das unterschiedliche Verhalten der Gewebe eines Organs als einer der vielen physiologischen Unterschiede zu verstehen, die wir bei Zellenlagen ungleichen morphologischen Charakters voraussetzen dürfen — oder wird die Annahme zulässig sein, daß lokal wirkende Reize ernährungsphysiologischer Art auch in den aus gleichartigen und gleich veranlagten Zellen sich aufbauenden Gewebeschichten lokalisierend auf die Anthocyanentwicklung wirken und Unterschiede in der Farbigkeit der Zellen hervorrufen können.

Wir werden später noch — allerdings nur beiläufig — auf Beispiele der hier erörterten Art lokaler Anthocyanbildung zurückkommen. Eingehender wollen wir einige andere, entwicklungsmechanisch von jenen durchaus abweichende Kategorien der „Zeichnung“ behandeln. Wir werden uns hierbei im wesentlichen auf die Erörterung einer Spezies, *Coleus hybridus* hort., beschränken. Die aus den Gärten wohlbekannten, in ihrer Farbigkeit außerordentlich sinnfällige

1) Haberlandt, Zur Physiologie der Zellteilung (Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin 1913, pag. 318).

sich unterscheidenden Spielarten der genannten Spezies bieten dadurch besonderes Interesse, daß die Verteilung und Gruppierung anthocyanhaltiger Zellen bei ihnen nach entwicklungsmechanisch verschiedenen Prinzipien erfolgt. —

Die Untersuchungen, über die ich im folgenden zu berichten habe, wurden im Jahre 1906 im botanischen Institut zu Halle a. S. begonnen, später nach längerer Unterbrechung im Bonner botanischen Institut fortgesetzt.

Das Manuskript der vorliegenden Arbeit wurde im Herbst 1915 abgeschlossen¹⁾, einige Literaturnachweise später zugefügt.

I. Sektoriale und marmorierte Buntblättrigkeit.

Wir beginnen mit demjenigen Modus der Farbenverteilung, der hinsichtlich der Mannigfaltigkeit der erzielbaren Kombinationen als besonders produktiv bezeichnet werden muß.

Beschreibung.

Die Mannigfaltigkeit des Materials, das von den Samenhandlungen als *Coleus hybridus* bezeichnet und abgegeben wird, leuchtet schon bei der Durchsicht junger Aussaaten ohne weiteres ein: die Pflänzchen unterscheiden sich bereits durch die Färbung der Kotyledonen, indem bald beide Epidermen, bald nur die untere rot ausfallen oder irgendwie geartete Sprenkelung aufweisen.

Ähnliche Unterschiede weisen die ersten Laubblätter auf: die Spreiten derjenigen Exemplare, die überhaupt zur Bildung von Anthocyan sich bereits befähigt zeigen, sind gefeldert — derart, daß mehr oder minder breite rote Sektoren oder ähnlich gestaltete Areale auf grünem Grunde sichtbar werden.

Welche Formen die soeben als Sektoren bezeichneten roten Spreitenareale haben, lehrt Fig. 1. Aus ihr ist ersichtlich, daß die Sektoren kleiner oder größer als eine Spreitenhälfte sein können; sehr oft fällt die Grenze der verschiedenfarbigen Felder mit der Mittelrippe zusammen. Bei Sektoren, die kleiner sind als eine halbe Spreite, liegt die Spitze der roten Felder entweder an der Spreitenbasis oder an irgendeinem höheren Punkt der Mittelrippe.

Fig. 1 gibt durchaus nicht alle beobachteten Sektorformen wieder, sondern nur einen kleinen Teil in schematischer Darstellung; einige Teilfiguren zeigen Blätter mit zwei Sektoren. Über die Einzelheiten

1) Vorläufige Mitteilung in den Ber. d. D. bot. Ges. 1915, Bd. XXXIII.

im Verlauf der Sektorgrenzen und namentlich über ihre Beziehungen zu den Haupt- und Seitennerven geben einige der folgenden Figuren (z. B. Fig. 3, 4, 7) Aufschluß.

Die Färbung der roten Sektoren ist entweder gleichmäßig rot oder wird kompliziert dadurch, daß in die rote Fläche helle Bezirke gleichsam inselartig eingesprengt sind. Weiterhin sehen wir, daß die roten Anteile nicht überall keilförmige Stücke bilden, sondern irgendwelche andere, unregelmäßige Formen annehmen, die oft auffallend gradlinig begrenzt sind und an die von den Breccien her bekannte Felderung erinnern können (vgl. Fig. 7, 10, 11, 12). Blätter, deren rote Areale in Stücke der erwähnten Art sich gleichsam zertrümmert zeigen, wollen wir im folgenden als marmoriert bezeichnen. Ihre noch ansehnlich



Fig. 1. Sektorenteilung bunter Blätter; die roten Spreitenanteile sind schwarz eingetragen.

großen roten Felder werden durch Übergangsformen jeder Größenordnung mit denjenigen Zeichnungsarten verbunden, die wir gesprenkelt oder pulverulent gezeichnet benennen wollen.

Diese komplizierten Zeichnungsweisen sind an den ersten beiden Laubblättern jugendlicher *Coleus*-Pflanzen entweder gar nicht zu finden — oder die farbige Aufteilung der Spreitenflächen bleibt bei ihnen verhältnismäßig einfach. Auf den Blättern der später sich entwickelnden Internodien geht in vielen Fällen die Parzellierung der roten oder der anthocyanfreien Anteile immer weiter, so daß schließlich auf Spreiten von etwa 10 bis 12 cm Länge mehrere hunderte Parzellen gezählt werden können.

Da wir zunächst uns mit der Zeichnung junger Pflanzen zu beschäftigen haben werden, bei der die Sektorenteilung eine besondere Rolle spielt, versparen wir uns eine genauere Beschreibung der marmorierten und der gesprenkelten Blätter auf später und kehren zur Schilderung der Anthocyansektoren zurück.

Vergleicht man die Blätter benachbarter Internodien des nämlichen Sprosses oder der durch Verzweigung entstandenen Sproßsysteme miteinander, so stellt sich heraus, daß nicht selten benachbarte Blätter Übereinstimmungen hinsichtlich der Form und der Verteilung der roten Spreitenareale erkennen lassen.

Bei der Durchsicht einiger hundert junger Pflanzen findet man wohl immer einige, welche diese gesetzmäßigen Beziehungen aufweisen und gleichzeitig über die verschiedene Art dieser Beziehungen Aufschluß geben.

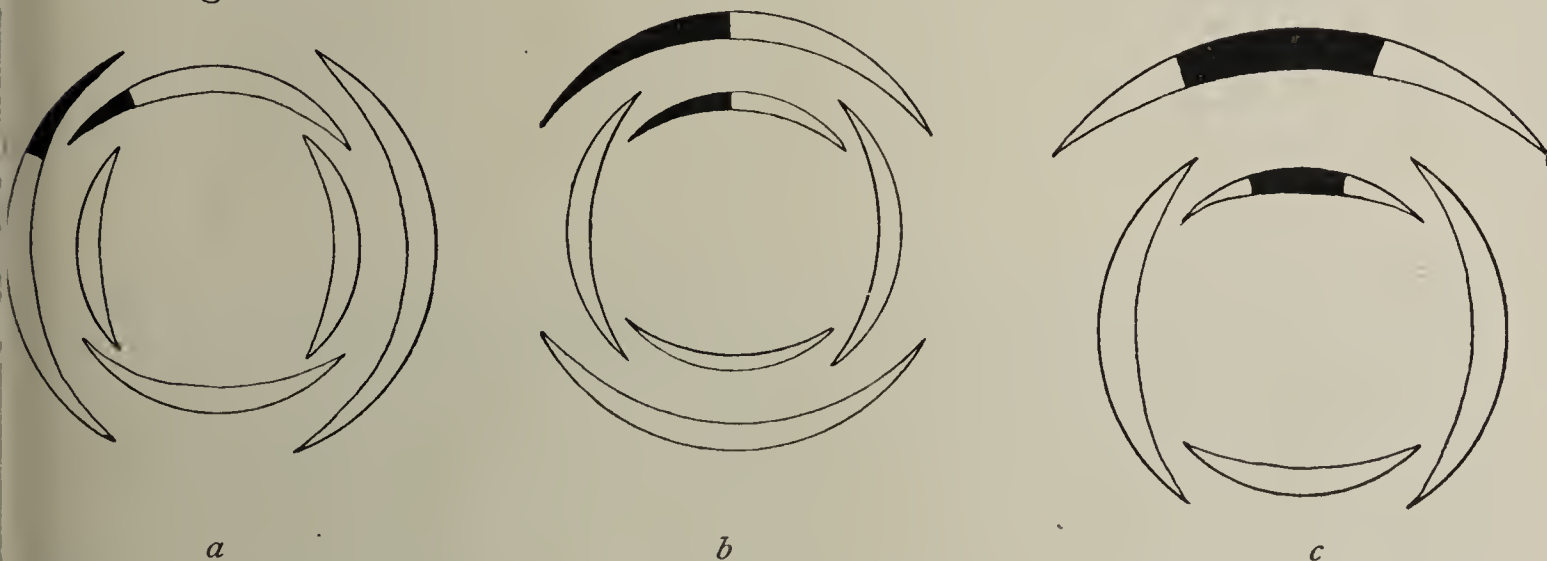


Fig. 2. Gesetzmäßige, in der Färbung sich bekundende Beziehungen der Blätter zueinander; bei *c* sind die Blätter eines Achselsprosses und das Deckblatt zur Anschauung gebracht; nähere Erklärung im Text. Die roten Spreitenanteile sind schwarz eingetragen.

a) Blätter, die benachbarten Knoten angehören, zeigen insofern Beziehungen zueinander, als die im Diagramm benachbarten Abschnitte der Spreiten übereinstimmende Färbung aufweisen (Fig. 2*a*).

b) Blätter, die in den Orthostichen einander benachbart sind, d. h. übereinander stehen, stimmen zuweilen in der Verteilung verschieden gefärbter Areale auffällig miteinander überein (Fig. 2*b*).

c) Die Farbfelderung einer Spreite wiederholt sich orthostichenweise bei den Blättern des zugehörigen Achselsprosses (Fig. 2*c*).

Daß man bei der weitaus überwiegenden Mehrzahl der Coleus-Pflanzen keine der drei Beziehungen nachweisen kann, geht aus dem Gesagten bereits hervor. Das Fehlen der Beziehungen wird uns aber nicht dazu verführen dürfen, ihr Vorhandensein an der uns interessierenden Minorität für „Zufall“ zu halten.

Ich lasse zunächst die Beschreibung und die photographischen Porträts einiger *Coleus*-Pflanzen folgen.

Nr. 1.

Exemplar mit panaschierten Blättern¹⁾, die oberseits — auf den peripheren grünen und den inneren blassen Anteilen — im allgemeinen mit gleichmäßiger Verteilung der Flecke rot gesprenkelt sind; unterseits sind die Blätter gleichmäßig rot gefärbt oder mit spärlicher grüner Sprenkelung gezeichnet.

Ein Blatt des I. Laubblattpaares fällt auf durch die Entwicklung eines gleichmäßig rot gefärbten Sektors seiner rechten Spreitenhälfte. Der Sektor wird links durch die Mittelrippe begrenzt; rechts folgen seine Grenzen in dem äußeren Teil einem Seitennerven, den sie aber im inneren Teil überschneiden (Fig. 3). — Die Unterseite desselben Blattes zeigt keine Sektorenzeichnung.

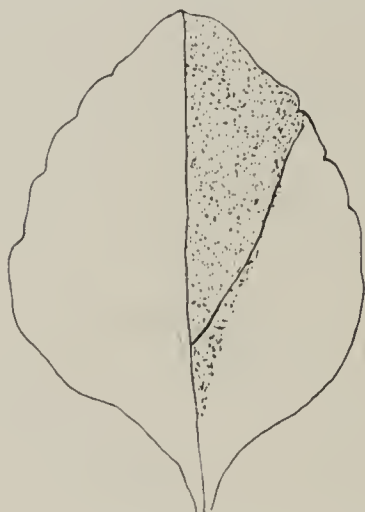


Fig. 3. Sektorteilung eines Primärblattes (Exemplar Nr. 1); das rote Feld ist durch Punktierung kenntlich gemacht. Auf die Panaschierung ist bei dieser und der nachfolgenden Figur keine Rücksicht genommen. Nat. Gr. 2 cm.

Die Blätter des II. Paares zeigen nichts Auffälliges.

Im III. Paar ist die über dem sektorenweise geteilten Blatte des I. Paares stehende Spreite mit einem zentralen Sektor (rot auf gesprenkeltem Grund) ausgestattet: diesmal geht der Sektor beiderseits über die Mittelrippe hinaus. Er ist vor allem auf der Blattoberseite erkennbar (Fig. 4), kommt aber auch unterseits zur Entwicklung, indem hier ein entsprechendes keilförmiges Feld nahezu gleichmäßig rot erscheint, während der übrige Teil der Spreite roten Grund mit grüner Sprenkelung aufweist.

Über dem II. Blattpaar wurde die Pflanze geköpft, die Achselknospen des III. Paares wurden zur Produktion von Achseltrieben angeregt. Diese beiden sind hinsichtlich der Zeichnung der Spreiten grund-

verschieden: der aus der Achsel des Sektorblattes hervorgegangene Sproß trägt (zu der dieser Beschreibung zugrunde liegenden Entwicklungsphase) zwei Paar oberseits und unterseits gleichmäßig roter Blätter (auf einem von ihnen sind zwei ganz kleine grüne Einsprengsel sichtbar); — der andere Sproß trägt Blätter, deren Pigment-

1) Als panaschiert bezeichne ich diejenigen Blätter der *Coleus*-Pflanzen, an deren Basis oder längs deren Mittelrippe sich ein blasses Spreitenfeld entwickelt (vgl. Pathol. Pflanzenanatomie, 2. Aufl., 1916, pag. 23), das bis zur Spitze des Blattes sich vorwärtsschieben kann oder schon vorher endet, und das die Breite des Blattes bis auf einen schmalen grünbleibenden Rand in Anspruch nimmt oder sich dauernd auf ein schmales, die Mittelrippe begleitendes Areal beschränkt. Die einfachste Form der blassen Felder ist die eines gleichschenkeligen Dreiecks; Varianten kommen dadurch zustande, daß die Verfärbung den sekundären und tertiären Blattnerven weithin folgt und schließlich den grünen Randteil der Spreite mit einem weißen Netzwerk fächert. Auf Einzelheiten einzugehen, erübrigt sich in diesem Zusammenhang. Selbst Blätter eines Sprosses zeigen allerhand Unterschiede. Besonderes Interesse verdienen diejenigen Exemplare, auf deren Spreiten in unmittelbarer Nachbarschaft der Mittelrippen eine ansehnlich breite grüne Zone erhalten bleibt, so daß ein pfeilspitzenförmiges blasses Areal zwischen grünen Flächen ein-

verteilung der oben gegebenen Beschreibung entspricht, und deren Oberseite vorwiegend grün erscheint (Fig. 5). —

Fig. 4. Sektorteilung eines Blattes vom III. Laubblattknoten derselben Pflanze (Exemplar Nr. 1). Die roten Areale sind punktiert. *a* Ober-, *b* Unterseite desselben Blattes. Die roten Sektoren der beiden Seiten sind einander ähnlich, nicht gleich. Auf den roten Arealen farblose Einsprengsel, auf den anthocyanfreien Flächen rote Einsprengsel, deren Lage und Form auf Ober- und Unterseite des Blattes verschieden sind. Nat. Gr. $8\frac{1}{2}$ cm.

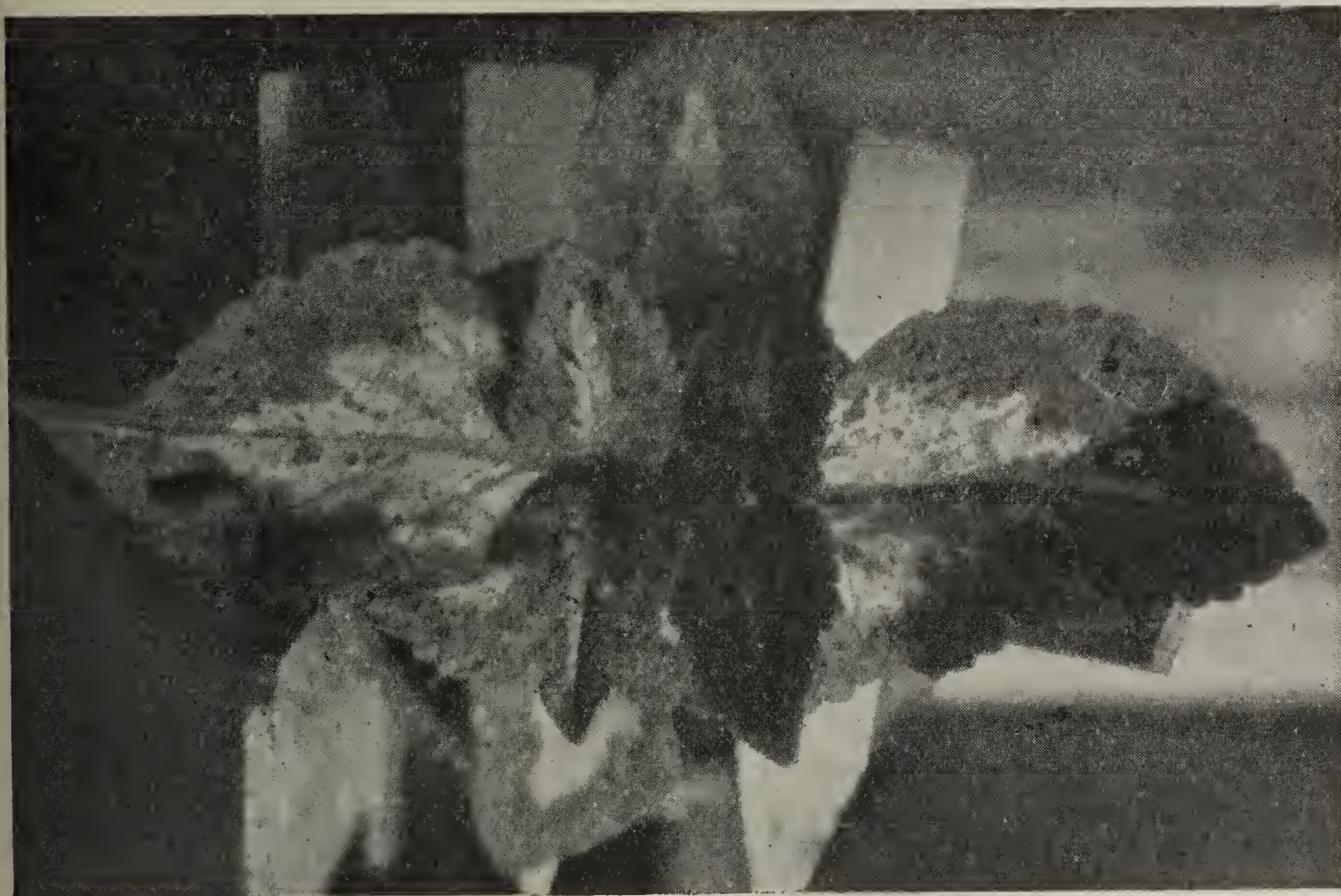


Fig. 5. Aufnahme vom Exemplar Nr. 1. Erklärung im Text.

geschlossen erscheint. Weiterhin können gleichsam isolierte Herde der Verfärbung an den Einkerbungen der Blattserratur entstehen, so daß zwischen je zwei Blättzähnen ein vom Kreisbogen unscharf umgrenztes Feld inmitten der grünen Randzone des Blattes sichtbar wird (Fig. 6).

Das geschilderte Exemplar blieb nach der photographischen Aufnahme noch 5 Monate lang in Beobachtung; das gabelförmig verzweigte Gewächs behielt an beiden Hälften seinen Charakter bei: die eine Hälfte entwickelte lauter gesprenkelte Blätter, zwischen deren „Spritzern“ gelegentlich auch größere rote Areale (Typus der marmorierten Blätter) erschienen; ihre Unterseiten waren erheblich reicher an Anthocyan als die Oberseiten; — die andere Gabelhälfte produzierte lauter gleichmäßig rot gefärbte Spreiten, von welchen nur einige hier und da kleine anthocyanfreie Spritzer aufzuweisen hatten.

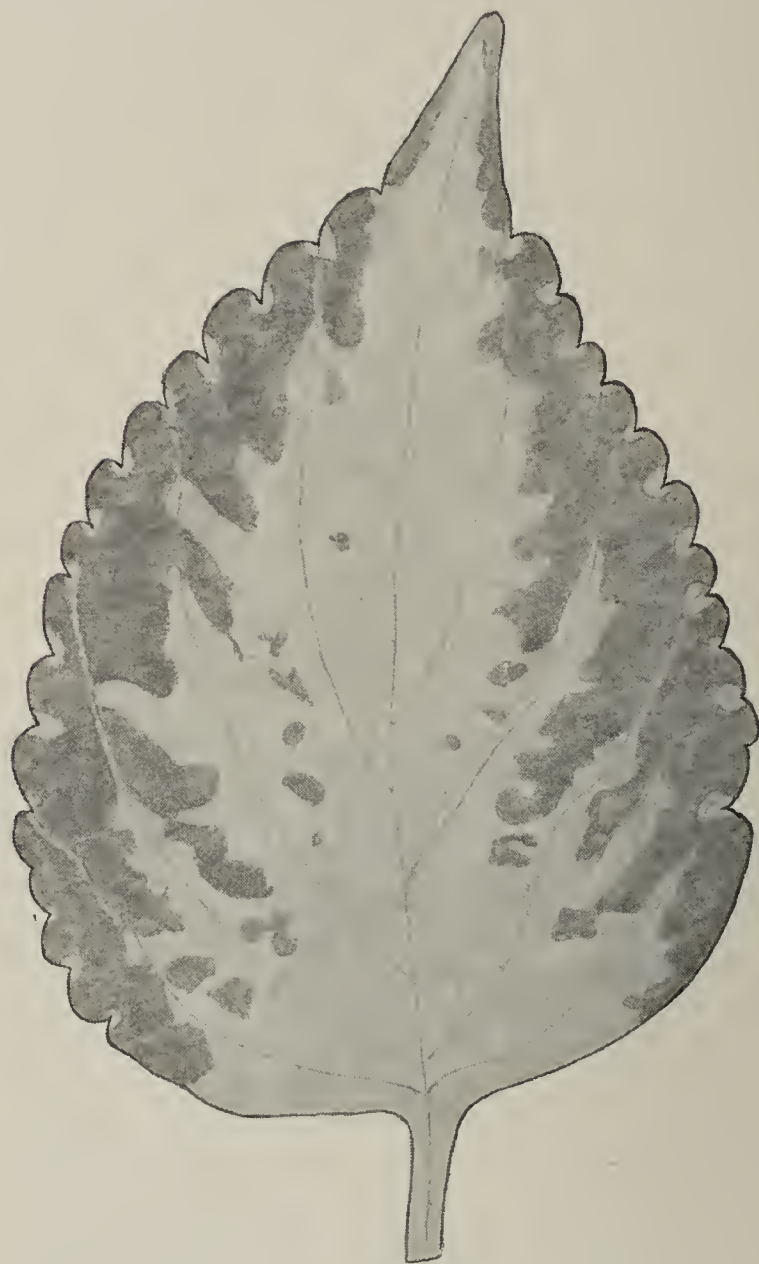


Fig. 6. Panaschierung: die blassen Zonen folgen dem stärkeren Blattnerven; außerdem erscheint zwischen zwei Blättzähnen je ein rundes blasses Feld. Die grünen Spreitenteile sind dunkel eingetragen. Nat. Gr. $11\frac{1}{4}$ cm.

scharf umrissene rote Bezirke, daneben auch feine Sprengelung, unterseits vorwiegend die letztere aufweisen.

Das I. Laubblattpaar war bei Beginn der Beobachtung bereits verloren.

Das II. Laubblattpaar war grob rot-marmoriert; eine Hälfte eines der beiden Blätter zeigt sich oberseits arm an Anthocyanflecken, unterseits rein grün.

III. Blattpaar: marmoriert und gesprenkelt; eine Spreitenhälfte — und zwar die der anthocyanarmen des II. Paares zugewandte — ist ebenso wie diese oberseits ganz spärlich marmoriert, unterseits rein grün.

Nr. 2.

Panaschiertes Exemplar mit roter Fleckung der Spreiten.

Im I. Laubblattpaar fällt eines der beiden Blätter dadurch auf, daß es auf seiner rechten Hälfte einen breiten roten Sektor entwickelt hat, der fast die halbe Spreite in Anspruch nimmt.

Die Pflanze wird über dem I. Laubblattpaar enthauptet.

Aus der Achsel des mit rotem Sektor gezeichneten Blattes entwickelt sich ein Sproß, dessen erster Knoten ein beiderseits lückenlos rot gefärbtes und ein grünes, beiderseits spärlich rot gesprenkeltes Blatt trägt.

Der Seitensproß wird über seinem ersten Knoten geköpft: aus der Achsel des roten Blattes entwickelt sich ein Trieb mit durchweg roten Blättern, aus der Achsel des anderen ein Trieb mit gefleckten Blättern (Fig. 7).

Nr. 3.

Exemplar mit panaschierten Blättern, die oberseits auf den grünen und blassen Anteilen große

IV. Blattpaar: die über der anthocyanarmen Spreitenhälfte des II. Paares stehende Hälfte ist rein grün, die anderen Teile des Blattpaares rot gezeichnet.

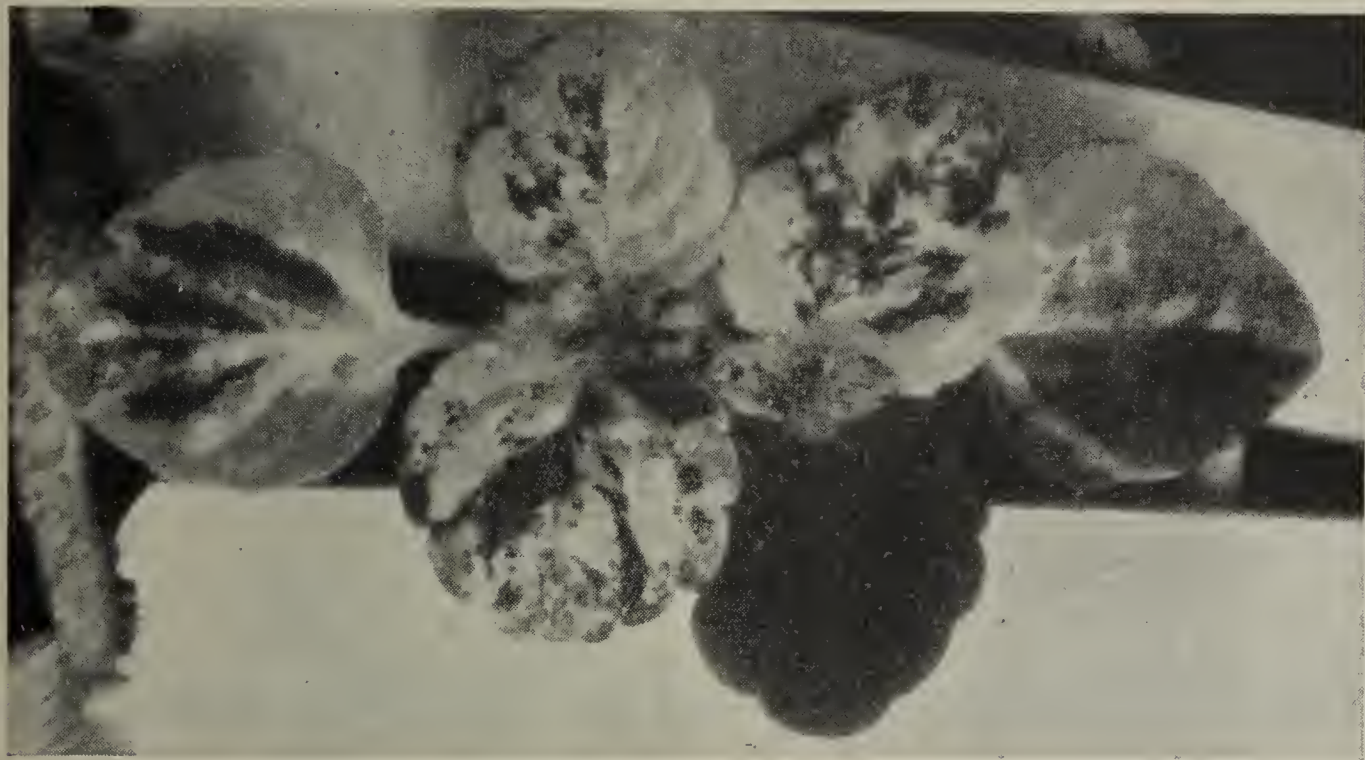


Fig. 7. Aufnahme von Exemplar Nr. 2; Erklärung im Text.



Fig. 8. Aufnahme von Exemplar Nr. 3; Erklärung im Text.

Die Pflanze wird über dem III. Paar geköpft und nach 17 Tagen photographiert (Fig. 8).

Die Sprosse, die aus den Achseln rot marmorierter Blätter sprießen, gleichen diesen hinsichtlich der Anthocyanverteilung; aus den Achseln der halbgeteilten Blätter entwickeln sich Sprosse mit grünen (rein grünen oder mit ein oder zwei kleinen Rotspritzern gezeichneten) und bunten Blättern. Die Verteilung der grünen und bunten Blätter am Achselsproß entspricht der Farbenverteilung auf den Spreiten der Tragblätter. Das Diagramm Fig. 9 gibt hierüber Aufschluß und zeigt gleichzeitig, daß sich die beiden Achselsprosse der halbgeteilten Blätter dadurch unterscheiden, daß das II. Blattpaar der einen rein grün, das der anderen durchaus bunt ist.

* *

Zwischen sektorial geteilten, marmorierten und pulverulent gezeichneten oder gesprenkelten Coleus-Blättern bestehen — was Form und Größe der einzelnen Parzellen betrifft — alle nur erdenklichen Übergänge.

Fig. 10 zeigt ein marmoriertes Blatt, bei welchem einige der roten Areale noch ähnliche Keilform haben wie bei sektorial geteilten Spreiten.



Fig. 9. Diagrammatische Darstellung von Exemplar Nr. 3: das II. und III. Blattpaar sind nebst den vier zugehörigen Achselsprossen zur Darstellung gebracht. Von diesen sind je vier Blätter in der Zeichnung berücksichtigt. Die anthocyanarmen Spreitenteile sind hell, die anthocyanreichen dunkel eingetragen.



Fig. 10. Marmorierung. Die roten Areale sind schwarz, die zu ihnen gehörenden stärkeren Nerven als ausgesparte weiße Säume in der Figur kenntlich gemacht. Nat. Gr. 15 1/2 cm.

Fig. 11 zeigt eine Spreite, bei der sich Marmorierung mit pulverulenter Zeichnung kombiniert.

Von den Beziehungen der Marmorierungsareale zu den Interkostalfeldern der Spreiten gilt dasselbe wie für die Sektorzonen und den Verlauf ihrer Grenzen: die roten Felder folgen mit ihren Grenzen oft den stärkeren Bündeln; ebenso oft zeigen sie sich aber von diesen völlig unabhängig und überschneiden sie mit spitzem Winkel. Bei den ge-

sprenkelten Blättern sind die einzelnen Parzellen oft gradlinig oder nahezu gradlinig begrenzte polygonale Felder; ihre Grenzen folgen zum Teil den feinsten Verzweigungen der Netznervatur, so daß jedes Farbareal einem Interkostalfeld entspricht — zum Teil sind sie von dem Verlauf der Leitbündel unabhängig, so daß wir sehr oft mitten durch ein Inter-

kostalfeld die Grenzlinie rot-anthocyanfrei ihren Verlauf nehmen sehen.

Die Verteilung der roten Areale über die rechte und linke Spreitenhälfte zeigt keinerlei

Andeutung von Symmetrie. Die Zeichnung der Ober- u. Unterseite entspricht sich hinsichtlich der sektorialen Teilung oft in sehr sinnfälliger Weise; hinsichtlich der Marmorierung und Sprenkelung

habe ich nur ausnahmsweise —

und vielleicht nur eine zufällige? — Übereinstimmung wahrgenommen.

Die Verteilung der roten Anteile über die Spreitenflächen läßt im allgemeinen keine Gesetzmäßigkeiten erkennen. Eine Ausnahme macht die Spielart, von welcher in Fig. 12 ein Blatt dargestellt ist: an seiner Spitze finden sich viele kleine Anthocyanareale gleichsam zusammengedrängt, während an den unteren Teilen der Spreite nur vereinzelte größere Anthocyanfelder eine bescheidene Marmorierung bewirken. Nicht alle Blätter der in Rede stehenden Exemplare zeigen



Fig. 11. Kombination der marmorierten und pulverulenten Zeichnung.

übrigens diesen Unterschied zwischen apikalen und basalen Spreitenteilen, aber doch hinreichend zahlreiche, so daß die erwähnten Besonderheiten der Zeichnung nicht für Zufall gehalten werden dürfen, sondern zu den in der Organisation der Spielart begründeten Eigentümlichkeiten gerechnet werden müssen. —

* *

Bei Behandlung der sektorial geteilten Blätter haben wir von einer Untersuchung der Blattquerschnitte Abstand nehmen dürfen. Die marmorierten Blätter vieler Spielarten lassen bereits bei makroskopischer



Fig. 12. Unterschied der Zeichnung an apikalen und basalen Spreitenteilen. In der Figur, welche nur den Spitzenteil der Spreite darstellt (der basale entbehrt fast ganz der Zeichnung), sind nur einige der zahlreichen Nuancen, welche die Zeichnung der Blätter hier besonders reichhaltig machen, angedeutet.

Untersuchung erkennen, daß neben der Marmorierung der beiden Epidermen und unabhängig von ihr noch eine Grundgewebemarmorierung sich entwickeln und auf die Farbentöne des Blattes Einfluß gewinnen kann. Die ober- und unterseitige Epidermis, die oberste Schicht des Mesophylls und seine

schwammparenchymatischen Anteile können unabhängig voneinander ihre roten bzw. anthocyanfreien Areale entwickeln, so daß je nach der Überlagerung farbiger Zellenlagen durch farblose oder gefärbte bei manchen Varietäten eine große Fülle von Nuancen sichtbar werden kann, die freilich das Auge bei Untersuchung des intakten Blattes nicht in so großer Zahl zu unterscheiden vermag, wie man sie nach den Ergebnissen der Kombinationsrechnung erwarten muß. — Nach einem sehr nuancenreichen Blatt ist Fig. 12 gezeichnet worden.

Im allgemeinen unterscheiden sich anthocyanhaltige Anteile von benachbarten anthocyanfreien der nämlichen Gewebe nur durch die Farbe

ihres Zellsaftes. Ob die Größenunterschiede, die ich zuweilen zwischen roten und anthocyanfreien Zellen des Palisadengewebes wahrgenommen habe, ursächlich auf dieselben Unterschiede im Chemismus der Zellen wie ihre differente Färbung zurückzuführen sind, mag dahingestellt bleiben. Bei manchen Unterschieden macht sich ein formaler Unterschied zwischen anthocyanfreien und roten Zellen der oberseitigen Epidermis schon makroskopisch geltend: die roten Zellen sind papillös, die anderen haben eine flache oder leicht gewölbte Außenwand; die mit roter Epidermis ausgestatteten Spreitenteile erscheinen daher matt, die von farbloser Haut überspannten glänzend. —

Einige Worte sind noch über die Verteilung des roten Farbstoffes im Gewebe der Achsen hinzuzufügen.

Alle Gewebe der Achse — die Epidermis, das Kollenchym, die dünnwandige Grundgewebsrinde, das primäre und sekundäre Phloëm, das Xylem und das Mark — können Anthocyan enthalten. Die anthocyanhaltigen Zellen zeigen sich im allgemeinen zu charakteristisch geformten Gruppen vereinigt.

Rote Sektoren, welche durch alle Gewebeschichten bis ins Innere des Markes vorschreiten, sind verhältnismäßig selten. Viel häufiger ist der Fall, daß bald in diesem, bald in jenem Gewebeanteil der Achse sich rote Zellengruppen finden. Der Sektorencharakter der Anthocyanzellgruppen bleibt auch dann, wenn z. B. das Mark allein rote Zellen enthält, deutlich erkennbar. Die Spitze des Sektors reicht in diesem oft bis zum Zentrum, in anderen Fällen liegt sie bereits in der Mitte des Markradius. Die Breite der Sektoren ist verschieden, ihre Gestalt weicht von der gleichschenkliger Dreiecke meist stark ab. Der innere Teil der Sektoren erscheint auf dem Achsenquerschnitt oft als schmales rotes Band, das nur eine Zelle breit und 2—15 Zellen lang ist.

Die radialen Grenzen der Marksektoren fallen nicht selten mit den radialen Grenzen der primären Xylemanteile zusammen; in anderen Fällen besitzen diese eine rote und eine anthocyanfreie Hälfte.

Alle diese Verhältnisse sind aus den Abbildungen ohne weiteres ersichtlich. Diese zeigen weiterhin, daß die Zahl der auf einem Achsenquerschnitt sichtbaren Anthocyansektoren verschieden sein kann, und daß die longitudinale Ausdehnung der roten Gewebsanteile an dem nämlichen Internodium innerhalb weiter Grenzen schwankt. Fig. 13*b* und *c* zeigt ferner, daß benachbarte Sektoren zu unregelmäßigen Zellengruppen sich miteinander vereinigen, und daß Sektoren, die weit genug ins Mark reichen, mit ihren Spitzen gleichsam verschmelzen können. Schließlich

können durch Entwicklung zahlreicher Sektoren und durch ihre Vereinigung allerhand unregelmäßige „Zeichnungen“ des Achsengewebes zustande kommen.

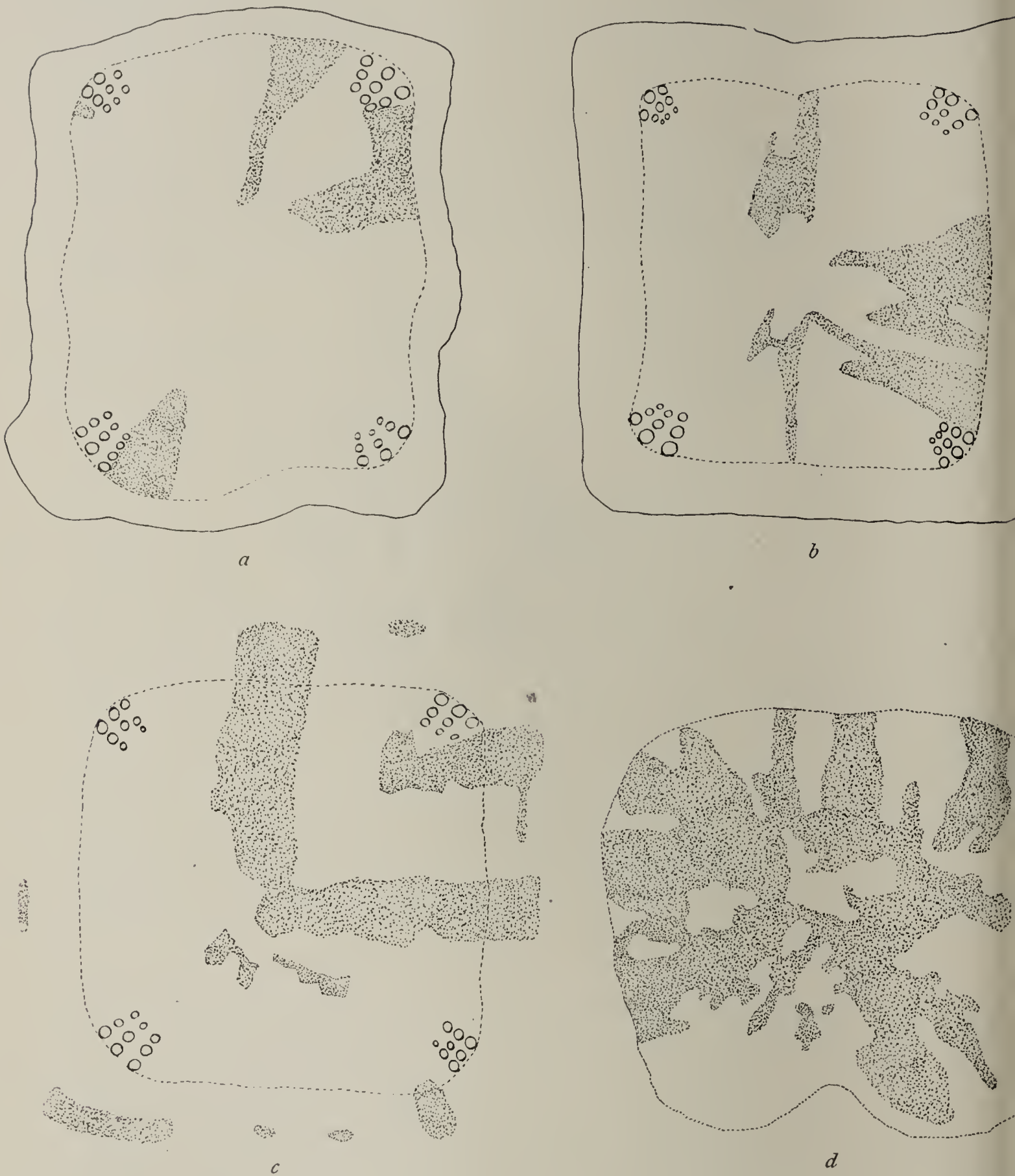


Fig. 13. Sektorenteilung des Markes. *a* Vier Anthocyansektoren ungleicher Größe und Form. — *b* Sektorenähnliche rote Gewebegruppen, die zum Teil seitlich miteinander vereinigt sind. — *c* Zwei rote Sektoren fusionieren in der Mitte der Achse; neben ihnen sind eingesprengte rote Zellgruppen inmitten des farblosen Markgewebes erkennbar. — *d* Unregelmäßige strahlige Verteilung der roten Gewebeanteile. — Die anthocyanführenden Gewebemassen sind durch Punktierung kenntlich gemacht; die gestrichelte Umfassungslinie deutet das Cambium an.

Ebenso wie an den Spreiten der bunten Pflanzen sehen wir auch bei Untersuchung des Markes zwischen ansehnlich großen Anthocyansektoren und kleinen roten Zellengruppen alle möglichen Übergänge vermitteln. Die roten Gewebsinseln, die z. B. in Fig. 16 erkennbar sind, stellen „Sprenkelungen“ des Markes dar, die den analogen

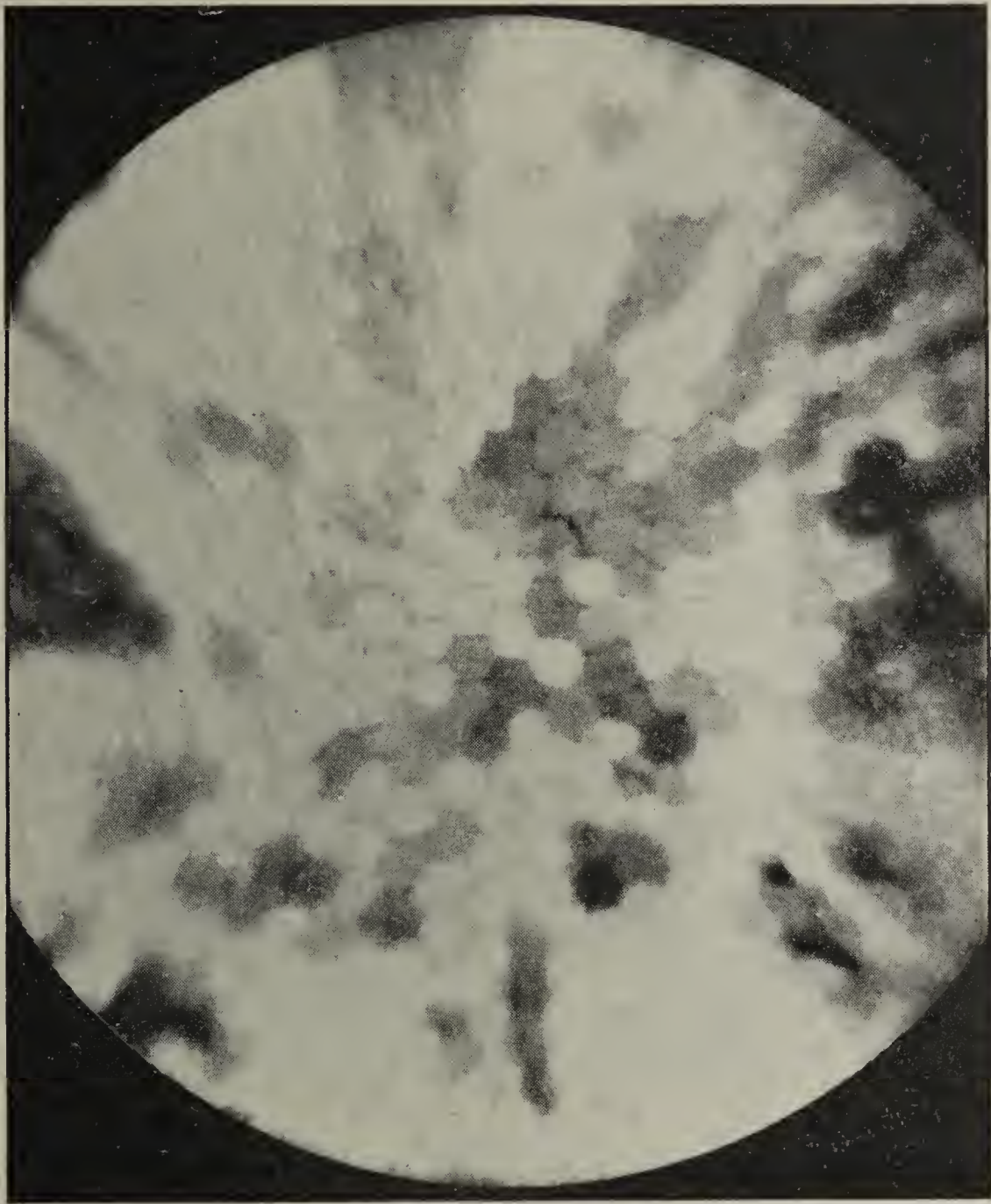


Fig. 14. Unregelmäßige, d. h. nicht mehr strahlige Verteilung der Anthocyanzellen im Mark; die Photographie läßt erkennen, daß die Nuancen der farbigen Zellen verschieden sind; ein besonders dunkel gefärbter Sektor links bei s.

feinparzellierten Zeichnungen der Spreite entsprechen. Sprenkelungen beobachten wir im Mark ebenso wie in der Rinde (Fig. 16).

Die Färbung der anthocyanhaltigen Markzellen, welche auf einer Querschnittsebene gefunden werden, ist nicht immer die gleiche: dunkle Sektoren liegen oft neben hellroten, und in noch anderen Fällen sehen wir sogar die einzelnen Sektoren oder anders gestaltete zusammenhängende Gruppen anthocyanhaltiger Zellen sich aus verschiedenen kräftig

gefärbten Anteilen aufbauen. In manchen Fällen sah ich die Lagerung heller und dunkler Anthocyanzellen insofern sich gesetzmäßig gestalten, als bei ihnen die aus dunklen Zellen sich zusammensetzenden Sektoren allseits von helleren Zellen gleichsam umscheidet und gegen die farblosen Markanteile abgegrenzt werden; in anderen Fällen vermochte ich in der Mischung hell- und dunkelroter Markzellen keinerlei Regel zu erkennen (vgl. Fig. 14).

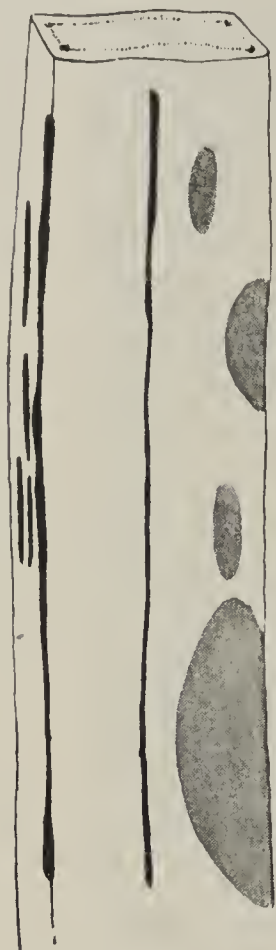


Fig. 15. Anthocyanverteilung in der Achse ($3 \times$ nat. Gr.). Die längsverlaufenden Streifen stellen anthocyanhaltige Anteile der Epidermis dar; die rechts sichtbaren rundlichen Flecke sind die von farblosen Zellenlagen überdeckten anthocyanhaltigen Gruppen der Grundgewebsrinde (vgl. Fig. 16).

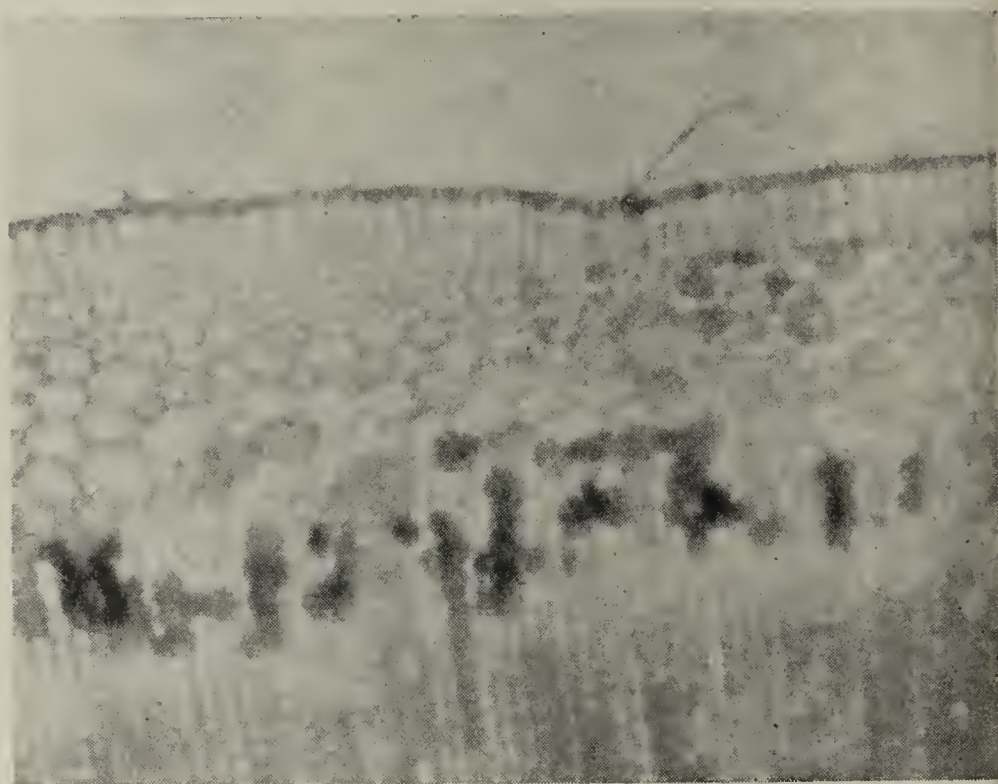
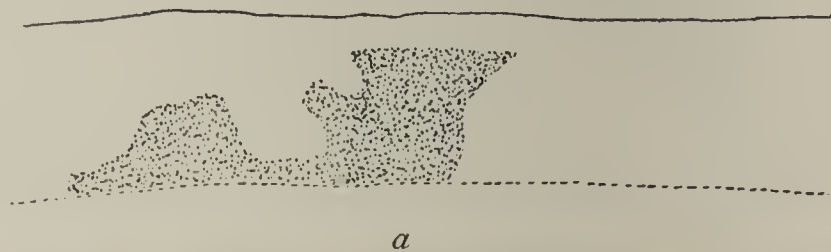


Fig. 16. Verteilung der Anthocyanzellen in der Grundgewebsrinde. *a* größere unregelmäßig gestaltete Zellgruppen; die punktierte Linie deutet das Cambium an. — *b* Einzelne Anthocyanzellen oder kleinste Gruppen von solchen.

Wir kehren hiernach zur Behandlung der Blattspreiten zurück. Die bisher geschilderten Differenzierungen bestanden in der Ausbildung verschiedener Gewebeformen in zwei Modifikationen — einer farblosen und einer gefärbten. Die genauere Betrachtung verschiedener *Coleus*-Varietäten wird zeigen, daß bei vielen von ihnen die Mannigfaltigkeit erheblich weiter geht. —

Die Epidermis, die ein marmoriert buntes Blatt von *Coleus hybridus* überzieht, besteht im einfachsten Fall aus Zellen zweierlei Art: gleichartig gefärbten anthocyanhaltigen und anthocyanfreien.

Abweichungen hiervon sind auf der Blattunterseite vieler *Coleus*-Pflanzen zu finden. Diese erscheint bei manchen Spielarten durchweg rot — alle Epidermiszellen enthalten also Anthocyan, mit Ausnahme der Schließzellen, von welchen schon oben die Rede war. Die Tiefe des Farbentons ist aber verschieden: wir finden dunkelrote Areale auf heller gefärbtem Grunde. Sie sind scharf umgrenzt und zeigen dieselben Form- und Größenverhältnisse (Fig. 17) wie die bisher neben anthocyanfreiem Epidermisgewebe gefundenen roten Anteile.

Auf der Blattoberseite habe ich bisher niemals entsprechende Färbungsmodifikationen der Epidermis gefunden; ebensowenig treten sie nach meinen bisherigen Erfahrungen im Mesophyll auf, die mattroten auf der Blattoberseite sichtbaren Felder; die z. B. Fig. 18 zur Darstellung bringt, kommen durch tiefrote Färbung bestimmter Grundgewebeanteile zustande. —

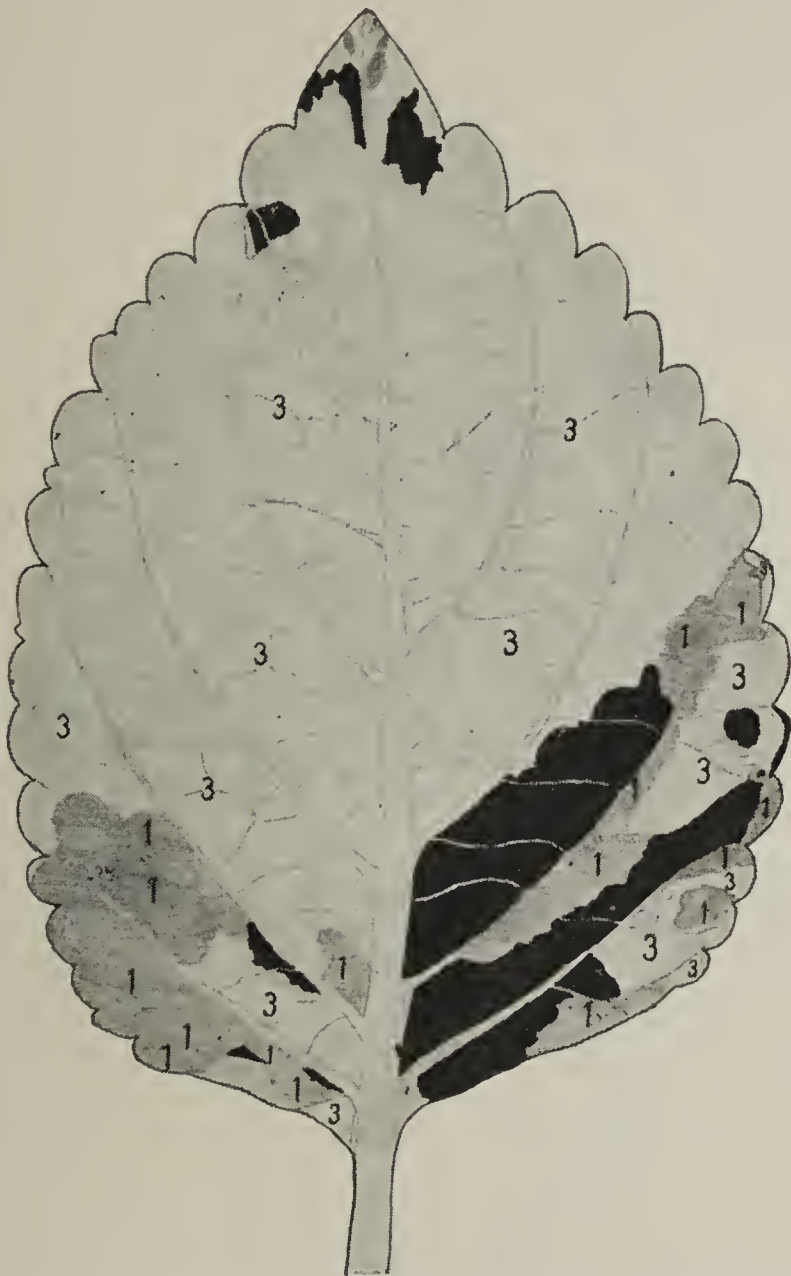


Fig. 17. Felderung der unterseitigen Blattepidermis mit anthocyanfreien, hell- und dunkelrot gefärbten Feldern. Die dunkelroten Anteile sind schwarz ausgefüllt (die Rippen als weiße Streifen ausgespart). Die anthocyanfreien Felder sind matt eingetragen (1). Alle übrigen Teile der Blattfläche (3) weisen hellrote Epidermis auf. Nat. Gr. 11 cm.

Dieselbe Form und dieselbe Verteilung über die Spreitenfläche wie die von bisher behandelten gleichmäßig rot gefärbten oder gleichmäßig anthocyanfreien Felder haben bei weiteren Varietäten gewisse bunte Felder. Als solche dürfen wir diejenigen auffassen, die gesprenkelt erscheinen, und diejenigen, welche nicht gleichmäßig rot gefärbt erscheinen, sondern nur an den Leitbündeln Anthocyan aufweisen.

Von der Rotsprenkelung, bei welcher eine sehr große Anzahl kleiner und kleinster anthocyanführender Parzellen über die Spreite verteilt erscheinen, war schon oben die Rede. Hier wäre nachzutragen, daß bei manchen Varietäten die Sprenkellung nicht gleichmäßig die ganze Spreite oder wenigstens diejenigen Teile überzieht, die nicht von größeren, gleichmäßig rot gefärbten Arealen in Anspruch genommen werden, sondern nur Felder von beschränkter Ausdehnung Sprenkellung aufweisen. Diese Sprenk-



Fig. 18. Sprenkellungsfelder auf der Oberseite eines Coleus-Blattes. Die dunkelroten Teile der Spreitenfläche sind in der Zeichnung schwarz gefüllt, die gesprenkelten punktiert; die schattierten Teile deuten die durchleuchtenden dunkelroten Areale des Grundgewebes an. Nat. Gr. 15 1/2 cm.



Fig. 19. Rotaderungsfelder auf der Oberseite eines Coleus-Blattes. Oben rechts ein gleichmäßig rot gefärbtes Areal. Nat. Gr. 14 cm.

kelungsfelder haben dieselben formalen Eigenschaften wie die bisher besprochenen gleichmäßig gefärbten und gleichen diesen auch in der Art ihrer Umgrenzung, so daß eine eingehende Beschreibung dieser Verhältnisse sich hier erübrigt; man vergleiche hierzu Fig. 18. Der Sprenkeleffekt kommt dadurch zustande, daß kleine Gruppen von Epidermiszellen Anthocyan enthalten.

Sprenkellungsfelder treten sowohl auf der Blattober- wie der Unterseite auf; sie unterscheiden sich bei verschiedenen Varietäten, ja sogar

bei Blättern des nämlichen Individuums durch die durchschnittliche Größe der einzelnen Parzellen.

Im Grundgewebe der Coleus-Blätter habe ich bisher entsprechende Sprenkelungsfelder nicht mit Sicherheit nachweisen können.

Ferner: die Rotfärbung, die manche Areale auszeichnet, kann sich auf die Nachbarschaft der Leitbündel beschränken.

Fig. 19 erläutert das Gesagte: die Rotaderung beschränkt sich in dem dargestellten und in ähnlichen Fällen auf scharf abgegrenzte Areale, deren Form und deren Verteilung wiederum den der früher besprochenen gleichmäßig rot gefärbten Areale entsprechen. Auf dem in Fig. 19 gezeigten Blatt findet sich neben mehreren rotgeaderten Feldern ein gleichmäßig rot gefärbtes; auf anderen Blättern ist der Wechsel zwischen geaderten und gleichmäßig gefärbten Anteilen noch sehr viel reichhaltiger.

Geaderte Felder der beschriebenen Art habe ich bisher nur blattoberseits gefunden. Der Querschnitt lehrt, daß an den rot geaderten Stellen das die Leitbündel umgebende Grundgewebe Anthocyan enthält.

Fig. 20 stellt einen Teil des in Fig. 19 abgebildeten Blattes bei stärkerer Vergrößerung dar, namentlich um die Beziehungen zwischen dem Verlauf der stärkeren Leitungsbahnen und den Grenzen der Rotaderungsfelder deutlich zu machen: das geaderte Feld der linken Spreitenhälfte wird in seinem unteren Teil von einem Seitennerven I. Ordnung begrenzt, den es in seinem oberen Abschnitt deutlich überschneidet; das andere geaderte Feld (rechte Spreitenhälfte) hat dieselbe Keilform, die wir bei gleichmäßig rot gefärbten Arealen marmorierter Blätter oft finden, und folgt in seinem unteren Teile einem Blattnerven.

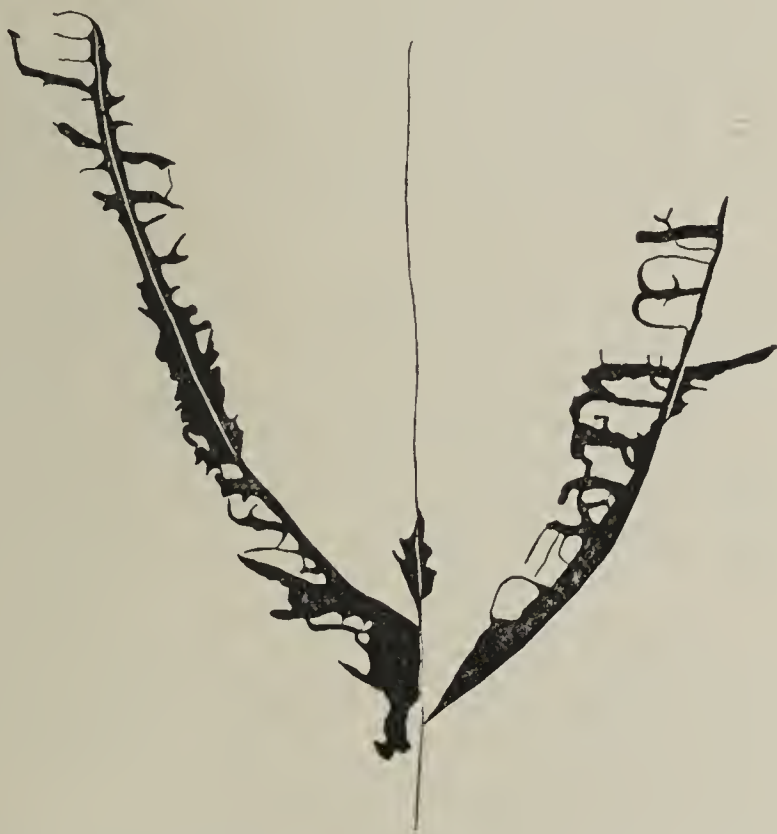


Fig. 20. Rotaderung, Detail aus Fig. 19 bei stärkerer Vergrößerung; vgl. den Text.

Theoretisches.

Form und Verteilung der an den Blattspreiten der Coleus-Pflanzen wahrgenommenen, durch Farbe und Zeichnung gekennzeichneten Felder

gleichen durchaus den formalen Charakteren der an vielen panaschierten Pflanzen auftretenden Felderung, d. h. der Felderung derjenigen „weißbunten“ oder „gelbbunten“ Gewächse, bei welchen die normalgrünen und die blassen Felder mit scharfen Grenzlinien sich voneinander absetzen¹⁾. In beiden Fällen begegnet uns sektorale Teilung der Sprosse und Laubblätter und finden wir marmorierte Zeichnung vor, bei welcher meist scharfkantig umrissene Areale mosaiksteinartig die Spreitenfläche parzellieren; den pulverulenten Panaschierungen schließlich entsprechen die Rotsprenkelungen unserer *Coleus*-Spielarten.

Die Übereinstimmung zwischen der Felderung panaschierter Pflanzen und der an bunten *Coleus*-Blättern wahrgenommenen geht noch weiter. Die Beziehungen zwischen dem Verlauf der Grenzen, die farbig verschiedene Areale trennen, und dem der Leitbündel sind in beiden Fällen dieselben. In beiden Erscheinungsgruppen sehen wir gesetzmäßige Beziehungen zwischen dem Alter einer Pflanze bzw. der Stellung der Blätter am Jahrestrieb und der Art ihrer Zeichnung, d. h. der Größe der einzelnen Areale sich geltend machen²⁾. Die in Fig. 2 dargestellten Beziehungen, die in der Zeichnung benachbarter Blätter sich ausdrücken, sind auch von panaschierten Pflanzen her bekannt. Andererseits liefern diese letzteren auch Beispiele dafür, daß benachbarte Blätter eines Sprosses so sinnfällig sich hinsichtlich der Verteilung und Größe ihrer Spreitenareale unterscheiden, wie die Spreiten marmorierter und gesprenkelter älterer *Coleus*-Pflanzen (z. B. die variierte Form von *Ficus australis* u. a.).

Die morphologischen Übereinstimmungen zwischen der Zeichnung unserer bunten *Coleus*-Planzen und vieler panaschierter Gewächse lassen auf Analogien in der Entwicklungsgeschichte schließen. —

Die Tatsache, daß bei panaschierten Pflanzen in den nämlichen Grundgewebsschichten normalgrüne Zellen neben blassen sich finden, hat Baur³⁾ zu der Annahme geführt, daß zu verschiedenen Zeiten während des Entwicklungsganges der Pflanzen Zellteilungen erfolgen können, durch welche verschieden veranlagte Tochterzellen geliefert werden. Jede der ungleichartigen Tochterzellen erzeugt im weiteren Verlauf der Ontogenese eine mehr oder minder zahlreiche Deszendenz — eine kohärente Gruppe von Zellen, die übereinstimmend die Quali-

1) Vgl. Küster, Pathol. Pflanzenanat., 2. Aufl., 1916, pag. 10.

2) Vgl. Küster, 1916, a. a. O. pag. 17.

3) Baur, E., Das Wesen und die Erblchkeitsverhältnisse der „varietates albomarginatae hort.“ von *Pelargonium zonale* (Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre 1909, Bd. I, pag. 330).

täten ihrer Mutterzelle, d. h. einer der beiden ungleichartigen Geschwisterzellen aufweisen, die bei jener kritischen „inäqualen“ Teilung entstanden sind.

Zu derselben Annahme führt die Betrachtung unserer Coleus-Pflanzen: auch bei diesen entstehen durch inäquale Zellenteilungen verschiedenartig veranlagte Mutterzellen, von welchen sich verschieden gefärbte oder verschieden gezeichnete Gewebeareale herleiten. Sind benachbarte Organe — vgl. die Schemata von Fig. 2 — eines bunten Individuums durch gleichartige Eigenschaften ausgezeichnet, so läßt sich annehmen, daß sie sich aus den Abkömmlingen eines der beiden ungleichartigen Produkte einer inäqualen Zellenteilung aufbauen.

Tritt diese schon am Vegetationspunkt auf, so kann die Deszendenz, deren Bildung der kritischen Teilung folgt, sehr umfangreiche Anteile des Sprosses ausmachen und zu einer sektorenartigen Gliederung ansehnlich großer Sproßstücke führen.

Rückt der Zeitpunkt der inäqualen Teilung näher an den Augenblick heran, an welchem die durch Zellenteilungen gekennzeichnete Phase der Entwicklung des betreffenden Organes ihr Ende findet, so können nur kleinere aus übereinstimmend veranlagten Zellen aufgebaute Komplexe entstehen.

Diejenigen Fälle also, in welchen sehr kleine Gruppen gleichartiger Zellen oder sogar nur isolierte rote oder farblose Zellen inmitten einer abweichend sich entwickelnden Nachbarschaft gefunden werden, unterscheiden sich nach dieser Annahme keineswegs prinzipiell von denjenigen, in welchen sich bunte Sektoren durch eine oder durch mehrere Internodien verfolgen lassen.

Baur nimmt an, daß bei der für die panaschierten Pflanzen von ihm geforderten inäqualen Zellenteilung es sich um eine Aufspaltung des Chromatophorengehaltes der Zellen handele: aus Mutterzellen, welche zweierlei Arten Chromatophoren — normal grüne bzw. ergrünungsfähige und blasse, dauernd blaß bleibende — enthalten, gehen nach seiner Annahme Tochterzellen hervor, welche nur je eine Sorte von Chromatophoren in sich bergen. Baur's Mitteilungen lassen aber erkennen, daß sich der Autor die Schwierigkeiten, welche diese Annahme mit sich bringt, keineswegs verhehlt¹⁾.

Zur Erklärung der für die Coleus-Pflanzen angenommenen inäqualen Teilungen vermag die Theorie der Chromatophorensonderung

1) Vgl. Küster, 1916, a. a. O., pag. 18.

unmittelbar nichts beizutragen. Offenbar liegen die Verhältnisse bei den *Coleus*-Pflanzen erheblich komplizierter als es Baur — gleichviel ob zutreffend oder unzutreffend — für die panaschierten Pflanzen zu erklären versucht hat.

Folgende Punkte werden bei der Bewertung der für die bunten *Coleus*-Spielarten von uns angenommenen inäqualen Teilungen und Qualitätentrennung von größter Bedeutung sein.

Erstens, die Deszendenz inäqualer Teilungsprodukte unterscheidet sich bei *Coleus* — soweit bisher bekannt — in manchen Fällen dadurch, daß lediglich quantitative Differenzen benachbarte Zellenkomplexe unterscheidbar machen. Das trifft vermutlich für diejenigen Fälle zu, in welchen dunkelrotgefärbte Areale scharf umgrenzt neben hellrotgefärbten liegen.

Zweitens: die Blätter der *Coleus*-Pflanzen, in deren Ontogenese inäquale Zellteilungen sich abgespielt haben, setzen sich nicht, wie die der panaschierten Pflanzen, aus Arealen zweierlei Art zusammen, vielmehr begegnen uns bei vielen Varietäten mehr als zweierlei Anteile — farblose, hellrote, dunkelrote, ferner solche, welche ansehnlich große, einheitlich gefärbte Areale darstellen, und andere, deren Zellen bis in die letzten Phasen ihrer Entwicklung noch inäquale Teilungen erfahren und daher gesprenkeltes Aussehen haben, — schließlich solche, bei welchen nur die an den Leitbündeln liegenden Gewebeanteile — vielleicht unter dem Einfluß spezifischer, von den lebenden Anteilen der Gefäßbündel gelieferten Stoffe — Anthocyan entwickeln. Bei Entstehung scharf umrissener Sprenkelfelder (vgl. Fig. 18) sind, wie ich annehme, inäquale Teilungen im Spiele, von welchen einerseits sich Zellkomplexe mit großer Neigung zu weiteren inäqualen Teilungen sich ableiten, andererseits solche, welchen diese Neigung abgeht: jene stellen fein gesprenkelte Areale dar, letztere gleichmäßig rot gefärbte oder gleichmäßig anthocyanfreie Felder

Drittens: auf roten Sektoren können anthocyanfreie Areale erscheinen, auf den im allgemeinen anthocyanfreien Pflanzen scharf umrissene dunkelrote Felder sich zeigen — mit anderen Worten: rote Zellen (bzw. solche, die zu späterer Anthocyanbildung befähigt sind) — können nach inäqualer Teilung farblose Deszendenten, farblose Zellen nach ebensolcher Anthocyan führende Nachkommenschaft entstehen lassen. Zu diesem Versuch, das Auftreten roter Sprenkel auf weißem Grunde, sowie das Auftreten anthocyanfreier „Spritzer“ auf rotem Grunde entwicklungsmechanisch verständlich zu machen, entschieße ich mich auf Grund sehr zahlreicher Beobachtungen an bunten *Coleus*-

pflanzen und entsprechend gezeichneten panaschierten Pflanzen. Ich verhehle mir keineswegs, daß noch andere — ebenfalls mit der Annahme inäqualer Zellteilungen rechnende — Erklärungsmöglichkeiten in Betracht kommen, bin aber der Meinung, daß jene anderen erst durch weitere Hilfshypothesen gestützt werden müßten. Auf ihre Diskussion und auf einen Vergleich der hier geschilderten Coleusformen mit verwandten Panaschierungserscheinungen soll in anderem Zusammenhange eingegangen werden.

*

*

*

Die Mannigfaltigkeit der am Aufbau des Mosaiks der Spreiten beteiligten Anteile erschwert die Aufgabe, uns von dem Wesen der inäqualen Teilungen und den zwischen den Teilungsprodukten auftretenden Differenzen, welche die für uns deutlich wahrnehmbaren Unterschiede der beiderseitigen Zellendeszendenzenmassen veranlassen, eine Vorstellung zu machen. Die Annahme, daß die bei der inäqualen Teilung sich halbierende Mutterzelle Chromatophoren (oder andere Einschlußgebilde) zweierlei Art enthalte, und daß diese bei der kritischen Teilung voneinander geschieden werden, wird schwerlich eine brauchbare Grundlage zur Erklärung der von uns angenommenen inäqualen Teilungen und der durch sie eingeleiteten Differenzierungen abgeben können; ja es muß überhaupt fraglich erscheinen, ob die in Rede stehenden Erscheinungen auf die ungleiche Verteilung der dem Mikroskopiker bekannten oder zugänglichen Bestandteile der Zelle zurückführbar sind¹⁾.

Die Differenzen, welche nach inäqualen Teilungen am Zellenmaterial unserer Coleus-Pflanzen wahrnehmbar werden, sind verschiedener Art, beziehen sich aber durchweg auf die Anthocyanbildung. Es wäre vorstellbar, daß bei Gewächsen, welche in so hohem Grade zu inäqualen Zellteilungen befähigt sind wie unsere Coleus-Gartenformen es zu sein scheinen, auch inäquale Teilungen ganz anderer Art erfolgen, d. h.

1) Namentlich im Mark ausgewachsener Coleus-Pflanzen findet man zahlreiche Zellen, die an Lage und Verlauf der Wände ohne weiteres als Geschwisterzellen erkannt werden, und die sich durch ungleiche Intensität ihrer Rotfärbung voneinander unterscheiden — gewöhnlich in der Weise, daß eine kleinere Zelle dunkler gefärbt ist als ihre größere Schwesterzelle. Daß es sich bei diesen Befunden um die gesuchten inäqualen Teilungen handle, d. h. um solche, bei welchen Tochterzellen von ungleichem Reaktionsvermögen entstehen, ist unwahrscheinlich; wohl aber darf angenommen werden, daß bei der unregelmäßigen Färbung der im Mark auftretenden roten Areale (s. oben pag. 15) Teilungen der hier erwähnten Art ihre Rollen spielen.

solche, deren Zellendeszendenzmassen sich durch andere Merkmale als die Färbung des Zellsaftes unterscheiden. Einen solchen Fall habe ich in der Tat nachweisen können.

Wir sprachen schon oben von der Panaschierung der *Coleus*-Pflanzen, die fast auf allen Spielarten eine mehr oder minder auffällige Zeichnung der Spreiten neben der durch das Anthocyan bedingten hervorruft. Es handelt sich um eine Fleckenpanaschierung¹⁾: auf den normal ergrüntem Spreitenanteilen bilden sich unregelmäßig gestaltete Flecken mit verwaschenen Umrissen. Unter den sehr zahlreichen von mir geprüften Individuen befand sich eines, bei welchem die Fleckenpanaschierung nicht die ganze Pflanze, sondern nur einen Sektor bunt machte, und auf die ich mit einer näheren Beschreibung eingehen möchte.

Nr. 4.

Am sechsten Laubblattknoten wurde ein auffällig asymmetrisches Blatt beobachtet (VIa), dessen kleinere Spreitenhälfte fast völlig blaß war und nur vereinzelte grüne Flecke aufwies, während die andere größere Hälfte normal ergrünt war und nur unmittelbar an dem Mittelnerv einen ganz schmalen blassen Saum aufwies. Das andere Blatt desselben Knotens (VIb) war ebenfalls asymmetrisch; bei ihm bildete aber nicht die Mittelrippe die Grenze zwischen dem gefleckten und ungefleckten Areal, sondern eine Linie, deren Verlauf aus Fig. 21 ersehen wird.

Am siebenten Knoten standen ein normal grünes Blatt, das nur an der Mittelrippe einen sehr schmalen weißlichen Saum aufwies, und ein in beiden Spreitenhälften gleichmäßig verblaßter einander gegenüber.

Am achten Knoten fanden sich zwei blasse Blätter, am neunten wiederholten sich die am siebenten beobachteten Verhältnisse usw.

Die Anthocyanverteilung erfolgte unregelmäßig marmoriert, auf grünen und blassen Spreitenteilen in gleicher Weise, so daß sie bei der vorliegenden Schilderung nicht berücksichtigt zu werden braucht.

Auch die Blätter der tieferen Internodien zeigten bereits deutliche, den geschilderten sektorialen Teilungen entsprechende Panaschierung. —

Die Seitensprosse der vorliegenden Pflanze waren verschiedener Qualität. Die aus den Achseln grüner oder fast völlig grüner Blätter sich entwickelnden Triebe trugen normal grüne Blätter; aus den Achseln blasser Blätter entwickelten sich blasse Seitensprosse. Die aus den Achseln sektorial geteilter Blätter sich entwickelnden waren verschiedener Art: entweder sie waren durchweg mit blassen Blättern ausgestattet, oder sie wiederholten auf ihren Spreiten eine sektoriale Teilung, die der des Deckblattes entsprach (vgl. oben Fig. 2).

Die Anisophyllie bei den aus einem grünen und einem blassen Blatt gebildeten Paaren war bei den Achselsprossen noch erheblich stärker ausgebildet als beim Hauptsproß.

Die Achsen der blassen Seitensprosse waren beträchtlich schwächer als die der normal-grünen.

1) Vgl. Küster, Pathol. Pflanzenanatomie, 2. Aufl., 1916, pag. 22.

Die Achse des sektorial geteilten Hauptsprosses ließ in ihrer anatomischen Struktur keine Eigentümlichkeiten erkennen, die sich mit Bestimmtheit mit der sektorialen Teilung hätten in Beziehung bringen lassen.

Aus der gegebenen Schilderung geht hervor, daß das in Rede stehende Exemplar eine ganz ähnliche sektoriale Teilung aufweist, wie die oben geschilderten Exemplare Nr. 1 und 2. Die Sektorenteilung konnte ich durch acht vegetative Internodien mit großer Deutlichkeit verfolgen. Die Breite des blassen Sektors war in verschiedenen Höhen des Gewächses verschieden; sie stieg von den unteren Internodien nach der Spitze der Pflanze zu von weniger als 2 R bis auf einen Wert von ungefähr 3 R.

Die Sektoren, aus welchen der geschilderte Sproß besteht, unterscheiden sich voneinander in der Weise, daß der eine normal bleibt, der andere jener nicht näher bekannten „enzymatischen“ Krankheit verfällt, als deren Symptom wir die Weißfleckigkeit der Coleus-Blätter zu betrachten haben. Auch die bei dem geschilderten Exemplar vorliegende Sektorteilung wird auf eine am Vegetationspunkt des Hauptsprosses erfolgende inäquale Zellteilung zurückzuführen sein. Ebenso wie für die früher geschilderten Anthocyansektoren, Marmorierungen

usw. wird auch für die im Auftreten der Fleckenpanaschierung bzw. ihrer Lokalisation sich bekundende Sektorteilung anzunehmen sein, daß die Produkte einer von der Theorie geforderten inäqualen Zellteilung, auf die wir diese wie jene Erscheinungen zurückführen, zwei in ihrem Chemismus verschiedene, auf gleiche äußere Bedingungen ungleich

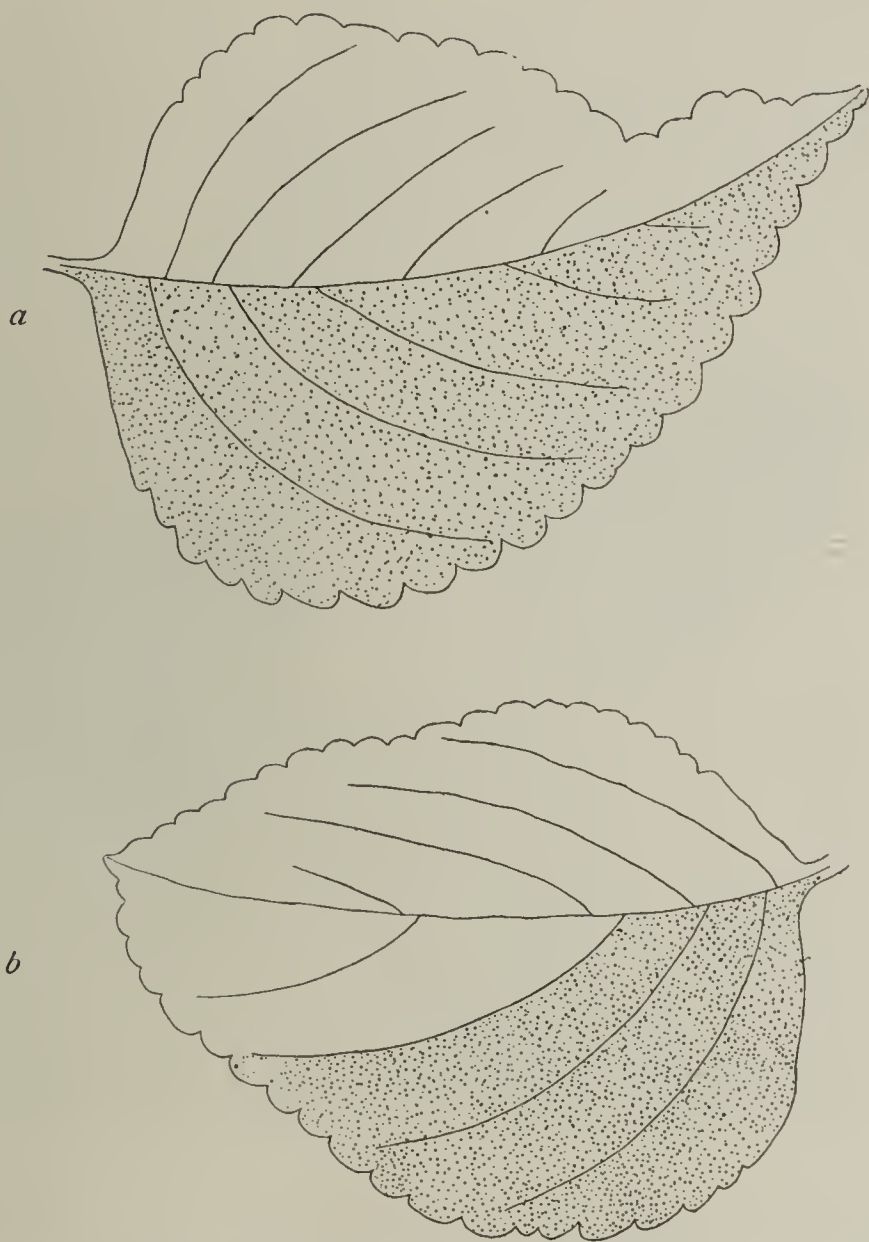


Fig. 21. Zwei asymmetrische Blätter (VIa und VIb) eines Internodiums von Coleus; diejenigen Teile, welche Fleckenpanaschierung aufweisen, sind unpunktiert geblieben. Die chlorophyllreichen Spreitenhälften sind größer als die blassen.

reagierende Elemente darstellen — sei es, daß nur in der Deszendenz einer der beiden Geschwisterzellen das die Fleckenpanaschierung hervorruufende Virus entsteht, sei es, daß nur die Nachkömmlinge einer der beiden Zellen auf jenen Stoff mit dem Verblässen ihres Chloroplastenapparates reagieren.

Der Fall, daß an Vegetationspunkten von Individuen der gleichen Spezies inäquale Teilungen verschiedener Art erfolgen, d. h. solche, deren Produkte sich durch Eigenschaften prinzipiell verschiedener Art unterscheiden — mit anderen Worten, daß Angehörige der gleichen



Fig. 22. Sektorialteilung bei *Urtica dioica*: normal-grüne Spreitenanteile (im Quadranten rechts oben, sowie links in der Mitte) neben fleckenpanaschierten.

Spezies Sektorialteilungen prinzipiell verschiedener Art aufweisen

können, beansprucht besonderes Interesse, das mich veranlaßte, nach weiteren Beispielen zu fahnden. Ich glaube ein solches bei *Urtica dioica* gefunden zu haben. Bei dieser Spezies ist sektoriale Panaschierung von mir wiederholt beobachtet worden, d. h. solche, bei welcher ein Sektor der Pflanze

blaß, der Rest normal-grün ausfällt¹⁾. Eine andere Sektorspaltung, die ich bisher allerdings nur einmal beobachtet habe, besteht darin, daß ein Sektor der Pflanze derselben Fleckenpanaschierung verfällt, die für *Coleus* zu schildern war, derart, daß ein Sektor des Sprosses auf seinen

1) Ein sehr lehrreiches Exemplar, bei dem die weißen Spreiten bzw. Spreitenhälften hinsichtlich ihrer Größe auffallend stark hinter den normal-grünen Anteilen zurückgeblieben waren, durfte ich dem Herbarium des Herrn Dr. Franz Roth (Godesberg) entnehmen.

Spreiten reichliche Gelbfleckung aufweist, während der Rest normalgrün sich entwickelt. Ich konnte den Sektor an meinem *Urtica*-Material durch vier Internodien mit großer Deutlichkeit verfolgen: Fig. 22 zeigt die Blätter von zwei benachbarten Knoten in ihrer natürlichen Zusammengehörigkeit nebeneinander gelegt; bei zwei Blättern folgt die Grenze der fleckenpanaschierten und normal-grünen Anteile der Mittelrippe, bei einem dritten Blatt ist nur ein schmaler, normal-grüner Anteil zu erkennen.

* *

Die von der hier erörterten Theorie angenommenen inäqualen Teilungen lassen aus einheitlichem, d. h. gleich veranlagten Zellmaterial verschieden qualifizierte Zellenarten hervorgehen. Diese Differenzierung erfolgt nicht allmählich, d. h. sie wird nicht bei den Produkten mehrerer aufeinander folgender Zellenteilungen immer deutlicher erkennbar; vielmehr wird — wie wir annehmen müssen — bereits bei einer Teilung das Maß des erreichbaren Differenzierungsgrades erreicht. Es handelt sich demnach um Teilungen, die den Charakter von Zellenmutationen haben und vermutlich denjenigen vergleichbar sind, auf die wir die an Mikroorganismen beobachteten „Mutationen“ zurückzuführen haben.

In der Aszendenz einer Zelle können sich eine oder mehrere inäquale Teilungen ereignen; innerhalb anthocyanhaltiger Sektoren, die auf Zellenmutation zurückzuführen sind, erscheinen zuweilen anthocyanfreie Einsprengsel, die wir durch Annahme einer erneuten inäqualen Teilung zu erklären versucht haben: läßt die erste einen anthocyanhaltigen „Mutanten“ entstehen, so liefert die andere einen anthocyanfreien Atavisten; der zweite Schritt macht in gewissem Sinne die Wirkungen des ersten für einen Teil der neuen Zellendeszendenz rückgängig²⁾.

Die Erfahrungen der Bakteriologen machen es wahrscheinlich, daß durch bestimmte äußere Bedingungen das Auftreten von Mutationen begünstigt wird, wenn auch — nach Beyerinck — die Bedeutung

1) Vgl. z. B. Beyerinck, M. W., Mutation bei Mikroben (*Folia microbiol.* 1912, Bd. I, pag. 4).

2) Wenn hier von Mutanten und Atavisten die Rede ist, so soll mit den Terminis nur die korrelative Beziehung zwischen der einen und der anderen Zellform zum Ausdruck gebracht werden, und nicht die eine von beiden Formen — die des Atavisten — als die in irgendwelchem Sinne ursprüngliche bezeichnet werden.

der „Innenbedingungen bei der Mutation überwiegend“ ist. Welche Rolle die Außenweltbedingungen den inäqualen Teilungen unserer *Coleus*-Pflanzen gegenüber spielen, ist vorläufig noch unklar. Was über die Größe und Verteilung der auf inäquale Teilungen zurückgeführten bunten Areale auf die Teile der Spreite und die verschiedenen Abschnitte des Sprosses zu sagen war, läßt — ebenso wie die ungleiche Art der Panaschierung, die wir an frühen und an späteren Laubblättern eines Sprosses (z. B. von *Acer pseudo-platanus*) wahrnehmen — vorläufig nur Schlüsse auf die Beeinflußbarkeit der Zellenmutation durch die im Organismus selbst verwirklichten Bedingungen zu. Anhaltspunkte zur Beurteilung des Einflusses äußerer Bedingungen haben mir meine bisherigen Beobachtungen nicht gegeben; allerdings war es mir bisher auch nicht möglich, meinen Kulturen den Umfang zu geben, der für die in Rede stehenden Untersuchungen vielleicht notwendig gewesen wäre.

II. Zeichnung mit kreisrunden Anthocyanflecken.

Die Exemplare, auf welche sich die nachfolgenden Schilderungen beziehen, treten in den *Coleus*-Aussaaten in erheblich geringerer Zahl auf als die sektorial oder marmoriert gezeichneten. Eine eingehende Beschreibung der in Rede stehenden Zeichnung wird nicht zu umgehen sein.

Beschreibung.

Es wird genügen, ein Exemplar zu beschreiben, da der zweite Modus der Anthocyanzeichnung keineswegs so viele Varianten entstehen läßt, wie der im ersten Kapitel geschilderte.

Nr. 5.

Achsen und Blattstiele sind durchweg schwarzrot, die Färbung der Spreiten ist sehr mannigfaltig:

Die Blätter sind durchweg panaschiert (s. oben); längs der Mittelrippe entwickelt sich ein blasses, dreieckiges Feld, das bis zur Spitze der Spreite reichen kann, in der Mehrzahl der Fälle aber nur die untere Hälfte oder die unteren zwei Drittel der Spreite durchzieht. Von der Mittelrippe her folgt die blasser Verfärbung noch den stärkeren Seitennerven eine Strecke weit. Außerdem erscheinen an vielen Blättern kreisrunde, langsam heranwachsende blasser Felder, die mit der die Mittelrippe begleitenden Zone nicht in Zusammenhang stehen. Die Panaschierung hat auch hier nichts mit der Verteilung des Anthocyans zu tun.

Die Unterseiten der Blätter sind rot gefärbt, nur die schwächeren Nerven erheben sich auf ihr als grünes Aderwerk. Im allgemeinen ist die Färbung der Unterseite nicht gleichmäßig rot, sondern in der Nähe der stärkeren Nerven, d. h. derjenigen Teile der Nervatur, deren Gewebe (Epidermis, Grundgewebe) Anthocyan enthält, ist die Epidermis beträchtlich dunkler gerötet als an den anderen Teilen der Spreite.

Auf der Oberseite beschränkt sich die Rotfärbung auf die Mittelrippe, die den stärkeren Seitennerven benachbarten Teile und den Blattrand.

Über die Färbung des Blattrandes gibt Fig. 23 (*c* und *d*) Aufschluß: die Spitzen der Blättzähne sind farblos.

Die anthocyanroten Felder der Blattmitte folgen zumeist als unregelmäßige umgrenzte Dreiecke der Mittelrippe. Daß sie mit den blassen Mittelfeldern (s. oben) der Blattspreiten nichts zu tun haben, ergibt sich schon daraus, daß sie bald weniger weit als diese zur Spitze des Blattes hin sich entwickeln, bald über die Grenzen der blassen Felder hinausreichen, — daß sie ferner auch in ihrer Breitenentwicklung bald hinter jenen zurückbleiben, bald sie überholen.

Wie man an den Seitenzweigen älterer Exemplare sehr deutlich sehen kann, verhalten sich die roten Areale der Blattoberseite an verschiedenen Internodien ungleich: die Blätter der unteren Internodien zeigen eine breite Entwicklung der roten Felder an der Basis der Spreite; das rote Areal nimmt unregelmäßig nierenförmige oder andere, oft zweilappige Gestalt an, indem die Fortsetzung

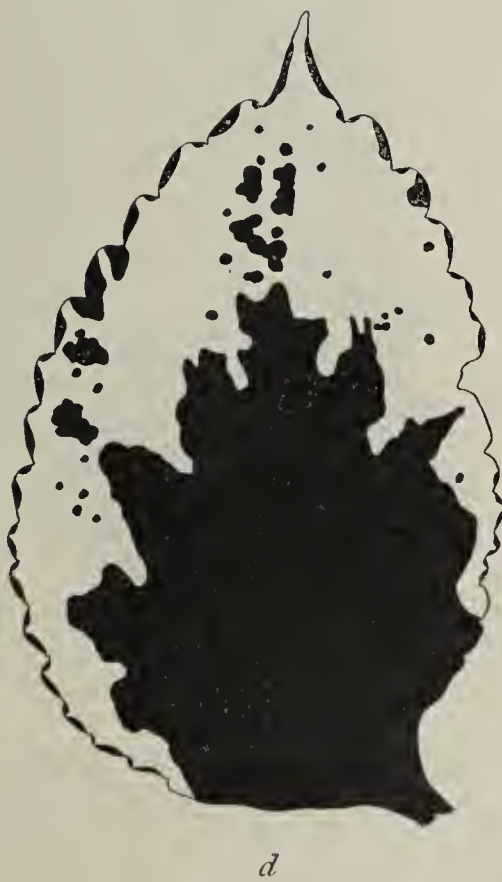


Fig. 23. Verteilung der Anthocyanfelder auf der Oberseite der Blätter von *Coleus hybridus* (2. Typus); bei *a* zweilappige Form des roten Feldes; bei *b* ähnliche Form, kombiniert mit Rotfärbung der Mittelrippe; bei *c* sind die der Mittelrippe anliegenden Spreitenteile in der unteren Hälfte des Blattes rot; bei *d* folgt die Rotfärbung den stärkeren Seitennerven.

der roten Felder längs der Mittelrippe spärlich und kurz ausfällt, oder ganz unterbleibt oder sogar, indem die Rotfärbung in der Nähe der Mittelrippe unterbleibt (Fig. 23 *a, b, c*).

Die Formen der Anthocyanfelder sind auf den beiden Hälften der Spreiten gewöhnlich einander ähnlich, ohne daß völlige Symmetrie erreicht würde. Auffallend sind diejenigen Fälle, in welchen die Spreitenhälften des nämlichen Blattes stark abweichende Form aufweisen (Fig. 24).

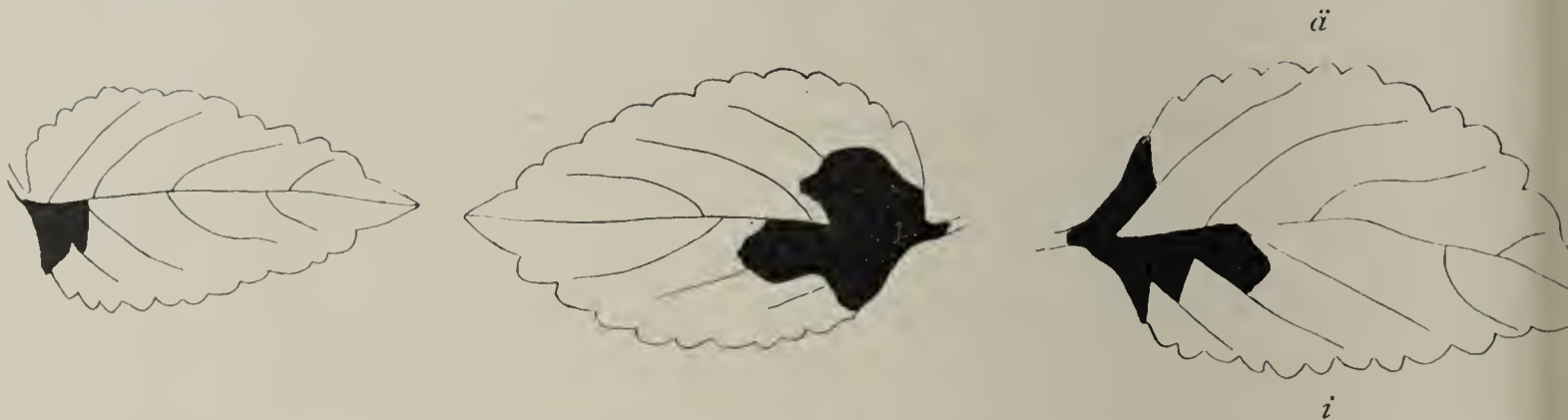


Fig. 24. Chromatische Asymmetrie der Blätter (*Coleus hybridus*, 2. Typus); untere Internodien der Seitensprosse. *ä* äußere, *i* innere Spreitenhälften; vgl. den Text.

Sehr oft läßt sich an den Blättern der Seitenzweige die asymmetrische Verteilung des Anthocyans als die Wirkung korrelativer Beeinflussungen erkennen. Diejenigen Blätter, welche in der Transversalebene der Seitensprosse stehen, sind auf der der Hauptachse zugewandten Hälfte sehr viel reichlicher mit Anthocyan

ausgestattet als auf den äußeren Spreitenhälften (vgl. Fig. 24), zuweilen sind diese sogar völlig anthocyanfrei. Wie die Figur zeigt, reicht das Anthocyanareal auf den inneren Spreitenhälften weiter hinauf als an den äußeren; im übrigen zeigt die Form der Felder größte Mannigfaltigkeit. — Bei denjenigen Blättern der Seitensprosse, die in der Medianebene stehen, ist die Verteilung des Anthocyans annähernd symmetrisch; die Anisophyllie ist in den unteren Internodien oft sehr auffallend (Fig. 25).



Fig. 25. Anisophyllie.

Mehrzahl der Blätter auftreten, und das zusammenhängende mittlere Anthocyanfeld oft in dichten Scharen umgeben (vgl. Fig. 23 *a, b, d*), in anderen Fällen ganz verein-

Die Grenzen der Anthocyanfelder sind niemals gradlinig, sie zeigen weder Beziehungen zu dem Verlauf der Nerven, noch solche zu den Grenzen der chromophyllarmen blassen inneren Teile der Spreiten. Zu einer besonderen Besprechung des hier in Rede stehenden Typus nötigt das Auftreten isolierter roter Flecken, welche auf der

zelt sich finden. Diese Flecke sind stets kreisrund, oder zeigen sich zu Gruppen vereinigt, die ihrerseits von Kreislinien bzw. Stücken von solchen umgrenzt sind. Sie gehen auch über die schwächeren Nerven weg, ohne durch sie in der Ausbildung der runden Form sich stören zu lassen.

Über den stärkeren Anteilen der Leitbündel treten diese isolierten Anthocyanflecke nicht auf. An älteren Pflanzen sind die Blätter gewöhnlich reicher gesprenkelt als an jüngeren; — die Blätter der oberen Internodien sind im allgemeinen reicher gezeichnet als die der unteren. —



Fig. 26. Anthocyanflecken im Mesophyll von *Coleus hybridus* (Typus 2); Aufnahme in durchfallendem Licht.

Die mikroskopische Untersuchung der Spreiten macht mit folgendem bekannt: Die Schließzellen bleiben farblos, auch wenn die sie umgebenden Epidermiszellen dunkelrot gefärbt sind.

Die Haare sind im allgemeinen anthocyanhaltig, die Köpfe der Drüsenhaare und zuweilen auch die oberste (seltener zwei oberste) Stielzelle bleiben farblos. Auch die auf ungefärbter Epidermis sich erhebenden Haare können Anthocyan entwickeln.

Alles bisher Mitgeteilte bezieht sich auf die Anthocyanfärbung der Epidermiszellen: Die kräftige Zeichnung der Blattspreiten wird durch sie hervorgerufen.

Auch das Grundgewebe der Blätter kann eine Zeichnung aufweisen, indem kreisrunde Stellen mit stark verwaschenen Umrissen sich in der Masse des anthocyanfreien Mesophylls entwickeln. Die Verteilung dieser roten Fleckchen ist ganz unregelmäßig (Fig. 26); in einem Interkostalfeld, das von den schwächsten Anteilen des Nervaturnetzes umgrenzt wird, können drei bis fünf Anthocyanfleckchen enthalten sein. Mit der Verteilung der Trichome hat, wie ausdrücklich bemerkt sein mag, ihr Auftreten keinen Zusammenhang.

Theoretisches.

Einige der wichtigsten Unterschiede, welche die im ersten und die im zweiten Kapitel beschriebenen Zeichnungen der Coleus-Blätter erkennen lassen, sind folgende:

1. Die Form der Anthocyanfelder ist eine verschiedene; bei den des 2. Typus spielt die Kreislinie als Begrenzung eine große Rolle.
2. Auf die Verteilung des Anthocyans haben beim 2. Typus — neben anderen Faktoren — auch trophische Korrelationen ihren Einfluß (Fig. 24).
3. Die Umrisse des Anthocyanareals sind beim 2. Typus unscharf.
4. Sektorenteilung fehlt bei den nach dem 2. Typus gezeichneten Individuen.

Alle Unterscheidungspunkte führen zu der Annahme, daß die differente Ausbildung der Zellen eines Gewebes hier anders als durch Zellenmutation zustande kommt.

Ich nehme an, daß den dem 2. Typus folgenden Anthocyanzeichnungen eine Keimwirkung im Sinne der physikalischen Chemie zugrunde liegt.

Lassen wir auf einer Glasplatte eine Schicht Salzlösung langsam eintrocknen, so sehen wir hier und da auf der Platte Kristalle ausfallen. Diese wirken als „Keime“, in dem sie scheinbar die noch in Lösung befindlichen Anteile der kristallisierbaren Substanz anziehen und durch ihre Anlagerung sich vergrößern: offenbar sind an den Flächen bereits vorhandener Kristalle die Bedingungen für den Übergang in die feste Phase günstiger als an anderen Stellen. Während die kristallisierbare Substanz bei Beginn des Versuchs in gleichmäßiger Schicht die ganze Fläche bedeckte, ist während des Kristallisationsprozesses eine Differenzierung eingetreten — derart, daß kristallinische Anhäufungen jener Substanz durch mehr oder minder weite leere Flächen voneinander getrennt werden.

Keimwirkungen vergleichbarer Art spielen bei vielen Selbstdifferenzierungsvorgängen der Pflanzen offenbar eine bedeutungsvolle Rolle. Namentlich von den an Perigon und Korolle vieler Blüten sichtbaren

Zeichnungen nehme ich an, daß sie auf Keimwirkungen zurückführbar sind. Solche gehen nicht nur von kristallinen Einheiten aus, auf welche die vorangehende Erläuterung sich bezog, — sondern auch von kolloiden Produkten und anders gearteten Ausfällungen¹⁾. Um die Entstehung der kreisrunden Anthocyanfelder auf Keimwirkungen zurückführen zu können, müßten die beiden Annahmen gemacht werden, daß an denjenigen Stellen, welche später die Mittelpunkte der Anthocyankreisfelder werden, die Bildung eines vielleicht kolloiden Keimes einer nicht näher bekannten Substanz erfolgt, und rings um ihn aus dem in den benachbarten Zellen enthaltenen Material Moleküle oder Molekülgruppen der gleichen Verbindung sich anlagern; — diese hypothetische Substanz müßte zur Bildung des Anthocyans in direktem oder indirektem Zusammenhang stehen, d. h. zu seiner Bildung als Baumaterial oder als Katalysator erforderlich sein.

1) Vgl. Liesegang, R. E., Keimwirkungen in Gelen (Kolloid-Zeitschr. 1915, Bd. XVI, pag. 76).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung](#)

Jahr/Year: 1918

Band/Volume: [110](#)

Autor(en)/Author(s): Küster Ernst

Artikel/Article: [Die Verteilung des Anthocyans bei Coleusspielarten 1-33](#)