

Das Wesen und die Erblchkeitsverhältnisse der „Varietates albomarginatae hort.“ von *Pelargonium zonale*.

Von Erwin Baur, Berlin.

Schon wiederholt habe ich darauf hingewiesen, daß unter den Bezeichnungen Albicatio, Variegatio, Panaschierung usw. durchaus verschiedene Dinge zusammengefaßt werden, die untereinander nur eine sehr oberflächliche Ähnlichkeit haben.

Eine erste Gruppe von solchen Panaschierungen, die von allen andern prinzipiell verschieden ist, habe ich als infektiöse Chlorose bezeichnet, und ich habe darüber in einer Reihe von kleineren Mitteilungen berichtet¹⁾. Hier beruht die Buntblättrigkeit, der partielle Verlust des grünen Pigmentes der Chlorophyllkörner, nicht auf einer erblichen Eigenschaft, sondern auf einer eigenartigen fortwährenden Autoinfektion, oder wenn man will, Autointoxikation. Man kann derartige gelb- oder weißfleckige Pflanzen durch Verhinderung der Autointoxikation jederzeit zu weiterhin konstanten grünen Pflanzen machen und kann andererseits eine bis dahin grüne Pflanze durch Pfropfsymbiose mit einer bunten selbst buntblättrig machen. Durch Samen überträgt sich diese Art der Buntblättrigkeit in den bisher bekannten Fällen nicht.

Auch abgesehen von dieser infektiösen Buntblättrigkeit sind nun aber die übrigen nicht infektiösen Arten von Albicatio, Panaschierung usw. nichts Einheitliches. Es gibt zunächst einmal samenbeständige, völlig konstante Rassen, die dadurch ausgezeichnet sind, daß ihre Chromatophoren die grünen Farbstoffe in beträchtlich verminderter, die gelben Farbstoffe aber in unveränderter normaler Menge führen. Diese Rassen haben infolgedessen lebhaft gelbgrüne Blätter. Bei

¹⁾ Sitzungsberichte Akad. Wiss. Berlin 1906 S. 1, Berichte der Deutsch. Botan. Gesellschaft **24** 1906 S. 416, **25** 1907 S. 410, **26 a** 1908 S. 711.

Kreuzung mit grünen Rassen erweist sich das grün als dominierend und in F₂ erfolgt ein regelrechtes Aufspalten in $\frac{3}{4}$ grüne und $\frac{1}{4}$ gelbgrüne Keimpflanzen. Über Versuche mit einer derartigen konstanten gelbgrünen Rasse werde ich bei einer andern Gelegenheit berichten.

Eine weitere Kategorie von gelblichgrünen Rassen ist ebenfalls in gewissem Sinne konstant, aber die Sache liegt hier so, daß die gelblichgrünen Pflanzen alle Heterozygoten sind, die bei Selbstbefruchtung aufmenden in $\frac{1}{4}$ rein gelbe, nicht lebensfähige, $\frac{1}{4}$ rein grüne,

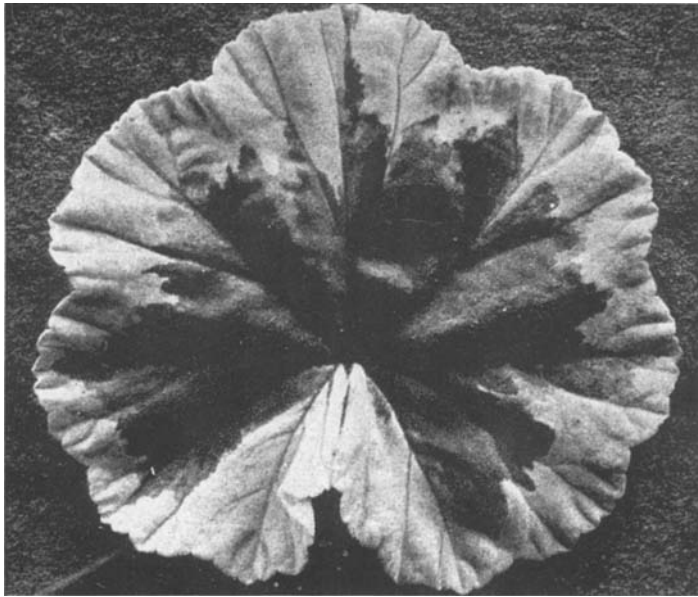


Fig. 1. Blatt von Pel. 4. Etwa 4:3 vergrößert.

weiterhin konstante, und $\frac{2}{4}$ gelblichgrüne, weiterhin wieder spaltende Individuen. Mit andern Worten, es liegt hier eine rein gelbblättrige Rasse vor, die homozygotisch nicht existenzfähig ist, weil sie nicht assimilieren kann. Näheres über diese sonderbaren Rassen habe ich vor einiger Zeit mitgeteilt¹⁾.

Damit ist die Zahl der verschiedenen Arten von Albicatio jedoch bei weitem nicht erschöpft, es gibt noch eine ganze Reihe von andern Kategorien, die, soweit ich darüber schon ein Urteil habe gewinnen können, wieder andere, höchst eigenartige Erblichkeitsverhältnisse auf-

¹⁾ Berichte der Deutsch. Botan. Gesellschaft 25 1907 S. 442 und Zeitschrift f. i. Abst. u. Vererbungslehre 1 1908 S. 124.

weisen. Es soll die Aufgabe dieser Zeilen sein, über Untersuchungen zu berichten, die nach meiner Meinung das Wesen einer weitem Kategorie klar legen und die außerdem auch auf einige allgemein wichtige Fragen der Vererbungslehre einiges Licht werfen.

Die Versuche betreffen die Natur der weißbrandblättrigen Varietäten, die von *Acer Negundo*, *Cornus alba*, *Pelargonium zonale* und zahlreichen andern Pflanzen bekannt sind und als Zierrassen sehr viel kultiviert werden. Versuchsobjekt waren im wesentlichen derartige weißbrandblättrige Sippen von *Pelargonium zonale*, von denen ein Blatt in Fig. 1 dargestellt ist.

Bekannt ist über das Wesen und die Erblichkeitsverhältnisse derartiger Rassen bisher fast nichts. Einige Angaben macht Morren¹⁾, er gibt pag. 232 im allgemeinen an, daß die Randpanaschierung mehr samenbeständig sei als andere Arten der Panaschierung und erwähnt speziell, daß ein weißbrandblättriger *Ilex* nur ganz weiße, nicht lebensfähige Keimpflanzen ergab. Analoge Ergebnisse hatten Aussaatversuche von Reutter²⁾ mit Samen einer weißrandigen *Quercus pedunculata*, alle Sämlinge waren rein weiß, und auch Graf von Schwerin³⁾ erhielt von *Acer Negundo fol. albomarginatis* nur weiße Sämlinge. Schwerin sucht die Erklärung hierfür darin, daß die Samenanlagen auf dem — weißen — Rande der Fruchtblätter aufsitzen, eine Erklärung, die übrigens auch Morren schon erwähnt hat. Das dürfte wohl das Wichtigste sein, was über die Erblichkeit weißrandiger Rassen bekannt ist. In Gartenzeitschriften, Gärtnerkatalogen und dergleichen finden sich freilich noch manche Beobachtungen mitgeteilt, aber die Angaben sind wohl meist derartig ungenau, daß man sie nicht verwerten kann. Eine einigermaßen umfassende Zusammenstellung der Literatur über diese Fragen gibt übrigens Cramer⁴⁾, auf die hiermit verwiesen sei. Berichte über umfangreiche systematische Untersuchungen habe ich jedoch in der Literatur nicht finden können, es steht in der Hinsicht mit den Weißbrandrassen nicht anders als mit den mehr oder weniger samenbeständigen buntblättrigen Pflanzen über-

1) Morren. Hérédité de la panachure Bull. Acad. Roy. de Belg. 2. Sér. 19 1865 S. 224.

2) Reutter. Monatschrift Beförd. Gartenbaues 1878 S. 184.

3) Schwerin, Graf von. Mitt. d. Deutsch. Dendrolog. Gesellschaft 1896 S. 93.

4) Cramer, P. I. S. Kritische Übersicht der bekannten Fälle von Knospensvariation. Natuurk. Verhand. Hollandsche Maatschappij Wetensch. 3. Verz. Deel VI 3. Stuck. Harlem 1907.

haupt, von denen de Vries¹⁾ sagt: „Merkwürdigerweise muß festgestellt werden, daß die Weißfleckigkeit der Blätter vielleicht die am allgemeinsten bekannte Anomalie ist, während die erblichen Verhältnisse derselben wohl am wenigsten bekannt sind.“

Eigene Untersuchungen.

1. Untersuchungsmaterial.

Ich operierte mit folgenden Pflanzen (alles Rassen von *Pelargonium zonale* Hort.):

Pel. 4²⁾. Pflanze aus einer Handelsgärtnerei in Friedrichshagen. 1904 von mir in Kultur genommen. Blätter grau-grün mit weißem Rande (Fig. 1). Blüten rosa, teilweise gefüllt, Antheren vielfach steril. An dem Stocke entstanden mehrfach an ganz verschiedenen Ästen rein grünblättrige Zweige. Abgetrennt und als Stecklinge selbständig gemacht, sind einige dieser Zweige zu kräftigen dauernd grünen Pflanzen herangewachsen. Keiner der grünen Zweige ist später wieder buntblättrig geworden. Im Jahre 1906 bildete die Pflanze einen rein weißen Zweig, der bis Herbst 1907 am Leben blieb und bis dahin rein weißblättrig weiterwuchs.

Pel. 9. Gekauft 1907 als „*Pel. zonale* *f. C. Mapping*“ von E. Benary in Erfurt. Weißrandblättrig wie Pel. 4. Blüten weiß mit zartem rötlichen Geäder (apfelblütenfarbig), ungefüllt, gut fertil in beiden Geschlechtern. Im Sommer 1907 trieb die Pflanze einen rein weißen Zweig, der dunkelrote Blüten bildete. Der Zweig wuchs dauernd rein weißblättrig weiter³⁾. Im Frühling 1908 entstand ein Zweig mit grünen Blättern, die aber im Zentrum deutlich gelblichgrün sind. Die Blüten dieses grünen Zweiges sind weiß wie die der Stamm-pflanze. Der reinweiße Zweig ist weiterhin mit Pel. 9 b, der grüne mit Pel. 9 a bezeichnet.

Pel. 10. Gekauft 1907 als „*Pel. zon. Mrs. Lennor 22*“ von E. Benary, Erfurt. Weißrandblättrig wie die vorigen, leuchtend rote Blüten, fertil in beiden Geschlechtern.

1) de Vries-Klebahn, Arten und Varietäten. Berlin, Borntraeger, 1906 S. 262.

2) Stammbuchnummer der Pflanze. Mit dieser Nummer werden die Versuchspflanzen im folgenden immer bezeichnet werden.

3) Offenbar handelt es sich hier in bezug auf die Blütenfarbe um eine vegetative Mutation. Untersuchungen, die diese Frage klarstellen sollen, habe ich im Gange. Daß die Mutation gerade auf dem rein weißen Aste erfolgte, ist wohl nur ein Zufall.

Pel. 12. Gekauft als „*Pel. zon. Snowflope*“ von E. Benary, Erfurt. Weißbrandblättrig wie die vorigen, Blüten dunkelrot, fertil in beiden Geschlechtern.

Pel. 8. Sämling von mir gezogen aus einer völlig konstanten, rein grünblättrigen, leuchtend rot blühenden Sippe.

Pel. 1 und Pel. 13 ebenfalls auf ihre Konstanz in mehrjährigen Aussaatversuchen geprüfte, grüne, rosablühende Pflanzen, Pel. 13 ist ein durch Selbstbefruchtung erhaltener Deszendent von Pel. 1.

Pel. 7. Ein grüner leuchtend rot blühender Deszendent aus der Kreuzung Pel. 8 \times Pel. 1.

2. Anatomie der weißbrandblättrigen Pflanzen.

Die mikroskopische Untersuchung ergibt, daß die Zellen des weißen Blattrandes statt normaler grüner Chromatophoren farblose Chromatophoren aufweisen, die CO_2 nicht assimilieren, aber imstande sind, aus Zucker Stärke zu bilden. Die Grenze zwischen dem grünen und dem weißen Gewebe ist sehr scharf, in der Weise, daß die

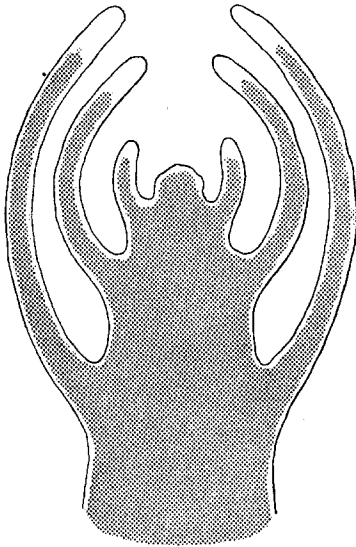


Fig. 2. Schematischer Längsschnitt durch einen beblätterten Sproß einer Weißbrandpflanze. „Grünes“ Gewebe punktiert, albikates weiß.

eine Zelle noch nur farblose, die angrenzende nur völlig normale rein grüne Chromatophoren führt. Des weitern ist leicht zu konstatieren, 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. Etwas schematisiert ist das in Fig. 2 dargestellt. Die peripheren zwei bis drei Zelllagen, die sonst, bei rein grünblättrigen Pflanzen (natürlich mit Ausnahme der Epidermiszellen), grüne, chlorophyllhaltige Chromatophoren führen, sind bei diesen Weißbrandpflanzen überall, auch in den

scheinbar grünen Teilen farblos, z. B. führen auch die Schließzellen aller Spaltöffnungen bei diesen Weißbrandpflanzen nur farblose Chromatophoren. Eine Übersicht über die Verteilung und die Grenzen der grünen und der albikaten Gewebepartien im Blatte

gibt Fig. 3a, während in Fig. 3b ein entsprechender Schnitt durch ein Blatt einer grünblättrigen Pflanze abgebildet ist. Der genaue Verlauf der Grenze zwischen dem peripheren albikaten und dem

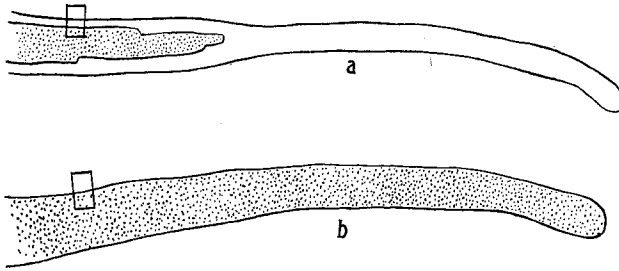


Fig. 3. Schnitte durch die Randteile eines weißrandigen (a) und eines normalen grünen Pelargoniumblattes. Grünes Gewebe punktiert. Der Inhalt der kleinen Rechtecke links in den Figuren ist in Fig. 4 noch einmal bei stärkerer Vergrößerung gezeichnet.

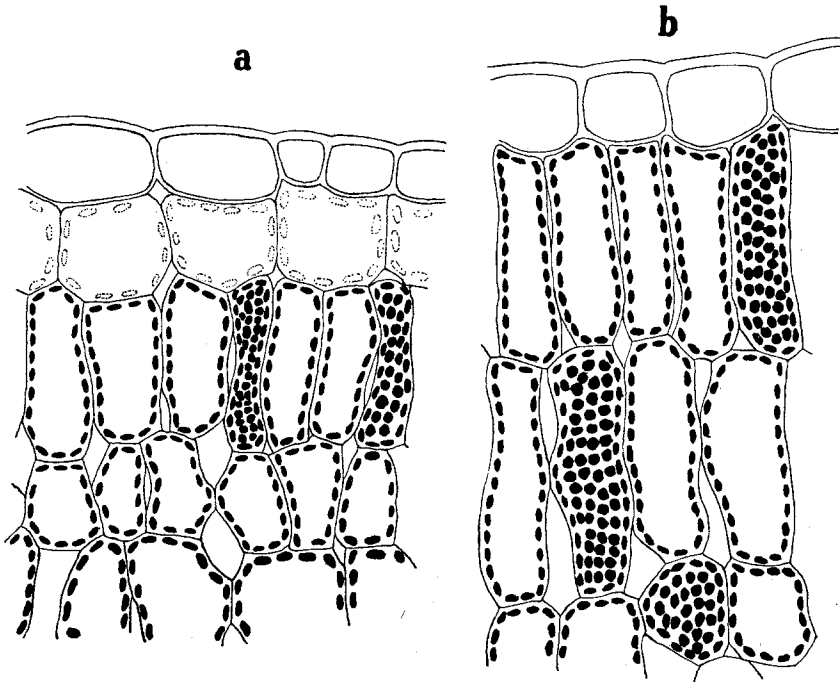


Fig. 4. Links (a) Schnitt durch obere Epidermis und Pallisadenzellen eines Weißrandblattes (Pel. 10). Die Zellen der obersten Pallisadenschicht — mit farblosen Chromatophoren — auch in ihrer Form verändert. — Rechts (b) der entsprechende Schnitt durch ein Blatt einer rein grünen Pflanze (Pel. 8). Grüne Chromatophoren in beiden Figuren mit schwarz wiedergegeben.

zentralen grünen Gewebeanteil in den mittleren Partien eines weißrandigen Blattes ist in Fig. 4a dargestellt. Ein Vergleich mit dem entsprechenden Schnitt durch ein rein grünes Blatt (Fig. 4b) zeigt sehr deutlich, wie auch die Form der obersten, in Fig. 4a albikaten, Pallissadenzellen stark in Mitleidenschaft gezogen ist. Die entsprechenden Bilder für den Blattstiel und den Stamm geben, die Fig. 5—6 zu denen ein weiterer Kommentar wohl nicht notwendig ist. Man gewinnt

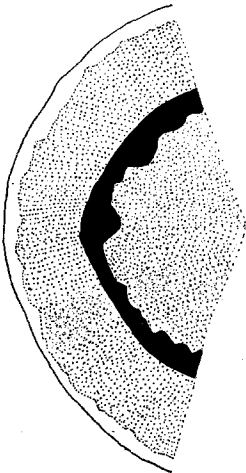


Fig. 5. Teil eines Querschnittes durch d. Stengel einer Weißbrandpflanze (Steckling von Pel. 10). Grünes Gewebe punktiert, albikates weiß, mechanisches und Leit-Gewebe schwarz.

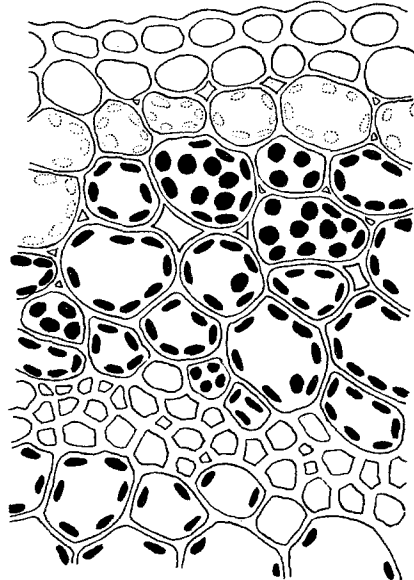


Fig. 6. Schnitt durch peripheren Teil eines Blattstieles von Pel. 4. Die 3—4 äußersten Zellagen haben albikate Chromatophoren.

durch die anatomische Untersuchung schon den Eindruck, daß einerseits alles grüne Gewebe und andererseits alles albikate Gewebe dieser Weißbrandpflanzen in sich genetisch zusammenhänge, indem nämlich die ganze Zelldeszendenz der 2 oder 3 periphersten Zellschichten des Vegetationskegels (Fig. 7) albikate, die ganze Zelldeszendenz der inneren Zellen des Vegetationskegels grüne Chromatophoren hat. Sicher zu beweisen ist diese Vermutung auf anatomischem Wege nicht, weil erst ein Stückchen hinter dem Vegetationskegel die Farbe der Chromatophoren zu erkennen ist. Diese Frage wird jedoch durch die jetzt zu besprechenden eigenartigen Erbliehkeitsverhältnisse der Weißbrandpflanzen entschieden.

3. Erblchkeitsuntersuchungen.

Es war zunächst festzustellen, wie die durch kontrollierte Selbstbefruchtung der Weißbrandpflanzen gewonnenen Sämlinge beschaffen sind. Das Ergebnis meiner Versuche ist in Tabelle 1 zusammengestellt. Daraus ist zu ersehen, daß alle derartige Keimpflanzen rein weiß (also nicht etwa weißbrandig!) sind, ein Resultat, das mit den oben (S. 332) genannten Befunden von Morren u. a. übereinstimmt. Diese

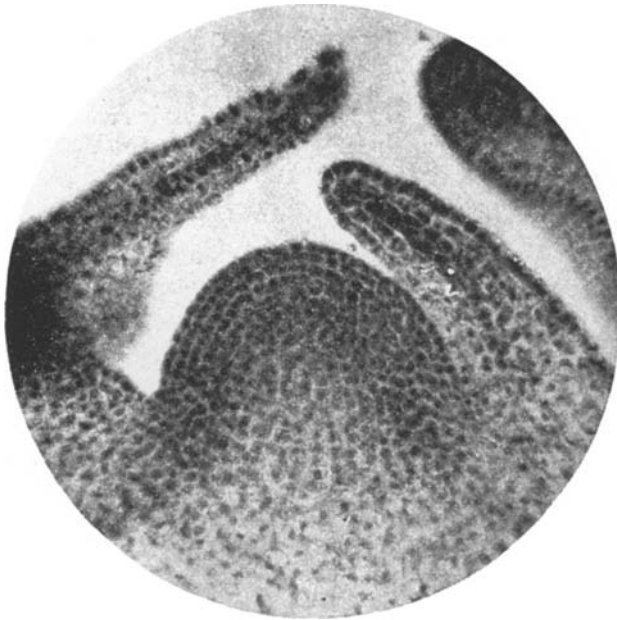


Fig. 7. (Mikrophotogramm von einem Paraffinschnitt) Vegetationspunkt von *Pelargonium zonale* (Zweig von Pel. 8). Verlauf der Zellschichten. Das jüngste Blatt rechts (= Nebenblatt!) zeigt sehr schön, wie die Zelldeszendenz der dritten Schicht schon ein Stück vom Blattrande entfernt auskeilt, so daß unmittelbar am Blattrande das ganze innere Gewebe — Pallisaden nur Schwammparenchym — nur von Zellen, die aus der zweiten Schicht stammen, gebildet wird.

rein weißen, völlig chlorophyllfreien Keimpflanzen blieben sämtliche nur etwa acht Tage am Leben, kamen bestenfalls noch dazu, das erste Laubblatt zu entfalten und verhungerten dann wegen der für sie unmöglichen CO_2 -Assimilation.

Ganz genau die gleiche Deszendenz wie diese Weißbrandpflanzen haben auch die auf Pel. 4 und Pel. 9 entstandenen rein weißen Äste. Der im Jahre 1906 auf Pel. 4 entstandene weiße Ast blühte

im gleichen Jahre und setzte bei Selbstbefruchtung einige Samen an, ich erzog daraus 7 rein weiße Keimlinge. Blüten des weißen Astes von Pel. 9 setzten bei Selbstbefruchtung nur sehr schlecht Samen an, ich erhielt in 1908 nur vier Samen, von denen nur einer keimte und ebenfalls eine rein weiße Keimpflanze lieferte.

Tabelle 1.

Eltern	Rein weiße Keimlinge
Pel. 4 \times Pel. 4	11
Pel. 9 \times Pel. 9	8
Pel. 10 \times Pel. 10	23
Pel. 12 \times Pel. 12	0 ¹⁾
Sa. Weißbrand \times Weißbrand	42

Grüne Äste, die auf Pel. 4 wiederholt entstanden waren, gaben bei Selbstbefruchtung eine rein grüne Deszendenz; im ganzen habe ich in zwei Sommern von den grünen Ästen von Pel. 4 rund 50 durch Selbstbefruchtung innerhalb des grünen Astes gewonnene Samen ausgesät. Alle — etwa 30—40 — aufgegangenen Keimpflanzen waren rein grün und sind, soweit sie groß gezogen wurden — vier Pflanzen —, zu dauernd rein grünen Pflanzen herangewachsen.

Es bestehen also für diese Weißbrandpelargonien folgende Erblichkeitsverhältnisse:

1. Die weißbrandblättrigen Zweige haben eine rein weiße Deszendenz.
2. Die gelegentlich auftretenden weißen Zweige haben eine ebenfalls rein weiße Deszendenz.
3. Die gelegentlich auftretenden grünen Zweige haben eine rein grüne Deszendenz.

Eine nächste Serie von Versuchen betraf Kreuzungen zwischen weißbrandigen Pflanzen bzw. ihren rein weißen Ästen einerseits und grünen Pflanzen andererseits.

A. Kreuzung von grün \times rein weiß und reziprok.

Der weiße Ast von Pel. 4 wurde nicht zu Kreuzungen verwendet, der weiße Ast von Pel. 9 — weiterhin als Pel. 9b bezeichnet — ergab bei Kreuzung mit Pel. 13 die in Tabelle II dargestellte Nachkommenschaft.

1) Pel. 12 setzte bei Selbstbefruchtung nie Samen an.

Tabelle II.

Nr. der Eltern	Blattfarbe der Eltern	F 1		
		rein grün	grün-weiß marmoriert	weiß
Pel. 9b × Pel. 13 ¹⁾	weiß × grün	1		
Pel. 13 × Pel. 9b	grün × weiß	38	7	0
Sa.		39	7	0

B. Kreuzungen von grün × weißrand und reziprok.
 Ich gebe die Resultate wieder in Tabellenform.

Tabelle III.

Nr. der Eltern	Blattfarbe der Eltern	F 1		
		rein grün	grün-weiß marmoriert	weiß
1 × 9	grün × weißrand	1	1	0
13 × 9	„ × „	27	6	1
7 × 10	„ × „	53	7	2
7 × 12	„ × „	58	4	1
4 × 7	weißrand × grün	14	4	0
9 × 13	„ × „	20	7	0
10 × 7	„ × „	19	5	0
12 × 7	„ × „	7	7	0
Sa.		199	41	4

C. Weißrand × Weiß²⁾.

Keimfähige Samen erhielt ich nur aus der Kreuzung Pel. 9 × Pel. 9b, alle vier aufgegangenen Keimpflanzen waren rein weiß.

Diese Kreuzungsversuche ergeben also:

Kreuzung	erhaltene Keimpflanzen
Weiß × Weißrand	nur weiße
Weiß × Grün und reziprok	teils grüne, teils grün-weiß marmorierte
Weißrand × Grün und reziprok	teils grüne, teils grün weiß marmorierte, teils rein weiße

1) Stets ♀ × ♂.

2) Aus der reziproken Kreuzung habe ich keinen Samen erhalten können, nur ein kleiner Bruchteil der ja sehr schlecht ernährten Blüten von Pel. 9b setzte Samen an.

Die Frage, wie nun alle diese Ergebnisse wohl zu deuten sind, wollen wir zunächst einmal ruhen lassen, ich komme nachher (s. 348) darauf zurück. Zunächst sollen, um das Verständnis der Sache zu erleichtern, einige andere Beobachtungen mitgeteilt werden.

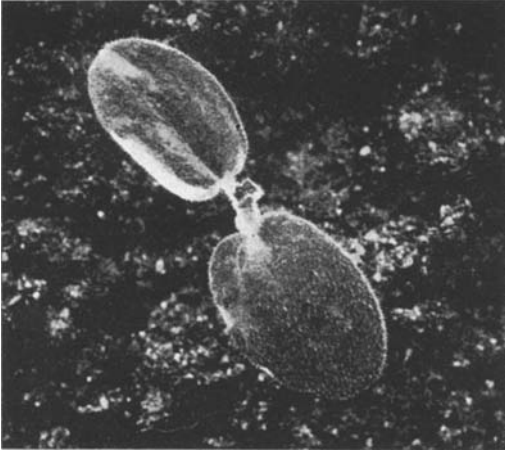


Fig. 8. Grün-weiß marmorierte Keimpflanze. (Pel. 23) aus der Kreuzung Pel. 31 \times 9b. Bildete weiterhin nur rein grüne Blätter.

Diese Beobachtungen betreffen die als „grün-weiß marmoriert“ bezeichneten Sämlinge. Bildervon solchen Keimpflanzen geben die Fig. 8 und 9. Diese Pflänzchen sind quasi mosaikartig zusammengesetzt aus großen und kleinen rein grünen und rein weißen Gewebekomplexen, die sich zwar sehr scharf gegeneinander abgrenzen, auch im mikrosko-

pischen Bilde, aber dabei sehr kompliziert ineinander greifen, sich schichtenweise überlagern usw. Diese Sämlinge sind also ganz wesentlich von den Weißrand-Individuen verschieden.

Höchst eigenartig war nun das weitere Verhalten dieser gescheckten Sämlinge. Ein erster Teil von ihnen bildete weiterhin nur rein weiße Laubblätter und verhungerte schließlich nach einigen Monaten, nachdem die ja wenigstens teilweise noch grünen Cotyledonen aufgehört hatten, als Assimilationsorgane zu dienen. Ein derartiger weiß gewordener Keimling mit ursprünglich marmorierten Cotyledonen ist in Fig. 10 abgebildet.



Fig. 9. Grün-weiß marmoriertes Keimling (Pel. 24) aus der Kreuzung Pel. 10 \times 7. Linkes Keimblatt stark marmoriert, rechtes größtenteils grün. Bildete weiterhin einen sektorial weiß und grün geteilten Stengel, der 1 $\frac{1}{2}$ Monate später der mikroskopischen Untersuchung geopfert wurde. (Vgl. Fig. 15.)

Ein zweiter Teil bildete weiterhin nur grüne Laubblätter und wuchs zu dauernd grünen Pflanzen heran, die später, nachdem die marmorierten Keimblätter erst abgefallen waren, in nichts mehr von den von vornherein rein grünen Keimpflanzen verschieden waren. Zwei derartige ursprünglich marmorierte, später rein grün gewordene Keimpflanzen (aus der Kreuzung Pel. 8 \times Pel. 4) habe ich zwei Jahre in Beobachtung gehabt, irgend welche weiße Flecken oder dgl. traten

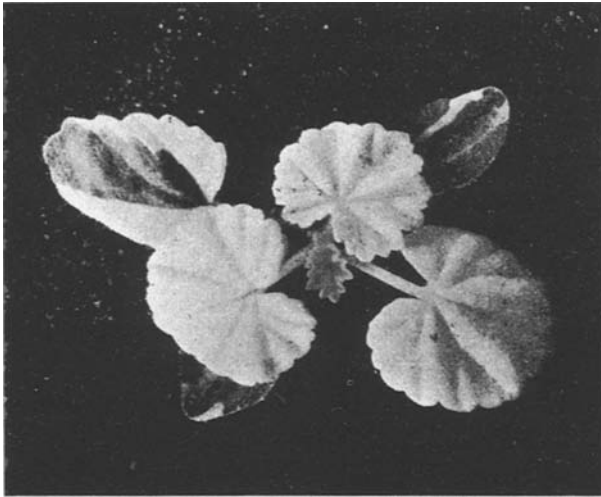


Fig. 10. Pel. 20. Sämling aus der Kreuzung Pel. 4 \times Pel. 7. Grün-weiß marmorierte Cotyledonen, auch das erste Laubblatt (links oben) noch teilweise grün, alles weitere rein weiß. Photogr. am 29. Oktober 1908. Mitte Dezember starb die Pflanze Hungers.

nicht auf, Sämlinge dieser Pflanzen — rund 50 — waren ausnahmslos rein grünblättrig.

Ein dritter Teil der Keimpflanzen mit grün-weiß marmorierten Blättern bildete weiterhin auf dem einen Teile des Stengelumfanges nur grüne, auf dem anderen nur weiße Blätter aus (Fig. 11—13). Blätter, die an solchen sektorial geteilten Pflanzen gerade auf der Grenze des grünen und weißen Sektors aufsitzen, sind ganz entsprechend auch geteilt. Sitzt ein Blatt zufällig genau mitten auf der Grenze, dann ist es auch genau median geteilt (Fig. 14), ist das Blatt mehr seitlich auf der Grenze inseriert, dann entstehen Blätter, wie sie in Fig. 11—13 und in Fig. 17 verschiedentlich zu sehen sind.

Diese Pflanzen haben demnach ganz offenbar einen sektorial geteilten Vegetationskegel, so wie etwa die bekannten Winklerschen Chimären¹⁾. Die Grenze

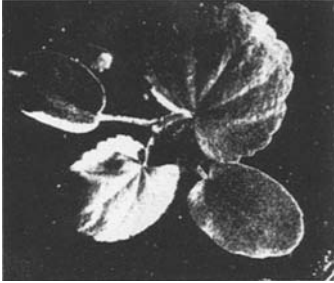


Fig. 11. Pel. 16 aus der Kreuzung Pel. 7 \times Pel. 10. Photogr. am 21. Sept. 1908. Vgl. Fig. 12 u. 13.

zwischen dem grünen und dem weißen Gewebe ist an solchen Sektorialchimären, wie ich sie weiterhin nennen werde, nicht bloß auf den Blättern, sondern auch auf den Blattstielen und Stengeln mit aller Deutlichkeit zu sehen und mikroskopisch Zelle für Zelle bis nahe an den Vegetationskegel hin zu verfolgen.

Achselsprosse auf der grünen Seite solcher Sektorialchimären wachsen zu rein grünen, Achselsprosse auf der weißen Seite zu rein weißen Ästen aus.

Über die Deutung dieser Beobachtungen dürfte wohl kaum eine Meinungsverschiedenheit entstehen. Die grün-weiß marmorierten Keimlinge sind, wie wir gehört haben, mosaikartig zusammengesetzt aus grünen Gewebekomplexen und aus weißen; sitzt nun einmal der Hauptvegetationskegel einer solchen marmorierten „Mosaik“-Pflanze zufällig in einem grünen Komplex, so produziert diese Keimpflanze weiterhin nur grüne Blätter, sitzt der Hauptvegetationskegel ganz in einem weißen Komplex, so wird die Pflanze weiterhin nur rein weiße Blätter und Sprosse bilden können, und sitzt der Vegetationskegel endlich zufällig gerade auf der Grenze zwischen einem weißen und einem grünen Gewebekomplex, dann entstehen die sektorial geteilten, auf der einen Seite weißen auf der andern Seite grünen Pflanzen, die eben beschriebenen Sektorialchimären.

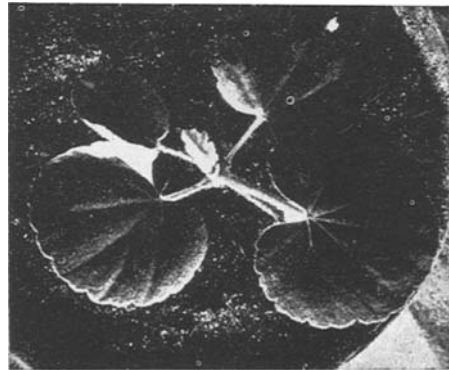


Fig. 12. Pel. 16 aus der Kreuzung Pel. 7 \times Pel. 10. Photogr. am 29. Sept. 1908. Entwicklung zur Sektorialchimäre.

Vgl. Fig. 11 u. 13.

¹⁾ Winkler, H. Über Pfropfbastarde und pflanzliche Chimären. Berichte d. Deutsch. Botan. Gesellschaft **15** 1907. S. 568. (Referat in Zeitschrift f. i. Abst. u. Vererbungsl. **1** 1908. S. 139.)

Die grün-weißen Sektorialchimären können als solche lange Zeit fortwachsen. Es kann aber auch früher oder später dazu kommen,

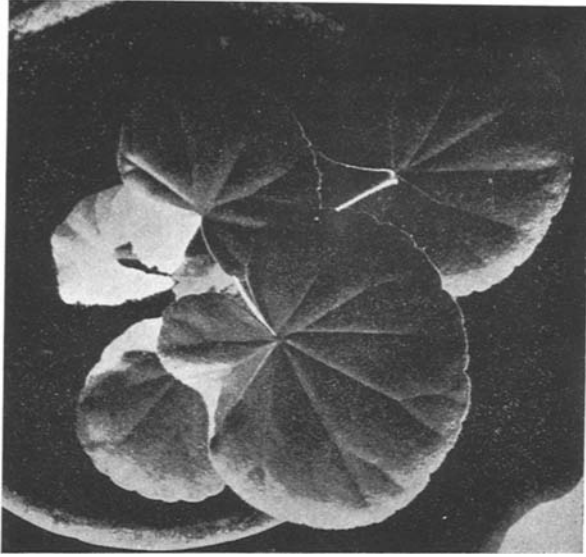


Fig. 13. Pel. 16 aus der Kreuzung Pel. 7 \times Pel. 10. Photogr. am 29. Okt. 1908. Sektorialchimäre. Vgl. Fig. 11 u. 12.

daß der eine der beiden Sektoren schmaler wird und schließlich auf diese Weise, (oder in anderen Fällen auch durch eine Art von Übergipfelung) ganz verschwindet. Ich habe diese Erscheinung öfters beobachtet. Von 23 in Beobachtung genommenen Sektorialchimären ist bei allen bis auf eine einzige der Hauptvegetationskegel im Laufe eines halben Jahres entweder rein grün oder (in zwei Fällen) rein weiß geworden. Durch welche Prozesse am Vegetationskegel diese Erscheinung zustande kommen muß, brauche ich wohl nicht im einzelnen zu besprechen.

Die Entwicklung der Sektorialchimären kann aber auch noch in einer ganz anderen Richtung weitergehen, und dadurch wird eigentlich mit einem Schlage das ganze Wesen und die sonst so unverständlichen Erblchkeitsverhältnisse der Weißbrandpflanzen, von denen wir ausgingen, klar.



Fig. 14. Blatt von Pel. 14 genau auf der Grenze eines weißen und eines grünen Sectors aufsitzend.

Wenn man sich auf dem Stengel einer der sektorial geteilten Pflanzen den Verlauf der Grenze zwischen grünem und weißem Gewebe betrachtet, dann kann man sehen, daß häufig die Grenze in ungefähr radiärer Richtung in das Innere hinein verläuft, so wie etwa bei *a* in Fig. 15; Blätter, die median auf einer solchen Grenze aufsitzen, sind so geteilt, wie das in Fig. 14 dargestellte Blatt. Es kommt aber auch oft vor, daß die Grenze nicht radial verläuft, sondern so, wie

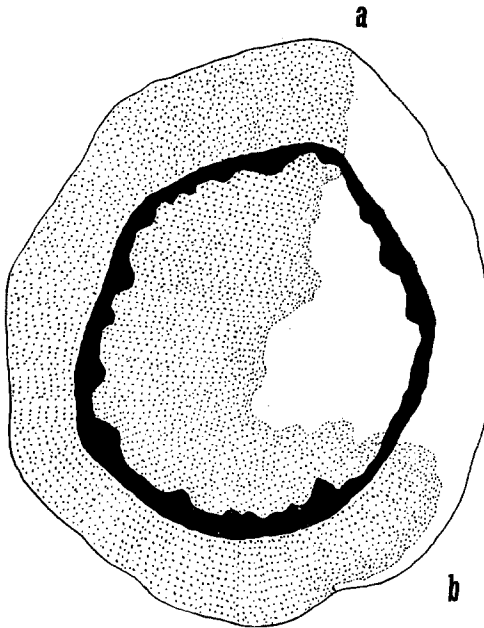


Fig. 15. Querschnitt durch den Stamm einer sektorial weiß-grün geteilten Pflanze (Pel. 24, aus der Kreuzung Pel. 10 \times Pel. 7.) Bei *a* verläuft die Grenze der beiden Gewebeanteile ungefähr radial, bei *b* überlagert der weiße Anteil ein Stück weit den grünen.

in Fig. 15 bei *b*, d. h., daß quasi eine weiße Schicht das grüne Gewebe ein Stück weit überlagert. An einem solchen Sektor muß also am Vegetationskegel die Verteilung der weißen und der grünen Zellen eine derartige sein, wie sie in Fig. 16 im Längsschnitt leicht schematisiert dargestellt ist. — In allen Fällen, wo nun bisher an meinen Pflanzen in einen derartigen Sektor Blätter gebildet wurden, sind diese Blätter weißrandig gewesen, genau wie die Weißrandblätter von Pel. 4, 9 usw. Ein solcher Fall, wo gerade an einer Sektorialchimäre an einer derartigen Grenze ein Weißrandblatt entstanden ist, ist in Fig. 17 abgebildet. Sprosse, die aus der Achsel der-

artiger Blätter entstanden, sind in allen drei bisher von mir beobachteten Fällen zu Zweigen ausgewachsen, die weiterhin nur weißrandige Blätter produzierten.

Damit ist wohl die Natur der Weißrandpflanzen klar, sie sind ebenfalls Chimären, aber keine Chimären mit sektorial geteiltem Vegetationskegel sondern Chimären mit periklinal geteiltem Vegetationskegel, Periklinalchimären, wie man wohl am kürzesten sagen kann.

Wenn auf einer solchen weißrandigen Periklinalchimäre ein rein grüner oder ein rein weißer Zweig entsteht, dann muß wohl irgend eine Unregelmäßigkeit in der Teilung am Vegetationskegel erfolgt sein. Solche Unregelmäßigkeiten, daß z. B. einmal quasi der grüne innere Komponent der Chimäre durch ein Loch in der weißen äußeren Haut hinausschaut, kommen gelegentlich vor, Fig. 18 zeigt einen solchen Fall, ein Blatt — ganz rechts — weist den sonst überall vorhandenen farblosen Mantel ein Stück weit nicht auf.

Auch die Erblchkeitsverhältnisse der Weißrandpelargonien sind jetzt ohne weiteres verständlich. Da beiderlei Sexualzellen, von ganz peripheren Zellsagen des Vegetationskegels abstammen, ist es in Wirklichkeit nur der weiße Komponent der Chimäre, der zur sexuellen Fortpflanzen kommt. Daß also nur rein weiße Sämlinge entstehen, genau wie aus Samen eines rein weißen Zweiges, ist nicht weiter verwunderlich.

Man wird nun erwarten können, daß es auch solche Chimären geben müsse, die quasi die Umkehrung der eben geschilderten darstellen, das heißt Sektorialchimären, welche außen grün und innen weiß sind. Eine solche Chimäre besitze ich tatsächlich in dem oben genannten Zweige Pel. 9a., dessen Blätter, wie S. 333 beschrieben ist, im Zentrum hell gefärbt, äußerlich betrachtet gelblichgrün sind. In Wirklichkeit beruht aber, wie eine mikroskopische Untersuchung mit aller Deutlichkeit ergibt, die hellere, gelblichgrüne Färbung der mittleren Teile der Blattlamina nur darauf, daß die farblosen zentralen durch die grün gefärbten peripheren Schichten hindurchscheinen. Schematisch ist ein Schnitt durch ein Blatt dieser Pflanze in Fig. 19 dargestellt. Schnitte durch den Stamm zeigen, daß hier nur die peripheren zwei bis drei Zellsagen (die Epidermiszellen natürlich nur in den Schließzellen) normale grüne Chromatophoren, alle andern zentralen Partien des Stammes aber farblose Chromatophoren führen.

Die Erblchkeitsverhältnisse dieser außen grünen innen weißen Periklinalchimäre sind durchaus im Einklang mit dem anatomischen

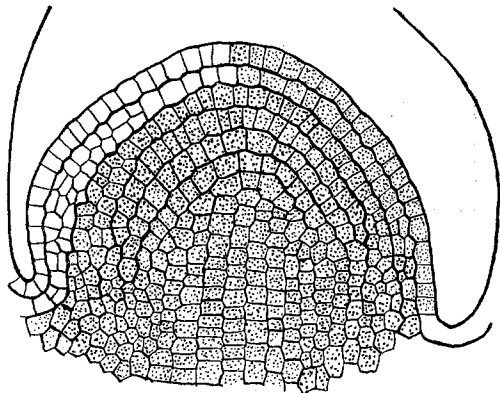


Fig. 16. Schematischer Längsschnitt durch einen Vegetationskegel. Erklärung im Text. Grünes Gewebe punktiert.

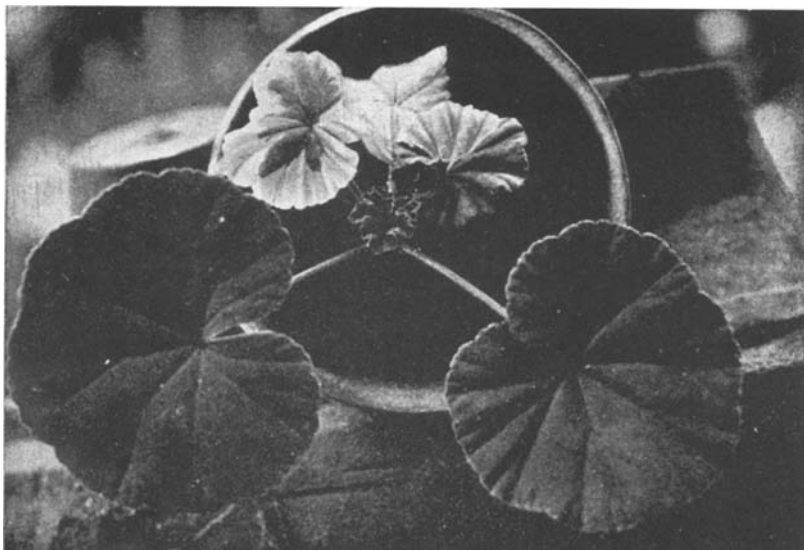


Fig. 17. Pel. 14b aus der Kreuzung Pel. 4 \times Pel. 8. Ursprünglich sektorial geteilte Pflanze, welche eben auf der so wie in Fig. 15 bei b verlaufenden Grenze ein Weißrandblatt (links oben im Sinne des Beschauers) gebildet hat. Ein auf der andern Grenze aufsitzendes Blatt (nach rechts oben gerichtet) ist genau median in eine weiße und eine grüne Hälfte geteilt, so wie das Blatt in Fig. 14. Das völlig im weißen Sektor inserierte Blatt (nach oben gerichtet) ist rein weiß, die völlig im grünen Sektor inserierten (unteren drei) Blätter sind rein grün. Aus der Achsel des Weißrandblattes ging später ein typischer weißrandblättriger Zweig hervor.



Fig. 18. Stecklingspflanze von Pel. 9. Das Blatt ganz rechts läßt eine Störung in der Verteilung der beiden Chimärenelemente erkennen. Erklärung im Texte.

Befunde, sie verhalten sich in bezug auf ihre sexuelle Deszendenz genau so wie eine rein grüne Pflanze, ich habe von Pel. 9a im ganzen



Fig. 19. Schematischer Querschnitt durch den Blattrand einer „umgekehrten“ innen weißen, außen grünen Periklinalchimäre.

35 durch Selbstbefruchtung erzeugte Sämlinge großgezogen, alle waren ausnahmslos rein und konstant grün.

Eine dritte eigentümliche Sorte von Chimären ist in Fig. 20 abgebildet, hier ist der Vegetationskegel ziemlich genau halbiert in eine

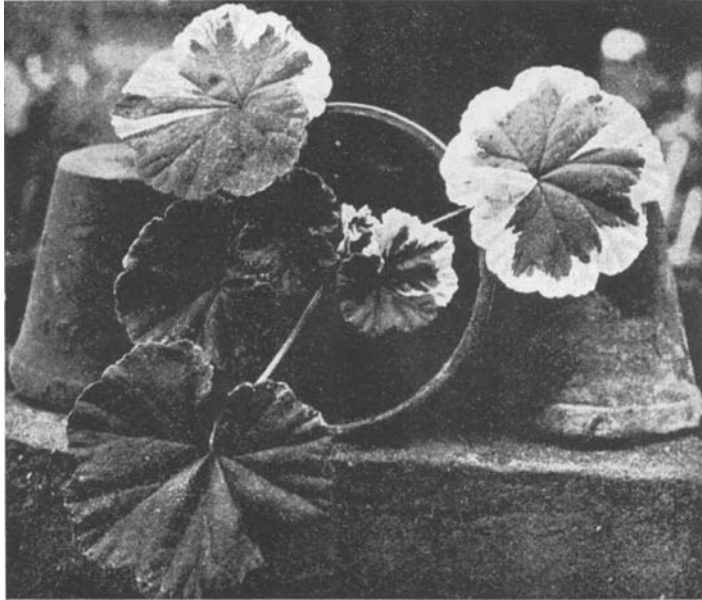


Fig. 20. Pel. 4c. „Doppel“-Chimäre, ein Sektor rein grün (im Bilde unten), ein Sektor periklinal grün weiß geteilt. Die auf der Grenze aufsitzenden Blätter entsprechend in eine grüne und eine weißbrandige Hälfte geteilt.

grüne und eine weißbrandige Hälfte. Auch entsprechende weißrandige Chimären habe ich beobachtet. Auch diese beiden letztgenannten Chimären wuchsen zwar mehrere Monate als Chimären weiter, wurden aber beide später durch allmähliches Verschwinden des einen Sektors zu reinen Weißbrandpflanzen.

Unklar ist an allem dem jetzt noch ein Punkt, nämlich die Frage, als was sind die mosaikartig zusammengesetzten grün-weißen, durch Vereinigung von „grünen“ mit „weißen“ Sexualzellen entstandenen Bastardsämlinge aufzufassen. Eine endgültige Antwort auf diese Frage kann ich noch nicht geben, doch dürfte auch diese Frage in absehbarer Zeit zu entscheiden sein. Wir hatten gesehen, daß aus der Vereinigung einer weißen mit einer grünen Sexualzellen dreierlei Arten von Pflanzen entstehen können, rein grüne, rein weiße und grün-weiß marmorierte. Dieser Befund ist fürs erste schwer verständlich. Wenn man sich aber die rein grünen Bastardkeimpflanzen — am besten beim ersten Pikieren, wo man sie doch aus der Erde heraus nehmen muß — mit einer starken Lupe betrachtet, dann kann man sehen, daß manche dieser anscheinend rein grünen und auch als rein grün gezählten und registrierten Pflänzchen doch irgendwo am Hypokotyl einen oder einige weiße Zellkomplexe aufweisen und ebenso habe ich auch bei einem der vier als rein weiß gezählten Bastardsämlinge (Tabelle III) einen kleinen grünen Zellkomplex am Hypokotyl beobachten können. Es ist mir auf Grund dieses Befundes wahrscheinlich geworden, daß am Ende doch nur einerlei Art von Bastardsämlingen produziert wird, nämlich nur grün-weiß marmorierte und daß die rein grünen und die rein weißen nur quasi extreme Fälle der Verteilung und Ausbildung der beiden Anteile sind, wo also der eine Anteil (bei den scheinbar rein weißen Keimlingen der grüne Anteil) auf ein paar Zellen beschränkt ist, die man bestenfalls bei einer mikroskopischen Untersuchung finden könnte. Beweisen kann ich diese Vermutung jedoch vorläufig nicht.

Der einzige erkennbare Unterschied zwischen den weißen Zellen und den grünen Zellen beruht wohl auf der Farbe der Chromatophoren¹⁾. Eine der mosaikartig aus grünen und weißen Gewebekomplexen zusammengesetzte Bastardkeimpflanzen enthält also erstens Zellen mit nur grünen und zweitens Zellen mit nur farblosen Chromatophoren. Es fragt sich nun, woher kommen in den Keimpflanzen diese beiden Zellkategorien, einmal war ja jede Keimpflanze eine Zelle, die befruchtete Eizelle, wann und wie erfolgt in der Embryoentwicklung das Aufspalten in die zwei Zellkategorien? Erfolgt die Aufspaltung einmal oder öfter?

¹⁾ Alle anderen Unterschiede, in Größe und Wanddicke z. B., sind wohl erst sekundär, hängen mit der ungenügenden Ernährung der ja nur als Parasiten lebenden weißen Zellen zusammen.

Zunächst ist die letzte dieser Fragen leicht zu entscheiden. Es läßt sich sicher feststellen, daß an grünen, mit wenig „weiß“ marmorierten Keimpflanzen, etwa der Pflanze in Fig. 8, eine ganze Anzahl von weißen Inseln vorhanden sein kann, die rings von grünem Gewebe umschlossen sind und genetisch untereinander nicht zusammenhängen. Man kann also sicher sagen, daß die Differenzierung von rein weißen Zellen, die dann bei allen ihren weiteren Teilungen nur weiße Zelldeszendenzen haben, wiederholt erfolgt und zwar müssen diese weißen Zellen entstehen aus grün aussehenden Zellen. Schon schwieriger ist die andere Frage zu beantworten, wann diese Entstehung von weißen, in ihrer Zelldeszendenzen konstanten weißen Zellen erfolgt. Aus der Art und Weise, in der die weißen Komplexe in den Cotyledonen verteilt liegen, kann man jedoch auch hier mit aller Sicherheit schließen, daß noch längere Zeit nach der ersten Anlegung der Cotyledonen eine solche Herausbildung von weißen Zellen erfolgen kann.

Das ist vorläufig alles, was mit genügender Sicherheit festzustellen ist. Bindende Schlüsse lassen sich hieraus natürlich nicht ziehen. Ich habe mir jedoch auf Grund dieser Beobachtungen eine theoretische Vorstellung gebildet, die bei weiteren Untersuchungen als Arbeitshypothese dienen soll. Allzugroßen Wert lege ich auf diese Hypothese nicht, will sie aber mitteilen: Die befruchtete Eizelle, die entstanden ist durch Vereinigung einer „grünen“ mit einer „weißen“ Sexualzelle, enthält danach zweierlei Chromatophoren, grüne und weiße. Bei den Zellteilungen der zum Embryo auswachsenden Eizelle verteilen sich die Chromatophoren ganz nach Zufallsgesetzen auf die Tochterzellen. Erhält eine Tochterzelle nur weiße Chromatophoren, so wird diese Zelle weiterhin nur weiße Zelldeszendenzen haben, ein weißes Mosaikstück aus sich hervorgehen lassen, erhält eine Tochterzelle nur grüne Chromatophoren, so entsteht daraus ein konstant grüner Zellkomplex. Zellen mit beiderlei Chromatophoren werden auch weiterhin aufspalten können usw., ich brauche das wohl nicht im einzelnen auszuführen. Trifft es sich schon bei einer der ersten Teilungen so, daß die Zellen, welche weiterhin Cotyledonen und Vegetationspunkt aus sich hervorgehen lassen, nur grüne Chromatophoren abbekommen, dann entstehen die scheinbar rein grünen Bastarde, im umgekehrten Falle entstehen die scheinbar rein weißen usw. Es ist nun weiterhin durch eine einfache Überlegung, die ich wohl hier auch nicht erst lange schriftlich auseinander zu setzen brauche, festzustellen, daß nach einer größeren Zahl von Teilungen die Zellen mit beiderlei

Chromatophoren prozentualiter rasch zurücktreten müssen gegenüber den Zellen mit nur einerlei Chromatophoren.

Mit allen bisher empirisch festgestellten Tatsachen steht diese Hypothese durchaus im Einklang, sie wird durch weitere Untersuchungen — die ich mir aber durchaus nicht etwa vorbehalten möchte — zu prüfen sein.

Die Hypothese macht, um das noch einmal hervorzuheben, nur eine bisher noch unbewiesene Annahme, nämlich die, daß die befruchteten Eizellen die entstanden sind durch Vereinigung einer „weißen“ mit einer „grünen“ Sexualzelle, zweierlei Chromatophoren enthalten: weiße und grüne¹⁾. — Woher diese zweierlei Chromatophoren kommen könnten, weiß ich nicht. Nach der heute allgemein herrschenden Lehre stammen die Chromatophoren der befruchteten Eizelle nur von der Mutter, ob diese Ansicht wirklich absolut sicher gestellte Tatsache ist, mag dahingestellt bleiben. Stammen die Chromatophoren wirklich immer nur von der Mutter her, ist also die heute herrschende Lehrmeinung richtig, dann liegen hier sehr merkwürdige Erblichkeitsverhältnisse vor. Es müßte dann bei der Kreuzung weiß ♀ × grün ♂ ein Teil der weißen Chromatophoren der Eizelle unter dem Einfluß der männlichen Sexualkerne zu grünen Chromatophoren werden und in der reziproken Kreuzung müßte ein Teil der grünen Chromatophoren der Eizelle unter dem Einfluß der von einer weißen Pflanze stammenden männlichen Sexualkerne zu weißen Chromatophoren werden. Etwas derartiges ist ja natürlich denkbar, aber irgend eine analoge andere Erblichkeitserscheinung ist meines Wissens nicht bekannt. Sollte es sich aber entgegen unserer bisherigen Lehrmeinung herausstellen, daß auch die männlichen Sexualzellen Chromatophoren übertragen, dann wären diese Erblichkeitsverhältnisse der Weißbrandpflanzen völlig verständlich. Die Entscheidung aller dieser Fragen müssen weitere Untersuchungen bringen. Auf alle Fälle wäre es dringend zu wünschen, daß einmal mit neueren Methoden die in dem letzten Jahrzehnt so sehr vernachlässigte Entwicklungsgeschichte der Chromatophoren höherer Pflanzen sorgfältig und lückenlos von der Sexualzelle bis wieder zur Sexualzelle verfolgt würde.

Wichtigste Ergebnisse.

Die Untersuchung der Anatomie und der Erblichkeitsverhältnisse der weißbrandblättrigen Rassen von *Pelargonium zonale* (Fig. 1) führt

¹⁾ Oder besser: „nicht ergrünungsfähige“ und „ergrünungsfähige“.

zu der Schlußfolgerung, daß die Weißbrandindividuen Chimären sind mit periklinal geteiltem Vegetationskegel. Die peripheren zwei oder drei Zellagen des Vegetationskegels haben nur albinotische Chromatophoren, denen die Fähigkeit zur Chlorophyllbildung völlig abgeht. Die zentralen Zellen des Vegetationskegels enthalten dagegen völlig normale ergrünungsfähige Chromatophoren. Die ganze Deszendenz der peripheren Zellen ist weiß. Schematisch ist der Bau einer derartigen Weißbrandpflanze in Fig. 2 dargestellt. Sprosse, welche nur aus dem weißen Anteil entstehen, sind rein weiß und haben auch sexuell eine rein weiße nicht lebensfähige Deszendenz. Sprosse, welche aus dem grünen Anteil entstehen, sind rein und konstant grün. Sexualzellen, die auf den Weißbrandpflanzen entstehen, entstammen nur den peripheren weißen Zellschichten, die durch Selbstbefruchtung einer Weißbrandpflanze gewonnene Nachkommenschaft besteht infolgedessen nur aus rein weißen (nicht lebensfähigen) Keimpflanzen.

Bastarde, die entstanden sind durch Vereinigung einer weißen mit einer grünen Sexualzelle (Weißbrand \times Grün, Grün \times Weißbrand, Weiß \times Grün oder Grün \times Weiß) zeigen von einem gewissen Alter ab eine eigentümliche mosaikartige Zusammensetzung aus rein grünen und aus rein weißen Gewebekomplexen (Fig. 8). Entsteht der Hauptvegetationskegel einer solchen Bastardkeimpflanze zufällig gerade in einem grünen Komplex, so produziert diese Pflanze weiterhin nur grüne Teile, entsteht er in einem weißen Komplex, so ist aller Zuwachs weiterhin rein weiß, sitzt er endlich gerade auf der Grenze zwischen einem grünen und einem weißen Mosaikfeld, so entsteht ein sektorial grün und weiß geteilter Vegetationskegel und daraus weiterhin eine auf der einen Seite weiß- und auf der anderen grünblättrige Sektorialchimäre. Aus diesen grünweißen Sektorialchimären können dann unter Umständen auf eine eigentümliche Weise, die S. 344 näher geschildert ist, Periklinalchimären, d. h. neue Weißbrandpflanzen hervorgehen.
