

Chimären mit periklinal spaltender Oberhaut am Scheitel

(Bemerkungen zur Arbeit von Z. Hejnowicz, 1956)

O pierwszej chimerze peryklinalnej wśród nagonasiennych

CH. THIELKE

Die Untersuchung von weissbunten Pflanzen, deren Panaschüre entwicklungsmechanisch bedingt ist, wird deshalb so reizvoll, weil man hier die Möglichkeit hat, in der Uebereinstimmung von Anatomie und Entwicklungsmechanik zu einer weitgehenden Klärung der Entwicklungsvorgänge zu kommen. Besonders interessant sind dabei solche Objekte, für die sich auf Grund ihres anatomischen Baues eine Entwicklung, d. h. eine Arbeitsweise des Vegetationskegels vorhersagen lässt, die bei der betreffenden taxonomischen Einheit dieser Pflanze ungewöhnlich ist. Bei Gymnospermen wurde lange Zeit ein Vegetationskegel ohne echte Tunica für charakteristisch angesehen. Deswegen war hier auch mit einem Vorkommen von Periklinalchimären nicht zu rechnen. Neuere Untersuchungen haben aber gezeigt, dass bei verschiedenen Gymnospermen eine einschichtige, in einigen Fällen sogar eine zweischichtige Tunica permanent vorhanden ist (Literatur siehe bei Hejnowicz, 1956). Ueber die erste Periklinalchimäre bei Gymnospermen berichtet nun Hejnowicz (1956) in seiner sehr wertvollen Arbeit. *Juniperus sabina variegata* hort. ist demnach eine Periklinalchimäre des status albocinctus entsprechend der Terminologie von v. Wettstein (1937, S. 41). Eine Chimäre mit einschichtiger, farbloser Aussenkomponente ist so wenig auffällig, dass man sie übersehen würde, wenn sie nicht zur Mehrschichtigkeit aufspalten würde. Dieses Aufspalten findet sich bei Angiospermen meist am Rand einer Blattanlage (*Chlorophytum*, *Hosta*, *Sambucus*, *Phalaris* u. a. Thielke 1948 u. 1951). Bei *Juniperus sabina* var. *variegata* finden sich dagegen in über 50% aller Knospen perikline Aufspaltungen in der Oberhaut auf dem Gipfel des Vegetationskegels selber. Diese Tatsache forderte natürlich zu einem Vergleich mit *Tradescantia fluminensis* var. *albostrata* (Thielke 1954) heraus, wo ebenfalls direkt am Scheitel nicht nur einzelne perikline Teilungen auftreten, son-

dern in fast 100% aller Fälle viele Stadien solcher Teilungen zu finden sind, und es stellenweise zu einer Verdoppelung des „Dermatogens“ kommen kann.

Meine Deutung, *Tradescantia fluminensis* var. *albostrata* sei eine Periklinalchimäre mit einer Aussenkomponente, die bereits am Vegetationskegel in der Zahl ihrer Zellschichten nicht beständig ist, d. h. von dem Stadium der Einschichtigkeit in das der Mehrschichtigkeit übergehen kann, ist nun von Hejnowicz (1956, S. 197) angezweifelt worden. Von seinen Erfahrungen an *Juniperus* ausgehend, meint er, dass eine Periklinalchimäre, bei der perikline Aufspaltungen der chlorophylldefekten Aussenkomponente direkt am Scheitel so oft auftreten wie bei der bunten *Tradescantia*, sehr häufig einheitlich weisse Triebe bilden müsse. Tatsächlich sind solche einheitlich blassen Sprosse bisher nicht vorgekommen. Ausserdem müsse nach Hejnowicz die Binnenkomponente durch die ständig fortschreitende Zunahme der Schichtstärke des äusseren Gewebepartners und der sich ständig dazugesellenden periklinalen Teilungen der Zellen dieser Schicht allmählich eliminiert werden.

Dieser Annahme liegt ein Missverständnis zugrunde, das ich im folgenden klarstellen möchte: Die am Vegetationskegel von *Juniperus sabina* gefundenen histologischen Verhältnisse dürfen nicht ohne weiteres auf *Tradescantia fluminensis* übertragen werden. Eine genaue Betrachtung der entwicklungsmechanischen Vorgänge bei den beiden zur Debatte stehenden Formen ergibt nämlich folgende wichtige Unterschiede, die nicht zu vernachlässigen sind.

I. *Juniperus sabina* var. *variegata* hat einen Vegetationskegel, der an seiner Peripherie von einer gut markierten Zellschicht bedeckt ist. Diese nimmt zwar die Stelle einer einschichtigen Tunica ein, hat aber in über 50% der Fälle eine perikline Teilung auf dem Gipfel des Scheitels (Abb. 1a). Die innere Tochterzelle einer solchen Teilung wird an das Corpusgewebe abgegeben. Als Folge eines solchen Nebeneinanders zweier idiotypisch verschiedener Komponenten im Corpus ist nun die Möglichkeit zur Bildung von sektorial zusammengesetzten Blättern und Zweigen gegeben (Abb. 1b). Es ist dadurch der status *albo-cinctus* mit dem einer Sektorialchimäre verquickt. Eine echte Tunica im Sinne von Buder (1928) liegt hier sicher nicht vor. Bei einer echten Tunica dürfen Zellteilungen in perikliner Richtung nur im Bereich von Blattanlagen vorkommen und niemals am Scheitel selber. Der bunte *Juniperus* scheint in dieser Hinsicht eine Mittelstellung einzunehmen zwischen solchen Gymnospermen, die eine echte Tunica haben, und solchen, die noch keine besitzen. Eine ähnliche Zwischenstellung finden wir bei *Taxodium* und *Cryptomeria* (Cross 1939, 1941).

Sehr wichtig wird es sein, zu erfahren, ob die normale, nicht variegata Form von *Juniperus sabina* oder ein rein grüner Rückschlagsspross der Periklinalchimäre die gleichen periklinen Teilungen am Scheitel aufweisen. Häufig verhält sich chimärisch zusammengesetztes Gewebe hinsichtlich seiner Teilungstätigkeit anders als homogenes Gewebe. Nach meinen Erfahrungen kommt es recht oft vor, dass idiotypisch differentes Gewebe in isolierter Lage Aufspaltungen in perikliner Richtung durchführt.

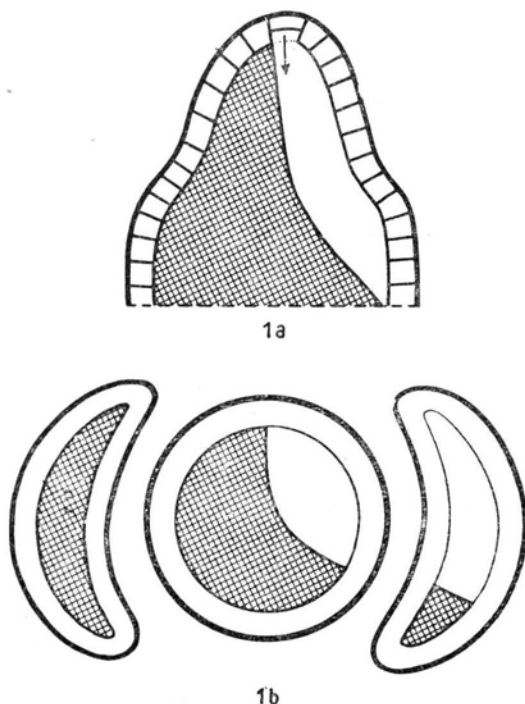


Abb. 1. *Juniperus sabina* var. *variegata* (nach Hejnowicz 1956).

- a) Schematischer Längsschnitt durch den Scheitel von *Juniperus*. Entstehung eines weißen Sektors. Chlorophyllführendes Gewebe schraffiert.
- b) Schematischer Querschnitt durch die Knospe. Entsprechend den Sektoren im Vegetationskegel ist das linke Blatt grün mit einschichtiger farbloser Oberhaut; das rechte Blatt ist sektorial panaschiert

II. *Tradescantia fluminensis* var. *albostrata* hat ebenfalls keine echte Tunica nach der strengen Definition Buders (1928). Die Oberhaut des Vegetationskegels spaltet sehr häufig periklin auf (Abb. 2a). Im Gegensatz zu *Juniperus sabina* verbleiben aber die Teilungsprodukte in Form deutlich zusammenhängender Gewebekuppen innerhalb eines peripheren Mantelgewebes und werden dem Corpus nicht zugeordnet. Dieser Unterschied ist auch sofort bei einer ver-

gleichenden Betrachtung von Hejnowicz's Abb. c-f, Tafel II S. 189 und Thielke's Abb. 13 u. 14 S. 43, 1954 festzustellen. In der Regel geht diese Aufspaltung so vor sich, dass am Orte der zukünftigen Blattanlage meist 2—3 Zellagen von dem Aussenpartner stammen. Sind nur zwei

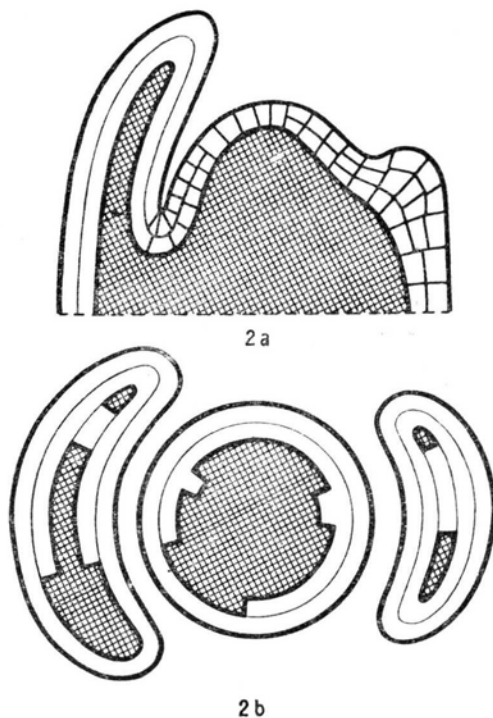


Abb. 2. *Tradescantia fluminensis* var. *albostrata* (nach Thielke 1954).

- a) Schematischer Längsschnitt durch den Vegetationskegel mit zwei Blattanlagen. Farbloser Mantel links zweischichtig, rechts dreischichtig.
- b) Schematischer Querschnitt durch die Knospe. Die Verteilung der idiotypisch verschiedenen Gewebepartner in den Blattanlagen entspricht der Stärke der farblosen Mantelschicht des betreffenden Sektors im Vegetationskegel. Linkes Blatt — Mantel in der Mitte zweischichtig, unten einschichtig (beginnende Vergrünung). Rechtes Blatt — Mantel in der Mitte dreischichtig, oben und unten zweischichtig

Schichten vorhanden, dann tritt auch Corpusgewebe in das junge Blatt ein, das dann an dieser Stelle einen graugrünen Streifen erhält (Abb. 2b). Die beiden von einander unabhängigen Strukturelemente des Vegetationskegels, ein der Tunica funktionell entsprechendes Mantelgewebe und das Corpus, bleiben jedoch immer nebeneinander erhalten. Das Corpus wird nicht — auch nicht teilweise — durch die Aussenkomponente verdrängt. Wegen dieses zwischen Ein- und Mehrschichtigkeit hin und herpendelnden, immer aber peripher bleibenden Mantelgewebes

war die Klassifizierung dieser Chimäre nicht einfach. Eigens für diesen Fall wurde auf Vorschlag von Renner ein neuer Terminus geprägt und die Chimäre als dem status „albocinctotunicatus“ angehörig bezeichnet (Thielke 1954, S. 63 u. 64). Damit ist die Annahme von Hejnowicz (1956, S. 197), dass die Aussenkomponente bei *Tradescantia fluminensis* var. *albostrata* durch die periklinen Teilungen fortlaufend verstärkt werden muss, nicht zutreffend.

Die Entstehung von rein grünen Rückschlagssprossen ist hier wie bei anderen Periklinalchimären durch Entwicklungsabweichungen zu verstehen, wie sie Hejnowicz S. 196 erörtert. Wenn solche Vergrünungen bei *Tradescantia* sehr häufig sind, dann ist auch das begreiflich, weil chlorophyllhaltiges Gewebe einem chlorophylldefekten in seiner Vitalität immer überlegen ist. Das ist schon bei einem Vergleich von albicaten bzw. panaschierten und rein grünen Blättern zu erkennen. Rein weisse Sprosse wären im besten Fall nur in der Masse zu erwarten, wie sie auch bei anderen Periklinalchimären mit blasser Aussenkomponente auftreten wie etwa bei dem albotunicaten *Pelargonium zonale* var. *Madame Salles*. Auch hier können sie nur durch Entwicklungsanomalien entstehen. Dass sie bei der panaschierten *Tradescantia* vollständig fehlen, lässt sich dadurch erklären, dass das albicate Gewebe mit Ausnahme der Schliesszellen absolut frei von Chlorophyll ist, wie es nur die fluoreszenzoptische Analyse bestätigen kann. Ein so weitgehender Chlorophyllmangel ist nicht häufig, wie eine kurze Ueberprüfung verschiedener panaschielter Pflanzen ergab (Thielke 1954 S. 57). Durch diesen Defekt ist die Vitalität sicher stark herabgesetzt, und wahrscheinlich ist dabei die Fähigkeit, Achsengewebe zu produzieren, verlorengegangen. Bei *Phalaris arundinacea* var. *picta*, das eine Periklinalchimäre des status *albocinctus* darstellt, ist ebenfalls weder ein Rückschlag zur farblosen Aussenkomponente noch eine Inversion zum status *albocordatus* erfolgt (Thielke 1951). Es scheinen auch allgemein Formen mit farblosem Binnengewebe weniger stabil zu sein als solche mit grünem.

Zu den drei Punkten, die Hejnowicz in Bezug auf *Tradescantia fluminensis* anführt (S. 197), lässt sich bemerken:

1. Es besteht (in Uebereinstimmung mit Hejnowicz) tatsächlich am vegetativen Vegetationskegel von *Tradescantia fluminensis* var. *albostrata* in sehr frühen Entwicklungsstadien, nämlich von Anfang an, ein Nebeneinander von farblosen und grünen Gewebekomponenten. Ihre Verteilung entspricht dem status *albocinctotunicatus*.

2. Dass die Schliesszellen, die gleicher histogenetischer Herkunft sind, wie das albicate Mesophyll, trotzdem Chlorophyll führen, kann nur modifikativ bedingt sein, wie es von vielen anderen Chimären bekannt

ist (Thielke 1954, S. 57 u. 58). Schliesszellen sind entsprechend ihrer Herkunft aus Meristemoiden und auch nach ihrer Lage und Funktion so weitgehend von dem Mesophyll unterschieden, dass ihr Chlorophyllgehalt auch bei idiotypischer Zugehörigkeit zu „chlorophylldefektem“ Gewebe nicht verwundern darf. Ob sich bei *Juniperus sabina* var. *variegata* die Chlorophyllfreiheit der Schliesszellen auch fluoreszenzoptisch bestätigen lässt, bleibt wohl noch zu untersuchen. Die Annahme, die Zellen der Aussenkomponente bekämen aus topographischen Gründen idiotypisch andere Eigenschaften, aus „weiss“ würde „grün“, ist also nicht erforderlich.

3. Die Bildung von einheitlich grünen Trieben ist auch hier nur so zu verstehen, wie es Hejnowicz (S. 196 Absatz 2) erörtert. So wie beim *Cytisus Adami* der *Laburnum vulgare* „aus seiner Haut fahren“ kann, so kann auch bei *Tradescantia* die Innenkomponente dadurch an die Oberfläche kommen, dass die Zellen der Aussenkomponente auseinandergeschoben oder dass diese aus irgend einem Grunde geschädigt werden. Solche Schädigungen sind bei peripher liegenden Zellen natürlich eher zu erwarten, als bei solchen, die geschützt liegen. Das Auftreten von Rückschlagsästen ist einer der wichtigsten Beweise dafür, dass es sich um Chimären handelt, also um Pflanzen, die aus verschiedenen Gewebepartnern zusammengesetzt sind und sich gegebenenfalls auch wieder entmischen können. Die Annahme, dass die Abkömmlinge von indifferenten Zellen der Aussenkomponente topographisch, d. h. modifikativ im Mesophyll determiniert würden, kann in Bezug auf den Chlorophyllgehalt nicht zutreffen. Denn hier finden sich bei topographisch gleicher Situation einmal farblose und ein andermal grüne Zellen, ein Zeichen dafür, dass im ersten Fall die farblose Aussenkomponente, im zweiten Fall das grüne Corpus das Material geliefert hat. Der Blattrand entspricht — wie es für Periklinalchimären typisch ist — immer dem Aussenpartner. Die Unterschiede zwischen den beiden Partnern passen also in keiner Weise in den Rahmen eines bestimmten räumlichen Musters hinein. Abgesehen von den immer farblosen Blatträndern, verläuft die Streifung der Blatlamina z. B. in ihrer Lage zum Mittelnerven launisch und vollkommen willkürlich (Thielke 1954, Abb. 11, S. 40). Man vergleiche damit auch die Tatsache, dass das Vorhandensein von Chlorophyll in den Thyllen sich allein nach deren Herkunft richtet, denn die topographische Situation (Atemhöhle) ist immer die gleiche (Abb. 12, S. 41).

ZUSAMMENFASSUNG

1. Nach den Untersuchungen von Hejnowicz (1956) ist *Juniperus sabina* var. *variegata* eine Periklinalchimäre des status *albocinctus*. Durch perikline Teilungen in der äusseren Zellschicht am Scheitel gelangen Elemente der farblosen Aussenkomponente in das Corpus, das in Folge davon sektorial gegliedert wird. Durch diese besonderen Vorgänge ist hier das Stadium der haplochlamyden Periklinalchimäre mit dem einer Sektorialchimäre verbunden. Es kann deshalb zur Bildung von sektorial zusammengesetzten Blättern und Aesten kommen.

2. Bei *Tradescantia fluminensis* var. *albostrigata* handelt es sich um eine Periklinalchimäre des status *albocinctotunicatus*. Die periklinen Teilungen in der Oberhaut führen zu einer unterschiedlichen Stärke des Mantelgewebes, das hier die Stelle einer Tunica einnimmt und gegenüber dem Corpus stets unabhängig bestehen bleibt. Entsprechend dem Schema Abb. 2 kann die mittlere Mesophyllschicht eines Blattes innerhalb des immer farblosen Blattrandes sektorial zusammengesetzt sein. Die Sprossachse bleibt im Normalfall stets periklinal zusammengesetzt.

Pflanzenphysiologisches Institut
der Freien Universität Berlin

(Eingegangen 3.X.1956)

LITERATUR

- Buder J., 1928, Bau des phanerogamen Sprossvegetationspunktes und seine Bedeutung für die Chimärentheorie, Ber. Dtsch. Bot. Ges. 46: (20)–(21).
 Cross G. L., 1939, The structure and development of the apical meristem in the shoots of *Taxodium distichum*, Bull. Torrey Bot. Club 66: 431–452.
 Cross G. L., 1941, Some histogenetic features of the shoot of *Cryptomeria japonica*, Amer. Journ. Bot. 28: 573–582.
 Hejnowicz Z., 1956, O pierwszej chimery peryklinalnej wśród nagonasiennych. Acta Soc. Bot. Poloniae 25: 181–202.
 Thielke Ch., 1948, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und zur Physiologie panaschierter Blätter, Planta (Berl.) 36: 2–33.
 Thielke Ch., 1951, Ueber die Möglichkeiten der Periklinalchimärenbildung bei Gräsern, Planta (Berl.) 39: 402–430.
 Thielke Ch., 1954, Die histologische Struktur des Sprossvegetationskegels einiger Commelinaceen unter Berücksichtigung panaschierter Formen, Planta (Berl.) 44: 18–74.
 Wettstein F. v., 1937, Nachtrag zu C. Correns. Nichtmendelnde Vererbung. Handbuch der Vererbungslehre, Bd. II H, S. 40 ff. Berlin.