

PIGMENTTYPEN BEI PTERIDOPHYTA UND ANTHOPHYTA

VON

THEODOR LIPPMAA

I. ALLGEMEINER TEIL

TARTU 1926

Druck von C. Mattiesen, Dorpat.

Inhaltsverzeichnis.

Allgemeiner Teil.

	Seite
I. Einleitung	5
II. Fragestellung. Von ökologischem Standpunkte aus günstige und ungünstige Pigmentkombinationen	8
III. „Permanentgrüne“ Pflanzenarten	14
1. <i>Botrychium lunaria</i> -Typus	14
IV. Pigmentkombinationen bei anthocyaninführen- den Pflanzen	15
1. Permanentroter Typus	15
A. <i>Corylus avellana purpurea</i> -Subtypus	15
B. <i>Begonia</i> -Subtypus	16
C. <i>Orobanche hederæ</i> -Subtypus	17
D. <i>Saxifraga tridactylites</i> -Subtypus	17
2. <i>Populus tremula</i> -Typus	19
3. <i>Anemone nemorosa</i> -Typus	25
4. <i>Obione pedunculata</i> -Typus	28
5. Pigmentkombinationen A [(1)11] und A [(1)1(1)]	30
6. Pigmentkombination A [(1)(1)1]	31
7. <i>Betula verrucosa</i> -Typus	32
8. <i>Fagus silvatica</i> -Typus	34
9. <i>Convallaria majalis</i> -Typus	34
10. <i>Primula officinalis</i> -Typus	35
11. <i>Rhododendron dahuricum</i> -Typus	37
12. <i>Ilex aquifolium</i> -Typus	38
13. <i>Ledum palustre</i> -Typus	39
14. <i>Sedum acre</i> -Typus	40
15. <i>Dryas octopetala</i> -Typus	41
V. Pigmentkombinationen bei den Hämatokaro- tinoide führenden Pflanzen	41
VI. Doppelte Pigmentkombinationen	46
1. <i>Pinus silvestris</i> -Typus	47
VII. Pigmentkombinationen, die bei den Niederblät- tern beobachtet worden sind	49
VIII. Theoretisch unmögliche Pigmentkombinationen	53
IX. Die herbstliche Anthocyaninbildung und ihre Gründe	56
X. Das phytochromatische Spektrum	64
XI. Zusammenfassung	68

I. Einleitung.

Die prachtvolle Herbstfärbung vieler Pflanzen Mitteleuropas und Nordamerikas hat oft zu Bewunderung und Begeisterung Anlass gegeben, und auch Fachmänner haben sich mehrmals dieser ebenso schönen wie augenfälligen Erscheinung zugewandt. Besonders ältere Autoren, wie Macaire-Princep, H. v. Mohl, Wigand, Treviranus, Wiesner, Kraus, Mer, Sorby, Noll, Overton u. a., suchten der Lösung des Rätsels der Herbstanthocyaninbildung näher zu kommen, und nach ihnen haben Linsbauer, Buscalioni u. Pollacci, Gertz, Miyoshi, Combes und andere Forscher zahlreiche Beobachtungen über die Herbstfärbung veröffentlicht.

Obwohl ein ganzes Jahrhundert seit dem Erscheinen der Arbeit von Macaire-Princep verstrichen ist und die Forschungstätigkeit auf dem Gebiete der roten Zellsaftpigmente im Laufe dieser Zeit eifrig weitergeführt worden ist, sind die Gründe der herbstlichen Anthocyaninbildung dennoch bis heute unbekannt geblieben.

Schöne Schilderungen der herbstlichen Verfärbung haben Kerner von Marilaun und Overton gegeben. So schreibt Overton¹⁾: „Gerade im Ober-Engadin (Alpen), wo ich mich während einiger Wochen aufhielt, erreicht die herbstliche Färbung eine Pracht, welche weder Worte zu schildern noch Pinsel zu malen vermögen. Namentlich die Abhänge auf der linken (S O) Seite des Tales werden auf weite Strecken hin fast ununterbrochen in den verschiedensten Nuancen von Rot gefärbt. Die Färbung rührt hauptsächlich von *Vaccinium myrtillus* und *Vaccinium uliginosum* her; hier und da trifft man aber Rasen von *Arctostaphylos alpina*, welche von weit her sich durch das viel intensivere leuchtende Rot kenntlich machen. An den unteren Parteen der Abhänge spielen auch *Epilobium spicatum* (an-

1) Overton, E., Jahrb. f. wiss. Bot., 1899, p. 172.

gustifolium) und *Geranium*-Arten eine nicht unbedeutende Rolle bei der Rotfärbung. In geringerem Grade sind übrigens eine ganze Reihe von Pflanzen, namentlich *Compositen* und *Rosaceen* (*Cotoneaster*; *Potentilla*-Arten etc.), an dem ganzen Effekt beteiligt.“

Noch viel auffälliger ist die Herbstfärbung bei den Baumgewächsen. In der Taiga im Altai sind die lichten *Larix sibirica*-Wälder im Herbst prachtvoll gefärbt. Die sommergrünen *Larix*-Nadeln haben eine eigenartige orangegelbe Färbung angenommen, und weite Strecken sind von den gelben Baumriesen bedeckt. Unter ihnen stehen die gelbe bis goldgelbe Blätter tragenden *Caragana*- und *Betula*-Arten, während *Cornus sibirica*, *Spiraea*-Arten, *Cotoneaster nigra* und insbesondere *Prunus padus* rote, karminrote oder violettrote Blätter aufweisen. In höheren Regionen wird das Bild oft noch bunter: einerseits erscheinen hier die dunkelgrünen, fast schwarzen *Pinus cembra*, andererseits sind oft karminrote *Sorbus aucuparia*-Exemplare eingestreut. Oberhalb der Baumgrenze besitzt *Berberis sibirica* (die hier übrigens mehr ausnahmsweise auftritt, denn sie bewohnt die Südabhänge der *Pinus silvestris*-Region) prachtvolles purpurrotes Laub, jedoch sind hier *Salix*-Arten und *Betula nana* und *humilis* massgebend. Während die *Salix*-Arten gelbe Blätter besitzen, sind die *Betula*-Blätter mehr oder weniger rötlich gefärbt, und daher kommt es, dass die oberen Teile der Bergketten golden erscheinen und sich von der nach unten zu folgenden schwarzen *Pinus cembra*-Taiga scharf abheben.

Wodurch diese schöne Färbung dem Naturforscher besonders merkwürdig erscheint, ist die Tatsache, dass diese Farbenpracht anscheinend nutzlos für die Pflanze ist, denn die schönen purpurroten Blätter lösen sich ebenso bald wie die gelben anthocyaninfreien von der Pflanze, um oft schon binnen einiger Tage der Verwesung zu verfallen. Wozu die Anthocyaninbildung im Herbstblatt? Ohne Zweifel haben sich zahlreiche Pigmentforscher diese Frage zu wiederholten Malen gestellt, und die Unmöglichkeit für die Herbstfärbung eine Erklärung zu finden hat wohl dazu den Anlass gegeben, dass man sich genötigt sah, von den ökologischen Hypothesen von Pick, Kerner, Stahl, Buscalioni u. Pollacci u. anderen zu den rein physiologischen (Palladin, Noack) überzugehen. Während meines Aufenthaltes im Nord-Altai (Tschernal, Askat, Kara-Kol) in den

Jahren 1918—1921 war ich durch verschiedene Beobachtungen zur Überzeugung gelangt, dass dem roten Zellsaftpigment eine ökologische Funktion zukommt, und zwar als Schutzmittel gegen übermässige Insolation. Ich war mir klar bewusst, dass die Herbstfärbung mit einer derartigen Funktion im Widerspruch steht, denn es hat anscheinend keinen Zweck, die abfallenden Blätter mit einer Schutzvorrichtung auszurüsten. Deshalb schien mir eine ähnere Untersuchung der Herbstfärbung für die Entscheidung der Frage von besonderer Wichtigkeit. Die Fragen, die ich mir hierbei stellte und die für die ganze weitere Untersuchung grundlegend sind, waren folgende:

1) Gibt es Pflanzen, bei denen das rote Zellsaftpigment ausschliesslich im absterbenden Laube auftritt?

2) Bilden alle Pflanzen, deren junge Blätter roten Zellsaft führen, rote Herbstblätter?

In der umfangreichen Anthocyan-Literatur würde man vergeblich nach einer Beantwortung dieser Fragen suchen, denn systematisch durchgeführte Beobachtungen über eine Änderung des Pigmentgehaltes während der Vegetationsperiode fehlen.

Die ersten derartigen Beobachtungen stellte ich an *Rhododendron dahuricum*, *Bergenia cordifolia* und einigen anderen Pflanzen im Nord-Altai in den Jahren 1918—1921 an. Meine Ausrüstung war jedoch mangelhaft. Auch war die politische Lage im höchsten Grade unsicher und verwirrt. Immerhin konnte ich im Altai allmählich ca 30 Arten in den Kreis meiner Beobachtungen ziehen.

Meinen tiefsten Dank spreche ich meinem Freunde, dem Künstler G. Gurkin-Tschoros aus, der mir das Wohlwollen der Eingeborenen („Altai Kischi“) sicherte und meine Arbeit auch sonst unterstützte.

Vom Frühling 1922 bis zum Winter 1925 wurden diese Untersuchungen in Estland fortgesetzt. Die Beobachtungen wurden teils im Botanischen Garten zu Tartu, zum Teil aber in Nord-Estland (Tooma, Vägeva, Kunda), SO-Estland (Petersimaa), auf den Inseln Saaremaa (Ösel), Hiiumaa (Dagö) und Muhu (Moon) und in der Umgebung von Tartu ausgeführt. Allmählich dehnte ich meine Studien auf weit über 250 Pflanzenarten aus.

Diese Untersuchungen ergaben einerseits eine ganze Reihe von möglichen Erscheinungsarten im zeitlichen Auftreten der

roten Pigmente in der Pflanze, die ich Pigmentkombinationen nenne. Andererseits stellte es sich heraus, dass mehrere mathematisch wohl mögliche, aber vom Standpunkte der Schutzhypothese ungünstige (nutzlose) Kombinationen überhaupt nicht zu finden sind. So werfen die gefundenen Pigmenttypen (Kombinationen) helles Licht auf die Gründe der herbstlichen Anthocyaninbildungen. Es dürften diese in der vorliegenden Arbeit in der Hauptsache geklärt sein, so dass wir dem prachtvollen Herbstbilde nicht mehr so hilflos gegenüberstehen wie bisher.¹⁾

II. Fragestellung. Von ökologischem Standpunkte aus günstige und ungünstige Pigmentkombinationen.

Den ersten Versuch, die Pflanzen nach dem zeitlichen Auftreten des roten Zellsaftes zu gruppieren, finden wir bei Hassak (1886) und Engelmann (1887). Unter den ca 50 Phanerogamen, die Engelmann untersuchte, unterscheidet er zwei Gruppen. Über diese schreibt er²⁾: „Zur ersten (Gruppe) gehören die Pflanzen, deren Laubblätter während der ganzen oder nahezu der ganzen Vegetationsperiode normalerweise bunt sind, zur zweiten die, welche nur vorübergehend, im Anfang ihrer Entwicklung bunte Färbung zeigen. An diese schliessen sich dann noch Formen an, bei welchen eine Rötung nur unter Einfluss anhaltender stärkerer Beleuchtung auf der dem Licht zugewandten Blattfläche stattfindet“. Also unterscheidet Engelmann nur Formen, die während der ganzen Vegetationsperiode anthocyaninführend auftreten (*Vriesia splendens*, *Nidularium Inno-centii*, *Tradescantia zebrina* u. a.) und solche, die nur unter gewissen Umständen rotfarbig sind (*Quercus pedunculata*, *Ampelopsis hederacea*, *Ilex aquifolium* u. a.).

In der schönen Anthocyanmonographie von Gertz unterscheidet letzterer ebenfalls nur zwischen „permanent rubescentia blad“ und „periodisk anthocyanförande blad“, wobei in die erste

1) Prinz Maximilian zu Wied, Eine Frage an die Herren Botaniker über die Ursachen der schönen Herbstfärbung der Baumvegetation im nördlichen Amerika, Arch. Natg. Berlin, 1863, XXIX, pp. 261—266. Der Aufsatz ist mir leider nur aus einem Referat bekannt.

2) Engelmann, Th., Die Farben bunter Laubblätter und ihre Bedeutung für die Zerlegung der Kohlensäure im Lichte, Botan. Zeitung, 45. Jahrg., 1887, p. 427.

Gruppe Pflanzen gestellt werden, deren Blätter von Aussenbedingungen ziemlich unabhängig konstant rot sind, zur zweiten aber solche, die im Frühjahr, Herbst oder Winter rot gefärbt sind¹⁾.

In dem neuesten Anthocyanin-Buch von M. Wheldale Onslow werden ebenfalls permanentrote Formen beschrieben und solche, bei welchen Anthocyanin in den Blättern zu bestimmter Jahreszeit auftritt. Über diese schreibt M. Wheldale Onslow: "It is interesting to note how in some species one finds both reddening of young leaves and autumnal colouring, whereas in others this is not the case. There are, in fact, four possibilities: (a) Both anthocyanin in young leaves and autumnal reddening. Species of *Acer*, *Rosa*, *Crataegus* and *Rubus*. (b) Anthocyanin in young leaves but no autumnal reddening. *Corylus avellana*, *Juglans regia*, *Fraxinus excelsior* and *Quercus robur*. (c) No anthocyanin in young leaves but some autumnal reddening. *Aesculus hippocastanum*. This is a much rarer combination than (a) or (b). (d) No anthocyanin in either young or old leaves. *Fagus sylvatica*".

Allerdings sind die Beispiele, die für (c) und (d) gegeben werden, nicht zutreffend, denn sowohl *Aesculus hippocastanum* wie *Fagus sylvatica* führen oft in den jungen Blättern Anthocyanin, jedoch wichtig ist die Unterscheidung dieser vier Möglichkeiten.

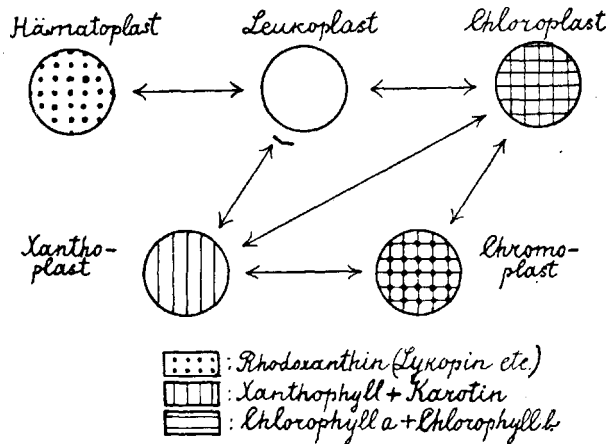
Beobachtungen lehrten mich, dass verschiedene Organe einer und derselben Pflanze sich sehr verschieden verhalten können, also dass zum Beispiel bei einer Pflanze der Stengel in bestimmten Teilen permanentrot auftritt, in den anderen Stengelteilen aber nur in deren Jugendstadien Anthocyanin führt, dass, falls die Niederblätter permanentrot sind, die Laubblätter auch nur im Frühling oder aber im Frühling und Herbst Anthocyanin bilden oder sogar anthocyaninfrei sind. Es fragt sich deshalb, welches Organ für die Untersuchung am zweckmässigsten wäre, um die erhaltenen Typen für die Charakterisierung einer natürlichen Pflanzenassoziation verwenden zu können. Soviel aus den vorliegenden Beobachtungen zu ersehen ist, wiederholen sich dieselben Pigmentkombinationen bei der Blattspreite, dem Blattstiel, Niederblatt und Stengel, so dass es für die

1) Gertz, O., Studier öfver Anthocyan, Lund, 1906, p. LII.

Feststellung der überhaupt möglichen Pigmentkombinationen so gut wie belanglos wäre, welches von diesen Organen man wählt. Jedoch ist die Blattspreite empfindlicher, es treten hier feinere Nuancen schärfer hervor, weshalb das Pigmentsystem der Spreite die Aussenbedingungen, unter welchen sie auftritt, am besten widerspiegelt. Beim Blattstiel, Stengel und dem Niederblatt ist der Fall sehr verbreitet, dass sich ihr Pigmentgehalt während der Vegetationsperiode nur sehr wenig ändert, dagegen finden wir bei der Spreite der Laubblätter eine viel grössere Mannigfaltigkeit. — Diese Erwägungen zwingen mich, bei der Aufstellung der weiter folgenden Pigmentkombinationen die Blattspreite als Organ zu betrachten, welches hierbei der Untersuchung unterliegt. Da, wo die Assimilationsfunktion anderen Organen zukommt (z. B. *Equisetum*-Arten etc.), werden diese beobachtet.

Es sind beim Auftreten sowohl von Anthocyaninen wie Hämatokarotinoiden¹⁾ in einem gewissen Organ zu einer bestimmten Zeit drei Möglichkeiten vorhanden:

1) In einer früheren Arbeit („Das Rhodoxanthin“, Schrift. d. Naturforscherges. bei d. Univ. Tartu, Bd. 24) habe ich die Karotinoide in zwei biologische Gruppen eingeteilt: die Xanthokarotinoide und die Hämatokarotinoide. Zur ersteren gehören die Chlorophyllbegleiter — Xanthophyll und Karotin, zur letzteren die Karotinoide Rhodoxanthin, Lycopin, Buxin und



andere, die die Farbe der Chromoplasten bedingen. Die Funktion der Hämatokarotinoide in den vegetativen Organen der Pflanze ist vermutlich dieselbe wie die der Anthocyanine, denn letztere werden bei vielen Pflanzen durch die Hämatokarotinoide ersetzt.

1) Das Organ ist rein grün (vor dem Absterben gelb) gefärbt, auch bei Verletzungen etc. bilden sich keine roten Pigmente. Bezeichnung: 0.

2) Das Organ führt Anthocyanin oder Hämatokarotinoid. Bezeichnung: 1.

3) Das Organ ist anthocyanin- und hämatokarotinoidfrei, jedoch ist das latente Vermögen das rote Pigment zu bilden vorhanden, was daraus folgt, dass dieses Organ zu derselben Zeit durch Verletzungen, Zuckerkulturen, intensive Insolation etc. zur Pigmentbildung veranlasst werden kann. Bezeichnung: (1).

Da weiter beim Verfolgen der Veränderungen, die im Pigmentsystem des Blattes stattfinden, das Jugendstadium (bis zur Erreichung der definitiven Grösse), das ausgewachsene Blatt und das absterbende Blatt in Betracht gezogen werden müssen, so ergeben sich folgende Kombinationen:

[111]	[110]	[100]	[001]	[011]	[010]	[101]
[000]	[00(1)]	[0(1)(1)]	[(1)(1)0]	[(1)00]	[(1)0(1)]	[0(1)0]
[(1)(1)(1)]	[(1)(1)1]	[(1)11]	[11(1)]	[1(1)(1)]	[1(1)1]	[(1)1(1)]
	[10(1)]	[1(1)0]	[01(1)]	[0(1)1]	[(1)10]	[(1)01]

Es entsteht zunächst die Frage, ob alle diese Kombinationen in der Natur tatsächlich zu finden sind.

Falls die Anthocyanine (Hämatokarotinoide) aus rein biochemischen Ursachen in der Pflanze auftreten, wären alle diese Kombinationen denkbar. Wenn den Pigmenten rein physiologische Aufgaben zukämen, könnte man basierend auf der Tat-

Die seit Schimper gebrauchte Einteilung der Plastiden in Chloro-, Leuko- und Chromoplasten habe ich erweitert, indem ich ausser den genannten noch Hämato- und Xanthoplasten unterscheide. Das beigefügte Schema zeigt deutlich die Beziehungen, die zwischen den diversen Plastidenarten bestehen.

Es seien hier die fünf Plastidenarten kurz charakterisiert:

Chloroplasten: enthalten Chlorophyll a und b, Xanthophyll und Karotin.

Leukoplasten: das Stroma enthält keine Pigmente.

Xanthoplasten: enthalten Karotin und Xanthophyll, ausserdem nicht selten geringe Mengen der grünen Pigmente.

Hämatoplasten: enthalten nur Hämatokarotinoid (e), z. B. Rhodoxanthin. Sie entstehen direkt aus Leukoplasten.

Chromoplasten (im engeren Sinne): enthalten geringe Mengen von Chlorophyll, Xanthophyll und Karotin, ausserdem irgendein Hämatokarotinoid (z. B. Rhodoxanthin, Lykopin etc.).

sache, dass die Pigmentkombination $[1(1)1]$ sehr verbreitet ist, erwarten, dass, falls $[1(1)0]$ vorkommt, auch $[0(1)1]$ existiert, und dass zum Beispiel $[(1)(1)1]$ ungefähr ebenso häufig ist wie $[1(1)(1)]$.

Vom Standpunkte einer Schutzhypothese könnte man aber ein ganz anderes Verhalten vermuten. Es müssten dann nur ganz bestimmte Kombinationen möglich sein, während viele überhaupt auszuschliessen wären. Auf den ersten Blick scheint es, dass alle Kombinationen, bei denen Anthocyanine oder Hämatokarotinoide in Herbstblättern auftreten, einer Schutzhypothese widersprechen. Jedoch bei genauerer Überlegung sehen wir, dass dem anders ist. Wenn eine Pflanze, zum Beispiel *Empetrum nigrum*, im hohen Norden oder als alpine Pflanze permanent rot auftritt und wenn bei dieser Pflanze in wärmerem Klima sich die rote Phase spaltet und sich eine grüne hineinschiebt, so ist dies vom ökologischen Standpunkte aus verständlich. Es entsteht aber so aus $[111]$ die Kombination $[1(1)1]$. Die herbstliche Anthocyaninbildung würde demnach nur bei solchen Pflanzen zu erwarten sein, die in ihren jungen Blättern stets oder unter gewissen Umständen Anthocyanin zu bilden vermögen; es würde im Herbst eine unnütze Wiederholung der nötigen Frühlingsfärbung eintreten, die dadurch hervorgerufen wäre, dass die klimatischen Bedingungen im Herbst und Frühjahr ähnlich sind und dass das Blatt das Vermögen zur Bildung der roten Pigmente bis zum Absterben beibehalten hat. Da jedoch nach dieser Vorstellung die Herbstfärbung ein rein automatischer der Pflanze unnützer Vorgang wäre, so könnte man erwarten, dass besonders in günstigeren Klimaten die Kombinationen $[1(1)0]$, $[100]$, $[(1)(1)0]$, $[(1)00]$ häufig auftreten.

Unter den oben erwähnten Kombinationen dürfte man also von ökologischem Standpunkte aus zwischen günstigen (A) und ungünstigen (unmöglichen) (B) unterscheiden können.

A					B			
$[111]$	$[000]$	$[(1)(1)(1))$	$[11(1)]$	$[(1)1(1)]$	$[001]$	$[101]$	$[(1)0(1)]$	$[01(1)]$
$[110]$	$[(1)(1)0]$	$[(1)(1)1]$	$[1(1)(1)]$	$[1(1)0]$	$[011]$	$[00(1)]$	$[0(1)0]$	$[0(1)1]$
$[100]$	$[(1)00]$	$[(1)11]$	$[1(1)1]$	$[(1)10]$	$[010]$	$[0(1)(1)]$	$[10(1)]$	$[(1)01]$

Das eben Mitgeteilte gilt für Pflanzen, die in ihren vegetativen Organen Anthocyanin bilden, jedoch bezieht sich alles hier Gesagte auch auf die chromoplastenbildenden Pflanzen, bei denen man ebenfalls die Gruppen A und B unterscheiden kann.

Um die Pflanzen, die Anthocyanin führen, von denen, die Chromoplasten bilden, zu unterscheiden, wird vor die Bezeichnung der Kombination noch entsprechend A oder C gesetzt, also z. B. A[111], C[000] usw. Wenn einer Pflanzenart die Fähigkeit sei es Anthocyanin, sei es Hämatokarotinoide¹⁾ zu bilden völlig abgeht, so verhalten sich ihre Blattspreiten wie [000]; wenn aber beide Pigmentarten enthalten sind, wird vor die Bezeichnung der Kombination A + C gesetzt. Die Albinos sind als $\bar{A}$ [000] resp. $\bar{C}$ [000] zu bezeichnen.

Die Mannigfaltigkeit wird noch dadurch vergrößert, dass die Blätter gewisser Pflanzen mehrere Vegetationsperioden überdauern und sich zu wiederholten Malen rot färben, dazwischen aber grün sind. Derartige Kombinationen sind durch A[1(1)1..1], C[(1)1(1)..0] etc. bezeichnet.

Was die Methode der Untersuchung anbetrifft, so wurden die Pflanzen grösstenteils an ihren natürlichen Standorten beobachtet, entsprechendes Material gesammelt und dieses im Laufe der 1—3 folgenden Tage im Laboratorium untersucht. Nur einige Pflanzen, hauptsächlich Bäume, beobachtete ich im Botanischen Garten (Tartu), jedoch wurden auch diese Beobachtungen grösstenteils an wildwachsenden Exemplaren kontrolliert. Das im speziellen Teil unter dem angeführten Beobachtungsmaterial Mitgeteilte ist ein abgekürztes Protokoll der entsprechenden mikroskopischen Beobachtungen. Untersucht wurde stets lebendes Pflanzenmaterial. Es wurden immer mehrere Exemplare für die Prüfung verwandt, und die Beobachtungen, wenn möglich, an Material verschiedener Provenienz kontrolliert. Die Schnitte wurden einfach im Wasser untersucht. Nur in einigen zweifelhaften Fällen bei geringer Farbstoffkonzentration wurde KNO₃-Lösung als Plasmolytikum benutzt. Es sei hervorgehoben, dass stets ausser den Querschnitten auch Flächenschnitte angefertigt wurden. Dies ist besonders bei Herbstblättern unerlässlich, da man sonst leicht zu irrümlichen Vorstellungen über die Pigmentlokalisation gelangt.

1) Lippmaa, Th., Das Rhodoxanthin, Schriften d. Naturforscher-Ges. bei d. Un. Tartu, Bd. 24, 1925, p. 78.

III. „Permanentgrüne“ Pflanzenarten.

1. *Botrychium lunaria*-Typus = [000].

Die Pflanzen, die sich wie [000] verhalten, sind dadurch charakterisiert, dass ihre Assimilationsorgane (Blätter, Trophophylle, Trophosporophylle etc.) nie roten Zellsaft oder rote Plastidenpigmente enthalten. Ihre Assimilationsorgane weisen gewöhnlich in den Jugendstadien eine etwas gelbgrüne Färbung auf, was durch geringen Chlorophyllgehalt bedingt ist. Bei mikroskopischer Untersuchung derartiger Pflanzen findet man in den gelblichgrünen bis fast gelben Blättern fast stets typische Xanthoplaste, ausserdem aber auch Chloroplaste. In einigen Fällen, so bei *Mercurialis perennis*, sind die jungen Blätter bläulich bis bläulichgrün gefärbt, was durch Indigogehalt der Pflanze bedingt ist. Die ausgewachsene Blattspreite ist stets chloroplastenreich und ebenso wie die ganze Pflanze vollständig frei von Hämatokarotinoiden und Anthocyaninen. Die absterbenden Blätter sind stets rein gelb gefärbt; oft können sie jedoch durch bald eintretende postmortale Veränderungen eine bräunliche Färbung annehmen. Die gelbe Färbung der absterbenden Blätter wird stets durch Xanthoplasten und gelbe Xanthokarotinoide enthaltende Öltropfen bedingt.

Nach den vorliegenden Beobachtungen verhalten sich wie beschrieben folgende Pflanzenarten:

- Ophioglossum vulgatum* L.
- Botrychium lunaria* (L.) Sw.
- Onoclea struthiopteris* (L.) Hoffm.
- Nephrodium spinulosum* (Sw.) Strepel.
- Nephrodium thelypteris* (L.) Desv.
- Asplenium ruta muraria* L.
- Athyrium filix femina* (L.) Roth.
- Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn.
- Polypodium vulgare* L.
- Woodsia ilvensis* (L.) R. Br. f. *rufidula* Aschers.
- Cystopteris fragilis* (L.) Bernh.
- Nephrodium cristatum* (L.) Mchx.
- Nephrodium dryopteris* (L.) Mchx.
- Nephrodium filix mas* (L.) Rich.
- Nephrodium phegopteris* (L.) Prantl.
- Asplenium trichomanes* L.

Lycopodium annotinum L.
Lycopodium clavatum L.
Lycopodium complanatum L.
Lycopodium inundatum L.
Lycopodium selago L.
Ginkgo biloba L.
Rhynchospora alba (L.) Vahl.
Herminium monorchis (L.) R. Br.
Mercurialis perennis L.
Samolus Valerandi L.

Nach Angaben von Gertz zu urteilen, dürften auch *Leucoium*, *Galanthus*, *Ornithogalum*, *Narcissus*, *Cucurbita*, *Cucumis* und *Bryonia* hierher gehören, denn bei diesen Gattungen fand der genannte Autor weder Anthocyanin noch vegetative Chromoplasten¹⁾. Also gehören zu dem *Botrychium lunaria*-Typus, soviel bekannt ist, die Vertreter der Familien: *Ophioglossaceae*, *Polypodiaceae*, *Lycopodiaceae*, *Ginkgoaceae*, *Cyperaceae*, *Liliaceae*, *Amoryllidaceae*, *Orchidaceae*, *Cucurbitaceae*, *Euphorbiaceae* und *Primulaceae*. — Das Dominieren uralter Pflanzenformen in der Gruppe [000] ist sehr augenfällig, während jüngere Familien nur durch einzelne Vertreter repräsentiert sind. — Viele Arten sind gegenwärtig Waldbewohner; jedoch sind auch Pflanzen freier Standorte ebenso vertreten.

IV. Pigmentkombinationen bei anthocyaninführenden Pflanzen.

1. Permanentroter Typus = A [111].

Die Pigmentkombination A [111] tritt bei sehr verschiedenen Pflanzen auf. Es lassen sich vier Subtypen unterscheiden: +A [111], aA [111], hA [111] und iA [111].

A. *Corylus avellana purpurea* Subtypus. Bez.: +A [111]. Bei vielen Kulturpflanzen kennt man besondere Varietäten, die durch Anthocyaninreichtum ausgezeichnet sind und gewöhnlich als Blutformen bezeichnet werden. Ich untersuchte derartige rot-

1) Gertz, O., „Studier“, p. XXIX. Gertz nennt ausserdem noch *Herniaria* und *Chrysosplenium*. Für letztgenannte Pflanze wies Gertz jedoch selbst nach, dass sie Anthocyanin bilden kann. Nach meinen Beobachtungen besitzt auch *Herniaria glabra* das Vermögen Anthocyanin zu bilden.

blättrige Varietäten von *Fagus silvatica*, *Acer platanoides* und *Corylus avellana*. Zahlreiche derartige Formen sind anatomisch schon früher von Treviranus, Morren, Hassak, Engelmann, Griffon, H. v. Mohl, Wigand, Molisch, Gertz und anderen untersucht worden. Es sollen hier bloss einige von Gertz in seiner Anthocyanmonographie beschriebene Formen genannt werden: *Yucca aloifolia* L. *rubra*, *Dracaena terminalis* Jaqu. var. *ferrea*, *Corylus avellana* L. var. *purpurea*, *Corylus tubulosa* Willd. var. *atropurpurea*, *Fagus silvatica* L. var. *atropurpurea*, *Ulmus stricta* Lindl. var. *purpurea*, *Beta vulgaris* L. var. *purpurea*, *Berberis vulgaris* L. var. *atropurpurea*, *Brassica oleracea* L., *Oxalis corniculata atropurpurea*, *Acer platanoides* L. var. *purpurea*, *Acer pseudoplatanus* L. var. *purpurea*. —

Über derartige rote Formen schreibt Wheldale Onslow: „The red-leaved varieties of green-leaved types are due to the production of anthocyanin, which is either absent from the type, or present to only a slight extent (red-leaved varieties of *Fagus*, *Berberis*, *Brassica* and *Prunus*“. — Ich kann dieser Meinung keineswegs beistimmen, denn bisher habe ich keinen Fall kennen gelernt, wo eine Pflanze, die sich normal wie [000] verhält, derartige rotblättrige Varietäten besässe. Auch besitzen die gewöhnlichen „grünen“ Formen aller der von Wheldale Onslow erwähnten Pflanzen das Vermögen zur Anthocyaninbildung. — Von ökologischem Standpunkte aus bieten diese Formen nur wenig Interesse, denn sie sind als Abnormitäten zu betrachten, die ja auch sonst bei kultivierten Pflanzenarten nicht selten auftreten und die sich von den normalen Formen nicht durch eine neuerworbene Eigenschaft unterscheiden, sondern bei denen das bereits vorhandene Vermögen zur Anthocyaninbildung eine enorme Steigerung erfahren hat.

B. *Begonia*-Subtypus. Bez.: aA [111]. Es sind hierher Pflanzen gestellt, die auch bei reichlicher Wasserzufuhr konstant anthocyaninführend auftreten, indem die ganze Blattspreite oder aber nur gewisse Teile derselben (gew. die Unterseite) eine Rotfärbung aufweisen. Hierher gehören viele Pflanzen mit vollständig roten oder panachierten Blättern aus tropischen Regenwäldern, die besonders von Hassak und Stahl näher untersucht worden sind. Diesen Pflanzen schliessen sich viele Wasserpflanzen mit roter Blattunterseite an (z. B. *Euryale ferox*, *Victoria regia*, *Nymphaea*-Arten etc.). Viele Araceen, Piperaceen,

Maranthaceen, Begoniaceen u. a. verhalten sich so. Nähere Angaben über diese Pflanzen sind bei Wheldale Onslow¹⁾ zu finden. Es ist von Interesse, das gerade unter diesen Pflanzen sich diejenigen Arten befinden, bei denen man den seltenen Fall beobachtete, wo der rote Zellsaft nicht, wie gewöhnlich, in den peripheren Zellschichten der Lamina auftritt, sondern in den zentralen, und zwar gewöhnlich in der Zellschicht gleich unter den Palissadenzellen. Eine solche Lokalisation des Pigmentes konstatierte Engelmann²⁾ bei *Higginsia refulgens*, *Sinningia purpurea*, *Gesneria Donkarii*, *Ardisia demissa*, *Pellionia Daveaunana*. Diese abweichende Pigmentlokalisation scheint mit besonderen Aufgaben, die hier dem roten Zellsaft zukommen (Stal), im Zusammenhang zu stehen.

C. *Orobanche Hederae*-Subtypus. Bez. hA [111]. Hierher gehören heterotrophe Pflanzen (Saprophyten und Parasiten) mit reduzierten oder fehlenden Assimilationsorganen, bei denen das gesamte oberirdische System durch roten oder violetten Zellsaft mehr oder minder intensiv gefärbt ist. Das Pigment ist hier gewöhnlich in den peripheren Zellschichten lokalisiert. Ich habe *Orobanche hederae* Duby näher untersucht und im speziellen Teil dieser Untersuchung beschrieben. Einige saprophytische Gentianaceen und Burmanniaceen, die hierher gehören (*Voyria tenella*, *Burmannia setacea*, *Apteria setacea*), hat Johow³⁾ näher untersucht und auch abgebildet.

D. *Saxifraga tridactylites*-Subtypus. Bez.: iA [111]. Hierher gehören Pflanzenarten, welche als A [111] auftreten, jedoch unter anderen Aussenbedingungen auch als A [1(1)1], A [1(1)(1)] oder A [(1)(1)(1)] beobachtet werden. Durch extreme Lebensbedingungen ist bei ihnen das für die günstige Jahreszeit bezeichnende grüne Stadium ausgefallen und die Frühlingsfärbung wird bis zum Absterben der Blätter beibehalten.

Hierher gehören oft Landformen von Wasser- und Sumpfpflanzen, z. B. *Tillea aquatica* L., *Peplis portula* L. Viele Halophyte können als diesem Typus angehörig auftreten: *Atriplex hastatum* L. *salinum* Wallr., *Salicornia herbacea* L. Als iA [111] treten oft Alvar-Pflanzen auf. Ein derartiges Verhalten beobachtete ich bei vielen Arten auf den Inseln Hiiumaa und Saaremaa, und

1) Wheldale Onslow, M., The Anthocyanin Pigments of Plants, pp. 22, 23.

2) Engelmann, l. c. p. 431.

3) Johow, Fr., Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 16, 1885, p. 413.

schon früher sind solche Fälle von Gertz beschrieben worden. Pflanzen, über die Beobachtungen vorliegen, wären folgende: *Epipactis rubiginosa* (Crtz.) Gaud., *Rumex acetosella* L. *angustifolius* Koch., *Polygonum convolvulus* L., *Hutchinsia petraea* (L.) R. Br., *Braya supina* (L.) Koch., *Saxifraga tridactylites* L., *Geranium robertianum* L., *Calamintha acinos* (L.) Clairv., *Plantago tenuiflora* W. Kit., *Campanula rotundifolia* L., *Campanula persicifolia* L. Endlich ist dieser Typus bei Polarpflanzen nicht selten, wie dies aus den Beobachtungen von Th. Wulff auf Spitzbergen folgt. So treten dort z. B. *Salix polaris* Wg., *Oxyria digyna* (L.) Huds., *Cardamine bellidifolia* L., *Saxifraga flagellaris* Willd. oft als ia (111) auf. Gertz fand dasselbe Verhalten bei vielen alpinen Pflanzen.

Anthocyaninlokalisation beim *Saxifraga tridactylites*-Subtypus.

Untersuchte Pflanzenart ¹⁾	Anthocyanin ²⁾ in					
	jungen Blättern		erwachs. Blättern		absterb. Blättern	
	Epid.	Mesoph.	Epid.	Mesoph.	Epid.	Mesoph.
<i>Epipactis rubiginosa</i> (Crtz.) Gaud. . .	+	—	+	—	+	—
(<i>Salix polaris</i> Wg.)			—	+		
<i>Rumex acetosella</i> L. <i>angustifolius</i> Koch.	+	+	+	+	+	+
(<i>Oxyria digyna</i> (L.) Huds.)			+	+		
<i>Polygonum convolvulus</i> L.	+	+	+	+	+	+
<i>Atriplex hastatum</i> L. <i>salinum</i> Wallr. . .	+	+	+	+	+	+
<i>Salicornia herbacea</i> L.	+	+	+	+		
(<i>Cardamine bellidifolia</i> L.)			—	+		
<i>Hutchinsia petraea</i> (L.) R. Br.	—	+	—	+	—	+
(<i>Braya supina</i> (L.) Koch)	+	+	+	—		
(<i>Saxifraga flagellaris</i> Willd.)			+	—		
<i>Saxifraga tridactylites</i> L.	+	(+)	+	(+)	+	(+)
<i>Geranium robertianum</i> L.	+	+	+	+	+	+
<i>Calamintha acinos</i> (L.) Clairv. . . .	+	—	+	—	+	—
(<i>Plantago tenuiflora</i> W. Kit.)			+	—		
<i>Campanula rotundifolia</i> L.			—	+	—	+
<i>Campanula persicifolia</i> L.			—	+	—	+

1) In dieser und den folgenden Tabellen sind die Namen der von anderen Autoren untersuchten Arten in Klammern gesetzt.

2) Erklärung der Bezeichnungen: + „reichlich“, (+) „spärlich, fehlt zuweilen“, — „nicht vorhanden“.

2. *Populus tremula*-Typus = A [1(1)1].

Pflanzen, bei denen diese Pigmentkombination auftritt, zeigen folgendes Verhalten: Ihre jungen Blätter führen reichlich Anthocyanin und sind braunrot bis braun gefärbt, denn die rote bis violette Anthocyaninfärbung summiert sich mit der grünen des Chlorophylls. Oft ist bei derartigen jungen Blättern nur die Blattunterseite belichtet, und in solchen Fällen pflegt hier der Hauptsitz des roten Pigmentes zu sein, auch sind die apikalen Teile der Spreite und der Blattrand besonders bevorzugt. Einzelheiten über die Lokalisation des Pigmentes finden sich im speziellen Teil. — Oft, noch bevor die Blätter ihr Wachstum abschliessen, verschwindet die Rotfärbung vollständig, oder aber sie bleibt auf einen sehr schmalen Streifen am Blattrande beschränkt. — In den grünen Blättern derartiger Pflanzen kann Anthocyanin leicht durch mechanische Verletzungen hervorgerufen werden, wie dies Beobachtungen an zufällig verletzten Pflanzen lehren. — Ein prachtvolles Bild bieten Pflanzen dieser Pigmentkombination im Herbst. Alle Nuancen von Zinnoberrot bis Karminrot und Blauviolett sind vertreten. Die Färbung tritt bei Pflanzen unserer Breiten vorherrschend auf der Blattoberseite auf, der gewöhnlich horizontalen Lage der ausgewachsenen Spreiten wegen. Dass jedoch auch die Blattunterseite Anthocyanin bilden kann, beweisen Blätter, die irgendwie in inverse Lage gebracht worden sind; bei diesen wird gerade die Blattunterseite am intensivsten rot. Es ist hier sehr oft deutlich zu sehen, dass die Anthocyaninbildung von Lichtwirkung abhängig ist. Es ist mir gegenwärtig kein Vertreter des *Populus tremula*-Typus bekannt, bei dem ein anderes Verhalten zu bemerken wäre. Dass die Herbstfärbung viel mehr auffällt als die Frühlingsfärbung, rührt daher, dass erstens die Herbstblätter viel grösser sind und die gefärbte Fläche also beträchtlicher; andererseits aber ist diese Erscheinung auch dadurch bedingt, dass die rote Färbung sich jetzt nicht mehr mit Chlorophyll, sondern mit den gelben Xanthokarotinoiden summiert und deshalb noch leuchtender wird.

Bei vielen überwinternd-einjährigen, zweijährigen und mehrjährigen Pflanzen treten gewisse Komplikationen auf. Ihre Blätter entwickeln sich im Laufe der günstigen Jahreszeit und können während dieser anthocyaninfrei sein. Im Herbst bilden diese Blätter oft reichlich Anthocyanin, die Spreiten färben sich ge-

wöhnlich dunkelbraunrot oder fast schwarz, da sie reichlich sowohl Anthocyanin wie Chlorophyll enthalten. Im Frühling funktionieren diese Blätter oft nur kurze Zeit, ohne überhaupt zu ergrünen; zuletzt wird das Chlorophyll abgebaut und es entstehen intensiv rot gefärbte absterbende Blätter. Andere Blätter dagegen, deren Wachstum durch die Winterkälte gehemmt wurde, können im Frühjahr ihren Anthocyaningehalt anfangs sogar vermehren, werden dann aber grün, um sich im Herbst abermals zu röten. Diese Pflanzen verhalten sich also wie A [1(1)1] + A [1(1)1]. Da ihre Blätter jedoch nie über 1 Jahr leben und da sie ja ebenfalls durch Anthocyaninbildung in den jungen und absterbenden Blättern charakterisiert sind, so habe ich auch derartige Pflanzen der Pigmentkombination A [1(1)1] zugezählt. Bei *Potentilla anserina* L. beobachtete ich sogar A [(1)(1)1] + A [1(1)1]. A [1(1)1] + A[1(1)1] wurde beobachtet bei *Rumex acetosella* L., *Coronaria flos cuculi* (L.) A. Br., *Alliaria alliaria* (L.) Huth., *Erysimum hieraciifolium* L. *virgatum* Roth., *Saxifraga granulata* L., *Fragaria vesca* L., *Fragaria viridis* Duchesne, *Potentilla argentea* L., *Geum rivale* L., *Filipendula hexapetala* Gilib., *Hypericum perforatum* L., *Androsace septentrionalis* L., *Anthemis tinctoria* L., *Achillea millefolium* L.

In der folgenden Tabelle (S. 21) werden Angaben über Anthocyaninlokalisierung bei den Pflanzen gegeben, die, nach meinen Beobachtungen oder nach den vorliegenden Angaben anderer Autoren zu urteilen, sich wie A [1(1)1] verhalten. Was diese letzteren Angaben betrifft, so war es mir oft unmöglich zu entscheiden, ob es sich tatsächlich um A [1(1)1] handelt, oder aber ob A [1(1)(1)] oder auch eine andere Pigmentkombination vorliegt. Die Namen der von mir nicht untersuchten Pflanzen sind eingeklammert.

Ausser bei den in der Tabelle aufgeführten Pflanzen beobachtete ich das Auftreten der Pigmentkombination A [1(1)1] noch bei folgenden Arten in Zentralasien (Tschernomir und Kara-Kol, Altai): *Berberis sibirica* Pall., *Spiraea trilobata* L., *Cotoneaster nigra* Wahlenb., *Crataegus sanguinea* Pall., *Potentilla tanacetifolia* Willd., *Potentilla flagellaris* Willd., *Geum strictum* Ait., *Sanguisorba officinalis* L., *Euphorbia alpina* C. A. Mey., *Euphorbia altaica* C. A. Mey., *Euphorbia esula* L., *Circaea alpina* L., *Cornus sibirica* Lodd., *Lonicera hispida* Pall., *Inula salicina* L. Die Pigmentlokalisierung in den Frühlings- und Herbstblättern dieser Arten ist grösstenteils unbekannt.

Anthocyaninlokalisierung beim *Populus tremula*- Typus A [1(1)1].

Untersuchte Pflanzenart	Anthocyaninlokalisierung in					
	jungen Blättern		erwachs. Blättern		absterb. Blättern	
	Epid.	Mesoph.	Epid.	Mesoph.	Epid.	Mesoph.
<i>Eriophorum polystachium</i> L.	—	+	—	—	(+)	(+)
(<i>Solenosterigma bicolor</i>)	—	+	—	—	—	+
<i>Populus tremula</i> L.	—	+	—	—	—	+
(<i>Salix hastata</i> L.)	—	+	—	—	—	+
<i>Betula nana</i> L.	(+)	+	—	(+)	—	+
(<i>Quercus rubra</i> L.)	(+)	—	—	—	—	+
<i>Rumex acetosa</i> L. <i>pratensis</i> M. u. K. .	+	+	—	—	+	+
<i>Rumex acetosella</i> L.	+	+	—	—	+	+
<i>Rumex aquaticus</i> L.	—	—	—	—	+	+
(<i>Rumex domesticus</i> Hartm.)	+	(+)	—	—	+	+
<i>Polygonum convolvulus</i> L.	(+)	+	—	—	+	+
<i>Polygonum hydropiper</i> L.	+	+	—	—	+	+
<i>Atriplex hastatum</i> L. <i>salinum</i> Wallr.	+	+	—	—	+	+
<i>Coronaria flos cuculi</i> (L.) A. Br. . .	+	—	—	—	+	(+)
(<i>Paeonia officinalis</i> L.)	+	(+)	—	—	—	+
<i>Aquilegia vulgaris</i> L.	—	+	—	—	—	+
<i>Anemone silvestris</i> L.	+	—	—	—	—	+
(<i>Thalictrum aquilegifolium</i> L.)	—	+	—	—	—	+
<i>Berberis vulgaris</i> L.	(+)	+	—	—	—	+
(<i>Epimedium alpinum</i> L.)	—	+	—	—	—	+
<i>Alliaria alliaria</i> (L.) Huth.	—	+	—	—	—	+
<i>Erysimum hieracifolium</i> L. <i>virgatum</i> Roth.	—	+	—	—	—	+
<i>Saxifraga granulata</i> L.	+	(+)	—	—	+	(+)
(<i>Jamesia americana</i> Torr. u. Gray.)	+	—	—	—	—	+
(<i>Itea virginica</i> L.)	—	+	—	—	—	+
(<i>Liquidambar styraciflua</i> L.)	—	+	—	—	—	+
(<i>Spiraea sorbifolia</i> L.)	+	+	—	—	+	+
<i>Cotoneaster integerrima</i> Medicus. . .	—	+	—	—	—	+
<i>Pirus aucuparia</i> (L.) Gaertn. . . .	+	+	—	—	—	+
(<i>Photinia serrulata</i> Lindl.)	—	+	—	—	—	+
(<i>Amelanchier spicata</i> C. Koch.) . . .	—	+	—	—	—	+
<i>Rubus chamaemorus</i> L.	+	(+)	(+)	(+)	+	+
<i>Rubus saxatilis</i> L.	+	(+)	—	—	(+)	+
<i>Fragaria vesca</i> L.	+	(+)	(+)	(+)	+	+
<i>Fragaria viridis</i> Duchesne	+	(+)	(+)	(+)	+	+

1) Anthocyanin findet sich hier gebunden an Zellwandungen.

2) Anthocyanin führen hier einzellige Haare, die die Blattspreite bedecken.

Untersuchte Pflanzenart	Anthocyaninlokalisierung in					
	jungen Blättern		erwachsenen Blättern		absterben. Blättern	
	Epid.	Mesoph.	Epid.	Mesoph.	Epid.	Mesoph.
<i>Comarum palustre</i> L.	+	—	—	—	+	+
<i>Potentilla anserina</i> L.	+	(+)	—	—	(+)	+
<i>Potentilla argentea</i> L.	+	+	—	—	+	+
<i>Potentilla silvestris</i> Neck.	+	+	—	—	(+)	+
<i>Geum rivale</i> L.	(+)	+	—	—	(+)	+
<i>Filipendula hexapetala</i> Gilib.	+	—	—	—	+	+
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	+	—	—	—	+	+
<i>Alchemilla vulgaris</i> L. <i>pastoralis</i> Bus.	+	(+)	—	—	+	+
<i>Alchemilla vulgaris</i> L. <i>pubescens</i> Bus.	+	(+)	—	—	+	+
<i>Rosa Andreae</i> Lange)	+	(+)	—	—	+	(+)
<i>Prunus padus</i> L.	+	+	—	—	(+)	+
<i>Geranium lucidum</i> L.	+	(+)	(+)	(+)	+	(+)
<i>Geranium palustre</i> L.	+	(+)	—	—	(+)	+
<i>Geranium robertianum</i> L.	+	+	—	—	+	+
<i>Geranium sanguineum</i> L.	+	(+)	—	—	+	+
(<i>Cotinus coggygria</i> Scop.)	+	—	—	—	—	+
<i>Rhus radicans</i> L.	—	+	—	—	—	+
(<i>Rhus typhina</i> L.)	+	—	—	—	—	+
(<i>Rhus toxicodendron</i> L.)	+	(+)	—	—	—	+
<i>Evonymus europaea</i> L.	+	—	—	—	+	—
<i>Evonymus latifolia</i> Mill.	+	—	—	—	+	(+)
<i>Acer mandshuricum</i> Maxim.	+	(+)	—	—	(+)	+
<i>Acer platanoides</i> L.	+	+	—	—	+	+
<i>Acer tataricum</i> L.	+	+	—	—	(+)	+
<i>Rhamnus frangula</i> L.	—	+	—	—	(+)	+
(<i>Vitis vinifera</i> L.)	+	—	—	—	—	+
<i>Parthenocissus quinquefolius</i> (L.) Planchon.	+	—	—	—	(+)	+
<i>Hypericum perforatum</i> L.	—	+	—	(+)	—	+
<i>Lythrum salicaria</i> L.	—	+	—	—	—	+
(<i>Eugenia ugni</i> Hook u. Arn.)	—	+	—	—	—	+
(<i>Callistemon Cunninghami</i> Hort. Berol.)	—	+	—	—	—	+
(<i>Callistemon lanceolatum</i> Sweet)	—	+	—	—	—	+
<i>Epilobium hirsutum</i> L.	+	—	—	—	+	+
<i>Chamaenerium angustifolium</i> (L.) Scop.	+	—	—	—	—	+
(<i>Oenothera Lamarckiana</i> Ser.)	+	—	—	—	+	—
(<i>Oenothera speciosa</i> Nutt.)	+	—	—	—	+	—
(<i>Circaea cordata</i> Royle)	+	—	—	—	+	—
(<i>Dimorphanthus mandshuricus</i> Maxim.)	—	+	—	—	—	+
(<i>Aralia racemosa</i> L.)	—	+	—	—	—	+
<i>Cornus sanguinea</i> L.	(+)	+	—	—	—	+

Untersuchte Pflanzenart	Anthocyaninlokalisierung in					
	jungen Blättern		erwachsenen Blättern		absterben. Blättern	
	Epid.	Mesoph.	Epid.	Mesoph.	Epid.	Mesoph.
(<i>Arctous alpina</i> (L.) N d z.	—	+	—	—	—	+
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	—	+	—	—	—	+
<i>Vaccinium uliginosum</i> L.	—	+	—	—	—	+
<i>Androsace septentrionalis</i> L.	+	—	—	—	+	—
<i>Trientalis europaea</i> L.	—	+	—	—	—	+
(<i>Amsonia latifolia</i> Michx.)	—	+	—	—	—	+
<i>Calamintha acinos</i> (L.) Clairv.	+	—	—	—	+	—
<i>Lycopus europaeus</i> L.	+	—	—	—	+	+
(<i>Pentastemon cobaea</i> Nutt.)	+	—	—	—	+	—
(<i>Pentastemon gentianoides</i> Poir.)	+	—	—	—	+	—
<i>Plantago maritima</i> L.	+	—	—	—	+	—
(<i>Viburnum lantana</i> L.)	—	+	—	—	—	+
(<i>Viburnum opulus</i> L.)	—	+	—	—	—	+
<i>Succisa pratensis</i> Moench.	—	+	—	—	—	+
<i>Anthemis tinctoria</i> L.	+	(+)	—	—	+	+
<i>Achillea millefolium</i> L.	—	+	—	—	—	+
<i>Lactuca muralis</i> L.	+	—	—	—	+	—

In der Monographie von Gertz sind noch zahlreiche andere Fälle beschrieben, wo Anthocyanin in absterbenden Blättern beobachtet wurde. Da jedoch Angaben über das Vorkommen des Anthocyanins in den jungen Blättern dieser Pflanzen fehlen, so können es nur künftige Untersuchungen entscheiden, um welche Pigmentkombination es sich in jedem einzelnen Fall handelt. Dass sich A [1(1)1] hierbei sehr oft finden wird, steht ausser Zweifel.¹⁾

1) Es seien diese Pflanzen hier aufgezählt: *Berberis Darwinii*, *B. Wallichiana*, *Sassafras officinale*, *Tellima grandiflora*, *Francoa rupestris*, *Philadelphus latifolius*, *Deutzia gracilis*, *D. crenata*, *Ribes aureum*, *Spiraea grandiflora*, *S. opulifolia*, *Cotoneaster Fontanesii*, *C. rotundifolia*, *Pirus communis*, *Sorbus torminalis*, *Amelanchier vulgaris*, *Crataegus flabellata*, *Rubus arcticus*, *R. castoreus*, *R. laciniatus*, *R. occidentalis*, *Potentilla atrosanguinea*, *P. davurica*, *Geum coccineum*, *Sieversia triflora*, *Sibbaldia cuneata*, *Alchemilla vulgaris* L. f. *alpestris*, *Agrimonia eupatoria*, *Zanthoxylum fraxineum*, *Malpighia coccifera*, *Homalanthus populifolius*, *Stillingia sebifera*, *Euphorbia characias*, *E. gracilis*, *E. humifusa*, *E. procera*, *E. verrucosa*, *Schinus terebinthifolius*, *Rhus succedanea*, *Evonymus obovatus*, *Staphylea pinnata* L. *colchica*, *Acer spicatum*, *Vitis inconstans*, *Norantea guianensis*, *Hypericum grandiflorum*, *Hypericum quadrangulum*, *Viola cornuta* u. and. *Viola*-Arten, *Stachyurus praecox*, *Cuphea strigosa*, *C. spicata*, *Psidium Cattleianum*, *P. chinense*, *Eugenia australis*, *Melaleuca pulchella*, *Eucalyptus cornuta*,

Es war möglich, bei vielen Pflanzenformen die Pigmentkombination A [1(1)1] nachzuweisen; die weiter folgenden Kombinationen werden durch weniger zahlreiche Vertreter illustriert. Es wäre jedoch verfehlt, die Pigmentkombination A [1(1)1] als besonders verbreitet zu betrachten: sie ist nur bedeutend auffallender als die anderen, und da sie für die Klärung der Frage über die Gründe der Herbstfärbung von grösster Wichtigkeit ist, so habe ich diesen Fall besonders ins Auge gefasst.

Am häufigsten dürfte der *Populus tremula*-Typus A [1(1)1] im subarktischen Koniferen-Gebiet des borealen Florenreiches auftreten.

Dass die jungen Blätter sehr zahlreicher Tropenpflanzen prachtvoll rot gefärbt sind, ist von vielen Beobachtern hervorgehoben worden. Angaben hierüber haben Haberlandt, Stahl, Johow, Ewart, Weevers und Keeble veröffentlicht. Wheldale Onslow fasst die Ergebnisse des letztgenannten Forschers folgendermassen zusammen: „Keeble further remarks that the coloration of young foliage in low latitudes is of such general occurrence that at the time of leaf-renewal, a tropical forest rivals in its tints the autumnal forest of the temperate regions“. — Es ist merkwürdig, wie wenig Angaben man dagegen über die „Herbstfärbung“ bei den Tropenpflanzen findet. Die Rötung der Blätter während des Laubfalles vor Eintritt der Trockenperiode hat Miyoshi untersucht. Aus seinen Angaben¹⁾ ist zu

E. globulus, *Jussieuia acuminata*, *Epilobium montanum*, *E. parviflorum*, *Oenothera acaulis*, *O. Drummondii*, *O. fruticosa*, *Gaura Lindheimeri*, *Cornus Amomum*, *C. florida*, *Rhododendron canadense*, *R. hybridum*, *R. intermedium*, *Azalea pontica*, *Diospyros ebenum*, *D. Kaki*, *Fontanesia phylliraeoides*, *Forsythia suspensa*, *Syringa oblata*, *Ligustrum vulgare*, *Jasminum nudiflorum*, *Gentiana alba*, *G. Oliveri*, *Trachelospermum Thunbergianum*, *Verbena officinalis*, *V. urticifolia*, *Ballota nigra ruderalis*, *Betonica officinalis*, *Physalis Alkekengi*, *Solanum jasminoides*, *Browallia grandiflora*, *Valeriana alliarifolia*, *Phyteuma Sibthorpiianum*, *Ligularia sibirica*, *Cichorium inthybus*, *Lampsana communis*, *Crepis sibirica*, *C. tectorum*, *Sonchus paluster* u. a. Die absterbenden rotfarbigen Blätter dieser Arten sind hauptsächlich von Gertz und Buscalioni u. Pollacci untersucht worden. Bei einer Durchsicht dieser Liste sieht man, dass hier Familien, bei welchen A [1(1)1] und A [1(1)1..1] oft auftreten, besonders reichlich vertreten sind: Rosaceen, Berberidaceen, Euphorbiaceen, Vitaceen, Hypericaceen, Myrtaceen, Oenotheraceen, Ericaceen etc. Ohne Zweifel werden sich unter diesen Pflanzen auch A [(1)(1)1] und A [1(1)(1)] finden.

1) Miyoshi, M., Naturw. Rundsch., XXIV, 1909, p. 422.

ersehen, dass *Terminalia catappa* schöne „Trockenröte“ aufweist. Ihering¹⁾, der seine Beobachtungen über Laubfall in Süd-Brasilien in São Paulo ausführte, berichtet über rötlich bis tiefrot gefärbte junge Blätter bei *Copaifera Langsdorffi*, *Bombax longiflorum*, *Joannesia princeps*, *Lafoensia replicata*, *Pithecolobium* sp., *Schinus terebinthifolius*, *Eugenia ovalifolia*, *E. Guayava*. Nur bei einer Art aber werden tief hochrote absterbende Blätter beschrieben (*Lafoensia replicata*). — Ohne Zweifel ist die Pigmentkombination A [1(1)1] in den Tropen eine seltenere Erscheinung.²⁾

3. *Anemone nemorosa*-Typus = A [1(1)(1)].

Die jungen Blätter verhalten sich wie bei der Pigmentkombination A [1(1)1]. Oft ist die Rotfärbung sehr intensiv und auffällig, so bei *Anemone*-Arten, bei *Sambucus racemosa*, bei *Pedicularis palustris*. Es wiederholen sich dieselben Eigentümlichkeiten in der Pigmentlokalisation, die bereits beim *Populus tremula*-Typus beschrieben sind: auch hier dient bei den jungen Blättern zuerst die morphologische Unterseite des Blattes oft als Aussenseite, und diese ist dann ganz besonders anthocyaninreich (*Scorzonera humilis*, *Tussilago farfara*, *Solidago virga aurea*, *Sambucus racemosa*, *Pinguicula vulgaris*, *Pedicularis palustris*, *Lamium album*, *Menyanthes trifoliata*, *Koehltreutera paniculata*, *Aesculus hippocastanum*, *Anemone*-Arten, und andere.) Die beschatteten Blatteile fand ich anthocyaninfrei, oder die Konzentration des Pigmentes war in den verdeckten Teilen gering, — nähere Angaben hierüber im speziellen Teil. Oft noch bevor die Blattspreite ihre definitive Grösse erreicht hat, wird sie grün und enthält dann Anthocyanin überhaupt nicht, oder dieses findet sich nur an bestimmten Stellen am Blattrande (z. B. *Anemone*-Arten). Beim Absterben werden die Blätter in der Regel gelb,

1) Ihering, H. v., Der periodische Blattwechsel der Bäume im trop. und subtrop. Südamerika, Engl. Bot. Jahrb., Bd. 58, 1923, 524—598.

2) Dies folgt auch aus brieflichen Mitteilungen von Prof. Weevers und Prof. F. A. F. C. Went. Prof. Weevers nennt nur *Terminalia catappa*, bei der er in den Tropen mit Bestimmtheit Rotfärbung des absterbenden Laubes beobachtet hat. Prof. Went schreibt: „Was die rote Herbstfärbung in den Tropen betrifft, so muss ich aus meiner Erinnerung sagen, dass dieselbe im allgemeinen nicht auftritt, wenn mir zwar auch Fälle bekannt sind, wo starke Rotfärbung beim abfallenden Laub sichtbar ist, z. B. bei *Terminalia catappa* und *Hevea Brasiliensis*. Es kann aber möglich sein, dass meine Erinnerung mich hier im Stiche lässt.“

so dass man vermuten könnte, die Blattspreite besitze nicht mehr die Fähigkeit zur Bildung des roten Zellsaftpigmentes. Jedoch stellt es sich bei näherer Betrachtung heraus, dass dem anders ist. Es bilden nämlich Blätter, deren Blattstiele irgendwie beschädigt sind, z. B. bei *Anemone*-Arten, regelmässig Anthocyanin. Da der rote Zellsaft bis zum Absterben der Blätter beibehalten wird, so entstehen, nachdem das Chlorophyll abgebaut ist, rote „Herbstblätter“. Ähnliche Beobachtungen sind auch bei *Salix repens*, *Koehltreutera paniculata*, *Tussilago farfara*, *Scorzonera humilis* gemacht worden. Andererseits können Pflanzen, bei denen diese Pigmentkombination auftritt, z. B. auf sehr trockenen, lichtreichen Standorten den Anthocyaningehalt, den ihre jungen Blätter aufweisen, bis zum Absterben der Blätter beibehalten und rote Herbstblätter hervorbringen. Endlich treten viele dieser Pflanzen unter anderen Umständen (genügende Belichtung, Trockenheit) als A [1(1)1] auf und beweisen hiermit deutlich, dass bei ihnen das Vermögen Anthocyanin zu bilden bis zum Absterben des Blattes erhalten bleibt (*Rubus saxatilis*, *Prunus padus*, *Rhamnus frangula*).

Anthocyaninlokalisation beim *Anemone nemorosa*-
Typus A [1(1)(1)].

Untersuchte Pflanzenart:	Anthocyaninlokalisation in							
	jungen Blättern		erwachs. Blättern ¹⁾		absterbenden Blättern			
					(gelbe ¹⁾)		(gerötete)	
	Epid.	Mes.	Epid.	Mes.	Epid.	Mes.	Epid.	Mes.
<i>Salix repens</i> L. <i>rosmarinifolia</i> Koch.	—	+	—	—	—	—	—	+
<i>Betula humilis</i> Schrk.	—	+	—	—	—	—	—	+
<i>Urtica dioica</i> L.	+	(+)	—	—	—	—	+	(+)
<i>Mesembrianthemum pinnatifidum</i> L. . .	—	+	—	—	—	—		
<i>Anemone altaica</i> Fisch	+	—	—	—	—	—		
<i>Anemone nemorosa</i> L.	+	(+)			—	—	—	+
<i>Anemone ranunculoides</i> L.	+	(+)	—	—	—	—	—	+
<i>Chelidonium majus</i> L.	—	+	—	—	—	—	—	+
<i>Isatis tinctoria</i> L.	—	+	—	—	—	—	—	+
<i>Draba incana</i> L.	—	+	—	—	—	—	—	+
<i>Rubus saxatilis</i> L.	+	(+)	—	—	—	—	(+)	+

1) Sehr geringe Anthocyaninmengen führen nicht selten auch diese Blätter (z. B. *Anemone*, *Brunella*, *Mentha* etc.). Angaben hierüber im speziellen Teile dieser Arbeit.

Untersuchte Pflanzenart:	Anthocyaninlokalisierung in							
	jungen Blättern		erwachs. Blättern		absterbenden Blättern (gelben) (geröteten)			
	Epid.	Mes.	Epid.	Mes.	Epid.	Mes.	Epid.	Mes.
<i>Potentilla reptans</i> L.	+	+	—	—	—	—	+	+
<i>Prunus padus</i> L.	+	+	—	—	—	—	(+)	+
<i>Anthyllis vulneraria</i> L., <i>Dillenii</i> Schult	—	+	—	—	—	—	—	+
<i>Koehltreuteria paniculata</i> Laxm. . .	+	(+)	—	—	—	—	—	—
<i>Rhamnus frangula</i> L.	—	+	—	—	—	—	(+)	+
<i>Syringa vulgaris</i> L.	+	—	—	—	—	—	—	(+) ¹⁾
<i>Menyanthes trifoliata</i> L.	—	+	—	—	—	—	(+)	+
<i>Brunella vulgaris</i> L.	+	(+)	—	—	—	—	+	(+)
<i>Lamium album</i> L.	+	—	—	—	—	—	+	(+)
<i>Mentha arvensis</i> L.	+	(+)	—	—	—	—	+	—
<i>Pedicularis palustris</i> L.	+	—	—	—	—	—	+	—
<i>Melampyrum pratense</i> L.	+	—	—	—	—	—	+	—
<i>Melampyrum silvaticum</i> L.	+	—	—	—	—	—	+	—
<i>Pinguicula vulgaris</i> L.	+	—	—	—	—	—	+	—
<i>Sambucus racemosa</i> L.	+	(+)	—	—	—	—	—	—
<i>Lonicera xylosteum</i> L.	—	+	—	—	—	—	—	+
<i>Solidago virga aurea</i> L.	+	+	—	—	—	—	+	+
<i>Bidens cernuus</i> L. <i>radiatus</i> DC. . .	+	+	—	—	—	—	+	+
<i>Tussilago farfara</i> L.	+	+	—	—	—	—	+	+
<i>Scorzonera humilis</i> L.	—	+	—	—	—	—	—	+

Auch bei manchen Pflanzen, die sich im Grossen und Ganzen wie A [(1)(1)] verhalten, können gewisse Komplikationen, die schon beim *Populus tremula*-Typus erwähnt wurden, auftreten. Bei zwei- und mehrjährigen Pflanzen mit überwinternden Blattrosetten und beblätterten oberirdischen Stengeln ist nämlich der Fall verbreitet, dass die Blätter, die im erwachsenen Zustande überwintern, sich anders verhalten als die, deren Wachstum durch die eintretende Kälte verhindert wurde, die aber erst im darauffolgenden Herbst absterben. Ich beobachtete nämlich: A [(1)11] + A [(1)(1)] bei *Potentilla reptans*; A [(1)11] + A [(1)(1)(1)] bei *Draba incana*; A [(1)1(1)] + A [(1)(1)(1)] bei *Chelidonium majus* und *Isatis tinctoria*. Also enthalten die überwinternden Blätter während der kalten Jahreszeit bei allen diesen Pflanzen Anthocyanin. Im Frühling sterben diese Blätter bald ab, wobei bei *Chelidonium* und *Isatis* das Anthocyanin vorher abgebaut, bei *Potentilla* und *Draba* dagegen beibehalten wird, weshalb, nachdem das Chlorophyll

1) Nach Buscalioni und Pollacci.

abgebaut ist, bei ersteren gelbe, bei *Potentilla* und *Draba* aber rote absterbende Blätter entstehen. Die Blätter, die ihre volle Grösse erst während des Absterbens der erstgenannten Blätter und auch später im Sommer erlangen, führen nur anfangs Anthocyanin (*Potentilla*), oder aber sie sind vom Frühling bis zum Herbst frei von dem roten (violetten) Zellsaftpigment. Diese Blätter werden bei allen genannten Arten vor dem Absterben in der Regel rein gelb. — Aus analogen Gründen wie beim *Populus tremula*-Typus sind diese Fälle unter A [1(1)(1)] zusammengefasst.

So wie A [1(1)(1)] besonders oft bei Rosaceen, Polygonaceen, Saxifragaceen, Geraniaceen auftritt, scheint sich A [1(1)(1)] häufig bei Cruciferen, Ranunculaceen, Scrophulariaceen einzustellen.

4. *Obione pedunculata*-Typus = A [(1)(1)(1)].

Es sind mir nur einige Pflanzen bekannt, die unter den von mir beobachteten Bedingungen sich stets wie A [(1)(1)(1)] verhielten; derartige Fälle dürften überhaupt selten sein. — Dagegen können Pflanzenarten, die gewöhnlich als A [1(1)(1)] oder A [1(1)(1)] auftreten, an beschatteten Standorten oder unter für die Anthocyaninbildung sonst irgendwie ungünstigen Aussenbedingungen oft als A [(1)(1)(1)] auftreten. — Der *Obione pedunculata*-Typus ist dadurch charakterisiert, dass sowohl die jungen unentwickelten Blätter wie die, die ihre definitive Grösse erreicht haben, und auch die absterbenden Blätter in der Regel anthocyaninfreie Spreiten haben, dass das Vermögen zur Anthocyaninbildung jedoch bis zum Absterben der Blätter beibehalten wird. Daher können Blätter in allen Altersstadien Anthocyanin führen, jedoch treten solche Blätter stets nur ausnahmsweise auf.

A [(1)(1)(1)] wurde beobachtet bei:

- Paris quadrifolia* L.
- Epipactis rubiginosa* (Crtz.) Gaud.
- Prunus laurocerasus* L.
- Vaccinium uliginosum* L.
- Vaccinium myrtillus* L.
- Lamium album* L.
- Artemisia maritima* L.

Cochlearia danica L.

Herniaria glabra L. *puberula* Peterm.

Obione pedunculata (L.) Moq.-Tand.

Bei *Paris quadrifolia* fand ich die Blattspreite im Sommer anthocyaninfrei, die Herbstblätter waren gelb gefärbt; dass diese Pflanze in den Blattspreiten Anthocyanin zu bilden vermag, zeigten Exemplare mit beschädigten Stengeln, bei denen die Blätter nicht unbeträchtliche Anthocyaninmengen enthielten. Es ist sehr wahrscheinlich, dass diese Pflanze an anderen Standorten (ich beobachtete die Pflanzen auf schattigen Gehölzwiesen auf der Insel Hiiumaa) als A [1(1)1] oder vielleicht sogar als A [111] auftritt. Jedenfalls beobachtete Gertz bei Exemplaren, die in der Krummholzregion auf dem Wiener Schneeberge wuchsen, blau- bis braunrote anthocyaninführende absterbende (äldrade) Blätter. — *Epipactis rubiginosa* habe ich auch als A [111] angetroffen. Es ist bereits mitgeteilt worden, dass *Vaccinium uliginosum* und *V. myrtillus* gewöhnlich als A [1(1)1] auftreten, *Lamium album* aber als A [1(1)(1)].

Bei *Prunus laurocerasus* sind die Herbstblätter konstant gelb, nie fand ich in ihnen auch nur eine Spur von Anthocyanin; die jungen Blätter (Kalthausexemplare!) waren ebenso stets anthocyaninfrei. Man konnte vermuten, dass hier [000] vorliegt. Jedoch zeigten die basalen Schösslinge, dass den jungen Blättern das Vermögen Anthocyanin in der Spreite zu bilden nicht fehlt. Grüne Blätter, die ich längere Zeit (vergl. den speziellen Teil) auf Zuckerlösungen kultivierte, wurden anfangs gelb, danach äusserst intensiv rot, wobei sie reichlich Anthocyanin führten. Also verhält sich *Prunus laurocerasus* ganz zweifellos wie A [(1)(1)(1)]. Es ist jedoch nicht unwahrscheinlich, dass sich diese Pflanze unter anderen Bedingungen anders verhalten würde.

Jedenfalls kann das Vermögen Anthocyanin zu bilden latent bleiben und nur unter gewissen Aussenbedingungen sich geltend machen. Deshalb widerspricht die Existenz der Pigmentkombination A [(1)(1)(1)] in diesen Fällen einer ökologischen Funktion des roten Farbstoffes nicht. Bei anderen Pflanzenarten dagegen habe ich stets nur minimalen Anthocyaningehalt gefunden, so bei *Artemisia maritima*, *Cochlearia danica*, *Herniaria glabra* f. *puberula*, *Obione pedunculata*. Handelt es sich hier um ein rudimentäres Vermögen zur Anthocyaninbildung? Oder

treten diese Arten an anderen Strandorten als A [111], A [1(1)1] etc. auf? Gegenwärtig besitzen wir zu wenig Angaben, um hierüber auch nur Vermutungen aussprechen zu können.

5. Pigmentkombinationen A [(1)11] und A [(1)1(1)].

Diese Pigmentkombinationen habe ich nur bei überwinterten Blättern von Pflanzen, die sich sonst wie A [1(1)1] oder A [1(1)1] verhalten, beobachtet. Ich kenne keine Art, deren Laub sich auch nur unter irgendwelchen bestimmten Aussenbedingungen ausschliesslich so verhielte.

Bei Pflanzen, welche diese Pigmentkombinationen aufweisen, sind die jungen Blätter anthocyaninfrei, die erwachsenen aber enthalten ausser Chlorophyll noch rotfarbigen Zellsaft, ebenso führen die absterbenden Blätter das Zellsaftpigment, oder aber sie sind bei A [(1)1(1)] gelb gefärbt. Bei vielen überwinterten ein-, zwei- und mehrjährigen Pflanzen kann sich ein Teil der Blätter tatsächlich so verhalten. Es sind dies Blätter, die sich während der warmen Jahreszeit bilden und deshalb anfangs oft anthocyaninfrei sind, im Herbst sich aber wegen der beträchtlichen Anthocyanin- und Chlorophyllmengen, die sie enthalten, braunrot, zuweilen fast schwarz färben, sich so den Winter über erhalten, im Frühjahr sich weiterentwickeln (jüngere Blätter), oder aber (basale Blätter) überhaupt nicht mehr grünen und, indem ihr Chlorophyll abgebaut wird, direkt rote absterbende Blätter liefern. In anderen Fällen verringert sich ihr Anthocyaningehalt im Frühling, sie ergrünen und geben zuletzt (bei A [(1)1(1)]) gelbe absterbende Blätter. Diese eigenartigen Pigmentkombinationen sind ohne Zweifel durch die besonderen Lebensbedingungen, unter welchen sich diese Blätter befinden, hervorgerufen worden, denn die anderen Blätter derselben Pflanze verhalten sich wie A [1(1)1] oder A [1(1)1(1)]. Der erste Fall — A [(1)11] — ist, wie schon bei Beschreibung des *Prunus padus*- und des *Anemone nemorosa*-Typus mitgeteilt wurde, bei folgenden Pflanzen beobachtet worden: *Rumex acetosella*, *Coronaria flos cuculi*, *Alliaria alliaria*, *Draba incana*, *Turritis glabra*, *Erysimum hieracifolium*, *Saxifraga granulata*, *Fragaria vesca*, *Fragaria viridis*, *Potentilla reptans*, *P. argentea*, *Geum rivale*, *Filipendula hexapetala*, *Hypericum perforatum*, *Androsace septentrionalis*, *Anthemis tinctoria* und *Achillea millefolium*, der zweite — A [(1)1(1)] — aber bei *Chelidonium majus*, *Isatis tinctoria*, *Brunella vulgaris*.

6. Pigmentkombination A [(1)(1)1].

Nur bei einer einzigen Art, nämlich *Atriplex litorale*, habe ich ausschliesslich das Verhalten A [(1)(1)1] konstatiert, während andere Pflanzen, die hierher gehören, auch als A [1(1)1] beobachtet worden sind. Es treten nämlich *Vaccinium uliginosum*, *Potentilla silvestris* u. a. nicht selten mit anthocyaninfreien jungen Blättern auf, färben sich aber dessenungeachtet im Herbst oft sehr intensiv rot. Es ist möglich, dass auch *A. litorale* unter gewissen Bedingungen als A [1(1)1] oder sogar A [111] auftritt, und dass es überhaupt nicht Pflanzen gibt, die sich an ihren natürlichen Standorten stets wie A [(1)(1)1] verhalten.

Die Pigmentkombination A [(1)(1)1] ist deshalb von Interesse, weil bei ihr das Missverhältnis zwischen den Anthocyaninmengen, die in jungem und absterbendem Blatte auftreten, das Extrem erreicht. Ohne Zweifel sind auch bei vielen Pflanzen, die sich wie A [1(1)1] verhalten, die Anthocyaninmengen im absterbenden Blatte viel beträchtlicher als in jungen Blättern (z. B. *Evonymus europaeus*). Pflanzen wie *E. europaeus* stellen daher gewissermassen Bindeglieder zwischen den typischen Vertretern des *Populus-tremula*-Typus (A [1(1)1]) und des *Atriplex litorale*-Typus dar.

Es ist schon bei dem Subtypus iA [111] gezeigt worden, dass Pflanzen, die sich an genügend feuchten und mässig beleuchteten Lokalitäten wie A [1(1)1] oder A [(1)(1)(1)] verhalten — also nur im Frühling und Herbst Anthocyanin bilden (*Populus tremula*-Typus) oder auch während der ganzen Vegetationsperiode anthocyaninfrei sind (*Obione pedunculata*-Typus) —, unter ungünstigen Aussenbedingungen, bei ungenügender Wasserzufuhr, die durch physikalische Trockenheit des Substrates (Alvarpflanzen) oder durch dessen niedrige Temperatur (Tundrabewohner und alpine Pflanzen) hervorgerufen worden ist, bei genügender Insolation permanentrot auftreten. Ohne Zweifel stellen sich bei vielen Pflanzen an gewissen Standorten die eben erwähnten Bedingungen, die der Anthocyaninbildung günstig sind, nur in den absterbenden Blättern ein, weshalb die Anthocyaninbildung in jungen und erwachsenen Blättern in diesen Fällen unterbleibt.

Bisher ist A [(1)(1)1] bei folgenden Arten beobachtet worden: *Atriplex litorale* L., *Potentilla silvestris* Neck., *Alchemilla vulgaris* L. *pastoralis* Bus., *Vaccinium uliginosum* L.

7. *Betula verrucosa*-Typus = A [1(1)0].

Die jungen Blätter sind bei Pflanzen, die sich wie A [1(1)0] verhalten, oft stark gerötet und führen ansehnliche Anthocyaninmengen. Eigentümlichkeiten, die bei einzelnen Arten zu beobachten waren, sind im speziellen Teile dieser Arbeit beschrieben. Auch hier ist der Fall sehr verbreitet, dass die jungen Blätter auf der morphologischen Unterseite besonders anthocyaninreich sind, denn gerade diese ist bei den aufrechten, oft zusammengefalteten Blättern die am besten beleuchtete. Nachher, wenn die Blätter eine mehr horizontale Lage eingenommen haben, führt gewöhnlich umgekehrt ihre Oberseite besonders reichlich Anthocyanin. Die erwachsenen Blätter sind in der Regel anthocyaninfrei, oder sie führen diesen Farbstoff nur noch eine kurze Zeit nachdem sie ihr Wachstum abgeschlossen haben. Weiter verschwindet das Anthocyanin aus der Spreite vollständig; auch der Blattrand, der bei A [1(1)(1)] und A [1(1)1] im Sommer oft noch sehr lange Anthocyanin enthält oder überhaupt nicht grün wird, ist bei A [1(1)0] stets anthocyaninfrei. Die absterbenden Blätter sind ausnahmslos rein gelb gefärbt und verdanken ihre Färbung den Xanthoplasten. Anthocyaninbildung findet hier nie statt. Auch bei verletzten Blättern, bei Blättern, die infolge von Ringelung die Herbstfärbung angenommen haben, usw. bildet sich nie das rote Zellsaftpigment, weshalb anzunehmen ist, dass dem Herbstblatt das Vermögen das Anthocyanin zu bilden überhaupt abgeht.

Es ist allerdings möglich, dass man bei einigen Arten, die gegenwärtig hierher zu stellen sind, unter gewissen Bedingungen dennoch rote Herbstblätter beobachten wird. Solche Arten sind dann unter A [1(1)(1)] oder womöglich unter A [1(1)1] unterzubringen.

Die Pigmentkombination A [1(1)0] dürfte in südlichen Gegenden sehr verbreitet sein, denn während die nördlichen Laubbäume *Populus tremula*, *Salix repens*, *Betula humilis*, *B. nana* sich wie A [1(1)1] und A [1(1)(1)] verhalten, sehen wir die Pigmentkombination A [1(1)0] bei *Corylus*, *Juglans*, *Pterocarya*, *Ulmus*, *Morus*, *Tilia*, *Fraxinus* auftreten.

Dass die jungen Blätter der Tropenpflanzen rotes Pigment enthalten, ist von vielen Forschern hervorgehoben worden, ja die Anthocyaninbildung ist hier in der Regel viel reichlicher als in den jungen Blättern der Pflanzen unserer Breiten, was schon daraus hervorgeht, dass viele Autoren (Keeble, Haber-

Anthocyaninlokalisation beim *Betula verrucosa*-Typus.

Bezeichnung der Pflanzen:	Anthocyaninlokalisation in					
	jungen Blättern		erwachs. Blättern		absterb. Blättern	
	Epid.	Mesoph.	Epid.	Mesoph.	Epid.	Mesoph.
<i>Calla palustris</i> L.	—	+	—	—	—	—
<i>Erythronium dens canis</i> L. <i>sibiricum</i> Fisch. et Mey.	—	+	—	—	—	—
<i>Polygonatum multiflorum</i> (L.) All.	—	+	—	—	—	—
<i>Juglans mandshurica</i> Maxim.	—	+	—	—	—	—
<i>Pterocarya caucasica</i> C. A. Mey.	—	—	—	—	—	—
<i>Corylus avellana</i> L.	+	—	—	—	—	—
<i>Betula verrucosa</i> Ehrh.	+	+	—	—	—	—
<i>Alnus incana</i> (L.) DC.	(+)	+	—	—	—	—
<i>Quercus pedunculata</i> Ehrh.	+	+	—	—	—	—
<i>Ulmus montana</i> With.	+	(+)	—	—	—	—
<i>Morus nigra</i> L.	—	+	—	—	—	—
<i>Aristolochia macrophylla</i> Lam.	+	—	—	—	—	—
<i>Rheum rhaponticum</i> L.	+	—	—	—	—	—
<i>Trollius europaeus</i> L.	—	+	—	—	—	—
<i>Ranunculus auricomus</i> L.	+	+	—	—	—	—
<i>Ranunculus cassubicus</i> L.	—	+	—	—	—	—
<i>Ribes alpinum</i> L.	+	—	—	—	—	—
(<i>Cercis siliquastrum</i> L.)	+	—	—	—	—	—
<i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh.	—	+	—	—	—	—
<i>Tropaeolum majus</i> L.	—	+	—	—	—	—
<i>Tilia cordata</i> Mill.	—	+	—	—	—	—
<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	—	+	—	—	—	—
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	+	+	—	—	—	—
<i>Solanum lycopersicum</i> L.	—	+	—	—	—	—
<i>Physoclaena physaloides</i> G. Don.	—	+	—	—	—	—

landt, Johow, Weevers, Ihering, Smith u. a.) nach makroskopischen Beobachtungen über reichlichen Gehalt an roten Pigmenten berichten. Keeble vergleicht sogar die bunte Färbung des Tropenwaldes beim Laubausbruch mit der Herbstfärbung unserer Laubwälder. Da andererseits über Anthocyaninbildung im absterbenden Laube dieser Pflanzen nur ganz vereinzelte Angaben vorliegen, ist daran nicht zu zweifeln, dass das „Herbstlaub“ in den Tropen vorwiegend gelb gefärbt ist. Übrigens schreibt Kerner v. Marilaun¹⁾ über diese Verhält-

1) Kerner v. Marilaun, A., Pflanzenleben, 1913, I. Bd., p. 272.

nisse folgendes: „Bemerkenswert ist, dass in den tropischen Landschaften das Farbenspiel, besonders das Auftreten des roten Farbstoffes in den zum Abfallen sich vorbereitenden Laubblättern, zurücktritt, und dass die Ablösung des Laubes von den Zweigen viel langsamer erfolgt als in der nördlich gemässigten Zone“. — Wenn auch nach diesen summarischen Beobachtungen über das Verhalten der Einzelpflanzen mit einiger Sicherheit zu urteilen nicht möglich ist, so wird man dennoch zugeben müssen, dass die reichliche Beteiligung der Pigmentkombination A [1(1)0] und auch A [1(1)(1)] an der Hervorrufung des beschriebenen Farbenwechsels in den Tropen sehr wahrscheinlich ist. Sicheres werden nur künftige spezielle Untersuchungen über Pigmenttypen der Tropenpflanzen erbringen.

8. *Fagus silvatica*-Typus = A [(1)(1)0].

Pflanzen, die gewöhnlich als A [1(1)0] auftreten, können unter gewissen Lebensbedingungen auch in ihren jungen Blättern anthocyaninfrei sein. Ein solches Verhalten ist besonders bei beschatteten Exemplaren zu beobachten und dürfte bei genügender Wasser- und Nitratzufuhr auch bei Pflanzen gut beleuchteter Standorte vorkommen. Bei *Fagus silvatica* beobachtete ich auch in den am stärksten pigmentierten jungen Blättern stets nur ganz minimalen Anthocyaningehalt; grösstenteils waren die jungen Blätter rein grün gefärbt. Allerdings sind meine Beobachtungen an *Fagus silvatica* nur an zwei Exemplaren im Bot. Garten in Tartu ausgeführt worden¹⁾.

Pflanzen, bei denen ich die Pigmentkombination A [(1)(1)0] beobachtet habe, sind: *Fagus silvatica* L., *Tilia cordata* Mill., *Ficaria verna* Huds., *Ribes alpinum* L., *Tropaeolum majus* L., *Phellodendron amurense* Rupr.

9. *Convallaria majalis*-Typus = A [(1)00].

Zu A [(1)00] rechne ich Pflanzen, die in den jungen Blättern in der Regel überhaupt nicht Anthocyanin enthalten und bei denen auch die am stärksten pigmentierten Blätter nur ganz unbedeutende Anthocyaninmengen führen. Die erwachsenen

1) *Fagus silvatica* könnte sich vielleicht auch wie A [(1)00] verhalten. Die Angaben von Wheldale Onslow, dass diese Pflanze (in England) stets anthocyaninfreie junge Blätter besitzt, bedarf jedenfalls einer Prüfung.

Blätter sind grün, und stets auch an beschädigten Teilen der Spreite und in den Blättern mit eingeknicktem Blattstiel anthocyaninfrei. Die Herbstblätter sind gelb gefärbt.

Diese Pigmentkombination beobachtete ich bei *Convallaria majalis*. Die jungen Blätter dieser Pflanze enthalten zuweilen eine kleine Gruppe anthocyaninführender Zellen in dem Blattapex; die erwachsenen Blätter, ebenso die gelben Herbstblätter sind stets anthocyaninfrei. Andere Pflanzenarten, die sich wie A [(1)00] verhalten, sind mir nicht bekannt.

10. *Primula officinalis*-Typus = A [000].

Die Pflanzen, die sich wie A [000] verhalten, sind dadurch charakterisiert, dass ihre Spreite stets anthocyaninfrei angetroffen wird. Die jungen Blätter sind nicht selten chlorophyllarm und deshalb gelbgrün gefärbt (*Primula officinalis*, *Caragana arborescens*, *Honckenya peploides*); im erwachsenen Zustande dagegen sind irgendwelche auffällige Unterschiede in der grünen Färbung im Vergleich mit derjenigen anderer autotropher Pflanzen nicht bemerkt worden. Ihre Herbstblätter sind rein gelb, wobei die Färbung durch Xanthoplaste bedingt wird. Hierbei fehlt aber den Pflanzen keineswegs das Vermögen, in anderen Organen oder Organteilen den roten Zellsaft zu bilden: so führen bei *Primula officinalis*, *Parnassia palustris*, *Nuphar luteum*, *Caragana arborescens* die Blattstiele mehr oder minder reichlich roten Zellsaft; bei *Eriophorum vaginatum* sind die Blattscheiden anthocyaninführend, ebenso bei *Allium victorale*, wo auch die Niederblätter reichlich Anthocyanin enthalten; bei *Majanthemum bifolium*, *Honckenya peploides*, *Chrysosplenium alternifolium* tritt Anthocyanin in den Stengeln mehr oder minder reichlich auf; endlich sind bei *Veratrum nigrum*, *Ophrys muscifera*, *Primula farinosa* die Blüten anthocyaninführend.

Dieses eigenartige Verhalten ist höchst merkwürdig. Die Reduktion der Anthocyaninbildung ist hier so weit vorgeschritten, dass nur Organe, die bei anderen Anthocyanin enthaltenden Pflanzen durch besonders starke Pigmentation ausgezeichnet sind (Blüten, Niederblätter, Stengel, Blattstiele, Blattscheiden), hier noch Anthocyanin führen, während die Assimilationsorgane von diesen frei sind. Es ist kaum zu bezweifeln, dass es sich hier oft um von anthocyaninreicheren Pflanzenformen abstammende Arten handelt, bei denen das Vermögen die roten Pigmente zu bilden eine starke Rückbildung erlitten hat

und gegenwärtig auf bestimmte Organe oder Organteile beschränkt ist. Über die Gründe dieser vermutlichen Progression ist allerdings nichts bekannt.

Pflanzen, die sich nach vorliegenden Beobachtungen wie A [000] verhalten, sind folgende:

Eriophorum vaginatum L.

Veratrum nigrum L.

Allium victorialis L.

Majanthemum bifolium (L.) F. W. Schmidt.

Ophrys muscifera Huds.

Nuphar luteum (L.) Sm.

Honckenya peploides (L.) Ehrh.

Chrysosplenium alternifolium L.

Parnassia palustris L.

Caragana arborescens Lam.

Primula officinalis (L.) Jacq.

Primula officinalis f. *macrocalyx* Bunge.

Primula farinosa L.

Von A [000] sind streng zu scheiden diejenigen Fälle, wo von normal anthocyaninführenden Formen Mutanten auftreten, denen das Vermögen Anthocyanin zu bilden sowohl in den vegetativen wie in den generativen Organen vollständig fehlt oder sehr merklich geschwächt ist. Bei derartigen Formen sind die Blüten weiss- oder gelbfarbig und anthocyaninfrei oder anthocyaninarm. Sie haben oft die Aufmerksamkeit der Floristen auf sich gelenkt und sind als „f. alba“, „f. pallida“, „f. sulfurea“ etc. beschrieben worden. — Es ist von Interesse, dass eine gewisse Korrelation in der Färbung der Blüten und der vegetativen Organe besteht, und dass bei derartigen Albinos auch diese letztgenannten Organe anthocyaninfrei sind oder nur wenig Anthocyanin enthalten. Wenn bei den Albinos die Spreite sowohl bei jungen wie bei erwachsenen und absterbenden Blättern stets anthocyaninfrei ist, so bezeichne ich derartige Formen als — A [000] oder auch $\bar{A}$ [000].

Es scheinen die Albinos in Ländern mit kontinentalem Klima selten zu sein. So beobachtete ich im Laufe von drei Jahren in Zentralasien (Altai, Tschemal) nur zwei Exemplare von *Erythronium dens canis* β *sibirica* Fisch. et Mey., bei denen die sonst violettrote Krone eine rein weisse Färbung aufwies und bei der auch der Stengel und die Blätter keine

Spur von Anthocyanin enthielten und deshalb eigenartig rein grün (im Stengel gelblichgrün) gefärbt waren. Es sei bemerkt, dass die Pflanze dort verbreitet ist und an den Nordabhängen der niedrigeren Bergketten grosse Flächen bedeckt.

Allerdings sind weitere Beobachtungen hierüber dringend nötig. Wenn es sich tatsächlich herausstellen sollte, dass die Albinos in den Ländern, wo die klimatischen Bedingungen der Pigmentbildung günstig sind, seltener auftreten als dort, wo umgekehrte Verhältnisse herrschen, so könnte dieses darauf beruhen, dass die anthocyaninfreien Mutanten ($\bar{A}$ [000]) hier den Lebenskampf nicht aushalten. Letzteres liesse sich an geeigneten Standorten auch experimentell prüfen.

In Estland habe ich derartige anthocyaninfreie Formen bei vielen Arten beobachtet. Es seien nur folgende genannt: *Coronaria flos cuculi*, *Hepatica triloba*, *Polygala amara*, *Calluna vulgaris*, *Echium vulgare*, *Myosotis palustris*, *Thymus serpyllum*, *Brunella vulgaris*, *Meiampyrum nemorosum*, *Pedicularis palustris*, *Plantago maritima*, *P. major*, *Campanula persicifolia*, *C. rotundifolia*, *C. glomerata*, *Lonicera xylosteum*, *Centaurea jacea*, *Orchis Rivini*. Näher untersucht und im speziellen Teil beschrieben habe ich *Orchis Rivini* Gouan, *Azalea indica* L., *Calluna vulgaris* (L.) Salisb., *Echium vulgare* L., *Thymus serpyllum* L., *Plantago maritima* L.

11. *Rhododendron dahuricum*-Typus = A [1(1)1..1].

Man könnte vermuten, dass bei derartigen Pflanzen, deren Blätter mehrere Vegetationsperioden überdauern, die Pigmentkombination A [111..1] sich finden sollte, das heisst es sollten mehrjährige permanentrote Blätter existieren. Besonders wäre die Kombination iA [111..1], die der Pigmentkombination iA [111] bei den Blättern, die nur ca ein Jahr leben, entsprechen würde, in den Polarländern zu erwarten. Aus Estland sind mir jedoch Vertreter dieses Typus nicht bekannt geworden¹⁾, denn Pflanzen wie *Empetrum nigrum*, *Andromeda polifolia*, die sich vielleicht so verhalten könnten, treten hier als A [1(1)1..1] auf. Ihre jungen Blätter führen mehr oder weniger Anthocyanin, im Hochsommer sind alle Blätter grün, im Herbst aber färben sich die

1) Nur bei jungen *P. silvestris* Exemplaren tritt die Kombination iA [111..1] auf, jedoch verhalten sich die Nadeln älterer Pflanzen wie A [000..0].

Blätter intensiv braunrot, braun oder fast schwarz, da sie ausser Anthocyanin reichlich Chlorophyll enthalten; im nächsten Frühjahr grünen die Blätter abermals, im Herbst aber oder auch im Sommer können aus ihnen leuchtend rote absterbende Blätter hervorgehen, deren intensive Färbung durch Anthocyanin und Xanthokarotinoiden (in den Plastiden) bedingt ist; oder aber die Blätter überwintern noch 1—2 Mal, indem sie vor jeder Ruheperiode reichlich rote Zellsaftpigmente erzeugen und im Frühjahr wieder grün werden.

Bei allen Pflanzen, bei denen ich die Pigmentkombination A [1(1)1..1] beobachtete, war stets sehr deutlich zu sehen, dass nur die freiliegenden Pflanzenteile Anthocyanin bildeten, während die beschatteten Teile rein grün waren. Die absterbenden Blätter nehmen bei derartigen beschatteten Pflanzenteilen eine rein gelbe Färbung an. Die beschatteten Exemplare verhalten sich also wie A [(1)(1)(1)..(1)].

Anthocyaninlokalisation beim *Rhododendron dahuricum*-Typus A [1(1)1..1].

Untersuchte Pflanzenart	Anthocyaninlokalisation in					
	jungen Blättern		überwinternd. Blättern		absterb. Blättern	
	Epid.	Mesoph.	Epid.	Mesoph.	Epid.	Mesoph.
<i>Mahonia aquifolium</i> Nutt.	(+)	+	(+)	+	(+)	+
<i>Empetrum nigrum</i> L.	—	+	—	+	—	+
(<i>Hedera helix</i> L.)	—	+	—	+	?	+
<i>Rhododendron dahuricum</i> L.	—	+	—	+	—	+
(<i>Loiseleuria procumbens</i> (L.) Des v.)	—	+	?	?	—	+
<i>Azalea indica</i> L.	—	+	—	+	—	+
<i>Andromeda polifolia</i> L.	—	+	—	+	—	+
<i>Arctostaphylos uva ursi</i> (L.) Spr. . .	(+)	+	(+)	+	—	+
<i>Vaccinium vitis idaea</i> L.	—	+	(+)	+	—	+
<i>Vaccinium oxycoccus</i> L.	—	+	—	+	—	+
<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Salisb. . . .	—	+	—	+	—	+

12. *Ilex aquifolium*-Typus = A [1(1)(1)..(1)].

Diese Pigmentkombination, die nur bei Pflanzen mit wenigstens zwei Vegetationsperioden überdauernden Blättern gefunden worden ist, steht der einfacheren Kombination A [1(1)(1)] sehr nahe, bei der ebenfalls anthocyaninführende junge und

anthocyaninfreie absterbende Blätter auftreten. Unterschieden sind diese Pigmentkombinationen nur dadurch, dass in dem überwinternden mehrjährigen Blatte wiederholt Anthocyaninbildung stattfindet, während sich bei der Pigmentkombination A [1(1)(1)] die einmal grün gewordenen Blätter in der Regel nicht mehr röten, obwohl sie das latente Vermögen zur Bildung des Zellsaftpigmentes bis zum Absterben beibehalten.

Bisher ist mir nur ein unzweifelhafter Fall von derartigem Verhalten bekannt geworden, nämlich bei *Ilex aquifolium*. Die jungen Blätter dieser Pflanze sind sehr anthocyaninreich und erscheinen braunrot. Nachher werden die Blätter grün, sie behalten diese Färbung bei Kalthauspflanzen auch im Winter, bei freiwachsenden Exemplaren stellt sich aber nach den Beobachtungen von Overton eine intensive Winterrötung ein, die durch reichliche Anthocyaninbildung verursacht ist. Im nächsten Sommer werden diese überwinternten Blätter nochmals grün. Es ist leider aus den Angaben von Overton nicht zu ersehen, wie sich die absterbenden Blätter der von diesem Forscher untersuchten Exemplare verhielten. Es ist möglich, dass sich rote Herbstblätter bilden können und dass die Pflanze zuweilen als A [1(1)1..1] auftritt. In Tartu werden die absterbenden Blätter, die ich sowohl im Sommer wie im Herbst beobachtet habe, gelb und nur in seltenen Fällen bildet sich in den grünen Blättern roter Zellsaft, der auch in den gelben „Herbstblättern“ erhalten bleibt, so dass diese rötlich gefärbt erscheinen.

Nach den vorliegenden, allerdings nicht genügenden, Angaben vermute ich, dass *Asarum europaeum* und *Galeobdolon luteum* in Estland oft als A [1(1)1..(1)] auftreten.

13. *Ledum palustre*-Typus = A [(1)1(1)..1].

Die jungen Blätter, die sich im Sommer entwickeln, sind bei Pflanzen, bei denen diese Pigmentkombination auftritt, in der Regel anthocyaninfrei. Im Herbst werden die bisher grünen Blätter des reichlichen Anthocyaningehaltes wegen dunkel braunrot und überwintern so; im Frühling wird der Zellsaft in fast allen oder auch allen Zellen der Blattspreite farblos, — also bilden sich aus den überwinternten Blättern abermals grüne Blätter. Diese können im Herbst absterben (z. B. bei *Bergenia cordifolia*), oder aber noch 1—2 mal überwintern. Sowohl die absterbenden wie die überwinternden Blätter bilden reichlich Antho-

cyanin. Diese Pigmentkombination ist vor allem durch die anthocyaninfreien jungen Blätter charakterisiert und steht ohne Zweifel der Kombination A [1(1)1..1] sehr nahe. Es ist sicher, dass es Pflanzen gibt, die gewöhnlich als A [1(1)1(1)..1] auftreten, aber auch als A [1(1)1..1] zu finden sind, und umgekehrt.

Anthocyaninlokalisation beim *Ledum palustre*-Typus A [(1)1(1)..1].

Untersuchte Pflanzenart	Anthocyaninlokalisation in					
	jungen Blättern		überwinternden Blättern ¹⁾		absterb. Blättern	
	Epid.	Mesoph.	Epid.	Mesoph.	Epid.	Mes.
<i>Bergenia cordifolia</i> (L.) Sternb. . .			(+)	+	(+)	+
<i>Helianthemum chamaecistus</i> Mill. . .			+	(+)	+	(+)
<i>Ledum palustre</i> L.	—	—	—	+	—	+
<i>Lyonia calyculata</i> (L.) Reh b. . . .	—	—	—	+	—	+

14. *Sedum acre*-Typus = A [(1)1(1)..(1)].

Wie A [(1)1(1)..(1)] können sich unter gewissen Aussenbedingungen auch Pflanzen verhalten, die gewöhnlich als A [1(1)1..1] auftreten. Dieses beobachtete ich bei *Rhododendron dahuricum*-Exemplaren in einem kleinen geschützten Tal unweit Tschemal (Altai). Die jungen Blätter dieser Pflanzen waren während des Sommers grün, ihre Spreite fand ich stets anthocyaninfrei. Die Winterfärbung trat viel später auf als bei den Pflanzen der südlichen Abhänge, war aber zuletzt kaum weniger stark entwickelt als bei diesen. Die Herbstblätter dagegen waren rein gelb gefärbt und anthocyaninfrei, nur ganz ausnahmsweise traten an den oberen Zweigen auch vereinzelte rötlich gefärbte Blätter auf.

Bei *Sedum*-Arten (*S. acre* L., *S. album* L., *S. hybridum* L.) findet man die jungen Blätter während des Sommers gewöhnlich anthocyaninfrei; die Blätter, die ihr Wachstum abgeschlossen haben, sind während der günstigen Jahreszeit ebenfalls frei vom roten Zellsaftpigment. Im Herbst werden alle belichteten Teile

1) Die Blätter befinden sich z. B. bei *Bergenia cordifolia* und *Helianthemum chamaecistus* in sehr verschiedenen Entwicklungsstadien, und die jungen Blätter führen hier ebenso Anthocyanin wie diejenigen, die ihr Wachstum abgeschlossen haben. Dagegen sind die jungen Blätter, die sich im Sommer bilden, in der Regel anthocyaninfrei.

sowohl bei den im Wachsen begriffenen Blättern, wie bei denjenigen, die ihre definitive Grösse schon erreicht haben, oft intensiv braun bis violett (*S. hybridum*!) und überwintern so, um im nächsten Sommer abermals zu grünen und eventuell noch einmal zu überwintern. Die absterbenden Blätter sind gelb gefärbt, oder sie führen die Anthocyaninmengen, die in dem überwinterten ergrünzten Blatte noch erhalten geblieben sind. Da während des Sommers auch die ältesten Blätter eine starke Anthocyaninabnahme erleiden und da vor dem Loslösen der Blätter eine Neubildung von Anthocyanin nicht stattfindet, so führen die „Herbstblätter“ auch in den Fällen, wo sie rötlich gefärbt sind, nur wenig Anthocyanin.

Was die Pigmentlokalisation bei den von mir untersuchten *Sedum*-Arten betrifft, so fand ich sowohl in den überwinterten Blättern wie in den rötlichen absterbenden Blättern die Epidermiszellen besonders pigmentreich, jedoch auch die Mesophyllzellen führten stets geringere oder grössere Anthocyaninmengen.

15. *Dryas octopetala*-Typus = A [(1)1(1)..0].

Die Pigmentkombination A [(1)1(1)..0] unterscheidet sich von derjenigen des *Sedum acre*-Typus dadurch, dass die absterbenden Blätter („Herbstblätter“) stets rein gelb gefärbt sind und in der Spreite nie Anthocyanin führen. Nur bei einer Pflanze habe ich A [(1)1(1)..0] angetroffen, nämlich bei *Dryas octopetala*. Ihr Verhalten wird im speziellen Teile dieser Arbeit näher erläutert. Es sei hier nur erwähnt, dass ich diese Pflanze im Botanischen Garten zu Tartu untersuchte und dass meine Befunde mit den Beobachtungen von Gertz, die auf dem Wiener Schneeberg, und mit denen von Th. Wulff, die auf Spitzbergen ausgeführt wurden, im wesentlichen übereinstimmen.¹⁾

V. Pigmentkombinationen bei den Hämatokarotinoide führenden Pflanzen.

Wie bereits erwähnt, bezeichne ich als Hämatokarotinoide — im Gegensatz zu den Chlorophyllbegleitern Xanthophyll und

1) Th. Wulff fand die Exemplare auf Spitzbergen im Sommer ganz anthocyaninfrei. Die Blattoberseite war hierbei blassgrün gefärbt, was dadurch bedingt war, dass die Chloroplasten der Palissadenzellen chlorophyllarm waren und eine gelblichgrüne Färbung aufwiesen.

Karotin (Xanthokarotinoide) — die Karotinoide Rhodoxanthin, Lycopin und andere, die nur bei gewissen Pflanzen auftreten und bei diesen die Anthocyaninpigmente ersetzen¹⁾. Es ist wahrscheinlich, dass in einzelnen Fällen in den vegetativen Organen einer Pflanze gleichzeitig sowohl Anthocyane wie Hämatokarotinoide auftreten können, jedoch nach dem, was bisher über die Verbreitung beider Pigmentgruppen bekannt geworden ist, kann man mit Bestimmtheit behaupten, dass solche Fälle selten sein werden und wohl am häufigsten bei Parasiten und Saprophyten zu finden sind, bei denen der gefärbte Stengel gewöhnlich ebenso wie die Blütenhülle als Schauapparat fungiert.²⁾ In den vereinzelt Fällen, wo Rothert in vegetativen Organen sowohl Anthocyanin wie Chromoplasten fand, waren diese gewöhnlich gelb gefärbt. Es ist möglich, dass es sich hier um Xanthoplasten handelt.

In meiner Abhandlung über das Rhodoxanthin habe ich eine weitgehende Übereinstimmung im Auftreten der Anthocyane und der Hämatokarotinoide in den vegetativen Pflanzenorganen festgestellt. Es ist mir jetzt möglich, diese Konvergenz auch an den Pigmenttypen, die bei den genannten Pflanzengruppen auftreten, zu demonstrieren. Es hat sich nämlich herausgestellt, dass bei den Pflanzen, die die Hämatokarotinoide bilden, die also mit vegetativen Chromoplasten ausgestattet sind, ganz dieselben Pigmentkombinationen auftreten, wie bei den anthocyaninführenden Arten. Da es jedoch unter den wildwachsenden Pflanzen Estlands nur wenige Pflanzen der „Hämatokarotinoidgruppe“ gibt, und da auch in der Literatur Angaben, die über das Auftreten einer bestimmten Pigmentkombination bei den die Chromoplasten bildenden Pflanzen berichten, fast vollständig fehlen, so sehe ich mich genötigt, mich in betreff der Chromoplasten enthaltenden Pflanzen auf eine allgemeine Besprechung der Pigmentkombinationen zu beschränken.

Bei der Pigmentkombination A [111] liessen sich die Subtypen + A [111], aA [111], hA [111] und iA [111] aufstellen. Zu + A [111] (*Corylus avellana purpurea*-Subtypus) sind Formen gestellt worden, die sich durch gesteigerte Anthocyaninproduktion auszeichnen und die bei Arten auftreten, die normal nur wenig Anthocyanin bilden und im Sommer grün gefärbt sind.

1) Lippman, Th., Das Rhodoxanthin, p. 78.

2) Johow, Fr., Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 16, 1885, p. 413.

Man konnte die Form $+A[111]$ mit der Form $-A[000]$ vergleichen, denn beide treten nur als Abweichungen bei gewissen Pigmenttypen auf und sind durch sehr gesteigerte oder aber verminderte Anthocyaninproduktion gekennzeichnet. Dagegen sind $aA[111]$ und $hA[111]$ permanentrote Formen, die $+A[111]$ darin gleichen, dass ihre reichliche Anthocyaninproduktion nicht wie bei $iA[111]$ als Resultat der ungünstigen Lebensbedingungen aufzufassen ist, sondern als Organisationsmerkmal. Sie unterscheiden sich aber von dem *Corylus avellana purpurea*-Typus dadurch, dass sie nicht wie dieser eine Abweichung von der normal „grünen“ Stammform einer Pflanzenart darstellen, sondern dass sie gerade die Stammform selbst sind. Mit $aA[111]$ sind autotrophe, mit $hA[111]$ heterotrophe Pflanzenformen bezeichnet.

Es fragt sich nun, ob sich alle diese Fälle bei den Pflanzen, die anstatt der roten Zellsaftpigmente Chromoplasten bilden, ebenfalls vorfinden. Die Frage muss im Allgemeinen unbedingt bejahend beantwortet werden, wiewohl wir vorläufig nur wenig Angaben über einzelne Subtypen besitzen. $+C[111]$, ebenso $-C[111]$ hat Rothert bei mehreren Pflanzenarten beobachtet. Er schreibt: „Von einigen Pflanzen gibt es verschiedene Varietäten oder Rassen: „bunte“ mit Chromoplasten in gewissen Organen und „grüne“, bei denen sich an deren Stelle Chloroplasten befinden. Sicher ist das bei *Cocos*, von der es Varietäten mit gelben Blattstielen (und zugleich gelbbraunen Früchten) und solche mit grünen Blattstielen (und Früchten) gibt. Dasselbe scheint bei der viel kultivierten *Bambusa vulgaris* der Fall zu sein, welche man bald mit gelben, bald mit gelb und grün gestreiften, bald mit grünen Stämmen und Zweigen antrifft. Ich vermute, dass es auch von *Cassytha* eine gelbstengelige und eine grünstengelige Varietät gibt. Um noch ein Beispiel anzuführen, werden von *Selaginella* spec. aus Deli im Buitenzorger Garten nebeneinander zwei sonst ganz gleiche Formen kultiviert, von denen die eine braunes, die andere rein grünes Laub hat“.¹⁾

Die Pigmentkombination $aC[111]$ ist mir unbekannt; $hC[111]$ scheint nicht sehr selten zu sein und ist in unserer Flora z. B. durch *Neottia nidus avis* (L.) Rich. vertreten. Bekanntlich hat Wiesner seinerzeit diese Pflanze näher

1) Rothert, W., Bull. de l'Acad. d. sc. de Cracovie, Cl. d. sc. mathématique et natur., Série 13, 1912, p. 193.

untersucht und gefunden, dass sie geringen Chlorophyllgehalt aufweist, dass das Blattgrün aber durch ein anderes Plastidenpigment maskiert ist, wodurch die bräunliche Färbung dieser Pflanze bedingt wird. Ich überzeugte mich, dass der Zellsaft bei *Neottia nidus avis* stets farblos ist. — Von den Pflanzenarten, bei denen, nach Beschreibungen anderer Autoren zu urteilen, die Pigmentkombination hC [111] auftritt, seien *Voyria uniflora* und *V. trinitatis* erwähnt, die von Johow untersucht sind und deren oberirdische Organe ihre charakteristische Färbung gelben (*V. uniflora*) und fleischroten (*V. trinitatis*) Chromoplasten verdanken.

iC [111] habe ich bei *Scirpus parvulus* R. u. Schult. und *Heleocharis uniglumis* (Lk.) Schult. beobachtet, die beide unter günstigen Lebensbedingungen fast ausschliesslich Chloroplasten führen, jedoch auch permanent braunrot gefärbt auftreten können. Bei *Scirpus parvulus* tritt die Pigmentkombination iC [111] besonders oft auf. Diese kleine *Scirpus*-Art habe ich stellenweise auf der Insel Kassaar (Hiiumaa) in reinen Offenbeständen beobachtet, die auf salzhaltigem, lehmigem, sehr wasserreichem Meeresstrande weite Strecken überzogen und diesen eine sehr auffällige orange bis orangerote Färbung verliehen. Die rötliche Färbung der Pflanze rührt her von Chromoplasten, die sich in dem Assimilationsgewebe gebildet haben. — Wie bereits erwähnt, ist die Pflanze, wenn sie im Wasser wächst, rein grün gefärbt.

Die Pigmentkombination C [1(1)1], die durch reichliches Auftreten der Hämatokarotinoide in den jungen und absterbenden Assimilationsorganen charakterisiert ist, habe ich bei *Equisetum heleocharis* Ehrh., *Heleocharis uniglumis* (Lk.) Schult., *Potamogeton natans* L. beobachtet. Bei allen diesen Pflanzen war es deutlich zu sehen, dass die Chromoplastenbildung von der Lichtwirkung abhängig ist, wie dies auch für die Anthocyaninbildung in den oberirdischen Organen die Regel ist. Es ist von Interesse, dass die Hämatokarotinoidmengen, die in den jungen Blättern ausgebildet werden, stets viel geringer sind als die, die man in den absterbenden Blättern antrifft, denn die gefärbte Fläche ist bei diesen nicht nur um ein Mehrfaches grösser, sondern die Chromoplastenbildung hat sich auf tiefere Schichten des Assimilationsparenchyms erstreckt. Dagegen ist die Färbung der einzelnen Chromoplasten in den absterbenden Organen kaum intensiver als in den jungen.

C [(1)(1)(1)] habe ich bei *Reseda alba* L., *R. odorata* L., *R. lutea* L. und einigen anderen *Reseda*-Arten, die im Botanischen Garten in Tartu kultiviert wurden, beobachtet. Die jungen Blätter enthielten stets mehr oder minder reichlich Chromoplasten, ebenso die jungen Stengelteile. Die erwachsenen Blätter führten in der Blattspreite ausschliesslich Chloroplasten. Ringelungsversuche, die ich mit diesen *Reseda*-Arten im August und September 1924 vornahm, zeigten, dass ihnen das Vermögen eigen ist, reichlich Chromoplasten in den Blättern oberhalb der Ringelungsstelle zu bilden. — In Tartu blieben die Pflanzen bis in den Spätherbst grün gefärbt und wurden zuletzt durch Frost getötet, ohne vorher eine typische Herbstfärbung anzunehmen. In ihrer Heimat dürften viele von ihnen als C [(1)(1)] oder auch als iC [111] auftreten.

C [(1)(1)(1)] beobachtete ich bei *Scirpus parvulus* R. und Schult., *Heleocharis uniglumis* (Lk.) Schult., *Erythraea litoralis* (Turner) Fr. und *E. pulchella* (Sw.) Fr. *Scirpus parvulus* zeigte ein derartiges Verhalten bei Entwicklung im Wasser, die anderen aber treten als C [(1)(1)(1)] auf weniger salzigem Boden, überhaupt unter günstigen Lebensbedingungen auf. Die jungen und erwachsenen Assimilationsorgane sind bei derartigen Pflanzen durch Chlorophyll grün gefärbt, die absterbenden aber enthalten Xanthoplasten und sind rein gelb. — Bei *Erythraea*-Arten beobachtete ich aber auch C [(1)(1)1]; das heisst die jungen und erwachsenen Pflanzenteile enthielten ausschliesslich Chloroplasten, während sich vor dem Absterben sowohl im Stengel wie in den Blättern typische Chromoplasten ausbildeten.

C [000] habe ich nur bei einer Pflanze beobachtet. *Adoxa moschatellina*, die was die Färbung betrifft zuerst von Gertz eingehender untersucht worden ist, führt in der Blattspreite stets nur Chloroplasten. Der Blattstiel und der Stengel können ebenfalls rein grün sein, oder aber diese Teile sind durch Chromoplasten bräunlich gefärbt. Da die Blattspreite auch bei den absterbenden Blättern nur blassgrüne Chloroplasten und gelbliche Xanthoplasten enthält, so scheint der Spreite das Vermögen zur Bildung von Chromoplasten gänzlich zu fehlen.

Von Pflanzen, deren Blätter mehrere Vegetationsperioden überdauern, habe ich nur *Juniperus communis* untersucht. Auf Alvar-Triften tritt diese Pflanze oft als C [(1)(1)1..1] auf.

Andere Pigmentkombinationen habe ich bei den Häma-

tokarotinoide enthaltenden Pflanzen nicht beobachtet. Also sind die Kombinationen [111], [1(1)1], [1(1)(1)], [(1)(1)(1)], [(1)(1)1], [000], [1(1)1..1] sowohl bei den anthocyanin- wie hämatokarotinoid-führenden Pflanzen bekannt, während [(1)11], [(1)1(1)], [1(1)0], [(1)(1)0], [(1)00], [1(1)(1)..(1)], [(1)1(1)..1], [(1)1(1)..0] bisher nur bei ersteren konstatiert worden sind.

VI. Doppelte Pigmentkombinationen.

Es ist schon erwähnt worden, dass in gewissen Fällen Blätter einer und derselben Pflanze sich ganz verschieden verhalten, je nach den Aussenbedingungen, unter welchen sie sich befinden, so tritt z. B. bei *Fragaria vesca* sowohl die Pigmentkombination A [(1)11] wie die Kombination A [1(1)1] auf. Auch ist aus bereits mitgeteilten Angaben zu sehen, dass eine gewisse Pflanze an verschiedenen Standorten sich sehr verschieden verhalten kann und je nachdem, ob die Licht- und Wassermengen geringer oder grösser sind, als iA [111], A [1(1)1] oder A [1(1)(1)], A [(1)(1)(1)], auftritt. Jedoch findet hierbei immer nur die Umwandlung einer Pigmentkombination in eine andere sehr nahe verwandte statt, denn es haben z. B. alle vier eben erwähnten Pigmentkombinationen das gemeinsam, dass der Blattspreite in allen Entwicklungsstadien das Vermögen zur Anthocyaninbildung eigen ist. Sie unterscheiden sich nur dadurch, dass es in gewissen Fällen auch tatsächlich zur Anthocyaninbildung kommt, während diese in anderen Fällen unterbleibt.

Bei Besprechung der Pigmentkombinationen, die bei den Niederblättern zu beobachten sind, werden wir sehen, dass diese zuweilen dasselbe Verhalten aufweisen, wie die Laubblätter, in der Regel aber anders auftreten. Ja es kommt vor, dass die Assimilationsorgane sich wie C [1(1)1] verhalten, also Chromoplasten bilden, während die Niederblätter Anthocyanin führen und zu A [111] gestellt werden müssen.

Noch eigenartiger sind die Fälle, wo die Laubblätter in einem gewissen Alter der Pflanze zu einem Typus gehören, später aber zu einer anderen Pigmentkombination, wobei diese Kombinationen nicht einfach voneinander abzuleiten sind. Von derartigen Fällen, die ich „doppelte Pigmentkombinationen“ nenne, ist mir nur die Kombination iA [111..1] + A [000..0] bekannt geworden.

1. *Pinus silvestris*-Typus = A [111..1] + A [000..0].

Die Kotyledonen, die Primärblätter und die Nadeln der Kurztriebe führen bei jungen *P. silvestris*-Exemplaren Anthocyanin, und zwar besonders reichlich bei denjenigen, die auf sehr trockenem Boden oder auf Hochmoor gedeihen. Zuweilen enthalten bei derartigen Pflanzen sämtliche Zellen des Assimilationsgewebes violettroten Zellsaft, so dass die Nadeln intensiv braun bis violettrot erscheinen. Solche Nadeln fand ich auch bei Exemplaren, die 3—4 Jahre alt waren; ältere Exemplare dagegen waren stets rein grün gefärbt. Die Nadeln können bei jungen Pflanzen also permanentrot sein, da jedoch beschattete Exemplare und solche auf genügend feuchtem Untergrunde ganz grün sind, so handelt es sich hier zweifelsohne um die Pigmentkombinationen iA [111..1] und A [(1)(1)(1)..(1)], und es ist möglich, dass auch andere Kombinationen, die von diesen abzuleiten sind, auftreten.

Ganz anders verhalten sich die Nadeln der Kurztriebe bei älteren Exemplaren. Sie sind sowohl im Sommer wie im Winter grün und erwiesen sich stets als vollständig anthocyaninfrei.

Bei gut belichteten Exemplaren wird die Färbung im Winter olivgrün oder auch bräunlich, wie ich das in Zentralasien (Altai, Tschemal) beobachten konnte. Jedoch auch in diesem letzteren Falle enthielten die Nadeln auch nicht die geringsten Spuren von Anthocyanin. Es sei erwähnt, dass *Rhododendron dahuricum*, *Bergenia cordifolia*, *Sedum hybridum* und einige andere Pflanzen der *P. silvestris*-Höhenstufe im Altai zu dieser Zeit reichlich Anthocyanin enthalten und prachtvolle Winterfärbung aufweisen. — Querschnitte durch die gebräunten *Pinus*-Nadeln zeigten, dass die Chloroplasten grösstenteils zerstört sind, wobei der plasmatische Inhalt der Zellen eigenartige Braunfärbung aufweist. — Also auch unter derartigen extremen Bedingungen¹⁾ bildet sich das rote Zellsaftpigment nicht, das in den Kurztrieben junger Pflanzen reichlich vorhanden ist. — Da die Nadeln auch bevor sie abfallen grün oder gelb gefärbt sind und nie roten Zellsaft enthalten, so muss man annehmen, dass ihnen das Vermögen Anthocyanin zu bilden völlig fehlt. Auch die Zwergform von *Pinus silvestris*, die f. *turfosa* Woerlein, verhält sich ebenso.

1) Die Temperatur beträgt in Tschemal im Winter zuweilen wochenlang — 45°, wobei der Himmel grösstenteils wolkenlos ist.

Auch andere *Pinus*-Arten dürften sich wie iA [111.1]+A [000.0] verhalten.

Diese merkwürdige Pigmentkombination ist von nicht geringem theoretischem Interesse. Es ist schon gezeigt worden, dass bei dem *Betula verrucosa*-Typus (A [1(1)0]) das Blatt, bevor es seine definitive Grösse erreicht hat, mehr oder minder reichlich Anthocyanin enthält, nachher aber ergrünt und während der weiteren Lebensdauer des Blattes nie mehr Anthocyanin aufweist, da auch das Vermögen zur Anthocyaninbildung dem Blatte nicht mehr eigen ist. Man könnte auch sagen, dass das Blatt bei den Pflanzen, bei denen die Pigmentkombination A[1(1)0] auftritt, sich anfangs wie A [111], dann wie A [(1)(1)(1)] und zuletzt wie A [000] verhält. Diese einzelnen Stadien, die bei dem *Betula verrucosa*-Typus jedes unter für die Anthocyaninbildung günstigen Bedingungen sich befindende Blatt durchläuft, ist beim *Pinus silvestris*-Typus auf verschiedene Altersstadien der ganzen Pflanze verteilt und zwar so, dass sich ihre Assimilationsorgane anfangs wie A [111.1] und A [(1)(1)(1)..(1)] verhalten, diejenigen aber, die an älteren Pflanzenteilen auftreten, wie A [000.0]. Also ist die Spezialisierung beim *Pinus silvestris*-Typus viel weiter vorgeschritten als bei dem *Betula verrucosa*-Typus.

Der *Pinus silvestris*-Typus ist auch deshalb von Interesse, weil er auf die genetischen Beziehungen, die zwischen den diversen Pigmenttypen bestehen, Licht wirft. Die Entstehung der gegenwärtig bei *Pinus* auftretenden doppelten Pigmentkombination liesse sich so vorstellen, dass die Pflanze von Formen abstammt, die sich wie A [111.1], A[1(1)1.1] oder A [(1)(1)(1)..(1)] verhielten, bei denen aber diese Pigmentkombination nachher auf das Jugendstadium der Pflanze fixiert wurde, während die überwiegende Masse der Nadeln gänzlich anthocyaninfrei wurde (A[000.0]). Stellt man sich vor, dass auch das Jugendstadium das Vermögen Anthocyanin zu bilden eingebüsst hätte, so würde eine sekundär entstandene anthocyaninfreie Form vorliegen. Dieser Übergang wird durch den *Pinus silvestris*-Typus jedenfalls gut illustriert. Durch diesen Typus werden die Pigmentkombinationen A [111], A [1(1)(1)], A [1(1)(1)] und A [(1)(1)(1)] mit den Pigmentkombinationen A [000], A [1(1)0] etc. verbunden.

Allerdings ist es sehr gut denkbar, dass die Reduktion der Anthocyaninbildung auch ohne derartige Zwischenstadien wie der

Pinus silvestris-Typus stattfinden konnte, so dass aus den Formen A[111], A[1(1)1] etc. direkt A[000] und auch [000] hervorgingen. Jedenfalls muss man als sehr wahrscheinlich annehmen, dass der Pigmenttypus [000] heterogenen Ursprunges ist, und dass es sich hier zum Teil um primären Mangel an roten Pigmenten handelt (so wohl bei vielen Pteridophyta), zum Teil aber um einen sekundären. Vielleicht ist es dadurch zu erklären, dass die Pigmentkombination [000] (*Botrychium lunaria*-Typus) auch bei mehreren Mono- und Dikotylen auftritt.

VII. Pigmentkombinationen, die bei den Niederblättern beobachtet worden sind.

Die Pigmentkombination A [111] ist bei den Niederblättern sehr verbreitet. Bei den untersuchten Pflanzenarten sind diese schon im Herbst anthocyaninreich, wobei sie nicht selten auch geringe Chlorophyllmengen enthalten. Sie sind fast ausnahmslos auf ihrer morphologischen Unterseite beträchtlich stärker gerötet als auf der Oberseite. Oft ist es deutlich zu sehen, dass die Teile der Knospenschuppen, die von den nebenstehenden oder den nach unten zu folgenden Niederblättern verdeckt sind, den Zellsaftfarbstoff nicht gebildet haben (*Corylus*, *Berberis*, *Evo-nymus*, *Tilia* u. a.). — In anderen Fällen dagegen ist daran wohl kaum zu zweifeln, dass die Anthocyaninbildung von der Lichtwirkung unabhängig verläuft (*Allium victorialis*, *Convallaria majalis*).

Nicht selten findet man schon im Herbst viele Knospenschuppen abgestorben und gebräunt (*Fagus*, *Quercus* etc.), im Frühjahr vergrössern sich oft die inneren noch lebenden Knospenschuppen, wobei dann die trockenen gebräunten apikalen Teile einen eigenartigen Kontrast mit den unteren roten Schuppenteilen bilden (*Acer mandshuricum*). Nachher findet Chlorophyllabbau statt, es bildet sich eine Trennungsschicht und die Schuppen fallen noch turgeszent ab, oder sie vertrocknen bereits auf der Pflanze.

Die Pigmentkombination A [111] beobachtete ich bei den Niederblättern von *Heleocharis uniglumis* (Lk.) Schult., *Allium victorialis* L., *Polygonum multiflorum* (L.) All., *Convallaria majalis* L., *Populus tremula* L., *Salix repens* L. *rosmarinifolia* Koch., *Corylus avellana* L., *Betula verrucosa* Ehrh., *Betula nana* L., *Alnus*

incana (L.) DC., *Fagus silvatica* L., *Ulmus montana* With., *Pirus aucuparia* (L.) Gaertn., *Rubus chamaemorus* L., *Prunus padus* L., *Evonymus europaea* L., *Acer mandshuricum* Maxim., *A. platanoides* L., *Tilia cordata* Mill., *Lysimachia vulgaris* L., *Sambucus racemosa* L., *Lonicera coerulea* L.

Die Pigmentkombination A [1(1)1], die bei den Laubblättern der Pflanzen unserer Breiten so oft auftritt, habe ich bei typischen Niederblättern überhaupt nicht gefunden. Nur die als Niederblätter funktionierenden Nebenblätter von *Parthenocissus quinquefolius* (L.) Planchon verhielten sich so. Nähere Angaben über den Verlauf des Prozesses der Grünung und der abermaligen Anthocyaninbildung finden sich im speziellen Teile dieser Arbeit; es sei nur hervorgehoben, dass übereinstimmend mit den Laubblättern die jungen Nebenblätter Anthocyanin nur in den Epidermiszellen führen, während bei den absterbenden Nebenblättern, die sich Anfang Juni lösten, schon die typische Verschiebung der Pigmentlokalisation stattgefunden hat und der rote Zellsaft in subepidermalen Zellen auftritt, die Epidermiszellen aber farblos sind.

Die Knospenschuppen von *Viburnum opulus* L. verhalten sich, soviel ich sehen konnte, wie A [1(1)(1)]. Im Winter waren sie sehr intensiv rot gefärbt und führten reichlich Anthocyanin; im Frühjahr vermindert sich der Gehalt an rotem Pigment, ebenso wird Chlorophyll abgebaut. Zuletzt färben sich die Kappen, bevor sie sich lösen, gelb und sind anthocyaninfrei. Da die Laubblätter sich wie A [1(1)1] verhalten, so ist es kaum anzunehmen, dass hier A [1(1)0] vorliegt. Sonst habe ich bei Niederblättern A [1(1)(1)] nicht beobachtet.

A [1(1)0] fand ich bei *Corylus avellana* L. und *Aristolochia macrophylla* Lam. Die Niederblätter führen hier Anthocyanin nur im Winter (*Corylus*) und Frühjahr (*Corylus*, *Aristolochia*), nachher findet eine rapide Anthocyaninabnahme statt; zuletzt wird der Zellsaft überall farblos. Gleichzeitig nehmen die Niederblätter eine grüne Färbung an und beteiligen sich ohne Zweifel, wenn auch nur in geringem Grade, an der Assimilations-tätigkeit. Zuletzt vergilben sie und lösen sich ab. Nie enthalten die vergilbten Niederblätter auch nur eine Spur von Anthocyanin. — Bei *Fraxinus excelsior* führen die Knospenschuppen nur ausnahmsweise Anthocyanin, in der Regel sind sie auch im Winter frei von dem roten Zellsaftpigment, und da auch weiter

in ihnen nie eine Anthocyaninbildung zu beobachten war, so handelt es sich hier wohl um A [(1)00]. Bei *Phellodendron amurense* Rupr. und *Juglans mandshurica* Maxim. fand ich die Knospenschuppen und die Übergangsblätter sowohl im Winter wie im Frühjahr vor und nach dem Loslösen stets anthocyaninfrei. Da den Pflanzen das Vermögen Anthocyanin zu bilden eigen ist, so handelt es sich hier um A [000].

In der folgenden Tabelle ist die Pigmentlokalisierung in den Niederblättern und den Laubblättern gegeben, ebenso sind die Pigmenttypen verzeichnet, die bei ihnen konstatiert worden sind.

Untersuchte Pflanzenart	Niederblätter		Laubblätter	
	Anthocyaninlokalisierung	Pigmentkombination	Anthocyaninlokalisierung i. d. jung. Bl.	Pigmentkombination
	Epid. Mes.		Epid. Mes.	
<i>Heleocharis uniglumis</i> (Lk.)				C [111], C [1(1)1]
Schult.	+ ¹⁾	A [111]		C [(1)(1)(1)]
<i>Allium victorialis</i> L.	+	A [111]		A [000]
<i>Polygonatum multiflorum</i> (L.)				
All.	— +	A [111]	— +	A [1(1)0]
<i>Convallaria majalis</i> L.	— +	A [111]	— +	A [(1)00]
<i>Populus tremula</i> L.	— +	A [111]	— +	A [1(1)1]
<i>Salix repens</i> L. <i>rosmarinifolia</i>				
Koch.	+ +	A [111]	— +	A [1(1)(1)] ;
<i>Juglans mandshurica</i> Maxim.	— —	A [000]	+ +	A [1(1)0]
<i>Corylus avellana</i> L.	+ +	A [1(1)0]	+ (+)	A [1(1)0]
<i>C. avellana</i> L. <i>purpurea</i> . . .	+ —	A [111]	+ —	+ A [111]
<i>Betula verrucosa</i> Ehrh. . . .	— +	A [111]	+ +	A [1(1)0]
<i>Betula nana</i> L.	— +	A [111]	(+) +	A [1(1)1]
<i>Alnus incana</i> (L.) DC.	+ +	A [111]	(+) +	A [1(1)0]
<i>Fagus sylvatica</i> L.	+ (+)	A [111]	(+) (+)	A [(1)(1)0]
<i>Ulmus montana</i> With.	+ (+)	A [111]	+ (+)	A [1(1)0]
<i>Berberis vulgaris</i> L.		A [111]		A [1(1)1]
<i>Aristolochia macrophylla</i> Lam.	+ —	A [1(1)0]	+ —	A [1(1)0]
<i>Pirus aucuparia</i> (L.) Gaertn.	+ +	A [111]	+ (+)	A [1(1)1]
<i>Rubus chamaemorus</i> L.	+ (+)	A [111]	+ (+)	A [1(1)1]
<i>Prunus padus</i> L.	(+) +	A [111]	(+) +	A [1(1)1]
<i>Phellodendron amurense</i> Rupr.	— —	A [000]	+ —	A [(1)(1)0] etc
<i>Evonymus europaea</i> L.	+ —	A [111]	+ —	A [1(1)1]
<i>Acer mandshuricum</i> Maxim. . .	+ +	A [111]	+ (+)	A [1(1)1]
<i>Acer platanoides</i> L.	— +	A [111]	(+) +	A [1(1)1]

1) Anthocyanin imprägniert die Zellwandungen.

Untersuchte Pflanzenart	Niederblätter		Laubblätter	
	Antho- cyanin- lokalisa- tion	Pigment- kombina- tion	Anthocy- aninloka- lisation i. d. jung. Bl.	Pigment- kombination
	Epid.	Mes.	Epid.	Mes.
<i>Parthenocissus quinquefolius</i> L. (Planchon)	+ ¹⁾		+	—
<i>Tilia cordata</i> Mill.	+	+	—	+
<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	—	+	—	+
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	+	—	+	+
<i>Sambucus racemosa</i> L.	—	+	+	(+)
<i>Viburnum opulus</i> L.	—	+	—	+
<i>Lonicera coerulea</i> L.	—	+	—	+

Bei aufmerksamer Durchsicht der obenstehenden Tabelle ist eine sehr interessante Tatsache ganz unverkennbar: während die Nieder- und Laubblätter in der histologischen Lokalisation des Farbstoffes verhältnismässig gute Übereinstimmung zeigen und nur in einzelnen Fällen (*Salix*, *Sambucus* u. a.) grössere Unterschiede bestehen, ist irgendwelcher Zusammenhang zwischen dem Pigmenttypus des Laubblattes und des Niederblattes überhaupt nicht vorhanden, oder nur in einzelnen Fällen bemerkbar. — Um diese Verhältnisse deutlicher hervorzuheben, seien hier die Pigmentkombinationen vermerkt, die bei den untersuchten 22 Arten auftraten, deren Niederblätter sich sämtlich wie A [111] verhielten: A [111] (1 Art), A [1(1)1] (9 Art.), A [1(1)(1)] (3 Art.), A [1(1)0] (6 Art.), A [(1)(1)0] (1 Art), A [(1)00] (1 Art), A [000] (1 Art).

Dass die Pigmentlokalisation sowohl bei Nieder- wie Laubblättern sehr oft übereinstimmend gefunden wurde, rührt ohne Zweifel davon her, dass derartige Organisationsmerkmale sich auch bei Funktionswechsel eines Organes nur wenig ändern. Gerade deshalb sind die Pigmenttypen, die auf Grund anatomischer Merkmale aufgestellt worden sind, von ökologischem Standpunkte aus von geringem Werte.

Die Aufgabe der Niederblätter besteht ohne Zweifel im Schutze der jungen Blatt- und Stengelanlagen. Deshalb ist es kaum überraschend, dass die Pigmentkombination A [111], die

1) Die im Loslösen begriffenen Nebenblätter von *P. quinquefolius* führen Anthocyanin subepidermal lokalisiert.

bei den Polar- und Alvarpflanzen häufig auftritt, bei den Niederblättern winterkahler Laubbäume die weitaus verbreitetste ist. In der nebenstehenden Tabelle sind die Resultate zusammengefasst, die ich bei Untersuchung von 30 Pflanzenarten erhielt und die jedenfalls das Gesagte gut illustrieren. Allerdings wäre es nötig, diese Ergebnisse an zahlreicherem Material zu prüfen.

Pigmentkombination	Laubblätter	Niederblätter
+A [111]	3,3 Prz.	—
A [111]	—	76,6 Prz.
A [1(1)1]	36,3 "	3,3 "
A [1(1)(1)]	9,9 "	3,3 "
A [1(1)0]	33,0 "	6,6 "
A [(1)(1)0]	6,6 "	—
A [(1)00]	3,3 "	3,3 "
A [000]	3,3 "	6,6 "
C [1(1)1]	3,3 "	—

Es sei noch bemerkt, dass in den Fällen, wo die Niederblätter dicht behaart sind, nur sehr geringer Anthocyaningehalt gefunden wurde (*Fraxinus excelsior*), oder aber die Niederblätter waren vollständig frei von rotem Zellsaftpigment (*Phellodendron amurense*).

VIII. Theoretisch unmögliche Pigmentkombinationen.

Da mehr Material über die anthocyaninführenden Pflanzen vorliegt als über die Pflanzen der „Hämatokarotinoidgruppe“, so sollen hier die ersteren näher besprochen, die letztgenannten aber nur in einzelnen Fällen herangezogen werden. Es sei jedoch sogleich hervorgehoben, dass nach den vorliegenden Beobachtungen zu urteilen die chromoplastenbildenden Pflanzen mit den Pflanzen, die Anthocyanine enthalten, in Bezug auf die Pigmenttypen und deren Häufigkeit weitgehende Übereinstimmung zeigen. Mathematisch sind für die Blattspreite einer Pflanze, die Anthocyanine führt, folgende Pigmentkombinationen möglich ¹⁾:

A [111]	A [0 0 0]	A [(1)(1)(1)]	
A [110]	*A [0 0 (1)]	A [(1) (1) 1]	*A [10(1)]
A [100]	*A [0 (1)(1)]	A [(1) 1 1]	A [1(1)0]
*A [001]	A [(1)(1)0]	A [1 1 (1)]	*A [01(1)]
*A [011]	A [(1) 0 0]	A [1 (1) (1)]	*A [0(1)1]
*A [010]	*A [(1)0(1)]	A [1 (1) 1]	A [(1)10]
*A [101]	*A [0 (1) 0]	A [(1) 1 (1)]	*A [(1)01]

1) Die tatsächlich gefundenen Pigmentkombinationen sind fett gedruckt, diejenigen, die theoretisch als unmöglich betrachtet werden müssen, sind durch * gekennzeichnet.

Von diesen 27 Kombinationen sind folgende 11 beobachtet worden und bereits in dieser Arbeit beschrieben: A [111], A [000], A [(1)(1)0], A [(1)00], A [(1)(1)(1)], A [(1)(1)1], A [(1)11], A [1(1)(1)], A [1(1)1], A [(1)1(1)], A [1(1)0]. Die Kombinationen A [110], A [100], A [11(1)] und A [(1)10] sind nicht bekannt, da jedoch die ihnen sehr nahe stehenden Pigmentkombinationen A [(1)(1)0], A [(1)00], A [1(1)(1)] und A [(1)(1)0] konstatiert worden sind, so ist kaum daran zu zweifeln, dass sie sich ebenfalls finden werden. Ganz anders steht es mit den Kombinationen A [001], A [011], A [010], A [101], A [00(1)], A [0(1)(1)], A [(1)0(1)], A [0(1)0], A [10(1)], A [01(1)], A [0(1)1], A [(1)01]: keine von ihnen ist beobachtet worden!

Das sind aber gerade diejenigen Pigmentkombinationen, die einer ökologischen Funktion des Farbstoffes widersprechen würden, denn in vielen Fällen würden hier nur absterbende oder ältere Blätter Anthocyanin enthalten, während den jungen Blättern das Vermögen die Pigmente zu bilden vollständig fehlen würde (A [001], A [011], A [00(1)], A [0(1)(1)], A [01(1)], A [0(1)1]). In anderen Fällen müsste das Vermögen zur Bildung des roten Zellsaftes nur auf das mittlere Entwicklungsstadium des Blattes eingeschränkt sein (bei A [0(1)0], A [010]), während den jungen und älteren Blättern das Vermögen zur Anthocyaninbildung völlig abgehen würde. Bei den Kombinationen A [101], A [(1)0(1)], A [10(1)] und A [(1)01] würde den jungen Blättern das Vermögen zur Anthocyaninbildung eigen sein, nachher aber völlig verschwinden, um sich in den absterbenden Blättern abermals einzustellen.

Die Tatsache, dass alle derartigen Pigmentkombinationen nicht gefunden wurden, ist eines der wichtigsten Resultate der vorliegenden Untersuchung.

Von den Hypothesen, die den Anthocyaninen und Hämatokarotinoiden eine rein physiologische Funktion zuschreiben, sind die wichtigsten diejenigen von Palladin und Noack. Während der erstgenannte Forscher selbst zur Überzeugung gelangte, dass die Anthocyanine mit den Atmungspigmenten nichts Gemeinschaftliches haben, hat Noack in der letzten Zeit die Vermutung zu begründen versucht, dass die Anthocyanine und Flavonole am Assimilationsprozesse irgendwie beteiligt sein müssen und zwar so, dass in den normal assimilierenden Organen nur Flavonole vorhanden sind, in solchen aber, in denen die Assimilation irgendwie herabgesetzt ist oder überhaupt nicht

stattfindet, Anthocyanine auftreten. Experimentell liesse sich diese Hypothese so prüfen, dass man bei einer Pflanze, die Flavonole enthält, die Assimilation zum Beispiel durch Verdunkelung der Pflanze verhindert und beobachtet, ob sich die Anthocyanine anhäufen oder nicht. Tatsächlich ist dieser Versuch zu wiederholten Malen von verschiedenen Forschern gemacht worden, und in letzter Zeit hat Jonesco besonders hervorgehoben, dass die Anthocyanine, falls sie in der Pflanze vorhanden sind, bei Verdunkelung derselben verschwinden. Von einer Anhäufung von Anthocyaninen bei Assimilationssistierung durch Verdunkelung kann deshalb keine Rede sein. Die Anthocyaninbildung ist zweifellos bei verminderter Assimilationstätigkeit oft besonders reichlich, jedoch ist dies nicht darin begründet, dass die Anthocyanine und die Flavonole irgendwie direkt an der Chlorophylltätigkeit mitbeteiligt sind, sondern darin, dass die roten Pigmente Schutzeinrichtungen darstellen, die sich dann bilden, wenn die Pflanze in ihrer Existenz besonders gefährdet ist. Nur so wird auch die ohne Zweifel äusserst verbreitete Abhängigkeit der Anthocyaninbildung in den vegetativen Organen vom Licht verständlich, denn im Dunkeln würde diese Schutzeinrichtung eben funktionslos sein.

Die Existenz nur bestimmter Pigmentkombinationen bei jeder Pflanzenart ist mit den rein physiologischen Hypothesen anscheinend nicht vereinbar, denn es ist doch nicht anzunehmen, dass die Assimilation bei den verschiedenen Arten ebensolchen charakteristischen Variationen unterworfen ist. Wenn z. B. bei einer Pflanzenart A [(1)(1)(1)] auftritt, so kann sich die Assimilation sicherlich sowohl steigern wie vermindern, ohne dass eine merkbare Verschiebung in dem Pigmentsystem Anthocyanin $\rightleftharpoons$ Flavonol stattfinden würde. Wie bereits gezeigt wurde, ist die Pigmentkombination A [1(1)0] ziemlich verbreitet. Vom Standpunkte der Hypothese von Noack müsste, falls A [1(1)0] möglich ist, auch A [0(1)1] auftreten können, denn die Anthocyaninbildung im Frühling und Herbst soll lediglich auf ungenügender Assimilationstätigkeit der jungen und der absterbenden Blätter beruhen. Jedoch tritt tatsächlich, wie schon erwähnt, die Pigmentkombination A [1(1)0] verhältnismässig oft auf, während A [0(1)1] überhaupt nicht gefunden worden ist, — eine Tatsache, die mit einer ökologischen Anthocyanin-Hypothese in bestem Einklange steht.

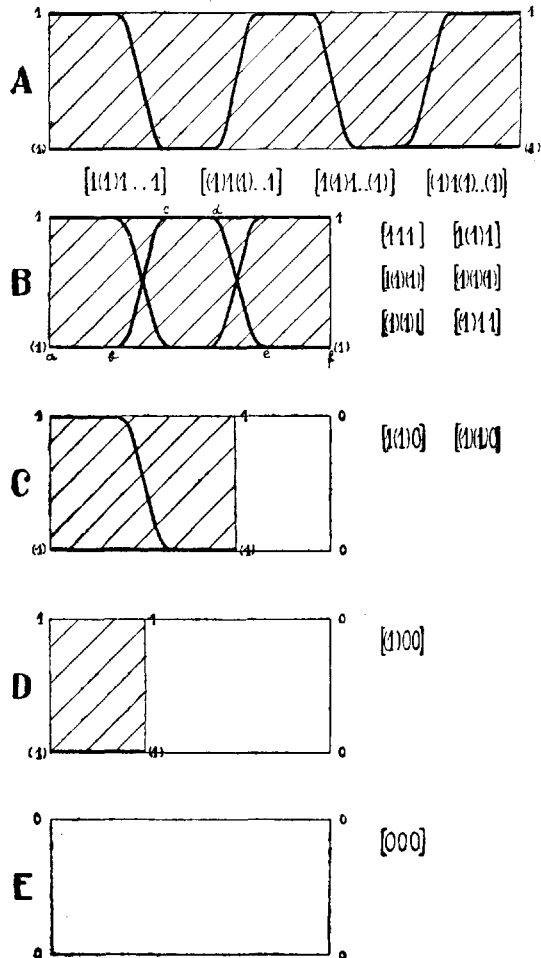
Man hat auch die Vermutung ausgesprochen, dass sowohl Anthocyane wie Hämatokarotinoide aus rein biochemischen Ursachen auftreten, also Nebenprodukte sind, denen eine direkte Aufgabe überhaupt nicht zukommen braucht. Diese Vermutung steht im schärfsten Widerspruch mit den gefundenen Pigmenttypen, denn in solchem Falle ist es nicht einzusehen, weshalb irgendeine von den anfangs erwähnten 27 Pigmentkombinationen nicht möglich sein sollte.

IX. Die herbstliche Anthocyaninbildung und ihre Gründe.

Das Verhalten der in dieser Arbeit aufgestellten Pigmenttypen soll noch schematisch dargestellt werden. In der Figur 1 (A, B, C, D und E) besitzt die Blattspreite in der schraffierten Zone das Vermögen Anthocyanin zu bilden, in der unschraffierten aber nicht, die einzelnen Pigmenttypen sind durch entsprechende Kurven dargestellt. Es ist bei Durchsicht dieser Schemata besonders deutlich zu sehen, dass es eigentlich 5 Komplexe von Pigmenttypen gibt, wobei letztere nur verschiedene Spezialfälle darstellen. Es ist auf den ersten Blick leicht zu erkennen, dass das Herbstanthocyanin nur bei den Pigmenttypen, die unter A und B zusammengefasst sind, auftreten kann, und zwar bei A $[1(1)1 \dots 1]$, A $[(1)1(1) \dots 1]$, A $[111]$, A $[1(1)1]$, A $[(1)(1)1]$, A $[(1)11]$ regelmässig, bei A $[1(1)(1) \dots (1)]$, A $[(1)1(1) \dots (1)]$, A $[(1)(1)(1)]$, A $[(1)1(1)]$, A $[1(1)(1)]$ aber nur in einzelnen Ausnahmefällen.

Besonders belehrend ist die Herbstanthocyaninbildung bei dem *Rhododendron dahuricum*-Typus (A $[1(1)1 \dots 1]$), *Ledum palustre*-Typus (A $[(1)1(1) \dots 1]$) u. a. (Fig. 1, A). Hier bilden die jungen Blätter in gewissen Fällen reichlich Anthocyanin, in anderen aber nicht, jedoch alle machen im Herbst Gebrauch von ihrer Fähigkeit die roten Pigmente zu bilden, wobei die überwinterten Blätter sich dunkel braunrot färben, weil sie ja ausser den roten Zellsaftpigmenten auch reichlich Chlorophyll enthalten. Im nächsten Frühjahr ergrünen die Blätter, um sich im darauffolgenden Herbst nochmals zu röten. Diese Blätter überwintern nur bei einzelnen Arten, gewöhnlich aber sind es leuchtend rote Herbstblätter, die bald nachdem sie sich besonders schön gefärbt haben, abfallen.

Die Bedingungen im Blatte, die zur Bildung der roten „Winter“- und „Herbstblätter“ Anlass geben, müssen sehr ähnlich, ja eigentlich übereinstimmend sein. Jedenfalls beginnt die Anthocyaninbildung in beiden Fällen in noch grünem chlorophyllreichen Gewebe, nur bleibt bei den überwinterten Blättern das Chlorophyll grösstenteils erhalten, beim Herbstblatt aber findet gleichzeitig mit der Anthocyaninbildung Chlorophyllabbau statt, und so entstehen zuletzt die schön rot gefärbten absterbenden Blätter. Ohne Zweifel ist hier die Herbstfärbung dadurch bedingt, dass das Vermögen Anthocyanin zu bilden bis zum Absterben des Blattes erhalten geblieben ist und sich vor dem Absterben in der Blattspreite ähnliche Bedingungen einstellen, wie in den Blättern, die überwintern sollen. Es muss besonders hervorgehoben werden, dass bei den absterbenden Blättern die Anthocyaninbildung stets zu einer Zeit stattfindet, wenn das Blatt noch in voller Lebenskraft ist.



Figur 1. Schema der Pigmenttypen. In den schraffierten Teilen besitzt die Blattspreite das Vermögen Anthocyanin zu bilden, in den unschraffierten nicht. Die einzelnen Kombinationen sind durch stark hervortretende Linien dargestellt. So bezeichnet z. B. in dem Schema B die obere horizontale Linie die Kombination A $[111]$, die untere die Kombination A $[(1)(1)(1)]$; die Kombination A $[(1)1(1)]$ ist durch die Kurve a b c d e f veranschaulicht etc.

Vom ökologischen Standpunkte aus ist die herbstliche Anthocyaninbildung allerdings vollständig nutzlos, denn die schützende rote Decke bildet sich hier in Blättern, die ja sowieso dem Tode preisgegeben sind. Allein sie wird verständlich, wenn man bedenkt, dass sie ihre Entstehung einer für die Pflanze wichtigen Reaktion verdankt, die bis zum Tode erhalten bleibt und die sich automatisch in den Blättern auch bevor sie sich auflösen abspielt. Die Anthocyaninbildung in den absterbenden Blättern hat sich nur dadurch erhalten, dass sie eben der Pflanze nicht schädlich ist. Da die Rotfärbung hier aber ebenso gut unterbleiben könnte, so bilden auch tatsächlich viele Arten gelbe anthocyaninfreie Herbstblätter, während sie von dem wichtigen Vermögen Anthocyanin zu bilden in den jungen (oder überwinterten) Blättern Gebrauch machen.

Bei den Pflanzen, deren Blätter wohl zwei Vegetationsperioden durchmachen, die aber nie über 1 Jahr leben, liegen die Verhältnisse ähnlich, denn auch hier bildet sich in der Regel Anthocyanin in erwachsenen oder durch die Kälte in ihrer Weiterentwicklung gehemmten chlorophyllreichen Blättern. Im Frühjahr verlieren sie ihren Anthocyaningehalt, das Chlorophyll wird allmählich abgebaut und es entstehen gelbe absterbende Blätter (A[(1)1(1)]), oder aber es bleibt das Anthocyanin in den überwinterten Blättern erhalten, ja es findet zuweilen gleichzeitig mit dem Chlorophyllabbau sogar eine Steigerung des Anthocyaningehaltes statt, wobei dann rote „Herbstblätter“ entstehen (A[(1)11]).

Es ist die Tatsache sehr wichtig, dass bei allen von mir untersuchten Pflanzen, die sich wie A [1(1)1], A [(1)(1)(1)], A [1(1)(1)], A [(1)(1)1] verhalten, die herbstliche Anthocyaninbildung, falls eine solche stattfindet, stets in völlig lebenskräftigem grünem Blatte beginnt und erst später gleichzeitig mit diesem Prozess auch Chlorophyllabbau stattfindet, so dass sich zuletzt rote Herbstblätter bilden. Ohne Zweifel ist auch bei diesen nur einen Sommer überdauernden Blättern die Herbstfärbung (Anthocyaninbildung) ein nutzloser, automatisch eintretender Prozess,

der dadurch bedingt ist, dass die Fähigkeit zur Anthocyaninbildung bis zum Absterben des Blattes erhalten bleibt und dass die Bedingungen im Blatte vor dem Laubfall der Anthocyaninbildung günstig sind.

Wiesner¹⁾ zeigte, dass die Entstehung der Trennungsschicht durch Verminderung des Wassergehaltes im Blatte hervorgerufen wird, und dass die Bildung dieser Schicht in den Blättern und Zweigen, die sich in einer mit Wasserdampf gesättigten Atmosphäre befinden, stets unterbleibt. Er schreibt: „Zweige von Bäumen und Sträuchern der verschiedensten Art, von denen ich mich durch vergleichende Untersuchung überzeugte, dass die Trennungsschichten ihrer Blätter noch nicht angelegt waren, hielten sich allerdings lange frisch und grün in den feuchten Räumen. Nach einigen Wochen trat eine Fäulnis der saftigen Gewebe der Blätter ein; die Blätter liessen sich wohl leicht von den Stämmen ablösen, aber es kam hier niemals zur Anlage von Trennungsschichten. Zweige hingegen, deren Blätter bereits ausgebildete Trennungsschichten besaßen, die aber nichtdestoweniger noch völlig fest mit den Stämmen verbunden waren, lösten sich ganz normal ab, d. h. die Ablösung der Blätter erfolgte in der Trennungsschicht, und zwar lösten sich innerhalb derselben die Zellen mit ganz unverletzten Membranen von einander ab.“ Andererseits beobachtete Wiesner, dass die Herbstblätter in derartigen mit Wasserdampf gesättigten Räumen nie Anthocyanin bildeten. Es sind also die Bedingungen, die zur Bildung einer Trennungsschicht führen, dieselben, die auch für die Anthocyaninbildung günstig sind, und deshalb erscheint es sehr begreiflich, dass da, wo im Blatte das Vermögen zur Anthocyaninbildung bis in den Herbst erhalten geblieben ist, unter für die Pigmentbildung günstigen Bedingungen das rote Zellsaftpigment entsteht.

Dieses Beibehalten der Fähigkeit zur Anthocyaninbildung bis zum Absterben der Blätter kann ohne Zweifel nur für Pflanzen solcher Standorte von Wichtigkeit sein, wo die klimatischen Bedingungen nicht sehr günstig sind, und wo auch während der Vegetationsperiode mehr oder minder lange andauernde Kälte- oder Trockenperioden auftreten. Gerade deshalb ist das

1) Wiesner, J., Untersuch. üb. d. herbstl. Entl. d. Holzgewächse, Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wissensch. in Wien, 1871. LXIV Band, I. Abt. p. 501.

Koniferen-Gebiet in Amerika, Europa und Asien so reich an Pflanzen, bei denen die Pigmentkombination A [1(1)1] auftritt, und man könnte erwarten, dass sie auch in den Tropen, da wo Trockenperioden auftreten, sich finden wird. Da jedoch die Anthocyaninbildung im absterbenden Laube nur eine rein automatische nutzlose Wiederholung der wichtigen Frühlings- oder Winterrötung ist, so muss man erwarten, dass die herbstliche Anthocyaninbildung oft unterbleiben kann. Es ist schon gezeigt worden, dass es tatsächlich mehrere Pigmentkombinationen gibt, die dadurch charakterisiert sind, dass das Herbstlaub stets gelb gefärbt ist. Dass der Pigmenttypus A [1(1)0] in den tropischen Regenwäldern besonders verbreitet sein dürfte, ist schon bei Besprechung dieser Pigmentkombination als sehr wahrscheinlich angenommen worden. Des gleichmässigen Klimas wegen brauchen in diesen Wäldern nur die jungen Blätter Schutz; die erwachsenen Blätter bedürfen dessen nicht, da ihnen Trocken- und Kälteperioden nie drohen. Deshalb können sie ohne Schaden das Vermögen zur Anthocyaninbildung im erwachsenen Zustande völlig einbüßen. Bedauerlicherweise wissen wir aber fast nichts über Pigmenttypen einzelner Tropenpflanzen, es ist nur von mehreren Forschern hervorgehoben worden, dass ihre jungen Blätter im Allgemeinen viel intensivere Rotfärbung aufweisen, als die Frühlingsblätter der Pflanzen unserer Breiten, und dass die Herbstblätter in der Regel gelb gefärbt sind.

Wenden wir uns wieder den Arten zu, die in ihren absterbenden Blättern Anthocyanin bilden, so ist hervorzuheben, dass die Pigmentmengen, die die jungen Blätter führen, gewöhnlich viel geringer sind als diejenigen, die in den Herbstblättern derselben Pflanze (z. B. *Potentilla silvestris*) auftreten. Nur bei den Pflanzen, deren Blätter mehrere Vegetationsperioden durchmachen (z. B. *Ledum palustre*, *Lyonia calyculata* u. a.), bilden die lebenskräftigen Winterblätter, die im Frühjahr grünen, ganz ebensolche oder noch grössere Anthocyaninmengen, als die absterbenden Blätter. Auch bei Arten, die sich wie A [1(1)1] verhalten, ist die Pigmentkonzentration in den Zellen der jungen Blätter wohl nie geringer, gewöhnlich aber höher, als in den absterbenden. Nur weil die gefärbte Fläche bei diesen viel grösser ist, so ist die Menge des roten Farbstoffes in letzterem Falle beträchtlicher. Auch wird die Gesamtmenge des Zellsaftpigmentes dadurch in den Herbstblättern vergrössert, dass sich

in diesen oft auch tieferliegende Mesophyllschichten, die bei den jungen Blättern farblosen Zellsaft enthalten, an der Anthocyaninbildung mit beteiligen.

Es ist besonders von Gertz betont worden, dass die Lokalisation des roten Zellsaftes in den jungen und absterbenden Blättern gewöhnlich sehr verschieden ist, und dass viele Arten, die in den jungen Blättern Anthocyanin ausschliesslich in den Epidermiszellen enthalten, in den Herbstblättern subepidermal lokalisierten Zellsaft führen. Bei Beschreibung der einzelnen Pigmenttypen habe ich die Lokalisation des Anthocyanins in den jungen und absterbenden Blättern angegeben; bei Durchsicht dieser Tabellen finden wir, dass die Arten, bei denen das Anthocyanin in beiden Fällen ausschliesslich auf die Epidermiszellen beschränkt ist, dennoch nicht so selten sind. Ein solches Verhalten zeigen, nach meinen Beobachtungen und nach den Angaben anderer Autoren zu urteilen, folgende Arten: *Epipactis rubiginosa*, *Calamintha acinos*, *Evonymus europaea*, *Circaea cordata*, *Oenothera Lamarckiana*, *O. speciosa*, *Androsace septentrionalis*, *Pentstemon cobaea*, *P. gentianoides*, *Plantago maritima*, *Lactuca muralis*, *Pedicularis palustris*, *Melampyrum pratense*, *M. silvaticum*, *Pinguicula vulgaris*. Bei diesen Pflanzen verhalten sich die Epidermiszellen wie A [111], A [1(1)1] oder A [1(1)(1)], die Mesophyllzellen aber wie A [000]. Damit steht im Einklang, dass auch in anderen vegetativen Organen bei fast allen diesen Pflanzenarten das Anthocyanin ebenfalls epidermal lokalisiert ist.

Andererseits findet man bei sehr vielen Frühlingsblättern Anthocyanin wohl vorwiegend in den Epidermiszellen, jedoch am Blattrande führen auch subepidermale Zellen Anthocyanin, so dass schon im jungen Blatte deutlich zu sehen ist, dass wir es hier mit einer Pflanze zu tun haben, die sowohl in Epidermis- wie in Mesophyllzellen Anthocyanin bilden kann. Bei derartigen Blättern ergreift die herbstliche Anthocyaninbildung gewöhnlich viele Zellschichten des Mesophylls, die im jungen Blatte farblosen Zellsaft führten, wobei jedoch auch Epidermiszellen oft Anthocyanin enthalten, wesschon die Konzentration hier zuweilen gering ist und ausnahmsweise nur an plasmolysierten Flächenschnitten die Anwesenheit des roten Zellsaftpigmentes deutlich zu sehen war. Bei derartigen Blättern verhalten sich die Epidermiszellen wie A [1(1)1], die Mesophyllzellen aber treten

zum grössten Teil als A [(1)(1)1] auf, ausgenommen die Zellen am Blattrande, die sich so wie die Epidermiszellen verhalten oder als A [111] auftreten. Dieser Fall lässt sich bei sehr vielen Pflanzen beobachten; es seien hier von derartigen Arten folgende genannt: *Rubus chamaemorus*, *R. saxatilis*, *Fragaria vesca*, *F. viridis*, *Potentilla anserina*, *Alchemilla pastoralis*, *A. pubescens*, *Geranium palustre*, *G. sanguineum*, *Acer mandshuricum*, *Anthemis tinctoria*.

Es ist in vielen Fällen gefunden worden, dass in den Blättern, die im Frühjahr reichlich Anthocyanin in den Epidermiszellen führen und bei denen die Mesophyllzellen zu dieser Zeit nur am Blattrande den roten Zellsaft enthalten, das Anthocyanin in den Herbstblättern streng subepidermal lokalisiert ist. Da die Epidermiszellen in den absterbenden Blättern derartiger Pflanzen stets anthocyaninfrei sind, so ist daran nicht zu zweifeln, dass diesen das Vermögen Anthocyanine zu bilden nicht mehr eigen ist. Ein solches Verhalten beweist, dass die Epidermiszellen hier als A [1(1)0], die Mesophyllzellen aber als A [(1)(1)1] oder A [(1)(1)(1)] auftreten. Dieser Fall ist u. a. bei folgenden Pflanzen konstatiert worden: *Betula nana*, *Paeonia officinalis*, *Anemone silvestris*, *Pirus aucuparia*, *Rhus typhina*, *R. toxicodendron*, *Chamaenerium angustifolium*, *Anemone nemorosa*, *A. ranunculoides*.

In den Fällen, wo in den jungen Blättern der rote Zellsaft subepidermal lokalisiert ist, enthalten auch die Herbstblätter den Farbstoff in derselben Lokalisation, nur sind nicht selten tiefere Mesophyllschichten, die im jungen Blatte anthocyaninfrei waren, beim Herbstblatt rot gefärbt. Hier verhalten sich die Epidermiszellen wie A [000], die Mesophyllzellen aber wie A [1(1)1], A [(1)(1)1] und A [1(1)(1)]. Dieser Fall ist sehr verbreitet. Von Pflanzen, die sich so verhalten, seien folgende genannt: *Hutchinsia petraea*, *Populus tremula*, *Aquilegia vulgaris*, *Alliaria alliaria*, *Erysimum hieraciifolium*, *Hypericum perforatum*, *Lythrum salicaria*, *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *Trientalis europaea*, *Viburnum opulus*, *Succisa pratensis*, *Achillea millefolium*, *Salix repens*, *Betula humilis*, *Cakile maritima*, *Anthyllis vulneraria*, *Lonicera xylosteum*, *Chelidonium majus*, *Lepidium latifolium*, *Isatis tinctoria*, *Draba incana*, *Scorzonera humilis*, *Podocarpus latifolia*, *Empetrum nigrum*, *Rhododendron dahuricum*, *Andromeda polifolia*, *Vaccinium oxycoccus*, *Calluna vulgaris* u. a. Ebenso verbreitet ist der Fall, wo Antho-

cyanin in den Epidermiszellen und den Mesophyllzellen sowohl junger wie absterbender Blätter auftritt. So bei *Rumex acetosella*, *Polygonum convolvulus*, *Geranium robertianum*, *Rumex acetosa*, *Polygonum hydropiper*, *Atriplex hastatum*, *Acer platanoides*, *Solidago virga aurea*, *Bidens cernuus*, *Tussilago farfara*. — Hier verhalten sich also sowohl Epidermis- als auch Mesophyllzellen wie A [1(1)1].

Dagegen sind mir nur ganz vereinzelte Fälle bekannt, wo Herbstblätter Anthocyanin in der Epidermis und im Mesophyll enthalten, die jungen Blätter aber subepidermal lokalisierten roten Zellsaft. Ein solches Verhalten ist konstatiert worden bei: *Acer tataricum* und *Rhamnus frangula*. Es ist anzunehmen, dass in diesen Fällen die Epidermiszellen sich wie A [(1)(1)1] verhalten, und es ist wahrscheinlich, dass man die Epidermiszellen auch im jungen Blatte anthocyaninführend antreffen wird.

Es wäre noch solch ein Fall denkbar, wo die jungen Blätter den roten Zellsaft ausschliesslich in den Mesophyllzellen enthalten, die Herastblätter aber ausschliesslich in den Epidermiszellen. Ein solches Verhalten, das der Pigmentkombination A [0(1)1] oder A [001] bei den Epidermiszellen gleichkäme, habe ich nie beobachtet, auch sind mir solche Fälle aus der Anthocyan-Literatur nicht bekannt.

Es ist gezeigt worden, dass bei einer und derselben Pflanze die verschiedenen Blattgewebe nicht selten verschiedenes Verhalten zeigen, indem bei ihnen oft diverse Pigmentkombinationen auftreten. Hierbei stellte es sich heraus, dass bei den Blattgeweben dieselben Kombinationen auftreten, wie bei den ganzen Organen, und dass die Pigmentkombinationen, die für diese letzteren als unmöglich anerkannt wurden, auch bei den einzelnen Geweben nicht auftreten. Man könnte Bedenken erheben, ob man denn überhaupt von einem Pigmenttyp eines Organs, z. B. der Blattspreite, reden kann, denn die verschiedenen Gewebe, die es zusammensetzen, verhalten sich ja nicht selten verschieden. Wenn z. B. *Evonymus europaea*, *Geranium robertianum* und *Lythrum salicaria* zu A [1(1)1] gestellt worden sind, so könnte man sagen, dass sie nicht genau dem Typus entsprächen, denn so verhalten sich in diesen Blättern immer nur gewisse Blattgewebe (Epidermis bei *Evonymus*, Epid. und Mesophyll bei *Geranium* und Mesophyll bei *Lythrum*), während bei *Lythrum* die Epidermiszellen, bei *Evonymus* aber die Mesophyllzellen sich wie A [000] verhalten. Indes ist jedes System immer künstlich. In der

Natur begegnen wir solch einer Fülle von Einzelfällen, dass nur eine gewisse Schematisierung einen Überblick gestattet. Deshalb habe ich das verschiedene Verhalten der einzelnen Gewebe bei Aufstellung der Pigmenttypen ausser acht gelassen.

X. Das phytochromatische Spektrum.

Bei der Charakterisierung pflanzenökologischer Einheiten — Assoziationen und Formationen — hat man bisher dem Pigmentgehalt der diese zusammensetzenden Pflanzenarten nur sehr wenig Aufmerksamkeit geschenkt. Indes dürften entsprechende Analysen verschiedener natürlicher Meste sehr interessantes Material liefern, und zwar aus dem Grunde, weil sich in dem Pigmentgehalt die verschiedensten Standortsfaktoren widerspiegeln.

Es ist bereits bei Besprechung der einzelnen Pigmenttypen gezeigt worden, dass der *Saxifraga tridactylitis*-Subtypus — iA [111] — auf trockenen Alvar-Triften verhältnismässig häufig ist, andererseits aber, wie dies z. B. aus den Beobachtungen von Th. Wulff auf Spitzbergen klar hervorgeht, auch bei den arktischen Tundra-Pflanzen oft auftritt. Dagegen ist nach den vorliegenden Beobachtungen kaum daran zu zweifeln, dass diese Pigmentkombination auf feuchten Wiesen vollständig fehlt. — Während die weit nach Norden vordringenden *Betula nana*, *B. humilis*, *Populus tremula*, *Sorbus aucuparia*, *Prunus padus* u. a. das für den *Prunus padus*-Typus charakteristische Verhalten A [1(1)1] aufweisen, treten südlichere Laubbäume, wie *Corylus avellana*, *Quercus pedunculata*, *Fagus silvatica*, *Aesculus hippocastanum*, *Juglans*-Arten, *Pterocarya caucasica*, *Phellodendron amurense* etc. vorwiegend als A [1(1)0], A [1(1)(1)] auf. In tropischen Regenwäldern müssten diese Pigmentkombinationen besonders verbreitet sein, denn das absterbende Laub ist dort nur in seltenen Ausnahmefällen rot gefärbt, während die jungen Triebe oft so intensive Rotfärbung aufweisen, dass sie zeitweilig den dominierenden Farbton ganzer Landschaften bedingen. — Diese und andere ähnliche Beobachtungen zeigen deutlich, dass Beziehungen zwischen dem Pigmenttypus und dem Standort nicht zu leugnen sind.

Andererseits ist zu beachten, dass die Pigmentmengen sowohl von der Lichtintensität, dem Wassergehalt des Bodens, von

dessen Gehalt an Huminsäuren, Nitraten etc. wie von der Boden konsistenz, Boden- und Lufttemperatur abhängig sind.

Für eine derartige Verwertung der Pigmentkombinationen bei Erforschung der Pflanzenmeste scheint auch die verhältnismässig hohe Zahl der gefundenen Typen zu sprechen, denn es sind dadurch feinere Abstufungen gegeben, die eine genauere Kennzeichnung dieser ermöglichen. Andererseits würden aber derartige Analysen für die Frage über genetische Beziehungen zwischen den diversen Pigmenttypen von allergrösster Wichtigkeit sein und auch verschiedene andere Fragen, die mit der immer noch diskutablen Funktion der roten Pigmente im Zusammenhang stehen, zu lösen helfen.

Eine solche Analyse würde darin bestehen, dass man durch entsprechende Beobachtungen während der ganzen Vegetationsperiode (Vegetationsperioden) und gleichzeitige anatomische Untersuchungen den Pigmenttypus der einzelnen Arten feststellt und auf Grund dieser Angaben das phytochromatische Spektrum des untersuchten Mestes berechnet. Letzteres geschieht so, dass man die Artenzahl, durch die jeder Pigmenttypus vertreten ist, bestimmt und diese Zahlen in Prozentsen der Gesamtartenzahl ausdrückt.

Als Beispiel soll hier eine derartige phytochromatische Analyse eines Hochmoores unweit Tooma (Vägeva) in Estland mitgeteilt werden. Es wurden hierbei nur die Phanerogamen berücksichtigt, da gegenwärtig die Anwendbarkeit meiner Methode z. B. für die *Musci* noch nicht geprüft ist.

Von den Phanerogamen treten auf diesem Hochmoor folgende Arten auf: *Betula nana* L., *Empetrum nigrum* L., *Drosera rotundifolia* L., *D. anglica* Huds., *Rubus chamaemorus* L., *Calluna vulgaris* Salisb., *Andromeda polifolia* L., *Lyonia calyculata* Rehb., *Vaccinium oxycoccus* L., *V. uliginosum* L., *Ledum palustre* L., *Rhynchospora alba* Vahl., *Scheuchzeria palustris* L., *Eriophorum vaginatum* L., *Pinus silvestris* L., f. *turfosa* Woehr. Auf den Bulten finden sich *Pinus silvestris*, *Lyonia calyculata*, *Ledum palustre*, *Empetrum nigrum*, *Betula nana*, *Rubus chamaemorus*, *Calluna vulgaris*, *Vaccinium uliginosum*, während in den wasserreichen Schlängen auf *Sphagnum*-Unterlage *Andromeda polifolia*, *Scheuchzeria palustris*, *Rhynchospora alba*, *Drosera rotundifolia* und *D. longifolia* auftreten.

Nachdem der Schnee auf dem Hochmoore geschmolzen, ist

die braunrote Färbung, die von *Calluna*, *Empetrum*, *Lyonia*, *Ledum* und anderen Arten bedingt wird, besonders auffällig; verstärkt wird sie noch sehr merklich durch die Färbung der roten und rotgelben Polster von *Sphagnum rubellum* Willd., *Sphagnum fuscum* Klingr. u. a. So entsteht ein ganz eigenartiges, für unsere Pflanzenwelt im allgemeinen fremdes Gepräge¹⁾. Besonders dort, wo ein Hochmoor an ein Niedermoor angrenzt, ist der Kontrast in der Färbung sehr eindrucksvoll. Nur die niedrige Moorkiefer nimmt eine Sonderstellung ein. Auch während der Zeit der stärksten Winter- und Frühlingsrötung anderer Hochmoorpflanzen sind die Nadeln ihrer Kurztriebe grün bis gelbgrün gefärbt. Sie erwiesen sich stets als anthocyaninfrei. Es verhalten sich jedoch so nur ältere Exemplare, während die Sämlinge und 1—3 jährigen Pflanzen violettrot gefärbt sind und reichlich Anthocyanin enthalten.

Gleichzeitig mit dem Ergrünen der winterroten Arten bilden sich die jungen anthocyaninreichen Blätter bei *Betula nana*, *Vaccinium uliginosum*, *Rubus chamaemorus*. Besonders die letztgenannte Pflanze führt reichlich Anthocyanin. — Im Hochsommer sind die Phanerogamen des Hochmoores fast anthocyaninfrei, nur die *Drosera*-Arten fallen durch die rote Färbung ihrer Tentakeln auf, auch die rot und braun gefärbten *Sphagnum*-Arten haben ihren Pigmentgehalt beibehalten.

Im Herbst ist die Rotfärbung nicht weniger auffällig als im Frühjahr, denn bei vielen Arten (*Lyonia calyculata*, *Vaccinium uliginosum*, *Ledum palustre*, *Andromeda polifolia*) sind hochrot bis violettrot gefärbte absterbende Blätter entstanden. Würde es sich um sommergrüne Arten handeln, so wären die Hochmoore jetzt wie blutrote Flecken in den sie einschliessenden immergrünen *Pinus silvestris*-Wäldern. Weil aber die absterbenden Blätter den olivgrünen bis bräunlichen überwinternden gegenüber stark zurücktreten, so wird die Herbstfärbung vorwiegend von letzteren bedingt. Natürlich beteiligen sich an ihr auch die *Sphagnum*-Arten. Ende Oktober ist die braunrote Winterfärbung hergestellt, die unverändert, ohne Steigerung oder Abnahme, bis Ende April beibehalten wird.

1) B. Tacke u. B. Lehmann, Die Norddeutschen Moore. Leipzig 1912, Abb. 1, 78 und 117.

Analyse.

Beobachtete Pigmentkombinationen¹⁾:

- Betula nana* A [1(1)1]
Empetrum nigrum A [1(1)1..1]
Drosera rotundifolia A [1(1)(1)]
Drosera anglica A [1(1)(1)]
Rubus chamaemorus A [1(1)1]
Calluna vulgaris A [1(1)1..1]
Andromeda polifolia A[1(1)1..1]
Lyonia calyculata A [(1)1(1)..1]
Vaccinium oxycoccus A [1(1)1..1]
Vaccinium uliginosum A [1(1)1]
Ledum palustre A [(1)1(1)..1]
Rhynchospora alba [000]
Scheuchzeria palustris? (nicht unters.)
Eriophorum vaginatum A [000]
Pinus silvestris f. *turfosa* iA [111..1] + A [000..0]

Das phytochromatische Spektrum des untersuchten Hochmoores (Vägeva, Estland) gestaltet sich folgendermassen:

	Artenzahl	%		Artenzahl	%
A [111]	—	0	[000]	1	7
A [000]	1	7	C [111] etc.	—	0
A[(1)(1)0]	—	0	A [1(1)1..1]	4	26
A [(1)00]	—	0			
A [(1)(1)(1)]	—	0			
A [(1)(1)1]	—	0	A [(1)1(1)..1]	2	13
A [1(1)1]	3	20	A [(1)1(1)..(1)]	—	0
A [1(1)(1)]	2	13	A [(1)1(1)..0]	—	0
A [1(1)0]	—	0	A [111..1] + A [000..0]	1	7

Dieses Spektrum ist durch sehr merkliches Hervortreten anthocyaninreicher Typen charakterisiert, was besonders klar daraus hervorgeht, dass 60 Proz. anthocyaninführende absterbende Blätter besitzen und dass die anthocyaninarmen Kombinationen A [(1)(1)0], A [(1)00], A [(1)(1)(1)], A [(1)(1)1], A [1(1)0], A [(1)1(1)..0],

1) Angaben über Pigmentlokalisation und Zeit der Untersuchung sind im speziellen Teile dieser Arbeit gegeben.

A [(1)1(1)..(1)] vollständig fehlen. Also treten hier die Pflanzen, denen das Vermögen Zellsaftpigmente zu bilden eigen ist, als besonders anthocyaninreiche Kombinationen auf, wiewohl die maximale Pigmentation — A [111] — nur bei jungen *Pinus silvestris*-Pflanzen erreicht wird. Immerhin ist auch die Kombination [000] durch *Rhynchospora alba* vertreten.

Ohne Zweifel würde die Eigenart dieses Spektrums erst beim Vergleich mit phytochromatischen Spektra anderer Pflanzenmeste in voller Deutlichkeit hervortreten, zur Zeit besitzen wir jedoch nicht genügend Angaben, um diese zu konstruieren.

XI. Zusammenfassung.

1. Es ist bei der Untersuchung von ca 250 Pflanzenarten (hauptsächlich in Estland, zum Teil im Altai) eine Anzahl verschiedener Erscheinungsarten im zeitlichen Auftreten der roten Zellsaft- und Plastidenpigmente konstatiert worden, die **Pigmentkombinationen (Pigmenttypen)** genannt werden.
2. Diese Kombinationen sind folgende:
 - (1) *Botrychium lunaria*-Typus: [000]. Sowohl junge und erwachsene wie absterbende Assimilationsorgane (Blätter, Sporophylle etc.) sind stets frei von roten Pigmenten.
 - (2) Permanentroter Typus:
 - (a) *Corylus avellana purpurea* - Subtypus: + A [111]. Permanentrote Varietäten grüner Stammformen, die als Mutationen dieser zu betrachten sind.
 - (b) *Begonia*-Subtypus: aA [111]. Autotrophe Formen mit permanentroten (oft panachierten) anthocyaninführenden Blättern, die jedoch nicht Abweichungen grüner Stammformen sind, sondern die Grundform selbst darstellen. Treten ebenso wie (a) und (c) von Aussenbedingungen ziemlich unabhängig auf.
 - (c) *Orobancha hederæ*-Subtypus: hA [111]. Permanent anthocyaninführende heterotrophe Formen.
 - (d) *Saxifraga tridactylitis*-Subtypus: iA [111]. Permanentrote Formen gewöhnlich grüner Pflanzen. Die gesteigerte Anthocyaninbildung ist eine direkte Reaktion auf die ungünstigen Aussenbedingungen. So treten oft Alvar- und Tundrapflanzen auf.

- (3) *Populus tremula*-Typus: A [1(1)1]. Sowohl junge wie absterbende Blätter enthalten roten Zellsaft, während das grüne Zwischenstadium das latente Vermögen zur Anthocyaninbildung besitzt.
- (4) *Anemone nemorosa*-Typus: A [1(1)(1)]. Die jungen Blätter enthalten Anthocyanin, erwachsene und absterbende Blätter sind in der Regel anthocyaninfrei, jedoch wird das Vermögen das Zellsaftpigment zu bilden bis zum Absterben der Blätter beibehalten.
- (5) *Atriplex litorale*-Typus: A [(1)(1)1]. Reichliche Anthocyaninbildung in den absterbenden Blättern, während die jungen und erwachsenen Blätter gewöhnlich grün sind, wobei ihnen jedoch das latente Vermögen Anthocyanin zu bilden eigen ist.
- (6) *Obione pedunculata*-Typus: A [(1)(1)(1)]. Die Assimilationsorgane besitzen bis zum Absterben das Vermögen rote Zellsaftpigmente zu bilden, treten jedoch in der Regel anthocyaninfrei auf.
- (7) *Betula verrucosa*-Typus: A [1(1)0]. Die jungen Blätter führen Anthocyanin, die erwachsenen sind grün und besitzen anfangs noch das Vermögen Anthocyanin zu bilden. Die Herbstblätter sind stets gelb gefärbt.
- (8) *Fagus silvatica*-Typus: A [(1)(1)0]. Die Blätter besitzen anfangs das Vermögen zur Anthocyaninbildung, führen aber gewöhnlich farblosen Zellsaft. Absterbende Blätter sind stets gelb gefärbt und anthocyaninfrei.
- (9) *Convallaria majalis*-Typus: A [(1)00]. Die jungen Blätter besitzen nur in geringem Grade das Vermögen zur Anthocyaninbildung. Die erwachsenen und absterbenden Blätter sind stets anthocyaninfrei.
- (10) *Primula officinalis*-Typus: A [000]. Die Pflanzen besitzen das Vermögen Anthocyanin in den Blüten, Stengeln etc. zu bilden, die Blattspreiten sind jedoch auf allen Entwicklungsstadien stets anthocyaninfrei.
- (11) *Rhododendron dahuricum*-Typus: A [1(1)1..1]. Mehrjährige Assimilationsorgane, die in dem Jugendstadium, vor dem Absterben und während der Winterruhe reichlich Anthocyanin enthalten.
- (12) *Ledum palustre*-Typus: A [(1)1(1)..1]. Mehrjährige Assimilationsorgane, die anfangs anthocyaninfrei sind, aber

während der Winterruhe und vor dem Absterben reichlich Anthocyanin enthalten.

- (13) *Ilex aquifolium*-Typus: A [1(1)(1)..(1)]. Mehrjährige Assimilationsorgane, die nur in dem Jugendstadium Anthocyanin enthalten.
 - (14) *Sedum acre*-Typus: A [(1)1(1)..(1)]. Mehrjährige Assimilationsorgane, die nur während des Winters Anthocyanin enthalten.
 - (15) *Dryas octopetala*-Typus: A [(1)1(1)..0]. Wie vorige, jedoch besitzen ältere Blätter nicht mehr das Vermögen zur Anthocyaninbildung, weshalb diese ausnahmslos gelb sind.
 - (16) *Pinus silvestris*-Typus: iA [111..1]+A[000..0]. Doppelte Pigmentkombination. Bei jungen Pflanzen treten die Assimilationsorgane als iA [111..11] auf, nachher sind diese stets anthocyaninfrei und besitzen auch nicht das latente Vermögen zur Anthocyaninbildung.
3. Analoge Pigmentkombinationen treten auch bei Pflanzen, die statt Zellsaftpigmenten Hämatokarotinoide enthalten, auf. Da jedoch die Zahl der untersuchten Arten zur Zeit gering ist, so sind einzelne Typen nicht aufgestellt worden.
 4. Andere Kombinationen, wie A [0(1)1], A [001], A [010], A [101] etc., sind nicht gefunden worden.

Das wichtigste Resultat dieser Untersuchung ist, dass die herbstliche Anthocyaninbildung ausschliesslich bei Pflanzenarten auftritt, bei denen bereits den jungen Blättern das Vermögen eigen ist Anthocyanin zu bilden. Die herbstliche Anthocyaninbildung ist dadurch bedingt, dass bei gewissen Arten (Pigmenttypen A [111], A [1(1)1], A [(1)(1)1], A [1(1)(1) etc.) das Vermögen Anthocyanin zu bilden bis zum Absterben der Blätter beibehalten wird, und dass die Bedingungen im Blatte, die zur Bildung einer Abtrennungsschicht führen, auch die Anthocyaninbildung auslösen. Die herbstliche Anthocyaninbildung ist eine automatisch eintretende Wiederholung der wichtigen „Jugend- und Trockenröte“. Da diese Wiederholung unnütz ist, so ist sie bei vielen Pigmenttypen vollständig ausgefallen (A [(1)00], A [(1)(1)0], A [1(1)0]) oder tritt nur selten ein (A [(1)(1)(1)] etc.).

Die herbstliche Anthocyaninbildung beginnt stets in chlorophyllreichem Blatte, wobei die rote Färbung sich anfangs mit der grünen des Chlorophylls summiert und deshalb zu dieser Zeit wenig auffällt. Später verläuft die Anthocyaninbildung gleichzeitig mit dem Chlorophyllabbau.

5. Die Pigmenttypen sind von grosser Bedeutung bei Erforschung von Pflanzenassoziationen und Formationen. Auf Grund ihrer wird das **phytochromatische Spektrum** eines Mestes bestimmt, das die Prozentzahlen gibt, durch welche jede einzelne Pigmentkombination vertreten ist.

Eingegangen am 8. März 1926.
