similationsthätigkeit unter den jeweiligen Versuchsbedingungen dadurch erreicht werden, dass die Werthe dafür mit Vernachlässigung dieser Verlängerung der Expositionsdauer berechnet wurden.

(Fortsetzung folgt.)

Mechanik der Knollenbildung.

Von Dr. Carl Kraus in Triesdorf.

Wenn man an die dünnen und langen Internodien etiolirter oder unter grosser Feuchtigkeit erwachsener Triebe denkt, muss es als scheinbarer Widerspruch auffallen, wenn andere, dem Einflusse des Lichts und der Verdunstung mehr weniger entzogene Pflanzentheile kurz und oft ausserordenlich dick werden.

Die Mechanik der Knollenbildung ergiebt sich aus dem Studium der Uebergangsbildungen, wofür *Helianthus tuberosus* besonders klare Anhaltspunkte liefert. Ich will von dieser Pflanze vorerst die thatsächlichen Verhältnisse anführen, soweit sie hieher bezüglich sind.

Im Bodentheile eines Topinamburstengels ist wie in den unter gleichen Einflüssen stehenden Internodien vieler anderer Gewächse der Markcylinder dünner, das Xylem dicker, parenchymreicher, das Gewebe saftiger als im oberirdischen Stammtheile. Die Rinde ist dagegen kaum dicker. In der Jugend sind gleichaltriger ober- und unterirdische Internodien gleichgebildet, die erwähnten Verschiedenheiten bilden sich erst allmählig hervor.

Auch die unterirdischbleibenden Seitentriebe zeigen beim Hervorbrechen ganz den normalen Bau, eine dem Xylem gegenüber überwiegende Ausbildung des Marks. Verfolgt man die anatomischen Verhältnisse an einem an der Spitze zum Knollen anschwellenden Triebe von der Basis gegen den Knollen hin, so lässt sich eine relativ immer mehr zurücktretende Ausbildung des Marks constatiren, während gleichzeitig das Xylem immer parenchymreicher und dicker wird. Gleichzeitig nimmt gegen den Knollen zu die Längendifferenz der Längs- und Querdurchmesser der Markzellen immer mehr ab. Im Knollen selbst findet sich ein verhältnissmässig schwach entwickeltes Mark, umgeben von dem fast ganz parenchymatischen, die Knollenhauptmasse bildenden Xyleme, dessen Zellen sich senkrecht zur Knollenoberfläche erstrecken, eine

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03647-0126-4

Richtung, in der sich auch die peripherischen Zellen des Marks ausdehnen und vermehren.

An den Stellen, wo sich ein Knollen verdünnt, namentlich wo er deutliche „Kindel" bildet, sind die Markzellen wieder länger, ähnlich wie es im dünngebliebenen Knollenträger der Fall ist. Die Seitenknospen der Knollen zeigen für gewöhnlich starke Neigung zu Trieben auszuwachsen und aus diesem Grunde giebt es hier keine tiefliegenden Augen. Jeder Knollen schliesst analog oberirdischen Trieben mit einer stärker entwickelten Endknospe. Die Knolleninternodien sind kürzer als jene der Knollenträger. Die Knollenrinde ist dünn und besteht aus stark tangential gedehnten Zellen.

Aus Alledem ergiebt sich, dass der Boden das Wachsthum der seinem Einflusse ausgesetzten Stengeltheile in der Weise beeinflusst, dass er das Mark in seiner gewöhnlichen Wirkung auf das Längenwachsthum der Internodien und die tangentiale Erweiterung der peripherischen Gewebe beeinträchtigt, dafür aber die peripherischen Zellen zu einer bei der reichlichen Zufuhr von Wachsthumsstoffen äusserst ausgiebigen Vermehrung und Erweiterung in radialer und tangentialer Richtung veranlasst.

Zur Erklärung der Knollenbildung muss ich auf einige in meiner vorausgegangenen Abhandlung enthaltene Sätze zurückgreifen. Dort ergab sich für eine aus gedehnten peripherischen und dehnenden zentralen Zellen zusammengesetzte Zellenvereinigung bei Transspirationsdifferenzen eine zur trockneren Seite concave Krümmung, für den Fall, dass die Energie des Turgors in den zentralen Zellen nicht so beträchtlich ist, um entweder der transspirirenden Seite das Uebergewicht im Längenwachsthume zu verschaffen oder wenigstens die Abnahme der Dehnbarkeit ihrer Wände zu verhindern.

Bei ringsum gleich ausgiebiger Wasserabgabe nach Aussen tritt allseitige Verkürzung ein, weil nicht allein elastische Zusammenziehung der peripherischen Zellwände den Widerstand erhöht, sondern auch der Turgor im Marke vermindert wird, falls etwa die Wasserabgabe im Verhältniss zur Zufuhr von hintenher hinreichend gross ist.

Daraus folgt aber nicht ohne Weiteres, dass bei ringsum gleich gehemmter Wasserabgabe allseitige Verlängerung eintreten muss. In erster Linie beeinflusst hier die Umgebung die gedehnten Zellen; während die dehnenden in gleichen Verhältnissen wie vorher stehen, erhalten erstere bei der in Folge verminderter

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03647-0127-9

Verdunstung grösseren Dehnbarkeit der peripherischen Zellwände Gelegenheit zu radialer Ausbreitung, weil der Gegendruck von Aussen, auf die inneren peripherischen Zellen der das Mark in seiner dehnenden Wirkung unterstützte, geringer geworden ist. Die Möglichkeit der Ausdehnung und darauffolgenden Vermehrung in der zur vorigen senkrechten Richtung beeinträchtigt die Längsdehnung durch die Markzellen, hält diese kürzer und erhöht die Querspannung. Der gegen früher grössere Gegendruck von Aussen hemmt das Mark trotz der jetzt grösseren Querspannung in seiner Dickenzunahme, so dass es den peripherischen Geweben gegenüber selbst dann weit schwächer als diese bleibt, wenn reichliche Nahrungszufuhr das Wachsthum ausserordentlich begünstigt.

Ist nun schon bei feuchter Atmosphäre allein Dickenwachsthum und Hemmung des Längenwachsthums möglich, so wird dies um so mehr eintreten, wenn die peripherischen Zellen dem Lichteinflusse entzogen sind und Feuchtigkeit anzuziehen vermögen. Wenn ferner der Einfluss der Umgebung auf noch ganz jugendliche Internodien mit geringer Spannung zwischen zentralen und peripherischen Zellen einwirkt, werden sich die Folgen um so ausgiebiger geltend machen.

Anders sind aber die Wachsthumserscheinungen, wenn das Mark sich hinreichend und zunehmend turgescent zu erhalten vermag, so bei reichlicher Wasserzufuhr von den Wurzeln her oder einem wasserreichen Gewebskörper dahinter. Dann begünstigt die Dehnbarkeit der peripherischen Wände das Längenwachsthum mit allen Folgen für die seitlichen Bildungen. Daher die in der vorigen Abhandlung angeführte Erfahrung, dass erst übermässige Feuchtigkeit Folgen hat, ähnlich wie Lichtmangel für ausreichend turgescente Internodien.

Eine andere Ursache der Knollenbildung besteht darin, dass bei geringerem Gesammtturgor der Turgor der Markzellen zu gering ist, um die peripherischen Zellen mit fortzudehnen. Diese sowohl wie die Markzellen vermehren sich dann überwiegend in der Querrichtung, wenn Wachsthumsstoffe zur Genüge zugeführt werden können. Fälle dieser Art sind weiter unten beschrieben.

Bei Wurzeln hat Wasseraufnahme aus der Umgebung unmittelbar Verlängerung zur Folge, weil die dehnenden und Wasser ansaugenden Zellen zusammenfallen. Bei einseitiger Wasserabgabe wirkt sicher auch neben der durch die Transspiration bewirkten Minderung des Turgors auf der feuchteren Seite die Möglichkeit einer radialen Ausdehnung der inneren Zellen dieser

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03647-0128-5

Seite zur Krümmung einer Wurzel gegen die Feuchtigkeitsquelle mit. Erreicht der Turgor gerade die richtige Höhe, so tritt auch Verdickung der Wurzel ein. Das geschieht nicht in feuchter Luft, weil in ihr der Turgor zu gering ist, was ebenso wie bei Stengeln das Wachsthum überhaupt hemmt; in feuchter Luft sinkt das Wachsthum der Wurzeln, steigt dafür die Haarbildung [1]) schon bei einem Feuchtigkeitsgrade, wo sie der Turgor in den centralen Markzellen der Stengel durch energisches Längenwachsthum noch zu beeinträchtigen vermag. Im Wasser wieder ist der Turgor zu hoch, als dass eine Verdickung der Wurzel eintreten könnte. Man erzeugt das richtige Mass des Turgors, wenn man wie J. Sachs beschreibt [2]), Wurzeln in feuchter Luft wachsen lässt und in längeren Zwischenräumen z. B. täglich einmal momentan benetzt.

Rein mechanische Ursachen, welche das Längenwachsthum der Wurzeln verhindern, z. B. Anstossen an undurchdringlichen Widerständen [3]), können ebenfalls Verdickung hinter der Spitze zur Folge haben, ähnlich wie man es hie und da bei Keimwurzeln mit abgestorbenen Enden findet. An Pflanzen, deren Wurzeln in einem steinigen Boden wachsen, nehmen diese Verdickungen als Folge gehemmten Längenwachsthums zu, so bei Leguminosen, Föhren, Eschen und wohl noch anderen Pflanzen. Diese Wurzelverdickungen sind ihrer Entwickelung nach nur rübenförmigverdickte Wurzelzweige oder ganze Verzweigungssysteme [4]) Was wächst, ist hier vor Allem das Mark. Sie sind zwar am reichlichsten gerade in den steinigsten Böden [5]), treten aber auch bei günstigen Bodenverhältnissen auf, weil sie den Pflanzen erblich zu eigen geworden sind.

Jene Triebe des Topinamburs, welche aus dem Boden hervorkommen, wachsen mit dem kräftigsten Turgor; sie erscheinen entweder im Frühjahre oder sind die ersten Triebe der Knollen oder kommen nach Entfernung der oberirdischen Triebe hervor u. s. w. Eben in Folge des energischen Turgors ihrer Mark-

1) F. Nobbe, Handbuch der Samenkunde p. g. 202. „In feuchter Luft wachsende Wurzeln haben eine ausgeprägtere Behaarung als im Wasser wachsende gleicher Art."

2) J. Sachs: Ueber das Wachsthum der Haupt- und Nebenwurzeln in Arbeiten des bot. Instituts zu Würzburg, Heft III.

3) J. Sachs, l c. pag. 112.

4) Siehe meine Abhandlung „über die Wurzelverdickungen der Leguminosen" in Zeitschrift des landw. Vereins in Bayern. 1875. Juli.

5) Vergl. C. Fraas, das Wurzelleben der Kulturpflanzen. Leipzig 1870.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03647-0129-3

zellen vermag sie die Umgebung vorerst nicht im Längenwachsthume hemmend zu beeinflussen. Die späteren Triebe, welche reichlichst als Seitentriebe aus den Bodentheilen der oberirdischen Stengel entspringen, wachsen erst eine längere oder kürzere Strecke in der Anlagerichtung weiter; bei dem geringeren Turgor aber macht sich gegen ihre Spitze zu der Einfluss des Bodens geltend, die peripherischen Zellen (hier des Xylems) beginnen sich radial auszubreiten. Der Druck auf den Vegetationskegel lässt nach, es schliesst der Trieb mit einer Knospe. Zwischen der Endknospe und der Stelle, wo der Knollen tragende Trieb allmählig in den Knollen übergeht, liegt eine grössere oder geringere Zahl von Internodien, und in diesen setzt sich das eingeleitete Dickenwachsthum mit steigender Energie fort, wenn Feuchtigkeitsverhältnisse günstig sind und der Stoffverbrauch durch die Zufuhr gedeckt wird.

Steigender Turgor begünstigt erst das Gesammtwachsthum, allmählig aber überwiegt das Dehnungsstreben der jüngeren Markzellen, die Knospen wachsen entweder zu dünnen Trieben aus, an deren Spitze wieder Knollenbildung eintreten kann, oder diese Knospen verdicken sich sofort wieder; bei reichlicher wiederholter Verzweigung von einem Knollen weg mit sofortiger Anschwellung der gebildeten Seitentriebe entstehen öfter viellappige Verzweigungssysteme, an einem dünnen Träger hängend, welche die grösste Aehnlichkeit haben mit den erwähnten rübenförmigen Verzweigungssystemen von Leguminosenwurzeln, wie sie besonders auffallend entwickelt bei *Lupinus perennis* auftreten.

Ein Hopfenrhizom verhält sich ganz wie der im Boden steckende Theil eines Topinamburstengels, gleichwohl aber entstehen keine Knollen, weil der Turgor auskeimender Triebe zu hoch ist, — könnten sie ja sonst nicht zu so langen dünnen Reben und mit solcher Raschheit auswachsen. Soweit eine Hopfenrebe im Boden steckt, bildet sie in Folge dessen überhaupt keine Seitenzweige und auch oberirdisch erst, wenn das Längenwachsthum nachlässt. Beim cultivirten Hopfen geht die Behandlungsweise überdies darauf hinaus, den Turgor in den hervorbrechenden Trieben möglichst zu steigern, indem man dem Stocke nur einige Reben lässt und auch diese dürfen nur vom Hauptstocke entspringen.

Aehnlich wie bei den Topinamburs sind im Allgemeinen die Verhältnisse bei den Kartoffeln, hier aber wird die Rinde dicker, sie ist viel wachsthumsfähiger, wie man namentlich an der Kork-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03647-0130-5

warzenkrankheit [1]) erkennt. Der grössere Gegendruck von Aussen verhindert die radiale Längsstreckung der Xylemzellen, welche in den Topinamburknollen sichtbar ist. Auch ist bei den Kartoffelknollen der Turgor in den Markzellen von geringer Wirksamkeit weshalb die Knospen nicht so leicht vortreten, sondern erst wenn hinreichende Feuchtigkeitszufuhr eintritt und auch dann nur in ausgiebigem Masse, wenn vorherige Trockenheit die Wände der älteren Knollenzellen in ihrer Dehnbarkeit beeinträchtigte. [2]) In den Uebergängen in die „Kindel" sind die Markzellen länger als breit.

Ist der Turgor in den Markzellen hinreichend, um ein leises Fortwachsen an der Spitze des sich verdickenden Triebes (ähnlich dem Hervorwachsen von Rüben aus dem Boden) hervorzurufen, so werden die Knollen länglich und augenreicher als rundliche derselben Sorte. [3]) Ist das Längenwachsthum von ausgiebigem Dickenwachsthume begleitet, so entstehen grosse Knollen, die aber augenreicher sind als solche, in denen der Turgor der Markzellen nur eine neben dem Dickenwachsthum hergehende Verlängerung der älteren Internodien hervorrief. Ist das Dickenwachsthum ausgiebiger als das Wachsthum des Markes, so kommen die Augen mehr weniger tief zu liegen u. s. f.

---

1) Vergl. meine Abhandlung „Krätzige Kartoffeln" in der Zeitschrift des landw. Vereins in Bayern 1875. April. — Um Missverständnisse zu vermeiden, sei bemerkt, dass man hier zu Lande unter krätzigen Kartoffeln solche versteht, welche auf der Oberfläche mit mehr weniger zahlreichen Hügeln oder Pocken versehen sind, besonders wenn sie ausserdem durch Insekten, Tausendfüsse u. s. w. angefressen wurden. Die Pocken entstehen durch reichliche Zellenvermehrung im Phellogen an einzelnen Stellen der Rinde. Als Ursachen dieses lokalisirten Wachsthums sind bekannt: grosse Feuchtigkeit (F. Nobbe), stickstoffreiche Düngemittel (J. Kühn). Herr Dr. Schreiner-Triesdorf hat gefunden, dass diese Pocken am reichlichsten auftraten an Knollen welche in fast reinem mit Aschedüngung versehenem Quarzsande gewachsen waren, falls Torfpulver (Feuchtigkeit!) beigemengt war und Stickstoff in Form von Ammoniak zugeführt wurde, während Zufuhr in Form von Salpetersäure nicht die gleiche Wirkung hatte. Quarzsand ohne Düngung oder blos mit Aschedüngung ergab keine pockigen Knollen, auch wenn Torf beigemengt war. — Eisenfeilspäne, Eisenoxyd, (eisenreiche Torfasche) wirken vermuthlich indirekt auf diese Zellenvermehrung ein, indem sie die Bildung von Salpetersäure hemmen.

2) Sorauer giebt in seinem Handb. der Pflanzenkrankheit eine richtige Erklärung des Durchwachsens.

3) Die grössere Augenzahl an länglichen Knollen und a. m. hat namentlich Wollny constatirt. Siehe z. B. Centralbl. f. Agriculturchem. V. 1.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03647-0131-0

Die Länge der Knollentriebe, die Grösse und Form der Knollen, die Lage und Zahl der Augen u. s. w. ist das Resultat von Saftdruckverhältnissen, welche theils in der gesammten einer Pflanze eigenthümlichen Energie des ober- und unterirdischen Wachsthums begründet sind, theils durch die Verhältnisse des Klimas, Bodens und s. w. bestimmt werden. Deshalb unterliegt die Form der Knollen bald mehr bald weniger von Jahrgang zu Jahrgang oder von Gegend zu Gegend u. s. f. Veränderungen, verschieden bei verschiedenen Sorten je nach ihrer „Constanz" [1]). Die Zufuhr der Ablagerungsstoffe wird ausgelöst durch das Wachsthum der Knollentriebe, während reichliche Bildung solcher Stoffe in anderen Theilen der Pflanze so ausgiebiges Wachsthum möglich macht.

In mehrfacher Beziehung interessant sind Fälle der Knollenbildung bei geringerem Turgor, wozu aber auch wieder reichliches Vorhandensein von Wachsthumsstoffen Bedingung ist.

Ich habe solche Knollenbildungen in grosser Zahl an (bei Lichtabschluss) gewachsenen Keimen von Kartoffelknollen erhalten, welche über ein Jahr im Zimmer gelegen waren. Sie hatten erst die gewöhnlichen langen Keime gebildet und an diesen Knollen von ansehnlicher Grösse. Dann aber waren diese Triebe meist abgestorben, und es hatten sich neue Keime aus den unterdessen sehr stark zusammengeschrumpften Mutterknollen von ganz anderem Aussehen gebildet. Es zeigte sich im Allgemeinen eine grosse Neigung kurze und dicke Internodien, reichere Verzweigung und grössere Blätter zu bilden als sonst bei Lichtabschluss gewöhnlich ist, namentlich aber steigerte sich das Dickenwachsthum zu einer überreichen Knollenbildung, nicht allein an den gewöhnlichen hier meist sehr kurz bleibenden Seitentrieben, sondern auch die Haupttriebe selbst schwollen entweder sofort beim Hervorbrechen zu Knollen an oder bildete erst eine starke Anschwellung, dann wieder dünnen Trieb und s. w. Bisweilen entstehen ganze Verzweigungssysteme knolliger Triebe ähnlich den oben bei den Topinambours erwähnten. Sehr häufig fangen die Keime mit dünnen und langen Internodien an, so lange eben der Turgor noch kräftiger ist, dann werden sie dicker, kürzer, (oft ganz zu Knollen) und in demselben Grade nehmen die Blätter an Grösse zu. Nicht selten sind Blätter mit dick angeschwollenem

1) Bei mehrjährigen vergleichenden Kulturen hat man genugsam Gelegenheit sich davon zu überzeugen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03647-0132-6

Blattstiele oder angeschwollener, mit Stärke gefüllter Spindel, an welcher die Hinterblättchen sitzen, oder es sind auch diese verdickt. Am Ende der Keime, wo die kürzesten Internodien sind, zeigt sich auch die reichste Verzweigung.

Eine ähnliche reiche Knollenbildung tritt dann ein, wenn Mutterknollen vor ihrer völligen Erschöpfung wieder ausgehoben zum zweiten Male austreiben [1]). Der Grund der Knollenbildung ist der gleiche.

Aus diesen Wachsthumserscheinungen kann man deutlich ersehen, wie nur bei hinreichendem Turgor im Marke der Mangel des Lichts sammt allen Folgen für seitliche Gebilde sich geltend machen kann; wie ferner Abwesenheit energischen Turgors und dadurch bewirkten energischen Wachsthums des Haupttriebes alle seitlichen Bildungen und das Dickenwachsthum des Haupttriebes selbst befördert. Natürlich sind die erwähnten Knollen reicher an verdicktwandigen Elementen. Mark und Rinde werden hier dem Xylem gegenüber relativ stärker.

Ich vermuthe, dass diese Beobachtungen den Weg bilden, auf dem sich der Einfluss des Abwelkens auf die Erhöhung des Ertrags der Kartoffeln erklären wird. Denn dass das Abwelken in der Weise wirke, dass es eine Concentration der Nährstoffe an der Peripherie der Knollen hervorruft, wie man annehmen zu können glaubte, ist denn doch zu wenig wahrscheinlich. Wahrscheinlich bleibt bei Trieben aus solchen Knollen eine grössere Zahl von Knoten im Boden [2]), weil sich auf sie bei dem geringeren Turgor der Einfluss der Umgebung stärker geltend machen wird; Lichtmangel begünstigt hier statt des Längenwachsthums sogar das Dickenwachsthum. Beobachtungen über das Wachsthum von aus abgewelkten Knollen erwachsenden Stöcken bleiben vorbehalten.

---

1) Siehe die Mittheilung F. Nobbe's aus dem amtlichen Bericht über die Kartoffelausstellung zu Altenburg. Die in der „deutschen landw. Presse" 1876 Nr. 44. abgebildete Figur 147 zeigt ähnliche Erscheinungen wie die oben beschriebenen.

2) Bei höherem Turgor ist das bekanntlich nicht der Fall. Vergleiche F. Nobbe, Handbuch der Samenkunde. p. 176. — Vergl. auch meine Beobachtungen über den Einfluss der Bodenart auf das Längenwachsthum des ersten Internodiums bei Getreiden in Zeitschrft. d. landw. Ver. in Bayern 1875, Dezember „über die Bestockung der Gräser, besonders der Getreide." —

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03647-0133-2

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1877

Band/Volume: 60

Autor(en)/Author(s): Kraus Carl

Artikel/Article: Mechanik der Knollenbildung 120-127