

Sporenträgern vor. Diese Sporen sind als Hemmungsbildungen aufzufassen und entsprechen den Endblasen der Sporenträger.

Auf der Rinde einer alten Korbweide in der Freudenau im Prater zu Wien. Die gestielten Formen in der Zimmercultur. April bis Juni 1895.

Erklärung der Abbildungen.

- Fig. 1. Vegetations-Plasmodium von *Myxobotrys variabilis*. Vergr. 200.
 „ 2. Dasselbe im Beginn der Sporenbildung. Vergr. 200.
 „ 3. Reifes Sporenhäufchen auf der Spitze eines Moosblattes. Vergr. 200.
 a Einzelne Sporen im optischen Längsschnitt mit dem fädigen Inhalt. Vergr. 450.
 b Das Protoplasma mit den charakteristischen Fäden verlässt als winziges Plasmodium das Exospor. Vergr. 450.
 „ 4. Ein Plasmodium bildet auf besonderen Trägern runde Sporen. Vergr. 200.
 „ 5. Reifes Sporenbündel. Vergr. 200. — *a* Keimende Spore. Vergr. 450.
 „ 6. Drei Sporenhäufchen auf einem säulenförmigen Hypothallus. Vergr. 200.
 „ 7–12. Entwicklung eines einfachen, *Haplotrichum* ähnlichen Sporenträgers. Vergr. 200.
 „ 13–20. Entwicklung eines verzweigten, *Botrytis*-ähnlichen Sporenträgers. Vergr. 200.
 a Verschiedene Sporenformen. Vergr. 450.
 b Endblase mit den sterigmenartigen Ausstülpungen. Vergr. 450.
 „ 21. Ein Stück fertiles Plasmodium. Statt der Mikrosomen erfüllen sehr lange Fäden das ganze Hyaloplasma. Vergr. 1500.

55. G. Meyer: Beiträge zur Kenntniss des Topinamburs.

Mit Tafel XXI.

Eingegangen am 20. November 1896.

Die nachstehende Arbeit enthält die Ergebnisse von Beobachtungen, die ich im Jahre 1894 in den Monaten Mai bis November an den Vegetationsorganen des Topinamburs anstellte. Eine vorläufige Mittheilung derselben findet sich in diesen Berichten, Jahrgang 1895, Bd. XIII., Heft 5. Zur Verfügung stand mir die im Schulgarten unserer Landwirtschaftsschule angebaute Varietät mit weissen Knollen: *Helianthus tuberosus* Alfld.

Meine Untersuchungen erstreckten sich auf die äussere Gestalt,

den inneren Bau und den Stoffwechsel der Vegetationsorgane und gliedern sich daher in drei Theile:

- A. Beiträge zur Morphologie,
- B. Beiträge zur Anatomie,
- C. Beiträge zur Physiologie des Topinamburs.

A. Beiträge zur Morphologie des Topinamburs.

1. Oberirdischer Stengel.

Die Pflanze hatte Ende October eine Höhe von 1,50—2,30 *m* erreicht; der Grund des Stengels mass im Durchmesser 1,5—2,4 *cm*, die Stengelspitze war ungefähr 0,4 *cm* dick. Auf dem Stengel verlaufen in longitudinaler Richtung in Entfernungen von je 2 *mm* stumpfe Bastleisten. Die jüngeren Glieder des Stengels sind mit ca. 3 *mm* langen, ziemlich steifen Haaren besetzt, welche hier offenbar zum Schutz gegen Insecten dienen, an älteren Stengeltheilen sind die Haare bis auf den im Alter rothgefärbten Fuss abgestorben. Die ältesten Internodien tragen in der Längsrichtung ziehende Korkleisten.

Die Verzweigung des oberirdischen Stengels unterbleibt unter normalen Verhältnissen gewöhnlich, tritt aber bald ein, wenn man die Pflanze „geköpft“ hat, es bilden sich in diesem Fall sämtliche blattachselständige Knospen zu Seitentrieben aus. Nebenbei bemerkt, wird der Topinambur durch das Köpfen in merklicher Weise nicht beeinträchtigt, sondern man erntet von Topinamburs, welche als halbwüchsige Pflanzen gekürzt wurden, völlig normale Knollen.

2. Die Laubblätter.

Die ausgewachsenen Laubblätter sind mit dem Blattstiel 14—22 *cm* lang, die Breite des Blattgrundes beträgt 6,4—12 *cm*; die breiteste Stelle liegt unterhalb der Blattmitte, mithin sind die Blätter eiförmig. Der Rand ist gesägt, und zwar wechseln in der Regel je ein kleiner und je ein grosser Randabschnitt mit einander ab. Die Angabe mancher Lehrbücher (vgl. z. B. WERNER, Handbuch des Futterbaues, Berlin 1889, S. 454), dass die unteren Blätter herzeiförmig seien, habe ich nicht bestätigt gefunden, vielmehr läuft bei den unteren Blättern, wie bei allen anderen, der Blattrand am Stiel mit schmalen Flügeln bis zur Hälfte desselben (oder etwas darüber hinaus) herab. Der Stiel des Blattes bildet in seiner unteren Hälfte eine Rinne, welche am Stengel, diesen als flache Scheide umfassend, in die Basis des gegenüberliegenden Blattes übergeht.

Die Rinne des Blattstiels ist seitlich von Borstenhaaren umgeben. Sämmtliche Blattachsen bergen ruhende Seitenknospen.

Von der Mittelrippe des Blattes zweigen sich am Grunde der

Spreite dicht hinter einander zwei starke Seitennerven ab, deren äussere Verzweigungen das Gerüst des Blattrandes abgeben und deren innere Seitenarme mit denen des Hauptnervs anastomosiren.

Die oberen Blatthälften werden durch mehrere schwächere Seitennerven der Mittelrippe und die zu ihnen gehörigen Aederchen gefestigt, diese Seitennerven gabeln sich vor den Ausschnitten des Blattrandes in mehrere dem Rande parallel verlaufende Adern. Die Unterseiten der Blattadern sind behaart.

Der Blattreichthum des Topinamburs beruht darauf, dass innerhalb einer Vegetationsperiode 15—20 oberirdische Internodien zur Entwicklung kommen und auf der Wirtelbildung der Blätter. Die unteren 7—8 Wirtel bestehen in der Regel aus 2, die übrigen aus 3 Gliedern, doch werden die oberen Wirtel oft durch nachträgliche Streckung der Internodien auseinandergezogen, so dass die oberen Blätter wechselständig erscheinen. Vertheilt sind die Blattquirle derartig um den Stengel, dass zwischen einem Quirl und dem genau über ihm stehenden sich 6 andere Blattkreise befinden, und dass die Schraubenlinie, welche vom 1. zum 8. Wirtel führt, hierbei sich 3mal um den Stengel dreht; die Quirle haben also $\frac{3}{8}$ -Stellung. Bei älteren Pflanzen sind die untersten Blattpaare abgestorben.

3. Unterirdische Stengel und Wurzeln.

Die Entwicklung der Stolonen ist von PRANTL (Das Inulin, München 1870, S. 63 und 64) und VÖCHTING (Bibliotheca botanica, Cassel 1887, Heft 4, S. 48 f.) in ihren Umrissen dargestellt worden, als neu füge ich im Folgenden die Einzelheiten hinzu.

Aus dem diesjährigen unterirdischen Stengel brechen frühzeitig (Anfang Mai) im ganzen Verlauf desselben zahlreiche Nebenwurzeln hervor (Taf. XXI, Fig. 1, *Nw*), welche so schnell erstarken, dass die erste Entwicklung der Pflanze eine verhältnissmässig sehr kurze Zeit in Anspruch nimmt, schon Anfang Juni nämlich hat der Haupttrieb eine Höhe von 60—65 *cm* erreicht und 9—10 Blattwirtel ausgebildet. Um diese Zeit findet man die in 5 Paaren vorhandenen, in der Stellung mit den Laubblättern übereinstimmenden, braunen Niederblätter (Fig. 1, *Nb*) des unterirdischen Stengels von je einem Seitentriebe ($K_1 - K_5$) durchbrochen. Die beiden obersten Achselsprosspaare haben schon aus dem ersten, ihnen zugehörigen Blattpaar (B_1 in Fig. 1) ein Internodium gestreckt, die übrigen 6 Paare ($K_3 - K_6$ in Fig. 1) sind noch Knospen.

Unter natürlichen Verhältnissen treten die beiden obersten subterranean Zweige über die Erdoberfläche und werden zu Laubtrieben. Von den übrigen Stolonen bildet sich in der Regel die Mehrzahl zu Knollen aus, der Rest verkümmert. Die unterirdischen Seitensprosse sind im Allgemeinen ihrer Entstehung gemäss gegenständig, doch werden die unteren von ihnen durch die sich kräftig entwickelnden Neben-

wurzeln, die gerade in der Nähe der Mutterknolle zahlreich hervorbrechen, aus ihrer ursprünglichen Wachstumsrichtung gedrängt. Die untersten Glieder des unterirdischen Stengels sind bedeutend kürzer als die oberen.

Ein Medianschnitt durch eine unterirdische Seitenknospe zeigt ausser dem flachen Vegetationskegel die Anlagen von 5 Blattpaaren und in den Achseln der ältesten Blätter je eine im Entstehen begriffene Axillarknospe 2. Ordnung.

Ende Juni hatten die meisten Stolonen eine Länge von 5—6 *cm* und einen Durchmesser von 4—5 *mm*. Nunmehr ist, ungefähr in der Mitte des Triebes, auch das 2. Niederblattpaar des Stolos sichtbar, dessen Scheiden, wie bei den Laubblättern und allen übrigen Niederblättern, zusammenhängen. Jede Blattscheide des Stolos umschliesst eine Seitenknospe. Sobald die Mutterknolle ausgesogen ist (dies ist bei uns Anfang Juli der Fall), beginnt, während vom Stolonenscheitel aus das Längenwachstum weiter unterhalten wird, die Verdickung der unterirdischen Zweige zu Knollen und zwar schwellen in der Regel nicht, wie PRANTL (l. c. S. 64) angiebt, beliebige Internodien, sondern die oberhalb des zweiten Niederblattpaares gelegenen Stengelglieder an; ausnahmsweise nimmt auch das erste Glied an der Knollenbildung theil. Der Stolo hat dann gewöhnlich eine Länge von 7 *cm* erreicht; die Seitenknospen in den Blattachsen treten jetzt deutlich hervor, inzwischen haben sich auch das 3. Blattpaar und seine Achselknospen ausgebildet. Die Nebenwurzeln am Grunde des unterirdischen Stengels sind zu einer Dicke von 5—6 *mm* (Durchmesser) erstarkt.

Taf. XXI, Fig. 2 stellt eine junge Knolle in einem noch weiter vorgerückten Stadium der Entwicklung dar. Während der verstrichenen 3—4 Wochen haben sich das 3., 4. und 5. Internodium gestreckt. Die Spitzen der unteren Niederblattpaare haben sich gebräunt.

Ende September oder Anfang October hat die Knolle ihre definitive Gestalt angenommen. Sie besteht in der Regel aus 10—12 Internodien, von denen das erste unverdickt geblieben ist und so den „Stiel“ oder „Tragfaden“ abgiebt; das 10.—12. Internodium ist dazu bestimmt, im nächsten Frühjahr zum Haupttriebe heranzuwachsen. Auch die Mehrzahl der an der Knolle hervorragenden, ungefähr 3 *mm* hohen Seitenknospen entwickelt sich in der nächsten Vegetationsperiode zu neuen Pflanzen.

Mitunter bilden sich die Knospen in den Achseln des 2. oder 3. Blattpaares zu Seitenknollen aus, so dass im Herbst der ganze Seitentrieb aus 3 Knollen besteht.

Die ausgewachsenen Knollen erlangten bei einem Höchstdurchmesser von $2\frac{1}{2}$ —4 *cm* eine Länge von 6—9 *cm*.

Den Schutz der Knollen bilden die mächtig entwickelten, durch Verdickung ausgedehnten Basen der Niederblätter (vgl. Fig. 1, *Nb'*),

welche in der vorderen Knollenhälfte von dünnen Nebenwurzeln durchbrochen sind.

Die Knollenbildung von *Helianthus tuberosus* ist also, wie auch SEIGNETTE (Revue générale de botanique, Paris 1889, S. 521) bemerkt, bezüglich der Sprossverhältnisse der von *Solanum tuberosum* analog, nur treten dort alle Internodien mit Ausnahme des ersten in die Verdickung des Stolos ein, während hier nur die Enden der unterirdischen Ausläufer anschwellen.

B. Beiträge zur Anatomie des Topinamburs.

1. Anatomie des oberirdischen Stengels.

Zunächst wurde der Medianschnitt einer 4 mm langen Seitenknospe untersucht, welcher anatomisch für oberirdische und unterirdische Knospen derselbe ist.

Die Mitte der Knospe nimmt das Urmark ein; die äusseren Theile werden von der Procambiumzone und der primären Rinde gebildet, am Scheitel liegt der Vegetationskegel. Aus der Procambiumzone, welche sich vom Gefässbündelring der Mutterachse abzweigt, haben sich je ein Schrauben- und ein Ringgefäss sowie einige getüpfelte Tracheiden auf beiden Seiten des Schnitts differenzirt, auch in den Blattsträngen ist je ein Spiralgefäss erkennbar. Um die Structur des Vegetationskegels genauer kennen zu lernen, behandelte ich einen Medianschnitt mit concentrirter Kalilauge und starker Essigsäure. Das Präparat liess deutlich ein Dermatogen, ein Plerom und ein Periblem unterscheiden.

Im Querschnitt eines oberirdischen Stengels von 5 mm Durchmesser sind die Gefässbündel noch unverbunden; ein interfasciculares Cambium tritt erst in 7—9 mm dicken Stengeltheilen auf. $1\frac{1}{2}$ cm (i. D.) starke Stücke lassen einen völlig geschlossenen Gefässbündelring erkennen, da inzwischen das interfasciculare Cambium neue Gefässbündel zwischen den alten eingeschaltet hat; in diesem Stadium besteht ein Radialschnitt aus folgenden Elementen: Epidermis, Collenchym, Rinde, Bastfasern, Siebgefässen, Cambium, Libriform, getüpfelten Tracheiden, Ringgefässen, Spiralgefässen und Mark. Die Hauptmasse des Holzes machen die Tracheiden aus, welche mit schmalen Gruppen von Libriform (Holzfasern) abwechseln. Das Holz wird von zahlreichen primären, 2—5 Zellreihen starken Markstrahlen durchzogen. Die innersten Markzellen sind abgestorben und enthalten nur noch Luft. In Bezug auf den Bau des Stengels weicht also *Helianthus tuberosus* nicht erheblich von *Helianthus annuus* ab.

2. Die älteren Partien des Stengels, besonders die unterirdischen,

zeichnen sich durch stark verdickte Bastfasern, durch einen mächtig entwickelten secundären Holzkörper und verkorkte Aussenrinde aus

Auch die Wände der Markzellen sind hier, bis auf die der Peripherie, auffallend dick.

3. Bau der Trichome.

Die Trichome auf den jüngeren Stengeltheilen und auf den Blattstielen sind gleichartig gebaut. An der Bildung des Haarfusses ist ausser der Epidermis noch die darunter liegende Zellschicht des Grundgewebes betheilig. Auf dem Fuss bauen sich über einander 6 Zellen auf, von denen die beiden untersten in frischen Präparaten sehr schön lebhaft Protoplasmacirculation erkennen lassen. In den Plasmafäden sind ovale oder runde gelbe Chromatophoren suspendirt, welche sich gar nicht oder nur langsam mit dem Strom fortbewegen.

Die Wände aller Trichomzellen, mit Ausnahme der untersten, sind, wie eine Prüfung mit Chlorzinkjod bezw. Chromsäure ergibt, verkorkt oder cuticularisirt; bei den vier obersten Zellen springen auf der Aussen-seite der Membranen spindelförmige Höcker vor.

Die Unterseite der Blätter trägt gekrümmte, aus rundlichen Zellen zusammengesetzte und spitze dreizellige Haare.

4. Anatomie und Wachstumsgeschichte der Knolle.

Wie schon bemerkt wurde (S. 351), unterscheidet sich im Knospenzustand der unterirdische Seitenspross anatomisch nicht vom oberirdischen. Auch noch der 3 mm dicke und 3—4 cm lange Stolo zeigt, wie Fig. 3 erkennen lässt, noch keine wesentlichen Verschiedenheiten vom oberirdischen Stengel in Bezug auf seine Structur; nur ist hier der Siebtheil auf den Weichbast (Fig. 3*B*) und das Holz auf wenige Gefässe (*Gf*) beschränkt. Die Zellen des Grundgewebes (Fig. 3*M* und *R*) sind auf dieser Entwicklungsstufe noch in lebhafter Theilung begriffen. Das allgemeine Wachstum im Mark dauert nun so lange, bis sich ein interfasciculares Cambium im Anschluss an das schon innerhalb der Gefässbündel vorhandene Cambium constituirt. Mit dem Auftreten des interfascicularen Cambiums erlischt die Theilungsfähigkeit der übrigen Markzellen, indem ihr Protoplasma wandständig wird.

Jetzt erst beginnt die Verdickung: das Interfascicularcambium (Fig. 4*Jc*) scheidet nach aussen und innen Zellen ab, welche gemäss ihrer Entstehung durch successives Auftreten von Tangentialwänden in radialen Reihen (vgl. Fig. 4, *MII*) geordnet sind. Auch das fibrovasale Cambium bildet nach innen (Fig. 4, *PII*) und aussen neue Zellen in radialer Richtung, darunter einige Gefässe (Fig. 4, *Gf*). In den Gefässbündeln findet man, wenn sie radial durchschnitten sind, vom Cambium markwärts hinter einander (je 3—4) Tüpfelgefässe, Ring- und Schraubengefässe; zwischen den Gefässen liegen andere Zellen. Die vom Interfascicularcambium producirt Zellen sind noch einmal so gross als die der Gefässtheile.

Um festzustellen, in wie weit die Gefässbündel und die Neubildungen

des Cambiumringes verholzt seien, wurden aus Alkoholpräparaten hergestellte Schnitte mit Safranin tingirt. Nur die Gefässwände hatten nach mehrstündiger Einwirkung des Safranins den rothen Farbstoff festgehalten, in sämtlichen übrigen Zellen waren die Membranen nach der Behandlung mit *KOH* entfärbt, nur die Gefässwände sind also verholzt.

Bei weiterem Wachsthum der Knolle strecken sich die jüngst-entstandenen Zellen in tangentialer und radialer Richtung, am meisten aber dehnen sich die Zellwände parallel zur Längsrichtung der Knolle, auf Längsschnitten haben die betreffenden Zellen die Form von Rechtecken, die in der Längsrichtung der Knolle gestreckt sind. Während der Streckung bilden sich ziemlich weite Intercellularräume. Da vom Cambiumring neue Bastfasern oder Siebgefässe nicht gebildet werden, so besteht der Zuwachs, ausser wenigen Gefässen, also lediglich aus Parenchymzellen. Der Parenchymzuwachs, den der Bast durch die Thätigkeit der Cambialzone erfährt, verhält sich zu dem auf der Innenseite dieses Ringes erzeugten Parenchym ungefähr wie 1 : 4.

Die Zellen der Rinde (Fig. 4, *R*) bleiben länger theilungsfähig als die des Markes. Zunächst geben sie dem Druck, welcher beim Dickenwachsthum von innen auf sie ausgeübt wird, nach, indem sie sich in tangentialer Richtung dehnen und so aus der runden in die ovale Form übergehen. Später treten zarte Radialwände in den Rindenzellen auf, in der Richtung derselben treten später Einschnürungen auf. Im weiteren Verlauf der Verdickung wiederholt sich die Theilung der Rindenzellen mehrere Male, es ist daher falsch, wenn SEIGNETTE (l. c. Seite 521) sagt: „l'écorce est très peu développée.“ Die Wände der äussersten 4—5 Rindenzellschichten verkorken, sobald die eigentliche Knollenbildung begonnen hat.

Die Bildung eines Phellogens, welche von NYPELS (siehe unten) behauptet wird, konnte ich hier nicht feststellen. Man kann also bei der Topinamburknolle von einer Schale in dem Sinne, wie bei der Kartoffel nicht sprechen, die Schale wird hier durch die bleibenden, stark verkorkten Niederblattscheiden und das Hypoderm vertreten. Das weitere Wachsthum der Knolle vollzieht sich bis zum Schluss der Vegetationsperiode in der angegebenen Weise, die Thätigkeit der Cambialzone erlischt erst im October. Die zuerst entstandenen Gefässe liegen dann in primärer Anordnung um das Mark herum.

PAUL NYPELS beschreibt in seiner Abhandlung „Observations anatomiques sur les tubercules d'*Apios tuberosa* et d'*Helianthus tuberosus*“ (Extrait du Bulletin de la Société royale de botanique de Belgique t. XXXI 1892, première partie, pp. 216—230), nachdem er die Morphologie und Anatomie nur in Umrissen gegeben hat, auf S. 10 den Beginn der Knollenbildung folgendermassen: „Toutes les cellules de la moëlle se reclouissent, sauf un certain nombre de cellules du

centre. La zone génératrice produit vers l'intérieur du parenchyme et quelques éléments ligneux interrompus, vers l'extérieur un peu de libre“ und fährt dann weiter unten fort: „La tubérisation est continuée par le reclouonnement des cellules de la moëlle et la production de parenchyme secondaire interne, dont les cellules se reclouonnent également. Les éléments ligneux des faisceaux sont écartés et séparés les uns des autres par le développement des cellules voisines, et on les retrouve épars jusqu'à une certaine profondeur.“

Nach meinen Untersuchungen ist das Wachstum des Markes, wenn die Knollenbildung beginnt, abgeschlossen. Das Auftreten des Interfascicularcambiums scheint NYPELS nicht beachtet zu haben, wohl deshalb, weil er gleich nach der Betrachtung eines 2 mm dicken Querschnitts (l. c. Pl. 3, Fig. 13) einen solchen von 9,5 mm (Fig. 14) im Durchmesser heranzieht und spricht in Folge dessen inzwischen gebildetes secundäres Parenchym als in der Theilung begriffenes Mark an. Selbstverständlich ist daher auch sein Résumé nur zum Theil richtig (l. c. S. 10 und 11):

„En résumé la tubérisation est donc due: 1° à l'hypertrophie et au reclouonnement de la plupart des cellules de la moëlle, quelques cellules centrales restant inactives, 2° à la production de parenchyme secondaire à l'intérieur de la zone génératrice.“

Tous les auteurs que j'ai consultés, s'accordent à considérer la tubérisation comme due uniquement au développement des productions secondaires. Le tubercule serait entièrement formé par le parenchyme secondaire interne et le bois secondaire parenchymateux, produits par la zone génératrice normale, et la moëlle très réduite n'interviendrait pas.

Or l'examen attentif d'une coupe transversale suffisait déjà pour montrer qu'il n'en est pas tout à fait ainsi; et que, si les productions secondaires internes jouent un rôle dans la tubérisation, la moëlle intervient d'une façon tout aussi importante.“ NYPELS verwechselt nicht nur Mark und secundäres Parenchym, sondern übersieht auch, dass auf der Aussenseite des Cambiumgürtels gleichfalls secundäres Parenchym entsteht.

Seine Auffassung von der Knollenbildung des Topinamburs stützt NYPELS einzig darauf, dass die „canaux sécréteurs“ — die Oelgänge — vor der Verdickung des Stolos — in einem Ring an der Peripherie des centralen Marks angeordnet liegen sollen (cfr. l. c. pag. 9 und Pl. 3, Fig. 13) und später im Mark unregelmässig zerstreut sind und kommt so zu dem ungeheuerlichen Schluss (l. c. S. 11); „L'erreur“ (que la moëlle n'interviendrait pas) „provient probablement de ce qu'on n'a pas distingué le bois primaire, les trachées, qui sont cependant visibles, et qu'on a pris pour des vaisseaux (!) les canaux sécréteurs épars dans la moëlle.“ In Wirklichkeit liegen die Secretkanäle schon vor der Verdickung zerstreut im Mark.

SEIGNETTE, der überhaupt nur die fertige Knolle in Betracht zieht, ist insofern im Unrecht, als er den Bast très peu développé. und das Mark presque nulle nennt (l. c. S. 521) und fortfährt: „Le tubercule est tout entier constitué par les formations secondaires non lignifiés du bois.

5. Vergleich der Wachsthumsgeschichte der Topinamburknolle mit derjenigen der Kartoffel.

Nach HUGO DE VRIES (vergl. Wachsthumsgeschichte der Kartoffelknolle, Landwirthsch. Jahrb. Bd. VII, S. 643—644) wird das Dickenwachsthum der Kartoffelknolle durch 2 Factoren bewirkt:

1. Durch die Thätigkeit des Cambiums, welches nach aussen Parenchym, nach innen Parenchym mit einzelnen zerstreuten Gefässgruppen absondert, und zwar kommen die inneren Schichten in erster Linie für die Knollenbildung in Betracht.

2. Durch die Vergrößerung aller parenchymatischen Zellen.

Die Dickenzunahme der Topinamburknolle ist auf dieselben Factoren zurückzuführen, wie die der Kartoffel, jedoch ist das Dickenwachsthum bei der ersteren hauptsächlich durch die Entstehung und Vergrößerung derjenigen Zellen bedingt, welche das Interfascicularcambium nach innen absondert.

6. Die Structur des Tragfadens

stimmt, was die der Abstammungssachse benachbarten Theile betrifft, mit der des oberirdischen Stengels überein, bis auf die Zahl der Holz- und Bastzellen, welche beim Tragfaden weit geringer ist als beim Laubspross.

Die vorderen Partien des Stiels nähern sich in ihrem Bau den Knollen, insofern als in ihnen die Bastfasern fehlen und bei fortschreitendem Dickenwachsthum statt neuer Gefässbündel durch die Thätigkeit des Cambiumgürtels Parenchym eingeschaltet wird. Verdickte Tragfäden sind wie Knollen gebaut, doch enthalten sie auch in den Basaltheilen Bastfasern.

C. Beiträge zur Physiologie des Topinamburs.

1. Kohlenhydrate.

Nach TANRET (Comptes rendus 1893, Tome CXVI p. 514 ff. und Tome CXVII p. 50 ff.) sind ausser dem Inulin im Zellsaft gewisser Topinamburzellen noch andere Kohlenhydrate gelöst, welche ebenfalls aus starkem Alkohol in zu Kugeln vereinigten Nadeln krystallisiren, nämlich Inulin, Pseudo-Inulin und Helianthenin. Da eine mikrochemische Trennung dieser Kohlenhydrate bis jetzt noch nicht ausgeführt ist, so bezeichne ich im Folgenden alle Sphärokrystalle, die sich in Topinamburtheilen aus 90 pCt. Alkohol abscheiden und die von PRANTL dafür angegebenen Eigenschaften haben, schlechthin als

Inulin, wie unter Glykose alle Zuckerarten verstanden werden, welche das Kupfervitriol in FEHLING'scher Lösung zu Kupferoxydul reduciren. Die auf Sphärokrystalle zu untersuchenden Stücke hatten immer mindestens 4 Wochen in Alkohol gelegen.

Das Verhalten des Inulins in keimenden Dahlienknollen wurde von PRANTL (l. c. S. 56 ff.) untersucht; er fand dabei das Inulin in der Knolle und in der Basis des Triebes, wo es nach oben hin ganz verschwand. Bei der Keimung bildete sich Zucker, sein Maximum lag in der Stammbasis, von da ab aufwärts nahm er ab, um in der Knospe zu verschwinden.

In Keimtrieben des Topinamburs dagegen wies GREEN (Annals of Botany 1892) neben dem Zucker noch Inulin nach, er fand das Inulin also nicht bloss in der Knolle und der Stammbasis, sondern auch im Stengel und zwar „im Innern des Triebes“, wo es bis an den Vegetationskegel reichte. Ich untersuchte Knollen von *Helianthus tuberosus* während der beiden ersten Wochen der Keimung und fand GREEN's Angaben bestätigt. Bei weiterer Beobachtung aber stellte ich fest, dass das Inulin im ferneren Verlauf der Keimung völlig verschwindet. Drei bis vier Wochen alte Topinamburs, welche das erste Laubblattpaar getrieben hatten, waren inulinfrei bis auf die Knolle; diese enthielt neben viel Zucker nur noch geringe Mengen des Inulins. Mitte Mai ist auch die Knolle ganz inulinfrei.

Glykose ist reichlich im Grundgewebe der jungen Stengel vorhanden, nur in der Endknospe fehlt sie

Stärkekörner finden sich in der Stärkescheide des ganzen Stengels, der Blattstiele und der Blätter, sowie in den Chlorophyllkörnern der Blätter, ferner in den Siebröhren.

Die Neubildung des Inulins in den Topinamburs erfolgt spät. In der Zeit nämlich, in welche hauptsächlich die Entwicklung des oberirdischen Stengels fällt, während der vierten bis neunten Woche, liess sich in ihr kein Inulin nachweisen. Erst in der zehnten Woche, als die Pflanzen schon 60—70 cm hoch waren und 8—9 oberirdische Internodien gebildet hatten, trat das Inulin auf. Zunächst fand es sich in den beiden untersten Internodien des oberirdischen Stengels und im unterirdischen Stengel, hier wie dort in geringen Mengen. Es ist mir daher unverständlich, dass PRANTL „niemals eine Spur von Inulin in Stammstücken von *Helianthus tuberosus* finden konnte“ (l. c. S. 40). SACHS' Befund hingegen (Botanische Zeitung 1864, S. 85), welcher dort (Fig. 9 und Fig. 11 auf Taf. II) Inulinkrystalle aus der „mittleren Höhe des Stammes von *Helianthus tuberosus*“ abbildet, stehen mit meinen Untersuchungsergebnissen im Einklang.

Die Blätter der unteren Internodien waren inulinfrei, desgleichen die Blattstiele bis auf die Basen, in welchen das Inulin aufzutreten beginnt, um nach unten zuzunehmen. Es scheint hiernach, als ob sich

der durch Assimilation in den Blättern gebildete Zucker (bezw. die Stärke) in den Blattstielbasen in Inulin verwandele. Denn, wenn das Inulin sich in den unterirdischen Organen bildete, so würde es hier zuerst nachgewiesen werden müssen, was bei der grössten Aufmerksamkeit, welche ich auf diesen Punkt richtete, niemals der Fall war. Jedenfalls würde, die unterirdische Entstehung des Inulins vorausgesetzt, dasselbe gleichzeitig in den Stolonen und den untersten oberirdischen Internodien erscheinen; die Stolonen jedoch, die in den 10 Wochen alten Pflanzen schon 2 Internodien zeigten und in der Regel 4—5 cm lang waren, enthielten keine Spur von Inulin.

Was die Zellen betrifft, in denen sich das Inulin gelöst vorfindet, so ist nach PRANTL (l. c. S. 39) das Parenchym als die einzige Stätte seines Vorkommens zu betrachten. PRANTL stützt sich dabei auf die Beobachtungen, die er an getrocknetem Material machte und erklärt das Vorkommen von Sphärokrystallen in Gefässen durch die Annahme, dass „der starke Alkohol zuerst in die lufthaltigen Gefässe eindringe, indem er die Luft absorbire, und dass dann eine Diffusion zwischen Alkohol und inulinhaltigem Saft der benachbarten Parenchym-Zellen stattfinde.“

Freilich findet man, wenn man lediglich Querschnitte in Betracht zieht, nur hin und wieder Sphärokrystalle in den Gefässen, in Längsschnitten des Stengels jedoch ist regelmässig ein Theil der Gefässe von Sphärokrystallen erfüllt. In den Stücken aus den oberen Theilen der inulinhaltigen Region des Stengels sind die angrenzenden Parenchymzellen leer, in den unteren Partien aber führen ausser den Gefässen noch Markstrahlen und Markkronen Inulinausscheidungen. Diese Thatsachen sprechen dafür, dass wir das Inulin nicht nur im Parenchym zu suchen haben; vielmehr müssen Gefässe und benachbarte Parenchymzellen als Transportwege des Inulins angesprochen werden, eine Auffassung, die auch unseren heutigen Anschauungen über die Wanderung der im Wasser gelösten Pflanzennährstoffe am meisten entspricht. Die Methode des Austrocknens ist durchaus nicht einwandfrei; es ist z. B. möglich, dass bei längerem Liegen der fraglichen Stücke Zersetzungen eintreten, oder das Inulin dann, da sich bei der Verdunstung des Wassers die Concentrationsverhältnisse in den einzelnen Zellen ändern, seinen ursprünglichen Platz infolge der Diffusion verlässt.

Behandelt man Längsschnitte aus dem Topinamburstengel mit alkoholischer Orcinlösung und erhitzt sie dann auf dem Objectträger in starker Salzsäure, so färbt sich in den oberen Theilen der inulinführenden Region nur der Inhalt der Gefässe orangeroth, während in den unteren Stengeltheilen auch das peripherische Mark und die Markstrahlen sowie das Holzparenchym diese Reaction zeigen. Nach GREEN (l. c.) soll die orangerothe Färbung das Vorhandensein

von Inulin anzeigen. In stark verholzten Gefässen tritt bei der Behandlung mit alk. Orcin + HCl neben der orangerothern Färbung des Inhalts noch eine dunkelrothe der Wände auf. Schnitte, welche längere Zeit in warmem Wasser gelegen hatten, so dass das Inulin sich lösen konnte, liessen nur die blaurothe Färbung der Gefässwände erkennen, ein Umstand, der es sehr wahrscheinlich macht, dass das Orangeroth seinen Ursprung dem Inulin verdankt hatte. Gefässe von *Helianthus annuus* mit Orcin + HCl erhitzt, wurden nur blauroth. Uebrigens konnte ich mich während meiner Untersuchungen davon überzeugen, dass die mittelst der GREEN'schen Reaction erhaltenen Inulinbefunde stets durch die des Alkoholmaterials bestätigt wurden.

Im Verlauf der weiteren Entwicklung der Topinamburpflanze rückte die oberste Grenze der inulinführenden Region immermehr aufwärts; über Stengelglieder von 0,8 — 1 cm Durchmesser schritt das Inulin jedoch nie hinaus. Die Vertheilung des Inulins war eine ähnliche wie bei seinem ersten Auftreten: oben nur in den (inneren) Gefässen, in der Mitte ausserdem in den Markstrahlen, unten in Gefässen, Holzparenchym, Markstrahlen und peripherischem Mark.

In den Stolonen zeigt sich das Inulin, sobald das 2. Internodium an ihnen ausgebildet ist; in diesem Zeitpunkt beginnt auch die Verdickung des Stolonenendes. Neben dem Inulin enthalten Tragfäden und Anschwellung Glykose. PRANTL (l. c. S. 64) giebt fälschlich an, dass das angeschwollene Ende des Stolos glykosefrei sei. Der Glykosegehalt in der Knolle wächst bis zur Ausbildung des 6. oder 7. Internodiums am Stolo, von da ab nimmt er in dem Masse ab, als die Inulinmenge in der Knolle zunimmt, Ende October ist die Knolle glykosefrei. Auch im Stiel und im unterirdischen Stengel wird im Herbst die Glykose durch Inulin ersetzt. Die Glykose ist in der Knolle auf das Mark beschränkt.

Noch eine andere Angabe PRANTL's ist hier zu berichtigen. Die Stärkekörnchen verschwinden nicht schon in der jungen Knolle aus der Gefässbündelscheide, sondern erst im Herbste, und zwar dann auch nur aus der unteren Knollenhälfte. Stärke und Inulin ersetzen sich also in den Reservestoffbehältern nicht gegenseitig (PRANTL, l. c. S. 66), sondern kommen in der Knolle so gut wie im oberirdischen Stengel neben einander vor.

Während im oberirdischen Stengel nur ein Theil der Gefässe Sphärokrystalle führte, so waren in den ersten Stadien der Entwicklung der Knolle sowohl als des Tragfadens sämtliche Gefässe mit Inulinausscheidungen angefüllt, das Parenchym hingegen völlig leer.

Das ausnahmslose Eintreffen dieses Umstandes liess keinen Zweifel darüber, dass in der jungen Knolle das Inulin sich nur in den Gefässen befindet, zumal im October an den umfangreichsten Stellen der Knolle die Gefässe, obgleich die fraglichen Stücke ebenso lange

und in gleichprocentigem Alkohol wie die übrigen gelegen hatten, leer waren. Die rothe Färbung bleibt hier beim Erhitzen mit Orcin + HCl ganz aus, wenn man die Schnitte vorher mit heissem Wasser behandelt hat.

Haben die Knollen eine Stärke von 1 cm im Durchmesser erreicht, so führen sie die kugeligen Abscheidungen in den Gefässen und den benachbarten Zellen, noch später im peripherischen Mark und in der Rinde. Auf dieser Entwicklungsstufe kommen also Stärke und Inulin dicht neben einander vor. Im Herbste sind, wie schon gesagt, die Gefässe an den dicksten Stellen der Knolle frei von Inulinkrystallen, dagegen finden sie sich dann auch im centralen Mark.

VÖCHTING's Arbeit „Ueber die durch Pfropfen herbeigeführte Symbiose des *Helianthus tuberosus* und *Helianthus annuus*“ ist nair erst durch das Referat in Nr. 7 der „Botanischen Zeitung“ (1895) bekannt geworden. Auch VÖCHTING fand Inulin im oberirdischen Stengel des Topinamburs; doch beziehen sich seine Untersuchungen nur auf einen Stengel und nur auf den Anfang Octobers (l. c. S. 264). Die Inulinkrystalle befinden sich nach VÖCHTING in der Markscheide und den Markstrahlen (l. c. S. 263 und 264). In den Stolonen konnte er keine Stärke nachweisen (l. c. S. 266). Vielleicht hat er auch diese nur im October daraufhin untersucht?

2. Gerbstoffe.

Stücke aus dem ober- und unterirdischen Stengel des *Hel. tub.* wurden im Sommer in eine concentrirte Lösung von Kaliumbichromat gelegt. Nach mehreren Tagen liessen Schnitte aus solchen Stücken in den Zellen des Grundgewebes einen braunen voluminösen Niederschlag erkennen. Bei Anwendung von Tinctura ferri acetici färbte sich der Inhalt der Rinden- und Markzellen tiefblaugrün. Die betreffenden Gewebe enthalten also Gerbstoffe, die im Inhalt der Zellen gelöst sind.

Auch im Tragfaden der Stolonen fand sich der Gerbstoff in gleicher Weise vertheilt, dagegen war er in den jugendlichen Stolonen und in den Knollen auf die Oberhaut und die 4—5 äussersten Rindenzellen beschränkt, am gerbstoffreichsten waren die Epidermis und die beiden äussersten Zellreihen der Rinde. Die intensivste Gerbstoffreaction gaben die End- und Seitenknospen der älteren Knollen. Während im October der Gerbstoffgehalt der Knollen noch nicht merklich abgenommen hatte, erwiesen sich Anfang April die überwinterten Knollen als gerbstofffrei oder sehr gerbstoffarm. Sollte vielleicht der Gerbstoff bei der im Frühling in der Topinamburknolle statthabenden Zuckerbildung betheiligte sein? (Vergl. BÜSGEN, Beobachtungen über das Verhalten des Gerbstoffs in den Pflanzen. Jena 1889, S. 37 f.).

Zunächst erscheint der Gerbstoff im Frühjahr wieder in der oberirdischen Pflanze, sobald diese die ersten Laubblätter gebildet hat, und

zwar zuerst in der Epidermis und der Rinde, später auch im Mark. Der Gerbstoff des Topinamburs scheint also primär, d. h. am Licht gebildet zu sein (vergl. BÜSGEN, l. c. S. 3). Im unterirdischen Stengel jener Entwicklungsstufe ist der Gerbstoff in Spuren in den äussersten Zellreihen enthalten; nach weiteren 3—4 Wochen erfüllt er auch hier das ganze Grundgewebe.

Der Gerbstoff tritt mithin in allen Organen lange vor dem Inulin auf, es ist daher unwahrscheinlich, dass er zur Inulinbildung in irgend einer Beziehung steht.

Wie in vielen anderen Pflanzen, spielt wahrscheinlich auch im Topinambur der Gerbstoff die Rolle eines Schutzmittels gegen den Frass niederer Thiere. RITZEMA-BOS giebt allerdings in seinem „Handbuch über thierische Schädlinge und Nützlinge“ (Berlin 1891, S. 280 und 846) ausser Wühlratten, Feldmäusen und Krähen auch Engerlinge, Drahtwürmer und Erdraupen sowie *Julus*-Arten als Fresser von Topinamburknollen an. WERNER dagegen bemerkt (l. c. S. 457): „Die Topinamburs besitzen fast keine Feinde, höchstens fressen die Mäuse einige Knollen aus.“ Ich habe im Laufe mehrjähriger Beobachtung festgestellt, dass die Feldmäuse nur im Falle äusserster Nahrungsnoth die Knollen annagten. Insecten oder Schnecken sah ich nie an den Topinamburs, auch dann nicht, wenn ringsum alle anderen Pflanzen von Blattläusen oder anderem Ungeziefer geradezu bedeckt waren.

3. Pektinstoffe.

Pektinstoffe liessen sich in den Zellwänden jüngerer und älterer Knollen nach dem von MANGIN angegebenen Verfahren (vergl. ZIMMERMANN, Die botanische Mikrotechnik. Tübingen 1892) nachweisen.

Nachdem sehr dünne Schnitte mehrere Tage in Kupferoxydammoniak gelegen hatten, so dass die Cellulose der Membranen vollständig in Lösung gegangen sein musste, waren im Grundgewebe und im Cambiumgürtel zarte Membranleisten übrig geblieben, die sich mit Chlorzinkjodsolution schwach gelb färbten, während die Cellulosefragmente im Inhalt sich bläuten. Phenosafranin gab den zurückgebliebenen Wänden eine rothe Färbung; im Ammoniumoxalat zergingen sie alsbald.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

I. Die Topinamburknollen entstehen dadurch, dass sich die Mehrzahl der 5 am unterirdischen Stengel entspringenden Stolonenpaare verdickt. Die beiden obersten Stolonen wachsen in der Regel zu Laubtrieben aus. Gewöhnlich treten sämtliche Internodien (der Stolonen) mit Ausnahme des ersten, das zum Tragfaden wird, in die Verdickung ein. Die Hülle der Knollen wird zum Theil durch die breiten Basen der Niederblätter gebildet.

II. Die Verdickung der Stolonen ist zurückzuführen:

1. auf die Thätigkeit des ursprünglichen Cambiums, welches dem schon vorhandenen Bast- und Holzparenchym, besonders dem letzteren, neue Parenchymmassen hinzufügt;

2. auf die Erzeugung von Parenchym durch das interfasciculare Cambium, welches sowohl nach aussen als auch nach innen vierseitige Zellen abgiebt;

3. auf die nachträgliche Streckung sämmtlicher Parenchymzellen, und zwar ist der 2. Factor am meisten bei der Knollenbildung theiligt.

III. Glykose befindet sich auch in der jungen Knolle des Topinamburs. Der Glykosegehalt der Knolle wächst in der ersten Zeit ihrer Entwicklung, später schwindet die Glykose in dem Masse, als das Inulin im Stolo zunimmt; im Herbst ist die Knolle glykosefrei.

IV. Das Inulin tritt erst dann in der Topinamburpflanze auf, wenn die Ausbildung der Stolonen beginnt — in der zehnten Woche der diesjährigen Vegetationsperiode. Zuerst findet es sich im unterirdischen Stengel und den untersten Gliedern des oberirdischen Stengels, hier anscheinend ausser dem Mark, den Markstrahlen und dem Holzparenchym auch die Gefässe erfüllend; später sind auch die mittleren oberirdischen Internodien inulinhaltig. In den Blättern weisen nur die Basen der Stiele Inulin auf.

V. Im Stolo erscheint das Inulin erst dann, wenn das Ende desselben (in der Regel des 2. Internodiums) anschwillt — in der 15. oder 16. Woche der diesjährigen Vegetationsperiode.

In der jungen Knolle kommt das Inulin zunächst nur in den Gefässen vor; bei weiterer Entwicklung der Knolle tritt es auch in das Mark und die Rinde.

VI. Der Stolo führt nicht nur in seiner Jugend, sondern auch während seiner späteren Entwicklung in der Gefässbündelscheide Stärkekörner, erst im Herbst schwinden diese aus der unteren Knollenhälfte.

VII. Das Grundgewebe des Stengels und die äussere Rinde sowie die Oberhaut der Knollen sind reich an Gerbstoff, welcher im Zellsaft gelöst erscheint. Die überwinterten Knollen waren gerbstofffrei. Im Frühjahr treten die Gerbstoffe zunächst wieder im oberirdischen Stengel auf und erscheinen erst später im unterirdischen Stengel und den Stolonen.

Erklärung der Abbildungen.

- Figur 1: Unterirdischer Stengel des Topinamburs (nat. Gr.) *Nw* Nebenwurzeln, *Nb* Niederblätter, $K_1 - K_6$ Seitentriebe, B_1 erstes Blattpaar an einem Seitentrieb.
- Figur 2: Junge Topinamburknolle, Anfang Juli (nat. Gr.). $B_1 - B_6$ Niederblattpaar, $K_2 - K_6$ Seitenknospen der Knolle.
- Figur 3: Vergrößerter Querschnitt durch einen unverdickten unterirdischen Seitenspross des Topinamburs (100:1). *E* Epidermis, *R* Rinde, *B* Bast, *C* Cambium, *Gf* Gefässe, *pH* primäres Holz, *SS* Stärkescheide, *I* Oelgang, *Ez* Epithelzellen, *Ctc* Cuticula.
- Figur 4: Querschnitt durch einen Seitenspross beim Beginn der Verdickung. *R* Rinde, *Bs* Bast, *Cb* Cambium, *Ic* Interfascularcambium, *Ml* Mark, *Mll* vom Interfascularcambium erzeugte Parenchymanlage, *Pll* vom Cambium hervorgebrachte Parenchymanlage, *Gf* Gefässe.

56. Barthold Hansteen: Beiträge zur Kenntniss der Eiweissbildung und der Bedingungen der Realisirung dieses Processes im phanerogamen Pflanzenkörper.

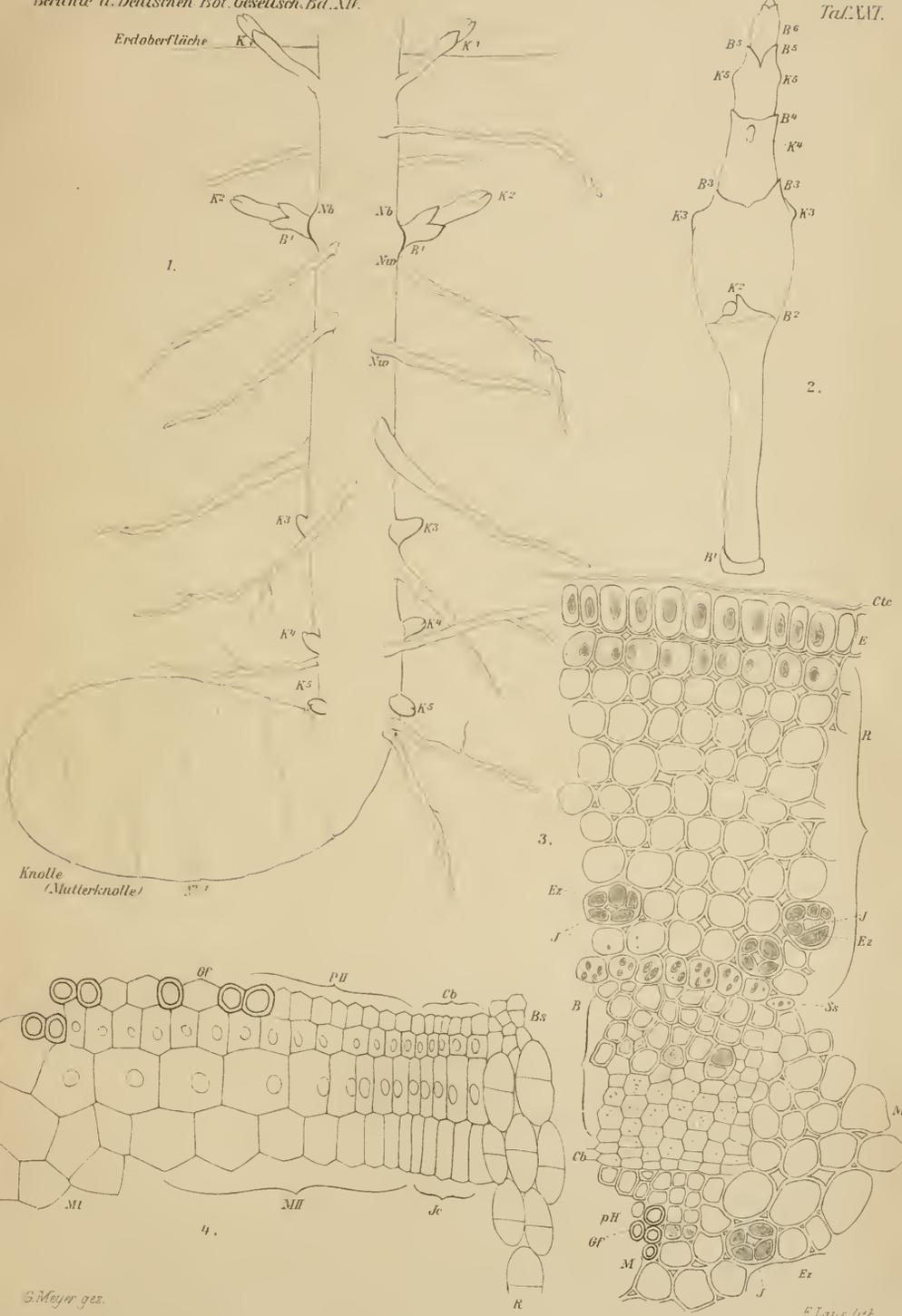
(Vorläufige Mittheilung I.)

Eingegangen am 22. November 1896.

Nachdem PFEFFER 1872 und 1876¹⁾ betont hatte, dass das Asparagin diejenige Wanderungsform der in den Cotyledonen (der Leguminosen-Samen) gespeicherten Eiweissstoffe repräsentire, in welcher diese aus den Cotyledonen in die Achsenorgane der Keimpflanzen hinausströmen, um hier in Verbindung mit disponiblen Kohlenhydraten wieder zu Eiweiss regenerirt zu werden, ist diese bahnbrechende Theorie später in der Litteratur mehrmals discutirt worden. So meinte SCHULZE²⁾, dass schon die Thatsache, dass sowohl in oberals in unterirdischen Pflanzenorganen oft beträchtliche Quantitäten Asparagin neben einem grossen Vorrath von Kohlenhydraten, wie Stärke, Glucose und Rohrzucker, angehäuft zu finden sind, sie hin-fällig machen müsste. Zu Gunsten der PFEFFER'schen Ansicht aber trat BORODIN auf, indem er diese von SCHULZE als Einwände gegen PFEFFER benutzten Thatsachen in der Annahme zu erklären suchte, dass von den Kohlenhydraten nur die Glucose bei der Regeneration von Asparagin zu Eiweiss activ ist, weshalb auch, wenn dieser Zucker zu anderen Zwecken bestimmt ist, die Regeneration auch unterdrückt

1) Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, Bd. VIII, 1872, und Landwirtschaftliche Jahrbücher 1876.

2) Landwirthschaftliche Jahrbücher 1880.



G. Meyer gez.

E. Trause lith.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1896

Band/Volume: [14](#)

Autor(en)/Author(s): Meyer Gustav

Artikel/Article: [Beiträge zur Kenntniss des Topinamburs. 347-362](#)