

18. Georg Eberle: Beitrag zur Kenntnis der Knollenbildung bei einigen Araceen¹⁾.

(Mit 2 Abbildungen im Text.)

(Eingegangen am 9. November 1922. Vorgelesen in der Januarsitzung 1923.)

Die in den Gewächshäusern der beiden botanischen Gärten zu Bonn verhältnismäßig zahlreich vorhandenen Pflanzen von *Sauromatum guttatum* Schott, *Amorphophallus Rivieri* Durieu und *Amorphophallus bulbifer* Blume gaben Gelegenheit zu Beobachtungen über verschiedene noch nicht geklärte Verhältnisse.

Die miteinander übereinstimmenden Darstellungen von ENGLER²⁾, LINDEMUTH³⁾ und ERNA ABRANOWICZ⁴⁾ ließen die Frage der Knollenbildung jener Pflanzen als gelöst erscheinen. Eigene an den Gewächshauspflanzen gemachte Beobachtungen brachten von vornherein Zweifel über die Richtigkeit jener Darlegungen. Ganz kurz skizziert sich das Bild der großen Knollen nach den in Betracht kommenden Literaturstellen folgendermaßen: Dem Sproßaufbauprinzip ihrer Familie, der Bildung von Scheinachsen durch sympodiale Aufeinanderfolge verschiedener Sproßgenerationen, folgen auch die großknolligen Formen. Bei ihnen erhält es seine charakteristische Ausprägung durch die starke Verdickung der einzelnen kurz bleibenden Stengelabschnitte. Morphologisch ist also die große Knolle, ebenso wie die so ungleichartigen aufrechten oder kriechenden Stämme, ein Sproßverband. Bei der noch nicht zur Blüte gelangten Pflanze stellt die Knolle die Summe

1) Auszug aus der gleichnamigen Dissertationsschrift, Bonn a. Rhein, 1922.

2) ENGLER, ADOLF: Zur Morphologie der Araceen; vorläufige Mitteilung. 1876. Bot. Zeitg. Jahrg. XXXIV, S. 80. — Derselbe: Vergleichende Untersuchungen über die morphologischen Verhältnisse der Araceen. 1877. Nova acta Acad. Leop. Carol. XXXIX, S. 133. — Derselbe: Beiträge zur Kenntnis der Araceen. Über den Entwicklungsgang in der Familie der Araceen und über die Blütenmorphologie derselben. Bot. Jahrb. V, S. 141. — Derselbe: Araceae. 1889. Natürliche Pflanzenfam. II. Teil, 3. Abt. — Derselbe: Araceae. 1905—1920. Pflanzenreich. IV. 23. A, B, C, D, E, F.

3) LINDEMUTH, H.: Hydrosme Rivieri. 1903, 1904. Gartenflora LII. S. 127 und LIII. S. 642.

4) ABRANOWICZ, ERNA: Über das Wachstum der Knollen von *Sauromatum guttatum* Schott und *Amorphophallus Rivieri* Durieu. 1912. Österr. bot. Zeitschr. Jahrg. LXXI, S. 449.

der in ihrem Entwicklungsgange bis dahin gebildeten Jahrestriebe dar, und an Pflanzen, die schon blühten, kommen die basilaren Teile der vergangenen Blütenprosse hinzu. Die gleichmäßige Verdickung der verschiedenen Achsenabschnitte hat, so erklärte man, eine derart innige Verbindung derselben zur Folge, daß, nachdem Abschilferung peripherer Teile Blatt- und Blütenstandsnaiben hat verschwinden lassen, jene abgerundeten Knollenformen zustande kommen, wie sie oft sich in so beträchtlichen Größen darbieten.

Bei den früheren Beobachtungen blieb die Vorgeschichte der beobachteten Pflanzen (Knollen) als scheinbar gleichgültig außer acht. Man sah in aufeinanderfolgenden Vegetationsperioden jedesmal größer sich entfaltende Laubblätter sich entwickeln; aus ihnen stellte man sich den Strom der Assimilationsprodukte in den knolligen Reservestoffbehälter wandernd vor; in die Knolle, welche dementsprechend am Ende einer jeden Vegetationsperiode eine Gewichts- und Volumzunahme aufwies. Diesen Vorstellungen entspricht es, wenn man Alter und Blühfähigkeit einer Knolle nach deren Größe einschätzt. Je größer sie ist, desto älter weiß man sie und um so näher den Zeitpunkt, da sie den Blütenstand hervortreten läßt. Ein Eingehen auf die betreffende Literatur ist hier unmöglich; es sei betont, daß die im vorhergehenden dargestellten, durchaus einleuchtend erscheinenden Verhältnisse Voraussetzungen zur Grundlage haben, die ungeprüft und unbewiesen angenommen wurden.

Meine Untersuchungen gingen von den an den Knollen im Laufe ihres Lebensganges vor sich gehenden, in ihren Formen sich ausdrückenden Veränderungen aus.

Am leichtesten erkennt man die Art der Knollenbildung bei Pflanzen, die einen Blütenstand zur Entwicklung gebracht hatten (Abb. 1, d, h, i, m, k). Durch diesen hat der betreffende Sproß seinen normalen Abschluß gefunden. Eine Achselknospe von ganz bestimmter, regelmäßiger Stellung führt jenes Individuum weiter: „neben“ dem Blütenstandsschafte, auf dem zu einer eigenen kleinen Knolle ausgebildeten letzten Abschnitt des beendeten Hauptsprosses (Abb. 1, d K), sitzt, durch ihre Größe leicht auch schon in frühen Stadien kenntlich, die Knospe des Fortsetzungssprosses (Abb. 1, d F). Im Frühling nach dem Vergehen des Blüten- oder Fruchtstandes beginnt ihre Entwicklung (Abb. 1, h). Da ihr in der alten Knolle noch reichliche Mengen von Baustoffen zur Verfügung stehen, kommt sogleich ein ansehnliches Laubblatt zur Entwicklung (Abb. 1, m). Dabei welkt und runzelt die bis dahin äußerlich unverändert gebliebene Knolle rasch, während sich die Basis des Niederblattkegels

der sich entwickelnden Knospe (also deren Achsenteile) stark kugelig aufwölbt. Hier liegt die Neubildung einer Knolle klar vor Augen; am Ende der Vegetationsperiode findet man neben spärlichen, aber

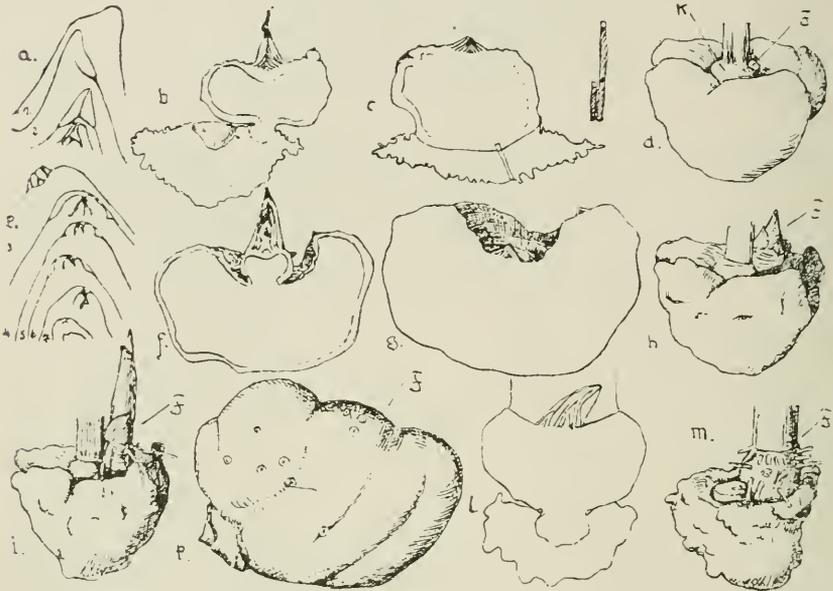


Abb. 1. *Sauromatum guttatum*. a, Längsschnitt durch den Fortsetzungsproß einer in der Winterruhe befindlichen, zur Blütenstandentwicklung kommenden Pflanze; ca. 10 n. Gr. — b, Längsschnitt durch eine nach Zerstörung ihres Sproßgipfels durch einen Achsel sproß fortgesetzte Pflanze; ca. $\frac{1}{3}$ n. Gr. — c, neugebildete Knolle am Ende der Vegetationsperiode mit der Schlaube der vergangenen, vorjährigen. Der vor und nach der Auflockerung dargestellte Ausschnitt aus der letzteren zeigt, daß diese nicht ein Teil der alten Knolle, sondern diese selbst ist; ca. $\frac{1}{2}$ n. Gr. *Amorphophallus bulbifer*. d, h, i, m, k, Zustände aus der Entwicklungsreihe der neu sich bildenden Knolle eines Fortsetzungssprosses (F); d—m ca. $\frac{1}{4}$ n. Gr., k ca. $\frac{1}{2}$ n. Gr. — g, f, Knollenbildung aus den Stengelteilen eines aus der Hauptknospe sich entwickelnden Sproßabschnittes. Die innerhalb des letzten Knospenscheidenblattes liegenden Achsenteile zur jungen Knolle aufgewölbt. Beide ca. $\frac{1}{2}$ n. Gr., g nach dem Längsschnitt eines Gipsmodelles. — l, Längsschnitt durch eine erschöpfte Knolle mit aufsitzender junger, zur Zeit der Entfaltung der Blattspreite; ca. $\frac{1}{3}$ n. Gr. *Amorphophallus Rivieri*. e, Längsschnitt durch den Fortsetzungsproß einer kurz vor der Blütenstandentfaltung stehenden Pflanze; 3 das erste Blatt mit Spreitenrudiment; ca. 10 n. Gr.

einwandfrei zu deutenden Resten der alten Knolle eine neuentwickelte vor (Abb. 1, k).

Ebenso klar sind die Vorgänge der Knollenbildung nach dem Austreiben irgendwelcher Achsel sprosse zu beobachten; leicht ist

dieses durch Zerstückeln der betreffenden Knolle oder schon durch die Zerstörung ihrer Hauptknospe zu erreichen. Am Ende der ersten Vegetationsperiode liegen die Achsenteile jener Knospensprosse als Knollen vor (Abb. 1, b; Abb. 2, c).

Der Ersatz einer großen Knolle durch eine aus den in ihrer Hauptknospe enthaltenen Stengelteilen sich entwickelnde neue ist aus den am Ende einer Vegetationsperiode vorliegenden Verhältnissen schwer zu übersehen (Abb. 1, c). Leichter gelingt dies durch fortlaufende Beobachtung von Pflanzen, deren Knollen man in der Ruhezeit kennen lernte (Abb. 1, g und f; Abb. 2, a, b), und nach dem Austreiben nicht mehr aus dem Auge ließ. Die Pflanzen erwiesen sich als nicht so empfindlich, daß gelegentliches Entfernen der Erde über ihren Knollen sie merklich geschädigt hätte. Es ergab sich ohne Zweifel, daß mit jeder neuen Vegetationsperiode eine neue Knolle aus neu zur Entwicklung gekommenen Stengelteilen an die Stelle der alten, aus dem Vorjahr überkommenen Knolle tritt, daß ein Weiterwachsen und Dickerwerden dieser bei den in Betracht gezogenen Arten niemals statthat. Die für diese Tatsache besonders charakteristischen Zustände sind für alle drei beobachteten Arten kurz vor der Spreitenentfaltung, also vor dem Beginn der Assimilationstätigkeit des jungen Blattes, gegeben. Es bieten sich dann Bilder, wie es Abb. 1, g und f, 1, l und Abb. 2, a andeuten. Eine Wiederbewurzelung alter Knollenteile, wie man es nicht für unmöglich gehalten hatte, tritt niemals ein. ERNA ABRANOWICZ, die bei ihren Untersuchungen der richtigen Lösung der Frage nahe war, hatte von ihren Pflanzen Beispiele ausgewählt, die eine einwandfreie Deutung sehr erschwerten. Welche Umstände jene Untersucherin gerade zu der von ihr vertretenen Auffassung bestimmten, ist nicht verständlich.

Die Beobachtung der Versuchspflanzen gab die Möglichkeit, eine Vorstellung von der Folge und Ausstattung der verschiedenen sproßgenerativen Stufen zu gewinnen. Im Blattfolgeschema wurden folgende Ausbildungsstufen des Blattes unterschieden: 1. Blattorgane mit zur Assimilation tüchtigen Spreiten oder Spreitenteilen — Laubblätter, 2. mit zur Assimilation untüchtigen Spreitenrudimenten — Scheidenblätter, 3. ohne in ihrem Entwicklungsgange sichtbar werdende Spreitengebilde — Niederblätter, 4. mit Hochblattcharakter, vor den Blütenständen (Spathen) — Hochblätter. Am primären sproß kommt das Keimblatt hinzu, das entweder Hanstorium oder laubblattartig oder beides zugleich in verschiedenen Abschnitten ist.

Auf das letzte Laubblatt einer sproßgenerativen Stufe folgen bis

zum Hüllblatt des Blütenstandes bei *Sauromatum guttatum* 6—8 Scheidenblätter, bei *Amorphophallus Rivieri* 5—6 und bei *Am. bulbifer* 6—8, so daß das 7.—9. bez. 6.—7. oder 7.—9. die Spatha war. In der Achsel des drittletzten Blattorgans steht die Knospe des Fortsetzungssprosses. Sein erstes Blatt ist als kieliges Niederblatt ohne Spreitenrudiment ausgebildet; erst beim folgenden oder nächstfolgenden wird dieses wahrnehmbar. Das erste Blatt mit assimilationsfähiger Spreite ist am Fortsetzungssproß der beiden

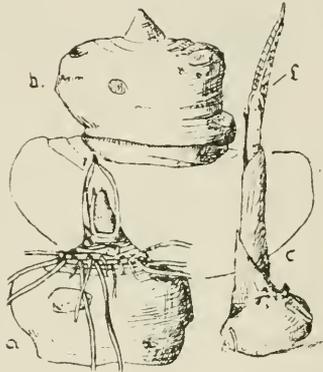


Abb. 2. *Sauromatum guttatum*. a, b, im Frühling austreibende und im Spätsommer zur Ruhe gekommene Pflanzen. a, innerhalb der Ringnarbe des letzten Blattes des vorjährigen Triebes sich vorwölbend die Achsenteile der neu auswachsenden Knospe. b, neugebildete Knolle im Zusammenhang mit der in einer günstigeren Vegetationszeit erwachsenen größeren alten dargestellt. Beide ca. $\frac{1}{2}$ n. Gr. — c, Ersatzsproß auf dem Umfang einer ihrer Hauptknospe beraubten kräftigen Knolle. Das erste Laubblatt (L) ist das 13. Blattorgan des jungen Sprosses; ca. $\frac{2}{5}$ n. Gr.

*Amorphophallus*arten das 13.—15.; von *Sauromatum* lagen keine Pflanzen vor, an denen ein zur Entwicklung kommender Fortsetzungssproß hätte beobachtet werden können. Im Längsschnittbild erkennt man bei ihr, wie auch bei dem eines *Amorphophallus*, sehr frühzeitig Spreitenanlagen (Abb. 1, a, e), die wie bei jener Pflanze sicher Rudimente bleiben. Nach den Beobachtungen an Knollen, die nach Zerstörung der Fortsetzungssproßknospe einen andern kräftigen Achselsproß zur Entwicklung brachten (Abb. 2, c), kann die Zahl der im Fortsetzungssproß bis zum ersten Laubblatt folgenden Blattorgane auf ebenso hoch wie bei den beiden *Amorphophallus*arten geschätzt werden.

Es ergab sich folgendes:

1. Die Knollen von *Sauromatium guttatum*, *Amorphophallus Rivieri* und *Amorphophallus bulbifer* sind Stengelknollen, deren oberflächliche Strukturen aus der Art ihrer Bildung zu verstehen sind. Auf der peridermbekleideten Oberfläche sind Narben von Blattoorganen nicht wahrzunehmen. Ihre Zahl und Stellung kann nach den Knospen auf dem Umfange der Knollen bestimmt werden. Die Mehrung derselben bei den beiden betrachteten *Amorphophallus*-arten hat ihre Ursache nicht, wie man bisher annahm, in adventiven Bildungsvorgängen. Sie stehen in Gruppen zusammen, die durch Dehnung der primären, zahlreiche untergeordnete Sprosse enthaltenden Achselknospen entstanden sind. Den Scheitel der Knollen nimmt die bei den beiden betrachteten *Amorphophallus*-arten in einer napfförmigen Vertiefung stehende Hauptknospe ein. Der Napf kommt durch die steile Aufrichtung der Ansatzfläche des Laubblattes infolge der Aufwulstung des Stengelkörpers zustande.

2. In den oft auffallend großen Knollen der drei betrachteten Arten stecken nicht, wie dies in der Literatur bisher dargestellt wurde, die Stengelproduktionen verschiedener Vegetationsperioden. Eine jede Knolle besteht vielmehr nur aus den während einer einzigen Vegetationsperiode entwickelten Stengelteilen. In ihr wurden diese durch die Tätigkeit der Laubblätter mit Reservestoffen für den in der Haupt- oder Fortsetzungssproßknospe enthaltenen Sproßabschnitt angefüllt.

3. Nachdem eine Pflanze ihre Hauptknospe entfaltet und die Laubblätter entwickelt hat, schrumpft die Knolle, welche die Hauptknospe trug, in ihrer Gesamtheit zusammen und stirbt ab. Die Stelle, welche die alte durch Fäulnis und Tierfraß bis auf Reste der äußeren Korkhaut verschwindende Knolle einnahm, wird von der aus den Stengelteilen der Hauptknospe gebildeten neuen ausgefüllt. So stellt der am Ende einer Vegetationsperiode an der geernteten Knolle festgestellte, mehr oder weniger zermürbte Rest, nicht wie man erkannt zu haben glaubte, nur einen Teil der alten Knolle dar, sondern ist diese selbst.

4. Die in Betracht gezogenen Pflanzen wachsen sympodial. Nach der Beendigung einer Hauptachse durch Blütenstandsentwicklung setzt der Achselproß des zweiten vor der Spatha stehenden Blattes das Individuum fort. Die Knollen selbst stellen entgegen anders lautenden Darstellungen dem unter 2. Angeführten entsprechend niemals knollig ausgebildete Sproßverbände (Sympodien) dar, deren Glieder durch gleichmäßige Verdickung und jährlich

erfolgende Abschilferung peripherer Teile sich zu einem einheitlichen Gebilde gestalteten.

5. Die Anschwellung der Stengelteile zu den Knollen findet durch die Vergrößerung der zahlreich angelegten Parenchymzellen des Markes statt. Nachträgliche Vergrößerung einer in früherer Vegetationsperiode ausgebildeten Knolle erfolgt nicht.

6. Eine kleinere Knolle als „jung“, eine große als „alt“ zu bezeichnen, lediglich in Rücksicht auf ihre verschiedenen Dimensionen, ist unzulässig. Die Knollen für sich als Individuen betrachtet sind in ihrer Individualentwicklung alle gleich alt. Die Pflanze als Individuum betrachtet läßt die Knollen in bezug auf den Ursprung der Pflanze als verschieden frühen oder späten Achsenabschnitten angehörend erkennen. Die in diesem Sinne ältere Knolle kann im Vergleich zu einer jüngeren sehr wohl die kleinere sein.

7. An jedem Sproßabschnitt folgen sich bis zum terminalen Blütenstand zahlreiche, verschieden ausgebildete Blattorgane: Niederblätter, Scheidenblätter, Laubblätter, Hochblätter. Assimilationstüchtige Spreiten kommen nur an relativ wenigen Blattorganen einer jeden Sproßgeneration zur Entwicklung; bei jungen Pflanzen mehrere, bei älteren oftmals nur ein einziges.

Bonn am Rhein, Botanisches Institut der Landw. Hochschule.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1923

Band/Volume: [41](#)

Autor(en)/Author(s): Eberle Georg

Artikel/Article: [Beitrag zur Kenntnis der Knollenbildung bei einigen Araceen 114-120](#)