

# BIBLIOTHECA BOTANICA.

---

Abhandlungen  
aus  
dem Gesamtgebiete der Botanik.

---

Herausgegeben

von

Dr. Oscar Uhlworm und Dr. F. H. Haenlein

in

Cassel.

---

(Heft No. 4.)

**Dr. Hermann Vöchting:** Ueber die Bildung der Knollen.



CASSEL.

Verlag von Theodor Fischer.

1887.





# BIBLIOTHECA BOTANICA.

---

Abhandlungen

aus

dem Gesamtgebiete der Botanik.

Herausgegeben

von

Dr. Oscar Uhlworm und Dr. F. H. Haenlein

in

Cassel.

---

(Heft No. 4.)

**Dr. Hermann Vöchting:** Ueber die Bildung der Knollen.



CASSEL.

Verlag von Theodor Fischer.

1887.

Ueber

# die Bildung der Knollen.

Physiologische Untersuchungen

von

Hermann Vöchting.

---

Mit 5 Tafeln und 5 Figuren im Text.



CASSEL.

Verlag von Theodor Fischer.

1887.



# Inhalt.

	Seite
Einleitung . . . . .	1
Die verschiedenen Knollenformen . . . . .	1
Die Knollenbildung der Kartoffel . . . . .	2
Die Keimung der Knollen . . . . .	4
Verhalten von Knollen mit Vortrieben unter verschiedenen Bedingungen . . . . .	8
Wachsthum im Dunkeln bei verhiuderter Wurzelbildung . . . . .	8
Knollenerzeugung im Boden ohne Auftreten von Laubsprossen . . . . .	10
Die Mutterknolle und ihre Wechselbeziehung zur jungen Pflanze . . . . .	11
Die Knollenbildung an oberirdischen Theilen und der Einfluss von Licht und Dunkelheit und Schwerkraft. . . . .	16
Knollenbildung an theilweise verdunkelten Pflanzen . . . . .	16
Knollenbildung im Hellen . . . . .	27
Erzeugung von Luftknollen an Pflanzen, welche aus Stecklingen gezogen wurden . . . . .	27
Noch einmal der Einfluss des Lichtes . . . . .	36
Wie wirkt das Licht auf die Knollenbildung? . . . . .	36
Ueber den Einfluss der Schwerkraft . . . . .	39
Ueber das Wachsthum der Kartoffelpflanze in volliger Dunkelheit . . . . .	42
Die Knollenbildung an anderen Pflanzen . . . . .	48
Knollenbildung von <i>Ullucus tuberosa</i> . . . . .	48
Knollenbildung von <i>Helianthus tuberosus</i> . . . . .	49
Knollenbildung von <i>Begonia</i> . . . . .	50



# Erklärung der Abbildungen.

## Tafel I.

- Fig. 1. Knolle der Sechswochen-Kartoffel mit Vortrieb, an diesem Stolonen und Wurzelanlagen. (Natürl. Grösse.)
- .. 2. Knolle der gleichen Varietät, im Dunkeln gekeimt. (Nat. Gr.)
- .. 3. Mit Vortrieb ausgerüstete Knolle, dem Dunkel ausgesetzt. Der obere Theil des Vortriebes verdickt sich beträchtlich. (Nat. Gr.)
- .. 4. Knollenbildung am Vortrieb im Dunkeln; auch der Scheitel hat sich zur Knolle gestaltet (Nat. Gr.)
- .. 5. Die Mutterknolle ist künstlich zum Grundstock der jungen Pflanze gemacht. Am Scheitel des Vortriebes zwei Laubsprosse, an der Mutterknolle Stolonen mit Knollen und Wurzeln. Der Strich bedeutet die Tiefe, bis zu welcher die Mutterknolle in Erde gesetzt war. ( $\frac{1}{2}$  der nat. Gr.)
- .. 6. Aehnlicher Fall wie der in Fig. 5 dargestellte, jedoch mit gänzlich abnormem Wachstum des Vortriebes. (S. Text.) ( $\frac{1}{2}$  d. nat. Gr.)

## Tafel II.

- Fig. 1. Bildung der Tochterknollen am Vortrieb im Boden ohne Vorhandensein von Laubsprossen über der Erde. Die Wurzeln sind nur theilweise angedeutet. ( $\frac{2}{3}$  der nat. Gr.)
- .. 2. Keimung der Sechswochen-Kartoffel im Boden ohne vorherige Bildung eines Vortriebes. Der Keimspross ist jetzt in der Erde dünn und verdickt sich erst über derselben. Von der Mutterknolle ist nur der obere Theil angedeutet und der zweite Keimspross nicht ausgeführt. ( $\frac{2}{3}$  der nat. Gr.)
- .. 3. Abnorme Knollenbildung am Vortrieb in trockener Luft. (Nat. Gr.)
- .. 4. Knolle, unter den gleichen Bedingungen entstanden. (Nat. Gr.)
- .. 5. Oberirdisch, im Hellen gebildete Knolle mit Blätterschopf. (Nat. Gr.)
- .. 6. Abnormes Wachstum eines Vortriebes. (S. Fig. 6 auf Tafel I.) (Nat. Gr.)
- .. 7. Stärkekranke Pflanze mit Luftknollen nach Entfernung der Blätter; die Mutterknolle an der Basis und die dem Vortrieb entspringenden Wurzeln sind nur angedeutet. ( $\frac{2}{3}$  der nat. Gr.)
- .. 8. Callus an der Basis eines Stecklings, der in der Erde keine Knollen bilden konnte. Die Wurzeln sind nur theilweise angedeutet. (Nat. Gr.)
- .. 9. Der Callus von unten betrachtet.

### Tafel III.

- Fig. 1. Stärkekranke Pflanze, aus einem Steckling erwachsen, dem die Knollenbildung im Boden versagt war. Der Deutlichkeit halber sind ein vorderes und ein hinteres Blatt nicht völlig ausgeführt. (In natürlicher Grösse.)
- 2. Basis eines Blattes, das als Steckling benutzt war.
  - 3 u. 4. Stellen einen ähnlichen Fall dar, wie die Figuren 8 u. 9 auf Tafel II.

---

### Tafel IV.

- Fig. 1. Zweig einer stärkekranken Pflanze, aus einem Steckling gezogen.
- 2 u. 3. Knollenbildung an verkehrt eingesetzten Zweigstecklingen.
  - 4. Zweig einer normalen Pflanze, zu vergleichen mit Fig. 1 u. 5.
  - 5. Zweig einer stärkekranken Pflanze mit den abstehenden Seitenzweigen.
  - 6. Knollenbildung an einer aus einem Steckling gezogenen Pflanze einer späten Varietät.
  - 7. Stück der Rippe mit zwei Fiedern eines Blattstecklings. An der Basis der Fiedern eigenthümliche Anschwellungen.

---

### Tafel V.

- Fig. 1. Knollenbildung an einem Zweige von *Begonia discolor*.
- 2. Desgleichen.
  - 3, 4, 5 u. 6. Einzelne Fälle der Knollenbildung von *B. discolor*.
  - 7. *Helianthus tuberosus*. Basis einer aus einem Steckling gezogenen Pflanze, welche im Boden keine Knospen führte.
  - 8. Knollen am Stengel, im dunklen Raum entstanden.
  - 9. Knollenartige Anschwellung einer Wurzel von *H. tuberosus*.
  - 10. Wie Fig. 7 auf Taf. IV.
  - 11. Stengel einer Kartoffelpflanze mit localer Knollenbildung unter der Spitze.

## Einleitung.

---

Der in den nachfolgenden Blättern behandelte Gegenstand ist das Problem, welche Ursachen den Ort und das Wachsthum der Knollen bedingen. Diese Frage bietet nach verschiedenen Seiten mannigfache Anknüpfungspunkte. Sie geht aus von morphologischer Grundlage, von den Thatsachen, welche in der Lehre von der Sprossfolge niedergelegt sind. Sie berührt sodann eine specifisch physiologische Seite, den Stoffwechsel im pflanzlichen Organismus, und bietet endlich Beziehungen zu den bisher erworbenen Kenntnissen über den Einfluss äusserer Agentien auf die Gestaltung des Pflanzenkörpers.

Ein Theil unseres Problems hat in neuerer Zeit verschiedene Autoren beschäftigt; vor Allem ist ein besonderer Fall, die Bildung der Kartoffelknollen, wiederholt Gegenstand der Untersuchung gewesen. So werthvoll jedoch die Ergebnisse der letzteren sind, die nähere Betrachtung lehrt, dass eine wesentliche Seite des Problems kaum berührt worden ist und dass eine allgemeine Behandlung desselben noch aussteht.

Diesen Mängeln abzuhelfen, war der Zweck, welcher mich bei der Ausführung meiner Untersuchung leitete. Die letztere erstreckt sich über einen längeren Zeitraum und steht in nahem Zusammenhange mit den Arbeiten über Organbildung, welche ich an anderen Orten niedergelegt habe. Was mich besonders zu näherer Behandlung des Problems veranlasste, war einmal der Umstand, dass dasselbe Beziehungen zur Lehre vom Stoffwechsel bot, sodann die Thatsache, dass das Licht einen bedeutenden Einfluss auf die fraglichen Vorgänge ausübt. So weit vorzudringen, wie zu thun ich ursprünglich die Hoffnung hegte, ist mir zwar nicht gelungen, doch glaube ich die Wege geebnet und neue Angriffspunkte zur Lösung der Frage geboten zu haben.\*)

Die Knollenformen, welche uns im Nachfolgenden beschäftigen werden, sind ihrer morphologischen Natur nach sämmtlich Stengelgebilde; die Wurzelknollen wurden einstweilen ausser Acht gelassen.

Die ersteren zerfallen in zwei Gruppen, welche wichtige physiologische Unterschiede aufweisen. Die Formen der ersten Gruppe sind dauernde, einer unbegrenzten Entwicklung fähige Gebilde; die der zweiten dagegen haben eine begrenzte Lebensdauer, in der einen Vegetationsperiode angelegt und ausgebildet,

\*) Ihrer ursprünglichen Anlage nach sollte sich die vorliegende Arbeit nicht nur auf Knollen, sondern zugleich auf Rhizome erstrecken, die ja den gleichen Ort an der Pflanze einnehmen und den gleichen Functionen dienen. Auch in Bezug auf diese Organe glaubte ich nach Untersuchung geeigneter Objecte dem Abschluss der Arbeit nahe zu sein, als ich im Herbst 1885 in meinen Culturen eigenthümliche, bis dahin nicht beobachtete Erscheinungen wahrnahm, welche mich veranlassten, die Rhizom-Pflanzen noch weiterer Untersuchung zu unterwerfen. Ueber die Ergebnisse der letzteren wird später berichtet werden.

sterben sie gewöhnlich in der folgenden ab. Zu jenen gehören die Knollen der Begonien, die von *Cyclamen*, *Tropaeolum*-Arten u. a.; zu diesen die von *Solanum tuberosum*, *Helianthus tuberosus*, *Ullucus tuberosa* u. s. w. — In beiden Gruppen aber stellen die Knollen während der Ruheperiode die Träger der Lebensfunctionen dar: in ihnen schlummert das Leben in einer mehr oder weniger latenten Form.

Mit den bezeichneten Verhältnissen gehen wichtige Wachsthum Unterschiede Hand in Hand. Die Knollen mit langer Lebensdauer erzeugen an ihrem Scheitel die Laubspresse, an ihrer Basis oder auch auf ihrer ganzen Oberfläche Wurzeln, und stellen somit den bleibenden Grundstock des ganzen Körpers dar. Im Frühjahr entleeren sie sich eines Theiles oder sämtlicher Reservestoffe, ihre Zellen aber bleiben lebendig und füllen sich im Sommer und Herbst mit der von den Laubspressen erzeugten plastischen Substanz wieder an. Ganz anders die Formen der zweiten Gruppe. Sie erzeugen, wie jene, die Laubspresse, aber in der Regel keine Wurzeln; die Triebe sind daher selbst auf die Bildung der letzteren, und damit von vornherein auf eine selbstständige Existenz angewiesen. Die Mutterknolle tritt nicht in das System der jungen Pflanze ein; sie bringt die letztere hervor, um dann aber selbst zu Grunde zu gehen. Ihr ganzer Bau ist von der Art, dass sie sich unter normalen Bedingungen nur von einer bis zur anderen Vegetationsperiode halten, und dass ihre Lebensfunctionen sich daher nur in den Descendenten fortsetzen können. Der Gegensatz zwischen den beiden Gruppen wird um so auffallender, wenn man bedenkt, dass auch in der zweiten die Descendenten nur Seitensprosse der Knollen darstellen, ja dass der terminale Spross die directe Verlängerung der Hauptaxe der Knolle bildet.

Entsprechend ihrer wichtigen Function, nach der Ruheperiode neuen Organen den Ursprung zu geben, sind alle Knollen reich mit Reservestoffen erfüllt. Die letzteren selbst sind bekanntlich verschieden. So führen von den hier in Betracht kommenden die Knollen der Kartoffel, *Ullucus tuberosa*, der *Begonia*-Arten neben geringen Eiweissmengen reichlich Stärke, die von *Helianthus tuberosus* dagegen Inulin.

Unter den verschiedenen Objecten, welche dem Experiment unterworfen wurden, steht die Kartoffel obenan. Daran schliessen sich *Helianthus tuberosus*, *Ullucus tuberosa*, *Begonia discolor* und *B. boliviensis*.

# Die Knollenbildung der Kartoffelpflanze.

(*Solanum tuberosum*.)

Die Kenntnisse, welche wir über die physiologischen Vorgänge bei der Knollenbildung besitzen, beruhen fast ausschliesslich auf den an der Kartoffelpflanze angestellten Untersuchungen. Verschiedene Eigenschaften machen dieselbe zu einem werthvollen Object \*) für die experimentelle Forschung; dazu kommt die hohe Bedeutung, welche die Pflanze für die Cultur besitzt, ein Umstand, der eine kaum übersehbare Litteratur in Gestalt theils von Monographien, theils von, durch die verschiedensten Zeitschriften zerstreuten Abhandlungen und Aufsätzen erzeugt hat. Es ist ein Verdienst von de Vries, den grösseren Theil dieser Litteratur kritisch gesichtet und das darin enthaltene Werthvolle und Bleibende in übersichtlicher Weise dargestellt zu haben. Indem hier auf eine allgemeine Behandlung dieser Litteratur verzichtet wird, sei ein für alle Mal auf die Arbeiten von de Vries \*\*) verwiesen.

Nach zwei Seiten hin hat die Kartoffel als Object der Untersuchung gedient. In erster Linie waren es die Fragen nach der Ernährung, dem Stoffwechsel und der Stoffwanderung, Fragen, welche bekanntlich von Sachs \*\*\*) zuerst und in bahnbrechender Weise, sodann von einer Reihe anderer Untersucher, besonders von de Vries, behandelt wurden. Zweitens war es das uns hier specieller beschäftigende Problem, die Frage nach den Ursachen, welche den Ort und das Wachsthum der Knollen bedingen. Ueber diesen Gegenstand liegen schon aus der älteren Periode wichtige Angaben vor, so vor allen die von Knight †) In neuerer und neuester Zeit haben ihm de Vries und Kraus ins Auge gefasst. Besonders die Entstehung von Tochterknollen bei abnormer Keimung der Mutterknollen, der Einfluss von Licht, Dunkelheit und Feuchtigkeit auf diesen Prozess, bildete die Aufgabe, welche zu lösen man sich bemüht hat. Was in dieser Beziehung geleistet worden, wird der Hauptsache nach im Nachfolgenden an geeignetem Orte Platz finden. — Auffallender Weise hat dagegen die Knollenbildung an den ober-

\*) Ueber die Bedeutung der Kartoffel für die physiologische Forschung spricht schon Knight in einem Briefe an Dr. Bevan 1829 die folgenden Worte aus: „I have been and am still engaged in some experiments upon the potato, which plant has given me more physiological information than all the remainder of the vegetable world; and where it has not given me the information I wanted, it has directed me where to find it.“ A Selection of the phys. and hort. Papers of T. A. Knight. London 1841, p. 63.

\*\*) H. de Vries. Beiträge zur speciellen Physiologie landwirthschaftlicher Kulturpflanzen. III., IV. u. V. In: Landwirthschaftl. Jahrbücher. Herausgeg. von Nathusius und Thiel. 7. Bd. Berlin 1878. S. 19, 217 u. 591.

\*\*\*) J. Sachs. Ueber die Stoffe, welche das Material zum Wachsthum der Zellhäute liefern. Pringsheim's Jahrbücher. Bd. III. Berlin 1863. S. 183 u. fignd., speciell S. 221 ff.

†) T. A. Knight. On the origin and formation of roots. Philos. Transactions. Febr. 1809.

irdischen Theilen der Pflanze in neuerer Zeit nur ganz beiläufig Berücksichtigung erfahren. Auf diesen Gegenstand war daher bei Ausführung meiner eigenen Untersuchung um so mehr das Augenmerk zu richten, als sich ergab, dass gerade er dem Experimentator ein günstiges Feld bot.

Nach diesen einleitenden Bemerkungen treten wir in die Behandlung der einzelnen Theile unserer Arbeit ein.

### Die Keimung der Knollen.

Ueber diesen Gegenstand ist ausserordentlich viel geschrieben worden. Wenn derselbe, und zwar gegen mein ursprüngliches Vorhaben, auch in dieser Arbeit behandelt wird, so liegt der Grund darin, dass das Wachsthum derjenigen Varietät, welche bei unserer Untersuchung in erster Linie in Frage kommt, ein Eingehen auf den berührten Vorgang nothwendig machte.

Dass die bei der Keimung aus den Apicalknospen hervorgehenden Triebe einen erheblichen Vorzug in der Entwicklung erfahren, ist seit langer Zeit bekannt. Zuletzt ist diese Thatsache von Franz\*) einem genauen Studium unterworfen, und die bekannte Erfahrung dahin erweitert worden, dass wenigstens bei gewissen Varietäten die Entwicklungsfähigkeit von der Spitze nach der Basis nicht continuirlich abnimmt, sondern dass auf die mit der grössten Wachsthum-Energie ausgestatteten Apicalknospen an der Knolle eine Zone folgt, deren Augen eine geringe Entwicklungsfähigkeit besitzen. Die sich nun anschliessenden Knospen aber, welche, die Knollen aufrecht gedacht, auf etwa Zweidrittel ihrer Höhe stehen, sind wieder besser ausgerüstet und von ihnen aus nimmt dann, wie es scheint, die Wachsthum-Energie nach der Basis hin stetig ab.

Die Keimung verläuft in verschiedener Weise, je nachdem man sie unter den Einfluss des Lichtes oder der Dunkelheit, je nachdem man sie im Trocknen oder unter ausreichender Wasserzufuhr stattfinden lässt.

Die ältesten genauen Angaben über diesen Gegenstand finden sich, soweit mir bekannt, bei Schacht.\*\*\*) Derselbe liess Knollen verschiedener Varietäten in trockener und feuchter Luft, und zwar in beiden Fällen sowohl im Hellen, als im Dunkeln keimen. Andere Knollen der gleichen Varietäten wurden, in feuchten Sand gelegt, dem Dunkel ausgesetzt, und wieder andere endlich in Töpfe mit Gartenerde gepflanzt. Die Versuche wurden am 13. März eingeleitet und verliefen bei gleicher Temperatur. — Nach drei Wochen hatte ein Theil der unter dem Einfluss des Lichtes befindlichen Knollen sowohl in der trockenen als feuchten Luft nur kurze, grüne, höchstens 1—2 Linien lange Sprosse gebildet, während die Triebe der dem Dunkel ausgesetzten Knollen schon 1—2 Zoll lang waren. Noch weiter vorgeschritten in der Entwicklung waren die in Erde gelegten Objecte. — Am 2. Mai hatten sich die angegebenen Unterschiede noch weiter ausgebildet. Die Triebe der dem Licht ausgesetzten Knollen hatten sich nur wenig verändert; sie waren etwas in die Dicke gewachsen. Im Dunkeln dagegen waren 2—3 Zoll lange Sprosse erzeugt, welche im feuchten Raume reichlich Wurzeln, im Trockenen dagegen

\*) H. Franz. Studien an der Kartoffelknolle. Inaug.-Dissert. Göttingen 1873. S. 20.

\*\*\*) Schacht, H. Bericht über die Kartoffel und ihre Krankheiten. Berlin 1856. S. 3—5.

nur dünne Anlagen gebildet hatten. Noch reichlicher entwickelt waren die Triebe und Wurzeln der in Sand und Erde gesetzten Knollen.

Aus diesen und noch weiteren Versuchen, deren Beschreibung man im Original nachsehen wolle, schliesst Schacht, dass bei Zutritt des Tageslichtes die Keimung der Kartoffel entweder gänzlich unterbleibt, oder nur in einem sehr beschränkten Grade erfolgt, und ferner, dass zur Ausbildung der Wurzeln eine feuchte Umgebung nothwendig ist.

Das gleiche Ergebniss bezüglich der Lichtwirkung lieferten Versuche von v. Rappard\*) und weiter die Beobachtungen von Sachs\*\*), dessen Angaben in Folgendem bestehen. Lässt man im Frühjahr oder Sommer Kartoffelknollen auf feuchtem Sande unter Glasrecipienten, also bei genügender Luftfeuchtigkeit, keimen, und zwar bei übrigens gleicher Behandlung die einen am Tageslicht, die andern in der Dunkelheit, so ergeben sich auffallende Unterschiede. Im Hellen wachsen aus den sogenannten Augen zwar zahlreiche, sehr dünne Wurzeln hervor, allein die sich entwickelnden Triebe bleiben selbst bei 2—3 Monate langer Cultur äusserst kurz und ihre Blätter entfalten sich nicht. Im Dunkeln dagegen bilden sich bekanntlich lange, etiolirte Triebe mit sehr kleinen Blättchen. Aus diesen Thatsachen schliesst Sachs, dass das Licht auf das Wachsthum der Sprosse einen hemmenden Einfluss ausübe. Vor allen die zwei bis drei untersten Internodien des Stengels, welche ja unter normalen Verhältnissen in der Dunkelheit im Boden gebildet werden und die Stolonen erzeugen, seien höchst empfindlich für die Wirkung des Lichtes, während die auf sie folgenden Stengelglieder der letzteren nothwendig bedürfen.

Gegen diese Deutung hat kürzlich C. Kraus\*\*\*) einen Einwand erhoben. Die von Schacht und Sachs beschriebene und von ihm selbst †) später ebenfalls eingehend untersuchte Erscheinung ist seiner Auffassung nach nicht eine Lichtwirkung, sondern Folge von mangelhafter Wasserzufuhr. Setzt man die Knollen so ein, dass die Terminalknospen zwar hell beleuchtet werden, dass sie ihre Wurzeln aber in feuchte Erde oder Wasser hinabsenden können, so bleiben sie nicht kurz, sondern entwickeln sich zu langen beblätterten Trieben. Gestaltet man aber die Versuchsbedingungen so, dass die Wurzeln das feuchte Medium nicht erreichen können, so treten die von Sachs und Anderen, auch ihm selbst, beobachteten Erscheinungen ein.

So die Darstellungen der genannten beiden Autoren. Durch eine beträchtliche Anzahl eigener Beobachtungen bin ich zu folgenden Schlüssen gelangt.

Es ist richtig, dass das Licht auf das Wachsthum der ersten Internodien der Kartoffeltriebe einen hemmenden Einfluss ausübt. Am leichtesten kann man sich davon überzeugen, wenn man gleichstarke Knollen derselben Varietät im Dunkeln und am Tageslichte, in beiden Fällen aber im Trocknen und bei übrigens gleichen Bedingungen keimen lässt. Dann erscheinen die Triebe im Finstern schneller, erhalten gestreckte Internodien, bleiben aber verhältnissmässig dünn. (Taf. I, Fig. 2.) Im Hellen dagegen beginnt die Keimung später, die Internodien erfahren ein geringes Längen-, dafür aber höchst beträchtliches Dickenwachsthum. (Taf. I, Fig. 1.) In diesen Versuchen findet keine Wasserzufuhr statt, und doch zeigen die beleuchteten und nicht beleuchteten Objecte erhebliche Unterschiede.

\*) H. de Vries. l. c. S. 245.

\*\*) J. Sachs. Botanische Zeitung. 1863. Beilage, S. 15.

\*\*\*) Berichte der Deutschen botanischen Gesellschaft. Bd. III. Berlin 1885. S. 182.

†) Forschungen auf dem Gebiete der Agricultur-Physik. Herausgeg. v. E. Wollny. Bd. III. Heidelberg 1886. S. 45 ff.

Die gleichen Verhältnisse gelten nun aber auch, wenn man den jungen Trieben in beiden Versuchen gestattet, Wurzeln ins feuchte Medium hinabzusenden. Führt man das Experiment so aus, dass man die Knollen bis in die Nähe der terminalen Knospengruppen in Erde setzt, so lässt sich auch in trockener Atmosphäre leicht erreichen, dass die an den Trieben entstehenden basalen Wurzeln in Erde gelangen. Unter diesen Bedingungen wachsen ihre Knospen heran, aber ihre untersten Internodien bleiben im Hellen auch jetzt kurz, ja stellen manchmal knollige Bildungen dar. Nun aber bleiben sie auf dieser Stufe nicht stehen, sondern entwickeln sich weiter und liefern Laubspresse von beträchtlicher Grösse und reichlicher Belaubung, Verhältnisse, auf die wir weiter unten zurück kommen werden. Im Dunkeln dagegen werden die bekannten langen vergeilten Triebe erzeugt.

Diese Thatsachen lehren, dass zwar das Licht einen Einfluss auf das Wachsthum der unteren Sprossinternodien hat, dass aber für das weitere Verhalten der Triebe die Wasserzufuhr von entscheidender Bedeutung ist.

Nach der eben gegebenen allgemeinen Erörterung wollen wir den Keimungsprocess derjenigen Varietät, welche den Hauptgegenstand unserer Untersuchung bildet, etwas eingehender studiren.

Zu den frühesten Kartoffel-Varietäten gehört diejenige, welche von Vilmorin in Paris unter der Bezeichnung „Marjolin“, synonym mit der „Sechswochen-Kartoffel“, in den Handel gebracht wird. Die Knolle derselben besitzt die Neigung, nur einen Terminalspross zu erzeugen, und unter den gleich zu besprechenden besonderen Bedingungen kommt in der Mehrzahl der Fälle nur dieser Trieb zur Entwicklung. Bringt man die Knollen unter die verschiedenen oben angedeuteten äusseren Verhältnisse, so zeigen sich die Differenzen im Wachsthum des Terminaltriebes in auffallender Weise.

Legt man die Knollen vor dem Austrieb der Knospen bis zu einiger Tiefe in feuchte Erde, so entwickeln sich die letzteren in normaler Art; die Triebe wachsen rasch empor, bleiben im Bereich der Erde schlank und bilden ziemlich lange Internodien. Ueber der Erdoberfläche angelangt, nehmen sie rasch an Umfang zu, während die Internodien kürzer bleiben. Aus den Knospen im Bereich der Erde gehen Stolonen hervor, und um diese herum entstehen reichlich Wurzeln. (Fig. 2 auf Taf. II, in welcher nur ein Theil der Wurzeln und Stolonen, die Dickenverhältnisse des Stengels aber genau wiedergegeben sind.)

Ganz anders, wenn man die Knollen im Trockenen, sei es im Dunkeln oder am Tageslichte, keimen lässt.

Stellt man die Knollen in geeigneter Art aufrecht in einen dunklen Raum, so geht aus der Terminalknospe ein langer Spross hervor, dessen Spitze sich rasch verjüngt und meist eine Nutation ausführt (Taf. I, Fig. 2). Derselbe ist dünn und mit einer Oberfläche versehen, deren Unebenheiten durch die sich vorwölbenden äusseren Blattspuren verursacht werden. In der Nähe der unteren Achselknospen gewahrt man Anlagen von Adventiv-Wurzeln, die dicht über der Ansatzstelle der Triebe bis zu geringer Länge in die Luft ragen. Wie die mikroskopische Untersuchung ergiebt, ist der ganze Spross reichlich mit Stärke versehen; dicht erfüllt sind die Zellen des Markes und der Rinde im unteren, weniger reich dagegen die entsprechenden Elemente im oberen Theile. — Ausser der terminalen können sich noch eine oder auch mehrere Knospen zu vergeilenden Trieben entwickeln. Soweit ich gesehen, geschieht dies besonders dann, wenn man den Versuch längere Zeit dauern lässt.

Vergleichen wir nun damit die Verhältnisse, welche eintreten, wenn die Knollen ohne Wasserzufuhr in aufrechter Stellung sich unter dem Einfluss des diffusen Tageslichtes entwickeln. Jetzt erzeugt die Terminalknospe ein Gebilde von eigenthümlicher Gestalt. (Taf. I, Fig. 1). Dasselbe hat etwa knollenförmigen Umriss und erreicht je nach der Stärke der Knollen wechselnde Grösse, die entwickeltsten maassen bei 45 Mill. Länge 12 Mill. im Durchmesser. Es ist seiner ganzen Länge nach mit Knospen und Stolonen besetzt, die an der Basis sehr rasch, in der Mitte und über derselben mit weiteren Distanzen auf einander folgen. Die Knospen und Stolonen stehen in den Achseln von Schuppen, welche unten kaum angedeutet sind, weiter nach oben aber allmähig entwickelter werden, und an der Spitze in die sich steigend differenzirenden Laubblattanlagen übergehen. In der Nähe der Ansatzstellen der Knospen und Stolonen finden sich Wurzelanlagen; an den basalen stehen sie ringsum, weiter oben rechts und links von jenen.

Von den Achsel sprossen unseres Gebildes bleiben die basalen gewöhnlich im Knospenzustande, während die folgenden sich zu Stolonen entwickeln. Von diesen stellen die mittleren die längsten dar, während die nach oben und unten sich anschliessenden allmähig kürzer werden. — Die Stolonen selbst sind bald gerade, bald schwach hin und her gebogen; an den Spitzen zeigen sie oft hakenförmige Krümmungen. Ihre Wachstumsrichtung ist horizontal oder schwach abwärts geneigt. Die stärkeren von ihnen führen in den Achseln ihrer kleinen Blattschuppen Seitenbildungen von gleicher Natur.

Auch diese am Licht erwachsenen Producte der Knollen sind reich mit transitorischer Stärke erfüllt. Ganz voll davon sind die Elemente des äusseren, etwas weniger reich die grossen Zellen des inneren Markes. An diesem Orte erreichen, wie der Vergleich lehrt, die Stärkekörner durchschnittlich die gleiche Grösse, welche sie in der Mutterknolle haben. Wie das äussere Mark, so sind auch die ganze Rinde und alle parenchymatischen Elemente des Gefässbündelringes dicht mit Stärke erfüllt, nur haben hier die Körner eine dem Umfange der Zellen entsprechend geringere Grösse. — Reich versehen mit Stärke sind auch die Stolonen in allen ihren parenchymatischen Elementen.

Da das eben beschriebene Gebilde in unserer Untersuchung eine erhebliche Rolle spielt, so dürfte, um die sonst unerlässlichen Umschreibungen zu vermeiden, eine kurze Bezeichnung dafür am Platze sein. Es soll fortan als *Vortrieb* bezeichnet werden. Derselbe tritt selbstverständlich bei allen oder jedenfalls doch den meisten Varietäten auf, sobald sie unter die entsprechenden Bedingungen gebracht werden. Je nach den Varietäten hat er eine wechselnde Gestalt; bald ist er verlängert, cylindrisch oder oval, bald kurz, rundlich und selbst knollenförmig. Die Stolonen erreichen bald, wie in unserem Falle, einige Länge, bald bleiben sie kürzer oder gelangen gar nicht zur Entwicklung. In der Litteratur findet sich das von uns als *Vortrieb* bezeichnete Gebilde, wie kaum erwähnt zu werden braucht, wiederholt mehr oder weniger genau beschrieben.\*)

In dem hier behandelten Falle stellt der *Vortrieb* ein ungemein charakteristisches Gebilde dar, welches auch für die praktische Cultur von Bedeutung ist. Setzt man die Knollen gleich nach der Ernte aufrecht in luftigem Raume dem Lichte aus, so entwickeln sich die *Vortriebe* bald, und die so ausgerüsteten Knollen stellen für die Frühcultur gleichsam präparirte Objecte dar. In dieser Form werden sie

---

\*) Man vergleiche die oben genannten Schriften. Bei Schacht ist auch eine gute Abbildung gegeben. l. c. Taf. IV. Fig. 7.

von Vilmorin\*) in besonderen Körben in den Handel gebracht, und ein grosser Theil meiner Versuche wurde mit von ihm bezogenem Material ausgeführt. Die oft geäusserte Ansicht, dass zur Pflanzung nur solche Knollen verwendet werden dürfen, deren Sprossbildung noch nicht begonnen habe, entbehrt der Begründung. Bezüglich der Marjolin bemerkt Vilmorin\*\*) sogar, sie treibe schwerer, wenn man die Knollen setze, ehe die Keime sich entwickelt haben. Ob diese Angabe richtig ist, vermag ich nicht zu sagen.

### **Verhalten von Knollen mit Vortrieben unter verschiedenen Bedingungen.**

Bevor wir den Vortrieb zur Lösung unserer Hauptaufgabe verwenden, wollen wir sein Verhalten unter verschiedenen äusseren Bedingungen einer näheren Betrachtung unterwerfen.

#### **Wachsthum im Dunkeln bei verhinderter Wurzelbildung.**

Legt man Knollen mit Vortrieben einfach in einen dunkeln Raum, ohne ihnen Wasser zuzuführen, so geht der obere, wachsende Theil der Vortriebe bald eine mehr oder minder auffallende Verdickung ein. Es nimmt der Durchmesser desselben um ein Drittel, die Hälfte, oder auch um das Doppelte und selbst noch mehr zu. (Taf. I, Fig. 3.) Aeusserlich betrachtet erscheinen hauptsächlich die Blattbasen gewachsen; die nähere Besichtigung ergibt jedoch, dass nicht nur die Rinde, sondern auch das ganze Mark an der Umfangzunahme theilhaftig ist. In einzelnen Fällen treten jetzt schon an den Stolonen oder in den Blattachsen kleine Knollen auf. Die Elemente der Letzteren sowohl, als die der Verdickung des Vortriebes sind dicht mit Stärke erfüllt.

Um den weiteren Fortgang der genannten Erscheinung beobachten zu können, setzt man die Knollen bis zu halber Höhe aufrecht in mit feuchtem Sande oder feuchter Erde gefüllte Schalen und stellt diese in einen dunkeln Raum. Wenn unter diesen Umständen im Bereiche des feuchten Mediums, wie es gewöhnlich der Fall ist, keine Knospen zur Entwicklung gelangen, so ergeben sich folgende Verhältnisse.

In der Mehrzahl der Fälle entstehen an den Stolonen oder in den Blattachsen mehr oder minder, manchmal sehr zahlreiche kleine Knollen, während die Stolonen selbst noch um ein Geringes in die Länge wachsen, oder in der Entwicklung stehen bleiben. Der Scheitel des Vortriebes stellt bald sein Wachsthum ein, bald erzeugt er einen kurzen vergeilenden Spross, bald verwandelt er sich in eine echte Knolle. (Taf. I, Fig. 4.) Soweit ich gesehen, ist der letztere Fall der seltener vorkommende. Während in den meisten Fällen die bildende Thätigkeit sich auf zahlreiche Punkte vertheilt, kommen vereinzelt auch solche vor, in welchen die Nahrung vorwiegend nur einzelnen Knollen oder selbst einer einzigen zuströmt, die dann eine entsprechend kräftige Entwicklung erfahren.

\*) Vilmorin-Andrieux et Cie. Catalogue général. 1886. p. 64.

\*\*) l. c.

Vergleicht man die in der oben beschriebenen Art behandelten Objecte mit solchen, welche, einfach auf den Boden eines trockenen Gefässes hingelegt, sich im dunklen Raume entwickeln, so ergibt sich, dass die letzteren entschieden im Nachtheil sind. Um das günstigere Wachstum der Producte derjenigen Knollen zu erklären, welche mit ihrer unteren Hälfte in ein feuchtes Medium gesenkt waren, dürfte man zunächst an zwei Umstände denken. Erstens lässt sich annehmen, dass der Wasserdampf, welcher vom feuchten Boden ausströmt, die Entwicklung der jungen Knollen in der Luft befördere. Zweitens dürften die Mutterknollen mit ihrer Oberfläche etwas Wasser aufnehmen. Die Menge des letzteren kann zwar nur sehr gering sein, da die Knollen bei vorschreitendem Wachstum immer mehr einschrumpfen: immerhin wird in diesem Umstande die Hauptquelle des fraglichen Vorzuges zu suchen sein.

Verschieden von dem vorhin besprochenen gestaltet sich das Ergebniss, wenn eine Knolle im Bereich oder an der Grenze des feuchten Mediums einen Spross zur Entwicklung bringt, oder wenn einer der Stolonen mit dem Boden in Berührung gelangt, und seine Wurzeln in denselben hinabsendet. Im ersteren Falle treten Erscheinungen ein, ähnlich denjenigen, welche kürzlich Kraus\*) beschrieben hat, und auf die hier daher nur kurz hingedeutet werden mag. Es entwickeln sich rasch diejenigen Sprosse, welche ihren Wasserbedarf direct aus dem Boden beziehen, während der Vortrieb und seine Producte mehr und mehr zurückbleiben, trotzdem die bis dahin eingeschrumpften Mutterknollen sich allmählig prall mit Wasser füllen.

Im zweiten eben erwähnten Falle, in welchem dem Vortrieb durch die Wurzeln eines Ausläufers Wasser zugeführt wird, entwickelt sich sein Scheitel zu einem vergeilenden Spross, während die Knollen der Stolonen, zumal anfänglich, ein rasches Wachstum erfahren. Auch jetzt schwillt die Mutterknolle nach und nach an; sie empfängt nun ihr Wasser vom Vortrieb aus, während sie ihre Reservestoffe an diesen abgibt.

Besonderer Erwähnung verdient noch die Thatsache, dass die sämmtlichen Reservestoffe nur dann aus der Mutterknolle fortgeleitet werden, wenn dieselbe von aussen Wasser zugeführt erhält. Geschieht dies nicht, so steht in der Regel das Wachstum des Vortriebes und seiner Bildungen still, ehe die sämmtlichen Nährstoffe aus der Knolle fortgewandert sind. — Das Gleiche gilt vom Vortriebe. Bei genügender Wasserzufuhr giebt er allmählig seine gesammten Reservestoffe an die jungen Knollen und Triebe ab, während bei mangelndem Wasser in seinen einschrumpfenden Zellen stets noch Stärke angetroffen wird.

Was die in diesen Versuchen erzeugten Knollen anlangt, so zeigen die grösseren derselben normale Beschaffenheit und halten sich oft lange Zeit frisch und lebensfähig. Die kleineren dagegen schrumpfen in trockener Luft nach und nach ein. Es ist anzunehmen, dass entweder ihr Kork noch nicht die genügende Ausbildung erhalten habe, oder dass ihre jungen Zellen noch nicht die ausreichende Bindekraft besitzen, um das Wasser festzuhalten.

\*) Berichte der Deutschen botanischen Gesellschaft. Bd. III. Berlin 1885. S. 182.

### **Knollenbildung im Boden ohne Auftreten von Laubsprossen.\*)**

Wir haben oben gesehen, wie die Substanz der Mutterknolle unter Vermittelung des Vortriebes zur Bildung von Tochterknollen verwendet wird. Im Anschluss daran wollen wir jetzt einen Versuch besprechen, in welchem dasselbe, jedoch in anderer und ungleich vollständigerer Art geschieht.

Nimmt man Knollen mit Vortrieben, durchschneidet die letzteren in der Region der Stolonen, so dass ihre oberen Theile entfernt werden, und setzt die Objecte nun in normaler Stellung in Erde, so treten je nach Umständen folgende Verhältnisse ein.

Ist die den Vortrieb bedeckende Erdschicht dünn und wird einer der oberen Stolonen etwa vom Lichte getroffen, so gestaltet sich die Spitze desselben gewöhnlich zu einer Laubknospe um. Diese entwickelt sich rasch, ihre Axe verdickt sich, mit der Streckung der letzteren tritt die Aenderung der Wachstumsrichtung ein, und in Kurzem ist ein Laubspross gebildet, der den verloren gegangenen Scheitel des Vortriebes theilweise ersetzt. Während dessen geht an den Stolonen die Bildung junger Knollen vor sich und es entstehen so Verhältnisse, welche den normalen im Wesentlichen gleichen.

Setzt man die Objecte dagegen so tief in die Erde, dass kein Lichtstrahl zu ihnen dringen kann, dann gelangt manchmal von den ruhenden Knospen, welche die Basis des Vortriebes einnehmen, die eine oder die andere zur Entwicklung, in anderen Fällen aber unterbleibt dies. Nun tritt eine interessante Erscheinung ein. Während der Entwicklung eines reichen Wurzelsystems an dem Vortrieb und den Stolonen gestalten sich die Spitzen der letzteren zu Knollen, welche rasch heranwachsen und in welche die Hauptmasse der gesammten in der Mutterknolle und dem Vortrieb vorhandenen Nahrung hinüberströmt. (Taf. II, Fig. I.) Ist diese verbraucht, so steht das Wachstum still, die Muttergebilde gehen allmähig zu Grunde, und es bleibt endlich nichts übrig, als die Tochterknollen. Bei genügend hoher Temperatur geht der ganze Prozess rasch von statten.

Der eben beschriebene Versuch wurde wiederholt und zu verschiedenen Zeiten mit dem gleichen Erfolge angestellt. Es schien mir, man erhalte das fragliche Resultat am sichersten, wenn Objecte verwendet werden, welche längere Zeit im Trocknen gelegen haben, also etwa in den Monaten Juni oder Juli.

Bezüglich der erzeugten Tochterknollen ist zu bemerken, dass meine anfänglich gehegte Erwartung, sie würden alsbald in Triebbildung übergehen, sich nicht erfüllte. Dieselben verharreten vielmehr in Ruhe, wie auf gewöhnlichem Wege gebildete Knollen.

Das Ergebniss unseres Versuches gewährt ein eigenthümliches Interesse. Es lehrt uns, dass die ganze Substanz der Mutterknolle, abgesehen von der zur Wurzelbildung verbrauchten, zur Erzeugung von Tochterknollen verwendet werden kann. Die Substanz der Mutterknolle wird, um einen bildlichen

\*) Als ich die hier mitgetheilten Versuche ausführte, waren mir darauf bezügliche Angaben aus der Litteratur nicht bekannt. Später aber fand ich folgende, von mir früher übersehene Notiz bei Hanstein (Sitz.-Ber. d. Niederrhein. Gesellschaft in Bonn, vom 13. Februar 1871), „dass Kartoffelknollen ohne dazwischen vollbrachte Laub-Vegetation junge Knollen treiben, ist bekannt, kommt oft im Grossen vor und ist schon künstlich hervorgerufen und industriell verwerthet worden. Einige solche Fälle hat neuerdings K. Koch (s. Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforsch. Freunde zu Berlin, Oct. 1870) besprochen und dabei die befremdende Hypothese aufgestellt, diese Kartoffeln möchten, insofern sie zwischen anderen in der Erde liegen, mittelst ihrer Wurzeln mit denen dieser anderen verwachsen und durch dieselben alsdann ernährt und zu Neubildungen fähig gemacht sein.“ Auf diese Mittheilung Koch's, welche mir leider nicht zugänglich ist, sei hier verwiesen.

Ausdruck zu gebrauchen, aus dem alten in neue Schläuche gegossen. Das Räthselhafte dieses Vorganges aber liegt darin, dass die Substanz der Mutterknolle durch den einfachen Verwandlungs-Process in Tochterknollen ihre Lebensdauer um ein Jahr verlängert. Wie dies zu Stande kommt, wie die Vegetationspunkte der Knollen — denn auf ihnen beruht ja offenbar der ganze Vorgang — auf die aus ihnen hervorgehenden Bildungen eine solche verjüngende Wirkung auszuüben vermögen, bleibt einstweilen ein Räthsel.

### Die Mutterknolle und ihre Wechselbeziehung zur jungen Pflanze.\*)

Unter normalen Verhältnissen erzeugt die Kartoffelknolle die junge Pflanze oder Pflanzen, ernährt diese bis zur eigenen Erschöpfung, um dann zu Grunde zu gehen. Soweit mir bekannt, ist in der Litteratur nur ein Vorkommniß verzeichnet, welches eine Ausnahme von dieser Regel darstellt. De Vries\*\*) fand in einem Beet von Heiligenstädter Kartoffeln bei der Ernte einige Mutterknollen, welche theilweise erhalten geblieben waren. Bei näherer Untersuchung ergab sich, dass diese Knollen aus einzelnen Augen Laubtriebe, aus anderen dagegen Stolonen mit jungen Knollen gebildet hatten. Den letzteren war die zum Wachsthum nothwendige Nahrung von den Laubsprossen her durch die Mutterknolle zugeführt worden und dem entsprechend fand sich, dass das leitende Gewebe dieses Organes, welches Sprosse und Ausläufer verband, frisch und lebendig geblieben, alles Uebrige dagegen in Zersetzung übergegangen war. Wie die histologische Untersuchung zeigte, hatte an den fraglichen Orten das Cambium der Bündel eine abnorme Thätigkeit entfaltet und Schichten von Holz und Bast erzeugt, von denen das erstere aus Holzfasern und Gefäßen bestand.

In diesem Falle war demnach die Mutterknolle mit der jungen Pflanze in eine Wechselbeziehung getreten, die man sonst mit dem Namen Correlation bezeichnet, und welche hier eine durchaus abnorme Erscheinung darstellt. Ich werde jetzt zeigen, wie man dieselbe künstlich hervorrufen kann.

Es giebt zwei Wege, auf welchen man diesen Zweck erreichen kann, einen, der fast ausnahmslos, den andern, der in vielen Fällen zum Ziele führt. Fassen wir zunächst den letzteren in's Auge.

Setzt man Knollen der Sechswochen-Kartoffel mit Vortrieben bis zu etwa halber Höhe aufrecht in mit feuchter Erde gefüllte Schalen, und lässt die normale tägliche Beleuchtung auf sie einwirken, so dauert es meist geraume Zeit, ehe an den Vortrieben Wachsthumerscheinungen eintreten. Am spätesten beginnen diese dann, wenn die Knollen in der Region der Erdoberfläche keine Laubsprosse erzeugen. Dieser Fall kommt vereinzelt vor. Es entstehen am Scheitel des Vortriebes ein oder zwei Laubsprosse, die freilich sehr langsam wachsen und niemals beträchtliche Höhe erreichen; die längsten hatten 25—30 cm. Höhe. Ihre Blätter hatten eine dem Stengelumfang entsprechende Grösse, waren bald normal dunkelgrün und mit glatter Oberfläche versehen, bald von gelblicher Farbe bei etwas gekräuselter Fläche, Zeichen von nicht normaler Beschaffenheit.

---

\*) Nachträgliche Anmerkung. Während der Text dieser Arbeit niedergeschrieben wurde, erschien eine kurze Mittheilung von C. Kraus, welche ebenfalls den in der Ueberschrift berührten Gegenstand behandelt und auf die hier daher verwiesen sei: „Das Wachsthum der Lichttriebe der Kartoffelknollen unter dem Einfluss der Bewurzelung.“ Berichte der Deutschen botanischen Gesellschaft III, S. 388. (Sitz. vom 29. Dec. 1885.)

\*\*) Landwirtschaftliche Jahrbücher VII, S. 669.

Schneller entwickeln sich die Laubsprosse am Vortrieb dann, wenn die Mutterknolle an oder dicht unter der Erdoberfläche Triebe erzeugt, welche Wurzeln bilden und über die Erdoberfläche vordringen. Durch sorgfältiges Entfernen der grünen Theile dieser Triebe und bei Erhaltung der wurzelführenden, in Erde befindlichen lässt sich erreichen, dass die Mutterknolle reichlicher Wasser erhält, und die Triebe an der Spitze sich in Folge dessen schneller entwickeln. Aber auch jetzt erreichen dieselben keinen grösseren Umfang, als im vorigen Falle.

Im einen wie im andern Falle ist es nothwendig, die Pflanzen mit Sorgfalt zu pflegen. Intensive Beleuchtung ertragen sie stets nur während kurzer Zeit, da offenbar die Wasserzufuhr durch die Knolle nicht ausreicht, um den durch starke Verdunstung entstehenden Verlust zu decken. Trotz aller Vorsicht in der Pflege stellten sich jedoch regelmässig gegen Ende Juni oder Anfang Juli Störungen ein, die Pflanzen welkten auch bei mässig intensiver Beleuchtung. Anfangs erholten sie sich wieder, bald aber geschah dies nicht mehr und kurze Zeit darauf stellten sich die deutlichen Folgen des Verfalles ein.

An keinem dieser Objecte wurden an den in der Luft befindlichen Theilen Knollen erzeugt. Die Stolonen, welche an den Vortrieben vorhanden waren, veränderten sich entweder gar nicht, oder wuchsen nur um ein Geringes in die Länge.

Beim Herausnehmen der Pflanzen aus den Töpfen ergaben sich folgende Verhältnisse. Aus einzelnen Knospen der Mutterknollen im Bereich der Erde waren Stolonen hervorgegangen, die ein reich gegliedertes Wurzelsystem gebildet hatten. (Taf. I, Fig. 5.) Die meist verzweigten Stolonen führten ferner Knollen von wechselnder Grösse. Während man im einen Falle Zweifel darüber hegen konnte, ob die Ernährung der jungen Knollen lediglich mit der Substanz der Mutterknolle geschehen sei, oder ob auch eine Zufuhr plastischer Stoffe von den grünen Theilen her stattgefunden habe, war im andern jede Unsicherheit des Urtheils ausgeschlossen. Grösse und Gewicht der Tochterknollen, verglichen mit denen des Mutterorgans, zeigten mit Bestimmtheit, dass eine Wanderung plastischer Substanz von oben her durch die Mutterknolle stattgefunden haben musste, um so mehr, als ja auch das ganze Wurzelsystem und die Stolonen hergestellt worden waren.

Die Mutterknollen dieser Objecte waren nahezu gänzlich in Zersetzung übergegangen. Erhalten fanden sich nur noch schmale Brücken von Gewebe zwischen dem Vortrieb und den Knollensprossen, in der Fig. 5, Taf. I das Gewebe zwischen dem Vortrieb und den Knollen rechts, und von da bis zu den Knollen an der Basis. Und zwar bestand das ganze frische Gewebe lediglich aus den Gefässbündeln und sie umhüllenden dünnen Parenchym-Mänteln. Die Gefässbündel selbst hatten unter den vorerwähnten Bedingungen ein nicht unbeträchtliches Dickenwachsthum erfahren; im Ganzen waren sie jedoch nicht in dem Grade entwickelt, wie in den bald zu besprechenden Versuchen, und es mag daher die nähere Erörterung derselben bis dahin verspart werden.

Bei der eben geschilderten Versuchsform wird die Mutterknolle als wichtiger Bestandtheil, geradezu als Grundstock der ganzen Pflanze eingeschaltet. Es findet durch sie die Bewegung sämmtlicher Stoffe, sowohl der plastischen, als des Transpirations-Stromes statt. Günstiger für die Pflanze gestalten sich die Verhältnisse in der zweiten Form des Experimentes. In dieser wird dem Vortrieb gestattet, Wurzeln zu bilden, während die Mutterknolle nur die Tochterknollen zu erzeugen hat. Das zur Erreichung dieses Zweckes einzuschlagende Verfahren ist sehr einfach. Man setzt die Knollen bis zu etwa zwei Drittel ihrer Höhe aufrecht in feuchte Erde und bedeckt das obere Drittel nebst der Basis des Vortriebes

mit einer dünnen Erdschicht, welche beständig feucht gehalten wird. Es entwickeln sich nun rasch die basalen Wurzelanlagen des Vortriebes, wachsen in die Erde des Topfes hinab, und bilden dort ein reiches Verzweigungs-System. Sobald sie genügend erstarkt sind, entfernt man die aufgehäuften Erde mit der Spritzflasche, die Wurzeltheile in der Luft erhitzen und sind später im Stande, selbst das intensive Sonnenlicht zu ertragen. Durch die Wurzeln im Boden werden die Laubspresse reichlich mit Wasser versorgt und man erhält so leicht Pflanzen von beträchtlichem Umfang.

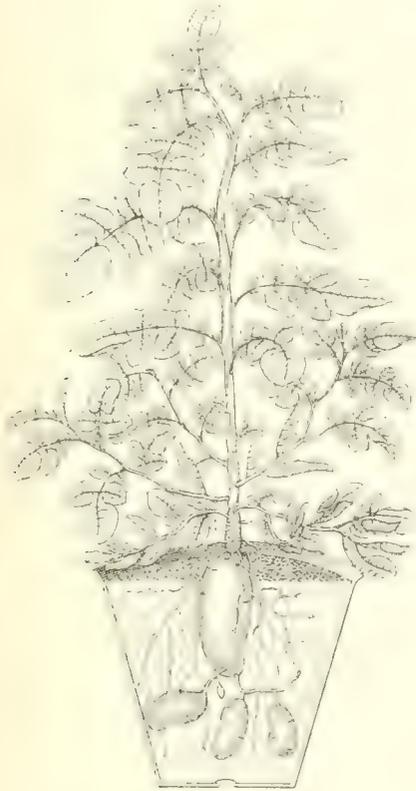


Fig. 1.

Auch diese Objecte nun bilden, wenn sie unter dem Einfluss des Tageslichtes wachsen, ihre jungen Knollen an dem Mutterorgan im Boden, wie es in der Figur 1 halbschematisch angedeutet ist. Aus basalen oder der mittleren Region angehörenden Knospen entspringen Ausläufer, welche an ihrem Scheitel direct in Knollenbildung übergehen, oder an Seitensprossen die jungen Knollen erzeugen. Die Wurzelbildung an den Stolonen ist in diesem Falle nur gering. Nunmehr findet durch die Mutterknolle nur die abwärts gehende Bewegung der plastischen Substanzen statt, von der Leitung des Transpirations-Stromes, der ihr nach dem früher Gesagten offenbar grosse Schwierigkeiten bietet, ist sie ausgeschlossen, daher das ungleich bessere Gedeihen der Pflanzen bei dieser Form des Versuches.

Auch in diesem Falle tritt stets im Laufe des Sommers die Zersetzung der Mutterknolle ein. Gewöhnlich aber sind diejenigen Stränge, welche die plastischen Stoffe zu den Stolonen leiten, sehr kräftig entwickelt und leisten der Zersetzung ungleich länger Widerstand, als die entsprechenden Theile in der ersten Versuchsform. Am besten gelingen unsere Experimente dann, wenn man sie früh in den Monaten März und April einleitet; man erhält in diesem Falle bis zu den Sommermonaten eine meist ausgiebige Knollenbildung im Boden. Weniger reichlich ist die letztere, wenn man die Mutterknollen später, etwa Ende oder Mitte Mai, einpflanzt. Bei der um diese Zeit meist eintretenden

höheren Temperatur beginnt der Fäulnisprozess des Knollengewebes, ehe die leitenden Bündel genügend erstarkt sind. Während aber bei der ersten Versuchsform in diesem Falle die Pflanzen rasch zu Grunde gehen, bleiben sie bei der zweiten erhalten; die Erscheinungen, welche nun bei den letzteren eintreten, werden jedoch erst im Folgenden zur Behandlung gelangen.

Die zuletzt erörterten Versuche gelingen nicht nur mit Objecten, welche einen ausgebildeten Vortrieb besitzen, sondern wohl mit den Knollen jeder Varietät. Ich habe sie unter Beobachtung der gleichen Bedingungen mit verschiedenen Formen angestellt, deren Apicaltriebe sich erst zu entwickeln hatten, und erhielt im Wesentlichen stets das gleiche Ergebniss. In allen Fällen gelang es, die Mutterknolle in das System der Pflanze einzufügen. Von Interesse waren dabei gewisse Fälle, in denen nur eine stattliche Tochterknolle gebildet wurde, welche fast genau der Basis des Mutterorgans inserirt war. An solchen Objecten kam der polare innere Gegensatz zwischen Scheitel und Basis der Knolle in auffällender Weise zum Ausdruck. Während sich derselbe unter normalen Verhältnissen nur am Scheitel äussert, zeigte er sich hier unter abnormen Bedingungen an den beiden Enden; die Spitze erzeugte Laubtriebe, die Basis Ausläufer mit Knollen. Die Knospen der Mutterknolle, welche unter normalen Bedingungen nur Laubtriebe hervorbringen oder in Ruhe bleiben, gingen jetzt theilweise in Stolonenbildung über. Es trat sonach eine Arbeitstheilung unter den Knospen ein, welche jedoch lediglich durch die äusseren Factoren bedingt wurde.

An dieser Stelle sei übrigens bemerkt, dass man auch sonst noch gelegentlich eine Wechselwirkung zwischen den Knospen einer Knolle beobachten kann. So findet man unter verschiedenen Bedingungen nicht selten, dass Augen, welche den sich entwickelnden Laubtrieben am Scheitel nahe stehen, zu Stolonen werden. Ja, dies kann selbst geschehen, wenn die Knollen mit ihrem oberen Theile dem Einfluss des Lichtes ausgesetzt sind. Ein solcher Fall ist in Fig. 6 Taf. II dargestellt.

Werfen wir jetzt einen raschen Blick auf den Bau der Gefässbündel, welche die Leitung zwischen den ober- und unterirdischen Producten unserer Knollen besorgen. Wie oben erwähnt, erfahren dieselben an den fraglichen Orten ein abnormes Dickenwachsthum. Unter normalen Verhältnissen bekanntlich nur klein und unentwickelt, erlangen sie jetzt beträchtlichen Umfang und erzeugen vermittelst eines wohl ausgebildeten Cambiums nicht nur Tracheiden, sondern auch Libriform. Die ersteren sind kurz, cylindrisch, tonnenförmig oder, zumal in den Anastomosen, von auffallenden Gestalten; sie haben leiter- oder netzförmige Wandverdickungen oder behöfte Tüpfel. Die Libriformzellen sind ebenfalls verhältnissmässig kurz, jedoch länger, als die vorigen, und ihre Wände reich mit kleinen Tüpfeln besetzt; ihre Anordnung ist eine regelmässig radiale. — Wie das Xylem, so erfährt auch das Phloem dieser Bündel eine entsprechend kräftige Ausbildung und ist reich mit kurzen Siebröhren und Cambiformzellen ausgerüstet. Die Erzeugung von Hartbast dagegen wurde niemals beobachtet.

Wir gelangen nunmehr zur Besprechung einer eigenthümlichen und in mehr als einer Hinsicht räthselhaften Erscheinung. Wie mit Vortrieben versehene Knollen, wenn bis zu halber Höhe in die feuchte Erde gesetzt, sich im Finstern verhalten, wurde früher gezeigt. An ihnen bilden sich die jungen Knollen nur an den Vortrieben, nie an der Mutterknolle. Es entstand nun die Frage, wie die Objecte sich verhalten würden, wenn sie, nachdem ihr Wachsthum im Finstern bis zu einem gewissen Grade vorgeschritten ist, dem Tageslichte ausgesetzt werden. Zur Entscheidung dieser Frage wurden in eine Schale mit feuchter Erde sechs kräftige Knollen bis zu halber Höhe eingesetzt und unter einem schwarzen Recipienten der Entwicklung überlassen. Nachdem an den Vortrieben eine Anzahl Knöllchen

gebildet war, wurde der Recipient entfernt und, nachdem die Objecte allmählig an den Lichteinfluss gewöhnt waren, die Schale in unmittelbare Nähe eines Ostfensters gestellt.

Von den sechs Knollen erzeugten zwei aus ruhenden Knospen an der Basis der Vortriebe nachträglich Laubsprosse, und im Boden Stolonen mit Wurzeln und Knollen; ihre Vortriebe und deren übrige Producte zeigten, abgesehen davon, dass sie ergrünten, keine bemerkenswerthen Veränderungen. — Ganz anders aber und höchst eigenthümlich verhielten sich die übrigen Knollen. Auch bei ihnen ergrüntem zunächst die sämtlichen im Dunkeln gebildeten Theile, es fand aber keine Bildung von Laubsprossen statt. Erzeugt wurden dagegen mehr oder minder meist sehr zahlreiche Stolonen, welche winzige Blattschuppen führten und ebenfalls intensiv ergrüntem. (Taf. I, Fig. 6.) Sie entsprangen an verschiedenen Orten, in den Blattachsen des Vortriebes, der schon Anfangs vorhandenen Ausläufer, sowie der Knollen; die stärkeren von ihnen bildeten zarte seitliche Sprossungen gleicher Natur. Fast alle hatten horizontale oder abwärts geneigte Wachstumsrichtung. — In einem der Fälle entstand ein paradoxes Gebilde. Es verlängerte sich der Scheitel des Vortriebes unter beständig zunehmender Verdickung und gleichzeitig erfolgender Krümmung, bis die eigenthümliche, in Fig. 6, Taf. II dargestellte Gestalt erreicht war.

Gegen Ende Juni und Anfang Juli zeigten auch in diesem Versuche die Mutterknollen local Zersetzungs-Erscheinungen, ein Umstand, der zum Herausnehmen und zu näherer Untersuchung der unterirdischen Theile Veranlassung gab. Es fand sich, dass die Mutterknollen auch hier bald an der Basis, bald über derselben Stolonen mit Wurzeln und jungen Knollen gebildet hatten. Auch in diesem Falle war also in der Mutterknolle eine Bewegung nach beiden Richtungen erfolgt, des Wassers nach oben, der plastischen Substanzen nach unten. Die Mutterknolle bildete auch jetzt wieder den Grundstock der ganzen Pflanze.

Zu den dicht mit Stärke erfüllten jungen Knollen im Boden ist jedoch zu bemerken, dass auch die den gleichen Objecten angehörenden, dem Lichte ausgesetzten Knollen, Knöllehen und Stolonen reichlich mit Stärke versehen waren.

Zwei Dinge sind es, welche an den eben beschriebenen Objecten besonders auffallen. Erstens, dass der Einfluss des Lichtes, nachdem im Dunkeln am Vortrieb die Knollenbildung schon begonnen hatte, noch die Entstehung von Ausläufern und Knollen im Boden bewirken konnte. Zweitens die Erzeugung der zarten Ausläufer an den oberirdischen Theilen im Licht. Es kommt zwar unter normalen Bedingungen im Boden nicht selten vor, dass die Terminalknospe einer jungen Knolle sich zum Ausläufer entwickelt, allein in diesem Falle findet der Vorgang im Dunkeln statt, um bald wieder in Knollenbildung zu enden. An den vorhin beschriebenen Objecten dagegen entstanden die Stolonen im Hellen und, von den übrigen Orten abgesehen, manchmal aus allen Knospen einer Knolle, während die Laubsprossbildung völlig unterblieb. Offenbar war die Natur dieser Objecte unter den abnormen Bedingungen in hohem Grade erschüttert. Man betrachte die Abbildungen und vergleiche damit das normale Wachstum einer Kartoffelpflanze!

## Die Knollenbildung an oberirdischen Theilen und der Einfluss von Dunkelheit und Licht.

### Knollenbildung im Dunkeln.

Durch unsere ganze bisherige Darstellung zieht sich der Nachweis des Einflusses, welchen Licht und Dunkelheit auf den Prozess der Knollenbildung besitzen. Aber erst im Folgenden, bei Anwendung neuer Untersuchungsmittel, wird es möglich sein, die Bedeutung dieser Factoren völlig aufzudecken.

Unsere nächste Erörterung knüpft an die oben dargethane Möglichkeit, kräftige Pflanzen aus solchen Knollen zu ziehen, deren Vortriebe sich zwar über der Erde befinden, an ihrer Basis aber ein ausreichend entwickeltes Wurzelsystem zu bilden vermögen. In Rücksicht auf unsere spätere Darlegung dürfte es zweckentsprechend sein, das Wachstum einer solchen Pflanze zunächst etwas genauer zu betrachten. (Vergl. Fig. 1 auf S. 13.)

Vorab ist zu bemerken, dass es, um die Pflanzen zu gedeihlicher Entwicklung zu bringen, erforderlich ist, genügend grosse Töpfe und nahrhafte Gartenerde zu verwenden.

Hat der Vortrieb keine Verletzung erfahren, so wächst unter normalen Verhältnissen sein Scheitel zu einer kräftigen Hauptaxe heran. Es entwickeln sich ferner in der Regel diejenigen Knospen zu Laubsprossen, welche bis zur Stolonenregion folgen, jedoch ist ihr Verhalten nicht in allen Fällen gleich. Bald sind die unteren die stärksten, während die darauf folgenden rasch an Länge abnehmen, bald bleiben die unteren kürzer, und die auf sie zunächst folgenden erfahren das kräftigste Wachstum. Stets aber nimmt die Länge der Triebe nach oben rasch ab. — Bezüglich ihrer Wachstumsrichtung gilt im Allgemeinen, dass die unteren Sprosse etwa horizontale Richtung haben und erst in ihrem apicalen Theile sich etwas emporkrümmen; die auf diese nach oben folgenden bilden allmählig kleiner werdende obere Winkel mit der Hauptaxe und krümmen sich zugleich energischer empor. Der eigenthümlichen Laubsprosse, welche bei gewissen Störungen im Stoffwechsel auftreten, wird erst später gedacht werden.

Wie erwähnt, nehmen die Laubsprosse von der Basis aus nach oben rasch an Länge ab; die Knospen der auf sie folgenden ganzen mittleren Region der Hauptaxe bleiben meistens in Ruhe. Erst nach ihrer Spitze hin beginnt die letztere sich wieder zu verzweigen und bildet hier zwei oder mehrere Seitenglieder.

Soviel über die morphotischen Verhältnisse unserer in Töpfen gezogenen Objecte.

Der Umstand, dass wir mit dem Vortrieb die Knollenregion der Pflanze über die Erde zu verlegen im Stande sind, bietet uns die Möglichkeit, den Einfluss von Licht und Dunkelheit, von feuchter und trockener Luft auf die Knollenbildung näher zu studiren. Vor Allem haben wir es in unserer Gewalt, den Vorgang der Knollenbildung sich unter unseren Augen abspielen zu lassen.

Leitet man im Frühjahr, im März und Anfangs April, die Versuche ein, setzt die Knollen in der oben beschriebenen Art so ein, dass die Vortriebe sich zwar über der Erde befinden, von ihrer Basis aus aber ein kräftiges Wurzelsystem bilden, und hält die Pflanzen fortwährend im vollen Tageslicht, so entwickeln sich dieselben in der Regel zunächst frisch und kräftig. Dabei tritt gewöhnlich über der Erde

keine Knollenbildung ein, wohl aber findet diese, wie oben gezeigt wurde, im Bereich des von der Erde umgebenen Theiles der Mutterknolle statt. Hier entstehen mehr oder weniger zahlreiche Tochterknollen, deren Gewicht das der Mutterknolle erheblich überragen kann.

Anders gestaltet sich die Sache, wenn man die Knollenregion dem Dunkel aussetzt. Der Versuch erhielt folgende Gestalt. Es wurden Zinkrecipienten hergestellt, welche aus zwei Längshälften bestanden. Vermittelst breiter gutgearbeiteter Ränder konnten die letzteren so übereinander geschoben werden, dass die Spalten nur minimale, für unsern Zweck nicht in Betracht kommende Lichtmengen durchliessen. Unten waren die Recipienten offen, oben dagegen durch eine Wand verschlossen, welche in der Mitte eine, den beiden Hälften angehörende, der Dicke kräftiger Stengel entsprechende Oeffnung führte. Eine zweite, auf der einen Hälfte angebrachte Oeffnung war für die Einführung eines Thermometers bestimmt, konnte aber nach Wegnahme desselben durch einen Deckel fest verschlossen werden. In Rücksicht auf bequeme Bewegung waren in der Mitte beider Hälften Handgriffe angebracht.

Sobald der Scheitel des Vortriebes eines zum Versuch bestimmten Objectes sich zu einem Laubspross von geringer Länge entwickelt hatte, wurde der Topf von den beiden Recipienten-Hälften so umschlossen, dass nur die Spitze der Hauptaxe durch die mittlere Oeffnung daraus hervorragte. Der neben dem Spross bleibende Raum der Oeffnung wurde dicht mit Watte verstopft. Um auch jeden Lichtzutritt von unten abzuschneiden, erhielt die ganze Vorrichtung ihren Platz in einer grossen, mit einer Sandschicht gefüllten Thonschale, so zwar, dass der untere Rand des Recipienten in den Sand hinabragte. Einer möglichst normalen Entwicklung halber wurden die Pflanzen am Tage im Freien dem Sonnenlicht ausgesetzt, nachdem zuvor die Recipienten, um eine abnorme Erhöhung der Temperatur unter denselben zu vermeiden, mit einer mehrfachen Schicht weisser Tücher bedeckt waren. Von Zeit zu Zeit vorgenommene thermometrische Bestimmungen ergaben, dass unter diesen Verhältnissen die Temperatur-Erhöhung im Recipienten so gering war, dass sie auf das Ergebniss des Versuches keinen Einfluss hatte.

Unter den angegebenen Bedingungen erhielten nun die Objecte zweierlei Stellungen. Im ersten Falle wurde der Topf so hoch gestellt, dass nur der Vortrieb und ein ganz kurzes Stück der Hauptaxe vom Recipienten umgeben, der ganze übrige Theil der letzteren aber dem Licht ausgesetzt war. Die Seitensprosse, welche auf der Höhe der Recipienten-Oeffnung standen, wurden vorsichtig entfernt.

Das Ergebniss dieses Versuches war meinen Erwartungen entsprechend. Die Stolonen des Vortriebes begannen ein rasches Wachstum; sie wurden zu langen, starren, horizontal oder schwach abwärts gerichteten, sich oft mehrfach verzweigenden Gebilden. Ausser den Stolonen entwickelten sich reichlich Wurzeln, sowohl aus dem Vortriebe, als den Stolonen; die von ihnen erreichte Länge war oft sehr beträchtlich, und sie bildeten mit den Stolonen und deren Producten am Schluss des Versuches eine dichte Masse.

An den Stolonen erschienen nun weiter die Knollen, und zwar waren es hauptsächlich die zarteren, als Seitenbildungen aus den stärkeren Ausläufern oder auch direct aus dem Vortrieb entspringenden, welche an ihrer Spitze in Knollenbildung übergingen und deren Wachstumsprozess sich nun leicht verfolgen liess. Die Form, welche hierbei die Knollen annahmen, war im Allgemeinen die normale.

Als am Schluss des Versuches die in Zersetzung übergegangenen Mutterknollen untersucht wurden, fand sich, dass in keinem Falle die in unserem früheren Experiment beobachtete abnorme Knollenbildung

im Boden stattgefunden hatte. Daraus folgt, dass das Licht in jenem Versuch die Knollenbildung über der Erde verhindert und dafür die abnorme an der Mutterknolle im Boden bedingt hatte.

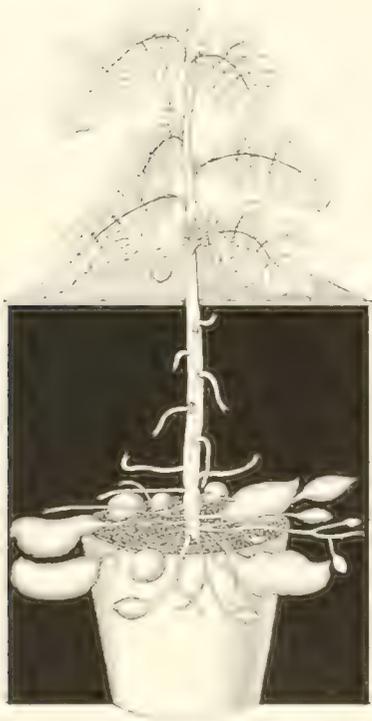


Fig. 2.

(Die Wurzeln sind in dieser Figur weggelassen.)

Die zweite Stellung, welche dem Object unter sonst völlig gleichen Bedingungen gegeben wurde, wich nur dadurch ab, dass die Hauptaxe, bevor sie an's Licht gelangte, erst eine längere Strecke, etwa 10–12 cm. im Dunkeln zu wachsen hatte. (Fig. 2.) Unter diesen Verhältnissen verlief die Stolonen-, Knollen- und Wurzelbildung, wie im vorigen Versuch, jedoch trat noch eine interessante Erscheinung hinzu. Die jungen Knospen der Hauptaxe, welche sich im Bereich des Recipienten befanden, entwickelten sich zu stolonartigen Bildungen; die unteren hatten etwa horizontale Richtung, während die oberen sich energisch abwärts krümmten. Ihr Wachstum stand jedoch bald still, und sie erzeugten in meinen Versuchen niemals Knollen. Zu bemerken ist noch, dass sie erst dann auftraten, wenn die dem Licht ausgesetzten Theile der Pflanze schon einige Ausbildung erfahren hatten.

Was die Wachstumsrichtung dieser Sprosse anlangt, so beruhte dieselbe offenbar auf Geotropismus. Der Verschluss der Oefnung, durch welche die Hauptaxe in's Freie ragte, war so dicht, dass die etwa durchdringende Lichtmenge von keinem Einfluss sein konnte.

Vergleicht man die Objecte unseres Versuches mit solchen Pflanzen, deren Hauptaxe ihrer ganzen Länge nach dem Licht ausgesetzt war, so ergibt sich, dass die Verdunkelung und feuchte Atmosphäre allein genügen, um die Sprossanlagen des basalen Theiles der Axe zu Ausläufern sich entwickeln zu lassen. Was unter anderen Umständen zum Laubspross geworden wäre, gestaltet sich jetzt zum Stolo.

In unseren bisherigen Versuchen diente als Apparat zur Verdunkelung der Zinkrecipient. In demselben fand neben der Ausläufer- und Knollen- eine reichliche Wurzelbildung statt. Schon dieser Umstand deutet auf Wasserdampfgehalt in dem Recipienten, und in der That wird derselbe trotz der häufigen Lüfterneuerung von der stets feucht gehaltenen Erde des Topfes aus reich mit Wasserdampf versorgt. Es entsteht die Frage, ob und inwieweit der letztere von Einfluss auf den Process der Knollenbildung gewesen sei.

Um diese Frage zu beantworten, wurde der vorige Versuch wiederholt, jedoch mit dem Unterschiede, dass statt der Zink- mit schwarzem Papier überzogene Papprecipienten verwendet wurden. Durch anderweitige Versuche hatte ich mich überzeugt, dass auch eine Wand von kräftiger Pappe dem

Wasserdampf leichten Durchgang gestattet. Um die Luft im Recipienten noch mehr zu trocknen, wurden in demselben kleine Gefässe mit Schwefelsäure aufgestellt.

Der Erfolg der neuen Anordnung zeigte sich sehr bald. Es gelangten keine Wurzeln zur Ausbildung, und die Stolonen erfuhren ein nur geringes Längenwachsthum. Knollen dagegen erschienen reichlich, und die meisten derselben hatten normale Gestalt. Daneben aber kamen höchst sonderbare, für die Natur der Knollenbildung lehrreiche Formen vor. (Taf. II, Fig. 3 u. 4.) So wurde ein Fall beobachtet, in welchem ein Ausläufer unregelmässig anschwoll, während seine Achselknospen zu kleinen Knollen heranwuchsen. (Fig. 3.) Der vordere Theil des Stolo bog sich auffallend zur Seite, während die an der Krümmung entspringende kräftige Knolle die Richtung der Mutteraxe einschlug. Aehnliche, wenn auch minder ausgesprochene Fälle wurden mehrfach beobachtet. Fig. 4 Taf. II stellt eine andere Form dar, die ebenfalls wiederholt beobachtet wurde. — Ueberhaupt habe ich in keinem meiner Versuche eine so grosse Anzahl von monströsen Knollenbildungen wahrgenommen, wie in dem eben beschriebenen.

Am Schluss der Versuche fand sich beim Herausnehmen der Pflanzen aus den Töpfen, dass die Mutterknollen in Zersetzung übergegangen waren, dass aber in wenigen Fällen an ihnen einzelne Tochterknollen gebildet worden waren, eine Erscheinung, welche bei den mit Zinkrecipienten angestellten Versuchen, wie früher erwähnt, niemals beobachtet wurde.

Der letzterwähnte Umstand, sowie das geringe Wachsthum der Stolonen und das Auftreten von verhältnissmässig zahlreichen Knollen-Abnormitäten führt mit Bestimmtheit zu dem Schluss, dass ein reicher Wasserdampfgehalt der Luft von förderndem Einfluss auf die Knollenbildung sei. Vielleicht lässt sich der Sache folgende Deutung geben. Die Knolle ist ein Organ, dessen Elemente einen reichen Wassergehalt besitzen, und die unter normalen Verhältnissen keine oder selbst in trockenem Boden nur sehr geringe Verdunstung erfahren. Ganz anders, wenn sie in trockener Luft wachsen. Nun erfolgt, zumal von der jungen Knolle, eine relativ reichliche Abgabe von Wasserdampf an die umgebende Luft, der Turgor der äusseren Gewebeschichten sinkt und dieser Umstand wirkt, gleichviel in welcher Art, hemmend auf das Wachsthum der Knollen. In dieser Störung aber dürften die Ursachen für das Auftreten der abnormen Knollengestalten zu suchen sein.

Betrachtet man vergleichend die Ergebnisse der verschiedenen Versuche, in denen mit dem Vortrieb die Knollenregion über die Erde verlegt wurde, so ergiebt sich in schlagender Weise die Richtigkeit der alten Behauptung, dass das Licht von hemmender, die Dunkelheit von fördernder Wirkung auf den Process der Knollenbildung sei. Und zwar erstreckt sich diese Wirkung sowohl auf den Ort der Anlage, als auf das Wachsthum der einmal angelegten Gebilde. — In ähnlicher Weise, wenn auch in ungleich geringerem Grade, erweisen sich wasserdampfreiche und -arme Luft als wirksam.

Nunmehr ergiebt sich auch ein Verständniss für das Auftreten von Stolonen und jungen Knollen an der Mutterknolle in unseren früheren Versuchen. Es war das Licht, welches hemmend auf die Thätigkeit des Vortriebes einwirkte, und die Dunkelheit, welche die Knollenbildung an den basalen Theilen des Mutterorganes hervorrief. Die Knolle der Kartoffel ist ein Gebilde, in welchem die Bewegung der plastischen Substanzen normal nur nach dem Scheitel hin stattfindet; der Strömung in entgegengesetzter Richtung stehen offenbar Widerstände gegenüber. Die letzteren nun können durch die äusseren Factoren überwunden und damit die Mutterknolle in den Bau der jungen Pflanze eingeschaltet werden.

### Knollenbildung im Hellen.

Dass die Bildung von Knollen auch an den dem Lichte ausgesetzten grünen Theilen der Pflanze vor sich gehen kann, ist sowohl im Freien bei gewöhnlicher Cultur wiederholt beobachtet, als auch experimentell erwiesen worden. Indem ich bezüglich der in der Litteratur vorliegenden Angaben auf die von de Vries\*) gegebene Zusammenstellung verweise, hebe ich hier nur Folgendes hervor.

Wenn in sehr nassen Jahren die Erzeugung von grünen Knollen in den Achseln der Laubblätter als häufige Erscheinung auftritt, so stellt dieselbe jedenfalls eine Krankheit dar. Nach Suringar\*\*) dürfte die durch Fäulniss erfolgte, mehr oder weniger vollständige Trennung der oberirdischen von den unter der Erde befindlichen Theilen die nächste Ursache der Abnormität sein.

Nach Putsche und Bertuch\*\*\*) giebt es aber auch Varietäten, bei denen grüne Achselknollen eine normal vorkommende Erscheinung darstellen. Ich habe solche Formen niemals beobachtet, und meine Bemühungen, sie zu erlangen, waren erfolglos. Es würde von Interesse sein, das Wachsthum und die innere Oeconomie solcher Pflanzen einer näheren Untersuchung zu unterwerfen.

Wir gelangen damit zu dem für uns wichtigeren Gegenstande, zu der Möglichkeit, auf experimentellem Wege Knollen an den oberirdischen grünen Theilen entstehen zu lassen.

Die wichtigsten Angaben, welche darüber vorliegen, sind die von Knight; †) sie bedürfen hier einer etwas eingehenderen Besprechung, da de Vries ihrer nur kurz und auf Grund secundärer Quellen erwähnt. Knight geht bei seiner Untersuchung von den Vorstellungen aus, welche er sich über die Säftebewegung im Pflanzenkörper gebildet hat. Seine Hauptaufgabe bestand in dem Nachweis, dass „a fluid“ von den Blättern herabströme, um im Boden die Knollen zu bilden. Als geeignetes Object der Untersuchung wählte er eine sehr frühe Kartoffel-Varietät, welche keine Blüten bildet. Den Mangel der letzteren erklärte er sich durch die Annahme, dass die früh sich entwickelnden Knollen auch den Theil der plastischen Substanz, des „true sap“ an sich rafften, welcher sonst zur Erzeugung von Blüten und Samen verwendet wird.

Die Ausführung des Versuches geschah nun in der Art, dass Stecklinge jener Varietät in Töpfe gesetzt wurden, die mit Erde, und zwar möglichst hoch über den Rand gefüllt waren. Nachdem die Objecte sich festgewurzelt hatten, wurde die Erde, welche die Basis des Stengels umgab, weggeschwemmt. Nunmehr befand sich der ganze Stengel, auch seine Knollenregion, in der Luft, und hatte nur durch die Wurzeln Verbindung mit der Erde. Bald bestrebte sich die Pflanze, Ausläufer und Knollen hervorzu- bringen, allein alle diese wurden zerstört, sobald sie auftauchten. Als Folge ergab sich, dass: „An increased luxuriance of growth now became visible in every plant, numerous blossoms were emitted and every blossom afforded fruit.“

Da aber anzunehmen war, dass nur ein kleiner Theil der plastischen Substanz zur Erzeugung von Blüten und Samen verwendet wurde, so entstand die Frage, was aus dem Rest werden möchte. War es

\*) Landwirthschaftliche Jahrbücher. Bd. VII, S. 659.

\*\*) l. c. S. 660.

\*\*\*) Ibidem.

†) T. A. Knight. Philos. Transactions, May 1806 and Febr. 1809. In: Selection from the physiological and horticultural Papers. By. T. A. Knight. London 1841. p. 130 and 153 ff.

möglich, die Pflanze zu veranlassen, aus diesem an den äussersten Spitzen der Seitenzweige, den von der Erde entferntesten Punkten, Knollen zu bilden? Es wurde daher Sorge getragen, dass ausser an den genannten Orten nirgends Knollen entstehen konnten. Und nun fügten sich die Pflanzen in der That den Wünschen des Experimentators. „After an ineffectual struggle of a few weeks the plants became perfectly obedient to my wishes, and formed their tubers precisely in the places I had assigned them.“ Während des Versuches wurden viele Knoten der Stengel straff und vergrössert, ein Umstand, der Knight zu der Ansicht führt, dass, wenn man die Bildung der Knollen völlig verhindert hätte, jene Knoten eine Organisation erlangt haben würden, die sie befähigt hätte, im nächsten Frühjahr Triebe hervorzubringen.

Einen weiteren Versuch führte Knight an der Pflanze einer Varietät mit starkem vegetativem Wuchse aus. Er trennte die Seitenzweige so weit von der Hauptaxe, dass nur ein so schmales Verbindungsstück übrig blieb, um die Zweige eben noch am Leben zu erhalten. Der gehegten Erwartung gemäss entstanden nun Knöllchen in den Blattachseln jener Zweigstücke.

Endlich stellte Knight noch Ringelungsversuche an. Mehrere Stengel wurden dicht über dem Boden eines fünf Linien breiten Rindenringes beraubt. Die Pflanzen blieben einige Zeit gesund und entwickelten während dieser Zeit im Boden Knollen, doch erreichten dieselben ihre natürliche Grösse nicht, theils wegen abnehmender Gesundheit der Pflanzen, theils wegen Stauung der Säfte über der Ringelungsstelle.

Am Schluss des Aufsatzes finden sich dann noch folgende wichtige Bemerkungen unseres Autors: „The tuber therefore appears to differ little from a branch, which has dilated instead of extending itself, except that it becomes capable of retaining life during a longer period; and when I have laboured through a whole summer to counteract the natural habits of the plant, a profusion of blossoms has in many instances sprung from the buds of a tuber.“

„The runners also, which according to the natural habit of the plant, give existence to the tubers beneath the soil, are very similar in organisation to the stem of the plant, and readily emit leaves and become converted into perfect stems in a few days, if the current of ascending sap be diverted into them; and the mode in which the tuber is formed above and beneath the soil, is precisely the same.“

Nach diesem Bericht über Knight's experimentelle Arbeiten ist hier noch einer interessanten Beobachtung desselben Autors zu gedenken, welche ich nach Lindley (Theory of Horticulture. London, 1840, p. 59) citire. Es fand sich, dass in den Achseln der Blumen- und Kelchblätter einer Blüthe Knollen entstanden, welche eine verhältnissmässig beträchtliche Grösse erreichten. Die Figur auf S. 60 zeigt eine Frucht, neben welcher rechts und links je eine Knolle entspringt, welche selbst wieder kleine Achselknöllchen erzeugt haben.

Soviel aus Knight's Angaben\*).

---

\*) Das oben Mitgetheilte enthält eine genaue Angabe von Knight's werthvollen Beobachtungen. In neuerer Zeit ist versucht worden, ihm den ersten Nachweis der sogenannten Correlationen zuzuschreiben, allein dieser Versuch beruht auf einem Irrthum. Wie schon Vielen vor ihm, so war auch Knight bekannt, dass die ersten Knospenanlagen indifferenten Natur sind, und dass aus ihnen sehr verschiedene Producte hervorgehen können; für die Sprossanlagen und verschiedenen Sprossformen der Kartoffel hat er dies, soweit mir bekannt, zuerst nachgewiesen. Allein darauf kommt es hier nicht an, sondern vielmehr darauf, welche Ursachen es sind, die die Art der Entwicklung bedingen. Wird der Wachsthum-Modus der ursprünglich gleichen Anlagen durch innere Ursachen, d. h. solche, welche im System des Organismus ihren Sitz haben,

Die später ausgeführten Untersuchungen Anderer gehen über das, was Knight geleistet, nicht hinaus und brauchen hier daher nicht näher erörtert zu werden. Es sei nur erwähnt, dass de Candolle\*) und de Vries\*\*) an theilweise von der Mutterpflanze getrennten Zweigen Knollenbildung hervorriefen, und dass Dutrochet\*\*\*) an solchen geringelten Zweigen, bei denen das Verbindungsstück nur aus dem Holzkörper bestand, die Entstehung von Knollen über dem Ringe wahrnahm.

Endlich sei hier noch einer interessanten Angabe Strasburger's †) aus jüngster Zeit gedacht. Kartoffelpflanzen, welche auf Datura-Unterlage geimpft waren, bildeten Achselknöllchen, die etwa Wallnussgrösse erreichten.

Nach dieser litterarischen Uebersicht gelange ich zur Darstellung meiner eigenen Untersuchungen.

**Verticibasalität der Sprosse.** In unserer gesammten bisherigen Darlegung wurde die Frage nach der Bedeutung innerer Ursachen für den Ort und das Wachsthum der Knollen nicht erörtert, obsehon verschiedene der beobachteten Stellungsverhältnisse auf die Existenz solcher Factoren hindeuteten. Es wird unsere nächste Aufgabe sein, diesen Punkt klarzustellen.

Da von vornherein an den polaren Gegensatz zwischen Scheitel und Basis zu denken war, so wurde der Versuch in folgender Weise angestellt.

Kräftige, schon erhärtete Laubsprosse wurden von der Mutterpflanze getrennt, ihrer noch weichen jungen Theile und ihrer Blätter bis auf kurze Stielstücke beraubt, und nun als Stecklinge in mit Erde gefüllte Töpfe gesetzt. Die eine Hälfte erhielt aufrechte Stellung, war also an ihrer Basis von Erde umgeben, bei der andern wurde umgekehrt die morphologische Spitze in das Substrat eingesenkt, während die Basis frei in die Luft ragte. Die Töpfe wurden in's diffuse Tageslicht und, um der sie umgebenden Luft die nöthige Feuchtigkeit zu wahren, unter grosse Glaslocken gestellt.

Das Ergebniss dieses Versuches war der Voraussetzung entsprechend. An allen aufrecht gesetzten Stücken entstanden die Knollen nur aus den basalen, von Erde umgebenen Knospen. Die Knollenbildung begann zuerst, weiterhin aber bildeten sich in den meisten Fällen über der Schnittfläche noch Wurzeln, so dass die Stecklinge nun zu vollständigen Pflanzen wurden. — Von den in verkehrter Stellung befindlichen Objecten erzeugte die Mehrzahl ihre Knollen ebenfalls lediglich an der Basis, also dem jetzt beleuchteten Theile. (Taf. IV, Fig. 2.) Bald war es, wie bei den vorigen, nur die Basalknospe, bald auch die darauf folgende, welche zu Knollen wurden. Bei längerer Dauer des Versuches gingen die in die Erde gesenkten Spitzentheile allmählig zu Grunde. Wurzeln entstanden an diesen Objecten in keinem Falle, weder an der Spitze, noch an der Basis.

bewirkt, dann sprechen wir von Correlation, nicht aber, wenn er von äusseren Agentien, wie Schwere und Licht, abhängt. Den Nachweis solcher inneren Ursachen aber hat Knight nicht nur nicht erbracht, sondern er war sogar von der Annahme derselben weit entfernt. Ueberall suchte er bekanntlich nach direkt wirkenden Factoren, wie Schwere, Licht, Capillar-Attraction u. s. w. — Der wirkliche Beweis, dass der Modus der Ausbildung ursprünglich indifferenten Spross- und Wurzelanlagen durch innere Ursachen bedingt wird, wurde erst durch meine Untersuchungen über Organbildung geliefert, nicht aber von Knight.

\*) A. P. de Candolle. *Physiologie végétale*. II, 668.

\*\*) H. d. Vries. *l. c.* S. 661.

\*\*\*) Dutrochet. *Mémoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des Végétaux et des Animaux*. Paris 1837. I. p. 379.

†) Strasburger, E. *Berichte der Deutschen botan. Gesellschaft*. III. Berlin 1885. S. XXXIX.

Von dem eben beschriebenen Verhalten machten einzelne Objecte eine Ausnahme. Es gingen nämlich die stärksten Knöllchen aus denjenigen Knospen hervor, welche am Apicaltheile unmittelbar unter der Erdoberfläche gelegen waren. Ausserdem bildete sich jedesmal aus dem Basalauge ein Knöllchen, aber dieses war erheblich kleiner. (Taf. IV, Fig. 3.)

Ausser den angegebenen Versuchen wurden andere in der Weise angestellt, dass längere Sprossstücke in wasserdampfhaltigen Glaseylindern einfach vertical aufrecht und verkehrt aufgehängt, und nun dem diffusen Tageslichte ausgesetzt wurden. Auch jetzt traten an der Basis einzelner Sprosse Knollen auf, allein dieselben erreichten stets nur sehr geringe Grösse. Der Grund lag offenbar in ungenügender Wasserzufuhr, welche eintrat, trotzdem die Objecte häufig mit der Spritzflasche befeuchtet wurden.

Fasst man die Ergebnisse der eben erörterten Versuche zusammen, so folgt, dass die Sprosse der Kartoffel verticibasal sind, so zwar, dass ausser den Wurzeln an der Basis die Knollen, an der Spitze die Laubsprosse erzeugt werden. Diese Thatsache, wenn auch mit Bestimmtheit vor auszusehen, bedurfte jedoch in Rücksicht auf unsere folgende Darstellung einer unzweideutigen experimentellen Feststellung, welche im Obigen gegeben wurde. Zugleich aber lehren unsere Versuche, dass die innere Ursache unter geeigneten Bedingungen durch äussere Factoren theilweise überwunden werden kann. Dass die bei den verkehrt eingesetzten Objecten beobachteten Ausnahmen hauptsächlich auf die Wirkung des Lichtes zurückzuführen sind, folgt schon aus unseren früheren Angaben, wird aber in der Folge noch genauer erhellen.

Um nunmehr den Vorgang der Knollenbildung im Hellen genauer verfolgen zu können, kehren wir zu unseren mit Vortrieben versehenen Knollen zurück. Das Wachsthum derselben giebt ein einfaches Mittel an die Hand, die Erzeugung der Knollen am Tageslicht zu erzwingen. Man braucht nämlich nur, nachdem der Vortrieb sich von der Basis aus bewurzelt und die Pflanze einigen Umfang erreicht hat, den Zusammenhang zwischen Mutterknolle und Vortrieb zu lösen; dann befindet sich die ganze Knollenregion über der Erde, während die Wurzeln in der letzteren ein normales Verzweigungssystem bilden können. Solche Versuche wurden wiederholt und in beträchtlicher Anzahl ausgeführt. Die Ergebnisse, welche dabei gewonnen wurden, beanspruchen das Interesse in mehr als einer Beziehung.

Die Experimente geben ein etwas verschiedenes Resultat, je nachdem man dieselben früher oder später im Frühjahr anstellt. Setzt man die Knollen schon Anfangs oder Mitte März und trennt, nachdem die Hauptaxen einige Höhe erreicht haben, die Vortriebe von der Mutterknolle zu Anfang oder Mitte April, so beobachtet man folgende Erscheinungen. Zunächst bemühen die Pflanzen sich eifrig, von der Basis des Vortriebes aus Stolonen zu entwickeln und in die Erde hinabzusenden. Werden diese und die älteren Ausläufer vorsichtig entfernt, so treten bald pathologische Erscheinungen ein. Es findet eine Verlangsamung im Wachsthum der Hauptaxe und Seitenzweige statt, die bei ersterer nicht selten rasch zum völligen Stillstand führt. Unter meinen Culturen fanden sich Objecte, deren Hauptsprosse nach mehr als viermonatlicher Dauer eine Länge von nur 10 cm. besaßen. — Wie die Stengel, so zeigen bald auch die Blätter abnorme Erscheinungen. Unter normalen Verhältnissen dunkelgrün und mit glatter, glänzender Oberfläche versehen, beginnen sie jetzt ihre Ränder umzuschlagen, während ihre Oberfläche rauh wird. Dabei erscheint ihre Farbe matt, besonders an den Blättern der Hauptaxe wird sie allmählig heller und heller, bis sie endlich in Gelb übergeht.

Um zur Hauptaxe zurückzukehren, so hängt ihr Verhalten hauptsächlich davon ab, ob beim Beginn des Versuches an ihrer Basis schon längere Seitensprosse vorhanden waren oder nicht. Waren deren keine oder nur kurze gebildet, so schwillt die Axe nach und nach, besonders in ihrem basalen, über dem Vortriebe gelegenen Theile an; es wächst der ganze Querschnitt, vor allem aber die äusseren Blattspuren und die Orte in und über den Achseln. Es kamen Objecte vor, deren Hauptaxen bei 15 cm. Länge in ihrem basalen Theile eine Dicke von 15—17 mm. hatten, ein Verhältniss, das als ganz abnorm zu bezeichnen ist. (Fig. 7 auf Taf. II, welche ein solches Object ohne die Blätter in  $\frac{2}{3}$  der natürlichen Grösse darstellt.) Während an den einen Pflanzen die Axen sich nach oben allmählig verjüngen, endigen sie in anderen selteneren Fällen stumpf und gewähren dann einen noch eigenthümlicheren Anblick.

Besass aber die Axe an ihrer Basis einen oder mehrere kräftige Seitenzweige, dann verdickt sie sich zwar auch, jedoch meist nicht so stark, wie im vorigen Falle; nunmehr ziehen jene einen beträchtlichen Theil der Nahrung an sich. Bezüglich der dabei vor sich gehenden, oft höchst auffallenden Gestaltungsverhältnisse sei auf das Folgende verwiesen.

Im Verlauf der weiteren Entwicklung treten nun Knollen auf. Waren alle Stolonen am Vortriebe entfernt und keine stärkeren Seitensprosse vorhanden, so entstehen sie an der Hauptaxe und zwar an dem verdickten basalen Theile derselben als Achselsprosse; gelegentlich bilden sie sich auch in höher stehenden Blattachsen. Besass die Hauptaxe aber kräftige basale Seitenzweige, so gehen die Knollen hauptsächlich aus diesen, weniger aus jenen hervor. (Taf. II, Fig. 7.)

Anders, wenn beim Beginn des Versuches die Stolonen der mittleren Region des Vortriebes nicht entfernt wurden. Dann entstehen die Knollen nur oder doch der Hauptsache nach an diesen. Entweder gehen die Spitzen derselben direct in Knollenbildung über, oder die letztere findet seitlich in den Blattachsen statt. Die Stolonen als solche erfahren dabei meist kein Längenwachsthum.

Beiläufig sei erwähnt, dass am Vortriebe die Knollenbildung auch über den Laubsprossen vor sich gehen kann. An einem Object hatte der Scheitel des Vortriebes keine Laubsprosse erzeugt, wohl aber waren diese aus den früher ruhenden Knospen der Basis hervorgegangen. In diesem Falle entstanden die Knollen an den Stolonen über den Laubsprossen; die Bewegung der plastischen Substanzen fand also von den letzteren aus im Vortrieb aufwärts statt. Zwar bildeten sich auch an der Basis der Laubsprosse Knollen, allein diese waren erheblich kleiner, als die der Stolonen.

Wie oben erwähnt, machen sich die durch die Trennung des Vortriebes von der Mutterknolle hervorgerufenen Störungen im Wachsthum der Laubsprosse rasch geltend. Nichtsdestoweniger gelang es, die Mehrzahl solcher Pflanzen bis gegen Ende Juli am Leben zu erhalten. Um diese Zeit jedoch starben die meisten trotz sorgfältiger Pflege allmählig ab.

Soviel über die Objecte, welche früh gepflanzt wurden.

Abweichend davon ist das Verhalten solcher Pflanzen, welche später, Anfang bis Mitte Mai, bei warmem Wetter gesetzt werden. Ihre Entwicklung ist von Anfang an rascher und kräftiger und dauert auch nach der Operation länger an. Nicht nur die Hauptaxe entwickelt sich stärker, sondern es werden auch zahlreichere und kräftigere Seitensprosse an ihrer Basis und der Spitze des Vortriebes erzeugt. Auch darin zeigt sich der Unterschied, dass die Seitensprosse einen stärkeren negativen Geotropismus besitzen,

als die der frühgesetzten Objecte, welche, auch wenn sie echte Laubspresse waren, meist horizontale Richtung hatten.

Was die durch die Operation hervorgerufenen Störungen anlangt, so machen sich dieselben auch hier in der oben beschriebenen Weise geltend. Es erlischt das Wachstum der Laubspresse bis zum völligen Stillstand. Werden die Stolonen am Vortrieb beim Beginn des Versuchs entfernt, so entstehen die Knollen an den unteren Laubtrieben, und man hat es sonach ganz in seiner Gewalt, bestimmte Sprosse zur Knollenbildung zu veranlassen, eine für den Experimentator wichtige Thatsache.

Das Wachstum der unteren, die Knollen erzeugenden Laubspresse bedarf noch einer etwas näheren Erörterung, als sie ihm bisher zu Theil wurde. Sie sind bald annähernd gerade, bald zeigen sie unregelmässige, im ausgesprochensten Falle zickzackförmige Krümmungen. Die letzteren treten besonders dann ein, wenn die Sprosse nach der Operation noch einen längeren Zuwachs erfahren. Dabei bilden sie unregelmässig Verdickungen, die Knoten schwellen an, manchmal auch local oder auf weitere Strecken die Internodien; an den Ansatzstellen der Knollen entstehen häufig kleine Sockel. Das Grün dieser Theile erscheint matt oder weisslich. Die Blätter haben eine meist dunkelgrüne Farbe, aber eine eigenthümliche Gestalt. Sie sind bald einfach, bald derart gefiedert, dass sie neben dem grösseren Endblatt noch ein oder höchstens zwei Paar kleinere Fiederblättchen führen. Bald sind nur die Ränder der Blätter einwärts gebogen, bald erscheint das ganze Blatt mit seinen beiden Hälften zusammengeschlagen. Die Textur desselben ist dabei eine verhältnissmässig spröde.

Endlich haben wir noch der Gestalten der im Licht erzeugten Knollen zu gedenken. Diese sind stets sitzend, und erreichen in der Regel höchstens die Grösse von Taubeneiern. Entstehen sie in den Achseln höher gelegener Blätter, so bleiben sie gewöhnlich einfach, während sie an tiefer gelegenen Orten leicht Seitenknollen bilden. Die letzteren sind ebenfalls sitzend und entpringen bald am Scheitel, bald an der Seite der Mutterknollen. Sind sie der vollen Beleuchtung ausgesetzt, so erzeugen die Knollen an ihrem Scheitel meistens einen Schopf von Laubblättern, die bald eine einfache Lamina, bald neben dem grösseren Endblatt noch kleine Fiederblätter führen (Taf. II, Fig. 5); hin und wieder entstehen auch entfernt vom Scheitel auf der Oberfläche kleine Laubblätter. Streng genommen stellen solche Organe demnach Mittelbildungen zwischen eigentlichen Knollen und Laubspressen dar. — Ihre Farbe wird unter dem Einfluss des Lichtes intensiv grün; berühren sie dagegen mit einer Seite die Erdoberfläche, wie es, wenn sie tief gelegenen Orten entspringen, nicht selten der Fall ist, so werden sie an dieser bald weiss. Gewöhnlich lässt sich dabei beobachten, dass das Wachstum an dieser Seite ein bevorzugtes ist, ja es kommt gelegentlich vor, dass die Knolle einen buckelartigen Fortsatz in den Boden sendet.

Auch unter den am Licht erzeugten Luftknollen finden sich zuweilen höchst abnorme Gestalten. Wie in einem früher beschriebenen Falle, so wurde auch hier ein Vorkommen beobachtet, in welchem statt einer einfachen Knolle ein ganzes Knollensystem erzeugt wurde. Unter Bildung kleiner Laubblätter schwoll ein Ausläufer zu beträchtlicher Dicke an; seine Stengelnatur machte sich besonders in den mächtig entwickelten Blattbasen geltend. In den Achseln der Blätter entstanden Seitenknollen von verschiedener Entwicklung. Unter den letzteren fielen die der Spitze nahe stehenden dadurch auf, dass sie an ihrem Scheitel verhältnissmässig lange Stengeltheile erzeugt hatten.

Vergleicht man die oben dargestellten Thatsachen mit den Angaben von Knight, so ergeben sich einige Verschiedenheiten. Trotzdem in unserem Versuch die Pflanzen einer weniger gewaltsamen Behandlung ausgesetzt waren, so trat doch nach der Operation in keinem Falle ein erhöhtes Wachstum „an increased luxuriance of growth“ ein; vielmehr stellten sich in kurzer Frist auffallende Störungen im Wachstum ein. Auch Blütenbildung erfolgte nicht, obwohl unsere Varietät ebenfalls zu denjenigen gehört, welche normal keine oder nur wenige Blüten erzeugen. Bezüglich der weiteren Angaben sei auf einen späteren Anlass verwiesen.

Die ganze bisherige Betrachtung bezog sich lediglich auf die äussere Erscheinung unserer kranken Objecte. Wir wollen nunmehr sehen, welche innere Vorgänge der äusseren Gestaltung entsprechen.

Das gesammte früher beschriebene Verhalten lässt mit Bestimmtheit schliessen, dass die Verschiebung der Knollenregion in's Tageslicht, d. h. die Verhinderung der Knollenbildung im Dunkeln, im Stoffwechsel der Pflanze erhebliche Störungen verursacht, und dass vielleicht auf diese ein Theil der beobachteten Gestaltungsverhältnisse zurückzuführen sein dürfte. Diese Annahme erweist sich als durchaus zutreffend.

Die mikroskopische Untersuchung ergibt, dass die in den Blättern erzeugte Stärke, in Folge der Operation am normalen Abfliessen verhindert, im Vortrieb, dem basalen Theile der Hauptaxe und den mittleren und basalen Theilen der Seitensprosse, wenn solche vorhanden, abgelagert wird. Es füllen sich nach und nach das ganze Mark, ferner die Rinde mit Ausnahme der echten Collenchym-Zellen, und endlich die sämtlichen parenchymatischen Elemente des Holz- und Bastkörpers dicht mit Stärke an. Die einzelnen Körner besitzen im Allgemeinen die der Kartoffel eigene Gestalt, und haben eine dem Umfange der Zellen entsprechende Grösse. Soweit ich feststellen konnte, werden auch die Stärkekörner der innersten Markzellen bei dichtester Füllung von Chlorophyllkörpern und nicht von farblosen Stärkebildnern erzeugt. Die Wirkung des Lichtes erstreckt sich unter allen Umständen auch bis in das Centrum des Markes.

Bei fernerer Dauer des Versuches füllt sich auch der mittlere und weiterhin der obere Theil der Hauptaxe mit Stärke, während der Stammumfang wächst. Es kann kaum einem Zweifel unterliegen, dass das abnorme Dickenwachsthum der Axe einen causalen Zusammenhang mit der Stärkeablagerung hat. In Ermangelung von ausreichender Knollenbildung wird der Stamm zum Stärke-Reservoir gestaltet. Auch die Anschwellung der Knoten und das manchmal zickzackförmige Wachsthum der basalen Seitenzweige dürfte auf die gleiche Ursache zurückzuführen sein, denn Knoten und Internodien sind in diesen Fällen so dicht mit Stärke erfüllt, dass ihre Farbe weisslich erscheint.

Inzwischen hat in der Regel in den Blattachsen die Bildung der Knollen begonnen, allein ihr Wachsthum ist so langsam, dass die durch sie bedingte Stärkeabfuhr der Production keineswegs entspricht, und der Stamm sich daher nicht nur nicht entleert, sondern häufig noch immer mehr anfüllt. Ja, dies kann soweit gehen, dass die Stärkeanhäufung bis in die höchsten Theile des Stengels reicht. Dann endet der letztere, wie früher beschrieben, auffallend stumpf und hat weissliche, den Inhalt verrathende Farbe. In solchen Fällen füllen sich selbst die basalen und mittleren Theile der Blattstiele mit Stärke an und diese, wie die entsprechenden Stengeltheile, sind ungewöhnlich brüchig.

Dass unter diesen Umständen die Abfuhr der Assimilations-Producte aus den Blättern erhebliche Störungen erleiden muss, leuchtet ohne Weiteres ein, und auf ihnen beruhen offenbar die eigenthümlichen pathologischen Veränderungen, welche oben beschrieben wurden.

Um über diese Störungen in der Stoffwanderung näheren Aufschluss zu erlangen, wurden einige Versuche ausgeführt. Bekanntlich hat Sachs\*) in neuerer Zeit die Methoden des Stärkenachweises in den Blättern in ebenso einfacher als sinnreicher Weise vervollkommenet. Zu meinem Zweck bediente ich mich des von ihm als „Jodprobe“ bezeichneten Verfahrens.

Dass bei der Kartoffel und einer Anzahl anderer Pflanzen die am Tage in den Blättern erzeugte Stärke während der Nacht, wenn in dieser genügend hohe Temperatur herrscht, so weit fortgeleitet wird, dass die Blätter am Morgen bei Sonnenaufgang nahezu oder gänzlich stärkefrei sind, wurde durch Sachs\*\*) festgestellt. Um mit diesem Verhalten gesunder Pflanzen das unserer kranken zu vergleichen, wurde ein solches Object bei sehr warmem Wetter Abends in's Zimmer genommen und unter einen schwarzen Recipienten gestellt. Nachdem es bis 6 Uhr des folgenden Morgens im Dunkeln verweilt hatte, wurden verschiedene seiner Foliola, jüngere und ältere, mittelst der Jodprobe auf ihren Stärkegehalt untersucht. Es ergab sich, dass die jüngsten der genommenen Foliola, etwa 25 mm. lang und 17 mm. breit, ziemlich gleichmässig mattschwarze Farbe annahmen, also reichlich mit Stärke erfüllt waren. Die Blättchen der darauf folgenden Grösse, deren Länge etwa 33 mm. bei 20 mm. Breite betrug, erschienen in ihren parenchymatischen Theilen marmorirt, stellenweis braunschwarz, stellenweis heller; sie waren hier also local reicher, local ärmer an Stärke. Die stärkeren Nerven dagegen hatten sämmtlich dunkelschwarze Farbe. Die grössten Foliola endlich, gegen 36 mm. lang und 30 mm. breit, waren den vorigen ähnlich, nur etwas ärmer an Stärke. — Am gleichen Morgen früh um 4 Uhr wurden von einer gesunden Pflanze Blätter verschiedener Grösse entnommen und, den Angaben von Sachs entsprechend, ganz oder nahezu frei von Stärke gefunden.

Die eben besprochenen Versuche, welche mit ähnlichem Erfolge wiederholt wurden, lehren, dass in der That, wie vorauszusehen war, die Abfuhr der Stärke aus den Blättern unserer Objecte Störungen unterliegt. Dasselbe ergibt sich noch aus einem weiteren Versuche. Wie Sachs gezeigt hat, füllen sich unter günstigen Bedingungen die Blätter schon nach 2—3 stündiger Beleuchtung mit Stärke an. Um zu sehen, ob die kranken Objecte auch hierin Abweichungen von gesunden zeigten, nahm ich an einem hellen Tage Morgens zwischen 9 und 10 Uhr Blätter verschiedener Entwicklungs-Stadien von einer kranken und einer gesunden Pflanze, und führte mit beiden die Jodprobe aus. Während die gesunden Blätter sich tief schwarz färbten, zeigten die älteren kranken auch jetzt das eigenthümliche marmorirte Aussehen, die jüngeren dagegen eine gleichmässig schwarze Farbe. — Diese Thatsachen lassen verschiedene Deutungen zu; welche von den letzteren aber auch richtig sein möge, das Eine folgt mit Sicherheit aus dem beobachteten Thatbestand, dass die Assimilations-Thätigkeit der Blätter unserer kranken Pflanzen eine gestörte ist. — Dass aber gerade in dieser Störung die Ursachen des krankhaften Aeussern der Blätter beruhen, ist im hohen Grade wahrscheinlich.

\*) Sachs, J. Ein Beitrag zur Kenntniss der Ernährungsthätigkeit der Blätter. In: Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg, III. S. 2.

\*\* l. c. S. 7

Auffallend ist, dass Pflanzen, deren Stoffwechsel so tiefgehende Störungen erfährt, nicht rasch zu Grunde gehen. Wie früher erwähnt, fristeten selbst die am frühesten gepflanzten Objecte bis Ende Juli ein freilich kümmerliches Dasein. Nur eine Ausnahme wurde beobachtet, die hier erwähnt werden mag. An einer der später gesetzten Pflanzen starben etwa vierzehn Tage nach ihrer Trennung von der Mutterknolle plötzlich zwei Triebe ab, welche unter dem Scheitel des Vortriebes entsprangen und 11 und 12 cm. Länge hatten. Ihre Blätter, anfangs freudig grün, erhielten später das krankhafte Aussehen, und auch einzelne der Stengelknoten zeigten schwache Anschwellung. — Als die Triebe nach der Einstellung ihrer Functionen untersucht wurden, fand sich, dass sie von unten bis oben reichlich mit Stärke erfüllt, local sogar vollgepfropft waren. Der Stärkegehalt erstreckte sich ferner über das Parenchym der Blattstiele und das parenchymatische Gewebe der stärkeren und theilweise auch der schwächeren Nerven der Lamina. — Da für das plötzliche Absterben dieser Sprosse keine andere Ursache aufzufinden war, so blieb nur die an sich schon wahrscheinliche Annahme übrig, dass die durch die Stauung des Stärkestromes hervorgerufene Störung im Stoffwechsel den Tod der Zweige herbeigeführt habe.

Die sämmtlichen hier mitgetheilten Thatsachen bilden eine Bestätigung der Anschauung A. Meyer's\*) über das Verhältniss von Erzeugung und Abfuhr der Assimilationsproducte. „Unsere Vorstellung über den allgemeinen Verlauf chemischer Processe weist uns entschieden auf die Annahme hin, dass die zu grosse Anhäufung löslicher Assimilationsproducte in Zellsaft und Plasma die in den assimilirenden Zellen ablaufenden Processe hindern muss. Halten wir diese bei dem Stande unserer heutigen Anschauung fast unabweisbare Annahme fest, so ergiebt sich daraus, dass eine energisch assimilirende Blattzelle im Allgemeinen um so besser ihre Function erfüllen kann, je mehr sie befähigt ist, entstehende Kohlehydrate entweder auszustossen, oder sie als unlösliche Stärke zu speichern. Da wir aber wissen, dass die Kohlehydrate nur in Form von Glycosen oder Rohrzucker ausgiebig wandern können, so ist es wiederum nöthig, dass in den Blättern stets gewisse Mengen der Zuckerarten erzeugt werden. Es erscheint also von vornherein als das vortheilhafteste Verhältniss, wenn in der Zeiteinheit nur so viel von den Zuckerarten gebildet wird, wie unter normalen Verhältnissen in der Zeiteinheit abgeführt oder verbraucht wird, alles durch den Assimilationsprocess in der Zeiteinheit weiter producirt Kohlehydrat aber in Form von Stärke abgeschieden wird.“

Hierzu sei endlich noch bemerkt, dass die Blätter der kranken Pflanzen auch auf ihren Gehalt an Glycose geprüft wurden. Wie nach den Untersuchungen von Dahlen, Sachs und A. Meyer bekannt, sind lösliche Kohlehydrate in grünen Blättern nur in Spuren nachweisbar. Es lag die Annahme nahe, dass die in ihrer Stoffabfuhr gestörten Blätter vielleicht andere Verhältnisse aufwiesen. Die Untersuchung ergab jedoch keine Bestätigung dieser Annahme. Wiederholt vorgenommene Untersuchungen liessen entweder keine reducirenden Kohlehydrate oder höchstens Spuren derselben auffinden. In dieser Beziehung zeigten unsere Objecte also kein von dem normalen abweichendes Verhalten. — Auf andere lösliche Kohlehydrate wurde keine Untersuchung vorgenommen.

Wie früher erwähnt, ist mit dem Auftreten der Luftknollen keineswegs immer eine Abnahme der Stärkemenge im Stengel verbunden, vielmehr kann die letztere noch beständig wachsen. Anders aber

\*) Meyer, A. Ueber die Assimilationsproducte der Laubblätter angiospermer Pflanzen. In: Botan. Zeitung 1885. S. 22 des Separat-Abdruckes.

gestaltet sich das Verhältniss, wenn in weiter vorgeschrittener Periode die Blätter keine Stärke mehr erzeugen und die Pflanze dem Absterben entgegengeht. Dann wandert die in den Blattstielen und dem Stengel aufgespeicherte Stärke allmähig in die Luftknollen, die dementsprechend an Umfang zunehmen. Bei Beendigung der Versuche findet man, dass in einzelnen Fällen nahezu alle Stärke aus dem Stengel entfernt ist, während in anderen ein mehr oder minder grosser Rest in dem vertrocknenden Organ zurückbleibt.

Um zu erreichen, dass alle Stärke in die Knollen wandere, genügt es, die kranken Objecte in einen dunkeln Raum zu stellen. Dann beginnen die Knollen ein rasches Wachstum; die anfangs gebildeten Theile sind hellgrün, die später erzeugten weiss; zuweilen ist der Zuwachs von dem ältern Stück durch eine Einschnürung getrennt und erscheint dann als eigene Bildung. In diese jungen Theile strömt nun die gesammte plastische Substanz des Stengels, so dass dieser beim Schluss des Versuches völlig entleert ist.

Zugleich lehrt dieses Experiment von Neuem in schlagender Weise, dass die tiefgreifenden Störungen, welche in der gesammten Oeconomie unserer Objecte eintreten, lediglich durch den Einfluss des Lichtes bedingt werden. Es wirkt hemmend auf den Process der Stolonen- und Knollenbildung, stört damit die normale Ablagerung der Reservestoffe, und dieser Umstand greift dann wieder in eine Reihe anderer Vorgänge hemmend ein. Fraglich erscheint jedoch, ob lediglich die Störungen im Ernährungs-Chemismus das mangelhafte Gedeihen der Pflanzen verursachen. Es ist zu bedenken, dass von den Substanzen, welche im Stengel abgelagert werden, ein Theil auch zur Bildung von Laubsprossen verwendet worden wäre; und man könnte die Frage aufwerfen, warum nicht gerade in Folge der Unterdrückung des Knollenwachsthums die Laubsprosse eine erhöhte Entwicklung erfahren; dass dies nicht der Fall ist, deutet auf tiefer liegende Ursachen hin. Aller Wahrscheinlichkeit nach kommt bei der ganzen Kette von Vorgängen in erster Linie der Umstand in Betracht, dass durch die Hemmung der Stolonen- und Knollenbildung die Symmetrie im Wachstum des Organismus gestört wird, und dass hierauf der Stillstand in der Entwicklung der Laubsprosse beruht. Wäre dies richtig, dann würden die Störungen im Stoffwechsel eine Folge jener Symmetrie-Störung darstellen, die dann ihrerseits wieder zu neuen pathologischen Erscheinungen führte.

### **Erzeugung von Luftknollen an Pflanzen, welche aus Stecklingen gezogen wurden.**

Bevor wir unsere stärkekranken Objecte zu weiterer experimenteller Arbeit verwenden, soll noch ein zweites Verfahren beschrieben werden, sich dieselben zu verschaffen.

Dieses Verfahren besteht in einem sehr einfachen Kunstgriff. Man zieht die Pflanzen aus Stecklingen und gestaltet die letzteren von vornherein so, dass sie im Boden keine Knospen führen und daher keine Knollen bilden können. Dies lässt sich in leichter Weise dadurch erreichen, dass man Zweige mit langen Internodien auswählt und die Schnitte, welche die Basis bestimmen, nicht unter, sondern unmittelbar über den Knoten führt. Nur die langen basalen Internodien werden nun in Erde gesteckt. Dicht über der Schnittfläche entstehen die Wurzeln, aber, da das Internodium zur Bildung von Adventiv-Sprossen nicht fähig ist, keine Knollen. Diese müssen daher, wenn überhaupt, dann an den oberirdischen Theilen gebildet werden.

Derartige Versuche wurden in den letzten Jahren wiederholt und mit Zweigen verschiedener Varietäten angestellt. Die Ergebnisse waren der Hauptsache nach zwar gleich, in Einzelheiten dagegen zeigten die verschiedenen Spielarten Abweichungen, von denen hier nur zwei beschrieben werden sollen.

Anfangs Mai 1884 wurden von einer späten weissen, bei Basel häufig cultivirten Varietät, deren Name mir jedoch unbekannt ist, sechs etwa gleich kräftige Stecklinge hergestellt. Drei derselben steckte ich mit den je eine oder zwei Knospen führenden basalen Theilen in Erde, während die anderen in der vorhin angedeuteten Art mit knospenloser Basis eingesetzt wurden. Alle gediehen, verzweigten sich, und wurden nach einiger Zeit in geräumige Töpfe gepflanzt. In der ganzen ersten Periode, bis etwa zur Mitte des Juli, machte sich kein irgendwie in die Augen fallender Unterschied in der Entwicklung der Pflanzen geltend, dann aber trat derselbe ein und wurde im Laufe der Zeit immer sichtbarer. Die Objecte, welche im Boden keine Knospen besaßen, blieben im Wachsthum zurück. Die Internodien wurden kurz, während die Knoten in höchst charakteristischer Weise anschwollen (Taf. IV, Fig. 1 u. 5) und dabei gelbliche Farbe annahmen. Die jüngeren Seitenzweige bildeten mit ihren Tragaxen grössere Winkel, wodurch die ganze Verzweigung ein sparriges Aussehen erhielt. Auch die Anfangs dunkelgrünen Blätter zeigten Veränderungen; sie kräuselten sich und nahmen früh gelbliche Farbe an.

Bei der mikroskopischen Untersuchung einzelner Zweigstücke fand sich, dass die Knoten in ihrem gesammten parenchymatischen Gewebe dicht mit Stärke erfüllt waren; auch in den Internodien liess sich die letztere in mehr oder minder reichlicher Menge nachweisen.

Im Laufe des Monats August begann nun die Bildung der Luftknollen. Dieselben traten an dem untersten oder auch noch dem darauffolgenden Knoten der Hauptaxe auf. Die einzelnen Knollen erreichten nur geringe Grösse, verzweigten sich aber, so dass schliesslich gedrungene Knollensysteme entstanden. (Taf. IV, Fig. 6.) Ausserdem bildeten sich noch kleine Knöllchen an höher gelegenen Orten, brachten es aber stets nur zu geringer Entwicklung. Stolonen entstanden in keinem Falle.

Von allen diesen Erscheinungen war an den drei Pflanzen, deren Basalstücke im Boden Knospen besaßen, nichts wahrzunehmen. Ihre Sprosse hatten schlanke Gestalt (Taf. IV, Fig. 4.), die Knoten waren von normaler Ausbildung, die Blätter glatt und bis zum Schluss der Vegetation von frischer, grüner Farbe.

Als bei Beendigung des Versuches die Objecte gemessen wurden, ergab sich für die drei stärkekranken Pflanzen eine Höhe von 30—33 cm., während die gesunden 60, 50 und 45 cm. massen.

An den gesunden Objecten waren im Boden, und zwar in allen drei Fällen, an den basalen Knoten, eine oder zwei stattliche Knollen von normaler Beschaffenheit, dagegen auch hier keine Stolonen erzeugt worden. Die Knollen sassen dem Knoten dicht an. Die Callusbildung an der Schnittfläche dieser Objecte war sehr gering.

Anders die drei Objecte, welchen die Knollenbildung im Boden versagt war. Sie hatten an ihren Schnittflächen grosse wulstige Callusmassen hervorgebracht, an denen aber nirgends eine Adventiv-Knospe zu finden war. (Taf. II, Fig. 8 u. 9 und Taf. III, Fig. 3 u. 4.) Meine Erwartung, diese Callus mit Stärke gefüllt zu finden, wurde durch die Untersuchung nur theilweise bestätigt; es war Stärke vorhanden, jedoch nur in mässiger Menge.

Um für die Störung, welche im Stoffwechsel der stärkekranken Objecte stattgefunden hatte, einen ungefähren Maassstab zu erhalten, wurde schliesslich noch das Gewicht der Knollen einer gesunden und

einer kranken Pflanze bestimmt. Es betrug das Gewicht der Knolle, welche die mittlere der drei gesunden Pflanzen erzeugt hatte, nach sorgfältiger Reinigung 50 Gramm, während das gesammte Knollensystem der stärksten von den kranken Objecten im frischen Zustande nur 12 Gramm, also  $4\frac{1}{6}$  mal weniger, wog. Diese Zahlen geben einen Begriff von der Grösse der Störung in der Oeconomie der kranken Pflanzen. Dem sei noch hinzugefügt, dass, während in den absterbenden Stengeltheilen der normalen Pflanzen keine Spur von Reservestoffen mehr aufzufinden war, sich in den vertrocknenden Blatttheilen und Internodien, besonders aber den Knoten der kranken Objecte in wechselnder Menge Stärke vorfand. Auch in den Nerven und selbst im Parenchym der Blätter wurde noch Stärke in Körnergestalt nachgewiesen.

Soviel über die Stecklinge der einen Varietät.

Die zweite Form, mit deren Zweigen die gleichen Versuche angestellt wurden, war unsere oft genannte Sechswochen-Kartoffel. Der wichtigste Unterschied, welcher sich bei ihr im Vergleich zur vorigen geltend macht, ist die Neigung zu rascher Knollenbildung und bei Hemmung der letzteren die entsprechend schnell eintretende Störung im Wachsthum. In Uebereinstimmung hiermit fand sich, dass die sämmtlichen Stecklinge, welche im Boden keine Knollen bilden konnten, das Wachsthum ihrer Laubaxen sehr rasch einstellten; auch erhielten die Blätter an einzelnen derselben früh gelbliche Farbe. Dagegen entwickelten einzelne Objecte die früher für die Varietät beschriebenen eigenthümlichen horizontalen Triebe mit den zickzackförmig gestalteten Internodien und den unregelmässig angeschwollenen Gliedern. Diese Bildungen erreichten hier eine besonders charakteristische Gestalt, da sie ihrer ganzen Länge nach während der Dauer der Störung entstanden. Hier verrieth sich ihre Natur deutlich: sie stellten seltsame Mittelbildungen zwischen Laubsprossen und Stolonen dar. Mit diesen theilten sie die Wachstumsrichtung, und wie diese nahmen sie hauptsächlich den Stärkestrom auf. — An ihnen und theilweise auch an höher gelegenen Orten entstanden nun die Knollen, und zwar bei der hohen Fertilität der Varietät manchmal in beträchtlicher Zahl. Eine derartige kleine, mit Luftknöllchen bedeckte Pflanze gewährte einen überraschenden Anblick. (Vergl. Fig. 1 auf Taf. III.) Trotz aller Störungen im Stoffwechsel erreichten diese Objecte bei vorsichtiger Pflege ein Alter von mehr als vier Monaten.

Die übrigen Verhältnisse waren derartig, dass unter Hinweis auf früher Gesagtes die nähere Besprechung unterlassen werden darf.

Das Verhalten der übrigen zu unserm Versuch benutzten Varietäten glich ganz oder annähernd bald der einen, bald der andern von den beschriebenen Formen. Späte Varietäten verhielten sich der ersteren, frühe der letzteren ähnlich. Eine nähere Erörterung der einzelnen Versuche erscheint jedoch nicht nothwendig.

Nur die Bemerkung mag hier noch Platz finden, dass Knight zu seinen, auf die oben angegebene Art ausgeführten Versuchen offenbar eine späte Varietät benutzt hat. Augenscheinlich traten bei ihr die inneren Störungen erst einige Zeit nach der Einleitung des Experimentes ein. Auch das übrige Verhalten seines Objectes zeigte seiner Darstellung nach grosse Aehnlichkeit mit dem der ersten unserer vorhin beschriebenen Varietäten.

Blattstecklinge. Nach Besprechung der Stengelstecklinge dürfte eine kurze Erwähnung des Verhaltens von Blättern, welche als Stecklinge benutzt wurden, nicht überflüssig sein.

Versuche mit Blattstecklingen sind schon von Knight\*) angestellt worden. Die von ihm gesteckten Blätter hielten sich unter geeigneten Bedingungen bis in den Herbst frisch, ohne jedoch Wurzeln zu erzeugen. Die Erwartung Knight's, dass sie Knollen bilden würden, ging nicht in Erfüllung, wohl aber brachten sie an der Basis kräftige Callus hervor, welche bestanden „of matter apparently similar to that which composes the tuberous roots of the plant.“

Meine eigenen Versuche hatten der Hauptsache nach den gleichen Erfolg wie die von Knight ausgeführten. Von den Pflanzen verschiedener Varietäten wurden Blätter getrennt und als Stecklinge unter Bedingungen gehalten, die jedem mit der gärtnerischen Praxis einigermaassen Vertrauten bekannt sind. Während einige der Objecte zur Bewurzelung nicht zu veranlassen waren, erzeugten andere reiche, ihre ganzen Töpfe durchziehende Wurzelgeflechte. Die so ausgerüsteten Blätter hielten sich bis tief in den Winter hinein. Die Textur ihres Gewebes wurde auffallend fest und ihre Farbe ungewöhnlich dunkel. Die eigenthümlichste Erscheinung an ihnen boten jedoch die Ansatzstellen der Fiedern an der Mittelrippe dar. Es entstanden auf der Oberseite der kurzen Stielchen in deren Rinnen kleine Hügel von weisslicher Farbe (Taf. IV, Fig. 7 und Taf. V, Fig. 10), Bildungen, welche an Blättern unter normalen Verhältnissen niemals beobachtet wurden. Die nähere Untersuchung dieser Hügel lehrte, dass sie lediglich aus parenchymatischem Gewebe bestanden, welches aus den unter dem Hautgewebe gelegenen Zellschichten hervorgegangen war. Zu der schon etwas vorgerückten Zeit, als die mikroskopische Untersuchung vorgenommen wurde, fand sich in den Zellen der Hügel Stärke nur in mässiger Menge. Auf Grund ihrer weisslichen Farbe war jedoch wahrscheinlich, dass sie in früherer Periode dicht mit derselben erfüllt waren, ja dass sie als eigentliche Stärke-Reservoir angelegt wurden.

Als beim Absterben der oberirdischen Theile die Blätter aus den Töpfen genommen wurden, ergab sich, dass sie ausser dem vielverzweigten Wurzelgeflechte an der basalen Schnittfläche Callus-Wülste erzeugt hatten, deren Umfang jedoch kein beträchtlicher war. (Taf. III, Fig. 2, in welcher die Wurzeln nur angedeutet wurden.) Die Zellen des Callus führten Stärke, aber nicht in der erwarteten Menge, und ebenso liess sich in dem vertrocknenden Blattgewebe ein nur geringer Stärkegehalt nachweisen.

Etwas abweichend gestaltet waren diejenigen Blätter, welche keine Wurzeln erzeugt hatten. Ihr Callus war meist beträchtlich stärker entwickelt, als der der bewurzelten Objecte; doch entsprach auch der in diesen grösseren Wülsten gefundene Stärkegehalt nicht dem erwarteten.

Das ganze Verhalten der bewurzelten Blätter lehrt, dass die in ihnen erzeugten plastischen Substanzen in erster Linie zur Bildung der Wurzeln dienen, der Ueberschuss dagegen theils an den oben erwähnten besonderen, theils an beliebigen Orten abgelagert wird. Da aber die Menge der beobachteten Reservestoffe keineswegs derjenigen entspricht, welche man nach Analogie sonstiger Erfahrungen voraussetzen dürfte, so muss einstweilen dahingestellt bleiben, wie der Stoffwechsel in den Blattstecklingen sich gestaltet.

\*) Knight, T. A. On the action of detached leaves of plants. Transact. of the Royal Soc. June 1816. — Selection of K.'s Papers p. 169.

### Noch einmal der Einfluss des Lichtes.

Welche Bedeutung dem Licht für die Knollenbildung zukommt, ist zwar oben schon in ausreichender Weise dargethan worden. Wenn wir auf diesen Gegenstand noch einmal zurückkommen, so geschieht dies darum, weil die stärkekranken Pflanzen, deren Herstellung inzwischen gezeigt wurde, wahrhaft mustergültige Objecte für die Lösung der bezüglichen und verwandter Fragen darstellen.

Als ich meine Untersuchungen vor mehreren Jahren begann, ging ich von der Vorstellung aus, es sei die Knollenbildung an den oberirdischen Theilen der Pflanze verhältnissmässig leicht hervorzurufen, und stellte unter dieser Voraussetzung eine Reihe von Versuchen an. An kräftigen, mit mehreren Laubaxen versehenen, in grossen Töpfen gezogenen Pflanzen wurden die Sprosse in verschiedener Höhe über der Erde mit etwa 12 cm. hohen Töpfen umgeben, die in geeigneter Art an Stativen befestigt waren. Die Töpfe wurden, um die Wirkung des Contactes mit verschiedenen Körpern zu prüfen, theils mit feuchter Erde, theils mit getrocknetem Sande, theils mit trockenem Torfinoos gefüllt, daneben wurden andere Triebe einfach durch schwarze Recipienten geleitet. Mit Ausnahme eines einzigen trat in keinem dieser Versuche die erwartete Knollen- und ebensowenig Stolonen- und Wurzelbildung ein. Die Ausnahme bestand darin, dass im Bereich des einen mit feuchter Erde gefüllten, 30 cm. über dem Boden befindlichen Topfes ein 14 cm. langer Ausläufer und neben demselben drei vielverzweigte Wurzeln gebildet waren. Der Ausläufer besass zwei kurze seitliche Sprossungen, von denen die eine an ihrem Scheitel sich zu einem kleinen Knöllchen von 8 mm. Durchm. verdickt hatte. Im Bereich des unteren grossen Topfes dagegen waren an den normalen Orten reichlich Knollen entstanden.

Anders gestaltete sich die Sache, als es gelungen war, die stärkekranken Pflanzen in leichter und sicherer Art herzustellen; sie erst machten es möglich, den Versuchen eine schlagende Gestalt zu geben und damit eine weitere Fragestellung zu eröffnen.

Die Orte, an welchen die Knollen entstehen, wenn die Objecte völlig dem Tageslichte ausgesetzt sind, wurden oben angegeben. Es entstand nun zunächst die Frage, ob es möglich sei, durch locale Verdunkelung den Ort der Knollenbildung zu verändern. Um diese Frage zu beantworten, wurde eine kranke Pflanze gewählt, welche ausser der Hauptaxe zwei über den Topfrand hinausragende horizontale Seitensprosse besass, und an der eben die ersten Luftknollen entstanden waren. Das apicale Ende des einen Seitentriebes wurde nun in einen kleinen, schwarzen, zweckentsprechend hergestellten Recipienten geleitet, welcher bei 15 cm. Höhe eine Breite von 11 cm. besass. Derselbe war aus Pappe\*) gefertigt, innen und aussen mit mattschwarzem Papier überzogen, und bestand aus zwei mit den Rändern übereinander schiebbaren Hälften. Um den Verschluss möglichst dicht zu machen, war der eine Rand aus zwei Leisten hergestellt, zwischen welche der einfache andere eingeschoben wurde. Während die Pflanze am Tage dem directen Sonnenlicht ausgesetzt war, wurde der Recipient mit einer mehrfachen Lage weisser Leinwand bedeckt, und in ähnlicher Weise auch der Topf vor zu hoher Erwärmung geschützt.

Bei der Einleitung des Versuches wurden am verdunkelten Theile des Zweiges die Blätter belassen, später dagegen, als sie gelb wurden, entfernt.

Schon nach Verlauf einer Woche wurden in den Blattachseln des verdunkelten Zweigtheiles kleine weisse Knöllchen sichtbar, die sich rasch vergrösserten und normale Knollengestalt erhielten. In sie

\*) In anderen Fällen wurden ähnlich gestaltete Zink-Recipienten angewandt.

wanderte fortan die gesammte, in den Laubtheilen erzeugte Stärke, während die vorhandenen Luftknollen ihr Wachstum rasch einstellten.



Fig. 3

Sobald der günstige Verlauf dieses Versuches festgestellt war, wurde gleich noch ein weiteres Experiment eingeleitet. In dem eben beschriebenen Falle fand die Bewegung der Assimilations-Producte in natürlicher Richtung, von oben nach unten, statt; jetzt wurde versucht, den Strom umzukehren. Es wurde die Spitze der Hauptaxe selbst in einen Recipienten geleitet, die übrigen Theile der Pflanze aber der vollen Beleuchtung ausgesetzt (Fig. 3). Auch an diesem Object hatte die Knollenbildung an den basalen Theilen schon begonnen.

Zu meiner Ueberraschung entstanden auch bei dieser Anordnung des Versuches an dem verdunkelten Stengeltheile Knollen, und zwar gingen die grössten aus der tiefstgelegenen, eine kleinere aus der nächsthöheren Knospe hervor. Auch jetzt blieben die vorhandenen kleinen, dem Licht ausgesetzten Knollen bald im Wachstum stehen, während die im Dunkel gebildeten sich rasch vergrösserten, und nach und nach alle Nahrung an sich rafften. Nach etwa vierwöchentlicher Dauer des Versuches hatten die letzteren ein Gewicht von über 20 Grämm erreicht.

In diesem Versuch gelang es also, die natürlichen Verhältnisse umzukehren und den Strom der Assimilate in der der normalen entgegengesetzten Richtung, von unten nach oben, zu leiten. Damit war das hier gesteckte Ziel erreicht.

Die Wiederholung des Experimentes lieferte das gleiche Ergebniss; über dieses wie über andere ähnliche Versuche braucht nach dem Mitgetheilten nicht näher berichtet zu werden.

### Wie wirkt das Licht auf die Knollenbildung?

Unsere zuletzt ausgeführten Versuche drängen mit Nothwendigkeit zu der Frage nach der Natur der Lichtwirkung auf die hier behandelten Processe.

Die nähere Erwägung lässt auf verschiedene Möglichkeiten schliessen, von denen hier nur drei hervorgehoben werden sollen. Erstens: Es kann das Licht lediglich auf die Anlagen und das Wachstum des Organes hemmend wirken, während es für die Ablagerung der Stärke gleichgültig ist, ob sie im Hellen oder Dunkeln stattfindet. Zweitens: Es kann sich umgekehrt der hemmende Einfluss des Lichtes

ausschliesslich auf die Ablagerung der Stärke erstrecken, das Wachstum der Knollen dagegen nicht berühren. Endlich Drittens: Es kann das Licht auf die beiden Prozesse hemmend einwirken, sei es in gleichem, sei es in ungleichem Grade.

A priori spricht Vieles für die erste Annahme, vor Allem der Umstand, dass das Licht auf die Anlage von Wurzeln einen hemmenden Einfluss ausübt. Erwägt man aber, dass bei der Kartoffelpflanze zwischen Chlorophyllkörpern und Stärkebildnern eine strenge Arbeitstheilung stattfindet, dass die Thätigkeit der ersteren an das Licht, die der letzteren lediglich an das Dunkel gebunden ist, so wird, wenn auch nicht die zweite, so doch die dritte der oben gemachten Annahmen nahe gelegt. Der Umstand, dass im Stengel unserer kranken Pflanzen vor der Knollenbildung eine reiche Stärkeablagerung stattfindet, liesse sich zwar gegen dieselbe anführen; allein es ist zu bedenken, dass wir über die inneren Vorgänge bei jener pathologischen Stärkebildung völlig im Unklaren sind. Möglicher Weise geht die letztere nur mit Ueberwindung grosser Schwierigkeiten vor sich.

Die bis jetzt vorliegenden Untersuchungen über die Functionen der Stärke als Reservestoff ablagernden Chlorophyllkörper geben bezüglich der berührten Frage keinen genügenden Aufschluss. Dehnecke\*) nimmt an, es gehe diesen Bildungen die Fähigkeit zu assimiliren ab, eine Ansicht, die auch von Sachs\*\*) getheilt wird. Die Stützen, welche für diese Annahmen beigebracht sind, erscheinen mir jedoch nicht stichhaltig, und nach den sämmtlichen vorliegenden Thatsachen glaube ich die Ansicht Schimper's\*\*\*), nach der die fraglichen Körper im Licht auch assimiliren, für die richtige halten zu müssen. Jeder Plasmakörper, der das grüne Pigment erzeugt, wird auch assimiliren können. — Gehen wir aber von dieser Vorstellung aus, dann ergiebt sich für unsere Bildungen eine zweifache Thätigkeit: sie werden am Tage vorwiegend assimiliren, Nachts dagegen die ihnen von aussen zugeführte Glycose zu Stärke condensiren. Am Tage wird vorwiegend Kohlensäure aufgenommen, Nachts dagegen nur ausgeschieden werden.

Ein derartiger Wechsel zwischen täglicher und nächtlicher Arbeit der grünen Stärkebildner dürfte bei einer Pflanze, welche nur mässige Stärkemengen aufspeichert, durchaus zweckentsprechend sein. Anders aber, wenn die Pflanze in ihren Blättern grosse Stärkemassen erzeugt: dann sind fort-dauernd thätige Condensations-Apparate erforderlich, und diese werden nun im Dunkel des Bodens erzeugt, so bei unseren Knollengewächsen, so bei der Kartoffel. Werden an ihnen durch gewaltsamen Eingriff die Knollen dem Licht ausgesetzt, dann tritt eine Störung ein. Die jetzt von den ergrünenden Leukoplasten ausgeführte Assimilations-Arbeit kommt von ihrer eigentlichen Leistung, der Condensations-Arbeit, in Abzug, und diese theilweise Aufhebung der Arbeitstheilung macht sich als eine Störung im Haushalt der Pflanze geltend.

Mit diesen Andeutungen, die sich leicht weiter fortspinnen liessen, wollen wir uns hier begnügen.

Die eben angestellten Erwägungen weisen nun auf die Form hin, welche dem Experiment für die Entscheidung der oben aufgeworfenen Fragen zu geben war. Bestand die hemmende Wirkung des

\*) Dehnecke, C. Ueber nicht assimilirende Chlorophyllkörper. Barmen. Inaug.-Dissert. 1880. S. 7 ff.

\*\*) Sachs, J. Vorlesungen über Pflanzen-Physiologie. Leipzig 1882. S. 380.

\*\*\*) Schimper, A. F. W. Ueber die Entwicklung der Chlorophyllkörner und Farbkörper. Botanische Zeitung. 1883. S. 124.

Lichtes auf das Wachstum der Knollen theilweise darin, dass es Assimilation in ihnen hervorrief, die besser nicht stattfinden sollte, dann musste dieser Einfluss aufgehoben werden, wenn man die knollenbildenden Organe zwar dem Lichte aussetzte, sie aber an der Aufnahme von Kohlensäure verhinderte. Zu einem derartigen Versuch bieten unsere kranken Pflanzen die geeigneten Objecte, da sich an ihnen die Knollenbildung an genau zu bestimmenden Orten hervorrufen lässt.

Die Ausführung des Versuches geschah in der durch Figur 4 veranschaulichten Weise. Es wurde eine kräftige Pflanze mit einer Sprossvertheilung gewählt, die etwa der in Fig. 1 S. 13 dargestellten glich, und bei welcher die Trennung von der Mutterknolle zwölf Tage vorher stattgefunden hatte. Durch Entfernung aller tiefer stehenden wurde ein 27 cm. langer Laubspross zur Knollenbildung bestimmt, seiner Blätter bis auf kurze basale Stücke der Stiele beraubt, und dann durch den Hals einer an einem Stativ

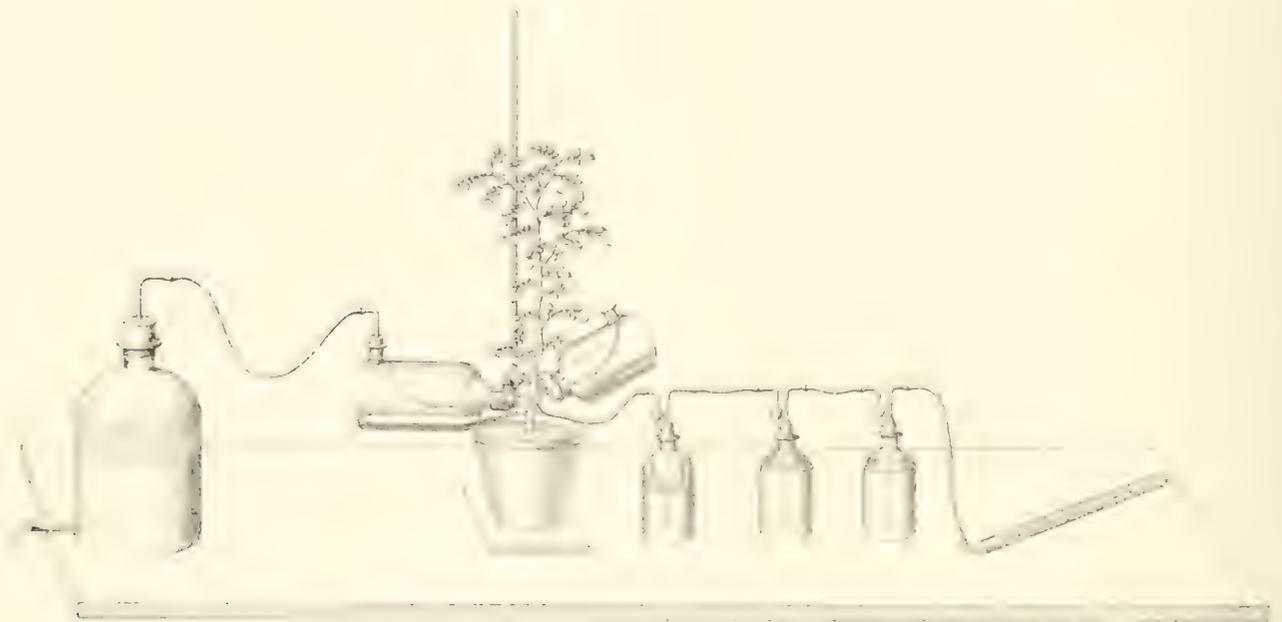


FIG. 4.

in horizontaler Lage befestigten tubulirten 2-Literflasche geleitet. Um den Zweig wurde ein halbirtter und mit einem der Zweigdicke entsprechenden Ausschnitt versehener Kork geschoben und beide mit Paraffin in den Hals der Flasche luftdicht eingeschmolzen. Eine zweite Durchbohrung des Korkes war für das Glasrohr bestimmt, welches der Flasche die Luft zuführen sollte, während der am andern Ende der Flasche befindliche, nach oben gerichtete Tubulus in geeigneter Art mit einem Liebig'schen Aspirator in Verbindung gebracht war. Um die dem Zweige zugeleitete Luft ihrer Kohlensäure möglichst zu berauben, wurde sie zunächst durch ein weites Glasrohr geführt, welches mit von Kalilösung

durchtränkten Bimsteinstücken gefüllt war. Aus diesem Rohre trat die Luft nach einander in zwei mit concentrirter Kalilösung versehene Waschflaschen und aus diesen in eine dritte der Controle halber mit klarer Barytlösung gefüllte Flasche, um nun erst zu dem Versuchszweige zu gelangen. Damit endlich auch die von dem letzteren bei der Athmung abgegebene Kohlensäure möglichst vollständig absorbiert würde, wurde der Boden der Flasche mit einer Schicht concentrirter Kalilauge versehen.

Als Control-Object wurde der nächste 12 mm. höher entspringende, etwa 20 cm. lange Zweig gewählt, ebenfalls seiner Blätter beraubt und nun in eine gleiche Flasche geleitet, deren Hals und Tubulus aber offen blieben.

Die ganze Vorrichtung stand auf einem festen Tragbrett, mit welchem sie täglich in's Freie gebracht wurde. Fiel das directe Sonnenlicht ein, so wurden selbstverständlich die sämmtlichen Gefässe und ebenso der Topf durch übergehängte Tücher vor Erhitzung geschützt.

So die Anordnung des Versuches. Es ist klar, dass derselbe den an ihm gestellten Anforderungen nicht vollständig entspricht. Der zum Experiment benutzte Spross athmet, und die dabei erzeugte Kohlensäure wird nur theilweise ausgeschieden und fortgerissen oder absorbiert werden. Ein Rest bleibt im Gewebe und kann und wird assimiliert werden. Doch leuchtet ohne Weiteres ein, dass dieser Umstand das Ergebniss des Versuches nicht wesentlich trüben kann.

Noch eine weitere Fehlerquelle ist mit dem Versuch verbunden. Ausser der Kohlensäure wird der Luft, welche den Zweig umgiebt, auch aller Wasserdampf entzogen und wir wissen aus früheren Versuchen, dass dieser Umstand auf das Wachsthum der Knollen hemmend wirkt. Allein auch er kann die Reinheit des Resultates unseres Experimentes nur theilweise beeinträchtigen.

Bald nach Einleitung dieses ersten wurde der Versuch mit einem kleinen Unterschiede noch einmal angestellt. Der letztere betraf lediglich die Anordnung der Versuchszweige und bestand darin, dass der unterste der Sprosse zum Control-Object bestimmt und erst der nächsthöhere von der kohlensäurefreien Atmosphäre umgeben wurde. Der dritte auf die vorigen folgende Trieb wurde an dieser Pflanze ebenfalls zur Controle benutzt, indem ihm seine sämmtlichen Blätter genommen und er an seiner Basis auf kurzer Strecke von einer Paraffinschicht überzogen, übrigens aber der freien Luft ausgesetzt wurde. So unwahrscheinlich es auch war, dass die entsprechende Behandlung der Versuchszweige einen Einfluss auf die Knollenbildung derselben hatte, schien es doch nicht überflüssig, diesen Control-Versuch auszuführen.

Die Dauer jedes Versuches betrug fünf Wochen, von Mitte Juni bis gegen Ende Juli. Während dieser Zeit waren die Aspiratoren täglich Morgens und Abends mehrere Stunden, oft auch den ganzen Tag thätig, so dass für ausreichenden Luftwechsel gesorgt war. Ebenso wurde die Luft in den Flaschen der Control-Versuche regelmässig erneuert. An den Pflanzen traten in Folge der Operationen die bekannten Störungen ein; von diesen abgesehen hielten sie sich jedoch bis zum Schluss der Versuche verhältnissmässig frisch.

Aus dem gesammten Verhalten der Versuchspflanzen ging hervor, dass das Licht in erster Linie auf die Bildung und das Wachsthum der Knollen einwirkt, dass es die Theilung und das Wachsthum seiner Elemente hemmt. Ob es daneben auch die Stärkeablagerung hindernd beeinflusst, wurde wahrscheinlich gemacht, aber nicht erwiesen.

Aus dem Verhalten der einzelnen Zweige sollen hier nur einige Punkte hervorgehoben werden. Die erste Erscheinung, durch welche die in den kohlenstofffreien Flaschen befindlichen Zweige auffielen, bestand darin, dass die kurzen Basalstücke der Stiele durch Korkschichten von dem Gewebe des Stengels geschieden wurden und vertrockneten. An den Control-Zweigen wurden diese Stücke dagegen nicht oder erst sehr spät abgeworfen. Sodann erfolgte an jenen Zweigen rasch eine auffallende Anschwellung der Knoten, die an den Control-Objecten später und in schwächerem Grade eintrat. Ich glaube diese Erscheinung nach Analogie der sonstigen Erfahrungen mit einer schnellen und reichlichen Stärkeablagerung in Zusammenhang bringen zu müssen, habe aber, da ich die Versuche nicht unterbrechen mochte, keinen Beweis für die Richtigkeit dieser Annahme. Im weiteren Verlaufe der Versuche traten an beiden Zweigen Stolonen auf, und zwar am einen in seinem basalen und mittleren, am anderen in dessen mittleren und apicalen Theile. Diese Stolonen blieben meist kurz, erreichten jedoch in einzelnen Fällen 1—2 und in einem Falle sogar 5 cm. Länge. Sie hatten grüne Farbe, höchst geringe Blattbildung und richteten sich abwärts. Später schollen diese Sprosse in ihrem basalen Theile zu kleinen grünen Knollen an.

Von den beiden Control-Zweigen in den Flaschen mit gewöhnlicher Luft zeigte der eine anfangs auch nur geringe Entwicklung. An seinem basalen Theile entstanden kurze Stolonen, welche von den der vorigen darin abwichen, dass sie an ihrem Scheitel grössere Laubblätter bildeten. Später gingen auch diese Stolonen an ihren Basen in Knollenbildung über, während die Knospen der Mitte und der Spitze des Zweiges kurze, reich mit kleinen Laubblättern besetzte Sprosse erzeugten, deren Axen gegen Ende des Versuches sich ebenfalls knollig verdickten. — Etwas abweichend verhielt sich der andere Zweig. Seine sämtlichen Knospen zeichneten sich gleich zu Anfang durch eine reiche Bildung von kleinen dunkelgrünen Laubblättern aus, ihre Axen dagegen blieben kurz und schollen erst später zu kleinen Knollen an. Nur ganz unten an seiner Basis entstand ein kleiner Ausläufer, der sich wie die vorhin beschriebenen verhielt.

Der dritte oben erwähnte Control-Zweig zeigte keine nennenswerthen Abweichungen von den beiden anderen.

Am Schluss der Versuche ergab der Vergleich, dass die Knollenbildung an allen Zweigen ungefähr gleich war. Ein Unterschied aber fand sich in Bezug auf Stolonen- und Laubblätterzeugung; die erstere überwog in der kohlenstofffreien Atmosphäre, während die letztere darin fast gänzlich unterblieben war. — Die mikroskopische Untersuchung lehrte, dass alle Zweige trotz der Knollenbildung reichlich Stärke führten; besonders reich daran waren die basalen, etwas minder die mittleren und arm oder selbst stärkefrei die apicalen Theile. Eine Ausnahme bildete nur der eine Zweig in der kohlenstofffreien Luft, derselbe, welcher die Knollen und Stolonen auch in seinem apicalen Theile führte; dieser war auch im letzteren reich an Stärke. Hier wie sonst waren die Knoten stets besonders bevorzugt.

Soweit der Verlauf dieser Versuche, welcher zu den oben angegebenen Schlüssen führte. Ein bestimmter Beweis dafür, dass das Licht auf den Process der Stärkeablagerung in dem früher entwickelten Sinne hemmend einwirkt, konnte nicht erbracht werden. Doch sprechen die gesammten Verhältnisse mehr für, als gegen diese Annahme.

Ob die Thatsache, dass in der kohlenstofffreien Luft das Wachstum der Laubblätter unterbleibt, auf den Mangel an Kohlenstoff oder auf zu starke Verdunstung zurückzuführen ist, bleibt einstweilen dahingestellt. Ebenso die wichtige Frage, ob die Knospen der Zweige unserer Pflanzen durch Entfernung der Kohlenstoff zur Bildung von Stolonen veranlasst werden, wie es nach unseren Beobachtungen der Fall sein könnte. Es wäre wohl denkbar, dass dieselben Bedingungen, welche die Bildung von Laubsprossen hemmen, die der Stolonen befördern. Weitere Versuche zur Entscheidung dieser Fragen behalte ich mir vor.

Nachdem durch unsere Versuche der Nachweis geliefert worden, dass die hemmende Wirkung des Lichtes sich hauptsächlich auf den Wachstumsprozess der Knollen erstreckt, entsteht die weitere Frage nach dem Wie? dieser Wirkung. Hier aber lässt uns die Untersuchung einstweilen im Stich. Der hemmende Einfluss des Lichtes auf die Knollenbildung gehört in eine Kategorie mit der gleichen Wirkung auf die Anlage von Wurzeln und eine ganze Reihe anderer bekannter Erscheinungen. Bei allen diesen sind wahrscheinlich die inneren Vorgänge, welche das Licht auslöst, im Wesentlichen die gleichen, und die Forschung nach diesen tieferen Beziehungen wird jene ganze Klasse von Thatsachen in's Auge zu fassen haben.

Hier nur noch eine beiläufige Bemerkung. Die hemmende Wirkung des Lichtes auf das Wachstum der Knolle äussert sich hauptsächlich auf die Theilungen in der Cambiumschicht. Die letztere ist bei unserer Sechswochen-Kartoffel in einer gewöhnlichen Knolle mittlerer Grösse 5—6 mm. unter der Peripherie gelegen. Eine mit den nöthigen Vorsichtsmassregeln angestellte diaphanoskopische Untersuchung lehrte nun, dass eine 6 mm. dicke Schicht des äusseren Gewebes der Knolle, die Korkschicht inbegriffen, noch reichlich Licht von gelblich grüner Farbe durchlässt. Durch eine Schicht von 13 mm. Dicke drang noch ein mattes Licht von gleicher Farbe; eine Schicht von 17 mm. gab nur noch einen schwachen Schimmer und bei einer 20 mm. dicken Schicht war, auch wenn dieselbe keinen Kork führte, kein durchgehendes Licht mehr zu gewahren. Nach Sachs<sup>\*)</sup> soll dagegen eine Knolle von 3,7 cm. Durchmesser sammt doppelter Schale noch roth durchscheinen.

Die eben angeführten Thatsachen lassen den Einfluss des Lichtes auf das Wachstum auch des tiefer gelegenen Knollengewebes begreifen. An den kleinen Luftknollen werden sich die Verhältnisse noch ungünstiger gestalten. Denn wenn bei ihnen auch die Absorption in den äusseren Lagen eine grössere ist, so hat dafür die Rindenschicht eine um so geringere Dicke.

### Ueber den Einfluss der Schwerkraft.

Der Umstand, dass das Licht von entscheidender Wirkung auf die Knollenbildung ist, führte zu der Vermuthung, dass auch die Schwerkraft einen Einfluss haben könne. Die allgemeine Analogie, welche Licht und Schwerkraft in ihren Beziehungen zum Pflanzenwachstum darbieten, vor Allem aber die Erinnerung an den Einfluss der beiden Agentien auf den Ort und die Entwicklung von Wurzel- und Sprossanlagen legten jene Vermuthung sehr nahe.\*\*)

\*) Sachs, J. Handbuch der Experimental-Physiologie der Pflanzen. Leipzig, 1865. S. 8.

\*\*) Vöchting, H. Ueber Organbildung im Pflanzenreich. 1. Theil. Bonn 1878. S. 146 ff., 164 ff.

Um die Frage zu entscheiden, stellte ich schon im Sommer 1884 einen Versuch an. Kräftige Knollen wurden in normaler Art in grosse mit nahrhafter Erde gefüllte Töpfe gesetzt. Nachdem in der Erde ein reiches Wurzelsystem und über derselben lange Laubtriebe gebildet waren, wurden die letzteren an Stäben befestigt, die Töpfe mit Moos überbunden und nun in verkehrter Stellung an einem Stativ angebracht, das an mässig sonnigem Orte aufgestellt war. Die wachsenden Spitzen der Zweige, sowie die Blätter führten energische geotropische und heliotropische Bewegungen aus, liessen jedoch keinerlei abnorme Erscheinungen gewahren. Der Versuch dauerte von Mitte Juni bis Mitte September. Als um diese Zeit das Experiment beendet wurde, waren die Sprosse und theilweise auch die Blätter noch grün. An keinem der Sprosse hatte eine Knollenbildung stattgefunden, auch eine ungewöhnliche Anschwellung der Knoten war nirgends wahrzunehmen. In der Erde des Topfes dagegen fanden sich reichlich Knollen von stattlicher Entwicklung. — Als die grünen Sprosse mikroskopisch auf Stärke untersucht wurden, fand sich ein geringer Gehalt davon, welcher dem entsprechend alter, in aufrechter Stellung befindlicher Objecte glich.

Unser Versuch lehrte somit, dass unter den angegebenen Bedingungen die Schwerkraft keinen Einfluss auf die Knollenbildung ausgeübt hatte, oder dass derselbe, wenn vorhanden, durch andere Factoren überwunden worden war. Die Sache blieb fernerer Entscheidung vorbehalten.

Im Frühjahr und Sommer 1885 wurde ein neuer Versuch ausgeführt, dieses Mal aber mit stärkekranken Pflanzen. Wenn, sagte ich mir, dem Object kein dunkler Raum zur Knollenbildung geboten ist, wenn vielmehr alle Stengeltheile annähernd gleiche Beleuchtung empfangen, dann kann bei verkehrter Stellung nur ein Antagonismus zwischen Schwerkraft und innerer Ursache entstehen und der Einfluss der ersteren wird sich, wenn überhaupt vorhanden und von einiger Grösse, in sichtbarer Weise geltend machen.

Zur Ausführung des Versuchs wurden Mitte Juni zwei Objecte gewählt, die eine kräftige Entwicklung erfahren hatten und deren Sprossfolge der in Fig. 1 S. 13 dargestellten im Wesentlichen ähnlich war. Die Trennung des Vortriebes von der Mutterknolle war acht Tage vor der Einleitung des Versuches vorgenommen worden. An beiden wurden die sämtlichen Ausläufer des Vortriebes und die unteren seitlichen Laubsprosse so weit entfernt, dass jede Hauptaxe an ihrer Basis nur drei Seitensprosse führte, deren längster 15, deren kürzester 6 cm. mass. Nachdem die Hauptaxe mit ihren apicalen Verzweigungen an einem Stabe befestigt und ebenso den basalen Seitenzweigen an kleinen Stäben aufrechte Stellung gegeben war, wurden die Töpfe in verkehrter Stellung an eisernen Stativen angebracht (vgl. Fig. 5). Die gesammten Verhältnisse waren nun dergestalt, dass bei isolirter Stellung im Freien die sämtlichen Sprosse der Pflanzen annähernd gleiche Beleuchtung empfangen; nur die basalen Triebe waren zeitweise einer mässigen Beschattung ausgesetzt, die sich jedoch als einflusslos erwies.

Um die Töpfe vor einer den Wurzeln schädlichen Erwärmung zu schützen, wurden über dieselben ähnlich gestaltete, grössere Töpfe gestellt, so zwar, dass zwischen der äusseren Wand des inneren und der inneren Wand des äusseren ein beständiger Luftstrom stattfand. Unter diesen Verhältnissen fand eine nur geringe Erwärmung des inneren Topfes statt, die ausserdem noch dadurch herabgesetzt wurde, dass der letztere an seiner Oberfläche fortwährend Wasser verdunsten liess.

Die apicalen Glieder der Hauptaxe sowohl, als die basalen Seitenzweige erfuhren nach der Umkehrung nur noch geringes Wachsthum. Sie suchten sich emporzukrümmen, wurden aber durch erneute

Befestigung daran verhindert. Die Krümmungen und Torsionen der Blätter bedürfen hier keiner Besprechung.

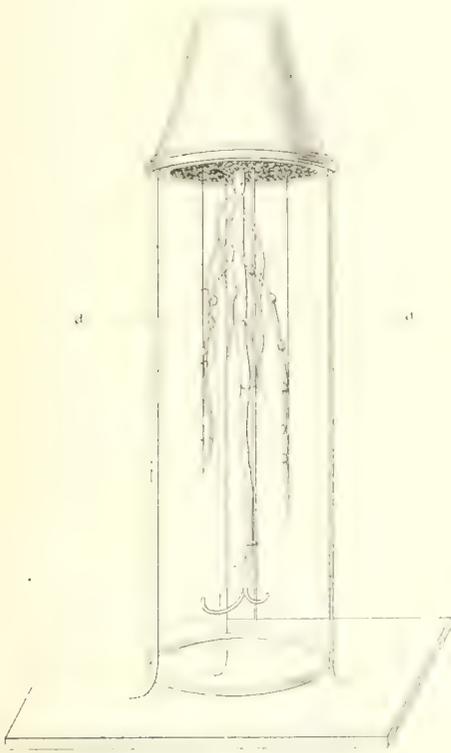


Fig. 5.

Schematische Figur, um die Anordnung des Versuchs, die Vertheilung der Sprosse und die Orte der Knollen anzudeuten.

Die wichtigsten Folgen der Umkehrung zeigten sich darin, dass unter\*) den basalen Laubtrieben aus Knospen, welche unter anderen Verhältnissen ruhen bleiben, nunmehr kräftige Sprosse hervorgingen, die in Fig. 5 mit *aa* bezeichneten. Auf diese beschränkte sich fortan fast das gesammte Wachsthum der Pflanzen. Ihr Verhalten möge für den einen Fall genauer beschrieben werden. In diesem wurden drei solcher Sprosse gebildet, von denen der obere 16, der zweite 20 und der untere 6 cm. Länge erreichte. Der letztere zeigte keine besonderen Erscheinungen, ging verhältnissmässig früh zu Grunde und kann daher ausser Acht gelassen werden. Die beiden oberen waren in Entfernungen von 7 und 8½ cm. von der Erdoberfläche im Topfe inserirt; durch lockeres Anbinden an den Stab wurden sie fortwährend in verkehrter Stellung gehalten. Sie nahmen nun nach und nach gänzlich den Charakter grüner Knollensprosse an, indem ihre Stengel und Blätter die bekannten Erscheinungen zeigten.

Im weiteren Verlaufe des Versuches traten nun an diesen Zweigen die Knollen auf, und zwar waren dieselben mit nur geringer Bevorzugung der Basis über die ganze Länge der Sprosse vertheilt. Der obere erzeugte 4 Knollen, deren Grösse von der Basis nach der Spitze hin abnahm; die basale hatte bei der Beendigung des Versuches 15, die apicale 11 mm. Durchmesser. Die letztere war nur 3 cm. von der Zweigspitze und 17 cm. von der Basis der Hauptaxe entfernt. —

An dem anderen Zweige wurden 4 entwickeltere und 3 kleine Knollen gebildet. Von den ersteren stand die eine in der Nähe der Basis und hatte 13 mm. Durchmesser, die zweite mit 15 mm. Durchmesser war 9 cm. von der Basis entfernt; die dritte hatte 10 mm. Durchmesser und stand 2½ cm. tiefer als die vorige; die vierte endlich war nur 4 cm. von der Zweigspitze entfernt und hatte ebenfalls 10 mm. Durchmesser, ihre Entfernung von der Stammbasis betrug 24 cm. Zwischen diesen vier grösseren waren die kleineren Knollen vertheilt.

Die drei Sprosse an der Basis der Axe, welche schon beim Beginn des Versuches vorhanden waren, und die bei aufrechter Stellung der Pflanze zu Knollensprossen geworden sein würden, erzeugten

\*) Das „Unter“ gilt hier in Bezug auf die jetzige Stellung der Pflanzen.

fast keine Knollen, trotzdem sie zeitweise etwas schwächer beleuchtet waren, als die übrigen Theile. Nur der untere brachte einen kleinen Knollenansatz hervor und zeigte auch sonst die äusseren Spuren der Stärkeablagerung.

Gegen Anfang August wurde der Versuch beendigt. Um diese Zeit verloren die apicalen Theile der Hauptaxe mit ihren Blättern die grüne Farbe, ihnen folgten bald die drei basalen Laubspresse. Länger frisch dagegen blieben die beiden Knollensprosse und in diese strömte nun, wie sich leicht feststellen liess, die gesammte in der Pflanze vorhandene plastische Substanz.

Die zweite der zu dem Versuch verwendeten Pflanzen verhielt sich in allen Hauptpunkten der ersten so ähnlich, dass auf eine ins Einzelne gehende Besprechung derselben verzichtet werden kann.

So wünschbar es auch erscheinen mag, dass der Versuch auf eine grössere Reihe von Objecten ausgedehnt worden wäre, die Berechtigung, aus dem Verhalten der beiden Pflanzen bestimmte Schlüsse zu ziehen, kann nicht bestritten werden. Der Verlauf des Versuches lässt keinen Zweifel darüber, dass die Schwerkraft auf den Process der Knollenbildung einen Einfluss ausübt, welcher dem Eingangs vorausgesetzten entspricht. Und zwar zeigt sich derselbe in zweierlei Weise: erstens in Bezug auf den Ort der Knollensprosse an der Hauptaxe, zweitens bezüglich des Ortes der Knollen an den Sprossen.

Was den ersteren Punkt anlangt, so ist die Verschiebung der Region der Knollensprosse nach abwärts unzweifelhaft als eine Wirkung der Schwerkraft zu betrachten. Wie früher erörtert, werden an solchen Pflanzen, wie die zu unserem Versuch benutzten, bei aufrechter Stellung und allseitiger Beleuchtung nur die untersten Triebe zu Knollensprossen; eine Verschiebung der letzteren nach oben, und obendrein eine secundäre, wurde an ihnen niemals wahrgenommen. — Aber auch die Vertheilung der Knollen an ihren Muttersprossen deutet auf den Einfluss der Schwerkraft hin. An den Zweigen der Pflanzen mit aufrechter Stellung ist die Knollenbildung auf die basalen und mittleren Theile beschränkt; nur selten kommen Ausnahmen von dieser Regel vor. Die ziemlich gleichmässige Vertheilung der Knollen an den verkehrten Zweigen, ihr Vorrücken bis in die Nähe der Spitzen spricht dafür, dass die Schwerkraft auch auf die Bestimmung des Ortes der Knollen einwirke.

Alles zusammen genommen ergibt sich sonach, dass die Schwerkraft den Knollenbildungs-Process in einer Weise beeinflusst, welche mit den sonst bezüglich der Wirkung dieser Kraft gemachten Erfahrungen im Einklang steht.

### **Ueber das Wachstum der Kartoffelpflanze in völliger Dunkelheit.**

Zu den eigenthümlichsten und in mancher Beziehung räthselhaftesten Erscheinungen gehören diejenigen, welche die Kartoffelpflanze beim Wachstum im dunkeln Raume darbietet. Dass die Knollen im Dunkeln bei ausreichender Wasserzufuhr lange vergeilte Triebe mit unentwickelten Blättern bilden, ist eine allbekannte Thatsache. Bekannt ist ferner der Umstand, dass an diesen Trieben häufig kleine Knollen entstehen.\*)

---

\*) Vergl. J. Hanstein. Sitzungsberichte der Niederrhein. Gesellschaft in Bonn vom 13. Febr. 1871. Sep.-Abdr.

Ueber einige Versuche bezüglich unseres Gegenstandes berichtet de Vries.\*. Er liess Knollen verschiedener Varietäten zu verschiedenen Jahreszeiten im Dunkeln keimen und sich entwickeln. Es entstanden die vergeilten Sprosse und in deren Blattachsen bald nur Knospen oder kleine Stolonen, bald kleine, meist ungestielte Knollen. — In einem Versuch erzeugte jede Knolle drei bis fünf neue Knollen von je 2—3 cm. Länge und daneben an den oberirdischen Theilen kleine Achselknöllchen.

Die fraglichen Erscheinungen, welche die Kartoffel unter den abnormen Verhältnissen darbietet, haben mein Interesse seit langer Zeit in besonderem Grade in Anspruch genommen, und ich habe alljährlich im Frühjahr, Sommer und Herbst mancherlei Versuche angestellt, um in die räthselhaften Vorgänge einen näheren Einblick zu gewinnen. Dies ist mir jedoch nur theilweise gelungen. — Die Ueberzeugung aber hat sich mir ergeben, dass die im Dunkeln gezogenen Pflanzen von den unter normalen Bedingungen erzeugten in wesentlichen Punkten abweichen, dass ihre ganze innere Natur erschüttert ist und dass daher Schlüsse von dem Verhalten der einen auf das der anderen nur in sehr bedingter Weise zulässig sind.

Von den zahlreichen Versuchen, welche ausgeführt wurden, sollen hier nur wenige besprochen werden.

Zunächst einige Angaben über die Wurzelbildung der Pflanzen, wenn sie in feuchter oder trockener Luft verweilen.

Kräftige Knollen einer späten weissen Varietät wurden in Töpfe gesetzt, mit Erde ganz bedeckt und nun unter grossen schwarzen Recipienten der Entwicklung überlassen. Die Recipienten waren im einen Falle aus starker Pappe, im anderen aus Zink hergestellt; im ersteren diffundirte der von der feuchten Erde im Topfe abgegebene Wasserdampf leicht, im letzteren sehr schwer in die umgebende Atmosphäre. Der Raum im einen Recipienten war daher verhältnissmässig trocken, der im anderen dagegen feucht.

In beiden Fällen bildeten die Sprosse in der Erde ein reiches Wurzelgeflecht und wurden zu senkrecht emporwachsenden kräftigen Trieben. Während es unter den Papprecipienten mit der Wurzelbildung in der feuchten Erde sein Bewenden hatte, entstanden an den Sprossen unter dem Zinkgefäss überaus reichlich Wurzeln, welche in die feuchte Luft hineinwuchsen. Dieselben entsprangen stets in der Nähe der Knospen, hauptsächlich neben und unter ihnen und nahmen an Zahl und Länge von unten nach oben allmähig ab. Die höchsten standen 50—60 cm. über der Erde.

Die eben angegebenen Thatsachen lehren, dass der im Dunkeln sich entwickelnde Stengel grosse Neigung besitzt, Wurzeln zu bilden, dass zu der Erzeugung derselben jedoch ein feuchtes Medium erforderlich ist. An den Sprossen im Papprecipienten sind die Anlagen zu Wurzeln ebenfalls vorhanden, gelangen jedoch nicht zur Ausbildung. Wichtig ist die Thatsache, dass die Wurzelbildung von der Basis nach dem Scheitel allmähig abnimmt, dass somit die im Dunkel erzeugten Sprosse in Bezug auf Wurzel- und, was kaum besonders erwähnt zu werden braucht, Sprossbildung verticibasal sind.

Der vorhin beschriebene Versuch, wenn mit anderen Varietäten ausgeführt, lieferte bald das gleiche Ergebniss, bald waren die Wurzeln mehr auf die basalen Theile des Stengels beschränkt.

\*) de Vries, H. Landwirthschaftl. Jahrbücher. Bd. 7. S. 650.

Um nun zur Knollenbildung an den im Dunkeln erwachsenen Sprossen überzugehen, soll zunächst das Verhalten unserer Sechswochen-Kartoffel erörtert werden.

Setzt man mit Vortrieben ausgestattete Knollen so tief in Erde, dass auch die ersteren völlig bedeckt sind und bringt die Töpfe in einen dunklen Raum, so beobachtet man Folgendes. Am Scheitel des Vortriebes entstehen einer oder mehrere vergeilende Laubsprosse, während an einem oder auch mehreren der Ausläufer Knollenbildung stattfindet. Ausserdem treten vereinzelt kleine Knollen in den Blattachseln der Laubsprosse und zwar in wechselnder Höhe auf, doch kann die Bildung derselben auch völlig unterbleiben. — Dies die allgemeine Regel für das Verhalten der in der vorhin angegebenen Art eingepflanzten Knollen; auf die Beschreibung der Ausnahmen darf verzichtet werden. Bemerket sei nur, dass das Wachstum der Laubtriebe in gewissem Grade von der Entwicklung der Knollen im Boden abhängig ist; werden die letzteren früh angelegt und erfahren sie rasches Wachstum, dann erreichen die Laubsprosse nur geringen Umfang.

Anders gestalten sich die Verhältnisse, wenn man die Knollen so einsetzt, dass der Vortrieb sich völlig über der Erde befindet, von seiner Basis aus aber Wurzeln in die letztere hinabsenden kann. In diesem Falle entstehen, wenn man die Töpfe in einen trockenen Raum stellt, zwar auch öfters Knollen an den Stolonen des Vortriebes, allein im Ganzen ist jetzt das Wachstum der Laubsprosse stärker als im vorigen Versuch, und es bilden sich nun viel leichter Knollen an den letzteren. Ausnahmsweise kann es jedoch auch unter diesen Bedingungen vorkommen, dass fast die gesammte Substanz der Mutterknollen in die Tochterknollen am Vortrieb hinüberströmt und die Laubtriebe keine oder nur geringe Entwicklung erfahren.

Aus der eben beschriebenen Thatsache folgt, dass man, um an den Stengeln eine reichlichere Knollenbildung hervorzurufen, genöthigt ist, die Entstehung derselben am Vortrieb zu verhindern. Geschieht dies, dann treten die Knollen allerdings nur noch in der Laubregion auf, allein Zahl und Grösse derselben sind auch jetzt ungemein verschieden. Während die einen Objecte fast ihr gesamtes Wachstum auf die Bildung vergeilender Laubsprosse beschränken, erzeugen andere mehr oder minder zahlreiche kleine Knollen, die zuweilen die höchst gelegenen Orte einnehmen. — Auch aus diesem verschiedenen Verhalten der Individuen einer und derselben Varietät ersieht man, in welchem Grade der Organismus durch die abnormen Bedingungen verändert worden ist.

Neben der Sechswochen-Kartoffel wurden noch andere Varietäten, vor Allem die schon früher erwähnte weisse späte und eine rothe späte dem Wachstum im Dunkeln überlassen. Die Knollen besaßen in diesen Fällen keine Vortriebe, wurden völlig mit Erde bedeckt und lieferten in der Regel mehrere Triebe. Auch jetzt zeigten die Individuen der gleichen Varietät ein sehr wechselndes Verhalten. Im einen Falle entstanden an den Basaltheilen der Sprosse im Boden kräftige Knollen von rascher Entwicklung; dann war das Wachstum der Laubtriebe schwach und die Zahl und Grösse der an ihnen gebildeten Knollen gering. Andere Pflanzen erzeugten im Boden keine Knollen, dafür aber kräftige und oft viel verzweigte Laubsprosse und an diesen mehr oder minder zahlreiche Knollen, die manchmal stattlichen Umfang erreichten. Die letzteren gingen entweder aus den Blattachseln der Hauptaxe oder, was häufiger, aus den der kleineren Seitenzweige hervor; sie waren bald gestielt, bald sitzend. Höchst eigenthümlich waren gewisse Vorkommnisse. An Pflanzen, die unter 70 cm. hohen Papprecipienten gezogen waren, hatten die Sprosse, welche unter die obere Wand des Recipienten stiessen, sich umgebogen und später zarten, langen, theilweise

schlaff herabhängenden Trieben den Ursprung gegeben. An den Spitzen der letzteren entstanden nun weiterhin Knollen, welche sich verhältnissmässig kräftig entwickelten. Eine solche Pflanze mit den gleichsam an Fäden aufgehängten Knollen bot einen höchst auffallenden Anblick dar. \*)

Was die Gestalt der Knollen anlangt, so war dieselbe bald normal, der Varietät entsprechend, bald dagegen in geringerem oder höherem Grade abnorm. Alle entwickelteren Knollen, gleichviel ob normal gestaltet oder nicht, waren, wie die mikroskopische Untersuchung ergab, meist dicht mit Stärke erfüllt. Die grösseren schrumpften selbst bei langem Liegen nur wenig ein und überdauerten den Winter.

An diesem Orte ist eine Thatsache zu erörtern, die ich erst im Herbst 1885 beobachtet habe. An den vergeilten Trieben von erst im September gepflanzten Knollen der späten weissen Varietät hatten von den zahlreich erzeugten Luftknöllchen die kleinsten ein eigenthümlich durchsichtiges, glasartiges Aussehen, während die entwickelteren normale weisse Farbe besaßen. Bei der Untersuchung der ersteren fand sich, dass in Knöllchen, welche einen Durchmesser von 5 und selbst noch mehr mm. erreicht hatten, noch keine Spur von Stärke abgelagert war. Das ganze Gewebe war in lebhafter Theilung begriffen und liess den Wachstumsprozess der Knollen mit seltener Deutlichkeit überschauen. Von diesen Knöllchen gingen manche zu Grunde, andere dagegen entwickelten sich weiter und begannen nun, Stärke abzulagern; aber selbst Knöllchen von 10—12 mm. Durchmesser hatten bei weitem noch nicht den vollen Stärkegehalt. — Zu bemerken ist noch, dass die mit diesen Organen ausgerüsteten Sprosse an ihren basalen Theilen im Boden normal gestaltete, kräftige und dicht mit Stärke erfüllte Knollen gebildet hatten.

Es war mir bisher nicht möglich festzustellen, ob die Bildung der Luftknollen im Dunkeln stets oder doch häufig in der eben beschriebenen Weise beginnt. Was aber die fernere Untersuchung darüber auch ergeben mag, soviel geht aus dem Mitgetheilten unzweifelhaft hervor, dass die Anlage, sowie das Wachsthum der Knollen und die Stärkeablagerung in denselben trennbare Prozesse sind. Unter normalen Bedingungen finden die beiden Vorgänge bekanntlich vom Beginn an gleichzeitig statt; eine Trennung derselben scheint unmöglich zu sein. In unserem Falle dagegen wurden die Prozesse von einander gelöst; die Bildung des Organes erschien als das Primäre, die Stärkeablagerung als secundär. Die letztere konnte auch unterbleiben; dann ging das Organ, ohne seine Function erfüllt zu haben, zu Grunde. Unsere Objecte boten sonach das genaue Gegentheil von den Erscheinungen dar, welche wir an den stärkekranken Pflanzen wahrnahmen. Dort traten die Knollen als Nothproduct auf; sie entstanden erst, wenn der Stengel mit Stärke überfüllt und die Erzeugung von Reservoiren

\*) Hier mag beiläufig einer Beobachtung gedacht werden, die nur einmal gemacht wurde. Im Frühjahr 1883 wurden Knollen einer späten rothen Varietät in mit magerer Erde gefüllte Schalen gesetzt und unter dem Einfluss des Tageslichtes der Keimung überlassen. Nachdem die schwächtigen Triebe eine Länge von 25—30 cm. erreicht hatten, wurde eine der Schalen in einen finsternen Raum gestellt. In Folge dessen trat die auffallende Erscheinung ein, dass die Sprosse dicht unter ihrem Scheitel knollig anschwellen. Die Gestalt dieser Knollen war rundlich (Taf. V, Fig. 11), oval oder unregelmässig wulstig. Sie traten auf, ohne dass die Wachstumsrichtung der Triebe irgend eine Aenderung erfuhr. Dieses Vorkommen ist das einzige derartige, welches ich beobachtet habe; Knollenbildung unter dem Scheitel der Hauptaxe wurde zwar früher schon an den Vortrieben wahrgenommen, allein in diesen Fällen war das Längenwachsthum der Sprosse ein gehemmtes, während die letzteren im vorliegenden Falle der Streckung fähig waren. Meine Bemühungen, die näheren Bedingungen der fraglichen Knollenbildung festzustellen, führten zu keinem sicheren Ergebniss. Die Wiederholung des Versuches ergab ein wechselndes Resultat; meist vergeilten die Triebe einfach, wenn sie dem Dunkel ausgesetzt wurden, und nur gelegentlich traten den oben beschriebenen entfernt ähnliche Erscheinungen ein.

nothwendig geworden war. — Hier erschienen sie aus unbekanntem morphologischen Gründen; die Function trat erst später hinzu oder konnte auch gänzlich unterbleiben.

Die eben erörterten Verhältnisse, vor allem aber der Umstand, dass die Knollenbildung theilweise oder gänzlich in die Laubregion verschoben ist, die Polarität der Sprosse in Bezug auf die Knollen nicht zur Aeusserung gelangt, lehren, in wie hohem Grade die ganze Natur des Organismus durch das Wachstum im Dunkeln erschüttert ist. Zur Erklärung jener Ortsverschiebung dürfte man vielleicht zunächst den Umstand herbeiziehen, dass in den vergeilenden Sprossen die Bewegung der plastischen Stoffe ausschliesslich oder doch hauptsächlich nach oben, nach den Spitzen der Triebe, stattfindet und in dieser einseitigen Bewegung der Säfte die Ursache der abnormen Knollenbildung suchen. Diese Ansicht wäre jedenfalls insofern richtig, als das Material zur Anlage und zum Wachstum der Knollen von dem aufsteigenden Nahrungsstrome geliefert wird; fraglich erscheint aber, dass der letztere den Anlageort der Knollen bestimme, dass er bedinge, welche der Achselknospen sich zu Knollen entwickeln sollen. Aller Wahrscheinlichkeit nach liegen die Ursachen hiervon erheblich tiefer.

Nach Feststellung des allgemeinen Verhaltens der vergeilenden Pflanzen wurde versucht, auf die Bestimmung des Ortes der Knollen experimentell einzuwirken. Bei meinen bisherigen Bemühungen handelte es sich um den Einfluss von Contact mit feuchten Medien, der Schwerkraft und von localen Eingriffen in das Wachstum der Sprosse.

Was zunächst den ersteren Punkt anlangt, so wolle man sich erinnern, dass aufrechte grüne Sprosse, wenn sie in höherer Region local mit feuchter Erde oder trockenen Medien umgeben wurden, nur ganz ausnahmsweise mit der Bildung eines Ausläufers oder einer kleinen Knolle antworteten. Anders verhielten sich die vergeilenden Sprosse, wenn sie in ähnlicher Weise behandelt wurden. Die Ausführung der Versuche geschah mit der Sechswochen-Kartoffel und zwar so, dass auch jetzt wieder die Sprosse auf verschiedener Höhe durch etwa 12 cm. hohe, mit feuchter Erde gefüllte Töpfe geleitet wurden. Es wurde dabei der Spross in einen Falle erst nachträglich an seiner Oberfläche mit dem feuchten Medium in Contact gebracht, im anderen dagegen mit seinem apicalen Ende von unten in den Topf geleitet und genöthigt, das Medium wachsend zu durchdringen. Diese Verschiedenheiten in der Behandlung bedingten jedoch kein verschiedenes Ergebniss. Solcher Versuche wurden sechs ausgeführt und zwar mit Objecten, deren Vortriebe sich von ihrer Basis aus bewurzelt hatten, deren Stolonen entfernt und die nun der trockenen Luft ausgesetzt waren. — Schon während des Wachstums der Sprosse fiel es auf, dass sie im Bereich ihrer von Luft umgebenen Theile keine oder nur vereinzelt kleine Knollen erzeugten. Als bei ihrem Zugrundegehen die Töpfe untersucht wurden, fand sich, dass in allen Fällen die Sprosse im Bereich der Erde eine oder zwei verhältnissmässig stattliche Knollen erzeugt hatten. Die letzteren waren sitzend, von normaler Gestalt und normal mit Stärke gefüllt. Stolonen oder aufstrebende Sprosse waren in keinem Falle in den Töpfen gebildet.

Auf Grund dieser Thatsachen glaube ich mich berechtigt, den Schluss zu ziehen, dass der Contact mit feuchter Erde die Knospen zur Knollengestaltung reizt und ferner das Wachstum der angelegten Knollen befördert, letzteres in Uebereinstimmung mit schon früher gewonnenen Erfahrungen; ob es sich bei dem fraglichen Contact aber lediglich um die Anwesenheit von Wasser, sei es in flüssiger oder Dampfgestalt, oder um die Berührung mit dem festen Körper, oder endlich um beides handelt, wurde nicht näher untersucht.

Wir gelangen damit zu dem Einfluss der Schwerkraft. Das Verhalten der vergeilenden Objecte bezüglich ihrer Knollenbildung liess a priori erwarten, dass eine Wirkung der Schwerkraft auf diesen Process nicht vorhanden oder doch nur sehr gering sei. Die Untersuchung, welche diese Erwartung vollständig bestätigte, soll hier nur kurz angedeutet werden.

Zunächst wurden Objecte, denen gestattet war, an der Basis Knollen zu bilden, in verkehrter Lage angebracht, nachdem ihre Sprosse etwa 60 cm. Höhe erreicht hatten und an Stäben befestigt waren. In der neuen Lage krümmten sich die Triebe energisch empor und verzweigten sich bald mehr, bald minder reichlich. Eine gesteigerte Knollenbildung an diesen Theilen konnte jedoch nicht wahrgenommen werden. Es fanden sich, wie an den aufrechten Pflanzen, Knollen von wechselnder, meist geringer Grösse und in verschiedener Anzahl. Wie bei jenen, kamen auch hier Fälle vor, in denen nur an der Basis eine oder zwei grössere Knollen gebildet wurden, während an den in der Luft befindlichen Theilen der Sprosse keine auftraten.

Wurden dagegen die verkehrten Sprosse local mit feuchter Erde umgeben, dann entstanden im Bereich der letzteren Knollen, wie an aufrechten Trieben unter gleichen Bedingungen. Der Versuch wurde zwar nur mit zwei Sprossen angestellt, lieferte aber in beiden Fällen das gleiche Ergebniss. Ein Vortheil zu Gunsten der verkehrten Zweige war an den Knollen nicht wahrzunehmen.

Alles zusammengenommen, ergibt sich somit, dass die Schwerkraft auf die Knollenbildung an den vergeilenden Sprossen entweder keinen oder einen relativ so geringen Einfluss ausübt, dass derselbe gegenüber der Wirkung anderer Factoren nicht sichtbar wird. Auch hier zeigt sich die innere Veränderung, welche der Organismus der Pflanze unter den abnormen Bedingungen erfahren hat.

Endlich versuchte ich noch, durch künstliche Eingriffe in das Wachsthum der Sprosse die Knollenbildung zu beeinflussen. Es wurden Objecte gewählt, deren Vortriebe sich über der Erde befanden und die am Scheitel derselben nur je einen kräftigen Spross erzeugt hatten. Nachdem der letztere einige Länge erreicht hatte, wurde er in seinem apicalen Theile vorsichtig umgebogen und in der gekrümmten Lage befestigt. In anderen Fällen liess ich die Sprosse sich unter einem 50 cm. hohen Recipienten entwickeln und, nachdem sie mit ihrer Spitze die obere Wand erreicht hatten, unter dieser hinwachsen, um sie erst dann abwärts zu krümmen. Die Folge dieses Eingriffes war, dass bei einem Theile der Objecte die gekrümmten Stücke sich beträchtlich verdickten, während das Längenwachsthum nachliess. An der gekrümmten Stelle bildeten sich ferner Knollen von verhältnissmässig grossem Umfange. Doch geschah dies nur an einigen Sprossen; andere erzeugten vor und auf der Krümmung Laubtriebe.

Die Knollenbildung an der gekrümmten Stelle ist jedenfalls als eine Folge der gesteigerten Nahrungszufuhr nach jenen Orten aufzufassen. Diese Ansicht könnte als ein Widerspruch gegen unsere oben geäusserte Anschauung bezüglich der Bedeutung des Nahrungsstromes für die Entstehung der Knollen erscheinen, sie ist es in Wirklichkeit aber nicht. Denn der Strom der plastischen Substanz ist wohl nothwendig für das Wachsthum der Gebilde, bestimmt aber nicht die morphologische Natur derselben.

Soviel über unsere Dunkelculturen. Wir haben uns bemüht, der Pflanze auf den Abwegen, welche sie unter den abnormen Bedingungen einschlägt, etwas weiter zu folgen, als es bisher geschehen ist, in dem Glauben, dass für eine einstige tiefere Erfassung des Problems der Ursachen pflanzlicher Gestaltung auch diese eigenthümlichen Verhältnisse von einiger Bedeutung sein werden.

## Die Knollenbildung an anderen Pflanzen.

### **Knollenbildung von *Ullucus tuberosa*.**

Der Kartoffel in wesentlichen Punkten ähnlich verhält sich die den Basellaceen angehörende *Ullucus tuberosa*. Unter normalen Verhältnissen findet auch hier die Knollenbildung an der Basis der Stengel im Boden statt. Es werden feine fadenförmige Ausläufer gebildet, deren Spitzen zu den der Pflanze eigenen zierlichen Knollen anschwellen. Auch hier ist der wichtigste Reservestoff die Stärke.

Der Umstand, welcher mich hauptsächlich veranlasste, die Pflanze zur Untersuchung zu wählen, war die mir in gärtnerischer Litteratur begegnete Angabe, sie bilde im Herbst erst bei sinkender Temperatur ihre Knollen. Bringe man dieselbe rechtzeitig in ein temperirtes Gewächshaus, so unterbleibe die Bildung der letzteren, während das übrige vegetative Wachsthum seinen Fortgang nehme. Es wäre somit die sinkende Temperatur, welche den Process der Knollenbildung bedingt.

Diese Angabe kann ich auf Grund meiner Beobachtungen nicht bestätigen. Richtig ist, dass die Knollen im Allgemeinen erst spät erscheinen, erst dann, wenn ihre Sprosse beträchtliche Ausdehnung erreicht haben. Es herrscht hierin ein ähnliches Verhalten, wie wir es bei *Helianthus tuberosus* finden. Im Uebrigen aber ist die Knollenbildung von der Temperatur unabhängig. Ich beobachtete an meinen Topfexemplaren die Entstehung verhältnissmässig kräftiger Knollen schon im Laufe des sehr warmen August 1885; die Stolonen-Bildung fand theilweise noch früher statt. Aehnliche Verhältnisse wurden auch an den im Freien gepflanzten Objecten wahrgenommen.

Ferner wurden im Herbst kräftige Pflanzen in ein Zimmer gestellt, dessen Temperatur der eines temperirten Gewächshauses gleich war. Die Objecte blieben lange Zeit frisch, gingen später aber zu Grunde, nachdem sie Knollen erzeugt hatten. Es mag dazu bemerkt werden, dass andere krautige Pflanzen unter den gleichen äusseren Bedingungen den ganzen Winter überdauerten.

Aus den angeführten Thatsachen folgt, dass ein Einfluss der Temperatur in dem oben angedeuteten Sinne nicht stattfindet.

Auf eine Reihe weiterer Versuche, welche mit unserer Pflanze angestellt wurden, soll lediglich hingewiesen werden. Auch hier wurde die knollenbildende Region des Stengels über die Erde verlegt und die Erzeugung von Luftknollen hervorgerufen. Es ergab sich dabei, dass das Licht zwar hemmend, jedoch nicht in dem hohen Grade einwirkt, wie bei der Kartoffel. Nicht nur entstehen im Hellen leichter Knollen, sondern auch mehr oder minder lange Stolonen; sitzende Knollen wurden hier niemals beobachtet. Gelegentlich kamen sehr zierliche Mittelbildungen zwischen Laubsprossen und Stolonen vor;

kleine, dem basalen Theile der Stengel entspringende, dem Aeusseren nach ursprünglich zu Stolonen bestimmte, nun mit kleinen Laubblättern versehene Triebe wuchsen zunächst senkrecht empor. Bald aber verwandelte sich der Scheitel in einen ächten Ausläufer mit abwärts geneigter Richtung; ebenso gingen aus den Achseln der kleinen Laubblätter ächte Stolonen hervor.

Dass die Knollenbildung von *U. tuberosa* in ungleich geringerem Grade vom Lichte gehemmt wird, als die der Kartoffel, geht auch aus folgender wiederholt beobachteten Erscheinung hervor. An Topfexemplaren, deren Stengel nur bis zu geringer Tiefe in die Erde hinab ragten, hier aber Knollen erzeugten, entstanden an den über den Topfrand geneigten Theilen Stolonen und kleine Knollen, trotzdem die Pflanzen einer intensiven Beleuchtung ausgesetzt waren. Die fraglichen Sprosse wiesen an keinem Orte Verletzungen auf, welche etwa die Stoffbewegung in ihnen hätten hindern können.

Schliesslich sei noch bemerkt, dass die Stärkebildner der Knollen, wenn diese dem Licht ausgesetzt werden, ergrünen wie die der Kartoffel.

### **Knollenbildung von *Helianthus tuberosus*.**

Das wichtigste Untersuchungs-Object nächst der Kartoffel bildete *Helianthus tuberosus*. Derselbe gleicht der ersteren darin, dass seine Knollen einjährige Dauer haben, weicht aber in anderen Punkten nicht unerheblich ab. Als Hauptunterschied ist zu bezeichnen, dass die Knolle statt der Stärke Inulin als Reservestoff führt, ein Umstand, der verschiedene andere Abweichungen mit sich bringt. Sodann bilden die Knollen Wurzeln und treten damit in innigere Wechselbeziehungen zu den aus ihnen hervorgehenden Sprossen, als dies bei der Kartoffel geschieht.

Aus der grossen Terminalknospe der Knolle entwickelt sich im Frühjahr ein kräftiger unverzweigter Laubspross, der an seinem von Erde bedeckten Theile reichlich Wurzeln erzeugt. Die Mutterknolle geht, wenn ihres Inhaltes beraubt, mitsammt ihren Wurzeln zu Grunde. — Die neuen Knollen bilden sich einzeln oder, was häufiger, zu mehreren an dem untersten Ende der Hauptaxe; sind sie in Mehrzahl vorhanden, so stehen sie stets dicht gedrängt.

Für die Untersuchung wichtig ist folgender Umstand. Bei der Kartoffelpflanze, auch deren späten Varietäten, beginnt die Knollenbildung rasch, lange bevor die Sprosse ihre volle Grösse erreicht haben. An den Trieben von *H. tuberosus* dagegen entstehen die Knollen erst spät, zu einer Zeit, in welcher jene ihr Wachsthum der Hauptsache nach vollendet haben. Ich fand erst Ende Juli die ersten Knollenansätze in Gestalt kleiner Protuberanzen. Vier Wochen später waren diese zu Knollen geworden, die noch nicht mehr als etwa 15 mm. Durchm. hatten. Nun erst trat ein rascheres Wachsthum ein.

Was den Stoffwechsel in unserer Pflanze anlangt, so sei hier nur an die bekannten, durch Sachs\*) und hauptsächlich durch Prantl\*\*) festgestellten Thatsachen erinnert. Die in den Assimilations-Organen erzeugte Stärke wandert in der Gestalt von Glycose im Stengel hinab, um in der Knolle als Inulin abgelagert zu werden. In der jungen Knolle ist anfangs in der Stärkescheide transitorische Stärke zu

\*) Sachs, J. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. Herausgegeben von Pringsheim. Bd. III. Berlin 1863. S. 192 u. 219 — Handbuch der Experimental-Physiologie der Pflanzen. Leipzig 1865. S. 348.

\*\*) Prantl, K. Das Inulin. München 1870. S. 52.

beobachten; später aber verschwindet diese und es findet sich dann nur noch in der Nähe des Vegetationspunktes feinkörniges Amylum. Die zuströmende Glycose dürfte sich, soweit die vorliegenden Thatsachen zu schliessen erlauben, in der Knolle direct in Inulin verwandeln.

Bedenkt man, dass das Inulin in den Knollen als Reservestoff die Stärke vertritt, erwägt man ferner die chemische Beschaffenheit des ersteren, so wird die Frage nahe gelegt, ob die Bildung desselben nicht ebenso wie die der Stärke an bestimmte Plasmakörper gebunden sei. Auf Grund bis jetzt ausgeführter Untersuchungen dürfen wir das Inulin als ein Condensations-Product der Glycose betrachten; Kiliiani\*) hält die Formel  $C_{36}H_{62}O_{31}$  ( $= 6C_6H_{10}O_5 + H_2O$ ) für den richtigen Ausdruck der Zusammensetzung des reinen Inulins. Nun wäre ja denkbar, dass der gesammte Plasmakörper der Knollenzelle als Inulinbildner fungirt; möglich aber auch, dass besondere Inuloplasten in den Zellen vorhanden sind, welche den Stärkebildnern analog eine relativ selbstständige Existenz führen. Wenn de Vries\*\*) schon so weit geht, das Vorhandensein von besonderen Vacuolenbildnern anzunehmen, so dürfte die letztere der eben geäußerten Vermuthungen um so begründeter erscheinen, als ja alle Condensations-Processse im Körper vitaler Natur sind. — Wie der wirkliche Sachverhalt sein mag, bleibt einstweilen dahingestellt; gelegentliche Bemühungen, darüber Klarheit zu erlangen, haben bisher zu keinem Ziele geführt und eine methodische, auf das fragliche Ziel gerichtete Untersuchung, welche selbstverständlich zugleich auf Rohrucker führende Organe auszudehnen wäre, lag ausser dem Plane dieser Arbeit. Sollten in der That geformte Inuloplasten vorhanden sein, dann würden sie sich in einem wesentlichen Punkte von den Stärkebildnern unterscheiden: sie würden am Licht nicht ergrünen. Die Knollen von *H. tuberosus* weichen dadurch von der Kartoffel ab, dass sie selbst dann nicht grün werden, wenn man sie zwingt, sich am Licht zu entwickeln. Erst bei der Keimung der Knollen findet in den jungen beleuchteten Theilen die Bildung von Chlorophyll statt.

Nach diesen einleitenden Bemerkungen gelangen wir zur Besprechung der mit *H. tuberosus* angestellten Versuche. Die letzteren waren lediglich auf die Beantwortung der Frage gerichtet, ob die Factoren, welche den Ort und das Wachsthum der Knollen bei der Kartoffel bedingen, auch hier Geltung haben. Es handelte sich demnach hauptsächlich darum, die Knollenregion des Stengels über die Erde zu verlegen, eine Aufgabe, welche, wie bei der Kartoffel, auf zweierlei Weise erreicht wurde. Erstens wurden im Frühjahr Stecklinge hergestellt, welche im Bereich der Erde keine Knospen führten. Dies war um so leichter, als die Internodien der Triebe lang sind und leicht Wurzeln bilden. Zweitens wurden Knollen so eingepflanzt, dass ihr Scheitel über die Erde emporragte, der Terminalspross sich von seiner Basis aus aber bewurzeln konnte.

Was zunächst die auf letztere Art gewonnenen Pflanzen anlangt, so entwickelten sich dieselben sehr kräftig. Die Wasserzufuhr geschah bei ihnen anfangs von der Mutterknolle aus, weiterhin aber durch wenige, jedoch ausserordentlich starke Wurzeln, welche dem basalen Ende des Stengels entsprangen. Der von den Pflanzen erreichte Umfang glich etwa dem unter normalen Bedingungen im Freien gewachsener Objecte. Von Störungen im Wachsthum, wie sie bei den Kartoffelpflanzen auftraten, war hier nichts zu

\*) H. Kiliiani. Ueber Inulin. Liebig's Annalen der Chemie. Bd. 205. Leipzig u. Heidelberg 1880. S. 145 ff. Vergl. A. Meyer. l. c. S. 21.

\*\*) de Vries, H. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. Herausgegeben von Pringsheim. Bd. XVI. Berlin 1885. S. 495.

gewahren, ein Umstand, der offenbar damit in Zusammenhang steht, dass die Knollenbildung, wie oben erwähnt, erst dann beginnt, wenn die Pflanze nahezu ausgewachsen ist.

Das erste, was im Verlaufe ihrer Entwicklung an den meisten Objecten auffiel, war eine starke Verdickung des basalen Stengeltheiles. Später entstanden an diesen Orten kleine Knollen und zwar oft in beträchtlicher Zahl. Weiterhin bildeten sich Knollen aber auch in den Achseln der Blätter des mittleren Stengeltheiles, ja in einzelnen Fällen traten sie selbst in geringer Entfernung vom Stammscheitel auf. — An wenigen anderen Objecten dagegen wurden an den oberirdischen Theilen keine oder nur wenige basale Knollen erzeugt.

Der eigenthümlichen Veränderungen, welche die Stengel an den Orten der Knollenbildung eingehen, soll erst bei den Stecklingen gedacht werden.

Als im Herbst beim Abschluss des Wachstums die Pflanzen untersucht wurden, fanden sich folgende Verhältnisse. Das Gewebe der Mutterknollen war entweder völlig oder nur zum grösseren Theil in Zersetzung übergegangen. Im letzteren Falle fand sich, wie bei den unter ähnlichen Bedingungen gezogenen Kartoffeln ein oberes seitliches Stück der Knolle erhalten; diesem Stück entsprangen Wurzeln und Knollen oder nur die ersteren. Das leitende Gewebe in dem erhaltenen Theile war ungewöhnlich kräftig entwickelt, der abnormen Function entsprechend, welche es zu erfüllen hatte. — Daneben kam es vor, dass das ganze Scheitelende der Mutterknolle erhalten war, an welcher nun Wurzeln bez. Knollen gebildet worden.

War es der Pflanze gelungen, im Bereich der Erde, sei es nun an der Mutterknolle oder von der Stengelbasis aus, eine kräftige Knolle zu erzeugen, dann war die Knollenbildung an den oberirdischen Theilen nur gering und auf das basale Axenstück beschränkt oder sie unterblieb auch völlig. Hatte dagegen im Boden keine genügende Erzeugung von Knollen stattfinden können, dann waren Luftknollen an den oben bezeichneten Orten entstanden.

Besonders zu erwähnen ist folgender Umstand. In fast allen Fällen, in denen die Knollenbildung im Boden erschwert war, zeigten einzelne der starken Wurzeln, welche aus der Mutterknolle oder der Stengelbasis hervorgingen, knollenartige Anschwellung (Taf. V, Fig. 9), deren anatomische Beschaffenheit später behandelt werden wird. Derartige Bildungen wurden unter normalen Verhältnissen niemals beobachtet.

Damit gelangen wir zu den aus Stecklingen gezogenen Pflanzen. Auch diese entwickelten sich ausnahmslos in kräftigster Weise, erreichten jedoch aus naheliegenden Gründen nicht ganz den Umfang der eben besprochenen Objecte. Auch sie liessen bis zum Herbst keinerlei Störungen im Wachstum erkennen. Die Knollenbildung im Boden war ihnen gänzlich versagt, und es entstanden daher stets in den Achseln der Laubblätter kleine Luftknollen. Beim Herausnehmen der Objecte aus den Töpfen fand sich jedoch, dass regelmässig an ihren unteren Schnittflächen kräftige, oft knollige Callusmassen erzeugt waren und dass ferner die Wurzeln an ihren Basen sich knollenförmig verdickt hatten. (Taf. V, Fig. 7.) Die ganze so erzeugte knollige Masse konnte den Umfang einer normalen Knolle von mittlerer Grösse erreichen.

Um nun auch für *H. tuberosus* den Einfluss des Lichtes auf die Knollenbildung näher festzustellen, wurden solche aus Stecklingen gezogene Pflanzen gewählt. Nachdem sie nahezu ausgewachsen waren, wurden ihre Stengel in wechselnder Höhe mittelst der früher beschriebenen kleinen, schwarzen Recipienten

local verdunkelt. Es ergab sich, dass sämtliche Knospen im Bereich des dunkeln Raumes ausnahmslos sich zu Knollen gestalteten, welche ein verhältnissmässig rasches Wachstum erfuhren. (Taf. V, Fig. 8.) Einzelne derselben erreichten 18—20 mm. Durchmesser und in einem Falle wurden unter einem Recipienten sechs solcher Knollen erzeugt. Auffallend war dabei, dass die letzteren meistens einige lange Wurzeln bildeten. Selbst in der trockenen Luft des Papprecipienten fand die Bildung derselben, wenn auch nicht in so ergiebiger Weise wie unter dem Zinkgefäss, statt. Auch diese Versuche waren von schlagendem Charakter. Sie zeigen, dass die Bildung ächter Knollen selbst in hoher Region des Stengels weniger Schwierigkeiten bietet, als die der knolligen Stengel- und Wurzelanschwellungen an der Basis, vorausgesetzt, dass die äusseren Bedingungen an beiden Orten annähernd gleich sind.

Schon oben wurde auf eigenthümliche Wachsthumerscheinungen hingewiesen, welche der Stengel unter den Orten der im Hellen entstandenen Knollen eingeht. Dieser Gegenstand bedarf einer näheren Erörterung.

Unter den jungen Knollenanlagen beginnt der Stengel an Umfang zuzunehmen. Epidermis und primäre Rinde vermögen dem Wachstum nur kurze Zeit zu folgen; sie reissen bald auf und nun tritt eine callöse Protuberanz hervor, welche nach unten verläuft und allmähig bis zum Schwinden kleiner wird. (Taf. V, Fig. 8.) Während sie in einigen Fällen nur klein sind, erreichen diese Hügel in anderen einen grössten Durchmesser von 4—5 mm., ja in einzelnen Fällen stellen sie stattliche Sockel für die dann verhältnissmässig kleinen Knollen dar.

Die mikroskopische Untersuchung dieser Protuberanzen führte zu einem interessanten Ergebniss. Sie lehrte, dass das Cambium an den fraglichen Orten seine holzbildende Thätigkeit eingestellt und statt dessen ein Parenchym erzeugt hatte, dessen Elemente zartwandig, in radialer Richtung verlängert und, ihrer Entstehung entsprechend, in radialen Reihen angeordnet waren. Die ganze Structur dieses Gewebes zeigte eine auffallende Aehnlichkeit mit demjenigen, welches die Hauptmasse der Knolle zusammensetzt.

Die Knolle besitzt ein centrales Mark ohne regelmässige Anordnung seiner Zellen und, auf dieses folgend, ein mächtiges, strahlig geordnetes, dem Cambium entstammendes Parenchym mit dünnwandigen, radial verlängerten Elementen. — Dem letzteren gleicht das vorhin beschriebene Gewebe der Protuberanzen und zwar nicht bloss in der Form, sondern auch im Inhalt: es führt wie jenes Inulin.

Die eben angegebenen Verhältnisse erinnern an die bei den stärkekranken Kartoffeln beobachteten. In beiden Fällen verdickt sich bei der abnormen Ablagerung der Reservestoffe der Stengel. Während jedoch bei der Kartoffel nur die normal vorhandenen Elemente als Ablagerungsstätten fungiren, entwickelt der Stengel von *H. tuberosus* ein besonderes, sonst nicht auftretendes Gewebe, ein Knollengewebe. Hierzu ist jedoch zu bemerken, dass nicht nur das letztere, sondern auch das Parenchym des Markes und der Rinde meist reich mit Inulin versehen ist. Die Entstehung jenes Gewebes steht offenbar mit einer Ueberfüllung an diesem Stoff in den normal schon vorhandenen Elementen in Zusammenhang. — Auch diese Verhältnisse, besonders das Auftreten des Inulins in den Mark- und Rindenzellen, legen die früher aufgeworfene Frage nach der Existenz besonderer Inuloplasten nahe.

Wie oben erwähnt, verdickt sich bei den Pflanzen der ersten Versuchsförm, denen die Mutterknollen gelassen wurden, die Stengelbasis in erheblicher Weise. Auch diese Umfangzunahme beruht der

Hauptsache nach auf der Bildung von parenchymatischem Knollengewebe durch das Cambium und dieses Gewebe sowohl, als die übrigen parenchymatischen Elemente sind reich mit Inulin erfüllt. Das letztere gilt, was kaum noch besonders hervorgehoben zu werden braucht, auch von dem Callus, welcher an der Basis der aus Stecklingen gezogenen Pflanzen erzeugt wurde.

Auffallend aber ist, dass auch die knollenförmigen Verdickungen an den Wurzeln mit der Bildung eines Gewebes in Zusammenhang stehen, das unserem Knollengewebe in allen wesentlichen Punkten gleicht und wie dieses zur Ablagerung von Inulin benutzt wird. Derartige Verhältnisse wurden weder bei der Kartoffel, noch bei den übrigen untersuchten Arten wahrgenommen. Bei *H. tuberosus* liegt demnach der seltene Fall vor, dass in Folge künstlicher Eingriffe die Funktion eines Organes von bestimmter morphologischer Kategorie auf ein solches von anderer Klasse übertragen wird; die Funktion von Stengelgebilden, den Knollen, geht hier theilweise auf die Wurzeln über. Der Vorgang bietet einen ausgesprochenen Fall von sogenannter vicarirender Function dar. — Um Missverständnisse zu vermeiden, sei übrigens hinzugefügt, dass die stärkeren Wurzeln der jungen Knollen auch unter normalen Wachstumsbedingungen in ihren parenchymatischen Elementen Inulin ablagern können und wohl regelmässig ablagern. Niemals aber wurde die Bildung der knollenförmigen Verdickungen und des spezifischen Gewebes beobachtet, und in diesem Punkte liegt der entscheidende Umstand, welcher den hier besprochenen Fall zu einem seltenen Vorkommen machen dürfte.

Ob die fraglichen Knollen auch im Stande sind, im Frühjahr Adventiv-Knospen zu erzeugen und auch insofern die Rolle der Knollen zu übernehmen, konnte bisher nicht festgestellt werden.

### **Knollenbildung von Begonia.**

Im Eingang unserer Arbeit theilten wir die knollenführenden Gewächse in zwei Gruppen, in solche mit einjährigen und solche mit dauernden Knollen. Als Vertreter der letzteren wurden zwei Arten der Gattung *Begonia* gewählt, *B. discolor* und *boliviensis*. Bei beiden gehen die Knollen an der Keimpflanze aus dem anschwellenden basalen Stengeltheile hervor und werden allmähig zu den bekannten massigen Gebilden. Die letzteren führen auf ihrer Oberseite eine Aushöhlung, welcher alljährlich die Sprosse entspringen. Diese bewurzeln sich an ihren mit Erde umgebenen Theilen, ausserdem aber bekleidet sich alljährlich die Mutterknolle auf ihrer ganzen Oberfläche dicht mit jungen Wurzeln.

Der wichtigste Reservestoff ist die Stärke, welche die parenchymatischen Zellen der Knolle in mässiger Dichte erfüllt.

Was den Ort der Knollen anlangt, so gilt auch hier die Regel, dass derselbe in erster Linie durch innere Ursachen bestimmt wird: es ist die Basis, welche die Knollen erzeugt. Stellt man Stecklinge her, welche an der Basis mit einem Knoten endigen, so entwickelt sich die Knospe des letzteren zur Knolle, indem ihr basaler Theil anschwillt und das Ganze bald die charakteristische Form annimmt.

Ein wichtiger Unterschied zwischen den beiden *Begonia*-Arten und den früher behandelten Pflanzen besteht darin, dass die ersteren sowohl an den Internodien, als den Blattstielen Adventiv-Sprosse erzeugen können.

Steckt man die Stiele abgeschnittener Blätter von *B. discolor* mit ihren unteren Enden in feuchte Erde, oder stellt sie auch nur in Wasser, so erzeugen sie dicht über der basalen Schnittfläche einen Kranz von Wurzeln und weiterhin meist zahlreiche Sprosse, deren untere Internodien zu kleinen Knollen anschwellen.

Um das Verhalten von Internodien festzustellen, wurden Stecklinge von *B. boliviensis* so geschnitten, dass die basalen Theile von längeren Internodialstücken gebildet wurden; die letzteren allein wurden dann mit Erde umgeben.

Nun ergab sich, dass in keinem Falle die dem Einfluss des Lichtes ausgesetzten Knospen zu Knollen wurden, wohl aber bildeten sich an den basalen Schnittflächen je eine oder mehrere knollenartige Excrescenzen. Als im Herbst alle übrigen Theile der Pflanzen zu Grunde gingen, blieben diese Bildungen frisch und überdauerten den Winter. Im nächsten Frühling gingen aus ihnen Adventiv-Sprosse hervor, und nun gestalteten sie sich nach und nach zu Knollen von normaler Form.

Als der eben beschriebene Versuch mit Sprossen von *B. discolor* ausgeführt wurde, stellten sich an einzelnen Objecten höchst eigenthümliche Erscheinungen ein. Es fand an ihnen im Boden keine Knollenbildung statt, wohl aber entstanden in den Achseln der Blätter kleine Knöllchen. Sie traten in Ein- oder Mehrzahl auf — in einzelnen Fällen drängten sie sich geradezu in der Blattachsel — und nahmen nicht nur den basalen Theil der Sprosse ein, sondern waren über deren ganze Länge vertheilt.

Die Knöllchen selbst hatten meist eiförmige oder ellipsoidische Gestalt und waren mit kleinen schuppenförmigen Blättchen besetzt. Gelegentlich ging aus dem Scheitel einer Knolle eine zweite hervor. Alle besaßen intensiv grüne Farbe und führten als Inhalt reichlich Stärke.

Bot schon das Auftreten dieser Achselknöllchen eine ungewöhnliche Erscheinung dar, so steigerte sich das Interesse an den fraglichen Objecten noch mehr, als die Scheitel ihrer Sprosse selbst in Knollenbildung übergingen. Die so gebildeten Knollen glichen der Gestalt nach den aus den Blattachsen entspringenden und sassen dem sie tragenden Stengeltheile bald mit breiter, bald mit schmaler Basis auf. (Taf. V, Fig. 1—6.) Während nun in einigen Fällen das Wachsthum der Sprosse mit der Bildung dieser Terminal-Knollen beendet war, begannen in anderen die letzteren sich merkwürdiger Weise von Neuem zu entwickeln und in Laubsprossbildung überzugehen. Die so entstandenen Triebe besaßen Internodien von normaler Länge und stattlich entwickelte Laubblätter, in deren Achseln sich wieder Knollen bildeten. (Taf. V, Fig. 1.) Auch die Scheitel dieser Sprosse gestalteten sich später zu Knollen und es waren demnach, wenn man jede Knolle als den Ausgangspunkt einer individuellen Entwicklung betrachten wollte, mehrere Individuen einander aufgesetzt. — Zu dem vorhin Gesagten sei jedoch bemerkt, dass das Scheitelwachsthum einer terminalen Knolle sich gelegentlich auf die Bildung eines Laubblattes beschränken konnte. (Taf. V, Fig. 2.)

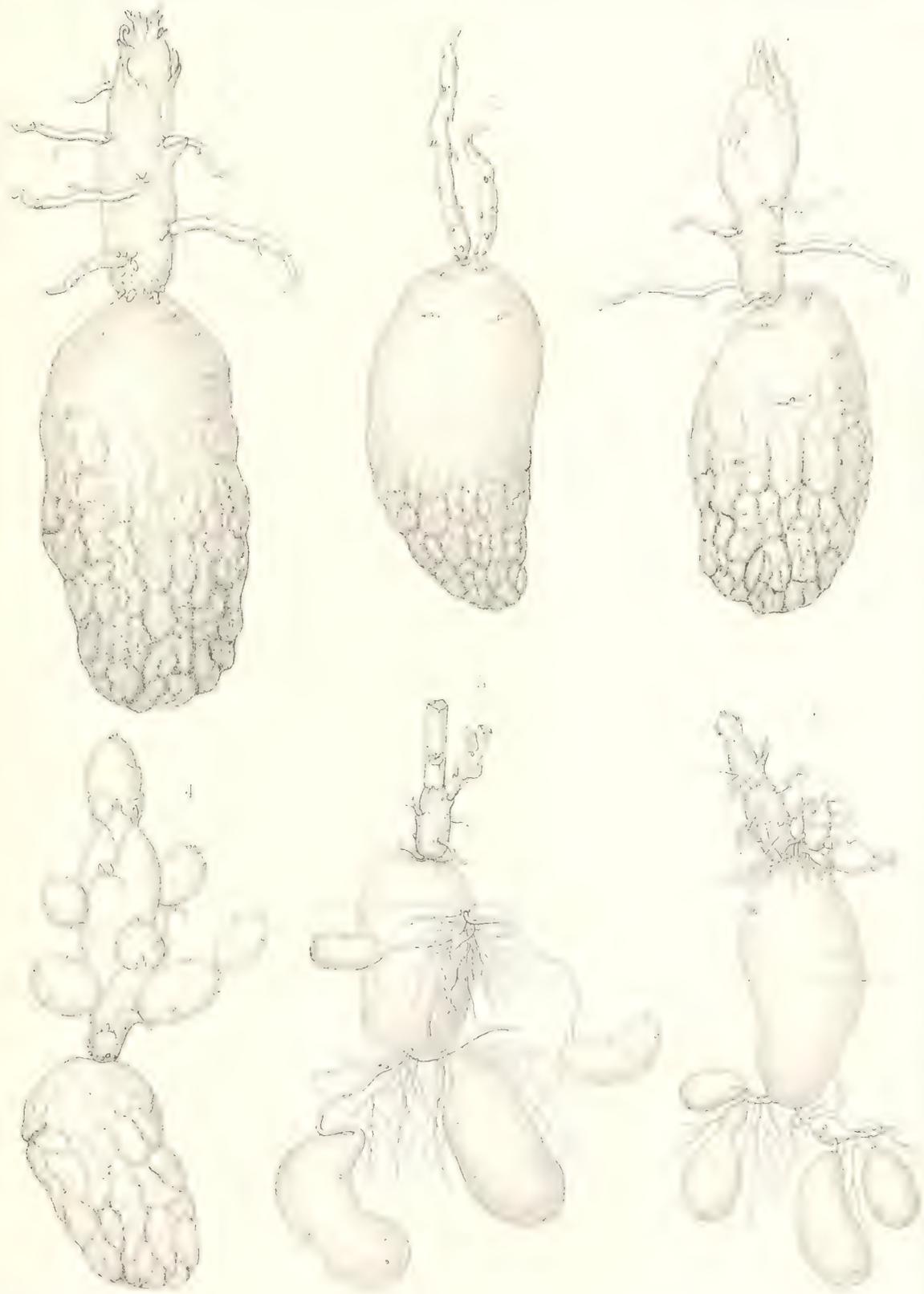
Als im Herbst die Zeit des Absterbens der Pflanzen nahte, lösten sich die Knollen an allen Orten von ihren Ursprungsstellen ab. Diejenigen von ihnen, welche schon neue Sprosse gebildet hatten, warfen diese ab, blieben selbst aber erhalten.

Was die Ursache der eben beschriebenen abnormen Knollenbildung anlangt, so vermag ich darüber nichts zu sagen. Anfangs nahm ich an, es sei der Mangel von Knospen an den im Boden be-

findlichen Theilen der Pflanzen, welcher die Entstehung der Knollen über der Erde bedinge. Später beobachtete ich die letztere jedoch auch an Stecklingen, welche im Bereich der Erde Knospen führten, ja in anderen Fällen sogar an älteren Pflanzen, welche mit normalen Knollen versehen waren. Diese Verhältnisse liessen jene Annahme als unzulänglich erscheinen, und ich muss mich daher mit der Beschreibung des Thatbestandes begnügen.

B a s e l, im April 1886.









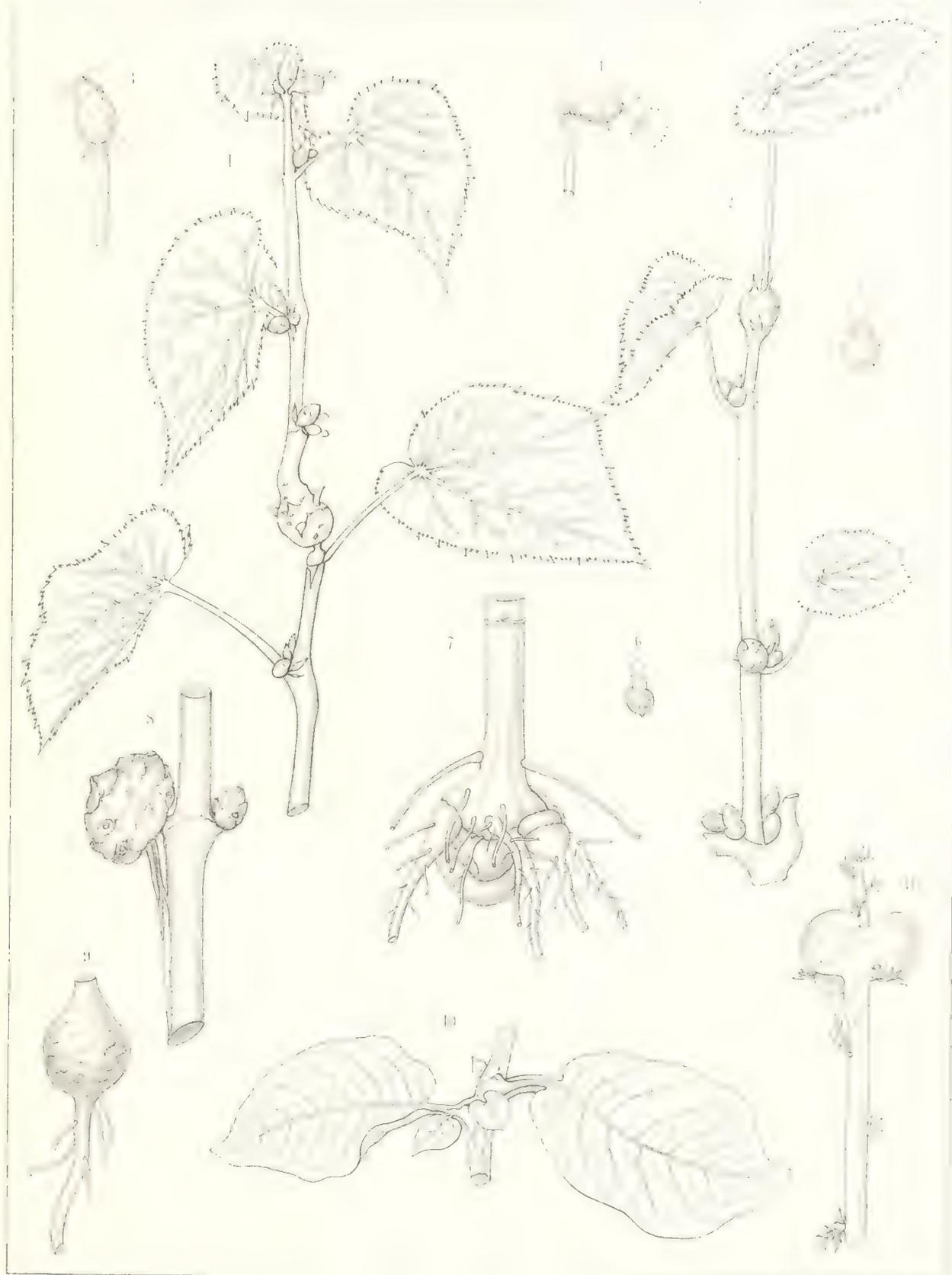












# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Bibliotheca Botanica - Original-Abhandlungen aus dem Gesamtgebiet der Botanik](#)

Jahr/Year: 1887

Band/Volume: [4](#)

Autor(en)/Author(s): Vöchting Hermann

Artikel/Article: [Ueber die Bildung der Knollen 1-55](#)