

Untersuchungen über die Lenticellen.

Von F. KOHLERT (Hamburg).

EINLEITUNG.

Über die unter dem Namen "Lenticellen" bekannten pflanzlichen Organe liegt bereits eine grosse Anzahl von Arbeiten vor. Auch in neuerer Zeit haben sich verschiedene Forscher mit ihnen befasst; eine zusammenfassende Arbeit über die Lenticellen ist jedoch seit langem - nämlich seit DEVAUX' "Recherches sur les lenticelles", welche im Jahre 1900 veröffentlicht wurden, nicht mehr erschienen. Ich habe es daher auf Veranlassung von Herrn Prof. Dr. WINKLER unternommen, das vorliegende Literaturmaterial kritisch zu bearbeiten. Gleichzeitig habe ich eigene Untersuchungen über diesen Gegenstand hinzugezogen und den einzelnen Abschnitten als Ergänzungen angefügt.

Die nachfolgende Arbeit wurde während der Jahre 1919 - 1924 im botanischen Institut der Universität Hamburg ausgeführt. Es sei mir an dieser Stelle gestattet, Herrn Prof. Dr. WINKLER für seine vielfachen Anregungen und Literaturnachweise sowie Frä. Dr. STOPPEL für Ratschläge bei der Korrektur meinen aufrichtigen Dank auszusprechen.

ÜBERBLICK ÜBER DIE LITERATUR.

Vor Beginn des vorigen Jahrhunderts sind die Lenticellen nur in allgemeinen botanischen Werken gelegentlich erwähnt worden. Besondere Arbeiten über diese Organe erschienen dann zunächst - bis etwa 1870 - noch vereinzelt, in den folgenden Jahrzehnten aber in recht beträchtlicher Anzahl. Es ist bemerkenswert, dass von Anfang an die Frage nach dem Zweck der Lenticellen das besondere Interesse der Botaniker erregte, und dass sich demgemäss die ersten Arbeiten im Wesentlichen mit Mutmassungen über ihre Funktion befassten. Die in jener Zeit ausgesprochenen Ansichten über die Aufgabe der Lenticellen erwiesen sich zum Teil schon damals als unhaltbar - so z.B. die Meinung von UNGER (6, 1836), dass die Lenticellen den Brutknospen der Lebermoose und ähnlichen Organen im niederen Pflanzenreich analog seien, oder diejenige von GERMAIN DE ST. PIERRE (7, 1855), dass die Lenticellen lediglich dazu dienen sollten, Risse in der Rinde zu erzeugen und so das Dickenwachstum des Stammes zu erleichtern. Dagegen wurde die Ansicht von DE CANDOLLE (2, 1826), dass die Lenticellen Wurzelknospen seien, zwar von MOHL (4, 1832) und CLOS (8, 1857) widerlegt; aber es traten doch im Zusammenhang damit Fragen auf, die später noch mehrfach in der Literatur behandelt wurden. MOHL (5, 1836) und TRECUL (9, 1871) bezeichneten die Lenticellen als "partielle Korkbildungen", deren Zweck letzterer in dem Schutz der darunter liegenden Gewebe sah; auch diese Anschauung wurde noch verschiedentlich in späteren Arbeiten diskutiert. Auffallenderweise ist diejenige Auffassung von der Funktion der Lenticellen, die späterhin in der Literatur zur herrschenden wurde, bereits lange vor den anderen erwähnten Ansichten ausgesprochen worden, nämlich von DU PETIT - THOUARS (1, 1809), welcher die Lenticellen als Rindenporen, d.h. als Organe des Gaswechsels ansprach. Auch AGARDH (3, 1831) schrieb den Lenticellen eine Bedeutung für den Gasaustausch zu. Diese Ansicht konnte immerhin erst nach genauerer Untersuchung der Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Lenticellen strenger begründet werden.

In entwicklungsgeschichtlicher Beziehung hatten bereits UNGER und TRECUL die Beziehungen der Spaltöffnungen zu den Lenticellen bemerkt. Eine bedeutende Erweiterung der Kenntnis der Lenticellen gab dann die Arbeit von STAHL (10), welche vor allem ihre Entwicklungsgeschichte und Anatomie behandelte, ausserdem aber auch den ersten experimentellen Beweis ihrer Gasdurchlässigkeit brachte. Der Wert dieser

Arbeit geht wohl am besten aus der Tatsache hervor, dass sie zahlreiche Forscher zur weiteren Untersuchung der Lenticellen angeregt hat. Die Entwicklungsgeschichte wurde in der Folgezeit besonders noch von O.L. MÜLLER (13) und von D'ARBAUMONT (14,22) weiter bearbeitet. Nach Vervollkommen der Kenntnisse über die verkorkten Membranen durch v. HÖHNEL (17) untersuchte KLEBAHN (25) die Anatomie der Lenticellen genauer. Auch die Verbreitung der Lenticellen im Pflanzenreich und ihr Vorkommen auf verschiedenen Organen wurde behandelt, z.B. von COSTERUS (11), HABERLANDT (12), O.L. MÜLLER (13) und WEISS (40). POTONIE (21) und HANNIG (41) befassten sich speziell mit den lenticellenähnlichen "Staubgrübchen" der Baumfarne. Die meisten Untersuchungen bezogen sich aber auch jetzt noch auf die Funktion der Lenticellen, besonders auf die Frage des winterlichen Verschlusses sowie ihrer Beteiligung an der Transpiration; in dieser Richtung arbeiteten COSTERUS (11), HABERLANDT (12), WIESNER (18), KLEBAHN (25) und ZAHLBRUCKNER (26).

In einer grösseren Reihe von Arbeiten (32 - 34, 37 - 39, 45 - 48) hat DEVAUX die Lenticellen und verschiedene mit ihnen in Zusammenhang stehende Gebiete behandelt. Seine Hauptarbeit - die "Recherches sur les lenticelles" (48) - welche alle Einzelheiten ihrer Anatomie und Physiologie ausführlich berücksichtigt, weist in ihren Ergebnissen vielfach Gegensätze zu den Ansichten früherer Forscher auf. Von diesen haben KLEBAHN (50) und HABERLANDT (54) in teilweise oder gänzlich ablehnendem Sinne dazu Stellung genommen. Es wird sich auch in der nachfolgenden Arbeit mehrfach darum handeln, die Resultate DEVAUX' kritisch zu prüfen.

Nach 1900 sind vor allem Arbeiten erschienen, die die Lenticellen in einem speziellen Sinne behandeln. Einige von ihnen befassten sich mit der Entwicklung, wie diejenigen von TERRAS (49,53) und VOUK (60), letztere sowie die Arbeiten von NEGER und KUPKA (73,74) mit der Anatomie der Lenticellen. Der Nachweis und die Verschiedenheiten der Gasdurchlässigkeit bildeten den Gegenstand der Untersuchungen von KENOYER (61) und von WEBER (69,76). Besonderes Interesse fand jedoch die seit langem bekannte und auch von DEVAUX eingehend untersuchte Erscheinung der Lenticellen-Hypertrophie. Hiermit befassten sich Arbeiten von ZACH (59), WISNIEWSKI (62), MÖLISCH (63), FUCSKO (64), TUBEUF (66), SCHILLING (68), KÜSTER (70), SCHILBERSZKY (71) sowie eine Arbeit von HAHN, HARTLEY und RHODE (72).

Die übrigen zitierten Autoren bringen teils kleinere Arbeiten über die Lenticellen selbst, teils behandeln sie Gegenstände, welche mit ihnen in nahem Zusammenhang stehen.

I. TEIL: VERBREITUNG DER LENTICELLEN.

A. DAS VORKOMMEN DER LENTICELLEN IM PFLANZENREICH.

1. Zusammenfassung der Literatur.

a. Das Vorkommen der Lenticellen in verschiedenen Klassen des Pflanzenreichs.

Die Lenticellen sind im Pflanzenreich weit verbreitet. Insbesondere kommen sie bei weitem der grössten Mehrzahl aller Holzpflanzen zu, sodass man sie fast als für diese Gewächse charakteristische Organe bezeichnen kann. Immerhin treten sie bisweilen auch an krautartigen Pflanzen auf.

Schon die geologisch ältesten unserer Holzgewächse, die Baumfarne, weisen Gebilde auf, die mit den Lenticellen eine gewisse Ähnlichkeit besitzen und früher auch als solche bezeichnet wurden (COSTERUS 11, O.L. MÜLLER 13, POTONIE 21). Diese sogenannten "Staubgrübchen" zeigen jedoch - wie vor allem HANNIG (41) nachgewiesen hat - in ihrem Bau und jedenfalls auch in ihrer Funktion derartige Eigentümlichkeiten, dass sie besser nur als den Lenticellen verwandte Organe angesprochen werden.

Bei den Gymnospermen sind meist Lenticellen vorhanden, wenn sie auch gerade hier nicht immer leicht zu erkennen sind. Sie sind bei allen hierher gehörigen Ordnungen gefunden worden, nämlich bei Cycadeen - hier allerdings nur an den

knollenartigen Wurzeln von *Cycas* (LIFE 51) -, bei Gingkoaceen (*Gingko biloba*, STAHL 10), Gnetaceen (*Ephedra*, DEVAUX 48) und vor allem bei Coniferen. Neuere Arbeiten (HAHN 72, NEGER 73) machen es wahrscheinlich, dass die Lenticellen bei den Nadelhölzern nicht weniger allgemein sind als bei den dikotylen Holzgewächsen.

Unter den Monokotylen ist von einigen Aroideen (*Philodendron*, *Anthurium*, *Monstera*) schon lange bekannt, dass sie an ihren Luftwurzeln Lenticellen besitzen (UNGER 6, COSTERUS 11), Durch WEISSE (40) sind Lenticellen auch an den Stämmen einer *Monstera*- Art und an verschiedenen anderen Monokotylen (peridermbildenden Liliaceen) nachgewiesen worden, nämlich bei *Aloe arborescens* und bestimmten *Dracaena*- Arten an den Stämmen, bei *Dracaena fragrans* auch an den Wurzeln. Nach WEISSE fehlen eigentliche Lenticellen gänzlich bei den Pandanaceen und Palmen. GÄTIN (56) will zwar die sogenannten Pneumathoden an den negativ-geotropischen Atemwurzeln dieser Pflanzen unter den Begriff "Lenticellen" fassen; ein solcher Vereinheitlichungsversuch dürfte aber wohl etwas zu weit gehen. Es ist nämlich bereits von JOST (27) betont worden, dass diese beiden Organe zwar in der Entstehungsweise Ähnlichkeit aufweisen, im übrigen aber doch sehr verschieden sind. Da es auch sonst allgemein üblich ist, die Pneumathoden als Organe eigener Art zu bezeichnen, darf man also die Pandanaceen und Palmen wohl mit Recht als lenticellenlos ansprechen.

Ihre Hauptverbreitung besitzen die Lenticellen bei den dikotylen Holzgewächsen, die mit Ausnahme einer kleinen Anzahl von Arten mit ihnen versehen sind. Naturgemäss bieten hier nun die lenticellenlosen Arten ein besonderes Interesse, denn es liegt sofort die Frage nahe, ob sich nicht für diese Pflanzen irgend welche Übereinstimmungen anatomischer oder biologischer Art feststellen lassen, die mit dem Fehlen der Lenticellen in Zusammenhang stehen könnten. Was derartige gemeinsame Merkmale der Lenticellenlosen betrifft, so hat STAHL (10) an die anscheinend bei ihnen allgemeine Ringelborkenbildung gedacht; er bemerkte jedoch, dass diese auch bei Pflanzen vorkommt, welche Lenticellen besitzen. Bei verschiedenen lenticellenlosen Holzgewächsen hat ferner KLEBAHN (25) Einrichtungen gefunden, die jedenfalls als Ersatz für die fehlenden Lenticellen anzusehen sind; diese "Rindenporen anderer Art" scheinen jedoch weder in physiologischer Beziehung den Lenticellen gleichwertig zu sein, noch kommen sie allen Lenticellenlosen zu. Ich selbst habe nun in anderer Weise eine Lösung der angeschnittenen Frage gesucht, wie später ausgeführt werden soll.

b. Das Vorkommen der Lenticellen an verschiedenen Organen.

Wohlentwickelte Lenticellen sind im Wesentlichen auf Pflanzenteile mit secundärem Dickenwachstum, also hauptsächlich Axen und Wurzeln, beschränkt. Man hat anfangs die Lenticellen an Wurzeln weniger beachtet, doch ergaben bereits die Untersuchungen von GERMAIN DE ST. PIERRE (7), STAHL (10) und O.L. MÜLLER (13), dass sie auch an diesen Organen vorkommen. Weiterhin hat es sich herausgestellt, dass Wurzellenticellen ganz allgemein denjenigen Holzpflanzen zukommen, deren Spross-Axen Lenticellen besitzen (O.L. MÜLLER). DEVAUX (48) hat diese Regel für eine grosse Anzahl solcher Pflanzen bestätigt; bei keiner der untersuchten Holzpflanzen, die mit Stammlenticellen versehen waren, fehlten Lenticellen an den Wurzeln. Es sind somit die Lenticellen der Holzgewächse an den Wurzeln jedenfalls ebenso verbreitet wie an den Zweigen.

Wurzellenticellen kommen ebenso wie im Boden, wo sie bis zu ziemlich grosser Tiefe unter der Erdoberfläche zu finden sind, auch an oberirdischen Wurzeln vor. So fanden sich Lenticellen an den Stelzwurzeln von *Rhizophora Mangle* sowie an den aus dem Wasser ragenden knieförmigen Wurzeln von anderen Mangrovepflanzen-*Lumnitzera* (KARSTEN 36), ebenso *Bruguiera*- Arten - in derselben auffallend mächtigen Ausbildung wie am Stamm dieser Gewächse. Auch an den als "Pneumatophoren" bezeichneten negativ-geotropischen Atemwurzeln etwaiger solcher Pflanzen kommen nach HALLQUIST (67) echte Lenticellen vor. Ferner besitzen *Philodendron* und andere Aroideen, ebenfalls *Brosimum alicastrum* und *Ficus Schlechteri* Lenticellen an ihren Luftwurzeln.

Es wären hier anzuschliessen die Lenticellen an unterirdischen Sprossachsen, die

jedoch nicht häufig vorkommen. An Rhizomen scheinen sie durchweg zu fehlen. Dagegen sind sie bei einigen Pflanzen an den Knollen zu finden. O.L. MÜLLER (13) beschreibt die Lenticellen der Kartoffelknolle als ziemlich wohlentwickelte Bildungen mit starkem Füllgewebe; bezüglich ihrer Entwicklung zeigen sie Ähnlichkeit mit den Stammlenticellen derjenigen Holzpflanzen, deren Periderm aus der Oberhaut entsteht. Bei der Ameisenpflanze *Myrmecodia echinata* befinden sich nach TREUB (23) Lenticellen in den Wandungen der die Knolle durchziehenden Gänge.

An einjährigen Organen erreichen Lenticellen naturgemäss nicht eine so starke Ausbildung wie an holzigen Sprossachsen und Wurzeln, wenn sie auch vielfach in mancher Beziehung den an verholzten Organen befindlichen Lenticellen ähneln. Oft findet man auch an einjährigen Organen Bildungen, die nur die ersten Stadien einer Lenticellenentwicklung aufweisen, also höchstens als Lenticellenanlagen zu bezeichnen sind.

An den Stengeln und Wurzeln krautartiger Pflanzen kommen Lenticellen nach DEVAUX im allgemeinen nicht regelmässigerweise, sondern nur gelegentlich (vielleicht durch besondere Bedingungen begünstigt) vor. Immerhin ist die Anzahl solcher Pflanzen, bei denen Lenticellen gefunden worden sind, nicht gering. DEVAUX zitiert 15 Arten, bei denen am Grunde des Stengels, und 20 Arten, bei denen an der Wurzel Lenticellen vorkommen können; und zwar befinden sich bei manchen dieser Pflanzen Lenticellen an den Wurzeln, während sie am Stengel fehlen; der umgekehrte Fall tritt jedoch nie ein. Es herrschen also bei den krautartigen Pflanzen offenbar die Wurzellenticellen vor. Bisweilen finden sich auch bei krautartigen Pflanzen regelmässigerweise Anlagen von Lenticellen. So sind z.B. bei *Stilpium perforatum* am Stengel die Ursprungsstellen der Lenticellen in entsprechender Weise wie bei vielen Holzpflanzen als deutliche weisse Flecke erkennbar, über denen je eine Spaltöffnung liegt; die Lenticellenentwicklung scheint hier nicht über die ersten Zellteilungen im Rindenparenchym hinauszugehen.

Viel häufiger sind Lenticellen an den Blattstielen von Holzgewächsen zu finden, wo sie in manchen Fällen auch verhältnismässig gut entwickelt sind. Sie sind besonders von HABERLANDT (12) näher untersucht worden. Dieser weist hin auf ihr Vorkommen an den Blattstielen einer Reihe von Bäumen, wo sie entweder am ganzen Blattstiel verteilt oder nur an der verdickten Basis zu finden sind. Als Hauptunterschiede gegenüber den Stammlenticellen werden angeführt: geringere Grösse, langsamere Ausbildung sowie schwächere Entwicklung des Füllgewebes. Mit dem letzteren Umstand hängt weiterhin die Erscheinung zusammen, dass die Epidermis über den Lenticellen vielfach nicht gesprengt wird. Was das Vorkommen der Blattstiellenticellen betrifft, so hat O.L. MÜLLER (13) die Regel aufgestellt, dass dieselben bei allen Holzpflanzen zu finden seien, wo die Stammlenticellen unter Spaltöffnungen entstehen. Diese Regel kann als gültig bezeichnet werden mit der Einschränkung, dass die Bildungen an den Blattstielen mancher der genannten Pflanzen nur als Lenticellenanlagen anzusprechen sind. Umgekehrt scheinen an solchen Holzgewächsen, bei denen die Stammlenticellen sich nicht unter Spaltöffnungen - oder doch nicht unmittelbar unter solchen - entwickeln, niemals Blattstiel-Lenticellen vorzukommen. Diese Zusammenhänge im Vorkommen und völligen oder zeitweiligen Fehlen der Lenticellen an Grossachsen und Blattstielen werden weiterhin noch näher zu erörtern sein (siehe II. Teil, A.)

Ebenso wie an Blattstielen sind auch an Blütenstielen Lenticellen nicht selten. Sie kommen hier (nach O.L. MÜLLER) vermutlich ebenfalls bei allen Holzpflanzen vor, deren Stammlenticellen unter Spaltöffnungen entstehen. Sie scheinen einen ähnlichen Grad der Entwicklung wie die Blattstiel-Lenticellen zu erreichen.

Weniger häufig ist das Auftreten von Lenticellen an Früchten. Sie sind z.B. gefunden worden bei *Pirus*, *Crataegus*, *Aesculus* und *Juglans* (O.L. MÜLLER); lenticellenähnliche Bildungen an den Früchten einiger Cucurbitaceen hat DEVAUX (33) beschrieben. Es scheinen danach Lenticellen nur an grösseren, mit fleischiger Schale versehenen Früchten vorzukommen, an trockenen Früchten dagegen zu fehlen. In Bau und Entwicklung schliessen sich diese Lenticellen den vorerwähnten im Wesentlichen an. Dass auch sie keinen hohen Entwicklungsgrad erreichen, geht z.B. daraus hervor, dass an reifen Äpfeln noch intakte Spaltöffnungen über den Anlagen der Lenticellen zu finden sind.

2. Eigene Untersuchungen: Über das Vorkommen und Fehlen der Lenticellen bei den dikotylen Holzgewächsen.

Es wurde bereits im Vorigen die Frage aufgeworfen, ob sich wohl bei den lenticellenlosen Holzgewächsen ein Zusammenhang zwischen dem Fehlen der Lenticellen und irgend welchen anderen Struktureigentümlichkeiten feststellen lässt. Unter Berücksichtigung der Beobachtung von STAHL, dass verschiedene lenticellenlose Pflanzen Ringelborke bilden, und des scheinbar allgemeinen Vorkommens von Lenticellen bei Holzgewächsen mit oberflächlicher Peridermbildung vermute ich in der verschiedenen Lage des Phellogens einen wichtigen Faktor. Ich untersuchte daher eine möglichst grosse Anzahl von dikotylen Holzgewächsen auf das Vorkommen von Lenticellen und stellte den erhaltenen Befund in der nachfolgenden Tabelle mit Angaben über die Peridermbildung zusammen, welche teils den Werken von SOLEREDER und MÖLLER, teils eigener Untersuchung entstammen. Bei der grossen Menge der zu prüfenden Arten habe ich nicht in jedem Falle das Vorkommen oder Fehlen von Lenticellen sicher entscheiden können und dann die Lenticellen als "fehlend oder undeutlich" bezeichnet.

Tabelle.

Abkürzungen:	ob. = oberflächlich	u.d.K. = unter den Knoten,
	l.R. = subepidermale Rindenschicht,	Ep. = Epidermis
	t.R. = tiefe Rindensch. ausserhalb des Perizykels,	m.R. = mittlere Rindensch.,
	v. = vorhanden,	per. = perizyklisch,
	f. = fehlen,	f.o.u. = fehlen oder undeutlich,
	Blnb. = an den Blattnarben,	Lgr. = in Längsreihen,
		x) = Angaben aus SOLEREDER oder MÖLLER.

Familie.	Art.	Entstehungsort des Phellogens	Vorkommen von Lenticellen.
Ranunculaceae	Clematis Viticella L.	per. x)	f.
	Paeonia Moutan Sims.	per.	f.
Dilleniaceae	Hibbertia volubilis Andr.	per. x)	f, q, u.
	Candollea cuneiformis Labill.	per. x)	f, o, u.
Calycanthaceae	Calycanthus floridus L.	l.R. x)	v.
Magnoliaceae	Drimys Winteri Forst.	Ep. x)	v.
	Magnolia acuminata L.	l.R. x)	v.
	Liriodendron tulipifera L.	l.R. x)	v.
	Schizandra chinensis C. Koch	ob.	v.
Trochodendraceae	Eucommia ulmoides Oliver	Ep. x)	v.
Anonaceae	Anona muricata L.	l.R.	v.
Menispermaceae	Menispermum dahuricum DC.	ob. u. tiefer x)	v.
Berberideae	Berberis vulgaris L.	per. x)	v.
	Lardizabala bitermata Ruiz.	l.R. u. tiefer x)	v.
	Decaisnea Fargesii Franck	l.R. x)	v.
	Akebia quinata Decne.	l.R. x)	v.
Cruciferae	Iberis semperflorens L.	l.R.	f, o, u.
Capparideae	Capparis flexuosa Blume	ob. u. tiefer x)	v.
	Thylachium panduraeforme	l.R.	v.
	Cleome gigantea L.	l.R.	v.
Cistineae	Cistus polymorphus Willk.	Ep.	v.
	Helianthemum canariense Pers.	ob.	v.
Violarieae	Melicytus ramiflorus Forst.	ob.	v.
	Hymenanthera dentata R.Br.	ob.	v.
Canellaceae	Canella alba Murr.	l.R. x)	v.
Bixineae	Kiggelaria africana L.	l.R. x)	v.
	Alberia caffra Harv.	l.R. x)	v.
	Azara dentata Ruiz	l.R. x)	v.

Familie.	Art.	Entstehungsort des Phellogens	Vorkommen von Lenticellen.
Pittosporaceae	Pittosporum Tobira Dryand.	l R. x)	v.
Polygaleae	Polygala myrtifolia L.	ob.	f.o.u.
Caryophylleae	Dianthus fruticosus L.	t.R. x)	v. (Blnb.)
	Silene fruticosa L.	t.R. x)	v. (Blnb.)
Tamariscineae	Tamarix tetrandra Pall.	l.R. x)	v.
Hypericineae	Hypericum balearium L.	per.	f.
Guttiferae	Mammea americana L.	l.R.	v.
Ternstroemiaceae	Stachyurus praecox Sieb.	Ep. x)	v.
	Ternstroemia japonica Thbg.	l.R. x)	v.
	Visnea Mocanera L.	l.R. x)	v.
	Actinidia chinensis Planch.	l.R. x)	v.
	Camellia japonica L.	per. x)	f.o.u.
	Stuartia Pseudocamellia Maxim.	per. x)	f.o.u.
Bombacaceae	Adansonia digitata L.	l R. x)	v.
Malvaceae	Lavatera assurgentiflora Kellog	ob. x)	v.
	Plagianthus pulchellus A.Gr.	ob. x)	v.
	Gossypium herbaceum L.	ob. x)	v.
	Goethea cauliflora Nees.	ob. x)	v.
	Hibiscus Rosa-sinensis L.	ob. x)	v.
Sterculiaceae	Sterculia Bidwilli Hook.	l.R. x)	v.
	Heritiera littoralis Dryand.	l.R. x)	v.
	Hermannia althaeifolia L.	l.R. x)	v.
	Dombeya Wallichii Benth.	l.R. x)	v.
Tiliaceae	Tilia cordata Mill.	l.R. x)	v.
	Sparmannia africana L.	l.R. x)	v.
	Elaeocarpus cyaneus Sims.	ob.	v.
Lineae	Erythroxylum Coca Lam.	l.R. x)	v.
Malpighiaceae	Malpighia glabra L.	l.R.	v.
	Heteropteris chrysophylla H.B.	ob.	v.
Zygophylleae	Larrea mexicana Moric.	l.R. x)	v.
Geraniaceae	Pelargonium graveolens L'Herit	Ep.	v.
Rutaceae	Murraya exotica L.	l.R. x)	v.
	Citrus Aurantium L.	l.R. x)	v.
	Ptelea trifoliata L.	l.R. x)	v.
	Skimmia japonica Thbg.	ob.	v.
	Choisya ternata H. B.	ob.	v.
	Correa speciosa Ait.	ob.	v.
	Phellodendron amurense Rupr.	ob.	v.
	Agathosma imbricata Willd.	ob.	v. (Blnb).
	Coleonema album Bartl.	ob.	v. (Blnb).
	Barosma foetidissima Bartl.	ob.	v. (Blnb).
	Amyris teribintifolia Tenore	l.R. x)	v.
Simarubaceae	Ailanthus glandulosa Desf.	l.R. x)	v.
Ochnaceae	Ochna multiflora DC.	ob. x)	v.
Meliaceae	Cedrela sinensis Juss.	l.R. x)	v.
	Trichilia spec.	l.R. x)	v.
Ilicineae	Ilex Aquifolium L.	Ep. x)	v.
Corynocarpaeae	Corynocarpus laevigata Forst.	2.R. x)	v.
Celastrineae	Celastrus articulatus Thbg.	l.R. x)	v.
	Evonymus japonicus L.	Ep. x)	v.
	Elaeodendron capense Eckl.	2.R. x)	v.
Hippocrateaceae	Hippocratea paniculata Vahl	l.-4.R. x)	v.
	Salacia senegalensis DC.	l.-4.R. x)	v.
Rhamneae	Rhamnus Frangula L.	l.R. x)	v.

Familie.	Art.	Entstehungsort des Phellogens. von	Vorkommen benticellen.
Rhamnaceae	Gouania domingensis L.	1.R.	v.
	Colletia spinosa Lam.	ob.	v.
	Spyridium globulosum Benth.	ob.	v.
Ampelidaceae	Vitis vinifera L.	per. x)	f.
	Vitis hederacea Ehrh.	1.R. x)	v.
Sapindaceae	Sapindus Saponaria L.	1.R. x)	v.
	Serjania cuspidata Cambess.	ob. x)	v.
	Dodonaea cuneata Rudge.	per. x)	f.o.u.
Hippocastanaceae	Aesculus Hippocastanum L.	1.R. x)	v.
Aceraceae	Acer platanoides L.	1.R. x)	v.
	Negundo aceroides Moench	3.-6.R. x)	v.
Staphyleaceae	Staphylea pinnata L.	Ep. x)	v.
Anacardiaceae	Schinus longifolius Rome	1.R. x)	v.
	Pistacia Lentiscus L.	1.R. x)	v.
	Rhus typhina L.	1.R. x)	v.
Leguminosae	Gytisus scoparius Link.	Ep. x)	v.
1. Papilionaceae	Sophora tetraptera J. Mill.	1.-6.R. x)	v.
	Laburnum anagyroides Medic.	2.-6.R. x)	v.
	Cercis canadensis L.	2.-6.R. x)	v.
	Robinia Pseudacacia L.	2.-6.R. x)	v.
	Amorpha fruticosa L.	2.-6.R. x)	v.
	Medicago arborea L.	m.o.t.R.x)	v.
	Caragana arborescens Lam.	t.R. x)	v.
	Wistaria chinensis DC.	t.R. x)	v.
	Colutea arborescens L.	per. x)	v.
	Anthyllis Hermanniae L.	per.	f.o.u.
2. Caesalpinaceae	Caesalpinia sepiaria Roxb.	ob.	v.
	Tamarindus indica L.	1.R. x)	v.
	Gleditschia triancanthos L.	2-3 R. x)	v.
3. Mimoseae	Acacia Melanoxylon R.Br.	ob.	v.
	Albizia lophanta Benth.	ob.	v.
Rosaceae	Spiraea japonica L.	per.	f.o.u.
1. Spiraeoideae	Spiraea Thunbergii Siebold	per.	v.
	Spiraea Aitchisoni Hemsl.	m.R.	v.
	Stephanandra Tanakae Franch.	per.	f.o.u.
2. Pomoideae	Pirus communis L.	Ep. x)	v.
	Amelanchier vulgaris Moench.	Ep. x)	v.
	Crataegus Oxyacantha L.	Ep. x)	v.
	Cotoneaster moupinensis Franch.	ob. x)	v.
	Stranvaesia glaucescens Lindl.	ob.	v.
	Raphiolepis ovata Briot	ob.	v.
3. Rosoideae	Rosa damascena L.	Ep. x)	v.
	Rubus Idaeus L.	per. x)	f.
	Potentilla fruticosa L.	per. x)	f.o.u.
4. Prunoideae	Prunus Gerasus L.	1.R. x)	v.
Saxifragaceae	Cunonia capensis L.	ob. x)	v.
	Brexia madagascariensis Thou.	ob.	v.
	Ribes sanguineum Pursh.	t.R. x)	v.
	Hydrangea paniculata Sieb.	per. x)	v.
	Escallonia rubra Pers.	per. x)	f.o.u.
	Philadelphus coronarius L.	per. x)	f.
	Deutzia scabra Thbg.	per. x)	f.
Hamamelideae	Hamamelis japonica Sieb.	1.R. x)	v.
	Liquidambar styraciflua L.	1.R. x)	v.

Familie.	Art.	Entstehungsort des Phellogens. von	Vorkommen Lenticellen.
Hamamelideae	<i>Distylium racemosum</i> Sieb.	l.R. x)	v.
	<i>Corylopsis pauciflora</i> Sieb.	ob.	v.
Bruniaceae	<i>Berzelia abrotanoides</i> Brongn.	l.R. x)	v.
Rhizophoraceae	<i>Rhizophora Mangle</i> L.	ob. x)	v.
	<i>Bruguiera eriopetala</i> Wight	ob.	v.
Myrtaceae	<i>Barringtonia racemosa</i> Roxb.	ob. x)	v.
	<i>Gustavia Ruiziana</i> Berg	ob. x)	v.
	<i>Metrosideros robusta</i> A.Cunn.	ob.	f.o.u.
	<i>Tristania laurina</i> R.Br.	ob.	f.o.u.
	<i>Eugenia myrtifolia</i> Roxb.	3.-4.R.	f.o.u.
	<i>Eucalyptus robusta</i> Sm.	m.R. x)	f.o.u.
	<i>Calothamus Schaueri</i> Lehm.	m.R.	f.o.u.
	<i>Psidium montanum</i> Sw.	per.	v.
	<i>Myrtus communis</i> L.	per. x)	f.o.u.
	<i>Eugenia apiculata</i> D.C.	per.	f.o.u.
	<i>Leptospermum laevigatum</i> F. Muell.	per.	f.o.u.
	<i>Callistemon speciosus</i> D.C.	per.	f.o.u.
	<i>Melaleuca genistifolia</i> Sm.	per. x)	f.o.u.
Lythrarieae	<i>Nesaea salicifolia</i> H.B.	per. x)	f.
	<i>Punica Granatum</i> L.	m.R.	v. (Blnb).
Onagrarieae	<i>Fuchsia globosa</i> Lindl.	per. x)	f.o.u.
Passifloraceae	<i>Passiflora caerulea</i> L.	l.R. x)	v.
Caricaceae	<i>Carica Papaya</i> L.	ob.	v. (u.d.K.)
Begoniaceae	<i>Begonia acerifolia</i> H.B.	l.R. x)	v.
Araliaceae	<i>Aralia quinquefolia</i> Decne.	l.R. x)	v.
	<i>Hedera Helix</i> L.	l.R. x)	v.
	<i>Acanthopanax sessiliflorum</i> Seem.	l.R. x)	v.
	<i>Pseudopanax crassifolium</i> C. Koch	ob.	v.
	<i>Eleutherococcus senticosus</i> Maxim.	ob.	v.
Cornaceae	<i>Cornus Mas</i> L.	l.R. x)	v.
	<i>Cornus sanguinea</i> L.	Ep. x)	v.
	<i>Griselinia littoralis</i> Raoul	ob. x)	v.
	<i>Garrya elliptica</i> Dougl.	ob.	v.
Caprifoliaceae	<i>Viburnum Lantana</i> L.	Ep. x)	v.
	<i>Viburnum Opulus</i> L.	l.R. x)	v.
	<i>Sambucus nigra</i> L.	l.R. x)	v.
	<i>Diervillea floribunda</i> Sieb.	per. x)	v.
	<i>Lonicera tatarica</i> L.	per. x)	v.
	<i>Lonicera Caprifolium</i> L.	per. x)	f.
	<i>Symphoricarpos racemosus</i> Michx.	per. x)	v.
Rubiaceae	<i>Coprosma lucida</i> Forst.	per. x)	v.
	<i>Coffea arabica</i> L.	per.	f.o.u.
Compositae	<i>Dahlia imperialis</i> Roetzl.	Ep.	v.
	<i>Artemisia argentea</i> L'Hérit	l.R.	v.
	<i>Brachylaena nereifolia</i> R.Br.	l.R.	v.
	<i>Gonospermum fruticosum</i> Less.	l.R.	v.
	<i>Senecio angulatus</i> L.	ob.	v.
	<i>Brachyglottis repanda</i> Forst.	m.R.	v.
	<i>Olearia Haastii</i> Hook.	t.R.	f.o.u.
	<i>Aster fruticosus</i> L.	per.	f.o.u.
	<i>Cassinia leptophylla</i> R.Br.	per.	f.o.u.
Goodeniaceae	<i>Scaevola Koenigii</i> Vahl	l.R. x)	v.
	<i>Goodenia ovata</i> Sm.	ob.	v.

Familie.	Art.	Entstehungs- ort des Phellogens. von	Vorkommen Lenticellen.
Vacciniaceae	Vaccinium corymbosum L.	per. x)	f.
	Gaylussacia resinosa Torr.	per.	f.
Ericaceae	Erica mediterranea L.	per. x)	f.
	Rhododendron arboreum Sm.	per. x)	f.
	Rhododendron ferrugineum L.	per. x)	v. (Blab.)
	Ledum palustre L.	per. x)	v. (Blab.)
	Kalmia angustifolia L.	per. x)	v. (Blab.)
	Clethra arborea Soland	per. x)	f.
	Zenobia speciosa D. Don.	per. x)	f.
	Pieris Mariana Benth.	per. x)	f.
	Arbutus Unedo L.	per.	f.
	Oxydendrum arboreum D. C.	ob.	v.
Epacrideae	Leucopogon Richei R. Br.	per. x)	f.o.u.
Plumbagineae	Plumbago capensis Thbg.	ob.	v.
Myrsineae	Myrsine semiserrata Wall.	Ep.	v.
	Aegiceras majus Gaertn.	Ep.	v.
Sapotaceae	Achras sapota L.	l.R. x)	v.
	Chrysophyllum Cainito L.	l.R. x)	v.
	Mimosa globosa Gaertn.	l.R.	v.
Ebenaceae	Diospyros Ebenum Koen.	l.R. x)	v.
	Royena lucida L.	per. x)	v.
Styraceae	Styrax jpyonicum Sieb.	per. x)	v.
Oleaceae	Forsythia suspensa Vahl.	Ep. x)	v.
	Olea europaea L.	l.R. x)	v.
	Jasminum odoratissimum L.	l.R. x)	v.
	Ligustrum vulgare L.	l.R. x)	v.
	Syringa vulgaris L.	l.R. x)	v.
	Fraxinus excelsior L.	l.R. x)	v.
	Chionanthus virginica L.	l.R. x)	v.
	Phillyrea decora Boiss.	l.R. x)	v.
Salvadoraceae	Salvadora persica L.	l.R. x)	v.
Apocynaceae	Nerium Oleander L.	Ep. x)	v.
	Thevetia nereifolia Juss.	l.R.	v.
	Chonemorpha macrophylla G. Don.	ob.	v.
	Mascarenhasia elastica K. Schum.	ob.	v.
Asclepiadeae	Marsdenia erecta R. Br.	ob. x)	v.
	Stephanotis floribunda Brongn.	ob. x)	v.
	Hoya carnosia R. Br.	ob. x)	v.
	Periploca graeca L.	ob. x)	v.
Loganiaceae	Chilanthus oleaceus Burch.	per. x)	f.o.u.
Boragineae	Echium fastuosum Jacq.	per. x)	f.o.u.
Solanaceae	Solanum jasminoides Paxt.	Ep. x)	v.
	Datura sanguinea Ruiz.	Ep. x)	v.
	Cestrum Parqui L'Hérit	l.R. x)	v.
	Withania aristata Panq.	ob.	v.
	Lycium carolinianum Walt.	m.R. x)	v.
Scrophularineae	Paulownia imperialia Sieb.	l.R. x)	v.
	Veronica Traversii Hook.	ob.	v. (Blab.)
	Calceolaria adscendens Lindl.	per.	f.o.u.
Gesneraceae	Rhytidophyllum auriculatum Hook.	per. x)	f.o.u.
Bignoniaceae	Catalpa bignonioides Walt.	l.R. x)	v.
	Crescentia Cujete L.	l.R. x)	v.
	Jacaranda ovalifolia R. Br.	l.R. x)	v.
	Tecoma grandiflora Loisel.	m.R.	v.

Familie.	Art.	Entstehungsort des Phellogens.von	Vorkommen Lenticellen.
Globulariaceae	Globularia salicina Lam.	per.	f.
Acanthaceae	Acanthus arboreus Forsk.	ob.	v.
	Thunbergia erecta T. Anders.	ob. x)	v.
	Jacobinia magnifica Lindau	l.R. x)	v. (Lgr.)
	Daedalacanthus strictus T. Anders.	ob.	v. (Lgr.)
	Sanchezia nobilis Hook.	ob.	v. (Lgr.)
Myoporineae	Myoporum serratum R. Br.	l.R. x)	v.
Verbenaceae	Clerodendron Fergesii Dode.	l.R.	v.
	Gmelina arborea Roxb.	ob.	v.
	Callicarpa japonica Thbg.	ob.	v.
Labiatae	Lippia chamaedrifolia Steid.	per.	v.
	Plectractus fruticosus L'Hérit	l.R. x)	v.
	Coleus Penzigii Schweinf.	l.R. x)	v.
	Salvia recognita Fisch.	per. x)	f.o.u.
	Rosmarinus officinalis L.	per. x)	f.o.u.
	Lavendula vera D C.	per. x)	f.o.u.
Nyctagineae	Pisonia longirostris Teijsm.	l.R. x)	v.
	Bougainvillea glabra Choisy	l.R. x)	v.
Phytolaccaceae	Phytolacca dioica L.	l.R. x)	v.
	Ercilla volubilis A. Juss.	Ep.	v.
	Villamilla octandra Hook.	l.R.	v.
Polygonaceae	Polygonum baldschuanicum Regel	l.R. x)	v.
	Coccoloba grandiflora Jacq.	l.R. x)	v.
	Mühlentbeckia varians Meissn.	l.R.	v.
Aristolochiaceae	Aristolochia sipho L'Hérit.	ob. x)	v.
Piperaceae	Piper Bredemeyeri Jacq.	ob. x)	v.
Monimiaceae	Doryphora Sassafras Endl.	ob.	v.
Laurineae	Laurus nobilis L.	ob. x)	v.
	Cinnamomum Camphora T. Nees.	ob. x)	v.
	Phoebe barbusana Webb.	ob.	v.
	Cryptocarya triplinervis R. Br.	ob.	v. (u.d.K.)
Proteaceae	Banksia marginata R. Br.	l.H. x)	v.
	Hakea suaveolens R. Br.	l.R. x)	v.
	Stenocarpus sinuatus Endl.	l.R. x)	v.
	Leucadendron tortum R.Br.	ob.	v.
Thymelaeaceae	Daphne Mezereum L.	Ep. x)	v. (Blnb.)
	Passerina filiformis L.	l.R. x)	v. (Blnb.)
	Wikstromemia viridiflora Meissn.	Ep. x)	v. (Blnb.)
	Lagetta lintearia Lam.	Ep. x)	v.
Elaeagnaceae	Eleagnus pungens Thbg.	ob.	v.
	Hippophae rhamnoides L.	l.R. x)	v.
Euphorbiaceae	Euphorbia aphylla Brouss.	ob.	v.
	E. Regis- Jubae Webb.	ob.	v. (Blnb.)
	Manihot utilissima Pohl	ob.	v.
	Antidesma venosum E. Mey.	ob.	v.
	Acalypha marginata Spreng.	l.R.	v.
	Hura crepitans L.	l.R. x)	v.
	Phyllanthus angustifolius Sw.	l.R.	v.
	Jatropha Curcas L.	l.- 3.R. x)	v.
	Securinega fluggeoides Muell.	3.- 4.R.	v.
Buxaceae	Buxus sempervirens L.	lokal ob., dann per. x)	v.
Urticaceae.)	Ulmus campestris L.	l.R. x)	v.
l. Ulmaceae)	Celtis occidentalis L.	l.R. x)	v.
	Zelkova acuminata Planch.	l.R.	v.

Familie.	Art.	Entstehungsort des Phellogens von	Vorkommen Lenticellen.
Urticaceae)	<i>Morus nigra</i> L.	l.R. x)	v.
2. Moraceae)	<i>Ficus Carica</i> L.	l.R. x)	v.
	<i>Ficus nirsuta</i> Vell.	l.R. x)	v. (u.d.K.)
	<i>Artocarpus incisa</i> L.	l.R. x)	v.
	<i>Cecropia palmata</i> Willd.	l.R. x)	v.
	<i>Maclura aurantiaca</i> Nutt.	l.R. x)	v.
	<i>Chlorophora excelsa</i> Benth.	ob. x)	v.
	<i>Brosimum Alicastrum</i> Sw.	ob. x)	v.
Urticaceae)	<i>Boehmeria macrophylla</i> D. Don.	l.R. x)	v.
3. Urticeae)	<i>Trema micrantha</i> Blume	ob.	v.
Platanaceae	<i>Platanus orientalis</i> L.	l.R. x)	v.
Juglandaceae	<i>Juglans regia</i> L.	l.R. x)	v.
	<i>Pterocarya caucasica</i> C.A.Mey.	l.R. x)	v.
Myricaceae	<i>Myrica Gale</i> L.	l.R. x)	v.
Casuarineae	<i>Casuarina glauca</i> Sieb.	ob. x)	v.
Cupuliferae	<i>Fagus silvatica</i> L.	l.R. x)	v.
	<i>Quercus Robur</i> L.	l.R. x)	v.
	<i>Castanea sativa</i> Mill.	l.R. x)	v.
	<i>Betula alba</i> L.	l.R. x)	v.
	<i>Alnus glutinosa</i> Medic.	l.R. x)	v.
	<i>Carpinus Betulus</i> L.	l.R. x)	v.
	<i>Corylus Avellana</i> L.	l.R. x)	v.
	<i>Ostrya virginica</i> Willd.	l.R. x)	v.
Salicineae	<i>Salix decumbens</i> Schleich.	Ep. x)	v.
	<i>Populus tremula</i> L.	l.R. x)	v.

Ergebnis: Untersucht wurden 323 Arten. Von 248 Arten mit oberflächlicher Peridermbildung waren 243 mit deutlichen Lenticellen versehen; nur bei 5 Arten habe ich diese Organe nicht gefunden. Von 14 Arten mit Peridermbildung in einer tieferen Rindenschicht, aber ausserhalb des Perizykels, besaßen 11 Lenticellen, 3 nicht. Von 61 Arten mit perizyklischer Peridermbildung fand ich bei 16 Arten Lenticellen, bei 45 nicht.

Es sind somit bei oberflächlicher Lage des Phellogens wie auch bei tieferer Lage ausserhalb des Perizykels durchweg Lenticellen vorhanden, während solche Organe bei perizyklischer Lage des Phellogens in der Mehrzahl der Fälle fehlen oder doch nur undeutlich entwickelt sind. Es ist daher anzunehmen, dass das Vorkommen oder Fehlen der Lenticellen in einem gewissen Zusammenhang mit der Lage des Periderms steht.

Ergebnisse aus der Übersicht, welche die Anordnung der Lenticellen betreffen, sind im folgenden Abschnitt angeführt.

B. DIE VERTEILUNG DER LENTICELLEN AN DEN ORGANEN.

1. Zusammenfassung der Literatur und eigene Ergebnisse.

Über die Verteilung der Lenticellen an Zweigen und Wurzeln hat DEVAU (48) umfangreiche Untersuchungen angestellt, wonach gewisse Regelmässigkeiten in der Anordnung derselben an diesen Pflanzenteilen bestehen. In der Tat sind die Lenticellen durchaus nicht so regellos verteilt, wie es auf den ersten Blick erscheint, sondern sie folgen z. B. in ihrer Anordnung auf den verschiedenen Intermodien eines Jahrestriebes oder auf den einzelnen Intermodien gewissen Gesetzen. Besonders typisch ist die Gruppierung der Lenticellen am Zweigintermodium, wo ihre Anzahl pro qcm Oberfläche immer im unteren Teil erheblich abnimmt; bisweilen ist hier sogar eine gewisse Fläche völlig frei von Lenticellen (z.B. bei *Aesculus hippocastanum*).

Am oberen Ende eines Interodiums findet sich andererseits vielfach ein Maximum der Lenticellenzahl, bezogen auf die Flächeneinheit.

Eine bisweilen vorkommende besondere Anordnung der Lenticellen ist diejenige in Längsreihen, welche ich z. B. an Zweigen bei verschiedenen Arten von *Pelargonium* und bei mehreren *Acanthaceen* (*Jacobinia*, *Daedalacanthus* und *Sanchezia*) gefunden habe. Auch an Wurzeln können die Lenticellen (nach VOUCK (30) z.B. bei *Tilia*) in dieser Weise angeordnet sein.

Eine Besonderheit in der Anordnung der Lenticellen ist ihre Häufung oder ihr alleiniges Vorkommen an besonders vorbestimmten Stellen eines pflanzlichen Organs. So sind die Stammlenticellen fast stets unterhalb der Blatinserktionen in relativ grösserer Anzahl zu finden als an den übrigen Teilen eines Interodiums. Diese Häufung zeigt sich - nach DEVAUX - bei gegenständiger Blattstellung ziemlich gleichmässig rings um den Stengel, wenn die Blätter alternieren; ist dagegen nur auf der Blattseite die Zahl der Lenticellen unter den Knoten grösser als darüber, während auf der anderen Seite vielfach sogar das umgekehrte Verhältnis besteht. Es spielt hier jedenfalls eine Beziehung zwischen den Lenticellen und den Blättern- oder besser den Blattanlagen mit, die auch durch frühzeitige Entfernung der jungen Blätter nicht mehr verändert wird (vergl. IV. Teil, B 4). Bisweilen liegen sogar sämtliche oder fast alle Lenticellen in Querreihe unter den Knoten, so z. B. bei *Cryptocarya triplinervis*, *Ficus Vogelii*, *F. panduracifolia* und *Carica Papaya*. Bei einigen Holzpflanzen schliesslich entstehen sogar nur unmittelbar an den Blattnarben Lenticellen einzeln oder zu zweien. Derartige Fälle sind bereits von STAHL (10) für *Abies pectinata* und von DEVAUX (48) für verschiedene Arten von *Daphne* und *Veronica* zitiert worden. Wie aus meiner früher gegebenen Übersicht hervorgeht, scheint diese Lenticellenordnung in gewissen Familien häufiger vorzukommen, so z. B. bei den *Caryophyllaceen*, *Rutaceen* und *Thymelaeaceen*. Im einzelnen sind die hierher gehörigen Arten folgende:

<i>Caryophyllaceae</i> :	<i>Dianthus fruticosus</i> , <i>Silene fruticosa</i>
<i>Rutaceae</i> :	<i>Agathosma imbricatum</i> , <i>Coleonema album</i> <i>Barosma foetidissima</i> ,
<i>Scrophulariaceae</i> :	<i>Veronica Traversii</i> , <i>Veronica Godefroyana</i> ,
<i>Lythraceae</i> :	<i>Punica Granatum</i>
<i>Thymelaeaceae</i> :	<i>Daphne Mezereum</i> , <i>Passerina filiformis</i> , <i>Nikstroemia viridiflora</i> ,
<i>Euphorbiaceae</i> :	<i>Euphorbia Regia-Jubae</i> .

Bei den 3 erstgenannten Familien entwickeln sich die Lenticellen ziemlich spät und liegen einzeln an den Blattnarben; bei den 2 letztgenannten entstehen sie frühzeitig und liegen zu zweien neben den Blattnarben.

Eine gewisse Abweichung weisen noch einige *Ericaceen* auf, deren Lenticellen nicht unmittelbar an den Blattnarben, sondern etwas darüber liegen. Es sind dies folgende Arten: *Rhododendron ferrugineum*, *Ledum palustre*, *Kalmia angustifolia*.

Eine ähnliche Beziehung wie die zwischen Stammlenticellen und Blatinserktionen besteht zwischen den Wurzellenticellen und den Austrittsstellen der Nebenwurzeln. DEVAUX hat gezeigt, dass in der grössten Mehrzahl der Fälle die sogenannten primären Lenticellen der Wurzeln - bei Holzgewächsen wie auch bei krautartigen Pflanzen paarweise neben den Seitenwurzeln entstehen. In gleicher Weise bilden sich die Lenticellen an den Stengeln einiger Pflanzen, welche regelmässig Adventiwurzeln bilden, zu je zweien an den Insertionsstellen der letzteren; dies ist nach TERRAS (49) z. B. bei *Solanum dulcamara* der Fall, während KLEBAHN (31) angenommen hatte, dass hier die Wurzeln aus den Lenticellen austreten.

Bei den einzelnen Pflanzenarten ist die im Durchschnitt auf die Flächeneinheit kommende Zahl von Lenticellen naturgemäss verschieden. Sie schwankt nach DEVAUX für Zweiglenticellen etwa zwischen 1 und 100 pro qcm und ist im allgemeinen umso grö-

je geringere Grösse die einzelne Lenticelle besitzt. Mit zunehmendem Alter scheint sich diese Zahl wenig zu verändern, was auf eine ständige Neubildung von "sekundären" Lenticellen entsprechend der Oberflächenvergrösserung des Zweiges schliessen lässt.

2. Die Verteilung der Lenticellen an horizontal gewachsenen Zweigen.

Während an vertikal oder fast vertikal wachsenden Zweigen die Lenticellen im allgemeinen ringsum gleichmässig verteilt sind, finden sich bei horizontalen und schrägen Zweigen mehr oder weniger grosse Unterschiede zwischen der Zahl der Lenticellen auf der Ober- und Unterseite. HABERLANDT (12), welcher einige Holzgewächse daraufhin untersuchte, fand bei diesen stets auf der Unterseite mehr Lenticellen als auf der Oberseite und nahm diese Verteilungsweise als allgemein verbreitet und für die Lenticellen charakteristisch an. DEVAUX (48) bestätigte die Richtigkeit dieser Annahme nur für etwa die Hälfte einer Reihe von untersuchten Holzpflanzen; bei 4 von 12 Pflanzen bestand das umgekehrte Verhältnis, und bei zweien war die Anzahl der Lenticellen auf Ober- und Unterseite etwa gleich. Daraus geht schon hervor, dass man von einer Regelmässigkeit der Lenticellen-Verteilung in dem genannten Sinne wohl kaum sprechen kann, und es ist leider nicht recht einzusehen, warum DEVAUX trotz diesem Ergebnis die Regel von HABERLANDT noch als "giltig mit gewissen Ausnahmen" bezeichnet. Auch meine Zählungen an einer grösseren Anzahl von Pflanzen haben ergeben, dass die Verteilungsweise der Lenticellen auf der Ober- und Unterseite der Zweige sehr verschieden sein kann - und zwar so verschieden, dass eine auch nur einigermaßen allgemein gültige Regel hierüber nicht aufzustellen ist.

Es mögen zunächst die Resultate dieser Zählungen folgen, bei denen (soweit es sich ermöglichen liess) auch das Alter der Zweige berücksichtigt worden ist. Die Reihenfolge der Arten habe ich so gewählt, dass zuerst diejenigen aufgeführt werden, bei denen auf der Oberseite mehr Lenticellen vorhanden sind als auf der Unterseite, dann solche, bei diesen Zahlen etwa gleich sind und schliesslich diejenigen, bei denen wenigstens an älteren Zweigen die Lenticellen auf der Unterseite vorherrschen. Die Ergebnisse habe ich durch den Quotienten aus der Anzahl auf der Oberseite dividiert, durch die auf der Unterseite dargestellt, da dieser nach meiner Ansicht die natürlichen Verhältnisse klarer wiedergibt als der von HABERLANDT und DEVAUX gewählte umgekehrte Wert.

Verteilung der Lenticellen auf der Ober- und Unterseite der Zweige.

Art.	Alter der Zweige.	O : U.	Bemerkungen.
<i>Fagus silvatica</i>	1. - 3. Jahr	1,3	Lenticellen der Oberseite stärker ausgebildet.
	6. "	1,2	
	9. - 10. "	1,1	
<i>Aesculus Hippocastanum</i>	1. - 4. "	1,2	Lenticellen der Unterseite grösser.
<i>Prunus Amygdalus</i>	10. "	1,1	
<i>Sambucus nigra</i>	1. - 2. "	1,0 - 1,1	
<i>Ulmus campestris</i>	1. - 4. u. 10 J.	1,0	unregelmäss. 0,7 - 1,4
<i>Cornus sanguinea</i>	2. Jahr	1,0	
<i>Corylus Avellana</i>	1. - 4. "	unregelmäss. 0,7 - 1,4	
<i>Forsythia intermedia</i>	3. - 4. "	unregelmäss. 0,5 - 1,7	
<i>Tilia cordata</i>	1. "	1,3	
	2. "	1,1	
	3. "	0,8	
	4. "	0,7	
<i>Pirus communis</i>	1. "	1,1 - 1,2	

Art.	Alter der Zweige.	O : U.	Bemerkungen.
<i>Pirus communis.</i>	2. Jahr	1,0	
	3. "	0,8 - 0,9	
	4. "	0,6 - 0,9	
<i>Pirus aucuparia</i>	1. "	1,0	
	6.- 8. "	0,7	
<i>Prunus serrulata</i>	1. "	1,0	
	2. "	0,7 - 0,8	
	3. "	0,8	
	4. "	0,5 - 0,6	
<i>Aesculus Pavia</i>	1. "	1,0	
	2.- 4. "	0,9	
<i>Negundo aceroides</i>	4.u. 12. "	0,9	Lenticellen der Unterseite grösser.
<i>Gleditschia japonica</i>	2.- 4. "	0,2 - 0,4	Nach dem 4. Jahr fast keine Lentic. auf d. Oberseite.
	5. "	0,2	

In der Mehrzahl der untersuchten Fälle war das Verhältnis zwischen den Lenticellenzahlen auf der Ober- und Unterseite nur geringen Schwankungen unterworfen. Dies mögen 2 Beispiele zeigen, bei denen die einzelnen Zählungen angeführt werden.

*Acer Pseudoplatanus.**Tilia cordata.*

Alter d. Zweiges.	Ober-Seite.	Unter-Seite.	Quotient O:U	Alter d. Zweiges.	Ober-Seite	Unter-Seite.	Quotient O:U
1 Jahr	148	116	1,3	1 Jahr	60	44	1,4
	101	86	1,2		86	64	1,3
	68	62	1,1		36	29	1,2
	21	26	0,8		51	37	1,4
	63	56	1,1		26	19	1,4
	57	53	1,1		18	15	1,2
2 Jahre	57	48	1,2	2 Jahre	64	70	0,9
	77	70	1,1		55	48	1,1
	55	44	1,2		32	27	1,2
	85	78	1,1	3 Jahre	59	66	0,9
	67	80	0,8		40	50	0,8
3 Jahre	26	20	1,3		22	30	0,7
	65	65	1,0	4 Jahre	55	77	0,7
	40	38	1,1		47	72	0,7

Aus den Zählungen entnehme ich folgendes Ergebnis: Das Verhältnis der Lenticellenzahl auf der Ober- und Unterseite wagerechter Zweige ist je nach der Pflanzenart verschieden; es kann die Anzahl auf der Oberseite oder auf der Unterseite grösser sein, oder beide Werte können etwa gleich sein. Letzteres scheint besonders für jüngere Zweige zuzutreffen, während mit zunehmendem Alter häufig, aber durchaus nicht immer die Anzahl auf der Unterseite - anscheinend infolge Verkümmerns von Lenticellen der Oberseite - mehr oder weniger überwiegt; von einem Ausgleich der Unterschiede (der nach HABERLANDT häufig eintreten soll), also einer Veränderung im umgekehrten Sinne habe ich dagegen bei keiner der untersuchten Pflanzen etwas bemerkt. Die Unterschiede zwischen Ober- und Unterseite sind fast immer nur derart, dass die Werte des Quotienten zwischen 1,3 und 0,6 liegen. Erheblich kleinere Werte, wie sie z. B. bei *Gleditschia* vorkommen, sind aber von HABERLANDT zu stark betont worden und trugen erheblich dazu bei, dass er eine Ansicht entwickelte, welche den Tatsachen nicht ganz gerecht wurde. Es ist von Wichtigkeit, dass in einigen Fällen auch die

Grösse der Lenticellen variieren kann und zwar scheinbar häufiger in dem Sinne, dass die der Unterseite stärker entwickelt sind. Dass auch äussere Faktoren und ungleiches Wachstum noch auf die Verteilung der Lenticellen auf Ober- und Unterseite einwirken können, erscheint nicht ausgeschlossen; diese Möglichkeit wäre noch zu prüfen. Es dürfte aber angesichts des verschiedenen Verhaltens der einzelnen Pflanzenarten schwierig sein, in dieser Beziehung etwas allgemein giltiges festzustellen.

II. TEIL: ENTWICKLUNG DER LENTICELLEN,

A. ORT UND ZEIT DER LENTICELLENBILDUNG.

1. Zusammenfassung der Literatur.

Die Entstehungsweise der Stammlenticellen, insbesondere ihr Zusammenhang mit Spaltöffnungen ist durch die Arbeiten von TRECUL (9) und STAHL (10) bekannt geworden. Die genannten Forscher zeigten, dass diese Lenticellen in vielen Fällen - und zwar regelmässig bei den Holzgewächsen mit oberflächlicher Peridermbildung - aus dem Rindenparenchym unter den Spaltöffnungen ihren Ursprung nehmen; ausserdem fand STAHL, dass bei tieferer Lage des Phellogens sowie ganz allgemein an älteren Bäumen und Sträuchern Lenticellen aus dem Phellogen entstehen können. Der genannte Forscher unterschied demnach zwischen einer "Entwicklung der Lenticellen unter Spaltöffnungen" einerseits und "Entwicklung aus dem Phellogen" andererseits. Es erwies sich aber bald als notwendig, diese Klassifikation in bestimmtem Sinne abzuändern. Bereits O. L. MÜLLER (13) und später DEVAUX (48) zeigten nämlich, dass auch bei einer Peridermbildung in einer tieferen Rindenschicht die Lenticellen gleichwohl unter Spaltöffnungen entstehen können, und zwar wies MÜLLER eine derartige Bildungsweise der Lenticellen für *Gingko biloba* (von STAHL als Beispiel für die "Entwicklung aus dem Phellogen" benutzt) und DEVAUX für Arten von *Diervillea* und *Spiraea* nach. Die Entdeckung der Lenticellenbildung unter Spaltöffnungen in einer tieferen Rindenschicht veranlasste MÜLLER, den Unterschied zwischen "primären und sekundären Lenticellen" einzuführen, welchen DEVAUX später genau umschrieb. Danach sind als primäre Lenticellen diejenigen zu bezeichnen, die frühzeitig an vorbestimmten Stellen eines Pflanzenteils (und im allgemeinen aus einem primären Gewebe) entstehen, als sekundäre Lenticellen diejenigen, welche später an beliebiger Stelle (durchweg aus einem sekundären Gewebe) entstehen. "Primäre Zweiglenticellen" sind daher zunächst alle diejenigen, welche unter Spaltöffnungen entstehen, aber auch solche an Blattnarben oder an den Insertionsstellen von Adventivwurzeln, während von den Wurzellenticellen - wie bereits erwähnt - die an den Austrittsstellen der Nebenwurzeln gebildeten als primäre zu bezeichnen sind. An anderen Organen finden sich naturgemäss nur primäre Lenticellen.

Die Unterscheidung der Lenticellen nach ihren Entstehungsorten ergibt also folgende Übersicht:

A. Primäre Lenticellen:

1. an Sprossachsen,

a. unter Spaltöffnungen und zwar im direkt darunter liegenden Gewebe (bei oberflächlicher Lage des Phellogens) oder in einer tieferen Rindenschicht (bei tiefer Lage des Phellogens),

b. an Blattnarben (bei Fehlen der Spaltöffnungen an den jungen Trieben),

c. an den Insertionsstellen von Adventivwurzeln,

2. an Blattstielen, Blütenstielen und Früchten unter Spaltöffnungen.

3. an Wurzeln paarweise an den Insertionsstellen der Nebenwurzeln;

B. Sekundäre Lenticellen:

an Sprossachsen und Wurzeln an beliebigen nicht vorbestimmten Stellen.

Den Umstand, dass an Wurzeln die primären Lenticellen fast immer an der Basis der Seitenwurzeln entstehen, sucht TERRAS (53) auf mechanische Faktoren zurückzuführen. Danach spielen allgemein bei der Lenticellenbildung mechanische Faktoren

eine Rolle; ein Phellogen bildet da, wo es unter dem Druck der Epidermis steht, gewöhnlichen Kork, dagegen an Stellen, wo der Druck verringert ist, Lenticellengewebe, da hier offenbar bessere Bedingungen zur Zellteilung vorliegen. Solche Stellen sind nun an den jungen Trieben die unter den Spaltöffnungen liegenden Teile des Rindenparenchyms, bei den Wurzeln - wie TERRAS im einzelnen nachweist - die Übergangszonen zwischen Haupt- und Nebenwurzeln und zwar (ausgenommen bei sehr dünnen Seitenwurzeln) in besonderem Masse die Partien rechts und links von den letzteren. Die hier kurz angeführte Theorie von TERRAS erscheint wohl geeignet, die Bildung mancher Lenticellen an ganz bestimmten Stellen begreiflich zu machen; sie versagt aber offenbar bei anderen Bildungsarten, vor allem für sekundäre Lenticellen.

Was die Zeit der Lenticellenbildung anbetrifft, so entstehen die primären Lenticellen im allgemeinen frühzeitig. In jedem Falle werden sie vor dem Beginn der Peridermbildung angelegt; ihre ersten Entwicklungsstadien sind demnach bei den Holzpflanzen, die im ersten Jahre Periderm bilden, d.h. bei der Mehrzahl derselben, schon an sehr jungen Trieben zu finden. Meistens beginnt die Lenticellenentwicklung einige Zeit nach der Entfaltung des jungen Triebes aus der Knospe oder nach der Keimung (*Sambucus*, *Acer* u.a.), bisweilen sind aber schon die soeben aus Knospe oder Samen hervorgegangenen Triebe mit deutlichen Lenticellenanlagen versehen (*Assculus*).

In den Fällen, wo die Lenticellen später als im ersten Jahre gebildet werden, ist die Entwicklung ebenso wie die des Periderms im allgemeinen eine ziemlich langsame; stets sind aber auch hier die Lenticellen etwas früher ausgebildet als das Periderm. Vielfach geht dann die Peridermbildung von den Lenticellen aus und erstreckt sich allmählich fortschreitend über die ganze Stammoberfläche.

Sekundäre Lenticellen dürften überall da, wo primäre vorhanden sind, sich wohl erst einige Zeit später, jedenfalls nicht mehr im ersten resp. gleichen Jahr bilden. Bei Pflanzen, die keine primären, dagegen sekundäre Lenticellen besitzen, entwickeln sich die letzteren vielfach bis zum zweiten Jahre völlig; bisweilen scheint aber ihre Ausbildung auch länger zu dauern.

2. Beziehungen zwischen Lenticellen und Spaltöffnungen.

Die verbreitetste Entstehungsweise der Lenticellen an Sprossachsen ist - entsprechend der Häufigkeit der oberflächlichen Peridermbildung - diejenige unter Spaltöffnungen. Dabei sind die Beziehungen zwischen Lenticellen und Stomata (wie STAHL (10) gezeigt hat) verschiedener Art. Bei den meisten der in Betracht kommenden Pflanzen findet sich eine Lenticellenanlage unter jeder der vorhandenen Spaltöffnungen (Gruppe I); seltener entsteht eine Lenticelle unter einer Gruppe von mehreren Spaltöffnungen (Gruppe II: *Juglans regia*, *Hedera*-Arten), und in einigen Fällen schliesslich bilden sich nur unter einigen der vorhandenen Spaltöffnungen Lenticellen, während unter den meisten keine Veränderungen vor sich gehen (Gruppe III). Hinzu kommen die von STAHL nicht berücksichtigten Fälle, wo primäre Lenticellen in einer tieferen Rindenschicht entstehen, die meisten hierher gehörigen Pflanzen bilden unter jeder Spaltöffnung eine Lenticelle, schliessen sich also der Gruppe I an, (z.B. *Diervillea* und *Spiraea*-Arten), während *Ginkgo* nach O.L. MÜLLER in dem Verhältnis der Spaltöffnungen zu den Lenticellen der Gruppe III entspricht. Die Pflanzen schliesslich, denen primäre Lenticellen fehlen, scheinen durchweg sehr viele Spaltöffnungen an ihren jungen Trieben zu besitzen (*Ribes*, *Berberis*, *Caragana*, *Colutea*).

Der von STAHL zuletzt genannte Fall (Gruppe III) bietet nun ein besonderes Interesse durch die naheliegende Frage, ob die Fähigkeit der Lenticellenbildung hier auf eine kleine Anzahl von Spaltöffnungen resp. das darunter liegende Gewebe beschränkt ist, oder ob sie im Grunde allen Spaltöffnungen zukommt. Die Beantwortung dieser Frage bietet nur bei einer der in Betracht kommenden Pflanzen, nämlich bei *Ampelopsis quinquefolia* (und anderen Arten der Gattung) keine Schwierigkeiten, da hier diejenigen Spaltöffnungen, unter denen Lenticellen entstehen, sich durch bedeutendere Grösse von den viel zahlreicher vorhandenen übrigen Spaltöffnungen

ganz deutlich unterscheiden (D'ARBAUMONT 14, 22). In einem anderen hierher gehörigen Falle, nämlich bei *Viburnum Opulus*, besteht dagegen keine derartige Verschiedenheit zwischen den Lenticellen bildenden und den übrigen Stomaten. Während nun STAHL, dem Augenschein Rechnung tragend, angibt, dass hier "die meisten Spaltöffnungen mit beginnender Peridermbildung verkümmern, ohne dass unter ihnen die sonst die Lenticellenbildung einleitenden Veränderungen vor sich gegangen wären", formuliert DEVAUX in dem Bestreben, eine Vereinheitlichung herbeizuführen, den gesamten Befund über die Beziehungen zwischen Lenticellen und Stomata folgendermassen: "Die Entstehung der Lenticellen unter Spaltöffnungen ist allgemein; nur bei einer sehr grossen Anzahl von Spaltöffnungen verkümmern die Lenticellen zum Teil (*Viburnum Opulus*) oder alle (*Ribes* i.a.)". Diese Auffassung kann ich nicht teilen; ich bin vielmehr der Ansicht, dass ein Unterschied besteht zwischen den Stomata, unter denen sich Lenticellen bilden, und denjenigen, die unverändert bleiben, - auch in solchen Fällen, wo ausserlich nichts davon zu bemerken ist. Hierfür sprechen folgende Gründe:

1. Unter den Lenticellen bilden Spaltöffnungen befindet sich ein viel umfangreicheres lockeres Parenchym (meist ausserlich als weisser Fleck erkennbar) als unter den übrigen.

2. Unter den sich nicht verändernden Spaltöffnungen ist auch von den ersten Anfängen einer Lenticellenbildung (Zellteilungen) nichts wahrzunehmen.

3. Bei Versuchen mit *Viburnum Opulus* ist es mir unter keinen Bedingungen gelungen, andere als die ursprünglich dafür bestimmten Spaltöffnungen zur Bildung von Lenticellen zu veranlassen (vergl. IV. Teil, B 2, 4).

Diese Unterschiede in dem Verhalten der an den jungen Trieben befindlichen Spaltöffnungen hängen offenbar mit ihrer sehr verschiedenen Anzahl zusammen. Diese ist nämlich, auf 1 qcm Oberfläche berechnet, meistens entweder sehr gering (etwa 1 bis 50, selten bis 100) oder sehr gross (etwa 1000 bis 5000), während nur in wenigen Fällen eine dazwischen liegende Zahl vorkommt. (Dies geht auch aus Zählungen von DEVAUX hervor). Es erscheint natürlich, dass da, wo ihre Anzahl sehr gross ist, zum mindesten nicht unter allen Spaltöffnungen Lenticellen gebildet werden - wie bei *Viburnum Opulus*; bei *Ribes* und den sich ähnlich verhaltenden Pflanzen mag das völlige Fehlen primärer Lenticellen mit der tiefen Peridermbildung und dem dadurch bewirkten frühzeitigen Absterben der primären Rinde zusammenhängen. In der Mehrzahl der Fälle ist jedoch die Anzahl der Spaltöffnungen eine geringe, und es entsteht dann meist unter jeder derselben eine Lenticelle. Wenn die Spaltöffnungen schliesslich an den jungen Trieben völlig fehlen, können Lenticellen an den Blattnarben entstehen.

Die Beziehungen zwischen Spaltöffnungen und Lenticellen lassen sich demnach durch folgende Übersicht veranschaulichen:

	Geringe Anzahl von Spaltöffnungen (1-50 pro qcm, selt. bis 100)	Grosse Anzahl von Spaltöffnungen (über 100, meist 1000-5000 pro qcm)	
	Unter jeder Spaltöffnung eine Lentic.	Unter jeder Spaltöffnungs-Gruppe eine Lentic.	Unter einigen Spaltöffnungen Lenticellenbildung. Unter keiner Spaltöffnung Lenticellenbildung.
Oberflächliche Peridermbildung	Sambucus, Aesculus.	Juglans, Hedera.	Ampelopsis, Viburnum opulus
Tiefe Peridermbildung.	Diervilla Lonicera tatarica	-----	Gingko Ribes, Colutea.

Wenn das Periderm später als im ersten Jahre entsteht, bilden sich in einigen Fällen trotzdem die Lenticellen in der ersten Vegetationsperiode völlig aus (*Cornus sanguinea*, *Aucuba japonica*, *Sophora japonica*, *Phytolacca dioica*). häufiger kommt jedoch dann eine spätere Lenticellenbildung vor (*Aristolochia Sipho*, *Rosa moschata*, *Eonymus europaeus* u.a.). Ich vermute, dass auch diese Verschiedenheiten wieder mit der Spaltöffnungszahl zusammenhängen; diejenigen Pflanzen mit später Peridermbildung nämlich, welche frühzeitig Lenticellen bilden, besitzen nur wenige Stomata, die übrigen dagegen im allgemeinen sehr viele. Erstere schliessen sich zweifellos der STAHL'schen Gruppe I an. Ob letztere, wie STAHL annimmt, der Gruppe III zuzurechnen sind, erscheint mir zweifelhaft; ihre Entstehungsweise weicht nämlich von derjenigen von *Viburnum Opulus* und *Ampelopsis* ziemlich ab, vor allem insofern als bei *Aristolochia* usw. offenbar keine von Anfang an als Zentrum der Lenticellenbildung kenntlichen Stomata vorhanden sind.

Die Lenticellen der Blattstiele entstehen ebenso wie die Zweiglenticellen unter Spaltöffnungen, und zwar finden sie sich - nach O.L.MÜLLER (13) - bei allen Holzpflanzen, wo die Lenticellen der Sprossachsen unter Spaltöffnungen gebildet werden, d.h. in der Hauptsache bei Pflanzen mit oberflächlicher Peridermbildung. Die Übereinstimmung geht so weit, dass auch die vorgenannten Beziehungen zwischen Lenticellen und Stomata an den Blattstielen der betreffenden Pflanzen sich wiederfinden; im allgemeinen entsteht also auch hier unter jeder Spaltöffnung eine Lenticelle, bei *Juglans* z.B. unter jeder Gruppe von Spaltöffnungen eine Lenticelle, während z.B. bei *Ribes* und *Cobulea* viele Spaltöffnungen vorhanden sind, aber keine Lenticellen sich bilden. Bei *Viburnum Opulus* ist die Anzahl der Spaltöffnungen an den Blattstielen im Gegensatz zu derjenigen an den Zweigen ganz gering, und unter jeder von ihnen beginnt die Lenticellenbildung; umgekehrt sind bei *Ginkgo biloba* am Blattstiel erheblich mehr Stomata vorhanden als am jungen Zweig. Für die beiden zuletzt genannten Pflanzen besteht also die erwähnte Übereinstimmung nicht; solche Ausnahmen scheinen jedoch ziemlich selten zu sein.

Die Lenticellen an Blütenstielen und Früchten scheinen sich in ihren Beziehungen zu den Spaltöffnungen ebenfalls entsprechend wie die Zweiglenticellen der betreffenden Art zu verhalten.

B. ENTSTEHUNGSWEISE DER LENTICELLEN.

1. Zusammenfassung der Literatur.

Die Entwicklung der Lenticellen zeigt entsprechend den verschiedenen Entstehungsorten gewisse Unterschiede. Am verbreitetsten ist - was die Stammlenticellen anbelangt - die Bildung unter Spaltöffnungen bei oberflächlicher Lage des Periderms. Eine derartige Entwicklungsweise hat STAHL (10) für *Sambucus nigra* beschrieben. Die ersten Veränderungen, welche die Lenticellenbildung einleiten, bestehen in einer Vergrösserung und Teilung der Parenchymzellen unter der Spaltöffnung; gleichzeitig verschwindet der grüne Farbstoff in den veränderten Zellen. Die Teilungen greifen weiterhin auf benachbarte Kollenchymzellen über und treten anfangs noch ganz unregelmässig an beliebigen Stellen auf, bis sich schliesslich in dem verhältnismässig grossen Komplex von in Teilung begriffenen Zellen eine besondere Schicht, die sogenannte "Verjüngungsschicht" ausbildet, die durch fortgesetzte Teilung neue Zellen erzeugt. Der Entstehungsort der Lenticelle ist während der genannten Veränderungen auch äusserlich an der von der Interzellularenluft herrührenden weissen Farbe der betreffenden Stellen leicht zu erkennen. Von der Verjüngungsschicht aus werden nun nach aussen dünnwandige, meist radial gestreckte Zellen - die "Füllzellen", nach innen Korkkrindenzellen (Phelloderm) gebildet, welche mit den gleichbenannten aus dem Phellogen entstehenden Zellen eine gewisse Ähnlichkeit besitzen. Die Hauptmasse des Lenticellengewebes wird von den Füllzellen gebildet, die in grosser Anzahl entstehen, die Atemhöhle ausfüllen und weitere äussere Veränderungen bewirken. Infolge des starken Drucks der Füllzellen wird die Epidermis vorgewölbt und weiterhin gesprengt, nachdem die Schliesszellen der Spaltöffnung bereits weit auseinandergerückt und desorganisiert sind. Die Füllzellen treten nach aussen, und die Lenticelle ist

damit in ihren wesentlichen Teilen fertiggestellt.

Demgegenüber ist die Lenticellenbildung in einer tieferen Rindenschicht ein viel einfacherer Vorgang. Das Phellogen wird an der betreffenden Stelle zur Verjüngungsschicht - oder ist es vielmehr von Anfang an und erzeugt durch Zellteilungen die einzelnen Schichten der Lenticelle. Diese Bildungsweise trifft für die in der Tiefe unter Spaltöffnungen entstehenden primären Stammlenticellen zu.

Die Lenticellen der Wurzeln gehen meist nicht aus der primären Rinde, welche hier durchweg früh abstirbt, hervor, sondern entstehen aus dem im Perizykel sich bildenden Phellogen in ähnlicher Weise wie die Lenticellen an Zweigen mit tiefer Peridermbildung (O.L.MÜLLER).

Die später erfolgenden Veränderungen der Lenticellen bestehen hauptsächlich in einem Absterben der jeweils äussersten Füllzellen und einem Ausgleich des Verlustes durch Neubildung von innen. Während nun STAHL und verschiedene spätere Forscher annahmen, dass alle Füllzellen durch zentripetale Teilungen der Verjüngungsschicht gebildet werden, hat DEVAUX (46) gezeigt und VOUK (60) bestätigt, dass dies nur teilweise zutrifft. Die Verjüngungsschicht bildet danach in der Hauptsache Zellen nach innen, vermehrt also die Masse des Phelloderms. Nach einer gewissen Zeit entsteht nun eine neue Verjüngungsschicht unterhalb der alten in einer beliebigen Phellodermlage, wodurch ein Teil des Phelloderms abgeschnürt wird. Die betroffenen Phellodermzellen ändern ihre Eigenschaften: sie verlieren ihren grünen Farbstoff und "hypertrophieren", d.h. sie nehmen an Grösse zu ohne sich zu teilen. Dadurch werden sie - ebenso wie die Zellen der alten Verjüngungsschicht - zu "Füllzellen". Während ein grosser Teil des Füllgewebes in der angedeuteten Weise entsteht, gibt es andererseits auch Schichten, welche durch einfache zentripetale Teilungen der Verjüngungsschicht erzeugt werden. Auf diese Verschiedenheiten wird bei der Behandlung des Baues der Lenticellen noch weiter einzugehen sein.

2. Eigene Untersuchungen über die Entwicklung der Lenticellen.

Die Entwicklung primärer Lenticellen bei tiefer Lage des Phellogens, welche welche bereits von O.L.MÜLLER und DEVAUX an einigen Pflanzen entdeckt worden ist, habe ich auch bei *Hydrangea paniculata*, *Tecoma grandiflora* und *Lonicera tatarica* vorgefunden und bei der letzteren Art näher untersucht. (Fig. 1). Wie es STAHL beschrieben hat, zeichnen sich hier schon bei beginnender Bildung des Periderms, welche innerhalb der primären Bastbündel erfolgt, gewisse Stellen in diesem dadurch aus, dass die Zellteilungen lebhafter vor sich gehen, und ein

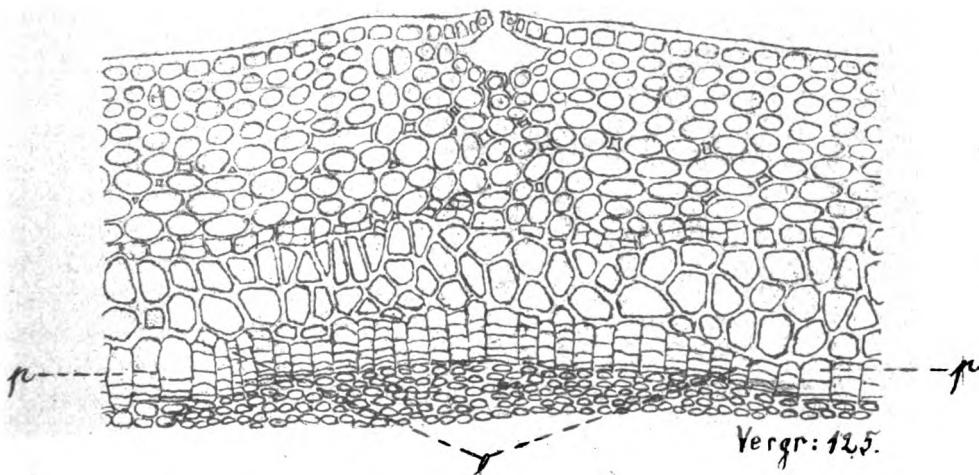


Fig. 1. *Lonicera tatarica*, Entwicklungsstadium in der Tiefe unter einer Spaltöffnung entstehende Lenticelle, l = Lenticellenanlage; p = angrenzendes Periderm.

Gewebe liefern, welches viel kleinzelliger ist als der benachbarte Kork. Dieses sind die sich entwickelnden Lenticellen, welche nun aber nicht - wie STAHL annahm - an beliebigen Stellen, sondern in der Tiefe unter je einer Spaltöffnung liegen. Währenddessen gehen in dem direkt unter dieser liegenden Rindenparenchym kaum Veränderungen vor. Da die primäre Rinde bald nach dem Beginn der Phellogentätigkeit

abstirbt, ist schon nach kurzer Zeit die bestehende Beziehung zwischen den Spaltöffnungen und den Lenticellen nicht mehr deutlich erkennbar. Bei *Lonicera tatarica* sind die entstandenen Lenticellen noch längere Zeit hindurch äusserlich schwer zu finden, da sie sich wenigstens anfangs nicht besonders stark weiter entwickeln. Anders ist es bei den von DEVAUX untersuchten hierher gehörigen Pflanzen, *Diervillea grandiflora* und *Spiraea Lindleyana*, wo die Lenticellen schon im ersten Jahre so lebhaft wachsen, dass sie die abgestorbene primäre Rinde sprengen und an die Oberfläche treten.

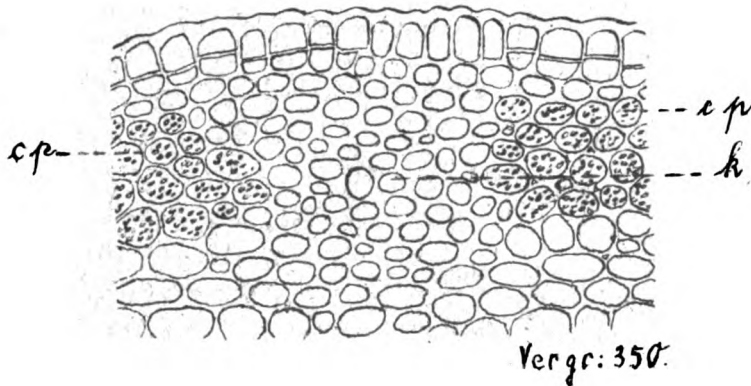


Fig. 2. *Evonymus europaeus*, Ursprungsstelle und Entwicklung einer Lenticelle. k= Kollenchym; p= Parenchym unter den Längsstreifen; cp= chlorophyllhaltiges Parenchym ausserhalb der Längsstreifen; l= Lenticelle.

Zweigenticellen können sich gelegentlich auch aus dem Rindenparenchym unabhängig von Spaltöffnungen an beliebigen Stellen entwickeln (von DEVAUX z.B. für *Coriaria myrtifolia* und einige andere Pflanzen angegeben). Ich selbst habe, angeregt durch eine Bemerkung von GREGORY (30), eine ähnliche

Entwicklungsweise bei *Evonymus europaeus* beobachtet. Der Entstehungsort der Lenticellen ist hier in anderer Weise bestimmt. An den 1 - 3 Jahre alten Zweigen dieser Pflanze sind nämlich leicht mit freiem Auge vier weisse Längsstreifen zu erkennen, unter denen - wie das mikroskopische Bild zeigt - die Rinde stark kollenchymatisch ist (Fig. 2). Im zweiten oder dritten Jahre beginnt hier die Bildung der sogenannten

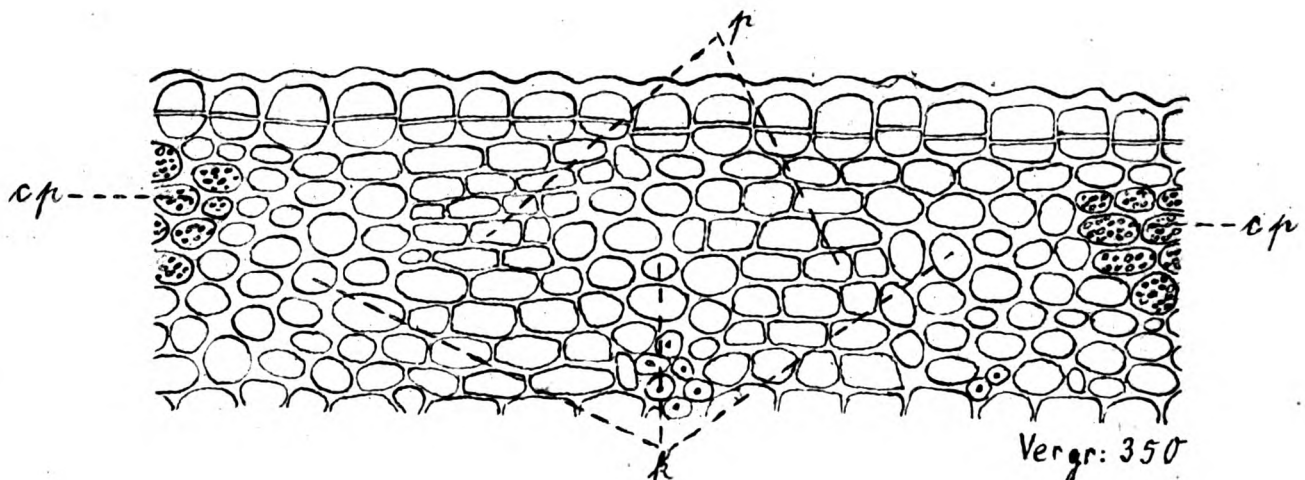


Fig. 3. *Evonymus europaeus*, Ursprungsstelle und Entwicklung einer Lenticelle. k= Kollenchym; p= Parenchym unter den Längsstreifen; cp= chlorophyllhaltiges Parenchym ausserhalb der Längsstreifen; l= Lenticelle.

"Korkflügel", welche bald die genannten Streifen völlig bedecken. Eine nähere Untersuchung zeigt nun, dass diese Korkflügel durchaus den Bau von Lenticellen besitzen, und dass das erwähnte darunter liegende Kollenchym bis auf zwei an den Seiten liegende Zell-

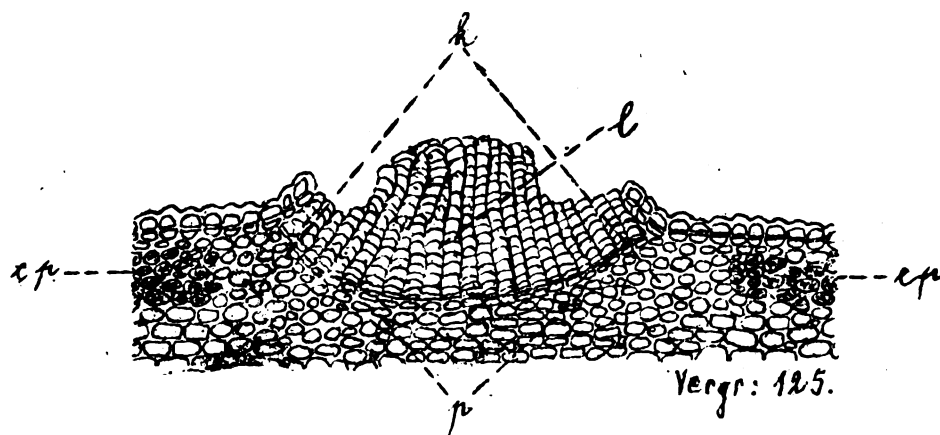


Fig. 4. *Evonymus europaeus*, Ursprungsstelle und Entwicklung einer Lenticelle. k= Kollenchym; p= Parenchym unter den Längsstreifen; cp= chlorophyllhaltiges Parenchym ausserhalb der Längsstreifen; l= Lenticelle.

gruppen verschwanden und durch ein dünnwandiges Parenchym ersetzt ist (Fig. 4). Zwischenstadien zeigen das allmähliche Verschwinden des Kollenchyms unter den Längsstreifen (Fig. 3). Das Besondere besteht in diesem Falle darin, dass die Lenticellen nicht- wie es sonst durchweg der Fall ist - an den gasdurchlässigsten Stellen der Rinde, d. h. unter den Spaltöffnungen, sondern gerade an den ursprünglich besonders undurchlässigen kollenchymatischen Partien entstehen.

Während hier die beschriebenen Veränderungen erfolgen, werden andererseits die sämtlich ausserhalb der Längsstreifen befindlichen Spaltöffnungen durch die Korkbildung ausser Funktion gesetzt, d. h. es tritt in diesem Falle ein Wechsel der gasdurchlässigen Rindenpartien ein.

III, BAU DER LENTICELLEN.

(Kritische Literaturzusammenfassung und eigene Untersuchungen).

A. MORPHOLOGIE.

Die fertigen Lenticellen verholzter Organe sind Gebilde von ziemlich verschiedener Grösse und Gestalt. Bisweilen sind sie so klein, dass sie kaum mit blossen Auge wahrnehmbar sind, z. B. bei *Platanus*; im allgemeinen besitzen sie jedoch eine Grösse von 1 bis 3 mm in der Längsrichtung, sodass sie leicht zu erkennen sind. Ältere Lenticellen können erheblich grössere Dimensionen erreichen, so hat VOUK (60) an den Wurzeln einer Linde Lenticellen von etwa 1,5 qcm Fläche (19 mm Länge, 9 mm Breite) gefunden. Sehr grosse Lenticellen besitzen an ihren Stämmen z. B. ältere Exemplare von verschiedenen *Aesculus*-, *Prunus*- und *Betula*-Arten. Die Lenticellen der Birke (*Betula alba*) und der Sauerkirsche (*Prunus cerasus*) können bis zu etwa 10 cm Ausdehnung in der Querrichtung erreichen.

Sehr regelmässig ist anfangs die Gestalt einer Lenticelle, welche in der Richtung der Axe gestreckt ist und etwa Linsenform besitzt (daher der von DE CANDOLLE stammende Name "Lenticelle = linsenförmiges Gebilde"). Die grössere Ausdehnung der Lenticelle in der Längsrichtung hängt jedenfalls damit zusammen, dass ihre Entwicklung gerade in der Zeit des Längenwachstums erfolgt (AGARDH, 3). Später können die Lenticellen ein verschiedenes Aussehen erhalten. Bei vielen Pflanzen, besonders deutlich bei *Betula* nehmen die Lenticellen infolge des Dickenwachstums eine quer-gestreckte Form an; dies wird stets dann eintreten, wenn die äusseren Rindenschichten dem Dickenwachstum längere Zeit folgen, und somit auch die Lenticellen verhältnismässig langlebig sind. Im gegenteiligen Falle ändern die Lenticellen ihre

anfängliche Gestalt nur wenig, da sie schon frühzeitig mit der Borke abgeworfen und durch neu entstandene ersetzt werden, welche wieder dasselbe Schicksal erleiden. Das äussere Bild der Lenticelle ist im übrigen je nach der Pflanzenart und nach dem Entwicklungsstadium etwas verschieden. In den meisten Fällen ist aber das Aussehen ein ganz charakteristisches; der Rand ist wulst- oder lippenartig erhoben und umgibt den vertieften, häufig aus sehr lockeren Elementen bestehenden Teil. Ein Gebilde mit den letztgenannten Kennzeichen kann man auf den ersten Blick als Lenticelle bezeichnen. Wenn dagegen diese Merkmale undeutlich sind oder ganz fehlen, ist eine solche Entscheidung nicht ohne weiteres zu treffen, da manche lokale Korkwucherungen und andere Gebilde - die in der Arbeit von STAHL (10) erwähnt sind - den Lenticellen äusserlich derart ähneln, dass eine sichere Unterscheidung nur durch anatomische Untersuchung möglich ist.

B. ANATOMIE.

1. Gemeinsame anatomische Merkmale.

Eine fertige Lenticelle lässt bei einer Betrachtung im Querschnitt folgende Teile erkennen: aussen das mehr oder weniger einheitlich gebaute Füllgewebe, welches nach innen allmählich in die meristematische, meist uhrglasförmig eingesenkte Verjüngungsschicht übergeht, und unterhalb dieser das Phellogen. Die gesamten Zellen der Lenticelle sind durchweg in deutlichen radialen Reihen angeordnet, entsprechend ihrer Entstehungsweise aus den einzelnen Zellen der Verjüngungsschicht.

Nach der von KLEBAHN (25) vorgeschlagenen Nomenklatur, die hier beibehalten werden soll, sind sämtliche ausserhalb der Verjüngungsschicht liegenden Zellen als "Füllzellen" zu bezeichnen. Diese grenzen an den seitlichen Rändern der Lenticelle an den "Kork" oder, genauer gesagt, an den ausserhalb des Phellogens befindlichen Teil des Periderms, welchen HÖHNEL (17) "Phellem" nennt. Die radiale Ausdehnung dieses Füllgewebes ist meist erheblich grösser als die der benachbarten Peridermschichten, was sich sowohl an der Einsenkung der Lenticelle in das Rindengewebe wie auch an der Erhebung ihrer Ränder nach aussen zeigt. Das Füllgewebe besitzt bei den Lenticellen verschiedener Pflanzen verschiedenen Bau, auf den bei Behandlung der einzelnen vorkommenden Bautypen näher einzugehen ist.

Die übrigen Teile der Lenticelle, Verjüngungsschicht und Phellogen, sind dagegen im wesentlichen überall gleichartig gebaut. Die erstere besteht wie das Phellogen, in welches sie an den Rändern übergeht, aus dünnwandigen, meist in tangentialer Richtung gestreckten Zellen, welche jedoch hier nicht wie im Phellogen lückenlos aneinander schliessen, sondern feine Interzellularen zwischen sich freilassen. Die Verjüngungsschicht ist nicht in allen Fällen deutlich erkennbar; vielmehr treten häufig die Teilungen - wie schon STAHL bemerkt hat - nicht in einer einzigen Zellenlage, sondern mehr oder weniger unregelmässig in mehreren Schichten auf.

Der unterhalb der Verjüngungsschicht liegende Teil der Lenticelle wird - ebenso wie das entsprechende Gewebe des Periderms - als Phelloderm bezeichnet. Es ist ein parenchymatisches, mit deutlichen Interzellularen versehenes Gewebe, welches sich von dem darunterliegenden Rindenparenchym meist durch geringere Zellgrösse sowie durch die Anordnung der Zellen in radialen Reihen unterscheidet. Seine Zellen enthalten häufig - wie andere Rindenzellen - Stärkekörner oder Kristalle von Calciumoxalat, bisweilen auch Fettröpfchen; an oberirdischen Pflanzenteilen führen sie Chlorophyll. Im Gegensatz zu dem aus dem Phellogen hervorgehenden Phellogen zeigt dasjenige der Lenticelle eine viel stärkere Entwicklung; es findet sich auch bei solchen Pflanzen, deren Phellogen überhaupt keine Korkrindenzen bildet. In manchen Fällen, z.B. in den Stammlenticellen von *Ginkgo* (STAHL 10) und den Wurzel-Lenticellen von *Tilia* (VOUK 60) kann es eine Mächtigkeit von mehr als 30 Zellschichten erreichen.

2. Die verschiedenen Bautypen.

Nach dem Bau des Füllgewebes lassen sich zwei Typen von Lenticellen unterscheiden.

Das Charakteristische des 1. Bautypus besteht in dem Vorhandensein von unverkorkten und verkorkten Zellen, welche sich auch in der Form deutlich von einander unterscheiden. (Fig. 5). Erstere sind abgerundete dünnwandige Zellen, die nur locker miteinander verbunden

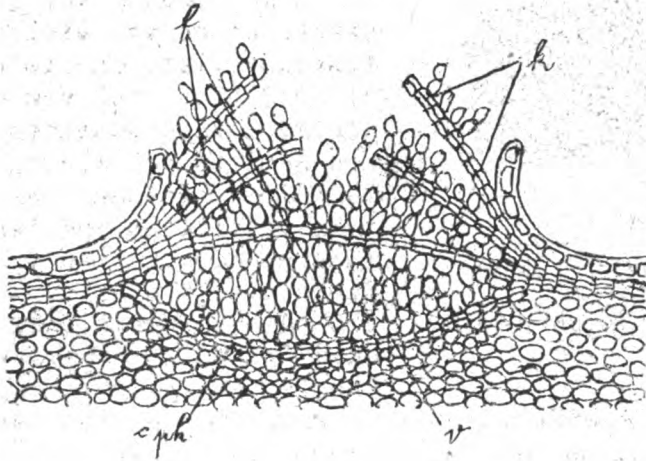


Fig. 5. Lenticelle des 1. Typus, schematisch. f= unverkorkte Füllzellen; k=echter Lenticellenkork; v= Verjüngungsschicht; ph= Phelloderm.

ker miteinander verbunden sind. Ihre Form ist bisweilen fast kugelig, häufiger jedoch oval; die Zellen sind dann meist in radialer Richtung gestreckt. Ihre Wandungen können aus reiner Cellulose bestehen oder verholzt sein. Die unverkorkten Zellen zeigen anfangs lebenden Inhalt; wenn sie weiter nach aussen rücken, sterben sie ab unter Bräunung des Zellinhalts. Die äussersten schliesslich verwittern an der Luft und bilden meist braune Massen, in denen die einzelnen Zellen kaum noch erkennbar sind. Mit den beschriebenen lockeren Zellenlagen wechseln sehr regelmässig verkorkte Schichten ab, welche aus ziemlich fest zusammenhängenden Zellen bestehen. Die Korkzellen, welche in

den Lenticellen dieses ersten Typus vorkommen, zeigen sehr grosse Ähnlichkeit mit denen des Periderms. Bezüglich der Struktur ihrer Membranen gleichen sie diesen völlig; ferner besitzen sie eine im Querschnitt rechteckige Form und lassen nur sehr kleine (KLEBAHN, 25), oft auch gar keine (DEVAUX, 48) Intercellularen zwischen sich frei. Es erscheint daher wohl berechtigt, sie mit DEVAUX als "echte Korkzellen der Lenticelle" oder als "typische Korkzellen" zu bezeichnen. Der Wechsel der Schichten von verkorkten und unverkorkten Zellen findet meist mehrmals im Jahre statt; dabei bestehen letztere allgemein aus etwa 1 bis 3 Reihen, erstere meist aus einer grösseren Anzahl. Die Korkschichten werden in den meisten Fällen durch das nachwachsende Gewebe bald gesprengt, bleiben aber wegen ihrer Widerstandsfähigkeit noch lange erhalten, sodass man neben wenigen (1 bis 2) intakten Korkschichten stets eine grössere Zahl von gesprengten vorfindet; letztere bilden die Hauptmasse der seitlichen Wülste der Lenticelle. Das Bild, welche diese Lenticellen im Sommer und im Winter darbieten, ist im wesentlichen dasselbe, doch grenzt an die Verjüngungsschicht im Winterzustande stets eine Korkschicht, welche sich bisweilen vor den übrigen durch grössere Mächtigkeit auszeichnet, sonst aber diesen gegenüber keine Unterschiede aufweist. Zu dem beschriebenen Typus gehört die Mehrzahl aller Lenticellen, z.B. die von *Aesculus*, *Alnus*, *Fagus*, *Carpinus* u.s.w.

Die Lenticellen des 2. Typus sind viel einheitlicher gebaut; sie zeigen keine oder nur geringe Unterschiede in den aufeinanderfolgenden Schichten des Füllgewebes (Fig. 6). Dieses besteht nur aus verkorkten Zellen, welche hier aber abgerundet sind und deutliche Intercellularen zwischen sich freilassen, somit vom gewöhnlichen Kork wie von dem der Lenticellen des ersten Typus wohl zu unterscheiden sind. DEVAUX bezeichnet sie als "verkorkte Füllzellen" im Gegensatz zu den "echten Korkzellen." Bei dieser Benennungsweise fallen nun die letzteren überhaupt nicht

mehr unter den Begriff "Füllzellen", welche ursprünglich alle ausserhalb der Verjüngungsschicht liegenden Zellen umfasst, und es entsteht dadurch eine Unklarheit in der Nomenklatur. Ich möchte daher die in Rede stehenden Zellen lieber als "abgerundete Korkzellen" bezeichnen. Auch bei den Lenticellen des zweiten Typus gehen die äusseren Schichten des Füllgewebes allmählich in Verwitterung über und werden durch Neubildung von innen ersetzt. Diese ist vielfach schwer festzustellen, da die neugebildeten Zellen sich von den übrigen kaum unterscheiden; bisweilen sind jedoch kleine Verschiedenheiten zwischen den im Frühjahr gebildeten und den später entstehenden Zellen erkennbar. Stets bleibt aber im wesentlichen die Einheitlichkeit sämtlicher Zellen des Füllgewebes in chemischer und histologischer

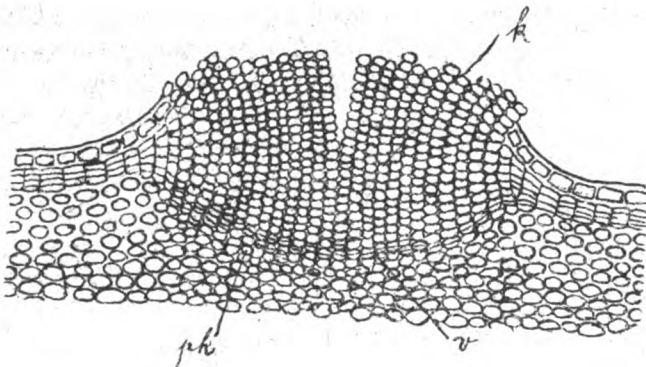


Fig. 6. Lenticelle des 2. Typus, schematisch. k= abgerundete Korkzellen (verkorkte Füllzellen). v= Verjüngungsschicht; ph= Phelloderm.

Hinsicht gewahrt. Die beschriebene Ausbildung zeigen z.B. die Lenticellen von *Myrica* und *Aralia*, ebenso die von *Populus* und *Ampelopsis*, soweit sie sich an oberirdischen Teilen befinden.

Von den beschriebenen Haupttypen weichen bestimmte Lenticellen mehr oder weniger ab. So besteht in einigen Fällen die Hauptmasse des Füllgewebes aus "abgerundeten Korkzellen", daneben finden sich in geringerer Menge unverkorkte Füllzellen, welche wie bei dem ersten Typus in radialer Richtung gestreckt sind. Ein Beispiel für diesen Fall bieten die Lenticellen einiger *Salix*-Arten. Bei diesen sind im Winterzustand nur "abgerundete Korkzellen" vorhanden, es besteht somit dann überhaupt keine Abweichung von den typischen Lenticellen des zweiten Typus; erst im Frühjahr wird ein Unterschied bemerkbar, da nun einige Lagen von unverkorkten, lockeren Zellen gebildet werden. Diesen folgen jedoch bald wieder die verkorkten, enger verbundenen Zellen, welche bis zum Ende der Vegetationsperiode gebildet werden.

Andere Lenticellen schliesslich bestehen zum Teil aus "echten Korkzellen" - Charakteristikum des ersten Typus -, zum Teil aus "abgerundeten Korkzellen" - wie im zweiten Typus. Ein hierher gehöriges Beispiel bieten die Lenticellen von *Ginkgo*, deren Füllsubstanz im wesentlichen aus hohen Zellen mit weiten Interzellularen besteht; am Ende jeder Vegetationsperiode entsteht dann eine einzige Schicht von niedrigen, fast lückenlos aneinandergrenzenden Zellen. Erstere sind weniger verkorkt als diese. Nach der Beschreibung von KLEBAHN wären auch die Lenticellen an den Luftwurzeln der Aroideen hierher zu rechnen, welche aus lockeren verkorkten Zellen neben dichten lückenlosen Korklagen bestehen. Einen ähnlichen Bau besitzen ferner die Lenticellen von *Quercus*; sie stehen aber denen des zweiten Typus schon viel näher, da die Verschiedenheiten in den Schichten nur geringfügig sind.

Eigentümlich gebaute Lenticellen finden sich schliesslich bei manchen an feuchten Standorten wachsenden Pflanzen. Sie zeichnen sich durch das völlige Fehlen von verkorkten Schichten aus. Ihr Füllgewebe besteht nur aus den charakteristischen unverkorkten Zellen, welche hier zudem "hypertrophiert" sind; bisweilen fehlt auch das Phelloderm gänzlich. SCHENCK (29) hat solche "Wasserlenticellen" an verschiedenen, besonders tropischen Sumpfpflanzen aufgefunden; er stellt diese Bildungen dem von ihm als "Aerenchym" beschriebenen Gewebe an die Seite, mit dem sie zweifellos eine gewisse Ähnlichkeit in Bau und Entstehungsweise besitzen. Auch die "Pneumathoden", welche an den Atemwurzeln von Sumpfpflanzen vorkommen, zeigen - nach den Beschreibungen von JOST (27) und WIELER (43) - entsprechende Übereinstimmungen mit den Wasserlenticellen.

In einer Abhandlung über die Lenticellen der Coniferen haben NEGER und KUPKA (73) einige besondere Fälle angeführt, die Abweichung von dem typischen Bau aufweisen. Zunächst kommt in den Lenticellen von *Larix* und *Cedrus* ein sklerenchymatisches Gewebe vor, welches nach Analogie mit dem "Choriphelloid" KLEBAHNs als "Sklerophelloid" bezeichnet wird. Einen eigenartigen Bau besitzen ferner die Lenticellen verschiedener Cupressineen. Bei ihnen besteht die Hauptmasse des Füllgewebes aus lückenlos zusammenschliessenden verkorkten Zellen; nur an den Rändern der Lenticelle finden sich wenige dünnwandige, durch Interzellularen getrennte Zellen, welche schmale Zugänge zum Rindenparenchym bilden. Einen ähnlichen Bau besitzen nach NEGER (74) auch die Lenticellen der Aroideen.

Für die verschiedenen Lenticellen ergibt sich danach folgende Einteilung:

1. Typus: echte Korkzellen und unverkorkte Füllzellen (*Aesculus*).
2. Typus:
 - a) nur abgerundete Korkzellen (*Myrica*),
 - b) abgerundete Korkzellen und wenige unverkorkte Füllzellen (*Salix*).

Übergänge: echter Kork und abgerundete Korkzellen (*Gingko*),

Abweichender Bau:

- a) nur unverkorkte Füllzellen ("Wasserlenticellen"),
- b) Sklerenchymzellen neben anderen Zellarten (*Larix*, *Cedrus*),
- c) lückenloser Kork, nur am Rande der Lenticelle wenige unverkorkte Zellen (Cupressineen).

Bei der vorstehenden Einteilung habe ich mich im Wesentlichen an DEVAUX angeschlossen, da ich auch eine Unterscheidung der beiden Arten von verkorkten Zellen für nötig halte. Es muss jedoch betont werden, dass die Verschiedenheit in den beiden Einteilungen von KLEBAHN und DEVAUX nur in dem Unterscheidungskriterium besteht. KLEBAHN wählt als solches die Verkorkung und unterscheidet daher einfach zwischen den Lenticellen, deren Füllsubstanz nur aus verkorkten Zellen besteht, und denen, welche ausserdem unverkorkte Schichten besitzen. DEVAUX hingegen stellt den histologischen Unterschied zwischen echtem, d.h. dem des Periderms sehr ähnlichen Kork und den abgerundeten Zellen ("Füllzellen"), welche nun ihrerseits unverkorkt oder verkorkt sein können, an die Spitze und erhält so seinen Typus 1, der Lenticellen mit echtem Kork enthält, und Typus 2, in den die dieser Gewebeart ermangelnden Lenticellen eingereiht werden. Das Ergebnis ist aber in beiden Fällen, abgesehen von kleinen Abweichungen, dasselbe. Dass die Einteilung der Lenticellen durch eine rein entwicklungsgeschichtliche Betrachtung der verschiedenen Schichten noch vervollkommen werden kann, wird von VOUK (60) bei einer Besprechung der verschiedenen Einteilungsweisen in treffender Weise hervorgehoben; denn in dieser Beziehung ist auch durch die früher angeführten entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen von DEVAUX noch keine völlige Klarheit geschaffen.

C. DIE BEZIEHUNGEN DER LENTICELLEN ZU DEN BENACHBARTEN GEWEBEN.

1. Beziehungen zum Periderm.

Die Lenticellen zeigen gewisse Übereinstimmungen mit dem sie ringsum einschliessenden Gewebe, dem Periderm. Wie bereits früher ausgeführt wurde, grenzen die einzelnen Teile der Lenticellen seitlich an entsprechende Partien des Periderms, nämlich das Füllgewebe an den Kork (Phellem), die Verjüngungsschicht an das Phellogen und das Lenticellen-Phelloderm an dasjenige des Periderms. Diese Lagebeziehungen legen den Gedanken nahe, dass zwischen Lenticelle und Periderm eine weitgehende Analogie in der Entstehungsweise und dem Bau der einzelnen Teile bestünde. KLEBAHN (25) hat versucht, diese Analogie völlig bis auf die Einzelheiten durchzuführen, doch sprechen nach meiner Ansicht verschiedene Erwägungen dagegen.

Eine ziemlich grosse Ähnlichkeit besteht nach dem Früheren zwischen dem Phelloderm der Lenticelle und dem des Periderms. Abgesehen von der stärkeren Entwicklung zeichnet sich das erstere hauptsächlich durch Reichtum an Interzellularen aus. Dieser Umstand hat VOUK veranlasst, es als "lockeres Phelloderm" zu bezeichnen.

Auch das Phellogen und die Verjüngungsschicht besitzen noch eine gewisse Ähnlichkeit, doch ist hier ein grösserer Unterschied in der bereits erwähnten häufigen Bildung einer neuen Verjüngungsschicht unterhalb der alten vorhanden. Ob dieser Vorgang, wie VOUGL annimmt, zu der Borkebildung in Parallele zu stellen ist, möchte ich bezweifeln, denn es besteht bei der Lenticelle jedenfalls eine Besonderheit darin, dass nur kleine Zellgruppen abgeschnürt werden und auch dann noch längere Zeit am Leben bleiben, da offenbar hier die Verbindung mit der inneren Rinde nicht völlig unterbrochen ist.

Grössere Unterschiede bestehen nun - jedenfalls teilweise durch die eben erwähnte Verschiedenheit von Verjüngungsschicht und Phellogen mitbedingt - zwischen dem Füllgewebe und dem benachbarten Kork. Um dabei die verschiedenen Schichten, die im Füllgewebe vorkommen können, zu berücksichtigen, hat KLEBAHN sämtliche verkorkten Zellen der Lenticelle (Porenkork) dem gewöhnlichen Kork, andererseits die unverkorkten Zellen (Choriphelloid) dem im Periderm bisweilen vorkommenden Phelloid an die Seite gestellt. Die Berechtigung dieser Analogisierung ist aus verschiedenen Gründen anzuzweifeln. Zunächst ist das Phelloid überhaupt in seinem Vorkommen ziemlich beschränkt - "Massenphelloide" in Korkflügeln und ähnlichen Bildungen, "Trennungsphelloide" beim Abwurf der Borke -, und nur in seltenen Fällen besteht ein direkter Übergang von den unverkorkten Schichten der Lenticelle zu einem solchen Phelloid innerhalb des Periderms. Meist ist eine derartige Beziehung aber nicht vorhanden, und damit fehlt schon ein Hauptkennzeichen der früher angeführten Analogien. Aber auch wenn man von diesen Lagebeziehungen absieht, kann man den Vergleich bei weitem nicht derartig durchführen, wie für die beiden Arten des Phelloderms oder für das Phellogen und die Verjüngungsschicht. Es liegen hier nämlich zwei sehr verschiedene Gewebe vor; Das Phelloid ist als eine Modifikation des gewöhnlichen Korkgewebes zu betrachten, die sich von diesem lediglich durch die fehlende Verkorkung der Membranen unterscheidet, die unverkorkten Füllzellen besitzen dagegen ihren ganz besonderen Bau und stehen dem Phelloid, abgesehen von dem einen gemeinsamen Kriterium, ebenso fern wie dem Kork. Schliesslich bedingt noch die früher ausgeführte Bildungsweise der Füllzellen aus abgeschnürtem Phelloid einen weiteren Unterschied gegenüber dem durch zentripetale Teilungen des Phellogens entstehenden Phelloid. Hinzu kommt, dass die von KLEBAHN gegebene physiologische Begründung seiner Anschauung, wonach die unverkorkten Zellen die blosse Rolle eines Trennungsphelloids spielen sollen, ihnen eine Bedeutung zuweist, die im Vergleich zu ihrer eigenartigen Ausbildungsweise und ihrem oft zahlreichen Vorkommen zu geringfügig erscheint. Es sprechen also verschiedene Momente gegen die Analogie "Phelloid-unverkorkte Füllzellen". Damit entfällt natürlich auch die parallele Analogie zwischen gewöhnlichem Kork und "Porenkork", welche überdies bei der notwendig gewordenen Unterteilung des letzteren Begriffs nicht mehr durchführbar ist. Nur zwischen dem "echten Kork" der Lenticelle und dem Peridermkork besteht eine weitgehende Ähnlichkeit. Im übrigen sprechen aber die vorigen Ausführungen dafür, die Füllzellen als ein für die Lenticelle charakteristisches Gewebe zu betrachten und von einer Analogisierung der äusseren Lenticellenschichten mit Teilen des Periderms abzusehen.

2. Beziehungen zu den darunter liegenden Geweben.

Das "lockere Phelloderm" der Lenticelle geht unmittelbar in das aus etwas grösseren Zellen bestehende, im übrigen aber ähnlich gebaute Rindenparenchym über. Dieses zeichnet sich unter den Lenticellen stets durch besonderen Reichtum an Interzellularen vor dem übrigen Rindengewebe aus - ein Merkmal, welches in zweifelhaften Fällen geradezu als Erkennungszeichen für eine Lenticelle dienen kann. Besonders deutlich wird dies in den Fällen, wo die äusseren Rindenschichten kollenchymatische Ausbildung besitzen und dann unter den Lenticellen in leicht erkennbarer Weise von Parenchym durchbrochen werden.

Die erwähnte Beziehung deutet offenbar auf eine Interzellularenverbindung der Lenticelle mit der tieferen Rinde hin. Die Fortsetzung dieser Verbindung bis in die innersten Teile der Pflanze geschieht durch die Markstrahlen, welche durchweg

in so grosser Anzahl vorhanden sind, dass mehrere von ihnen an das unter einer Lenticelle befindliche Rindengewebe angrenzen. Bisweilen bestehen aber auch zwischen diesen und den Lenticellen noch besondere Beziehungen, so bei den über den Blattnarben liegenden Lenticellen mehrerer Ericaceen (*Rhododendron ferrugineum*, *Ledum palustre* und *Kalmia angustifolia*), unter denen sich stets ein oder mehrere durch besondere Breite vor den übrigen ausgezeichnete Markstrahlen vorfinden. (Fig.7). Nach DEVAUX sollen vor allem bei sekundären Lenticellen Beziehungen zu Markstrahlen bestehen.

IV. TEIL. EINFLUSS VERÄNDERTER BEDINGUNGEN AUF DIE ENTWICKLUNG DER LENTICELLEN.

(Eigene Untersuchungen).

EINLEITUNG.

Es ist bereits seit langem bekannt, dass Lenticellen unter veränderten Bedingungen eine von der normalen abweichende Entwicklung nehmen können. Vor allem sind es die Feuchtigkeitsverhältnisse, welche vielfach ganz augenfällige Veränderungen dieser Organe verursachen können. Während man nun bisher stets die Einwirkung äusserer Faktoren auf fertige oder bereits in der Entstehung begriffene Lenticellen studiert hat, habe ich nach Möglichkeit ihre gesamte Entwicklung sich unter den veränderten Bedingungen vollziehen lassen, d.h. die Versuchspflanzen schon vor der Keimung oder die Zweige vor dem Aufbrechen der Knospen denselben unterworfen. Wenn die Lenticellen bereits bis zu einem gewissen Grade entwickelt sind, liegt nämlich die Möglichkeit vor, dass die Entwicklungsrichtung schon derart festgelegt ist, dass neue Einflüsse sie nicht mehr zu ändern vermögen; diese Bedenken fallen dagegen fort, wenn die veränderten Faktoren von Beginn der Entwicklung an wirken. Leider ist eine Versuchsanordnung in diesem Sinne nicht immer möglich, wie sich weiterhin im einzelnen zeigen wird.

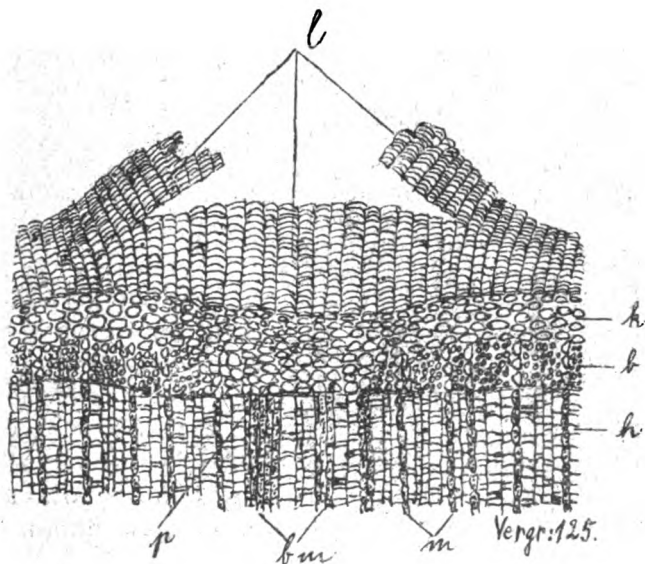


Fig.7. *Rhododendron ferrugineum*, Lenticelle mit darunter liegenden breiten Markstrahlen. l= Lenticelle; p= Parenchym; h= Holz; bm= breiter Markstrahl; k= Kollenchym; b= Bast; m= einreihiger Markstrahl.

Was die in betracht kommenden Veränderungen der Lenticellen

angeht, so zeigen sie sich einerseits in qualitativen, andererseits in quantitativen Verschiedenheiten gegenüber der normalen Ausbildungsweise. Die ersteren betreffen ihren Bau; letztere können sich in einer veränderten Anzahl oder in einem abweichenden Entwicklungsgrad äussern. Bei den folgenden Versuchen sind teilweise die äusseren Bedingungen verändert, teilweise sind an der Pflanze selbst Veränderungen vorgenommen.

A. ENTWICKLUNG DER LENTICELLEN UNTER VERÄNDERTEN ÄUSSEREN BEDINGUNGEN.

1. Entwicklung der Lenticellen im Dunkeln.

Über die Lenticellen etiolierter Pflanzen liegt bereits eine Bemerkung von MACDOUGAL (52) vor. Danach sollen an im Dunkeln gekeimten Sämlingen von *Aesculus*, *Acer* u.a. besonders im unteren Teil des Stengels mehr Lenticellen vorkommen als normalerweise, während an anderen Pflanzen keine derartige Vermehrung und bisweilen sogar eine schwächere Entwicklung der vorhandenen Lenticellen zu bemerken ist.

Ich selbst habe, um die Entwicklung der Lenticellen im Dunkeln zu untersuchen, verschiedene Versuche mit den wegen der Grösse des Samens hierzu besonders geeigneten Rosskastanien-Keimpflanzen (*Aesculus Hippocastanum*) angestellt. Zunächst liess ich Samen unter Lichtabschluss keimen, und zwar zum einen Teil in einem grossen Dunkelzimmer, zum anderen unter einem Blechsturz; in dem letzteren Falle ist also neben dem Einfluss der Dunkelheit auch der der erhöhten Luftfeuchtigkeit inbetracht zu ziehen. Bei einem weiteren Versuch wurden die jungen Pflanzen in einem halbdunklen Kellerraum aufgezogen, um für den Vergleich der normalen mit den etiolierten Pflanzen gegebenenfalls Werte zu erhalten, die etwa in der Mitte liegen. Während bei den genannten Versuchen die veränderten Bedingungen von Anfang an bestanden, war dies bei einem letzten Versuch nicht völlig durchführbar; dieser bestand darin, dass die jungen Stengel möglichst frühzeitig und entsprechend ihrer Verlängerung fortlaufend mit Staniol umwickelt wurden.

Was die Zahl der Lenticellen pro Flächeneinheit betrifft, so scheint sie an den etiolierten Pflanzen durchweg grösser zu sein als normalerweise. Dabei ist jedoch zu berücksichtigen, dass an Keimpflanzen die relative Zahl der Lenticellen erheblich stärkere Schwankungen aufweist, als an den Trieben, die später aus Knospen entstehen - was vielleicht damit zusammenhängt, dass die jungen Pflanzen durch zufällige Bedingungen eine verschieden starke Entwicklung nehmen können, und dass je nach der erlangten Grösse des Stengels die Lenticellen sich auf eine grössere oder kleinere Oberfläche verteilen. Diese Tatsache liess sich durch Zählungen auch an der Rosskastanie feststellen. Die Zahl der Lenticellen auf 1 cm Internodienlänge - am Grunde des Stengels - schwankte danach bei normalen Pflanzen etwa zwischen 15 - 25; bei etiolierten liegt sie meist um den höchsten der vorhergenannten Werte (25), bisweilen noch darüber (40 und mehr auf 1 cm), in den oberen Teilen des Stengels wird sie bedeutend kleiner. Da die etiolierten Pflanzen dünnere Stengel haben, kommt somit auf die Flächeneinheit bei ihnen wohl stets eine grössere Anzahl von Lenticellen. Das Gleiche scheint für Pflanzen, die im Halbdunkel gewachsen sind, zuzutreffen.

Auch in anatomischer Beziehung verändern sich die Lenticellen bei allen genannten Versuchen. Schon an zwei bis drei Monate alten etiolierten Pflanzen weisen die Lenticellen eine ziemlich starke Bildung von unverkorkten Füllzellen auf, in besonderer Masse bei denjenigen, welche zudem bei erhöhter Luftfeuchtigkeit aufgewachsen sind. Hier ist vielfach am unteren Teil des Stengels das Füllgewebe aus den Lenticellen als braune pulverige Masse ausgetreten. Eine anatomische Untersuchung zeigt, dass es nur aus unverkorkten Zellen besteht; es besitzt also grosse Ähnlichkeit mit dem Füllgewebe der früher beschriebenen Wasserlenticellen. Bringt man die Stengel der etiolierten Pflanzen in Wasser, so tritt sehr schnell das charakteristische weisse Wuchergewebe hervor, welches bei normalen Lenticellen der Rosskastanie nur verhältnismässig langsam gebildet wird. Wenn die möglichst lange im Dunkeln gehaltenen Pflanzen später unter normalen Bedingungen weiter kultiviert werden, so lassen sich auch nach längerer Zeit - etwa einem Jahre - die darin befindlichen Lenticellen noch leicht von denen der Vergleichspflanzen unterscheiden; die ersteren besitzen dann nur eine oder zwei intakte Korkschichten, die letzteren ausserdem noch mehrere gesprengte (l. Bautypus. Fig. 6 und 7). Dass die eingetretenen Veränderungen nicht allein der Wirkung der erhöhten Luftfeuchtigkeit zuzuschreiben sind, geht aus Versuchen des folgenden Abschnitts hervor.

Auch die Lenticellen, welche sich unter Staniolbedeckung entwickelt haben,

weichen von den normalen ab, und zwar dadurch, dass hier Korkzellen in grösserer Menge gebildet werden als unter gewöhnlichen Bedingungen. (Vergl. IV A 3).

2. Entwicklung der Lenticellen in Wasser oder in feuchter Luft.

Die Entwicklung in Wasser wurde an Stamm- und Wurzellenticellen untersucht. An jungen Rosskastanienpflanzen, die in Wasserkultur gezogen wurden, entwickelten sich die Wurzellenticellen schon bald zu hypertrophischen Wucherungen. Bei dem Stengel besteht nun eine Schwierigkeit darin, ihn frühzeitig mit Wasser in Berührung zu bringen. Teilweise keimen zwar die Samen im Wasser, aber die Entwicklung kommt dann

bald zum Stillstand. Ich habe daher Sämlinge, an denen der Stengel wenige Zentimeter Länge erreicht hatte, so in einem mit Wasser gefüllten breiten Glasrohr angebracht, dass nur der Stengel sich darin befand; dieser wurde zu dem Zweck durch einen durchbohrten Korken - unter wasserdichtem Verschluss der Öffnung - von unten in das Rohr eingeführt, während die Wurzel sich in Erde befand. Das Wasser in dem Rohr wurde dann auf solcher Höhe gehalten, dass seine Oberfläche sich dicht unterhalb des ersten Blattpaares befand. Soweit die Pflanzen nun diese Behandlungsweise ertrugen - verschiedene gingen dabei ein -, war von einer abnormen Entwicklung der Lenticellen

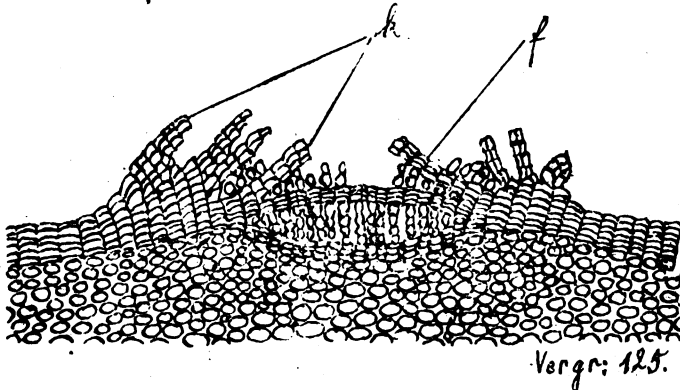


Fig. 8. *Aesculus Hippocastanum*, Lenticellen am Anfang des 2. Jahres. Normale Pflanze. k = echter Lenticellenkork; f = unverkorkte Füllzellen.

len lange Zeit hindurch nichts zu bemerken; erst nach mehreren Monaten bildeten sich allmählich hypertrophische Wucherungen. Das gleiche Verhalten zeigten auch Ahorn-Keimpflanzen (*Acer Pseudoplatanus*), die in derselben Weise behandelt wurden. Trotzdem bei den letzteren die Lenticellen bei Beginn des Versuchs bedeutend weniger entwickelt waren als bei den Rosskastanien-Sämlingen, halte ich es doch für sehr wohl möglich, dass das Ergebnis bei beiden Pflanzen ein durchaus anderes wäre, wenn es gelänge, die Entwicklung der Lenticellen von Anfang an in Wasser vor sich gehen zu lassen. Diese Vermutung dürfte vor allem durch die Resultate der folgenden Versuche grössere Wahrscheinlichkeit erhalten.

Bei der Kultur verschiedener Keimpflanzen, teilweise auch etwas älterer Pflanzen, im feuchten Raum - unter der Glasglocke - ergab sich, dass die Lenticellen sich in allen Fällen viel weniger stark entwickelten als an normalen Pflanzen. Diese Erscheinung war bei *Aesculus*, *Acer* und *Quercus* schon äusserlich leicht festzustellen; die jungen Lenticellen waren sogar teilweise nur schwierig mit freiem Auge aufzufinden. Bei *Viburnum Opulus* war sogar im zweiten Jahre noch überhaupt keine Lenticellenbildung erfolgt. Unter dem Mikroskop zeigte es sich, dass hier noch sämtliche Spaltöffnungen unverändert waren, und dass auch von den ersten Anfängen einer Peridermbildung nichts zu sehen war. Den letzteren Umstand wird man natürlich mit dem Ausbleiben der Lenticellenentwicklung in Verbindung bringen, da wohl anzunehmen ist, dass die Lenticellen sich nicht zu der normalen Zeit ausbilden werden, wenn die Entstehung des Periderms durch besondere Bedingungen weiter hinausgeschoben wird. Dennoch ist die geringe Ausbildung der Lenticellen unter diesen Umständen bemerkenswert, verglichen mit derjenigen fertiger Lenticellen, welche unter normalen Verhältnissen angelegt worden sind und dann in feuchte Luft gebracht werden

Diese bilden nämlich bei der Mehrzahl der Holzpflanzen - auch bei den hier in be-

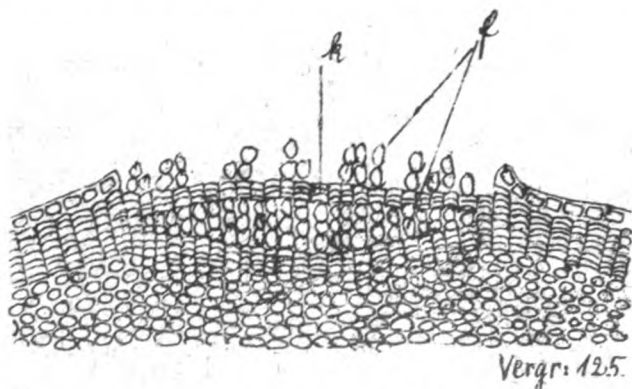


Fig. 9. Anfangs im Dunkeln kultivierte Pflanze. k= echter Lenticellenkork; f= unverkorkte Füllzellen.

tracht kommenden Arten - wenigstens nach längerer Zeit, hypertrophische Wucherungen, entwickeln sich also offenbar sehr stark, während bei dem obigen Versuch die Lenticellen, auch, nachdem Periderm gebildet ist (bei *Aesculus* u. s. w.) nur eine schwache Ausbildung zeigen. Es scheint demnach, dass Holzpflanzen, die von Anfang an in feuchter Luft gehalten werden, mit weniger entwickelten Lenticellen auskommen können - ein Umstand, der bei der Behandlung der Funktion dieser Organe noch in betracht zu ziehen ist.

3. Entwicklung der Stamm- Lenticellen in Erde.

Bei weiteren Versuchen wurden Keimpflanzen der Rosskastanie und des Ahorns

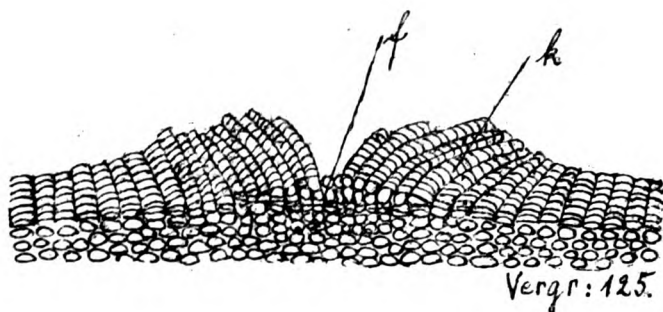


Fig. 10. Pflanze, deren Stengel fortlaufend mit Erde bedeckt wurde. k= echter Lenticellenkork; f= unverkork. Füllzell.

fortgesetzt fast bis zur Stengelspitze mit Erde bedeckt. Dadurch waren für die Lenticellen des Stengels Bedingungen gegeben, die sich vermutlich aus einem Zusammenwirken von Dunkelheit und erhöhter Feuchtigkeit ergeben. Das Ergebnis war ähnlich wie bei den Pflanzen, deren junge Triebe durch Staniolumhüllung verdunkelt waren; auch hier besteht die Lenticelle hauptsächlich aus verkorkten Zellen und ähnelt daher in ihrem Gesamtbild - abgesehen von der Form der einzelnen Zellen - einer Lenticelle des zweiten Typus (Fig. 10).

4. Entwicklung der Lenticellen bei Abschluss der Epidermis von der Luft.

Wie besonders durch die Arbeiten von WIESNIEWSKI (62) und SCHILLING (68) bekannt geworden ist, entstehen bei Abschluss der Epidermis von der Luft durch Bestreichen mit Paraffinen Lenticellen- Wucherungen. Ich habe ähnliche Versuche an möglichst jungen Trieben verschiedener Holzgewächse vorgenommen und dabei die luftdichte Bedeckung der Epidermis durch verschiedene Mittel zu erzielen versucht. Kakaobutter erwies sich als ungeeignet, da die schnell wachsenden Pflanzenteile den Verschluss dauernd wieder sprengten; ebenso blieben Versuche mit Vaselineöl ohne Erfolg, da die darin wachsenden Triebe (jedenfalls infolge Eindringens des Öls), bald eingingen. Dagegen entstanden bei wiederholtem Bestreichen der jungen Zweige mit Vaseline auch hier durchweg die erwähnten hypertrophischen Wucherungen; ausserdem erzielte ich dieselben bei Anwendung von reinem Schweinefett. Bei Benutzung von Wollfett bildeten sich dagegen keine oder nur schwache Wucherungen. Diejenigen Pflanzen, welche ich mit den erstgenannten Mitteln behandelte, bildeten sämtlich Lenticellen- Wucherungen an den jungen Trieben, und zwar entstanden diese fast immer (nämlich bei *Acer*, *Aesculus*, *Sambucus* und *Ampelopsis*) nach ziemlich kurzer Zeit, etwa gleichzeitig mit den normalen Lenticellen. Nur bei *Diervillea floribunda* war,

nachdem die soeben aus der Knospe gekommenen jungen Triebe im April zuerst bestrichen waren, noch nach Anfang Juni - zu einer Zeit, wo die normalen Lenticellenanlagen schon deutlich erkennbar waren - an jenen überhaupt nichts von einer Lenticellenbildung zu sehen; erst etwas später bildeten sich beim Aufbrechen der primären Rinde sehr grosse Wucherungen. Wahrscheinlich wirkt hier das oberflächlich angewandte Mittel erst allmählich auf die in der Tiefe entstehenden Lenticellen.

Wenn an den jungen Trieben nur bestimmte Teile, beispielsweise einzelne Internodien, bestrichen wurden, so entstanden vielfach auch Wucherungen an den angrenzenden Partien. Besonders deutlich war diese Erscheinung beim Ahorn; wenn das Bestreichen schon anfangs häufig wiederholt wurde, bildeten sich sogar an den nicht bestrichenen Stellen viel stärkere Wucherungen als an den bestrichenen. Eine chemische Wirkung, an die man hier zuerst denken könnte, soll nach Schilling bei der Bildung der Wucherungen nicht in Betracht kommen, da die angewandten Substanzen nicht in die Pflanze eindringen. Es wäre dann also für den genannten Fall - ähnlich wie bei Wasserlenticellen oder Aerenchym, welche noch in einiger Höhe über der Wasseroberfläche vorkommen - wohl eine Reisleitung anzunehmen. Ob der wirksame Reiz von der Hemmung der Transpiration oder dem Abschluss der Luft herrührt, kann hier zunächst ausser acht gelassen werden.

B. ENTWICKLUNG DER LENTICELLEN BEI VERÄNDERUNGEN AN DER PFLANZE.

1. Entwicklung der Lenticellen nach Entfernung der Epidermis.

Der hier zu schildernde und die folgenden Versuche bezweckten, die Lenticellenbildung nach Möglichkeit zu verhindern und die Folgen dieses Verfahrens zu untersuchen.

Zunächst wurde an Keimpflanzen der Rosskastanie möglichst frühzeitig die Epidermis entfernt, dann bildete sich bald in einer tieferen Rindenschicht ein Periderm, während die ausserhalb desselben befindlichen Zellschichten der Rinde, in der sich auch die Anlagen der primären Lenticellen befanden, abstarben. Erst im folgenden Jahre war die Bildung neuer Lenticellen zu erkennen; es ist aber sehr wahrscheinlich, dass dieselben schon früher angelegt und nur deshalb noch nicht sichtbar waren, weil sie noch von den abgestorbenen Schichten, die sich erst allmählich lösten, verdeckt waren. Diese Art der Neubildung von Lenticellen ähnelt also durchaus der normalen Entstehungsweise sekundärer Lenticellen aus dem Phellogen. Ihre Anzahl war, wenigstens anfangs, geringer als die bei der unveränderten Pflanze durchschnittlich an derselben Fläche vorhandene Zahl primärer Lenticellen.

2. Entwicklung der Lenticellen nach Zerstörung der ersten Lenticellenanlagen.

Wurden die Anlagen der primären Lenticellen (z.B. bei *Sambucus* und *Aesculus*) durch Einstechen mit einer feinen Nadel zerstört, so bildeten sich, wenigstens im ersten Jahre, weder andere Lenticellen, noch zeigten sich Neubildungen an den verletzten Stellen. Diese wurden vielmehr - offenbar ebenso wie andere oberflächliche Wunden - durch Kork verschlossen. Das Vermögen, an anderen Stellen der Rinde schnell Lenticellen auszubilden, scheint andererseits der Pflanze zu fehlen; dies ist begreiflich, weil hier weitgehende Veränderungen eines grösseren Zellkomplexes nötig wären, welche jedenfalls nicht in kurzer Zeit erfolgen können. Erst nach etwa einem bis zwei Jahren schien Neubildung einzutreten, doch habe ich sie nicht bestimmt feststellen können.

Von besonderem Interesse ist nun das Verhalten von *Viburnum Opulus* in dieser Beziehung. Diese Pflanze besitzt - wie früher erwähnt wurde - ausser denjenigen Spaltöffnungen, unter denen Lenticellen entstehen, noch eine bedeutend grössere Anzahl von ihnen, welche unverändert bleiben. Es war also hier mit grösserer Wahrscheinlichkeit darauf zu rechnen, dass nach Zerstörung der ersten Anlagen eine Neubildung von Lenticellen - nämlich unter einigen der letztgenannten Stomaten -

erfolgte. Dies trat jedoch nicht ein, sondern das Ergebnis war dasselbe wie bei anderen Pflanzen. Die Folgerungen aus diesem Versuch, soweit sie das Verhalten der Stomaten betreffen, habe ich an anderer Stelle dargelegt (vergl. II A 2).

Es sei hier hinzugefügt, dass nach Entfernung der äusseren Teile fertiger Lenticellen eine Neubildung verhältnismässig schnell erfolgen kann. So entstanden bei *Cornus sanguinea* an Lenticellen, von denen ich die äusseren Partien weggeschnitten hatte, nach ziemlich kurzer Zeit Neubildungen in Form von Korkerhebungen, welche sich in anatomischer wie physiologischer Beziehung (durch Druckversuch) wieder als Lenticellen erwiesen. Übrigens erwähnt auch DEVAUX derartige Regenerationen von Lenticellen.

3. Lokale Verhinderung der Lenticellenbildung.

Wenn die Lenticellenbildung nur an bestimmten Stellen junger Triebe unterbunden wird, so entsteht die Frage, ob an den freigelassenen Stellen mehr Lenticellen entstehen als normalerweise. Zur Lösung dieser Frage wurde bei einigen Pflanzen teilweise die Epidermis entfernt, bei anderen wurden an einem Teil des Stengels die Lenticellenanlagen durch Nadelstich zerstört. In Übereinstimmung mit dem vorigen Versuch blieb in beiden Fällen die Zahl der Lenticellen ganz in normalen Grenzen. Es ist danach wohl die Annahme berechtigt, dass die durch die Anordnung der Spaltöffnungen bereits vorbestimmte Zahl der Lenticellen durch spätere Eingriffe nicht mehr verändert wird, da dann eine Bildung neuer Lenticellen - wie auch bei dem vorigen Versuch ausgeführt wurde - wenigstens nicht nach kurzer Zeit erfolgt.

4. Entwicklung der Lenticellen nach Entblätterung des Stengels.

Die Ergebnisse der letztgenannten Versuche machen es wahrscheinlich, dass mit der Anlage der Spaltöffnungen auch die Zahl und Anordnung der später daraus entstehenden Lenticellen bereits bestimmt ist. Wenn es also überhaupt Einflüsse gibt, die eine Veränderung der Lenticellenzahl bewirken können, so müssten dieselben schon zu einer Zeit geltend gemacht werden, wo auch die Spaltöffnungen noch nicht angelegt sind.

Einen solchen Einfluss könnte man möglicherweise eine frühzeitig ausgeführte Entblätterung junger Triebe ausüben. Eine Arbeit von BOIRIVANT (44) gibt nämlich etwas Entsprechendes für die Spaltöffnungen an; danach tritt durchweg bei Entblätterung (von krautartigen Pflanzen) eine Vermehrung der Spaltöffnungen des Stengels ein. Da in der Arbeit keine Zählungen angegeben sind, bleibt es allerdings unklar, ob die Zahl der Spaltöffnungen absolut genommen grösser ist als normalerweise, oder ob nur durch Zurückbleiben des Stengels im Wachstum die Zahl der Spaltöffnungen pro Flächeneinheit sich vergrössert.

Die Entblätterung junger Triebe von Holzpflanzen wurde in verschiedenem Masse durchgeführt; allgemein wurden dabei die jungen Blätter möglichst frühzeitig entfernt. Bei fortgesetzter Entblätterung bleiben die betreffenden Triebe bald erheblich im Wachstum zurück; Zählungen lassen sich in diesem Fall schwer durchführen. Es wurde daher meist nur ein Teil der vorhandenen Blätter - die Hälfte oder zwei Drittel - entfernt. Die Zählungen der Lenticellen ergaben bei diesen Versuchen, welche ich an mehreren Pflanzenarten durchführte, durchweg keine erhebliche, leicht ins Auge fallende Zunahme der Lenticellenzahl. Dagegen waren in einigen Fällen geringe Veränderungen festzustellen. So war bei manchen Pflanzen (*Sambucus*, *Diervilla*) nach Entfernung jedes zweiten Blattpaars die Lenticellenzahl in der Nähe der entblätterten Knoten, besonders unterhalb derselben, grösser als normalerweise; bei anderen Pflanzen dagegen (*Acer*, *Viburnum*) habe ich derartige Unterschiede nicht feststellen können. Da bei Entfernung der Blätter die angrenzenden Teile der Internodien offenbar etwas im Wachstum zurückbleiben, glaube ich die erstgenannten Fälle darauf zurückführen zu können, dass die Lenticellen durch die erwähnte Ursache näher zusammenrücken als normalerweise; sie sind dann auch vielfach kleiner als an anderen Stellen. Das Ergebnis ist somit, dass auch nach frühzeitiger Entblätterung die normale Anzahl der Lenticellen sich nicht wesentlich verändert.

V. TEIL. FUNKTION DER LENTICELLEN. (Kritische Untersuchung der Literatur).

Die Ansichten über die Funktion der Lenticellen gehen bereits seit langem dahin, dass diese Organe der Durchlüftung und der Transpiration dienen, und zwar nach der Auffassung der meisten Forscher hauptsächlich dem erstgenannten Zweck. Auch DEVAUX schreibt den Lenticellen eine gewisse Bedeutung für den Gaswechsel zu; ihre Hauptaufgabe sieht er jedoch in der Regulierung der Transpiration.

Im Folgenden sollen diese beiden entgegengesetzten Ansichten einer Prüfung unterzogen werden.

A. DIE BEDEUTUNG DER LENTICELLEN FÜR DIE DURCHLÜFTUNG.

1. Entwicklungsgeschichtliche und anatomische Befunde.

Die Ansicht, dass die Aufgabe der Lenticellen in der Beförderung des Gasaustausches der Pflanze besteht, erhält schon durch gewisse entwicklungsgeschichtliche und anatomische Befunde einige Wahrscheinlichkeit.

Ein grosser Teil der Lenticellen entsteht (wie früher erörtert wurde) unter Spaltöffnungen aus dem Rindenparenchym. Die Spaltöffnungen der jungen Zweige, Blattstiele usw. dienen der Durchlüftung und der Transpiration; sie üben ihre Funktion an diesen Pflanzenteilen jedoch meistens nicht lange aus, da sie kurz vor oder mit der Bildung des Periderms absterben. Sollte da nicht einige Wahrscheinlichkeit dafür bestehen, dass die Organe, welche an ihre Stelle treten, auch eine ähnliche Bedeutung haben? Immerhin verbieten sich zu weit gehende Schlüsse hier von selbst und zwar hauptsächlich aus zwei Gründen. Erstens gibt es mindestens ebenso viele, wahrscheinlich aber noch mehr Lenticellen, die ohne Beziehungen zu Spaltöffnungen entstehen, nämlich vor allem die Wurzellenticellen und die sekundären Stammlenticellen. Aber auch für die primären Lenticellen der Sprossachsen kann man nicht ohne weiteres aus ihrer Entstehungsweise unter Spaltöffnungen auf eine analoge Funktion schliessen; und zwar stehen hier diejenigen Fälle im Wege, wo keine Lenticellen an die Stelle von absterbenden Spaltöffnungen treten. Würde in jedem Falle für eine Spaltöffnung oder auch für eine Gruppe von Spaltöffnungen eine Lenticelle eintreten, so könnte man diese als ein Ersatzorgan für erstere bezeichnen und hätte dann auch grössere Wahrscheinlichkeit dafür, dass eine Analogie in den Funktionen der beiden Organe bestände.

Was weiterhin die anatomischen Verhältnisse der Lenticellen betrifft, so spricht zweifellos der Bau der meisten Teile für die Möglichkeit einer Funktion des Gasaustausches; denn es handelt sich hier meist um Gewebe mit deutlichen Interzellularen, welche jedenfalls eine gewisse Gasdurchlässigkeit besitzen. Als solche Gewebe sind im Vorgehenden das Phelloderm nebst der Verjüngungsschicht, ferner die abgerundeten Füllzellen (verkorkte und unverkorkte) charakterisiert worden; ebenso ist das unter der Lenticelle liegende Rindenparenchym reich an Interzellularen. Nur die Lagen aus abgeplatteten Korkzellen, die in den Lenticellen des ersten Typus vorkommen, machen hier eine Ausnahme. Ohne Zweifel ist schon aus dem anatomischen Bilde zu entnehmen, dass sie in ihrer Gasdurchlässigkeit den anderen Gewebearten der Lenticelle erheblich nachstehen; denn es fehlen bei ihnen jedenfalls leicht erkennbare Interzellularen. Ob solche nun aber völlig fehlen oder nicht, dürfte sehr schwer zu entscheiden sein. Die Schwierigkeit einer solchen Feststellung geht schon daraus hervor, dass die beiden Forscher, die sich besonders mit der Anatomie der Lenticellen befasst haben - KLEBAHN und DEVAUX - in diesem Punkte in einem völligen Gegensatz stehen. Nach KLEBAHN besitzen die genannten Korksichten durchgehende Interzellularen - weshalb sie auch mit unter den Begriff "Porenkork" gefasst werden -, während DEVAUX behauptet, dass die Interzellularen hier entweder völlig fehlen oder doch, wenn sie vorhanden sind, nicht die gesamte Schicht durchsetzen. Eine einwandfreie Lösung dieser Frage erscheint zwar wünschenswert, doch halte ich sie nicht für so sehr wichtig und entscheidend, weil in diesem Falle anatomische Feststellungen unbedingt den physiologischen unterzuordnen sind. Die anatomischen Verhältnisse können somit nur

in gewissem Grade - nämlich soweit sie nicht zu physiologischen Erscheinungen im Widerspruch stehen - zur Klarstellung der Funktion der Lenticellen beitragen.

2. Versuche zum Nachweis der Gasdurchlässigkeit.

Um auf experimentellem Wege die Gasdurchlässigkeit der Lenticellen nachzuweisen, sind verschiedene Methoden angewandt worden, welche sich wohl am besten nach folgendem Gesichtspunkt unterscheiden lassen. Einige von ihnen arbeiten mit einer Vermehrung oder Verminderung des Luftdrucks innerhalb resp. ausserhalb der Pflanze und suchen dann den Ausgleich der entstandenen Druckdifferenzen durch die Lenticellen zu zeigen; die anderen Methoden dagegen benutzen die Diffusion fremder Gase durch die Lenticellen, welche im einzelnen in verschiedener Weise nachgewiesen wird.

Die Versuche der ersten Art - die sogenannten "Druckversuche" - sind, kurz dargestellt, folgende: Bei dem Versuch von STAHL (10) wird durch Quecksilberdruck in ein an der einen Schnittfläche verkittetes Zweigstück Luft durch die andere hineingepresst und das Austreten von Luftblasen aus den Lenticellen unter Wasser gezeigt. Der Umstand, dass das erwartete Ergebnis in verhältnismässig vielen Fällen nicht eintrat, hat WIESNER (18) zu der Vermutung geführt, dass das den Zweig umgebende Wasser ein Hindernis für den Austritt der Luft bildete und ihn veranlasst, den Versuch abzuändern. Nach der Methode von WIESNER wird ein Zweigstück an einem Glasrohr luftdicht befestigt und in diesem mit Hilfe einer an einem seitlichen Ansatzrohr angebrachten Luftpumpe ein Unterdruck hergestellt und dadurch Quecksilber hochgesogen; der Ausgleich des entstandenen Unterdrucks vollzieht sich dann durch den Zweig und zeigt sich an dem Sinken der Quecksilbersäule. Die Beteiligung der Lenticellen an dem Luftdurchtritt wird durch einen Parallelversuch veranschaulicht, bei dem ein Zweig mit verkitteten Lenticellen verwendet wird; hierbei tritt der Ausgleich viel langsamer ein, als bei dem unveränderten Zweig. Eine dritte Methode schliesslich, die von DEVAUX (39) stammt, hat den besonderen Zweck, die Gasdurchlässigkeit der Lenticellen an dickeren Stämmen zu zeigen. Danach wird in dem Rohr eines an der Baumrinde mit Wachs befestigten und mit Wasser gefüllten Trichters ein geringer Unterdruck erzeugt; wenn sich durchlässige Lenticellen an der abgeschlossenen Rindenpartie befinden, treten dann aus diesen Luftblasen aus.

Den eben angeführten Versuchen stehen die "Diffusionsversuche" gegenüber. KLEBAHN (25) lässt durch ein Zweigstück, welches sich zum grössten Teil in einem mit Kohlensäure gefüllten Gefäss befindet, das genannte Gas in ein zweites Gefäss diffundieren, wo es von einer gewogenen Menge Kalilauge aufgenommen wird. Wenn dabei an einem von zwei möglichst gleichen Zweigen die Lenticellen, an dem anderen entsprechend grosse Partien des Periderms verkittet werden, so zeigt die stärkere Gewichtszunahme der Kalilauge im zweiten Fall die Beteiligung der Lenticellen an der Gasdiffusion. Eine andere "Gasdiffusionsmethode" wendet WEBER (69) an. Er benutzt die giftige Wirkung verschiedener Gase - wie Ammoniak, Acetylen u.a. - auf die Pflanze, welche sich an Zweigen, die in ein solches Gas gebracht werden, zuerst an einer Bräunung des Rindenparenchyms in der unmittelbaren Umgebung der Lenticellen bemerkbar macht, während an anderen Stellen erst später eine derartige Einwirkung stattfindet.

Es sei hier schliesslich noch erwähnt, dass neuerdings WEBER (76) die von LAKON entdeckte Zerlegung von Wasserstoffsuperoxyd in der Pflanze zur Veranschaulichung der Gasdurchlässigkeit der Lenticellen benutzt hat, indem er an Zweigen, welche in die verdünnte Lösung dieses Stoffes gelegt wurden, den Austritt von Sauerstoff durch die Lenticellen zeigte. Nähere Angaben über die Anwendungsmöglichkeit dieser Methode hat der genannte Forscher in Aussicht gestellt.

Zu den angeführten Versuchen ist zunächst zu bemerken, dass sie alle in irgend einer Weise von den in der Natur vorliegenden Verhältnissen abweichen - ein Umstand, der nicht ausser acht gelassen werden darf, wenn man sich vor zu weit gehenden Schlüssen hüten will. Was ferner die einzelnen Methoden betrifft, so besteht bei den Druckversuchen unbedingt ein Nachteil in der Anwendung von verhältnismässig grossen Über- oder Unterdrucken; denn man darf wohl daran zweifeln, ob

unter solchen Umständen die Durchlässigkeitsverhältnisse des Lenticellengewebes dieselben sind wie unter natürlichen Bedingungen. Es kommen nun allerdings - wie DEVAUX (37) gezeigt hat - auch natürlicherweise Druckunterschiede vor zwischen der inneren Atmosphäre von dickeren Pflanzenteilen und der äusseren Luft; sie werden aber sicherlich gering sein im Verhältnis zu den bei Druckversuchen auftretenden Unterschieden. Einem solchen Versuch wird man demnach umso grösseren Wert beizumessen haben, je geringer der Unterschied gegen den Normaldruck ist; vor allem dürfte es in Fällen, wo ein erheblicher Über- oder Unterdruck angewendet werden muss, immer fraglich sein, ob unter natürlichen Bedingungen überhaupt eine nennenswerte Durchlässigkeit für Gase vorhanden ist. Bei dem Versuch von STAHL besteht ferner - wie bereits angedeutet - ein weiterer Nachteil in der Notwendigkeit, die Zweigstücke mit Wasser zu umgeben, um das Austreten von Luft aus den Lenticellen sichtbar zu machen. In der Tat ist von ZAHLEBRUCKNER (26) nachgewiesen, dass die Durchlässigkeit der Lenticellen nach Benetzung erheblich geringer ist als bei Berührung mit der Luft. Wählt man andererseits eine Versuchsanordnung, bei der kein Wasser verwendet wird, so besteht hier eine Fehlerquelle darin, dass man keine einfache Kontrolle besitzt, ob der Gaswechsel tatsächlich durch die Lenticellen von staten geht oder ob nicht etwa Undichtigkeiten an der Rinde des Pflanzenteils oder an den angewandten Verschlüssen bestehen.

Demgegenüber weisen die Diffusionsversuche kaum so grosse Nachteile auf. Vor allem lässt die WEBERsche Gasdiffusionsmethode an Einfachheit der Ausführung wohl nichts zu wünschen übrig und dürfte kaum zu irgend welchen Einwänden Anlass geben. Dennoch kann man nicht für alle Zwecke mit den Diffusionsversuchen allein auskommen, da diese in ihrer Anwendbarkeit in gewisser Weise beschränkt sind. Handelt es darum, die Gasdurchlässigkeit der Lenticellen überhaupt zu zeigen, so sind sie - zumal der letztgenannte Versuch - jedenfalls die geeignetsten. Will man dagegen verschiedene Lenticellen bezüglich ihrer Durchlässigkeit vergleichen, so wird man besser mit Druckversuchen - speziell mit dem Versuch von STAHL - arbeiten, welche diese Verhältnisse aus den früher angeführten Gründen zwar nur angenähert, dafür aber in einfacher zahlenmässiger Weise wiedergeben.

3. Die Verschiedenheit in der Durchlässigkeit der Lenticellen.

Wie zahlreiche Versuche gezeigt haben, bestehen grosse Verschiedenheiten in der Gasdurchlässigkeit der Lenticellen. In manchen Fällen lassen sie sehr leicht Luft oder andere Gase hindurch, in anderen tritt dies nur bei Anwendung grosser Druckunterschiede ein, und vielfach erweisen sie sich als scheinbar völlig undurchlässig. Die Frage, womit diese Verschiedenheiten zusammenhängen, hat bei den meisten Forschern, welche sich mit der Funktion der Lenticellen beschäftigt haben, besonderes Interesse gefunden und ist in verschiedener Weise beantwortet worden. Was zunächst die verschiedenen Einflüsse betrifft, welche die Durchlässigkeitsunterschiede bewirken können, so wäre an folgende Möglichkeiten zu denken:

1). Es kann die Durchlässigkeit der Lenticellen bei verschiedenen Pflanzenarten verschieden sein.

2) Für die Lenticellen einer bestimmten Pflanzenart können von Einfluss sein

a) das Alter der Pflanze resp. der betreffenden Lenticellen,

b) die Jahreszeit,

c) andere äussere Faktoren, vor allem die Feuchtigkeitsverhältnisse.

3) Es können die Lenticellen von verschiedenen Pflanzen der gleichen Art und schliesslich sogar die einzelnen Lenticellen an derselben Pflanze ohne erkennbare äussere Ursache in ihrer Durchlässigkeit variieren.

Im Folgenden soll auf die verschieden möglichen Einflüsse eingegangen werden. Dass die Lenticellen verschiedener Pflanzenarten verschiedene Durchlässigkeit besitzen, ist schon deshalb wahrscheinlich, weil die Entwicklungshöhe der Lenticellen bei den einzelnen Holzgewächsen stark variiert, und weil mehr oder minder grosse Strukturverschiedenheiten bei ihnen bestehen. Vergleichende Druckversuche - wie sie z.B. KLEBAHN ausgeführt hat - zeigen die Richtigkeit dieser Annahme.

Zu der Frage, ob das Alter der Pflanze oder des Pflanzenteils einen Einfluss auf die Durchlässigkeit der Lenticellen hat, äussert sich KENOYER (61) dahingehend,

dass an älteren Stammteilen im allgemeinen mehr "offene" Lenticellen vorkommen. Ich bin der Ansicht, dass hier grösseres Gewicht auf das Alter der einzelnen Lenticelle als auf das der Pflanze zu legen ist. Wie früher ausgeführt wurde, besitzen nämlich die Lenticellen vieler Holzgewächse -, d.h. derjenigen, welche häufig Borke bilden - keine besonders lange Lebensdauer, während nur einer kleineren Anzahl von Bäumen sehr langlebige ausdauernde Lenticellen zukommen. Diese scheinen in höherem Alter vielfach wenig gasdurchlässig zu sein; so fand z.B. DEVAUX (48) gutentwickelte Stammlenticellen an verschiedenen älteren Bäumen und VCUK (60) Wurzellenticellen einer sehr alten Linde scheinbar völlig verschlossen und vermutlich ausser Funktion gesetzt.

Einen grösseren Einfluss scheint die Jahreszeit auf die Gasdurchlässigkeit der Lenticellen auszuüben. Viele Lenticellen erweisen sich nämlich im Winter als weniger gasdurchlässig als im Sommer. STAHL (10), welcher zuerst diese Beobachtung machte, nahm auf Grund der Strukturverhältnisse und des negativen Ergebnisses sämtlicher im Winter angestellten Druckversuche an, dass jede Lenticelle am Ende der Vegetationsperiode völlig verschlossen wird und erst im Frühjahr ihre Funktion wieder aufnimmt. Im Gegensatz dazu fanden COSTERUS (11) und WIESNER (18), dass Lenticellen auch im Winter noch eine gewisse, wenn auch verminderte Gasdurchlässigkeit besitzen, worauf weiterhin KLEBAHN (25) aus seinen anatomischen und physiologischen Befunden schloss, dass ein winterlicher Verschluss der Lenticellen überhaupt nie besteht. Die gleiche Ansicht vertrat auch ZAHLBRUCKNER (26). Zwischen den völlig entgegengesetzten Anschauungen von STAHL und KLEBAHN nahm schliesslich DEVAUX die Mitte, welcher annimmt, dass die Lenticellen im Winter zwar nicht regelmässig, aber doch in manchen Fällen verschlossen sind. Ich bin der Meinung, dass einer einwandfreien Entscheidung dieser Frage vor allem eine Schwierigkeit im Wege steht. Auf diese habe ich bereits hingewiesen, nämlich die Unsicherheit eines Schlusses von den Ergebnissen der Experimente auf die natürlichen Verhältnisse. Auf Grund von Versuchen, Lenticellen als offen oder verschlossen - im wörtlichen Sinne - zu bezeichnen, ist meiner Meinung nach nicht angängig; es dürften vielmehr immer nur relative Angaben über die Durchlässigkeit der Lenticellen gemacht werden. In ganz ähnlichem Sinne äussert sich WEBER (69), welcher aus seinen Gasdiffusionsversuchen folgert, dass die sogenannten "verschlossenen Lenticellen" sehr verschieden durchlässig, stets aber durchlässiger sind als das Periderm. Es geht nun andererseits offenbar aus den Diffusionsversuchen von KLEBAHN wie von WEBER hervor, dass auch das Periderm nicht völlig undurchlässig für Gase ist. Soweit also der Schluss auf die natürlichen Verhältnisse gerechtfertigt ist, würde das bedeuten, dass es eine absolute Gasdurchlässigkeit im Rindengewebe der Holzpflanzen überhaupt nicht gibt, so minimal der Gaswechsel auch unter bestimmten Bedingungen sein mag. Für den Winterzustand ist aber ein völliger Verschluss der Lenticellen auch deshalb nicht anzunehmen, weil die Atmungstätigkeit während dieser Jahreszeit nur wenig - nach SIMON (55) etwa um den dritten bis vierten Teil - geringer ist als während der Vegetationsperiode, und daher auch die Lenticellen vermutlich in Funktion bleiben müssen.

Im übrigen scheinen besonders die Feuchtigkeitsverhältnisse die Durchlässigkeit der Lenticellen zu beeinflussen. Darauf wird später eingegangen werden.

Besonders erschwert werden nun alle Versuche, die Durchlässigkeitsverschiedenheiten der Lenticellen zu erklären durch die Erscheinung, dass an verschiedenen Pflanzen der gleichen Art und sogar an derselben Pflanze die Lenticellen in sehr ungleichem Masse gasdurchlässig sein können, ganz unabhängig von den vorher erwähnten Faktoren. Es kann in solchen Fällen der Entwicklungsgrad der Lenticellen eine Rolle spielen, indem beispielsweise bei Lenticellen unterhalb der Knoten oder bei solchen an der Unterseite wagerechter Zweige die Durchlässigkeit grösser ist als bei den übrigen (DEVAUX). Andererseits bestehen bisweilen ganz individuelle Verschiedenheiten; es können Lenticellen an demselben Zweig dicht nebeneinander vorkommen, welche sehr verschieden durchlässig sind. Nicht selten erscheinen einzelne Lenticellen zu beliebiger Jahreszeit völlig "verschlossen". Diese individuellen Durchlässigkeitsunterschiede sind besonders von KENOYER (61) betont worden, welcher eine grössere Reihe von Holzgewächsen im Winterzustand darauf untersucht hat. Fast überall fanden sich derartige Verschiedenheiten; wurden aber Lenticellen

der gleichen Pflanze, von denen die einen bei einem Druckversuch leicht, andere hingegen garnicht Luft durchliessen, anatomisch verglichen, so waren nicht die geringsten Unterschiede aufzufinden - ein Umstand, der die Erklärung dieses eigentümlichen physiologischen Verhaltens noch erschwert.

Zusammenfassend lässt sich folgendes sagen: Die Gasdurchlässigkeit der Lenticellen ist bei den einzelnen Pflanzenarten verschieden. Die Durchlässigkeit von Lenticellen der gleichen Art scheint bei sehr hohem Alter der Lenticelle abzunehmen; ferner ist sie im allgemeinen während der Vegetationsperiode grösser als im Winter. Die Gasdurchlässigkeit hängt von den Feuchtigkeitsverhältnissen in gewissem Grade ab. Unabhängig von äusseren Faktoren bestehen häufig individuelle Verschiedenheiten in der Durchlässigkeit der einzelnen Lenticellen derselben Pflanze. Ein völliger Verschluss der Lenticellen - im wörtlichen Sinne - besteht auch im Winterzustande nicht, doch kann die Gasdurchlässigkeit unter Umständen äusserst gering sein.

5. Die Beförderung des natürlichen Gaswechsels durch die Lenticellen.

Ein direkter Beweis des natürlichen Gasaustauschs durch die Lenticellen, dem naturgemäss grosse Schwierigkeiten im Wege stehen, ist bisher noch nicht erbracht worden. Man kann aber doch mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit aus den Durchlässigkeitsversuchen schliessen, dass die Lenticellen eine Rolle bei dem Gaswechsel spielen; denn es geht aus ihnen doch sicherlich das eine hervor, dass die Lenticellen im Vergleich zum Periderm durchweg eine erheblich grössere Gasdurchlässigkeit besitzen. Es ist daher die Annahme berechtigt, dass auch unter natürlichen Bedingungen die Lenticellen einen verhältnismässig grossen Anteil am Gasaustausch des betreffenden Pflanzenteils haben werden. Gewagt scheint mir dagegen der Versuch, diesen Anteil quantitativ anzugeben. DEVAUX (45) hat aus einer Reihe von Diffusionsversuchen gefolgert, dass normalerweise etwa 8 bis 9 Zehntel des gesamten Gaswechsels durch die Lenticellen und 1 bis 2 Zehntel durch das Periderm vor sich gehen. Es erscheint mir zweifelhaft, ob die Voraussetzung zutrifft, dass dieses Verhältnis bei dem natürlichen Gasaustausch der Pflanze dasselbe ist wie unter den Bedingungen des Experiments.

Auf Grund des Nachweises der Gasdurchlässigkeit der Lenticellen und der Wahrscheinlichkeit ihrer Bedeutung für den natürlichen Gaswechsel haben die meisten Forscher sie als Durchlüftungsorgane bezeichnet, d.h. die Beförderung des Gasaustausches als ihre wesentliche Funktion hingestellt. In der Tat wird dieser Ansicht kaum etwas im Wege stehen, solange keine Anzeichen dafür vorliegen, dass den Lenticellen eine andere wichtigere Bedeutung zukommt. Dieses letztere nimmt nun DEVAUX - wie später noch näher auszuführen ist - an; er hält dementsprechend die Beförderung des Gaswechsels nur für eine untergeordnete, mehr zufällige Funktion der Lenticellen, die sich aus ihrer durch andere Ursachen bewirkten Gasdurchlässigkeit ergibt. Seine Ansicht sucht DEVAUX durch folgende Argumente noch näher zu begründen:

1) Die Lenticellen sind trotz ihrer grossen Verbreitung keine Eigentümlichkeit sämtlicher Holzgewächse, sondern es gibt verschiedene, die diese Organe nicht besitzen und dann im allgemeinen mit andersartigen, gasdurchlässigen Partien in der Rinde versehen sind. Es ist somit wenigstens bei gewissen Pflanzen möglich, dass sich der notwendige Gaswechsel der holzigen Axen ohne Mitwirkung von Lenticellen abspielt.

2) Bei anderen Pflanzen sind zwar Lenticellen vorhanden, diese sind aber weitgehend verschlossen. Auch in solchen Fällen muss sich der Gasaustausch wahrscheinlich ohne Wirkung der Lenticellen vollziehen.

3) Das Öffnen und Schliessen der Lenticellen wird durch die Durchlüftungsbedürfnisse überhaupt nicht beeinflusst. Dies geht einerseits aus Versuchen in sauerstoffarmer Atmosphäre hervor, andererseits aus einer Untersuchung der inneren Gewebe von alten Bäumen, in denen unter gewissen Bedingungen völliger Sauerstoffmangel herrscht, sodass intramolekulare Atmung unter Bildung von Alkohol - der nachweisbar ist - eintreten muss.

Ich halte diese Argumente nicht für hinreichend, um die Bedeutung der Lenticellen für die Durchlüftung derartig in zweite Linie zu rücken. Im einzelnen bin ich der Ansicht, dass die Existenz von lenticellenlosen Holzgewächsen durchaus nicht ausschliesst, dass die Mehrzahl der Bäume und Sträucher Lenticellen zum Zweck der Durchlüftung benötigt. Es müssen vielmehr - wie auch aus meinen früheren Ausführungen hervorgeht - besondere Eigentümlichkeiten im Bau der erstgenannten Pflanze sein, welche mit dem Fehlen der Lenticellen in Zusammenhang stehen und ihre Entbehrlichkeit bedingen. Ebenso habe ich an anderer Stelle betont, dass ich einen völligen Verschluss der Lenticellen als durchaus unwahrscheinlich ansehe; ich halte es daher auch für möglich, dass an einem mit Lenticellen versehenen Organ sich normalerweise ein Gasaustausch ohne deren Mitwirkung abspielen kann. Was schliesslich das dritte Argument DEVAUX' betrifft, so glaube ich nicht, dass ein negativ verlaufener Versuch in sauerstoffarmer Atmosphäre zu dem Schluss berechtigt, dass auch unter natürlichen Bedingungen der Öffnungszustand der Lenticellen sich ohne Rücksicht auf die Durchlüftungsbedürfnisse verhält. Feststellungen in dieser Hinsicht dürften mit den bis jetzt angewandten Mitteln kaum zu machen sein, da sie die Auffindung geringer Durchlässigkeitsunterschiede - um welche es sich doch hier handelt - nicht gestatten. Diejeßige Erscheinung aber, die allein als sicher bewiesen gelten kann, nämlich die Verschiedenheit der Durchlässigkeit im Sommer und Winter, dürfte wohl eher für als gegen ein zweckmässiges Verhalten der Lenticellen sprechen. Besonderes Gewicht legt DEVAUX ferner auf seinen Nachweis der intramolekularen Atmung in tiefgelegenen Geweben. Eine Nachprüfung dieser Erscheinung scheint bisher noch nicht erfolgt zu sein; auch ich hatte keine Gelegenheit dazu. Aber selbst wenn sich die Richtigkeit der Angaben von DEVAUX herausstellen würde, dürfte dies keine Stütze seiner Ansicht bilden. Einerseits sollen nämlich die Lenticellen wegen ihres für den Gasaustausch wenig zweckentsprechenden Verhaltens den Namen eines Durchlüftungsorgans nicht zu recht führen, andererseits würden sie jedoch dann angesichts des durch ihren Verschluss bewirkten Sauerstoffmangels gerade wieder nötig erscheinen. Wenn also die ersten beiden Argumente DEVAUX' dafür sprechen sollen, dass die Lenticellen für den Gasaustausch nicht unentbehrlich sind, so spricht das dritte in gewissem Sinne dagegen, da es gerade zeigt, dass Holzgewächse von grösserer Dicke ihren Gaswechsel durch das Periderm allein nicht bewerkstelligen können und demnach besondere Organe für diesen Zweck benötigen. Diese Organe sind die Lenticellen, die nur - unter Voraussetzung der Richtigkeit der Angaben von DEVAUX - an sehr alten Bäumen ihrer Funktion nicht mehr völlig gewachsen sind, da sie zur Durchlüftung der grossen darunter liegenden Gewebemassen nicht ausreichen.

Es wird also durch die angeführten Argumente DEVAUX' die Wahrscheinlichkeit, dass die Lenticellen hauptsächlich der Durchlüftung dienen, meiner Meinung nach durchaus nicht vermindert. Nur die Inbetrachtziehung einer anderen möglichen Funktion kann hier eine wesentliche Änderung bewirken. Darauf wird im Folgenden eingegangen werden.

B. DIE BEDEUTUNG DER LENTICELLEN FÜR DIE TRANSPIRATION.

1. Die Beteiligung der Lenticellen an der allgemeinen Transpiration der Pflanze.

Eine gewisse Bedeutung der Lenticellen für die Transpiration ist auch dann wahrscheinlich, wenn man die Hauptfunktion dieser Organe in der Beförderung des Gaswechsels sieht. HABERLANDT (12) hat die Beteiligung der Lenticellen an der Transpiration in einfacher Weise dadurch nachgewiesen, dass er den durch Verdunstung eintretenden Gewichtsverlust von zwei gleich grossen Zweigstücken an aufeinanderfolgenden Tagen bestimmte, nachdem an dem einen die Lenticellen, an dem anderen dagegen entsprechende Peridermpartien verklebt waren; es zeigte sich dann, dass das Gewicht sich im zweiten Falle stärker vermindert hatte als im ersten. Dieser Versuch macht natürlich keinen Anspruch auf grössere Genauigkeit bezüglich des Anteils der Lenticellen an der Transpiration, aber er beweist doch jedenfalls, dass die Lenticellen für Wasserdampf relativ durchlässiger sind als das Periderm.

Wenn man den Lenticellen eine Bedeutung für die Transpiration zuschreibt, so besagt das zunächst nichts Weiteres, als dass mit der Atemluft auch Wasserdampf, je nach dem Feuchtigkeitsgehalt derselben und nach dem gerade bestehenden Öffnungszustand der Lenticelle, durch ihre Interzellularen hindurch geht. Es muss hier bemerkt werden, dass dieser Vorgang von DEVAUX (48) - im Gegensatz zu einer anderen später zu behandelnden Erscheinung - als eine "Beteiligung der Lenticellen an der allgemeinen Transpiration der Pflanze" bezeichnet wird. Ebenfalls sei betont, dass eine Bedeutung der Lenticellen in diesem Sinne von keinem Forscher bestritten wird.

2. Die Hypertrophie der Lenticellen.

Die bereits früher gelegentlich erwähnte Erscheinung der Lenticellen- Hypertrophie stellt sich als ein eigenartiges Verhalten dieser Organe unter extremen Transpirationsbedingungen dar, welches zweifellos geeignet ist, die Beziehungen der Lenticellen zur Transpiration noch von einer anderen Seite zu beleuchten. Eine Betrachtung dieser Veränderung der Lenticellen ist jedoch vor allem zum Verständnis der Ansicht DEVAUX' über ihre Funktion notwendig.

Die Hypertrophie der Lenticellen, welche unter der Einwirkung von Wasser oder erhöhter Luftfeuchtigkeit eintritt, zeigt sich in einer Vergrößerung der einzelnen Füllzellen und einer starken Zunahme der gesamten Füllsubstanz. DE BARY (16) schrieb diese Erscheinung der "Hygroskopizität" der Füllzellen zu, worunter er allerdings eine Aufnahme von Wasser von aussen verstand. Später zeigten TUBEUF (42) und DEVAUX (32, 48), dass die experimentell an beliebigen Pflanzen erzeugten Lenticellenwucherungen mit den früher erwähnten "Wasserlenticellen" der Sumpfgewächse durchaus identisch sind. Während nun SCHENK (29) als Bildungsreiz der Hypertrophien Sauerstoffmangel annimmt, sehen die beiden letztgenannten Autoren in der Hemmung der Transpiration und einem erhöhten Wassergehalt der Pflanze die Ursache der unnormalen Entwicklung. TUBEUF begründet seine Ansicht vor allem damit, dass in sauerstoffarmer Atmosphäre keine Wucherungen entstehen, während DEVAUX hauptsächlich die Ergebnisse von vergleichenden Versuchen mit beblätterten und unbeblätterten Zweigen für seine Anschauung verwertet. Stellt man nämlich derartige Zweige zum Teil in Wasser, so bilden sich an den unbeblätterten sofort, an den beblätterten dagegen nur ganz allmählich Lenticellenwucherungen - ein Ergebnis, welches wohl mehr für die Transpirationshemmung als Ursache spricht, immerhin aber die andere Möglichkeit auch nicht ganz ausschliesst. Auch KÜSTER (70) schliesst sich dieser Anschauung an, wie schon der von ihm für die hypertrophischen Wucherungen angewandte Ausdruck "hyperhydrische Gewebe" zeigt. Es sind hier nun noch die auf andere Weise erzeugten Hypertrophien in Betracht zu ziehen. Schliesst man in der früher behandelten Weise - also durch Paraffine usw. - die Zweigoberfläche von der Luft ab, so können jedenfalls auch beide Ursachen in Frage kommen, während bei den Versuchen von MOLISCH (63) mit Tabakrauch ein chemischer Reiz die Bildung der Wucherungen bewirken dürfte. Es können also als Bildungsreize der Lenticellen- Hypertrophien ebenso wohl Transpirationshemmungen wie Sauerstoffmangel, in besonderen Fällen auch andere Einflüsse in Betracht kommen. In ähnlicher Weise äussert sich TUBEUF in einer zweiten Arbeit (66) dahingehend, dass Hypertrophien allgemein in Fällen gestörten Gleichgewichts - auch bei verschiedenen Erkrankungen - gebildet werden können, d.h. dass verschiedene physiologische Eingriffe sie bewirken können. Auch HAHN, HARTLY und RHODES (72) machen es wahrscheinlich, dass die Bildung der Lenticellenwucherungen von einem Komplex von verschiedenen Bedingungen abhängt. Eine endgültige Lösung der angeschnittenen Frage steht jedoch bisher noch aus.

3. Die Ansicht von DEVAUX:

Die Lenticelle als Transpirationsregulator.

Im Folgenden soll zunächst die Ansicht von DEVAUX über die Hauptfunktion der Lenticellen dargestellt werden.

Wenn Lenticellen nach Bildung der Hypertrophie in Wasser oder feuchter Luft wieder unter normale Bedingungen gebracht werden, so verläuft auch ihre weitere Entwicklung in anderer Weise: es werden verkorkte Schichten gebildet, und die umgewandelten

Phellodermzellen werden nicht mehr erheblich vergrössert. Es tritt also ein der Hypertrophie in gewissem Sinne entgegengesetzter Vorgang ein, welchen DEVAUX als "Vernarbung" bezeichnet. Man kann demnach experimentell alle Phasen der Lenticellenentwicklung herstellen, die bei den verschiedenen Bautypen im einzelnen noch etwas variieren. Die ganze Erscheinung gründet sich nach DEVAUX auf die charakteristischen Eigenschaften der einzelnen Füllzelle; diese soll einen besonderen Reichtum an osmotisch wirksamen Substanzen besitzen und daher von innen Wasser aufnehmen, welches normalerweise von Zelle zu Zelle weitergeleitet und schliesslich von den äussersten in Dampfform abgegeben wird. Bei Aufhebung oder Verringerung der Transpiration erfährt die Einzelzelle eine mehr oder weniger starke Vergrösserung; sie hypertrophiert, bei vermehrter Transpiration dagegen verkorkt sie. Der Durchgang von Wasser durch die einzelnen Zellen ist als "Transpiration der Füllzellen" von dem Durchgang von Wasserdampf durch die Interzellularen, der "allgemeinen Transpiration", zu unterscheiden. Das Mass, in welchem die Veränderungen des Lenticellengewebes eintreten, wird nun von verschiedenen inneren Faktoren beeinflusst, unter denen der Wassergehalt der Pflanze die Hauptrolle spielt. Dies geht daraus hervor, dass an einem in Wasser gebrachten Pflanzenteil eine Hypertrophie der Lenticellen erst nach Wassersättigung des darunter liegenden Gewebes eintritt - so z.B. an Kartoffelknollen, welche vorher lange an der Luft gelegen haben; auch die früher erwähnten Versuche mit beblätterten und unbeblätterten Zweigen sprechen dafür. Die Erscheinung, dass die Lenticellen der Wurzeln und diejenigen an der Basis der Stämme leichter hypertrophische Wucherungen bilden als die übrigen, erklärt DEVAUX dadurch, dass die genannten Pflanzenteile sich durchweg in einem Zustande grösserer Wassersättigung befinden sollen.

Die höchst augenfällige Erscheinung der Hypertrophie stellt nun nach DEVAUX nur eine Steigerung des unter natürlichen Bedingungen in der Lenticelle stattfindenden Vorgangs dar; d.h. ihre jeweilige Weiterentwicklung erfolgt entsprechend den inneren und äusseren Feuchtigkeitsverhältnissen in analoger Weise wie bei den angeführten Experimenten, nur gewöhnlich in geringerem Masse. Bei Verringerung der Transpiration tritt also eine Bildung von vergrösserten, dünnwandigen Zellen ein, welche - jedenfalls stets bei den Lenticellen des ersten Typus - unverkorkt bleiben; wird dagegen die Transpiration erhöht, so tritt an Stelle der "Hypertrophie" die "Vernarbung", d.h. es werden Schichten aus verkorkten Zellen gebildet. DEVAUX führt verschiedene Gründe dafür an, dass der natürliche Wechsel der Schichten durch derartige Vorgänge verursacht wird; vor allem soll die starke Bildung von unverkorkten Zellen im Frühjahr dem zu dieser Jahreszeit besonders grossen Wasserreichtum der Gewebe entsprechen. Ganz allgemein lässt sich ferner der Schichtenwechsel aus der jeweiligen Wirkung der entstandenen Schichten auf die Transpirationsverhältnisse verstehen. Die unverkorkten Zellen bewirken eine Steigerung der Transpiration, welche nun ihrerseits wieder die Bildung von verkorkten Schichten verursacht; letztere setzen nach einer Weile die Transpiration derart herab, dass wieder hypertrophisierte Zellen gebildet werden. Diese sprengen die darüber liegenden Korklagen, und der Vorgang beginnt von Neuem, d.h. es besteht ein ständiger Wechsel von "Hypertrophie" und "Vernarbung". Es ist klar, dass bei den einzelnen Bautypen noch Verschiedenheiten vorkommen; bei den ganz gleichartig gebauten Lenticellen des zweiten Typus fallen sie unter normalen Umständen ganz fort. Aus den angeführten Erwägungen folgert DEVAUX nun, dass die Lenticellen vermöge der besonderen physiologischen Eigenschaften ihrer Zellen sich beständig den äusseren und inneren Feuchtigkeitsverhältnissen in zweckentsprechender Weise anpassen und somit als Transpirationsregulatoren anzusehen sind. Hierin besteht die Hauptaufgabe der Lenticellen, neben der die Beförderung des Gaswechsels - wie bereits angedeutet wurde - nur eine untergeordnete Bedeutung besitzt. Es sind also die Transpirationsbedürfnisse der Pflanze, welche die jeweilige Weiterentwicklung der Lenticelle beeinflussen, die Bildung der verschiedenen Schichten und damit auch den Grad der Gasdurchlässigkeit bestimmen. Sie können unter besonderen Bedingungen - vor allem in Zeiten grosser Trockenheit - schliesslich einen weitgehenden Verschluss der Lenticelle bewirken und so unter Umständen Störungen im Gaswechsel der inneren Gewebe verursachen.

Während verschiedene Forscher die Ansicht von DEVAUX zwar nicht anerkennen,

aber doch für diskutabel halten, lehnt HABERLANDT (54) sie völlig ab, und zwar deswegen, weil die Transpiration der holzigen Axen im Vergleich zu der der Laubblätter - wo auch die Regulierung erfolgt - nur von untergeordneter Bedeutung sein könne. Wie aus einer Arbeit von IWANOFF (77) hervorgeht, bedarf diese Behauptung doch wohl einer kleinen Einschränkung, da offenbar wenigstens im Winter die Transpiration der Holzzweige nicht unbedeutend ist. Immerhin lassen sich noch verschiedene andere Einwände gegen DEVAUX anführen. Zunächst schliesst dieser - wie KLEBAHN (50) hervorhebt - von dem Verhalten der Lenticellen unter extremen Versuchsbedingungen auf dasjenige unter normalen Verhältnissen; dieser Schluss erscheint zwar einleuchtend, seine Berechtigung ist aber doch nicht völlig bewiesen. Vor allem ist die Erklärung des natürlichen Schichtenwechsels durch eine dauernde Anpassung der Lenticellen an die Transpirationsbedürfnisse wohl kaum befriedigend; jedenfalls spricht seine Regelmässigkeit eher dafür, dass diese Erscheinung letzten Endes auf unbekannte, in der Natur der betreffenden Pflanze liegende Faktoren zurückzuführen ist.

Gegen die Ansicht von DEVAUX führe ich nun noch folgende Einwände ein: Sieht man die Lenticellen als Durchlüftungsorgane an, so ist es - wie ich auch im Gegensatz zu DEVAUX früher anführte - sehr wohl möglich, dass bestimmte Pflanzen ohne sie auskommen und ihren Gasaustausch durch Ersatzorgane oder sogar nur durch das Periderm bewerkstelligen können, da beide, wenn auch in geringerem Masse, die Funktion der fehlenden Lenticellen übernehmen können. Wenn man dagegen in der Regulierung der Transpiration die Hauptaufgabe der Lenticellen sieht, so bleibt die Frage offen, wie diese Regulierung bei den lenticellenlosen Holzgewächsen erfolgen soll, denen offenbar für diesen Zweck keine Ersatzeinrichtungen zur Verfügung stehen; ebenso findet sich keine Erklärungsmöglichkeit für diejenigen Fälle, wo Lenticellen ohne Rücksicht auf die Transpirationsbedürfnisse "verschlossen", d.h. sehr wenig durchlässig für Gas wie auch für Wasserdampf sind. Die Argumente, die DEVAUX anführte, um die Entbehrlichkeit der Lenticellen für die Durchlüftung zu zeigen, stehen demnach gerade zu seiner Ansicht über die Funktion dieser Organe im Widerspruch.

Ein weiterer Einwand liegt schliesslich in der Tatsache, dass bei nicht ganz wenigen Pflanzen hypertrophische Wucherungen in Wasser überhaupt nicht oder nur äusserst langsam gebildet werden. Wenn nämlich die Lenticellen solcher Pflanzen - die in ihrem Bau keine Besonderheit gegenüber anderen Lenticellen aufweisen - selbst auf eine vollständige Hemmung der Transpiration nicht oder nur allmählich reagieren, so darf man wohl erst recht nicht von ihnen erwarten, dass sie sich den unter normalen Bedingungen vorkommenden verhältnismässig geringen Änderungen der äusseren und inneren Feuchtigkeit anpassen werden. Es können also die Lenticellen derartiger Pflanzen jedenfalls nicht die Rolle von Transpirationsregulatoren spielen. Auch auf das früher behandelte Verhalten junger Pflanzen in feuchter Atmosphäre (vergl. IV A '2) sei hier wieder hingewiesen; es steht offenbar ebenfalls zu den Anschauungen DEVAUX' im Widerspruch.

Aus den verschiedenen angeführten Erwägungen heraus kann ich somit der Ansicht von DEVAUX nicht beipflichten. Es hat daher auch für sich die Anschauung, dass die Hauptbedeutung der Lenticellen in der Beförderung des Gasaustausches der Pflanze besteht, die grösste Wahrscheinlichkeit für sich.

ZUSAMMENFASSUNG DER WICHTIGSTEN EIGENEN ERGEBNISSE.

I. VORKOMMEN UND FEHLEN DER LENTICELLEN.

Bei einer grösseren Reihe von untersuchten dikotylen Holzgewächsen, deren Phellogen oberflächlich oder innerhalb des Rindenparenchyms entsteht, kommen durchweg wohlentwickelte Lenticellen vor; bei denjenigen mit perizyklischer Peridermbildung fehlen meist Lenticellen oder sie sind undeutlich entwickelt.

Verteilung der Lenticellen. - Bei verschiedenen Pflanzen kommen nur an den Blattnarben je eine oder zwei Lenticellen vor, in einigen Familien - Caryophyllaceen, Rutaceen, Thymelaeaceen und Ericaceen - findet sich dieses Verhalten bei

mehreren Arten.

An horizontal gewachsenen Zweigen ist die Lenticellenverteilung keiner allgemein giltigen Regel unterworfen. Bei manchen Pflanzen ist die Anzahl der Lenticellen auf der Ober- und Unterseite der Zweige anfangs etwa gleich, während später diejenige auf der Unterseite mehr und mehr überwiegt.

II. ENTSTEHUNGSSORT UND - ZEIT DER LENTICELLEN.

Wenn an den jungen Trieben nur wenige Spaltöffnungen vorhanden sind, so entsteht auch bei Pflanzen mit tiefer Peridermbildung (*Spiraea*, *Dieruvilla*) und bei denen mit später oberflächlicher Korkbildung (*Cornus*, *Phytolacca*) durchweg unter jeder Spaltöffnung frühzeitig eine Lenticelle. Umgekehrt finden sich bei allen derartigen Pflanzen, deren junge Zweige und zahlreiche Spaltöffnungen besitzen (*Berberis*, *Colutea*, *Aristolochia*, *Rosa*) keine primären Lenticellen vor.

Die Fähigkeit der Lenticellenbildung kommt nicht allen Stomaten der jungen Triebe zu; es finden vielmehr bei grosser Anzahl von Spaltöffnungen unter allen (*Ribes*) oder den meisten (*Viburnum Opulus*) überhaupt keine auf Lenticellenentwicklung hindeutenden Veränderungen statt.

Entwicklung der Lenticellen. - Die Bildung von Lenticellen unter Spaltöffnungen in einer tieferen Rindenschicht findet sich auch bei Arten von *Hydrangea*, *Tecoma* und *Lonicera*.

Bei *Eonymus europaeus* sind die Lenticellen als in der Längsrichtung fortlaufende Streifen ausgebildet; sie entstehen über einem ursprünglich kollenchymatischen Gewebe, welches zum grössten Teil durch Parenchym ersetzt ist.

III. BAU DER LENTICELLEN.

Eine gewisse Analogie besteht zwischen verschiedenen Teilen der Lenticelle und des Periderms in Bau und Entstehungsweise; die unverkorkten Füllzellen sind jedoch für die Lenticelle charakteristisch und keiner Zellart innerhalb des Periderms analog.

Neben der allgemein verbreiteten Beziehung der Lenticellen zu dem darunter liegenden lockeren Rindenparenchym besteht bisweilen auch eine solche zwischen Lenticellen und bestimmten Markstrahlen.

IV. EINFLUSS VERÄNDERTER BEDINGUNGEN AUF DIE ENTWICKLUNG DER LENTICELLEN.

An etiolierten Pflanzen (von *Aesculus Hippocastanum*) ist die Zahl der Lenticellen pro Flächeninhalt grösser als normalerweise. Die Lenticellen besitzen - solange sich die Pflanze im Dunkeln befindet - nur unverkorkte Füllzellen. - In feuchter Luft ist die Entwicklung der Lenticellen schwächer als normalerweise. - Stammlenticellen, welche sich in Erde oder unter Stanniolbedeckung entwickeln, weisen stärkere Bildung von Korkzellen auf als normale. - Durch Bestreichen junger Triebe mit Vaseline oder Fett entstehen Lenticellenwucherungen. - Nach Entfernung der Epidermis entstehen nach einiger Zeit sekundäre Lenticellen aus dem neugebildeten Pheologen. - Nach Zerstörung der ersten Lenticellenanlagen oder lokaler Verhinderung der Lenticellenbildung bilden sich, auch bei Pflanzen mit grosser Spaltöffnungszahl (*Viburnum Opulus*) - jedenfalls während längerer Zeit - keine neuen Lenticellen. - Eine teilweise Entblätterung junger Triebe bewirkt keine wesentlichen Veränderungen in der Zahl der daran befindlichen Lenticellen.

V. FUNKTION DER LENTICELLEN.

Gegen die Ansicht DEVAUX', dass die Lenticellen Transpirationsregulatoren sind, lassen sich verschiedene Einwände anführen; es hat somit die Annahme, dass diese Organe in erster Linie der Durchlüftung dienen, die grösste Wahrscheinlichkeit für sich.

LITERATURVERZEICHNIS.

- (1) DU PETIT - THOUARS, Essais sur la végétation, 1809, p.222. - (2) DE CANDOLLE, Premier Mémoire sur les lenticelles des arbres et le développement des racines, qui en sortent.-Ann. des Sc. nat., t.VII, 1826, p.5. - (3) AGARDH, Organographie der Pflanzen, 1831, p. 128. - (4) MOHL, Sind die Lenticellen als Wurzelknospen zu betrachten? - Vermischte Schriften p.229 (1832). - (5) MOHL, Untersuchungen über die Lenticellen.-Vermischte Schriften, p. 233 (1836). - (6) UNGER, Über die Bedeutung der Lenticellen. Flora 1836, p. 577. - (7) Germain de St. Pierre, Observations sur l'origine et la nature des lenticelles.-Bull.soc. bot. de France, t.II, 1855, p. 609.- (8) CLOS, Lenticelles et rhizogènes.-Bull. soc. bot. de France, t. IV, 1857, p. 907. - (9) TRECUL, Remarques sur l'origine des lenticelles.-C.R. Acad. des Sc., t. LXXIII, 1871, p.15. - (10) STAHL, Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Lenticellen.- Bot. Zeitung 1873, p.560. - (11) COSTERUS, Sur la nature des lenticelles et leur distribution dans le regne végétal.- Arch. néerl.1875, p.385. - (HABERLANDT), Beiträge zur Kenntnis der Lenticellen.-Sitzb.d.k.Ak.d.Wiss. Wien, 1875, LXXV B. I.Abt. - (13) O.L.MÜLLER, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte und Verbreitung der Lenticellen.-Inaug.-Diss.Leipzig, 1877. - (14) L'ARBAUMONT, Observations sur les Stomates et les lenticelles du Cissus quinquefolia.-Bull. soc. bot. de France, 1877. t.XXIV, p.18 u. 48. - (15) MER, Lettre sur les lenticelles (à propos de l'observation de M.D'Arbaumont). Bull. soc. bot. de France, 1877, t.XXIV, p.66. - (16) DE BARY, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne, 1877, p. 575. - (17) v. HÖHNEL, Über Kork und verkorkte Gewebe überhaupt.-Sitzb.d.k. Ak. d. Wiss. Wien, 1877, L XXVI B., I. Abt. - (18) WIESNER, Versuche über den Ausgleich des Gasdrucks in den Geweben der Pflanzen.-Sitzb.d.k.Ak. d.Wiss. Wien, 1879, L.XXIX.B. I.Abt. - (19) STAFF, Über eine merkwürdige Form von Lenticellen. Verhandlg. d. zool. bot.Ges. in Wien.1879.- (20) KREUZ, Entwicklung der Lenticellen an beschatteten Zweigen von Ampelopsis hederacea. Sitzb.d.k.Ak. d. Wiss.,Wien, 1881, L XXXIII.,B.,p.228. - (21) POTONIE, Anatomie der Lenticellen der Marattiaceen. Jahrb.d.k.bot. Gartens Berlin, 1881, Bd.I, p.307. - (22) D'ARBAUMONT, La tige des Ampélidées. Ann.des sc. nat.,t.XI, 1881, p.186. - (23) TREUB, Sur le Myrmecodia echinata Gaudich. Ann. du jardin bot. de Buitenzorg, v.III. 1883, p.129. - (24) KLEBAHN, Die Rindenporen. Inaug.-Diss. aus Jen. Zeitschr.f.Naturwiss. 1884, Bd. XXVII (nebst vorläufiger Mitteilg.:Über Struktur u. Funktion der Lenticellen.) - (26) ZAHLBRUCKNER, Neue Beiträge zur Kenntnis der Lenticellen. Verhandlg. d.k. zool.-bot.Ges. Wien, XXXIV, 1884. (27) JOST, Beitrag zur Kenntnis der Atmungsorgane der Pflanzen. Bot. Ztg. 1887, p.601. (28) FRITSCH, Anatomisch-systematische Studien über die Gattung RUEUS.-Sitzb.d.k. Wiss. Wien, Bd. KCV, 1887.- (29) SCHENCK, Über das Aerenchym, ein dem Kork homologes Gewebe bei Sumpfpflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot.1889, p.526.- (30) GREGORY, Development of cork- wings on vertain trees V.-Bot. Gaz. 1889, p.37. - (31) KLEBAHN, Über Wurzelanlagen unter Lenticellen bei Herminiera Elaphroxylon und Solanum dulcamara.-Flora 1891, p.125. - (32) DEVAUX, Hypertrophie des lenticelles de la pomme de terre et de quelques autres plantes.-Bull. soc. bot. de France, 1891, t. XXXVIII, p.48.- (33) DEVAUX, Porosité du fruit des Cucurbitacées.-Revue gén. de Bot., t.III, 1891. - (34) DEVAUX, Sur la respiration des cellules à l'intérieur des tissus massifs.-C.R. Ac. des Sc.,1891.- (35) GOEBEL, Pflanzenbiologische Schilderungen.-1891, 2. Teil, p.256.- (36) KARSTEN, Über die Mangrove -Vegetation im Malayischen Archipel, Bibl. Bot.,Bd.V, 1893, p.48. - (37) DEVAUX, Etude expérimentale sur l'aération des tissus massifs.-Ann. des sc. nat. 1891, t.XIV, p.297. (38) DEVAUX, Porosité des tiges ligneuses.-Soc. Sc. phys. et nat. de Bordeaux t. V, 1894. - (39) DEVAUX, Perméabilité des troncs d'arbres aux gaz atmosphériques.-C.R. Ac. des Sc., 1897. - (40) WEISSE, Über lenticellen und verwandte Durchlüftungseinrichtungen bei Monokotylen.-Ber.d.deutschen bot. Ges., Bd. XV, 1897,p.303. (41) HANNIG, Über die Staubgrübchen der Cyatheaceen und Marattiaceen.-Bot.Ztg. 1898, p. 9. - (42) v. TUBEUF, Über Lenticellen-Wucherungen (Aerenchym) an Holzgewächsen.-Forstl.-naturw. Zeitschr. 1898, p.405.- (43) WIELER, Die Funktion der Pneumathoden und des Aerenchyms.-Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXII, 1898, p.503.- (44) BOIRIVANT, Recherches sur les organes de remplacement chez les plantes.-Ann.

des sc. nat., Bot. 1898, t. VI. p. 309. - (45) DEVAUX, Echanges gazeux des tiges ligneuses. - Proc. verb. Soc. Sc. phys. et nat. de Bordeaux 1898. - (46) DEVAUX, Origine de la structure des lenticelles. - C.R. Ac. des Sc., t. 126, 1898. - (47) DEVAUX, Asphyxie spontanée et production d'alocool dans les tissus profonds des tiges ligneuses. - Proc. Verb. Soc. des Sc. de Bordeaux, 1899. - (48) DEVAUX, Recherches sur les lenticelles. Ann. des Sc. nat., 1900, t. XII, p. 1. - (49) FERRAS, The relation between the lenticels and adventitious roots of *Solanum dulcamara*. - Trans. Bot. Soc. of Edinburgh, 1900 p. 318. - (50) KLEBAHN, Referat über "DEVAUX, Recherches sur les lenticelles". Bot. Ztg. 1901, II. Abt. p. 18. - (51) LIFE, The tuber-like rootlets of *Cycas*. Bot. Gaz. 31, 1901 p. 265. - (52) MACDOUGAL, The influence of light and darkness upon growth and development. - Mem. of the New York Bot. Garden, Vol. II, 1903, p. 247. - (53) FERRAS, Notes on the origin of lenticels, with special reference to those occurring in roots. - Bot. soc. of Edinburgh, 1905, Vol. XXII, p. 450. - (54) HABERLANDT, Physiologische Pflanzenanatomie, 3. Aufl. 1904, IX. Abschn., Ann. 28. - (55) SIMON, Untersuch. über d. Verhalt. einig. Wachstumsfunktionen sowie der Atmungsstätigk. d. Holzgew. währ. d. Ruheperiode. - Jhrb. d. wiss. Bot. 1906, Bd. XCIII, Heft 1, p. 1. - (56) GATIN, Observations sur l'appareil respiratoire des organes souterrains des Palmiers. - Rev. gén. de Bot., t. XIX, 1907, p. 193. - (57) CARSON, On the assimilatory tissue of Mangrove seedlings. - The new Phytologist VI, 1907, p. 178. - (58) v. ALTEN, Zur vergleich. Anatomie d. Wurz., nebst Bemerk. über Lenticellen usw. - Diss Göttingen, 1908. - (59) ZACH, Zur Kenntnis hyperhydrischer Gewebe. - Öst. bot. Ztschr. 58. 1908, p. 278. - (60) VOUK, Anatomie u. Entwickl. Gesch. d. Lenticellen an Wurz. v. *Tilia spec.* - Sitzb. Ak. d. Wiss. Wien, C XVIII, 1909, Abt. 1, p. 1073. - (61) KENOYER, Winter condition of lenticels. - Trans. Kansas Ac. of Science, XXII, 1908/09, p. 323. - (62) WISNIEWSKI, Über Induktion von Lenticellen-Wucherung bei *Ficus*. - Abzg. d. Ak. d. Wiss. Krakau, Ser. B., 1910, p. 389. - (63) MOLISCH, Über den Einfluss des Tabakrauches auf die Pflanze, II. Teil. - Sitzb. d. Wiener Ak., I. Abt., Bd. 120, 1911. - (64) FUSCKO, Die hypertrophischen Gebilde der Kartoffel. Bot. Közl. XI, 1911, p. 14. - (65) CHANDLER, Exuberant lenticel formation on an oak seedling. - Bot. soc. of Edinburgh, 1912, p. 35. - (66) v. TUBEUF, Erkrankungen durch Luftabschluss u. Überhitzung. - Naturw. Ztschr. f. Forst- u. Landwirtsch. Jahrg. 12, Heft 2, 1914, p. 67. - (67) HALLQUIST, Ein Beitrag z. Kenntn. d. Pneumatophoren. - Svensk. bot. Tidskr. VIII, 1914, p. 295. - (68) SCHILLING, Über hypertrophische und hyperplastische Gewebewucherung an Sprossachsen, verursacht d. Paraffine. - PRINGSH. Jhrb. 55, 1915, p. 177. - (69) WEBER, Über eine einfache Methode, die Wegsamkeit der Lenticellen für Gase zu demonstrieren. Gassediffusionsmethode. - Ber. Dtsch. bot. Ges. XXXIV, 1916, p. 73. - (70) KÜSTER, Pathologische Pflanzenanatomie, 2. Aufl. 1916, p. Spez. Teil, 3. Hyperhydrische Gewebe. - (71) SCHILBERSZKY, Hypertrophie Lenticellen auf Äpfelfrüchten. Bot. Közl. XVII, 1918, p. 93. - (72) HAHN, HARTLY und RHODES, Hypertrophied lenticels on the roots of Conifers and their relation to moisture and aeration. - Journ. of Agric. Research 20, 1920, p. 253. - (73) NEGER und KUPKA, Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Wirkungsweise der Lenticellen I. - Ber. deutsch. bot. Ges., 1920, p. 141. Bd. XXXVIII., p. 141. - (74) NEGER, Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Wirkungsweise der Lenticellen II. - Ber. deutsch. bot. Ges. 1922, Bd. XI., p. 306. - (75) GOEBEL, Organographie der Pflanzen, 2. Aufl. 1922. (Abschn. Besonderen Funktionen angepasste Wurzeln). - (76) WEBER, Veranschaulichung der Lenticellenwegsamkeit durch die Wasserstoffsperoxyd-Methode. - Ber. dtsch. bot. Ges., Bd. XLI, 1923, p. 336. - (77) IWANOFF, Über die Transpiration der Holzgewächse im Winter. I. - Ber. deutsch. bot. Ges., Bd. XLII, Heft 1/2, 1924, p. 44. -

Die Angaben über die Entstehung des Phellogens bei den einzelnen Pflanzenarten wurden aus folgenden Werken entnommen:

MOELLER, Anatomie der Baumrinden, Berlin 1882.

SOLEREDER, Systematische Anatomie der Dikotyledonen, Stuttgart 1899.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Archiv. Zeitschrift für die gesamte Botanik](#)

Jahr/Year: 1925

Band/Volume: [10](#)

Autor(en)/Author(s): Kohlert F.

Artikel/Article: [Untersuchungen über die Lenticellen 291-334](#)