

Die Rindenzellen.

Ein Beitrag zur Kenntniss des Baues und der Function der Lenticellen und der analogen Rindenzellen.

Von

H. Klebahn.

Hierzu Tafel XII.

Historischer Rückblick.

Nachdem über die Lenticellen seit den Zeiten von Guettard (1745) und Duhamel (1758) die widersprechendsten Ansichten geherrscht hatten¹⁾, gab uns zuerst Stahl²⁾ vor etwa einem Decennium sichere Kunde über das wahre Wesen dieser Organe. Durch sorgfältige entwicklungsgeschichtliche Untersuchung wurden von diesem Forscher die schon von Unger entdeckte Entstehung der Lenticellen unter Spaltöffnungen und der Zusammenhang, den sie mit diesen Organen haben, klargelegt, und die Vermuthung, sie möchten der Durchlüftung dienen, experimentell als richtig nachgewiesen. Stahls Resultate sind von den späteren Schriftstellern allgemein als richtig anerkannt worden und bilden noch jetzt die Grundlage jeder weiteren Forschung auf diesem Gebiete.

Eine wesentliche Ergänzung erfuhr unsere Kenntniss der Function der Lenticellen durch Haberlandt³⁾, welcher nachwies, dass die Lenticellen namentlich auch die Transpiration befördern.

¹⁾ Man vergleiche die älteren Literaturangaben in den gleich zu citirenden Arbeiten von Stahl und Haberlandt.

²⁾ E. Stahl, Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Lenticellen. Bot. Zeitung 1873.

³⁾ G. Haberlandt, Beiträge zur Kenntniss der Lenticellen. Sitzungsberichte der k. Akad. der Wiss. in Wien. Bd. 72 (1875).

Stahl hatte sich ausschliesslich mit den Lenticellen an den Stämmen, Zweigen und Wurzeln der Dicotylen und Gymnospermen beschäftigt; spätere Forscher suchten eine allgemeinere Verbreitung der Lenticellen nachzuweisen. Costerus¹⁾ beschrieb Lenticellen an den Luftwurzeln von Aroideenarten, sowie an den Stämmen und Blattstielen von Marattiaceen. Haberlandt²⁾ wies das Vorkommen von Lenticellen an den Blattstielen mancher Dicotylen nach, und O. L. Müller³⁾ fand Lenticellen auch an unterirdischen Axenorganen, insbesondere Knollen, ferner an Blütenstielen und Früchten.

Eine Anzahl weiterer nach Stahl erschienener Schriften erwähne ich hier nur dem Titel nach, weil sie keine wesentlich neuen Gesichtspunkte enthalten⁴⁾.

1) J. C. Costerus, het wezen der lenticellen en hare verspreiding in het plantenrijk. Inaug.-Diss. Utrecht 1875. cfr. auch J. C. Costerus, sur la nature des lenticelles et leur distribution dans le règne végétal. (Archives Néerlandaises, T. X).

2) G. Haberlandt, Beiträge zur Kenntniss der Lenticellen. Sitzungsberichte der k. Akad. der Wiss. in Wien. Bd. 72 (1875).

3) O. L. Müller, Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte und Verbreitung der Lenticellen. Inaug.-Diss. a. d. Univ. Leipzig; erschien. Kaschau 1877. In Just's Jahresbericht nicht citirt.

4) 1874. De Candolle, Mittheilung in Bull. soc. bot. T. 21. p. 6.

Germain de S. Pierre, daselbst p. 32 seq.

— — — — — , observations relatives à l'étude des lenticelles. Daselbst p. 224 seq.

1877. d'Arbaumont, observations sur les stomates et les lenticelles du *Cissus quinquefolia*. Bull. soc. bot. T. 24. p. 18 seq. u. 48 seq.

1879. Stapf, über eine merkwürdige Form von Lenticellen. Verhandlungen der zool. bot. Gesellschaft in Wien. 1879.

1881. J. Kreuz, Entwicklung der Lenticellen an beschatteten Zweigen von *Ampelopsis hederacea*. Sitzungsbericht d. k. Akad. d. W. in Wien. Bd. 83. p. 228.

1881. H. Potonié, Anatomie der Lenticellen der Marattiaceen. Jahrbücher des k. bot. Gartens und Museums in Berlin. Bd. I.

1883. M. Treub, sur le *Myrmecodia echinata* Gaudich. — — — , observations sur les plantes grimpances du jardin botanique de Buitenzorg.

Beide in Annales du jardin botanique de Buitenzorg. Vol. III.

Vereinzelte weitere Originalbeobachtungen ferner in Schriften und

Es könnte überflüssig erscheinen, das Studium der Lenticellen wieder aufzunehmen, da bereits eine so reichhaltige Literatur vorhanden ist. Eine genaue Durchsicht der vorliegenden Schriften lehrt aber, dass keiner der genannten Forscher sich eingehender mit dem Studium der fertigen und älteren Lenticellen beschäftigt hat, auch Stahl nicht, da in seiner Arbeit der Schwerpunkt auf die Entwicklungsgeschichte gelegt ist. Ferner sind uns manche Eigenschaften des Korkgewebes (von dem die Lenticellen einen integrierenden Bestandtheil bilden) erst in neuerer Zeit genauer bekannt geworden¹⁾, und es bedürfen daher relativ dieser die Lenticellen einer Revision. Endlich finden sich einige Widersprüche in den erwähnten Schriften.

Durch eine längere und eingehende Beschäftigung mit den in Rede stehenden Organen habe ich eine Anzahl neuer, bis dahin unbekannter Thatsachen kennen gelernt. Ueber einen Theil derselben habe ich bereits eine kurze Mittheilung veröffentlicht²⁾. Jetzt, nachdem ich auch das sommerliche Verhalten der Lenticellen studirt habe, bin ich im Stande, meine früheren Angaben wesentlich zu vervollständigen und zu verbessern. Die Untersuchungen, welche ich auf Anregung des Herrn Prof. Stahl in Jena unternommen habe, wurden grösstentheils in den botanischen Instituten der Universitäten Berlin und Jena ausgeführt. Den Herren Professoren Schwendener und Stahl, meinen verehrten Lehrern, namentlich aber dem letzteren, bin ich für ihre freundliche Anregung und Unterstützung zu hohem Danke verpflichtet. Ebenso spreche ich Herrn Prof. Eichler in Berlin und Herrn Dr. Costerus in Amsterdam meinen Dank aus, ersterem für die freundliche Unterstützung mit Material aus dem Berliner botanischen Garten, letzterem für die gütige Uebersendung seiner Originalpräparate von Angiopteris.

Lehrbüchern von: v. Höhnel (Pringsh. Jahrb. 1879), Wiesner (Sitzb. d. Wien. Akad. 1879 und Elemente der Anat. u. Phys.), De Bary (Vergl. Anat.), Pfeffer (Pflanzenphys.), Sachs (Vorlesungen), C. Eder (Sitzb. d. Wien. Akad. 1875) etc.

¹⁾ Man vergl. besonders:

v. Höhnel, über Kork und verkorkte Gewebe überhaupt. Sitzb. d. k. Akad. d. W. in Wien 1877. 1. Abtheilung. Bd. 76.

Wiesner, Versuche über den Ausgleich des Gasdrucks in den Geweben der Pflanzen. Sitzb. d. Wiener Akad. 1879.

²⁾ Ueber die Structur und die Function der Lenticellen, sowie über den Ersatz derselben bei einigen lenticellenfreien Holzgewächsen. Berichte der deutsch. botan. Gesellschaft. Bd. I. p. 113 seq.

Zur Anatomie der Lenticellen.

Betrachten wir einen Querschnitt durch eine fertige Lenticelle im Laufe des Sommers, so erkennen wir leicht die von Stahl beschriebenen Elemente: nach innen zu die Verjüngungsschicht, aus zartwandigen, niedrigen, in Theilung begriffenen Zellen bestehend; darunter meist schön geschichtetes Phelloderm; nach aussen von der Verjüngungsschicht die Füllzellen, die bei den verschiedenen Pflanzen ein sehr mannichfaltiges Aussehen haben. Da meine Beobachtungen über diese letzteren Resultate ergeben haben, die von den Angaben Stahls und der übrigen Forscher wesentlich abweichen, so wird es zweckmässig sein, zunächst eine detaillirte Beschreibung einiger Specialfälle zu geben, um nach den dabei gewonnenen Resultaten dann die früheren Ansichten kritisch zu beleuchten.

Salix - Arten.

Ein Querschnitt durch eine Lenticelle von *Salix amygdalina* oder *S. viminalis* im Winterzustand (Fig. 2) zeigt uns nach aussen von der ruhenden Verjüngungsschicht ein ganz gleichmässiges Gewebe ¹⁾ aus in radialer Richtung regelmässig geschichteten länglich runden Zellen, oft gegen 20 über einander, die in tangentialer Richtung etwa $1\frac{1}{2}$ bis 2mal so lang sind als in radialer. Sie erscheinen auf Tangentialschnitten polygonal, sind an den Ecken abgerundet und lassen mässig grosse Interzellularräume zwischen sich frei. Diese verlaufen in radialer Richtung und sind auch auf Querschnitten erkennbar (Fig. 7); nach innen gehen sie durch die Interzellularen der Verjüngungsschicht und des Phelloderms in die interzellularen Lücken des Rindenparenchyms über. Die äussersten Zellen sind in der Regel verwittert und zum Theil gebräunt. Prüfen wir die Membranen auf ihr chemisches Verhalten, so ergibt sich, dass wir es mit *echten Korkzellen* zu thun haben, deren Wandungen aus einer äusseren verholzten Lamelle (*Mittellamelle*), einer dieser innen angelagerten *Suberinlamelle* und einer zu innerst liegenden *Celluloselamelle*

¹⁾ Ich vermuthete in Folge dessen, dass hier gar keine Verschiedenheit in den Schichten aufträte, cfr. meine Mittheilung p. 115.

bestehen. Da, wo zwei Zellen zusammenstossen, ist die Mittel- lamelle gemeinsam; an diesen Stellen besteht demnach die Wand aus fünf Schichten. Diese Füllzellen haben daher ganz die Structur, welche v. Höhnel als typisch für die Korkzellen nachgewiesen hat ¹⁾.

Eine Verschlusschicht aus dichten Korkzellen ist also nicht vorhanden ²⁾, vielmehr gehen Intercellularräume, wie bereits erwähnt, durch alle Schichten gleichmässig hindurch.

Im Frühjahr gehen nun Veränderungen vor sich. Ungefähr gleichzeitig mit dem Wiedererwachen der Cambiumthätigkeit, oder meist wohl etwas später, beginnen auch die Zellen der Verjüngungsschicht sich zu theilen. Eine Zone dünnwandiger, in radialer Richtung langgestreckter Zellen (Fig. 1 *cp.*), deren Wandungen aus *reiner Cellulose* bestehen, wird unter den alten Schichten rasch gebildet (30. April) ³⁾. Die Verjüngungsschicht senkt sich dabei tief ein, woraus vielleicht zu schliessen ist, dass die Theilungen auf die unterliegenden Phellodermzellen mit übergehen. Durch diese Vorgänge und unter Mitwirkung der Rindenspannung werden dann früher oder später, mitunter alsbald, oft aber erst nach längerer Zeit, die alten Schichten gesprengt. Der so entstandene Zustand ist aber ein *rasch vorübergehender*, denn sehr bald erkennt man (2. Mai), dass unter den hohen Zellen neue, niedrige, von abweichenden Eigenschaften, gebildet worden sind. Diese färben sich mit Chlorzinkjod nicht blau, sondern gelb; mit Phloroglucin und Salzsäure werden sie roth; mit Kali werden sie gelb, beim Erwärmen körnelig; nach dem Kochen mit Kali zeigen sie eine zarte, durch Chlorzinkjod sich blau färbende, abgelöste innere Lamelle. Es sind also echte Korkzellen. Der Uebergang ist jedoch ein allmählicher: auf die langen Zellen folgen kürzere, dann quadratische, endlich niedrige. Die unverkorkten äusseren Zellen werden also sehr bald mit dem Parenchym ausser Verbindung gesetzt, sie gehen in Folge dessen zu Grunde, collabiren und werden braun. Die Zahl der Korkzellen dagegen wird immer grösser; die älteren sind zarter, die jüngeren werden allmählich resistenter. Die ältesten werden immer mehr nach aussen geschoben, während jüngere nachwachsen, und so nimmt die Lenti-

1) Ueber Kork und verkorkte Gewebe überhaupt. p. 529 seq.

2) Vergl. hiermit Stahl, l. c. p. 26.

3) Sommer 1883. Zu berücksichtigen ist, dass warme Witterung sehr spät eintrat.

celle schon Mitte Juni bis Anfang Juli wieder das Aussehen an, welches sie im Winter hatte; nur ist die Zahl der Zellen noch nicht wieder ganz so gross. Reste der unverkorkten Zellen, sowie der vorjährigen Schichten, sind mitunter noch erkennbar. Wir haben hier also einmal im Jahr einen *Wechsel von verkorkten und unverkorkten Zellen*.

Prunus Padus.

Im Winterzustand liegt nach aussen (vergl. hierzu Fig. 3 u. 4) von der Verjüngungsschicht zunächst und stets eine niedrige Schicht von korkähnlichen Zellen, etwa 2—3 über einander, die scheinbar lückenlos an einander grenzen. Was ausserhalb dieser liegt, werden wir weiter unten sehen. Die Neubildung im Frühjahr beginnt sogleich nach der Bildung der ersten Gefässe im Cambium mit der Entstehung einer niedrigen Lage rundlicher, *loser Zellen*, deren *Membranen Cellulosereaction geben*. Kaum sind jedoch diese (etwa 2—3 an der Zahl) ausgebildet, so entsteht bereits unter ihnen eine Lage oblonger, niedriger, dicht an einander schliessender Zellen, die ganz das Aussehen jener vorhin erwähnten abschliessenden Schicht hat, nur farblos ist, während jene meist gebräunt oder gelblich erscheint; es sind wiederum 2—3 Zellen. (So an der Spitze der Zweige schon am 1.—7. Mai). Untersucht man die Eigenschaften dieser Schichten genauer, so findet man, dass sie beide aus *Korkzellen* bestehen, die ganz wie die bei *Salix* beschriebenen eine verholzte Mittellamelle, eine Suberinlamelle und einen innersten Celluloseschlauch aufweisen. Nun werden aber nicht solche Korkzellen weiter gebildet, wie bei *Salix*, sondern nach einiger Zeit entstehen unter der Korklage wieder einige lockere, unverkorkte Zellen (19. Mai), denen dann wieder eine Korkschiebt folgt, und *so wiederholt sich dieser Process mehrere Male im Jahr*. An einer neuangelegten Lenticelle fand ich bereits am 25. Mai zu äusserst *unverkorkte*, lockere, schon vertrocknete Zellen, dann eine *erste Korkschiebt*, wieder *unverkorkte*, noch erhaltene Zellen, eine *zweite Korkschiebt*, darunter endlich die *Verjüngungsschicht*, letztere in Theilung begriffen und zur Bildung neuer lockerer Zellen sich anschickend. Die Korkschiebten sind sehr resistent und fest; wir finden daher stets eine Anzahl derselben, oft 4 über einander, durch die Reste der losen Zellen getrennt, erhalten. So auch im Winter, und zwar sind dies die oben nicht beschriebenen äusseren Schichten. Ganz aussen sieht man

zu beiden Seiten noch zahlreiche Reste der gesprengten Korkschichten, zumal an älteren Lenticellen.

Zwischen den lockeren, unverkorkten Zellen finden sich, wie man leicht erkennt, grosse und zusammenhängende Interzellularräume (cfr. Fig. 4 u. 15). Nicht so scheint es bei den Korkzellen zu sein. Auf Querschnitten sieht man keine Interzellularen, selbst nicht bei starker Vergrösserung, und erscheint überhaupt die ganze Schicht wie echter Kork (cfr. Fig. 15 u. 16). Betrachtet man jedoch einen Tangentialschnitt durch eine solche Korkschicht, so erkennt man, dass sie sich in drei Punkten von dem eigentlichen Periderm unterscheidet. *Ihre Zellen* (cfr. Fig. 10 u. 11) *sind nämlich* 1. *kleiner als die des Periderms*, 2. *nicht von tafelförmiger, sondern von polygonaler Gestalt*, und 3. *schliessen sie in den Ecken nicht lückenlos an einander, sondern lassen in jeder Ecke einen sehr feinen dreieckigen Interzellularraum zwischen sich frei*. Sorgt man dafür, dass die in diesen Interzellularen enthaltene Luft darin bleibt und nicht durch die Einlegetlüssigkeit verdrängt wird¹⁾, so kann man dieselben auch auf Querschnitten erkennen (cfr. Fig. 9), und zwar als zahlreiche, schwarze, die Korkschicht senkrecht durchsetzende Linien, wie ich dies in meiner früheren Mittheilung bereits gezeigt und abgebildet habe²⁾. Es kann also auch hier, wie bei *Salix* ein *Luftverkehr durch alle Schichten* hindurch stattfinden.

Myrica Gale.

Im Winterzustand besteht die Lenticelle (Fig. 6 u. 8) aus einem ganz gleichmässigen, schön geschichteten Korkgewebe, in dessen Membranen die drei oben besprochenen Lamellen sich leicht nachweisen lassen. Eine Verschiedenheit ist in den Schichten nicht zu entdecken. Die Neubildungen im Frühjahr beginnen sehr spät; erst am 27. Juni konnte ich sie sicher feststellen, und zwar waren sogleich wieder Korkzellen gebildet, die sich von den im Vorjahre zuletzt entstandenen in nichts unterschieden. Wenn jedoch die Schnitte mit Kali gekocht und dann mit Chlorzinkjod behandelt wurden, ergab sich, dass die im Vorjahre zuletzt gebildeten Zellen eine etwas dickere Celluloselamelle besitzen. Nur an dieser Differenz und an dem meristematischen Zustand der Verjüngungs-

¹⁾ Durch Schneiden in Glycerin und Einlegen in Gummi arabicum + Glycerin.

²⁾ l. c. p. 114 und Taf. IV Fig. 1--3.

schicht konnte überhaupt das Vorhandensein einer Neubildung erkannt werden. *Bei Myrica besteht also die ganze Lenticelle nur aus fast ganz gleichmässigem Korkgewebe.* Zwischen den Korkzellen, die von niedriger, oblonger, abgerundeter Gestalt sind, ist ein System von in radialer Richtung verlaufenden Intercellularen auch auf Querschnitten leicht wahrzunehmen.

Folgerungen.

Im Vorstehenden haben wir dreierlei verschiedene Ausbildungsformen der Lenticellen kennen gelernt: bei *Myrica* besteht die ganze Füllsubstanz aus Korkzellen; bei *Prunus Padus* und *Salix* wechseln verkorkte und unverkorkte Schichten mit einander ab, dieser Wechsel vollzieht sich einmal im Jahr bei *Salix*, mehrere Male bei *Prunus*.

Versuchen wir, die gefundenen Thatsachen mit den Angaben Stahls¹⁾ in Einklang zu bringen, so stossen wir auf einige Schwierigkeiten. *Myrica* müssten wir zu den Lenticellen rechnen, bei welchen die Füllzellen *in engerem Verbande* bleiben²⁾, *Prunus Padus* dagegen zu denjenigen, in welchen *lose Füllzellen* mit zusammenhängenden Zellschichten, den *Zwischenstreifen*, abwechseln³⁾; *Salix* endlich würde zu keiner von beiden Gruppen passen. Nun ist bei Stahl ferner von einer *Verschlusschicht* die Rede, die nicht mit den *Zwischenstreifen* zu verwechseln ist⁴⁾. Dieselbe soll, wie auch die späteren Forscher zugeben, aus echtem Periderm, d. h. aus lückenlos an einander schliessenden Korkzellen⁵⁾ bestehen. Bei *Prunus Padus* könnten wir nur die vor Beginn des Winters zuletzt gebildete Korkschicht dafür halten⁶⁾. Diese besitzt aber Intercellularräume; sie bewirkt auch keinen Verschluss, wie ich experimentell nachweisen konnte (cfr. unten); sie unterscheidet sich endlich von den übrigen Korkschichten der Lenticelle, die wir nach Stahl *Zwischenstreifen* nennen müssten, gar nicht, bei andern ähnlich gebauten Lenticellen nur unwesentlich. *Die Unterscheidung zwischen Verschlusschicht und Zwischenstreifen ist also nicht durchführbar.* Bei *Myrica* und *Salix* ist

1) l. e. p. 21—24.

2) Typus II meiner früheren Mittheilung. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. Bd. I p. 115.

3) Typus I daselbst p. 114.

4) l. e. p. 26.

5) de Bary, Vergl. Anat. p. 578.

6) „Letzter Zwischenstreifen“. Meine Mittheilung p. 115 u. 121.

überhaupt keine Schicht vorhanden, die auf den Namen Verschlusschicht Anspruch machen könnte, wir müssten denn das ganze verkorkte Gewebe, bei *Myrica* also die die ganze Lenticelle, so nennen wollen; ebensowenig kann hier von Zwischenstreifen die Rede sein, obgleich bei *Salix* ein Schichtenwechsel vorkommt. Soviel über die dichten, verkorkten Schichten. Was die losen Zellen bei *Prunus* betrifft, so hat man diese bisher wohl *Füllzellen* genannt; mit demselben Namen müssten wir offenbar die unverkorkten, analogen Zellen bei *Salix* bezeichnen, und die Lenticelle von *Myrica* besäße gar keine Füllzellen. Es lag aber keineswegs in der Absicht Stahl's, diesen Namen so zu beschränken; er wollte damit diejenigen Zellen bezeichnen, welche bei der Entstehung der Lenticelle die Athemböhle¹⁾ und später den Raum ersterer ausfüllen. *Die Füllzellen sind also ein allen Lenticellen Gemeinsames.*

Wollen wir daher in der Nomenclatur Ordnung schaffen, so müssen wir als *Füllzellen* (einige sagen auch Füllsubstanz) *das gesammte ausserhalb der Verjüngungsschicht liegende Gewebe* zusammenfassen und die Namen Zwischenstreifen und Verschlusschicht ganz fallen lassen. *Die Füllzellen können aber verkorkt und unverkorkt sein.* Für die speciellere Bezeichnung ist es daher das einzig Naturgemässe, die verkorkten Schichten einerseits und die unverkorkten andererseits mit besonderen Namen zu belegen. Erstere könnten wir als *Korkschichten der Lenticelle* zusammenfassen. Es handelt sich jedoch nicht um gewöhnlichen Kork, sondern um eine besondere Modification, einen Kork mit Intercellularen. Wollen wir diesen vom echten Kork unterscheiden, so könnten wir ihm den Sondernamen „*Porenkork*“ oder „*Porophellem*“²⁾ beilegen und die Korkschichten der Lenticelle als „*Porenkorkschichten*“ oder „*Porophellemschichten*“ bezeichnen. Was nun die unverkorkten Zellen betrifft, so ist darauf hinzuweisen, dass auch im eigentlichen Korkgewebe solche vorkommen; v. Hönel, der sie aufgefunden und ihre Eigenschaften genauer studirt hat, bezeichnet sie als *Phelloid*³⁾. Wir könnten also die unverkorkten Schichten der Lenticelle „*Phelloidschichten*“ nennen. Wollen wir jedoch die charakteristische Eigenschaft dieses *Phelloids*, durch welche es sich vom gewöhnlichen *Phelloid* unter-

¹⁾ Stahl, l. c. p. 9 u. 10.

²⁾ Vergl. unten die Anmerkung.

³⁾ l. c. p. 599 seq.

scheidet, nämlich die, dass es aus losen, von einander gesonderten Zellen besteht, mit ausdrücken, so würde sich der Name „*Choriphelloid*“¹⁾ (verdeutsch „*Sonderphelloid*“²⁾ vielleicht empfehlen²⁾).

Dass die Analogie dieser Zellen mit dem Phelloid wirklich eine durchgreifende, und nicht nur anatomisch, sondern auch physiologisch begründete ist, kann erst im Folgenden gezeigt werden.

Die Beziehungen der Lenticellen zum Periderm würden sich hiernach folgendermassen stellen:

	Periderm		Lenticelle °
	└──────────┘		└──────────┘
↑	Phellderm	↑	Phellderm
↓	Phellogen	↓	Verjüngungsschicht
	└──────────┘		└──────────┘
	Phellem (v. Höhnel)		Füllzellen (Stahl)
	└──────────┘		└──────────┘
	Kork (v. Höhnel)		Porenkork (nobis)
	└──────────┘		└──────────┘
	Phelloid (v. Höhnel)		Choriphelloid (nobis)

Anmerkung: Es will uns nicht recht behagen, dass v. Höhnel die Gegensätze Kork und Phelloid in zwei verschiedenen Sprachen ausdrückt, beides aber wieder zusammenfasst als „Phellem“, was doch auch nichts anderes heisst als „Kork“. Da die Namen nun aber einmal da sind, werden wir gut thun, um Verwechslungen zu vermeiden, für die verkorkten Schichten der Lenticelle nur den deutschen Namen „Porenkork“ zu gebrauchen. Die unverkorkten dagegen würden am besten (im Anschluss an v. Höhnels „Phelloid“) als „Choriphelloid“ bezeichnet werden. „Sonderphelloid“ ist nicht einheitlich gebildet; „Sprengschichten“ besagt physiologisch zu viel, morphologisch zu wenig. Ebenso drücken die Namen „Sonderzellen, Trennzellen“ die Beziehung zum Kork nicht aus.

Ich lasse nun im Anschluss an die beschriebenen drei Fälle die Betrachtung der übrigen von mir untersuchten Lenticellen folgen:

I. Die Lenticelle besteht aus abwechselnden Lagen von Porenkork und Choriphelloid.

(Typus I)³⁾.

1. An die *Salix*-Arten (*S. amygdalina*, *viminalis*, *purpurea*, *cinerea*, *Helix*) reiht sich nur eine geringe Anzahl Pflanzen bezüglich ihrer Lenticellen an.

1) *χωρίζειν*, absondern, trennen.

2) Vergl. die Anmerkung im Text.

3) Entspricht im Wesentlichen dem Typus I meiner früheren Mittheilung. l. c. p. 114.

Fast genau denselben Bau zeigen die Lenticellen von *Tamarix gallica*.

Etwas abweichend verhalten sich *Cornus stolonifera* und *C. alba*. Auch hier beginnt die Neubildung im Frühjahr mit Zellen, die Cellulosereaction geben; nachdem darauf wenige Korkzellen gebildet sind, pflegt nochmals Phelloid und dann erst definitiv eine mächtige Schicht Porenkork zu entstehen. Die Zellen dieser Schicht bräunen sich im Herbst rasch, bis auf die unterste Lage, die sich länger farblos erhält. Einen Celluloseschlauch habe ich in den Porenkorkzellen nicht aufgefunden; die Verholzung der Mittellamelle ist nur schwach. — *Cornus* bildet einen Uebergang von der Gruppe *Salix* zur Gruppe *Prunus Padus*; beide Typen sind nicht scharf zu trennen.

Wahrscheinlich gehört auch *Solanum Dulcamara* (Fig. 5) hierher; ich muss dies unentschieden lassen, weil es mir nicht gelungen ist, die Anwesenheit von Choriphelloid zweifellos nachzuweisen. Die Porenkorkzellen zeigen alle drei Lamellen in ihren Wandungen.

Etwa hierher zu rechnende Coniferen siehe unten.

2. An *Prunus Padus* schliesst sich die grosse Mehrzahl der Lenticellen an; im Einzelnen finden sich jedoch noch bedeutende Unterschiede.

Von sehr gleichmässigem Bau sind die Porenkorkschichten (*pk* in Fig. 3, 4, 9, 10, 11, 15, 16). Die auf dem Querschnitt niedrig oblonge, auf dem Tangentialschnitt polygonale Form der Zellen, die geringere Grösse im Vergleich zu den Zellen des echten Korks, die in den Ecken stets vorhandenen feinen, senkrecht die Schicht durchsetzenden Intercellularräume, die Zusammensetzung aus Zellen, die genau die Structur des echten Korks, d. h. in ihren Wandungen eine verholzte äussere, eine Suberin- und eine Celluloselamelle, oder mindestens die zwei ersten, aufweisen: das sind ihre ganz constanten Merkmale. Das Vorhandensein einer innersten Celluloselamelle habe ich nur in wenigen Fällen nicht nachweisen können, so bei *Berberis vulgaris*, *Fagus silvatica*¹⁾, *Gleditschia triacanthos*. (Von den Coniferen später). — Schwankungen kommen vor in der Zahl der die Porenkorkschichten zusammensetzenden Einzelzellschichten. Eine einzige bis zwei Lagen dickwandiger, auf der besonders verdickten inneren Wand

¹⁾ Suberinlamelle sehr dick.

mit Tüpfelkanälen verschener Zellen bildet bei *Crataegus Oxyacantha* das eine Extrem, während andererseits die Porenkorkschichten der Lenticellen des Birkenstammes mit oft gegen 15 Zellen über einander (die ebenfalls derbwandig sind) wohl eine der höchsten Zahlen erreichen. Meist sind die Zellen dünnwandiger; 2—5 ist ihre gewöhnliche Anzahl. Die einzelnen Porenkorkschichten derselben Lenticelle sind einander entweder gleich (*Prunus Padus*, *P. Cerasus*, *P. spinosa*, *Robinia*, *Crataegus Oxyacantha*, *Rhus typhina*) oder die zuletzt im Jahr gebildeten sind etwas dicker, indem sie aus einigen Zellenlagen mehr bestehen (*Betula*, *Fagus*, *Sophora*, *Gleditschia*, *Alnus*) und haben dann auch mitunter derbere Wandungen, zumal eine stärkere Celluloselamelle (*Aesculus Hippocastanum*).

Bedeutend grössere Schwankungen finden sich jedoch betreffend die *nicht verkorkten Schichten* (cp in Fig. 3, 4, 15, 16, 17). *Die Wandungen dieser Zellen bestehen entweder aus reiner Cellulose* (*Prunus Padus*, *P. Cerasus*, *Fagus silvatica*, *Berberis vulgaris*, *Lonicera tatarica*, *Ribes alpinum*, *Viburnum Opulus*) *oder sie sind mehr oder weniger stark verholzt* (*Gleditschia triacanthos*, *Aesculus Hippocastanum*, *Robinia viscosa*, *Sophora japonica*), *niemals aber verkorkt*. Wenn Stahl¹⁾ angiebt, alle Füllzellen seien verkorkt, so kann das darauf beruhen, dass man damals ein positives Reagens auf Kork noch nicht kannte, sondern nur das negative der Unlöslichkeit in Schwefelsäure, durch welches eine sichere Unterscheidung von der Verholzung nicht möglich ist, und dass Stahl wahrscheinlich Lenticellen mit Cellulose-Phelloid nicht darauf hin untersucht hat. Ausserdem ist hervorzuheben, dass die unverkorkten Schichten, wenn sie durch Aufreissen der Porenkorkschichten mit der Luft in Berührung kommen, sich rasch bräunen, und dabei die Membransubstanz in eine eigenthümliche Modification übergeht, die gegen Schwefelsäure sehr resistent ist, mit Chlorzinkjod oder mit Jod und Schwefelsäure sich nicht mehr blau färbt, nur in einigen Fällen noch grünlich (= Mischung aus gelbbraun und blau), die aber trotzdem kein Suberin enthält. — Die Gestalt der Choriphelloidzellen ist eine wechselnde; in vielen Fällen sind sie annähernd isodiametrisch, oder mehr niedrig (*Betula*, *Rhus typhina*, *Prunus Padus*, *Alnus glutinosa*),

¹⁾ l. c. p. 24.

in den meisten Fällen jedoch sind sie hoch, d. h. in radialer Richtung länger (*Sophora japonica*, *Robinia viscosa*, *Gleditschia triacanthos*, *Aesculus Hippocastanum*, *Prunus Cerasus*, *Sorbus aucuparia*). Sie sind nicht völlig lose, so dass sie auseinander fallen könnten, sondern meist in radialer Richtung in Reihen verbunden, in tangentialer dagegen mehr oder weniger frei; sie sind also mit ihren tangentialen Wänden verwachsen, mit den radialen nicht, oder nur an einzelnen Punkten. Ihre Zahl ist verschieden; *Betula*, *Prunus Padus*, *Lonicera tatarica* bilden nur wenig Choriphelloid, etwa 2—3 Zellen; bei *Sophora japonica*, *Sorbus aucuparia*, *Prunus Cerasus* etc. ist die Zahl dieser Zellen ansehnlicher, und da jede einzelne Zelle höher ist, der Raum des ganzen Phelloids grösser. Es machen demnach bald die Porenkorkschichten die Hauptmasse der Lenticelle aus, zumal wenn das Choriphelloid rasch vertrocknet und verwittert (*Betula* u. a.), oder letzteres tritt mehr in den Vordergrund, zumal wenn es verholzt und resistent ist (*Prunus Cerasus*, *Gleditschia triacanthos*). Die Zellenzahl des Choriphelloids scheint auch nach den Jahreszeiten zu wechseln; wenigstens schliesse ich dies aus meinen Präparaten von *Aesculus Hippocastanum*, indem an den Frühlingschnitten diese Zellen eine mächtige Lage bilden, während sie an den Herbstschnitten nur als je zwei Zellen übereinander zwischen den verkorkten Schichten auftreten. Was den Inhalt der Zellen betrifft, so weisen sie, wie schon Stahl¹⁾ angiebt, einen contractilen Protoplasmaschlauch mit Kern auf. In manchen Fällen enthalten sie Stärke (*Sophora*, *Robinia*, *Gleditschia triacanthos*, *Magnolia acuminata*, *Ulmus*). Die jungen Choriphelloidzellen enthalten wohl stets Stärke; in den alten fehlt sie meist. Anfangs geben auch die verholzten Cellulosereaction, die Verholzung tritt erst nach und nach auf (*Aesculus*, *Picea*). Die Stärke scheint daher wesentlich nutritorische Function zu haben (vergl. unten meine Beobachtungen an *Gingko*). Ich fand sie jedoch bei *Sophora* und *Robinia* auch noch, nachdem bereits eine neue Korkschicht die Phelloidzellen²⁾ von der Verjüngungsschicht abtrennte. Vielleicht dauert in diesen Fällen das Leben der Zellen noch eine Zeit lang selbständig fort, oder ist der Ver-

¹⁾ l. c. p. 24.

²⁾ Diese jungen Zellen zeigten noch nicht so stark Holzreaction wie die alten.

holzungsprocess der Wände noch nicht beendet (cfr. Physiol. der L., Exper. Theil, 3.). Bei *Sophora* sind je fünf oder mehr Stärkekörner zu einer Gruppe vereinigt (wahrscheinlich innerhalb eines Stärkebildners). Eine Anzahl solcher Gruppen umlagert meist den Zellkern. (Die Porenkorkzellen enthalten niemals Stärke; sie müssen sehr rasch gebildet werden, denn man sieht sie immer schon fertig, alle drei Lamellen zeigend, auch wenn erst eine einzige Lage ausgebildet ist). Bemerken will ich noch, dass gelegentlich auch einzelne der Choriphelloidzellen verkorkt sein können, zumal solche, die unmittelbar an eine Porenkorkschicht grenzen.

Das abwechselnde Auftreten von Choriphelloid und Porenkork (Fig. 3 u. 4) *wiederholt sich etwa 2—5 Male im Jahr*, wenigstens bei den jüngeren Lenticellen. Tritt der Wechsel nur einmal ein, so hätten wir einen Fall, der *Salix* entspricht. Es ist wahrscheinlich, dass mit dem zunehmenden Alter der Lenticelle der Schichtenwechsel weniger häufig wird. Während ganz junge Lenticellen von *Betula* oft 4—5 Porenkorkschichten im Laufe des Sommers bilden, entsprechen am Stamm den Jahresringen¹⁾ im Periderm meist nur je eine, mitunter 2 Porenkorkschichten in der Lenticelle²⁾. An einer Stammlenticelle von *Betula odorata* kamen auf 18 Peridermjahrringe 22 Porenkorkschichten (alle erhalten!); 4 mal also waren 2 im Jahr gebildet, 14 mal nur eine.

Folgende Pflanzen reihen sich im Bau ihrer Lenticellen mehr oder weniger eng an *Prunus Padus* an:

<i>Acer campestre.</i>	<i>Magnolia acuminata.</i>
<i>Aesculus Hippocastanum,</i>	<i>Prunus Cerasus, spinosa.</i>
„ <i>macrostachya.</i>	<i>Rhus typhina.</i>
<i>Alnus incana, glutinosa.</i>	<i>Ribes rubrum, alpinum.</i>
<i>Berberis vulgaris.</i>	<i>Robinia viscosa.</i>
<i>Betula alba, odorata etc.</i>	„ <i>Pseudacacia.</i>
<i>Catalpa syringaefolia.</i>	<i>Sambucus nigra!</i>
<i>Corylus Avellana.</i>	<i>Sophora japonica.</i>
<i>Crataegus Oxyacantha.</i>	<i>Sorbus aucuparia.</i>
<i>Fagus silvatica.</i>	<i>Ulmus effusa etc.</i>
<i>Gleditschia triacanthos.</i>	<i>Viburnum Opulus.</i>
<i>Lonicera tatarica.</i>	

Ferner einige Coniferen, die unten speciell behandelt sind.

¹⁾ cfr. v. Höhnel, l. c. p. 630.

²⁾ Einen Erklärungsversuch vergl. unten unter „Phaenologisches.“

An Einzelheiten ist noch folgendes hervorzuheben:

Sambucus nigra. Diese Pflanze, obgleich von Stahl und andern viel zum Studium der Lenticellen, namentlich der Entwicklungsstadien, und zu physiologischen Versuchen benutzt, bietet zur Orientirung über die Structur der fertigen Lenticellen ein sehr ungünstiges Object. Meist ist die gesammte Füllsubstanz gebräunt und vertrocknet. Da nun an solchen braunen Membranen die Reactionen sehr schwer eintreten oder schwer zu erkennen sind ¹⁾, so kann man nur schwierig und auf Umwegen einigen Aufschluss erhalten. Ich behandelte die Schnitte längere Zeit mit Chromsäure, oder auch mit Chromsäure und Schwefelsäure zugleich, dann einen Augenblick mit Kali in der Kälte, dann mit Chlorzinkjod; so färbten sich abwechselnde Schichten der Füllzellen blau und braungelb. Schultze'sche Mischung an Stelle der Chromsäure gab denselben Effect. — Nur im Frühjahr bei den ersten Neubildungen erkennt man die Verhältnisse leichter. Es entsteht auch hier zunächst eine uhrglasförmig eingesenkte Zone radial gestreckter Zellen, die Cellulosereaction geben, gerade wie bei *Salix*. Dieser Zustand geht aber bald vorüber. Die Füllzellen vertrocknen und die Structur wird unkenntlich. Einmal gelang es mir auch im Juli, ein Präparat zu erhalten, an dem das zuletzt gebildete Phelloid noch frisch war und mit Chlorzinkjod sich blau färbte.

Pavia rubra. Im allgemeinen gilt hier dasselbe wie bei *Sambucus*. Im Frühjahr entsteht zuerst eine hohe Lage unverkorkter Zellen, hernach sieht man meist nur noch gebräunte Massen. Durch ähnliche Behandlung wie oben konnte ich jedoch auch hier den Schichtenwechsel nachweisen. Die Porenkorkzellen zeigen die drei Lamellen, das Choriphelloid scheint verholzt zu sein. Jedenfalls sind aber alle beide sehr wenig resistent und daher der Verwitterung preisgegeben. Von den Lenticellen von *Aesculus Hippocastanum* unterscheiden sich die von *Pavia* im äussern Aussehen also bedeutend.

¹⁾ Unsere Suberinreaction ist zwar sehr fein, und leicht anzustellen, wo es sich um farblose Membranen handelt. Haben wir aber Zellen vor uns, deren Wände stark gebräunt sind, wie dies gerade bei den Lenticellen oft vorkommt, oder die braune Inhaltsstoffe enthalten, so ist schlechterdings nicht zu entscheiden, ob bei der Kalibehandlung noch eine Gelbfärbung und Körnelung auftritt. Die übrigen Reactionen sind meist negative und auch mit der Behandlung mit Schultze'schem Gemisch kommt man meist nicht weit, wo es sich um Feinheiten handelt.

Magnolia acuminata. Auffällig sind hier die Porenkorkschichten. Sie bestehen aus sehr dickwandigen, abgerundeten Zellen, die dadurch scheinbar sehr locker zusammenhängen und grosse, auch auf Querschnitten sichtbare, Interzellularen freilassen.

Lonicera tatarica. Die Lenticellen werden mit dem neuen Korkring jedesmal neu gebildet. Trotzdem zeigte eine solche neugebildete Lenticelle schon am 19. Juni drei Porenkorkschichten, unterbrochen von wahrscheinlich je einer einzigen Lage von Cellulosezellen. Diese waren nur noch in Resten erhalten. Unter den Füllzellen finden sich wie bei andern Lenticellen eine Verjüngungsschicht und Phelloderm.

Coniferen.

Die Lenticellen einiger Coniferen handele ich hier besonders ab, weil ich die Frage offen lassen muss, ob der Wechsel von Choriphelloid und Porenkork nur einmal oder mehrere Male im Jahr stattfindet. Es lässt sich das schwer entscheiden, weil die Lenticellen immer erst an älteren Zweigen auftreten. Wahrscheinlicher ist mir das erstere.

Bei *Abies pectinata* wechselt Porenkork aus niedrigen Zellen, in denen sich jedoch ein Celluloseschlauch nicht nachweisen liess, mit Choriphelloid aus dünnwandigen, verholzten Zellen, die in radialer Richtung gestreckt und am innern Ende verbreitert sind. Durch diese Form kommt ein eigenthümlicher Charakter dieses Phelloids zu Stande (Fig. 18). Die Anzahl der übereinander liegenden Zelllagen desselben kann gegen 7 betragen, während die Korkschicht nur 1—2 Zellen stark ist. Aehnlich verhalten sich *Abies balsamea* und *Tsuga canadensis*; nur ist die Zahl der unverkorkten Zellen geringer.

Auch bei *Larix europaea* und *Pinus Strobus* ist ein solcher Schichtenwechsel vorhanden, jedoch nicht so leicht nachweisbar. Bei *Larix* wird der Bau der Lenticelle oft durch die in sie mit hinübereitenden Phelloidschichten des Periderms gestört.

Einen sehr interessanten Fall stellt *Picea excelsa* dar. Die Porenkorkschichten treten hier ziemlich zurück. Sie sind wenig dauerhaft, dünnwandig, und mit einer braunen Substanz so erfüllt, dass sich die Verkorkung in ihnen nur mit Mühe und nicht mit voller Sicherheit nachweisen liess. Sie enthalten wie die Korkzellen des Periderms Krystalle von oxalsaurem Kalk¹⁾. — Das

¹⁾ v. Höhnel, l. c. p. 613—615.

Choriphelloid dagegen (Fig. 17) ist mächtig entwickelt; es besteht aus gegen acht Lagen von Zellen über einander, die schön radial geschichtet, von rechteckig-abgerundeter Gestalt und wenig breiter als hoch sind. *Ihre Wandungen sind sehr stark verdickt, verholzt, schön geschichtet und mit Tüpfelkanälen versehen. Oft haben diese Zellen Fortsätze gebildet, die in die Intercellularräume hineinragen und, ohne diese ganz auszufüllen, eine festere Verbindung der lockeren Zellen bewirken*¹⁾. Dieselben bleiben daher in den Schnitten meist in Zusammenhang, während die dünnwandigen Porenkorkschichten oft zerreißen. Mit Kali färben sich die Choriphelloidzellen wie das Phelloid und die Steinzellen in der Rinde dieser Pflanze gelb; sie werden beim Erwärmen jedoch nicht körnelig und lassen keine gelben Tropfen austreten, sind also nicht verkorkt.

Araucaria Cunninghamsi reiht sich an *Picea excelsa* an. Die nach einer einzigen meiner Untersuchung zugänglichen Lenticelle festgestellten Verhältnisse sind folgende: Die Porenkorkschichten zeigen nichts besonderes. Das Choriphelloid zerfällt in einen älteren Theil aus dünnwandigen nicht verholzten und daher bereits verwitterten Zellen, und einen jüngeren, dessen Zellen verholzt und auf der Innenseite und an den beiden seitlichen Wänden stark verdickt sind. Es werden hier also wahrscheinlich zuerst unverkorkte Zellen gebildet, und zwar zunächst unverholzte, dann verholzte; zuletzt folgt eine Korkschicht.

II. Die Lenticelle besteht nur aus Porenkork.

(Typus II)²⁾.

An *Myrica* reihen sich diejenigen Lenticellen an, deren Füllsubstanz nur aus verkorkten Zellen besteht.

Quercus pedunculata. Während des Sommers wird ein gleichmässiger, lockerer, wenig resistenter und daher meist etwas vergilbter und verwitterter Porenkork gebildet, dessen Zellen jedoch nach der Kali- und Chlorzinkjodbehandlung alle drei Lamellen zeigen; die Mittellamelle ist schwach verholzt. Erst die zwei letzten Zellenlagen, die vor Beginn des Winters entstehen, sind

¹⁾ vergl. eine ähnliche Erscheinung im Porenkork von *Ampelopsis* (unten).

²⁾ Ist an Stelle meines früheren Typ. II. zu setzen. Alles daselbst aufgeführte hierher nicht passende ist in Typ. I. übergegangen. l. c. p. 115.

derbwandiger und bleiben länger unversehrt erhalten; auch die Celluloselamelle ist in ihnen wesentlich stärker entwickelt. Scheinbar ist also hier ein „Zwischenstreifen“ resp. eine „Verschlusschicht“ vorhanden. Auf die Bedeutung dieser resistenten Schicht werden wir unten, wo wir uns über die physiologische Bedeutung der Schichtenbildung in der Lenticelle überhaupt auszusprechen haben, zurückkommen. (Cfr. Physiologie der Lenticellen. Histophysiolisches.)

Evonymus latifolius. Während bei *Myrica* alle Füllzellen von gleicher Gestalt und fast gleicher Structur sind (nur die letzten mit wenig derberer Celluloselamelle), bei *Quercus* dagegen in der Structur eine sehr merkbliche Differenz auftritt, ist die Struktur der Füllzellen dieser Pflanze in allen Schichten gleich; die Zellen sind verkorkt und zugleich stark verholzt; ein Celluloseschlauch scheint zu fehlen. Dafür tritt hier ein geringer Unterschied in der Form auf; die im Laufe des Sommers gebildeten Füllzellen sind in radialer Richtung etwas höher, die zuletzt gebildeten dagegen sind mehr niedrig. So lässt sich also in diesen Lenticellen ebenfalls die Jahresschichtung erkennen.

Gingko biloba. Die namentlich am älteren Stamme prächtig ausgebildeten Lenticellen dieses Baumes haben mir trotz ihres einfachen Baues einige Schwierigkeiten gemacht, und es ist gerade durch ihre Schuld einige Verwirrung in unsere bisherigen Anschauungen hinein gekommen. — An einem Querschnitt durch die Stammlenticelle fallen uns zunächst die grossen, hohen und in radialer Richtung schön geschichteten Füllzellen (Fig. 12 *h*) auf, die dünnwandig und farblos, aber ohne Protoplasmahalt sind. Sie sind fest mit einander verbunden, lassen jedoch grosse Inter-cellularen zwischen sich, die nur radial verlaufen. Die Zuwachse mehrerer Jahre sind in der Regel erhalten und getrennt durch eine einzige Lage niedriger, gelblich gefärbter Zellen (Fig. 12 *n*), die nur wenig dickwandiger sind. Scheinbar haben wir es hier also mit einem Wechsel von „Füllzellen“ mit „Zwischenstreifen“, resp. mit „Verschlusschichten“ nach der früheren Bezeichnung zu thun. So hat es Stahl dargestellt und rührt hierher namentlich die Annahme der Verschlusschicht. Es gelingt nämlich nur sehr schwierig, die Inter-cellularen der niedrigen Schicht nachzuweisen, 1. weil dieselben in der That sehr eng sind; 2. weil die Membranen der Zellen meist etwas wellig gebogen sind; 3. und das ist der Hauptgrund, weil die „Füllzellen“, sobald sie ausgebildet sind, selbst mit Luft erfüllt sind, und man daher an in

Glycerin hergestellten Querschnitten dieser intracellularen Luft wegen die intercellularen Luftstreifen zwischen den Zellen nicht erkennen kann. Mit einiger Mühe ist es mir jedoch trotzdem gelungen, an günstigen Stellen die Anwesenheit der feinen Inter-cellularkanäle sicher nachzuweisen. Die in Rede stehenden dichten Schichten bestehen aus Korkzellen, in denen ich eine Celluloselamelle nicht nachweisen konnte. Die hohen Zellen sind stark verholzt. Lange hielt ich sie, den früheren Anschauungen folgend, für Analoga des Choriphelloids und versuchte nachzuweisen, dass sie unverkorkt seien. Sie färben sich gelblich mit Kali, eine Körnelung beim Erwärmen ist kaum wahrzunehmen, beim Kochen treten hie und da gelbe Tropfen aus. Ich muss sie daher, so lange nicht durch bessere Korkreagentien Sichereres nachgewiesen ist, für verkorkt ansehen. Für ihre Zugehörigkeit zum Porenkork spricht jedoch auch ihre gegenseitige Verbindung, indem sie auch mit den radialen Wänden der ganzen Länge nach verwachsen sind. Die Gingko-Lenticelle besteht demnach aus Porenkork, der eine verholzte und eine Suberinlamelle besitzt; dieser zerfällt in *eine im Sommer gebildete Schicht hoher, mehr verholzter, weniger verkorkter Zellen mit weiten Intercellularen und eine Lage niedriger, stärker verkorkter Zellen mit engen Intercellularen, die im Herbst gebildet wird*; letztere besteht aus nur einer, erstere aus oft gegen 20 Zellen über einander. Aehnliche Verhältnisse liegen, wie vorhin gezeigt, ja auch bei *Quercus* und *Evonymus* vor; einen Wechsel von weiten dünnwandigen und engen dickwandigen Zellen weist auch der Birkenkork auf, einen solchen von verholzten und unverholzten Zellen das Choriphelloid von *Araucaria Cunninghami*; es ist also diese eigenthümliche Differenz in der Ausbildungsform derselben Zellenart nicht ohne Analogie. — Die hohen Porenkorkzellen nehmen ihre definitive Wandstructur erst nach einiger Zeit an. Jung bestehen sie aus Cellulose und enthalten Stärke. Durch Doppelfärbung mit Phloroglucin-Salzsäure und mit Jod konnte ich feststellen, dass nur die noch unverholzten Zellen Stärke enthalten, während dieselbe in den verholzten geschwunden ist. — Von den Lenticellen der jüngeren Zweige gilt im Ganzen dasselbe; nur bleiben die hohen Zellen hier niedriger, sie sind weniger zahlreich und ihre Membranen oft wellig verbogen.

Auch die Lenticellen von *Araucaria excelsa* ¹⁾ und Cha-

¹⁾ Nach der Bestimmung im Jenaer botan. Garten. Auch das

maccyparis nutkaensis scheinen nur aus Porenkork zu bestehen.

Ampelopsis quinquefolia. Die von mir bereits früher beschriebenen und abgebildeten¹⁾, durch in die Intercellularen hineingewucherte Fortsätze dicht mit einander verfilzten Füllzellen sind echte Korkzellen; ihre Mittellamelle ist verholzt, ihr Celluloseschlauch von bedeutender Mächtigkeit. Sie bilden eine eigenthümliche Modification des Porenkorks, die im Choriphelloid von *Picea* ein Analogon hat (vergl. auch *Populus*). Unverkorkte Schichten habe ich nicht nachweisen können. Es treten jedoch gewisse Unregelmässigkeiten in den ersten Schichten dadurch auf, dass die Neubildungen erst sehr spät (Ende Juli) beginnen, und die vorjährigen Schichten dann schon mitunter durch Rindenspannung gesprengt sind.

Populus nigra. Diese, sowie einige andere *Populus*arten (*P. pyramidalis*, *Tremula*, *alba*) stellen einen höchst auffälligen Sonderfall dar. Unter den uhrglasförmig eingesenkten Füllzellen liegt eine Verjüngungsschicht, die an der tiefsten Stelle, da wo die Theilungen am lebhaftesten erfolgen, noch keilförmig weiter in das Parenchym eindringt. Die Theilungen in derselben gehen in verschiedenen Richtungen, meist wohl in radialer, vor sich, nicht parallel der Grenze der Füllsubstanz, und ist daher von einer Schichtung in der letzteren nicht die Rede. Die Füllzellen nehmen durch ungleiches Wachsthum eigenthümliche Formen an, analog den Sternzellen im Mark von *Juncus*, und bilden in derselben Weise, wie diese, ein lockeres Gewebe; ihre Gestalt (Fig. 14) ist jedoch nicht sternförmig, sondern länglich, sie sind mit der Längsaxe in tangentialer Richtung orientirt, und es finden sich die Fortsätze meist nur an den beiden Enden²⁾. Eine eigenthümliche körnige Substanz, die gegen Schwefelsäure und Chromsäure resistent ist, auch durch Kochen mit Kali nicht verschwindet, wenn auch vielleicht verändert wird, in siedendem Alkohol, Aether und Benzin sich jedoch grösstentheils löst, wird von ihnen ausgeschieden und lagert ihren Wänden aussen auf³⁾. Was

Periderm ohne Phelloid! Nach v. Höhnel soll im Periderm Phelloid vorkommen. cfr. l. c. p. 613.

¹⁾ l. c. p. 116. Taf. IV, Fig. 5—8.

weiser, Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. Bd. I. p. 116. Taf. IV. Membran¹⁰.

Das ist der e ähnliche Erscheinung hat jüngst K. Wilhelm an den das ist der n von Coniferen beobachtet. Cfr. Ber. d. d. bot. Ges. bildet sind, 5.

die chemische Beschaffenheit der Membranen selbst betrifft, so sind die äussersten dieser Zellen, die zugleich am meisten tangential gedehnt sind, wie es scheint, stets verkorkt; sie haben eine verholzte Mittel- (hier Aussen-) lamelle und einen meist zarten Celluloseschlauch. Die nach innen davon liegenden Füllzellen färben sich mit Chlorzinkjod nicht blau, sind aber weder verholzt noch verkorkt; dennoch werden sie von Chromsäure und Schwefelsäure kaum angegriffen. Nach dem successiven Auskochen mit Alkohol, Aether, Benzol und Kali, nicht so gut nach blosser mehrmaligen Kochen mit Kali, gelang es mir, Blaufärbung durch Chlorzinkjod an denselben hervorzurufen. Da sich in ihnen ausserdem Protoplasma und Zellkern nachweisen lässt (mit Methylgrün), so schliesse ich, dass ihre Wände zwar aus Cellulose bestehen, aber mit der von diesen Zellen ausgeschiedenen Substanz so durchtränkt sind, dass die Zellstoffreaction nicht eintritt und sie resistent gegen Säuren werden. Mit ihrem allmählichen Vorrücken nach aussen würden sie dann in echte Korkzellen übergehen. Dafür spricht, dass an Winterpräparaten die ganze Masse dieser Zellen mehr oder weniger deutlich Korkreaction und auch die abgelöste Celluloselamelle zeigte. Was die von mir früher angegebene lückenlose Korklage¹⁾ betrifft, so gehört dieselbe wohl nicht der Lenticelle, sondern dem Periderm selbst an; sie beschränkt die Lenticelle auf einen kleineren Raum. Jedenfalls verdienen diese höchst eigenthümlichen Gebilde weiterer Beachtung. (Vergl. auch unten über die Wurzellenticellen).

Zur Phelloidnatur der unverkorkten Schichten.

Wir sind jetzt im Stande, die Analogisirung der „losen Füllzellen“ mit dem Phelloid v. Höhnels anatomisch weiter zu begründen. Das Phelloid²⁾ geht wie der Kork durch centripetale Theilungen aus dem Phellogen hervor; ebenso entstehen in der Lenticelle die „losen Füllzellen“ wie der Porenkork aus der Verjüngungsschicht. Die Membranen der Phelloidzellen sind entweder reine Cellulose (*Rubus odoratus* etc.), oder sie sind verholzt (*Larix europaea*). Gleiches gilt von den unverkorkten Füllzellen; sie haben Cellulosemembranen bei *Prunus Cerasus*, *Fagus silvatica* etc., verholzte bei *Abies pectinata*, *So-*

¹⁾ l. c. p. 116.

²⁾ v. Höhnel, l. c. p. 599 seq.

phora japonica u. a. Das Phelloid ist entweder dünnwandig und leicht zerreisslich (*Rubus odoratus*) oder dickwandig und fest (*Picea excelsa*). Ebenso sind die unverkorkten Füllzellen zart und vergänglich bei *Betula alba*, *Lonicera tatarica* etc., sehr dickwandig und fest bei *Picea excelsa*. Die Analogie beider Gewebe tritt besonders klar bei denjenigen Pflanzen hervor, die sowohl in der Lenticelle, als auch im Periderm Phelloid bilden, wie *Picea excelsa* und *Araucaria Cunninghamii*. Wie die Verjüngungsschicht und das Phellogen, die Porenkorkschichten in der Lenticelle und die Korkschichten im Periderm stets in gegenseitigem Zusammenhang stehen, so gehen hier auch die unverkorkten Schichten der Lenticelle und die des Periderms in einander über. Die Bezeichnung „Choriphelloid“, resp. „Phelloidschicht der Lenticelle“ für die unverkorkten Schichten der Füllzellen ist also anatomisch jedenfalls gerechtfertigt. Dass sie es auch in physiologischer Hinsicht ist, soll unten gezeigt werden (cfr. unter: Histophysiologisches).

Nachdem wir so in Betreff der Anatomie der Lenticellen der Phanerogamen-Stämme und -Zweige zu einem bestimmten Resultat gelangt sind, wollen wir jetzt Rundschau halten über die übrigen Lenticellen, um die Uebereinstimmung, resp. Abweichungen festzustellen.

Dicotylen-Wurzeln.

Die Wurzellenticellen der Dicotylen stimmen im wesentlichen mit den Zweiglenticellen im Bau überein. Hervorzuheben ist, dass sie oft sehr in die Breite ausgedehnt sind, und dass das Choriphelloid meist eine weit bedeutendere Masse ausmacht, als an den Zweiglenticellen. Die Intercellularräume sind ebenso wie oben vertheilt und mit Luft erfüllt. Dies gilt für *Ulmus*, *Robinia*, *Betula*, *Prunus Cerasus*, *Salix Helix*.

Bei *Ulmus* beobachtete ich auch Stärke im Choriphelloid.

In den untersuchten Wurzellenticellen von *Betula* sah ich 7 wohlerhaltene Porenkorkschichten übereinander, wechsellagernd mit Choriphelloid, während im Periderm die Jahresschichtung nicht hervortrat.

Die Wurzellenticellen von *Ampelopsis quinquefolia* sind kleiner als die Zweiglenticellen und von halbkugelig eingesenkter Gestalt, die Füllzellen grösser, jedoch von demselben Bau, wie an den Zweigen.

Bei *Populus alba* zeigen die Wurzellenticellen nicht den eigenthümlichen Bau der oberirdischen, sondern genau den der Lenticellen des Typus I; Choriphelloid wechsellagert mit Porenkork.

Phanerogamen-Blattstiele, -Blüthenstiele und -Früchte.

Nach Haberlandt¹⁾ und O. L. Müller²⁾ ist die Entstehung der Lenticellen an den genannten Organen ganz analog der der Zweiglenticellen unter Spaltöffnungen, ebenso ihr Bau mit dem jener in den jüngsten Stadien übereinstimmend. In diesem Zustande mögen wohl viele dieser Lenticellen verharren; sehr häufig reisst jedoch die Epidermis über ihnen ein, wie Müller hervorhebt und abbildet (Fig. 1 u. 2) und wie ich selbst zu beobachten Gelegenheit hatte³⁾. Auch zur Bildung von Porenkork kommt es in vielen Fällen (2 Schichten fand ich in den Blattstiellenticellen von *Aesculus*; vergl. auch Haberlandt Fig. 1). An den übrigen Zeichnungen von Haberlandt und an denen von Müller sind keine Porenkorkschichten dargestellt. Genauer bin ich selbst auf die Anatomie dieser Organe nicht eingegangen.

Knollen.

Solanum tuberosum. Die Lenticellen der Kartoffelknolle entstehen nach O. L. Müller unter Spaltöffnungen⁴⁾. Im fertigen Zustande bestehen sie aus einem ziemlich lockeren Porenkork mit grossen Intercellularen. Die Membranen zeigen die bekannten drei Lamellen.

Myrmecodia echinata. An den Knollen dieser Pflanze kommen nach Treub⁵⁾ nicht nur aussen, sondern auch im Innern an den Wänden der Höhlungen Lenticellen vor. Nach den Zeichnungen und Angaben von Treub würden sie nur aus verkorkten Füllzellen bestehen; Intercellularräume will derselbe jedoch nicht gesehen haben.

1) l. c. p. 2—8.

2) l. c. p. 17—19.

3) Vergl. hierzu Haberlandt l. c. p. 7: „das Füllgewebe wird nie so umfangreich, dass es durch seinen Druck die Epidermis sprengte“.

4) l. c. p. 14.

5) Sur le *Myrmecodia echinata* Gaudich. Ann. au jard. bot. de Buitenzorg. Vol. III. 1883.

Luftwurzeln der Aroideen.

An den Luftwurzeln der Philodendron-Arten und verwandter Aroideen kommen nach Costerus und O. L. Müller Lenticellen vor.

Philodendron pertusum. Einer der lenticellenähnlichen Höcker zeigte folgenden Bau ¹⁾: zu unterst radiär geschichtetes Parenchym; dann eine 1—2 Zellen starke Lage dickwandiger verholzter Zellen, durch etwa $\frac{3}{4}$ des ganzen streichend, eine Bildung, die wohl nicht zur Lenticelle gehört, obgleich sie sich mehrfach wiederholte; dann eine Korkschiebt aus 3—4 Zellen, in welcher mit dem besten Willen (auch auf Tangentialschnitten) keine Intercellularräume aufzufinden waren; darüber abgerundete Korkzellen (Membran: 3 Lamellen), locker, und mit grossen Intercellularräumen; darüber als äusserste Schicht wieder eine dichte Korklage, die mit dem Periderm, in welchem ähnliche Holzzellen, wie die oben erwähnten, vorkommen, in Verbindung stand. Diese Bildung entspricht also durchaus der Lenticelle, die Costerus von Tornelia fragrans beschreibt und abbildet ²⁾. *Der von ihm gegebenen Vergleichung mit den Lenticellen der Dicotylen können wir jedoch nicht beipflichten, 1. weil die dichten Schichten ohne Intercellularen, und 2. die lockeren verkorkt sind.*

Ebenso fand ich bei Philodendron pinnatifidum über lückenlosen Korkschiebt lockere abgerundete Zellen.

Sehr charakteristisch für die Aroideen-Lenticellen sind die eigenthümlichen Parenchymwucherungen, welche sich unter ihnen befinden. Es sind radial geschichtete, dicht gedrängte und dadurch fast vierseitige Zellen, die sich deutlich von dem übrigen, rundzelligen Parenchym abheben. Ich fand dieselben ferner noch bei Tornelia subcirrhatta und Philodendron bipinnatifidum. Was ausserhalb dieser liegt, ist meist so gebräunt, dass über seinen Bau und die Beschaffenheit der Zellwände Sicheres festzustellen mir nicht gelungen ist. Stellenweise liegen echte Korkbildungen vor (Tornelia); ob auch bei Phil. bipinnatifidum, wo die Wurzel nicht von Periderm, sondern von einem Velamen bedeckt wird, die äussersten Zellen verkorkt sind, liess sich nicht entscheiden.

Dass die genannten Organe der Durchlüftung dienen und danach den Lenticellen an die Seite zu stellen wären, ist möglich, mir sogar wahrscheinlich wegen der unter ihnen in dem geschichteten Parenchym senkrecht zur Oberfläche verlaufenden, luftgefüllten Intercellularen. Was aber von dem oben genauer besprochenen Fall (Philodendron pertusum) zu halten sei, ist mir vorläufig unklar. Liegt hier in der That ein zeitweiliger Verschluss vor? und womit steht derselbe in Zusammenhang? — Es wäre sehr wünschenswerth, wenn

1) Hier war es mir gelungen, die Schnitte durch geeignete Mazeration völlig farblos herzustellen.

2) Sur la nature des lenticelles etc. p. 3 Fig. 5.

Het wezen der lenticellen p. 23 Fig. 5.

ein Forscher, der über genügendes und gutes Material gebietet, sich dieser Organe noch einmal annehmen wollte.

Kryptogamen.

An den Stämmen und Blattstielen der Marattiaceen sollen nach Costerus und O. L. Müller Lenticellen vorkommen. Die an den Blattstielen von *Marattia* und *Angiopteris* befindlichen konnte ich selbst an Material aus dem Berliner bot. Garten nachuntersuchen und Folgendes feststellen:

Marattia fraxinea. Unter einer durch den dichten, grünen Chlorophyllinhalt vor der farblosen Epidermis sich auszeichnenden Spaltöffnung, die über einer Durchbrechung des Sclerenchymeylinders liegt, befindet sich eine geräumige Athemhöhle, die von kleinen Parenchymzellen begrenzt wird; um diese herum liegen grössere Parenchymzellen. — In einem weiteren Stadium waren nun nur einzelne dieser kleinen Zellen getheilt; dagegen war eine Braunfärbung und Verwitterung der Schliesszellen, eines Theils der Epidermis und der die Athemhöhle begrenzenden kleinen Zellen eingetreten. An den ältesten Blattstielen war die Epidermis aufgerissen, und eine uhrglasförmig eingesenkte Zone brauner Zellen begrenzte den entstandenen Defect.

Angiopteris evecta. Eine elliptische Gruppe dicht gedrängter grüner Spaltöffnungen bildet in der Mitte über der spaltenförmigen Sclerenchymdurchbrechung ein die Epidermis überragendes kuppelartiges Gewölbe. Sehr bald, schon am noch unentfalteten Blatt, beginnt diese selbstverständlich wenig dauerhafte Bildung zu verwittern und einzureissen, ebenso bräunen sich die die gemeinsame Athemhöhle begrenzenden Zellen; so entsteht auch hier ein Defect im Gewebe, der von einer braunen Zone, wie es scheint, veränderter Parenchymzellen begrenzt wird. Mit zunehmendem Alter rückt die Bildung langsam weiter in das Innere vor; einzelne der Oberfläche parallele Wände in den angrenzenden Zellen scheinen auf Theilung hinzuweisen, jedoch ist die Vermehrung der braunen Masse durch „Füllzellbildung“ jedenfalls nur eine unerhebliche.

Die geschilderten Erscheinungen sind keineswegs abnorme, sondern treten ganz normal an kräftig vegetirenden Blattstielen auf. Ob die entstehenden Gebilde Lenticellen zu nennen sind, oder nicht, will ich nicht entscheiden, da es mir nicht gelungen ist, festzustellen, ob in den braunen Massen neben der jedenfalls vorliegenden Verwitterung auch vielleicht Verkorkung vorhanden ist, oder nicht; die braunen Zellen sind übrigens gegen Säuren sehr resistent. In ihrem Bau und ihren Lebenserscheinungen stimmen diese Bildungen mit den Lenticellen jedenfalls sehr wenig überein; das einzig analoge ist die Entstehung unter Spaltöffnungen. Mir kommen sie vor, wie ein missglückter Versuch, Lenticellen zu erzeugen.

Immerhin mögen diese „Lenticellen“, die ja aus Durchlüftungorganen hervorgehen, auch hernach noch der Durchlüftung dienen. Costerus will in der braunen Masse, „die er niet naar uitziet gaswis-

seling te begünstigen“, Intercellularräume gesehen haben, und mir ist es wenigstens bei stärkerem Druck gelungen, an einem abgelösten Rindenstück durch diese braunen Flecke Luft austreten zu sehen.

Auf die Arbeit von Potonié¹⁾, die in Betreff der Anatomie dieser Gebilde nichts neues bietet, und in Betreff der Function sich an die Ansicht Haberlandts hält, Lenticellen würden auch angelegt, um den Gaswechsel herabzusetzen, brauche ich hier wohl nicht einzugehen.

Am Stamm von *Angiopteris* kommen ebenfalls „Lenticellen“ vor. Da ich diese Gebilde nicht selbst untersuchen konnte, habe ich die von Herrn Dr. Costerus mir freundlichst übersandten Schnitte durchgemustert, und ich muss darnach zugeben, dass in der von ihm l. c. fig. 11 abgebildeten Lenticelle in der That ein respiratorischer Apparat vorliegt, denn es lassen sich überall zwischen den Zellen Intercellularräume erkennen. Nach dem Aeusseren des Präparats ist jedoch eine Grenze zwischen dem, was der Lenticelle, und dem, was der Rinde angehört, nicht zu finden, die Lenticelle sieht aus wie eine Parenchyembildung. Auf Verkorkung habe ich das einzige gut erhaltene Präparat nicht geprüft, weil die Reaction wegen der starken Bräunung des Schnitts doch wahrscheinlich erfolglos geblieben wäre.

Ergebnisse, betreffend die Lenticellen der Aroideen und Marattiaceen.

1. Mit den Lenticellen der Dicotylen und Gymnospermen sind die der Aroideen und Marattiaceen nicht direct zu analogisiren.

2. Sie dienen jedoch der Durchlüftung und besitzen einen ihnen eigenthümlichen Bau. Letzterer ist erst durch weitere Untersuchungen genauer festzustellen.

Anhangsweise sei hier noch erwähnt, dass O. L. Müller auch an den Blattstielen der Cyatheaceen (*Cyathea*, *Alsophila*, *Dicksonia*) Athemvorrichtungen nachweist. Sie bestehen aus modificirtem Parenchym, das durch die in zwei Längsreihen angeordneten Sclerenchymdurchbrechungen bis an die Epidermis vordringt und auch nach dem Absterben dieser die Durchlüftung noch ermöglicht. Dass Transpiration durch diese Gebilde begünstigt wird, hat Müller experimentell gezeigt²⁾.

Zur Physiologie der Lenticellen.

Gehen wir nun über zur Betrachtung der Function der Lenticellen und der Lebenserscheinungen an denselben. Wir wollen

¹⁾ Anatomie der Lenticellen der Marattiaceen etc. s. oben.

²⁾ l. c. p. 36, 37 u. 41.

zunächst ihre Verrichtung im Ganzen ins Auge fassen, dann über die specielle Bedeutung der einzelnen Theile uns klar zu werden suchen und endlich noch eine Anzahl Erscheinungen, betreffend das Eintreten der Veränderungen an ihnen, constatiren.

Experimentelles.

Dass die Hauptfunction der Lenticelle ist, den Durchtritt von Gasen durch die sonst fast undurchlässigen äussersten Rindenschichten zu ermöglichen und zu befördern, bedarf keiner Erörterung mehr; übrigens ist der Nachweis dafür im Folgenden wiederholt enthalten. Einer Prüfung müssen jedoch unterzogen werden:

1. Stahl's ¹⁾ Annahme eines winterlichen Verschlusses, da wir das Vorhandensein einer Verschlusschicht in Abrede stellen.
2. Haberlandt's ²⁾ Ansicht, dass die Lenticellen anfangs zum Zweck der Verminderung des Gasverkehrs angelegt würden und hernach erst denselben wieder befördern.

1. Findet ein winterlicher Verschluss statt?

Ehe wir an die Darstellung der zur Entscheidung dieser Frage ausgeführten Experimente gehen, wollen wir auf Grund der vorliegenden anatomischen Thatsachen einige Ueberlegungen anstellen. Zunächst leuchtet ein, dass um so leichter Luft durch eine Lenticelle gehen wird, je weiter die Intercellularräume derselben sind; mit der Länge des Intercellularkanals, also mit der Dicke der zu durchströmenden Schicht, nimmt dagegen die Durchlässigkeit ab. Die Dimensionen der Intercellularcanäle sind nun in der That nach der Pflanzenart sehr verschieden, und man würde aus ihnen einen ungefähren Schluss auf die relative Durchlässigkeit ziehen können, wenn man sie nur genügend genau messen könnte. Das ist aber in Betreff der Weite der Kanäle, auf die es hauptsächlich ankommt, nicht möglich.

Einige andere Schlüsse aber möchten doch gerechtfertigt sein. Eine Lenticelle, wie die von *Myrica*, bei welcher das Aussehen Winter und Sommer das gleiche ist, indem aussen immer ungefähr gerade so viel Zellen abgestossen werden, als innen neu hinzukommen, kann in ihrer Durchlässigkeit kaum sehr differiren. —

¹⁾ l. c. p. 31—32.

²⁾ l. c. p. 15.

Das Choriphelloid ist selbstverständlich ein äusserst durchlässiges Gewebe. Wo also, wie bei *Salix* und *Aesculus*, im Frühjahr solches gebildet, und dann die Korkschichten gesprengt oder wenigstens gelockert werden, da muss eine grössere Durchlässigkeit eintreten, zumal wenn, wie bei *Aesculus*, längere Zeit vergeht, bis unter dem Choriphelloid wieder Porenkork entsteht. Tritt jedoch nach der Phelloidbildung sofort wieder Porenkork auf, und werden überhaupt die Porenkorkschichten nicht sogleich, sondern erst nach geraumer Zeit gesprengt, wie bei *Prunus Padus* und anderen, oder wenn sie jahrelang persistiren, wie am Birkenstamm, so kann die Durchlässigkeit der Lenticelle nur geringen Schwankungen unterworfen sein. Wir können also in der angeregten Frage schon a priori Folgendes urtheilen:

1. *Ein absoluter Verschluss kann der stets vorhandenen Inter-cellularräume wegen überhaupt nicht vorhanden sein.*
2. *Relativ wird die Durchlässigkeit je nach der Pflanzenart variiren.*
3. *Bei einer und derselben Pflanze wird die relative Durchlässigkeit entweder ziemlich constant sein, oder sie wird im Frühjahr etwas grösser sein, je nachdem dies der Bau der Lenticelle bedingt.*

Hiermit stimmen nun in der That die Versuchsergebnisse überein. Die Experimente selbst sind dreierlei Art:

Druckversuche.

Durch die Lenticellen eines am kurzen Schenkel eines U-förmig gebogenen Glasrohres befestigten, an der oberen Schnittfläche verkitteten Zweiges wurde unter Quecksilberdruck Luft ausgepresst und der Erfolg unter Wasser beobachtet¹⁾. Diese Methode leidet an verschiedenen Uebelständen (1. Herstellung eines genügenden Verschlusses an der Befestigungsstelle ohne zu starken Druck. 2. Einfluss des Wassers auf das Austreten der Blasen. 3. Besonders die Subjectivität der Beobachtung). Ich theile daher nur einen kleinen Auszug der Versuche mit.

¹⁾ Stahl, l. c. p. 30.

Ogleich die Unzulänglichkeit der Methode aus obiger Zusammenstellung deutlich hervorgeht, so lassen sich doch wohl folgende Schlüsse daraus ableiten:

1. Die Lenticellen sind auch im Winter für Luft unschwer durchlässig.
2. Nur ein Theil der Lenticellen ist im Sommer leichter durchlässig als im Winter (erste Hälfte).
3. Die Durchlässigkeit schwankt innerhalb gewisser Grenzen nach Alter und Individualität des Versuchszweiges.

Diffusionsversuche.

Man könnte gegen obige Versuche einwenden: wir wissen nicht, ob Druckkräfte, wie die angewandten, in den Intercellularen wirksam sind. Da es mir für das Folgende namentlich darauf ankam, nachzuweisen, dass die Porenkorkschichten, so dicht sie scheinbar auch sind, dennoch einen Gasverkehr leicht vermitteln, so habe ich im Winter, wo sie überall die Lenticelle abschliessen, noch folgende Versuche angestellt: Ein an einem Ende sorgfältig verkitteter Zweig wurde mit dem andern Ende luftdicht in einem Glasrohr, das durch den Stöpsel einer mit Kohlensäure gefüllten Flasche geführt war, befestigt, so, dass sich der Zweig in der Kohlensäure befand. Das andere Ende des Rohrs mündete ebenfalls luftdicht durch den Stöpsel einer zweiten mit Luft gefüllten Flasche, in die ein wenig Kalilösung geschüttet war. Eine Diffusion der Luft und der Kohlensäure in den beiden Gefässen konnte also nicht anders als durch den Zweig und zwar durch die Lenticellen hindurch stattfinden. Druckdifferenzen kommen kaum in Betracht; bei einigen Versuchen wurden Vorkehrungen getroffen, um auch diese auszuschliessen. An der Gewichtszunahme der Flasche mit der Kalilösung konnte die Menge der diffundirten Kohlensäure bestimmt werden. Es wurden nun jedesmal gleichzeitig zwei solcher Apparate mit möglichst gleichen Zweigen zusammengesetzt und an dem einen Zweig die Lenticellen mit geschmolzenem Wachs verkittet, an dem andern entsprechend grosse Peridermpartien. Folgendes sind die Ergebnisse:

Versuche im Januar und Februar.

Name	Versuchsdauer in Stunden	Grammgewicht der diffundirten Kohlensäure		
		verklebt	offen	
<i>Sambucus nigra</i>	24	0,0150	0,0188	
<i>Prunus Cerasus</i>	24	0,0123	0,0321	
<i>Populus nigra</i>	20	0,0100	0,0137	
<i>Morus alba</i>	20	0,0093	0,0117	
<i>Cornus sp. (alba?)</i>	17	0,0100	0,0321	
<i>Betula papyracea</i>	18	0,0060	0,0260	
<i>Ampelopsis quinquefolia</i> {	A	18	0,0045	0,0141
	B	24	0,0096	0,0174
	C	24	0,0060	0,0170

Man sieht, dass ein bedeutender Theil der diffundirten Kohlensäure auf Rechnung der Lenticellen zu setzen ist, also die Porenkorkschichten, d. h. auch die sog. „Verschlusschicht“ passirt hat. Ob die übrige Kohlensäure durch das Periderm diffundirt ist, oder ob der nicht vollkommen luftdicht gelungene Verschluss eine Rolle gespielt hat, bleibe dahingestellt ¹⁾.

Transpirationsversuche.

Dass die Lenticellen die Transpiration befördern, hat Haberlandt in folgender Weise nachgewiesen ²⁾: Zwei möglichst gleiche an den Schnittflächen verkittete Zweige wurden gewogen und nach 24 Stunden der Gewichtsverlust durch Verdunstung bestimmt. Dann wurden an einem die Lenticellen, an dem andern entsprechend viel Periderm mit Lack ³⁾ verklebt, die Zweige wieder gewogen und nach 24 Stunden abermals der Gewichtsverlust festgestellt. Ich habe diese Versuche wiederholt und in meiner vorläufigen Mittheilung ⁴⁾ bereits das Verhältniss der von mir im Winter angestellten zu Haberlandts Sommersversuchen darge-

¹⁾ Vergleicht man das Verhältniss der bei verklebten und offenen Lenticellen gefundenen Zahlen mit den unten für die Transpirationsversuche angegebenen Procentzahlen, so ergeben sich wenigstens für einige Fälle annähernd richtige Proportionen, z. B. *Prunus Cerasus* 0,0123 : 0,0321 wie 31 : 98 und *Ampelopsis quinquefolia* 0,0096 : 0,0174 wie 47 : 88.

²⁾ l. c. p. 17 seq.

³⁾ Ich benutzte geschmolzenes Wachs.

⁴⁾ l. c. p. 118.

legt. Beifolgende Tabellen enthalten die Zusammenstellung der Ergebnisse meiner Sommer- und Winterversuche. Es bedeutet

G das Gewicht des Zweiges in Grammen.

T₀ die Transpiration am 1. Tag (ohne Verklebung) in ‰ von G.

T₁ die Transpiration am 2. Tag (nach Vornahme der besprochenen Verklebung) in ‰ von T₀.

A den Zweig, dessen Lenticellen verklebt,

B den Zweig, dessen Lenticellen offen waren.

Name	Beginn des Versuchs	A			B		
		G	T ₀	T ₁	G	T ₀	T ₁
Alnus glutinosa	10. Jan.	5,5	1,1	64	6,3	0,95	74
	13. Juni	1,6	0,94	53	2,0	1,0	80
Betula papyracea	8. Febr.	2,7	0,63	43	2,6	0,55	78
	3. Juli	2,0	1,2	60	1,7	1,3	82
Ampelopsis quinquefolia	5. Febr.	2,8	0,71	47	2,8	0,76	88
	3. Juli	1,7	1,4	54	0,94	1,5	80
Aesculus ¹⁾ Hippocastanum rubicunda	10. Jan.	2,4	0,75	68	3,2	0,71	111
	19. Mai	3,2	1,6	29	3,0	0,98	113
Cornus sp. — alba — stolonifera	5. Febr.	3,0	1,5	55	3,3	1,5	88
	30. Mai	1,18	3	33	1,12	2,5	89
	13. Juni	2,8	2,9	53	2,7	4,6	71
Prunus Cerasus	16. Jan.	9,7	1,9	31	8,5	1,6	98
	13. Juni	5,4	0,88	54	5,6	0,49	88

Der Einfluss der Lenticellen auf die Transpiration überhaupt ist hier ausgedrückt in dem Verhältniss der Zahlen der Rubrik T₁ unter A zu denen unter B; es verdunstete z. B. der Zweig von Prunus Cerasus am 16. Januar bei verklebten Lenticellen 31 ‰, bei offenen Lenticellen, aber theilweise verklebtem Periderm 98 ‰ von der Gesamtverdunstung des betreffenden Zweiges, d. h. der ohne die vorgenommene Verklebung, am ersten Tage. Zur Beurtheilung des Verhältnisses zwischen Winter und Sommer kommen wesentlich nur die Zahlen T₁ unter A in Betracht; dieselben geben an, wieviel Gewichtstheile Wasser nach der Verklebung der Lenticellen am zweiten Tage noch verdunsteten, bezogen auf

¹⁾ Hier ist zufällig durch irgend welche Umstände in beiden Fällen die Transpiration am 2. Tage grösser als am ersten.

100 Theile am ersten Tage verdunstetes. Wo diese Zahlen im Sommer kleiner sind, ist der Antheil der Lenticellen an der Gesamtverdunstung T_0 grösser, mithin die Lenticelle durchlässiger. Hiernach ergibt sich also, dass die Lenticellen von *Aesculus* und *Cornus alba* im Sommer viel, die von *Alnus* nur wenig, die von *Betula*, *Ampelopsis*, *Cornus stolonifera* und *Prunus* gar nicht durchlässiger waren als im Winter. Wenn letztere sogar im Winter durchlässiger erscheinen, so ist auf die individuelle Verschiedenheit der Versuchszweige hinzuweisen, die allerdings dann auch bei *Aesculus* und *Cornus alba* nicht ausgeschlossen wäre.

Die angeführten Experimente können aus naheliegenden Gründen auf physikalische Exactheit überhaupt keinen Anspruch machen, und man mag von ihnen halten, was man will. Das eine geht aber wohl zur Genüge aus ihnen hervor, dass die oben aus den anatomischen Verhältnissen gezogenen Schlüsse richtig sind ¹⁾.

2. Die Haberlandt'sche Ansicht.

In der mehrfach citirten Arbeit Haberlandts heisst es:

p. 15. „An grünen peridermlosen Organen entstehen die „Lenticellen zum Schutze des darunter liegenden Grundgewebes. „Sie verringern die Transpiration und heben überhaupt jede „directe Berührung des Grundgewebes mit der atmosphärischen „Luft vollständig auf.“

p. 23. „Dieselben sind demnach Regulatoren der Transpiration, welche an grünen peridermlosen Zweigen die Wasserverdunstung local vermindern, an peridermbesitzenden dieselbe local erhöhen.“

Haberlandt führt zahlreiche Gründe zur Stütze dieser Ansicht an.

1. Das Auftreten der Lenticellen vor der Bildung des Periderms (p. 13).

2. Das Vorkommen von Lenticellen an den stets peridermlosen Blattstielen (p. 14).

3. Die Vermehrung des Widerstands für die durchströmende Luft bei der Entstehung einer Lenticelle (p. 14).

¹⁾ Auf die Bedeutung, die das Nichtverschlossenwerden der Lenticellen für die Pflanze hat, kommen wir unten zurück (cfr. Phaenologisches).

4. „durch die Lenticellen ganz junger Zweige lässt sich niemals Luft pressen“ (p. 14).

5. Bei Vorhandensein eines Haarkleids „scheint“ die Lenticellenbildung zu unterbleiben: *Cytisus Laburnum*, *Nerium Oleander* (p. 14).

6. Erzeugt man durch einen Nadelstich eine „künstliche“ Athemböhle, so erfolgt Bildung eines Phellogens. Wenn dasselbe daneben unter einer Spaltöffnung vor sich geht, „darf man wohl zuversichtlich auf eine Gleichheit der beiderseitigen Ursachen schliessen“ (p. 15).

Keiner dieser Gründe ist stichhaltig.

ad 3. Von einem Organ, das noch in Bildung begriffen ist, kann man nicht erwarten, dass es seine Function schon vollständig ausübt; jedenfalls wird es aber ebensowenig im gegentheiligen Sinne fungiren. Durch die Zellvermehrung in der Athemböhle wird zwar für durchströmende Gase ein Widerstand geschaffen, dieser ist jedoch der zahlreichen Kanäle wegen gering gegen den des einen engen Spalts der Spaltöffnung. Für die Verdunstung wird, so lange die Lenticelle auf dem Phelloidstadium stehen bleibt, durchaus keine Schranke gesetzt, und wenn es zur Bildung von Porenkork kommt, was in der Regel erst nach einiger Zeit geschieht, so ist meist die Epidermis schon zerrissen oder gelockert und die junge Lenticelle damit nicht übler daran als die alten.

ad 1. Bilden etwa *Cornus alba* und *Sophora japonica*, die doch jahrelang ihre Epidermis bewahren, Lenticellen zur Verminderung der Durchlüftung? Die junge Lenticelle mit allen ihren „Widerständen“ ist immer noch durchlässiger als die Epidermis.

ad 5. Bei einigem Suchen würde man leicht zahlreiche Pflanzen finden, die trotz des dichten Haarkleids der Epidermis Lenticellen bilden, ich erwähne nur: *Paulownia imperialis*, *Pyrus intermedia*, *Sorbus aucuparia*, *Populus alba*, *Salix Caprea*, *Rhus typhina* und verwandte *Rhus*-Arten etc.

ad 6. Diese Behauptungen bedürfen wohl keiner Widerlegung.

ad 2 und 4. Von einer gewissen Altersstufe an, die dem Auftreten des Periderms lange vorhergeht, sind die Lenticellen nicht nur für Luft durchlässig, sondern befördern auch die Transpiration, wie folgende Versuche beweisen:

A. Durchlässigkeit für Luft.

1. Junge peridermlose Zweige.

a. Druckversuche.

Name	Datum	Quecksilberdruck in cm.	Ausströmen	Internodium	Länge desselben (cm.)
<i>Aesculus rubicunda</i>	19. Mai	10			
<i>Sambucus nigra</i>	30. Mai	—	kein Austreten von Blasen	jüngstes	0,7
	„ „	50	vereinzelt und plötzlich grosse Blasen	2.	2,5
	„ „	13—6	grosse Blasen	3.	9
	„ „	6	„ „	4.	17
	„ „	4	„ „	5. (ältestes)	15
<i>Sambucus nigra</i>	2. Juni	—	nichts	1.	
		20—9	} reichlich	2.	
		10—6		3.	
<i>Acer Pseudoplatanus</i>	2. Juni	16—12	Alle Internodien ziemlich gleich durchlässig	1.—3.	
	„ „	8		4.	
<i>Fraxinus excelsior</i>	5. Juni	6—8			
<i>Forsythia viridissima</i>	5. Juni	6—8	Etwas höherer Druck bei den jüngeren Internodien nötig		

b. Eintauchen der an beiden Enden verkitteten Zweige
in warmes Wasser¹⁾.

So traten Luftblasen aus bei *Viburnum Opulus*, *Fraxinus excelsior*, an allen etwas gebräunten Lenticellen bei *Ampelopsis quinquefolia*, *Idesia polycarpa* und *Catalpa Bungei*, aus noch weissen bei *Acer Pseudoplatanus*.

2. Blattstiele.

Unter Druck trat Luft aus durch die Blattstiellicellen von *Aesculus Hippocastanum* (5 cm.; 13. Juni) und *Pavia rubra* (18. Juli); beim Eintauchen in warmes Wasser aus denen von *Paulownia imperialis*, *Catalpa Bungei*, *Cedrela chinensis*, *Acer Pseudoplatanus*.

1) Eine für viele Zwecke empfehlenswerthe Methode.

B. Transpiration.

Die Methode der Versuchsanstellung war dieselbe wie oben bei den Versuchen mit alten Zweigen. Die folgenden Zusammenstellungen bedürfen daher wohl keiner Erläuterung.

Name	Beginn des Versuchs	A			B		
		G	T ₀	T ₁	G	T ₀	T ₁
<i>Pavia rubra</i>	19. Mai	3,4	3,3	82	3,4	4,5	91
<i>Sambucus nigra</i> ganz jung	19. Mai	6,3	4,7	94	5,3	5,1	96
älter		6,7	6,2	78	7,4	5,5	90
noch älter		2,9	6,2	76	2,9	7,0	88
<i>Sambucus nigra</i> Erstes Paar	30. Mai	5,3	5,7	81	5,4	5,0	86
Zweites Paar		4,0	7,9	72	4,0	6,1	81
<i>Viburnum Opulus</i>	3. Juli	1,2	8,9	21	1,2	7,7	72

Sämmtliche Zweige noch ohne Periderm!

Ich muss nach dem Voraufgehenden die Haberlandt'sche Ansicht als unrichtig verwerfen und sie durch folgende ersetzen:

Die ganz junge Epidermis lässt noch so leicht Gase und Wasserdampf durch, dass sie einer besonderen Unterstützung in dieser Function nicht bedarf. Während sie sich noch in diesem Zustande befindet, durchlaufen die Lenticellen ihre ersten schwerer durchlässigen Stadien. Mit zunehmendem Alter wird die Epidermis weniger durchlässig, die Lenticellen aber immer mehr, bis sie endlich, *schon bei noch erhaltener Epidermis*, jedenfalls aber, wenn Periderm gebildet wird, ihre volle Function übernommen haben.

3. Sind die Lenticellen capillar verstopfbar?

Da einige Forscher eine capillare Verstopfbarkeit der Lenticellen durch Wasser anzunehmen scheinen ¹⁾, da ausserdem die Lenticellen oft genug mit liquidem Wasser in Berührung kommen, so schien es mir zweckmässig, über ihr Verhalten zum Wasser einige Versuche anzustellen.

¹⁾ cfr. z. B. v. Höhnelt, Pringsh. Jahrb. Bd. 12. 1879 p. 67, 69 und Fig. 5.

Zweigstücken von *Aesculus Hippocastanum*, *Betula alba*, *Gleditschia triacanthos*, *Robinia Pseudacacia* und *Salix amygdalina* waren an den Enden verkittet worden. Ein Theil derselben wurde in eine wässerige Lösung von Methylgrün gelegt und 2—3 Tage darin gelassen. Andere wurden in einem Reagircylinder in heisses Wasser getaucht und dadurch ohne Benetzung erhitzt, so dass ein Theil der ausgedehnten Luft der Interzellularräume durch die Lenticellen entweichen konnte, dann mit warmer wässriger Methylgrünlösung übergossen, einige Zeit unter die Luftpumpe gebracht, endlich in der Lösung an der Luft abgekühlt. Nach Beendigung der Versuche wurden die äusserlich abgewaschenen Zweige makroskopisch und mikroskopisch untersucht. Falls überhaupt Wasser die Lenticellen passiren kann, war anzunehmen, dass wenigstens bei der letzteren Versuchsanstellung die gefärbte Flüssigkeit eingesogen worden sein und die Membranen gefärbt haben würde. Folgendes war das Ergebniss:

1. Durch das Periderm war, wie zu erwarten stand, keine Spur des gefärbten Wassers in das Innere gedrungen.

2. An den Lenticellen hatten sich nur die äussersten, verwitterten, mit der Flüssigkeit unmittelbar in Berührung gekommenen Theile gefärbt. Nur bei *Aesculus* und *Gleditschia*, wo drei Porenkorkschichten über einander lagen, von denen die äusserste jedenfalls bereits sehr gelockert oder gar gerissen war, war durch diese letztere die gefärbte Lösung eingedrungen und hatte die zunächst darunter liegenden Choripheloidzellen grün gefärbt; trotzdem war in den Interzellularen zwischen denselben noch Luft. Durch die nächste Porenkorkschicht (die zweite über der Verjüngungsschicht) und überhaupt tiefer in das Innere war keine Spur eingedrungen, an keiner einzigen Lenticelle. Bei *Betula* war in der äussersten Korkschicht (der letzten vom vorigen Jahr, Versuch im Juli), die unmittelbar mit der grünen Lösung in Berührung stand, noch Luft in allen Interzellularen, und weder eine Färbung an ihr eingetreten, noch überhaupt eine Spur durch sie eingedrungen.

Es ergibt sich hieraus, dass die Porenkorkschichten für Wasser undurchlässig sind und dies auch bleiben, selbst wenn sie durch das nachrückende Gewebe nach aussen geschoben werden. (Werden sie zuletzt zu sehr gedehnt, so hört selbstverständlich diese Eigenschaft auf). Dass diese Unverstopfbarkeit bei Regenwetter von grosser Bedeutung ist, leuchtet ein; sie wird selbst

bei lange andauerndem Regen die Lenticelle functionsfähig erhalten und ein Eindringen von Wasser in die Rinde verhüten.

Ich kann ferner nach diesen Versuchsergebnissen nicht glauben, dass die Choriphelloidzellen noch nachträglich Wasser von aussen aufnehmen, und dass dabei etwa die Stärke als Erzeugerin osmotisch wirksamer Stoffe eine Rolle spiele; ob sie aus feuchter Luft Wasserdampf zu condensiren vermögen, ist allerdings eine andere Frage. Wenn de Bary¹⁾ von Hygroskopicität der Füllzellen spricht, und von starkem Aufquellen der Lenticellen bei Feuchtigkeit, so möchte dabei wohl zunächst an ein Quellen der alten, abgestorbenen Schichten zu denken sein. Bei längerem und andauerndem Aufenthalt eines Zweiges in absolut feuchter Atmosphäre oder in Wasser macht sich allerdings oft ein starkes Aufquellen der Lenticellen bemerklich, das aber auf ganz abnormen Wucherungen entweder der Füllzellen (Wurzel von *Populus alba*) oder des unter der Lenticelle befindlichen Parenchyms (*Ampelopsis* im Winterzustand, Luftwurzel von *Philodendron*) beruht²⁾.

Histophysiologisches.

Welches ist die Bedeutung der einzelnen Schichten der Lenticelle und welches die des Schichtenwechsels?

So lange man das regelmässige Auftreten und stete Vorhandensein der Korkschichten der Lenticelle nicht kannte, und so lange man die in ihnen vorhandenen Intercellularen nicht gefunden hatte, war es natürlich, dass man die lockeren Zellen, das Choriphelloid, als das wesentliche Gewebe der Lenticelle ansah, und den Porenkorkschichten nur eine nebensächliche Bedeutung zuschrieb, sie für „Verschlusschichten“, oder für die lockeren Zellen zusammenhaltende „Zwischenstreifen“ hielt. Dass sie ersteres nicht sind, haben wir bereits nachgewiesen; dass sie auch letzteres nicht

¹⁾ Vergl. *Anatomic* p. 577.

²⁾ Die jüngst von R. Hartig (cfr. *Bot. Centralblatt* Bd. XV No. 3 Nr. 29. 1883) nach einer Reihe von Versuchen ausgesprochene Behauptung, „die Zweige vermöchten durch die Rinde Wasser aufzunehmen“, dürfte nach obigen Versuchen nur mit Vorsicht zu acceptiren sein. Ich möchte nur darauf noch hinweisen, wie schwierig ein vollkommen dichter Verschluss an den Zweigenden, zumal mit Siegelack, herzustellen ist. Bei meinen in heisses, geschmolzenes Wachs eingetauchten Zweigen war doch zwischen Rinde und Wachs hindurch capillar die grüne Flüssigkeit eingedrungen.

sind, ist ebenfalls leicht einzusehen. Dagegen spricht: erstens, ihre vollständige Homologie mit dem Porenkork der nur aus Kork bestehenden Lenticellen; zweitens, die Thatsache, dass an manchen Lenticellen die lockeren Zellen rasch vergehen, die Korkschichten aber lange erhalten bleiben, letztere also nicht der ersteren wegen da sind; drittens, der Umstand, dass die lockeren Zellen durchaus nicht so lose sind, dass sie auseinander fallen könnten.

Die Porenkorkschichten müssen vielmehr eine weit wichtigere Aufgabe haben; nach unserer Meinung sind sie das eigentlich Wesentliche der Lenticelle und die losen Zellen haben nur Nebenfunctionen. Wir wollen im Folgenden die Richtigkeit dieser Ansicht zu beweisen versuchen.

Die Lenticelle ist eine Lücke im Periderm, durch die hindurch der Gaswechsel stattfindet. Soll diese Lücke für das unterliegende Gewebe nicht schädlich werden, so muss sie durch Zellen ausgefüllt sein, welche die Einflüsse äusserer Agentien abhalten, daneben aber auch Gasen den genügenden Durchtritt gestatten. Diesen Aufgaben genügt nun der Porenkork in vorzüglicher Weise, denn er vereinigt in sich Durchlässigkeit mit allen schützenden Eigenschaften des echten Korks. Wasser vermag nicht durch ihn hindurch zu dringen; Sporen, Pilzfäden, Staub und andere Dinge sind zu gross, um in die engen Kanälchen hineingelangen zu können; gegen zu starke Verdunstung gewährt er genügenden Schutz; an Elasticität steht er dem Kork nicht nach; was ihm an Festigkeit abgeht, wird durch reichlichere Bildung ersetzt etc.; dabei ist er für Gase der grossen Zahl der zwar engen Kanälchen wegen, wie wir experimentell gezeigt haben, genügend durchlässig. Der Porenkork ist daher das geeignetste Material, um die Lücke im Periderm auszufüllen, und so sehen wir denn auch ganze Lenticellen nur aus ihm bestehen. Das Choriphelloid ist zwar bei weitem durchlässiger; es besitzt aber keine der genannten übrigen nothwendigen Eigenschaften der Füllsubstanz für die Peridermlücke; es tritt daher immer nur neben Porenkork auf, diesen in seiner Function unterstützend.

Eine einfache Schicht Porenkork wäre noch nicht die vollkommenste Einrichtung; sie würde nicht resistent genug sein, um lange auszudauern. Eine reichlichere Wucherung desselben jedoch bringt schon so viele Vortheile mit sich, dass daraus ganz allein eine Lenticelle bestehen kann; sie bewirkt einen raschen Ersatz, wenn einmal eine Beschädigung eingetreten sein sollte; sie sorgt dafür, dass stets offene, freie Communication für die Gase vor-

handen ist; sie bietet, wie bereits erwähnt, ein Aequivalent für die geringere Festigkeit der einzelnen Schicht; sie bewirkt endlich durch die Anhäufung der abgestorbenen Reste zu beiden Seiten der Lenticelle die Entstehung zweier das Innere schützender Wülste. Damit die Durchlässigkeit durch die Dicke der Schicht nicht zu sehr herabgesetzt wird, können nun auch die Intercellularen grösser sein, ohne dass ein Nachtheil daraus erwächst; es kann sogar die Verkorkung eine geringere werden, wenn nur die Festigkeit und Dicke der Schicht eine genügende ist. Im letzteren Falle wird dann jedoch am Ende der Vegetationsperiode eine dickwandigere, resistenterere und oft dichtere Schicht gebildet, die für die Dauer des Winters aushalten und das Periderm ersetzen muss (*Gingko*, *Quercus*).

In den meisten Fällen jedoch sind gewisse Schichten ganz unverkorkt, und diese Einrichtung müssen wir, zumal da sie der häufigste Fall ist, für die vollkommenste halten. Wenn die unverkorkten Schichten keinen Nachtheil bringen sollen, so müssen stets verkorkte gleichzeitig neben ihnen vorkommen und vollständig erhalten sein. Das kann auf zweierlei Weise erreicht werden: *Erstens*, wenn nur einmal im Jahr der Wechsel von Phelloid und Kork auftritt, so bleibt in der Regel die vorjährige Korkschicht im Sommer so lange erhalten, bis eine neue gebildet ist, sehr häufig noch länger (*Coniferen*, Stammlenticellen von *Betula*), oder wenn sie ausnahmsweise früher aufreißt, vergeht nur kurze Zeit, bis eine neue vorhanden ist (*Salix*). *Zweitens*, wenn der Wechsel von Phelloid und Kork mehrere Male im Jahr vor sich geht, so wird obiger Zweck in viel vollkommenerer Weise erreicht; es sind dann stets eine oder zwei vollständig erhaltene Porenkorkschichten vorhanden, oft auch noch mehr, und es ist auf diese Weise das Verhalten der Lenticelle ein weitaus gleichmässigeres.

Wir haben bislang immer angenommen, dass die äussersten Schichten allmählig abgeworfen werden, ohne nach den Ursachen dieser Erscheinung zu forschen. Der Grund dafür liegt in unserem Falle sehr klar zu Tage, es sind die unverkorkten Zellen. Ihnen fällt wesentlich die Aufgabe zu, die Porenkorkschichten von einander und von der Lenticelle zu trennen; es kommt ihnen daher mit vollem Rechte auch physiologisch der Name Phelloid zu, wie sich sogleich des Näheren zeigen wird.

In einigen Fällen gehen die lockeren Zellen, nachdem unter ihnen eine neue Porenkorkschicht gebildet ist, rasch zu Grunde; wir sehen hernach die zwei Korkschichten getrennt nahe über

einander liegen, nur Reste der losen Zellen dazwischen (*Betula*, *Lonicera tatarica* etc., *Salix amygdalina* (Fig. 1, 2) z. Theil). Offenbar ist hier die Function derselben nur die gewesen, die Porenkorkschichten von einander zu trennen; sie bilden ein „*passives Trennungspelloid*“¹⁾.

Oder aber die unverkorkten Zellen sind sehr derbwandig und fest unter einander verbunden, die Korkschichten sind dünnwandig, leicht zerreisslich; fast jeder Schnitt macht es uns deutlich, dass durch auf die unverkorkten Zellen wirkende Agentien die Korkschichten zerrissen werden können (*Picea excelsa* (Fig. 17)). Hier sind die unverkorkten Schichten ein „*actives Trennungspelloid*“¹⁾.

v. Höhnel¹⁾ redet auch von „*Massen- oder Ersatzpelloid*“. Als solches können wir die unverkorkten Schichten derjenigen Lenticellen deuten, in denen die Porenkorkschichten sehr zurücktreten (*Abies pectinata*). Es liegt aber kein zwingender Grund dazu vor, und die Deutung als Trennungspelloid ist ebenso zulässig. Ersatzpelloide im wahrsten Sinne des Worts, ich meine solche, in denen gar kein Kork vorkommt, habe ich bei den Lenticellen ebensowenig gefunden, wie v. Höhnel im Periderm.

In zahlreichen Fällen, zumal denen, wo wir es mit verholzten dünnwandigen, oder überhaupt mit radial langgestreckten Chorphelloidzellen zu thun haben, kommt noch eine wichtige Eigenschaft derselben in Betracht, kraft deren sie zu einem *noch viel activeren Trennungspelloid* werden; denn das active Pelloid v. Höhnels wirkt doch immer nur passiv unter dem Einfluss äusserer Agentien, der Feuchtigkeit und Trockenheit; in unserem Falle aber kommt eine den Zellen inne wohnende Kraft, eine Wirkung ihres Lebens in Betracht (*Prunus Cerasus*, *Robinia*, *Sophora*, *Aesculus* etc. (Fig. 4, 15, 16)). Die Pelloidzellen dieser Lenticellen behalten nämlich lange einen contractilen Protoplasmaschlauch. Setzt man Zuckerlösung einem Präparat hinzu, so bemerkt man nicht nur, dass dieser sich zusammenzieht, sondern die ganze Zelle verringert ihre Dimensionen, merklich aber nur in ihrer Längsrichtung. Ich habe an den lockeren Füllzellen von *Prunus Cerasus* Versuche angestellt und die Contraction durch Projection mit der Camera lucida bestimmt; dieselbe beträgt in radialer Richtung etwa 10 % (Mittel aus 10 Messungen), während in tangentialer überhaupt keine Contraction erkennbar

¹⁾ v. Höhnel, über Kork etc. l. c. p. 601.

war. Es folgt daraus, dass diese Zellen, so lange sie turgesciren, fast nur in radialer Richtung sich ausdehnen und wachsen werden, und dass nach dieser Richtung hin bedeutende Druckkräfte von ihnen ausgeübt werden können. Sie wölben daher die über ihnen liegenden Porenkorkschichten kräftig in die Höhe, sie halten später, wenn eine neue Korkschicht ihnen folgt, diese und die vorhergehende weit auseinander, so dass sie einen linsenförmigen Raum einschliessen. Das dauert dann auch fort, wenn sie hierauf ihren Inhalt verlieren, weil inzwischen ihre Form durch Wachstum (Verholzung!) fixirt ist. Ein directes Sprengen der unmittelbar über ihnen liegenden Porenkorkschicht bewirken sie in der Regel nicht (wohl nur ausnahmsweise einmal bei der Bildung des ersten Phelloids im Frühjahr; diese Fälle sind wohl nicht normal, denn es pflegt dann das den Atmosphärien preisgegebene Phelloid rasch zu Grunde zu gehen); vielmehr scheint es Norm zu sein, wie bereits oben erwähnt, dass stets mindestens eine wohl erhaltene Porenkorkschicht über dem zuletzt gebildeten Choriphelloid liegt. Eine solche Porenkorkschicht braucht gar nicht sehr gedehnt zu sein, weil sie bei ihrer Entstehung etwa ebenso tief eingesenkt war, als sie hernach hervorgewölbt ist; auch spricht das negative Resultat meiner oben erwähnten Injectionsversuche mit Methylgrünlösung gegen eine wesentliche Veränderung ihrer Eigenschaften. Mittelbar aber bewirkt das Choriphelloid doch die Sprengung der Porenkorkplatten; indem der jetzt vorhandene biconvex-linsenförmige Raum zwischen zwei Porenkorkschichten (cfr. Fig. 4) durch das Nachwachsen einer neuen ebenso geformten Choriphelloidgruppe eine concav-convexe Form annehmen muss, wird offenbar die äussere Grenzkorkschicht so sehr gedehnt, dass ihr Zerreißen entweder sofort eintritt, oder doch durch den geringsten Anstoss herbeigeführt werden kann; wahrscheinlich spielt dabei dann auch die Rindenspannung eine Rolle.

Der öftere Wechsel von Phelloid mit Kork bringt eine Anzahl von Vortheilen mit sich. Er ermöglicht, dass der Porenkork auf niedrige Schichten reducirt wird und daher, ohne an Durchlässigkeit einzubüssen, engere Intercellularen erhalten kann; dadurch wird nicht nur die Festigkeit desselben, sondern auch seine schützende Eigenschaft erhöht. Es ist ferner dadurch in bester Weise für das Abwerfen der alten unbrauchbaren Schichten, gewissermassen für ein in Stand halten der Lenticelle gesorgt, wie soeben gezeigt wurde. Endlich wird, zumal in dem zuletzt besprochenen Falle, eine Luftkammer gebildet, die vielleicht schon als solche

eine Bedeutung hat, jedenfalls aber auch gegen einen directen Einfluss äusserer Verhältnisse einen wirksamen Schutz bietet. Bei Regen wird sich z. B. diese Kammer niemals mit Wasser füllen; sowie nach dem Regen die äussersten Schichten nur ein wenig abgetrocknet sind, ist die Lenticelle wieder functionsfähig.

Dass die letzten Zellenlagen des Porenkorks bei *Gingko* und *Quercus* resistenter ausfallen, wurde bereits besprochen. Eine ganz analoge Erscheinung ist bei den zuletzt behandelten Lenticellen die, dass in manchen Fällen (die oben im anatom. Theil genannt sind) die letzte oder die letzten Porenkorkschichten dicker und derbwandiger werden, als die ersten. Die während des Sommers gebildeten werden rasch durch neue ersetzt und können daher zarter gebaut sein; die im Herbst gebildeten müssen für die Dauer des Winters aushalten und sind daher derber und fester. Dass dadurch in manchen Fällen die Durchlässigkeit herabgesetzt wird, schadet für den Winter nicht; dass aber wenigstens eine bedeutende Verminderung derselben für den Winter nicht beabsichtigt sein kann, geht aus einigen im nächsten Abschnitt zu besprechenden Erscheinungen hervor (siehe daselbst).

Somit hätten wir die beiden Bestandtheile der Lenticelle nach ihrer Function betrachtet und ihr Vorhandensein durch ihre Zweckmässigkeit zu erklären versucht. Dass wir damit die eigentlichen Grundursachen noch nicht kennen, ist uns wohl bewusst. Feuchtigkeit begünstigt zwar, wie es scheint, die Choriphelloidbildung; wollten wir aber daraus schliessen, dass abwechselnde Feuchtigkeit und Trockenheit die Bildung der beiderlei Schichten hervorriefen, so möchte das weit gefehlt sein. Nach längerer feuchter Witterung fand ich bald Porenkork-, bald Choriphelloidschichten an den Lenticellen gebildet. Ebenso wenig sind es Druckdifferenzen in der Rinde, wie *Costerus*¹⁾ meinte. Wir wollen die Entscheidung dieser Frage einem späteren, gereifteren Zustande unserer Wissenschaft überlassen.

Phänologisches.

Es bleibt uns noch übrig, eine Anzahl von Beobachtungen, die im Vorhergehenden nur nebenbei erwähnt werden konnten, hier zusammenzustellen. Sie beziehen sich auf das Auftreten der einzelnen Erscheinungen an der Lenticelle und deren Beziehungen zu Allgemeinerscheinungen an der Pflanze.

¹⁾ het wezen der lenticellen p. 52.

1. Der Wiederbeginn der Thätigkeit in der Lenticelle im Frühjahr fällt verhältnissmässig spät; manche Pflanzen haben schon geblüht, meist sind die Blätter schon entfaltet, stets aber ist an der Spitze der Zweige schon ein Langtrieb von ziemlicher Länge gebildet. Folgende Daten mögen das weiter veranschaulichen.

Neubildungen waren eingetreten ¹⁾:

30. April. *Salix amygdalina*, *S. fragilis*.

1—7. Mai. *Prunus Padus* (Blätter bereits entfaltet, ebenso die Trauben mit Blütenknospen), *Pavia rubra*, *Aesculus Hippocastanum* (Blätter sich ausbreitend, noch gefaltet, junger Trieb 10 cm. lang), *Ribes aureum*.

8—14. Mai. *Cornus stolonifera*, *Prunus Cerasus*, *Syringa vulgaris*, *Ulmus* sp.

15—21. Mai. *Gingko biloba*, *Acer Negundo*, *Sophora japonica* (Blätter noch ziemlich zurück), *Sambucus nigra*, *Rhus typhina*, *Corylus Avellana*.

22—31. Mai. *Sorbus aucuparia* (Die Blätter waren schon am 15. Mai entfaltet).

1—7. Juni. *Betula fruticosa*, *Fagus silvatica* (Am 21. Mai waren die Lenticellen noch in Ruhe, obgleich schon ein 24 cm. langer Trieb gebildet war), *Quercus pedunculata*.

20. Juni. *Populus Tremula*.

27. Juni. *Myrica Gale*.

Ende Juli. *Ampelopsis quinquefolia*.

Bei einigen Pflanzen tritt die Neubildung also auffallend spät ein.

Aehnliche Verschiedenheiten kommen vor bezüglich der Entstehung der ersten Porenkorkschicht. Dieselbe wird entweder sogleich nach der Ausbildung des Choriphelloids gebildet (*Prunus Padus*, *Sophora japonica* etc.), oder es vergeht längere Zeit (*Aesculus Hippocastanum* 13. Juni). In letzterem Falle kann dann, namentlich wenn zugleich die vorjährigen Korkschichten gesprengt sein sollten, auf einige Zeit ein sehr bemerkbares „Öffnen“ der Lenticelle eintreten.

¹⁾ Die Angaben beziehen sich auf die Spitze der vorjährigen Triebe. cfr. unter 3.

2. Zwischen der Anlage der neuen Lenticellen und den Neubildungen in den alten scheint keinerlei Beziehung zu existiren. Die neuen Lenticellen sind entweder eher vorhanden, als Neubildung in den alten auftritt (*Betula odorata* 19. Mai, *Ampelopsis quinquefolia* 12. Juni) oder sie erscheinen ziemlich gleichzeitig, oder auch später (*Prunus Padus* 19. Mai, *Aesculus Hippocastanum* 15. Mai). Auch an den neuen Lenticellen treten früher oder später, meist sehr bald, Porenkorschichten auf (bei *Corylus tubulosa*, *Betula fruticosa* bereits am 2—4. Juni, cfr. auch oben *Prunus Padus*).

3. Erwähnung verdient ferner die eigenthümliche Verknüpfung dieser Neubildungen mit der Thätigkeit des Cambiumringes. Die Beziehung ist eine zweifache:

a. Der Beginn der Füllzellbildung findet meist etwas nach den ersten Neubildungen im Cambium statt (*Sambucus*, *Aesculus*, *Corylus*, *Sorbus*, *Ulmus*, *Acer*, *Sophora*, *Rhus*, *Alnus*); in einigen Fällen allerdings sehr viel später (*Myrica*, *Ampelopsis*, *Fagus*). Nur in wenigen Fällen wurde ungefähre Gleichzeitigkeit (*Cornus stolonifera*) oder Praecedenz der Lenticellenthätigkeit beobachtet (*Ribes aureum*, *Gingko biloba*).

b. Die Neubildungen in den Lenticellen beginnen, wie die im Cambiumring, an der Spitze der vorjährigen Triebe und rücken von da allmählig nach abwärts. Die Erscheinung wurde an Zweigen von *Aesculus Hippocastanum*, *Aesc. rubicunda*, *Salix amygdalina*, *Ulmus* sp., *Corylus Avellana* aufgefunden und bei *Fagus silvatica* genauer verfolgt. Hier fand ich ¹⁾ folgenden Thatbestand: An der Spitze des vorjährigen Triebes (1882) war bereits Choriphelloid und Porenkork gebildet, und die Verjüngungsschicht darunter getheilt. Im 5. Internodium (1882), 6—9. Internodium (1881) und so fort bis zum 13. Internodium (Spitze des Triebes von 1879) beobachtete ich verschiedene Stadien der Choriphelloidbildung. Von da abwärts war die Verjüngungsschicht in Ruhe, das Cambium jedoch schon thätig; im 17. Internodium waren noch 3 Gefäße, im 26. J. 2, im 29. ein Gefäß gebildet. — Einzelne Ausnahmen von der Regel scheinen jedoch vorzukommen, wenn von einem kürzeren seitlichen Trieb aus die Entwicklung eher auf den Haupttrieb übergeht, als von der Spitze aus. Ob eine Abhängigkeit der Lenticellenthätigkeit von der Cam-

¹⁾ am 12. Juni 1883.

biumthätigkeit vorhanden ist, oder ob beide die Folgen einer gemeinsamen Ursache sind, vermag ich nicht zu entscheiden.

Mit der zuletzt besprochenen Thatsache könnte der Umstand in Zusammenhang stehen, dass, während an den jungen Lenticellen meist viele Porenkorkschichten im Jahre gebildet werden, an denen des Stammes oft nur eine entsteht. Denn da die schon oben nicht früh beginnende Neubildung allmählig abwärts schreitet, so finden vielleicht die Lenticellen am Stamm nicht Zeit mehr, um mehr als eine Schicht zu erzeugen (*Betula*, cfr. oben). Es ist dies jedoch nur eine Vermuthung, die zur Begründung erst weiterer Thatsachen bedarf.

Wir haben im Vorstehenden gesehen, dass wenn die Lenticellen ihre Thätigkeit beginnen und damit in einigen Fällen ein „*Oeffnen*“ eintritt, die Pflanze in ihrer Entwicklung schon ziemlich vorgeschritten ist, Blätter, Blüten, neue Triebe oft schon gebildet sind, der Cambiumring seine Thätigkeit begonnen hat. Wäre nun vorher der Zustand der Lenticellen ein „*geschlossener*“ gewesen, so müssten alle diese Vorgänge ohne Gaswechsel in den Zweigen vor sich gegangen sein, was doch nicht wohl anzunehmen ist. Es leuchtet also ein, warum ein Verschluss der Lenticelle nicht stattfindet, ja sogar unzweckmässig wäre. *Die Lenticellen müssen eben jederzeit functionsfähig sein, namentlich auch also im Frühjahr vor der Ausbildung der Blätter*, wo sie die einzigen Durchlüftungsorgane sind. Ob auch im Winter ein Gaswechsel, natürlich in geringerem Grade, stattfindet, müsste erst noch experimentell untersucht werden.

Rindenporen der lenticellenfreien Holzgewächse.

Das fast allgemeine Vorkommen der Lenticellen bei den Coniferen und Dicotylen legte mir die Vermuthung nahe, dass diejenigen peridermbildenden Gewächse aus diesen beiden Gruppen, an welchen Lenticellen bislang nicht aufgefunden worden sind, durch irgend eine Vorrichtung einen Ersatz für die Lenticellen haben müssten. Diese Vermuthung hat sich in der That für eine Anzahl Pflanzen bestätigt. Untersucht habe ich: *Vitis*-Arten, *Clematis*-Arten, *Lonicera Periclymenum*, *Philadelphus coronarius*; *Taxus baccata*, *Tecoma radicans*; *Pinus silvestris*, *Rubus odoratus*, *Deutzia scabra*, *Heterocentron roseum*; nur bei den letzten vier habe ich bislang keine „*Rindenporen*“ finden können.

Erste Gruppe.

Vitis, Clematis; Philadelphus; Lonicera Periclymenum.

Ueber die Durchlüftungseinrichtungen dieser Gruppe habe ich bereits früher Mittheilung gemacht¹⁾. Gemeinsam ist den genannten Pflanzen, dass die luftführenden Räume wesentlich auf die Markstrahlen beschränkt sind. Die in radialer Richtung verlaufenden Markstrahl-Intercellularen²⁾ erlangen hier eine bedeutendere Mächtigkeit und durchsetzen auch das Periderm; sie lassen sich also durch Holz, Cambiumring, Rinde und Kork hindurch verfolgen. Die übrigen Intercellularen des Rindengewebes treten mehr zurück oder fehlen ganz.

Vitis riparia, vulpina etc.

Schon am jungen noch von Epidermis bedeckten Zweig macht sich eine gewisse Localisirung der Intercellularräume bemerklich. Die mächtigen primären Bastbündel beschränken dieselben auf die mit ihnen alternirenden Längsstreifen der primären Rinde. Ueber diesen letzteren findet sich ein chlorophyllreiches Gewebe, in der Epidermis selbst Spaltöffnungen, während man über den Bastbündeln nur wenig Chlorophyll und keine Spaltöffnungen sieht. Wenn dann an der Innengrenze der primären Bastbündel der Peridermring angelegt wird, so bleiben überall da, wo der Korkring die Markstrahlen durchschneidet, Intercellularkanäle in demselben als Verlängerung der Markstrahlintercellularen übrig³⁾. Es ist also eine Luftcommunication durch das Periderm hindurch hergestellt. Was ausserhalb des Peridermrings liegt, vertrocknet bald, wird rissig und hemmt den Gasverkehr nicht; diese so entstandene Borke erhält sich lange, schützt das Periderm und macht ein Nachwachsen des für Luft durchlässigen Korks unnöthig. Mit dem jedes Jahr neu entstehenden Korkring werden auch die „Markstrahl-Rindenporen“ jedesmal neugebildet; der alte Kork geht mit in die Borke über, bekommt bald Risse und wird daher kein Hinderniss für den Gaswechsel. Die zwischen den Phloemtheilen der

1) l. c. p. 119.

2) cfr. Russow, zur Kenntniss des Holzes, insbesondere des Coniferenholzes. Bot. Centralbl. 1883. N. 1—5, sowie meine citirte Mittheilung.

3) Der Nachweis wurde mittelst der auch bei den Porenkorschichten der Lenticellen angewandten Methode geführt.

Markstrahlen eingeschlossene secundäre Rinde enthält hier gar keine Intercellularen, sondern die Lufträume sind ganz auf die Markstrahlen beschränkt. Sie sind aber keineswegs unbedeutend, denn *erstens* sieht man auf Querschnitten in den ziemlich breiten Markstrahlen oft gegen 6 solcher schwarzer Luftstreifen, wenn auch nicht in ganz gleicher Höhe, nebeneinander. Sie erweitern sich im Rindentheil, werden unmittelbar unter dem Kork am weitesten und weichen hier etwas auseinander; hier kommt also eine grössere Ansammlung von Luft zu Stande. Sie durchsetzen dann das sich ihnen entgegenwölbende Periderm als äusserst feine Kanäle in schwach convergirender Richtung ¹⁾. Mit den in der Borke befindlichen Luftmassen stehen sie in Zusammenhang. *Zweitens* erreichen die Markstrahlen bei dieser Pflanze bekanntlich eine bedeutende Höhe, man kann sie durch das ganze Internodium hindurch verfolgen. Fertigt man nun Radialschnitte an, die ganz aus Markstrahlgewebe bestehen, so wird die Bedeutung dieser Intercellularen erst recht offenbar. Man sieht zahllose parallele Luftkanäle in radialer Richtung, dicht neben einander, auch durch das Periderm verlaufen ²⁾. Tangentialschnitte (Fig. 21) durch das Periderm zeigen Streifen grösserer, gewöhnlicher Korkzellen abwechselnd mit solchen aus kleineren, rundlich-polygonalen, zwischen denen in jeder Ecke ein kleiner Intercellularraum sich befindet, also mit Streifen eines Korks, der ganz unserm oben oft genannten Porenkork entspricht. Diese liegen über den Markstrahlen.

Clematis Vitalba, *Viticella*.

Hier sind die Verhältnisse ganz analog (Fig. 19). Nur sind die Markstrahlen, namentlich aussen, noch breiter, die Intercellularkanäle in ihnen auch tangential in Verbindung, es finden sich kleine Intercellularen auch im Phloem und die Ausmündungen durch das Periderm sind nicht ganz so streng localisirt, sondern es kommt auch in einiger Entfernung von der Mitte des Markstrahls noch gelegentlich einmal ein Luftkanal im Periderm vor. Die Markstrahl-Rindenporen liegen hier in den äusserlich leicht erkennbaren Längsfurchen der Zweige.

¹⁾ Meine Mittheilung Taf. IV, Fig. 11. In Periderm sind die Intercellularen etwas zu dick gezeichnet.

²⁾ Ebenda Fig. 12.

Philadelphus coronarius.

Auch diese Pflanze hat dieselben hohen Markstrahlen. Im Phloem fehlen Intercellularräume. Die der Markstrahlen verlaufen wellig und münden durch den Kork aus (Fig. 20). Da das ältere Phellem¹⁾ durch Phelloid bald rissig wird, so ist auch hier dem Gaswechsel kein Hinderniss entgegen gesetzt.

Lonicera Periclymenum.

Die Markstrahlen sind hier niedrig und von dem gewöhnlichen Bau. In Folge dessen sind die in Rede stehenden Rindenporen auf kleine, spindelförmige, kleinzellige Gruppen im Periderm localisirt (Tangentialschnitt). Querschnitte sind nicht leicht zu erhalten, da man die betreffenden Stellen äusserlich nicht erkennen kann. Auf successiven Tangentialschnitten lässt sich jedoch der Zusammenhang dieser Zellengruppen mit den Markstrahlen und die Continuität der Intercellularen leicht feststellen.

Zur Function.

Dass die soeben beschriebenen „Markstrahl-Rindenporen“ wirklich der Durchlüftung dienen, lässt sich leicht nachweisen. Man entfernt von den Zweigstücken genannter Pflanzen vorsichtig alle Borkeschichten (am besten gelingt dies an einjährigen Trieben im Winter oder Frühsommer), verkittet die Schnittflächen und taucht die so präparirten Zweige in warmes Wasser. Alsdann treten bei *Clematis*, *Vitis* und *Philadelphus* über den Markstrahlen Reihen feiner Luftbläschen aus, bei *Lonicera* Bläschen über die ganze Oberfläche zerstreut. Durch Druck lässt sich dasselbe, nur nicht so bequem, erreichen. Selbstverständlich dienen diese Rindenporen auch der Transpiration. Versuche, dies experimentell darzuthun, sind mir missglückt, da eine Verklebung der Poren sich nicht wohl ausführen liess.

Zweite Gruppe.

Tecoma radicans. *Taxus baccata.*

Hier besteht keine Beziehung der Rindenporen zu den Markstrahlen. Es finden sich im Kork zerstreut eigenthümliche Zellen-

¹⁾ cfr. die Beschreibung des Phellems bei v. Höhnel, l. c. p. 607.

gruppen (Fig. 22), die durch die geringere Grösse ihrer Zellen und deren rundlich-polygonale Gestalt auf Tangentialschnitten leicht gefunden werden. Das unter ihnen liegende ebenso kleinzellige phellogene oder parenchymatische Gewebe besitzt kleine Interzellularräume, und ebenso auch der kleinzellige Kork. Bei *Tecoma* (Fig. 23) habe ich dieselben bei starker Vergrösserung gesehen; von *Taxus* besitze ich ein Präparat, an dem die kleinen Korkzellen an ihren sämtlichen Kanten von feinen Luftkanälen umgeben sind. Wir haben es also auch hier mit Porenkorkplatten zu thun, die höchst wahrscheinlich der Durchlüftung dienen. Makroskopisch ist von diesen Gebilden nichts zu erkennen, was die Anfertigung von Querschnitten sehr erschwert.

Nachdem wir so erkannt haben, dass ausser den Lenticellen noch andere „Poren“ im Periderm sich finden können, wäre es gewiss zweckmässig, wie es bereits im vorliegenden geschehen ist, den Ausdruck „Rindenporen“ zu verallgemeinern und neben den Lenticellen auch die übrigen auf intercellularen Durchbrechungen des Korks beruhenden Durchlüftungsvorrichtungen der Rinde damit zu bezeichnen. Wir kennen demnach jetzt drei Arten von Rindenporen: 1. Die Lenticellen. 2. Die Markstrahl-Rindenporen. 3. Die Porenkorkplatten im Periderm von *Taxus* und *Tecoma*. Gemeinsam ist allen dreien die Modification des Korks, die wir oben als Porenkork bezeichnet haben. Die Analogie dieses Gewebes für alle drei Fälle liegt auf der Hand. Betrachtet man einen Tangentialschnitt des Korks von *Tecoma*, der eine Porenkorkplatte enthält und einen solchen durch die Lenticelle von *Lonicera tatarica* neben einander, so will es sogar scheinen, als sei die Porenkorkplatte von *Tecoma* nur eine rudimentär gebliebene Lenticelle, oder die Lenticelle von *Lonicera* nur eine Weiterentwicklung der Porenkorkplatte von *Tecoma*.

Anmerkung: Bei *Pinus silvestris* ist es mir noch nicht gelungen, einen Ersatz der Lenticellen zu finden; vielleicht verhält sich übrigens diese Pflanze ähnlich wie *Taxus*. — Ebenso habe ich mit *Rubus odoratus*¹⁾ und *Heterocentron roseum*²⁾ vergebliche Versuche gemacht. Hier ist im Phelloid,

¹⁾ v. Höhnel, l. c. p. 606.

²⁾ Ebenda pag. 610 und Vöchting, Anatomie d. Melastomaceen in Hansteins Abh. Bd. III.

resp. zwischen Phelloid und Kork ein System von Intercellularen vorhanden, denen allerdings v. Höhnelt nur phelloidspaltende Function zuschreibt. Der Kork bei *Rubus* ist, wie es scheint, ganz lückenlos. Mehrfach konnte ich beobachten, wie aus dem Parenchym kommende luftgefüllte Intercellularen senkrecht gegen das Periderm verliefen, aber von der einzelligen Korklage unterbrochen würden, und dann diametral gegenüber im Phelloid sich fortsetzten, um abermals vom Kork unterbrochen zu werden und so fort. — Bei *Deutzia scabra* begrenzt eine einzige, auch, wie es scheint, lückenlose, Korkzellenlage die Rinde, abgesehen von der Borke.

Es wäre eine gewiss dankenswerthe Arbeit, bei diesen und den übrigen lenticellenfreien Holzgewächsen ¹⁾ die Durchlüftungsverhältnisse genauer zu untersuchen und klar zu legen, *ob hier ebenfalls Rindenzellen vorliegen, oder ob die Durchlüftung durch andere, uns bislang unbekannt Einrichtungen vermittelt wird.* Möge die vorliegende Arbeit dazu eine Anregung geben!

Schluss.

Zusammenfassung der Hauptresultate.

1. Neben dem eigentlichen Kork, der für Gase undurchlässig ist, giebt es eine Modification desselben, die ihnen den Durchtritt gestattet. Es ist der mit Intercellularen versehene, aus kleinen, auf Tangentialschnitten rundlich-polygonalen Zellen zusammengesetzte „*Porenkork*“.

2. Der Porenkork übernimmt bei der Mehrzahl der Dicotylen und Gymnospermen im Periderm die Functionen, welche die Spaltöffnungen in der Epidermis haben.

3. Porenkork kommt vor:

- a. in Gestalt localisirter Platten im Periderm einiger lenticellenfreien Pflanzen (*Taxus baccata*, *Tecoma radicans*).
- b. über den Markstrahlen bei anderen lenticellenfreien Pflanzen, so dass die Markstrahl-Intercellularen durch ihn ausmünden („*Markstrahl-Rindenzellen*“ bei *Vitis*, *Clematis*, *Philadelphus coronarius*, *Lonicera Periclymenum*).
- c. in den *Lenticellen* als alleiniger oder als wesentlicher Bestandtheil.

¹⁾ Auch über die Durchlüftungsorgane (Lenticellen?) der Monocotylenstämme (Palmen etc.) ist wenig bekannt.

4. Die Lenticellen bestehen entweder aus Porenkork allein, oder aus Schichten von Porenkork wechsellagernd mit unverkorkten, losen Zellen, die anatomisch und physiologisch einem Phelloid entsprechen („*Choriphelloid*“).

5. Verschlusschichten, d. h. lückenlose Korklagen, kommen in den Lenticellen nicht vor; ein winterlicher Verschluss der Lenticellen findet nicht statt; die Durchlässigkeit derselben für Gase ist bei einigen Pflanzen Sommer und Winter gleich, bei andern in Folge wechselnder Ausbildung des Porenkorks im Frühsommer grösser.

6. Die Lenticellen begünstigen zeitlebens die Durchlüftung, auch in ihren jüngeren Stadien.

Auf die Lenticellen der Monocotylen und der Gefässkryptogamen beziehen sich obige Sätze nicht. Diese Organe bedürfen noch einer genaueren Erforschung.

Erklärung der Abbildungen.

Sämmtliche Figuren mit Ausnahme von Fig. 13, 14 u. 18 sind mittelst der Camera lucida nach einem Seibert'schen Mikroskop entworfen. In allen Figuren bedeutet:

vj Verjüngungsschicht.

pk Porenkork (früher: Zwischenstreifen, Verschlusschicht).

cp Choriphelloid (früher: Füllzellen, lose Füllzellen).

Fig. 1. *Salix amygdalina*. Querschnitt der Lenticelle im Frühjahrstadium (Anfang Mai). Unter dem Porenkork des vorigen Sommers ist eine tief eingesenkte Zone Choriphelloid gebildet. ($4^5|_1$).

Fig. 2. *Salix viminalis*. Querschnitt der Lenticelle im Sommer- und Herbstzustand (September). Porenkorkschichten zweier Sommer getrennt, dazwischen Reste des Choriphelloids. ($4^5|_1$).

Fig. 3. *Rhus typhina*. Querschnitt der Lenticelle im Juli. Zwei Porenkorkschichten sind vollkommen erhalten. Zuletzt ist Choriphelloid gebildet. ($4^5|_1$).

Fig. 4. *Sorbus aucuparia*. Querschnitt der Lenticelle im September. Zwei wohlerhaltene Porenkorkschichten sind getrennt durch eine linsenförmige Gruppe hoher, zu radialen Reihen verbundener Choriphelloidzellen; eine dritte ist gesprengt; unter der jüngsten liegt unmittelbar die Verjüngungsschicht. ($4^5|_1$).

Fig. 5. *Solanum Dulcamara*. Querschnitt der Lenticelle im December. Es ist jetzt nur ziemlich lockerer Porenkork vorhanden. ($9^0|_1$).

Fig. 6. *Myrica Gale*. Querschnitt der Lenticelle zu Ende Juni; dieselbe besteht nur aus Porenkork, die dunklere Zone ist die Grenze zwischen dem vorjährigen und diesjährigen Zuwachs. ($4^5|_1$).

Fig. 7. *Salix vitellina-purpurea*. Porenkork der Len-

ticelle im December, Querschnitt. Eine „Verschlusschicht“ ist nicht vorhanden. ($3^{05}|_1$).

Fig. 8. *Myrica Gale*. Porenkork der Lenticelle (Sept.), Querschnitt. ($3^{05}|_1$).

Fig. 9. *Sophora japonica*. Letzte Porenkorkschicht (früher „Verschlusschicht“) der Lenticelle, Querschnitt. Man sieht die mit Luft erfüllten schwarzen Inter-cellularkanäle (l). Verjüngungsschicht (vj) nicht ausgeführt. ($3^{05}|_1$). Gummiglycerinpräparat.

Fig. 10. *Betula alba*. Porenkorkschicht der Lenticelle, von der Fläche gesehen (Tangentialschnitt). Ziemlich weite Inter-cellularen. ($6^{10}|_1$).

Fig. 11. *Gleditschia triacanthos*. Wie Fig. 10. Inter-cellularen enger. ($6^{10}|_1$).

Fig. 12. *Gingko biloba*. Aus einem Querschnitt der Stamm-lenticelle im April. Ueber dem Phello-derm (phd) die Verjüngungsschicht (vj), dann niedrige Porenkorkzellen (n), eine Lage, dann hohe (h , h), viele Lagen, wieder niedrige (n), dann hohe und so fort. n ist Jahresgrenze. ($1^{00}|_1$).

Fig. 13. *Ampelopsis quinquefolia*. Durch Mazeration isolirte Füllzellen (Porenkorkzellen). a Querschnittsansicht. b Tangentialschnittsansicht. Freihändig skizzirt. (ca. $3^{00}|_1$).

Fig. 14. *Populus nigra*. Durch Mazeration isolirte Füllzellen (Porenkorkzellen). a mit abgelöster Celluloselamelle. Freihändig skizzirt. (ca. $3^{00}|_1$).

Fig. 15. *Sophora japonica*. Aus einem Querschnitt der Lenticelle im Juli. Choriphelloid mit Zellkernen und Stärkekörnern. Jüngste Porenkorkschicht noch in Bildung begriffen. ($2^{00}|_1$).

Fig. 16. *Aesculus Hippocastanum*. Aus einem Querschnitt der Lenticelle im September. Nur zwei Lagen Choriphelloidzellen zwischen den beiden letzten Porenkorkschichten. ($3^{05}|_1$).

Fig. 17. *Picea excelsa*. Das dickwandige Choriphelloid im Querschnitt. j junge noch in Entwicklung begriffene und mit Stärke angefüllte Zellen. ($2^{00}|_1$).

Fig. 18. *Abies pectinata*. Choriphelloid, Querschnitt. Freihändige Skizze. (ca. $1^{00}|_1$).

Fig. 19. *Clematis Vitalba*. Theil eines Querschnitts durch ein Internodium. Man sieht die in dem Markstrahl MM' verlaufenden schwarz gezeichneten Inter-cellularen auch das Periderm pd durchsetzen. ($4^5|_1$). Gummiglycerinpräparat.

Fig. 20. *Philadelphus coronarius*. Wie Fig. 19. ($200|_1$).

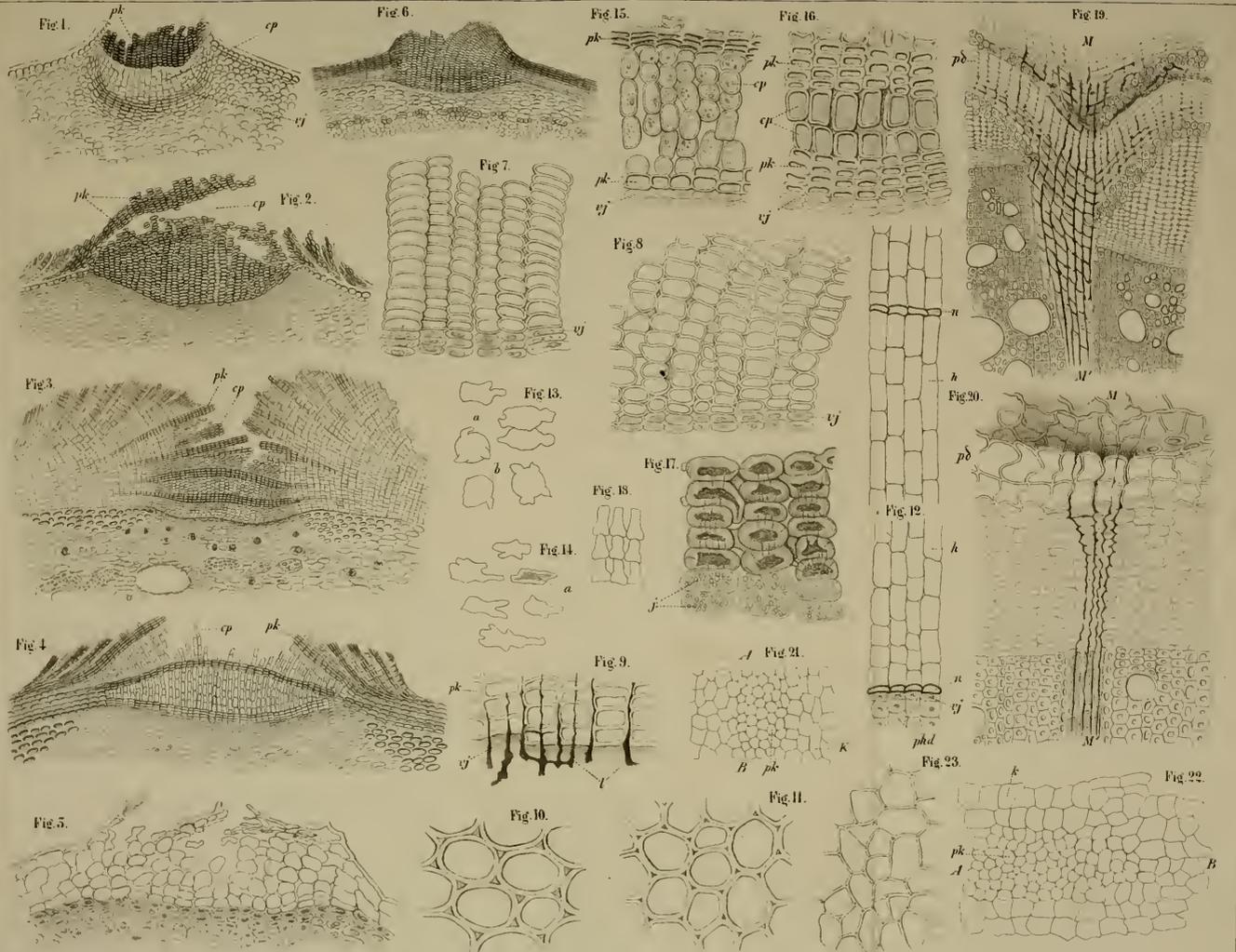
Fig. 21. *Vitis riparia*. Tangentialschnitt durch das Periderm. *k* gewöhnliche Korkzellen. *pk* Porenkork, über einem Markstrahl liegend. *AB* Höhenrichtung des Markstrahls. ($100|_1$).

Fig. 22. *Tecoma radicans*. Tangentialschnitt durch das Periderm. *k* gewöhnliche Korkzellen. *pk* eine dem Periderm eingelagerte Porenkorkplatte. *AB* Längsrichtung. ($100|_1$).

Fig. 23. *Tecoma radicans*. Ein Theil der Porenkorkplatte, stärker vergrössert. In den Ecken Intercellularräume. ($305|_1$).

I n h a l t.

	Seite
I. Historischer Rückblick	537
II. Zur Anatomie der Lenticellen	540
A. Bestimmte Beispiele	540
Salix, Prunus Padus, Myrica Gale	540
Folgerungen	544
B. Betrachtung der übrigen Lenticellen der Zweige und Stämme	546
Typus I.	546
Gruppe Salix	546
Gruppe Prunus	547
Coniferen	552
Typus II. (Gruppe Myrica)	553
Zur Phelloidnatur der unverkorkten Schichten	557
C. Rundschau über die im vorigen nicht berücksichtigten Lenticellen	558
Dicotylen - Wurzeln, Phanerogamen - Blattstiele, -Blüthenstiele und -Früchte, Knollen	558
Luftwurzeln der Aroideen	560
Kryptogamen	561
III. Zur Physiologie der Lenticellen	562
A. Experimentelles	563
1. Findet ein winterlicher Verschluss statt?	563
Druckversuche	564
Diffusionsversuche	566
Transpirationsversuche	567
2. Die Haberlandt'sche Ansicht	569
3. Sind die Lenticellen capillar verstopfbar?	572
B. Histophysiologisches	574
C. Phacnologisches	579
IV. Rindenporen der lenticellenfreien Holzgewächse	582
Erste Gruppe: Vitis etc.	583
Zweite Gruppe: Tecoma, Taxus	585
V. Zusammenstellung der Resultate	587



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft](#)

Jahr/Year: 1884

Band/Volume: [NF_10](#)

Autor(en)/Author(s): Klebahn Heinrich

Artikel/Article: [Die Rindenporen. 537-592](#)