Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Arbeiten des pflanzenphysiologischen Institutes der k. k. Wiener Universität.

V. Beiträge zur Kenntniss der Lenticellen.

Von **Gottlieb Haberlandt.**

(Mit 1 Tafel.)

Es war ursprünglich blos meine Absicht, die Physiologie jener eigenthümlich warzenförmigen Erhabenheiten an Zweigen und Ästen, welche De Candolle „Lenticellen“ genannt hat, um einen Beitrag zu vermehren. Denn so sehr wir seit den Untersuchungen Mohl's, Unger's und in neuester Zeit Stahl's, mit den morphologischen Verhältnissen dieser Gebilde vertraut sind, besitzen wir doch über die physiologische Bedeutung derselben nur ganz wenige zuverlässige Beobachtungen. Dass aber auch unsere morphologischen Kenntnisse über die Lenticellen noch mancher Ergänzung fähig sind, dies hat sich im Verlaufe meiner Untersuchungen sehr bald gezeigt. So wird denn der grössere physiologische Beitrag von zwei kleineren aus dem Gebiete der Morphologie begleitet sein, ohne sich jedoch denselben in irgend einer Weise überzuordnen.

Im Anschlusse an diese einleitenden Bemerkungen erlaube ich mir, meinem verehrten Lehrer, dem Herrn Prof. Dr. Julius Wiesner für die Unterstützung, mit welcher er mir bei der vorliegenden Arbeit zur Seite stand, meinen öffentlichen Dank auszusprechen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

I.

Über das Vorkommen von Lenticellen an Blattstielen.

Die Lenticellen sind bis jetzt immer nur an Zweigen, Stämmen und Wurzeln oder allgemeiner gesagt, an peridermbildenden Organen der Pflanze beobachtet worden. Seitdem sie Hugo v. Mohl[1] als „partielle Korkbildungen" angesprochen, seitdem er die nahen Beziehungen zwischen der Entstehung des Periderms und jener der Lenticellen klargelegt hat, erschien es gleichsam nicht ungerechtfertigt, wenn man die letzteren all denjenigen Theilen der Pflanze, welche niemals ein Periderm bilden, schon im Vorhinein absprach. Jedenfalls hat man sich nicht die Mühe genommen, ihrer Verbreitung genauer nachzuforschen und so kam es, dass der soeben erwähnte grosse Botaniker gelegentlich die Ansicht äusserte: „den Blättern fehlen die Lenticellen durchaus".[2] Ein neuerer Forscher, E. Stahl[3], führt allerdings im Anhange zu seinen Untersuchungen über „Entwickelungsgeschichte und Anatomie der Lenticellen" die Beobachtung an, dass den Lenticellen ähnliche Gebilde nicht selten im Herbst an der Basis starker Blattstiele verschiedener Bäume auftreten; er unterlässt es jedoch sich näher über dieselben auszusprechen.

Wenn man zu Beginn des Sommers die Blattstiele der Rosskastanie, der Linde, des Bergahorns und anderer Bäume, einer nur etwas genaueren Betrachtung unterzieht, so wird man sehr bald kleine Erhabenheiten an denselben wahrnehmen, deren Ähnlichkeit mit den Lenticellen des jungen Zweiges sofort in die Augen springt. Ist der unterste Theil des Blattstieles beträchtlich verdickt, wie bei der Rosskastanie, so treten die kleinen Höcker vorzüglich an dieser Stelle auf; bei anderen Bäumen, wie z. B. der Linde, zerstreuen sich dieselben unregelmässig über den ganzen Blattstiel. Sie sind in allen Fällen kleiner als die Lenticellen des Zweiges, gewöhnlich auch weniger in die

---

[1] H. v. Mohl, Untersuchungen über die Lenticellen. Vermischte Schriften, p. 233.

[2] l. c. p. 239.

[3] Botanische Zeitung, 1873, p. 615.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Länge gestreckt; doch gleichen sie denselben vollkommen bezüglich der Färbung, die bald eine bräunliche, bald eine röthliche sein kann.

Die naheliegende Vermuthung, dass man es hier thatsächlich mit Lenticellen zu thun habe, wird durch die anatomische Untersuchung der fraglichen Gebilde bestätigt. Auch ihre Entwickelungsgeschichte lässt uns hierüber nicht im Zweifel. Wenn sich dabei gewisse Abweichungen vom gewöhnlichen Typus der Lenticellenbildung herausstellen, so wird man hierfür in der grossen morphologischen Verschiedenheit zwischen Blattstiel und Zweig ohne Weiteres eine genügende Erklärung finden. Bevor ich es nun versuche, die Lenticellen des Blattstieles der Rosskastanie in entwickelungsgeschichtlicher und anatomischer Beziehung eingehend zu besprechen, will ich vorerst ganz kurz die Kriterien angeben, welche nach den bekannten Untersuchungen von Stahl[1] für die Lenticellenbildung an jungen Trieben kennzeichnend sind.

Dieselben lauten folgendermassen:

1. Jede Lenticelle entwickelt sich unter einer Spaltöffnung[2]. 2. Die der Athemhöhle zunächst gelegenen Parenchymzellen theilen sich unter Grössenzunahme und bringen als dünnwandige, farblose „Füllzellen" die Athemhöhle zum Verschwinden. 3. Von nun an wird die Füllzellenbildung von einer in einem Bogen um die Spaltöffnung gelegenen Zellreihe übernommen, welche durch mehrfache tangentiale Theilungen zur sogenannten „Verjüngungsschichte" wird. 4. In Folge des Druckes, welchen die sich rasch vermehrenden Füllzellen auf die Epidermis ausüben, wölbt sich letztere empor und zerreisst endlich. 5. Das nunmehr austretende Füllgewebe bildet die kleine wulstförmige Erhabenheit der Lenticelle, und nimmt bei dem losen Zusammenhange seiner Elemente nach kurzer Zeit eine spröde, brüchige Beschaffenheit an.

In wie weit sind nun diese fünf Punkte auch für die Lenticellenbildung an Blattstielen geltend?

---

[1] Stahl, Entwickelungsgeschichte etc., Bot. Ztg., p. 560.

[2] Wurde bereits von Unger entdeckt.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Kurz nachdem sich im Frühjahre die Knospen der Rosskastanie entfaltet, treten an den jungen Trieben bereits lichte Fleckchen auf, die ersten Andeutungen der beginnenden Lenticellenbildung. Genau dieselben weissen Fleckchen sind auch an dem stark verdickten Basaltheile des Blattstieles zu bemerken. Führt man durch eines derselben behufs mikroskopischer Untersuchung einen Querschnitt, so nimmt man unter der aus isodiametrischen Zellen bestehenden Oberhaut sofort die gesuchte Athemhöhle wahr, zuweilen auch die querdurchschnittenen Spaltöffnungszellen. Erstere wird seitlich von wenigen Collenchymzellen, im Übrigen von Parenchym begrenzt, welches in ihrer nächstenUmgebung, aus dünnwandigen, verhältnissmässig kleinen Zellen bestehend, gegen innen zu dickwandiger und grosszelliger wird. Auffallend ist der Chlorophyllreichthum des der Athemhöhle zunächst gelegenen Parenchyms. Zahlreiche mit Luft erfüllte Intercellularräume bewirken die lichte Färbung der vorhin erwähnten Fleckchen.

Gehen wir nun zu den Veränderungen über, welche im Inneren der Athemhöhle Platz greifen. Zunächst theilen sich die ihr benachbarten Parenchymzellen durch tangentiale Scheidewände und ihre dünnwandigen, farblosen Tochterzellen nehmen bald den ganzen Raum der Athemhöhle in Anspruch. Indem sich an der Bildung des Füllgewebes auch das seitlich gelegene Collenchym betheiligt, gewinnt ersteres rasch an Umfang und bewirkt eine schwache Wölbung der Epidermis. Hiermit ist aber auch der Vermehrung der Füllzellen ein Ziel gesetzt. Die knapp unter der Oberhaut befindlichen Zellen vertrocknen, nehmen eine bräunliche Färbung an und veranlassen die Entstehung eines lufterfüllten Spaltes zwischen Füllgewebe und Epidermis. Zu gleicher Zeit geht aus einer parenchymatischen Zellreihe, welche unterhalb des Füllgewebes liegt, durch tangentiale Theilungen das von Stahl mit dem Namen „Verjüngungsschicht“ bezeichnete Gewebe hervor. Dasselbe besteht aus 3—5 Reihen zartwandiger, mehr oder weniger abgeplatteter Zellen, welche durch ihre vollkommene Farblosigkeit mit dem sattgrünen Parenchym und dem rothbräunlichen Füllgewebe einen sehr lebhaften Contrast bilden. Diese Gewebsschichte, welche sich vom Phellogen anatomisch kaum unterscheiden lässt, erscheint am Querschnitte als ein sanfter Bogen, der sich, die Lenticelle nach unten zu

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

abgrenzend, beiderseits unterhalb der Epidermis auskeilt. Die Neubildung von Füllzellen bleibt übrigens auf ein sehr geringes Mass beschränkt, und nach innen zu scheint jene kambiale Gewebsschichte nur eine ganz dünne Lage von etwas plattgedrückten, chlorophyllhältigen Zellen zu bilden, welche demnach als Korkrindenzellen (Phelloderma) angesehen werden müssten. (Siehe Fig. 1.)

Einer besonderen Eigenthümlichkeit des Füllgewebes will ich hier noch gedenken, welche am klarsten beweist, dass man es hier mit echten Lenticellen zu thun hat. Von Stahl wurde an den Linsenkörperchen der Rosskastanie und anderer Bäume gezeigt, dass im Füllgewebe derselben die losen, auseinanderfallenden Zellgruppen mit zusammenhängenden Zelllagen abwechseln, für welch letztere er die Bezeichnung „Zwischenstreifen“ in Anwendung brachte. Genau dieselbe Erscheinung wiederholt sich nun an den Lenticellen des Blattstieles, welche unterhalb der Epidermis häufig ebenfalls 2—3 solcher Zwischenstreifen besitzen.

Überhaupt ist die Entwickelungsweise der Zweig- und Blattstiel-Lenticellen im Wesentlichen ein und dieselbe. Nur in der Dauer der Entwickelung zeigt sich ein auffallender Unterschied. Während die Lenticellen des Zweiges schon nach kurzem jene rothbräunliche Färbung annehmen, welche uns ein sicherer Anhaltspunkt für die Beurtheilung ihres vorgeschrittenen Entwickelungsstadiums ist, erscheint diese Bräunung an den Blattstiel-Lenticellen erst in der zweiten Hälfte des Juni.

Die in Rede stehenden Organe stellen sich nun, mit freiem Auge betrachtet, als kreisrunde oder ovale Wärzchen dar, von der soeben erwähnten Farbe, im Durchmesser 0·3—0·5 Mm. betragend. Die Oberhaut, welche sie überzieht, bleibt so wie bei den gleichalterigen Lenticellen des Zweiges vollkommen unverletzt. Das äusserst geringe Streckungsvermögen jener untersten Partie des Blattstieles, an welcher die hier besprochenen Gebilde ausschliesslich vorkommen, erklärt uns ihre kreisrunde Form, und stempelt sie auch in dieser Hinsicht zu wahren „Linsenkörperchen“.

Einen interessanten anatomischen Bau zeigen die Blattstiel-Lenticellen von *Aesculus glabra*. Ihr Vorkommen ist nicht wie

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

bei *Aesc. Hippocastanum* in der angedeuteten Weise beschränkt ich fand sie eben so häufig an den mittleren und oberen Theilen des Blattstieles, als wie an dessen unteren Partien. Auch sind sie etwas grösser als an der Rosskastanie und von länglicher Form. Nicht selten reisst die Oberhaut und es erscheint darunter ein kleines Grübchen anstatt des wulstförmig austretenden Füllgewebes. An Querschnitten, welche genau durch die Mitte der Lenticelle geführt werden, zeigt sich eine tief in das Parenchym eingesenkte Höhlung, begrenzt von nur wenigen, aber ziemlich grossen Füllzellen und der halbkreisförmig gekrümmten Verjüngungsschicht. Diese letztere scheint mitunter in sich selbst zurücklaufen zu wollen, so stark ist die Krümmung. Indem sie dabei ihren Umfang zu vergrössern strebt, muss nothwendigerweise die über der Lenticelle befindliche Oberhaut eine seitliche Spannung erleiden, welche schliesslich ein Zerreissen derselben verursacht. Nur auf diese Weise vermag ich mir Letzteres zu erklären, da ja das „Füllgewebe", welches sonst durc seinen aufwärts wirkenden Druck die Oberhaut sprengt, in diesem Falle nicht einmal die Höhlung der Lenticelle ausfüllt. (Siehe Fig. 2.)

Die Blattstiel-Lenticellen der Linde sind steile Höckerchen, fast ausschliesslich aus dem dunkelgefärbten, verhältnissmässig dickwandigen Füllgewebe bestehend. Sie lassen es deutlich erkennen, wie ungemein dehnbar sich die Epidermis unter Umständen erweist. Die Verjüngungsschichte ist entweder schwach bogenförmig gekrümmt oder stumpfwinkelig gebrochen. Kurz bevor sie sich unterhalb der Epidermis auskeilt, krümmt sie sich abermals, und zwar ein wenig nach einwärts. Dieselbe zeichnet sich auch dadurch aus, dass ein deutliches Phelloderm aus ihr hervorgeht. Die Lenticellen der Zweige sind von den soeben beschriebenen zwar nicht wesentlich unterschieden, wohl aber tiefer in das Rindenparenchym eingesenkt. (Siehe Fig. 2.)

An den Blattstielen des Spitzahorns *(Acer platanoides)*, wo die Lenticellen gleichfalls nur am stark verdickten Basaltheile vorkommen, durchbricht ein Cylinder aus dünnwandigem, kleinzelligem Parenchym das ungemein stark verdickte Collenchymgewebe. Derselbe trägt die etwas undeutliche Verjüngungsschicht, und darüber die rothbraun tingirten Füllzellen. Auch

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

hier macht es ganz den Eindruck, als hätte die Lenticelle das Grundgewebe von äusseren Einflüssen zu schützen.

Blattstiel-Lenticellen fand ich ferner an *Juglans regia*, *Fraxinus excelsior*, *Paulownia imperialis* und einer grösseren Anzahl anderer Bäume. Vollständig ausgebildet erscheinen sie überall erst im Juni oder selbst noch später.

Auch an Kirschenstielen kommen sie vor, wo uns das Verständniss ihrer physiologischen Bedeutung durch den vollständigen Mangel eines Collenchyms nicht unwesentlich erleichtert wird.

Die specifischen Eigenthümlichkeiten der Blattstiel-Lenticellen lassen sich demnach in folgende drei Punkte kurz zusammenfassen:

1. Dieselben sind mit wenigen Ausnahmen um ein Beträchtliches kleiner als die Zweig-Lenticellen der betreffenden Pflanze.

2. Ihre vollständige Ausbildung verzögert sich auffallend lange, sei es in Folge langsamer Entwicklung oder eines späten Beginns dieser letzteren.

3. Das Füllgewebe wird nie so umfangreich, dass es durch seinen Druck die Epidermis sprengte.

Bei der verhältnissmässig geringen Anzahl, in welcher die Lenticellen an den Blattstielen vorkommen, dürften sie in physiologischer Beziehung ziemlich bedeutungslos sein. Näheres über ihre Function gedenke ich im nächsten Abschnitte mitzutheilen und will an dieser Stelle nur noch ihre morphologische Bedeutung zu kennzeichnen versuchen.

Die Bildung der Lenticellen steht mit jener des Korkes allerdings im Zusammenhange, allein nicht derart, dass erstere geradezu eine „partielle Korkbildung“ wäre. Denn ein und dasselbe kambiale Gewebe bildet in dem einen Falle als „Phellogen“ tafelförmige, eng an einander schliessende Korkzellen, in dem anderen Falle als „Verjüngungsschicht“ nur lose zusammenhängende, rundliche Füllzellen. Thatsache jedoch ist, dass die Lenticellen Vorläufer des Periderms sind, indem ja mit ihnen zum erstenmale eine Gewebsschicht auftritt, welche dann später als Phellogen auch zur Peridermbildung unerlässlich ist.

Doch wie steht es nun mit der Lenticellenbildung am Blattstiele, woran sich erwiesenermassen, unter normalen Verhältnissen

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

wenigstens, niemals Periderm entwickelt? Da wir annehmen, dass die Lenticellenbildung in einem gewissen Sinne unabhängig von der Korkbildung sei und derselben blos vorangehe, so kann es uns gar nicht überraschen, wenn sie zuweilen auch ganz selbstständig auftritt. Wer jedoch den Zusammenhang beider Bildungen schärfer betonen möchte, der kann unbedenklich, eine von Unger herrührende, bildliche Ausdrucksweise gebrauchend, die Lenticellen des Blattstieles für Versuche erklären, die Korkbildung des Zweiges auch an jenem Pflanzentheile fortsetzen zu wollen. [1]

II.

Zur Physiologie der Lenticellen.

1.

Der Erste, welcher sich eingehend mit den Lenticellen, oder um mich nicht anachronistisch auszudrücken, mit den *Glandes lenticulaires* beschäftigte, war Guettard. Die Mémoires de l'académie des sciences von 1745 enthalten die ersten Mittheilungen über diesen Gegenstand und zugleich auch den ersten Irrthum darüber. Es hat nämlich der erwähnte Botaniker die Lenticellen für Drüsen angesehen und mit der obigen Bezeichnung auch ihre physiologische Function zu charakterisiren versucht. Obwohl diese Ansicht nur auf einer sehr zweifelhaften äusseren Ähnlichkeit beruhen konnte, so wurde sie doch mit wenigen Modifi-

---

[1] Als ich vorliegende Arbeit schon nahezu abgeschlossen hatte, erhielt ich Kenntniss von einer kürzlich erschienenen holländischen Inaugural-Dissertation, betitelt: Het wezen der lenticellen en hare verspreiding in het plantenrijk. Academisch proefschrift van J. C. Costerus, Utrecht 1875. Soviel ich daraus ersehen konnte, hat der Verfasser die Lenticellen auch an den Stengeln krautartiger Dikotylen (*Habrothamnus scaber* Hort und *Hibiscus phoeniceus* L.), ferner an den Luftwurzeln einiger Monocotylen (*Philodendron Selloum* C. Koch., *Ph. cuspidatum* C. Koch., *bipennifolium*, *Tornelia fragrans* etc.), schliesslich auch an Farnstämmen aufgefunden. Das Vorkommen derselben an den Blattstielen vieler Bäume ist übrigens auch ihm entgangen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

cationen viele Jahrzehnte hindurch als richtig angenommen und erst durch eine nicht minder irrthümliche Ansicht De Candolle's verdrängt.

Allein schon dreizehn Jahre nach dem Erscheinen der Arbeit von Guettard tauchte eine andere Meinung auf, der ein zwar einfacher, jedoch exacter Versuch zur Stütze diente. Du Hamel du Monceau sprach sich nämlich in seiner „Physique des arbres" vom Jahre 1758 dahin aus, dass jene eigenthümlichen kleinen Erhabenheiten an den Zweigen nichts Anderes seien, als Öffnungen der Rinde, bestimmt, die Transpiration des Zweiges zu fördern. Es war also nicht du Petit-Thouars, von welchem diese heute noch als ganz berechtigt geltende Ansicht herrührt und es erscheint mir nothwendig, dies zu betonen, da jeder Botaniker, welcher seit du Petit-Thouars, d. i. seit dem Jahre 1809, über die Lenticellen geschrieben hat, diesem letzteren die Priorität hinsichtlich der in Rede stehenden Ansicht zugestand.

Du Hamel sagt wörtlich Folgendes:[1] „Einige Naturforscher haben diese Erhöhungen vor Drüssen angesehen, die zu besonderen Abfürungen bestimmt wären. Ich will das Gegentheil nicht behaupten, sondern nur dieses melden, dass, wann ich junge Zweige in mit Wasser angefüllte crystallene Rören gesteckt, sehr viele Luftblasen an diesen Hervorragungen des Cellen-Gewebes erschienen sind. Ist dieses Luft, die aus der Pflanze kommt, oder sind es Luftblasen, die an dem Cellen-Gewebe hängen geblieben und welche sichtbarer worden, nachdem die Sonnenhitze dieselben verdünnet hat? Diese Frage soll künftig untersucht werden; aber ich kann nicht wol glauben, dass diese Hervorragungen durch abfürende Gefäse sollen gebildet werden."

Nach mehr als einem Jahrhundert hat E. Stahl unabhängig von Du Hamel durch einen ganz ähnlichen Versuch die physio-

---

[1] Ich citire hier nach Schöllenbach's deutscher Übersetzung, welche im Jahre 1764 zu Nürnberg erschienen ist. Durch eine Vergleichung mit dem Originalwerke überzeugte ich mich von der sinngetreuen Wiedergabe der citirten Stelle.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

logische Function der Lenticellen zu beleuchten gesucht. Ich werde darauf noch später zurückkommen.

Du Petit-Thouars[1] bespricht die Lenticellen in einem „Les pores" übersehriebenen Capitel seiner „Essais sur la végétation". Er nennt sie „pores corticaux" und meinte, dass dieselben eine Verbindung zwischen der äusseren Luft und den inneren ungefärbten Gewebspartien herzustellen bestimmt seien, damit die Umwandlung dieser letzteren in grünes Rindenparenchym ermöglicht werde. Du Petit-Thouars legt demnach bei der Erörterung der physiologischen Function der Lenticellen das Hauptgewicht auf die „Durchlüftung" der Zweige, Du Hamel auf die Transspiration derselben.

Die nächste Ansicht über die Bedeutung der Lenticellen rührt von De Candolle[2] her. An abgeschnittenen und ins Wasser gestellten Zweigen von Salix etc. sollen die Adventivwurzeln aus den Lenticellen hervortreten, wesshalb diese letzteren nichts anderes als Wurzelknospen seien. Diese mit grosser Zuversicht ausgesprochene Meinung wurde rasch von den Botanikern acceptirt und scheint von ihnen mit einer gewissen Zähigkeit festgehalten worden zu sein. Denn obgleich H. v. Mohl[3] in einer eigenen Arbeit aus dem Jahre 1832 aufs Klarste bewies, dass die Lenticellen als Gebilde der äussersten Rindenschichte mit der Erzeugung von Adventivwurzeln nichts zu thun hätten, so fühlte er sich doch im Jahre 1836 abermals gedrängt, die Ansicht De Candolle's einer neuerlichen eingehenden Kritik zu unterziehen.[4] In demselben Jahre hat Unger[5] eine ausführliche Widerlegung derselben, wenn auch nicht als selbstständige Abhandlung, in der „Flora" veröffentlicht.

Agardh[6] hält die Lenticellen einerseits für „Luftlacunen", andererseits mit De Candolle für Austrittsstellen der Adventiv-

---

[1] Du Petit-Thouars, Essais sur la végétation, 1809, p. 222.

[2] De Candolle, Annales des sciences naturelles. Tom. VII, p. 5.

[3] Hugo v. Mohl: „Sind die Lenticellen als Wurzelknospen zu betrachten?" Vermischte Schriften, p. 229.

[4] Dies geschah in seinen „Untersuchungen über die Lenticellen", l. c. p. 238.

[5] Fr. Unger: Über die Bedeutung der Lenticellen. Flora, 1836, p. 581.

[6] C. A. Agardh, Organographie der Pflanzen. 1831. p. 128.

Download from Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

wurzeln. Er verknüpft also zwei ältere Ansichten und macht eine einzige neue daraus, indem er annimmt, es dringe vor der Entwicklung der Wurzeln Feuchtigkeit in das Innere des Zweiges und zwar durch die Lenticellen, wodurch eben die Wurzelbildung veranlasst werde.

Die Auseinandersetzungen E. Meyer's[1] sind nichts als eine Erweiterung der De Candolle'schen Ansicht und können hier füglich übergangen werden.

H. v. Mohl[2] hat sich über die physiologische Function der Lenticellen niemals direct geäussert. Indem er sie für „partielle Korkbildungen" ansah, konnte er ihnen auch keine besondere Function zugestehen, ausser der des Korks im Allgemeinen, und verhält sich allen bisher ausgesprochenen Ansichten gegenüber ablehnend.

Die originellste Ansicht über die Bedeutung der Lenticellen hat sich Unger[3] gebildet. Nachdem er ihre Structur ganz richtig erkannt und beschrieben, sieht er in den durchgehends eine Tendenz zur Trennung verrathenden Zellen dieser Gebilde ein Analogon der Flechtensoredien und der Keimkörner der Jungermannien. Schliesslich erklärt er die Lenticellen für Versuche, „die Brutknospenbildung auf der Rinde der Dikodyledonen fortsetzen zu wollen".

Seine Entdeckung, dass sich die Lenticellen unter Spaltöffnungen entwickeln, bewog ihn, dieselben zugleich als „oblitterirte Athmungsorgane" anzusehen.

Seit den Arbeiten von Unger und Mohl sind nur zwei grössere Abhandlungen über die Lenticellen erschienen und zwar beide vor nicht langer Zeit. Sie bewegen sich hauptsächlich auf morphologischem Gebiete und beleuchten von hier aus die physiologische Function der Lenticellen.

Trecul[4] schliesst sich im Wesentlichen der Mohl'schen Anschauungsweise an. Er hält die Lenticellen für „partielle

---

[1] E. Meyer, Die Metamorphose der Pflanze und ihre Widersacher. Linnaea, T. VII, p. 447.

[2] H. v. Mohl, l. c. p. 229.

[3] Unger, l. c. p. 577.

[4] Trecul, Remarques sur l'origine des lenticelles, comptes rendus Bd. 73, p. 15—23.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Korkbildungen", hervorgerufen durch die Zerstörung oder das Absterben des die Athemhöhle der Spaltöffnung begrenzenden Gewebes. Ihr Zweck sei, das darunter liegende Gewebe vor schädlichen Einflüssen der Atmosphärilien zu schützen. Als einen Beweis für die Richtigkeit seiner Ansicht führt er das häufige Vorkommen gewisser „Korkprotuberanzen" an, welche den Lenticellen sehr ähnlich sind und unter kleinen Rissen des Periderms entstehen.

E. Stahl[1] kommt gerade zu den entgegengesetzten Resultaten. Mit Rücksicht auf den lockeren Zusammenhang der Füllzellen, das Vorhandensein von Intercellularräumen in der Verjüngungsschicht und anderen Structurverhältnissen bezeichnet er im Anschlusse an Du Petit-Thouars die Lenticellen als „Rindenporen". „Dieselben sind nicht besonders stark entwickelte Peridermtheile, sondern Durchbrechungen derselben; sie verhalten sich jedenfalls, was ihre physiologische Bedeutung betrifft, zu dem Periderm, wie die Spaltöffnungen zur Epidermis."

Ich komme jetzt auf den schon oben erwähnten Versuch Stahl's zurück, welcher ganz an die Beobachtung Du Hamel's erinnert. „Ein mit Lenticellen versehener Zweig wurde luftdicht an den kürzeren Schenkel eines zweischenkeligen Glasrohres befestigt. Nachdem der ganze Zweig bis zur oberen zugekitteten Schnittfläche in ein mit Wasser angefülltes gläsernes Gefäss untergetaucht worden, wurde eine geringe Quantität Quecksilber in den längeren Schenkel des Glasrohres gegossen. Unter ganz geringem Drucke trat reichliche Luft aus, nicht wie man bisher angenommen, durch zufällige Rindenrisse oder durch die Öffnungen der Gefässe an den Stellen, wo die Blätter sich abgelöst haben, sondern durch die Lenticellen".

Stahl spricht auch von einem Verschlusse und einem Geöffnet-werden der Linsenkörperchen. Ersterer wird dadurch bewirkt, dass im Herbste die Verjüngungsschicht eine dünne Lage von Peridermzellen statt des Füllgewebes bildet. Im Frühjahre werden dann wieder Füllzellen erzeugt, das Periderm wird gesprengt und die Lenticelle ist offen.

---

[1] E. Stahl, Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Lenticellen. Botanische Ztg. 1873, p. 560.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Im Grunde genommen, ist die Vorstellungsweise Trecul's und jene Stahl's über die Entstehung der Lenticellen so ziemlich ein und dieselbe. Beide nehmen an, dass sich die Lenticellen — in der Mehrzahl wenigstens — unter Spaltöffnungen entwickeln. Die „Zellwucherung" Trecul's ist nichts als die „Füllzellenbildung" Stahl's. Der Eine spricht von einem Absterben des unter der Spaltöffnung befindlichen Gewebes, der Andere von einem Verschrumpfen und einer Verfärbung der Füllzellen. Dass endlich die Verjüngungsschicht nur eine besondere Modification des Phellogens sei, darüber kann kein Zweifel herrschen.

Um so befremdender ist es daher, dass diese beiden Forscher hinsichtlich der physiologischen Function der Lenticellen trotzdem zu so gegentheiligen Anschauungen gelangt sind. Es wird im Folgenden meine Aufgabe sein, die Ursache hiervon darzulegen.

2.

Indem ich nun darangehe, die physiologische Bedeutung der Lenticellen mit Rücksicht auf meine eigenen Beobachtungen und Versuche einer Besprechung zu unterziehen, muss ich aus Gründen, die sich später von selbst ergeben werden, insofern eine Theilung des Themas vornehmen, als ich mich zuerst ausschliesslich mit den Lenticellen noch grüner Organe, und dann erst mit jenen der peridermbesitzenden Zweige beschäftigen will.

Es ist eine gewiss eigenthümliche Erscheinung, dass sich die Lenticellen am jungen Spross gewöhnlich schon lange vor dem Auftreten des Periderms entwickelt haben. Denn kaum dass die Internodien im Frühjahre sich strecken, tritt unter den Spaltöffnungen bereits jene Reihe von Veränderungen auf, die nach kurzem zur Lenticellenbildung führt. Die Entstehung des Periderms jedoch lässt oft viel länger auf sich warten. Selbst im Juli gibt es noch immer peridermlose Zweige — ich erwähne blos *Gleditschia, Sambucus, Tilia* — und bei *Ilex aquifolium,* sowie bei *Cornus alba* ist die Peridermbildung von Trecul erst an dreijährigen Zweigen beobachtet worden. Wenn nun die Lenticellen lediglich „Durchbrechungen des Periderms" sind und mit

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

dieser Bezeichnung auch ihre gesammte physiologische Function gekennzeichnet wird, wie kommt es dann, dass die Durchbrechungen früher auftreten, als das Periderm selber, und dass sich die Natur so sehr mit der Erzeugung von Organen beeilt, die doch vor der Entwickelung des Periderms ganz überflüssig erscheinen? Man könnte vielleicht erwidern, dass ein bestimmtes Organ nicht jederzeit zu functioniren brauche; allein, wenn wir uns das Vorkommen der Lenticellen an den Blattstielen vergegenwärtigen, wo unter normalen Verhältnissen doch niemals Periderm auftritt, so können wir diesen Einwand getrost zurückweisen. Denn eine bestimmte physiologische Function haben gewiss auch die Lenticellen der Blattstiele zu erfüllen, sollte sie auch noch so gering sein.

Wenn man die Lenticelle eines grünen Zweiges im Querschnitte betrachtet, so wird jeder Unbefangene der Ansicht Mohl's und Trecul's beipflichten. Wo früher eine Athemhöhle sich vorfand und das sie begrenzende Parenchym unmittelbar mit der atmosphärischen Luft in Berührung kam, da schliessen jetzt die aus mehreren Zellenreihen bestehende Verjüngungsschicht, das abgestorbene Füllgewebe und die in den meisten Fällen noch unverletzte Oberhaut das unter denselben liegende Parenchym vollständig ab. Während die Transpiration an der grünen Oberfläche des Zweiges nur den Widerstand, welchen ihr die Epidermis und etwa das Collenchym entgegensetzen, zu überwinden hat, wird dieselbe in den Lenticellen einem vermehrten Widerstande begegnen müssen, welcher noch dazu erhöht wird durch die geringe Imbitionsfähigkeit des halbvertrockneten Füllgewebes. Die Lenticellen der Kirschenstiele sind aus der schon bei früherer Gelegenheit angeführten Ursache besonders geeignet, dieses Verhältniss zu illustriren.

Wie zu erwarten stand, lässt sich durch die Lenticellen ganz junger Zweige auch niemals Luft pressen. Selbst nicht bei *Sambucus*, wo dies doch sonst am leichtesten gelingt.

Wenn die Transpiration peridermloser Zweige durch das Vorhandensein eines Haarkleides ohnehin schon herabgesetzt wird, so scheint die Lenticellenbildung als überflüssig zu unterbleiben. So bei *Cytisus Laburnum*, dessen Triebe zwar viele Spaltöffnungen, aber keine Lenticellen aufweisen, bei *Nerium*

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

oleander, wo neben der Haarbekleidung auch noch ein Wachsüberzug auftritt, und ferner *Tilia heterophylla*, wo unter dem dichten Haarfilz nur wenige Linsenkörperchen versteckt sind.

Schliesslich sei hier noch eine Beobachtung angeführt, die ich an den Blattstielen der Rosskastanie machte, und welche die hier verfochtene Anschauungsweise nur stützen kann. Wenn man nämlich am Basaltheile des Blattstieles die Oberhaut sammt den darunter liegenden Collenchymzellen durch einen Nadelstich verletzt und derart eine künstliche Athemhöhle herstellt, so wird zwar keine Füllzellenbildung eintreten, wohl aber die Anlage eines Phellogens erfolgen. Dasselbe begrenzt unterhalb der verletzten und abgestorbenen Zellen bogenförmig die Wunde und bildet nach aussen Korkzellen, nach innen Phelloderm. Wenn man nun knapp neben dieser Stelle unter einer Spaltöffnung denselben Process der Phellogenbildung vor sich gehen sieht, so darf man hieraus wohl zuversichtlich auf eine Gleichheit der beiderseitigen Ursachen schliessen.

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

Ich gehe nun zur Besprechung des Einflusses über, welchen die Lenticellen auf die Durchlüftung und Transspiration der peridermbesitzenden Zweige ausüben.

Vor Allem wiederholte ich den Du Hamel'schen Versuch. Ein älterer Zweigabschnitt von *Morus alba* wurde an beiden Schnittflächen mit Siegellack verkittet und in eine mit ausgekochtem Wasser gefüllte Eprouvette gesenkt. Sodann entfernte ich die demselben adhärirende Luft mit einem Pinsel. Die den Zweig umgebende Wasserschichte war dünn genug, um eine rasche Erwärmung derselben im Sonnenlichte zu ermöglichen. Und in der That war schon nach wenigen Minuten an jeder Lenticelle eine Luftblase sichtbar, welche nur aus den Intercellularräumen des Rindenparenchyms ausgetreten sein konnte.

Um längere Beobachtungen über die Modalitäten des Luftaustrittes anstellen zu können, ist natürlich nur das von Stahl

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

besprochene Verfahren anwendbar. Doch werden die durch dasselbe erhaltenen Resultate mit einer gewissen Vorsicht aufzunehmen sein. Der luftdichte Verschluss des kürzeren Schenkels der Röhre ist nur mittelst eines Kork- oder Kautschukpfropfens zu bewerkstelligen, und da wäre es denn wohl möglich, dass das eingezwängte Zweigstück einem zu grossen Seitendrucke ausgesetzt wird. Unter sich sind übrigens die erhaltenen Resultate gewiss vergleichbar.

Die ersten derartigen Versuche führte ich in den letzten Tagen des April aus, gerade zur Zeit, als die durch den ungewöhnlich strengen Winter verzögerte Belaubung der Bäume ihren Anfang nahm. An allen Zweigen, mit Ausnahme des Hollunders, waren die Lenticellen augenscheinlich noch „geschlossen", d. h. ein Ausströmen sichtbarer Luftblasen unterblieb noch. Der Druck, welchen ich dabei anwendete, war ziemlich beträchtlich, da die Höhe der Quecksilbersäule über 200 Millimeter betrug. Zu Ende Mai, als sich das Laub schon vollkommen entfaltet hatte, ohne gerade ein sommerliches Aussehen zu zeigen, ergab sich bei einer Wiederholung des Versuches genau dasselbe Resultat. Erst Mitte Juni gelang es mir, an einer grösseren Anzahl von Zweigen kleine Luftblasen austreten zu sehen, nicht aber ein reichliches Ausströmen derselben, wie Stahl es angibt. Die Lenticellen waren demnach offen, und zwar an Zweigen des Berg- und Feldahorns, der Rosskastanie, des Maulbeerbaumes, der Gleditschie und anderer Bäume, deren Blüthezeit schon verstrichen war. Die Lenticellen der Linde, der Rainweide und der Robinie, von denen die beiden ersteren zur Zeit des Versuches noch blühten, liessen noch immer keine Luftblasen hindurch.

Es tritt demnach der Zeitpunkt, in welchem sich die Lenticellen so weit öffnen, dass sichtbare Luftblasen aus denselben hervortreten, ziemlich spät ein, in der Regel erst nach vollendeter Belaubung und nur in seltenen Fällen vor der Blüthezeit des betreffenden Baumes.

Wenn man auch durch die Lenticellen eines jeden Zweiges Luft zu pressen vermag, so wird man doch vergebens an anderen Stellen der Zweigoberfläche, sei es, dass man das Periderm verletzt, oder dasselbe vom Rindenparenchym ablöst, einen Austritt von Luftblasen zu bewirken suchen. Jene Erscheinung ist daher

Download from The Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

nicht blos von dem Geöffnetsein der Lenticellen abhängig, sondern auch von der Art und Weise, wie sich die Intercellularräume des Rindenparenchyms anordnen und ein förmliches System bilden. Die Lenticellen sind die Vereinigungspunkte derselben, durch welche eine gemeinschaftliche Communication der Intercellularräume des Rindenparenchyms mit der atmosphärischen Luft hergestellt wird. Die Bezeichnung „Rindenporen" scheint mir daher nicht passend gewählt, insofern sie nämlich der irrigen Vorstellung Raum gibt, als seien die Lenticellen wirklich nichts anderes als partielle Durchbrechungen des Periderms.

Es dürfte schwer fallen, auch nur annähernd das Mass zu bestimmen, in welchem die Betheiligung der Lenticellen an der Durchlüftung des Zweiges erfolgt. Viel eher erscheint es möglich, den Einfluss der Lenticellen auf die Transspirationsgrösse des Zweiges festzustellen, da man es hier nur mit einer einfachen Wasserabgabe zu thun hat.

Ich stellte daher in dieser letzteren Richtung eine Reihe von Versuchen an, welche in folgender Weise durchgeführt wurden:

Nachdem ich mir zwei gleich alte und gleich grosse Zweigabschnitte eines und desselben Baumes ausgewählt, wog ich dieselben sofort nach ihrer Entlaubung ab und verschloss ihre Schnittflächen sorgfältig mit Siegellack. Durch eine abermalige Wägung bestimmte ich das Gewicht dieses letzteren und liess nun die Zweige 24 Stunden hindurch transspiriren. Nach Ablauf dieser Zeit wurde für jeden von ihnen die Grösse der Transspiration, ausgedrückt in Procenten des ursprünglichen Gewichtes, ermittelt. Sodann wurden an dem einen Zweige die Lenticellen mit ziemlich dickflüssigem Asphaltlack verklebt, an dem anderen Zweige hingegen offen gelassen; nur *zwischen* den Lenticellen trug ich hier ebenso viele und gleichgrosse Asphalttüpfelchen auf, als dort *über* den Lenticellen, damit jedem Zweige ein gleich grosser Theil der transspirirenden Oberfläche entzogen würde. Der Asphaltlack ist allerdings für Wasser nicht ganz undurchlässig, doch erwies sich nach diesbezüglichen Versuchen diese Fehlerquelle als so gering, dass man sie gänzlich unberücksichtigt lassen durfte.

Bei dem geschilderten Verfahren ging ich natürlich von der Voraussetzung aus, dass sich in der Abnahme der Transspiration

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

beider Zweige unter genau denselben äusseren Verhältnissen eine wenigstens annähernde Proportionalität zeigen müsste, welche mir eben als Ausgangspunkt für die Beurtheilung des Einflusses, den die Verklebung der Lenticellen auf die Transspiration des einen Zweiges ausübte, zu dienen bestimmt war. Wenn man hierbei nur solche Zweige verwendet, die anfänglich nahezu gleich stark transspiriren, so wird man die Richtigkeit jener Voraussetzung auch experimentell nachweisen können. Die Versuche wurden an Zweigstücken von *Sambucus nigra*, *Triaenodendron caspicum* Endl.[1] und *Morus alba* vorgenommen, letztere einen halben Monat hindurch tagtäglich gewogen. Die Temperatur des Versuchsraumes betrug 20—23° Celsius. Umstehende Tabelle weist die Ergebnisse aus, wozu ich noch bemerke, dass bei sämmtlichen Zahlen das Gewicht des Asphalt- und des Siegellacks bereits in Abzug gebracht ist und dass die Reihe der Aufzeichnungen mit jenem Tage beginnt, an welchem die Verklebung der Lenticellen vorgenommen wurde.

Mit Hilfe dieser Tabelle ist es nun leicht, den Einfluss, welchen die Lenticellen auf die Transpiration der Zweige ausübten, wenigstens annäherungsweise in Zahlen auszudrücken. Die Gewichtsverluste der beiden Sambucuszweige beliefen sich für den ersten Tag, an welchem die Lenticellen beider Zweigstücke noch offen waren, auf 3·26 und 2·67 %. Jener Zweig, dessen Lenticellen auch späterhin offen blieben, d. i. der Vergleichszweig, hatte nach fünf Tagen (vom Tage der ersten Aufzeichnung an gerechnet) einen Gewichtsverlust von 12·95 % erlitten. Nach der oben gemachten Voraussetzung lässt sich nun leicht berechnen, wie viel der andere Zweig an Gewicht hätte verlieren müssen, wenn seine Lenticellen nicht wären verklebt worden. Es ergibt sich nämlich dieser Verlust aus der Proportion $3{\cdot}26 : 2{\cdot}67 = 12{\cdot}95 : x$, woraus $x = 10{\cdot}60$ resultirt. Der thatsächliche Gewichtsverlust dieses Zweiges betrug aber blos 7·66 % und ist somit die Differenz von 2·94 dem Verschlusse der Lenticellen zuzuschreiben. Oder mit anderen Worten: Die Menge des durch die Verklebung der Lenticellen zurückgehaltenen Wassers, bezogen auf die ge-

[1] Einer im nächsten Abschnitte noch häufig zu nennenden Gleditschie.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

sammte Wasserabgabe (d. i. auf 10·6% des Zweiggewichtes) betrug 28%.

I. Tabelle.

Sambucus nigra		*Triaenodendron casp.*		*Morus alba*	
I. Zweig Lenticellen verklebt	II. Zweig Lenticellen offen	I. Zweig Lenticellen verklebt	II. Zweig Lenticellen offen	I. Zweig Lenticellen verklebt	II. Zweig Lenticellen offen
Ursprüngliches Gewicht		Ursprüngliches Gewicht		Ursprüngliches Gewicht	
2·908 Gr.	2·908 Gr.	4·134 Gr.	4·592 Gr.	2·210 Gr.	2·392 Gr.
Gewichtsverlust nach den ersten 24 Stunden		Gewichtsverlust nach den ersten 24 Stunden		Gewichtsverlust nach den ersten 24 Stunden	
2·67%	3·26%	1·40%	1·50%	4·75%	5·18%
2·830 Gr.	2·813 Gr.	4·076 Gr.	4·523 Gr.	2·105 Gr.	2·268 Gr.
2·783	2·714	4·037	4·455	2·029	2·135
2·727	2·618	4·000	4·383	1·950	2·016
2·670	2·532	3·965	4·321	1·885	1·922
2·613	2·449	3·930	4·264	1·825	1·837
2·555	2·371	3·897	4·203	1·761	1·755
2·500	2·297	3·862	4·143	1·711	1·688
2·449	2·250	3·828	4·091	1·660	1·625
2·420	2·190	3·797	4·038	1·609	1·566
2·380	2·138	3·762	3·984	1·561	1·510
2·342	2·089	3·728	3·933	1·521	1·465
2·296	2 032	3·691	3·882	1·481	1·423
2·249	1·970	3·657	3·833	1·439	1·375
2·203	1·910	3·616	3·780	1·402	1·337
2·159	1·852	3·579	3·728	1·367	1·301

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Es folgen nun noch zwei Tabellen, die nach dem Vorausgegangenen ohne Weiteres verständlich sind.

II. Tabelle.

Zeitangabe	*Sambucus nigra*		*Triaenodendron casp.*		*Morus alba*	
	Der Zweig hätte unter normalen Verhältnissen einen Gewichtsverlust erlitten von:	Nach Verklebung der Lenticellen betrug der Gewichtsverlust bloss:	Der Zweig hätte unter normalen Verhältnissen einen Gewichtsverlust erlitten von:	Nach Verklebung der Lenticellen betrug der Gewichtsverlust bloss:	Der Zweig hätte unter normalen Verhältnissen einen Gewichtsverlust erlitten von:	Nach Verklebung der Lenticellen betrug der Gewichtsverlust bloss:
Nach 5 Tagen	10·60%	7·66%	5·35%	3·58%	9·76%	9·26%
„ 10 „	19·65	15·90	11·10	7·69	19·84	17·47
„ 15 „	28·02	23·71	16·41	12·18	27·75	24·62

III. Tabelle.

Zeitangabe	*Sambucus nigra*	*Triaenod. casp.*	*Morus alba*
	Menge des durch die Verklebung der Lenticellen zurückgehaltenen Wassers, ausgedrückt in Procenten des jeweiligen Gesammtverlustes.		
Nach 5 Tagen	27·7	33·1	14·5
„ 10 „	19·1	30·7	15·7
„ 15 „	15·4	25·8	9·9

Wenn man erwägt, wie klein die Oberfläche der Lenticellen im Vergleiche zu jener des ganzen Zweiges ist, so muss man die vorstehenden Percentzahlen als überraschend hoch bezeichnen. Ich betone übrigens nochmals, dass dieselben auf absolute Genauigkeit durchaus keinen Anspruch machen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Aus der letzten Tabelle ergibt sich, dass bis auf eine kleine Unregelmässigkeit beim Zweige des Maulbeerbaumes, der Einfluss der Lenticellen auf die Transspirationsgrösse der Zweige allmälig immer kleiner wird. Dies beruht offenbar auf dem sich stark vermindernden Wassergehalt der Zweige und erinnert uns zugleich, dass die beschriebenen Versuche unter Verhältnissen ausgeführt wurden, wie sie bei der lebenden Pflanze nicht stattfinden. Doch glaube ich, dass hiedurch der Werth der erhaltenen Resultate nicht wesentlich beeinträchtigt wird. Dieselben sind doch mindestens ein anschauliches Bild von Vorgängen, über die bisher keine einzige genauere Angabe vorlag.

Der Vollständigkeit halber nahm ich übrigens mit Morus-Zweigen einen Transspirationsversuch auch in der Weise vor, dass für einen Wiederersatz des verdunstenden Wassers gesorgt wurde. Ich senkte nämlich den betreffenden Zweig ungefähr 3 Centimeter tief in eine nicht ganz mit Wasser gefüllte Eprouvette, befestigte ihn mittelst Drahtes an dieser letzteren und goss auf die Oberfläche des Wassers eine dünne Schichte von Olivenöl. Im Übrigen wurde ganz wie bei den früheren Versuchen vorgegangen, wesshalb ich die Zusammenstellung einer Tabelle unterlasse und nur das Resultat mittheilen will. Jeder der beiden Versuchszweige wog etwas über 5 Gramm. Der eine gab am ersten Tage 73, der andere 61 Milligramm Wasser ab; an letzterem wurden die Lenticellen verklebt. Während nun jener an den folgenden Tagen durchschnittlich 70 Milligramm Wasser verlor, sich also nahezu auf der Höhe seiner anfänglichen Transspiration erhielt, verdunsteten am anderen Zweige durchschnittlich blos 45 Milligramm, wonach sich die Menge des durch den Verschluss der Lenticellen zurückgehaltenen Wassers auf etwas über 23 Percent des Gesammtverlustes beläuft.

Die ganze Versuchsreihe gelangte in der ersten Hälfte des Juni zur Ausführung, d. i. zu einer Zeit, wo ich an den Lenticellen von *Morus* und *Triaenodendron* noch keinerlei Luftaustritt bemerken konnte. Das Wiedereintreten ihrer Functionsfähigkeit ist also nicht an den Zeitpunkt geknüpft, in welchem sich das Experiment Stahl's zum ersten Male wieder mit Erfolg durchführen lässt.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Bezüglich der aus der Structur der Lenticellen sich ergebenden Stützen jener Ansicht Du Hamel's verweise ich auf die Untersuchungen des früher genannten Forschers.

Die Lenticellen peridermbesitzender Zweige bewerkstelligen also eine Communication zwischen den Intercellularräumen des Rindenparenchyms und der atmosphärischen Luft. Namentlich ist der begünstigende Einfluss, welche die Lenticellen dergestalt auf die Transspiration der Zweige ausüben, sehr bedeutend.

3.

Wie ist es aber möglich, dass ein und dasselbe Organ zuerst als Schutzmittel gegen äussere Einflüsse dient und die Transspiration verzögert, später jedoch als eine „Öffnung der Rinde" erscheint und die Transspiration begünstigt? Die Ursache hiervon kann nicht in anatomischen Veränderungen des Baues der Lenticellen liegen, wohl aber beruht dieselbe auf den durchgreifenden Veränderungen, welche mit der Entstehung des Periderms die übrige Zweigoberfläche betreffen.

Zu den wichtigsten Aufgaben der Lenticelle gehört wohl die Beeinflussung der Transspiration. Sie allein möge daher in der nachfolgenden Auseinandersetzung berücksichtigt werden.

Am grünen, peridermlosen Zweig hat die Transspiration ausserhalb der Lenticellen nur den Widerstand des Collenchyms und der Oberhaut zu bewältigen; innerhalb der Lenticellen jedoch jenen des Phelloderms, der Verjüngungsschicht, des Füllgewebes und der in den meisten Fällen noch unverletzten Oberhaut. Die Transspiration findet hier ungünstigere Bedingungen als dort. Am peridermbesitzenden Zweig hingegen hat das verdunstende Wasser ausserhalb der Lenticellen des Phelloderm, das Korkkambium, das Periderm und an jüngeren Zweigen bisweilen auch die Oberhaut zu passiren. Innerhalb der Lenticellen haben sich die Widerstände kaum geändert. Nur die Epidermis ist durch das andringende Füllgewebe zerrissen, mit ihr also ein Widerstand beseitigt worden; im Übrigen hat das verdunstende Wasser wie vorhin

Download from The Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

das Phelloderm, die Verjüngungsschicht und das Füllgewebe zu durchdringen. Scheiden wir die gemeinsamen Widerstände aus, so bleibt einerseits nur mehr das Periderm, andererseits das Füllgewebe zu berücksichtigen übrig. Welches von beiden die Transspiration mehr begünstige, ist unschwer zu beantworten.

An grünen peridermlosen Zweigen ist die Transspiration eine sehr grosse. Sie ist vielleicht zu gross und wird desshalb durch Lenticellenbildung auf ein geringeres Mass beschränkt. Eine noch viel weiter gehende Herabsetzung der Transspiration wird aber durch die Entstehung des Periderms verursacht. Auch diese Herabsetzung geht zu weit und wieder sind es die Lenticellen, welche das Extrem mildern.

Dieselben sind demnach Regulatoren der Transspiration, welche an grünen peridermlosen Zweigen die Wasserverdunstung local vermindern, an peridermbesitzenden dieselbe local erhöhen.

Jede von den beiden durch Stahl und Trecul vertretenen Ansichten ist demnach richtig, oder wenn man will, auch unrichtig. Das Eine desshalb, weil jede von ihnen der physiologischen Bedeutung der Lenticellen nach einer Richtung hin thatsächlich entspricht, das zweite aus dem Grunde, weil jede der beiden Anschauungsweisen zugleich die Gesammtfunction der Lenticellen kennzeichnen will. Dieses letztere jedoch vermag nur ihre Vereinigung.

III.

Über die Vertheilung der Lenticellen an Zweigen und Ästen.

Nur selten hat dieses anscheinend undankbare Thema die Aufmerksamkeit der Botaniker auf sich gelenkt. Man begnügte sich im Allgemeinen mit der Vorstellung, dass die Lenticellen ganz unregelmässig über Zweige und Äste zerstreut seien, und nur wenige Beobachtungen liessen uns die allgemeine Giltigkeit dieser Annahme bezweifeln. So hat Trecul[1] Einiges über die Vertheilung der Lenticellen an jungen Zweigen mitgetheilt. Er fand, dass bei *Ficus carica* häufig 8—12 weisse Fleckchen ein wenig unterhalb des Blattstieles in einer zur Insertionsgrenze parallelen Reihe

[1] Trecul, *Comptes rendus de l'académie des sciences*, T. 73, p. 17.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

angeordnet sind. Eine Thatsache, die man übrigens auch bei *Acer pseudoplatanus* und anderen Bäumen beobachten kann. Am Hollunder wird in der Vertheilung der Linsenkörperchen insoferne eine gewisse Regelmässigkeit bewirkt, als dieselben blos zwischen den Längsriefen der Zweige auftreten, wo das Collenchym bekanntlich nur eine geringe Mächtigkeit besitzt. Von Stahl wurde beobachtet, dass die Lenticellen der Weisstanne eine regelmässig spirale Stellung zeigen, welche durch ihre Entstehung unter den Blättern bedingt wird; er machte ferner darauf aufmerksam, dass die aus dem Phellogen hervorgehenden Lenticellen am Stengel von *Lonicera tatarica* zumeist in Längsreihen angeordnet sind.

Es würde einem aufmerksamen Beobachter nicht schwer fallen, eine grössere Anzahl derartiger Besonderheiten namhaft zu machen. Es sei hier beispielshalber nur im Vorübergehen erwähnt, dass die Lenticellen am Stamme von *Triaenodendron caspicum* in 3—6 Centimetern langen Horizontalreihen auftreten; und dass ich dieselben an einer „Überwallung" des nämlichen Baumes ziemlich deutliche, concentrische Kreise bilden sah. Weil jedoch fast jede dieser Erscheinungen, mit Ausnahme der erstgenannten Beobachtung Stahl's, nur auf localen Organisationsverhältnissen der Pflanze beruht, so können dieselben auch nur ein ganz geringes biologisches Interesse gewähren.

Anders verhält es sich mit der Lenticellen-Vertheilung an horizontal stehenden Gleditschienzweigen, an den Ästen der Linde und noch einiger anderer Bäume. Hier findet man nämlich, dass die Lenticellen an der Unterseite des Zweiges um vieles reichlicher auftreten, als an der Oberseite desselben. Dieser Unterschied ist besonders auffallend an dem schon früher erwähnten *Triaenodendron caspicum*, wo manches Internodium an der Oberseite vollkommen glatt erscheint, während es an der Unterseite 10—15 sehr stark entwickelte, grosse Lenticellen besitzt. Bei der Gleditschie ist die eine Seite des Zweiges oft ganz besäet mit Lenticellen; kehrt man denselben um, so staunt man über die relativ geringe Anzahl von Lenticellen, welche man jetzt vor sich hat.

Um für diese meine Beobachtung auch Zahlen sprechen zu lassen, nahm ich an verschiedenartigen Zweigen von *Triaeno-*

Download from Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

dendron caspicum, Gleditschia triacanthos. Gl. Fontanesii Spach., Tilia intermedia und *Ulmus campestris* genaue Zählungen vor, deren Ergebnisse in der nachstehenden Tabelle verzeichnet sind. Jede Zahl bezieht sich auf ein 20 Centimeter langes Zweig- oder Aststück, und stellt einen Mittelwerth dar, welcher aus fünf Zählungen resultirte. Natürlich beziehen sich die Angaben jeder einzelnen Colonne immer auf ein und denselben Baum.

I. Tabelle.

Name des Baumes	1jähriger Zweig		3—5jähriger Zweig		10—15jähr. Ast	
	Oberseite	Unterseite	Oberseite	Unterseite	Oberseite	Unterseite
Triaenodendron casp. .	18	51	10	53	11	61
Gleditschia triac.	73	210	110	241	150	290
Gled. Fontanesii	131	187	134	230	155	315
Tilia intermedia	51	87	45	68	93	135
Ulmus campestris	55	70	66	78	95	96

Nehmen wir die jeweilige Anzahl der Lenticellen an der Oberseite als Masseinheit an, so erhalten wir für die Unterseite die in der folgenden Tabelle angegebenen Werthe.

II. Tabelle.

Name des Baumes	Verhältnisszahl zwischen der Menge der Lenticellen an Ober- und Unterseite des		
	1jährigen Zweiges	3—5jährigen Zweiges	10—15jähr. Astes
Triaenodendron casp. . .	2·8	5·3	5·6
Gleditschia triac.	2·9	2·2	1·9
Gled. Fontanesii	1·4	1·7	2·0
Tilia intermedia	1·7	1·5	1·4
Ulmu camspestris	1·3	1·2	1·0

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Diesen Angaben wäre noch beizufügen, dass an den Stämmen, sowie rings um den verticalen oder nur wenig geneigten Hauptästen die Vertheilung der Lenticellen eine ganz gleichmässige ist. Bei *Tilia* und *Ulmus* ist dasselbe auch an den älteren horizontalen Ästen der Fall. Bei *Triaenodendron* jedoch zeigen selbst noch armdicke Äste die ungleiche Vertheilung der Linsenkörperchen auf ihrer Ober- und Unterseite; auch *Gleditschia* verhält sich ganz ähnlich.

Aus diesen Thatsachen, sowie aus dem in der zweiten Tabelle zusammengefassten Beobachtungsmateriale ergibt sich unmittelbar Folgendes:

1. Die Lenticellen sind an der Unterseite horizontaler Zweige stets zahlreicher als an der Oberseite. Wenigstens gilt dies für jüngere Zweige. Das mittlere Verhältniss beider Zahlen ist ungefähr 2 : 1; bei 10—15jährigen Triaenodendronästen stellt es sich wie 6 : 1, an 3—5jährigen Ulmenzweigen wie 7 : 6.

2. Diese Verhältnisszahl ändert sich nicht nur mit der Species, sondern auch mit dem Alter des Zweiges. Im Allgemeinen wird die ungleichmässige Vertheilung der Lenticellen allmälig ausgeglichen, was sich an Ulmenzweigen schon im 3. bis 5. Jahre geltend macht, bei *Triaenodendron* jedoch am längsten hinausgeschoben wird.

3. Der letztgenannte Baum, sowie *Gleditschia Fontanesii* zeigen insoferne ein merkwürdiges Verhalten, als mit dem zunehmenden Alter der Zweige auch die Verhältnisszahl zwischen der Menge der Lenticellen an Ober- und Unterseite grösser wird; dieselben mehren sich demnach in der Weise, dass auch die aus dem Phellogen hervorgehenden Lenticellen genau dieselbe Ungleichmässigkeit der Vertheilung erkennen lassen, wie die an den jungen Zweigen unter den Spaltöffnungen entstandenen. Dies hindert übrigens nicht, dass an noch älteren Ästen der vorhin erwähnte allmälige Ausgleich stattfindet.

Als besonders wichtig für das Verständniss der in Rede stehenden Erscheinung musste die Vertheilung der Spaltöffnungen angesehen werden; denn man konnte sich mit Recht fragen, ob nicht an diesjährigen Trieben der ungleichen Vertheilung der Lenticellen auch eine solche der Spaltöffnungen entspräche? Die nachfolgende kleine Tabelle gibt uns hierüber einen hin-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

reichenden Aufschluss. In derselben findet man die auf einen Quadratcentimeter sich beziehende Anzahl der Spaltöffnungen auf Ober- und Unterseite des horizontalen Zweiges mitgetheilt. Zugleich enthält sie Angaben über die Vertheilung der oftmals noch unentwickelten Lenticellen.

III. Tabelle.

Name des Baumes	Zahl der Spaltöffnung, berechnet für 1□Cent.		Zahl der Lenticellen, ber. für ein 20 Cent. langes Zweigstück	
	Oberseite	Unterseite	Oberseite	Unterseite
Triaenodendron casp. . . .	10	10	40	53
Gled. triacanthos	80	82	142	181
Gled. Fontanesii	14	13	164	220
Tilia intermedia	102	90	50	83
Ulmus campestris	40	43	32	51

Hieraus ergibt sich, dass die Spaltöffnungen beiderseits in ziemlich gleich grosser Anzahl vorkommen, und dass demnach an Zweigen die Ungleichmässigkeit in der Vertheilung eine specifische Eigenthümlichkeit der Lenticellen ist. An der Oberseite eines horizontalen Zweiges von *Gleditschia*, *Tilia* oder *Ulmus* tritt die Lenticellenbildung unter einer oft viel geringeren Anzahl von Spaltöffnungen auf, als an der Unterseite. Ja, noch mehr: Bei *Triaenodendron* werden oft selbst die wenigen an der Oberseite des erstjährigen Zweiges gebildeten Lenticellen im zweiten Jahre mit dem Periderm abgeworfen, ohne dass eine Neubildung von Lenticellen stattfände. Ein Blick auf die beiden ersten Tabellen zwingt uns schon im Vorhinein zu dieser Annahme, deren Richtigkeit auch durch die Beobachtung erhärtet wird. Bei *Gleditschia* scheint es nicht zu einem Abwerfen der oberseits befindlichen Lenticellen zu kommen, wohl aber zeigen dieselben in der zweiten Vegetationsperiode eine solche kümmerliche Entwicklung, dass viele von ihnen unkenntlich werden, bisweilen auch ganz verschwinden.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Mit den hier namentlich angeführten fünf Species ist die Anzahl jener Bäume, welchen die soeben besprochene Vertheilungsweise der Lenticellen gleichfalls zukommt, noch durchaus nicht erschöpft. Ich glaube im Gegentheile annehmen zu dürfen, dass man es hier mit einer ziemlich verbreiteten Erscheinung zu thun hat, wenn sich dieselbe auch nur selten in so auffälliger Weise geltend macht, als wie z. B. bei *Triaenodendron* und *Gleditschia*.

An vertical stehenden Zweigen konnte ich immer blos eine gleichmässige Vertheilung der Lenticellen wahrnehmen.

Dass wir in dem Vorwiegen dieser Organe an der Zweig-Unterseite eine Erscheinung vor uns haben, welche analog ist dem Vorwiegen der Spaltöffnungen an der Blatt-Unterseite, dies kann wohl bei der Gleichartigkeit der physiologischen Function dieser Organe kaum bezweifelt werden.

Freilich entspricht dem Vorkommen der Spaltöffnungen an der Blatt-Unterseite auch eine sehr scharf ausgesprochene Bilateralität des Blattes, welche ihrerseits wieder zur Annahme eines inneren Organisationsgesetzes einladet. An den Zweigen jedoch wird uns das reichlichere Auftreten der Lenticellen an der Unterseite, sowie überhaupt jedes bilaterale Wachsthum als lediglich von äusseren Einflüssen abhängig erscheinen. Wenn man nun anerkennt, dass man es hier mit zwei analogen Erscheinungen zu thun habe, so wird man nicht ohne Berechtigung auch eine gemeinsame Ursache derselben annehmen dürfen, und in diesem Sinne wirft die Vertheilung der Lenticellen auf jene der Spaltöffnungen ein nicht unbeachtenswerthes Licht.

Welcher Art ist nun der Einfluss, der am horizontalen Zweige jene Verschiedenheit in der Vertheilung der Lenticellen bewirkt? Lang andauernd ist er gewiss, und dass er mit der Transspiration im Zusammenhange stehe, ist sehr wahrscheinlich. Sollte er vielleicht darin bestehen, dass die Bedingungen für die Transspiration an der Unterseite des horizontalen Sprosses weniger günstig sind als an der Oberseite, und dass eben desshalb zur Paralysirung dieses ungünstigen Verhältnisses die Lenticellen an der Unterseite reichlicher auftreten? Ich wage es nicht, mich heute schon darüber zu entscheiden und glaube vielmehr, dass sich noch manche Voraussetzung als trüglich erweisen und noch manches

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Fig. 1

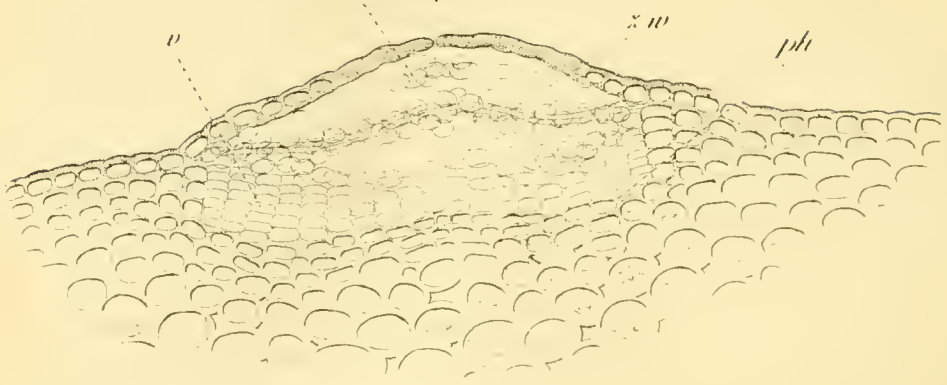


Fig. 2.

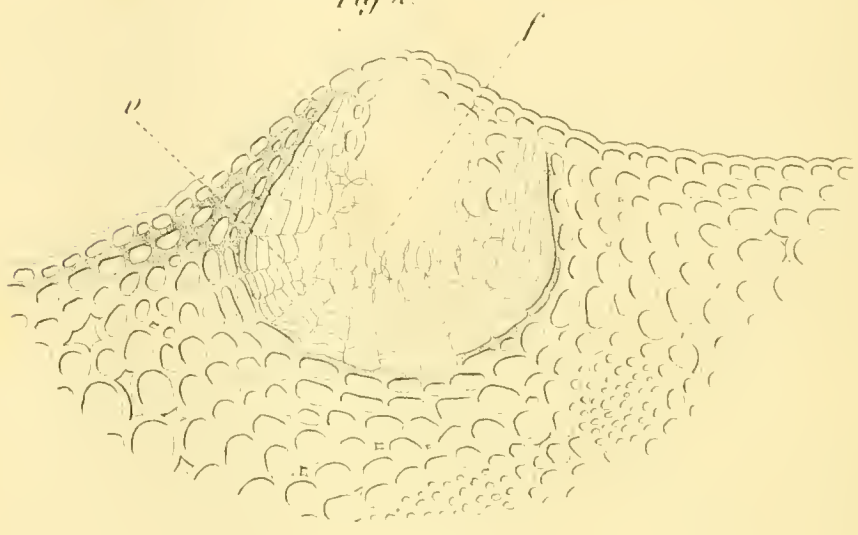
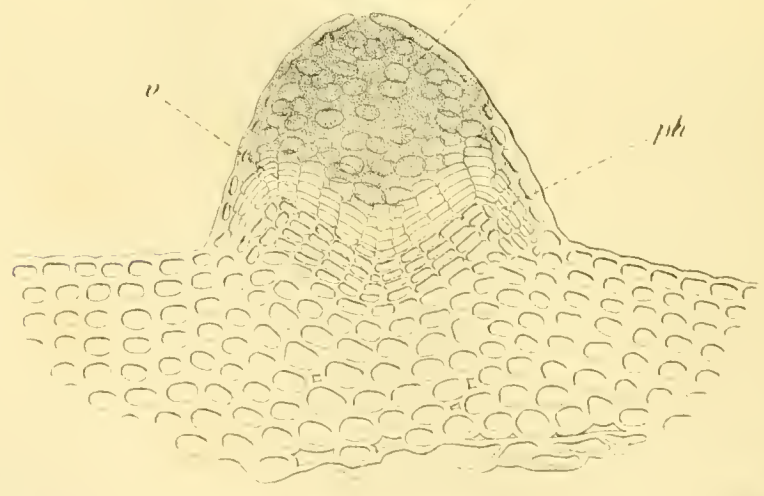


Fig. 3



Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Experiment missglücken wird, bis wir hinsichtlich der angedeuteten Fragen zur gewünschten Klarheit werden gelangt sein.

Erklärung der Abbildungen.

Bei jeder der drei Figuren bedeutet:

f die Füllzellen,
r die Verjüngungsschicht,
ph das Phelloderm.

Fig. 1. Lenticelle des Blattstieles von *Aesculus Hippocastanum*; *zw* ist ein Zwischenstreifen (Vergr. 120).

Fig. 2. Lenticelle des Blattstieles von *Aesculus glabra*. Der Querschnitt wurde nicht genau durch die Mitte geführt, wesshalb die Lenticelle continuirlich von der Oberhaut überzogen erscheint (Vergr. 120).

Fig. 3. Lenticelle des Blattstieles von *Tilia intermedia* (Vergr. 150).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse

Jahr/Year: 1876

Band/Volume: 72

Autor(en)/Author(s): Haberlandt Gottlieb Johann Friedrich

Artikel/Article: Arbeiten des pflanzenphysiologischen Institutes der k. k. Wiener Universität. 175-203