

Aus dem Forstbotanischen Institut der Universität Freiburg i. Br.
und dem Rheinisch-Westfälischen Institut für Übermikroskopie Düsseldorf.

ELEKTRONENMIKROSKOPISCHE BEOBACHTUNGEN
ÜBER EINE BESONDERE FEINSTRUKTUR
DER VERHOLZTEN ZELLWAND BEI EINIGEN CONIFEREN*.

Von

WALTER LIESE und INGEBORG JOHANN.

Mit 15 Textabbildungen.

(Eingegangen am 10. Juni 1954.)

Einleitung.

Über die Feinstruktur der Hoftüpfel von Coniferen liegen einige elektronenmikroskopische Arbeiten jüngeren Datums vor (W. LIESE und M. FAHNENBROCK 1951, 1952, H. HARADA und Y. MIYAZAKI 1952, A. FREY-WYSSLING und H. BOSSHARD 1953). Weitere vergleichende Untersuchungen an Hoftüpfeln verschiedener Nadelhölzer ergaben eine weitgehende Übereinstimmung des submikroskopischen Aufbaues (W. LIESE und M. FAHNENBROCK-HARTMANN 1953). Lediglich der Feinbau des inneren Tüpfelhofraumes zeigt einen Unterschied, da bei einigen Holzarten wie *Picea excelsa*, *Larix decidua* und *Pseudotsuga taxifolia* auf der Oberfläche der Tüpfelwand nur zirkulär verlaufende Fibrillen zu sehen sind, während man bei *Pinus silvestris* außer den Fibrillen zahlreiche kleine, warzenförmige Erhebungen beobachtet. Da über diese eigentümliche Struktur noch keine weiteren Einzelheiten bekannt sind, erschien es von Interesse, an einem umfangreicheren Material das Vorhandensein oder Fehlen der „Warzen“ näher zu prüfen. Zunächst sollte dabei festgestellt werden, inwieweit diese „Warzenstruktur“ auf der verholzten Zellwand für ein ganzes Individuum charakteristisch ist, ob es Unterschiede innerhalb der Rassen gibt, und ob sie vielleicht als ein Art- bzw. als ein Gattungsmerkmal angesehen werden kann.

Material und Methode.

Unsere Untersuchungen beschränkten sich auf die in Mitteleuropa wichtigsten Coniferen-Gattungen *Pinus*, *Picea*, *Abies* und *Larix*, von denen insgesamt 39 Arten untersucht wurden. Das Material stammt zumeist von Coniferen aus dem Botanischen Garten der Universität

* Mit freundlicher Unterstützung der Deutschen Gesellschaft für Holzforschung.

Freiburg¹ und wurde teils Ästen, teils dem Stammholz entnommen. Einige Kiefernarten konnten wir auch aus Guatemala² erhalten.

Die Präparation erfolgte nach dem Abdruckverfahren mit polymerisierendem Methacrylsäuremethylester (Plexiglas) (S. MENNENÖH und M. FAHNENBROCK 1951, W. LIESE u. M. FAHNENBROCK 1952). Um die auf der inneren Hofwand befindlichen „Warzen“ untersuchen zu können, mußte ein Tüpfelhof entfernt werden. Das geschieht am besten durch einen radialen Längsschnitt, wobei die Tracheiden meist in der mittellamellaren Kleb- und Verbindungsschicht voneinander getrennt werden. Die Hoftüpfel spalten dadurch auf, und jeweils eine Hofwand liegt zur Beobachtung frei.

*Elektronenmikroskopische Untersuchungen*³. Bei der Untersuchung der inneren Hofwand von *Pinus silvestris* beobachtet man bereits bei 1300facher Vergrößerung zwischen den kreisförmig verlaufenden Fibrillen zahlreiche rundliche, aus der Fläche herausragende Gebilde kleinster Dimension, die von uns als „Warzen“ bezeichnet wurden (W. LIESE und M. FAHNENBROCK-HARTMANN 1953). Streng hiervon zu unterscheiden sind körnige Strukturen, die mitunter durch Staubeilchen auf der Plexiglasfläche oder durch eine schlechte Bedampfung hervorgerufen werden können. H. HARADA und Y. MIYAZAKI (1952) stellten „Warzen“ gleichfalls bei *Chamaecyparis obtusa* fest und bezeichneten diese Erscheinung als „particle-structure“. In einer neueren Arbeit geht H. HARADA (1953) jedoch hiervon wieder ab und übernimmt zur Vereinheitlichung der Begriffe dankenswerterweise den Ausdruck „wart-like structure“.

Bei der näheren Untersuchung der Warzen entstand die Frage, ob es sich vielleicht um Ablagerungen von Harzen oder Verkernungsstoffen auf der Zellwand handeln könne. Die Beobachtung von Kiefernholz, das mit Aceton extrahiert und mit heißem Wasser behandelt war, ergab jedoch die gleiche Warzenstruktur wie die der unbehandelten Vergleichsproben. Da die Warzen außerdem sowohl im Splint- als auch im Kernholz vorhanden sind, müssen sie als echte Bestandteile der verholzten Zellwand angesehen werden. Die Beobachtung der Warzenstruktur durch H. HARADA (1952, 1953) mit Hilfe eines anderen Abdruckverfahrens ermöglicht außerdem die Feststellung, daß diese besondere morphologische Ausgestaltung der Zellwand in keinem Zusammenhang mit der jeweiligen Präparationsmethodik steht.

¹ Herrn Prof. Dr. F. OEHLKERS danken wir herzlich für die Überlassung der Proben.

² Für die Zusendung sind wir Herrn Oberregierungsrat Dr. G. BECKER, Berlin, dankbar.

³ Einige Bilder wurden freundlicherweise von Frau HARTMANN-FAHNENBROCK aufgenommen.

Um weitere Kenntnisse über die Natur der Warzen zu erlangen, wurde ihre Verteilung und Größe an Hoftüpfeln des Frühholzes von *Pinus silvestris* eingehender untersucht.

Es ergab sich, daß diese Gebilde nicht gleichmäßig über die Hofwand verteilt sind, sondern ihre Anzahl je Flächeneinheit großen Schwan-

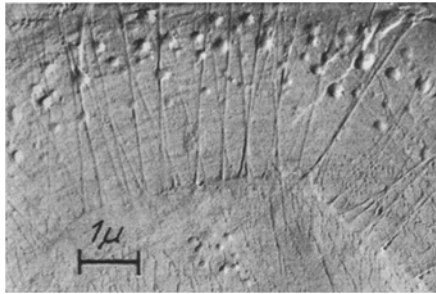


Abb. 1. Innere Hoftüpfelwand von *Pinus silvestris* mit darüberliegenden Torusfibrillen; die spärlichen Warzen sind am äußeren Rande verteilt; el. opt. 7500:1.

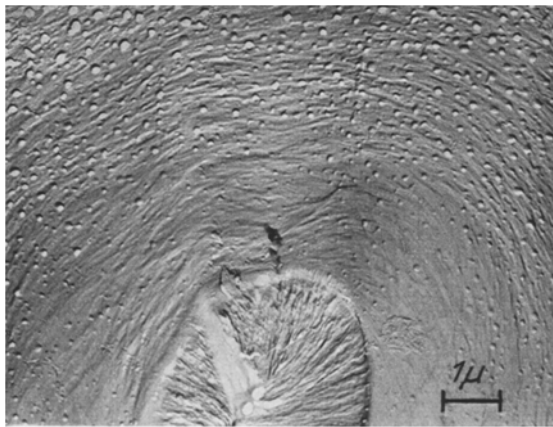


Abb. 2. Innere Hoftüpfelwandung von *Pinus silvestris*; die zahlreichen Warzen sind über die ganze Fläche verteilt; el. opt. 7600:1.

kungen unterworfen ist. So fanden wir z. B. bei nur 16 Auszählungen auf Flächen von $1 \mu^2$ Unterschiede von 10—31 Warzen. Wo nur wenige vorhanden sind, liegen sie am äußeren Rande des Hofes (Abb. 1); in anderen Fällen sind sie aber in großer Zahl auf der ganzen Hofwand verteilt (Abb. 2). Auch kann man sie gelegentlich an den eingebogenen Rändern des Porus feststellen; das bei der Präparation hineingeflossene Plexiglas zeigt sie hier als längliche Abdrücke (vgl. Abb. 6 bei *Abies alba*). Anscheinend treten zwischen den Hoftüpfeln desselben

Baumes geringere Schwankungen in der Verteilung der Warzen auf als zwischen den Hoftüpfeln verschiedener Individuen. Für genauere quantitative Aussagen sind jedoch sehr umfangreiche Untersuchungen notwendig, die im Rahmen dieser Arbeit nicht vorgenommen werden konnten.

Bei näherer Betrachtung der Warzen zeigt es sich, daß diese keine einheitliche Größe besitzen; bereits zwischen den Warzen desselben



Abb. 3. Innere Hoftüpfelwandung von *Pinus silvestris* mit größeren und kleineren Warzen; el. opt. 7600:1.

Hofes bestehen erhebliche Unterschiede (Abb. 3). Wenn auch im allgemeinen größere und kleinere Warzen auf der Hofwand ziemlich regellos verteilt sind, so läßt sich doch offenbar eine leichte Größenabnahme zum Porus hin beobachten. Zur genaueren Größenbestimmung wurden 400 Warzen auf der Hofwand von *Pinus silvestris* an Aufnahmen von zumeist 15 000facher Vergrößerung ausgemessen. Die Verteilung der Werte ist auf Abb. 4 als ausgezogene Linie wiedergegeben. Da der mittlere Fehler bei der Messung $10 \pm 5 \mu$ betrug, wurden für die zeichnerische Darstellung

Klassen zu je 20μ gebildet. Der Verlauf der Kurve bestätigt den ersten Eindruck, daß die Warzen keine Strukturelemente gleichmäßiger Größe sind, sondern daß ihre Ausmaße in einem recht weiten Rahmen schwanken. Die kleinsten gemessenen Gebilde hatten einen Durchmesser von 10μ , die größten von 280μ . Das arithmetische Mittel liegt bei $119,9 \mu$. H. HARADA (1953) erhielt bei Messungen an 26 Bäumen anscheinend verschiedener Holzarten Größen von $100\text{--}300 \mu$, während unsere früheren Zählungen an einem kleineren Material bei *Pinus silvestris* Schwankungen von $90\text{--}250 \mu$ ergeben hatten (W. LIESE und M. FAHNENBROCK 1952).

Nach diesen Beobachtungen an *Pinus silvestris* lag es nahe, zunächst weitere Kiefernarten und darüber hinaus auch andere Nadelhölzer auf eine eventuell vorhandene Warzenstruktur der Hoftüpfelwandung zu prüfen.

Von der sehr artenreichen Gattung *Pinus* konnten 19 Holzarten untersucht werden: *Pinus ajacahuite*, *austriaca*, *cembra*, *contorta*, *excelsa*, *laricio*, *leucodermis*, *maritima*, *montana*, *Montezumae*, *oocarpa*, *parviflora*, *peuce*, *ponderosa*, *pseudostrobus*, *rudis*, *silvestris*, *strobus* und *teocote*. Die Ergebnisse sind in der Tabelle 1 enthalten. In diese Tabelle wurden gleichfalls drei weitere von H. HARADA¹ (1953) untersuchte Kiefern aufgenommen, so daß zur Auswertung die Befunde von insgesamt 22 Arten zur Verfügung stehen. Die elektronenoptische Untersuchung der verschiedenen Kiefern ergab, daß die für *Pinus silvestris* gefundene Warzenstruktur längst nicht für alle Arten zutrifft. Es zeigte sich vielmehr,

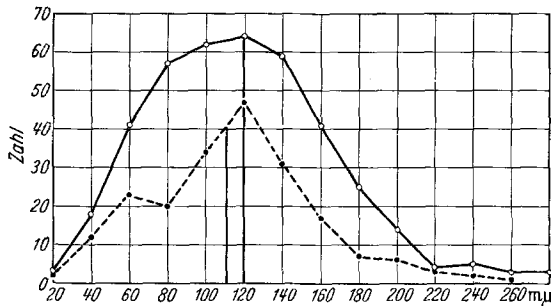


Abb. 4. Größenverteilung der Warzen: — auf der Hofwand bei 400 Messungen, — — auf der Tracheidenwand bei 200 Messungen.

daß es neben Kiefernarten mit Warzen auch solche gibt, deren Hofwände nur mit den kreisförmig angeordneten Fibrillen ausgekleidet sind (Abb. 5). Innerhalb einer Kiefernart oder gar eines Individuums konnten jedoch derartige Unterschiede in der Struktur der Hoftüpfel nicht festgestellt werden; die Befunde stimmten hier stets überein. Eine wertvolle Bestätigung sind uns die gleichlautenden Ergebnisse von HARADA an *Pinus silvestris* und *parviflora*.

In der Gattung *Picea* standen uns 10 Holzarten zur Verfügung: *Picea asperata*, *ajanensis*, *excelsa*, *falcata*, *mariana*, *Maximowiczii*, *omorica*, *orientalis*, *polita* und *Schrenkiana*. Bei allen wurde stets nur die von *Picea excelsa* bereits bekannte Struktur gefunden; Anzeichen von Warzen konnten nicht bemerkt werden. Auch HARADA untersuchte 4 Fichtenarten und fand in keinem Falle Warzen. Eine gegenseitige Bestätigung der Ergebnisse ergibt sich wieder für *Picea excelsa* und *ajanensis*. Ferner stellte F. v. BEUST (1952) bei *Picea excelsa* die gleiche Struktur fest.

Von der Gattung *Abies* wurden 6 Holzarten untersucht: *Abies alba*, *firma*, *nodulata*, *Nordmanniana*, *numidica* und *pinsapo*. Bei allen war

¹ Die Untersuchungen von H. HARADA wurden in Japan parallel zu den unserigen durchgeführt, und wir danken Herrn Dr. H. HARADA sehr herzlich für die Möglichkeit des ständigen Gedankenaustausches.

Tabelle 1.

Gat- tung	Holzart	Herkunft	War- zen*	Befunde anderer Autoren
<i>Pinus</i>	ajacahuite Ehrenb.	Guatemala	—	
	austriaca Höss (= nigra var. austriaca)	Bot. Gart. Frbg.	+	
	austriaca)	Bot. Gart. Frbg.	—	
	cembra L.	Bot. Gart. Frbg. u.	+	
	contorta Dougl.	Holzsammlg.		
	densiflora Sieb. et Zucc.		+	HARADA
	excelsa Wall.	Bot. Gart. Frbg.	—	
	laricio Poir. (= nigra var. Poiretiana)	Bot. Gart. Frbg. u. Holzsammlg.	+	
	leucodermis Ant.	Bot. Gart. Frbg.	+	
	maritima Lam. (= Pinaster Sol.)	Holzsammlg.	+	
	montana Mill.	Bot. Gart. Frbg. u. Holzsammlg.	+	
	Montezumae Lamb.	Guatemala	—	
	ocarpa Schiede	Guatemala	—	
	parviflora Sieb. et Zucc.	Bot. Gart. Frbg.	—	desgl. HARADA
	pentaphylla Mayr		—	HARADA
peuce Griseb.	Bot. Gart. Frbg.	+		
ponderosa Dougl.	Bot. Gart. Frbg. u. Holzsammlg.	—		
pseudostrobus Lindl.	Guatemala	+		
rudis Endl. (= Montezumae var. rudis Shaw,	Guatemala	—		
silvestris L.	versch. Herkünfte	+	desgl. HARADA	
strobus L.	Bot. Gart. Frbg. u. Holzsammlg.	—		
teocote Schlecht et Cham.	Guatemala	—		
Thunbergii Parl.		+	HARADA	
<i>Picea</i>	ajanensis Fischer (= jezoensis)	Bot. Gart. Frbg.	—	desgl. HARADA
	asperata Masters	Bot. Gart. Frbg.	—	
	excelsa Link	versch. Herkünfte	—	desgl. HARADA, v. BEUST
	falcata Valek (= sitchensis Carr)			
	Glehnii Masters	Bot. Gart. Frbg. u. Holzsammlg.	—	
			—	HARADA
	mariana Britt. Sterns et Pogg (= nigra Link)	Bot. Gart. Frbg.	—	
	Maximowiczii Regel	Holzsammlg.	—	desgl. HARADA
	omorica Willk.	Bot. Gart. Frbg.	—	
	orientalis Link	Bot. Gart. Frbg.	—	
polita Carr	Bot. Gart. Frbg.	—		
Schrenkiana Fisch. et Meyer	Bot. Gart. Frbg.	—		
<i>Abies</i>	alba Miller (= pectinata DC.)	versch. Herkünfte	+	
	firma Sieb. et Zucc.	Bot. Gart. Frbg.	+	desgl. HARADA
	grandis Lindl.		+	HARADA
	homolepis Sieb. et Zucc.		+	HARADA
	Mayriana Miyabe et Kudo		+	HARADA
	nobilis Lindl.	Bot. Gart. Frbg.	+	
	Nordmannia Spach	Bot. Gart. Frbg. u. Holzsammlg.	+	
	numidica De Lanoy	Bot. Gart. Frbg.	+	
pinsapo Boiss.	Bot. Gart. Frbg.	+		

Tabelle 1. (Fortsetzung.)

Gattung	Holzart	Herkunft	Warzen*	Befunde anderer Autoren
<i>Larix</i>	<i>decidua</i> Mill. (= <i>europaea</i> DC.)	versch. Herkünfte Bot. Gart. Frbg. Bot. Gart. Frbg. Bot. Gart. Frbg.	—	desgl. HARADA
	<i>leptolepis</i> Gord. (= <i>Kaempferi</i> Sarg.)		—	desgl. HARADA
	<i>occidentalis</i> Nutt.		—	
	<i>sibirica</i> Ledeb		—	
<i>Pseudotsuga</i>	<i>taxifolia</i> Britt.	versch. Herkünfte	—	desgl. HARADA
<i>Sequoia</i>	<i>sempervirens</i> Endl.	Braunkohlenlager Köln	+	desgl. HARADA, Fischbein

* + = mit Warzenstruktur, — = ohne Warzenstruktur.

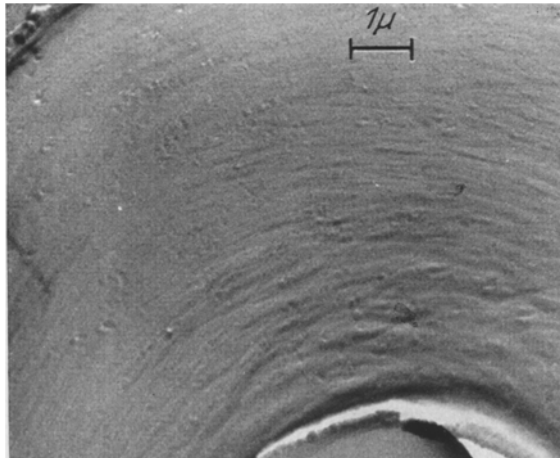


Abb. 5. Innere Hofdüpfelwandung von *Pinus strobus* ohne Warzenstruktur; el. op. 7900:1.

eine ausgeprägte Warzenstruktur auf der inneren Hofwand vorhanden (Abb. 6). Im Gegensatz hierzu steht unser früherer Befund, wonach *Abies alba* keine Warzen aufwies (W. LIESE und M. FAHNENBROCK-HARTMANN, 1953). Nachdem jedoch am Holz von drei verschiedenen Individuen dieser Art stets Warzen gefunden wurden, glauben wir, daß die Weißtanne auch diese Struktur besitzt. HARADA hat 4 Tannenarten geprüft, darunter auch die von uns untersuchte *Abies firma*, und gleichfalls stets Warzen festgestellt.

Die Gattung *Larix* ist gegenüber den vorigen bedeutend artenärmer, so daß nur vier verschiedene Lärchen geprüft werden konnten: *Larix decidua*, *leptolepis*, *occidentalis* und *sibirica*. Auf allen Hofwänden war stets ein glatter Fibrillenverlauf zu erkennen. Zwei dieser Arten (*Larix decidua* und *leptolepis*) wurden auch von HARADA beobachtet, und seine Ergebnisse sind wieder mit den unserigen identisch.

Die Warzenstruktur ist jedoch nicht nur auf den inneren Wänden der Hoftüpfel zu finden, sondern auch auf der Zellwand, die das Lumen der Längstracheiden auskleidet (W. LIESE, 1953, Bildtafel). Abb. 7 zeigt

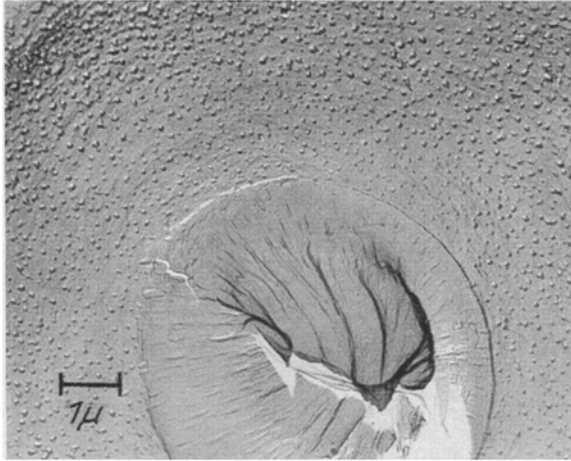


Abb. 6. Innere Hoftüpfelwandung von *Abies alba* mit Warzenstruktur; el. op. 7900:1.

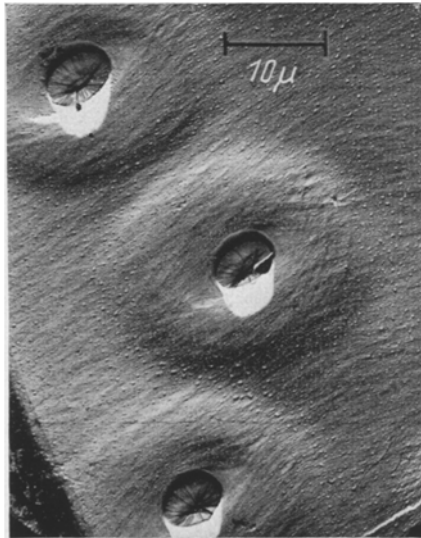


Abb. 7. Zellwand einer Längstracheide von *Pinus silvestris* mit Warzenstruktur; el. opt. 1300:1.

eine Faserzellwand von *Pinus silvestris* mit zahlreichen warzenförmigen Erhebungen. K. KOBAYASHI und N. UTUSUMI (1951) stellten die Warzenstruktur auf den Zellwänden von *Chamaecyparis obtusa* fest und bezeichneten sie als „peculiar-structure“. H. HARADA und Y. MYAZAKI

(1952) beobachteten sie bei *Pinus densiflora* und *Cryptomeria japonica*, nicht dagegen bei *Picea jezoensis*, und auch I. W. FISCHBEIN (1950) fand diese Gebilde bei „red-wood“-Holz (verm. *Sequoia sempervirens*, die Verfasser).

Wie bei den Hoftüpfeln, so wurde auch an den Zellwänden von *Pinus silvestris* zunächst die Verteilung und Größe der Warzen näher untersucht. Die Verteilungsdichte schwankt wiederum in einem weiten Rahmen. Die Warzen können sowohl mehr oder weniger gleichmäßig verteilt sein, als auch lokal gehäuft auftreten, wobei dann andere Flächen fast frei von ihnen sind (Abb. 8). Auf Flächen von $1 \mu^2$ zählten wir bei 16 Messungen 6—23 dieser Strukturelemente. Die Größe wurde an 200 Warzen bestimmt und als gestrichelte Linie in die Abb. 4 eingetragen. Aus der kurvenmäßigen Darstellung ist zu entnehmen, daß auch hier ihre Größe ebenso wie in den Hoftüpfeln sehr unterschiedlich ist. Als Grenzwerte erhielten wir Durchmesser von 10 und 250μ . Der arithmetische Mittelwert aller gemessenen Warzen liegt bei $110,5 \mu$.

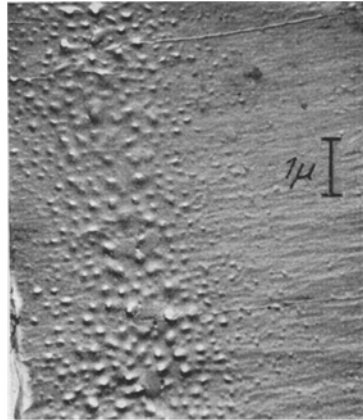


Abb. 8. Zellwand einer Längstracheide von *Pinus silvestris* mit ungleichmäßiger Verteilung der Warzen; el. opt. 7500:1.

Weitere Kenntnisse über die Warzenstruktur verdanken wir einer zufälligen Abwandlung der Präparationstechnik. Bei der Vorbereitung der Holzproben kann es nämlich gelegentlich vorkommen, daß der Mikrotomschnitt zum Aufschneiden der Tracheiden nicht genau parallel zur Faserachse verläuft und dabei die Zellwand anreißt. Gelangt eine derartige Stelle zur Beobachtung, so sieht man, daß sich in den meisten Fällen zuerst nur eine dünne Haut von der Zellwand ablöst, ohne daß die darunterliegende Schicht beschädigt zu sein braucht. Beim Holz von *Pinus silvestris* ist die abreißende Haut stets zugleich auch die warzentragende Schicht, da die darunterliegende Zellwand nur parallel verlaufende Fibrillen besitzt (Abb. 9). Auch wenn bei einem tieferen Schnitt durch die Zellwand die verschiedenen, an ihrem unterschiedlichen Fibrillenverlauf erkennbaren Lamellen innerhalb der Sekundärwand freigelegt werden, sind auf diesen niemals warzenähnliche Bildungen zu erkennen (Abb. 10). Wir können daraus entnehmen, daß die Warzen nur auf einer relativ dünnen Haut vorhanden sind, die das Zellumen auskleidet, und die von ihrer Unterlage abgerissen werden kann.

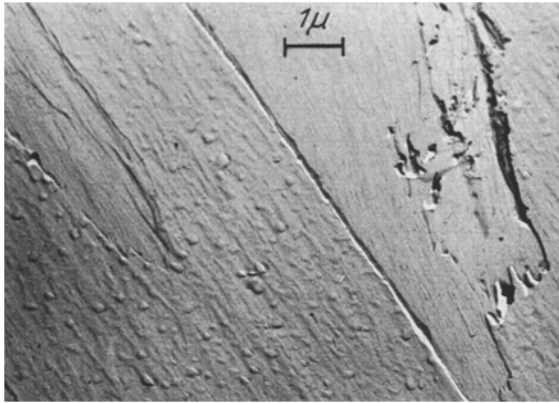


Abb. 9. Zellwand von *Pinus silvestris*; die warzentragende Schicht ist stellenweise von der darunterliegenden Wand abgerissen; el. opt. 7600:1.

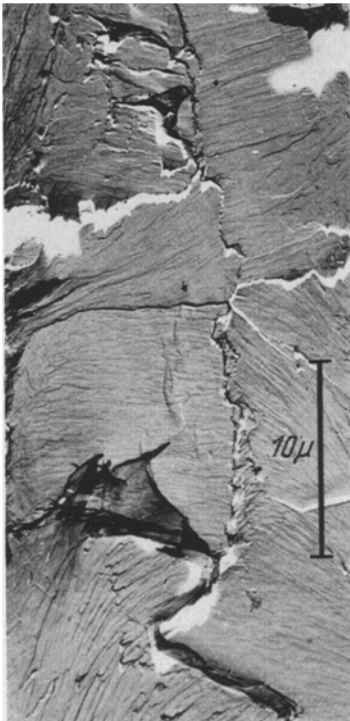


Abb. 10.

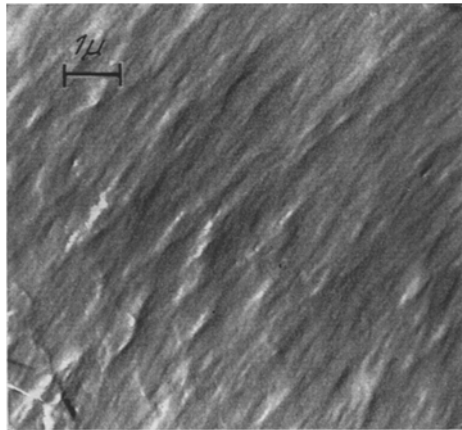


Abb. 11.

Abb. 10. Verschiedene Lamellen der Sekundärwand mit unterschiedlichem Fibrillenverlauf bei *Pinus silvestris*; el. opt. 1300:1, Abb. 2.600:1.

Abb. 11. Zellwand einer Längstracheide von *Pinus strobus* ohne Warzenstruktur; el. opt. 7900:1.

Um über das Vorkommen der Warzenstruktur auf der Tracheidenzellwand weitere Aufschlüsse zu erhalten, wurden neben *Pinus silvestris* auch andere Holzarten der Gattungen *Pinus*, *Picea*, *Abies* und *Larix* untersucht. Innerhalb der Kiefern zeigte sich wieder eine Aufspaltung in Arten mit Warzen auf der Zellwand, wie z. B. *Pinus laricio*, *contorta*, *peuce* und *montana*, und anderen, die einen glatten Fibrillenverlauf besitzen, wie *Pinus strobus* und *ponderosa* (Abb. 11). Bei allen untersuchten Fichtenarten waren stets nur Zellwände ohne Warzen zu beobachten (Abb. 12). Mitunter verliefen die Fibrillen jedoch nicht parallel zueinander, sondern zeigten eine eigentümlich zopfartig verflochtene Anordnung (Abb. 13). Innerhalb der Gattung *Abies* fanden wir bei allen Arten wieder reichliche Warzenausbildungen auf der Zellwand. Auch hier konnte beobachtet werden, daß die warzentragende Haut von ihrer Unterlage abgelöst werden kann, und daß die dadurch freigelegte Zellwandschicht aus parallelen Fibrillen besteht (Abb. 14). Die Untersuchung der Lärchen ergab ausnahmslos eine glatte Fibrillenordnung auf der Zellwand. Erwähnt sei noch die Beobachtung einer aus einem Braunkohlelager stammenden *Sequoia*, bei der unbeeinflusst von der Jahrtausende dauernden Lagerung die Warzenstruktur deutlich auf den Zellwänden festgestellt wurde.

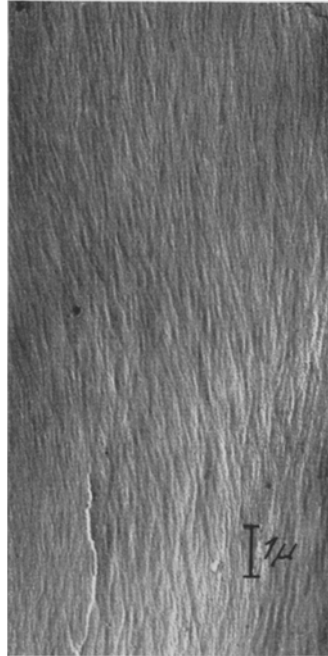


Abb. 12. Zellwand einer Längstracheide von *Picea excelsa* mit parallelem Fibrillenverlauf; el.opt. 2200:1, Abb. 6600:1.

Aus diesen Befunden kann gefolgert werden, daß eine sehr strenge Korrelation zwischen der Warzenstruktur auf der Hofwand und derjenigen auf der Zellwand besteht; treten Warzen auf der Tracheidenzellwand auf, so sind sie auch stets auf den Hofwänden zu finden.

Diskussion der Ergebnisse.

Ziel der Untersuchungen war es unter anderem, festzustellen, inwieweit die Warzenstruktur als ein Merkmal von Individuum, Rasse, Art oder Gattung angesehen werden kann. Bei der Prüfung der verschiedenen Holzarten erhielten wir für alle Proben desselben Individuums stets übereinstimmende Ergebnisse. Die Proben eines Baumes hatten entweder auf ihren Hofwänden Warzen, oder aber sie besaßen keine.

Auch H. HARADA (1953) untersuchte mehrere Hölzer je Stamm und kam zu dem gleichen Ergebnis. Daraus ist zu entnehmen, daß das Vor-

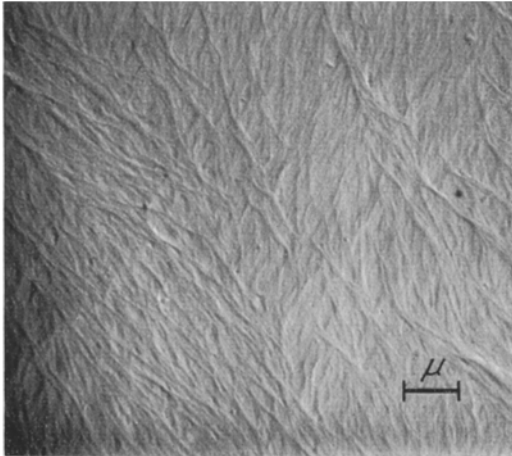


Abb. 13. Zellwand einer Längstracheide von *Picea excelsa* mit zopfartigem Fibrillenverlauf; el. opt. 7600:1.

handensein oder Fehlen der Warzenstruktur innerhalb eines Individuums einheitlich ist. Die Frage nach eventuellen Rassenunterschieden wurde im Rahmen dieser Arbeit durch besondere Auswahl der Stämme nicht eingehender berücksichtigt. Es ist wohl mit größter Wahrscheinlichkeit anzunehmen, daß HARADA bei seinen Untersuchungen das Holz anderer Rassen verwendete, als es uns zur Verfügung stand.

Da aber die Befunde trotz der regional so unterschiedlichen Herkunft des Materials in allen Fällen übereinstimmen, kann man annehmen, daß

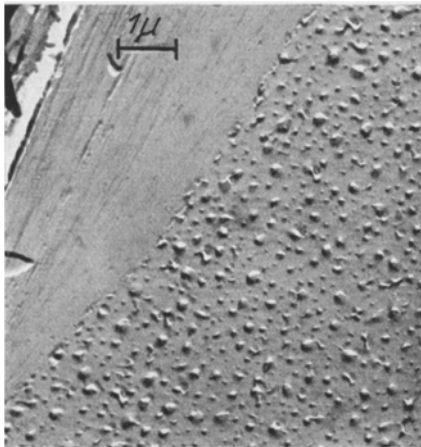


Abb. 14. Zellwand einer Längstracheide von *Abies Nordmanniana*; die warzentragende Schicht ist zum Teil von der darunterliegenden Wand abgerissen; el. opt. 7900:1.

Rassenunterschiede hinsichtlich des Vorkommens der Warzenstruktur kaum bestehen werden. Frühere Untersuchungen (W. LIESE und M. FAHNENBROCK-HARTMANN 1953) hatten außerdem für *Pseudotsuga taxifolia* ergeben, daß die morphologisch gut unterscheidbare Küsten- und Gebirgsform beide keine Warzen auf der inneren Hofwand haben. Durchaus möglich sind jedoch Unterschiede in der Anzahl und Verteilung der Warzen, denn die Beobachtungen an *Pinus silvestris* (vgl. Abb. 1 und 2) und auch an anderen Holzarten zeigten beträchtliche Schwankungen auf.

Da die Warzen vielleicht einen Einfluß auf die Stärke des Hoftüpfelverschlusses haben, wäre es nicht nur von theoretischem Interesse, diese Frage an den zahlreichen Rassen unserer in Europa heimischen Kiefer näher zu untersuchen.

Nachdem also die Warzenstruktur für Individuum und Rasse als einheitlich angenommen werden konnte, war zu prüfen, ob sie auch ein Artmerkmal darstellt. Unsere Untersuchungen an verschiedenen Individuen derselben Holzart ergaben niemals Unterschiede; auch HARADA berichtet, daß seine Ergebnisse innerhalb der Art stets übereinstimmen. Da außerdem zehn der von uns geprüften Holzarten auch von anderen Autoren untersucht wurden, und dabei trotz der unterschiedlichen Herkunft stets dieselben Ergebnisse auftraten, glauben wir, daß es sich bei der Warzenstruktur um ein arteigenes Merkmal handelt.

Stellen wir die Frage, ob über die Art hinaus diese Zellwandstruktur auch für eine Gattung kennzeichnend ist, so muß das für die Kiefern verneint werden, da innerhalb dieser Gattung ja beide Typen vorkommen. Für die Fichten, Tannen und Lärchen dagegen wäre es denkbar, daß das Vorhandensein oder Fehlen der Warzenstruktur als ein Gattungsmerkmal angesehen werden könnte. Die Beobachtungen an 12 Fichten-, 4 Lärchen- und 9 Tannenarten ergaben innerhalb der Gattung stets übereinstimmende Ergebnisse. Um die Frage nach der Gattungsspezifität jedoch mit Sicherheit beantworten zu können, müßte eine noch größere Anzahl von Holzarten systematisch geprüft werden.

Wie bereits erwähnt, widersprechen die Ergebnisse bei den Kiefern ganz den einheitlichen Befunden für die anderen Gattungen. Obwohl gerade hier ein recht umfangreiches Material vorliegt, ist es zur Zeit noch nicht möglich, eine klare Zuordnung für die beiden Typen innerhalb der gebräuchlichen systematischen Gliederung nach R. PILGER in ENGLER-PRANTL, 1926, zu finden. Eine Aufteilung in die haploxylole und die diploxylole Gruppe gibt kein deutlicheres Bild, da sowohl die zu den Haploxylole gehörenden *P. cembra* und *strobilus* als auch die bei den Diploxylole eingeordneten *P. Montezumae* und *rudis* ohne Warzen sind. Eine gewisse Übereinstimmung zeichnet sich nur ab, wenn man die Kiefernarten nach den übergeordneten Sektionen einteilt. Die Sektionen *Cembra* und *Strobilus* vereinigen dann mit den fünfnadeligen *P. cembra*, *ajacahuite*, *strobilus*, *excelsa* und *parviflora* Kiefern ohne Warzen, wobei als Ausnahme jedoch die auch hierzu gehörende *Pinus peuce* zu nennen ist. Die Kiefern der zweinadeligen Sektionen *Pinaster* und *Murrayana* haben mit *P. silvestris*, *montana*, *nigra*, *maritima*, *leucodermis*, *densiflora* und *Thunbergii* ausnahmslos Warzen, während die Arten der fünfnadeligen Sektion *Pseudostrobilus* mit *P. ponderosa*, *Montezumae* und *rudis* wieder ohne Warzen sind. Eine Ausnahme bildet jedoch die Art *pseudostrobilus* selber, die Warzen trägt. Läßt sich diese Struktur daher überhaupt in die ja nach ganz anderen Merkmalen aufgebaute systematische Ordnung einfügen, so wird man das erst nach dem Vorliegen eines noch umfangreicheren Materials mit einiger Sicherheit erkennen können.

HARADA untersuchte außer den *Pinaceae* auch einige Arten anderer Familien und fand bei den *Taxaceae* nur solche mit Warzen, bei den *Araucariaceae*, *Taxodiaceae* und *Cupressaceae* dagegen nur Holzarten ohne Warzen. Er geht daher noch über die Gattungsspezifität hinaus und nimmt — abgesehen von den *Pinaceae* — die Warzenstruktur sogar als ein Familienkennzeichen an. Zur Stütze dieser Schlußfolgerungen wäre es erwünscht, noch weitere Nadelhölzer dieser Familien zu prüfen.

Bei unseren Untersuchungen fanden wir die Warzenstruktur nicht nur auf den Hofwänden, sondern auch auf der Zellwand, die das Lumen der Längstracheiden auskleidet. Ein Vergleich der gemessenen Größen auf Abb. 4 zeigt eine weitgehende Übereinstimmung sowohl hinsichtlich der Variationsbreite als auch der arithmetischen Mittelwerte. Die statistisch geprüfte Differenz der beiden Mittelwerte beträgt $9,4 \pm 0,4 \mu$. Sie ist geringer als die kleinste gemessene Einheit und kann daher vernachlässigt werden. Da zudem die Warzenstruktur stets nur bei denjenigen Arten auf den Tracheidenwänden gefunden wurde, welche sie auch auf ihren Tüpfelwänden zeigen, kann man folgern, daß beide Erscheinungen Ausdruck derselben Struktur sind.

Die Warzenstruktur ist also in ihrer typischen Form nur bei einem Teil der untersuchten Holzarten auf einer ziemlich dünnen, ablösbaren Haut vorhanden, welche als innere Schicht die Tracheiden und den Tüpfelraum auskleidet. Inwieweit diese besondere Struktur der das Lumen abschließenden Wand auf Vorgänge der Diffusion durch die Zellwand von Einfluß ist und damit für Fragen der Trocknung, Imprägnierung und chemischen Holzaufbereitung Bedeutung haben kann, ist hier nicht näher zu erörtern.

Über das Vorhandensein oder Fehlen einer besonderen Innenschicht der verholzten Zellwand sind in der Literatur die unterschiedlichsten Ansichten geäußert worden. Aus der Fülle der einschlägigen Arbeiten seien nur einige genannt, die eine Individualität dieser Schicht bejahen. Ein ausführlicherer geschichtlicher Rückblick findet sich bei H. BUCHER (1953).

Bereits TH. HARTIG (1843) hatte durch Färbungen eine von ihm Ptychode benannte Innenschicht der Nadelholztracheiden nachgewiesen, welche die Wand der erwachsenen Zellen auskleidet und sich auch in den Tüpfelkanälen fortsetzt. Er nahm an, daß sie nicht allgemein auf-trete. Weitere Beobachtungen der älteren Holzanatomen liegen auch von STRASBURGER, SACHS, SANIO und R. HARTIG vor. Bekannt ist auch die starke Doppelbrechung der inneren Zellwandschicht bei Querschnitten, auf die wohl zuerst L. DIPPEL (1867) hinwies, und die später von zahlreichen Autoren immer wieder betont wurde. M. LÜDTKE (1950) konnte die Anwesenheit der Innenschicht an Quer- und Längsschnitten

mit Hilfe der Chlorzinkjodreaktion und der Reaktion mit alkoholischer Phloroglucinsalzsäure feststellen. Besondere Erwähnung verdienen ferner diese eingehenden Untersuchungen von H. BUCHER (1953), der mit einer differenzierenden Färbung durch Viktoriablau B die das Lumen der Zelle auskleidende Schicht anfärbte und hierdurch deutliche chemische Unterschiede sowie ein begrenzteres Quellungsvermögen dieser Haut nachwies. Die eindrucksvollen lichtoptischen Bilder zeigen, wie sich diese Wandung auch in die Tüpfelkanäle hineinzieht. BUCHER konnte diese Schicht nicht nur bei Kiefer und Tanne, sondern auch bei Fichte und Lärche anfärben. Diese Tatsache ermöglicht den Schluß, daß nicht nur den Holzarten mit Warzenstruktur eine besondere innere Zellwandschicht eigen ist, sondern daß solche ohne Warzen diese im gleichen Maße besitzen. Die Warzenstruktur stellt daher nur eine durch ihre eigenartige morphologische Ausgestaltung besonders auffallende Form dieser Innenschicht dar. F. v. BEUST (1952) konnte auch bei *Picea excelsa* einen gewissen morphologischen Unterschied zwischen dieser Schicht und der darunterliegenden Zellwand zeigen, da bei ersterer die Fibrillen mehr untereinander verflochten erschienen (ähnlich Abb. 13), während die Fibrillen der letzteren parallel verliefen (ähnlich Abb. 12).

Auch die Bezeichnung der einzelnen Zellwandschichten war je nach der Einstellung des betreffenden Autors über eine individuelle Innenschicht und außerdem je nach seiner mehr morphologisch-anatomisch oder mehr entwicklungsgeschichtlich ausgerichteten Betrachtungsweise recht unterschiedlich. Allgemeine Anerkennung fand in letzter Zeit die von T. KERR und I. W. BAILEY (1934) festgelegte Einteilung, wonach sich die Zellwand in Mittellamelle, Primärwand und Sekundärwand gliedert, und letztere aus Außen-, Zentral- und Innenschicht besteht. M. LÜTDKE (1950) und besonders H. BUCHER (1953) bezeichnen jedoch auf Grund der von ihnen durch Färbung festgestellten chemischen Unterschiede die Innenschicht als Tertiärlamelle¹ und auch F. v. BEUST (1952) und H. HARADA (1952, 1953) verwenden diesen Ausdruck. Da die vorliegenden elektronenmikroskopischen Befunde ergeben haben, daß diese Innenschicht bei etlichen Holzarten außerdem eine auffallende morphologische Eigenstruktur besitzt und ferner von der Zentralschicht mechanisch abgelöst werden kann, erscheint es angebracht, die bislang verwendete Zellwandeinteilung (H. ZIEGENSPECK 1951, R. D. PRESTON 1952, A. B. WARDROP 1954) abzuwandeln, und die Innenschicht der Sekundärwand infolge ihrer besonderen strukturellen und chemischen Konstitution allgemein als Tertiärwand zu bezeichnen. Die verholzte Zellwand der Coniferen würde dadurch wie folgt eingeteilt:

¹ Der Ausdruck „Tertiärwand“ dürfte wohl zuerst von C. SANIO (1860) verwendet worden sein.

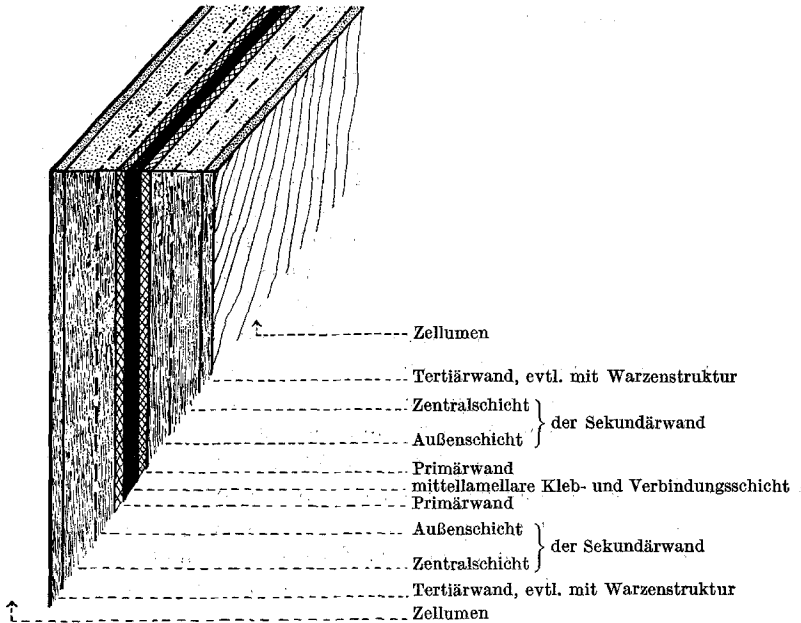


Abb. 15. Schema des Aufbaues der Zellwand.

Zusammenfassung.

1. Mit dem Polymerisationsabdruckverfahren wurden auf der verholzten Zellwand von *Pinus silvestris* außer der bekannten Fibrillenstruktur zahlreiche kleine, warzenförmige Erhebungen beobachtet, die anderen Holzarten wie *Picea excelsa* und *Larix decidua* fehlen.

2. Durch Extraktion mit Aceton oder Behandlung mit heißem Wasser werden diese Warzen nicht verändert. Da sie zudem auch von H. HARADA am Holz japanischer Coniferen mit einem anderen Abdruckverfahren festgestellt werden konnten, müssen sie als echte Bestandteile der verholzten Zellwand angesehen werden.

3. Eingehendere Untersuchungen über die Verteilung und Größe der Warzen wurden am Holz von *Pinus silvestris* durchgeführt. Die Warzen sind sowohl auf den inneren Zellwänden der Längstracheiden, als auch auf den Wandungen der Hoftüpfel vorhanden. Die durchschnittliche Größe und Dichte ihrer Verteilung ist starken Schwankungen unterworfen.

4. Die warzentragende Schicht löst sich bei einer Verletzung der Zellwand relativ leicht von den tieferliegenden Schichten ab, wobei die letzteren stets ohne Warzen sind. Die Warzenstruktur kommt daher nur der sog. „Innenschicht“ der Sekundärwand zu.

5. Das Vorhandensein dieser Zellwandstruktur wurde bei 39 Holzarten näher untersucht. Innerhalb der Gattung *Pinus* besitzen einige Kiefern die warzenförmigen Gebilde, andere hingegen nicht. Bei allen geprüften Tannen wurde immer die Warzenstruktur beobachtet, während sie den Fichten und Lärchen stets fehlt.

6. Da für die „Innenschicht“ der Sekundärwand über die bereits bekannten chemischen und polarisationsoptischen Unterschiede hinaus hiermit auch eine deutliche strukturelle Eigenheit nachgewiesen werden konnte, wird für diese Schicht die allgemeine Bezeichnung „Tertiärwand“ vorgeschlagen.

Literatur.

- BEUST, F. v.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen an Holz und Lignin. Diss. Bern 1952. — BUCHER, H.: Die Tertiärlamelle von Holzfasern und ihre Erscheinungsformen bei Coniferen. Attisholz bei Solothurn 1953. — DIPPEL, L.: Das Mikroskop. 1867. — FISCHBEIN, I. W.: Electron microscopy of wet biological tissues by replica techniques. J. Appl. Physics. **21**, 1199—1204 (1950). — FREY-WYSSLING, A., u. H. BOSSHARD: Über den Feinbau der Schließhäute in Hoftüpfeln. Holz als Roh- u. Werkstoff **11**, 417—420 (1953). — HARADA, H.: Electron-microscopic investigation on the wart-like (particle) structure of conifer tracheids. J. Jap. Forestry Soc. **35**, 393—396 (1953). — HARADA, H., and Y. MIYAZAKI: The electron-microscopic observation of the cell wall of conifer tracheids. J. Jap. Forestry Soc. **34**, 350—352 (1952). — HARTIG, TH.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Zelle. 1843. — KERR, TH., and I. W. BAILEY: Structure, optical properties and chemical composition of the so-called middle lamella. J. Arnold Arboretum **15**, 327—349 (1934). — KORAYASHI, K., u. N. UTUSUMI: 1951, zit. bei H. HARADA 1953. — LIESE, W.: Demonstration elektronenmikroskopischer Aufnahmen von Nadelholztüpfeln. Ber. dtsh. bot. Ges. **64**, 31—32 (1951). — LIESE, W.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen an verblautem Kiefernholz. Ber. dtsh. bot. Ges. **46**, 427—428 (1953). — LIESE, W., u. M. FAHNENBROCK: Elektronenmikroskopische Untersuchungen über den Bau der Hoftüpfel. Holz als Roh- u. Werkstoff **10**, 197—201 (1952). — LIESE, W., u. M. FAHNENBROCK-HARTMANN: Elektronenmikroskopische Untersuchungen über die Hoftüpfel der Nadelhölzer. Biochim. et Biophysica Acta **11**, 190—198 (1953). — LÜDTKE, M.: Zur Morphologie und Chemie der pflanzlichen Faserzellwand. Holzforschung **7**, 65—78 (1950). — MENNENÖH, S., u. M. FAHNENBROCK: Über das Polymerisationsabdruckverfahren in der Übermikroskopie. Z. wiss. Mikrosk. **60**, 203—211 (1951). — PRESTON, R. D.: The molecular architecture of plant cell walls. London 1952. — SANIO, C.: Einige Bemerkungen über den Bau des Holzes. Bot. Z. **18**, 193 (1860). Zit. nach H. BUCHER 1953. — WARDROP, A. B.: The fine-structure of the conifer tracheid. Holzforschung **8**, 12—29 (1954). — ZIEGENSPECK, H.: Der submikroskopische Bau des Holzes im Vergleich mit dem der Fasern im allgemeinen. In H. FREUNDS Handbuch der Mikroskopie in der Technik, Bd. V, Teil 1, S. 369 bis 456. 1951.

Dr. W. LIESE, Freiburg i. Br., Forstbotan. Institut der Universität.