

ELEKTRONENMIKROSKOPISCHE UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE HOFTÜPFEL DER NADELHÖLZER*

von

WALTER LIESE UND MARGARETE HARTMANN-FAHNENBROCK

Rheinisch-Westfälisches Institut für Übermikroskopie, Düsseldorf (Deutschland)

EINLEITUNG

Die Feinstruktur des Holzes konnte längere Zeit über das Auflösungsvermögen des Lichtmikroskopes hinaus nur mit dem Polarisationsmikroskop oder mit dem Röntgendiagramm untersucht werden, da die kristalline Struktur der Zellulose indirekte Schlüsse auf die Anordnung der Fibrillen in der Zellwand gestattet. Mit dem Elektronenmikroskop ist es jedoch jetzt möglich, den Verlauf der Fibrillen unmittelbar sichtbar zu machen und dadurch die Kenntnis über den Aufbau der Zellwand bedeutend zu vertiefen. (Arbeiten von A. FREY-WYSSLING UND K. MÜHLETHALER, FISCHBEIN¹, HUBER UND KOLBE², VARROSSIEAU³).

Unsere elektronenmikroskopischen Untersuchungen befassten sich neben der Textur der sekundären Zellwand vor allem mit dem Feinbau der Hoftüpfel im Frühholz, da diese als Verbindungswege zwischen den einzelnen Tracheiden von besonderem Interesse für das Verständnis der Flüssigkeitsbewegungen im Holz sind.

Die Hoftüpfel der Kiefer (*Pinus silvestris*) konnten bereits in einer früheren Arbeit beschrieben werden (LIESE UND FAHNENBROCK⁴). Es ergab sich, dass sie auf der sekundären Zellwand keine spezifische Struktur besitzen. Die Fibrillen behalten vielmehr auch auf den Aussenbezirken des emporgewölbten Hofes ihre parallele Anordnung bei und sparen den Porus durch ein stromlinienförmiges Umfliessen aus. Auf der Innenseite des Hofes dagegen sind die Fibrillen kreisförmig angeordnet. Diese Struktur dürfte mit der aus den polarisationsmikroskopischen und röntgenographischen Untersuchungen bekannten Zirkularform der Hoftüpfel identisch sein. Zwischen den Fibrillen befinden sich zahlreiche kleine warzenförmige Erhebungen mit einem Durchmesser von etwa 0.20μ . Die eigentliche Schliessvorrichtung des Hoftüpfels besteht nur aus einer gleichmässig dünnen, elastischen Scheibe, die Torus genannt wird. Von dem fransenartig ausgezogenen Rand des Torus gehen feine etwa 0.04 bis 0.06μ dünne Fäden aus, die fast radial zum Rand des Hofes verlaufen. Benachbarte Fäden überschneiden sich dabei oft. Aus den Abbildungen ergab sich eindeutig, dass sich zwischen diesen Fäden keine Haut mehr befinden kann, so dass also die Transpirationsströmung im lebenden Stamm direkt durch die Räume zwischen den Fäden erfolgt (Fig. 1).

Die Struktur der Hoftüpfel bei anderen Nadelholzarten

Weitere elektronenmikroskopische Untersuchungen befassten sich mit der Struktur

* Vorgetragen auf der Tagung der Deutschen Gesellschaft für Elektronenmikroskopie, Tübingen, Juni 1952.

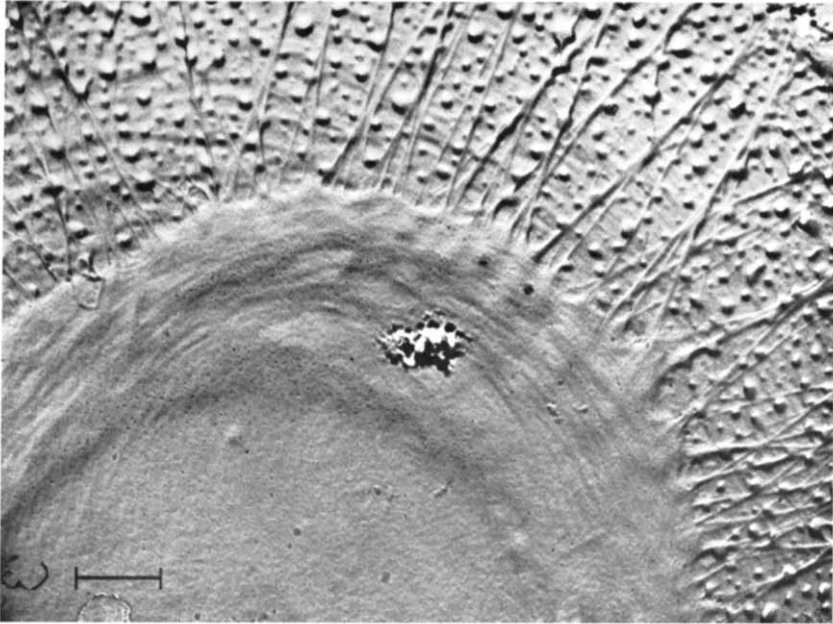


Fig. 1. Hoftüpfel von innen mit Schliessvorrichtung, *Kiefer* el. opt. 8000:1, Abb. 11,500:1 (4953/52)

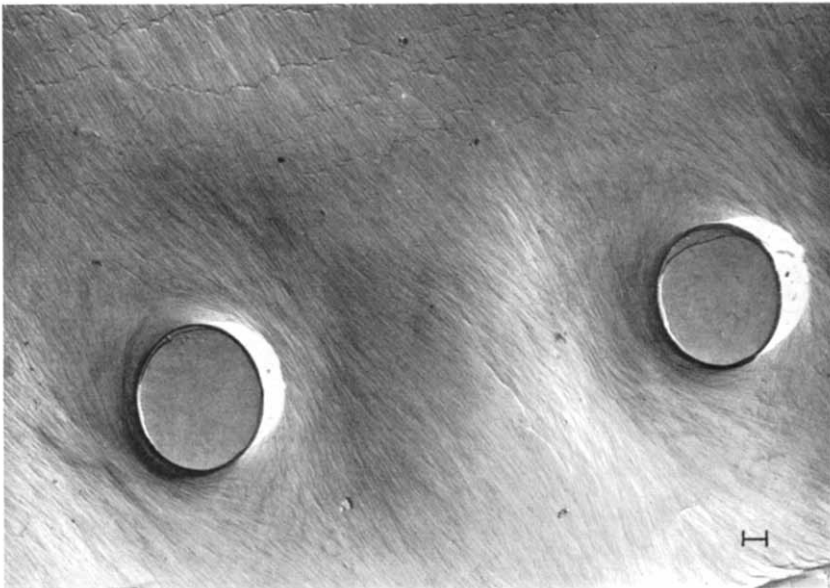


Fig. 2. Zellwand mit 2 verschlossenen Hoftüpfeln, *Fichte* el. opt. 2200:1, Abb. 2800:1 (5844/51)



Fig. 3. Zellwand mit spiraligen Versteifungen, *Douglasie*. el. opt. 1400:1, Abb. 2300:1 (2460/52)

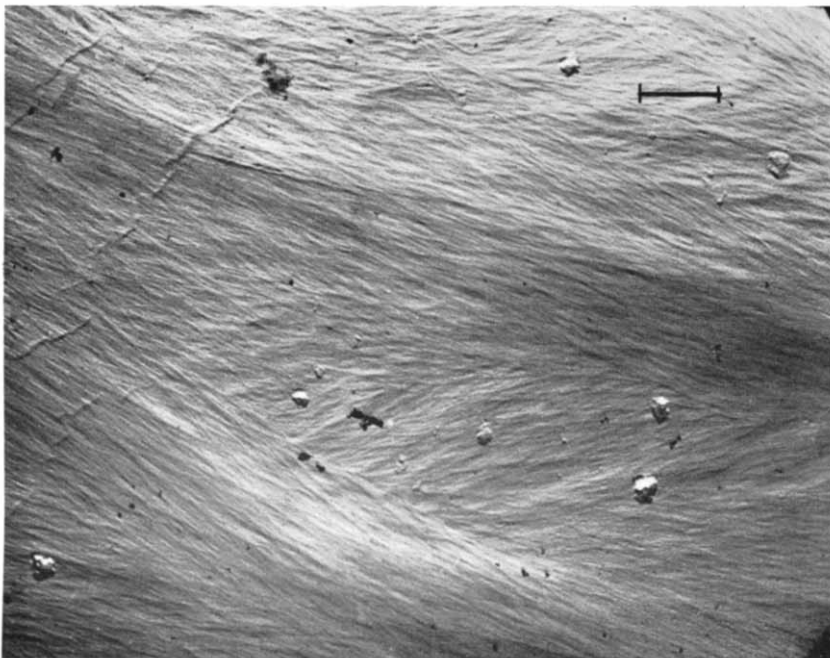


Fig. 4. Spiralige Versteifungen der Zellwand, *Douglasie*. el. opt. 7000:1, Abb. 10,500:1 (2497/52)

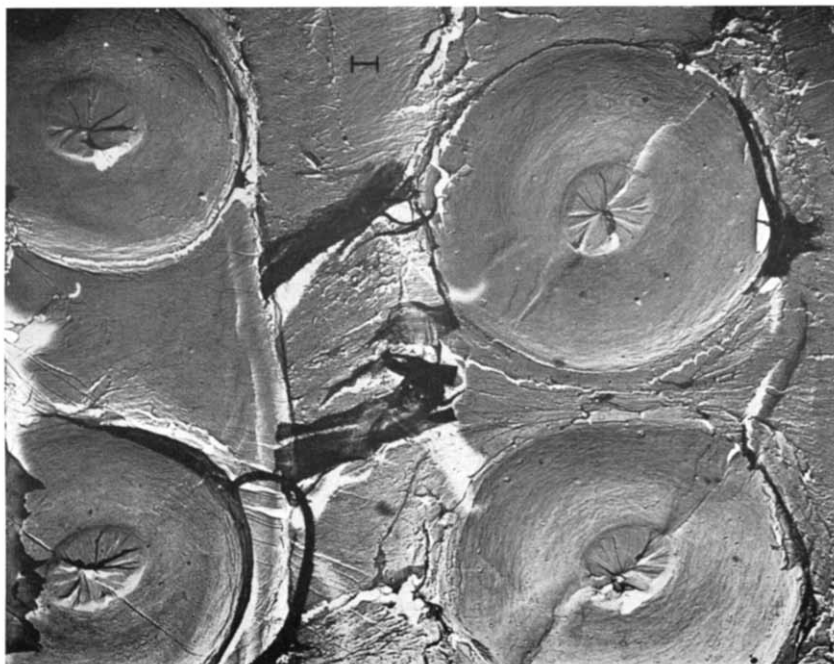


Fig. 5. In der Mittellamelle aufgespaltene Zellwand mit 4 Hoftüpfeln, *Lärche*. el. opt. 2200:1, Abb. 3500:1 (440/52)

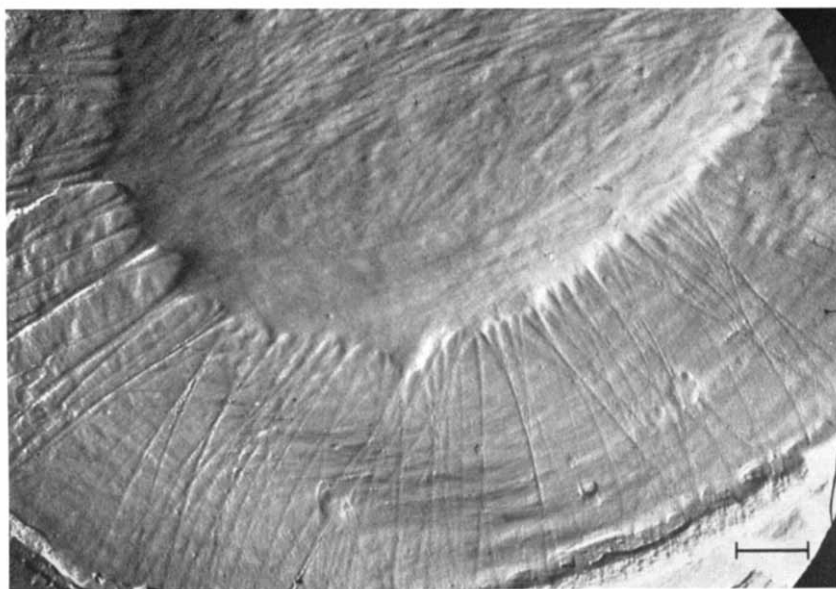


Fig. 6. Schliessvorrichtung eines Hoftüpfels, *Fichte*. el. opt. 7200:1, Abb. 10,000:1 (2387/52)

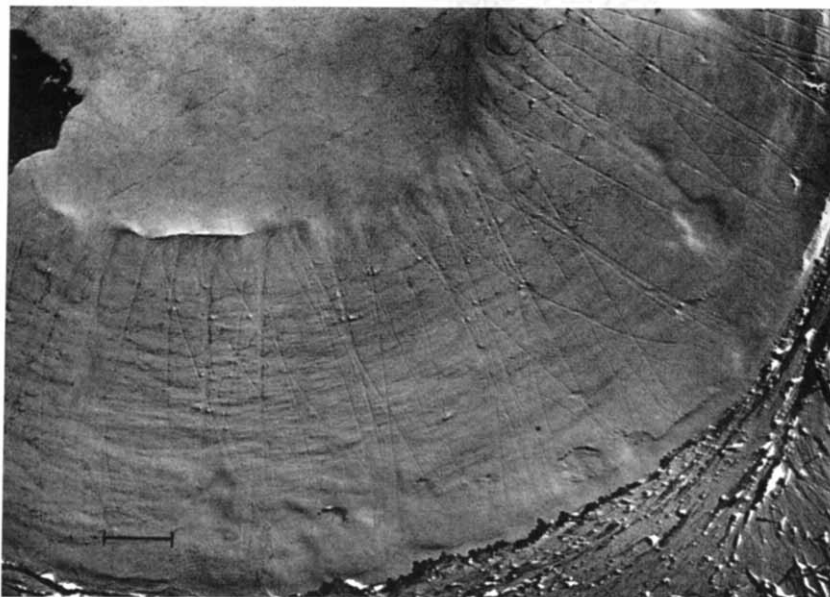


Fig. 7. Schliessvorrichtung eines Hoftüpfels, *Lärche*. el. opt. 6600:1, Abb. 8900:1 (436/52)

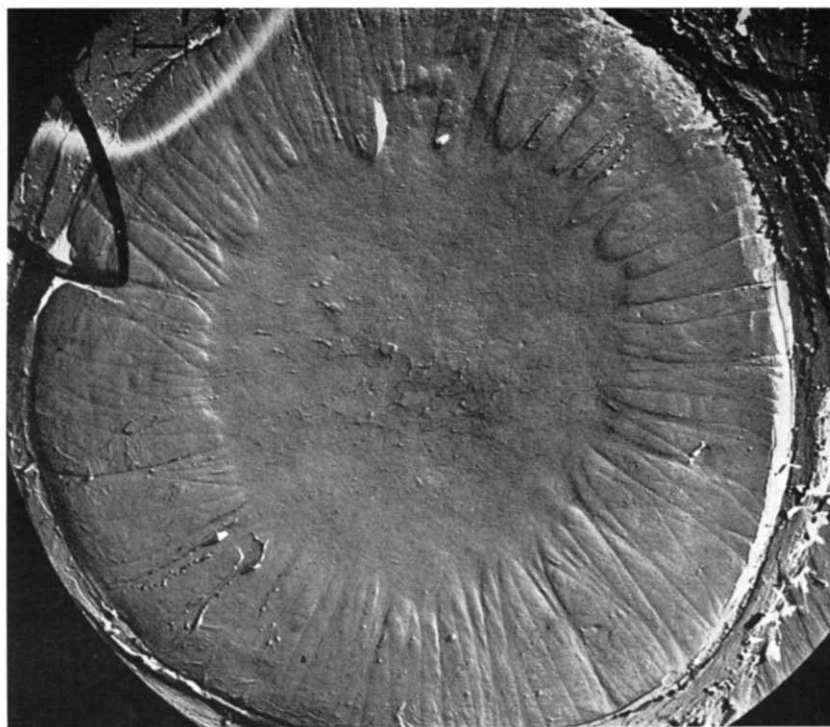


Fig. 8. Schliessvorrichtung eines Hoftüpfels, *Tanne*. el. opt. 4200:1, Abb. 6900:1 (8204/51)

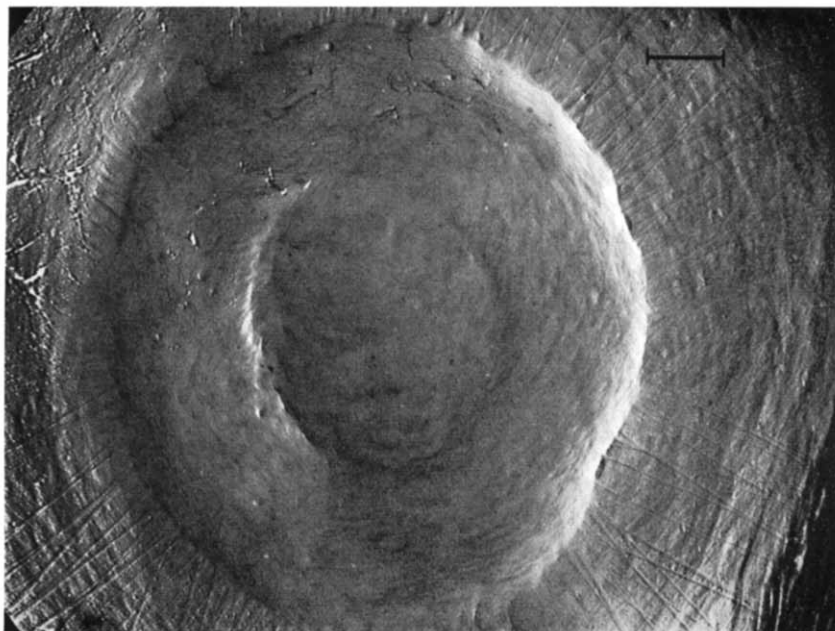


Fig. 9. Schliessvorrichtung eines Hoftüpfels, *Douglasie*. el. opt. 7000:1, Abb. 10,000:1 (2489/52)

der Hoftüpfel bei anderen Nadelhölzern. Das Interesse an diesen Arbeiten war umso grösser, da zwischen den einzelnen Nadelholzarten grosse Unterschiede in der Imprägnierbarkeit bestehen, die man auf einen verschieden starken Verschluss der Hoftüpfel zurückführt, ohne dies jedoch näher begründen zu können. (KOLJO⁵, GRIFFIN⁶, LIESE⁷, PHILLIPS⁸, SANDERMANN UND JONAS⁹, STAMM¹⁰). Während bei der Kiefer noch im gewissen Umfange Flüssigkeiten durch die verschlossenen Hoftüpfel zu fliessen vermögen, ist dieses bei anderen Nadelhölzern wie z.B. bei der Fichte, Tanne und Douglasie nicht mehr möglich. Hier sind die Hoftüpfel so fest verschlossen, dass ein Eindringen von Flüssigkeiten in die Tracheiden weitgehend verhindert wird.

Untersucht wurden die Holzarten: Fichte (*Picea abies* = *P. excelsa*), Tanne (*Abies alba* = *Abies pectinata*), Douglasie (*Pseudotsuga taxifolia* = *Pseudotsuga douglasii*), Lärche (*Larix decidua*) sowie die korsische Kiefer (*Pinus nigricans* var. *calabrica*)*.

Da bei der Douglasie grosse Unterschiede in der Imprägnierbarkeit zwischen der Küsten- und Gebirgsform bestehen (FLEISCHER¹¹, GRIFFIN¹², PROCTOR UND WAGG¹³, STONE¹⁴, STONE¹⁵), wurden Proben beider Herkünfte mikroskopiert. Für die Herstellung der Abdrücke verwendeten wir wieder das Polymerisationsabdruckverfahren (BROWN UND JONES¹⁶, MENNENÖH UND FAHNENBROCK¹⁷).

Zuerst wurde die innere Zellwand der Tracheiden untersucht, die wir mit einem Längsschnitt durch das Lumen der Zelle freilegten. Fig. 2 zeigt diese Zellwand mit 2 verschlossenen Hoftüpfeln bei der *Fichte*. Die Fibrillen verlaufen auf der sekundären Zellwand wieder parallel zueinander und umfliessen die Öffnungen der Pori stromlinienförmig. Ähnliche Bilder erhielten wir auch für die Hoftüpfel der *Lärche*, *Tanne* und *Douglasie*. Die äussere Form der Hoftüpfel ist also bei diesen Holzarten genau so beschaffen wie bei der *Kiefer*.

* Für die Proben der korsischen Kiefer danken wir Herrn BELLMANN herzlich.

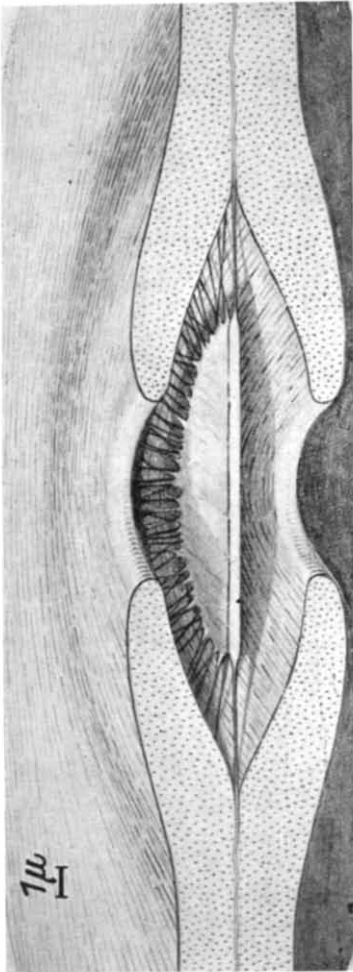


Fig. 10. Hoftüpfel, Zeichnung nach elektronenmikroskopischen Aufnahmen

Eine andere Zellwandstruktur dagegen hat die *Douglasie*, deren Tracheiden bekanntlich mit spiraligen Verdickungsleisten ausgekleidet sind. Diese Verstärkungen sind auf den Abbildungen 3 und 4 deutlich sichtbar. Die Fibrillen der spiraligen Wülste haben einen anderen Steigungswinkel als die Fibrillen der eigentlichen Zellwand. Daraus kann man entnehmen, dass die spiraligen Verdickungen nachträglich entstanden sind.

Um nun die innere Struktur der Hoftüpfel zu erkennen, wurde mit einem Schnitt durch die Mittellamelle der Zellwand die eine Hälfte des Hoftüpfels entfernt. Die Fig. 5 zeigt bei der *Lärche* vier aufgespaltene Hoftüpfel mit ihren inneren Hofseiten. Die strahlenförmigen Muster in der Mitte eines jeden Hofes sind Kunstprodukte, die durch das Ausfließen des Plexiglasses aus dem Porus in das Lumen der Zelle entstanden sind. Der innere Hof besitzt zirkulär verlaufende Fibrillen, die in ihrer Anordnung keinen Unterschied zur Kiefer zeigen. Auffallend ist jedoch, dass die kleinen warzenförmigen Erhebungen der Kiefer hier fehlen; die Innenwand des Hofes erscheint vielmehr relativ glattfächig. Gleiche Bilder zeigen auch die *Fichte*, *Tanne* und *Douglasie*. Bei der *korsischen Kiefer* dagegen besitzt die Innenwand wieder die kleinen warzenförmigen Erhebungen, die bereits von der gemeinen Kiefer her bekannt sind.

Die Untersuchungen der eigentlichen Schliessvorrichtungen ergaben für die *Fichte* die Fig. 6, für die *Lärche* die Fig. 7, für die *Tanne* die Fig. 8 und für die *Douglasie* die Fig. 9. Wie die Abbildungen erkennen lassen, besteht die Schliessvorrichtung auch bei diesen Holzarten aus dem Torus und seinen radial verlaufenden "Halte"-Fäden. Zwischen den Fäden ist die Struktur der inneren Hofseite teilweise

so klar und deutlich abgebildet, dass man auch hier den Gedanken an eine zwischen den Fäden befindliche Membran ablehnen muss. Wir kommen so zu dem in Fig. 10 schematisch dargestellten Modell eines Hoftüpfels. Ein Unterschied zwischen der *Küsten-Douglasie* und der *Gebirgsdouglasie* konnte weder in der Form der Schliessvorrichtung noch in der Ausgestaltung der inneren Hoffläche festgestellt werden. Die grundsätzliche Struktur der Schliessvorrichtung ist also bei allen untersuchten Holzarten die gleiche.

Bei der Betrachtung der Bilder entstand jedoch die Frage, ob vielleicht messbare Unterschiede in der Anzahl und Dicke der Fäden zwischen den einzelnen Holzarten vorhanden sind. Eingehende Zählungen an etwa 70 Hoftüpfeln ergaben, dass bereits innerhalb der gleichen Holzart derartig grosse Schwankungen in der Zahl der Fäden bestehen, dass dadurch eventuelle Unterschiede zwischen verschiedenen Holzarten völlig

überdeckt werden. Als mittleren Wert kann man etwa 180 Fäden je Tüpfel annehmen. Auch die Stärke der Fäden schwankt sehr; der Mittelwert dürfte hier etwa bei 0.03μ liegen. Es lassen sich allerdings kleine Unterschiede zwischen den einzelnen Holzarten feststellen, da die *Lärche* etwas dünnere Fäden, die *Tanne* dagegen stärkere hat.

Die Masse der Hoftüpfel selbst sind bei den verschiedenen Holzarten immer annähernd gleich. Die Durchmesser des Porus, des Torus und des Hofes verhalten sich fast genau wie 1:2:4. Im Mittel aller gemessenen Hoftüpfel betragen die Grössen für den Porus 4μ , für den Torus 8μ und für den Hof 16μ .

Der einzige Unterschied in dem Aufbau der Hoftüpfel bei den von uns untersuchten Koniferen liegt demnach in den warzenförmigen Erhebungen der Hofinnenseite, die bei der *Kiefer* auftreten, bei der *Fichte*, *Tanne*, *Lärche* und *Douglasie* jedoch fehlen.

DISKUSSION DER ERGEBNISSE

Es liegt nun sehr nahe, die verschiedene Durchlässigkeit der Hoftüpfel bei den Nadelhölzern auf diesen kleinen anatomischen Unterschied zurückzuführen. Hierzu ist es notwendig, sich kurz den Vorgang des Tüpfelverschlusses zu veranschaulichen: Während im saftfrischen Splintholz die Schliessvorrichtung in der Mitte des Hoftüpfels steht, wird sie beim Austrocknen des Holzes infolge von Adhäsionskräften zwischen dem Torus und der Oberfläche des ausströmenden Kapillarwassers mit beträchtlicher Kraft an den Rand des Hofes gezogen (LIESE¹⁸, PHILLIPS⁸). Legt sich nun der relativ feuchte und glatte Torus an eine glatte und feuchte Hofwand, so werden hierbei starke Adhäsionsbindungen auftreten, wie man sie auch beim Aufeinanderlegen von zwei feuchten Glasplatten beobachten kann. Legt sich dagegen der Torus an eine Hofwand mit unregelmässigen Erhebungen, können diese Adhäsionskräfte nicht in der gleichen Stärke entstehen, so dass der Hoftüpfel nicht so fest verschlossen wird. Den ersten Fall haben wir bei den schlecht durchdringbaren Hoftüpfeln der *Fichte*, *Tanne*, *Lärche* und *Douglasie*, während die beiden besser tränkbareren *Kiefern*arten auf ihrer Hofwand die kleinen Erhebungen aufweisen.

Es ist jedoch hierbei zu berücksichtigen, dass die Anzahl der warzenförmigen Erhebungen auf der Hofwand zum Porus hin abnimmt, so dass an den späteren Auflageflächen des Torus bedeutend weniger Warzen vorhanden sind als weiter aussen. Zu bedenken ist ferner, dass bei der Anlehnung des Torus an die Hofwand eventuell noch Verklebungen oder kolloidchemische Veränderungen auftreten können, die die Stärke des Tüpfelverschlusses beeinflussen (KOLJO⁵, SANDERMANN UND JONAS⁹).

Es ist daher noch nicht mit Sicherheit zu entscheiden, ob dieser anatomische Unterschied allein das verschiedene Verhalten der Hoftüpfel von *Kiefer*, *Fichte*, *Lärche*, *Tanne* und *Douglasie* erklären kann; wahrscheinlich ist es jedoch, dass er dabei eine wichtige Rolle spielt.

Herrn Professor Dr.-Ing. habil. VON BORRIES sagen wir für seine wertvollen Hinweise bei der Diskussion der Ergebnisse unseren herzlichsten Dank.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Hoftüpfel der *Fichte*, *Tanne*, *Lärche* und *Douglasie* gleichen in ihrem inneren und äusseren Aufbau weitgehend den bereits beschriebenen Hoftüpfeln der *Kiefer*. Selbst die Zahl der "Halte"-Fäden kann nicht als ein Unterscheidungsmerkmal zwischen den einzelnen Holzarten angesehen werden. Der einzige Unterschied liegt in der Struktur der Hofinnenwand, die bei der *Fichte*, *Tanne*,

Lärche und *Douglasie* nur die zirkulär verlaufenden Fibrillen aufweist, während die *Kiefer* dazwischen noch kleine warzenförmige Erhebungen besitzt. Da die einzelnen Holzarten einen verschieden festen Verschluss der Hoftüpfel aufweisen, liegt es nahe, den Grund in der unterschiedlichen Gestalt der Hofinnenwand zu suchen. Wahrscheinlich entstehen beim Anlegen der Schliessvorrichtung zwischen dem glatten Torus und der glatten Hofwand starke Adhäsionskräfte, die einen festen Verschluss des Hoftüpfels bewirken. Die warzenförmigen Erhebungen bei der Kiefer dagegen erschweren das Entstehen dieser Adhäsionsbindungen, so dass hier verschlossene Hoftüpfel noch im gewissen Umfange von Flüssigkeiten durchdrungen werden können.

Da beim Anlehen der Schliessvorrichtung auch chemische Reaktionen möglich sind, kann das unterschiedliche Verhalten der Hoftüpfel bei den einzelnen Nadelholzarten nicht mit Sicherheit allein auf diesen anatomischen Unterschied zurückgeführt werden.

SUMMARY

The pit pairs of spruce, fir, larch, and Douglas fir resemble very much, in their internal and external structures, those of the pine, already described. Even the number of radial fibres can not be considered as a distinctive character of the different species. Only the structure of the internal wall differs. It only shows circular fibrils in the spruce, fir, larch and Douglas fir, while in the pine small wart-like excrescences are also observed. Since the efficiency of the closing up of the pit pairs varies according to the species, it is necessary to look for the reason in a different configuration of the internal wall of the spots. When torus and internal wall are smooth, their contact probably produces strong adhesive forces, which ensure an efficient closing of the spot. The excrescences of the pine, however, hinder the production of these forces in such a way that the closed spot can still allow a certain volume of liquid to pass. Chemical reactions can equally be produced by the contact of the mechanisms of the closing up. The particular behaviour of the spots of each species can not be referred with certainty only to these anatomical differences.

RÉSUMÉ

Les ponctuations aréolées de l'épicéa, du fir, du mélèze et du sapin Douglas, ressemblent beaucoup, dans leur structure interne et externe, à celles du pin sylvestre, déjà décrites. Même le nombre des fibres radiales du torus ne peut être considéré comme un caractère distinctif des différentes espèces. Seule la structure de la paroi interne diffère. Elle ne montre chez l'épicéa, le mélèze, le sapin Douglas, que des fibrilles circulaires, tandis que, chez le pin sylvestre, elle présente en outre de petits renflements en verrue entre les fibrilles. Puisque l'efficacité de l'obturation des ponctuations aréolées varie selon les espèces, il faut en chercher la raison dans une configuration différente de la paroi interne de la ponctuation. Quand torus et paroi interne sont lisses, leur contact produit probablement de puissantes forces adhésives, qui assurent une fermeture efficace de la ponctuation. Les renflements verruqueux du pin sylvestre, au contraire, empêchent la naissance de ces forces, de telle sorte que la ponctuation fermée peut encore laisser passer un certain volume de liquide. Des réactions chimiques peuvent également se produire dans le contact des dispositifs d'obturation. On ne peut donc rapporter avec certitude le comportement particulier des ponctuations de chaque espèce de conifères uniquement à ces différences anatomiques.

LITERATUR

- ¹ I. W. FISCHBEIN, *J. Appl. Phys.*, 21 (1950) 1199.
- ² B. HUBER UND R. KOLBE, *Svensk Botanisk Tidskrift*, 42 (1948) 364.
- ³ W. W. VAROSSIEAU, *Proceedings of the Conference on Electron Microscopy*, Delft, 1949, p. 107.
- ⁴ W. LIESE UND M. FAHNENBROCK, *Holz Roh- u. Werkstoff*, 10 (1952) 197.
- ⁵ B. KOLJO, Diss., Universität Hamburg, 1951.
- ⁶ G. J. GRIFFIN, *J. Forestry*, 22 (1924) 82.
- ⁷ W. LIESE, *Holz Roh- u. Werkstoff*, 9 (1951) 374.
- ⁸ E. W. J. PHILLIPS, *Forestry*, 7 (1933) 109.
- ⁹ W. SANDERMANN UND G. Z. JONAS, *Holz Roh- u. Werkstoff*, 10 (1952) 305.
- ¹⁰ A. J. STAMM, *U.S. Dept. Agri. Tech. Bull.*, No. 929, Oct. 1946.
- ¹¹ O. H. FLEISCHER, *AWPA*, (1950) 152.
- ¹² G. J. GRIFFIN, *J. Forestry*, 17 (1919) 813.
- ¹³ P. B. PROCTOR UND J. W. WAGG, *AWPA*, (1947) 170.
- ¹⁴ C. D. STONE, unpublished thesis, Univ. Wash. Coll. of Forestry, 1936.
- ¹⁵ C. D. STONE, Diss. University of Washington (unpublished), 1939.
- ¹⁶ A. F. BROWN UND W. M. JONES, *Nature*, 159 (1947) 635.
- ¹⁷ S. MENNENÖH UND M. FAHNENBROCK, *Z. wiss. Mikroskop.*, 60 (1951) 203.
- ¹⁸ W. LIESE, *Ber. deut. botan. Ges.*, Im Druck.

Eingegangen den 10. Januar 1953