

Zeitschrift: Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen = Swiss forestry journal = Journal forestier suisse
Herausgeber: Schweizerischer Forstverein
Band: 107 (1956)
Heft: 2

Artikel: Der Feinbau des Holzes als Grundlage technologischer Fragen
Autor: Bosshard, H.H.
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-764791>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. [Siehe Rechtliche Hinweise.](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. [Voir Informations légales.](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. [See Legal notice.](#)

Download PDF: 02.02.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen Journal forestier suisse

107. Jahrgang

Februar 1956

Nummer 2

Der Feinbau des Holzes als Grundlage technologischer Fragen¹

Von *H. H. Bosshard*

(Institut für Allgemeine Botanik ETH, Laboratorium für Holzuntersuchung.

Vorsteher: Prof. Dr. A. Frey-Wyßling)

(Oxf.: 811)
(31.13)

Die Reproduktion von Versuchsergebnissen ist besonders in holz-technologischen Experimenten sehr stark vom Ausgangsmaterial abhängig, und zwar sind oft geringfügig erscheinende Unterschiede bei der Auswahl der Probekörper maßgebend. Diese Sensibilität des Holzes in wissenschaftlichen Versuchen beruht auf dem vielgestaltigen Feinbau, auf seiner stofflichen und strukturellen Inhomogenität. Die Kenntnisse der mikroskopischen und submikroskopischen Morphologie führen somit auf breite Grundlagen, die für alle technologischen Untersuchungen nützlich sind. In der vorliegenden Darstellung des Holzfeinbaues sollen zuerst einige Ergebnisse der lichtmikroskopischen Holzbeurteilung besprochen werden, um einen orientierenden Überblick der Nadel- und Laubholzstruktur zu gewinnen. Anschließend führt die Diskussion vom Aufbau der Zellwand im allgemeinen zu feinsten Einzelheiten der Hof-tüpfelkonstruktionen und versucht ferner, den Mechanismus des flächenhaften Wandwachstums zu erklären.

Mikroskopische Morphologie des Holzes

In der Lebensgemeinschaft Wald unterscheiden sich die Nadelholzarten durch ihren einfachen Baustil von den vielgestaltigen Laubbäumen, die mit ihrer lebhaften Kronenarchitektur, den mannigfaltigen Blättern und den verschiedenen Schaftformen das Bestandesbild bereichern. In den Nadelholzarten mit den strengen, regelmäßigen Kronen, den anspruchslosen Blattformen und dem einheitlichen Schaftbau beherrscht nun das Prinzip der einfachen äußeren Formen auch den innern Aufbau: Die einzelnen Zellen sind schlichter gebaut und der Zellverband ist regelmäßiger zusammengefügt als im Laubholz.

Die Grundzüge der Nadelholzanatomie können am schematischen Bild eines Föhrenholzwürfels kommentiert werden (Abbildung 1). Die

¹ Vortrag, gehalten im Juli 1955 in Saarbrücken vor dem Verein der Naturwissenschaftler und Ingenieure an der Fachtagung: Holzwissenschaft und Holzwirtschaft.

in diesem Schema sichtbaren Ebenen entsprechen den drei Hauptorientierungen im Stamm: Der zu den Faserachsen rechtwinklig verlaufenden *Querschnittebene*, der *Radialschnittebene*, welche durch Mark und Markstrahlen bestimmt wird, und der *Tangentialschnittebene*, die winkelrecht zum andern Längsschnitt verläuft. In diesen drei Schnittrichtungen können die Zellarten, die im Holzkörper zu Geweben mit verschiedenen Funktionen zusammengefaßt sind, beobachtet und ihre gegenseitigen Beziehungen beschrieben werden. In den Nadelhölzern erfüllen die längsorientierten Tracheiden Festigungs- und Leitfunktionen, wobei vorwiegend die weitleumigen Frühholzzellen der Wasserleitung dienen und die

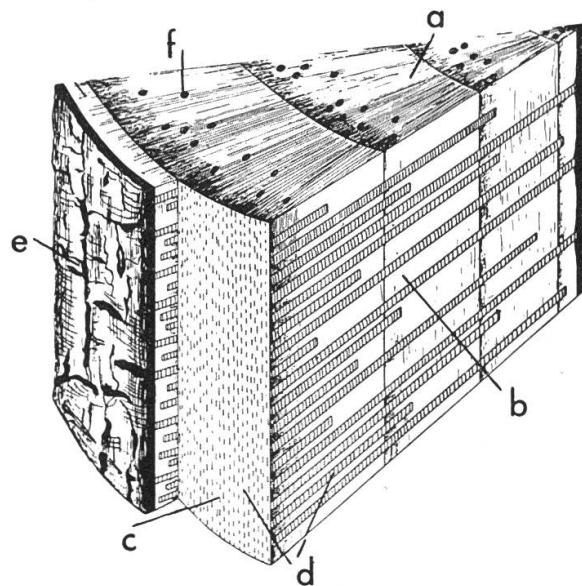


Abbildung 1

Schematische Skizze eines Föhrenkeils: a) Querschnitt; b) radiale und c) tangentielle Schnittfläche; d) Markstrahlen; e) Borke und f) Harzkanäle

dickwandigen Spätholztracheiden Festigungsfunktionen übernehmen. In der Querrichtung verbinden radial laufende Markstrahlen die äußern Stammzonen mit dem Mark. Zusammen mit dem längslaufenden Strangparenchym, das in unsern Nadelhölzern allerdings nur sehr spärlich vertreten ist, dienen sie in erster Linie der Speicherung. Verglichen mit dem Aufbau der Laubbäume erscheint die Nadelholzstruktur ärmer, weil hier die Funktionstrennung der Gewebe nicht so weitgehend durchgeführt ist wie im Laubholz. Andererseits gibt die Besprechung mikroskopischer Präparate von einheimischen *Pinus*-Arten aber Gelegenheit, auf feine Einzelheiten hinzuweisen, welche auch das Studium der Nadelholzanatomie interessant gestalten.

Im Querschnitt durch Stammholz der Arve (Abbildung 7) schichtet sich Jahrring an Jahrring, immer durch die englumigen Zellen der Spätholzregion abgegrenzt. Quer zu den Jahrringen durchziehen Markstrah-

len das Holz in radialer Richtung, und ihnen parallel folgen die ausgerichteten Reihen der Tracheiden. Diese Ordnung ist im Nadelholz charakteristisch: Da alle Tracheiden gleich breit sind, wird sie auch selten gestört, höchstens etwa durch vertikal aufsteigende Harzgänge. Die Harzkanäle entstehen nach der Kambiumdifferenzierung, indem sich in einer Gruppe parenchymatisch gebliebener Tracheiden der zentrale Interzellularraum öffnet und die dünnwandigen Randzellen unter dem Druck des ausfließenden Harzes auseinander rücken. Diese Zellen kleiden den fertigen Harzgang als Epithel aus und dienen auch weiterhin der Harzbildung und Harzausscheidung.

Der Radialschnitt (Abbildung 8) wird durch die Jahrringe in der Längsrichtung gebändert, und die Markstrahlen prägen ihm ein Quermuster ein. In dieser Schnittrichtung erweisen sich die Tracheiden als langgestreckte, beidseitig geschlossene Zellen, deren Radialwände reich mit behöften Tüpfeln ornamentiert sind. Die Markstrahlen werden in der radialen Ebene in ihrer Längsachse geschnitten und sind hier als drei- bis zwölfstöckige Bänder in das Grundgewebe eingestreut. Sie bestehen größtenteils aus Markstrahlparenchym, das beidseitig von Markstrahltracheiden flankiert wird. Die Markstrahltracheiden besitzen als prosenchymatische Elemente kleine Hoftüpfel und dienen der radialen Wasserleitung, währenddem die Parenchymzellen nur einfache Tüpfel aufweisen, kleinere zwischen zwei benachbarten Parenchymzellen und große, fensterähnliche Tüpfel zwischen Längstracheiden und Markstrahlzellen, und hauptsächlich der Stoffleitung und Speicherung dienen. Die vertikalen Harzgänge mit den dünnwandigen, kurzen Epithelzellen anastomosieren mit den horizontalen Kanälen, so daß ein zusammenhängendes System entsteht, das durch den ganzen Holzkörper greift.

Der zweite Längsschnitt (Tangentialschnitt) wird parallel zu den Jahrringen geführt und liegt daher entweder in der Frühholzzone oder gehört dem Spätholzbereich an. Die längslaufenden Tracheidenwände sind in dieser Schnittrichtung weit weniger von Tüpfeln durchsetzt als die Radialwände, die nun mit ihren vielen quergeschnittenen Hoftüpfeln feinen Perlketten gleichen (Abbildung 9). Die Markstrahlen werden in der tangentialen Ebene quer zur Hauptachse geschnitten und präsentieren sich als mehrstöckig-gekammerte, schlanke Konstruktionen, die nur dort spindelförmig ausgebuchtet sind, wo sie einen horizontalen Harzgang umschließen. Die radiallaufenden Tracheiden an den beiden Markstrahlenden sind wiederum an den behöften Tüpfeln zu erkennen, die von diesen Zellen aus in die Längstracheiden führen, und die einfachen Tüpfel bezeichnen die Berührungsstellen von Markstrahlparenchym mit Längstracheiden.

Die Anatomie des Laubholzes ist durch die Vielgestaltigkeit der einzelnen Zellarten und Gewebe gekennzeichnet. Ferner sind hier die Funktionen der Gewebe sauber getrennt: Ein leistungsfähiges Leitsystem

übernimmt den Transport der großen Mengen Transpirationswasser, die von den Wurzeln durch den Stamm den Kronen zugeführt werden, dem Festigungsgewebe stehen besonders dickwandige, kurze Fasern zur Verfügung und das Speichergewebe der Markstrahlen wird durch ein gut ausgebildetes Parenchymgewebe ergänzt. Zum Studium der Laubholzstrukturen genügt es wiederum, die Quer-, Radial- und Tangentialschnittflächen zu beobachten. Aus ihnen läßt sich auch der volumenmäßige Anteil der verschiedenen Gewebe ausrechnen. Für *Betula verrucosa* lauten die entsprechenden Werte: 24,7 % Gefäße (Leitfunktion), 64,8 % Fasern (Festigung) und 10,5 % Markstrahlen und Parenchym (Speicherung).

Im Querschnitt durch Birkenholz (Abbildung 10) liegen die jährlichen Zuwachsringe wieder konzentrisch um das Mark. Die Spätholz-zonen bilden aber nur schmale Grenzen und erschweren dadurch die Beobachtung der Jahrringfolge. In der Birke, als zerstreutporiger Holzart, sind zudem die Gefäße unregelmäßig über den ganzen Jahrring verteilt, währenddem in ringporigen Holzarten die weitleumigen Frühholzgefäße in zwei bis drei tangentialen Reihen längs den Jahrringgrenzen liegen. Die Fasern sind im Laubholz nicht mehr in radialen Reihen geordnet, weil immer wieder aufstrebende Gefäße mit ihren weiten Zellen Fasern verdrängen und so den regelmäßigen Verband stören.

Im Birkenradialschnitt (Abbildung 11) durchziehen bis zwanzig stöckige Markstrahlen die Schnittebene quer zur Faserrichtung. Sie sind durchwegs aus liegenden Zellen aufgebaut und entsprechen somit nach der Definition *homogenen* Markstrahlen. In *heterogenen* Markstrahlen hingegen werden die inneren, liegenden Parenchymzellen von Reihen mit aufrecht stehenden Zellen flankiert. — Das Grundgewebe der längsstreichenden Fasern wird immer wieder von den weitleumigen Gefäßträgern durchbrochen. Die Zellwände der Gefäße sind übersät mit einer großen Anzahl feiner Tüpfel, und die Gefäßenden sind leiterartig durchbrochen.

Im Tangentialschnitt erweisen sich die längsgerichteten Markstrahlen als ungleichgroße Spindeln, die ein- bis vierreihig und bis 25 Zellen hoch sein können (Abbildung 12). Die Markstrahlzellen sind selbst länglich geformt, dickwandig und meist mit dunklem Inhalt ausgefüllt. Das Fasergrundgewebe wird auch hier von breiten Gefäßbahnen und gekammerten Parenchymzellen durchmustert. In den Gefäßwänden stehen die feinen Tüpfel in dichten Reihen alternierend, und die Leitersprossen der Endwände sind in dieser Schnittrichtung nur als Knoten zu beobachten.

Submikroskopische Morphologie der Zellwand

Der Aufbau der Zellwände hat die Botaniker schon je und je interessiert. Dementsprechend haben sich die Ansichten über dieses Problem gehäuft und auch verschiedentlich geändert. Aus der Fülle von Untersuchungen, in denen mit Hilfe des Lichtmikroskopes Kenntnisse über

die innere Struktur der Zellwände gesucht wurden, seien besonders die Arbeiten von Bailey (13) hervorgehoben, in denen er 1934 wesentliche Klarheit in die Terminologie der Zellwandschichten brachte (Abbildung 2): Zwischen benachbarte Tracheiden schichtet sich eine Substanz, in radialer Richtung breiter als in tangentialer, die im Polarisationsmikroskop nicht aufleuchtet. Diese Schicht ist isotrop; sie besteht vorwiegend aus Pektin und Lignin, so daß sie eine Art Kittfunktion ausüben kann, und wird als *Mittellamelle* bezeichnet. Dieser interzellulären Lamelle folgen, beidseitig angelagert, die *Primärwände*, welche im Schema

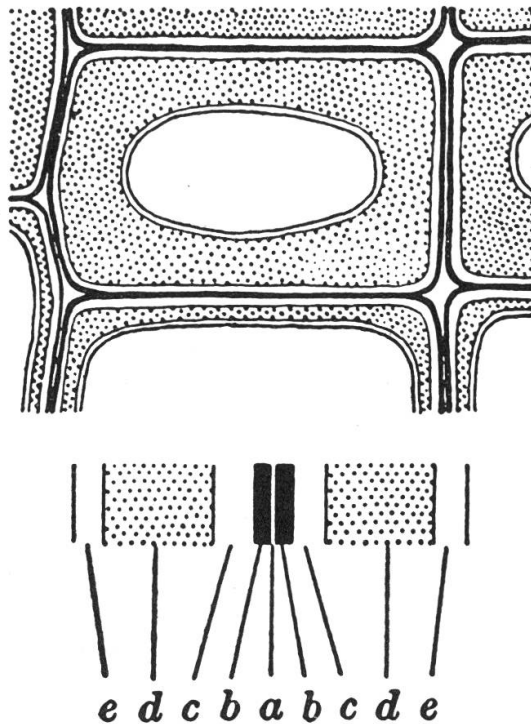


Abbildung 2

Querschnitt durch Nadelholztracheiden: a) Mittellamelle; b) Primärwand; c) Außenschicht; d) Mittelschicht und e) Innenschicht der Sekundärwand
(aus Kerr und Bailey, 1934)

die Tracheiden als schwarze Linien umgeben. Zwischen gekreuzten Nicols leuchten diese dünnen Wände auf: Sie sind anisotrop und bestehen zum großen Teil aus Zellulose. Ihre Bildung geht auf die Vorgänge bei der Zellteilung zurück, wo im Phragmoplasten eine Zellulosemembran aufgebaut wird. Das weitere Wachstum erfolgt durch Einlagerung von neuem Zellulosematerial in die bestehende Wandanlage und wird demzufolge als Intussuszeptionswachstum bezeichnet. Anschließend an die Primärwand, gegen das Zellumen hin, formt sich die mächtige, dreischichtige *Sekundärwand* aus, deren äußere, mittlere und innere Schichten sich nicht nur durch verschiedene Dimensionen unterscheiden, sondern auch im inneren Aufbau voneinander abweichen. Dies ist schon im

Polarisationsmikroskop zu erkennen, wo sie sich trotz des reichen Gehaltes an Zellulose ungleich verhalten: Die umfangreiche Mittelschicht leuchtet im Querschnitt nicht auf, und nur die beiden dünnen Außenschichten sind mehr oder wenig doppelbrechend. Daraus muß geschlossen werden, daß die doppelbrechenden, kristallinen Bereiche in den verschiedenen Schichten verschieden angeordnet sind. Dieser, durch Röntgendiagramme bestätigte Befund regte weitere Untersuchungen über die Bausteine der Zellwand an. Schon 1936 hat F r e y - W y ß l i n g (5, 6) in seinen Arbeiten die Existenz von *Mikrofibrillen* als Grundelementen der pflanzlichen Zellwände wahrscheinlich gemacht, und spätere Direktbeobachtungen im Elektronenmikroskop haben diese Annahme bestätigt. — In der Primärwand einer jungen Eschenfaser sind die Mikrofibrillen eng ineinander verwoben (Abbildung 13). Es sind sehr lange Bauelemente, die im Lichtmikroskop entsprechend ihrer Länge eigentlich sichtbar sein sollten. Ihre Breite, die mit 100—200 Å angegeben wird, gehört hingegen deutlich den submikroskopischen Größenordnungen an. Die Fibrillen sind aber nicht die kleinsten Bausteine der Zellwand, enthalten sie doch noch eine große Anzahl von Zelluloseketten, die parallel zur Fibrillenachse teils in aufgelockerten Gefügen, teils in kristallinen Bereichen geordnet verlaufen. Diese kristallinen Bereiche werden nach F r e y - W y ß l i n g (7) als *Mizellen* bezeichnet (Abbildung 3a und b). Es sind schmale Prismen von ungefähr $30 \times 60 \times 1000$ Å Kantenlänge. Die Zelluloseketten sind aber wesentlich länger als 1000 Å und müssen deshalb verschiedenen Mizellen angehören. Außerhalb der Mizellen bilden die Kettenmoleküle aufgelockerte Verbände, die als parakristalline Bereiche bezeichnet werden. Zwischen die kristallinen und parakristallinen Anteile greift das *intermizellare* Hohlräumssystem in den Fibrillen-

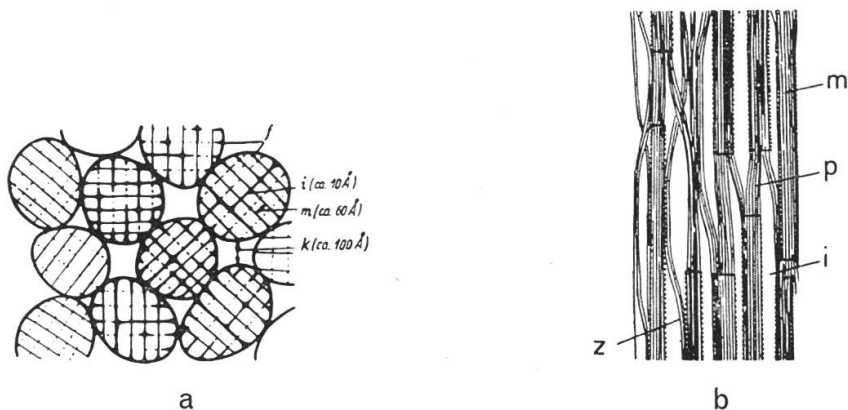


Abbildung 3

- a) Schema des submikroskopischen Baues eines Faserquerschnittes: *f* Mikrofibrillen, *m* Mizellarstränge, *i* Intermizellarräume, *k* interfibrillare Kapillaren;
 b) Längsschnitt durch eine Mikrofibrille: *m* kristalline Bereiche (= Mizellen), *p* parakristalline Bereiche, *i* Intermizellarräume, *z* Zellulose-Kettenmoleküle
 (aus F r e y - W y ß l i n g, 1950)

körper ein. Diese Hohlräume von der Größenordnung 10 \AA spielen bei topochemischen Reaktionen eine Rolle. Im Querschnitt durch ein Fibrillenbündel (Abbildung 3) ist zudem das *interfibrillare* Hohlräumssystem zu erkennen, dessen Räume der Größenordnung von 100 \AA angehören. In ihnen werden Inkrusten, wie Lignin, Gerbstoffe und Kernstoffe, eingelagert, und sie bestimmen auch weitgehend das Wasserregime der Zellwand.

Die gegenseitige Lage der Mikrofibrillen in der Zellwand wird mit dem Begriff der *Wandtextur* umschrieben. In der schematischen Darstellung einer Faserzellwand (Abbildung 4) sind die Mikrofibrillen der Primärwand gekreuzt, diejenigen der sekundären Wandschichten parallel und mit verschiedenen Steigungswinkeln eingezeichnet. *Streuungstexturen*, mit ihren kreuz und quer verwobenen Fibrillen, charakterisieren primäre Membranen, während *Paralleltexturen* mit parallel gelagerten Mikrofibrillen sekundäre Wände kennzeichnen.

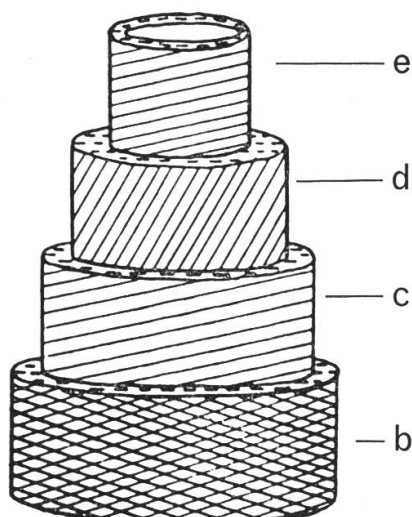


Abbildung 4

Schema der verschiedenen Wandschichten einer Faser (n. P r e s t o n): *b* Primärwand mit gekreuzten Fibrillen, *c* Außenschicht, *d* Mittelschicht und *e* Innenschicht der Sekundärwand mit parallelen Fibrillen

In jungen Primärwänden herrscht eine typische Streuung und zugleich die für die Kambialwände charakteristische Bevorzugung der Streichrichtung quer zur Zellachse vor (3). Mit der Alterung der Primärwand öffnet sich der kleine Kreuzungswinkel der Fibrillen immer mehr (Abbildung 13) und mit fortschreitendem Intussuszeptionswachstum nimmt das Wandgerüst schließlich eine *faserähnliche Textur* an. In diesem Wandstadium sind die Fibrillen immer noch miteinander verflochten, sie streichen aber doch schon deutlich in faserparalleler Richtung. — Neben gleichmäßigen Fibrillenstreuungen beobachtet man in jungen Primärwänden auch Muster (Abbildung 14), in denen die Mikrofibrillen

büschelweise gekreuzt gegen die Zellachse verlaufen. Dieses Fibrillengeflecht kann als *geraffte Streuungstextur* bezeichnet werden. Abbildung 14 demonstriert zugleich eine Zelle mit einem Fibrillensaum, der außerhalb der eigentlichen Zellkante gebildet worden ist. In jungen Zellen können in diesen Säumen Fibrillen der einen Primärwand durch die Mittellamelle in die Maschen der benachbarten Zellmembran greifen (17). — Die Primärwand ist nur sehr dünn, hat aber dennoch einen vielgestaltigen Aufbau, der erst dank den direkten Beobachtungsmöglichkeiten im Elektronenmikroskop eingehend beschrieben werden kann.

In der viel umfangreicheren Sekundärwand ist schon viel früher eine Schichtung gefunden worden, die *B a i l e y* (13) mit den Begriffen Außen-, Mittel- und Innenschicht umschrieben hat. Die parallele Lagerung ist ein wesentliches Merkmal in allen drei Schichten (Abbildung 15). Die Mikrofibrillen liegen hier ferner auch viel dichter als in der Primärwand und sind nicht mehr richtig verwoben miteinander. Man hat deshalb den Wachstumstyp der Sekundärwand als Anlagerungs- oder Appositionswachstum bezeichnet. Für die Untersuchung ist die äußere Sekun-

Tafel

Abbildung 7. Querschnitt von *Pinus cembra* L. In der schmalen Spätholzzone liegt ein Harzkanal, in dem die dünnwandigen Epithelzellen sichtbar sind. Vergr. 90×

Abbildung 8. Radialschnitt durch *Pinus silvestris* L. Der mächtige Markstrahl mit randständigen Markstrahltracheiden und Markstrahlparenchymzellen schließt einen horizontalen Harzgang ein. Vergr. 130×

Abbildung 9. Tangentialschnitt von *Pinus mugo* Turra. Der spindelförmig verbreitete Markstrahl umschließt einen horizontalen Harzgang. Die längslaufenden Tracheiden sind geschlossene Zellen, deren Radialwände an den Enden von vielen Hoftüpfeln durchbrochen werden. Vergr. 160×

Abbildung 10. Querschnitt von *Betula pendula* Roth. Die Jahrringgrenze wird nur durch wenige Reihen Spätholz markiert. Vergr. 90×

Abbildung 11. Radialschnitt von *Betula pendula*. In drei Gefäßen sind die leiterförmigen Durchbrechungen sehr schön abgebildet. Vergr. 95×

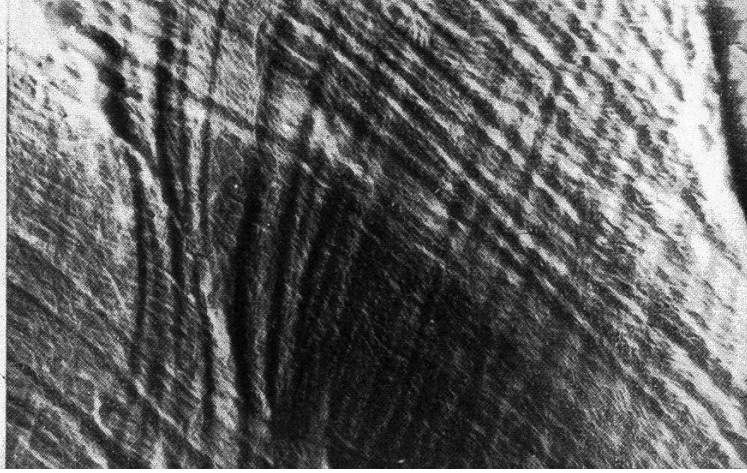
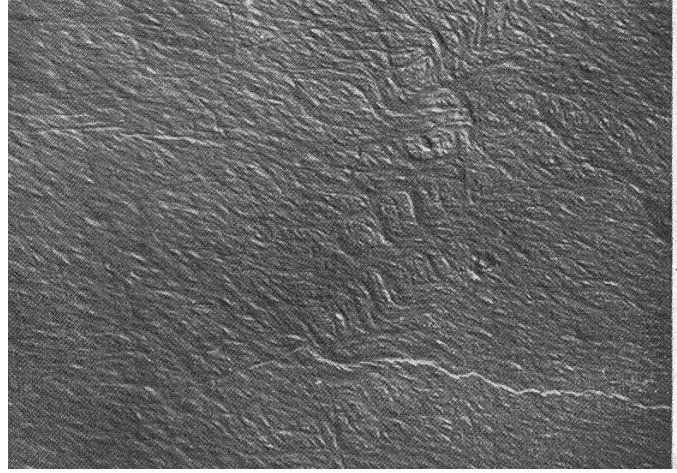
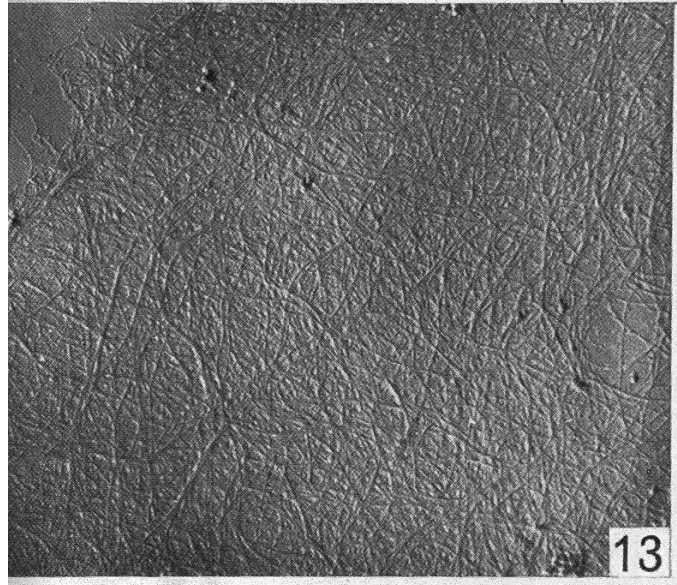
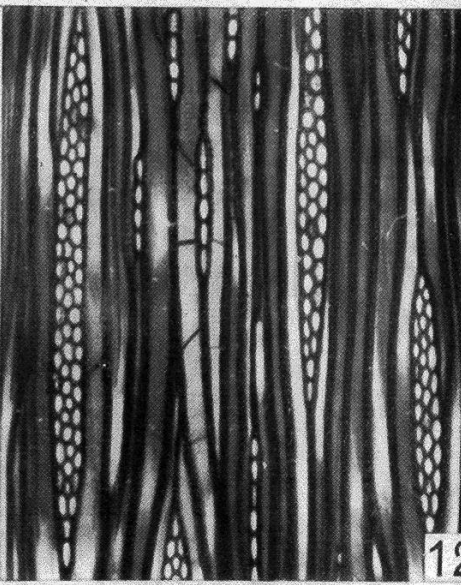
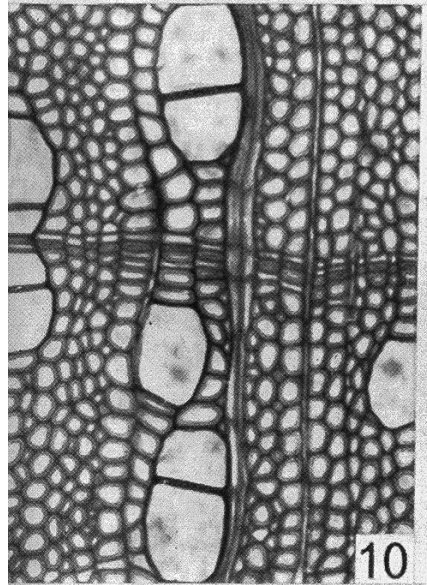
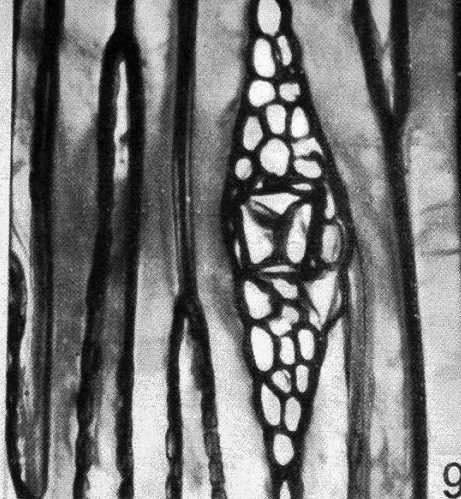
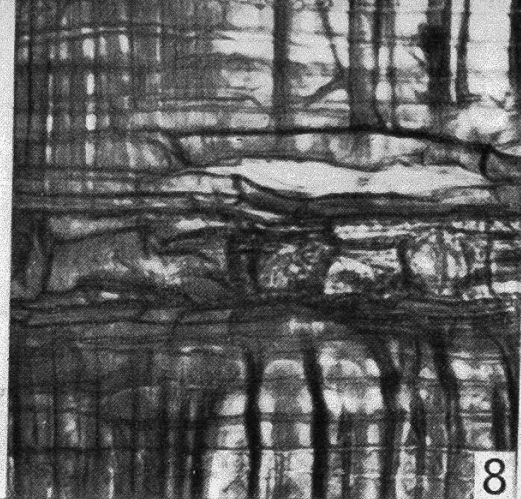
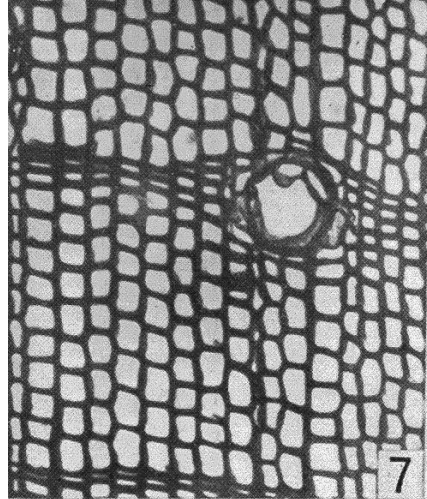
Abbildung 12. *Betula pendula* — Tangentialschnitt. Die Markstrahlen sind verschieden große, schlanke Konstruktionen mit länglich-ovalen Einzelzellen. In der Bildmitte durchzieht ein Parenchymstrang das Fasergrundgewebe. Vergr. 80×

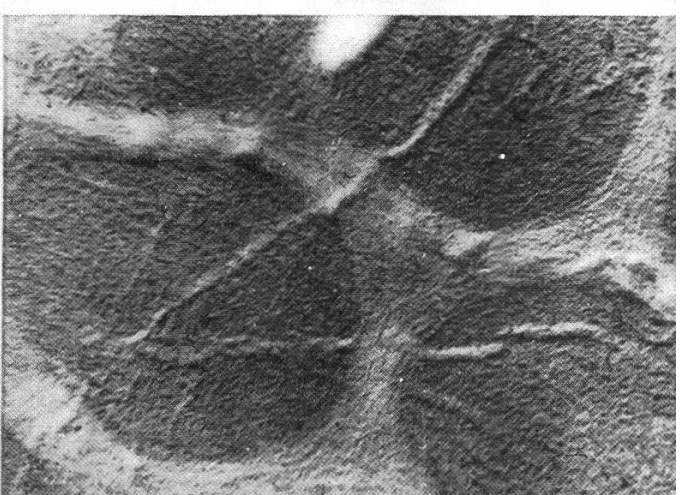
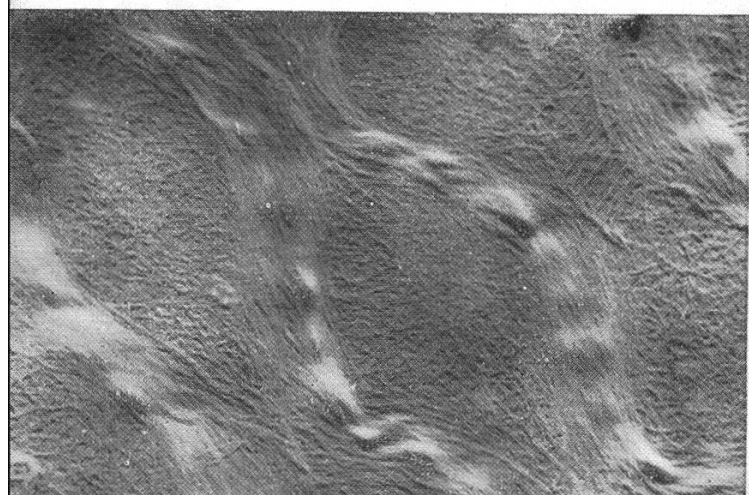
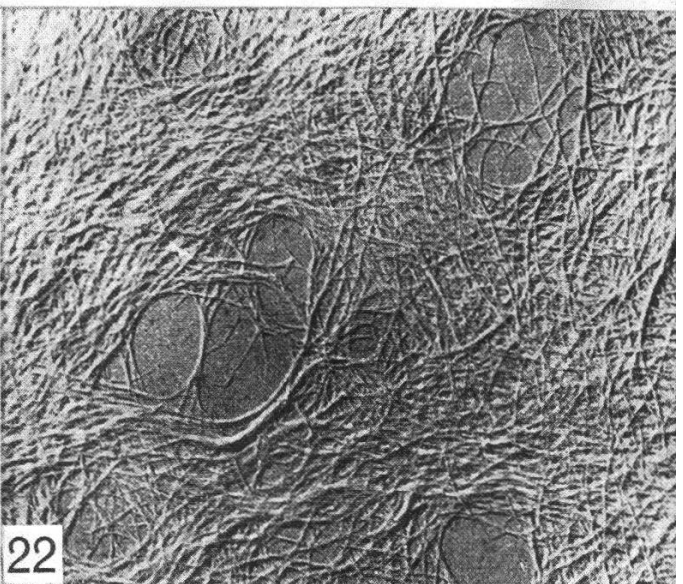
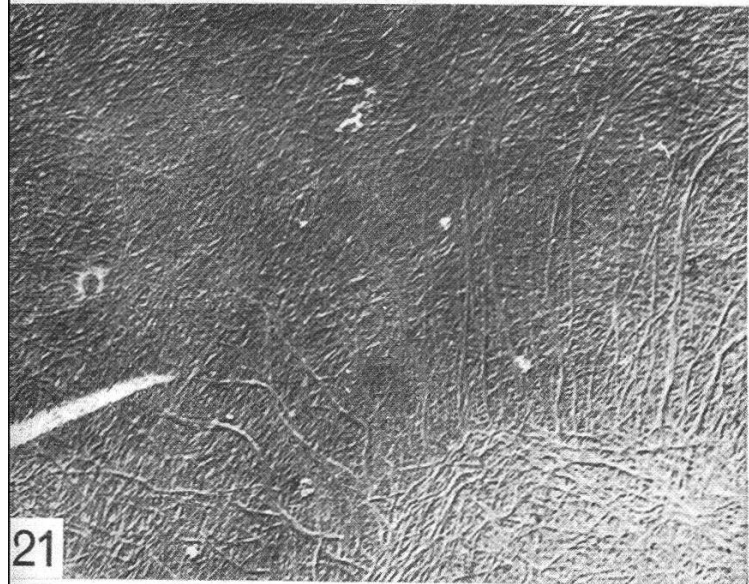
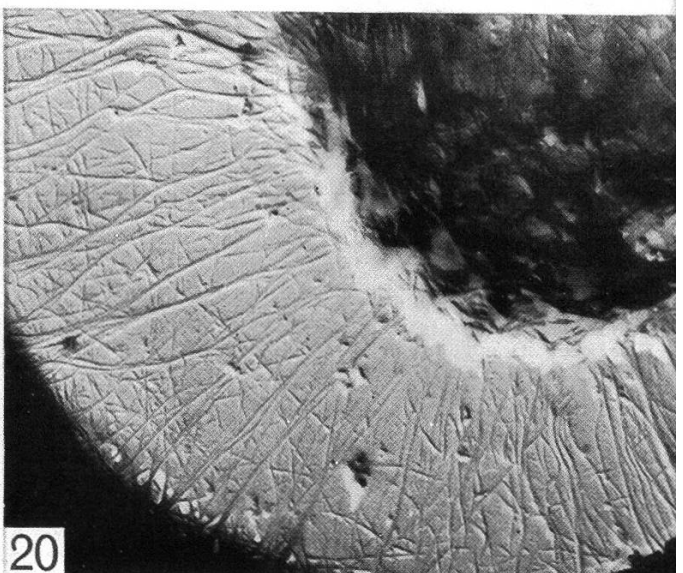
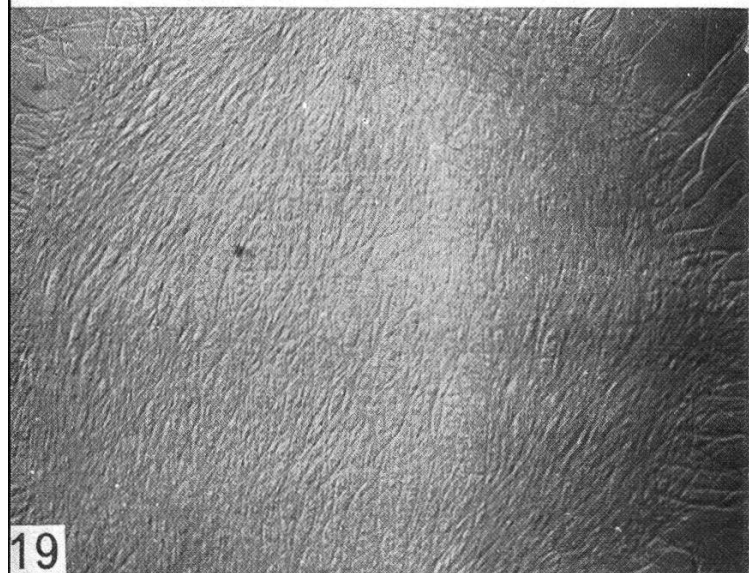
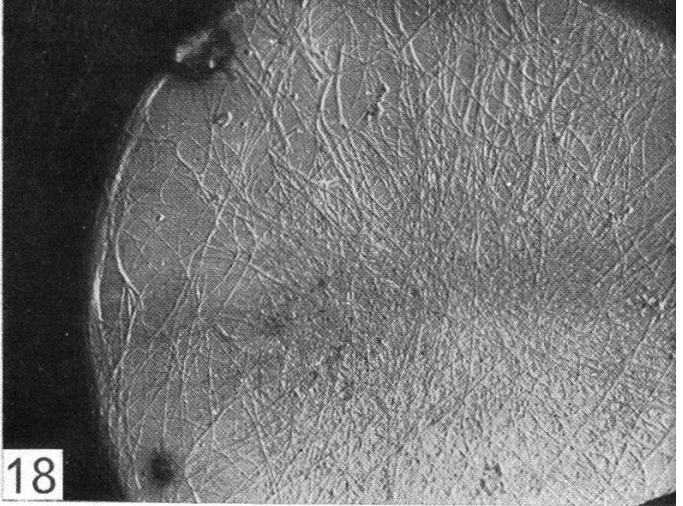
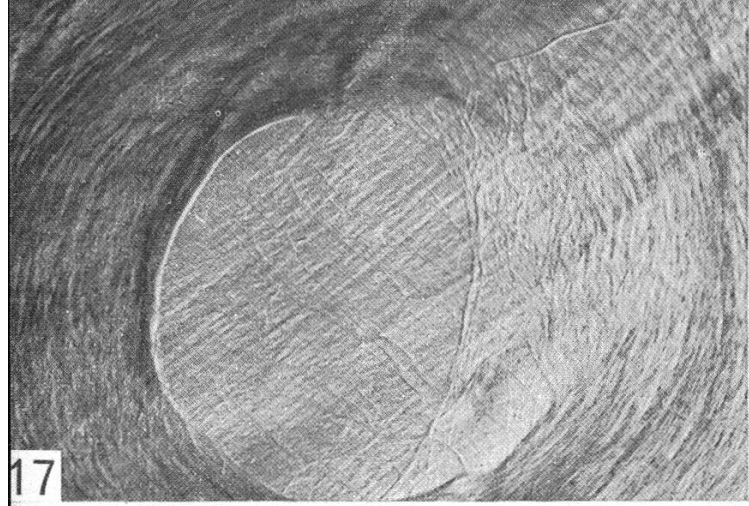
Abbildung 13. Primärwand einer jungen Föhrentracheide mit deutlicher Streuungstextur. Vergr. 11 000×

Abbildung 14. Ausschnitt aus der Wand einer jungen Föhrentracheide mit geraffter Streuungstextur. Außerhalb des Zellrandes bilden Mikrofibrillen einen Saum. Vergr. 6400×

Abbildung 15. Sekundärwand einer jungen Föhrentracheide mit Paralleltextur. Vergr. 11 400×

Abbildung 16. Geraffte Paralleltextur in der Außenschicht der Sekundärwand einer Eschenfaser. Die Fibrillenbündel gehören verschiedenen Lamellen an. Vergr. 4400×





därwandschicht am leichtesten zugänglich, weil sich beim Präparieren die Primärwand oft von der Sekundärwand loslösen läßt. Dann können hinter vereinzelt Primärwandfibrillen die gekreuzten Lamellen der ersten Sekundärwandanlagen beobachtet werden. Abbildung 16 demonstriert gleichzeitig eine analoge Fibrillenmusterung, wie sie für junge Primärwände beschrieben wurde. Die stark parallelisierten Fibrillen sind gebüschelt worden und bilden eine *geraffte Paralleltextrur*. In den einzelnen Lamellen streichen die Fibrillen parallel zueinander unter einem bestimmten Winkel zur Faserachse, welcher innerhalb verschiedener Lamellen wechseln kann. Diese gekreuzten Systeme hat M ü h l e t h a l e r (18) schon in den Zellwänden von *Valonia ventricosa* gefunden, wo er Sequenzen von drei verschiedenen Richtungen nachgewiesen hat. Die Fibrillen der mächtigen Innenschicht sind dicht parallel gepackt. Diese Wandzone hat aber trotzdem eine geringere Widerstandsfähigkeit gegen Pilzbefall. M e i e r (16) hat in seiner Untersuchung nachgewiesen, daß der Ascomycet *Chaetomium globosum* Birkenholz so abbaut, daß nur noch Mittellamellen, Primärwände und die beiden flankierenden Sekundärwandschichten zurückbleiben. Das innerste Bändchen in der querschnittenen Birkenfaser, das sich bei der Quellung der Faser in geeigneten Reagenzien wie auch beim Pilzabbau verschieden verhält, ist von B u c h e r (4) auf Grund chemischer Untersuchungen als selbständige

Tafel

Abbildung 17. Innenseite eines Hoftüpfelwulstes mit zirkularen Fibrillen. Durch die Tüpfelapertur hindurch ist die Innenseite der gegenüberliegenden Sekundärwand sichtbar. Vergr. 2300×

Abbildung 18. Torus, von der Mittellamellenseite her abgebildet. Die Haltefäden sind deutlich in die primäre Wandanlage verschlauft. Vergr. 7800×

Abbildung 19. Sekundärstruktur des Torus, von der Zellinnenseite her sichtbar. Die parallel laufenden Fibrillen dieser Schicht streichen in einer Richtung über den Torus hinweg. Vergr. 8900×

Abbildung 20. Zu Garben gebundene Mikrofibrillen in der Porenzone der Schließmembran. Diese verbänderten Fibrillen stellen die Haltefäden dar. Vergr. 9800×

Abbildung 21. Junge Anlage der Schließmembran. Außerhalb ihrer Porenzone sind die Haltefäden deutlich in die Primärwand der Tracheide verwoben. Am Rand der Toruszone bildet sich ein Kranz von Zirkularfibrillen. Vergr. 8700×

Abbildung 22. Durch Flächenwachstum mosaikartig aufgelockerte Primärwand (siehe Abbildung 6 b). Vergr. 10 500×

Abbildung 23. Verstärkungsbänder in einer jungen Gefäßzellwand, die während der folgenden Wandvergrößerung auseinanderwandern (siehe Abbildungen 6 c und d). Vergr. 8000×

Abbildung 24. Die wellenförmigen Verstärkungsbänder in der jungen Gefäßwand sind auseinander gerückt und durch Querbrücken zu wabenförmigen Tüpfelfeldern ergänzt worden (siehe Abbildung 6 e). Vergr. 5000×

Membran bezeichnet worden. Diese *Tertiärlamelle*, wie sie *Bucher* auf Grund älterer Untersuchungen nennt, besteht, wie die Sekundärwandanlagen, aus verschiedenen Lamellen. Anschließend an die mächtige Sekundärwandschicht hat *Meier* eine Fibrillenschicht gefunden, der bei einigen Holzarten als Abschluß gegen das Zellumen hin eine Warzenschicht folgt. Diese warzentragende Innenschicht haben auch *Liese* (14) und *Harrada* (12) in ihren Arbeiten über Holztüpfel abgebildet. Im Elektronenmikroskop erweist sich die Zellwand als wunderbar konstruierte Membran, die wegen ihrer Vielgestaltigkeit noch viele Fragen unbeantwortet läßt.

Aufbau der Hoftüpfel

Bildung und Konstruktion der Hoftüpfel in Nadelhölzern sind Probleme, welche für gewisse Gebiete der Holztechnologie besondere Bedeutung erlangen. Sie sind deshalb auch eingehend studiert worden (10, 11, 12, 14). Die Hoftüpfel in den Tracheidenwänden der Koniferen sind für den zellularen Wasseraustausch notwendig. Nach ihrem Bau wirken sie wie Ventile, die den Wasserstrom in der einen oder andern Richtung

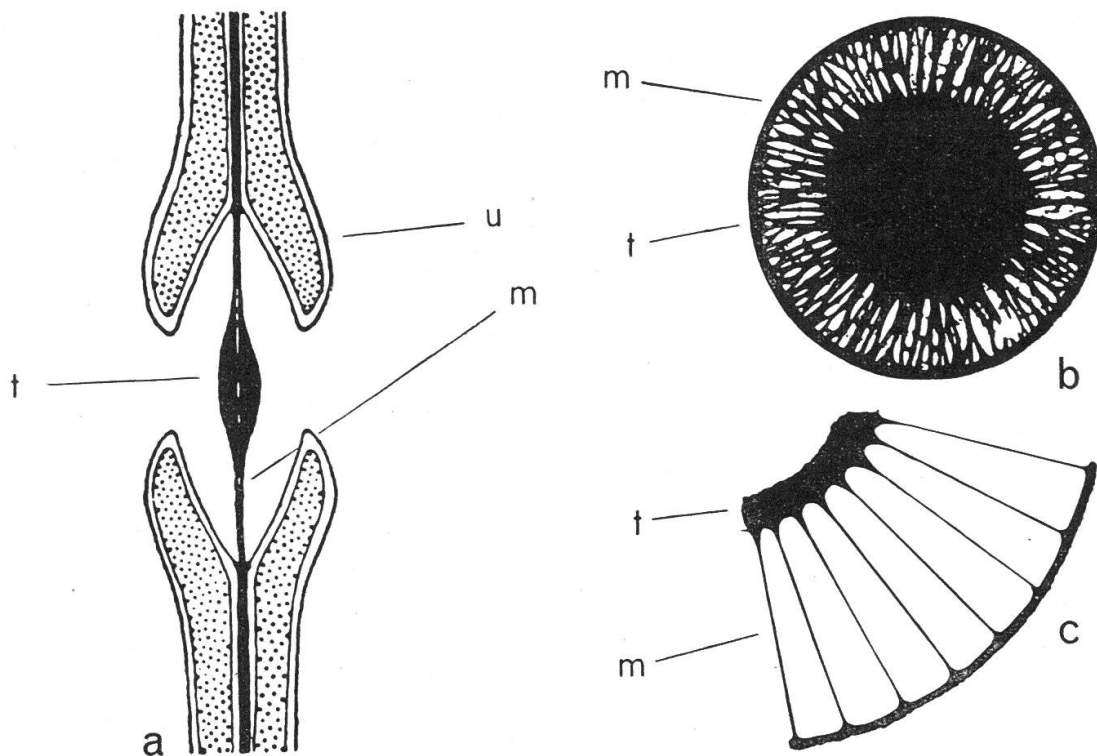


Abbildung 5

- a) Querschnitt durch einen Hoftüpfel mit Tüpfelwulst *u*, Schließmembran *m* und Torus *t*
- b) Schematische Zeichnung der Schließmembran (aus *Bailey*, 1913) mit Torus und poröser Außenzone
- c) Bau der Porenzone nach *Liese* mit den $1 \times 4 \mu$ großen Öffnungen (b und c aus *Frey-Wyßling* und *Bosshard*, 1953)

beeinflussen können. Dies läßt sich besonders deutlich im Querschnittschema von Hoftüpfeln kommentieren (Abbildung 5 a). Die sekundären Wände sind in dieser Schnittrichtung gabelförmig gegeneinander geöffnet und bilden beidseitig der Schließmembran Tüpfelhöfe, welche durch die beiden Aperturen mit den Zellumina in Verbindung stehen. Die Schließmembran wird aus der Mittellamelle und den beiden Primärwänden aufgebaut und ist im mittleren Teil durch den sogenannten *Torus* verdickt. Dieser *Torus* ist im ausgewachsenen Zustand größer als die Tüpfelaperturen, so daß er sie vollständig abdichten kann.

1. *Bau der Schließmembran.* Die Struktur der Schließmembran wurde 1913 von *B a i l e y* (1) (Abbildung 5 b) untersucht. Er vermutete auf Grund seiner lichtmikroskopischen Bilder, daß diese Membran von radialen Poren reich durchmustert sein müsse. Vierzig Jahre später haben *L i e s e* und Mitarbeiter (14) die Schließmembran nach der Abdruckmethode im Elektronenmikroskop untersucht und darin Poren gefunden, die nach ihrem Schema $1\ \mu$ breit und $4\ \mu$ lang sein sollten (Abbildung 5 c). Diese weiten Öffnungen, die in der Größenordnung den kleinsten Gefäßdurchbrechungen der Laubhölzer gleichen, stehen aber im Widerspruch mit den physiologischen Daten hinsichtlich der Geschwindigkeit des Transpirationsstromes in den Nadelhölzern und andern Phänomenen. Wir haben deshalb dieses Problem ebenfalls aufgegriffen und Hoftüpfel ganz junger Tracheiden mit Hilfe der feinen Schnittmethode und Mazerierungstechnik beobachtet. Die Schließmembran unterscheidet sich in diesen jüngsten Stadien nicht von einer normalen Primärwand mit Poren, deren Größenordnung weit unter den Angaben von *L i e s e* liegen. In wenig älteren Hoftüpfeln wird aber beobachtet, daß vom Zentrum aus in radialer Richtung die Fibrillen gerafft werden, bis sie schließlich seitlich verbändern und verkleben. Gleichzeitig können die tangential laufenden Mikrofibrillen durch den Wasserdruck gegen die Peripherie geschoben werden, so daß nun Poren von der Größenordnung $100\ m\mu$ entstehen. Diese Öffnungen hat *L i e s e* (15) in einem eleganten Filtrierversuch nachgewiesen, indem er suspendierte Rußteilchen durch unbehandelte Holzfilter passieren ließ und nachher die Größe der Filtratpartikel im Elektronenmikroskop gemessen hat. Nach diesen Versuchen beträgt die optimale Porengröße $150\ m\mu$. Mit fortschreitender Alterung der Hoftüpfel verkrusten die Haltefäden zusehends, so daß die Öffnungen in der Schließhaut wieder verengt werden. Die verbänderten Fibrillen, die als *Haltefäden* oder Spangen bezeichnet werden, laufen vom Toruszentrum aus radial über die Schließmembranzone hinweg in die Primärwand aus. Sie sind sowohl in der Torusregion als auch im Bereich außerhalb der Schließmembran mit der Primärwand vollständig verflochten, was ihre Zugehörigkeit zu dieser Wandanlage beweist. Dafür sprechen die Abbildungen 18 bis 21, welche diese Befunde eindrücklich kommentieren: In Abbildung 18 sind die Haltefäden im Primärgeflecht des *Torus*

verschlaucht; in einem Dünnschnitt durch die Schließmembranzone (Abbildung 20) kann besonders gut beobachtet werden, die die Mikrofibrillen streckenweise gebüschelt sind und, wie in Garben gebunden, an beiden Enden wieder auseinander streben, und in Abbildung 21 können die Haltefäden endlich über die Schließmembran hinaus ins Primärgeflecht verfolgt werden, wo sie in diese Wandanlage eingewoben sind.

2. *Bau des Torus.* Der Torus hat keine einheitliche Struktur. Bei der Mazeration von Gewebestücken trennen sich die Tracheiden in den Mittellamellen, so daß die einzelnen Zellen von ihrer äußern Wandanlage her beobachtet werden können. Da zeigt es sich, daß der Torus von der Primärwand vollständig überspannt ist (Abbildung 18). Auf diese Primärmembran mit der gekreuzten Fibrillentextur baut das Plasma gegen das Zellumen hin die sekundäre Torusanlage (Abbildung 19). Hier werden die Fibrillen zuerst parallel abgelagert und in einer bestimmten Richtung über den Torus gezogen. Diese sekundäre Torusanlage wird schließlich durch einen Kranz zirkular laufender Fibrillen verstärkt und abgeschlossen. Der zusammengesetzte Torus erscheint daher im Querschnitt nicht schön diskusförmig, sondern verbreitert sich an beiden Enden zu einer Hantel. Diese Strukturdetails können aber nur im mazerierten Holz festgestellt werden, wo alle Inkrusten aus dem Zellulosegerüst herausgelöst worden sind. Im unbehandelten Holz verdecken diese Füllstoffe die Feinstruktur teilweise und vergrößern gleichzeitig den Torusdurchmesser, indem sie auch die engen Spickel zwischen den Haltefäden am Torusrand ausfüllen.

3. *Bau des Tüpfelwulstes.* Schon von Beobachtungen im Polarisationsmikroskop her ist bekannt, daß der Tüpfelwulst zirkuläre Fibrillen aufweisen muß. Im Elektronenmikroskop können diese Zirkularfibrillen auf der innern Wulstseite sehr schön abgebildet werden (Abbildung 17). Auf der Wulstaußenseite hingegen kann nur beobachtet werden, wie die Fibrillen um die Wulsterhöhung herum fließen. Man muß sich vorstellen, daß die im Querschnitt durch den Tüpfel gabelförmig geöffnete Sekundärwand sich während der Tüpfelbildung wie eine Irisblende allmählich schließt, bis die endgültige Apertur gebildet ist.

Mit diesen Ausführungen über die Feinstruktur der Hoftüpfel wollen wir nicht nur mithelfen, eine theoretische Frage abzuklären, sondern wir möchten auch auf die Schönheiten hinweisen, welche in den Konstruktionen feinsten Bauelemente zu entdecken sind.

Wachstum der Gefäßzellwände

Die Frühholzgefäße der Esche sind weitleumig und übertreffen den Umfang der bildenden Kambiumzellen um mehr als das Zehnfache (2, 3). Dieses enorme Wandwachstum spielt sich in ganz kurzer Zeit ab, so daß es mühsames Suchen erfordert, wenn Zwischenstadien der Entwicklung

beobachtet werden sollen. Die Arbeit lohnt sich aber in jedem Fall, da an diesem Objekt der Mechanismus des flächenhaften Wandwachstums studiert werden kann. In Längsschnitten durch Eschenholz beobachtet man in den gedrunenen Frühholzgefäßen mit den meist schief stehenden Enden reich durchmusterte Zellwände, in denen die Tüpfel alternierend angeordnet sind. Diese intervaskularen Durchbrechungen der Zellwände ermöglichen den Wasseraustausch von Zelle zu Zelle, sie müssen aber auch mit der enormen Ausdehnung der Zellwand in Zusammenhang gebracht werden. Nach der Konzeption des *mosaikartigen Flächenwachstums* (9) werden in der jungen Zellwand von unregelmäßig ver-

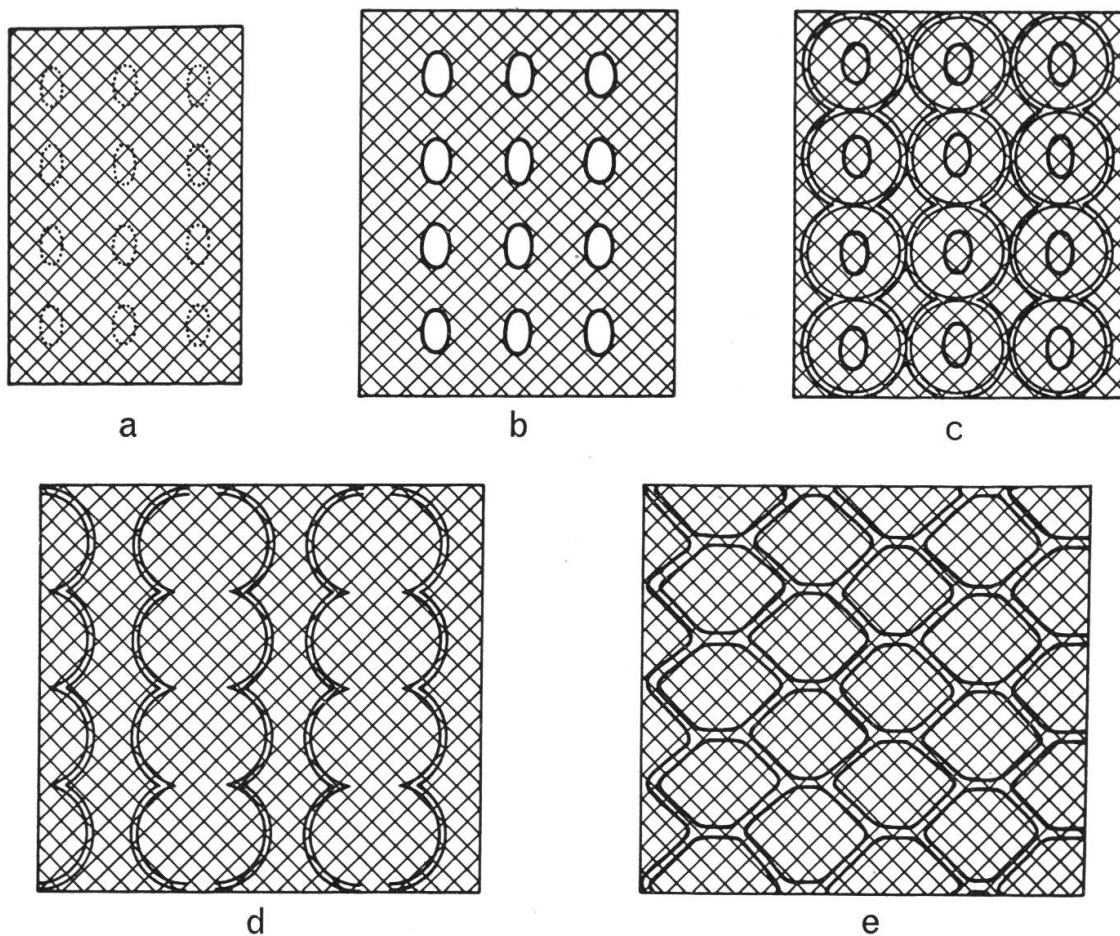


Abbildung 6

Schema des Wachstums und der Tüpfelbildung von Gefäßwänden. Zellachse ↑

- a) Wachstumsfähige, junge Meristemwand;
- b) erste Flächenzunahme durch Mosaikwachstum der Membran. Die Wachstumsbezirke sind regelmäßig angeordnet;
- c) erste Verstärkungen werden angelagert. Die Wachstumsbezirke sind wieder vollständig verflochten. Die Verstärkungen berühren sich;
- d) zweite Flächenzunahme: die Verstärkungen rücken auseinander;
- e) die Verstärkungen werden neu miteinander verbunden; es bilden sich wabenförmige Tüpfelfelder aus, die nun durch sekundäre Anlagerungen immer kleiner werden (aus B o s s h a r d , 1952)

teilten Wachstumszentren aus benachbarte Fibrillen durch eine Art Stemmwirkung des Plasmas auseinander gedrängt. Als Summenwirkung aller Verschiebungen resultiert ein Flächenzuwachs, der im abgebildeten Schema in den ersten zwei Figuren veranschaulicht ist (Abbildung 6). Die Lockerstellen in der Zellwand werden durch das Plasma wieder verwoben, und der ganze Prozeß kann sich neu abspielen. In der jungen Gefäßzellwand ist es möglich, am Verlauf sekundärer Verstärkungen dieses schubweise Wachstum zu verfolgen, ähnlich wie der Gang der Strömung eines Flusses durch Schwimmkörper angezeigt wird. Die junge Wand wird nämlich durch wellenförmige Verstärkungen ergänzt, wie sie in Figur *c* der schematischen Skizze angegeben wird. Sie berühren sich gegenseitig an den Maximum- und Minimumstellen der Wellenzüge. Bei der folgenden Ausweitung der Zellwand rücken diese Bänder auseinander und werden erst in einer nächsten Phase durch weiteres sekundäres Material zu wabenförmigen Feldern ergänzt, die dann durch Anlagerung von neuem Wandmaterial zu den eigentlichen Tüpfeln auswachsen. Die Abbildungen 22 bis 24 demonstrieren diese Vorgänge: Im Anfangsstadium weitet sich die junge Zellwand aus, indem das Plasma an mosaikartig verteilten Wachstumszentren die Wand aktiv vergrößert (Abbildung 22). Nachdem die durch linsenförmige Lockerstellen veränderte Wand vom Plasma wieder vollständig verflochten ist, wird sie von sekundären Verstärkungen, in denen die Fibrillen eng parallel gepackt liegen, durchzogen. Die Bänder laufen wellenförmig in Richtung der Zellachse und berühren sich gegenseitig an den Hauptpunkten. Durch weiteres Wachstum der primären Zellwand zwischen den Verstärkungen rücken diese auseinander (Abbildung 23). An zwei Stellen kann das Auseinanderdrängen an querverrichteten Fibrillen beobachtet werden. In einem nächsten Schritt ergänzen sich die auseinandergezogenen Verstärkungsbänder, die in der Richtung der Zellachse laufen, durch Querbrücken, so daß sich sechseckige Felder bilden (Abbildung 24). Durch fortgesetztes Wachstum der sekundären Wand werden die Felder verkleinert, bis ihre Öffnungen den Tüpfelaperturen in der Gefäßwand gleichen. Geht man von der Annahme aus, daß allen Zellen nach der Differenzierung im Kambium gleiche Stoffmengen zur Verfügung stehen, so kann man die reiche Tüpfelbildung in den Gefäßwänden als Sparkonstruktionen auffassen, durch die der Bau der großen Zellen möglich wird: Die voluminöse Sekundärwand wird nur als Gerüst aufgebaut und durch die dünne Primärwand gegen die Mittellamelle hin getrennt.

Die kurze Einführung in die submikroskopische Morphologie des Holzes soll einen Begriff der Vielgestaltigkeit von pflanzlichen Zellwänden vermitteln. Sie soll aber auch gleichzeitig darlegen, daß die Vorgänge, welche sich im verborgenen Bereich abspielen, für eine große Zahl von technologischen Fragen von wesentlicher Bedeutung sind. In diesem Zusammenhang soll an die Sorption der Holzfasern, an Schwinden und

Quellen und an die Diffusionsvorgänge bei der Holz Trocknung erinnert werden. Der strukturelle und stoffliche Aufbau des Holzes ist ferner ausschlaggebend für das Maß der Rohwichte und beeinflusst daher alle technischen Eigenschaften, wie Elastizität, Zug-, Druck- und Biegefestigkeit, Scherfestigkeit und Härte eines Holzes. Man wird deshalb noch in vermehrtem Maße als bisher eine Korrelation von Resultaten der mechanisch-technologischen Holzforschung mit den Befunden der mikroskopischen und elektronenmikroskopischen Untersuchung anstreben müssen.

Die elektronenmikroskopischen Untersuchungen wurden im Laboratorium für Elektronenmikroskopie (PD Dr. K. Mühlethaler) durchgeführt. Ich danke den Herren Prof. Dr. A. Frey-Wyßling und PD Dr. K. Mühlethaler für alle Unterstützung, mit der sie die Arbeiten über die submikroskopische Morphologie des Holzes fördern.

Literaturverzeichnis

1. *Bailey, I. W.*: Forestry Quart., **11**, 1913.
2. *Bosshard, H. H.*: Schweiz. Zschr. Forstw., **102**, 1951.
3. *Bosshard, H. H.*: Ber. Schweiz. Bot. Ges., **62**, 1952.
4. *Bucher, H.*: Die Tertiärlamelle von Holzfasern und ihre Erscheinungsformen bei Koniferen. Cellulosefabrik Attisholz, 1953.
5. *Frey-Wyßling, A.*: Protoplasma, **25**, 1936.
6. *Frey-Wyßling, A.*: Kolloid-Zeitschrift, **85**, 1938.
7. *Frey-Wyßling, A.*: Vierteljahrsschr. Nat. Ges. Zürich, **95**, 1950.
8. *Frey-Wyßling, A., Mühlethaler K., und Wyckoff, R. W. G.*: Experientia, **4**, 1948.
9. *Frey-Wyßling, A., und Stecher, H.*: Experientia, **7**, 1951.
10. *Frey-Wyßling, A., und Bosshard, H. H.*: Holz als Roh- und Werkstoff, **11**, 1953.
11. *Frey-Wyßling, A., Bosshard, H. H., und Mühlethaler, K.*: Plantá, 1956 (im Druck).
12. *Harada, H., und Miyzaki, Y.*: J. Jap. Forestry Soc., **34**, 1952.
13. *Kerr, Th., und Bailey, I. W.*: J. Arn. Arb., **15**, 1934.
14. *Liese, W., und Fahnenbrock, M.*: Holz als Roh- und Werkstoff, **10**, 1952.
15. *Liese, W., und Johann, I.*: Naturwissenschaften, **41**, 1954.
16. *Meier, H. R.*: Holz als Roh- und Werkstoff, **13**, 1955.
17. *Mühlethaler, K.*: Zschr. Zellforschung, **38**, 1953.
18. *Steward, F. C., und Mühlethaler, K.*: Ann. Bot., **17**, 1953.

Résumé

La microstructure du bois, base des problèmes techniques

Le bois, par son hétérogénéité de structure et de matière, est un objet d'étude intéressant. Déjà l'examen au microscope à rayons lumineux révèle à l'observateur une variété infinie d'éléments constitutifs. Chez les *résineux*, la structure interne est très différente de celle des *feuillus*, à l'instar de leur morphologie externe. Les trachéides résineuses constituent en même temps les tissus de soutien et de conduction, le tissu de réserve se limitant aux rayons ligneux, chez la plupart des résineux. L'anatomie des feuillus est, par contre, plus riche en diversité parce que la séparation des fonctions des tissus est plus avancée.

Avec l'introduction du microscope électronique dans l'étude du bois, il a été possible dans le *domaine submicroscopique* d'observer directement des structures restées jusqu'ici cachées. La *constitution des membranes cellulaires* présente un intérêt particulier. Des observations au microscope à rayons lumineux établirent déjà que ces parois avaient une structure stratifiée. Ces résultats ont été confirmés et complétés à l'aide de nouvelles méthodes de recherche. La disposition des micro-fibrilles, que A. F r e y - W y s s l i n g désignait en 1936 déjà comme étant l'élément de base des membranes cellulaires végétales, joue un rôle important dans la dénomination des *membranes primaires* et *secondaires*. Les *punctuations aréolées* des parois des trachéides résineuses méritent une attention particulière à cause de leur construction spécialement ingénieuse. La *formation* et la *structure* de ces perforations des parois cellulaires peuvent être étudiées grâce à des photos prises au microscope électronique. — La *croissance en surface* des membranes cellulaires est un phénomène qui peut être observé lors de la formation des trachées du bois de printemps. La circonférence de ces éléments augmente de plus de dix fois au cours de la différenciation de la cellule cambiale.

La connaissance de la structure microscopique et submicroscopique est de première importance pour beaucoup de problèmes technologiques. C'est pourquoi une coopération plus étroite entre anatomistes et technologues d'orientation mécanique devrait être envisagée. O. Lenz

La constitution des forêts denses équatoriales¹

Par Roman Gutzwiller

Yangambi (Congo belge) et Küssnacht-Zurich

(Oxf.: 228.81)
(22.31)

Quand il est question des ressources forestières mondiales, on entend souvent que les forêts des tropiques représentent une réserve pour ainsi dire inépuisable, à peine touchée. On pense alors surtout à la «forêt dense équatoriale», la «Rain forest» des Anglais ou le «Regenwald» des Allemands, qui couvre des grandes étendues en Amérique du Sud, en Afrique centrale et en Indo-Malaisie.

La vérité est cependant bien différente. Peu importe que dans ces régions il y ait des superficies boisées que l'avion de l'homme moderne met des heures à survoler et que le voyageur à terre met des semaines à traverser.

Ce ne sont pas seulement des difficultés de main-d'œuvre, de l'évacuation des produits et de leur transport jusqu'aux centres de consommation des régions civilisées, qui anéantissent tous les espoirs, mais, pour une bonne part, la constitution naturelle des forêts elles-mêmes, qui est responsable de leur valeur économique actuellement encore très faible.

En Afrique, la forêt dense équatoriale s'étend des chaînes de montagnes dans l'est du Congo belge jusqu'à l'Atlantique. Elle forme une

¹ Première partie d'une conférence sur la sylviculture africaine tenue le 14 novembre 1955 à l'École polytechnique fédérale à Zurich.