

Zeitschrift: Botanica Helvetica
Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft
Band: 92 (1982)

Artikel: Veränderungen der Spaltöffnungen und der Wachsstruktur mit zunehmendem Nadelalter bei *Pinus cembra* L. und *Picea abies* (L.) Karsten an der Waldgrenze
Autor: Günthardt, Madeleine S. / Wanner, Hans
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-64642>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. 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. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

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. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

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. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 03.04.2026

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

Veränderungen der Spaltöffnungen und der Wachsstruktur mit zunehmendem Nadelalter bei *Pinus cembra* L. und *Picea abies* (L.) Karsten an der Waldgrenze

von Madeleine S. Günthardt und Hans Wanner,

Institut für Pflanzenbiologie der Universität Zürich

Abstract

Günthardt M.S. and H. Wanner 1982. Changes in stomata- and wax-structure with advancing needle age of *Pinus cembra* L. and *Picea abies* (L.) Karsten at the timberline. *Botanica Helvetica* 92; 47-60.

Light- and scanning electron microscopy revealed changes in the structure of the epicuticular waxes as well as the stomata with advancing needle age. Needles of all ages (one month to 8 years) of *Pinus cembra* and *Picea abies* from the timberline were investigated.

At the end of the first vegetation period the rows of stomata on the needles are covered with wax-ribbons (*Pinus cembra*) or wax-pearls (*Picea abies*). As revealed by SEM the stomatal alveoli are completely (*Pinus cembra*) or partly (*Picea abies*) filled with tubular wax crystals. On the stomata-free margins of *Picea abies* needles and the abaxial side of *Pinus cembra* needles the wax layer is smooth with only a few emerging rodlets. When the wax is removed epidermal ridges and rounded protrusions can be observed during the second vegetation period. The quantity of wax still increases during the second vegetation period, whereas the structure of the wax layer becomes sturdier and more amorphous. The wax of 4-year-old needles shows some rodlets emerging from the layer of amorphous wax, and 6-8 year old needles are completely covered by a dense amorphous wax layer without emerging structures.

In both species a cuticular membrane can be seen developing across the stomatal alveoli during the second vegetation period. The membrane is at first not continuous, but shows longitudinal slits which are mostly closed during the second vegetation period. With advancing needle age this membrane becomes thicker and finally closely resembles the cuticula around the stomata.

At the same time the subsidiary cells become less conspicuous. At the age of 6-8 years only flat basins are left of the original stomatal alveoli. It can be assumed that this progressive closing of the stomatal opening by a plug of amorphous wax and a cuticular membrane is responsible for the decreasing rate of gas exchange by the aging needles.

Both *Pinus cembra* and *Picea abies* at the timberline show the same developmental changes in wax structure and the characteristics of stomatal closing by a cuticular membrane. The two species differ in respect of the quantities of wax, the shape and distribution of stomata and epidermal structure.

Einleitung

Das Überleben der Bäume unter den ungünstigen klimatischen Bedingungen an der Wald- und Baumgrenze hängt davon ab, wie gut ihre Nadeln und Vegetationspunkte den Winter überstehen. Die jüngsten Nadeln haben eine relativ hohe cuticuläre Transpirationsrate, weil ihre Cuticula in der kurzen Vegetationsperiode nicht ausreifen kann (Baig und Tranquillini 1976). In den Wintermonaten, wenn die Wasseraufnahme bei gefrorenem Boden blockiert ist, können letale Schäden durch Frosttrocknis auftreten (Tranquillini 1979).

Das Wachs hat als äußerste Schicht der Nadeln wichtige Schutzfunktionen im Wasserhaushalt der Bäume (Juniper und Cox 1973). Jeffree *et al.* (1971) berechneten, daß Wachs im Spaltöffnungsvorhof den stomatären Widerstand erhöht und dadurch die Transpirationsrate um zwei Drittel herabsetzt. Schönherr (1976) wies nach, daß die Wasserpermeabilität der Cuticula durch die Wachsschicht bestimmt wird. Vor Überhitzung schützt das Wachs, indem es durch erhöhte Reflexion im sichtbaren Strahlungsbereich die Menge der absorbierten Globalstrahlung reduziert (Eller 1979; Mulroy 1979). Die niedrigere Photosyntheserate älterer Nadeln gekoppelt mit höherem stomatärem Diffusionswiderstand wurde mit reduzierter Aktivität der Stomata und dichterem Wachs in den äusseren Atemhöhlen begründet (Ludlow und Jarvis 1971; Künstle und Mitscherlich 1978).

Die Rasterelektronenmikroskopie (REM) ermöglicht heute eine genaue Untersuchung der Oberflächenstrukturen von Wachsen. Franich *et al.* (1977) beobachteten Unterschiede in den Wachsstrukturen von jüngeren und älteren Nadeln von *Pinus radiata*. Bisher fehlten jedoch vergleichende Untersuchungen über die Änderungen der Oberflächenstruktur während der ganzen Lebensdauer von Nadeln. Diese Lücke versuchten wir durch systematische Reihenuntersuchungen von verschiedenen alten Nadeln (ein Monat bis 8 Jahre) auszufüllen. Ferner wurden die unter der Wachsschicht liegenden Oberflächen und die Stomata untersucht. Über die Ergebnisse der chemischen Wachsanalysen aus diesem Material berichten wir in einer besonderen Mitteilung.

Material und Methoden

Wir untersuchten Nadeln von südwestexponierten Ästen zweier rund 80 Jahre alter Bäume: *Pinus cembra* (2060 m ü. M.) und *Picea abies* (2030 m ü. M.) auf der Luckschalp, Dischmatal, Davos/Schweiz. Bei den meisten Ästen ließ sich der jährliche Zuwachs am Sproß bis zu den ältesten Nadeln zurückverfolgen. Die nach Alter getrennten Nadeln bewahrten wir tiefgefroren oder lyophilisiert auf, bevor sie zur rasterelektronenmikroskopischen Untersuchung mit Gold beschichtet wurden. Querschnitte von 15 μm stellten wir mit einem Gefriermikrotom her. Die Schnitte wurden in Sudan IV eingelegt und unter Blaulicht oder ultraviolettem Licht betrachtet. Das Wachs wurde mit Chloroform von den Nadeln eluiert.

Ergebnisse

1. Die Struktur des Wachses

1.1 *Pinus cembra*

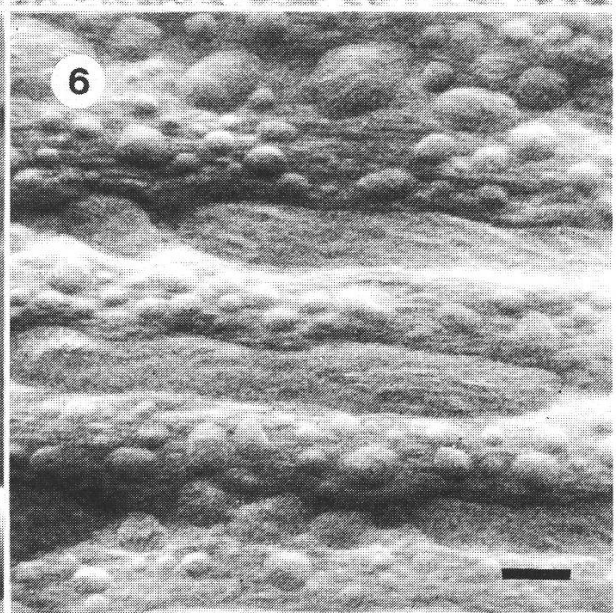
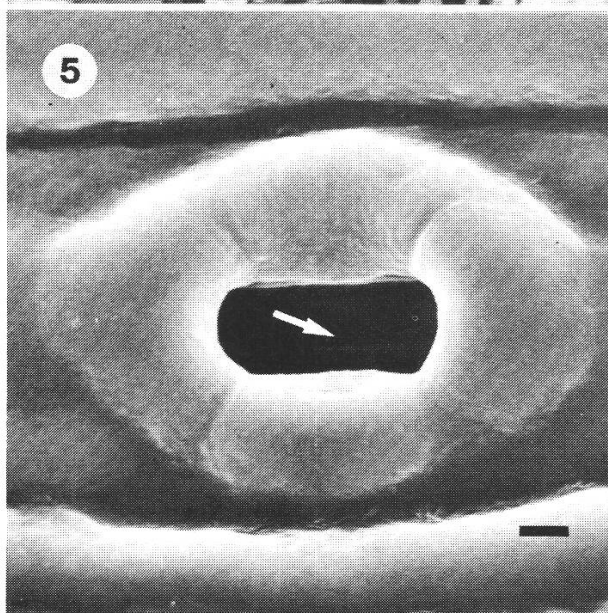
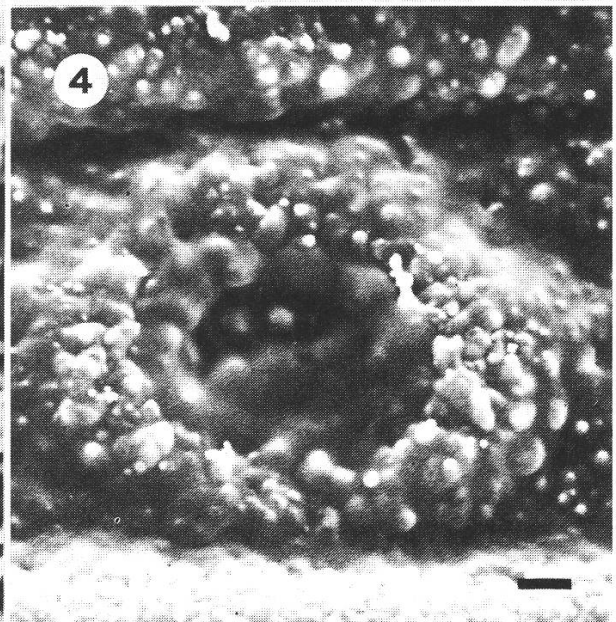
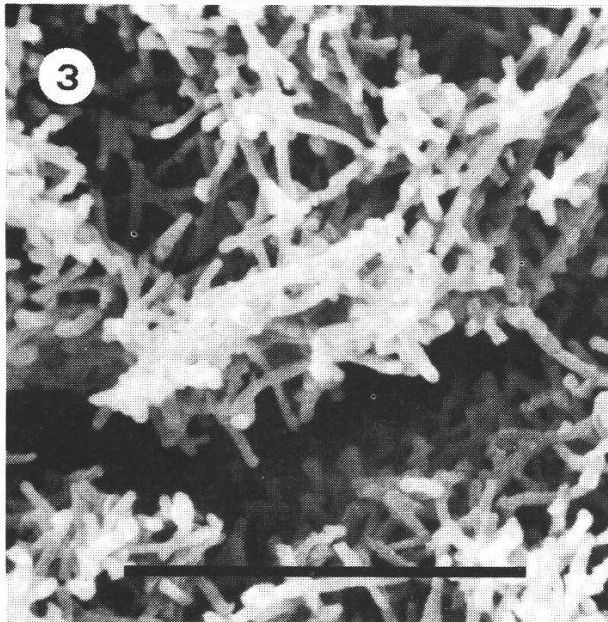
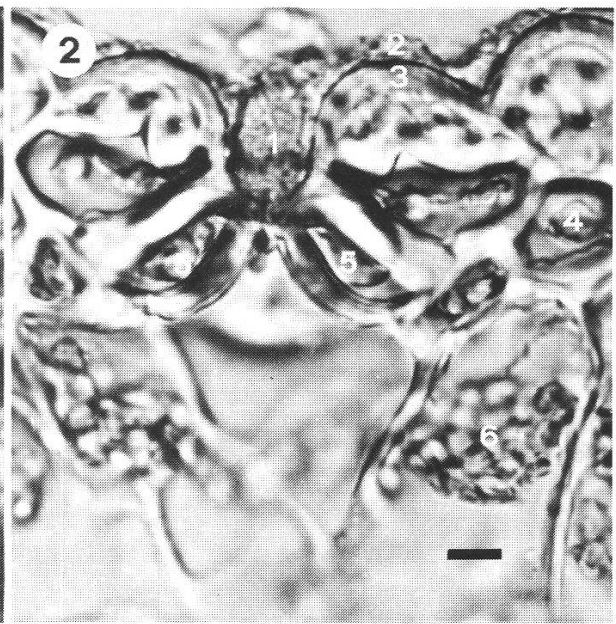
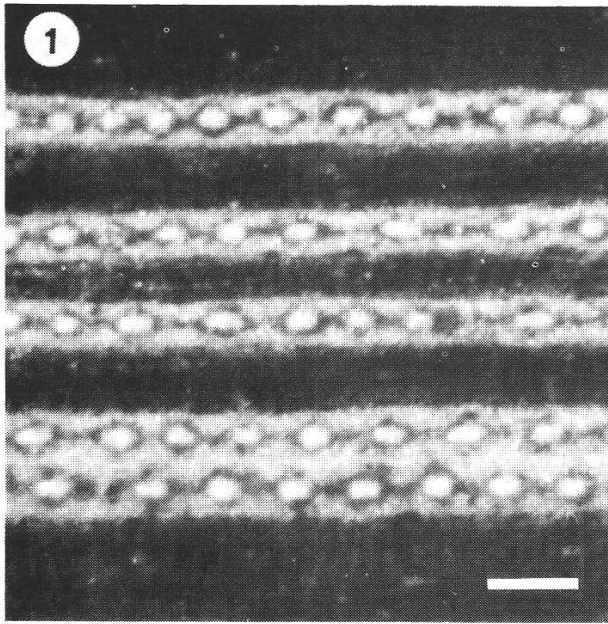
1.1.1 Nadeln der ersten Vegetationsperiode – Bei *Pinus cembra* sind je fünf dreieckige Nadeln in einem Büschel vereint. Die beiden adaxialen Nadelflächen tragen längs in Reihen angeordnete Stomata, überdeckt von Wachsbändern (Abb. 1). Stoßen die jüngsten Nadeln aus den Knospen hervor, so sind auf den weichen, blaßgrünen Nadeln mit der Lupe schon Wachstupfenreihen zu erkennen, unter denen sich die Stomata befinden. Die Differenzierung der Spaltöffnungen schreitet von der Basis zur Spitze der Nadel fort. Am Ende der ersten Vegetationsperiode sind auf den beiden adaxialen Nadelseiten 2-9 Wachsbänder ausgebildet. Der Spaltöffnungsvorhof ist mit Wachs ausgefüllt (Abb. 2). Die von Auge sichtbaren Wachsbänder enthalten kristallines Wachs, welches die Spaltöffnungen und die an sie angrenzenden Zellreihen bedeckt. Bei 6000-facher Vergrößerung zeigt sich das kristalline Wachs über den Spaltöffnungen als ein lockeres, für den Gasaustausch durchgängiges Gefüge von Wachsröhrchen (Abb. 3). Die Zellreihen zwischen den Spaltöffnungsketten bilden Rippen, welche am Ende der ersten Vegetationsperiode am stärksten ausgeprägt sind (Abb. 4 und 5).

Neben kristallinem Wachs ist über den Spaltöffnungsreihen bei den 2-4 Monate alten Nadeln manchmal «geschmolzenes» Wachs zu beobachten (Abb. 4). Da wir zuerst Artefakte beim Gefrietrocknen vermuteten, wurden einige frische Nadeln mit Gold beschichtet und im REM untersucht. Die Wachsstrukturen der frischen Nadeln unterschieden sich jedoch nicht von denjenigen der gefriergetrockneten Nadeln. Deshalb und weil das «geschmolzene» Wachs nur bei den jüngsten Nadeln und lokal auftritt, können wir Artefakte wohl ausschließen. Wir haben für das Wachs 3 Monate alter Nadeln einen Schmelzpunkt von 58-62 °C bestimmt. Es ist fraglich, ob die jüngsten Nadeln lokal so hohe Temperaturen erreichen könnten, oder ob zu verschiedenen Zeitpunkten Wachs verschiedener chemischer Zusammensetzung ausgeschieden wird, z.B. mit mehr freien Fettsäuren und Hydroxyfettsäuren (Smp. 44 resp. 55 °C), welche erst nachher zu den charakteristischen Wachsestern verestern würden.

Das von Auge nicht erkennbare Wachs an den Kanten und auf der spaltöffnungslosen, abaxialen Nadelseite ist glatt mit wenigen aufragenden Wachsfingern und -klümpchen. Die darunterliegende Epidermis ist strukturiert mit flachen, anastomosierenden Wellen, welche mit Buckeln übersät sind (Abb. 6). Diese Strukturen werden gegen Ende der ersten Vegetationsperiode gröber und verflachen später. Die Buckel verschwinden zu Beginn, die Rippen am Ende der zweiten Vegetationsperiode, wenn die Zellwände dicker und starrer werden.

Zwischen 2, 4 oder 8 Monate alten Nadeln konnten keine Unterschiede in der Wachsstruktur beobachtet werden, d.h. es wurde keine Verwitterung über die Wintermonate festgestellt. Die Nadeln weisen auch keine Abnahme, sondern sogar eine geringe Zunahme des Wachsgehaltes über die Wintermonate auf (Günthardt und Wanner 1982).

1.1.2 1- bis 8-jährige Nadeln – 23 % der Nadeln am untersuchten Baum sind einjährig. Die Nadelzahl nimmt mit steigendem Nadelalter ab, und nur noch 1 % der Nadeln erreichen das höchste Alter von 8 Jahren. Bei 30-facher Vergrößerung werden die Wachsbänder mit steigendem Nadelalter dicker und diffuser. Der Wachsgehalt der Nadeln nimmt in den ersten 3 Jahren statistisch gesichert zu und bleibt dann konstant bis



zum höchsten Nadelalter. In der zweiten Vegetationsperiode beginnen die Wachsröhrchen im kristallinen Wachs zusammenzukleben. Die Wachsfinger sind kürzer und dicker (Abb. 7). Da der Wachsegehalt der Nadeln im zweiten Sommer noch erheblich steigt, könnte die gedrungene, kristalline Struktur wiederum auf eine andere chemische Zusammensetzung des Wachses hinweisen. Auch ein mechanisches Abreiben durch Bewegung der Nachbarnadeln im Nadelbüschel wäre denkbar. Andererseits treten dieselben flachgedrückten Strukturen auch im Wachs von *Picea abies* auf, deren Nadeln einzeln stehen. Immerhin weist das Wachsgeflecht über den Spaltöffnungen bei 6000-facher Vergrößerung noch Lücken auf. Aufspringende Wachsränder markieren auf der spaltöffnungslosen Nadelseite im sonst glatten Wachs die Zellreihen (Abb. 8).

Die Wachsstruktur wird mit zunehmendem Nadelalter stets flacher und dichter. Aus der Grundmasse von verklebten Wachsstummeln und amorphen Klümpchen ragen bei 4-jährigen Nadeln nur noch wenige Röhrchen heraus. Verglichen mit der Wachsstruktur von 3 Monate alten Nadeln (Abb. 3) ist das Wachs der 4-jährigen (Abb. 9) amorpher. Durch dieses Wachs hindurch dürfte der Gaswechsel vermindert sein. Nicht nur die Struktur des Wachses, auch die von den Zellen neben den Spaltöffnungsreihen gebildeten Rippen und die vier Kranzzellen, welche die Spaltöffnung umgeben, verflachen. Eine kompakte Wachsschicht überdeckt schließlich die 6-bis 8-jährigen Nadeln (Abb. 10) vollständig.

Das Wachsgewicht bleibt nach 3 Jahren konstant, im Gegensatz zu *Picea abies* (Kapitel 1.2.2). Vielleicht ist bei *Pinus cembra* die Verwitterung sehr klein, weil die Wachsbänder im Nadelbüschel gut geschützt sind oder die Wachsausscheidung noch weiter geht und den Verlust ersetzt.

Strichlänge = 5 μm für Abb. 3 bis 10 und 12 bis 18. Scale = 5 μm for figs 3–10 and 12–18

Abb. 1 *Pinus cembra*, 3-jährige Nadel: Wachsbänder über den 5 Spaltöffnungsreihen der adaxialen Nadelseite. (Strichlänge = 0,1 mm)

Fig. 1: Ribbons of wax covering the 5 rows of stomatal openings at the adaxial side of a 3 year old *Pinus cembra* needle. (Scale = 0.1 mm)

Abb. 2: *Pinus cembra*, 2 Monate alte Nadel: Querschnitt (15 μm , frisches Material) durch eine Spaltöffnung. Strichlänge = 0,01 mm). 1 = Wachs, den Spaltöffnungsvorhof ausfüllend. 2 = Wachsschicht. 3 = Cuticula und Epidermiszellwand der Kranzzellen. 4 = Subepidermale Sklerenchymzellen. 5 = Schließzellen. 6 = Chlorophyllhaltige Zellen des Mesophylls.

Fig. 2: Stomatal opening of a 2 month old *Pinus cembra* needle filled with wax (15 μm cross section, fresh material, scale = 0.01 mm). 1 = wax occluding the stomatal antechamber. 2 = wax. 3 = cuticula and epidermis of the subsidiary cell. 4 = subepidermal sclerenchyma. 5 = guard cells. 6 = mesophyll cell with chloroplasts.

Abb. 3 *Pinus cembra*, 3 Monate alte Nadel: Fein kristallines Wachs über einer Spaltöffnung.

Fig. 3: Fine crystalline wax in the stomatal alveoli of a 3 month old *Pinus cembra* needle.

Abb. 4 *Pinus cembra*, 3 Monate alte Nadel: «Geschmolzenes» Wachs über einer Spaltöffnung.

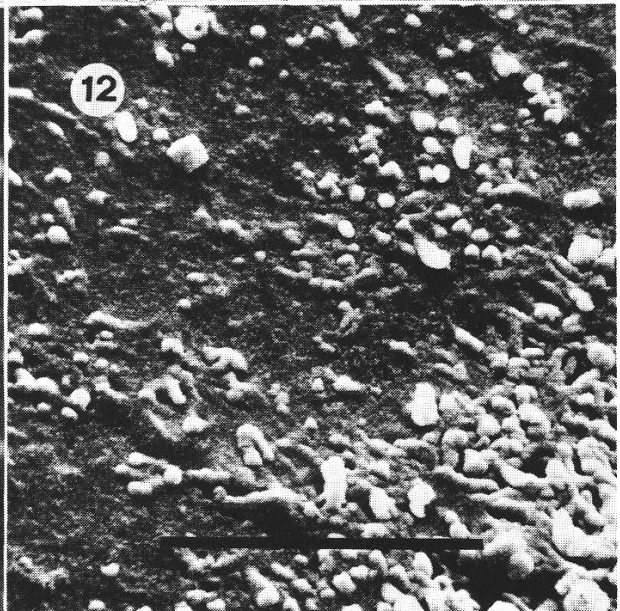
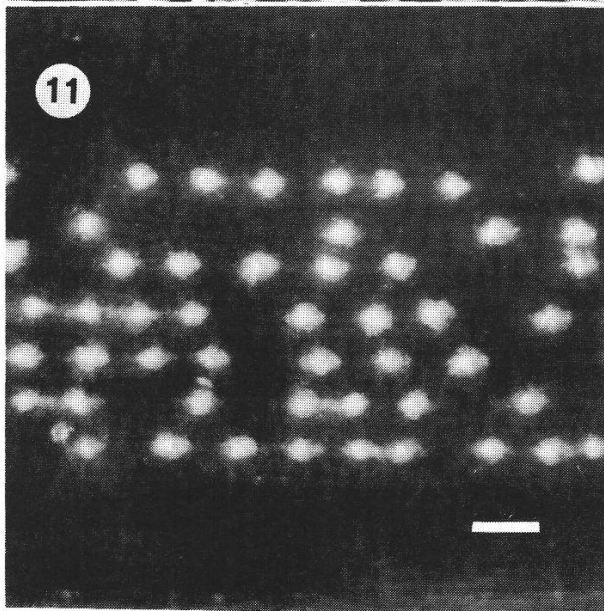
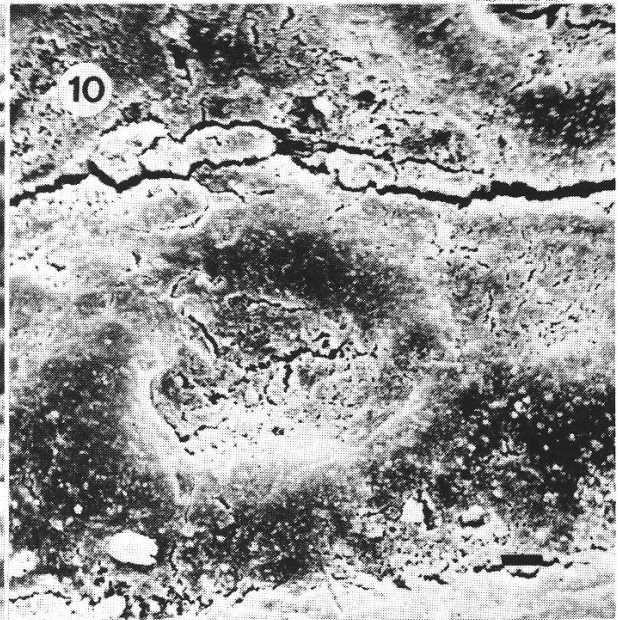
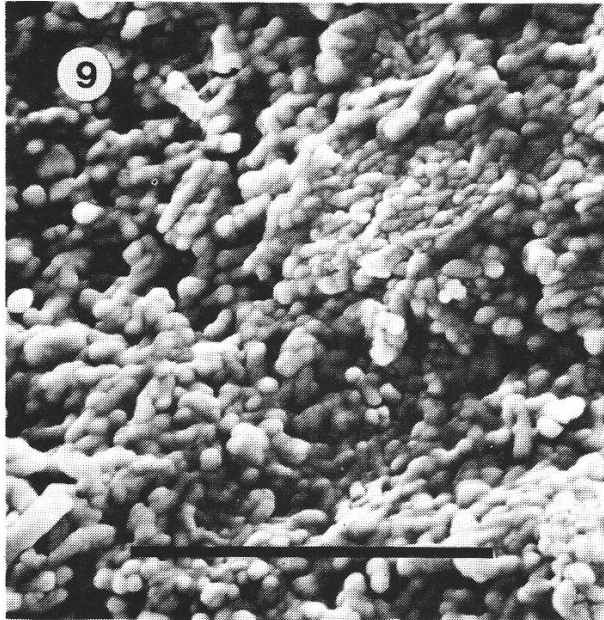
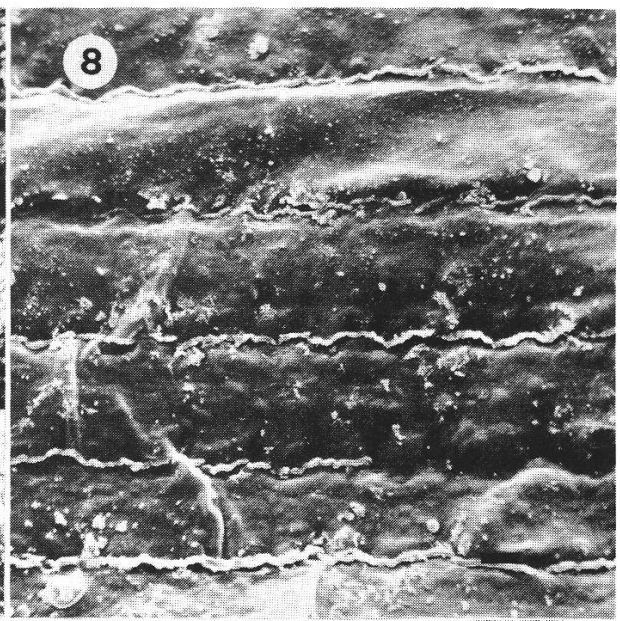
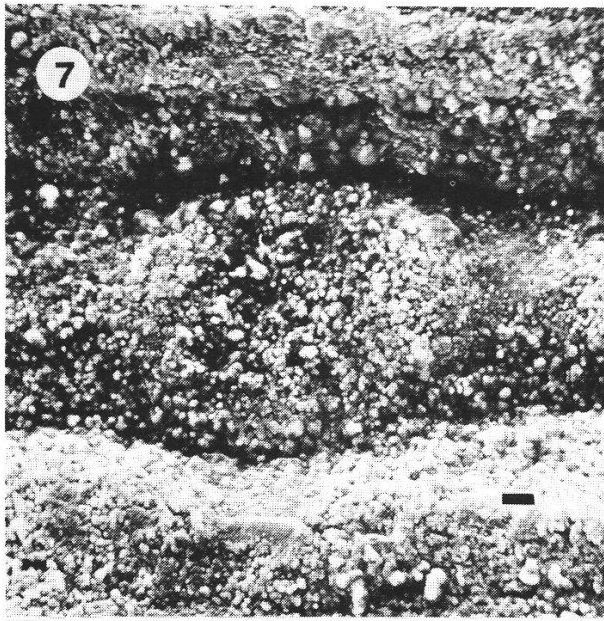
Fig. 4: «Melted» wax covering the stoma of a 3 month old *Pinus cembra* needle.

Abb. 5 *Pinus cembra*, 3 Monate alte Nadel, Wachs eluiert: Kranzzellen umgrenzen den Spaltöffnungsvorhof. Die Spalte (→) zwischen den versenkten Schließzellen ist schwach erkennbar.

Fig. 5: *Pinus cembra* needle, 3 month old with wax removed: Subsidiary cells confine the stomatal antechamber. The slit formed by the guard cells beneath is slightly visible.

Abb. 6 *Pinus cembra*, 3 Monate alte Nadel, Wachs eluiert: Epidermisstrukturen der abaxialen Nadelseite ohne Spaltöffnungen.

Fig. 6: *Pinus cembra* needle, 3 month old with wax removed: Structure of the epidermis on the abaxial surface without stomata.



1.2 *Picea abies*

1.2.1 Nadeln der ersten Vegetationsperiode – Die Nadeln von *Picea abies* sitzen einzeln am Sproß und haben einen rhombischen Querschnitt. In der Mitte der beiden abaxialen Flächen liegen meistens 4 (3 bis 6) Reihen von Wachsbändern, auf den adaxialen Seiten meistens 6 (4 bis 7). Das kristalline Wachs beschränkt sich auf die Spaltöffnungen. Es kann sich manchmal als Wachsflockchen loslösen, so daß wir die Wachsbänder als unregelmäßige «Perlenkette» sehen (Abb. 11). Noch in den Knospen eingeschlossene Nadeln tragen vereinzelte Wachspferlen, die frisch ausgetriebenen Nadeln besitzen schon die ersten Wachsbänder. Die Spaltöffnungsreihen sind von Wachs überdeckt bevor die Spaltöffnungen fertig ausgebildet sind. Die Wachsstruktur im REM betrachtet gleicht derjenigen von *Pinus cembra*. Die Röhrcchen des kristallinen Wachses sind bei *Picea abies* etwas kürzer. «Geschmolzenes» Wachs wurde nur im Spaltöffnungskrater beobachtet; es tritt auch, wie bei *Pinus cembra* beschrieben, in der ersten Vegetationsperiode auf. Der mit Wachs ausgekleidete Spaltöffnungsvorhof ist oft noch als Vertiefung erkennbar, während bei *Pinus cembra* wegen des größeren Wachsgehaltes die Öffnung schon in den ersten Monaten mit kristallinem Wachs ausgefüllt ist. *Picea abies* besitzt neben kristallinem Wachs über den Spaltöffnungen an den spaltöffnungslosen Randflächen der Nadeln glattes Wachs, aus dessen Grundmasse bei den noch nicht einjährigen Nadeln Finger und offenendige Röhrcchen ragen (Abb. 12). Neben den Spaltöffnungen und an den spaltöffnungslosen Nadelkanten erkennt man unter der Wachsschicht rechteckige Strukturen, gebildet durch Doppel-epidermiswülste mit Buckeln, auf Abb. 16 besser sichtbar nach Entfernen der Wachsschicht. Diese Epidermisstrukturen sind am Ende der ersten Vegetationsperiode voll ausgebildet und werden dann wieder flacher.

Abb. 7 *Pinus cembra*, 1-jährige Nadel mit gröber kristallinem Wachs auf einer Spaltöffnung.

Fig. 7: 1 year old *Pinus cembra* needle with coarse crystalline wax on the stomata.

Abb. 8 *Pinus cembra*, 1-jährige Nadel mit glattem Wachs auf der abaxialen, spaltöffnungslosen Nadelseite.

Fig. 8: *Pinus cembra* needle, 1 year old: Smooth wax on the abaxial needle surface without stomata.

Abb. 9 *Pinus cembra*, 4-jährige Nadel: Das kristalline Wachs (vgl. Abb. 3) auf einer Spaltöffnung ist dichter und gedrungener.

Fig. 9: *Pinus cembra* needle, 4 year old: The wax on the stoma is more dense and sturdy (compare with fig. 3)

Abb. 10 *Pinus cembra*, 8-jährige Nadel mit verflachtem, amorphem Wachs auf einer Spaltöffnung. In diesem dichten Wachselag entstehen beim Gefrietrocknen Sprünge entlang der Zellgrenzen.

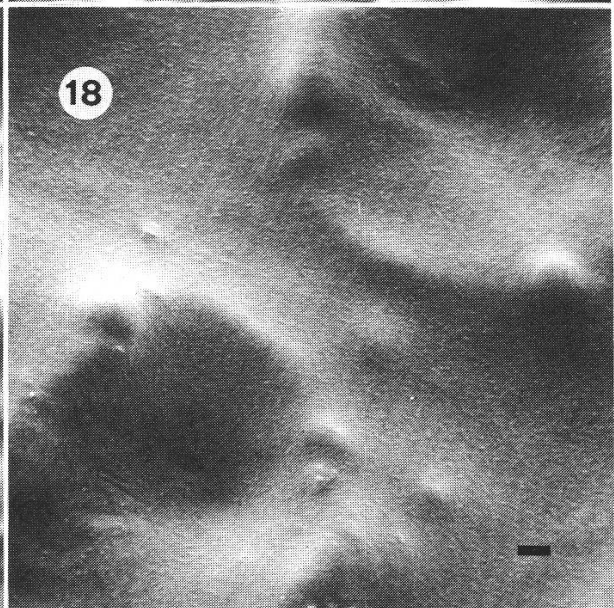
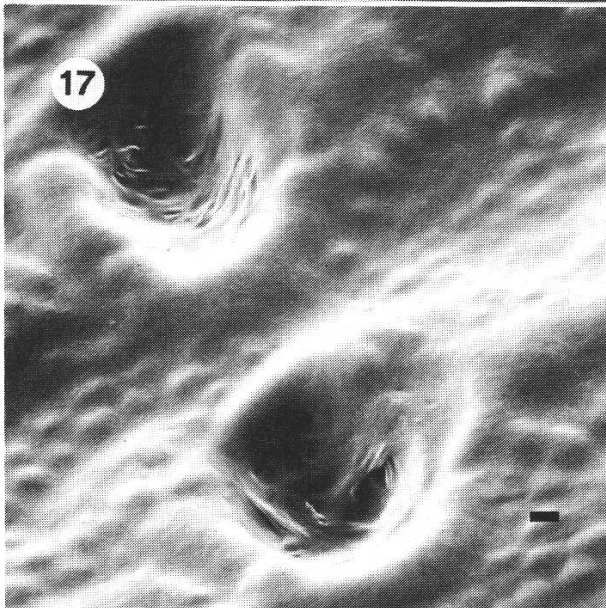
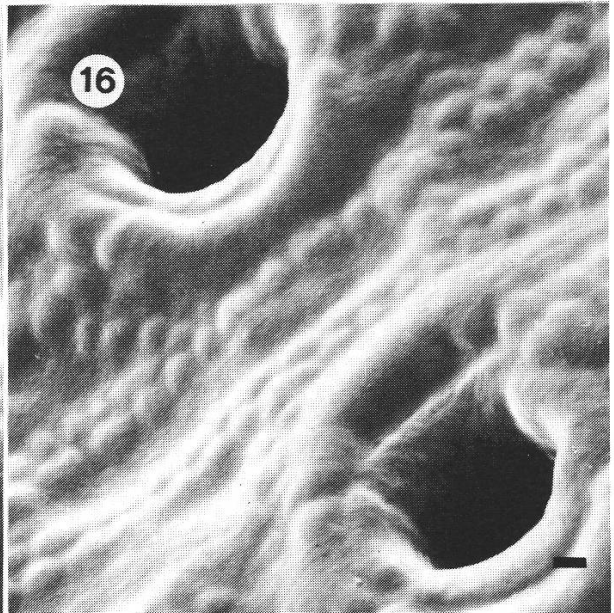
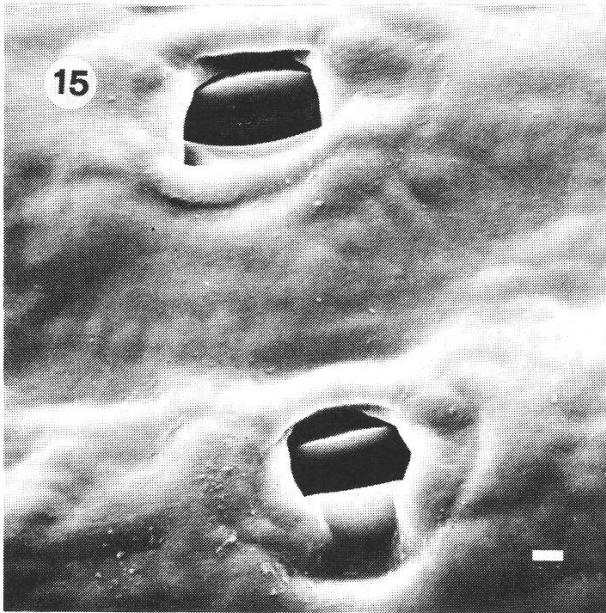
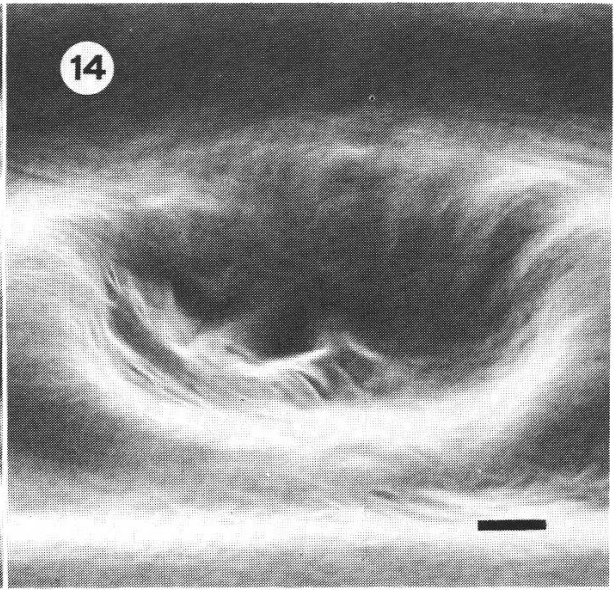
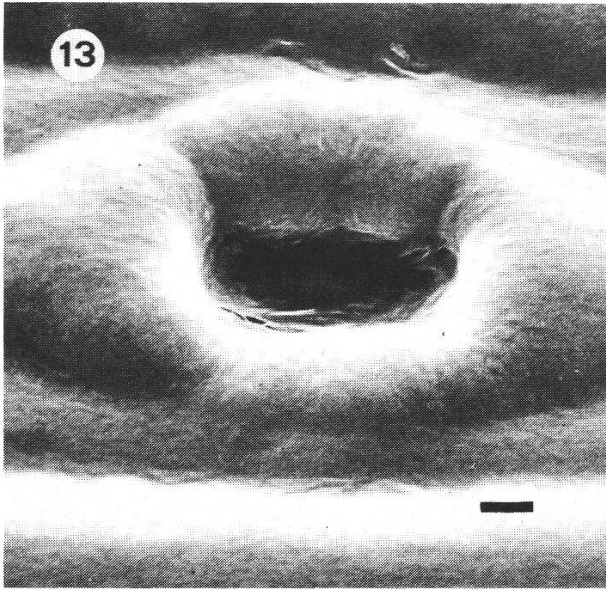
Fig. 10: *Pinus cembra* needle, 8 year old with compact amorphous wax covering the stoma. This tight wax-layer often shows cracks along the anticlinal cell walls.

Abb. 11 *Picea abies*, 1-jährige Nadel: «Wachspferlenketten» auf den Spaltöffnungen der adaxialen Nadelseite. Beim Erwärmen der Nadeln können einige Wachspferlen abspringen und Lücken hinterlassen. (Strichlänge = 0,1 mm)

Fig. 11: Wax pearls on the stomata of a one year old *Picea abies* needle. As a result of strong solar or artificial irradiation some wax plugs may detach and leave gaps (scale = 0.1 mm).

Abb. 12 *Picea abies*, 3 Monate alte Nadel: An den spaltöffnungslosen Nadelkanten ist das Wachs amorph mit aufragenden Wachsröhrcchen und -figuren.

Fig. 12: *Picea abies* needle, 3 month old: Wax at the stomata-free margins is amorphous with emerging rodlets and fingers.



1.2.2 1- bis 8-jährige Nadeln – Bei der untersuchten *Picea abies* haben 4% der Nadeln ein Alter von 8 Jahren. Die ältesten Nadeln erreichen 10 bis 14 Jahre. Die maximale Wachsmenge ist bei *Picea abies* schon am Ende der 2. Vegetationsperiode erreicht, ein Jahr früher als bei *Pinus cembra*. Der Wachsgehalt der *Picea abies*-Nadeln beträgt nur die Hälfte desjenigen von *Pinus cembra* und nimmt vom 3. bis 10. Jahr stetig ab (Günthardt und Wanner 1982). Diese Verwitterung, welche bei *Pinus cembra* nicht festgestellt wurde, steht im Zusammenhang mit der Beobachtung, daß sich die Wachspunkte über den Spaltöffnungen von *Picea abies* beim leichten Erwärmen loslösen oder von Hand abwischen lassen.

Nach der ersten Vegetationsperiode treten auch bei *Picea abies* immer mehr flachgedrückte und amorphe Wachsstrukturen auf, wie für *Pinus cembra* beschrieben. *Pinus cembra* und *Pinus abies* unterscheiden sich sehr wenig in der Struktur des Wachses, sondern vielmehr in der Form und Anordnung der darunterliegenden Spaltöffnungsapparate, der Epidermisstrukturen und im Wachsgehalt. Die Strukturen von Wachs und Epidermis verflachen bei beiden Baumarten sehr stark mit fortschreitendem Nadelalter.

2. Veränderungen der Spaltöffnungen mit zunehmendem Nadelalter

Da die Wachsaufgabe über der Epidermis und der Wachspopf in der äußeren Stomahöhle (Abb. 7 und 2) die Strukturen der Spaltöffnungsapparate verschleiern, müssen Nadeln betrachtet werden, deren Wachs mit Chloroform entfernt wurde. Bei *Pinus cembra* und *Picea abies* liegen die Spaltöffnungen amphistomatisch, längsgerichtet und gehören zum haplocheilen Stomatyp (Foster und Gifford 1974).

Abb. 13 *Pinus cembra*, 13 Monate alte Nadel, Wachs eluiert: Eine dünne, cuticulaähnliche Schicht mit Schlitzen überdeckt die Schließzellen unter den Kranzzellen.

Fig. 13: *Pinus cembra* needle, 13 month old with wax removed: A thin cuticular membrane (which shows longitudinal slits) originates at the base of the subsidiary cells and covers the guard cells.

Abb. 14 *Pinus cembra*, 8-jährige Nadel, Wachs eluiert, Spaltöffnung verschlossen.

Fig. 14: 8 year old *Pinus cembra* needle with the wax removed and the stomata occluded by a cuticular membrane.

Abb. 15 *Picea abies*, 2 Monate alte Nadel, Wachs eluiert: Die Schließzellen liegen an der Oberfläche, da die Kranzzellen erst schwach ausgebildet sind.

Fig. 15: *Picea abies* needle, 2 month old with the wax removed: The guard cells can be seen because the subsidiary cells are not yet fully developed.

Abb. 16 *Picea abies*, 1-jährige Nadel, Wachs eluiert: Die Epidermisstrukturen und Kranzzellen sind am stärksten ausgebildet, die Schließzellen versenkt.

Fig. 16: *Picea abies* needle, 1 year old with the wax removed: The epidermal structures and subsidiary cells are entirely developed, the guard cells sunken.

Abb. 17 *Picea abies*, 3-jährige Nadel, Wachs eluiert: Die Epidermisstrukturen sind weniger ausgeprägt, eine cuticulaähnliche Schicht überdeckt die Schließzellen.

Fig. 17: *Picea abies* needle, 3 year old with the wax removed: Epidermal structures are less conspicuous, a cuticular layer covers the guard cells.

Abb. 18 *Picea abies*, 8-jährige Nadel, Wachs eluiert: Verschlussene, ehemalige Spaltöffnung.

Fig. 18: *Picea abies* needle, 8 year old with the wax removed: Former stomatal openings completely covered.

2.1 *Pinus cembra*

In der ersten Vegetationsperiode sehen wir durch die rechteckige Öffnung des aus vier Nebenzellen gebildeten Zellkranzes auf die Schließzellen (Abb. 5), welche unter der Hypodermis liegen (Abb. 2). Im ersten Monat der zweiten Vegetationsperiode bildet sich über den Schließzellen eine dünne Schicht, welche kleine Schlitze aufweist (Abb. 13). Zwei Monate später deckt diese dicker gewordene Schicht die darunterliegenden Schließzellen zu. Bei vielen Spaltöffnungen schließen sich auch die Schlitze am Ende des zweiten Sommers.

Auf den Schnitten, gefärbt mit Sudan IV, unter sichtbarem, blauem oder ultraviolettem Licht betrachtet, zeigte diese Schicht keine Unterschiede zur Cuticula. Der Verschluss der Spaltöffnungen beginnt somit im zweiten Jahr, wenn die Wachsausscheidung noch im Gange ist. Mit zunehmendem Nadelalter werden nicht nur die Zellwände der Epidermiszellen und der darunterliegenden Sklerenchymzellen verdickt, sondern es wird auch über den Schließzellen vom Rand der Nebenzellen her Zellwandmaterial abgelagert, so daß sich die Spaltöffnungsvorhöfe allmählich schließen. Die Schicht, welche den Spaltöffnungsvorhof überdeckt, nimmt die Gestalt der übrigen Cuticula an. Die Ringstruktur des Nebenzellwirtels ebnet aus. Bei 6-jährigen und älteren Nadeln zeigen nur noch Mulden an, wo sich früher Spaltöffnungen befanden (Abb. 14).

Auf den Querschnitten nimmt die Anzahl offener Spaltöffnungen mit steigendem Nadelalter ab. Bei einjährigen Nadeln (Abb. 2) lassen die Schließzellen in ihrer Mitte noch einen Durchgang frei. Dreijährige und ältere Nadeln zeigen im Querschnitt Spaltöffnungen, deren Öffnung von der Cuticula zugedeckt ist. Unsere Ergebnisse deuten darauf hin, daß die Aktivität der Schließzellen im zweiten Sommer nachläßt. Der Gasaustausch könnte demnach bei älteren Nadeln nur noch durch die Cuticula erfolgen. Es ist also nicht oder nicht nur der Wachspfropf, welcher den Gaswechsel bei 2- und mehrjährigen Nadeln herabsetzt, denn die kristalline Wachskruste der 2-jährigen Nadeln scheint noch luftdurchlässig zu sein.

2.2 *Picea abies*

Zweimonatige Schließzellen liegen dicht an der Oberfläche (Abb. 15). Anfangs September haben sich die Neben- und Epidermiszellen in einem zweifachen Kranz über die nun versenkten Schließzellen erhoben. Das von Rippen und Buckeln der Epidermis gebildete Gitterwerk hat seine stärkste Ausprägung erreicht. Über die Wintermonate bleiben die Strukturen unverändert (Abb. 16). Am Ende des ersten Monats der zweiten Vegetationsperiode sieht man durch den Nebenzellenkranz nur noch selten auf die Schließzellen, sondern meistens auf eine faltige, cuticulaartige Schicht mit Schlitzen. Wie bei *Pinus cembra* verflachen die Nebenzellkränze auch bei den Spaltöffnungen von *Picea abies* mit fortschreitendem Nadelalter (Abb. 17). Bei 2- bis 4-jährigen Nadeln gibt es große Unterschiede im Stadium der Überdeckung der Schließzellen. Spaltöffnungen mit dünner, cuticulaartiger Schicht am unteren Ende des Stomakanals treten ebenso auf wie verflachte, deren geschlossene Schließzellen schon bei 2-jährigen Nadeln von einer dichten, auch bei 12 000-facher Vergrößerung homogen erscheinenden Schicht überzogen sind. Nach 6 Jahren schließlich hat die Cuticula als kompakte Schicht die ehemaligen Spaltöffnungen vollständig überzogen (Abb. 18), und die Kranzzellen haben den Spaltöffnungsvorhof über den Schließzellen geschlossen.

Diskussion

Kristallines Wachs aus offenen Wachsröhrchen oder stumpfen Wachsfingern in und um die Spaltöffnungen und glattes oder amorphes Wachs andererseits treten bei Nadeln von Koniferen verschiedener Familien auf: *Picea abies* (L.) Karsten, *Picea alba* Mill., *Picea sitchensis* (Bong.) Carr., *Pinus cembra* L., *Larix decidua* Mill., *Juniperus communis* L., *Juniperus sabina* L., *Taxus baccata* L., *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco (Jeffree et al. 1971; Grill 1973a; Thair und Lister 1975). Unsere Arbeit zeigt, daß die unter dem Wachs liegenden Strukturen der Epidermis, der Bau der Neben- und Kranzzellen sowie die Anordnung der Spaltöffnungen größere Unterschiede zwischen den verschiedenen Koniferenarten aufweisen als die Wachsstrukturen. Die Wachsstrukturen hängen mehr vom Nadelalter ab als von der Baumart. Heiss (1980) hat an *Picea abies* dieselben Wachsstrukturveränderungen als «Verklebungsgrad» des stomatären Wachses auf Sonnen- und Schattennadeln zunehmenden Alters beobachtet. Laut Franich *et al.* (1977) spielt aber auch das Alter der Bäume eine Rolle: Kristallines Wachs auf einjährigen Nadeln 5- bis 10-jähriger *Pinus radiata* Bäume überdeckte die Spaltöffnungen selten, während amorphes Wachs einjähriger Nadeln 15- bis 40-jähriger Bäume die Spaltöffnungen verschloß. Beim von uns untersuchten rund 80-jährigen *Pinus cembra* sind die Spaltöffnungsvorhöfe schon nach dem Austreiben der Nadeln mit kristallinem, durchlässigem Wachs verschlossen. Grill (1973a) und Reicosky und Hanover (1976) beschrieben, daß allgemein die Wachsstrukturen von überwinterten Nadeln gedrängter sind. Die Wachs der von uns untersuchten Nadeln verflacht aber frühestens zu Beginn der zweiten Vegetationsperiode. Demnach wäre die Strukturveränderung kein Verwitterungs- oder Wintereffekt, sondern hängt mit der erneuten Wachsproduktion (Günthardt und Wanner 1982) und der chemischen Zusammensetzung des Wachses in der zweiten Vegetationsperiode (Günthardt und Wanner, unveröffentlicht) zusammen.

Stark verschmutzte Luft könnte einen ähnlichen Effekt auf das Wachs haben wie das Altern. An stark befahrenen Straßen besitzen schon einjährige Nadeln von *Picea abies* amorphes Wachs an Stelle von kristallinem. Grill (1973b) und Percy und Riding (1978) beobachteten 1- bis 2-jährige Nadeln aus Rauchschaengebieten, welche amorphes Wachs über den Spaltöffnungen haben. Sie gleichen 6-jährigen, die in reiner Luft wuchsen.

Mehrere Arbeiten bewiesen, dass die Strukturen der Wachse von ihrer chemischen Zusammensetzung abhängig sind (Franich *et al.* 1978; Hunt und Baker 1979). Nach unseren Untersuchungen könnte eine Erklärung für das weniger kristalline Wachs auf den älteren Spaltöffnungen darin liegen, daß die Wachsausscheidung auf der Cuticula über den nicht mehr aktiven Spaltöffnungen derjenigen der spaltöffnungslosen Nadelregionen gleichkommt, und daß in der ersten Vegetationsperiode die Schließzellen selber das Wachs ausscheiden, später aber die sie bedeckende Schicht. Eine weitere Ursache könnte die Veränderung der physikalischen Umgebung durch das Ausebnen der Kranzzellen sein.

Der Verschluß der Spaltöffnungen mit Zellwandmaterial, das Verflachen der Wachsstrukturen und der Kranzzellen beginnen schon in der zweiten Vegetationsperiode. Der Wachsgehalt der Nadeln von *Pinus cembra* und *Picea abies* an der Waldgrenze erreicht erst nach der zweiten bis dritten Vegetationsperiode sein Maximum. Vielleicht entsteht erst damit ein wesentlicher Verdunstungsschutz. Die jungen Nadeln mit ihren offenen, aktiven Schließzellen laufen Gefahr, unter extremen Bedingungen durch Frosttrocknis abzusterben, während die älteren, durch größeren Wachsgehalt, dichtere Wachsstruktur

und Cuticula vor größerem Wasserverlust geschützt sind, dafür aber auch einen reduzierten Gaswechsel aufweisen.

Die einjährigen Triebe von *Pseudotsuga menziesii* zeigten starke Schwankungen in Nettophotosynthese und Transpiration im Laufe des Sommers (Künstle und Mitscherlich 1978). Die unbedeckten Spaltöffnungen reagieren offensichtlich stärker auf steigende Temperatur und Beleuchtung als die älteren, überdeckten. Im Oktober waren Nettophotosynthese und Transpiration der jüngsten Nadeln noch doppelt so groß wie diejenige der 3-jährigen. Mit steigendem Nadelalter wurde also die Photosyntheseleistung kleiner. *Picea abies* in deutschen Mittelgebirgen verhalten sich ähnlich. Die maximale Nettophotosynthese ist am höchsten im ersten Lebensjahr der Nadeln (Schulze *et al.* 1977). Nur infolge der kürzeren Funktionszeit dieser Nadeln ist die gesamte Produktion für die erste Vegetationsperiode kleiner als für das zweite Jahr. Zwar findet durch die Wachsschicht und Cuticula hindurch noch ein geringer Gasaustausch statt, aber die verminderte Leistung mag auch ein Grund sein, daß die älteren Nadeln allmählich abgestoßen werden.

Zusammenfassung

Strukturelle Veränderungen der epicuticulären Wachsschicht der Spaltöffnungen wurden an Nadeln aller Altersstufen (1 Monat bis 8 Jahre) von *Pinus cembra* und *Picea abies* an der Waldgrenze lichtmikroskopisch und im Rasterelektronenmikroskop (REM) untersucht.

Am Ende der ersten Vegetationsperiode sind die auf den Nadeln in Längsreihen angeordneten Spaltöffnungen bei *Pinus cembra* bandförmig, bei *Picea abies* perlenkettenartig mit Wachs bedeckt. Im REM zeigt sich das kristalline Wachs über den Spaltöffnungen der ersten Vegetationsperiode als lockeres Gefüge von Wachsröhrchen, welches den Spaltöffnungsvorhof ganz (bei *Pinus cembra*) oder erst teilweise (bei *Picea abies* mit kleinerem Wachsgehalt) ausfüllt. Das Wachs an den Kanten der Nadeln von *Picea abies* und auf der spaltöffnungslosen, abaxialen Nadelseite von *Pinus cembra* ist glatt mit wenigen aufragenden Wachsfingern. Die Cuticula unter dem Wachs hat in der ersten Vegetationsperiode ausgeprägte Rippen und Buckel (Muster bei *Pinus cembra* und *Picea abies* verschieden), welche in der zweiten Vegetationsperiode wieder verschwinden.

Die Struktur des Wachses wird im zweiten Sommer gedrungener. Auch bei 4-jährigen Nadeln ragen aber aus der amorphen Grundmasse des Wachses noch Wachsröhrchen heraus. Die 6- bis 8-jährigen Nadeln sind hingegen von einer dichten, amorphen Wachsschicht überzogen.

In der zweiten Vegetationsperiode bildet sich bei beiden Baumarten unter dem Wachs über den Schließzellen vom Rand der Nebenzellen her eine cuticulaähnliche, dünne Schicht mit Schlitzen. Die Schlitze schließen sich während des zweiten Sommers. Die Schicht wird mit zunehmendem Nadelalter dicker und unterscheidet sich schließlich morphologisch nicht mehr von der Cuticula der übrigen Epidermis. Da gleichzeitig die Kranzzellen über den versenkten Spaltöffnungen flacher werden, sind bei 6- bis 8-jährigen Nadeln, deren Wachs eluiert wurde, nur noch Mulden anstelle von Spaltöffnungen zu sehen. Es ist daher anzunehmen, dass neben der Wachsschicht diese die Spaltöffnungen bedeckende Cuticula für die abnehmende Gaswechselintensität nach der zweiten Vegetationsperiode verantwortlich ist.

Beide Baumarten zeigen mit zunehmendem Nadelalter dieselben strukturellen Veränderungen des Wachses und bilden über den Schließzellen eine der übrigen Cuticula gleichende Schicht. Sie unterscheiden sich in ihrem Wachsgehalt, in der Form und Anordnung der Stomata und Epidermisstrukturen.

Literatur

- Baig M.N., Tranquillini W. 1976. Studies on upper timberline morphology and anatomy of Norway spruce, *Picea abies* and stone pine, *Pinus cembra* needles from various habitat conditions. *Canad. J. Bot.* 54: 1622-1632.
- Eller B.M. 1979. Die strahlungsökologische Bedeutung von Epidermisauflagen. *Flora* 168: 146-192.
- Foster A.S., Gifford E.M. 1974. Comparative morphology of vascular plants. W.H. Freeman, San Francisco. 751 p.
- Franich R.A., Wells L.G., Barnett J.R. 1977. Variation with tree age of needle cuticle topography and stomatal structure in *Pinus radiata* D. Don. *Ann. Bot.* 41: 621-626.
- Franich R.A., Wells L.G., Holland P.T. 1978. Epicuticular wax of *Pinus radiata* needles. *Phytochemistry* 17: 1617-1623.
- Grill D. 1973a. Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen an Nadeln einiger Pinaceen, Cupressaceen und Taxaceen. *Mikroskopie* 29: 348-358.
- Grill D. 1973b. Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen an SO₂-belasteten Fichtennadeln. *Phytophath. Z.* 78: 75-80.
- Günthardt M.S., Wanner H. 1982. Die Menge des cuticulären Wachses auf Nadeln von *Pinus cembra* L. und *Picea abies* (L.) Karsten in Abhängigkeit von Nadelalter und Standort. *Flora* 172: 125-137.
- Heiss G. 1980. Veränderungen der Wachstrukturen im stomatären Bereich in Abhängigkeit von Alter an *Picea abies*. Diplomarbeit. Forstbotanisches Institut Universität München. Unveröffentlicht.
- Hunt G.M., Baker E.A. 1979. Identification of the diol associated with variations in wax ultrastructure on *Rhus cotinus* leaves. *Chem. Phys. Lipids* 23: 213-222.
- Jeffrey C.E., Johnson R.P.C., Jarvis P.G. 1971. Epicuticular wax in the stomatal antechamber of sitka spruce and its effects on the diffusion of water vapor and carbon dioxide. *Planta (Berl.)* 98: 1-10.
- Juniper B.E., Cox G.C. 1973. The anatomy of the leaf surface: The first line of defence. *Pestic. Sci.* 4: 543-561.
- Künstle E., Mitscherlich G. 1978. Photosynthese, Transpiration und Respiration in einem jungen Mischbestand. *Angew. Bot.* 52: 233-252.
- Ludlow M.M., Jarvis P.G. 1971. Photosynthesis in sitka spruce (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.). *J. Appl. Ecology* 8: 925-953.
- Mulroy T.W. 1979. Spectral properties of heavily glaucous and non-glaucous leaves of a succulent rosette plant. *Oecologia (Berl.)* 38: 349-358.
- Percy K.E., Riding R.T. 1978. The epicuticular waxes of *Pinus strobus* subjected to air pollutants. *Canad. J. Forest. Res.* 8: 474-477.
- Reicosky D.A., Hanover J.W. 1976. Seasonal changes in leaf surface waxes of *Picea pungens*. *Amer. J. Bot.* 63: 449-456.
- Schönherr J. 1976. Water permeability of isolated cuticular membranes: The effect of cuticular waxes on diffusion of water. *Planta* 131: 159-164.
- Schulze E.-D., Fuchs M., Fuchs M.I. 1977. Spatial distribution of photosynthetic capacity and performance in a mountain spruce forest of northern Germany. *Oecologia (Berl.)* 30: 239-248.
- Thair B.W., Lister G.R. 1975. The distribution and fine structure of the epicuticular wax of *Pseudotsuga menziesii*. *Canad. J. Bot.* 53: 1063-1071.
- Tranquillini W. 1979. *Physiological Ecology of the Alpine Timberline*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York. 137 p.

Durch seine finanzielle Unterstützung ermöglichte der Schweizerische Nationalfonds diese Untersuchungen. Herrn U. Jauch und Frau D. Metzger danken wir für die rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen, Herrn Dr. R. Häsler (Eidg. Anstalt für das forstliche Versuchswesen, Birmensdorf) für die Auswahl der Bäume und die Zusendung der Äste.

Dr. M.S. Günthardt
Institut für Pflanzenbiologie, Physiologie
Zollikerstraße 107
CH-8008 Zürich