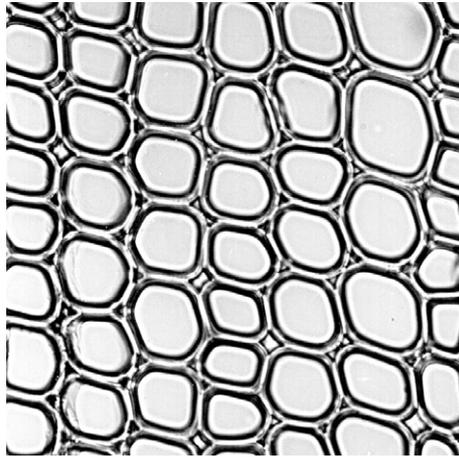


**Systematische Erfassung und Dokumentation  
der mikroanatomischen Merkmale der Nadelhölzer  
aus der Klasse der Pinatae**



**Dissertation von  
Immo Heinz**

Technische Universität München  
Fakultät Wissenschaftszentrum Weihenstephan für Ernährung, Landnutzung und Umwelt  
Department für Biogene Rohstoffe und Technologie der Landnutzung  
Lehrstuhl für Holzkunde und Holztechnik

**Systematische Erfassung und Dokumentation  
der mikroanatomischen Merkmale der Nadelhölzer  
aus der Klasse der Pinatae**

Immo Heinz

Vollständiger Abdruck der von der Fakultät Wissenschaftszentrum Weihenstephan für Ernährung, Landnutzung und Umwelt der Technischen Universität München zur Erlangung des akademischen Grades eines Doktors der Naturwissenschaften (Dr. rer. nat.) genehmigten Dissertation.

Vorsitzender: Univ.-Prof. Dr. Jörg Fromm  
Prüfer der Dissertation: 1. Univ.-Prof. Dr. Dr. h. c. Gerd Wegener  
2. Univ.-Prof. Dr. Rainer Matyssek

Die Dissertation wurde am 27. Januar 2004 bei der Technischen Universität München eingereicht und durch die Fakultät Wissenschaftszentrum Weihenstephan für Ernährung, Landnutzung und Umwelt am 15. April 2004 angenommen.

## **Vorwort**

Die vorliegende Arbeit entstand in der Zeit von Februar 2001 bis Januar 2004 am Lehrstuhl für Holzkunde und Holztechnik der Technischen Universität München.

Hiermit danke ich allen, die mich bei dieser Arbeit unterstützt haben. Mein besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. Dr. habil. Dr. h. c. G. Wegener und Dr. D. Grosser für die Themenstellung, Kritik und Diskussionsbereitschaft während der Durchführung.

Herrn Dr. H.-G. Richter danke ich für die fachlichen Anregungen und Diskussionen während der Erstellung computergestützter Software zur Verarbeitung taxonomischer Daten.

Mein Dank gilt auch folgenden Kuratoren einschlägiger internationaler Xylotheiken, die großzügig Untersuchungsmaterial bereitgestellt haben:

Prof. Dr. P. Baas, Nationaal Herbarium Nederland, Leiden, The Netherlands

Mr. P. Détienne, CIRAD-Forêt, Maison de la Technologie, Montpellier, France

Mr. L. A. Donaldson, Forest Research, Rotorua, New Zealand

Dr. P. D. Evans, Australian National University, Canberra, Australia

Dr. P. E. Gasson, Royal Botanical Gardens Kew, Richmond, United Kingdom

Mr. J. Ilic, CSIRO Forestry and Forest Products, Victoria, Australia

Mr. Zamrie Imiyabir, Sabah Forestry Department, Sandakan, Malaysia

Dr. R. B. Miller, US Forest Products Laboratory, Madison, U. S. A.

Dr. S. Noshiro, Forestry & Forest Products Research Institute, Tsukuba, Ibaraki, Japan

Dr. H.-G. Richter, Universität Hamburg, Ordinariat für Holzbiologie, Hamburg, Germany

Mrs. Zhang Li Fei, Chinese Academy of Forestry, Beijing, China

Für Hilfestellungen im Labor sowie die Herstellung hervorragender Dauerpräparate danke ich Frau A. Full und Frau R. Grünewald.

Herrn R. Rosin danke ich für die Unterstützung in graphischen Fragestellungen sowie für die Erstellung photographischer Illustrationen.

Des Weiteren möchte ich mich herzlich bei allen Mitarbeitern der Abteilung Holzbiologie bedanken, die mir immer hilfsbereit zur Seite standen.

Die Arbeit entstand im Rahmen eines Forschungsprojekts der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG).

# INHALTSVERZEICHNIS

---

<b>1</b>	<b>Einführung und Zielsetzung</b>	<b>1</b>
<b>2</b>	<b>Systematik, Nomenklatur</b>	<b>3</b>
2.1	Geographische Verbreitung	8
<b>3</b>	<b>Material und Methoden</b>	<b>11</b>
3.1	Erfassung und Erweiterung der Xylothek	11
3.2	Anfertigung mikroskopischer Dauerpräparate	12
3.2.1	Vorbereitung des Holzes	12
3.2.2	Schnittanfertigung, Färbung und Einbettung	12
3.3	Erstellung eines Merkmalskatalogs	13
3.4	Computergestützte Holzartenbestimmung	14
3.5	Licht- und Rasterelektronenmikroskopie	15
3.6	Erstellung von Illustrationen	15
<b>4</b>	<b>Systematische Erfassung der mikroanatomischen Merkmale und Diskussion</b>	<b>17</b>
4.1	Grundlagen der Anatomie des Nadelholzes	17
4.2	Zuwachszonen	24
4.3	Tracheiden	28
4.4	Zellwandstrukturen	39
4.5	Tüpfelstrukturen	48
4.6	Längsparenchym	57
4.7	Holzstrahlen	62
4.8	Kreuzungsfeldtüpfel	80
4.9	Harzkanäle	107
4.10	Mineralische Einschlüsse (Kristalle)	113
4.11	Kommentare zu weiteren Strukturmerkmalen	115

<b>5</b>	<b>Anwendung der mikroanatomischen Merkmale für die untersuchten Taxa der Klasse der Pinatae</b>	119
5.1	Araucariaceae	120
5.1.2	Cephalotaxaceae	120
5.1.3	Phyllocladaceae	121
5.1.4	Sciadopityaceae	121
5.1.5	Taxaceae	122
5.1.6	Cupressaceae	123
5.1.7	Pinaceae	125
5.1.8	Mikroanatomische Einteilung der Arten der Gattung <i>Pinus</i> L.	127
5.1.9	Podocarpaceae	129
5.2	Bestimmungsschlüssel der Familien	130
5.3	Bestimmungsschlüssel der Gattungen	131
5.4	Bestimmungsschlüssel der untersuchten Arten	136
<b>6</b>	<b>Zusammenfassung</b>	155
<b>7</b>	<b>Literatur</b>	157
<b>8</b>	<b>Anhang</b>	177
8.1	Verzeichnis der untersuchten Arten der Klasse der Pinatae	177
8.2	Systematische Einteilung der Arten der Gattung <i>Pinus</i> L. nach PRICE et al. (1998)	193
8.3	Abbildungsverzeichnis	196
8.4	Tabellenverzeichnis	208

## 1 Einführung und Zielsetzung

Nadelhölzer sind gegenüber Laubhölzern oft schwerer zu bestimmen, da ihr Zellgefüge insgesamt sehr einheitlich aus 90-95% Tracheiden aufgebaut ist und somit relativ wenig differenzierende mikroanatomische Merkmale zur Verfügung stehen. Nach wie vor basiert die Standardliteratur im Wesentlichen auf den in seiner klassischen Arbeit von PHILLIPS (1941, unveränderter Nachdruck 1948, 1959 und 1963) aufgelisteten Mikromerkmalen. Nur selten wurden, wie z. B. von BAREFOOT und HANKINS (1982), ergänzende bzw. neue Merkmale vorgestellt. Die von GREGUSS (1955) vorgeschlagenen bzw. ergänzend zur PHILLIPS'schen Merkmalsliste definierten Merkmale sind für die angewandte Holzartenbestimmung von untergeordneter Bedeutung, da sie die natürliche Variationsbreite der von PHILLIPS definierten Merkmale nicht berücksichtigen. Auch die von einem Komitee der International Association of Wood Anatomists (IAWA) bearbeitete „*Annotated List of Microscopic Features for Softwood Identification*“ (IAWA 2004) basiert ebenfalls weitgehend auf dem bisherigen Kenntnisstand von PHILLIPS.

Wesentlicher Grund hierfür ist, dass eine umfassende systematische Untersuchung der Hölzer der Klasse der Pinatae (Echte Koniferen) bislang fehlt. Entsprechend sind die Möglichkeiten der Differenzierung der Nadelhölzer noch nicht in vollem Umfang ausgeschöpft. Erstens sind bestimmte Familien überhaupt nicht systematisch untersucht worden oder aber nur unzureichend in ihren holzanatomischen Merkmalen bekannt. Zweitens ist eine Reihe der PHILLIPS'schen Merkmale nur beschränkt anwendbar, da ihre Variabilität teilweise unberücksichtigt ist. Drittens lassen sich neben den bekannten 28 mikroanatomischen Merkmalen weitere Merkmale definieren. Für ihre entweder allgemeingültige oder lediglich beschränkte Anwendbarkeit ist jedoch Voraussetzung, dass ihre Signifikanz als tatsächlich differenzierend an allen Nadelhölzern untersucht wird.

Ziel der vorliegenden Arbeit war es daher, die Klasse der Pinatae in ihrer Gesamtheit systematisch, unter Zuhilfenahme von computergestützten Systemen, holzanatomisch zu untersuchen. Nach FARJON (2001) umfasst die Klasse der Pinatae 8 Familien mit 70 Gattungen und etwa 625 Arten.

Dem holzanatomischen Teil der Arbeit ist ein systematischer Überblick über die Stellung der Klasse der Pinatae sowie ihrer Familien innerhalb des Pflanzenreiches vorangestellt. Des Weiteren wird eine Aufstellung der untersuchten Taxa gegeben sowie auf deren geographische Verbreitung eingegangen.

In Kapitel 4 werden, nach einer Einführung in die Grundlagen der Nadelholzanatomie, die einzelnen Mikromerkmale in ihren jeweiligen Schnittrichtungen (Quer-, Tangential- und Radialschnitt) definiert und kommentiert, wie auch auf Verwechslungsmöglichkeiten verwiesen. Anschließend wird ihre diagnostische Bedeutung bewertet, wobei zwischen Merkmalen 1. Ordnung mit hohem diagnostischem Wert, 2. Ordnung mit mittlerem diagnostischem Wert und 3. Ordnung mit nur geringem diagnostischem Wert unterschieden wird. Dadurch kann gezeigt werden, dass bestimmte anatomische Strukturen für einzelne Taxa kein zuverlässiges Bestimmungsmerkmal darstellen.

In Kapitel 5 kommen die zuvor diskutierten Merkmale oder Merkmalskombinationen zur Anwendung. In Form von Bestimmungstabellen werden alle untersuchten Taxa mit ihren charakteristischen anatomischen Merkmalen dargestellt.

## 2 Systematik, Nomenklatur

Die in der vorliegenden Arbeit berücksichtigte Systematik und Nomenklatur bezieht sich weitestgehend auf jene von FARJON (2001) aus seiner „World Checklist and Bibliography of Conifers“. In Übereinstimmung mit älteren Einteilungen unterscheidet FARJON (2001) bei den Nacktsamern (Gymnospermae) zwei Unterabteilungen: Coniferophytina und Cycadophytina. Erstere untergliedert sich in die Klassen der Ginkgoatae (Ginkgogewächse) und Pinatae (Nadelhölzer), letztere in die Klassen der Cycadatae und Gnetatae (Abb. 1).

Die vorliegenden Untersuchungen beziehen sich ausschließlich auf die Gehölze der Klasse der Pinatae (Pinopsida nach FARJON), da nur diese Holzarten von wirtschaftlicher Bedeutung enthält. Entsprechend Abb. 1 ist die Klasse der Pinatae in die Unterklassen der Taxidae und Pinidae (Koniferen) untergliedert. FARJON (2001) unterscheidet insgesamt 8 Familien (Abb. 3). Dabei ist besonders zu erwähnen, dass FARJON die bislang als eigenständige Familie aufgefassten Taxodiaceae aufgrund ihrer großen morphologischen Übereinstimmung hinsichtlich der Blätter und Zapfen der Familie der Cupressaceae zuordnet (Abb. 2). Ebenso ergaben DNA-Analysen von GADEK et al. (2000) und anderen Forschern, dass eine Trennung der beiden genannten Familien nicht sinnvoll erscheint. Wie noch auszuführen ist, bestätigen die holz-anatomischen Untersuchungen die enge Verwandtschaft von Cupressaceae und Taxodiaceae. FARJON bezeichnet nun beide Familien als Cupressaceae s. l. (sensu lato, im weiteren Sinne), im Kontext dieser Arbeit wird allerdings nur der Name Cupressaceae angewendet.

Die Nomenklatur (FARJON 2001) entspricht den Richtlinien des „International Code of Botanical Nomenclature“ (ICBN) in folgender Reihenfolge: Familie (Familia), Gattung (Genus), Art (Species), Bastard (Nothospecies), Unterart (Subspecies), Varietät (Varietas) und Form (Forma). In vorliegender Untersuchung werden jedoch alle Einteilungen unterhalb einer Art sowie auch Kultivare vernachlässigt, da sich die morphologischen Unterschiede dieser Untergruppierungen nicht auf die Holzanatomie auswirken.

In Abbildung 3 sind sämtliche Familien der Klasse der Pinatae mit ihren Gattungen aufgeführt. Die jeweilige ungefähre Anzahl der Arten innerhalb einer Gattung ist in Klammern angegeben. Somit beinhaltet die Klasse der Pinatae nach FARJON (2001) 8 Familien, 70 Gattungen und etwa 625 Arten. Die artenreichsten Familien (Hauptfamilien) sind die Pinaceae mit ca. 225 Arten, die Podocarpaceae mit ca. 185 Arten und die Cupressaceae mit ca. 135 Arten.

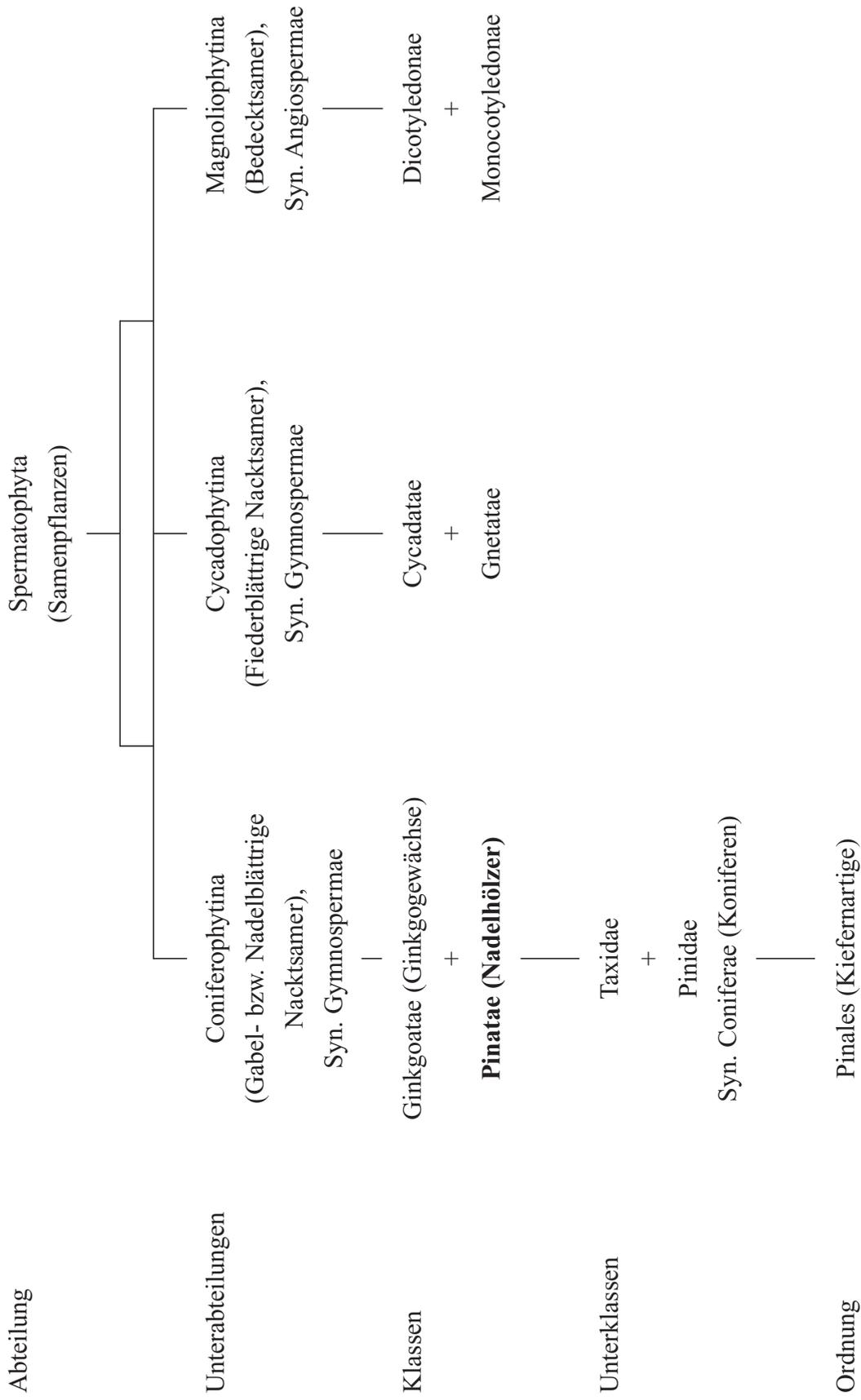


Abb. 1: Stellung der Klasse der Pinatae in der Systematik der *rezenten* Samenpflanzen.

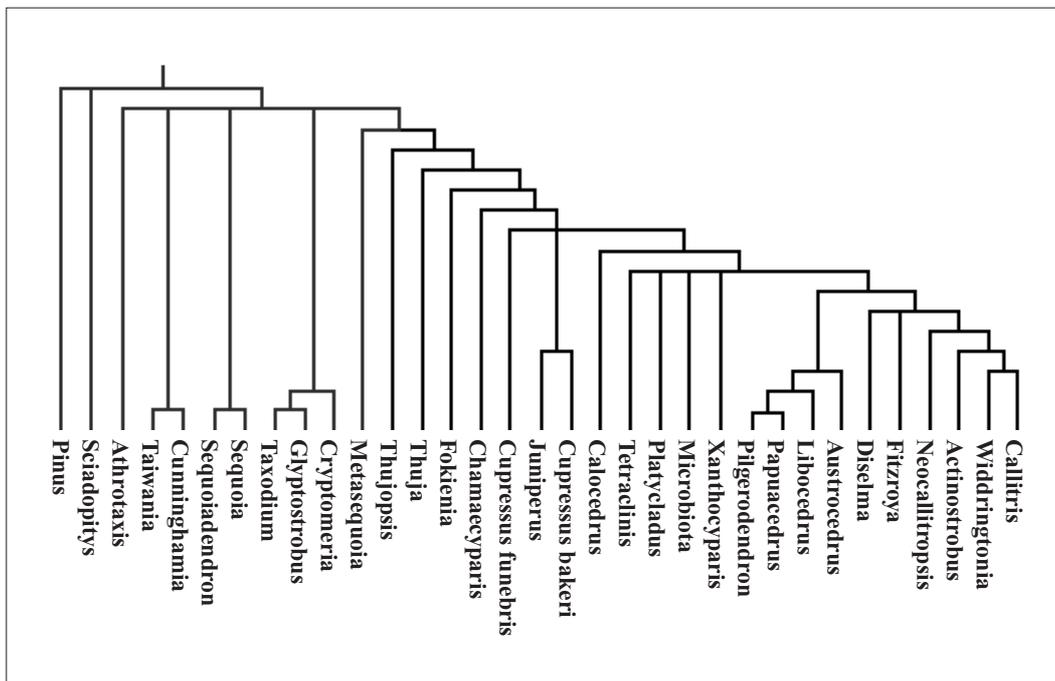


Abb. 2: Kladogramm der Familie der Cupressaceae, zusammengestellt nach morphologischen Merkmalen. *Sciadopitys* und *Pinus* repräsentieren außerhalb stehende Gruppen. Nach FARJON et al. (2002).

<b>Pinidae (Coniferae)</b>			
<b>Araucariaceae</b>	<b>Cephalotaxaceae</b>	<b>Cupressaceae s. l. (inkl. Taxodiaceae) *</b>	<b>Phyllocladaceae</b>
<i>Agathis</i> (21)	<i>Cephalotaxus</i> (11)	<i>Actinostrobus</i> (3)	<i>Phyllocladus</i> (4)
<i>Araucaria</i> (19)		<i>Athrotaxis</i> (3) *	
<i>Wollemia</i> (1)		<i>Austrocedrus</i> (1)	
		<i>Callitris</i> (15)	
		<i>Calocedrus</i> (3)	
		<i>Chamaecyparis</i> (5)	
		<i>Cryptomeria</i> (1) *	
		<i>Cunninghamia</i> (2) *	
		<i>Cupressus</i> (16)	
		<i>Diselma</i> (1)	
		<i>Fitzroya</i> (1)	
		<i>Fokienia</i> (1)	
		<i>Glyptostrobus</i> (1) *	
		<i>Juniperus</i> (53)	
		<i>Libocedrus</i> (5)	
		<i>Metasequoia</i> (1) *	
		<i>Microbiota</i> (1)	
		<i>Neocallitropsis</i> (1)	
		<i>Papuacedrus</i> (1)	
		<i>Pilgerodendron</i> (1)	
		<i>Platyclusus</i> (1)	
		<i>Sequoia</i> (1) *	
		<i>Sequoiadendron</i> (1) *	
		<i>Taiwania</i> (1) *	
		<i>Taxodium</i> (2) *	
		<i>Tetraclinis</i> (2)	
		<i>Thuja</i> (5)	
		<i>Thujopsis</i> (1)	
		<i>Widdringtonia</i> (4)	
		<i>Xanthocyparis</i> (2)	
3 Gattungen 41 Arten	1 Gattung 11 Arten	30 Gattungen 135 Arten	1 Gattung 4 Arten

Abb. 3: Die Klasse der Pinatae (Pinopsida), ihre Familien und Gattungen mit Anzahl der Arten (8 Familien, 70 Gattungen, 625 Arten). Nach FARJON (2001).

			<b>Taxidae</b>
<b>Pinaceae</b>	<b>Podocarpaceae</b>	<b>Sciadopityaceae</b>	<b>Taxaceae</b>
<i>Abies</i> (48)	<i>Acmopyle</i> (2)	<i>Sciadopitys</i> (1) *	<i>Amentotaxus</i> (6)
<i>Cathaya</i> (1)	<i>Afrocarpus</i> (6)		<i>Austrotaxus</i> (1)
<i>Cedrus</i> (4)	<i>Dacrycarpus</i> (9)		<i>Pseudotaxus</i> (1)
<i>Keteleeria</i> (3)	<i>Dacrydium</i> (21)		<i>Taxus</i> (10)
<i>Larix</i> (11)	<i>Falcatifolium</i> (6)		<i>Torreya</i> (5)
<i>Nothotsuga</i> (1)	<i>Halocarpus</i> (3)		
<i>Picea</i> (34)	<i>Lagarostrobos</i> (1)		
<i>Pinus</i> (109)	<i>Lepidothamnus</i> (3)		
<i>Pseudolarix</i> (1)	<i>Manoao</i> (1)		
<i>Pseudotsuga</i> (4)	<i>Microcachrys</i> (1)		
<i>Tsuga</i> (9)	<i>Microstrobos</i> (2)		
	<i>Nageia</i> (6)		
	<i>Parasitaxus</i> (1)		
	<i>Podocarpus</i> (107)		
	<i>Prumnopitys</i> (9)		
	<i>Retrophyllum</i> (5)		
	<i>Saxegothaea</i> (1)		
	<i>Sundacarpus</i> (1)		
11 Gattungen 225 Arten	18 Gattungen 185 Arten	1 Gattung 1 Art	5 Gattungen 23 Arten

\* Ehemalige Taxodiaceae (10 Gattungen, 14 Arten)

## 2.1 Geographische Verbreitung

Die Koniferen sind auf allen Kontinenten, mit Ausnahme der Antarktis, weit verbreitet (Abb. 4). Während sie auf der nördlichen Hemisphäre gleichmäßig verteilt sind, ist ihre Verbreitung südlich des Äquators weit gestreut. Das nördlichste Vorkommen ist generell festgelegt durch die Grenze zwischen Borealwald und arktischer Tundra. In südlicher Richtung, d. h. in Annäherung zum Äquator, sind hinsichtlich der Verbreitung der Koniferen große Lücken zu verzeichnen, besonders in Afrika und Asien. Den limitierenden Faktor stellt das Klima dar, in diesem Fall die Dürre. Die großen Wüsten Afrikas und Asiens beschränken das Vorkommen von Koniferen auf Bergregionen, in denen die Niederschlagsmenge noch ausreichend ist. Diese Beobachtung gilt ebenfalls für Nordamerika, jedoch sind diese Lücken bei weitem nicht so stark ausgeprägt. Die auffälligste Ausnahme in diesem Zusammenhang stellt der indische Subkontinent dar, in dem die Koniferen praktisch fehlen. Dort gibt es nur eine Spezies, *Nageia wallichiana* (Podocarpaceae), die in den westlichen Ghats (Assam), aber auch sonst in Südostasien (Indochina, Malaysia) verbreitet ist. Alle anderen Koniferen Indiens kommen nur im Himalaya vor und stammen ursprünglich aus Eurasien. Auf der nördlichen Route entlang des indischen Ozeans und den Tropen verlor der Subkontinent seine gesamten Koniferen, die nach fossilen Belegen reichlich vorhanden waren und zwar ausschließlich in Gondwana (südlicher Urkontinent). Die Disjunktion südlich des Äquators ergibt sich aus den Wüsten Australiens und Südafrikas, jedoch können die großen Lücken unterhalb der Sahara Afrikas und in Südamerika auf diese Weise nicht erklärt werden. Offenbar sind sehr wenige Koniferen im Tiefland von Regenwäldern verbreitet, welches die große Lücke in Amazonien erklären könnte (FARJON 2001).

Im Gegensatz zu der geringen Artenvielfalt der borealen Koniferenwälder, wo wenige Arten über hunderte oder tausende von Kilometern dominieren können, ist die Artenvielfalt der niedrigeren Breitengrade und der gesamten südlichen Hemisphäre sehr hoch. Reine Koniferenwälder sind in der nördlichen Hemisphäre (südlich von 40° N) relativ selten und in der südlichen Hemisphäre kaum noch anzutreffen, wo ein Mischwald mit Angiospermen die Regel darstellt. Vereinzelt kann man Koniferen auf echten Ozeaninseln finden (Inseln aus vulkanischem Ursprung, nicht als Überrest kontinentaler Landmassen); *Juniperus brevifolia* (Cupressaceae), auf den ozeanischen Azoren, ist die von jedem Festland entfernteste Art.

Allgemein kann gesagt werden, dass die 3 Hauptfamilien recht gleichmäßig verteilt sind: Die Familie der Pinaceae ist praktisch auf die Nordhemisphäre beschränkt, die der Podocarpaceae ist vorwiegend in der Südhemisphäre und die der Cupressaceae in beiden verbreitet. Die Araucariaceae sind größtenteils auf die Südhemisphäre beschränkt, während von den übrigen 4 kleinen Familien die Cephalotaxaceae, Sciadopityaceae und Taxaceae vorwiegend nördlich des Äquators vorkommen und die Phyllocladaceae auf die Südhemisphäre beschränkt sind.

Die große Streuung einiger Gattungen in der Südhemisphäre mag andeuten, dass es sich hier um Überreste der Evolution handelt, z. B. die Vertreter der Gattung *Podocarpus* (Podocarpaceae), die in Zentral- und Südamerika sowie auch in Südafrika und Australien vorzufinden sind. Das gleiche gilt für *Agathis* und *Araucaria* (Araucariaceae). Diese Beobachtungen werden auch durch fossile Funde bestätigt und weisen darauf hin, dass diese Gattungen (oder zumindest Vorläufer) schon auf dem südlichen Urkontinent Gondwana existent waren, bevor die Kontinente vor über 125 Millionen Jahren auseinander drifteten (FARJON 2001).

Bedingt durch die enorme weltweite Streuung der Vertreter der Podocarpaceae und dem Mangel an umfassenden Monographien ist diese Familie nach wie vor botanisch am wenigsten untersucht. Infolge dessen werden Arten der einen oder anderen Gattung (besonders bei *Dacrydium* und *Podocarpus*) systematisch immer wieder umgestellt. Mit 18 Gattungen und ca. 185 Arten als zweitgrößte Familie der Klasse der Pinatae sind bei den Podocarpaceae die größten Kenntnislücken zu verzeichnen, so dass auch hier in Zukunft die meisten Änderungen hinsichtlich der Taxonomie zu erwarten sind.

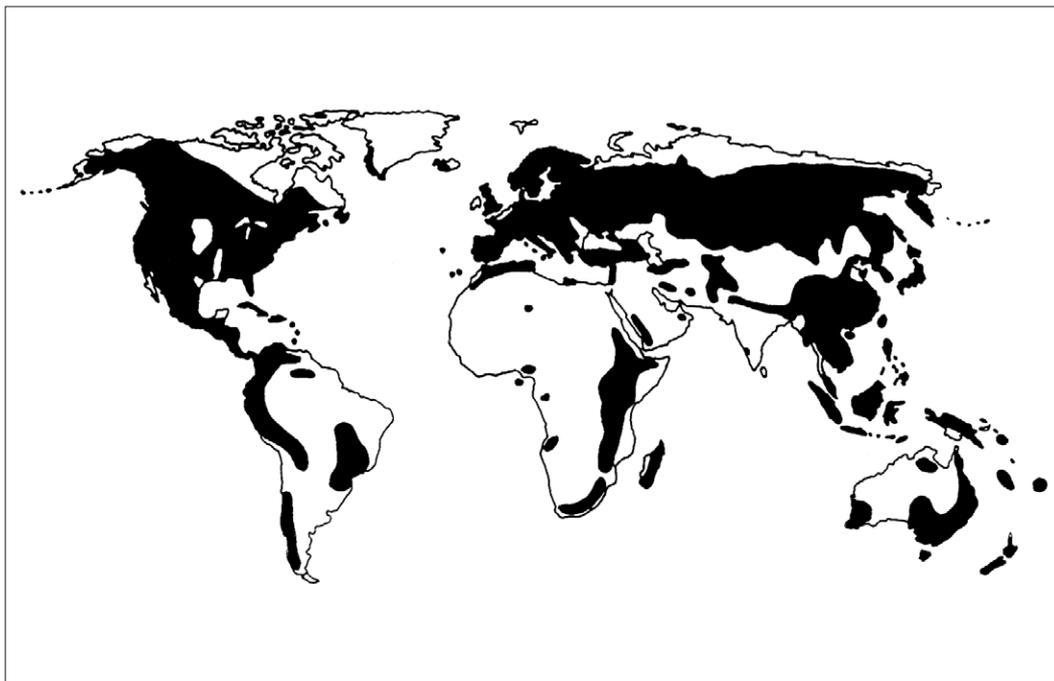


Abb. 4: Geographische Verbreitung der Klasse der Pinatae. Nach FARJON (2001).

## 3 Material und Methoden

### 3.1 Erfassung und Erweiterung der Xylothek

Die Holzsammlungen der Holzforschung München wurden 1955 gegründet und zählen zu den weltweit größten ihrer Art. Sie beinhalten insgesamt etwa 10.000 Holzmuster und ca. 25.000 mikroskopische Präparate.

Zu Beginn dieser Arbeit wurde zunächst der gesamte Bestand der mikroskopischen Präparate der Nadelhölzer systematisch erfasst und in eine Datenbank (Microsoft Excel) übertragen. Diese enthält für jedes Präparat Informationen zu der jeweiligen Familie, Gattung, Art, Autor, Herkunft und Sammlungsnummer.

Zugleich wurde die Präparate-Sammlung auf mögliche Synonyme überprüft. Im Wesentlichen dienten hierzu die Benennungen im Index Kewensis und von FARJON (2001) (siehe auch Kapitel 2 „Systematik, Nomenklatur“). Bei Falschbenennungen bzw. veralteten Namen wurden die jeweiligen Präparate hinsichtlich ihrer Beschriftung berichtigt. Die so „bereinigte“ Holzsammlung umfasste zu Beginn der vorliegenden Untersuchung 241 Nadelholzarten mit 5055 mikroskopischen Präparaten von 671 Holzproben.

Da es das Ziel des Projekts war, die ca. 625 Arten der Klasse der Pinatae möglichst umfassend zu untersuchen, mussten Holzproben von zahlreichen weiteren Arten beschafft werden. Hierzu wurden Fehllisten, einschließlich der Nennung von Synonymen, erstellt und an die weltweit einschlägigen Holzsammlungen mit der Bitte um Zusendung von Holzproben zum Anfertigen von Mikrotomschnitten verschickt.

Das erhaltene Probenmaterial wurde noch einmal auf gültige Namen bzw. Synonyme überprüft und unter exakter Ausrichtung auf die 3 Schnittrichtungen quer, tangential und radial zu sogenannten Mikrotomklötzchen der Abmessungen von 1,5 x 1,5 x 1,5 cm aufgearbeitet. Nach der Anfertigung der mikroskopischen Präparate und Etikettierung wurden diese schließlich in die Holzsammlung integriert. Somit konnte die Präparate-Sammlung der Holzforschung München auf 420 Arten mit 6219 Präparaten von 995 Holzproben erweitert werden. Sie stellt nunmehr weltweit die größte Nadelholz-Sammlung dar. Bei den fehlenden Arten handelt es sich mehrheitlich um Kleinststräucher, die in den jeweiligen Holzsammlungen unberücksichtigt sind. Insgesamt konnten durch die zusätzlich gesammelten Proben 66% der Arten und 93% der Gattungen der Klasse der Pinatae abgedeckt werden. Eine vollständige Auflistung der in der Sammlung der Holzforschung München enthaltenen Holzarten befindet sich im Anhang.

## 3.2 Anfertigung mikroskopischer Dauerpräparate

### 3.2.1 Vorbereitung des Holzes

Holzproben für die Anfertigung von Dünnschnitten zur mikroskopischen Untersuchung von anatomischen Merkmalen müssen fehlerfrei sein und dürfen keinen Pilzbefall aufweisen. Des Weiteren sind ast- oder marknahe (juvenile) Holzproben ungeeignet, da in diesen die mikroanatomischen Strukturen vielfach nicht repräsentativ sind.

Die Probengröße entspricht einem Würfel mit einer Kantenlänge von 1,5 cm. Bei diesen Abmessungen ist gewährleistet, dass das Material während des Schneidens sicher eingespannt bleibt. Der Zuschnitt erfolgt mit einer Fein-, Dekopier- oder Bandsäge, wobei die Würfel nach ihren Schnittrichtungen orientiert wurden. Stecheisen erzeugen in der Regel weniger gute Ergebnisse, da diese einem oft schrägen Faserverlauf folgen und dadurch Zellelemente gestaucht werden können. Um die Holzproben in einen schneidbaren Zustand zu überführen, wurden sie durch Kochen in destilliertem Wasser erweicht. Die Kochzeit ist abhängig von der Holzart bzw. Rohdichte und basiert auf langjährigen Erfahrungen.

Da die Nadelhölzer in der Regel relativ leicht bzw. weich sind, war eine Kochzeit von etwa 10 Minuten ausreichend. Das Kochen erfolgte am Rückfluss unter Vakuum, wobei dem Wasser noch etwas Glycerin ( $C_3H_8O_3$ ) zugesetzt wurde, um einerseits die Oberflächenspannung des Wassers herabzusetzen und andererseits die Infiltration in das Holz zu verbessern. Anschließend wurden die Holzklötzchen in 70%iges Ethanol ( $C_2H_5OH$ ) überführt, was neben der Konservierung zusätzlich den Effekt hat, dass unerwünschte Lufteinschlüsse teilweise verdrängt werden.

### 3.2.2 Schnitthanfertigung, Färbung und Einbettung

Vor dem Schneiden der Holzklötzchen wurden die Schnittrichtungen mit Hilfe eines Binokulars noch einmal überprüft und gegebenenfalls mit einer Rasierklinge nachgebessert. Die Anfertigung der Mikroschnitte erfolgte mit einem Schlittenmikrotom (Leica, SM 2000 R). Die Schnittdicke betrug ca. 25-30  $\mu\text{m}$ , bei einem Neigungswinkel des Messers (Inklination) von ca.  $5^\circ$  und einem Schnittwinkel (Deklination) von ca.  $40^\circ$ - $50^\circ$ .

Die fertigen Schnitte wurden schließlich zwischen zwei Objektträger gespannt und über Nacht in 70%igem Ethanol in einer Küvette gelagert. Durch dieses Vorgehen wird ein Aufrollen der Mikroschnitte verhindert. Des Weiteren können dadurch enthaltene Lufteinschlüsse durch das Ethanol verdrängt werden.

Für die vorliegende Arbeit wurden jeweils 8 Mikroschnitte von einer Holzart angefertigt,

wobei 4 ungefärbte und 4 gefärbte hergestellt wurden. Die Anfertigung ungefärbter und gefärbter Dauerpräparate ist prinzipiell gleich. Beide müssen vor der Einbettung durch eine ethanolische Reihe (50%, 70%, 90%, 97%) gehen, um das Wasser zu entziehen. Die zu färbenden Schnitte wurden vor der ethanolischen Reihe einer Doppelfärbung unterzogen. Als Färbemittel wurden Astrablau und Safranin verwendet. Astrablau ist ein Nachweis für Cellulose und färbt unverholzte Zellwände blau an. Safranin stellt ein Färbereagens für Lignin dar und färbt verholzte Zellwände rot an.

Schließlich wurden die Mikroschnitte, jeweils ein Quer-, Tangential- und Radialschnitt, auf einem Objektträger platziert und unter einem Deckgläschen mit Euparal eingeschlossen. Zum rascheren Aushärten wurden die mit kleinen Gewichten beschwerten Präparate noch ca. 4 Wochen bei einer Temperatur von 50°C in einem Trockenschrank gelagert. Nach dieser Zeit wurden die Präparate gereinigt, beschriftet und in die Holzsammlung integriert.

### 3.3 Erstellung eines Merkmalskatalogs

Beim Aufstellen von Bestimmungsschlüsseln bzw. in jeder dafür eingerichteten Datenbank ist es notwendig, neben den mikroanatomischen Merkmalen alle erforderlichen taxonomischen Informationen aufzunehmen (Kapitel 2). Demnach wurden für die vollständige Beschreibung einer Holzart Angaben zu Synonymen, Wuchsform (Baum/Strauch) und der geographischen Verbreitung gemacht. Da viele Koniferen auch Handelshölzer sind, wurden ebenfalls Informationen zu möglichen Handelsnamen, wirtschaftlichem Potential und der Holzverwendung angegeben.

Zu Beginn einer jeden Holzartenbestimmung geht der mikroskopischen Untersuchung üblicherweise eine makroskopische Orientierung voraus. In diesem Zusammenhang kommen vor allem folgende Eigenschaften zur Verwendung: Kernholzfarbe, Kern-/Splintholzunterschiede, der Geruch des Holzes, Wuchsanomalien (z.B. Maserwuchs, Haselwuchs) und die mittlere Rohdichte ( $\text{g/cm}^3$ ). Auf makroskopische Merkmale und die Rohdichte wird in vorliegender Arbeit nicht eingegangen. Wesentlicher Grund hierfür ist, dass derartige Aussagen nur bei repräsentativ großen Holzproben möglich sind. Die vorliegenden Untersuchungen erfolgten jedoch ausschließlich an für die Mikroskopie geeigneten Kleinstproben.

Außerdem kommen neben der in der Holzartenidentifikation mikroskopischen Betrachtungsweise auch ergänzend physikalisch-chemische Schnelltests zur Anwendung, wenn Taxa differenziert werden sollen, die ähnliche Strukturen aufweisen. Folgende Testmöglichkeiten stehen zur Verfügung: Kernholzfluoreszenz, Fluoreszenz des wässrigen und Ethanolextraktes, Farbe des wässrigen und Ethanolextraktes, Schaumtest, Chrom-Azurol-S-Test und der Brenntest („Burning Splinter Test“) (IAWA 1989). Diese physikalisch-chemischen Schnelltests

lassen sich jedoch nur bei den Laubböhlzern anwenden, da Nadelhölzer diesbezüglich keine signifikanten Reaktionen zeigen (HEINZ 1997).

Im Folgenden wurden die Standardliteratur (z. B. GOTHAN 1905; KRÄUSEL 1917; SLYPER 1933; PHILLIPS 1948; GREGUSS 1955; JAQUOIT 1955; JANE 1956; CORE et al. 1979; PANSHIN und DE ZEEUW 1980; BAREFOOT und HANKINS 1982), Diplomarbeiten (z. B. LEIHS 1981; ZIMMER 1988; VOGEL 1994; WILLEBRAND 1995; HEINZ 1997), Veröffentlichungen aus dem IAWA Bulletin, Journal (z. B. BARTHOLIN 1979; ANAGNOST et al. 1994; HEADY und EVANS 2000) und andere Einzelveröffentlichungen (z. B. ROL 1932; PEIRCE 1936, 1937; HUDSON 1960; PATEL 1967, 1968; SUDO 1968) systematisch bearbeitet. Der hieraus entstandene Merkmalskatalog wurde dann in ein Computerprogramm (DELTA/INTKEY) integriert, um anschließend sämtliche untersuchte Nadelholzarten (420) zu kodieren. Daraufhin wurde jedes Merkmal neu definiert und auf seine Brauchbarkeit als tatsächliche Bestimmungshilfe bzw. Signifikanz geprüft. Hieraus ergab sich unter anderem, dass sich verschiedene anatomische Strukturen aufgrund ihrer starken Variabilität bei bestimmten Gattungen nicht anwenden lassen. Sämtliche erarbeiteten anatomischen Merkmale sind durch Mikrofotos belegt. Zum räumlichen Verständnis sind teilweise ergänzend rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen wiedergegeben.

### **3.4 Computergestützte Holzartenbestimmung**

Das Programm DELTA (**DE**scription **L**anguage for **TA**xonomy) ist ein in Australien entwickeltes allgemeines System für die computergesteuerte Verarbeitung taxonomischer Daten. Das DELTA-System gibt einen vielseitigen programm- und formattechnischen Rahmen vor, innerhalb dessen anwendungsspezifische Belange unterschiedlicher taxonomischer Forschungsrichtungen aus Botanik, Zoologie und anderen Disziplinen integriert werden können. Im Gegensatz zu vielen anderen Entwicklungen dieser Art ist DELTA ein dynamisches System, an dessen Verbesserung und Weiterentwicklung im Rahmen eines internationalen Arbeitskreises ständig gearbeitet wird.

Zur Verarbeitung taxonomischer Daten bietet DELTA eine Reihe von Optionen bzw. unterschiedlichen Programmstrukturen, z. B. die Erstellung von Bestimmungsschlüsseln, Taxonbeschreibungen mit Integration graphischer Darstellungen von Merkmalen, Objektbeschreibungen in natürlicher Sprache, systematischer Klassifikation nach unterschiedlichen Kriterien (kladistisch, phylogenetisch) sowie, als wichtigste Anwendung, die interaktive Bestimmung und Informationsvermittlung mit dem Programm INTKEY. Insbesondere bietet DELTA unter allen bislang entwickelten Systemen zur Bearbeitung taxonomischer Daten einen sehr vielseitigen Rahmen für anwenderspezifische Aufgaben, wie z. B. die

computerunterstützte Holzartenbestimmung und weiterführende Auswertung entsprechend aufbereiteter Daten.

Voraussetzung für den erfolgreichen Einsatz des DELTA-Systems ist die Entwicklung angepasster Dateien, Kodierungsvorgaben sowie entsprechend integrierter Software. Von besonders großem Vorteil ist dabei, dass das von DELTA geforderte Format für die Erstellung solcher Dateien ein sogenanntes offenes Format ist, das allen gängigen Textverarbeitungsprogrammen zugänglich ist. Das DELTA-System kann mit allen üblichen Betriebssystemen (DOS, OS2, SunOS, UNIX, WINDOWS 3.1/95/NT/2000/XP) eingesetzt werden. Für den Anwendungsbereich der Identifikation (INTKEY-Programmoption) ist eine besonders benutzerfreundliche Windows-Oberfläche entwickelt worden.

### **3.5 Licht- und Rasterelektronenmikroskopie**

Sämtliche Nadelholzpräparate wurden in einer ersten orientierenden Durchsicht und auch bei der späteren Kontrolle mit einem herkömmlichen Lichtmikroskop (Leitz, SM-LUX) betrachtet. Für die zweite detailliertere Durchsicht und spezielle Betrachtungen wie Polarisation und Phasenkontrast, stand ein weiteres Lichtmikroskop zur Verfügung (Axiophot der Firma Zeiss).

Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen wurden bei einer Hochspannung von 15 KV an einem Gerät der Firma Leitz (AMR 1200 B) bzw. Cambridge Instruments (Stereoscan 360) durchgeführt. Das auf einem Schlittenmikrotom geschnittene Probenmaterial von ca. 20 µm Dicke wurde zu diesem Zweck auf kleine Probenteller geklebt und in einem Sputtergerät von International Scientific Instruments (PS-2 Coating Unit) bei einer Spannung von 1,4 KV mit Argon (Gold) besputtert.

### **3.6 Erstellung von Illustrationen**

Die wiedergegebenen Illustrationen wurden entweder direkt digital oder analog aufgenommen und eingescannt. Für die Anfertigung der analogen Schwarzweiß-Mikrofotografien stand ein Ultraphot und ein Photomikroskop der Firma Zeiss zur Verfügung. Als Filmmaterial wurden Planfilm 9x12 Maco EM-Film orthochromatisch sowie Macophot UP 25 plus panchromatisch verwendet. Für das Digitalisieren der Mikrofotos diente ein handelsüblicher Scanner von Hewlett Packard (Scan Jet 6300 C).

Digitale Aufnahmen entstanden am Axiophot der Firma Zeiss mit aufgesetzter Digitalkamera AxioCam, Color 12 V DC. Die jeweilige Verarbeitung erfolgte mit dem Bildanalyseprogramm AxioVision 3.1.

Die Nachbearbeitung der eingescannten Abbildungen wurde mit dem Programm Adobe Photoshop 6.0 durchgeführt, das als Standard im professionellen Bereich der Werbung und Fotografie gilt.

## **4 Systematische Erfassung der mikroanatomischen Merkmale und Diskussion**

### **4.1 Grundlagen der Anatomie des Nadelholzes**

#### **Schnittrichtungen**

Die für Strukturbeobachtungen üblichen Hauptschnittrichtungen sind Quer-, Tangential- und Radialschnitt (Abb. 5 und 6). Diese ergeben zusammen das räumliche Bild vom Aufbau des Holzes. Nur mit Hilfe dieser drei Schnittebenen ist es möglich, ein Holz eindeutig zu charakterisieren, da die das Holz bildenden Zellen bzw. Gewebe je nach Schnittrichtung ein unterschiedliches Aussehen mit den jeweils arttypischen mikroanatomischen Merkmalen aufweisen.

#### **Querschnitt**

Der Quer- oder Hirnschnitt wird bei der Holzartenbestimmung in der Regel als erster geprüft, da er einen umfassenden Einblick in den strukturellen Aufbau einer Holzart vermittelt. Aus diesem Grund orientiert man sich bei der makroskopischen Holzbestimmung vornehmlich am Querschnitt. Durch den senkrecht zur Stammachse geführten Schnitt werden alle achsenparallel verlaufenden Zellen bzw. Zellkomplexe getroffen und sichtbar gemacht.

#### **Tangentialschnitt**

Der Tangentialschnitt wird längs zur Stammachse im Sinne einer Tangente zu den Zuwachszonen geführt, wobei die Holzstrahlen im rechten Winkel durchtrennt werden. Höhe und Breite der Holzstrahlen lassen sich im Tangentialschnitt am besten beobachten.

Der Tangentialschnitt ist der gewöhnliche Bretterschnitt. Er wird auch Fladerschnitt genannt, da die im spitzen Winkel angeschnittenen Zuwachszonen fladerförmig als parabelförmige Bögen erscheinen. Am markantesten treten Fladern bei Holzarten mit ausgeprägten Frühholz-, Spätholzunterschieden auf, wie bei nahezu allen Nadelhölzern der gemäßigten Klimazonen.

## Radialschnitt

Der Radialschnitt wird in Längsrichtung parallel zu den Holzstrahlen geführt. In der Praxis wird der Radialschnitt auch als Spiegelschnitt bezeichnet, da bei einigen Laubböhlzern, wie z.B. Eiche, Buche und Platane, die breiten Holzstrahlen als glänzende Spiegel erscheinen. Nadelhölzer besitzen keine deutlichen Spiegel. Die Holzstrahlen werden in der radialen Schnittebene nicht in ihrer vollen Länge und Höhe freigelegt. Dies erklärt sich daraus, dass sie nicht streng gerade, sondern mehr oder weniger leicht wellenförmig verlaufen und somit immer wieder aus der Schnittebene austreten. Die Jahrringe werden rechtwinklig durchschnitten und sind als parallel verlaufende Streifen sichtbar. Mikroskopisch gibt der Radialschnitt den besten Einblick in die sich kreuzenden vertikalen und horizontalen Zellsysteme des Holzes.

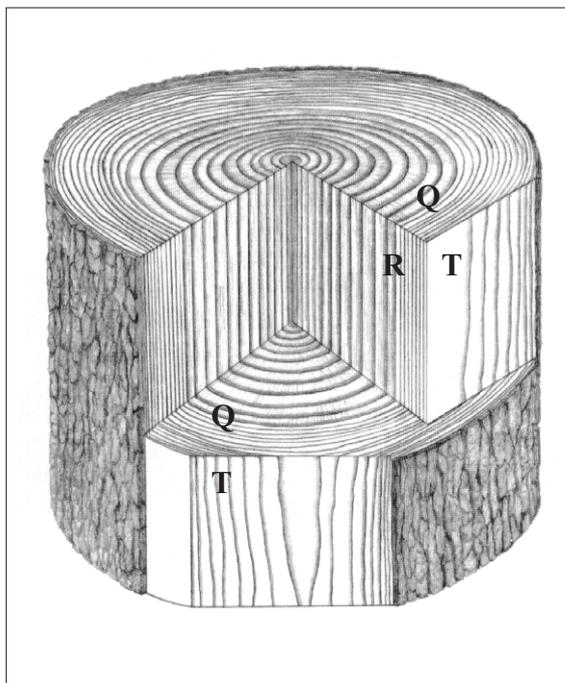


Abb. 5: Hauptschnittrichtungen des Holzes:  
Querschnitt (Q), Tangentialschnitt (T),  
Radialschnitt (R). Nach HOADLEY (1990).

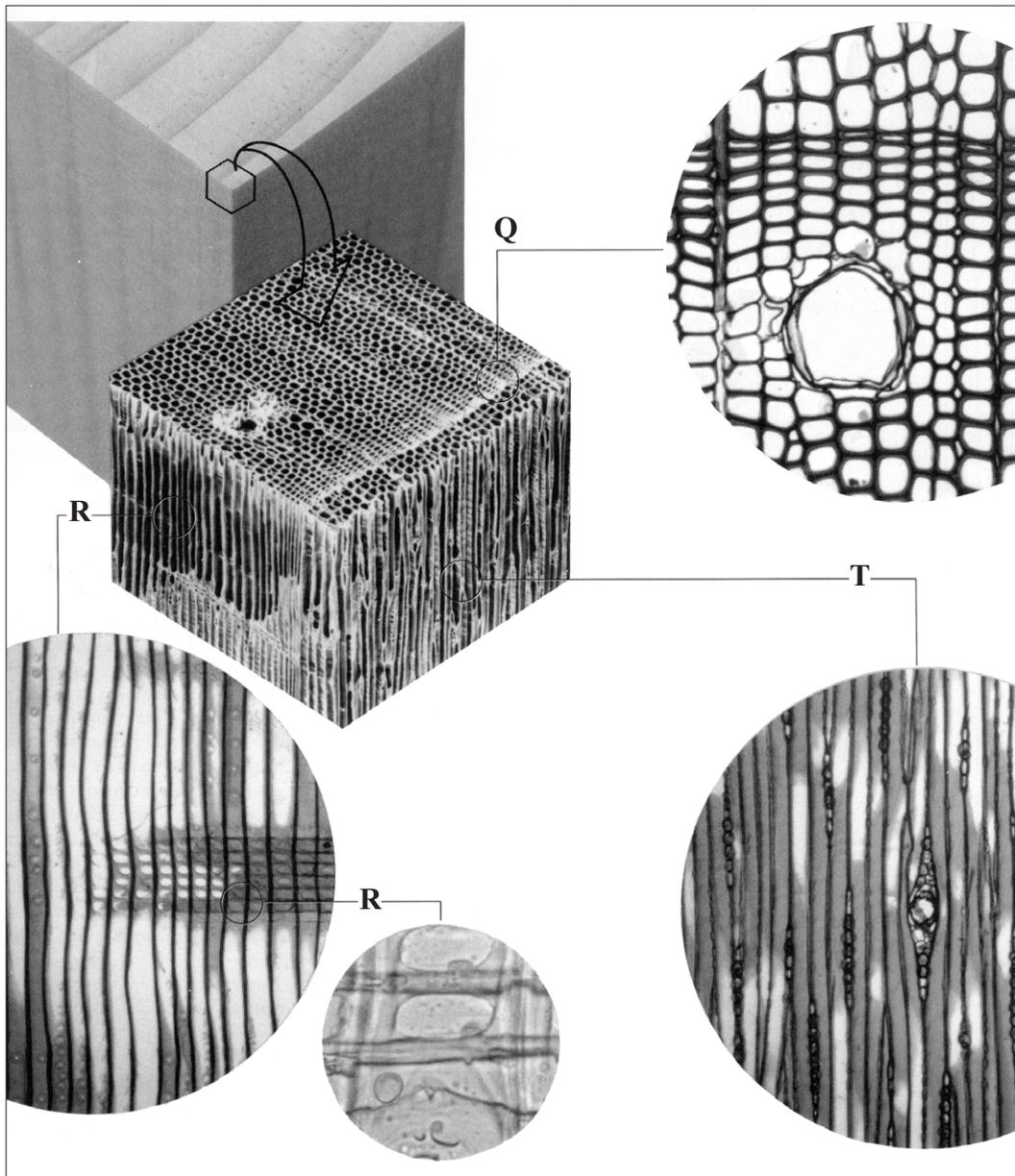


Abb. 6: Räumliche Darstellung und Schnittrichtungen von *Pinus strobus* (Pinaceae).  
Würfel in der Mitte, Q/T/R-25fach, REM; große Kreise, Q/T/R-75fach, LM;  
kleiner Kreis, R-200fach, LM. Nach HOADLEY (1990).

### Allgemeiner mikroskopischer Aufbau

Das Holz der Nadelbäume ist gegenüber dem Holz der entwicklungsgeschichtlich jüngeren Laubbäume verhältnismäßig einfach aufgebaut und durch eine geringere Differenzierung der Gewebe charakterisiert. Dementsprechend ist die Zahl der Merkmale, die die Familien, Gattungen und Arten makro- und mikroskopisch unterscheiden, klein. Nur zwei Zellarten setzen das Gewebe der Nadelhölzer zusammen: Tracheiden und Parenchymzellen. Da im Stamm die Zellen in zwei sich kreuzenden Systemen angeordnet sind, wird bei den Tracheiden zwischen Längs- und Quertracheiden sowie beim Parenchym zwischen Längs- und Holzstrahlparenchym unterschieden. Als Epithelzellen werden die die Harzkanäle auskleidenden parenchymatischen Exkretzellen bezeichnet (Tabelle 1).

Die Längstracheiden, Urform der Holzzellen, nehmen bei allen Nadelhölzern mit 90-95% den weitaus größten Raum ein, während auf Holzstrahlen, Längsparenchym und Harzkanäle mit 5-10% nur ein verhältnismäßig kleiner Anteil entfällt. Die beiden letzteren Gewebeelemente können wie bei den Gattungen der Familien der Araucariaceae und Taxaceae sowie der Gattung *Abies* der Familie der Pinaceae auch vollkommen fehlen.

Die einzelnen Zellen stehen mit den benachbarten Elementen durch Tüpfel in Verbindung, die den Wasser- und Stofftransport ermöglichen.

Tabelle 1: Anordnung, Form und Funktion der Nadelholzzellen. GROSSER (1977).

	Zellarten	Form*	Hauptfunktion
axial ausgerichtet	Längstracheiden: –Frühholztracheiden –Spätholztracheiden  Längsparenchym  Epithelzellen der vertikalen Harzkanäle	prosenchymatisch prosenchymatisch  parenchymatisch  parenchymatisch	Wasserleitung Festigung  Speicherung  Harzausscheidung
radial ausgerichtet (Holzstrahlen)	Quertracheiden (Holzstrahltracheiden)  Holzstrahlparenchym  Epithelzellen der horizontalen Harzkanäle	prosenchymatisch  parenchymatisch  parenchymatisch	Wasserleitung  Speicherung  Harzausscheidung

\*Als Prosenchymzellen werden langgestreckte Zellen mit spitz zulaufenden Enden bezeichnet; Parenchymzellen sind in der Regel backsteinförmige oder isodiametrische Zellen.

Ein Tüpfel besteht grundsätzlich aus einer Tüpfelhöhle und einer Tüpfelmembran (Schließhaut). Die Membran begrenzt die Tüpfelhöhle nach außen, im Bereich der Mittelschicht zweier Zellen, während nach innen, zum Zelllumen hin, die Höhle offen ist. Je nach Ausbildung der Tüpfelhöhle lassen sich zwei Typen von Tüpfeln unterscheiden: einfache Tüpfel und Hoftüpfel. Zwei sich jeweils ergänzende Tüpfel aneinandergrenzender Zellen heißen Komplementärtüpfel und bilden ein Tüpfelpaar. Schematische Darstellungen der vier wichtigsten Arten von Tüpfeln (einfaches Tüpfelpaar, behöftes Tüpfelpaar, einseitig behöftes Tüpfelpaar und blind endende Tüpfel) geben Abb. 7 und 8 wieder.

### **Einfache Tüpfel**

Durch einfache Tüpfelpaare (Abb. 7) stehen als lebende Zellen die Parenchymzellen miteinander in Verbindung. Bei den einfachen Tüpfeln stellt die Tüpfelhöhle einen geradlinigen Kanal dar, so dass ein einfaches Tüpfelpaar zweier benachbarter Zellen aus den beiden korrespondierenden Tüpfelkanälen und einer gemeinsamen, aus der Mittelschicht gebildeten Membran besteht. Die Mittelschicht setzt sich zusammen aus den beiden Primärwänden der Nachbarzellen und der dazwischen liegenden Mittellamelle. Der Tüpfelkanal kann gleichmäßig weit, d. h. zylindrisch, oder gegen das Lumen der Zelle entweder erweitert oder verengt sein. Durch die Membran führen als feine Kanäle Cytoplasmastränge (Plasmodesmen), die den Stoffaustausch der plasmatischen Zellinhalte ermöglichen.

### **Hoftüpfel**

Hoftüpfel bzw. behöfte Tüpfelpaare sind zwischen toten wasserleitenden und festigenden Zellen, bei den Nadelhölzern zwischen den Tracheiden, ausgebildet. Sie sind komplizierter und variabler gebaut als die einfachen Tüpfel. Bei den Hoftüpfeln hebt sich die Sekundärwand von der Mittelschicht ab und überwölbt sie als Randwulst. Als Folge erweitert sich der Kanal zur Tüpfelmembran hin zu einer Tüpfelkammer. Die Tüpfelhöhle wird somit aus einem Kanal und einer Kammer gebildet. In der Aufsicht erscheint dadurch ein die Tüpfelmündung (Porus) umgebender Hof. Der Porus ist entweder rund, oval oder auch spaltförmig. Bei den Nadelhölzern aus der Familie der Pinaceae, wie bei den Gattungen *Abies*, *Picea*, *Larix*, *Pinus* und *Pseudotsuga*, ist der mittlere Teil der Tüpfelmembran zu einem sogenannten Torus verdickt. Der nicht verdickte äußere Bereich der Tüpfelmembran, die Margo, ist für Flüssigkeiten durchlässig. Die Tüpfelmembran ist dehnbar, so dass sich bei Druckänderung oder Lufteinbruch im Zelllumen der Torus an den Porus legt und den Tüpfel irreversibel verschließt.

Der in Abb. 8 dargestellte Pinaceae-Hoftüpfel repräsentiert jedoch nur einen Bautyp, da die Tüpfelmembran sowohl innerhalb der gleichen Holzart zwischen Frühholz- und Spätholzzellen (FENGEL 1968; LIESE 1970) als auch zwischen verschiedenen Gymnospermenhölzern (CÔTÉ 1965; LIESE 1965, 1970; BAUCH et al. 1972) äußerst variabel ist.

### **Einseitig behöfte Tüpfelpaare**

Zwischen den toten Tracheiden und den lebenden Parenchymzellen kommen einseitig oder halbbehöfte Tüpfel mit einer Tüpfelkammer auf der Tracheidenseite vor (Abb. 8). Hierzu zählen die für die einheimischen Kiefernarten charakteristischen Fenstertüpfel in den Kreuzungsfeldern.

### **Blind endende Tüpfel**

Am Querschnitt sind zwischen benachbarten Längstracheiden und Holzstrahlparenchymzellen auf der Tracheidenseite immer behöfte Tüpfel zu erkennen. Wenn in der angrenzenden Parenchymzellwand keine Tüpfel vorhanden sind, nennt man diese blind endend (Abb. 8). Blind endende Tüpfel kann man in der gesamten Klasse der Pinatae mit der Ausnahme der Familie der Pinaceae beobachten. Auf die Tüpfelformen, Kreuzungsfeldtüpfeltypen und ihren diagnostischen Wert wird in den Kapiteln 4.5 und 4.8 ausführlich eingegangen.

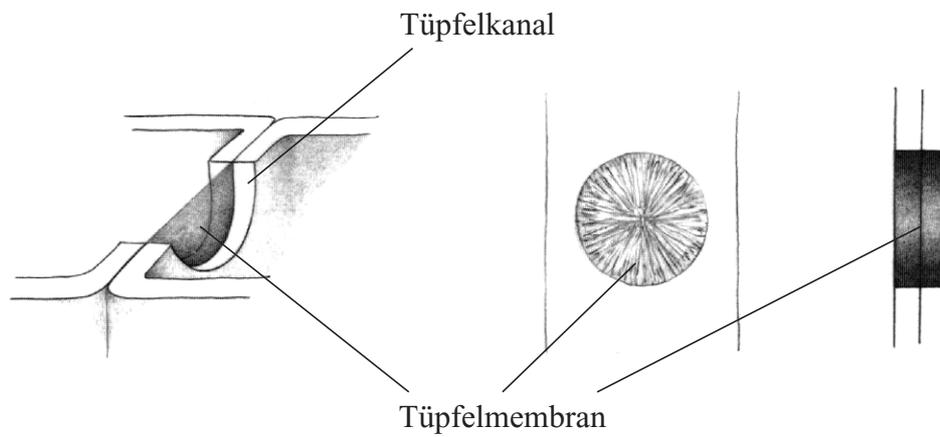


Abb. 7: Räumliche und schematische Darstellung eines einfachen Tüpfelpaares.  
Nach HOADLEY (1990).

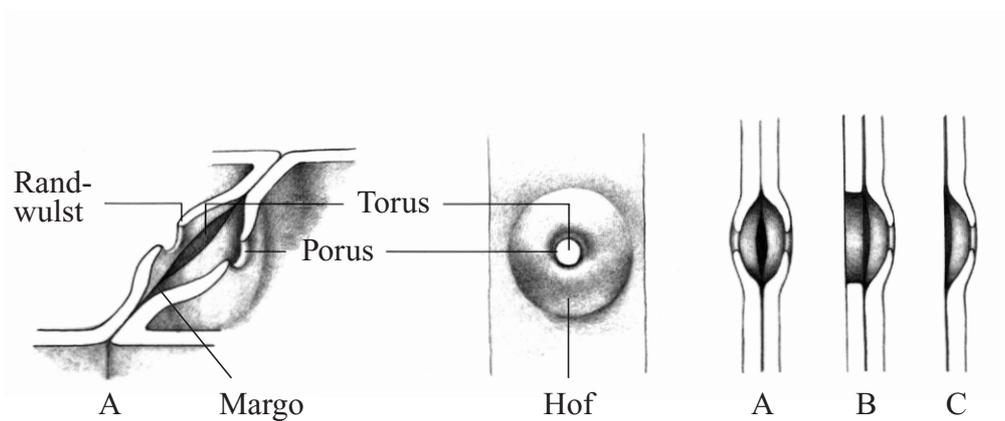


Abb. 8: Räumliche und schematische Darstellung eines (A) Hoftüpfelpaares (behöftes Tüpfelpaar), eines (B) einseitig behöftes Tüpfelpaares und eines (C) blind endenden Tüpfels. Erweitert nach HOADLEY (1990).

## 4.2 Zuwachszonen

Makroskopisch wie auch mikroskopisch lassen sich auf dem Querschnitt vielfach Unterschiede hinsichtlich der Begrenzung der Zuwachszonen erkennen. Grenzen werden immer deutlich, wenn beim Übergang vom Spätholz der letzten Zuwachszone zum Frühholz der neuen Zuwachszone abrupte strukturelle Änderungen zu beobachten sind. Makroskopisch erscheinen die dünnwandigen Frühholzzellen hell und die dickwandigen Spätholzzellen dunkel. Der zelluläre Aufbau der Zuwachszonen wird entscheidend durch Klima und Standort beeinflusst. Hölzer der gemäßigten und borealen Klimazonen wachsen im Jahresrhythmus, bilden also echte Jahrringe mit Frühholz-, Spätholzunterschieden aus. Entsprechend weisen sie deutlich erkennbare Zuwachszonen- bzw. Jahrringgrenzen auf (Abb. 9, 11, 12). Beispiele sind zahlreiche Arten der Familien der Cupressaceae, Pinaceae und Taxaceae. Im Gegensatz dazu haben Hölzer der tropischen und angrenzenden subtropischen Regionen keine echten Jahrringe, sondern regenzeitbedingte Zuwachszonen. Im Vergleich zu den in temperierten Klimaten heimischen Arten sind die Grenzen der Zuwachszonen bei den Arten der Subtropen und der tropischen Gebirgswälder vielfach nur wenig deutlich ausgeprägt oder sie fehlen auch ganz (SCHWEINGRUBER 1990). Hierzu gehören die meisten Arten aus den Familien der Araucariaceae und Podocarpaceae (Abb. 10).

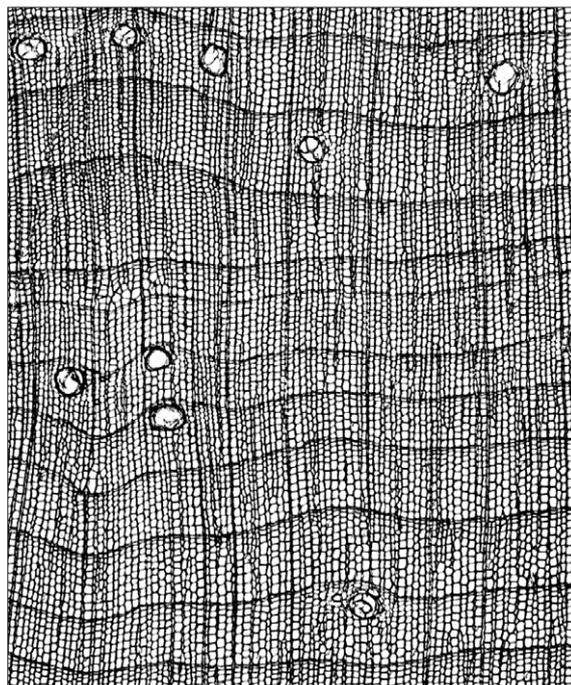


Abb. 9: Zuwachszonengrenzen deutlich,  
*Pinus cembra*, Q-30fach

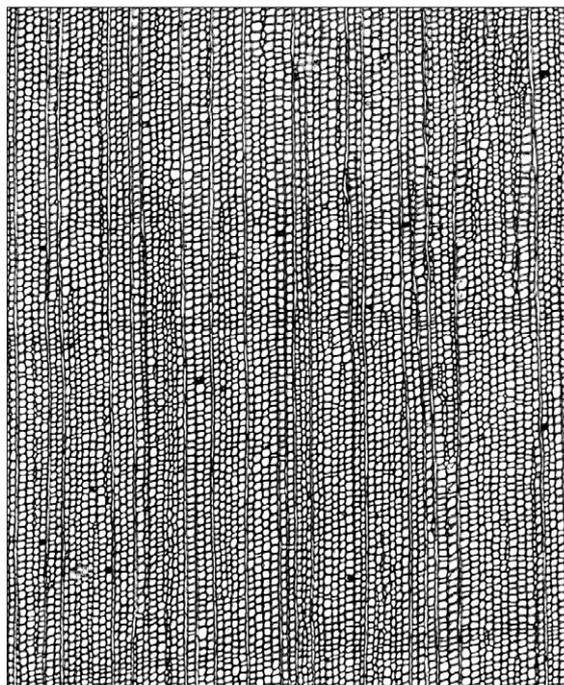


Abb. 10: Zuwachszonengrenzen  
undeutlich, *Afrocarpus gracilior*, Q-30fach

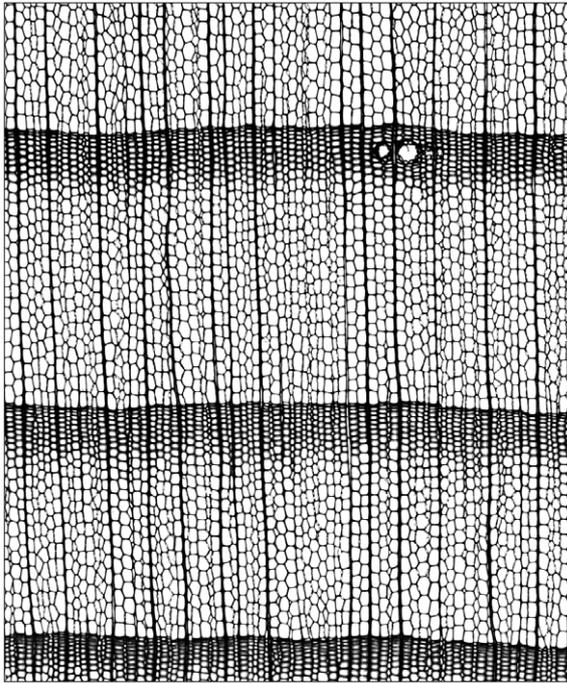


Abb. 11: Frühholz-Spätholz-Übergang  
abrupt, *Larix decidua*, Q-30fach

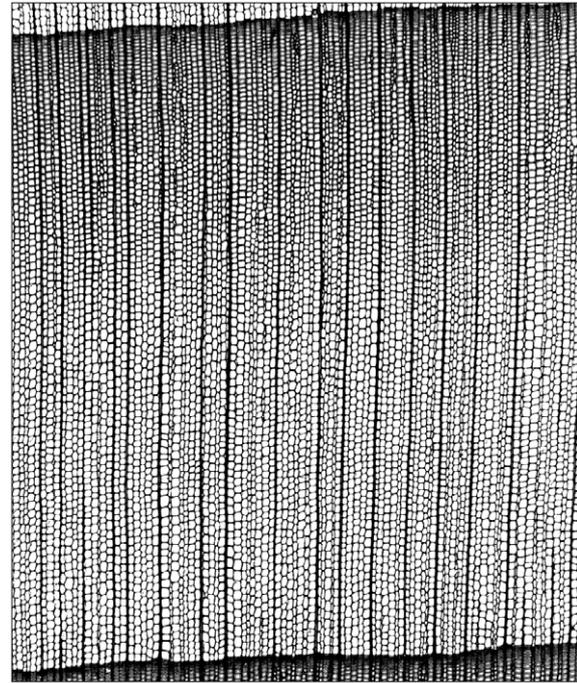


Abb. 12: Frühholz-Spätholz-Übergang  
gleitend, *Abies alba*, Q-30fach

Auf dem Querschnitt ergibt sich für die Jahrringe in der Regel ein glatter Verlauf. Abweichend hiervon lässt sich für bestimmte Arten ein mehr oder weniger regelmäßig auftretender **welliger Verlauf** beobachten. Ein Beispiel für einen besonders starken welligen Verlauf ist *Pilgerodendron uviferum* (Cupressaceae) (Abb. 13). Des Weiteren kann man wellige Jahrringe bei der Gattung *Taxus* (Taxaceae) sowie zahlreichen *Juniperus*-Arten (Cupressaceae) beobachten.

Zu unterscheiden hiervon ist als Wuchsbesonderheit der sogenannte **Haselwuchs**, der insbesondere bei *Picea abies* (Haselfichte, Pinaceae) (Abb. 14), jedoch auch bei *Pinus jeffreyi* (Pinaceae) vorkommen kann. Hierbei handelt es sich um Jahrringe, die in ziemlich unregelmäßigen Abständen markwärts mehr oder weniger stark eingebuchtet sind. Die Welligkeit geht dabei nicht bis in die innersten Jahrringe, sondern entsteht aus unbekanntem Ursachen erst im Verlauf des Baumlebens (ZIEGLER und MERZ 1961; OTHANI et al. 1987).

Innerhalb der Zuwachszonen vollzieht sich der Übergang vom Frühholz zum Spätholz entweder kontinuierlich (allmählich, gleitend) oder abrupt (scharf). Abrupte Übergänge finden sich typischerweise bei den Arten der Gattungen *Larix* (Abb. 11), *Pseudotsuga* sowie bei zahlreichen *Pinus*-Arten, wie in der Sektion *Trifoliis* bei *P. elliotii*, *P. palustris*, *P. taeda* (Pinaceae). Umgekehrt zeigen zahlreiche Hölzer der Gattung *Abies* (Abb. 12), *Picea* und die

fünfnadeligen Kiefern der Sektion *Strobus*, wie *P. lambertiana*, *P. strobus* oder *P. wallichiana* (Pinaceae), einen gleitenden Übergang.

Zu berücksichtigen ist allerdings, dass es sich hierbei nicht um absolut konstante Merkmale, sondern vielmehr um mehr oder weniger stark ausgeprägte Tendenzen handelt. KRAUSE und ECKSTEIN (1992) verweisen darauf, dass bei *Picea*-Arten, die in der Regel einen gleitenden Übergang zeigen, dieser bedingt durch Standort und Klimaeinflüsse auch abrupt sein kann. Einen wesentlichen Einfluss auf den Frühholz-Spätholz-Übergang übt die jeweils vorliegende Jahrringbreite aus. So findet sich in schmalen Jahrringen grundsätzlich ein abrupter Übergang vom Frühholz zum Spätholz. Extrem breite Jahrringe wiederum führen in der Regel zu einem gleitenden Frühholz-Spätholz-Übergang. Dies gilt vielfach auch für Holzarten mit normalerweise abruptem Übergang, insbesondere für die *Pinus*-Arten, teilweise aber auch für die *Larix*- und *Pseudotsuga*-Arten (Pinaceae).

Ein besonderes Phänomen stellen die sogenannten **Scheinjahrringe** oder **falschen Jahrringe** dar (Abb. 15). Nach bereits begonnener Bildung des Spätholzes werden nochmals dünnwandigere, frühholzähnliche Zellen angelegt, so dass eine Jahrringgrenze vorgetäuscht wird.

Eine weitere Anomalie in der Jahrringausbildung stellen **auskeilende Jahrringe** (Abb. 16) infolge einer auf dem Querschnitt partiell ausbleibenden Holzbildung dar. Verursacht wird ihre Bildung durch eine unzureichende Versorgung mit Assimilaten (SCHWEINGRUBER 1980 und 1996).

### Zuwachszonen, berücksichtigte Merkmale

Merkmale 2. Ordnung (mittlerer diagnostischer Wert):

Zuwachszonengrenzen	1. deutlich erkennbar 2. undeutlich erkennbar
Frühholz-Spätholz-Übergang	1. abrupt 2. kontinuierlich

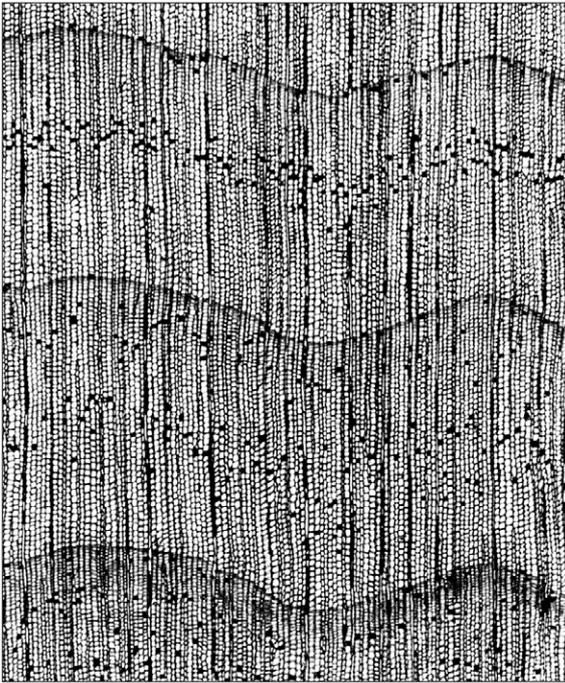


Abb. 13: Jahrringe mit welligem Verlauf,  
*Pilgerodendron uviferum*, Q-30fach

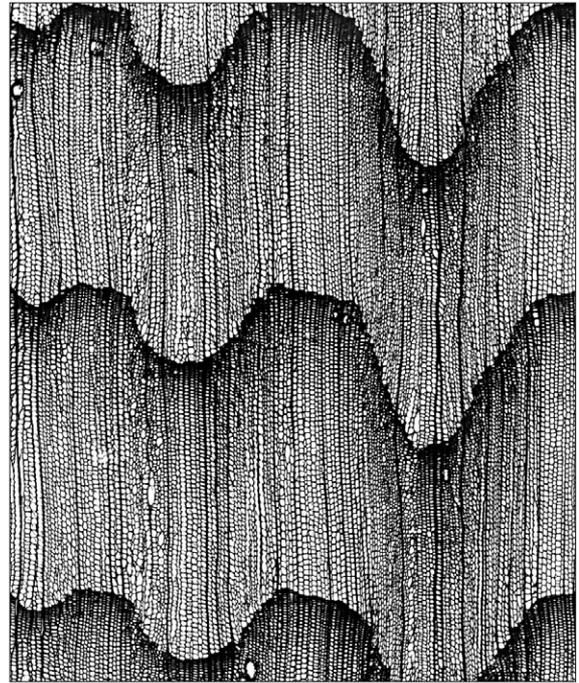


Abb. 14: Haselwuchs, *Picea abies*,  
Q-35fach

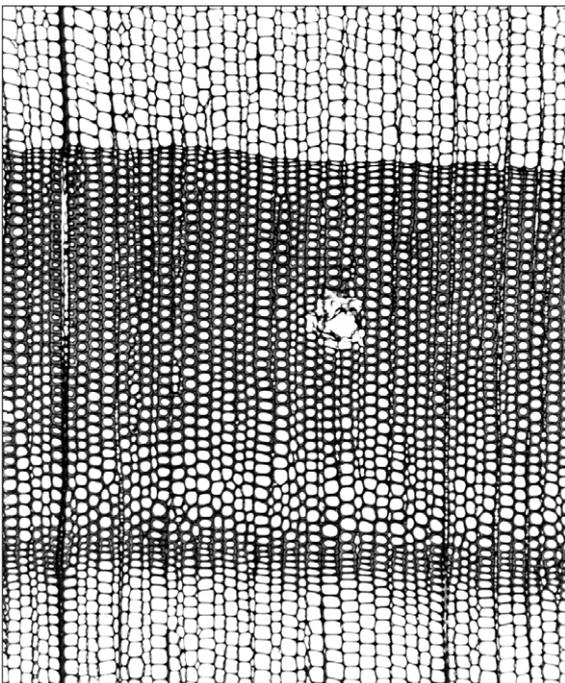


Abb. 15: Falscher Jahrring,  
*Pinus sylvestris*, Q-60fach

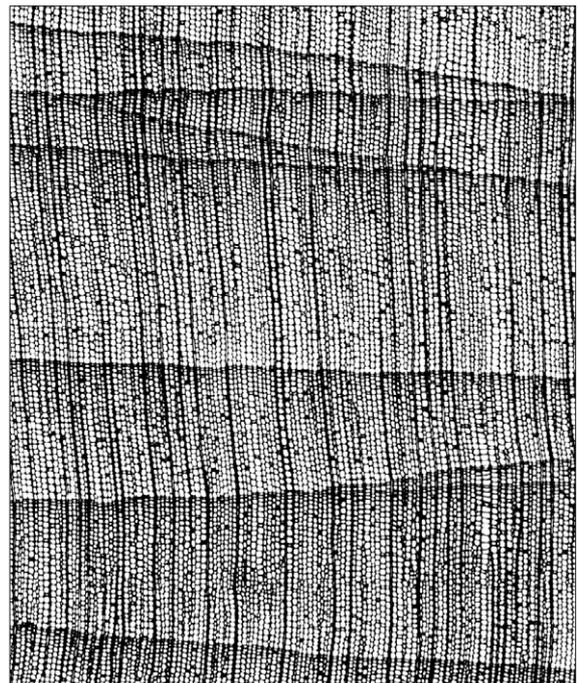


Abb. 16: Auskeilende Jahrringe,  
*Nageia nagi*, Q-30fach

### 4.3 Tracheiden

Tracheiden sind langgestreckte, an ihren Enden zugespitzte Zellen mit bis zu mehreren Millimetern Länge. Als tote Holzelemente enthalten sie keine protoplasmatischen Bestandteile wie Cytoplasma, Zellkern, Mitochondrien oder Plastiden mehr. Sie führen nur noch Wasser und Luft. Auf dem Querschnitt sind sie gewöhnlich in regelmäßigen radialen Reihen angeordnet, wobei ihre Durchmesser vom Früh- zum Spätholz abnehmen, während ihre Wanddicken vielfach zunehmen. Aufgrund dieser strukturellen Verschiedenheit entstehen die bereits beschriebenen Zuwachszonengrenzen.

Im Folgenden werden Querschnittsform, Wanddicke und Länge der Tracheiden, das Vorkommen organischer Inhaltsstoffe und die Tüpfelung der Radialwände beschrieben.

#### Querschnittsform der Tracheiden

Die Beurteilung der Querschnittsform der Tracheiden bezieht sich ausschließlich auf das Frühholz, da zum Spätholz hin die Zellen eine mehr oder weniger starke Abflachung erfahren. In diesem Zusammenhang ist auf Druckholz zu verweisen, um Fehlinterpretationen zu vermeiden. Druckholz (Reaktionsholz) weist rundliche Tracheidenquerschnitte auf und ist am deutlichsten in Längsschnitten anhand von diagonal verlaufenden Spalten in der Sekundärwand zu erkennen (Abb. 20-22).

Die meisten Nadelholzarten weisen polygonale Tracheidenquerschnitte auf (Abb. 17). Verschiedentlich treten jedoch auch runde Querschnitte auf, z.B. bei der Gattung *Juniperus* (Cupressaceae) (Abb. 18). Nach WILLEBRAND (1995) sind innerhalb einer Art oft Übergangsformen zu beobachten, so dass bei Holzarten, die normalerweise runde Tracheidenquerschnitte aufweisen ebenso polygonale vorkommen können. Des Weiteren kann man bei Holzarten, die in der Regel polygonale Tracheidenquerschnitte aufweisen, auch runde beobachten. Somit ist die Querschnittsform der Tracheiden als differenzierendes Merkmal nur von untergeordneter Bedeutung.

Als einen weiteren Tracheidentyp beschreibt WILLEBRAND (1995) für *Agathis* spp. und *Podocarpus* spp. polygonale Tracheiden mit abgerundeten Lumina (Abb. 19). Vorliegende Untersuchungen bestätigen diesen Typ für die Mehrzahl der Arten der Familien der Araucariaceae und Podocarpaceae. Die Tracheiden dieses Typs erscheinen dabei häufig wie Schraubenmutter. Sein diagnostischer Wert ist jedoch wiederum eingeschränkt, da vielfach Übergänge zu rundlichen Formen bestehen.

Sobald runde Querschnittsformen vorliegen, ergeben sich zwangsläufig mehr oder weniger deutlich ausgeprägte Interzellularräume. Gekennzeichnet sind Interzellularräume durch eine

dreieckige bis rhombische Form, wobei ihre Seitenflächen nach innen gewölbt sind und somit konkav erscheinen. Abgerundete Tracheiden mit besonders auffälligen Interzellularräumen sind charakteristisch für *Juniperus* spp. sowie auch häufig bei *Callitris* spp. und *Cupressus* spp. (Cupressaceae) zu beobachten. Bei der in vorliegender Arbeit erarbeiteten Merkmalsliste bleiben Interzellularräume als Merkmal unberücksichtigt, da es zum Teil sehr schwierig ist, diese deutlich als solche zu erkennen, insbesondere bei unzureichenden Schnittqualitäten und gefärbten Präparaten.

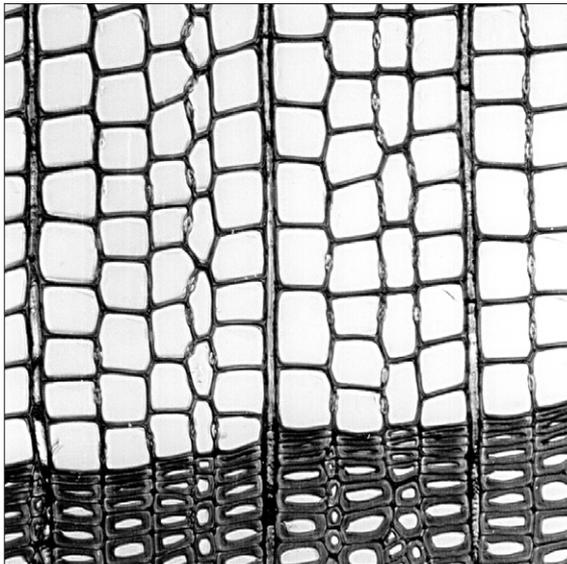


Abb. 17: Tracheidenquerschnittsform polygonal, *Abies alba*, Q-140fach

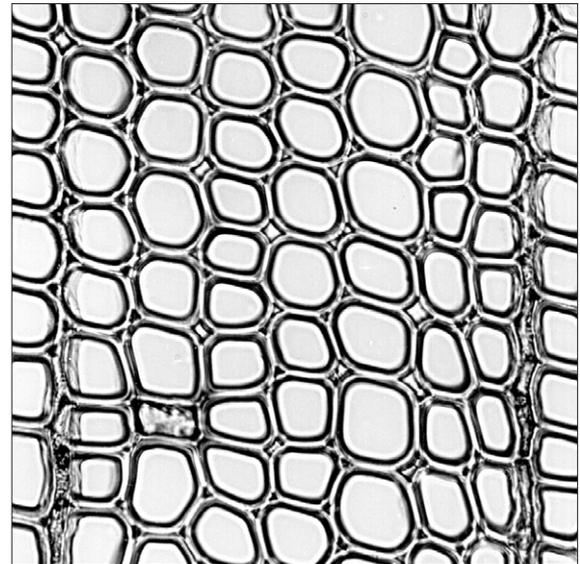


Abb. 18: Tracheidenquerschnittsform rund/oval, *Juniperus virginiana*, Q-350fach

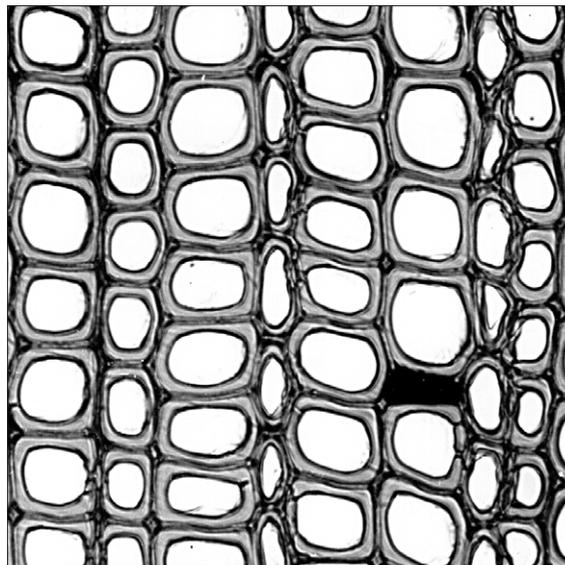


Abb. 19: Tracheidenquerschnittsform „außen eckig, innen rund“, *Falcatifolium falciforme*, Q-225fach

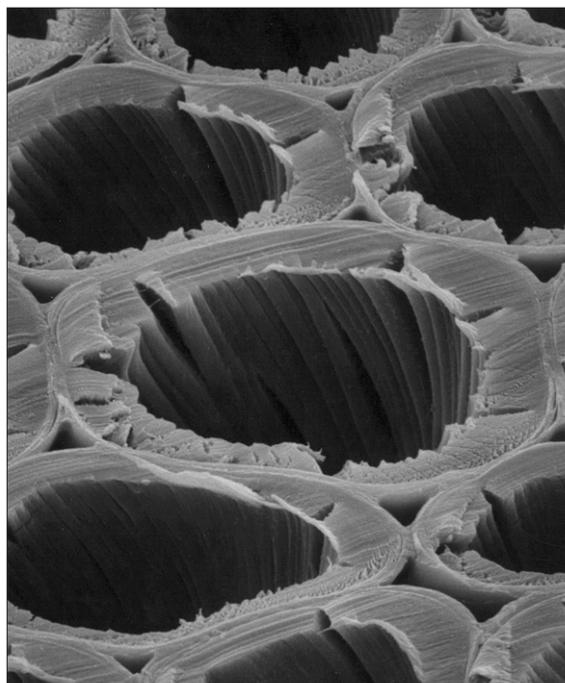


Abb. 20: Druckholztracheiden,  
*Pinus sylvestris*, Q-1800fach, REM

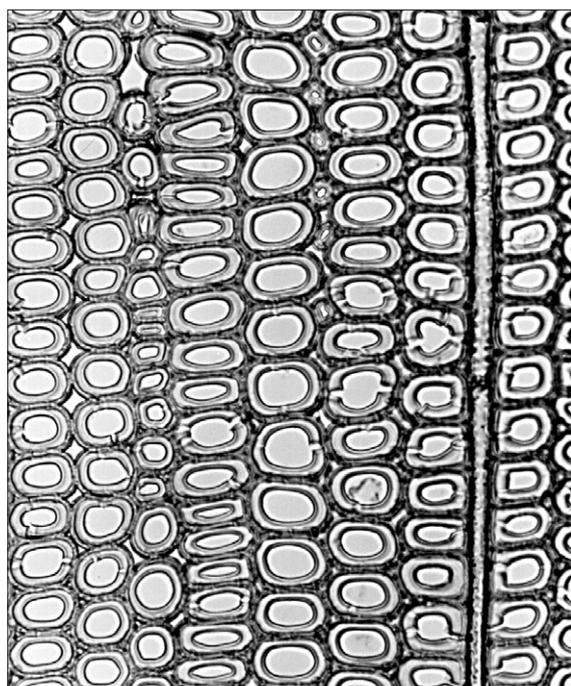


Abb. 21: Druckholztracheiden,  
*Pseudotsuga menziesii*, Q-225fach



Abb. 22: Druckholztracheiden,  
*Larix kaempferi*, R-290fach

### Länge und Wanddicke der Tracheiden

Quantitative Merkmale sind bei der Holzartenbestimmung grundsätzlich mit großer Vorsicht zu verwenden und können in der Regel nur bei Vorkommen von Extremen (sehr kleine Werte, sehr große Werte) eine Bestimmungshilfe bieten. Sie dienen somit hauptsächlich als Information, wie z. B. für die Beurteilung von Eigenschaften für die Herstellung von Zellstoff und Papier. Der notwendige hohe Aufwand, um den exakten Wert der Tracheidenlänge zu messen, steht in keinem Verhältnis zu dem eingeschränkten diagnostischen Wert. Für die Ermittlung ist ein großer Probenumfang notwendig, um statistisch gesicherte Werte zu erhalten. Die Verlässlichkeit von Literaturangaben ist äußerst eingeschränkt, da es sich vielfach um Einzelwerte handelt, deren Richtigkeit sich nicht überprüfen lässt. Insbesondere ist zumeist auch unbekannt, auf welches Alter und welche Teile des Baumes sich die Probenentnahme bezieht. So besitzen z. B. Tracheiden von juvenilem Holz deutlich geringere Zelldimensionen als die von adultem Holz. Des Weiteren unterscheidet sich Ast- von Stammholz sowie schnellwüchsiges von langsamwüchsigem Holz.

Im Unterschied zur Tracheidenlänge lässt sich die Tracheidenwanddicke bei der Bestimmungsarbeit gut nutzen, da sie leicht visuell zu beurteilen ist. Ein relatives Maß der Wanddicke ist das Verhältnis der doppelten Wanddicke zum Zellumen ( $2W:L$ ). Dieses Verhältnis wird auch als Wandigkeit bezeichnet. Ergibt sich für die Spätholztracheiden ein Verhältnis von  $2W > L$  werden sie als dickwandig (Abb. 24), bei einem Verhältnis  $2W < L$  als dünnwandig klassifiziert (Abb. 23). Es gelten stets die Verhältnisse in radialer Richtung, da zuweilen in tangentialer Richtung Abweichungen hinsichtlich der Wandigkeit vorkommen können. Druckholztracheiden bleiben unberücksichtigt.

Bei den Frühholztracheiden ergeben sich zwischen den verschiedenen Nadelholzarten keine signifikanten Unterschiede und bleiben in diesem Zusammenhang als Bestimmungshilfe bedeutungslos.

Beispiele: Dünnwandige Spätholztracheiden sind charakteristisch für die meisten Arten der „Soft pines“ (*Pinus cemra*, *P. strobus*); dickwandige Spätholztracheiden für die meisten Arten der „Hard pines“ (*Pinus caribaea*, *P. taeda*), wie auch für *Larix* spp. und *Pseudotsuga* spp. (Pinaceae).

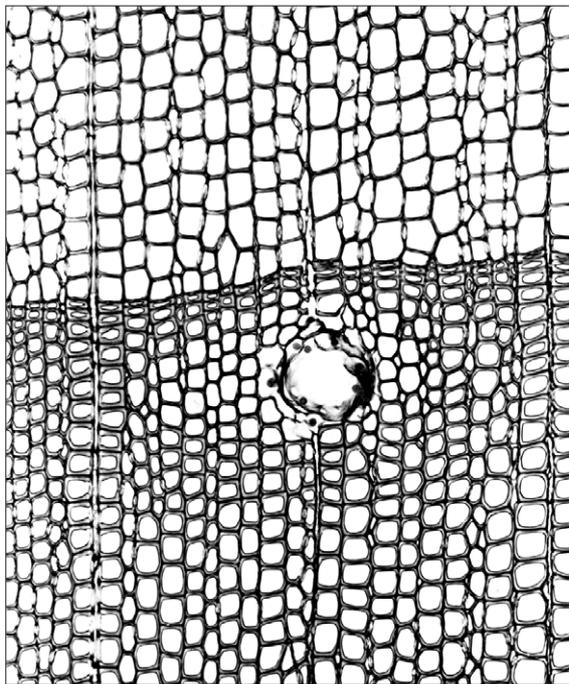


Abb. 23: Spätholztracheiden dünnwandig  
( $2W < L$ ), *Pinus strobus*, Q-90fach

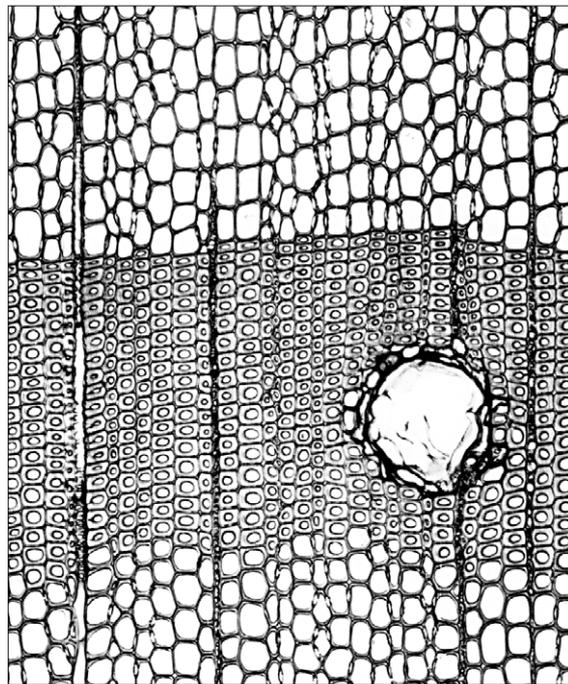


Abb. 24: Spätholztracheiden dickwandig  
( $2W > L$ ), *Pinus palustris*, Q-90fach

### Organische Inhaltsstoffe in den Tracheiden

Organische Inhaltsstoffe in den Tracheiden des Kernholzes sind am besten in Längsschnitten als spulen-, blasen- oder kugelförmige Strukturen zu erkennen und lassen sich insbesondere unmittelbar in Nachbarschaft zu den Holzstrahlen beobachten. Organische Inhaltsstoffe treten gehäuft innerhalb bestimmter Gattungen auf und sind deshalb für die Bestimmung von gewissem diagnostischem Wert. In vorliegender Untersuchung wurden organische Inhaltsstoffe bei *Agathis* spp., *Araucaria* spp. (Araucariaceae) und *Halocarpus biformis* (Podocarpaceae) beobachtet (Abb. 25-28).

Nach PHILLIPS (1948) und BAREFOOT und HANKINS (1982) sind ebenfalls in Gattungen wie *Callitris*, *Calocedrus*, *Cupressus*, *Fitzroya*, *Juniperus*, *Thuja*, *Widdringtonia* (Cupressaceae), *Dacrydium*, *Podocarpus*, *Prumnopitys*, *Saxegothaea* (Podocarpaceae) organische Inhaltsstoffe zu beobachten. Die zitierten Autoren sprechen in ihren Bestimmungsschlüsseln allgemein von „dark cell contents“ (dunkle Zellinhalte) in Form von „resin spools“ (Harzspulen) und „resin plugs“ (Harzpropfen). Sie beziehen sich jedoch ausschließlich auf Parenchymzellen (Längsparenchym, Holzstrahlparenchym). Da organische Inhaltsstoffe jedoch ganz allgemein im Längsparenchym und in den Holzstrahlen auftreten, kann diesen keine

diagnostische Bedeutung zugewiesen werden. Hingegen ist das Vorkommen in Tracheiden nur in einzelnen Arten zu beobachten und damit von diagnostischer Bedeutung.

Da die Einlagerung organischer Stoffe eine Verkernungsreaktion darstellt und weitestgehend im Splintholz fehlt, sind diese Stoffe als Bestimmungsmerkmal nur positiv, d. h. wenn sie vorkommen, anzuwenden. Zu berücksichtigen ist ferner, dass bei der Präparation, durch die Verwendung von organischen Lösungsmitteln (Dehydrierung) oder beim Bleichen, organische Inhalte gelöst werden können. Bei archäologischen Hölzern besteht die Gefahr der Verwechslung mit sekundär eingelagerten Fremdstoffen, wie Farben, Harzen, Teer, Öl, Eisenoxiden und anderen Substanzen. Hinzuweisen ist außerdem darauf, dass Trabeculae (Abb. 143-144), deren spulenförmige Struktur ein ähnliches Aussehen haben, eine Verwechslungsmöglichkeit bieten (vergleiche Kapitel 4.11).

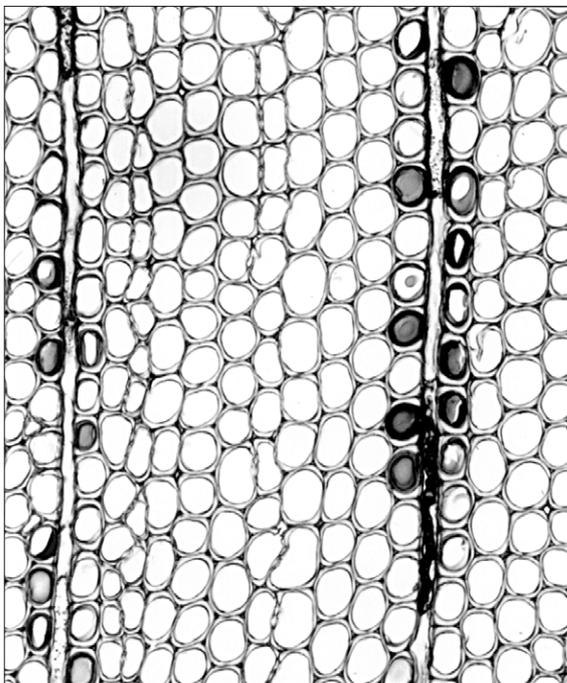


Abb. 25: Organische Inhaltsstoffe,  
*Agathis labillardieri*, Q-110fach

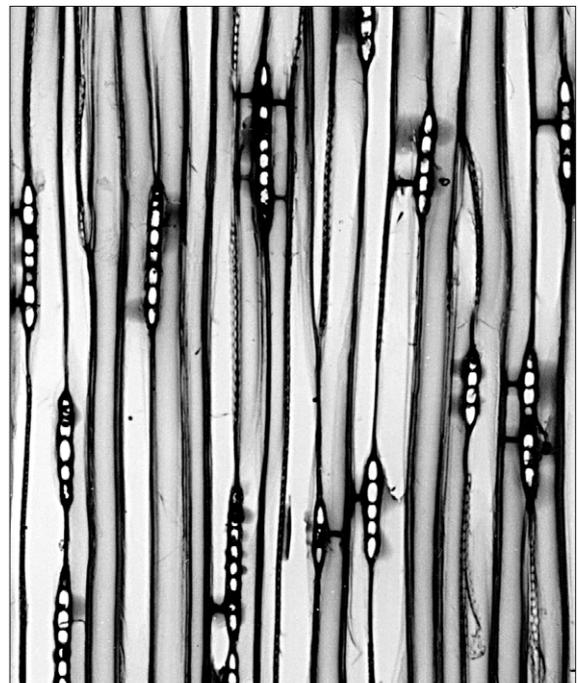


Abb. 26: Organische Inhaltsstoffe,  
*Agathis labillardieri*, T-90fach



Abb. 27: Organische Inhaltsstoffe,  
*Araucaria angustifolia*, T-220fach

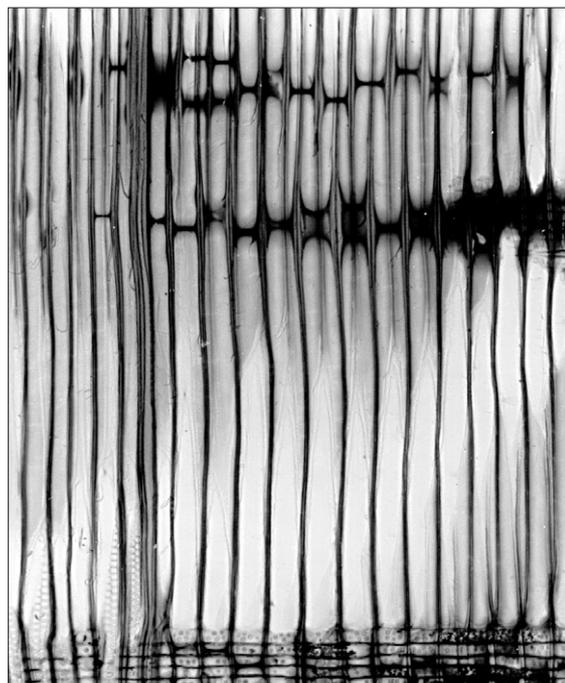


Abb. 28: Organische Inhaltsstoffe,  
*Agathis labillardieri*, R-70fach

### Tüpfelung der Radialwände

Die Längstracheiden sind bevorzugt auf den Radialwänden durch Hoftüpfel miteinander verbunden und dienen dem axialen Wassertransport von der Wurzel in die Krone. Die Frühholztracheiden besitzen im allgemeinen große Hoftüpfel mit runden oder teilweise auch elliptischen Pori (Cupressaceae), die Spätholztracheiden kleinere mit spalt- oder schlitzförmigen Pori.

Bei der Interpretation der Hoftüpfel sind ausschließlich die Frühholztracheiden zu betrachten, da nur in diesen die jeweils für eine Holzart typischen Tüpfelstrukturen ausgebildet sind. Auf die Tüpfelung der Tangentialwände wird in Kapitel 4.11 eingegangen.

Im Folgenden werden Anordnung und Größe der Hoftüpfel betrachtet. Kommentare zu einzelnen Ausformungen der Pori sind im Unterkapitel „Tüpfelstrukturen“ wiedergegeben.

Hinsichtlich der Anordnung wird in der Literatur (PHILLIPS 1948; JANE 1956; BAREFOOT und HANKINS 1982) bei einer Mehrreihigkeit der Tüpfel zwischen wechselständig und gegenständig unterschieden. In der hier erarbeiteten Merkmalsliste wird neben dem Merkmalspaar „gegenständig/wechselständig“ das Merkmal „mehrrichtig“ weiter unterteilt in „zwei- sowie zwei- und dreireihig“.

Die Anordnung der Hoftüpfel in den Frühholztracheiden stellt ein außerordentlich wertvolles Bestimmungskriterium dar. Bei Einreihigkeit der Hoftüpfel ist es empfehlenswert, größere Schnittbereiche zu betrachten, da schon das vereinzelte Auftreten von Zwillingstüpfeln zu einer Fehlbestimmung führen kann. Die meisten Koniferen, wie z. B. nahezu alle einheimischen Nadelholzarten, zeigen eine einreihige Tüpfelung (Abb. 29). Eine zweireihige Tüpfelung kann gehäuft bei Vertretern der Araucariaceae, *Widdringtonia* spp. (Cupressaceae), *Phyllocladus* spp. (Phyllocladaceae), *Cedrus* spp., *Larix* spp., *Pinus* spp., *Tsuga* spp. (Pinaceae) und *Podocarpus* spp. (Podocarpaceae) beobachtet werden (Abb. 30). Die folgenden Gattungen weisen regelmäßig eine zwei- und dreireihige Tüpfelung ihrer Tracheiden auf: *Agathis* spp., *Araucaria* spp., *Wollemia* (Araucariaceae), *Sequoia sempervirens* und *Taxodium distichum* (Cupressaceae) (Abb. 31-32).

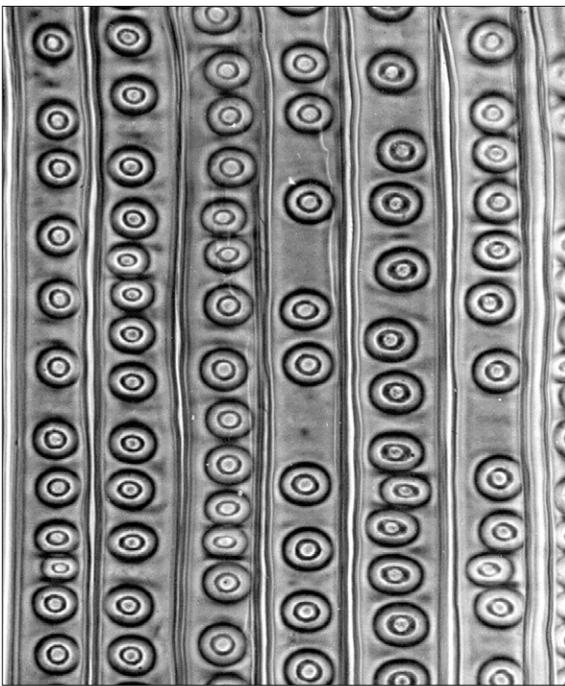


Abb. 29: Tüpfel der Radialwände einreihig,  
*Pinus sylvestris*, R-225fach

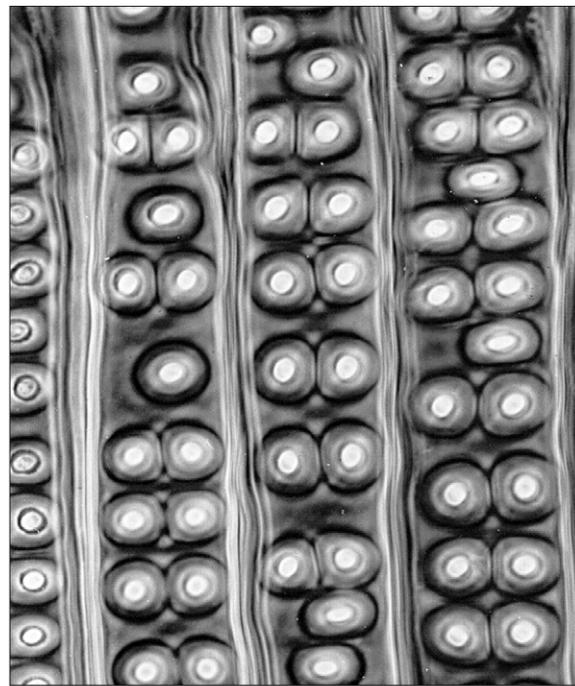


Abb. 30: Tüpfel der Radialwände  
zweireihig, *Larix kaempferi*, R-350fach

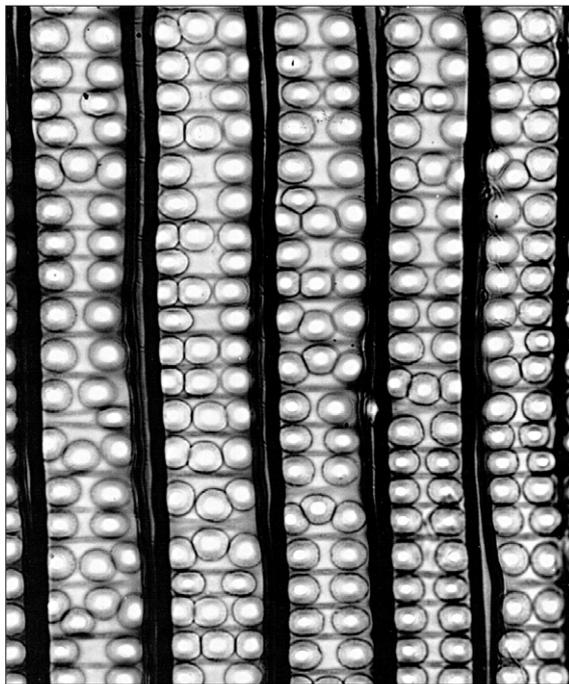


Abb. 31: Tüpfel der Radialwände zwei- und dreireihig, gegenständig, *Taxodium distichum*, R-225fach

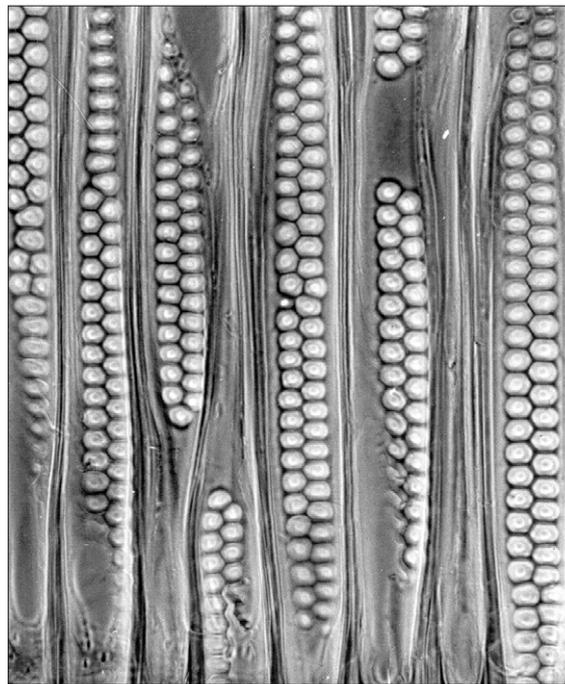


Abb. 32: Tüpfel der Radialwände zweireihig, wechselständig, *Araucaria angustifolia*, R-225fach

In bestimmten Fällen kann es zu Merkmalsüberschneidungen kommen, wie bei den Gattungen *Larix* und *Picea* (Pinaceae). Bei der Gattung *Larix* sind die Hoftüpfel in der Regel zweireihig angeordnet, können jedoch im Einzelfall auch einreihig sein. Somit können sich Schwierigkeiten bei der Differenzierung zu zahlreichen Arten der Gattung *Picea* ergeben, da ansonsten beide Holzarten strukturell sehr ähnlich sind. In diesem Fall wird auf die unterschiedliche Gestalt der behöfteten Tüpfel der Quertracheiden nach BARTHOLIN (1979) verwiesen (vergleiche Kapitel 4.7, S. 77-78).

Eine wechselständige (alternierende) Anordnung der Tüpfel kann nach GOTHAN (1905) nur bei der Familie der Araucariaceae beobachtet werden (*Agathis*, *Araucaria*). Bei der 1994 in Australien neu entdeckten monotypischen Gattung *Wollemia*, auch der Familie der Araucariaceae zugeordnet, sind ebenfalls derartige Tüpfel zu beobachten. In dieser Familie erscheinen die Tüpfel bienenwabenartig angeordnet und werden auch als „araucaroid“ bezeichnet (Abb. 32). Gegenständige, zwei- bis dreireihige Tüpfel zeigen *Sequoia sempervirens* und *Taxodium distichum* (Cupressaceae) (Abb. 31).

Die Hoftüpfel können zwischen den Taxa unterschiedliche Durchmesser aufweisen. Die meisten Nadelhölzer haben Tüpfeldurchmesser, die bis zu zwei Drittel der Zellwand einnehmen. Kleinere Tüpfel lassen sich bei verschiedenen *Dacrydium*- und *Podocarpus*-Arten (Podocarpaceae) beobachten (Abb. 33).

Die Tüpfelgröße kann jedoch als Bestimmungsmerkmal nur zusätzlich oder orientierend herangezogen werden, da die Variabilität, selbst innerhalb einer Art, relativ groß ist. Des Weiteren sind nur Tracheiden zu betrachten, die eine einreihige Tüpfelung der Radialwände aufweisen, da die Tüpfel bei zwei- bis dreireihiger Anordnung zwangsläufig kleiner sind. In diesem Zusammenhang ist festzustellen, dass Hölzer mit kleinen Tüpfeln, also mit Durchmessern kleiner als die Hälfte der Zellbreite, eine Disposition zu einer Zwei- oder Zwei- bis Dreireihigkeit aufweisen. In solchen Fällen ist die gesamte Schnittfläche zu überprüfen, um Fehlinterpretationen zu vermeiden.

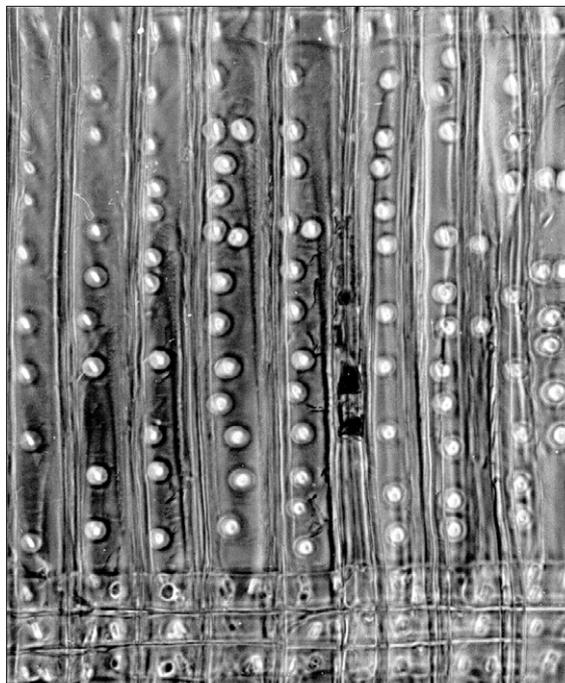


Abb. 33: Tüpfelgröße in Relation zur Lumenbreite weniger als die Hälfte der Zellwand einnehmend, *Dacrydium elatum*, R-225fach

**Tracheiden, berücksichtigte Merkmale**

Merkmale 1. Ordnung (hoher diagnostischer Wert):

Tüpfelung der Radialwände im Frühholz, Reihigkeit	1. einreihig 2. zweireihig 3. zwei- und dreireihig
Tüpfelung der Radialwände im Frühholz, Anordnung	1. gegenständig 2. wechselständig

Merkmale 2. Ordnung (mittlerer diagnostischer Wert):

Organische Inhaltsstoffe	1. vorhanden 2. nicht vorhanden
Wanddicke der Spätholztracheiden (radiale Messung)	1. dünnwandig ( $2W < L$ ) 2. dickwandig ( $2W > L$ )

Merkmale 3. Ordnung (geringer diagnostischer Wert):

Tracheidenquerschnittsform	1. polygonal 2. rund bis oval 3. außen eckig, innen rund
Tüpfelgröße in Relation zur Breite der Zellwand der Frühholztracheiden	1. weniger als die Hälfte der Zellwand einnehmend 2. bis zu zwei Drittel der Zellwand einnehmend

#### 4.4 Zellwandstrukturen

In den Längstracheiden lassen sich verschiedene Strukturen der Zellwände beobachten. Im einzelnen handelt es sich um die spiraligen und callitroiden Verdickungen, Warzen, Crassulae (Saniosche Balken) und Trabeculae. Die letzten beiden Strukturen haben allerdings keine Bedeutung als Bestimmungsmerkmal und werden im Abschnitt „Kommentare zu weiteren Strukturmerkmalen“ (Kapitel 4.11) behandelt.

##### Spiralige Verdickungen

Spiralige Verdickungen sind leistenartige Auflagerungen auf der inneren Zellwand der Längstracheiden. Derartige Strukturen können außer in den Längstracheiden auch in den Holzstrahltracheiden (siehe Kapitel 4.7 „Holzstrahlen“) vorkommen (PHILLIPS 1948; GREGUSS 1955; IAWA 1964).

Charakteristisch sind spiralige Verdickungen für die Gattungen von *Cephalotaxus* (Cephalotaxaceae), *Cathaya*, *Pseudotsuga* (Pinaceae), *Amentotaxus*, *Taxus* und *Torreya* (Taxaceae). Daneben kommen diese auch in verschiedenen Arten der Gattung *Picea* (Pinaceae) vor (s.u.).

Bei den spiraligen Verdickungen der Längstracheiden lassen sich zwischen den einzelnen Taxa Unterschiede hinsichtlich der Anordnung (einzeln oder paarweise, Spiralabstand, Neigungswinkel) und Dicke beobachten. Als Bestimmungsmerkmal lässt sich jedoch nur die Anordnung, d.h. ob einzeln oder paarweise, eindeutig charakterisieren. Bei *Taxus* spp. (Taxaceae), *Picea* spp. oder *Pseudotsuga* spp. (Pinaceae) sind die Verdickungsleisten immer einzeln (Abb. 34-37), bei *Amentotaxus* spp. und *Torreya* spp. (Taxaceae) in Paaren, teils auch als Tripelstruktur (Abb. 38). Bei *Cephalotaxus* spp. treten die spiraligen Verdickungen sogar gleichzeitig einzeln und paarweise nebeneinander auf (Abb. 39).

Die anderen Formen des Auftretens sind sehr variabel und somit schwer quantifizierbar, sie werden in vorliegender Arbeit nicht berücksichtigt. So lässt sich z.B. beobachten, dass die Gattung *Taxus* die größten Spiralabstände sowie auch die stärksten Verdickungsleisten aufweist. Die anderen genannten Gattungen sind durch diese beiden Merkmale nicht voneinander zu unterscheiden. Da *Taxus* jedoch im Unterschied zu den anderen Gattungen eindeutig durch andere Strukturunterschiede bestimmbar ist, sind diese Merkmale zu vernachlässigen. Der Neigungswinkel der spiraligen Verdickungen ist selbst innerhalb einer Art äußerst variabel, in den Übergangszonen zum Druckholz lässt sich ein deutlicher Anstieg beobachten (YOSHIZAWA et al. 1985) und ist somit für eine Holzartenbestimmung nicht geeignet.

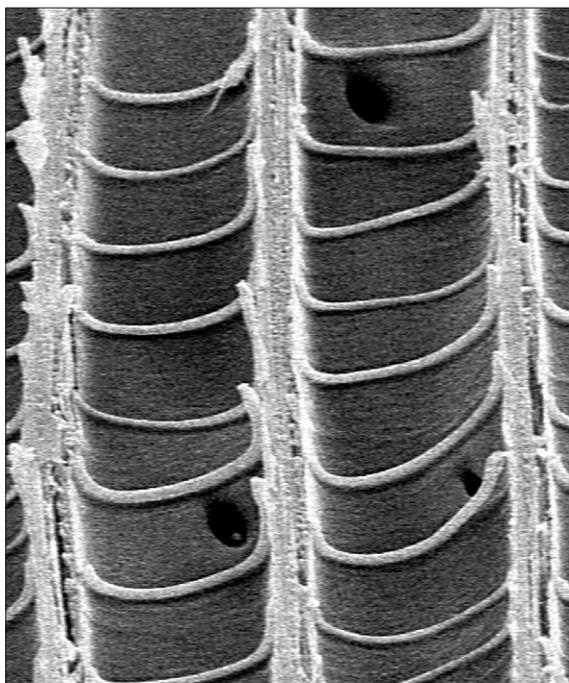


Abb. 34: Spiralige Verdickungen einzeln,  
*Taxus baccata*, R-1000fach, REM



Abb. 35: Spiralige Verdickungen einzeln,  
*Taxus baccata*, R-225fach

Verschiedentlich (wie auch in der IAWA-Merkmaliste für Nadelhölzer 2004) wird die Meinung vertreten, dass spiralige Verdickungen entweder ausschließlich im Frühholz, nur im Spätholz oder auch in beiden Bereichen der Zuwachszone auftreten. Aufgrund vorliegender Untersuchungen und Literaturangaben stellen spiralige Verdickungen nur dann ein zuverlässiges Bestimmungsmerkmal dar, wenn sie im Frühholz ausgebildet sind. In der Literatur finden sich genügend Hinweise, dass spiralige Verdickungen hinsichtlich ihres Auftretens im Spätholz sehr unregelmäßig sind und ein solches Vorkommen kein zuverlässiges Bestimmungsmerkmal darstellt. Detaillierte Untersuchungen von SUDO (1968) und ANAGNOST et al. (1994) belegen, dass die Regelmäßigkeit hinsichtlich des Auftretens von spiraligen Verdickungen im Spätholz der Gattung *Picea* (Pinaceae) sehr hoch ist. Somit konnten sie zeigen, dass spiralige Verdickungen in Frühholztracheiden nur bei bestimmten *Picea*-Arten regelmäßig zu beobachten sind. Hierzu gehören insbesondere *Picea brachytyla*, *P. maximowiczii*, *P. morrisonicola*, *P. purpurea*, *P. schrenkiana*, *P. smithiana* und *P. spinulosa* (Pinaceae).

Bei einigen Arten der Gattung *Picea* (Pinaceae) sowie bei *Torreya* (Taxaceae) und *Cephalotaxus* (Cephalotaxaceae) können spiralige Verdickungen im Astholz vorkommen, jedoch im Stammholz fehlen (YATSENKO-KHMELEVSKY 1954). Des Weiteren sind spiralige

Verdickungen im Spätholz junger Bäume sowie in Ästen von *Larix* spp. (Pinaceae) beobachtet worden (YATSENKO-KHMELEVSKY 1954, CHAVCHAVADZE 1979).

Zu verweisen ist ferner darauf, dass spiralförmige Verdickungen eine Verwechslungsmöglichkeit mit den spiralförmigen Spalten von Druckholz bieten (Abb. 20-22). Bei Druckholz liegen jedoch echte Spalten („spiral checks“) in den Tracheidenwänden vor, deren Winkel etwa 45° oder mehr beträgt (ONAKA 1979). Spiralförmige Verdickungen sind dagegen echte Auflagerungen auf der Zellwand (Abb. 34), die im Druckholz niemals zu finden sind (TIMELL 1986).

Nach PHILLIPS (1948) und (FEIST 1990) können sich bei bewittertem oder auch archäologischem Holz durch Korrosion (chemische Degradation) spiralförmige Furchen an den inneren Zellwandschichten ergeben.

In Zusammenhang mit den spiralförmigen Verdickungen lassen sich aufgrund vorheriger Ausführungen für die Holzartenbestimmung zwei zuverlässige Merkmalspaare formulieren:

1. Spiralförmige Verdickungen (Vorkommen): „vorhanden, nicht vorhanden“
2. Spiralförmige Verdickungen (Anordnung): „einzeln oder gruppiert (zwei- bis dreifach)“

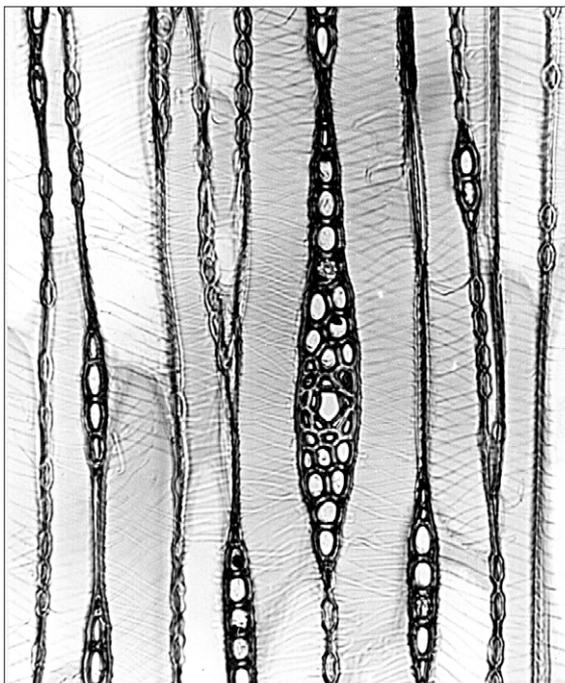


Abb. 36: Spiralförmige Verdickungen einzeln,  
*Pseudotsuga menziesii*, T-225fach

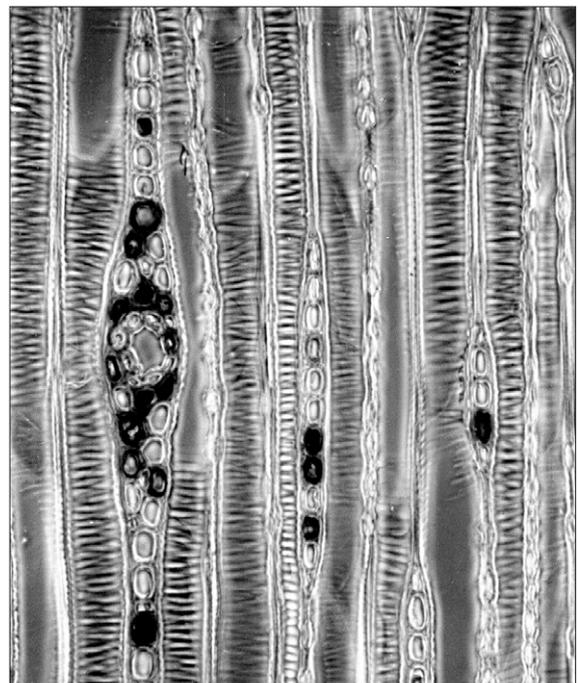


Abb. 37: Spiralförmige Verdickungen einzeln,  
*Picea smithiana*, T-225fach

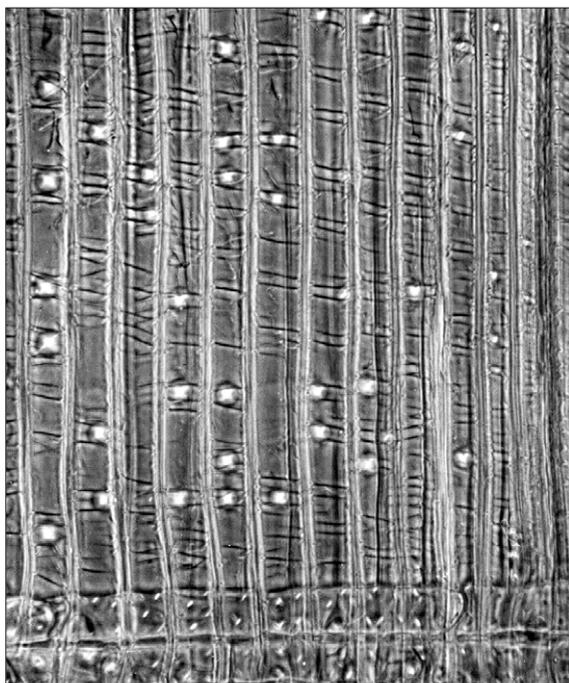


Abb. 38: Spiralige Verdickungen paarig,  
*Torreyia californica*, R-225fach

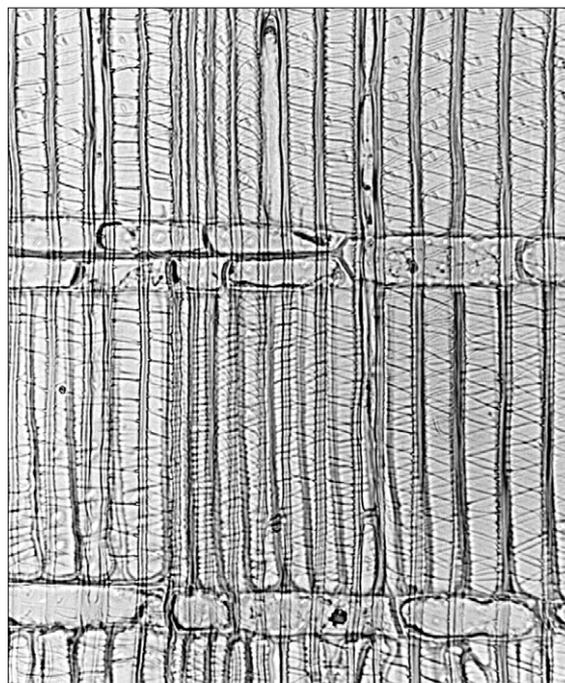


Abb. 39: Spiralige Verdickungen einzeln  
und paarig, *Cephalotaxus harringtonii*,  
R-225fach

### Callitroide Verdickungen

Callitroide Verdickungen werden als Verdickungsleisten definiert, die paarweise über den Höfen der Tüpfel liegen. Im Tangentialschnitt erscheinen sie als grannenartige Gebilde (PATTON 1927; PHILLIPS 1948; IAWA 1964). Synonym findet auch der Begriff „callitrisoid“ Anwendung (Abb. 40-45).

Nach HEADY und EVANS (2000) und vorliegender Untersuchung ist diese Definition jedoch zu erweitern. Callitroide Verdickungen treten nämlich nicht nur paarweise über den Tüpfelhöfen auf, sondern sie sind einerseits auch einfach, und andererseits bis vierfach vorzufinden. Außerdem lassen sich direkt über den Porus verlaufende Leisten, wie auch gegabelte Formen beobachten.

Des Weiteren kommen callitroide Verdickungen regelmäßig im Tüpfelbereich der Kreuzungsfelder vor (Abb. 40 und 43). Entsprechend den spiraligen Verdickungen fehlen callitroide Verdickungen im Druckholz.

Literaturangaben zufolge (PHILLIPS 1948; JANE 1956; BAREFOOT und HANKINS 1982) kommen callitroide Verdickungen gehäuft nur in der australischen Gattung *Callitris* vor.

Vereinzelt wurden diese jedoch auch in anderen Gattungen der Familie der Cupressaceae beobachtet, wie z. B. bei *Actinostrobus*, *Juniperus* (PHILLIPS 1948) und *Tetraclinis* (SCHWEINGRUBER 1990) sowie in der Familie der Pinaceae bei *Pseudolarix* (PHILLIPS 1948; WILLEBRAND 1995). Nach der vorliegenden Untersuchung konnten derartige Strukturen vereinzelt nur bei der Gattung *Actinostrobus* und bei *Cupressus dupreziana* (Cupressaceae) beobachtet werden. Bei der monotypischen Gattung *Tetraclinis* scheint es sich eher um eine andere Art zu handeln. Früher hatte diese auch das Synonym *Callitris quadrivalis*.

Das Auftreten außerhalb der Gattung *Callitris* ist somit als unregelmäßig oder vereinzelt zu bezeichnen, so dass callitroide Verdickungen als gattungsspezifisches Merkmal nur auf die Gattung *Callitris* anzuwenden sind (PEIRCE 1937; PHILLIPS 1948; JANE 1956; BAREFOOT und HANKINS 1982; WHEELER et al. 1986).

Des Weiteren wird in der Literatur angegeben, dass callitroide Verdickungen nicht bei allen Vertretern der Gattung *Callitris* ausgebildet sind, wie bei *Callitris macleayana*, *C. muelleri*, *C. oblonga*, *C. rhomboidea*, *C. roei* und *C. sulcata* (PATTON 1927; BUDKEVICH 1936; PHILLIPS 1948; GREGUSS 1955, 1972; VENNING 1979).

Eine detaillierte Studie von HEADY und EVANS (2000) zeigte jedoch, dass sämtliche Arten der Gattung *Callitris* callitroide Verdickungen besitzen (Abb. 41). Auch in vorliegender Arbeit konnten für die insgesamt 11 untersuchten *Callitris*-Arten generell callitroide Verdickungen nachgewiesen werden. Allerdings ist die Häufigkeit ihres Vorkommens bei den einzelnen Arten sehr unterschiedlich. Bei den geprüften Präparaten sind callitroide Verdickungen bei *Callitris macleayana*, *C. neocaledonica*, *C. oblonga*, *C. rhomboidea* und *C. sulcata* weniger häufig zu beobachten als bei *C. canescens*, *C. columellaris*, *C. drummondii*, *C. endlicheri*, *C. preissii* und *C. verrucosa* (Cupressaceae). Zu betonen ist aber, dass auch bei Arten mit relativ geringem Vorkommen callitroide Verdickungen stets präsent sind.

HEADY und EVANS (2000) geben ferner an, dass die Häufigkeit callitroider Verdickungen an trockenen Standorten anscheinend höher ist als an feuchten und sie ebenfalls bevorzugt in englumigeren Zellen vorkommen. Sie stellen die Hypothese auf, dass callitroide Verdickungen lokale Druck- und Zugspannungen ausgleichen können, einen Zellkollaps verhindern und damit die Zellwände verstärken. Somit hätten callitroide Verdickungen eine ähnliche Funktion wie spiralige Verdickungen (CARLQUIST 1975) und Trabeculae (GROSSER 1986).

Zusammenfassend lässt sich feststellen, dass callitroide Verdickungen auf die Gattung *Callitris* (Cupressaceae) beschränkt sind und als Merkmalspaar („vorhanden“ und „nicht vorhanden“) eine wertvolle Bestimmungshilfe bieten.

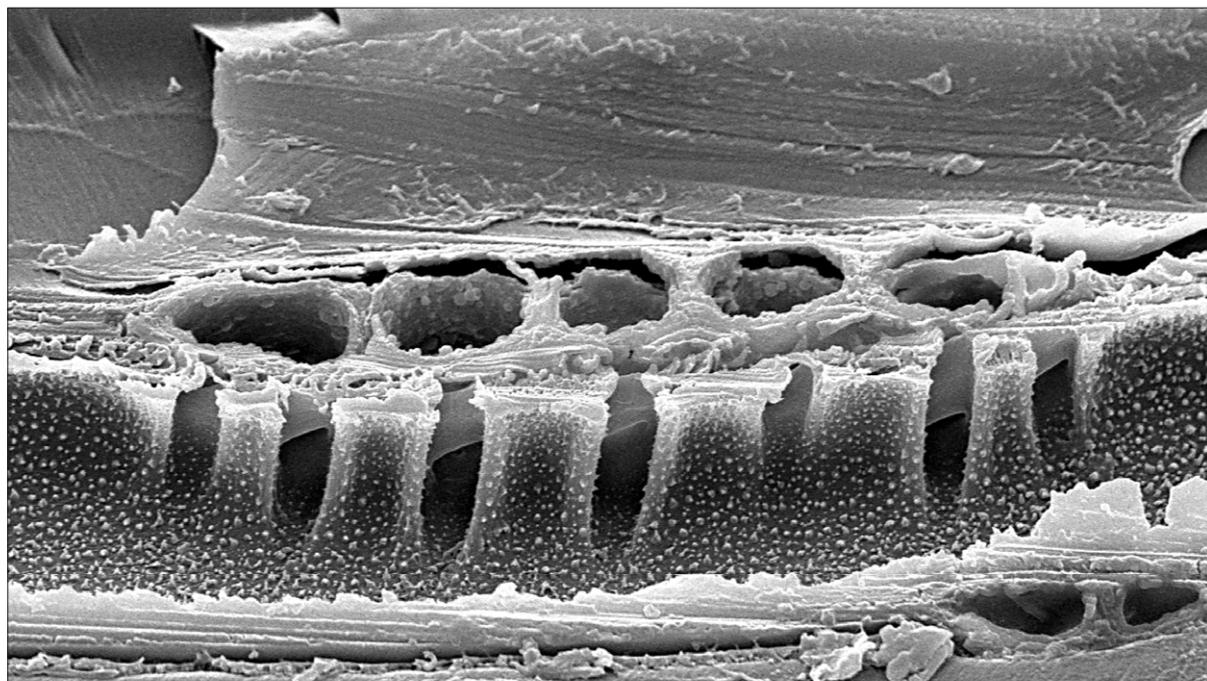


Abb. 40: Callitroide Verdickungen in den Kreuzungsfeldern, *Callitris columellaris*, T-1200fach, REM

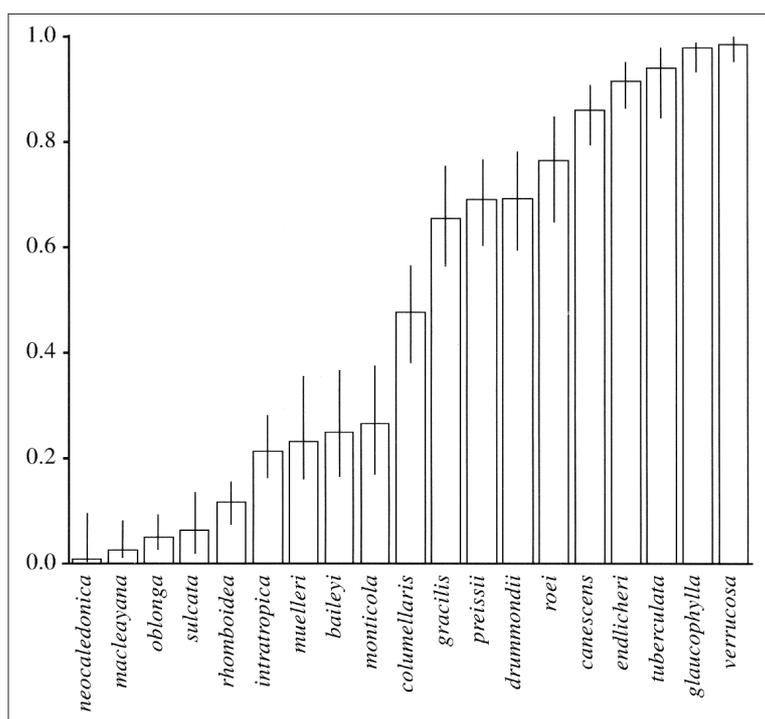


Abb. 41: Häufigkeitsverteilung (box and whisker plots) callitroider Verdickungen der Arten der Gattung *Callitris*, abgeleitet von einem Regressionsmodell basierend auf 34800 untersuchten Tüpfeln von 171 Holzmustern (95% Konfidenzintervalle).

Nach HEADY und EVANS (2000).

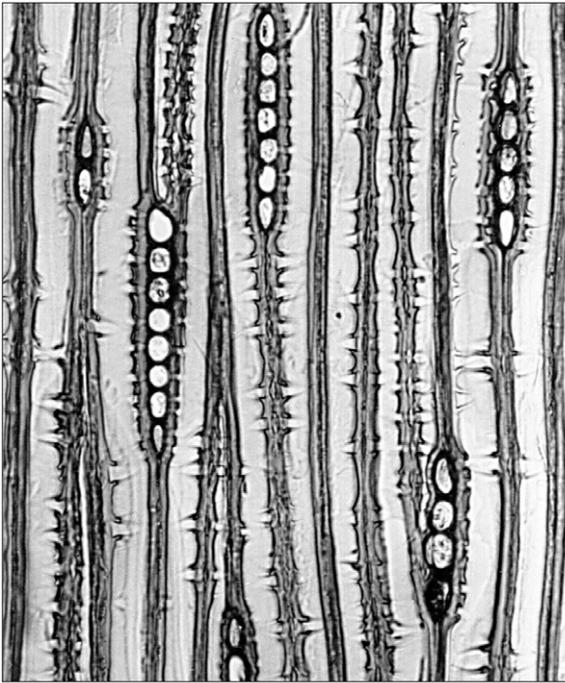


Abb. 42: Callitroide Verdickungen,  
*Callitris columellaris*, T-225fach

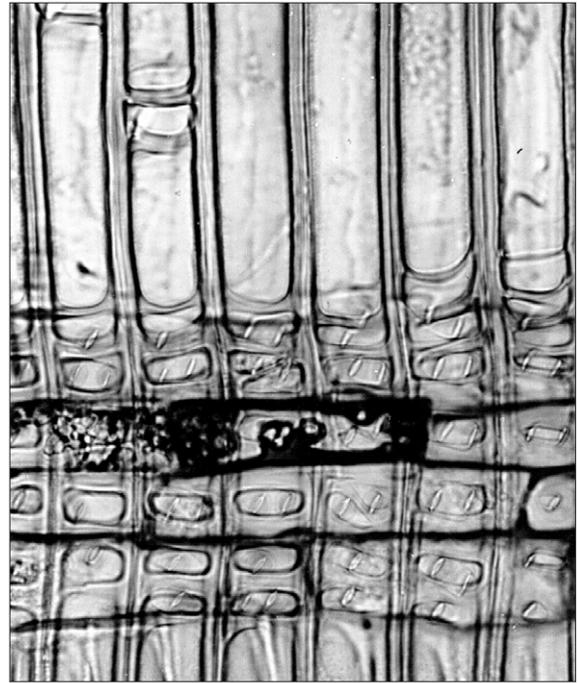


Abb. 43: Callitroide Verdickungen in den  
Kreuzungsfeldern, *Callitris columellaris*,  
R-450fach

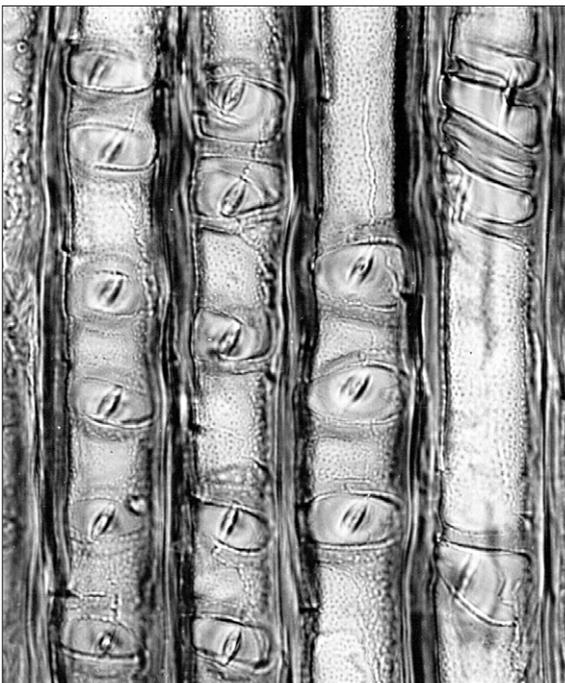


Abb. 44: Callitroide Verdickungen,  
*Callitris columellaris*, R-560fach

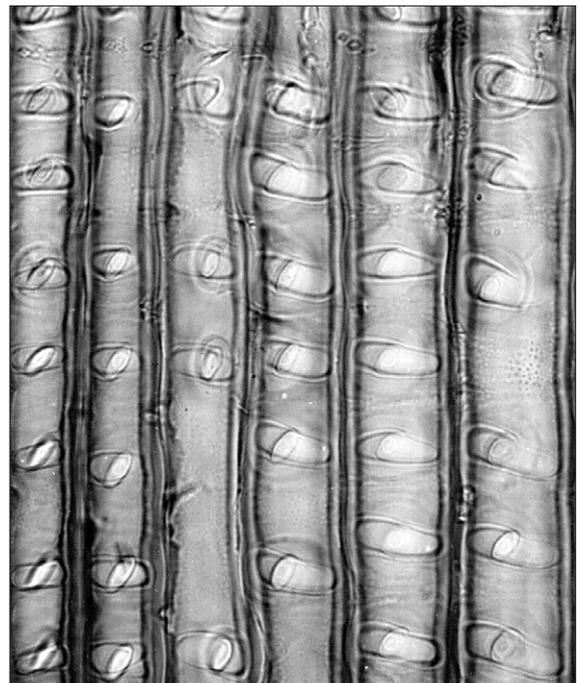


Abb. 45: Callitroide Verdickungen,  
*Callitris columellaris*, R-560fach

## Warzen

Warzen (Abb. 46-47) sind kleine Gebilde, die die Tertiärwand von Tracheiden, Fasern und auch Gefäßen bedecken. Sie kommen in den Tüpfelkammern ebenso wie in den Tracheiden des Druckholzes vor (WARDROP und DAVIS 1962; CRONSHAW 1965; LIESE 1965; FREUND 1970; TAKIYA et al. 1976; OTHANI et al. 1984; FUJII 2000). Warzen bestehen im Wesentlichen aus Lignin und Hemicellulosen (JANSEN et al. 1998), entwickeln sich außerhalb der Plasmamembran und werden an die innerste Zellschicht aufgelagert. Informationen zur Ontogenese und möglicher Funktion von Warzen finden sich bei JANSEN et al. (1998).

Der durchschnittliche Durchmesser von Warzen beträgt etwa zwischen 100 und 500 nm, selten bis zu 1 µm. Die durchschnittliche Höhe liegt zwischen ca. 500 nm und 1 µm (LIESE 1957; OTHANI und FUJIKAWA 1971; OTHANI 1979). Verteilung, Größe und Häufigkeit von Warzen kann zwischen den Taxa stark variieren (LIESE 1965).

Nach JANSEN et al. (1998) kommt die Warzenschicht bei den meisten Nadelholzarten vor. Nach FREY-WYSSLING et al. (1955) fehlt die Warzenschicht in einigen *Pinus*-Arten (Pinaceae) und nach HARADA et al. (1968) fehlt diese in *Taxus cuspidata*, *Taxus floridana*, *Torreya nucifera* (Taxaceae), *Cephalotaxus harringtonia* var. *harringtonia* (Cephalotaxaceae), *Nageia nagi* und *Podocarpus macrophyllus* (Podocarpaceae). Diese Untersuchungen beziehen sich jedoch alle auf elektronenmikroskopische Beobachtungen.

Für die mikroskopische Differenzierung sind Warzen als wertvoll einzustufen, da nur relativ wenige Arten derart große und dicht angehäufte Warzen zeigen, dass sich diese bei höheren Vergrößerungen (ca. 400fach) deutlich im Lichtmikroskop beobachten lassen. Im Wesentlichen ist die Sichtbarkeit von Warzen im Lichtmikroskop auf die Familie der Cupressaceae beschränkt (*Actinostrobus* (!), *Callitris*, *Cupressus*, *Diselma*, *Fitzroya*, *Fokienia*, *Juniperus*, *Tetraclinis* (!), *Platycladus* und *Widdringtonia*). Des Weiteren konnten in vorliegender Untersuchung auch in den drei *Pinus*-Arten *P. gerardiana*, *P. monophylla*, *P. quadrifolia* (Pinaceae) Warzen beobachtet werden.

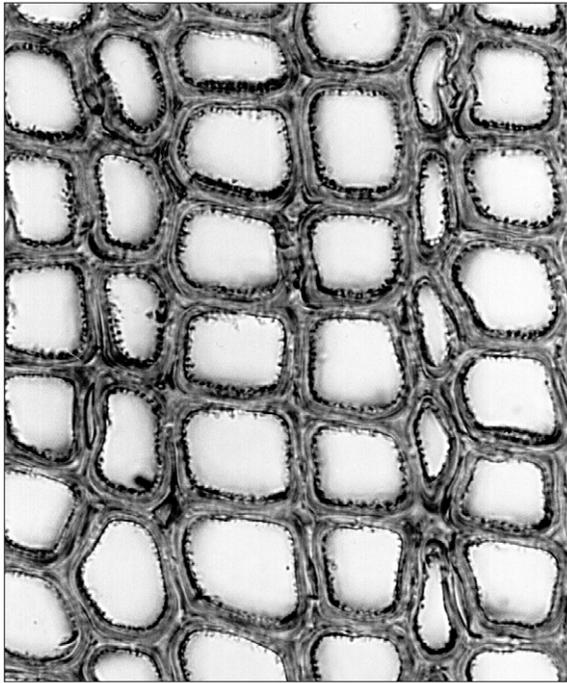


Abb. 46: Warzen,  
*Actinostrobus pyramidalis*, Q-560fach

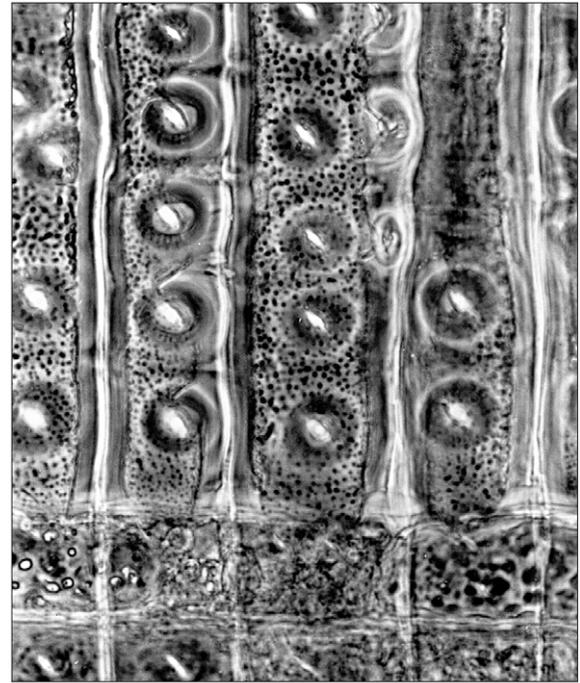


Abb. 47: Warzen,  
*Tetraclinis articulata*, R-560fach

### Zellwandauflagerungen, berücksichtigte Merkmale

Merkmale 1. Ordnung (hoher diagnostischer Wert):

Spiralige Verdickungen in Längstracheiden	1. vorhanden 2. nicht vorhanden
Spiralige Verdickungen in Längstracheiden, Anordnung	1. einzeln 2. gruppiert (paarweise bis dreifach)
Callitroide Verdickungen	1. vorhanden 2. nicht vorhanden
Warzen	1. sichtbar 2. nicht erkennbar

#### 4.5 Tüpfelstrukturen

Über Strukturuntersuchungen an Hoftüpfeln, insbesondere der Tüpfelmembran (Margo), sind zahlreiche Arbeiten erschienen (BAILEY 1957; BAUCH et al. 1968, 1972, 1973; CÔTÉ 1958, 1965; FENGEL 1968, 1972; FREY-WYSSLING et al. 1955; HARADA 1968; JAYME et al. 1960; JUTTE und SPIT 1963; LIESE et al. 1952, 1965).

Die Tüpfelmembran der Nadelholzhof-tüpfel setzt sich aus den beiden Primärwänden der miteinander korrespondierenden Tüpfel und der zwischenliegenden Mittellamelle zusammen. Hinsichtlich der ontogenetischen Differenzierung kann während der Anlage der S1-Schicht der Tracheidenwand noch eine Verdickung des Torus erfolgen. Mit Abschluss der Tracheiden-differenzierung wird die Matrixsubstanz (Lignin, Pektin, amorphe Holzpolyosen) innerhalb der Margo aufgelöst, so dass in der Regel nur die Haltefäden mit den Querfibrillen und der zentrale Torus erhalten bleiben. Die radial gerichteten Fibrillen (Haltefäden) der Margo bestehen aus Cellulose, der zentral verdickte Torusbereich neben Cellulose und Polyosen hauptsächlich aus Pektin. Die Tori in den Splintholztracheiden sind nach BAUCH et al. (1968) noch unverholzt, in Kernholztracheiden fand man polyphenolische Substanzen mit Lignincharakter.

Die Tüpfelmembran hat sich nach LIESE (1965) bei den phylogenetisch jüngeren Nadelhölzern zu unterschiedlichen Strukturen entwickelt. Sie variiert selbst innerhalb eines Baumes zwischen Früh- und Spätholz, indem im Frühholz ein scheibenförmiger Torus von einer grobmaschigen Margo und im Spätholz ein linsenförmiger Torus von einer engmaschigen Margo umgeben wird, wie z. B. bei der Gattung *Pinus* (Pinaceae).

Anders verhält es sich bei den phylogenetisch älteren Nadelhölzern. Hier erscheint die engmaschige Tüpfelmembran teilweise ohne sichtbare „Poren“ und ohne einen Torus, wie z. B. bei der Gattung *Saxegothaea* (Podocarpaceae).

BAUCH et al. (1972) beschrieben diese Variabilität der morphologischen Struktur der Hof-tüpfelmembran sehr ausführlich, indem sie nach Untersuchung von 120 Nadelholzarten (47 Gattungen) sechs Tüpfeltypen herausstellten. Die einzelnen Typen unterscheiden sich hinsichtlich der Ausrichtung ihrer Fibrillen (Margo) und Maschenweite, Inkrusten, amorpher Substanzen und Vorhandensein eines Torus bzw. dessen Ausformung. In vorliegender Arbeit wird auf eine detaillierte Beschreibung dieser Typen verzichtet, da diese Strukturen nur elektronenmikroskopisch unterschieden werden können.

Verschiedentlich (wie auch in der IAWA-Merkmaliste für Nadelhölzer 2004) wird die Meinung vertreten, dass das Vorkommen oder auch Fehlen eines verdickten Torus anhand des Querschnitts eine mikroskopische Bestimmungshilfe bietet. Voraussetzung für eine sichere Differenzierung ist jedoch die Betrachtung saftfrischen bzw. saftfrisch konservierten Materials. Auch ist eine Einbettung in Polyethylenglykol (PEG-MW 1500) empfehlenswert. Andernfalls fällt es lichtmikroskopisch oft schwer, die Torusstruktur näher zu charakterisieren. Des Weiteren wird

darauf hingewiesen, dass sich, besonders im Kernholz wie auch bei Verwundungen, der Torus an den Porus legt und diesen irreversibel verschließt. In diesem Fall ist seine Struktur zum Teil kaum erkennbar. Aufgrund der oben beschriebenen Variabilität auch innerhalb einer Art und seines taxonomisch nur sehr grob selektierenden Charakters ist dieses Merkmal für die Lichtmikroskopie zu verwerfen.

Die folgenden Ausführungen beziehen sich auf die Hoftüpfel der Radialwände. Auf die Kreuzungsfeldtüpfel wird in Kapitel 4.8 eingegangen. Der allgemeine Aufbau der verschiedenen Tüpfeltypen (einfach, einseitig behöft, beidseitig behöft, blind endend) ist bereits in Kapitel 4.1 dargestellt worden. Die nachfolgend aufgezeigten Strukturen beziehen sich ausschließlich auf Frühholztracheiden, da nur in diesen die charakteristischen Tüpfelformen angetroffen werden. Die Tüpfel der Spätholztracheiden weisen jeweils stark reduzierte Formen auf, aus denen sich keine Bestimmungsmerkmale ableiten lassen.

Im Folgenden werden nur die lichtmikroskopisch deutlich erkennbaren Strukturen in Bezug auf den Porus (Apertur), den Torus und die Margo (Tüpfelmembran) sowie den Tüpfelhof definiert und hinsichtlich ihres diagnostischen Wertes diskutiert.

## **Porus**

Der Porus ist die Öffnung oder Mündung eines Tüpfels, die auch als Apertur bezeichnet wird (IAWA 1964).

Die Tracheidentüpfel der Nadelhölzer können kreisförmige (Abb. 48) oder elliptische Pori (Abb. 49) aufweisen (ESAU 1969). WILLEBRAND (1995) konnte aufzeigen, dass die eine oder andere Porusform gehäuft innerhalb bestimmter Familien zu beobachten ist. Allerdings basiert diese Aussage auf einem relativ geringen Probenumfang. Einige der von ihr untersuchten Arten waren nur durch ein Präparat belegt, bestimmte Familien (Pinaceae, Podocarpaceae) nur durch wenige Arten vertreten. In der vorliegenden Untersuchung wurden die Formen rund und elliptisch systematisch für jedes Taxon kodiert, um zu einer repräsentativen Aussage zu gelangen. Dabei zeigte sich, dass bei einer Holzartenbestimmung die Ausformung des Porus lediglich als orientierendes bzw. ergänzendes Merkmal zu berücksichtigen ist. Vielfach kommen, wie bei den Araucariaceae, Phyllocladaceae und Taxaceae, runde und elliptische Porusformen nebeneinander vor. Runde Öffnungen lassen sich vorwiegend bei den Pinaceae, elliptische häufig in bestimmten Gattungen der Cupressaceae (z. B. *Callitris*, *Cupressus*, *Juniperus*) und Podocarpaceae beobachten. Hierbei handelt es sich jedoch nur um grobe Tendenzen.

Zusammenfassend kann die Porusform nur in Kombination mit anderen Informationen, wie z. B. der Herkunft der Probe, eine orientierende Hilfe bieten. Anwendungsbeispiele sind nicht repräsentative Präparate aus Fragmenten, wie archäologische Hölzer, Kunstwerke und wertvolle Musikinstrumente, deren Herkunft bekannt ist.

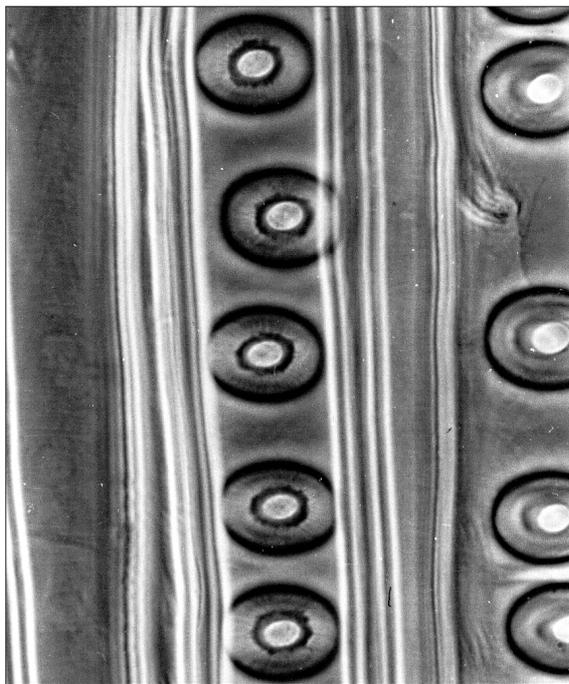


Abb. 48: Pori rund,  
*Pinus cembra*, R-560fach

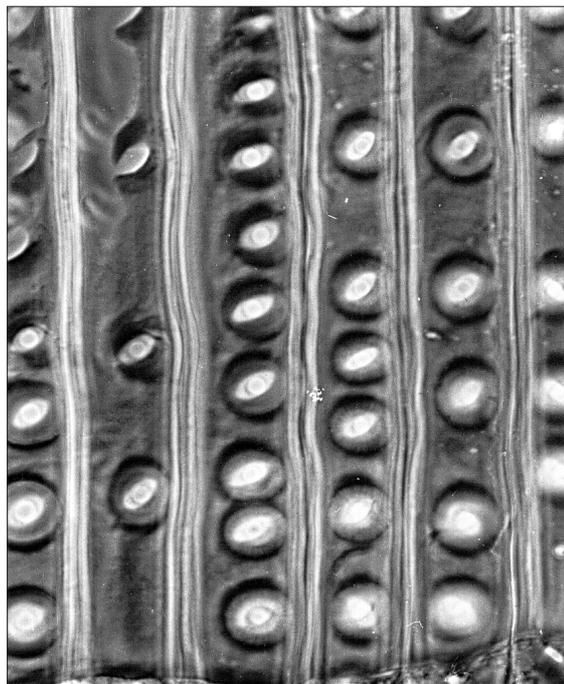


Abb. 49: Pori elliptisch/oval,  
*Juniperus oxycedrus*, R-560fach

## Torus

Ein gewöhnlicher Hoftüpfel besitzt in der Aufsicht einen gleichmäßig runden Hofumriss sowie einen runden, glattrandigen Torus. Abweichende Strukturen, wie diese für bestimmte Taxa charakteristisch sind, stellen die sogenannten gelappten Tori, die erweiterten Tori und die gekerbten Höfe dar. Diese Torus- bzw. Tüpfelformen treten besonders deutlich im Phasenkontrast in Erscheinung.

Der Torus ist der zentrale, verdickte Bereich der Tüpfelmembran, die wasserdurchlässige Randpartie wird als Margo bezeichnet. Torus und Margo bilden zusammen die Tüpfelschließhaut, sind Bestandteil der Zellwand-Mittelschicht und schließen die Tüpfelhöhle nach außen hin ab (IAWA 1964).

## Gelappte Tori

Gelappte Tori (Abb. 50-51), auch als gezackt, gefranst oder ornamentiert bezeichnet, sind behöfte Tüpfel, deren Torus an seiner Peripherie keinen glatten, sondern einen gezackten Umriss zeigt (IAWA 1964).

Eine gattungsspezifische Besonderheit stellt nach LIESE (1970) der „gefranste Torus“ bei *Cedrus* dar, der bereits lichtoptisch als gelappter Torus erscheint. Ursache ist die am Torusrand unregelmäßig herausgelöste Matrixsubstanz. Auch bei *Tsuga* (vergleiche erweiterte Tori) bleiben nach Abschluß der ontogenetischen Entwicklung in der Margo noch Substanzen zurück, die dann zu stärkeren Radialsträngen führen. Innerhalb der Margo bestehen zwischen den radial und tangential verlaufenden Haltefäden freie Zwischenräume, durch die das Kapillarwasser der Tracheiden strömt.

Auch PHILLIPS (1948) hat dieses Merkmal schon auf die Gattung *Cedrus* (Pinaceae) beschränkt. Des Weiteren beschreibt er zusätzlich Unregelmäßigkeiten des Torusrandes bei den Gattungen *Pinus* und *Larix* (Pinaceae). WILLEBRAND (1995) hat diese bei *Pseudolarix* (Pinaceae) beobachtet. In vorliegender Untersuchung konnten diese sogenannten Unregelmäßigkeiten auch bei *Austrocedrus chilensis* und *Cupressus dupreziana* (Cupressaceae) festgestellt werden.

Bei genauer Betrachtung der jeweiligen Strukturen (Abb. 52-53) ist jedoch eine Verwechslungsmöglichkeit mit echten gelappten Tori nicht gegeben. Ein gelappter Torus zeichnet sich durch eine deutlich abgegrenzte, gleichmäßige Korona um den Porus herum aus. Da der Torus immer größer ist als der Porus, scheint dieser im Lichtmikroskop durch den Randwulst des Hoftüpfels hindurch.

Alle anderweitig beobachteten Strukturen sind unregelmäßig, erscheinen wie Kleckse und zeigen auch häufig Analogien zu erweiterten Tori. Diese lochartigen oder gerieften Torus- und Tüpfelstrukturen, die aber keine anatomischen Merkmale darstellen, werden durch Bakterien- und Pilzabbau verursacht. Dieser Sachverhalt konnte deutlich nachgewiesen werden.

Aufgrund des auf die Gattung *Cedrus* beschränkten Vorkommens stellen die gelappten Tori ein sehr stark selektierendes Merkmal dar.



Abb. 50: Gelappte Tori,  
*Cedrus atlantica*, R-1800fach, REM

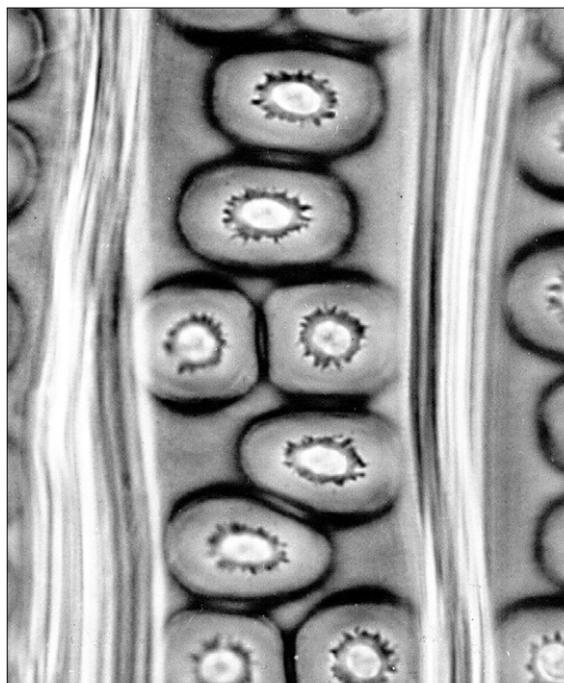


Abb. 51: Gelappte Tori,  
*Cedrus atlantica*, R-900fach

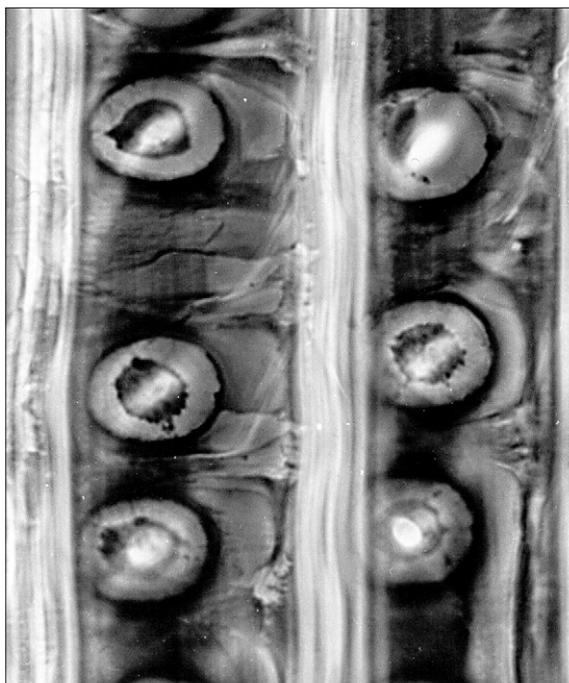


Abb. 52: Abgebaute Tori,  
*Cupressus dupreziana*, R-900fach

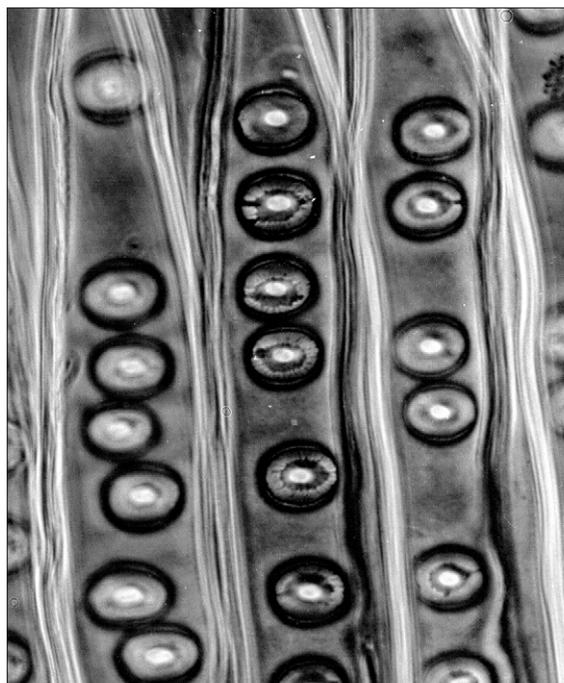


Abb. 53: Abgebaute Tori,  
*Cupressus dupreziana*, R-560fach

## Erweiterte Tori

Die Entstehung erweiterter Tori (Abb. 54-57) ist bereits eingehend erläutert worden. Der Vollständigkeit halber sind hier jedoch zusätzlich die Ausführungen von BAILEY (1957) wiedergegeben: Während der Entwicklung der Hoftüpfel in ausdifferenzierenden Koniferentracheiden verschwinden aus dem dünneren Teil der Tüpfelmembran meist die Pektinsubstanzen (nämlich Polyuronide, die schnell in sehr verdünnten Lösungen von Rutheniumrot gefärbt werden), bleiben aber im Torus und seinem Randbereich erhalten. Bei den Gattungen *Tsuga*, *Abies* und *Dacrydium* und mitunter auch anderen ist die Endpektinisierung häufig unvollständig, so dass in der Margo Stränge verschiedener Dicke verbleiben.

Zusammenfassend lassen sich erweiterte Tori als Zusammenlagerungen von Cellulosemikrofibrillen in der Margo beschreiben. Gekennzeichnet ist dieser Torustyp durch verdickte Stränge, die sich in unregelmäßigen Abständen vom Torusrand aus radiär in die Margo erstrecken.

Lichtmikroskopisch sind vielfach nur die stärkeren Stränge sichtbar, so dass einerseits innerhalb eines Mikroschnittes ein Teil oder auch die Mehrzahl der Hoftüpfel keine Erweiterungen zeigt. Andererseits weisen die Tüpfel mit Erweiterungen strukturelle Unterschiede auf. So lassen sich mehrere feine, ein bis zwei kräftige oder feine und kräftige Radialstränge nebeneinander beobachten. Die erweiterten Tori treten ebenfalls besonders gut im Phasenkontrast in Erscheinung.

Vorliegende Untersuchungen bestätigen das Vorkommen erweiterter Tori für die Gattungen *Abies*, *Tsuga* (Pinaceae) und *Lagarostrobos* (Podocarpaceae). Einschränkend ist jedoch zu erwähnen, dass nicht, wie nach BAILEY (1957), die gesamte Gattung *Dacrydium* (Podocarpaceae) erweiterte Tori aufweist, sondern ausschließlich die monotypische Gattung *Lagarostrobos*, die zuvor *Dacrydium* zugeordnet war. Des Weiteren gibt es in der Literatur kaum einen Hinweis für das regelmäßige Vorkommen in der gesamten Gattung *Abies*. SANO et al. (1999) berichten in einer elektronenmikroskopischen Untersuchung über erweiterte Tori bei *Abies sachalinensis*. In vorliegender Arbeit konnte neuerdings gezeigt werden, dass 94 % der untersuchten *Abies*-Arten erweiterte Tori in Form von feinen Strängen aufweisen. Gegenstand der Beobachtungen waren 34 von 48 rezent angegebenen *Abies*-Arten. Ähnliche Strukturen wurden wiederum bei *Austrocedrus chilensis*, *Cupressus dupreziana* und auch *Juniperus* spp. (Cupressaceae) beobachtet. Wie bereits bei den gelappten Tori erwähnt, weisen diese Präparate jedoch Abbauerscheinungen durch Bakterien und/oder Pilzbefall auf (Abb. 52-53).

Auch die erweiterten Tori stellen aufgrund ihres Vorkommens in nur wenigen Taxa ein stark selektierendes Merkmal dar.

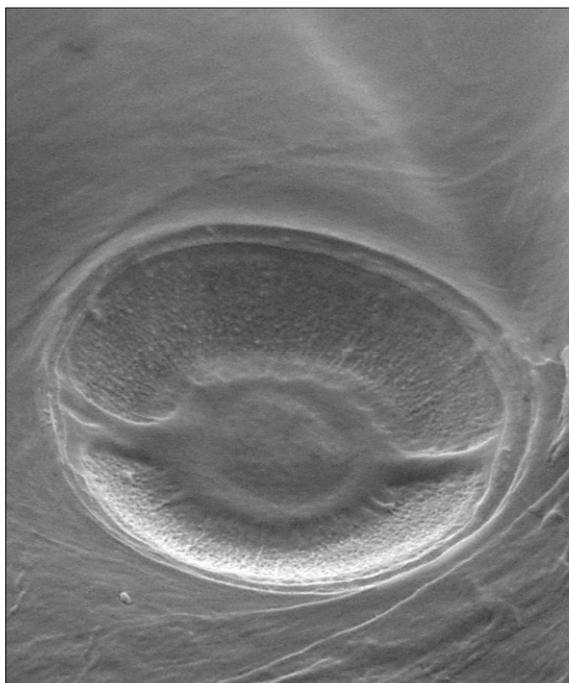


Abb. 54: Erweiterte Tori,  
*Tsuga canadensis*, R-3500fach, REM

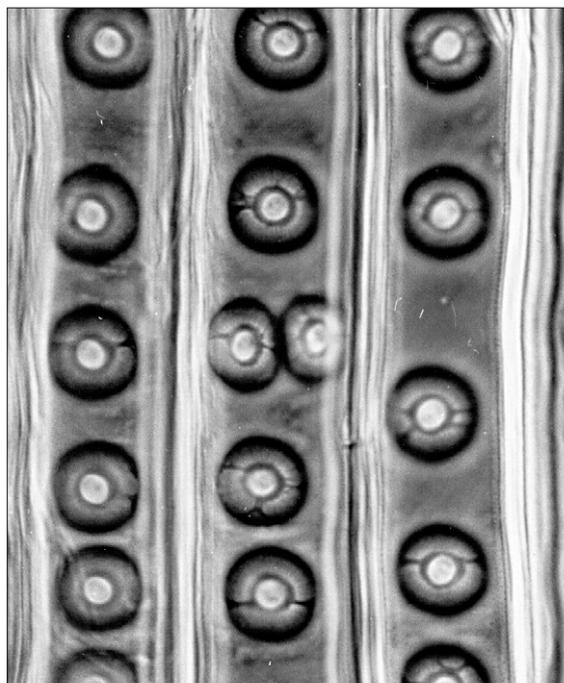


Abb. 55: Erweiterte Tori,  
*Tsuga sieboldii*, R-720fach



Abb. 56: Erweiterte Tori,  
*Lagarostrobos franklinii*,  
R-2500fach, REM

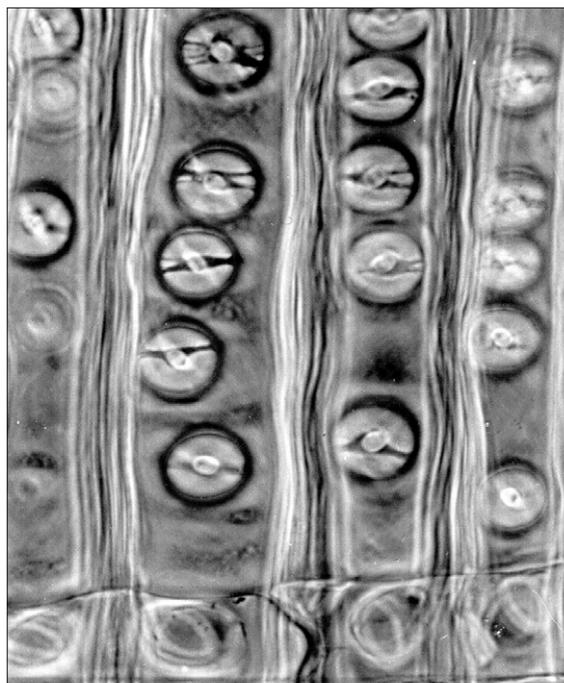


Abb. 57: Erweiterte Tori,  
*Lagarostrobos franklinii*, R-560fach

### Gekerbte Höfe

Als gekerbte Höfe werden Aussparungen an der kreisrunden Peripherie der Hoftüpfel bezeichnet (Abb. 58 und 59). Derartige Aussparungen treten meist einzeln, aber teilweise auch mehrfach an den Hofgrenzen auf. Im letzteren Fall geht der runde Umriss der Hoftüpfel völlig verloren.

Das Auftreten gekerbter Höfe ist ebenfalls ein stark selektierendes Merkmal, da es auf wenige Arten beschränkt bleibt. Hierzu gehört insbesondere die Gattung *Taiwania*, in der sich an den Tüpfelrändern echte Aussparungen zeigen. Daneben sind diese regelmäßig auch bei *Sequoia* (Cupressaceae) zu beobachten. Ein eher weniger auffälliges Auftreten in Form von ungerundeten Höfen lässt sich bei *Athrotaxis* spp., *Juniperus foetidissima*, *Sequoiadendron*, *Thuja plicata*, *Thuja standishii* und *Thujopsis* (Cupressaceae) beobachten.

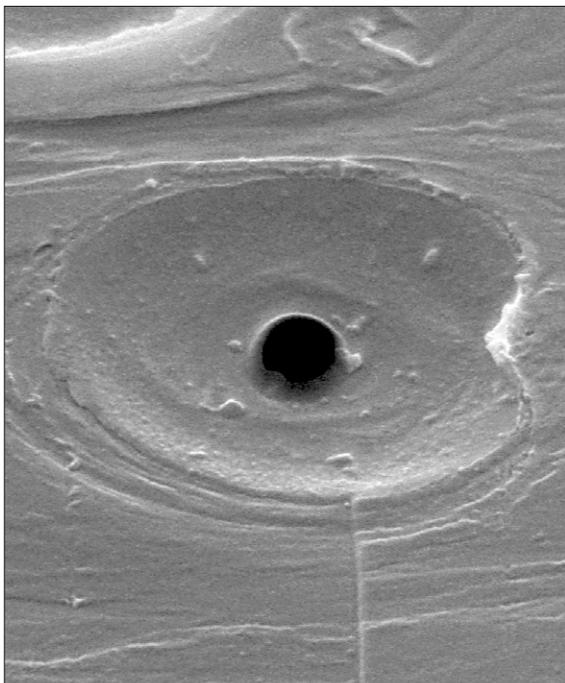


Abb. 58: Gekerbte Höfe,  
*Taiwania cryptomerioides*,  
R-2500fach, REM

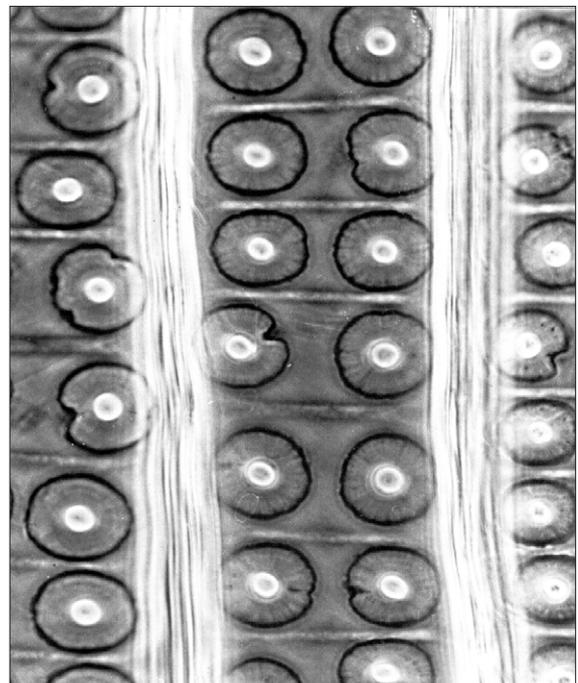


Abb. 59: Gekerbte Höfe,  
*Taiwania cryptomerioides*, R-560fach

**Tüpfelstrukturen, berücksichtigte Merkmale**

Merkmale 1. Ordnung (hoher diagnostischer Wert):

Gelappte Tori	1. vorhanden 2. nicht vorhanden
Erweiterte Tori	1. vorhanden 2. nicht vorhanden
Gekerbte Höfe	1. vorhanden 2. nicht vorhanden

Merkmal 3. Ordnung (geringer diagnostischer Wert):

Pori	1. rund 2. elliptisch/oval
------	-------------------------------

#### 4.6 Längsparenchym

Das Längsparenchym, auch als Strang- oder Axialparenchym bezeichnet, besteht aus dünnwandigen, meist rechteckig-prismatischen Zellen, die für längere Zeit im Holz leben bleiben und vornehmlich der Speicherung und Verteilung von Reservestoffen (Zucker, Stärke, Eiweißstoffe) dienen. Längsparenchymzellen stammen, den Tracheiden entsprechend, von fusiformen Initialen des Kambiums ab, sind strangartig angeordnet und mit einfachen Tüpfeln versehen (IAWA 1964).

Die Epithelzellen bleiben in diesem Zusammenhang unberücksichtigt, da sie Bestandteil der Harzkanäle sind. Detaillierte Ausführungen hierzu finden sich in Kapitel 4.9.

Parenchymzellen sind in der Regel bereits auf dem Querschnitt durch rotbraune Inhaltsstoffe zu erkennen und somit deutlich vom tracheidalen Grundgewebe abgesetzt (Abb. 60-63). Um Fehlinterpretationen zu vermeiden, sind grundsätzlich auch die Längsschnitte zu prüfen, da farbige Inhalte ebenfalls in Tracheiden vorkommen können (vergleiche Kapitel 4.3).

Das Längsparenchym ist von hohem diagnostischem Wert, da es regelmäßig in nur bestimmten Familien vorhanden ist. Hierzu gehören die Taxa der Cephalotaxaceae, Cupressaceae und Podocarpaceae, Ausnahmen stellen die Gattungen *Halocarpus*, *Lagarostrobos*, *Lepidothamnus*, *Manoao* und *Microcachrys* (Podocarpaceae) dar.

Die Vertreter der Familien der Araucariaceae, Phyllocladaceae, Pinaceae, Sciadopityaceae und Taxaceae besitzen nur äußerst wenig oder kein Längsparenchym, so dass es in diesen Fällen keine diagnostische Bedeutung hat.

NOSHIRO und FUJII (1994) berichten über das Vorkommen marginalen Längsparenchyms bei den Gattungen *Abies*, *Cedrus*, *Keteleeria*, *Larix*, *Pseudolarix*, *Pseudotsuga* und *Tsuga* (Pinaceae). Diese Beobachtungen beziehen sich jedoch nicht auf Stammholz, sondern lediglich auf Äste oder juveniles Holz. Ein klimatischer Einfluss für die Bildung von Parenchym in den zuvor genannten Gattungen wird von den Autoren nicht ausgeschlossen.

In vorliegender Untersuchung wurde Längsparenchym regelmäßig bei *Pseudolarix* und nur vereinzelt bei *Pseudotsuga* und *Tsuga* beobachtet. Aufgrund seines unregelmäßigen Vorkommens, mit Ausnahme von *Pseudolarix*, ist das Längsparenchym in diesen Gattungen als selektierendes Bestimmungsmerkmal nicht anwendbar.

Im Folgenden werden die Anordnung im Querschnitt und die Struktur der Quer- bzw. Endwände der Längsparenchymzellen diskutiert.

### **Anordnung des Längsparenchym**

Das Längsparenchym kann diffus eingestreut (Abb. 63) oder auch tangential zониert (Abb. 61-62) angeordnet sein.

Bei zerstreutem oder diffusem Vorkommen sind die einzelnen Parenchymstränge oder Paare gleichmäßig zwischen den Tracheiden über den Querschnitt verteilt.

Bei einer zониerten Einteilung sind die Parenchymstränge in lockeren kurzen oder langen tangentialen Bändern mehr oder weniger parallel zu den Jahrringgrenzen angeordnet. Das Vorkommen beider Erscheinungen innerhalb einer Art kann ebenfalls beobachtet werden.

Eine Bildung von weiteren Untermerkmalen, wie z. B. marginalem Längsparenchym, ist aufgrund vorliegender Untersuchungen nicht hilfreich, da solche Zellen im Stammholz nur vereinzelt anzutreffen sind. Ein solches Vorkommen ist jedoch in einer allgemeinen Holzartenbeschreibung in jedem Falle anzugeben.

Diffus angeordnetes Parenchym ist für die Familien der Cephalotaxaceae und Podocarpaceae, tangential zониertes für die der Cupressaceae charakteristisch. Innerhalb der Familie der Cupressaceae ist in Übereinstimmung mit PEIRCE (1936, 1937) eine Differenzierung der einzelnen Taxa zwischen diffus oder zониert aufgrund der natürlichen Variabilität nicht möglich. Im direkten Vergleich zu den Cephalotaxaceae und Podocarpaceae lässt sich jedoch bei sämtlichen Gattungen der Cupressaceae eine mehr oder weniger deutliche Zonierung des Längsparenchyms beobachten. Somit ist zumindest eine Abgrenzung zu den beiden vorher genannten Familien möglich. Demzufolge ist nach vorliegender Untersuchung eine tangential zониerte Anordnung auch als positiv zu interpretieren, wenn gleichzeitig eine diffuse Verteilung vorliegt. Sofern bei der mikroskopischen Untersuchung einer Holzprobe jedoch eine Zuordnung zu der einen oder anderen Anordnungsform nicht möglich ist, kann nur das Vorhandensein von Längsparenchym berücksichtigt werden.

Bei einer Bestimmung ist grundsätzlich die gesamte Querschnittsfläche in Betracht zu ziehen.

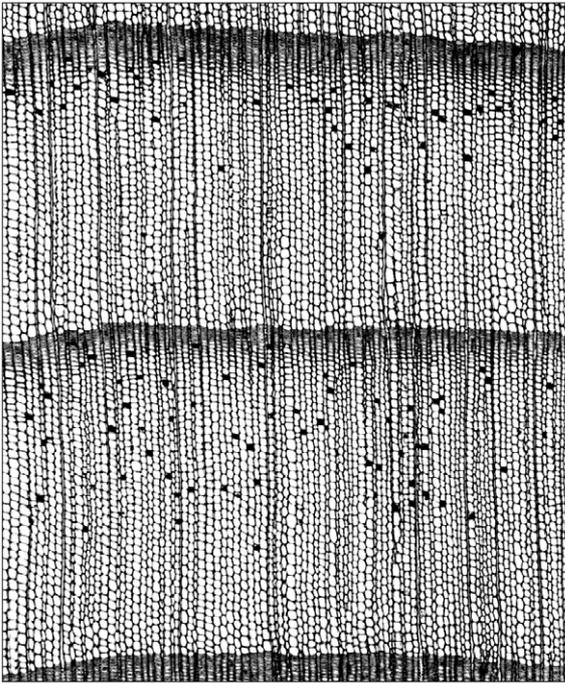


Abb. 60: Längsparenchym vorhanden,  
*Athrotaxis selaginoides*, Q-30fach

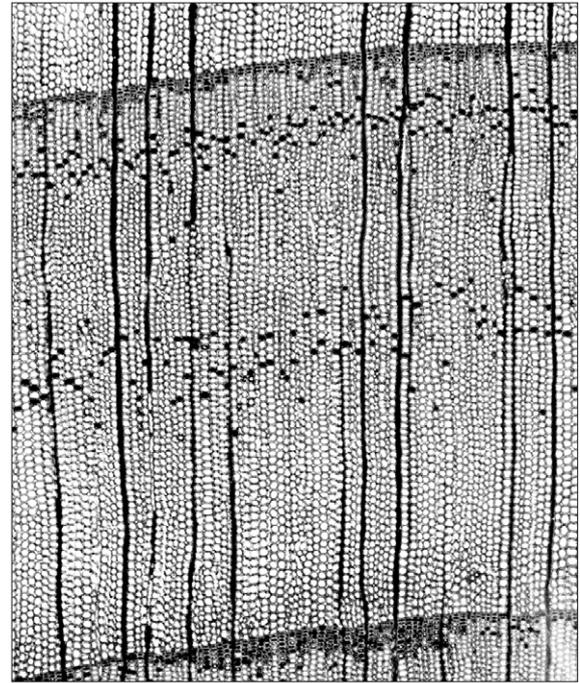


Abb. 61: Längsparenchym zoniert,  
*Juniperus excelsa*, Q-50fach

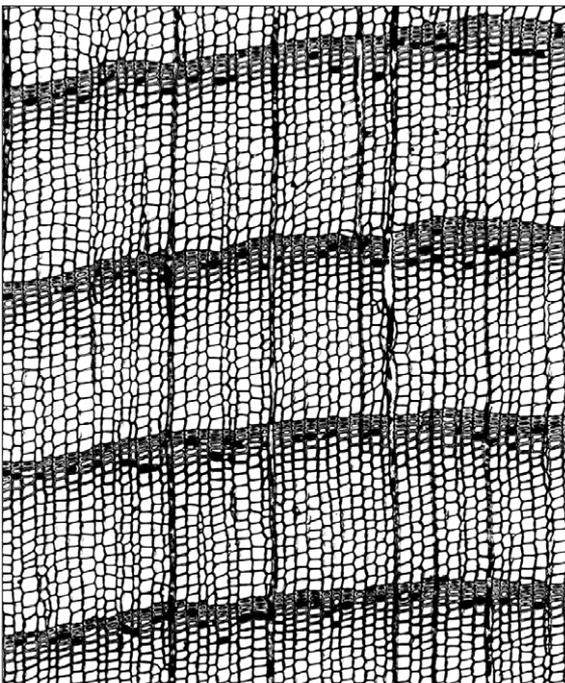


Abb. 62: Längsparenchym zoniert,  
*Fitzroya cupressoides*, Q-50fach

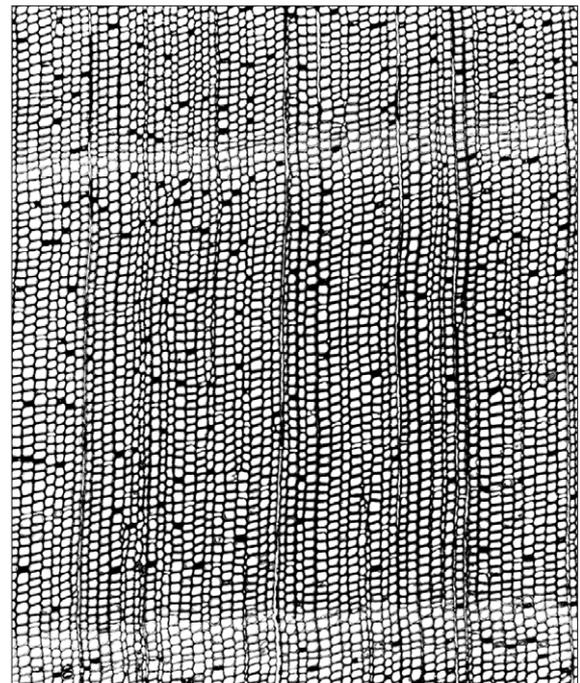


Abb. 63: Längsparenchym diffus,  
*Dacrydium elatum*, Q-50fach

### Querwände im Längsparenchym

Die horizontalen Querwände des Längsparenchyms, sichtbar im Tangential- bzw. Radialschnitt, weisen zwischen den verschiedenen Holzarten strukturelle Unterschiede auf. In der holzanatomischen Literatur finden sich für die Querwände folgende Beschreibungen: glatt, ungleichmäßig verdickt, perlschnurartig, geknotelt oder zahnradförmig. In ihrer Einzelbetrachtung sind die genannten Beschreibungen gut nachvollziehbar, hinsichtlich ihrer Zuordnung auf bestimmte Holzarten jedoch vielfach kaum praktikabel. Grund hierfür ist das Vorkommen von zahlreichen Übergangsformen innerhalb einiger Holzarten, so dass bestimmte Formen, wie nachfolgend dargestellt, zusammengefasst werden müssen. Für die Erstellung einer Datenbank, vergleiche Bestimmungstabellen in Kapitel 5, sind vielfach auch mehrere der hier angegebenen Optionen zu kodieren.

Aufgrund vorliegender Untersuchungen lassen sich drei Merkmale unterscheiden: 1. Glatt (Abb. 64), 2. ungleichmäßig verdickt (Abb. 65) und 3. perlschnurartig und/oder zahnradförmig (Abb. 66-67). Durch glatte Querwände sind die Gattungen *Actinostrobus*, *Athrotaxis*, *Austrocedrus*, *Callitris*, *Libocedrus*, *Neocallitropsis*, *Papuacedrus*, *Pilgerodendron*, *Sequoia*, *Sequoiadendron*, *Taiwania*, *Tetraclinis*, *Widdringtonia* (Cupressaceae) und alle Taxa der Familie der Podocarpaceae charakterisiert. Glatte bis ungleichmäßig verdickte Querwände finden sich bei *Cunninghamia*, *Cryptomeria*, *Diselma*, *Metasequoia*, *Platycladus* und *Xanthocyparis* (Cupressaceae) sowie den Taxa der Cephalotaxaceae. Deutlich perlschnurartige und/oder zahnradförmige Querwände weisen z. B. *Calocedrus*, *Chamaecyparis* (außer *C. thuyoides*) und *Thujopsis* (Cupressaceae) auf.

Hingegen findet man die gesamte Bandbreite der jeweiligen Ausformungen, d. h. von glatt über ungleichmäßig verdickt bis perlschnurartig bzw. zahnradförmig bei den Gattungen *Cupressus*, *Juniperus*, *Taxodium* und *Thuja* (Cupressaceae), wobei die drei zuletzt genannten Gattungen eine deutliche Tendenz zu einer perlschnur- bis zahnradartigen Ausformung aufweisen. In diesem Zusammenhang wird deutlich darauf verwiesen, dass vielfach nur Einzelproben zur Verfügung standen und somit eine Betrachtung hinsichtlich der Variabilität der einzelnen Zellwandformen nicht immer möglich war.

Untersuchungen von LEIHS (1981) zeigen ebenfalls, dass eine Differenzierung der Gattungen *Cupressus* und *Juniperus* (Cupressaceae) durch die Ausformungen der Querwände des Längsparenchyms aufgrund vieler Übergangsformen, vergleiche entsprechende Bestimmungstabellen in Kapitel 5, nur in Einzelfällen möglich ist.

Die Struktur der Querwände ist grundsätzlich nur von den Frühholztracheiden im Tangentialschnitt abzuleiten, da die Zellen im Radialschnitt in der Regel abgeflacht sind und entsprechend nur die Schmalseite der Querwände in Erscheinung treten. Hinzuweisen ist ebenfalls darauf, dass die Struktur der Querwände nicht immer deutlich erkennbar ist, wenn die Parenchymzellen mit organischen Inhaltsstoffen angefüllt sind.

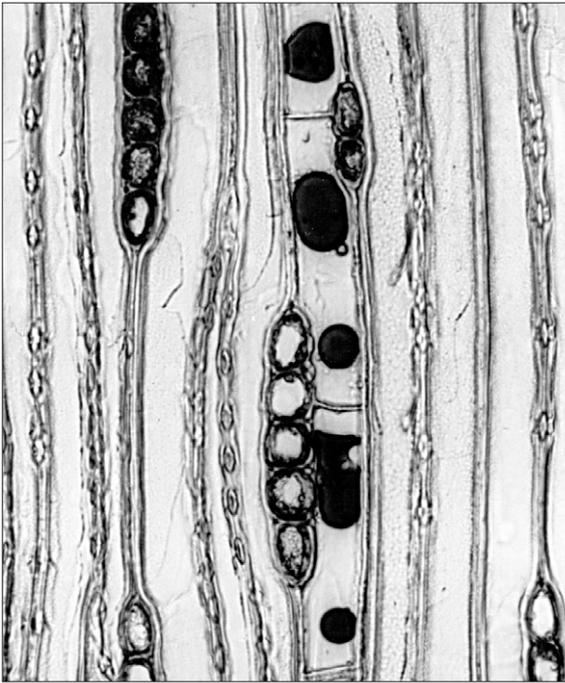


Abb. 64: Querwände im Längsparenchym  
glatt, *Tetraclinis articulata*, T-290fach

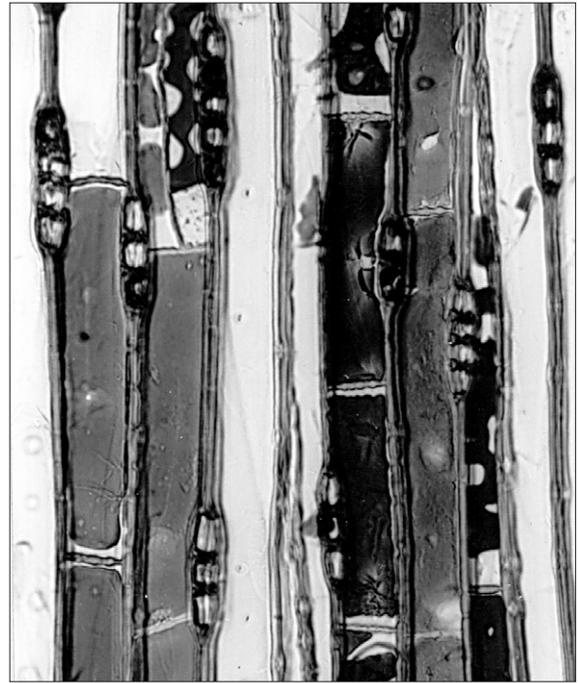


Abb. 65: Querwände im Längsparenchym  
ungleichmäßig verdickt,  
*Chamaecyparis thyoides*, T-225fach

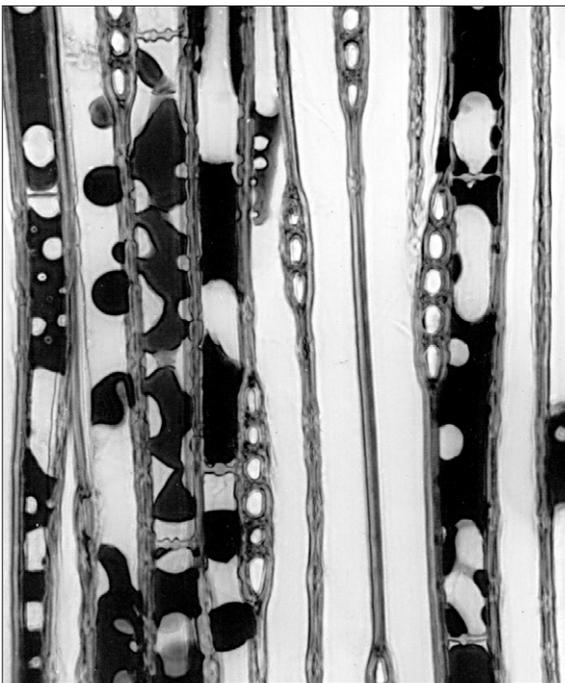


Abb. 66: Querwände im Längsparenchym  
perlschnurartig bis zahnradförmig,  
*Chamaecyparis pisifera*, T-290fach

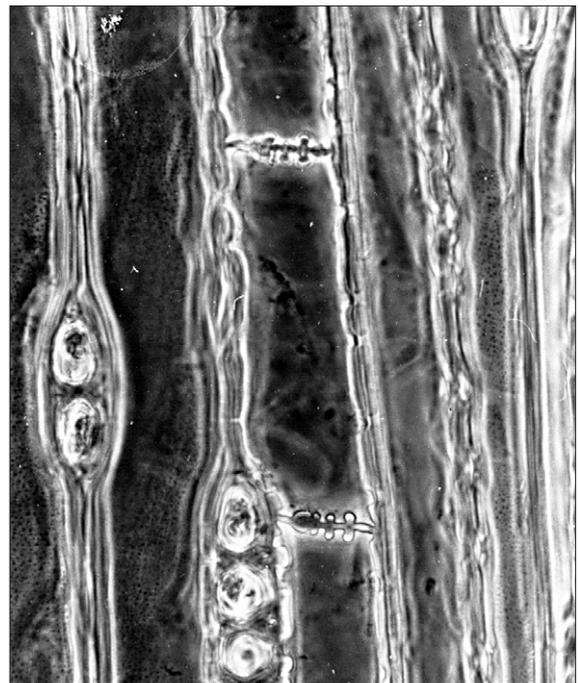


Abb. 67: Querwände im Längsparenchym  
perlschnurartig bis zahnradförmig,  
*Cupressus sempervirens*, T-560fach

### Längsparenchym, berücksichtigte Merkmale

Merkmale 1. Ordnung (hoher diagnostischer Wert):

Längsparenchym, Vorkommen	1. vorhanden 2. nicht vorhanden
Längsparenchym, Anordnung	1. diffus 2. tangential zониert
Querwände im Längsparenchym	1. glatt 2. ungleichmäßig verdickt 3. perlschnurartig bis zahnradförmig

### 4.7 Holzstrahlen

Aus den Holzstrahlen leiten sich zahlreiche anatomische Merkmale ab, daher sind sie für die mikroskopische Holzartenbestimmung von besonderer Bedeutung. Zwischen den einzelnen Nadelholzarten bestehen sowohl Unterschiede in den Abmessungen der Holzstrahlen (Höhe, Breite), der Zellformen, als auch in ihrem Aufbau, d. h. der Zellartenzusammensetzung, Zellwandstrukturen sowie in der Tüpfelung der sogenannten Kreuzungsfelder.

Aufgrund ihrer besonderen Bedeutung werden die Tüpfel gesondert in Kapitel 4.8 (Kreuzungsfeldtüpfel) beschrieben und diskutiert.

#### Form und Dimension der Holzstrahlen

Im Folgenden werden Holzstrahlhöhe und -breite bzw. die Querschnittsform der Holzstrahlzellen, wie diese im Tangentialschnitt in Erscheinung treten, betrachtet.

#### Holzstrahlhöhe

Bei der Betrachtung der Holzstrahlhöhe wird auf quantitative Größen, im Sinne von Messungen, verzichtet, da einerseits der messtechnische Aufwand in Relation zu dessen diagnostischem Wert sehr hoch ist und andererseits quantitative Merkmale bei einer Holz-

artenbestimmung mit äußerster Vorsicht verwendet werden sollten (vergleiche Länge und Wanddicke der Tracheiden). Des Weiteren beruhen Literaturwerte oft auf Einzelmessungen oder sie stützen sich auf nicht repräsentatives Probenmaterial, wie z. B. juveniles oder Astholz. Bei Nadel- wie auch Laubhölzern ist die Variationsbreite hinsichtlich der Holzstrahlhöhe innerhalb der Arten sehr hoch. Somit finden sich stets sehr niedrige (z. B. 1-3 Zellen) neben erheblich höheren (z. B. 15 Zellen). Für die Bestimmung der jeweiligen Höhe sind nur die höheren Holzstrahlen zu berücksichtigen. Es empfiehlt sich, mindestens 25 Holzstrahlen auszuzählen, um das arithmetische Mittel zu bilden. Bei der Bestimmung der Holzstrahlhöhe sind solche, die Harzkanäle enthalten, grundsätzlich auszuschließen.

Die Holzstrahlen der meisten Nadelhölzer haben eine mittlere Höhe (etwa 6-15 Zellen), von selektierendem Charakter sind jedoch nur extrem niedrige oder extrem hohe Holzstrahlen. In der Praxis hat sich die Verwendung von Merkmalen in Klassen bewährt. PHILLIPS (1948) gibt zwei Klassen an: Holzstrahlen höher als 30 Zellen und Holzstrahlen selten höher als 15 Zellen. In der vorliegenden Untersuchung wurden, in Erweiterung zu PHILLIPS, weitere Klassen gebildet: sehr niedrig (bis 5 Zellen), mittelhoch (6-15 Zellen), hoch (16-30 Zellen) und sehr hoch (über 30 Zellen). Die mittlere und hohe Klasse ist lediglich als Information für Holzartenbeschreibungen sinnvoll.

Zu den Nadelhölzern mit niedrigen Holzstrahlen gehören z. B. *Athrotaxis selaginoides*, einige *Callitris*- (Abb. 68) und *Juniperus*-Arten (Cupressaceae) sowie *Phyllocladus toatoa* (Phyllocladaceae). Sehr hohe Holzstrahlen finden sich dagegen bei *Abies* spp., *Cedrus* spp. (Pinaceae), *Cupressus sempervirens* (Cupressaceae) (Abb. 69), *Afrocarpus gracilior*, *Dacrycarpus imbricatus* und *Prumnopitys ferruginea* (Podocarpaceae).

Bei der Bestimmung der Holzstrahlhöhe ist zu berücksichtigen, dass diese sowohl abhängig von der Lage im Stamm als auch vom Alter des Baumes ist.

### **Holzstrahlbreite**

In der Regel sind die Holzstrahlen der Koniferen einreihig aufgebaut. Das vereinzelte Auftreten zweireihiger Holzstrahlen kann jedoch bei vielen Taxa der Klasse der Pinatae beobachtet werden. Nach PHILLIPS (1948) sind in größerer Anzahl zweireihige Holzstrahlen nur bei *Sequoia* und *Cupressus macrocarpa* (Cupressaceae) zu finden. PEIRCE (1937) beschreibt zweireihige Holzstrahlen auch für die Gattungen *Fitzroya*, *Thujopsis* und *Libocedrus* (Cupressaceae). An vorliegendem Untersuchungsmaterial ließen sich diese Befunde, außer bei *Sequoia* (Abb. 70), nicht bestätigen. Auch gibt es in der Literatur keine weiteren Hinweise. Bei Berücksichtigung der Holzstrahlbreite sind nur Holzstrahlen zu berücksichtigen, die keine Harzkanäle enthalten.

Nach PHILLIPS (1948) ist eine Zweireihigkeit der Holzstrahlen als typisches Vorkommen auszuweisen, wenn mindestens ein Drittel der höheren Holzstrahlen (5 Zellen und mehr) teilweise oder vollständig zweireihig ist. Nach vorliegender Untersuchung ist eine Häufigkeit von etwa 10% jedoch bereits charakterisierend. Eine vollständige Zweireihigkeit konnte nicht beobachtet werden.

In folgenden Taxa konnten zweireihige Holzstrahlen beobachtet werden: *Cupressus* spp., *Sequoia sempervirens*, *Taiwania cryptomerioides* (Cupressaceae), *Cedrus* spp. und zwei *Keteleeria*-Arten (Pinaceae). Das regelmäßige Vorkommen lässt sich jedoch, aufgrund einer repräsentativen Probenanzahl, nur für *Sequoia sempervirens* bestätigen.

Der diagnostische Wert zweireihiger Holzstrahlen ist eingeschränkt, da die Häufigkeit des Vorkommens nicht konstant ist. Da dieses Merkmal jedoch nur auf wenige Taxa beschränkt ist, wird es als Merkmal 2. Ordnung (mittlerer diagnostischer Wert) bewertet.

Bei der Bestimmung der Holzstrahlbreite ist zu berücksichtigen, dass eine ausgeprägte Tendenz zur Zweireihigkeit in der Nähe von Wunden beobachtet werden kann.

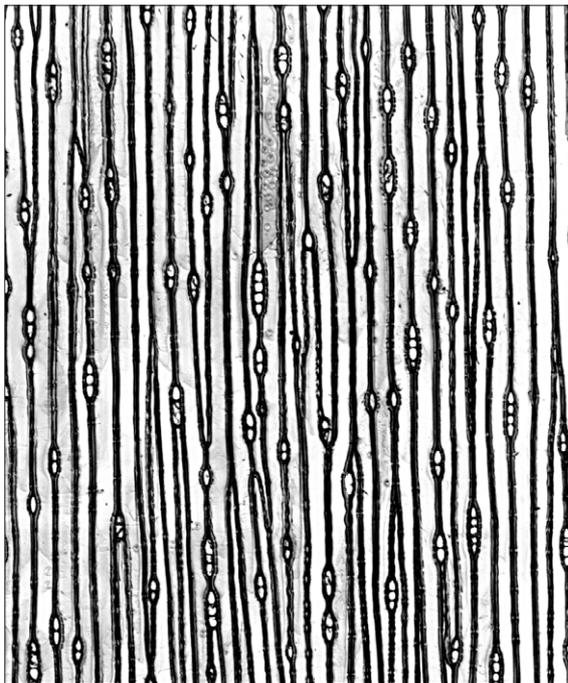


Abb. 68: Holzstrahlen sehr niedrig  
(bis 4 Zellen hoch),  
*Callitris macleayana*, T-70fach

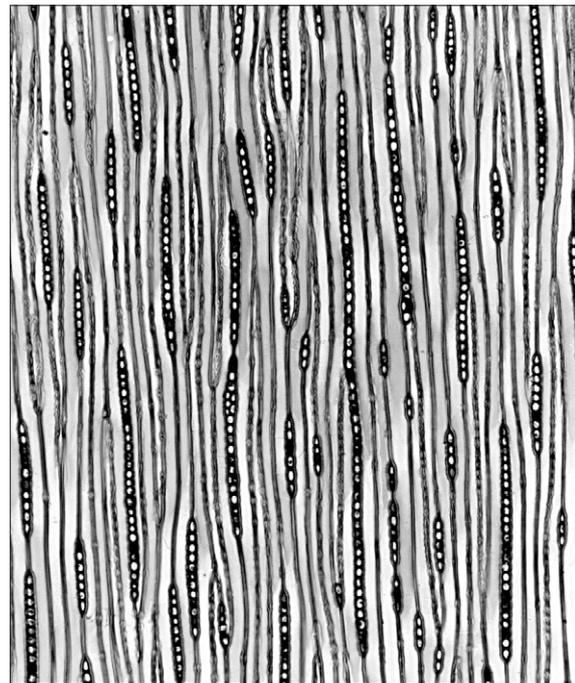


Abb. 69: Holzstrahlen sehr hoch,  
(größer 30 Zellen),  
*Cupressus sempervirens*, T-70fach

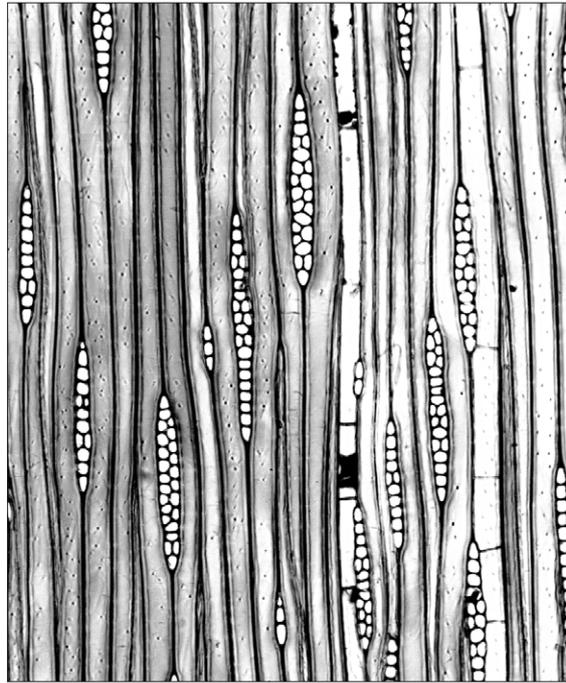


Abb. 70: Holzstrahlen zweireihig,  
*Sequoia sempervirens*, T-70fach

### Querschnittsform der Holzstrahlzellen

Hinsichtlich der Querschnittsform der parenchymatischen Holzstrahlzellen lassen sich auf dem Tangentialschnitt bei einigen Taxa Unterschiede erkennen. Differenziert wird zwischen runden (Abb. 71), ovalen (Abb. 72) und polygonalen (Abb. 74) Zellformen (PEIRCE 1936, 1937; PHILLIPS 1948; CORE et al. 1979; BAREFOOT und HANKINS 1982).

Die Mehrzahl der Taxa der Klasse der Pinatae zeigen ovale Querschnittsformen, während bei *Juniperus* spp. oft kreisrunde und bei *Athrotaxis*, *Sequoia*, *Taiwania* sowie *Taxodium* (Cupressaceae) annähernd polygonale Formen nachzuweisen sind. Das Erkennen gattungstypischer Unterschiede setzt jedoch eine längere Erfahrung voraus.

Entsprechend wird die Querschnittsform lediglich als orientierendes Merkmal bewertet.

Bei der Beurteilung der Querschnittsform der Holzstrahlzellen sind ausschließlich die mittleren Zellen in Betracht zu ziehen, da die Zellen der Holzstrahlenden vielfach länglicher und zugespitzt erscheinen.

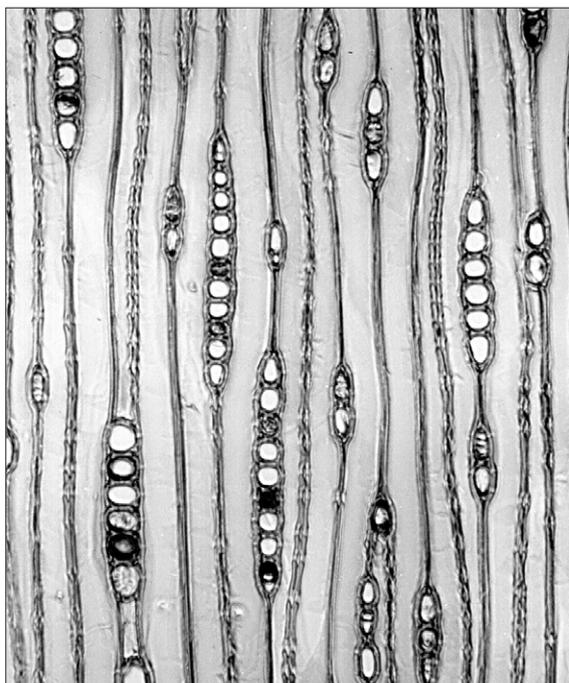


Abb. 71: Querschnitt der Holzstrahlzellen  
rund, *Juniperus deppeana*, T-225fach

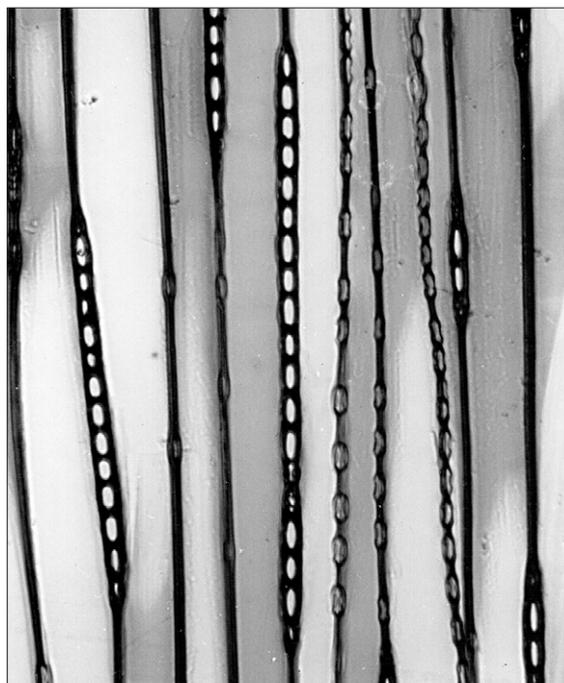


Abb. 72: Querschnitt der Holzstrahlzellen  
oval, *Picea abies*, T-225fach

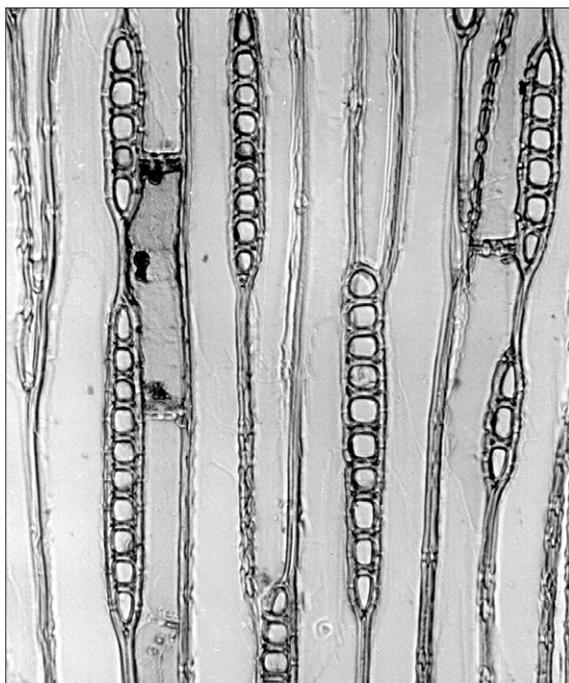


Abb. 73: Querschnitt der Holzstrahlzellen  
annähernd polygonal,  
*Taxodium distichum*, T-225fach

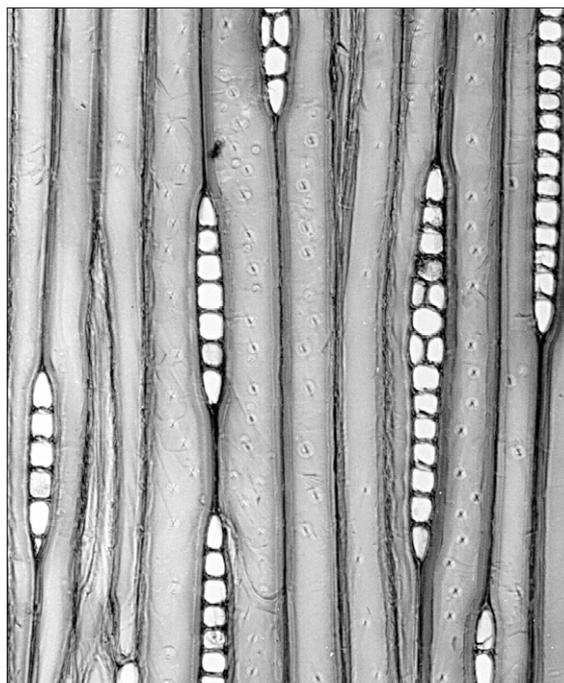


Abb. 74: Querschnitt der Holzstrahlzellen  
polygonal, *Sequoia sempervirens*,  
T-140fach

## Holzstrahlparenchym

Die Horizontal- und Endwände der Holzstrahlparenchymzellen weisen im Radialschnitt Unterschiede in Bezug auf ihre Struktur und Intensität der Tüpfelung auf.

Nach BAILEY und FAULL (1934) bestehen die Holzstrahlparenchymzellen der Familien der Klasse der Pinatae, mit Ausnahme der Familie der Pinaceae, nur aus Primärwänden. In Erweiterung zu dieser Untersuchung konnten FUJIKAWA und ISHIDA (1975) elektronenmikroskopisch nachweisen, dass alle Vertreter der Familie der Pinaceae ebenfalls Sekundärwände ausbilden.

Basierend auf diesen Beobachtungen lassen sich im Lichtmikroskop bei den Horizontalwänden glatte und stark getüpfelte, bei den Endwänden glatte und geknotelte bzw. zahnradförmige Zellwandstrukturen erkennen.

PHILLIPS (1948) gibt zusätzlich die Merkmale „Horizontalwände dünn“ und „Horizontalwände nicht getüpfelt“ an. Diese Attribute werden in vorliegender Untersuchung folgendermaßen berücksichtigt: Die Mehrzahl der Taxa, deren Holzstrahlparenchym aus Primärwänden bestehen, haben dünne Horizontalwände und somit im Lichtmikroskop nicht erkennbare primäre Tüpfel. Diese werden demzufolge als glattwandig bezeichnet. Arten, die dickere Primärwände haben, entsprechend der Wanddicke der angrenzenden Längstracheiden, weisen durch ihre primären Tüpfel häufig Einschnürungen auf. Diese sind in den Bestimmungstabellen (Kapitel 5) unter dem Merkmal „stark getüpfelt“ mit einem „s“ (schwach getüpfelt) gekennzeichnet. Ansonsten ist das Attribut „stark getüpfelt“ auf die Pinaceae beschränkt, da nur in dieser Familie „echte“ einfache Tüpfelpaare zwischen den Horizontalwänden ausgebildet sind.

Glattwandige Horizontalwände (Abb. 75) finden sich in den Taxa der Araucariaceae, Cephalotaxaceae, Cupressaceae (z. B. bei *Actinostrobus*, *Athrotaxis*, *Austrocedrus*, *Callitris*, *Fitzroya*, *Neocallitropsis*, *Papuacedrus*, *Sequoia*, *Taiwania*), Phyllocladaceae, Sciadopityaceae und den Vertretern der Podocarpaceae.

Glatte bis nur schwach getüpfelte Horizontalwände (Abb. 76) wurden bei *Calocedrus*, *Cryptomeria*, *Cupressus*, *Juniperus*, *Metasequoia*, *Platyclusus*, *Taxodium* und *Thuja* (Cupressaceae) sowie *Taxus* und *Torreya* (Taxaceae) beobachtet.

Stark getüpfelte Horizontalwände (Abb. 77) weisen alle Vertreter der Familie der Pinaceae auf, mit Ausnahme einiger *Pinus*-Arten (vergleiche Bestimmungstabellen in Kapitel 5).

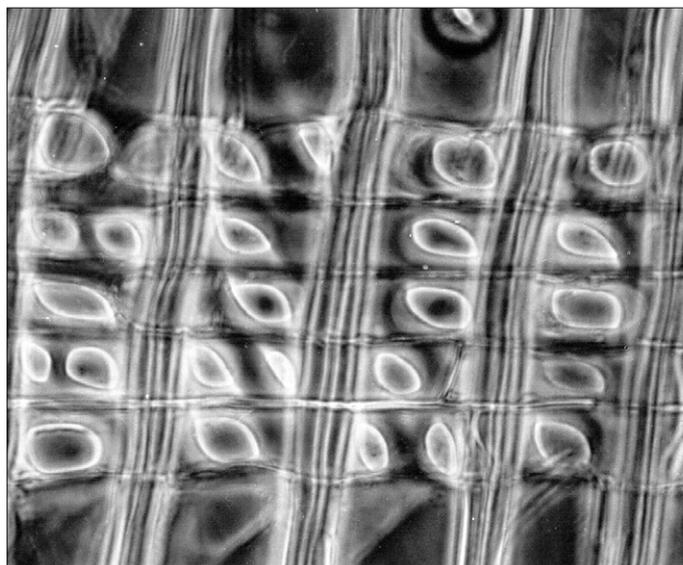


Abb. 75: Horizontalwände der Holzstrahlzellen glattwandig, *Taiwania cryptomerioides*, R-560fach

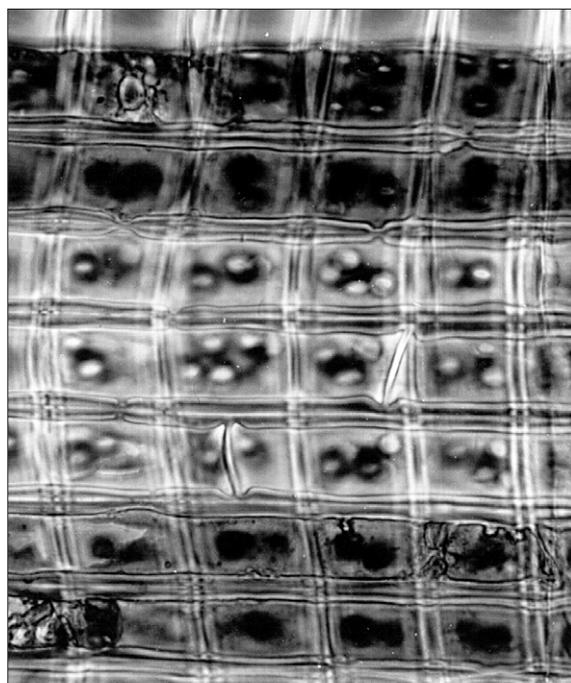


Abb. 76: Horizontalwände der Holzstrahlzellen glattwandig bis schwach getüpfelt, *Thuja plicata*, R-560fach

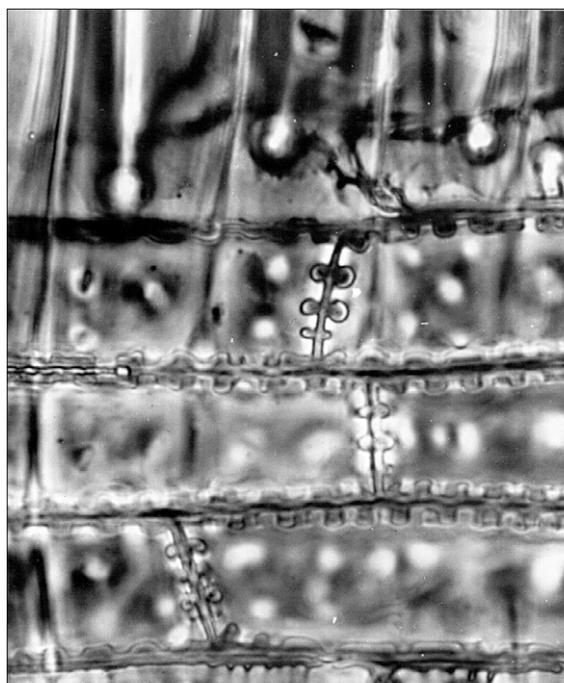


Abb. 77: Horizontalwände der Holzstrahlzellen stark getüpfelt, *Picea abies*, R-900fach

Bei den Endwänden des Holzstrahlparenchyms wurden in vorliegender Untersuchung glatte und geknotelte bzw. zahnradförmige Zellwandstrukturen unterschieden.

Glatte Endwände (Abb. 78-79) finden sich bei den Araucariaceae, Cephalotaxaceae, Cupressaceae (außer z. B. bei *Calocedrus decurrens*, *Cupressus bakeri* und vielen *Juniperus*-Arten), Phyllocladaceae, Podocarpaceae, Sciadopityaceae und Taxaceae.

Geknotelte bzw. zahnradförmige Endwände (Abb. 80-82) sind charakteristisch ausgeprägt in der Familie der Pinaceae, mit Ausnahme der Gattung *Pinus*. Das vereinzelte Vorkommen kleiner Knötchen, wie z. B. bei *Pinus strobus* und *P. cembra* (Abb. 79), ist als glattwandig zu interpretieren.

Bei den zuvor beispielhaft angeführten Taxa kann allgemein von einem regelmäßigen Auftreten der jeweiligen Strukturen ausgegangen werden. Lediglich das Interimsmerkmal „Horizontalwände glatt bis schwach getüpfelt“ lässt sich vielfach nicht eindeutig charakterisieren, so dass diesem Attribut eine geringere diagnostische Bedeutung zugewiesen wird.

Hinsichtlich der Strukturen der Endwände ist eine direkte Zuordnung bei einigen Taxa nicht immer möglich. Im Wesentlichen gehören, entsprechend der Querwände im Längsparenchym, die Gattungen *Juniperus* und *Cupressus* (Cupressaceae) dazu. In Übereinstimmung mit LEIHS (1981) ist die Variationsbreite der Strukturen der Endwände so groß, dass eine mikroanatomische Unterscheidung dieser Gattungen nur in Einzelfällen möglich ist. In vorliegender Untersuchung konnte lediglich beobachtet werden, dass die Endwände von *Juniperus* regelmäßiger Knotelungen aufweisen als *Cupressus*.

In Bezug auf die Strukturen der Horizontal- und Endwände des Holzstrahlparenchyms nimmt die Gattung *Pinus* (Pinaceae) eine Sonderstellung ein. Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurden 80% aller rezent angegebenen Kiefernarten untersucht, nur in Einzelfällen war es jedoch möglich, die Zellwandstrukturen eindeutig zu charakterisieren. Anhand von gefärbten Präparaten (Astrablau, Safranin) wurde deutlich, dass innerhalb der jeweiligen Taxa die Holzstrahlen nur zum Teil lignifiziert waren. In diesen Fällen waren in der Mehrzahl geknotelte und glatte Strukturen nebeneinander zu beobachten. Diese Strukturunterschiede sind dadurch begründet, dass die Arten der Gattung *Pinus* einen sehr breiten Splintholzanteil aufweisen und in diesem das Holzstrahlparenchym noch nicht vollständig ausdifferenziert ist.

Nach BALATINECZ und KENNEDY (1967) schreitet die Maturation der meisten Holzstrahlparenchymzellen des Subgenus *Diploxylon* im Splintholz langsamer voran als in anderen Xylemelementen. Eine Arbeit von THOMAS und NICHOLAS (1968) über „Southern Yellow Pines“ (Subgenus *Diploxylon*) weist darauf hin, dass die meisten Holzstrahlen im Splintholz nur aus Primärwänden bestehen. Auch CÔTÉ und DAY (1969) konnten zeigen, dass im Splintbereich der „Southern Yellow Pines“ dickwandige neben dünnwandigen Parenchymzellen vorkommen. FUJIKAWA und ISHIDA (1975) bilden in einer detaillierten Studie fünf Haupttypen von Holzstrahlparenchymzellen, die sich im Zellwandaufbau, in den Tüpfelstrukturen

und der Ligninverteilung unterscheiden. Nach dieser Untersuchung läuft die Zelldifferenzierung und Lignifizierung bei den *Diploxylon*-Kiefern, die Fenstertüpfel im Kreuzungsfeld aufweisen, mit dem Älterwerden des Splintholzes nur schrittweise ab. Hingegen finden diese Prozesse bei den *Diploxylon*-Kiefern, die pinoide Tüpfel aufweisen, mehr oder weniger abrupt an der Grenze zwischen Splint- und Kernholz statt.

Aufgrund dieser Ausführungen und den vorliegenden Beobachtungen ist die Anwendbarkeit der anatomischen Strukturen der Horizontal- und Endwände der Holzstrahlparenchymzellen für die Gattung *Pinus* stark eingeschränkt.

Generell bezieht sich die Beurteilung der charakteristischen Strukturen der Holzstrahlzellwände ausschließlich auf das Frühholz.

Hinzuweisen ist ferner darauf, dass besonders bei den Taxa der Familie der Cupressaceae die Holzstrahlen oft mit organischen Inhaltsstoffen angefüllt sind. In diesen Fällen kann das Erkennen der jeweiligen Strukturen erschwert sein.

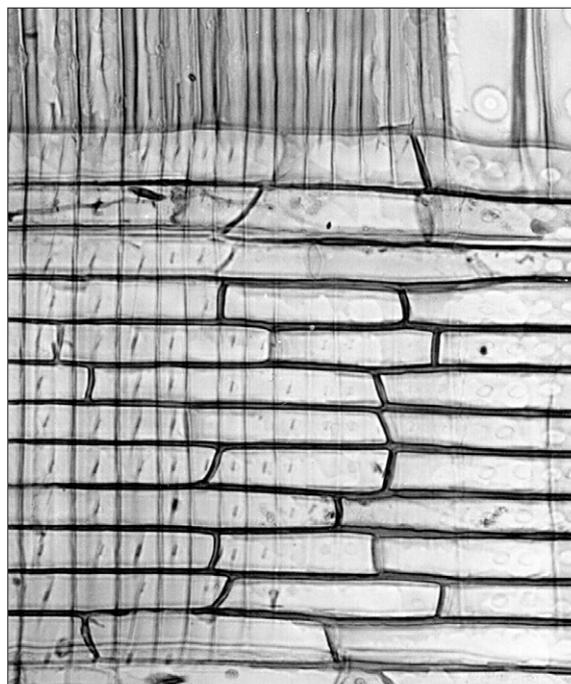


Abb. 78: Endwände der Holzstrahlzellen glatt, *Sequoia sempervirens*, R-225fach

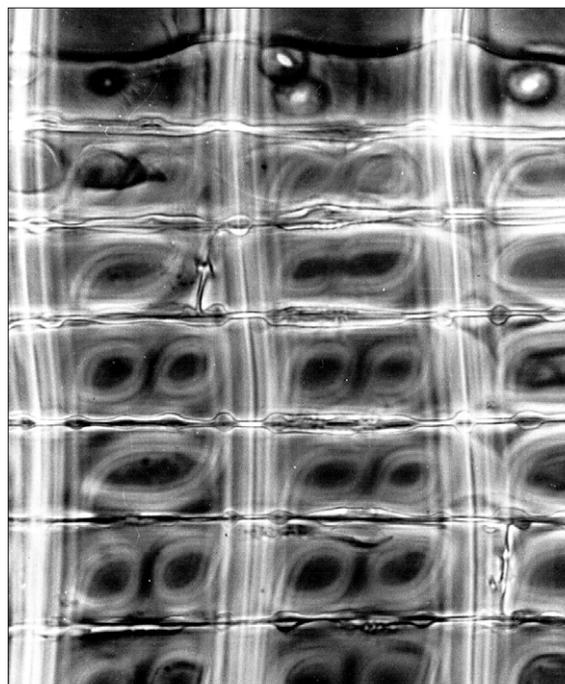


Abb. 79: Endwände der Holzstrahlzellen vereinzelt geknotelt (glatt), *Pinus strobus*, R-560fach

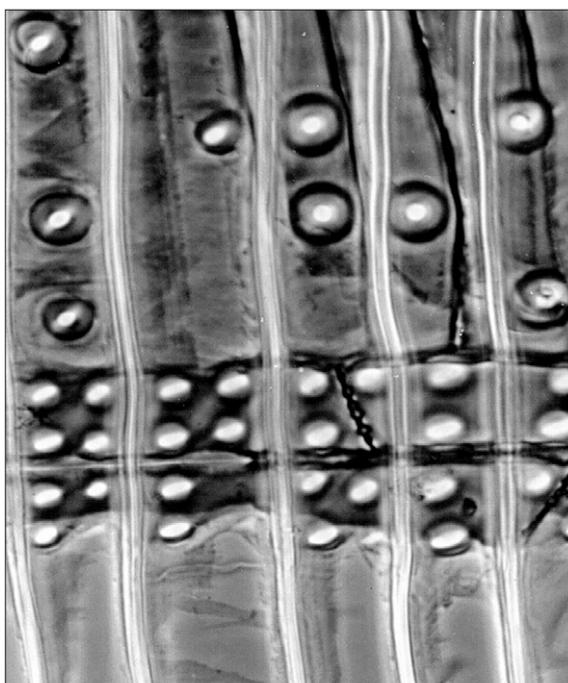


Abb. 80: Endwände der Holzstrahlzellen schwach geknotelt, *Juniperus communis*, R-560fach

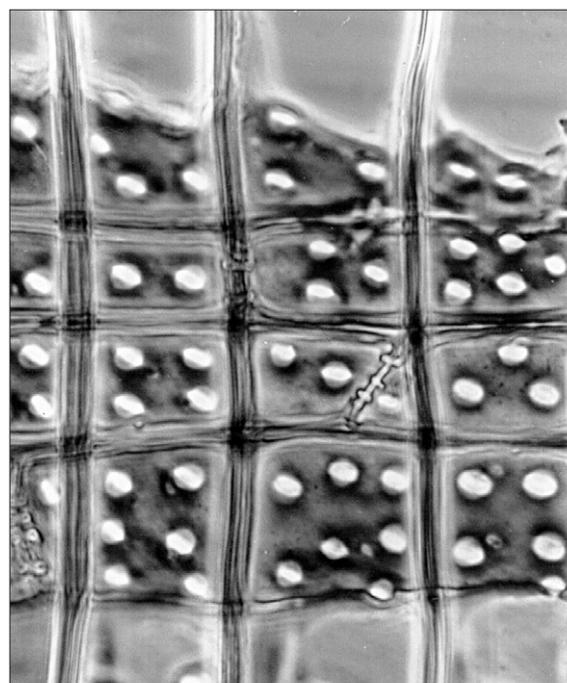


Abb. 81: Endwände der Holzstrahlzellen geknotelt, *Fitzroya cupressoides*, R-560fach

Eine weitere Struktur, die häufig als Bestimmungsmerkmal beschrieben wird, ist der sogenannte „vertiefte Ansatz der Endwände“ (Indentures) (Abb. 82). Hierunter werden Einkerbungen der Horizontalwände, in denen die vertikalen Endwände ansetzen, verstanden. Der Begriff „Indentures“ wurde durch PEIRCE (1936) in die holzanatomische Literatur eingeführt und er erwähnt sie als besonders häufig vorkommend in den Gattungen *Cunninghamia* und *Taiwania* (Cupressaceae). Nach PHILLIPS (1948) treten „Indentures“ jedoch in allen Familien der Koniferen, mit Ausnahme der Araucariaceae, auf. Bei den Podocarpaceae seien diese nur bei *Podocarpus salignus* und *Dacrycarpus dacrydioides* vorhanden, in den Gattungen *Cedrus*, *Keteleeria* und *Pinus* (Pinaceae) nur schwach oder überhaupt nicht ausgebildet.

In der vorliegenden Untersuchung wiesen nahezu die Hälfte aller untersuchten Holzarten deutlich „Indentures“ auf.

Es ist zu bedenken, dass „Indentures“ ausschließlich nur bei Holzarten ausgebildet sein können, die dickwandige Horizontalwände zeigen.

Aufgrund des im Rahmen der vorliegenden Untersuchung festgestellten sehr variablen und somit nicht selektierenden Charakters kann den „Indentures“ keine diagnostische Bedeutung zugewiesen werden.



Abb. 82: Endwände der Holzstrahlzellen  
stark getüpfelt, Indentures (Pfeil),  
*Larix decidua*, R-900fach

### Quertracheiden (Holzstrahltracheiden)

Hinsichtlich der Zellartenzusammensetzung lassen sich zwei Holzstrahltypen unterscheiden: homozellulare Holzstrahlen (Abb. 83), die ausschließlich aus Parenchymzellen aufgebaut sind und heterozellulare Holzstrahlen (Abb. 84), die zusätzlich Quertracheiden aufweisen. Quertracheiden unterscheiden sich vom Holzstrahlparenchym durch eine unterschiedliche Tüpfelung. Untereinander und zu angrenzenden Längstracheiden sind sie über Hoftüpfel verbunden, zu benachbarten Horizontalwänden des Holzstrahlparenchyms über halbbehöftete Tüpfel.

Rein parenchymatische Holzstrahlen finden sich bei der Mehrzahl der Taxa der Klasse der Pinatae, wie den Araucariaceae, Cephalotaxaceae, Phyllocladaceae, Podocarpaceae, Sciadopityaceae und Taxaceae. Von einem vereinzelt Vorkommen von Quertracheiden wurde bei den Gattungen *Abies* (Pinaceae), *Calocedrus*, *Cupressus*, *Juniperus*, *Libocedrus*, *Sequoia*, *Sequoiadendron* und *Thujopsis* (Cupressaceae) berichtet (PEIRCE 1936, 1937; PHILLIPS 1948; PANSCHIN und DE ZEEUW 1980). Nach vorliegenden Untersuchungen können diese Aussagen bestätigt werden, ein regelmäßiges Vorkommen außerhalb der Familie der Pinaceae wurde jedoch nur bei *Xanthocyparis nootkatensis* (Cupressaceae) beobachtet.

Bei der Klassifizierung als homozellulare Holzstrahlen bleibt ein nur gelegentliches Vor-

kommen von Quertracheiden unberücksichtigt. Heterozelluläre Holzstrahlen mit regelmäßigem Auftreten von Quertracheiden sind ein besonderes Charakteristikum für die Gattungen *Cathaya*, *Cedrus*, *Larix*, *Picea*, *Pinus*, *Pseudotsuga* und *Tsuga* (Pinaceae).

In der Gattung *Pinus*, vor allem bei den „Hard Pines“ (z. B. *P. palustris*, *P. elliotii*, *P. echinata*, *P. taeda*, *P. caribaea*, *P. oocarpa*, *P. virginiana*) sind die Quertracheiden besonders zahlreich vorhanden. Hier bilden die Zellen einen ein- bis mehrreihigen Saum der Holzstrahlen und befinden sich häufig auch innerhalb derselben. Die niedrigeren Holzstrahlen der „Hard Pines“ bestehen zum Teil nur aus Quertracheiden.

Besondere Erwähnung verdient sicherlich, dass Nadelhölzer mit heterozellulären Holzstrahlen in aller Regel Harzkanäle besitzen. Taxa mit Quertracheiden, jedoch ohne Harzkanäle, sind selten, wie z. B. die Gattung *Tsuga*.

Da der Zellaufbau der Holzstrahlen ein sehr konstantes Merkmal ist, wird ihm ein hoher diagnostischer Wert beigemessen.



Abb. 83: Holzstrahlen homozellular,  
*Thuja plicata*, R-450fach



Abb. 84: Holzstrahlzellen heterozellular,  
*Larix kaempferi*, R-450fach

Wenn ein heterozellulärer Holzstrahl Aufbau vorliegt, ergeben sich aus den Quertracheiden weitere Bestimmungsmerkmale. Dies sind insbesondere die Strukturen der Zellwände, die entweder glatt sind oder auch Zähnelungen aufweisen können. Nach ROL (1932) und HUDSON (1960) wird die Struktur der Zellwände der Quertracheiden, in Kombination mit anderen Merkmalen, als sehr wertvoll für die Differenzierung von *Pinus*-Arten (Pinaceae) eingestuft.

ROL (1932) unterscheidet für die Gattung *Pinus* sieben unterschiedliche Typen, entsprechend der botanischen Sektionen innerhalb dieser Gattung. In diesem Zusammenhang kombiniert er die Strukturen der Quertracheiden mit der Dicke der Horizontalwände des Holzstrahlparenchyms und der Tüpfelung der Tangentialwände. Nach vorliegenden Beobachtungen sind die beiden letzten Merkmale für eine Bestimmung jedoch zu variabel, als dass sie sich als zuverlässige Unterscheidungsmerkmale darstellen lassen. Deshalb werden hier nur drei übergeordnete Merkmale unterschieden: glatte, gezähnte und netzförmige (reticulate) Quertracheiden. Diese drei Merkmale ergeben in Kombination miteinander sowie unter Einbeziehung der Kreuzungsfeldtüpfel für die Differenzierung der Arten der Gattung *Pinus* sechs Gruppen (vergleiche detaillierte mikroanatomische Einteilung Kapitel 5).

Glattwandige Quertracheiden (Abb. 85) sind charakteristisch u. a. für *Pinus cembra*, *P. flexilis*, *P. koraiensis*, *P. lambertiana*, *P. monticola* und *P. strobus* (Pinaceae). Im englischen Sprachgebrauch werden sie als „nondentate“ oder „smooth“ bezeichnet.

Gezähnte Quertracheiden (Abb. 86-87) zeigen deutlich spitze Ausformungen der Zellwände, wie sich diese bei *Pinus mugo*, *P. nigra*, *P. resinosa*, *P. sylvestris*, *P. thunbergii* und *P. tropicalis* (Pinaceae) beobachten lassen.

Netzförmige Quertracheiden (Abb. 88) finden sich besonders häufig und deutlich ausgeprägt bei *Pinus echinata*, *P. elliotii*, *P. glabra*, *P. pungens* und *P. virginiana*. In diesem Fall sind die Zähne miteinander verbunden und erscheinen dadurch netzförmig bzw. „reticulat“. Räumlich gesehen entsprechen netzförmige Quertracheiden der inneren Struktur des Naturschwammes.

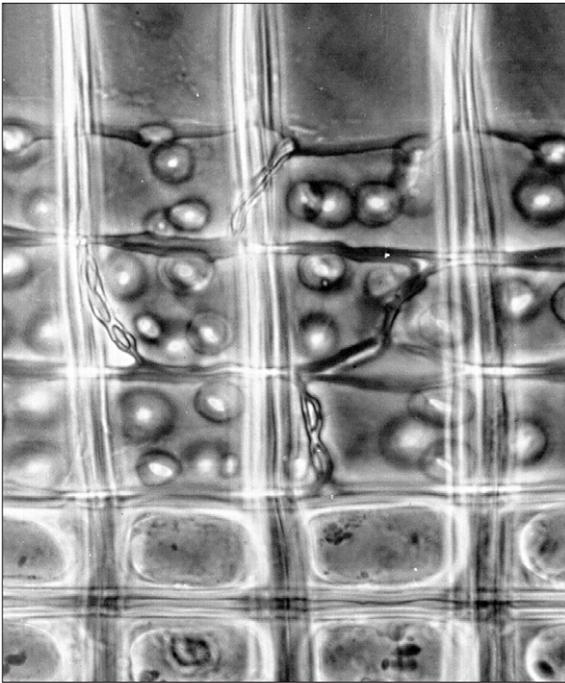


Abb. 85: Quertracheiden glattwandig,  
*Pinus strobus*, R-560fach

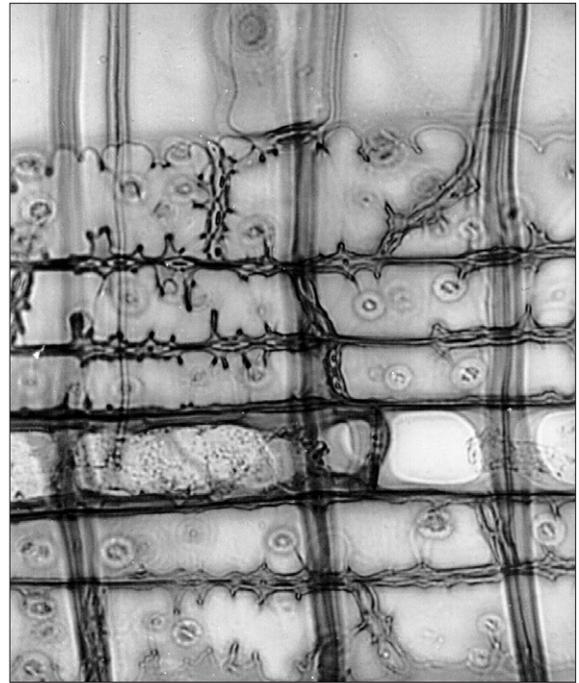


Abb. 86: Quertracheiden gezähnt,  
*Pinus sylvestris*, R-560fach

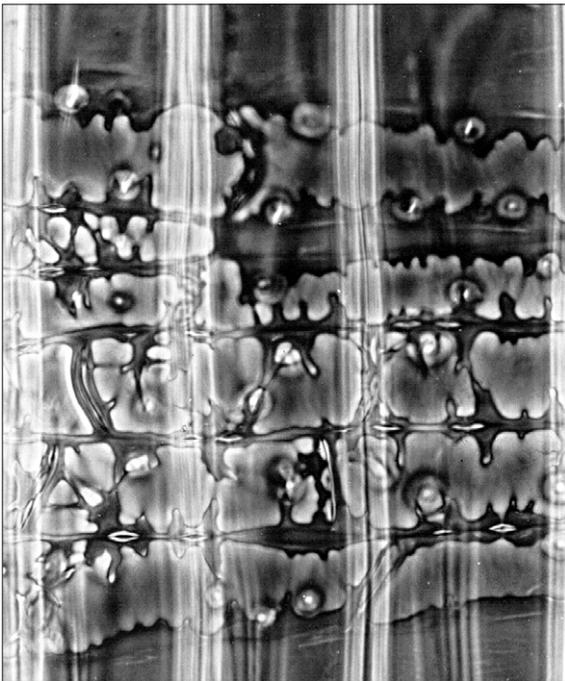


Abb. 87: Quertracheiden gezähnt,  
*Pinus sylvestris*, R-560fach

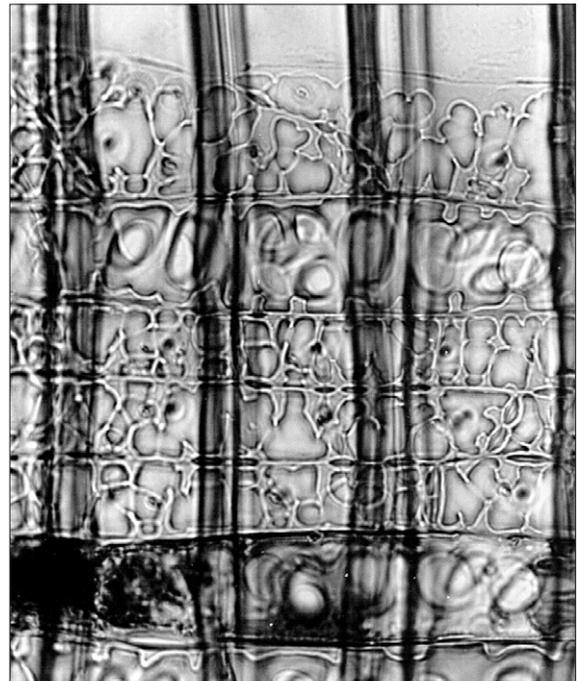


Abb. 88: Quertracheiden netzförmig,  
*Pinus pungens*, R-560fach

Analog zu den Längstracheiden (Kapitel 4.4) können auch die Quertracheiden spiralförmige Verdickungen aufweisen (Abb. 89-90). Nach YATSENKO-KHMELEVSKY (1954), CHAVCHAVADZE (1979), SUZUKI und NOSHIRO (1988) sind spiralförmige Verdickungen in den Quertracheiden häufiger in Stämmen und Ästen junger Bäume von *Larix* spp. (Pinaceae) zu beobachten. SUDO (1968) und ANAGNOST et al. (1994) konnten derartige Strukturen im Stammholz bei sehr vielen Arten von *Larix* und *Picea* (Pinaceae) beobachten, wiesen dieses Vorkommen jedoch als unregelmäßig aus.

In den vorliegenden Untersuchungen zeigten *Cathaya*, *Larix*, *Picea* und *Pseudotsuga* (Pinaceae) spiralförmige Verdickungen in den Quertracheiden.

Zusammenfassend lässt sich der Schluss ziehen, dass das Vorkommen von spiralförmigen Verdickungen in den Quertracheiden bei *Larix* und *Picea* sehr variabel ist und somit kein konstantes Merkmal darstellt. In diesen Fällen ist das Auftreten vor allem auf das Spätholz beschränkt. Bei *Cathaya* und *Pseudotsuga*, besonders *Pseudotsuga japonica*, *P. macrocarpa* und *P. sinensis*, konnten spiralförmige Verdickungen der Quertracheiden regelmäßig auch im Frühholz beobachtet werden. Aufgrund des nur zum Teil regelmäßigen Auftretens und eines nicht repräsentativen Probenumfangs wird das Merkmal „spiralförmige Verdickungen in den Quertracheiden“ als Merkmal 2. Ordnung gewertet.

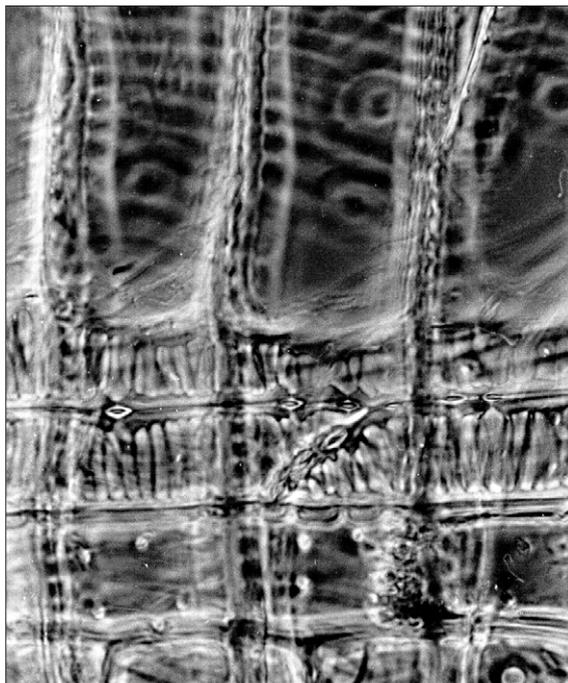


Abb. 89: Spiralförmige Verdickungen in Quertracheiden, *Pseudotsuga japonica*, R-560fach



Abb. 90: Spiralförmige Verdickungen in Quertracheiden, *Picea abies*, R-560fach

Da die Unterscheidung der Gattungen *Picea* und *Larix* (Pinaceae) häufig Schwierigkeiten bereitet, in den wesentlichen anatomischen Merkmalen, wie Holzstrahl Aufbau, Kreuzungsfeldtüpfel und Harzkanäle sind sie nahezu identisch, wird ein zusätzliches Merkmal in dieser Untersuchung aufgenommen. Nach BARTHOLIN (1979) lassen sich diese beiden Gattungen anhand ihrer Hoftüpfel in den Quertracheiden voneinander unterscheiden. ANAGNOST et al. (1994) bestätigen diese Beobachtungen und empfehlen, dieses Merkmal in Kombination mit den Merkmalen „Tüpfelung der Radialwände“ und „spiralige Verdickungen der Längs-/Quertracheiden“ zu verwenden. Zusätzlich wurden Merkmale wie „Übergang Früh-/Spätholz“ und die Anzahl der Epithelzellen der radialen Harzkanäle in Betracht gezogen. Die Autoren konnten jedoch diesen beiden Merkmalen keine diagnostische Bedeutung zuweisen.

Nach BARTHOLIN (1979) lassen sich vier verschiedene Typen von behöfteten Tüpfeln der Quertracheiden unterscheiden:

Der *Larix*-Typ: Die behöfteten Tüpfel sind relativ groß, haben abgerundete Höfe und besitzen einen weiten Porus.

Der *Picea*-1-Typ: Die Höfe sind oft verdickt und gesäumt von kleinen eckigen Beulen, die den Porus als kleinen Kanal erkennen lassen.

Der *Picea*-2-Typ: Entspricht vollständig dem *Picea*-1-Typ, hat jedoch zusätzlich gezähnte Höfe (kleine Hörner).

Der *Intermediate*-Typ: Dieser Typ hat einen Porus von mittlerem Durchmesser und teilweise leicht verdickte Höfe.

Zu berücksichtigen ist allerdings, dass zur Unterscheidung der beiden Gattungen ausschließlich die Tüpfelung der Frühholztracheiden herangezogen werden darf, da im Spätholz von *Larix* auch der *Picea*-1-Typ vorkommt.

Das Frühholz der Gattung *Picea* zeigt häufig den *Picea*-1- und den *Intermediate*-Typ. Bei Arten, die spiralige Verdickungen aufweisen, ist der *Picea*-2-Typ vorherrschend. Im Frühholz von *Larix* findet man nur den *Larix*-Typ. Im Spätholz der Gattung *Picea* ist in der Mehrzahl der *Picea*-2-Typ zu finden, im Spätholz von *Larix* der *Larix*-, *Intermediate*- oder *Picea*-1-Typ. Zusammenfassend findet in vorliegender Untersuchung nur ein *Picea*- (Kombination aus 1 und 2) und ein *Larix*-Typ Anwendung (Abb. 91).

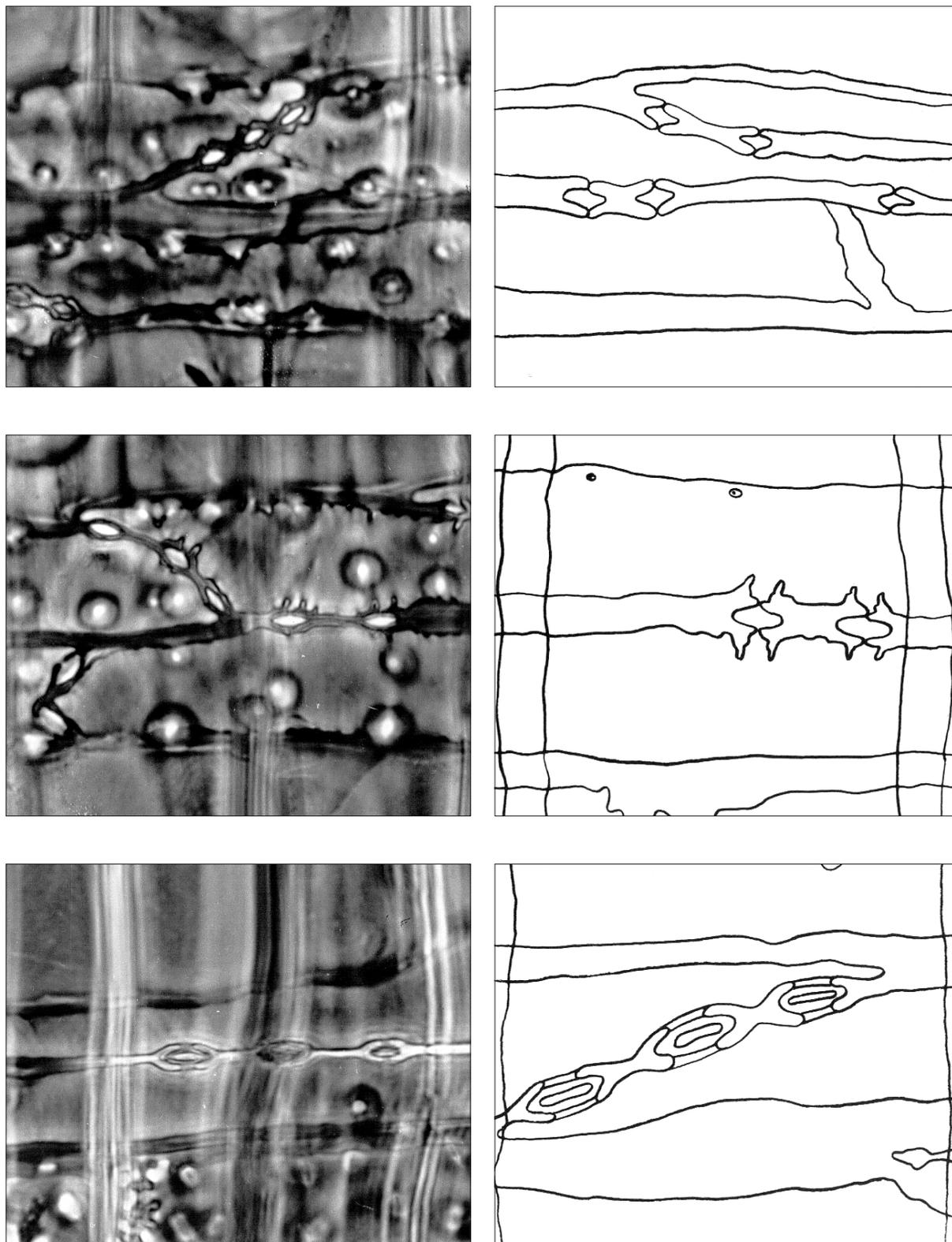


Abb. 91: Typ der behöften Tüpfel der Quertracheiden zur Unterscheidung der Gattungen *Picea* und *Larix*. Nach BARTHOLIN (1979). Zeichnungen nach HOADLEY (1990). *Picea*-1-Typ (o.), *Picea*-2-Typ (m.), *Picea abies*, *Larix*-Typ (u.), *Larix kaempferi*, alle R-860fach

**Holzstrahlen (HS), berücksichtigte Merkmale**

Merkmale 1. Ordnung (hoher diagnostischer Wert):

Quertracheiden	1. vorhanden (HS heterozellular) 2. nicht vorhanden (HS homozellular)
Zellwände der Tracheiden	1. glatt 2. gezähnt 3. netzförmig (reticulat)
Typ der behöfteten Tüpfel der Quertracheiden im Frühholz (nur zur Unterscheidung von <i>Picea</i> und <i>Larix</i> )	1. <i>Picea</i> -Typ 2. <i>Larix</i> -Typ

Merkmale 2. Ordnung (mittlerer diagnostischer Wert):

Holzstrahlbreite	1. einreihig 2. zweireihig
Struktur der Horizontalwände des Holzstrahlparenchyms	1. glattwandig 2. stark getüpfelt
Struktur der Endwände des Holzstrahlparenchyms	1. glattwandig 2. geknotet bis zahnradförmig
Quertracheiden mit spiraligen Verdickungen	1. vorhanden 2. nicht vorhanden

Merkmale 3. Ordnung (geringer diagnostischer Wert):

Querschnitt der Holzstrahlzellen	1. rund 2. oval 3. annähernd polygonal
Durchschnittliche Holzstrahlhöhe (Klassen)	1. sehr niedrig (bis 5 Zellen) 2. mittelhoch (6-15 Zellen) 3. hoch (16-30 Zellen) 4. sehr hoch (über 30 Zellen)

#### 4.8 Kreuzungsfeldtüpfel

Von großer Bedeutung für die Identifizierung von Nadelhölzern ist die Anzahl und Gestalt der Tüpfel in den Kreuzungsfeldern, worunter man die rechteckigen Radialwandflächen zwischen Holzstrahlparenchymzellen und Längstracheiden versteht (Abb. 92). Schon im vorletzten Jahrhundert wurden Kreuzungsfeldtüpfel für die allgemeine Beschreibung der anatomischen Strukturen der Nadelhölzer verwendet, ohne jedoch schon spezielle Typen von Tüpfeln zu benennen (GÖPPERT 1850; RUSSOW 1883; BEUST 1884; KLEEGERG 1885). Der Paläobotaniker GOTHAN (1905) war es, der den hohen diagnostischen Wert der Kreuzungsfeldtüpfel erkannte und ihnen von allen anatomischen Merkmalen die größte Bedeutung zuwies. Er gab eine Beschreibung von 6 Typen, die er als araucarioid, cupressoid, eiporen, glyptostroboid, ein „Mittelding“ aus cupressoid und glyptostroboid sowie podocarpoid bezeichnete. Einen weiteren Typ, den GOTHAN (1905) erwähnt, ist der piceoide Typ, der in seiner Arbeit jedoch nicht näher erläutert wird. In späteren Untersuchungen (VIERHAPPER 1910; KRÄUSEL 1917; ECKHOLD 1922; SLYPER 1933) wurden die von GOTHAN (1905) beschriebenen Typen vielfach angewandt. KRÄUSEL (1917) führte zusätzlich den Begriff taxodoid ein, um GOTHANS Typ „Mittelding“ zwischen cupressoid und glyptostroboid näher zu definieren und bezeichnete die eiporigen Tüpfel als phyllocladoid. VIERHAPPER (1910) war der erste, der den Begriff Kreuzungsfeldtüpfel prägte, zuvor wurden diese als Holzstrahltüpfel bezeichnet.

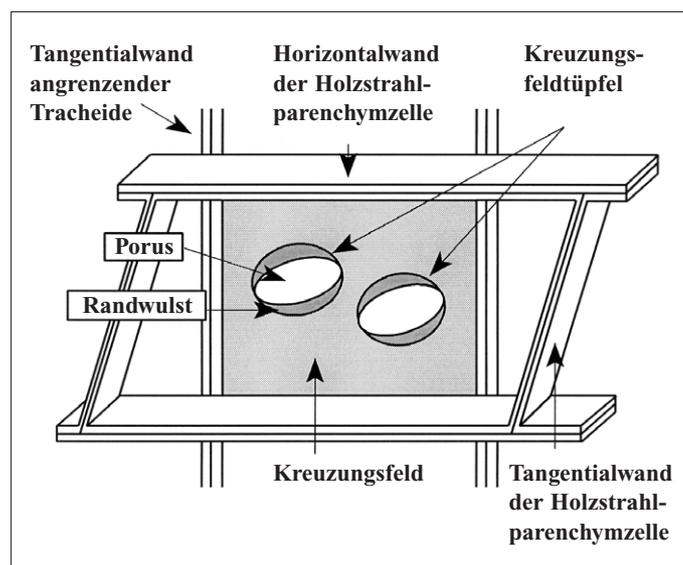


Abb. 92: Schematische Darstellung  
eines Kreuzungsfeldes in Radialansicht.  
VOGEL (1995).

Seit PHILLIPS (1941, 1948) werden in der holzanatomischen Literatur allgemein fünf verschiedene Typen von Kreuzungsfeldtüpfeln unterschieden:

- 1 (-3)\*, simple or nearly so (Synonyme: window-like, fenestriform, Fenstertüpfel)
- pinoid (1-6)\*
- piceoid
- cupressoid
- taxodioid

\*Anzahl der Tüpfel pro Kreuzungsfeld

Definiert sind die Typen durch das unterschiedliche Verhältnis von Porusbreite zu Tüpfelwulstbreite (Hof). Bei der Porusausdehnung (Längsachse) wird zwischen eingeschlossenen, berührenden und überschreitenden Pori unterschieden (Abb. 93).

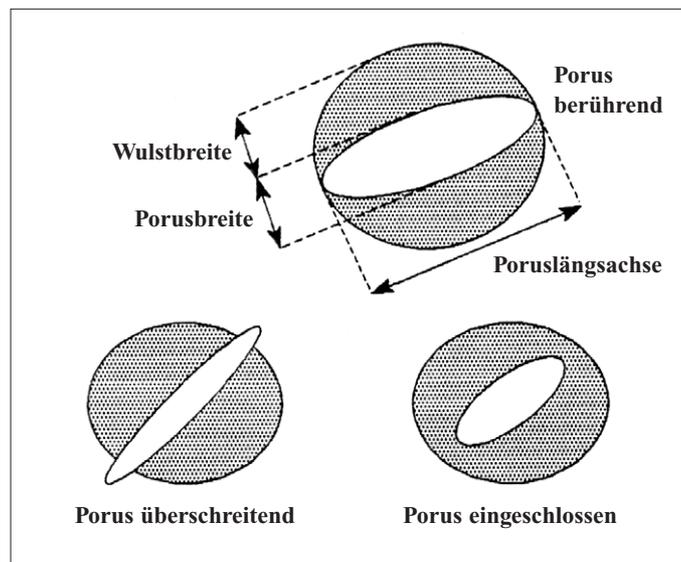


Abb. 93: Schematische Darstellung von Kreuzungsfeldtüpfeln im Radialschnitt mit unterschiedlicher Porusausdehnung. VOGEL (1995).

Die Problematik der Kreuzungsfeldtüpfeltypen nach PHILLIPS ist jedoch, dass diese keinen Spielraum für Variationen innerhalb eines Typus bieten. Somit stößt der Ungeübte vielfach auf Schwierigkeiten hinsichtlich einer Zuordnung, da Kreuzungsfeldtüpfel innerhalb der einzelnen Arten einer großen Variationsbreite unterliegen. Deshalb ist es sinnvoll, die einzelnen Typen in ihrer gesamten Formenvielfalt zu erfassen, um eine höhere diagnostische Sicherheit zu erzielen. Ein entsprechendes System zur Typisierung der Kreuzungsfeldtüpfel erarbeitete erstmals VOGEL (1995). In seiner Arbeit unterscheidet er zwei Hauptgruppen, die ihrerseits wiederum in je vier Untergruppen unterteilt sind. Die beiden Hauptgruppen unterscheiden sich basierend auf den Untersuchungen von KRAHMER und CÔTÉ (1963), HARADA (1964), FUJIKAWA und ISHIDA (1975) darin, dass die erste Hauptgruppe einseitig behöft Tüpfelpaare aufweist (nur die Familie der Pinaceae) und die zweite Hauptgruppe ausschließlich blind endende Hoftüpfel zeigt (alle anderen Familien). Innerhalb der Gattung *Pinus* (Pinaceae) bieten nach FUJIKAWA und ISHIDA (1975) jedoch einige *Diploxylon*-Arten im Splintholz eine Ausnahme. Blind endende Tüpfel konnten ebenfalls im Splintholz bei verschiedenen Kiefernarten der „Southern Yellow Pines“ beobachtet werden (THOMAS und NICHOLAS 1968).

Die erste Hauptgruppe ist in die vier Formengruppen pinoid 1 (Fensterdüpfel), pinoid 2, piceoid und abietoid unterteilt. Die zweite Hauptgruppe umfasst die Formengruppen cupressoid, taxodioid, araucarioid und phyllocladoid.

Im Folgenden werden die einzelnen Formen der Kreuzungsfeldtüpfel beschrieben, mit den klassischen Typen von PHILLIPS (1948) verglichen, Definitionen geprüft bzw. erweitert und ergänzende Beobachtungen dargestellt.

## 1. HAUPTGRUPPE

Die Formen der Kreuzungsfeldtüpfel der 1. Hauptgruppe resultieren aus halbbehöft Tüpfelpaaren (Abb. 94).

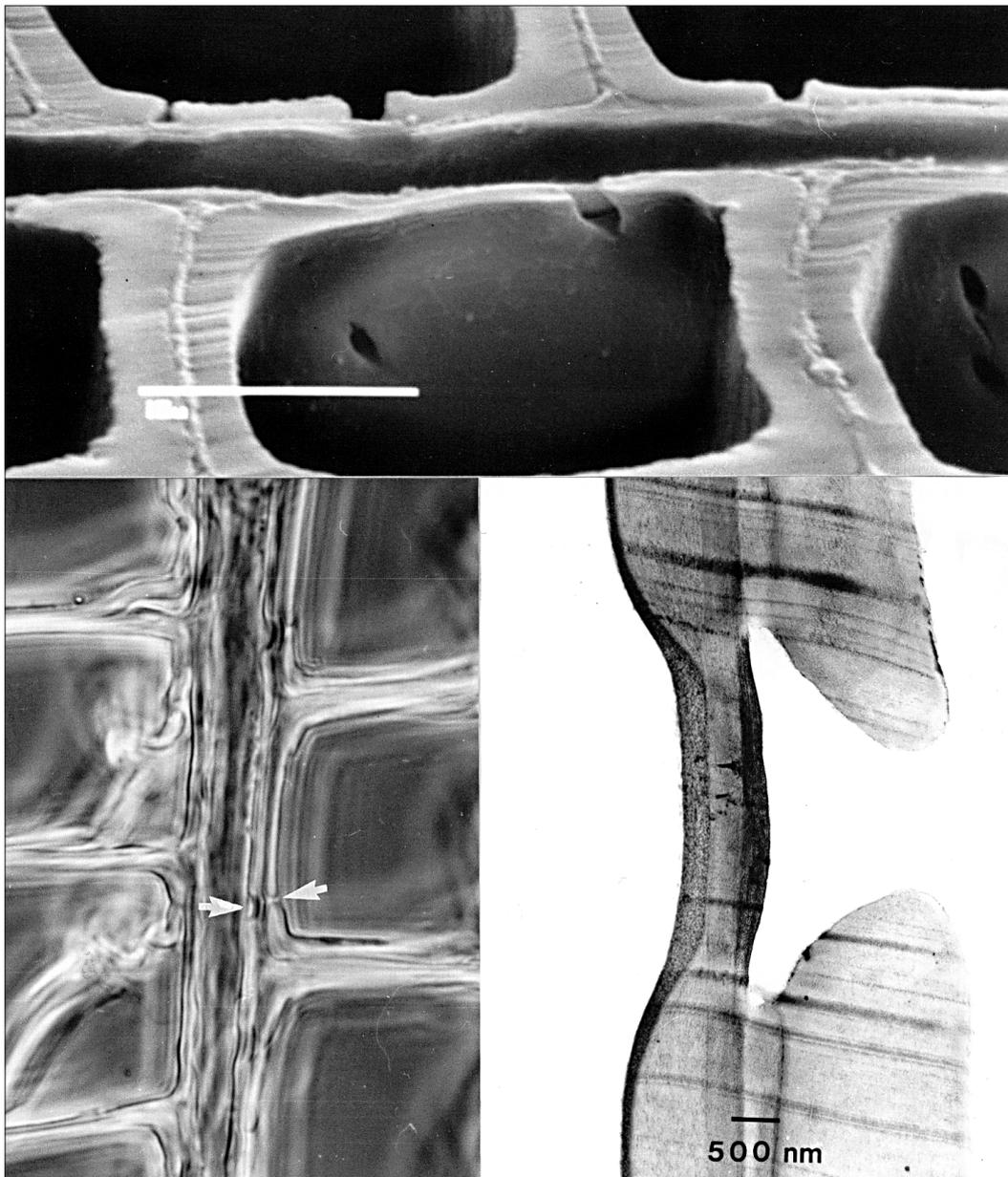


Abb. 94: 1. Hauptgruppe, Kreuzungsfeldtüpfel resultieren aus halbbehöftten Tüpfeln.  
*Picea abies*, oben: Längstracheiden mit Hoftüpfeln und in der Mitte gelegener  
 Holzstrahl mit einfachen Tüpfeln, 3400fach, REM,  
 unten links: Holzstrahl mit einfachen Tüpfeln und angrenzenden Tracheiden  
 mit Hoftüpfeln, Q-900fach, LM,  
 unten rechts: einseitig behöftes Tüpfelpaar, Q-12000fach, TEM.  
 Nach VOGEL (1995).

**Pinoid 1:**

Dieser Typ entspricht dem Typ von PHILLIPS „1 (-3) large, simply or nearly so, in earlywood“ bzw. den Fenstertüpfeln („window-like pits“), die auch als „fenestriform“ bezeichnet werden. Fenstertüpfel sind charakteristisch für viele Kiefernarten, wie z. B. *Pinus sylvestris*, *P. nigra*, *P. resinosa* des Subgenus *Diploxylon* und *P. cembra*, *P. strobus*, *P. wallichiana* des Subgenus *Haploxylon* (Abb. 95-97).

In Größe ( $\text{\O} > 20 \mu\text{m}$ ) und Gestalt ähnliche Kreuzungsfeldtüpfel, wie sie bei *Phyllocladus* (Phyllocladaceae), *Sciadopitys* (Sciadopityaceae) und *Lagarostrobos* (Podocarpaceae) vorkommen, werden von VOGEL (1995) im Unterschied zu PHILLIPS (1948) als eigener Typ definiert (phyllocladoid). Im Gegensatz zu den Fenstertüpfeln der Kiefern weisen sie mehr ovale und weniger rhomboide Formen auf. Des Weiteren resultieren diese Formen aus blind endenden Tüpfeln. Bei der Betrachtung dieses Tüpfeltyps ist darauf zu achten, dass in jungen Zellen des Splintholzes einiger *Pinus*-Arten (Pinaceae) keine einfachen Tüpfel im Parenchym zu finden sind, da die entsprechende Sekundärwand noch nicht vollständig ausgebildet ist (BALATINECZ und KENNEDY 1967, FUJIKAWA und ISHIDA 1975). In diesem Fall resultiert die Form der Fenstertüpfel aus blind endenden Tüpfeln (Abb. 123).

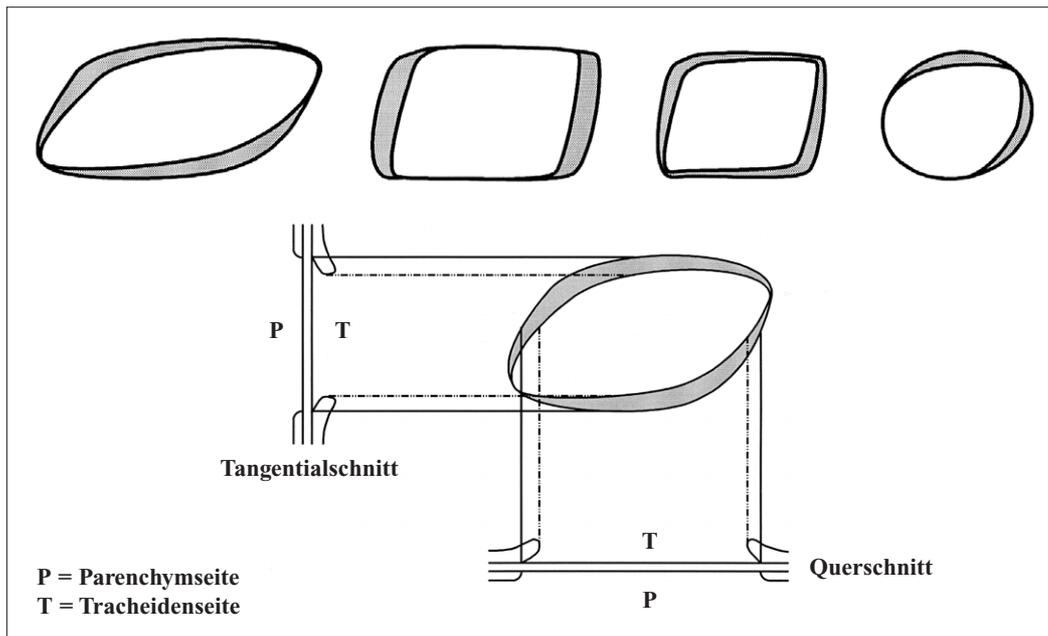


Abb. 95: Schematische Darstellung  
des Kreuzungsfeldtüpfeltyps (KFT) pinoid 1,  
oben: Formenvielfalt der Tüpfel innerhalb eines Kreuzungsfeldes,  
unten: 3-Tafel-Projektion des Radialbildes des KFT pinoid 1.

Verändert nach VOGEL (1995).

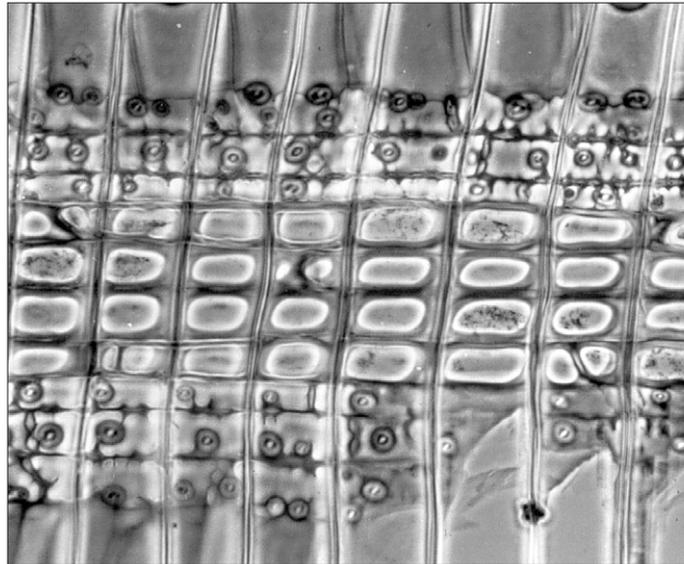


Abb. 96: Kreuzungsfeldtüpfeltyp pinoid 1,  
*Pinus sylvestris*, R-560fach



Abb. 97: Kreuzungsfeldtüpfeltyp pinoid 1,  
*Pinus strobus*, R-350fach

**Pinoid 2:**

Dieser Typ entspricht dem Typ „pinoid (1-6)“ von PHILLIPS (1948) und stellt eine Art Poolfunktion dar. Demzufolge werden von PHILLIPS alle *Pinus*-Arten, die nicht dem „1 (-3) large“ Typ zugeordnet sind, in diese Kategorie eingegliedert. Die Formenvielfalt des pinoid 2 Typs ist sehr groß, so dass man innerhalb eines Kreuzungsfeldes runde, ovale und z. T. fast polygonale Tüpfel beobachten kann. Die Tüpfelwulstbreiten sind häufig sehr schmal und nicht zu erkennen. Beispiele für diesen Typ sind *Pinus contorta*, *P. ponderosa* und *P. banksiana* (Abb. 98-100). Bei der Betrachtung dieses Tüpfeltyps ist zu beachten, dass nach THOMAS und NICHOLAS (1968) im Splintholz von *Pinus echinata*, *P. serotina*, *P. palustris* und *P. taeda* auch blind endende Tüpfel vorkommen.

VOGEL (1995) beschreibt den Kreuzungsfeldtüpfeltyp pinoid 2 wie folgt: Im Unterschied zu den zuvor genannten sind diese Kreuzungsfeldtüpfel erheblich gleichmäßiger aufgebaut und unterscheiden sich somit. Dieser Typ ist eine Mischform aus dem piceoiden und abietoiden, weist zum Teil aber auch Ähnlichkeiten mit dem cupressoiden Typ auf. Wesentliches Erkennungsmerkmal ist eine gewisse Regelmäßigkeit hinsichtlich der Form und Größe. Die Tüpfelgrenzen sind deutlich ausgeprägt, die Pori teils eingeschlossen, teils überschreitend. Je Kreuzungsfeld sind 2 bis 4 Tüpfel ausgebildet. Dieser Kreuzungsfeldtüpfeltyp kommt unter anderem in folgenden Kiefernarten vor: *Pinus edulis*, *P. gerardiana*, *P. heldreichii*, *P. monophylla* und *P. quadrifolia* (Pinaceae) (Abb. 101-103).

Zusammenfassend lassen sich nach vorliegender Untersuchung aus dem pinoid 2 Typ zwei Subtypen unterscheiden:

- pinoid 2a
- pinoid 2b

Die radiale Ansicht des Kreuzungsfeldtüpfeltyps pinoid 2a und 2b entspricht im Kernholz den 3-Tafel-Projektionen des Typs piceoid (Abb. 104) und abietoid (Abb. 107), im Splintholz teilweise denen von cupressoid (Abb. 111) und taxodioid (Abb. 114).

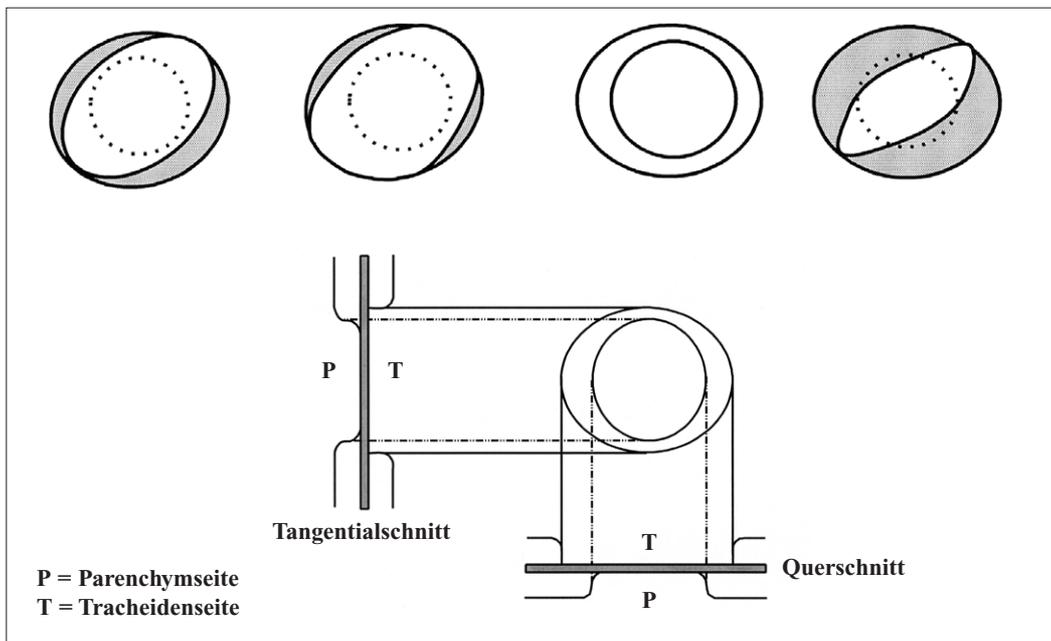


Abb. 98: Schematische Darstellung  
 des Kreuzungsfeldtüpfeltyps (KFT) pinoid 2,  
 oben: Formenvielfalt der Tüpfel innerhalb eines Kreuzungsfeldes,  
 unten: 3-Tafel-Projektion des Radialbildes des KFT pinoid 2.  
 Verändert nach VOGEL (1995).



Abb. 99: Kreuzungsfeldtüpfeltyp pinoid 2a,  
*Pinus ponderosa*, R-360fach

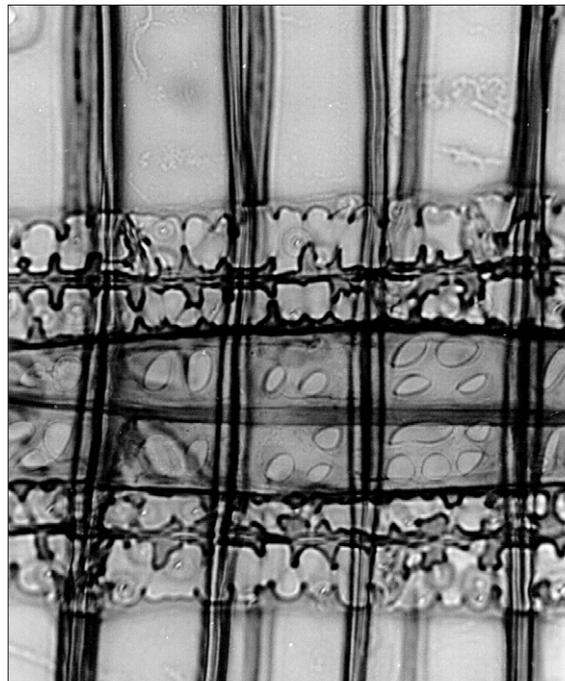


Abb. 100: Kreuzungsfeldtüpfeltyp pinoid 2a,  
*Pinus pungens*, R-450fach

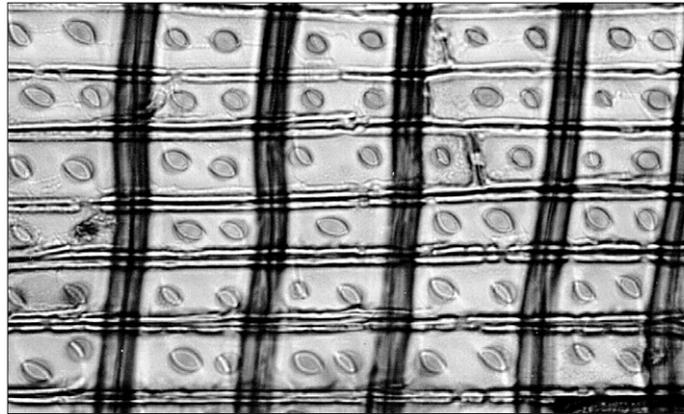


Abb. 101: Kreuzungsfeldtüpfeltyp pinoid 2b,  
*Pinus halepensis*, R-350fach

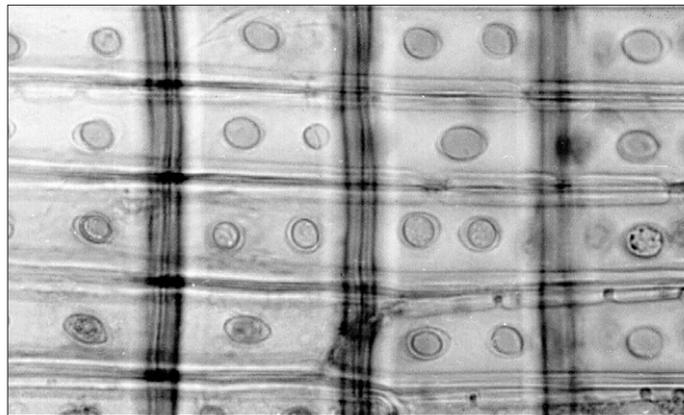


Abb. 102: Kreuzungsfeldtüpfeltyp pinoid 2b,  
*Pinus halepensis*, R-560fach

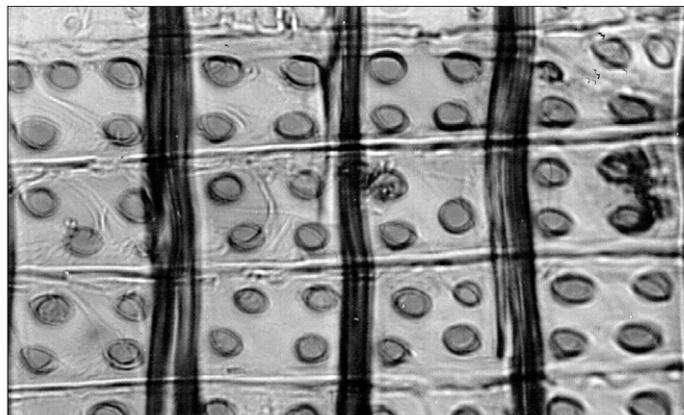


Abb. 103: Kreuzungsfeldtüpfeltyp pinoid 2b,  
*Pinus bungeana*, R-560fach

**Piceoid:**

Piceoide Kreuzungsfeldtüpfel sind durch schlitzartig erweiterte bis spindelförmige Pori, die über die Tüpfelgrenzen hinausragen (überschreitende Pori), charakterisiert. Piceoide Tüpfel sind sehr klein ( $\text{\O} 5\text{-}6 \mu\text{m}$ ), ihre Anzahl pro Kreuzungsfeld beträgt zwischen 2 und 7 (Abb. 104-106).

PHILLIPS (1948) beschreibt nur schlitzförmige Pori, wohingegen in vorliegender Arbeit auch diejenigen mit weiteren Pori einbezogen werden. Piceoide Kreuzungsfeldtüpfel sind typisch für die Pinaceae-Gattungen *Picea*, *Larix*, *Pseudotsuga* und *Tsuga*.

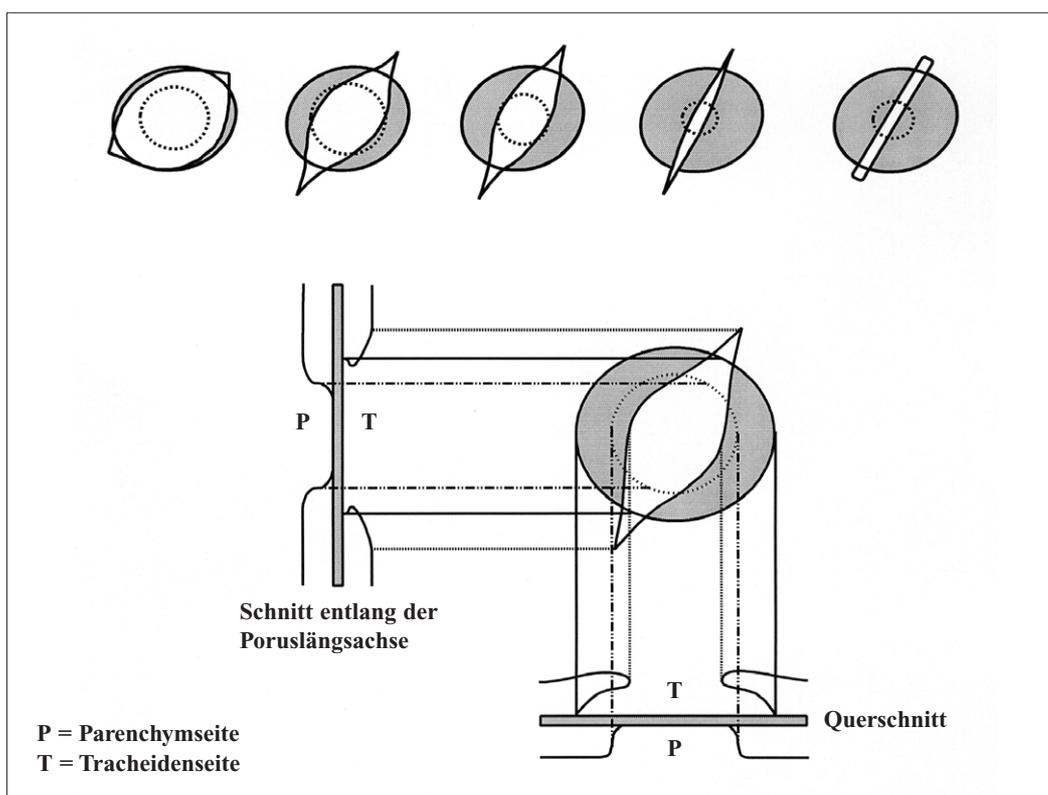


Abb. 104: Schematische Darstellung  
 des Kreuzungsfeldtüpfeltyps (KFT) piceoid,  
 oben: Formenvielfalt der Tüpfel innerhalb eines Kreuzungsfeldes,  
 unten: 3-Tafel-Projektion des Radialbildes des KFT piceoid.

Nach VOGEL (1995).

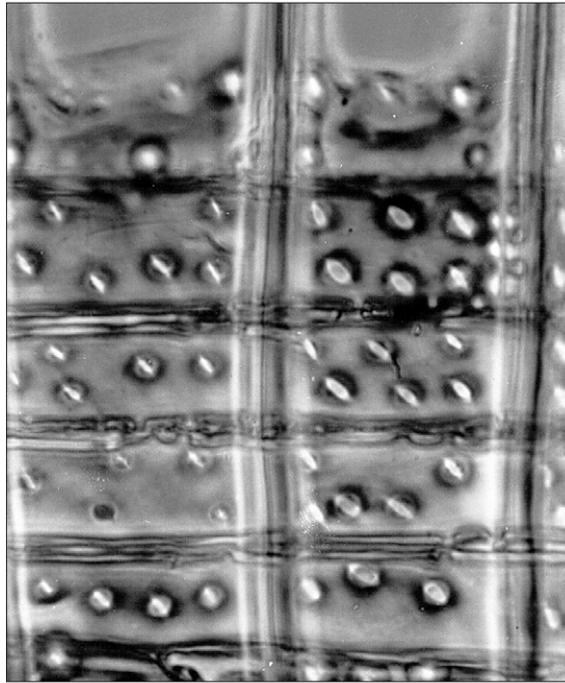


Abb. 105: Kreuzungsfeldtüpfeltyp piceoid,  
*Picea abies*, R-720fach

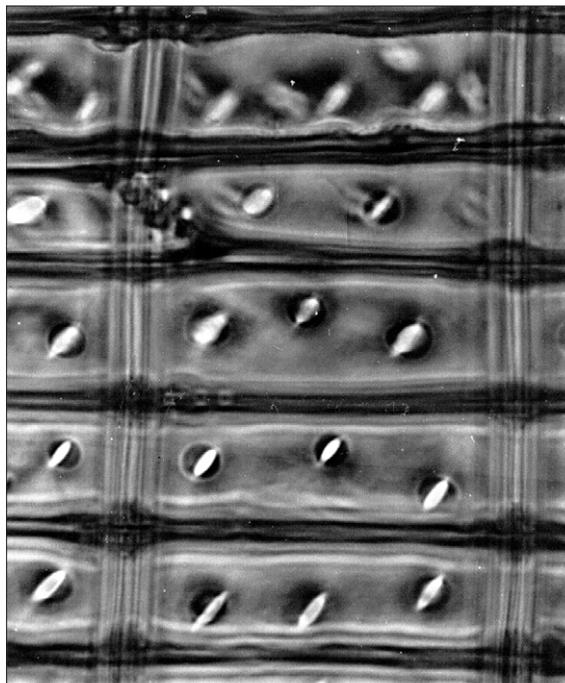


Abb. 106: Kreuzungsfeldtüpfeltyp piceoid,  
*Larix decidua*, R-900fach

**Abietoid:**

Abietoide Kreuzungsfeldtüpfel wurden erstmals von GREGUSS (1955) ausgewiesen und von VOGEL (1995) wieder aufgenommen. Er zeigt folgende Charakteristika: Die Tüpfel sind von geringer Größe ( $\varnothing$  7-8  $\mu\text{m}$ ) und ihre Umrisse von runder bis ovaler Form. Die Höfe (Randwülste) sind stark reduziert und somit oft kaum zu erkennen. Ein charakteristisches Merkmal ist, dass die Öffnungen (Pori) zum Teil die Form eines großen inneren Kreises haben (Abb. 107-109). Abietoide Tüpfel finden sich bei den Pinaceae-Gattungen *Abies*, *Cedrus*, *Keteleeria* und *Pseudolarix*.

PHILLIPS (1948) ordnet die in den zuvor genannten Gattungen vorkommenden Kreuzungsfeldtüpfel seinem Typ taxodioid zu. Diese unterscheiden sich jedoch deutlich von den Kreuzungsfeldtüpfeln, wie sie z. B. für die Gattung *Sequoia* (Cupressaceae) charakteristisch sind.

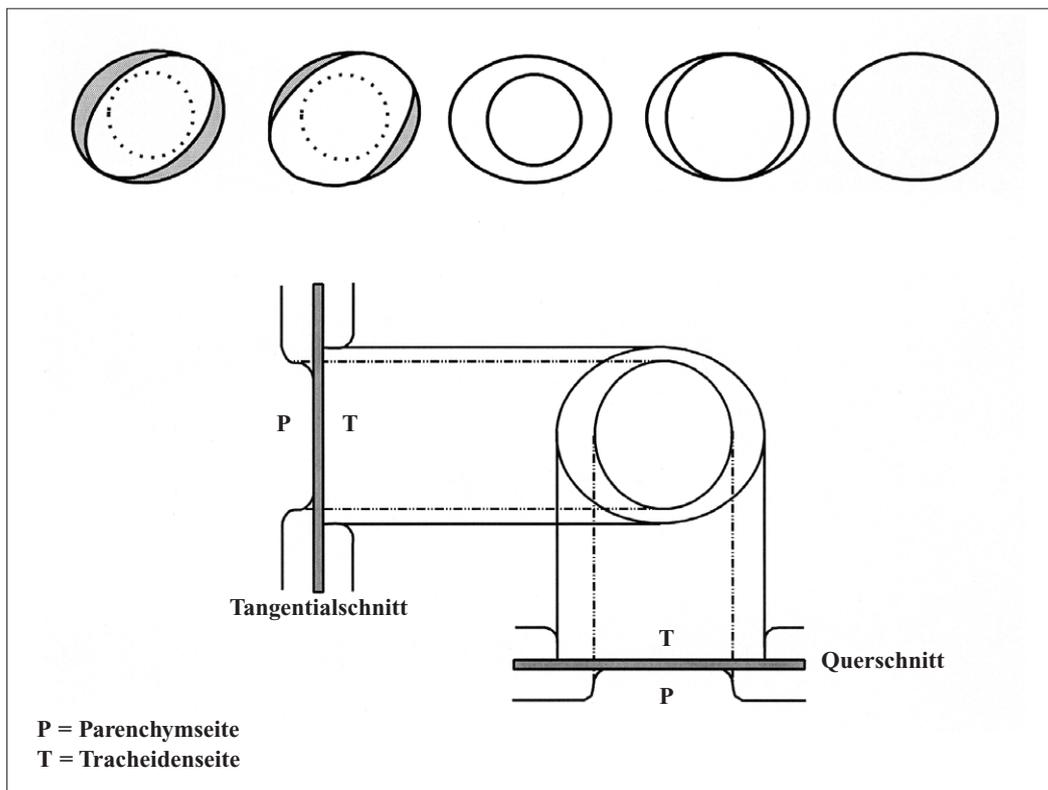


Abb. 107: Schematische Darstellung  
des Kreuzungsfeldtüpfeltyps (KFT) abietoid,  
oben: Formenvielfalt der Tüpfel innerhalb eines Kreuzungsfeldes,  
unten: 3-Tafel-Projektion des Radialbildes des KFT abietoid.  
Nach VOGEL (1995).

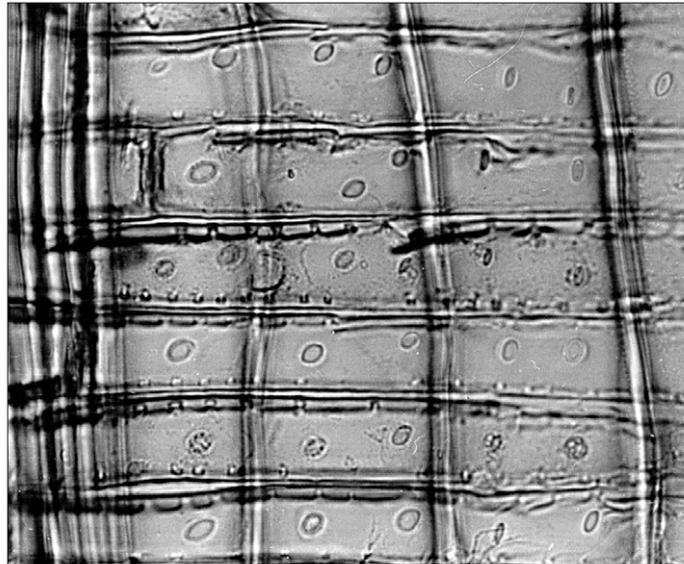


Abb. 108: Kreuzungsfeldtüpfeltyp abietoid,  
*Cedrus atlantica*, R-560fach

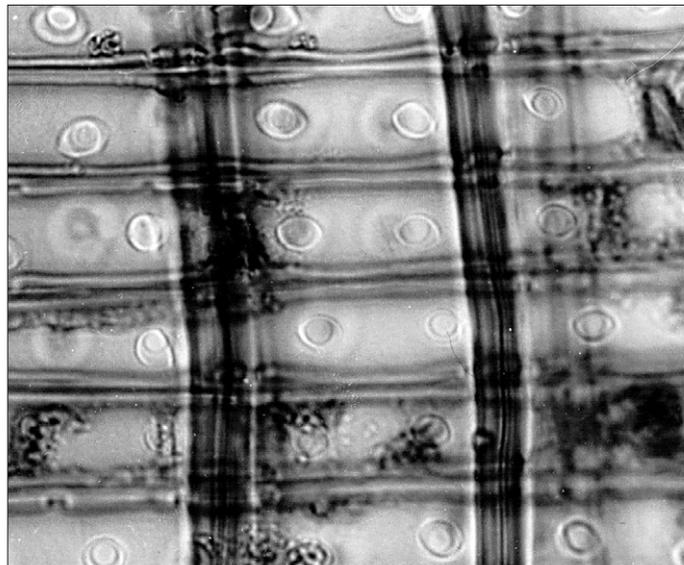


Abb. 109: Kreuzungsfeldtüpfeltyp abietoid,  
*Abies alba*, R-900fach

## 2. HAUPTGRUPPE

Die Formen der Kreuzungsfeldtüpfel der 2. Hauptgruppe resultieren aus blind endenden Tüpfeln (Abb. 110).

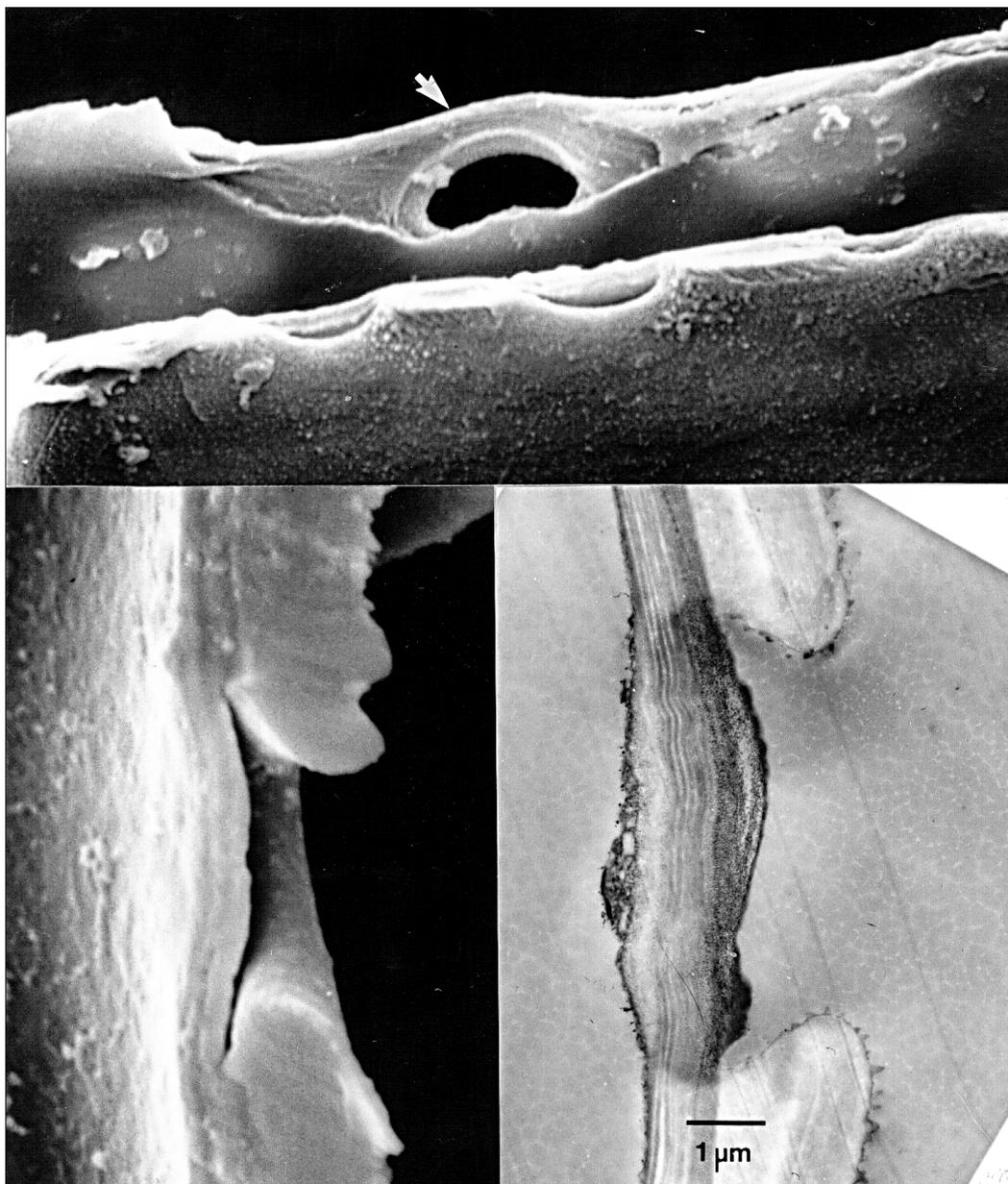


Abb. 110: 2. Hauptgruppe, Kreuzungsfeldtüpfel resultieren aus blind endenden Tüpfeln. *Sequoia sempervirens*, oben: Holzstrahlzelle mit zum Teil beschädigter Zellwand, wodurch die Zellwand und der Hoftüpfel der angrenzenden Tracheide sichtbar wird, 5000fach, REM, unten links: blind endender Hoftüpfel, Q-10000fach, REM, unten rechts: blind endender Hoftüpfel mit unterschiedlich kontrastierten Bereichen der Mittelschicht, T-9600fach, TEM. Nach VOGEL (1995).

**Cupressoid:**

Charakteristisch für cupressoide Kreuzungsfeldtüpfel sind die ovalen bis schlitzförmigen Tüpfelöffnungen (eingeschlossene Pori) und ihre ovalen Umrisse. Die Tüpfelhöfe sind stets deutlich ausgeprägt und die linsenförmigen Pori sind etwa so breit wie der seitliche, überwölbende Randwulst der Sekundärwand, wodurch sich diese deutlich von den folgend beschriebenen Kreuzungsfeldtüpfeln unterscheiden. Im Durchschnitt sind cupressoide Tüpfel größer ( $\text{\O} 8-10 \mu\text{m}$ ) als piceoide und ihre Anzahl pro Kreuzungsfeld beträgt zwischen 1 bis 4 (6) (Abb. 111-113). In Übereinstimmung mit VOGEL (1995) umfasst der als cupressoid definierte Typ eine größere Formenvielfalt, so dass Verwechslungen mit piceoiden oder taxodioiden Tüpfeln ausgeschlossen werden können.

Hinzuweisen ist allerdings darauf, dass sich teilweise bei cupressoiden und taxodioiden Kreuzungsfeldtüpfeln Überschneidungen ergeben können (Abb. 117-119).

Cupressoide Kreuzungsfeldtüpfel sind charakteristisch für die Vertreter der Familie der Cephalotaxaceae, viele der Cupressaceae (*Actinostrobus*, *Austrocedrus*, *Callitris*, *Chamaecyparis*, *Cupressus*, *Juniperus*, *Tetraclinis*, *Taiwania*) und die Gattungen der Taxaceae (*Amentotaxus*, *Austrotaxus*, *Taxus*, *Torreya*).

**Taxodioid:**

Die taxodioiden Kreuzungsfeldtüpfel sind dadurch gekennzeichnet, dass sowohl ihre Umrisse als auch ihre Pori oval erscheinen. Die Tüpfelhöfe (Randwülste) sind stark reduziert. Entsprechend sind im Gegensatz zu cupressoiden Tüpfeln, die eingeschlossenen Pori sehr weit und größer als der seitliche, überwölbene Randwulst der Sekundärwand. Bei anderen Tüpfeln sind die Randwülste nicht mehr erkennbar. Die Größe der Tüpfel variiert von Art zu Art, meistens sind diese jedoch von mittlerer Größe ( $\text{\O} 10-15 \mu\text{m}$ ) und generell größer als piceoide oder cupressoide Tüpfel (Abb. 114-116). Die Anzahl pro Kreuzungsfeld beträgt in der Regel 1 bis 3 Tüpfel. Taxodioide Tüpfel sind charakteristisch für zahlreiche Vertreter der Familie der Cupressaceae (*Athrotaxis*, *Cryptomeria*, *Metasequoia*, *Papuacedrus*, *Sequoia*, *Sequoiadendron*).

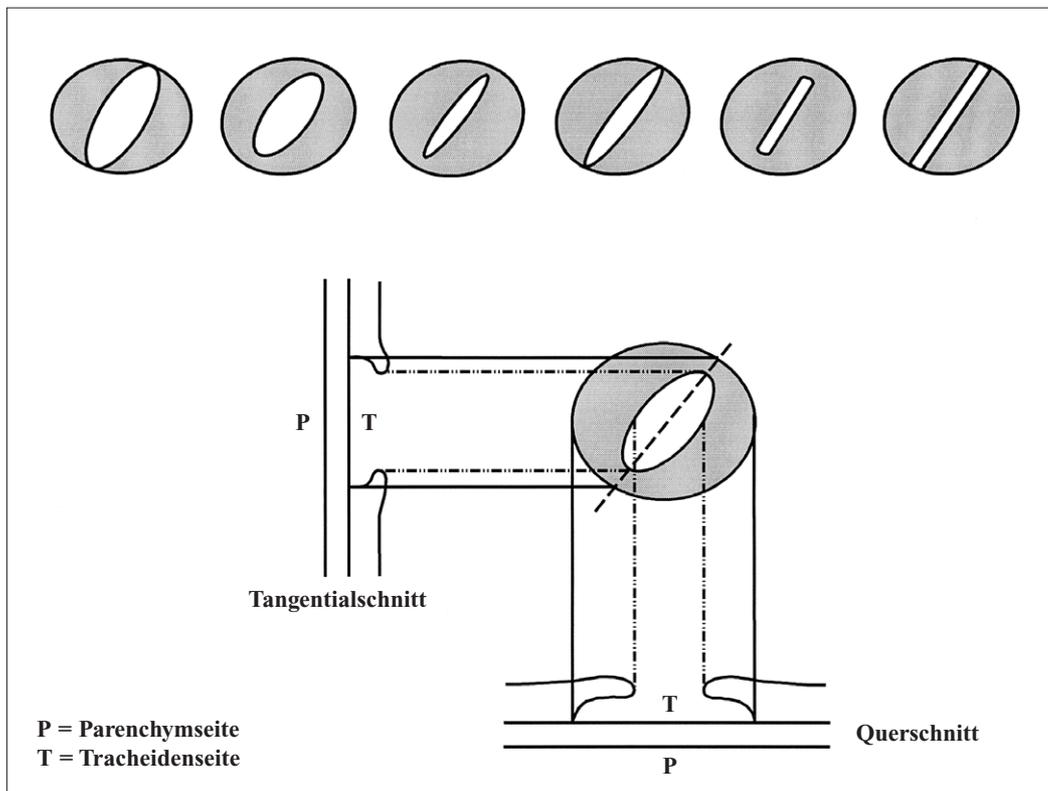


Abb. 111: Schematische Darstellung  
des Kreuzungsfeldtüpfeltyps (KFT) cupressoid,  
oben: Formenvielfalt der Tüpfel innerhalb eines Kreuzungsfeldes,  
unten: 3-Tafel-Projektion des Radialbildes des KFT cupressoid.  
Nach VOGEL (1995).



Abb. 112: Kreuzungsfeldtüpfeltyp  
cupressoid, *Callitris columellaris*,  
R-450fach

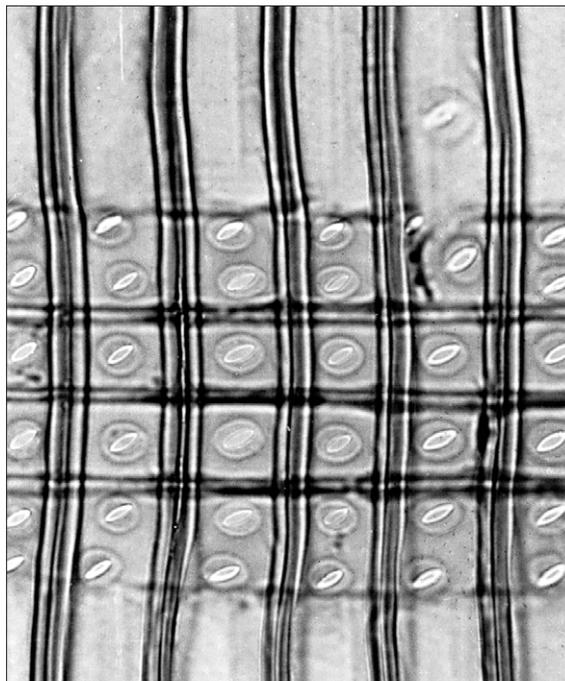


Abb. 113: Kreuzungsfeldtüpfeltyp  
cupressoid, *Juniperus communis*,  
R-720fach

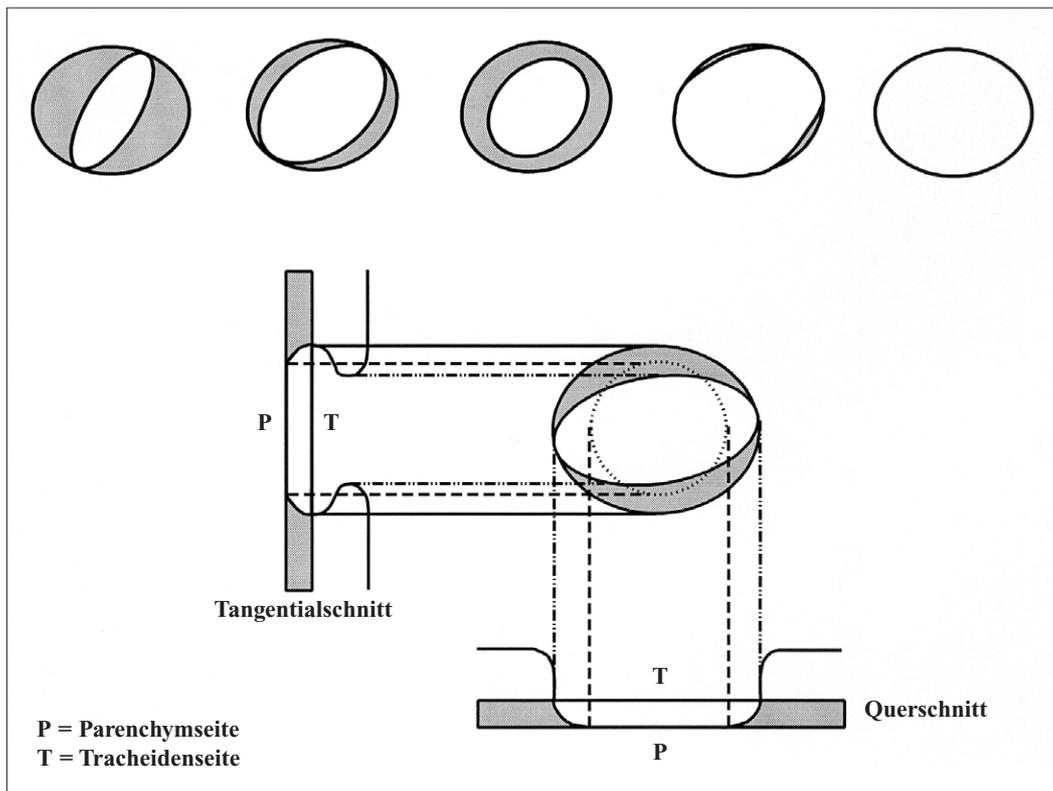


Abb. 114: Schematische Darstellung  
des Kreuzungsfeldtüpfeltyps (KFT) taxodioid,  
oben: Formenvielfalt der Tüpfel innerhalb eines Kreuzungsfeldes,  
unten: 3-Tafel-Projektion des Radialbildes des KFT taxodioid.  
Nach VOGEL (1995).

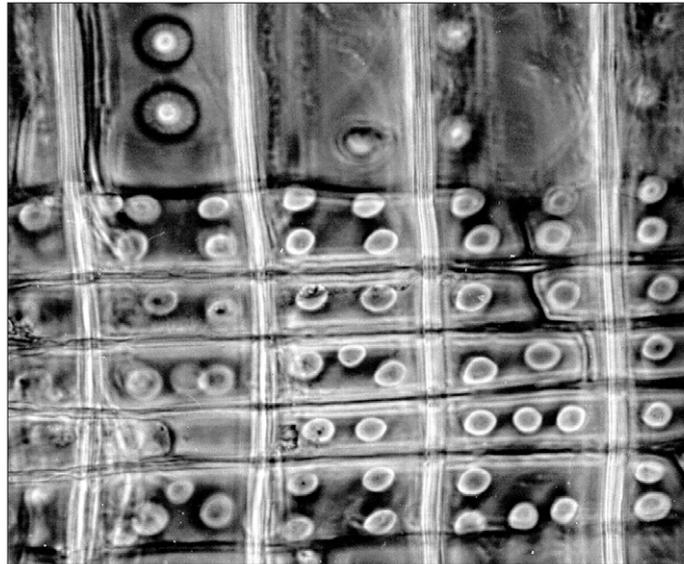


Abb. 115: Kreuzungsfeldtüpfeltyp taxodioid,  
*Taxodium distichum*, R-450fach

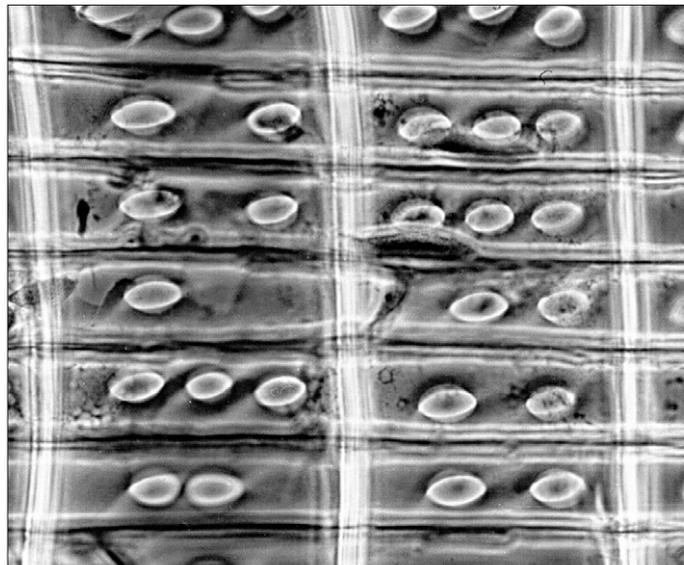


Abb. 116: Kreuzungsfeldtüpfeltyp taxodioid,  
*Sequoia sempervirens*, R-560fach

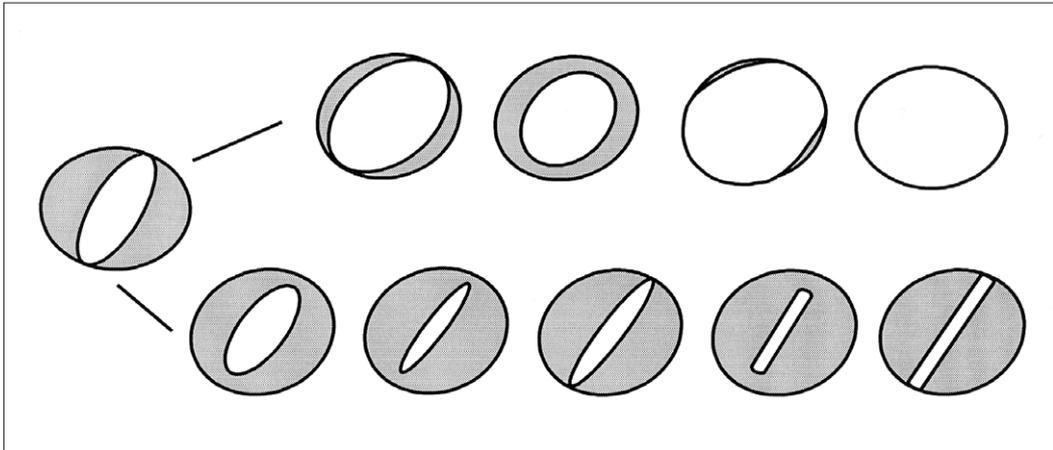


Abb. 117: Schematische Darstellung der sich überschneidenden Formen der Kreuzungsfeldtüpfeltypen cupressoid und taxodioid. Nach VOGEL (1995).

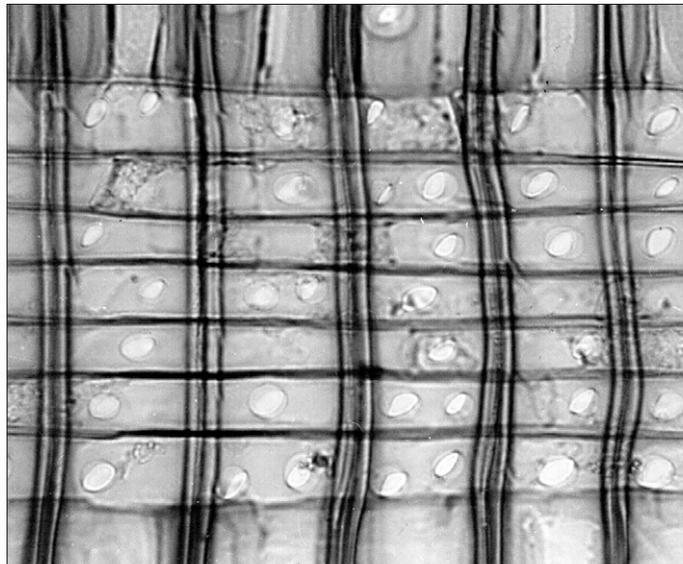


Abb. 118: Überschneidung der Formen der Kreuzungsfeldtüpfeltypen cupressoid und taxodioid, *Afrocarpus falcatus*, R-450fach

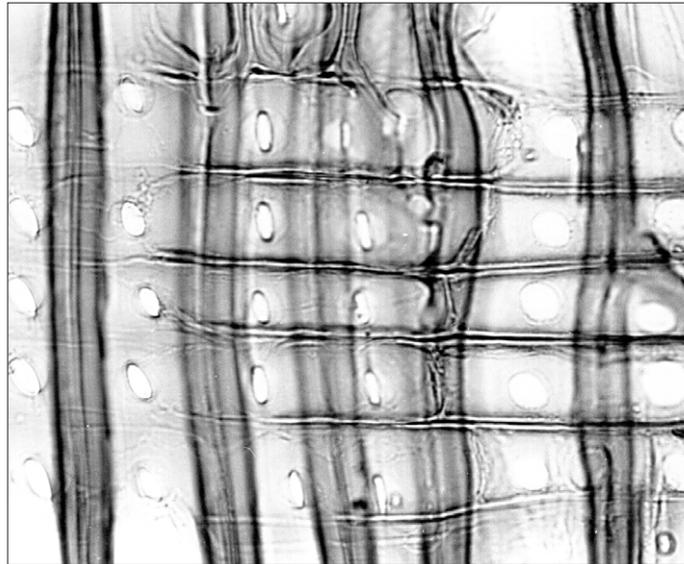


Abb. 119: Überschneidung der Formen der Kreuzungsfeldtüpfeltypen cupressoid und taxodioid, *Acropyle pancheri*, R-560fach

#### **Araucarioid:**

Ein araucarioider Kreuzungsfeldtüpfeltyp wurde erstmals von GOTHAN (1905) beschrieben. Charakteristisch für diesen Typ ist, dass in den Kreuzungsfeldern zumeist eine größere Anzahl von Tüpfeln anzutreffen ist und es ist auffällig, dass diese in der Regel sehr dicht aneinander liegen und sich berühren. Infolge dieser Anordnung sind die Tüpfelumrisse in typischer Weise abgeflacht, d. h. in ihrer äußeren Form polygonal. Die Gestalt der Öffnungen variiert von schlitzförmig bis oval. Die Tüpfelumrisse sind in der Regel deutlich ausgeprägt und entsprechend gut erkennbar (Abb. 120-122). Durch araucarioide Kreuzungsfeldtüpfel sind sämtliche Arten der Familie der Araucariaceae mit den 3 Gattungen *Agathis*, *Araucaria* und *Wollemia* charakterisiert.

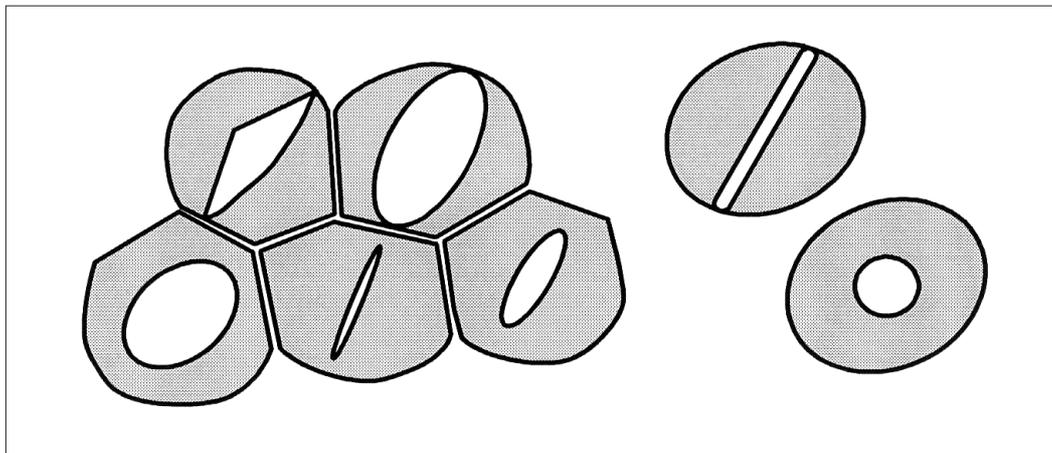


Abb. 120: Schematische Darstellung des Kreuzungsfeldtüpfeltyps (KFT) araucarioid, Formenvielfalt der Tüpfel innerhalb eines Kreuzungsfeldes.

Nach VOGEL (1995).

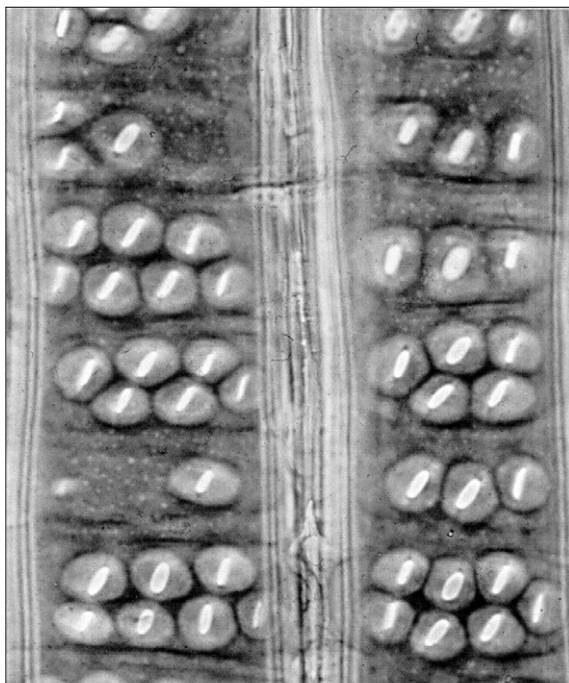


Abb. 121: Kreuzungsfeldtüpfeltyp araucarioid, *Araucaria angustifolia*, R-560fach



Abb. 122: Kreuzungsfeldtüpfeltyp araucarioid, *Araucaria angustifolia*, R-560fach

**Phyllocladoid:**

Der phyllocladoide Kreuzungsfeldtüpfeltyp wurde ursprünglich von KRÄUSEL (1917) aufgestellt und von VOGEL (1995) wieder eingeführt. Dieser Typ weist Tüpfel von mittleren (10-15  $\mu\text{m}$ ) bis sehr großen Durchmessern ( $> 20 \mu\text{m}$ ) auf. Pro Kreuzungsfeld treten 1 bis 2 Tüpfel auf. Ihre Hofgrenzen sind stark reduziert und somit kaum zu erkennen (Abb. 123-125). Zu den Taxa mit phyllocladoiden Tüpfeln gehören die Gattungen *Phyllocladus* (Phyllocladaceae), *Sciadopitys* (Sciadopityaceae) sowie einige Vertreter der Familie der Podocarpaceae (*Lagarostrobos*, *Manoao*, *Microcachrys*, *Microstrobos niphophilus* und *Prumnopitys andina*).

Bei PHILLIPS (1948) ist der phyllocladoide Typ den Fenstertüpfeln („1 (-3) large“) zugeordnet, obwohl sich ein Fenstertüpfel, wie er bei *Pinus* (Pinaceae) vorkommt, deutlich von dem phyllocladoiden Typ unterscheidet. Die phyllocladoiden Tüpfel zeigen oft ovale Formen, was für die Vertreter des pinoid 1 Typs (Fenstertüpfel) eher die Ausnahme darstellt.

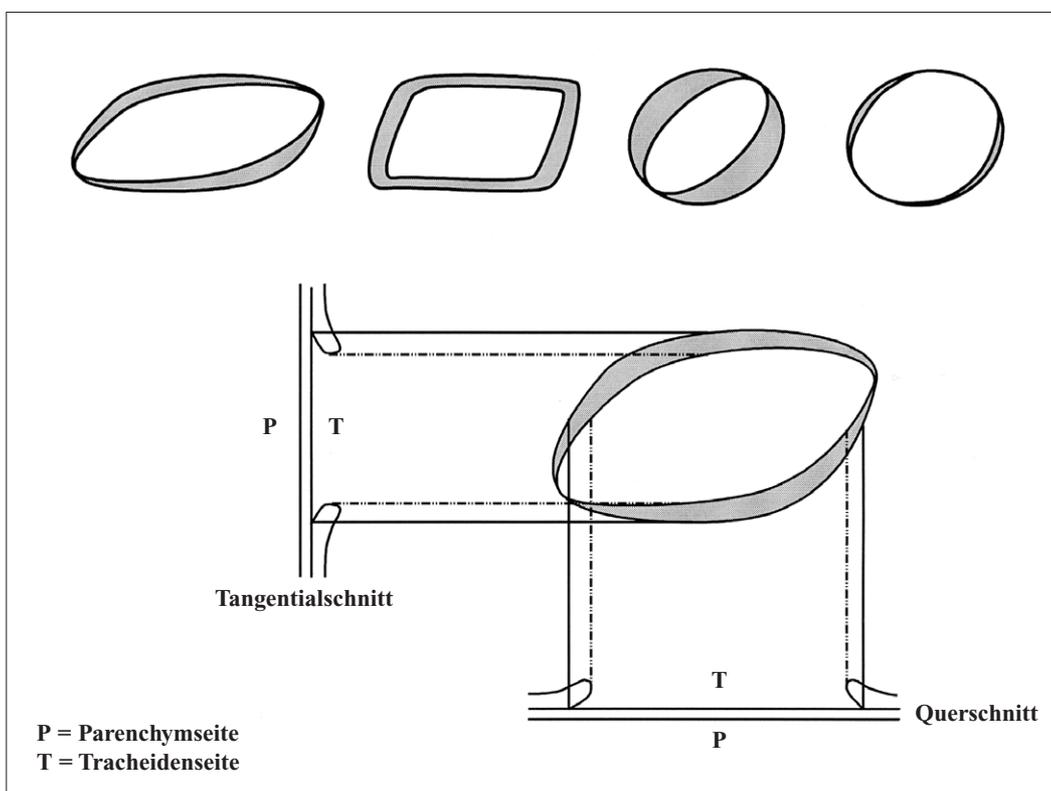


Abb. 123: Schematische Darstellung  
des Kreuzungsfeldtüpfeltyps (KFT) phyllocladoid,  
oben: Formenvielfalt der Tüpfel innerhalb eines Kreuzungsfeldes,  
unten: 3-Tafel-Projektion des Radialbildes des KFT phyllocladoid.  
Nach VOGEL (1995).

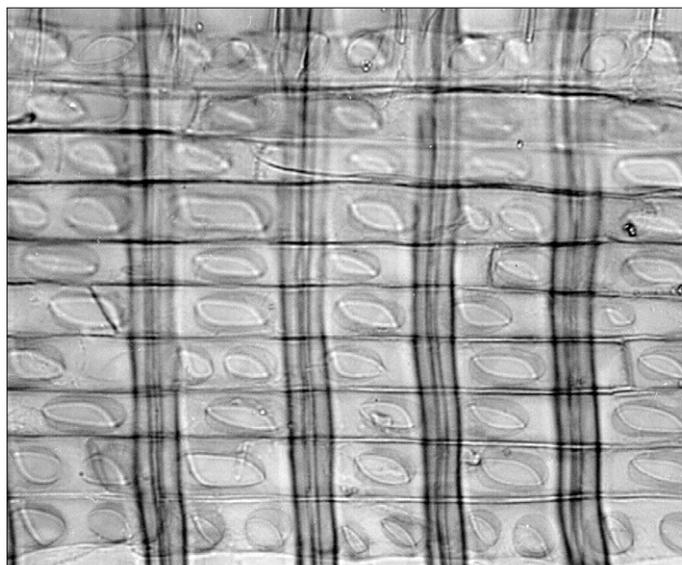


Abb. 124: Kreuzungsfeldtüpfeltyp phyllocladoid,  
*Phyllocladus trichomanoides*, R-450fach

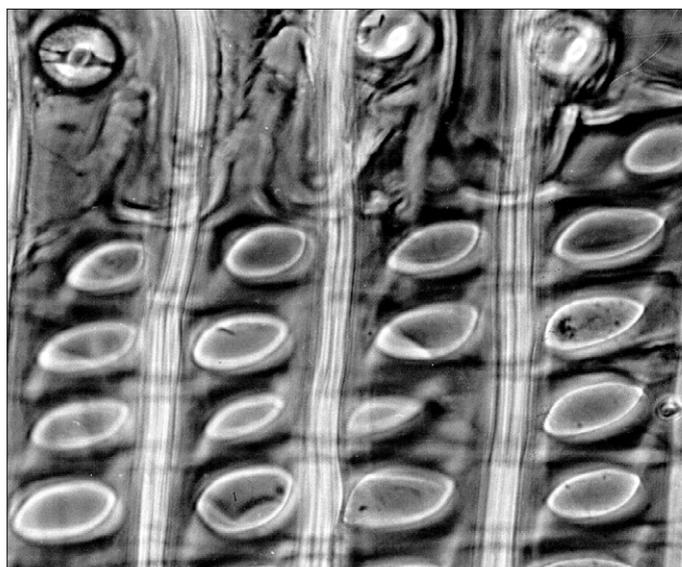


Abb. 125: Kreuzungsfeldtüpfeltyp phyllocladoid,  
*Lagarostrobos franklinii*, R-560fach

**Weitere Kreuzungsfeldtöpfeltypen:**

Die zuvor beschriebenen und in ihrer Variationsbreite dargestellten Kreuzungsfeldtöpfeltypen lassen sich den Gattungen der Klasse der Pinatae gut zuordnen. Einen Sonderfall stellen die Taxa der Familie der Podocarpaceae dar, mit Ausnahme derer, die einen phyllocladoiden Typ aufweisen. Für die Charakterisierung der Podocarpaceae finden in der Literatur folgende Kreuzungsfeldtöpfeltypen Anwendung: GOTHAN (1905) prägt erstmalig die Begriffe podocarpoid und eiporen, die als wichtiges Zuordnungsmerkmal die Porusbreite haben. Diese nimmt vom podocarpoiden Typ bis zur Eipore hin zu. Den obigen Ausführungen zufolge stellen diese beiden Typen Übergangsformen zwischen cupressoiden und taxodioiden Tüpfeln dar. PHILLIPS (1948) und KAEISER (1954) ordnen den Taxa der Podocarpaceae cupressoiden und taxodioiden Kreuzungsfeldtüpfel zu. Nach GREGUSS (1955) findet zusätzlich der Typ dacrydioid Anwendung, dieser gleicht jedoch lediglich dem taxodioiden Typ. In den Arbeiten von PATEL (1967 a, b) werden die einzelnen Taxa durch cupressoiden und taxodioiden Tüpfel, die zusätzlich in ihrer Größe unterschieden werden („large or small“), charakterisiert.

Hierzu ist nach vorliegenden Beobachtungen festzustellen, dass es sich bei den zuvor beschriebenen Formen um keine definierten Typen handelt. Auch auf die Variationsbreite dieser Tüpfel wird in der Literatur nicht detailliert eingegangen.

Hinsichtlich der Formenvielfalt der Tüpfel der Familie der Podocarpaceae lässt sich kein weiterer Kreuzungsfeldtöpfeltyp ableiten. Demzufolge handelt es sich selbst innerhalb ein und derselben Art um einen Interimstyp zwischen cupressoid und taxodioid (Abb. 117-119). Des Weiteren wird darauf hingewiesen, dass trotz der Untersuchung von nahezu 50 % der Arten der Podocarpaceae, in der Mehrzahl nur Einzelproben vorlagen und somit repräsentative Aussagen hinsichtlich der natürlichen Variationsbreite nicht möglich waren.

Im Allgemeinen zeigen die Kreuzungsfeldtüpfel der Podocarpaceae ovale Umrisse und ihre eingeschlossenen Pori sind schlitzförmig bis rund. Auffällig ist, dass zahlreiche Kreuzungsfelder gar keine Tüpfel aufweisen.

Zusammenfassend ist bei der Zuordnung der Kreuzungsfeldtüpfel zu berücksichtigen, dass innerhalb der Taxa der Klasse der Pinatae jeweils eine Variationsbreite von Tüpfelformen vorherrscht. Sie sind somit nicht, wie die meist in der Literatur genannten Tüpfeltypen, auf einzelne zum Teil nicht bestimmbare Erscheinungsformen beschränkt. Zudem können weitere Kriterien bei der Kreuzungsfeldtüpfelbetrachtung, wie z. B. die Tüpfelanzahl pro Kreuzungsfeld, herangezogen werden.

Bei der Bestimmung des jeweiligen Typs ist das Frühholz zu berücksichtigen, da nur hier die charakteristischen Formen ausgebildet werden. Der Vergleich mit entsprechenden Grafiken von Kreuzungsfeldtüpfeltypen ist empfehlenswert, um eine Fehlbestimmung zu vermeiden.

**Kreuzungsfeldtüpfel, berücksichtigte Merkmale**

Merkmal 1. Ordnung (hoher diagnostischer Wert):

Kreuzungsfeldtüpfel	<ol style="list-style-type: none"><li>1. pinoid 1 (Fenstertüpfel)</li><li>2. pinoid 2a</li><li>3. pinoid 2b</li><li>4. piceoid</li><li>5. abietoid</li><li>6. cupressoid</li><li>7. taxodiod</li><li>8. araucarioid</li><li>9. phyllocladoid</li></ol>
---------------------	--

Merkmal 2. Ordnung (mittlerer diagnostischer Wert):

Anzahl der Tüpfel im Kreuzungsfeld	<ol style="list-style-type: none"><li>1. 1-2 Tüpfel je Kreuzungsfeld</li><li>2. 1-3 Tüpfel je Kreuzungsfeld</li><li>3. 3-5 Tüpfel je Kreuzungsfeld</li><li>4. 6 und mehr Tüpfel je Kreuzungsfeld</li></ol>
------------------------------------	--

#### 4.9 Harzkanäle

Harzkanäle stellen langgestreckte, röhrenförmige interzelluläre Räume dar, die durch das Auseinanderweichen vorher aneinanderstoßender Parenchymzellen schizogen, d. h. durch Spaltung der Mittellamelle, entstehen. Sie sind lückenlos mit Epithelzellen ausgekleidet, die das in ihnen gebildete Harz unter Druck absondern. Synonym finden auch die Begriffe Harzgang und Interzellulargang Anwendung. Unterschieden wird zwischen in axialer (Abb. 126 und 128) sowie in radialer (Abb. 127 und 129) Richtung verlaufender Harzkanäle. Letztere befinden sich stets innerhalb von Holzstrahlen. Die axialen und radialen Harzkanäle sind miteinander vernetzt und bilden ein zusammenhängendes, dreidimensionales System, mit Ausnahme der Gattung *Keteleeria*. In *Keteleeria* sind nur axiale Harzkanäle ausgebildet. Ein nur radiales Vorkommen ist bei den Nadelhölzern unbekannt.

Das Vorkommen von Harzkanälen ist auf folgende Pinaceae-Gattungen beschränkt: *Cathaya*, *Keteleeria*, *Larix*, *Picea*, *Pinus* und *Pseudotsuga*. Sie sind somit ein stark selektierendes Merkmal. Bei den Taxa der Pinaceae der gemäßigten Klimazonen sind die axialen Harzkanäle überwiegend im Übergangsbereich des Früh- und Spätholzes bzw. im Spätholz zu beobachten. Die Harzkanäle treten einzeln, in Paaren oder auch in kurzen tangentialen Gruppen bis zu dritt oder viert auf.

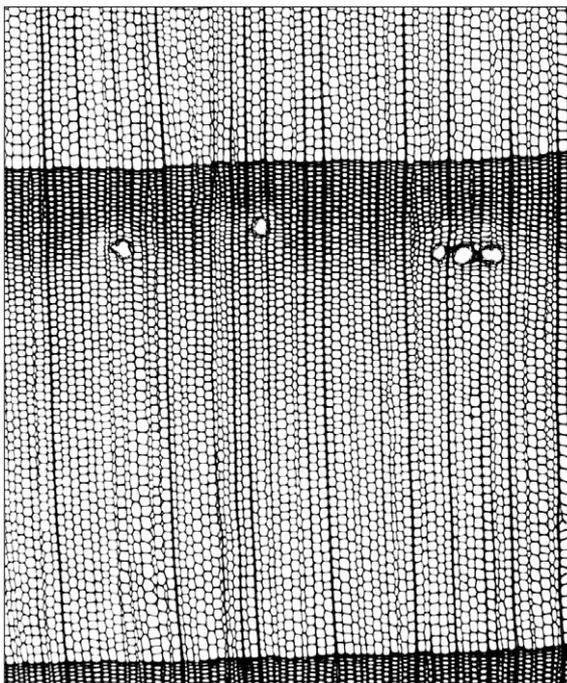


Abb. 126: Harzkanäle (axial),  
*Picea abies*, Q-30fach

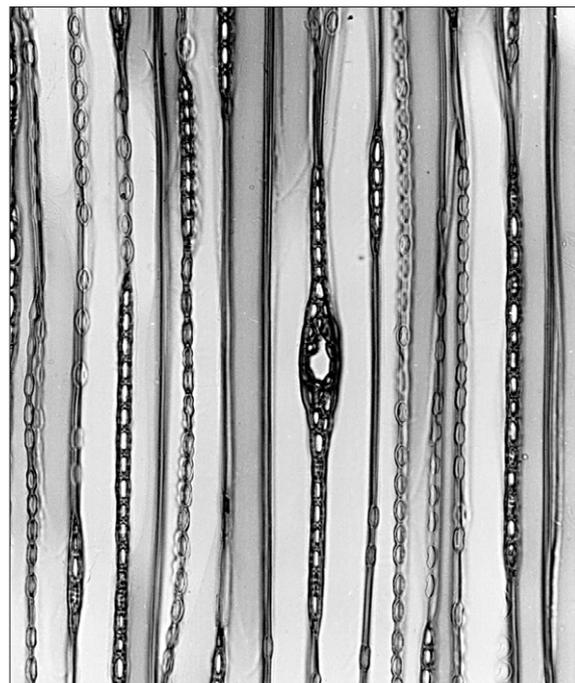


Abb. 127: Harzkanäle (radial),  
*Larix decidua*, T-140fach

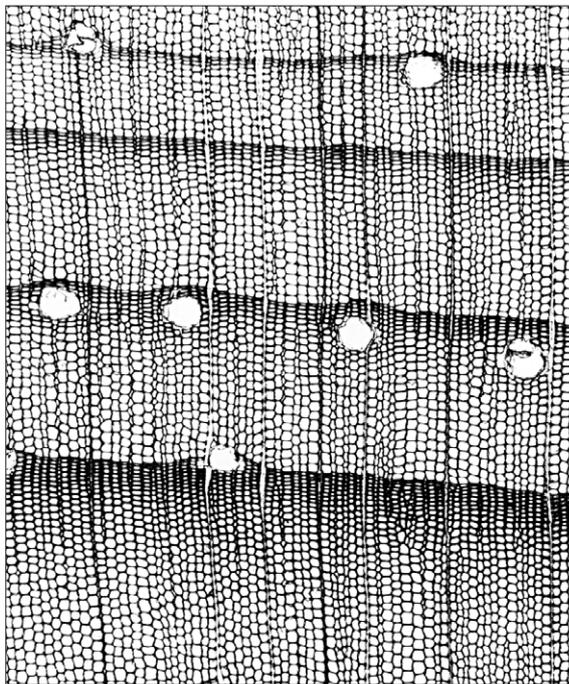


Abb. 128: Harzkanäle (axial),  
*Pinus nigra*, Q-30fach

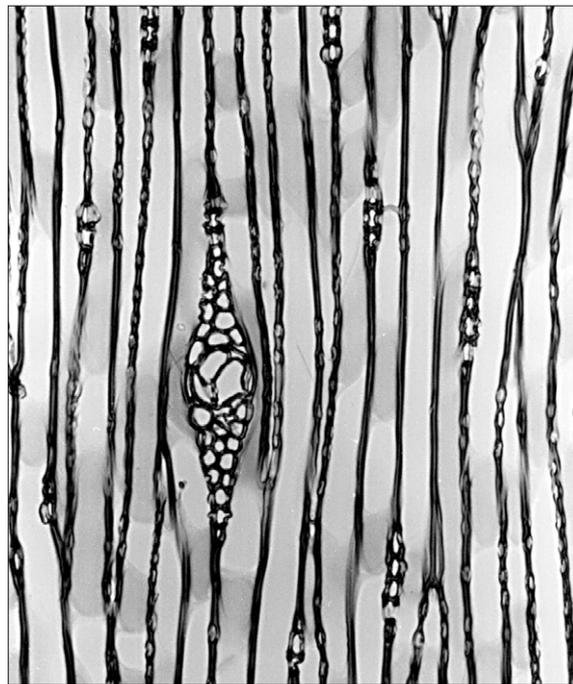


Abb. 129: Harzkanäle (radial),  
*Pinus cembra*, T-140fach

### Traumatische Harzkanäle

Traumatische Harzkanäle (Abb. 130-133) werden gebildet, wenn der Baum durch exogene Einflüsse wie z. B. Verletzungen beeinflusst wird. Unter solchen Umständen können auch verschiedene Gattungen wie *Abies* (Abb. 132) und *Tsuga* (Pinaceae) sogenannte traumatische Harzkanäle bilden, die normalerweise keine Harzkanäle im Xylem aufweisen. Traumatische Harzkanäle zeichnen sich durch einen großen, oft unregelmäßigen Querschnitt, eine hohe Epithelzellenanzahl, häufige Anastomosen und Fusionen aus. Sie sind in typischer Weise in tangentialen Bändern angeordnet.

In einer Zusammenstellung von ENGLER (1954) und Angaben von BANNAN (1936) bzw. PHILLIPS (1948) bilden die Gattungen der Pinaceae folgende Kombinationsmöglichkeiten: *Larix*, *Picea*, *Pinus* und *Pseudotsuga* bilden unter ungestörten Wachstumsbedingungen im sekundären Xylem des Sprosses normale axiale und radiale Harzkanäle, unter gestörten Wachstumsbedingungen dagegen auch traumatische axiale Gänge. Die Gattung *Keteleeria* (Abb. 133) bildet nur normale und traumatische axiale Harzkanäle. Die Gattungen *Abies* und *Tsuga* haben keine normalen Harzkanäle, sind jedoch befähigt, traumatische axiale Harzkanäle auszubilden. BAILEY und FAULL (1934) berichten über das gelegentliche Vorkommen axialer traumatischer Harzkanäle bei *Sequoia sempervirens* (Cupressaceae). In

vorliegender Untersuchung kann ein solches Vorkommen jedoch nur für die Gattung *Abies* bestätigt werden.

Einen Sonderfall bietet die Gattung *Cedrus* (Abb. 130-131), in der sehr regelmäßig traumatische axiale und radiale Harzkanäle vorkommen (PEARSON und BROWN 1932). Aufgrund der Häufigkeit ihres Auftretens ist jedoch bei *Cedrus* der traumatische Aspekt in Frage zu stellen. Die zum Teil beträchtliche Größe, vor allem der radialen Harzkanäle (Abb. 131), die für die traumatischen typisch sind, ist bei *Cedrus* als anatomische Besonderheit anzusehen.

Da traumatische Harzkanäle nicht regelmäßig auftreten, ist ihr diagnostischer Wert als Bestimmungsmerkmal eingeschränkt. Sie sind nur positiv anzuwenden.

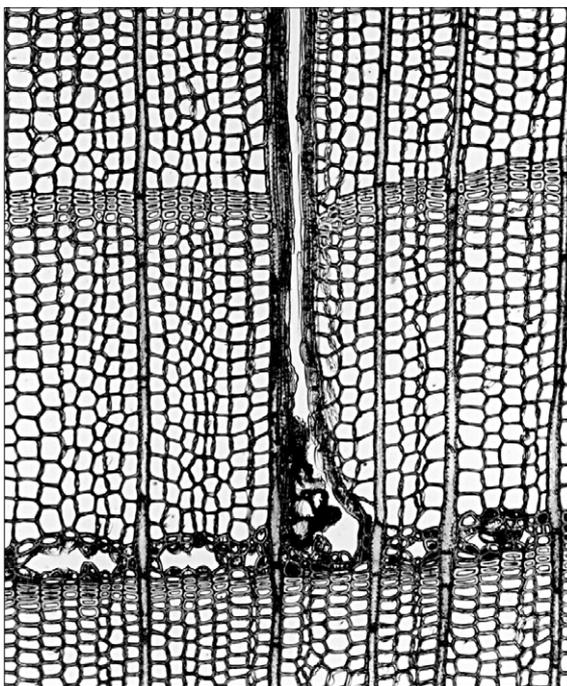


Abb. 130: Traumatische Harzkanäle (axial),  
*Cedrus atlantica*, Q-70fach

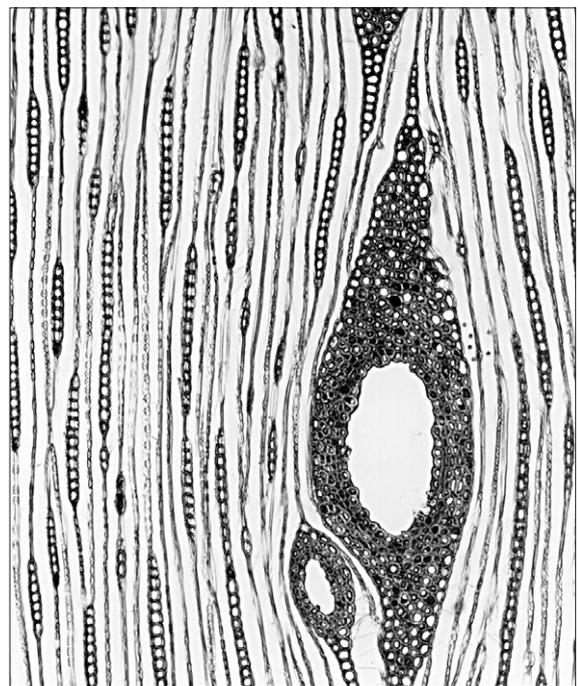


Abb. 131: Traumatische Harzkanäle (radial),  
*Cedrus atlantica*, T-70fach

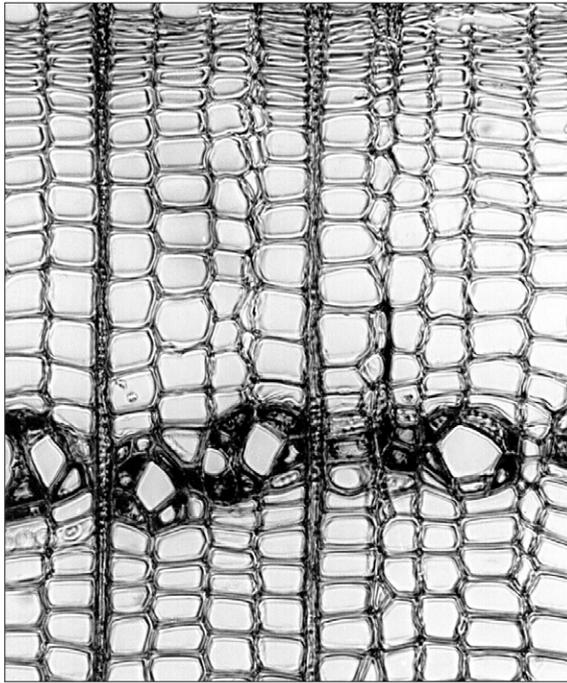


Abb. 132: Traumatische Harzkanäle (axial),  
*Abies koreana*, Q-180fach

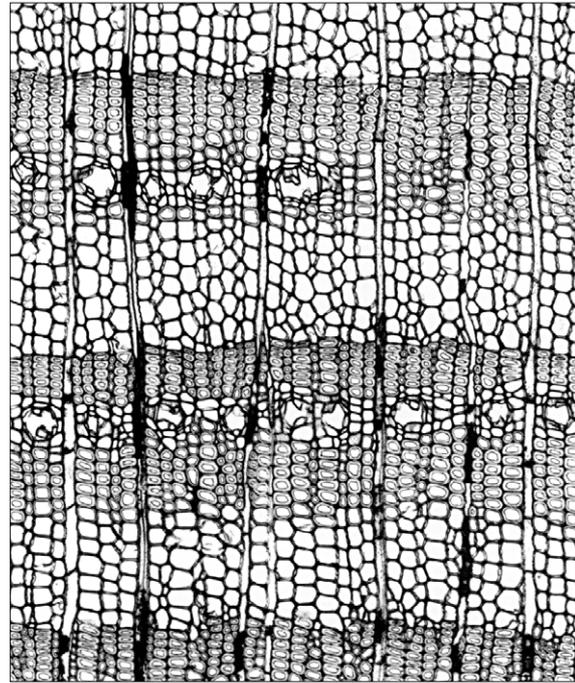


Abb. 133: Traumatische Harzkanäle (axial),  
*Keteleeria davidiana*, Q-40fach

### Epithelzellen

Die die Harzkanäle auskleidenden Epithelzellen stellen spezielle parenchymatische Exkretzellen dar, in denen das Harz synthetisiert ist. Chemisch sind Harze oder Balsame zähflüssige Terpenoidgemische, wobei Harze eine geringere Viskosität aufweisen. Die Hauptbestandteile der Koniferenharze sind Harzsäuren (ca. 66%) und ätherische Öle (ca. 25%, vor allem aus Terpenen zusammengesetzt). Bei der Familie der Pinaceae sind dies nach HUG (1979) überwiegend Diterpene mit dem Grundbaustein Isopren ( $C_5H_8$ ).

Die Epithelzellen besitzen über längere Zeit einen funktionstüchtigen Protoplasten mit einem großen Zellkern. Ihre Form ist isodiametrisch und sie kleiden den Harzkanal lückenlos aus. Bei dem sogenannten Harzkanalkomplex der Gattung *Pinus* sind nur die direkt angrenzenden Zellen des interzellularen Kanals als Epithelzellen zu bezeichnen (KIBBLEWHITE und THOMPSON 1973; SATO und ISHIDA 1982; WILSON und WHITE 1986; WIEDENHOEFT und MILLER 2002).

Hinsichtlich der Zellwanddicke lassen sich zwei Typen unterscheiden: Dickwandige Epithelzellen (Abb. 134) sind charakteristisch für die Gattungen *Cathaya*, *Keteleeria*, *Larix*, *Picea* und *Pseudotsuga*, dünnwandige (Abb. 135) hingegen, für alle Arten der Gattung *Pinus*. Durch den stark selektierenden Charakter ist die diagnostische Bedeutung dieses Merkmals hoch.

In der Standardliteratur wird die Anzahl der Epithelzellen der radialen Harzkanäle als arttypisch herausgestellt. Für *Pseudotsuga* werden 5 bis 6 und für *Picea* bzw. *Larix* 7 bis 12 Epithelzellen angegeben. Des Weiteren wird die Anzahl nur auf dickwandiges Epithel beschränkt, da das dünnwandige bei *Pinus* häufig durch die Präparation zerstört wird.

Nach SUDO (1968) und ANAGNOST et al. (1994) besitzt dieses Merkmal aufgrund seiner großen Variabilität keinen diagnostischen Wert. Diese Aussage wird ebenfalls durch die vorliegende Untersuchung bestätigt.

Weitere Strukturen, im Zusammenhang mit den Harzkanälen, stellen die so genannten Thylosoide dar. Thylosoide (Abb. 136) sind Ausstülpungen dünnwandiger Epithelzellen in einen interzellularen Gang. Im Unterschied zu Thyllen wachsen Thylosoide nicht durch Tüpfelkanäle hindurch (IAWA 1964). Thylosoide können bei allen harzkanalführenden Hölzern beobachtet werden und bleiben daher ohne diagnostische Bedeutung.

In verschiedenen Arbeiten finden sich zusätzlich Hinweise in Bezug auf unterschiedliche Durchmesser der axialen und radialen Harzkanäle. Da jedoch die Größe der Harzkanäle nicht konstant ist, findet dieses Merkmal in vorliegender Arbeit keine Anwendung. Auch WIEDENHOEFT und MILLER (2003) konnten zeigen, dass die Durchmesser der Harzkanäle zur Unterscheidung einzelner *Pinus*-Arten keine Hilfe bieten.

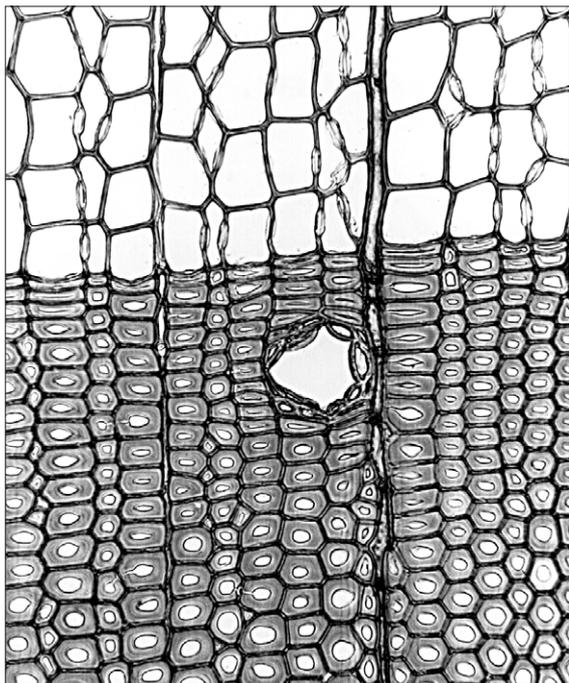


Abb. 134: Dickwandige Epithelzellen,  
*Larix decidua*, Q-180fach

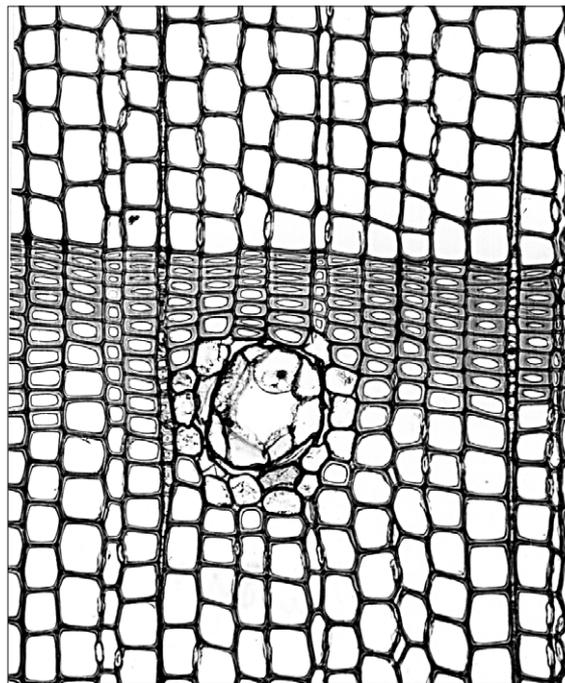


Abb. 135: Dünnwandige Epithelzellen,  
*Pinus sylvestris*, Q-140fach

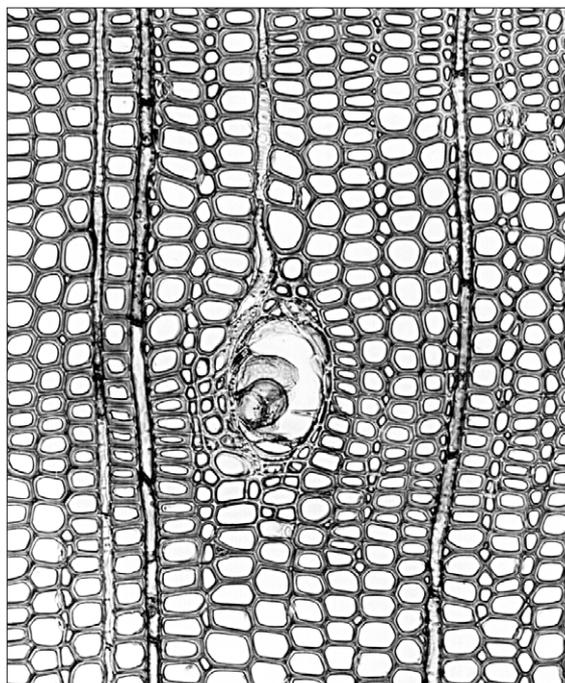


Abb. 136: Thylosoide,  
*Pseudotsuga mensiesii*, Q-140fach

### Harzkanäle, berücksichtigte Merkmale

Merkmale 1. Ordnung (hoher diagnostischer Wert):

Vorkommen von Harzkanälen	1. regelmäßig vorhanden 2. nicht vorhanden
Anordnung der Harzkanäle	1. axial 2. radial
Wandigkeit der Epithelzellen	1. dickwandig 2. dünnwandig

Merkmal 3. Ordnung (geringer diagnostischer Wert):

Traumatische Harzkanäle	1. vorhanden 2. nicht vorhanden
-------------------------	------------------------------------

#### 4.10 Mineralische Einschlüsse (Kristalle)

Kristalle sind in der Klasse der Pinatae selten zu beobachten. Innerhalb der Familie der Pinaceae sind nach vorliegender Untersuchung prismatische Calciumoxalatkristalle in den Parenchymzellen der Holzstrahlen von *Abies*, *Cedrus*, *Keteleeria* und *Picea* zu beobachten (Abb. 137-139). Calciumoxalatkristalle konnten bei 60 % der *Abies*-Arten, sämtlichen *Cedrus*-Arten, *Keteleeria davidiana*, *K. fortunei* und etwa 30 % der *Picea*-Arten beobachtet werden. In der Gattung *Pinus* kommen ferner kleine kubische bis styloidförmige Calciumoxalatkristalle in den Epithelzellen der axialen und radialen Harzkanäle vor (Abb. 140). Diese wurden bei *Pinus flexilis* (KELLOGG et al. 1982), *P. aristata*, *P. balfouriana*, *P. longaeva* (BAAS et al. 1986) und *Pinus contorta* (WIEDENHOEFT und MILLER 2003) beobachtet. Nach vorliegender Untersuchung ist das Vorkommen derartiger Kristalle jedoch nicht ausschließlich auf die oben genannten Arten beschränkt. Von 85 untersuchten *Pinus*-Arten wiesen etwa 20 % der Taxa diese Kristallformen auf (vergleiche Bestimmungstabellen Kapitel 5).

Als Bestimmungsmerkmal ist das Vorkommen von Kristallen nur positiv anzuwenden. Sie treten zwar in den sie führenden Arten stets auf, jedoch nicht so regelmäßig, dass sie grundsätzlich in jedem angefertigten Schnitt vorhanden sind.

Aufgrund ihrer doppelbrechenden Eigenschaften treten Kristalle im polarisierten Licht besonders deutlich hervor. Kubische und styloide Kristallformen der *Pinus*-Arten sind aufgrund ihrer geringen Dimensionen nur bei Vergrößerungen ab etwa 400fach gut erkennbar.

#### Mineralische Einschlüsse (Kristalle), berücksichtigte Merkmale

Merkmale 2. Ordnung (mittlerer diagnostischer Wert):

Vorkommen von Kristallen	1. vorhanden 2. nicht vorhanden
Form der Kristalle	1. prismatisch 2. kubisch bis styloid
Zellarten, in denen Kristalle vorkommen	1. in Holzstrahlen 2. in Epithelzellen

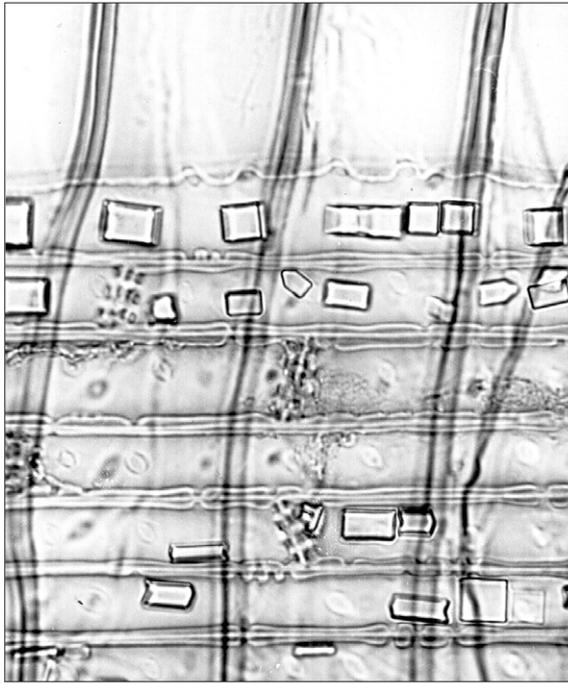


Abb. 137: Prismatische Kristalle,  
*Abies magnifica*, R-560fach

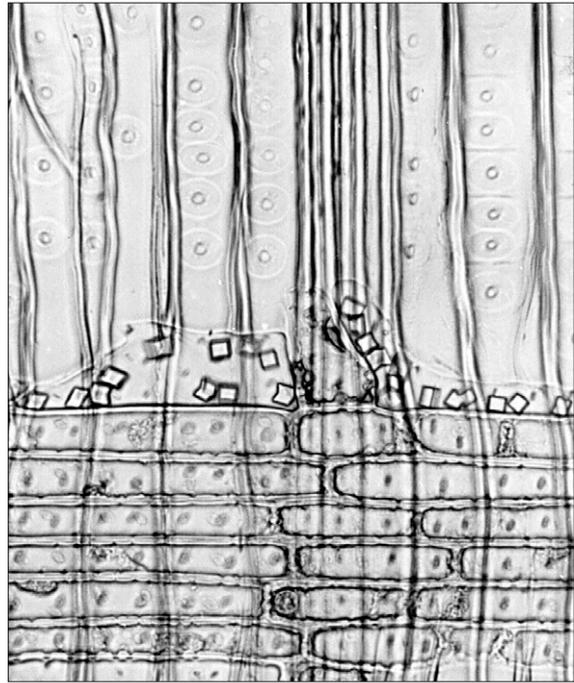


Abb. 138: Prismatische Kristalle,  
*Cedrus atlantica*, R-290fach

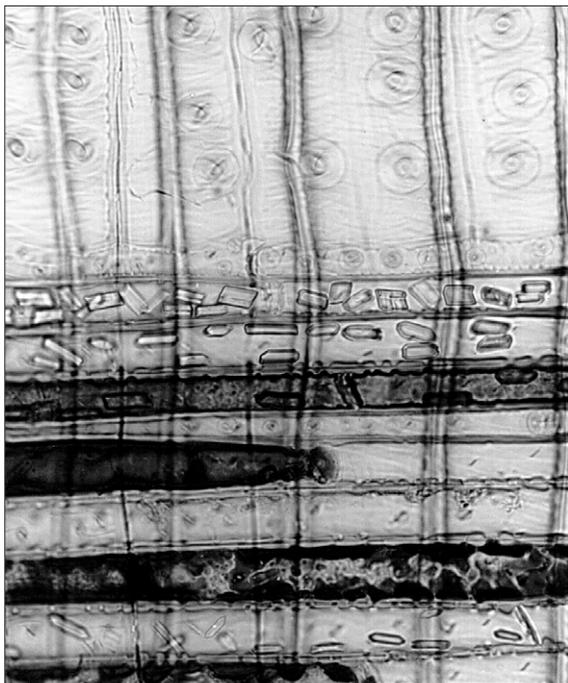


Abb. 139: Prismatische Kristalle,  
*Picea smithiana*, R-360fach

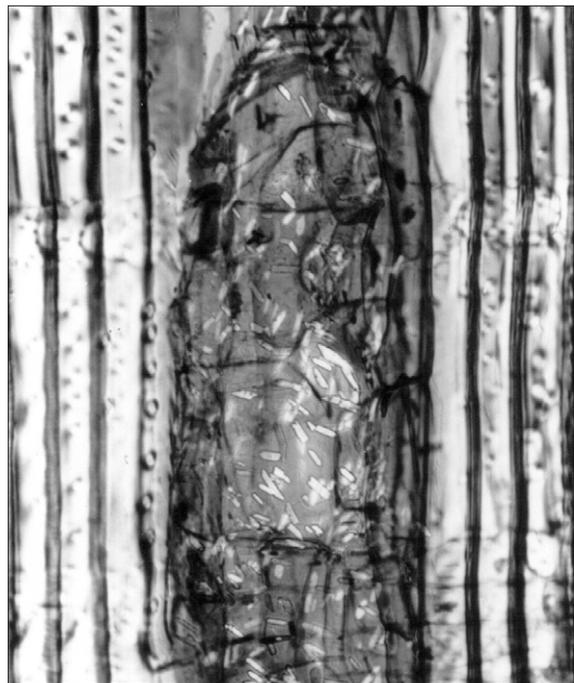


Abb. 140: Kubische und styloide Kristalle,  
*Pinus bungeana*, R-225fach

#### 4.11 Kommentare zu weiteren Strukturmerkmalen

##### **Crassulae**

Crassulae (Abb. 141), die auch als Saniosche Balken bezeichnet werden, stellen verdickte Zonen der Zellwandmittelschicht zwischen primären Tüpfelfeldern dar (IAWA 1964). Sie bleiben ohne diagnostische Bedeutung, da sie in allen Nadelhölzern der Klasse der Pinatae mehr oder weniger häufig zu beobachten sind.

##### **Trabeculae**

Bei den Trabeculae (Abb. 143-144) handelt es sich um Membranbalken, die von Wand zu Wand frei durch das Lumen der Längstracheiden verlaufen (IAWA 1964). Nach GROSSER (1986) treten sie auch spulen- bis plattenförmig in Erscheinung.

In Übereinstimmung mit ZIMMER (1988) haben Trabeculae keine diagnostische Bedeutung, da sie eine Reaktion auf Störungen in der normalen Zellteilung sind und in jedem Nadelholz anzutreffen sind. Ihre Funktion ist offenbar, einen Kollaps der Tangentialzellwände während lokaler Druck- und Zugspannung zu verhindern, indem sie als Stütz- und Versteifungselemente zwischen den Tangentialwänden eingezogen werden (GROSSER 1986).

Hinzuweisen ist darauf, dass in die Tracheiden eingelagerte organische Inhaltsstoffe leicht mit Trabeculae verwechselt werden können, wenn diese ein spulenartiges Aussehen annehmen (Abb. 144). Zweifel können mit Hilfe von Bleichmitteln ausgeräumt werden. Durch das Bleichen werden die organischen Inhaltsstoffe herausgelöst, Trabeculae bleiben dagegen als Membranbalken erhalten.

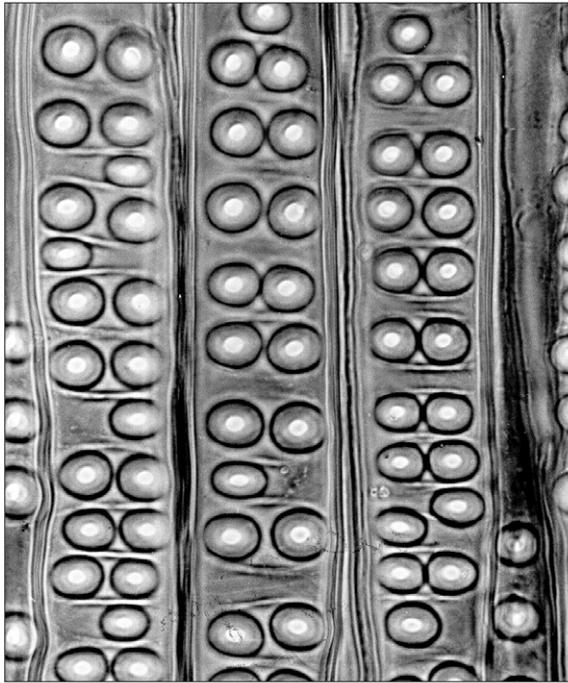


Abb. 141: Crassulae,  
*Larix decidua*, R-290fach

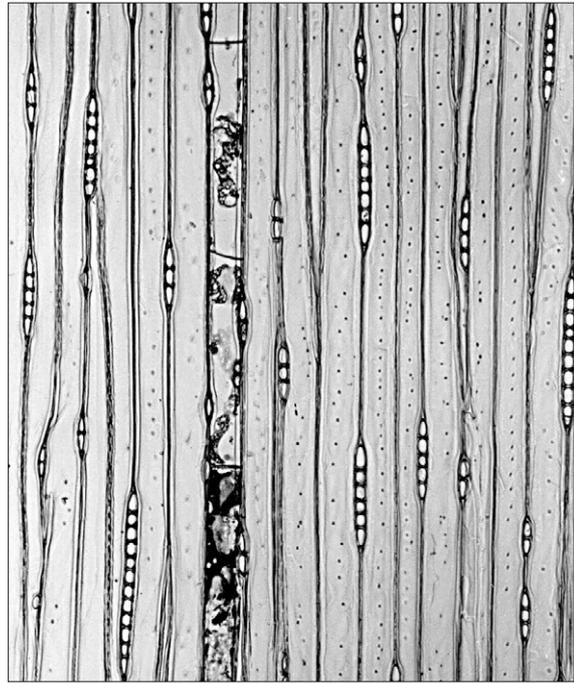


Abb. 142: Tüpfelung der Tangentialwände,  
*Taiwania cryptomerioides*, T-90fach

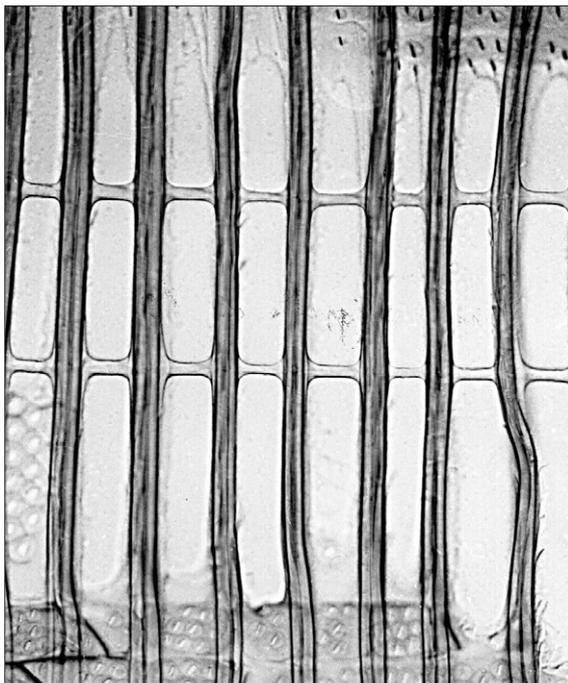


Abb. 143: Trabeculae,  
*Araucaria angustifolia*, R-225fach

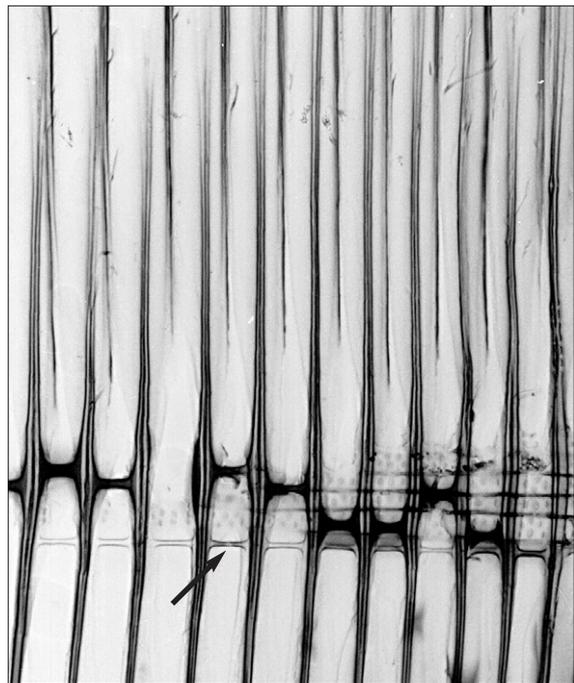


Abb. 144: Trabeculae (Pfeil) und  
organische Inhaltsstoffe,  
*Agathis labillardieri*, R-110fach

### **Tüpfelung der Tangentialwände im Spätholz**

Bezüglich der Tüpfelung auf den Tangentialwänden (Abb. 142) gibt es verschiedene Untersuchungen (PHILLIPS 1948; GREGUSS 1955; LAMING und TER WELLE 1971; CORE et al. 1979; WILLEBRAND 1995), die übereinstimmend zu dem Ergebnis kommen, dass diese aus diagnostischer Sicht von untergeordneter Bedeutung ist. PHILLIPS (1948) zeigte auf, dass die Tüpfel sowohl auf den tangentialen Wänden der letzten Spätholztracheiden als auch in den ersten Frühholztracheiden aufeinander folgender Jahrringe auftreten. Das Vorkommen einer tangentialen Tüpfelung sei jedoch nur von physiologischer Bedeutung. Nach CORE et al. (1979) kann eine derartige Tüpfelung im Tangentialschnitt auch an den Enden der Frühholzzellen beobachtet werden. WILLEBRAND (1995) untersuchte etwa 230 Nadelholzarten auf die Häufigkeit des Vorkommens von Tüpfeln auf den Tangentialwänden. Das Ergebnis zeigt wiederum, dass eine Zuordnung dieses Merkmals zu bestimmten Taxa nicht möglich ist. In Übereinstimmung mit oben angegebener Literatur hat die Tüpfelung der Tangentialwände keine diagnostische Bedeutung.

## 5. Anwendung der mikroanatomischen Merkmale für die untersuchten Taxa der Klasse der Pinatae

Nachfolgend finden die in Kapitel 4 beschriebenen und auf ihre Wertigkeit diskutierten mikroanatomischen Merkmale der Klasse der Pinatae Anwendung.

Zusammenfassend ist festzustellen, dass sich die Gehölze der Klasse der Pinatae mikrostrukturell zumeist nur bis zur Gattungsebene bestimmen lassen. Ausnahmen bilden lediglich die Gattungen *Pinus* und *Picea* (Pinaceae). Innerhalb der phylogenetisch älteren Familien, insbesondere die Araucariaceae, Cupressaceae und Podocarpaceae, sind selbst auf der Gattungsebene lichtmikroskopisch deutliche Grenzen gesetzt. Bei diesen Familien lassen sich vielfach die einzelnen Gattungen holzanatomisch nicht voneinander trennen, so dass sie zu Gruppen mit identischen anatomischen Strukturen zusammengefasst wurden. Im Folgenden sind zunächst die Familien mit ihren jeweils charakterisierenden mikroanatomischen Merkmalen aufgelistet. Daraufhin sind die jeweiligen Gattungen in ihren Taxonunterschieden dargestellt. Für die Gattung *Pinus* wurde zusätzlich eine mikroanatomische Gruppierung der Arten erarbeitet. Aus Gründen der besseren Übersicht sind die 5 kleineren Nebenfamilien (Araucariaceae, Cephalotaxaceae, Phyllocladaceae, Sciadopityaceae, Taxaceae) den 3 Hauptfamilien (Cupressaceae, Pinaceae, Podocarpaceae) vorangestellt.

Daraufhin folgen familien- und gattungsübergreifende sowie artbezogene Bestimmungsschlüssel in Tabellenform. Bei den in den Tabellen berücksichtigten anatomischen Strukturen handelt es sich um Merkmale 1. und 2. Ordnung.

Die familien- und gattungsübergreifenden Schlüssel dienen lediglich der zusammenfassenden allgemeinen Darstellung und können als orientierende Hilfe verwendet werden. Für die Holzartenbestimmung sind ausschließlich die artbezogenen Bestimmungsschlüssel zu verwenden.

Die in den Tabellen verwendeten Symbole bedeuten:

- + : Merkmal regelmäßig vorhanden und deutlich ausgeprägt
- s : Merkmal nur vereinzelt vorkommend oder nur schwach ausgeprägt
- \* : anatomische Besonderheit eines Taxons

### 5.1 Araucariaceae

Strukturmerkmale: - Zuwachszonen undeutlich  
- Tüpfel der Radialwände zwei- und mehrreihig, wechselständig  
- organische Inhalte in Tracheiden spulen-, blasenförmig  
- Holzstrahlzellen glattwandig  
- Kreuzungsfeldtüpfel araucarioid

Gattungen: *Agathis, Araucaria, Wollemia*

Taxonunterschiede: keine

### 5.1.2 Cephalotaxaceae

Strukturmerkmale: - Zuwachszonen deutlich  
- spirale Verdickungen einzeln und paarig  
- Längsparenchym zerstreut,  
  Querwände glattwandig bis unregelmäßig verdickt  
- Holzstrahlzellen glattwandig  
- Kreuzungsfeldtüpfel cupressoid

Gattungen: *Cephalotaxus,*  
*Amentotaxus* (Taxaceae) nach PILGER (1926) und PAGE (1990)  
den Cephalotaxaceae zugeordnet

Taxonunterschiede: keine

### 5.1.3 Phyllocladaceae

Strukturmerkmale: - Zuwachszonen deutlich  
- Holzstrahlzellen glattwandig  
- Kreuzungsfeldtüpfel phyllocladoid

Gattungen: *Phyllocladus*,  
*Sciadopitys* (Sciadopityaceae),  
*Manoao*, *Microcachrys*, *Sundacarpus*\* (Podocarpaceae)  
\*untersuchtes Präparat ohne Zuwachszonen

Taxonunterschiede: keine

### 5.1.4 Sciadopityaceae

Strukturmerkmale: - Zuwachszonen deutlich  
- Holzstrahlzellen glattwandig  
- Kreuzungsfeldtüpfel phyllocladoid

Gattungen: *Sciadopitys*,  
*Phyllocladus* (Phyllocladaceae),  
*Manoao*, *Microcachrys*, *Sundacarpus* (Podocarpaceae),  
vergleiche Phyllocladaceae

Taxonunterschiede: keine

### 5.1.5 Taxaceae

Strukturmerkmale: - Zuwachszonen deutlich

- spirale Verdickungen einzeln oder paarig (Ausnahme: *Austrotaxus*)
- Endwände der Holzstrahlzellen glattwandig
- Horizontalwände schwach getüpfelt
- Kreuzungsfeldtüpfel cupressoid

Gattungen: *Amentotaxus*, *Austrotaxus*, *Taxus*, *Torreya*

Taxonunterschiede: *Amentotaxus*: spirale Verdickungen einzeln und paarig,  
Längsparenchym zerstreut, Querwände glattwandig,  
vergleiche Cephalotaxaceae

*Austrotaxus*: keine Zuwachszonen, ohne spirale Verdickungen,  
Holzstrahlzellen glattwandig, Holzstrahlhöhe bis 4 Zellen

*Taxus*: spirale Verdickungen einzeln

*Torreya*: spirale Verdickungen paarig

### 5.1.6 Cupressaceae

Strukturmerkmale: - Zuwachszonen deutlich

- vereinzelt Tüpfel der Radialwände zweireihig
- vereinzelt Auftreten von callitroiden Verdickungen
- vereinzelt Auftreten von Warzen
- Längsparenchym zoniert, Querwände glattwandig, unregelmäßig verdickt, perl/-zahnradförmig (Übergangsformen möglich)
- vereinzelt Quertracheiden
- Endwände der Holzstrahlzellen glattwandig, geknotelt/zahnradförmig (Übergangsformen möglich)
- Horizontalwände der Holzstrahlzellen glattwandig bis schwach getüpfelt
- Kreuzungsfeldtüpfel cupressoid und/oder taxodioid

Gruppe I:

- Callitroide Verdickungen (1)
- Warzen (2)
- Querwände des Längsparenchyms glattwandig bis unregelmäßig verdickt
- Holzstrahlzellen glattwandig, Endwände zum Teil geknotelt (3)
- Kreuzungsfeldtüpfel cupressoid, teilweise taxodioid (4)

Gattungen:

*Actinostrobus* (2), *Austrocedrus* (4), *Callitris* (1, 2), *Diselma* (2, 3), *Fitzroya* (3, 4), *Libocedrus* (4), *Neocallitropsis* (1), *Pilgerodendron* (4), *Platycladus* (2), *Tetraclinis* (2), *Widdringtonia* (2), *Saxegothaea* (Podocarpaceae)

Gruppe II:

- entspricht Gruppe I
- Kreuzungsfeldtüpfel taxodioid

Gattungen:

*Athrotaxis*, *Cryptomeria*, *Cunninghamia*, *Fokienia*, *Metasequoia*, *Papuacedrus*

- Gruppe III:
- Querwände des Längsparenchyms perl/-zahnradförmig
  - Endwände der Holzstrahlzellen geknotelt/zahnradförmig
  - Horizontalwände glattwandig bis schwach getüpfelt
  - Kreuzungsfeldtüpfel cupressoid, teilweise taxodioid (1)
- Gattungen: *Calocedrus* (1), *Chamaecyparis*, *Thuja* (1), *Thujopsis* (1)
- Gruppe IV:
- ähnlich Gruppe III
  - Querwände des Längsparenchyms und Endwände der Holzstrahlen in allen Übergangsformen (glatt bis geknotelt)
  - Kreuzungsfeldtüpfel cupressoid
- Gattungen: *Cupressus*, *Juniperus*
- Gruppe V:
- Tüpfel der Radialwände zweireihig
  - Tüpfelhöfe leicht gekerbt bzw. unrund
  - Breite der Holzstrahlen zweireihig (1)
  - Kreuzungsfeldtüpfel taxodioid
- Gattungen: *Sequoia* (1), *Sequoiadendron*
- Gruppe VI:
- Tüpfelhöfe deutlich gekerbt (1)
  - Querwände des Längsparenchyms glatt, Holzstrahlzellen glatt (1)
  - Tüpfel der Radialwände bis dreireihig (2),
  - Querwände des Längsparenchyms unregelmäßig verdickt bis perl/-zahnradförmig (3)
  - Kreuzungsfeldtüpfel cupressoid bis taxodioid
  - Endwände der Holzstrahlzellen teilweise geknotelt (4)
  - Quertracheiden regelmäßig vorhanden (5)
- Gattungen: *Taiwania* (1), *Taxodium* (2, 3), *Xanthocyparis* (3, 4, 5)

### 5.1.7 Pinaceae

- Strukturmerkmale:
- Zuwachszonen deutlich
  - Tüpfel vereinzelt zweireihig
  - vereinzelt spiralige Verdickungen
  - Holzstrahlen der meisten Taxa mit Quertracheiden
  - Quertracheiden glattwandig bis netzförmig
  - vereinzelt Quertracheiden mit spiraligen Verdickungen
  - Endwände der Holzstrahlzellen geknotelt/zahnradförmig
  - Horizontalwände stark getüpfelt
  - Kreuzungsfeldtüpfel pinoid 1, 2a, 2b, abietoid, piceoid
  - Harzkanäle mit dickwandigen oder dünnwandigen (*Pinus*) Epithelzellen (Ausnahmen: *Abies*, *Pseudolarix*, *Tsuga*)
  - vereinzelt Kristalle

#### Gattungen:

- Abies*:                   Erweiterte Margo, Holzstrahlen ohne Quertracheiden, Kreuzungsfeldtüpfel abietoid und piceoid, vereinzelt axiale traumatische Harzkanäle, Kristalle
- Cathaya*:               Spiralige Verdickungen in Längs- und Quertracheiden, Kreuzungsfeldtüpfel piceoid
- Cedrus*:                Gelappte Tori, Kreuzungsfeldtüpfel abietoid und piceoid, besondere Häufigkeit und Dimensionen (radiale Harzkanäle) traumatischer Harzkanäle, Kristalle
- Keteleeria*:           Tüpfel der Radialwände bis dreireihig, Holzstrahlen ohne Quertracheiden, Harzkanäle nur axial, Kreuzungsfeldtüpfel abietoid und piceoid, vereinzelt Kristalle
- Larix*:                 Tüpfel der Radialwände zweireihig, vereinzelt spiralige Verdickungen in Quertracheiden, Kreuzungsfeldtüpfel piceoid

- Picea:* *Larix* sehr ähnlich, Tüpfel der Radialwände in der Regel einreihig, vereinzelt spiralige Verdickungen in Quertracheiden, Kristalle
- Unterscheidung zu *Larix* durch behöftete Tüpfel der Quertracheiden möglich (BARTHOLIN 1979, S. 77-78)
- Regelmäßiges Auftreten spiraliger Verdickungen in den Längstracheiden:  
*Picea brachytyla*, *P. maximoviczii*, *P. morrisonicola*, *P. purpurea*,  
*P. schrenkiana*, *P. smithiana*, *P. spinulosa*
- Pinus:* Quertracheiden glattwandig, gezähnt, netzförmig, Harzkanäle mit dünnwandigen Epithelzellen, Kreuzungsfeldtüpfel pinoid 1, 2a, 2b, Einteilung der Arten der Gattung *Pinus* S. 127
- Pseudolarix:* Längsparenchym an der Zuwachszonengrenze, Querwände perl/-zahnradförmig, Holzstrahlen ohne Quertracheiden, ohne Harzkanäle, Kreuzungsfeldtüpfel abietoid
- Pseudotsuga:* Spiralige Verdickungen in Längs- und Quertracheiden, Längsparenchym vereinzelt an der Zuwachszonengrenze, Querwände perl/-zahnradförmig, Kreuzungsfeldtüpfel piceoid
- Tsuga:* Margo erweitert, Längsparenchym fallweise an der Zuwachszonengrenze, Querwände perl/-zahnradförmig, Kreuzungsfeldtüpfel piceoid, vereinzelt axiale traumatische Harzkanäle

### 5.1.8 Mikroanatomische Einteilung der Arten der Gattung *Pinus* L.

Die in der vorliegenden Untersuchung verwendete systematische Einteilung der Arten der Gattung *Pinus* wurde von PRICE et al. (1998) übernommen. Aufgrund der ökonomischen Bedeutung dieser Gattung ist diese vollständig im Anhang (S. 193-195) aufgeführt.

#### Gruppe I, Typ pinoid 1, Quertracheiden glatt, 1-2 (3) Tüpfel pro Kreuzungsfeld:

Subgenus *Strobus* Section *Strobus* (*Haploxylo*)

*albicaulis*, *armandii*, *ayacahuite*, *cembra*, *fenzeliana*, *flexilis* (Kristalle), *koraiensis*, *lambertiana*, *monticola* (Kristalle), *morrisonicola*, *parviflora*, *peuce*, *pumila*, *sibirica*, *strobiformis* (Kristalle), *strobus*, *wallichiana*

#### Gruppe II, Typ pinoid 1, Quertracheiden gezähnt, 1-2 (3) Tüpfel pro Kreuzungsfeld:

Subgenus *Pinus* Section *Pinus* (*Diploxylo*)

*densata*, *densiflora*, *kesiya*, *luchuensis*, *massoniana*, *mugo*, *nigra* (Kristalle), *resinosa*, *sylvestris*, *tabuliformis*, *thunbergii*, *tropicalis*, *yunnanensis*

#### Gruppe III, Typ pinoid 2a, Quertracheiden glatt bis ungleichmäßig gezähnt, 2-4 (6) Tüpfel pro Kreuzungsfeld:

Subgenus *Pinus* Section *Pinea* (*Diploxylo*)

*canariensis* (Kristalle), *latteri*, *merkusii*, *roxburghii*

Gruppe IV, Typ pinoid 2a, Quertracheiden gezähnt, 3-6 Tüpfel pro Kreuzungsfeld:

Subgenus *Pinus* Section *Trifoliis* (*Diploxylon*)

*lawsonii*, *leiophylla*, *montezumae*, *pseudostrobus*, *teocote*

Gruppe V, Typ pinoid 2a, Quertracheiden gezähnt bis netzförmig, 3-6 Tüpfel pro Kreuzungsfeld:

Subgenus *Pinus* Section *Trifoliis* (*Diploxylon*)

Subgenus *Pinus* Section *Pinea* (*P. pinaster*) (*Diploxylon*)

*arizonica* (Kristalle), *attenuata*, *banksiana*, *caribaea*, *clausa*, *contorta* (Kristalle), *coulteri*, *cubensis*, *devoniana*, *douglasiana*, *durangensis*, *echinata*, *elliottii*, *engelmannii*, *glabra*, *greggii*, *jeffreyi*, *lumholtzii*, *maximinoi*, *muricata*, *occidentalis*, *oocarpa*, *palustris*, *pinaster*, *ponderosa*, *pungens*, *radiata*, *rigida*, *sabineana*, *taeda*, *tecunumannii*, *virginiana*

Gruppe VI, Typ pinoid 2b, Quertracheiden glatt bis ungleichmäßig gezähnt, 2-4 (6) Tüpfel pro Kreuzungsfeld:

Subgenus *Pinus* Section *Pinus* (11) (*Diploxylon*)

Subgenus *Pinus* Section *Pinea* (3, 9, 14) (*Diploxylon*)

Subgenus *Pinus* Section *Trifoliis* (10) (*Diploxylon*)

Subgenus *Ducampopinus* Section *Gerardiana* (4, 8) (*Haploxylon*)

Subgenus *Ducampopinus* Section *Parryana* (1, 2, 5, 6, 7, 12, 13, 15) (*Haploxylon*)

(1) *aristata* (Kristalle), (2) *balfouriana* (Kristalle), (3) *brutia* (Kristalle), (4) *bungeana* (Kristalle), (5) *cembroides* (Kristalle), (6) *culminicola*, (7) *edulis* (Kristalle), (8) *gerardiana* (Kristalle, Warzen), (9) *halepensis* (Kristalle), (10) *hartwegii* (Kristalle), (11) *heldreichii* (Kristalle), (12) *longaeva* (Kristalle), (13) *monophylla* (Warzen), (14) *pinea* (Kristalle), (15) *quadrifolia* (Kristalle, Warzen)

### 5.1.9 Podocarpaceae

Strukturmerkmale: - Zuwachszonen überwiegend deutlich  
- Längsparenchym zerstreut, Querwände glatt  
- Holzstrahzellen glattwandig  
- Kreuzungsfeldtüpfel cupressoid bis taxodioid oder phyllocladoid

Gruppe I: - Kreuzungsfeldtüpfel cupressoid bis taxodioid

Gattungen: *Acmopyle, Afrocarpus, Dacrycarpus, Nageia, Podocarpus, Prumnopitys*  
(Ausnahme: *Prumnopitys andina*), *Retrophyllum*

Gruppe II: - entspricht Gruppe I, jedoch ohne Zuwachszonen

Gattungen: *Dacrydium, Falcatifolium*

Gruppe III: - entspricht Gruppe I, jedoch kein Längsparenchym

Gattungen: *Halocarpus, Lepidothamnus*

Gruppe IV: - entspricht Gruppe I, Kreuzungsfeldtüpfel phyllocladoid

Gattungen: *Microstrobos, Prumnopitys andina*

Gruppe V: - kein Längsparenchym, Kreuzungsfeldtüpfel phyllocladoid

Gattungen: *Lagarostrobos* (erweiterte *Tori*), *Manoao, Microcachrys,*  
*Sundacarpus* (ohne Zuwachszonen), (*Phyllocladus, Phyllocladaceae*),  
(*Sciadopitys, Sciadopityaceae*)

Gruppe VI: - Längsparenchym zoniert, Kreuzungsfeldtüpfel cupressoid

Gattungen: *Saxegothaea, (Austrocedrus, Libocedrus, Pilgerodendron, Cupressaceae)*

## 5.2 Bestimmungsschlüssel der Familien

Tabelle 2: Familientübergreifender Bestimmungsschlüssel der Klasse der Pinatae.

Holzarten	Zuwachszonen, Tracheiden	Tüpfel	Parenchym	Holzstrahlen	Kreuzungsfeldtüpfel	Harzkanäle, Kristalle
<b>Aracariaceae</b>	Zuwachszonen deutlich Tüpfel wechselsständig Tüpfel 2-reihig Tüpfel > 2-reihig Tüpfel > 2-reihig Inhaltsstoffe Spiralverdickungen Spiralverd. paarig Callitroide Verd. Warzen	+ Torus gelappt Margo erweitert	+ vorhanden (reichlich) zoniert Querwände glattwandig Qw. unregelm. verdickt Qw. perl-/zahnradförmig	Querrcheiden Spiralverd. in Qt. Qt. glattwandig Qt. gezähnt Qt. netzförmig Endwände glattwandig Ew. geknotet/zahnradf. Horizw. glattwandig Horizw. stark getüpfelt Höhe bis 4 Zellen Breite > 1	Pinoid 1 Pinoid 2 a Pinoid 2 b Abitoid Piceoid Cupressoid Taxodoid Araucarioid Phyllocladoid	Harzkanäle Traumatische Harzk. Epithel dickwandig Kristalle Prismatische Kristalle
<b>Cephalotaxaceae</b>	+ Tüpfel 2-reihig Tüpfel > 2-reihig Inhaltsstoffe Spiralverdickungen Spiralverd. paarig Callitroide Verd. Warzen	+ Torus gelappt Margo erweitert	+ vorhanden (reichlich) zoniert Querwände glattwandig Qw. unregelm. verdickt Qw. perl-/zahnradförmig	+ Horizw. glattwandig Horizw. stark getüpfelt Höhe bis 4 Zellen Breite > 1	+ Pinoid 2 a Pinoid 2 b Abitoid Piceoid Cupressoid Taxodoid Araucarioid Phyllocladoid	Harzkanäle Traumatische Harzk. Epithel dickwandig Kristalle Prismatische Kristalle
<b>Cupressaceae</b>	+ Tüpfel 2-reihig Tüpfel > 2-reihig Inhaltsstoffe Spiralverdickungen Spiralverd. paarig Callitroide Verd. Warzen	+ Torus gelappt Margo erweitert	+ vorhanden (reichlich) zoniert Querwände glattwandig Qw. unregelm. verdickt Qw. perl-/zahnradförmig	+ Horizw. glattwandig Horizw. stark getüpfelt Höhe bis 4 Zellen Breite > 1	+ Pinoid 2 a Pinoid 2 b Abitoid Piceoid Cupressoid Taxodoid Araucarioid Phyllocladoid	Harzkanäle Traumatische Harzk. Epithel dickwandig Kristalle Prismatische Kristalle
<b>Phyllocladaceae</b>	+ Tüpfel 2-reihig Tüpfel > 2-reihig Inhaltsstoffe Spiralverdickungen Spiralverd. paarig Callitroide Verd. Warzen	+ Torus gelappt Margo erweitert	+ vorhanden (reichlich) zoniert Querwände glattwandig Qw. unregelm. verdickt Qw. perl-/zahnradförmig	+ Horizw. glattwandig Horizw. stark getüpfelt Höhe bis 4 Zellen Breite > 1	+ Pinoid 2 a Pinoid 2 b Abitoid Piceoid Cupressoid Taxodoid Araucarioid Phyllocladoid	Harzkanäle Traumatische Harzk. Epithel dickwandig Kristalle Prismatische Kristalle
<b>Pinaceae</b>	+ Tüpfel 2-reihig Tüpfel > 2-reihig Inhaltsstoffe Spiralverdickungen Spiralverd. paarig Callitroide Verd. Warzen	+ Torus gelappt Margo erweitert	+ vorhanden (reichlich) zoniert Querwände glattwandig Qw. unregelm. verdickt Qw. perl-/zahnradförmig	+ Horizw. glattwandig Horizw. stark getüpfelt Höhe bis 4 Zellen Breite > 1	+ Pinoid 2 a Pinoid 2 b Abitoid Piceoid Cupressoid Taxodoid Araucarioid Phyllocladoid	Harzkanäle Traumatische Harzk. Epithel dickwandig Kristalle Prismatische Kristalle
<b>Podocarpaceae</b>	+ Tüpfel 2-reihig Tüpfel > 2-reihig Inhaltsstoffe Spiralverdickungen Spiralverd. paarig Callitroide Verd. Warzen	+ Torus gelappt Margo erweitert	+ vorhanden (reichlich) zoniert Querwände glattwandig Qw. unregelm. verdickt Qw. perl-/zahnradförmig	+ Horizw. glattwandig Horizw. stark getüpfelt Höhe bis 4 Zellen Breite > 1	+ Pinoid 2 a Pinoid 2 b Abitoid Piceoid Cupressoid Taxodoid Araucarioid Phyllocladoid	Harzkanäle Traumatische Harzk. Epithel dickwandig Kristalle Prismatische Kristalle
<b>Sciadopityaceae</b>	+ Tüpfel 2-reihig Tüpfel > 2-reihig Inhaltsstoffe Spiralverdickungen Spiralverd. paarig Callitroide Verd. Warzen	+ Torus gelappt Margo erweitert	+ vorhanden (reichlich) zoniert Querwände glattwandig Qw. unregelm. verdickt Qw. perl-/zahnradförmig	+ Horizw. glattwandig Horizw. stark getüpfelt Höhe bis 4 Zellen Breite > 1	+ Pinoid 2 a Pinoid 2 b Abitoid Piceoid Cupressoid Taxodoid Araucarioid Phyllocladoid	Harzkanäle Traumatische Harzk. Epithel dickwandig Kristalle Prismatische Kristalle
<b>Taxaceae</b>	+ Tüpfel 2-reihig Tüpfel > 2-reihig Inhaltsstoffe Spiralverdickungen Spiralverd. paarig Callitroide Verd. Warzen	+ Torus gelappt Margo erweitert	+ vorhanden (reichlich) zoniert Querwände glattwandig Qw. unregelm. verdickt Qw. perl-/zahnradförmig	+ Horizw. glattwandig Horizw. stark getüpfelt Höhe bis 4 Zellen Breite > 1	+ Pinoid 2 a Pinoid 2 b Abitoid Piceoid Cupressoid Taxodoid Araucarioid Phyllocladoid	Harzkanäle Traumatische Harzk. Epithel dickwandig Kristalle Prismatische Kristalle











5.4 Bestimmungsschlüssel der untersuchten Arten

Tabelle 8: Bestimmungsschlüssel der untersuchten Arten der Familie der Araucariaceae.

Holzarten	Zuwachszonen deutlich	Tupfel wechselsständig	Tupfel 2-reihig	Tupfel > 2-reihig	Inhaltsstoffe	Spiralverdickungen	Spiralverd. paarig	Callitroide Verd.	Warzen	Tupfel	Parenchym	Holzstrahlen	Kreuzungsfeldtupfel	Harzkanäle, Kristalle
<b>Araucariaceae</b>														
<i>Agathis australis</i>		+	+	+	+						vorhanden (reichlich)	zoniert	Querscheiden	Querscheiden in Qt.
<i>A. dammara</i>		+	+	+	+						Qt. glattwandig	Qt. gezähnt	Qt. netzförmig	Endwände glattwandig
<i>A. labillardieri</i>		+	+	+	+						Qt. glattwandig	Qt. gezähnt	Qt. netzförmig	Endwände glattwandig
<i>A. lanceolata</i>		+	+	+	+						Qt. glattwandig	Qt. gezähnt	Qt. netzförmig	Endwände glattwandig
<i>A. lenticula</i>	s	+	+	+	+						vorhanden (reichlich)	zoniert	Querscheiden	Querscheiden in Qt.
<i>A. macrophylla</i>	s	+	+	+	+						vorhanden (reichlich)	zoniert	Querscheiden	Querscheiden in Qt.
<i>A. microstachya</i>	s	+	+	+	+						vorhanden (reichlich)	zoniert	Querscheiden	Querscheiden in Qt.
<i>A. moorei</i>	s	+	+	+	+						vorhanden (reichlich)	zoniert	Querscheiden	Querscheiden in Qt.
<i>A. ovata</i>	s	+	+	+	+						vorhanden (reichlich)	zoniert	Querscheiden	Querscheiden in Qt.
<i>A. philippinensis</i>	s	+	+	+	+						vorhanden (reichlich)	zoniert	Querscheiden	Querscheiden in Qt.
<i>A. robusta</i>	s	+	+	+	+						vorhanden (reichlich)	zoniert	Querscheiden	Querscheiden in Qt.
<b>Araucaria angustifolia</b>														
<i>A. araucana</i>	s	+	+	+	+						vorhanden (reichlich)	zoniert	Querscheiden	Querscheiden in Qt.
<i>A. bidwillii</i>	s	+	+	+	+						vorhanden (reichlich)	zoniert	Querscheiden	Querscheiden in Qt.
<i>A. biramulata</i>	s	+	+	+	+						vorhanden (reichlich)	zoniert	Querscheiden	Querscheiden in Qt.
<i>A. columnaris</i>	s	+	+	+	+						vorhanden (reichlich)	zoniert	Querscheiden	Querscheiden in Qt.
<i>A. cunninghamii</i>	s	+	+	+	+						vorhanden (reichlich)	zoniert	Querscheiden	Querscheiden in Qt.
<i>A. heterophylla</i>		+	+	+	+						vorhanden (reichlich)	zoniert	Querscheiden	Querscheiden in Qt.
<i>A. hunsteinii</i>		+	+	+	+						vorhanden (reichlich)	zoniert	Querscheiden	Querscheiden in Qt.
<i>A. luxurians</i>		+	+	+	+						vorhanden (reichlich)	zoniert	Querscheiden	Querscheiden in Qt.
<i>A. montana</i>		+	+	+	+						vorhanden (reichlich)	zoniert	Querscheiden	Querscheiden in Qt.
<i>A. muelleri</i>		+	+	+	+						vorhanden (reichlich)	zoniert	Querscheiden	Querscheiden in Qt.
<i>A. rulei</i>		+	+	+	+						vorhanden (reichlich)	zoniert	Querscheiden	Querscheiden in Qt.
<i>A. subulata</i>		+	+	+	+						vorhanden (reichlich)	zoniert	Querscheiden	Querscheiden in Qt.



Tabelle 10: Bestimmungsschlüssel der untersuchten Arten der Familie der Cupressaceae.

Holzarten	Zuwachszonen, Tracheiden	Tüpfel	Parenchym	Holzstrahlen	Kreuzungsfeldtüpfel	Harzkanäle, Kristalle
<i>Calocedrus decurrens</i>	+ Zuwachszonen deutlich	+ Tüpfel wechselsständig	+ vorhanden (reichlich)	+ Querrand glattwandig	+ Pnoid 1	+ Harzkanäle
<i>C. formosana</i>	+ Zuwachszonen deutlich	+ Tüpfel 2-reihig	+ zoniert	+ Qt. netzförmig	+ Pnoid 2 a	+ Harzkanäle
<i>C. macrolepis</i>	+ Zuwachszonen deutlich	+ Tüpfel > 2-reihig	+ Qw. unregelm. verdickt	+ Qt. gezähnt	+ Pnoid 2 b	+ Harzkanäle
<b><i>Chamaecyparis formosensis</i></b>	+ Zuwachszonen deutlich	+ Tüpfel 2-reihig	+ Qw. perl-/zahnradförmig	+ Qt. gezähnt	+ Pnoid 2 a	+ Harzkanäle
<i>C. lawsoniana</i>	+ Zuwachszonen deutlich	+ Tüpfel 2-reihig	+ Qw. unregelm. verdickt	+ Qt. netzförmig	+ Pnoid 2 a	+ Harzkanäle
<i>C. obtusa</i>	+ Zuwachszonen deutlich	+ Tüpfel 2-reihig	+ Qw. unregelm. verdickt	+ Qt. netzförmig	+ Pnoid 2 a	+ Harzkanäle
<i>C. pisifera</i>	+ Zuwachszonen deutlich	+ Tüpfel 2-reihig	+ Qw. unregelm. verdickt	+ Qt. netzförmig	+ Pnoid 2 a	+ Harzkanäle
<i>C. thyoides</i>	+ Zuwachszonen deutlich	+ Tüpfel 2-reihig	+ Qw. unregelm. verdickt	+ Qt. netzförmig	+ Pnoid 2 a	+ Harzkanäle
<b><i>Cryptomeria japonica</i></b>	+ Zuwachszonen deutlich	+ Tüpfel 2-reihig	+ Qw. unregelm. verdickt	+ Qt. netzförmig	+ Pnoid 2 a	+ Harzkanäle
<b><i>Cunninghamia konishii</i></b>	+ Zuwachszonen deutlich	+ Tüpfel 2-reihig	+ Qw. unregelm. verdickt	+ Qt. netzförmig	+ Pnoid 2 a	+ Harzkanäle
<i>C. lanceolata</i>	+ Zuwachszonen deutlich	+ Tüpfel 2-reihig	+ Qw. unregelm. verdickt	+ Qt. netzförmig	+ Pnoid 2 a	+ Harzkanäle
<b><i>Cupressus arizonica</i></b>	+ Zuwachszonen deutlich	+ Tüpfel 2-reihig	+ Qw. unregelm. verdickt	+ Qt. netzförmig	+ Pnoid 2 a	+ Harzkanäle
<i>C. bakeri</i>	+ Zuwachszonen deutlich	+ Tüpfel 2-reihig	+ Qw. unregelm. verdickt	+ Qt. netzförmig	+ Pnoid 2 a	+ Harzkanäle
<i>C. cashmeriana</i>	+ Zuwachszonen deutlich	+ Tüpfel 2-reihig	+ Qw. unregelm. verdickt	+ Qt. netzförmig	+ Pnoid 2 a	+ Harzkanäle
<i>C. duclouxiana</i>	+ Zuwachszonen deutlich	+ Tüpfel 2-reihig	+ Qw. unregelm. verdickt	+ Qt. netzförmig	+ Pnoid 2 a	+ Harzkanäle
<i>C. dupreziana</i>	+ Zuwachszonen deutlich	+ Tüpfel 2-reihig	+ Qw. unregelm. verdickt	+ Qt. netzförmig	+ Pnoid 2 a	+ Harzkanäle
<i>C. funebris</i>	+ Zuwachszonen deutlich	+ Tüpfel 2-reihig	+ Qw. unregelm. verdickt	+ Qt. netzförmig	+ Pnoid 2 a	+ Harzkanäle
<i>C. goveniana</i>	+ Zuwachszonen deutlich	+ Tüpfel 2-reihig	+ Qw. unregelm. verdickt	+ Qt. netzförmig	+ Pnoid 2 a	+ Harzkanäle
<i>C. guadalupensis</i>	+ Zuwachszonen deutlich	+ Tüpfel 2-reihig	+ Qw. unregelm. verdickt	+ Qt. netzförmig	+ Pnoid 2 a	+ Harzkanäle
<i>C. lusitanica</i>	+ Zuwachszonen deutlich	+ Tüpfel 2-reihig	+ Qw. unregelm. verdickt	+ Qt. netzförmig	+ Pnoid 2 a	+ Harzkanäle
<i>C. macnabiana</i>	+ Zuwachszonen deutlich	+ Tüpfel 2-reihig	+ Qw. unregelm. verdickt	+ Qt. netzförmig	+ Pnoid 2 a	+ Harzkanäle
<i>C. macrocarpa</i>	+ Zuwachszonen deutlich	+ Tüpfel 2-reihig	+ Qw. unregelm. verdickt	+ Qt. netzförmig	+ Pnoid 2 a	+ Harzkanäle
<i>C. sargentii</i>	+ Zuwachszonen deutlich	+ Tüpfel 2-reihig	+ Qw. unregelm. verdickt	+ Qt. netzförmig	+ Pnoid 2 a	+ Harzkanäle
<i>C. sempervirens</i>	+ Zuwachszonen deutlich	+ Tüpfel 2-reihig	+ Qw. unregelm. verdickt	+ Qt. netzförmig	+ Pnoid 2 a	+ Harzkanäle
<i>C. torulosa</i>	+ Zuwachszonen deutlich	+ Tüpfel 2-reihig	+ Qw. unregelm. verdickt	+ Qt. netzförmig	+ Pnoid 2 a	+ Harzkanäle









Tabelle 15: Bestimmungsschlüssel der untersuchten Arten der Familie der Pinaceae.

Holzarten	Zuwachszonen deutlich	Zuwachszonen, Tracheiden	Tüpfel	Parenchym	Holzstrahlen	Kreuzungsfeldtüpfel	Harzkanäle, Kristalle
<i>Keleteria davidiana</i>	+ Zuwachszonen deutlich	+ Tüpfel wechselsständig	+ Tüpfel 2-reihig	+ Tüpfel > 2-reihig	+ Tüpfel < 2-reihig	+ Tüpfel > 2-reihig	+ Tüpfel < 2-reihig
<i>K. evelyniana</i>	+ Zuwachszonen deutlich	+ Tüpfel 2-reihig	+ Tüpfel > 2-reihig	+ Tüpfel < 2-reihig			
<i>K. fortunei</i>	+ Zuwachszonen deutlich	+ Tüpfel 2-reihig	+ Tüpfel > 2-reihig	+ Tüpfel < 2-reihig			
<b><i>Larix decidua</i></b>	+ Zuwachszonen deutlich	+ Tüpfel 2-reihig	+ Tüpfel > 2-reihig	+ Tüpfel < 2-reihig			
<i>L. gmelinii</i>	+ Zuwachszonen deutlich	+ Tüpfel 2-reihig	+ Tüpfel > 2-reihig	+ Tüpfel < 2-reihig			
<i>L. griffithii</i>	+ Zuwachszonen deutlich	+ Tüpfel 2-reihig	+ Tüpfel > 2-reihig	+ Tüpfel < 2-reihig			
<i>L. kaempferi</i>	+ Zuwachszonen deutlich	+ Tüpfel 2-reihig	+ Tüpfel > 2-reihig	+ Tüpfel < 2-reihig			
<i>L. laricina</i>	+ Zuwachszonen deutlich	+ Tüpfel 2-reihig	+ Tüpfel > 2-reihig	+ Tüpfel < 2-reihig			
<i>L. lyallii</i>	+ Zuwachszonen deutlich	+ Tüpfel 2-reihig	+ Tüpfel > 2-reihig	+ Tüpfel < 2-reihig			
<i>L. mastersiana</i>	+ Zuwachszonen deutlich	+ Tüpfel 2-reihig	+ Tüpfel > 2-reihig	+ Tüpfel < 2-reihig			
<i>L. occidentalis</i>	+ Zuwachszonen deutlich	+ Tüpfel 2-reihig	+ Tüpfel > 2-reihig	+ Tüpfel < 2-reihig			
<i>L. potaninii</i>	+ Zuwachszonen deutlich	+ Tüpfel 2-reihig	+ Tüpfel > 2-reihig	+ Tüpfel < 2-reihig			
<i>L. sibirica</i>	+ Zuwachszonen deutlich	+ Tüpfel 2-reihig	+ Tüpfel > 2-reihig	+ Tüpfel < 2-reihig			
<b><i>Picea abies</i></b>	+ Zuwachszonen deutlich	+ Tüpfel 2-reihig	+ Tüpfel > 2-reihig	+ Tüpfel < 2-reihig			
<i>P. alcoquitana</i>	+ Zuwachszonen deutlich	+ Tüpfel 2-reihig	+ Tüpfel > 2-reihig	+ Tüpfel < 2-reihig			
<i>P. asperata</i>	+ Zuwachszonen deutlich	+ Tüpfel 2-reihig	+ Tüpfel > 2-reihig	+ Tüpfel < 2-reihig			
<i>P. brachyrylla</i>	+ Zuwachszonen deutlich	+ Tüpfel 2-reihig	+ Tüpfel > 2-reihig	+ Tüpfel < 2-reihig			
<i>P. breveriana</i>	+ Zuwachszonen deutlich	+ Tüpfel 2-reihig	+ Tüpfel > 2-reihig	+ Tüpfel < 2-reihig			
<i>P. engelmannii</i>	+ Zuwachszonen deutlich	+ Tüpfel 2-reihig	+ Tüpfel > 2-reihig	+ Tüpfel < 2-reihig			
<i>P. glauca</i>	+ Zuwachszonen deutlich	+ Tüpfel 2-reihig	+ Tüpfel > 2-reihig	+ Tüpfel < 2-reihig			
<i>P. glehnii</i>	+ Zuwachszonen deutlich	+ Tüpfel 2-reihig	+ Tüpfel > 2-reihig	+ Tüpfel < 2-reihig			
<i>P. jezoensis</i>	+ Zuwachszonen deutlich	+ Tüpfel 2-reihig	+ Tüpfel > 2-reihig	+ Tüpfel < 2-reihig			
<i>P. koraiensis</i>	+ Zuwachszonen deutlich	+ Tüpfel 2-reihig	+ Tüpfel > 2-reihig	+ Tüpfel < 2-reihig			
<i>P. koyamae</i>	+ Zuwachszonen deutlich	+ Tüpfel 2-reihig	+ Tüpfel > 2-reihig	+ Tüpfel < 2-reihig			
<i>P. maritima</i>	+ Zuwachszonen deutlich	+ Tüpfel 2-reihig	+ Tüpfel > 2-reihig	+ Tüpfel < 2-reihig			

\*Nur axial









Tabelle 20: Bestimmungsschlüssel der untersuchten Arten der Familien der Pinaceae und Podocarpaceae.

Holzarten	Zuwachszonen, Tracheiden	Tüpfel	Parenchym	Holzstrahlen	Kreuzungsfeldtüpfel	Harzkanäle, Kristalle
<i>Pseudotsuga japonica</i>	Zuwachszonen deutlich	Tüpfel wechselselständig	vorhanden (reichlich)	Quert. glattwandig	Pinoid 1	Harzkanäle
<i>P. macrocarpa</i>	Tüpfel 2-reihig	Torus gelappt	zoniert	Qu. gezähnt	Pinoid 2 a	Harzkanäle
<i>P. menziesii</i>	Tüpfel > 2-reihig	Margo erweitert	Qu. unregelm. verdickt	Qu. netzförmig	Pinoid 2 b	Harzkanäle
<i>P. sinensis</i>	Inhaltsstoffe		Qu. perl-/zahnradförmig	Endwände glattwandig	Pinoid 1	Harzkanäle
<i>Tsuga canadensis</i>	Spiralverdickungen			Horizw. glattwandig	Pinoid 1	Harzkanäle
<i>T. caroliniana</i>	Spiralverd. paritig			Horizw. stark getüpfelt	Pinoid 1	Harzkanäle
<i>T. chinensis</i>	Callitroide Verd.			Horizw. glattwandig	Pinoid 1	Harzkanäle
<i>T. diversifolia</i>	Warzen			Horizw. glattwandig	Pinoid 1	Harzkanäle
<i>T. dumosa</i>				Horizw. glattwandig	Pinoid 1	Harzkanäle
<i>T. heterophylla</i>				Horizw. glattwandig	Pinoid 1	Harzkanäle
<i>T. mertensiana</i>				Horizw. glattwandig	Pinoid 1	Harzkanäle
<i>T. sieboldii</i>				Horizw. glattwandig	Pinoid 1	Harzkanäle
<b>Podocarpaceae</b>				Horizw. glattwandig	Pinoid 1	Harzkanäle
<i>Acropyle pancheri</i>				Horizw. glattwandig	Pinoid 1	Harzkanäle
<i>Afrocarpus dawei</i>				Horizw. glattwandig	Pinoid 1	Harzkanäle
<i>A. falcatus</i>				Horizw. glattwandig	Pinoid 1	Harzkanäle
<i>A. gracilior</i>				Horizw. glattwandig	Pinoid 1	Harzkanäle
<i>A. usambarensis</i>				Horizw. glattwandig	Pinoid 1	Harzkanäle
<b>Dacrycarpus cinctus</b>				Horizw. glattwandig	Pinoid 1	Harzkanäle
<i>D. compactus</i>				Horizw. glattwandig	Pinoid 1	Harzkanäle
<i>D. cunningii</i>				Horizw. glattwandig	Pinoid 1	Harzkanäle
<i>D. daerydioides</i>				Horizw. glattwandig	Pinoid 1	Harzkanäle
<i>D. expansus</i>				Horizw. glattwandig	Pinoid 1	Harzkanäle
<i>D. imbricatus</i>				Horizw. glattwandig	Pinoid 1	Harzkanäle
<i>D. vieillardii</i>				Horizw. glattwandig	Pinoid 1	Harzkanäle

Tabelle 21: Bestimmungsschlüssel der untersuchten Arten der Familie der Podocarpaceae.

Holzarten	Zuwachszonen deutlich	Tüpfel wechselfständig	Tüpfel 2-reihig	Tüpfel > 2-reihig	Inhaltsstoffe	Spiralverdickungen	Spiralverd. paring	Callitroide Verd.	Warzen	Tüpfel	Parenchym	Holzstrahlen	Kreuzungsfeldtüpfel	Harzkanäle, Kristalle
<i>Dacrydium araucarioides</i>	+										vorhanden (reichlich)	+	+	Harzkanäle Epithel dickwandig Traumatische Harzk. Harzkanäle
<i>D. balansae</i>											+	+	+	Kristalle Prismatische Kristalle
<i>D. beccarii</i>									+		+	+	+	
<i>D. cupressinum</i>											+	+	+	
<i>D. elatum</i>	s										+	+	+	
<i>D. gibbsiae</i>											+	+	+	
<i>D. guillauminii</i>											+	+	+	
<i>D. lycopodioides</i>	s										+	+	+	
<i>D. nausoriense</i>											+	+	+	
<i>D. nidulum</i>											+	+	+	
<i>D. pectinatum</i>											+	+	+	
<b>Falcatifolium falciforme</b>											+	+	+	
<i>F. taxoides</i>											+	+	+	
<b>Halocarpus bidwillii</b>											+	+	+	
<i>H. biformis</i>											+	+	+	
<i>H. kirki</i>											+	+	+	
<b>Lagarostrobos franklinii</b>											+	+	+	
<b>Lepidothamnus intermedium</b>											+	+	+	
<i>L. taxifolius</i>											+	+	+	
<b>Manoao colenso</b>											+	+	+	
<b>Microcachrys tetragona</b>											+	+	+	
<b>Microstrobos niphophilus</b>											+	+	+	









## 6 Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wurden im Rahmen eines DFG-Forschungsprojekts die mikroanatomischen Strukturen der Nadelhölzer aus der Klasse der Pinatae detailliert lichtmikroskopisch untersucht. Anlass für die Bearbeitung war, dass eine grundlegende Untersuchung der Klasse der Pinatae bislang fehlte. Somit wurden die gesamten mikroskopisch erkennbaren Strukturen definiert und kommentiert sowie im Hinblick auf die natürliche Variabilität betrachtet. Anschließend wurde ihre jeweilige diagnostische Bedeutung durch Zuordnung in Merkmale 1. bis 3. Ordnung, d. h. von hoher bis zu geringer Wertigkeit, beurteilt.

Da die gesamte holzanatomische Standardliteratur auf den frühen Arbeiten von PHILLIPS (1948) basiert, war es notwendig, die Untersuchung anhand eines möglichst großen Probenkollektivs durchzuführen. Gleiches gilt für sämtliche gebräuchliche Holzatlantien und eine von der International Association of Wood Anatomists (IAWA) geplante umfassende Merkmalsliste für Nadelhölzer. PHILLIPS (1948) untersuchte lediglich ca. 110 Arten, bestimmte Gattungen fanden nur unzureichend oder gar keine Beachtung. Daraufhin wurde im Rahmen vorliegender Untersuchung die weltweit größte Nadelholzsammlung aufgebaut, die nunmehr 420 Arten, repräsentiert durch 6219 Präparate von 995 Holzproben, umfasst. Die jeweiligen Muster wurden von 12 international namhaften Xylotheiken aus 10 Ländern bereitgestellt. Im Folgenden war es erforderlich, die erarbeitete Sammlung an die aktuelle Systematik anzupassen, da diese zuvor als kontrovers galt. Hierzu diente die *World Checklist and Bibliography of Conifers* von FARJON (2001), nach der die Klasse der Pinatae aus 8 Familien, 70 Gattungen und ca. 625 Arten besteht. Für repräsentative Ergebnisse der mikroskopischen Untersuchungen standen somit 93 % der Gattungen sowie 66 % der Arten der Klasse der Pinatae zur Verfügung.

Unter Zuhilfenahme computergestützter Systeme konnte deutlich herausgearbeitet werden, dass sich die Klasse der Pinatae aufgrund ihrer zellularen Homogenität mikrostrukturell im Wesentlichen nur bis zur Gattungsebene bestimmen lässt. Ausnahmen bilden die Gattungen *Picea* und *Pinus* (Pinaceae). Innerhalb der Familien der Araucariaceae, Cupressaceae und Podocarpaceae sind selbst auf der Gattungsebene der lichtmikroskopischen Bestimmung deutliche Grenzen gesetzt. Bei diesen Familien lassen sich vielfach die einzelnen Gattungen holzanatomisch nicht trennen, so dass sie zu Gruppen mit identischen anatomischen Strukturen zusammengefasst wurden. Abschließend sind sämtliche untersuchten Holzarten in Form von Bestimmungstabellen aufgeführt.

## 7 Literatur

- ALEXEEVA, A. I. 1964: Anatomical structure of traumatic resin ducts in *Cedrus*.  
Trudy Vsesoyuznogo Zaochnogo Lesotekhnichskogo Instituta 8, 164-168.
- ANAGNOST, S. E.; MEYER, R. W.; DE ZEEW, C. 1994: Confirmation and significance of Bartholin's method for identification of the wood of *Picea* and *Larix*.  
IAWA Journal 15, 171-184.
- ANONYMUS 1957: A handbook of softwoods. For. Prod. Res., 73 pp.
- BAAS, P.; SCHMID, R.; VAN HEUVEN, B. J. 1986: Wood anatomy of *Pinus longaeva* (Bristlecone Pine) and the sustained length-on-age increase of its tracheids.  
IAWA Bull. n. s. 7, 221-228.
- BAILEY, I. W.; FAULL, A. F. 1934: The cambium and its derivative tissues. – IX.  
Structural variability in redwood, *Sequoia sempervirens* and its significance in the identification of fossil woods. J. Arn. Arb. 15, 233-254.
- BAILEY, I. W. 1957: Die Struktur der Tüpfelmembranen bei den Tracheiden der Koniferen.  
Holz Roh- Werkst. 15, 210-213.
- BALATINECZ, J. J.; KENNEDY, R. W. 1967: Maturation of ray parenchyma cells in Pine.  
For. Prod. J. 17, 57-64.
- BANNAN, M. W. 1936: Vertical resin ducts in the secondary wood of the Abietineae.  
New Phytol. 35, 11-46.
- BAREFOOT, A.; HANKINS, F. W. 1982: Identification of modern and tertiary woods.  
Oxford University Press, New York, 189 pp.
- BARTHOLIN, T. 1979: The *Picea-Larix* problem. IAWA Bull. 1, 7-10.
- BAUCH, J.; LIESE, W.; SCHOLZ, F. 1968: Über die Entwicklung und stoffliche Zusammensetzung der Hoftüpfelmembranen in Coniferen.  
Holzforschung, 22, 144-153.

- BAUCH, J.; LIESE, W.; SCHULTZE, R. 1972: The morphological variability of the bordered pit membranes in gymnosperms. *Wood. Sci. Technol.* 6, 165-184.
- BAUCH, J.; BERNDT, H. 1973: Variability of the chemical composition of pit membranes in bordered pits of gymnosperms. *Wood Sci. Technol.* 7, 6-19.
- BAUCH, J. 1975: *Dendrologie der Nadelbäume und übrigen Gymnospermen.* Walter de Gruyter, Berlin, New York, 188 S.
- BEUST, F. 1884: Untersuchung über fossile Hölzer aus Grönland. Separat-Abdruck aus den Denkschriften der schweiz. Naturforschenden Gesellschaft 29. Zürich: Dissertation Universität Zürich.
- BOSSHARD, H. H. 1967: Differenzierungsmechanismus von Wundkambien in Koniferen. *Beih. Zeitschr. d. Schweiz. Forstver. Zürich* 37, 54-65.
- BOSSHARD, H. H. 1974: *Holzkunde - Mikroskopie und Makroskopie des Holzes, Band I.* Birkhäuser Verlag Basel und Stuttgart, 224 S.
- BOSSHARD, H. H. 1982: *Holzkunde I. Mikroskopie und Makroskopie des Holzes, 2. Auflage.* Basel-Boston-Stuttgart: Birkhäuser Verlag, 254 S.
- BRAUN, H. J. 1992: *Bau und Leben der Bäume.* Rombach GmbH & Co Verlagshaus KG, Freiburg im Breisgau, 3. Auflage, 295 S.
- BROWN, H. P.; PANSHIN, A. J. 1934: *Identification of the commercial timbers of the United States.* Mc-Graw-Hill Book Company Inc., New York and London Press, 223 pp.
- BRUMMIT, R. K.; POWELL, C. E. (eds.) 1992: *Authors of Plant Names.* Royal Botanical Gardens Kew, 732 pp.
- BRUNSFELD, S. J.; SOLTIS, P. E.; SOLTIS, D. E.; GADEK, P. A.; QUINN, C. J.; STRENGE, D. D.; RANKER, T. A. 1994: Phylogenetic relationships among the genera of Taxodiaceae and Cupressaceae: evidence from rbcL sequences. *Systematic Botany* 19 (2), 253-262.

- BUDKEVICH, E. V. 1936: Some peculiarities in the sculptering of the tracheid walls of the genus *Callitris*. *Sovetskaya Botanika* 4 (in Russisch), 130-135.
- BUDKEVICH, E. V. 1961: The wood of the Pinaceae (*Drevesina sosnovykh*). Anatomical structure and keys for the identification of genera and species. (in Russisch), Akad. Naúk SSSR, Moskau-Leningrad, 152 pp.
- BURGERSTEIN, A. 1908: Vergleichende Anatomie des Holzes der Koniferen. Wiesner Festschrift, Wien, Verlagsbuchhandlung Carl Konegen (Ernst Stülpnagel), 101-112.
- BURMEISTER, T. 1992: Holz- und rindenanatomische Charakterisierung der Gattung *Dacrydium* (Podocarpaceae). Diplomarbeit, Universität Hamburg, 109 S.
- BUTTERFIELD, B. G.; MEYLAN, B. A. 1980: Three dimensional structure of wood. An ultrastructural approach. Second edition. Chapman & Hall, London, New York, 103 pp.
- CARLQUIST, S. 1975: Ecological strategies of xylem evolution. Univ. California Press, Berkeley, 259 pp.
- CARLQUIST, S. 1988: Comparative wood anatomy. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 436 pp.
- CHAVCHAVADZE, E. S. 1979: Wood of conifers (*Drevesina chwoinich*). Original in Russisch. Akad. Naúk SSSR, Moscow-Leningrad, 192 pp.
- CHERN, J.-H.; CHUANG, C.-H.; WU, S.-C. 1993: Computer-aided system for identification of softwoods (I) – Ginkgoaceae, Taxaceae, Podocarpaceae. *Quart. J. Chin. For.* 26 (4) (in Chinesisch), 75-94.
- CHERN, J.-H.; CHUANG, C.-H.; WU, S.-C. 1994: Computer-aided system for identification of softwoods (II) – Araucariaceae, Cephalotaxaceae, Abietoideae. *For. Prod. Ind.* 13 (1) (in Chinesisch), 29-52.
- CORE, H. A.; CÔTÉ, W. A.; DAY, A. C. 1979: Wood structure and identification. Syracuse University Press, New York, 182 pp.

- CÔTÉ, W. A. 1958: Electron microscope studies of pit membrane structure.  
For. Prod. J. 8, 296-301.
- CÔTÉ, W. A. (Hrsg.) 1965: Cellular ultrastructure of woody plants. New York:  
Syracuse University Press, 603 pp.
- CÔTÉ, W. A., Jr.; DAY, A. C. 1969: Wood ultrastructure of the Southern Yellow Pines.  
Syracuse University Press, 1.
- CRONSHAW, J. M. 1965: The formation of the wart structure in tracheids in *Pinus radiata*.  
Protoplasma 60, 233-242.
- DALLIMORE, W.; JACKSON, A. B. 1948: Handbook of Coniferae.  
Edward Arnold and Co., London, 682 pp.
- DENNE, M. P.; LEDSHAM, N. 1976: The problem of bordered pits on the tangential walls  
of *Picea sitchensis* tracheids. IAWA Bull. 1, 3.
- DE LAUBENFELS, D. J. 1985: A taxonomic revision of the genus *Podocarpus*.  
Blumea 30, 251-278.
- DIANNELIDIS, T. 1953: Zur Frage der Unterscheidbarkeit des Holzes von *Picea* und *Larix*  
auf Grund der Markstrahl Harzgänge. Forstw. Centralbl. 72, 380-415.
- DINWOODIE, J. M. 1961: Tracheid and fibre length in timber: A review of the literature.  
Forestry 34 (2), 125-144.
- DIPPEL, L. 1863: Zur Histologie der Koniferen. Botanische Zeitung, 21. Jahrgang, 253-259.
- DODD, R. S. 1986: Fibre length measuring systems: A review and modification  
of an existing method. Wood & Fibre Science. 18, 276-287.
- ECKENWALDER, J. E. 1976: Re-evaluation of Cupressaceae and Taxodiaceae:  
A proposed merger. Madroño 23, 237-300.
- ECKHOLD, W. 1922: Die Hoftüpfel bei rezenten und fossilen Coniferen.  
Jahrbuch der preuß. geol. Landesanstalt für 1921, 472-505.

- ENGLER, A. 1954: Syllabus der Pflanzenfamilien, Vol. I. Bakterien bis Gymnospermen. 12. Edition (Autoren: MELCHIOR, H.; WERDERMANN, E.). Gebrüder Bornträger, Berlin, 367 S.
- ESAU, K. 1969: Pflanzenanatomie. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 594 S.
- FAHN, A.; WERKER, E.; BAAS, P. 1986: Wood anatomy and identification of trees and shrubs from Israel and adjacent regions. The Israel Academy of Sciences and Humanities, Jerusalem, 221 pp.
- FARJON, A. 1984: Pines: drawings and descriptions of the genus *Pinus*. Leiden, 220 pp.
- FARJON, A. 1990: Pinaceae: drawings and descriptions of the genera *Abies*, *Cedrus*, *Pseudolarix*, *Keteleeria*, *Nothotsuga*, *Tsuga*, *Cathaya*, *Pseudotsuga*, *Larix* and *Picea*. Königstein: Koeltz Scientific Books, 330 pp.
- FARJON, A.; STYLES, B. T. 1997: *Pinus* (Pinaceae). Flora Neotropica Monograph 75. New York, NY, The New York Botanical Garden, 293 pp.
- FARJON, A. 1998: World Cecklist and Bibliography of Conifers. Richmond, U. K., Royal Botanical Gardens at Kew, 298 pp.
- FARJON, A. 2001: World Cecklist and Bibliography of Conifers. Second edition. Richmond, U. K., Royal Botanical Gardens at Kew, 309 pp.
- FARJON, A.; NGUYEN TIEN HIEP; HARDER, D. K.; PHAN KE LOC; AVERYANOV, L. 2002: A new genus and species in Cupressaceae (Coniferales) from Northern Vietnam, *Xanthocyparis vietnamensis*. Novon 12, 179-189.
- FEIST, W. C. 1990: Outdoor wood weathering and protection. In Rowell and Barbour (eds.): Advances in Chemistry Series #225, American Chemical Society, Washington, D. C.
- FENGEL, D. 1968: Zur Variation der Hoftüpfelgestalt bei verschiedenen Nadelhölzern. Holz Roh- Werkst. 29, 296-304.

- FENGEL, D. 1972: Struktur und Funktion der Membran in Nadelholztüpfeln. Holzforschung, 26, 1-9.
- FREUND, H. (Hrsg.) 1970: Handbuch der Mikroskopie in der Technik. Band V, Teil I. Frankfurt am Main, Umschau-Verlag, 306 S.
- FREY-WYSSLING, A.; MÜHLETHALER, K.; BOSSHARD, H. H. 1955: Das Elektronenmikroskop im Dienste der Bestimmung von *Pinus*-Arten. Holz Roh- Werkst. 13, 245-249.
- FREY-WYSSLING, A. 1959: Die pflanzliche Zellwand. Springer-Verlag, Berlin-Göttingen-Heidelberg, 367 S.
- FREY-WYSSLING, A. 1976: The plant cell wall. Third edition, Gebrüder Bornträger, Berlin-Stuttgart, 294 pp.
- FUJII, T. 2000: Letter to the editor: True warts in rattan? IAWA Journal 21, 236-238.
- FUJIKAWA, K.; ISHIDA, A. S. 1975: Ultrastructure of ray parenchyma cell walls of softwoods. Mokuzai Gakkaishi 21, 445-456.
- FUJITA, M.; HAYASHI, N.; HAMADA, K.; HARADA, H. 1987: Time requirements for the tracheid differentiation in softwoods measured by the inclination date marking. Bulletin of the Kyoto University Forests, No. 59, 248-257.
- GADEK, P. A.; ALPERS, D. L.; HESLEWOOD, M. M.; QUINN, C. J. 2000: Relationships within Cupressaceae sensu lato: a combined morphological and molecular approach. American Journal of Botany 87 (7), 1044-1057.
- GÖPPERT, H. R. 1850: Monographie der fossilen Coniferen. Leiden: Arnz & Comp.
- GOTHAN, W. 1905: Zur Anatomie lebender und fossiler Gymnospermen-Hölzer. Abhandl. Königl. Preuß. Geolog. Landesanstalt u. Bergakademie Berlin. Heft 44.
- GOTHAN, W. 1907: Über die Wandlungen der Hoftüpfel bei den Gymnospermen im Laufe der geologischen Epochen und ihre physiologische Bedeutung. Sitzungsbericht der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin Nr. 2, 13-26.

- GREGUSS, P.; VARGA, I. 1950: Xylotomischer Bestimmungsschlüssel der *Pinus*-Arten. Bot. Inst. University of Szeged, Hungary, 162 S.
- GREGUSS, P. 1951: Xylotomischer Bestimmungsschlüssel der Gattungen und Arten der Podocarpaceae. Acta. Biol. Acad. Sci. Hungaricae, 3, 1.
- GREGUSS, P. 1954: Xylotomische Bestimmung der Taxodiaceen. Sonderabdruck aus Annales Biologica Universitatum Hungariae, Tomus II, 407-416 (1952).
- GREGUSS, P. 1955: Xylotomische Bestimmung der heute lebenden Gymnospermen. Akadémiai Kiadó Budapest, 308 S.
- GREGUSS, P. 1972: Xylotomy of the living conifers. Akadémiai Kiadó Budapest, 329 pp.
- GROSSER, D. 1977: Die Hölzer Mitteleuropas. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, 208 S.
- GROSSER, D. 1986: On the occurrence of trabeculae with special consideration of diseased trees. IAWA Bull. 7, 319-341.
- HARADA, H. 1964: Further observation on the pit structure of wood. Journal of the Japan Wood Research Society 10, 221-225.
- HARADA, H.; MIYAZAKI, Y.; WAKASHIMA, T. 1968: Electron microscopic investigation on the cell wall structure of wood. Bulletin of the Government Forest Experiment Station, No. 104, 1-115.
- HART, C. A.; SWINDEL, B. 1967: Notes on laboratory sampling of macerated wood fibres. TAPPI 50 (7), 379-381.
- HEADY, R. D.; CUNNINGHAM, R. B.; DONNELLY, C. F.; EVANS, P. D. 1994: Morphology of warts in the tracheids of Cypress Pine (*Callitris* Vent.). IAWA Journal 15, 265-281.
- HEADY, R. D.; EVANS, P. D. 2000: Callitroid (Callitrisoid) Thickenings in *Callitris*. IAWA Journal 21 (3), 293-319.

- HEADY, R. D.; BANKS, J. G.; EVANS, P. D. 2002: Wood anatomy of Wollemi Pine (*Wollemia nobilis*, Araucariaceae). IAWA Journal 23 (4), 339-357.
- HEINZ, I. 1997: Entwicklung von Systemkomponenten für die computerunterstützte Bestimmung von Nadelhölzern in DELTA/INTKEY. Diplomarbeit, Universität Hamburg, 173 S.
- HOADLEY, R. B. 1990: Identifying wood, Accurate results with simple tools. The Taunton Press, 223 pp.
- HOLZ-LEXIKON 2003: DRW-Verlag Stuttgart, 4. Auflage, in zwei Bänden, 1423 S.
- HUDSON, R. H. 1960: The anatomy of the genus *Pinus* in relation to its classification. Journal of the Institute of wood science, Number 6, December 1960, 21 College Hill, London E.C.4, 26-46.
- HUG, U. E. 1979: Das Harzkanalsystem im juvenilen Stammholz von *Larix decidua* Mill. Dissertation Nr. 6358, Eidgenössische Technische Hochschule Zürich, 127 S.
- IAWA 1964: Multilingual glossary of terms used in wood anatomy, Committee on nomenclature international association of wood anatomists. Verlagsanstalt Buchdruckerei Konkordia Winterthur, 186 pp.
- IAWA 1989: IAWA List of microscopic features for hardwood identification by an IAWA Committee. Wheeler, E. A.; Baas, P.; Gasson, P. E. (editors). IAWA Bull. n. s. 10, 219-332.
- IAWA 2004 (in press): List of microscopic features for softwood identification by an IAWA Committee. RICHTER, H. G.; GROSSER, D.; HEINZ, I.; GASSON, P. E. (editors). IAWA Journal.
- ILIC, J. 1994: Separation of the woods of *Callitris glaucophylla* (white cypress pine) and *C. endlicheri* (black cypress pine). Recent Advances in Wood Anatomy. Proc. IAWA Wood Anatomy Conference, Rotorua, New Zealand.
- ILIC, J. 1995: Distinguishing the woods of *Araucaria cunninghamii* (hoop pine) and *Araucaria bidwillii* (bunya pine). IAWA Journal 16, 255-260.

- INDEX KEWENSIS 1895-1990: Index Kewensis plantarum Phanerogamarum.  
An enumeration of the genera and species of flowering plants from the time of Linnaeus to the year 1885 inclusive. (2 vol.). Oxford, see also Supplementa 1-19, 1901-1990, Kew Gardens, Richmond.
- JACQUIOT, C. 1955: Atlas d'Anatomie des Bois des Conifères. Paris, Centre Technique du Bois, 14, Avenue de Saint-Mandé, XIIIe, 133 pp.
- JANE, F. N. 1956: The structure of wood. Adam & Charles Black, London, 427 pp.
- JANE, F. N. 1970: The structure of wood. 2nd ed. Adam & Charles Black, London.
- JANSEN, S.; SMETS, E.; BAAS, P. 1998: Vestures in woody plants: A review. IAWA Journal 19 (4), 347-382.
- JAYME, G.; HUNGER, G.; FENGEL, D. 1960: Das elektronenmikroskopische Bild des Cellulosefeinbaues verschlossener und unverschlossener Hoftüpfel der Nadelhölzer. Holzforschung 14, 97-104.
- JUDD, W. S.; CAMPBELL, C. S.; KELLOGG, E. A.; STEVENS, P. F.; DONOGHUE, M. J. 2002: Plant systematics: a phylogenetic approach. 2nd ed. Sinauer Associates, Inc., Sunderland.
- JUTTE, S. M.; SPIT, B. J. 1963: The submicroscopic structure of bordered pits on the radial walls of tracheids: Parana Pine, Kauri, European Spruce. Holzforschung, 17, 168-175.
- KAEISER, M. 1954: Microstructure of wood of *Podocarpus*. Department of Botany, Southern Illinois University, Carbondale, Illinois, U.S.A., 47 pp.
- KELLOGG, R. M.; ROWE, S.; KOEPPEN, R. C.; MILLER, R. B. 1982: Identification of the wood of the Soft Pines of Western North America. IAWA Bull. n. s. 3, 95-101.
- KIBBLEWHITE, R. P.; THOMPSON, N. S. 1973: The ultrastructure of the middle lamella region in resin canal tissue isolated from Slash Pine holocellulose. Wood Sci. Technol. 7, 112-126.

- KINDEL, K.-H. 1995: Kiefern in Europa. Gustav Fischer Verlag.  
Stuttgart, Jena, New York, 204 S.
- KLEEBOURG, A. 1885: Die Markstrahlen der Koniferen. Botanische Zeitung,  
43. Jahrgang, 673-686, 689-697, 705-714, 721-729.
- KOCH, P. 1972: Utilization of Southern Pines. USDA Forest Service Agricultural Handbook  
No. 420, Vol. I, 734 pp.
- KONDO, Y.; FUJII, T.; HAYASHI, Y.; KATO, A. 1996: Organic crystals in the tracheids  
of *Torreya yunnanensis*. IAWA Journal 17 (4), 393-403.
- KRAHMER, R. L.; CÔTÉ, W. A. Jr. 1963: Changes in coniferous wood cells associated  
with heartwood formation. Tappi Bd.46, 42-49.
- KRAHMER, R. L.; HEMINGWAY, R. W.; HILLIS, W. E. 1970: The cellular distribution  
of lignans in *Tsuga heterophylla* wood. Wood Sci. Technol. 4, 122-139.
- KRAUSE, C.; ECKSTEIN, D. 1992: Holzzuwachs an Ästen, Stamm und Wurzeln bei  
normaler und extremer Witterung. In: Michaelis, W.; Bauch, J. (Hrsg.):  
Luftverunreinigungen und Waldschäden am Standort „Postturm“, Forstamt  
Farchau/Ratzeburg. GKSS-Forschungszentrum Geesthacht, 215-242.
- KRÄUSEL, R. 1917: Die Bedeutung der Anatomie lebender und fossiler Hölzer für die  
Phylogenie der Koniferen. Naturwissenschaftliche Wochenschrift 16, 305-311.
- KRÄUSEL, R. 1949: Die fossilen Koniferen-Hölzer (unter Ausschluss von *Araucarioxylon*  
Kraus.), II. Teil. Kritische Untersuchung zur Diagnostik lebender und fossiler  
Koniferen-Hölzer. Palaeontographica 89, Abt. B, 83-203.
- KRÜSSMANN, G. 1983: Handbuch der Nadelgehölze. Paul Parey Verlag,  
Berlin und Hamburg, 2. Auflage, 396 S.
- KUBITZKI, K. [Hrsg.] 1990: The families and genera of vascular plants. Vol. 1,  
Berlin-New York-Paris-Tokyo-Hong Kong-Barcelona, Springer Verlag, 404 pp.
- KUKACHKA, F. 1960: Identification of coniferous wood. Tappi, 43, 11, 887-896.

- LADDELL, J. T. 1959: A new method of measuring tracheid length. *Forestry* 32, 124-125.
- LAPASHA, R. L.; WHEELER, A. E. 1990: Resin canals in *Pinus taeda*. Longitudinal canal length and interconnections between longitudinal and radial canals. *IAWA Bull. n. s.* 11, 227-328.
- LAMING, P. B.; TER WELLE, B. J. H. 1971: Anomalous tangential pitting in *Picea abies* Karst. (European Spruce). *IAWA Bull.* 4, 3-10.
- LEIHS, E. 1981: Holzanatomische Untersuchungen an ausgewählten Arten der Nadelholz gattungen *Cupressus* und *Juniperus*. Diplomarbeit, Ludwig-Maximilians-Universität München, Forstwissenschaftliche Fakultät, 96 S.
- LIESE, W.; FAHNENBROCK, M. 1952: Elektronenmikroskopische Untersuchungen über den Bau der Hoftüpfel. *Holz Roh- Werkst.* 10, 197-201.
- LIESE, W. 1957: Beitrag zur Warzenstruktur der Coniferentracheiden unter besonderer Berücksichtigung der Cupressaceae. Sonderabdruck aus den Berichten der Deutschen Botanischen Gesellschaft, Band LXX, Heft 1, 21-30.
- LIESE, W. 1965: The warty layer. In CÔTÉ, W. A. (ed.): Cellular infrastructure of woody plants, Syracuse University Press, Syracuse, 251-269.
- LIESE, W. 1965: The fine structure of bordered pits in softwoods. In CÔTÉ, W. A. (ed.): Cellular ultrastructure of woody plants, Syracuse University Press, 271-290.
- LIESE, W. 1970: Elektronenmikroskopie des Holzes. In: Freund, H. (Hrsg.): Handbuch der Mikroskopie in der Technik, Bd. V, Teil 1, Frankfurt a. M., Umschau-Verlag, 109-170.
- MABBERLY, D. J. 1987: The plant book. Cambridge University Press, Cambridge-New York-New Rochelle-Melbourne-Sydney, 707 pp.
- MARTÍNEZ, M. 1948: Los Pinos Mexicanos. Segunda Edicion, 361 pp.

- McGUINNES jr., E. A.; KANDEEL, S. A.; SZOPA, P. S. 1969: Frequency and selected anatomical features of included sapwood in Eastern Redcedar. *Wood Sci.* 2, 100-106.
- MEYLAN, B. A.; BUTTERFIELD, B. G. 1978: The structure of New Zealand woods. DSIR Bull. 222, New Zealand Dep. of scientific and industrial research, 250 pp.
- MILLER, R. B. 1981: Explanation of the coding procedure. *IAWA Bull.* n. s. 2, 111-145.
- MIROV, N. T. 1967: *The Genus Pinus*. The Ronald Press Company, New York, 602 pp.
- MOLLOY, B. P. J. 1995: *Manoao* (Podocarpaceae), a new monotypic conifer genus endemic to New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* 33, 183-201. Moore, David M. 1983. *Flora of Tierra del Fuego*. U.S.A., Missouri Botanical Garden.
- MORK, E. 1928: Die Qualität des Fichtenholzes unter besonderer Rücksichtnahme auf die Schleif- und Papierherstellung. *Papier Fabrikat.* 26, 714-718.
- NEGER, F. W.; MÜNCH, E. 1952: Die Nadelhölzer. Sammlung Göschen Band 355, Walter de Gruyter und Co, Berlin, 140 S.
- NOSHIRO, S.; FUJII, T. 1994: Fusiform parenchyma cells in the young wood of Pinaceae and their distinction from marginal parenchyma. *IAWA Journal* 15, 399-406.
- NULTSCH, W. 1996: *Allgemeine Botanik*. 10. Auflage, Georg Thieme Verlag, 602 S.
- OHTANI, J.; FUJIKAWA, S. 1971: Study of warty layer by the scanning electron microscopy. I. Variation of warts on the tracheid wall within an annual ring of coniferous woods. *J. Japan Wood Res. Soc.* 17: 89-95. Japanese dicotyledoneous woods. *Res. Bull. Coll. Exp. For. Hokkaido Univ.* 36, 585-608.
- OHTANI, J. 1979: Study of warty layer by the scanning electron microscopy. II. Occurrence of warts in vessel members and wood fibres of Japanese dicotyledoneous woods. *Res. Bull. Coll. Exp. For. Hokkaido Univ.* 36, 585-608.

- OHTANI, J.; MEYLAN, B. A.; BUTTERFIELD, B. G. 1984: Vestures or warts – Proposed terminology. IAWA Bull. 5, 3-8.
- OHTANI, J.; MEYLAN, B. A.; BUTTERFIELD, B. G. 1984: A note on vestures on helical thickenings. IAWA Bull. 5, 9-11.
- OTHANI, J.; FUKAZAWA, K.; FUKUMORITA, T. 1987: SEM observations on indented rings. IAWA Bull. n. s. 8 (2), 113-124.
- ONAKA, F. 1949: Studies on compression- and tension-wood. Wood Research, Wood Research Institute, Kyoto University No. 1, 1-88.
- PAGE, C. N. 1989: New and maintend genera and in the conifer families of Podocarpaceae and Pinaceae, Notes from the Royal Botanic Garden Edinburgh. Vol. 45, 377-395. Her Majestys Stationary Office, Edinburgh.
- PAGE, C. N. 1990: Coniferophytina. In KUBITZKI, K. (Hrsg.): The families and genera of vascular plants, Vol. 1, Springer Verlag, 282-361.
- PANSHIN, A. J.; DE ZEEUW, C.; BROWN, H. P. 1964: Textbook of wood technology. Vol. 1, 2nd edition. New York-San Francisco-Toronto-London: Mc Graw-Hill Book Company, 643 pp.
- PANSHIN, A. J.; DE ZEEUW, C. 1980: Textbook of wood technology. 4th ed. McGraw-Hill Book Company, New York.
- PARHAM, R. A.; KAUSTINEN, H. 1973: On the morphology of spiral thickenings. IAWA Bull. 2, 8-17.
- PATEL, R. N. 1967 a: Wood anatomy of Podocarpaceae indiginous to New Zealand. 1. *Dacrydium*. New Zealand Journal of Botany 5, 171-184.
- PATEL, R. N. 1967 b: Wood anatomy of Podocarpaceae indiginous to New Zealand. 2. *Podocarpus*. New Zealand Journal of Botany 5, 307-321.
- PATEL, R. N. 1968 a: Wood anatomy of Podocarpaceae indiginous to New Zealand. 3. *Phyllocladus*. New Zealand Journal of Botany 6, 3-8.

- PATEL, R. N. 1968 b: Wood anatomy of Cupressaceae and Araucariaceae indigenous to New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* 6, 9-18.
- PATTON, R. T. 1927: Anatomy of Australian coniferous timbers. *Proc. Roy. Soc. Vict.* 40, 2-6.
- PEARSON, R. S.; BROWN, H. P. 1932: Commercial timbers of India, Vol. I/II. Government of India, Central Publication Branch, Calcutta, 1150 pp.
- PEIRCE, A. S. 1936: Anatomical interrelationships of the Taxodiaceae. *Tropical woods*, Number 46, 1-15.
- PEIRCE, A. S. 1937: Systematic anatomy of the woods of the Cupressaceae. *Tropical woods*, Number 49, 5-21.
- PFURTSCHELLER, P. 1884: Beiträge zur Anatomie der Coniferenhölzer. *Verhandlungen der kaiserlich-königlichen zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien* 34, 535-542.
- PHILLIPS, E. W. J. 1941: The identification of coniferous wood by their microscopic structure. *The Journal of the Linnean Society of London* 52, 259-320.
- PHILLIPS, E. W. J. 1948: Identification of softwoods by their microscopic structure. *Dept. Sci. and Ind. Res. For. Prod. Res. Bull. No. 22*, London, 56 pp.
- PILGER, R. 1926: Phylogenie und Systematik der Coniferae. In: A. Engler & K. A. E. Prantl (eds.). *Die natürlichen Pflanzenfamilien XIII*, 2. Auflage, Leipzig, 121-403.
- PRICE, R. A.; LISTON, A.; STRAUSS, S. H. 1998: Phylogeny and systematics of *Pinus*. In: Richardson, D. M. (ed.), *Ecology and Biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, 49-68.
- QUINN, C. J. 1982: Taxonomy of *Dacrydium* Sol. ex Lamb. emend. de Laub (Podocarpaceae), *Aust. J. Bot.* 38, 311-320.

- QUIRK, J. T. 1983: Data for a computer-assisted wood identification system.  
1. Commercial legumes of tropical Asia and Australia.  
IAWA Bull. n. s. 4, 118-130.
- RAVEN, P. H.; EVERT, R. F.; CURTIS, H. 1988: Biologie der Pflanzen.  
2. Auflage, Walter de Gruyter, Berlin, New York, 764 S.
- RICHTER, H. G.; GROSSER, D.; HEINZ, I. 2000: Annotated list of general,  
macroscopic and microscopic features for softwood identification (proposal).  
In: J. S. KIM (editor): New Horizons in Wood Anatomy.  
Chonnam Nat'l Univ. Press, Kwangju (Korea), 10-11.
- ROIG, F. A. 1992: Comparative wood anatomy of Southern South American Cupressaceae.  
IAWA Bull. n. s. 13, 151-162.
- ROL, R. 1932: Note sur un essai de classification du genre *Pinus* d'après des caractères  
tirés de l'anatomie du bois. Rapp. Congr. Soc. Sav. No. 65, 333-341.
- RUSSOW, E. 1883: Zur Kenntnis des Holzes, in Besonderheit des Coniferenholzes,  
Botanisches Centralblatt 13, 60-68, 95-109, 134-144, 166-173.
- SAIKI, H. 1982: The structure of domestic and imported woods in Japan. An atlas of  
scanning electron micrographs. Japan forest technical association,  
Tokyo, 218 pp.
- SANO, Y.; KAWAKAMI, Y.; OTHANI, J. 1999: Variation in the structure of intertracheary  
pit membranes in *Abies sachalinensis*, as observed by field-emission  
electron microscopy. IAWA Journal 20 (4), 375-388.
- SATO, K.; ISHIDA, S. 1982: Resin canals in the wood of *Larix leptolepis* Gord. II.  
Morphology of vertical resin canals. Res. Bull. College Exp. For. 39, 297-326.
- SCHÜTT, P.; SCHUCK, H. J.; AAS, G.; LANG, U. M. [Hrsg.] 1994: Enzyklopädie  
der Holzgewächse. Handbuch und Atlas der Dendrologie.  
Ecomed Verlagsgesellschaft AG & Co. KG, Loseblattsammlung.

- SCHWEINGRUBER, F. H. 1978: Mikroskopische Holzanatomie.  
Kommissionsverlag Züricher AG, Zug (Schweiz), 226 S.
- SCHWEINGRUBER, F. H. 1980: Dichteschwankungen in Jahrringen von Nadelhölzern  
in Beziehung zu klimatisch-ökologischen Faktoren, oder das Problem  
der falschen Jahrringe. Bericht Nr. 213, Eidgenössische Anstalt für  
das forstliche Versuchswesen, Brimensdorf, Schweiz, 35 S.
- SCHWEINGRUBER, F. H. 1990: Anatomie europäischer Hölzer. Verlag Paul Haupt,  
Bern u. Stuttgart, 800 S.
- SCHWEINGRUBER, F. H. 1996: Tree rings and environment. Dendroecology.  
Birmensdorf, Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape  
Research. Berne, Stuttgart, Vienna, Haupt., 71-93.
- SILBA, J. 1986: An international census of the Coniferae. Phytologia memoir no. 8.  
Corvallis, Or.: H.N. Moldenke and A.L. Moldenke.
- SLYPER, E. J. 1933: Bestimmungstabelle für rezente und fossile Koniferenhölzer nach  
mikroskopischen Merkmalen. Nach Angaben in der Literatur zusammen-  
gestellt. Rec. d. Travaux Botaniques néerlandais 30, 482-513.
- STERN, W. L. 1988: Index Xylariorum. Institutional Wood Collections of the World.  
Reprinted from IAWA Bulletin n. s. 9 (3), 204-252.
- STRASBURGER, E. (Begr.) 1998: Lehrbuch der Botanik für Hochschulen, 34. Auflage.  
Stuttgart-New York, Gustav Fischer, 1007 S.
- SUDO, S. 1968: Anatomical studies on the wood of species of *Picea* with considerations  
on their geographical distribution and taxonomy. Bull. of the government  
forest experiment station No. 215, Tokyo, Japan, 39-130.
- SWAIN, E. H. F. 1927: Universal index to wood. Dep. of Public Lands.  
Queensland For. Bull. No. 7.

- SUZUKI, M.; NOSHIRO, S. 1988: Wood structure of himalayan plants. In: Himalayan plants, I (eds. H. Ohba et S. B. Malla): Bull. Univ. Mus. Univ. Tokyo 31, 341-379.
- TAKIYA, K.; HARADA, H.; SAIKI, H. 1976: The formation of the warts structure in conifer tracheids. Bull. Kyoto University Forest, 48, 187-191.
- THOMAS, R. J.; NICHOLAS, D. D. 1968: The ultrastructure of the pinoid pits in Southern Yellow Pines. Tappi, 51, No. 2, 84-88.
- TIMELL, T. E. 1986: Compression wood in gymnosperms. Vol. 1-3, Springer Verlag, Berlin-Heidelberg, 2150 pp.
- TRENDELENBURG, R.; MAYER-WEGELIN, H. 1955: Das Holz als Rohstoff, 2. Auflage. Carl Hanser Verlag München, 541 S.
- VAN GELDEREN, D. M.; VAN HOY SMITH, J. R. P. 1986: Das große Buch der Coniferen. Verlag Paul Parey, Berlin, Hamburg, 375 S.
- VENNING, J. 1979: Character variation in Australian species of *Callitris* Vent. (Cupressaceae). Unpubl. PhD Thesis, University of Adelaide, South Australia.
- VIERHAPPER, F. 1910: Entwurf eines neuen Systems der Koniferen. Abhandlungen der kaiserlich-königlichen zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien 5, Heft 4.
- VISSCHER, G. E.; JAGELS, R. 2003: Separation of *Metasequoia* und *Glyptostrobus* (Cupressaceae) based on wood anatomy. IAWA Journal, Vol. 24 (4), 439-450.
- VOGEL, C. 1994: Charakterisierung der Gattung *Juniperus* mit besonderer Berücksichtigung der Verkernungsanomalie „included sapwood“. Diplomarbeit, Universität Hamburg, 138 S.
- VOGEL, K. 1995: Mikroskopische Untersuchung zur Typisierung der Kreuzungsfeldtüpfel bei Nadelhölzern. Diplomarbeit, Forstwissenschaftliche Fakultät, Ludwig-Maximilians-Universität München, 145 S.

- WAGENFÜHR, R.; SCHEIBER, C. 1985: Holzatlas. VEB Fachbuchverlag, Leipzig, 2. Auflage, 720 S.
- WAGENFÜHR, R. 1989: Anatomie des Holzes. VEB Fachbuchverlag, Leipzig, 4. Auflage, 334 S.
- WARDROP, A. B.; DAVIS, G. W. 1962: Wart structure of gymnosperm tracheids. *Nature* 194, 497-498.
- WELCH, H. J. 1990: The Conifer Manual. Volume I. Kluwer Academic Publishers, *Abies-Phyllocladus*, Dordrecht, The Netherlands, 436 pp.
- WELCH, H. J.; HADDOW, G. 1993: The World Checklist of Conifers. The World Conifer Data Pool. Landsman's Bookshop Ltd., 427 pp.
- WERKER, E.; FAHN, A. 1969: Resin ducts of *Pinus halepensis* Mill. – their structure, development and pattern of arrangement. *Botanical Journal of the Linnean Society* 62, 379-411.
- WHEELER, E. A.; PEARSON, R. G.; LAPASHA, C. A.; ZACK, T.; HATLEY, W. 1986: Computer-aided wood identification. The North Carolina Agricultural Research Service, Bull. 474. North Carolina State University, Raleigh, North Carolina, 160 pp.
- WIEDENHOEFT, A. C.; MILLER, R. B. 2002: Brief comments on the nomenclature of softwood axial resin canals and their associated cells. *IAWA Journal* 23 (3), 299-303.
- WIEDENHOEFT, A. C.; MILLER, R. B.; THEIM, T. J. 2003: Analysis of three microscopic characters for separating the wood of *Pinus contorta* and *Pinus ponderosa*. *IAWA Journal* 24 (3), 257-267.
- WILKINS, A. O.; BAMBER, R. K. 1983: A comparison between Ladell's wood section method and macerated wood method for tracheid length determination. *IAWA Bull. n. s.* 4 (4), 245-247.

- WILLEBRAND, G. 1995: Untersuchung von ausgewählten mikroanatomischen Merkmalen zur Bestimmung von Nadelhölzern. Diplomarbeit, Fachhochschule Rosenheim, Fachbereich Holztechnik, 153 S.
- WILLIS, J. C. 1973: A dictionary of the flowering plants and ferns. Eighth edition. Cambridge University Press, Cambridge-London-New, York-New, Rochelle-Melbourne-Sydney, 1245 pp.
- WILSON, K.; WHITE, D. J. B. 1986: The anatomy of wood: its diversity and variability. Stobart & Son Ltd., London, 309 pp.
- YATSENKO-KHMELEVSKY, A. A. 1954: The principles and methods of anatomical investigation of wood (in Russisch). Akad. Naúk SSSR, Moscow-Leningrad, 337 pp.
- YOSHIZAWA, N.; ITOH, T.; SHIMAJI, K. 1985: Helical thickenings in normal and compression wood of some softwoods. IAWA Bull. 6, 131-138.
- YOUNG, D. J.; WATSON, L. 1969: Softwood structure and the classification of conifers. New Phytol. 68, 427-432.
- ZANDER, R. 1994: Handwörterbuch der Pflanzennamen. Ulmer Verlag Stuttgart, 15. Auflage, 769 S.
- ZIEGLER, H.; MERZ, W. 1961: Der Haselwuchs. Holz Roh- Werkst., 19, 1-8.
- ZIMMER, B. 1988: Lichtmikroskopische Untersuchung zu Vorkommen und Häufigkeit von Trabeculae in Gymnospermen. Diplomarbeit, Forstwissenschaftliche Fakultät, Ludwig-Maximilians-Universität München, 71 S.
- ZOBEL, B. 1981: Wood quality from fast-grown plantations. Tappi, 64, 71-74.

**Internetliteratur**

DALLWITZ, M. J. 1980: A general system for coding taxonomic descriptions.

Taxon 29, 41-6. <http://biodiversity.uno.edu/delta/>

DALLWITZ, M. J.; PAINE, T. A.; ZURCHER, E. J. 1993 onwards: User's guide to the DELTA System: a general system for processing taxonomic descriptions.

4th edition. <http://biodiversity.uno.edu/delta/>

DALLWITZ, M. J.; PAINE, T. A.; ZURCHER, E. J. 1995 onwards: User's guide to Intkey: a program for interactive identification and information retrieval.

1st. edition. <http://biodiversity.uno.edu/delta/>

DALLWITZ, M. J.; PAINE, T. A.; ZURCHER, E. J. 2000 onwards:

Principles of interactive keys. <http://biodiversity.uno.edu/delta/>

EARLE, C. J. 2001 onwards: The Gymnosperm Database. <http://www.conifers.org>

## 8 Anhang

### 8.1 Verzeichnis der untersuchten Arten der Klasse der Pinatae

#### **Araucariaceae** Henkel et Hochst. (1865)

##### **Agathis** Salisb. (1807)

1. *Agathis australis* (D. Don) Loudon
2. *Agathis dammara* (Lamb.) Rich. et A. Rich. in A. Richard (ed.)
3. *Agathis labillardieri* Warb.
4. *Agathis lanceolata* (Sebert et Panscher) Warb.
5. *Agathis lenticula* de Laub.
6. *Agathis macrophylla* (Lindl.) Mast.
7. *Agathis microstachya* J. F. Bailey et C. T. White
8. *Agathis moorei* (Lindl.) Mast.
9. *Agathis ovata* (C. Moore ex Veillard) Warb.
10. *Agathis philippinensis* Warb.
11. *Agathis robusta* (C. Moore ex F. Muell.) F. Muell.

##### **Araucaria** Juss. (1789)

12. *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze
13. *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch
14. *Araucaria bidwillii* Hook.
15. *Araucaria biramulata* J. Buchholz
16. *Araucaria columnaris* (J. R. Forst.) Hook.
17. *Araucaria cunninghamii* Aiton ex D. Don in Lambert
18. *Araucaria heterophylla* (Salisb.) Franco
19. *Araucaria hunsteinii* K. Schum. in Schumann et Hollrung
20. *Araucaria luxurians* (Brongn. et Gris.) de Laub.
21. *Araucaria montana* Brongn. et Gris.
22. *Araucaria muelleri* (Carrière) Brongn. et Gris.
23. *Araucaria rulei* F. Muell.
24. *Araucaria subulata* Vieill.

##### **Wollemia** W. G. Jones et al. (1995)

25. *Wollemia nobilis* W. G. Jones et al.

**Cephalotaxaceae** Neger (1907)***Cephalotaxus*** Siebold et Zucc. ex Endl. (1842)26. *Cephalotaxus fortunei* Hook.27. *Cephalotaxus griffithii* Hook.28. *Cephalotaxus harringtonii* (Knight ex J. Forbes) K. Koch29. *Cephalotaxus harringtonii* var. *harringtonii* (Knight ex J. Forbes) K. Koch30. *Cephalotaxus mannii* Hook. f.**Cupressaceae** Rich. ex Bartl. (1830)***Actinostrobus*** Miq. in Lehmann (1845)31. *Actinostrobus acuminatus* Parl.32. *Actinostrobus pyramidalis* Miq. in Lehmann***Athrotaxis*** D. Don (1838)33. *Athrotaxis cupressoides* D. Don34. *Athrotaxis laxifolia* Hook.35. *Athrotaxis selaginoides* D. Don***Austrocedrus*** Florin et Boutelje (1954)36. *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Serm. et Bizzarri***Callitris*** Vent. (1808)37. *Callitris canescens* (Parl.) S. T. Blake38. *Callitris columellaris* F. Muell.39. *Callitris drummondii* (Parl.) F. Muell.40. *Callitris endlicheri* (Parl.) F. M. Bailey41. *Callitris macleayana* (F. Muell.) F. Muell.42. *Callitris neocaledonica* Dummer43. *Callitris oblonga* Rich. et A. Rich. in Richard44. *Callitris preissii* Miq. in Lehmann45. *Callitris rhomboidea* R. Br. ex Rich. et A. Rich. in A. Richard (ed.)46. *Callitris sulcata* (Parl.) Schltr.47. *Callitris verrucosa* (A. Cunn. ex Endl.) F. Muell.***Calocedrus*** Kurz (1873)48. *Calocedrus decurrens* (Torr.) Florin49. *Calocedrus formosana* (Florin) Florin50. *Calocedrus macrolepis* Kurz

***Chamaecyparis*** Spach (1841)

51. *Chamaecyparis formosensis* Matsum.
52. *Chamaecyparis lawsoniana* (A. Murray bis) Parl.
53. *Chamaecyparis obtusa* (Siebold et Zucc.) Endl.
54. *Chamaecyparis pisifera* (Siebold et Zucc.) Endl.
55. *Chamaecyparis thyoides* (L.) Britton

***Cryptomeria*** D. Don (1838)

56. *Cryptomeria japonica* (Thunb. ex L. f.) D. Don

***Cunninghamia*** R. Br. ex Rich. et A. Rich. in Richard (ed.) (1826)

57. *Cunninghamia konishii* Hayata
58. *Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook.

***Cupressus*** L. (1753)

59. *Cupressus arizonica* Greene
60. *Cupressus bakeri* Jeps.
61. *Cupressus cashmeriana* Royle ex Carrière
62. *Cupressus duclouxiana* Hickel in Camus
63. *Cupressus dupreziana* A. Camus
64. *Cupressus funebris* Endl.
65. *Cupressus goveniana* Gordon
66. *Cupressus guadalupensis* S. Watson
67. *Cupressus lusitanica* Mill.
68. *Cupressus macnabiana* A. Murray bis
69. *Cupressus macrocarpa* Hartw. ex Gordon
70. *Cupressus sargentii* Jeps.
71. *Cupressus sempervirens* L.
72. *Cupressus torulosa* D. Don in Lambert

***Diselma*** Hook. f. (1857)

73. *Diselma archeri* Hook. f.

***Fitzroya*** Lindl. (1851)

74. *Fitzroya cupressoides* (Molina) I. M. Johnst.

***Fokienia*** A. Henry et H. H. Thomas (1911)

75. *Fokienia hodginsii* (Dunn) A. Henry et H. H. Thomas

***Juniperus*** L. (1753)

76. *Juniperus ashei* J. Buchholz
77. *Juniperus bermudiana* L.
78. *Juniperus brevifolia* (Seub.) Antoine
79. *Juniperus californica* Carrière
80. *Juniperus cedrus* Webb et Berthel.
81. *Juniperus chinensis* L.
82. *Juniperus comitana* Martínez
83. *Juniperus communis* L.
84. *Juniperus deppeana* Steud.
85. *Juniperus drupacea* Labill.
86. *Juniperus excelsa* M.-Bieb.
87. *Juniperus foetidissima* Willd.
88. *Juniperus monosperma* (Engelm.) Sarg.
89. *Juniperus occidentalis* Hook.
90. *Juniperus osteosperma* (Torr.) Little
91. *Juniperus oxycedrus* L.
92. *Juniperus phoenicea* L.
93. *Juniperus procera* Hochst. ex Endl.
94. *Juniperus procumbens* (Siebold ex Endl.) Miq.
95. *Juniperus pseudosabina* Fisch. et C. A. Mey.
96. *Juniperus recurva* Buch.-Ham. ex D. Don
97. *Juniperus rigida* Siebold et Zucc.
98. *Juniperus sabina* L.
99. *Juniperus scopulorum* Sarg.
100. *Juniperus taxifolia* Hook. et Arn.
101. *Juniperus thurifera* L.
102. *Juniperus virginiana* L.

***Libocedrus*** Endl. (1847)

103. *Libocedrus bidwillii* Hook. f.
104. *Libocedrus plumosa* (D. Don.) Sarg.

***Metasequoia*** Hu et W. C. Cheng (1948)

105. *Metasequoia glyptostroboides* Hu et W. C. Cheng

***Neocallitropsis*** Florin (1944)

106. *Neocallitropsis pancheri* (Carrière) de Laub.

***Papuacedrus*** H. L. Li (1953)

107. *Papuacedrus papuana* (F. Muell.) H. L. Li

***Pilgerodendron*** Florin (1930)

108. *Pilgerodendron uviferum* (D. Don) Florin

***Platycladus*** Spach (1841)

109. *Platycladus orientalis* (L.) Franco; Syn.: *Thuja orientalis* L.

***Sequoia*** Endl. (1847)

110. *Sequoia sempervirens* (D. Don) Endl.

***Sequoiadendron*** J. Buchholz (1939)

111. *Sequoiadendron giganteum* (Lindl.) J. Buchholz

***Taiwania*** Hayata (1906)

112. *Taiwania cryptomerioides* Hayata

***Taxodium*** Rich. (1810)

113. *Taxodium distichum* (L.) Rich.

114. *Taxodium mucronatum* Ten.

***Tetraclinis*** Mast. (1892)

115. *Tetraclinis articulata* (Vahl) Mast.

***Thuja*** L. (1753)

116. *Thuja koraiensis* Nakai

117. *Thuja occidentalis* L.

118. *Thuja plicata* Donn ex D. Don in Lambert

119. *Thuja standishii* (Gordon) Carrière

***Thujopsis*** Siebold et Zucc. ex Endl. (1842)

120. *Thujopsis dolabrata* (Thunb. ex L. f.) Siebold et Zucc.

***Widdringtonia*** Endl. (1842)

121. *Widdringtonia cedarbergensis* J. A. Marsh

122. *Widdringtonia nodiflora* (L.) Powrie

123. *Widdringtonia schwarzii* (Marloth) Mast.

124. *Widdringtonia whytei* Rendle

***Xanthocyparis*** Farjon et Hieb (2002)

125. *Xanthocyparis nootkatensis* (D. Don) Farjon et Harder;

Syn.: *Chamaecyparis nootkatensis* (D. Don) Spach

**Phyllocladaceae** Bessey (1907)***Phyllocladus*** Rich. ex Mirb. (1825)

126. *Phyllocladus aspleniifolius* (Labill.) Hook. f.
127. *Phyllocladus hypophyllus* Hook. f.
128. *Phyllocladus toatoa* Molloy
129. *Phyllocladus trichomanoides* D. Don in Lambert

**Pinaceae** Lindl. (1836)***Abies*** Mill. (1754)

130. *Abies alba* Mill.
131. *Abies amabilis* Douglas ex J. Forbes
132. *Abies balsamea* (L.) Mill.
133. *Abies cephalonica* Loudon
134. *Abies cilicica* (Antoine et Kotschy) Carrière
135. *Abies concolor* (Gordon) Lindl. ex Hildebr.
136. *Abies delavayi* Franch.
137. *Abies fabri* (Mast.) Craib
138. *Abies fargesii* Franch.
139. *Abies firma* Siebold et Zucc.
140. *Abies forrestii* Coltm.-Rog.
141. *Abies fraseri* (Pursh) Poir. in Lamarck
142. *Abies grandis* (Douglas ex D. Don) Lindl.
143. *Abies guatemalensis* Rehder
144. *Abies holophylla* Maxim.
145. *Abies homolepis* Siebold et Zucc.
146. *Abies kawakamii* (Hayata) T. Itô
147. *Abies koreana* E. H. Wilson
148. *Abies lasiocarpa* (Hook.) Nutt.
149. *Abies magnifica* A. Murray bis
150. *Abies mariesii* Mast.
151. *Abies nephrolepis* (Trautv. ex Maxim.) Maxim.
152. *Abies nordmanniana* (Steven) Spach
153. *Abies numidica* de Lannoy ex Carrière
154. *Abies pindrow* (Royle ex D. Don) Royle
155. *Abies pinsapo* Boiss.
156. *Abies procera* Rehder
157. *Abies religiosa* (Kunth) Schltdl. et Cham.

158. *Abies sachalinensis* (F. Schmidt) Mast.  
159. *Abies sibirica* Ledeb.  
160. *Abies spectabilis* (D. Don) Spach  
161. *Abies squamata* Mast.  
162. *Abies veitchii* Lindl.  
163. *Abies yuanbaoshanensis* Y. J. Lu et L. K. Fu  
**Cathaya** Chun et Kuang (1962)  
164. *Cathaya argyrophylla* Chun et Kuang  
**Cedrus** Trew (1755)  
165. *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrière  
166. *Cedrus brevifolia* (Hook. f.) A. Henry in Elwes et Henry  
167. *Cedrus deodara* (Roxb.) G. Don in Loudon  
168. *Cedrus libani* A. Rich. in Bory  
**Keteleeria** Carrière (1866)  
169. *Keteleeria davidiana* (Bertrand) Beissn.  
170. *Keteleeria evelyniana* Mast.  
171. *Keteleeria fortunei* (A. Murray bis) Carrière  
**Larix** Mill. (1754)  
172. *Larix decidua* Mill.  
173. *Larix gmelinii* (Rupr.) Kuzen.  
174. *Larix griffithii* Hook. f.  
175. *Larix kaempferi* (Lamb.) Carrière  
176. *Larix laricina* (Du Roi) K. Koch  
177. *Larix lyallii* Parl.  
178. *Larix mastersiana* Rehder et E. H. Wilson in Sargent  
179. *Larix occidentalis* Nutt.  
180. *Larix potaninii* Batalin  
181. *Larix sibirica* Ledeb.

***Picea*** A. Dietr. (1842)

- 182. *Picea abies* (L.) H. Karst.
- 183. *Picea alcoquiana* (Veitch ex Lindl.) Carrière
- 184. *Picea asperata* Mast.
- 185. *Picea brachytyla* (Franch.) E. Pritz
- 186. *Picea breweriana* S. Watson
- 187. *Picea engelmannii* Parry ex Engelm.
- 188. *Picea glauca* (Moench) Voss
- 189. *Picea glehnii* (F. Schmidt) Mast.
- 190. *Picea jezoensis* (Siebold et Zucc.) Carrière
- 191. *Picea koraiensis* Nakai
- 192. *Picea koyamae* Shiras.
- 193. *Picea mariana* (Miller) Britton et al.
- 194. *Picea maximowiczii* Regel ex Mast.
- 195. *Picea morrisonicola* Hayata
- 196. *Picea obovata* Ledeb.
- 197. *Picea omorika* (Pancic) Purk.
- 198. *Picea orientalis* (L.) Peterm.
- 199. *Picea pungens* Engelm.
- 200. *Picea purpurea* Mast.
- 201. *Picea rubens* Sarg.
- 202. *Picea schrenkiana* Fisch. et C. A. Mey.
- 203. *Picea sitchensis* (Bong.) Carrière
- 204. *Picea smithiana* (Wall.) Boiss.
- 205. *Picea spinulosa* (Griff.) A. Henry
- 206. *Picea torano* (Siebold ex K. Koch) Koehne

***Pinus*** L. (1753)

- 207. *Pinus albicaulis* Engelm.
- 208. *Pinus aristata* Engelm.
- 209. *Pinus arizonica* Engelm. in Rothrock
- 210. *Pinus armandii* Franch.
- 211. *Pinus attenuata* Lemmon
- 212. *Pinus ayacahuite* Ehrenb. ex Schltdl.
- 213. *Pinus balfouriana* Balf. in Murray

214. *Pinus banksiana* Lamb.
215. *Pinus brutia* Ten.
216. *Pinus bungeana* Zucc. ex Endl.
217. *Pinus canariensis* C. Sm. in Buch.
218. *Pinus caribaea* Morelet
219. *Pinus cembra* L.
220. *Pinus cembroides* Zucc.
221. *Pinus clausa* (Chapm. ex Engelm.) Sarg.
222. *Pinus contorta* Douglas ex Loudon
223. *Pinus coulteri* D. Don
224. *Pinus cubensis* Griseb.
225. *Pinus culminicola* Andresen et Beaman
226. *Pinus densata* Mast.
227. *Pinus densiflora* Siebold et Zucc.
228. *Pinus devoniana* Lindl.
229. *Pinus douglasiana* Martínez
230. *Pinus durangensis* Martínez
231. *Pinus echinata* Mill.
232. *Pinus edulis* Engelm. in Wislizenus
233. *Pinus elliottii* Engelm.
234. *Pinus engelmannii* Carrière
235. *Pinus fenzeliana* Hand.-Mazz.
236. *Pinus flexilis* E. James
237. *Pinus gerardiana* Wall. ex D. Don in Lambert
238. *Pinus glabra* Walter
239. *Pinus greggii* Engelm. ex Parl. in Candolle
240. *Pinus halepensis* Mill.
241. *Pinus hartwegii* Lindl.
242. *Pinus heldreichii* H. Christ
243. *Pinus jeffreyi* Balf. in Murray
244. *Pinus kesiya* Royle ex Gordon
245. *Pinus koraiensis* Siebold et Zucc.
246. *Pinus lambertiana* Douglas
247. *Pinus latteri* Mason

248. *Pinus lawsonii* Roezl ex Gordon
249. *Pinus leiophylla* Schiede ex Schltdl. et Cham.
250. *Pinus longaeva* D. K. Bailey
251. *Pinus luchuensis* Mayr
252. *Pinus lumholtzii* B. L. Rob. et Fernald
253. *Pinus massoniana* Lamb.
254. *Pinus maximinoi* H. E. Moore
255. *Pinus merkusii* Jungh. et de Vriese in Vriese
256. *Pinus monophylla* Torr. et Frém. in Frémont
257. *Pinus montezumae* Lamb.
258. *Pinus monticola* Douglas ex D. Don in Lambert
259. *Pinus morrisonicola* Hayata
260. *Pinus mugo* Turra
261. *Pinus muricata* D. Don
262. *Pinus nigra* J. F. Arnold
263. *Pinus occidentalis* Sw.
264. *Pinus oocarpa* Schiede ex Schltdl.
265. *Pinus palustris* Mill.
266. *Pinus parviflora* Siebold et Zucc.
267. *Pinus peuce* Griseb.
268. *Pinus pinaster* Aiton
269. *Pinus pinea* L.
270. *Pinus ponderosa* Douglas ex C. Lawson
271. *Pinus pseudostrobus* Lindl.
272. *Pinus pumila* (Pall.) Regel in Kuester et al.
273. *Pinus pungens* Lamb.
274. *Pinus quadrifolia* Parl. ex Sudw.
275. *Pinus radiata* D. Don
276. *Pinus resinosa* Aiton
277. *Pinus rigida* Mill.
278. *Pinus roxburghii* Sarg.
279. *Pinus sabiniana* Douglas ex D. Don in Lambert
280. *Pinus sibirica* Du Tour in Déterville
281. *Pinus strobiformis* Engelm. in Wislizenus

282. *Pinus strobus* L.  
283. *Pinus sylvestris* L.  
284. *Pinus tabuliformis* Carrière  
285. *Pinus taeda* L.  
286. *Pinus tecunumannii* Eguiluz et J. P. Perry  
287. *Pinus teocote* Schiede ex Schltdl. et Cham.  
288. *Pinus thunbergii* Parl. in Candolle  
289. *Pinus tropicalis* Morelet  
290. *Pinus virginiana* Mill.  
291. *Pinus wallichiana* A. B. Jacks.  
292. *Pinus yunnanensis* Franch.  
***Pseudolarix*** Gordon (1858)  
293. *Pseudolarix amabilis* (J. Nelson) Rehder  
***Pseudotsuga*** Carrière (1867)  
294. *Pseudotsuga japonica* (Shir.) Beissn.  
295. *Pseudotsuga macrocarpa* (Vasey) Mayr.  
296. *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco  
297. *Pseudotsuga sinensis* Dode  
***Tsuga*** (Endl.) Carrière (1847)  
298. *Tsuga canadensis* (L.) Carrière  
299. *Tsuga caroliniana* Engelm.  
300. *Tsuga chinensis* (Franch.) E. Pritz.  
301. *Tsuga diversifolia* (Maxim.) Mast.  
302. *Tsuga dumosa* (D. Don) Eichler in Engler et Prantl.  
303. *Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg.  
304. *Tsuga mertensiana* (Bong.) Carrière  
305. *Tsuga sieboldii* Carrière

**Podocarpaceae** Endl. (1847)***Acmopyle*** Pilg. in Engler (1903)

306. *Acmopyle pancheri* (Brongn. et Gris.) Pilg. in Engler et Prantl

***Afrocarpus*** (J. Buchholz et N. E. Gray) C. N. Page (1989)

307. *Afrocarpus dawei* (Stapf) C. N. Page

308. *Afrocarpus falcatus* (Thunb.) C. N. Page

309. *Afrocarpus gracilior* (Pilg.) C. N. Page

310. *Afrocarpus usambarensis* (Pilg.) C. N. Page

***Dacrycarpus*** (Endl.) de Laub. (1969)

311. *Dacrycarpus cinctus* (Pilg.) de Laub.

312. *Dacrycarpus compactus* (Wasscher) de Laub.

313. *Dacrycarpus cumingii* (Parl.) de Laub.

314. *Dacrycarpus dacrydioides* (A. Rich.) de Laub.

315. *Dacrycarpus expansus* de Laub.

316. *Dacrycarpus imbricatus* (Blume) de Laub.

317. *Dacrycarpus vieillardii* (Parl.) de Laub.

***Dacrydium*** Sol. ex G. Forst. (1786)

318. *Dacrydium araucarioides* Brongn. et Gris.

319. *Dacrydium balansae* Brongn. et Gris.

320. *Dacrydium beccarii* Parl. in Candolle

321. *Dacrydium cupressinum* Sol. ex G. Forst.

322. *Dacrydium elatum* (Roxb.) Wall. ex Hook.

323. *Dacrydium gibbsiae* Stapf

324. *Dacrydium guillauminii* J. Buchholz

325. *Dacrydium lycopodioides* Brongn. et Gris.

326. *Dacrydium nausoriense* de Laub.

327. *Dacrydium nidulum* de Laub.

328. *Dacrydium pectinatum* de Laub.

***Falcatifolium*** de Laub. (1969)

329. *Falcatifolium falciforme* (Parl.) de Laub.

330. *Falcatifolium taxoides* (Brongn. et Gris) de Laub.

**Halocarpus** Quinn (1982)

331. *Halocarpus bidwillii* (Hook. f. ex Kirk) Quinn

332. *Halocarpus biformis* (Hook.) Quinn

333. *Halocarpus kirkii* (F. Muell. ex Parl.) Quinn

**Lagarostrobos** Quinn (1982)

334. *Lagarostrobos franklinii* (Hook. f.) Quinn; Syn.: *Dacrydium franklinii* Hook. f.

**Lepidothamnus** Phil. (1861)

335. *Lepidothamnus intermedius* (Kirk) Quinn

336. *Lepidothamnus laxifolius* (Hook. f.) Quinn

**Manoao** Molloy (1995)

337. *Manoao colenso* (Hook.) Molloy; Syn.: *Lagarostrobos colensoi* (Hook.) Quinn

**Microcachrys** Hook. f. (1845)

338. *Microcachrys tetragona* (Hook.) Hook. f.

**Microstrobos** J. Garden et L. A. S. Johnson (1951)

339. *Microstrobos niphophilus* J. Garden et L. A. S. Johnson

**Nageia** Gaertn. (1788)

340. *Nageia fleuryi* (Hickel) de Laub.

341. *Nageia motleyi* (Parl.) de Laub.

342. *Nageia nagi* (Thunb.) Kuntze

343. *Nageia wallichiana* (C. Presl.) Kuntze

**Podocarpus** L'Hér. ex Pers. (1807)

344. *Podocarpus acutifolius* Kirk

345. *Podocarpus alpinus* R. Br. ex Hook. f.

346. *Podocarpus angustifolius* Griseb.

347. *Podocarpus archboldii* N. E. Gray

348. *Podocarpus borneensis* de Laub.

349. *Podocarpus bracteatus* Blume

350. *Podocarpus brassii* Pilg.

351. *Podocarpus brevifolius* (Stapf) Foxw.

352. *Podocarpus coriaceus* Rich. et A. Rich. in A. Richard (ed.)

353. *Podocarpus costalis* C. Presl

354. *Podocarpus crassigemmis* de Laub.

355. *Podocarpus cunninghamii* Colenso

356. *Podocarpus dispermus* C. T. White

357. *Podocarpus drouynianus* F. Muell.
358. *Podocarpus elatus* R. Br. ex Endl.
359. *Podocarpus elongatus* (Aiton) L'Hérit. ex Pers.
360. *Podocarpus globulus* de Laub.
361. *Podocarpus glomeratus* D. Don in Lambert
362. *Podocarpus gnidioides* Carrière
363. *Podocarpus guatemalensis* Standl.
364. *Podocarpus henkelii* Stapf. ex Dallim. et A. B. Jackson
365. *Podocarpus hispaniolensis* de Laub.
366. *Podocarpus lambertii* Klotzsch ex Endl.
367. *Podocarpus latifolius* (Thunb.) R. Br. ex Mirb.
368. *Podocarpus longifolius* Pilg. in Engler
369. *Podocarpus lucienii* de Laub.
370. *Podocarpus macrophyllus* (Thunb.) Sweet
371. *Podocarpus madagascariensis* Baker
372. *Podocarpus magnifolius* J. Buchholz et N. E. Gray
373. *Podocarpus matudae* Lundell
374. *Podocarpus milanjanus* Rendle
375. *Podocarpus nakaii* Hayata
376. *Podocarpus neriifolius* D. Don in Lambert
377. *Podocarpus nivalis* Hook.
378. *Podocarpus novae-caledoniae* Vieill.
379. *Podocarpus nubigenus* Lindl.
380. *Podocarpus oleifolius* D. Don in Lambert
381. *Podocarpus parlatorei* Pilg. in Engler
382. *Podocarpus pilgeri* Foxw.
383. *Podocarpus polystachyus* R. Br. ex Endl.
384. *Podocarpus purdieanus* Hook.
385. *Podocarpus rumphii* Blume
386. *Podocarpus salicifolius* Klotzsch et H. Karst. ex Endl.
387. *Podocarpus salignus* D. Don in Lambert
388. *Podocarpus salomoniensis* Wasscher
389. *Podocarpus sellowii* Klotzsch
390. *Podocarpus sylvestris* J. Buchholz

391. *Podocarpus tepuiensis* J. Buchholz et N. E. Gray  
392. *Podocarpus teysmannii* Miq.  
393. *Podocarpus totara* G. Benn. ex D. Don in Lambert  
***Prumnopitys*** Phil. (1861)  
394. *Prumnopitys andina* (Poepp. ex Endl.) de Laub.  
395. *Prumnopitys ferruginea* (G. Benn. ex D. Don) de Laub.  
396. *Prumnopitys ferruginoides* (R. H. Compton) de Laub.  
397. *Prumnopitys montana* (Humb. et Bonpl. ex Willd.) de Laub.  
398. *Prumnopitys standleyi* (J. Buchholz et N. E. Gray) de Laub.  
399. *Prumnopitys taxifolia* (Banks et Sol. ex D. Don) de Laub.  
***Retrophyllum*** C. N. Page (1989)  
400. *Retrophyllum comptonii* (J. Buchholz) C. N. Page  
401. *Retrophyllum minus* (Carrière) C. N. Page  
402. *Retrophyllum rospigliosii* (Pilg.) C. N. Page  
403. *Retrophyllum vitiensis* (Seem.) C. N. Page  
***Saxegothaea*** Lindl. (1851)  
404. *Saxegothaea conspicua* Lindl.  
***Sundacarpus*** (J. Buchholz et N. E. Gray) C. N. Page (1989)  
405. *Sundacarpus amarus* (Blume) C. N. Page
- Sciadopityaceae** Luerss. (1877)  
***Sciadopitys*** Siebold et Zucc. (1842)  
406. *Sciadopitys verticillata* (Thunb.) Siebold et Zucc.

**Taxaceae** Gray (1821)***Amentotaxus*** Pilg. (1916)407. *Amentotaxus argotaenia* (Hance) Pilger***Austrotaxus*** R. H. Compton (1922)408. *Austrotaxus spicata* R. H. Compton***Taxus*** L. (1753)409. *Taxus baccata* L.410. *Taxus brevifolia* Nutt.411. *Taxus chinensis* (Pilg.) Rehder var. *mairei* (Lemée et Lév.) W. C. Cheng et L. K. Fu412. *Taxus cuspidata* Siebold et Zucc.413. *Taxus floridana* Nutt. et Chapm.414. *Taxus globosa* Schltdl.415. *Taxus sumatrana* (Miq.) de Laub.416. *Taxus wallichiana* Zucc.***Torreya*** Arn. (1838)417. *Torreya californica* Torr.418. *Torreya grandis* Fortune ex Lindl.419. *Torreya nucifera* (L.) Siebold et Zucc.420. *Torreya taxifolia* Arn.

## 8.2 Systematische Einteilung der Arten der Gattung *Pinus* L. nach PRICE et al. (1998)

### Subgenus *Pinus*

#### Section *Pinus*, Subsection *Pinus*

*P. densata*, *P. densiflora*, *P. heldreichii*, *P. hwangshanensis*, *P. kesiya*, *P. luchuensis*,  
*P. massoniana*, *P. mugo*, *P. nigra*, *P. resinosa*, *P. sylvestris*, *P. tabuliformis*, *P. thunbergii*,  
*P. tropicalis*, *P. yunnanensis*

#### Section *Pinea*, Subsection *Pinaster* Loudon

*P. brutia*, *P. canariensis*, *P. halepensis*, *P. latteri*, *P. merkusii*, *P. pinaster*, *P. roxburghii*

#### Section *Pinea*, Subsection *Pineae* Little et Critchfield

*P. pinea*

#### Section *Trifoliis*, Subsection *Contortae* Little et Critchfield

*P. banksiana*, *P. contorta*

#### Section *Trifoliis*, Subsection *Australes* Loudon

*P. caribaea*, *P. clausa*, *P. cubensis*, *P. echinata*, *P. elliotii*, *P. glabra*, *P. occidentalis*,  
*P. palustris*, *P. pungens*, *P. rigida*, *P. serotina*, *P. taeda*, *P. virginiana*

#### Section *Trifoliis*, Subsection *Ponderosae* Loudon „Sabinianae Gruppe“

*P. coulteri*, *P. sabiniana*, *P. torreyana*

#### „Ponderosa Gruppe“

*P. arizonica*, *P. durangensis*, *P. engelmannii*, *P. jeffreyi*, *P. ponderosa*, *P. washoensis*

„Montezumae Gruppe“

*P. devoniana*, *P. hartwegii*, *P. montezumae*

„Pseudostrobus Gruppe“

*P. douglasiana*, *P. maximinoi*, *P. pseudostrobus*

Section Trifoliis, Subsection Oocarpae Little et Critchfield „Attenuata Gruppe“

*P. attenuata*, *P. muricata*, *P. radiata*

„Oocarpa Gruppe“

*P. greggii*, *P. jaliscana*, *P. oocarpa*, *P. patula*, *P. praetermissa*, *P. pringlei*, *P. tecunumanii*

„Teocote Gruppe“

*P. herrerae*, *P. lawsonii*, *P. teocote*

Section Trifoliis, Subsection Leiophyllae Loudon

*P. leiophylla*, *P. lumholtzii*

**Subgenus *Ducampopinus***

Section Ducampopinus, Subsection Kremfianae Little et Critchfield

*P. kremfii*

Section Gerardiana, Subsection Gerardianae Loudon

*P. bungeana*, *P. gerardiana*, *P. squamata*

Section *Parryana*, Subsection *Nelsoniae* Van der Burgh

*P. nelsonii*

Section *Parryana*, Subsection *Rzedowskianae* Carvajal

*P. maximartinezii*, *P. pinceana*, *P. rzedowskii*

Section *Parryana*, Subsection *Cembroides* Engelman

*P. cembroides*, *P. culminicola*, *P. discolor*, *P. edulis*, *P. johannis*, *P. juarezensis*,  
*P. monophylla*, *P. orizabensis*, *P. remota*

Section *Parryana*, Subsection *Balfourianae* Engelman

*P. aristata*, *P. balfouriana*, *P. longaeva*

**Subgenus *Strobis***

Section *Strobis*, Subsection *Strobi* Loudon

*P. amamiana*, *P. armandii*, *P. ayacahuite*, *P. bhutanica*, *P. chiapensis*, *P. dalatensis*,  
*P. fenzeliana*, *P. flexilis*, *P. lambertiana*, *P. monticola*, *P. morrisonicola*, *P. parviflora*,  
*P. peuce*, *P. pumila*, *P. strobiformis*, *P. strobis*, *P. wallichiana*, *P. wangii*

Section *Strobis*, Subsection *Cembrae* Loudon

*P. albicaulis*, *P. cembra*, *P. koraiensis*, *P. sibirica*

### 8.3 Abbildungsverzeichnis

- Abb. 1: Stellung der Klasse der Pinatae in der Systematik der *rezenten* Samenpflanzen.
- Abb. 2: Kladogramm der Familie der Cupressaceae, zusammengestellt nach morphologischen Merkmalen. *Sciadopitys* und *Pinus* repräsentieren außerhalb stehende Taxa. Nach FARJON et al. (2002).
- Abb. 3: Die Klasse der Pinatae (Pinopsida), ihre Familien und Gattungen mit Anzahl der Arten. (8 Familien, 70 Gattungen, 625 Arten). Nach FARJON (2001).
- Abb. 4: Geographische Verbreitung der Klasse der Pinatae. Nach FARJON (2001).
- Abb. 5: Hauptschnittrichtungen des Holzes: Querschnitt (Q), Tangentialschnitt (T), Radialschnitt (R). Nach HOADLEY (1990).
- Abb. 6: Räumliche Darstellung und Schnittrichtungen von *Pinus strobus* (Pinaceae). Würfel in der Mitte, Q/T/R-25fach, REM; große Kreise, Q/T/R-75fach, LM; kleiner Kreis, R-200fach, LM. Nach HOADLEY (1990).
- Abb. 7: Räumliche und schematische Darstellung eines einfachen Tüpfelpaares. Nach HOADLEY (1990).
- Abb. 8: Räumliche und schematische Darstellung eines (A) Hoftüpfelpaares (behöftes Tüpfelpaar), eines (B) einseitig behöftes Tüpfelpaares und eines (C) blind endenden Tüpfels. Erweitert nach HOADLEY (1990).
- Abb. 9: Zuwachszonengrenzen deutlich, *Pinus cembra*, Q-30fach, Archivnr. A 32/3
- Abb. 10: Zuwachszonengrenzen undeutlich, *Afrocarpus gracilior*, Q-30fach, Archivnr. B 520/4
- Abb. 11: Frühholz-Spätholz-Übergang abrupt, *Larix decidua*, Q-30fach, Archivnr. P-A 49/11
- Abb. 12: Frühholz-Spätholz-Übergang gleitend, *Abies alba*, Q-30fach, Archivnr. U 13/8

- Abb. 13: Jahrringe mit welligem Verlauf, *Pilgerodendron uviferum*, Q-30fach, Archivnr. B 520/6
- Abb. 14: Haselwuchs, *Picea abies*, Q-35fach, Archivnr. B 599/4
- Abb. 15: Falscher Jahrring, *Pinus sylvestris*, Q-60fach, Archivnr. Z 187/57
- Abb. 16: Auskeilende Jahrringe, *Nageia nagi*, Q-30fach, Archivnr. U 13/1
- Abb. 17: Tracheidenquerschnittsform polygonal, *Abies alba*, Q-140fach, Archivnr. Z 456/2-28
- Abb. 18: Tracheidenquerschnittsform rund/oval, *Juniperus virginiana*, Q-350fach, Archivnr. Z 456/2-25
- Abb. 19: Tracheidenquerschnittsform „außen eckig, innen rund“, *Falcatifolium falciforme*, Q-225fach, Archivnr. Z 456/2-18
- Abb. 20: Druckholztracheiden, *Pinus sylvestris*, Q-1800fach, REM
- Abb. 21: Druckholztracheiden, *Pseudotsuga menziesii*, Q-225fach, Archivnr. Z 309/18
- Abb. 22: Druckholztracheiden, *Larix kaempferi*, R-290fach, Archivnr. Z 457/2-15
- Abb. 23: Spätholztracheiden dünnwandig ( $2 W < L$ ), *Pinus strobus*, Q-90fach, Archivnr. Z 313/31
- Abb. 24: Spätholztracheiden dickwandig ( $2 W > L$ ), *Pinus palustris*, Q-90fach, Archivnr. Z 80A/49
- Abb. 25: Organische Inhaltsstoffe, *Agathis labillardieri*, Q-110fach, Archivnr. Z 408/21
- Abb. 26: Organische Inhaltsstoffe, *Agathis labillardieri*, T-90fach, Archivnr. Z 408/20
- Abb. 27: Organische Inhaltsstoffe, *Araucaria angustifolia*, T-220fach
- Abb. 28: Organische Inhaltsstoffe, *Agathis labillardieri*, R-70fach, Archivnr. B 459/3

- Abb. 29: Tüpfel der Radialwände einreihig, *Pinus sylvestris*, R-225fach, Archivnr. Z 464/7
- Abb. 30: Tüpfel der Radialwände zweireihig, *Larix kaempferi*, R-350fach, Archivnr. Z 451/25
- Abb. 31: Tüpfel der Radialwände zwei- und dreireihig, gegenständig, *Taxodium distichum*, R-225fach, Archivnr. Z 329/12
- Abb. 32: Tüpfel der Radialwände zweireihig, wechselständig, *Araucaria angustifolia*, R-225fach, Archivnr. Z 408/26A
- Abb. 33: Tüpfelgröße in Relation zur Lumenbreite weniger als die Hälfte der Zellwand einnehmend, *Dacrydium elatum*, R-225fach, Archivnr. Z 411/12
- Abb. 34: Spiralige Verdickungen einzeln, *Taxus baccata*, R-1000fach, REM
- Abb. 35: Spiralige Verdickungen einzeln, *Taxus baccata*, R-225fach, Archivnr. Z 78b/9
- Abb. 36: Spiralige Verdickungen einzeln, *Pseudotsuga menziesii*, T-225fach, Archivnr. Z 308/28
- Abb. 37: Spiralige Verdickungen einzeln, *Picea smithiana*, T-225fach, Archivnr. Z 453/24
- Abb. 38: Spiralige Verdickungen paarig, *Torreya californica*, R-225fach, Archivnr. Z 411/6A
- Abb. 39: Spiralige Verdickungen einzeln und paarig, *Cephalotaxus harringtonii*, R-225fach, Archivnr. Z 272/20
- Abb. 40: Callitroide Verdickungen, *Callitris columellaris*, T-500fach, REM
- Abb. 41: Häufigkeitsverteilung (box and whisker plots) callitroider Verdickungen der Arten der Gattung *Callitris*, abgeleitet von einem Regressionsmodell basierend auf 34800 untersuchten Tüpfeln von 171 Holzmustern (95 % Konfidenzintervalle). Nach HEADY und EVANS (2000).

- Abb. 42: Callitroide Verdickungen, *Callitris columellaris*, T-225fach, Archivnr. Z 453/5
- Abb. 43: Callitroide Verdickungen in den Kreuzungsfeldern, *Callitris columellaris*, R-450fach, Archivnr. Z 452/13
- Abb. 44: Callitroide Verdickungen, *Callitris columellaris*, R-560fach, Archivnr. Z 460/11A
- Abb. 45: Callitroide Verdickungen, *Callitris columellaris*, R-560fach, Archivnr. Z 460/0A
- Abb. 46: Warzen, *Actinostrobus pyramidalis*, Q-560fach, Archivnr. Z 409/27
- Abb. 47: Warzen, *Tetraclinis articulata*, R-560fach, Archivnr. Z 302/43
- Abb. 48: Porus rund, *Pinus cembra*, R-560fach, Archivnr. Z 315/5
- Abb. 49: Porus elliptisch/oval, *Juniperus oxycedrus*, R-560fach, Archivnr. Z 290/69
- Abb. 50: Gelappte Tori, *Cedrus atlantica*, R-1800fach, REM
- Abb. 51: Gelappte Tori, *Cedrus atlantica*, R-900fach, Archivnr. 2 Z 16/68
- Abb. 52: Abgebaute Tori, *Cupressus dupreziana*, R-900fach, Archivnr. Z 464/29
- Abb. 53: Abgebaute Tori, *Cupressus dupreziana*, R-560fach, Archivnr. Z 464/31
- Abb. 54: Erweiterte Tori, *Tsuga canadensis*, R-3500fach, REM
- Abb. 55: Erweiterte Tori, *Tsuga sieboldii*, R-720fach, Archivnr. Z 406/10A
- Abb. 56: Erweiterte Tori, *Lagarostrobos franklinii*, R-2500fach, REM
- Abb. 57: Erweiterte Tori, *Lagarostrobos franklinii*, R-560fach, Archivnr. Z 407/7A
- Abb. 58: Gekerbte Höfe, *Taiwania cryptomerioides*, R-2500fach, REM

- Abb. 59: Gekerbte Höfe, *Taiwania cryptomerioides*, R-560fach, Archivnr. Z 326/28
- Abb. 60: Längsparenchym vorhanden, *Athrotaxis selaginoides*, Q-30fach, Archivnr. B 373/1
- Abb. 61: Längsparenchym zoniert, *Juniperus excelsa*, Q-50fach, Archivnr. B 519/6
- Abb. 62: Längsparenchym zoniert, *Fitzroya cupressoides*, Q-50fach, Archivnr. B 521/9
- Abb. 63: Längsparenchym diffus, *Dacrydium elatum*, Q-50fach, Archivnr. B 521/4
- Abb. 64: Querwände im Längsparenchym glatt, *Tetraclinis articulata*, T-290fach, Archivnr. Z 448/31
- Abb. 65: Querwände im Längsparenchym ungleichmäßig verdickt, *Chamaecyparis thyoides*, T-225fach, Archivnr. Z 449/18
- Abb. 66: Querwände im Längsparenchym perlschnurartig bis zahnradförmig, *Chamaecyparis pisifera*, T-290fach, Archivnr. Z 451/27
- Abb. 67: Querwände im Längsparenchym perlschnurartig bis zahnradförmig, *Cupressus sempervirens*, T-560fach, Archivnr. Z 290/47
- Abb. 68: Holzstrahlen sehr niedrig (bis 4 Zellen hoch), *Callitris macleayana*, T-70fach, Archivnr. U 11/15
- Abb. 69: Holzstrahlen sehr hoch (größer 30 Zellen), *Cupressus sempervirens*, T-70fach, Archivnr. U 9/56
- Abb. 70: Holzstrahlen zweireihig, *Sequoia sempervirens*, T-70fach, Archivnr. U 14/7
- Abb. 71: Querschnitte der Holzstrahlzellen rund, *Juniperus deppeana*, T-225fach, Archivnr. Z 453/2-25
- Abb. 72: Querschnitte der Holzstrahlzellen oval, *Picea abies*, T-225fach, Archivnr. Z 453/2-33

- Abb. 73: Querschnitte der Holzstrahlzellen annähernd polygonal, *Taxodium distichum*, T-225fach, Archivnr. 453/2-20
- Abb. 74: Querschnitte der Holzstrahlzellen polygonal, *Sequoia sempervirens*, T-140fach, Archivnr. Z 453/2-12
- Abb. 75: Horizontalwände der Holzstrahlzellen glattwandig, *Taiwania cryptomerioides*, R-560fach, Archivnr. Z 460/26A
- Abb. 76: Horizontalwände der Holzstrahlzellen glattwandig bis schwach getüpfelt, *Thuja plicata*, R-560fach, Archivnr. Z 455/2-16
- Abb. 77: Horizontalwände der Holzstrahlzellen stark getüpfelt, *Picea abies*, R-900fach, Archivnr. Z 455/2-32
- Abb. 78: Endwände der Holzstrahlzellen glatt, *Sequoia sempervirens*, R-225fach, Archivnr. Z 460/30A
- Abb. 79: Endwände der Holzstrahlzellen vereinzelt geknotelt (glatt), *Pinus strobus*, R-560fach, Archivnr. Z 315/1
- Abb. 80: Endwände der Holzstrahlzellen schwach geknotelt, *Juniperus communis*, R-560fach, Archivnr. Z 459/17
- Abb. 81: Endwände der Holzstrahlzellen geknotelt, *Fitzroya cupressoides*, R-560fach, Archivnr. Z 459/24
- Abb. 82: Endwände der Holzstrahlzellen stark getüpfelt, Indentures (Pfeil), *Larix decidua*, R-900fach, Archivnr. Z 459/8
- Abb. 83: Holzstrahlen homozellular, *Thuja plicata*, R-450fach, Archivnr. Z 455/2-14
- Abb. 84: Holzstrahlen heterozellular, *Larix kaempferi*, R-450fach, Archivnr. Z 455/2-9
- Abb. 85: Quertracheiden glattwandig, *Pinus strobus*, R-560fach, Archivnr. Z 458/29
- Abb. 86: Quertracheiden gezähnt, *Pinus sylvestris*, R-560fach, Archivnr. Z 459/1

- Abb. 87: Quertracheiden gezähnt, *Pinus sylvestris*, R-560fach, Archivnr. Z 315/9
- Abb. 88: Quertracheiden netzförmig, *Pinus pungens*, R-560fach, Archivnr. Z 454/29
- Abb. 89: Spiralige Verdickungen in Quertracheiden, *Pseudotsuga japonica*, R-560fach, Archivnr. Z 412/8
- Abb. 90: Spiralige Verdickungen in Quertracheiden, *Picea abies*, R-560fach, Archivnr. Z 310/36
- Abb. 91: Typ der behöften Tüpfel der Quertracheiden zur Unterscheidung der Gattungen *Picea* und *Larix* nach BARTHOLIN (1979). Zeichnung nach HOADLEY (1990).  
*Picea*-1-Typ, *Picea abies*, R-860fach, Archivnr. Z 446/10  
*Picea*-2-Typ, *Picea abies*, R-860fach, Archivnr. Z 446/8  
*Larix*-Typ, *Larix kaempferi*, R-860fach, Archivnr. Z 451/26
- Abb. 92: Schematische Darstellung eines Kreuzungsfeldes in Radialansicht. VOGEL (1995).
- Abb. 93: Schematische Darstellung von Kreuzungsfeldtüpfeln im Radialschnitt mit unterschiedlicher Porusausdehnung. VOGEL (1995).
- Abb. 94: 1. Hauptgruppe, Kreuzungsfeldtüpfel resultieren aus halbbehöften Tüpfeln. *Picea abies*, oben: Längstracheiden mit Hoftüpfeln und in der Mitte gelegener Holzstrahl mit einfachen Tüpfeln, 3400fach, REM,  
unten links: Holzstrahl mit einfachen Tüpfeln und angrenzenden Tracheiden mit Hoftüpfeln, Q-900fach, LM,  
unten rechts: einseitig behöftes Tüpfelpaar, Q-12000fach, TEM.  
Nach VOGEL (1995).
- Abb. 95: Schematische Darstellung des Kreuzungsfeldtüpfeltyps (KFT) pinoid 1,  
oben: Formenvielfalt der Tüpfel innerhalb eines Kreuzungsfeldes,  
unten: 3 Tafel-Projektion des Radialbildes des KFT pinoid 1.  
Verändert nach VOGEL (1995).
- Abb. 96: Kreuzungsfeldtüpfeltyp pinoid 1, *Pinus sylvestris*, R-560fach, Archivnr. Z 450/26

- Abb. 97: Kreuzungsfeldtüpfeltyp pinoid 1, *Pinus strobus*, R-350fach,  
Archivnr. Z 458/27
- Abb. 98: Schematische Darstellung des Kreuzungsfeldtüpfeltyps (KFT) pinoid 2,  
oben: Formenvielfalt der Tüpfel innerhalb eines Kreuzungsfeldes,  
unten: 3 Tafel-Projektion des Radialbildes des KFT pinoid 2.  
Verändert nach VOGEL (1995).
- Abb. 99: Kreuzungsfeldtüpfeltyp pinoid 2a, *Pinus ponderosa*, R-360fach,  
Archivnr. Z 447/20
- Abb. 100: Kreuzungsfeldtüpfeltyp pinoid 2a, *Pinus pungens*, R-450fach,  
Archivnr. Z 454/2
- Abb. 101: Kreuzungsfeldtüpfeltyp pinoid 2b, *Pinus halepensis*, R-360fach,  
Archivnr. Z 456/6
- Abb. 102: Kreuzungsfeldtüpfeltyp pinoid 2b, *Pinus halepensis*, R-560fach,  
Archivnr. Z 402/8A
- Abb. 103: Kreuzungsfeldtüpfeltyp pinoid 2b, *Pinus bungeana*, R-560fach,  
Archivnr. Z 455/8
- Abb. 104: Schematische Darstellung des Kreuzungsfeldtüpfeltyps (KFT) piceoid,  
oben: Formenvielfalt der Tüpfel innerhalb eines Kreuzungsfeldes,  
unten: 3 Tafel-Projektion des Radialbildes des KFT piceoid.  
Nach VOGEL (1995).
- Abb. 105: Kreuzungsfeldtüpfeltyp piceoid, *Picea abies*, R-720fach, Archivnr. Z 447/2
- Abb. 106: Kreuzungsfeldtüpfeltyp piceoid, *Larix decidua*, R-900fach,  
Archivnr. Z 316/26

- Abb. 107: Schematische Darstellung des Kreuzungsfeldtüpfeltyps (KFT) abietoid,  
oben: Formenvielfalt der Tüpfel innerhalb eines Kreuzungsfeldes,  
unten: 3-Tafel-Projektion des Radialbildes des KFT abietoid.  
Nach VOGEL (1995).
- Abb. 108: Kreuzungsfeldtüpfeltyp abietoid, *Cedrus atlantica*, R-560fach,  
Archivnr. Z 401/21
- Abb. 109: Kreuzungsfeldtüpfeltyp abietoid, *Abies alba*, R-900fach,  
Archivnr. Z 401/15
- Abb. 110: 2. Hauptgruppe, Kreuzungsfeldtüpfel resultieren aus blind endenden Tüpfeln.  
*Sequoia sempervirens*, oben: Holzstrahlzelle mit zum Teil beschädigter Zellwand,  
wodurch die Zellwand und der Hoftüpfelporus der angrenzenden Tracheide sichtbar  
wird, 5000fach, REM,  
unten links: blind endender Hoftüpfel, Q-10000fach, REM,  
unten rechts: blind endender Hoftüpfel mit unterschiedlich kontrastierten Bereichen  
der Mittelschicht, T-9600fach, TEM.  
Nach VOGEL (1995).
- Abb. 111: Schematische Darstellung des Kreuzungsfeldtüpfeltyps (KFT) cupressoid,  
oben: Formenvielfalt der Tüpfel innerhalb eines Kreuzungsfeldes,  
unten: 3 Tafel-Projektion des Radialbildes des KFT cupressoid.  
Nach VOGEL (1995).
- Abb. 112: Kreuzungsfeldtüpfeltyp cupressoid, *Callitris columellaris*, R-450fach,  
Archivnr. Z 452/20
- Abb. 113: Kreuzungsfeldtüpfeltyp cupressoid, *Juniperus communis*, R-720fach,  
Archivnr. Z 77b/34
- Abb. 114: Schematische Darstellung des Kreuzungsfeldtüpfeltyps (KFT) taxodioid,  
oben: Formenvielfalt der Tüpfel innerhalb eines Kreuzungsfeldes,  
unten: 3-Tafel-Projektion des Radialbildes des KFT taxodioid.  
Nach VOGEL (1995).

- Abb. 115: Kreuzungsfeldtüpfeltyp taxodioid, *Taxodium distichum*, R-450fach, Archivnr. Z 463/20
- Abb. 116: Kreuzungsfeldtüpfeltyp taxodioid, *Sequoia sempervirens*, R-560fach, Archivnr. Z 401/3
- Abb. 117: Schematische Darstellung der sich überschneidenden Formen der Kreuzungsfeldtüpfeltypen cupressoid und taxodioid. Nach VOGEL (1995).
- Abb. 118: Überschneidung der Formen der Kreuzungsfeldtüpfeltypen cupressoid und taxodioid, *Afrocarpus falcatus*, R-450fach, Archivnr. Z 457/23
- Abb. 119: Überschneidung der Formen der Kreuzungsfeldtüpfeltypen cupressoid und taxodioid, *Acmopyle pancheri*, R-560fach, Archivnr. Z 457/16
- Abb. 120: Schematische Darstellung des Kreuzungsfeldtüpfeltyps (KFT) araucarioid, Formenvielfalt der Tüpfel innerhalb eines Kreuzungsfeldes, Nach VOGEL (1995).
- Abb. 121: Kreuzungsfeldtüpfeltyp araucarioid, *Araucaria angustifolia*, R-560fach, Archivnr. D 71/29
- Abb. 122: Kreuzungsfeldtüpfeltyp Araucarioid, *Araucaria angustifolia*, R-560fach, Archivnr. D 71/30
- Abb. 123: Schematische Darstellung des Kreuzungsfeldtüpfeltyps (KFT) phyllocladoid, oben: Formenvielfalt der Tüpfel innerhalb eines Kreuzungsfeldes, unten: 3-Tafel-Projektion des Radialbildes des KFT phyllocladoid. Nach VOGEL (1995).
- Abb. 124: Kreuzungsfeldtüpfeltyp phyllocladoid, *Phyllocladus trichomanoides*, R-450fach, Archivnr. Z 456/29
- Abb. 125: Kreuzungsfeldtüpfeltyp phyllocladoid, *Lagarostrobos franklinii*, R-560fach, Archivnr. Z 407/11
- Abb. 126: Harzkanäle (axial), *Picea abies*, Q-30fach, Archivnr. A 85/7

- Abb. 127: Harzkanäle (radial), *Larix decidua*, T-140fach, Archivnr. Z 316/5
- Abb. 128: Harzkanäle (axial), *Pinus nigra*, Q-30fach, Archivnr. B 130/1
- Abb. 129: Harzkanäle (radial), *Pinus cembra*, T-140fach, Archivnr. Z 315/21
- Abb. 130: Traumatische Harzkanäle (axial), *Cedrus atlantica*, Q-70fach,  
Archivnr. B 222/8-D8
- Abb. 131: Traumatische Harzkanäle (radial), *Cedrus atlantica*, T-70fach,  
Archivnr. B 222/10-D3
- Abb. 132: Traumatische Harzkanäle (axial), *Abies koreana*, Q-180fach,  
Archivnr. Z 444/1
- Abb. 133: Traumatische Harzkanäle (axial), *Keteleeria davidiana*, Q-40fach,  
Archivnr. U 15
- Abb. 134: Dickwandige Epithelzellen, *Larix decidua*, Q-180fach, Archivnr. Z 301/5
- Abb. 135: Dünnwandige Epithelzellen, *Pinus sylvestris*, Q-140fach, Archivnr. Z 776/50
- Abb. 136: Thylosoide, *Pseudotsuga menziesii*, Q-140fach, Archivnr. Z 309/32
- Abb. 137: Prismatische Kristalle, *Abies magnifica*, R-560fach, Archivnr. Z 444/5
- Abb. 138: Prismatische Kristalle, *Cedrus atlantica*, R-290fach, Archivnr. Z 462/16
- Abb. 139: Prismatische Kristalle, *Picea smithiana*, R-360fach, Archivnr. Z 453/14
- Abb. 140: Styloide und kubische Kristalle, *Pinus bungeana*, R-225fach,  
Archivnr. Z 455/15
- Abb. 141: Crassulae (Saniosche Balken), *Larix decidua*, R-290fach, Archivnr. Z 316/12
- Abb. 142: Tüpfelung der Tangentialwände, *Taiwania cryptomerioides*, T-90fach,  
Archivnr. Z 327/30

Abb. 143: Trabeculae, *Araucaria angustifolia*, R-225fach, Archivnr. 248/32

Abb. 144: Trabeculae (Pfeil) und organische Inhaltsstoffe, *Agathis labillardieri*, R-110fach,  
Archivnr. Z 408/17

#### 8.4 Tabellenverzeichnis

Tabelle 1: Anordnung, Form und Funktion der Nadelholzzellen. GROSSER (1977).

Tabelle 2: Familienübergreifender Bestimmungsschlüssel der Klasse der Pinatae.

Tabelle 3: Gattungsübergreifender Bestimmungsschlüssel der Nebenfamilien der Klasse der Pinatae.

Tabelle 4: Gattungsübergreifender Bestimmungsschlüssel der Familie der Cupressaceae.

Tabelle 5: Gattungsübergreifender Bestimmungsschlüssel der Familie der Cupressaceae.

Tabelle 6: Gattungsübergreifender Bestimmungsschlüssel der Familie der Pinaceae.

Tabelle 7: Gattungsübergreifender Bestimmungsschlüssel der Familie der Podocarpaceae.

Tabelle 8: Bestimmungsschlüssel der untersuchten Arten der Familie der Araucariaceae.

Tabelle 9: Bestimmungsschlüssel der untersuchten Arten der Familien der Cephalotaxaceae und Cupressaceae.

Tabelle 10: Bestimmungsschlüssel der untersuchten Arten der Familie der Cupressaceae.

Tabelle 11: Bestimmungsschlüssel der untersuchten Arten der Familie der Cupressaceae.

Tabelle 12: Bestimmungsschlüssel der untersuchten Arten der Familie der Cupressaceae.

Tabelle 13: Bestimmungsschlüssel der untersuchten Arten der Familien der Cupressaceae, Phyllocladaceae und Pinaceae.

Tabelle 14: Bestimmungsschlüssel der untersuchten Arten der Familie der Pinaceae.

Tabelle 15: Bestimmungsschlüssel der untersuchten Arten der Familie der Pinaceae.

Tabelle 16: Bestimmungsschlüssel der untersuchten Arten der Familie der Pinaceae.

---

Tabelle 17: Bestimmungsschlüssel der untersuchten Arten der Familie der Pinaceae.

Tabelle 18: Bestimmungsschlüssel der untersuchten Arten der Familie der Pinaceae.

Tabelle 19: Bestimmungsschlüssel der untersuchten Arten der Familie der Pinaceae.

Tabelle 20: Bestimmungsschlüssel der untersuchten Arten der Familien der Pinaceae und Podocarpaceae.

Tabelle 21: Bestimmungsschlüssel der untersuchten Arten der Familie der Podocarpaceae.

Tabelle 22: Bestimmungsschlüssel der untersuchten Arten der Familie der Podocarpaceae.

Tabelle 23: Bestimmungsschlüssel der untersuchten Arten der Familie der Podocarpaceae.

Tabelle 24: Bestimmungsschlüssel der untersuchten Arten der Familien der Podocarpaceae und Sciadopityaceae.

Tabelle 25: Bestimmungsschlüssel der untersuchten Arten der Familie der Taxaceae.