

DAVOR MILIČIĆ:

BEITRÄGE ZUR FRUCHTANATOMIE DES
PFIRSICHS. II.* RISS- UND WACHSBILDUNGEN
IN DEN MEMBRANEN DES EPIKARPS

(Mit 1 Tafel und 6 Textfiguren)

Es war schon De Bary bekannt, dass das Wachs nicht nur in Form von Überzügen auf der Kutikula vorkommt, sondern dass es sich oft auch innerhalb der Membranen der Epidermis, namentlich innerhalb der Kutikularschichten, befindet. Hier bildet das Wachs keine besondere Membranlamellen, sondern es ist intermizellar zwischen andere Substanzen, die das Gerüst der Zellmembran bilden, eingelagert. Nach Untersuchungen von M. Meyer befindet sich das Wachs innerhalb der Kutikularschichten in Form von submikroskopischen Plättchen, welche tangential orientiert und von einem Netzwerk der Kettenmoleküle von Zellulose und Kutin (nach Kregger, p. 687) umgeben sind. Das Vorkommen von Wachs in diesen Schichten ist sehr häufig und verursacht das optisch negative Verhalten der Kutikularschichten.

Ausserdem ist es durchaus denkbar, dass das Wachs innerhalb der Membran auch in einer zweiten Form vorkommen könnte. Infolge des Auseinanderweichens der Membranlamellen, des Zerreißens einiger Membranteile oder aus einem anderen Grund, könnten innerhalb der Membran leere Räume entstehen. Diese könnten mit Wachs ausgefüllt werden, entweder schon zur Zeit des Entstehens oder später, nachdem der Prozess der Spaltbildung bereits vollendet wäre. Auf diese Weise entstünden an entsprechenden Stellen in der Membran Wachseinschlüsse, ausschliesslich oder wenigstens zum grössten Teil aus Wachs bestehend. Die Wachssubstanz würde in solchen Einschlüssen also nicht an das Zellulosegerüst der Zellmembran gebunden sein.

Dieser zweiten Form könnten z. B. die von Haberlandt bei *Vinca major* und *Lonicera fragrantissima* beschriebenen Wachsschichten entsprechen. Haberlandt bemerkte nämlich, indem er die Lichtsinnesorgane untersuchte, dass sich bei den Blättern dieser Pflanzen in den äusseren Zellwänden der Epidermis, u. zw. gerade an der Grenze

* Der erste Teil dieser Untersuchungen erschien in dieser Zeitschrift Vol. XII-XIII, 1949, unter dem Titel: Anatomska građa epikarpa breskve i neke osobitosti u mezarparu (Kroatisch mit englischer Zusammenfassung).

zwischen den kutinisierten und zelluloseigen Membranteilen, Schichten befinden, die vorwiegend aus Wachs bestehen. Es ist möglich, dass diese Wachsschichten durch Ausfüllung von Spalten, die durch eine Trennung der kutinisierten Membranteile von den zelluloseigen gebildet sind, entstehen.

In neuester Zeit wurde dem Vorkommen von Wachs innerhalb der Zellmembranen grössere Aufmerksamkeit geschenkt und eine ganze Reihe von Forschern (Hess und Mitarbeiter, Wührmann und Meyer) begann durch Anwendung verschiedener Methoden diese Bildungen genauer zu untersuchen.

Durch diese Probleme angeregt unternahm ich Untersuchungen an einer sehr interessanten Art von Wachseinschlüssen, die ich in den Membranen der Epidermis bei Früchten von Nektarine (*Prunus persica* var. *nucipersica* C. K. Schneider) entdeckt habe. Die Wachseinschlüsse dieser Pfirsichvarietät haben eine charakteristische Struktur und befinden sich in der Region der kutinisierten Teile der äusseren Epidermis des Perikarps. Wie es sich im Laufe der Untersuchungen ergeben hat, ist die Entstehung dieser Einschlüsse in unmittelbarem Zusammenhang mit dem Reißen der kutinisierten Membranteile. Deshalb wurden auch die Risse in der Membran, die man bei erwachsenen Früchten der Nektarine oft antrifft, in der vorliegenden Abhandlung genauer beschrieben.

Die Wachseinschlüsse dieser Früchte sind nicht an das Zellulosegerüst der Membran gebunden, sondern füllen jene Spalten aus, die durch das Zerreißen der kutinisierten Schichten entstehen. Somit gehören sie zur zweiten der oben erwähnten Formen, bei denen das Wachs innerhalb der Zellwand entsteht.

Um die Frage der Entstehung von Membranrissbildungen und Wachseinschlüssen zu klären, ist es notwendig die Angaben über den Bau der äusseren Epidermis der Nektarine zu überblicken. Die entsprechenden Angaben entnehme ich hauptsächlich meiner unlängst erschienenen Publikation (Miličić, l. c., p. 217). Die vorliegende Abhandlung enthält noch einige Erweiterungen dieser Angaben, die für das Verständnis der vorgetragenen Tatsachen wesentlich sind.

Bau der Epidermis

Für den Bau des Epikarps der Nektarine ist es charakteristisch, dass die Grösse der Epidermiszellen sehr variiert. In bezug auf diese Eigenschaft kann man in der Epidermis zwei Formen von Zellen unterscheiden, die sich voneinander nicht scharf begrenzen lassen, da auch Übergangsformen vorkommen. Der Durchmesser der grösseren Zellen beträgt meist etwa 40 μ , der der kleineren, welche vereinzelt oder in kleineren Gruppen zwischen den grösseren Zellen vorkommen, etwa 9–12 μ . Während der Lumen der grossen Zellen sehr beträchtlich ist, ist der der kleineren oft so eng, dass er so gut wie völlig schwindet.

Die äussere Membran sowohl der einen als auch der anderen Form der Epidermiszellen ist sehr verdickt (Abb. 1). Ihren peripheren Teil unterhalb der Kutikula bilden Kutikularschichten von beträchtlicher Dicke, welche gemeinsam mit der Kutikula die gesamte Oberfläche der Frucht kontinuierlich überziehen. Ebenso wie die Aussenwände, enthalten auch die Seitenwände viel Kutin in Form von gut entwickelten Kutikularleisten, die im Querschnitt keilförmig sind. Die Höhe der Kutikularleisten, gemessen von der Oberfläche der Epidermis, wechselt zwischen 17–34 μ ; ihre grösste Breite (Dicke) ist gewöhnlich etwas grösser als die

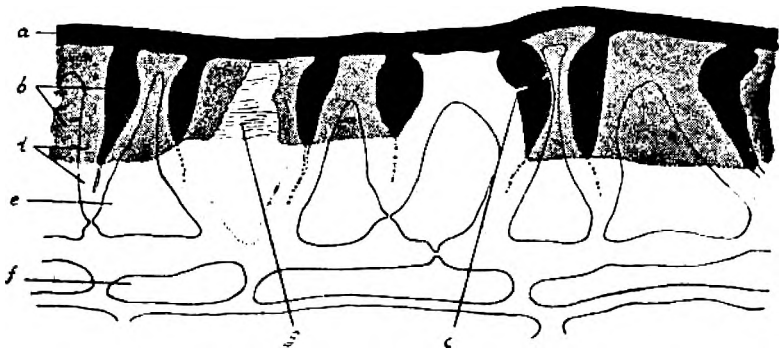


Abb. 1 Sl. 1

des kutinisierten Teiles der Aussenwand. Sehr oft sind die Leisten an jener Stelle, wo sie an die Kutikularschichten der Aussenwand grenzen, sehr dünn, schwellen dann aber plötzlich bis zu ihrer maximalen Breite an, und werden dann allmählich wieder dünner (Abb. 1). Manchmal sind die Leisten nicht nur in ihrem oberen Teil eingengt, sondern auch an Stellen, wo die Kutinisierung jene Teile der Seitenwände erreicht, in denen Tüpfel bestehen (Abb. 1c). Während so gut wie alle Epidermiszellen, mit Ausnahme der Nebenzellen, in ihren Seitenwänden reichlich Kutin in Form von Kutikularleisten enthalten, ist das Vorhandensein von Kutin in den Innenwänden eine äusserst seltene Erscheinung.

Sowohl aus Quer- als auch aus Flächenschnitten durch das Epikarp ist ersichtlich (Abb. 2), dass die Kutikularleisten den mittleren Teil der Seitenwände einnehmen und dass sie also nirgends das Lumen der Zelle erreichen. Zwischen dem Lumen und dem kutinisierten Teil der Membrane befinden sich Schichten, welche aus Zellulose und Pektin bestehen und in reifen Früchten sehr quellbar sind.

In erwachsenen Nektarinefrüchten bestehen im Epikarp beträchtliche Spannungen, welche in kutinisierten Teilen der Membran Risse verursachen. Es gibt nun zwei Arten von Rissbildungen. Jene, die infolge

Zerreissens der Kutikula und der Kutikularschichten entstehen, wollen wir als »äussere Rissbildungen« bezeichnen, da sie mit der Aussenwelt in Verbindung stehen (Abb. 2 f und 3 a). Dagegen wollen wir Rissbil-



Abb. 2 Sl. 2

dungen, welche infolge Zerreissens der Kutikularleisten entstehen – wobei die periphere kutinisierte Schicht mit der Kutikula unbeschädigt bleibt, so dass diese Rissbildungen mit der Aussenwelt nicht kommunizieren – »innere Rissbildungen« nennen (Abb. 1 g, 2 d und 5 c).

Äussere Rissbildungen

Bei stärker entwickelten Nektarinefrüchten entstehen sehr oft Rissbildungen in äusseren Membranen der Epidermis (Abb. 2 u. 3). Dabei zerreissen die Kutikula und die Kutikularschichten bis zu den Zellulose und Pektin enthaltenden Teilen der Aussenwand. Grössere Risse sind, von oben gesehen, in der Regel länglich und weisen mehr oder weniger spitze Enden auf. Ihr Rand ist sehr oft unregelmässig. Solche Rissbildungen verlaufen über einer grösseren Anzahl der Epidermiszellen in hin und her gewundener Linie, wobei sie sich manchmal auch gabeln. Charakteristischerweise entstehen die Risse immer über den grösseren Zellen und meiden die kleinen Zellen. Die Richtung, in der die Rissbildungen verlaufen, ist ungefähr normal zu jenen Quermembranen, über welche sich die Rissbildung erstreckt.

Eine ähnliche Erscheinung beobachtete Nestler an gewissen Paprikafrüchten. Für diese Früchte ist es charakteristisch, dass ihre Rissbildungen länglich sind und dass sie normal zur Längsachse der Frucht liegen, so dass sie in der Regel parallel verlaufen. Bei der Nektarine dagegen begegnet diese Regelmässigkeit der Verlaufsrichtung nicht.¹

Die Breite der Risse betrug bei den untersuchten Exemplaren durchschnittlich 20–30 μ . An den Querschnitten konnte man deutlich sehen, dass die breiteren Risse keine dreieckige Form haben, wie jene der Paprikafrucht, sondern eher die eines Trapezes mit manchmal etwas nach

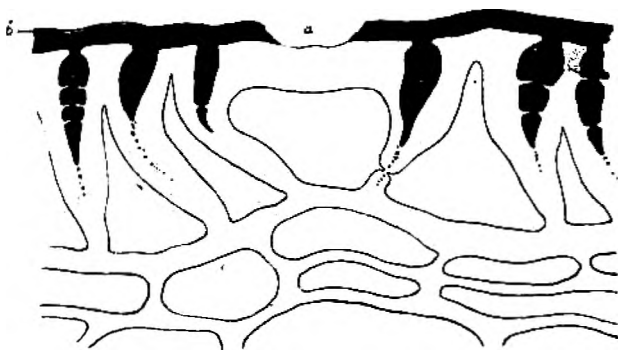


Abb 3 Sl. 3

innen gekrümmter Grundlinie (Abb. 3). Bei Entstehung des Risses besteht die äussere Membran unterhalb der Risstellen nur noch aus Zellulose und Pektin. Oberhalb der Seitenwände sind die Rissbildungen etwas tiefer, da an dieser Stelle ausser den Kutikularschichten meist auch die Kutikularleisten reissen, während sie über dem Lumen der Zellen, wo es keine Leisten gibt, seichter sind. Ebenso sind nach Beobachtungen Nestlers auch bei der Paprikafrucht die Risse über den Seitenwänden tiefer; doch über die Ursache dieser Erscheinung äussert sich Nestler nicht.

Um die Anfangsstadien der Rissbildungen bei der Nektarine kennen zu lernen, untersuchte ich genauer das Epikarp der Früchte. Auch an völlig reifen Früchten konnte ich verschiedene Stadien ihrer Entwicklung feststellen, u. zw. von den ersten Stadien, wo sich die Rissbildungen meist über zwei Zellen erstrecken, bis zu den weiteren Stadien, wo sie über 20 und mehr Zellen verlaufen. Die Rissbildungen beginnen sich meist über den Seitenwänden der Epidermiszellen zu bilden und das

¹ Bei der Dattel verlaufen die Rissbildungen auf der Fruchtoberfläche – ebenso wie bei dem Paprika – immer transversal (Long, p. 430); bei der Orange entstehen dagegen Rissbildungen in allen möglichen Richtungen (Scott und Baker, p. 471).

zwingt uns diese Stellen als Zentrum ihrer Entstehung anzusehen. Die Richtung des Verlaufs dieser kürzesten Risse ist ebenfalls meist normal zur jener der Seitenwände, über welchen sie entstanden sind (Abb. 4). Solche Rissbildungen sind immer breiter in ihrem mittleren Abschnitt (der über der Seitenwand liegt) und enden beiderseits mehr oder weniger spitz.

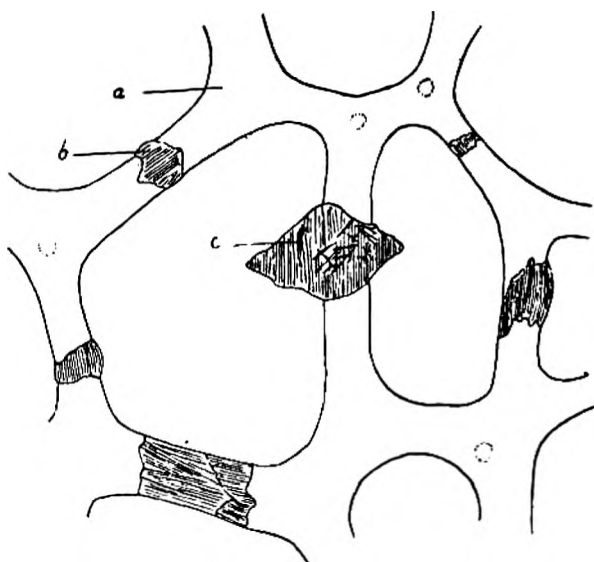


Abb. 4 St. 4

Nestler bemerkte bei seinen Untersuchungen der Paprikafrucht, dass eine Beziehung zwischen den Seitenwänden und der Richtung der Risse besteht.¹ Unsere Abb. 4, in der das Anfangsstadium einer äusseren Rissbildung dargestellt ist, und Nestler's Abb. 2, Taf. XXIV, sind einander so ähnlich, dass wir wohl annehmen können, beide Bildungen verdanken gleichen Ursachen ihre Entstehung.

Die äusseren Rissbildungen entstehen am häufigsten auf die eben beschriebene Weise. Ausser dieser Art von Anfangsstadien der Riss-

¹ Nestler (l. c., p. 595) sagt darüber folgendes: »Es kann kein Zufall sein, sondern muss mit der Bildungsursache im Zusammenhange stehen, dass die kurzen Rinnen stets normal zu den betreffenden Längswänden der Epidermiszellen stehen, die hier in der Richtung der Längsachse der Frucht gestreckt erscheinen, ferner, dass sie dort, wo sie die Zellwand kreuzen, die grösste Weite zeigen...«

bildungen treffen wir an, wenn auch viel seltener, auch andere Formen von Anfangsstadien, deren Entstehung aber ebenfalls in Beziehung zur Seitenwand stehen. So findet man z. B. manchmal kleine äussere Rissbildungen, welche nicht normal zur Seitenwand verlaufen, wie dies eben beschrieben wurde, sondern in derselben Richtung verlaufen wie die Seitenwand, über deren mittlerer Schichte sie genau liegen.¹ Ebenso beginnen sich in seltenen Fällen die äusseren Rissbildungen über den Ecken zwischen den Zellen zu bilden, d. h. an jenen Stellen, wo die Kutikularleisten dreier benachbarter Zellen zusammentreffen.

Wann die äusseren Rissbildungen bei den Früchten der Nektarine auftreten, habe ich nicht besonders untersucht. Vermutlich beginnen sie sich erst in späteren Entwicklungsstadien zu bilden, vielleicht ebenso wie bei dem Paprika, nur an erwachsenen Früchten. Ich erinnere mich, beobachtet zu haben dass die reifen Nektarinefrüchte eines Baumes sehr viel Rissbildungen enthielten, während seine jüngere Früchte, deren Durchmesser etwa $\frac{2}{3}$ des Durchmessers der reifen Früchte betrug, noch keinerlei Rissbildungen im Epikarp aufwiesen.

Die beschriebenen Rissbildungen als auch andere Bildungen, die in vorliegender Abhandlung beschrieben sind, untersuchte ich sowohl an frischen als auch an konservierten (Alkohol, Formol) Früchten, die von 5 verschiedenen Sorten herrührten. Zwei von diesen konnten als Sorten Lord Palmerston und Rote Nektarine determiniert werden. Die Früchte von drei dieser fünf Sorten (darunter auch die der Sorte Lord Palmerston) waren gross und enthielten im Epikarp eine grosse Anzahl von äusseren Rissbildungen. Die Früchte der übrigen zwei Sorten (darunter die der Roten Nektarine) waren in der Entwicklung merklich zurückgeblieben. Hier konnte ich auch keine äusseren Rissbildungen feststellen.

Die Anzahl der untersuchten Sorten und Exemplare ist zu gering, um allgemeinere Schlüsse über die Verbreitung dieser Erscheinung bei den Früchten der Nektarine zu ziehen. Die Tatsache, dass die Rissbildungen in der Regel an grösseren Früchten bestanden u. zw. in sehr reichem Masse, während sie an kleineren Früchten völlig fehlten, ermöglicht es, über die Ursache ihrer Bildung eine Vermutung aufzustellen. Ich meine dass die Rissbildungen an grösseren Früchten deshalb entstehen, weil bei ihnen das Wachstum (die Volumzunahme) bedeutend ist, weshalb sich der Druck auf das Epikarp bedeutend vergrössert. So entstehen in der Epidermis der grösseren Früchte beträchtliche Spannungen, die endlich zum Reissen der Kutikula und der Kutikularschichten führen. Dagegen ist bei kleineren Früchten und bei Früchten in frühen Entwicklungsstadien der Druck noch nicht so stark, um äussere Rissbildungen hervorrufen zu können.

¹ Für die Fruchtoberhaut des Apfels notierte Clements eine gleiche Form des Membranspaltens. Nach Scott und Baker entsteht sie auch in der Epidermis der Orange.

Innere Rissbildungen

Ausser der beschriebenen Form des Membranreissens, das die Kutikularschichten und die Kutikula betrifft, entsteht im Epikarp der Nektarine noch eine andere Form von Rissbildungen. Diese sind gegen die Aussenwelt nicht offen, sondern entstehen im Inneren der Epidermis-membranen u. zw. innerhalb der Seitenwände an Stellen, wo sich die Kutikularleisten befinden. Abb. 1, 2 und 5 zeigen diese Form von Rissbildungen in verschiedenen Ansichten. Aus den Abbildungen geht klar hervor, dass diese Rissbildungen allein durch das Reiessen der Kutikularleisten entstanden sind, während die Kutikula und die Kutikulaschichten unversehrt sind. Die Ursache dieser inneren Rissbildungen müssen wir, ebenso wie bei den äusseren Rissbildungen, in den Spannungsverhältnissen der Epidermis suchen.

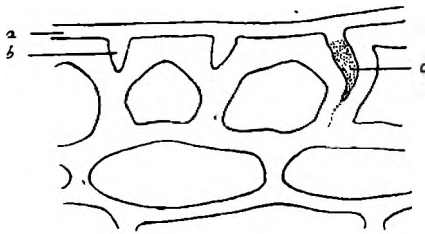


Abb 5 Sl. 5

Beobachten wir die inneren Rissbildungen von der Fläche her, so bemerken wir, dass die Leisten meist in der Mitte der Seitenwand reissen. Deswegen sind sie grösstenteils gleich weit entfernt von den zwei benachbarten Ecken der Zelle. In Abb. 2 sind einige derartige Fälle dargestellt.

Diese Rissbildungen sind gleich breit wie die Leisten oder etwas breiter. Ihre Länge beträgt durchschnittlich 6 bis 16 μ . Aus Abb. 2 ist ersichtlich, dass die Leisten ungefähr normal zu ihrer Verlaufsrichtung reissen und dass diese Linie sehr uneben ist, weshalb die Rissbildungen gegenüber den auseinandergewichenen Enden der Kutikularleisten durch unebene Flächen begrenzt sind. Von der Seite her sind die inneren Rissbildungen (in der Mehrzahl der Fälle) vom Zellumen durch Pektin und Zellulose führende Membranteile getrennt, die an der Entstehung der Risse demnach keinen Anteil nehmen (analog den Pektin- und Zelluloseschichten der äusseren Epidermis-membranen). Jedoch verursacht die Bildung von Rissen innerhalb der Seitenwände kein Absterben der Protoplasten der benachbarten Zellen; sie bleiben lebend, was durch Plasmolyseversuche mit 10% Kochsalzlösung nachgewiesen wurde.

Die Fruchtoberhautzellen der Nektarine sind polygonal und isodiametrisch. Die inneren Rissbildungen entstehen sowohl in den Seitenwänden, die parallel mit der Längsachse der Frucht verlaufen, als auch in den Membranen, die senkrecht oder schräg gegen diese Achse gelagert sind. Ebenso entstehen die äusseren Rissbildungen nach allen möglichen Richtungen. Daraus können wir schliessen, dass die Spannungskräfte, die in der Oberfläche des Epikarps bestehen und die Rissbildungen verursachen, gleichmässig nach allen Richtungen wirken, dass sie also keine

Richtung bevorzugen. Dagegen entstehen bei den Paprika- und auch bei den Dattelfrüchten infolge einer grösseren Spannung in der Richtung der Längsachse nur transversale Risse.¹

Zuweilen kommt es aber bei der Nektarinefrucht doch vor, dass in einer Zellreihe ausschliesslich oder vorwiegend die Leisten in jenen Seitenwänden reissen, welche in der gleichen Richtung orientiert sind. Das geschieht vermutlich deswegen, weil infolge des Zerreißens von einer oder einer kleineren Anzahl Leisten, die Resistenz der parallel gelagerten Leisten (gegen das Zerreißen) vermindert wird.

Das Vorkommen von inneren Rissbildungen im Epikarp der Nektarine ist sehr häufig. Bei stärker entwickelten Früchten fand ich Fälle, wo so gut wie jede Zelle zumindest an einer Stelle in der Membran zerrissene Kutikularleisten enthielt. Doch waren auch Fälle, in denen die Kutikularleisten aller Seitenwände zerrissen waren (siehe Abb. 4) nicht selten.

Jedenfalls sind innere Rissbildungen eine viel häufigere Erscheinung als äussere Rissbildungen. Die vorher erwähnten reifen Früchte, die in ihrer Entwicklung zurückgeblieben waren und keine äusseren Rissbildungen aufwiesen, enthielten schon eine merkliche Anzahl von inneren Rissbildungen. Der Vorgang des Reissens von Kutikularleisten bei den Früchten der Nektarine scheint allgemein verbreitet zu sein, er geht in der Entwicklung der Frucht äusseren Rissbildungen voraus.

In der Fruchtoberhaut der Nektarine gibt es neben den beschriebenen Formen von Rissbildungen noch eine, ziemlich seltene Form. Bei dieser kommt es zur Spaltung der Membran längst der Mittellamelle. Die so entstehenden länglichen Spalte trennen dann die benachbarten Zellen. Solche Rissbildungen habe ich in grosser Anzahl an jungen Früchten der Roten Nektarine beobachtet. Vermutlich sind diese Rissbildungen dadurch zu stande gekommen, daß die mittleren Membranschichten viel weniger kutinisiert waren als die äusseren. Da ich diese Früchte untersuchte, als ich noch nicht für die Morphologie der Rissbildungen näher interessiert war, kann ich nicht angeben, ob es dabei auch zum Reißen der Aussenmembranteile kam. Später habe ich bei einigen reifen Früchten dieselbe Form der Rissbildungen festgestellt und bei genauerer Beobachtung festgestellt, dass die Kutikula und die Kutikularschichten manchmal reissen.

In seltenen Fällen entstehen innere Rissbildungen auch in den Ecken der Zellen, wo die Kutikularleisten zusammentreffen. Auch in diesen Fällen kommt es zu einem Spalten innerhalb der kutinisierten Membran, u. zw. in der Region der mittleren Membranschicht.

¹ Long äussert sich darüber (l. c., p. 430): »... the minute cracks or checks which may occur in these fruits during rainy or humid weather from mid-June to mid-August are always transverse, seeming to indicate that in this variety tension on the cuticle where the cracks originate is greater in the longitudinal direction.«

Allgemeines über die Entstehung von Rissbildungen in der Membran

Von den erwähnten Formen des Membranreissens sind am häufigsten die inneren Rissbildungen, welche durch quere Risse in den Kutikularleisten zustande kommen. Ziemlich häufig sind aber auch die äusseren Rissbildungen, die sich senkrecht zu den Seitenwänden erstrecken.

Mit der Entstehung dieser zwei Formen von Rissbildungen, sind gewisse Erscheinungen in der Membran, die eine besondere Erwähnung verdienen, eng verbunden. Erstens muss betont werden, dass im Einklang mit früheren Beobachtungen (D a m m, p. 251) die Kutikula allein für sich niemals reisst, sondern stets gemeinsam mit den Kutikularschichten. Zweitens muss hervorgehoben werden, dass die Dehnbarkeit der Zellulose und Pektin führenden Membranschichten von der Dehnbarkeit der kutinisierten Teile viel grösser ist.

Infolge dieser bedeutenden Dehnbarkeit der Zellulose und Pektin enthaltenden Lamellen bleiben die Protoplasten der Epidermiszellen auch nach der Entstehung der Risse von allen Seiten her von der Membran umgeben. Diese Membran schützt den Protoplasten vor grösseren Beschädigungen, wenn Risse entstehen. So wurde durch Plasmolyseversuche festgestellt, dass die Zellen mit inneren Rissbildungen auch nach der Entstehung der Risse am Leben bleiben. Bei Zellen mit äusseren Rissbildungen wurden zwar keine Plasmolyseversuche durchgeführt, doch ist es sehr wahrscheinlich, dass ihre Protoplasten ebenso am Leben bleiben, da sie ja auf dieselbe Weise durch Zellulose-Pektin enthaltende Teile der Membran gegen beträchtliche Schädigungen geschützt sind.

Es möge nun besonders darauf hingewiesen werden, dass das Reißen der Kutikularleisten der Entstehung von äusseren Rissbildungen vorausgeht, bzw. dass die Kutikularleisten leichter reissen als die peripheren Kutikularschichten. Zu dieser Konstatation kam ich auf Grund folgender Beobachtungen: 1. Das Reißen der Kutikularleisten begegnet an Früchten, wo es noch keine äusseren Rissbildungen gibt; 2. Früchte, bei denen die äusseren Rissbildungen entwickelt sind, enthalten eine noch viel grössere Anzahl von zerrissenen Kutikularleisten und 3. die Entstehung der äusseren Rissbildungen ist in der Regel mit dem Reißen der Kutikularleisten verbunden.

Die Ursache dieser Erscheinung dürfen wir nicht in der verschiedenen Festigkeit der kutinisierten Schichten einerseits und der Kutikularleisten andererseits suchen, da ihre Festigkeit wahrscheinlich gleich gross oder fast gleich gross ist, sondern vor allem darin, dass diese kutinisierten Gebilde an der Frucht verschiedene Lagen einnehmen, weshalb die Spannkraft, welche im Epikarp herrschen, verschieden auf sie wirken.

Die Kutikularleisten sind demnach jene Stellen der kutinisierten Teile im Epikarp, wo die Rissbildungen zuerst zu entstehen beginnen. Für die Entstehung dieser Rissbildungen genügen Kräfte, die im Epikarp der schwächer entwickelten Früchte herrschen. Bei stärker entwickelten

Früchten nehmen die Spannkrafte im Epikarp, infolge des zunehmenden Druckes des inneren Gewebes, endlich bis zu dem Masse zu, dass auch die oberflächlich gelegene kutinisierte Fläche zu reissen beginnt.

Die äusseren Rissbildungen entstehen gerade oberhalb jener Stellen, wo vorher schon Risse in den Kutikularleisten entstanden sind u. zw. auf diese Weise, dass die Risse der Kutikularleisten sich gegen oben erweitern, wobei sie die peripher gelegenen kutinisierten Schichten samt der Kutikula ergreifen. Demnach sind die Seitenwände, bzw. die inneren Rissbildungen, welche in den Seitenwänden durch das Zerreißen der Kutikularleisten entstanden sind, jene Stellen, von wo aus die äusseren Rissbildungen zu entstehen beginnen. In sehr seltenen Fällen entstehen die Anfangsstadien der äusseren Rissbildungen oberhalb des Zellumens.

Kleine äussere Rissbildungen, die auf die beschriebene Weise entstehen, erweitern sich dann über benachbarte Zellen, wenn in diesen ähnliche Spannungsverhältnisse bestehen.

In sehr seltenen Fällen greifen die Rissbildungen tiefer in das Innere der Frucht über, indem sie sich durch die ganze Dicke der Epidermis oder selbst durch die subepidermalen Partien des Sarkokarps erstrecken.

Wachseinschlüsse und Wachsenlagerungen

Alle Formen der äusseren als auch der inneren Rissbildungen können in reifen Früchten mit Wachs ausgefüllt werden. Auf diese Weise entstehen in äusseren Rissbildungen Wachsenlagerungen, in inneren Rissbildungen dagegen Wachseinschlüsse. Die häufigste Erscheinung stellen die letzteren dar, indem in reifen Früchten die inneren Rissbildungen sehr oft völlig mit Wachs ausgefüllt sind.

Beobachten wir solche Einschlüsse an Flächenschnitten, so sehen wir, dass sie entweder gleich dick wie die Kutikularleisten oder etwas breiter sind, indem sie gegen die Zellulose und Pektin führenden Schichten leicht erhaben sind (Abb. 4). Ausserdem ist das eingeschlossene Wachs kaum etwas stärker lichtbrechend als die Leisten. Aus diesen Gründen als auch infolge der schlechten Durchsichtigkeit des Objekts, sind die Einschlüsse schwer bemerkbar wenn man lebendes Material untersucht – und sie können auch leicht übersehen werden; die Leisten sehen an diesen Stellen aus, als ob sie gar nicht unterbrochen, sondern nur etwas erweitert wären. Auch bei Anwendung von stärkeren Immersionsobjektiven können in Flächenschnitten von lebendem Material die Grenzen zwischen dem eingeschlossenen Wachs und den Kutikularleisten nur bei einer kleinen Anzahl von Einschlüssen genügend klar erkannt werden. An vereinzelt Einschlüssen kann auch eine streifige, meist parallel zu der Richtung, in der die

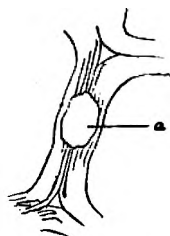


Abb. 6 St. 6

Kutikularleiste liegt, orientierte, mehr oder weniger undeutliche Struktur erkannt werden (Abb. 2). Dagegen sind in Schnitten von einem Material, das längere Zeit in 80%igem Alkohol gelegen wurde, die Umrisse der Einschlüsse und ihre streifige Struktur meist sehr gut sichtbar (Abb. 4). Besonders scharf treten die Wachseinschlüsse, so wie ihre Struktur, hervor, wenn man die Flächenschnitte einige Stunden lang in einer stark konzentrierten Lösung von Chloralhydrat (5 : 2) liegen lässt.

Das eingeschlossene Wachs leuchtet in polarisiertem Licht zwischen gekreuzten Nikols stärker als die Kutikularleisten. Mit Hilfe des Polarisationsmikroskops kann die Anwesenheit von Wachseinschlüssen an lebendem Material auch an jenen Stellen festgestellt werden, wo das eingeschlossene Wachs in gewöhnlichem Lichte nicht oder nur ungenügend bemerkbar ist. Auf Grund dessen kann man feststellen, dass die Wachseinschlüsse keine Artefakte darstellen, sondern dass sie im lebenden Gewebe in grosser Anzahl vorkommen, wo sie jedoch, infolge der schon erwähnten Gründe, in gewöhnlichem Lichte oft schwer oder gar nicht wahrnehmbar sind.

In Querschnitten durch das Epikarp bemerkt man, dass das eingeschlossene Wachs die Form eines Keiles (entsprechend der Form von inneren Rissbildungen) aufweist (Abb. 5) und dass die Wachseinschlüsse gewöhnlich die ganze Höhe der Rissbildungen einnehmen, so dass sie meist die kutinisierten Schichten der Aussenwand erreichen (Abb. 1). Von der Seite her gesehen, weisen die Einschlüsse eine streifige Struktur auf, die parallel zur Fruchtoberfläche verläuft (Abb. 1); im Querschnitt zeigen sie dagegen eine »körnige« Struktur (Abb. 5).

Aus den Ansichten der Wachseinschlüsse in drei verschiedenen Richtungen kann man schliessen, dass sie aus stäbchenförmigen Elementen bestehen, die parallel zum Verlauf der betreffenden Kutikularleisten und zur Fruchtoberfläche liegen.

Das Wachs füllt nicht nur jene Risse aus, die infolge des Zerreißens der Kutikularleisten entstanden sind, sondern auch andere Formen der inneren Rissbildungen. So kann z. B. die verhältnismässig seltene Form der inneren Rissbildungen, welche infolge Längsspaltung in mittlerer Membranschicht entsteht, mit Wachs ausgefüllt werden. Die länglichen Einschlüsse solcher Spalte weisen in Flächenschnitten ebenfalls eine Streifung auf, deren Verlauf jedoch quer zur Spallänge liegt. Ebenso können auch innere Rissbildungen, die in den Ecken entstehen, mit Wachs gefüllt sein; sie zeigen dann in Flächenschnitten ebenfalls eine Streifung.

Die äusseren Rissbildungen können geschlossen werden, indem sie mit dickeren Wachsenlagerungen, die ebenfalls eine streifige Struktur aufweisen, überdeckt werden. Das Wachs überdeckte in den beobachteten Fällen vollständig jedoch nur die kleineren äusseren Rissbildungen, also solche, die sich etwa über zwei oder über eine kleinere Anzahl von Zellen erstreckten. Aus Abb. 4, in der so eine Rissbildung dargestellt ist, entnimmt man über der Wachsenlagerung noch kleine Gruppen von isolierten Wachsstäbchen. Ausser den Rissbildungen, die mit solchen

Wachsanlagerungen völlig bedeckt waren, fand ich auch solche, deren Wachsanlagerung nur unvollständig war. Im letzteren Fall waren dicke Wachsanlagerungen nur in den peripheren Abschnitten der Rissbildungen ausgebildet.

Die Richtung der Streifung in den Wachsanlagerungen der äusseren Rissbildung ist normal zur Linie, in welcher der Riss verläuft. Es ist charakteristisch, dass die Richtung der streifigen Struktur sowohl bei Wachseinschlüssen als auch bei Wachsanlagerungen so gut wie immer normal zur Streckung der Risse verläuft.

Aus dem bisher Gesagten geht hervor, dass alle Formen des Membranreissens »verheilen« können, indem sie mit Wachs ausgefüllt werden. Dabei haben alle Wachsbildungen, die in solchen Fällen entstehen, eine charakteristische und allem Anschein nach einheitliche Struktur.

Jedenfalls sind Wachseinschlüsse die häufigste Form der Wachsbildungen. Die nun folgenden Beobachtungen, welche mit der Absicht, die in der Membran eingeschlossene Substanz zu identifizieren, durchgeführt wurden, beziehen sich vorwiegend auf diese Art von Wachseinschlüssen.

Das eingeschlossene Wachs löst sich weder in kaltem, absolutem Alkohol noch in konz. Mineralsäuren. Dagegen ist es leicht löslich in heissem Alkohol, Äther, Xylol, Chloroform und Terpentinöl. In siedendem Wasser schmilzt die Wachsmasse, wobei die Einschlüsse ihre Struktur verlieren.

Sudan III. färbt die Einschlüsse sehr langsam – zum Unterschied von den kutinisierten Membranteilen – und erst nach längerer Zeit erhalten sie eine charakteristische gelb-rote Farbe.

In polarisiertem Licht zwischen gekreuztem Nikol leuchten die Einschlüsse in intensivem weissen Licht. Das eingeschlossene Wachs ist optisch anisotrop sowohl in Flächenschnitten als auch in Querschnitten. Im letzteren Falle leuchten sowohl die längs (mit streifiger Struktur) als auch die quer (mit »körniger« Struktur) vom Schnitte getroffenen Einschlüsse. Durch Erwärmen der in verdünnten Glyzerin eingeschlossenen Schnitte geht die Doppelbrechung verloren, indem sie nach dem Erkalten des Präparats wieder zurückkehrt. Der Charakter der Doppelbrechung wurde bei den Wachseinschlüssen, welche die queren Risse in den Kutikularleisten ausfüllen, untersucht; es zeigte sich, dass diese in bezug auf Richtung des Membranverlaufs optisch negativ sind.

Nach längerem Kochen in 30% alkoholischer Lösung von Kalilauge löst sich aus den Membranen sowohl das Kutin als auch das Wachs. Es bleiben nur die Zellulose führenden Membranteile zurück. In Flächenschnitten beobachtet man nach dieser Behandlung an jenen Stellen, wo vorher zwischen den auseinandergewichenen Teilen der Kutikularleisten sich Wachseinschlüsse befanden, leere Rissbildungen (Abb. 6). An solchen Präparaten ist deutlich erkennbar, dass diese Rissbildungen infolge des Zerreißens der mittleren, aus Zellulose bestehenden Membranamellen, die vor dem Herauslösen des Kutins stark kutinisiert waren, entstanden sind.

Mit Hilfe einiger Reagentien ist es möglich, das Kutin aus den Membranen zu beseitigen und dabei die Wachseinschlüsse ungelöst oder nur teilweise gelöst zu erhalten, wobei sie in solchen Präparaten scharf hervortreten. Behandeln wir die Präparate z. B. mit konz. Lösung von Chromtrioxyd, so werden nach dem Auflösen der Zellulose- und Pektin-Teile auch die kutinisierten Membranpartien gelöst. Nach dem Auflösen der Membranen bleiben die Wachseinschlüsse noch eine Zeit lang ungelöst, bis sie schliesslich ebenfalls aufgelöst werden. Die Wachseinschlüsse sind also gegenüber der CrO_3 resistenter als die kutinisierten Teile der Membran.

Ähnlich verhält sich auch die Salpetersäure, die bekanntlich das Kutin rasch zersetzt. Nach einer völligen Beseitigung des Kutins durch diese Säure, bleiben die Wachseinschlüsse scheinbar vollständig erhalten, indem an ihnen keine Spur einer Zersetzung feststellbar ist. Im Präparaten, die mit Salpetersäure behandelt wurden, sind Struktur und Form der Wachseinschlüsse besonders klar erkennbar. Taf. 1 zeigt einige Stellen im Präparat, in dem die Kutikularleisten durch eine entsprechende Behandlung mit Salpetersäure nur teilweise abgebaut wurden, während die unversehrt gebliebenen Wachseinschlüsse sich an Stellen, wo die Leisten gerissen sind, durch ihre charakteristische Form deutlich hervorheben.

Auch die Präparate in starkem Chloralhydrat (5 : 2) konnten der Feststellung der Lokalisation des eingeschlossenen Wachses und der Untersuchung seiner Struktur gute Dienste leisten. Wie die Salpetersäure, so hat auch das Chloralhydrat die Eigenschaft, das Kutin zu zersetzen, wenn es auch viel langsamer wirkt. Nachdem die Präparate, die vom Alkoholmaterial hergestellt wurden, einige Monate lang in einer starken Chloralhydratlösung lagen, blieb die Membran erhalten, enthielt jedoch kein Kutin mehr. Die Wachseinschlüsse zeigten trotz der langen Wirkung des Chloralhydrats keinerlei bemerkbare Veränderungen. Dass das Kutin wirklich aus der Membran völlig beseitigt war, wurde durch Färbung mit Sudan III bewiesen; nach längerer Zeit färbten sich die Wachseinschlüsse gelbrot, während die Membranen völlig farblos blieben.

Sowohl das Chromtrioxyd, als auch das Chloralhydrat und die Salpetersäure zersetzen demnach das in der Membran eingelagerte Kutin, während sie die Wachseinschlüsse langsamer oder gar nicht zersetzen. Will man das Kutin aus der Membran völlig beseitigen und dabei die Wachseinschlüsse möglichst erhalten, so scheint die Salpetersäure das geeignetste Mittel zu sein. Zur raschen Orientation über die Lokalisation und Form des eingeschlossenen Wachses konnte Chloralhydrat mit Erfolg verwendet werden.

Mit Zuhilfenahme dieser Mittel wurde die Untersuchung der Menge und Form von Wachseinschlüssen in einzelnen Früchten, wesentlich erleichtert. So konnte festgestellt werden, dass sich die reifen Früchte, welche in verschiedenen Jahren gesammelt wurden und von verschiede-

nen Sorten herrührten, inbezug auf Anzahl und Form der Einschlüsse voneinander erheblich unterscheiden. Bei einigen Früchten waren so gut wie alle Rissbildungen mit Wachs ausgefüllt, während bei anderen ein Teil der Rissbildungen gar nicht oder nur teilweise mit Wachs ausgefüllt war. Die Frage, ob diese Unterschiede die Folge verschiedener Reifungsstadien, ökologischer Bedingungen oder Sortenangehörigkeit sind, bleibt unbeantwortet.

Jedenfalls sammelt sich das Wachs bei allen diesen Früchten in bedeutenden Mengen innerhalb der Risse des Epikarps, wo es die zerrissene Kutikula und die kutinisierten Teile, die nicht mehr regenerationsfähig sind, ersetzt. Doch kann funktionell das Wachs die kutinisierte Membran nur teilweise ersetzen. Die Kutikularschichten haben bekanntlich infolge ihrer beträchtlichen Festigkeit eine Verfestigung der oberflächlich gelegener Pflanzenteile zur Folge. Das eingeschlossene Wachs, sowie die Wachsanlagerungen, können aber keine mechanische Funktion haben.

LEGENDE

- Abb. 1. Querschnitt durch das Epikarp der Nektarine. *a* Kutikularschichten, *b* Kutikularleisten; in optischem Schnitt schwarz dargestellt (ebenso wie die Kutikularschichten), von der Seite gesehen mit grauem Farbton angedeutet, *c* Tüpfel in der Kutikularleiste, *d* Zellulose und Pektin führende Membranschichten (infolge beträchtlicher Quellung dieser Schichten sind die Tüpfel oft nicht sichtbar), *e* Lumen der Epidermiszelle, *f* Hypoderm, *g* innere Rissbildung, die infolge Zerreißens der Kutikularleiste entstanden und mit Wachs ausgefüllt ist (Seitenansicht!).
- Abb. 2. Äussere Epidermis des Perikarps der Nektarine (Flächenansicht). *a* Kutikularleisten, *b* Zellulose-Pektin-Schichten, *c* Zellumen, *d* innere Rissbildung ohne Wachseinschlüsse, *e* innere Rissbildung mit Wachseinschluss, *f* äussere Rissbildung.
- Abb. 3. Querschnitt durch das Epikarp. *a* äussere Rissbildung, entstanden infolge Zerreißens der Kutikula und der peripheren kutinisierten Schichten, *b* Kutikula.
- Abb. 4. Fruchtoberhaut der Nektarine (Aufsicht). Die Zellulose und Pektin führenden Schichten sind nicht eingezeichnet. *a* Kutikularleisten, *b* innere Rissbildung, ausgefüllt mit Wachs, *c* äussere Rissbildung ausgefüllt mit Wachs.
- Abb. 5. Querschnitt durch das Epikarp. *a* Kutikularschichten, *b* Kutikularleisten, innere Rissbildung, ausgefüllt mit Wachs.
- Abb. 6. Seitenwand einer Epidermiszelle nach Entfernung von Kutin und Wachs (Aufsicht). *a* Rissbildung in der Mitte der Seitenwand, wo sich vor der Beseitigung der Fettsubstanzen der Wachseinschluss befand.

Tafel 1; Fig. 1–4. Die Fruchtoberhaut der Nektarine (Aufsicht). Alkoholmaterial, Kutin teilweise durch Einwirken von HNO_3 beseitigt, nachher gefärbt mit Sudan III. Die Wachseinschlüsse in den Seitenwänden gut sichtbar. Fig. 1 und 2. In gewöhnlichem Licht, Fig. 3 und 4. In polarisiertem Licht zwischen gekreuztem Nikol.

L I T E R A T U R

- De Bary A.*, Über die Wachsüberzüge der Epidermis. Bot. Ztg. 29, p. 128, 1871.
- Clements H. F.*, Morphology and Physiology of the Pome Lenticels of *Pyrus Malus*. Bot. Gazette, 97, p. 101, 1935.
- Darm O.*, Über den Bau, Entwicklungsgeschichte und die mechanischen Eigenschaften mehrjähriger Epidermen bei den Dicotyledonen. Beih. z. bot. Cntrbl. 11, 219, 1902.
- Haberlandt G.*, Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter. Leipzig 1905.
- Hess K., W. Wergin u. H. Kiessig.*, Zur Frage des Aufbaues der Primärwand der Baumwollhaare. Planta 33, p. 151, 1942-1943.
- Kreger D. R.*, An X-Ray Study of Waxy Coatings from Plants. Recueil trav. bot. néerland. 41, p. 603, 1949.
- Linsbauer K.*, Die Epidermis. Handb. d. Pflanzenanatomie, Berlin, 1930.
- Long E. M.*, Developmental Anatomy of the Fruit of the Deglet Noor Date. Bot. Gazette 104, p. 426, 1943.
- Meissner F.*, Die Korkbildung der Früchte von Aesculus- und Cucumis-Arten. Österr. Bot. Z., 99, 1952.
- Miličić D.*, Anatomska građa epikarpa breskve i neke osobitosti u mezokarpu (kroatisch mit englischer Zusammenfassung). Acta botanica Univ. Zagreb. 12-13, p. 207, 1949.
- Nestler A.*, Die Rinnenbildung auf der Aussenepidermis der Paprikafrucht. Ber. deutsch. bot. Gesell. 24, p. 589, 1906.
- Scott F. M. u. Baker K. C.*, Anatomy of Washington Navel Orange Rind in Relation to Water Spot. Bot. Gazette 108, p. 459, 1947.
- Tunmann O. - Rosenthaler L.*, Pflanzenmikrochemie. Berlin 1931.
- Werner L.*, A physiological study of cracking in apples. Journ. Agric. Res. 51, 1935.
- Werner L.*, Histology of apple fruit tissue in relation to cracking. Journ. Agric. Res. 57, p. 813, 1938.
- Wuhrmann - Meyer K. u. M.*, Untersuchungen über die Absorbition ultravioletter Strahlen durch Kutikular- und Waschschichten von Blättern. I. Planta 32, p. 43, 1941-1942.

S A D R Ź A J

Prilozi anatomiji ploda breskve. II. Pukotine i voštane tvorevine u membranama epikarpa.

Vanjska epiderma perikarpa breskve goliće sadržava u vanjskoj membrani ispod kutikule kutikularne slojeve znatne debljine, a u bočnim membranama dobro razvijena kutikularna rebra. Zbog znatne napetosti, koja se stvara u epikarpu odraslih plodova, nastaje kidanje kutiniziranih dijelova membrane. Pri tom se stvaraju u membranama dvije glavne forme pukotina: jedne, *površinske pukotine*, stvaraju se zbog kidanja kutikule i kutikularnih slojeva i stoga su prema vani otvorene, a druge, *unutrašnje pukotine*, nastaju isključivo zbog kidanja kutikularnih rebara, pa su zato zatvorene u unutrašnjosti membrane.

Kad nastaju pukotine, one se ne proširuju u znatnijoj mjeri na susjedne nekutinizirane membranske dijelove, koji se odlikuju znatnom

rastezljivošću, tako da protoplasti epidermskih stanica ostaju i nadalje svagdje ovijeni membranom i zadrže, barem u većini slučajeva, sposobnost vršenja životnih funkcija.

Unutrašnje i vanjske pukotine mogu se poslije ispuniti voskom. Voštane uklopine naročito su česte u zatvorenim pukotinama, koje nastaju zbog poprečnog kidanja kutikularnih rebara. Te uklopine imaju karakterističnu strukturu. Čini se, da su izgrađene iz štapičastih elemenata, koji su većinom položeni paralelno s površinom ploda i paralelno sa smjerom, u kome se pružaju kutikularna rebra.

Voštane uklopine jako su optički anizotropne. S obzirom na karakter dvoloma optički su negativne. Kod povišene temperature gube svojstvo optičke anizotropnosti, ali se to svojstvo ponovno vraća, kad se temperatura snizi.

SUMMARY

Contributions to the Anatomy of the Fruit of Peach. II. Cracks and Wax Formations in Cell Walls of Epicarps.

The outer epidermis of epicarp of Nectarine (*Prunus persica* var. *nucipersica* C. K. Schneider) in the outer cell-walls below the cuticle contains cuticular layers of considerable thickness, and in the lateral walls well developed cuticular ribs (fig. 1). Because of considerable tension in epicarp of developed fruits the cutinised parts of the epidermal walls break up on many places. Two main forms of cracks are produced: the *outer cracks* (fig. 2f. and 3a) are produced because of the break of cuticle and cuticular layers and that is why they are open and the other, *inner cracks* (fig. 1g, 2 d and 5c), are caused only by the break of cuticular ribs, and that is why they are closed in the inner of cell-walls.

When the cracks are produced, they do not extend to a greater degree on the neighbouring uncutinised membrane parts which are characterised by considerable extensibility, so that protoplast of the epidermic cells remain everywhere wrapped by membrane and preserve, at least in most cases, their ability of fulfilling their vital functions.

The inner and outer cracks can be filled up with wax. Wax inclusions are frequent especially in inner crack, which are caused by transversal rupture of cuticular ribs (fig. 1g, 2e and 5c). Those inclusions have a characteristic structure. It seems that they are built by rod-shaped elements, which are mostly laid parallelly with the surface of fruit and parallelly with the direction in which the cuticular ribs are settled (fig. 1, 4b and 5c).

Wax inclusions are optically anisotropic (Tab. I, fig. 3 and 4) and shine in polarised light between the crossed Nicols in many positions. The birefringence of the inclusions is negative. This negative birefringence disappears with rise of temperature, but it reappears on cooling.

EXPLICATIONS OF FIGURES

- Fig. 1. Epicarp of Nectarine in transverse section, *a* cuticular layers, *b* cuticular ribs; in section shown black (cuticular layers as well), in face view marked grey, *c* pit in the cuticular rib, *d* membrane layers of cellulose and pectic substances (because of the swelling of these layers the pits are often unseen). *e* lumen of epidermic cell, *f* hypodermis, *g* an inner crack caused by the break of cuticular ribs filled with wax (in face view).
- Fig. 2. Outer epidermis of pericarp of Nectarine (in face view), *a* cuticular ribs, *b* membrane layers of cellulose and pectic substances, *c* a lumen of the cell, *d* an inner crack without included wax, *e* an inner crack with includes wax, *f* an outer crack.
- Fig. 3. Epicarp in transverse section, *a* an outer crack caused by the break of cuticle and peripheral cutinised layers, *b* cuticle.
- Fig. 4. Outer epidermis of pericarp (in face view). Layers of cellulose and pectic substances are not drawn, *a* cuticular ribs, *b* an inner crack filled with wax, *c* an outer crack filled with wax.
- Fig. 5. Epicarp in transverse section, *a* cuticular layers, *b* cuticular ribs, *c* an inner crack filled with wax.
- Fig. 6. A part of outer epidermis after cutin and wax have been taken away (in front view), *a* a crack in the middle of the lateral wall where there was a wax inclusion before fat substances have been taken away.

Table I. Fig. 1-4: The epicarp of Nectarine (in face view). (Material preserved in alcohol, cutin partially removed under the influence of nitric acid, later dyed with Sudan III.) Wax inclusions in lateral walls well seen. Fig. 1 and 2 in ordinary light, fig. 3 and 4 in polarised light between crossed Nicols.

