

Phyton (Austria)	Vol. 17	Fasc. 3—4	195—212	18. 8. 1976
------------------	---------	-----------	---------	-------------

Histologie und Verkernung des Holzes von *Sambucus nigra* und *Sambucus racemosa*

I. Histologie und jahreszeitliche cytologische Veränderungen

Von

Stefan PLANK *)

Aus dem Institut für Anatomie und Physiologie der Pflanzen der Universität Graz und dem Ludwig Boltzmann-Institut für Umweltwissenschaften und Naturschutz in Graz

Mit 4 Tabellen und 19 Abbildungen (4 Tafeln)

Eingelangt am 31. Oktober 1975

Zusammenfassung

Im ersten Teil über Fragen der Verkernung im Stamm- und Wurzelholz von *Sambucus nigra*, dem Schwarzen Holunder, und *Sambucus racemosa*, dem Roten Holunder, wurden vorwiegend vergleichende histologische Untersuchungen unter Berücksichtigung der jahreszeitlichen Veränderungen von Stärke und Chondriom vorgenommen.

1. In histologischer Hinsicht sind Stamm- und Wurzelholz von *Sambucus nigra* und *Sambucus racemosa* ähnlich aufgebaut. Das Grundgewebe bilden lebende Holzfasern, die Gefäße sind mikropor und zerstreutporig angeordnet.

2. Es wird vorgeschlagen, das Holz der untersuchten Holunderarten dem *Aesculus hippocastanum* — Bautyp nach BRAUN 1970 zuzuordnen.

3. Die heterogenen Holzstrahlen sind vom K-sl-m-Typ nach BRAUN, WOLKINGER & BÖHME 1967.

4. Das Wurzelholz unterscheidet sich vom Stammholz durch größere Zelldimensionen.

5. *Sambucus nigra* bildet nach sechs bis zehn Jahren Kernholz aus, während bei *Sambucus racemosa* schon nach zwei bis drei Jahren Verkernung einsetzt.

*) Mag. Dr. Stefan PLANK, Ludwig Boltzmann-Institut für Umweltwissenschaften und Naturschutz, Heinrichstraße 5, A-8010 Graz.

6. Stärke wird in Form von Stärkekörnern in Holzfasern und Parenchymzellen gespeichert.

7. Stärkemobilisierung und Mitochondriengestalt unterliegen jahreszeitlich bedingten Veränderungen.

8. Das Kernholz ist stärkefrei, es ist an anatomischen Schnitten vom Splintholz durch die Anwesenheit von Thyllen in den Gefäßen abgrenzbar.

In einer folgenden Arbeit wird speziell auf Fragen der Zellkernmorphologie, des DNS-Gehaltes der Zellkerne und der Zellaktivität in Zusammenhang mit der Verkernung eingegangen.

Summary

The first part of investigations presented here deals with the formation of heartwood in stems and roots of *Sambucus nigra* and *Sambucus racemosa*. Investigations are reported primarily about the comparative histology with regard to the seasonal changes of starch and chondrioma.

1. Histologically the wood of stem and root of both *Sambucus*-species are of similar structure. Living fibres are predominant, the vessels are diffuse-porous and of small diameter.

2. It is proposed to adjoin the wood of *Sambucus* investigated here to the *Aesculus hippocastanum*-type after BRAUN 1970.

3. The heterogenous rays correspond to the K-sl-m-type after BRAUN, WOLKINGER & BÖHME 1967.

4. The wood of the roots is distinguished from the wood of stems by greater cell elements.

5. *Sambucus nigra* forms heartwood after 6—10 years, whereas in *S. racemosa* heartwood appears already after 2—3 years.

6. Starch is stored in form of grains in fibres and in parenchyma cells.

7. The decomposition of starch and the shape of the mitochondria are subjected to seasonal variations.

8. The heartwood is free of starch and may be distinguished from the sapwood by tylosis in the vessels.

A second part dealing with the morphology and the DNS-content of the nuclei and the activity of the cells forming heartwood is in preparation.

1. Einleitung

Kernholzbildung ist das wichtigste Alterungsphänomen bei holzigen Pflanzen und läßt sich, zumindest in Anzeichen, bei allen Holzarten feststellen. Die Verkernung ist ein komplexer Vorgang, der von physiologischen, chemischen und physikalischen Faktoren gesteuert wird (CHATTAWAY 1952, FAHN & ARNON 1963, DIETRICH 1964, FREY-WYSSLING & BOSSHARD 1964, HUGENTOBLE 1965, BOSSHARD 1967, ZIEGLER 1968, NÉCSENYI 1968).

Das Komitee für Nomenklatur des Internationalen Verbandes der

Holzanatomen (IAWA 1964) hat den Begriff Kernholz einheitlich definiert: „Die inneren Zonen im Holz, die im stehenden Stamm keine lebenden Zellen mehr enthalten und in denen die Reservestoffe in der Regel abgebaut oder in Kernholzsubstanzen umgewandelt worden sind. Wirkt meist dunkler als das Splintholz (Farbkernholz), obwohl ein Farbumterschied nicht immer klar zu Tage tritt“.

An zwei nah verwandten einheimischen Sträuchern, *Sambucus nigra* L., dem Schwarzen Holunder und *Sambucus racemosa* L., dem Roten Holunder, wurden die Verkernungsvorgänge näher untersucht. Im ersten Teil dieser Arbeit wird neben einer genauen histologischen Beschreibung des Stamm- und Wurzelholzes auch auf die Stärkespeicherung und die Mitochondrienmorphologie in Abhängigkeit von der Jahreszeit und dem Zellalter näher eingegangen.

In einem folgenden zweiten Teil wird über die Zellkernmorphologie sowie die Veränderungen der Zellkerngestalt und des DNS-Gehaltes unter besonderer Berücksichtigung der Verkernung berichtet werden.

Für viele wertvolle Hinweise und Anregungen danke ich besonders Herrn Univ.-Prof. Dr. Franz WOLKINGER, Leiter des Ludwig Boltzmann-Institutes für Umweltwissenschaften und Naturschutz in Graz, Herrn Univ.-Prof. Dr. Otto HÄRTEL, Vorstand des Institutes für Anatomie und Physiologie der Pflanzen der Universität Graz, Herrn Hofrat Dipl.-Ing. Dr. Fritz GRASENICK, Vorstand des Zentrums für Elektronenmikroskopie in Graz, Madame Yvette CZANINSKI, Ecole Normale Supérieure, Laboratoire de Botanique, Paris und Madame Danièle DIROL, Centre Technique du Bois, Paris.

2. Material und Methoden

Die Proben von *Sambucus nigra* stammten aus dem Botanischen Garten der Universität Graz, aus Bohain in Nordfrankreich und aus dem Garten der Ecole Normale Supérieure in Paris. Das untersuchte Holz von *Sambucus racemosa* stammte vom Lustbühel bei Graz.

Für Vermessungszwecke wurde das Holz in einer Mischung aus 30 Vol % H_2O_2 : Eisessig (1:1) 48 Stunden bei 60°C mazeriert. Die Zellwände wurden anschließend in einer 5% wässrigen Lösung von Bismarckbraun gefärbt.

Von frischem Material wurden mit dem Leitz-Schlittenmikrotom Dünnschnitte (20–30 μm) angefertigt. Der Zellinhalt wurde mit Eau de Javel entfernt und die Schnitte nach Neutralisierung in Essigsäure in einer 1% wässrigen Lösung von Janusgrün gefärbt (ROMEIS 1968).

Das Chondriom wurde nach der Methode von BAKER 1946 (modifiziert von CZANINSKI 1965) unter Einhaltung des Zeitplanes nach LISON 1960 fixiert und gefärbt.

Die Zellkerne wurden nach verschiedenen Methoden gefärbt, hauptsächlich kam die Feulgen'sche Nuklealreaktion zur Anwendung (siehe dazu PLANK 1975).

Von den Stärkekörnern wurden Dauerpräparate nach der „Periodic Acid Schiff“ (PAS)-Methode hergestellt (JENSEN 1962).

Die rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen entstanden in Zusammenarbeit mit dem Zentrum für Elektronenmikroskopie in Graz. Kleine Holzquader ($1 \times 3 \times 3$ mm) wurden in schmelzendem Stickstoff bei -210°C fixiert und anschließend in flüssigem Stickstoff mit Glasmessern gehobelt. Die Gefriertrocknung und Goldbedampfung der Präparate erfolgte in der universellen Präparationsanlage EPA 100 (ALDRIAN, WALTINGER & ZEDLACHER 1972).

Für die rasterelektronenmikroskopischen Untersuchungen und Aufnahmen stand das Cambridge Stereoscan Mark II zur Verfügung. Arbeitsspannung: 30 KV (WOLKINGER, PLANK & BRUNEGGER 1975).

3. Splint- und Kernholz

Das Holz von *Sambucus nigra* und *Sambucus racemosa* ist einander sehr ähnlich. Es ist von gelblich-brauner Farbe und nicht glänzend. Die Jahresringgrenzen sind deutlich erkennbar und die schmalen Holzstrahlen liegen eng beisammen. Ähnliche makroskopische Eigenschaften weist das Wurzelholz auf. Es ist nur durch das Fehlen des breiten zentralen Markzylinders vom Stammholz zu unterscheiden.

Nach BOSSHARD 1967 könnte man den Holunder zu den fakultativen Farbkernhölzern rechnen, da er nicht immer einen deutlichen Farbkern ausbildet. Tritt ein Farbkern auf, unterscheidet er sich nur durch seine dunklere, etwas ins Grau gehende Farbe vom Splint.

Der Anteil des Splintholzes am Stammquerschnitt ist bei den beiden Holunderarten unterschiedlich (Abb. 1). Im Stammholz des Roten Holunders wurde bereits nach zwei bis drei Jahresringen Verkernung festgestellt. Im Gegensatz dazu erstreckt sich der lebende Splint beim Schwarzen Holunder meist über sechs bis zehn Jahresringe. Eine Probe aus Nordfrankreich (50° nördliche Breite) wies sogar einen zwanzigjährigen Splint auf. Äußere Faktoren, wie Klima, Boden und sogar geographische Breite scheinen die Kernholzbildung zu beeinflussen (DIETRICH 1964, WAGENFÜHR 1966).

In der Wurzel wurden keine Verkernungsvorgänge beobachtet. Die ältesten untersuchten Wurzeln wiesen neun Jahresringe auf.

Das Splintholz zeigt in der Regel einen höheren Wassergehalt, da Wasserleitung und lebende Zellen auf diesen Bereich beschränkt sind. Dennoch sind Hölzer mit sogenannten Naßkernen bekannt, bei denen der Feuchtigkeitsgehalt im Kern über jenem im Splint liegt (Literatur bei

SACHSSE 1967). Der Kern erfüllt hier eine Speicherfunktion, um in Trockenperioden den Splint mit Wasser zu versorgen.

Eine in den Sommermonaten erfolgte Wassergehaltsuntersuchung im Splint- und Kernholz der Holunderarten (12. August 1974) zeigte folgende Ergebnisse: Das Holz von *S. racemosa* ist wasserreicher als das von *S. nigra*. Außerdem zeigt der Rote Holunder eine klare Vernässung des Kernholzes, während beim Schwarzen Holunder der Splint wasserreicher ist (Abb. 1). Wie die anatomischen Untersuchungen zeigen, weist das Holz des Roten

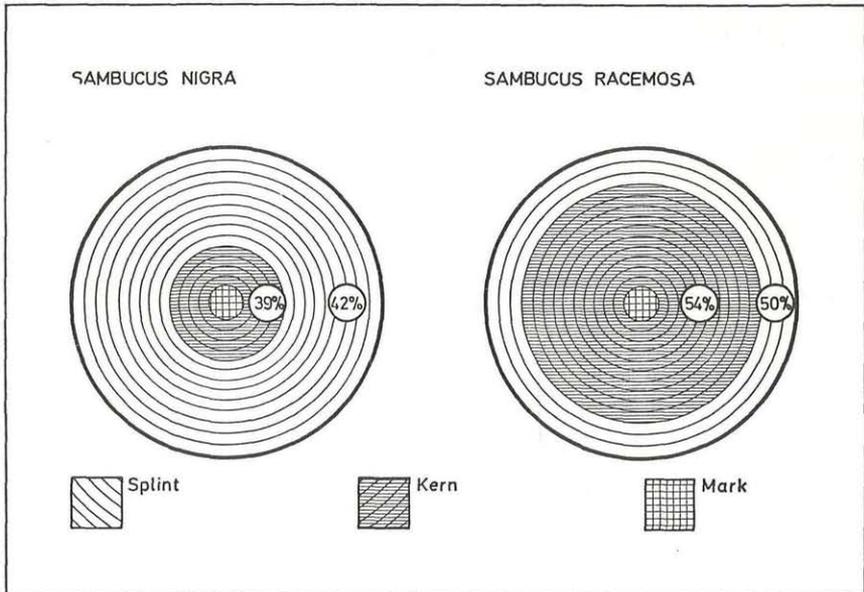


Abb. 1. Querschnitt des Stammholzes von *Sambucus nigra* und *Sambucus racemosa* (schematisch; Holzstrahlen nicht gezeichnet). In Prozent wird der Wassergehalt des Holzgewebes ausgedrückt. Näheres im Text

Holunders mehr Gefäße pro Querschnitt auf als das des Schwarzen (siehe Tab. 2). Beim frühjahrszeitlichen Laubausbruch erscheinen bei *S. racemosa* die Infloreszenzen gleichzeitig mit den Blättern. Ob ein Zusammenhang zwischen diesem Vorgang, bei dem zusätzliche Reservestoffe mobilisiert werden müssen, und der vermehrten Anzahl von Gefäßen pro Flächeneinheit besteht, wird diskutiert. Der schmale Splint im Holz des Roten Holunders kann nur durch eine Vergrößerung des wasserleitenden Raumes die benötigten Wassermengen liefern. Ob das Kernholz dabei als Wasserspeicher dient, wird in zukünftigen Arbeiten untersucht werden.

4. Vergleichende Histologie des Holzes

4. 1. Ontogenetische Entwicklung

Die Keimpflanzen der beiden Holunderarten besitzen diarche Wurzeln (Abb. 2). Der Übergang zum Sproßgewebe erfolgt in den oberen Teilen des Hypocotyls, wo der einheitliche Metaxylemstrang der Keimwurzel aufgespalten wird und durch die synchrone Teilung des Wurzelphloems ein Kranz von meist vier kollateralen Gefäßbündeln entsteht. Diese sind durch breite Markstrahlen voneinander getrennt (Abb. 3).

Nach dem Einsetzen des sekundären Dickenwachstums entsteht ein geschlossener Leitgewebszylinder. Die Art des sekundären Dickenwachstums entspricht dem Coniferen-Bautyp nach ESAU 1969.

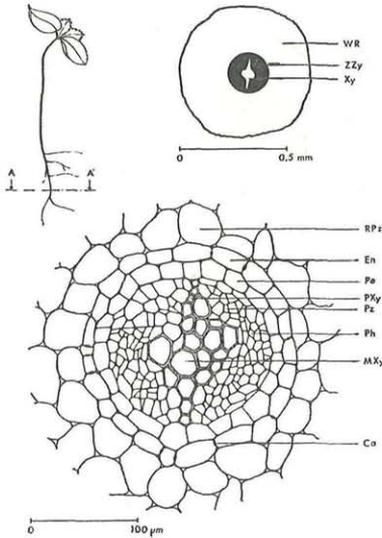


Abb. 2

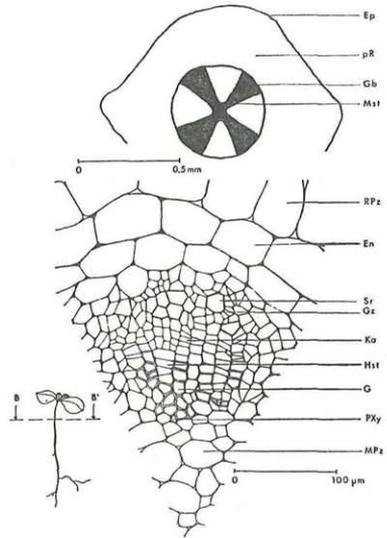


Abb. 3

Abb. 2. Keimpflanze von *Sambucus nigra*. Schnitt A—A': Keimwurzel mit diarchem Xylem (Ca = Caspary'scher Streifen; En = Endodermis; MXy = Metaxylem; Pe = Perizykel; Ph = Phloem; PXY = Protoxylem; Pz = Parenchymzelle; RPz = Rindparenchymzelle; WR = Wurzelrinde; Xy = Xylem; ZZy = Zentralzylinder)

Abb. 3. Keimpflanze von *Sambucus racemosa*. Schnitt B—B': Hypokotyl mit kollateralem Gefäßbündel. Die Differenzierung vom Wurzel- zum Sproßxylem ist abgeschlossen (En = Endodermis; Ep = Epidermis; G = Gefäß; Gb = Gefäßbündel; Gz = Geleitzelle; Hst = Holzstrahl; Ka = Kambium; MPz = Markparenchymzelle; Mst = Markstrahl; pR = primäre Rinde; pXY = Protoxylem; RPz = Rindparenchymzelle; Sr = Siebröhre)

4. 2. Das Holz

Auch in histologischer und anatomischer Hinsicht ist das Holz von *S. nigra* und *S. racemosa* ähnlich gebaut. Zwischen Stamm- und Wurzelholz besteht weitgehend Übereinstimmung.

BRAUN 1970 hat die Holzarten in histologische Bautypen eingeteilt und dabei 17 verschiedene Typen beschrieben. Das Holunderholz ordnet er dem *Rhamnus cathartica*-Bautyp zu. Kennzeichnend dafür sind ein Grund-

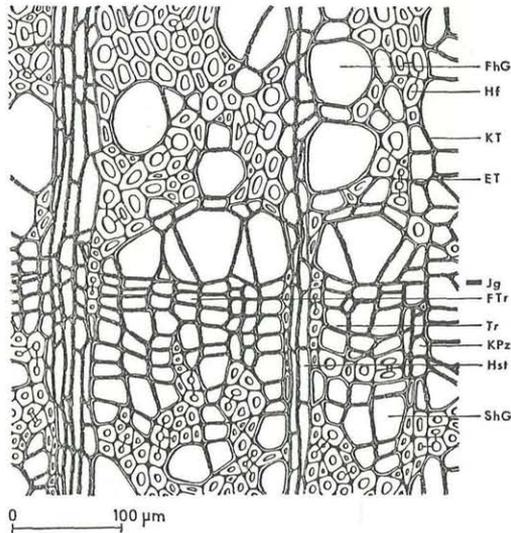


Abb. 4. Querschnitt des Stammholzes von *Sambucus racemosa* im Bereich der Jahresringgrenze. Das Grundgewebe aus lebenden Holzfasern wird hier von einer schmalen Zone aus Tracheiden und Fasertracheiden abgelöst (ET = Einfacher Tüpfel; FhG = Frühholzgefäß; FTr = Fasertracheide; Hf = Holzfaser; Hst = Holzstrahl; Jg = Jahresringgrenze; KPz = Kontaktparenchymzelle; KT = Kontakttüpfel; ShG = Späthholzgefäß; Tr = Tracheide). Näheres im Text

gewebe aus Tracheiden- und Holzfaserkomplexen, mikropore Gefäße mit einfacher Durchbrechung und lebende Holzfasern.

Das Holz der untersuchten Holunderarten, das betrifft das Stamm- wie auch das Wurzelholz, setzt sich aus verschiedenen toten und lebenden Geweben zusammen.

Das Grundgewebe bilden fast ausschließlich lebende Holzfasern, die interzellularenfrei aneinandergrenzen (WOLKINGER 1969, 1970, 1971) (Abb. 4, 5). Neben ihrer Stütz- und Kittfunktion kommt ihnen noch die Rolle der Stärkespeicherung zu. Fast das ganze Jahr über sind die Holzfasern mit Stärkekörnern gefüllt (Abb. 16, Tafel III). Die Gestalt der Holz-

fasern ist spindelförmig, die Enden sind zugespitzt, selten zweizipfelig. Die radialen Wände sind mit schrägen, einfachen Tüpfeln versehen (Abb. 6, 7). Die durchschnittlichen Werte für Länge, Durchmesser und Wanddicke der Holzfasern variieren bei den Holunderarten geringfügig. Die Werte sind der Tab. 1 zu entnehmen. Generell gilt, daß die Fasern beim Roten Holunder kürzer sind als beim Schwarzen. In der Wurzel sind durchwegs größere Zellen als im Stammholz anzutreffen.

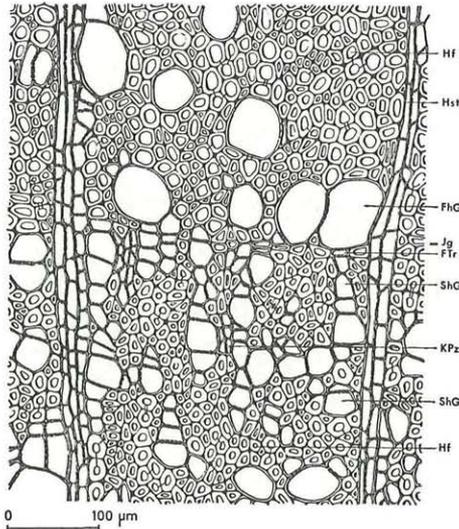


Abb. 5. Querschnitt durch das Wurzelholz von *Sambucus racemosa* im Bereich der Jahresringgrenze. Das Holzfaser-Grundgewebe tritt bis unmittelbar an die Jahresringgrenze heran (FhG = Frühholzgefäß; FTr = Fasertracheide; Hf = Holzfaser; Hst = Holzstrahl; Jg = Jahresringgrenze; KPz = Kontaktparenchymzelle; ShG = Späthholzgefäß). Näheres im Text

Tabelle 1

Mittel- und Streuwerte von verschiedenen Dimensionen der lebenden Holzfasern im Holz von *Sambucus nigra* und *Sambucus racemosa*

	<i>Sambucus nigra</i>		<i>Sambucus racemosa</i>	
	Stamm	Wurzel	Stamm	Wurzel
Länge der Holzfasern [mm]	0,9 ± 0,3	1,0 ± 0,4	0,6 ± 0,2	0,8 ± 0,3
Durchmesser der Holzfasern [µm]	28 ± 10	28 ± 10	23 ± 6,5	25 ± 10
Dicke der Faserwand [µm]	5,5 ± 2,5	4 ± 2	5,0 ± 1,7	4,8 ± 2,2

Tracheiden treten im Holunderholz nur sehr spärlich auf. Sie sind auf das Spätholz beschränkt und vermitteln häufig zwischen Früh- und Spätholzgefäßen im Bereich der Jahresringgrenze (Abb. 4, 5, 6). Die radialen Wände sind in ein bis drei Reihen mit Hoftüpfeln versehen.

Auch Fasertracheiden, ein Zelltyp, der sich von den Holzfasern durch

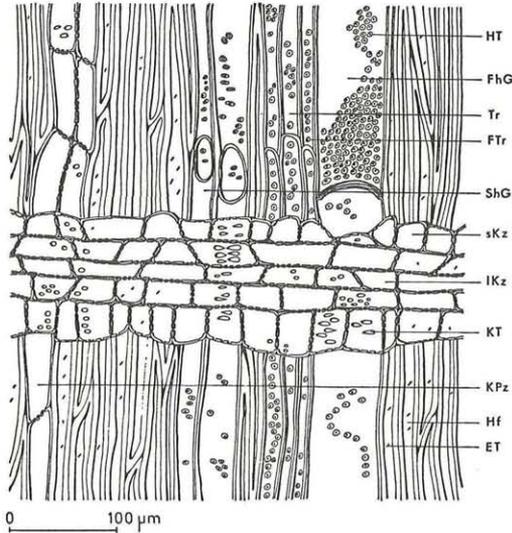


Abb. 6. Radialschnitt des Stammholzes von *Sambucus racemosa* im Bereich der Jahresringgrenze (ET = Einfacher Tüpfel; FhG = Frühholzgefäß; FTr = Fasertracheide; Hf = Holzfaser; HT = Hoftüpfel; KPz = Kontaktparenchymzelle; KT = Kontakttüpfel; IKz = liegende Kontaktzelle des Holzstrahls; ShG = Spätholzgefäß; sKz = stehende Kontaktzelle des Holzstrahls; Tr = Tracheide). Näheres im Text

Tabelle 2

Mittel- und Streuwerte von verschiedenen Dimensionen der Gefäße im Holz von *Sambucus nigra* und *Sambucus racemosa*

	<i>Sambucus nigra</i>		<i>Sambucus racemosa</i>	
	Stamm	Wurzel	Stamm	Wurzel
Länge der Gefäßglieder [μm]	260 \pm 100	380 \pm 160	260 \pm 120	270 \pm 115
Durchmesser der Gefäße [μm]	40 \pm 20	85 \pm 55	40 \pm 25	45 \pm 25
Anzahl der Gefäße pro mm^2 quer	80 \pm 30	70 \pm 20	180 \pm 60	130 \pm 65

die behöftete Betüpfelung, von Tracheiden aber durch eine dicke Zellwand unterscheidet, findet man gelegentlich an der Jahresringgrenze (Abb. 6) (GREGUSS 1959).

Die Gefäße sind in das fast homogene Grundgewebe aus lebenden Holzfasern eingebettet (Abb. 4, 5). Länge der Gefäßglieder, Gefäßdurchmesser und Anzahl der Gefäße pro mm^2 können Tab. 2 entnommen werden.

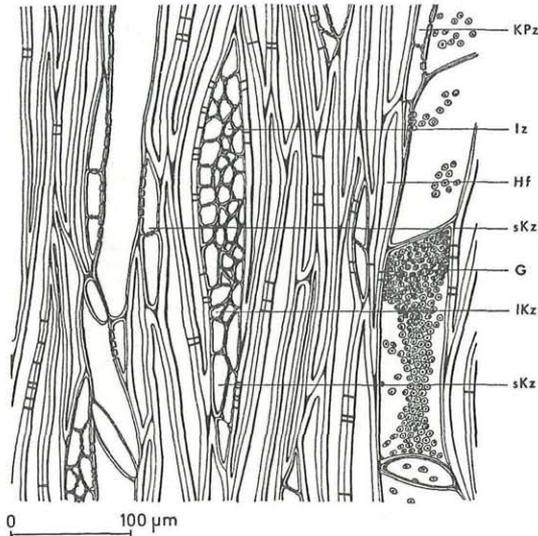


Abb. 7. Tangentialschnitt des Stammholzes von *Sambucus racemosa*. Die Holzstrahlen entwickeln sich aus stehenden Initialen mit großen Kontakttüpfeln zu den Gefäßen (G = Gefäß; Hf = Holzfaser; Iz = Innenzelle des Holzstrahls; KPz = Kontaktparenchymzelle; IKz = liegende Kontaktzelle des Holzstrahls; sKz = stehende Kontaktzelle des Holzstrahls). Näheres im Text.

Auch hier sind die Zellen in den Wurzeln größer als im Stamm, eine Erscheinung, die allgemein bei Holzpflanzen zuzutreffen scheint (vgl. PATEL 1965).

Die mikroporen Gefäße sind zerstreutporig innerhalb des Jahresringes angeordnet, es überwiegen mittlere Gefäßdurchmesser (40–60 μm , Tabelle 2). Die Durchbrüche zwischen zwei Gefäßgliedern sind in der Regel einfach (Abb. 11, Tafel I). Im Stammholz von *S. racemosa* wurden an der Jahresringgrenze gelegentlich skalariforme Perforationen beobachtet (JACQUIOT, TRENARD & DIROL 1973). Die Gefäße zeigen eine reichliche und mannigfaltige Betüpfelung. Die Hoftüpfel sind meist klein, rund bis oval (Abb. 11, Tafel I). Besonders große Tüpfel stehen an den Wänden, die mit Parenchymzellen in Berührung sind. Auf diese Kontakttüpfel nach BRAUN

1967 und ihre Funktion bei der Mobilisierung und Einschleusung von Reservestoffen wird in der Folge noch näher eingegangen.

Da im Holunderholz Tracheiden nur ganz selten auftreten, von Komplexen kann keine Rede sein, wird vorgeschlagen, es dem *Aesculus hippocastanum*-Bautyp nach BRAUN 1970: 165 zuzuordnen: „Grundgewebe aus toten oder lebenden Holzfasern, Gefäße mikropor, selten makropor, meist einfach durchbrochen, selten leiterförmig. Geringer Tüpfelkontakt zwischen Grundgewebsholzfasern und Gefäßen. Paratracheales Kontaktparenchym in der Regel nur in Einzelsträngen. Das Gefäßnetz überbrückt die Jahresringgrenzen“.

Tabelle 3

Mittel- und Streuwerte von verschiedenen Dimensionen der Holzstrahlen im Holz von *Sambucus nigra* und *Sambucus racemosa*

	<i>Sambucus nigra</i>		<i>Sambucus racemosa</i>	
	Stamm	Wurzel	Stamm	Wurzel
Anzahl der Holzstrahlen pro mm tangential	8±2	3±1	4±2-3	3±2
Höhe der Holzstrahlen [µm]	450±350	700±600	300±230	450±350
Breite der Holzstrahlen [µm]	50±25	80±40	37±30	35±30
Höhe der Holzstrahlen (Zellen)	16±12	20±15	14±12	17±13
Breite der Holzstrahlen (Zellen)	3±2	3-4±1	3-4±2-3	3±2

Tatsächlich tritt axiales Parenchym sehr selten und nur in Form von Einzelsträngen im Holz des Holunders auf. Im Spätholz findet man es gelegentlich als paratracheales Kontaktparenchym nach BRAUN & WOLKINGER 1970. Interfibrilläres Parenchym konnte nicht gefunden werden.

Der Großteil des Parenchyms wird vom radialen Strahlenparenchym gebildet. Die Holzstrahlen sind heterogen gebaut, mit stehenden, rechteckigen oder quadratischen Randzellen und liegenden, radial gestreckten Innenzellen (Abb. 6, 7). Angaben über Höhe und Breite der Strahlen im Stamm- und Wurzelholz des Roten und Schwarzen Holunders können Tab. 3 entnommen werden.

An sekundären Holzstrahlen läßt sich die Strahlenentwicklung verfolgen. Im Frühstadium der Entwicklung sind nur stehende Zellen beteiligt,

die Tüpfelkontakt mit Gefäßen haben: Kontaktzellen nach BRAUN 1967 (Abb. 7). Der Tüpfelkontakt zu den Holzfasern ist gering. Im Folgestadium der Strahlenentwicklung bilden sich zwischen den stehenden Kontaktzellen liegende Zellen, die aber auch mit den Gefäßen engen Tüpfelkontakt haben. Der Strahl wird schließlich mehr- und vielschichtig (siehe Tab. 3). Nach BRAUN, WOLKINGER & BÖHME 1967 ist die Entwicklung des Holunderstrahles als einphasig anzusehen, das heißt, es findet keine Differenzierung in Kontakt- und Isolationszellen (ohne Tüpfelkontakt zu den Gefäßen) statt. Die heterogenen Holzstrahlen von *Sambucus*, das gilt für beide untersuchten Arten, für das Stamm- und auch das Wurzelholz, entsprechen dem „K-sl-m-Typ“ nach BRAUN, WOLKINGER & BÖHME 1967: 149: „Einphasige Kontaktstrahlen mit stehenden und liegenden Zellen, mehrschichtig“.

Mit Ausnahme statistischer Methoden (Tab. 1–3) ist eine Unterscheidung der Stamm- und Wurzelhölzer von *S. nigra* und *S. racemosa* schwierig. Nur im Bereich der Jahresringgrenze kann man Unterschiede finden. Im Stammholz wird hier das Grundgewebe aus lebenden Holzfasern von einer fünf bis zehn Zellen breiten Zone aus Tracheiden, englumigen Gefäßen und Fasertracheiden abgelöst. Diese Zellen sind meist sehr dünnwandig und radial gestreckt (Abb. 4). Im Wurzelholz fehlt diese breite „tote“ Zone. Das Holzfaser-Grundgewebe tritt hier nahe an die Jahresringgrenze heran und überbrückt sie an vielen Stellen (Abb. 5). Durch das Auftreten leiterförmiger Gefäßdurchbrechungen im Stammholz des Roten Holunders läßt sich dieses leicht vom Holz des Schwarzen Holunders unterscheiden.

4. 3. Anatomische Abgrenzung des Kernholzes

Der Kernholzbildung geht ein Degenerationsprozeß der physiologisch aktiven Zellen voraus. Die lebenden Holzfasern und Parenchymzellen sterben ab, die Gefäße werden funktionslos. Bei letzteren erfolgt dies in fast allen Fällen durch Verstopfung mit Füllzellen, die bei *Sambucus* von den Kontaktzellen der Holzstrahlen in die Gefäße einwachsen, den Thyllen. Nach CHATTAWAY 1949 ist die Thyllenbildung ein aktiver Vorgang, bei dem Stärke verbraucht wird. ZIEGLER 1968 hat bei zykliporen Hölzern Thyllenbildungen schon im Splint nachgewiesen, was ihn veranlaßte, diesen in einen Leiter- und einen Speichersplint zu unterteilen. Bei den mikroporen Holunderhölzern treten Thyllen erst im Kernholz auf. Sie sind das einzige anatomische Kriterium zur Abgrenzung des toten Kernholzes (Abb. 12, Tafel I).

Die genaue Definition der Splint-Kernholzgrenze ist nur mittels cytologischer Untersuchungen möglich. Diesen kommt daher bei der Behandlung von Verkernungsfragen vorrangige Bedeutung zu.

5. Jahreszeitliche und altersbedingte cytologische Veränderungen

5. 1. Der Zellkern

Wegen ihrer Komplexität werden Fragen der Zellkernmorphologie und des DNS-Gehaltes der Kerne in Abhängigkeit von Jahreszeit und Kernholzbildung in einer zweiten Arbeit behandelt. Es wird in der Folge nur soweit auf die Zellkernverhältnisse eingegangen, als es für ein umfassendes Verständnis der cytologischen Zusammenhänge erforderlich ist.

Der Zellkern ist das wichtigste Organell der Zelle. Er fungiert als Zentrum und Koordinationsstelle sämtlicher Syntheseleistungen und steuert, als Träger der Erbinformationen, Reproduktions- und Rekombinationsvorgänge im lebenden Organismus. Die Aktivität des Zellkerns wurde deshalb oft der Aktivität der ganzen Zelle gleichgesetzt (Literatur bei HUGENTOBLE 1965). Zur Messung der Zellkernaktivität lassen sich verschiedene Methoden anwenden, wie die Errechnung des Kernvolumens (TSCHERMAK-WOESS & HASITSCHKA 1953, OEHLERT & SCHULTZE 1960), des Schlankheitsgrades, das ist der Quotient aus langer und kurzer Kernachse (HUGENTOBLE 1965) oder des DNS-Gehaltes (PATAU 1952). Bei den eigenen Untersuchungen wurden alle diese genannten Methoden herangezogen.

Ohne den genauen Resultaten vorgreifen zu wollen, sei hier kurz zusammengefaßt, daß die Zellkern- bzw. Zellaktivität innerhalb des Holzgewebes eine Inkonstanz zeigt, die sowohl von der Jahreszeit als auch vom Alter der Zelle abhängt. Dabei wurde festgestellt, daß der Verkernungsvorgang keinen wesentlichen Einfluß auf die Zellaktivität im Holunderholz ausübt. Es gilt daher für die untersuchten Holunderhölzer, daß die Kernholzbildung die Folge des langsamen Absterbens der Zellen aufgrund eines alternden Stoffwechsels ist (vgl. NEČESANY 1959, DIETRICH 1964, FREY-WYSSLING & BOSSHARD 1964). Dagegen wurde bei Farbkernhölzern nachgewiesen, daß der Bereich des Splint-Kern-Überganges eine Zone verstärkter Aktivität darstellt (CHATTAWAY 1952, HUGENTOBLE 1965, ZIEGLER 1968) (Abb. 17, 18, 19, 20).

5. 2. Stärke und Chondriom

Durch den hohen Anteil an lebenden Holzfasern im Grundgewebe kommen dem Stamm und der Wurzel der untersuchten Holunderarten eine bedeutende Rolle als Reservespeicher zu. Die von den Blättern über das Phloem transportierten Polysaccharide werden über die Holzstrahlen radial im Holz verteilt und in den lebenden Zellen in Form von Stärkekörnern gespeichert. Als Vermittler zwischen Speicherzellen und Gefäßen fungieren in Mobilisationsphasen die Kontaktzellen der Holzstrahlen, wobei ein aktiver Aus- und Einschleusungsprozeß des Zuckers angenommen wird (SAUTER 1964).

Im Stamm- und Wurzelholz von *S. nigra* und *S. racemosa* werden Stärkekörner in den lebenden Zellen reichlich gebildet. Sie haben meist kugelige bis polygonale Gestalt und große Körner sind häufig aus drei bis fünf schollenförmigen Körnchen zusammengesetzt (Abb. 14, 15, 16). Die Durchmesser der Stärkekörner in verschiedenen Zellen des Stamm- und Wurzelholzes sind Tab. 4 zu entnehmen.

Tabelle 4

Mittel- und Streuwerte der Durchmesser von Stärkekörnern in verschiedenen Zellen des Holzes von *Sambucus nigra* und *Sambucus racemosa* [μm]

	<i>Sambucus nigra</i>		<i>Sambucus racemosa</i>	
	Stamm	Wurzel	Stamm	Wurzel
Holzstrahl- parenchym	3,20 \pm 2,10	3,75 \pm 3,50	2,26 \pm 1,80	2,85 \pm 1,90
Holzfasern	2,70 \pm 1,70	4,26 \pm 3,60	2,10 \pm 1,80	2,60 \pm 1,50

Wieder treten in der Wurzel größere Dimensionen auf. Einige Körner erreichen Zellkerngröße (8–10 μm). Nach CZAJA 1969 kann man sie dem Bautyp der „kleinen runden Stärkekörner“ (Holzpflanzenbautyp) zuordnen.

Die Stärkekörner sind nicht das ganze Jahr über gleichmäßig dicht in den Zellen verteilt. Ein enger Zusammenhang besteht darüberhinaus zwischen Stärkeabtransport bzw. Stärkedeponie und der Form der Mitochondrien (CZANINSKI 1964).

Kurz vor Beginn der Vegetationsperiode (Februar–März) beträgt die Stärkedeponie ein Maximum. Zu diesem Zeitpunkt haben die Mitochondrien sphärische, „punktförmige“ (CZANINSKI 1964: 5945) Gestalt und sind selten größer als 1 μm . Sie sind im Plasma gleichmäßig verteilt. Lediglich in den Holzfasern gruppieren sie sich häufig um den spindelförmigen Zellkern (Abb. 8).

Während des Laubausbruches wird die Stärke in den Parenchymzellen und Holzfasern abgebaut. Über die Kontaktzellen der Holzstrahlen gelangen die Polysaccharide in die Gefäße. Das Minimum der Stärkespeicherung wird schließlich im Mai, nach dem Einsetzen der Frühholzbildung, erreicht. Die Mitochondrien verändern ihre Gestalt, sie werden länglich, fadenförmig (Abb. 9). Über den Sommer erfolgt wieder ein allmählich einsetzender Stärkeeinbau, die Mitochondrien verkürzen sich wieder. Diese Phase der Amylogenese wird in den Monaten September–Oktober abgeschlossen (Abb. 10). Eine geringe Abnahme der Stärke tritt auch in den Wintermonaten ein (COCKERHAM 1930).

Stärkespeicherung und Gestalt des Chondrioms unterliegen nicht nur jahreszeitlichen Schwankungen, sondern auch innerhalb des Holzgewebes treten Unterschiede auf. Diese liegen vorwiegend in Verkernungsvorgängen

begründet. Das Kernholz des Holunders ist stärkefrei. Die Untersuchungen im Zusammenhang mit der Zellkernpyknose an der Kernholzgrenze haben gezeigt, daß der Stärkeabbau schon vor der eigentlichen Splint-Kernholz-Grenze erfolgt (vgl. FAHN & ARNON 1963). In dieser Übergangszone zum toten Kernholz erfolgt die Thyllenbildung (CHATTAWAY 1949). Der Zellkern verhält sich allerdings indifferent gegenüber diesen Vorgängen (PLANK 1975). Er degeneriert infolge eines natürlichen, genetisch gesteuerten Alterungsprozesses und zeigt keine deutlich erhöhte Aktivität vor der Kernholzgrenze.

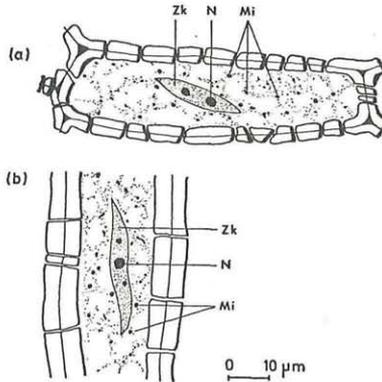


Abb. 8. Radialschnitt des Stammholzes von *Sambucus nigra*. Zellkern und Mitochondrien in einer Innenzelle des Holzstrahls (a) und in einer lebenden Holzfaser (b). Fixierungsdatum: 25. März 1974. Die Mitochondrien haben sphärische Gestalt (Mi = Mitochondrien; N = Nukleolus; Zk = Zellkern). Näheres im Text

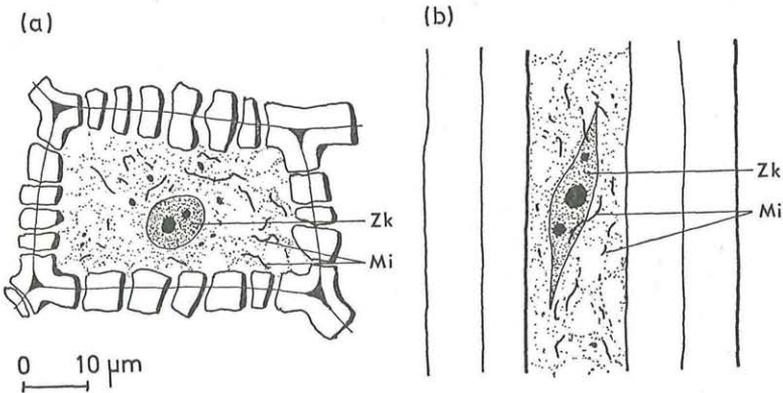


Abb. 9. Wie Abb. 8. Fixierungsdatum: 13. Mai 1974. Legende s. Abb. 8. Die Mitochondrien haben fadenförmige Gestalt. Näheres im Text

Bei Untersuchungen über die Gefäßdifferenzierung bei *Robinia pseudacacia* (CZANINSKI 1968) wurde das Chondriom als letztes sichtbares Organell im sich auflösenden Plasma festgestellt. An der Kernholzgrenze liegen die Verhältnisse ähnlich. Der Zellkern degeneriert als erster, er verliert seine Struktur und legt sich mit den Resten des Plasmas an die Zellwand an. Mitochondrien lassen sich in diesem Stadium noch nachweisen. Bei Farbhölzern kommt ihnen eine besondere Rolle als Synthetisierer von Farbstoffen zu (ZIEGLER 1968).

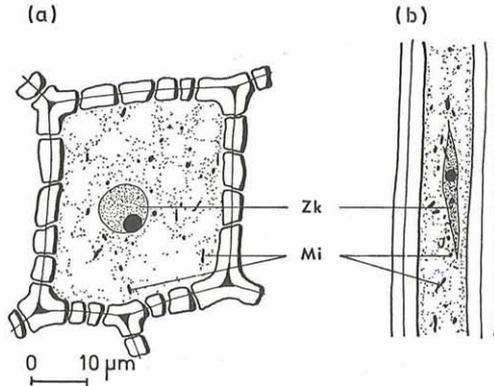


Abb. 10. Radialschnitt des Stammholzes von *Sambucus racemosa*. Zellkern und Mitochondrien in einer stehenden Kontaktzelle des Holzstrahls (a) und in einer lebenden Holzfaser (b). Fixierungsdatum: 12. September 1973. Die Mitochondrien verkürzen sich und werden stabförmig. Legende s. Abb. 8. Näheres im Text

8. Schrifttum

- ALDRIAN A., WALTINGER H. & ZEDLACHER H. 1972. Charakteristische Merkmale der universellen Präparationsanlage EPA 100 und einige spezielle Anwendungsmöglichkeiten in der Raster-Elektronenmikroskopie. — Beitr. elektronenmikroskop. Direktabb. von Oberflächen 5: 397—409.
- BAKER J. R. 1946. The histochemical recognition of lipine. — Quart. J. Micr. Sc. 87: 441—471.
- BOSSHARD H. H. 1967. Über die fakultative Farbkernbildung. — Holz-, Roh- und Werkstoff 25: 409—416.
- BRAUN H. J. 1967. Entwicklung und Bau der Holzstrahlen unter dem Aspekt der Kontakt-Isolations-Differenzierung gegenüber dem Hydrosystem I. Das Prinzip der Kontakt-Isolations-Differenzierung. — Holzforsch. 21: 33—37.
- 1970. Funktionelle Histologie der sekundären Sproßachse. 1. Das Holz. In: LINSBAUER K., Handbuch der Pflanzenanatomie. 9. 1. — Berlin, Stuttgart.

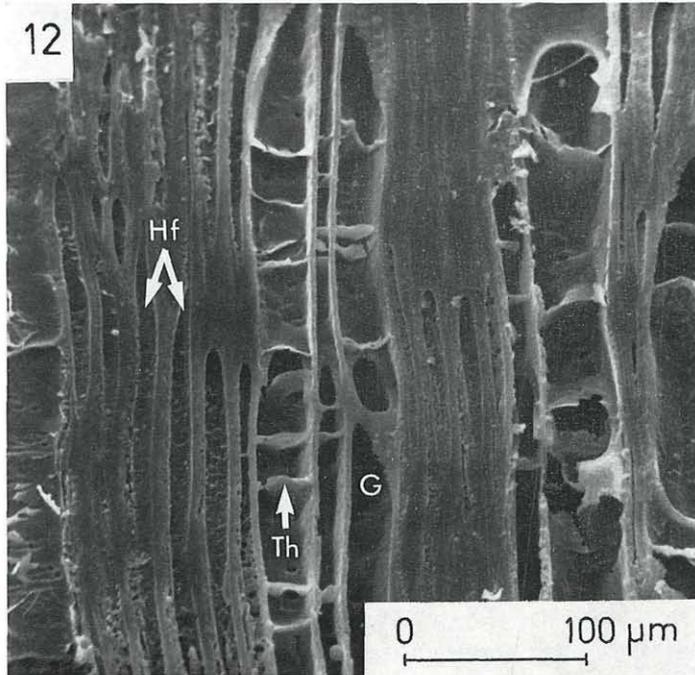
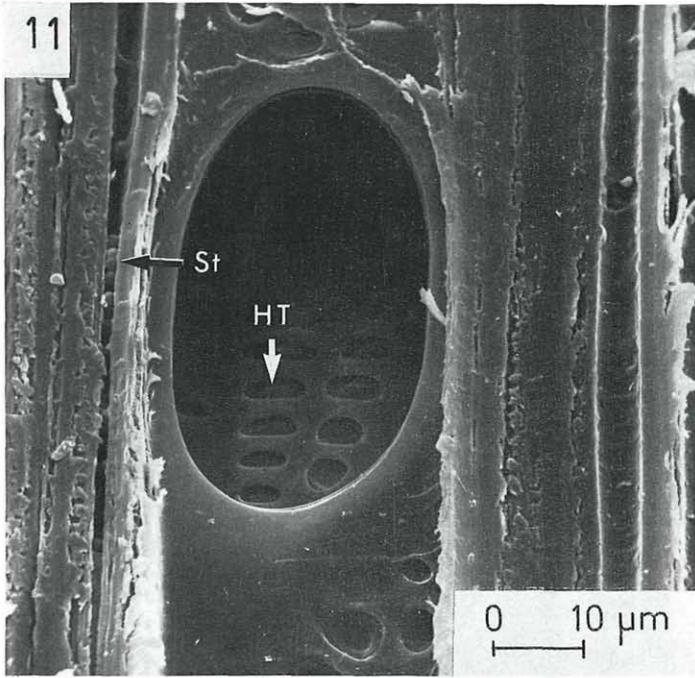


Abb. 11. Radialschnitt des Stammholzes von *Sambucus nigra*. Einfache Gefäßperforation. In den gefäßnahen Holzfasern sind Stärkekekörner eingelagert. Fixierungsdatum: 21. März 1974 (HT = Hoftüpfel; St = Stärkekekörner).
Abb. 12. Radialschnitt des Kernholzes von *Sambucus racemosa*. Die Gefäße sind mit Thyllen verstopft, die Holzfasern stärkefrei. Fixierungsdatum: 5. Mai 1974 (G = Gefäß; Hf = Holzfaser; Th = Thyllen).

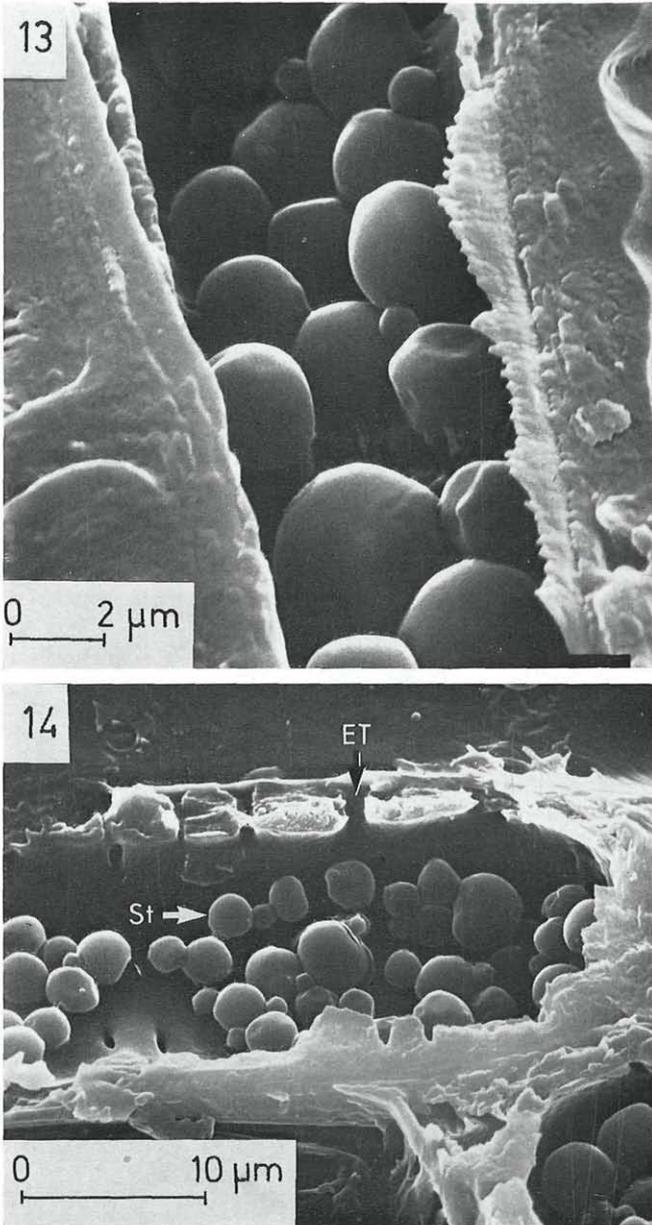


Abb. 13. Querschnitt des Splintholzes von *Sambucus nigra*. Stärkeköerner in einer Innenzelle des Holzstrahles. Fixierungsdatum: 21. März 1974.

Abb. 14. Radialschnitt des Splintholzes von *Sambucus nigra*. Stärkeköerner in einer Innenzelle des Holzstrahles. Fixierungsdatum: 21. März 1974 (ET = Ein-facher Tüpfel; St = Stärke Korn).

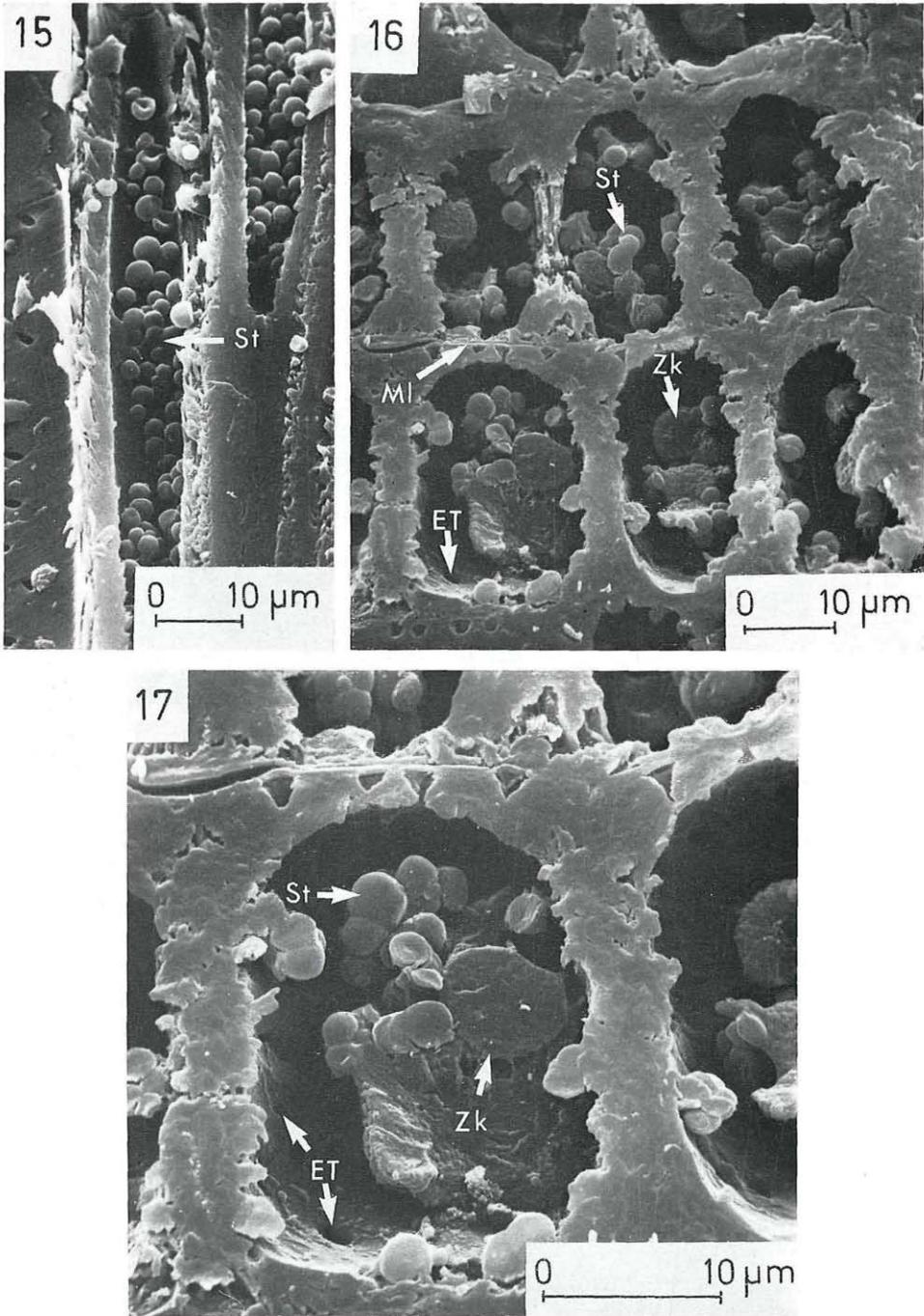


Abb. 15. Radialschnitt des Splintholzes von *Sambucus nigra*. Stärkeköerner in den lebenden Holzfasern. Fixierungsdatum: 21. März 1974 (St = Stärke Korn).
 Abb. 16. Radialschnitt des Splintholzes von *Sambucus nigra*. Zellkerne und Stärkeköerner in den stehenden Kontaktzellen des Holzstrahls. Fixierungsdatum: 5. Mai 1974 (ET = Einfacher Tüpfel; MI = Mittellamelle; St = Stärke Korn; Zk = Zellkern).

Abb. 17. Vergrößerung einer Einzelzelle von Abb. 16. Die Stärkeköerner sind weitgehend aufgelöst und der Zellkern wird frei sichtbar (ET = Einfacher Tüpfel; St = Stärke Korn; Zk = Zellkern).

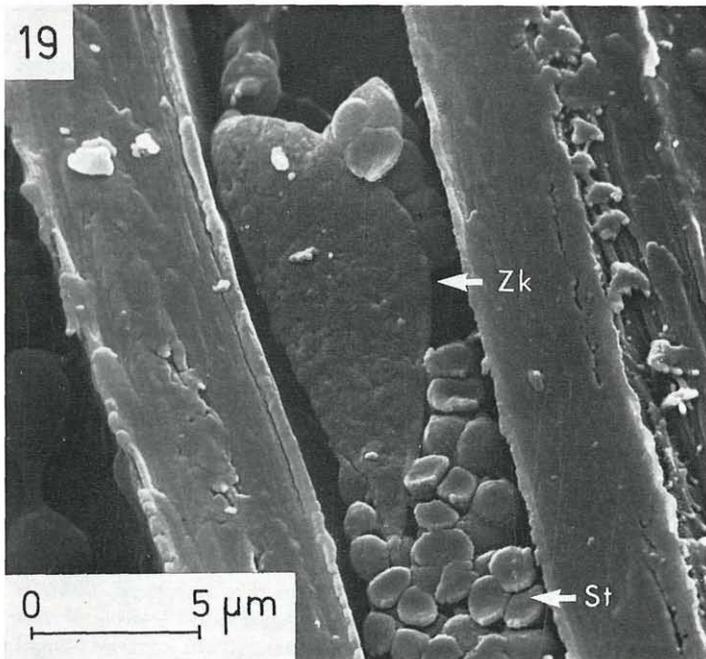
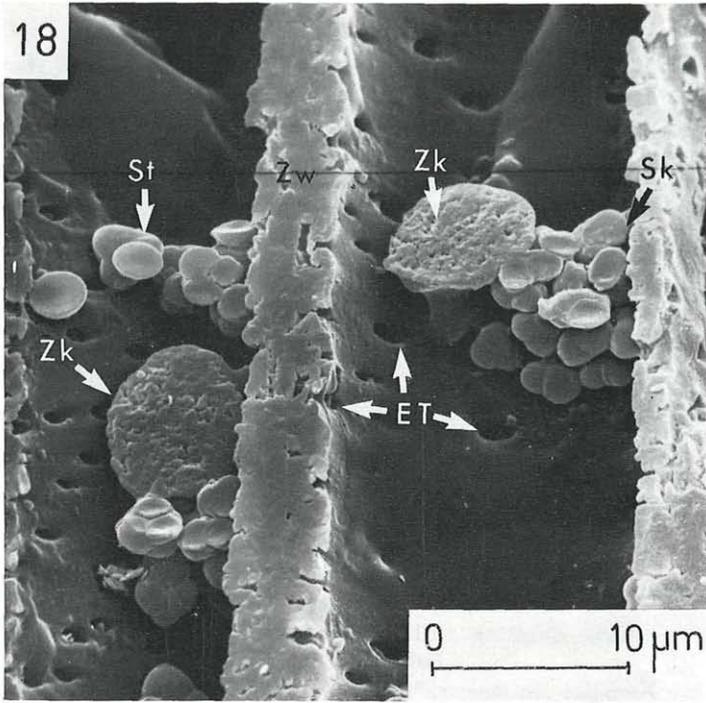


Abb. 18. Radialschnitt des Splintholzes von *Sambucus nigra*. Kugelige Zellkerne und Stärkekörner in den stehenden Kontaktzellen des Holzstrahls. Fixierungsdatum: 5. Mai 1974 (ET = Einfacher Tüpfel; St = Stärkekorn; Zk = Zellkern; Zw = Zellwand).

Abb. 19. Radialschnitt des Splintholzes von *Sambucus nigra*. Spindelförmiger Zellkern in einer lebenden Holzfaser. Fixierungsdatum: 5. Mai 1974 (Legende s. Abb. 18).

- BRAUN H. J., WOLKINGER F. & BÖHME H. 1967. Entwicklung und Bau der Holzstrahlen unter dem Aspekt der Kontakt-Isolations-Differenzierung gegenüber dem Hydrosystem II. Die Typen der Kontakt-Holzstrahlen. — *Holzforsch.* 21: 145—153.
- & WOLKINGER F. 1970. Zur funktionellen Anatomie des axialen Holzparenchyms und Vorschläge zur Reform seiner Terminologie. — *Holzforsch.* 24: 20—26.
- CHATTAWAY M. M. 1949. The development of tyloses and secretion of gum in heartwood formation. — *Austral. J. Sci. Res. B. Biol. Sci.* 2: 227—247.
- 1952. The sapwood-heartwood-transition. — *Austral. Forestry* 16: 25—34.
- COCKERHAM G. 1930. Some observation on cambial activity and seasonal starch content in sycamore (*Acer pseudo-platanus*). — *Proc. Leeds Philosoph. Soc., Sci. Sec.* 2: 64—80.
- CZAJA A. T. 1969. Die Mikroskopie der Stärke. 6. 1. — Berlin.
- CZANINSKI Y. 1964. Variations saisonnières du chondriome de de l'amidon dans les fibres libriformes du xylème du Robinia pseudo-acacia. — *C. R. Acad. Sc. Paris* 258: 5945—5948.
- 1965. Application de la méthode de Baker à la mise en évidence des phospholipides et du chondriome dans quelques tissus végétaux. — *C. R. Acad. Sc. Paris* 261: 2705—2708.
- 1968. Étude cytologique de la différenciation cellulaire du bois du Robinier I. Différenciation des vaisseaux. — *J. Microscopie* 7: 1051—1068.
- DIETRICH H. H. 1964. Chemisch-physiologische Untersuchungen über die Splint-Kern-Umwandlung der Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.). Ein Beitrag zur Frage der Holzverkernung. — *Holzchemie* 58.
- ESAU K. 1969. Pflanzenanatomie. Aus dem Englischen übersetzt von ESCHRICH B. & ESCHRICH W. — Stuttgart.
- FAHN A. & ARNON N. 1963. The living wood fibres of *Tamarix aphylla* and the changes occurring in them in transition from sapwood to heartwood. — *New Phytol.* 62: 99—104.
- FREY-WYSSLING A. & BOSSHARD H. H. 1964. Cytology of the ray cells in sapwood and heartwood. — *Holzforsch.* 13: 129—137.
- GREGUSS P. 1959. Bestimmung der mitteleuropäischen Laubhölzer und Sträucher auf xylotomischer Grundlage. 2. Aufl. — Budapest.
- HUGENTOBLER U. H. 1965. Zur Cytologie der Kernholzbildung. — *Naturforsch. Ges. Zürich* 110: 321—342.
- INTERNATIONAL ASSOCIATION of WOOD ANATOMISTS (IAWA) 1964. Multilingual glossary of terms used in wood anatomy. — Winterthur.
- JACQUIOT C., TRENARD Y. & DIROL D. 1973. Atlas d'anatomie des bois des angiospermes. — Paris.
- JENSEN W. A. 1962. Botanical histochemistry. — San Francisco, London.
- LISON L. 1960. Histochimie et cytochimie animales. — Paris.
- NEČESANY V. 1959. The change of parenchymatic cell vitality and the physiological base for the formation of beech heart. — *Drev. Výskum* 3: 15—26.
- 1968. The biophysical characteristics of two types of heartwood formation in *Quercus cerris* L. — *Holzforsch. und Holzverwert.* 20: 49—52.

- OEHLERT W. & SCHULTZE B. 1960. Die Kerngröße als Ausdruck der synthetischen Aktivität des Kerns. — Beitr. pathol. Anat. 123: 101—113.
- PATAU K. 1952. Absorption microphotometry of irregular shaped objects. — Chromosoma 5: 341—362.
- PATEL R. N. 1965. A comparison of the anatomy of the secondary xylem in roots and stems. — Holzforsch. 19: 72—78.
- PLANK S. 1975. Vergleichende Anatomie und Cytologie des Stamm- und Wurzelholzes von *Sambucus nigra* L. und *Sambucus racemosa* L. unter besonderer Berücksichtigung der cytologischen Veränderungen bei der Verkernung. — Diss. Phil. Fakultät, Univ. Graz.
- ROMEIS B. 1968. Mikroskopische Technik. 6. Aufl. — München, Wien.
- SACHSSE H. 1967. Über das Wasser/Gas-Verhältnis im Porenraum des Holzes lebender Bäume im Hinblick auf die Kernbildung. — Holz-, Roh- und Werkstoff 25: 291—303.
- SAUTER J. J. 1964. Histologische, cytologische und histochemische Untersuchungen am Holzstrahlgewebe von *Populus*. — Diss. Nat.-Math. Fakultät, Univ. Freiburg.
- TSCHERNMAK-WOESS E. & HASITSCHKA G. 1953. Veränderungen der Kernstruktur während der Endomitose, rhythmisches Kernwachstum und verschiedenes Heterochromatin bei Angiospermen. — Chromosoma 5: 574—614.
- WAGENFÜHR R. 1966. Anatomie des Holzes. — Leipzig.
- WOLKINGER F. 1969. Morphologie und systematische Verbreitung der lebenden Holzfasern bei Sträuchern und Bäumen I. Zur Morphologie und Zytologie. — Holzforsch. 23: 19—26.
- 1970. Morphologie und systematische Verbreitung der lebenden Holzfasern bei Sträuchern und Bäumen II. Zur Histologie. — Holzforsch. 24: 141—151.
- 1971. Morphologie und systematische Verbreitung der lebenden Holzfasern bei Sträuchern und Bäumen III. Systematische Verbreitung. — Holzforsch. 25: 29—30.
- PLANK S. & BRUNEGGER A. 1975. Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen an Rhizomorphen von *Armillaria mellea*. — Pflanzenpathol. Z. 84: 352—359.
- ZIEGLER H. 1968. Biologische Aspekte bei der Kernholzbildung. — Holz Roh- u. Werkstoff 26: 61—68.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn](#)

Jahr/Year: 1976

Band/Volume: [17_3_4](#)

Autor(en)/Author(s): Plank Stefan Maria

Artikel/Article: [Histologie und Verknennung des Holzes von Sambucus nigra und Sambucus racemosa I, Histologie und jahreszeitliche hytologische Untersuchungen. 195-212](#)