

Phyton (Austria)	Vol. 17	Fasc. 3—4	301—317	18. 8. 1976
------------------	---------	-----------	---------	-------------

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

II. Karyologische Untersuchungen

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 6 Tabellen und 8 Abbildungen

Eingelangt am 19. Dezember 1975

Zusammenfassung

Das Stamm- und Wurzelholz des Schwarzen Holunders, *Sambucus nigra* L., und des Roten Holunders, *Sambucus racemosa* L., wurde karyologisch untersucht. Dabei konzentrierten sich die Arbeiten vorwiegend auf Form und Aktivität der Ruhekerne in verschiedenen Zellen des Splintes.

1. Kerngestalt und -aktivität unterliegen jahreszeitlichen und altersbedingten Schwankungen. Kerngröße und DNS-Gehalt nehmen mit der Entfernung vom Kambium allmählich ab.

2. Von den Zellkernen der lebenden Holzfasern wurde der Schlankheitsgrad nach HUGENTOBLE 1965 ermittelt. Vom Kambium ausgehend nimmt dieser im Stammholz in zentripetaler Richtung bis zum Mark bzw. Kernholz um ca. 60% ab. Es läßt sich kein Einfluß der Verkernung auf die Abnahme der Zellkernaktivität feststellen.

3. Die größten Zellkerne treten im Stammholz zu Beginn der Vegetationsperiode auf (März). Im Wurzelholz ist diese Phase um einige Wochen verschoben (Mai).

4. Von den kugeligen Zellkernen der stehenden Strahlzellen wurde cytophotometrisch der DNS-Wert nach PATAU 1952 ermittelt. Die Aktivität des Zellkerns wurde als „DNS-Volumenprodukt“ ausgedrückt.

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

5. Bei den untersuchten Strahlenkernen konnte wie bei den Holzfaserkernen kein direkter Einfluß der Verkernung auf die Kernaktivität festgestellt werden. Geringe Erhöhung des DNS-Gehaltes im Splint-Kern-Übergangsbereich von *S. racemosa* während der Sommermonate wird auf die Bildung von Thyllen zurückgeführt.

Summary

Wood of *Sambucus nigra* L. and of *Sambucus racemosa* as well from the stem as from the roots was investigated both in the view of their caryology. The observations were focussed towards the shape and the activity of the "resting nuclei" in the different cells of sap wood.

1. The shape and the activity of the nucleus both alter seasonally. The dimensions of the nuclei and their DNA-content decrease towards the inner parts of the sap wood.

2. The length: breadth-ratio of the nucleus (so-called "Schlankheitsgrad" after HUGENTOBLER 1965) was calculated. This ratio decreases centripetally to about 60% of the initial size. There cannot be found any influence of the formation on the activity of the nuclei.

3. The largest nuclei in the stem appear in spring (march), in the wood of the roots some weeks later (may).

4. The DNA-contents of the spherical nuclei in the upright ray cells were determined cytophotometrically after PATAU 1952. The activity of the nucleus is expressed as product of DNA-contentvolume of the nucleus.

5. There exists not any direct influence of the forming heartwood on the activity of the nuclei. In *S. racemosa* a small increase of the DNS-content in the transition zone from sapwood to heartwood in summer may be explained by tylosis formation.

1. Einleitung

Im ersten Teil dieser Arbeit (PLANK 1976) wurde das Stamm- und Wurzelholz des Schwarzen und Roten Holunders, *Sambucus nigra* und *Sambucus racemosa*, vergleichend anatomisch, histologisch und cytologisch untersucht. Auch wurde über jahreszeitliche Veränderungen des Stärkehaushaltes und der Form des Chondrioms berichtet.

Die vorliegenden Untersuchungen beziehen sich vorwiegend auf karyologische Probleme im Zusammenhang mit Zellalterung und Kernholzbildung.

Nach CHATTAWAY 1952 erfolgt der Tod einer physiologisch aktiven Zelle im Holz in einer „Übergangszone“ (transition zone), die sie „Reifholz“ (intermediate wood) nennt, zwischen Splint und Kern. In dieser Übergangszone kommt es zu einer erhöhten Stoffwechselaktivität, Thyllen und Extraktstoffe werden gebildet. Dabei wird Stärke verbraucht. HUGENTOBLER

1965 bezeichnet die Splint-Kern-Grenze als einen weiteren Bereich erhöhter Zellaktivität neben der kambialen Zone. ZIEGLER 1968 fand in der Übergangzone erhöhten Proteingehalt und eine Zunahme bestimmter Vitamine und Enzyme.

Im Gegensatz dazu nehmen FREY-WYSSLING & BOSSHARD 1964 eine „transfusion zone“ zwischen Splint- und Kernholz an, in der es zur Degenerierung der Zellorganellen und in Verbindung damit zu einem langsamen Erlöschen der Zellaktivität kommt. Die Form der Zellkerne wechselt mit zunehmendem Alter von elliptisch nach rund, Schlankheitsgrad und Kernvolumen nehmen ab. Dabei kommt es auch zu einer Abnahme des Chromatingehaltes in den Zellkernen. Nach NEČESANY 1959 ist die Verkernung in einer allmählichen Abnahme der Zellvitalität begründet. Aufgrund eines alternierenden Stoffwechsels und schlechter Nährstoffversorgung im Stammzentrum kommt es zum Absterben der Zellen. Im Splint tritt vorzeitig Verkernung ein, wenn er schlecht mit Wasser und Nährstoffen versorgt wird (DIETRICH 1964).

2. Material und Methoden

Für die karyologischen Untersuchungen wurden frische Holzspäne ($3 \times 5 \times 1$ mm) vom Stamm- und Wurzelholz von *S. nigra* und *S. racemosa* in Alkohol-Formol-Eisessig (FAA) fixiert (90% Äthanol: 35% Formol: Eisessig = 8,5:1:0,5 Volumsteile). Dünnschnitte wurden mit den Kryo-Cut von General Optic bei minus 25–30° C hergestellt. Vortrieb: 12–20 µm.

Der DNS-Wert wurde von den kugeligen Zellkernen der aufrechten, marginalen Strahlzellen ermittelt. Für diese Bestimmungen ist eine spezifische Feulgen'sche Nuklealreaktion Voraussetzung. Diese Methode stößt bei holzigem Material häufig auf Schwierigkeiten. Als zielführend erwies sich eine Hydrolysedauer von 12 Minuten. Da durch die Nuklealreaktion die Stärke in den lebenden Zellen aufgelöst wird, eignet sich diese Methode auch vorzüglich für morphologische Untersuchungen am Ruhekern sowie für Vermessungszwecke. Die Schnitte müssen vor der Behandlung gründlich ausgewaschen werden, da durch das Formol im Fixiergemisch die Nuklealreaktion unspezifisch positiv ausfallen kann (BAUER 1933).

Die DNS-Dichte der gefärbten Zellkerne wurde photometrisch nach der „Zwei-Wellenlängen-Methode“ nach PATAU 1952 (modifiziert von PATAU & SRINIVASACHAR 1959) ermittelt und der DNS-Gehalt errechnet. Diese Methode ist der „Ein-Wellenlängen-Methode“ nach SWIFT 1950 vorzuziehen, da sie genauere Werte liefert und außerdem die unspezifisch gefärbten Zellkerne eliminiert. Um vergleichbare Ergebnisse für die Untersuchungen zu verschiedenen Zeitpunkten im Jahr zu erhalten, wurden einheitlich dasselbe Glasmaterial (Eger, Graz), Kanadabalsam (Touzard & Matignon, Paris) und Schiff'sche Reagens (Merck) verwendet.

Die Messung der DNS-Dichte erfolgte in einem Reichert-Mikro-

spektralphotometer bei 4800 und 5004 Å¹). Für die eigenen Untersuchungen im inhomogenen Holzgewebe mußte die Meßmethode nach PATAU & SRINIVASACHAR 1959 modifiziert werden. Sie und andere Autoren nahmen DNS-Messungen vorwiegend an Quetschpräparaten von Wurzelspitzen oder Embryonen vor (GRUNDMANN & MARQUARDT 1953, McLEISH & SUNDERLAND 1961, NAGL 1967). Die Leermessung (näheres bei PLANK 1975) erfolgte in diesen Fällen auf dem Objektträger, während in der vorliegenden Arbeit die Leermessung im Zellumen in unmittelbarer Umgebung des Zellkernes erfolgte (Abb. 1). Mit einem angeschlossenen Galvanometer konnte dieser Bereich künstlich auf 100% Lichtdurchlässigkeit transferiert werden. Von dieser Stelle aus wurde dann die Lichtdurchlässigkeit des gefärbten

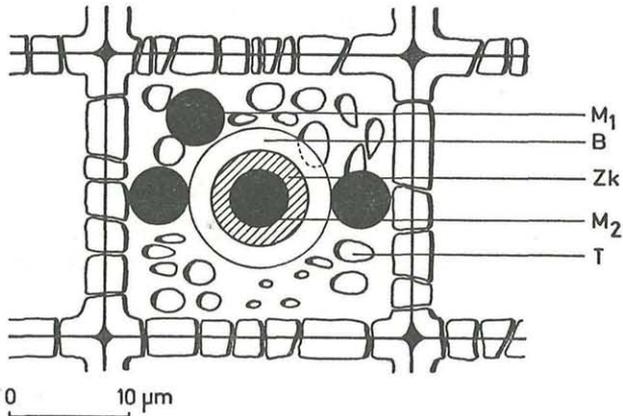


Abb. 1. Schematische Darstellung der photometrischen Messung der DNS von Zellkernen in den marginalen Holzstrahlzellen von *Sambucus* (B = Blenden-scheibe; M₁ = Meßfeld zur Ermittlung der Intensität des monochromatischen Lichtes vor dem Zellkern (I₀); M₂ = Meßfeld zur Ermittlung der Lichtintensität hinter dem Zellkern (I₁); T = Tüpfel; Zk = Zellkern)

Zellkernes erfaßt. Insgesamt wurde von 750 Kernen der DNS-Gehalt ermittelt.

Nur der zentrale Teil der Kerne wurde gemessen. Der erhaltene DNS-Gehalt nach PATAU 1952 wurde mit dem Zellkernvolumen in Beziehung gebracht. Der Vitalitätszustand eines Zellkernes wurde als „DNS-Volumenprodukt“ ausgedrückt und graphisch dargestellt.

Von den spindelförmigen Zellkernen der Holzfasern wurde der Schlank-

¹) Herrn Univ.-Prof. Dr. O. HÄRTEL, Vorstand des Instituts für Anatomie und Physiologie der Pflanzen an der Universität Graz, danke ich für die Erlaubnis, die DNS-Gehalts-Messungen an dem ihm vom Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung Wien zur Verfügung gestellten Mikrospektral-photometer durchzuführen.

heitsgrad, als Quotient aus der langen und der kurzen Achse des Kerns, ermittelt (nach HUGENTOBLE 1965). Mehr als 3400 Zellkerne wurden vermessen.

3. Morphologie der Zellkerne

Der Splint des Schwarzen und Roten Holunders wird zum größten Teil aus lebenden Zellen aufgebaut, wie lebenden Holzfasern, radialem Holzstrahlparenchym und in geringem Maße axialem Parenchym (PLANK 1976).

Lange, spindelförmige Zellkerne sind für die lebenden Holzfasern typisch (Abb. 2). Je nach Alter und Jahreszeit sind sie 15 bis 30 μm lang und 3 bis 6 μm breit (vgl. Tab. 1–4). Mit zunehmendem Alter nehmen sie an Länge ab und an Breite zu.

Längliche, weniger spindelförmige aber ellipsoide Zellkerne treten in den Zellen des axialen, paratrachealen Kontaktparenchyms und in den liegenden Zellen der heterogenen Holzstrahlen (Abb. 2) auf.

Im Gegensatz dazu haben die Kerne in den marginalen, stehenden Zellen der Strahlen annähernd kugelige Gestalt (Abb. 2). Ihre mittleren Durchmesser liegen je nach Alter und Jahreszeit bei 8 bis 12 μm (vgl. PLANK 1975). An ihnen lassen sich photometrische Messungen durchführen.

Die Zellkerne der untersuchten Holunderarten zeigen keine morphologischen Unterschiede. In der Regel ist eine gleichmäßige Chromatinstruktur sichtbar, mit kugelförmigen euchromatischen Bezirken. Nach TSCHERMAK-WOESS 1963 kann man die Zellkerne von *Sambucus* als „Chromomerenkerne“ bezeichnen.

In den kambiumnahen, jungen Zellkernen treten meist 2 bis 3 (selten bis 5) Nukleolen auf. Mit dem Alter kommt es zu einer allmählichen Nukleolusverschmelzung, so daß nur ein großer, kugeliges Nukleolus sichtbar bleibt.

4. Schwankungen des Schlankheitsgrades

Die folgenden Untersuchungen gehen davon aus, daß Zellkerngröße und Zellaktivität in einem direkt — proportionalen Verhältnis zueinander stehen (OEHLERT & SCHULTZE 1960, HUGENTOBLE 1965, NAGL 1967). Da *S. nigra* erst ziemlich spät Kernholz ausbildet, wurden in diesem Holz die Schlankheitsgrade vom Kambium bis zum Mark ermittelt, während bei *S. racemosa* die Messungen vom Kambium bis zur Kernholzgrenze durchgeführt wurden. Der Einfluß der Verkernung auf den Schlankheitsgrad konnte so berücksichtigt werden. Zu Vergleichszwecken wurden auch die Wurzeln der beiden Holunderarten untersucht.

Die Ergebnisse der Messungen sind aus den Tabellen 1–4 und den Abbildungen 3–6 ersichtlich. Der Schlankheitsgrad und somit die Zellaktivität sind im wesentlichen von zwei Faktoren abhängig: Jahreszeit und Splint- bzw. Zellalter.

Abb. 3 zeigt die Schwankung des Schlankheitsgrades im Bereich der

kambialen Zone und in Kernholznähe für *S. racemosa* während einer Vegetationsperiode. Zum Vergleich sind auch die Werte für die Wurzel aufgetragen.

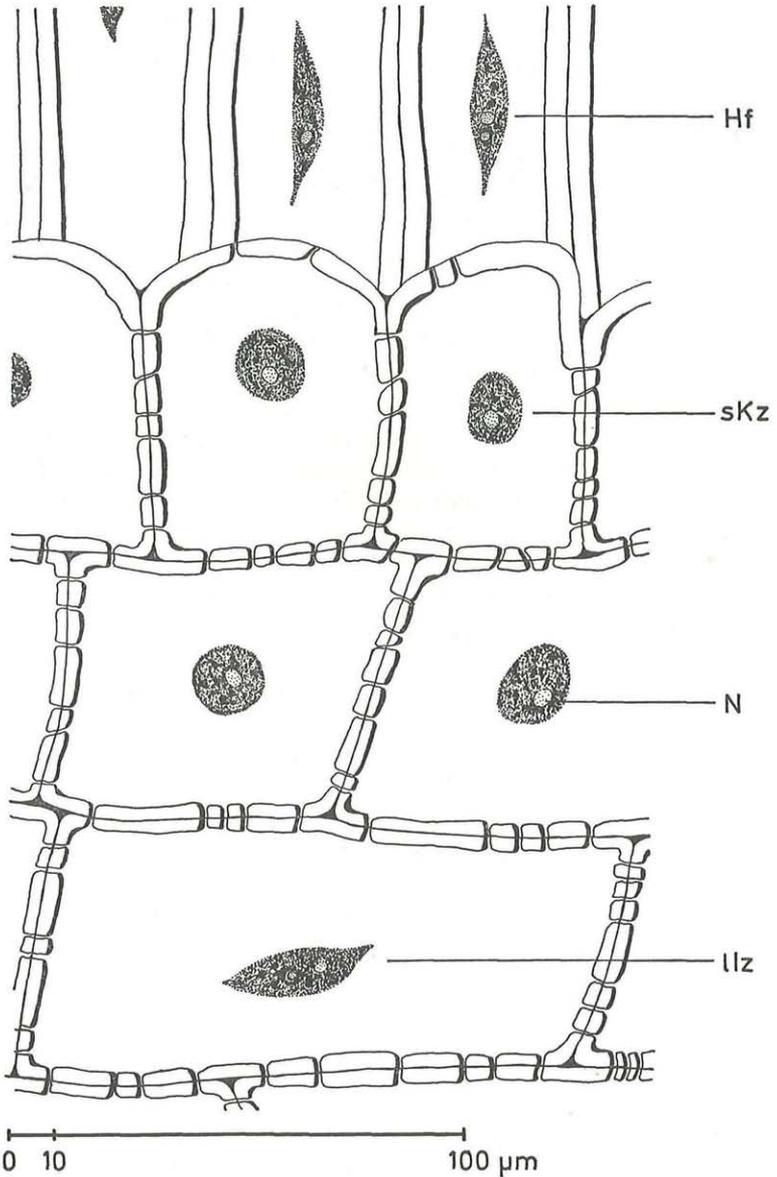


Abb. 2. Morphologie der Ruhekerne im Holz von *Sambucus* (Wurzelholz von *S. racemosa*). (Hf = Holzfaser; liz = liegende Innenzelle des Holzstrahls; N = Nukleolus; sKz = stehende Kontaktzelle des Holzstrahls)

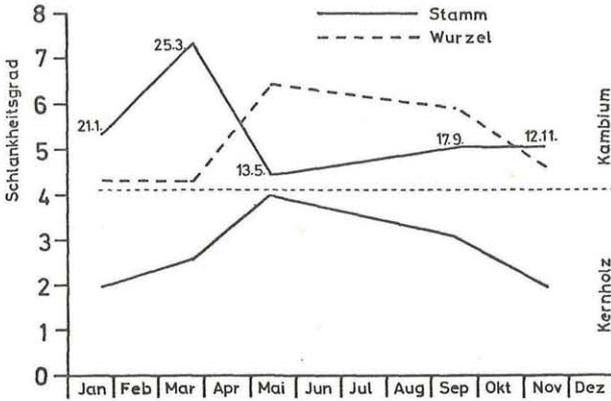


Abb. 3. Jahreszeitliche Veränderungen des Schlankheitsgrades der Holzfaserkerne von *Sambucus racemosa*. Näheres im Text

Tabelle 1

Schlankheitsgrad (S), Länge (l) und Breite (b) der spindelförmigen Zellkerne in den lebenden Holzfasern von *Sambucus nigra* und *Sambucus racemosa* (S = l [µm] : b [µm]). März. (JR = Jahresring; a = Spätholz, b = Sommerholz, c = Frühholz.) Näheres im Text

	<i>Sambucus nigra</i> 25. 3. 1975		<i>Sambucus racemosa</i> 25. 3. 1975	
	Stamm S = l : b	Wurzel S = l : b	Stamm S = l : b	Wurzel S = l : b
1. JR a	7,6 = 36,4 : 4,8	5,9 = 30,3 : 5,1	7,4 = 27,7 : 3,7	4,3 = 24,6 : 5,7
b	6,6 = 30,8 : 4,7	4,8 = 25,3 : 5,3	5,7 = 21,6 : 3,7	3,4 = 21,9 : 6,4
c	5,8 = 26,7 : 4,6	4,5 = 23,4 : 5,2	4,8 = 20,3 : 4,2	3,4 = 21,3 : 6,3
2. JR a	4,6 = 23,7 : 5,1	4,4 = 23,5 : 5,3	3,4 = 19,5 : 5,8	1,9 = 12,3 : 6,5
b	4,4 = 22,2 : 5,0	3,8 = 21,4 : 5,6	3,0 = 19,2 : 6,4	2,8 = 18,7 : 6,7
c	3,0 = 21,6 : 7,1	4,0 = 21,4 : 5,3	2,6 = 16,9 : 6,5	2,5 = 18,2 : 7,3
3. JR a	Mark	4,3 = 22,1 : 5,1	Kern	—
b	—	3,7 = 20,9 : 5,6	Kern	—
c	—	5,1 = 24,7 : 4,8	Kern	—
4. JR a	—	4,5 = 22,5 : 5,0	Kern	—
b	—	3,7 = 19,5 : 5,3	Kern	—
c	—	3,7 = 19,5 : 5,3	Kern	—
5. JR a	—	—	Mark	—
b	—	—	—	—
c	—	3,2 = 18,7 : 5,9	—	—

Tabelle 2

Schlankheitsgrad, Länge und Breite der spindelförmigen Zellkerne in den lebenden Holzfasern von *Sambucus nigra* und *S. racemosa*. Mai. (Legende wie Tab. 1.) Näheres im Text

	<i>Sambucus nigra</i>		<i>Sambucus racemosa</i>	
	13. 5. 1974		13. 5. 1974	
	Stamm S = l : b	Wurzel S = l : b	Stamm S = l : b	Wurzel S = l : b
1. JR a	—	6,9 = 32,3 : 4,7	—	11,0 = 38,5 : 3,5
b	—	4,9 = 25,9 : 5,3	—	—
c	5,5 = 24,6 : 4,5	5,8 = 26,7 : 4,6	4,4 = 18,5 : 4,2	6,4 = 28,3 : 4,4
2. JR a	4,1 = 19,1 : 4,7	4,8 = 27,1 : 5,6	5,2 = 20,4 : 3,9	6,4 = 31,2 : 4,9
b	3,6 = 18,7 : 5,2	—	4,0 = 19,0 : 4,2	3,9 = 22,5 : 5,7
c	3,4 = 17,3 : 5,1	—	Kern	3,8 = 23,4 : 3,8
3. JR a	2,7 = 15,2 : 5,6	—	Kern	3,8 = 20,0 : 5,2
b	3,0 = 17,3 : 5,7	—	Kern	3,8 = 20,0 : 5,2
c	2,3 = 16,0 : 7,0	4,7 = 26,4 : 5,6	Kern	4,1 = 21,3 : 5,2
4. JR a	Mark	—	Mark	4,2 = 23,5 : 5,6
b	—	—	—	4,2 = 23,5 : 5,6
c	—	—	—	4,2 = 23,5 : 5,6

Tabelle 3

Schlankheitsgrad, Länge und Breite der spindelförmigen Zellkerne in den lebenden Holzfasern von *Sambucus racemosa*. September und November. (Legende wie Tab. 1.) Näheres im Text

	<i>Sambucus racemosa</i>			
	17. 9. 1973		12. 11. 1973	
	Stamm S = l : b	Wurzel S = l : b	Stamm S = l : b	Wurzel S = l : b
1. JR a	5,0 = 20,9 : 4,2	5,9 = 26,6 : 4,5	5,0 = 22,4 : 4,5	4,6 = 23,5 : 5,1
b	5,0 = 20,9 : 4,2	4,5 = 22,2 : 4,9	3,3 = 19,6 : 6,0	3,9 = 28,8 : 5,9
c	5,0 = 20,9 : 4,2	2,5 = 17,2 : 6,9	2,2 = 15,9 : 7,1	3,6 = 19,2 : 5,4
2. JR a	4,8 = 18,2 : 3,8	2,0 = 15,6 : 7,1	2,6 = 15,7 : 6,1	2,7 = 16,6 : 6,2
b	3,8 = 15,8 : 4,2	2,4 = 15,4 : 6,3	2,4 = 15,3 : 6,3	2,5 = 16,2 : 6,5
c	3,1 = 13,7 : 3,1	2,0 = 14,4 : 7,2	2,0 = 13,1 : 6,5	2,3 = 14,7 : 6,5
3. JR a	Kern	2,2 = 14,6 : 6,6	Kern	2,5 = 15,7 : 6,4
b	Kern	2,7 = 15,7 : 5,8	Kern	2,3 = 14,4 : 6,4
c	Kern	2,7 = 15,7 : 5,8	Kern	2,2 = 14,3 : 6,4
4. JR a	Kern	2,5 = 16,4 : 6,5	Kern	—
b	Kern	2,7 = 17,1 : 6,4	Kern	—
c	Kern	2,3 = 15,3 : 6,7	Kern	—
	Mark	—	Mark	—

Die größten Zellkerne treten zu Beginn der Vegetationsperiode (März) im Stammholz auf (Tab. 1). Nach dem Einsetzen der Frühholzbildung verlieren sie etwas an Größe (Tab. 2) erreichen aber über den Spätsommer und Winter ihre maximale Größe wieder (Tab. 3 u. 4).

Im Wurzelholz ist die Phase der maximalen Zellkerngröße um einige Wochen verschoben (Abb. 3, Tab. 1 u. 2). Auch erfolgt die Mobilisierung der Stärke in den Wurzelzellen später als im Stammholz (COCKERHAM 1930, PLANK 1976). Ähnlich wie das Wurzelholz verhält sich das Stammholz im Bereich der Kernholzgrenze (Abb. 3).

Auch die Werte im Holz von *S. nigra* zeigen diese jahreszeitlich bedingten Schwankungen (Tab. 1, 2) im Bereich des kambiumnahen Holzes.

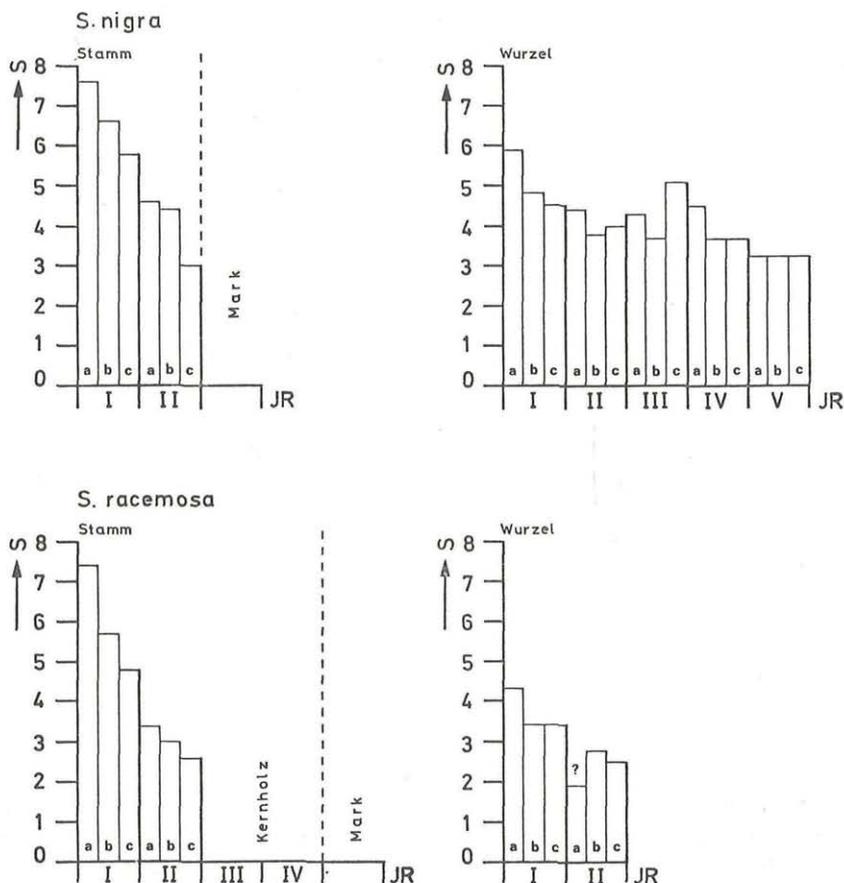


Abb. 4. Altersbedingte Schwankungen des Schlankheitsgrades der Holzfasern von *Sambucus nigra* und *S. racemosa* (JR = Jahresring; a = Spätholz, b = Sommerholz, c = Frühholz; S = Schlankheitsgrad). Der kambiumnahe Jahresring wurde als JR I bezeichnet. Fixierungsdatum: 25. 3. 1974

Unabhängig von der Jahreszeit unterliegt die Kerngestalt innerhalb des Splintes einer altersbedingten Veränderung. Der Einfluß des Splintalters auf die Ausbildung der Zellkerne hat HUGENTOBLE 1965 veranlaßt, den Splint in 4 Zonen mit unterschiedlicher Kern- bzw. Zellaktivität zu unterteilen. Auch im Holz von *Sambucus* schließt an die kambiale Zone mit hohen Schlankheitsgraden ein kambiumnaher Bereich mit Abrundung der Zellkerne und Oberflächenverkleinerung, dann der mittlere Splint, wo geringe morphologische Veränderungen feststellbar sind und ein kernholznaher Bereich, wo die Pyknose des Zellkerns erfolgt, an (WOLKINGER 1969, 1970). Tritt kein Kernholz auf, so zeigen die Zellkerne im Bereich des Markes die niedrigsten Schlankheitsgrade (Tab. 1, 2, 4; Abb. 4, 5, 6).

Tabelle 4

Schlankheitsgrad, Länge und Breite der spindelförmigen Zellkerne in den lebenden Holzfasern von *Sambucus nigra* (Februar) und *S. racemosa* (Jänner). (Legende wie Tab. 1.) Näheres im Text

	<i>Sambucus nigra</i>		<i>Sambucus racemosa</i>		
	6. 2. 1974		21. 1. 1974		
	Stamm		Stamm		Wurzel
	S = l : b	S = l : b	S = l : b	S = l : b	
1. JR a	4,9 = 21,4 : 4,4	5,3 = 24,2 : 4,6	4,3 = 22,4 : 5,2		
b	3,5 = 16,3 : 4,6	3,7 = 22,6 : 6,2	2,6 = 15,6 : 5,9		
c	3,3 = 14,7 : 4,5	2,8 = 18,1 : 6,4	2,4 = 15,1 : 6,3		
2. JR a	3,4 = 14,9 : 4,4	2,6 = 15,6 : 5,9	2,7 = 16,5 : 6,2		
b	3,0 = 13,6 : 4,5	2,5 = 14,1 : 5,7	3,1 = 17,3 : 5,6		
c	2,8 = 13,5 : 4,8	2,0 = 12,5 : 6,4	2,7 = 15,7 : 5,8		
3. JR a	3,2 = 13,6 : 4,2	Kern	2,5 = 16,4 : 6,5		
b	3,0 = 13,3 : 4,5	Kern	2,7 = 17,1 : 6,4		
c	2,9 = 12,6 : 4,3	Kern	2,3 = 15,3 : 6,7		
4. JR a	2,8 = 12,7 : 4,5	Kern			
b	3,4 = 13,8 : 4,1	Kern			
c	3,2 = 12,9 : 4,0	Kern			
5. JR a	3,2 = 14,2 : 4,4	Kern			
b	2,8 = 12,1 : 4,4	Kern			
c	1,9 = 10,1 : 5,3	Kern			
	Mark	Mark			

Hinweise auf eine kernholznahe, sekundäre Aktivitätszone können aus den erhaltenen Ergebnissen nicht abgeleitet werden. Fast immer nimmt im Stammholz der Schlankheitsgrad gleichmäßig zwischen Kambium und Kernholz, bzw. Kambium und Mark ab. In der Regel liegt dieser Gradient bei $\pm 60\%$.

Auch im Wurzelholz nimmt die Zellaktivität mit zunehmender Splinttiefe ab (Abb. 4, 5, 6).

5. DNS-Gehalt der Zellkerne

Die ersten karyologischen Untersuchungen der Gattung *Sambucus* gehen auf TISCHLER 1926 zurück. Er gibt einen diploiden Chromosomensatz ($2n = 36$) an. SAX & KRIBS 1930 vermuteten hingegen Tetraploidie für diese höchst spezialisierte Gattung innerhalb der Familie der Caprifoliaceen (Basisnummer $n = 9$), Diploidie wurde aber von SEITZ 1952 bestätigt. TAYLOR & BROCKMANN 1966 fanden erstmals $2n = 38$ an einem Exemplar von *S. racemosa*. Neuere karyologische Untersuchungen an *Sambucus* führten HOUNSELL 1968 und OURECKY 1970 durch. Sie geben übereinstimmend $2n = 36$ für *S. nigra* und $2n = 38$ für *S. racemosa* an. Der höhere

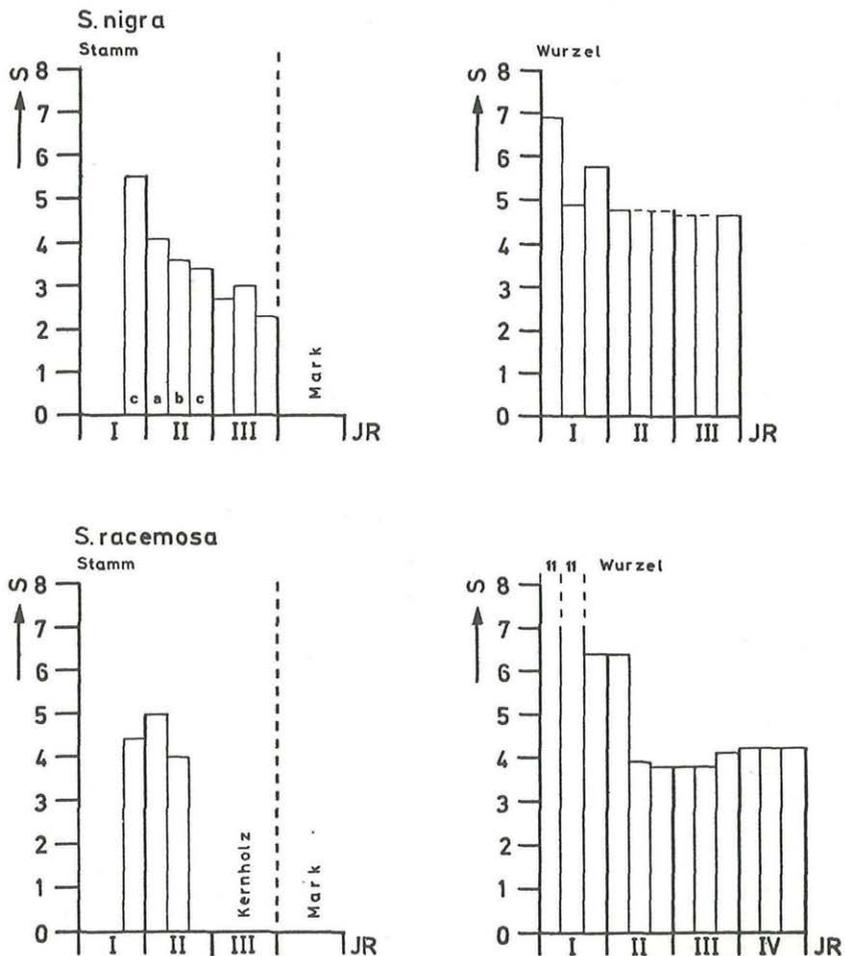


Abb. 5. Wie Abb. 4. Fixierungsdatum: 13. 5. 1974

Chromosomensatz ist nach HOUNSELL 1968 aufgrund aneuploider, nach OURECKY 1970 aufgrund allopolyploider Gametenproduktion vom diploiden Satz $2n = 36$ abgeleitet.

Hybridbildungen zwischen *S. nigra* und *S. racemosa* sind selten. Die Bastarde zeigen zwar eine große Wachstumsrate, sind aber steril (WINGE 1948, HOUNSELL 1968).

Die unterschiedlichen Chromosomensätze ließen verschiedene DNS-Gehalte erwarten. Daneben wurde zu Vergleichszwecken wieder eine un-

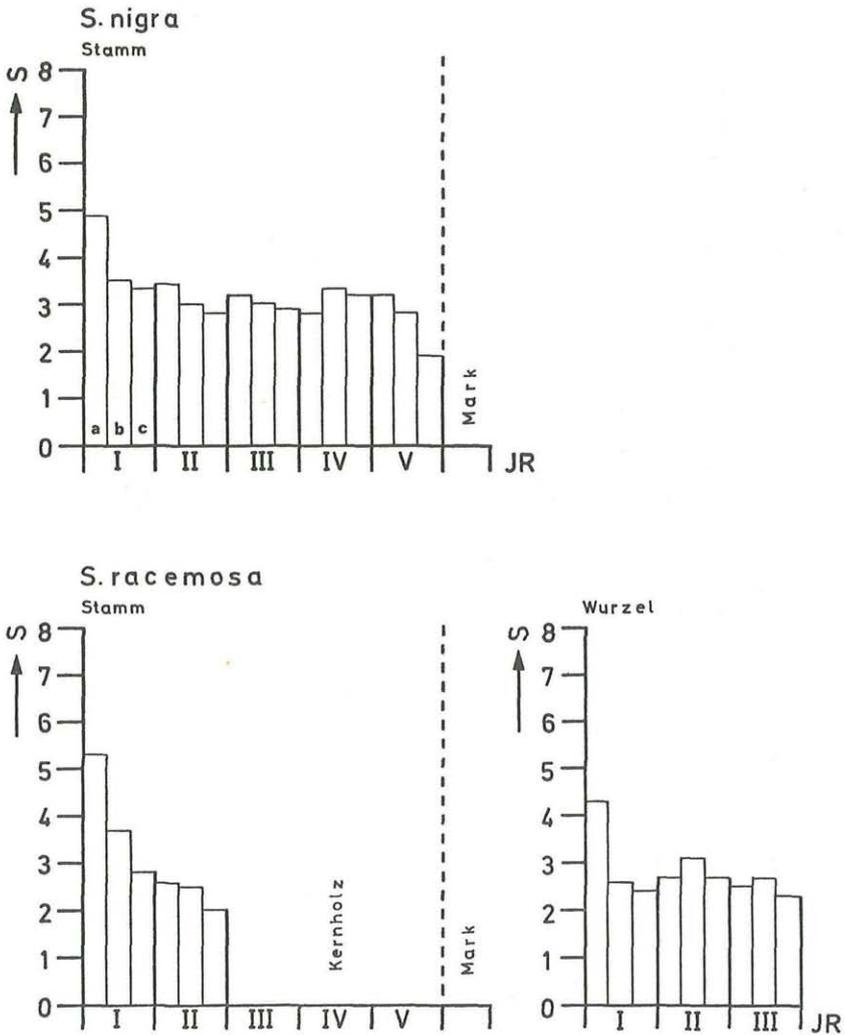


Abb. 6. Wie Abb. 4. Fixierungsdatum: 21. 1. 1974

verkernte Probe von *S. nigra* einer verkernten von *S. racemosa* gegenübergestellt. Auch die Wurzel wurde untersucht.

Die Ergebnisse der DNS-Messungen werden besonders durch die Dauer der Lagerung der unfixierten Probe, Art des Fixiergemisches, Fixierungsdauer, Hydrolysedauer und Art des Schiff'schen Reagens beeinflusst.

Um vergleichbare Ergebnisse zu erhalten, müssen diese Faktoren konstant gehalten werden.

Die Resultate der Untersuchungen, die mehrmals im Jahr durchgeführt wurden, sind aus den Abbildungen 7 und 8 zu entnehmen. Exemplarisch wurde eine Tabelle zusammengestellt, die quantitative Veränderungen von Zellkernvolumen und DNS-Gehalt innerhalb des Splintes zeigt (Tab. 5). Da nur ein genau definierter Teil des Zellkerns photometrisch vermessen wurde, nimmt der DNS-Wert bzw. die DNS-Dichte mit abnehmenden Kernvolumen zu (vgl. Material und Methoden).

Tabelle 5

Veränderungen des DNS-Gehaltes mit zunehmender Splinttiefe im Holz von *Sambucus racemosa*. 12. 11. 1973. Als Maß für die Zellvitalität wurde das Produkt aus Zellkernvolumen (V) und DNS-Wert (γ) nach PATAU 1952 errechnet (V · γ)

	V [μm^3]	γ	V · γ
1. JR a	370,8	14,1	5710,3
b	305,2	12,5	4144,9
c	279,7	10,9	3158,0
2. JR a	215,1	15,2	3681,0
b	224,0	15,9	3510,7
c	176,1	18,2	3249,8
3. JR a	240,4	13,7	3536,1
b	218,6	16,1	3251,3
c	201,5	14,9	3013,2
4. JR a	Kernholz		

Wiederum ist ein jahreszeitlicher und altersbedingter Einfluß auf Größe und Aktivität der Zellkerne feststellbar. An einem Beispiel wird der Einfluß dieser Faktoren auf das Volumen des Kernes dargestellt (Tab. 6) (vgl. PLANK 1975).

Im Gegensatz zu den Holzfasern, denen keine besonders hohe Stoffwechselaktivität zukommt, sind die untersuchten Zellkerne der Holzstrahlen an zahlreichen physiologischen Prozessen beteiligt. Die Kontaktzellen der Strahlen spielen eine besondere Rolle bei der Ein- und Ausschleusung von Reservesubstanzen zwischen Leit- und Speichergewebe (SAUTER 1966, CZANINSKI 1968, BRAUN 1970). Außerdem sind sie für die

Bildung von Thyllen im absterbenden Holz verantwortlich (CHATTAWAY 1949, ZIEGLER 1968).

Betrachtet man die Ergebnisse für das Stammholz von *S. racemosa* (Abb. 7), so stellt man in den Frühjahrs- und Sommermonaten, in der Zeit der Holzwachstums, einen leichten Anstieg der Kernaktivität im Bereich der Splint-Kern-Übergangszone fest. Dieser Anstieg ist zeitlich begrenzt und tritt bei den unverkernten Proben nicht auf (Tab. 7: Wurzel, Tab. 8). Wie bereits in der vorangegangenen Arbeit festgestellt wurde, ist die Bildung von Thyllen im Holunderholz an den Verkernungsvorgang gebunden (PLANK

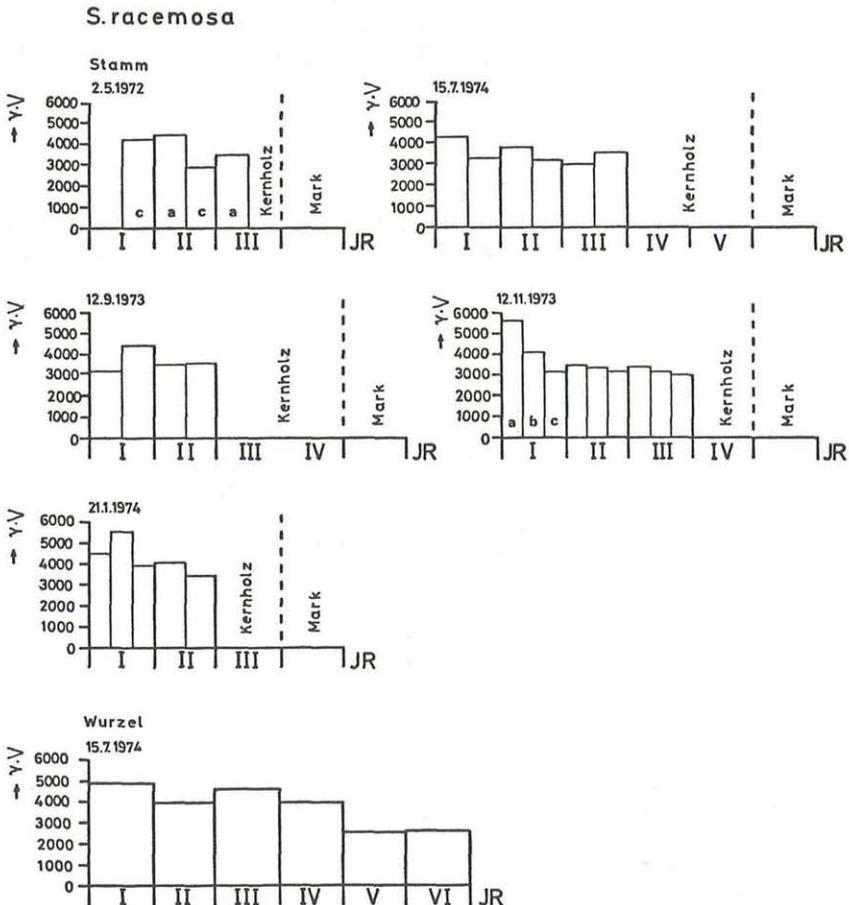


Abb. 7. Altersbedingte Schwankungen des DNS-Volumenproduktes der Zellkerne der Kontaktzellen von *Sambucus racemosa* (JR = Jahresring; a = Spätholz, b = Sommerholz, c = Frühholz; $\gamma \cdot V$ = DNS-Volumenprodukt). Näheres im Text

1976). Diese sekundäre Kernaktivität geht wahrscheinlich auf diese Thyllenbildung zurück.

Der unterschiedliche Chromosomensatz läßt sich statistisch in den Ergebnissen nachweisen. Die Werte für das DNS-Volumenprodukt liegen

Tabelle 6

Volumen [μm^3] der kugeligen Zellkerne in den aufrechten Zellen der Strahlen im Stammholz von *Sambucus racemosa* mit zunehmenden Splintalter. (Legende wie Tab. 1). Näheres im Text

Fixierungsdatum	2. 5. 1972	15. 7. 1974	12. 9. 1973	12. 11. 1973	21. 1. 1974
1. JR a		247	132 ?	371	315
b		244	223	305	319
c	222	—	—	280	212
2. JR a	218	253	142	215	229
b	170	229	100	224	201
c	—	—	—	176	—
3. JR a	143	223	Kern	240	Kern
b	Kern	187		219	
c		—		201	
4. JR a		Kern		Kern	

S. nigra

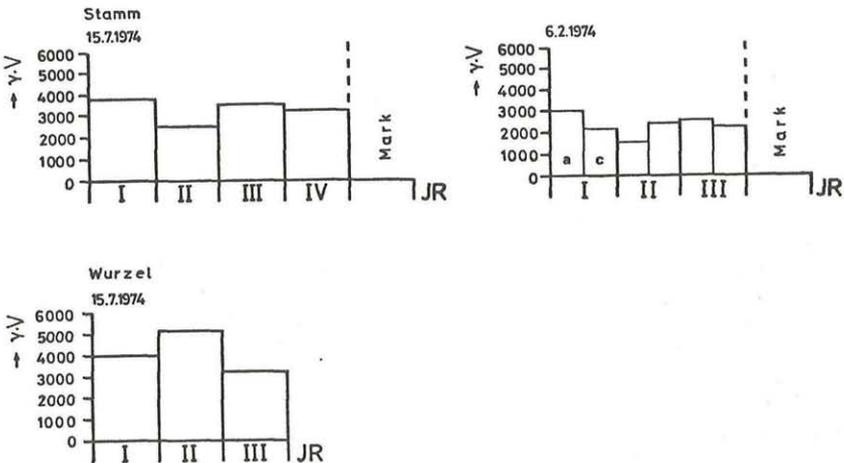


Abb. 8. Wie Abb. 7. *Sambucus nigra*

bei *S. racemosa* ($2n = 38$) im Durchschnitt höher als bei *S. nigra* ($2n = 36$) (Abb. 7, 8). Diese Vergleiche gelten nicht für das Volumen der Zellkerne (vgl. PLANK 1975).

7. Schrifttum

- BAUER H. 1933. Die Feulgensche Nuklealfärbung in ihrer Anwendung auf cytologische Untersuchungen. — Z. Zellforsch. mikr. Anat. 15: 225—247.
- BRAUN H. H. 1970. Funktionelle Histologie der sekundären Sproßachse I. Das Holz. In: LINSBAUER K., Handbuch der Pflanzenanatomie. 9. 1. — Berlin, Stuttgart.
- CHATTAWAY M. M. 1949. The development of tyloses and secretion of gum in heartwood-formation. — Austral. J. Sci. R. B. Biol. Sci. 2: 227—247.
— 1952. The sapwood-heartwood-transition. — Austral. Forestry 16: 25—34.
- COCKERHAM G. 1930. Some observations on cambial activity and seasonal starch content in sycamore (*Acer pseudo-platanus*). — Proc. Leeds Philosoph. Soc., Sci. Sect. 2: 64—80.
- CZANINSKI Y. 1968. Etude du parenchyme ligneux du robinier (parenchyme à réserve et cellules associées aux vaisseaux) au cours du cycle annuel. — J. Microscopie 7: 145—164.
- 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.
- FREY-WYSSLING A. & BOSSHARD H. H. 1964. Cytology of the ray cells in sapwood and heartwood. — Holzforsch. 13: 129—137.
- GRUNDMANN E. & MARQUARDT H. 1953. Untersuchungen an Interphasekernen des Wurzelmeristems von *Vicia faba*. I. DNS-Gehalt und Größe der Kerne. — Chromosoma 6: 115—134.
- HOUNSELL R. W. 1968. Cytological studies in *Sambucus*. — Can. J. Genet. Cytol. 10: 235—247.
- HUGENTOBLER U. H. 1965. Zur Cytologie der Kernholzbildung. — Naturforsch. Ges. Zürich 110: 321—342.
- MCLEISH J. & SUNDERLAND N. 1961. Measurement of DNA in higher plants. — Exp. Cell Res. 24: 527—540.
- NAGL W. 1967. Mikrophotometrische DNS-Messungen an Interphase- und Ruhekernen sowie Mitosen in der Samenanlage von *Pinus silvestris*. — Z. Pflanzenphysiol. 56: 40—56.
- NEČESANY V. 1959. The change of parenchymatic cell vitality and the physiological base for the formation of beech heart. — Drev. Výskum 3: 15—26.
- OEHLERT W. & SCHULTZE B. 1960. Die Kerngröße als Ausdruck der synthetischen Aktivität des Kerns. — Beitr. path. Anat. 123: 101—113.
- OURECKY D. K. 1970. Chromosome morphology in the genus *Sambucus*. — Amer. J. Bot. 57: 239—244.
- PATAU K. 1952. Absorption microphotometry of irregular shaped objects. — Chromosoma 5: 341—362
— & SRINIVASACHAR D. 1959. The DNS-content of nuclei in the meristem of onion roots. — Chromosoma 10: 407—429.

- 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. Fak. Univ. Graz.
- 1976. Histologie und Verkernung des Holzes von *Sambucus nigra* L. und *Sambucus racemosa* L. I. Histologie und jahreszeitliche cytologische Veränderungen. — Phytton 17: 195—212.
- SAUTER J. J. 1966. Untersuchungen zur Physiologie der Pappel-Holzstrahlen I. Jahresperiodischer Verlauf der Stärkespeicherung im Holzstrahlparenchym. — Z. Pflanzenphysiol. 55: 246—258.
- SAX K. & KRIBS D. A. 1930. Chromosomes and phylogeny in *Caprifoliaceae*. — J. Arnold Arbor. 11: 147—153.
- SEITZ F. N. 1952. Chromosomenzahlenverhältnisse bei Holzpflanzen. — Z. Forstgenetik u. Forstpflanzenzucht 1: 22—32.
- SWIFT H. 1950. The constancy of desoxyribose nucleic acid in plant nuclei. — Proc. N. A. S. 36: 643—654.
- TAYLOR R. L. & BROCKMANN R. P. 1966. Chromosome numbers of some western plants. — Can. J. Bot. 44: 1093—1103.
- TISCHLER G. 1926. Pflanzliche Chromosomen-Zahlen. — Tabulae Biologicae 4: 1—83.
- TSCHERMAK-WOESS E. 1963. Strukturtypen der Ruhekerne von Pflanzen und Tieren. — Protoplasmatologia 5. I.
- WINGE O. 1948. The *Sambucus* hybrid *S. nigra* × *S. racemosa*. — C. R. Trav. Lab. Calsberg. Ser. Physiol. 24: 73—78.
- WOLKINGER F. 1969. Morphologie und systematische Verbreitung der lebenden Holzfasern bei Sträuchern und Bäumen I. Zur Morphologie und Zytologie. — Holzforsch. 23: 19—26.
- 1970. Das Vorkommen lebender Holzfasern in Sträuchern und Bäumen. — Phytton 14: 55—67.
- 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, II. Karyologische Untersuchungen. 301-317](#)