Bau- und Funktionstypen des Holzes und der Holzstrahlen.

Von Univ.-Prof. Dr. H. J. Braun, Wageningen

Vortrag, gehalten am 13. Jänner 1965.

I. Teil

Die Organisation des Hydrosystems im Stammholz

Das Stammholz wurde zytologisch und histologisch schon oft untersucht. Trotzdem blieb das Gesamtbild des Holzes im allgemeinen etwas blaß. Das lag vor allem daran, daß zu wenig berücksichtigt wurde, wie sich die einzelnen Gewebe im Holz kombinieren und miteinander in Wechselbeziehung treten. Wir haben deshalb im Holz zahlreicher Bäume und Sträucher der kühl-gemäßigten, mediterranen, subtropischen und tropischen Klimazonen zunächst die einzelnen Gewebe analysiert und dann besonders die Gewebekombinationen eingehend bearbeitet. Dabei stellte sich heraus, daß die Gewebekombinationen im Stammholz in 14 histologischen Bautypen zu erfassen sind. Aufbauend auf die histologischen Bautypen untersuchten wir

ferner, welche Gewebearten in den äußeren, funktionsfähigen Jahresringen der speziellen Wasserführung dienen. Das Verhalten der einzelnen Arten ließ 5 hydrophysiologische Funktionstypen erkennen. Aus den histologischen Bautypen und den hydrophysiologischen Funktionstypen konnte dann die Organisation des Hydrosystems der Bäume und Sträucher entwickelt werden.

Wir können an dieser Stelle nur einen Teil der Ergebnisse kurz skizzieren. Es sei deshalb auf die Originalarbeit hingewiesen: H. J. Braun, Die Organisation des Stammes von Bäumen und Sträuchern. Stuttgart: Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft M.B.H. 1963.

A. Wichtige Charakteristika einzelner Gewebe

Um die Gewebekombinationen verständlich zu machen, die bei der Aufstellung der histologischen Bautypen wesentlich sind, sollen zunächst die wichtigsten Charakteristika der einzelnen Gewebe dargelegt werden.

I. *Das Tracheidengewebe.* Das Tracheidengewebe besteht aus Tracheiden oder Fasertracheiden. Diese Zellen haben in der Regel auf ihren radialen und tangentialen Wänden Hoftüpfel. In den tangentialen Wänden sind Hoftüpfel meist auch unmittelbar an den Jahresringgrenzen vorhanden, so daß hier die Tracheidengewebe aufeinanderfolgender

Jahresringe durch Hoftüpfel verbunden sind. Die Tracheidengewebe überbrücken also die Jahresringgrenzen.

II. *Die Holzfasergewebe.* Das Holzfasergewebe setzt sich aus toten oder lebenden Holzfasern zusammen. Die lebenden Holzfasern unterscheiden sich von den toten im wesentlichen dadurch, daß sie bei der Ausdifferenzierung Protoplasma und Kern behalten und gewöhnlich viel Stärke und Fett speichern. Die toten und die lebenden Holzfasern haben in der Regel nur noch auf den radialen Wänden wenige, spaltenförmige, einfache Tüpfel. Auf den tangentialen Wänden fehlen die Tüpfel meist ganz. Die Holzfasergewebe stehen demnach an den Jahresringgrenzen nicht miteinander in Tüpfelkontakt, sie sind also auf die einzelnen Jahresringe beschränkt.

Tracheiden- und Holzfasergewebe kann man auf Grund ihrer faserartigen Zellformen als „Fibriformgewebe" zusammenfassen. Diese Fibriformgewebe stellen in der Regel das Grundgewebe des Holzes dar.

III. *Das Gefäßnetzsystem.* Bereits in einer früheren Arbeit [H. J. Braun: Die Vernetzung der Gefäße bei Populus; Zeitschrift für Botanik *47* (1959), 421—434] konnte gezeigt werden, daß die Gefäße von Populus sich zu einem Gefäßnetzwerk verflechten, das sich in radialer und tangentialer Richtung über den Jahresring erstreckt. Unsere

weiteren Untersuchungen ergaben, daß die Gefäße bei fast allen Bäumen ein Gefäßnetzsystem bilden. In diesem Zusammenhang soll uns nicht interessieren, wie die Gefäßnetze innerhalb der Jahresringe im einzelnen gestaltet sind, sondern wie sich die Gefäßnetze an den Jahresringgrenzen verhalten. Hier gibt es zwei Möglichkeiten: bei vielen Bäumen treten vom Spätholz her keine Gefäße an die Jahresringgrenzen heran; in diesen Fällen sind also die Gefäßnetze auf die einzelnen Jahresringe beschränkt. Bei zahlreichen anderen Baumarten dagegen verbinden sich die Gefäßnetze der einzelnen Jahresringe an den Jahresringgrenzen direkt, das wird dadurch erreicht, daß einzelne Spätholzgefäße bis unmittelbar an die Jahresringgrenzen herantreten und sich hier streckenweise mit Frühholzgefäßen vereinen, indem zwischen Spät- und Frühholzgefäßen gemeinsame, stark getüpfelte Wände ausgebildet werden. Auf diese Weise entsteht ein geschlossenes Gefäßnetzwerk, das die Jahresringgrenzen überbrückt.

IV. *Das paratracheale Parenchym und die paratrachealen Parenchymscheiden.* Vom axial laufenden Strangparenchym interessiert uns in diesem Zusammenhang nur das paratracheale Parenchym, das unmittelbar den Gefäßen anliegt. Bei vielen Baumarten werden die Gefäße nur von den einzelnen Parenchymsträngen begleitet, so daß diese Gefäße unmittelbar in das fibriforme Grund-

gewebe eingebettet sind. Bei anderen Arten dagegen sind die Gefäße von paratrachealen Parenchymscheiden umgeben, die die Gefäße von dem fibriformen Grundgewebe isolieren. Die Parenchymscheiden können dabei den ganzen Umfang der Gefäße umfassen; wir haben dann sogenannte „Vollscheiden" vor uns. Es kann aber auch sein, daß die Parenchymscheiden die Gefäße nur teilweise umgeben. Diese paratrachealen, parenchymatischen „Halbscheiden" liegen meist auf den nach außen gerichteten Seiten der Gefäße.

B. Die Bautypen

Wenn wir das Holz der Bäume und Sträucher auf die erwähnten wichtigen Charakteristika der einzelnen Gewebe hin betrachten, können wir feststellen, daß bestimmte Ausbildungsformen dieser Gewebe verschiedenartig, aber in jeweils charakteristischer Weise miteinander kombiniert sind. Es sollen zunächst nur zwei Beispiele herausgegriffen werden:

a) So finden wir bei *Fagus silvatica* L., daß bei einem tracheidalen Grundgewebe die Gefäße unmittelbar in dieses tracheidale Grundgewebe eingebettet sind und zahlreiche Hoftüpfel Tracheiden und Gefäße verbinden. Das Parenchym begleitet nur in einzelnen Strängen die Gefäße und liegt sonst in den Jahresringen zerstreut. Die tracheidalen Grundgewebe aufeinanderfolgender Jahres-

ringe berühren sich an den Jahresringgrenzen, wobei die gemeinsamen tangentialen Wände mit Hoftüpfeln besetzt sind. Die Gefäßnetze sind jahresringeigen. Der Brückenschlag zwischen den jahresringeigenen Gefäßnetzen über die Jahresringgrenzen erfolgt durch das tracheidale Grundgewebe.

b) Als zweites Beispiel sei *Fraxinus excelsior* L. angeführt, wo wir den genauen Gegensatz zum ersten Beispiel finden. Hier ist ein totes Holzfasergrundgewebe vorhanden. Holzfasern und Gefäße sind deutlich voneinander abgesetzt, da die Gefäße von paratrachealen Parenchymscheiden eingehüllt sind. Hier stoßen die Grundgewebe an den Jahresringgrenzen meist nicht aufeinander, weil sich oft im Spätholz terminale Parenchymschichten ausdehnen; treffen sie aber trotzdem zusammen, so sind sie nicht miteinander verbunden, fehlen doch auf den tangentialen Wänden der Holzfasern Tüpfel gewöhnlich ganz. Dafür berühren sich an den Jahresringgrenzen Spät- und Frühholzgefäße, so daß nun ein geschlossenes Gefäßnetzwerk vorhanden ist, das über die Jahresringgrenzen hinwegzieht.

Die Gewebe bilden aber nicht nur diese beiden extrem gegensätzlichen Typen der Gewebekombination. Wir können vielmehr, wenn wir das Holz der Bäume und Sträucher daraufhin betrachten, noch 12 weitere Kombinationsmöglichkeiten finden, so daß insgesamt 14 Kombinationstypen erkennbar

sind. In diese Kombinationstypen der erwähnten Gewebecharakteristika lassen sich die wesentlichsten anderen holzanatomischen Merkmale, nämlich Lage, Größe und Durchbrechung der Gefäße und Interzellularkanäle im fibriformen Grundgewebe meist sehr zwanglos einflechten; nur Bau, Höhe und Breite der Markstrahlen lassen sich nicht in diese Typen einordnen. Die 14 Gewebekombinationstypen umfassen also bis auf die Markstrahlen alle wichtigen Merkmale des Holzes, so daß sie zum Kern von 14 histologischen Bautypen werden, die im einzelnen nach folgenden Merkmalen ausgerichtet sind:

1. Innerhalb der Jahresringe: a) Bau des fibriformen Grundgewebes; b) Lage und Größe der Gefäße, sowie die Art, in der die Querwände der Gefäße durchbrochen sind; c) Verbindung zwischen fibriformem Grundgewebe und Gefäßen; d) Lage des Parenchyms; e) Vorkommen von Interzellularkanälen zwischen den fibriformen Grundgewebezellen.

2. An den Jahresringgrenzen: a) Verhalten des fibriformen Grundgewebes und b) des Gefäßnetzsystems; c) Anordnung des Parenchyms.

Wir können hier die einzelnen Bautypen aus Platzmangel nicht in den Details beschreiben; es sei nur erwähnt, daß zu einem Bautyp mehrere bis viele Baumarten gehören. Die einzelnen Bautypen haben wir nach den wichtigsten Vertretern oder

nach einer besonders charakteristischen Art benannt. So ergeben sich folgende Bautypen (vgl. dazu die Abb. 1): Gymnospermen-Bautyp; primitiver Angiospermen- und Castanea-Bautyp (Beispiele: *Fagus silvatica* L. bzw. *Castanea sativa* Miller); Hedera-, Rhamnus-, Quercus-, Ulmus- und Juglans-Bautyp (Beispiele: *Hedera helix* L. bzw. *Rhamnus cathartica* L. bzw. *Quercus robur* L. bzw. *Ulmus laevis* Pall. bzw. *Juglans regia* L.); Vaccinium-, Aesculus- und Aucoumea-Bautyp (Beispiele: *Vaccinium myrtillus* L. bzw. *Aesculus hippocastanum* L. bzw. *Aucoumea klaineana* Pierre); Acer-, Fraxinus- und Albizzia-Bautyp (Beispiele: *Acer pseudoplatanus* L. bzw. *Fraxinus excelsior* L. bzw. *Albizzia oderatissima* Benth.) [1]).

C. Die Organisation des Hydrosystems

Im Anschluß an die histologischen Untersuchungen stellten wir fest, inwieweit bei den einzelnen Bautypen in den Gefäßen und in den fibriformen Grundgeweben aus Tracheiden, Fasertracheiden und Holzfasern Wasser geleitet und gespeichert wird. Diese Versuche wurden durchgeführt mit

[1]) Einige Bautypen lassen sich noch in Untertypen gliedern, so der primitive Angiospermen-Bautyp in den Alnus- und Daphne-Untertyp und der Albizzia-Bautyp in den Bombax-Untertyp.

radioaktivem Phosphor, Fluorochromen, besonders Berberinsulfat, und gewöhnlichen Farbstoffen. An dieser Stelle soll uns nur das hydrophysiologische Verhalten der äußeren, voll funktionsfähigen Jahresringe interessieren. Es zeigte sich, daß das hydrophysiologische Verhalten der äußeren Jahresringe bei den einzelnen Bautypen in 5 Funktionstypen zu fassen ist. Diese hydrophysiologischen Funktionstypen werden ebenfalls von den Merkmalen beherrscht, die für die Aufstellung der Bautypen maßgebend sind. Wir können deshalb nun die Funktions- und Bautypen gemeinsam etwas näher besprechen und aus den 5 Funktionstypen und den 14 Bautypen die Organisation des Hydrosystems der Bäume und Sträucher entwickeln.

Wir beginnen mit dem Funktionstyp I, da dieser Funktionstyp nur durch den Gymnospermen-Bautyp repräsentiert wird, also die Gymnospermen und Bäume aus dem Formenkreis der Winterales enthält, die phylogenetisch sehr ursprünglich sind. Bei diesem, noch gefäßlosen Funktionstyp besteht das Grundgewebe aus Tracheiden, die auf den radialen und auch tangentialen Wänden Hoftüpfel haben. Die Tracheiden-Grundgewebe stehen an den Jahresringgrenzen durch Tangentialwand-Hoftüpfel direkt miteinander in Kontakt. Das Wasser kann deshalb in diesem Tracheiden-Grundgewebe in axialer, tangentialer und radialer Richtung transportiert werden, in letzterer Richtung auch über die

Jahresringgrenzen. Neben der Wasserleitung und Wasserspeicherung dient dieses Tracheiden-Grundgewebe gleichzeitig noch der Festigung. Der Funktionstyp I ergibt mit dem primitiven Gymnospermen-Bautyp die I. Organisationsstufe (Tracheidenstufe) des Hydrosystems.

Für den Funktionstyp II, zu dem der primitive Angiospermen- und der Castanea-Bautyp gehören, ist charakteristisch, daß auch hier tracheidale, die Jahresringgrenzen überbrückende Grundgewebe vorhanden sind, die der Wasserleitung und Wasserspeicherung dienen. In diese tracheidalen Grundgewebe sind nun aber wasserführende Gefäße eingebettet, die in direktem, starkem Hoftüpfelkontakt mit den Tracheiden bzw. Fasertracheiden des Grundgewebes stehen und zu Gefäßnetzen verknüpft sind. Diese Gefäßnetze sind aber noch auf die einzelnen Jahresringe beschränkt, da sie sich an den Jahresringgrenzen nicht berühren. Die Wasserleitung innerhalb der einzelnen Jahresringe in axialer, tangentialer und radialer Richtung erfolgt deshalb in dieser II. Organisationsstufe des Hydrosystems im tracheidalen Grundgewebe und in den Gefäßen (Tracheiden-Gefäß-Stufe). Über die Jahresringgrenzen fließt das Wasser aber weiterhin, wie in der I. Organisationsstufe, nur im tracheidalen Grundgewebe.

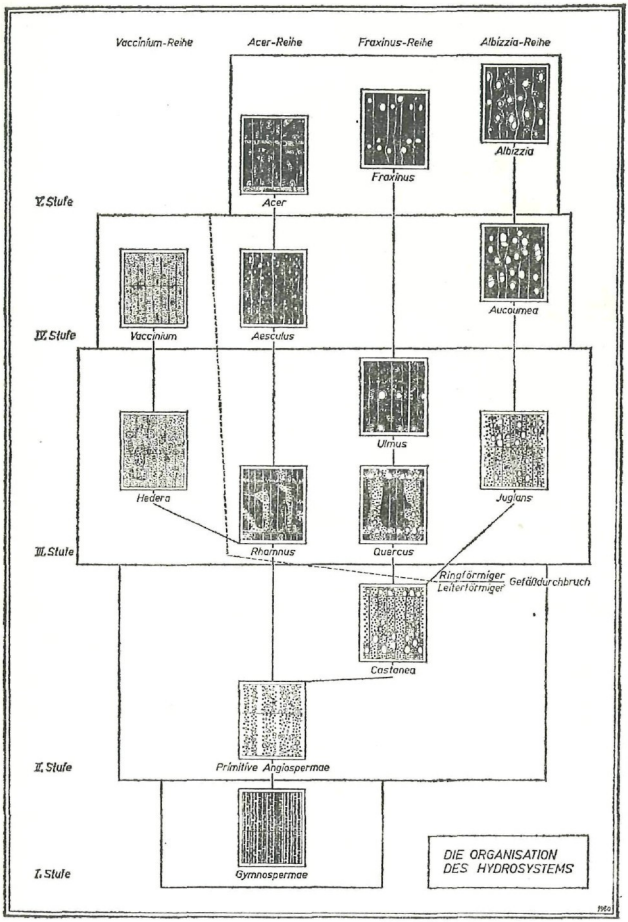
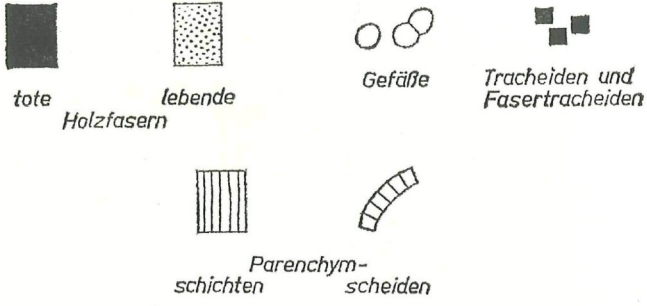

Vaccinium-Reihe
Acer-Reihe
Fraxinus-Reihe
Albizzia-Reihe
V. Stufe
Acer
Fraxinus
Albizzia
IV. Stufe
Vaccinium
Aesculus
Aucuba
III. Stufe
Hedera
Rhamnus
Ulmus
Quercus
Juglans
Ringförmiger
Leiterförmiger
Gefäßdurchbruch
Castanea
II. Stufe
Primitive Angiospermae
I. Stufe
Gymnospermae
DIE ORGANISATION
DES HYDROSYSTEMS

Abb. 1.

Beim Funktionstyp III, zu dem der Hedera-, Rhamnus-, Quercus-, Ulmus- und Juglans-Bautyp gehören, sind nun neben den Tracheiden bzw. Fasertracheiden und Gefäßen als Teile des Grundgewebes auch lebende oder vor allem tote Holzfaserkomplexe vorhanden. Die Gefäße liegen ausschließlich im Bereich der Tracheiden-Felder. Für



die Tracheiden-Gefäß-Felder gilt bezüglich der Wasserleitung im wesentlichen das gleiche wie für die Organisationsstufe II, wenn einschränkend auch gesagt werden muß, daß in dieser III. Organisationsstufe des Hydrosystems neben den Tracheidenkomplexen des Grundgewebes sich auch schon die Gefässe direkt an den Jahresringgrenzen verknüpfen können. Die Holzfaserkomplexe sind innerhalb der Jahresringe und an den Jahresringgrenzen deutlich von Tracheiden und Gefäßen isoliert und sind an der Wasserleitung nicht mehr be-

teiligt, damit also aus dem Hydrosystem ausgeschieden. Diese Holzfasern sind, soweit sie nicht lebend sind und Stärke speichern (Hedera-Bautyp), nun mit Luft gefüllt (Eingeschränkte Tracheiden-Gefäß-Stufe).

Beim nächsten, dem IV. Funktionstyp mit dem Vaccinium-, Aesculus- und Aucoumea- Bautyp sind die Tracheiden ganz oder fast ganz aus dem Grundgewebe verschwunden, das nun aus lebenden oder toten Holzfasern besteht. In dieser IV. Organisationsstufe des Hydrosystems sind deshalb — im Gegensatz zur vorigen, der III. Organisationsstufe — zwangsläufig die Gefäße mitten im Holzfasergewebe zu finden. Gefäße und Holzfasern berühren sich auf größere Strecken unmittelbar, auf den gemeinsamen Wänden sind noch einfache Tüpfel zu finden. So kann das Wasser aus den Gefäßen noch in das Holzfaser-Grundgewebe einfließen, besonders beim Aesculus-Bautyp. Das Holzfaser-Grundgewebe dieser IV. Organisationsstufe hat aber keine ausgesprochene Wasserleitfunktion mehr, weil die Tüpfel zwischen den Holzfasern nur noch schmal und spärlich sind, vor allem aber, weil die Tüpfel auf den tangentialen Wänden meist völlig fehlen, so daß die Holzfaser-Grundgewebe an den Jahresringgrenzen nicht mehr mit ihresgleichen oder Gefäßen zusammenhängen. Das Holzfaser-Grundgewebe kann deshalb in dieser Organisationsstufe nur noch als Wasserspeicher

gelten. Die Fernleitung des Wassers ist allein auf die Gefäße übergegangen, die sich nun an den Wachstumsgrenzen zu geschlossenen Netzsystemen vereinigen, so daß nun in ihnen Wasser über die Wachstumsgrenzen geleitet werden kann (Gefäß-Holzfaser-Stufe).

Im letzten, dem V. Funktionstyp, dem der Acer-, Fraxinus- und Albizzia-Bautyp zuzurechnen sind, besteht das Grundgewebe aus toten Holzfasern. Die Gefäße sind aber in dieser V. Organisationsstufe des Hydrosystems von den Grundgewebe-Holzfasern durch paratracheale Scheiden aus lebenden Holzfasern (Acer-Bautyp) oder Parenchymzellen (Fraxinus- und Albizzia-Bautyp) vollständig isoliert. Dadurch wird bedingt, daß nur noch in den Gefäßen, deren Netze über die Wachstumsgrenzen hinwegziehen, Wasser geleitet wird. Das tote Holzfaser-Grundgewebe dient nur noch der Festigung und ist mit Luft gefüllt, worauf auch die vielen Interzellularkanäle hinweisen, die jetzt häufig zwischen den Holzfasern ausgebildet werden (Gefäß-Stufe).

Überschauen wir die Organisationsstufen des Hydrosystems, so können wir im Holzaufbau eine divergierende histologische Differenzierung feststellen, die von den zunächst allein vorhandenen Tracheiden über mehrere Zwischenstufen zu der Ausbildung von Holzfasern und Gefäßen hinführt. Diese histo-

logische Differenzierung bedingt eine funktionelle Arbeitsteilung. Zunächst dienen im Tracheiden-Hydrosystem der I. Organisationsstufe die Tracheiden noch der Wasserleitung und Festigung. Über die II., III., und IV. Organisationsstufe deutet sich der funktionelle Wandel immer mehr an, bis schließlich in der V. Organisationsstufe durch das Auftreten paratrachealer Scheiden aus lebenden Zellen die Wasserleitung nur noch den Gefäßen obliegt und die Holzfaser-Grundgewebe nur noch der Festigung dienen. Die Holzfasern übernehmen nun eine weitere Funktion: sie sind mit Luft gefüllt, und bilden die Grundlage eines „pneumatischen Systems".

Nachdem wir mit den 5 Funktionstypen die Organisationsstufen des Hydrosystems festlegen konnten, können wir nun mit den einzelnen Bautypen die Organisation des Hydrosystems noch weiter entwickeln. Es lassen sich neben den 5 Organisationsstufen 4 Organisationsreihen erkennen: die Vaccinium-, Acer-, Fraxinus- und Albizzia-Organisationsreihe. Wir können hier diese Reihen nicht im einzelnen ableiten; nur ihre wichtigsten Charakteristika seien kurz erwähnt. Die Vaccinium-Reihe beginnt mit dem Hedera-Bautyp, der vom Rhamnus-Bautyp abgeleitet werden kann, in der III. Organisationsstufe und endet bereits in der IV. Organisationsstufe mit dem Vac-

cinium-Bautyp. Diese Reihe zeichnet sich durch mikropore (gewöhnlich unter 100 μ weite), zerstreut liegende Gefäße und durch lebende Holzfasern aus. Die Acer-Reihe beginnt mit dem primitiven Angiospermen-Bautyp in der II. Organisationsstufe, der direkt an den Gymnospermen-Bautyp anschließt, und führt über den Rhamnus- und Aesculus-Bautyp zum Acer-Bautyp als dem Gipfeltyp dieser Reihe in der V. Organisationsstufe. Auch in dieser Reihe sind die Gefäße mikropor und liegen zerstreut; die Holzfasern des Grundgewebes sind aber überwiegend tot. Sehr wichtig ist hier ferner, daß die toten Holzfasern durch Tüpfelreduktion immer mehr von den Gefäßen abgesetzt werden und schließlich beim Acer-Bautyp vollkommene Scheiden aus lebenden Holzfasern die Gefäße von den toten Holzfasern des Grundgewebes isolieren. Die Fraxinus-Reihe beginnt in der II. Organisationsstufe mit dem Castanea-Bautyp, den man vom primitiven Angiospermen-Bautyp abzweigen kann, und führt über den Quercus- und Ulmus-Bautyp zum Fraxinus-Bautyp in der V. Organisationsstufe. Hier endet auch die Albizzia-Reihe mit dem Albizzia-Bautyp, zu der noch der Aucoumea-Bautyp und der Juglans-Bautyp gehört, mit dem diese Reihe, vom Castanea-Bautyp der Fraxinus-Reihe ausgehend, beginnt. Die Fraxinus-Organisationsreihe umfaßt

nur zyklopore Arten, ihre Frühholzgefäße sind über 100 μ weit und viel weiter als die Spätholzgefäße, deren Durchmesser unter 100 μ bleibt. Zur Albizzia-Organisationsreihe gehören überwiegend Arten mit über 100 μ weiten (megaporen) Gefäßen, die zerstreut liegen. Das Wesentliche, durch das sich die Fraxinus- und die Albizzia-Organisationsreihen von den beiden anderen Organisationsreihen unterscheiden, ist aber die Tatsache, daß hier die Gefäße von Parenchymscheiden umgeben sind. Die Parenchymscheiden sind bei den unteren Bautypen dieser beiden Reihen zunächst unvollständig, bei den End-Bautypen sind sie dann weitgehend vollständig. Wichtig ist, daß vor allem die über 100 μ weiten Gefäße mit einer Parenchymscheide umgeben sind, so daß in der zykloporen Fraxinus-Organisationsreihe besonders die Frühholzgefäße in zunehmendem Maße von einer Parenchymscheide umgeben sind.

Damit haben wir die Organisation des Hydrosystems, wie sie sich nach unserem Untersuchungen darbietet, kurz skizziert. Es soll nur noch erwähnt werden, wie bei den einzelnen Bautypen, die Querwände der Gefäße durchbrochen sind: links und unterhalb der gestrichelten Linie der Abb. 1 sind die Gefäßquerwände leiterförmig und ringförmig durchbrochen, rechts und oberhalb dieser Linie finden wir nur eine ringförmige Durchbrechung der Gefäßquerwände.

D. Das Hydrosystem unter verschiedenen Aspekten

Ökologisch - pflanzengeographischer Aspekt: Zur Vaccinium- und Acer-Organisationsreihe gehören vor allem Arten der kühl-gemäßigten Klimazone, ferner viele immergrüne, mediterrane Arten mit xeromorphen Baueigenheiten. In der Fraxinus-Reihe finden sich fast nur Bäume der mediterranen Übergangszone bzw. deren mitteleuropäischen, wärmeliebenden, spätaustreibenden Vertreter des Eichenmischwaldes. Die ebenfalls wärmeliebende Gattung *Juglans* (Juglans-Bautyp) leitet die Albizzia-Reihe ein, die durch subtropische und tropische Arten repräsentiert wird. Weitere wichtige Einzelheiten sind der Originalarbeit zu entnehmen.

Es wird in der Originalarbeit ausführlich dargelegt, wie das Hydrosystem in den verschiedenen Organisationsreihen den jeweiligen Transpirationsbedingungen der verschiedenen Klimagebiete angepaßt ist.

Systematisch - phylogenetischer Aspekt: Zu den unteren 3 Organisationsstufen gehören vorwiegend Arten aus phylogenetisch ursprünglichen Familien, während in den oberen beiden Organisationsstufen vor allem Arten zu finden sind, die phylogenetisch relativ abgeleiteten Familien zuzurechnen sind.

In der Originalarbeit werden diese Befunde ausführlich diskutiert; es wird dargelegt, daß die

Organisation des Hydrosystems, wie es in der Abbildung aus rezenten Formen abgeleitet ist, derart möglicherweise auch phylogenetisch geworden ist.

II. Teil

Die Holzstrahlen

Wir untersuchten im Vorhergehenden die einzelnen Gewebe des Holzes vor allem im Hinblick darauf, wie diese Gewebe kombiniert sind. Die gefundenen Gewebekombinationen ermöglichten es, die Mannigfaltigkeit im Aufbau des Stammholzes in nur vierzehn histologischen Bautypen zu erfassen. Diese histologischen Bautypen bildeten die Grundlage zu fünf hydrophysiologischen Funktionstypen, mit deren Hilfe die Organisation des Hydrosystems der Bäume und Sträucher aufgezeigt werden konnte. Die Holzstrahlen waren nicht in die histologischen Bautypen einzufügen, da sie offensichtlich eigenen Gesetzmäßigkeiten folgen. Orientierende Untersuchungen ließen vermuten, daß die Beziehung zum Hydrosystem ein wesentliches Differenzierungsprinzip in der Entwicklung der Holzstrahlen (= „Markstrahlen") ist. Ausführliche Untersuchungen bestätigten dies. Lassen Sie mich kurz darüber berichten. Ich beschränke mich auf die schmalen Strahlen, die während ihrer gesamten Entwicklung einschichtig bleiben, und hier wiederum auf die Strahlen, die homogen aus

liegenden, d. h. radial gestreckten Zellen aufgebaut sind. Von den breiten Strahlen seien nur diejenigen erwähnt, die aus einschichtigen Strahlen durch Fusion entstehen.

A. Die Verhältnisse bei Gymnospermen

Als Beispiel diene *Abies alba* Mill. Bei den Gymnospermen besteht das Hydrosystem in der Regel ausschließlich aus Tracheiden. Die einschichtigen sekundären Gymnospermenstrahlen beginnen — wie auch die einschichtigen sekundären Angiospermenstrahlen — mit ein oder zwei Zellreihen; sie sind also im Frühstadium ihrer Entwicklung sehr niedrig (Abb. 2). Die parenchymatischen Strahlenzellen sind mit den Tracheiden mit verhältnis-

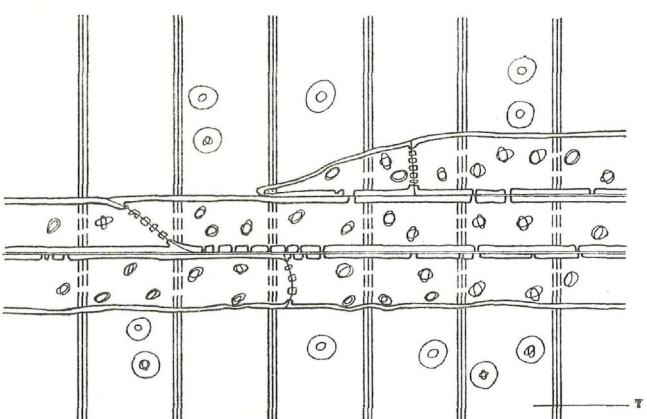


Abb. 2.

mäßig großen und zahlreichen Tüpfeln verbunden. Wir bezeichnen diese Strahlenzellen deshalb als Kontaktzellen und sprechen von einer Kontaktdifferenzierung. Im Zuge ihrer Entwicklung erhöhen sich die Strahlen durch Unterteilen ihrer Initialen im Kambium, so daß sie schließlich im Folgestadium ihrer Entwicklung aus

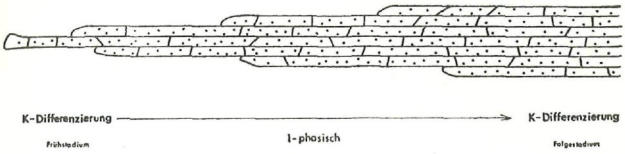


Abb. 3.

zahlreichen Zellreihen bestehen. Auch in diesem Stadium sind die Strahlen ausschließlich aus Kontaktzellen zusammengesetzt. Die Gymnospermenstrahlen durchlaufen demnach von ihrer Entstehung an im Früh- und Folgestadium ihrer Entwicklung bezüglich unseres Merkmals nur eine Phase, sie sind einphasisch (Abb. 3). Die Gymnospermenstrahlen sind reine Kontaktstrahlen, die sich als E—K—Typ G charakterisieren lassen (E = einschichtig, aus liegenden Zellen aufgebaut; K = Kontakt; G = Gymnospermen).

B. Die Verhältnisse bei Angiospermen

Als Beispiel wählen wir zunächst *Euonymus europaea* L. Der Strauch gehört zum primitiven Holzes besteht aus wasserleitenden Tracheiden, in

Angiospermenbautyp, d. h. das Grundgewebe des das unmittelbar die Gefäße eingebettet sind. Die einschichtigen Strahlen besitzen im Frühstadium innige Tüpfelkontakte zu den Tracheiden des Grundgewebes und zu den Gefäßen (Abb. 4). Im

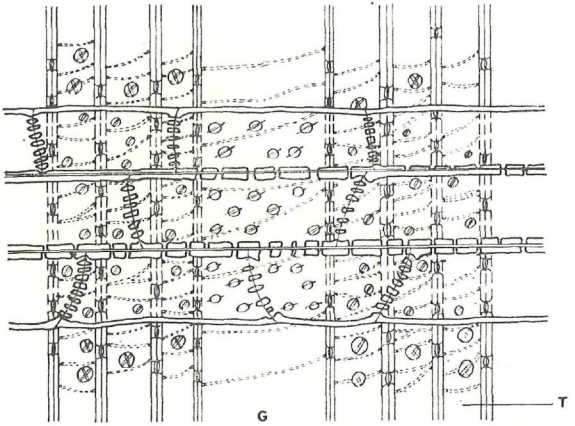


Abb. 4.

Folgestadium ändert sich an diesem Verhalten nichts. Wesentlich ist, daß hier die Strahlenzellen nicht nur mit den Gefäßen, sondern auch noch mit dem Grundgewebe verbunden sind. Auch die Evonymus-Strahlen sind demnach einphasische Kontaktstrahlen, mit denen wir einen E—K—Typ I aufstellen können. (I soll den Unterschied zum folgenden Typ andeuten und besagt, daß zu den Tracheiden und zu den Gefäßen gleichermaßen Tüpfel ausgebildet werden.)

Bei dem tropischen Baum *Terminalia superba* Engl. et Diels, der uns als nächstes Beispiel diene, ist die Masse des Holzes aus toten Holzfasern zusammengesetzt, die aus dem Hydrosystem ausgeschieden sind, nur Festigungsfunktion haben und

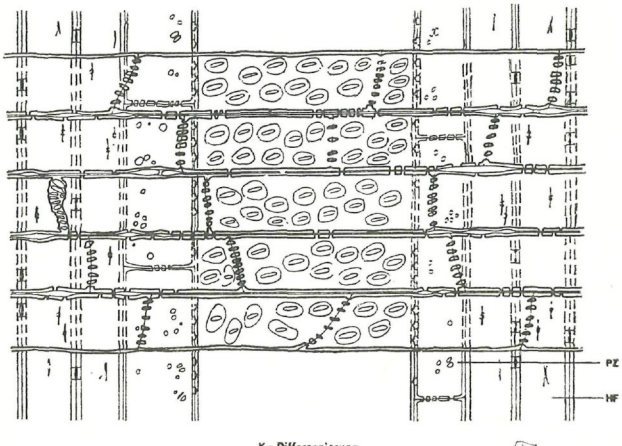


Abb. 5.

mit Luft gefüllt sind. Die Wasserleitung ist ganz auf das Gefäßnetz übergegangen, das durch Parenchymscheiden vom Holzfasergrundgewebe isoliert ist (Albizzia-Bautyp). Der Einschränkung des Hydrosystems entspricht eine Konzentrierung der Tüpfelung der Strahlenzehlen zu den Gefäßen. Die Strahlenzellen, die im Früh- und im Folgestadium der Strahlenentwicklung Gefäße berühren,

bilden zum Gefäßsystem zahlreiche und große Tüpfel aus (Abb. 5). Die Tüpfelung zu den Holzfasern ist unbedeutend. Auch in diesem Fall können wir also während der gesamten Entwicklung der Strahlen eine reine Kontaktdifferenzierung beobachten; wir finden demnach auch hier Kontaktstrahlen vor: E—K—Typ II. (II unterscheidet vom vorhergehenden Typ und hebt hervor, daß nur noch zwischen Strahlenzellen und Gefäßen Tüpfel ausgebildet werden).

Von dieser Basis ausgehend, können wir nun einen einschneidenden Differenzierungsvorgang kennenlernen. Bei Populus-Arten, *Populus tremula* L. beispielsweise, besteht das Grundgewebe ebenfalls aus toten Holzfasern, die allerdings noch als Wasserspeicher fungieren können; die eigentliche Wasserleitung liegt aber auch hier allein in den Gefäßen (Aesculus-Bautyp). Den jungen Strahlen und den Gefäßen sind an den Berührungsstellen — wie bei *Terminalia* — zahlreiche große Tüpfel gemeinsam; im Frühstadium bestehen die Strahlen also nur aus Kontaktzellen bzw. Kontaktzellreihen. Wenn sich die Strahlen im Zuge ihrer Entwicklung auf fünf bis sechs Zellreihen erhöht haben, beginnen sich die einzelnen Zellen und Zellreihen verschieden zu differenzieren. Kontaktzellen finden wir nur noch in den äußeren Zellreihen am oberen und unteren Rand der Strahlen. Von den Zellen, die sich in der Mitte der Strahlen befinden, führen

keine Tüpfel mehr zu den Gefäßen, sie sind von den Gefäßen isoliert. Wir finden nun im Inneren der Strahlen Isolationszellen und Isolationszellreihen (Abb. 6). Bezüglich unseres Merkmals durchlaufen demnach die Populus-

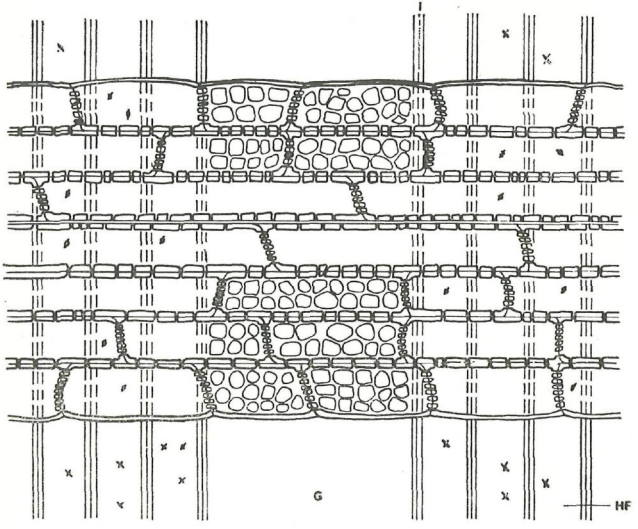


Abb. 6.

Strahlen während ihrer Entwicklung zwei Phasen: im Früstadium zeigen sie Kontaktdifferenzierung, im Folgestadium Kontakt - Isolations - Differenzierung. Verbunden mit dieser Differenzierung ist auch eine unterschiedliche Verteilung der Interzellularen.

Zwischen den Kontaktzellen bzw. Kontaktzellreihen werden keine Interzellularen angelegt; wir finden sie nur noch zwischen den Isolationszellen bzw. Isolationszellreihen.

Während bei *Populus* die Kontaktzellen noch in mehreren der randständigen Strahlenreihen anzutreffen sind, sind sie bei *Aesculus hippocastanum* L. (Aesculus-Bautyp) auf die jeweils oberste und unterste Zellreihe abgedrängt. Hier überwiegen bereits in verhältnismäßig niedrigen Strahlen die Isolationszellreihen.

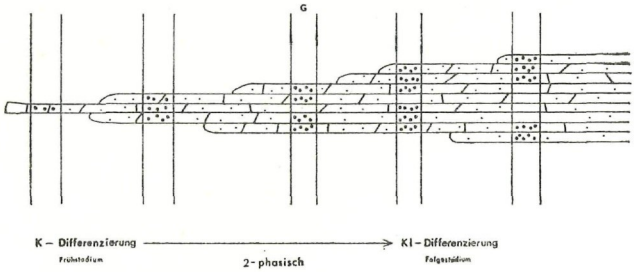


Abb. 7.

Diese zweiphasischen Strahlen von *Populus* und *Aesculus* sind im Folgestadium Kontakt-Isolations-Strahlen und lassen sich als E—KI—Typ zusammenfassen (Abb. 7). (KI = Kontakt-Isolations-Differenzierung im Folgestadium.)

Einschichtige Kontakt-Isolations-Strahlen haben die *Populus*-Arten und *Aesculus;* wir finden sie

aber auch im Holz von *Carpinus, Corylus* und *Alnus*. Bei diesen Arten können wir nun noch einen weiteren Entwicklungsschritt in der Differenzierung der Holzstrahlen kennenlernen, und zwar im Bereich der sogenannten falschen breiten Strahlen. Das Holz junger Sproßachsen beispielsweise von *Alnus glutinosa* Gaertn. wird zunächst nur von einschichtigen Strahlen vom E—KI—Typ durchzogen. In bestimmten Bereichen nähern sich diese schmalen Strahlen immer mehr, bis sie schließlich nur noch von wenigen Fasertracheidenreihen auseinandergehalten werden und makroskopisch den Eindruck eines breiten Strahles machen. In diesem Stadium des falschen breiten Strahles fallen — wie seit langem bekannt ist, aber in diesem Zusammenhang besonders hervorgehoben werden soll — vor allem die Gefäße zwischen den stark genäherten einschichtigen Strahlen aus. Diese Strahlen haben deshalb keine Verbindung mehr zum Hydrosystem, zumal auch die Tüpfelung zu den noch wasserleitenden Fasertracheiden unbedeutend ist. Die falschen breiten Strahlen sind Isolationsstrahlen, die drei Phasen durchlaufen: ein Frühstadium mit reiner Kontaktdifferenzierung, ein erstes Folgestadium mit Kontakt-Isolations-Differenzierung und schließlich das zweite Folgestadium des falschen breiten Isolationsstrahles (Abb. 8). Diesen Strahlentyp möchten wir als MF — I — Typ I bezeichnen. (M =

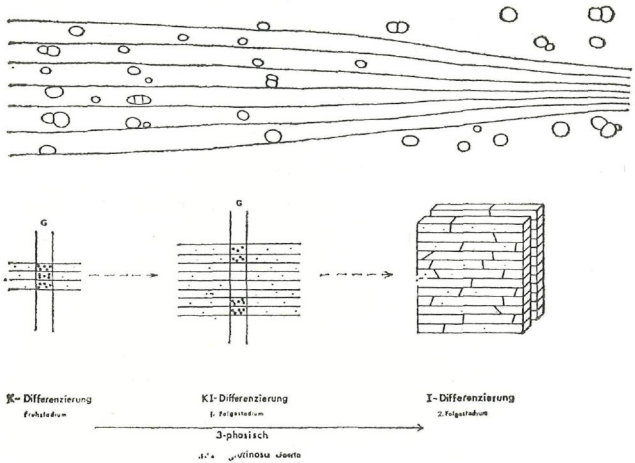


Abb. 8.

Mehrschichtig, F = durch Fusion entstanden I = Isolation, I soll vom nächstfolgenden Typ unterscheiden.)

Um den nächsten Typ verständlich zu machen, müssen wir uns noch einmal auf die Stufe des E — KI — Strahles begeben. Solche Strahlen besitzen nicht nur die zerstreutporigen Holzpflanzen *Populus, Alnus glutinosa, Aesculus* usw., sondern auch die zykloporen Gattungen *Castanea* und *Quercus,* bei denen sehr weitluminge (200 bis 400 μ weite) Gefäße das Frühholz, relativ englumige Gefäße das Spätholz markieren. Diese Verschiedenheit in der Gefäßweite findet ihren Niederschlag auch in

einem unterschiedlichen Verhalten der Strahlen. Im Folgestadium tritt bei Berührung mit den engen Spätholzgefäßen die Kontakt-Isolations-Differenzierung auf, an den weiten Frühholzgefäßen bleibt die Kontaktdifferenz jedoch erhalten (Abb. 9). Wir bezeichnen diesen Typ als E - KI - Typ S wobei „S" besagt, daß wir im Spätholz Kontakt-Isolations-Zellreihen ausgebildet werden.

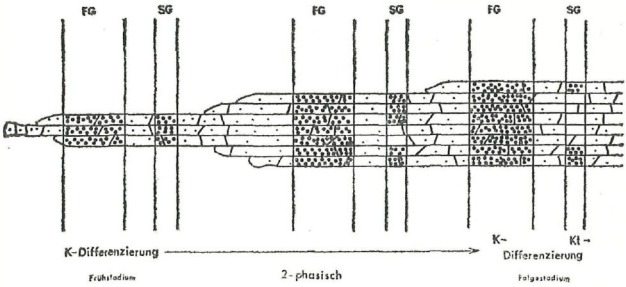


Abb. 9.

Castanea sativa Mill. besitzt nur Strahlen vom E - KI - Typ S. Bei *Quercus* kommen sekundär die sehr breiten und außergewöhnlich hohen großen Strahlen hinzu. Sie entstehen aus den einschichtigen Strahlen durch Fusion, indem in bestimmten Zonen zahlreiche schmale Strahlen sich zunächst stark nähern (falsches breites Strahlenstadium) und schließlich ganz zu den kompakten, großen Eichenstrahlen verschmelzen. In unserem Zusammenhang ist wichtig festzustellen, daß in unmittelbarer Nähe

dieser großen Eichenstrahlen keine Gefäße angelegt werden. Berühren sich doch einmal ein breiter Strahl und ein Gefäß, so werden zwischen beiden Elementen keine Tüpfel ausgebildet. Die breiten Eichenstrahlen haben also keinen Kontakt zum Hydrosystem, sie sind reine Isolationsstrahlen. Diese Quecus-Isolationsstrahlen machen vier Entwicklungsphasen durch: Zunächst können wir in ihrem späteren Entwicklungsbereich niedrige Kontaktstrahlen finden (Frühstadium), dann höhere Strahlen wenigstens mit Kontakt-Isolierungs-Differenzierung im Spätholz (erstes Folgestadium); darauf folgt als kurze Übergangsphase das falsche breite Strahlenstadium bereits mit Isolationsdifferenzierung und schließlich der breite und hohe Quercus-Isolationsstrahl selbst: MF-I-Typ II.

Überblicken wir unsere histologischen Befunde, so können wir feststellen, daß wir einphasige Kontaktstrahlen kennengelernt haben, die eine Kontaktstufe der Strahlenentwicklung markieren. Auf sie folgen die zweiphasischen Kontakt-Isolationsstrahlen, die in eine Kontakt-Isolations-Stufe einzuordnen sind. Die aus den einschichtigen Strahlen durch Fusion entstehenden drei- bzw. vierphasischen breiten Isolationsstrahlen ergeben eine Isolationsstufe. Die Endstadien der unteren Strahlentypen sind die Vorstadien der oberen Strahlentypen.

C. Zur Physiologie der Holzstrahlen

Auf der Basis der histologischen Befunde wurden und werden physiologische Untersuchungen durchgeführt. Im Vordergrund standen dabei Versuche zur Feststellung der Aktivität und Lokalisation der sauren Phosphatasen in den Populus-Strahlen, die zum E-KI-Typ gehören. Einige Ergebnisse dieser Untersuchungen seien hier kurz herausgegriffen. Sie sind großenteils der Dissertation von Herrn Dr. J.-J. Sauter (1964) entnommen (s. auch Sauter und Marquardt 1964). Im zeitigen Frühjahr, zu Beginn der Mobilisierungsphase, wenn sich die Stärke in den Strahlenzellen aufzulösen beginnt, ist in allen Zellen starker und gleichmäßig verteilter Bleisulfidniederschlag zu beobachten. Dies deutet auf eine hohe, verhältnismäßig homogen verteilte Phosphataseaktivität in den Zellen hin. Einige Zeit später, wenn die Knospen schwellen, die Rinde wasserreicher geworden ist, Zucker im Gefäßwasser nachweisbar ist, ändert sich das Bild vollkommen. Es ist dann zu sehen, daß die hohe Phosphataseaktivität nun auf die Kontaktzellen und innerhalb der Kontaktzellen vor allem auf die großen Tüpfel konzentriert ist, die Kontaktzellen und Gefäße verbinden. Diese Konzentration und Lokalisation der sauren Phosphatasen an den Kontakttüpfeln spricht offensichtlich für einen Kohlehydrattransport aus den

Kontaktzellen der Strahlen in das Gefäßwasser. Man kann freilich auch daran denken, daß die sauren Phosphatasen an einem aktiven Wasserausscheiden aus den Strahlen in die Gefäße beteiligt sind. Häusermann und Frey-Wyssling (1963) konnten vor kurzem zeigen, daß im Hydathodengewebe der Wasserspalten eine hohe Aktivität der sauren Phosphatase herrscht. Allein die Tatsache, daß diese Lokalisation der sauren Phosphatasen an den Kontakttüpfeln normalerweise nur in der späteren Mobilisationsphase zu erkennen ist, spricht jedoch für die zuerst geäußerte Auffassung. Während der Vegetationsperiode können wir eine erhöhte Phosphataseaktivität bevorzugt an den Tangentialwänden der Strahlenzellen feststellen, was offenbar in Zusammenhang damit steht, daß in dieser Zeit die Strahlen vom Bast her wieder mit Kohlehydraten aufgeladen werden. Nach unseren bisherigen Befunden und Erfahrungen können wir sagen: Die Holzstrahlen werden aus dem Bast mit Kohlehydraten versorgt, die in den Strahlen über den Winter gespeichert werden. Bei der Mobilisation im Frühjahr gehen die Reservestoffe offenbar zwei verschiedene Wege: Die Kohlehydrate aus den Kontaktzellen wandern in die Gefäße, in denen sie auf dem kürzesten Wege und rasch den austreibenden Knospen zugeführt werden. Die Zucker in den Isolationszellreihen dürften wenigstens zum Teil wieder in den Bast

zurückgehen und kommen unter Umständen u. a. dem wieder aktiv werdenden Kambium zugute. Die Isolationszellreihen dürften demnach im wesentlichen verlängerte, weit in das Holz hineinreichende Reservestoffarme des Bastes sein.

Diese histologische Differenzierung und funktionelle Arbeitsteilung, die wir in den Kontakt-Isolations-Strahlen von *Populus* innerhalb des einzelnen Strahles finden, ist bei *Quercus* offensichtlich (nähere Untersuchungen sind im Gange) auf zwei verschiedene Strahlen verteilt. Die einschichtigen Strahlen vom E - KI - Typ S geben im Frühjahr ihre Reservestoffe vor allem in die weitlumigen Frühholzgefäße ab, denen gegenüber sie Kontaktdifferenzierung zeigen. Die breiten und hohen Isolationsstrahlen dürften dagegen neben anderem vor allem mächtige Reservestoffarme des Bastes sein.

Literatur zu Teil I

Esau, K.: Plant Anatomy. New York and London, 1953.

Greguss, P.: Xylotomische Bestimmung der heute lebenden Gymnospermen. Budapest 1955.

Greguss, P.: Holzanatomie der europäischen Laubhölzer und Sträucher. 2. Aufl. Budapest 1959.

Huber, B. und Ch. Rouschal: Mikrophotographischer Atlas mediterraner Hölzer. Berlin-Grunewald 1954.

MacDougal, D. T. und Earl B. Working: The pneumatic system of plants, especially trees. Carnegie Inst. Publ. No. 441 (1933).

Metcalfe, C. R. und L. Chalk: Anatomy of the dicotyledons. I. and II. Vol. 2, 2nd ed., Oxford 1957.
Schmidt, E.: Mikrophotographischer Atlas der mitteleuropäischen Hölzer. Neudamm 1941.
Strasburger, E.: Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Jena 1891.
Takhtajan, A.: Die Evolution der Angiospermen. Jena 1959.

Weitere Literaturangaben siehe die Originalarbeit: Braun, H. J.: Die Organisation des Stammes von Bäumen und Sträuchern. Stuttgart; Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft m.b.H. 1963.

Literatur zu Teil II

Braun, H. J., 1963: Die Organisation des Stammes von Bäumen und Sträuchern, 162 S., 137 Abb. Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft, Stuttgart.
Häusermann, E., und A. Frey-Wyssling, 1963: Phosphatase-Aktivität in Hydathoden. Protoplasma LVII, 372—380.
Sauter, J.-J., 1964: Histologische, zytologische und histochemische Untersuchungen am Holzstrahlgewebe von Populus. Diss., Naturwiss-Math. Fak. Univ. Freiburg i. Br.
Sauter, J.-J., und H. Marquardt, 1964: Phosphatase-Aktivität und Stofftransport im Holzstrahlparenchym von Populus. Naturwiss. 51.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Schriften des Vereins zur Verbreitung naturwissenschaftlicher Kenntnisse Wien

Jahr/Year: 1965

Band/Volume: 105

Autor(en)/Author(s): Braun Hans Joachim

Artikel/Article: Bau- und Funktionstypen des Holzes und der Holzstrahlen. 27-60