Zeitschrift: Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen = Swiss foresty journal = Journal forestier suisse

Herausgeber: Schweizerischer Forstverein

Band: 129 (1978)

Heft: 3

Artikel: Gewebe-Verknüpfungen in Quercus robur L

Autor: Bosshard, H.H. / Kuera, L. / Stocker, Ursula

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-764347

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 08.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Gewebe-Verknüpfungen in Quercus robur L.[1]

Von *H. H. Bosshard, L. Kučera* und *Ursula Stocker* Oxf.: 811.19
(Aus dem Institut für Mikrotechnologische Holzforschung, ETH Zürich)

1. Vorbemerkungen

Die Wasserleit-Gewebe im Stammholz widerspiegeln das ausserordentliche Mass von Funktionalität, das dem Baum-Stamm als Kronenträger und als verbindendem Organ zum Wurzelsystem zukommt. Der verschiedenartigen Morphologie der wasserleitenden Zellen und der unterschiedlichen Struktur der Gefäss-Systeme im Laubholz ist denn auch schon früh phylogenetische Signifikanz zugeschrieben worden[2]. Wir halten dafür, dass in beiden Fällen die kategorisierende Wertung zwar ein gutes und sinnvolles Hilfsmittel für das Verständnis der Holzgewebe abgibt, dass sie aber doch in Hinsicht auf ihre allgemeine Tragweite in dem Sinne weiter ergänzt werden muss, dass der Telos, das Funktionelle zum Ausdruck kommt. Massgebend und die Zielrichtung bestimmend wird dabei der Gedanke der ganzheitlichen Bedeutung von funktionellen Abläufen in der Pflanze sein. Man wird eben kaum noch länger an der Vorstellung festhalten können, die einzelnen Zelltypen und Gewebearten dienten lediglich einer einzigen Funktion. Funktionalität an sich kann nicht länger als isoliertes Faktum betrachtet werden, denn sie ist in hohem Masse ein eigentliches Wesensmerkmal der Struktur selbst, ein den morphologischen und den strukturellen Bereich bestimmendes Merkmal[3]. — Diese Überlegungen gehören zu den wichtigsten Prämissen der vorliegenden Arbeit: dementsprechend werden sie auch den Gang der weiteren Diskussionen kennzeichnen. In diesem Sinne sind sie als unerlässliche Voraussetzungen bei der Beurteilung der Resultate immer mitzudenken. In den erörternden Anmerkungen wollen wir zum Schluss noch einmal soweit darauf

[1] Diese Arbeiten sind mitfinanziert worden durch den Zentenarfonds der ETHZ. Wir danken dem Kuratorium für das Interesse und für die massgebende Hilfe.

[2] Man vergleiche dazu aus der umfangreichen Literatur die Arbeiten von *I. W. Bailey* zum Thema: The cambium and its derivative tissues in: Plant Anatomy, Chronica Botanica (Waltham) 1954.

[3] Dieser Auffassung entspricht der Begriff «Funktioneller Tropismus» (vergleiche *H. H. Bosshard:* Funktioneller Tropismus, Holztechnologie *17,* 1976, 107—112).

eingehen, als es die Arbeit selber rechtfertigt. Daraus wird sich dann der Ansatz für neue Forschungsarbeiten formulieren lassen. Das Problem der Gewebeverknüpfungen soll in der hier präsentierten Art somit zugleich Anlass sein, den Standort unserer Forschungs-Konzeption auf dem Gebiet der funktionellen Anatomie näher zu umschreiben. Darüber hinaus soll eingelöst werden, was als Vorgabe sowohl in der Holzkunde[4] als auch in einer späteren Arbeit[5] dargelegt worden ist.

2. Experimentelles

In Arbeiten der funktionellen Anatomie ist auszugehen von der *räumlichen* Anordnung der Gewebe. Das hat schon *H. J. Braun* 1963[6] erkannt. Zu Beginn standen erst noch behelfsmässige Versuchsweisen zur Verfügung für die Beobachtung und Auswertung von Serienschnitten. Mit der Entwicklung des «Pendelmikroskopes» haben *M. H. Zimmermann* und *P. B. Tomlinson* 1966[7] einen methodischen Kunstgriff aufgezeigt, der mit einem Schlag ganz wesentliche Verbesserungen eingebracht hat. An unserem Institut ist die neue Methode von M. H. Zimmermann anlässlich eines längeren Gastaufenthaltes selbst eingeführt worden. Im Anschluss daran haben wir dann wiederum in spezielleren Arbeiten das Problem der Quantifizierung an die Hand genommen[8]. Im übrigen haben wir uns hier in Zürich darauf geeinigt, und zwar ausgehend von der Tatsache, dass in den Schnitt-Serien immer konstante Abstände eingehalten werden, diese Arbeitsmethode als *Deltamikroskopie*[3] zu bezeichnen.

Die hier vorgelegten Untersuchungen beziehen sich auf ein vierjähriges Stämmchen von *Quercus robur* L. Wir gewannen vorerst drei Abschnitte der Sprossachse: aus der Basis ein Stück von 3,6 cm Länge, aus der Mitte ein Stück von 5,9 cm Länge und aus der Spitzen-Region unmittelbar unterhalb der Endknospe ein 4,8 cm langes Stück. Dieses Material wurde sofort nach

[4] H. H. Bosshard: Holzkunde (in drei Bänden), Birkhäuser-Verlag (Basel und Stuttgart) 1974 und 1975.

[5] H. H. Bosshard: Jahrringe und Jahrringbrücken, Schweiz. Z. Forstwes. *127*/10 (1976), 675—693.

[6] H. J. Braun: Die Organisation des Stammes von Bäumen und Sträuchern, Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft (Stuttgart) 1963.

[7] M. H. Zimmermann und P. B. Tomlinson: Analysis of complex vascular systems in plants: Optical shuttle method, Science, *152*/3718, 1966, 72—73.

[8] H. H. Bosshard und L. Kučera: Die Vernetzung des Gefäss-Systems in *Fagus sylvatica* L., Holz als Roh- und Werkstoff *31*, 1973, 437—445.
L. Kučera: Die dreidimensionale Strukturanalyse des Holzes; 2. Mitteilung: Das Gefäss/Strahl-Netz bei der Buche (*Fagus sylvatica* L.), Holz als Roh- und Werkstoff *33*, 1975, 276—282.

dem Schnitt in ein Gemisch von Glyzerin/Alkohol eingelegt. Das ganze Stämmchen aber wurde am 3. Juni 1975 abgeschnitten, zu einem Zeitpunkt also, an dem die Knospen schon leicht gequollen aber noch nicht entfaltet waren.

Von den gewonnenen Abschnitten sind je etwa 2,5 cm lange Teilstücke aus dem unteren Bereich abgetrennt und in ein Gemisch von Methylmetacrylat/Carbowachs eingebettet worden[9]. Von diesem Material stellten wir anschliessend je 1000 Serienschnitte von 20 μm Dicke her und färbten die Gewebe mit Safranin/Astrablau ein. Für die weitere Beobachtung konnten die Schnitte ohne Entfernung des Einbettungsmittels in Eukitt eingeschlossen und so für die mikroskopische Untersuchung bereitgehalten werden.

Das entsprechende Filmmaterial aus den Positionen: Stamm-Basis, Stamm-Mitte und Stamm-Spitze ist nach den früher beschriebenen Methoden qualitativ und quantitativ ausgewertet worden[10].

3. Gewebeverknüpfungen

In einer früheren Arbeit sind die evidenten Zusammenhänge von Funktion und Struktur am Beispiel der Zerstreutporigkeit und der sogenannten Halbringporigkeit aufgezeigt worden[11]. Es kommt darin zum Ausdruck, dass die Funktion in unmittelbarem Sinne die Gewebeordnung betrifft. Die Anordnung der Gewebe, ihre gegenseitigen Bezüge und ihre innere Struktur werden somit zum Abbild der Funktionalität. Dieser ganze Komplex kann eingefangen, umschrieben und begrifflich gefasst werden mit dem sprachlichen Ansatz: Gewebeverknüpfungen. Damit soll hervorgehoben werden, dass nicht einzig die Verteilung der Gefässe in zerstreutporigem oder in ringporigem Muster bezeichnet, oder nicht allein der Gefässverlauf in leichter oder bedeutenderer Abweichung von der Sprossachse beschrieben wird, dass auch nicht die Zell-Morphologie isoliert betrachtet werden kann, sondern dass alle drei Wesenszüge in ihrem funktionellen Mass zu erfassen sind. Es kann dabei wohl das eine oder das andere Merkmal vordergründig

[9] Methode nach A. Ruthmann: Methoden der Zellforschung, Franckh'sche Verlagshandlung (Stuttgart) 1966, Seite 111.

[10] Siehe H. H. Bosshard und L. Kučera, a. a. O., 1973.

Zur Methodik ist im einzelnen noch nachzutragen, dass Schnittfelder von 1 mm² beobachtet worden sind, und dass 500 Präparate je zu einem Film zusammengefasst wurden, so dass darin je 1 cm Holzgewebe in der Sprossachsenrichtung repräsentiert wird.

Wir vermerken sodann mit bestem Dank, dass unsere Präparatorin, Frau Alice Hirzel, alle die vielen Schnitte mit grosser Fachkenntnis und Sorgfalt bereitgestellt hat.

[11] H. H. Bosshard und L. Kučera: Über Anfangs- und Endzonen der Jahrringe, Holz als Roh- und Werkstoff *31*, 1973, 484—486.

werden; denkt man sich aber dieses Merkmal in der Wesenheit einer Verknüpfung, so wird in die Naturbetrachtung in jedem Falle das Suchen nach den inneren, verborgenen, wenig einsehbaren Zusammenhängen miteingeschlossen. Daraus aber erwächst ein Naturbild, das fokussiert ist hin auf die ganzheitlichen Aspekte der Probleme, ein Naturbild, das diese Ganzheitlichkeit thematisiert. Dies soll hier näher ausgeführt werden an Hand von Untersuchungen über die beginnende Ringporigkeit in der Eiche, über den Gefässverlauf in den vier erstgebildeten Jahrringen und über den Beginn oder das Ende von Gefässbahnen.

3.1 Zur Ringporigkeit

Die physiologische Bedeutung der Ringporigkeit ist bekannt[12]. Man kennt ebenso diejenigen Holzarten unserer gemässigten Klimazonen, die das Merkmal zeigen und fragt einzig noch nach dem typischen Korrelat in Holzarten von subtropischen und tropischen Standorten. *B. Huber* und *Christine Rouschal* (1954) haben von den Arten des tropischen Regenwaldes solche mit weiten Gefässen unterschieden, sie als *megapore* Typen bezeichnet und vermerkt: «Wahrscheinlich leistet er (der megapore Typ) im immerfeuchten Gebiet dasselbe, was der ringporige im wechselfeuchten leistet . . .[13]» Dieser Arbeitsansatz ist vernünftig, er muss aber immer noch mit dem Vorbehalt behandelt werden, dass weitere Untersuchungen nötig sind, damit man sich über solche Zusammenhänge Klarheit verschaffen kann. Neben diese Frage haben wir in unserer Arbeit noch eine andere gestellt: Zu welchem Zeitpunkt in der Ontogenie entsteht Ringporigkeit? Um auf eine derartige Fragestellung überhaupt zu stossen, muss man sich vertraut machen mit der Entstehungsgeschichte und mit der Geschichte der Weiterentwicklung einer einzelnen Pflanze. Es ist also auszugehen von Vorgängen, die sich kurz nach der Keimung und dann Jahr für Jahr neu wieder abspielen im Vegetationspunkt, und man muss sich kümmern um das Problem der Übergänge aus dem primären ins sekundäre Stadium. Davon kann hier nun allerdings nicht gehandelt werden, denn die Probleme sind zu vielschichtig, es müsste zu weit ausgeholt werden und allzuviel wäre zu berücksichtigen und zusammenzutragen.[14] Immerhin können wir jetzt schon bemerken, dass die Resultate aus solchen Überlegungen und Beobachtungen zu neuen Standortsbestimmungen führen werden.

Im sekundären Wachstumsbereich der Sprossachse hat man sich angewöhnt, die gesetzmässigen Veränderungen der Zelldimensionen und anderer

[12] H. H. Bosshard: Holzkunde, Band 2: Zur Biologie, Physik und Chemie des Holzes, Birkhäuser-Verlag (Basel und Stuttgart) 1974, Seite 143.

[13] B. Huber und Chr. Rouschal: Mikrophotographischer Atlas mediterraner Hölzer, Fritz Haller Verlag (Berlin-Grunewald) 1954, Seite 103.

[14] Der ganze Fragenkomplex ist Gegenstand besonderer Untersuchungen an unserem Institut. Es soll bei Gelegenheit eigens darauf eingetreten werden.

Argumente als charakterisierende Vorgänge der *juvenilen* Zone[15] zu bezeichnen; auf die juvenile Zone folgt entsprechend die adulte, in der die Zellen ihr Mass erreicht und die Holzgewebe im allgemeinen ihre Prägung erhalten haben. Dieser Rendle'sche Begriff der Juvenilität von Holzgeweben hat sich bewährt, noch mehr, er ist zum Anstoss geworden, ausser den Betrachtungen der Übergänge aus der primären in die sekundäre Phase auch das Anfangsstadium der sekundären Xylembildung neu zu überprüfen. Zu diesem Sachverhalt können wir aus den Erfahrungen, die wir an dem hier beschriebenen Objekt gesammelt haben, folgende Schlüsse vorwegnehmen:

1. Der Sekundär-Zustand einer Sprossachse setzt ein mit dem Moment des Zusammenschlusses der Prokambiumzonen zu einem geschlossenen Kambiumring. Dieses Wissen ist Allgemeingut, wir erinnern lediglich daran.

2. Die Kambium-Qualität der ehemals faszikulären und interfaszikulären Bereiche ist auch im Sekundär-Xylem noch zu erkennen: In der Eiche können die ehemaligen Leitbündel-Gebiete noch bis in die Mitte oder gegen die Basis eines vierjährigen Stämmchens ausgemacht werden, und zwar in allen Jahrringen (Abbildung 1). Die kambiale Qualität aber, wenngleich sie sich damit implicite auszeichnet, ist alles andere als eine leicht fassbare Grösse: Sie variiert nicht nur innerhalb des Zyklus des geschlossenen Bildungsgewebes, sie verändert ihr Wesen auch innerhalb eines Internodiums.

3. Ausgehend von solchen Veränderungen der kambialen Qualität kommen wir dazu, diejenige Xylem- (und Phloem-) Zone als p r ä j u v e n i l zu bezeichnen, die deutliche Merkmale von internodaler Varianz des sich entwickelnden Kambiums zeigt. Auf diese Variabilität des Kambiums innerhalb eines Nodiums und auf deren Abhängigkeit vom apikal tätigen Urmeristem aber bezieht sich der oben verwendete Ausdruck der *Kambium-Qualität*. Sie ist somit nicht identisch mit Dimensionsänderungen der Initialen: diese geben Anlass zu den gesetzmässigen Veränderungen in der juvenilen Wachstumsphase, die Kambiumqualität aber bestimmt in ihren inneren Vorgängen die präjuvenile Phase.

Wenn wir nun zurückkehren zur Ausgangsfrage nach dem Zeitpunkt, zu dem die Ringporigkeit einsetzt, so darf auf Grund der hier vorliegenden Ergebnisse und Überlegungen formuliert werden: Ringporigkeit wird dann ihr eigentliches Mass erhalten, wenn die präjuvenile Phase des Kambiums durchlaufen ist. In der Abbildung 1 sind Querschnitte durch die Sprossachse der untersuchten vierjährigen Eiche dargestellt: in Abbildung 1a aus der Spitzen-Region, in Abbildung 1b aus der Mitte und in Abbildung 1c aus der Basis. In keinem der drei Bilder wird reine Ringporigkeit erkennbar; noch liegen keine geschlossene, tangentiale Ringzonen von weitlumigen Gefässen

[15] B. J. Rendle: A note on juvenile and adult wood, IAWA-News-Bulletin 1959, 1—6.

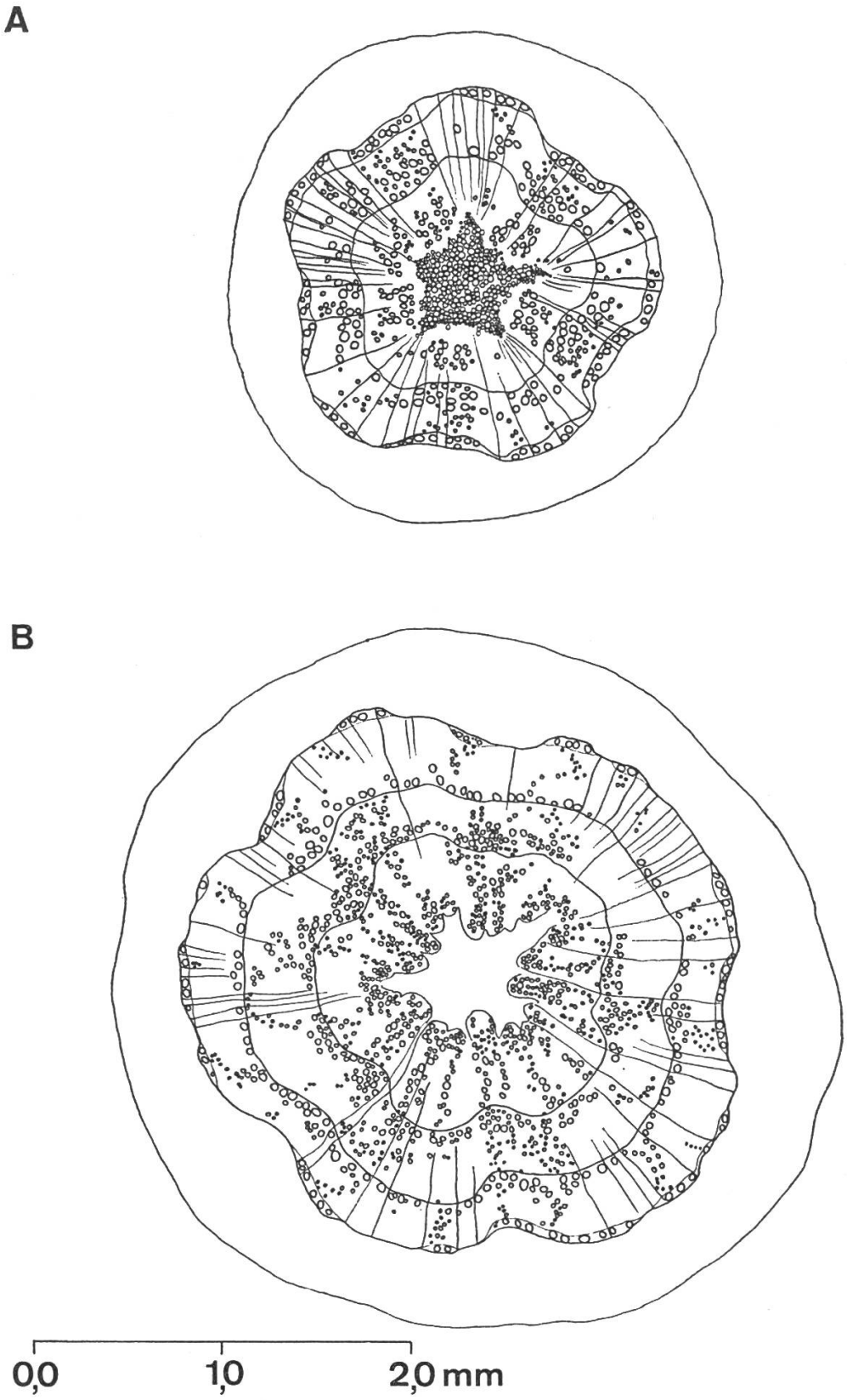
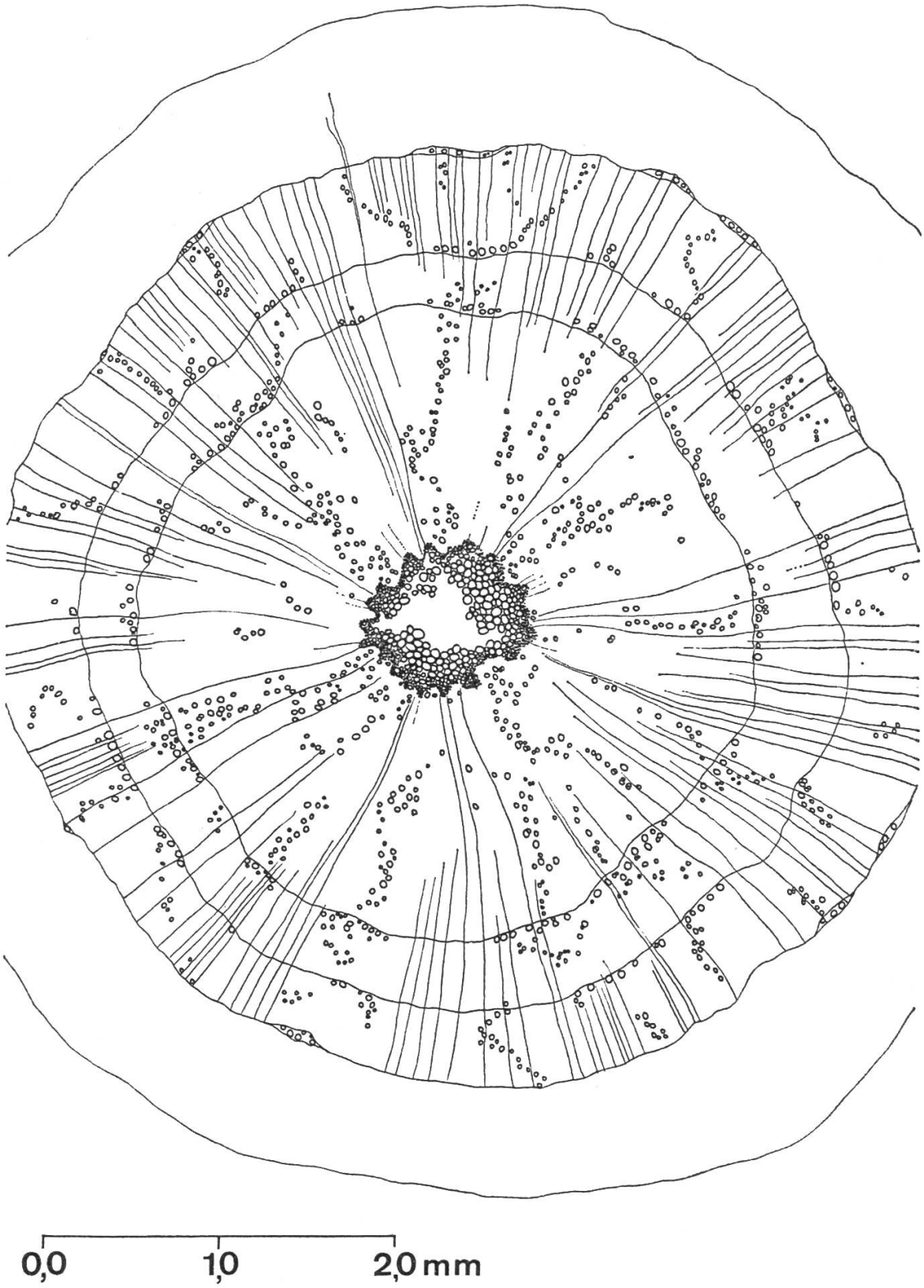


Abbildung 1. Vereinfachte Darstellung des Stämmchenquerschnittes der untersuchten Eiche in der Nähe der Pflanzenspitze (A), der Mitte (B) und an der Basis (C). Ausgezeichnet sind die Querschnittform, die Jahrringe, teilweise die Markröhre, die Gefässe und die Markstrahlen. (Zeichnung: Ursula Stocker)

C



vor, wie es von adultem Holz bekannt ist. Die Tendenz dazu aber zeichnet sich ab, und zwar vor allem in den Bereichen, die den ehemaligen Leitbündeln zuzuordnen sind. Vergleicht man ein zweites Eichenindividuum und zieht man zudem noch zwei Eschenpflanzen als Vergleichs- und Kontrollproben bei, so kann man in einer Übersicht und im Sinne von ersten Bemerkungen zu diesem Thema formulieren:

1. Der erste Jahrring bleibt von der Stammbasis bis zur Spitze zerstreutporig, eventuell mit einer Neigung zur sogenannten Halbringporigkeit. Es ist jedenfalls noch keine Ringporigkeit anzutreffen.[16]

2. Die radiale Anordnung der Gefässe im ersten Jahrring setzt sich nicht nur bei der Eiche durch, in der dieses Merkmal dem Grundsatz nach für die *robur*-Art charakteristisch bleibt, sondern ebenso in der Esche. Radial geordnet aber sind von allem Anfang an die Leitbündel-Elemente. Wir werden somit in dieser Frage zurückverwiesen auf das Problem der Übergänge vom primären in den sekundären Zustand der Sprossachse.

3. Die im Vergleich der Abbildungen 1a, 1b und 1c feststellbare Differenz in der Entwicklung der Ringporigkeit im zweiten Jahrring von der Basis bis zur Spitze, und noch einmal im gleichen Sinne im dritten Jahrring deuten auf vielschichtige und komplexe Vorgänge. Sie hängen, wie oben vermerkt, zusammen mit der Präjuvenilität des Kambiums, markieren selber das Holz noch als präjuvenil und sind somit nur zu verstehen, wenn die Wachstumsvorgänge im apikalen Meristem und deren «Tiefenwirkungen» auf die nodale Entwicklung mit in Betracht gezogen werden.

In der Diskussion der Ringporigkeit sind wir hier nun auf ein Problem gestossen, das die Differenzierungs-Vorgänge im Kambium selbst berührt. Es ist nämlich nicht von vornherein auszumachen, ob die ringporige Anordnung der Gefässe in den Knospen-Regionen beginnt und sich von da her basipetal ausdehnt, wie es von der Aktivierung des Kambiums in zerstreutporigen Holzarten bekannt ist[17]. Man kann vermuten, dass die Kambien der ringporigen Holzarten der Initialwirkung von Wuchsstoffen aus sich entfaltenden Knospen nicht bedürfen, da seit den Untersuchungen von *K. Ladefoged* (1952) bekannt ist, dass die neuen Ringporen *vor* dem Aufbrechen der Knospen angelegt werden[18]. Dieses ganze Problem muss noch offen ge-

[16] Halbringporigkeit ist früher als *Anpassungsstruktur* der Zerstreutporigkeit bezeichnet worden (H. H. Bosshard und L. Kučera, a. a. O., 1973). In der leichten Tendenz zur Halbringporigkeit schon im ersten Jahrring der untersuchten Eichen und Eschen zeichnet sich der Umstand ab, dass Anpassungen zu jeder Zeit das Wachstum der Pflanze bestimmen, dass also zu jeder Zeit die Art und Weisen der Gewebeverknüpfungen eigentlicher Ausdruck der inneren Zusammenhänge von Funktion und Struktur sind.

[17] H. H. Bosshard, Holzkunde, Band 2, a. a. O., Seite 49.

[18] K. Ladefoged: The periodicity of wood formation, Dan. Biol. Skr. 7/3, 1952, 1—98.

lassen werden; wir hoffen aber, dass die bei uns angesetzten experimentellen Arbeiten in absehbarer Zeit weiterhelfen werden. Wir nehmen hingegen hier aus dem ganzen Fragenkomplex die nahe verwandte Frage nach dem Beginn oder dem Ende einzelner Gefässbahnen vorweg und versuchen, soweit darauf Antwort zu geben, als es die Ergebnisse gestatten.

3.2 Beginn oder Ende von Gefässbahnen

Dass diese Frage unmittelbar in den Kontext der Gewebeverknüpfungen gestellt werden kann, lässt sich leicht zeigen; dass es sich dabei um einen evident wichtigen Fall der Verknüpfungen von Geweben handelt, erweist sich bei der Diskussion der Beobachtungen. Sie sind in den Abbildungen 2a—f belegt. Das dargestellte Beispiel ist in der Stammbasis und dort im dritten Jahrring gefunden worden; es repräsentiert eine Anzahl ähnlicher Beobachtungen, obwohl vorwegzunehmen ist, dass im ganzen Untersuchungsmaterial Fälle von beginnenden oder endenden Gefässbahnen in unterschiedlicher Häufigkeit vorkommen; in der Basis-Region sind 28 (von insgesamt 74 Gefässen) und in der Spitze 5 (von insgesamt 96 Gefässen) registriert worden. Die in der Abbildung 2 gezeichneten Gewebeausschnitte erstrecken sich auf eine Sprossachsen-Probe von 1020 μm. Im ersten Ausschnitt (Abbildung 2a) ist zwischen zwei grösseren Gefässen das in der Zeichnung kräftiger konturierte kleinere zu finden, und zwar unmittelbar an einen Markstrahl angrenzend. 200 Mikrometer weiter stammaufwärts zeichnet sich noch eine mögliche Überlappung von zwei Gefässgliedern ab (Abbildung 2b). Es ist der letzte Hinweis auf die Kontinuität der Gefässbahn im eigentlichen Sinne, denn schon 80 μm weiter stammaufwärts (Abbildung 2c) findet man an der entsprechenden Stelle zwei kleinere Zellelemente in engem gegenseitigen Kontakt. Sie dürfen als wasserleitende Elemente (Leitelemente) bezeichnet werden, selbst wenn es nicht auszumachen ist, welchem Zelltyp sie angehören. Es bleibt die Wahl zwischen einer Tracheidenform oder einer parenchymatischen Zelle. Die Abbildung 2d zeigt denselben Gewebeausschnitt in 160 μm Abstand: Die beiden ehemals in engem Kontakt stehenden Leitelemente sind hier durch einen Markstrahl voneinander getrennt, wobei sie sich im Durchmesser zwar unterscheiden, jedoch deutlich in den Grössenbereich von Parenchymzellen rücken. Noch einmal 80 μm weiter stammaufwärts (Abbildung 2e) bleibt das ehemals grössere Leitelement noch deutlich als solches erhalten; es steht immer noch in Markstrahl-Kontakt und in Nähe einer Gefässbahn. Die Interpretation dieses ganzen Gewebeverbandes ist nicht einfach; er lässt sich gliedern an Hand der Zellformen, der Zellgrössen und der Zellwanddicken, so wie es die Zeichnung wiedergibt. Darüber hinaus helfen noch Unterschiede in der Intensität der Zellwand-Färbungen, die allerdings nur im mikroskopischen

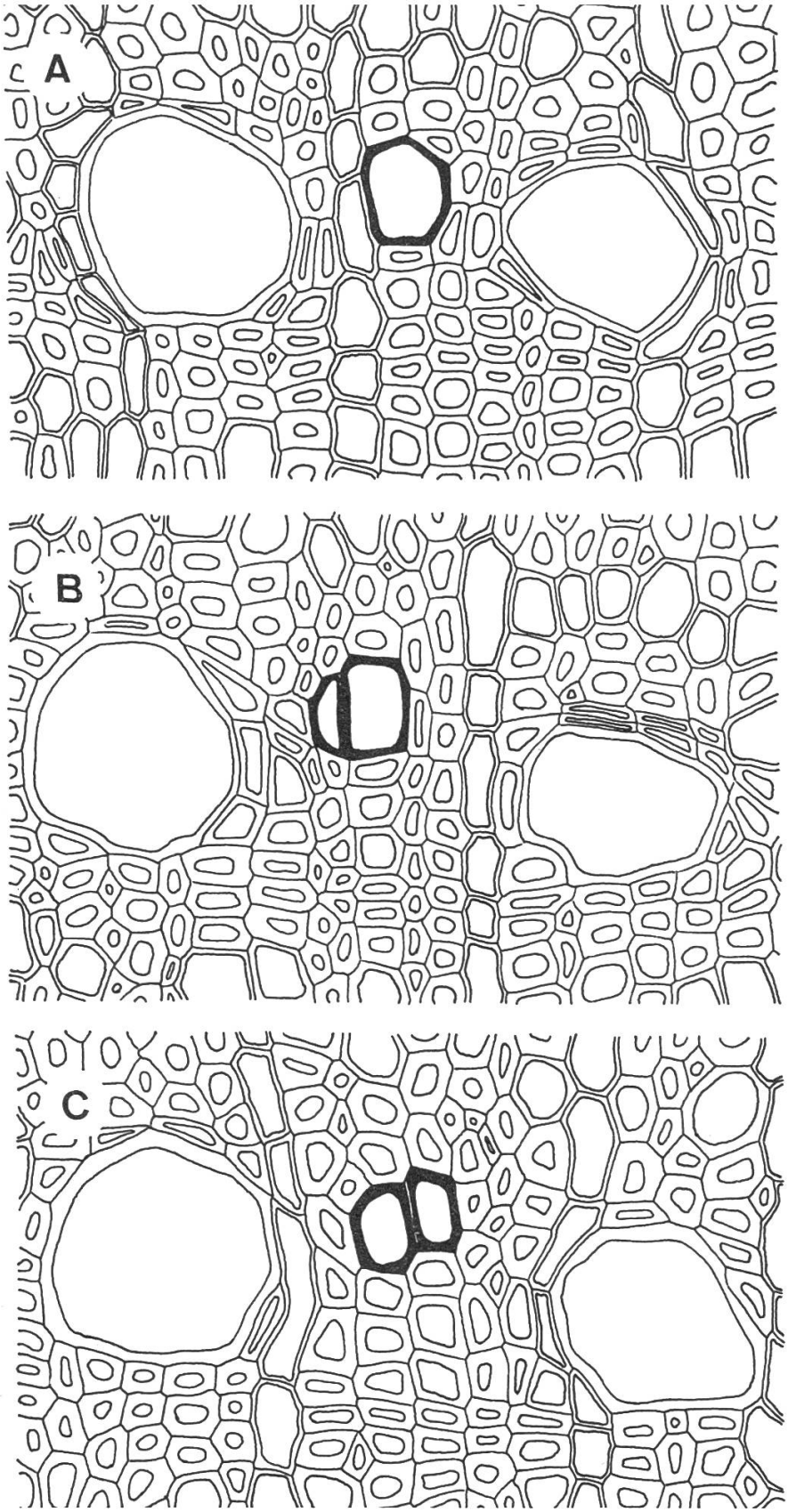


Abbildung 2. Darstellung einer endenden (oder beginnenden) «Leitbahn» aus der Basis-Region und aus den sechs verschiedenen Stammeshöhen A—F. Erklärungen im Text. (Zeichnung: M. Sieber)

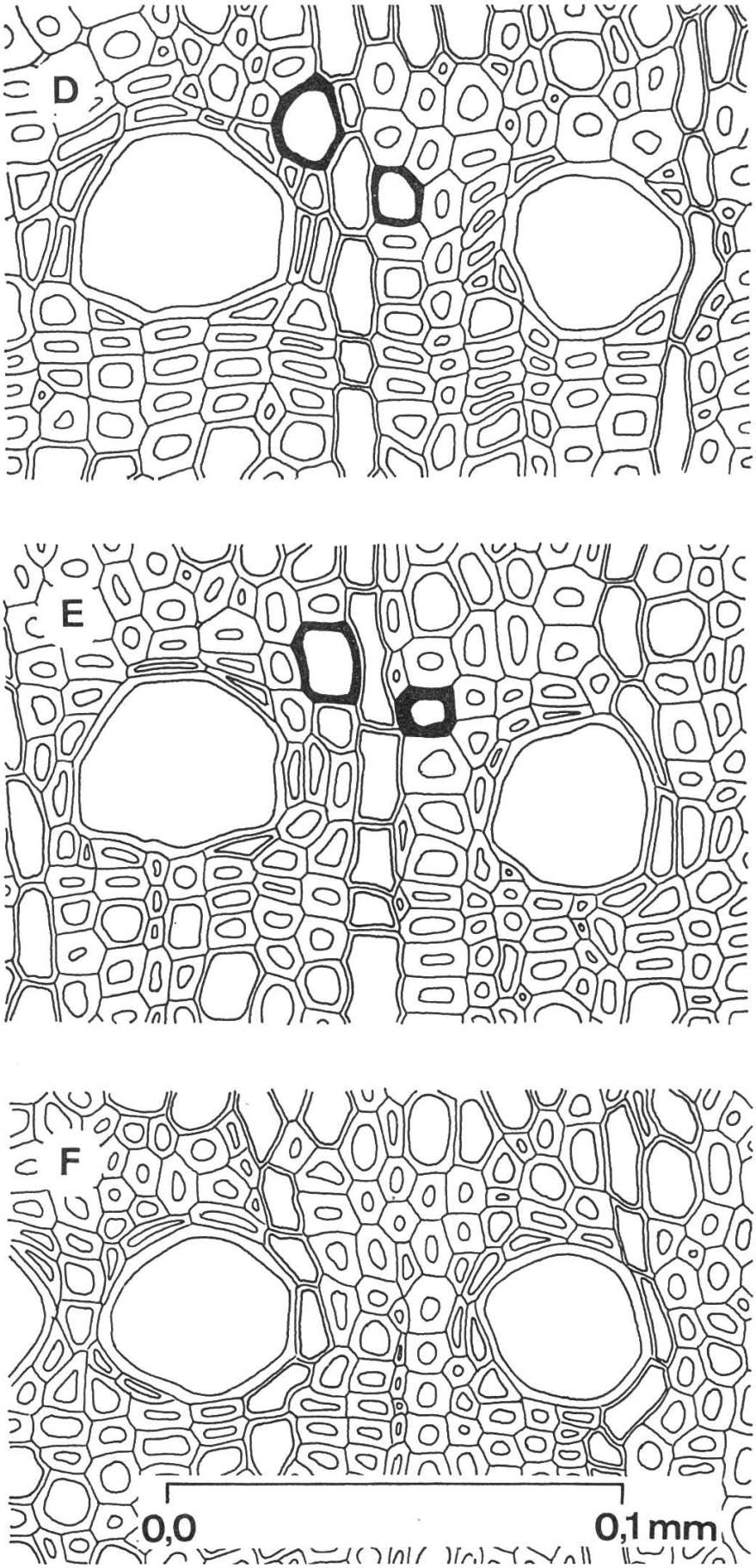

D
E
F
0,0
0,1 mm

Bild selber festzustellen sind. Der Ausschnitt 2e signalisiert nun die Tendenz zum eigentlichen Beginn oder Ende der «Leitbahn» im weiten Wortsinne; das Stadium bleibt noch eine kurze aber unbekannte Strecke weit erhalten und geht dann über in den Gewebeverband, wie ihn Abbildung 2f in 500 μm Distanz charakterisiert. — Es ist nun wirklich nicht auszumachen, ob in diesem beschriebenen Abschnitt die Leitbahn beginnt oder endet, sofern eine solche Differenzierung möglich ist. Wichtiger noch als diese Frage ist der Umstand, dass in der Ebene der Abbildung 2b, oder in ihrer unmittelbaren Nähe ein Gefäss endet ohne eigentlichen Gefässkontakt. Wir stellen vielmehr fest: 1. den Übergang von einem eindeutig definierbaren Gefäss zu einem undefinierbaren Leitelement, und 2. den Übergang des Leitelementes ins geschlossene Grundgewebe. Markant dabei ist 3. der Markstrahlkontakt und die Gefässnähe des Leitelementes vor seinem Auslaufen ins Grundgewebe. Seinerzeit ist von M.H. Zimmermann und P.B. Tomlinson gefunden worden, dass in *Acer rubrum* keine Gefässe «blind» enden[19]. Unsere Untersuchungen in präjuvenilem Xylem von Eiche zeigen nun aber ein anderes Prinzip auf: Die strukturelle Kontinuität einzelner Gefässbahnen kann abbrechen, die physiologische Kontinuität aber bleibt erhalten, wobei der Kontakt zwischen der Leitbahn und den Markstrahlen als massgebendes Merkmal der Gewebeverknüpfung zu werten ist. Das Markstrahl-System muss mindestens in solchen besonderen Fällen in den axialen Wasserleit-Prozess eingeschaltet sein. Bedeutsam in diesem Zusammenhang werden die früher gefundenen Veränderungen in der Häufigkeit von Gefäss/Strahl-Kontakten innerhalb eines Jahrringes in *Fagus*[20]. Wenn man davon ausgehen darf, dass auch im Buchen-Jahrring die Anfangszone stärker involviert ist in den Wassertransport — und darauf weist eindrücklich genug der Umstand der gelegentlichen Halbringporigkeit — so wirft unser Resultat neues Licht auf die eben zitierten Ergebnisse: Der Gefäss/Markstrahl-Kontakt in seiner Vielfalt wird zum Ausdruck von Gewebeverknüpfungen im eigentlichen Sinne und schliesst somit neben dem strukturellen Aspekt den funktionellen mit ein.

In den von uns untersuchten Ausschnitten aus der Sprossachse einer vierjährigen Eiche sind, ähnlich wie in der oben erwähnten Buche, viele Kontaktstellen von Gefässen mit Markstrahlen zu ermitteln. Die Kontrolle

[19] M. H. Zimmermann und P. B. Tomlinson: A method of the analysis of the course of vessels, IAWA-News-Bulletin *1*, 1967, 2—6. — H. J. Braun (Die Vernetzung der Gefässe bei *Populus*, Zeitschrift für Botanik *47/5*, 1959, 421—434) hat ebenfalls keine isolierten Gefässenden gefunden, hingegen deutet P. D. Burggraaf (Some observations on the course of vessels in the wood of *Fraxinus excelsior* Acta Bot. Néerl. *21/1*, 1972, 32—47) auf ein isoliertes Gefässende in einer Gruppe von Parenchymzellen.

[20] L. Kučera, a. a. O., 1975, ist auf folgendes Ergebnis gekommen bei *Fagus:* «Sämtliche untersuchten Gefässe (150) und Strahlen (440) sind im Gefäss/Strahl-Netz verknüpft; es gibt keine Gefässe ohne Strahlkontakt und keine Strahlen ohne Gefässberührung ... Von der Anfangszone über die mittlere Zone bis zur Endzone des Jahrringes findet eine Abnahme der Häufigkeit der Strahl/Gefäss-Kontakte statt.»

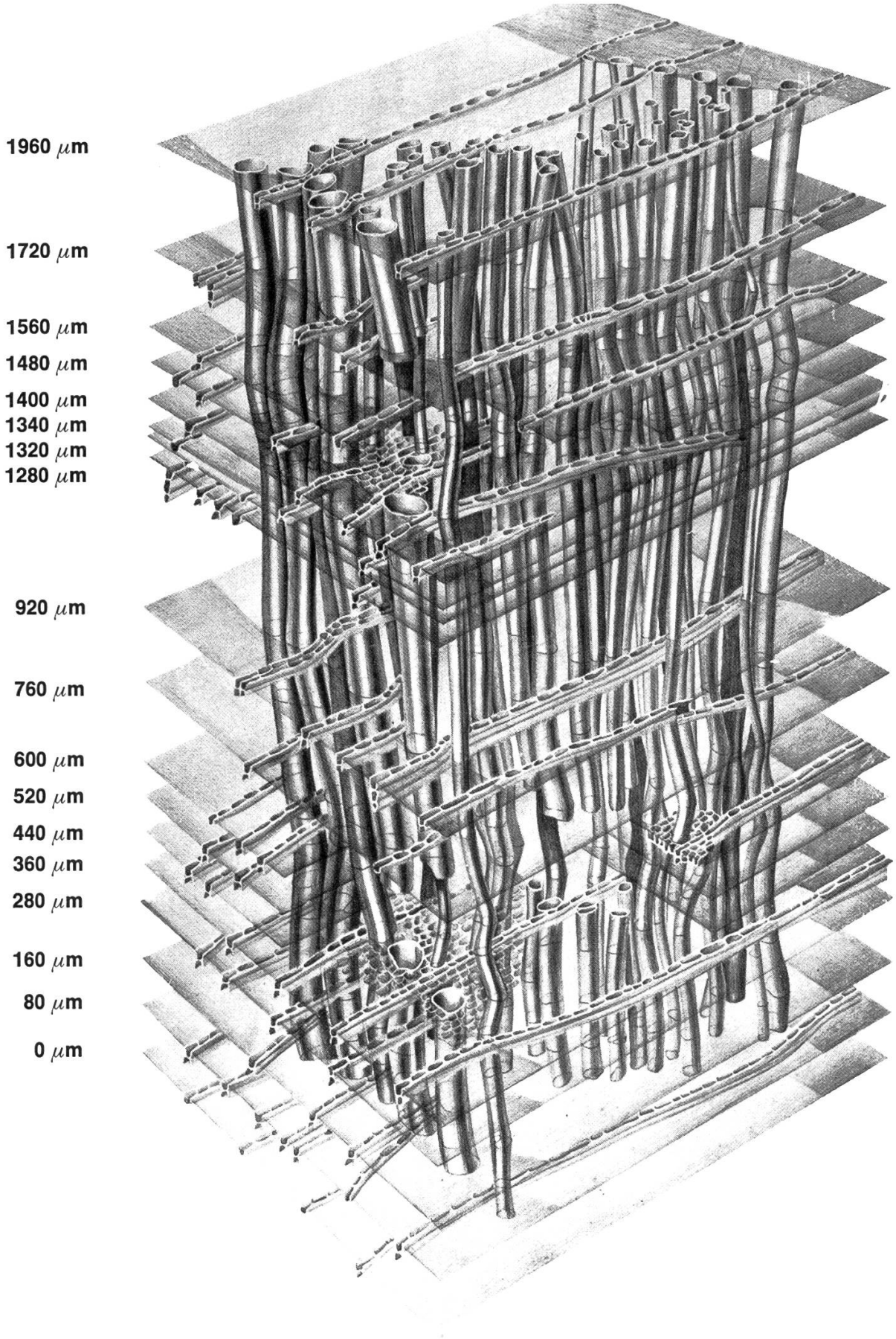


Abbildung 3. Darstellung der Gewebeverknüpfungen in einem 2 mm langen Abschnitt der Achse. Ausgezeichnet sind die Gefässe und die Markstrahlen. Erklärungen im Text. (Zeichnung: U. Kerker, Hettlingen)

kann abgelesen werden aus Abbildung 3, einer Übersicht des Gefässverlaufes in einem nahezu 2 mm messenden Sprossachsen-Abschnitt[21]. In dieser Darstellung wird eine Jahrring-Partie von der Anfangszone bis zur Endzone gefässweise erfasst. Die Gefässe an der vorderen Jahrringgrenze gehören zusammen mit den zahlreichen kleineren Gefässen zu einem ehemaligen Leitbündel-Bereich. Sie münden ein in die Zone grösserer Gefässe des folgenden Ringes und stellen im Übergang eine Jahrringbrücke dar[22]. Zieht man auch in diesem Falle das Verknüpfungs-Prinzip innerhalb der Gewebe in Betracht, so gewinnt die funktionelle Verbindung aus dem einen Jahrring hinüber in den nächsten ihre besondere Bedeutung, oder anders gesagt: die brükkenbildenden Gewebe lassen ihre Polyvalenz der Funktionalität besonders anschaulich erkennen. — In der Achsenrichtung sind in die Zeichnung verschiedene Ebenen eingelegt und in zwei Fällen (bei 1400 μm und bei 360 μm) stellenweise bis ins einzelne ausgezeichnet worden. Die Einzelzeichnungen wollen den strukturellen Charakter der Gewebeverknüpfungen von Gefässen und Markstrahlen darlegen (das Strangparenchym kann hier aus technischen Gründen weniger gut berücksichtigt werden; für diesen Zusammenhang verweisen wir auf Abbildung 2). — In dieser Übersicht wird auch eindrücklich, wie wenig die Gefässe unter sich selbst tatsächlich in Kontakt stehen. Auch dieser Hinweis wird in dem Sinne zu werten sein, dass man dem Markstrahl-Gewebe unbedingt einen Platz einräumen muss in den Wassertransport-Vorgängen: die horizontale Wasserleitfunktion der Strahlen ist seit langer Zeit schon anerkannt, die axiale wird hier im Sinne von Gewebeverknüpfungen erstmals exponiert. Damit wird aber dem eigentlichen Verlauf der Gefässbahnen ein besonderer Akzent zugeschrieben. Dieser Frage muss denn auch im einzelnen noch nachgegangen werden, wenn sie in ihren verschiedenen Aspekten dargestellt werden soll.

3.3 Gefässverlauf

In der Darstellung dieses Problems gehen wir aus von früheren Beobachtungen der Gefässvernetzung in *Fagus* und ihrer Verflechtung mit dem Markstrahl-System[23]. Dort ist nämlich errechnet worden, dass die zerstreutporige

[21] Die instruktive Zeichnung verdanken wir Herrn U. Kerker, Hettlingen. Sie ist nach einem besonderen Verfahren so erstellt worden, dass die Projektionen aller Ebenen untereinander und von oben bis unten miteinander korrespondieren.

Ähnliche dreidimensionale Darstellungen von Gewebestrukturen sind früher publiziert worden von H. J. Braun, a. a. O., 1959, für *Populus* sp., von M. H. Zimmermann und C. L. Brown: Tree structure and function, Springer-Verlag (Berlin-Heidelberg-New York) 1971, für *Cedrela fissilis* Vell., und von P. D. Burggraaf: a. a. O., 1972, für *Fraxinus excelsior* L.

[22] H. H. Bosshard, a. a. O., 1976.

[23] L. Kučera, a. a. O., 1975.

Buche, in der noch häufig Gefässe in radialer Kombination vorkommen, auf einen Millimeter Sprossachsen-Länge 0,57 seitliche (tangentiale) Gefäss-Berührungen aufweisen muss. Anderseits ist auch festgestellt worden, dass die tangentiale Verschiebung etwa doppelt so gross ist wie die radiale[24]. Daraus konnte folgender Schluss gezogen werden: «Die tangentiale Verschiebung der Gefässe kann — immer unter Berücksichtigung der Funktions-Dominanz des Drehwuchses — auf intervaskulare Berührungen zurückgeführt werden, die radiale Verschiebung muss hingegen hauptsächlich mit dem Gefäss-Markstrahl-Berührungsprinzip zusammenhängen[25]». Die Verschiebungen in tangentialer und radialer Richtung werden weiter unten an Hand von Zahlenmaterial näher erörtert. Hier ist vorerst einzig der Umstand aufzugreifen, dass in der untersuchten Eiche ein Gefäss/Gefäss-Kontakt äusserst selten vorkommt (Abbildung 3), dass hingegen aus der Übersichtszeichnung allein schon deutlich wird, wie häufig die Gefässe mit Markstrahlen — die in dem präjuvenilen Zustand sozusagen alle noch einreihig sind — in direkter Berührung stehen. Weiter ist bemerkenswert, dass in der Anordnung der Poren radiale Gefässkombinationen fehlen. Einmal mehr wird man somit auf die wichtige Rolle der Markstrahlen in der allgemeinen Gewebeverknüpfung verwiesen, wobei wir nicht aus dem Auge verlieren, dass dieses hervorstechende Merkmal in der präjuvenilen Phase seinen ganz bestimmten Aspekt an sich trägt. Das Wissen um derartige Gewebeverknüpfungen muss nun aber immer gegenwärtig bleiben in der Beurteilung des Gefässverlaufes in seiner zahlenmässigen Beschreibung.

Betrachtet man den Verlauf der Gefässbahnen von der Stammbasis aus gesehen in Richtung zur Spitze, so stellt man tangentiale Abweichungen nach links und nach rechts bezogen auf die Sprossachse fest. Abbildung 4 macht aufmerksam, dass die Links-Tendenz in der Stammbasis (und in der Stamm-Mitte ganz deutlich) vorherrscht; in der Stamm-Spitze hingegen gewinnt die Rechts-Tendenz das Übergewicht. Dieses Bild muss vervollständigt werden durch den Hinweis auf das Besondere der Gewebe-Abweichungen in der Stamm-Mitte: Hier werden durch eine schlafende Knospe die Gefässbahnen aus dem erwarteten Verlauf nach links und nach rechts um das seitliche Vegetationszentrum gedrängt und gesamthaft in der Hauptsprossachse nach links abgelenkt. In diesem Zusammenhang ist zu erinnern an die Ausführungen von *J.M.Harris*[26], in denen er zeigt, wie die spiralige Anordnung von Nadelspuren den Drehwuchs in den innersten Stammpartien einer Radiata-Föhre beeinflussen könnte: er hält dafür, dass die basipetale Verfrachtung von Wuchsstoffen durch diesen Umstand ebenfalls spiralig erfolge und damit

[24] H. H. Bosshard und L. Kučera, a. a. O., 1973.

[25] H. H. Bosshard, a. a. O., 1976.

[26] J. M. Harris: On the course of spiral grain in corewood of *Pinus radiata,* New Zealand J. Bot. *7,* 1969, 189—213.

das Kambium folgerecht beeinflusse. Wenn wir hier an diese Arbeit erinnern, so deshalb, weil wir darin eine Analogie finden zu den durch die schlafende Knospe bedingten Abweichungen der Eichen-Gewebe. Allerdings lässt sich aus dieser einen Beobachtung noch nichts Allgemeines aussagen über die Bedeutung von seitlichen Vegetationszentren für die Drehrichtung oder für das Mass der Drehung. Die deutlichen Unterschiede in den Verschiebungen der Gefässbahnen längs der Stammachse dürfen aber kaum für sich isoliert betrachtet werden. Es ist doch mit grosser Wahrscheinlichkeit anzunehmen, dass noch weitere schlafende Knospen den Gewebeverlauf beeinflusst haben, und dass der Wirkungsradius von seitlichen Vegetationszentren unter Umständen ganz beträchtlich sein kann. Dadurch wird aber eine eindeutige Interpretation von Messungen über den Gefässverlauf erschwert, oder anders gesagt: die Interpretation muss von vornherein solche Phänomen-Zusammenhänge mitberücksichtigen. In biologischen Experimenten ist eben schon in kleinsten Bezirken mit Unregelmässigkeiten zu rechnen; sie können in keinem Falle ausgeschaltet werden, noch darf man sie vernachlässigen, wenn man die eigentlichen und inneren Abhängigkeiten verstehen will. Das wird dann aber auch ersichtlich in den statistischen Analysen, die zwar von einer

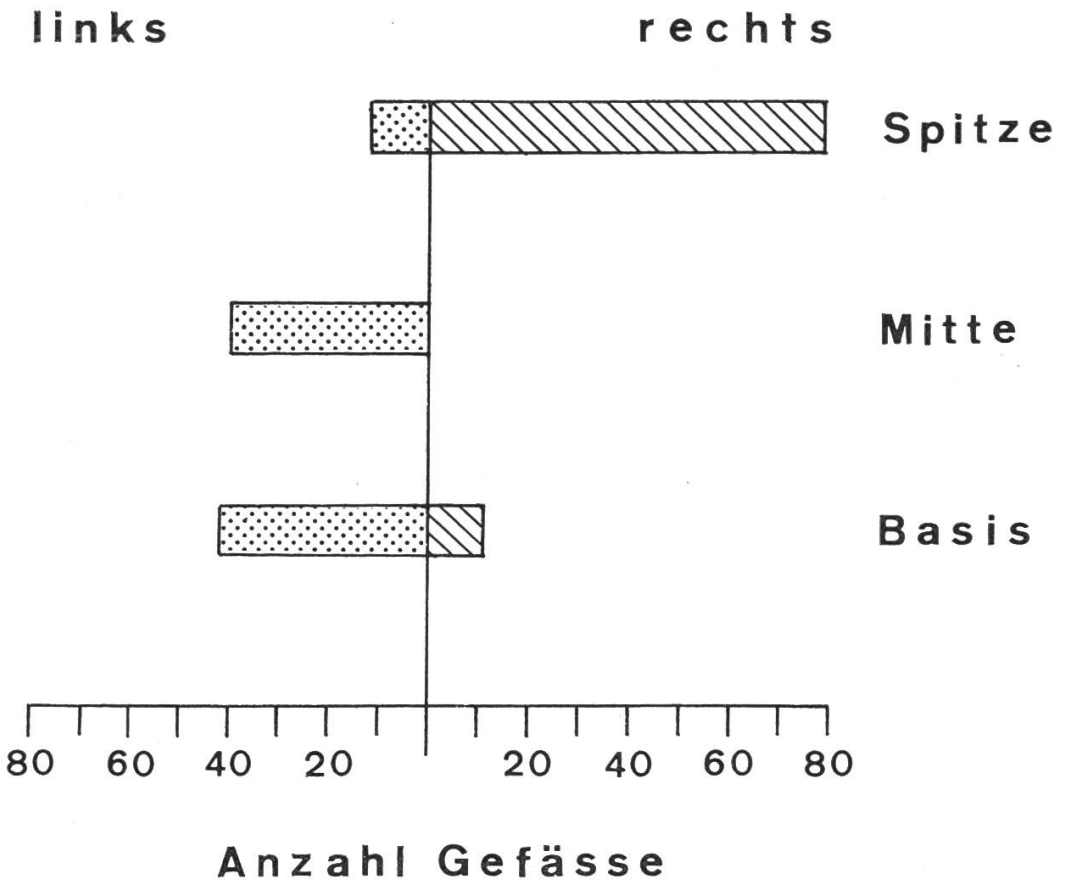


Abbildung 4. Häufigkeit der tangentialen Gefässverschiebung geordnet nach vertikaler Position und Verschiebungsrichtung.

Grosszahl von Einzelmessungen ausgehen, die aber doch Streuungen zeigen, die grösser sind, als sie in rein technischen Arbeiten angestrebt werden. Die Variabilitäts-Koeffizienten der Mittelwerte sind somit ein Implikat des biologischen Masses.

Der Gefässverlauf wird wiederum von einem anderen Aspekt her begreiflich, wenn man ihn in der Projektion betrachtet (Abbildung 5). Hier kommt das eben Besprochene noch einmal zum Ausdruck. Man gewahrt auch den lebhafteren Verlauf der Gefässbahnen in der Stammbasis-Region allein an den verhältnismässig grossen Verschiebungen in tangentialer und in radialer Richtung verglichen mit den entsprechenden Gefäss-Wegen aus der Spitzen-Region. Die gewichtigere Rechts-Tendenz der Gefässe in der Spitze des Stämmchens wird ebenso deutlich einsehbar, wie das Gegenläufige der Gefässbahnen aus der Stamm-Basis. Aus früher ermittelten Projektionsbildern von Buchengefässen[24] ist bekannt, dass dort die Gefässe in tangentialer Richtung bezogen auf eine «Startlinie» anfänglich rechts und später links gerichtete Wege einschlagen. In unserer Eiche sind derartige Umlenkungen eher in den oberen Partien der untersuchten Millimeterabschnitte zu beobachten, und zwar prononcierter in der Stammspitze als in der Basis. Der Vergleich der Projektions-Zeichnungen macht sodann auch deutlich, dass die seinerzeit untersuchte Buche viel prägnantere Tangentialverschiebungen der Gefässe aufweist, als die hier dargestellte Eichenprobe. In der ringporigen *Quercus robur* sind, rein aus den Projektionswegen abgelesen, die radialen Verschiebungen etwa von derselben Grössenordnung wie die tangentialen.

Exaktere Auskünfte über den Verlauf der Gefässbahnen, insbesondere über ihre Verschiebungen, sind den Tabellen 1—3 zu entnehmen, in denen die vielen hundert Messungen nach statistischen Regeln ausgewertet worden sind. Vorwegzunehmen ist, dass wir versucht haben, die absoluten Werte jeweils nicht nur auf eine Standard-Längeneinheit zu beziehen, sondern dazu noch das biologische Mass zu ermitteln. Im einen Falle sind die radialen und tangentialen Verschiebungen bezogen worden auf die Gefässdurchmesser, im anderen auf die Jahrringbreite. Auseinander gehalten werden sodann die vertikalen Positionen: Spitze, Mitte und Basis und die horizontalen: die Jahrringe 2—4; schliesslich wird Bezug genommen auf die Gefässe der Anfangszone und der Endzone. In Tabelle 3 sind alle gewonnenen Werte zusammengezogen; hier wird dann nicht mehr Rücksicht genommen auf die verschiedenen Positionen. Diese Tatsache scheint an der positionsbedingten Diversifikation vorbeizusehen und beispielsweise den strukturellen Unterschieden innerhalb von ringporigen Jahrringen keine Beachtung mehr zu schenken. Für adultes Holz wäre eine solche Subsumtion aller Verschiedenheiten nicht sinnvoll; hier, im präjuvenilen Stadium aber ermöglicht dieses Subsumieren das Mass der eigentlichen Diversifikation innerhalb der einzelnen Positionen mindestens anzudeuten. Es ist schon weiter oben gezeigt worden, dass die Ringporigkeit im präjuvenilen Xylem

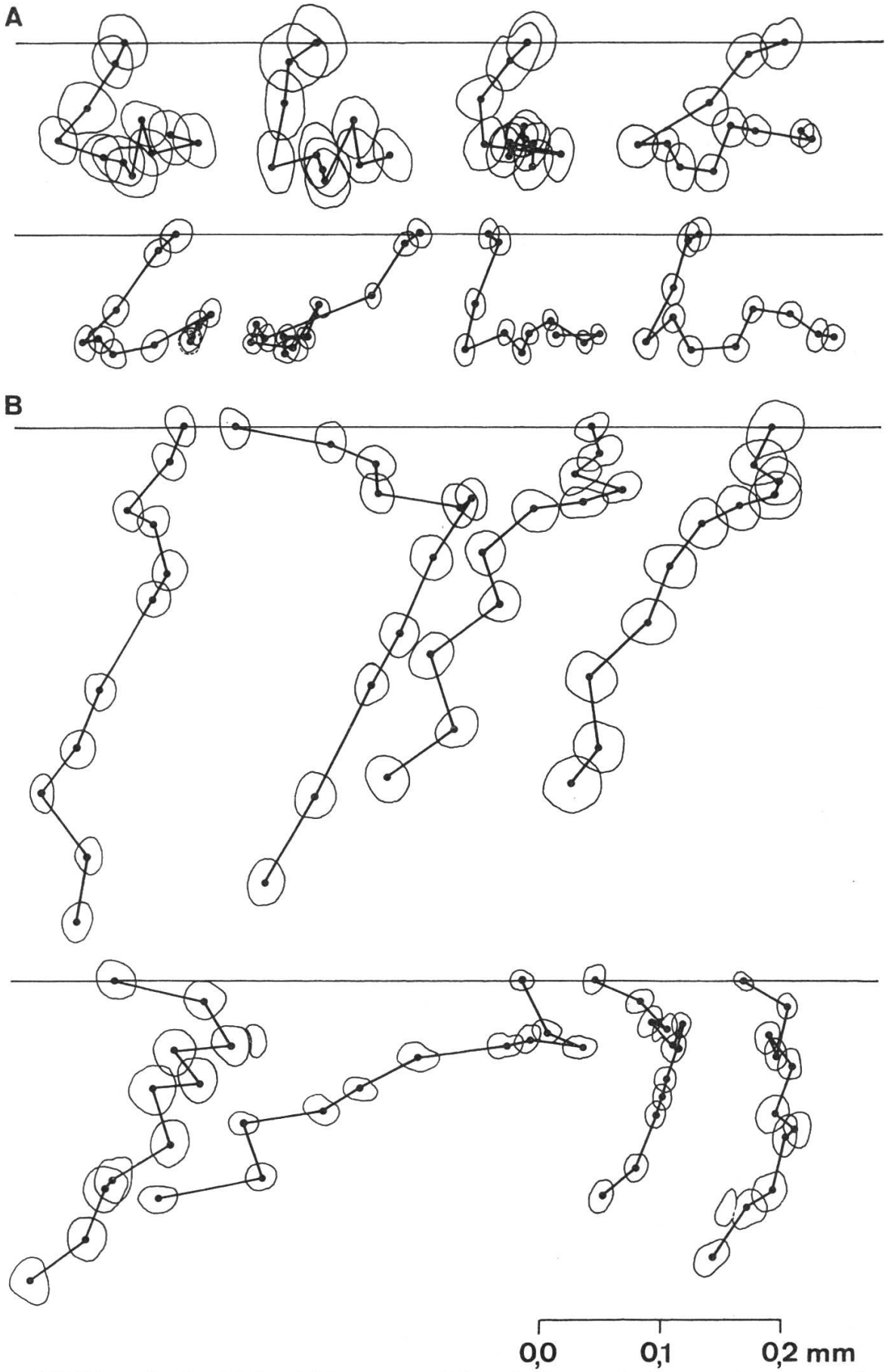


Abbildung 5. Projektionsbilder ausgewählter Gefässe auf einer vertikalen Strecke von 10 mm. Die Gefässe entstammen der Nähe der Pflanzenspitze (A) und der Basis (B). Erklärungen im Text. (Zeichnung: Ursula Stocker)

Tabelle 1

R a d i a l e G e f ä s s v e r s c h i e b u n g je 10mm Probenlänge

	absolute Werte (µm)					Gefässverschiebung** / Jahrringbreite (µm/µm)					Gefässverschiebung / Gefässdurchmesser (µm/µm)				
	$\bar{x}$	±	δ	N	$v_{\bar{x}}$	$\bar{x}$	±	δ	N	$v_{\bar{x}}$	$\bar{x}$	±	δ	N	$v_{\bar{x}}$
vertikale Position:															
Pflanzen - Spitze	81	±	5	91	3	0,26	±	0,02	83	4	3,2	±	0,3	91	5
- Mitte	196	±	13	40	3	0,53	±	0,04	33	4	7,5	±	1,2	40	8
- Basis	271	±	16	56	3	0,62	±	0,03	51	3	10,2	±	0,9	56	4
horizontale Position:															
1973 (2. Jahrring)*	120	±	18	55	8	0,37	±	0,06	55	8	4,7	±	0,8	55	8
1974 (3. Jahrring)*	173	±	26	79	7	0,41	±	0,04	79	5	6,7	±	1,1	79	8
1975 (4. Jahrring)*	174	±	71	13	19						5,6	±	2,1	13	17
Lage im Jahrring:															
Anfangszone*	230	±	44	25	9	0,60	±	0,06	12	5	7,0	±	1,3	25	9
Endzone*	297	±	24	22	4	0,61	±	0,05	22	4	12,8	±	1,3	22	5

Legende:

* .... ohne Werte der Pflanzen - Mitte,

** .... ohne Werte von 1975 (4., letztgebildeter Jahrring),

$\bar{x}$ .... arithmetischer Mittelwert,

δ .... Vertrauensgrenze des Mittelwertes bei 95% Wahrscheinlichkeit,

N .... Stichprobenumfang,

$v_{\bar{x}}$ .... Variabilitätskoeffizient des Mittelwertes (%)

Tabelle 2

T a n g e n t i a l e G e f ä s s v e r s c h i e b u n g je 10mm Probenlänge

	absolute Werte (µm)					Gefässverschiebung** / Jahrringbreite (µm/µm)					Gefässverschiebung / Gefässdurchmesser (µm/µm)				
	$\bar{x}$	±	δ	N	$v_{\bar{x}}$	$\bar{x}$	±	δ	N	$v_{\bar{x}}$	$\bar{x}$	±	δ	N	$v_{\bar{x}}$
vertikale Position:															
Pflanzen - Spitze	48	±	7	91	7	0,15	±	0,02	83	8	1,9	±	0,3	91	8
- Mitte	365	±	36	40	3	0,92	±	0,09	33	5	13,7	±	2,6	40	9
- Basis	115	±	26	56	11	0,30	±	0,08	51	13	4,3	±	1,0	56	11
horizontale Position:															
1973 (2. Jahrring)*	85	±	23	55	14	0,26	±	0,07	55	14	3,3	±	0,9	55	14
1974 (3. Jahrring)*	67	±	15	79	11	0,17	±	0,03	79	10	2,5	±	0,6	79	11
1975 (4. Jahrring)*	72	±	12	13	8						2,4	±	0,4	13	8
Lage im Jahrring:															
Anfangszone*	70	±	18	25	12	0,14	±	0,08	12	25	2,2	±	0,5	25	12
Endzone*	105	±	42	22	19	0,21	±	0,09	22	19	4,2	±	1,4	22	17

Legende:

siehe Tabelle 1

Tabelle 3

Radiale und tangentiale Verschiebung der untersuchten Gefässe je 10mm Probenlänge

Richtung:	absolute Werte (µm) $\bar{x}$	±	δ	N	$v_{\bar{x}}$	Gefässverschiebung** / Jahrringbreite (µm/µm) $\bar{x}$	±	δ	N	$v_{\bar{x}}$	Gefässverschiebung / Gefässdurchmesser (µm/µm) $\bar{x}$	±	δ	N	$v_{\bar{x}}$
radial	162	±	13	187	4	0,42	±	0,03	167	4	6,2	±	0,6	187	5
tangential	136	±	21	187	8	0,35	±	0,05	167	8	5,1	±	0,9	187	9

Legende:

siehe Tabelle 1

noch nicht vollständig ausgebildet ist. Der zahlenmässige Vergleich zwischen den Werten der Tabelle 3 und denjenigen der Tabellen 1 und 2 bestätigt diese Beobachtung: Während im Zusammenzug der Tabelle 3 die Gefässverschiebungen bezogen auf die Gefässdurchmesser und die Jahrringbreite in radialer und in tangentialer Richtung kaum voneinander abweichen, liegen die Verhältnisse bei getrennter Betrachtung der Anfangs- und Endzonen in den Proben aus der Spitze und aus der Stammbasis anders. Die radiale Verschiebung bleibt, unbeeinflusst durch die Jahrringbreite, in beiden Zonen etwa gleich gross, die tangentiale hingegen zeichnet sich in der Endzone aus durch ein höheres Mass. Benützt man die Gefäss-Durchmesser als Bezugsgrösse, so zeigen sich in radialer wie in tangentialer Richtung deutlich stärkere Verschiebungen in der Endzone als in der Anfangszone. Selbst im präjuvenilen Zustand ist der Verlauf der Gefässbahnen in den beiden Jahrring-Bereichen voneinander unabhängig[27].

In der Beurteilung der Gefässverschiebung fällt die Ähnlichkeit im Verlauf der Gefässbahnen in allen drei untersuchten Jahrringen auf. Dies mag ein weiteres Mal hinweisen auf den präjuvenilen Zustand der ganzen von uns untersuchten Probe. In einer späteren Arbeit wird also darzulegen sein, wie sich der Übergang vom Präjuvenilen ins Juvenile abzeichnet und zu welchem Zeitpunkt dieser Übergang erstmals auftritt, denn im hier beschriebenen vierjährigen Stämmchen ist diese Möglichkeit noch nicht gegeben.

Um den Gefässverlauf nach den vertikalen Positionen: Basis, Mitte und Spitze zu kommentieren, verweisen wir zunächst auf die absoluten Werte in den beiden Tabellen 1 und 2. Es zeigt sich, dass die radiale Gefässverschiebung in dem Sinne positionsabhängig ist, dass mit zunehmender Stamm-

[27] Darin aber findet man Bestätigung in früheren Untersuchungen von L. Chalk: The formation of spring- and summerwood in ash and douglas fir, Oxford Forestry Memoirs *10,* 1930, 15—19; auch die Arbeit von M.L. Parker, L. Heger und R. Kennedy; X-ray densitometry — a technique and example of application, Wood Fibre, 1973, weist von ihrer Sicht her auf die eigenständige Entwicklung von Anfangs- und Endzonen hin. Auf dieses Phänomen hin kann sogar gewiesen werden in den anerkannt wenig differenzierten Jahrringen der Buche (L. Kučera, a. a. O. 1975): «Der Wechsel in der tangentialen Orientierung der Buchengefässe innerhalb eines Jahrringes kann durchaus als Analogon zu dem bei vielen Tropenhölzern bekannten Phänomen der Widerspänigkeit aufgefasst werden.»

W. Knigge und H. Schulz: Methodische Untersuchungen über die Möglichkeit der Drehwuchsfeststellung in verschiedenen Alterszonen von Laubhölzern, Holz als Roh- und Werkstoff *17/9,* 1959, 341—351, kommen allerdings zum Schluss, dass der in der Anfangszone ermittelte Verlauf von Gefässbahnen in den Ringporigen auch massgebend sei für den Verlauf der Gefässe in den Endzonen. Diese Bemerkungen sind zurückzuführen auf die recht groben experimentellen Ansätze, die hier ein rasches Bestimmen ermöglichen sollten. Die Natur lässt sich aber in ihren Feinheiten erst erkennen, wenn man sich auch im Untersuchen dementsprechend verhält.

höhe das Deplacement in radialer Richtung geringer wird. Die tangentiale Verschiebung zeigt keine lineare Abhängigkeit von der vertikalen Position im Stamm; sie ändert wahrscheinlich eher in Abhängigkeit beispielsweise von der Stammform oder der Gegenwart von schlafenden Knospen. — Betrachtet man nun aber diese Verhältnisse nicht nur im Sinne der absoluten Werte, so stösst man auf die Bedeutung des biologischen Masses als eines inneren Ausdruckes der Funktionalität. Nun wird man aufmerksam, dass die Verschiebung eines englumigen Gefässes der Endzone beispielsweise einen anderen funktionellen Charakter an sich trägt als das Deplacement eines weitlumigen Gefässes aus der Anfangszone. Aus den Tabellen 1 und 2 ist dementsprechend abzulesen, dass die Mobilität der Endzonen-Gefässe etwa doppelt so gross ausfällt als diejenige in den Anfangszonen, und zwar sowohl in Hinsicht auf die radiale wie auf die tangentiale Verschiebung. Ferner ist einzusehen, dass die radiale Verschiebung das Siebenfache der Durchmesser von Anfangszonen-Gefässen und das Dreizehnfache von Endzonen-Gefässen ausmachen kann, in tangentialer Richtung aber das Zweifache oder das Vierfache. Zieht man die Jahrringbreite als Berechnungsgrundlage heran, so ergibt sich beispielsweise für die radiale Verschiebung der Gefässe an der Basis ein Wert von 62 Prozent der Jahrringbreite; für die tangentiale Verschiebung ist der korrespondierende Wert mit 30 Prozent ausgewiesen. Der aussergewöhnlich hohe Tangentialwert von 92 Prozent Verschiebung bezogen auf die Jahrringbreite in der Stamm-Mitte belegt einmal mehr die Gewebe-Turbulenz dieser Zone, die, wie bekannt, auf eine schlafende Knospe zurückzuführen ist.

Diese hier eigens erwähnten Beispiele mögen vielleicht verdeutlicht haben, dass das biologische Mass in seiner gezielten Relation die Anschaulichkeit der Gefässverschiebungen und damit des Gefässverlaufes durch die Probe hindurch nicht nur erhöht, sondern auch lebendig hält.

4. Anmerkungen

Im Rückblick auf diese Arbeit haben wir Gelegenheit, noch einiges anzumerken in Hinsicht auf das Begriffliche, auf das Konkrete und auf das Generelle.

Zum Begrifflichen: Zunächst ist der sprachliche Ansatz «Gewebeverknüpfungen» erläutert worden, der den ganzen Komplex von Struktur und Funktion in ihren Wechselwirkungen und ihren inneren Zusammenhängen einzufangen vermag. Sodann hat die Rede sein müssen von der Präjuvenilität, die das Wachstum in der Anfangsphase des sekundären Zustandes der Sprossachse charakterisiert. Mit dem Begriff des biologischen Masses versuchten wir, die Quantifizierung von Messresultaten in der gebührenden Lebensnähe zu halten, wie es sich wohl in biologischer Arbeit ziemt.

Zum Konkreten: Anhand von mikroskopischen Querschnittbildern durch die Sprossachse konnte das Problem der Ringporigkeit im jungen, präjuvenilen Xylem diskutiert werden. Fragen nach dem Ort und dem Zeitpunkt der einsetzenden Ringporigkeit können noch nicht beantwortet werden. Hingegen hat sich die für das präjuvenile Holz eigentümlich schwache Ausbildung des Merkmals abgezeichnet. In einem Beispiel konnte sodann auch ein Hinweis gegeben werden auf den Beginn oder das Ende einer Gefässbahn. Es zeigt sich in diesem Betracht, dass die strukturelle Kontinuität einer Gefässbahn abbrechen kann, nicht aber die physiologische. Sie wird gewährleistet im engen Kontakt der Leitelemente mit den Markstrahlen, ein Umstand, der in künftigen Arbeiten noch im einzelnen aufzugreifen ist. Die Sprossachse kann, wenn es darum geht, den Verlauf der Gefässbahnen zu beschreiben, nicht als einheitliches, in sich homogenes Achsenorgan betrachtet werden: seitliche Vegetationszentren beeinflussen die Hauptachsen-Gewebe in hohem Mass.

Zum Generellen: Die Untersuchung hält innerhalb des Stämmchens die drei vertikalen Positionen: Basis, Mitte und Spitze auseinander. Es sind arbiträre Positionen; es musste aber in einem ersten Anlauf überhaupt Zugang gewonnen werden zu den Problemen der jungen Sprossachse. Nun können künftig alle die Randbedingungen mitberücksichtigt werden, die aus unserem Beobachten sich als zweckmässig erwiesen haben.

Mit dem Gedanken, dass phylogenetisch relevante Merkpunkte ergänzt werden müssen durch ihr Eigengewicht des Funktionellen und in der Absicht, die Ontogenie miteinzubeziehen, mit diesem Gedanken wird der Standort der funktionellen Anatomie abgesteckt. Es wird damit auch zum Ausdruck gebracht, dass derart konzipierte Arbeiten fokussiert sind auf das Ganzheitliche in der Naturbetrachtung.

Résumé

Liaisons internes entre tissus chez Quercus robur L.

En guise de résumé, voici les quelques remarques qu'il nous a paru bon d'apporter, remarques concernant plus particulièrement la terminologie employée, les problèmes concrets soulevés et les principes généraux qui nous ont guidés au cours de cette étude.

La *terminologie*. On a tout d'abord éclairci la notion de *liaison interne entre tissus* qui représente, au niveau de la langue, une ébauche permettant d'englober l'ensemble complexe de la structure et de la fonction dans leurs interactions et

dans leurs rapports internes. Ensuite, il a fallu parler de la *préjuvénilité* qui caractérise la croissance durant la phase initiale du stade secondaire de la tige. Avec le concept de *mesure biologique*, nous avons tenté une quantification des résultats de nos mesures autorisant une approche convenable des phénomènes de la vie, comme cela est de rigueur dans tout travail biologique.

Les *problèmes concrets*. Les coupes microscopiques transversales effectuées à travers la tige nous ont permis de discuter le problème de la *zone poreuse* dans le jeune xylème préjuvénile. A quel endroit et à quel moment la zone poreuse prend-t-elle naissance? Cette question reste encore sans réponse. Par contre, une caractéristique du bois préjuvénile est que dans celui-ci la zone poreuse ne s'y dessine que faiblement. Ensuite, dans un exemple, nous avons également pu fournir un indice sur le *début ou la fin d'un vaisseau*. A cet égard, il se révèle que la continuité structurelle d'un vaisseau peut être interrompue, mais non la continuité physiologique. Elle est garantie par l'étroit contact entre éléments conducteurs et rayons ligneux, une circonstance qu'il faudra reprendre en détail lors de travaux futurs. La tige ne peut pas être considérée, lorsqu'il s'agit de décrire la *direction des vaisseaux*, comme un organe uniforme et homogène: des points végétatifs latéraux influencent dans une large mesure les tissus de l'axe principal.

Les *principes généraux*. Notre étude distingue trois points à l'intérieur du jeune tronc et dans le plan vertical: la base, la partie médiane et l'extrémité. Ce sont certes des positions arbitraires, mais il fallait bien, dans un premier temps, aborder d'une manière ou d'une autre les problèmes de la jeune tige. Désormais il sera possible de tenir compte de toutes les conditions marginales qui se sont montrées judicieuses à la lumière de nos observations.

L'idée de la nécessité de compléter les caractéristiques phylogénétiques essentielles par leur «poids propre de fonctionnel» et la volonté d'inclure l'ontogénie fixent la position de l'anatomie fonctionnelle. On exprime aussi par là que les travaux conçus de cette façon sont «focalisés» sur la totalité, sur la nature envisagée comme tout.

Traduction: *J.-G. Riedlinger*