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

Herausgeber: Schweizerischer Forstverein

Band: 102 (1951)

Heft: 12

Artikel: Variabilität der Elemente des Eschenholzes in Funktion von der Kambiumtätigkeit

Autor: Bosshard, H.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-764703

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: 27.12.2025

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

Résumé

La laîche Fausse Brize — qui est considérée comme espèce caractéristique du *Qerceto-Carpinetum aretosum* et du *Querceto-Carpinetum caricetosum brizoidis* et constitue un indice pour une grande compacité du sol — est aujourd'hui encore utilisée volontiers chez nous dans la sellerie comme «bourre»; dans la Haute-Argovie en particulier, elle est un produit forestier accessoire fort apprécié en temps de guerre; ainsi, en 1942, la commune de Oberentfelden a retiré de son exploitation, sur une surface de 216 ha, 1329 francs, soit 6.15 francs par ha.

Mais les études de l'auteur ont révélé que la récolte de cette cypéracée appauvrit considérablement le sol puisqu'elle y prélève annuellement 8½ fois plus de potasse, 1½ fois plus d'acide phosphorique et autant de chaux qu'un peuplement forestier. Ces éléments nutritifs étant relativement peu représentés dans les terrains occupés par cette laîche, il en résulte une dégradation du sol et une diminution de son activité biologique; venant s'ajouter aux effets de son découvrement, ces phénomènes influencent défavorablement sa production. D'autre part, l'extraction de *Carex brizoides* provoque souvent des dommages au recrû; elle se justifie momentanément tout au plus là où cette plante gêne les jeunes brins forestiers dans leur développement.

Il appert de ces constatations que la récolte de la laîche Fausse Brize constitue une exploitation accessoire abusive et aussi nuisible que celle de la fane et que le parcours du bétail; par conséquent, elle est incompatible avec les principes d'une sylviculture évoluée et elle doit être supprimée.

Ed. Rieben

Variabilität der Elemente des Eschenholzes in Funktion von der Kambiumtätigkeit

(12.14)

Von *Hs. Hch. Boßhard*

Diplomarbeit aus dem Pflanzenphysiologischen Instiut ETH
Vorstand Prof. Dr. A. Frey-Wyßling

I. Variabilität der Holzelemente

1. Einleitung

Schon früh haben sich die Botaniker für die Größenveränderung der Holzelemente interessiert; die verschiedensten Holzarten wurden untersucht, aber die Autoren haben nicht durchwegs übereinstimmende Resultate erhalten. Wir wollen an dieser Stelle einen kurzen Überblick über die wichtigsten Arbeiten geben.

Sanio (1872) untersuchte die Größe der Holzzellen bei der gemeinen Kiefer (*Pinus silvestris* L.) und stellte fünf Gesetze auf, mit denen er den Verlauf des Faserwachstums erfassen wollte. Die beiden wichtigsten dieser Gesetzmäßigkeiten besagen: *a)* daß die Holzzellen in den Stamm- und Astteilen überall von innen nach außen durch eine Anzahl von Jahrringen zunehmen, bis eine bestimmte Größe erreicht

ist, welche für die folgenden Jahrringe konstant bleibt; und *b)* daß in einem Jahrring die Länge der Zellen vom Stammfuß bis in eine bestimmte Höhe zunimmt und hernach wieder kleiner wird bis zur Spitze des Stammes. — In andern Untersuchungen wurde gezeigt, daß wohl die Länge der Tracheiden oder der Fasern auf demselben Stammquerschnitt vom Mark bis zur Borke zunimmt, hingegen wurde nicht in allen Fällen bestätigt, daß die Zellen eine konstante Länge erreichen und diese behalten. Eine deutliche Abnahme der Zellänge nach einem Maximum fanden Hartig (1885) im Holz von *Fagus silvatica* L., Shephard und Bailey (1914) für *Pinus palustris* Mill., und Lee und Smith (1916) für *Pseudotsuga taxifolia* (Lamb.) Britt. Diese letzte Holzart wurde auch von Gerry (1916) untersucht, mit dem Resultat, daß hier die Fasern über einen sehr langen Zeitraum (455 Jahre) immer leicht zunahmen. Desch (1932) untersuchte Ahorn, Birke, Buche und Pappel und fand in allen Fällen eine deutliche und anhaltende Zunahme der Faserlängen: für *Fagus silvatica* L. über 129 Jahre, für *Populus serotina* Hartig 102 Jahre, für *Acer Pseudoplatanus* L. und *Betula pubescens* Ehrb. 56 Jahre. — Anderseits fanden Mell (1910) bei *Pseudotsuga taxifolia* (Lamb.) Britt., Kribs (1928) für *Pinus banksiana* Lamb. und Bethel (1941) bei *Pinus taeda* L. eine konstante Faserlänge. — Die neuesten Untersuchungen stammen von Bisset und Dadswell (1949). Die Verfasser untersuchten das Holz von *Eucalyptus regnans* und konnten durch ihre Messungen die wichtigsten Gesetze von Sanio bestätigen, indem sie zeigten, daß auch bei der von ihnen untersuchten Holzart die Faserlängen auf demselben Querschnitt in den ersten Jahrringen neben dem Mark zunehmen und später den maximalen Wert als Konstante beibehalten. Ferner erhielten sie im Jahrring dicht neben dem Kambium eine Zunahme der Faserlänge vom Stammfuß bis zirka 15 m Höhe und nachher wieder eine Abnahme.

2. Änderung der Faserlängen in einem Jahrring

Das Holz, das in einer Vegetationsperiode vom Kambium gebildet wird, ist in seiner Qualität nicht gleichwertig. Die Fasern werden im Frühjahr mit dünneren Wänden gebaut als im Sommer und Herbst, und zudem nehmen bei der Esche die weitlumigen Frühholzgefäße in den ersten Holzschichten des Jahrringes sehr viel Raum in Anspruch. Dieser grobporige Frühholzanteil ist allgemein weniger hart und widerstandsfähig als das Material der Sommermonate.

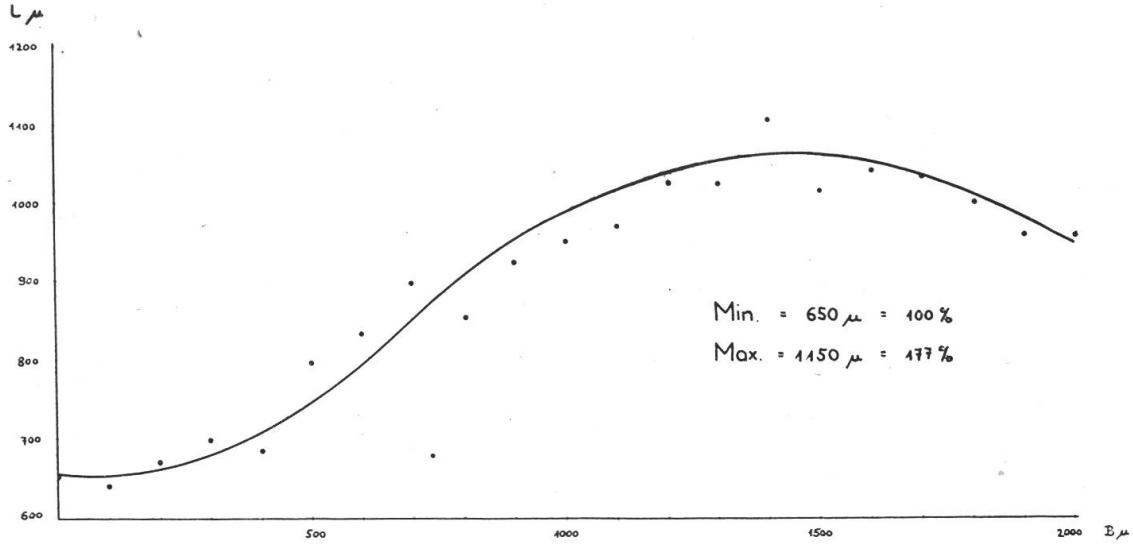
Indessen besteht noch ein anderer, sehr interessanter Unterschied zwischen Früh- und Spätholz, dessen Einfluß allerdings noch nicht bekannt ist. Die Fasern und Gefäße sind im Frühling wesentlich kürzer als im Herbst. Diese Tatsache wurde schon 1906 von Lee und Smith am Holz von *Pseudotsuga taxifolia* (Lamb.) Britt. nachgewiesen und

von Kribs (1928) an *Pinus banksiana* Lamb., von Chalk (1930) an *Pinus sitchensis* und von Bisset, Dadswell und Amos (1950) an verschiedenen Hölzern bestätigt. Die Längendifferenzen der Faser- und Gefäßelemente sind je nach Holzart verschieden und können im Maximum beinahe 200 % betragen.

	Frühholz	Spätholz	%
Fraxinus excelsior L.	0,51 mm	1,46 mm	186
Ulmus campestris L.	0,72 mm	1,54 mm	114
Castanea sativa Mill.	0,62 mm	1,35 mm	118

Längenänderung der Fasern in Früh- und Spätholz (Bisset, 1950).

Durch eigene Messungen konnten die Resultate für *Fraxinus excelsior* bestätigt werden.



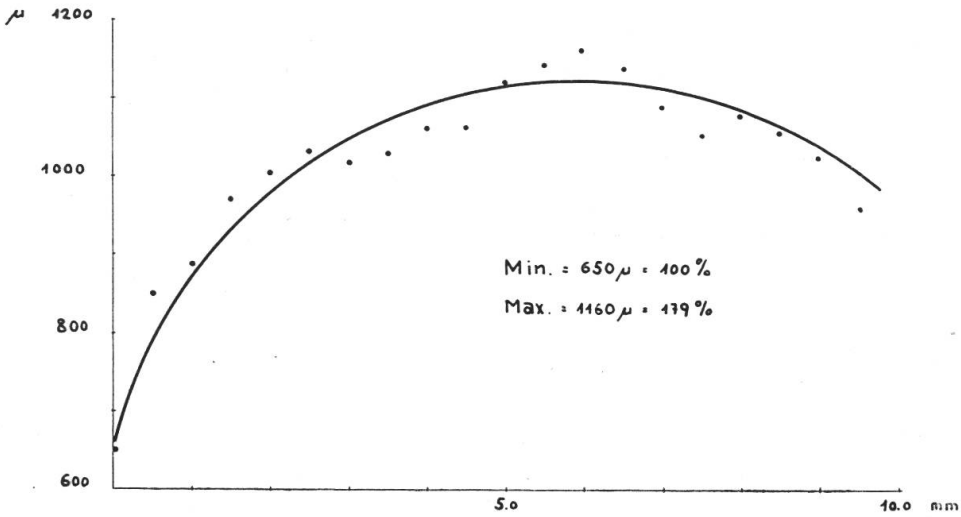


Abbildung 1

Faserlängen im Jahrring: *a)* schmaler Ring; *b)* breiter Ring

In Abbildung 1 sind die Ergebnisse dieser Untersuchung dargestellt. Dabei tritt der Unterschied zwischen breiten und schmalen Jahrringen sehr schön hervor: In den breiten Jahrringen ändern die Faserlängen offensichtlich regelmäßiger als in den schmalen Ringen, wo die Kurve im Frühholz erst flach verläuft und erst im Übergang zum Sommerholz steiler wird.

Zwischen dem Längenwachstum des Baumes und dem Wachstum der Fasern besteht eine bestimmte Relation, und zwar derart, daß in der Periode des raschesten Längenwachstums die Fasern am kürzesten bleiben, und in den Sommer- und Herbstmonaten, wenn das Höhenwachstum des Stammes abgeschlossen ist, setzt ein intensiveres Wachstum der Fasern ein. In Abbildung 2 ist die Höhenwachstumskurve eines Eschensprosses angegeben. Wir weisen hier auf diese Darstellung hin, obwohl der Wachstumsverlauf einer Holzart sehr verschieden sein kann je nach Provenienz und Standort.

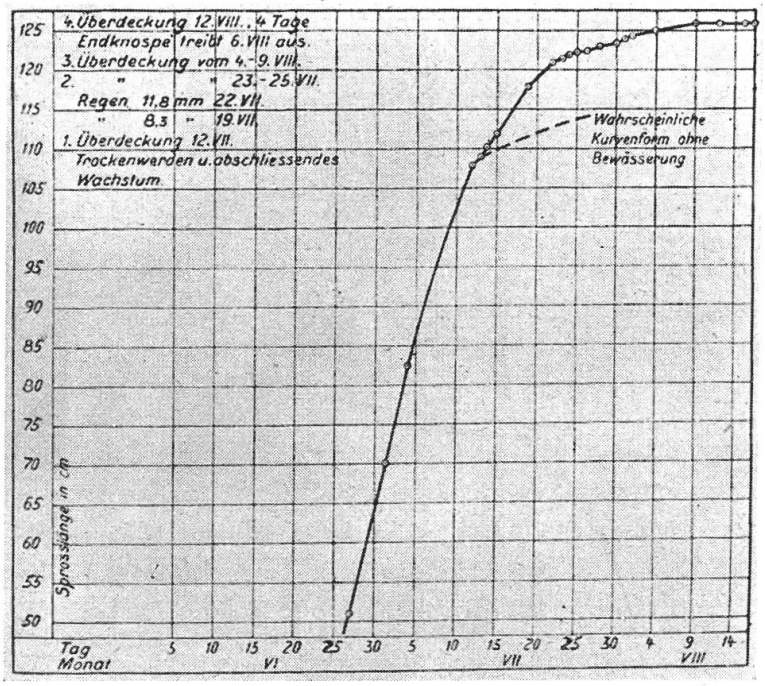


Abbildung 2

Wachstumsverlauf des Eschensprosses nach H u l d é n (1941)

Mit dieser Kurve soll nur gezeigt werden, daß bei der Esche der Sproßzuwachs in den ersten drei Wochen nach dem Austreiben sehr groß ist. Man kann sich vorstellen, daß zu der Zeit dieses intensiven Wachstums die Kambiumtätigkeit sehr hoch ist und dadurch die Fasern gar nicht mehr die Möglichkeit finden, ein selbständiges Wachstum durchzumachen, weil immer wieder neues Fasermaterial gebildet

wird. Für diese Erklärung sprechen auch die Messungen von Chalk (1930), mit denen er zeigt, daß die längsten Fasern aus den schmälsten Jahrringen stammen. Die Fasern können sich also bei optimalen Wachstumsverhältnissen, dann nämlich, wenn der Baum vermag, breite Ringe zu bilden, aus Mangel an Zeit nicht ganz entwickeln. Anderseits scheint es, daß in ungünstigen Vegetationsperioden und auch während der zu heißen und trockenen Sommermonate der Baum die ganze Kapazität der Fasern ausnützt.

3. Veränderung der Faser- und Gefäßlängen im selben Stammquerschnitt

a) Faserwachstum und Kambiumtätigkeit

Es wurde einleitend darauf hingewiesen, daß die Zellänge sich auf demselben Stammquerschnitt mit zunehmendem Alter ändert. Das heißt, daß der in der Geschichte des Eschenstammes jüngste Jahrring zunächst dem Kambium längere Fasern besitzt als der Jahrring dicht neben dem Mark, der im ersten Jahr gebildet worden ist.

Um diese Frage genau abzuklären, ist es wichtig, daß die Messungen immer an derselben Stelle im Jahrring erfolgen, damit vergleichbare Resultate erhalten werden. Zudem ist zu prüfen, ob nicht auch die geographische Orientierung der Stammscheibe einen Einfluß haben könnte und demnach bei der Probeentnahme auf diesen Punkt Rücksicht genommen werden müßte.

Bisset und Dadswell (1949) haben Messungen in verschiedenen Radien ausgeführt und fanden eine sehr kleine Veränderung der Faserlänge rund um den Stamm. Sie weisen darauf hin, daß Untersuchungen in einer radialen Richtung maßgebend seien für die ganze Stammscheibe.

Höhe	Hauptfaserlänge in mm			
Feet	West	Ost	Nord	Süd
2 . . .	1,13	1,14	1,12	1,14
50 . . .	1,34	1,29	1,34	1,30
98 . . .	1,24	1,18	1,20	1,22

Tabelle 2

Faserlängen von Spätholz aus *Eucalyptus gigantea* Hook. in einem Jahrring in drei verschiedenen Höhen und in vier verschiedenen Positionen rund um den Stamm (Bisset und Dadswell)

Die Jahrringbreite hingegen hat einen Einfluß auf die Faserlänge. Chalk (1930) schreibt, daß die längsten Fasern aus den schmälsten Ringen stammen.

Höhe: 16 feet

Jahrring 1920	bei Breite von	4,4 mm	L_{max} Faser	3,11 mm
	bei Breite von	3,0 mm	L_{max} Faser	3,41 mm

Jahrring 1910	bei Breite von	5,2 mm	L_{max} Faser	2,62 mm
	bei Breite von	4,7 mm	L_{max} Faser	2,87 mm

Tabelle 3

Einfluß der Jahrringbreite auf die Faserlänge (C h a l k)

So haben wir unabhängig von Lage und Richtung den Radius bevorzugt, auf dem die Jahrringbreiten möglichst ausgeglichen waren. Das Resultat dieser Messungen ist in Abbildung 3 dargestellt. Aus dem Verlauf der Kurven wird deutlich, daß bei der Esche die Fasern mit zunehmendem Alter länger werden. Allerdings wird hier der Maximalwert nicht so früh erreicht, wie dies von andern Holzarten bekannt ist, und überdies bleibt in beiden Proben kein konstanter Wert erhalten.

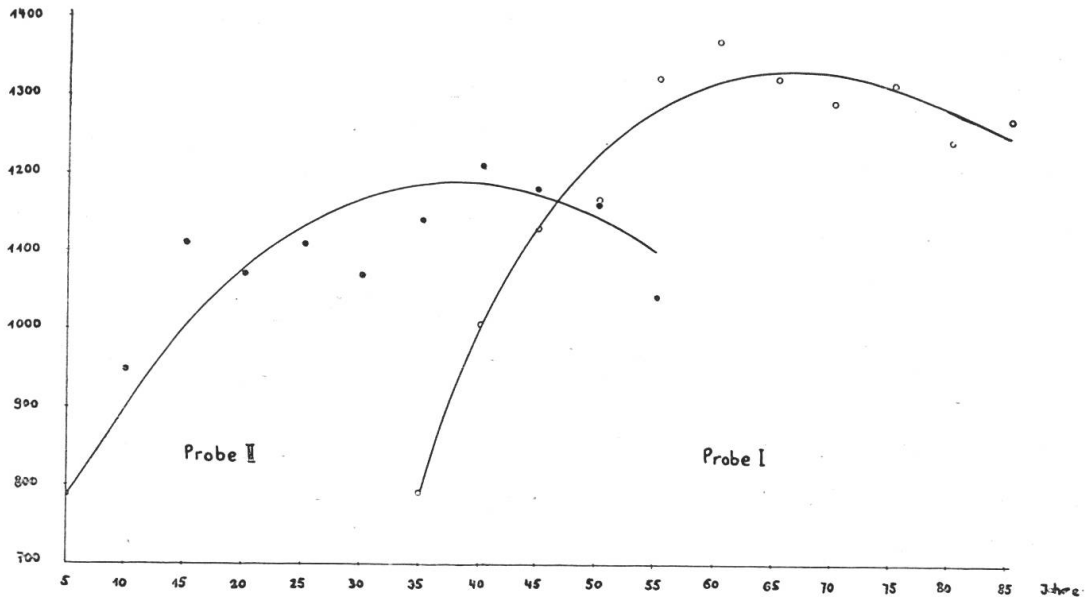


Abbildung 3

Änderung der Faserlänge im Spätholz von *Fraxinus excelsior* L. mit zunehmendem Alter
Probe I aus 12 m, Probe II aus 1 m Höhe

Die Faserlängen des Spätholzes variieren in der Probe I von 0,79 mm bis 1,37 mm. Die Kurve steigt am Anfang ziemlich rasch an, erreicht ein Maximum bei sechzig Jahren, d. h. im 30. Jahrring vom Mark, und zeigt dann ein deutliches Sinken von 1,37 auf 1,27 mm. Es ist nun zu prüfen, was für die Längenveränderung der Fasern ausschlaggebend ist, ob das absolute Alter des Jahrringes oder das Alter des bildenden Meristems. Betrachten wir die Probe II und vergleichen sie mit Probe I. Wir haben hier wieder eine deutliche Zunahme der Faserlänge von 0,79 mm auf 1,21 mm und eine Abnahme in den letzten fünfzehn Jahren von 1,21 mm auf 1,04 mm. Beim Vergleich beider Proben fällt auf, daß die Fasern auf 12 m Höhe einen größeren Maxi-

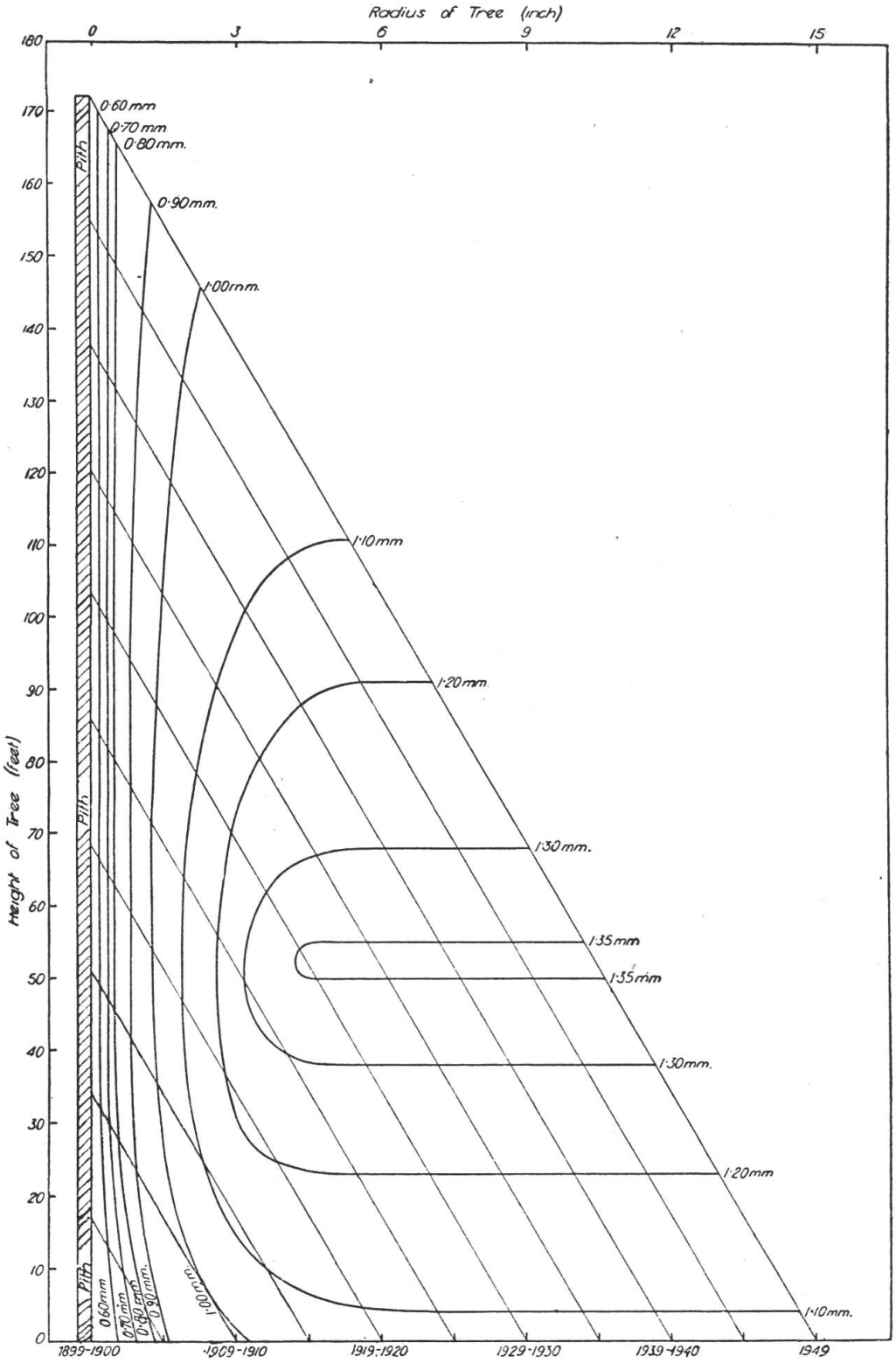


Abbildung 4

Änderungen der Faserlängen bei *Eucalyptus regnans* (B i s s e t und D a d s w e l l)

malwert haben als die Fasern aus Bodennähe. Anderseits ist bemerkenswert, daß in den Ringen neben dem Mark die Faserlängen übereinstimmen, obwohl bei Probe I der 35. Jahrring neben dem Mark liegt und bei Probe II der fünfte. Es scheint also richtig zu sein, wenn wir folgern, daß nicht das absolute Alter maßgebend ist für die Längenveränderung der Fasern, sondern vielmehr der Abstand des Jahrringes vom Kambium oder, mit andern Worten, das Alter des bildenden Kambiums. Diese Erklärung wird unterstützt durch die Messungen von Bisset und Dadswell (1949), die an einem Stamm von *Eucalyptus regnans* auch die Veränderungen der Faserlängen in Abhängigkeit von der Höhe untersucht haben. Sie zeigen, daß in der Kontaktzone des Marks die Fasern in ihrer Länge ziemlich konstant bleiben. In Abbildung 4 verlaufen die Kurven gleicher Faserlängen in den ersten fünf Jahren parallel zum Mark. Die Jahrringe sind hier rein schematisch eingetragen, und die Punkte mit gleichen Faserlängen sind miteinander verbunden. Verfolgt man einen der äußeren Jahrringe, so erweist es sich, daß die Faserlänge vom Fuß zur Spitze langsam zunimmt und nach der Zone des maximalen Wachstums wieder gegen die Krone zu abnimmt.

Zur Erklärung dieser Verhältnisse soll das Schema in Abbildung 5 dienen. Hier sind wieder die Jahrringe eingezeichnet im Radialschnitt durch das Mark. Wenn wir in dieser Darstellung die Zonen gleichen Kambiumalters herausheben, so erkennen wir längs des Marks einen Streifen Holz, dessen Zellen immer von einjährigem Kambium gebildet worden sind, denn es ist immer der Teil im Jahrring, der dem jährlichen Höhenzuwachs entspricht. Die erste gestrichte Zone schließt Kambium ein, das zweijährig ist; in der ersten strichpunktierten Zone ist alles dreijährige Bildungsgewebe zusammengefaßt usw. Wenn wir diese Jahrringzonen miteinander verbinden, so erhalten wir ungefähr die Kurven, die Bisset und Dadswell in ihrem Schema durch Messungen erhalten haben. Es ist somit naheliegend, daß das neu gebildete Kambium eine gewisse Zellgröße liefert und sich bis zur zweiten Vegetationsperiode selbst streckt und zufolge dessen Zellreihen einer höheren Größenordnung abgibt. Dieser Vorgang wiederholt sich aber nicht in der ganzen Lebensdauer des Baumes; vielmehr nimmt das Wachstum des Kambiums nach einer Periode der maximalen Tätigkeit wieder ab. Bailey (1920 und 1922) untersuchte das Kambium nach verschiedenen Gesichtspunkten und zeigte deutlich, daß die Kambiumzellen (Fusiforminitialen) selbst einen ganz charakteristischen Wachstumsverlauf aufweisen.

Aus all diesen Ergebnissen und Beobachtungen ziehen wir den Schluß, daß die Längenänderung der Fasern auf demselben Querschnitt vom Mark bis zur Borke weitgehend auf das selbständige Wachstum des Kambiums zurückzuführen ist.

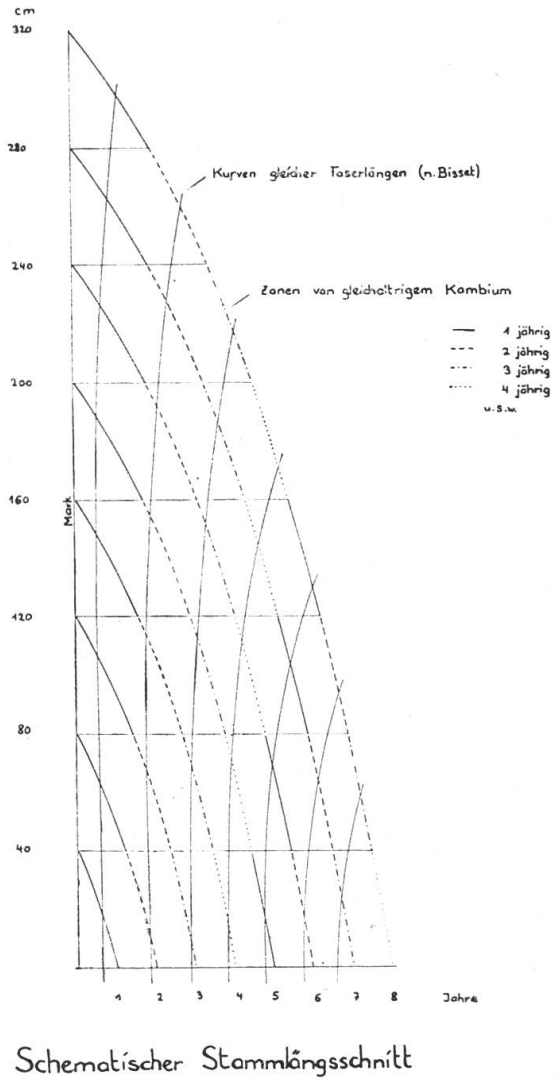


Abbildung 5

Schematischer Stammlängsschnitt. Zonen gleichen Kambiumalters sind hervorgehoben und miteinander durch Längskurven verbunden worden

b) Längenänderung der Gefäße

Interessant sind die Änderungen der Zellängen bei den Gefäßen. Es wurde von allem Anfang an darauf geachtet, die weitlumigen Frühholzgefäße von denjenigen des Spätholzes zu unterscheiden und getrennt zu messen. Deutlich wurde dabei in beiden Proben vor allem der große Unterschied zwischen den Frühholzgefäßen und den wesentlich längeren Gefäßen des Spätholzes. Zudem ist ebenfalls in Abbildung 6 der Verlauf der Kurven der langen Sommergefäße charakteristisch und ziemlich verschieden von den Kurven der Frühholzgefäße: Währenddem die ersten fast keine Abweichung zeigen, verlaufen die andern eher im Sinne der Faserkurven. Wir finden also auch bei den Frühholzgefäßen einen gewissen Wachstumsgang mit zunehmendem Alter.

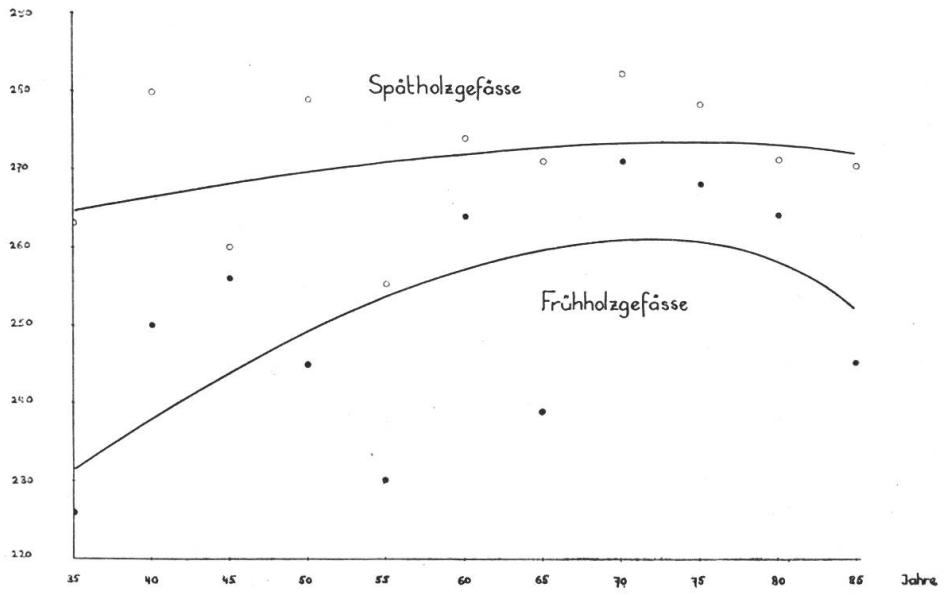


Abbildung 6

Längenänderung der Gefäße mit zunehmendem Alter

Chalk und Chattaway (1935) haben den Längenunterschied der Gefäße in ihrer Arbeit festgelegt im Zusammenhang mit verschiedenporigen Holzarten. Sie haben gefunden, daß nur bei ringporigen Hölzern der Längenunterschied zwischen Gefäßen der Frühholz- und der Spätholzzone besteht. In gemischtporigen Hölzern haben die Gefäße alle dieselbe Länge, welche ziemlich genau der Größe der Kambiuminitialen entspricht.

II. Wachstum der Xylemfasern

1. Einleitung

Über die Wachstumsvorgänge bei den einzelnen Zellen und im Zellverband besteht ein reiches Schrifttum, in dem verschiedene Theorien gegeneinander abgewogen werden. Aus diesen Erklärungsversuchen sollen hier nur die wesentlichsten Punkte herausgegriffen werden.

Wachstum der einzelnen Zellen

Das Streckungswachstum der einzelnen Zellen wird von Sachs (1873) als Wirkung des Turgors gedeutet, indem der hohe innere Druck die einzelnen Membranbausteine auseinanderdrücken soll; nachträglich werden die entstandenen Zwischenräume mit neuem Material ausgefüllt. Er nennt diesen Vorgang *Intussuszeptionswachstum.* — Krabbe (1886) lehnt diese Theorie mit dem Hinweis ab, daß die Turgorkraft ungenügend sei, um die Membran zu strecken und daß vielmehr die Zellwand durch *plastische Dehnung* in die Fläche wachse. — Over-

beck (1934), der wiederum das Objekt von Pfeffer untersucht, findet, daß der Turgordruck eine plastische Veränderung der Membran bewirken kann. Er mißt auch gewaltige Flächenvergrößerungen der Zellwand beim Wachstum und zeigt, daß die neue Einlagerung hauptsächlich auf Kosten des vor der Streckung vorhandenen Randmaterials erfolgt, zum Beispiel von Material aus kollenchymatischen Eckenverdickungen. — Heyn (1913) macht anderseits in seinen Untersuchungen der Avena-Koleoptile darauf aufmerksam, daß bei seinem Objekt die Erhöhung der Plastizität der ausschlaggebende Faktor für die Streckung sei. Diese Erhöhung soll zurückzuführen sein auf die Wirkung von Wuchsstoffen, welche direkt auf die Wand einwirken. Die normale Turgorkraft soll dann imstande sein, solche plastische Membranen zu strecken, wobei eine irreversible Vergrößerung der Zellwand resultiere. Er weist ferner darauf hin, daß Substanzvermehrung der Zellwand durch Apposition oder Intussuszeption das Vermögen zu weiterer Streckung nicht erhöhe. — Bonner (1935) ist der Ansicht, daß das Wachstum der Zellwand nicht nur als plastische Dehnung zu betrachten ist, sondern daß es gleichzeitig als ein Zusammenwirken von Turgordehnung und Einlagerung gerichteter Zellulosemizellen aufzufassen sei. — Ruge (1942) unterscheidet zwischen *Zellstreckung* als irreversible Volumenvergrößerung der Zellwand ohne Bildung von Membransubstanz und dem *Streckungswachstum* der Zelle als irreversible Vergrößerung des Volumens unter gleichzeitiger Bildung und Einlagerung von Gerüstsubstanz. Beide Vorgänge faßt er zusammen im Begriff *Längenwachstum*. Für die Zellstreckung sollen allein die plastische Dehnbarkeit der Membran und der Turgordruck verantwortlich sein, währenddem für das Streckungswachstum eine zusätzliche Kraft in Form von aktiver Substanzvermehrung nicht von der Hand zu weisen sei. — Frey-Wyßling (1945) hat nachdrücklich darauf hingewiesen, daß man die Wachstumsvorgänge der Zellmembran nicht losgelöst von den Veränderungen im Protoplasten betrachten könne. Besonders in der Frage der Einwirkung der Wuchsstoffe betont er, daß die Stimulation über das Plasma auf die Membran übertragen werden müsse und nicht den direkten Weg zur Zellwand einschlagen könne, wie dies Heyn annahm. Das *Flächenwachstum* pflanzlicher Membranen wurde von Frey-Wyßling (1948) definiert als Intussuszeptionswachstum, begleitet von einer durch den Turgor bedingten Wanddehnung. Selbst bei Längenveränderungen von großem Ausmaße (tausendfache Dehnung der Baumwollhaare) findet keine Umlagerung der submikroskopischen Textur statt. Bei der Streckung lösen sich alle *Haftpunkte* auf, und die Zellulosestränge rücken auseinander. Die ausgeweiteten Maschen der Mizellartextur müssen dann durch Einflechtung neuer Zellulosestränge wieder verkleinert werden (Frey-Wyßling, 1936).

Eine maßgebende Deutung der Wachstumsvorgänge wurde möglich durch die wertvolle Arbeit des Elektronenmikroskopes. Die von Frey (1926 und 1927) ausgebaute Theorie der Mizellarstruktur der Zellwände, die auf polarisationsoptischem Wege nachgewiesen wurde, kann nun im Übermikroskop sichtbar gemacht werden. Die Arbeiten von Frey-Wyßling, Mühlethaler und Wyckoff (1948), Frey-Wyßling und Mühlethaler (1949), Mühlethaler (1949 und 1950) und Frey-Wyßling (1951) liefern wichtige Beiträge zur Kenntnis der submikroskopischen Morphologie der Zelle, insbesondere was die Struktur und das Wachstum der Zellmembran betrifft. Es wurde nachgewiesen, daß die Primärwände meist aus einem reich geflochtenen Netz von Mikrofibrillen bestehen, währenddem in den sekundären Membranen in der Regel eine bestimmte Fibrillenrichtung zu erkennen ist (Tafel I, Figuren 5 und 6). Durch Kantenverstärkungen, Ringverstärkungen und Querbrücken wird die wunderbare Gerüstkonstruktion noch verfeinert und stabilisiert. Nach Frey-Wyßling (1951) beanspruchen dabei die Zellulosemikrofibrillen nur zirka 2,5 % des zur Verfügung stehenden Raumes, und der Rest wird inkrustiert durch verschiedene Wandstoffe.

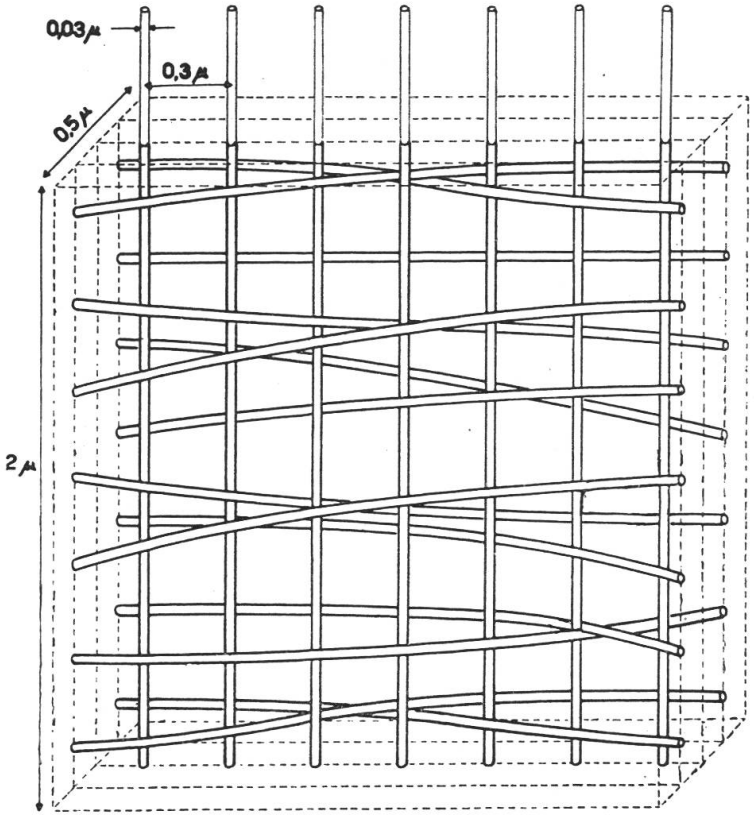


Abbildung 7

Modell des Zellulosegerüstes einer lebenden Zellwand. Die Mikrofibrillen nehmen nur etwa 2,5 % des Raumes ein (Frey-Wyßling, 1951)

Die Untersuchungen am Elektronenmikroskop geben aber nicht nur Aufschluß über die Wandstrukturen, sondern sie ermöglichen es auch, sich eine gute Vorstellung von den Wachstumsvorgängen zu machen. Wenn man früher annahm, daß die Membran durch Wuchsstoffe plastisch gemacht werde, so gilt heute die Ansicht, daß die Zellwand durch ein *bipolares Spitzenwachstum* größer werde. Dabei spielt das Plasma die wesentliche Rolle des aufbauenden Organs. An den Zellspitzen werden Mikrofibrillen außerhalb der festen Zellmembran angelegt und bilden damit erste Gerüstbestandteile der neuen Wand.

Wachstum im Zellverband

Die Vorgänge des Wachstums im Zellverband werden ebenfalls von den verschiedenen Forschern verschieden skizziert. Krabbe (1886) postuliert das *gleitende Wachstum;* die wachsenden Zellen strecken sich ganz selbständig und gleiten dabei auf der Mittellamellensubstanz der Nachbarzelle. Priestley (1930) erklärt sich die kombinierten Vorgänge im Zellverband mit seinem Begriff des *symplastischen* Wachstums, wobei eine Gruppe von Faserinitialen gemeinsam, ohne Verschiebung der gegenseitigen Lage ihrer Zellwände, unter den Druck- und Zugwirkungen der umgebenden Membranen wachsen. Schoch-Bodmer (1945) definiert in ihrer Arbeit den Begriff des *Interpositionswachstums:* «Eine wachsende Zelle löst bei ihrer Ausdehnung die Mittellamelle der Nachbarzelle und legt neu gebildete Membransubstanz an die gespaltenen, freiwerdenden Wände der auseinanderweichenden Nachbarzellen an.» Die Verfasserin arbeitet mit Fasern von *Linum perenne* L. und vergleicht das Wachstum dieser Faserspitzen mit dem Wachstum der Pollenschläuche. Sie zeigt, daß die Annahme von Spitzenwachstum bei den von ihr untersuchten Fasern berechtigt sei. Weitere Untersuchungen an *Sparmannia* (Schoch-Bodmer und Huber, 1948, 1949 *a* und *b*) erhärten die Theorie des Spitzenwachstums der Fasern. Wenn aber bei der Einzelzelle Spitzenwachstum vorliegt, so kann der Zellverband weder durch gleitendes noch durch symplastisches Wachstum größer werden.

2. *Nachweis des Spitzenwachstums bei den Fasern*

Untersuchungen im Lichtmikroskop

In der vorliegenden Arbeit wurde gezeigt, wie sehr die Faserlängen in verschiedenen Zonen des Stammes variieren können. Es wurde versucht, an Hand eigener Beobachtungen und nach den Angaben aus der Literatur den Verlauf des Faserwachstums in der Längsrichtung des Stammes und auf einem bestimmten Querschnitt zu deuten mit dem Hinweis, daß sich das Kambium in den verschiedenen Höhenstufen und Altersklassen verschieden verhalte. Es bleibt nun noch die wesentliche

Frage offen, weshalb sich die Faserlängen innerhalb eines Jahrringes ändern. Kann man annehmen, daß die Xylemfasern nach ihrer Bildung aus dem Kambium ein eigenes Wachstum aufweisen, oder bleiben sie genau so lang wie ihre Mutterzellen?

Schoch-Bodmer und Huber (1945, 1946 *a* und *b*, 1948 und 1949 *a* und *b*) haben in ihren Arbeiten klar formuliert, daß die Fasern ihrer Objekte *(Sparmannia, Linum, Tilia)* ein Spitzenwachstum aufweisen. Die Verfasser zeigen, daß verschiedene Fasern deutlich gegabelt sind, teilweise nur am Faserende, teilweise aber auch schon auf dem Niveau der Kambiumzellenden.

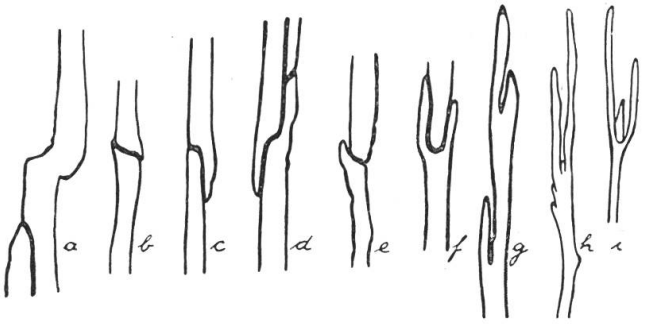


Abbildung 8

Fasergabelungen (Schoch-Bodmer und Huber, 1949 *a*)

Die Gabeln wie auch die Bildung von Dornen oder Umwachsungen anderer Faserenden können nicht durch plastisches Wachstum erklärt werden, sondern es muß sich hier um aktive Intussuszeption an den Spitzen handeln. Diese Gabelung kann man sich als Hemmungserscheinung (Schoch-Bodmer und Huber, 1949 *b*) vorstellen, derart, daß die Faserspitze einen Widerstand, den sie nicht zu beseitigen vermag, umwächst. Im Vergleich zum Sproßwachstum können diese Verhältnisse als eine Art Zwieselbildung gedeutet werden, in dem Sinne, daß nicht die Hauptachse als Wachstumsrichtung eingehalten wird, sondern ein doppelt gerichtetes Wachstum eintritt.

Solche Gabeln und Umwachsungen können bei den Eschenfasern aus dem Xylem häufig beobachtet werden.

Zudem deutet bei den Eschenfasern noch ein anderer Umstand deutlich auf ein Spitzenwachstum hin. Bei der Betrachtung der ganzen Faser kann in den meisten Fällen sehr gut ein in sich abgeschlossenes Mittelstück erkannt werden, von dessen Enden aus sich die verzahnten und vergabelten Spitzen abheben. Das Mittelstück kann gedeutet werden als eigentliches und direktes Derivat der Mutterzelle des Kambiums, und es entspricht in seinen Dimensionen ungefähr der Kambiummutterzelle. Die beiden Spitzen hingegen sind mit großer Wahrscheinlichkeit

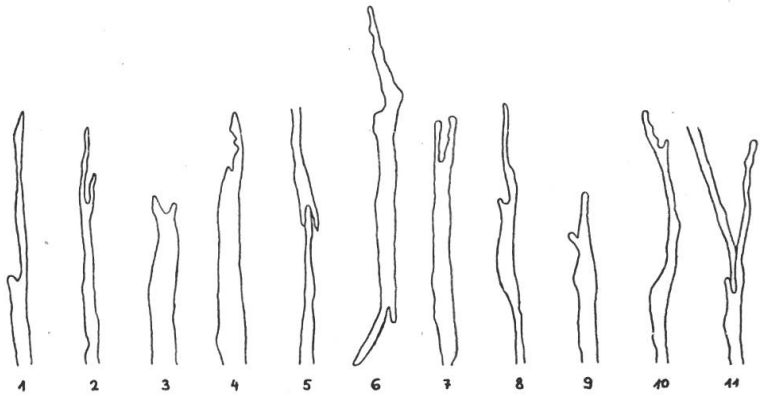


Abbildung 9

Gabel- und Dornbildung bei der Eschenfaser
Vergrößerungen: 1—7 135mal; 8—11 75mal

später, nach der Differenzierung, durch Spitzenwachstum hinzugewachsen.

Aus Abbildung 10 könnte man schließen, daß die Kambiummutterzellen nicht durchwegs die gleiche Länge haben. Messungen in dieser Hinsicht sind nicht durchgeführt worden. Da wir es aber, wie bei *Ulmus,* mit einem ungeschichteten Kambium zu tun haben (E a m e s und D a n i e l s , 1947, S. 189), ist es sehr wohl möglich, daß die Initialzellen der Fasern schon im Meristem eine gewisse Längendifferenzierung aufweisen.

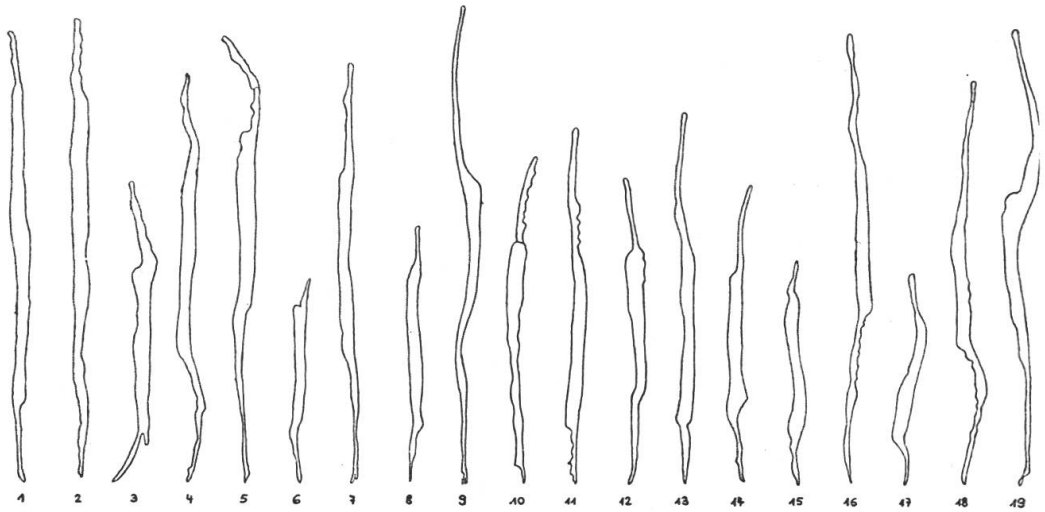


Abbildung 10

Eschenfasern. Das Mittelstück hebt sich deutlich von der Spitzenpartie ab
1—3 112mal, 4—11 62mal

Nach den Beobachtungen im Lichtmikroskop ist festzustellen, daß auch bei den Xylemfasern von *Fraxinus excelsior* L. ein deutliches Spitzenwachstum vorliegt. Indessen ist es noch nicht durchwegs verständlich, daß diese Fasern nur durch bipolares aktives Intussuszeptionswachstum größer werden sollen. Es scheint, daß im Mittelteil der Faser ein Flächenwachstum, wie es Frey-Wyßling (1950) definiert hat, vorkommt.

III. Zusammenfassung

1. Die Veränderung der Faserlänge im Stammholz von *Fraxinus excelsior* L. wird diskutiert. Durch eigene Messungen wird belegt, daß auf einem bestimmten Querschnitt die Faserlänge vom Mark bis zur Borke in den ersten dreißig Jahrringen zunimmt und daß nachher die Fasern wieder kürzer werden. Im Jahrring sind die Spätholzfasern bis 79 % länger als die Fasern des Frühholzes.
2. Die Spätholzgefäße ändern ihre Länge mit zunehmendem Alter auf demselben Querschnitt kaum. Hingegen zeigen die Frühholzgefäße ein deutliches Wachstum, ähnlich wie die Fasern. Die Gefäße im Frühjahr sind wesentlich kürzer als im Sommer und Herbst.
3. Es wird gezeigt, daß das Kambium mit zunehmendem Alter selbst ein Wachstum durchmacht, und diese Längenänderung der Initialzellen wird als Ursache der Änderung der Faserlängen mit steigendem Alter gedeutet.
4. Auf lichtmikroskopischem Wege wird gezeigt, daß die Xylemfasern von *Fraxinus* ein deutliches Spitzenwachstum aufweisen. Dieser Wachstumsvorgang wird für die Längenänderung der Fasern im Jahrring verantwortlich gemacht.
5. Das bipolare Spitzenwachstum als einzig vorkommende Art des Wachstums bei Xylemfasern wird in Frage gestellt und vermutet, daß im Mittelteil der Faser ein Flächenwachstum vorherrscht.

Résumé

La variabilité des éléments cellulaires du bois de frêne en fonction de l'activité de l'assise génératrice

1. La variation de la longueur des fibres du tronc de *Fraxinus excelsior* a été analysée. Nos propres mesures ont prouvé que sur un rayon donné la longueur des fibres des trente premiers cernes va en augmentant de la moelle à l'écorce et qu'ensuite les fibres deviennent plus courtes. Dans la couche annuelle, les fibres du bois d'été sont jusqu'à 79 % plus longues que les fibres du bois de printemps.

2. Sur un même rayon, la longueur des vaisseaux du bois d'été se modifie à peine avec l'âge. Par contre, les vaisseaux du bois de printemps montrent une croissance typique, semblable à celle des fibres. Les vaisseaux formés au printemps sont plus courts que ceux formés en été ou en automne.

3. On a démontré qu'avec l'âge, les cellules de l'assise génératrice croissent et que cet allongement des cellules initiales est la cause de l'augmentation de la longueur des fibres avec l'âge.
4. A l'aide du microscope à rayons lumineux, on a nettement observé que les fibres ligneuses de *Fraxinus* avaient une croissance aux extrémités. C'est ce genre de croissance qui est responsable des variations de la longueur des fibres du cerne.
5. La croissance bipolaire aux extrémités comme seul genre de croissance est mise en doute et on suppose que les fibres ont également une croissance en superficie dans leur partie moyenne. (Traduction *O. Lenz*)

Tafel

Lichtmikroskopische Aufnahmen

Abb. 1. Gegabeltes Faserende aus dem Xylem von *Fraxinus excelsior*. Vergr. 490mal.

Abb. 2. Xylemfaser. Vom breiten Mittelstück hebt sich die enge Spitzenpartie ab. Vergr. 360mal

Abb. 3. Frühholzgefäß. Tüpfeltrachee mit Längsverstärkungen. Vergr. 200mal

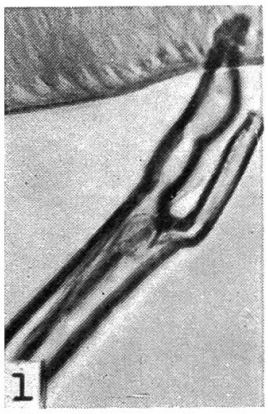
Elektronenmikroskopische Aufnahmen

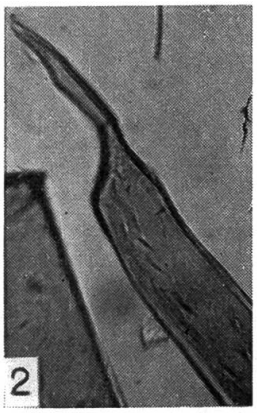
Abb. 4. Lochtüpfel in der Zellwand einer Markstrahlzelle. Vergr. 13 700mal

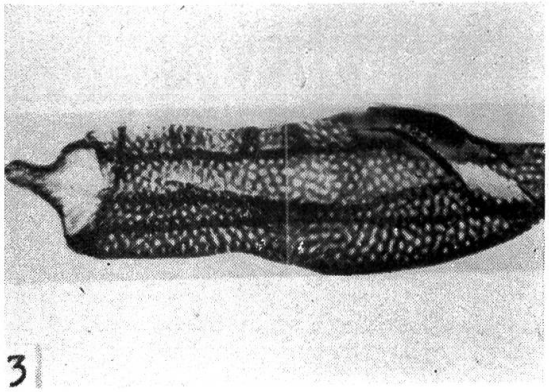
Abb. 5. Ausschnitt aus einer Primärwand. Die Fibrillen sind netzartig verflochten. Vergr. 15 200mal

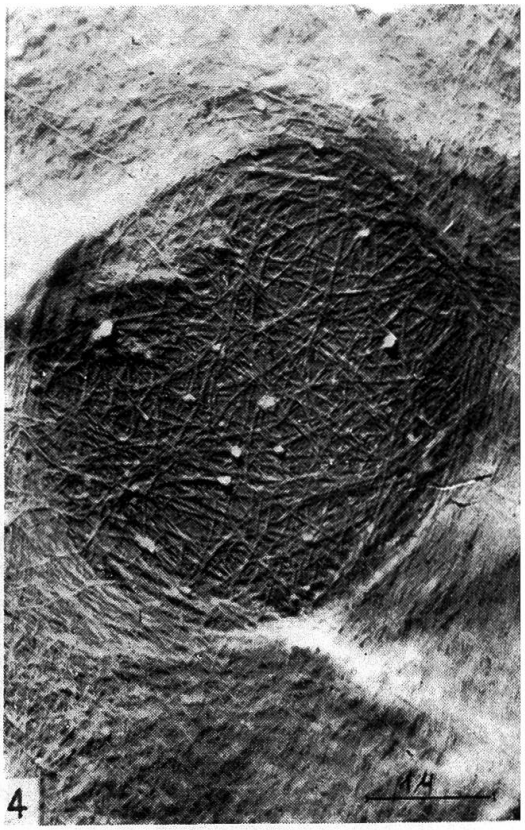
Abb. 6. Ausschnitt aus der Randpartie einer Xylemfaser. Die Fibrillen der Sekundärwand verlaufen in der Achsenrichtung. Vergr. 19 000mal

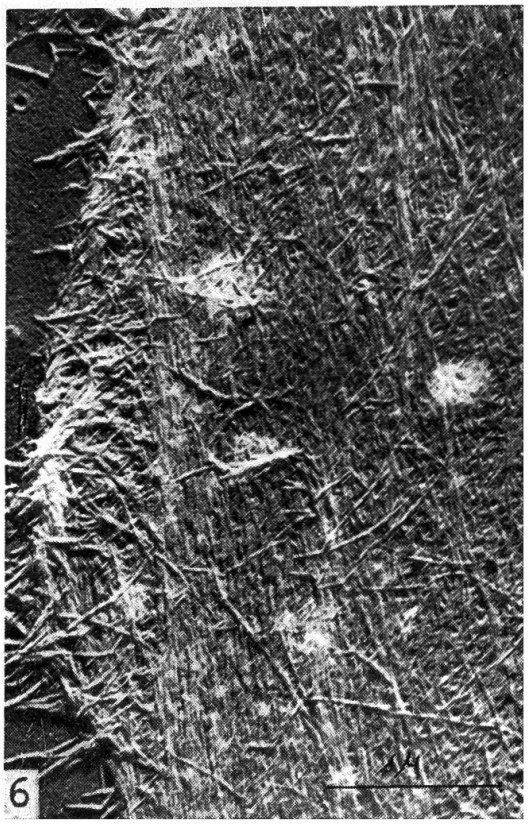
Tafel











IV. Literaturverzeichnis

Bailey, I. W., 1919: Proc. National Academy of Sciences **5**, 283—285.
— 1920: Amer. Jour. Bot. **7,** 355—367.
— 1922: Amer. Jour. Bot. **10,** 499—509.
— and *Tupper, W. W.*, 1918: Proc. Amer. Acad. Arts Sc. **54.**
— and *Faull, A. F.*, 1934: Jour. Arnold Arboretum **15,** 233—254.
— and *Shephard, H. B.*, 1915: Bot. Gaz. **60.**
Bisset, I. I. W., and *Dadswell, H. E.*, 1949: Austr. For. **13** (vollst. Literaturverzeichnis).
— — and *Amos, G. L.*, 1950: Nature **165,** 348.
Bonner, I., 1935: Jb. wiss. Bot. **82,** 377—412.
Chalk, L., 1930: Forestry **4.**
— 1936: University of Oxford.
— and *Chattaway, M. M.*, 1935: Tropical Woods **41,** 17—37.
Desch, H. E., 1932: The New Phytologist **31,** 73—118.
Eames, A., and *MacDaniel, L. H.*, 1947: New York and London.
Frey, A., 1926: Jb. wiss. Bot. **65**, 195—223.
Frey, A., 1927: Die Naturwissenschaften **15,** 760—765.
Frey-Wyßling, A., 1937: Ber. Deutsch. Bot. Ges. **60,** 119—132.
— 1938: Kolloid-Zeitschrift **85,** 148—158.
— 1939: Science Progress **134,** 249—262.
— 1940: Die Naturwissenschaften **28,** 385—394.
— 1945: Archiv Jul.-Klaus-Stiftung **20.**
— 1947: Vakblad voor Biologen **27.**
— 1948: Growth Symposium **12,** 151—169.
— 1950: Ann. Review of Plant Physiology 169—182.
— 1951: Neujahrsbl. Nat.f. Ges. Zürich.
— und *Mühlethaler, K.*, 1949: Mikroskopie **4,** 257.
— — und *Wyckoff, R. W. G.*, 1948: Experientia **4,** 475.
Huldén, E., 1941: Acta Botanica Fennica **28** (Diss.).
Meeuse, A. D. I., 1941: Recueil Trav. Bot. Néerland. **38** (vollst. Literaturverzeichnis).
Mell, C. D., 1910: For. Quart. **8,** 419—422.
Mühlethaler, K., 1949: Biochim. et Biophys. Acta **3,** 15—25.
— 1950: Ber. S. Bot. Ges. **60,** 614—628.
Overbeck, F., 1934: Z. f. Bot. **27,** 129.
Sanio, K., 1872: Jb. wiss. Bot. **8,** 401—420.
Schoch-Bodmer, H., 1945: Ber. S. Bot. Ges. **55,** 313—319.
— und *Huber, P.*, 1945 *a*: Experientia **1.**
— — 1945 *b*: Mitt. Nat. Ges. Basel **56,** 343.
— — 1946 *a*: Mitt. Schweiz. Nat. Ges.
— — 1946 *b*: Mitt. Nat. Ges. Schaffhausen **21,** 29.
— — 1948: Experientia **4.**
— — 1949 *a*: Viertelj. Nat. Ges. Zürich **94,** 188.
— — 1949 *b*: SZF **12,** 551—566.
Shephard, H. B., and *Bailey, I. W.*, 1914: Proc. Soc. Amer. For. **9,** 522—527.
Wardrop, A. B., and *Dadswell, H. E.*, 1950: Austr. Jour. Sc. Research **3,** 1—13.