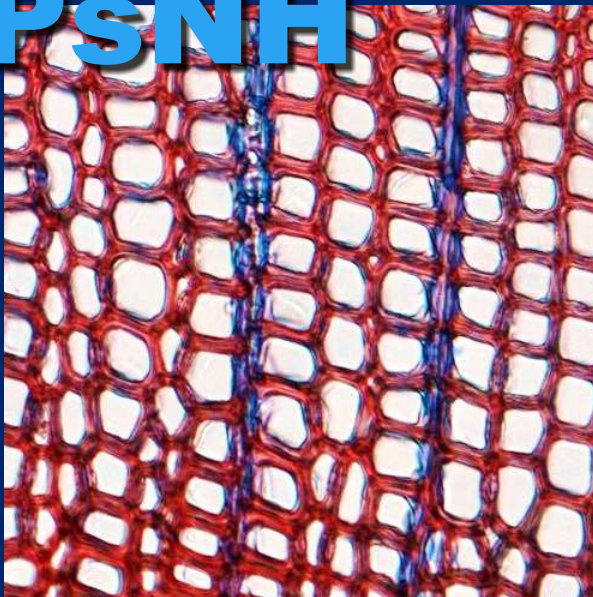


Seminararbeit der Oberstufe

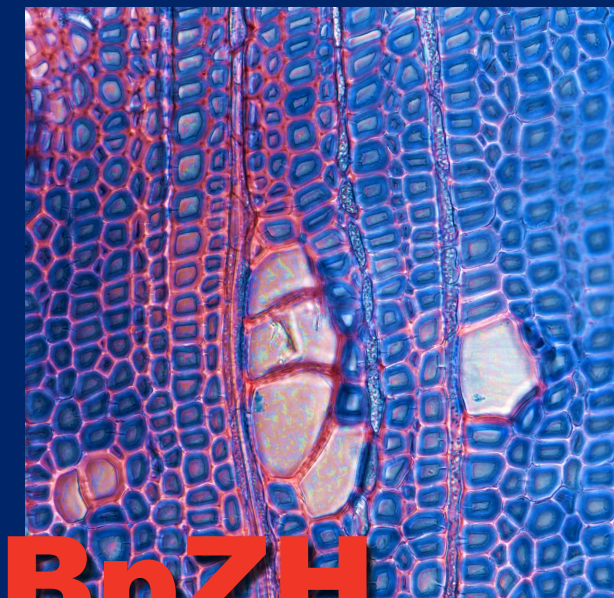
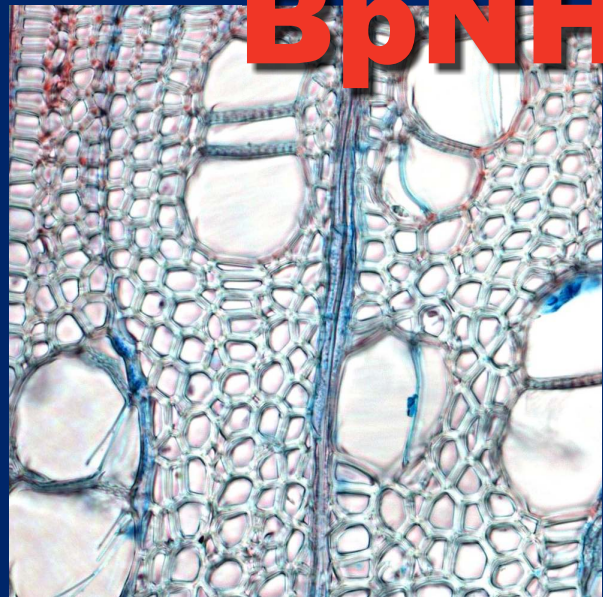
Holzanatomische Untersuchungen am Reaktionsholz von *Pinus sylvestris* und *Betula pendula*

Leon Schlagintweit

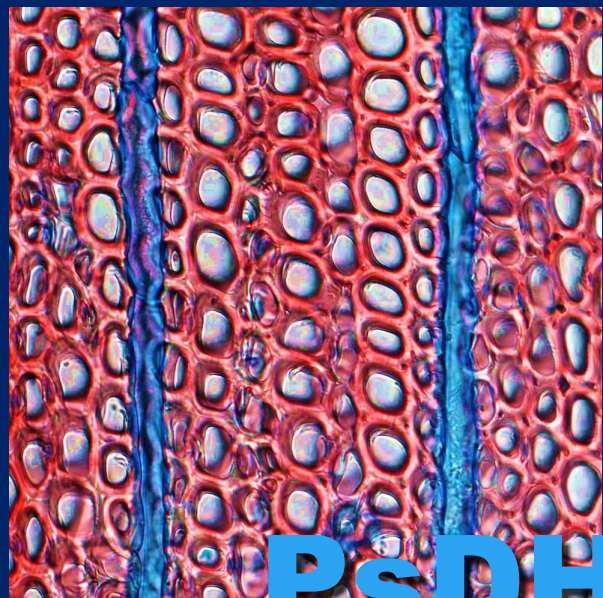
PsNH



BpNH



BpZH



PsDH



Seminararbeit der Oberstufe

Abiturjahrgang 2013/2014

Wissenschaftspropädeutisches Seminar: Fachbereich Biologie
Mikroskopie – kleine Welt ganz groß

Kursleiter: Frau Manuela Stockinger

Verfasser: Leon Schlagintweit

Thema: Holz – 1, Dickenwachstum der
Waldkiefer und der Birke:
Holzanatomische Untersuchungen
am Reaktionsholz von *Pinus*
sylvestris und *Betula pendula*

Abgabetermin: 12. November 2013

Note: _____

Punkte: _____

Dem Direktorat vorgelegt am: _____

Punkte eingetragen am: _____

Unterschrift des Kursleiters: _____

Inhaltsverzeichnis

1 Einleitung.....	3
2 Material und Methoden.....	3
2.1 Präparation der Probestämme.....	4
2.2 Anfertigung der Schnitte.....	5
2.3 Färben und Einschließen.....	5
2.4 Messungen.....	5
3 Mikroskopische Darstellung der Holzanatomie.....	6
3.1 Leitgewebe.....	6
3.2 Festigungsgewebe.....	7
3.3 Holzparenchym.....	8
3.4 Zellwand.....	9
3.5 Tüpfel.....	10
4 Ergebnisse.....	12
4.1 Druckholz.....	12
4.1.1 Makroskopische Beobachtungen.....	12
4.1.2 Mikroskopische Untersuchung der Tracheiden.....	12
4.1.3 Mikroskopische Untersuchung der Holzstrahlen.....	14
4.2 Zugholz.....	14
4.2.1 Makroskopische Beobachtungen.....	14
4.2.2 Mikroskopische Untersuchungen	15
5 Diskussion.....	16
5.1 Methodische Einschränkungen.....	16
5.1.1 Scheinjahre.....	16
5.1.2 Interpretation der Längsschnitte von Zugholz.....	16
5.1.3 Reaktionsholz und Wachstumsdynamik.....	17
5.2 Funktion von Reaktionsholz.....	17
5.2.1 Druckholz bei der Kiefer.....	17
5.2.2 Zugholz bei der Birke.....	18
5.2.3 Evolutionsbiologische Interpretation.....	19
6 Zusammenfassung.....	20
7 Literatur- und Quellenverzeichnis.....	21
8 Glossar.....	21
9 Anhang.....	22
9.1 Tabellen.....	22
9.2 Zeichnungen.....	28
9.3 Legende für die mikroskopischen Zeichnungen.....	42
10 Danksagung.....	42
11 Eidesstattliche Erklärung.....	43

1 Einleitung

Schon seit Anbeginn der Menschheit wird Holz als Baumaterial verwendet. Aus keinem anderen Rohstoff konnten vergleichbar belastbare langgestreckte Bauteile hergestellt werden. Die Entwicklung unserer Kultur wäre ohne Holz nicht vorstellbar gewesen. Von Dach- und Brückenkonstruktion, über den Schiffbau bis hin zur Entwicklung von Flugzeugen konnte auf die Leichtigkeit, Biegsamkeit und Bruchfestigkeit der Bäume nicht verzichtet werden. Im Laufe der Evolution haben die Holzpflanzen mit ihrem sekundären Xylem ein Gewebe entwickelt, das ihnen im Kampf um Licht und Luftraum große Vorteile verschaffte. Mit geringstem Materialaufwand gelingt es ihnen, gewaltige Kronen auszubilden und sie mit Wasser und Nährstoffen zu versorgen.

Wenn Holz unter mechanischer Belastung wächst, tritt eine besonders stabile Ausprägung des sekundären Xylems auf. Ziel dieser Arbeit ist es, dieses so genannte Reaktionsholz mikroskopisch darzustellen und seine Funktion anhand der anatomischen Merkmale aufzuzeigen. Dabei sollen die Unterschiede zwischen dem Reaktionsholz der Gymnospermen (Druckholz) und der Angiospermen (Zugholz) herausgearbeitet werden. Eine Möglichkeit dafür bietet sich in einem experimentellen Ansatz, bei dem Jungbäume durch einen definierten Reiz zur Bildung von Reaktionsholz angeregt werden.

2 Material und Methoden

Um den Vergleich zwischen Zug- und Druckholz zu ermöglichen sollten Proben mit Reaktionsholz von Gymno- und Angiospermen untersucht werden, das unter kontrollierten Bedingungen gebildet worden ist. Das erforderte einen definierten für jeden Probenbaum gleichen Biegereiz. Hieraus ergibt sich ein Versuchsaufbau mit vier Gruppen von Probenbäumen: Für eine Angio- bzw. Gymnospermenbaumart jeweils eine Gruppe, die experimentell manipuliert wurde, sowie jeweils eine Kontrollgruppe der beiden Baumarten. Als Repräsentant der Nadelhölzer wurde die Kiefer (*Pinus sylvestris*) für die Laubhölzer die Birke (*Betula pendula*) gewählt.

2.1 Präparation der Probebäume

Die Proben wurden ausschließlich von der Sprossachse genommen, deren Dicke, Alter und Wachstumsbedingungen bei allen Probenbäumen möglichst gleich waren. Die Ergebnisse sollten dadurch nur auf die Manipulation zurückzuführen sein. Am 14. April 2013 konnten nach Absprache mit dem Forstamt Ismaning im Berglwald bei Oberschleißheim (N 48° 15' 44"; E 11° 34' 04") auf einer Aufforstungsfläche im Umkreis von etwa 30 Metern jeweils 10 junge Birken und Kiefern gefunden werden, die diesen Kriterien entsprachen. Die ausgewählten Triebe waren 2-3 Jahre alt und hatten eine Dicke von rund 1 cm. (Tabelle 1 und 2) Die 20 Birken bzw. Waldkiefern wurden mit wetterfesten Plastikbändern markiert. Jeweils 5 einer Art blieben unverändert und stellten die Kontrollgruppe dar. Um die Bildung von Reaktionsholz unter kontrollierten Bedingungen auszulösen, wurden die übrigen 10 Probenbäume am selben Tag nach folgender Methode präpariert, bei der die zu untersuchende Sprossachse dauerhaft gebogen gleichzeitig aber nicht beschädigt wurde.

Dazu wurde eine Methodik entwickelt, die auf jeden Probenbaum anwendbar war. Erst wurde bei jedem Baum der Anfang des 2- beziehungsweise 3-jährigen Triebes und dann dessen Ende bestimmt. Am oberen Ende wurde eine Polyethylen-Schnur mit einer sich nicht zuziehenden Schlinge befestigt. Der Sprossachsenabschnitt wurde schon leicht verbogen, indem die Schnur am unteren Abschnitt befestigt wurde. Eine Schlinge verhinderte, dass der Knoten nach oben rutschte. Um trotzdem das sekundäre Dickenwachstum nicht einzuschränken, wurde unter der Schlinge eine dünne Korkscheibe angebracht. Zwischen Schnur und Spross wurde ein 7-11 cm langes Spreizholz eingeklemmt, um die Belastung an einer Stelle zu maximieren. Das Ergebnis der Präparation war eine Ablenkung der Sprossachse um etwa 45 Grad von der ursprünglichen Wuchsrichtung bei einer Länge von von rund 40 cm. (Abb. 1). Der korrekte Sitz der Schnüre und Spreizhölzer wurde alle 2-3 Wochen kontrolliert.



Abb. 1: Probenbaum (*Betula pendula*) unmittelbar nach der Präparation, 14. April 2013

2.2 Anfertigung der Schnitte

Nach Ende Wachstumsperiode, am 1. September 2013, wurden sowohl die Kontroll- als auch die Probenbäume geerntet. Da zwei der präparierten Birken entlaubt waren und keinen Zuwachs erkennen ließen (Tabelle 1), konnten nur drei der Birkenproben untersucht werden. Zur Verhinderung der Austrocknung der Proben wurden die frisch geernteten Sprossachsenabschnitte sofort in 70 prozentigen Alkohol eingelegt. Mit einem Schlittenmikrotom wurden von jeder Probe Quer-, Tangential- und Radialschnitte mit einer Dicke von 10-25 μm angefertigt. Alle Schnitte wurden vorübergehend in Alkohol gesammelt.

2.3 Färben und Einschließen

Alle Schnitte wurden jetzt in einem kleinen Gefäß 10 Minuten lang in Astrablau und danach 2 Minuten lang in Safranin eingelegt. Anschließend wurden sie in Ethanol ausdifferenziert. Dazu wurden sie jeweils 10 Minuten in 50, 70, 90 und 97 prozentigem Alkohol eingelegt. Safranin färbt die verholzten Zellwände rot und Astrablau die unverholzten blau.

Um länger haltbare und besser transportable Fertigpräparate herzustellen, wurden die Schnitte mit Euparal eingeschlossen. Für jeden Probenbaum wurde ein Präparat mit Quer-, Radial- und Längsschnitt hergestellt.

2.4 Messungen

Die Messungen erfolgten bei einer 400-fachen Vergrößerung. Über ein auf Klarsichtfolie kopiertes Millimeterpapier ist der Durchmesser des Sichtfeldes auf 0,5 mm bestimmt worden. Die Maße einer Zelle können daran gemessen werden, welchen Anteil des Sichtfelddurchmessers von ihr eingenommen wird. Den Anteil der Zelllänge konnte ausreichend geschätzt werden. Der Anteil des Zelldurchmessers ist für eine hinreichend genaue Schätzung zu klein. Deshalb wurde der Anteil über die Anzahl von gleichartigen Zellen, die nebeneinander im Ausschnitt zu sehen sind, bestimmt. Wurden x Zellen gezählt, beträgt der Anteil x^{-1} . Die Größenangabe erfolgt durch die Rechnung $[\text{Anteil}] \cdot 0,5\text{mm}$. Um die Häufigkeit einer Zellart zu bestimmen, wurde deren Anzahl in einem Sichtfeld gezählt. Da ein Sichtfeld den Flächeninhalt von $0,2\text{ mm}^2$ hat ($A = r^2 \pi$; $r = 0,5\text{ d}$), wird das Ergebnis mit dem Faktor 5 multipliziert, damit die Zahl mit der Einheit mm^2 angegeben werden kann. Es wurde stets eine repräsentative Menge an Messungen zu einem Ergebnis gemittelt.

3 Mikroskopische Darstellung der Holzanatomie

Um die Besonderheiten im Reaktionsholz feststellen zu können, musste zunächst die Anatomie des normalen sekundären Xylems von Laub- und Nadelhölzern anhand der Kontrollgruppe von jeweils 5 Kiefern und 5 Birken mikroskopisch dargestellt werden. Das sekundäre Xylem umfasst alle Zellen, die vom Kambium nach innen abgegeben werden (Zeichnung 3, 4). Es übernimmt diese drei Funktionen (v. DENFFER, 1983, S. 163 f.)

- Wassertransport
- Stabilisierung
- Stoffspeicherung

Für jede dieser Funktionen haben sich im Holz unterschiedliche Zelltypen wie Tracheen, Tracheiden, Libroformfasern oder Parenchymzellen spezialisiert. Diese werden in den unteren Abschnitten genauer betrachtet. Danach wird der Aufbau der Zellwand und Tüpfel gesondert behandelt.

3.1 Leitgewebe

Die Hauptfunktion des Holzes ist, Wasser aus dem Boden für die Fotosynthese und Transpiration zu den Blättern zu transportieren. Viele Zellen des sekundären Xylems sind Teil der Wasserleitbahnen, die den Höhenunterschied überbrücken müssen. Die Zellen des Leitgewebes sind abgestorben und ihre Wände lignifiziert.

Bei Gymnospermen wie *Pinus sylvestris* übernehmen die Tracheiden ihres Frühholzes die Leitfunktion für Wasser (CZIHAK, 1981, S. 369). Diese Zellen sind axial ausgerichtet und haben querschnitts eine 4–6-eckige Form (Zeichnung 5). An ihren spitz zulaufenden Enden sind sie stark vertüpfelt. Frühholztracheiden der Präparate besitzen eine mittlere Länge von 1,25 mm und einen mittleren Durchmesser von 25 µm (Tabelle 3). Verglichen mit denen der Spätholztracheiden sind die Zellwände dünn, während die Lumen dementsprechend größer sind. Der Wassertransport in radialer Richtung wird von Quertracheiden übernommen (Zeichnung 6). Diese liegen meist an den Holzstrahlparenchymzellen an. Sie sind gut an den unregelmäßigen Verdickungen ihrer verholzten Zellwand zu identifizieren.

Angiospermen wie *Betula pendula* sind komplexer aufgebaut. Die Wasserleitung übernimmt bei ihnen eine höher spezialisierte Zellart, die Tracheen. Sie fusionieren während der Holzbildung zu axialen Röhren (Gefäße) mit ungehindertem Wasserfluss, indem sich Teile ihrer Querwände auflösen. Die Durchbrechungen sind leiterförmig mit 10 bis 20 Sprossen (Zeichnung 7, Tabelle 4). Bei Zerstreutporern wie den Birkengewächsen (*Betulaceae*) sind die Gefäße (Poren) über den Jahrring verteilt. Eine Besonderheit ist jedoch, dass oft bis zu 5 Gefäße in radialer Richtung gruppiert sind (Zeichnung 8). Die Porenzahl der verwendeten Proben beträgt 170/mm² (Tabelle

9). Die einzelnen Tracheen der verwendeten Proben haben eine mittlere Länge von 333 μm (Tabelle 5) und einen Durchmesser von rund 50 μm . Man spricht von mikroporem Holz (UNIVERSITÄT FREIBURG, 2013). Im Gegensatz zu Gymnospermen besitzt die Birke keine Quertacheiden. Außerdem konnten keine axialen Tracheiden beobachtet werden.

3.2 Festigungsgewebe

Bei *Pinus sylvestris* dienen die Tracheiden des Spätholzes der Stabilität. Sie werden gegen Ende der Wachstumsperiode gebildet (CZIHAK, 1981, S. 373). Es gibt einen scharfen Übergang zwischen dem Spätholz und dem Frühholz des Folgejahres. Diese Jahrringgrenzen lassen sich mit bloßem Auge erkennen und bilden die Grundlage der Altersbestimmung von Bäumen und damit der Dendrochronologie. Die Spätholztracheiden sind stärker verholzt und haben eine deutlich dickere Zellwand und ein sehr kleines Lumen. Vor allem die radialen Wände sind verkürzt (Zeichnung 5, Abb. 3). Bei den Präparaten wurde eine durchschnittliche radiale Breite von 17 μm , eine tangentielle Breite von 22 μm und eine Länge von 1,1 mm ermittelt. Tracheiden im Spätholz sind demnach unbedeutend kürzer als die des Frühholzes (Tabelle 3).

Bei *Betula pendula* sorgt ein anderer Zelltyp, die Libriformfasern, für Stabilität (WANNER, 2004, S. 196). Sie sind über den ganzen Jahrring verteilt. Ihre Leitfähigkeit ist stark beschränkt, da sie nur über wenige Tüpfel verfügen (Zeichnung 7). Die Zellwand einer Holzfaser ist verglichen mit denen der Tracheen dick und stark verholzt. Sie sind an den Enden zugespitzt und versetzt angeordnet (Zeichnung 9). Die Breite von Holzfasern der Präparate beträgt 11,5 μm (Tabelle 6). Ihre Länge kann mit den verwendeten Methoden nicht bestimmt werden, da sich zu selten beide Enden in der Schnittebene befinden. Ihr Querschnitt hat eine 4-6 eckige Form. Der Jahrringübergang lässt sich an einer 2-3 Zellen breiten Reihe von Spätholzfasern bestimmen. Die radialen Wände der Spätholzfasern sind stark verkürzt (Zeichnung 8, Abb. 2).

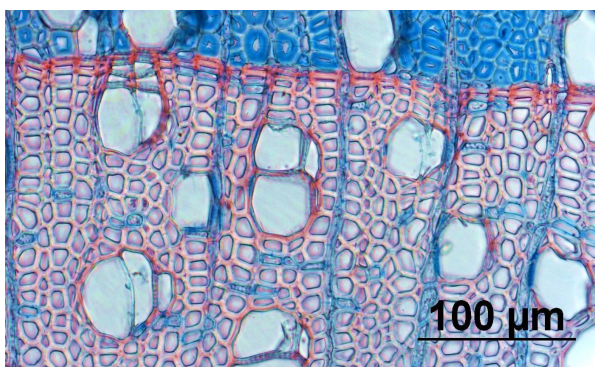


Abb. 2: Querschnitt, *Betula pendula* mit Jahrringübergang; unterhalb: Normalholz, oberhalb: Zugholz

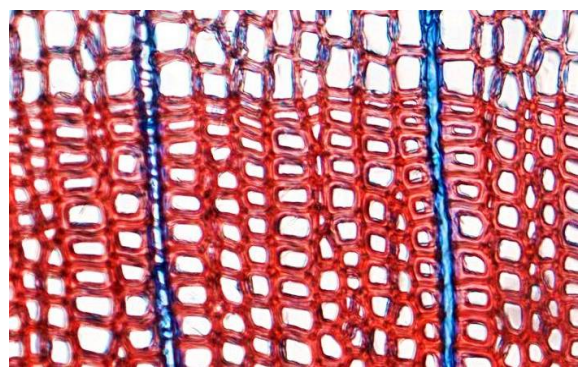


Abb. 3: Querschnitt, *Pinus sylvestris* mit Jahrringübergang von Spätholz (unten) zu Frühholz (oben)

3.3 Holzparenchym

Das sekundäre Xylem ist durchzogen von einem Netz von lebenden Parenchymzellen mit dünner Wand (griech. *para énychma* = dazwischen gegossene Masse). Diese Zellen speichern und transportieren Stoffe, was man deutlich an einer Vielzahl gespeicherter Stärkekörner erkennt (Abb. 6 und 7). Sie sind seltener verholzt und behalten im Gegensatz zum Leit- und Festigungsgewebe eine gewisse Zeit nach ihrer Bildung ihre Teilungsfähigkeit (Zeichnung 7). Außerdem betreiben Parenchymzellen Stoffwechsel. (SENGBUSCH, 1996-2004). Das Holzparenchym ist axial (Axialparenchym) oder radial (Holzstrahlen) ausgerichtet. Holzstrahlen stellen die Verbindung über die Jahrringe hinweg zwischen Mark und Phloem dar. Es wird unterschieden zwischen den im primären Dickenwachstum angelegten Markstrahlen und den sekundären Holzstrahlen, die später gebildet werden, um die artspezifische Dichte an Parenchymzellen zu erhalten (Zeichnung 3, 4) (UNIVERSITÄT FREIBURG, 2013).

Beim Tangentialschnitt werden die Holzstrahlen quer geschnitten. Sie sind bei *Pinus sylvestris* in der Regel eine Zellschicht breit und bis zu acht Zellschichten hoch (Abb. 4, Zeichnung 10). Oft sind die abschließenden Schichten verholzte Radialtracheiden. Es kommen also homozellulare und heterozellulare Strahlen vor. Die Holzstrahlen sind nicht in Reihen, sondern versetzt angeordnet. Zwischen den Parenchymzellen treten auch Hohlräume auf, so genannte Interzellulare (Zeichnung 11). Außerdem ist die Kiefer durch-

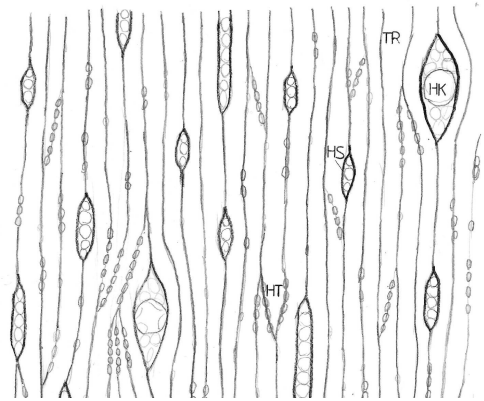


Abb. 4: Tangentialschnitt, *Pinus sylvestris*, Verteilung der Holzstrahlen (HS), s. Zeichnung 10

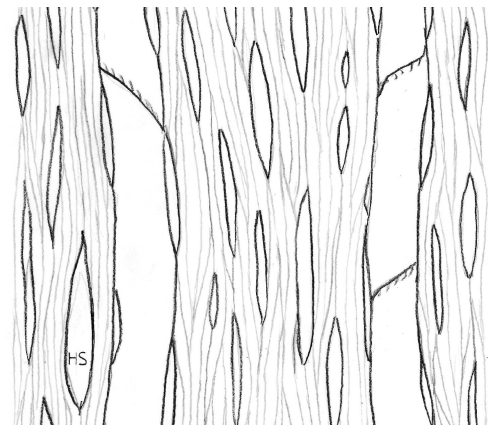


Abb. 5: Tangentialschnitt, *Betula pendula*, Verteilung der Holzstrahlen (HS), s. Zeichnung 12

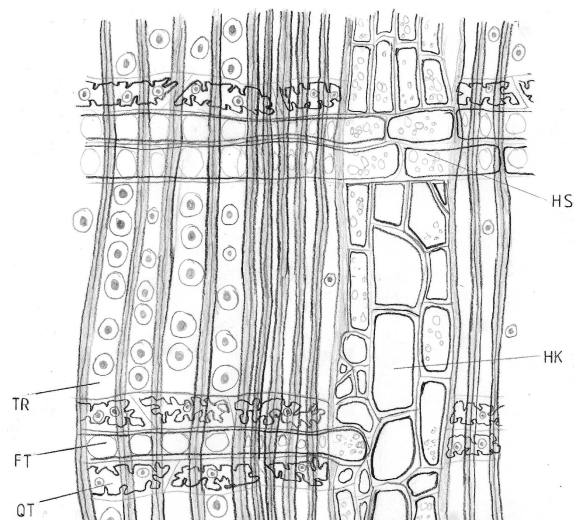


Abb. 6: Radialschnitt, *Pinus sylvestris*, Normalholz mit Holzstrahlen (HS) und Harzkanal (HK), s. Zeichnung 6

zogen von einem Netz radialer und axialer Harzkanäle (Zeichnung 5 und 10). Diese entstehen schizogen, also durch das Auseinanderweichen der umliegenden Parenchymzellen (WANNER, 2004). Diese sog. Epithelzellen stellen das einzige längs ausgerichtete Parenchym im Holz von *Pinus* dar.

Im Gegensatz zur Kiefer existieren bei *Betula pendula* nur homozellulare Holzstrahlen. Im Tangentialschnitt kann man ihren spindelförmigen Querschnitt erkennen. Sie sind oft verholzt und variieren stark in der Größe (Abb. 5, Zeichnung 12). Meist sind sie bis zu 3 Zellschichten breit und zwischen 1-20 Zellschichten hoch (Zeichnung 9). Es kommen aber auch Ausreißer vor mit Maßen von bis zu 50x5 Zellen. An der Jahringgrenze ist oft eine Verdickung der Holzstrahlen zu beobachten. In einigen Fällen treten Kristalldrusen (KD) auf (Abb. 7). Diffus über den Querschnitt ist apotracheales Axialparenchym (AP) verteilt (Abb. 2, Zeichnung 8). Es gibt kein paratracheales Axialparenchym, welches die Tracheen ummantelt.

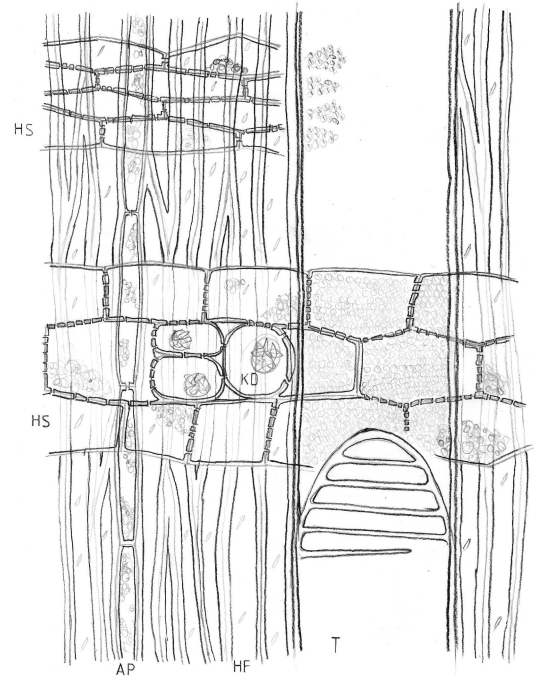


Abb. 7: Radialschnitt, *Betula Pendula*, Normalholz mit Holzstrahlen (HS) und Axialparenchym (AP), s. Zeichnung 7

3.4 Zellwand

Pflanzliche Zellen verfügen im Gegensatz zu tierischen über eine Zellwand. Die chemischen Hauptbestandteile der Zellwände sind die Zellulose und bei verholzten Zellen das Lignin. Zellulose ist ein fadenförmiges Molekül. Es bildet Zellulosefibrillen, die das biegsame und zugfeste Grundgerüst der Zelle darstellen. Bei der Verholzung wird in die Zwischenräume der Zellulosefibrillen Lignin eingelagert, was dem Holz seine Druckfestigkeit und Stabilität verleiht. Die Zellwand besteht aus einer Mittellamelle und drei aufgelagerten Wandschichten, der Primär-, Sekundär- und Tertiärwand. Die Mittellamelle ist der „Kitt“ zwischen benachbarten Zellen. Diese strukturlose Grundmasse besteht hauptsächlich aus Pektin und gehört immer zu zwei Zellen, um diese miteinander zu verbinden. Die Primärwand (PW) aus diffus verteilten Zellulose-Mikrofibrillen wird schon bei der Zellteilung an die Mittellamelle aufgelagert. Ist das Wachstum der Zelle abgeschlossen, beginnt die Anlagerung der Sekundärwand. Ihre parallelen Zellulosefibril-

len sind schraubenartig angeordnet. Sie kann in die S1-, S2- und S3- Schicht eingeteilt werden, welche sich im Zellulosefibrillenwinkel, Verholungsgrad und der Dicke unterscheiden. Dabei macht die S2-Schicht den größten Anteil (~ 80%) der Sekundärwand aus. Ihre Zellulosefibrillen sind in einer stark gestreckten Spirale angeordnet und liegen deshalb fast parallel zur Zellachse. Eine S3-Schicht tritt nur bei Parenchymzellen auf. Abschließend zum Lumen wird eine Tertiärwand (TW) gebildet. Diese ist oft mit ligninreichen „Warzen“ bedeckt (PÖHLER-ROTACH, 2000) (WÄCHTERSCHÄUSER, 2013). Bei lichtmikroskopischer Betrachtung kann meist nur zwischen Mittellamelle und der Sekundärwand unterschieden werden, die Zellulosefibrillen können im Normalholz nicht beobachtet werden.

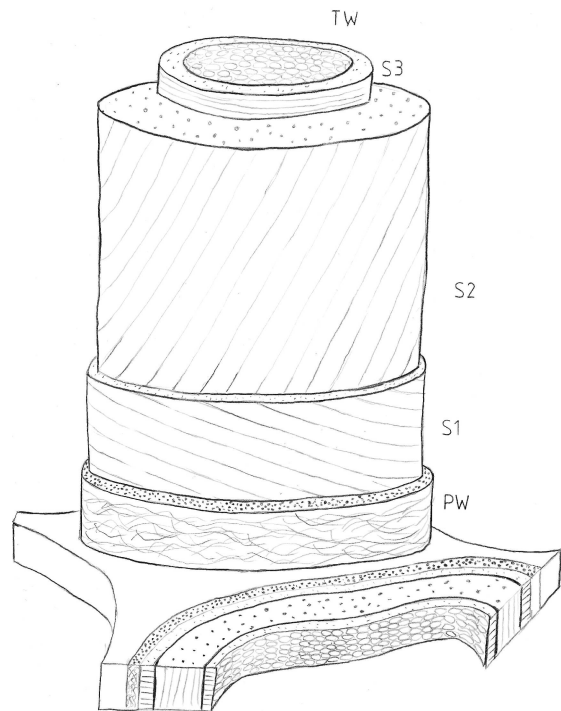


Abb. 8: Zellwandmodell nach Kerr und Bailly (1934)

3.5 Tüpfel

Tüpfel stellen die Verbindung zwischen zwei Zellen dar. Sie sind für den Wasser- und Stofftransport im sekundären Xylem von hoher Bedeutung. Bei der Auflagerung der Sekundärwand gibt es Aussparungen auf beiden Seiten der Mittellamelle (ML). (PÖHLER-ROTACH, 2000, S. 6) Es entsteht der sogenannte Tüpfelkanal (TK). Die verbliebene Mittellamelle mit beiden Primärwänden zusammen wird als Schließhaut (SH) bezeichnet. Bei Hoftüpfeln überlappt die Sekundärwand den Tüpfelkanal

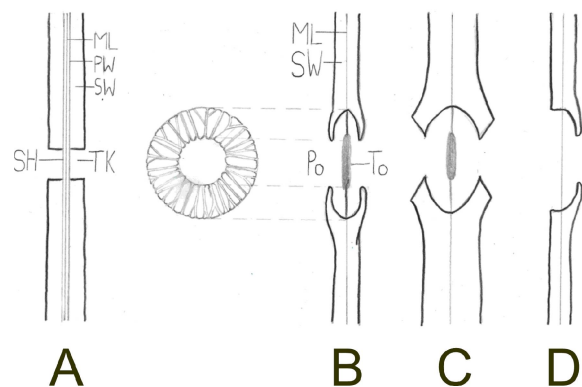


Abb. 9: einfacher Tüpfel (A), Hoftüpfel von *Pinus* im Frühholz (B) und Spätholz (C), einseitig behöfteter Tüpfel (D)

– der Raum zwischen Zellwand und Mittellamelle wird als „Hof“ bezeichnet. Die Öffnung zwischen Hof und Lumen wird „Porus“ (Po) genannt (UNIVERSITÄT FREIBURG, 2013). Bei Laub- und Nadelhölzern kommen unterschiedliche Arten von Tüpfeln vor.

Bei *Pinus sylvestris*, die über keine durchgehenden Gefäße verfügt, muss das Wasser über zahlreiche Hoftüpfel von Tracheide zu Tracheide fließen. Die Tüpfel befinden sich immer an Radialwänden (Zeichnung 5). Die Mittellamelle im Hof ist bis auf den Torus teilweise aufgelöst und damit wasser-

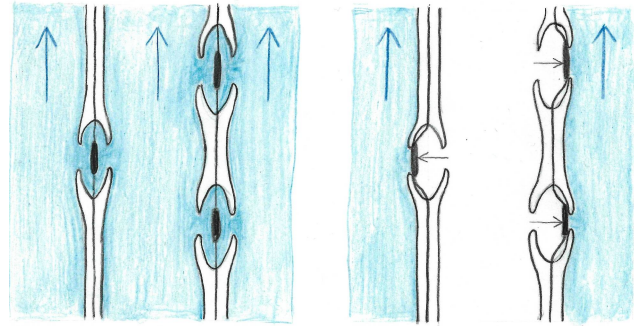


Abb. 10: Verschlussmechanismus der Hoftüpfel von *Pinus*, links: freier Wasseraustausch, rechts: Versiegelung einer Zelle nach Lufteintritt

durchlässig. Der Torus (To, Abb. 9) ist scheibenförmig und groß genug, um einen der runden Pori abzudecken und damit den Tüpfel zu verschließen. Dies geschieht bei Druckunterschied – einem Ventil ähnelnd – es können Zellen gegen die Ausbreitung von Embolien versiegelt werden (Abb. 10) (WANNER, 2004, S 195). Zwischen Spätholztracheiden besteht kein großer Tüpfelkontakt, diese haben jedoch einen größeren Hof (Abb. 9 C) (SCHWEINGRUBER, 1990, S. 129). Die Holzstrahlparenchymzellen sind über großflächige Fenstertüpfel mit den Tracheiden verbunden (Zeichnung 11). Diese sind einseitig behöft, der Porus ist jedoch annähernd so groß wie der Hof (daher „Fenster“-Tüpfel).

Die Gefäße von *Betula pendula* sind auch untereinander über zahlreiche Hoftüpfel verbunden, welche sich hingegen nicht verschließen lassen. Ihre Pori sind schräge Schlitze und gegenständig angeordnet (WANNER, 2004, S. 201). Die Holzstrahlen stehen mit den Tracheen über einseitig behöfte Tüpfel mit ebenfalls schlitzförmigen Pori in Verbindung. Die wenigen Tüpfel der Holzfasern befinden sich nur auf ihren Radialwänden und haben gegenständig schlitzartige Tüpfelkanäle, sind jedoch unbehöft. Die Zellwände zweier benachbarter Parenchymzellen verfügen über viele unbehöfte Tüpfel mit rundem Tüpfelkanal (Zeichnung 7). Die einfachen Tüpfel zwischen Holzfasern und Parenchymzellen haben auf der einen Seite einen schlitzförmigen und auf der anderen einen runden Tüpfelkanal.

4 Ergebnisse

Das Experiment konnte die Kambiumreaktion von Gymno- und Angiospermen auf einen dauerhaften Biegereiz zeigen. Erwartungsgemäß bildete *Pinus* Druckholz aus, während *Betula* mit Zugholz reagierte. Auf mikroskopischer Ebene kann man die veränderte Erscheinungsform des Reaktionsholzes beobachten.

4.1 Druckholz

4.1.1 Makroskopische Beobachtungen

Bei allen Probenbäumen von *Pinus sylvestris* war zu beobachten, dass die umgelenkte Sprossachse oberhalb der Fixierung innerhalb nur einer Wachstumsperiode wieder in die ursprüngliche Wuchsachse zurückfindet und damit eine bogenförmigen Form annimmt. Druckholz hatte sich auch außerhalb des verbogenen Abschnitts jeweils auf einer Seite des Triebes gebildet und eine Beugung in die entgegengesetzte Richtung verursacht (Abb. 11). Schon beim Ernten der Probenbäume war das Druckholz an seiner rötlichen Färbung zu erkennen (Abb. 12). Es ist härter und spröder als Normalholz. Außerdem ist der Jahrring im Druckholzbereich sehr viel breiter (exzentrisches Wachstum). Weitere Unterschiede ließen sich mikroskopisch nachweisen.

4.1.2 Mikroskopische Untersuchung der Tracheiden

Im Druckholz ist keine Unterscheidung zwischen Früh- und Spätholztracheiden möglich. Vielmehr sind alle Tracheiden in gleicher Weise abgewandelt zu so genannten Druckholztracheiden.

Sie haben prall abgerundete Zellwände und formen deshalb zahlreiche Interzellularen (Zeichnung 13). Im Vergleich zu normalem Holz weisen Druckholztracheiden eine höhere Variabilität einiger Merkmale auf. Darunter fällt die Größe der Lumina, welche im Durchschnitt zwar 5 μm kleiner ist als die der normalen Frühholztracheiden, diese jedoch mit einer hohen Standardabweichung von 3,15 μm oft übertreffen können.

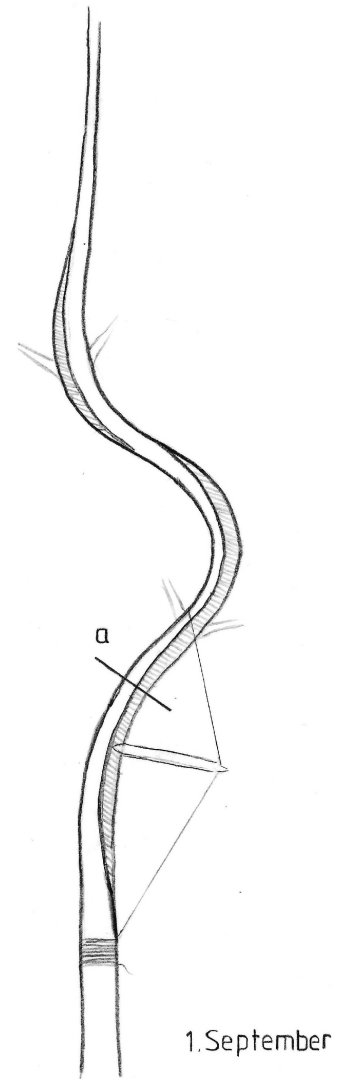


Abb. 11: Verteilung von Druckholz (grau) in *Pinus sylvestris*



Abb. 12: Querschnitt der Sprossachse von *Pinus sylvestris* bei a (s. Abb. 10)

Die kurzen Druckholztracheiden haben eine Länge von 0,5 bis 1 mm (Tabelle 3). Zudem sind die Tracheiden in axialer Richtung oft nicht exakt parallel angeordnet und an den Spitzen gebogen und abgeknickt (Abb. 13). Daneben kommen gelegentlich auch gravierende Deformationen vor. Die Tracheiden nehmen dann willkürliche Formen an, ihre axiale Ausrichtung kann verloren gehen (Abb. 13 unten). Die S1- und insbesondere die S2-Schicht der Zellwand sind verdickt und stark verholzt (LOHMANN, 2003, S. 246) (PÖHLER-ROTACH, 2000, S. 15). Zudem ist ein Rückgang der Hoftüpfel zu verzeichnen. Die Fenstertüpfel haben verkleinerte Pori, man kann an ihnen deutlich den Hof erkennen (Zeichnung 15). Die auffälligste Besonderheit von Druckholz ist im Längsschnitt zu erkennen. Die spiralförmigen Fibrillen der S2-Schicht sind im Lichtmikroskop deutlich erkennbar. Sie sind stark abgeflacht bei einem Winkel von etwa 45° (Abb. 14).

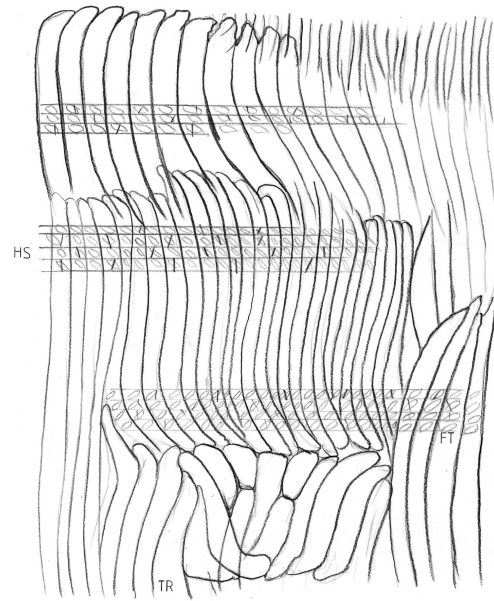


Abb. 13: Radialschnitt, Druckholz von *Pinus sylvestris* mit Deformationen, Zeichnung 14

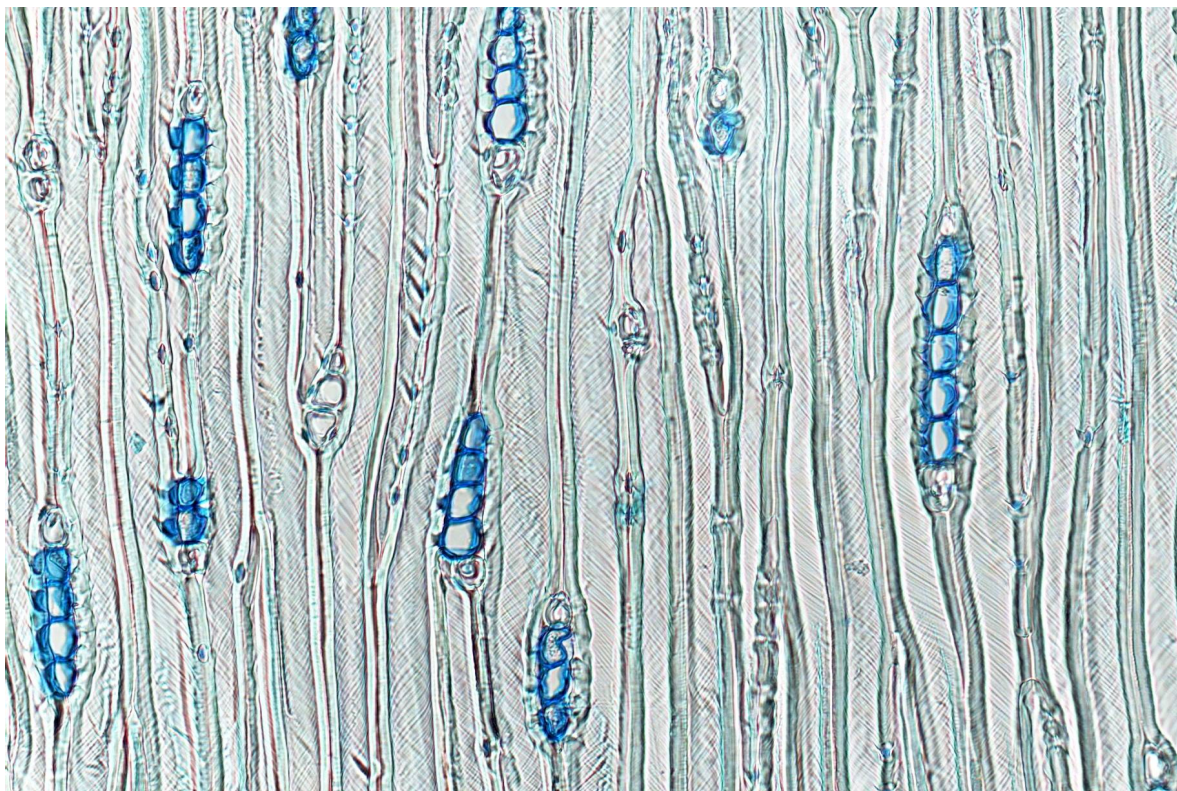


Abb. 14: Tangentialschnitt, Druckholz von *Pinus sylvestris* mit deutlich sichtbaren Fibrillen

4.1.3 Mikroskopische Untersuchung der Holzstrahlen

Anhand der Tangentialschnitte konnten quantitative Aussagen über das Auftreten von Holzstrahlen gewonnen werden. Demnach finden sich im Druckholz parenchymfreie Holzstrahlen rund viermal häufiger als im Normalholz. Sie bestehen meist aus ein bis drei Quertracheiden und treten mit einer Häufigkeit von etwa 10 Strahlen/mm² auf (Tabelle 7 und 8). Außerdem ist die Häufigkeit besonders hoch gestapelter Holzstrahlen (mehr als 5 Zellschichten) mit 11,5 Strahlen/mm² elf mal so hoch wie im juvenilen Normalholz. Die gesamte Strahlendichte ist im Druckholz jedoch nur geringfügig größer, da der Überschuss bei den parenchymfreien und besonders großen Holzstrahlen durch eine Abnahme von rund 50 Prozent bei Strahlen mittlerer Höhe mit 3-4 Parenchymschichten beinahe kompensiert wird. Wie auch bei den Tracheiden treten Mutationen auf. Das können beispielsweise Holzstrahlen mit 2 Parenchymzellen nebeneinander oder Quertracheiden in der Mitte sein (Zeichnung 15).

4.2 Zugholz

4.2.1 Makroskopische Beobachtungen

Auch bei der Birke war das Reaktionsholz schon bei der Probennahme mit bloßem Auge zu erkennen, wie zu erwarten jeweils auf der mit Zug belasteten Seite. Die Verdickung war mit dem Faktor 1,5–2,5 deutlich, aber weitaus geringer als beim Druckholz der Kiefer (Abb. 16). Die Birke hatte hier einen geringeren Materialaufwand (vgl. Kiefer). Ebenso unterschied sich das Zugholz über eine weißliche Färbung vom unbeeinflussten Holz. Anders als bei den Kiefern war bei den Birken jedoch keinerlei Tendenz der Sprossachsen zu erkennen, die ursprüngliche Wuchsachse wieder einzunehmen (Abb. 15). Weitere Merkmale wurden bei der mikroskopischen Untersuchung sichtbar.

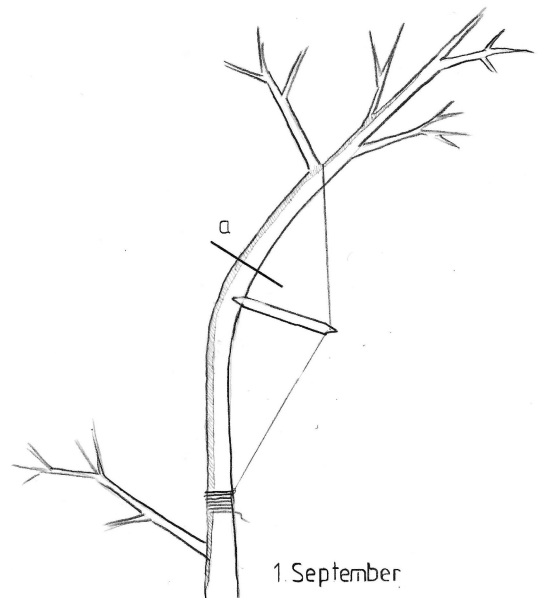


Abb. 15: Verteilung von Zugholz (grau) in *Betula Pendula*

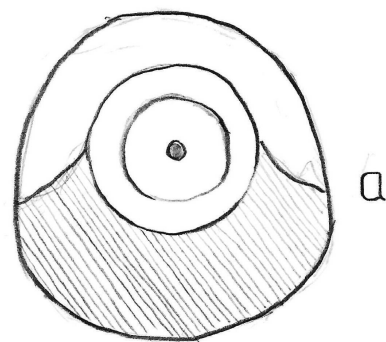


Abb. 16: Querschnitt der Sprossachse von *Betula Pendula* bei **a**, (s. Abb. 15)

4.2.2 Mikroskopische Untersuchungen

Besonders auffällig ist die drastische Verringerung der Porenzahl gegenüber Normalholz um 70% auf 50/mm². Der Rückgang bezieht sich vor allem auf die langen, radial angeordneten Gruppen von Gefäßen. Im Zugholz kommen Tracheen meist vereinzelt vor (Tabelle 10, Abb. 17). Zudem verringert sich die Porengröße. Durch die drastische Reduzierung von Anzahl und Durchmesser der Gefäße hat das Zugholz seine Wasserleitungsfunktion fast völlig eingebüßt. Der Durchmesser der Libriformfasern hingegen nimmt im Mittel um 17% zu (Tabelle 6). Die Lumen dagegen sind jedoch verschwindend klein. Das liegt an einer dicken blau eingefärbten Schicht, die der Sekundärwand aufgelagert ist (Zeichnung 16, Abb. 17). Sie wurde identifiziert als die gelatinöse Schicht, die stets in Zugholz auftritt. (LOHMANN, 2003, S. 246). Die sogenannte „G-Schicht“ besteht aus reiner, hoch kristalliner Zellulose und ist nicht verholzt. Ihre Zellulosemikrofibrillen sind streng parallel zur Faserrichtung angeordnet (PÖHLER-ROTACH, 2000, S. 10). Es konnte innerhalb des Zugholzbereiches nur an den Randbereichen vereinzelt Axialparenchym beobachtet werden. Die Dichte an Holzstrahlen geht ebenfalls zurück (GUANGXI UNIVERSITY, 2004).

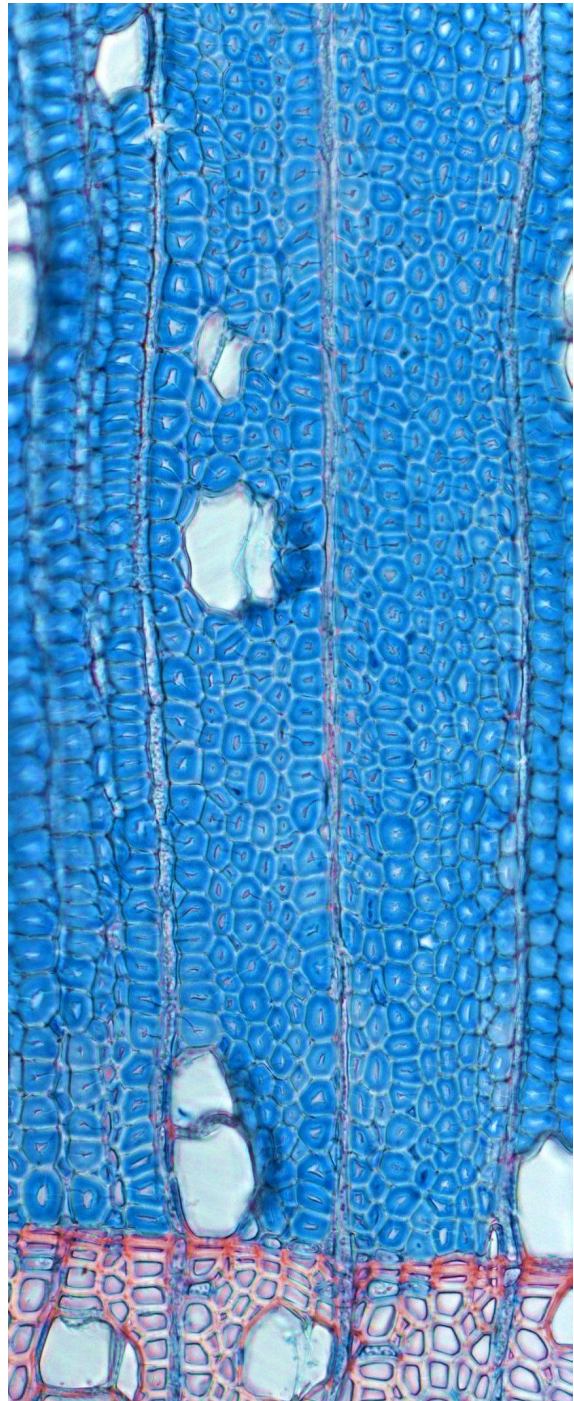


Abb. 17: Querschnitt, Zugholz der *Betula pendula* mit blau gefärbter G-Schicht

5 Diskussion

5.1 Methodische Einschränkungen

5.1.1 Scheinjahrringe

Bei fast allen Birken ergab sich eine Schwierigkeit bei der Identifizierung des aktuellen Jahrrings: Unmittelbar an das vermeintlich letzte Spätholz grenzt in den Proben eine nur wenige Zellen dicke, unverholzte Zone mit etwas größeren Zellen. Bei oberflächlicher Betrachtung entsteht der Eindruck, es handle sich dabei um den aktuellen, extrem dünn ausgebildeten Jahrring (Abb. 18). Das konnte jedoch durch die gemessene Dickenzunahme ($> 1\text{ mm}$) während der Vegetationsperiode ausgeschlossen werden. Somit ist klar, dass es sich hier um einen Scheinjahrring handelt (Tabelle 1.) Dazu kann es kommen, wenn das Kambium seine Aktivität aufgrund von schlechten Wachstumsbedingungen einstellt, diese jedoch bei verbesserten Bedingungen im selben Jahr noch einmal aufnimmt. Dies könnte durch die ungewöhnlich heiße und trockene Witterung im Juli verursacht gewesen sein.

Mit der Bestimmung des aktuellen Jahrrings zeichnete sich ab, dass die anatomischen Besonderheiten tatsächlich nur in diesem auftreten. Da ausschließlich das Holz, das ab dem Zeitpunkt der Präparation zu Beginn der Wachstumsperiode gebildet wurde, die besonderen Merkmale ausgebildet hat, muss die Reaktion auf die Manipulation zurückgehen.

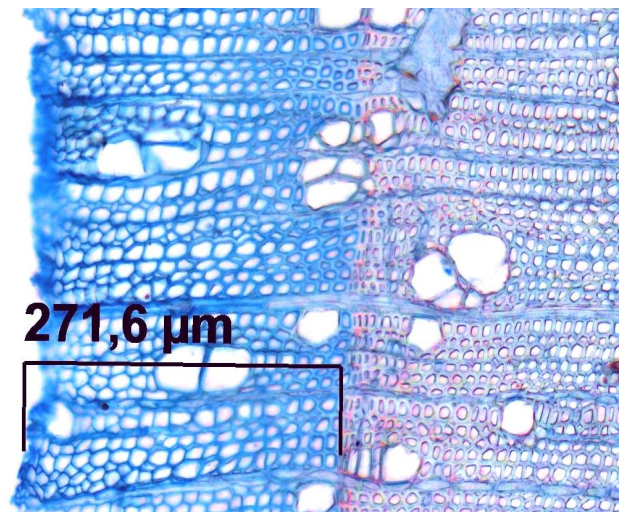


Abb. 18: Querschnitt, Scheinjahrring bei *Betula pendula*

5.1.2 Interpretation der Längsschnitte von Zugholz

Schwierigkeiten gab es auch beim Tangential- und Radialschnitt des Reaktionsholzes der Birke. Bei diesen Schnittrichtungen werden die Holzfasern längs geschnitten. Die dicke G-Schicht zerfasert und nimmt dem Schnitt seine Schärfe. Daher beschränken sich die Ergebnisse auf die Beobachtungen am Querschnitt des Zugholzes.

5.1.3 Reaktionsholz und Wachstumsdynamik

Um sicher zu gehen, dass alle beobachteten Verschiedenheiten im Reaktionsholz durch die Präparation ausgelöst wurden, war bei allen Proben der Standort, das Alter und die Dicke gleich gewählt. Eines wurde jedoch nicht beachtet: Die Dicke des Reaktionsholzbereichs hat über die vergangene Wachstumsperiode deutlich stärker zugenommen als die der Kontrollgruppe. Das bedeutet, dass sowohl Wuchsgeschwindigkeit als auch der Abstand zum Mark höher ist. Deshalb muss bedacht werden, dass manche beobachteten Merkmale möglicherweise durch das schnelle oder exzentrische Wachstum von Reaktionsholz begründet sind. Beispielhaft sind die Beobachtungen an der Höhe von Holzstrahlen bei Druckholz. Die Zunahme der Höhe kann nicht in Bezug zu den Funktionen von Druckholz gesetzt werden. Dazu kommt, dass laut SCHWEINGRUBER die Höhe von Holzstrahlen von *Pinus sylvestris* 5-8 Zellen beträgt – die juvenilen Normalholzproben weichen davon stärker ab als das Reaktionsholz. Das könnte bedeuten, dass Holzstrahlen, die sich in der Nähe des Marks befinden, kürzer sind und erst bei größerem Abstand höher gestapelt sind. So wäre der Höhenunterschied bei Druckholzstrahlen erklärt, da deren Proben vom Mark weiter entfernt genommen wurden.

5.2 Funktion von Reaktionsholz

Anhand der Wuchsform des Sprosses und der Anordnung des Reaktionsholzes darin kann auf dessen Funktion geschlossen werden. Des weiteren können die mikroskopisch beobachteten Merkmale hinsichtlich dieser Funktion interpretiert werden.

5.2.1 Druckholz bei der Kiefer

Der bogenförmige Wuchs bei der Kiefer zeigt, dass die Kiefer mithilfe des Druckholzes in der Lage ist, die Ausrichtung eines ausgelenkten Triebes während des sekundären Dickenwachstums zu korrigieren. Der Trieb findet wieder in seine ursprüngliche Achse zurück, jedoch nicht ausschließlich durch das primäre Wachstum im Terminaltrieb, sondern auch durch die Kraft des Druckholzes (Abb. 11).

Des weiteren beweist der bogenförmige Wuchs und das Auftreten von Druckholz außerhalb des gereizten Abschnitts, dass Druckholz nicht allein eine Reaktion auf mechanische Krafteinwirkung ist, sondern auch überall dort auftritt, wo eine Korrektur der Wuchsrichtung nötig ist. Druckholz ist demzufolge nicht nur dafür geeignet, Druck auszuhalten, sondern eben diesen auszuüben. Dazu müssen sich die Zellen nachträglich vergrößern. Das belegen auch die auffälligen axialen Stauchungen und Verformungen der Druckholztracheiden (Abb. 13). Sie deuten darauf hin, dass das Druckholz bei dem Versuch sich auszudehnen, an der Fixierung durch die Schnur gescheitert ist. Wie genau die nachträgliche Vergrößerung funktioniert, kann aus diesem Experiment nicht hervorgehen.

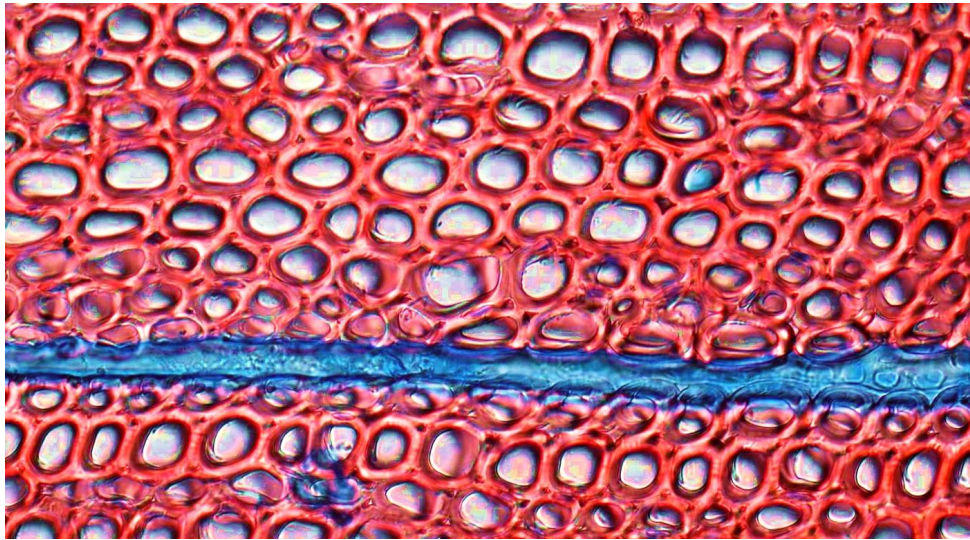


Abb. 19: Querschnitt, Druckholz von *Pinus sylvestris* mit vielen Interzellularen

Der andere Aspekt, Druck aufnehmen zu können, zeigt sich in der Ausprägung der Fibrillen der S2-Schicht. Im Normalholz ist die Spirale gestreckt (siehe 3.4), dort soll sie Zugbelastungen aufnehmen. Im Druckholz jedoch erscheint sie deutlich gestaucht. So kann sie einer axialen Druckbelastung besser standhalten. Zudem sind die Zellwände der Druckholztracheiden stark lignifiziert, was ihre Druckfestigkeit erhöht (PÖHLER-ROTACH, 2000, S. 15). Mit der axialen Druckbelastung geht automatisch eine seitliche einher. Die fusiform angeordneten Tracheiden drücken sich wie Keile auseinander. Um den seitlichen Druck besser verteilen zu können sind die Zellwände prall abgerundet (Abb. 19) – vergleichbar mit den Bögen einer Brücke. Der Wassertransport wird dieser Aufgabe untergeordnet, was sich an der verminderten Dichte an Tüpfeln und deren Verengung zeigt.

5.2.2 Zugholz bei der Birke

Ein wichtiger Unterschied zwischen Zug- und Druckholz zeigte sich schon vor Ort an den Probenbäumen: Trotz ausgeprägter Zugholzbildung war bei den Birken keine Korrektur der Wachsrichtung zu erkennen (Abb. 15). Da Angiospermen über keine ausgeprägte Apikaldominanz verfügen, kann bei ihnen problemlos ein Nebentrieb zum Haupttrieb werden. Dies hat sich bei den Probenbäumen auch angedeutet. Hauptaufgabe des Zugholzes ist also nicht die Richtfunktion, sondern die für laubbaumtypisch ausgreifende Kronen nötige Steigerung der Zug- und Bruchfestigkeit. Wie bei der Kiefer wurde die Ausbildung von Zugholz auch außerhalb des strapazierten Bereichs beobachtet. Das deutet darauf hin, dass für die Kambiumreaktion ein Dehnreiz verantwortlich ist, der auch durch die Gravitation ausgelöst wird.

Im Reaktionsholz der Birke ist der Wassertransport ebenfalls eingeschränkt. Im Vordergrund steht die Zugfestigkeit. Dafür sind Holzfasern am besten angepasst, die auch im Normalholz für

Stabilität sorgen. Im Zugholz sind sie jedoch zusätzlich verdickt und mit einer dicken G-Schicht ausgestattet. Sie besteht aus streng parallelen Zellulose-Mikrofibrillen, die sich nicht weiter dehnen können. So verleihen sie den Holzfasern eine extrem hohe Zugfestigkeit. Man kann die Zugholzfasern mit dem Stahlseil eines Kranes vergleichen, das ihm trotz seiner statisch ungünstigen Konstruktion Stabilität gibt.

5.2.3 Evolutionsbiologische Interpretation

Interessant sind die Unterschiede zwischen Zug- und Druckholz im Hinblick auf ihr Auftreten in der Natur. Man findet Reaktionsholz grundsätzlich in Ästen zur Stabilisierung oder bei Stämmen, die unter seitlicher Lasteinwirkungen stehen. Wie auch bei dem Experiment befindet sich das Druckholz auf der Unterseite und Zugholz auf der Oberseite (LOHMANN, 2003, S. 246). Entscheidend ist jedoch, dass Druckholz eine deutlich stärkere Richtfunktion besitzt, während Laubbäume Zugholz nur als Verstärkung benutzen. Dieser Gegensatz geht aus der natürlichen Selektion hervor. Die jeweilige Ausprägung des Reaktionsholzes ist demnach eine Anpassung an die verschiedenen Erfordernisse der Lebensräume von Gymnospermen bzw. Angiospermen.

Die entwicklungsgeschichtlich deutlich jüngeren Laubbäume sind höher spezialisiert als Nadelbäume. Das betrifft neben der höheren Zelldifferenzierung im Holz, tiefer greifenden Wurzeln und komplexeren Blattaufbau besonders die Kronengestalt. Mit ihren vielfach verzweigten Kronen sind die Laubbäume im Kampf um Licht und Luftraum den Nadelbäumen im allgemeinen überlegen. Große ausladene Äste können nicht effizient über Verstärkungen auf der Unterseite gestützt werden. Wie man an der stärkeren Verdickung erkennt, erfordert Druckholz höheren Materialaufwand und ist damit nicht zur Abstützung langer Äste geeignet. Dieser Umstand ist vergleichbar mit dem Brückenbau: Ab etwa 200 Meter Spannweite sind Brückenkonstruktionen, bei denen nur Druckkräfte auftreten, nicht mehr rentabel (NEBEL, 2014). In diesen Fällen werden Schrägseil- oder Hängebrücken gebaut, bei denen die Last an Stahlseilen und Pfeilern hängt. Solche Konstruktionen können eine Spannweite von fast 2 km haben. Zugholz ist somit eine höchst effiziente Lösung für die extremen Belastungen in der weit ausgreifenden Kronen der Laubbäume.

Nadelbäume hingegen sind evolutionsbiologisch eine ursprünglichere Klasse und strukturell einfacher gebaut. Sie setzen anstelle von Stabilität auf eine schlanke Form, um gegen äußere Krafteinwirkungen wie etwa Schnee oder Wind keine große Angriffsfläche zu bieten. Ihre stark ausgeprägte Apikaldominanz verhindert ein zu starkes Wachstum in die Breite. Das bewirkt jedoch gleichzeitig, dass der Baum immer darauf angewiesen ist, dass die Sprossachse möglichst senkrecht steht. Das Ungleichgewicht einer schiefen Sprossachse könnte nicht so leicht durch Übernahme eines Nebentriebs verhindert werden. Stattdessen richtet Druckholz die ausgelenkte

Sprossachse in die ursprüngliche Achse und ist überdies fähig, die eher kürzeren Äste der Nadelbäume zu stützen – es ist perfekt auf die Bedürfnisse der Gymnospermen abgestimmt.

Die beschriebenen Unterschiede in Reaktionsholz und Kronengestalt korrelieren weitgehend mit der geografischen Verbreitung von Laub- und Nadelwald. Da Laubbäume mithilfe ihres Zugholzes eine üppige Krone bilden, konnten sie die Nadelbäume weitgehend verdrängen – bis auf die borealen- und die Gebirgsnadelwälder. Aufgrund ihrer schlanken Form haben Nadelbäume im Winter weniger mit der Schneelast zu kämpfen. Außerdem können sie sich durch Druckholz wieder aufrichten, wenn am Hang der Stamm durch den Schneedruck oder einen Erdbeben gekippt wurde. Deshalb bestimmen Nadelbäume die Vegetation der Gebirge und der kaltgemäßigten Klimazonen.

6 Zusammenfassung

Durch den in dieser Arbeit beschriebenen Versuchsaufbau können qualitative sowie quantitative Aussagen über die Merkmale und Funktionen von Zug- beziehungsweise Druckholz getroffen werden.

Beide Ausprägungen von Reaktionsholz wirken einer axialen Belastung entgegen und haben in ihrem verdickten Bereich einen eingeschränkten Wassertransport.

Sie unterscheiden sich allerdings in ihrer Funktion und Wirkungsweise. Druckholz hat neben der Festigung eine starke Richtfunktion, weshalb die Reaktion auf der Unterseite des Stammes stattfindet. Druckholz kann sich nachträglich vergrößern und damit die Ausrichtung des Triebes beeinflussen. Zugholz dagegen entsteht auf der Oberseite von nicht-vertikalem Holz, das so effizienter verstärkt wird.

Aufgrund der unterschiedlichen Funktion ist jeweils eine zelluläre Anpassung mikroskopisch zu beobachten. Die Zellulosemikrofibrillen im stark lignifizierten Druckholz erscheinen als eine gestauchte Spirale, die besser Druck aufnehmen kann. Zugholz verfügt hingegen über eine aus reiner Zellulose bestehende gelatinösen Schicht, welche streng parallel zur Zellachse angelagert ist. Sie macht das Holz zugfest.

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass Druckholz vergleichbar ist mit dem Stützmaterial einer Bogenbrücke und daher mehr aus druckfestem Lignin (analog zu Beton) besteht, während Zugholz wie die Zugseile einer Schrägseilbrücke einen hohen Zellulose-Anteil (analog zu Stahl) besitzt. Normalholz liegt mit dem Aufbau seiner Zellwand, einem „Mischkörper aus zugfester Zellulose und druckfestem Lignin“ zwischen den beiden Ausprägungen von Reaktionsholz und ist deshalb geradezu „mit Stahlbeton vergleichbar“ (PÖHLER- ROTACH, 2000, S. 6).

7 Literatur- und Quellenverzeichnis

- CZIKA G., LANGER H., ZIEGLER H.: Biologie. 3. völlig neu bearbeitete Auflage, Berlin Heidelberg New York 1981.
- GUANGXI UNIVERSITY: Defects in wood.
http://210.36.18.48/gxujingpin/mcxsy/syjsxw/yykcnr/kcol/chapter12_en.html, am 06.11.2013.
- LOHMANN U.: Holz-Lexikon. 4., völlig überarbeitete und ergänzte Auflage, 2003.
- NEBEL B.: Schrägseilbrücken
http://www.bernd-nebel.de/bruecken/index.html?/bruecken/1_einfuehrung/rekorde/rekorde.html, am 06.11.2013.
- PÖHLER ROTACH E. et al.: Holzkunde II – Teil 2. Eidgenössische Technische Hochschule Zürich, Departement Forstwissenschaften, Professur Holzwissenschaften, Zürich 2000, <http://e-collection.library.ethz.ch/eserv/eth:26434/eth-26434-02.pdf>, am 06.11.2013.
- SCHWEINGRUBER F.: Anatomie europäischer Hölzer. 1990.
- SENGBUSCH V. P.: Grundgewebe (Parenchym). Botanik online 1996 – 2004, Universität Hamburg, <http://www.biologie.uni-hamburg.de/b-online/d05/05d.htm>, am 06.11.2013.
- STRASBURGER E., NOLL F., SHENCK H., SCHIMPER A. F. W.: Lehrbuch der Botanik. 32. Auflage, Stuttgart New York 1983.
- WANNER G.: Mikroskopisch – botanisches Praktikum. 2. Auflage, Stuttgart New York 2004.
- UNI FREIBURG: Skript zum Kernblock „Forstbotanik und Baumphysiologie II“. Forstbotanischer Teil, <http://www.forstbotanik.uni-freiburg.de/Lehre/Skripten/Skript%20Forstbotanik%20II.pdf/view>, am 06.11.2013.
- WÄCHTERSCHÄUSER C.: Aufbau der Zellwand.
<http://www.waechtershaeuser.de/baum/index.php?section=zellwand>, am 06.11.2013.
- Fotos und Zeichnungen: LEON SCHLAGINTWEIT

8 Glossar

Angiospermen: Bedecksamer

Apikaldominanz: Die Unterdrückung des Wachstums von Seitentrieben durch den Haupttrieb bei Pflanzen

axial: parallel der Längsachse

Embolie: Lufteinbruch in wasserführende Leitbahnen

Fibrillen; kleine, dünne Fasern (lat. *fiber* = Faser)

fusiform: spindel- oder lanzettenförmige mit zugespitzten Enden

Gymnospermen: Nacktsamer

heterozellular: aus unterschiedlichen Zellarten bestehend

homozellular: aus einer Zellart bestehend

Interzellulare: Hohlraum zwischen Zellen

juvenil: jugendlich

lignifiziert: verholzt

Lumen: (lat. *lūmen* = „Licht“, „Fenster“); Hohlraum einer Leitzelle

Phloem: Gewebe des Leitbündels für den Assimilattransport

Schlittenmikrotom: Schneidegrät zur Herstellung mikroskopischer Schnitte

zerstreutporig: Holztyp mit Gefäßen, die über den gesamten Jahrring verteilt sind

9 Anhang

9.1 Tabellen

Tabelle 1: Zuwachs der Birken

Probenbäume Birken	Durchmesser am Präparationstag (21.04.13)	Durchmesser bei Probenentnahme (12. 08.13)	Alter
Birke 1	9, 0 mm	13, 0 mm	4 Jahre
Birke 2	8, 8 mm	11, 0 mm	4Jahre
Birke 3	9, 0 mm	12, 3 mm	4Jahre
Birke 4	9, 1 mm	9, 1 mm (entlaubt)	4Jahre
Birke 5	9, 4 mm	9, 4 mm (entlaubt)	4Jahre
Kontrollbirke 1	9, 7 mm	12, 4 mm	4 Jahre
Kontrollbirke 2	9, 3 mm	11, 3 mm	4 Jahre
Kontrollbirke 3	9, 4 mm	11, 3 mm	4Jahre
Kontrollbirke 4	9, 0 mm	9, 4 mm (entlaubt)	4 Jahre
Kontrollbirke 5	8,9 mm	9, 5 mm (entlaubt)	4 Jahre

Tabelle 2: Zuwachs der Kiefern

Probenbäume Kiefer	Durchmesser am Präparationstag (21.04.13)	Durchmesser bei Probenentnahme (12. 08.13)	Alter
Kiefer 1	9, 9 mm	14,4 mm	3 Jahre
Kiefer 2	11,1 mm	21,4 mm	3 Jahre
Kiefer 3	9,0 mm	13,3 mm	3 Jahre
Kiefer 4	10,3 mm	15,0 mm	3 Jahre
Kiefer 5	11,0 mm	18,0 mm	3 Jahre
Kontrollkiefer 1	10,8 mm	15 mm	3 Jahre
Kontrollkiefer 2	13,3 mm	k. A.	3 Jahre
Kontrollkiefer 3	9,5 mm	k.A.	3 Jahre
Kontrollkiefer 4	10, 0 mm	12,0 mm	3 Jahre
Kontrollkiefer 5	11,5 mm	16,7 ,mm	3 Jahre

Tabelle 3: Abmessungen der Tracheiden bei der Kiefer

Probe	tangentielle Dicke in μm			radiale. Dicke in μm			Länge in mm		
	Frühholz	Spätholz	Druckholz	Frühholz	Spätholz	Druckholz	Frühholz	Spätholz	Druckholz
Kiefer 1			18,18			23,81			0,93
Kiefer 2			20,24			23,26			0,85
Kiefer 3			21,1			22,73			0,75
Kiefer 4			20			22,22			0,7
Kiefer 5			21,28			24,27			0,8
Kontrollkiefer 6	25,64	22,44		24,27	16,67		1,2	1,13	
Kontrollkiefer7	24,39	21,87		23,26	15,87		1,3	1,06	
Kontrollkiefer8	25,64	21,65		23,81	16,67		1,15	1,15	
Kontrollkiefer9	23,86	22,13		24,39	17,24		1,3	1,11	
Kontrollkiefer10	24,15	22,73		27,78	17,54		1,25	1,05	
Durchschnitt	24,75	22,22	20	24,63	16,67	23,26	1,25	1,1	0,8
Standartabweichung	1,88	2,45	2,54	2,20	2,28	3,15	0,47	0,41	0,40

Tabelle 4: Sprossenanzahl der Tracheenquerwände bei der Birke

Probe	Messung 1	2	3	4	5	6	7	8	Ø Probe	Durchschnitt
Birke 1	16	12	20	14	16	10	12	18	14,75	14,67
Birke 2	18	14	20	9	14	15	19	14	15,38	
Birke 3	12	14	13	12	11	14	16	19	13,88	

Tabelle 5: Tracheengröße (mm) bei der Birke, Normalholz

Probe	Messung 1	2	3	4	5	6	7	8	Ø Probe	Durchschnitt
Birke 1	0,3	0,3	0,35	0,4	0,3	0,2	0,3	0,4	0,32	0,33
Birke 2	0,5	0,3	0,25	0,2	0,3	0,25	0,5	0,4	0,34	
Birke 3	0,5	0,3	0,3	0,3	0,3	0,4	0,25	0,25	0,33	

Tabelle 6: Dicke der Holzfasern (μm) bei der Birke

	Probe	Messung 1	2	3	4	5	6	7	8	Durchschnitt gesamt
Normalholz	Birke 1	10	10	12,5	10,87	10	10,42	12,5	12,5	11,45
	Birke 2	12,5	11,36	12,5	10	11,9	10,87	13,16	12,5	
	Birke 3	10	10,42	11,36	12,5	11,36	12,5	13,16	12,5	
Druckholz	Birke 1	16,13	12,5	13,51	12,2	12,5	12,5	16,13	15,15	13,42
	Birke 2	12,5	13,89	13,16	13,89	13,16	12,5	12,5	13,16	
	Birke 3	14,71	14,29	11,63	14,29	14,29	14,71	13,51	11,9	

Tabelle 7: Stapelhöhe der Holzstrahlen bei *Pinus Sylvestris*: Druckholz

Probenbäume	Zählung	Quertrac heide	eine	zwei	drei	vier	fünf	mehr	Harzkanäle/ 0,8 mm2
Kiefer 1	1	0	1	1	1	3	3	0	6
	2	3	2	2	1	1	0	3	9
	3	1	2	3	5	3	0	2	6
	4	2	1	2	2	2	1	2	5
	5	3	0	5	0	0	2	0	6
	6	5	1	1	0	5	0	4	11
	Mittel	2,33	1,17	2,33	1,5	2,33	1	1,83	7,17
Kiefer 2	1	0	2	2	0	3	1	2	3
	2	5	1	0	0	2	3	1	6
	3	1	1	1	1	3	0	3	4
	4	1	1	1	0	0	2	3	6
	5	1	0	1	1	1	0	3	3
	6	0	0	1	2	2	2	1	4
	Mittel	1,33	0,83	1	0,67	1,83	1,33	2,17	4,33
Kiefer 3	1	1	2	1	1	5	0	2	3
	2	2	2	3	3	0	2	1	3
	3	0	0	2	2	0	2	4	4
	4	1	2	3	0	3	0	2	4
	5	0	0	1	1	3	1	2	3
	6	1	0	4	1	1	3	1	4
	Mittel	0,83	1	2,33	1,33	2	1,33	2	3,5
Kiefer 4	1	3	1	0	0	1	1	2	3
	2	2	2	1	0	2	3	2	4
	3	2	2	0	3	1	2	4	3
	4	4	0	1	2	3	1	1	4
	5	4	1	0	2	0	1	2	4
	6	3	1	0	2	1	2	2	4
	Mittel	3	1,17	0,33	1,5	1,33	1,67	2,17	3,67
Kiefer 5	1	3	0	2	1	1	2	3	2
	2	1	2	2	1	1	2	3	4
	3	4	1	3	0	1	1	4	4
	4	1	0	1	1	0	1	6	2
	5	3	1	0	0	3	0	3	2
	6	4	0	3	2	1	0	2	2
	Mittel	2,67	0,67	1,83	0,83	1,17	1	3,5	2,67
Durchschnitt		2,03	0,97	1,57	1,17	1,73	1,27	2,33	4,27

Tabelle 8: Stapelhöhe der Holzstrahlen bei *Pinus sylvestris*: Kontrollgruppe

Kontrollgruppe	Zählung	Quertracheide	1 Zelle	2 Zellen	3 Zellen	4 Zellen	5 Zellen	>5 Zellen	Harzkanäle/0,8 mm ²
Kiefer 6	1	1	1	13	2	3	0	0	2
	2	0	1	3	6	2	0	0	2
	3	0	1	4	3	4	1	0	2
	4	1	3	8	2	0	0	0	2
	5	1	2	4	3	0	2	0	3
	6	5	1	4	3	2	0	0	3
	Mittel	1,33	1,5	6	3,17	1,83	0,5	0	2,33
Kiefer 7	1	0	2	3	5	0	2	0	3
	2	0	0	8	2	0	0	0	2
	3	0	0	2	5	1	0	0	2
	4	0	2	4	2	1	0	0	1
	5	0	1	3	3	1	2	0	4
	6	1	0	6	4	0	2	0	2
	Mittel	0,17	0,83	4,33	3,5	0,5	1	0	2,33
Kiefer 8	1	0	0	2	3	3	1	1	1
	2	0	0	4	2	2	1	0	1
	3	0	1	3	1	4	0	1	3
	4	1	2	1	4	1	1	1	4
	5	0	0	3	4	0	1	1	1
	6	0	2	3	3	2	0	0	4
	Mittel	0,17	0,83	2,67	2,83	2	0,67	0,67	2,33
Kiefer 9	1	0	1	2	3	3	0	0	3
	2	0	1	2	3	3	0	0	3
	3	0	2	4	2	1	0	0	3
	4	1	3	1	1	2	1	1	1
	5	0	0	3	4	2	1	0	3
	6	1	0	1	3	2	1	0	2
	Mittel	0,33	1,17	2,17	2,67	2,17	0,5	0,17	2,5
Normalholz: Anzahl/0,2 mm ²		0,5	1,08	3,79	3,04	1,63	0,67	0,21	2,38
Normalholz: Anzahl/ mm ²		2,5	5,42	18,96	15,21	8,13	3,33	1,04	11,88
Druckholz Anzahl/ mm ²		10,17	4,83	7,83	5,83	8,67	6,33	11,67	21,33
Verhältnis DH/NH		4,07	0,89	0,41	0,38	1,07	1,9	11,2	1,8

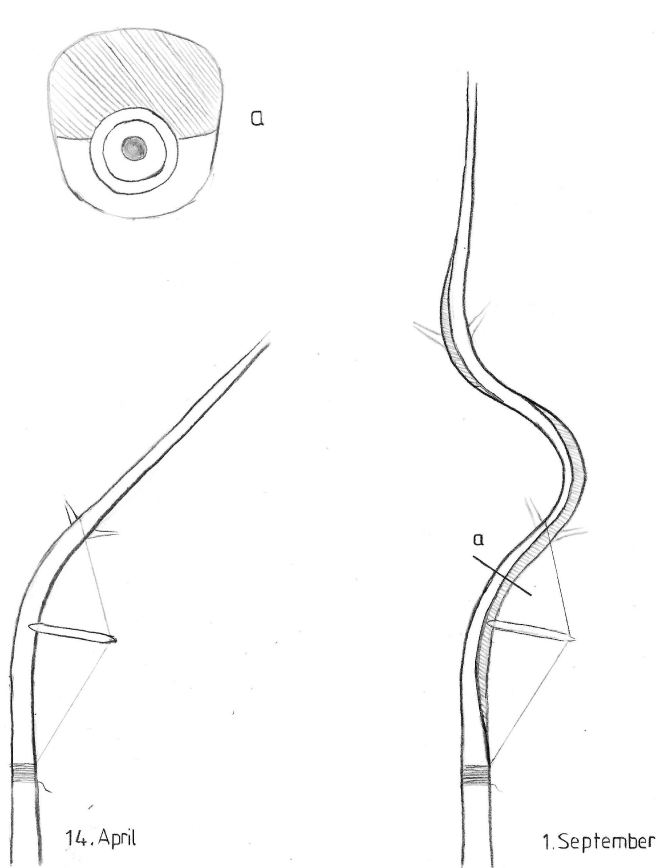
Tabelle 9: Porenzahl bei Normalholz der Birke in mm^{-2}

NORMALHOLZ BIRKE	Zählung	Länge der radialen Reihe					Gesamtanzahl der Poren
		1 Zelle	2 Zellen	3 Zellen	4 Zellen	>4 Zellen	
Probe Birke 1	1	20	25	10	10	10	190
	2	40	5	15	5	10	165
	3	35	15	5	5	10	150
	4	20	15	25	5	0	145
	5	20	20	10	5	0	110
	6	35	25	15	0	0	130
	Mittel	28,33	17,5	13,33	5	5	148,33
Probe Birke 2	1	25	50	15	15	10	280
	2	15	35	10	5	5	160
	3	40	15	15	5	0	135
	4	20	20	20	10	0	160
	5	45	30	20	0	0	165
	6	20	25	15	0	0	115
	Mittel	27,5	29,17	15,83	5,83	2,5	169,17
Probe Birke 3	1	30	15	25	5	5	180
	2	25	15	15	5	5	145
	3	40	40	25	10	5	260
	4	40	35	30	5	5	245
	5	35	20	20	10	5	200
	6	25	20	20	5	5	170
	Mittel	32,5	24,17	22,5	6,67	5	200
Gesamtdurchschnitt		29,44	23,61	17,22	5,83	4,17	172,5

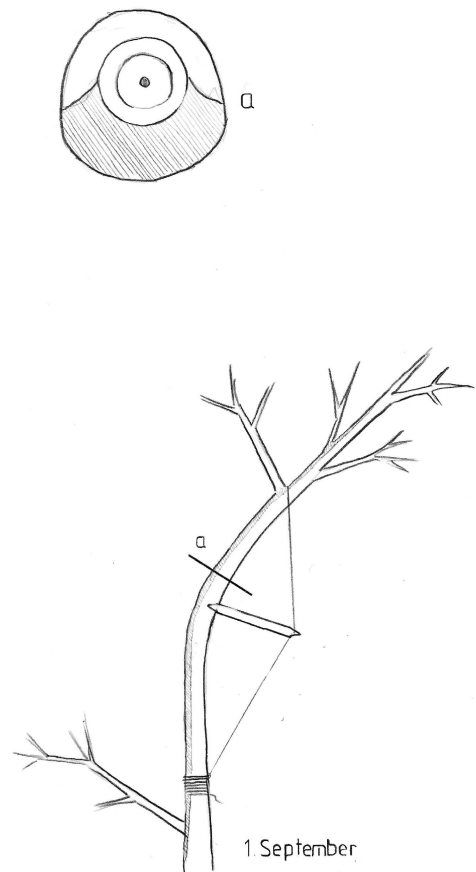
Tabelle 10: Porenzahl bei Zugholz der Birke in mm²

ZUGHOLZ BIRKE	Zählung	Länge der radialen Reihe					Gesamtanzahl der Poren
		1 Zelle	2 Zellen	3 Zellen	4 Zellen	>4 Zellen	
Probe Birke 1	1	15	10	5	0	0	50
	2	10	10	5	0	0	45
	3	20	20	0	0	0	60
	4	10	10	0	0	0	30
	5	10	0	0	0	0	10
	6	10	0	0	0	0	10
	Durchschnitt	12,5	8,33	1,67	0	0	34,17
Probe Birke 2	1	35	5	5	0	0	60
	2	25	15	5	0	0	70
	3	25	25	0	0	0	75
	4	25	5	0	0	0	35
	5	25	10	0	0	0	45
	6	40	10	0	0	0	60
	Durchschnitt	29,17	11,67	1,67	0	0	57,5
Probe Birke 3	1	20	5	5	0	0	45
	2	5	10	5	0	0	40
	3	10	5	5	15	0	95
	4	20	20	15	0	0	105
	5	10	0	10	0	0	40
	6	15	0	0	0	0	15
	Durchschnitt	13,33	6,67	6,67	2,5	0	56,67
Gesamtdurchschnitt		18,33	8,89	3,33	0,83		49,44
ZH / NH in Prozent		62,00%	38,00%	19,00%	14,00%	0,00%	29,00%

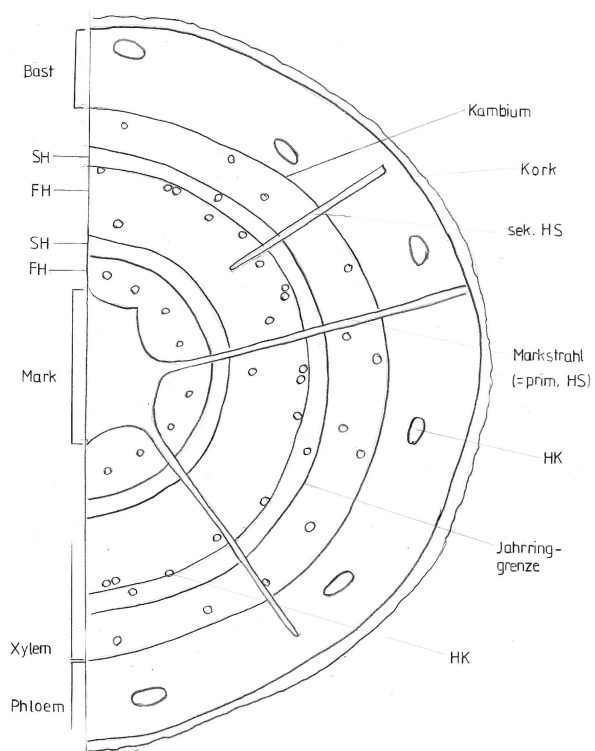
9.2 Zeichnungen



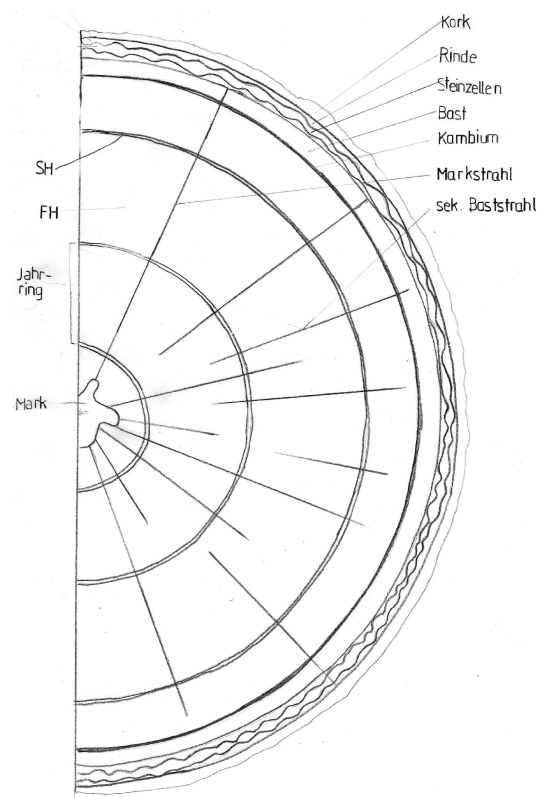
Zeichnung 1: Anordnung des Druckholzes bei der Kiefer



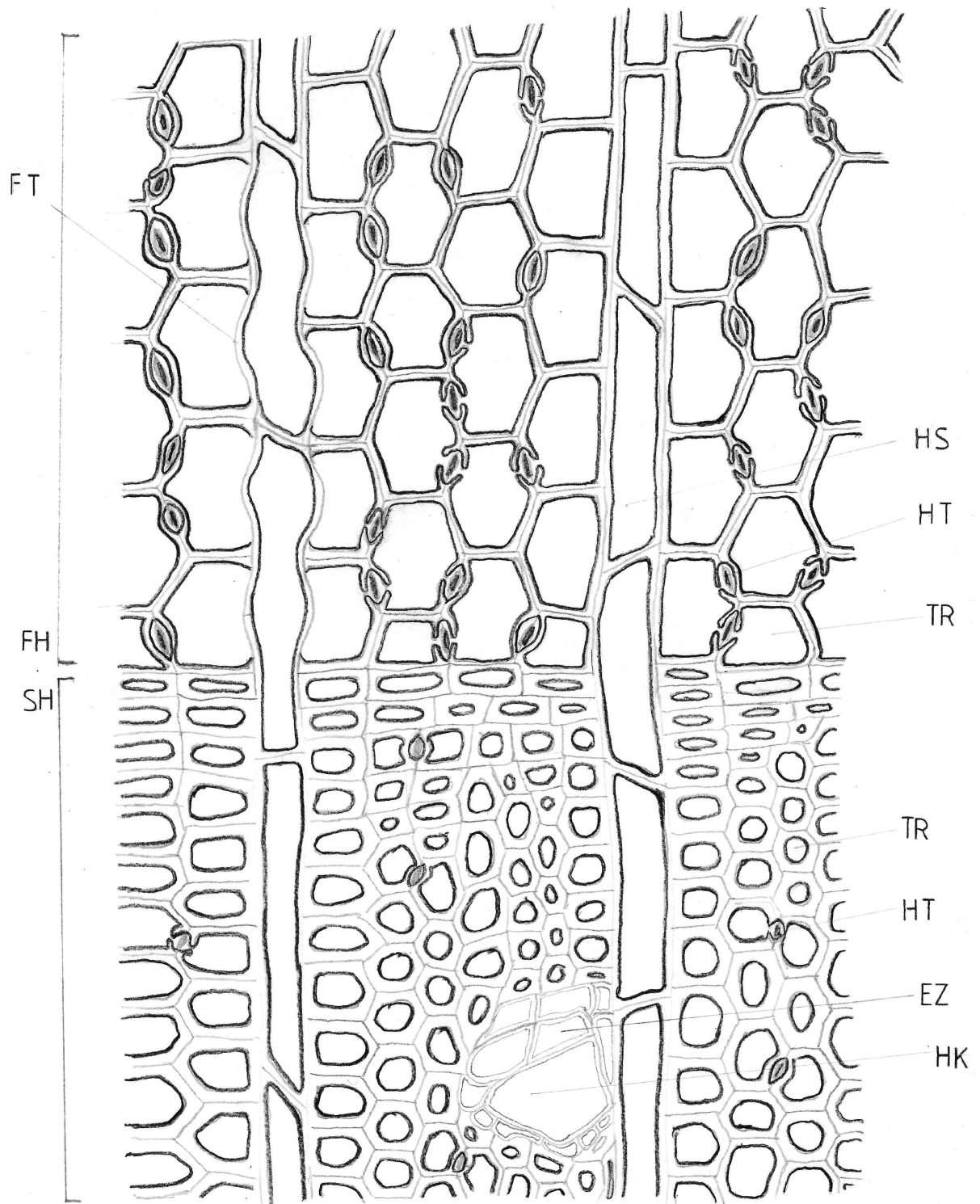
Zeichnung 1: Anordnung des Zugholzes bei der Birke



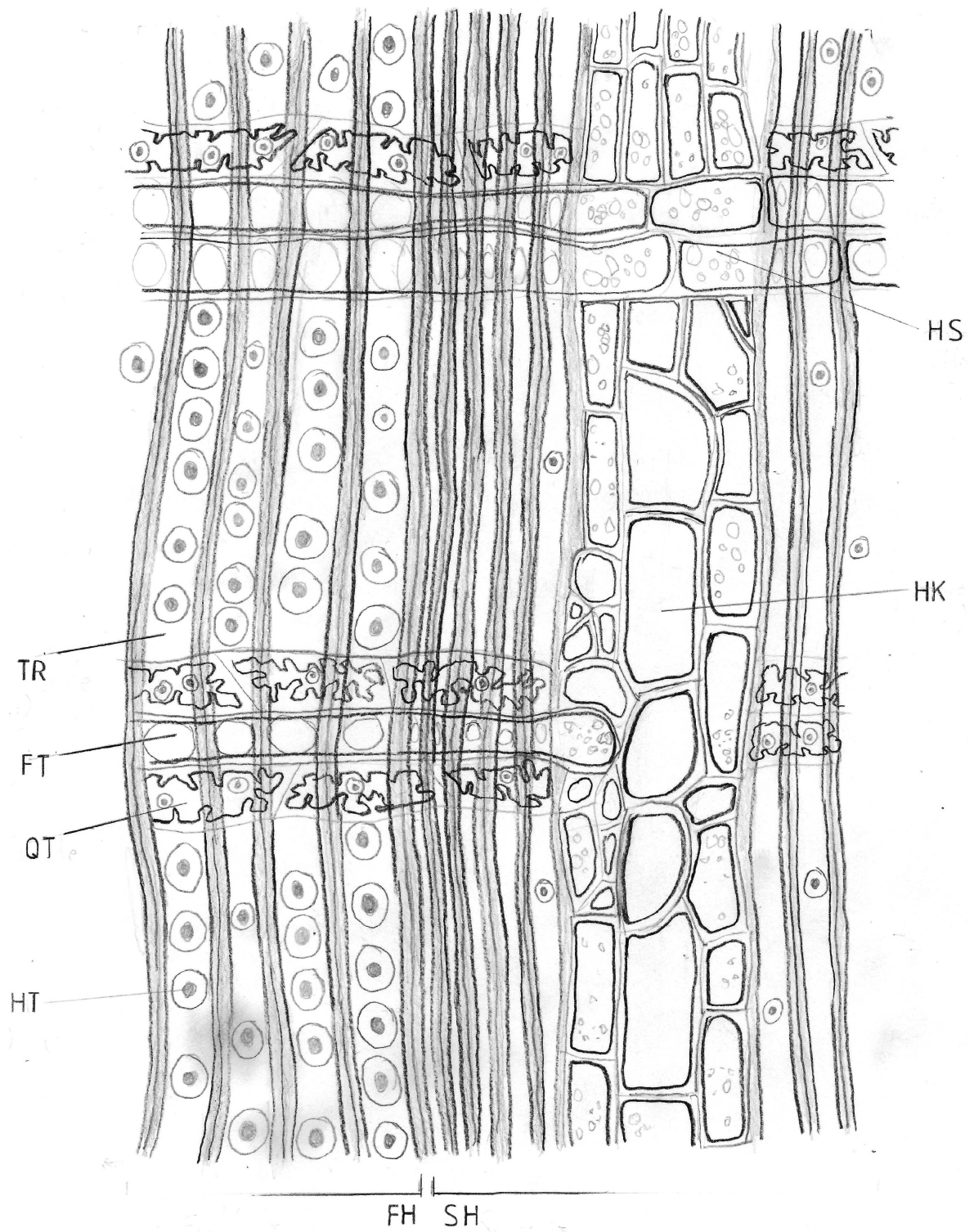
Zeichnung 3: Übersichtsskizze Pinus sylvestris, Querschnitt, 40x



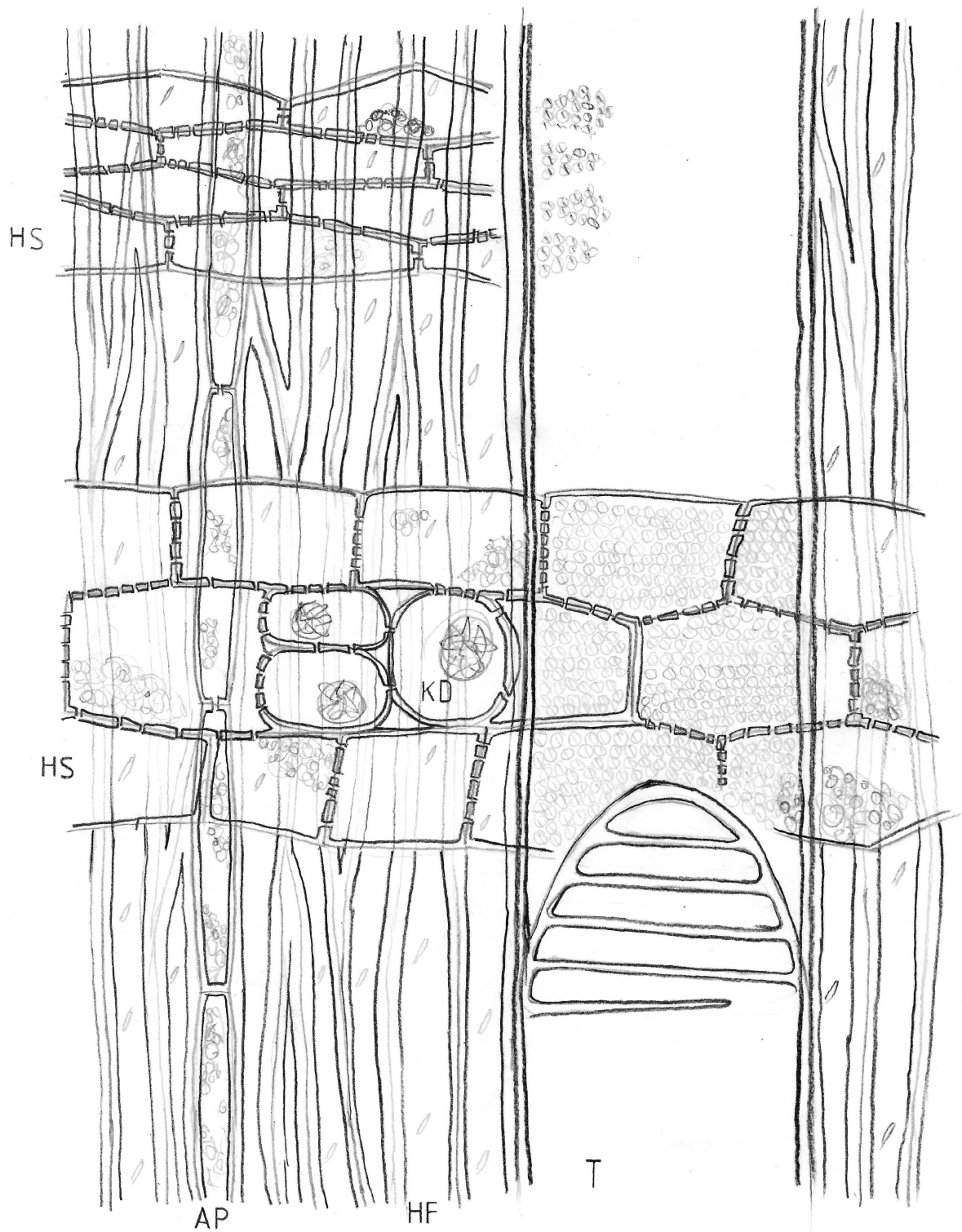
Zeichnung 4: Übersichtsskizze Betula pendula, Querschnitt, 40x



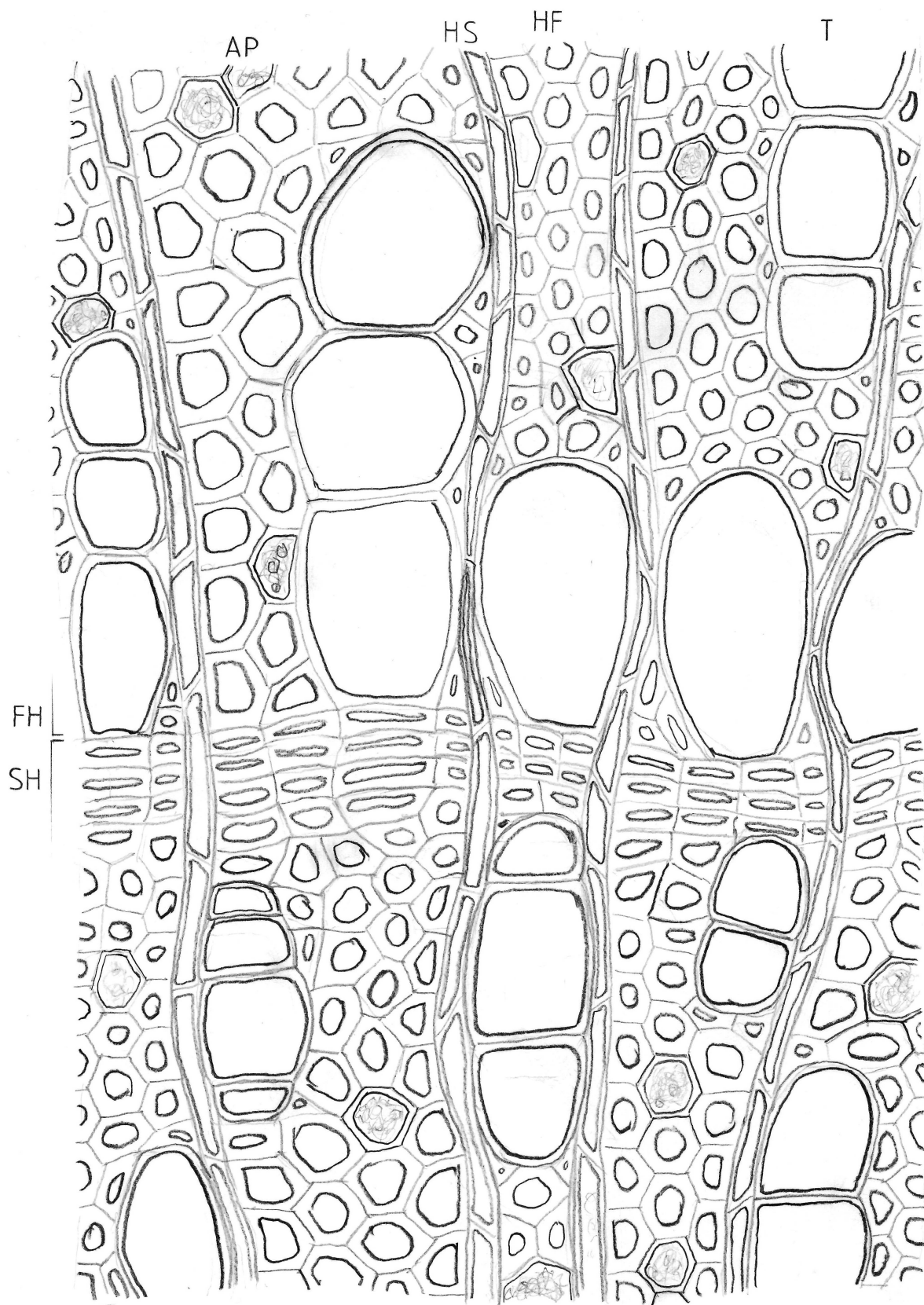
Zeichnung 5: Pinus sylvestris, Querschnitt, 400x



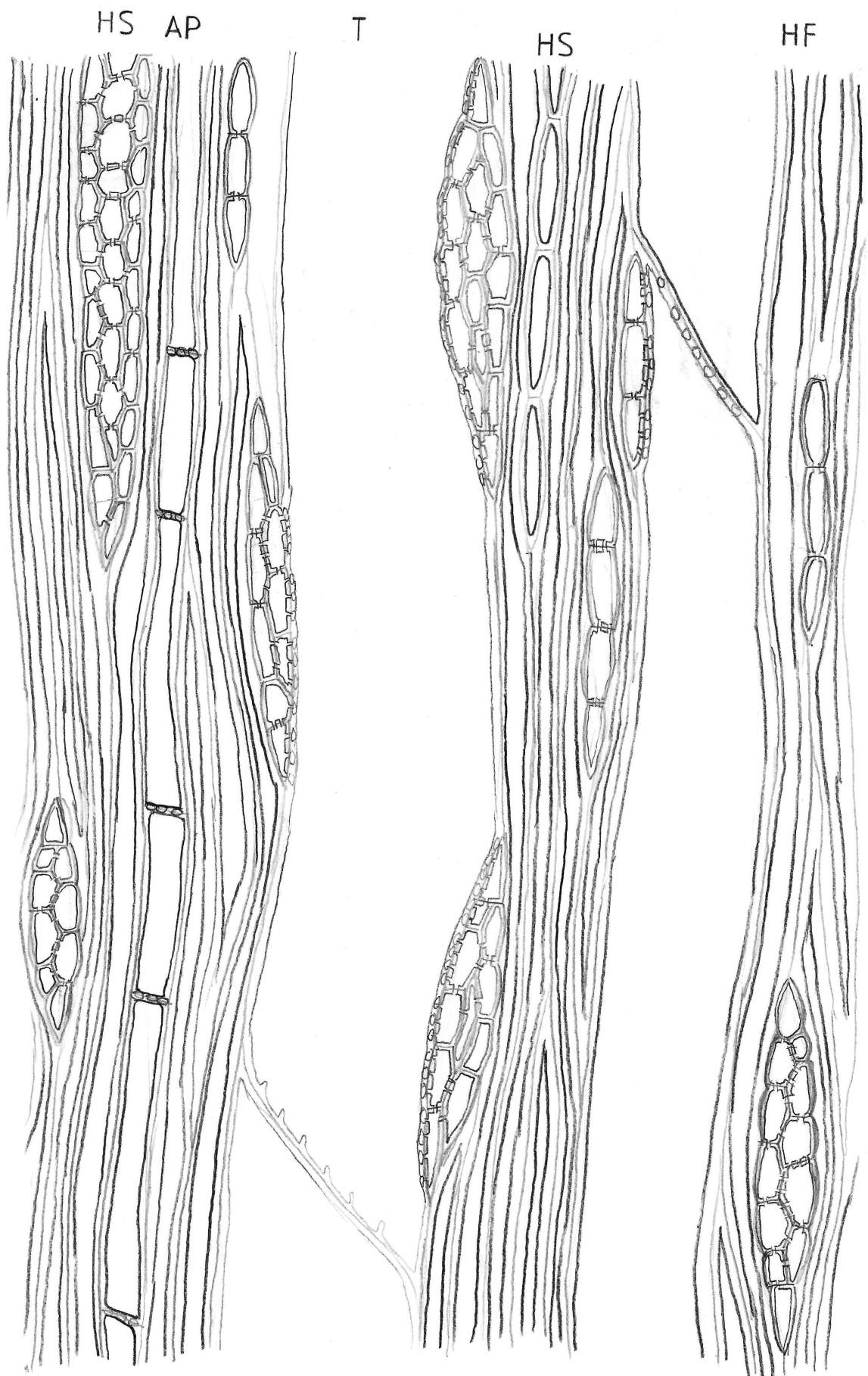
Zeichnung 6: *Pinus sylvestris*, Radialschnitt, 400x



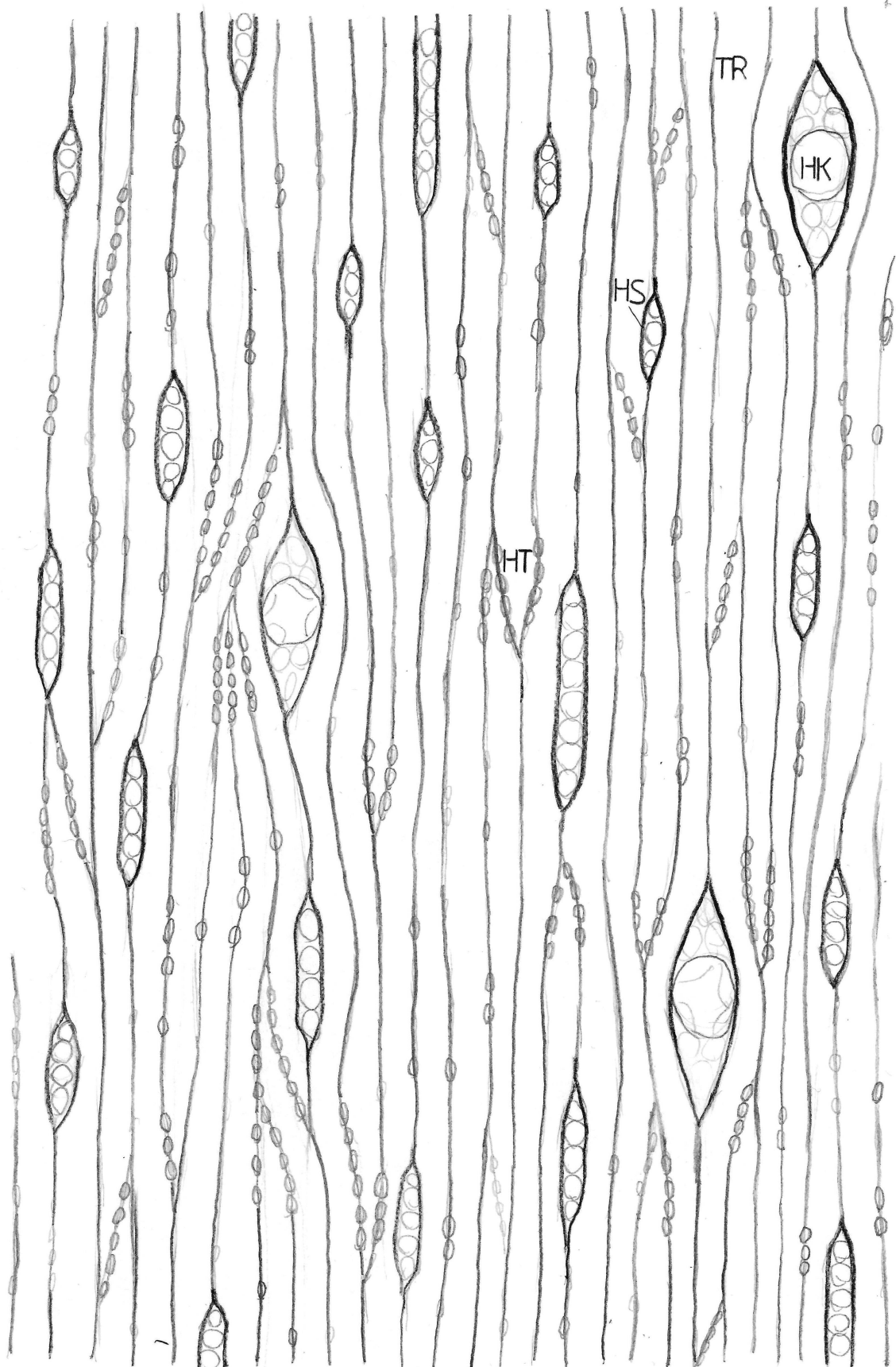
Zeichnung 7: *Betula pendula*, Radialschnitt, 400x



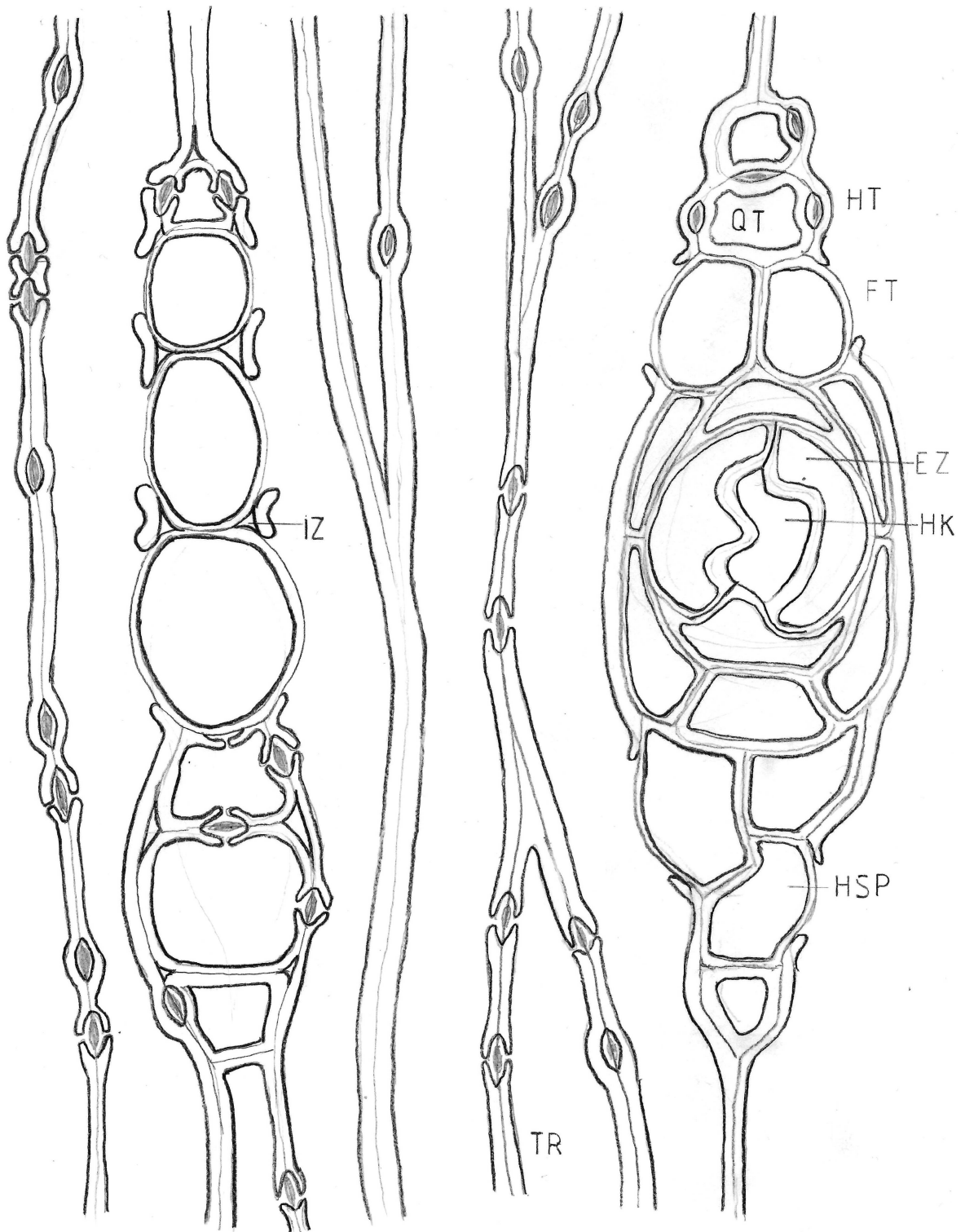
Zeichnung 8: *Betula pendula*, Querschnitt, 400x



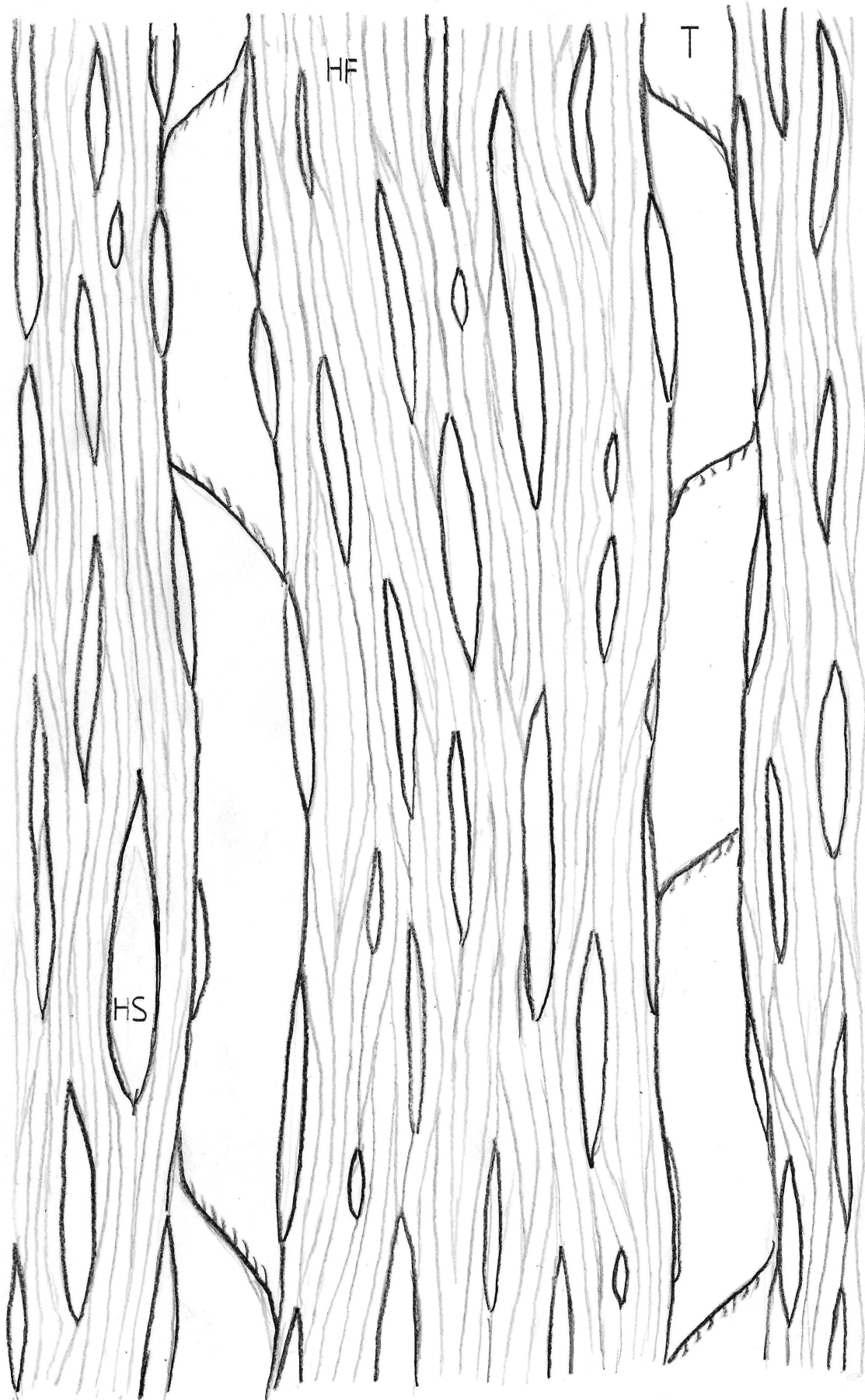
Zeichnung 9: *Betula pendula*, Tangentialschnitt, 400x



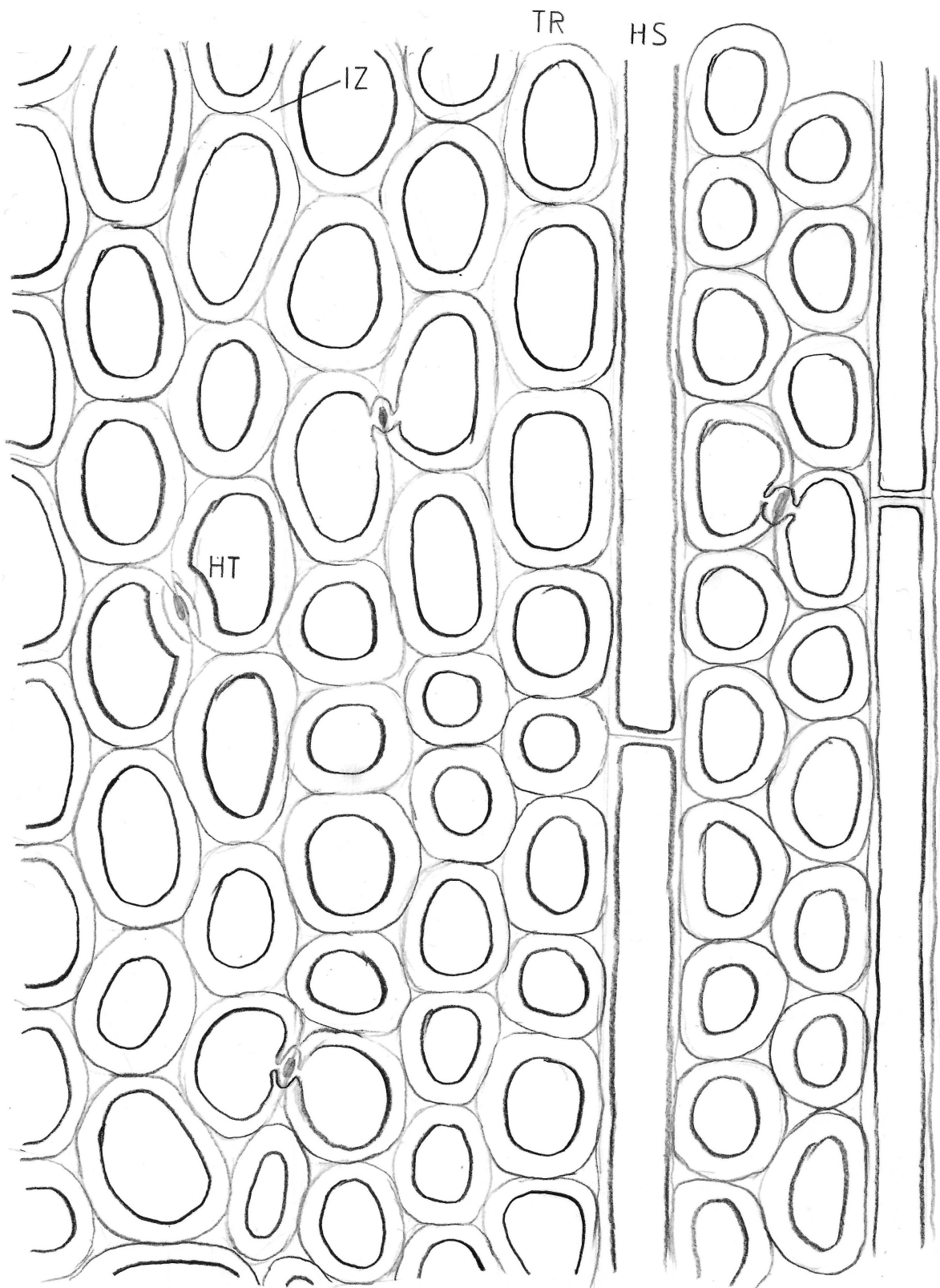
Zeichnung 10: Pinus sylvestris, Tangentialschnitt, 100x



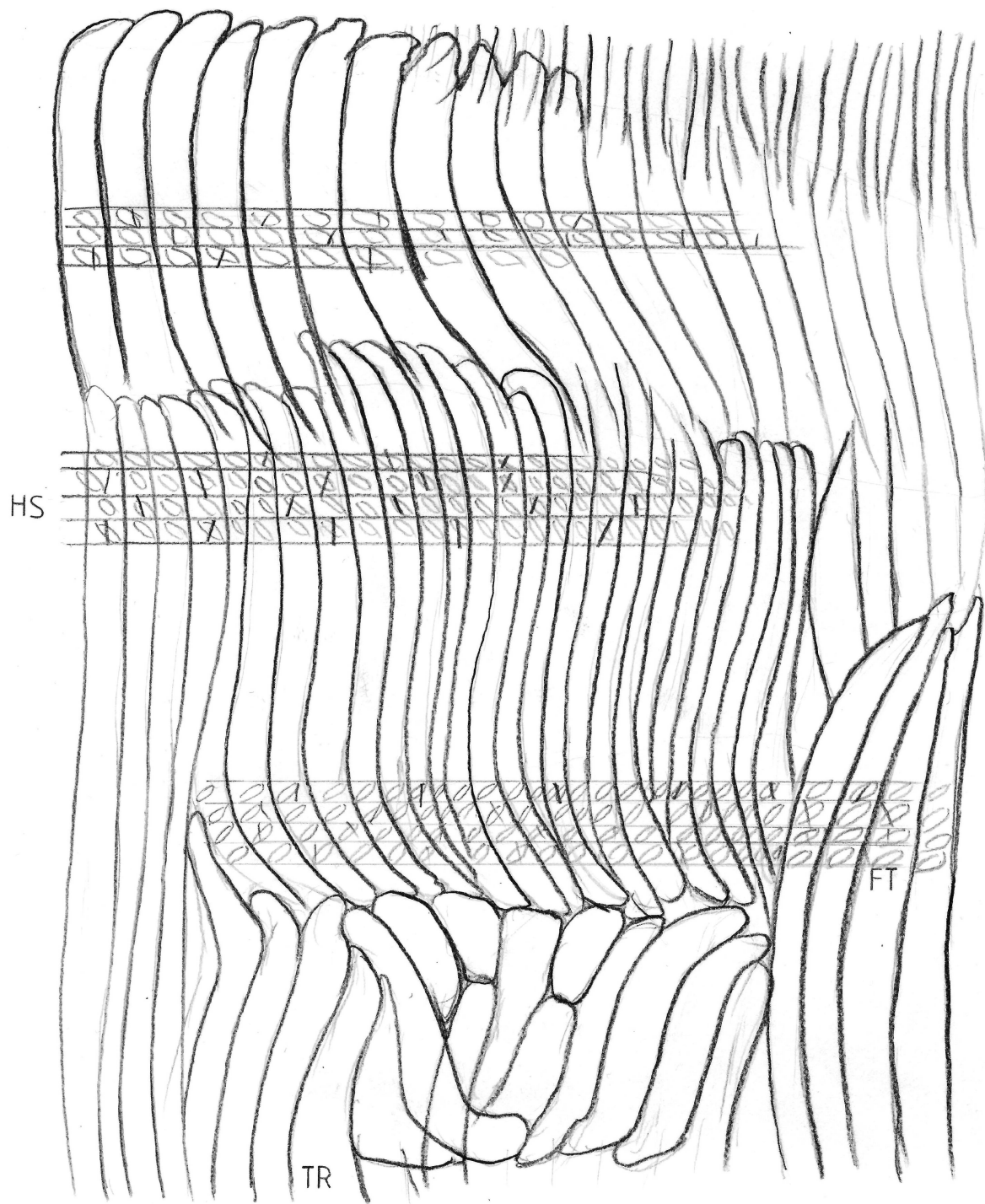
Zeichnung 11: *Pinus sylvestris*, Tangentialschnitt, 1000x



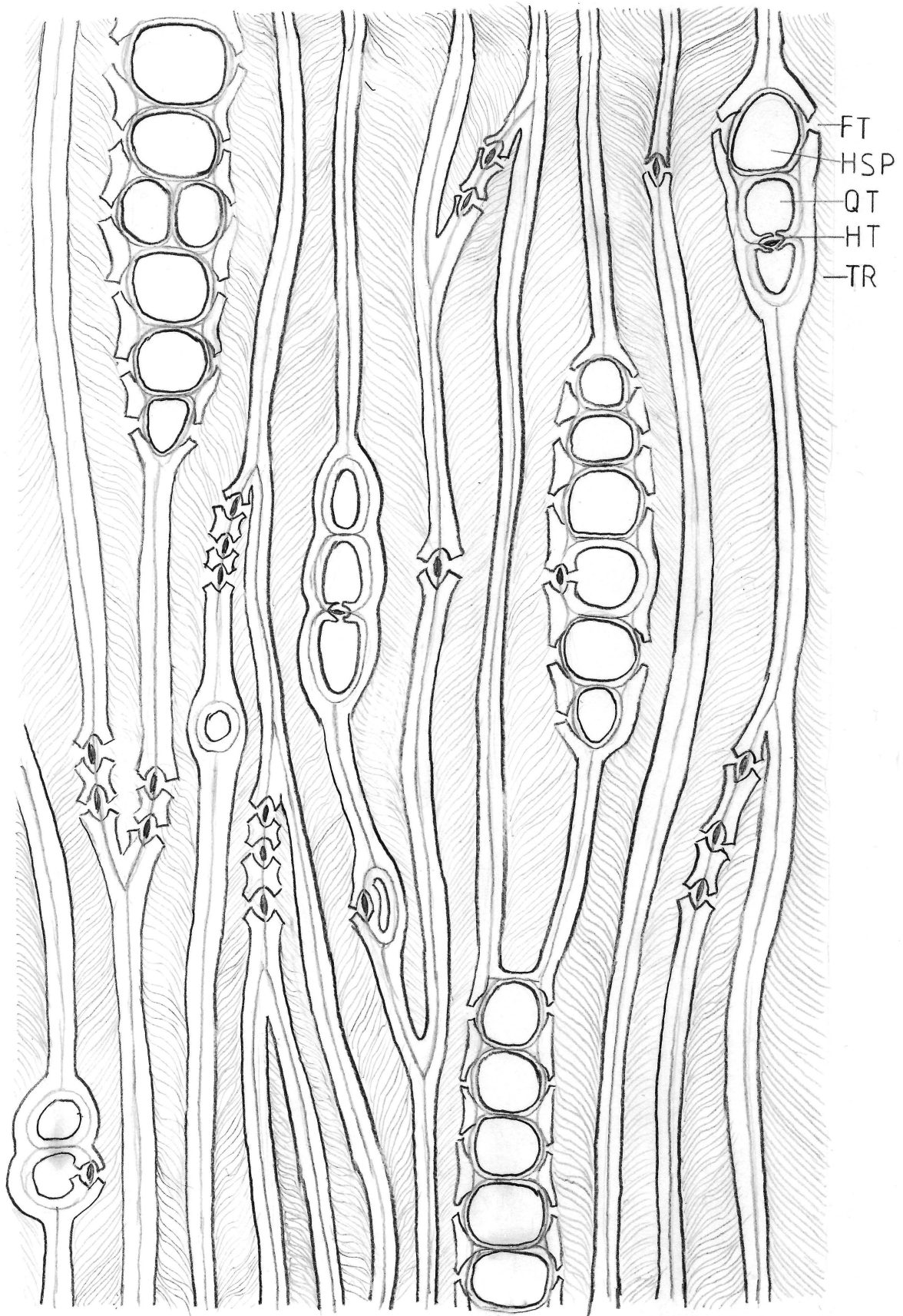
Zeichnung 12: *Betula pendula*, Tangentialschnitt, 100x



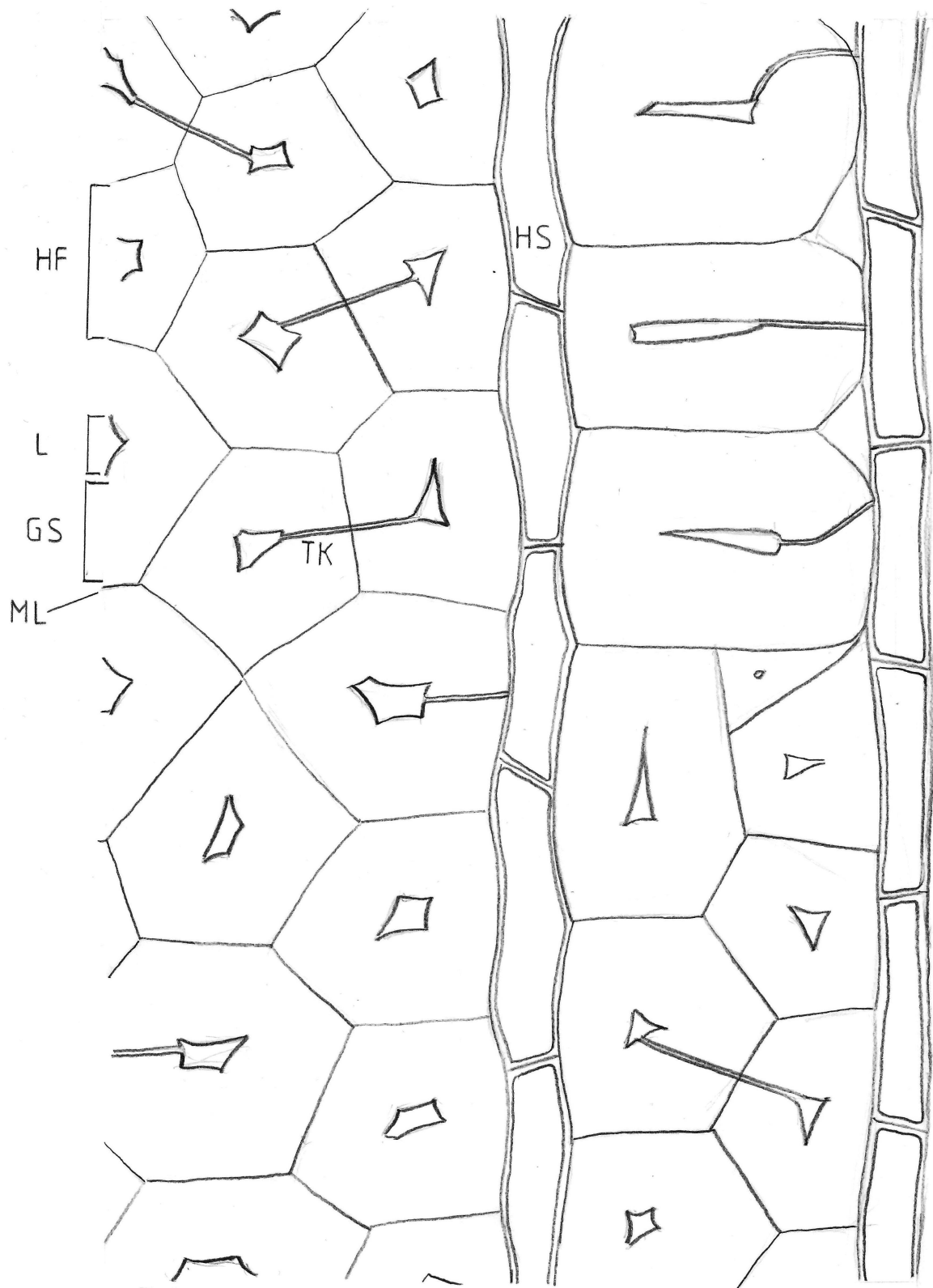
Zeichnung 13: Druckholz Pinus sylvestris, Querschnitt, 400x



Zeichnung 14: Druckholz Pinus sylvestris, Radialschnitt, 100x



Zeichnung 15: Druckholz Pinus sylvestris, Tangentialschnitt, 400x



Zeichnung 16: Zugholz *Betula pendula*, Querschnitt, 400x

9.3 Legende für die mikroskopischen Zeichnungen

AP	Axialparenchym	IZ	Interzellulare
FH	Frühholz	KD	Kristalldrüsen
EZ	Epithelzellen	L	Lumen
FT	Fenstertüpfel	ML	Mittellamelle
GS	G-Schicht (gelatinöse Schicht)	SH	Spätholz
HF	Holzfaser	T	Trachee
HK	Harzkanal	TK	Tüpfelkanal
HS	Holzstrahl	TR	Tracheide
HSP	Holzstrahlparenchym	QT	Quertracheide
HT	Hoftüpfel		

10 Danksagung

Für die Freigabe geeigneter Probenbäume im Berglwald möchte ich mich bei der Försterin Maria Reuther vom Forstamts Ismaning bedanken.

Wesentlichen Anteil am Zustandekommen dieser Arbeit hatte auch das Holzforschungsinstitut der Technischen Universität München, dessen technische Ausstattung ich nutzen durfte. Besonders bedanke ich mich bei Angelika Full für ihre freundliche Einweisung am Schlittenmikrotom, für ihre Hilfestellung bei der Anfertigung holzanatomischer Präparate sowie für die Hilfe bei der Erstellung von Fotografien am Digitalmikroskop.

11 Eidesstattliche Erklärung

Ich erkläre hiermit, dass ich die Facharbeit ohne fremde Hilfe angefertigt und nur die im Literaturverzeichnis angeführten Quellen und Hilfsmittel benützt habe.

Unterschleißheim, den 12.11.2013

Leon Schlagintweit