

Einfluss der Dorsiventralität des Astes auf die Markstrahlbildung bei der Tanne (*Abies alba* MILL.)

Von

LADISLAV KUČERA und MIHÁLY BARISKA
(Institut für Mikrotechnologische Holzforschung der ETH-Zürich)

Einleitung

In den Ästen und geneigten oder waagrechten Stämmen werden Stoffe wie Wasser und Mineralstoffe, Assimilate und Wuchsstoffe ungleichmässig verteilt und transportiert. Diese örtlichen Konzentrationsunterschiede bewirken eine strukturelle Dorsiventralität der hernach ausgebildeten Gewebe. Vom dorsiventralen Aufbau eines Astes oder Stammes kann gesprochen werden, wenn sich die obere (dorsale) Seite von der unteren (ventralen) in ihrem makroskopischen und mikroskopischen Bau unterscheidet. Unter «Dorsiventralität» verstehen wir dann die Gesamtheit der makroskopischen und mikroskopischen Unterschiede zwischen der dorsalen und der ventralen Seite des Astes oder Stammes. Die Exzentrizität (Heteroxylye) ist das wichtigste makroskopische Zeichen der Dorsiventralität. Sie beruht auf der Verschiebung der Markröhre aus ihrer zentralen Lage. Bei den Nadelhölzern ist die Verschiebung gewöhnlich nach oben (Hypoxylye), bei den Laubhölzern nach unten (Epixylye). Die herkömmliche Kreisform des Querschnittes wird bei den exzentrischen Ästen und Stämmen meistens durch eine elliptische Form ersetzt.

In einem früheren Artikel (L. KUČERA und V. NEČESANÝ 1970) wurde in der oberen Seite, im Dorsalteil von Tannen- und Pappelästen (*Abies alba* MILL. bzw. *Populus monilifera* HENRY) ein höherer Anteil von Markstrahlen als in der unteren Seite, im Ventralteil ermittelt, wobei auf der dorsalen Seite durchschnittlich mehr Zellen je Markstrahl beobachtet wurden.

In der vorliegenden Arbeit wurden die Untersuchungen über diese Markstrahlcharakteristiken auf breiterer Basis weitergeführt, wobei nur die Tanne als Untersuchungsobjekt diente. Dabei ging es einerseits um die Überprüfung der gefundenen Zusammenhänge, andererseits um die genauere Beschreibung der aufgezeigten Charakteristiken.

Material und Methoden

Zur Untersuchung wurden drei mittelständige Tannen aus einem «echten Tannenwald» (*Abietum albae*) von einem Steilhang mit W-SW Exposition herangezogen. Das Alter dieser Bäume, im Versuch als Baum 1, 2 und 3 bezeichnet, wurde zur Zeit der Fällung auf 140–160 Jahre ermittelt. Für die Probenentnahme wurden jeweils zwei bis drei gesunde und symmetrisch gewachsene Äste aus verschiedenen Höhen der Baumkronen ausgewählt. Die Äste aus dem unteren Drittel der Kronen wurden mit der Ziffer 1, aus dem mittleren mit der Ziffer 2 und aus dem oberen Drittel (nur bei Baum 3) mit der Ziffer 3 versehen. Von diesen Ästen wurden in 1 m Abständen Scheiben herausgesägt, die vom Stamm her gerechnet als Positionen 1, 2 und 3 bezeichnet wurden. Von der oberen und unteren Seite dieser Scheiben wurden jeweils aus dem kambiumnächst gelegenen Jahrring Tangentialschnitte hergestellt, in denen die Anzahl Zellen in je 1000 Markstrahlen ungeachtet deren Flächenanteile im Gewebe nach der Kompensationsmethode (L. KUČERA 1968) mikroskopisch bestimmt werden konnte. Über die Versuchsanordnung vermittelt die Tabelle 1 weiteren Aufschluss.

Ergebnisse

In der Abbildung 1a–c wurden die Messergebnisse zeichnerisch dargestellt. Auf der Horizontalachse der Koordinatensysteme wurde die Anzahl Zellen der Mark-

Tabelle 1. Versuchsanordnung und -ergebnisse

Anordnung Baum	Ast	Position	Anzahl Zellen in je 1000 Markstrahlen		Dorsiventralitäts- quotient (DQ)
			dorsal	ventral	
1	1	1	9 879	5 063	1,95
		2	6 931	5 874	1,18
		3	7 048	5 564	1,27
	2	1	7 625	4 745	1,61
		2	7 018	5 076	1,38
		3	7 239	6 106	1,19
2	1	1	6 277	5 135	1,22
		2	5 893	4 936	1,20
	2	1	7 030	5 257	1,34
		1	6 287	5 551	1,13
3	1	1	5 783	5 368	1,08
		2	5 182	4 542	1,14
	2	1	7 663	5 373	1,43
		2	6 941	4 853	1,43
		3	6 829	4 379	1,56
	3	1	6 623	5 062	1,31
		2	6 663	4 994	1,33
		3	7 778	4 247	1,83
	total für 36 000 MS			124 689	92 125

strahlhöhen, auf der Vertikalachse die dazugehörenden Häufigkeiten (%) aufgetragen. Die Anordnung der einzelnen Kurvenbilder entspricht der Verteilung der Probenstellen in der Krone. Aus diesen Darstellungen können folgende Feststellungen herausgelesen werden:

- Die Verteilungskurven der Markstrahlhöhen in Anzahl Zellen auf der ventralen Astseite zeigen das charakteristische Bild einer Poisson-Verteilung mit dem häufigsten Wert bei den niedrigen Markstrahlen. Bei sieben der insgesamt achtzehn Kurven liegt der Scheitelpunkt bei den vierzelligen Markstrahlhöhen. Der häufigste Wert weist eine Frequenz von mindestens 15% auf.
- Die Verteilungskurven im dorsalen Astteil verlaufen demgegenüber flacher und weisen zwei oder mehrere Maxima auf. Diese Kurvenmaxima gruppieren sich um die Markstrahlhöhen mit 3, 7 und 10 Zellen. Der häufigste Wert übersteigt jedoch nie die Frequenz von 12%.

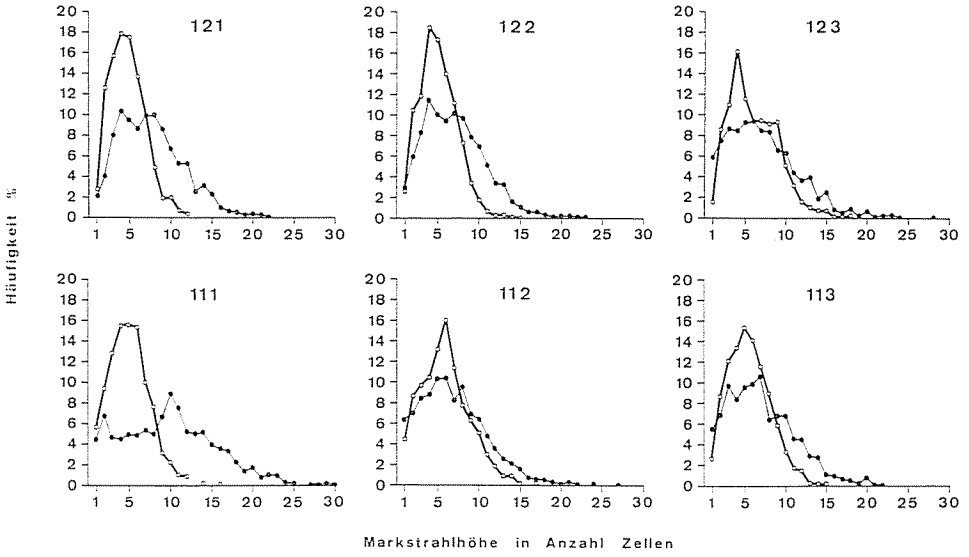
Diese Feststellungen sind gültig für jedes der untersuchten Baumindividuen und können auch in der Darstellung des Gesamttotals wiedergefunden werden. So zeigt die Abbildung 1d die typischen Verteilungsformen der ventralen und der dorsalen Astseiten. Der Scheitelpunkt der Häufigkeitsverteilung auf der unteren Astseite, summiert nun über 18000 Markstrahlen, liegt bei der Zellenzahl 4 und beträgt 15,6%. Die Kurve klingt im wesentlichen bei den 15zelligen Markstrahlen aus, obwohl Einzelbeobachtungen bis 22 Zellen in der Markstrahlhöhe gemacht werden konnten. Die Häufigkeitskurve der oberen Astseite ist breiter und deutet die Mehrgipfeligkeit, die bei den einzelnen Proben ausgeprägt vorliegt, durch den nivellierenden Effekt der Aufsummierung nur noch an. Die Scheitelpunkte liegen bei den 3- und 7zelligen Markstrahlhöhen mit Häufigkeiten von 10,2% und 8,6%. Die Frequenzwerte können von den 22zelligen Markstrahlen an vernachlässigt werden, obwohl sporadisch auch Markstrahlen bis 30 Zellen hoch registriert werden konnten.

Die Häufigkeitskurven der dorsalen und ventralen Astseite von derselben Position wurden mit einer nicht-parametrischen Testmethode, mit dem MARSHALL-Test, auf die Ungleichheit geprüft. Die Berechnungen ergaben, dass die entsprechenden Kurven (mit einer einzigen Ausnahme [$\alpha = 1\%$] unter den 18 Positionen) bis zu einer Fehlerwahrscheinlichkeit von $\alpha = 0,1\%$ zu unterscheiden waren. Diese Signifikanz deutet klar auf die bestehende strenge, strukturelle Differenz zwischen den Markstrahlen der dorsalen und ventralen Astseite hin.

Auch die Summen der ausgezählten Markstrahlzellen je Position bestätigen dieses abweichende Verhalten, indem in der oberen Astseite pro 1000 Markstrahlen in allen Fällen mehr Zellen als in der unteren gefunden wurden. Diese Summenwerte und die aus den entsprechenden Wertepaaren gebildeten Quotienten sind in der Tabelle I zusammengestellt. Die Angaben der Tabelle, zusammen mit den Verteilungskurven, lassen den Schluss zu, dass kein Trend von Position zu Position eines Astes vorhanden ist, dass aber auch keine Tendenz von den unteren zu den oberen Ästen hin besteht. Die Krone kann demnach hinsichtlich der Markstrahlverteilung als eine Einheit angesehen werden, wobei die gefundenen Unterschiede unter den Bäumen 1, 2 und 3 als nicht relevant gewertet werden.

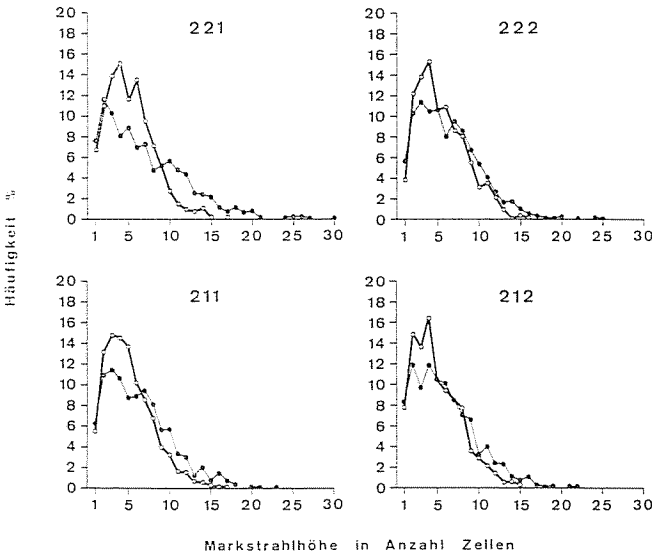
Die Quotienten, gebildet aus den Zellsummen von 1000 Markstrahlen der zwei

a



Markstrahlhöhe in Anzahl Zellen

b



Markstrahlhöhe in Anzahl Zellen

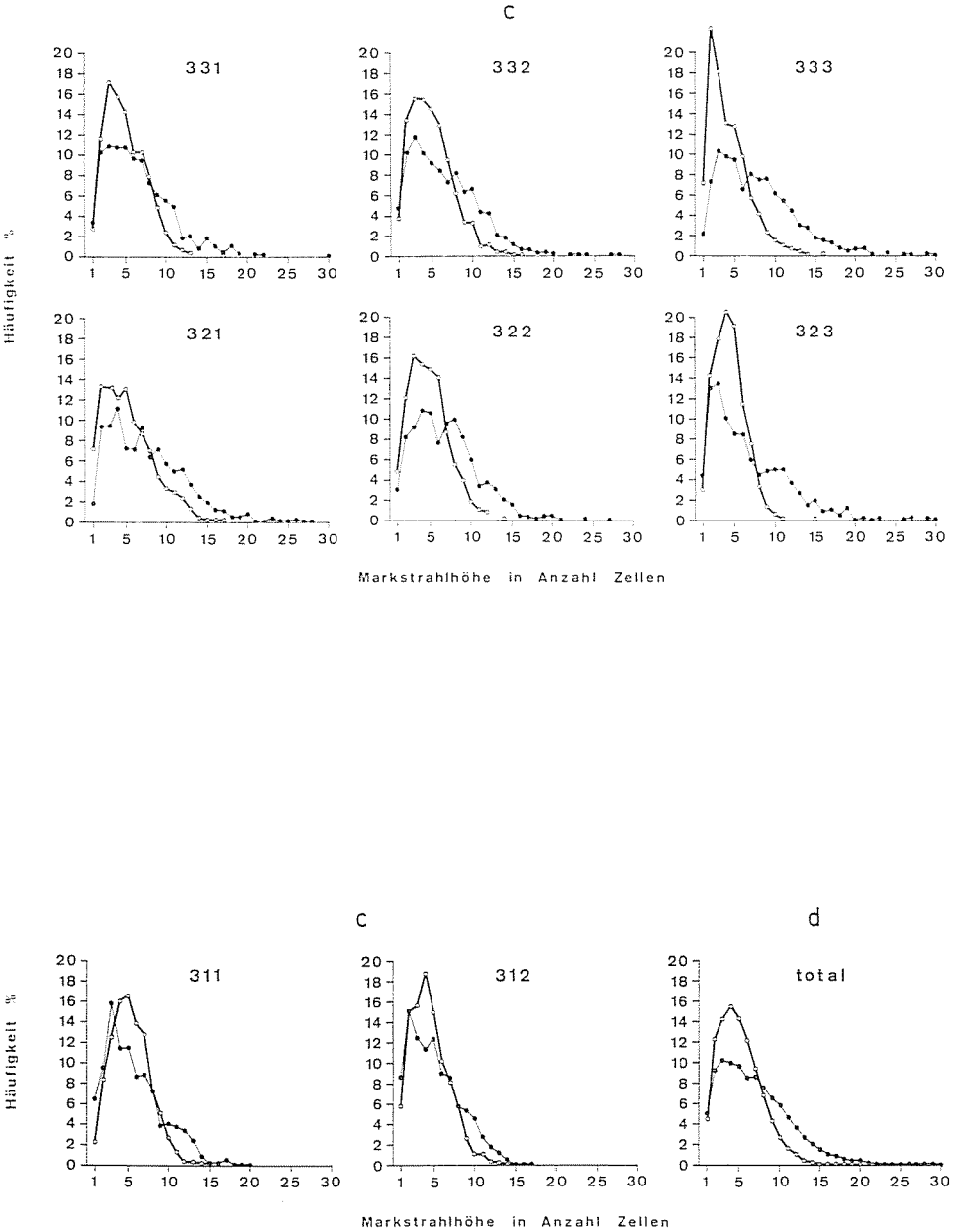


Abb. 1. Häufigkeitsverteilungen (%) der Markstrahlen nach Anzahl Zellen. Die Anordnung entspricht derjenigen in Tabelle 1.

○—○ ventrale Astseite ●—● dorsale Astseite
 a = Baum 1; b = Baum 2; c = Baum 3; d = total.

Seiten derselben Positionen, können als Mass der Dorsiventralität der Markstrahlverteilung angesehen werden.

$$\text{Dorsiventralitätsquotient (DQ)} = \frac{\text{Anzahl Markstrahlzellen pro 1000 MS in der dorsalen Astseite}}{\text{Anzahl Markstrahlzellen pro 1000 MS in der ventralen Astseite}}$$

Die Dorsiventralitätsquotienten (DQ) decken eine recht grosse Variabilität innerhalb einer Krone, ja innerhalb eines Astes auf. Der kleinste DQ mit 1,08 bzw. 1,14 wurde bei Baum 3, der grösste bei Baum 1 an derselben Position des entsprechenden Astes mit 1,95 ermittelt. Gerade diese Variabilität der vergleichbaren Probenstellen unterstreicht das Fehlen eventueller Tendenzen der Dorsiventralität der Markstrahlverteilung in einer bestimmten Richtung der Krone, beispielsweise gegen die Astspitzen hin. Im Mittel beläuft sich der DQ über alle Messstellen integriert auf 1,35.

Diskussion

Über die Unterschiede im makroskopischen und mikroskopischen Bau zwischen der dorsalen und ventralen Seite der Äste und der geneigten oder waagrechten Stämme liegen bereits zahlreiche Untersuchungen vor. Die Arbeiten über das Reaktionsholz berichten über die quantitativen und qualitativen Änderungen für Tracheen, Tracheiden und Librifasern. Über die Veränderungen des Markstrahlensystems lassen sich jedoch wenig Angaben finden. Vermutlich liegen unterschiedliche Gründe dafür vor; sicher sind die Markstrahlen aus der Sicht des Holztechnologen weniger bedeutungsvoll als die Faserelemente, zumal die Gewinnung und Interpretation von Ergebnissen über die Markstrahlverteilung eine komplizierte Aufgabe ist.

Die gesetzmässige Dorsiventralität der Markstrahlverteilung im Astholz, über die in einem früheren Artikel (L. KUČERA und V. NEČESANÝ 1970) berichtet wurde, wird durch die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit voll bestätigt. Diese Resultate stimmen gut mit jenen von P. JACCARD (1915) überein, dessen Untersuchungen an stark exzentrischen Ästen von *Sequoia sempervirens* zeigten, dass die Durchschnittszahl der Markstrahlen pro Flächeneinheit eines Tangentialschnittes aus der unteren Seite des Astes stets höher als die von der oberen Seite war (74 : 67; DQ = 1,11). Unter der Voraussetzung, dass die Flächenbelegung der Markstrahlen annähernd konstant bleibe, müssten die Markstrahlen an der dorsalen Astseite höher als an der ventralen ausfallen. In der Tat fand P. JACCARD (1915), dass die höchsten Markstrahlen der Dorsalseite des Astes diejenigen an der Ventralseite im Verhältnis von 11,5 : 11 (DQ = 1,05) übertrafen. Auf diesen negativen Zusammenhang zwischen der durchschnittlichen Markstrahlhöhe in Anzahl Zellen und der Markstrahldichte pro Flächeneinheit haben bereits M. W. BANNAN (1937) und H. H. BOSSHARD (1961) hingewiesen. Bei seinen Untersuchungen an Ästen von *Tsuga canadensis* fand M. W. BANNAN (1937), dass im Druckholz (sog. «Rotholz») auf der ventralen Astseite niedrigere Markstrahlen, angegeben in Anzahl Zellen, vorkommen als auf der dorsalen Seite (sog. «Weissholz»).

Auf Grund eigener Ergebnisse sowie derjenigen der zitierten Autoren kann die Vermutung ausgesprochen werden, dass die Dorsiventralität der Markstrahlverteilung ein allgemeines Wachstumsgesetz der Äste und der geneigten oder waagrechten Stämme ist.

Verfolgt man die Kurvenabläufe der Häufigkeitsverteilungen von Markstrahlen hinsichtlich ihrer Höhen, so ist augenfällig, dass auf der unteren Astseite in der überwiegenden Mehrheit der Fälle eingipfelige, ausgeglichene Linienverläufe registriert wurden. Häufigkeitsverteilungen dieser Art fand M. W. BANNAN (1952) für die Markstrahlen im Stamm mehrerer nordamerikanischer *Chamaecyparis*-Arten. Demgegenüber weisen die Häufigkeitsverteilungen auf der oberen Astseite mindestens zwei, oft aber mehrere Maxima auf. Dieser Unterschied kann entweder durch einen Unterschied im Neuentstehen oder durch ein Höherwerden (vielleicht beide zugleich) verursacht werden. Normalerweise entstehen die Markstrahlen im 1. bis 3. Jahrring viel häufiger als später, und sie werden anschliessend rasch erhöht. Schon wenige Jahrringe vom Mark entfernt erfolgt ein massiver Rückgang des Neuentstehens und Höherwerdens der Markstrahlen. Nach einer längeren Zeit geringfügiger Veränderungen, im hohen Alter des Baumes, kann noch eine Zunahme oder Abnahme des Neuentstehens und Höherwerdens der Markstrahlen beobachtet werden (H. J. BRAUN 1955; L. KUČERA 1968).

Eine Mehrgipfeligkeit der Häufigkeitskurve der Markstrahlhöhen in Anzahl Zellen kann daher auf folgende Erscheinungen hindeuten:

1. Die Markstrahlen entstehen nicht nur in den ersten 1–3 Jahrringen stossweise, sondern auch im späteren Alter gemäss der Anzahl der Kurvenmaxima. Angenommen, das Höherwerden der Markstrahlen halte mit der Neuentstehung einigermassen Schritt, wandern diese Häufigkeitsspitzen in Richtung grösserer Markstrahlhöhen. Als Folge können Häufigkeitskurven wie jene auf der dorsalen Astseite entstehen.
2. Nach einem anderen Modell dürfte die Mehrgipfeligkeit der Verteilungskurve dadurch zustandekommen, dass das Höherwerden der Markstrahlen in grösseren Sprüngen vor sich geht, so dass die Wachstumsrate wiederholt erhöhte Werte bei andauernder Neuentstehung von Markstrahlen annimmt.

Wahrscheinlich kann die Mehrgipfeligkeit der Markstrahlverteilung der dorsalen Astseite auf die sich ergänzende Wirkung beider beschriebenen Vorgänge zurückgeführt werden.

Schliesslich sei noch auf den Tatbestand hingewiesen, dass P. JACCARD (1915) keine Abhängigkeit zwischen der Dorsiventralität der Markstrahlverteilung und den Dimensionen des Astes einerseits, bzw. der Höhe des Astansatzes über dem Boden andererseits eruieren konnte. Entsprechende Gruppierungen der hier präsentierten Ergebnisse bestätigen diese negativen Befunde vollumfänglich.

K. SANIO (1872) hat die gesetzmässigen Veränderungen der Zelllänge und der Lumenweite der Tracheiden bei der Föhre (*Pinus sylvestris* L.) entdeckt. Dabei weist er wiederholt darauf hin, dass die sonst strengen Gesetzmässigkeiten in den Ästen oft gestört werden. In der vorliegenden Arbeit konnten keine Gesetzmässigkeiten für die Markstrahlverteilung und ihre Dorsiventralität in Abhängigkeit von der

Höhe des Astansatzes über dem Boden sowie der Entfernung der Probescheibe vom Stamm ermittelt werden. Diese Tatsache deutet darauf hin, dass für die Verteilung der Markstrahlen in den Ästen andere als die SANIOSchen Gesetzmässigkeiten gefunden werden müssen. Es ist aber auch möglich, dass das Fehlen bestimmter Tendenzen in der Markstrahl-Verteilung teilweise durch die von K. SANIO beschriebenen Unregelmässigkeiten verursacht worden ist.

M. W. BANNAN (1954) hat bei *Thuja occidentalis* auf Grund seiner Untersuchungen einen positiven Zusammenhang zwischen der durchschnittlichen Markstrahlhöhe (und Anzahl Markstrahlzellen pro Flächeneinheit) und der Jahrringbreite festgestellt. Auf Grund dieser Tatsache sowie der Ergebnisse der eigenen Untersuchungen kann die Annahme nicht von der Hand gewiesen werden, dass ein Zusammenhang zwischen der Dorsiventralität der Markstrahlverteilung und dem exzentrischen Aufbau des Astholzes besteht, ferner weil die Exzentrizität aus den unterschiedlichen Jahrringbreiten im dorsalen und ventralen Astteil folgt.

Zusammenfassung

In der vorgelegten Arbeit wurde von Untersuchungen über die Verteilung von Markstrahlhöhen gemäss Anzahl Zellen im Astholz von Tanne (*Abies alba* MILL.) berichtet. Beobachtungen über dieses Merkmal wurden an drei Baumindividuen, in jeweils drei unterschiedlichen Teilen der Krone und in drei verschiedenen Entfernungen der Probenstellen vom Astansatz getroffen. Die Ergebnisse können wie folgt zusammengefasst werden:

1. In allen 18 untersuchten Probenstellen enthielten 1000 Markstrahlen aus der dorsalen Astseite ausnahmslos mehr Zellen als die gleiche Anzahl Markstrahlen aus der ventralen Astseite. Das Verhältnis der Summenwerte von Anzahl Zellen aller Markstrahlen der einander gegenüberliegenden Astseiten lässt sich mit 1,35 angeben. Dieses Verhältnis wird als Dorsiventralitätsquotient der Markstrahlverteilung (DQ) bezeichnet.
2. Die Häufigkeitsverteilungen der Markstrahlhöhen sind auf der ventralen Astseite eingipfelig, schmal und links-verschoben. Demgegenüber ergeben die Frequenzwerte auf der dorsalen Seite flachere, breitere und mehrgipfelige Verteilungskurven. Der Unterschied zwischen den Verteilungsformen ist statistisch relevant.
3. Ausser den aufgezeigten Differenzen zwischen der unteren und der oberen Astseite konnte hinsichtlich der Markstrahlhöhen keine Tendenzmässigkeit innerhalb der Krone ermittelt werden.
4. Die Dorsiventralität der Markstrahlverteilung wurde mit Konzentrationsunterschieden der im Ast transportierten und gelagerten Stoffe erklärt und für das Zustandekommen der unterschiedlichen Verteilungsformen der Markstrahlhöhen Entstehungsmodelle vorgeschlagen.
5. Es wurde auf einen vermutlichen Zusammenhang zwischen der Dorsiventralität der Markstrahlverteilung und der Exzentrizität des Astes hingewiesen.

Summary

The present paper deals with studies on the distribution of ray height as a function of the amount of cells in branches of *Abies alba* MILL. For the observations about this phenomenon three trees were chosen. Sample disks were taken at different regions of the tree tops and at different distances from the stem. The results can be summarized as follows:

1. In all specimens rays from the dorsal side of the branches contained more cells than rays on the ventral side. For comparison, cells in 1000 rays of the dorsal side and in 1000 rays of the ventral side of the branches were counted. The ratio of the cell sums over all rays of the branch positions lying opposite to each other is 1,35. This ratio is called quotient of dorsiventrality of ray distribution.
2. The frequency distributions of ray heights on the ventral side of the branches show only one peak, are narrow and shifted to the left. On the other hand, the frequency values on the dorsal side of branches are flatter, larger and show several peaks. The difference between the distribution forms is statistically relevant.
3. Apart from the differences between the lower and upper side of the branches, no tendency could be found regarding ray heights within the tree top.
4. Dorsiventrality of ray distribution is supposed to be caused by differences in concentration of the substances which are transported and stored in a branch. Hypotheses have been given for the difference in distribution forms of ray heights.
5. Correlation between dorsiventrality of ray distribution and excentricity of the branch has been assumed.

Literatur

- BANNAN, M. W.: Observations on the Distribution of Xylem-ray Tissue in Conifers. *Annals of Botany* 1: 717-726, 1937.
- The Microscopic Wood Structure of North American Species of *Chamaecyparis*. *Canadian Journal of Botany* 30: 170-187, 1952.
- Ring Width, Tracheid Size, and Ray Volume in Stem Wood of *Thuja occidentalis* L. *Canadian Journal of Botany* 32: 466-479, 1954.
- BOSSHARD, H. H.: Strukturvergleich an Fichtenholz verschiedener Standorte. *Schweiz. Zeitschrift für Forstwesen* 112: 317-332, 1961.
- BRAUN, H. J.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Markstrahlen. *Botanische Studien* 4: 73-131, 1955.
- JACCARD, P.: Über die Verteilung der Markstrahlen bei den Coniferen. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 33: 492-498, 1915.
- KUČERA, L.: Anatomische Studie über die Entwicklung und Verteilung von Markstrahlen bei der Tanne (*Abies alba* MILL.). II. Verteilung von Markstrahlen im jungen Tannenstamm. *Drevársky výskum* 13: 164-184, 1968.
- KUČERA, L. and NEČESANÝ, V.: The Effect of Dorsiventrality on the Amount of Wood Rays in the Branch of Fir (*Abies alba* MILL.) and Poplar (*Populus monilifera* HENRY). Part I. Some Wood Ray Characteristics. *Drevársky výskum* 15: 1-6, 1970.
- SANIO, K.: Über die Grösse der Holzzellen bei der gemeinen Kiefer (*Pinus silvestris*). *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik* 8: 401-420, 1872.

