

## Das abnorme Dickenwachstum von *Haematoxylon brasiletto* KARSTEN

Von

KARL MÄGDEFRAU

Mit 6 Abbildungen

### Resumen

Las ramas de la Cesalpiniácea *Haematoxylon brasiletto* KARSTEN tienen en sus macroblastos tres filas de braquiblastos. En las zonas de los braquiblastos, la actividad del cámbium es reprimido, mientras en las zonas entre éllas se forma mucho leño secundario. Por eso macroblastos más viejos muestran un corte transversal redondeado-triangular.

### Zusammenfassung

Die Sprosse der Caesalpiniacee *Haematoxylon brasiletto* KARSTEN tragen an ihren Langtrieben drei Reihen von Kurztrieben. Im Bereich der Kurztriebe ist die Tätigkeit des Cambiums gehemmt, während in den dazwischen liegenden Bereichen sehr viel Sekundärholz gebildet wird. Ältere Langtriebe weisen daher einen abgerundet-dreieckigen Querschnitt auf.

Zu den kennzeichnenden Gehölzen der Kakteen-Dornbusch-Vegetation an der karibischen Küste Kolumbiens gehört der „Blutholzbaum“ oder „Palo de Brasil“, *Haematoxylon brasiletto* KARSTEN, aus der Familie der Caesalpiniaceae (Abb. 1). Wie auch die übrigen Laubhölzer dieser Pflanzenformation (z. B. *Gyrocarpus americanus*, *Acacia farnesiana*, *A. tortuosa*, *Prosopis juliflora*, *Bombax barrigon*) ist *Haematoxylon brasiletto* nur während der Regenzeit belaubt und wirft mit dem Einsetzen der Trockenzeit die Blätter ab. Im unbelaubten Zustand tritt eine Eigentümlichkeit der mit kräftigen Sproßdornen besetzten Äste und Stämme hervor: sie sind nicht, wie bei fast allen Bäumen, zylindrisch, sondern weisen auffällige Längsrippen auf, so daß der Querschnitt ein abgerundetes Dreieck mit eingedellten Seiten darstellt. Das Zustandekommen dieser Längsrippen soll im Folgenden untersucht werden.

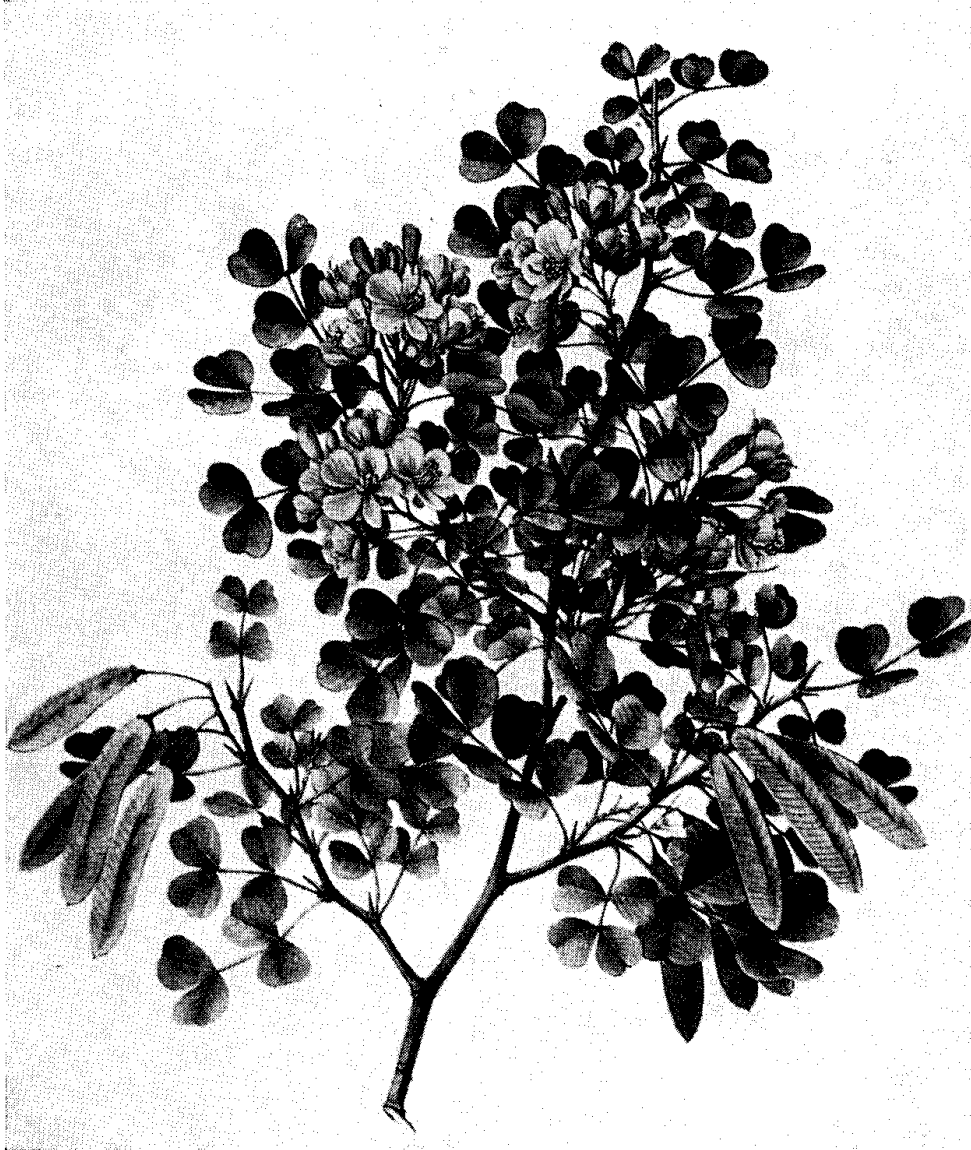


Abb. 1. *Haematoxylon brasiletto*. Zweig mit Blüten und Früchten. Aus H. KARSTEN 1869 (vol. II, Tab. 114). 1/2 nat. Gr.

### Morphologie der Sproßachse

Die Sprosse von *Haematoxylon brasiletto* sind in Lang- und Kurztriebe differenziert. Letztere werden höchstens bis 6 cm lang und sind fast durchweg zu Dornen zugespitzt; sie stehen an den Langtrieben in drei schwach schraubig verlaufenden Längsreihen. Wie schon an jungen Sprossen erkennbar, stehen die Kurztriebe in Rinnen der Langtriebe und zwar derart, daß die Rinnen den Längsreihen entsprechen (Abb. 2).



Abb. 2. *Haematoxylon brasiletto*. Sproßachsen verschiedenen Alters. 2/3 nat. Gr.

Zwischen den Rinnen bilden sich Längswülste aus. Somit weisen die Langtriebe einen abgerundet-dreieckigen Querschnitt auf (Abb. 6), wobei die Seiten des Dreiecks mehr oder weniger eingedellt sind.

Die Erscheinung, daß ein Holzkörper nicht rein zylindrische Gestalt zeigt, sondern mehr oder weniger ausgeprägte Längsrippen aufweist, bezeichnet man als „Spannrückigkeit“. Unter den mitteleuropäischen Bäumen besitzt lediglich die Hainbuche (*Carpinus betulus*) einen solchen „spannrückigen“ Holzkörper. Wie bei *Carpinus* beruht auch bei *Haematoxylon* die Spannrückigkeit auf einem unterschiedlichen Dickenwachstum der Sproßachse.

### Histologie der Sproßachse

Das Mark hat einen Durchmesser von etwa 0,75 mm und besteht aus rundlichen Zellen, deren Durchmesser im allgemeinen von innen nach außen abnimmt (von 50  $\mu\text{m}$  bis 5  $\mu\text{m}$ ). Der Umriss des Mark ist durch die anschließenden 18—25 Protoxylemgruppen sternförmig.

An das englumige Protoxylem schließt sich jeweils eine Gruppe von 2—12 weitlumigen Tracheen unmittelbar an.

Das Sekundärholz besteht aus drei, auf dem Querschnitt (Abb. 3) scharf unterschiedenen Zelltypen: Tracheen, Holzparenchym und Holzfasern.

Die Tracheen stehen teils einzeln, teils in Gruppen zu 2 bis 5 beisammen. In den Zweiergruppen sind die beiden Zellen radial oder tangential angeordnet, in den größeren Gruppen stets radial. Der Durchmesser der Tracheen schwankt zwischen 15 und 90  $\mu\text{m}$ . Die Tracheen sind stets von Parenchym umgeben, liegen also niemals in den Holzfaserbändern; sie grenzen höchstens an diese an, sind aber von ihnen durch eine Lage schmaler Parenchymzellen abgegrenzt. Die Querwand-Durchbrechungen sind einfach. Die quer-elliptischen Hoftüpfel haben einen größeren Durchmesser von 2,5—4  $\mu\text{m}$ .

Das Holzparenchym bildet tangential verlaufende, nur von den Markstrahlen unterbrochene, meist 30—50  $\mu\text{m}$  breite Bänder (Abb. 3). Der Radial-Durchmesser der Parenchymzellen schwankt im allgemeinen zwischen 10 und 15  $\mu\text{m}$ . Viele Parenchymzellen enthalten einen großen Calciumoxalatkristall. Diese Kristallzellen sind zu langen, senkrechten Reihen angeordnet, welche auf Radial- und Tangential-schnitten deutlich hervortreten (Abb. 5).

Die Holzfasern bilden ebenfalls tangential verlaufende Bänder, die jedoch, besonders an älteren Zweigen, eine wesentlich größere Breite als die Parenchymbänder erreichen (bis 150  $\mu\text{m}$ ). Der Durchmesser der Faserzellen beträgt i. allg. 5—10  $\mu\text{m}$ .

Die Markstrahlen zeigen eine außergewöhnliche Variabilität (Abb. 4); sie sind 1—5 Zellen breit und 2—25 Zellen hoch; die Zahl der

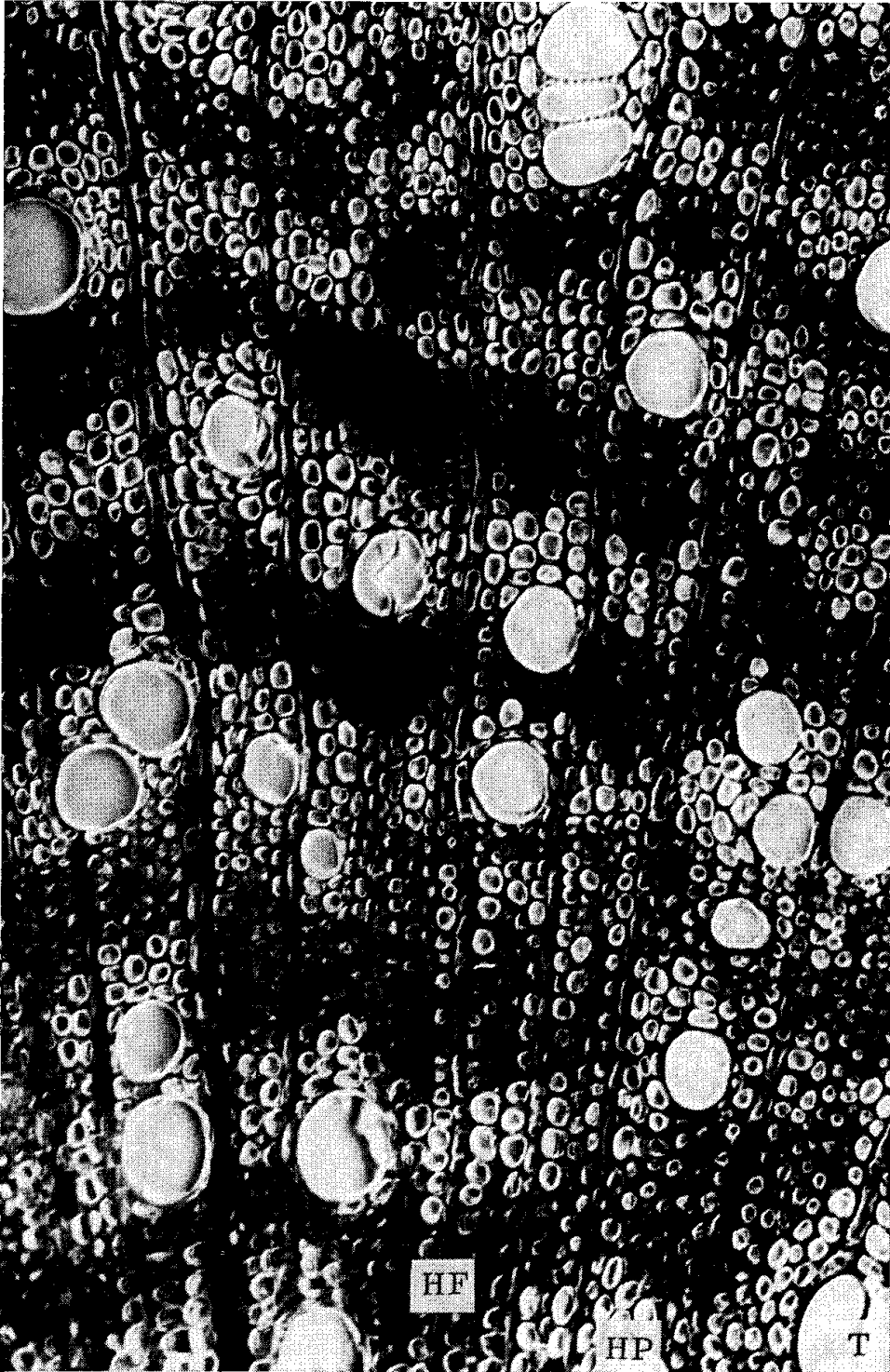


Abb. 3. *Haematoxylon brasiletto*. Querschnitt durch das Sekundärholz. HF = Holzfasern, HP = Holzparenchym, T = Trachee. 220/1 nat. Gr.



Abb. 4. *Haematoxylon brasiletto*. Tangentialer Längsschnitt durch das Sekundärholz. HF = Holzfasern, HP = Holzparenchym, M = Markstrahl, T = Trachee. 300/1 nat. Gr.

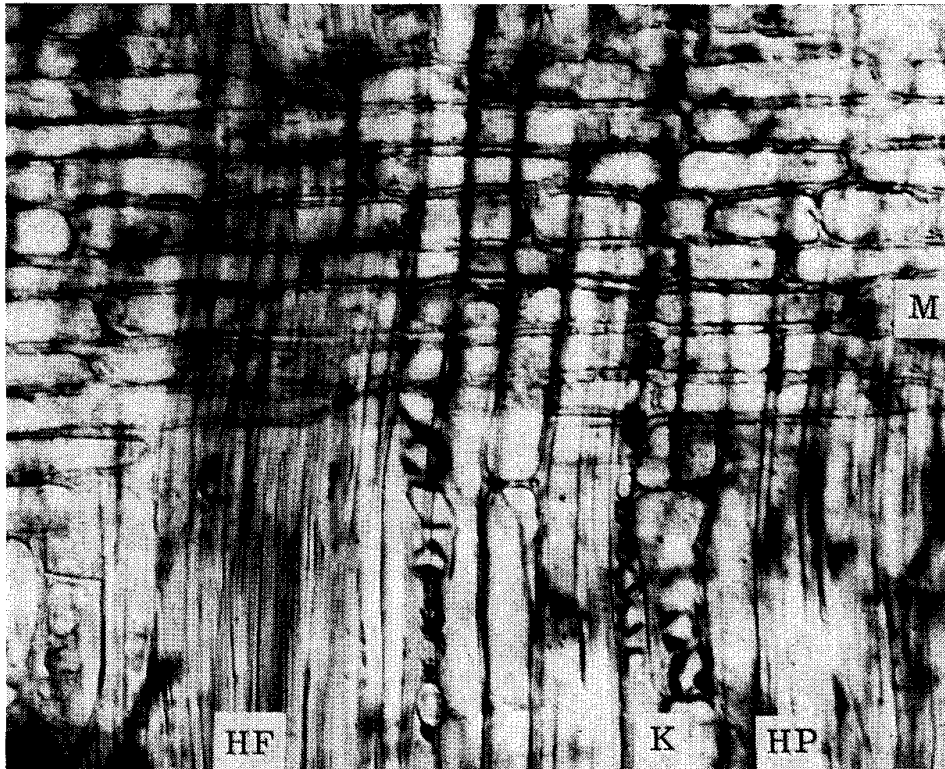


Abb. 5. *Haematoxylon brasiletto*. Radialer Längsschnitt durch das Sekundärholz. HF = Holzfasern, HP = Holzparenchym, K = Holzparenchymzellen mit Kristallen von Calciumoxalat, M = Markstrahl. 500/1 nat. Gr.

Zellen auf dem Tangentialschnitt schwankt zwischen 2 und 65. Gelegentlich können auch zwei Markstrahlen miteinander verschmelzen. Im Sekundärholz junger Zweige herrschen die einreihigen, im Holz älterer Zweige die mehrreihigen Markstrahlen vor. Die Zellen der Markstrahlen sind 7–15  $\mu\text{m}$  hoch; die Kantenzellen sind etwas höher (9–17  $\mu\text{m}$ ). Im älteren Holz kommen auf 0,5 mm Tangentialer Streckung 5–7 Markstrahlen.

Das Kernholz weist eine dunkelblutrote Färbung auf, die zu dem Namen *Haematoxylon* (= Blutholz) führte. Der Farbstoff (Brasilin, vgl. S. J. RECORD & R. W. HESS 1943: 278) wird vor allem in den Holzfaserbändern abgelagert.

### Dickenwachstum

Das sekundäre Dickenwachstum verläuft äußerst ungleichmäßig, indem im Bereich der in Längsreihen stehenden Kurztriebe, vor allem in den ersten Jahren, nur wenig, in den dazwischen liegenden Bereichen

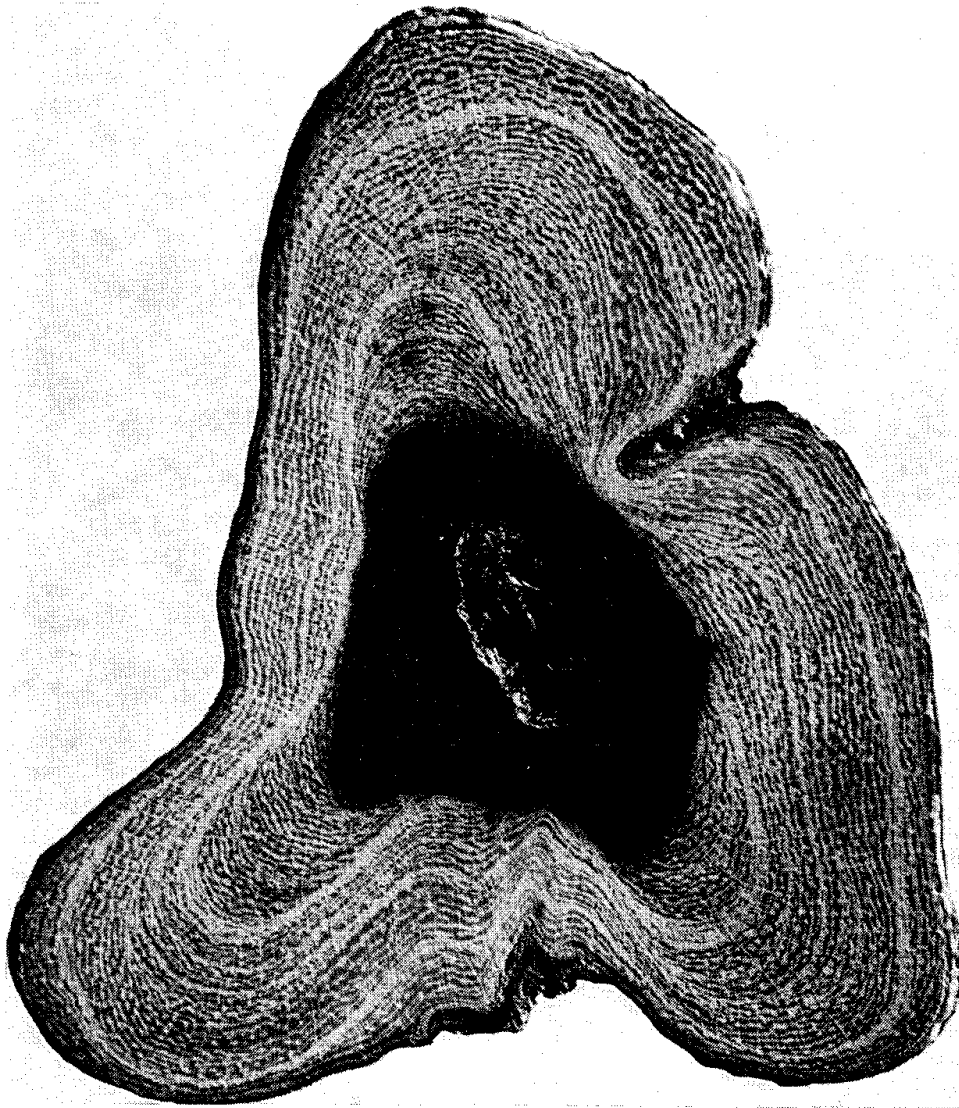


Abb. 6. *Haematoxylon brasiletto*. Querschnitt durch eine sechsjährige Sproßachse. Rechts: überwallter Kurztrieb. Kernholz rotbraun. 4/1 nat. Gr.

dagegen sehr viel Sekundärholz gebildet wird (Abb. 6). An älteren Zweigen werden die Kurztriebe mehr oder weniger umwuchert und überwallt. Es erhebt sich die Frage, welche Ursachen dieses ungleichmäßige Dickenwachstum bewirken.

Bei *Carpinus betulus* ist die Spannrückigkeit der Stämme bereits von mehreren Autoren (z. B. K. RUBNER 1910, W. HOLDHEIDE 1956) untersucht worden. Der Umstand, daß im Bereich der Rippen neue Cambium-Initialen durch antiklinale Teilungen entstehen, im Bereich der Dellen aber Cambiumzellen ausfallen, führt zu dem auf dem Querschnitt deut-



lichen Divergieren der Markstrahlen in den Rippen und zum Konvergieren derselben in den Dellen. Letzteres führt zur Bildung von „zusammengesetzten Markstrahlen“ (unrichtigerweise in der Literatur „falsche Markstrahlen“ genannt). Auch bei dem durch welligen Verlauf der Jahrringe gekennzeichneten sog. „Haselwuchs“ von *Picea abies* stellten H. ZIEGLER & W. MERZ (1961) einen höheren Markstrahl-Anteil im Bereich der Jahrring-Einbuchtungen fest. Diese Beziehungen zwischen abnormem Dickenwachstum und Verlauf sowie Verteilung der Markstrahlen lassen sich auch auf dem Querschnitt durch das Haematoxylon-Holz erkennen. Im Rippen-Bezirk divergieren die Markstrahlen so stark, daß zwei Strahlen, die anfangs parallel laufen, schließlich um mehr als 90° voneinander abweichen. Dementsprechend werden in kurzer Folge sekundäre Markstrahlen eingezogen, so daß der Markstrahl-Abstand von innen nach außen ziemlich gleich bleibt; so wurden, um ein Zahlenbeispiel zu geben, zwischen zwei stark bogig divergierende Markstrahlen auf eine Zuwachsstrecke zu 10 mm 90 sekundäre Markstrahlen eingezogen. Im Holz der Dellen-Bezirke laufen die Markstrahlen weitgehend parallel oder konvergieren ein wenig (letzteres aber nur im innersten Bereich); in diesem Areal werden also mit zunehmendem Dickenwachstum keine neuen Markstrahlen gebildet; gelegentlich fallen einzelne Markstrahlen aus.

Die Relation zwischen abnormem Dickenwachstum und Markstrahlverlauf ergibt sich aus der zunehmenden Zahl antikliner Teilungen der Cambiumzellen im Bereich der Rippen. Durch welche physiologischen Vorgänge das abnorme Dickenwachstum aber letzten Endes gesteuert wird, ist nach wie vor unbekannt und kann nur auf experimentellem Weg aufgeklärt werden.

Das Material von *Haematoxylon brasiletto* wurde anlässlich eines von der „Deutschen Forschungsgemeinschaft“ unterstützten Forschungsaufenthaltes im „Instituto Colombo-Alemán de Investigaciones Científicas“ (Dezember 1966 — März 1967) am Cerro Santo Cristo südwestlich von Santa Marta gesammelt. — Herrn Dr. H. J. SCHRADER danke ich für seine Hilfe bei der Herstellung der mikroskopischen Präparate.

#### Schrifttum

- BRAUN, H. J.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Markstrahlen. — Bot. Stud., 4, 73—131, Jena 1955.  
 HOLDHEIDE, W.: Über das abnorme Dickenwachstum der Hainbuche (*Carpinus betulus*). — Bot. Stud., 4, 132—164, Jena 1956.  
 HUBER, B.: Grundzüge der Pflanzenanatomie. — I—XII u. 1—243, Berlin 1961.  
 KARSTEN, H.: Florae Columbiae terrarumque adiacentium specimina selecta. — 2 Vol., Berlin 1861 et 1869.  
 RECORD, S. J. & HESS, R. W.: Timbers of the New World. — New Haven 1943.

- RUBNER, K.: Das Hungern des Cambiums und das Aussetzen der Jahrringe. — Naturwiss. Z. Forst- u. Landwirtsch., 8, 212—262, Stuttgart 1910.
- ZIEGLER, H. & MERZ, W.: Der „Hasel“-Wuchs. Über Beziehungen zwischen unregelmäßigem Dickenwachstum und Markstrahlverteilung. — Holz als Roh- u. Werkstoff, 19, 1—8, Berlin 1961.

Anschrift des Autors:

Prof. Dr. KARL MÄGDEFRAU, Institut für Biologie, Laboratorium für spezielle Botanik, Auf der Morgenstelle 1, 74 Tübingen, Deutschland.