

Zeitschrift: Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen = Swiss forestry journal = Journal forestier suisse
Herausgeber: Schweizerischer Forstverein
Band: 117 (1966)
Heft: 3-4

Artikel: Aspekte der Alterung in Waldbäumen
Autor: Bosshard, H.H.
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-766315>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. 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. [Siehe Rechtliche Hinweise.](#)

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. [Voir Informations légales.](#)

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. [See Legal notice.](#)

Download PDF: 16.03.2025

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

Aspekte der Alterung in Waldbäumen¹

Von H. H. Bosshard

Institut für Mikrotechnologische Holzforschung der ETH, Zürich

Oxf. 181.7:81

1. Einleitung

Alterungsphänomene in Bäumen können von verschiedenen Seiten her untersucht werden. Die *dendrologische* und die *ökologische* Betrachtungsweise stellen den äußeren Habitus von Baumgewächsen in den Vordergrund und unterscheiden zwischen Jugend- und Altersformen (siehe zum Beispiel R. Fritzsche, 1948, M. Schaffalitzky de Muckadell, 1956, E. Rohmeder, 1956). In rasch wachsenden Baumarten, wie etwa der Pappel, spielen diese äußeren Aspekte der Alterung eine wichtige Rolle im Zusammenhang mit der vegetativen Vermehrung durch Stecklinge. Es tauchen dabei viele wichtige Fragen auf über die Altersabhängigkeit des Stecklingholzes und deren Einflüsse auf die spätere Entwicklung des Klonmaterials, auf die bis heute noch keine befriedigenden Antworten gegeben werden können. Anders gerichtet als eben dargelegt sind die Beiträge der *Holzbiologie* zum Problem der Alterung von Bäumen. Hier werden Veränderungen im Rinden- und Holzkörper in Abhängigkeit von der Zeit immer auf das zwischen Rinde und Holz oder, genauer ausgedrückt, zwischen Phloem und Xylem gelegene Bildungsgewebe (Kambium) zurückgeführt. Es stehen somit drei Gewebekomplexe zur Diskussion, die zwar sehr enge innere Relationen zueinander aufweisen, funktionell aber ganz verschieden sind.

In der *Gerontologie* ist besonders von A. Weismann (1891) die Frage der Unsterblichkeit der zur Selbsterneuerung befähigten Einzeller und der zeitlichen Begrenzung der Mehrzeller in den Vordergrund gerückt worden. Nach seiner Auffassung soll die Zeitabhängigkeit der höher organisierten Pflanzen und Tiere mit der in ihnen vollzogenen Arbeitsteilung in somatische und zur Reproduktion befähigte Einheiten zusammenhängen. Alterungsstudien in Bäumen können durchaus von diesem Standpunkt ausgehen und somit das Funktionelle der verschiedenen Gewebetypen als weiteren Parameter neben der Zeit einsetzen. Im weiteren müssen die von B. L. Strehler (1962) genannten und in der allgemeinen Gerontologie geläufigen Kriterien angewendet werden, nach welchen nur dann von biologischen Alterungseffekten gesprochen werden kann, wenn diese *universell*

¹ Vortrag, gehalten in der Naturforschenden Gesellschaft Zürich.

gelten und nicht etwa nur auf bestimmte Individuen einer Art zufällig zutreffen, in Abhängigkeit von *endogenen* Faktoren stehen und nicht durch Außeneinflüsse bestimmt werden, ferner *progressiv* zunehmen mit der Zeit und schließlich die *Mortalität* erhöhen.

Biologische Alterungsphänomene spielen sich im Baum wie in anderen Organismen in molekularen, in submikroskopischen und in mikroskopischen Räumen ab und haben biochemische, physikalische und morphologische Veränderungen zur Folge. Alterungsuntersuchungen in Baumgewächsen sind aber recht jungen Datums und konzentrieren sich deshalb immer noch vorwiegend auf das Morphologische, ausgehend von der Histologie und Cytologie des Phloems, des Kambiums und des Xylems.

2. Alterung des Kambiums

Im Bildungsgewebe lassen sich in Abhängigkeit von der Zeit Veränderungen von Zelldimensionen und vom Teilungsrhythmus feststellen. Es ist aus Arbeiten von I. W. Bailey (1923) bekannt geworden, daß die Fusiform-Initialen mit der Zeit länger werden und dann in der Größe mehr oder weniger konstant bleiben. Dieses Phänomen ist in entwicklungsgeschichtlich alten Formen, zum Beispiel den Koniferen, allerdings wesentlich ausgeprägter als in jungen Kambien. Anfänglich besitzen Koniferen-Kambien Fusiform-Initialen von etwa 1 mm Länge. Innerhalb der ersten 80 Jahre werden diese Initialzellen immer länger, bis sie mit etwa 4 mm ihre endliche Größe erreicht haben. Es zeigt sich somit in diesem Material eine deutliche und meßbare Abhängigkeit des Bildungsgewebes von der Zeit. Weniger ausgeprägt fällt die Kurve für höherentwickelte Dikotyledonen aus, indem hier die minimalen und maximalen Längen etwa zwischen 0,8 mm und 1,2 mm begrenzt sind, wobei der Endwert schon nach 60 Jahren erreicht wird. Noch weiter spezialisierte Dikotyledonen lassen diese Tendenz der geringen Längenzunahme in kurzen Zeiträumen noch deutlicher erkennen, indem hier nur während 20 Jahren Längenzuwachse von etwa 0,6 bis 0,8 mm zu messen sind. In dikotylen Baumgewächsen mit einem sogenannten Stockwerk-Kambium, das heißt, der am weitesten entwickelten Form des Bildungsgewebes, wo Fusiform- und Markstrahl-Initialen im Tangentialschnitt geschichtet sind, schrumpft die Periode der Längenentwicklung auf weniger als ein Jahr zusammen, so daß die Längenkurve parallel zur Abszissenachse zu liegen kommt. Die in den Koniferen gefundene Zeitabhängigkeit geht somit im Laufe der phylogenetischen Entwicklung des Bildungsgewebes deutlich verloren. Diese Tatsache muß später berücksichtigt werden bei der Diskussion über die Art der Alterung des Kambiums.

Das Kambium ist ein zur Reproduktion befähigtes Gewebe; seine Initial- und Mutterzellen teilen sich während der Vegetationsperiode in einem steten Rhythmus, was sich im Dicken- und Weitenwachstum des Stammes manifestiert. Die perikline Teilungsrichtung, in der die neuen Zellwände par-

allel zur Stamm-Mantelfläche liegen, geben Anlaß zum Dickenwachstum; das Weitenwachstum in tangentialer Richtung wird durch antikline Teilungen möglich, in denen die neuen Zellwände senkrecht zur Stamm-Mantelfläche orientiert sind. Im Zusammenhang mit der Alterung des Kambiums sind Beobachtungen von M. W. Bannan (1950) wesentlich, nach denen die Teilungskraft im Bildungsgewebe des Kambiums mit der Zeit nachläßt: Während man in jungen Kambien mit 3 bis 4 Teilungen pro Fusiform-Initiale und Jahr rechnen kann, registriert man im alten Kambium nur noch eine antikline Teilung pro Fusiform-Initiale und Jahr. Die Reproduktionsfähigkeit bleibt dem Kambium zwar erwiesenermaßen über Jahrtausende erhalten, was sich mit der Alterung des Bildungsgewebes verändert, ist somit offenbar nur das Maß im Teilungsrhythmus. Die Alterung der Kambien in Koniferen und in nicht allzu spezialisierten Laubböhlzern ist an meßbaren Veränderungen der Zelldimensionen und der Teilungsrate beschrieben worden. Andererseits ist aus der dem Kambium eigenen Qualität zur Reproduktion herzuleiten, daß eine Zeitabhängigkeit im strengen Sinne nur *sekundäre* Merkmale betrifft und sich, wie im Beispiel der höchstentwickelten Stockwerk-Kambien, unter Umständen teilweise oder ganz verlieren kann. Aus diesem Grunde ist zur Umschreibung dieser Phänomene der Begriff der *quantitativen Alterung* (H. H. Bosshard, 1965) geprägt worden.

3. Alterung des Xylems

Mit der Differenzierung der im Kambium gebildeten Tochterzelle zum Xylemelement treten in Abhängigkeit von der Zeit im wesentlichen drei Kategorien von Veränderungen ein: Der Verlust der Teilungsfähigkeit und damit verbunden eine mehr oder weniger rasch verlaufende Nekrobiose, das Wachstum der Zelle zur endgültigen Größe und der Ausbau der Zellwand sowie die damit zusammenhängende Lignifizierung.

Das Kambium sowie weite Zonen des Phloems sind unlignifiziert, das heißt, der für die verholzte Zellwand charakteristische Holzstoff, das Lignin, fehlt. Es ist bekannt, daß Vorläufer des Lignins im Kambium aus dem Glucose-Stoffwechsel hervorgehen, im jungen Xylem durch enzymatische Wirkung zum Coniferyl- oder Sinapinalkohol dehydrieren und *in situ* in der Zellwand zu Lignin aufgebaut werden. Diesem Vorgang parallel verläuft der Ausbau der im Kambium angelegten primären Zellwand durch die Anlagerung einer mächtigen, zellulosereichen, sekundären Wand und einer das Lumen begrenzenden Tertiärlamelle. Dieser Zellwandausbau spielt sich unter dem Regime eines nicht mehr teilungsfähigen Zellkernes ab, und stellt ebenfalls ein sekundäres Merkmal der Alterung dar, ähnlich wie die Veränderungen der Zelldimensionen von Xylemelementen.

In der Abbildung ist in einer 70jährigen Stammscheibe die Längskurve der Tracheiden schematisiert eingezeichnet worden. Sie gleicht auffallend deutlich der von I. W. Bailey gefundenen Längskurve der Fusiform-

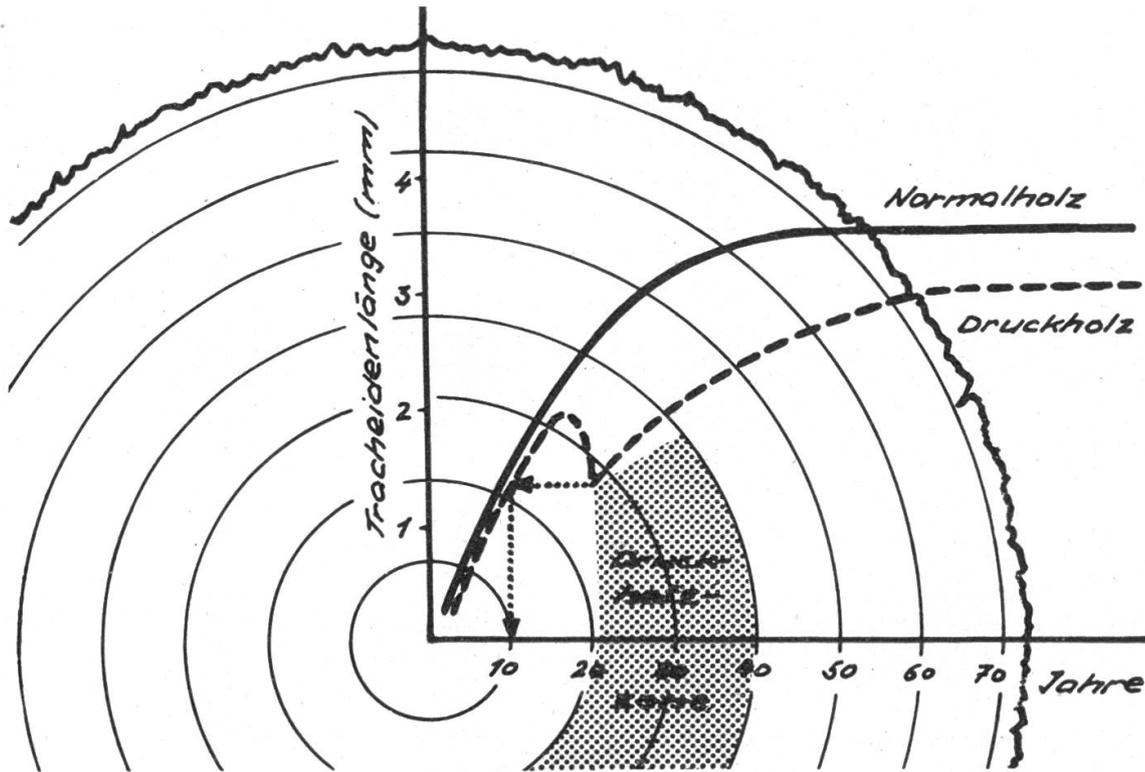


Abbildung 1

Längenkurve von Tracheiden in Normal- und in Druckholz, schematisiert dargestellt nach H. E. Dadswell und A. B. Wardrop, 1949

Initialen im Kambium. Dies berechtigt nachgerade, den Holzzuwachs nicht nach seinem absoluten Alter, sondern nach dem Alter des aufbauenden Kambiums zu werten. Das physiologisch jüngste Holz liegt somit in Nachbarschaft der Markröhre, obwohl es wie im Beispiel der Abbildung schon vor 70 Jahren gebildet worden ist, das physiologisch älteste hingegen liegt dicht neben dem Kambium. Das Holz widerspiegelt recht eigentlich in seinem Aufbau die Kambiumtätigkeit und wird damit zum Schlüssel für deren Abhängigkeit von inneren und äußeren Einflüssen. Dies kommt besonders deutlich zum Ausdruck beim Studium von Druckholz, das vom Koniferenkambium unter Einwirkung von besonderen Wuchsstoffgaben gebildet wird. Die Tracheiden sind in Druckholz zonen nämlich deutlich kürzer als im Normalholz und deuten auf einen jüngeren physiologischen Zustand des Kambiums hin. Die Längenkurve von Druckholz-Tracheiden in der Abbildung, nach Messungen von H. E. Dadswell und A. B. Wardrop (1949) schematisiert dargestellt, läßt den Schluß zu, daß unter besonderen Umständen 20jähriges Kambium Zellen aufbauen kann, die eigentlich einem Kambiumalter von 10 Jahren entsprechen. Die sekundären Alterungseffekte des Bildungsgewebes sind somit modifizierbar, was übrigens auch in Unterschieden der Zellwanddicken wie der Zellängen von Früh- und Spätholz desselben Jahrringes zum Ausdruck kommt.

Die dritte und wichtigste Kategorie der Alterungssymptome im Holz: der Verlust der Teilungsfähigkeit und die damit verbundene Nekrobiose entspricht in allen Punkten den in der Gerontologie definierten Kriterien der Alterung. Diese *primären* Merkmale kommen nämlich allgemein vor, sie sind ferner von inneren Faktoren abhängig, progressiv in ihrer Auswirkung und führen schließlich zum Absterben der Zelle. Es kommt in ihnen auch der Grundsatz von der funktionellen Differenzierung zum Ausdruck, indem sie im Holz in den Festigungs-, Wasserleit- und Speichergewebe verschiedenartig einsetzen. Nachdem im sich differenzierenden jungen Xylem die Zellen der Leit- und Festigungsgewebe ihre vollen Dimensionen erreicht haben und komplette Zellwände besitzen, sterben sie in der Regel rasch ab, das heißt, ihre Zellkerne degenerieren und der plasmatische Inhalt zerfällt. Diese Elemente üben somit ihre spezifischen Funktionen der Festigung und der Wasserleitung nur mehr als leere Hüllen oder Kammern aus. Die Alterung vollzieht sich in ihnen sehr rasch, in unseren Waldbäumen nämlich schon in den ersten Wochen der Vegetationsperiode. Anders verhält sich das parenchymatische Gewebe, dessen Speicherfunktion einen aktiven Stoffwechsel bedingt. Hier wird denn auch beobachtet, daß die Alterungserscheinungen wohl im Prinzip denjenigen der zwei anderen Gewebetypen gleichen, sich aber auf eine längere Dauer, das heißt, meist auf mehrere Jahre oder Jahrzehnte erstrecken. Damit kommt auch die Progressivität besser zum Ausdruck, sofern allerdings Methoden existieren, um graduelle Veränderungen der Speicherzellen wahrnehmen zu können. Im jungen Xylem gleichen die parenchymatischen Zellen der Markstrahlen oder des Strangparenchyms den entsprechenden, noch nicht ausdifferenzierten Elementen im Kambium: es sind in der Regel dünnwandige Zellen mit vollem plasmatischem Inhalt. Die Form der Zellkerne ist in einem bestimmten Maße artabhängig, ändert aber meistens mit der radialen Entfernung vom Kambium. So findet man zum Beispiel in Pinusarten im Bildungsgewebe große, rundliche Zellkerne, in den kambiumnahen Markstrahlen ovale, in Zellachsenrichtung gestellte, weiter markwärts aber wieder rundliche Zellkerne, diesmal allerdings kleinere als in der aktiven Außenzone und meist pyknotische. Bringt man das Längen-/Breitenverhältnis, das heißt den Schlankheitsgrad (λ) der Zellkerne in Relation zur radialen Entfernung vom Kambium, so können im *Splint* von Koniferen (A. Frey-Wyssling und H. H. Bosshard, 1959) Kurven mit fallender Tendenz gefunden werden, die immer mehr dem Schlankheitswert 1 zustreben. Auf die Splintzone von variabler Breite folgt die *Kernholzzone*, in welcher keine Zellkerne nachgewiesen werden können, auch nicht im Speichergewebe. Die Parenchym-Nekrobiose kommt somit an der Grenze zwischen Splint- und Kernholz zum Abschluß. Ähnliche Ergebnisse hat U. H. Hugentobler (1965) in verschiedenen Laubhölzern gefunden. Es scheint somit, daß Beobachtungen von Veränderungen an Zellkernen gute Anhaltspunkte über diese wichtigen, primären Merkmale der Alterung im Splintholz von Waldbäumen ergeben. Dies wird unter anderem bestätigt

anhand von Messungen der Wanderungsquoten von Zellkernen. In verschiedenen Jahreszeiten hat U. H. Hugentobler (1965) in tangentialen Schnitten einer Anzahl Laubhölzer bald wandständige, bald zentralständige Zellkerne gefunden. Dabei läßt sich in bezug auf diese Migration mit zunehmender Entfernung vom Kambium dieselbe Tendenz feststellen, wie in den Diagrammen der Schlankheitsgrade: Im vitalen Gewebe, zunächst dem Kambium, kommt die Zellkern-Migration wesentlich häufiger vor als im inneren Splint, so daß sich wiederum eine graduelle Zunahme von Alterungseffekten nachweisen läßt. Ein ähnliches Bild gewinnt man schließlich in Messungen der Nukleolen-Durchmesser. In Kambiumnähe sind große Nukleolen festzustellen, weiter markwärts werden ihre Dimensionen geringer, sie treten ferner auch weniger häufig auf bis in die Übergangszone von Splint- zu Kernholz. Die Alterung des Xylems setzt nach diesen Beobachtungen direkt nach der Differenzierung seiner Zellen im Randgebiet des Kambiums ein. Sie erfaßt die beiden Leit- und Festigungsgewebe sehr rasch, das parenchymatische Gewebe hingegen nur im Zeitlupentempo der gesamten Splintholzzone. Es ist damit unverkennbar, daß *die Kernholzbildung in unseren Waldbäumen zu einem eigentlichen Alterungseffekt wird*, unabhängig davon, ob das Kernholz hell oder dunkel gefärbt sei. Derartige Unterschiede gehen einzig auf die chemische Struktur der Kernholzstoffe zurück und gehören damit zu den sekundären Alterungseffekten. Die wichtigste Veränderung im cytologischen Bereich und damit auch Ausgangspunkt aller folgenden Entwicklungen ist sicher der Verlust der Teilungsfähigkeit der Zellkerne nach der Zelldifferenzierung. Er kommt einer wesentlichen Qualitätsänderung der Zelle gleich. Von diesen Überlegungen ausgehend, sind die von der Zeit abhängigen Effekte im Xylem als *qualitative Alterung* (H. H. Bosshard, 1965) bezeichnet worden.

4. Zusammenfassung

Von den möglichen Alterungserscheinungen in Waldbäumen werden nur zeitabhängige Veränderungen im Kambium und Xylem herausgegriffen. Ausgehend von zwei Grundsätzen der allgemeinen Gerontologie, daß erstens nämlich die Alterung die mehrzelligen Organismen betrifft und hier auf die funktionelle Teilung in somatische und in zur Reproduktion befähigte Zellen zurückzuführen ist, und daß zweitens nur dann von eigentlicher Alterung gesprochen werden kann, wenn ihre Merkmale alle Individuen betreffen, endogener Natur und progressiv sind und schließlich zum Tod des Organismus oder der betrachteten Einheit führen, werden primäre und sekundäre Alterungseffekte unterschieden. *Primäre* Merkmale, die den oben genannten Voraussetzungen entsprechen, können in der Nekrobiose der Holzgewebe beobachtet werden, wobei die vorhandenen Unterschiede zwischen Festigungs-, Leit- und Speichergewebe durch die Funktionsaufteilung bedingt und nur graduell sind. Die Kernholzbildung, welche in der Regel

in allen Holzarten früher oder später einsetzt, wird als Auswirkung der Baum-Alterung bezeichnet, unabhängig, ob das Kernholz hell oder dunkel gefärbt ist. Als Ausgangspunkt dieses Alterungsphänomens muß der Verlust der Teilungsfähigkeit der Zellkerne im Xylem gelten, was einer Qualitätsänderung der Zelle gleichkommt. Aus diesem Grunde werden die primären Merkmale der zeitabhängigen Veränderungen im Xylem als *qualitative Alterung* bezeichnet.

Zu den sekundären Merkmalen gehören im Xylem Veränderungen der Zelllängen und der Zellwanddicken. Darin widerspiegelt das Holz die Kambiumtätigkeit, indem es gleichermaßen eine zeitgetreue Bildfolge davon gibt. Im Kambium selber sind wiederum Dimensionsänderungen und ferner eine Verlangsamung des Teilungsrhythmus festzustellen, beides Merkmale, die eine *quantitative Alterung* kennzeichnen. Dabei ist allerdings zu beachten, daß durch diese Effekte keineswegs die Reproduktionskraft des Kambiums verlorenggeht, so daß das Kambium eigentlich als zeitunabhängig bezeichnet werden muß. Dahin weisen auch Modifikationen des Bildungsgewebes innerhalb seiner ontogenetischen und phylogenetischen Entwicklung.

Résumé

De tous les phénomènes de vieillissement possibles dans les arbres forestiers, seuls les changements dépendants du temps peuvent être mis en évidence. En se basant sur deux lois fondamentales de gérontologie générale, l'on peut distinguer deux types de phénomènes de vieillissement ; d'une part, les phénomènes primaires, d'autre part, les phénomènes secondaires. La première de ces lois dit que le vieillissement affecte en premier lieu les organismes multicellulaires et ainsi peut être expliquée par la distinction fonctionnelle entre les cellules somatiques et les cellules de reproduction ; la deuxième loi caractérise le vieillissement par les critères suivants, à savoir que les phénomènes doivent être observables chez tous les individus, être de nature endogène, progressifs et finalement provoquer la mort de l'organisme ou de l'unité considérée. Les phénomènes primaires, qui correspondent aux postulats ci-haut mentionnés, sont observables dans la nécrobiose du tissu ligneux, dans lequel les différences existant entre les tissus de soutien, de conduction et de réserve dépendent du partage des fonctions et sont graduelles. La duraminisation, qui normalement se produit tôt ou tard dans toutes les espèces d'arbres, est décrite comme étant le résultat du vieillissement de l'arbre, indépendamment du fait que le duramen soit clair ou foncé. Le point de départ de ce phénomène de vieillissement doit être la perte de la capacité de se diviser des noyaux du xylème, ce qui équivaut à une modification qualitative de la cellule. C'est pourquoi les caractéristiques primaires des modifications temporelles du xylème sont nommées *vieillessement qualitatif*.

Les changements de la longueur des cellules du xylème ou de l'épaisseur de leurs parois appartiennent aux caractéristiques secondaires. En cela le bois reflète l'activité cambiale, parce qu'il donne une suite d'images fidèles aux séquences

temporelles de cette activité. D'autre part, on peut démontrer dans le cambium proprement dit des changements dimensionnels et de plus un ralentissement du rythme de division ; ces deux phénomènes caractérisent un *vieillessement quantitatif*. Ici — toutefois, l'on doit observer que la capacité de reproduction du cambium n'est en aucune façon perdue à cause de ces phénomènes, de sorte que, effectivement, le cambium doit être décrit comme étant indépendant du temps. De plus, l'on peut observer, dans le cadre de son évolution ontogénétique et phylogénétique, des modifications du tissu méristématique qui corroborent ces assertions.

Traduction : Jean Poliquin

Literatur

- Bailey, I. W.* (1923): The Cambium and its Derivative Tissues IV. The Increase in Girth of the Cambium. *Amer. Jour. Bot.* 10, 499—509
- Bannan, M. W.* (1950): The Frequency of Anticlinal Divisions in Fusiform Cambial Cells of *Chamaecyparis*. *Amer. Jour. Bot.* 37, 511—519
- Bosshard, H. H.* (1965): Aspects of the Aging Process in Cambium and Xylem. *Holzfor-schung* 19/3, 65—69
- Dadswell, H. E., and Wardrop, A. B.* (1949): What is reaction wood? *Australian Forestry*, 13/1, 22—33
- Frey-Wyssling, A., und Bosshard, H. H.* (1959): Cytology of Ray Cells in Sapwood and Heartwood. *Holzfor-schung*, 13/5, 128—137
- Fritzsche, R.* (1948): Untersuchungen über die Jugendformen des Apfel- und Birnbaumes und ihre Konsequenzen für die Unterlagen- und Sortenzüchtung. *Berichte d. Schweiz. Bot. Ges.*, 58, 207—267
- Hugentobler, U. H.* (1965): Zur Cytologie der Kernholzbildung. *Vierteljahresber. d. Natur-forschenden Ges. Zürich*, 110/2, 321—342
- Rohmeder, E.* (1956): Das Problem der Alterung langfristig vegetativ vermehrter Pappelklone. *Forstw. Cbl.* 75/9+10, 257—512
- Schaffalitzky de Muckadell, M.* (1956): Skovtaernes Udviklingsstadier og deres Betydning for Skovdyrkingen. *Dansk Skovforenings Tidsskrift*, 41, 385—400
(1956): Experiments on Development in *Fagus silvatica* by Means of Herbaceous Grafting. *Physiologia Plantarum*, 9, 396—400
- Strehler, B. L.* (1962): *Time, Cells and Aging*. Academic Press, New York, 270 S.
- Weismann, A.* (1891): *Essays upon Heredity and Kindred Biological Problems*. Oxford Univ. Press (Clarendon), London and New York