

# DIE VERTEILUNG DES STOCKWERKARTIGEN AUFBAUES IM HOLZ DER DIKOTYLEN

von

H. H. JANSSONIUS.

AUS DEM BOTANISCHEN LABORATORIUM DER ABTEILUNG  
HANDELSMUSEUM, KOLONIAAL INSTITUUT, AMSTERDAM.

---

Unter den Hölzern der Dikotylen gibt es bekanntlich mehrere mit sogenanntem stockwerkartigem Aufbau (Etagenbau). Bei diesen Hölzern sind, wie der Name schon besagt, die Elemente, wie Gefäßglieder, Libriformfasern, Holzparenchymfasern, Ersatzfasern und Markstrahlen alle oder zum Teil mehr oder weniger deutlich in horizontalen Schichten angeordnet. Dass das Holz in dieser Weise schichtweise aufgebaut ist, ist eine direkte Folge einer entsprechenden Anordnung der Kambiumelemente, und wie bei den Hölzern so kann auch schon beim Kambium der Typus ganz verschieden stark ausgeprägt sein. Es kommt hinzu, dass sich bei der Bildung des Holzes aus dem Kambium allerhand störende Umstände geltend machen können, unter welchen das gleitende Wachstum wohl an erster Stelle zu nennen wäre. So ist es kaum verwunderlich dass sogar verschiedene Holzmuster derselben Art in dieser Hinsicht die schroffsten Unterschiede aufweisen können, wie auch meine Untersuchungen an zahlreichen vorwiegend tropischen Holzarten zur Genüge dargetan haben. Schon von der allerersten Species meiner javanischen Hölzer, bei welcher ich den stockwerkartigen Aufbau antraf, (*Hibiscus tiliaceus*), zeigten die vier untersuchten Muster diese An-

ordnung mit verschiedener Deutlichkeit<sup>1)</sup> und auch die vier untersuchten *Hibiscus*arten gingen in dieser Hinsicht recht weit aus einander<sup>2)</sup>. Auch das grosse Genus *Ficus*, aus welchem ich neulich 43 javanische Species und Varietäten beschrieb, zeigt in seinem durchweg sehr gleichförmigen Holz den stockwerkartigen Aufbau mit sehr verschiedener Deutlichkeit und bei vielen Hölzern dieses Genus bleibt er, falls vorhanden, beschränkt auf eine mehr oder weniger deutliche Querschichtung der Holzparenchymfasern<sup>3)</sup>. Ja, es gibt kaum eine nicht allzukleine Familie, deren Genera alle und in sämtlichen Species den stockwerkartigen Bau aufweisen. Über ähnliche Erfahrungen berichtet Record in *Storied or Tier-like structure of certain dicotyledonous Woods*, Bull. of the Torrey Bot. Club, Vol. 46, 1919, 258.

Nach dem Gesagten wird es klar sein, dass man dem Vorhandensein oder Fehlen der Querschichtung an sich kaum irgend einen systematischen Wert beilegen kann.

Es lässt sich nun aber nachweisen, dass mit diesem stockwerkartigen Aufbau mehrere weitere Merkmale verbunden sind, die ich nur bei Hölzern fand, welche entweder die Querschichtung selbst zeigen, oder doch in ihrer nächsten Verwandtschaft; demnach kommt nach meiner Erfahrung diesem Stockwerkkomplex eine weit grössere systematische Bedeutung zu als der blossen Querschichtung allein. Es hat sich sogar gezeigt, dass man allen Anlass hat auch bei anatomischen Arbeiten nicht systematischer Natur mit diesem erweiterten Merkmalkomplex ganz genau zu rechnen.

Völlig neu ist die Sache dieser Korrelationen nicht; während die meisten Autoren, welche sich mit dem stock-

<sup>1)</sup> Mikrographie des Holzes der auf Java vorkommenden Baumarten, Bd. I, S. 381.

<sup>2)</sup> Mikrographie des Holzes, Bd. I, S. 381—388.

<sup>3)</sup> Mikrographie des Holzes, Bd. VI.

werkartigen Aufbau befassen, sich auf die Querschichtung beschränken gibt es andere, die schon mehrere der zugeordneten Merkmale aufzählen. Genannt seien Von Höhnel<sup>1)</sup> und Record<sup>2)</sup>. Selber habe ich mich schon längst um die Beobachtung genannter Korrelationen bemüht und es ist mir gelungen den schon von anderen Autoren gefundenen noch einige neue hinzuzufügen. Die wichtigsten werde ich hier aufführen und zwar in der Reihenfolge ihrer Deutlichkeit und Frequenz.

Bei den stockwerkartig aufgebauten Hölzern zeigen erstens die Holzparenchym- und Ersatzfasern ein sehr geringes gleitendes Wachstum in der Längsrichtung und die Faserenden einer Querschicht fügen sich zwischen die Fasern der benachbarten Schichten ein als mehr oder weniger scharfe Keile, deren obere und untere Kante radial gestellt ist. Diese keil- oder dachförmigen Zuspitzungen lassen sich deshalb sehr gut auf Tangentialschnitten feststellen; auf Radialschnitten erweisen sich die Enden als rechteckig. Auf diesen schief gestellten Faserendflächen sind die einfachen Tüpfel oft reichlich. Es ist weiter die Zellenzahl je einer Holzparenchymfaser gewöhnlich gering; sie übersteigt in sehr vielen Fällen die Zweizahl nicht. Häufig unterbleiben die Querwände ganz; namentlich wo das Holzparenchym reichlich vorhanden ist pflegen die Ersatzfasern einen sehr grossen Bestandteil dieses Parenchyms auszumachen<sup>3)</sup>.

Als folgendes Merkmal liegen bei stockwerkartiger Anordnung des Libriforms die Mittelpartien der Libriformfasern in horizontalen Schichten, während die Faserenden sich meistens nach oben und nach unten zwischen die radia-

<sup>1)</sup> Ueber stockwerkartig aufgebaute Holzkörper. Ber. Wiener Akad. Bd. 89, Abt. 1, 1884, 30—47.

<sup>2)</sup> Storied or tier-like structure of certain dicotyledonous Woods. Bull. of the Torrey Botanical Club, Vol. 46, 1919, 253—273.

<sup>3)</sup> Mikrographie des Holzes, Bd. III, S. 36—87: *Papilionaceae*, namentlich *Erythrina*.

len Seiten der Mittelpartien angrenzender Stockwerke eingeschoben. Diese Enden sind den Mittelteilen gegenüber gewöhnlich auffallend dünn und gegen letzteren gewöhnlich plötzlich abgesetzt; regelmässig sitzen sie den Mittelpartien einer der beiden radialen Seiten bajonettartig auf. Hierdurch verrät sich eine Horizontalschichtung der Libriformfasern schon auf Holzquerschnitten indem Radialreihen weiter Mittelpartienquerschnitte der Libriformfasern mehr oder weniger regelmässig abwechseln mit Radialzonen enger Querschnitte der Faserenden. Diese Radialzonen sind desto breiter je länger die Faserspitzen in Verhältnis zu den Mittelpartien sind. Die horizontal geschichteten Libriformfasern zeigen noch mehr Merkmale, welche von mir nur bei diesen Fasern gefunden sind. Ihre radialen Wände haben an den den Grenzen der Stockwerke entsprechenden Stellen eine Anhäufung von Tüpfeln; man vergleiche z.B. die betreffenden Seiten, welche der Index des dritten Bandes der Mikrographie des Holzes erwähnt. Ihre dünnen Enden zeigen keine oder jedenfalls nur pärliche Tüpfel; man vergleiche z.B. die betreffenden Seiten, welche der Index des vierten Bandes erwähnt. Betrachten wir diese Verteilung der Tüpfel etwas näher, wobei das Vorkommen der Tüpfel beschränkt ist auf die mittleren Teile der Libriformfasern, dann ist es deutlich, dass man bei diesen Fasern gleitendes Wachstum in der Längsrichtung annehmen kann ohne dass sich hieraus Schwierigkeiten mit den Plasmodesmen ergeben. Man hat dann bloss anzunehmen dass auch bei diesen Fasern lediglich Spitzenwachstum stattfindet; an sich drängt ja schon die Horizontalschichtung der mittleren Faserteile zu dieser Annahme.

Als nächstes Merkmal sei noch hinzugefügt, dass beim stockwerkartigen Aufbau des Holzes die Gefässglieder, die Holzparenchymfasern, die Ersatzfasern, die mittleren Teile der Libriformfasern und die Markstrahlen, insofern sie sich an dem stockwerkartigen Aufbau beteiligen, gewöhnlich

relativ kurz (niedrig) sind. Zudem zeigt die Länge (Höhe) dieser Teile, sowie auch die Länge der ganzen Librifasern (*Papilionaceae!*) eine geringere Fluktuation als in den Hölzern ohne Horizontalschichtung.

Aus dem Mitgeteilten geht unabweislich hervor, dass der stockwerkartige Aufbau nicht als eine einfache Horizontalschichtung der Elemente betrachtet werden darf, sondern dass er vielmehr einen ganzen Komplex von Merkmalen umfasst; es wäre demnach vielleicht angezeigt in den Beschreibungen den Begriff der Stockwerkmerkmale einzuführen.

Der nächste Schritt ist nun folgender. Jedes Merkmal des Stockwerkkomplexes hat gewissermassen seine eigene Variabilität, ohne seinen Charakter als Glied des Komplexes einzubüssen. Dieses ist folgendermassen aufzufassen. Einerseits gibt es Species, deren Holz den Komplex der Stockwerkmerkmale vollständig zeigt, so z.B. unter den javanischen *Papilionaceae*<sup>1)</sup>; bei anderen Species findet man zwar die Horizontalschichtung mehr oder weniger deutlich ausgeprägt, es fehlen aber einige der zugeordneten Merkmale. Andererseits gibt es aber auch Holzarten, welche eben die Horizontalschichtung nicht oder nur in Spuren zeigen, die anderen Stockwerkmerkmale dagegen mehr oder weniger vollständig und mit wechselnder oft grosser Deutlichkeit aufweisen. Letzteres kommt eben nach meinem Befunden weit öfter vor als man denkt und zwar ausschliesslich in Familien, innerhalb deren auch die Horizontalschichtung anzutreffen ist. Zwei Beispiele mögen dies erläutern; das erste entnehme ich dem ersten Band der Mikrographie des Holzes; es entstammt einer Zeit da mir die jetzt entwickelten Gedanken noch fernlagen. Innerhalb der Familie der *Malvaceae*, der ersten in welcher ich auf den stockwerkartigen Aufbau stiess, kommt der ganze Satz von Stockwerkmerk-

<sup>1)</sup> Mikrographie des Holzes, Bd. III, S. 36 bis 87.

malen sehr deutlich vor bei den von mir untersuchten *Hibiscus*- und *Thespesia*arten. Innerhalb derselben Familie zeigte aber *Bombax malabaricum* (S. 396) nur die dachförmig endenden Holzparenchymfasern. Nachher zeigten die Holzquerschnitte von *Dolichandrone Rheedii*<sup>1)</sup> aus der Familie der *Bignoniaceae* und zwar aus dem Tribus der *Tecomeae* eine ziemlich regelmässige Abwechslung von radialen Reihen quer durchgeschnittener Mittelteile der Libriformfasern und radialen Zonen quer durchgeschnittener Faserspitzen; demgemäss war ich damals sehr überrascht auf den Tangentialschnitten nur die Holzparenchymfasern bisweilen stellenweise in horizontalen Schichten angeordnet zu finden. Meine Beschreibung erwähnt u.a. weiter noch, dass ein Teil der Libriformfasern sich plötzlich verjüngende kurze Enden hat und dass die Länge der breiteren Mittelteile gar nicht mit derjenigen der Gefässglieder übereinstimmt. Dieses Holz besitzt, also zwar nicht alle, jedoch eine beträchtliche Zahl der zugeordneten Stockwerkmerkmale. Es fehlt ihm aber die Querschichtung der Elemente so gut wie vollständig. Überhaupt zeigte mir kein javanischer Baum aus dieser Familie — 4 Species aus 3 Genera — die Horizontalschichtung der Elemente; andere Merkmale des Stockwerkkomplexes fanden sich aber auch ausserhalb dieses Tribus in derselben Familie vor. So hatten bei *Oroxylon indicum* die Libriformfasern die langen dünnen scharf abgesetzten Spitzen; die Holzparenchymfasern zeigten nur 2 bis 3, bisweilen auch gar keine Querwände. Bei *Stereospermum hypostictum* habe ich nur verzeichnet, dass die Holzparenchymfasern aus 2 bis 4 Zellen bestehen. Immerhin fand ich bei *Tecoma leucoxylon* var. *pentaphylla* — einer *Tecomea* aus Surinam<sup>2)</sup> — einen sehr

<sup>1)</sup> Mikrographie des Holzes, Bd. IV, S. 736.

<sup>2)</sup> Mikrographie einiger technisch wichtigen Holzarten aus Surinam. Verh. d. Koninkl. Akad. van Wetensch. te Amsterdam, Tweede Sectie, XVIII, No. 2, 1914, S. 43.

schönen stockwerkartigen Bau: die Querschichtung war sehr auffällig und mehrere der angeführten zugeordneten Merkmale waren auch vorhanden.

Die an diesen Beispielen erläuterten Erfahrungen fand ich nun an vielen Stellen des Systems bei der Untersuchung von etwa 950 Holzarten bestätigt; ich glaube demnach mit Recht für den so erweiterten Begriff des stockwerkartigen Aufbaues einen nicht unbedeutenden Wert für die botanische Systematik beanspruchen zu dürfen. Dass man auch in anatomischen Arbeiten nicht systematischer Natur die genannten Korrelationen nicht ungestraft ausser Acht lässt, zeigt z.B. die Neeffsche Kambiumforschung. Neeff hat sich als Versuchspflanze *Tilia tomentosa* gewählt.<sup>1)</sup> Wie aus meinen Untersuchungen der javanischen Hölzer hervorgeht zeigen in der Familie der *Tiliaceae* mehrere Species stockwerkartigen Aufbau des Holzes mit schöner Horizontalschichtung der Elemente, während bei anderen Species dieser Familie nur die zugeordneten Merkmale und gewöhnlich nur teilweise mehr oder weniger deutlich vorkommen. In der Beschreibung von *Trichospermum javanicum*, bei welcher Pflanze ich keine Horizontalschichtung der Elemente fand, teilte ich auf Seite 519 des ersten Bandes mit, dass die Libriformfasern nach den Enden zu plötzlich schmaler werden und dass die Form hier oft etwas bajonettartig ist. Diese Merkmale der Libriformfasern sind denjenigen ganz ähnlich, welche man bei horizontal geschichteten Libriformfasern findet. Es sei hier noch hinzugefügt dass in Benthams et Hooker, Genera Plantarum und in Engler und Prantl, III, 6, S. 21. *Tilia* und *Trichospermum* demselben Tribus zugeschrieben werden. Sieht man sich die Abbildungen — und besonders die 2. und 3. — in der Neeffschen Arbeit etwas näher an, so verraten die dachförmigen Zuspit-

<sup>1)</sup> Über die Umlagerung der Kambiumzellen beim Dickenwachstum der Dikotylen. Zeitschrift für Botanik, Jhrg. 12, 1920, 225.

zungen der Elemente auf Tangentialschnitt und die rechteckigen Enden auf Radialschnitt sofort den stockwerkartigen Aufbau. Die Neeffschen Resultate beziehen sich deshalb auf ein Kambium mit Etagenbau. Dieser Bau verleiht dem Kambium aber einen ganz eigenen Charakter und Neeff ist sich bei seinen Untersuchungen gar nicht bewusst gewesen, dass er einen solchen Spezialfall in den Händen hatte.

Nach allen vorhergehenden Betrachtungen könnte man fragen ob es überhaupt noch Familien gibt in welchen der stockwerkartige Aufbau ganz fehlt. Zur Beantwortung dieser Frage habe ich alle von mir verfassten Beschreibungen auf die genannten Stockwerkmerkmale hin durchgesehen; dabei hat sich gezeigt, dass es nicht nur solche Familien tatsächlich gibt, sondern dass die grosse Mehrheit dieser stockwerkfreien Familien sich ausserdem noch durch ganz bestimmte, leicht wahrnehmbare Merkmale auszeichnen. In den Familien, von denen die Grundmasse des Holzes aus Fasertracheiden besteht oder deren Gefässquerwände leiterförmig perforiert sind, habe ich nirgendwo stockwerkartigen Aufbau oder nur Andeutungen desselben gefunden; dass bei den anderen Species dieser Familien ein solcher Aufbau vorkommen wird, ist deshalb unwahrscheinlich. In den Familien, von denen die Grundmasse des Holzes aus Fasertracheiden besteht, sind die Gefässquerwände fast immer zugleich leiterförmig perforiert; ausserdem ist in diesen Familien dann das Holzparenchym zwischen den Fasertracheiden zerstreut und kommen die Markstrahlen in zwei typischen Arten vor, deren erste 1-schichtig ist und deren zweite grösstenteils aus typischen zusammengesetzten Markstrahlen besteht<sup>1)</sup>. Das Holz dieser Familien entfernt sich also in auffallender Weise von dem der übrigen Familien; viele, insbesondere amerikanische Autoren betrachten diese

<sup>1)</sup> Man vergleiche z.B. die Beschreibung der Markstrahlen in der Familie der Hamamelideae, Bd. III, S. 304.



Familien als primitive. Diese Familien kommen zerstreut über das ganze System von Bentham et Hooker vor; am zahlreichsten sind sie in den Calyciflorae, welche im dritten Band der Mikrographie beschrieben worden sind. Aus diesen Familien muss man deshalb seine Versuchsobjekte wählen, wenn man stockwerkartigen Aufbau im Holz, im sekundären Phloem und im Kambium vermeiden will.

Zum Schluss möchte ich noch hervorheben, dass das Vorhergehende fast ausschliesslich auf eigenen Untersuchungen gegründet ist. Dies hat verschiedene Ursachen, von denen ich bloss zwei erwähnen möchte weil sie in diesem Zusammenhang den grössten Wert haben. 1e In letzterer Zeit wird in Holzbeschreibungen sehr oft das Vorkommen von stockwerkartigem Aufbau — das ist in diesem Zusammenhang Horizontalschichtung der Elemente — erwähnt mit dem Zusatz, dass dieser Aufbau auf Radialflächen besonders deutlich ist. Meiner Erfahrung nach liegt hier dann ziemlich oft keine Horizontalschichtung der Elemente vor, sondern nur die bekannte Anordnung in radialen Reihen, welche im sekundären Gewebe fast immer mehr oder weniger deutlich zu erkennen ist. In den erwähnten Fällen sind die Radialreihen auf Radialflächen oft besonders auffallend durch die Form der Elemente. Die Fasern bestehen oft aus einem weiteren Mittelteil und kurzen spitzen Enden. Hätte ich solche Fälle von stockwerkartigem Aufbau in meinen Betrachtungen miteinbezogen, so hätten sie leicht störend wirken können.

2e Mein Resultat, dass der stockwerkartige Aufbau fehlt wenn die Grundmasse des Holzes aus Fasertracheiden besteht, hätte ich zweifelsohne nicht erreichen können, wenn ich die Mitteilungen anderer Autoren mit in Betracht gezogen hätte, weil fast kein anderer Autor dieselben Fasern wie ich als Fasertracheiden andeutet. Angesichts der Unter-

scheidung zwischen Libriformfasern und Fasertracheiden gehen die Auffassungen verschiedener Autoren weit auseinander. Die meinige habe ich Sanio<sup>1)</sup> entlehnt; man vergleiche das von Moll im Allgemeiner Teil der Mikrophographie auf S. 32 Mitgeteilte und das später von mir in Bd. III, Seite 696 Fussnote noch Hinzugefügte. Meine Untersuchungen haben mich immer mehr davon überzeugt, dass Sanio auch in dieser Hinsicht recht hat. Meiner Meinung nach haben die Auffassungen Sanios eine viel geringere Anerkennung gefunden als ihnen gebührt. Das von mir gefundene Resultat — stockwerkartiger Aufbau und Fasertracheiden als Grundmasse niemals in demselben Holz — scheint mir auch in diesem Punkt ein weiteres Zeugnis zu gunsten der Sanioschen Definitionen.

---

<sup>1)</sup> Vergl. Unters. über die Elementarorgane des Holzkörpers. Bot. Ztg. Jhrg. 21, 1863, S. 85.

Februar 1931.