

Modul FOMH 11 – Projektstudium

Institut für Forstnutzung und Forsttechnik

Professur für Forstnutzung

Technische Universität Dresden

Prof. Dr. Dr. habil. Claus-Thomas Bues

Belegarbeit

Tüpfelbau im Laubholz

-

**Der aktuelle Stand der Wissenschaft mit besonderem Fokus auf
Rot-Buche (*Fagus sylvatica* L.) und
Stiel- sowie Traubeneiche (*Quercus robur* L. und *Quercus petraea* Liebl.)**

Bearbeiter: **Till Hallas**, Mat.-Nr.: 3216462, Schönfelder Straße 5, 01099 Dresden

E-Mail-Adresse: **Till.Hallas@mailbox.tu-dresden.de**

Bearbeitungszeitraum: Wintersemester 2010/2011

Betreuer: Dr.-Ing. Michael Rosenthal

Dresden, den 12. April 2011

Inhaltsverzeichnis

Inhaltsverzeichnis	I
Tabellenverzeichnis.....	II
Abbildungsverzeichnis	III
1 Einleitung	1
1.1 Problemstellung	1
1.2 Zielstellung	1
1.3 Aufgabenstellung.....	1
2 Stand der Wissenschaft	2
2.1 Zelltypen und Tüpfelarten in Laubhölzern	2
2.2 Allgemeiner Aufbau des Tüpfels im Laubholz.....	3
2.2.1 Einseitiger Tüpfel.....	4
2.2.2 Einfaches Tüpfelpaar	4
2.2.3 Behöftes Tüpfelpaar	5
2.3 Anordnung der Tüpfel in der Zellwand	6
2.4 Die Tüpfelmembran im Laubholz	7
2.4.1 Allgemeiner Aufbau der Tüpfelmembran	7
2.4.2 Perforierte Tüpfelmembranen in Laubholztüpfelpaaren	8
2.5 Wissensstand zum Tüpfelbau im Buchenholz (<i>Fagus sylvatica</i> L.).....	9
2.6 Wissensstand zum Tüpfelbau im Eichenholz (<i>Quercus spec.</i>).....	10
3 Fazit und Ausblick.....	11
Literaturverzeichnis	12

Tabellenverzeichnis

Tabelle 1: Übersicht der Laubholzzellen	2
Tabelle 2: Tüpfelarten im Laubholz	2
Tabelle 3: Unter "Fagus sylvatica L. (EUROPEAN BEECH)" vermerkte Features mit Tüpfelbezug.....	9
Tabelle 4: In der "Quercus group White Oaks" aufgeführte Features mit Tüpfelbezug.....	10

Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1: Schematische Darstellung verschiedener Tüpfeltypen bzw. Tüpfelpaare. (a) einfaches Tüpfelpaar; (b) beidseitig behöftes Tüpfelpaar; (c) einseitig behöftes Tüpfelpaar	3
Abbildung 2: Einseitiger Tüpfel in Markstrahl-Parenchymzellen in Buchenholz: (a) Tüpfelkanal endet an der Mittelschicht, (b) drei Tüpfelkanäle enden in einer Interzellularen ..	4
Abbildung 3: Einfache Tüpfelpaare zwischen zwei Längsparenchymzellen von <i>Quercus petraea</i> Liebl.	4
Abbildung 4: Schema eines beidseitig behöftes Tüpfelpaares.....	5
Abbildung 5: Schema der Hoftüpfel im Laub- und Nadelholz	5
Abbildung 6: Möglichkeiten der Gefäßtüpfelung in tangentialer und radialer Ausrichtung.....	6
Abbildung 7: Tüpfelmembran eines intervaskulären Tüpfelpaars zwischen zwei Frühholzgefäßen von <i>Fraxinus mandshurica</i> var. <i>japonica</i>	7
Abbildung 8: Gefäßtüpfelungen unterschiedlicher Porosität in (B) <i>Quercus robur</i> , (D) <i>Acer negundo</i> und (F) <i>Salix alba</i>	8
Abbildung 9: perforierte Tüpfelmembran zwischen (C) Fasertracheiden von <i>Tilia japonica</i> und (F) Librifasern von <i>Robinia pseudoacacia</i>	8

1 Einleitung

1.1 Problemstellung

Die Anatomie des Holzes ist bereits in sehr großem Umfang erforscht worden.¹ Basierend auf einer international angewandten Nomenklatur² haben sich zur Bestimmung von Gehölzen praktikable Merkmale herauskristallisiert, die eine eindeutige Identifizierung von Holzarten beziehungsweise -gattungen ermöglichen.³ So werden bei Nadelhölzern insbesondere auch Tüpfel verschiedener Zellarten herangezogen.⁴ Bei der Bestimmung der Laubhölzer spielen diese hingegen eine weniger wichtige Rolle. Dies ist ein Grund, weshalb die Laubholztüpfel in der Vergangenheit nicht so intensiv erforscht wurden wie die Nadelholztüpfel.⁵ Doch gerade für ein besseres Verständnis über das Fließverhalten und die hygroskopischen Bedingungen im Holz sind genauere Kenntnisse über die Verbindungswege zwischen den Zellen essentiell. Bis heute ist der Bau der Tüpfel noch nicht vollständig erforscht worden und unser Wissen über diese unvollständig.⁶ Detailliertes Wissen über diese Verbindungswege im Holzkörper würden den Einsatz und gezielte Modifikationen bestimmter Holzarten möglicherweise verbessern.

1.2 Zielstellung

Die Belegarbeit zielt darauf ab anatomisches Wissen zur Einschätzung der Tränkbarkeit und den Eindringwegen im Laubholz zu erarbeiten, welches für die Prozessgestaltung in den Bereichen Holzschutz und Zellstoffherstellung von grundlegender Bedeutung ist.⁷

1.3 Aufgabenstellung

Im Zuge der Projektarbeit soll der Stand der Wissenschaft zum Bau der Tüpfel in Laubhölzern recherchiert werden. Im Fokus stehen die wichtigsten heimischen Laubhölzer (Stiel-/Traubeneiche und Rot-Buche). Dabei sind die Unterschiede in Abhängigkeit vom Zelltyp (Libriformfasern, Fasertracheiden, Gefäße, vasizentrische Tracheiden, Parenchymzellen) von besonderem Interesse. Neben einer Recherche können in begrenztem Umfang lichtmikroskopische Untersuchungen durchgeführt werden.

¹ Vgl. WAGENFÜHR, R. (1999), S. 5 ff.

² Vgl. IAWA COMMITTEE ON NOMENCLATURE (1964), o.S.

³ Vgl. IAWA COMMITTEE (1989), S. 219 ff.

⁴ Vgl. GROSSER, D. (1977), S. 9 ff.

⁵ Vgl. SCHMID, R. (1965), S. 291 f.

⁶ Vgl. SANO, Y.; JANSEN, S. (2006), S. 1045.

⁷ Vgl. ROSENTHAL, M.; BÄUCKER, E.; BUES, C.T. (2010), S. 852.

2 Stand der Wissenschaft

2.1 Zelltypen und Tüpfelarten in Laubhölzern

Tabelle 1 zeigt eine Übersicht der in Laubhölzern vorkommenden Holzzellen, geordnet nach Ausrichtung, Form und Funktion. Die Vielfalt der Zellen ist wesentlich höher als im Nadelholz.⁸ Anders als bei den Nadelhölzern gibt es jedoch keine radial verlaufenden prosenchymatischen Zellen. Auch sind im Laubholz keine Harzkanäle anzutreffen.⁹

Tabelle 1: Übersicht der Laubholzzellen (In Anlehnung an: GROSSER, D. (1977), S.26.)

Ausrichtung	Zellarten	Form	Hauptfunktion
axial	Gefäße	prosenchymatisch	Wasserleitung
	Gefäßtracheiden (vaskuläre Tracheiden)		Wasserleitung
	vasizentrische Tracheiden		Wasserleitung
	Librifasern		Festigung
	Fasertracheiden		Festigung
	Längsparenchym	parenchymatisch	Speicherung
	Epithelzellen vertikaler Harzkanäle		Harzausscheidung
radial	Strahlparenchym	parenchymatisch	Speicherung
	Epithelzellen horizontaler Harzkanäle		Harzausscheidung

Die Laubholzzellen sind in Aufbau, Form und Anordnung umfassend untersucht worden. Sie „geben durch ihren insgesamt stark variierenden Bau und ihre unterschiedliche Anordnung eine Fülle verschiedener Strukturbilder, durch die zumindest jede Gattung der einheimischen Gehölze eindeutig charakterisiert ist.“¹⁰ Die Zellen sind untereinander, wie auch in Nadelhölzern, über Tüpfel miteinander verbunden. Die Tüpfelart variiert je nach Zellform und -art. In Tabelle 2 sind die zwischen den Laubholzzellen auftretenden Tüpfelarten aufgeführt.

Tabelle 2: Tüpfelarten im Laubholz (In Anlehnung an: GROSSER, D. (1977), S. 30 f.; FENGEL, D. (1966), S. 248 f.)

Tüpfelart	Zelle 1	Zelle 2
beidseitig behöft	prosenchymatisch	prosenchymatisch
Beispiele	Gefäß	Gefäß
	Tracheide	Gefäß-/Fasertracheide
einseitig behöft	prosenchymatisch	parenchymatisch
Beispiele	Gefäß	Parenchymzelle
	Tracheide	Parenchymzelle
einfach	parenchymatisch	parenchymatisch
Beispiele	Parenchymzelle	Parenchymzelle
einseitig	enden an Mittellamelle oder Interzellularen	

Die Ausbildung der Tüpfel hängt maßgeblich von der Zellform ab. So werden behöfte Tüpfel nur von prosenchymatischen und unbehöfte Tüpfel nur von parenchymatischen Zellen gebildet. Je nach Anordnung der Zellen bilden sich so beidseitig oder einseitig behöfte beziehungsweise einfache Tüpfelpaare aus.¹¹

⁸ Vgl. GROSSER, D. (1977), S. 23 ff.

⁹ Vgl. GARCÍA ESTEBAN, L., S.45 ff.

¹⁰ GROSSER, D. (1977), S. 24.

¹¹ Vgl. SCHMITT, U. (2003), S. 528.

Die IAWA hat für die Bestimmung von Laubholz eine ausführliche „Hardwood Feature List“¹² veröffentlicht. Diese gilt als Referenz in der Bestimmung von Laubgehölzen. Sie geht nur sehr oberflächlich auf Art und Besonderheiten der Tüpfelung zur Diagnose ein. Andererseits werden häufig die Größe der Tüpfel sowie insbesondere die Anordnung der intervaskulären Tüpfel zwischen zwei Gefäßen zur Bestimmung herangezogen.¹³ Kreuzungsfeldtüpfel, d.h. Tüpfel zwischen Tracheiden/Gefäßen mit Strahlparenchym, werden hingegen weniger betrachtet, obwohl sie für Nadelhölzer ein äußerst wichtiges Bestimmungskriterium darstellen.¹⁴ Im Folgenden werden die Tüpfelarten im Detail beschrieben.

2.2 Allgemeiner Aufbau des Tüpfels im Laubholz

Zwei Tüpfel bilden stets ein Tüpfelpaar¹⁵, durch welches kontrolliert der interzelluläre Stoffaustausch erfolgen kann.¹⁶ Tüpfelpaare bestehen stets aus zwei korrespondierenden Tüpfelkanälen und einer Tüpfelmembran. Diese setzt sich aus der Mittelschicht zwischen den beiden Zellen und den zwei Primärwänden dieser zusammen.¹⁷ In Abbildung 1 sind die drei bereits genannten Tüpfeltypen dargestellt (siehe Tabelle 2, S. 2).

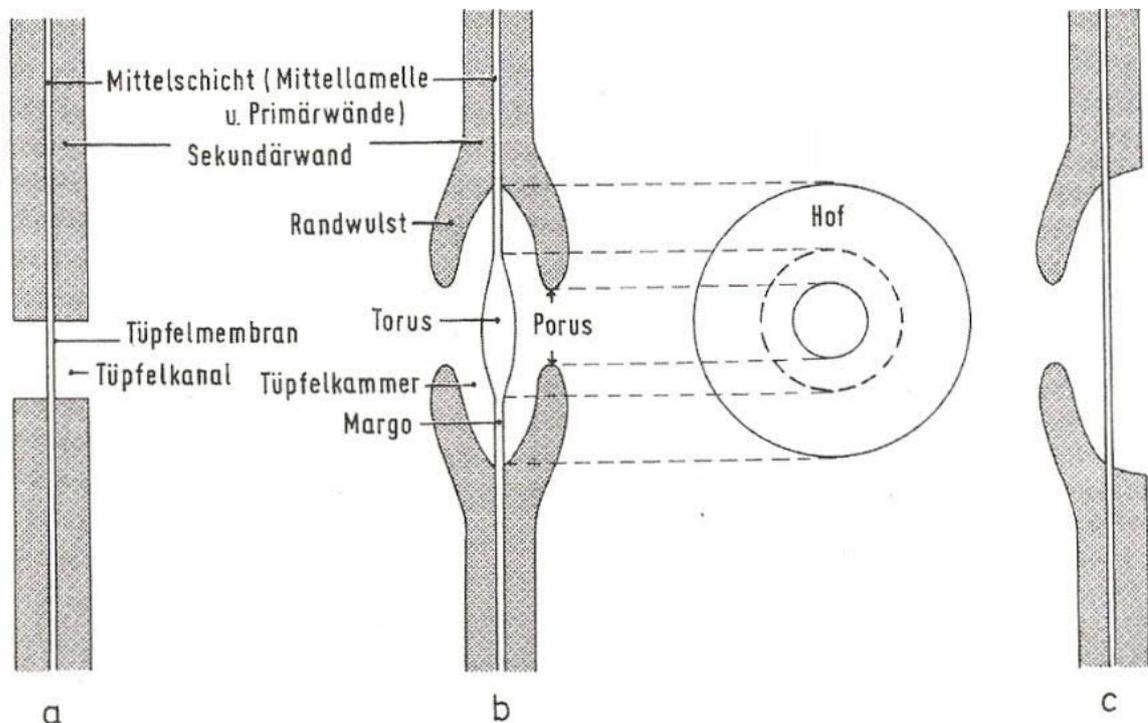


Abbildung 1: Schematische Darstellung verschiedener Tüpfeltypen bzw. Tüpfelpaare. (a) einfaches Tüpfelpaar; (b) beidseitig behöftes Tüpfelpaar; (c) einseitig behöftes Tüpfelpaar (Quelle: GROSSER, D. (1977), S. 11.)

Die Abbildung 1 zeigt ein für das Nadelholz idealtypisches beidseitig behöftes Tüpfelpaar. Die beiden anderen Tüpfelpaare entsprechen hingegen schematisch der Laubholztüpfelung. Die Unterschiede der Laubholztüpfelung im Vergleich zur Nadelholztüpfelung werden in Kapitel 2.2.3 ausführlich erläutert. Im Folgenden werden die Tüpfeltypen beschrieben.

¹² IAWA COMMITTEE (1989), S. 219 ff.

¹³ Vgl. WAGENFÜHR, R. (1999), S. 61.

¹⁴ Vgl. WAGENFÜHR, R. (1999), S. 57.

¹⁵ Vgl. CORE, H. A.; CÔTÉ, W. A.; DAY, A. C. (1979), S. 42.

¹⁶ Vgl. STINGLWAGNER, G. K. F.; HASEDER, I. E.; ERLBECK, R. (2009), S. 856.

¹⁷ Vgl. GROSSER, D. (1977), S. 11 f.

2.2.1 Einseitiger Tüpfel

Hierbei handelt es sich um nur einseitig ausgebildete Tüpfel (siehe Abbildung 2). Die Tüpfel führen teilweise zu Interzellularräumen¹⁸ oder enden an der Mittelschicht. Wahrscheinlich handelt es sich hier um unvollständig ausgebildete Tüpfel ohne weitere Funktion.¹⁹

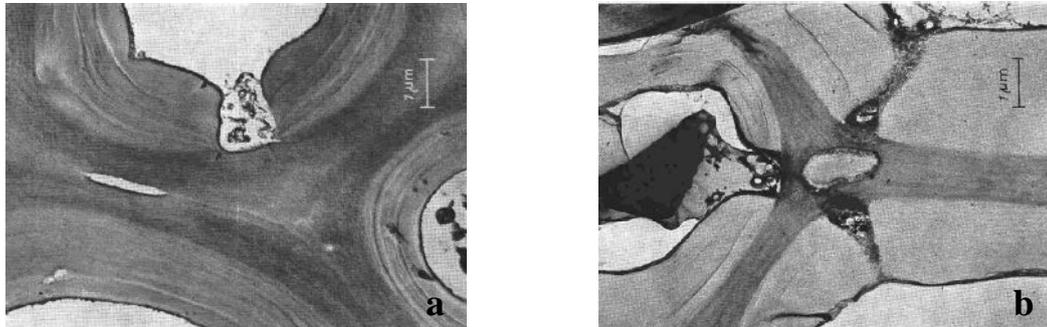


Abbildung 2: Einseitiger Tüpfel in Markstrahl-Parenchymzellen in Buchenholz: (a) Tüpfelkanal endet an der Mittelschicht, (b) drei Tüpfelkanäle enden in einer Interzellularen (Quelle: FENGEL, D. (1966b), S. 248.)

In Rot-Buche (*Fagus sylvatica* L.) wurden diese zahlreich in Markstrahl-Parenchymzellen nachgewiesen.²⁰ Ob und in welchem Umfang die auch als „blinde Tüpfel“²¹ bezeichneten Kanäle in anderen Zellarten und Baumarten anzutreffen sind, bedarf weiteren Recherchen. Neuere Studien dokumentieren einseitige Tüpfel beispielsweise auch für *Tilia japonica*, *Betula japonica* und weitere Baumarten.²²

2.2.2 Einfaches Tüpfelpaar

Ein einfaches Tüpfelpaar wird stets zwischen zwei parenchymatischen Zellen ausgebildet.²³ Gut erkennbar sind diese zwischen den Querwänden von Strahl- oder Axialparenchymzellen. Abbildung 3 zeigt zwei einfache Tüpfelpaare zwischen zwei Axialparenchymzellen in Eichenholz.

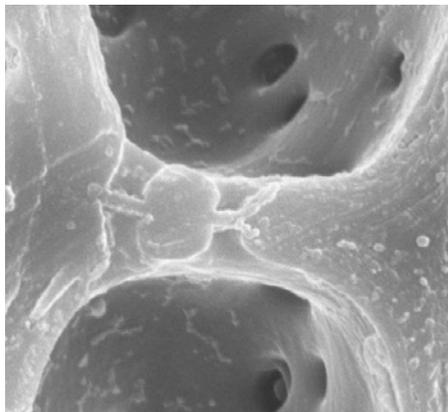


Abbildung 3: Einfache Tüpfelpaare zwischen zwei Längsparenchymzellen von *Quercus petraea* Liebl. (Quelle: ROSENTHAL, M. (2010), o.S.)

Der Tüpfelkanal ist im Regelfall gleichmäßig weit, kann sich aber auch zum Zellhohlraum hin verengen oder erweitern.²⁴

¹⁸ Vgl. FENGEL, D. (1966a), S. 184.

¹⁹ Vgl. FENGEL, D. (1966b), S. 248 f.

²⁰ Vgl. FENGEL, D. (1966b), S. 248 f.

²¹ WAGENFÜHR, S. (2007), S. 31.

²² Vgl. SANO, Y.; OHTA, T.; JANSEN, S. (2008), S. 5.

²³ Vgl. WAGENFÜHR, R. (1999), S. 103.

²⁴ Vgl. GROSSER, D. (1977), S. 11.

2.2.3 Behöhftes Tüpfelpaar

Die Ausbildung eines Tüpfelhofes erfolgt in prosenchymatischen Zellarten. In Laubhölzern werden sie demnach von allen „toten wasserleitenden und festigenden Zellen“²⁵ gebildet (siehe Tabelle 1, S. 2). Im Aufbau gleicht der Tüpfelhof denen der Nadelhölzer.²⁶ Abbildung 4 zeigt ein idealtypisches beidseitig behöhftes Tüpfelpaar, wie es z.B. zwischen zwei Gefäßzellen ausgebildet wird.

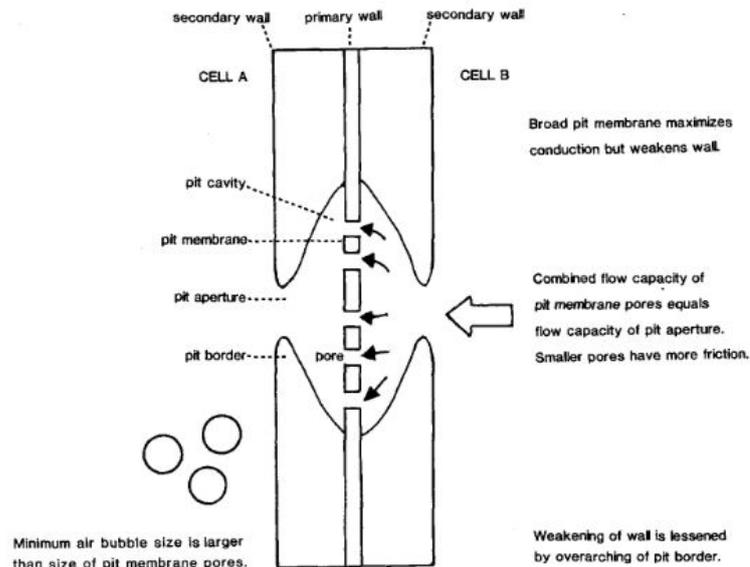


Abbildung 4: Schema eines beidseitig behöhften Tüpfelpaares (Quelle: CARLQUIST, S. (2001), S. 112.)

Ihr Aufbau ist komplexer als bei einfachen Tüpfelpaaren. Die Sekundärwand überwölbt die Tüpfelkammer wulstartig. Den Zugang bildet eine rundliche bis spaltförmige Tüpfelmündung, der sogenannte Porus. Der Tüpfelhof besteht dadurch aus dem Tüpfelkanal sowie der Tüpfelkammer.²⁷ Je nach Zellart und Zellwanddicke kann die Ausformung behöhfter Tüpfel stark variieren. Anders als bei Nadelhölzern fehlt bei Laubgehölzen in der Regel ein Torus, eine undurchlässige Verdickung in der Mitte der Membran.²⁸ Demnach wird auch keine netzartige Margo ausgebildet.²⁹ In Abbildung 5 ist deutlich der Unterschied zu erkennen. Der Stoffaustausch erfolgt durch Diffusion.

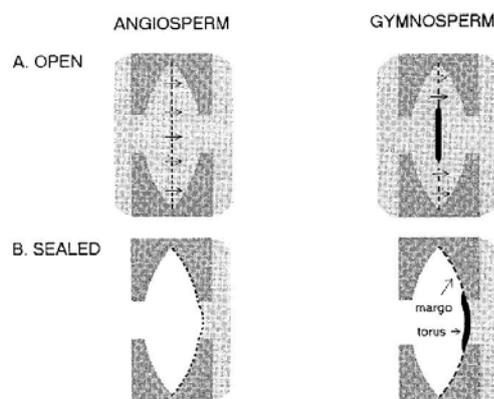


Abbildung 5: Schema der Hoftüpfel im Laub- und Nadelholz (Quelle: HACKE, U. G. u. a. (2004), S. 387.)

²⁵ GROSSER, D. (1977), S. 11 f.

²⁶ Vgl. LIESE, W. (1957), S. 452.

²⁷ Vgl. GROSSER, D. (1977), S. 11 f.

²⁸ Vgl. FREY-WYSSLING, A.; BOSSHARD, H.-H. (1953), S. 417 und LIESE, W.; FAHNENBROCK, M. (1952), S. 197 ff.

²⁹ Vgl. SPERRY, J. S.; HACKE, U. G. (2004), S.369 und HACKE, U. G.; SPERRY, J. S.; PITTERMANN, J. (2004), S. 386.

2.3 Anordnung der Tüpfel in der Zellwand

Anordnung und Dimension von Gefäßtüpfelungen gelten als wichtige Bestimmungsmerkmale für Laubgehölze³⁰, obwohl der diagnostische Wert teilweise als eher gering eingeschätzt wird.³¹ Berühren sich zwei Gefäße oder steht ein Gefäß in Kontakt zu Gefäßtracheiden sind die Tüpfel oft in charakteristischer Anordnung gruppiert.³² In Abbildung 6 sind die vier grundsätzlichen vaskulären Tüpfelungen dargestellt.

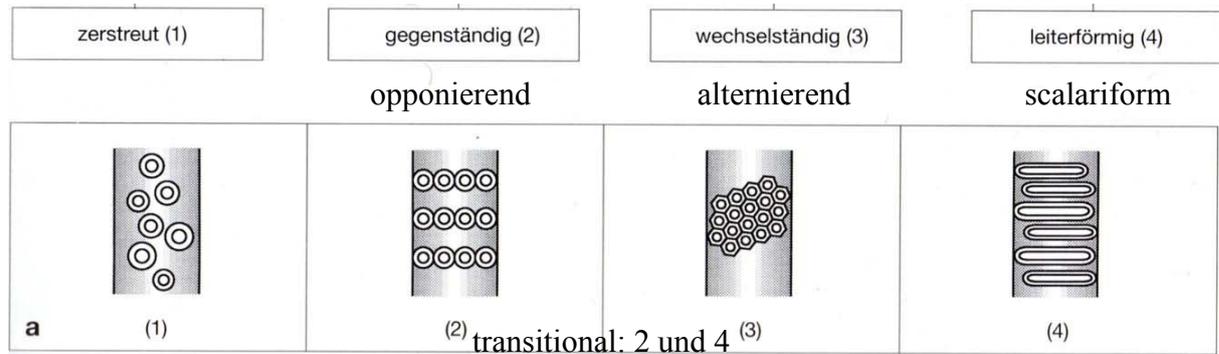


Abbildung 6: Möglichkeiten der Gefäßtüpfelung in tangentialer und radialer Ausrichtung (In Anlehnung an: WAGENFÜHR, R. (1999, S.63.)

Diese idealtypischen Anordnungsformen können variieren und auch Übergangsformen bilden.³³ So kann eine transitionale Übergangsform aus opponierender und scalariformer Anordnung entstehen (siehe Abbildung 6). Des Weiteren treten bei einigen Arten sehr große oder pseudoscalariforme Gefäßtüpfelungen auf. Auch können diese in modifizierter Form zwischen Gefäßen und Parenchymzellen auftreten.³⁴ Jede Baumart bildet charakteristische Gefäßtüpfelungen aus, wobei nicht ausschließlich eine Anordnung pro Baumart vorkommt. So finden sich z.B. an Buchenholzgefäßen opponierende sowie scalariforme Gefäßtüpfelungen.³⁵ In Eichenholz, z.B. bei *Quercus robur* L., finden sich hingegen alternierende Gefäß-tüpfelungen.³⁶

Neben der Anordnung werden der Aufbau und die spezifische Form des einzelnen Gefäßtüpfels kaum betrachtet. Lediglich der horizontale Durchmesser opponierend und alternierend angeordneter Gefäßtüpfel gilt als weiteres Bestimmungskriterium:³⁷

- sehr kleine Tüpfel < 4 µm z.B. *Betula pendula* Roth.
- kleine Tüpfel 4 - 7 µm z.B. *Quercus robur* L.
- mittelgroße Tüpfel 7 - 10 µm z.B. *Ilex aquifolium* L.
- große Tüpfel ≥ 10 µm z.B. *Salix* sp.

Bei solitär angeordneten Gefäßen treten nur in geringem Umfang oder keine vaskulären Tüpfelungen auf, wie z.B. bei Eichenholz.³⁸

³⁰ Vgl. IAWA COMMITTEE (1989), S. 250 (Features 20 bis 28).

³¹ Vgl. SCHWEINGRUBER, F. H. (1990), S. 49.

³² Vgl. GROSSER, D. (1977), S. 30 f.

³³ Vgl. WAGENFÜHR, R. (1999), S. 64.

³⁴ Vgl. CARLQUIST, S. (2001), S. 75.

³⁵ Vgl. GROSSER, D. (1977), S. 32.

³⁶ Vgl. JANSEN, S.; CHOAT, B.; PLETTERS, A. (2009), S. 411.

³⁷ Vgl. IAWA COMMITTEE (1989), S. 250 (Features 24 bis 28).

Neben der gut erforschten Gefäßtüpfelung gibt es zwei weitere Haupttypen von Laubholztüpfelungen: die „Gefäß-Parenchym-Tüpfelung“ (Gefäß-Strahl- sowie –Axialparenchym-Tüpfelung) und die „Gefäß-unperforierte prosenchymatische Zellen-Tüpfelung“. Ersteres ist ebenfalls in der IAWA-Hardwood Feature List mit den Features 30 bis 35 vertreten und von daher bereits mit größerer Aufmerksamkeit betrachtet worden.³⁹ Letzteres wurde hingegen bis zum gegenwärtigen Zeitpunkt kaum betrachtet, obwohl bereits einige Arbeiten diesen Tüpfeltyp mit aufgegriffen haben.⁴⁰

2.4 Die Tüpfelmembran im Laubholz

2.4.1 Allgemeiner Aufbau der Tüpfelmembran

Die Tüpfelmembran besteht aus mehreren Lagen zufällig angeordneter Mikrofibrillen, wie deutlich aus Abbildung 7 hervorgeht. Diese haben ihren Ursprung in der Mittellamelle zwischen zwei Zellen sowie den beiden Primärwänden der in Kontakt tretenden Zellen.⁴¹ Eingebettet sind die Mikrofibrillen in einer Matrix aus Hemicellulosen und Pektin.⁴² Zwischen den Mikrofibrillen ermöglichen kleine Poren einen kontrollierten Stoffaustausch zwischen den Zellen. Diese sind kleiner als der minimale Durchmesser von Luftblasen in Wasser unter normalen Druckverhältnissen im lebenden Baum.⁴³

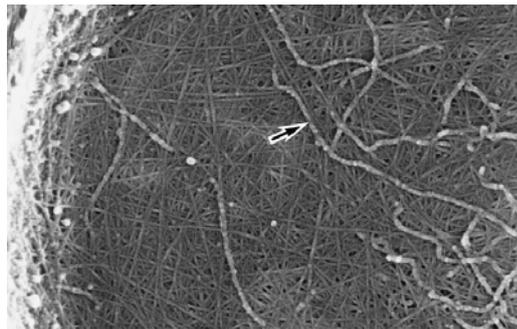


Abbildung 7: Tüpfelmembran eines invaskularen Tüpfelpaares zwischen zwei Frühholzgefäßen von *Fraxinus mandshurica* var. *japonica* (Quelle: SANO, Y. (2004), S. 134.)

Generell sind die Tüpfel in Laubhölzern kleiner als die der Nadelhölzer.⁴⁴ Allerdings gibt es intraspezifisch in Abhängigkeit von der Zellart und der Position in der Zelle sowie interspezifisch deutliche Größenvariationen. So wurden in einer Untersuchung von insgesamt 24 Baumarten mit alternierenden Gefäßtüpfelungen Tüpfeldurchmesservariationen von 2,1 μm (*Betula ermanii*) bis 7,6 μm (*Populus fremontii*) festgestellt.⁴⁵ Der Aufbau der Membran variiert von Baumart zu Baumart sehr stark. Demnach gibt es große Unterschiede in der Membrandicke T_m sowie dem maximalen Porendurchmesser D_{max} . Beide Größen stehen im signifikanten Zusammenhang, sodass mit zunehmender Membrandicke der maximale Porendurchmesser zurückgeht.⁴⁶ In Abbildung 8 sind zur Veranschaulichung Tüpfelmembranen unterschiedlicher Porosität dargestellt.

³⁸ Vgl. WHEELER, E. A.; THOMAS, R. J. (1981), S. 169.

³⁹ Vgl. SANO, Y.; OHTA, T.; JANSEN, S. (2008), S. 1 f.

⁴⁰ Z.B. YANG, K.-C. (1978), S. 71 ff.

⁴¹ Vgl. LIESE, W. (1957), S. 450.

⁴² Vgl. BRETT, C. T.; WALDRON, K. W. (1996), S. 63 ff.

⁴³ Vgl. CARLQUIST, S. (2001), S. 111.

⁴⁴ Vgl. SIAU, J. F. (1984), S. 59.

⁴⁵ Vgl. JANSEN, S.; CHOAT, B.; PLETTERS, A. (2009), S. 411.

⁴⁶ Vgl. JANSEN, S.; CHOAT, B.; PLETTERS, A. (2009), S. 409.

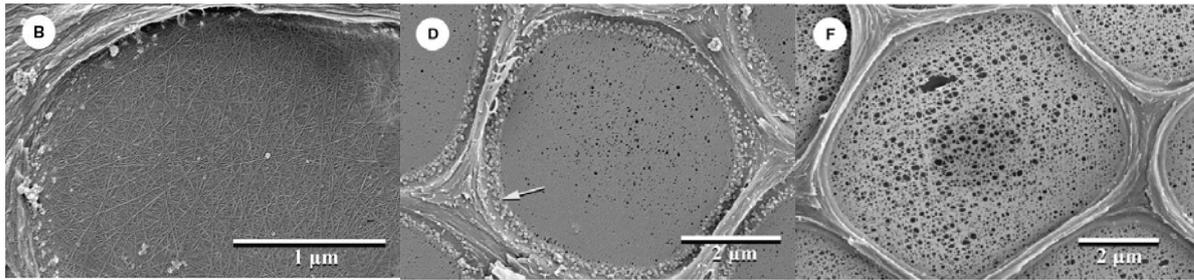


Abbildung 8: Gefäßtüpfelungen unterschiedlicher Porosität in (B) *Quercus robur*, (D) *Acer negundo* und (F) *Salix alba* (JANSEN, S.; CHOAT, B.; PLETTERS, A. (2009), S. 413.)

Der maximale Porendurchmesser D_{\max} war für die Stiel-Eiche (*Quercus robur* L.) aufgrund der Versuchsanordnung mit gegebener Auflösung nicht messbar. Für T_m wurden 278 nm ermittelt. Für den Eschenahorn (*Acer negundo*) wurde hingegen ein D_{\max} von 80 nm sowie T_m von 179 nm und für die Salweide (*Salix alba*) D_{\max} von 186 nm sowie T_m von 70 nm gemessen.⁴⁷ Auch andere Untersuchungen belegen interspezifische Unterschiede der Membrandicken und Porendurchmesser.⁴⁸

2.4.2 Perforierte Tüpfelmembranen in Laubholztüpfelpaaren

Der Fokus vieler Untersuchungen liegt auf der Gefäßtüpfelung mit homogen ausgeprägten Tüpfelmembranen.⁴⁹ Tüpfelpaare zwischen Librifasern, Fasertracheiden und anderen unperforierten prosenchymatischen Zellen, d.h. Elementen ohne Gefäßdurchbrechungen, wurden hingegen kaum erforscht.⁵⁰ Dabei zeigen diese teilweise deutlich Abweichungen. So wurden in einer Arbeit bei neun von zehn Baumarten zwischen unperforierten prosenchymatischen Zellen perforierte Tüpfelmembranen nachgewiesen, sofern der mittlere Membrandurchmesser $<4 \mu\text{m}$ groß war. Ab einem Membrandurchmesser von $\geq 4 \mu\text{m}$ war hingegen eine homogene Membran ausgebildet.⁵¹ Abbildung 9 zeigt zwei Beispiele von perforierten Tüpfelmembranen.

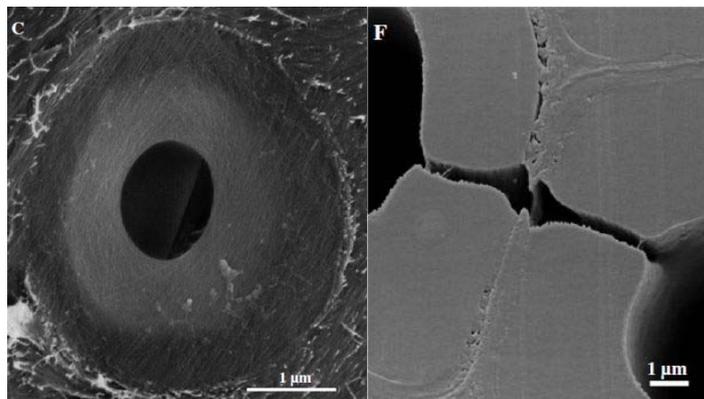


Abbildung 9: perforierte Tüpfelmembran zwischen (C) Fasertracheiden von *Tilia japonica* und (F) Librifasern von *Robinia pseudoacacia* (Quelle: SANO, Y.; JANSEN, S. (2006), S. 1049)

Auffällig ist, dass diese Formen der Tüpfel in keinem großen Standardwerk beschrieben werden. Dabei hat insbesondere die Struktur der Tüpfelmembran einen maßgeblichen Einfluss auf die Transportprozesse im Holz.

⁴⁷ Vgl. JANSEN, S.; CHOAT, B.; PLETTERS, A. (2009), S. 412 f.

⁴⁸ Z.B. SANO, Y. (2004).

⁴⁹ Z.B. SANO, Y. (2005) und SPERRY, J. S.; HACKE, U. G. (2004).

⁵⁰ Vgl. SANO, Y.; JANSEN, S. (2006), S. 1045 ff.

⁵¹ Vgl. SANO, Y.; JANSEN, S. (2006), S. 1045 ff.

2.5 Wissensstand zum Tüpfelbau im Buchenholz (*Fagus sylvatica* L.)

In der Online verfügbaren INSIDEWOOD-Datenbank⁵² sind für die Rot-Buche folgende in Tabelle 3 aufgeführten Features mit Tüpfelbezug vermerkt:

Tabelle 3: Unter "*Fagus sylvatica* L. (EUROPEAN BEECH)" vermerkte Features mit Tüpfelbezug (Quelle: INSIDEWOOD (2004), <http://insidewood.lib.ncsu.edu/description.21.>)

Feature	Beschreibung
21	Intervessel pits opposite
22v	Intervessel pits alternate
25	Small - 4 - 7 μm
26	Medium - 7 - 10 μm
27	Large - $\geq 10 \mu\text{m}$
31	Vessel-ray pits with much reduced borders to apparently simple: pits rounded or angular
32	Vessel-ray pits with much reduced borders to apparently simple: pits horizontal (scalariform, gash-like) to vertical (palisade)

Die Gefäßtüpfelung ist bei der Rot-Buche sehr variabel. In Tabelle 3 ist das Auftreten von opponierenden und alternierenden Tüpfelanordnungen vermerkt. Andere Quellen weisen allerdings auch eine scalariforme Gefäßtüpfelung aus.⁵³ Die Größe der einzelnen Tüpfelpaare schwankt zwischen 4 μm bis über 10 μm . Die Tüpfel im Kreuzungsfeld von Gefäßen und Horizontalparenchym haben stark reduzierte Höfe bis hin zur Ausbildung einfacher Tüpfelpaare. Sie haben große Aperturen, deren Öffnungen oft oval-liegend ausgerichtet sind.⁵⁴ Noch ist unklar ist, ob es möglich ist Holz unterschiedlicher Buchenarten zu unterscheiden.⁵⁵ Dies könnte ein Grund für die große Variabilität der Features sein, da unter anderem die heimische Rot-Buche mit der Amerikanischen Buche (*Fagus grandifolia* Ehrh.) zusammengefasst ist.

Im Holz der Rot-Buchen befinden sich Frühholz- und Späthholzgefäße, wobei die Zahl und Größe zum Späthholz hin abnimmt. Zudem setzt es sich aus Librifasern, einigen Fasertracheiden und vereinzelt Gefäßtracheiden (0,4%..1,2% aller Zellen) sowie Längs- und Strahlparenchym zusammen.⁵⁶ Oben genannte Features bieten keine Informationen über die Tüpfel der Librifasern, Fasertracheiden und der Gefäßtracheiden. Diese zusammengenommen machen einen nicht zu vernachlässigenden Teil der Holzsubstanz aus. Genaueres Wissen über ihre Verbindungswege, z.B. Morphologie und Dimension, wären somit sehr hilfreich.

Die Tüpfelmembranen der Gefäß-, Librifaser- und Parenchymzellentüpfel der Rot-Buche sind in der Regel homogen, ohne sichtbare Poren aufgebaut. Für die Membranen der Querwände von Strahlparenchym wurden allerdings sichtbare Poren nachgewiesen.⁵⁷ Ob und in welchem Umfang gegebenenfalls perforierte Tüpfelmembranen (siehe Kapitel 2.4.2, S. 8) vorkommen ist ebenso wie die Dimensionen der Tüpfel der verschiedenen Zellarten nicht vollständig bekannt. Die Untersuchungen zur Rot-Buche stammen überwiegend aus den

⁵² Vgl. INSIDEWOOD (2004), o.S.

⁵³ Vgl. GROSSER, D. (1977), S. 32.

⁵⁴ Vgl. SCHWEINGRUBER, F. H. (1990), S. 399.

⁵⁵ Vgl. INSIDEWOOD (2004), o.S.

⁵⁶ Vgl. WAGENFÜHR, R. (2007), S. 255.

⁵⁷ Vgl. JAYME, G.; AZZOLA, F. K. (1965), S. 48.

70ern.⁵⁸ Neuere Arbeiten, die auf dem gegenwärtigen Stand der Technik basieren, sind hingegen kaum vorhanden.⁵⁹

2.6 Wissensstand zum Tüpfelbau im Eichenholz (*Quercus spec.*)

In Tabelle 4 sind die in der INSIDEWOOD-Datenbank⁶⁰ für die Trauben- und Stiel-Eiche aufgeführten Features mit Tüpfelbezug aufgeführt. Für einzelne Eichenarten sind keine Feature-Listen verfügbar. Eichenholz kann mit den angegebenen Features nur den Gruppen der Weiß- und Rot-Eichen zugeordnet werden.⁶¹

Tabelle 4: In der "Quercus group White Oaks" aufgeführte Features mit Tüpfelbezug (Quelle: INSIDEWOOD (2004), <http://insidewood.lib.ncsu.edu/description.16.>)

Feature	Beschreibung
22	Intervessel pits alternate
25	Small - 4 - 7 μm
26	Medium - 7 - 10 μm
31	Vessel-ray pits with much reduced borders to apparently simple: pits rounded or angular
32	Vessel-ray pits with much reduced borders to apparently simple: pits horizontal (scalariform, gash-like) to vertical (palisade)

Die einheimischen Eichenarten gehören zur Gruppe der Weiß-Eichen. Die Gefäßtüpfelung ist alternierend, die mit 87% im mitteleuropäischen Raum am häufigsten vorkommende Anordnung.⁶² Die horizontalen Gefäßtüpfeldurchmesser (D_p) liegen zwischen 4 μm und 10 μm . Eine aktuellere Studie weist für die Stiel-Eiche (*Quercus robur* L.) einen mittleren D_p von $5.886 \pm 0,75 \mu\text{m}$ aus. Die Gefäßtüpfelmembrandicke T_m beträgt $278 \pm 87 \text{ nm}$ bei einer Gefäßwanddicke am Tüpfel T_w von $2503 \pm 562 \text{ nm}$.⁶³ Mittels REM sind die Durchmesser der Poren in den Gefäßtüpfelmembranen nicht messbar. Die Tüpfel im Kreuzungsfeld von Gefäßen und Horizontalparenchym haben stark reduzierte Höfe bis hin zur Ausbildung einfacher Tüpfelpaare. Die Tüpfelhöfe sind oft oval bis schlitzförmig.⁶⁴

Im Holz der Stiel- sowie Trauben-Eichen befinden sich Frühholz-/Spätholzgefäße, Libriformfasern, vasizentrische Tracheiden aber keine Gefäßtracheiden. Des Weiteren ist Längs- und Strahlparenchym vorhanden.⁶⁵ Libriformfasern haben mit einem Anteil von bis zu über 50%⁶⁶ eine wichtige Stellung im Eichenholz. Doch ist über die Tüpfelung, wenn auch nur in sehr geringem Maße vorhanden, nur wenig bekannt. Das Vorkommen perforierter Tüpfelmembranen (siehe Kapitel 2.4.2, S. 8) wurde noch nicht dokumentiert ist aber durchaus wahrscheinlich. Ebenso sind die Dimensionen der Tüpfel der verschiedenen Zellarten nicht vollständig bekannt.

⁵⁸ Z.B. JAYME, G.; AZZOLA, F. K. (1965) sowie FENGEL, D. (1966b).

⁵⁹ Z.B. SCHMITT, U.; HOFFMANN, P. (1998)

⁶⁰ Vgl. INSIDEWOOD (2004), o.S.

⁶¹ Vgl. CORE, H. A.; CÔTÉ, W. A.; DAY, A. C. (1979), S. 62.

⁶² Vgl. WHEELER, E. A.; BAAS, P.; RODGERS, S. (2007), S. 234.

⁶³ Vgl. JANSEN, S.; CHOAT, B.; PLETTERS, A. (2009), S. 412.

⁶⁴ Vgl. SCHWEINGRUBER, F. H. (1990), S. 401.

⁶⁵ Vgl. WAGENFÜHR (2007), S. 255.

⁶⁶ Vgl. HALLAS, T. (2009), S. 74 f.

3 Fazit und Ausblick

Gegenwärtig ist der Bau der Tüpfel im Laubholz noch nicht umfassend erforscht worden.⁶⁷ Unterschiede in Abhängigkeit von der Zellart wurden bis heute noch nicht tiefgreifend untersucht. Die allgemeine Anatomie der einfachen Tüpfelpaare sowie der einseitig und zweiseitig behöften Tüpfelpaare ist seit langem bekannt. Allerdings wurden zellartenspezifische Ausformungen mit Ausnahme der Gefäßtüpfelungen und Kreuzungsfeldtüpfel nur wenig untersucht. Dies liegt insbesondere daran, dass die aus dem Jahre 1989 stammende IAWA-Hardwood Feature List nur diese als Bestimmungskriterium aufgreift.⁶⁸ Eine ausführlichere Untersuchung besonders der Tüpfelung zwischen Gefäßen und unperforierten prosenchymatischen Zellen sowie der Tüpfelung zwischen den zweitgenannten Zellen wäre sinnvoll. Neuere Studien verdeutlichen, dass nach wie vor neue Erkenntnisse gewonnen werden können.⁶⁹

Wichtig wäre das Sammeln sämtlicher Mess- und Analysedaten in einer Datenbank, da nur so deutliche Zusammenhänge und zellartenspezifische Tüpfelvariationen erkannt werden können und schnell verfügbar sind. Mit der INSIDEWOOD-Datenbank wurde ein wichtiger Schritt in diese Richtung vollzogen. Allerdings umfasst diese bis zum gegenwärtigen Zeitpunkt lediglich die Merkmale der IAWA-Hardwood Feature List. Nach Ansicht des Verfassers sind die tüpfelbezogenen Features 20 bis 35 für eine ausführliche Tüpfelanalyse nicht ausreichend. Die Tüpfelung von unperforierten prosenchymatischen Zellen bleibt hier gänzlich unbeachtet, obwohl diese im oft nicht zu vernachlässigendem Anteil im Holz vorhanden sind. Auch werden Dimensionen, z.B. Tüpfeldurchmesser oder Membrandicke, lediglich für die Gefäßtüpfelungen herangezogen. Eine Erweiterung der Liste wäre demnach für eine ausführliche Tüpfelanalyse essentiell. Diese wäre wichtig, um eine bessere Einschätzung der Tränkbarkeit sowie der Eindringwege im Laubholz realisieren zu können.

⁶⁷ Vgl. SANO, Y.; JANSEN, S. (2006), S. 1045.

⁶⁸ Vgl. SANO, Y.; OHTA, T.; JANSEN, S. (2008), S. 1 ff.

⁶⁹ Wie z.B. JANSEN, S.; CHOAT, B.; PLETTERS, A. (2009) und SANO, Y.; JANSEN, S. (2006).

Literaturverzeichnis

- BRETT, C. T.; WALDRON, K. W. (1996): Physiology and biochemistry of plant cell walls, 2. Aufl., Chapman & Hall, London.
- CARLQUIST, S. (2001): Comparative wood anatomy : Systematic, Ecological, and Evolutionary Aspects of Dicotyledon Wood. 2. Aufl., Springer Verlag, Berlin.
- CORE, H. A.; CÔTÉ, W. A.; DAY, A. C. (1979): Wood – Structure and identification. Second Edition, Syracuse University Press, New York.
- FENGEL, D. (1966a): Elektronenmikroskopische Beiträge zum Feinbau des Buchenholzes (*Fagus sylvatica* L.) – Zweite Mitteilung: Weitere Beobachtungen an Buchen-Markstrahlzellen. Holz als Roh- und Werkstoff 24, Heft 5, S. 177-185.
- FENGEL, D. (1966b): Elektronenmikroskopische Beiträge zum Feinbau des Buchenholzes (*Fagus sylvatica* L.) – Dritte Mitteilung: Die Feinstruktur der Tüpfel im Buchenholz. Holz als Roh- und Werkstoff 24, Heft 6, S. 245-253.
- FREY-WYSSLING, A.; BOSSHARD, H.-H. (1953): Über den Feinbau der Schließhäute in Hoftüpfeln. Holz als Roh- und Werkst. 11, Heft 11 S. 417-420.
- GARCÍA ESTEBAN, L.; GUINDEO CASASÚS, A.; PERAZA ORAMAS, C.; DE PALACIOS, P. (2003): La madera y su anatomía. Anomalías y defectos, estructura microscópica de coníferas y frondosas, identificación de maderas, descripción de especies y pared celular. Fundación Conde del Valle de Salazar, Mundi-Prensa, AiTiM, Madrid.
- GROSSER, D. (1977): Die Hölzer Mitteleuropas. Reprint der 1. Auflage von 1977. Verlag Dr. Kessel, Remagen.
- HACKE, U. G.; SPERRY, J. S.; PITTERMANN, J. (2004): Analysis of circular bordered pit function II. Gymnosperm tracheids with torus-margo pit membranes. American Journal of Botany 91 (3), S. 386-400.
- HALLAS, T. (2009): Untersuchung des Einflusses intraannueller Gewebeflächen und -anteile auf die Dichte bei Traubeneiche (*Quercus petraea* Liebl.). Dresden, Techn. Univ., Fak. für Forst-, Geo- u. Hydrowiss., Bachelorarbeit.
- IAWA COMMITTEE ON NOMENCLATURE (1964): Multilingual glossary of terms used in wood anatomy, Verlagsanstalt Buchdruckerei Konkordia, Winterthur.
- IAWA COMMITTEE (1989): IAWA list of microscopic features for hardwood identification. International Association of Wood Anatomists Bulletin, New Series 10 (3), S. 219-332.
- INSIDewood (2004): 2004-onwards. Published on the Internet. <http://insidewood.lib.ncsu.edu/search>. Abruf: 08.04.2011, 16.45. Uhr.
- JANSEN, S.; CHOAT, B.; PLETTERS, A. (2009): Morphological variation of intervessel pit membranes and implications to xylem function in angiosperms. American Journal of Botany 96 (2), S. 409-419.
- JAYME, G.; AZZOLA, F.K. (1965): Textur und Topochemie der Tüpfel und Tüpfelschließhäute von Buchenholzzellen (*Fagus sylvatica* L.). Holz als Roh- und Werkstoff 23, Heft 2, S. 41-49.

- LIESE, W.; FAHNENBROCK, M. (1952): Elektronenmikroskopische Untersuchungen über den Bau der Hoftüpfel. Holz Roh- Werkstoff 10 (5), S. 197-201.
- LIESE, W. (1957): Der Feinbau der Hoftüpfel bei den Laubhölzern. Holz als Roh- und Werkstoff 15, Heft 11, S. 449-453.
- ROSENTHAL, M. (2010): Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen von *Quercus petraea* Liebl. unveröffentlicht.
- ROSENTHAL, M.; BÄUCKER, E.; BUES, C.T. (2010): Holzaufbau und Tränkbarkeit. Zum Einfluss der Mikrostruktur des Holzes auf das Eindringverhalten von Flüssigkeiten. Holz-Zentralblatt, Nr. 34, S. 852 und S. 854.
- SANO, Y. (2004): Intervascular pitting across the annual ring boundary in *Betula platyphylla* var. *japonica* and *Fraxinus mandshurica* var. *japonica*. IAWA Journal 25 (2), S. 129–140.
- SANO, Y. (2005): Inter- and intraspecific structural variations among intervacular pit membranes, as revealed by field-emission scanning electron microscopy. American Journal of Botany 92 (7), S. 1077-1084.
- SANO, Y.; JANSEN, S. (2006): Perforated pit membranes in imperforate tracheary elements of some angiosperms. Annals of Botany 97, S. 1045-1053.
- SANO, Y.; OHTA, T.; JANSEN, S. (2008): The distribution and structure of pits between vessels and imperforate tracheary elements in angiosperm woods. IAWA Journal 29 (1), S. 5-15.
- SCHMID, R. (1965): The fine structure of pits in hardwoods. In: CÔTÉ, W. A. (Hrsg.): Cellular ultrastructure of woody plants. Syracuse University Press, New York, S. 291-304.
- SCHMITT, U.; HOFFMANN, P. (1998): Zur Zellwandstruktur von 1600 Jahre altem, wasser- gesättigtem Eichenholz. Holz als Roh- und Werkstoff 56, S. 211-212.
- SCHMITT, U. (2003): Tüpfel. In: DRW-Verlag (Hrsg.): Holz-Lexikon, Band 2 L-Z. DRW-Verlag, Leinfelden-Echterdingen.
- SCHWEINGRUBER, F. H. (1990): Anatomie europäischer Hölzer. Verlag Paul Haupt, Bern, Stuttgart.
- SIAU, J. F. (1984): Transport processes in wood. Springer Verlag, Berlin.
- SPERRY, J. S.; HACKE, U. G. (2004): Analysis of circular bordered pit functions I. Angiosperm vessels with homogenous pit membranes. American Journal of Botany 91 (3), S. 369-385.
- STINGLWAGNER, G. K. F.; HASEDER, I. E.; ERLBECK, R. (2009): Das Kosmos Wald- und Forst-Lexikon. 4. Aufl. Franckh-Kosmos Verlags-GmbH & Co.KG, Stuttgart.
- WAGENFÜHR, R. (1999): Anatomie des Holzes. Strukturanalytik – Identifizierung – Nomenklatur – Mikrotechnologie. 5. Aufl. DRW-Verlag, Leinfelden-Echterdingen.
- WAGENFÜHR, R. (2007): Holzatlas. 6. neu bearb. und erw. Aufl., Fachbuchverlag Leipzig im Carl Hanser Verlag, Leipzig.

WHEELER, E. A.; THOMAS, R. J. (1981): Ultrastructural Characteristics of Mature Wood of Southern Red Oak (*Quercus Falcata* Michx.) and White Oak (*Quercus Alba* L.). Wood and Fiber Science 13 (3), S: 169-181.

WHEELER, E. A.; BAAS, P.; RODGERS, S. (2007): Variations on dicot wood anatomy: A global analysis based on the INSIDEWOOD database. IAWA Journal 28 (3), S. 229-258.

YANG, K.-C. (1978): The fine structure of pits in yellow birch (*Betula Alleghaniensis* Britton). IAWA Bulletin 1978 (3), S. 71-77.

Hiermit erkläre ich, dass ich die von mir am heutigen Tage eingereichte Projektarbeit zum Thema

Tüpfelbau im Laubholz

-

Der aktuelle Stand der Wissenschaft mit besonderem Fokus auf Rot-Buche (*Fagus sylvatica* L.) und Stiel- sowie Traubeneiche (*Quercus robur* L. und *Quercus petraea* Liebl.)

vollkommen selbständig und nur unter Benutzung der in der Arbeit angegebenen Literatur angefertigt habe.

Die Verbindung mit Betrieben, staatlichen Organen oder Einrichtungen usw. wurde nur in den in der Arbeit genannten Fällen im Einverständnis mit dem Betreuer aufgenommen.

Dresden, den 12. April 2011



.....

Unterschrift

Erklärung

Hiermit erteile ich der Sächsischen Landesbibliothek – Staats- und Universitätsbibliothek Dresden, Zweigbibliothek Forstwesen, das Recht, meine Projektarbeit in ihren Räumlichkeiten für jegliche Bibliotheksbenutzung – einschließlich der Präsenznutzung – bereitzustellen.

12. April 2011, 

Datum, Unterschrift des Verfassers

Artikelinformationen

Titel:

Tüpfelbau im Laubholz -

Der aktuelle Stand der Wissenschaft mit besonderem Fokus auf Rot-Buche (*Fagus sylvatica* L.) und Stiel- sowie Traubeneiche (*Quercus robur* L. und *Quercus petraea* Liebl.)

Datum:

12.04.2011

Keywords:

Tüpfelbau

Laubholz

Buche

Eiche

Quercus robur

Quercus petraea

Fagus sylvatica

Abstract

Tüpfel ermöglichen den interzellularen Stoffaustausch im Holzkörper. Im Zuge der Prozessgestaltung in den Bereichen Holzschutz und Zellstoffherstellung sind genauere Kenntnisse über ihren Aufbau von grundlegender Bedeutung. Das anatomische Wissen ermöglicht eine verbesserte Einschätzung der Tränkbarkeit sowie allgemein über die Eindringwege von Flüssigkeiten im Holz. Die Arbeit fasst den aktuellen Wissensstand des Baus der Tüpfel im Laubholz zusammen. Dabei stehen die in Deutschland wichtigsten Laubbaumarten, namentlich die Rot-Buche (*Fagus sylvatica* L.) und Stiel- sowie Traubeneiche (*Quercus robur* L. und *Quercus petraea* Liebl.), im Fokus der Untersuchung. Zunächst wird der allgemeine Aufbau der Tüpfel beschrieben und besonders neuere Erkenntnisse mit aufgegriffen. Im Anschluss wird der Wissensstand zur Tüpfelbau der Rot-Buche sowie der Stiel- wie Trauben-Eiche zusammengefasst dargestellt.