



Doctoral Thesis

## **Das Harzkanalsystem im juvenilen Stammholz von *Larix decidua* Mill.**

**Author(s):**

Hug, Ulrich Ernst

**Publication Date:**

1979

**Permanent Link:**

<https://doi.org/10.3929/ethz-a-000163315> →

**Rights / License:**

[In Copyright - Non-Commercial Use Permitted](#) →

This page was generated automatically upon download from the [ETH Zurich Research Collection](#). For more information please consult the [Terms of use](#).

Diss ETH 6358

DAS HARZKANALSYSTEM  
IM JUVENILEN STAMMHOLZ VON LARIX DECIDUA MILL.

ABHANDLUNG  
zur Erlangung des Titels eines Doktors der  
Technischen Wissenschaften der  
EIDGENOESSISCHEN TECHNISCHEN HOCHSCHULE  
ZUERICH

vorgelegt von

Hug Ulrich Ernst  
dipl. Forsting. ETH  
geboren am 25. Oktober 1949  
von Rütshelen BE

Angenommen auf Antrag von  
Prof. Dr. H. H. Bosshard, Referent  
Prof. Dr. Ph. Matile, Korreferent

Zürich 1979

DAS HARZKANALSYSTEM IM JUVENILEN STAMMHOLZ  
VON LARIX DECIDUA MILL.

---

KURZFASSUNG

Es wurden Struktur und Entstehung des Harzkanalsystems sowie die Beziehungen zwischen Kanalepithel und angrenzenden Geweben untersucht.

Die Resultate basieren zur Hauptsache auf der Analyse von Serienschnitten aus zwei jungen Probestämmen mittels Pendelmikroskopie sowie auf Studien an einem dritten Baum mittels Rasterelektronenmikroskopie (REM).

Es wurden folgende Ergebnisse erzielt:

Axiale und radiale Kanäle werden durchgehend von Epithelzellen ausgekleidet und teilweise von begleitendem Parenchym umgeben. Sie sind untereinander verbunden und bilden so dreidimensionale Netzwerke, welche offenbar weitgehend auf schmale Gewebesektoren beschränkt sind.

Axiale Kanäle treten relativ nahe am Mark auf und zeigen eine unregelmässige, aber nicht zufällige Verteilung. Ihr Anordnungsmuster und ihre Dichte variieren innerhalb des Stammes sowohl in axialer als auch in radialer Richtung. - Radiale Kanäle treten im Xylem weiter vom Mark entfernt auf als axiale Kanäle. Sie werden erst vom zweiten Jahrring an in grösserer Anzahl gebildet. Dieses Merkmal dürfte mit der geringen Markstrahlhöhe in den innersten Xylemgeweben zusammenhängen. - Radiale Kanäle sind regelmässiger angeordnet als axiale, doch zeigen auch sie schwache lokale Häufungen.

Axiale Kanäle verlaufen gewunden und parallel zur Stammachse. In den meisten Fällen stehen ihre Enden entweder mit einem anderen axialen Kanal oder mit einem Markstrahl in Kontakt. Die Enden selbst sind durch eine Gruppe axialer Parenchymzellen gekennzeichnet, falls sie nicht mit andern axialen Kanälen fusionieren. - Radiale Kanäle beginnen ohne Ausnahme an einem axialen Kanal, letztere weisen jedoch in Marknähe nicht immer Kontakte mit radialen Kanälen auf. Die radialen Kanäle, welche innerhalb von spindelförmigen mehrreihigen Strahlen verlaufen, enden in einem tangential und axial erweiterten interzellularen Hohlraum im sekundären Phloem.

Relativ häufig ist das Auftreten von zweireihigen Markstrahlen ohne radialen Kanal.

Beinahe alle beobachteten axialen Kanäle sind länger als die Höhen der untersuchten Proben von 2 respektive 5 mm. Ausnahmen bilden Kanäle nahe am Mark und jene, welche über kurze Distanz durch einen Markstrahl von einem längeren Kanal abgetrennt werden. - Die Länge radialer Kanäle nimmt so lange zu, als das Kambium aktiv ist.

Durchmesserwerte und Epithelzellenzahlen axialer Kanäle sind durchschnittlich grösser und streuen stärker als jene radialer Kanäle.

Die Gewebe, welche axiale und radiale Kanäle umgeben, sind bezüglich Zelltypen und Zellanordnung analog aufgebaut.

Auf Grund von REM-Untersuchungen konnte festgestellt werden, dass Epithelzellen praktisch nur mit axialen und radialen Parenchymzellen Tüpfelverbindungen aufweisen.

Das Epithel axialer Kanäle weist zahlreiche Kontakte zu Markstrahlen auf, mit denen es zu rund zwei Drittel der Kanallänge in Berührung steht. Dass diese Kontakte nicht zufälliger Natur sind, geht daraus hervor, dass die axialen Kanäle auffällige tangentiale Verschiebungen zu den Strahlen hin aufweisen.

Verbindungen zwischen axialen Kanälen sind relativ selten und finden meist in tangentialer Richtung statt. Häufigere Verbindungen wurden jedoch zwischen axialen und radialen Kanälen beobachtet. Da ein radialer Kanal mit mehreren axialen Kanälen anastomosieren kann und umgekehrt, ist der Vernetzungsgrad im normalen Kanalsystem in radialer Richtung grösser als in tangentialer. Die Kanalvernetzungsgrade sind abhängig von der Kanalanordnung und -Häufigkeit. Sie variieren deshalb innerhalb desselben Individuums und von Individuum zu Individuum relativ stark.

Wie aus obigen Angaben hervorgeht, bilden Kanalepithelien sowohl untereinander als auch mit allen andern lebenden Geweben, wie axialem und radialem Parenchym, Kambialzone und Phloem, ein räumlich vernetztes System.

Es darf angenommen werden, dass dort, wo ein ausdifferenzierender axialer Kanal einen ausdifferenzierenden Markstrahl berührt, in letzterem eine Verbreiterung und die Bildung eines radialen Kanals bewirkt werden kann. - Die Ausdifferenzierung eines axialen Kanals erfolgt relativ rasch durch Auseinanderweichen parenchymatischer Zellen, welche durch postkambiale Querteilungen aus fusiformen Elementen entstanden sind. Radiale Kanäle entstehen fortwährend durch Auseinanderweichen parenchymatischer Zellen, welche durch perikline kambiale Zellteilungen entstanden sind.

Es ist zu vermuten, dass neben den in radialer und in tangentialer Richtung wirkenden Wachstumsspannungen noch Enzyme für das Auseinanderweichen der Epithelzellen verantwortlich sind.

Die Epithelzellwände sind am Ende der Vegetationsperiode, in welcher sie angelegt wurden, meist verdickt und lignifiziert.

Die starke Aehnlichkeit zwischen normalem Kanalgewebe und Wundgewebe des Xylems lässt vermuten, dass der Stimulus, welcher die Kanalbildung verursacht, einem Wundstimulus ähnlich ist. Solche Stimuli könnten auch durch innere Wachstumsspannungen verursacht sein.

Der Stimulus zur Bildung eines axialen Kanals kann die Kambiumruhe überdauern und zur Anlage eines Kanals führen, der die Jahrringgrenze überschreitet.

LE SYSTEME DES CANAUX RESINIFERES  
DANS LE BOIS JUVENIL DE LA TIGE DU LARIX DECIDUA MILL.

---

RESUME

La structure et le développement du système des canaux résinifères et les relations entre l'épithélium des canaux et les tissus voisins ont été étudiés.

Les résultats se basent principalement sur l'analyse de coupes de série de deux jeunes arbres d'essai à l'aide du microscope de comparaison et sur des recherches avec un troisième arbre avec le microscope électronique à balayage (MEB).

Les faits suivants ont été observés:

Les canaux axiaux et radiaux sont revêtus partout de cellules d'épithélium. Ils sont liés les uns avec les autres de façon à former des réseaux spatiaux qui semblent se restreindre dans une large mesure sur des secteurs de tissu étroits.

Les canaux axiaux apparaissent à une distance relativement proche de la moëlle et présentent une distribution irrégulière mais pas accidentielle. Leurs arrangements et leurs densités varient dans la tige aussi bien en direction radiale qu'en direction axiale. - Les canaux radiaux apparaissent à une distance plus grande de la moëlle que les canaux axiaux. Ils sont formés en plus grand nombre dès le deuxième anneau. Ce caractère est probablement lié à la faible hauteur des rayons dans les tissus formés premièrement. - Les canaux radiaux sont arrangés plus régulièrement que les canaux axiaux mais montrent aussi de faibles accumulations.

Les canaux axiaux suivent une course en spirale qui est parallèle à l'axe de la tige. Dans la plupart des cas leurs bouts sont liés avec un autre canal axial ou avec un rayon. Les bouts eux-mêmes sont marqués par un groupe de cellules parenchymatiques axiales s'ils ne fusionnent pas avec un autre canal axial. - Les canaux radiaux commencent sans exception à un canal axial, ces derniers ne montrent cependant pas toujours des contacts avec des canaux radiaux. Les canaux radiaux, qui se trouvent à l'intérieur des rayons fusiformes se terminent dans des espaces intercellulaires du phloème qui sont élargis en direction tangentielle et axiale.

L'apparition de rayons bisériés sans canal radial est relativement fréquente.

Presque tous les canaux axiaux observés sont plus longs que les hauteurs des échantillons analysés de 2 respectivement 5 mm. Des exceptions sont livrées par les canaux axiaux près de la moëlle et ceux qui sont séparés par un rayon sur une courte distance. - La longueur des canaux radiaux augmente aussi longtemps que le cambium reste actif.

Les dimensions des diamètres et le nombre de cellules d'épithélium des canaux axiaux sont en moyenne plus grands et varient plus que ceux des canaux radiaux.

Les tissus qui entourent les canaux axiaux et radiaux sont composés analogiquement en ce qui concerne les types et l'arrangement des cellules.

Les recherches avec le MEB ont montré que la plupart des ponctuations des cellules d'épithélium est restreinte sur les parois qui touchent des cellules du parenchyme axial ou radial.

L'épithélium des canaux axiaux montre des contacts nombreux avec des rayons, jusqu'à deux tiers de la longueur des canaux. On peut accepter que ces contacts ne se produisent pas par hasard parce que les courses des canaux axiaux montrent des déviations frappantes vers les rayons en direction tangentielle.

Des jonctions entre des canaux axiaux sont relativement difficile à trouver et se produisent dans la plupart des cas en direction tangentielle. Des jonctions plus nombreuses par contre ont été observées entre des canaux axiaux et radiaux. Un canal radial pouvant s'anastomoser avec plusieurs canaux axiaux et vice versa, le degré de connexion d'un système de canaux résinifères normal est plus grand en direction radiale qu'en direction tangentielle. Le degré de connexion dépend de l'arrangement et du nombre de canaux par unité de surface. A cause de cela il varie dans le même arbre et entre plusieurs arbres.

Les observations précédentes montrent que les épithélia forment un système spatial non seulement entre eux-mêmes mais aussi avec tous les autres tissus vivants comme le parenchyme axial et radial, zone cambiale et phloème.

Il peut être accepté que, dans la zone de différenciation, là où un canal axial touche un rayon, ce dernier peut s'élargir et former un canal radial. - La formation des canaux axiaux se produit relativement rapidement par séparation des cellules parenchymatiques, qui résultent de divisions postcambiales et transversales des éléments fusiformes. Les canaux radiaux sont formés continuellement par séparation de cellules parenchymatiques, qui résultent de divisions périclines dans la zone cambiale.

On peut supposer que la séparation des cellules d'épithélium est causée non seulement par des tensions en direction radiale et tangentielle qui résultent de l'accroissement des autres cellules du xylem mais aussi par des enzymes.

Normalement les parois des cellules de l'épithélium sont lignifiées et sclérifiées à la fin de la période de végétation pendant laquelle elles ont été formées.

La grande similarité entre le tissu normal qui entoure le canal et le tissu qui est formé après une blessure laisse supposer que le stimulus qui cause la formation d'un canal normal ressemble au stimulus d'une blessure. Des stimuli pareils pourraient aussi être causés par des tensions internes qui se présentent lors de l'accroissement.

Le stimulus pour la formation d'un canal axial peut persister pendant la période de repos du cambium de sorte qu'un canal peut traverser la limite de l'anneau.

THE RESIN CANAL SYSTEM IN THE JUVENILE STEM WOOD  
OF LARIX DECIDUA MILL.

---

ABSTRACT

Anatomical structure and formation of the resin canal system as well as relations between canal epithelium and adjacent tissues have been studied.

The results have been obtained mainly from analyses of serial sections from two young specimen trees by shuttle-microscopy, and from studies on a third tree by scanning electron microscopy (SEM).

The following facts have been found:

Axial and radial canals are lined throughout with epithelial cells which are accompanied by parenchyma cells. The canals are interconnected, thus forming three dimensional networks which seem to be restricted to narrow tissue sectors.

Axial canals appear relatively close to the pith and show an irregular but not random distribution. Their pattern of arrangement and their density vary in the vertical and radial directions within the stem. - Radial canals appear in the xylem further away from the pith than axial canals. Only from the second annual ring outwards they are formed in greater numbers. This feature may be due to the small size of the rays in the innermost portion of the xylem. Radial canals are more regularly arranged than axial canals, but also here there are local differences.

Axial canals follow a course which is more or less spiral and parallel to the axis of the stem. In most cases the upper and lower end of an axial canal is found to be in contact with another axial canal or a ray. The end itself is marked by a group of axial parenchyma cells unless it is fused to another axial canal. - Radial canals start from axial canals without exception, but the latter do not necessarily have to show any contact with radial canals. Radial canals which run within fusiform rays end in an axially and tangentially enlarged intercellular space in the secondary phloem.

Biseriate rays not containing radial canals occur relatively often.

Nearly all the axial canals exceed the height of the analysed specimens of 2 and 5 mm respectively, except those canals near the pith and those which are split for a short distance by a ray. - The length of radial canals increases as long as the cambium is active.

On average, dimensions of diameter and number of epithelial cells are larger and more varied in axial canals than in radial ones.

The tissues surrounding axial and radial canals are of analogous character with reference to cell types and cell arrangement.

Examinations with the SEM have shown that in epithelial cells most of the pits are restricted to walls bordering axial and ray parenchyma cells.

Contacts between the epithelium of an axial canal and rays occur frequently, adding up to about 60 % of the canal length. It can be assumed that such contacts are not accidental because the courses of the canals show a conspicuous deviation towards rays.

Interconnections between axial canals occur mostly tangentially, but relatively seldom. More connections, however, can be observed between axial and radial canals. As a radial canal can have connections with several axial canals and vice versa, for a normal canal system the degree of anastomosis in the radial direction is greater than that in the tangential direction. The degree of anastomosis between canals depends on the pattern of arrangement and the number per unit area of the canals, and therefore varies greatly within one individual and between individuals.

The epithelia of canals thus form a continuous system of interconnected tissues among themselves and with all other living tissues, such as axial and radial parenchyma, cambial zone and phloem.

It may be deduced that where a differentiating axial canal comes into contact with a differentiating ray the latter can enlarge and form a radial canal. - Differentiation of axial canals happens relatively quickly by separation of parenchyma cells originating from fusiform elements by postcambial transverse divisions. Radial canals differentiate continuously by separation of parenchyma cells deriving from periclinal cambial divisions.

It can be assumed that enzyme action may be partly responsible for the separation of the epithelial cells in addition to tangential and radial tensile stress due to growth.

Epithelial cell walls are usually sclerified and lignified by the end of the growing season during which they have been initiated.

A strong similarity between normal canal tissue and wound tissue in the xylem suggests that the stimulus causing initiation of a normal canal is similar to a wound stimulus. Such stimuli could also be caused by internal tensions due to growth.

The stimulus causing differentiation of an axial canal can persist through the resting period of the cambium so that canals can cross the boundary of an annual ring.