

# Morphologische und physiologische Alterung von sekundärem Rindengewebe in *Larix decidua* Mill.

**Doctoral Thesis**

**Author(s):**

Ott-Schenker, Ernst

**Publication date:**

1981

**Permanent link:**

<https://doi.org/10.3929/ethz-a-000333409>

**Rights / license:**

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

Diss. Nr. 6851

MORPHOLOGISCHE UND PHYSIOLOGISCHE  
ALTERUNG VON SEKUNDAEREM RINDEN -  
GEWEBE IN LARIX DECIDUA MILL.

ABHANDLUNG

zur Erlangung des Titels eines Doktors der Naturwissenschaften  
der  
EIDGENOESSISCHEN TECHNISCHEN HOCHSCHULE  
ZUERICH

vorgelegt von

ERNST OTT-SCHENKER  
Dipl. Natw. ETH  
geboren am 23. Februar 1946  
von Uster (Kt. Zürich)

Angenommen auf Antrag von:

Prof.Dr. H.H. Bosshard, Referent  
Prof.Dr. Ph. Matile, Korreferent

1981

## 5. ZUSAMMENFASSUNG

Das sekundäre Phloem von drei- und vierjährigen Lärchen (*Larix decidua* Mill.) wurde auf alterungsbedingte Veränderungen bezüglich Morphologie und Physiologie hin untersucht. Die licht- und elektronenmikroskopischen Beobachtungen und die histochemischen Testreaktionen ergaben im wesentlichen folgendes:

Siebzellen kollabieren kurz nach dem Verlust ihrer Funktionstüchtigkeit, was zur Folge hat, dass die Zellen schlanker werden und deren Querschnittsfläche innerhalb von drei Jahren um rund 30% abnimmt. Am Gesamtgewebe sinkt ihr Anteil in derselben Zeitspanne von etwa 70 auf 8%. Wird die abgestorbene Zelle nicht passiv durch sich blähendes Gewebe gedehnt, bleiben die Wanddicke und die Siebfelder unverändert. Besonders gegen das Ende der Vegetationszeit wird auf den Siebfeldern Kallose angelegt, die später wieder verschwindet. In funktionstüchtigen Siebzellen wird möglicherweise ein stärkeähnliches Kohlehydrat gespeichert.

Strangparenchymzellen runden sich im ersten Jahr besonders ab, ohne dabei stark zu wachsen. In den beiden folgenden Jahren nimmt ihre achsiale Länge dann um 20% zu, während die Querschnittsfläche sich mehr als verzwanzigfacht. Dadurch steigt ihr Gewebeanteil von 11 auf 58% an. Durch die Blähung und das Wachstum erblindende Tüpfel werden verschlossen und möglicherweise durch neu angelegte ersetzt. Einzelne Zellen im älteren, von Interzellularen durchbrochenen Bast tragen auf begrenzten Abschnitten ihrer Oberfläche zahlreiche kugelige oder fingerförmige "Warzen" aus Pektin und Zellulose. Im Bast des gleichen Alters findet man minder geblähte Strangparenchymzellen, die Tannin und Kalziumoxalatkristalle speichern. Alle anderen parenchymatischen Zellen speichern Stärke, deren Korngrösse von der Jahreszeit und dem Alter der Zelle abhängt. Aeltere Zellen enthalten zudem meistens mehr Tannin als jüngere.

Das Strahlenparenchym wächst im ersten Jahr ohne grosse Veränderung der Zellgestalt bereits stark. In den nächsten zwei Jahren runden sich die liegenden und zum Teil auch die stehenden Strahlencellen ab, während die entleerten Strasburgerzellen - die vorher auch etwas Stärke speicherten - zusammen mit den Siebzellen kollabieren. Innerhalb von drei Jahren nimmt die radiale Länge der liegenden Strahlencellen um einen Drittel, ihre maximale tangential Breite um das Fünffache zu. Im dritten Jahr weiten sich die stehenden Strahlencellen in tangentialer Richtung nochmals stark. Den höchsten Anteil am Gesamtgewebe erreichen die Strahlen mit rund 17% im einjährigen Bast.

Sklereiden bilden sich aus stark geblähten, stärkefreien Strangparenchymzellen. An jeder Zelle wachsen flammenförmige Fortsätze apikal und intrusiv ins Umgewebe aus, wobei gelegentlich benachbarte Parenchymzellen zum Kollabieren gebracht werden. Die Bildung der Sekundärwand erfolgt recht schnell, aber innerhalb einer Zelle hinsichtlich der Dicke ungleichmässig. Lignin wird schichtweise von der Primärwand her inkrustiert, zuerst im Zellkörper und dann in den Fortsätzen.

Die Kalziumoxalatkristalle der fusiformen Kristallzellen im Spätbast sind von einer Hülle umspannt und in den Plasmawandbelag eingebettet, der in

älteren Zellen meistens zusammenschrumpft. Die dünnwandige und langgestreckte Zelle passt sich dem Kollaps und der Blähung des umliegenden Gewebes vollkommen an, sowohl was den Querschnitt als was den achsialen Verlauf anbetrifft. Ihr Anteil am Gewebe sinkt dadurch innerhalb von drei Jahren von 8 auf unter 1%. Im dreijährigen Bast werden Kristalle und Kristallzellen weder abgebaut noch gebildet; das gespeicherte Tannin kann indessen herausgelöst werden.

Interzellularen entstehen immer schizogen, und zwar erstmals zwischen radialen Reihen von kollabierenden Siebzellen. Eine grosse Zahl von kleineren Interzellularen entstehen entlang der jungen, sich blähenden Strahlen. Der Kollaps von Strasburgerzellen, die Differenzierung von Sklereiden und die Bildung von Harzkavernen führen zu ausgedehnten, wahrscheinlich luftgefüllten interzellularen Räumen. Derart machen die Interzellularen im dreijährigen, quergeschnittenen Phloem beinahe 20% des Gewebes aus. Beim Auseinanderweichen der Zellen und Ueberwinden der gegenseitigen Haftung werden durch die Zwischenräume Fibrillenbündel gespannt, die sich aus Teilen der Mittellamelle und der Primärwand zusammensetzen; es ist wahrscheinlich, dass dabei Pektin abgebaut wird. Die Wände der Strahlen- und der Epithelzellen des Harzkanalsystems sind stark pektinhaltig, bei Strangparenchymzellen reagieren die Wände mit zunehmendem Alter verstärkt auf den Pektinnachweis.

Kalziumionen sind überwiegend in den Kristallen der fusiformen und parenchymatischen Kristallzellen in Form des Salzes der Oxalsäure gebunden. In der Epidermis und den Wänden der Parenchymzellen des Stranges und Kortex' sind die Kationen ebenfalls nachweisbar.

Peroxidase ist nicht nur in jungen Sklereiden, sondern auch in den Wänden von Sieb- und Strahlencellen aktiv. Eine Aktivität von  $\beta$ -Glucosidase ist in Sklereiden und anderen parenchymatischen Zellen festzustellen. Diese beiden Enzyme scheinen demnach nicht nur eine Aufgabe bei der Ligninsynthese zu erfüllen, sie könnten auch beim Streckungswachstum eine Rolle spielen. Die bei der Atmung wirksamen Sukzinatdehydrogenase und Zytochromoxidase sind in den Sieb- und Strasburgerzellen nur im ersten Jahr aktiv. Dies weist auf die enge physiologische Beziehung zwischen den beiden früh absterbenden Zellen hin. Im älteren Bast reagieren grundsätzlich alle parenchymatischen Zellen positiv. Saure Phosphatase ist in und entlang den Zellwänden von jungen Siebzellen und besonders von Strahlenparenchymzellen aktiv. Auch Epithelzellen der Harzkavernen, nicht aber Sklereiden werden braun gefärbt. Es werden verschiedene Funktionen im Zusammenhang mit dem Umbau und dem Transport von Stoffen diskutiert.

In der rückblickenden Betrachtung wird die Ansicht vertreten, dass die Siebzellen nach dem Verlust ihrer Funktionsfähigkeit passiv durch den Druck und Zug des Umgewebes verformt werden, und dass die Blähung der Parenchymzellen nicht auf diesem Kollaps beruht. Es ist ein Anliegen dieser Arbeit, Alterung im sekundären Lärchenbast als einen Fluss von stetigen Veränderungen, die in völlig geordneten Bahnen und in fein koordiniertem Zusammenspiel ablaufen, zu schildern.

## R É S U M É

Nous avons étudié du point morphologique et physiologique les modifications conditionnées par l'âge du phloème secondaire de mélèzes (*Larix decidua* Mill.) âgés de trois et quatre ans. Les observations faites aux microscopes à lumière et électronique ainsi que les réactions-test histologiques ont donné les résultats que l'on peut résumer ainsi:

Les cellules criblées s'effondrent peu après avoir cessé d'être actives, en conséquence elles s'amincissent et leur surface transversale diminue de 30% en trois ans. Pendant la même période, leur proportion dans le tissu total passe de 70 à 8%. Si la cellule morte n'est pas dilatée passivement par le gonflement du tissu, l'épaisseur des parois et les cribles restent inchangés. Une callose se dépose sur les cribles principalement vers la fin de la période de végétation, callose qui disparaîtra ultérieurement. Il est possible qu'un hydrate de carbone semblable à l'amidon soit emmagasiné dans les cellules criblées actives.

Les cellules de parenchyme axial s'arrondissent particulièrement pendant la première année sans pour cela croître beaucoup. Pendant les deux années suivantes, elles subissent un accroissement de 20% dans leur longueur axiale, alors que leur surface transversale est plus de vingtuplée. De ce fait leur proportion dans le tissu total passe de 11 à 58%. Les ponctuations en passe de devenir borgnes sont obturées par la dilatation et la croissance, elles sont peut-être remplacées par le dépôt de nouvelles. Dans le liber final ponctué par des espaces intercellulaires, il y a des cellules isolées portant sur certains segments de leur surface des excroissances rondes ou digitées formées de pectine et de cellulose. Dans le liber du même âge on trouve des cellules de parenchyme axial moins dilatées qui emmagasinent des tannins et des cristaux d'oxalate de calcium. Toutes les autres cellules parenchymateuses emmagasinent de l'amidon, dont la grosseur des grains dépend de la saison et de l'âge de la cellule. Généralement, les cellules âgées en outre contiennent plus de tannins que les jeunes.

Le parenchyme des rayons libériens subit la première année déjà un accroissement important, sans grande modification de la forme des cellules. Au cours des deux années suivantes, les cellules couchées et en partie les cellules dressées des rayons libériens s'arrondissent alors que les cellules de Strasburger, vidées de leur contenu - elles avaient aussi emmagasiné un peu d'amidon - collapsent avec les cellules criblées. En trois ans, l'accroissement radial en longueur des cellules couchées de rayon est d'un tiers, leur largeur tangentielle maximale est quintuplée. Pendant la troisième année, les cellules dressées des rayons libériens subissent encore un fort accroissement tangentiel. C'est dans le liber âgé d'un an que les rayons atteignent leur plus grande proportion dans le tissu total, environ 17%.

Les scléréides sont formées à partir de cellules de parenchyme axial fortement dilatées et exemptes d'amidon. On observe sur chaque cellule le développement apical d'appendices en forme de flamme qui exercent une intrusion dans le tissu environnant, ce qui fait qu'occasionnellement les cellules parenchymateuses voisines s'effondrent. La paroi secondaire est rapidement formée, mais irrégulièrement pour ce qui est de son épaisseur

dans une cellule. La lignine de la paroi primaire est incrustée successivement, d'abord dans le corps cellulaire puis dans les appendices.

Les cristaux d'oxalate de calcium des cellules cristalliphères du liber final sont enveloppés d'une gaine et inclus dans la pellicule pariétale plasmatique qui s'effondre en général dans les cellules âgées. La cellule allongée, à paroi mince s'adapte totalement au collapsus et au gonflement du tissu environnant, transversalement aussi bien que radialement; ce faisant sa part dans le tissu passe en trois ans de 8 à moins de 1%. Dans le liber âgé de trois ans, les cristaux et les cellules cristalliphères ne sont ni dégénérés ni formés, les tannins emmagasinés peuvent donc être dissolus.

La formation des espaces intercellulaires est toujours schizogène, elle apparaît d'abord entre les rangées radiales de cellules criblées s'effondrant. Un grand nombre de petits espaces intercellulaires se forme le long des jeunes rayons en gonflement. Le collapsus des cellules de Strasburger, la différenciation des scléréides et la formation de cavités résinifères donnent des espaces intercellulaires dilatés, vraisemblablement remplis d'air. De ce fait, les espaces intercellulaires forment presque 20% de la section transversale du phloème âgé de trois ans. Les cellules étant séparées et n'adhérant plus les unes aux autres des faisceaux de fibrilles se tendent dans les interstices, ces fibrilles sont composées de fractions de lamelles mitoyennes et de fractions de paroi primaire; il est vraisemblable qu'en même temps de la pectine soit dégénérée. Les parois des cellules de rayon et des cellules épithéliales du système des canaux résinifères ont un fort taux de pectine, les parois des cellules de parenchyme axial réagissent plus fort en vieillissant à la mise en évidence de la pectine.

Les ions de calcium sont principalement fixés sous forme de sel d'acide oxalique dans les cristaux des cellules cristalliphères parenchymateuses et fusiformes. La présence des cations est également vérifiable dans l'épiderme et les parois des cellules de parenchyme axial et des cellules parenchymateuses du cortex.

On peut observer une activité peroxidasique non seulement dans les jeunes scléréides mais aussi dans les parois des cellules criblées et des cellules de rayon. On constate que la  $\beta$ -glucosidase agit dans les scléréides et autres cellules parenchymateuses. Par conséquent, ces deux enzymes ne semblent pas remplir une fonction uniquement dans la synthèse de la lignine, ils pourraient aussi jouer un rôle dans la croissance par allongement. L'activité de la sukzinatdehydrogenase et de la cytochromoxidase, actifs pour la respiration, se limite à la première année dans les cellules criblées et les cellules de Strasburger. Cela nous amène à constater la relation physiologique étroite entre les deux cellules dépérissant tôt. Dans le liber final, toutes les cellules parenchymateuses réagissent délibérément positivement. On observe une activité phosphatasique acide à l'intérieur et le long des parois cellulaires des jeunes cellules criblées et surtout des cellules parenchymateuses des rayons libériens. Les cellules épithéliales de cavités résinifères se colorent de brun, au contraire des scléréides. On discutera différentes fonctions en rapport avec la transformation et le transport d'éléments.

Nous rapportant à ces considérations, nous sommes d'avis que les cellules criblées après avoir perdu leur fonction, sont déformées par la pression et la traction du tissu environnant et que la dilatation des cellules parenchymateuses ne dépend pas de ce collapsus. Nous désirons par ce travail, décrire le vieillissement du liber secondaire comme un cours parfaitement ordonné de variations constantes finement coordonnées.