

# Bildung und Morphologie der Thyllen: Eine Literaturübersicht<sup>1</sup>

Ernst Zürcher, Ladislav Kučera, Hans Heinrich Bosshard, ETH Zürich

## 1 Einleitung

Die Alterung der Xylem-Gewebe einheimischer Baumarten schliesst im Rahmen der Kernholzbildung als wichtigen Vorgang die Funktionsenthebung der Wasserleitelemente ein. Es sind drei Mechanismen der Funktionsenthebung bekannt:

1. Bei den Gymnospermen und homoxylem Angiospermen werden die Hoftüpfel auf Grund physikalischer Zustandsveränderungen temporär oder permanent geschlossen.
2. Bei den heteroxylem Angiospermen mit kleinen Kreuzungsfeld-Tüpfeln (Tüpfelporus bis ca. 8  $\mu\text{m}$ ; z. B. *Betula*) werden die Gefässe durch gummiartige Exsudate aus den benachbarten Markstrahl- und Strangparenchymzellen verschlossen.
3. Bei den heteroxylem Angiospermen mit grossen Kreuzungsfeld-Tüpfeln (Tüpfelporus ab 8–10  $\mu\text{m}$ ; z. B. *Quercus*) werden die Gefässe durch Thyllen verschlossen.

*Thylle*, pl. Thyllen, ist ein Auswuchs einer benachbarten Markstrahl- oder selten einer axialen Parenchymzelle durch den Tüpfel einer Gefässwand, wodurch das Gefässlumen teilweise oder vollständig verstopft wird. Bemerkung: Thyllen können in kleiner Anzahl oder durch Teilung stark gehäuft vorkommen, dünn- oder dickwandig, getüpfelt oder tüpfellos sein: sie können Stärke, Kristalle, Harz, Gummistoffe oder dergleichen führen. *Steinthylle* wird eine Thylle mit einer aussergewöhnlich dicken lamellierten, verholzten Wand mit verzweigten Tüpfeln genannt.

Mit der Thylle funktionell nahe verwandt ist das Thylosoid; während aber die erstere einen intrazellularen Verschluss einer Angiospermen-Trachee bewirkt, führt das zweite zum extrazellularen Verschluss eines Gymnospermen-Harzkanals, eines interzellularen Ganges also. In einigen Fällen sind Thylosoiden auch in den Harzkanälen der Dipterocarpaceen gefunden worden (IAWA, 1964; R. K. Bamber, 1976).

*Thylosoid* wird die Ausstülpung einer dünnwandigen Epithelzelle in einen interzellularen Gang genannt. Bemerkung: Im Unterschied zur Thylle wächst ein Thylosoid nicht durch einen Tüpfelkanal hindurch (IAWA, 1964). Diese grundlegenden Unterschiede zu den echten Thyllen und deren Bildung haben dazu veranlasst, den Begriff «Thylosoid» zu ersetzen durch «*Augmentzelle*» (augmentative cell), mit dem Hinweis auf die Tatsache, dass es sich um etwas Zusätzliches handelt (H. H. Bosshard, 1976, 1984).

Die Funktionsenthebung der Wasserleitelemente ist eine physiologische Notwendigkeit für den Baum. Es wird damit der von der transpirierenden Krone nicht mehr benötigte Teil des Wasserleitsystems abgeschlossen und von den funktionierenden Bahnen abgetrennt. Damit ist die Embolie-Gefahr gebannt und werden allfällige Infektionen erschwert. Die technologische Konsequenz des Verschlusses der Wasserleitbahnen ist grösstenteils negativ. Es werden dadurch nämlich die Holz Trocknung und der Schutz durch Imprägnierung mit wasserlöslichen oder öligen Mitteln wesentlich erschwert. Einzig bei der Herstellung von Flüssigkeits-Behältern aus Holz (Fässer, Bottiche) ist die Verthyllung ein erforderliches Merkmal.

<sup>1</sup> Prof. Dr. Dr. h. c. Karl Kratzl, Universität Wien, zu seinem 70. Geburtstag.

Dem Schweizerischen Nationalfonds danken wir für die finanzielle Unterstützung unseres Thyllen-Projektes.

## 2 Der Kenntnisstand über die Thyllen

### 2.1 Geschichte der Thyllenforschung

Die Thyllen wurden vermutlich zum ersten Mal durch M. Malpighi in Eichengefässen beobachtet und in seinem Werk «Anatome Plantarum», erschienen 1675–79, erwähnt (K. Ermich, 1964). Erst im Jahre 1845 hat sie aber die Wiener Amateur-Botanikerin Hermine von Reichenbach genau beschrieben, auch anhand von einigen tropischen Pflanzen, und diesen Strukturen den Begriff «thyllae» zugeschrieben (gr. «thylakos» bedeutet «Sack, Tasche»). Durch diese Forscherin, welche ihre Arbeiten anonym veröffentlichte, wurde entdeckt, dass die Thyllen ins Gefässlumen wachsen, von Nachbarparenchymzellen ausgehend. Neben der Entstehung wurde auch die Entwicklung dargestellt; es wurde bestimmt, zu welcher Jahreszeit die Thyllenbildung stattfindet (für *Robinia pseudacacia*). Daraus wurde die Thyllenbildung in Zusammenhang gebracht mit dem Laubabwurf, und erkannt, dass der Gefässverschluss als Folge (nicht als Ursache) des Stillstands der Wasserleitung einsetzt (M. H. Zimmermann, 1979). J. Boehm (1897) zeigte, dass Thyllen infolge von Wunden entstehen, wo abgestorbenes Holz an lebendiges grenzt. Da bilden sie einen dichten Abschluss gegen aussen. Dieser Autor war aber dazu der Ansicht, dass die Thyllen nicht aus Parenchymzellen stammen, sondern «durch Ansammlung von Plasma zwischen den Lamellen der Gefässwandung, deren innerste Schichte zur Membran der Thyllen auswächst». Dieses Entstehungsmodell konnte sich nicht gegen jenes des parenchymalen Ursprunges behaupten. A. Wieler (1892) untersuchte das Auftreten der Thyllen in den äussersten Jahrringen mehrerer Baumarten sowie den räumlichen Verlauf der Thyllenbildung. A. Wieliers Experimente über die Ursachen des Gefässverschlusses wurden durch G. Klein (1923) wiederholt. Dieser beobachtete, dass die Thyllen immer in der Nähe von Wunden entstanden, und dies als Folge des Wasserverlustes in den Gefässen. Später wurden die künstlich erzeugten Thyllen besonders durch L. Jurášek (1956, 1958, 1960) studiert.

Das systematische Vorkommen der Thyllen in amerikanischen Holzarten wurde durch E. J. Gerry (1914) dargestellt; dazu auch deren Bildung im Splintholz. M. M. Chattaway (1949) prüfte über 1100 Holzarten und korrelierte die Thyllenbildung mit der anatomischen Struktur des Holzes (Beschaffenheit und Dimension der Gefäss-Markstrahlparenchymtöpfele).

Ultrastrukturelle Kenntnisse über die Thyllen konnten erst erworben werden dank der Anwendung der Elektronenmikroskopie. In diesem Gebiet wurden die ersten wichtigen Arbeiten publiziert durch: V. Nečesaný (1955), R. C. Foster (1964), Z. Kórán und W. A. Côté (1964), R. Schmid (1965), H. Kato und T. Kishima (1965), R. W. Meyer (1967), S. Ishida und J. Ohtani (1968), R. W. Meyer und W. A. Côté (1968), I. Sachs et al. (1970).

Das Studium der Thyllenwand führte zur Entdeckung einer internen Zellwandschicht bei der ursprünglichen Parenchymzelle, welche auf die Sekundärwand aufgelagert wird (R. C. Foster, 1964; L. Murmanis, 1965). Es wurde erkannt, dass die Thyllenwand von Anfang an mehrschichtig ist. Die Transmissionselektronenmikroskopie ermöglichte auch ein genaues Studium der Bildungsprozesse im Zusammenhang mit den zytoplasmatischen Organellen. Die Rasterelektronenmikroskopie wurde ihrerseits mehr für morphologische Untersuchungen angewandt, auf breiterer Artenbasis.

### 2.2 Die Verbreitung und Variationen

Die Verbreitung der Thyllen wurde von J. Boehm (1867) in den Gattungen *Quercus*, *Castanea*, *Vitis*, *Robinia* und *Platanus* untersucht. Eine spätere systematische Untersuchung von A. Wieler (1892) befasste sich mit dem Vorkommen von Gefässverschluss mittels Thyllen, Harz- und Gummieinlagerungen in einer grossen Anzahl von mono- und dikotylen Gewächsen. A. Wieler verarbeitete neben eigenen Beobachtungen auch die damals bekannte Literatur. Nach der Arbeit von M. M. Chattaway (1949) ist aus dem aussereuropäischen Raum wichtig die systematische Untersuchung von M. Ito und T. Kishima (1951) an 109 Arten aus 69 Gattungen. Die holzanatomische Beschreibung von Spezies aus Papua Neu-Guinea (172 Arten – 13 Familien) beinhaltet die Anwe-

senheit von Thyllen als Merkmal (T. Furuno, 1977, 1979). Bei C. R. Metcalfe und L. Chalk (1950) befinden sich Angaben über das Vorkommen von Gefäßverschluss-Mechanismen in ausgewählten Familien, desgleichen für einheimische Baum- und Straucharten bei J. D. Brazier und G. L. Franklin (1961) (Tabellen 1 bis 3).

Tabelle 1 Das Vorkommen von getüpfelten Thyllen, Steinthyllen und Thylosoiden im Holz dikotyler Pflanzen (nach C. R. Metcalfe and L. Chalk, 1950)

### A. Getüpfelte Thyllen

Nr.	Familie Gattung, Art, Bemerkung	Texthinweis	Literaturhinweis
17	<i>Menispermaceae</i> <i>Menispermum</i>	1 : 56	L. Myers, 1924
30	<i>Violaceae</i> <i>Agatea, Amphirrhox</i>	1 : 107	
60	<i>Dipterocarpaceae</i>	1 : 216	
183	<i>Sapotaceae</i>	2 : 875	
191	<i>Loganiaceae</i> <i>Fragraea</i>	2 : 929	
208	<i>Verbenaceae</i> <i>Callicarpa, Gmelina, Petitia, Premma,</i> <i>Pseudocarpidium, Tectona, Vitex</i>	2 : 1037	S. J. Record & R. W. Hess, 1941
227	<i>Myristicaceae</i> <i>Gymnacranthera, Iryanthera, Staudtia</i>	2 : 1135	G. A. Garratt, 1933
251	<i>Ulmaceae</i> <i>Phyllostylon; Gironniera</i> mit Silika- Kristallen	2 : 1275	J. W. Gonggrijp, 1932
259	<i>Fagaceae</i> <i>Erythrobalanus</i> mit getüpfelten Thyllen	2 : 1313	S. Williams, 1942

### B. Steinthyllen

Nr.	Familie Gattung, Art, Bemerkung	Texthinweis	Literaturhinweis
17	<i>Menispermaceae</i> <i>Menispermum</i>	1 : 56	L. Myers, 1924
34	<i>Flacourtiaceae</i> <i>Ancistrothyrsus; Hydnocarpus</i> und <i>Ta-</i> <i>taktogenos</i> mit Silika-Kristallen	1 : 122	S. J. Record & R. W. Hess, 1943 J. W. Gonggrijp, 1932
37	<i>Polygalaceae</i> <i>Moutabea</i>	1 : 135	C. Heimsch, 1942
48	<i>Guttiferae</i> <i>Mesua</i>	1 : 175	
69	<i>Linaceae</i> <i>Ochthocosmus africanus</i> Hook. f.	1 : 271	
89	<i>Olacaceae</i> <i>Strombosiopsis tetrandra</i> Engl.; mit Gummi	1 : 364	
109	<i>Anacardiaceae</i> <i>Mangifera altissima</i> Blanco; evtl. mit Kristallen	1 : 457	C. Heimsch, 1942 H. H. Janssonius, 1906–36

114	<i>Connaraceae</i> <i>Byrsocarpus</i>	1: 474	
117a	<i>Rosaceae (Chrysobalanoidae)</i> <i>Angelesia</i>	1: 552	
134	<i>Rhizophoraceae</i> <i>Cassipourea elliptica</i>	1: 607	H. F. Marco, 1935
138	<i>Melastomaceae</i> <i>Medinilla</i>	1: 645	
143	<i>Sonneratiaceae</i> <i>Sonneratia</i>	1: 661	A. J. Panshin, 1932
183	<i>Sapotaceae</i> <i>Bumelia, Chrysophyllum, Pouteria,</i> <i>Chrysophyllum africanum</i> A. DC. mit Kristallen in den Thyllen	2: 875	S. J. Record, 1939
187	<i>Oleaceae</i> <i>Ligustrum glomeratum</i> Bl.	2: 897	R. A. Cockrell, 1935
189	<i>Apocynaceae</i> <i>Aspidosperma aquaticum</i> Ducke	2: 909	F. R. Milanez, 1937
208	<i>Verbenaceae</i> <i>Pseudocarpidium</i>	2: 1037	S. J. Record & R. W. Hess, 1941
227	<i>Myristicaceae</i> <i>Gymnacranthera, Iryanthera, Staudtia</i>	2: 1135	G. A. Garrat, 1933
229	<i>Lauraceae</i> <i>Eusideroxylon zwageri</i> Teijsm. et Binn., <i>Ocotea rodiaei</i> Mez., <i>Aniba,</i> <i>Licaria</i>	2: 1151	S. J. Record & R. W. Hess, 1942
259	<i>Fagaceae</i> <i>Quercus engelmannii</i> Greene, <i>Erythrobalanus</i>	2: 1313	O. Tippo, 1938 S. Williams, 1942
<b>C.</b>	<b>Thylosoiden</b>		
86	<i>Burseraceae</i> <i>Bursera microphylla</i> Gray	1: 347	I. E. Webber, 1941

Tabelle 2 Angaben über das Vorkommen von Gefäßverschluss-Mechanismen in ausgewählten Familien (nach C. R. Metcalfe and L. Chalk, 1950)

#### *Aceraceae*

Gefäße üblicherweise leer, gelegentlich mit Gummieinlagerungen; H. Solereder erwähnt Calciumcarbonaten-Einlagerungen in *Acer rubrum* L. und *Acer illyricum* (*Acer monspessulanum* L.?), und S. J. Record (1927) erwähnt ähnliche Einlagerungen im Astholz, im Vogelaugen-Ahorn und in dunkeln Farbstreifen von verschiedenen Arten.

#### *Aquifoliaceae*

Einlagerungen und Thyllen wurden nicht beobachtet, dafür hat S. J. Record (1927) Calciumoxalate im Kallusgewebe von *Ilex opaca* Ait. verzeichnet.

#### *Betulaceae*

Thyllen üblich (?).

**Buxaceae**

Keine Angaben über Gefässinhaltsstoffe.

**Caprifoliaceae**

Manchmal reichliche Thyllen in *Sambucus*.

**Celastraceae**

Keine Angaben über Gefässinhaltsstoffe.

**Cornaceae**

Keine Angaben über Gefässinhaltsstoffe.

**Fagaceae**

Thyllen sind oft vorhanden; O. Tippo (1938) vermerkt sklerotische Thyllen in *Quercus engelmannii* Greene, und S. Williams (1942) beobachtet sklerotisierte und getüpfelte Thyllen in der Gruppe *Erythrobalanus* von *Quercus*; H. H. Janssonius (1906–36) beschreibt das Vorkommen von Calciumoxalat in einigen Eichenarten von Java.

**Hippocastanaceae**

Manchmal mit festen Einlagerungen oder Thyllen; S. J. Record (1927) berichtet über Einlagerungen von Calciumcarbonaten, gelegentlich vorhanden im Holz alter Äste. P. R. Kramer (1939) unterscheidet *Billia* durch das Fehlen von Thyllen.

**Juglandaceae**

Dünnwandige Thyllen üblich in nahezu allen Arten (O. Tippo 1938).

**Leguminosae**

Feste Einlagerungen üblich, reichliche Thyllen in einigen Arten von *Amorpha*, *Coursetia Dalbergia*, *Gliricidia* (S. J. Record, 1943), *Hebestigma*, *Lennea*, *Machaerium*, *Notodon* (S. J. Record 1943), *Olneya* (S. J. Record, 1943), *Robinia* und *Sabinea*; jene von *Sabinea florida* DC. beinhalten Kristalle.

**Oleaceae**

Thyllen gelegentlich vorhanden, z. B. in *Chionanthus* und *Fraxinus*; sklerotische Thyllen wurden sporadisch in *Ligustrum glomeratum* Bl. beobachtet (R. A. Cockrell, 1935); feste Einlagerungen gelegentlich vorhanden, z. B. in *Notolea* und *Olea*.

**Platanaceae**

Dünnwandige Thyllen oft vorhanden.

**Rhamnaceae**

Thyllen nicht beobachtet, aber erwähnt von R. Kanehira (1921) für *Paliurus samosissimus* Poir.; feste Einlagerungen vorhanden in einigen Arten und reichlich in *Reynosia* (S. J. Record, 1939).

**Rosaceae**

Thyllen selten; Gummieinlagerungen vorhanden in gewissen Arten, hauptsächlich in den *Prunoidae*.

**Salicaceae**

Thyllen oft vorhanden.

**Tiliaceae**

Gummieinlagerungen gelegentlich sehr reichlich, z. B. in *Actinophora*, *Carpodiptera*, *Cistantherra*, *Duboscia* und *Pentace*; Thyllen wurden beobachtet in *Berya*, *Carpodiptera*, *Christiana*, *Grewia*, *Heliocarpus* und *Pentace*.

**Ulmaceae**

Calciumcarbonaten-Einlagerungen charakteristisch für *Ampelocera* und *Phyllostylon* (F. R. Milanez, 1932, 1937 und S. J. Record, 1927), auch erwähnt in einigen Arten von *Celtis* (S. J. Record, 1939), *Holoptelea* (S. J. Record, 1927) und *Ulmus* (S. J. Record, 1927).

Tabelle 3 Das Vorkommen von Gefäßverschluss-Mechanismen in den Gefäßen ausgewählter einheimischer Baum- und Straucharten (nach J. D. Brazier and G. L. Franklin, 1961)

	A	B	C
<i>Aceraceae</i>			
<i>Acer</i> spp.	-	-	-
<i>Aquifoliaceae</i>			
<i>Ilex aquifolium</i> L.	-	-	-
<i>Betulaceae</i>			
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	-	-	-
<i>Betula</i> spp.	-	-	-
<i>Carpinus betulus</i> L.	-	-	-
<i>Corylus avellana</i> L.	-	-	-
<i>Ostrya carpinifolia</i> Scop.	(+)	-	-
<i>Buxaceae</i>			
<i>Buxus sempervirens</i> L.	-	-	-
<i>Caprifoliaceae</i>			
<i>Sambucus nigra</i> L.	+	-	-
<i>Celastraceae</i>			
<i>Evonymus europaeus</i> L.	-	-	-
<i>Cornaceae</i>			
<i>Cornus sanguinea</i> L.	-	-	-
<i>Fagaceae</i>			
<i>Castanea dentata</i> (Marsh.) Borkh.	+	-	-
<i>Castanea sativa</i> Mill.	+	-	-
<i>Fagus crenata</i> Bl.	(+)	-	-
<i>Fagus grandifolia</i> Erh.	(+)	-	-
<i>Fagus sylvatica</i> L.	(+)	-	-
<i>Quercus</i> spp.	+	-	-
<i>Quercus ilex</i> L.	-	-	-
<i>Hippocastanaceae</i>			
<i>Aesculus hippocastanum</i> L.	-	-	(+)
<i>Aesculus turbinata</i> Bl.	-	-	(+)
<i>Juglandaceae</i>			
<i>Juglans regia</i> L.	+	-	-
<i>Leguminosae</i>			
<i>Robinia pseudoacacia</i> L.	+	-	-
<i>Oleaceae</i>			
<i>Fraxinus</i> spp.	(+)	-	-
<i>Platanaceae</i>			
<i>Plantanus acerifolia</i> Willd.	-	-	-
<i>Platanus occidentalis</i> L.	-	-	-
<i>Rhamnaceae</i>			
<i>Frangula alnus</i> Mill.	-	-	-
<i>Rhamnus cathartica</i> L.	-	-	-
<i>Rosaceae</i>			
<i>Crataegus monogyna</i> Jacq.	-	-	-
<i>Malus sylvestris</i> (L.) Mill.	-	-	-
<i>Prunus avium</i> L.	-	-	(+)
<i>Pyrus communis</i> L.	-	-	-
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	-	-	(+)
<i>Salicaceae</i>			
<i>Populus</i> spp.	+	-	-

<i>Salix alba</i> L.	+	-	-
<i>Salix nigra</i> Marsh.	+	-	-
<i>Salix viridis</i> Fr.	+	-	-
<i>Tiliaceae</i>			
<i>Tilia cordata</i> Mill.	-	-	-
<i>Ulmaceae</i>			
<i>Celtis occidentalis</i> L.	+	-	-
<i>Ulmus</i> spp.	(+)	-	-
<i>Ulmus Glabra</i> Huds.	(+)	-	-

## Zeichenerklärung:

- = Merkmal fehlend

(+) = Merkmal vorhanden, aber wenig entwickelt

+ = Merkmal vorhanden

A = häufige Thyllen im Kernholz

B = sklerotische Thyllen

C = gefärbte oder weisse Einlagerungen (Gummi oder andere Substanzen) in den Kernholzgefässen

Das Thyllenvorkommen bei einer Art hängt nicht von der Familienangehörigkeit ab und auch nicht immer von der Zuordnung zu einer Gattung. Vielmehr ist die anatomische Variationsamplitude innerhalb der Gattung und der Familie massgebend für die Verbreitung der Thyllenformation in den Arten. So besitzen zum Beispiel die *Juglandaceen* dünnwandige Thyllen in nahezu allen Arten. Dann sind Familien bekannt, in welchen sich nur gewisse Gattungen (z. B. *Robinia*) durch Thyllen auszeichnen, und endlich Familien, wo Thyllen nur spärlich oder gar nicht auftreten, wie die *Aceraceen*, *Mimosaceen* und die ganze Ordnung der *Rosifloren*. In der Gattung *Quercus* besitzen die meisten Arten Thyllen, mit bekannten Ausnahmen wie *Qu. rubra*, *Qu. shumardii* (Roteichen) (F. W. Jane, 1970), und *Qu. ilex* (immergrüne Eiche).

S. S. Ghosh (1957) beschreibt ein gutes Beispiel der Bildung von Steinthyllen in *Palaquium* sp., und H. Conwentz (1889) gilt als Entdecker der Thylosoiden in den Harzkanälen der Nadelhölzer, besonders *Picea* spp. und *Pinus* spp. Es hat sich neulich gezeigt, dass Thylosoiden auch in den Kanälen von harzführenden *Dipterocarpaceen* wie *Shorea* sp. (red meranti) gefunden werden können (R. K. Bamber, 1976). H. P. J. Gottwald (1972) bewies, dass die Thyllenbildung nicht ausschliesslich auf die Gefässe beschränkt ist; er beschreibt Thyllen in den Fasertracheiden von verschiedenen Arten der *Magnoliaceen*. Thyllen wurden auch in Tracheiden von Gymnospermen gefunden (M. A. Chrysler, 1908, nach L. Myers, 1924). A. Wieler (1892) berichtet, dass sich bei untersuchten Wurzeln von dikotylen Bäumen (*Quercus*, *Fraxinus*, *Betula*, usw.) Thyllen nicht oder nur äusserst selten finden. Dagegen kommen sie in grossen Mengen in Wurzeln krautiger Pflanzen vor, aber selten im oberirdischen Teil. Bei *Taraxacum officinale* beobachtet B. G. Bowes (1975) eine Polarität der Thyllenbildung an Wurzelausschnitten.

## 2.3 Ontogenie

## 2.3.1 Entstehung

H. von Reichenbach hatte gezeigt, dass die Thylle als Ausstülpung der lebenden Nachbarzelle entstand und damit eine Einheit bildete. Die dünne Wand der ursprünglichen Parenchymzelle war zum grossen Teil Primärwand (M. H. Zimmermann, 1979). Im selben Jahr (1845) beobachtete M. J. Schleiden die gleiche Entstehungsweise (L. Myers, 1924). M. M. Chattaway (1949) untersucht gleichzeitig die Thyllen- und die Gummibildung sowie die Ablagerung von Öltropfen auf der Zellwand. Damit werden Verwechslungsmöglichkeiten angezeigt und Meinungsunterschiede wie bei J. Boehm vielleicht erklärt. Lange wurde die Thylle als Resultat der Ausweitung der Tüpfel-

membran angesehen. Womit die Thyllenwand eigentlich in Verbindung steht, wurde erst 1964 von R. C. Foster mit Hilfe der Transmissionselektronenmikroskopie nachgewiesen: weder mit der Primär- noch mit der Sekundärwand der Parenchymzelle, sondern mit einer inneren Schicht, welche die Sekundärwand überdeckt. Die Thylle ist also keine Ausstülpung der Parenchym-Gefäss-Tüpfelmembran. Die Schicht, welche von der Parenchymzelle durch den Tüpfel ins Gefässlumen wächst, wurde durch R. Schmid (1965) genauer beschrieben und «protective layer» (Schutzschicht, Auflagerungsschicht) genannt. «Schutzschicht» weil sie nach ihrer Meinung die Parenchymzelle von den Hydrolyse-Prozessen des sich differenzierenden Gefässes trennt. Die Rolle dieser internen Ablagerung bei der Thyllenformation wurde später intensiver erforscht (R. C. Foster, 1967); R. W. Meyer, 1967; R. W. Meyer und W. A. Côte, 1968; S. C. Chafe, 1974; L. Murmanis, 1975; G. B. Ouellette, 1978). S. C. Chafe (1974) zeigte bei *Populus tremuloides*, dass die Schutzschicht schon im laufenden Jahr angelegt wird, aber bis zur Kernholzbildung unignifiziert bleibt. Erst nach der Thyllenformation im Kernbereich erfolgt ihre vollständige Lignifizierung. Vor der Thyllenbildung war die Ligninbildung hauptsächlich im Kontakt mit der Sekundärwand zu beobachten. Der Teil der Schutzschicht, welcher die Tüpfelmembran ins Gefässlumen hineinstösst, ist in diesem Zeitpunkt noch ligninfrei.

### 2.32 Entwicklung

Das erste Stadium wird als «Thylleninitiale» bezeichnet, wenn Tüpfelmembran und Auflagerungsschicht beginnen, sich ins Gefässlumen hinauszuwölben (S. C. Chafe, 1974). Darauf folgt die Knospenform, dann die Sphäre, die zylindrische Form vor Erreichen der gegenüberstehenden Gefässwand, und schliesslich die angepasste Form, wenn das Gefäss durch die Thylle verstopft wird. Im Kontakt mit der Gefässwand entsteht eine feste Bindung. Die Tüpfelaperturen werden überdeckt. Wenn zwei Thyllen aneinanderwachsen, wird eine dichte doppelte Thyllenwand gebildet.

Zuerst in der Übergangszone, dann weiter innen im Kernholz werden kollabierte Thyllen beobachtet. Mit dem Kollaps schrumpft die Thyllenwand zusammen und bekommt eine krümelige Struktur. In der Nähe des Markes häufen sich oft die Thyllenreste an den Gefässdurchbrechungen (S. Ishida und J. Ohtani, 1968; an *Ulmus* sp.).

Vor dem Entstehen der Thyllen, und unabhängig davon, wird die Schutzschicht bis zu einem bestimmten Stadium in den Parenchymzellen aufgebaut. Ihre Struktur wird dann bei den thyllenbildenden Zellen modifiziert und zeigt einen komplexeren Aufbau. Verschiedene Thyllen aus der selben Parenchymzelle können sich mit unterschiedlicher Geschwindigkeit entwickeln (L. Murmanis, 1975; an *Quercus rubra*). An *Quercus alba* beobachteten R. W. Meyer (1967), R. W. Meyer und W. A. Côte (1968), dass die Tüpfelmembran vor der Thyllenformation abgebaut und bei Thyllenwachstum abgestossen wird. Da fallen die Mikrofibrillen der Tüpfelmembran auseinander wegen Verlust der Intermikrofibrillar-Bindungen. Hingegen zeigen W. L. MacDonald und H. S. McNabb (1974) an *Ulmus* sp. kein Aufreissen der Membran, sondern ein elastisches Expandieren mit der Schutzschicht. G. B. Ouellette (1980), ebenfalls an *Ulmus americana*, konnte diese Ausweitung der Tüpfelmembran nicht bestätigen. Das Wachstum der Thylle geschieht mit ähnlichen Wandbildungsprozessen wie bei den übrigen pflanzlichen Zellen, vermutlich durch Neuorientierung der Mikrofibrillen und Einbau von neuem Zellwandmaterial. Dieser Wachstumsprozess wurde schon früh erkannt: H. von Reichenbach beobachtete, dass während der Thyllenformation die Primärwand nicht dünner wurde als Folge einer Ausdehnung, sondern aktiv ihre Dicke beibehielt (M. H. Zimmermann, 1979).

Im Laufe der Entwicklung kann die äussere Wandbeschaffenheit ändern: die Oberfläche glättet sich und verliert die Falten des Anfangsstadiums bei *Quercus* sp. (I. Sachs et al., 1970).

Bei *Pinus palustris* wird die Zellkernmigration von der Parenchymzelle in die Thylle beobachtet (W. J. Peters, 1974). Auf zytologischer Ebene hatte L. Myers (1924) an *Menispermum* in den Thyllen weitere Kernteilungen aufgezeichnet, und sogar die Bildung von kleineren Thyllen aus grossen, durch Thyllentüpfel. Diese Autorin beschreibt andererseits eine Abgrenzung der Thylle von der Parenchym-Mutterzelle durch eine Querwand, wie es H. Molisch bei *Robinia* auch tat (nach A. Wieler, 1892). Bei dieser Holzart kann sich dann die Thylle noch weiter unterteilen, was bei der Buche nie der Fall ist (L. Jurášek, 1956; an *Fagus sylvatica*). Wie das übrige Speicherge-



webe unterliegt die Thylle einer Alterung, mit einem Verlust des Protoplasmas als Endstadium (J. Robb et al., 1979).

Bei Untersuchungen an *Quercus serrata* und *Castanea crenata* unterscheiden N. Shibata et al. (1980, 1981) zwischen «natürlichen Thyllen», «traumatischen Thyllen» und «Inkubations-Thyllen». Die ersten werden im stehenden, nicht offensichtlich verletzten Stamm gebildet, im Zusammenhang mit der Gewebe-Alterung, die traumatischen Thyllen auch im stehenden Stamm, aber in Folge einer Verletzung (z. B. Bohrspanentnahme). Dagegen entstehen die «Inkubations-Thyllen» im gefällten Holz, mit Wachstums-Optimum unter bestimmten Bedingungen. Die drei Arten zeigen Unterschiede in der Entwicklung, Beschaffenheit und Verteilung.

Im Fall von traumatischen Thyllen erfolgt die Entwicklung zonenweise nach ähnlichem Muster, je nach Entfernung von der Wunde: wundnah sind die Thyllen unvollständig ausgebaut, schlecht lignifiziert; in der Mittelzone erscheinen sie homogen, zahlreich und normal lignifiziert; wundfern sind die Thyllen heterogen bezüglich Form und Zeitpunkt der Bildung.

Die Inkubations-Thyllen weisen ein intensiveres Wachstum, grössere Dimensionen und einen höheren Verthyllungsgrad der Gefässe auf in Kambiumnähe als im inneren Splint und in der Übergangzone. Die schwächste Entwicklung dieser Thyllenart fällt in die Splint-Kern-Umwandlungszone, wo die normalen Thyllen am intensivsten gebildet werden.

Die normalen Thyllen zeigen die selben Stufen der Entwicklung, aber mit einem langsameren Fortschritt und mit grösseren End-Dimensionen. Hier nimmt die Entwicklungsgradienten von Kambium gegen Innensplint und Übergangzone zu.

Gemeinsam für die drei Thyllenarten ist der Prozess des Dickenwachstums der Thyllenwand, welches gleichzeitig erfolgt wie bei der inneren Parenchymzellwand (mit Ausnahme der die interparenchymatischen Tüpfelpaare überdeckenden Bereiche). Hinter der Wandverdickung setzt die Lignifizierung ein, auch gegen innen fortschreitend. Diese Lignifizierung wird zuerst in den Ecken der Thyllen beobachtet, dann wird die übrige Thyllenwand ergriffen und zuletzt die Auflagerungsschicht der Parenchymzelle. Bei Inkubationsthyllen weisen nur die bestentwickelten (bis Gefässverschluss) eine Wand-Lignifizierung auf, was sie bräunlich erscheinen lässt. Die traumatischen Thyllen in pilzbefallenen Ulmen sind oft abortiv oder kollabiert (G. B. Ouellette, 1980). Bei «gezüchteten» Thyllen kommt V. Nečesaný (1973) zum Schluss, dass die Wachstumsintensität proportional zu sein scheint zur Zeitspanne zwischen Beginn der Thyllenformation und vollständigem Absterben der Markstrahlparenchymzellen.

### 2.33 Anfang und Dauer des Prozesses

Der zeitliche Ablauf der Thyllenbildung scheint nach den wenigen untersuchten Baumarten stark zu variieren. Bei seiner Untersuchung an *Quercus robur* unterscheidet K. Ermich (1964) zwischen «Aktivität der Xylemparenchymzellen» (in Form von Thyllenbildung) und «Aktivität des Kambiums» (während der Vegetationsperiode). In seinem Untersuchungsgebiet (Polen) beginnt die Thyllenbildung bei Anfang bis Mitte April, d. h. etwa zwei Wochen vor Wiedereinsetzen der Kambiumtätigkeit, und dauert bis Anfang November, d. h. einen Monat nach Abschluss der Kambium-Aktivität. Die Dauer der Thyllenbildungsperiode beträgt 7 Monate und übertrifft um 2 Monate diejenige der Kambiumtätigkeit. Thyllenbildung und Kambiumtätigkeit sind in ihrem Einsetzen enger korreliert als in ihrem Abschluss. In den Frühholzgefässen des wachsenden Jahrrings erscheinen die Thyllen erst um Mitte Mai, nach vollständiger Differenzierung der Wasserleitbahnen.

Nach einer kürzlich erschienenen Arbeit von T. Nobuchi et al. (1984) über *Robinia pseudacacia* werden die Thyllen zuerst spärlich gebildet von Juli bis September. Die Hauptentwicklungszeit fällt auf die Periode Oktober–November. Der Abschluss der Thyllenbildung erfolgt im folgenden Mai in den Frühholzgefässen und erst im folgenden Juli in den Spätholzgefässen. Für dieselbe Holzart hatte H. von Reichenbach (M. H. Zimmermann, 1983) in Österreich den Beginn der Thyllenformation des letzten Jahrringes im Oktober festgestellt, und deren Abschluss im Dezember. Sie brachte den Prozess in Zusammenhang mit dem Blattfall. Tatsächlich werden Thyllen gewöhnlich im Blattstiel von absterbenden oder fallenden Blättern gefunden (B. W. Poovalah und H. H. Wiebe, 1969).

Am stehenden Stamm von *Menispermum* beobachtete L. Myers (1924) in Illinois die ersten neuen Thyllen erst ab Mitte Dezember, und von diesem Zeitpunkt an in zunehmendem Masse.

Gründlicher als die normalen («natürlichen») Thyllen wurden die traumatischen und die Inkubations-Thyllen (worunter die Thyllen im gefällten Holz eingeordnet werden können) untersucht. Bei *Quercus serrata* werden im Sommerexperiment die traumatischen Thyllenknospen einen Tag nach der Bohrung beobachtet. Drei Tage danach sind die meisten Gefässlumina verstopft (N. Shibata et al., 1982). Diese Art von Thyllen kann das ganze Jahr hindurch erzeugt werden. Das Ausmass des Resultats variiert jedoch mit dem Zeitpunkt der Verwundung: starke Verthyllung von Mai bis Oktober, viel schwächere in der Winterzeit (N. Shibata et al., 1981). Diese Autoren (1980) führten auch Forschungen bei *Castanea crenata* durch: traumatische Thyllenknospen erscheinen zwei Tage nach Bohrung, nach 5 Tagen sind die Gefässe verstopft, und es fängt das Wanddickenwachstum an. Nach 15 Tagen: vollständige Lignifizierung. Im Winter ist auch hier der Prozess verlangsamt. Bei dieser Holzart wird erwähnt, dass die normalen Thyllen das ganze Jahr hindurch gebildet zu werden scheinen. Die künstliche Inokulation von pathogenen Pilzarten hat auch als Folge eine Bildung von traumatischen Thyllen, und dies bei *Ulmus americana* schon einen Tag nach Einbringen des Krankheitserregers *Ceratocystis ulmi* (W. L. MacDonald und H. S. McNabb, 1974). In diesem Fall zeigt sich die intensivste Entwicklung gegen Ende des Sommers (G. B. Ouellette, 1980).

Im Brutschrank erzeugte Thyllen des äusseren Splints in *Castanea crenata* wachsen langsamer bei wintergefallten Proben. Die Inkubations-Thyllen des inneren Splints scheinen weniger abhängig zu sein von der Jahreszeit (N. Shibata et al., 1980). Bei Winterversuchen an *Quercus serrata* wurde folgender Verlauf ermittelt: Knospen nach 24 Stunden / sphärische Form nach 30 Stunden / zylindrische Streckung bis Gefässmitte innerhalb von 60 Stunden / komplette Verstopfung nach 120 Stunden (M. Fujita et al., 1975). Im Holz von *Quercus rubra* aus der aktiven Wachstumsperiode erscheinen die Thyllen innerhalb von Stunden (Frühling: 6 Stunden; Sommer: 2½ Stunden). Im Holz aus der Ruheperiode (November) dagegen erst nach 1½ Monaten, also nach viel längerer Zeit als bei *Q. serrata* (L. Murmanis, 1975).

H. Zycha (1965) untersuchte gefälltes Buchenholz (*Fagus sylvatica*) und stellte die stärkste Entwicklung zwischen Mai und September fest, mit Maximum im Juli–August, wo sich Temperatur und Feuchtigkeit zusammen am günstigsten auswirken.

## 2.4 Beschaffenheit

### 2.41 Form und Oberfläche

In einem bestimmten Mass wird die Form der Thyllen durch den Durchmesser des Gefässes bedingt: bei der Buche (*Fagus sylvatica*) können sie sich nur in Längsrichtung ausdehnen, bevor sie aneinandertossen, was zu einer Teilung der Gefässe in rechtwinklige Fächer führt (H. Broese van Groenou, 1940). Z. Kórán und W. A. Côté (1965) beschreiben eine ähnliche Unterteilung der Gefässe bei *Fagus grandifolia*. Sie erwähnen auch ein anderes Extrem, *Fraxinus americana*, wo die Thyllen sehr unregelmässige Formen und Dimensionen erreichen, oft zuletzt im kollabierten Zustand, gefaltet und gekräuselt. *Quercus alba* besitzt Thyllen, die durch Häufung ihre sphärische Form verlieren und im Endstadium die Gefässe mit einer schaumähnlichen Masse füllen. Bei *Robinia pseudacacia* blockieren die zahlreichen Thyllen ebenfalls das Gefässlumen so vollständig, dass jede Einzelthylle ungefähr dieselbe polyedrische Form aufweist in den drei Schnittbenen (H. Kato und T. Kishima, 1965). Hier ändert der Aspekt von Splint zu Kern nicht. Anders bei *Ulmus davidiana*, wo die Splintholzthyllen, einmal durch den Kernbereich erfasst, ihre ursprüngliche Form verlieren. Es kollabiert ein Teil davon, die Oberflächen werden komplexer und unregelmässiger (S. Ishida und J. Ohtani, 1968). Für *Quercus alba* sind die normalen («natürlichen») Thyllen sphärisch am Anfang; im Gegensatz dazu sind die Inkubations-Thyllen zylindrisch oder zigarrenförmig. Diesen Unterschied erklärt R. W. Meyer (1967) mit der Tatsache, dass die «gezüchteten» Thyllen alle gleichzeitig und dicht aneinander wachsen, wogegen die Thyllen im stehenden Stamm dank weiteren Raum- und Zeitabständen ihre sphärische Form länger frei aus-

dehnen können. Diese Beobachtung wurde von N. Shibata et al. (1978) bestätigt bei einer vergleichenden Untersuchung an *Quercus serrata*. Die Form der traumatischen Thyllen in infizierten Bäumen (*Quercus rubra*) wurde durch I. Sachs et al. (1970) beschrieben: junge knospenförmige Thyllen besitzen eine gefaltete Oberfläche bei Beginn des Eindringens in das Gefässlumen. Gleichzeitig gibt es auch solche, die glatt sind. Im Laufe der Entwicklung glätten sich die gerunzelten Thyllen ebenfalls. Traumatische Thyllen in diesen infizierten Eichen sind also von zwei Typen: runzlig-gestreckt und glatt-sphärisch. Sie werden in den gleichen Gefässen gefunden.

Der Entstehungsmodus ist also von Bedeutung für die Thyllenausformung wie die Artzugehörigkeit der untersuchten Pflanze. In der selben Familie kann aber eine bestimmte Einheit herrschen bezüglich der Thyllenmorphologie (*Magnoliaceen*, ausgen. *Liriodendron*; H. P. J. Gottwald, 1972).

#### 2.42 Grösse

Absolute Angaben über die Thyllengrösse befinden sich in der Literatur kaum. Die Thyllen werden gelegentlich untereinander verglichen in bezug auf die Thyllendichte: eine Einzelthylle, welche keinem Hindernis begegnet ausgenommen der gegenüberliegenden Wand, wird zu einer «enormen» Dimension wachsen; wenn hingegen mehrere Thyllen in gegenseitigen Kontakt kommen, wird ihre Dimension entsprechend kleiner bleiben (I. Sachs et al., 1970; an *Quercus rubra*). Sie können auch mit der parenchymatischen «Mutterzelle» verglichen werden: bei der Bildung von grossen Thyllen wie bei *Gymnacranthera Farquhariana* kann sich die ursprüngliche Markstrahlzelle bis zu 40mal vergrössern (M. M. Chattaway, 1949).

#### 2.43 Wandausbildung

In *Populus tremuloides* (S. C. Chafe, 1974) bleibt bis zur Kernbildung bei den gefässassoziierten Markstrahlparenchymzellen im Gegensatz zu den anderen die Schutzschicht unlignifiziert. Dann wird diese in die Thyllenbildung involviert, was die «Thyllenprimärwand» ergibt. Nach Abschluss der Thyllen-Ausweitung lignifiziert die Schutzschicht, und es werden gegen innen «Sekundärwandschichten» angelegt.

Ob die Thyllенwand primären und/oder sekundären Charakter aufweist, variiert mit der Baumart. Es wurde auf Grund der Mikrofibrillenstruktur, der optischen Eigenschaften oder der chemischen Zusammensetzung mit echten Primär- und Sekundärwänden verglichen. So ergab sich für *Ulmus* sp., dass die ausgewachsene Thyllенwand aus «Mittellamelle», «Primärwand» (Tüpfelmembran – Schutzschichtkomplex) und «Sekundärwand» besteht (W. L. MacDonald und H. S. McNabb, 1974). Bei der Anlage der inneren Sekundärwand der Thyllen-Parenchymzell-Einheit wird also in der Parenchymmutterzelle eine zusätzliche Sekundärwand gebildet. G. B. Ouellette (1978) beschreibt sogar eine wiederholte Ablagerung von sekundärwandähnlichen Schichten in den Parenchymzellen, durch «Schutzschichten» getrennt. Dieses Phänomen erfolgt auch unabhängig von der Thyllenformation. Eine in dieser Hinsicht gut untersuchte Baumart ist auch *Quercus alba* (Z. Kórán und W. A. Côté, 1965; H. Kato und T. Kishima, 1965; R. W. Meyer, 1967; R. W. Meyer und W. A. Côté, 1968). Da lässt sich die ursprüngliche Schutzschicht von der Parenchym-Gefäss-Tüpfelmembran und von der Sekundärwand nur dank eines nicht immer vorhandenen elektronendichten Streifens unterscheiden. In der Expansionsphase beinhaltet die Schutzschicht zufällig orientierte Mikrofibrillen, was charakteristisch ist für Primärwände. In der folgenden Phase entsteht eine abwechselnde parallele Schichtung der Mikrofibrillen, mit ähnlicher Elektronendichte wie in der Sekundärwand. Zu einem gewissen Grad zeigt sich hier auch eine Lignifizierung. *Robinia pseudacacia*-Thyllen lassen noch deutlicher zwei Wandbereiche erscheinen.

Eindeutigen Sekundärwandcharakter zeigen die Steinthyllen mit ihrer geschichteten Struktur und entsprechenden chemischen und optischen Eigenschaften, z. B. bei *Gymnacranthera Farquhariana* (M. M. Chattaway, 1949) und bei *Palaquium* sp. (S. S. Ghosh, 1957). Auch die Thyloiden in den Harzkanälen von bestimmten Dipterocarpaceen (*Shorea* sp.) besitzen eine dicke Wand mit Doppelbrechung im polarisierten Licht (R. K. Bamber, 1976).

Auf der anderen Seite entspricht die Thyllenwand von gefälltem *Quercus rubra*-Holz mit alternierenden hellen und dunkeln Lagen nicht einer normalen Sekundärwand, sondern eher einer Primärwand (L. Murmanis, 1975). Die chemische Analyse an *Quercus alba* ergibt einen hohen Xyloseanteil in der Kohlehydratfraktion wie sonst im neugebildeten Xylem, was vielleicht mit einer erforderlichen Elastizität zusammenhängt (I. Sachs et al., 1970). Auch R. C. Foster (1964) erwähnt einen Primärwandcharakter bei *Eucalyptus*-Thyllen, obschon eine gewisse innere Schichtung vorhanden ist, weil sie schon in den Initialphasen der Thyllenformation beobachtet werden kann. Da muss Zellwanddeposition gleichzeitig stattfinden wie Zellwandextension, was eine Regression zur Primärwandbildung bedeutet.

N. Shibata et al. (1982) beschreiben bei *Quercus serrata* die meist beobachtete zweigliedrige Struktur, ohne jedoch zu versuchen, sie aus dem Primär- oder Sekundärwandbildungsprozess abzuleiten. Dazu wird beobachtet, dass die innere «Verdickungsschicht» in der ursprünglichen Parenchymzelle sich über die Parenchym-Gefäss-Tüpfelmembranen erstreckt, aber nicht über die interparenchymalen Tüpfelmembranen.

Die Thyllenwandoberfläche scheint mit der Art zu variieren: *Castanea crenata* besitzt zwei Arten von Warzen: breite flache und kleine rundliche, alle vermutlich als Resultat einer Lignin-Einlagerung (H. Kato und T. Kishima, 1965). Bei *Ulmus davidiana* erscheinen feine Runzeln im Splintholzbereich und entwickeln sich zu komplexeren Strukturen im Verlauf der Alterung. Damit verbunden befinden sich kleine Erhebungen. Die Anordnung der Runzeln wird in Zusammenhang gebracht mit der Fibrillenstruktur der Wand. Es befinden sich auch bei *Kalopanax pictus* zahlreiche Warzen (1 µm Durchmesser), aber erst im Kernholzbereich, in zwei Typen unterteilbar: mit rauher und mit glatter Oberfläche (S. Ishida und J. Ohtani, 1968). Auf der Thyllenoberfläche von *Quercus rubra* sind Warzen gelegentlich sichtbar von 1 µm Grösse (I. Sachs et al., 1970).

Die Wanddicke ist ebenfalls artabhängig. Mittelwerte werden angegeben bei Z. Kórán und W. A. Côté für *Robinia pseudacacia*: 0,63 µm, und *Quercus alba*: 2,98 µm. Die dünnste gemessene Thyllenwand war in dieser Arbeit bei *Fraxinus americana*: 0,05 µm. Die Thyllenwanddicke eini- ger Spezies wird in Tabelle 4 angegeben.

Aus den Bemerkungen in Tabelle 4 ist ersichtlich, dass die Art der Entstehung auch eine wesentliche Rolle spielt für die Thyllenwanddicke: natürliche (und zum Teil traumatische) Thyllen sind bedeutend dickwandiger als Inkubations-Thyllen. Diese Regel gilt für *Castanea crenata*, *Quercus alba* und *Quercus serrata* und ist auf verschiedene Entwicklungsbedingungen zurückzuführen im Inkubationsverfahren gegenüber dem lebenden Stamm. Künstliche Thyllen zeigen keine Wandverdickung mehr nach Erreichen der endgültigen Dimension; es findet nur noch eine Lignifizierung statt (N. Shibata et al., 1978).

Zwischen aneinanderwachsenden Thyllen und im Kontakt mit der Gefässwand befindet sich eine ligninreiche Zone, ähnlich wie bei der Mittellamelle, welche normale Zellen trennt. Das Wachsen an die Gefässe kann locker sein (*Fraxinus americana*) oder mit starker Haftung (*Fagus grandifolia*, *Maclura pomifera*, *Robinia pseudacacia*). An der Kontaktstelle mit der Gefässwand befinden sich dreieckige Räume, die entweder gefüllt (mit mittellamellenähnlicher Substanz) oder leer sein können («semi-intertylosic space» – Z. Kórán und W. A. Côté, 1965). Bei *Ulmus davidiana* ist das Verwachsen mit der Gefässwand ebenfalls sehr innig (S. Ishida und J. Ohtani, 1968), um später vermutlich wieder aufgelöst zu werden.

#### 2.44 Tüpfelung

Die Bildung von Thyllentüpfeln wurde schon von H. von Reichenbach beobachtet, nämlich wenn Thyllen sich gegenseitig berühren und nicht weiter expandieren können; dann beginnt die Sekundärwandbildung, mit Ausnahme der Tüpfel, welche benachbarte Thyllen verbinden. Am Tüpfelpaar kann deutlich eine Primärwand von einer Sekundärwand unterschieden werden (M. H. Zimmermann, 1979). Noch heute gelten die Interthyllen-Tüpfel als Stellen, die erst im Zeitpunkt der Sekundärwandsynthese (nach Abschluss der Expansion) erscheinen (W. L. MacDonald und H. S. McNabb, 1974; an *Ulmus* spp.). Es wurden jedoch schon vor diesem Stadium an jungen Thyllen im «Sphärenzustand» von *Quercus alba* und *Robinia pseudacacia* zahlreiche kleine Aperturen erwähnt (H. Kato und T. Kishima, 1965). Ob es wirklich Tüpfel sind oder nur Wandein-

Tabelle 4 Thyllenwanddicke einiger Spezies

Die Werte stammen aus Messungen an Abbildungen von einigen Publikationen (hauptsächlich Arbeiten mit Transmissions-Elektronenmikroskop)

Holzart	Autor	Gemessene Werte in $\mu\text{m}$	Bemerkungen
<i>Antiaris</i> sp.	M. M. Chattaway, 1949	20	
<i>Castanea crenata</i>	N. Shibata et al., 1980	1,0 [1,0]	
<i>Castanea crenata</i>	N. Shibata et al., 1980	[0,2–0,3]	Inkubation
<i>Fagus grandifolia</i>	Z. Kórán und W. A. Côté, 1965	0,35	
<i>Fraxinus americana</i>	Z. Kórán und W. A. Côté, 1965	0,25	[Minimum 0,05]
<i>Gymnacranthera farquh.</i>	M. M. Chattaway, 1949	30	
<i>Maclura pomifera</i>	Z. Kórán und W. A. Côté, 1965	0,8	
<i>Palaquium</i> sp.	S. S. Ghosh, 1957	60	
<i>Populus tremuloides</i>	S. C. Chafe, 1974	0,3	
<i>Quercus alba</i>	Z. Kórán und W. A. Côté, 1965	[2,98]	
<i>Quercus alba</i>	R. W. Meyer, 1967	0,5	Inkubation
<i>Quercus rubra</i>	L. Murmanis, 1975	1,0/4,5	traumatisch
<i>Quercus rubra</i>	I. Sachs et al., 1970	3,0	traumatisch (Infektion)
<i>Quercus serrata</i>	N. Shibata et al., 1978	[2,0]	
<i>Quercus serrata</i>	N. Shibata et al., 1978	1,5/2,0	traumatisch
<i>Quercus serrata</i>	N. Shibata et al., 1978	[0,3–0,5]	Inkubation
<i>Quercus serrata</i>	M. Fujita et al., 1975	0,2–0,3	Inkubation
<i>Robinia pseudacacia</i>	Z. Kórán und W. A. Côté, 1965	0,8 [0,63]	
<i>Shorea</i> sp.	R. K. Bamber, 1976	3–4	
<i>Ulmus americana</i>	G. B. Ouellette, 1980	3,0/4,5	traumatisch (Infektion)
<i>Ulmus americana</i>	W. L. MacDonald und H. S. McNabb, 1974	0,5	traumatisch (Infektion)
<i>Ulmus carpinifolia</i>	id.	0,5	id.

Wenn unter «Bemerkungen» nichts spezifiziert ist, handelt es sich um natürliche Thyllen. In Klammern [ ] befinden sich die von den Autoren angegebenen Werte.

kungen, konnte nicht bestimmt werden. Wie bei den normalen Tüpfeln, haben diese zwei letzten Arten und auch *Maclura pomifera* eine Membran mit zufälliger Orientierung der Mikrofibrillen, im Gegensatz zu den eher gerichteten Wand-Mikrofibrillen. Bei *Robinia* beträgt die Dicke der Membran ca. 0,1  $\mu\text{m}$  und der Tüpfeldurchmesser ca. 1,5  $\mu\text{m}$  (Z. Kórán und W. A. Côté, 1965). I. Sachs et al. (1970) messen bei *Quercus rubra* einen Thyllentüpfeldurchmesser von 0,5 bis 1,0  $\mu\text{m}$ . Tüpfelpaare werden in den meisten Fällen zwischen zwei Thyllen gebildet. Es gibt aber auch Tüpfel, die blind an einer Kontaktstelle mit einer Gefäßwand stehen (S. S. Ghosh, 1957; N. Shibata et al., 1978, 1980), und auch Tüpfel, die an Orten entstanden ohne Kontakt mit einer anderen Wand (L. Murmanis, 1975).

*Menispermum* zeigt die Möglichkeit, dass von einer Thylle in die Nachbarthylle sich eine kleinere interne Thylle durch die Tüpfelung ausbreiten kann. In der gleichen Weise kann auch eine Thyllenknope von der «Mutterthylle» ins Gefäßlumen wachsen (L. Myers, 1924).

Bei den extrem dickwandigen Thyllen von *Palaquium* wird der Kontakt hergestellt durch verzweigte Tüpfelkanäle, auch gegen die Gefäßwand. Es sind deren mehr vorhanden in radialer und tangentialer Richtung als in axialer Richtung, was auf die Verschlussfunktion der vertikalen Leitbahnen hindeutet (S. S. Ghosh, 1957). Extrem dünnwandige Thyllen entstehen bei Buchen im

Inkubations-Versuch. Da weist die Thyllenwand keine Sekundärverdickung auf, und auch keine Tüpfelpaare (L. Jurášek, 1956). Dasselbe wurde an *Quercus serrata* bei Inkubations-Thyllen im Vergleich mit natürlichen Thyllen beobachtet: keine Wandverdickung nach Abschluss der Ausdehnung und keine tüpfelartigen Strukturen (N. Shibata et al., 1978). Traumatische Thyllen dieser Holzart besitzen dieses Merkmal in Wundnähe (keine Verdickung und keine Tüpfelung) und die Struktur normaler Thyllen weiter davon (Verdickung und Tüpfelung) (N. Shibata et al., 1981).

Da diese Autoren für die Thyllen weder von Primär- noch von Sekundärwand sprechen, so gebrauchen sie auch nicht den Begriff «Tüpfel», sondern «tüpfelähnliche Struktur» (pit-like structure).

#### 2.45 Inhalt

Die Thyllen beinhalten in der Regel unterschiedliche Mengen an Stärke, je nach Art und in dem Mass, wie sie in Nachbargewebe auftritt (M. H. Zimmermann, 1979). Es wurde auch in einem Fall eine Gummi-Einlagerung beobachtet (M. M. Chattaway, 1949; an *Eucalyptus Blakey*).

Da der Thylleninhalte offenbar eng korreliert ist mit den physiologischen Vorgängen des Parenchymgewebes, können hier die Forschungen von T. Nobuchi et al. (1984) an *Robinia pseudacacia* erwähnt werden: der Inhalt der Markstrahlparenchymzellen an Stärkekörnern im innersten Splintholzring variiert im Laufe des Jahres, wie übrigens der Inhalt an sichtbaren Zellkernen und Fetteilchen.

In der Regel ist Stärke im Splintholzbereich vorhanden, von April bis Juli nämlich bis zur Kernholzgrenze. Im August verschwinden die Stärkekörner vom innersten Splintholzring. Die reservestoffhaltige Zone nähert sich dann wieder allmählich der Kernholzgrenze und erreicht sie im Dezember. Während der Wintermonate ist Stärke sogar im äusseren Kernholzbereich zu finden, sowie Zellkerne.

In dieser Hinsicht muss jedoch differenziert werden zwischen Markstrahlparenchymzellen mit Gefässkontakt (thyllenbildend) und Parenchymzellen ohne Gefässkontakt. Die ersten besitzen ein dichtes Zytoplasma und spärliche Stärkekörner, die letzteren weisen nur wenig Zytoplasma auf und sind reicher an Stärkekörnern. Diese verlieren aber ihre Stärkereserven bei der Thyllenbildung, was zeigt, dass sie indirekt daran beteiligt sind (M. Fujita et al., 1975; an *Quercus serrata*).

Die Inkubations-Thyllen von *Fagus sylvatica* weisen keinen Stärkeinhalt auf (L. Jurášek, 1956).

### 2.5 Anatomische Korrelationen

#### 2.51 Ursprung und Gewebeaufbau

In ihrer sehr ausführlichen Untersuchung hatte M. M. Chattaway (1949) das Markstrahlparenchymgewebe als fast ausschliesslichen Ort der Thyllenenstehung bezeichnet. H. Broese van Groenou war der selben Ansicht für die Buche (*Fagus sylvatica*); bei dieser Art fand aber L. Jurášek (1956) Thyllen aus dem axialen Parenchym wachsend.

Die moderneren Forscher betrachten meistens das Strangparenchym als zweiten möglichen Ursprungsort für die Thyllen. Seine Bedeutung im Gefässverstopfungsprozess bleibt aber sekundär gegenüber dem Markstrahlparenchym (K. Ermich, 1964; H. Kato und T. Kishima, 1965; I. Sachs et al., 1970; W. L. MacDonald und H. S. McNabb, 1974; L. Murmanis, 1975).

I. Sachs et al. berichten für *Quercus rubra*, dass die traumatischen Thyllen zuerst an Markstrahlkontaktstellen erscheinen und dann später auch aus Tüpfeln, welche die Gefässe mit dem vertikalen Parenchym verbinden. H. P. J. Gottwald (1972) beobachtet ein ausgeprägtes Thyllenwachstum aus den Markstrahlflügeln, das den Markstrahlverlauf an den Gefässen gut erkennen lässt.

Ob das Thyllenvorkommen mit einem bestimmten Gewebeaufbau korreliert ist, und mit welchem, wurde nach unserer Kenntnis nicht systematisch untersucht. Es besteht bloss die Beobachtung, dass «die Thyllen sich bei Holzpflanzen mit relativ vielem paratrachealen Kontaktparenchym häufiger einstellen als beim Vorhandensein nur spärlicher Kontaktparenchymzellen» (H. J. Braun, 1970). So wären die Thyllen eher bei Holzarten zu finden, wo das axiale Parenchym

gruppiert vorkommt, im Sinn einer ausgeprägteren Arbeitsteilung, einer effizienteren Spezialisierung.

Die Beziehung zwischen Markstrahlbau (einreihig/mehreihig – homogen/heterogen) und Thyllenvorkommen wurde auch nicht in grösserem Umfang nach dem Gesichtspunkt des Spezialisierungsgrades geprüft.

Aus einer systematischen holzanatomischen Arbeit über Hölzer von Papua Neu-Guinea (T. Furuno, 1977) wurden im Zusammenhang mit dem Thyllenvorkommen Merkmale des axialen Parenchymsystems und der Markstrahlen geprüft. Die entsprechenden Daten wurden in der Tabelle 5 zusammengetragen.

Tabelle 5 Thyllenvorkommen und anatomische Merkmale des axialen Parenchymsystems und der Markstrahlen (nach Beschreibungen von T. Furuno, 1977, für Papua-New-Guinea-Hölzer)

Anzahl untersuchte Arten: 172, aus 13 Familien  
Anzahl Arten mit Thyllen: 38 (22%)

Parenchym	Arten mit Thyllen	Alle Arten	Verhältnis (%)
Undeutlich oder nicht vorhanden	4	16	25
Diffus	15	40	38
Gebändert	6	27	22
Vasizentrisch	16	64	25
Aliform o. konfluent	7	40	18
Terminal	2	19	10
<b>Markstrahlen</b>			
Heterogen Typus I	4	37	11
Heterogen Typus II	12	88	14
Heterogen Typus III	14	61	23
Homogen	2	21	10
Einreihig (heterogen)	–	5	–
Einreihig (homogen)	3	9	33
1–2reihig	9	36	25
5–10reihig	9	28	32
Breit (mehr als 10reihig)	3	10	30
Stockwerkartig	1	10	10

Im tropischen Gebiet scheinen also die Häufigkeit und die Anordnung des Strangparenchyms in diesem Fall kaum von Bedeutung zu sein für die Thyllenbildung. Für die meisten Merkmale ist der Anteil an thyllenbildenden Arten in der Grössenordnung des allgemeinen Anteils (22%). Nur die diffuse Parenchymverteilung ist besser vertreten und die terminale Anordnung schwächer. Letzteres lässt sich verstehen dadurch, dass die Leguminosen eine starke Tendenz aufweisen, Terminalparenchym zu bilden, und sie andererseits eine Familie darstellen mit seltener Thyllenbildung (M. M. Chattaway, 1949).

Was den Markstrahlbau betrifft, sind keine deutlicheren Tendenzen zu beobachten: die Markstrahlbreite wirkt sich hier nicht auf die Thyllenbildung aus. Nur in der phylogenetischen Einordnung der Markstrahltypen finden wir eine Übereinstimmung mit der Thyllenformation (Zunahme vom Typus I zum Typus III). Im gleichen Sinne gibt es weniger Thyllen bei heterogenen einreihigen Markstrahlen als bei homogenen einreihigen. Aber auf der anderen Seite ist «das wertvollste Merkmal, welches auf eine hohe Entwicklung der Holzstruktur hinweist, die stockwerkartige Anordnung der Strahlen im tangentialen Schnitt» (H. H. Bosshard, 1982), mit dem Thyllenvorkommen nicht positiv korreliert.

### 2.52 Bedeutung des Gefässdurchmessers

«Bei Nadelbäumen und zerstreut-mikroporen Laubbäumen, die alle relativ arm an Holzparenchym sind, entwickeln sich oft keine oder nur wenige Thyllen. Im zykliporen Holz der Baumarten des *Castanea*-, *Quercus*-, *Ulmus*- und *Fraxinus*-Bautyps, wobei zu letzterem vor allem *Robinia* gehört, und bei den vorwiegend tropischen zerstreut-megaporen Bäumen des *Juglans*-, *Aucoumea*- und *Albizia*-Bautyps entstehen Thyllen dagegen häufig sehr zahlreich, und zwar vor allem in den weitlumigen Gefässen, die alle mehr oder weniger vollkommene Scheiden aus paratrachealen Parenchymzellen haben» (H. J. Braun, 1963).

Der Gefässdurchmesser spielt also nicht als Einzelfaktor eine Rolle für die Thyllenbildung, aber mehr insofern damit eine besondere Art der Parenchymverteilung verbunden ist. Auch diese Relation wurde nicht auf Grund von systematischem Zahlenmaterial näher erörtert.

Wie die Thyllen sich bilden in bezug auf die Gefässgrösse in einer bestimmten Holzart, wurde dagegen genauer verfolgt. Bei *Fraxinus excelsior* (M. Eggenberger, 1981) wie bei *Quercus robur* (K. Ermich, 1964) nimmt die Verthyllung mit steigendem Gefässdurchmesser zu. Gegen die Jahrringgrenze, wo sich der Durchmesser reduziert, kommen die Thyllen nur noch sporadisch vor.

In die selbe Richtung geht auch die Beobachtung, dass bei Pflanzen mit gleichzeitiger Thyllen- und Gummibildung als Verschlussmechanismen die Thyllen auf die grösseren Gefässe beschränkt sind und die Gummistoffe auf die kleineren (E. Praël, 1888, nach M. H. Zimmermann, 1983).

### 2.53 Bedeutung des Tüpfeldurchmessers

Die wichtigste anatomische Korrelation wurde bisher durch M. M. Chattaway (1949) formuliert auf Grund ihrer Untersuchung von 1100 Gattungen (M. H. Zimmermann, 1983). Diese Korrelation besagt, dass Thyllen im Kernholz von Arten entwickelt werden, in denen die Tüpfelaperturdimensionen zwischen Gefässen und Markstrahlzellen ungefähr 8–10  $\mu\text{m}$  übertreffen. In Hölzern mit kleineren Tüpfelaperturen als 8–10  $\mu\text{m}$  werden Gummisubstanzen in die Gefässe der Kernzone abgeondert.

Bei der Buche bestätigt sich zum Beispiel diese Regel: da können Thyllen nur durch Zellen mit grossem Tüpfeldurchmesser (10–15  $\mu\text{m}$ ) gebildet werden. Solche Zellen gehören z. B. zur Spitze der Parenchymstränge (L. Jurásek, 1956). Auch bei *Pinus*-Arten spielt offenbar die Tüpfelgrösse eine entscheidende Rolle. Die meisten Arten mit Thyllenbildung besitzen Fenstertüpfel. Der Prozess geschieht meistens in verwundetem Wurzelholz. Bei *Pinus palustris* besitzen die Wurzelholztracheiden neben den pinoiden Tüpfeln noch grössere Fenstertüpfel (> 8  $\mu\text{m}$ ), wohingegen die Stammholztracheiden nur pinoide Tüpfel besitzen.

Der Tüpfeldurchmesser hat dagegen keinen Einfluss auf die Thyllenformation bei infizierten *Ulmus*-Hybriden (L. C. P. Kerling, 1955; in R. W. Meyer, 1967).

Aus dem unteren Grenzwert des Tüpfeldurchmessers kann man also verstehen, warum die Thyllen gewöhnlich in weitlumigen Gefässen erscheinen (K. Ermich, 1964). Der Gefässdurchmesser ist aber nur von sekundärer Bedeutung für die Thyllenformation, weil es auch grobporige Holzarten gibt mit nur kleinen Tüpfelaperturen, also ohne Thyllenbildung, wie zum Beispiel die *Leguminosen* (mit Ausnahme einer kleinen Untergruppe, wozu *Robinia* gehört, mit Tüpfeldurchmesser bis 16  $\mu\text{m}$ ) (M. M. Chattaway, 1949). Andere solche makroporige Holzarten mit kleinen Tüpfeln und ohne Thyllen sind *Diospyros pentamera* und *Entandrophragma angolensis* (M. M. Chattaway, 1949, 1952).

## 2.6 Räumlicher Verlauf der Thyllenbildung

### 2.61 In radialer Richtung

In der Regel erscheinen die Thyllen im Splintholz aller Arten mit ausgeprägter Thyllenbildung im Kernholz (E. J. Gerry, 1914). Die Lage der äussersten Thyllen variiert von Art zu Art und ist nicht konstant für Exemplare derselben Spezies. Im allgemeinen fängt die Verstopfung der Gefässe früh an, im letzten oder vorletzten Splintholzring bei *Robinia pseudacacia*, *Quercus robur*, *Quercus americana*, *Quercus alba*, *Fraxinus excelsior* zum Beispiel, und im 2.–3. Splintholzring vom Kam-



bium aus gezählt bei *Quercus phellos* und *Ulmus davidiana*. Z. Kórán und W. A. Côté (1965) zeigen in einer Abbildung eine stark ausgebreitete Thylle 5 Zellen entfernt von der Kambialzone. Bei den Arten mit Farbkernbildung bleibt der Splint also noch ein paar Jahre (3–20) hell, obschon die meisten Gefässe nicht mehr funktionsfähig sind. Diese Gefässverstopfung erfolgt nicht im ganzen Jahrring gleichzeitig: es zeigt sich eine zeitliche Verzögerung im Spätholzbereich (T. Nobuchi et al., 1984; an *Robinia pseudacacia*). Bei *Fraxinus excelsior* nimmt der Anteil an verthyllten Gefässen zu, von aussen bis zum 15. Jahrring, um dann gegen innen mehr oder weniger konstant zu bleiben (M. Eggenberger, 1981).

Bei anderen Holzarten stimmt die Thyllenbildung mit der Übergangszone von Splint zu Kern überein, wie bei *Castanea crenata* (N. Shibata et al., 1980). Dies ist auch der Fall bei *Populus tremuloides* (S. C. Chafe, 1974), wo die Kontaktzellen nach 20–30 Jahren eine Differenzierung vollziehen, welche die nicht-gefässassoziierten Markstrahl- und Strangparenchymzellen schon im ersten Jahr abgeschlossen hatten. Die Thylosoidbildung bei *Shorea* geschieht ebenfalls erst in der Übergangszone.

Dagegen ist der Verlauf bei Inkubations-Thyllen umgekehrt: maximale Ausbildung im letzten Zuwachsring – Abnahme gegen innen (*Quercus serrata*, *Castanea crenata*, nach N. Shibata et al., 1978, 1981; *Quercus alba*, nach R. W. Meyer, 1967).

Die Buche, mit ihrer schubweisen Entwicklung des Rotkerns, zeigt auch eine heterogene Thyllenverteilung: die Häufigkeit ist grösser an den dunkler gefärbten Kerngrenzen als in den inneren helleren Rotkernflächen (H. Zycha, 1965). Das entspricht für die Kerngrenze einem Thyllenabstand von 72 bis 100  $\mu\text{m}$  und für die Kernfläche 143 bis 1000  $\mu\text{m}$  (S. I. Vanin und V. Nečesaný; in H. Zycha, 1965). J. P. Hösl und H. H. Bosshard (1975) fanden Abstände von 140 bis 200  $\mu\text{m}$  gegen 500 bis 1000  $\mu\text{m}$ . Diese fakultative Farbkernbildung und der damit verbundene Gefässverschluss, meistens auf den inneren Stammteil beschränkt, ist korreliert mit dem Baumalter (N. Torelli, 1984).

### 2.62 In axialer Richtung

Die ausführlichen Untersuchungen von A. Wieler (1892) haben gezeigt, dass das Fortschreiten der Thyllenbildung in zentripetaler Richtung nicht in der ganzen Länge des Baumes mit gleicher Geschwindigkeit stattfindet. Die Thyllen erscheinen in den Gefässen der Zweigspitzen früher als in den tieferen Stammteilen. So können sie im Apikalbereich von jungen Pflanzen bis im letzten Jahrring vorhanden sein und weiter unten erst in den folgenden auftreten. Dieser Verlauf scheint allgemeingültig zu sein (*Acer platanoides*, *Juglans cinerea*, *Fraxinus excelsior*, *Sambucus nigra*). Bei älteren Bäumen ist diese Abnahme der Thyllenbildung gegen den Stammfuss zu noch in den zwei letzten Jahrringen beobachtbar. Später, nach Abschluss der Gefässverstopfung, wird dieser Unterschied jedoch ausgeglichen. Dann zeigt die Thyllenverteilung innerhalb eines Jahrringes starke Schwankungen und keine Korrelation zur Höhe im Baum (M. Eggenberger, 1981; an *Fraxinus excelsior*).

Im Wurzelholz von *Robinia pseudacacia* sind um so weniger Thyllen zu beobachten, je tiefer die Wurzeln gelagert sind. In 2 und 3 m Tiefe sind selbst 3 cm dicke, über 20 Jahre alte Wurzeln völlig thyllen- und auch kernholzfrei (J. Liese, 1924). Schon A. Wieler fand bei Wurzeln dikotyler Bäume (*Quercus*, *Fraxinus*, *Fagus*, *Betula*, etc.) keine Thyllen. Nach H. Ziegler (1968) ist in diesem Bereich die Wasserversorgung am besten und daher wenig Kernholz vorhanden. Weiter oben im Baum nimmt das Mass der Verkernung graduell zu (diese Aussage betrifft insbesondere *Robinia*). Nach N. Torelli (1984) ist bei der Buche kein Rotkern in den Wurzeln vorhanden, vermutlich befinden sich dort also auch keine Thyllen. Bei dieser Holzart ist der maximale Kerndurchmesser in ca.  $\frac{1}{3}$  der Baumhöhe gelegen.

Bei gefälltten Stämmen dieser Baumart berichtet H. Broese van Groenou (1940), dass die Thyllenbildung von den Hirnflächen gegen innen zu mehr oder weniger regelmässig abnimmt. In derselben Entfernung ist die Verthyllung sehr unterschiedlich: neben Gefässen mit einer grossen Anzahl Thyllen befinden sich solche, die nur sehr wenige besitzen.

Die traumatischen Thyllen entwickeln sich auch am stärksten in den Frühholzgefässen, unter- und oberhalb der erzeugten Wunde. Die maximale Entfernung hängt von der Jahreszeit ab und kann von 3 bis 150 cm betragen bei *Quercus serrata* (N. Shibata et al., 1981). K. Ermich erhielt

durch Bohrungen an *Quercus robur* solche Thyllen nur in unmittelbarer Nähe (12 cm) der Wunde und ausschliesslich in den betroffenen Gefässen. Beidseitig der Wunde ist das Holz thyllenfrem. G. B. Ouellette (1980) beobachtet bei *Ulmus americana* zahlreiche Thyllen unter dem Inkubationspunkt; für W. J. Peters (1974), bei *Pinus* spp., zeigt die Anwesenheit von Thyllen, dass der auslösende chemische Stimulus (Säure) sich aufwärts verschiebt.

## 2.7 Beziehung zur Kernholzbildung

Wie wir schon gesehen haben, ist der Thyllenbildungsprozess mit dem Verkernungsprozess verbunden. M. M. Chattaway bringt beide Vorgänge im Bereich der Übergangszone in eine enge räumliche Korrelation. Da scheinen die Parenchymzellen eine erhöhte physiologische Aktivität zu durchlaufen, an der Grenze der metabolisch inaktiven Zone. Diese Aktivität drückt sich in Form von Wachstum aus, und der einzige Ort, wo eine Ausdehnung noch möglich ist, ist das Gefässlumen, mit der Bedingung, dass die Tüpfel gross genug sind.

Dieses Bild der Thyllenenwicklung sollte jedoch differenziert werden, indem man Thyllenenbildung und Kernbildung räumlich und zeitlich unabhängiger verstehen muss, als dies meistens getan wird. So sind bei der Kernholzbildung zwei räumlich aufeinanderfolgende Phasen zu unterscheiden: Dehydratationsphase und Verfärbungsphase (N. Torelli, 1984). Die zweite ist bei *Fagus sylvatica* fakultativ und hängt vom Eindringen von Sauerstoff ab. In diesem Fall scheint die Thyllenenbildung eng mit der Verfärbungsphase zusammenzuhängen. In anderen Fällen aber (besonders bei den ringporigen Arten) fängt die Thyllenenbildung schon weit von der Kernholzgrenze an, sobald die Dehydratationsphase eintritt (M. H. Zimmermann, 1983).

In der Übergangszone stimmen beide Prozesse zeitlich auch nicht genau überein. Die Kernholzbildung mit Farbstoffeinlagerung beginnt etwa 3 Monate nach Anfang der Kambialtätigkeit, breitet sich am raschesten aus im Juli–August–September und kommt zum Abschluss erst im folgenden März. Die stärkste Thyllenenentwicklung ist etwas verschoben gegenüber der intensivsten Kernholzexpansion und fällt auf Oktober–November (T. Nobuchi et al., 1984; an *Robinia pseud-acacia*).

## 2.8 Äussere Bedingungen

### 2.8.1 Jahreszeit und Klima

Die letztzitierte Arbeit ist eine der wenigen, die sich mit dem Zeitpunkt der normalen Thyllenenbildung im stehenden Baum befasst. Da zeigte es sich, dass die Thyllen im Juli erscheinen, mit einer relativ schwachen Vermehrung bis Oktober, wo dann der Höhepunkt der Verthyllung auftritt. Die Vollendung des Frühholzverschlusses erfolgt im folgenden Mai, während der Bildung der nächsten Frühholzgefässe. In den Spätholzgefässen wird die Thyllenenbildung erst im Juli des zweiten Jahres abgeschlossen, wenn die ersten Thyllen in den letztgebildeten weitlumigen Gefässen erscheinen. Das alte Spätholz kann also noch bis in die Mitte der Vegetationsperiode Wasser leiten.

Eine allgemeine Erscheinung sind die Thyllen in den Stielen von vergilbenden oder abfallenden Blättern der Bäume im Herbst. Von Art zu Art kann sich aber eine gewisse Unabhängigkeit gegenüber diesem Zeitpunkt für die Thyllenenbildung im Holz zeigen. Bei *Menispermum* (L. Myers, 1924) werden Neubildungen erst ab der 2. Woche Dezember gefunden. Das Wachstum erstreckt sich dann über den ganzen Winter, wobei gewisse Gefässe schon im Februar völlig verstopft sind. Dagegen besitzt *Castanea crenata* wachsende Thyllenenknospen und Thyllen in der Wandverdickungsphase das ganze Jahr hindurch (N. Shibata et al., 1980).

Die Bildung von traumatischen Thyllen ist in einer anderen Weise an die Jahreszeit gebunden: Optimalphase von Mai bis Oktober (dann braucht es 3 Tage bis zur vollständigen Ausweitung) – schwächste Entwicklung in den Wintermonaten (Ausweitung während 30–45 Tagen). Hier gibt es also eine ausgeprägte Temperaturabhängigkeit (N. Shibata et al., 1981, an *Quercus serrata*). K. Ermich (1964) findet für *Quercus robur* unter polnischen Bedingungen eine deutliche Winterruhe ohne Parenchymtätigkeit. Dieser Autor beobachtet den Beginn der Thyllenenbildung

etwa 2 Wochen vor Anfang der Kambialtätigkeit. Erst 1½ Monate nach Abschluss der Holzbildung hört die Thyllenbildung auf.

Da die Thyllen vorwiegend bei Holzarten mit grossen Gefässen und hohem Parenchymanteil auftreten, sind sie auch mit den Klimazonen verbunden, in denen diese Holzarten am besten vertreten sind. So ist die Thyllenbildung in den tropischen und in den gemässigten Zonen ein ziemlich verbreiteter Vorgang, bei den zerstreut-mikroporen Laubhölzern der nördlichen Gebiete ist die Thyllenbildung viel seltener.

Innerhalb der Familie der *Magnoliaceen* scheint sich diese Regel zu bestätigen: die Arten aus tropischen Gebieten weisen offenbar eine ausgeprägtere Thyllenbildung in den Fasertracheiden auf (H. P. J. Gottwald, 1972). Auch für eine Art (*Ulmus americana*) gibt es vielleicht eine klimatische Relation: Thyllen sind häufiger in Gewächshaus- als in Freilandpflanzen (G. B. Ouellette, 1980).

### 2.82 Standort und Bestandesstruktur

Für die Buche wurde die Abhängigkeit der fakultativen Farbkernbildung von Standort und Bestandesstruktur, und damit auch die Abhängigkeit der Thyllenbildung von diesen Faktoren, kürzlich untersucht (N. Torelli, 1984). Gute Standorte ermöglichen einen raschen Durchmesser- und Höhenzuwachs, kombiniert mit einer starken Kronenreduktion in dichten Beständen: dies führt zur Farbkernbildung. Ein Baum mit einem hohen, dicken Stamm und kurzer Krone hat eine höhere Tendenz, Röttern zu bilden, als ein langsamwüchsiger, unterdrückter Baum mit biegsamen Ästen, als ein schlanker Baum in dichtem Bestand auf armem Boden oder auch als ein freistehender Baum mit voll ausgebildeter Krone.

Die Arbeit von K. Ermich (1964) an *Quercus robur* befasste sich unter anderem mit der Frage, ob der Stand des Grundwassers, oder phytosoziologisch ausgedrückt die Zugehörigkeit zu einer bestimmten Waldgesellschaft, eine Rolle spielt bei der Thyllenbildung. Es ergab sich, dass «feuchte» Eichen sich in dieser Hinsicht nicht anders verhalten als «trockene». Die obligatorische Farbkernbildung und deren Vorstufe, der Wasserverlust, scheinen also weniger empfindlich auf unterschiedliche Wuchsbedingungen zu reagieren als die fakultative.

## 2.9 Die besonderen Fälle der Thyllenbildung

### 2.91 Verletzungen und Infektionen am stehenden Baum

Die traumatischen Thyllen müssen von den normalen unterschieden werden in bezug auf das Vorkommen, auf die Lage im Holz und auf die Entwicklung. J. Boehm (1867) zeigte, dass die Thyllen oft infolge einer Verwundung erscheinen, auch dann, wenn man in den Gefässen des unverletzten Stammes nie eine Thylle findet. Sie entstehen in lebendem Holz, das an totes angrenzt. Wie schon erwähnt, vermehren sich die durch Verletzung hervorgerufenen Thyllen lokal in vertikaler Richtung, nie neben den Wunden in unberührten Gefässen. Ausserhalb der Wundstelle, im frischen Wundgewebe, befinden sich keine Thyllen mehr (K. Ermich, 1964). Auch Druck auf das aktive Kambium (z. B. von der Leiter bei einer Ästung) kann ein kleines Stück pathologischen Kernes provozieren (R. Hartig; nach A. Wieler, 1892). Die Wund-Thyllen im stehenden Baum besitzen eine sehr rasche Entwicklung; nach 3 Tagen kann der Gefässverschluss schon gewährleistet sein (N. Shibata et al., 1982).

Die Thyllen, die nach Infektionen erscheinen, vermehren sich in den benachbarten Gefässen zu denjenigen, die den Pilz enthalten. Der Gefässverschluss verbreitet sich lateral zur Inokulationsstelle (W. L. MacDonald und H. S. McNabb, 1974, an ceratocystisinfizierten *Ulmus* sp.).

### 2.92 Inkubationsversuche

Noch anders als bei normalen und traumatischen Thyllen wurden Entwicklung, Beschaffenheit und Lage von Inkubationsthyllen beschrieben. Hier ist wesentlich, dass der Wasser- und Assimilatstrom das Holz nicht mehr versorgen kann und dass die isolierte Probe aus eigenen Reserven sich weiterentwickeln muss. Die erste Arbeit über die Wachstumsbedingungen der Thyllen wurde durch L. Jurásek (1958) mit *Fagus sylvatica* durchgeführt. Es zeigte sich, dass die Thyllen am inten-

sivsten um 25 °C wachsen und dass unter 15 °C und über 40 °C keine mehr entstehen. Eine minimale Holzfeuchtigkeit von 50% ist dazu erforderlich. R. W. Meyer (1967), N. Shibata et al. (1978, 1981) arbeiteten mit *Quercus alba*, *Quercus serrata* und *Castanea crenata* bei ähnlichen Optimaltemperaturen. Bei höheren Temperaturen (25–35 °C) entwickelt *Q. serrata* Thyllen, die zusammenschumpfen, bevor sie lignifizieren. Bei tieferen Temperaturen dagegen (10–25 °C) ist das Wachstum langsamer, mit einer guten Lignifizierung der Wände.

### 2.93 Gefälltes Holz

Dieser Fall entspricht den Inkubationsbedingungen, mit einem starken Grössenunterschied bei den Proben. Die Thyllenbildung in Rundholz wurde bisher an der Buche untersucht. Sie verläuft in diesem Fall nicht mehr im Zusammenhang mit einem wachsenden Kern, sondern willkürlich, mit dazwischenliegenden thyllenfreien Zonen. Es handelt sich dann um langgestreckte Trocknungszonen, die sich von der Hirnfläche in das Innere erstrecken und zu einer Thyllenbildung führen (H. Zycha, 1965).

## 3 Ursachen

G. Klein (nach M. H. Zimmermann, 1983) hatte bewiesen, dass Thyllen immer als Folge des Wasserverlustes entstehen. Durch Luftzufuhr wurden sie künstlich erzeugt; wenn das Wasser aber in den unterbrochenen Gefässen bleibt, wachsen keine Thyllen. N. Shibata et al. (1978) merken auch, dass in wassergefüllten Gefässlumina sich keine Inkubations-Thyllen entwickeln. Dies wird bestätigt bei den Wurzeln, die meistens thyllenfrei bleiben, weil da ein Wasserverlust nur selten erlitten wird (J. Liese, 1924). Die Luft hingegen kann in die Äste infolge des alljährlichen Erfrierens der jüngsten Teile eindringen. K. Ermich (1964) ist ebenfalls der Ansicht, dass auch wenn keine Wunde sichtbar ist, kleine Risse Thyllen verursachen können. Dabei induziert der Sauerstoff eine erhöhte Aktivität der Parenchymzellen und dadurch die Thyllenbildung (sonst besitzt das Holz einen hohen Kohlensäureanteil).

Für M. H. Zimmermann (1983) können Druckunterschiede nicht als direkte Ursache betrachtet werden, weil das Druckgefälle zwischen lebender Parenchymzelle und Gefäss am grössten ist, wenn dieses Wasser unter negativem Druck (Spannung) leitet. In diesem Zustand werden eben keine Thyllen gebildet. Schon für A. Wieler war eine Druckerhöhung keine Erklärung, weil nur der wundnahe Teil von langen Gefässbahnen Thyllen enthält. Eine plausible Theorie formulieren Z. Kórán und W. A. Côté (in I. Sachs et al., 1970), indem sie dem erhöhten Druck die Wirkung zuschreiben, dass das Wasser intensiver vom Gefäss in die Parenchymzelle eindringt und dass so die Aktion des Wundhormons erhöht wird. Auch R. K. Bamber (in H. Polge, 1982) ist der Auffassung, dass sogar die normale Thyllenbildung durch ein Hormon ausgelöst wird, welches zentripetal durch die Holzstrahlen fliesst und die Effizienzschwelle an der Grenze des Kernes erreicht, wo eine Stauung entsteht mit tangentialer Diffusion.

Neben den besprochenen Ursachen können auch Virus-Infektionen, Pilzwachstum und chemische Substanzen die Thyllenbildung anregen.

## 4 Funktion

Als erster hat J. Boehm (1867) hervorgehoben, dass die Thyllen einen Schutz der unterbrochenen Gefässbahnen gegen die schädliche Einwirkung äusserer Einflüsse darstellen. Es wird in allen Fällen (bei normalen wie bei traumatischen Thyllen) ein Organ abgetrennt, welches seine Funktion nicht mehr erfüllt (H. Conwentz, 1889). A. Wieler lehnt entschieden jede Zweckmässigkeit ab und sieht die Thyllenbildung ausschliesslich als Folge gewisser Vorgänge, und das Resultat davon: Gefässverschluss und Schutz gegen aussen. Da das Pilzmyzelium durch die Thyllen wachsen kann, sind diese jedoch nicht ein absoluter Resistenzfaktor; ihre Anwesenheit verhindert nur die Konidiendiffusion (M. Ferrata, 1979).

Die Thyllen bringen nicht immer konstante Modifikationen der funktionellen Verhältnisse mit sich. Bei *Ulmus davidiana*, einer Holzart mit Nasskern, verstopfen die Thyllen nur die Gefäße des Splintes vollständig; in Kernholz schrumpfen sie dann zusammen (S. Ishida und J. Ohtani, 1968).

R. K. Bamber (in H. Polge, 1982) sieht die Funktion der normalen Thyllen darin, dass die Kernholzbildung und die durch die Thyllen verursachte Gefäßverstopfung im Inneren des Stammes einen Regulationsprozess darstellt, so dass der Splint mit der minimalen notwendigen Leitfläche die Versorgung der lebenden Gewebe mit Mineralsubstanzen gewährleistet.

## 5 Literatur

- Bamber, R. K. (1976), Tylosoids in the Resin Canals of the Heartwood of some Species of *Shorea*. *Holzforschung* 30: 59–62.
- Boehm, J. (1867), Über Funktion und Genesis der Zellen in den Gefäßen des Holzes. *Sitzungsberichte der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften* 55: 851–866.
- Bosshard, H. H. (1976), Differenzierungsmechanismus von Wundkambium in Koniferen. *Schweiz. Zeitschr. f. Forstwesen*, Beiheft 57: 54–65.
- Bosshard, H. H. (1982), *Holzkunde* Bd. I: Mikroskopie und Makroskopie des Holzes. 2. Aufl. Birkhäuser Verlag, Basel/Boston/Stuttgart, 224 Seiten.
- Bosshard, H. H. (1984), Functional Tropism as the Interaction of Function and Structure. Unveröffentlichter Vortrag.
- Bowes, B. G. (1975), Light and Electron Microscopic Observations on Tylosis Development in the Excised Root of *Taraxacum officinale* Weber. *Flora* 164: 27–36.
- Braun, H. J. (1963), Die Organisation des Stammes von Bäumen und Sträuchern. *Wissensch. Verlagsgesellschaft Stuttgart*, 162 Seiten.
- Braun, H. J. (1970), Funktionelle Histologie der sekundären Sprossachse. I. Das Holz. Gebr. Borntraeger, Berlin/Stuttgart, 190 Seiten.
- Brazier, J. D. and Franklin G. L. (1961), Identification of hardwoods. A microscopic key. *For. Prod. Res. Bull.* 46: 96 ff.
- Broese van Groenou, H. (1940), Die Teeröltränkung des Buchenholzes und die Faktoren, welche darauf Einfluss haben. Intern. Auskunftsstelle f. Holzkonservierung Haag.
- Chafe, S. C. (1974), Cell Wall Formation and «Protective Layer» Development in the Xylem Parenchyma of Trembling Aspen. *Protoplasma* 80: 335–374.
- Chafe, S. C. and Chauret, G. (1974), Cell Wall Structure in the Xylem Parenchyma of Trembling Aspen. *Protoplasma* 80: 129–147.
- Chattaway, M. Margaret (1949), The development of tyloses and secretion of gum in heartwood formation. *Aust. J. Sci. Res. Ser. B* 2/3: 227–240.
- Chattaway, M. Margaret (1952), The sapwood – heartwood transition. *Austr. For.* 16: 25–34.
- Conwentz, H. (1889), Thyllen und Thyllen-ähnliche Bildungen vornehmlich im Holz der Bernsteinbäume. Sonderabdruck aus den Berichten der Deutschen Botanischen Gesellschaft Bd. 7.
- Eggenberger, M. (1981), Zur Thyllenbildung in Esche (*Fraxinus excelsior* L.). Diplomarbeit Abt. Forstw. ETH Zürich.
- Ermich, K. (1964), The origin of tyloses in trunks of growing oak trees (*Quercus robur* L.). *Ekologia Polska Ser. A* 12/29: 505–527.
- Ferrata, M. (1979), Osservazioni sulla tilosi indotta in Platano da *Ceratocystis fimbriata* (Ell. et Halst.) Davidson F. Platani Walter. *Riv. d. Patologia Veget.* S. 4/15: 21–27.
- Foster, R. C. (1964), Fine Structure of Tyloses. *Nature* 204/4957: 494–495.
- Fujita, M., Kato, M., Saiki, H. and Harada, H. (1975), Changes in parenchyma cell structure followed by incubated tylosis development in *Quercus serrata* Thunb. *Bulletin of the Kyoto University Forests* 47: 144–151.
- Furuno, T. (1977), Anatomy of Papua New Guinea Woods. *Res. Report of Foreign Wood* 6: 77–82; 1979, *Res. Report of Foreign Wood* 8: 65–76.

- Gerry, Eloise J. (1914), Tyloses: their occurrence and practical significance in some American woods. *J. Agric. Res.* 1: 445–469.
- Ghosh, S. S. (1957), Unusual occurrence of sclerosed tyloses in the wood of *Palaquium*. *Journal of Timber Dryers' and Preservers' Association of India* 3: 1–2.
- Gottwald, H. P. J. (1972), Tyloses in Fibre Tracheids. *Wood Science and Technol.* 6: 121–127.
- Hayashi, S. and Nishimoto, K. (1965), Studies on the Water Permeability (engl. Zusammenfassung). *Bull. of the Wood Res. Inst. Kyoto Univ.* 35: 33–43.
- Höslí, J. P. und Bosshard, H. H. (1975), Überprüfung der Tränkbarkeit von rotkernigem Buchenholz mit Steinkohlenteeröl: Tränkerfolg in Abhängigkeit der Thyllenhäufigkeit. *Schweiz. Zeitschr. f. Forstwesen* 126/12: 865–875.
- Huber, B. und Rouschal, Christine (1954), Mikrophotographischer Atlas Mediterraner Hölzer. Haller Verlag, Berlin-Grünewald, 105 Seiten.
- Ishida, S. and Ohtani, J. (1968), Study of Tyloses by the Scanning Electron Microscopy. Report 1. Some Preliminary Observations of Tyloses, mainly in Haru-nire (*Ulmus* sp.). *Research Bulletins of the College Experiment Forests, College of Agriculture Hokkaido University* 26: 1–9.
- Ito, M. and Kishima T. (1951), Studies on the Tyloses – their occurrence in the domestic wood. *Wood Research Review* 3: 44–55.
- Jane, F. W. (1970), *The structure of wood*. 2nd Ed. Black. London.
- Janota, I. (1971), Frequenz und Grösse des Buchenfarbkerns (dt. Zusammenfassung). *Drevársky Výskum* 16: 23–37.
- Jurášek, L. (1956), The origin of tyloses in beech wood. *Drevársky Výskum* 1: 7–15.
- Jurášek, L. (1958), Der Einfluss der Holztemperatur und Holzfeuchtigkeit auf die Thyllenbildung bei der Buche. *Drevársky Výskum* 3: 5–13.
- Jurášek, L. (1960), Studium osmotischer Drücke im Buchenholz und Möglichkeiten des Verhinderns der Thyllenenstehung. *Drevársky Výskum* 5/2: 129–136.
- Kato, H. and Kishima, T. (1965), Some Morphological Observations of Tyloses. *Bulletin of the Wood Research Institute, Kyoto University* 36: 55–60.
- Klein, G. (1923), Zur Ätiologie der Thyllen. *Z. Bot.* 15: 417–439.
- Kórán, Z. and Côté, W. A. (1965), The Ultrastructure of Tyloses. In: *Cellular Ultrastructure of Woody Plants*, Côté W. A., pp. 319–333, Syracuse University Press.
- Liese, J. (1924), Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Wurzelholzes der Waldbäume. *Ber. dt. bot. Ges.* 42: 91–97.
- MacDonald, W. L. and McNabb, H. S. (1974), Electron microscopic observations of *Ceratocystis ulmi*-induced tylosis development in *Ulmus*. *Eur. J. For. Path.* 4: 2–10.
- Metcalfe, C. R. and Chalk, L. (1950), *Anatomy of the Dicotyledons*. Clarendon Press, Oxford.
- Meyer, R. W. (1967), Tyloses Development in White Oak. *Journal of the Forest Research Society* 17: 50–56.
- Meyer, R. W. and Côté, W. A. (1968), Formation of the Protective Layer and its Role in Tylosis Development. *Wood Science and Technology* 2: 84–94.
- Murmanis, Lidija (1975), Formation of Tyloses in Felled *Quercus rubra* L. *Wood Science and Technology* 9: 3–14.
- Myers, Lynette (1924), Tyloses in *Menispermum*. *Bot. Gaz.* 78: 453–457.
- Nečesáný, V. (1973), Kinetics of Secondary Changes in Living Xylem. Pt. I. Time Dependent Formation of Tyloses and Polyphenolic Substances. *Holzforschung* 27/3: 73–76.
- Nobuchi, T., Satô, T., Iwata, R. and Harada, H. (1984), Season of Heartwood-Formation and the Related Cytological Structure of Ray Parenchyma Cells in *Robinia pseudacacia* L. *Mokuzaï Gakkaishi* 30/8: 628–636.
- Ouellette, G. B. (1978), Unusual cell wall layers in elm parenchyma of secondary xylem. *Can. J. Bot.* 56: 2109–2113.
- Ouellette, G. B. (1980), Occurrence of tyloses and their ultrastructural differentiation from similarly configured structures in American elm infected by *Ceratocystis ulmi*. *Can. J. Bot.* 58: 1056–1073.
- Peters, W. J. (1974), Tylosis formation in *Pinus* tracheids. *Bot. Gaz.* 135/2: 126–131.

- Polge, H. (1982), Influence de la compétition et de la disponibilité en eau sur l'importance de l'aubier du douglas. *Am. Sci. Forest.* 39/4: 379–398.
- Poovaliah, B. W. and Wiebe, H. H. (1969), Tylosis Formation in Response to Fluoride Fumigation of Leaves. *Phytopathology* 59: 518–519.
- Robb, Jane, Smith, A., Brisson, J. D. and Busch, L. (1979), Ultrastructure of wilt syndrome caused by *Verticillium dahliae*. VI. Interpretive problems in the study of vessel coatings and tyloses. *Can. J. Bot.* 57: 795–821.
- Robb, Jane et al. (1979), VII. Correlated light and transmission electron microscope identification of vessel coatings and tyloses. *Can. J. Bot.* 57: 822–834.
- Sachs, I., Kuntz, J., Ward, J., Nair, G. and Schultz, N. (1970), Tyloses Structure. *Wood and Fiber* 2: 259–268.
- Schmid, Roswitha (1965), The Fine Structure of Pits in Hardwoods. *In: Cellular Ultrastructure of Woody Plants, Côté, W. A.* pp. 291–304. Syracuse University Press.
- Shibata, N., Fujita, M., Saiki, H. and Harada, H. (1978), Development of the Incubated Tyloses in *Quercus serrata* Thunb. *Bulletin of the Kyoto University Forests* 50: 174–182.
- Shibata, N., Harada, H. and Saiki, H. (1980), Formation and Wall Structure of Tyloses in *Castanea crenata* Sieb. et Zucc. *Bulletin of the Kyoto University Forests* 52: 206–215.
- Shibata, N., Harada, H. and Saiki, H. (1981), Difference in the Development of Incubated Tyloses within the Sapwood of *Castanea crenata* Sieb. et Zucc. *Bulletin of the Kyoto University Forests* 53: 231–240.
- Shibata, N., Harada, H. and Saiki, H. (1981), Development and Structure of Traumatic Tyloses in *Quercus serrata* Thunb. I. Development of traumatic tyloses in various boring seasons. *Mokuzai Gakkaishi* 27: 618–625.
- Shibata, N., Harada, H. and Saiki, H. (1982), Development and Structure of Traumatic Tyloses in *Quercus serrata* Thunb. II. Developing process of the traumatic tylosis wall. *Mokuzai Gakkaishi* 28: 1–9.
- Sugioka, T., Nakamura, T., Saiki, H. and Harada, H. (1975), Ray-Vessel Pit Pairs of Japanese *Quercus* wood. *Bulletin of the Kyoto University Forests* 47: 135–143.
- Torelli, N. (1984), The ecology of discoloured wood as illustrated by beech (*Fagus sylvatica* L.). *IAWA Bulletin n.s.* 5: 121–127.
- Wieler, A. (1892), Über das Vorkommen von Verstopfungen in den Gefäßen mono- und dicotyler Pflanzen. *Mededeelingen van Het Proefstation «Midden-Java» Te Klaten Semarang, G.C.T. Van Drop & Co.*
- Ziegler, H. (1968), Biologische Aspekte der Kernholzbildung. *Holz als Roh- und Werkstoff* 26: 61–67.
- Zimmermann, M. H. (1979), The discovery of Tylose Formation by a Viennese Lady in 1845. *IAWA Bulletin* 2–3: 51–56.
- Zimmermann, M. H. (1983), Xylem Structure and the Ascent of Sap. Springer-Verlag Berlin/Heidelberg/New York/Tokyo, 139 Seiten.
- Zycha, H. (1965), Untersuchungen über die Teeröl-Aufnahme von Buchenschwellen. *ETR – Eisenbahntechnische Rundschau* 1/2: 3–11.
- Anonymus (1964), Multilingual glossary of terms used in wood anatomy. Verlagsanstalt Buchdruckerei Konkordia Winterthur.