

**Zeitschrift:** Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen = Swiss forestry journal = Journal forestier suisse  
**Herausgeber:** Schweizerischer Forstverein  
**Band:** 127 (1976)  
**Heft:** 10

**Artikel:** Jahrringe und Jahrringbrücken  
**Autor:** Bosshard, H.H.  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-765275>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. [Siehe Rechtliche Hinweise.](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. [Voir Informations légales.](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. [See Legal notice.](#)

**Download PDF:** 08.02.2025

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

## Jahrringe und Jahrringbrücken<sup>1</sup>

Von *H. H. Bosshard*

Oxf.: 811.4

(Institut für mikrotechnologische Holzforschung ETHZ)

### Rhythmus und Funktion

Das Leben ist in allen Erscheinungsformen von Grund auf geprägt durch das Rhythmische seiner Vorgänge: «It seems reasonable to postulate that endogenous rhythmicity is a universal attribute of living matter.»<sup>2</sup> Das Rhythmische an sich ist ein Urphänomen des Lebendigen, ein Naturprinzip. Es stellt dem Wesen nach eine Zeitbezogenheit dar; seine vielfältigen Manifestationen indessen deuten auch auf den reich befrachteten Komplex von Faktoren, die das Bild der mannigfachen äusseren Abhängigkeit zeichnen. Auf die Summe der exogenen Einflüsse kann hier nicht geachtet werden; es ist aber eindrücklich genug zu erfahren, welches Mass ihnen zufallen kann. Die Fragestellung wird sich somit schon im ersten Ansatz auf extreme äussere Unterschiede beziehen müssen; aus den besonderen Erörterungen sollten dann auch allgemeine Wesenszüge zu erkennen sein. Das aber ist die eigentliche Absicht dieser Arbeit: aus Merkmalen, die der Beobachtung zugänglich sind, neue Anhaltspunkte zu gewinnen, die das Wesen des Rhythmischen in der Natur markieren. Es wird dabei nötig werden, die äusseren Erscheinungsformen umweltbedingter Einflüsse zusammen mit ihren Modalitäten zu beachten. Dem weiten Fächer von exogenen Einwirkungen steht nämlich die jeder Art von Leben zubemessene Begrenzung gegenüber. Sie kann ausschnittsweise studiert werden anhand eines Phänomens, das ich vorerst mit dem Begriff «funktionelle Begrenzung» in die hier bestimmende Denkweise einordnen will.

<sup>1</sup> Für die Ausführung der experimentellen Arbeiten danke ich den beiden technischen Assistentinnen Fräulein Elisabeth Blume und Frau Ursula Stocker, vor allem aber auch Herrn dipl. Forst. Ing. Jürg Barandun. — Die finanziellen Mittel zur Durchführung der Untersuchungen sind aus dem Zentnarfonds der ETHZ entnommen worden; ich möchte dem Kuratorium für die Förderung meiner Arbeiten bestens danken.

<sup>2</sup> *Frank A. Brown, Jr.*, Endogenous Rhythms. In: *The Encyclopedia of the Biological Sciences*, edited by Peter Gray (Reinhold Publishing Corporation) New York, 1961; Seite 354.

Bisher ist allgemein vom Rhythmischen in der Natur gehandelt worden; hier kann nun sinngemäss angeknüpft werden, denn die nachfolgenden Darstellungen über den Jahrringbau sind kaum freizusprechen von einer über sie hinausweisenden Gültigkeit. Die Baumpflanze ist ohnehin für den Biologen ein ausgesuchtes Betrachtungsobjekt, weil sie ungewohnt lange lebt und dabei Formen annimmt, die alle anderen an Grösse weit übertrifft<sup>3</sup>. Nun sind nicht alle Baumarten von gleicher Gestalt; das Formprinzip<sup>4</sup> ist artgebunden. Es sind aber auch nicht alle Baumindividuen derselben Art gleichgestaltet; das artgebundene Formprinzip ist noch gekennzeichnet durch eine ihm angehörige Variabilität, die sich nach Massgabe der Umwelt manifestiert. Das Formprinzip selbst ist schon an sich durch und durch geprägt vom Rhythmus der Natur. Die vor uns stehende Form eines Baumindividuums wird damit zum Ausdruck der artgebundenen Variabilität des Rhythmischen selbst. Die Gedankenkette wird vollends geschlossen, wenn wir hinzufügen, dass die Modalität der Baumform ihrem Wesen nach von der funktionellen Begrenzung bestimmt wird<sup>5</sup>.

Das eben Dargelegte erheischt Erläuterungen und eine nähere Bestimmung; sie können gewonnen werden, wenn wir den ganzen Themenkreis einengen auf den in der Überschrift anvisierten Gegenstand: Jahrringe und Jahrringbrücken, und wenn wir davon die zwei grundsätzlichen Fragen nach

<sup>3</sup> Für den «Naturschauer» Goethe hat die Baumform noch so viel Merkwürdiges, Unerklärbares an sich gehabt, dass er sie nicht eigentlich hat einordnen können in seine Idee der Urpflanze. Und doch hat er etwas Wesentliches erfasst: «Das Wechselhafte der Pflanzengestalten, dem ich längst auf seinem eigentümlichen Gange gefolgt, erweckt nun bei mir immer mehr die Vorstellung: die uns umgebenden Pflanzenformen seien nicht ursprünglich determiniert und festgestellt, ihnen sei viel mehr ... eine glückliche Mobilität und Biegsamkeit verliehen, um in so viele Bedingungen, die über dem Erdkreis auf sie einwirken, sich zu fügen und danach bilden und umbilden zu können.» J.W. Goethe, *Geschichte Botanischer Studien*, 1931 (Artemis-Ausgabe), Band 12, Seite 79.

<sup>4</sup> oder die «Selbstdarstellung»; siehe *Adolf Portmann*: «Der Begriff der „Selbstdarstellung“ — ein Name für die Tatsache, dass ein lebendiges Wesen, Tier oder Pflanze, nicht nur Stoffwechsel treibt und als ein Gefüge von lebenserhaltenden Strukturen zu erklären ist, sondern dass der Organismus über das blosse Fristen des Lebens hinaus, über alles nur Notwendige hinaus eine Form aufbaut, welche das Besondere gerade dieser Art darstellt.» In: *An den Grenzen des Wissens* (Econ-Verlag) Wien und Düsseldorf, 1974, Seite 138.

<sup>5</sup> darin ist übrigens ein wichtiges Naturprinzip zu erkennen: in der Phylogenese und in der Ontogenese sind weniger die neu hinzugewonnenen Eigenschaften die das Mass gebenden, sondern die Änderungen in den Hemmwirkungen oder Begrenzungen von im Ursprung schon vorhandenen Veranlagungen. — Ich verwende später den Begriff der funktionellen Begrenzung vor allem zur Beschreibung des funktionellen Masses eines Gewebes; da dieses innere Mass das äussere, an der Strukturordnung ablesbare, auch übertreffen kann, scheint die Vorstellung der Hemmung verloren zu gehen. Dies trifft allerdings nicht zu; eine Grenze ist eben nicht nur ein Absolutes, sondern auch ein Relatives bezogen auf den jeweiligen Standort.

den inneren Merkmalen des Rhythmischen und nach seiner funktionellen Begrenzung erörtern. Die früher formulierte Vorstellung vom funktionellen Tropismus<sup>6</sup> hilft auch hier mit zur Lösung, denn wir erkennen in den strukturellen Anordnungen der Gewebeverbände die Art und Weise der aus funktionellen Notwendigkeiten erfolgten Zuwendung der Struktur zur Funktion und somit die an die Baumart gebundene funktionelle Begrenzung. Aus der Modifikation solcher Begrenzung aber sind Vitalität und Anpassungsvermögen der Baumart abzulesen. Diese Beobachtungen und Überlegungen implizieren unmittelbar die für die Praxis wichtige Frage der Standortstauglichkeit einer Baumart.

Wir gehen nun wieder einen Schritt weiter und greifen aus dem immer noch zu stark befrachteten Problemkreis die eine Frage nach dem Wassertransport heraus, und zwar nicht in Hinsicht auf das Physiologische, sondern einzig betrachtet an der Struktur der Gewebe. Leitgedanken sollen bleiben der Begriff der funktionellen Begrenzung und der hier ebenfalls neu eingeführte Begriff der Jahrringbrücke<sup>7</sup>. Der Ausdruck «Jahrringbrücke» besagt, dass der eine Jahrring aus funktionellen Gründen mit dem nächstfolgenden eng verbunden ist. Dieses Phänomen macht uns zum ersten Mal aufmerksam, wie die in den gemässigten Klimagebieten auftretenden Jahrringgrenzen eigentlich zu verstehen sind: Sie sind durchaus Zeichen eines strengen Rhythmus, aber sie sind nicht Marken des dem Baume innewohnenden, endogenen Rhythmus.

Die Jahrringbrücken zeigen somit an, dass in der sogenannten Vegetationsruhe<sup>8</sup>, die der Baumpflanze durch die klimatischen Bedingungen aufgedrängt wird, im eigentlichen Sinne exogene Grenzen gebildet werden, die von der Funktionsweise der Baumpflanze überspielt werden. Dieser Umstand ist ebenso bedeutungsvoll für das Überleben einer Baumart in unseren Klima-

<sup>6</sup> *H. H. Bosshard*, Funktioneller Tropismus, Holztechnologie, Band 17, Heft 2, 1976, Seiten 107—112.

<sup>7</sup> In einem unveröffentlichten Vortrag ist auf die «growth ring bridges» hingewiesen worden: *H. H. Bosshard*, Aspects of the Wood Structure on the Drying of Wood Material, Paper prepared for the 5th Plenary Meeting of I. A. W. S., Copenhagen, June 1976.

<sup>8</sup> Der Ausdruck «Vegetationsruhe» ist an und für sich immer noch geprägt von der mittelalterlichen Vorstellung, die Pflanzen würden in der Winterzeit schlafen; siehe dazu: *Albertus Magnus* (1193—1280): «Wenn die Pflanze während des Winters durch die Kälte zusammengezogen wird, ihr Saft und ihre Wärme nach innen zurückgedrängt sind, so schläft sie.» Zitiert nach *Hermann Fischer*, Mittelalterliche Pflanzenkunde (Verlag der Münchner Drucke) München, 1929. — Der Physiologe weiss, dass das Leben in der Baumpflanze auch in unbilliger Zeit nicht zum Erliegen kommt, und dass selbst der Gasstoffwechsel in immergrünen Koniferen messbare Grössen erreicht an einigermassen günstigen Wintertagen; dazu: *Th. Keller*, über den winterlichen Gaswechsel der Koniferen im schweizerischen Mittelland, Schweiz. Z. f. Forstw., Band 116, Heft 9, 1965, Seiten 719—729.

gebieten (vor allem in den extremen Hochlagen nahe der Baumgrenze), wie es andere Anpassungsmerkmale<sup>9</sup> im allgemeinen auch sind. — Mit dieser Feststellung habe ich allerdings den Resultaten vorgegriffen: es ist nun zunächst das Einzelne zu erörtern und anschliessend noch einmal auf die eben erwähnte Grundbedeutung zurückzukommen.

### Jahrringbau und funktionelle Begrenzung

Über den Jahrringbau im allgemeinen ist früher schon gehandelt worden<sup>10</sup>. Hier nehme ich vorerst Bezug auf Koniferen-Jahrringe und die Ausbildung von sogenanntem Früh- und Spätholz<sup>11</sup>. Die beiden Jahrringzonen unterscheiden sich durch Verschiedenheiten in der Querschnittform der Tracheiden und durch verschieden dicke Zellwände. Beide Argumente sind benutzt worden für die quantitative Ermittlung von Früh- und Spätholzflächen<sup>12</sup>. Die Ergebnisse sind indessen wenig befriedigend. Dafür lässt sich leicht eine Erklärung finden: Die Anfangs- und Endzonen der Jahrringe sind eben funktionelle Bereiche; sie müssen denn auch in Hinsicht auf ihre physiologische Bedeutung im Wassertransport eingeschätzt werden. Wir haben deshalb in Zürich versucht, eine angemessene Methode zur Abgrenzung von Anfangs- und Endzonen zu entwerfen. Darauf will ich hier in einem kurzen Exkurs eigens eintreten:

Methode zur Ermittlung der Anteile von Anfangs- und Endzonen in Koniferen:

Im Nadelholz sind die Hoftüpfel in den Tracheiden die eigentlichen Durchgangswege für Wasser, denn die Zellen selbst sind beidseitig geschlossen. Diese Zellwand-Durchgänge wechseln in der Grösse von der Anfangszone des Jahrrings bis zur Endzone. Man könnte nun geltend machen, die Grössenänderung hänge allein zusammen mit der lichten Weite der Tracheiden. In der Abbildung 1 ist aber leicht zu erkennen, dass im Radialschnitt

<sup>9</sup> Vergleiche dazu die jährliche Neubildung von weitleumigen Wasserleitgefässen in den ringporigen Holzarten vor dem eigentlichen Laubausbruch in: *H. H. Bosshard*, *Holzkunde*, Band 2, zur Biologie, Physik und Chemie des Holzes (Birkhäuser-Verlag) Basel und Stuttgart, 1974; Seite 60.

<sup>10</sup> *H. H. Bosshard*, 1974, a. a. O., Seite 44 ff.

<sup>11</sup> Die beiden Jahrringbereiche werden besser als Anfangs- bzw. Endzonen des Jahrringes bezeichnet; siehe: *H. H. Bosshard* und *L. Kučera*, über Anfangs- und Endzonen der Jahrringe, *Holz als Roh- und Werkstoff*, Band 31, Heft 12, Seiten 484 bis 486.

<sup>12</sup> Bibliographische Angaben dazu siehe bei: *R. Trendelenburg* und *H. Mayer-Wegelein*, *Das Holz als Rohstoff* (Carl-Hanser-Verlag), München, 1955; und *H. H. Bosshard*, 1974, a. a. O.

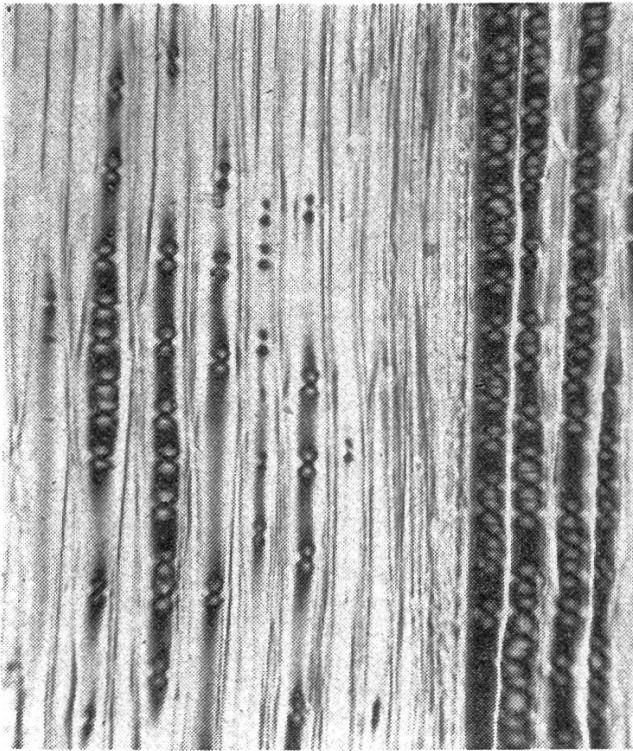


Abbildung 1. Radialschnitt durch Holz von *Pinus strobus*. Im rechten Drittel des Bildes liegt eine Jahrringgrenze. Die Hoftüpfel in den Längstracheiden werden im polarisierten Licht deutlich hervorgehoben (Vergr.: 13 : 1).

von *Pinus strobus* selbst in weiten Tracheiden, die nach den Zellabmessungen bisher immer noch der Anfangszone zugerechnet worden sind, Hoftüpfel mit recht kleinen Durchmessern vorkommen<sup>13</sup>. Die Tüpfelgrösse ist also ein funktionelles Mass und daher geeignet zur Darstellung der Gewebefunktionen. So verstehe ich aber die Anfangs- und Endzonen: als Zonen, die im Anfang der Jahrringbildung hauptsächlich der Wasserleitung dienen und gegen Abschluss hin vorwiegend Festigungsfunktion übernehmen. Damit ist eigentlich der Arbeitsansatz gegeben: es sind Hoftüpfeldurchmesser zu ermitteln über den ganzen Jahrring hinweg<sup>14</sup>. Wir haben für unsere Aufgabe engringiges Fichtenholz aus dem Kiental (1150 m ü. M.) und Tannen-Druckholz (Astholz) ausgewählt. Damit liegen in bezug auf die Endzonen Extremsituationen vor, indem die Kientaler-Proben ausgesprochen schmale «Spätholz»-Bereiche aufweisen, die Druckholzproben aber breite und der beson-

<sup>13</sup> Die Aufnahme im polarisierten Licht kennzeichnet die Hoftüpfel an den Sphäriten-Kreuzen; diese sind auch in den kleinen Hoftüpfeln vorhanden, im Bild selber aber stark überstrahlt, so dass sich die Hell/Dunkel-Grenzen nicht leicht ausmachen lassen.

<sup>14</sup> Zur Methodik ist zu bemerken: Im Mikroprojektor werden aus Radialschnitten solche Flächen ausgewählt, in denen das Tracheidengrundgewebe nicht von Markstrahlen durchzogen wird. Bei einer fünfhundertfachen Vergrößerung können die Hoftüpfel-Durchmesser leicht ermittelt werden. Es ist darauf zu achten, dass keine Tüpfel aus den beiden verjüngten Enden der einzelnen Tracheiden in die Erhebung miteinbezogen werden. — Die Jahrringbreite wird in allen Fällen auf die gleiche Grundstrecke bezogen; je nach der Anzahl Zellen liegen die Messpunkte in den Kurven weiter voneinander entfernt oder enger gerafft. Für jeden Zehntel der Strecke sind die Mittelwerte errechnet und in die Nomogramme eingezeichnet worden.

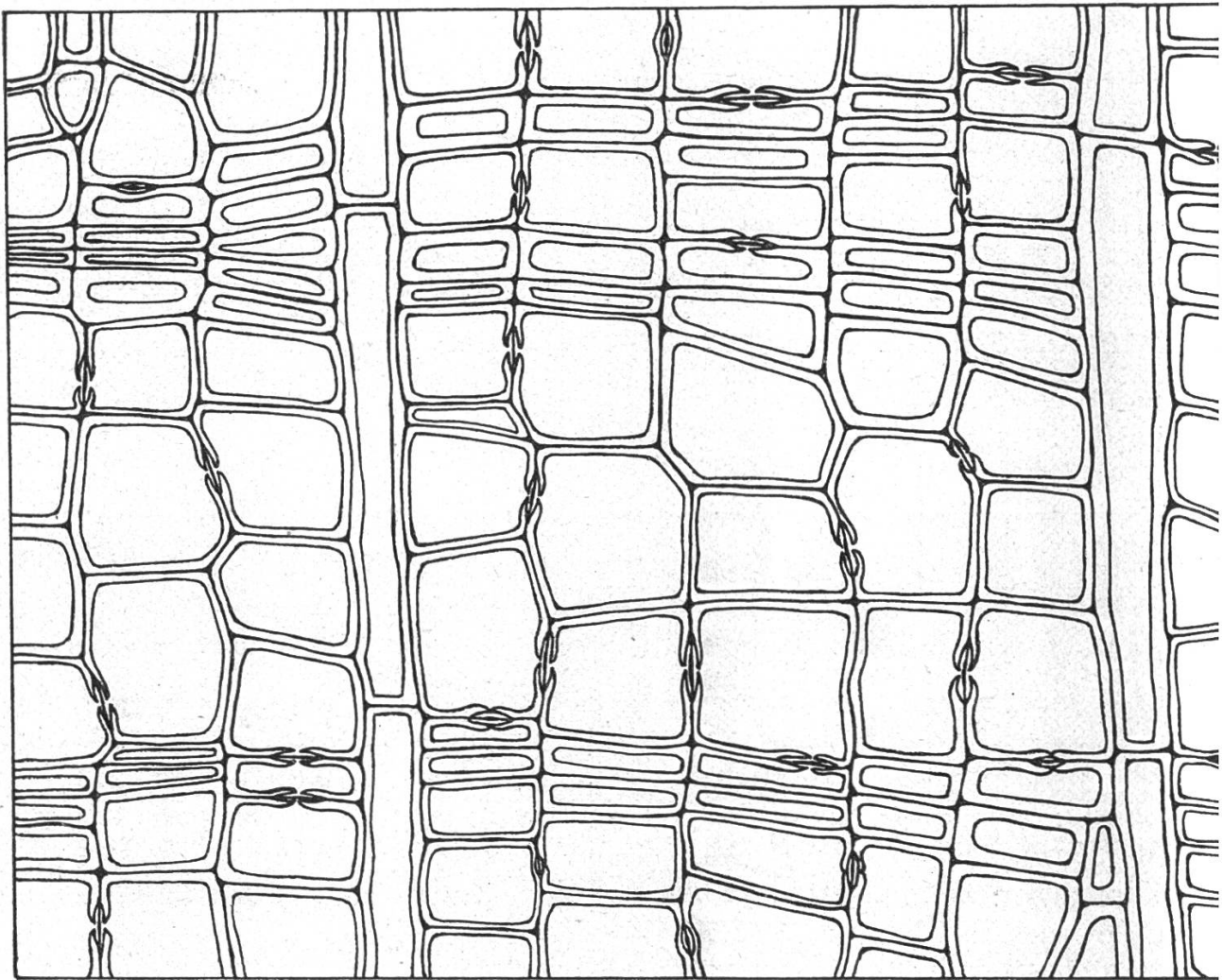
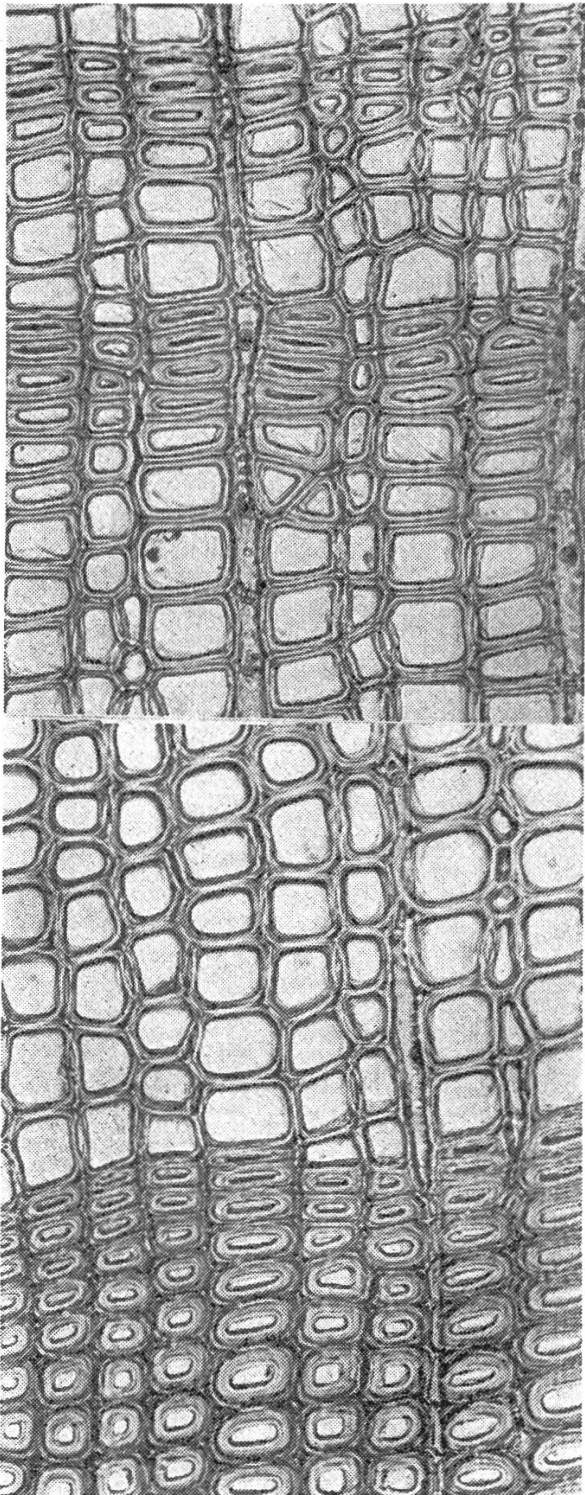


Abbildung 2. Aufbau des Jahrringes 1968 in einer Kiental-Fichte. Der funktionelle Gewebewechsel im «falschen Jahrring» betrifft den Jahrring nur lokal (Vergr.: 460 : 1; Zeichnung Dr. L. P. Futó).

deren Funktion zubemessene (Abbildungen 2 und 3). Die Ergebnisse sind in zwei Nomogrammen festgehalten, es lassen sich dazu vorderhand die drei folgenden Bemerkungen anbringen:

1. Im schmalsten Jahrring (Abbildung 2 und Nomogramm 1, Jahrring 1968, Breite  $178 \mu\text{m}$ ) ist insofern eine atypische Kurve aufzufinden, als nach der ersten Hälfte der Jahrringanlage, innerhalb deren Bereich die Hof-tüpfel-Durchmesser abnehmen, ein neuer Kurvenanstieg zu verzeichnen ist, etwa bis gegen dreiviertel der Jahrringanlage, und darauf wieder eine erneute Abnahme. Der Jahrring ist an den eigentlichen Messstellen lediglich sechs bis acht Zellen breit: Die Zellen eins bis drei sind weitleumig, ebenso die Zelle fünf, die Zellen vier und sechs hingegen sind radial stark eingengt. In der Messung wird somit ein sogenannter falscher Jahrring erfasst. Es ist eindrucklich genug, dass die Messwerte der späteren Wasserleitzone fünf in Nomogramm 1 den Tüpfeldurchmessern der zuerst differenzierten Tracheiden entsprechen, während sich die radialen

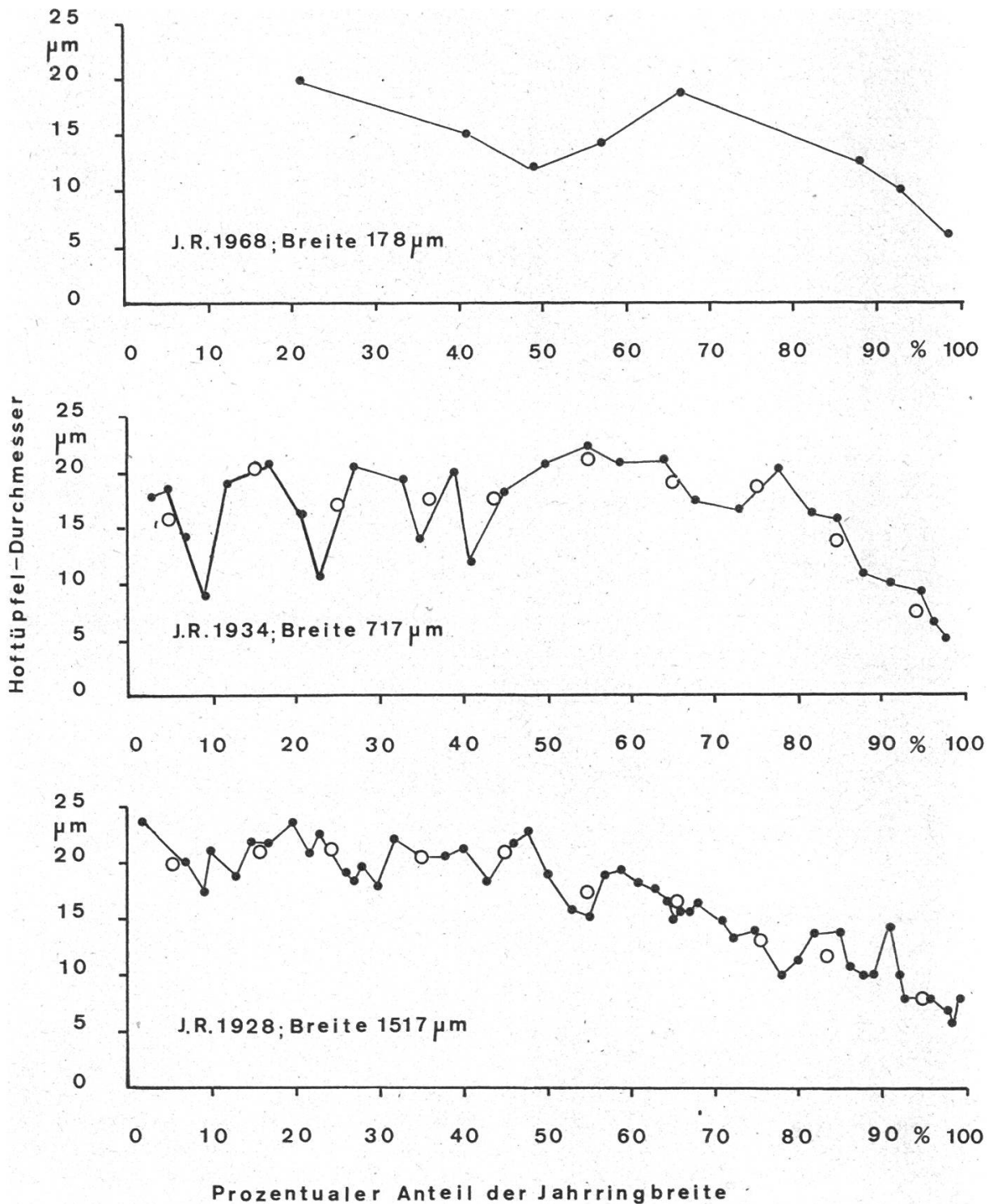


1 *Abbildung 3.* Querschnitte durch Astdruckholz von *Abies alba*. Im engen Jahrring (1) werden die Zellformen des Richtgewebes nicht wesentlich verändert; im weiten Jahrring (2) nur soweit, als die Wachstums-Stauzone reicht. In der Anfangszone des folgenden Jahrringes beginnt die Gewebeänderung schon nach fünf bis sechs Wasserleit-Tracheiden (Vergr.: 284 : 1).

2

Zelldurchmesser doch deutlich unterscheiden. Das Bild ändert sich allerdings in der tangentialen Spanne zwischen den zwei herausgezeichneten Markstrahlen in der *Abbildung 2*: im linken Abschnitt bis zum ersten Markstrahl ist die Endzone geschlossen und vier Zellen breit; im mittleren Abschnitt bleibt die Anzahl Zellen in der Endzone unverändert, es kommen aber zwischen englumigen wieder weitleumige Tracheiden vor.





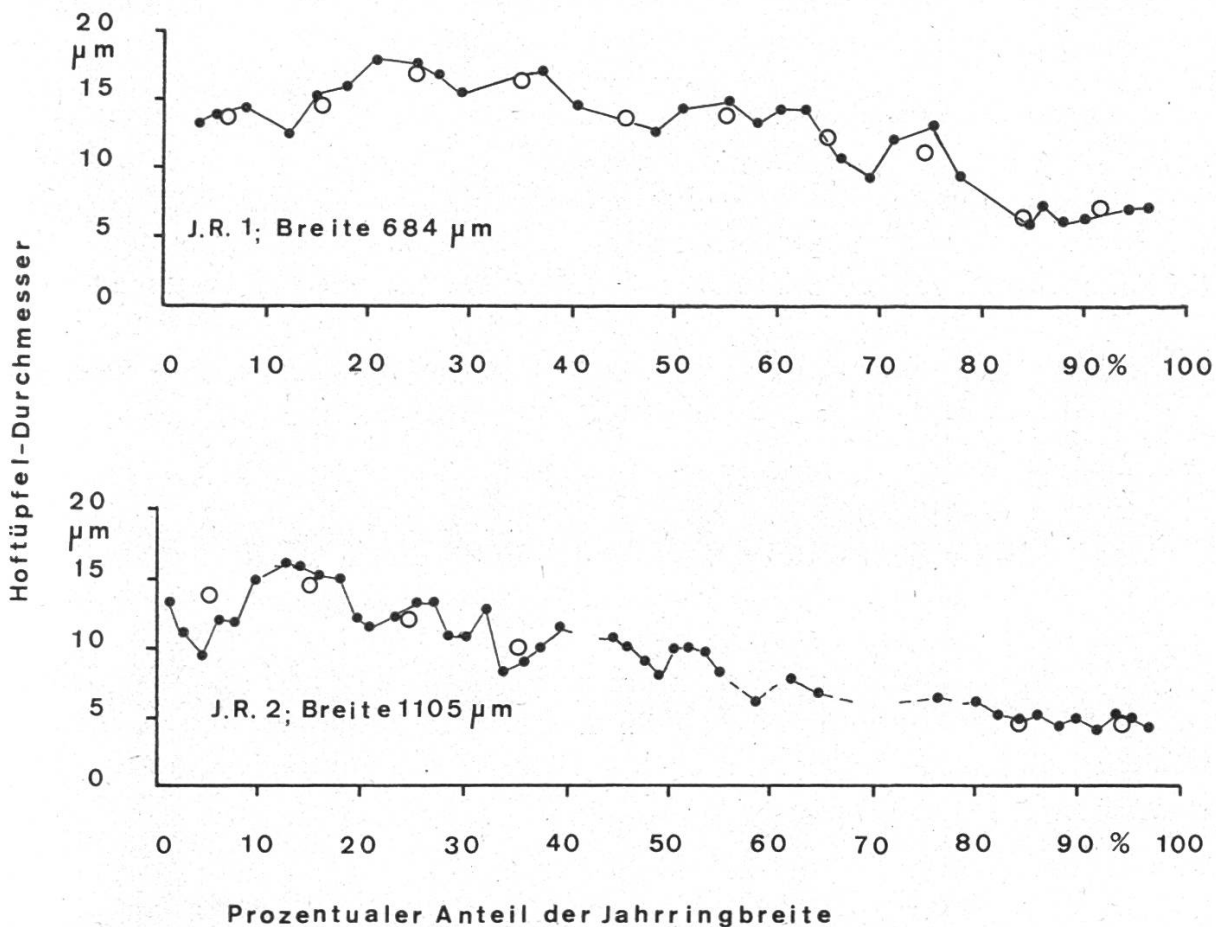
Nomogramm 1. Kurve der Hoftüpfeldurchmesser der Längstracheiden in den Jahrringen 1968, 1934 und 1928 einer Kiental-Fichte, aufgetragen über die ganzen Jahrringbreiten.

Hier beginnt der Einschub einer Wasserleit-Tracheide; er setzt sich im rechten Abschnitt fort bis über den nächsten Markstrahl hinaus. Das den Jahrring im allgemeinen kennzeichnende tangentielle Abschlussband der zuletzt differenzierten Tracheiden entspricht der Wachstums-Stauzone<sup>15</sup>.

<sup>15</sup> Siehe H. H. Bosshard, 1974, a. a. O., Seite 62.

Die in Nomogramm 1 in Abhängigkeit vom prozentualen Jahrringanteil aufgetragenen Hoftüpfel-Durchmesser ergeben das Kurvenbild des autonomen Gewebewechsels vom sogenannten Frühholz in den ersten Spätholz-Abschnitt und den funktionell bedingten Gewebewechsel, der in der Literatur allgemein bekannt ist unter dem Namen: «falscher Jahrring». Die Wachstums-Stauzone schliesslich zeigt den klimatisch bedingten Gewebewechsel an. Die entsprechenden Kurvenpunkte sind ohne Schwierigkeit auf dem Nomogramm abzulesen.

2. In den beiden breiteren Ringen der Jahre 1934 und 1928 finden wir einzig den autonomen Gewebewechsel vom Frühholz zum Spätholz sowie den klimatisch bedingten Gewebewechsel vom Spätholz zur Wachstums-Stauzone. Diese Kurven vereinigen nun über der gemeinsamen Bezugslinie eine wesentlich grössere Zahl von Messpunkten; sie sind daher auch geprägt durch die allen Messungen an biologischen Objekten eigene Streuung. Ich halte dafür, dass die ersten Kurvenabschnitte, in denen die Ausgleichsgerade parallel zur Abszissen-Richtung liegt oder leicht ansteigt, der eigentlichen Wasserleit-Zone am Anfang des Jahrringes ent-



Nomogramm 2. Kurve der Hoftüpfeldurchmesser der Längstracheiden in Jahrringen von 684 µm Breite (1) und von 1105 µm Breite.

sprechen. Anschliessend an sie kann sich eine sogenannte Übergangszone abzeichnen (zum Beispiel im Ring 1928), in der die Ausgleichsgerade deutlich zur Abszisse hingeneigt ist. Die Wachstums-Stauzone kennzeichne ich anhand der einprägsamen Querschnittform der Tracheiden; in der Nomogrammkurve entspricht ihr als Grenzwert  $10 \mu\text{m}$  für die Hoftüpfeldurchmesser. Sie bleibt in allen drei Beispielen des ersten Nomogrammes nur wenige Zellen breit. Die Wachstums-Stauzone entsteht unabhängig vom allgemeinen Verlauf der Jahrringbildung und wird damit deutlich gekennzeichnet als klimatisch bedingter Gewebewechsel.

3. Die in Nomogramm 2 eingezeichneten Kurven von Jahrringen mit Druckholz unterscheiden sich in den Anfangszonen kaum von den bisher beschriebenen. Im eigentlichen Druckholzbereich hingegen sind sprunghafte Veränderungen der Messwerte Anzeichen für ein Phänomen, das dem üblichen Gewebewechsel abgeht. Das immer wieder eintretende Fehlen von Hoftüpfeln in sich folgenden radialen Tracheiden mag dort auf ein Überhandnehmen der Festigungsfunktion auf Kosten der Wasserleitung hindeuten. Die in den anderen Gebieten eigenartig gute Durchtüpfelung im Druckholz ist aber doch ein Zeichen dafür, dass selbst im eigentlichen Richtgewebe noch Wasser transportiert wird. Es ist dabei auch auf die grossen Interzellularen aufmerksam zu machen.

Die eben dargestellten Messungen der Hoftüpfeldurchmesser erweisen sich als geeignet für die Ermittlung der eigentlichen Wasserleit-Flächen in Jahrringen von Koniferen. Sie sind ohne Zweifel bessere Bezugsgrössen als die bisher üblicherweise benutzten Mess-Argumente und auch eindeutiger als die bare Auszählung der Anzahl Hoftüpfel<sup>16</sup>. Mit diesen Bemerkungen will ich den kurzen methodischen Exkurs abschliessen und mich wieder der Hauptfrage zuwenden, die dem Anliegen der funktionellen Begrenzung in der Jahrringanlage gilt.

#### Funktionelle Begrenzung und innerer Jahrringaufbau:

Der Begriff «funktionelle Begrenzung» nimmt Bezug auf die Vorstellung, dass bestimmte Gewebe oder Gewebeagglomerationen, wie sie in den Jahrringen vorkommen, allein durch ihre Funktion definiert, das heisst begrenzt seien. Wir gehen in der Holzstrukturlehre davon aus und wenden damit absichtlich und wissentlich ein didaktisches Hilfsmittel an, um in einem ersten Ansatz in der Mannigfaltigkeit der Zellformen und Gewebestrukturen eine Übersicht zu gewinnen.

<sup>16</sup> Erhebungen der Anzahl Hoftüpfel können dann funktionelle Signifikanz erreichen, wenn sie in grosser Zahl durchgeführt werden. Die Vereinfachung, dass von eigentlichen Messungen abgesehen werden kann, ist somit nur ein scheinbarer Gewinn.

Der Ansatz ist keineswegs falsch, aber er ist zu einfach; die eigentlichen Natur-Phänomene können nicht in einem kategorisierenden Denken verstanden werden. Es ist also notwendig, über den ersten behelfsmässigen Ansatz der funktionellen Anatomie hinauszukommen.

In dieser Absicht habe ich im Syllogismus<sup>17</sup>:

Tabelle 1.

Termini:	Funktions- dominanz	⇒	Funktioneller Tropismus	⇒	Funktionelle Anatomie
	<hr style="border-top: 3px double black;"/>				
	Subjekt S		Medium M		Prädikat P
Prämissen und Conclusio	Artprinzip		Zuwendung der Struktur zur Funktion		Ordnungsprinzip
	Zweite Prämisse		Conclusio		Erste Prämisse

ein Denkmodell gefunden, in dem das eingrenzende, abgrenzende Ordnungsprinzip als Kennzeichen der funktionellen Anatomie und das der Funktionsdominanz unterstellte Artprinzip zum Mittelbegriff des funktionellen Tropismus und damit zur Conclusio, der Zuwendung der Struktur zur Funktion, führen. Damit ist folgendes erreicht: Die funktionelle Begrenzung ist als erster Ansatz, als erste Prämisse in den methodischen Bereich der funktionellen Anatomie verlegt und führt dort zur Erkenntnis des in der Natur aufscheinenden Ordnungsprinzips. Der erste Ansatz wird damit zur Aussage, zum Prädikat; das ursprünglich Didaktische leistet somit mehr als eine ledigliche Übersicht, es fördert auch die wichtige Erkenntnis des der Natur allgemein innewohnenden Ordnungsgesetzes. Die funktionelle Begrenzung ist als Teil dieses Ordnungsgesetzes Ausdruck eines Naturprinzipes, das im Subjekt als Funktionsdominanz namhaft wird. Der zweite Ansatz, der auf diese Weise gewonnen ist, birgt aber seinerseits die Erkenntnis in sich, dass er artgebunden zu verstehen ist als ein Teil des Artprinzipes. Der Syllogismus kann über den Mittelbegriff des funktionellen Tropismus geschlossen werden; die in der Conclusio formulierte Zuwendung der Struktur zur Funktion verläuft somit gemäss dem Ordnungsgesetz und in Entsprechung des Artprinzipes. Diese Zusammenhänge mögen vorerst noch verwickelt erscheinen; sie werden aber leicht einsehbar, wenn wir sie auf die in den beiden Nomogrammen erörterten Beispiele beziehen, sie zum Verständnis des Jahringaufbaues heranziehen.

Es ergeben sich dann folgende Entsprechungen:

1. Den in den Nomogrammen ausgezeichneten Anfangszonen (sogenanntes Frühholz) wird allgemein Wasserleit-Funktion zugeschrieben: sie werden

<sup>17</sup> H. H. Bosshard, 1976, a. a. O., Seite 107.

funktionell begrenzt. Aus dem Ordnungsprinzip ihres strukturellen Aufbaues ist bisher versucht worden, die ihnen zufallenden Jahrringanteile zu quantifizieren. — Die Nomogramme lehren indessen, dass die Anzeige der strukturellen Ordnung zufolge und entsprechend der Funktionsdominanz des Wassertransportes überspielt wird. In den Jahrringen 1934 und 1928 der Kientalerproben und noch offensichtlicher in den Druckholzproben kann dieser Umstand am Übergreifen der Wasserleitfunktion in die Endzonen (sogenanntes Spätholz) erkannt werden. In den Druckholzproben dominiert das Richtgewebe; es dient als besonderes Festigungsgewebe *und* stellenweise der Wasserleitung, so dass die Messargumente zur Beschreibung der Wasserleitfunktion in der Endzone einen sprunghaften Verlauf nehmen.

2. Im extrem engen Jahrring 1968 der Kiental-Probe bildet sich keine eigentliche Anfangszone aus oder dann höchstens in der allerersten tangentialen Zellreihe, und, in einem zweiten Schub, an gewissen Stellen innerhalb des Jahrringes auch in der zweitletzten Zellreihe. Diese doppelte Merkwürdigkeit des Jahrringaufbaues entspricht der möglichen Modalität des Artprinzipes von *Picea abies*. Unter prekären Verhältnissen vermag die Holzart einen anfänglichen Fehlbetrag an Wasserleitgewebe zu kompensieren. Der sogenannte falsche Jahrring ist zufolge einer Lockerung der Hemmwirkungen entstanden, die sonst das übliche Mass der funktionellen Begrenzung kennzeichnen. Damit wird hier die Abhängigkeit der funktionellen Begrenzung von der Funktionsdominanz wohl am offensichtlichsten einsehbar.
3. Die Zuwendung der Struktur zur Funktion lässt sich in den erwähnten Beispielen in den Druckholzproben ablesen an der Formation von Richtgewebe und am Bild der Hoftüpfel, in den Kientalerproben aber an den sogenannten Übergangszonen und dem eben besprochenen Phänomen des funktionellen Gewebewechsels im «falschen Jahrring».
4. Diese Beobachtungen und Überlegungen verhelfen auch zu einem besseren Verständnis der bisher etwas hilflos bezeichneten «Übergangszonen». Es sind äusserlich gesehen wohl Übergänge; ihnen gehört aber allerdings eine viel wichtigere Bedeutung an als es ein einfaches Überleiten von einer Form in eine andere wäre. Dessen wird man gewahr, wenn die erörterten Phänomene noch in einen Zusammenhang gebracht werden mit dem rhythmischen Verlauf des ganzen Geschehens. Ich habe weiter oben den Wechsel von Früh- und Spätholz als autonomen Gewebewechsel bezeichnet, die Wachstums-Stauzone als klimatisch bedingten Gewebewechsel und den «falschen Jahrring» als funktionellen Gewebewechsel. Der autonome Wechsel vom einen Gewebetyp in den anderen entspricht dem endogenen Rhythmus der Baumpflanze, der klimatisch

bedingte dem exogenen Rhythmus; der funktionelle Gewebewechsel steht indessen in keiner unmittelbaren rhythmischen Abhängigkeit.

Das Rhythmische ist als Prinzip des Lebens überhaupt erkannt worden. Die beigebrachten Ergebnisse vermögen nun eine grundlegende Wesensart dieses Lebensprinzipes zu erhellen: der an Gewebestrukturen ablesbare Rhythmus ist kein absolutes Naturmass; er wird überspielt gemäss den funktionellen Notwendigkeiten und in Entsprechung der einer Pflanzenart zubemessenen Möglichkeiten. Dies ergibt sich vorerst aus dem Hinweis, dass der autonome Gewebewechsel nicht korrespondiert mit einer funktionellen Begrenzung<sup>18</sup>.

Es bleibt nun noch zu zeigen, dass dies auch zutrifft für den klimatisch bedingten Gewebewechsel und damit für den exogenen Rhythmus.

### Jahrringbrücken und funktionelle Begrenzung

Die Jahrringgrenzen im Holz von Bäumen der gemässigten Klimagebiete sind Kennzeichen des hier waltenden exogenen Rhythmus und damit Merkmale der Anpassung. Denn der durch die Vegetationsruhe erzwungene Gewebewechsel entspricht nicht dem inneren Prinzip des Rhythmischen. Die Wachstums-Stauzonen, in denen in ein bis drei tangentialen Zellreihen radial abgeflachte und im Querschnitt meist rechteckig geformte Zellen die Jahrringe begrenzen, deuten darauf hin, dass hier die Differenzierungsvorgänge aus äusserem Anlass zum Erliegen kommen<sup>19</sup>. Noch eindrücklicher ist dieser Umstand darzulegen, wenn die Beobachtungen über tangentiale Durchtüpfelungen in den letzten Zellreihen von Nadelholz-Jahrringen nach deren funktionellen Bedeutung gewertet werden. Hans Bucher<sup>20</sup> hat schon in seinen Untersuchungen über die Imprägniervorgänge die Bedeutung solcher Tangentialwandtüpfel (Abbildung 4) für den radialen Transport von Flüssigkeit erkannt. Dasselbe Phänomen ist rund zehn Jahre später als anomale Formation bezeichnet worden<sup>21</sup> und 1976 stellen sich *M. P. Denne* und

<sup>18</sup> Dieses Phänomen ist dargelegt worden anhand von Beispielen des Jahrringaufbaues in Fichte und Tanne. In gleicher Weise kann ich es aber auch zeigen in tropischen Holzarten. So ziehen Gefässe ein in die autonomen Gewebewechsel, wie sie in den Parenchymbändern von *Sterculia rhinopetala* (Sterculiaceae) auftreten.

<sup>19</sup> Vergleiche dazu die Abbildung 12 in: *H. H. Bosshard*, Holzkunde Band 1, Mikroskopie und Makroskopie des Holzes (Birkhäuser-Verlag) Basel und Stuttgart, 1974\*, Seite 37.

<sup>20</sup> *H. Bucher*, Über morphologische Untersuchungen in der Holzchemie und die Diffusion von Flüssigkeiten in Fichtenholz, Beiheft Nr. 30 (Festschrift A. Frey-Wyssling) der Schweiz. Z. f. Forstw., 1960, Seiten 21—31.

<sup>21</sup> *P. B. Laming* and *B. J. H. ter Welle*, Anomalous tangential pitting in *Picea abies* Karst. (European spruce), I. A. W. A. Bulletin No. 4, 1971, Seiten 3—10.

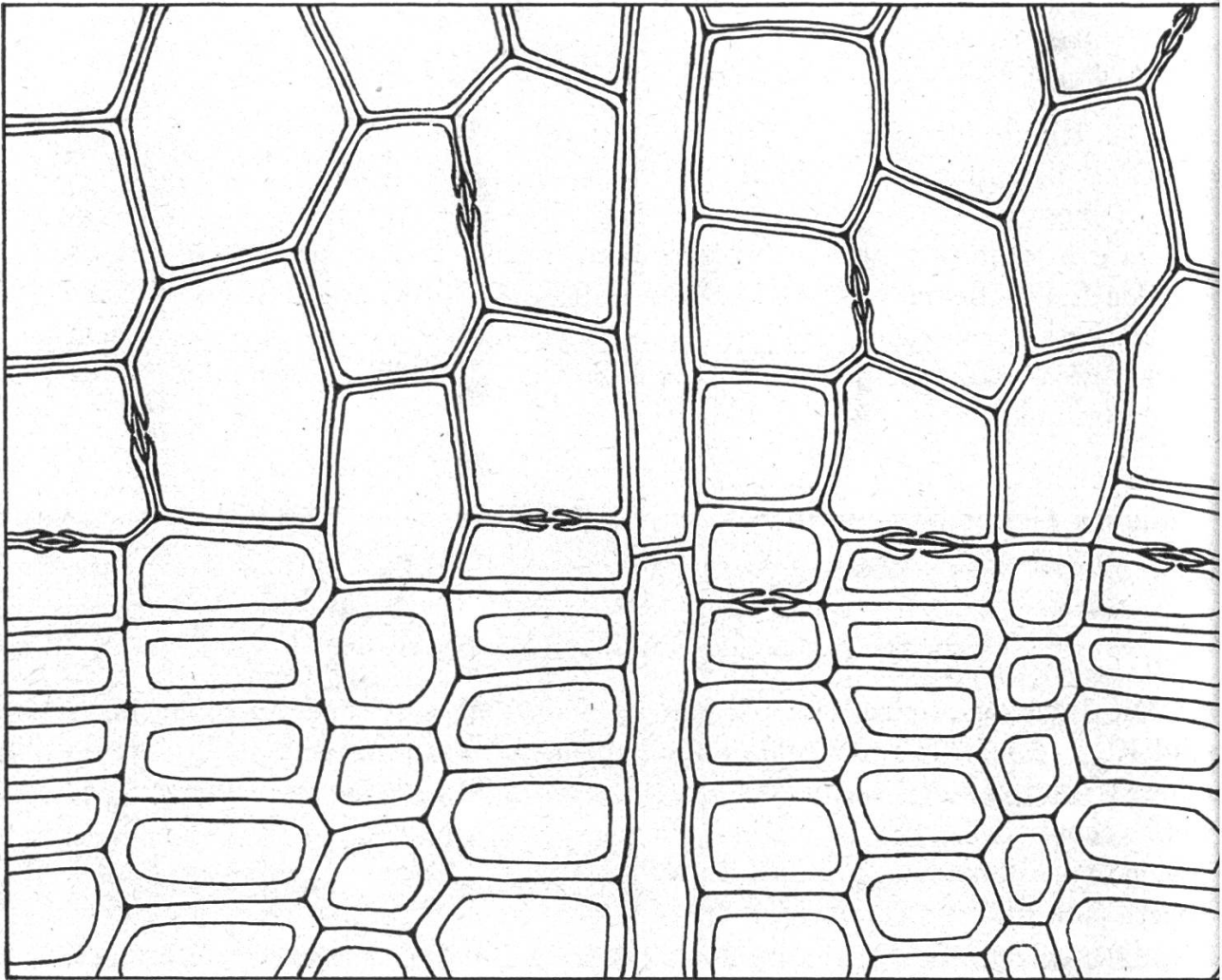


Abbildung 4. Tangentialwandtüpfelung unmittelbar an der Jahrringgrenze ist Charakteristikum der Jahrringbrücken in Nadelhölzern. Im Bild ist ein Querschnitt von Fichtenholz wiedergegeben (Vergr.: 600 : 1; Zeichnung: Dr. L. P. Futó).

N. Ledsham die Frage: «It would be interesting to know if there is a functional advantage in the change in pit position at the end of the latewood. Possibly this may be related to the ease of liquid flow between the latewood and the differentiating earlywood tracheids when the cambium is reactivated after dormancy<sup>22</sup>.» Ich finde die Lösung des Problems in der Erkenntnis, dass der Jahrringabschluss und der damit verbundene Gewebewechsel eben durch exogene Einflüsse bestimmt wird und weder einer endogenen noch einer funktionellen Grenze entspricht. Das führt dann zum Begriff der *Jahrringbrücke*, über die hinweg die Pflanze die Wasserleit-Funktion vom einen Jahrring in den neu zu bildenden aufrecht erhält<sup>23</sup>. Dasselbe Phänomen lässt

<sup>22</sup> M. P. Denne and N. Ledsham, The production of bordered pits on the tangential walls of *Picea sitchensis* tracheids, I. A. W. A.-Bulletin No. 1, 1976, Seite 1.

<sup>23</sup> Dass damit Prädeterminierungen in den Differenzierungsabläufen involviert sind, ist offensichtlich genug. Solche Grenzübergänge geben uns wichtige Hinweise auf den ganzen Fragenkomplex der Kambiumaktivität.

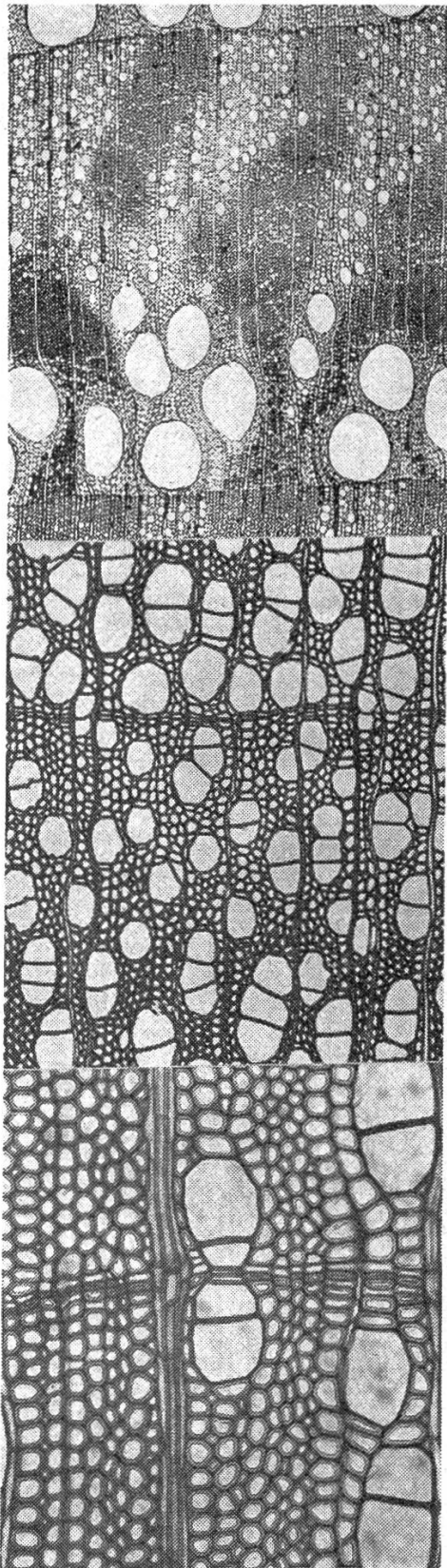


Abbildung 5. Jahrringbrücken in Laubhölzern sind zu erkennen an den Übergängen von Gefässen der Endzonen zu den Gefässen der Anfangszonen: 1 *Quercus robur* (Vergr.: 23 : 1), 2 *Populus sp.* (Vergr.: 53 : 1), 3 *Betula sp.* (Vergr.: 108 : 1).

sich in Eichenholz untersuchen und hier besonders eindrucklich, wenn die Differenzierung der weitlumigen Frühholzgefässe sorgfältig beobachtet wird. Es lässt sich dann feststellen, dass sie vorwiegend über den radial-ausstrahlenden Späthholzgefässen des vorangehenden Jahrringes entstehen. Die in Abbil-



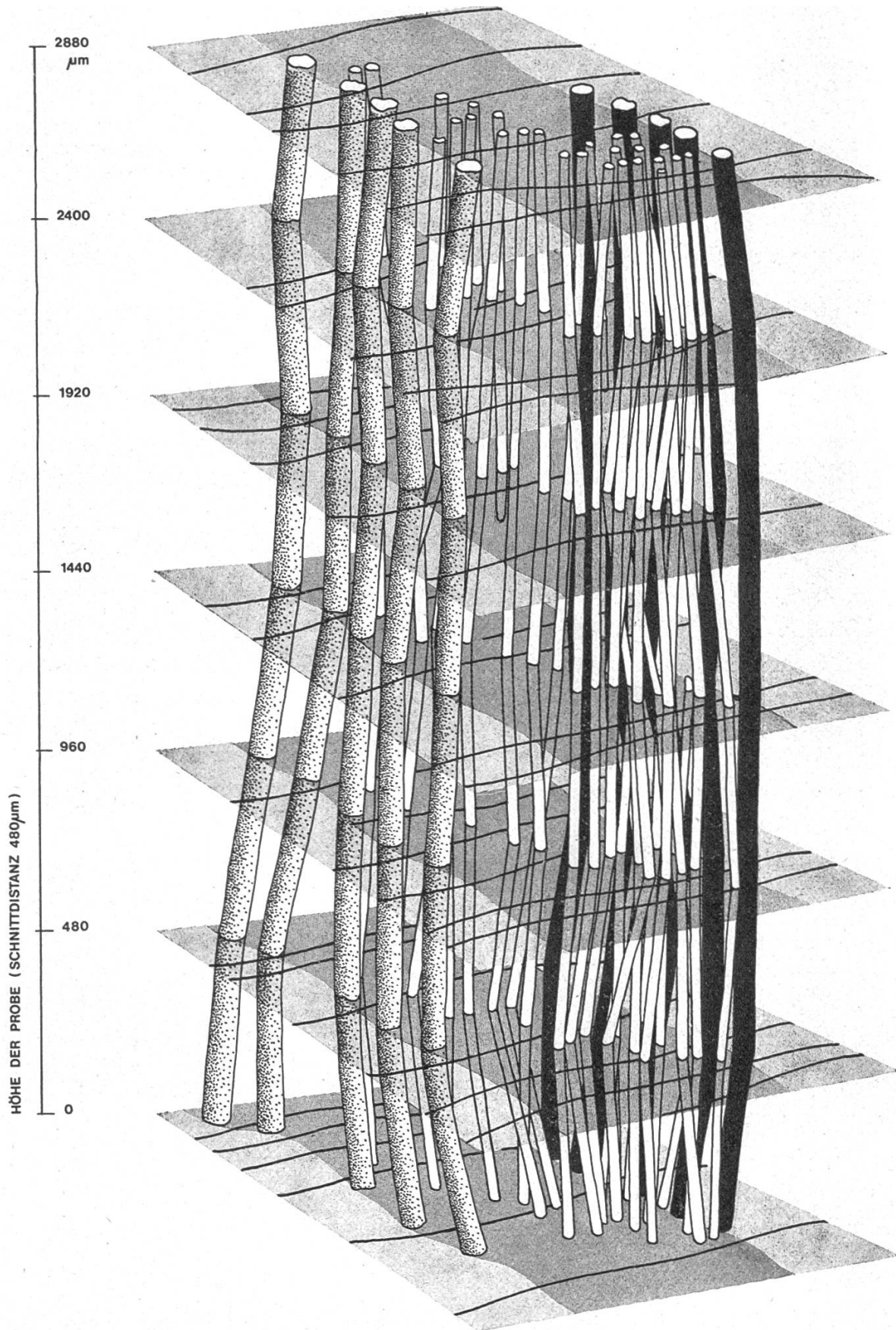


Abbildung 6. Räumliche Darstellung der Gefäßvernetzung in *Quercus robur*. Ein Jahrring ist durch Schraffur besonders hervorgehoben; der Gefäßverlauf von der Anfangszone durch die Endzone und an die Jahrringgrenze zu wird darin deutlich erkennbar (Zeichnung: Urs Kerker, Hettlingen).

dung 5 präsentierten Situationen sind eindrücklich genug: dicht an der Grenze des neuen Jahrringes in der Eichenholzprobe beispielsweise hat sich ein mächtiges Frühholzgefäß ausgeweitet; es steht unmittelbar gegenüber einer letztjährigen Spätholz-Gefäßgruppe. Zieht man Serienbeobachtungen über den Verlauf der Gefäße aus dem Bereich der Primär-Anlage dicht unterhalb der Vegetationsspitze einer Sprossachse in den Übergangsbereich und den sekundären Bereich zu Hilfe, so lässt sich der Sachverhalt noch deutlicher darstellen. Und wenn im Sekundärbereich die dreidimensionale Anordnung der Gefäßbahnen mit Hilfe der  $\Delta$ -Mikroskopie<sup>24</sup> untersucht wird, so lässt sich zeigen, in welcher Weise die letzten Spätholzgefäße gegen die Jahrringgrenze «zuwandern». In Abbildung 6 ist der Versuch unternommen worden, diesen Umstand zeichnerisch festzuhalten<sup>25</sup>. Jahrringbrücken sind also auch in den hochentwickelten Baumarten mit ringporiger Gefäßanordnung festzustellen; es handelt sich auch hier um funktionelle Brücken, in denen exogen bedingte Grenzen überspielt werden.

### Synopsis

Ich bin ausgegangen vom Hinweis auf das Rhythmische in der Natur, das ihre Lebensvorgänge in allen Teilen kennzeichnet, und ich habe versucht, anhand von Erörterungen über den Jahrringaufbau und die Jahrringbrücken hervorzuheben, in welchem Mass die Betrachtungsweise des Funktionellen in den Strukturordnungen zum Verständnis des dem Leben eigenen Rhythmus beitragen kann. Die Synopsis, die Zusammenschau, soll die wichtigsten Ergebnisse noch einmal vor Augen stellen:

1. In Baumarten, in denen die Jahrringe durch deutliche Anfangs- und Endzonen ausgezeichnet sind, bedeutet der Übergang von «Frühholz» in «Spätholz» einen autonomen Gewebewechsel; er entspricht dem endogenen Rhythmus der Pflanzen. Die «falschen Jahrringe» sind Kennzeichen eines funktionellen Gewebewechsels, und der Gewebewechsel an der Jahrringgrenze selbst präsentiert sich in der Wachstums-Stauzone als Merkmal des exogen bedingten Rhythmus.
2. Beide Rhythmen, der endogene und der exogene, sind nicht gleichwertig mit der funktionellen Begrenzung. Dies kommt im Falle des endogenen Rhythmus zum Ausdruck im Übergreifen der Wasserleit-Funktion in das «Spätholz» hinein und im Falle des exogenen Rhythmus in der Ausbildung von Jahrringbrücken.

<sup>24</sup> Siehe *H. H. Bosshard*, 1976, a. a. O., Seite 108.

<sup>25</sup> Über die Einzelheiten des dreidimensional zu ermittelnden Gefäßverlaufes in ringporigen Baumarten werde ich nach Abschluss aller Auswertungen eingehender berichten.

3. Die Standorttauglichkeit einer Holzart wird bestimmt durch die der Art zur Verfügung stehende Modifizierbarkeit der funktionellen Begrenzung. Treten gleichzeitig mehrere prekäre Ereignisse ein, so kann ihre summierende Wirkung vorerst zum Absterben einzelner Baumindividuen führen und im sich wiederholenden Falle zum Zurückdrängen einer ganzen Art<sup>26</sup>.

Aus diesen Beobachtungen und Überlegungen ist zu verstehen, dass der Lebensrhythmus wohl zum Ausdruck von sich entfaltenden und in sich zurückgezogenen Lebensaktivitäten wird — der Diastole und der Systole vergleichbar<sup>27</sup> —, dass er aber keine absolute Ruhe impliziert. Das Leben ist ein Kontinuum an sich, gekennzeichnet durch den ihm eigenen oder durch den ihm aufgedrängten Rhythmus. Massgebend in jedem Falle aber ist die Funktion; in ihr und durch sie wird Kontinuität im Rhythmischen solange bewahrt, wie es die funktionelle Begrenzung zulässt.

## Résumé

### Cernes annuels et transition fonctionnelle

Parti de la notion de rythme qui caractérise les processus vitaux de la nature dans toutes leurs parties constitutives, j'ai tenté, par une discussion sur la structure du cerne annuel et sur les zones de transition entre les cernes (*Jahr-ringbrücken*), de relever à quel point la considération des aspects fonctionnels de l'ordre structural favorisait la compréhension du rythme propre à la vie. L'aperçu d'ensemble, la synopsis, en donne ci-dessous les résultats les plus importants.

1. Chez les essences dont les cernes annuels présentent des zones initiales et finales bien marquées, le passage du «bois initial» au «bois final» représente un changement tissulaire autonome; celui-ci correspond au rythme endogène des plantes. Les «faux cernes» caractérisent un changement tissulaire fonctionnel, et la modification du tissu à la limite du cerne annuel incarne un rythme de nature exogène.

<sup>26</sup> Das Lärchensterben im Engadin mag beispielsweise in eine solche Richtung weisen.

<sup>27</sup> Siehe die entsprechenden Hinweise *Goethes*, zum Beispiel: «Alle organischen Bewegungen manifestieren sich durch Diastolen und Systolen», in: *Fragmente* (Pflanzen und Tiere); Artemis-Ausgabe, Band 17, Seite 207.

2. Les deux rythmes, endogène et exogène, ne sont pas les équivalents de la délimitation fonctionnelle. Ce fait est illustré dans le cas du rythme endogène par l'empiétement de la fonction conductrice d'eau dans le « bois final », et dans le cas du rythme exogène par l'apparition de zones de transition entre les cernes.

3. L'aptitude stationnelle d'une essence est définie par la capacité de cette essence à modifier les limites fonctionnelles. Lorsque plusieurs phénomènes de précarité apparaissent simultanément, leur effet d'ensemble peut tout d'abord entraîner le dépérissement de certains individus, puis, si le fait se répète, le recul de l'espèce entière<sup>28</sup>.

Il apparaît, sur la base de ces observations et de ces considérations, que le rythme de la vie est bel et bien l'expression d'activités vitales qui se développent puis se replient sur elles-mêmes — analogues à la diastole et à la systole<sup>29</sup> — mais qu'il n'implique pas de repos absolu. La vie est un continuum en soi, caractérisé par un rythme qui lui est propre ou qui lui est imposé. Dans tous les cas, la fonction sera déterminante; la continuité dans le rythme est préservée en elle et par elle dans la mesure des limites fonctionnelles.

Traduction: *J.-P. Sorg*

<sup>28</sup> Le dépérissement du mélèze en Engadine, par exemple, est peut-être dû à un phénomène de ce type.

<sup>29</sup> Voir les indications y relatives de *Goethe*, par exemple: «Alle organischen Bewegungen manifestieren sich durch Diastolen und Systolen», in: *Fragmente (Pflanzen und Tiere)*; Artemis-Ausgabe, Band 17, page 207.