

Stehendbefall von *Fagus sylvatica* L. mit *Trypodendron* – anatomische Untersuchungen

Langenfeld-Heysler, R.; Lang, Ch.; Fritz, E.; Petercord, R. und Polle, A.

Zusammenfassung

Zur Klärung der Befallsursache und der genetischen Prädisposition wurde im Paarversuch die Anatomie von Rinde und Holz *Trypodendron* - befallener und unbefallener Stehend-Buchen miteinander verglichen. Als weitere Kontrollen dienten befallsfreie Buchen anderer Standorte, ferner Buchen mit Buchenwollschildlausbefall, Schleimfluss und „Manganflecken“.

Rindennekrosen unterschiedlicher Tiefe, wie sie nach Buchenwollschildlausbefall beschrieben wurden, treten bei *Trypodendron* - befallenen und nicht befallenen Partnern der Stehend - Buchenpaare auf, sind aber bei gesunden Buchen sehr flach und sehr selten. Trotz starker Zerklüftung der Rinde nimmt der Anteil lebender Rinde bei *Trypodendron* – Stehendbefall nicht ab. Der Anteil sklerotischer Zellen an der lebenden Rinde ist bei *Trypodendron* – Stehendbefall geringer. Die Anatomie von leitendem Phloem und jüngstem Holz weist nicht auf eine akute Störung des Kambiums als Voraussetzung für den *Trypodendron* - Stehendbefall hin.

Trypodendron - befallene Stehend - Buchen, aber auch die unbefallenen Partner, zeigen im Holz Strahlproliferationen mit parenchymatischem Zentrum, wie sie nach Buchenwollschildlausbefall beobachtet wurden. In ihrer Peripherie findet man anomale Holzbildung, aber auch verthyllte Gefäße, Gerbstoffeinlagerung und eine erhöhte Zellwand-Einlagerung von Polyphenolen. Die Holzstrahlproliferationen gehen auf eine Störung der Kambiumaktivität zurück. Derartige Holzstrahlproliferationen sind sehr selten bei Kontrollbuchen mit flachen Rindennekrosen, treten aber auch bei akutem Buchenwollschildlausbefall und am Rande vom Schleimfluss auf und sind identisch mit den Manganflecken im Holz. Es gibt keine Anzeichen für genetisch bedingte strukturelle Unterschiede im Holz, die einen *Trypodendron* - Befall begünstigen.

Schlüsselwörter: Buche, *Fagus sylvatica*, *Trypodendron spec.*, Rindennekrose, Holzstrahlproliferation, *Cryptococcus fagisuga*, Schleimfluss, Manganflecken

Infestation of standing *Fagus sylvatica* L. mature trees by *Trypodendron* - anatomical studies

Summary

Anatomical studies on the bark and wood of *Trypodendron* tree pairs of infested and non-infested living beech were carried out to find out reasons for infestation and possible genetically determined structural conditions for infestation. In addition healthy beech trees from other sites and beech trees infested by *Cryptococcus fagisuga* with slime flux or with manganese spots in the wood were investigated.

Bark necroses of different depths, as described after infestation with *Cryptococcus fagisuga*, can be found in *Trypodendron* infested and non-infested living beech pairs. However, they are very flat and occur seldom in healthy control beeches. Despite of deeply fissured bark, the thickness of the living bark is not reduced in *Trypodendron* infested living beeches. The area of sclerotic cells in the living bark is lower in *Trypodendron* infested living beeches. The anatomy of the conducting phloem and the youngest xylem increment do not indicate an acute disturbance of the cambial function as a prerequisite for an infestation of living

beeches with *Trypodendron*.

Trypodendron infested and non-infested living beeches of the pair experiment show wood parenchyma proliferations, as has been reported after infestation with *Cryptococcus fagisuga*. The parenchymatous centre is bordered by anomalous wood, vessels with tyloses, tannins and enhanced concentrations of polyphenols. The wood ray proliferations are caused by disturbance of the cambial activity. Wood ray proliferations are very seldom in healthy control beeches with very flat bark necroses. However, they can be observed in beeches with *Cryptococcus fagisuga* infestation, at the border of slime flux and are identical with manganese spots. There seems to be no genetically determined wood structure favouring infestation with *Trypodendron*.

Keywords: European beech, *Fagus sylvatica*, *Trypodendron spec.*, bark necrosis, wood ray proliferation, *Cryptococcus fagisuga*, slime flux, manganese spots

Einleitung

Beim Stehendbefall von vitalen Buchen (*Fagus sylvatica* L.) mit *Trypodendron* vermutet PETERCORD (2003) aufgrund kleinflächiger Rindennekrosen eine Vorschädigung durch die Buchenwollschildlaus (BWSL) *Cryptococcus fagisuga*, ohne allerdings die für das Buchenrindensterben typische Schädigung des Kambiums durch *Nectria* (BRAUN, 1977) makroskopisch nachweisen zu können.

Anatomische Untersuchungen sollten Hinweise auf eine Vorschädigung der mit *Trypodendron* befallenen Buchen durch *Cryptococcus fagisuga* erbringen. Dies beinhaltet eine genauere Untersuchung der Rindenanatomie, besonders der Rindennekrosen, einem möglichen Bildungsort für volatile Substanzen zur Anlockung von *Trypodendron* (HOLIGHAUS und SCHÜTZ, 2006). Eine eventuelle Schädigung des Kambiums oder eine Kambiumnekrose, wie sie beim Buchenrindensterben auftritt (BRAUN, 1977), sollte strukturell untersucht werden. Die anatomische Untersuchung des Holzes sollte Hinweise auf eine verminderte Wasserversorgung liefern, wie sie für das Gedeihen der mit *Trypodendron* vergesellschafteten *Ambrosia*-Pilze erforderlich ist. Auch histochemisch und fluoreszenzmikroskopisch nachweisbare Änderungen im Phenolgehalt von Holz und Rinde, wie sie von DÜBELER et al. (1997) und PETERCORD (1999) für Rinde im Zusammenhang mit dem Buchenwollschildlausbefall gefunden wurden, sollten untersucht werden. Der Stehendbefall mit *Trypodendron* liegt meist auf der Nordostseite der Buchen; es sollte daher unter-

sucht werden, ob es anatomische Unterschiede zwischen Nord- und Südseite der befallenen Buchen gibt. Hierbei ist zu berücksichtigen, dass die Stamm-Proben nicht unmittelbar aus der Zone der *Trypodendron* - Bohrlöcher genommen wurden.

Am Standort des *Trypodendron* - Stehendbefalls gibt es befallene und nicht befallene Buchen. Im Paarversuch sollten Holz und Rinde der Partner-Bäume anatomisch untersucht werden, um Hinweise auf strukturelle Unterschiede zu bekommen, die eventuell auf eine andere genetische Ausstattung hinweisen. Im Vergleich dazu wurden außerdem Buchen von Standorten ohne *Trypodendron* - Stehendbefall derselben Region untersucht.

Die Ergebnisse sollten verglichen werden mit anatomischen Besonderheiten an Bohrkernen von akut mit BWSL befallenen Buchen, Schleimfluss-Buchen und Buchen mit „Manganflecken“ (vgl. KUBINIOK und GERBER, 2006; FRITZ et al., 2006).

Methoden

Stammproben für morphologische und anatomische Untersuchungen wurden von folgenden Buchen entnommen:

- (a) 10 Paare *Trypodendron* befallen/ nicht befallen (Nord- und Südseite getrennt), Saar-Hochwald, Juli 2003;
- (b) nicht von *Trypodendron* befallene Buchen (Liegendversuch) beim Einschlag / Oktober 2002 (Hermeskeil, Saar-Hochwald, Wiltz-Luxemburg);

- (c) Buche mit Schleimfluss (Abt. 2115 Revierförsterei Steinborn/Forstamt Winnefeld/ Solting; Einschlag 4. Okt. 2004, Stamm / untere Krone);
- (d) Buche mit Manganflecken aus Rheinland-Pfalz, Einschlag Februar 2005, Stammfuß und 11 m Höhe;
- (e) akut mit Buchenwollschildlaus befallene jüngere unterständige Buche/Nordseite aus Rheinland-Pfalz, Einschlag August 2003.

Rindenstücke und Bohrkerne (1 cm Durchmesser, 5 cm lang) von *Fagus sylvatica* L. wurden in ca. 1m Höhe entnommen (Schleimflussbuche in unterer Krone; Manganfleckbuche auch in 11 m Höhe) und sofort in FAE (90 ml 70 % Ethanol, 5 ml 37 % Formaldehyd, 5 ml Eisessig) fixiert. Nach mindestens 1 Woche Fixierdauer wurden die Bohrkerne in 70 % Ethanol überführt.

Die Rindenoberfläche (ca. 2 cm x 3 cm Untersuchungsfläche) wurde unter einer Stereolupe (Stemi SV 11, Zeiss., Oberkochen, Germany) fotografiert und die Oberflächenbeschaffenheit (Lenticellen, ja/nein; Risse, ja/nein) analysiert.

Die Gesamtdicke der Rindenstücke wurde mittels einer elektronischen Schieblehre vermessen (Minimal- und Maximalwert). Aus je 3 Werten wurde ein Mittelwert gebildet.

Rinde und Holz bzw. die Bohrkerne (in 70 % Ethanol) wurden mit einem Schlittenmikrotom (Reichert, Wien, Austria) und einem Mikrotommesser mit c-Schliff längs und quer geschnitten, die Bohrkerne als Ganzes. Die Schnitte wurden mit Toluidinblau (0,05 % in 50 mM Phosphatpuffer pH 7,0) 10 Minuten gefärbt (O'BRIEN et al., 1964), in 50 % Glycerin ausgewaschen, mit 50 % Glycerin auf Objektträgern mit einem Deckglas eingedeckelt und im Lichtmikroskop (Axioplan, Zeiss, Oberkochen, Germany) untersucht; ungefärbte Gewebeschnitte wurden im Fluoreszenzmikroskop auf Polyphenole (Filterkombination G 365, FT 395, LP 420; Zeiss, Oberkochen, Germany) analysiert. Mikrophotographien wurden mit einer Digitalkamera (Nikon Coolpix 4500, Nikon, Tokyo, Japan) angefertigt. Die Dicken der einzelnen Rindengewebschichten wurden im Mikroskop mittels eines ge-

eichten Objektmikrometers (1 mm = 100 Teilstriche) vermessen.

Ergebnisse

Rindenoberfläche

Bei den Stehendbefallpaaren (*Trypodendron* befallen und nicht befallen) war die Rindenoberfläche meist zerklüftet; Lenticellen waren selten sichtbar. Die Zerklüftung der Rindenoberfläche war bei den einzelnen Baumpaaren unterschiedlich tief, mit tendenziell geringerem Zerklüftungsgrad beim nicht befallenen Partner als beim befallenen (LANGENFELD-HEYSEY et al., 2004). Bei den Kontroll-Buchen des Liegendversuchs war die Rinde außen meist glatt und Lenticellen waren meist sichtbar. Die Bohrkerne der BWSL-Buche (jüngerer Baum) zeigten teils eine glatte, teils eine zerklüftete Rindenoberfläche. Am Rande des Schleimflusses (Stamm / untere Krone) war die Rinde auffallend glatt, zeigte jedoch streifenförmige Erhebungen mit Mittelrinne, worin *Trypodendron* - Bohrlöcher bevorzugt zu finden waren. Bei der Manganfleck-Buche (Stammfuß und 11 m Höhe) war die Rindenoberfläche nicht tief zerklüftet.

Rindendicke

Vergleicht man die **Gesamt-Rindendicke** der Nordseiten *Trypodendron* - befallener und nicht befallener Buchen der einzelnen Baumpaare (Abb. 1), so zeigen 30 % der Baumpaare beim befallenen Partner eine dickere Rinde als beim befallsfreien. Dies gilt auch für den Vergleich der Südseiten (LANGENFELD-HEYSEY et al., 2004). Innerhalb eines Rindenstückes können große Dickenschwankungen auftreten, besonders bei den Nordseiten befallener Buchen. Es gibt eine Tendenz zu leicht dickeren Rinden auf der Nordseite befallener Buchen gegenüber ihrer Südseite (LANGENFELD-HEYSEY et al., 2004).

Die Gesamtrindendicke (Nordseite) der Buchen mit *Trypodendron* - Stehendbefall beträgt im Mittel 7,9 mm, beim unbefallenen Partner im Mittel 7,2 mm. Die Gesamtrinde der Kontrollbuchen des Liegendversuchs ist viel geringer, sie beträgt im Mittel nur

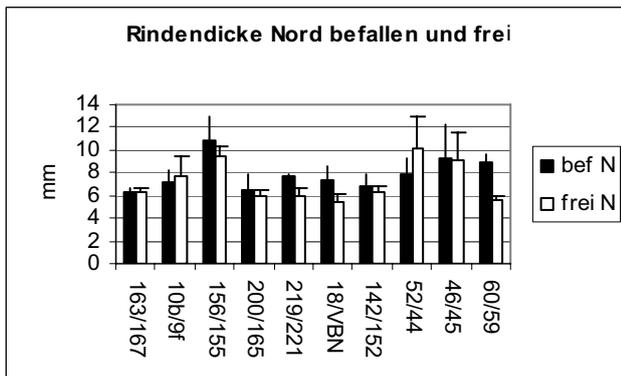


Abb. 1: Gesamtrindendicke der Nordseite von Buchenpaaren des *Trypodendron* - Stehendbefalls; Vergleich befallen und nicht befallen.

Fig. 1: Total bark thickness of the northside of living beech tree pairs; comparison of *Trypodendron* infested and non infested trees.

4,95 mm. Auch die Rinde der Manganfleckbuche ist im Mittel nur 5 mm breit.

Die **Dicke der lebenden Rinde** bleibt beim *Trypodendron* - Stehendbefall annähernd gleich, selbst nach Bildung tieferer Innenperiderme (Abb. 2). Auf der Nordseite des befallenen Partners (auf der Südseite war nur der Baum 200 befallen) beträgt die Breite der lebenden Rinde im Mittel 5,7 mm, die des unbefallenen Partners 5,2 mm; bei den Kontrollbuchen des Liegendversuchs ist die gesamte Rinde nur 5,2 mm dick mit einem Phellem von 1-2 % der Gesamtrindendicke. Dies deutet auf eine sekundäre Verdickung der lebenden Rinde bei *Trypodendron* - Stehendbefall hin. Es gibt Hinweise darauf, dass die Zunahme an lebender Rinde haupt-

sächlich auf eine Verdickung des sekundären Phloems zurückgeht (LANGENFELD-HEYSER et al., 2004).

Rindennekrosen

Trypodendron - befallene Stehend-Buchen zeigen Rindennekrosen auf der Nordseite (Abb. 4, links). Diese entstehen unter Lenticellen, sind unterschiedlich tief, aber reichen nicht hinab bis zum Kambium. Die Rindennekrosen können flach unter den Lenticellen liegen (Abb. 3 (die Abbildungen 3, 5 bis 9 und 12 bis 16 befinden sich auf den Farbbildseiten)), sich bis in die Mitte des Cortex erstrecken, bis zur Grenze Cortex/sekundäres Phloem reichen oder bis in das nicht leitende sekundäre Phloem. Abbildung 5 zeigt eine tief reichende Nekrose in der Rinde einer befallenen Buche entlang eines Sklerosebaststrahles, die bis in das älteste sekundäre Phloem reicht. Nicht nur die Nordseiten befallener Buchen zeigen Rindennekrosen, sondern auch ihre Südseiten (Abb. 4 rechts); sie sind dort manchmal (30 %) von geringerer Tiefe und fehlen zuweilen (20 %) ganz.

Auch nicht befallene Buchenpartner des Paarversuches zeigen häufig Nekrosen in der Rinde (Abb. 4); diese sind jedoch oft flach (Abb. 4 und 6). Zuweilen zeigen nicht befallene Buchen aber auch tiefer reichende ausgeheilte Nekrosen. Nekrosen findet man also in den Rinden befallener und nicht befallener Buchen, wobei Häufigkeit und Nekrosentiefe

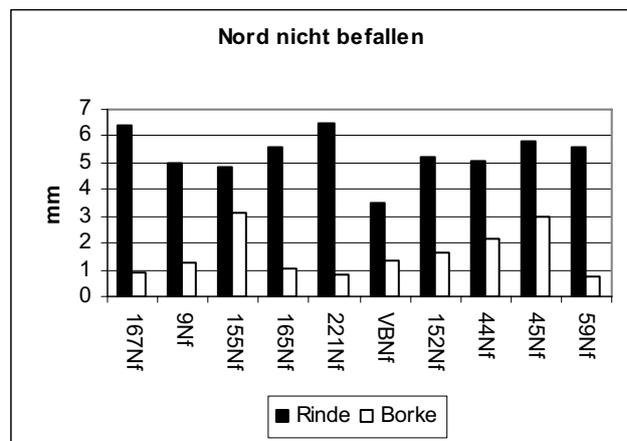
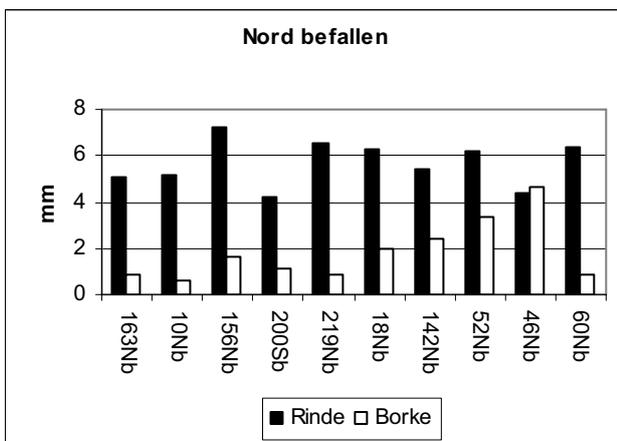


Abb. 2: Vergleich der Dicke (Mittelwerte) von lebender Rinde und Phellem/Borke bei Buchenpaaren des *Trypodendron* - Stehendbefalls; links: befallene Partner (Nordseite, außer 200S); rechts: nicht befallene Partner (Nordseite).

Fig. 2: Pair comparison of the thickness (mean values) of inner living bark and phellem/rhytidome of the northsides of *Trypodendron* infested (left) and non infested (right) beech trees.

bei den befallenen Partnern stärker sind (Abb. 4). Nekrosefreie Rinden findet man ausschließlich auf der Südseite (20 % der befallenen, 50 % der nicht befallenen Partner). Die Kontrollbuchen des Liegendversuchs zeigen nur wenige, sehr oberflächliche, direkt unter den Lenticellen gelegene Rindennekrosen (ähnlich Abb. 3). Die Bohrkerne der akut mit Buchenwollschildlaus befallene Buche zeigen teils ähnliche flache Rindennekrosen (Nekrosentiefenstufe 1 bis 2), teils keine.

Es gibt deutliche Hinweise darauf, dass nicht mit *Trypodendron* befallene lebende Buchen mit flachen Nekrosen durchgängige Sklerenchymbänder im Cortex besitzen und im sekundären Phloem wesentlich mehr Sklerenchym ausbilden als die befallenen Partner (Abb. 6).

Anders als bei *Trypodendron* - Befall am Rande von Schleimfluss (Abb. 20) reichen die Rindennekrosen beim Stehendbefall mit *Trypodendron* nicht bis hinab in die jüngsten Zuwächse an sekundärem Phloem. Die Nekrosen der Schleimflussbuchen können tief im Rindinnenarenale normal gebildeten Speicherphloems durch Wundperiderm abkapseln.

Ganz andere Nekrosen als die Schleimflussbuchen zeigen die Buchen mit Manganfleck (KUBINIOK

und GERBER, 2006; FRITZ et al., 2006) im Holz. Bei relativ glatter Rindenoberfläche finden sich im sekundären Phloem Innennekrosen, die jedoch auf eine gestörte cambiale Aktivität zurückzuführen sind und nicht sekundär in bereits normal strukturiertem sekundärem Phloem gebildet wurden (Abb. 7).

Sekundäres Phloem

Das sekundäre Phloem der Rinde *Trypodendron*-befallener Stehend-Buchen zeigt bei den meisten untersuchten Bohrkerne auf den ersten Blick keine Schädigung (Abb. 8). Bei genauerer mikroskopischer Analyse zeigen einige befallene Buchen im sekundären Phloem der Nordseite jedoch anatomische Veränderungen (Abb. 9), wie sie ähnlich bei akut mit Buchenwollschildlaus befallenen Rinden (POLLE et al., 2005), aber in noch ausgeprägterer Form am Rand von Schleimfluss auftreten. Dort kann in räumlicher Nähe relativ normal ausgebildetes jüngstes sekundäres Phloem neben anomal gestaltetem mit hohem Anteil radialer Parenchymreihen auftreten. Der Flächenanteil der Siebröhrenquerschnitte ist bei anomal gebildetem leitendem sekundärem Phloem stark verringert.

Eine gewisse Beeinträchtigung des Phloems zeigt

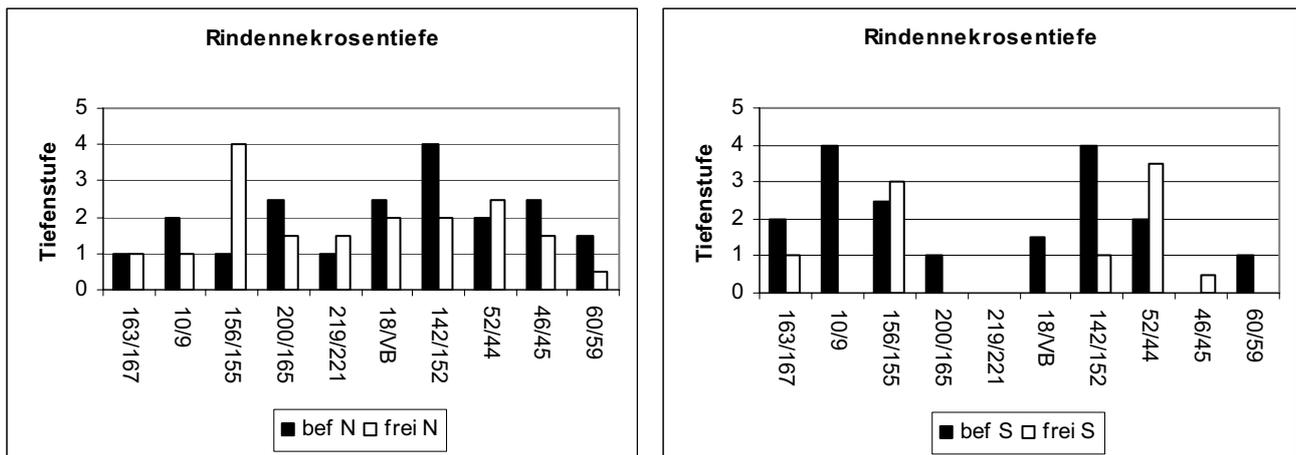


Abb. 4: Nekrosentiefenstufen in der Rinde befallener und nicht befallener Baumpartner beim Buchen - Stehendbefall mit *Trypodendron*; links Nordseite der Stämme, rechts Südseite: (0) keine Nekrose, (1) oberflächlich, nur unter Lenticellen, (2) bis Mitte Cortex, (3) bis Grenze Cortex / sekundäres Phloem, (4) bis ins sekundäre Phloem.

Fig. 4: Depth levels of bark necrosis in *Trypodendron* infested and non infested living beech tree pairs; left north-side of the trunks, right south-side: (0) no necrosis, (1) superficial, only beneath lenticels; (2) reaching till mid cortex; (3) reaching till the border of cortex / secondary phloem; (4) reaching into the secondary phloem.

sich im Paarvergleich befallen/unbefallen bei der Dicke des leitenden sekundären Phloems. Bei 60 % der befallenen Partner ist die Dicke des leitenden Phloems schmäler, bei 20 % genauso breit und bei 20 % breiter als beim nicht befallenen Partner (Abb. 10). Das Speicherphloem ist bei 80 % der befallenen Partner dicker als beim unbefallenen Partner (nicht dargestellt). Rinden befallener Buchen lassen eine Zunahme an Strahlfläche im sekundären Phloem erkennen (LANGENFELD-HEYSEY et al., 2004).

Sekundäres Xylem

Beim *Trypodendron* - Stehendbefall zeigten nur zwei der untersuchten 10 Bohrkerne von der Nordseite befallener Buchen (163N und 10N) Schwärzungen im Holz aufgrund von Pilzbefall; d.h. zur Anlockung von *Trypodendron* ist Pilzbefall des Holzes nicht erforderlich (LANGENFELD-HEYSEY et al., 2004).

An den Holzquerschnitten der Bohrkerne wurden enge und weite Jahrringe beobachtet. In vorliegender Untersuchung wurden nur die Jahrringbreiten von 2002 betrachtet, und zwar nur in Bohrkernen der Nordseite der Baumpaare. Dies geschah im Hinblick auf eine mögliche akute Schädigung des Kambiums.

Der Vergleich der Jahrringbreiten des Jahres 2002 (Abb. 11) zeigt, dass der Jahreszuwachs 2002 bei den Nordseiten der befallenen Partner in 80 % der Fälle geringer war als bei den Nordseiten der unbefallenen Partner. Die Beeinträchtigung war bei den einzelnen Baumpaaren unterschiedlich stark. Buche 156N mit *Trypodendron* - Stehendbefall zeigt in 2002 und 2003 sogar wieder einen Anstieg der Jahrringbreiten gegenüber den Vorjahren (vgl. auch DITTMAR und ELLING, 2006). Die mit *Trypodendron* befallene Stehend-Buche 163N zeigt hingegen im Holz der Nordseite von 1998 bis 2003 eine stärker werdende Reduktion der Jahrringbreiten (Abb. 12).

Der Jahrring 2002 und 2003 zeigt bei 163N nicht nur eine geringere Breite, sondern auch eindeutige Zeichen für eine gestörte Holzbildung. Dies gilt für

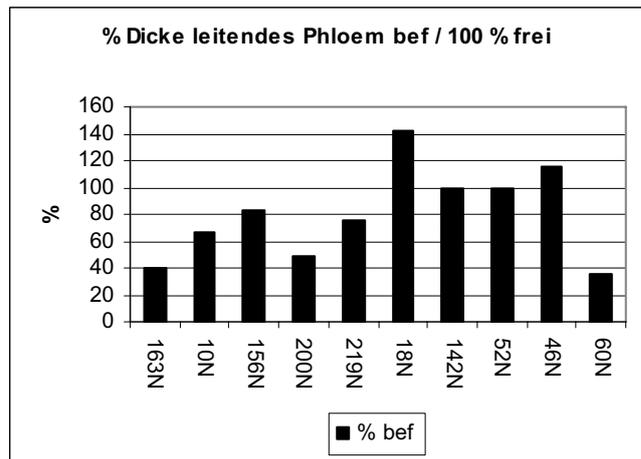


Abb. 10: Dicke des leitenden Phloems des befallenen Partners in Prozent des unbefallenen Partners (100%) beim *Trypodendron* - Stehendbefall; nur Nordseiten der Buchen dargestellt.

Fig. 10: Thickness of the conducting secondary phloem of the *Trypodendron* infested partner in relation to the non infested partner (100%) in the pair experiment with living beech trees; north-sides only.

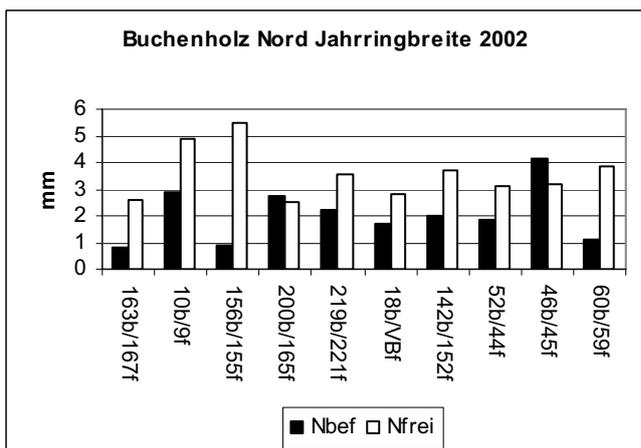


Abb. 11: Breite des Jahrrings 2002 im Holz der Nordseite *Trypodendron* befallener und nicht befallener Stehend-Buchen.

Fig. 11: Thickness of the growth ring 2002 in the wood of the northside of *Trypodendron* infested and not infested living beech trees.

2002 und 2003 auch für die akut mit Buchenwollschildeaus befallene Buche (POLLE et al., 2005) und für das Holz am Rande des Schleimflusses (Abb. 20). Von 10 untersuchten Bohrkernen *Trypodendron* - befallener Stehend-Buchen tritt eine solche anomale Holzbildung nur bei 163N auf. Hier ist die leitende Querschnittsfläche der jüngsten Jahrringe durch anomale Holzbildung vermindert. Erste Messungen mit einem Bildanalyseprogramm (AnalySIS) haben ergeben, dass der Anteil an

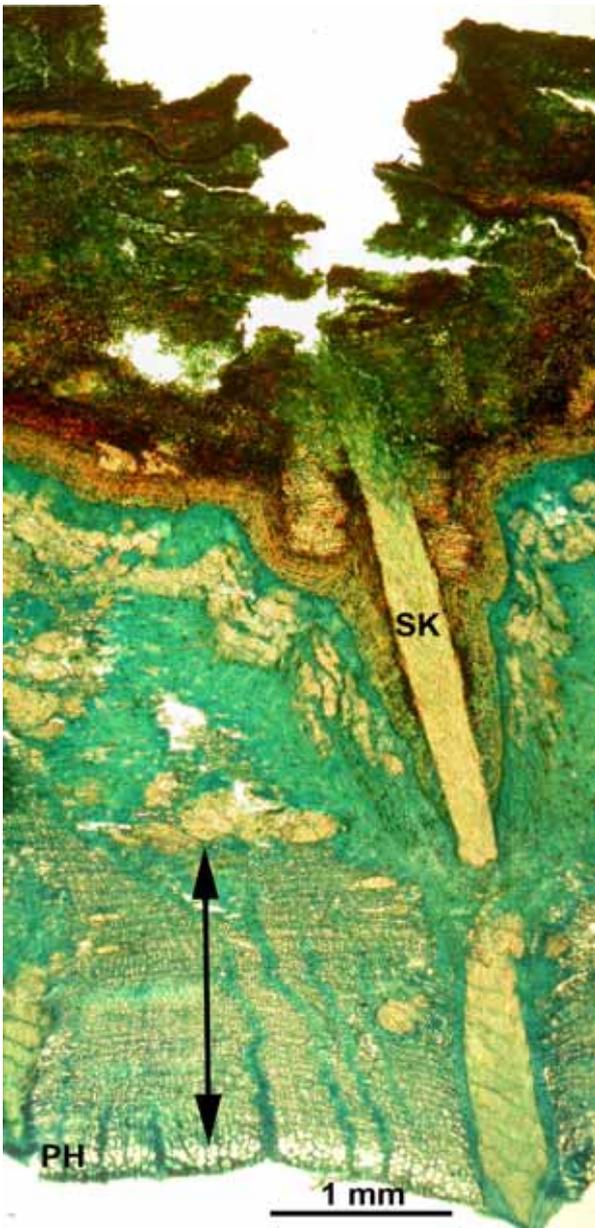


Abb. 5: Bis ins Speicherphloem (Doppelpfeil) reichende, nicht ausgeheilte Rindennekrose (Nekrosentiefenstufe 4) mit gebrochenem Sklerosebaststrahl (SK) bei *Trypodendron* – Stehendbefall (142 N befallen); eine starke Proliferation von Parenchym durch Wundphellogen ist zu sehen. Rindenquerschnitt gefärbt mit Toluidinblau. PH = leitendes Phloem.

Fig. 5: Non healed bark necrosis reaching into the non conducting (double arrow) secondary phloem (necrosis depth level 4) in a *Trypodendron* infested (142 N) living beech tree. The sclerotic phloem ray (SK) is broken and an intense proliferation of parenchyma derived from wound phellogen is visible. Bark cross section; stained with toluidine blue; PH = conducting secondary phloem.



Abb. 6: Flache Rindennekrose (Nekrosentiefenstufe 1 bis 2) einer nicht mit *Trypodendron* befallenen (167S frei) Stehend-Buche aus dem Paarversuch. Der Rindenquerschnitt (gefärbt mit Toluidinblau) zeigt intakte Sklerenchymbänder im Cortex (CO), einen intakten Sklerosebaststrahl (SK) und relativ viel Sklerenchym im Speicherphloem; PH = leitendes sekundäres Phloem; Doppelpfeil = Lenticelle.

Fig. 6: Flat bark necrosis (depth level 1 to 2) of a living beech non infested with *Trypodendron* (167S). The bark cross section, stained with toluidine blue, shows intact bands of sclerenchyma in the cortex (CO), an intact sclerotic phloem ray and a relatively high area percentage of sclerenchyma in the non conducting secondary phloem; PH = conducting secondary phloem.

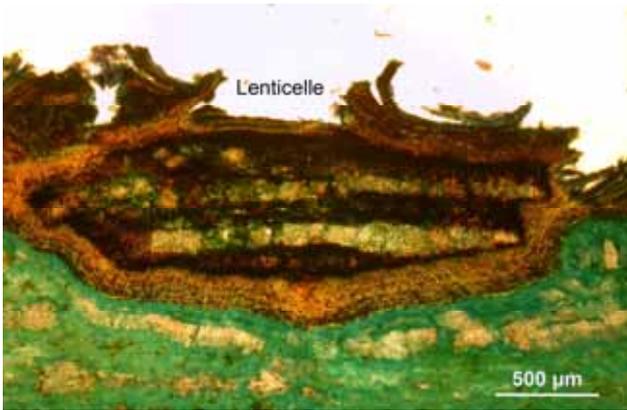


Abb. 3: Rindennekrose unter einer Lenticelle beim *Trypodendron* – Stehendbefall (Buche 219N befallen); Nekrosentiefenstufe 1; Rindenquerschnitt gefärbt mit Toluidinblau.

Fig. 3: Bark necrosis beneath lenticel of *Trypodendron* infested living beech tree (219N); necrosis depth level 1; bark cross section stained with toluidine blue.

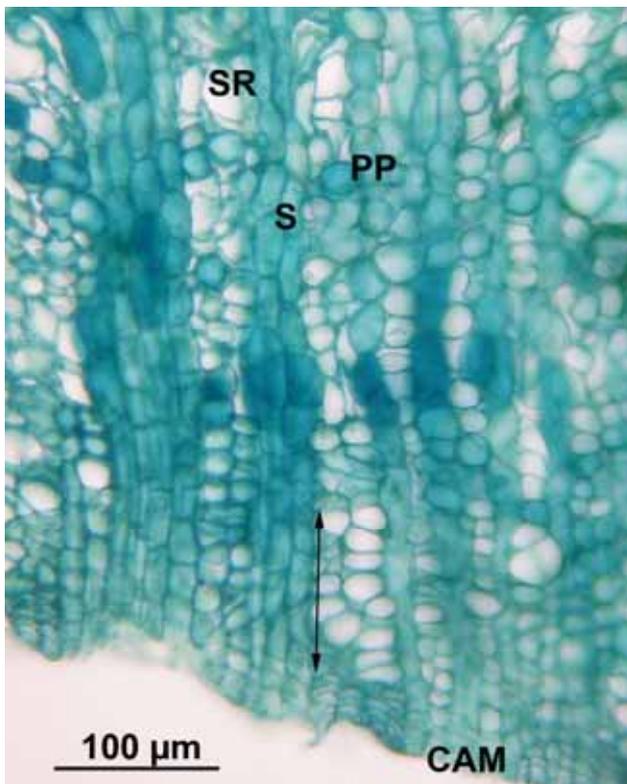


Abb. 9: Anomal gebautes leitendes sekundäres Phloem (Doppelpfeil) und jüngstes nicht leitendes Phloem einer mit *Trypodendron* befallenen Stehend - Buche (200S, befallen); (Rindenquerschnitt angefärbt mit Toluidinblau); SR = Siebröhre, PP = Phloemparenchym, S = Phloemstrahl, CAM = Kambium.

Fig. 9: Anomalous conducting secondary phloem (double arrow) and youngest non conducting secondary phloem of a living beech infested with *Trypodendron* (200S); cross section of the bark stained with toluidine blue; SR = sieve tube, PP = phloem parenchyma, S = phloem ray, CAM = cambium.

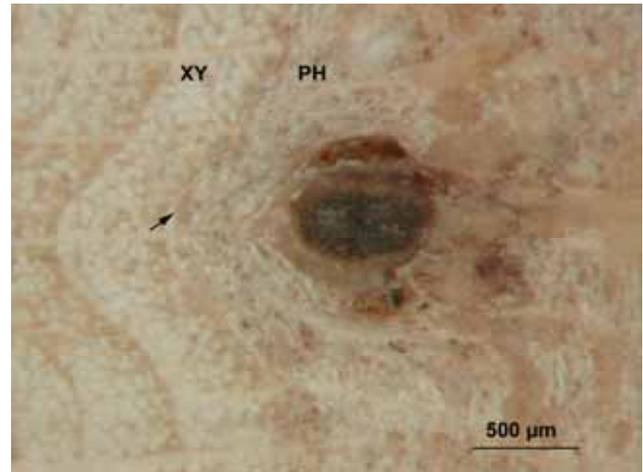


Abb. 7: Dunkle Innennekrose unweit des Kambiums (Pfeil) in der Rinde der Manganfleckbuche; Lupenphoto einer polierten Holzscheibe. PH = sekundäres Phloem, XY = sekundäres Xylem.

Fig. 7: Dark stained necrosis next to the cambium (arrow) in the inner bark of a beech with manganese flecks in the wood. Polished stem cross surface, viewed with a stereomicroscope. PH = secondary phloem, XY = secondary xylem.

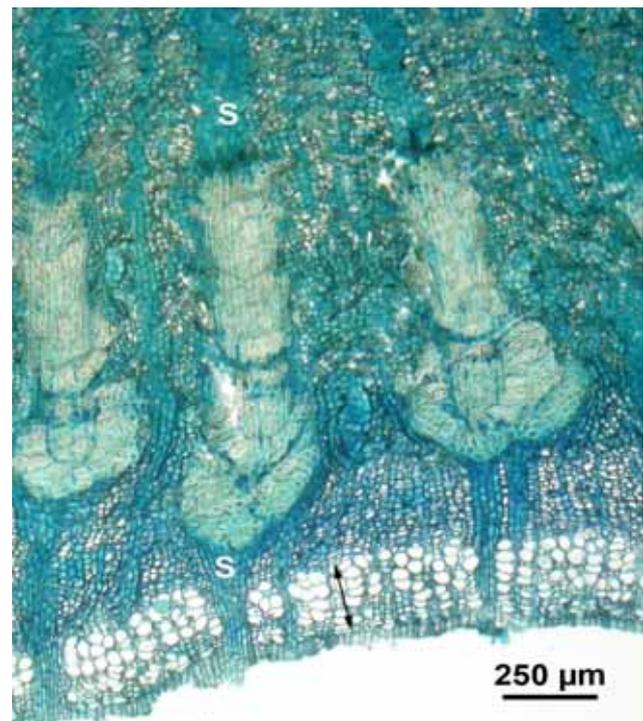


Abb. 8: Normal gebautes leitendes sekundäres Phloem (Doppelpfeil) und Speicherphloem mit Baststrahlen (S) einer mit *Trypodendron* befallenen Stehend-Buche (46N befallen); (Rindenquerschnitt angefärbt mit Toluidinblau).

Fig. 8: Conducting secondary phloem (double arrow) with normal structure and non conducting secondary phloem with phloem rays (S) of a living beech infested with *Trypodendron* (46N); cross section of the bark stained with toluidine blue.

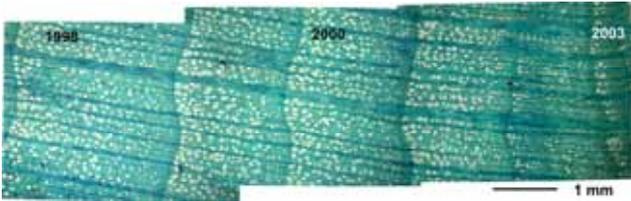


Abb. 12: Holzquerschnitt (Jahring 1998– 2003) des Bohrkerns 163N, von einer *Trypodendron* befallenen Stehend-Buche (gefärbt mit Toluidinblau). Die Holzstruktur in 2003 und 2002 ist anomal.

Fig. 12: Wood cross section (growth ring 1998 – 2003) (stained with toluidine blue) of the bore core 163N of a *Trypodendron* infested living beech. The wood structure in 2003 and 2002 is anomalous.

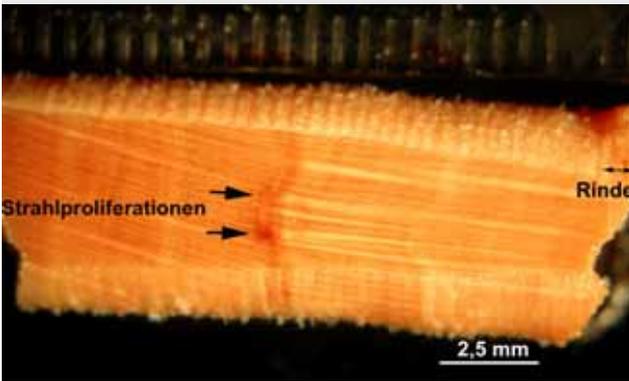


Abb. 13: Querschnitts-Lupenansicht von Bohrkern 9N einer mit *Trypodendron* befallenen Stehend-Buche; zwei Holzstrahlproliferationen sind als hellbraune Flecken (Pfeile) zu erkennen.

Fig. 13: Cross section of bore core 9N of a *Trypodendron* infested living beech; with the stereo microscope wood ray proliferations can be distinguished as light brown flecks (arrows).

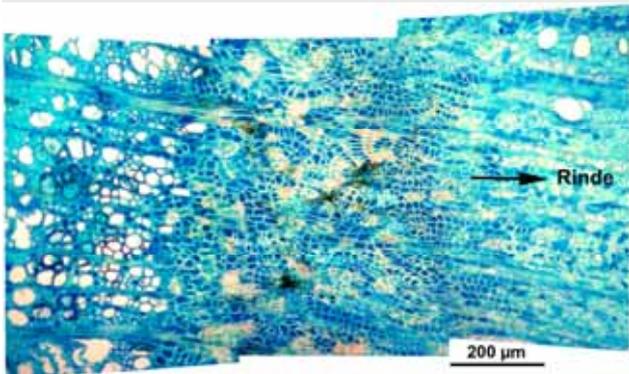


Abb. 15: Holzstrahlproliferation (Jahring 1998) in Bohrkern BWSL 3 einer akut mit Buchenwollschilddaus befallenen Buche, mittig quer geschnitten, mit Toluidinblau angefärbt; der Pfeil zeigt in Richtung Rinde.

Fig. 15: Cross section (stained with toluidine blue) through the centre of a wood ray proliferation (growth ring 1998) in bore core BWSL 3 from a beech acutely infested with *Cryptococcus fagisuga*; the arrow points in direction to the bark.

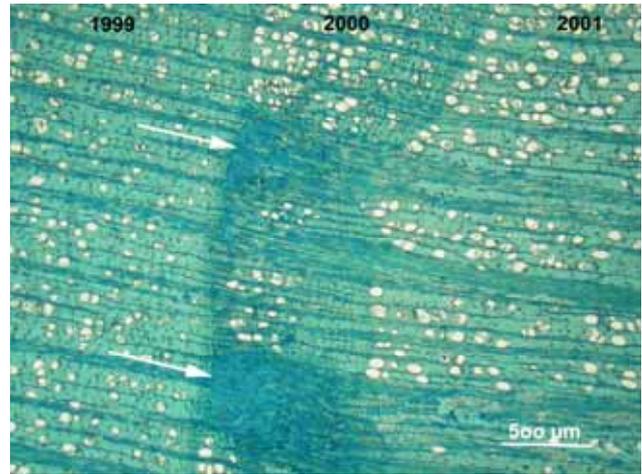


Abb. 14: Holzstrahlproliferationen (Pfeile) im Bohrkern der *Trypodendron* befallenen Stehend-Buche 9N aus Abb. 13; Querschnitt angefärbt mit Toluidinblau. Die Holzstrahlproliferationen beginnen im Jahring 2000 und sind auch im Jahring 2001 noch als stark verbreiterte Strahlen und zentripetale Einbuchtung der Jahringgrenze erkennbar.

Fig. 14: Wood ray proliferation (arrows) in bore core 9N (see fig. 13) of a *Trypodendron* infested living beech; cross section stained with toluidine blue. The wood ray proliferations start in growth ring 2000 and are still to be seen in growth ring 2001 as widened rays and centripetally indented growth ring border .

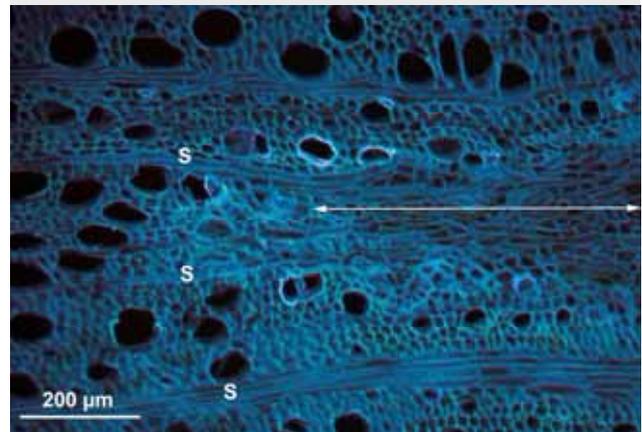


Abb. 16: Zentripetaler Rand einer kleinen Holzstrahlproliferation (Doppelpfeil), axial weiter vom Zentrum der Holzanomalie entfernt; die angrenzenden Gefäße zeigen eine verstärkte Einlagerung von Polyphenolen in die Zellwände. UV Fluoreszenz eines Querschnittes von Bohrkern 163 S, einer mit *Trypodendron* befallenen Stehend-Buche; S = Strahl.

Fig. 16: Centripetal periphery of a small wood ray proliferation (double arrow), axially in some distance from the proliferation centre. The vessels bordering the wood ray proliferation show a higher concentration of polyphenols in the cell walls. UV fluorescence of a cross section of bore core 163S, from a living *Trypodendron* infested beech; S = ray.

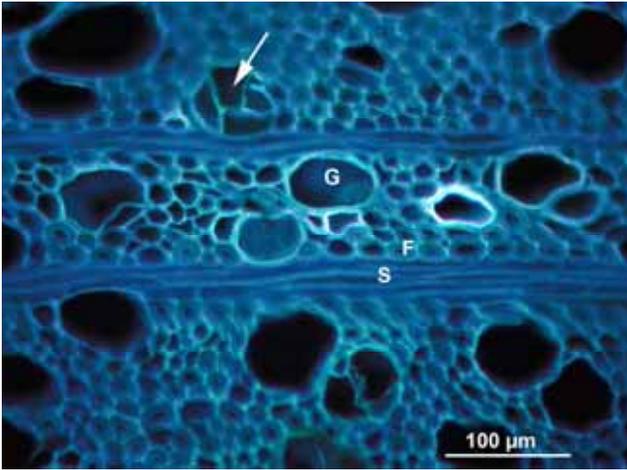


Abb. 17: Axiale Peripherie einer Holzstrahlproliferation mit Verthyllung (Pfeil) der Gefäße und verstärktem Einbau von Polyphenolen in die Zellwände; UV Fluoreszenz eines Querschnittes von Bohrkern 163 S, einer mit *Trypodendron* befallenen Stehend-Buche; S = Strahl, G = Gefäß, F = Fasern.

Fig. 17: Axial periphery of a wood ray proliferation with tyloses (arrow) in adjacent vessels and enhanced concentration of polyphenols in cell walls. UV fluorescence of a cross section of bore core 163S, from a living *Trypodendron* infested beech; S = ray, G = vessel, F = fibres.

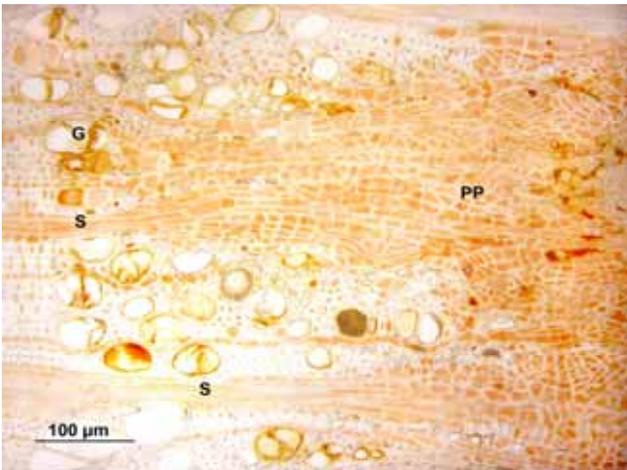


Abb. 18: Zentripetaler Rand einer mittig quer geschnittenen Holzstrahlproliferation (ungefärbt) aus Bohrkern 60N, von einer mit *Trypodendron* befallenen Stehend-Buche. Im proliferierten Parenchym (PP) und in den Thyllen der angrenzenden Gefäße sind braunschwarze Gerbstoffeinlagerungen zu erkennen; S = Strahl, G = Gefäß.

Fig. 18: Cross section (not stained) through the centre of a wood ray proliferation from bore core 60N, from a living *Trypodendron* infested beech; the centripetal border is shown. The proliferated parenchyma (PP) and the tyloses of the adjacent vessels show black brown stained tannins; S = ray, G = vessel.

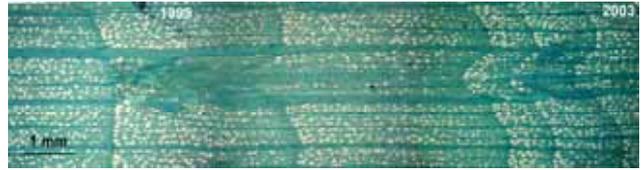


Abb. 19: Holzstrahlproliferation im Bohrkern 60N (Querschnitt mit Toluidinblau angefärbt) einer mit *Trypodendron* befallenen Stehend-Buche. Die Holzstrahlproliferation beginnt in 1999, erstreckt sich über mehrere Jahrringe und führt zur zentripetalen Einbuchtung des nachfolgend gebildeten Holzes über mehrere Jahrringe hinweg.

Fig. 19: Wood ray proliferation in cross section (stained with toluidine blue) of bore core 60N, from a *Trypodendron* infested living beech. The wood ray proliferation starts in 1999, extends over several growth rings and causes indented growth ring borders in later formed wood.

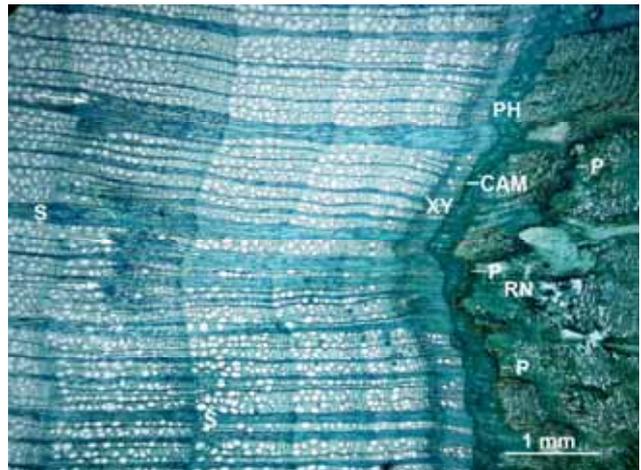


Abb. 20: Querschnitt (gefärbt mit Toluidinblau) eines Bohrkerns aus der Randregion des Schleimflusses. Die Rinde zeigt eine durch Wundperiderm (P) abgeschottete Innennekrose (RN); die Aktivität des Kambiums (CAM) ist gestört, ersichtlich an der anomalen Struktur des jüngsten Phloems (PH) und Xylems (XY). Die Holzstrahlproliferationen (Pfeile) erstrecken sich bis zum Kambium; S = Strahl.

Fig. 20: Cross section (stained with toluidine blue) of a bore core from the periphery of slime flux. The bark shows an inner necrosis (RN), bordered by a suberized wound periderm (P). The activity of the cambium (CAM) is disturbed, visible through the anomalous structure of the youngest phloem (PH) and xylem (XY). The wood ray proliferations (arrows) extend to the cambium; S = ray.

Parenchym im Holz im Vergleich zu einer Kontrollbuche stark angestiegen ist (von 10 auf 30 %) und die leitende Fläche der Gefäße stark abgenommen hat (von 22 auf 7 %) (BECKER, 2005).

Holzanomalien und Strahlproliferationen:

Struktur

Im Holz der mit *Trypodendron* befallenen Stehend-Buchen treten Holzanomalien und Strahlproliferationen auf. Diese sind in quer angeschnittenen Bohrkernen bereits mit dem bloßen Auge oder der Lupe als bräunliche Flecken zu erkennen (Abb. 13). Die mikroskopische Aufnahme von Holzquerschnitten lässt Regionen starker Parenchymproliferation und anomaler Holzbildung erkennen (Abb. 14). Ähnlich strukturierte Holzstrahlproliferationen treten auch bei der akut mit BWSL befallenen Buche (Abb. 15) und bei den Manganfleckbuchen (POLLE et al., 2005; FRITZ et al., 2006) auf. In Abb. 15 ist links der zentripetale Start der Holzstrahlproliferation zu erkennen, mit verthyllten, gruppierten kleinlumigen Gefäßen und Feldern kleiner dünnwandiger Zellen, vermutlich axiales Parenchym. Zwischen die proliferierten Strahlzellen sind kleine gerbstoffhaltige nekrotische Zentren eingestreut. Zentrifugal, in Richtung Rinde, läuft die Holzstrahlproliferation in verbreiterte, aber wieder voneinander zu unterscheidende Holzstrahlen aus. Ein suberinisiertes Wundperiderm an der Grenze zum proliferierten Parenchym, wie es bei den Holzstrahlproliferationen der Manganfleckbuchen (POLLE et al., 2005) vorkommt und auch bei der akut mit Buchenwollschilddlaus befallenen Buche auftritt (POLLE et al., 2005), konnte bei den Holzstrahlproliferationen der Stehendbefall-Buchen in schwacher Ausprägung bislang nur einmal entdeckt werden.

Die Holzstrahlproliferationen zeigen am zentripetalen Rande eine starke Einlagerung von Polyphenolen in die Zellwände, im gesamten Randbereich sind die Gefäße verthyllt (Abb. 16). Dies gilt auch für die tangentiale und axiale Peripherie (Abb. 17). Gerbstoffe sind in den Gefäßthyllen am Rande der Holzstrahlproliferation, aber auch im proliferierten Strahlgewebe selbst zu finden (Abb. 18).

In Querschnitten kann man entweder die mittig geschnittene Holzstrahlproliferation (Abb. 14, 15, 18,) erkennen, oder weiter axial gelegene Bereiche. In der axialen Peripherie ist die Holzstrahlproliferation nur als ein Feld verthyllter Gefäße mit starker Polyphenoleinlagerung zu erkennen (Abb. 17) oder als mehr oder weniger kleines Areal proliferierten Strahlgewebes (Abb. 16) bzw. weitlumiger Holz-zellen; diese werden in Folge zusammen mit den typisch strukturierten Holzstrahlproliferationen als Holzanomalien zusammengefasst.

Die Holzstrahlproliferationen können sich über mehrere Jahrringe erstrecken (Abb. 19) und zu einer zentripetalen Einbuchtung des nachfolgend gebildeten Holzes über mehrere Jahrringe hinweg führen (Abb. 14 und 19). Einige der untersuchten Holzstrahlproliferationen erstrecken sich sogar bis hin zum Kambium. Dies lässt eine Entstehung der Holzstrahlproliferationen durch eine Störung der cambialen Aktivität vermuten. Derartige, bis ans Kambium reichende Holzstrahlproliferationen wurden auch im Holz am Rande des Schleimflusses gefunden (Abb. 20) und treten auch bei den sog. Manganfleckbuchen auf (POLLE et al., 2005; FRITZ et al., 2006). Während eine Holzstrahlproliferation meist nicht breiter als 1 mm in tangentialer Richtung ist, kann sie in Längsausdehnung bis über 1,5 cm Länge erreichen.

Holzanomalien und Strahlproliferationen: Vorkommen

Das Vorkommen und die Zahl der Holzanomalien pro Jahrring wurden in den einzelnen Bohrkernen des *Trypodendron* - Stehendbefall - Paarversuches bestimmt; die Holzstrahlproliferationen sind darüber hinaus auch gesondert gezählt worden. Da die Bohrkerne eine unterschiedliche Anzahl von Jahrringen aufwiesen, wurde für jeden Jahrring die Anzahl der Holzanomalien bzw. Strahlproliferationen durch die Anzahl der Bohrkerne geteilt. So ergab sich eine Häufigkeitsverteilung der Anomalien bzw. Strahlproliferationen in den einzelnen Jahrringen.

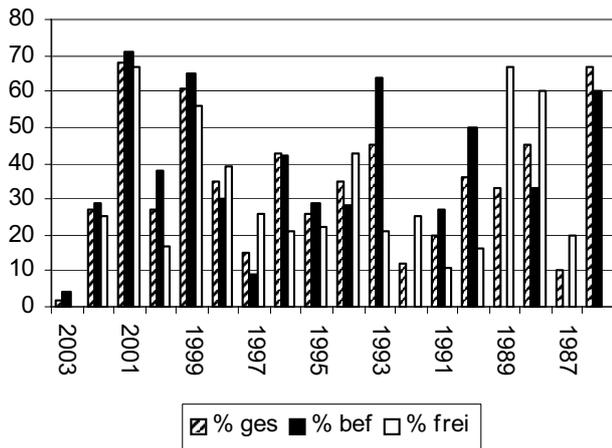


Abb. 21: Prozentsatz der Holzanomalien für jeden Jahrring (1986 – 2003) über alle Bohrkerne des Paarversuchs „Buchen-Stehendbefall mit *Trypodendron*“ ermittelt, ferner getrennt nach befallen (Nord plus Süd) und nicht befallen (Nord plus Süd).

Fig. 21: Percentage of wood anomalies for each growth ring (1986 – 2003) over all bore cores of the pair experiment (infested / non infested) “Living *Trypodendron* infested beeches”; the results were further taken separately for bore cores of infested (north and south) and non infested (north and south) beech trees.

Die Gesamtzahl der Holzanomalien im Jahrring hat über alle Bohrkerne berechnet (N und S, befallen und frei) Maxima im Jahre 2001, 1999 und 1993 (Abb. 21). Eindeutige Unterschiede zwischen den als befallen und als nicht befallen eingestuft Buchen gibt es nicht, auch nicht zwischen den Nord- und Südseiten der Buchenpaare (POLLE et al., 2005).

Abb. 22 zeigt, wie die Häufigkeitsverteilung der Strahlproliferationen im Holz der einzelnen Jahrringe ist. Insgesamt ist der Prozentsatz der Bohrkerne mit Strahlproliferationen für die einzelnen Jahrringe wesentlich geringer als die Anzahl der Holzanomalien. Es gibt sogar Jahre, in denen keine Strahlproliferationen auftreten (1992-1990; 1984). Die Gesamtzahl der Strahlproliferationen im Jahrring hat über alle Bohrkerne berechnet Maxima im Jahre 2001, 2000, 1994, 1988 und 1985. Eindeutige Unterschiede zwischen den als befallen und als nicht befallen eingestuft Buchen gibt es also auch in Bezug auf die Holzstrahlproliferationen nicht (POLLE et al., 2005). Ein stärkeres Vorkommen von Holzstrahlproliferationen auf der Nordseite befall-

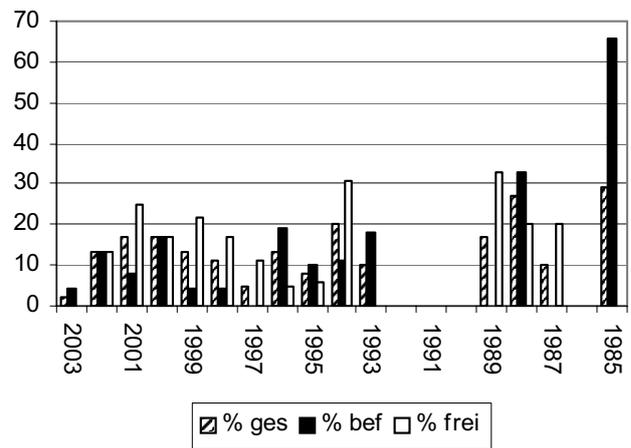


Abb. 22: Prozentsatz der Strahlproliferationen für jeden Jahrring (1985 – 2003) über alle Bohrkerne des Paarversuchs „Buchen-Stehendbefall mit *Trypodendron*“ ermittelt, ferner getrennt nach befallen (Nord plus Süd) und nicht befallen (Nord plus Süd).

Fig. 22: Percentage of wood ray proliferations for each growth ring (1985 – 2003) over all bore cores of the pair experiment (infested / non infested) “Living *Trypodendron* infested beeches”; the results were further taken separately for bore cores of infested (north and south) and non infested (north and south) beech trees.

ner Buchen war nicht zu beobachten (POLLE et al., 2005).

Als Kontrolle zum *Trypodendron* - Stehendbefall – Paarversuch wurde das Vorkommen von Holzanomalien in Bohrkerne *Trypodendron* - freier Buchen aus Hermeskeil (HK), Saar-Hochwald (SH) und Luxemburg (L) (Liegendversuch; Einschlag Oktober 2002) untersucht.

Es wurde eine Graphik erstellt (Abb. 23), aus der hervorgeht, in welchem Jahr die meisten der 26 Bohrkerne (von 9 Buchen) eine Holzanomalie zeigen: Bei diesem Verfahren ist jedoch unberücksichtigt geblieben, dass einzelne Bohrkerne mehr als eine Anomalie pro Jahr aufwiesen, andere hingegen keine.

Abb. 23 lässt erkennen, dass es bei den zum Einschlagtermin *Trypodendron* - freien Buchen des Liegendversuchs viele Jahre ohne Holzanomalien gibt, dass ferner der Prozentsatz der Bohrkerne mit Anomalie stets unter 15 % bleibt, damit also wesentlich geringer ist als beim Paarversuch des *Trypodendron* - Buchen-Stehendbefalls. Besonders hervorzuheben ist, dass nur eine Strahlproliferation bei den 26 untersuchten Bohrkerne (von 9 Bu-

chen) zu finden war. Spitzenwerte an Holzanomalien finden sich in den Jahren 2001, 1999 und 1994. Die Buchen aus Luxemburg zeigten auch im Jahre 2004 noch keinen Liegend-Befall mit *Trypodendron*.

Diskussion

Die Buchen-Rinde der Nordseite (ca. 1 m Stammhöhe) ist bei *Trypodendron* - Stehendbefall stark verdickt und stark zerklüftet im Vergleich zu normalen Buchen ohne *Trypodendron* - Befall; jedoch weisen auch die nicht befallenen Südseiten und die nicht befallenen Partner (Nord- und Südseite) im Paarversuch ähnlich verdickte Rinden auf. Solche verdickten Rinden befallener Buchen zeigen eine nahezu gleich dicke lebende Rinde wie nicht befallene Buchen, trotz unterschiedlich tief reichender Innenperiderme. Durch wiederholte Bildung von Rindennekrosen, die ihren Anfang unter Lenticellen nehmen, entsteht eine borkenartige Außenrinde. *Trypodendron* - befallene Buchen zeigen Rindennekrosen unterschiedlicher Tiefe, die strukturelle Ähnlichkeit mit den durch BWSL - Befall hervorgerufenen Rindennekrosen aufweisen (BRAUN, 1976, 1977). GRÜNER und METZLER (2006) führen diese Grobborkigkeit auf *Nectria* zurück, besonders auf das Vorkommen von *Nectria ditissima*. Durch Buchenwollschildlaus hervorgerufene Rindennekrosen können durch *Nectria* an der Ausheilung gehindert werden (Petercord, 2006). Solche Rindennekrosen kommen aber nicht nur auf der *Trypodendron* - befallenen Nordseite, sondern auch auf der Südseite und beim nicht befallenen Partner des Stehendbefalls vor. Nicht mit *Trypodendron* befallene Stehend - Buchen zeigen vermehrt entweder vollständig ausgeheilte tiefere Rindennekrosen oder flachere Rindennekrosen und darüber hinaus intakte Sklerenchymbänder im Cortex, vermutlich auch mehr Sklerenchym in der restlichen lebenden Rinde (OBERBECK, 2006). Hier könnten zum einen geringere Befallsstärke aber auch die genetische Disposition zur Abwehr eine Rolle für Befall oder Nichtbefall mit *Trypodendron* spielen. Das Vorkommen der Rindennekrosen ist notwendig für den Stehendbefall mit *Trypodendron* (vgl. auch GRÜNER und

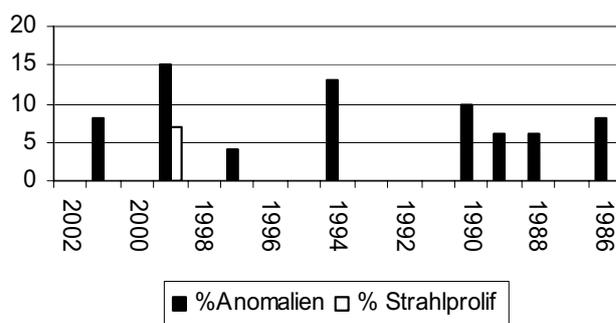


Abb. 23: Prozentsatz der Holzanomalien (und Holzstrahlproliferationen), für jeden Jahrring (1986 – 2002) über 26 untersuchte Bohrkern von 9 *Trypodendron* freien Buchen des Liegendversuches (Einschlag Oktober 2002) ermittelt.

Fig. 23: Percentage of wood anomalies (and wood ray proliferations), for each growth ring (1986 – 2002) over 26 investigated bore cores from 9 *Trypodendron* non infested beeches of “lying beech experiment”(trees felled in october 2002).

METZLER, 2006), aber nicht alle Buchen mit solchen Nekrosen zeigen einen Befall. Es gibt deutliche Hinweise darauf, dass die nicht mit *Trypodendron* befallenen Partner des Stehend-Paarversuches keine echten Kontrollen zu den mit *Trypodendron* befallenen Buchen darstellen.

Diese von außen nach innen tiefer werdenden, aber nicht die inneren Schichten des sekundären Phloems erreichenden Rindennekrosen zeigen einen anderen Bau als die tief im Inneren der Rinde gelegenen Nekrosen am Rande von Schleimfluss oder bei den Manganfleckbuchen. BRAUN (1976, 1977) beschreibt beim Buchenrindensterben *Trypodendron*-Befall erst nach Erreichen der letzten Befallsstufe, die mit *Nectria*-Befall und Schleimfluss einhergeht. Beim Stehendbefall mit *Trypodendron* wird diese letzte Stufe nicht erreicht.

Anders als am Rande des Schleimflusses zeigen 90 % aller untersuchten Buchen des Stehendbefalls nur eine schwache Beeinträchtigung der Struktur und Breite des leitenden sekundären Phloems, aber auch des jüngsten sekundären Xylems. Dies deutet auf eine nur schwache akute Beeinträchtigung der Kambiumaktivität hin; eine klare Unterscheidung zwischen den *Trypodendron* - befallenen und nicht befallenen Stehend - Buchen des Paarversuches ist hier nicht zu treffen. Auch die in der Innenrinde

gelegenen Nekrosen der Manganfleckbuchen gehen auf eine heftige, jedoch nur zeitlich begrenzte kambiale Störung zurück. Akut mit Buchenwollschildlaus befallene Rinden zeigen hingegen eine deutliche (POLLE et al., 2005), Schleimflussbuchen hingegen sogar eine starke akute Beeinträchtigung der Kambiumaktivität bis hin zur Kambiumnekrose. Auch die von GRÜNER und METZLER (2006) untersuchten Bohrkerne mit *Trypodendron* - Bohrlöchern zeigten in der Mehrzahl solche Kambiumnekrosen. Die Autoren nehmen an, dass pilzlich bedingte Kambiumnekrosen den Stehendbefall durch *Trypodendron* begünstigen. Die von uns untersuchten Bohrkerne stammen vom Rande des *Trypodendron*-Befalls. Sie zeigen zwar Grobborkigkeit, aber keine Kambiumnekrosen. Nach HOLIGHAUS und SCHÜTZ (2006) kann allein die Bildung von Weichbastnekrosen durch absterbendes Zellmaterial *Trypodendron* geeignetes Brutmaterial suggerieren. Weder die Breite der letzten Jahrringe (vgl. DITTMAR und ELLING, 2006) noch eine Reduktion der leitenden Gefäßfläche des Xylems (LANGENFELD-HEYSER, unveröffentlicht) sind eng mit *Trypodendron*-Befall verbunden; eine dadurch bedingte geringere Wasserverfügbarkeit wäre für die Biologie des mit *Trypodendron* vergesellschafteten Ambrosiapilzes vorteilhaft. Eine genetisch bedingte Änderung der leitenden Fläche des Xylems als Ursache für *Trypodendron* - Stehendbefall scheint nicht vorzuliegen.

Beim *Trypodendron* - Stehendbefall sind an das Vorkommen von Rindennekrosen stets auch Holz-anomalien gekoppelt, die allerdings auch bei der nicht befallenen Südseite und an Nord- und Südseite der nicht befallenen Partner der Buchenpaare auftreten. Einen eindeutigen Zusammenhang zwischen der Rindennekrosentiefe und der Anzahl der Jahrringe mit Holz-anomalien beim Stehendbefall-Paarversuch gibt es nicht (KURTH, 2006).

Derartige Holzstrahlproliferationen wurden bereits von JAQUIOT (1961) beschrieben und von THOMSEN et al. (1949) und FINK (1986) auf einen Befall mit *Cryptococcus fagisuga* zurückgeführt; sie sind damit ein weiteres Zeichen dafür, dass dem Befall mit *Trypodendron* ein Befall mit Buchenwollschild-

laus vorausgegangen sein kann. Buchen mit keinen oder nur schwachen Rindennekrosen (Liegendversuch) zeigen wesentlich weniger und schwächere Holz-anomalien (nur eine echte Holzstrahlproliferation) und auch kein Stehendbefall mit *Trypodendron*. Auch GRÜNER und METZLER (2006) fanden bei Rinden ohne Nekrosen keinen *Trypodendron*-Befall.

Die Holzstrahlproliferationen sind aus einer Störung der kambialen Aktivität hervorgegangen, die sich über mehrere Jahrringe erstrecken kann, sichtbar an der zentripetalen Einbuchtung der Jahrringe. Die Holzstrahlproliferationen zeigen eine anomale Holz-bildung, vor allem eine Vermehrung des Parenchyms, eine Verringerung der Gefäßanzahl und eine Verringerung der Gefäßdurchmesser; außerdem eine Verthyllung der Gefäße im Randbereich, eine verstärkte Einlagerung von Polyphenolen und eine Gerbstoffeinlagerung. Gegen das normal gebildete Holz wird die Holzstrahlproliferation tangential, zentripetal und axial abgeschottet (POLLE et al., 2005). Da die anomale Holz-bildung wieder in eine normale übergeht, wird von einer nur vorübergehenden Störung des Kambiums, vermutlich durch Buchenwollschildlausbefall, ausgegangen. Es gibt bestimmte Jahre mit vermehrtem Auftreten von Holzstrahlproliferationen, aber nur das Maximum von 1993 fällt mit vorwiegend geringerem Holz-Radialzuwachs in 1992 bei *Trypodendron* befallenen Stehend-Buchen des FA Saar-Hochwald zusammen (vgl. DITTMAR und ELLING, 2006). Auch im Holz der mit Buchenwollschildlaus befallenen Buche sind solche Holzstrahlproliferationen und eine akute Beeinträchtigung des Kambiums zu finden. Am Rande des Schleimflusses sind vergleichbare Holzstrahlproliferationen zu finden, die sich bis zum Kambium erstrecken.

Obwohl die Rinde der Manganfleckbuchen vergleichsweise dünn und wenig gefurcht ist und nur wenige flache Nekrosen der Außenrinde aufweist, finden sich auch hier Holzstrahlproliferationen von ähnlicher Struktur wie beim Stehendbefall mit *Trypodendron*. Auch diese Holzstrahlproliferationen gehen auf eine kambiale Störung zurück. Sie stehen in direkter Verbindung mit Nekrosen in der Innen-

rinde mit anomalem Bau des sekundären Phloems (POLLE et al., 2005). Die Holzstrahlproliferationen der Manganfleckbuchen zeigen eine sehr intensive Einlagerung phenolischer Substanzen auch im zentripetal angrenzenden normal gebauten Holz und das proliferierte Strahlparenchym ist zentripetal gegen eine dunkle Zone aufgelöster Zellen durch ein Wunderperiderm abgeschottet (POLLE et al., 2005). Anders als bei den Holzstrahlproliferationen des *Trypodendron*-Stehendbefalls finden wir hier also eine für Verletzungen (abiotisch oder biotisch) typische Barrierezone und Reaktionszone (TORELLI et al., 1994). Bei den Manganfleckbuchen ist außerdem in die Holzstrahlproliferationen Mangan eingelagert worden (FRITZ et al., 2006). Da die Holzstrahlproliferationen der Manganfleckbuchen ähnlich gebaut sind wie beim Stehendbefall, wo eine Schwärzung durch Mangan nicht vorkommt, ist Mangan als Entstehungsursache für die Holzstrahlproliferationen unwahrscheinlich. Nach KUBINIOK und GERBER (2006) ist Mangan ursächlich für die braun-schwarzen Flecken im Buchenholz.

Literatur

- BECKER, L. (2005): Untersuchungen von Holzanomalien der Buche (*Fagus sylvatica* L.) bei Stehendbefall mittels Bildanalyse. Bachelorarbeit, Fakultät für Forstwissenschaften und Waldökologie, Universität Göttingen.
- BRAUN, H.J. (1976): Das Rindensterben der Buche, *Fagus sylvatica* L., verursacht durch die Buchenwollschildlaus *Cryptococcus fagi* Bär. I. Die Anatomie der Buchenrinde als Basis Ursache. Eur J For Path 6: 136-146.
- BRAUN, H.J. (1977): Das Rindensterben der Buche, *Fagus sylvatica* L., verursacht durch die Buchenwollschildlaus *Cryptococcus fagi* Bär. II. Ablauf der Krankheit. Eur J For Path 7: 76-93.
- DITTMAR, CH. und ELLING, W. (2006): Dendroökologische Untersuchungen von Buchenbeständen in der Programm-Region des INTERREG III A-Projektes. Mitteilungen aus der Forschungsanstalt für Waldökologie und Forstwirtschaft Rheinland-Pfalz Nr. 59/06, S. 31 - 40.
- DÜBELER, A.; VOLTMER, G.; GORA, V.; LUNDERSTÄDT, J. and ZEECK, A. (1997): Phenols from *Fagus sylvatica* and their role in defence against *Cryptococcus fagisuga*. Phytochemistry 45, 51-57.
- FINK, S. (1986): Pathologische und regenerative Anatomie der Holzpflanzen. Habilitationsschrift Forstwissenschaftliche Fakultät. Universität Freiburg.
- FRITZ, E.; LANGENFELD-HEYSER, R.; PETERCORD, R. und POLLE, A. (2006): Mangan im braunfleckigen Holz der Buche (*Fagus sylvatica* L.); Mitteilungen aus der Forschungsanstalt für Waldökologie und Forstwirtschaft Rheinland-Pfalz Nr. 59/06, S. 167 - 180.
- GRÜNER, J.; METZLER, B. (2006): Nectria-Arten an Buchenrinde mit Phloemnekrosen. Mitteilungen aus der Forschungsanstalt für Waldökologie und Forstwirtschaft Rheinland-Pfalz Nr. 59/06, S. 129 - 138.
- HOLIGHAUS, G.; SCHÜTZ, S. (2006): Strategie der Olfaktorischen Wirtsfindung von *Trypodendron domesticum* L. Mitteilungen aus der Forschungsanstalt für Waldökologie und Forstwirtschaft Rheinland-Pfalz Nr. 59/06, S. 119 - 128.
- JACQUIOT, C. (1961) : Note preliminaire sur une maladie du bois de hetre dans l'est de la france. Revue Forestiere Francaise 13 : 167-170.
- KUBINIOK, J. und GERBER, C. (2006): Untersuchungen zu Ursachen der Fleckenbildung in Buchenhölzern an rheinland-pfälzischen und saarländischen Standorten. Mitteilungen aus der Forschungsanstalt für Waldökologie und Forstwirtschaft Rheinland-Pfalz Nr. 59/06, S. 157 - 166.
- KURTH, C. (2006): Strukturelle Parameter von Holz und Rinde in Korrelation zum Trypodendron-Befall stehender Rotbuchen (*Fagus sylvatica* L.). Bachelorarbeit, Fakultät für Forstwissenschaften und Waldökologie, Universität Göttingen.
- LANGENFELD-HEYSER, R.; LANG, A.; FIEBELKORN, G. und POLLE, A. (2004): Untersuchungen zum Stehendbefall scheinbar vitaler Buchen durch Holzbrüter. Projektförderung Rheinland-Pfalz, 2003.
- OBERBECK, E. (2006): Untersuchungen zur Rindenanatomie vitaler Buchen (*Fagus sylvatica* L.) mit Holzbrüter-Stehendbefall. Bachelorarbeit, Fakultät für Forstwissenschaften und Waldökologie, Universität Göttingen.
- O'BRIEN, T.P.; FEDER, N.; and MC CULLY, M.E. (1964): Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue. Protoplasma 59: 367-373.
- PETERCORD, R. (1999): Entwicklung bewirtschafteter Buchen-Edellaubholz-Mischbestände unter dem Einfluß der Buchenwollschildlaus (*Cryptococcus fagisuga* LIND.) unter besonderer Berücksichtigung physiologischer und genetischer Aspekte. Dissertation, Hainholz Verlag, Göttingen und Braunschweig.
- PETERCORD, R. (2003): Schadtypenbeschreibung zur Buchenerkrankung in Rheinland-Pfalz und Luxemburg. <http://www.uni-kl-de/FVA/interreg/berichte.html>
- PETERCORD, R. (2006a): Die Buchenwollschildlaus als Auslöser der Buchenrindennekrose. Mitteilungen aus der Forschungsanstalt für Waldökologie und Forstwirtschaft Rheinland-Pfalz Nr. 59/06, S. 53 - 62.
- PETERCORD, R. (2006b): Totholzmanagement in Buchenwäldern. Mitteilungen aus der Forschungsanstalt für Waldökologie und Forstwirtschaft Rheinland-Pfalz Nr. 59/06, 191 - 202.
- POLLE, A.; LANGENFELD-HEYSER, R.; LANG, C. und OLBRICH, A. (2005): Anatomische Untersuchungen zur Entstehung von Weichbastnekrosen, Holzstrahlproliferationen und Manganflecken in geschädigtem Buchenholz. Bericht Delux Antrag C2/04.

THOMSEN, M.; BUCHWALD, N.F. und HAUBERG, P.A. (1949):
Angreb af *Cryptococcus fagi*, *Nectria galligena* og andre
parasiter paa bog Kandrup og Wunsch's bogtrykheri
Kobenhavn, 1939-43. (zitiert in Jacquot, 1961).

TORELLI, N.; KRIZAJ, B. and OVEN, P. (1994): Barrier zone
(Codit) and wound-associated wood in beech (*Fagus syl-*
vatica L). *Holzforschung und Holzverwertung*, 46: 49-51.

Danksagung

Für die Bereitstellung des Untersuchungsmaterials danken wir den Mitarbeitern der FAWF Rheinland-
pfalz / Trippstadt und Dr. Gerhard Elsner, FVA Niedersachsen / Göttingen. Die Untersuchungen wurden
unterstützt durch das Interreg III A DeLux – Projekt : C2/04 und 01/C/2003.

Autorenanschriften:

Dr. Rosemarie Langenfeld-Heyser, Christa Lang, Dr. Eberhard Fritz, Prof. Dr. Andrea Polle
Institut für Forstbotanik, Georg-August Universität Göttingen
Büsgenweg 2, D-37077 Göttingen
Email: rheyser@gwdg.de
clang3@gwdg.de
efritz@gwdg.de
apolle@uni-goettingen.de

Dr. Ralf Petercord
Forschungsanstalt für Waldökologie und Forstwirtschaft Rheinland-Pfalz
Hauptstr. 16, D-67705 Trippstadt (bis Dezember 2005)
Email: rpetercord@web.de