

Können Stichverletzungen oder Frühfrostereignisse bei *Fagus sylvatica* L. Rauborkigkeit und Holzstrahlproliferationen hervorrufen?

Langenfeld-Heysler, R.; Fiebelkorn, G. und Polle, A.

Zusammenfassung

In der Rinde und im Holz von Buchen mit *Trypodendron*-Stehendbefall wurden Nekrosen bzw. anatomische Veränderungen gefunden (LANGENFELD-HEYSER et al., 2006), die auf eine Vorschädigung schließen lassen. Als mögliche Ursachen dieser Vorschädigung wurden ein Frühfrostereignis (HUART et RONDEUX, 2003) bzw. der Befall durch die Buchenwollschilddlaus (PETERCORD, 2006a) angeführt.

Frostbehandlung der Rinde im November (Frühfrost) führt zu weiträumigen Reaktionen in Rinde und Kambium mit deutlichen strukturellen Veränderungen in Rinde und Holz. Besonders auffällig sind Verbräunungen in Rinde und Kambium, ein anomales Sklerenchymband an der Grenze zwischen leitendem und nicht leitendem Phloem und ein weiträumig fast rein parenchymatisches jüngstes Phloem; dies alles tritt bei Buchen mit *Trypodendron*-Stehendbefall nicht auf. Holzstrahlproliferationen bei Buchen mit *Trypodendron*-Stehendbefall sind zudem räumlich eng begrenzte Strukturen. Rauborkigkeit tritt nicht auf. Frühfrost als Ursache des *Trypodendron* - Stehendbefalls scheidet somit aus.

Tiefe Einstiche, die das Kambium verletzen, führen zu Überwallungen. Das Kambium wölbt sich zentrifugal nach außen. Es sind T-förmige Verbräunungen im jüngsten Holz zu sehen. Verletzen die Einstiche das Kambium nicht, so wölbt es sich nicht zentrifugal nach außen und T-förmige Verbräunungen treten nicht auf. Bei Buchen mit *Trypodendron*-Stehendbefall springen Kambium und Jahrringgrenzen im Bereich der Holzstrahl-Proliferationen zentripetal zurück. T-förmige Verbräunungen wurden nicht gefunden. Das Kambium deutlich verletzende Einstiche oder Risse scheidet somit als Ursache für diese Holzstrahl-Proliferationen aus.

Bereits ein Ankratzen der Rindenoberfläche (FINK, 1986) führt zu Rindennekrosen und damit zu Rauborkigkeit. Es hat ferner Auswirkungen auf die Aktivität des Kambiums (z.B. wird weiträumig vor allem parenchymatisches neues Xylem gebildet) und bewirkt Parenchymproliferationen in der Rinde. Es wird angenommen, dass auch die flachen Stiche der Buchenwollschilddlaus (*Cryptococcus fagisuga*) allein infolge der Verletzung der Rinde strukturelle Veränderungen in Rinde und Holz hervorrufen können.

Der Bildung der Holzstrahlproliferationen bei Buchen mit *Trypodendron*-Stehendbefall muss eine sehr kleinräumige Beeinträchtigung des Kambiums vorausgegangen sein, allerdings ohne Verletzung. Eine Beeinträchtigung durch Substanzen, welche die Buchenwollschilddlaus ausscheidet und die über die Strahlen zum Kambium transportiert werden, ist zu vermuten.

Schlüsselwörter: *Fagus sylvatica* L., *Trypodendron*, Stehendbefall, Frühfrost, Stichverletzung, Anatomie von Rinde und Holz

Do early frost events or bark stitch damage result in rough bark symptoms and wood ray proliferations in *Fagus sylvatica* L. ?

Summary

Beeches infested with *Trypodendron* show necroses and/or anatomical changes in the bark and wood (LANGENFELD HEYSER et al., 2006a), which suggest a predisposition for the infestation by the beetle. An

early frost event (HUART et RONDEUX, 2003) and/or the infestation by the beech scale (PETERCORD, 2006a) were stated as possible causes of this predisposition.

Frost treatment in november (early frost) results in broad reactions of bark and cambium, with conspicuous structural changes in bark and wood. Most conspicuous are the brown colourations in bark and cambium, an anomalous sclerenchyma ring between conducting and non conducting secondary phloem and a broad region of mainly parenchymatic youngest phloem; all these structural changes cannot be seen in living beeches infested with *Trypodendron*. Further, wood-ray-proliferations visible in *Trypodendron* infested living beeches are small, locally restricted structures. A rough bark surface can not be observed. Thus early frost can not be the reason for the infestation of living beeches with *Trypodendron*.

Deep needle stitches , which hurt the cambium, result in formation of a callus from the non hurt cambial zone around the outer periphery of wound. The cambium is centrifugally bulged outwards. The youngest wood shows brown T-like structures. If the needle stitches do not reach the cambium it is not bulged outwards. Brown T-like structures are then not observed. In living beeches infested with *Trypodendron* cambium and growth ring borders are bulged towards the stem center in the region of wood ray proliferations. Brown T-like structures are not visible. Thus, stitches or cracks noticeably hurting the cambium can not be the reason for these woodray-proliferations.

Scratching the bark surface (FINK, 1986) results in formation of bark necrosis and thus a rough stem surface. It further results in changes in cambial activity (e.g. the production of a wide area of mainly parenchymatous new xylem) and results in proliferation of bark parenchyma. It is assumed that even the flat stitches of *Cryptococcus fagisuga* by hurting the bark can already cause structural changes in bark and wood.

The formation of woodray-proliferations in living beeches infested with *Trypodendron* must be the result of a small locally restricted disturbance of the cambium, however, without cambium injury. An interference of cambial activity with substances secreted by *Cryptococcus* and transported via rays to the cambium can assumed.

Keywords: *Fagus sylvatica* L., *Trypodendron* , infestation of living trees, early frost, stitch damage, anatomy of bark and wood

Einleitung

Buchen mit *Trypodendron*-Stehendbefall zeigen eine dicke, zerklüftete Rinde mit Rindennekrosen unterschiedlicher Tiefenstufen (GRÜNER und METZLER, 2006; LANGENFELD-HEYSER et al., 2006a). Außerdem treten in diesen Buchen Anomalien und Strahlproliferationen im Holz auf (LANGENFELD-HEYSER et al., 2006). Ähnlich gestaltete Holzstrahlproliferationen findet man auch bei den sogenannten Manganfleckbuchen (FRITZ et al., 2006), jedoch zeigen die Manganfleckbuchen keine auffällig verdickte, raue Borke (POLLE et al., 2005). Als primäre Ursache für die Grobborkigkeit der Buchen mit *Trypodendron* - Stehendbefall wird ein

Buchenwollschildlaus (BWSL-)befall angenommen (PETERCORD, 2006a; LANGENFELD-HEYSER et al., 2006a), aber auch ein Befall mit *Nectria*, besonders *Nectria ditissima* (GRÜNER und METZLER, 2006) oder die Beteiligung von *Nectria* nach BWSL-Befall (PETERCORD, 2006a). Es stellt sich nun die Frage, ob Stichverletzungen alleine ausreichen, derartige Nekrosen in der Rinde und Strahlproliferationen im Holz zu erzeugen, oder ob außerdem Sekrete der Buchenwollschildlaus dafür erforderlich sind oder auch ein Befall mit *Nectria*. Die Laus gibt bekannterweise Speichelsekrete ab, die zu Mikronekrosen führen (PETERCORD, 2006a) und es ist

bekannt, dass *Nectria* die Ausheilung von Rindennekrosen verhindert (GRÜNER und METZLER, 2006). Rindeneinstiche, die bis ins bereits differenzierte Laubholz reichen, zeigen im nächsten Jahr Kallus im Holzstrahl und die Lage des Kambiums zur Zeit des Einstichs ist leicht zu erkennen (FINK, 1986, in ESCHRICH 1995, S. 293). Der Saugrüssel der BWSL ist allerdings nur 2 mm lang (PETERCORD, 2006a) und würde das Kambium nicht erreichen. Allerdings ist ein solcher Stich des BWSL-Rüssels eine Rindenverletzung. Es ist bekannt, dass Verletzungen der Rinde den Phytohormonspiegel verändern. Durch Behandlung mit Ethrel, das durch Freisetzung von Ethylen einen basipetalen Transport von Auxin verhindert, kam es bei Pappel zu Parenchymproliferation in Holz und Rinde (JUNGHANS et al., 2004; JUNGHANS, 2005).

In der vorliegenden Untersuchung sollten die Reaktionen von Rinde und Holz auf unterschiedlich tiefe Einstiche mit einer Insektennadel untersucht werden, stellvertretend für den Stich des BWSL-Rüssels. Durch solche winzigen Einstiche kann man außerdem kleinste, bis ins Kambium reichende Rindenrisse simulieren.

In der Diskussion um die mögliche Schadursache von *Trypodendron*-Stehendbefall werden auch abiotische Faktoren, insbesondere extreme Frühfrostereignisse aufgeführt (HUART und RONDEUX, 2003; NAGELEISEN und HUART, 2005; PETERCORD, 2006a), Vor dem ersten Auftreten von *Trypodendron*-Stehendbefall der Buchen im Raum Rheinland-Pfalz – Luxemburg im Jahre 2000 war es zu extrem starken Frösten Mitte November 1998 gekommen (PETERCORD, 2006a). Zur Überprüfung dieser Hypothese wurde ein Frühfrostereignis an Buchen experimentell herbeigeführt; dessen Auswirkungen wurden anatomisch analysiert und mit den beobachteten anatomischen Merkmalen der *Trypodendron*-befallenen Stehend-Buchen verglichen.

Material und Methoden

Stichverletzung

Um einen lokalen Massenbefall mit Buchenwollschildlaus (BWSL) zu simulieren, wurden unter

Berücksichtigung des jahreszeitlichen Befallszeitraumes und der Befallsfläche und -intensität gesunde Buchen (ca. 30jährig, im Laubmischbestand, Hanglage, Forstbotanischer Garten, Göttingen) mit Insektennadeln behandelt.

Mitte Mai 2005 wurden je drei Äste von drei Buchen mit glatter Rindenoberfläche auf einer ca. 3 x 2 cm großen Rindenfläche mit Insektennadeln verletzt. Die Nadel wurde eingestochen, bis sie auf Widerstand stieß. Dabei kann es sich um primäre Phloemfaserbündel aber auch um die Kambiumregion oder auch das neu gebildete Holz gehandelt haben. Mitte Mai hat laut Untersuchungen von ESCHRICH (1995; S. 274) die Frühholzbildung der Buche begonnen. Die Einstiche waren unregelmäßig auf der Fläche verteilt, im Abstand von 2mm bis 8 mm maximal.

Nach der Vegetationsphase (Anfang Oktober 2005) wurden die behandelten Buchenaststücke herausgesägt und in FAE-Lösung (70 % Ethanol: 37 % Formaldehyd: Eisessig / 90: 5: 5) fixiert.

Nach Überführung der Proben in Ethanol wurden 20 – 30 µm dicke Querschnitte mit einem Schlittenmikrotom (Reichert, Wien, Austria) angefertigt. Die Querschnitte wurden mit Toluidinblau (0,05 % in 50 mM Phosphatpuffer, pH 7.0) (O'BRIEN et al., 1964) bzw. Phloroglucin/HCl 5 Minuten gefärbt und in 50 % Glycerin auf Objektträgern mit einem Deckglas eingedeckelt. Ferner wurden ungefärbte Mikrotomschnitte direkt in 50 % Glycerin eingeschlossen. Die Schnitte wurden mikroskopisch analysiert und photographiert (Nikon Coolpix 4.500, Tokyo, Japan).

Im Lichtmikroskop (Axioplan, Zeiss, Oberkochen, Deutschland) wurde die Rinde auf Nekrosen und das Holz auf induzierte Strahlproliferationen untersucht; außerdem wurde das Augenmerk auf Gerbstoffeinlagerungen gerichtet. Ein verstärktes Auftreten von Polyphenolen (Lignin, Suberin) wurde im Fluoreszenzmikroskop (Zeiss Filterkombination G 365, FT 395, LP 420) untersucht.

Froststress-Versuch

Um anatomische Veränderungen durch Frühfrost an Buche festzustellen, wurde Anfang November 2004

eine halbstämmige Frostbehandlung an Buchenstämmen in einem Laubmischbestand (Forstbotanischer Garten, Göttingen) durchgeführt. Die Frostbehandlung erfolgte mit Plastiktüten, die mit klein gehacktem Trockeneis (-78,8°C) gefüllt eine durchschnittliche Temperatur von ~ -35°C an der Stammoberfläche erzielten. Der Froststress-Bereich wurde mittels Goldfolie nochmals isoliert, um die Temperatur möglichst lange konstant zu halten. Der Froststress erfolgte über ca. 6 Stunden.

Die Behandlungsstellen wurden mit Filzschreiber markiert. Nach der Vegetationsphase im November 2005 wurden die dem Froststress ausgesetzten Aststücke herausgesägt und in FAE-Lösung (70 % Ethanol: 37 % Formaldehyd: Eisessig / 90: 5: 5) fixiert. Außerdem wurden die gegenüberliegenden Asthälften als Kontrollen fixiert. Nach Überführung der Aststücke in Ethanol wurden sie wie unter Methode „Stichverletzung“ beschrieben weiterbehandelt.

Ergebnisse - Stichverletzung

Anatomie der Rinde

Obgleich sehr dünn hat die Insektennadel im Periderm deutliche Löcher hinterlassen (Abb. 1 – 3; alle Abbildungen befinden sich auf den Farbbildseiten). Die Stiche erreichten unterschiedliche Tiefen. In jedem Falle wurde ein Wundperiderm mit seitlichem Kontakt zum Oberflächenperiderm eingezogen, um das Rindeninnere gegen die Außenluft abzuschotten (Abb. 1). Dadurch wird besonders im Bereich des Einstichs primäre Rinde, aber je nach Einstichtiefe auch sekundäres nicht leitendes Phloem nach außen abgespalten. Dieses Wundperiderm (Abb. 2) zeigt Polyphenole in den Zellwänden (Abb. 3).

Vom Wundperiderm nach innen gelegen befindet sich proliferiertes parenchymatisches Gewebe (Abb. 2), das vom Wundphellogen nach innen, wahrscheinlich aber auch vom Kambium nach außen (phloemseits) abgegeben wurde; es können auch proliferierte Parenchymzellen des nicht leitenden sekundären Phloems daran beteiligt sein. Eine solche Proliferation der Rindenzellen findet sich bei tiefen Einstichen, aber auch bei Einstichen, die ge-

rade eben den Phloemfaserring durchstoßen haben. Die Zellwände dieses proliferierten Parenchyms enthalten keine Polyphenole (Abb. 3). Im Zentrum des Einstichs (Abb. 1) ist die Parenchymproliferation dicker als an seinem Rand.

Das V - förmig nach außen gerichtete Kambium (Abb. 2) ist als breiteres beigefarbenes Band englumiger Zellen zu erkennen. In der Nähe des Einstichzentrums wird xylemseits vom Kambium Parenchym gebildet (siehe grüne Anfärbung des Zellinhaltes in Abb. 2), dessen Zellwände anders als beim phloemseits gelegenen proliferierten Parenchym Polyphenole aufweisen (Abb. 3).

Das leitende Phloem besteht im Zentrum des Einstichs hauptsächlich aus Parenchym mit wenigen kleinlumigen Siebröhren (Abb. 4). Weiter von der Einstichstelle entfernt ist das leitende Phloem schon wieder ähnlich gebaut wie normales leitendes Phloem (Abb.14). Zahl und Durchmesser der Siebröhren steigen, der Flächenanteil des Parenchyms nimmt ab.

Der tiefe Einstichkanal

Der in Abb. 5 gezeigte tiefe Stichkanal reichte bis in das im Mai 2005 bereits angelegte jüngste Xylem. In diesem Bereich füllte sich der Stichkanal mit relativ großen Parenchymzellen. Im reifen Holz wird der Stichkanal durch proliferierenden Kallus aus Holzstrahlen angefüllt (FINK, 1986, Abb. 151); im unreifen Holz schließt sich der Stichkanal und ringsherum wird Kallusgewebe gebildet. Dort wo der Stichkanal im Holz nicht mehr zu sehen ist, liegen die neuen nach der Stichverletzung gebildeten Holzelemente, hier befand sich das Kambium bei Stichverletzung (FINK, 1986). In Abb. 5 und Abb. 6 ist allerdings zu sehen, dass der tiefe Insektennadelstich auch noch längere Zeit als Kanal in dem nach Einstich gebildeten proliferierten Xylem sichtbar bleibt. Es dauert einige Zeit, bis das durch den tiefen Stich verletzte Kambium repariert ist. Es entsteht eine T-förmige Verbräunung. Der horizontale Balken liegt dort, wo sich das Kambium zum Zeitpunkt des Einstichs befand.

Das verletzte Kambium bildet proliferiertes Parenchym rings um den Einstich; er wird überwältigt. Im



Abb. 1: Rinde und Holz eines Buchenastes mit unterschiedlich tiefen Stichverletzungen der Rinde. Eine T-förmige braune Zone (Pfeil) ist im jüngsten Holz im Zentrum des rechten tiefen Einstichs zu sehen. Querschnitt, ungefärbt. OP = Oberflächenperiderm, WP = Wundperiderm, Pfeilspitzen = Kambium.

Fig. 1: Bark and wood of a beech stem with the bark hurt by needle stitches of different depth. A T – shaped brown structure (arrow) is visible in the youngest wood in the center of the deepest stitch at the right side. Cross-section, unstained. OP = normal periderm, WP = wound periderm, arrow heads = cambium.

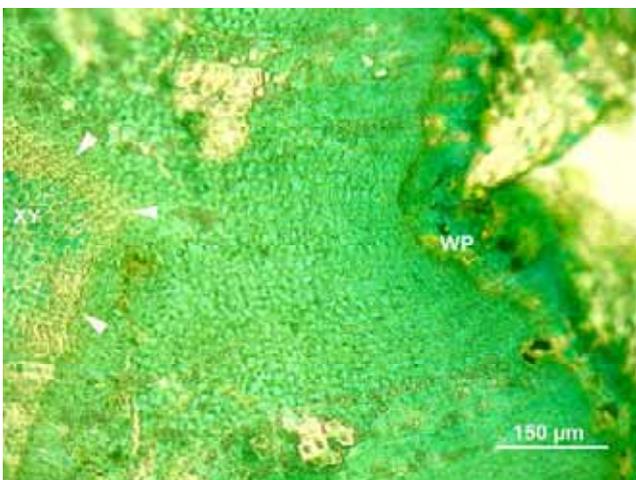


Abb. 2: Nadeleinstich mittlerer Tiefe, Zentrum. Auf ein V-förmig nach innen springendes Wundperiderm (WP) folgt eine breite Zone proliferierten Parenchyms, an die sich das Kambium (Pfeilspitzen) und proliferiertes Xylem (XY) anschließen. Querschnitt, Toluidinblau.

Fig. 2: Needlestitch of medium deepness, stitch center. The centripetally directed V – shaped woundperiderm (WP) is followed by a wide zone of proliferated parenchyma, then followed by the cambium (arrow heads) and proliferated xylem (XY). Cross section, toluidine blue stained.

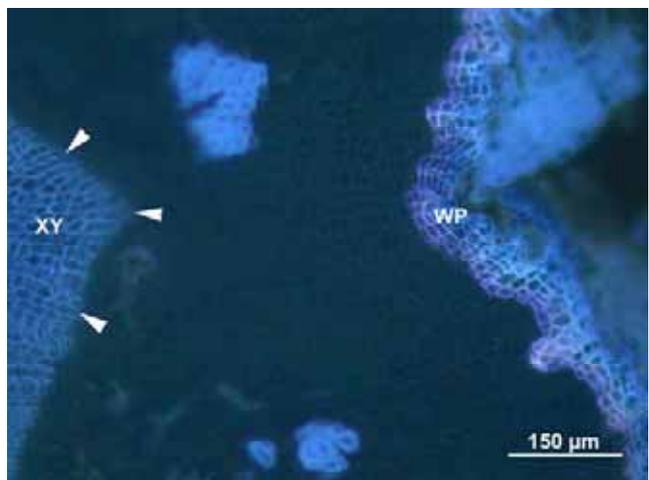


Abb. 3: Autofluoreszenz der Polyphenole zu Abb. 2. Polyphenole zeigen das Wundperiderm (WP), die Sklerenchymnester der proliferierten Rinde und das proliferierte Xylem (XY).

Fig. 3: Autofluorescence of polyphenols to fig.2. Polyphenolic substances are visible in woundperiderm (WP), groups of sclerenchyma in the proliferated bark and in the cell walls of the proliferated xylem (XY).

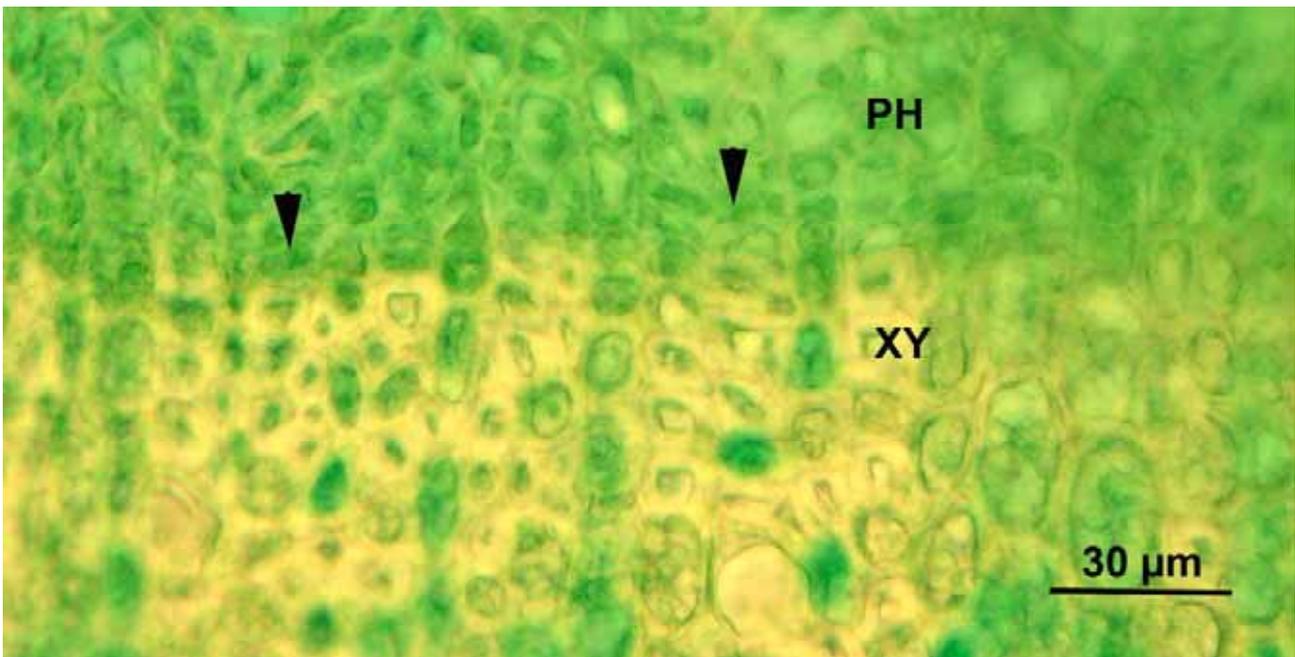


Abb. 4: Grenze Xylem (XY) zum jüngsten Phloem (PH), im Zentrum des Einstichs. Querschnitt, Toluidinblau. Pfeilspitzen = Kambium.

Fig. 4: Border of xylem (XY) and youngest phloem (PH), in the center of the needle stitch. Cross section, toluidine blue stained; arrowheads = cambium.

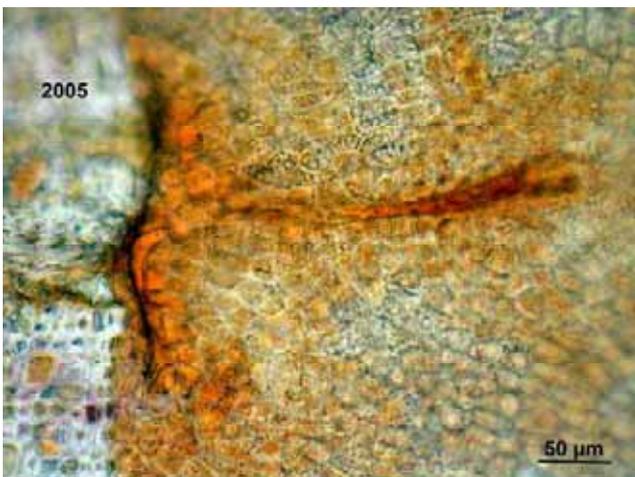


Abb. 5: T-förmige braune Struktur im Zentrum der Stichverletzung, an der Grenze zum diesjährigen (2005), vor Einstich gebildeten Holz. Das jüngste, nach Einstich gebildete Xylem besteht hier ausschließlich aus isodiametrischen Zellen. In Verlängerung der Einstichsachse bleibt ein Kanal längere Zeit sichtbar. Querschnitt gefärbt mit Phloroglucin HCl auf Lignin.

Fig. 5: T-shaped brown scar in the stitch center, at the border of this year wood (2005), formed before the stitch event. The youngest wood, buildt after the stitch event, here is only formed by isodiametric cells. In prolongation of the stitch axis a chanel remains visible for a longer time. Cross section stained with phloroglucinol-HCl for lignin.

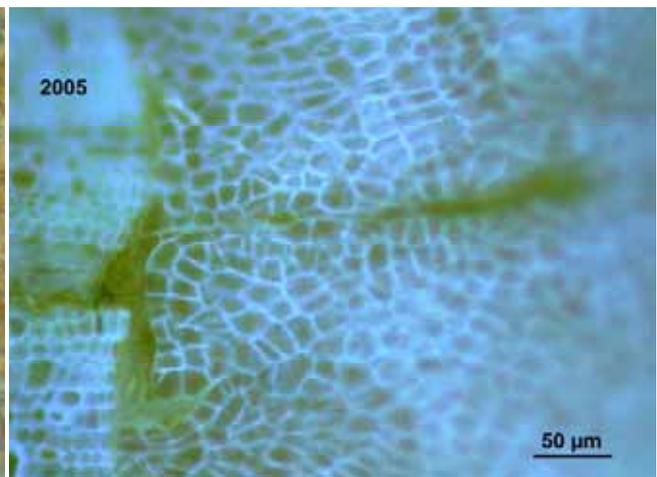


Abb. 6: Autofluoreszenz der Polyphenole zu Abb. 5.

Fig. 6: Autofluorescence of polyphenolic substances in fig. 5.

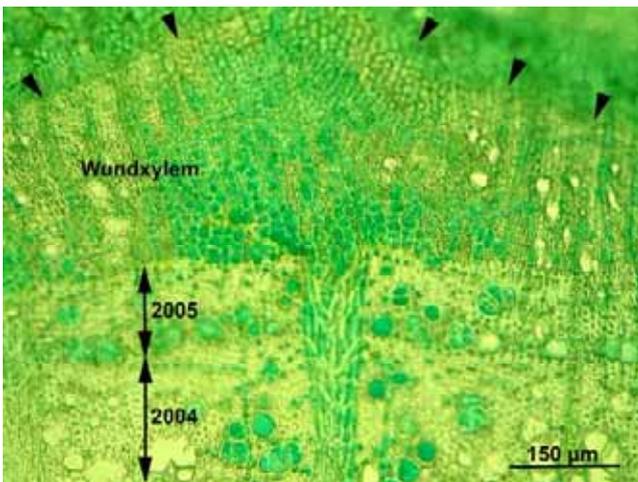


Abb. 7: Wundreaktion im Xylem; diesjähriges (2005, vor Einstich) und letztjähriges (2004) Xylem nahe dem Zentrum einer tieferen Stichverletzung. Querschnitt, Toluidinblau.

Fig. 7: Woundreaction in xylem; this year (2005, before stitch event) and previous year (2004) xylem next to the center of a deeper stitch. Cross section, toluidine blue stained.

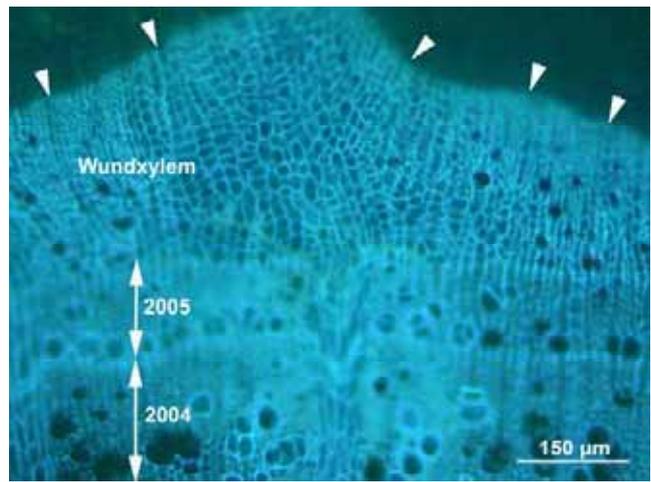


Abb. 8: Autofluoreszenz der Polyphenole zu Abb. 7. Fig. 8: Autofluorescence of polyphenolic substances in fig. 7.



Abb. 9: Übersicht über verdickte Rinde und jüngstes Holz eines Buchenastes nach Frostbehandlung, mit Verbräunung des Kambiums (Pfeilspitzen), der Strahlen und des äußeren Cortex, anomalem Sklerenchymring (SK2) am Rande des leitenden Phloems und verdicktem primärem Phloemfaserring (SK1). Querschnitt; Toluidinblau.

Fig. 9: Overview of the thickened bark and the youngest wood of a beech stem after frost treatment, showing brown colouration in cambium (arrowheads), rays and outer cortex, further an anomalous sclerenchyma ring (SK2) at the edge of the conducting phloem and a thickened primary phloem fiber ring (SK1). Cross section, stained with toluidine blue.

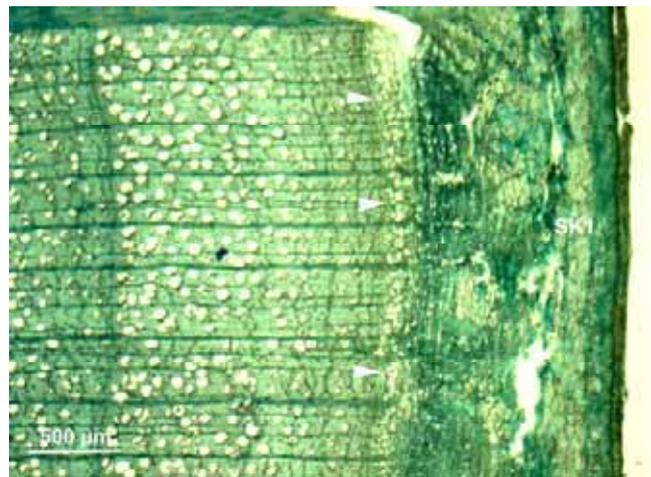


Abb. 10: Übersicht über Rinde und Holz eines nicht gestressten Buchenastes (Kontrolle zu Abb. 9). mit deutlichem Band großlumiger Siebröhren in Kambiumnähe (Pfeilspitzen). Querschnitt; Toluidinblau.

Fig. 10: Overview of bark and wood of a non stressed beech stem (control to fig. 9), with a conspicuous band of sieve tubes of wide diameter next to the cambium (arrowheads). Cross section, stained with toluidine blue.

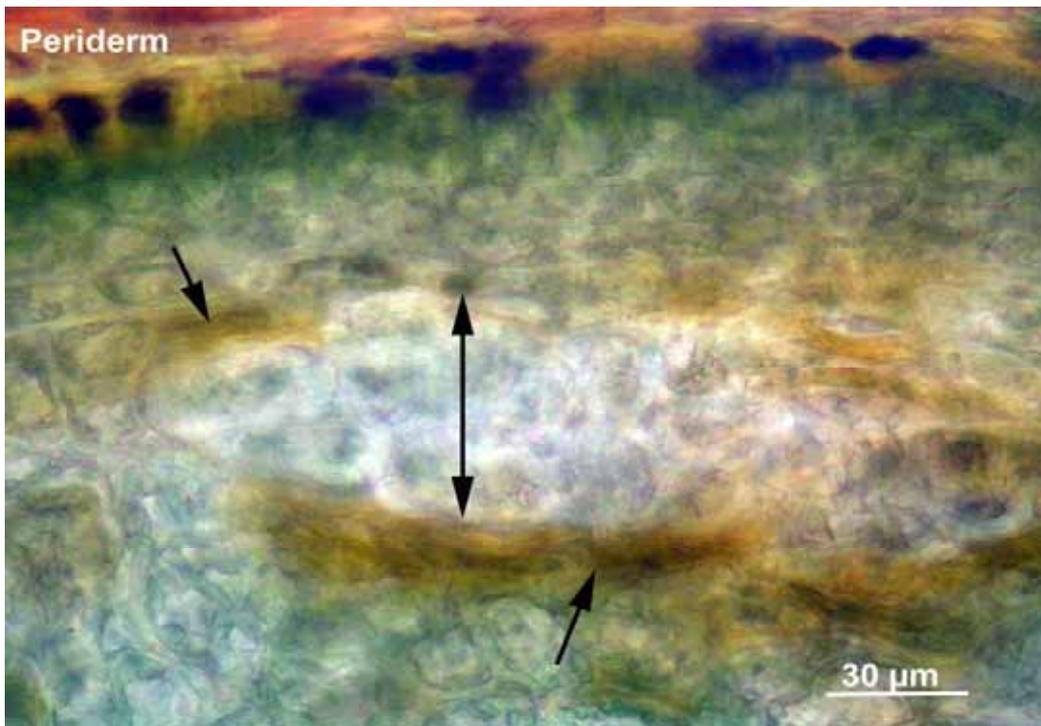


Abb. 11: Ausschnitt aus der primären Rinde eines Buchenastes nach Frostbehandlung mit Ketten verbräunter Zellen (Pfeil) und anomalen Gruppen dickwandiger Zellen (Doppelpfeil). Querschnitt, Toluidinblau.

Fig. 11: Detail of the cortex of a beech stem after frost treatment; chains of brown coloured cells (arrow) and anomalous groups of thickened cells (double arrow) can be seen. Cross section, toluidine blue stained.



Abb. 12: Buchenast nach Frostbehandlung; Querschnitt; Detail leitendes und nicht leitendes sekundäres Phloem; Autofluoreszenz der Polyphenole. Neben dem neu entstandenen anomalen Sklerenchymband (SK2) mit starker Polyphenolautofluoreszenz zeigt das nicht leitende sekundäre Phloem außerhalb der Strahlen verdickte Zellwände mit erhöhtem Polyphenolgehalt (Pfeil).

Fig. 12: Beech stem after frost treatment; cross section; detail of conducting and non conducting secondary phloem; autofluorescence of polyphenolic substances. Beside the newly formed anomalous sclerenchyma ring (SK2) with intense autofluorescence of polyphenolic substances the non conducting secondary phloem except of the rays shows thickened cell walls with enhanced concentration of polyphenolic substances (arrow).

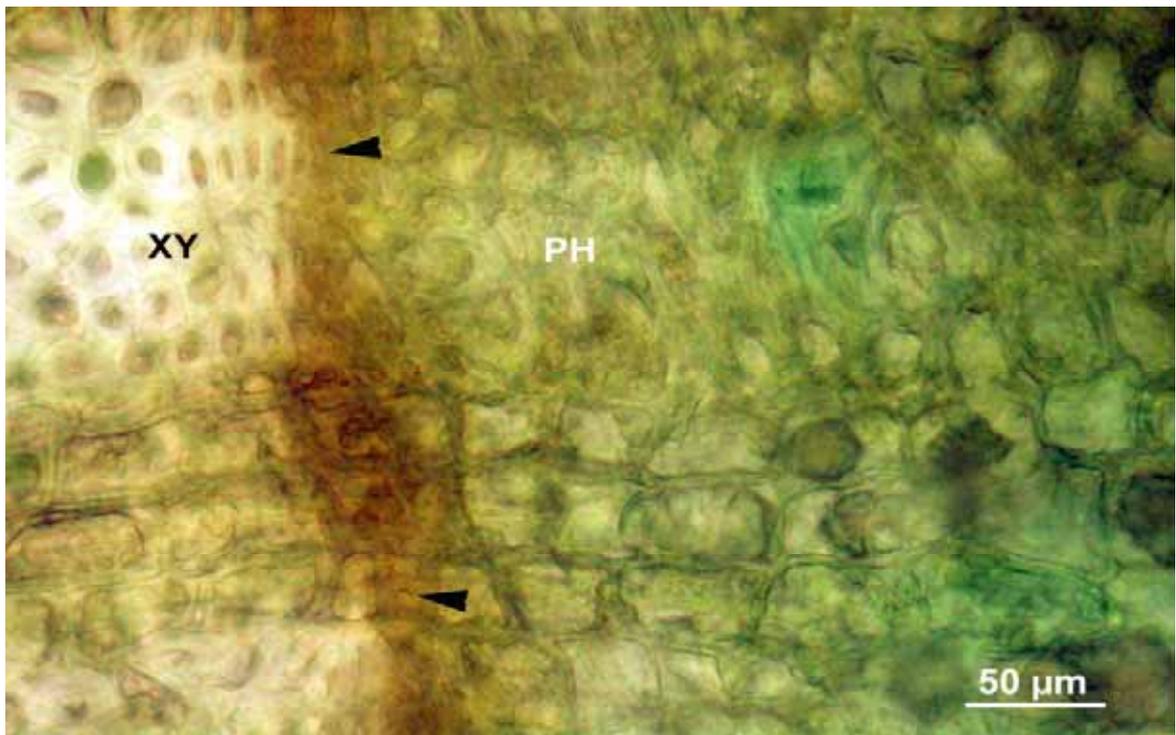


Abb. 13: Buchenast nach Frostbehandlung. Ausschnitt aus jüngstem sekundären Phloem (PH), Kambium (Pfeilspitze) und jüngstem sekundären Xylem (XY) im Zentrum der Frostbehandlung. Querschnitt; Toluidinblau.

Fig. 13: Beech stem after frost treatment. Detail of youngest secondary phloem (PH), cambium (arrow head) and youngest secondary xylem (XY) in the center of the frost treatment. Cross section, stained with toluidine blue.

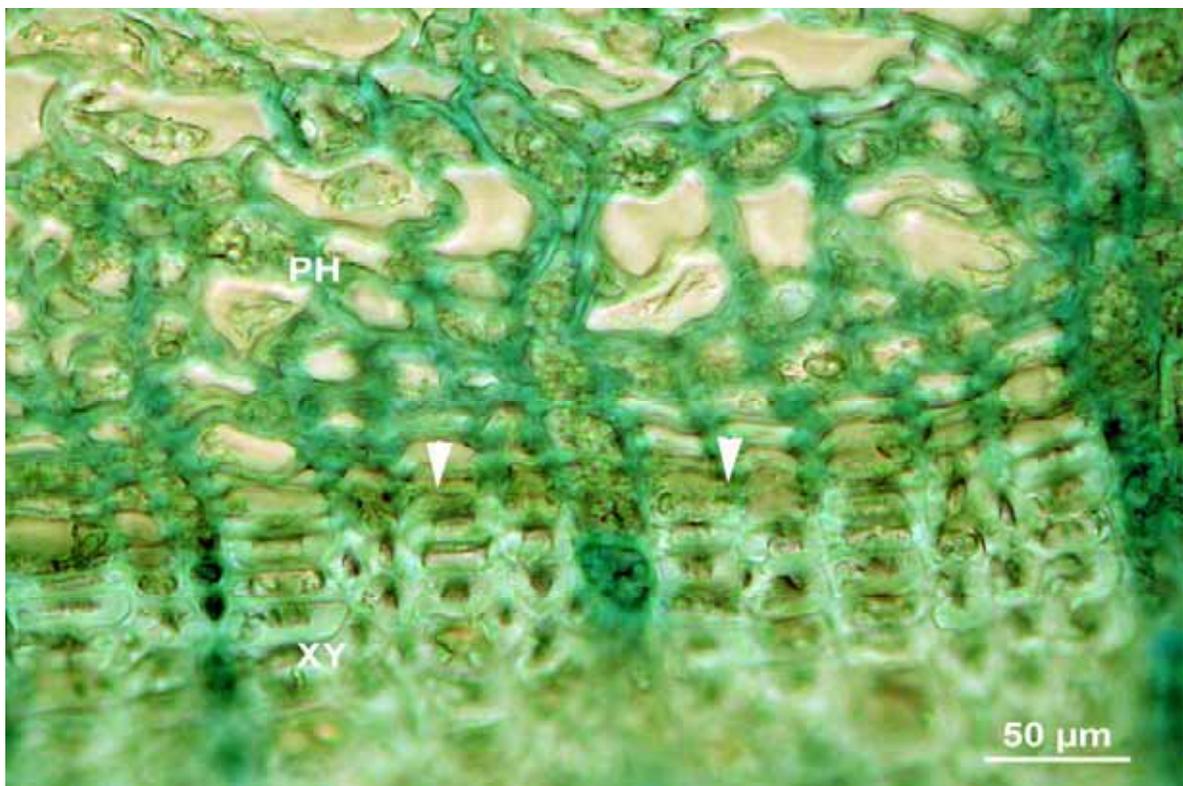


Abb. 14: Buchenkontrollast. Ausschnitt aus jüngstem sekundären Phloem (PH), Kambium (Pfeilspitze) und jüngstem sekundären Xylem (XY). Querschnitt; Toluidinblau.

Fig. 14: Beech stem, control. Detail of youngest secondary phloem (PH), cambium (arrow head) and youngest secondary xylem (XY). Cross section, stained with toluidine blue.

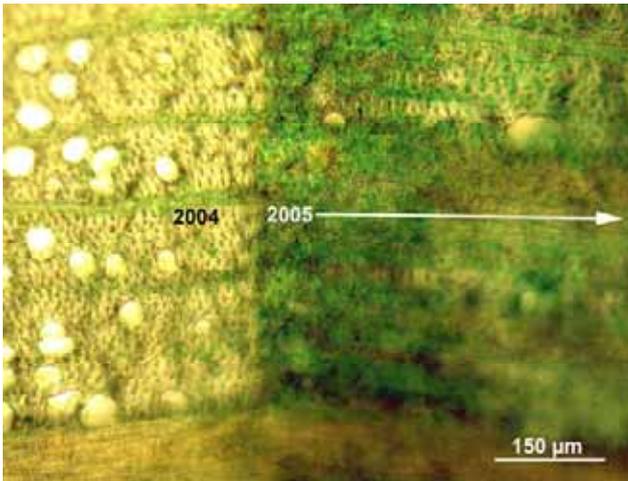


Abb. 15: Buchenast nach Frostbehandlung. Ausschnitt aus dem Beginn des jüngsten sekundären Xylems (2005) mit Übergang zum Spätholz des Vorjahres (2004). Querschnitt; Toluidinblau.

Fig. 15: Beech stem after frost treatment. Detail of the beginning of the youngest secondary xylem (2005) at the border of the previous year (2004) late wood. Cross section, stained with toluidine blue.

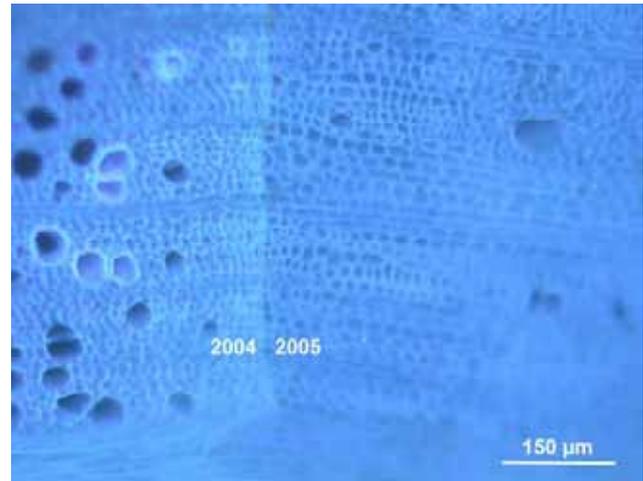


Abb. 16: Autofluoreszenz der Polyphenole in Abb. 15.

Fig. 16: Autofluorescence of polyphenolic substances in fig. 15.

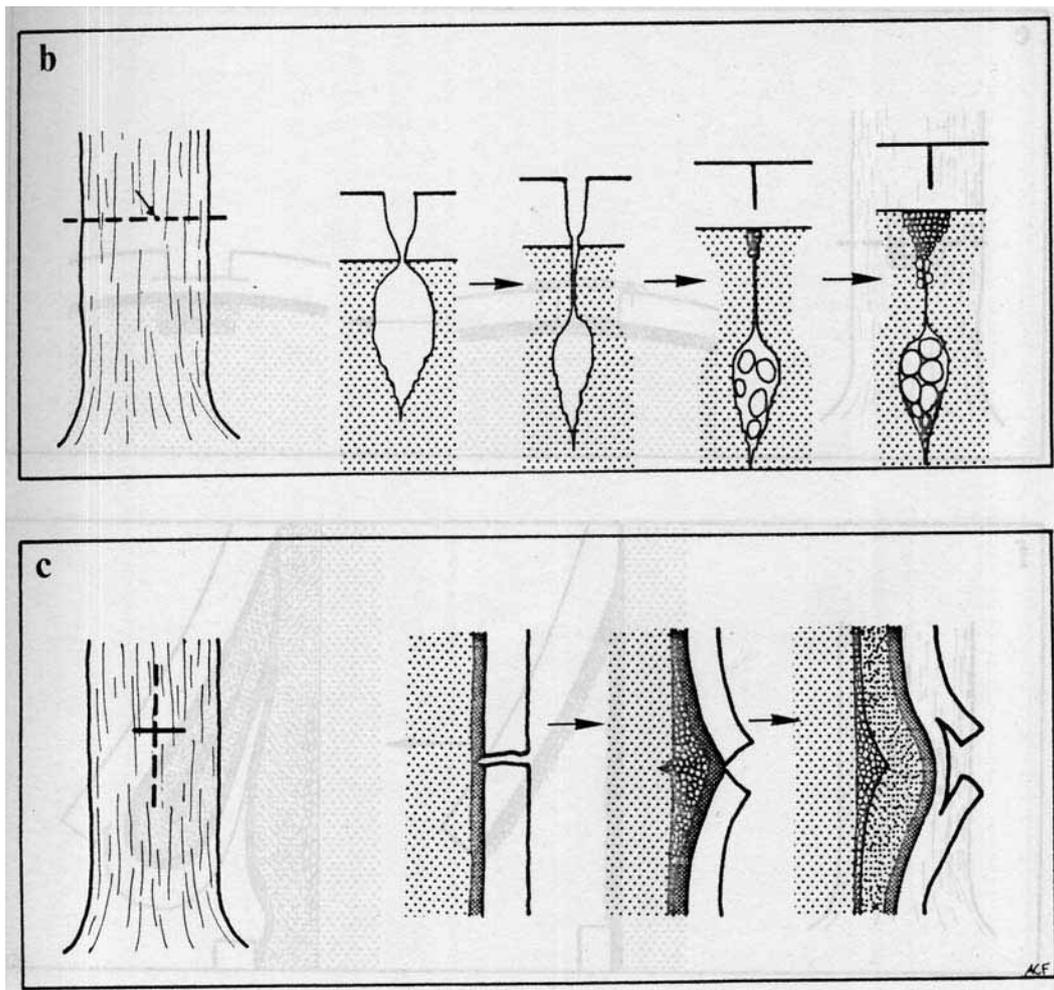


Abb. 17: (eingescannt Abb. 149b,c aus FINK 1986). Wundheilung bei Einstich (b) und bei Einschnitt (c).

Fig. 17: (scanned; fig. 149 b,c in FINK, 1986). Wound healing after stitch (b) and incision (c).

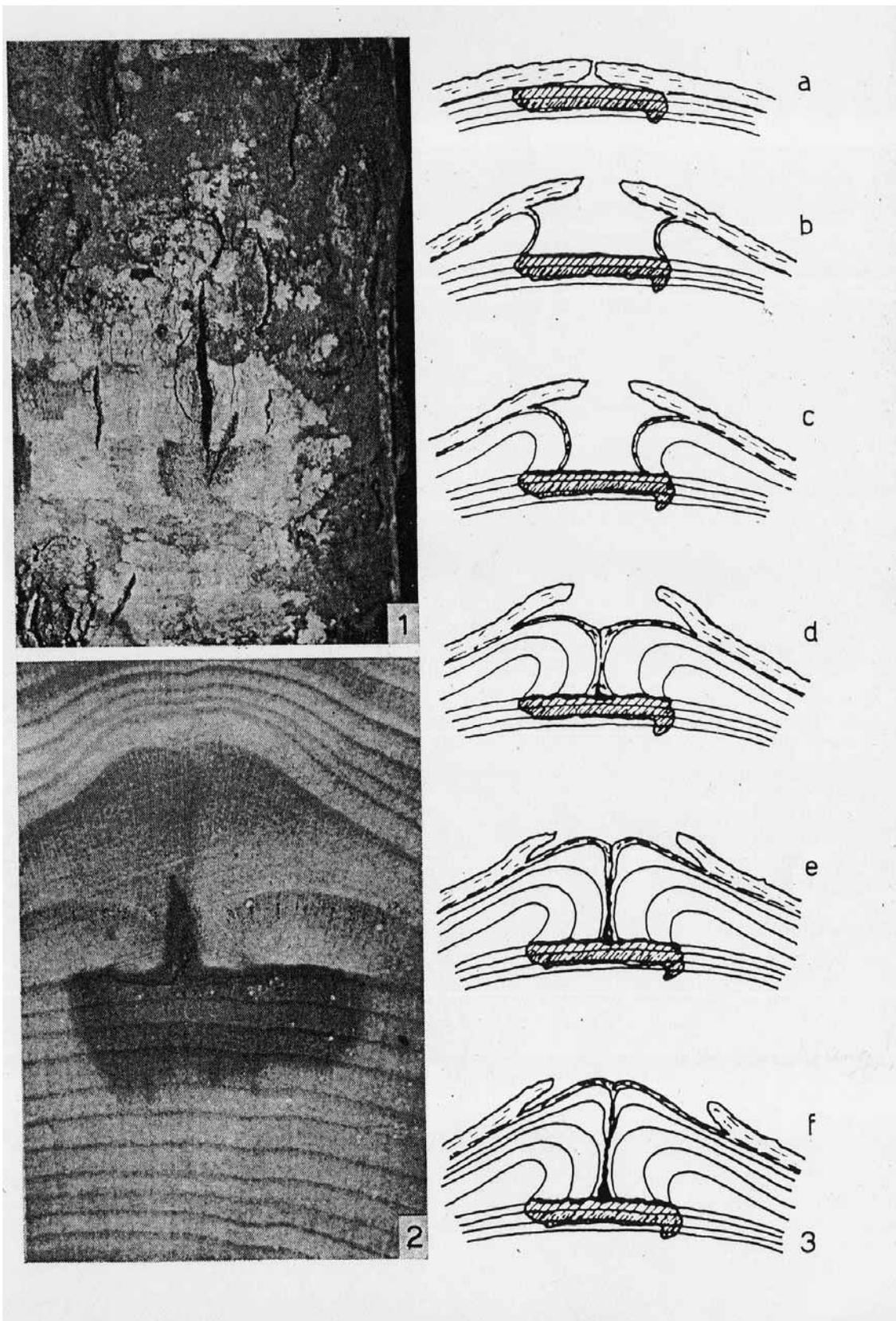


Abb. 18: (aus BOSSHARD, 1965, Abb. 1-3 eingescannt). Buchenrinde mit Haarriss und Überwallung des Haarrisses. (1) Rindenriss, (2) Mosaikfarbkern im Buchenholz mit T-Balken; (3) Entstehung der Rindennarben und der T-förmigen Farbkernzone; (3a) Haarriss mit verbräuntem Kambium; tangentialer T-Balken; (3b bis f):Stufen der Wundüberwallung; radialer T-Balken.

Fig. 18: (see BOSSHARD, 1965, fig. 1 – 3; scanned). Beech bark with hairline crack and its healing by formation of wound callus. (1) bark crack; (2) Beech wood with brown coloured T- shaped scar (3) Development of the bark scars and the brown coloured T – shaped scars. (3a) hairline crack with brown coloured cambium, tangential bar of the T-shaped scar. (3b to 3f) stages of wound healing, radial bar of the T-shaped scar.

Zentrum des Einstichs entsteht so eine nach außen vorgewölbte Parenchymmasse; hierdurch wölbt sich das Kambium zentrifugal nach außen (Abb. 7). Das vom Kambium nach innen abgegebene Parenchym zeigt Polyphenole in den Zellwänden (Abb. 8), anders als das zwischen Kambium und Wundperiderm gelegene proliferierte Parenchym (Abb. 3).

Anatomie des jüngsten und des letzjährigen Holzes

Wie bereits erwähnt, bildet das verletzte Kambium im unmittelbaren Einstichbereich xylemseits nur proliferiertes Parenchym. Hieran sind nicht nur die Strahlzellen sondern alle Zellen des Kambiums beteiligt. Wie alle xylemseits gebildeten Zellen enthalten auch die Zellwände des proliferierten Wund-Xylemparenchyms Polyphenole (Abb. 8).

Mit zunehmender Entfernung vom Einstichzentrum wird eine weniger dicke Schicht proliferierten Parenchyms gebildet (Abb. 7) und allmählich treten auch kleinelumige Gefäße auf, die mit wachsendem Abstand vom Einstichzentrum großlumiger und zahlreicher pro Flächeneinheit werden (Abb. 7 und 8). In Abb. 1 ist eine T-förmige braune Zone im jüngsten Holz im Zentrum des Einstichs der Insektennadel zu sehen. Rechts davon sieht man eine Zone im jüngsten Holz, in der die Wundwirkung des Nadelstiches mit zunehmender Entfernung von der Einstichstelle geringer wird.

Im Xylem des Jahres 2004 und im bis Mai 2005 gebildeten neuen Xylem findet man im Einstichbereich Verthyllungen (Abb. 7), Gerbstoffeinlagerungen (Abb. 1) und auch eine verstärkte Einlagerung von Polyphenolen in den Zellwänden, besonders der Gefäße (Abb. 8). Außerdem finden sich Polyphenole in den Lumina der Fasern (Abb. 8).

Einstiche, die nur bis ins äußere nicht leitende sekundäre Phloem gehen, zeigen keine T-förmigen Verbräunungen im Xylem, wohl aber anomales Xylem mit hohem Parenchymanteil (Abb. 1). Da die Proliferation hier nicht so stark ist, wölbt sich das Kambium hier nur wenig nach aussen. Auch ist das Ausmaß der Verthyllung und Gerbstoffanreicherung im Holz des Vorjahres hier geringer (Abb. 1).

Ergebnisse - Froststress

Anatomie der Rinde

Nach einer kurzfristigen (6h) Frostbehandlung bei -35°C , Anfang November 2004 an glattrindigen Ästen ca. 30 Jahre alter Buchen eines Kalkstandortes (Wäldchen, Forstbotanischer Garten) konnten Rindenrisse auch 1 Jahr später nicht festgestellt werden, auch keine Rindennekrosen (vergleiche Abb. 9 Froststress und Abb. 10 Kontrolle). Die Rinde des frostgestressten Astes ist dicker als die der Kontrolle. Sie zeigt eine starke Parenchymproliferation in Cortex und nicht leitendem sekundären Phloem.

Die primäre Rinde des frostgestressten Astes zeigt abweichend von der Kontrolle (Abb. 10) direkt unter dem Periderm ein breites Band verbräunter Zellen (Abb. 9 und 11) und außerdem parallel zur Rindenoberfläche verlaufende Ketten verbräunter, gerbstoffhaltiger Zellen (Abb. 9 und 11). Im Cortex sind ferner Gruppen von Zellen mit verdickten Zellwänden entstanden (Abb. 11), die zudem eine deutliche Anreicherung von Polyphenolen in den Zellwänden zeigen. An der Grenze vom Cortex zum nicht leitenden sekundären Phloem befindet sich ein stark verbreitertes Band primärer Phloemfasern (Abb. 9).

Das nicht leitende sekundäre Phloem der frostgestressten Rinde zeigt eine Verbreiterung (vgl. Abb. 9 Frost und Abb. 10 Kontrolle). Es lässt außerhalb der Strahlen verdickte Zellwände mit Polyphenol-Einlagerung erkennen (Abb. 12). An der inneren Grenze des nicht leitenden sekundären Phloems ist unter Froststress ein anomales Band von Sklerenchymzellen (SK2) (Abb. 12) mit deutlichem Polyphenolgehalt in den Zellwänden entstanden.

Anders als bei der Kontrolle (Abb. 14) zeigen Kambium und Strahlen frostgestresster Buchenäste Verbräunung (Abb. 9 und 13). Nach Frosteinwirkung gibt das Kambium nach außen weitgehend parenchymatische Zellen ab (Abb. 13), die im älteren Teil sogar schwache Konzentrationen von Polyphenolen in den Zellwänden zeigen. Der Vergleich der Querschnitte einer frostbehandelten Rinde (Abb. 9) und einer Kontrolle (Abb. 10) lässt bereits bei kleiner Vergrößerung bei der Frostrinde das weitgehen-

de Fehlen von leitenden Siebröhren erkennen. Abb. 13 zeigt dies noch deutlicher.

Am Rande des Frostes zeigt das leitende Phloem bereits wieder einen ähnlichen Bau wie die Kontrolle (Abb. 14), mit weitleumigen Siebröhren und geringem Parenchymanteil, ohne die Polyphenole, die im Zentrum des Frostereignisses zu sehen waren. Die Strahlen zeigen nur noch leichte Verbräunungen.

Anatomie des jüngsten und des letztjährigen Holzes

Der nach Einwirkung des Froststresses im Folgejahr gebildete Jahrring (Abb. 9) ist nicht schmaler als bei der Kontrolle (Abb. 10).

Nach Froststress kann das zuletzt gebildete Xylem Abweichungen vom senkrechten Verlauf der Fasern und Gefäße aufweisen (Abb. 9). Die Anzahl der Gefäße pro Flächeneinheit ist gering und sie haben nur einen kleinen Durchmesser (Abb. 15 und 16). Zu Anfang des Jahres 2005, nach Frostbehandlung im Spätherbst 2004, wurde weiträumig xylemseits vom Kambium zunächst vor allem Parenchym gebildet (Abb. 15) mit wenigen, sehr kleinlumigen Gefäßen. In diesem Bereich ist der Polyphenolgehalt der Zellwände geringer als im später gebildeten sekundären Xylem (Abb. 16). Im Laufe der Vegetationsperiode normalisiert sich der Aufbau des jüngsten Xylems; es endet mit weitgehend normal gebautem Spätholz. Das Holz des Vorjahres zeigt bei herbstlichem Froststress eine sehr starke Einlagerung von Polyphenolen in die Zellwände, besonders die der Gefäße (Abb. 16). Auch wurden Thyllen in diesen Gefäßen beobachtet (Abb. 15). Weit ins ältere Holz hinein zeigen die Strahlen Verbräunungen durch Gerbstoffe (Abb. 15).

Diskussion

Buchen mit *Trypodendron* – Stehendbefall zeigen eine raue Rindenoberfläche und Rindennekrosen, die auch bis in den Weichbast reichen können. Da Vorschädigung durch Frühfrostereignisse den Stehendbefall mit *Trypodendron* begünstigen soll (HUART und RONDEUX, 2003; NAGELEISEN und HUART, 2005), wurden strukturelle Veränderungen

an Buchenästen nach experimentell herbeigeführtem Frostereignis untersucht. Die Behandlung der halben Astseite für 6h mit Temperaturen von $-35,5^{\circ}\text{C}$ führte nicht zu Frostrissen und auch nicht zu Rindennekrosen, wohl aber zu Verbräunungen des Cambiums und zu weiträumigen und nicht fleckenartig begrenzten andersartigen strukturellen Reaktionen der Rinde. Es sind dies Verbräunungen von Parenchymzellketten in der primären Rinde und die Bildung neuer kleinerer sklerenchymatischer Inseln, ein verbreitertes Band primärer Phloemfasern, eine Zunahme von Parenchym in primärer und sekundärer Rinde, eine schwache Einlagerung von Polyphenolen in Zellwände des nicht leitenden sekundären Phloems, ein anomales Sklerenchymband an der inneren Grenze des nicht leitenden sekundären Phloems, ein leitendes Phloem mit hohem Parenchymanteil und nur wenigen kleinlumigen Siebröhren. Diese Rinde ist strukturell verschieden von Buchen-Rinden des *Trypodendron* Stehendbefalls. Die Veränderungen der Rinde nach Froststress sind nicht nur die Antwort des auch nach einem Jahr noch beeinträchtigten Kambiums, sondern aller lebenden Zellen der Rinde. Verbräunungen des Cambiums und von Zellen der primären Rinde wurden von uns bislang nur bei Froststress, nicht aber bei Buchen mit *Trypodendron*-Stehendbefall beobachtet. Auch die Bildung eines anomalen sklerenchymatischen Bandes an der inneren Grenze des nicht leitenden sekundären Phloems wurde bislang nur bei Froststress beobachtet; dieses Sklerenchym dürfte dem Schutz des Kambiums dienen. Dieses Sklerenchymband zeigt aber auch, dass Sklerenchym unter Stress entstehen kann. Eine Vermehrung des Parenchyms der sekundären Rinde wurde auch bei *Trypodendron*-Stehendbefall beobachtet. Eine solche Parenchymproliferation in der Rinde könnte auf Hormonverschiebungen unter Froststress zurückzuführen sein. Derartige Parenchymproliferationen wurden von JUNGHANS et al (2004; siehe auch JUNGHANS, 2005) an Pappelrinden durch Ethrel-Behandlung hervorgerufen. Ethrel ist in der Lage, Ethylen freizusetzen, ein gasförmiges Pflanzenhormon, das bei Differenzierungsvorgängen und Alterungsprozessen gebildet wird und

außerdem den basalen Auxintransport im Stamm hemmt und damit eine lokale Erhöhung der Auxinkonzentration im Kambium hervorruft (JUNGHANS, 2005).

Ein stark verändertes leitendes Phloem mit hohem Anteil an Parenchym und nur wenigen englumigen Siebröhren wurde von uns bislang nur bei Buchen mit Schleimflusskrankheit beobachtet; hier zeigte das Kambium wie nach Frosteinwirkung auch Verbräunungen. Der Bau des leitenden Phloems von Buchen mit *Trypodendron*-Stehendbefall wich nicht wesentlich von dem der Kontrollbuchen ab.

Auch im Holz ist die Reaktion auf Froststress nicht fleckförmig (Holzstrahlproliferationen), wie bei Buchen mit *Trypodendron*-Stehendbefall, sondern weiträumiger. Im Zentrum des Froststresses bildet das Kambium zunächst weiträumig über alle Initia- len viele parenchymatische Zellen xylemseits, mit nur wenigen, kleinlumigen Gefäßen. Allmählich geht der Jahrring dann zu normaler Holzbildung über.

Ein zentripetales Zurückbleiben der Jahrringgrenze, wie bei den Holzstrahlproliferationen des *Trypodendron*-Stehendbefalls beobachtet, ist nicht zu erkennen. Ähnlich wie bei Buchen mit *Trypodendron*-Stehendbefall kommt es im Holz des Vorjahres zu Verthyllungen und stärkeren Einlagerungen von Polyphenolen in die Zellwände, besonders der Gefäße.

Die anatomischen Besonderheiten von Buchen mit *Trypodendron* - Stehendbefall zeigen zwar einige Übereinstimmungen mit anatomischen Veränderungen nach Frühfrost - Stress, es gibt jedoch deutliche Anzeichen dafür, dass hier keine flächigen (z. B. Rindenfrost) sondern eher punktuelle Stressereignisse stattgefunden haben.

Um Stichverletzungen (z.B. durch Buchenwollschildlaus) und Haarrisse (z.B. durch Frost oder Trockenheit) zu simulieren, wurden im Mai 2004 mit dünnen Insektennadeln die Buchenrinde verletzt. Die Einstiche reichten bis zu den primären Phloemfasern, unterschiedlich weit ins leitende sekundäre Phloem, aber auch bis ins Kambium oder jüngste Holz. Buchen mit Stichverletzungen in der

Rinde zeigen unterschiedlich tief ins sekundäre Phloem reichende Wundperiderme, wie auch bei Buchen mit *Trypodendron*-Stehendbefall zu sehen. Im Bereich der Einstiche ist die Rindenoberfläche rau. Wie die Buchen mit *Trypodendron*-Stehendbefall zeigen die Buchen mit Rindeneinstichen Parenchymproliferationen in der Rinde. Die weiteren Reaktionen in Rinde und Holz hängen von der Einstichtiefe ab, besonders davon, ob das Kambium verletzt wurde oder nicht. Während bei den Buchen mit *Trypodendron*-Stehendbefall das leitende Phloem nur sehr wenig anatomisch verändert ist, zeigt sich im Zentrum eines tieferen Einstiches ein weitgehend parenchymatisches leitendes Phloem mit nur wenigen englumigen Siebröhren. Die Wunde im durch tiefen Einstich verletzten Kambium wird durch Überwallung verschlossen; das Kambium wölbt sich nach außen. Bei den Buchen mit *Trypodendron*-Stehendbefall springt das Kambium – und damit auch die Jahrringgrenzen – im Bereich von Holzstrahlproliferationen zentripetal zurück, auch noch Jahre nach Bildung der Holzstrahlproliferation. Hingegen wölbt sich das Kambium und das nach tieferem Rindeneinstich gebildete fast rein parenchymatische Xylem im Zentrum des Einstiches zentrifugal nach außen (vgl. aber Abb. 17/ FINK 1986, Abb. 149b). Hier ist das jüngste Xylem rein parenchymatisch, wie beim Rindeneinschnitt (Abb. 17 aus FINK 1986; Abb. 149c).

Rings um den Einstichkanal treten mit zunehmender Entfernung im Parenchym des neu gebildeten Xylems mehr und mehr Gefäße mit größer werdendem Lumen und auch Fasern auf. Die tangentialen Randbereiche gleichen damit im jüngsten Holz den tangentialen Bereichen von Holzstrahlproliferationen. Auch Verthyllungen und eine verstärkte Einlagerung von Polyphenolen im zentripetal gelegenen älteren Holz treten hier auf.

Beim tieferen Einstich wurde das Kambium verletzt, was zur Überwallung der Einstichstelle führte. Eine T-förmige braune Struktur im jüngsten Xylem ist zu sehen, wie sie von ZYCHA (1960, 1961) und BOSSHARD (1965) als Folge von Rindenhaarrissen beschrieben wurde (Abb. 18), und die auch beim Verheilen von Frostrissen zu finden ist (KUBLER,

1983). Bei weniger tiefen Einstichen wölbt sich das Kambium nicht nach außen, erfährt aber auch keine zentripetale Einbuchtung.

Es wird vermutet, dass zur Bildung von Holzstrahlproliferationen eine eng begrenzte Störung des Kambiums, aber keine Kambiumverletzung vergleichbar mit einem Riss oder dem Einstich einer Insektennadel vorausgegangen ist. Da die Buchenwollschildlaus mit ihrem Rüssel nicht bis zum Kambium vordringen kann, findet man infolge keine Überwallungen von Verletzungsstellen (wie in Abb. 18 gezeigt). Wohl aber kann durch den BWSL-Stich Sauerstoff bis zum Kambium und Holz vordringen und durch Verletzung Ethylen gebildet werden, infolgedessen es in Rinde und jüngstem Xylem zu Parenchymproliferationen kommt (vgl. JUNGHANS et al., 2004; JUNGHANS, 2005). Nach SHIGO und DUDZIK (1985) reagiert das Kambium auch, wenn es nicht direkt infiziert oder verletzt wurde. Auch im äußeren Rindenbereich ist es durch die Nadel - Einstiche zu Parenchymproliferationen allein aufgrund der Verletzung gekommen, wie auch für Buche von FINK (1986; Abb. 150) für ein Ankratzen der Rindenoberfläche beschrieben. FINK beschreibt ein Aufreißen der äußeren Rinde, die Bildung eines Innenperiderms und die weiträumige Induktion dunkleren parenchymreicherer Holzes. Dies stimmt mit der Beobachtung überein, dass jedwede Verletzung zur Auxinausschüttung führt. Außerdem findet FINK (1986) nach oberflächlichem Rindenkratzen eine Verthyllung der Gefäße im älteren (dies- und letztjährigen) Holz. Auch der Einstich des Buchenwollschildlaus-Rüssels ist als Verletzung anzusehen.

Es wird angenommen, dass im Einstichbereich von der Buchenwollschildlaus abgegebene Substanzen für die Parenchymproliferation der Rinde, die Verthyllung reifer Gefäße und die Proliferation von Holzstrahlparenchym nicht unbedingt erforderlich sind. Eine Reaktion des Kambiums könnte unter Fernwirkung des durch Verletzung veränderten Hormonspiegels entstehen. Ein direkter Einfluss von Substanzen, welche die Buchenwollschildlaus in die Rinde abgibt, auf das Kambium ist jedoch nicht ausgeschlossen.

Literatur

- BOSSHARD, H. H. (1965): Mosaikfarbkernholz in *Fagus sylvatica* L. Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen 116: 1-11.
- 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.
- 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.
- ESCHRICH, W. (1995): Funktionelle Pflanzenanatomie. Springer Verlag, Berlin-Heidelberg-New York.
- FINK, S (1986): Pathologische und regenerative Anatomie der Holzpflanzen. Habilitationsschrift Forstwissenschaftliche Fakultät. Universität Freiburg.
- FRITZ, E.; LANGENFELD-HEYSER, R.; POLLE, A UND PETERCORD, R. (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. und 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.
- HUART, O., RONDEUX, J. (2003) : Le point sur la maladie du hêtre en wallonie. Forêt Wallone 64: 3-16
- JAQUIOT, C. (1961) : Note preliminaire sur une maladie du bois de hetre dans l'est de la france. Revue Forestiere Francaise 13:167-170.
- JUNGHANS, U. (2005) Anatomische und molekularbiologische Untersuchungen zur Auxinphysiologie in der Graupappel (*Populus x canescens* [AIT] SM) und *Arabidopsis thaliana* (L.). Dissertation, Fakultät für Forstwissenschaften und Waldökologie, Universität Göttingen; Cuvillier Verlag Göttingen.
- JUNGHANS, U., LANGENFELD-HEYSER, R., POLLE, A., TEICHMANN, T. (2004): Effect of auxin transport inhibitors and ethylene on the wood anatomy of poplar. Plant. Biol. 6: 22-29.
- KUBLER, H. (1983) Mechanism of frost crack formation in trees – a review and synthesis. Forest Sci. 29: 559-568.
- LANGENFELD-HEYSER, R., FIEBELKORN, G., LANG, Ch., POLLE, A. (2004): Bericht über das Projekt Interreg III *Delux* – 2003 bis Mai 2004. „Neuartiger Stehendbefall der Buche. – Anatomische und physiologische Reaktionen in Holz und Rinde“. Institut für Forstbotanik; Georg August Universität Göttingen.
- LANGENFELD-HEYSER, R.; LANG, CH.; FRITZ, E.; PETERCORD, R.; POLLE A. (2006a) Stehendbefall von *Fagus sylvatica* L. mit *Trypodendron* - anatomische Untersuchungen. Mitteilungen aus der Forschungsanstalt für Waldökologie und Forstwirtschaft Rheinland-Pfalz Nr. 59/06, S. 79 - 94.
- NAGELEISEN, L.-M. et HUART, O. (2005): Problèmes sanitaires d'actualité en hêtre: la maladie du Hêtre dans les Ardennes. Revue Forestière française 57 (2): 249 - 253.
- O'BRIEN T.P., FEDER, N., MC CULLY, M.E. (1964): Polychro-

matic 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.

POLLE, A., LANGENFELD-HEYSEYER, R., LANG, C., OLBRICH, A. (2005): Anatomische Untersuchungen zur Entstehung von Weichbastnekrosen, Holzstrahlproliferationen und Manganfleckchen in geschädigtem Buchenholz. Bericht DeLux Antrag 2004/2005, Forstliche Forschung C2/04 im Rahmen des Interreg IIIa-Projekts „Entwicklung von Strategien zur Sicherung von Buchenwäldern in der Programmregion deLux“.

SHIGO, A. L., DUDZIK, K. R. (1985): Response of uninjured Kambium to xylem injury. *Wood Sci. Technol.* 19: 195-200.

ZYCHA, H. (1960): Die kranken Buchen - Ursachen und Folgerungen. *Holz-Zentralblatt* 86, Nr 146: 2061 - 2063.

ZYCHSA, H. (1961): Nochmals: Das Holz der kranken Buchen. *Holz-Zentralblatt* 87, Nr. 3: 21 - 22.

Danksagung

Das Projekt wurde gefördert durch Gelder des Ministeriums für Umwelt, Forsten und Verbraucherschutz Rheinland-Pfalz (GÖ 14/05). Wir danken Dr. Joachim Block und Dr. Ralf Petercord, FAWF Trippstadt, für wertvolle Diskussionen.

Autorenanschriften:

Dr. Rosemarie Langenfeld-Heyser, Gerlind Fiebelkorn, Prof. Dr. Andrea Polle
Institut für Forstbotanik, Georg-August Universität Göttingen
Büsgenweg 2, D-37077 Göttingen
Email: rheyser@gwdg.de
gfiebell@gwdg.de
apolle@uni-goettingen.de