

Wundreaktionen im Holzgewebe bei Birke, Buche und Linde

D. Dujesiefken, S. Ebenritter und W. Liese

Ordinariat für Holzbiologie der Universität Hamburg, verbunden mit dem Institut für Holzbiologie und Holzschutz der Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft, Hamburg

Nach Verletzung mit einem Bohrer zeigt Birke ausgedehnte Verfärbungen von bis zu 1 m Länge, während Linde und vor allem Buche auf engem Raum kompartimentieren. Die licht- und elektronenmikroskopisch erkennbaren Wundreaktionen in Verfärbung und Grenzsicht werden vergleichend dargestellt. Die Befunde stehen im Einklang mit dem Modifizierten CODIT-Modell, wonach der Baum zunächst nicht gegen Fäulnis, sondern gegen eindringende Luft abschottet.

Wound reactions in the wood of birch, beech and basswood

Following injury from an increment borer, birch exhibits discoloration up to 50 cm above and below the wound. The discoloration in beech and basswood was very small with beech having less. The reaction of the wood following wounding, particularly the discolored wood and the marginal zone, were characterized and compared using light- and electronmicroscopy. The results are in agreement with the Modified CODIT-Modell, proposing that trees respond to wounding by creating a marginal zone which acts to counter first the inflow of air and later the advance of fungi into the wood.

1 Einleitung

Bäume erhalten im Laufe ihres Lebens eine Vielzahl unterschiedlicher Verletzungen. Diese können natürlich, z. B. durch Blitzschlag oder Sturm entstehen oder vom Menschen verursacht werden, z. B. bei Astungen oder Bohrkernentnahmen. Die Reaktionen auf Verletzungen sind bei allen Gehölzen grundsätzlich ähnlich. Das Kambium bildet Wundgewebe und einen Kallus, und das verletzte Xylem wird zum gesunden Gewebe hin abgeschottet. Die Effektivität dieser Abschottung ist bei verschiedenen Baumarten unterschiedlich (Hepting et al. 1949; Schulz 1973; Rademacher et al. 1984). Zur Klärung der Ursachen hierfür sind Kenntnisse über die sekundären Veränderungen des Holzes nach einer Verwundung erforderlich. Nachstehend werden mit Birke, Buche und Linde drei unterschiedlich gut abschottende Baumarten untersucht.

2 Material und Methoden

Die Untersuchungen über Abschottungsreaktionen nach Verwundung erfolgten an sechs 30–50jährigen Birken (*Betula cf. pendula* Roth), drei 40–60jährigen Buchen (*Fagus sylvatica* L.) und acht 80–100jährigen Winterlinden (*Tilia cordata* Mill.), aus einem Forschungsprojekt über Baumsanierungsmethoden (Dujesiefken, Liese 1988). Mit einem Zu-

wachsbohrer für einen Bohrkern von etwa 5 mm Durchmesser wurden Wunden von mindestens 10 cm Tiefe im unteren Stammabschnitt angebracht.

Vier Linden (Li 3, 6, 7 und 9) sowie drei Birken (Bi 1, 5 und 10) wurden bereits eine Vegetationsperiode nach der Bohrung gefällt, alle anderen Bäume nach einem weiteren Jahr. Aus den Stammabschnitten wurden ca. 10 cm dicke Segmente mit je einem Bohrloch herausgeschnitten und tangential in 1 cm starke Brettchen aufgetrennt. Auf den tangentialen Flächen wurde die axiale Ausdehnung der Verfärbung in verschiedenen Stammtiefen im cm-Abstand ermittelt.

Zur mikroskopischen Untersuchung von Verfärbung, Grenzsicht und unverfärbtem Holz wurden aus den Brettchen der zweijährigen Wunden aus 1, 2, 4 und 7 cm Tiefe jeweils fünf würfelförmige Proben (Kantenlänge ca. 10 mm) entnommen, und zwar axial in 1, 2 und 3 cm Abstand zum Bohrloch, in der Mitte zwischen Bohrloch und Verfärbungsspitze sowie in der Verfärbungsspitze.

Alle Proben wurden 24 h bei 4 °C in Formol-Calcium-Lösung (10% Formol, 1% Calciumchlorid) fixiert und in einer gepufferten Formol-Lösung aufbewahrt. Zusätzlich wurden von einer frisch gefällten Birke Proben aus dem Falschkern und der Splint-Kerngrenze entnommen.

Für die Lichtmikroskopie wurden von allen Proben ca. 20 µm dicke Quer-, Tangential- und Radialschnitte angefertigt und jeweils 10 min mit Safranin (1%ig, alkoholisch) und Astrablau (0,5%ig, alkoholisch) angefärbt. Der Nachweis von Stärke erfolgte mit Lugolscher Lösung, der von Fett mit Sudan IV.

Für feinstrukturelle Untersuchungen am Rasterelektronenmikroskop wurden die Proben unter dem Binokular zugerichtet, getrocknet und mit Gold bedampft. Für das Transmissionselektronenmikroskop wurden Proben in einem Paraformaldehyd-Glutaraldehyd-Gemisch fixiert, in 0,1 M Cacodylatpuffer gewaschen und mit 1% OsO₄ nachfixiert. Nach Waschen und Entwässern in einer aufsteigenden Acetonreihe wurden sie in einem Kunstharzgemisch eingebettet. Die Ultradünnschnitte wurden mit Uranylacetat und Bleicitrat nachkontrastiert¹.

3 Ergebnisse

Am Bohrloch stirbt das Kambium ab, und das Kalluswachstum beginnt 1–4 mm vom Rand entfernt. Das nach Verwundung gebildete Gewebe ist stets unverfärbt. Um das Bohr-

* Herrn Prof. Dr. H. Schulz anlässlich seines 65. Geburtstages gewidmet

¹ Wir danken Frau Chr. Schumacher und Herrn Dr. U. Schmitt für die Mitarbeit

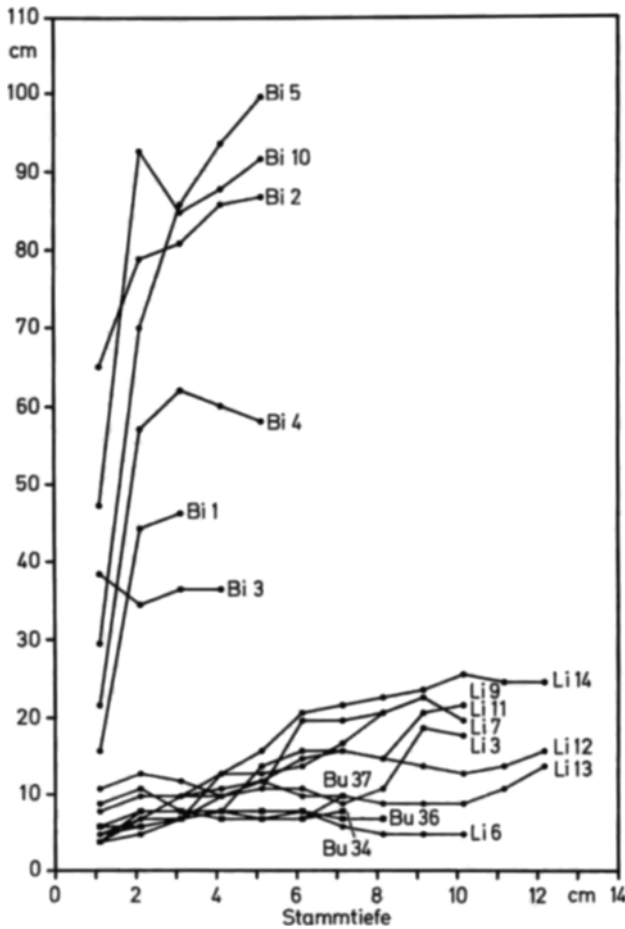


Bild 1. Verfärbungslänge (cm) in verschiedenen Stammtiefen bei Birke (Bi), Buche (Bu) und Linde (Li)
Fig. 1. Extension of discoloration at different stem depths in birch (Bi), beech (Bu) and basswood (Li)

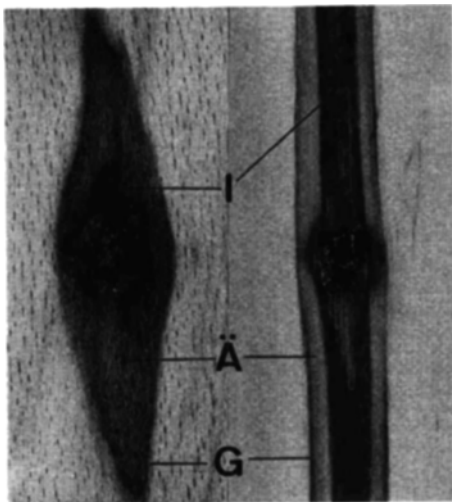


Bild 2. „Innere Verfärbung“ (I), „äußere Verfärbung“ (Ä) und Grenzschicht (G) bei Buche (links) und Birke (rechts)
Fig. 2 „Inner discoloration“ (I), „outer discoloration“ (Ä) and „marginal zone“ (G) in beech (left) and birch (right)

loch entsteht eine im Tangentialschnitt spindelförmige Verfärbung. Ihre axiale Ausdehnung, im folgenden Verfärbungslänge genannt, ist ungleich größer als die tangentielle, die stets zwischen 1,5 und 1,8 cm liegt. Bei allen Baumarten ist die Verfärbungslänge in Kallusnähe am geringsten. In größerer Stammtiefe steigt sie bei den Linden allmählich bis

auf Werte von 25 cm und bei den Birken rasch bis 100 cm an. Bei den Buchen sind die Verfärbungslängen in verschiedenen Stammtiefen mit nur 4–8 cm etwa gleich (Bild 1).

Innerhalb der Verfärbung zeigt sich zumeist eine deutliche Zonierung. Direkt um das Bohrloch herum ist das Gewebe gequetscht, ausgetrocknet und daher oft hell. Diese Zone ist bei den Buchen mit etwa 1 cm am kürzesten, bei den Birken mit 3–4 cm am längsten. Zumeist schließt sich eine dunkelbraune, bei Linde zuweilen auch hellgraue Zone an, die i. d. R. von einem schmalen, braunen Streifen begrenzt wird. Diese „innere Verfärbung“ ist bei Buche am kleinsten und auf einen engen Bereich am Bohrloch begrenzt. Bei Linde ist sie 6–10 cm lang, bei den Birken mit 10–40 cm wiederum am längsten (Bild 2). Die „innere Verfärbung“ wird in der Regel von einer „äußeren Verfärbung“ umgeben, die hellbraun bis weißlich, bei Birken auch grünlich-braun sein kann. Zum unverfärbten Gewebe hin ist die „äußere Verfärbung“ meist mit einem dunklen Rand, der Grenzschicht, deutlich abgesetzt.

3.1 Wundreaktionen in der Verfärbung

Die makroskopisch erkennbaren Zonierungen sind auch lichtmikroskopisch unterscheidbar. Das Gewebe der „inneren Verfärbung“ ist von Pilzen besiedelt. Die Hyphen befinden sich in den Gefäßen, Parenchymzellen und Fasern und sind teils inkrustiert. Die „äußere Verfärbung“ enthält meist kein Mycel. Außerhalb der Verfärbung sind keine Hyphen. In beiden Verfärbungszonen sind die Gefäße verschlossen, und Inhaltsstoffe befinden sich in unterschiedlicher Konzentration, Konsistenz und räumlicher Verteilung im Gewebe. Das Parenchym ist offenbar abgestorben. Die Zellwände der Holzstrahlen sind teilweise inkrustiert. Stärke ist nur vereinzelt in den Parenchymzellen.

Diese gleichartigen Reaktionen unterscheiden sich jedoch bei den drei Baumarten erheblich hinsichtlich der Art des Gefäßverschlusses und der Konzentration und Verteilung von Reservestoffen sowie der Einlagerung akzessorischer Verbindungen.

3.1.1 Buche

Die „innere Verfärbung“ beschränkt sich auf einen engen Bereich dicht am Bohrloch, wo das Gewebe durch den Bohrer oft zerissen ist. Die Gefäße sind zumeist nicht verthyllt. Lediglich die Holzstrahlen enthalten vereinzelt Einlagerungen. Diese Inhaltsstoffe sind meistens feinkörnig, aber auch homogen, kugel- oder tropfenförmig.

In der makroskopisch helleren „äußeren Verfärbung“ sind die Gefäße nahe der „inneren Verfärbung“ meist unverschlossen, ansonsten stark verthyllt und teils inkrustiert. Das übrige Gewebe ist schwach akkrustiert. Auch das Holzstrahlparenchym zeigt kaum Inhalte. Die Interzellularen der Holzstrahlen sind meist erst mit zunehmender Entfernung vom Bohrloch und in größerer Stammtiefe mit einer rot anfärbbaren Substanz gefüllt. Nahe am Bohrloch ist im Parenchym meist wenig oder keine Stärke nachweisbar.

Auch Zugholzfasern zeigen nach Verletzung sekundäre Veränderungen. Die gelatinösen Schichten werden inkrustiert und sind mit Safranin/Astrablau kräftig rot statt blau anfärbbar.

3.1.2 Linde

Das verfärbte Lindenholz enthält im Vergleich zu Buche und Birke die meisten Einlagerungen. Stärke und Fett sind dage-

gen nicht nachweisbar. In der „inneren Verfärbung“ sind die Gefäße durch mehr oder weniger dicke Pfropfen, auch „plugs“ genannt, verschlossen. Diese füllen die Lumina manchmal über mehrere Millimeter aus und lassen sich dunkelblau oder -rot bis fast schwarz anfärben. Im Frühstadium haben die tropfen- bis blasenartigen Inhaltsstoffe Ähnlichkeit mit Thyllen. Oft zeigen sich an Gefäßwänden und spiralförmigen Verdickungen auch knollige Inhalte. Sie werden vom Parenchym durch die Tüpfel in die Gefäße gedrückt. In den Holzstrahlen der „inneren Verfärbung“ enthalten einige, oft auch alle Zellen, Einlagerungen. Die Interzellularen sind mit rot anfärbbaren Inhalten gefüllt. Das Längsparenchym enthält im Gegensatz zu Buche und Birke oft grobgranuläre Substanzen. Die Fasern dagegen zeigen selten Einlagerungen.

Den Übergang von „innerer“ zu „äußerer Verfärbung“ bildet oft ein deutlich stärker akkrustierter Gewebestreifen, makroskopisch als dunkler Rand erkennbar. Diese Grenzlinie besteht zumeist aus zwei bis drei stark akkrustierten Holzstrahlen; die Gefäße enthalten hier besonders viele Pfropfen. Das Längsparenchym zeigt grobgranuläre, die Fasern keine Einlagerungen.

In der anschließenden, zumeist schmalen „äußeren Verfärbung“ sind die Gefäße ebenfalls verschlossen, die übrigen Zellen zumeist leer. Ist die Verfärbung makroskopisch nicht in eine „innere“ und „äußere“ differenzierbar, enthält das Gewebe mikroskopisch alle Merkmale der „inneren Verfärbung“ und zusätzlich homogen erscheinende Inhalte in den Fasern.

3.1.3 Birke

Die Birke zeigt die schwächste Abschottungsreaktion, sowohl hinsichtlich der Länge der Verfärbung als auch in der Menge an Gewebeeinlagerungen. In der „inneren Verfärbung“ sind die Gefäße nicht wie bei Buche und Linde durch Thyllen oder Pfropfen verschlossen, sondern durch amorph erscheinende Häutchen sowie granuläre Substanzen über den leiterförmigen Gefäßdurchbrechungen. Die Häutchen lassen sich blau und die granulären Substanzen dunkelblau oder auch rot anfärben. In der Verfärbung ist jeder Gefäßstrang an den meisten Gefäßdurchbrechungen verschlossen. Die Häutchen liegen den Durchbrechungen nur von einer Seite auf und überdecken sie manchmal nur teilweise (Bild 3).

Die Fähigkeit zur Thyllenbildung wird nach Chattaway (1949) von der Tüpfelgröße beeinflusst. Ein Vergleich der Kreuzungsfeldtüpfel von Birken, Buchen und Linden zeigt, daß die Tüpfelpori auf der Gefäßseite bei Birke und Linde mit ca. 2 µm Längsdurchmesser etwa gleich groß sind. Die Buche besitzt dagegen mit etwa 7 µm die größten Pori.

In den Lumina des Holzstrahlparenchyms befinden sich bei Birke weniger Einlagerungen als bei Linde, wobei viele Zellen auch leer erscheinen. Die Akkrusten sind teils homogen, teils feingranulär. Die Interzellularen der Holzstrahlen enthalten rot anfärbbare Substanzen. Auch das Längsparenchym zeigt im Gegensatz zu Linde nur selten Inhalte.

Anders als bei Buche und Linde befinden sich bei Birke in den Fasern nahe den Holzstrahlen vereinzelt Einlagerungen, die Ähnlichkeit mit Septen haben und sich rot oder blau anfärben lassen (Bild 4). Ihre Häufigkeit und Lokalisation sind je nach Baum unterschiedlich. Zumeist befinden sie sich erst in 2 bis 4 cm Stammtiefe einzeln oder als „Septenzone“ bis 2 mm Breite in der Verfärbung. Im Transmissionselektronenmikroskop zeigen die septenartigen Einlagerungen eine filamentöse Unterstruktur, ebenso wie die Inhalte in den Interzellularen der Holzstrahlen (Bild 5). Die „äußere Verfärbung“ läßt sich bei Birke meist in zwei Zonen unterteilen: in Bereiche mit weitgehend leeren Zellen und in Bereiche mit blasigen bis schuppigen Inhalten in den Fasern. Die Gefäße sind in der gesamten Verfärbung verschlossen. Die Substan-

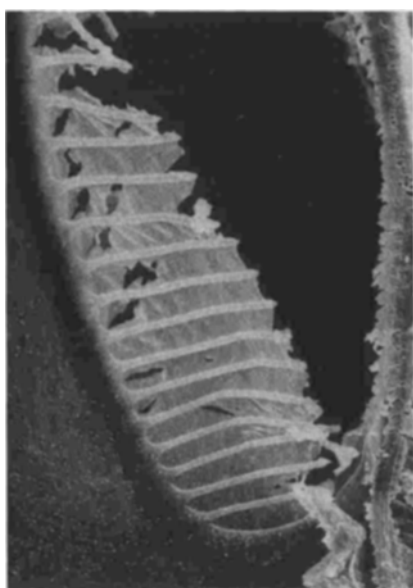


Bild 3

Bild 3. Gefäßverschluß an den leiterförmigen Gefäßdurchbrechungen der Birke, REM (700 ×)

Fig. 3. Scalariform perforation plate with a layer of amorphous gum between the bars, REM (700 ×)

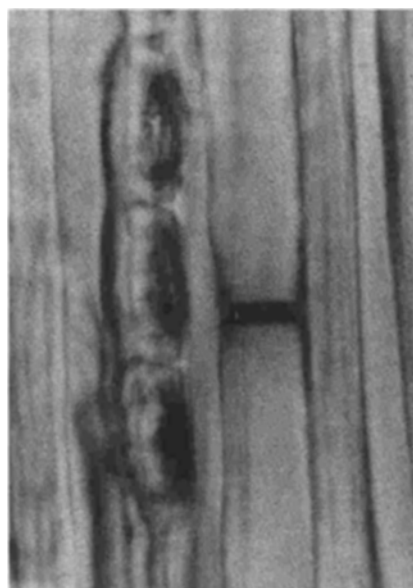


Bild 4

Bild 4. Septenartige Einlagerungen in einer Birkenfaser (850 ×)

Fig. 4. Inclusions forming a false partition inside a fibre of birch (850 ×)

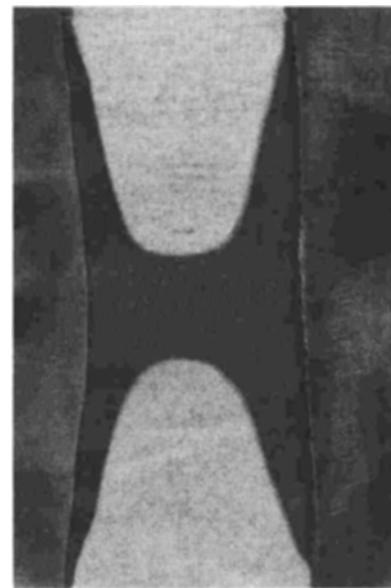


Bild 5

Bild 5. Septenartige Einlagerungen bei Birke, TEM (4500 ×)

Fig. 5. False partition in a fibre of birch. TEM (4500 ×)

zen in den Interzellularen der Holzstrahlen sind stets rot färbbar. Stärke ist nicht vorhanden; Fett dagegen in einigen Längs- und Holzstrahlparenchymzellen, allerdings in geringerem Maße als im unverfärbten Gewebe.

Der Falschkern der Birke zeigt ähnliche sekundäre Veränderungen wie das verfärbte Gewebe nach Verwundung. Auf den Gefäßdurchbrechungen liegen Häutchen, ebenso sind septenartige Einlagerungen vorhanden, die sich auch hier rot oder blau anfärben lassen.

3.2 Wundreaktionen in der Grenzschicht

Der markoskopisch meist dunkle Rand um das verfärbte Gewebe ist in verschiedenen Stammtiefen auch mikroskopisch deutlich erkennbar. Die Gefäße sind besonders gut verschlossen, meist stark ak- und inkrustiert, und die Anzahl der Zellen mit eingelagerten akzessorischen Substanzen ist höher als innerhalb der Verfärbung. Diese Grenzschicht oder „marginal zone“ (Shortle 1979a) endet an dem nach der Verwundung gebildeten Gewebe, das sich bei allen untersuchten Bäumen strukturell deutlich vom normalen Holzaufbau unterscheidet. Dieses Wundholz besitzt vor allem in Wundnähe einen deutlich erhöhten Parenchymanteil und zu meist weniger und kleinere Gefäße.

3.2.1 Buche

Die Buche hat von den untersuchten Baumarten die deutlichste Grenzschicht (Bild 6). Die Gefäße sind durch zahlreiche, meist stark inkrustierte Wundthyllen eng gekammert und die Kammern mit feingranulären oder homogenen Einlagerungen gefüllt. Die schmalen Holzstrahlen (1- bis 6reihig) enthalten oft feingranuläre oder homogene Substanzen. Bei den breiteren besitzen meist nur die äußeren Zellen Einlagerungen, oft an der Seite zum unverfärbten Gewebe. Die

inneren Zellen enthalten hellblaue Inhalte, offenbar Cytoplasmareste, oder sind leer. Auch das Längsparenchym besitzt, im Gegensatz zur Verfärbung, homogene, feingranuläre oder tropfenförmige Einlagerungen. Ebenso enthalten die Fasern Substanzen, die im Gegensatz zum Längsparenchym teils nicht anfärbbar sind.

Die gelatinöse Schicht der Zugholzfasern ist in diesem Bereich ebenso wie in der Verfärbung rot anfärbbar.

Die Grenzschicht ist neben dem Bohrloch besonders schmal, und die Parenchymzellen enthalten wenig Einlagerungen. An der Spitze der spindelförmigen Verfärbung wird sie breiter, und viele Fasern und Parenchymzellen zeigen Inhalte. Die Gefäße besitzen 1–2 mm von der makroskopisch erkennbaren Grenze, dort auch im unverfärbten Gewebe, Wundthyllen. Die Parenchymzellen der Grenzschicht enthalten wenig Stärke, im unverfärbten Gewebe erheblich mehr. Eine Abhängigkeit der Stärkemenge von der Entfernung zur Grenzschicht ist nicht erkennbar.

3.2.2 Linde

Linde besitzt meist eine etwas schwächer erscheinende Grenzschicht als Buche (Bild 7). Sie ist breiter und deutlicher als die Grenzlinie zwischen „innerer“ und „äußerer Verfärbung“. In der Grenzschicht sind unterscheidbar: eine Zone zum verfärbten Gewebe und eine zum unverfärbten Gewebe. Hier sind die Gefäße wie in der Verfärbung mit rot anfärbbaren Substanzen verschlossen. Alle Längsparenchymzellen besitzen grobgranuläre, viele Fasern homogene Inhalte. Dagegen sind die Holzstrahlen nur in der Zone zum verfärbten Gewebe hin oft mit Inhalten gefüllt und enthalten zum unverfärbten hin kaum Einlagerungen. Im unverfärbten Gewebe schließt sich eine weitere Zone von mehreren Millimetern Breite an, in der lediglich die Gefäße hellblau anfärbbare Inhalte besitzen. In der Verfärbungsspitze kann diese Zone bis zu 7 mm breit sein. Die Grenze ist hier im Gegensatz zur Bu-

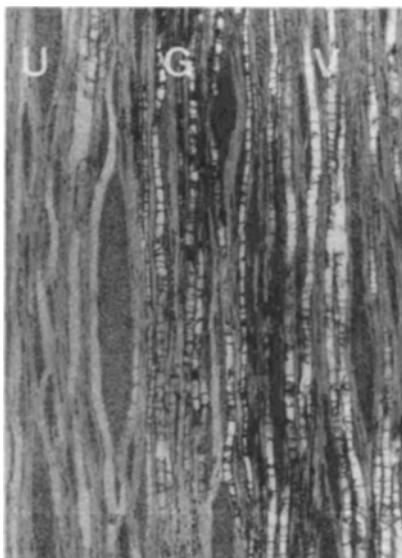


Bild 6

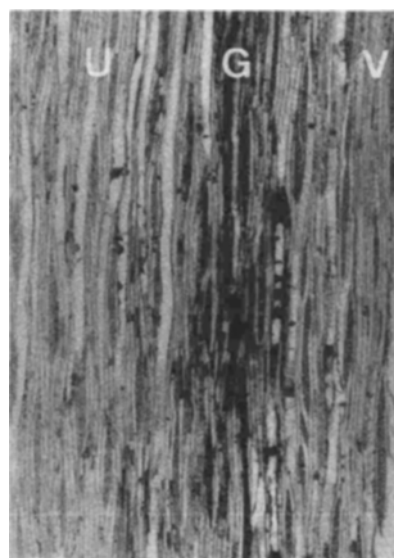


Bild 7

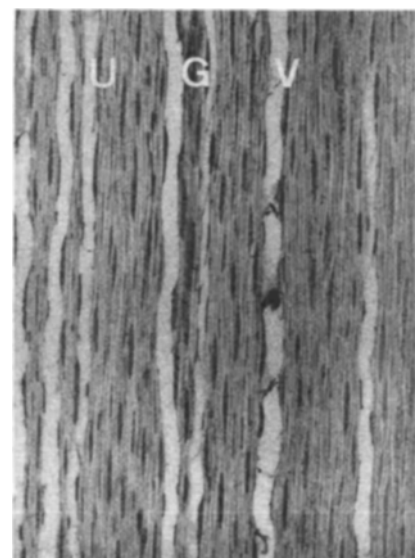


Bild 8

Bild 6. Grenzschicht bei Buche, unverfärbtes Gewebe (U), Grenzschicht (G), Verfärbung (V), (30 ×)

Fig. 6. "Marginal zone" in beech, not discolored wood (U), marginal zone (G), discoloration, (30 ×)

Bild 7. Grenzschicht bei Linde, unverfärbtes Gewebe (U), Grenzschicht (G), Verfärbung (V), (30 ×)

Fig. 7. "Marginal zone" in basswood, not discolored wood (U), marginal zone (G), discoloration (V), 30 ×)

Bild 8. Grenzschicht bei Birke, unverfärbtes Gewebe (U), Grenzschicht (G), Verfärbung (V), (30 ×)

Fig. 8. "Marginal zone" in birch, not discolored wood (U), marginal zone (G), discoloration (V), (30 ×)

che nur schwach, teils nicht mehr vom umliegenden Gewebe abgesetzt.

Stärke ist in der Grenzschicht nur selten nachweisbar, Fett gelegentlich. Auch im anschließenden unverfärbten Gewebe ist Stärke nur gering vorhanden, Fett dagegen reichlich und zwar deutlich mehr als bei Birke.

3.2.3 Birke

Die Birken haben im Vergleich zu Buche und Linde wegen der geringen Menge an Einlagerungen die schwächste Grenze (Bild 8). Die Gefäße sind, wie in der Verfärbung, durch Häutchen und granuläre Auflagerungen über den Gefäßdurchbrechungen verschlossen. Während die gut kompartmentierende Birke 3 überall eine deutliche Grenzschicht gebildet hat, zeigen andere Birken mit längeren Verfärbungen weniger Inhaltsstoffe in den Lumina. Stellenweise sind lediglich in den Fasern Akkrusten erkennbar, die Parenchymzellen hingegen sind nahezu leer. Septenartige Einlagerungen in den Fasern zeigen sowohl gut als auch schlecht kompartmentierende Bäume.

In der Verfärbungsspitze kann die Grenzschicht 1–2 mm breit sein, mit Einlagerungen in allen Zellen ähnlich wie bei Linde. Stärke ist nur gelegentlich, Fett häufiger nachweisbar. Im unverfärbten Gewebe sind im Längs- und Holzstrahlparenchym meist viel Stärke und Fett gespeichert. Die Gefäße sind noch 1–2 mm von der Grenzschicht entfernt verschlossen.

4 Diskussion

Verletzungen an Bäumen können erhebliche Verfärbungen mit nachfolgender Fäulnis verursachen. Zum bildhaften Verständnis der Abschottungsreaktionen wurde 1977 von Shigo und Marx das CODIT-Modell entwickelt. CODIT steht für *Compartmentalization Of Decay In Trees* = Abschottung von Fäulnis in Bäumen. Das Modell besagt, daß der Baum sich gegen eindringende Mikroorganismen durch Sperrzonen schützt, und daß die räumliche Ausdehnung der Fäulnis vom Aufbau des Holzes bestimmt wird. Die schwächste Sperrzone ist danach die „Wand 1“, die die axiale Ausbreitung begrenzt. Etwas stärker ist „Wand 2“, die in radialer Richtung, und deutlich stärker „Wand 3“, die die tangentiale Ausbreitung begrenzt. Die effektivste Kompartmentierung erfolgt durch das nach der Verletzung gebildete Wundholz, auch als „Wand 4“ oder „barrier zone“ bezeichnet (Shigo 1984).

Nach Bohrkernentnahme entstehen im Stammholz Verfärbungen, die kaum breiter sind als das Bohrloch, dagegen axial bis zu 1 m lang sein können. Die Befunde entsprechen insofern dem CODIT-Modell, als die Verfärbung axial deutlich größer ist als tangential. Die Grenzen der spindelförmigen Verfärbung lassen sich jedoch nicht wie im Modell eindeutig als Wand 1, 2 oder 3 ansprechen, sondern sind, außer direkt neben dem Bohrloch und an der Verfärbungsspitze, eine Mischung aus den Wänden 1 und 3. Das nach der Verletzung gebildete Wundgewebe zeigt dagegen deutlich die „Wand 4“ an.

Mikroskopisch sind bei jeder Baumart in dem verfärbten Holz und überall in der Grenzschicht die gleichen Abwehrreaktionen erkennbar, so daß auch auf diese Weise die Wände 1 und 3 nicht zu differenzieren sind. Lediglich die Intensität der Abschottung ist innerhalb der Verfärbung unterschiedlich: so zeigt die gut kompartmentierende Buche vor allem in der Verfärbungsspitze intensiven Gefäßverschluß und

starke Akkrustierungen. Dagegen bilden Linde und vor allem Birke eine gute Abschottung seitlich des Bohrlochs und eine weniger effektive ober- und unterhalb der Verletzung. Insgesamt besitzen gute Kompartmentierer, unabhängig von der Art, offenbar stets auch mehr Einlagerungen in der Grenzschicht als Bäume mit ausgedehnten Verfärbungen.

Die makroskopisch erkennbare Verfärbung entsteht durch Einlagerungen von akzessorischen Substanzen vor allem in den Zelllumina von Parenchym sowie Fasern und Gefäßen und entspricht mikroskopisch den Eigenschaften eines Falschkerns (Shigo, Hillis 1973; Bauch 1980). Diese Wundreaktionen sowie ein Verschluß der Gefäße lassen sich bei Buche allein durch injizierten Sauerstoff ohne Beteiligung von Mikroorganismen erzeugen (Bosshard 1967). Die „äußere Verfärbung“ ohne Pilzmycel ist somit eine Reaktion auf die eindringende Luft nach Verletzung. Durch Verschluß der unterbrochenen Gefäßstränge sichert der Baum zunächst den Transpirationsstrom. Das in diesem Prozeß aufgegebene und verfärbte Holz wird erst nachfolgend von Mikroorganismen besiedelt und dies verursacht meist eine dunklere „innere Verfärbung“. Auch andere Autoren haben bei Buche und Birke sowie Ahorn und Eiche in größerer Entfernung zur Wunde verfärbtes, jedoch unverpilztes Gewebe gefunden (Shigo, Sharon 1968; Shortle et al. 1978; Shortle 1979b). Zwei Jahre nach Bohrkernentnahme hatte bei einigen Linden die gesamte Verfärbung bereits Eigenschaften der „inneren Verfärbung“. Im unverfärbten Holz befinden sich keine Hyphen. Das Pilzmycel kann somit, wie bei anderen Baumarten, im verfärbten Bereich bis an bzw. in die Grenzschicht wachsen (Dujesiefken et al. 1988). Die Einlagerungen in dieser Schicht sind bei Ahorn und Pappel nach Shortle (1979a) als phenolische Substanzen bestimmt worden, die die Abbaurate holzerstörender Pilze reduzieren. Die Abwehrreaktionen, zunächst zum Schutz des Transpirationsstromes, wirken offenbar auch eindämmend auf ausbreitenden Pilzbefall. Die Befunde stehen somit im Einklang mit dem modifizierten CODIT-Modell, wonach das *D* nicht für Decay (Fäulnis), sondern für *Damage* (Schäden) steht, was sowohl dysfunction (Funktionsstörung) und desiccation (Austrocknung) als auch decay als letzte Phase der Kompartmentierung umfaßt (Liese, Dujesiefken 1989a).

Die durch die Wunde eindringende Luft breitet sich vor allem axial über die Gefäße aus, so daß für die Abschottung ein möglichst rascher Gefäßverschluß wichtig ist. Große Gefäße sind dabei von Nachteil; innerhalb einer Art können Bäume mit kleineren Gefäßen besser kompartmentieren als die mit größeren Leitungsbahnen (Eckstein et al. 1979; Bauch et al. 1980). Unabhängig davon kann der Gefäßverschluß ebenso wie die Synthese von akzessorischen Substanzen nur durch physiologisch aktive Parenchymzellen erfolgen. Daher erscheint, außer der Jahreszeit der Verletzung (Liese, Dujesiefken 1989b), auch das Verhältnis von Parenchym- zu Gefäßanteil wichtig für die Effektivität der Abschottung. Gut abschottende Baumarten wie z. B. Buche, Eiche und Linde (Lorenz 1944; Hepting et al. 1949; Schulz 1973; Rademacher et al. 1984) haben einen wesentlich höheren Parenchymanteil als die schlecht abschottende Birke und Pappel (Wagenführ, Scheiber 1985).

Der Gefäßverschluß erfolgt bei den drei Baumarten unterschiedlich. Buche, mit den kleinsten Verfärbungen, bildet eine Vielzahl von Wundthyllen. Die Linde dagegen verschließt die Gefäße durch Pfropfen, die Birke mit einer hautähnlichen Membran über den Gefäßdurchbrechungen. Die Art des Gefäßverschlusses ist offenbar nicht entscheidend für die Güte der Kompartmentierung, da der Verschluß bei gut und schlecht abschottenden Baumarten (z. B. Buche und Pappel) in gleicher Weise erfolgt. Möglicherweise kann die

Pappel aufgrund ihres geringeren Parenchym/Gefäßanteils nicht so wirksam abschotten wie Buche.

Die Pflöpfen der Linde bestehen aus akzessorischen Substanzen, die von Parenchymzellen über die Tüpfel in die benachbarten Gefäße gelangen. Diese Inhalte können im Frühstadium tropfen- bis blasenförmig aussehen und sind bislang als Thyllen beschrieben worden (z. B. Liese et al. 1988). Pflöpfen wurden z. B. auch bei Ahorn im verfärbten Gewebe festgestellt (Bauch et al. 1980). Die mit Safranin/Astrablau ausschließlich hellblau anfärbbaren Pflöpfen außerhalb der Verfärbungsgrenze sind offenbar eine Vorstufe der dunkelrot anfärbbaren Inhalte in der Grenzschicht. Dies stützt die Auffassung, daß das eigentliche Schutzholz im makroskopisch unveränderten Gewebe außerhalb der Verfärbungsgrenze liegt (von Aufsess 1975; Dujesiefken et al. 1988).

Die Bildung der Membranen über den leiterförmigen Gefäßdurchbrechungen der Birke und deren submikroskopische Struktur ist ungeklärt. Die Häutchen können ebenso bei der Falschkernbildung, beim Verstocken und der Naßlagerung von Birkenholz entstehen (Chovanec, Korytarova 1985; Korytarova, Chovanec 1985). Es wird von den Autoren vermutet, daß das absterbende Parenchym Stoffe in die Gefäße abgibt, die an den leiterförmigen Gefäßdurchbrechungen zunächst granuläre und später amorphe Strukturen bilden.

Der unterschiedliche Gefäßverschluß bei Birke, Buche und Linde könnte auf strukturellen Merkmalen beruhen; so bestimmt nach Chattaway (1949) die Größe der Tüpfelapertur zwischen Gefäß und Holzstrahlzellen die Fähigkeit zur Bildung von Thyllen. Birke und Linde zeigen mit ca. 2 µm keine wesentlichen Unterschiede in der Länge der Pori, während diese bei der Buche mit ca. 7 µm wesentlich größer sind und ein Auswachsen von Thyllen ermöglichen. Zur Thyllbildung wird zudem in den Tüpfeln eine "protective layer" zwischen Parenchym und Gefäß oder Faser als notwendig postuliert (Schmid, Machado 1968; Murmanis 1976). Außer der Tüpfelgröße könnte somit bei Birke und Linde auch der Aufbau oder das Fehlen einer solchen Schicht Thyllen verhindern.

Die Fasern der Birke enthalten vor allem im Grenzbe- reich der Verfärbung oft septenartige Strukturen. Ähnliche Gebilde sind im Kernholz von *Betula alleghaniensis* beobachtet worden (Koran, Yang 1972). Die im TEM erkennbare filamentöse Unterstruktur dieser Einlagerungen sowie der in den Interzellularen läßt darauf schließen, daß es sich weder um Zellwandmaterial noch um phenolische Substanzen handelt. Entstehung, Zusammensetzung und Funktion dieser „Septen“ bedürfen weiterer Untersuchungen.

5 Literatur

- Aufsess, H. von 1975: Über die Bildung einer Schutzsperre an der Astbasis von Laub- und Nadelbäumen und ihre Wirksamkeit gegen das Eindringen von Pilzen in das Kernholz lebender Bäume. Forstw. Cbl. 94:140–152
- Bauch, J. 1980: Variation of wood structure due to secondary changes. Mitt. d. BFH Nr. 131:69–97
- Bauch, J.; Shigo, A.L.; Starck, M. 1980: Auswirkungen von Wunden im Xylem von Ahorn- und Birkenarten. Holzforsch. 34:153–160
- Bosshard, H.H. 1967: Über die fakultative Farbkernbildung. Holz Roh-Werkstoff 25:409–416
- Chattaway, M.M. 1949: The development of tyloses and secretion of gum in heartwood formation. Aust. J. Sci. Res. 2:227–240
- Chovanec, D.; Korytarova, O. 1985: Prozeß des Gefäßverschlusses der Birke (Original slovakisch). Lesn. Cas. 31:97–108
- Dujesiefken, D.; Kowol, T.; Liese, W. 1988: Vergleich der Schnittführung bei der Astung von Linde und Roßkastanie. Allgem. Forstz. 43:331–332, 336
- Dujesiefken, D.; Liese, W. 1988: Holzbiologisches Untersuchungsprogramm zu Methoden der Baumpflege. Gartenamt 37:618–622
- Eckstein, D.; Liese, W.; Shigo, A.L. 1979: Relationship of wood structure to compartmentalisation of discoloured wood in hybrid poplar. Can. J. Forest Res. 9:205–210
- Hepting, G.H.; Roth, E.R.; Sleeth, B. 1949: Discoloration and decay from increment borings. J. Forestry 47:366–370
- Koran, Z.; Yang, K.-Ch. 1972: Gum distribution in yellow birch. Wood Sci. 5:95–101
- Korytarova, O.; Chovanec, D. 1985: Zur Problematik des Schutzes von Birke und Erle gegen Lagerungsschäden. Holztechn. 26:79–80
- Liese, W.; Dujesiefken, D.; Bremer, J. 1988: Wundreaktionen bei Linde nach Astung in der Baumpflege. Forstw. Cbl. 107:184–196
- Liese, W.; Dujesiefken, D. 1989a: Wundreaktionen bei Laubbäumen. Tagungsband 2. Symp. Ausgew. Probleme der Gehölzphysiologie, Tharandt, 13.–16. 6. 1989 (im Druck)
- Liese, W.; Dujesiefken, D. 1989b: Aspekte und Befunde zur Sanierungszeit in der Baumpflege. Gartenamt 38:356–360
- Lorenz, R.C. 1944: Discolorations and decay resulting from increment borings in hardwoods. J. Forestry 42:37–43
- Murmanis, L. 1976: The protective layer in xylem parenchyma cells of *Quercus rubra* L. Appl. Polymer Symp. No. 28:1283–1292
- Rademacher, P.; Bauch, J.; Shigo, A.L. 1984: Characteristics of xylem formed after wounding in *Acer*, *Betula* and *Fagus*. IAWA Bull. n.s. 5:141–151
- Schmid, R.; Machado, R.D. 1968: Pit membranes in hardwoods – fine structure and development. Protoplasma 66:185–204
- Schulz, H. 1973: Auswirkungen von Rückeschäden an jungen Buchen und Edellaubhölzern. Holzforsch. 27:42–47
- Shigo, A.L. 1984: Compartmentalization: A conceptual framework for understanding how trees grow and defend themselves. Ann. Rev. Phytopathol. 22:189–214
- Shigo, A.L.; Hillis, W.E. 1973: Heartwood, discolored wood and microorganisms in living trees. Ann. Rev. Phytopathol. 11:197–222
- Shigo, A.L.; Marx, H.G. 1977: Compartmentalization of decay in trees. USDA Forest Serv. Agric. Inform. Bull. No. 405:73 S.
- Shigo, A.L.; Sharon, E. 1968: Discoloration and decay in hardwoods following inoculations with Hymenozymetes. Phytopathol. 58:1493–1498
- Shortle, W.C. 1979a: Compartmentalization of decay in red maple and hybrid poplar trees. Phytopathol. 69:410–413
- Shortle, W.C. 1979b: Mechanisms of compartmentalization of decay in living trees. Phytopathol. 69:1147–1151
- Shortle, W.C.; Menge, J.A.; Cowling, E.B. 1978: Interaction of bacteria, decay fungi and live sapwood in discoloration and decay of trees. Europ. J. Forest Pathol. 8:293–300
- Wagenführ, R.; Scheiber, C. 1985: Holzatlas. VEB Fachbuchverlag, Leipzig: 720 S.