

Holzbildungsdynamik von Rot-Buche (*Fagus sylvatica* L.) verschiedener Herkünfte

Uwe Schmitt*, Jeong-Wook Seo**, Wolf-Ulrich Kriebitzsch***, Silvio Schüler**** und Tanja Potsch*

Zusammenfassung

Die Holzbildungsdynamik bei Rot-Buchen (*Fagus sylvatica* L.) verschiedener Herkünfte wurde für die Vegetationsperioden 2005 und 2006 an einem Standort nahe Kiel /DE und für 2006 an einem Standort nahe Wien /AT untersucht. Von den sechs ausgewählten Herkünften (2x DE, AT, RO, ES, CZ) standen pro Versuchsjahr jeweils zwei Versuchsbäume zur Verfügung. Beginn, Verlauf und Ende der Holzbildung wurden bestimmt, indem von April bis September in 1- bis 2-wöchigem Abstand radial verlaufende Einstiche mit einer dünnen Stahlnadel in das Xylem erfolgten. Diese auch Pinning genannte Technik induziert Wundgewebe, das nach der Vegetationsperiode lichtmikroskopisch klar abzugrenzen ist gegen Xylem, das bis zum Einstichdatum gebildet wurde. Bei allen Versuchsbäumen verlief die Holzbildung nach einer leichten S-Kurve mit allmählichem Beginn, gefolgt von einer Phase maximaler Holzbildung, die dann wiederum in eine Ausklingphase mündete. Wegen des zum Teil stark azentrischen Wuchses der Bäume wurden die Zuwachsraten ausschließlich als Prozentwerte errechnet. Die Dauer der Holzbildung umfasste an beiden Standorten einen Zeitraum von etwa vier Monaten mit einem Beginn bei den meisten Bäumen in der zweiten Maihälfte und einem Ende der Holzbildung um die Septembermitte. Herkunftsspezifische Besonderheiten waren nicht zu erkennen, auch wenn die Versuchsbäume der wärmeren Herkünfte eine Tendenz zu einem etwas späteren Einsetzen der Holzbildung zeigten sowie eine leichte Verzögerung im Verlauf. Die Umgebungstemperatur scheint keine dominierende Rolle insbesondere zur Initiierung der Holzbildung zu spielen.

Schlüsselwörter: Rot-Buche, *Fagus sylvatica*, Herkünfte, Holzbildungsdynamik, Pinning-Technik

Abstract

Wood formation dynamics for different provenances of European beech (*Fagus sylvatica* L.)

Wood formation dynamics were investigated for six different provenances of European beech (*Fagus sylvatica* L.) for the vegetation periods 2005 and 2006 at a site near Kiel /DE and for the vegetation period 2006 at a site near Vienna /AT. Two trees per year and provenance (2x DE, AT, RO, ES, CZ) were analysed. Onset, course and end of wood formation were determined by inserting a thin steel needle into the outer xylem in 1- or 2-week intervals. This so called pinning induces the formation of wound tissue, which clearly indicates the amount of xylem laid down until the individual pinning date as revealed by light microscopy after the vegetation period. Wood formation in all trees followed an S-curve with a short and slowly starting early stage, a middle stage with distinctly increased wood formation and a slowly decreasing stage at the end of the vegetation period. Because of partly extremely acentric growing stems, wood formation was evaluated as relative increment. At both experimental sites, wood formation lasted nearly four months with a beginning in the second half of May and an end around the middle of September. According to tree curves, provenance-specific characteristics of duration and course were not recorded, although a certain tendency of a slightly delayed wood formation might exist for the three origins with warmer yearly average temperatures. It seems that temperature does not play a dominant role especially for the initiation of wood formation.

Keywords: European beech, *Fagus sylvatica*, provenances, wood-formation dynamics, 'pinning'-technique

* Johann Heinrich von Thünen-Institut, Institut für Holzforschung, Leuschnerstr. 91, 21031 Hamburg

** Universität Greifswald, Institut für Botanik und Landschaftsökologie, Grimmer Str. 88, 17487 Greifswald

*** ehemals Johann Heinrich von Thünen-Institut, Institut für Weltforstwirtschaft, Leuschnerstr. 91, 21031 Hamburg

**** Bundesforschungs- und Ausbildungszentrum für Wald, Naturgefahren und Landschaft, Institut für Waldgenetik, Hauptstr. 7, A-1140 Wien, Österreich

Einleitung

Jahrringe von Bäumen in der gemäßigten Klimazone sind das Ergebnis eines ausgeprägten Wetterwechsels zwischen Sommer und Winter. Dadurch kommt es in der Regel zu einer stark eingegrenzten Holzbildungsphase, gefolgt von einer ausgedehnten Ruhephase zwischen Spätsommer/Herbst und Frühjahr/Frühsummer (Schweingruber, 1983). Das Kambium als sekundäres Meristem ist für die Holzbildung mit nachfolgender Differenzierung und Ausprägung anatomischer Charakteristika verantwortlich, die sowohl von Pflanzen-endogenen als auch von exogenen Faktoren wie beispielsweise Boden und Klima gesteuert werden (u. a. Larcher, 2003; Vaganov et al., 2006).

Endogen bedingt sind vor allem die baumartspezifischen anatomischen Merkmale, die für Holzartenbestimmungen genutzt werden können (IAWA, 1989; 2004). Dennoch gibt es eine erhebliche baumartspezifische genetische Variabilität beispielsweise für Buchen in Mitteleuropa, die als Voraussetzung für erfolgreiche Anpassungsstrategien auch im Zuge des Klimawandels angesehen wird (Konnert, 2007). Roloff und Rust (2008) berichten in diesem Zusammenhang für Buchen verschiedener Herkünfte von unterschiedlicher Trockenstresstoleranz, die genetisch festgelegt ist. Neuerdings werden molekulargenetische Methoden eingesetzt, um innerhalb einer Baumart geographisch unterscheidbare Linien zu identifizieren, die für einen Herkunftsnachweis von Holz und Holzprodukten herangezogen werden (Degen und Höltken, 2011).

Exogene Faktoren wie Temperatur, Niederschlag, Tageslänge oder auch die Wasserverfügbarkeit im Boden modifizieren einerseits qualitativ die Jahrringstrukturen durch Verschiebungen in den Zellartenanteilen, andererseits aber auch quantitativ die Jahrringbreiten. Hieraus ergeben sich die charakteristischen Jahrringabfolgen unterschiedlich breiter Jahrringe. Diese im Holz quasi gespeicherte Information wird in der holzbiologischen Teildisziplin der Dendrochronologie zur Datierung von Holz und in der Dendroklimatologie zur Rekonstruktion des Klimas in bestimmten Regionen genutzt (u. a. Fritts, 1976).

Diese exogenen klimatischen Einflussfaktoren sind hauptsächlich für die Dauer der Holzbildung verantwortlich, insbesondere für den Beginn nach der winterlichen Ruhephase, für die Intensität der Holzbildung in Form der Teilungshäufigkeit im Kambium und für die Geschwindigkeit der Zelldifferenzierung. In der Regel wirken diese Einflüsse indirekt über das Phytohormonsystem der Bäume auf die Holzbildung (e.g. Aloni, 1995; 2007; Savidge, 1996), können aber auch direkt die Zellteilungsrate des Kambiums mitbestimmen (Larson, 1994). In borealen Wäldern spielen offenbar die Frühjahrs- und Sommertemperaturen eine große Rolle für den Beginn der Holzbildung nach der winterlichen Ruhephase sowie die Frühholzbildung, wenn auch offenbar andere Faktoren wie beispielsweise Tageslänge oder Niederschlagsmenge beteiligt sind (Seo et al., 2008). Allerdings gibt es auch Anzeichen dafür, dass sich in den vergangenen Jahren hohe Sommertemperaturen bei Kiefern in der borealen Zone eher negativ auf die Holzbildung ausgewirkt haben

(Seo et al., 2011). In temperierten Zonen oder auch teilweise im alpinen Bereich scheinen hingegen eher die Niederschlagsmengen und die Wasserversorgung im Boden mit der Intensität und Dauer der Holzbildung positiv zu korrelieren (u. a. Oberhuber und Gruber, 2010). Diese Zusammenhänge wurden zumeist für Nadelbäume ermittelt, für Laubbäume gibt es nur wenige vergleichbare Untersuchungen (Schmitt et al., 2000, 2004, Čufar et al., 2008). Vor diesem Hintergrund können erweiterte Kenntnisse der intra-annualen Holzbildungsdynamik der Buche zu einer besseren Einschätzung der Einflüsse von Umweltfaktoren beitragen und auch die Diskussion über die Zukunft der Buche in Mitteleuropa bei sich ändernden Umweltbedingungen unterstützen (s. a. Bolte, 2005; Kölling et al., 2007).

In der vorliegenden Arbeit wird die Holzbildungsdynamik von sechs ausgewählten Buchenherkünften (Liesebach M, 2012) dargestellt und dahingehend bewertet, ob sie sich an zwei standörtlich sehr verschiedenen Wuchsorten und in zwei Vegetationsperioden hinsichtlich des Einflusses der auf sie einwirkenden Umgebungsparameter unterschiedlich verhält. Hierfür wurde aus verschiedenen Methoden, die eine hohe zeitliche Auflösung gewährleisten, die Pinning-Technik (Wolter, 1968; Seo et al., 2007; Mäkinen et al., 2008) ausgewählt, weil sie wegen der minimalen Verletzungen die jungen Versuchsbäume am wenigsten beeinträchtigt.

Material und Methoden

Die vom Thünen-Institut für Forstgenetik in Großhansdorf bei Hamburg und vom Institut für Waldgenetik der Bundesforschungsanstalt für Wald, Naturgefahren und Landschaft in Wien für die Untersuchungen zur Verfügung gestellten Bäume befanden sich auf den Versuchsflächen Schädtkbek nahe Kiel sowie Gablitz nahe Wien, die 1995 angelegt wurden und Teil eines internationalen Herkunftsversuchs sind. Je zwei Bäume von sechs ausgewählten Herkünften (Tabelle 1) wurden 2005 in Schädtkbek und an beiden Wuchsorten im Jahr 2006 untersucht (Details siehe Liesebach M, 2012).

Tabelle 1

Bezeichnungen und Nummerierungen der sechs ausgewählten Buchenherkünfte mit Angaben von mittlerer Jahresdurchschnittstemperatur sowie mittlerer Jahresniederschlagsmenge. Die Farbgebung der Herkunft-Nummern ist auch für die Einzelbaumkurven in den Abbildungen 4a bis c übernommen (nach Liesebach M, 2012).

Nr.	Herkunft	Land	Temperatur	Niederschlag
5	Anguiano	ES	11,7 °C	537 mm
44	Oderhaus	DE	5,1 °C	1.107 mm
46	Gransee	DE	8,1 °C	571 mm
109	Neuberg-Mürzsteg	AT	4,9 °C	1.428 mm
110	Kladská	CZ	5,9 °C	814 mm
146	Beius-Bihor	RO	9,6 °C	720 mm

Zur Bestimmung der Holzbildungsdynamik während der Vegetationsperiode wurde die so genannte Pinning-Methode eingesetzt (Wolter, 1968; s. a. Seo et al., 2007). Hierbei erfolgten bei den Versuchsbäumen in 1- bis 2-wöchigem Abstand von Anfang April bis Ende September 2005 (Standort Schädtkbek) und 2006 (Standorte Schädtkbek und Gablitz) mit einer ca. 1,2 mm dicken Stahlnadel Einstiche senkrecht zur Stammachse und in radialer Richtung durch die Rinde in den äußeren Holzbereich. Um den Einstichkanal herum, insbesondere im Bereich des Kambiums, setzten unmittelbar nach dem Einstich Wundreaktionen ein. Diese Wundreaktionen führten im Verlauf der Vegetationsperiode zu einer im Lichtmikroskop meist klar erkennbaren Abgrenzung von Holzgewebe, das unbeeinflusst vor dem Einstich gebildet wurde, gegen Gewebe, das wundungsbedingte Modifizierungen aufweist und nach dem Einstich auf das reguläre Holzgewebe aufgelagert wurde. Dieses Wundgewebe besteht zu einem hohen Anteil aus parenchymatischen Zellen, Gefäße fehlen vielfach und auch die radiale Orientierung des Zellgefüges ist aufgehoben. Die Trennzone zwischen den beiden Gewebereichen diente zur Bestimmung des Holzanteils, der bis zum Einstich gebildet wurde. Bisweilen degenerierten entlang des Einstichkanals Zellen des Kambiums und der Xylem-Differenzierungszone engräumig, wodurch ebenfalls die bis zum Einstichdatum erfolgte Holzbildung mikroskopisch bestimmt werden konnte (Abbildung 1).

Pro Pinning-Termin wurden drei Einstiche vorgenommen, wobei diese in einer Stammhöhe zwischen 50 cm und 150 cm meist spiralig um den gesamten Stamm herum erfolgten. Es wurde stets darauf geachtet, dass die Einstiche mindestens 3 bis 4 cm in axialer Richtung voneinander entfernt waren, damit sich die Wundreaktionen nicht gegenseitig beeinflussen. Die Versuchsbäume wurden nach der Vegetationsperiode im Oktober oder November gefällt.

Nach der Fällung wurden die Stammbereiche mit den auf der Rinde gekennzeichneten Einstichen im Labor folgendermaßen aufgearbeitet: mit Säge, Stecheisen und Rasierklingen erfolgten Entnahme und Zuschnitt der Einstichbereiche, die den Einstichkanal enthielten sowie benachbartes Gewebe, das radial bis in den vorjährigen Jahrring reichte. Die Rinde wurde nicht entfernt. In tangentialer und radialer Richtung erreichten die Proben eine Größe von 8 bis 10 mm sowie 6 bis 8 mm in axialer Richtung.

Die Probenstücke wurden nach der Entnahme direkt für einige Stunden in demineralisiertes Wasser überführt und danach für 3 bis 4 Tage in 30%iges Polyethylenglykol (PEG 2000) bei 60 °C eingelegt. In dieser Zeit verdunstete das Wasser in dem PEG/Wasser-Gemisch nahezu vollständig. Das Restwasser im Probengewebe wurde in einem weiteren Infiltrationsschritt durch PEG 2000 ersetzt, indem das Gewebe für 2 bis 3 Tage in reinem PEG 2000 eingelegt und dann wiederum bei 60 °C in einem Wärmeschrank getrocknet wurde. Die so infiltrierten Proben wurden danach in Einbettförmchen überführt, die wiederum mit PEG 2000 aufgefüllt wurden. Nachdem spezielle Kunststoffhalter auf die Einbettförmchen gesetzt wurden, erfolgte für 12 bis 24 Stunden die Aushärtung in einem Kühlschrank bei etwa 4 °C. Nach Aushärtung und dem Herauslösen der eingebetteten Proben

aus den Förmchen wurden mit einem Rotationsmikrotom 8 µm dünne Schnitte angefertigt, die sukzessiv in 1 % wässrigem Safranin und 1 % wässrigem Astrablau gefärbt wurden. Das Eindecken auf Glasobjektträgern erfolgte mit Glycerin.



Abbildung 1

Standort Gablitz, Pinning'-Einstich am 1. August 2006: Lichtmikroskopische Aufnahme einer Pinning'-Zone mit Einstichkanal (Pfeilspitze) und unbeeinträchtigter Holzbildungszone bis zum Datum des Einstichs (blaue Doppelpfeile). Gemessen wurde stets von der Jahrringgrenze des vorigen Jahres (JG) entweder bis zu einer Zone mit kollabierten, abgestorbenen Zellen des Kambiums und Teilen der Differenzierungszone nahe des Einstichkanals oder bis zur Zone aus nach dem Einstich gebildetem, modifiziertem Gewebe (gelber Pfeil).

Für die Zuwachsmessungen an den Schnitten wurde ein Olympus BX51-Mikroskop mit der Software Cell[^]AF[®] verwendet. Entsprechend der in Abbildung 1 dargestellten anatomischen Unterschiede zwischen Holzgewebe, das vor und nach dem Einstich gebildet wurde, konnten die jeweiligen Zuwachswerte direkt gemessen werden. An den Einstichzonen wurde gleichzeitig auch die gesamte Jahrringbreite beiderseits des Einstichkanals gemessen, um eine Bezugsgröße zum gebildeten Holz zu erhalten. Diese Werte wurden dann für jedes Einstichdatum prozentual auf die Gesamtjahrringbreite am Einstich bezogen (s. a. Grotta et al., 2005). Je nach Schnitt- und Probenqualität wurden pro Einstichdatum eines Versuchsbäumchen jeweils Mittelwerte aus zwei bis vier Einzelmessungen gebildet.

Die so genannten "degree days" (d.d.) oder Gradtage in Abbildung 6 als Maß für erforderliche Wärmesummen bis

zum Einsetzen physiologischer Vorgänge nach der Winterruhe wurden nach einem Modell von Sarvas (1972) berechnet. In der vorliegenden Arbeit ist die Berechnung auf das Einsetzen der Holzbildung am jeweiligen Standort bezogen. Grundlagen für dieses Modell sind die durchlaufende Tagesnummerierung im jeweiligen Versuchsjahr und die aufgezeichneten Temperatur-Tagesmittelwerte am Versuchsort. Es wurden nur Tagesmittel über dem vorgegebenen Schwellenwert von 5 °C verwendet und die Differenz aus Tagesmittel und Schwellenwert gebildet (T_{Diff}). Tagesmittelwerte $T_i \leq +5$ °C wurden auf $T_{\text{Diff}} = 0$ gesetzt. Die „degree days“ wurden dann als Summe aus den Einzelwerten ($T_{\text{Diff},i}$) und nach folgender Formel berechnet:

$$\text{d.d.} = \sum_{i=j}^{365} (T_{\text{Diff},i}) // T_{\text{Diff}} = (T_i - 5) \text{ bei } T_i > 5$$

Ergebnisse und Diskussion

Die bereits von Wolter (1968) beschriebene Pinning-Methode ist eine Technik, bei der mit Hilfe von dünnen Nadeln durch die Rinde und das Kambium in das Holz gestochen wird, um Daten zur intra-annualen Holzbildungsdynamik mit hoher zeitlicher Auflösung zu erhalten (u. a. Nobuchi et al., 1995; Dünisch et al., 2002; Schmitt et al., 2004). Die Proben, die nach der jeweiligen Vegetationsperiode aus dem Baum entnommen werden, entwickelten an der Einstichstelle neben den bereits beschriebenen und zur Identifizierung des Zuwachses benutzten Wundgewebereiche mitunter auch sehr ausgeprägte Kallusgewebe (Abbildung 2).

Ein solcher Kallus überwallt den Einstichkanal während der Vegetationsperiode und lässt durch Komprimieren der zuletzt gebildeten Xylemzellen bisweilen den Zuwachs nur unzureichend erkennen, wie an den untersuchten Buchenproben mehrfach festgestellt wurde. Zusätzlich kann eine Wundgewebebildung so stark stimuliert werden, dass auch in weiteren Bereichen um die Einstichstelle herum deutlich mehr Gewebe aufgelegt wird als in Bereichen ungestörter Jahrringbildung. Dieses Phänomen führte in einigen der in dieser Untersuchung verwendeten Proben dazu, dass um die Einstichstelle keine Vergleichswerte zur Breite des Gesamtjahrrings ermittelt werden konnten. So zeigten jeweils ein Probenbaum der Herkunft Oderhaus /DE (44) und Neuberg-Mürzsteg /AT (109) aus der Versuchsserie Schädtkbek 2005 und ein Probenbaum der Herkunft Neuberg-Mürzsteg /AT (109) aus der Serie Schädtkbek 2006 so große Datenlücken, dass diese unvollständigen Datenreihen nicht verwendet werden konnten. Ferner bildete am Standort Schädtkbek ein Probenbaum der Herkunft Neuberg-Mürzsteg /AT (109) im Jahr 2006 an manchen untersuchten Stellen des Stammes einen extrem schmalen Jahrring, weshalb keine zufriedenstellenden Messungen möglich waren. Diese Tatsache ist auch Ausdruck einer stark azentrischen Jahrringbildung in manchen Bäumen, die die Messungen zusätzlich erschwerten. Minimum und Maximum der Jahrringbreiten erreichten beispielsweise für Baum 41 der Herkunft Kladská /CZ (110) die

Werte 3,51 mm und 6,36 mm, für Baum 22 der Herkunft Beius-Bihor /RO (146) die Werte 4,26 mm und 8,54 mm. Dies wiederum hatte zur Folge, dass wir keine absoluten Zuwachswerte einsetzen konnten, sondern nur die prozentualen Anteile des Zuwachses im Vergleich zur Gesamtjahrringbreite an der jeweiligen Einstichstelle.

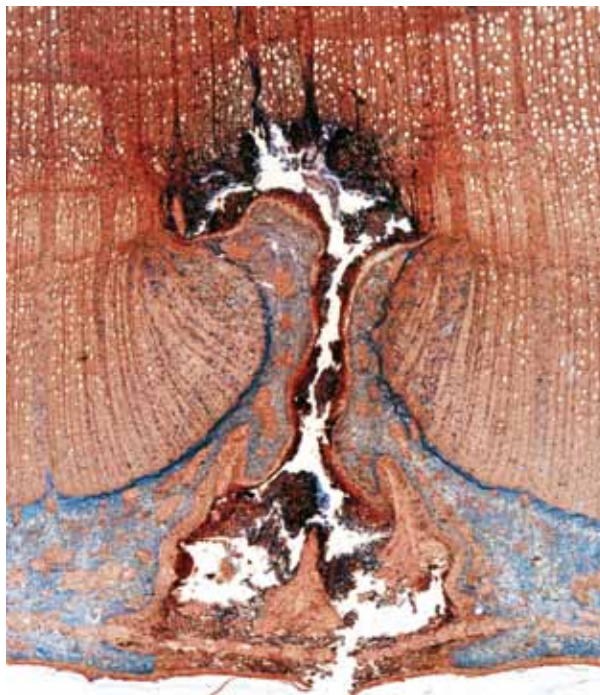


Abbildung 2
Standort Schädtkbek, „Pinning“-Einstich am 19. Juni 2006 (Herkunft Anguiano /ES (5), Baum Nr. 25). Starke Kallusbildung durch das „Pinning“, wodurch die Werte der Jahrringbreite nahe des Einstichkanals deutlich erhöht sind.

Abbildung 3 zeigt am Beispiel des Versuchsbaumes zwei der Herkunft Anguiano /ES (5) (Standort Gablitz) für einige ausgewählte Einstichdaten die mikroskopische Darstellung des Holzbildungsverlaufs während der Vegetationsperiode 2006. Danach war im April noch kein Beginn der Holzbildung nachzuweisen (Abbildung 3a). Wenn man den Einstichkanal im 2005 gebildeten, also vorjährigen Xylem betrachtet, so ist dieser an der Grenze zum Jahrring des Versuchsjahres 2006 durch Wundgewebe verschlossen, das erst allmählich in reguläres Xylem übergeht. Es ist kein Übergang von regulärem, vor dem Einstich gebildetem Xylem und wundbedingt modifiziertem Xylem ausgebildet. Dies lässt eindeutig den Schluss zu, dass der Einstich vor Beginn der Holzbildung erfolgte. Zum Zeitpunkt 31. Mai (Abbildung 3b) ist hingegen am Einstichkanal nahe der Jahrringgrenze 2005/2006 eine deutliche Zone aus im Versuchsjahr neu gebildetem Xylem mit einigen Zellreihen und deutlichen Frühholzgefäßen zu erkennen. Die Abgrenzung zu nach dem Einstich gebildetem, wund-modifiziertem Xylem ohne große Gefäße ist klar. Für die Zeitpunkte 4. und 9. Juli sowie 1. August (Abbildung 3c bis e) sind unbeeinträchtigtes und modifiziertes

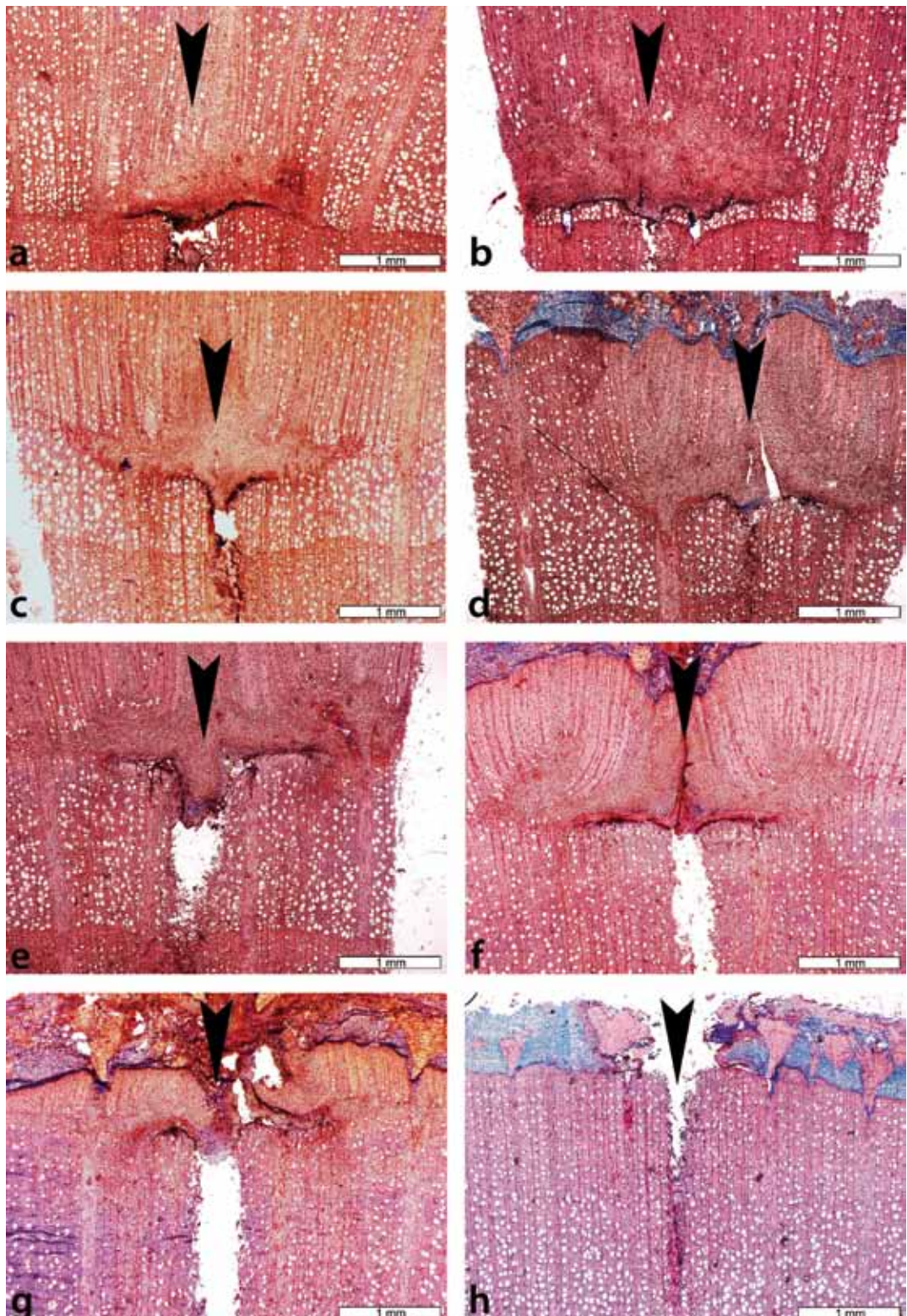


Abbildung 3

Mikroskopische Abbildungen zur Ermittlung des Holzbildungsverlaufs. Gablitz/Versuchsserie 2006, Herkunft Anguiano /ES (5), Baum Nr. 1. Die Pfeilspitzen markieren jeweils den 'pinning'-Kanal. a: Einstich am 4. April 2006. Die Holzbildung hat noch nicht begonnen, da ausschließlich modifiziertes Xylem an der Jahrringgrenze aufgelegt ist. b: Einstich am 31. Mai 2006. Deutliche Holzbildung im Versuchsjahr erkennbar. c: Einstich am 4. Juli 2006. Holzbildung im Versuchsjahr fortgeschritten. d: Einstich am 19. Juli 2006. Etwa 40 % des gesamten Jahresrings gebildet. e: Einstich am 1. August 2006. Frühholzbildung abgeschlossen und Spätholzbereich schon erkennbar. f: Einstich am 16. August 2006. Starker Kalluswulst an der Einstichstelle, Holzbildung noch nicht abgeschlossen. g: Einstich am 29. August 2006. Holzbildung bis auf wenige Zellreihen abgeschlossen. h: Einstich am 20. September 2006. Holzbildung abgeschlossen, da kein modifiziertes Gewebe nach dem Einstich aufgelegt.

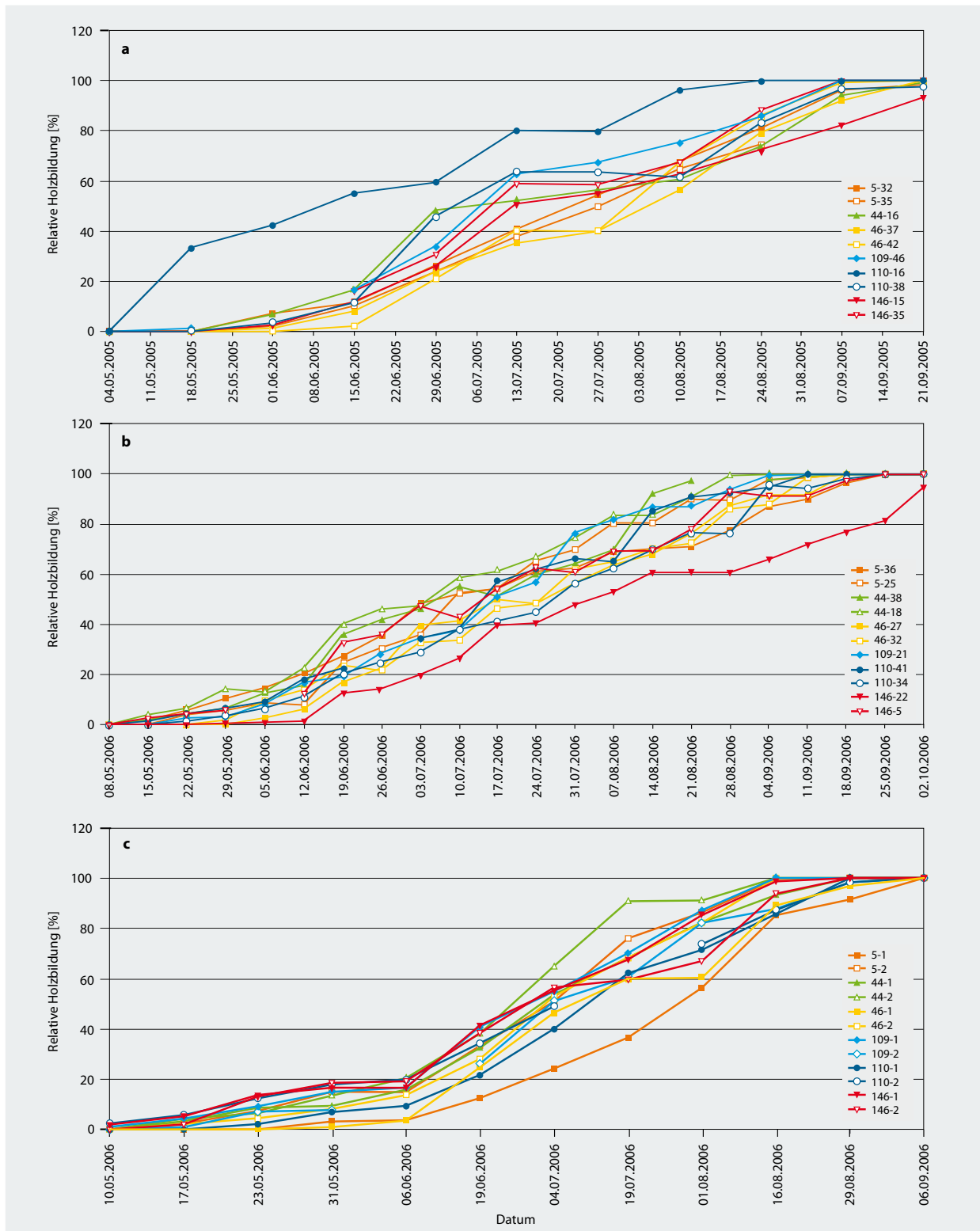


Abbildung 4

a: Holzbildungskurven aller Versuchs bäume am Standort Schädtkbek für 2005. Die Holzbildung beginnt meist gegen Mitte Mai und endet in der zweiten/dritten Septemberwoche. Je ein Versuchsbaum der Herkünfte Oderhaus /DE (44) und Neu-berg-Mürzsteg /AT (109) konnte wegen unzureichender Probenqualität nicht gemessen werden.

b: Holzbildungskurven aller Versuchs bäume am Standort Schädtkbek für 2006. Die Holzbildung beginnt meist in der zweiten/dritten Maiwoche und endet meist bis zum Ende der dritten Septemberwoche. Ein Versuchsbaum der Herkunft Neu-berg-Mürzsteg /AT (109) konnte wegen unzureichender Probenqualität nicht gemessen werden.

c: Holzbildungskurven aller Versuchs bäume am Standort Gablitz für 2006. Die Holzbildung beginnt meist in der ersten Maihälfte und endet vorwiegend in der ersten Septemberwoche.

Xylemgewebe, die vor und nach dem Einstich gebildet wurden, ebenfalls klar voneinander abgegrenzt. Je später der Einstich in der Vegetationsperiode gesetzt wurde, umso breiter war die bis zum Einstich gebildete Xylemzone. Zum Ende der Vegetationsperiode und während der gegenüber dem Frühholz deutlich langsamer verlaufenden Spätholzbildung führte der Einstich mit der Stahlnadel zu einer starken Stimulierung der Holzbildung mit einem bisweilen mächtigen Kallus, der den Einstichkanal überwallt (Abbildung 3f bis g). Auch hier war eine leicht zu identifizierende Trennlinie zwischen unmodifiziertem und modifiziertem Gewebe zu sehen. Eine solche durch Verwundung ausgelöste Kallusbildung war auch dann erkennbar, wenn ein Einstich in den ersten 2 bis 3 Wochen nach Abschluss der regulären Holzbildung erfolgte. Offenbar konnte hierdurch eine Reaktivierung des Kambiums eingeleitet werden. Erst mehrere Wochen nach Abschluss der Holzbildung blieb eine solche Kallusbildung als Folge eines Einstichs aus (Abbildung 3h).

Die mikroskopischen Auswertungen der wöchentlichen bzw. zweiwöchentlichen Zuwachsraten führten für jeden Einzelbaum und die jeweilige Vegetationsperiode zu individuellen Kurven der Holzbildungsdynamik (Abbildung 4a bis c). Abbildung 4a zeigt die Holzbildungsdynamik am Standort Schädttbek für das Jahr 2005. Im Vergleich aller Probenbäume ist hier auffällig, dass Baum 16 der Herkunft Kladská /CZ (110) bereits Anfang Mai mit der Holzbildung begann, während bei allen übrigen Bäumen dies erst Mitte bis Ende Mai der Fall war. Nach einer Frühphase von etwa vier bis fünf Wochen mit sich allmählich steigender Holzbildung erreichten die Bäume gegen Mitte Juni eine Phase mit maximalen Zuwachsraten, die bis etwa Mitte/Ende August andauerte, um dann bis zur dritten Septemberwoche mit verringerter Zuwachsleistung auszuklingen. Die Holzbildung endete bei Baum 16 der Herkunft Kladská /CZ (110) in der letzten Augustwoche, bei allen anderen Bäumen dauerte die Holzbildung bis weit in den September hinein, bei Baum 35 der Herkunft Anguiano /ES (5) sogar bis Ende September.

Die Holzbildung verläuft anhand der ermittelten Werte demzufolge nach einer leichten S-Kurve mit kurzem, langsamem Beginn, einer intensiven und ausgedehnten Mittelphase mit maximaler Holzbildung sowie einer wiederum kurzen Schlussphase mit geringer Intensität. Derartige S-Kurven für die Holzbildung wurden bei Untersuchungen zur intra-annuellen Holzbildungsdynamik bereits an verschiedenen Standorten und für verschiedene Baumarten nachgewiesen (u. a. Nobuchi et al., 1995; Deslauriers et al., 2008; Rossi et al., 2006; Čfar et al., 2008; Oberhuber und Gruber, 2010; Schmitt et al., 2004; Seo et al., 2011). Auch für das Jahr 2006 zeigten die Versuchsbäume sowohl in Schädttbek wie auch in Gablitz einen S-förmigen Verlauf der Holzbildung (Abbildung 4b bis c), wobei die intensive Holzbildungsphase in der zweiten oder dritten Juniwoche begann und bei einigen Bäumen bis Ende August andauerte. Das Ende der Holzbildung lag hier jeweils in der zweiten bis dritten Septemberwoche.

Im Versuchsjahr 2006 ergaben die Einzelbaumkurven an beiden Standorten recht einheitliche Verläufe ohne extreme Abweichungen. Auffällig war allerdings, dass in allen drei Probenkollektiven einige Bäume der wärmeren Herkunftsorte

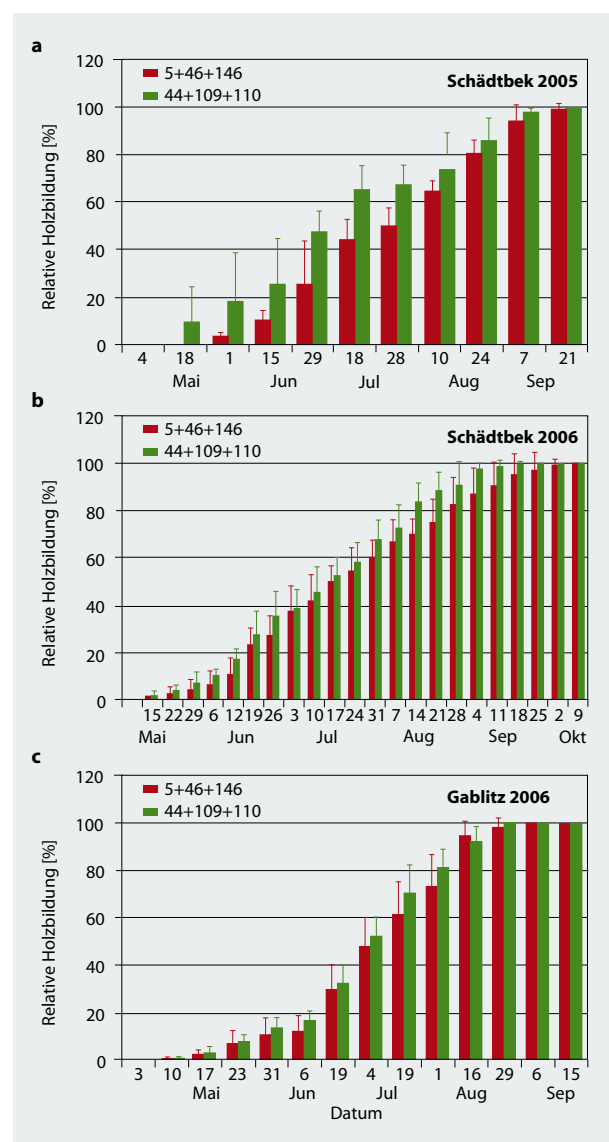


Abbildung 5

Holzbildungsverlauf getrennt dargestellt für die Herkunftsorte, die aus Gebieten mit wärmeren (rot) und kühleren (grün) Jahresdurchschnitts-Temperaturen stammen. Die Kurven zeigen die relative Holzbildung in Prozentwerten mit Standardabweichungen für die Standorte Schädttbek in den Jahren 2005 (a) und 2006 (b) sowie für Gablitz im Jahr 2006 (c). Die Holzbildung der Herkunftsorte, die aus Gebieten mit kühleren Jahresdurchschnitts-Temperaturen stammen, setzt zu meist früher ein, erreicht rascher die intensive Holzbildungsphase und endet meist geringfügig früher als bei den Herkunftsorten, die aus Gebieten mit wärmeren Jahresdurchschnitts-Temperaturen stammen.

die niedrigsten Kurvenverläufe hatten, während einige Bäume der kühleren Herkunftsorte meist eine leicht früher einsetzende und endende Holzbildung zeigten. Die Gesamtdauer der Holzbildung an beiden Wuchsorten und in beiden Jahren entspricht mit vier Monaten den Werten, die Schmitt et al. (2000) für etwa 60-jährige Buchen eines Wuchsortes in Nord-Deutschland bestimmten. Čfar et al. (2008) fanden für

Buchen in Slowenien ebenfalls eine Gesamtdauer der Holzbildung von vier Monaten, aber mit einem deutlich früheren Beginn gegen Mitte/Ende April und einem ebenfalls früheren Ende Mitte/Ende August. Damit ist die Holzbildungsphase von Buchen in Nord-Deutschland gegenüber Buchen in Tieflagen Sloweniens um etwa einen Monat verzögert bei nahezu gleicher Dauer.

Die Einzelbäume der verschiedenen Herkünfte unterschieden sich in ihrer Holzbildungsdynamik mit Ausnahme von Baum 16 der Herkunft Kladská /CZ (110) am Wuchsort Schädttbek für 2005, Baum 22 der Herkunft Beius-Bihor /RO (146) in Schädttbek für 2006 und Baum 1 der Herkunft Anguiano /ES (5) in Gablitz für 2006 nur unwesentlich voneinander, so dass sich in beiden Versuchsjahren ein recht einheitlicher Verlauf auf den beiden Versuchsfeldern ergab (Abbildung 5a bis c), obwohl die sechs Herkünfte von unterschiedlichen klimatischen Herkunftsgebieten stammen. So kommen die Herkünfte Oderhaus /DE (44), Mürzsteg-Neuberg /AT (109) und Kladská /CZ (110) mit Jahresmitteltemperaturen zwischen 4,9 °C und 5,9 °C aus relativ kühlen Gebieten, die Herkünfte Anguiano /ES (5), Gransee /DE (46) und Beius-Bihor /RO (146) aus Gebieten mit relativ milden Jahresmitteltemperaturen zwischen 8,1 °C und 11,7 °C (Liesebach M, 2012).

Eine Zusammenfassung der Versuchsbäume in diese beiden Kollektive führte für die beiden Jahre und Standorte zu je zwei Verlaufskurven, die sich nur gering voneinander unterscheiden, wobei sich die Differenzen der Werte zumeist innerhalb der Standardabweichungen bewegen (Abbildung 5a bis c). Eine ganz leichte Tendenz war dahingehend erkennbar, dass die Bäume der Herkünfte, die von Wuchsorten mit wärmeren Jahresdurchschnitts-Temperaturen stammen, einen zeitlich geringfügig verzögerten Beginn der Holzbildung aufweisen und die intensivere Holzbildungsphase später erreichen. Bei diesen Herkünften endete die Holzbildung auch etwas später.

Bei der Reaktivierung physiologischer Prozesse wie beispielsweise des Knospenaufbruchs der Bäume nach der winterlichen Ruhephase und des Höhenwachstums wird auch den Temperaturbedingungen am jeweiligen Standort vielfach eine besondere Bedeutung zugeschrieben. Es wurden daher verschiedene Modelle entwickelt, um diese Beziehungen darzustellen (u. a. Sarvas, 1972; Hänninen et al., 1990; Kramer, 1994; Kramer et al., 2000). Für den Beginn der Kambialaktivität und die frühe Phase der Holzbildung scheint die Temperatur offensichtlich nicht hauptverantwortlich zu sein, so dass eher andere Klimafaktoren einen bestimmenden Einfluss hierauf haben (Rossi et al., 2006; Oberhuber und Gruber, 2010; Seo et al., 2011).

Seo et al. (2008) verwendeten für Untersuchungen an Kiefern der borealen Zone ein Wärmesummenmodell (Sarvas, 1972), um den Beginn der Holzbildung mit der Umgebungstemperatur zu korrelieren. Danach werden anhand von Tagesmittelwerten sogenannte ‚degree days‘ oder ‚Gradtage‘ ermittelt (siehe Kapitel ‚Material und Methoden‘). Entsprechende Berechnungen wurden auch für Schädttbek und Gablitz durchgeführt. Mit der Festlegung der Startpunkte für die Berechnungen (erstmaliges Überschreiten des 5 °C Schwellenwertes an fünf aufeinanderfolgenden Tagen im jeweiligen Versuchsjahr), die nur geringe Unterschiede zwischen den Kollektiven ergab (Abbildung 6), errechneten sich für jede Fläche und jedes Jahr unter Einbeziehung aller gemessenen Versuchsbäume am jeweiligen Standort folgende Werte: für Schädttbek ergab das Jahr 2005 einen ‚degree day‘-Wert von 301,79 (Standardabweichung 73,91) bis zum Einsetzen der Holzbildung, für 2006 einen Wert von 227,08 (Standardabweichung 47,38) und für Gablitz im Jahr 2006 einen Wert von 427,43 (Standardabweichung 76,89). Diese stark unterschiedlichen Werte lassen den Schluss zu, dass auch bei den hier untersuchten Buchen die Temperatur für den Beginn der Holzbildung keine dominierende Rolle spielt.

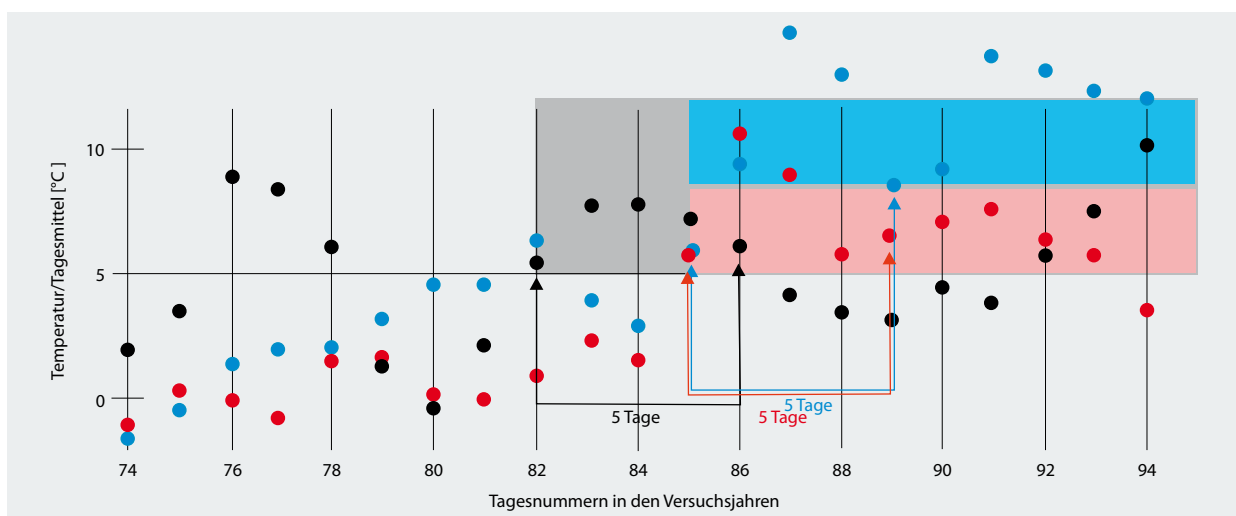


Abbildung 6

Verlauf der Tagesdurchschnittstemperaturen im Frühjahr und Bestimmung des Startpunktes zur Berechnung der ‚degree days‘/Gradtage für alle drei Probenkollektive (Schädttbek 2005 ●, Schädttbek 2006 ●, Gablitz 2006 ●). ‚Degree days‘ werden für eine Modellrechnung verwendet, bei der man die Wärmesummen ermittelt, die bis zum Beginn eines physiologischen Vorgangs – hier der Holzbildung – erreicht werden.

Abschließende Bemerkungen

Die Baumeinzelkurven deuten nicht auf herkunftsspezifische Besonderheiten hin, auch wenn sich eine leichte Tendenz zeigt, dass die Versuchsbäume der Herkünfte aus relativ warmen Gebieten (Beius-Bihor /RO, Gransee /DE und Anguiano /ES) etwas später mit der Holzbildung beginnen und auch eine leichte Verzögerung im Verlauf der Holzbildung erkennen lassen. Dieser Befund deckt sich mit Ergebnissen von Liesebach H (2012), nach denen zwar fünf der untersuchten Herkünfte von einem oder mehreren südosteuropäischen Refugien abstammen, aber die Herkünfte Neuberg-Mürzsteg /AT, Kladská /CZ und Oderhaus /DE, die von relativ kühlen Herkunftsorten stammen, eine Gruppe mit größerer genetischer Ähnlichkeit bilden. Die beiden Herkünfte Beius-Bihor /RO und Gransee /DE bilden eine andere Gruppe.

Die geringen herkunftsspezifischen Unterschiede in der Holzbildungsdynamik entsprechen auch den Ergebnissen von Kriebitzsch und Veste (2012), die an denselben Herkünften den CO₂- und H₂O-Gaswechsel in Abhängigkeit von Klimafaktoren untersuchten. Auch hiermit konnte gezeigt werden, dass signifikante Unterschiede zwischen einzelnen Populationen anhand der Messgrößen nur gelegentlich festzustellen waren und dann i.d.R. nur die Extremwerte betrafen. Nach Bolte et al. (2007) sowie Kramer et al. (2010) ist zumindest für Mitteleuropa mit einer hohen genetischen Variabilität innerhalb der Buchenpopulationen zu rechnen. Diese Variabilität scheint bei der Buche zu einer großen Anpassungsfähigkeit und Anpassbarkeit zu führen, die es ihr ermöglicht, auf physiologischer Ebene – und dazu gehört auch die Holzbildungsdynamik – auf die Klimavariabilität zu reagieren. Diese hohe Variabilität zeigt sich ebenfalls in den einander sehr ähnlichen Verläufen der Holzbildungsdynamik an den klimatisch sich deutlich unterscheidenden Standorten Schädtebek nahe Kiel und Gablitz nahe Wien.

Danksagung

Die Autoren danken Frau Heidi Gehring und Herrn Lambert Weizenbacher für die Durchführung bzw. Organisation des Pinnings, Frau Christina Waitkus für ihre wie immer exzellente Unterstützung bei der Aufarbeitung des Bildmaterials sowie Frau Laura Prill für ihre unermüdliche Mithilfe im Labor und an den Mikroskopen.

Literatur

- Aloni R (1995) The induction of vascular tissues by auxin and cytokinin. In: Davis PJ (ed) Plant hormones : physiology, biochemistry and molecular biology. Dordrecht : Kluwer, pp 531-546
- Aloni R (2007) Phytohormonal mechanisms that control wood quality formation in young and mature trees. In: Enwistle K, Harris P, Walker J (eds) The Compromised Wood Workshop 2007. Christchurch NZ : Univ Canterbury, pp 1-22
- Bolte A (2005) Zur Zukunft der Buche in Mitteleuropa. AFZ Wald 60:1077-1078
- Bolte A, Czajkowski T, Kompa T (2007) The north-eastern distribution range of European beech : a review. Forestry 80:413-429
- Čufar K, Prislán P, Gričar J (2008) Cambial activity and wood formation in beech (*Fagus sylvatica*) during the 2006 growth season. Wood Res 53:1-12
- Degen B, Höltken A (2011) DNA-Methoden zur Kontrolle von Holzart und Holzherkunft : genetische Merkmale über die gesamte Handelskette rückverfolgbar. Holz-Zentralblatt 137:461
- Deslauriers A, Rossi S, Anfodillo T, Saracino A (2008) Cambial phenology, wood formation and temperature thresholds in two contrasting years at high altitude in southern Italy. Tree Physiol 28:863-871
- Dünisch O, Bauch J, Gasparotto L (2002) Formation of increment zones and intraannual growth dynamics in the xylem of *Swietenia macrophylla*, *Carapa guianensis*, and *Cedrela odorata* (Meliaceae). IAWA J 23:101-119
- Fritts HC (1976) Tree-rings and climate. London : Acad Pr, 576 p
- Grotta AT, Gartner BL, Radosevich SR, Huso M (2005). Influence of red alder competition on cambial phenology and latewood formation in Douglas-fir. IAWA J 26:309-324
- Hänninen K, Häkkinen R, Hari P, Koski V (1990) Timing of growth cessation in relation to climatic adaptation of northern woody plants. Tree Physiol 6:29-39
- IAWA – International Association of Wood Anatomists (1989) IAWA list of microscopic features for hardwood identification. IAWA Bull NS 10:219-332
- IAWA – International Association of Wood Anatomists (2004) IAWA list of microscopic features for softwood identification. IAWA J 25:1-70
- Konnert M (2007) Bedeutung der Herkunft beim Klimawandel : genetische Ausstattung der Waldbäume ist Grundlage für ihre Anpassungsfähigkeit. LWF Aktuell 60:38-39
- Kramer K (1994) Selecting a model to predict the onset of growth of *Fagus sylvatica*. J Appl Ecol 31:172-181
- Kramer K, Degen B, Buschbom J, Hickler T, Thuiller W, Sykes MT, de Winter W (2010) Modelling exploration of the future of European beech (*Fagus sylvatica* L.) under climate change : range, abundance, genetic diversity and adaptive response. For Ecol Manage 259:2213-2222
- Kramer K, Leinonen I, Loustau D (2000) The importance of phenology for the evaluation of impact of climate change on growth of boreal, temperate and Mediterranean forests ecosystems: an overview. Int J Biometeorol 44:67-75
- Kriebitzsch WU, Veste M (2012) Bedeutung trockener Sommer für die Photosynthese und Transpiration von verschiedenen Herkünften der Rot-Buche (*Fagus sylvatica* L.). Landbauforsch 62(4):193-210
- Larcher W (2003) Physiological plant ecology. Berlin : Springer, 513 p
- Larson PR (1994) The vascular cambium : development and structure. Berlin : Springer, 725p
- Liesebach H (2012) Genotypisierung mit nuklearen Mikrosatellitenmarkern – Möglichkeiten der Datenauswertung am Beispiel von Buchenpopulationen (*Fagus sylvatica* L.) aus einem Herkunftsversuch. Landbauforsch 62(4):221-236
- Liesebach M (2012) Der internationale Herkunftsversuch mit Rot-Buche von 1993/95-Beschreibung der ausgewählten sechs Herkünfte und zwei Versuchsflächen. Landbauforsch 62(4):159-168
- Mäkinen H, Seo JW, Nöjd P, Schmitt U, Jalkanen R (2008) Seasonal dynamics of wood formation : a comparison between pinning, microcoring and dendrometer measurements. Eur J Forest Res 127:235-245
- Nobuchi T, Ogata Y, Siripatanadilok S (1995) Seasonal characteristics of wood formation in *Hopea odorata* and *Shorea henryana*. IAWA J 16:361-369
- Oberhuber W, Gruber A (2010) Climatic influences on intra-annual stem radial increment in *Pinus sylvestris* (L.) exposed to drought. Trees 24:887-898
- Roloff A, Rust S (2008) Der Einfluss des Klimawandels auf die Baumphysiologie : Konsequenzen für die Gehölzverwendung. Forst Holz 63:15-20

- Rossi S, Deslauriers A, Anfodillo T, Morin H, Saracino A, Motta R, Borghetti M (2006) Conifers in cold environments synchronize maximum growth rate of tree-ring formation with day length. *New Phytol* 170:301-310
- Sarvas R (1972) Investigations on the annual cycle of development of forest trees : active period. *Commun Inst For Fenn* 76:1-110
- Savidge RA (1996) Xylogenesis, genetic and environmental regulation : a review. *IAWA J* 17:269-310
- Schmitt U, Jalkanen R, Eckstein D (2004) Cambium dynamics of *Pinus sylvestris* and *Betula* spp. in the northern boreal forest in Finland. *Silva Fenn* 38:167-178
- Schmitt U, Möller R, Eckstein D (2000) Seasonal wood formation dynamics of beech (*Fagus sylvatica* L.) and black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) as determined by the "pinning"-technique. *J Appl Bot* 74:10-16
- Seo JW, Eckstein D, Schmitt U (2007) The pinning method : from pinning to data preparation. *Dendrochronologia* 25:79-86
- Seo JW, Eckstein D, Jalkanen R, Rickebusch S, Schmitt U (2008) Estimating the onset of cambial activity in Scots pine in northern Finland by means of heat-sum approach. *Tree Physiol* 28:105-112
- Seo JW, Eckstein D, Jalkanen R, Schmitt U (2011) Climatic control of intra- and inter-annual wood-formation dynamics of Scots pine in northern Finland. *Environ Exp Bot* 72:422-431
- Schweingruber FH (1983) *Der Jahrring : Standort, Methodik, Zeit und Klima in der Dendrochronologie*. Bern : Haupt, 234 p
- Vaganov EA, Hughes MK, Shashkin AV (2006) Growth dynamics of conifer tree rings : images of past and future environments. Berlin : Springer, 354 p, *Ecological Studies* 183
- Wolter KE (1968) A new method for marking xylem growth. *For Sci* 14:102-104