Zeitschrift: Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 80 (1970)

Artikel: Über die experimentelle Beeinflussung der Reaktionsholzbildung bei Fichten und Pappeln

Autor: Blum, Walter

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-56304

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 02.10.2025

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

Über die experimentelle Beeinflussung der Reaktionsholzbildung bei Fichten und Pappeln

Von *Walter Blum*

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Freiburg, Schweiz)

Manuskript eingegangen am 15. Oktober 1969

Inhalt

I. Einleitung und Problemstellung 225
II. Material und Methoden 228
III. Resultate 229
1. Applikationsversuche an geraden Stämmen von *Picea Abies* 229
2. Mechanische Belastungen, Einschnürungs- und Ringelungsversuche an *Picea Abies* 239
3. Versuche an Stämmen und Ästen von *Populus tremula* und an Steckhölzern von *Populus alba* 244
IV. Diskussion 247
Zusammenfassung 249
Summary 250
Literatur 251

I. Einleitung und Problemstellung

Bei Laubbäumen bildet sich Reaktionsholz auf der Oberseite von Wurzeln, Ästen und schiefliegenden Stämmen, bei Nadelbäumen auf deren Unterseite. Es hat sich gezeigt, dass zwar alle untersuchten Gymnospermen, nicht aber alle Angiospermen in der Lage sind, Reaktionsholz zu bilden. So haben Höster und Liese (1966a) an einem umfangreichen Material einheimischer und tropischer Laubbäume und Sträucher festgestellt, dass nur etwa bei 50 % der geprüften Arten im Astholz und bei etwa 20 % im Wurzelholz Reaktionsholz gebildet wird. Dieselben Autoren (1966b) haben auch im Phloem sowohl gewisser Nadel- wie Laubbäume sogenannte gelatinöse Fasern nachweisen können, weshalb sie vorschlagen, den Begriff Reaktionsholz in Reaktionsgewebe zu erweitern. In der Folge soll jedoch an der ursprünglichen Terminologie festgehalten werden, da sich die vorliegende Arbeit nur mit der Bildung von Reaktionsgewebe im Holzteil von Laub- und Nadelbäumen befasst.

Reaktionsholz zeigt gegenüber Normalholz Veränderungen der anatomischen Struktur und der physikalisch-chemischen Eigenschaften. In Tabelle 1 sind die wichtigsten charakteristischen Merkmale des Reaktionsholzes von Laub- und Nadelbäumen zusammengefasst.

Schon um die Mitte des vorigen Jahrhunderts erkannte man, dass der exzentrische Holzzuwachs bei Koniferen auf der Unterseite und bei Laubbäumen auf der Ober-

seite erfolgt (Braun, 1860), und um die gleiche Zeit wurde auch bereits die Schwerkraft für das exzentrische Dickenwachstum verantwortlich gemacht (v. Mohl, 1862; Hofmeister, 1868). Für Kny (1882) und Jaccard (1912, 1919) war das exzentrische Dickenwachstum eine direkte Folge der mit der Schwerkraft verbundenen unterschiedlichen Ernährungsbedingungen des Kambiums.

Tabelle 1

Merkmale des Reaktionsholzes (verändert nach Côté und Day, 1965)

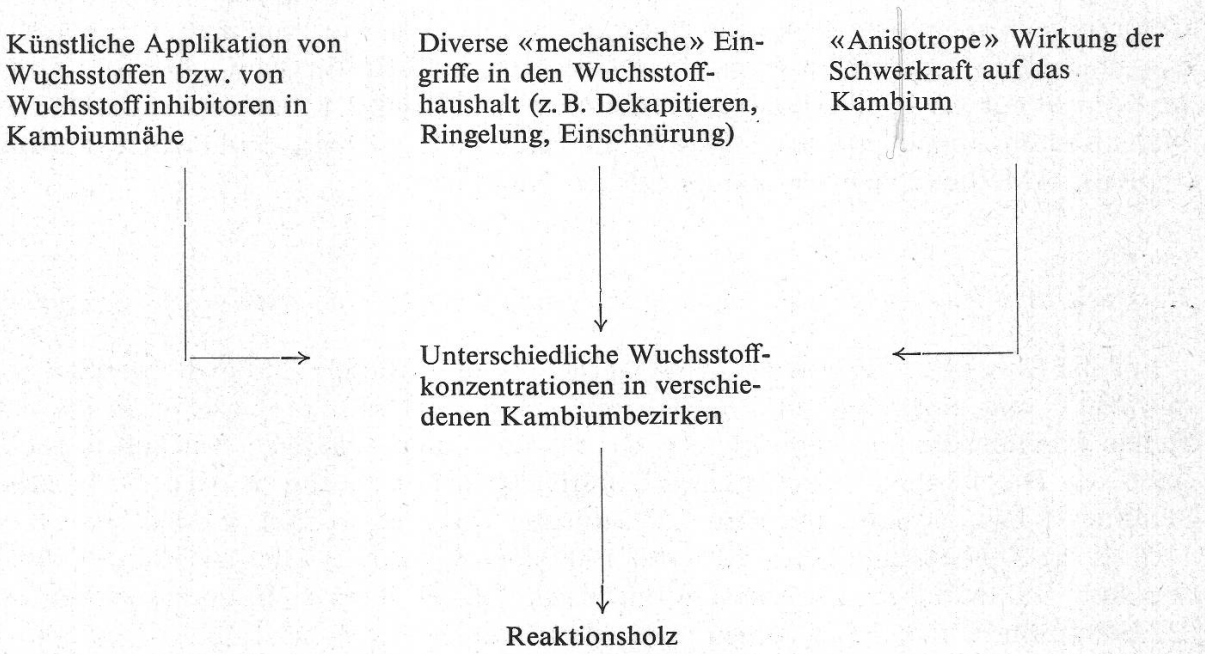
	Druckholz (Gymnospermen)	Zugholz (viele Angiospermen)
Makroskopische Merkmale	Grösserer Zuwachs auf der «Unterseite» Rötlich, daher auch «Rotholz» genannt	Grösserer Zuwachs auf der «Oberseite» Weisslich
Mechanische und physikalische Merkmale	Longitudinalschrumpfung (beim Trocknen) 6–7 % gegenüber ca. 0,2 % bei Normalholz Elastizitätsmodul, Druck- und Zugfestigkeit niedriger als bei Normalholz	Longitudinalschrumpfung (beim Trocknen) deutlich grösser als bei Normalholz
Anatomische Merkmale	Im Querschnitt Tracheiden abgerundet, grosse Interzellularräume Übergang von Früh- zum Spätholz gradueller als im Normalholz	Wenige und kleine Gefässe in Zugholzzonen
Mikrostruktur der Sekundärwände	S_1: dicker als normal S_2: mit Spaltensystem. Orientierung der Fibrillen in einem Winkel von ca. 45° zur Längsachse der Zelle S_3: fehlt	S_1: dünner als normal G: Mikrofibrillenorientierung der G-Schicht fast parallel zur Faserachse $S_1 + S_2 + S_3$ + G-Schicht oder $S_1 + S_2$ + G-Schicht oder S_1 + G-Schicht
Chemie	Ablagerung einer Ligninschicht zwischen S_1 und S_2 Abnorm hoher Ligningehalt in S_2 Mehr Galactan als normal Weniger Glucomannan als normal	Abnorm hoher Cellulosegehalt Abnorm niedriger Ligningehalt Oft mehr Galactan als normal Weniger Xylan als normal

Durch die Schwerkraft bedingt, findet nach diesen Autoren eine Anhäufung der Nährstoffe auf der Unterseite statt. So liess sich zwar der Holzzuwachs auf der Unterseite der Koniferen, nicht aber jener auf der Oberseite der Laubbäume erklären.

Pflanzenhormone als Stimulatoren der Kambiumtätigkeit wurden zuerst von Kastens (1924) postuliert. Münch (1932) hat als erster nachgewiesen, dass nach Entknospung des Gipfeltriebes einer Konifere an den nächstunteren Zweigen ein einseitiger gesteigerter Zuwachs von Holz eintritt. Er führt dies einerseits auf die Beseitigung der Zufuhr von in der Spitzenknospe gebildeten Hemmstoffen zurück, andererseits auf die Ansammlung von Wuchsstoffen auf der Astunterseite der Zweige, wodurch sich diese Äste geotropisch aufrichten. Auch Jaccard (1938) hat in einer späteren Arbeit die Beteiligung von Wuchsstoffen an der Bildung von Reaktionsholz angenommen, wobei er aber nicht an deren Mitwirkung bei der anatomischen Differenzierung glaubt. Für Sinnott (1952) sind mehrere endogene Faktoren, von denen Auxin einer ist, an der Reaktionsholzbildung beteiligt. Nach den meisten modernen Autoren (Necessany, 1958; Casperson, 1964, 1965a, 1965b) löst die Schwerkraft als exogener Faktor im zellulären Bereich endogene Reaktionen aus, die für die Bildung von Reaktionsholz verantwortlich sind und die in einer Veränderung der Wuchsstoffverteilung im Kambium zu suchen sind. Diese Ansicht wurde in den letzten Jahren durch Experimente erhärtet, bei denen Wuchsstoffe oder Wuchsstoffinhibitoren in Kambiumnähe appliziert wurden (Casperson, 1965a, 1965b, 1968; Cronshaw und Morey, 1965; Kennedy und Farrar, 1965).

In der vorliegenden Arbeit sollte abgeklärt werden, ob Reaktionsholz direkt nur durch veränderte Indolylessigsäurekonzentrationen oder auch durch andere Pflanzenhormone, wie Gibberellin und Kinetin, oder durch hohe Nährstoffzufuhr induziert werden kann. Ferner sollte untersucht werden, ob für die Reaktionsholzbildung absolute Wuchsstoffkonzentrationen oder Konzentrationsgradienten ausschlaggebend sind. Auch sollte der Einfluss einiger mechanischer Eingriffe auf die Reaktionsholzbildung geprüft werden, so die Ausübung von Zug- und Druckkräften auf das Kambium sowie die Einschnürung und Ringelung.

Das folgende Schema gibt die den vorliegenden Untersuchungen zugrunde gelegte Arbeitshypothese wieder.



II. Material und Methoden

1. Applikationsversuche

Als Pflanzenmaterial für die Applikationsversuche von Wuchsstoffen und anderen Substanzen wurden 3- bis 6jährige Fichten (*Picea Abies* [L.] Karst.), junge Zitterpappeln (*Populus tremula* L.) sowie eingetopfte Steckhölzer von Weisspappeln (*Populus alba* L.) benützt. An Stämmen und Ästen wurden die äusseren, toten Rindenschichten auf einer Fläche von etwa 0,5 cm^2 (auf einer Länge von 10 mm und einer Breite von 5 mm) mit einem scharfen Skalpell enfernt. Wenn irgendwie möglich, wurde ein zu weites Eindringen in die Rinde vermieden, um Verletzungen und dadurch ein allzu starkes Kalluswachstum der lebenden Rindenzellen zu vermeiden, was ein Eindringen der applizierten Substanzen zu den Kambialzellen behindert hätte. Die Applikation der verschiedenen Substanzen erfolgte in Pastenform. Zur Herstellung der Pasten wurden 5 g wasserfreie Lanolinpaste *(adeps lanae)* auf einem Wasserbad auf höchstens 60° C erwärmt und direkt mit einer bestimmten Menge Substanz in Pulverform vermischt, oder die zu applizierenden Substanzen wurden zuerst in 5 ml Phosphatpuffer pH 6 (nach McIlvaine) gelöst, mit 5 g flüssiger Lanolinpaste vermengt und mit einem Glasstab während einiger Minuten gut durchgerührt (Konzentrationsangaben in den Tabellen im letzteren Falle auf Totalgewicht von Puffer und Paste bezogen). Nach dem Entfernen aus dem Wasserbad wurde weitergerührt, bis sich die Paste verfestigt hatte. Diese wurde dann in 2–3 mm dicker Schicht auf die von der Aussenrinde befreiten Stellen an Stämmen und Ästen aufgetragen, hierauf, um ein Abfliessen zu vermeiden, mit einem Gazestreifen bedeckt und mit Aluminiumfolie umhüllt. Die Erneuerung der Paste erfolgte gewöhnlich in Abständen von einer Woche. Nach frühestens zwei Monaten wurden die Versuche in der Regel abgebrochen und die behandelten Stamm- und Aststücke herausgeschnitten. Anschliessend wurden mit dem Gefriermikrotom zirka 20 μ dicke Querschnitte hergestellt, und für jede Applikationszone wurden in der Regel mehrere Schnitte ausgezählt. Die Schnitte wurden, sofern es sich um solche von Fichten handelte, mit Phloroglucin-Salzsäure oder, wenn es sich um solche von Pappeln handelte, mit Chlorzinkjod angefärbt. Folgende Substanzen gelangten zur Applikation: Indolylessigsäure (IES), Gibberellin-A_3 purum (GIB), Kinetin (6-Furfurylaminopurin) (KIN), Myo-Inosit puriss., 2,3,5-Trijodbenzoesäure purum (TIBA), 2,4-Dinitrophenol (DNP), Maleinsäurehydrazid purum (MSH), Cumarin purum (CUM), Sorbinsäure purum (SORB), 4-Methoxyphenylessigsäure purum (MPHES).

2. Druck- und Zugbelastungen, Einschnürung und Ringelung an senkrechten Stämmen

Für die Druck- und Zugbelastungen wurden an senkrechten Stämmen zwei Stellen mit Watte und einem Gummiring geschützt und mit Draht umwickelt. An diesen Stellen konnten die Gewichte für die Druck- und Zugbelastungen befestigt werden (Abb. 1). Die Distanz zwischen den Befestigungsstellen betrug je nach Dicke des Stammes 5 bzw. 50 mm. Die Druckbelastungen betrugen 4×200, 4×300 oder 4×1100 g; die Zugbelastungen 4×1000, 4×1500 oder 4×2000 g. Die Belastungen wurden zum Teil zwischen den obersten und zweitobersten Astwirteln und zum Teil in der Stammitte von 1–1,5 m hohen, jungen Fichten durchgeführt.

Für die Einschnürung von Stämmen zur Unterbindung des Phloemstromes wurden diese direkt auf der Rinde entweder mit Draht oder mit einem starken Bindfaden straff umwunden.

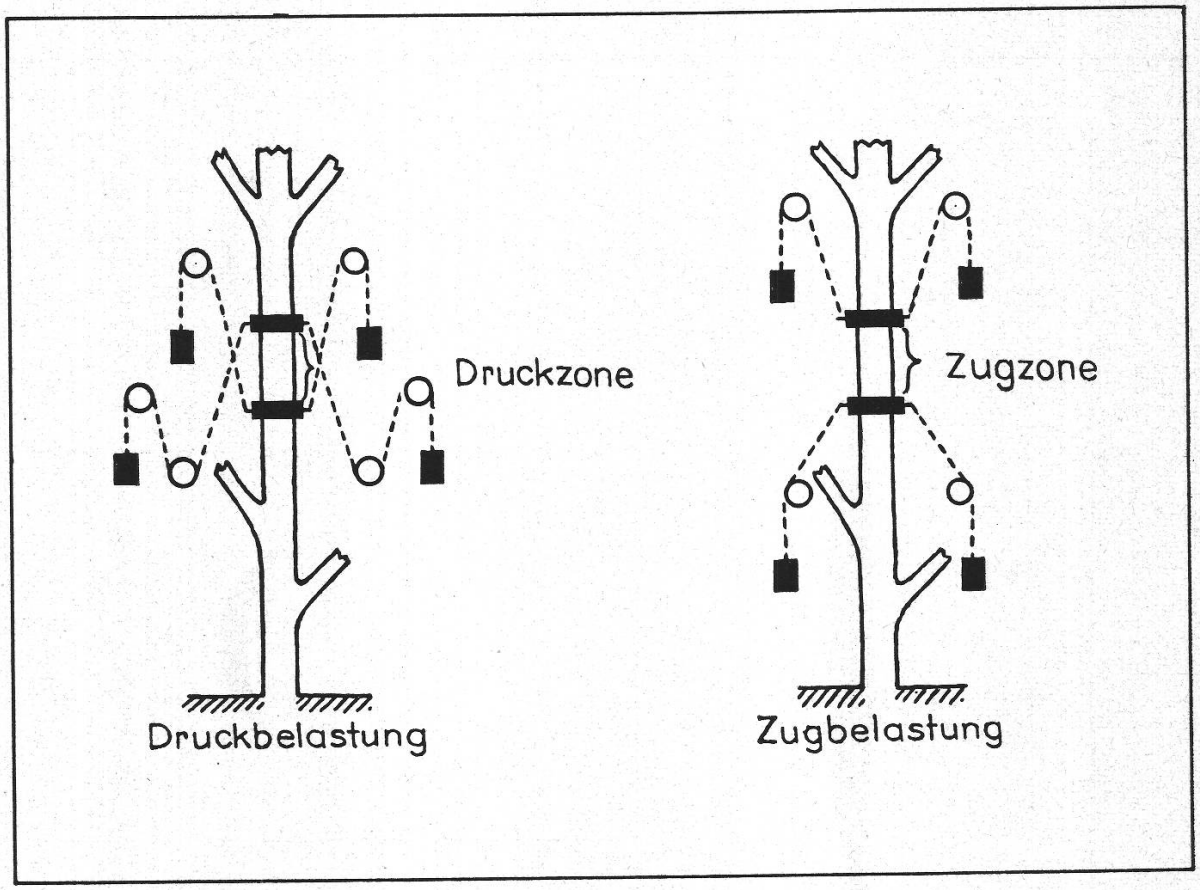


Abbildung 1

Versuchsanordnung bei Druck- und Zugbelastungen an Fichten

Bei der Ringelung der Stämme wurde die Rinde auf einer Breite von 0,5 cm bis auf das Holz auf dem ganzen Umfang entfernt und die Wunde mit Baumwachs abgedeckt.

III. Resultate

1. Applikationsversuche an geraden Stämmen von Picea Abies

1.1 Einseitige IES-Applikationen

Die folgenden IES-Konzentrationen in Lanolinpaste gelangten zur Applikation: 200, 500, 1000, 2000 ppm. Dabei ist zu bemerken, dass diese weit über den physiologischen IES-Konzentrationen der Kambiumzellen liegen. Man muss aber in Betracht ziehen, dass sicher nur ein kleiner Teil der mit Lanolinpaste applizierten IES bis in die Kambialzellen vorzudringen vermag.

An der Applikationsstelle bildete sich stets eine Druckholzzone, die sich basipetal 1–2 cm über die Applikationsstelle hinaus erstreckte. Kurz unterhalb der Applika-

tionsstelle wurden meist mehr Druckholzzellreihen gebildet als an der Applikationsstelle selbst, während oberhalb der Applikationsstelle nie Druckholz zu finden war (Abb. 2).

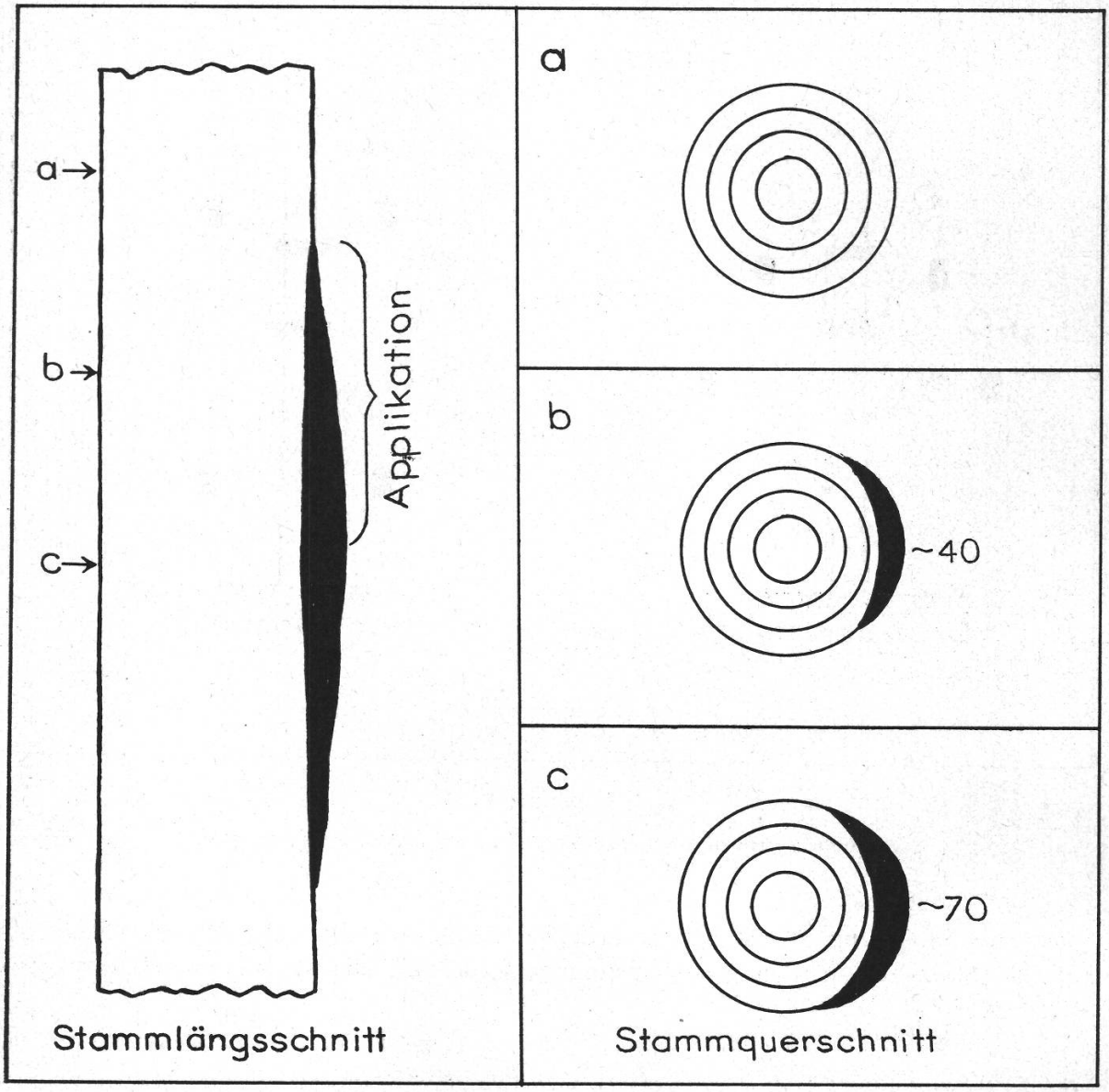


Abbildung 2

Einseitige Applikation von 1000 ppm IES an 4jähriger Fichte. Die dunkle Zone zeigt Druckholzbildung. Die Zahlen neben den Querschnitten geben die Anzahl gebildeter Druckholzzellreihen an bei einer Versuchsdauer von 75 Tagen. Applikationsstelle entspricht 10 mm

Die in Tabelle 2 angegebenen Werte zeigen, dass bei den unteren Konzentrationsstufen mit steigenden IES-Konzentrationen bedeutend mehr Druckholz gebildet wird. Bei einer Konzentration von etwa 1000 ppm wird die stärkste Druckholzbildung erreicht, die bei Applikationen von 1500 ppm und 2000 ppm praktisch unverändert bleibt. Bei kurzer wie bei längerer Versuchsdauer zeigte sich dasselbe Bild.

Tabelle 2

Abhängigkeit der Druckholzbildung von der IES-Konzentration bei einseitiger Applikation

ppm IES	200	500	1000	1500	2000
Druckholzzellreihen (Versuchsdauer: 62 Tage)	38	73	82	—	85
Druckholzzellreihen (Versuchsdauer: 20 Tage)	7	13	17	18	—

1.2 IES-Applikationen auf gegenüberliegenden Seiten

Bei Applikationen der gleichen IES-Konzentrationen auf gegenüberliegenden Seiten eines Stammes wurden auf beiden Seiten ungefähr gleich viele Druckholzzellreihen gebildet (Tab. 3).

Tabelle 3

IES-Applikationen auf gegenüberliegenden Stammseiten in gleichen Konzentrationen

ppm IES auf gegenüberliegenden Stammseiten	200/200	500/500	1000/1000	1500/1500	3000/3000	Kontrolle
Druckholzzellreihen (Versuchsdauer: 45 Tage)	—	37/36	45/44	32/35	34/35	—
Druckholzzellreihen (Versuchsdauer: 35 Tage)	17/22	18/21	21/23	—	—	0/0

Tabelle 4

IES-Applikationen in verschiedenen Konzentrationen auf gegenüberliegenden Seiten. Versuchsdauer: 75 Tage

ppm IES auf gegenüberliegenden Seiten	200/500	500/1000	1000/2000
Druckholzzellreihen	40/76	70/80	85/90

Bei Applikationen verschiedener IES-Konzentrationen auf gegenüberliegenden Stammseiten wurden die in Tabelle 4 dargestellten Resultate erhalten. Diese zeigen, dass die Differenz zwischen den auf gegenüberliegenden Seiten gebildeten Druckholzzellreihen bei niederen IES-Konzentrationen relativ gross ist, bei höheren Konzentrationen aber trotz erhöhter absoluter Konzentrationsdifferenz relativ klein. Ferner sind bei gleichen IES-Konzentrationen etwa gleich viel Druckholzzellreihen gebildet worden, unabhängig von den auf den gegenüberliegenden Seiten applizierten IES-

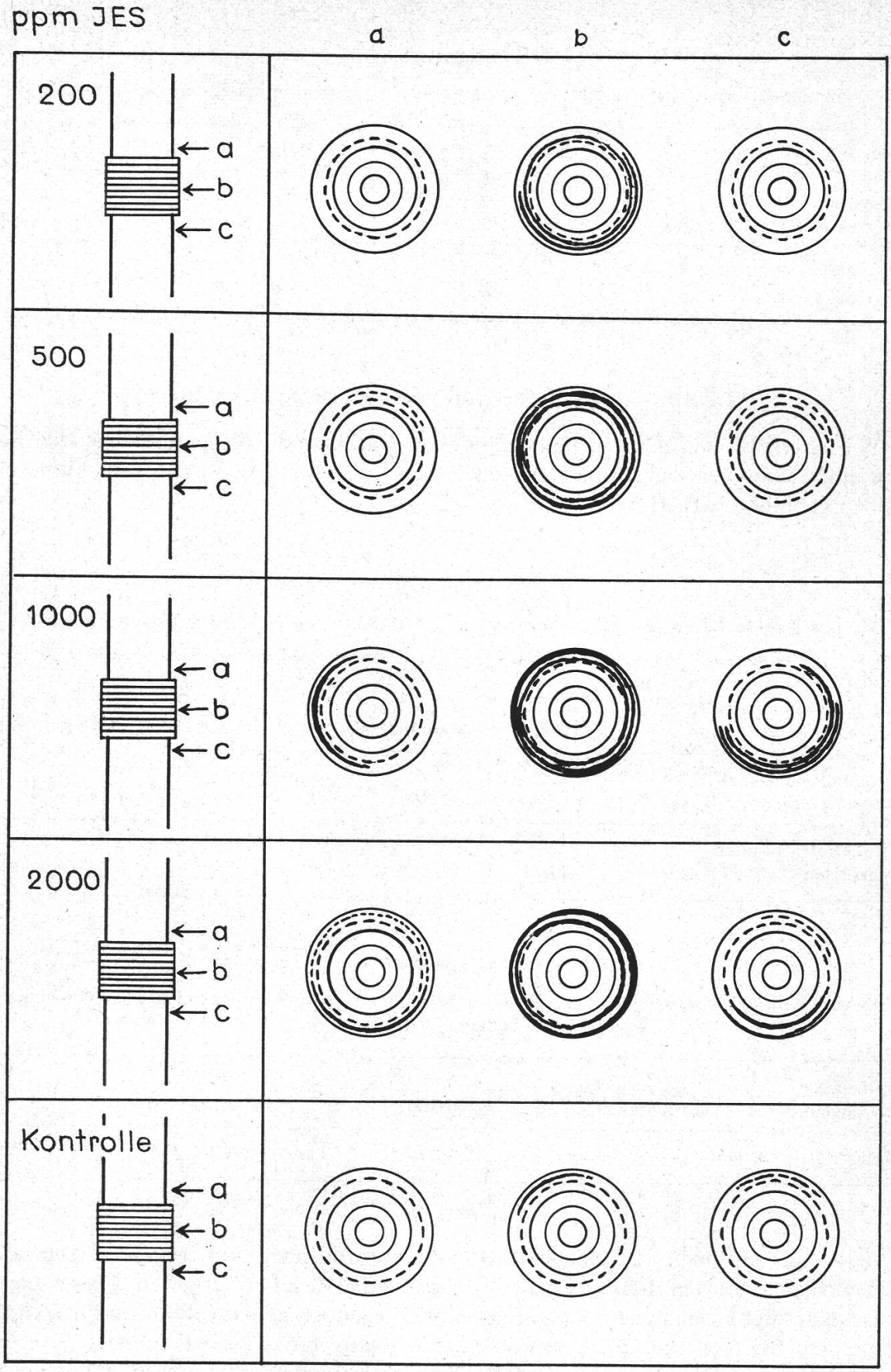


Abbildung 3

IES-Applikationen auf dem ganzen Stammumfange von Fichten. Gestrichelt: Störzonen. Versuchsdauer 65 Tage

Mengen, so bei 500 ppm 76 beziehungsweise 70, bei 1000 ppm 80 beziehungsweise 85 Druckholzzellreihen.

1.3 Applikation von IES auf dem ganzen Stammumfang

Für diese Versuchsserie wurde IES auf dem ganzen Stammumfang in folgenden Konzentrationen appliziert: 200, 500, 1000 und 2000 ppm. An drei Stellen des Stammes wurden jeweils Querschnitte hergestellt, nämlich 5 mm oberhalb der Applikationsstelle, an dieser selbst und 5 mm unterhalb derselben. Aus Abbildung 3 ist ersichtlich, dass in den Querschnitten oberhalb der Applikationsstellen (a) eine Störzone vorhanden ist, welche aus ein oder zwei vermutlich im Zeitpunkt der Applikation gebildeten Zellreihen mit verdickten Zellwänden besteht. Druckholz oberhalb der Applikationsstellen war nur bei den hohen Konzentrationen von 1000 und 2000 ppm vorhanden. Diese Tatsache lässt vielleicht auf eine durch die Applikation auf dem ganzen Stammumfang erfolgende Stauung für die von den Triebspitzen abwärtswandernden Wuchsstoffe schliessen, wie Casperson (1965a, 1968) schon vermutete.

An den Applikationsstellen selbst (b) wurde bei allen IES-Konzentrationen über 200 ppm auf dem ganzen Stammumfang Druckholz gebildet. Interessanterweise war dieses in zwei unregelmässigen Ringen vorhanden, in der die Anzahl Druckholzzellreihen auf dem Stammumfange stark variierte. Auf eine innere Zone folgte eine zweite äussere Zone, die bei der niedrigsten IES-Konzentration nicht ganz geschlossen war. Zwischen diesen beiden Zonen fand sich ein Ring Normalholz. Die unregelmässige Druckholzbildung bei Applikation auf dem ganzen Stammumfange mag einerseits durch eine ungleiche Verteilung der Paste und durch ein verschieden schnelles Eindringen der IES ins Kambium verursacht sein. Die Bildung von zwei Druckholzringen mag ihre Ursache in der zeitlich gestaffelten Applikation der Wuchsstoffpaste haben. Bei Schnitten unterhalb der Applikationsstelle war bei den niederen Konzentrationen von 200 und 500 ppm nur eine Störzone vorhanden. Bei den höheren Konzentrationen von 1000 und 2000 ppm wurde zwar Druckholz gebildet, aber nicht auf dem ganzen Umfang und viel weniger als an den Applikationsstellen selbst, während bei einseitiger Applikation kurz unterhalb der Applikationsstellen stets gleich viel oder sogar mehr Druckholz festgestellt worden war als an den Applikationsstellen selbst. Möglicherweise entsteht, wie schon oben erwähnt, durch die IES-Applikation auf dem ganzen Stammumfang eine physiologische Barriere, die einen hemmenden Einfluss auf den Phloemstrom ausübt.

1.4 Kinetinapplikation

In dieser Versuchsserie kamen einseitig und auf gegenüberliegenden Seiten folgende Kinetinkonzentrationen zur Applikation: 100, 200 und 300 ppm. Die wenig oberhalb sowie an und kurz unterhalb der Applikationsstellen ausgeführten Schnitte zeigten keine Druckholzbildung. Eine Erhöhung der Kinetinkonzentration allein scheint also keinen Einfluss auf die Druckholzbildung zu haben.

1.5 Applikation von Kinetin zusammen mit IES

Um die Wirkung von Kinetin in Kombination mit IES zu prüfen, wurde auf gegenüberliegenden Seiten IES in gleichen Konzentrationen zusammen mit Kinetin, dessen Konzentration variiert wurde, appliziert (Tab. 5, 6, 7).

Tabelle 5

Kombinierte IES- und KIN-Applikationen auf gegenüberliegenden Stammseiten. Versuchsdauer 35 Tage

ppm IES	500/500	500/500
ppm KIN	100/300	100/500
Druckholzzellreihen	13/23	12/22

Tabelle 6

Kombinierte IES- und KIN-Applikationen auf gegenüberliegenden Stammseiten. Versuchsdauer 25 Tage

ppm IES	1000/1000	1000/1000	1000/1000	1000/1000
ppm KIN	100/100	100/200	100/300	100/500
Druckholzzellreihen	7/6	7/12	9/18	12/18

Tabelle 7

Kombinierte IES- und KIN-Applikationen auf gegenüberliegenden Stammseiten. Versuchsdauer 25 Tage

ppm IES	1500/1500	1500/1500	1500/1500
ppm KIN	100/200	100/300	100/500
Druckholzzellreihen	19/21	19/28	10/19

Es zeigte sich, dass bei Kombination von IES mit Kinetin immer auf der Seite der höheren Kinetinkonzentration mehr Druckholz gebildet wurde. Die Differenz der auf gegenüberliegenden Seiten des Stammes gebildeten Druckholzzellreihen war bei einer Konzentrationsdifferenz des Kinetins von 200 ppm am grössten. Bei einer Differenz von 100 ppm war sie durchwegs kleiner, bei einer solchen von 300 ppm kleiner oder höchstens gleich wie bei einer von 200 ppm.

1.6 Gibberellinapplikation

Die verwendeten Gibberellinkonzentrationen betrugen 100 und 300 ppm. Wie Kinetin vermochte Gibberellin allein keine Druckholzbildung zu induzieren.

1.7 Applikation von Gibberellin zusammen mit IES

Tabelle 8

Kombinierte IES- und GIB-Applikationen auf gegenüberliegenden Stammseiten. Versuchsdauer 25 Tage

ppm IES	500/500	1000/1000	
ppm GIB	100/300	100/300	100/300
Druckholzzellreihen	10/11	13/12	Störzone kein Druckholz

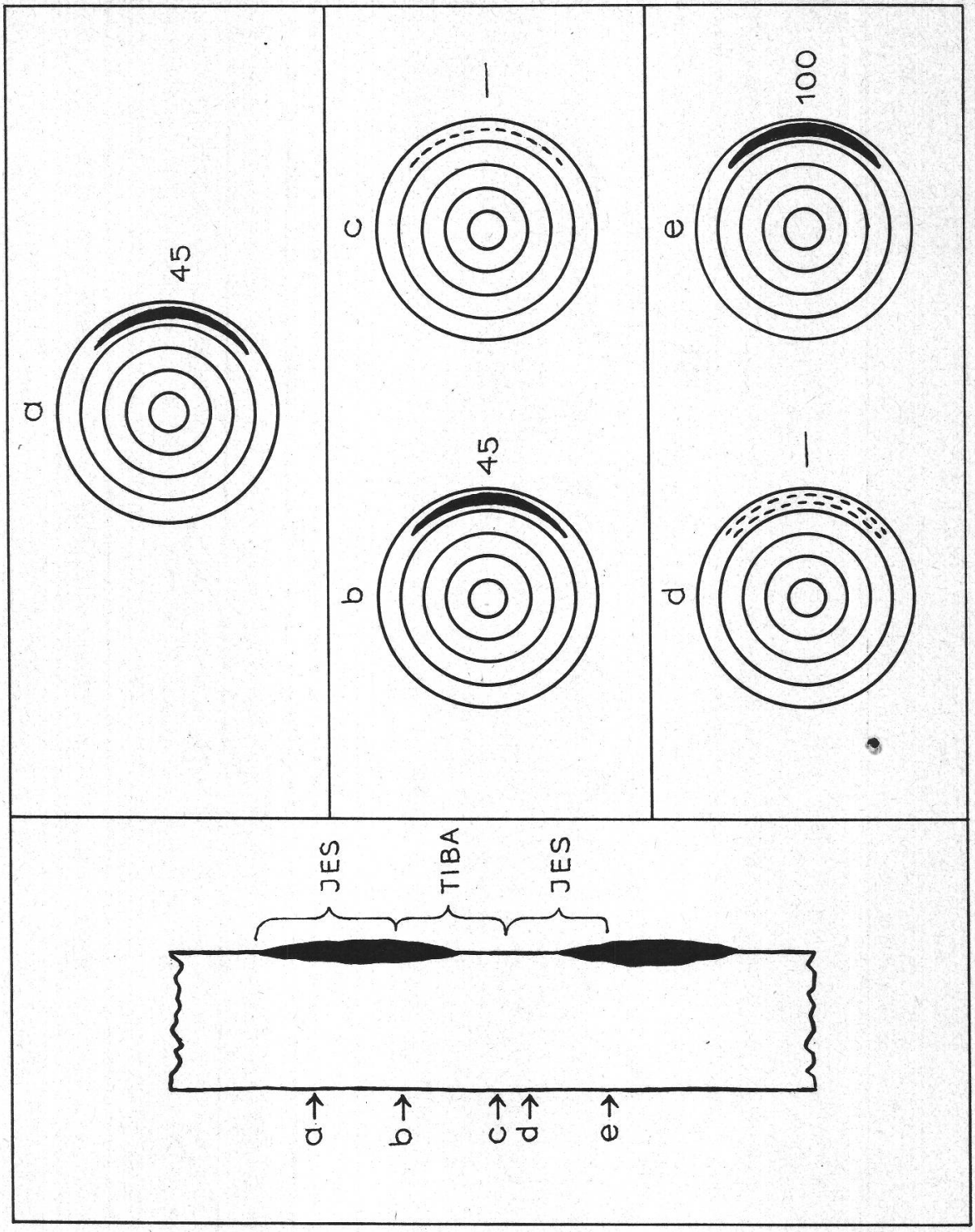


Abbildung 4

1prozentige TIBA-Applikation zwischen zwei 1000-ppm-IES-Applikationen an 5jähriger Fichte. Gestrichelt: Störzone. Versuchsdauer 75 Tage. Obere IES-Applikationsstelle entspricht 20 mm

Die Tabelle 8 zeigt, dass bei gleichbleibenden IES-Konzentrationen, aber verschiedenen Gibberellinkonzentrationen die Anzahl Druckholzzellreihen auf gegenüberliegenden Seiten unverändert bleibt.

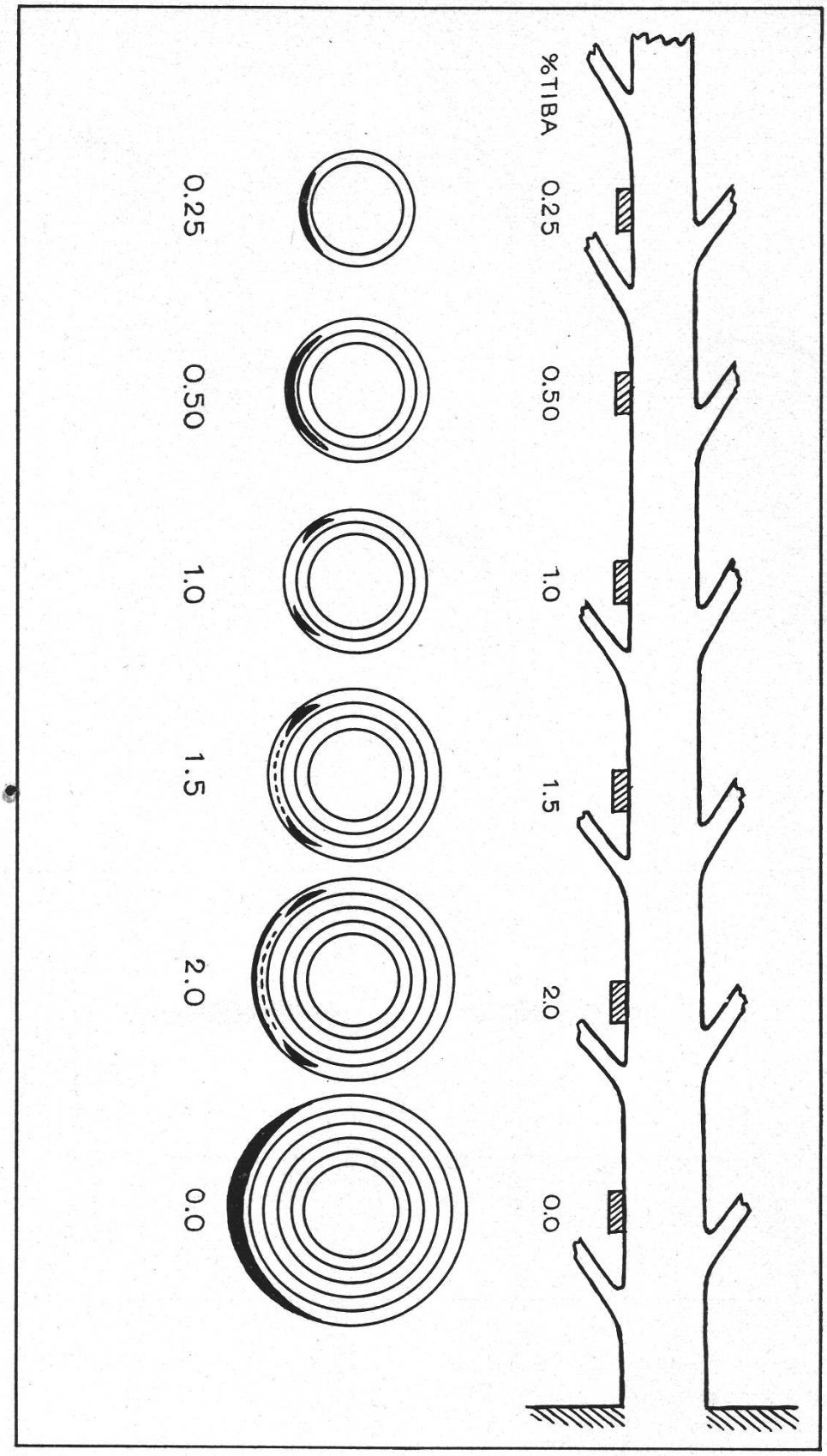


Abbildung 5

TIBA-Applikationen auf der Stammunterseite eines horizontal gelegten Fichtenstammes. Versuchsdauer 90 Tage

1.8 Applikation von Koniferin und Rohrzucker

Für diese Versuche wurden eine 4prozentige Rohrzuckerlösung und eine 1prozentige Koniferinlösung in Lanolinpaste verwendet. Weder bei Applikation dieser Substanzen auf gegenüberliegenden Seiten noch bei einer solchen auf dem ganzen Stammumfang konnte Druckholzbildung festgestellt werden. Solange die Pflanze genügend eigene Nährstoffe zu bilden vermag, scheint ein von aussen zugeführter Überschuss an Nährstoffen, ohne gleichzeitig erhöhte IES-Konzentration, keine Druckholzbildung nach sich zu ziehen.

1.9 Applikation von Antiauxinen

Um die Wirkung des Antiauxins TIBA auf die Druckholzbildung bei Nadelbäumen zu prüfen, wurde an einem geraden Fichtenstamm einseitig auf von oben nach unten

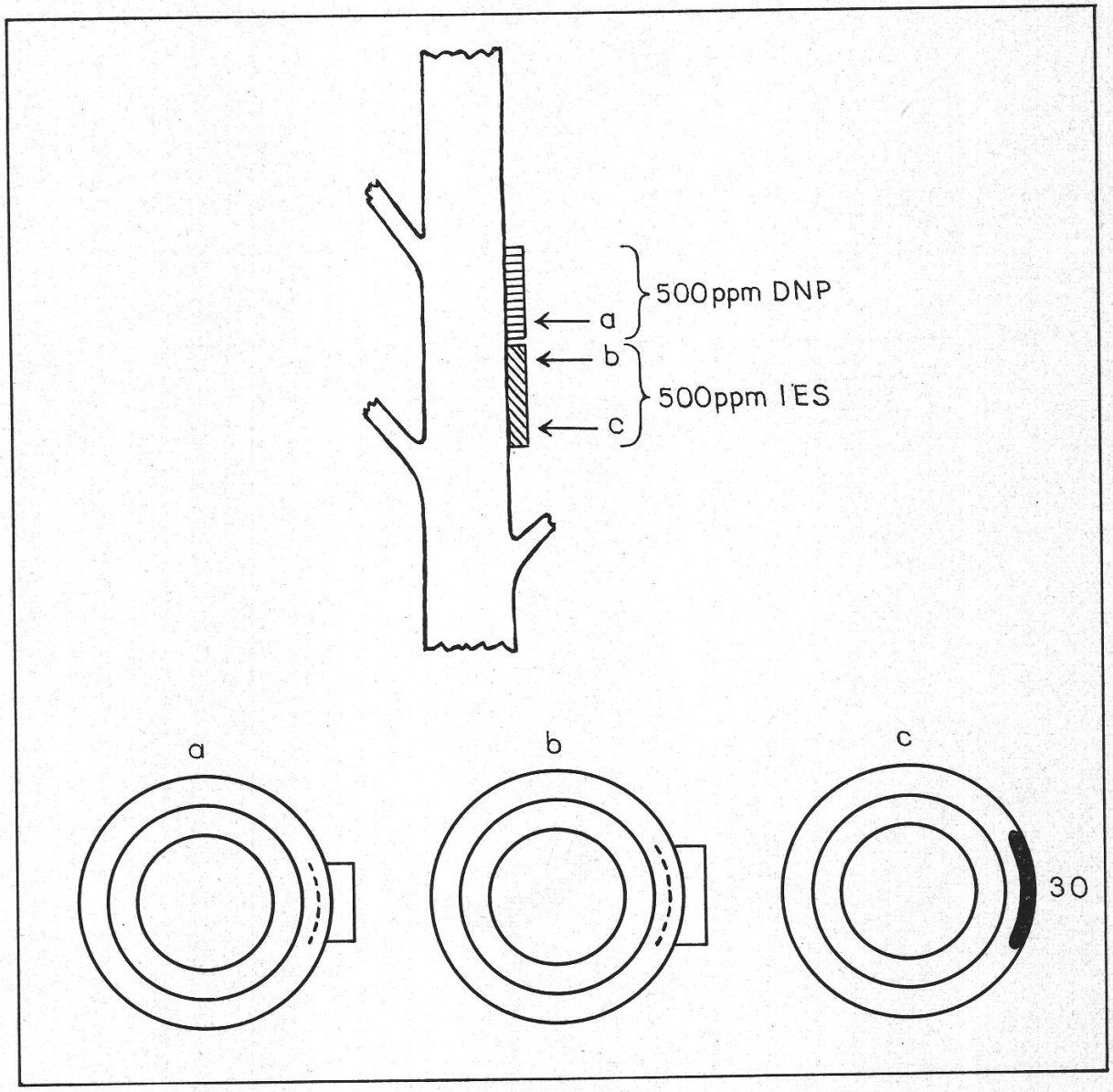


Abbildung 6

Einseitige Applikation von DNP und IES. Die gestrichelte Linie gibt eine Zone von Zellen mit verdickten Zellwänden an. Applikationsstellen 10 mm

aufeinanderfolgenden Zonen IES-TIBA-IES appliziert (Abb. 4). Ohne TIBA-Applikation würde, dank der basipetalen Wirkung der IES, die Druckholzzone durchgehend zwischen den beiden IES-Applikationsstellen vorhanden sein. Die TIBA jedoch verhinderte die basipetale Wirkung der IES. Im obersten Teil der TIBA-Applikationsstelle allerdings war noch Druckholz vorhanden. Kurz unterhalb aber wurde bereits kein Druckholz mehr gebildet, und zwar bis hinein in den oberen Teil der unteren IES-Applikationsstelle. Dieser Versuch zeigt, dass TIBA die IES in ihrer Wirkung oder in ihrer polaren Wanderung hemmt. Da der inhibitorische Effekt der TIBA auch im oberen Teil der unteren IES-Applikationsstelle auftritt, scheint auch eine basipetale Wirkung der TIBA vorhanden zu sein.

Weitere Versuche wurden an horizontal gelegten Fichten ausgeführt, indem auf der Unterseite TIBA in folgenden Konzentrationen zur Applikation gelangte: 0,25,

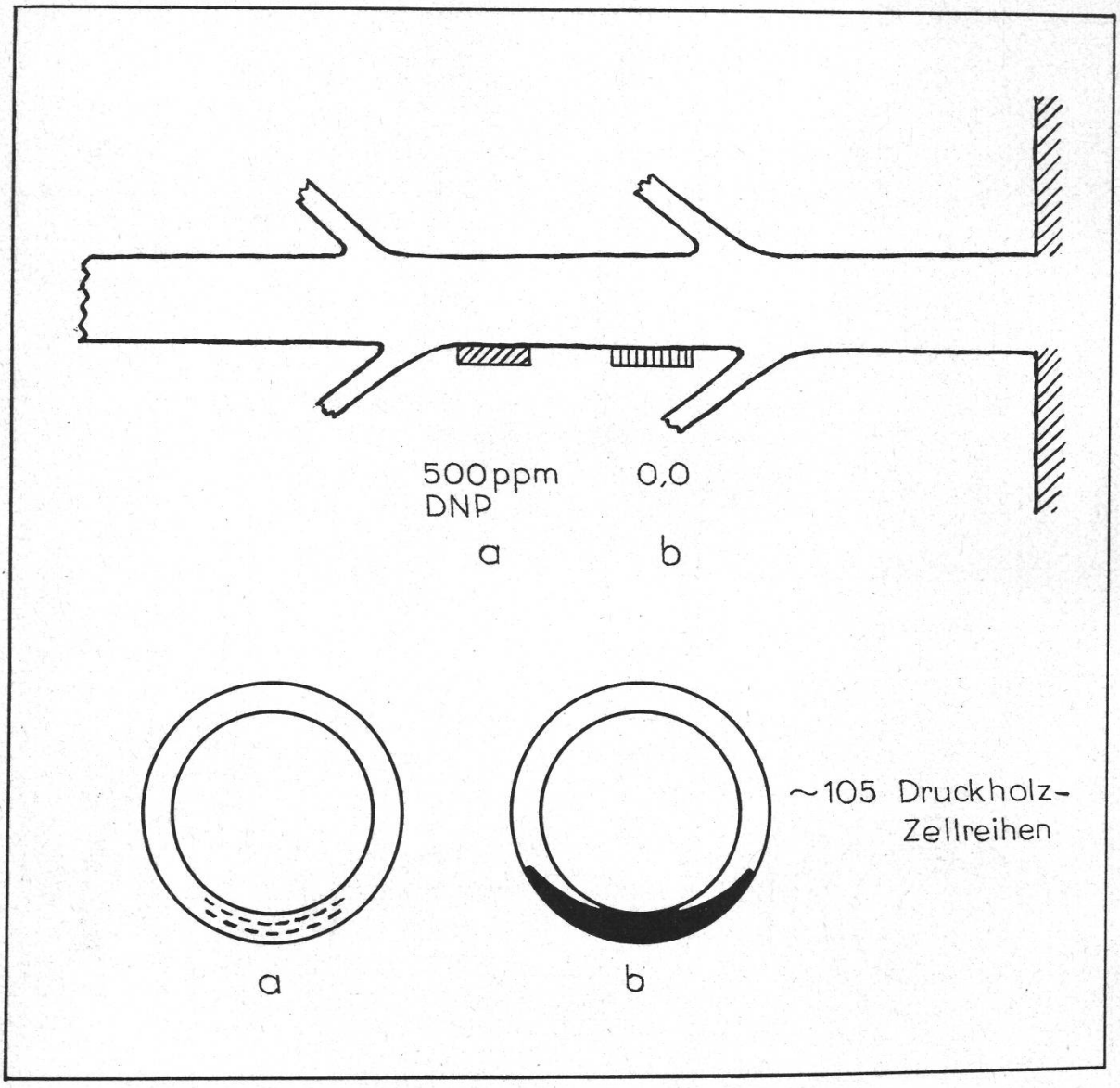


Abbildung 7
500-ppm-DNP-Applikation einer horizontal gelegten Fichte. Die gestrichelte Linie stellt eine Störzone dar. Versuchsdauer 60 Tage

0,5, 1,0, 1,5 und 2,0 %. Bei 0,25- und 0,5prozentiger Konzentration konnte die Druckholzbildung nicht unterdrückt werden, während bei 1,0-, 1,5- und 2,0prozentigen Konzentrationen an den Applikationsstellen kein Druckholz gebildet wurde (Abb. 5). Nur seitlich der Applikationsstellen war eine kleine Druckholzzone vorhanden, während bei der Kontrolle, bei der nur Lanolinpaste verwendet wurde, eine sehr massive Druckholzzone gebildet worden war.

Andere in der Literatur als Antiauxine angeführte Substanzen, wie Cumarin, Sorbin, Methoxyphenylessigsäure, Maleinsäurehydrazid in 1- und 2prozentigen Konzentrationen sowie 2,4-Dinitrophenol in 0,05- und 0,1prozentigen Konzentrationen, gelangten ebenfalls zur Applikation. Mit Ausnahme von DNP vermochten aber alle diese Substanzen die Wirkung der IES nicht zu unterbinden, denn an allen Applikationsstellen wurde gleichviel Druckholz gebildet wie beim Blindversuch.

Abbildung 6 zeigt die Wirkung von DNP an einem gerade gewachsenen Stamm. 500 ppm DNP wurde oberhalb einer 500 ppm IES-Zone appliziert, wobei erst im unteren Teil der IES-Applikationszone Druckholz gebildet wurde. Dies deutet auf eine basipetale Wirkung von DNP hin. Wurde DNP auf der Unterseite eines horizontal liegenden Fichtenstammes appliziert, so unterblieb die Bildung von Druckholz (Abb. 7).

2. Mechanische Belastungen, Einschnürungs- und Ringelungsversuche an Picea Abies

2.1 Versuche mit Druck- und Zugbelastungen

Bei diesen Versuchen ging es darum, abzuklären, ob sich durch Anwendung eines Druckes oder Zuges, ohne Veränderung der Normallage eines Stammes, Druckholz erzeugen lässt. Hier sei gleich zu Beginn auf eine versuchstechnische Schwierigkeit hingewiesen, die in der Befestigungsvorrichtung der Gewichte sowohl für die Druck- wie für die Zugbelastungsversuche lag. Wurden Gewichte an zu schwach zugeschnürten Stellen fixiert, so rutschten sie schon nach kurzer Zeit nach unten, beziehungsweise nach oben; bei zu stark zugeschnürten Fixierstellen wurde der Phloemstrom unterbunden, so dass an diesen Stellen eine mechanische Barriere entstand, die eine Verteilung des Saftstromes nach unten stark behinderte.

Die Druckbelastungen, die an Bäumen mit dickeren Stammteilen angewandt wurden, betrugen 800, 1200 oder 4400 g. Wie schon erwähnt, wurde an den Fixierstellen der Gewichte das Rindengewebe zusammengedrückt, so dass eine Stauung entstand, die sich nachteilig auswirkte, da zwischen den Fixierstellen, das heisst dort, wo der Druck wirksam ist, die Nährstoffzufuhr sehr stark behindert war. Schnitte durch die Druckzone (Abb. 1) zeigten bei diesen Druckbelastungen keine Druckholzbildung.

Bei den Zugversuchen wurden die etwa 80 cm hohen Bäumchen in der Mitte und am obersten Sprosswirtel Belastungen von 4000, 6000 und 8000 g ausgesetzt, wobei die Distanz zwischen den Befestigungsstellen 5 cm betrug. Wie bei den Druckbelastungen konnte bei den Zugbelastungen zwischen den Befestigungsstellen, also dort, wo die Zugkräfte wirksam waren, kein Druckholz gefunden werden.

2.2 Einschnürungsversuche

An gerade gwachsenen Fichten wurde der Stamm mit einem starken Bindfaden, mit Draht oder mit einem Stahlband umschnürt. Teilweise wurde zum Schutze der Rinde ein Gummiband um die Rinde gelegt.

Durch die Einschnürung entsteht ein Druck auf die Rinde und damit auch auf das Phloem und das Kambium, und es ist anzunehmen, dass eine Nährstoff- und Wuchsstoffstauung stattfindet. Der Druck wird durch die Teilung der Kambiumzellen noch erhöht, und an den Einschnürstellen kann der Stamm nicht in die Dicke wachsen. Bei Einschnürungsversuchen ungefähr 30 mm von der Sprossspitze entfernt konnten oberhalb der Geschwulstbildung zehn bis zwölf Zellreihen Druckholz festgestellt werden. Allerdings fand sich dieses nur in einem Falle auf dem ganzen, sonst jeweils bloss auf dem halben Stammumfang oder auf drei Vierteln desselben. Da die Versuche Ende April angesetzt worden waren, zu Beginn der Wachstumsperiode, die Druckholzbildung sich aber nicht über die ganze Wachstumsperiode erstreckte,

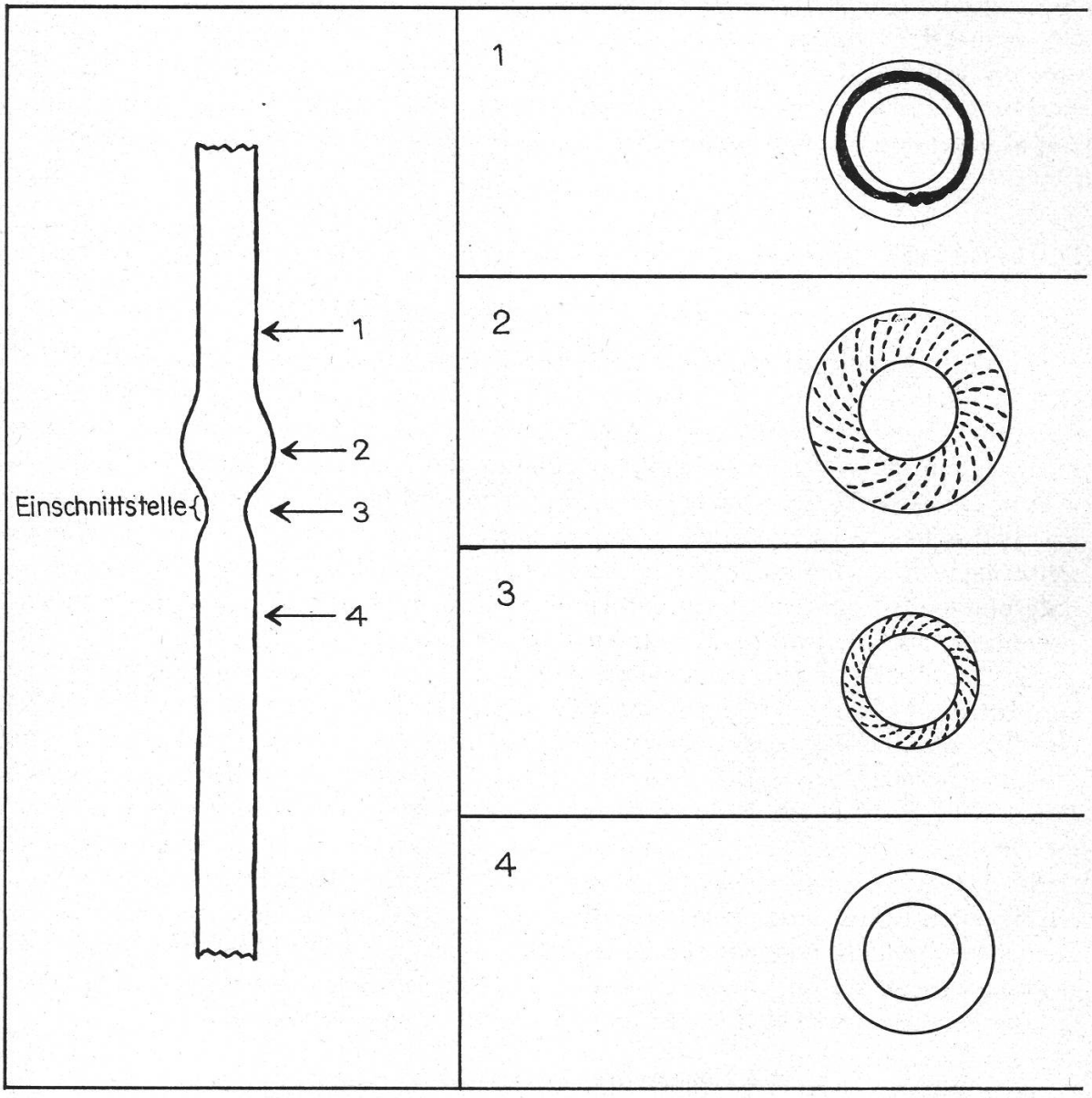


Abbildung 8

Einschnürung wenig oberhalb des obersten Sprosswirtels einer Fichte. Gestrichelte Linie: Störzone

ist anzunehmen, dass sich nur zum Zeitpunkt der grössten endogenen Wuchsstoffproduktion in der Sprossspitze infolge eines Staueffektes Druckholz bildete. In der Geschwulst selbst konnte nie Druckholz festgestellt werden (Abb. 8).

Die an dickeren Stammteilen ausgeführten Einschnürungen zeigten ebenfalls oberhalb der Einschnürstelle eine Geschwulstbildung. Der Durchmesser des Stammes verdoppelte sich beinahe (Abb. 9). Schnitte durch die Einschnürstelle oder wenig

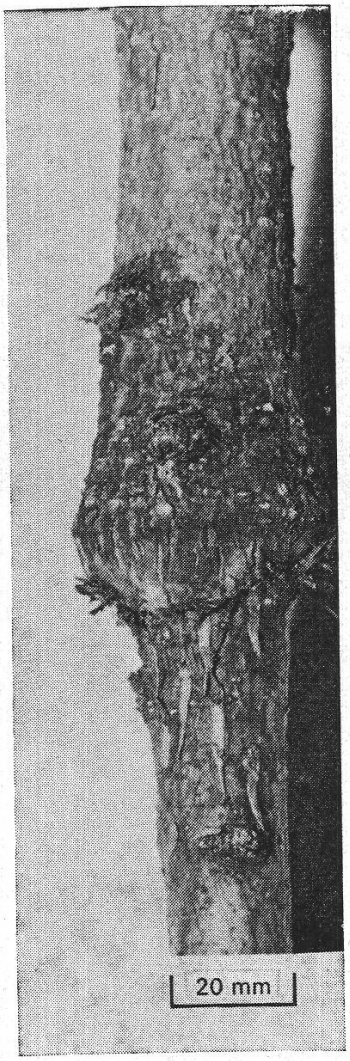


Abbildung 9

Einschnürung in der Stammitte einer Fichte

unterhalb zeigten unregelmässig angeordnete Zellen mit verdickten Zellwänden. Auch die Rindenzone zeigte vermehrtes Wachstum. Typisches Druckholz kam aber weder an der Einschnürstelle, noch in der Geschwulst, noch oberhalb derselben vor.

Anders verhielt es sich bei Einschnürungen, die wenig unterhalb der Ansatzstellen von Seitenzweigen ausgeführt wurden (Abb. 10). In diesem Falle entstand oberhalb der Geschwulst Druckholz. Die Menge des gebildeten Druckholzes war um so grös-

ser, je grösser die Anzahl der abgehenden Seitenzweige war und je näher sich die Einschnürstelle bei ihrem Ansatz befand. Waren die Seitenzweige schön regelmässig auf dem ganzen Umfang verteilt, so entstand auf dem ganzen Umfang Druckholz. War die Einschnürstelle weiter von den Astwirteln entfernt, so wurde Druckholz nur unterhalb der Ansatzstellen der Seitenzweige gebildet. Da in der Regel unterhalb dieser Ansatzstellen immer etwas Druckholz gebildet wird, wurden auch entsprechende Stammstücke nicht eingeschnürter Fichten untersucht. Es war aber immer viel weniger Druckholz vorhanden, und nie war dieses auf dem ganzen Umfang anzutreffen.

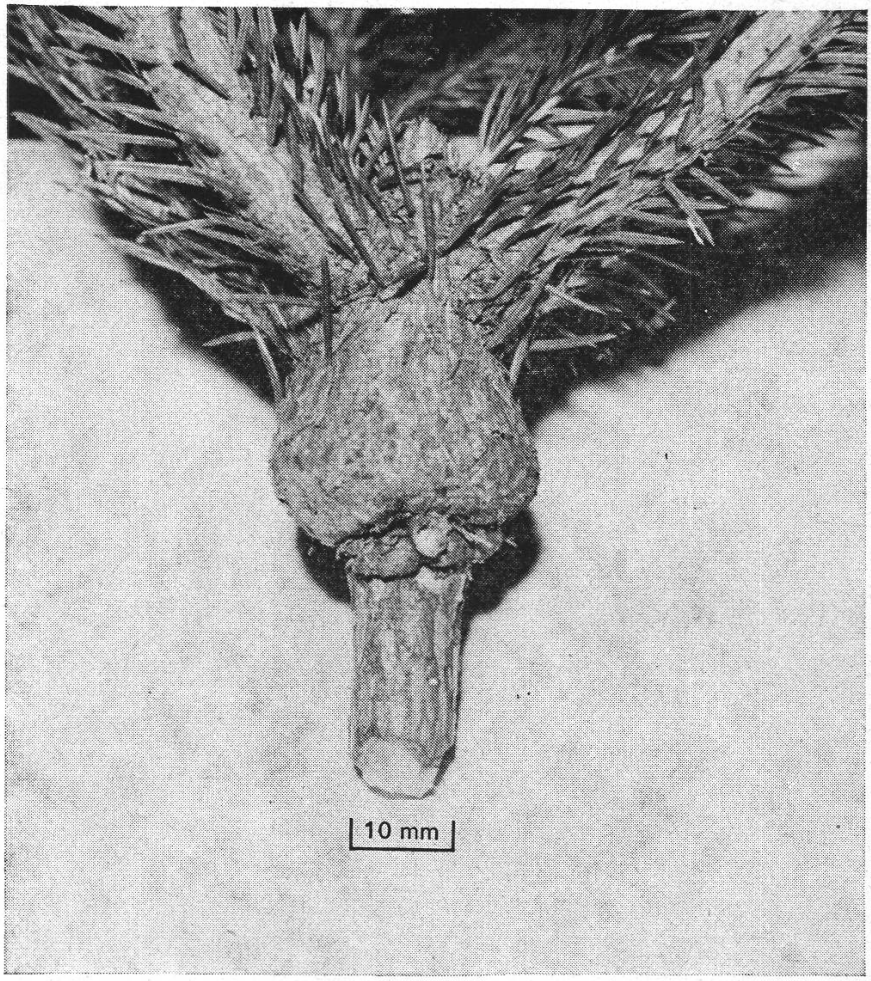


Abbildung 10

Geschwulstbildung bei einer wenig unterhalb des obersten Astwirtels ausgeführten Einschnürung

2.3 Ringelungsversuche

Auch bei der Ringelung kann man annehmen, dass durch Entfernen der Rinde eine Phloemsaftstauung stattfindet. Gleichzeitig aber entsteht an der Ringelungsstelle eine Wunde. Wenig oberhalb dieser Stelle entstand durch Teilungen von Zellen der

sekundären Rinde eine Geschwulst, die aus chlorophyllhaltigen, parenchymatischen Zellen bestand. Die Schnitte oberhalb und unterhalb der Ringelungsstelle waren

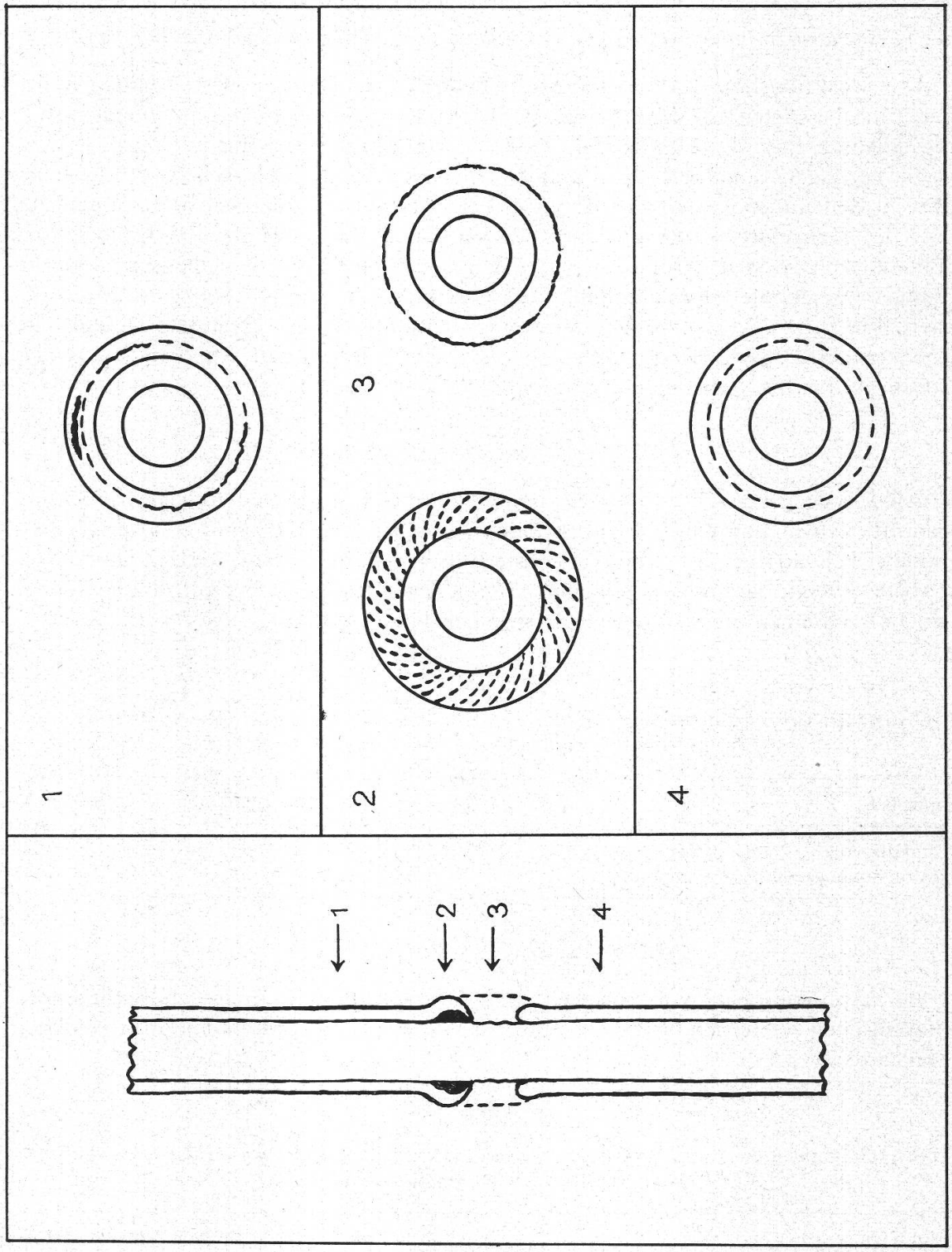


Abbildung 11

Ringelung an Fichte. Versuchsdauer 90 Tage. Gestrichelte Linie gibt Störzone an

durch eine Störzone gekennzeichnet, die den Zeitpunkt des Versuchsbeginns angab; Druckholzzellreihen konnten aber keine festgestellt werden (Abb. 11).

3. Versuche an Stämmen von Populus tremula L. und an Steckhölzern von Populus alba L.

Das Reaktionsholz der Laubbäume (Zugholz) entsteht bei schiefliegenden Stämmen und bei Ästen auf deren Oberseite. Es ist sowohl morphologisch wie chemisch-physikalisch vom Druckholz der Nadelbäume äusserst verschieden (Tab. 1). Bei schiefliegenden Stämmen von Laubbäumen sammelt sich der Wuchsstoff, wie bei den Nadelbäumen, durch den Einfluss der Schwerkraft auf der Stammunterseite. Die IES-Konzentration ist also auch bei den Laubbäumen auf der Unterseite grösser als auf der Oberseite. Trotzdem bildet sich das Zugholz auf der Oberseite. Die Bildung von Zugholz wird offenbar durch eine kleine Wuchsstoffkonzentration induziert. Für unsere Versuche, die teilweise eine Bestätigung der Resultate anderer Autoren ergaben, wurden vorwiegend 3- bis 5jährige Bäumchen von *Populus tremula* sowie Steckhölzer von *Populus alba* benützt.

3.1 Einseitige IES-Applikationen

An gerade gewachsenen *Populus tremula*-Stämmen gelangten folgende IES-Konzentrationen in Lanolinpaste zur Applikation: 200, 500, 1000 und 1500 ppm. Stets bildete sich an der der Applikationsstelle gegenüberliegenden Seite Zugholz aus. Tabelle 9 zeigt, dass mit zunehmender IES-Konzentration die Anzahl der gebildeten Zugholzzellreihen auf der gegenüberliegenden Seite zunimmt.

Tabelle 9

Abhängigkeit der Zugholzbildung von der IES-Konzentration bei einseitiger Applikation an 5-jährigem *Populus tremula*-Stamm. Versuchsdauer 120 Tage

ppm IES	200	500	1000	1500	Kontrolle
Zugholzzellreihen auf der der Applikationsstelle gegenüberliegenden Seite	35	41	49	56	8

3.2 Beidseitige IES-Applikationen

Bei Applikationen von gleichen IES-Konzentrationen an gegenüberliegenden Stammseiten zeigte sich häufig ein Zuwachs von Zugholzzellen an den unbehandelten Stellen (Tab. 10).

Tabelle 10

IES-Applikationen in gleichen Konzentrationen auf gegenüberliegenden Seiten eines 4jährigen *Populus tremula*-Stamms. Versuchsdauer 61 Tage

ppm IES	500/500	1000/1000	2000/2000	Kontrolle
Zugholzzellreihen an den unbehandelten Stammteilen zwischen den Applikationsstellen	7–10	13–15	14–15	0

3.3 Applikationen von IES zusammen mit Kinetin und Gibbellerin

Bei diesen Versuchen wurden an gerade stehenden *Populus alba*-Steckhölzern einseitig 500 ppm IES und 500 ppm IES zusammen mit 300 ppm Kinetin oder 300 ppm Gibberellin appliziert. Wie aus der Tabelle 11 zu ersehen ist, bildete sich mehr Zugholz, wenn Kinetin zusammen mit IES appliziert wurde. Obwohl dieser Befund noch durch weitere Versuche zu erhärten wäre, scheint Kinetin, wie schon Casperson (1968) vermutete, stimulierend auf den endogenen Auxinstoffwechsel zu wirken. Dadurch würde der Konzentrationsgradient gegenüber alleiniger IES-Applikation erhöht, was eine vermehrte Zugholzbildung auf der gegenüberliegenden Seite zur Folge hätte. Dagegen zeigte IES mit Gibberellin keine erhöhte Zugholzbildung. Wurde Gibberellin oder Kinetin allein appliziert, so fand überhaupt keine Zugholzbildung statt.

Tabelle 11

Einseitige Applikation von IES sowie von IES kombiniert mit Gibberellin oder Kinetin. Versuchsdauer 60 Tage

ppm IES	500	500	500	500	—	—
ppm KIN	—	300	—	—	300	—
ppm GIB	—	—	—	300	—	300
Zugholzzellreihen auf der der Applikationsstelle gegenüberliegenden Seite	5	9	7	6	0	0

3.4 Applikation von IES auf dem ganzen Umfang

An Steckhölzern von *Populus alba* wurden Konzentrationen von 500 und 1000 ppm IES auf dem ganzen Stammumfange aufgetragen. Bei 500 ppm IES zeigte ein Schnitt durch die Applikationsstelle einseitige Zugholzbildung auf einem Viertel des Umfanges, ein Schnitt kurz unterhalb der Applikationsstelle fünf bis sechs Zellreihen Zugholz auf der Hälfte des Umfanges. Bei 1000 ppm IES wurde Zugholz sowohl an der Applikationsstelle wie kurz unterhalb auf drei Vierteln des Umfanges gebildet. Durchgehende, auf dem ganzen Stammumfang vorkommende Zugholzbildung konnte nie festgestellt werden.

3.5 TIBA-Applikationen

Die Applikationen der TIBA erfolgten einseitig an Steckhölzern von *Populus alba*. Das Zugholz wurde an den Applikationsstellen gebildet. Bei den niederen Konzentrationen von 0,25 und 1,0 % wurden, wie Tabelle 12 zeigt, ungefähr gleich viele Zugholzzellreihen gebildet. Bei den höheren Konzentrationen von 1,5 und 2,0 % trat kein Zugholz auf.

Tabelle 12

TIBA-Applikationen an Steckhölzern von *Populus alba*, Versuchsdauer 60 Tage

% TIBA	0,25	0,5	1,0	1,5	2,0	Kontrolle
Zugholzzellreihen an der Applikationsstelle	8	9	7	0	0	0

3.6 Myo-Inosit- und Rohrzuckerapplikationen

Eine 1prozentige Myo-Inosit- und eine 4prozentige Rohrzuckerlösung wurden sowohl einseitig als auch auf gegenüberliegenden Seiten und auf dem ganzen Stammumfange appliziert. Gegenüber der Kontrolle, bei der reine Lanolinpaste zur Anwendung kam, konnte kein Unterschied festgestellt werden.

3.7 Applikationen von Wuchsstoffen und Inhibitoren an horizontal gelegten Stämmen und an nach oben oder nach unten gebogenen Ästen

Durch Applikationen von Auxinen und Antiauxinen wurde versucht, die Zugholzbildung auf den Stammoberseiten zu unterdrücken.

TIBA-Applikationen: An horizontal gelegten, 60 cm hohen und 10 mm dicken sowie 5 mm dicken Bäumchen wurde an der Unterseite TIBA in folgenden Konzentrationen appliziert: 0,25, 0,50, 1,0, 1,5 und 2,0 %. Gegenüber der Kontrolle mit reiner Lanolinpaste zeigten die den Applikationen gegenüberliegenden Seiten bei den 10 mm dicken Stämmchen ungefähr gleich viele Zugholzzellreihen. Bei den 5 mm dicken Stämmchen wurde die Zugholzbildung bei Konzentrationen von 1,5 und 2 % TIBA stark abgeschwächt (Tab. 13).

Tabelle 13

TIBA-Applikationen auf der Unterseite von horizontal gelegten, 10 mm und 5 mm dicken Stämmchen von *Populus tremula*

% TIBA auf Stammunterseite	0,25	0,5	1,0	1,5	2,0	Kontrolle
Zugholzzellreihen auf der Oberseite eines 10 mm dicken Stammes	30	32	31	35	32	28
Zugholzzellreihen auf der Oberseite eines 5 mm dicken Stammes	35	32	30	25	7	35

An Ästen liess sich die hemmende Wirkung der TIBA noch deutlicher veranschaulichen. Wurde TIBA an einem nach unten gebogenen Ast auf der Unterseite appliziert, so konnte die Zugholzbildung an allen den TIBA-Applikationsstellen gegenüberliegenden Seiten fast vollständig unterdrückt werden (Tab. 14).

Tabelle 14

TIBA-Applikationen auf der Unterseite eines 3 mm dicken Astes von *Populus tremula*

% TIBA	0,5	1,0	1,5	2,0	Kontrolle
Zugholzzellreihen auf der Astoberseite	0	4–5	2–3	2–4	35

TIBA- und IES-Applikationen: Wurden an einem horizontal liegenden Stamme auf der Oberseite 500 ppm oder 1000 ppm IES, auf der Unterseite 1 % TIBA beziehungsweise 2 % TIBA appliziert, so liess sich die Zugholzbildung auch an dickeren Stammteilen unterdrücken (Tab. 15).

Tabelle 15

TIBA- und IES-Applikationen an einem horizontal liegenden Stamm von *Populus tremula*. Stammdurchmesser 8–10 mm

Stammoberseite ppm IES Stammunterseite % TIBA	500 1,0	1000 2,0	Kontrolle
Zugholzzellreihen auf der Stammoberseite	0	0	25

Applikationen von Cumarin, Sorbin und Methylphenylessigsäure: Auf der Unterseite eines horizontal liegenden Stammes gelangten Cumarin, Sorbin und Methylphenylessigsäure in verschiedenen Konzentrationen zur Anwendung.

Tabelle 16

MPHES-, SORB- und CUM-Applikationen auf der Unterseite eines horizontal liegenden Stammes von *Populus tremula*

	1% MPHES	1% SORB	2% SORB	1% CUM	2% CUM	Kontrolle
Zugholzzellreihen auf der Stammoberseite	34	35–37	36	20	25	50

Wie Tabelle 16 zeigt, vermögen diese als Antiauxine bekannten Substanzen an dickeren Stämmen die Zugholzbildung nicht wesentlich zu unterdrücken. Vor allem Cumarin scheint aber doch eine gewisse hemmende Wirkung auf die Zugholzbildung zu haben.

IV. Diskussion

Obwohl schon relativ früh auf die Wichtigkeit gewisser physiologischer Aspekte hingewiesen wurde (Kny, 1882; Hartig, 1901; Jaccard, 1919), sind zunächst die mechanischen Momente als Ursachen des exzentrischen Dickenwachstums überbetont worden. Erst als die Bedeutung der Wuchsstoffe für die Kambiumtätigkeit der Bäume und der Einfluss der Schwerkraft auf die Wuchsstoffverteilung erkannt worden waren (Söding, 1936/37; Jaccard, 1938; Sinnott, 1952), lag auch deren Wichtigkeit für die Reaktionsholzbildung auf der Hand.

Es sollen zunächst die Versuche mit Nadelbäumen diskutiert werden. Sie zeigten, dass IES in der Lage ist, nicht nur an den Applikationsstellen selbst Druckholz zu bilden, sondern auch basalwärts derselben, jedoch nicht apikalwärts. Diese Tatsache weist darauf hin, dass der Wuchsstoff basipetal zu wandern vermag. Bei den in der vorliegenden Arbeit beschriebenen Wuchsstoffapplikationen wurden fast immer unphysiologisch hohe Konzentrationen angewendet. Man muss jedoch in Betracht ziehen, dass nur ein kleiner Teil des applizierten Wuchsstoffes bis ins Kambium vorzudringen vermag, denn wahrscheinlich wird schon während des Eindringens ein grosser Teil ab- oder umgebaut. Dies zeigte sich darin, dass die niedrigste noch Druckholz bildende Konzentration bei 100 ppm IES lag. Die Intensität der gebil-

deten Druckholzzellen stieg dann bis 1000 ppm IES, während bei noch höheren Konzentrationen nicht mehr Druckholz gebildet wurde als bei 1000 ppm. Eine Wachstumshemmung konnte nie erreicht werden.

Nicht nur IES, sondern auch α-Naphthylessigsäure (α-NES) und 2-4-Dichlorphenoxyessigsäure (2,4-D) (Casperson, 1964b, 1965b) sind Substanzen, bei deren Applikation Druckholz induziert werden kann. Kinetin verstärkte zwar die IES-Wirkung, hatte jedoch allein angewendet keinen Einfluss auf die Druckholzbildung. Auch Gibberellin und Myo-Inosit oder die eigentlichen Nährsubstanzen Rohrzucker und Koniferin waren wirkungslos. Dies deutet darauf hin, dass die Auxine nicht nur dadurch Druckholzbildung verursachen, dass sie grosse Nährstoffmengen in die Zonen der Druckholzbildung ziehen. Zwar muss dorthin unbedingt ein grosser Nährstoffzufluss erfolgen, dieser ist aber wohl eher eine Folge als eine Ursache der Druckholzentstehung.

Die Wirkweise der Antiauxine, wie zum Beispiel TIBA, war bei Applikationen an Nadelbäumen verschieden von derjenigen an Laubbäumen. Kennedy und Farrar (1965) sowie Cronshaw und Morey (1965) konnten an Kastanienepikotylen mit TIBA an den Applikationsstellen selbst Zugholzbildung feststellen. Letztere postulieren, die Zugholzbildung sei auf eine Wuchsstoffdefizienz, hervorgerufen durch eine Blockierung des Wuchsstofftransportes durch TIBA, zurückzuführen. Bei Nadelbäumen vermochten TIBA-Applikationen an geraden Stämmen die Wirkung von gleichzeitig applizierter IES zu unterdrücken, hingegen konnte auf der der TIBA-Applikationsstelle gegenüberliegenden Seite nie Druckholz festgestellt werden. Dies deutet darauf hin, dass nicht nur ein IES-Konzentrationsgradient zwischen gegenüberliegenden Stammseiten für die Druckholzbildung ausschlaggebend ist, sondern dass unbedingt hohe IES-Konzentrationen dazu nötig sind.

Diese Hypothese wird bestärkt durch die Resultate, welche bei Applikationen verschiedener IES-Konzentrationen auf gegenüberliegenden Stammseiten erhalten wurden. Es zeigte sich, dass die gebildete Druckholzmenge bei einer bestimmten Menge von applizierter IES immer gleich und unabhängig davon war, ob auf der gegenüberliegenden Stammseite mehr oder weniger IES verwendet worden war.

Wurde IES auf dem ganzen Stammumfang aufgetragen, entstand rund herum Druckholz. Auch bei den Einschnürungsversuchen entstanden ohne Wuchsstoffgradient rund um den Stamm etwa gleiche Druckholzmengen, allerdings nur, wenn die Einschnürung kurz unterhalb der Ansatzstellen von regelmässig um den Stamm angeordneten Seitenzweigen ausgeführt wurden. Da die aus den Seitenzweigen wandernden Wuchsstoffe auch ohne Einschnürung unterhalb der Ansatzstellen Druckholz bilden, scheint die Einschnürung eine Stauung der abwärtswandernden Wuchsstoffe zu verursachen, die dann auf dem ganzen Umfang Druckholz entstehen lassen.

Druckholz bei Nadelhölzern wird offensichtlich immer dann gebildet, wenn der absolute Wuchsstoffspiegel im Kambium einen gewissen Schwellenwert übersteigt. Möglicherweise kann jedoch, wenn die Nährstoffzufuhr zu einer bestimmten Kambiumzone relativ schlecht ist, die Druckholzbildung trotz einer über dem Schwellenwert liegenden IES-Konzentration unterbleiben. Bei guter Nährstoffversorgung ist aber allein die absolute IES-Konzentration an einer bestimmten Kambiumstelle von Bedeutung für die Druckholzbildung. Der Wuchsstoffkonzentrationsgradient spielt in diesem Falle keine Rolle.

Die Reaktionsholzbildung bei Laubbäumen, die im folgenden diskutiert werden soll, unterscheidet sich in wesentlichen Punkten von jener der Nadelbäume. Die Zugholzbildung scheint in allen Fällen von einem Konzentrationsgradienten abhängig zu sein. Bei einseitiger IES-Applikation am vertikalen Stamm wird an den gegenüberliegenden Seiten Zugholz gebildet, obwohl dort die IES-Konzentration dadurch sicher nicht verringert worden ist. Bereits Casperson (1964a, 1965a) hatte feststellen können, dass nicht absolute, sondern relative Unterschiede der Wuchsstoffkonzentration auf den beiden Gegenseiten Zugholzbildung bewirken.

Bei horizontal liegenden Stämmen gelang eine Unterdrückung der Zugholzbildung an dickeren Stammteilen nur durch kombinierte Anwendung von IES auf der Stammoberseite und von TIBA auf der Stammunterseite, während die Zugholzbildung an dünnen horizontalen Ästen allein durch TIBA-Applikation auf der Unterseite oder IES-Applikation auf der Oberseite unterdrückt werden konnte. Auch Casperson (1965a) gelang es, an horizontal liegenden Kastanienepikotylen die dorsiventrale Polarisierung des natürlichen Wuchsstoffes durch IES-Pastenauftragungen auf der Oberseite zu kompensieren und damit die Zugholzbildung zu unterdrücken.

Wie bei Nadelbäumen zeigen auch die Laubbäume bei kombinierter IES- und Kinetinapplikation vermehrte Reaktionsholzbildung. Allerdings erfolgt diese bei Laubbäumen auf der der Applikationsstelle gegenüberliegenden Seite. Nach Casperson (1968) scheinen höhere Kinetinkonzentrationen den Auxinstoffwechsel anzuregen. Diese vermehrte Reaktionsholzbildung bei kombinierter IES-Kinetin-Applikation wäre sehr wohl durch eine kinetinbedingte, endogene Wuchsstoffsteigerung zu erklären.

Andere Inhibitoren wie Cumarin, Sorbin und Methylphenylessigsäure zeigten in unseren Versuchen nur einen schwach ausgeprägten Einfluss auf die Reaktionsholzbildung der Laubbäume.

Zusammenfassung

Der Einfluss von verschiedenen Wachstumsregulatoren und Nährstoffen sowie von mechanischer Belastung, Einschnürung und Ringelung wurde an jungen Fichten *(Picea Abies)*, an jungen Zitterpappeln *(Populus tremula)* sowie an Steckhölzern von Weisspappeln *(Populus alba)* untersucht.

Die Resultate anderer Autoren in bezug auf die Druckholzbildung bei künstlicher Applikation von IES an geraden Stämmen und an Ästen von *Picea Abies* konnten im wesentlichen bestätigt werden. Es zeigte sich jedoch, dass nicht ein IES-Konzentrationsgradient, sondern die absoluten IES-Konzentrationen ausschlaggebend sind für die Druckholzbildung. Ausserdem wurde nachgewiesen, dass Kinetin die IES-Wirkung verstärkt, indem bei kombinierter IES-Kinetin-Applikation eine erhöhte Druckholzbildung eintritt. Kinetin allein ebenso wie Gibberellin oder die Zufuhr hoher Rohrzucker- beziehungsweise hoher Koniferinmengen vermochten kein Druckholz zu induzieren.

Die Antiauxine TIBA und DNP unterdrückten die Druckholzbildung bei Applikation auf Astunterseiten, sie waren aber an geraden Stämmen nicht in der Lage, auf den den Applikationsstellen gegenüberliegenden Seiten Druckholz zu induzieren.

Mechanische Druck- und Zugbelastungen an geraden Stämmen hatten keinen Einfluss auf die Druckholzbildung, hingegen erfolgte eine solche oberhalb von Einschnürungen und Ringelungen.

Der Mechanismus der Zugholzbildung scheint sich wesentlich von jener der Druckholzbildung zu unterscheiden. Offenbar sind hier Auxinkonzentrationsgradienten massgebend und nicht absolute Konzentrationen. An geraden Stämmen induzierten einseitige TIBA-Applikationen Zugholz an den Applikationsstellen. Bei Seitenästen verstärkte eine oberseitige TIBA-Applikation die Zugholzbildung, eine unterseitige Applikation verhinderte die Zugholzbildung auf der Oberseite.

Die vorliegende Arbeit wurde unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. H. Meier, Direktor des Botanischen Instituts der Universität Freiburg/Schweiz durchgeführt, dem ich an dieser Stelle für die vielen Anregungen danken möchte.

Summary

The influence of different growth regulators, nutrients and mechanical charge, tourniquet and annular barkstriping on young stems of pines *(Picea Abies)* and poplars *(Populus tremula)* as well as on cuttings of poplars *(Populus alba)* has been investigated.

The results of other authors concerning the formation of compression wood during IAA application on straight trees of *Picea Abies* were, in general, confirmed. However it has been shown that absolute concentrations of IAA were decisive for the formation of compression wood and not differences in IAA-concentrations. Furthermore it has been proved that Kinetin strengthened the effect of IAA, whereby a combined application of IAA and Kinetin caused a higher formation of compression wood. Kinetin as well as Gibberellin alone or the administration of higher quantities of saccharose or coniferine were not able to induce compression wood.

The antiauxins TIBA and DNP oppressed the formation of compression wood when applied to lower side of branches, however these substances were not able to induce compression wood on the opposite side when applied on vertical stems.

Mechanical pressure and tension on vertical stems had no influence on the formation of compression wood whereas it was formed above tourniquets and annular barkstripings.

The mechanism of tension wood formation seems to differ essentially from the mechanism of compression wood formation. Obviously differences in auxin concentrations seem to be decisive and not absolute concentrations. On vertical stems one side TIBA-applications induced tension wood on application sides. Applications on the upper side of branches strengthened the formation of tension wood, applications on the lower side inhibited the formation of tension wood on the upper side.

Literatur

Braun A. 1860. Amtlicher Bericht der 31. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte zu Göttingen, S. 87, Vandenhoek und Ruprecht, Göttingen.

Casperson G. 1964a. Über die Bildung von Zellwänden bei Laubhölzern. III. Mitteilung. Über die Lumenbegrenzung beim Reaktionsholz. Faserforschung und Textiltechnik **15**, 205–210.

— 1964b. Wirkung von IES, 2,4-D und Kinetin auf die Kambiumtätigkeit horizontal gelegter Kastanienepikotylen. Ber. Dt. Bot. Ges. **77**, 279–284.

— 1965a. Zur Anatomie des Reaktionsholzes. Svensk Papperstidning **68**, 534–544.

— 1965b. Über endogene Faktoren der Reaktionsholzbildung. I. Mitteilung. Wuchsstoffapplikationen an Kastanienepikotylen. Planta **64**, 225–240.

— 1968. Wirkung von Wuchs- und Hemmstoffen auf die Kambiumtätigkeit und Reaktionsholzbildung. Physiol. Plant. **21**, 1312–1321.

Côté W.A. und A.C. Day. 1965. Anatomy and Ultrastructure of Reaction Wood. In: Cellular Ultrastructure of Woody Plants, 391–418. Syracuse University Press.

Cronshaw J. und P.R. Morey. 1965. Induction of tension wood by 2,3,5-TIBA. Nature **205**, 816–818.

Hartig R. 1901. Holzuntersuchungen. Altes und Neues, S. 99, Springer, Berlin, Göttingen, Heidelberg.

Hofmeister W. 1868. Über Abwärtskrümmungen der Spitze wachsender Wurzeln. Bot. Ztg. 259–267.

Höster H.R. und W. Liese. 1966a. Über das Vorkommen von Reaktionsgewebe in Wurzeln und Ästen von Dikotylen. Holzforschung **20**, 80–90.

— und W. Liese. 1966b. Gelatinöse Bastfasern im Phloem einiger Gymnospermen. Planta **69**, 338–346.

Jaccard P. 1912. Über abnorme Rotholzbildung. Ber. Dt. Bot. Ges. **30**, 670–678.

— 1919. Nouvelles recherches sur l'accroissement en épaisseur des arbres. Mémoires Fondations Schnyder von Wartensee, Zürich, S. 200. Librairie Payot.

— 1938. Exzentrisches Dickenwachstum und anatomisch-histologische Differenzierung des Holzes. Ber. Schweiz. Bot. Ges. **48**, 491–537.

Kastens E. 1924. Beiträge zur Kenntnis der Funktion der Siebröhren. Diss. Hamburg.

Kennedy R.W. und Y.L. Farrar. 1965. Induction of tension wood with antiauxin 2,3,5-TIBA. Nature **208**, 406–407.

Kny L. 1882. Über das Dickenwachstum des Holzkörpers in seiner Abhängigkeit von äusseren Einflüssen, S. 136, Paul-Parey-Verlag, Berlin.

v. Mohl H. 1862. Einige anatomische und physiologische Bemerkungen über das Holz der Baumwurzeln. Bot. Ztg. 269–278.

Münch E. 1932. Ergänzende Versuche über Stoffbewegungen. Ber. Dt. Bot. Ges. **50**, 407–426.

Necessany V. 1958. Effect of β-indole acetic acid on the formation of reaction wood. Phyton (Buenos Aires) **11**, 117–127.

Sinnott E.W. 1952. Reaction wood and the regulation of tree form. Am. J. Bot. **39**, 69–76.

Söding H. 1936/37. Wuchsstoff- und Kambiumtätigkeit der Bäume. Jahrb. wiss. Bot. **84**, 639–670.