

Zeitschrift: Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen = Swiss forestry journal = Journal forestier suisse

Herausgeber: Schweizerischer Forstverein

Band: 155 (2004)

Heft: 12

Artikel: Zeitliche Einordnung der G-Schicht-Auflagerung in den Prozess der Zellwandbildung bei Zugholzfasern in Zitterpappeln

Autor: Keunecke, Daniel / Baum, Sebastian

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-1098147>

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: 11.04.2026

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

Zeitliche Einordnung der G-Schicht-Auflagerung in den Prozess der Zellwandbildung bei Zugholzfasern in Zitterpappeln

DANIEL KEUNECKE UND SEBASTIAN BAUM

Keywords: Tension wood; gelatinous layer; pinning method; poplar. FDK 81

Abstract: The tension wood of some deciduous trees is characterised by fibres that form an additional cell wall layer, the so-called «gelatinous layer» (g-layer). The chronology of g-layer formation in the process of cell wall differentiation and lignification was investigated using two-year old poplars (*Populus tremula* L.). For this purpose the pinning-method was applied. The results show that the g-layer formation probably takes place at an early stage of secondary wall formation.

Abstract: Für das Zugholz bei Laubbäumen ist in der Regel charakteristisch, dass die Fasern eine zusätzliche Zellwandschicht, die so genannte «gelatinöse Schicht» (G-Schicht), ausbilden. An zweijährigen Zitterpappeln (*Populus tremula* L.) wurde mit Hilfe der Pinning-Methode untersucht, wie die Bildung der G-Schichten in den Prozess der Zellwanddifferenzierung und -lignifizierung zeitlich einzuordnen ist. Die Ergebnisse deuten darauf hin, dass die G-Schicht-Bildung nur in einer frühen Phase der Sekundärwandbildung erfolgen kann.

Einleitung

Äussere Einflüsse können bei Bäumen mechanische Belastungen hervorrufen, die plötzlich entstehen (z.B. durch Windexposition oder Schneelast) oder permanent wirken (z.B. durch das Eigengewicht der Äste oder Hanglage). Das hat zur Folge, dass Stamm und Äste aus ihrer Gleichgewichtslage gebracht werden. Bäume mit Fasergrundgewebe (vor allem Laubbäume) reagieren auf derartige Belastungen, indem sie ein modifiziertes Gewebe bilden, das so genannte Zugholz. Zugholz ist aber auch regulärer Bestandteil des Holzkörpers, z.B. bei horizontal wachsenden Ästen.

Die Kenntnisse bezüglich anatomischer, chemischer und physikalischer Eigenschaften von Zugholz sind sehr umfangreich. So weiss man, dass es üblicherweise auf der zugbelasteten Seite gebildet wird, also auf der windzugewandten Stammseite, der Oberseite eines schief stehenden Stammes oder der Oberseite von Ästen (KNIGGE 1958). Die Kambiumaktivität ist auf dieser Seite deutlich intensiver als auf der gegenüberliegenden Seite, wodurch das Dickenwachstum exzentrisch ausfällt (WARDROP 1961). Durch kleinere und weniger zahlreiche Gefässe ist die Porosität des Gewebes stark herabgesetzt (DADSWELL & WARDROP 1955); der dominierende Zelltyp ist die Faser. Im Zugholz finden sich stets Fasern, die eine so genannte «gelatinöse Schicht» (G-Schicht) ausgebildet haben (SACHSSE 1965). Im Gegensatz zu den anderen Zellwandschichten ist diese völlig ligninfrei. Ihre biomechanische Funktion (höhere Zugfestigkeit) wird mit dem kleinen Winkel ihrer Cellulosemikrofibrillen zur Zell-Längsachse in Zusammenhang gebracht.

Trotz genauer Kenntnis von Zugholzeigenschaften sowie Mikrostruktur der Zellwand gibt der zeitliche Verlauf der Zugholzbildung weiterhin Rätsel auf. Ziel der hier beschriebenen Untersuchungen war es daher, zur Klärung der Frage beizutragen, wie die Entstehung der G-Schicht zeitlich in den Prozess der Zellwandbildung einzuordnen ist. In diesem Zusammenhang wurde überprüft, ob die Pinning-Methode, so wie sie KURODA & SHIMAJI (1984) bei Pappeln zum Anbringen einer Zeitmarkierung im Holzgewebe angewendet hatten, für die eigenen Untersuchungen geeignet ist.

Material und Methodik

Die Untersuchungen wurden an zweijährigen Zitterpappeln (*Populus tremula* L.) durchgeführt. Um die Bildung von Zug-

holzgewebe anzuregen, wurden die Pappeln im Gewächshaus künstlich geneigt. Dieses bewährte Verfahren (z.B. SACHSSE 1965, PRODHAN *et al.* 1995, YOSHIDA *et al.* 2000) löst bei Pappelsprossen bereits nach einer Reizeinwirkung von 24 bis 48 Stunden Zugholzbildung aus (JOUREZ & AVELLA-SHAW 2003). An den Stämmchen wurde mit Hilfe gespannter Schnüre ein Neigungswinkel von 25° eingestellt (Abbildung 1). Dieser Winkel liegt im optimalen Bereich zur künstlichen Induzierung von Zugholzgewebe (YOSHIDA *et al.* 2000). Der Versuch umfasste zwei Varianten (Variante 1: 12-wöchige Neigung; Variante 2: die ersten sechs Wochen ohne Beeinflussung, anschliessend sechswöchige Neigung) sowie eine Kontrollgruppe.

Um den zeitlichen Verlauf der Gewebebildung möglichst exakt verfolgen zu können, wurde die Pinning-Methode angewendet. Darunter wird die gezielte Verletzung des Kambiums mit einer Nadel verstanden (WOLTER 1968). Als Reaktion auf die Verwundung wird das Gewebe im Bereich des Einstichkanals modifiziert. Die Modifikationen, die in der retrospektiven Betrachtung im Holzgewebe erkennbar sind, variieren in Abhängigkeit von der Baumart, der Form und Grösse der Wunde, der Jahreszeit, der Wachstumsrate und der Nadelgrösse (LARSON 1994).

Die methodische Vorgehensweise wurde von KURODA & SHIMAJI (1984) übernommen. Hiernach ist die Pappel gut für ein Pinning geeignet, da aufgrund der gezielt ausgelösten Gewebeveränderungen mikroskopisch sehr genau zurückverfolgt werden kann, welche Zellen zum Zeitpunkt der Verwundung bereits gebildet waren. Nach dem Nadeleinstich wird die Wunde durch erhöhte Zellteilungsaktivität im Wundbereich verschlossen. Im Querschnitt ist in dieser aus modifiziertem Gewebe bestehenden Zone ein radial orientierter Streifen sichtbar, der aus dicht gepackten Resten der beim Pinning zerrissenen Zellwände gebildet wird. Aufgrund kambialer Zellteilungen wird

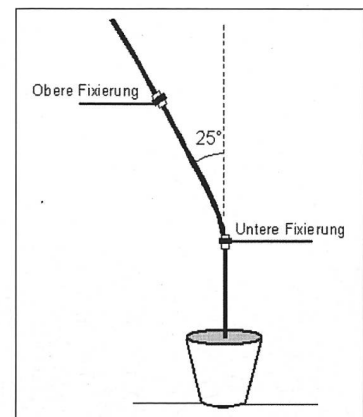


Abbildung 1: Künstliche Neigung der Pappeln.

Figure 1: Artificial inclination of poplars.

dieser Streifen in der Kambialzone unterbrochen, so dass ein Ende des Streifens im Phloem, das andere im Xylem zu finden ist. Das im Xylem liegende Ende des Streifens kennzeichnet die Lage der Kambiuminitialen zum Zeitpunkt der Verwundung.

Für die eigenen Untersuchungen wurde eine Nadel mit einem Durchmesser von 0,5 mm benutzt. Die Nadel wurde stets 2 mm tief in das Holzgewebe gestochen und nach dem Einstich sofort wieder entfernt. Alle Versuchsbäume sind im Abstand von jeweils drei Wochen gepinnt worden.

An einem Schlittenmikrotom wurden Schnittpräparate für licht- und rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen hergestellt. Aufgrund der Fragestellung wurden ausschliesslich Querschnittsflächen untersucht.

Ergebnisse und Diskussion

Das Wundgewebe lässt sich hinsichtlich seiner anatomischen Ausprägung in drei Kategorien einteilen, die nachfolgend diskutiert werden.

Kategorie 1: Kennzeichnend hierfür ist Parenchymgewebe aus weitlumigen, dünnwandigen Zellen, das nach der Verwundung durch kambiale Zellteilungen entstanden ist (*Abbildung 2*). Auch der Einstichkanal wurde innerhalb von fünf Wochen bereits vollständig durch Parenchymzellen geschlossen. Bei den meisten gepinnten Präparaten war ein Wundgewebe dieser Kategorie ausgebildet.

Kategorie 2: Zusätzlich ist im Xylem ein dunkler, radial ausgerichteter Streifen zu erkennen, der durch dicht gepackte Reste zerrissener Zellwände gebildet wird. Dieses für die genaue Datierung des Pinnings wichtige anatomische Merkmal wurde bereits von KURODA & SHIMAJI (1984) beschrieben. In *Abbildung 3* beginnt der Streifen an der Jahrringgrenze und endet etwa in der Mitte des Wundgewebes (weisser Pfeil). Er zeigt an, dass der Zellverband in diesem Bereich von der Nadelspitze durchtrennt worden ist und markiert daher die Position der Nadel beim Pinning. Der schwarze Pfeil zeigt die Einstichstelle der Nadel an.

Kategorie 3: Nicht nur im Xylem, sondern auch im Phloem ist ein Streifen aus Zellwandresten sichtbar. Anhand dieser Präparate lässt sich am besten rekonstruieren, an welcher Stelle das Gewebe verletzt wurde. So kennzeichnet der schwarze Pfeil in *Abbildung 4* die Einstichstelle der Nadel. Das Rindengewebe weist in diesem Bereich eine deutliche Kerbe auf. Von hier ausgehend verläuft der Streifen in radialer Richtung durch das Phloem. In Höhe des oberen weissen Pfeils wird er unterbrochen, der untere weisse Pfeil deutet auf seine Fortsetzung im Xylem. Im Bereich der Pfeilspitzen ist die Wundre-

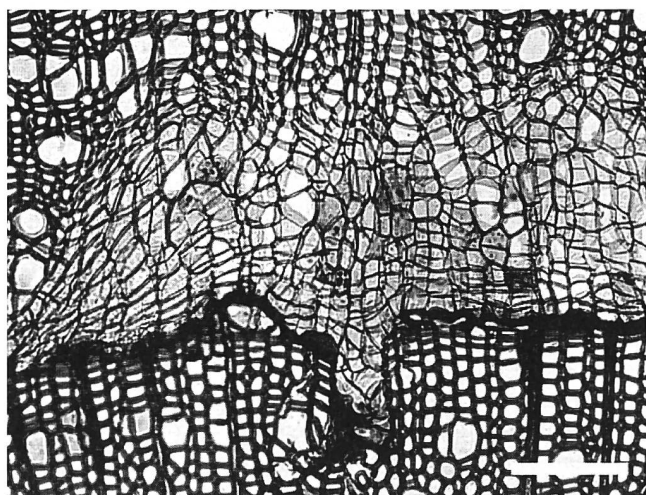


Abbildung 2: Wundgewebe Kategorie 1. Massstab = 100 µm.
Figure 2: Wound tissue type 1. Bar = 100 µm.

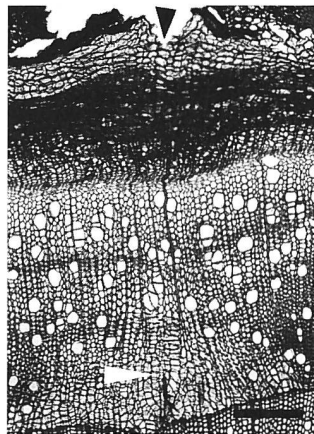


Abbildung 3: Wundgewebe Kategorie 2. Massstab = 200 µm.
Figure 3: Wound tissue type 2. Bar = 200 µm.



Abbildung 4: Wundgewebe Kategorie 3. Massstab = 200 µm.
Figure 4: Wound tissue type 3. Bar = 200 µm.

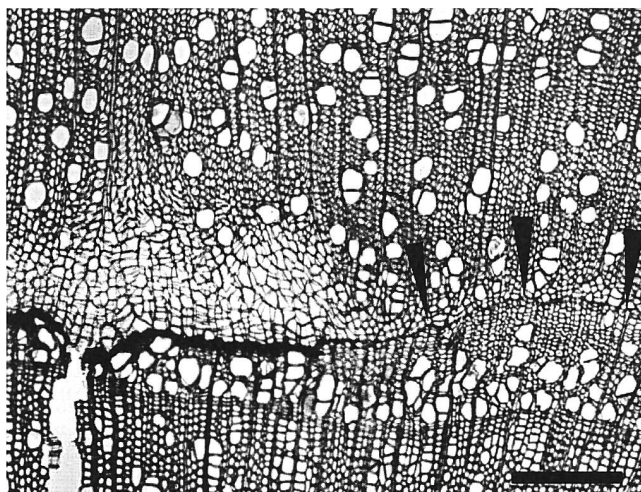


Abbildung 5: Tangentialer Verlauf der «Abschottungslinie» ausserhalb des Wundbereiches. Massstab = 200 µm.
Figure 5: Tangential course of the «compartmentalisation line» outside of the wound tissue. Bar = 200 µm.

aktion am stärksten ausgeprägt. Infolgedessen ist das Kambium bogenförmig um das phloemseitige Ende des Streifens angeordnet, während es im normal gebildeten Gewebe (am linken und rechten Bildrand) nahezu auf Höhe des Streifenendes liegt.

Da das xylemseitige Streifenende die Lage des Kambiums zum Zeitpunkt der Verwundung kennzeichnet, lässt sich diese exakter anhand der Wundgewebe-Kategorien 2 und 3 bestimmen. Ein streifenloses Wundgewebe (Kategorie 1) war jedoch weitaus häufiger zu beobachten. In diesen Fällen erwies sich die von KURODA & SHIMAJI (1984) vorgestellte Datierungsmethode als wenig hilfreich.

Bei allen drei Wundkategorien fällt jedoch auf, dass das weiter innen liegende und bereits ausdifferenzierte Xylem vom Wundgewebe durch eine parallel zur Jahrringgrenze verlaufende dunkle Linie abgeschottet wird (*Abbildung 5*). Die Zellwände im Bereich dieser Linie sind deutlich verdickt. Es stellte sich heraus, dass diese Linie, die fortan als «Abschottungslinie» bezeichnet wird, eine weitere Möglichkeit zur Markierung eines Zeitpunktes im Holzgewebe darstellt. Denn sie bildet (bis auf wenige Zellreihen genau) die Grenze zwischen dem inneren vor der Verletzung vorhandenen und ausdifferenzierten Gewebe und dem neu gebildeten Gewebe.

Auf den ersten Blick ähnelt die «Abschottungslinie» der Wand 4 (Barrier Zone) des CODIT-Modells (SHIGO 1984), die die Wunde nach aussen gegen das nach der Verwundung gebil-

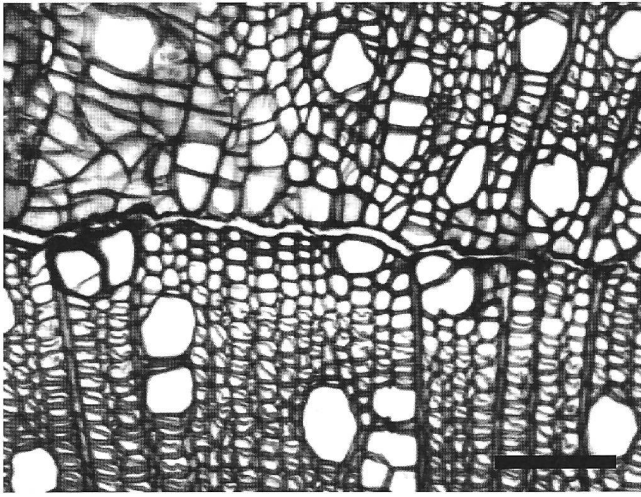


Abbildung 6: G-Schichten sind etwa ab der fünften Zellreihe unterhalb der «Abschottungslinie» zu erkennen. Massstab = 100 µm.

Figure 6: G-layers, formed at a distance of about five cell lines below the «compartmentalisation line». Bar = 100 µm.

dete Gewebe abgrenzt. Allerdings konnten die typischen Merkmale einer Barrier Zone (weniger und kleinere Gefässe, mehr Axial- und Holzstrahlparenchym, kleinere und dünnwandigere Fasern) bis auf vereinzelte Holzstrahldilatation im Randbereich der Wunde nicht beobachtet werden. Daher wurde auch ein eigener Begriff für diese Linie gewählt, um Verwechslungen zu vermeiden. Die Auswertung der Präparate zeigte also, dass die «Abschottungslinie» wesentlich regelmässiger und zuverlässiger ausgeprägt war als die von KURODA & SHIMAJI (1984) beschriebene Streifenbildung und daher ein wertvolles Datierungs-Hilfsmittel sein kann.

In den mikroskopischen Präparaten konnte direkt unterhalb der «Abschottungslinie» ein weiteres Phänomen beobachtet werden: Die Verwundung durch die Pinning-Nadel scheint die Bildung von G-Schichten zu unterbrechen. Das Präparat in *Abbildung 6* stammt von einer Pappel, die schon vor dem Pinning durch künstliche Neigung zur Zugholzanlage angeregt worden war und zeigt den rechten Randbereich der Pinning-Wunde. Der tangentielle Riss markiert die Position der «Abschottungslinie». In den ersten drei bis vier Faserzellreihen, die in der linken Bildhälfte unterhalb der «Abschottungslinie» verlaufen, ist keine G-Schicht ausgebildet. Erst ungefähr ab der fünften Zellreihe unterhalb der Linie sind dünne G-Schichten zu erkennen. Mit zunehmender Entfernung von der Linie werden die G-Schichten dicker. Am rechten Bildrand (also in grösserer Distanz zur Wunde) ist der Riss nur noch schwach erkennbar; nahezu unvermindert wurden bis zum Riss G-Schichten gebildet. Hier wurde also in unmittelbarer Wundnähe die Bildung von G-Schichten unterbrochen und auch nicht mehr fortgesetzt. Etwa sechs Zellreihen oberhalb des Risses beginnt die Auflagerung von G-Schichten erneut. Den gleichen Zusammenhang zeigt eine rasterelektronenmikroskopische Aufnahme (*Abbildung 7*). Der Beginn des modifizierten Gewebes wird durch die weisse Linie (entspricht der «Abschottungslinie») markiert, die Dicke der G-Schichten in den Fasern unterhalb dieser Linie steigt mit zunehmender Entfernung von der Linie an (siehe Pfeile).

Für die Unterbrechung der G-Schicht-Bildung kommen im Wesentlichen zwei Ursachen in Frage. Sowohl die Hypothese der Stärke-Konkurrenz zwischen Wundreaktion und Zugholzbildung als auch der in jüngerer Vergangenheit zunehmend diskutierte Einfluss der Auxin-Konzentration auf diese beiden Prozesse können das Phänomen schlüssig erklären: Die ältere Hypothese geht davon aus, dass Stärkereserven herangezogen werden, um die G-Schichten in Zugholzfäsern aufzu-

bauen. Diese Annahme basiert vor allem auf Untersuchungen von JACCARD (1938) und JACCARD & FREY-WYSSLING (1934; 1935). Da also sowohl die Bildung von Wundgewebe als auch die Bildung gelatinöser Schichten Prozesse sind, die Stärkereserven in Anspruch nehmen, kann man die Unterbrechung der G-Schicht-Auflagerungen (*Abbildung 6*) so deuten, dass die Wundreaktion für den Baum eine höhere Priorität hat als die Zugholzbildung. Da die Menge der Reservestoffe in diesem Gewebereich limitiert zu sein scheint, wird die Zugholzbildung vorübergehend unterbrochen. Der Mangel an Reservestoffen könnte jedoch unter Umständen eine Folge der Versuchsbedingungen (Pflanzschock, hohe Temperaturen, suboptimale Wachstumsbedingungen) sein, weshalb die Beobachtungen nicht ohne weiteres auf adulte, vitale Pappeln übertragbar sind.

In den vergangenen beiden Jahrzehnten wurde aber auch die Rolle von Phytohormonen, insbesondere von Auxin, bei der Induktion von Zugholz diskutiert (z.B. LITTLE & SAVIDGE 1987). Parallel dazu ist die traumatische Synthese von Phytohormonen nach Verletzungen bekannt. Geht man davon aus, dass die Auxinkonzentration die Zugholzbildung als wesentlicher Faktor beeinflusst, muss man sich die Unterbrechung der G-Schicht-Auflagerung durch die verletzungsbedingt veränderte Auxinproduktion erklären. Gegen letztere These spricht allerdings eine neue Arbeit an Pappeln (HELLGREN 2003), die eine bedeutende Rolle von Auxin bei der Zugholzbildung anzweifelt. Selbstverständlich ist auch eine kombinierte Wirkungsweise beider Phänomene (Stärkekonkurrenz und Auxinproduktion) möglich.

Anders als im oben beschriebenen Phänomen sind in *Abbildung 7* dünne G-Schichten direkt unterhalb der «Abschottungslinie» zu erkennen. Das dürfte bedeuten, dass die G-Schicht-Auflagerung in diesem Fall nur kurzfristig unterbrochen wurde und fortgesetzt werden konnte, bevor ein fortgeschrittenes Entwicklungsstadium der Fasern dies verhindert hätte. Abweichend von der regelhaften Unterbrechung der G-Schicht-Bildung konnten in Einzelfällen auch direkt unterhalb der «Abschottungslinie» einige Faserzellreihen mit vollständig ausgebildeten G-Schichten beobachtet werden (*Abbildung 8*). Dies könnte entsprechend der vorgestellten Hypothesen so interpretiert werden, dass das frühe Entwicklungsstadium dieser Fasern die Ausbildung von G-Schichten noch zuließ, als die Stärkereserven wieder dafür verfügbar bzw. die notwendigen Auxin-Konzentrationen erreicht waren. Denn nur so ist zu erklären, dass die weiter von der «Abschottungs-

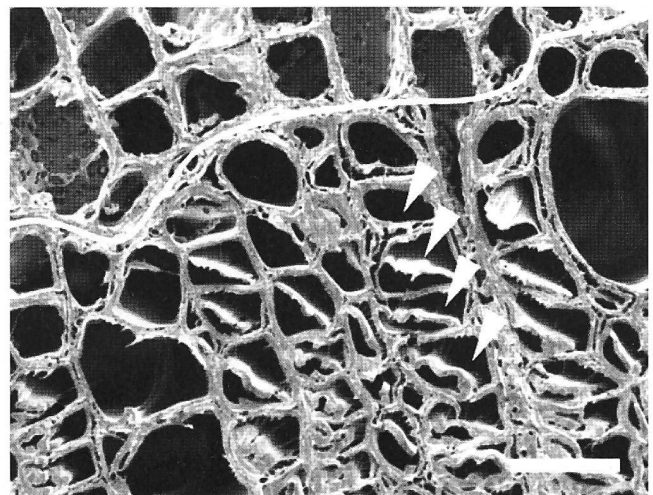


Abbildung 7: Dickere G-Schichten in grösserer Entfernung von der «Abschottungslinie». Massstab = 20 µm.

Figure 7: Thicker g-layers at a greater distance from the «compartmentalisation line». Bar = 20 µm.

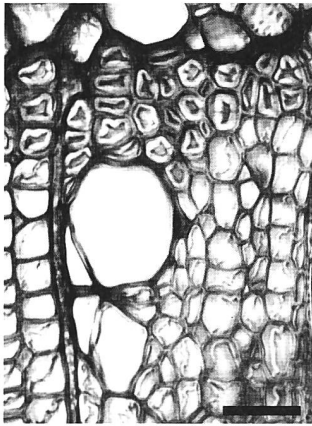


Abbildung 8: Vollständig entwickelte G-Schichten direkt unterhalb der «Abschottungslinie». Massstab = 25 µm.

Figure 8: Completely developed g-layers, directly below the «compartmentalisation line». Bar = 25 µm.

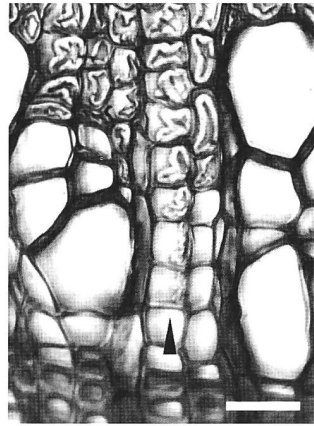


Abbildung 10: Dickere G-Schichten mit zunehmender Entfernung von der Jahrringgrenze. Massstab = 20 µm.

Figure 10: Thicker g-layers at an increasing distance from the annual-ring boundary. Bar = 20 µm.

linie» entfernten Fasern vermutlich nach dem Pinning nicht weiter gewachsen sind. Auch aus biomechanischer Sicht wäre es nicht sinnvoll, dass zwischen einem Gewebereich mit dünnen und einem angrenzenden Bereich mit komplett entwickelten G-Schichten ein derart schroffer Übergang ausgebildet wird.

Da also vieles dafür spricht, dass die G-Schicht-Auflagerung durch das Pinning unterbrochen werden kann, können die mikroskopischen Präparate, in denen eine «Abschottungslinie» deutlich ausgeprägt ist, als Momentaufnahme dienen, um das Entwicklungsstadium der G-Schichten im Rahmen der Zellwandbildung zum Zeitpunkt des Pinnings festzustellen. Dazu muss jedoch zunächst geklärt werden, wie weit die Entwicklung der Zellen auf beiden Seiten der «Abschottungslinie» zum Zeitpunkt der Verwundung fortgeschritten war. In der Differenzierungszone gehen Zellen verschiedener Struktur und Funktion aus ursprünglich gleichartigen meristematischen Zellen hervor. Dass die «Abschottungslinie» in den Präparaten zwischen Wundgewebe und ausdifferenziertem Xylem verläuft, kann nur so gedeutet werden, dass sie zum Zeitpunkt des Pinnings Zellen im Primärwandstadium von Zellen mit bereits einsetzender Sekundärwandbildung getrennt hat. Zellen sind nämlich nur dann noch zur Teilung befähigt,

wenn ihre Sekundärwandbildung und die damit verbundene Lignifizierung noch nicht begonnen hat. Diese Schlussfolgerung stimmt auch gut mit der Interpretation des Streifens überein, der aus den Resten zerrissener Zellwände gebildet wird. Denn laut KURODA & SHIMAJI (1984) markiert das Ende des Streifens die Position des Kambiums zum Zeitpunkt des Pinnings. Der xylemseitig ausgebildete radiale Streifen, der an der «Abschottungslinie» endet, erreicht in den eigenen Untersuchungen nur eine Länge von wenigen Zellreihen. Hierbei könnte es sich um jene Zellreihen handeln, die sich während des Pinnings im Primärwandstadium befanden. GRÜNWARDL *et al.* (2002) haben in Untersuchungen über die Entwicklungsphasen nach der kambialen Zellteilung beobachtet, dass sich die Zellen xylemseitig bis zu einer Entfernung von fünf bis sieben Zellreihen vom Kambium im Primärwandstadium befanden. Zudem beobachteten KURODA & SHIMAJI (1984), dass in dem Gewebereich, in dem bereits die Sekundärwand aufgelagert wurde, die Zellen nicht komplett zerrissen, sondern durch die Nadel lediglich voneinander getrennt waren. Folglich könnte die Position der Zellen, die zum Zeitpunkt des Pinnings im Primärwandstadium waren, sehr exakt in denjenigen Präparaten bestimmt werden, bei denen sowohl die «Abschottungslinie» als auch der Streifen gut sichtbar ausgebildet ist. In *Abbildung 9* wird die Interpretation der Wundreaktion zusammenfassend dargestellt.

Die vorangegangene Interpretation erlaubt es, die G-Schicht-Bildung der Versuchspflanzen in den Prozess der Zellwandbildung einzuordnen: Die Zellen unterhalb der «Abschottungslinie» in *Abbildung 6* müssten zum Zeitpunkt des Pinnings bereits mit der Sekundärwandbildung begonnen haben, was dafür spricht, dass die G-Schicht-Auflagerung in einer sehr frühen Phase der Sekundärwandbildung stattfindet. In *Abbildung 10* sind mit zunehmender Entfernung von der Jahrringgrenze dickere G-Schichten zu erkennen. Es ist anzunehmen, dass die ersten Zellreihen des zweiten Jahrrings schon gebildet waren, als durch die künstliche Biegung der Reiz zur Zugholzbildung induziert wurde. Folglich bilden Zellen mit fortgeschrittener Differenzierung und beginnender Lignifizierung keine G-Schicht mehr aus, Zellen, deren Sekundärwandbildung gerade erst begonnen hatte, dagegen schon. Möglicherweise liegt bei letzteren eine umgekehrt proportionale Beziehung zwischen dem Entwicklungsstadium der Zelle und der Dicke der G-Schicht vor: Je jünger die Faser in dem Moment war, als bei ihr ein Reiz die Zugholzanlage ausgelöst hat, desto dicker war die von ihr ausgebildete G-Schicht. Diese Interpretation spricht dafür, dass die G-Schicht-Auflagerung ausschliesslich im Anfangsstadium der Sekundärwandbildung stattfindet. Bestätigung findet diese Vermutung durch JOUREZ *et al.* (1999), die aus Beobachtungen der Differenzierungsphase im Zugholz von Pappeln folgerten, dass sich die G-Schichten vor der Zellwand-Lignifizierung bilden.

Schlussfolgerung

Als Schlussfolgerung der Untersuchungen zum zeitlichen Verlauf der Zugholzbildung lassen sich zwei Feststellungen treffen:

1. Die Interpretation der Wundreaktion führt zu der Annahme, dass die Auflagerung der G-Schicht nur in einer frühen Phase der Sekundärwandbildung stattfindet.
2. Die «Abschottungslinie» war im vorliegenden Experiment ein sehr exaktes Hilfsmittel, um die Gewebebildung zeitlich einzuordnen. Dies gilt nicht nur für die Untersuchung von Zugholz, sondern generell und trifft insbesondere auf die Pappel zu.

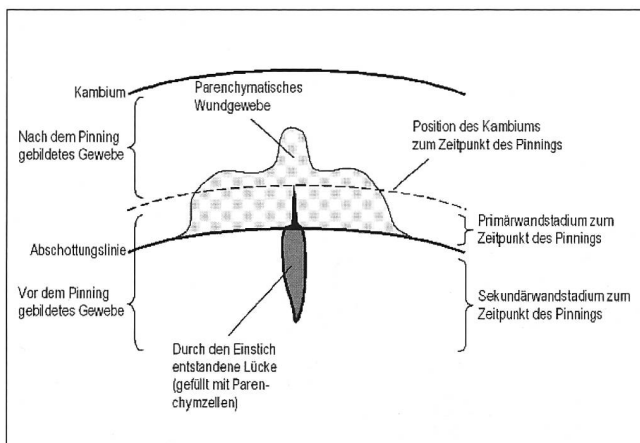


Abbildung 9: Schematische und stark vereinfachte Darstellung der Wundreaktion nach dem Pinning gemäss den Beobachtungen auf der Querschnittsfläche der Pappeln.

Figure 9: Simplified wound reaction diagram, as observed in transverse sections of poplars after pinning.

Zusammenfassung

Im Mittelpunkt der Untersuchungen stand der zeitliche Verlauf der Zugholzbildung. Die Studien erfolgten an zweijährigen Pappelsprossen (*Populus tremula* L.), die nach längerer Fixierung in einer künstlich geneigten Position Zugholz gebildet hatten. Zur Rekonstruktion des zeitlichen Verlaufs der Zugholzbildung wurden einige Pappeln gepinnt (Gewebe-Markierung durch Kleinstverletzung). Die mikroskopische Auswertung lässt den Schluss zu, dass die Auflagerung einer G-Schicht nur in einer frühen Phase der Sekundärwandbildung erfolgt. Darüber hinaus konnte beobachtet werden, dass eine Wundreaktion die Bildung von G-Schichten unterbrechen oder zumindest einschränken kann; mögliche Ursachen werden diskutiert.

Summary

On the chronology of g-layer formation during cell wall differentiation in tension wood fibres of poplars

The aim of our study was to determine the chronology of tension wood formation. Examinations were carried out on two-year old poplars (*Populus tremula* L.). The poplars had formed tension wood after being bent and fixed in this position over a longer period. In order to reconstruct the chronology of tension wood formation, some poplars were pinned (xylem-marking by micro-injury). Microscopic analysis showed that the g-layer formation only takes place at an early stage of secondary wall formation. Furthermore, it was found that a wound reaction can interrupt – or at least reduce – the g-layer formation; possible causes are discussed.

Résumé

Etude du déroulement chronologique de la formation de la couche gélatineuse pendant la formation de la paroi cellulaire des fibres de bois de tension chez le tremble

Le point central de notre étude était le déroulement chronologique de la formation du bois de tension. A cet effet nous avons utilisé des tiges de peuplier tremble (*Populus tremula* L.) âgées de deux ans qui, après avoir été fixées pendant un long laps de temps en position inclinée, avaient formé du bois de tension. Pour pouvoir reconstituer le déroulement chronologique de la formation du bois de tension, certains peupliers ont été marqués à l'aide d'une aiguille (minuscules blessures dans le tissu). L'examen microscopique permet de conclure que la formation d'une couche gélatineuse ne se produit que dans une phase précoce de la formation de la paroi cellulaire secondaire. En outre on a pu remarquer que lors d'une réaction de défense contre une blessure, la formation de la couche gélatineuse peut être interrompue ou tout du moins entravée; les causes possibles sont discutées.

Traduction: STÉPHANE CROPTIER

- JACCARD, P. 1938: Exzentrisches Dickenwachstum und anatomisch-histologische Differenzierung des Holzes. Ber. Schweiz. bot. Ges. 48: 491–537.
- JACCARD, P.; FREY-WYSSLING, A. 1934: Über Versuche zur Bestimmung der Zellsaftkonzentration in der Kambialzone beim exzentrischen Dickenwachstum (I). Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. 79: 655–680.
- JACCARD, P.; FREY-WYSSLING, A. 1935: Über Versuche zur Bestimmung der Zellsaftkonzentration in der Kambialzone beim exzentrischen Dickenwachstum (II). Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. 81: 35–58.
- JOUREZ, B.; AVELLA, T.; LECLERCQ, A.; MAES, F. (ed.); Beeckman, H. 1999: A propos du bois de tension des peupliers. Annales des sciences économique. Musée Royal de l'Afrique centrale (Tervuren, Belgique) 25. Wood to survive: study dedicated to the memory of Roger Dechamps (17 June 1930 – 6 January 1995): 103–117.
- JOUREZ, B.; AVELLA-SHAW, T. 2003: Effet de la durée d'application d'un stimulus gravitationnel sur la formation de bois de tension et de bois oppose dans de jeunes pousses de peuplier (*Populus euramericana* cv «Ghoy»). Ann. For. Sci. 60, 1: 31–41.
- KNIGGE, W. 1958: Das Phänomen der Reaktionsholzbildung und seine Bedeutung für die Holzverwendung. Forstarchiv 29: 4–10.
- KURODA, K.; SHIMAJI, K. 1984: The pinning method for marking xylem growth in hardwood species. For. Sci. 30: 548–554.
- LARSON, P.R. 1994: The vascular cambium: development and structure. Springer, Berlin, 340 S.
- LITTLE, C.H.A.; SAVIDGE, R.A. 1987: The role of plant growth regulators in forest tree cambial growth. Plant Growth Regul. 6: 137–169.
- PRODHAN, A.K.M.A.; OHTANI, J.; FUNADA, R.; ABE, H.; FUKAZAWA, K. 1995: Ultrastructural investigation of tension wood fibres in *Fraxinus mandshurica* Rupr. var. *japonica* Maxim. Ann. Bot. 75: 311–317.
- SACHSSE, H. 1965: Untersuchungen über Eigenschaften und Funktionsweise des Zugholzes der Laubbäume. J.D.-Sauerländer, Frankfurt a.M., 110 S.
- SHIGO, A. 1984: Compartmentalization: A conceptual framework for understanding how trees grow and defend themselves. Ann. Rev. Phytopathol. 22, 184
- WARDROP, A.B. 1961: The structure and formation of reaction wood in angiosperms. Recent advances in botany. Toronto, Univ. Press: 1325–1330.
- WOLTER, K.E. 1968: A new method for marking xylem growth. For. Sci. 14: 102–104.
- YOSHIDA, M.; OKUDA, T.; OKUYAMA, T. 2000: Tension wood and growth stress induced by artificial inclination in *Liriodendron tulipifera* Linn. and *Prunus spachiana* Kitamura f. *ascendens* Kitamura. Ann. For. Sci. 57: 739–746.

Dank

Ein besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. D. Eckstein (Universität Hamburg, Institut für Holzbiologie und Holzschutz) für die wertvollen Diskussionen.

Autoren

DANIEL KEUNECKE, Dipl.-Holzwirt, ETH Zürich, Institut für Baustoffe (IfB), Holzphysik, Schafmattstrasse 6, CH-8093 Zürich.
E-Mail: keunecke@ibwk.baug.ethz.ch.
DR. SEBASTIAN BAUM, Dipl.-Forstwirt. E-Mail: baumsebastian@gmx.de.

Literatur

- DADSWELL, H.E.; WARDROP, A.B. 1955: The structure and properties of tension wood. Holzforschung 9: 97–104.
- GRÜNWALD, C.; RUEL, K.; KIM, Y.S.; SCHMITT, U. 2002: On the cytochemistry of cell wall formation in Poplar trees. Plant Biol. 4: 13–21.
- HELLGREN, J.M. 2003: Ethylene and auxin in the control of wood formation. Dissertation, Acta Universitatis agriculturae Sueciae, Silvestria, vol. 268.