

Zeitschrift: Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen = Swiss forestry journal = Journal forestier suisse
Band: 140 (1989)
Heft: 12

Artikel: Heterobasidion annosum und Armillaria mellea s.l. : aktuelle Forschungsansätze zu zwei alten forstpathologischen Problemen
Autor: Holdenrieder, Ottmar
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-764277>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. 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. [Siehe Rechtliche Hinweise.](#)

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. [Voir Informations légales.](#)

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. [See Legal notice.](#)

Download PDF: 15.10.2024

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

Heterobasidion annosum und Armillaria mellea s.l.: Aktuelle Forschungsansätze zu zwei alten forstpathologischen Problemen¹

Von Ottmar Holdenrieder

Oxf.: 443.3

(Lehrstuhl für Forstbotanik der Universität München, D-8000 München 40)

1. Einleitung

Der Wurzelschwamm (*Heterobasidion annosum* [Fr.] Bref., Syn.: *Fomes annosus* P. Karst.) und der Hallimasch («*Armillaria-mellea*-Komplex») sind die bedeutendsten pathogenen Pilze in den Wäldern der gemässigten Klimazonen. So gehen zum Beispiel in Kanada durch überwiegend von diesen Pilzen verursachte Fäulen alljährlich rund 5,1 Mio. m³ Holz verloren (P. Singh, 1989). In Europa wird allein der Holzverlust durch *H. annosum* an Fichte auf mindestens 1,7 Mio. m³ pro Jahr geschätzt (C. Delatour, 1980). Sowohl der Wurzelschwamm als auch der Hallimasch sind seit langem Gegenstand der forstpathologischen Forschung, die Grundzüge ihrer Biologie wurden bereits von R. Hartig (1874, 1878) aufgeklärt.

Seit 1954 findet alle fünf Jahre ein von der IUFRO organisierter Internationaler Kongress über Wurzel- und Stammfäulen statt, dessen Beiträge sich überwiegend mit *Heterobasidion* und *Armillaria* befassen. Doch trotz dieser vielfältigen Forschungsaktivitäten sind unsere Kenntnisse über Biologie und Bekämpfungsmöglichkeiten dieser Pilze immer noch lückenhaft. Im folgenden sollen neben den infektiologischen Grundlagen ausgewählte Ansätze vorgestellt werden, mit denen versucht wird, solche Lücken zu schliessen. Der Schwerpunkt dieser Übersicht liegt dabei auf der Situation in Europa.

¹ Vortrag, gehalten am 23. Januar 1989 im Forst- und Holzwirtschaftlichen Kolloquium an der ETH Zürich. Die Arbeit wurde von der Deutschen Forschungsgemeinschaft finanziell unterstützt.

2. Infektionsbiologische Grundlagen

Sowohl der Wurzelschwamm als auch der Hallimasch befallen zahlreiche Arten von Holzgewächsen, erzeugen eine Destruktions- oder Weissfäule und können sowohl saprophytisch als auch parasitisch in Erscheinung treten. Als Beispiel sei der Lebenszyklus von *H. annosum* im Fichtenwald dargestellt (*Abbildung 1*):

Der zu den Porlingen gehörende Pilz bildet mehrjährige, konsolenförmige oder – an der Unterseite von «rotfaulen» Stammabschnitten – krustenförmige Fruchtkörper (*Abbildung 1a, b*). Diese produzieren fast das ganze Jahr über Basidiosporen, die mit dem Wind verbreitet werden (*Abbildung 1e*) und die mehrere Monate keimfähig bleiben können. Gelangen sie auf ein geeignetes Substrat wie zum Beispiel frische Stubbenschnittflächen (*Abbildung 1f*) oder gelegentlich auch Wunden am Stamm (*Abbildung 1g*), keimen sie dort und bilden Myzelien, die mit einer Geschwindigkeit von bis zu etwa 1 m/Jahr in die Tiefe wachsen (*L. Dimitri et al.*, 1971 *O. Holdenrieder*, 1984).

Die Sporen können aber auch in den Boden eingewaschen werden (*R. Siepmann*, 1976) und dort verletzte (*Abbildung 1i*) oder physiologisch geschwächte Wurzeln (*Abbildung 1k, 1m*) infizieren. Eine solche Wurzelinfektion durch Sporen unter Freilandbedingungen wurde bisher nur selten beobachtet (*L. Dimitri*, 1969b, *R. Siepmann*, 1976, *J. Stenlid*, 1986). Mit Inokulationsversuchen an Wurzelsegmenten im Labor konnte aber gezeigt werden, dass *H. annosum* das unverletzte Periderm der Fichtenwurzel durchdringen kann (*H.J. Braun*, *J. Lulev*, 1970).

Ausser den Basidiosporen kann der Wurzelschwamm eine Nebenfruchtkörperform (*Abbildung 1d*) bilden, die unter dem Namen *Spiniger meineckellus* (*A.J. Olson*) *Stalpers* (Syn.: *Oedocephalum lineatum* *Bakshi*) beschrieben wurde (*J.A. Stalpers*, 1974). Diese entwickelt sich auf infiziertem Holz bei hoher Luftfeuchte innerhalb weniger Tage und ermöglicht so den Nachweis des Pilzes (*J. Rishbeth*, 1951). Über die Bedeutung dieser Konidialform für das Infektionsgeschehen ist kaum etwas bekannt. Die Konidien sind jedoch in der Luft nachweisbar (*T. Hsiang et al.*, 1988) und können wahrscheinlich auch durch Insekten verbreitet werden (*M. Nuorteva*, *L. Laine*, 1972).

Die Primärinfektion eines Bestandes erfolgt in der Regel durch Sporen. Von dem so besiedelten Substrat (meist Baumstümpfen) breitet sich der Pilz dann auf benachbarte Bäume aus (Sekundärinfektion). Da *H. annosum* aufgrund seiner schwachen Konkurrenzfähigkeit gegen andere Mikroorganismen den Waldboden nicht durchwachsen kann, ist sein Myzel dabei auf Wurzelkontakte und -verwachsungen angewiesen (*Abbildung 1n, o*). Diese sind, besonders in Reinbeständen, häufig vorhanden. Kleinere Strecken (bis zu wenigen cm) können aber gelegentlich durch unterirdische, meist steril bleibende Fruchtkörper

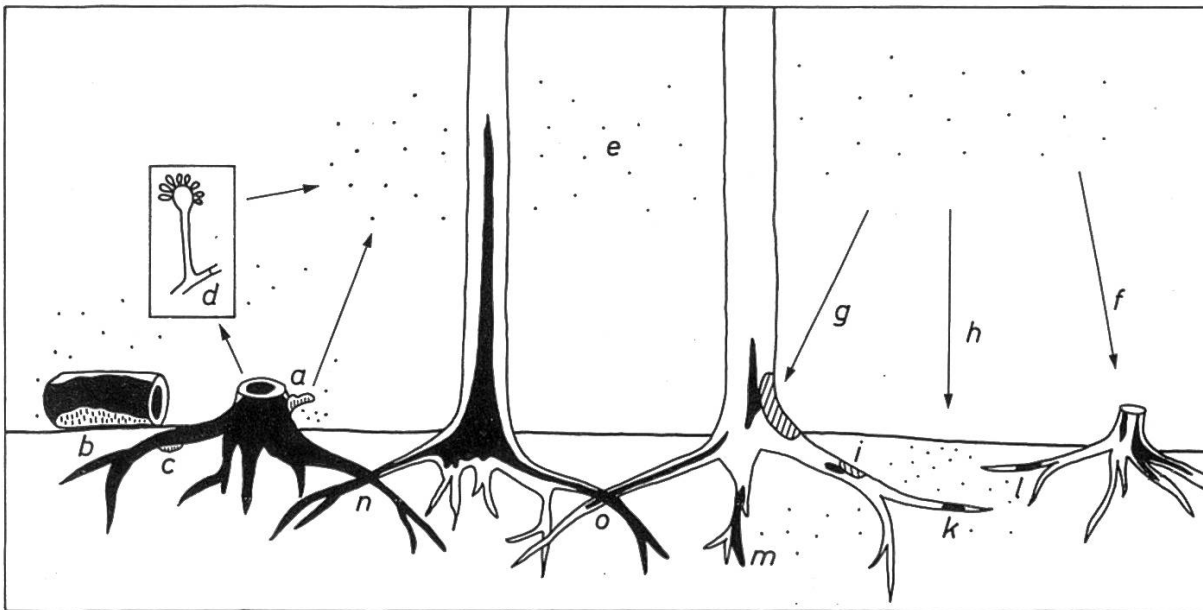


Abbildung 1. Infektion der Fichte durch *Heterobasidion annosum* (das im Holz befindliche Pilzmyzel ist schwarz dargestellt): a) Konsolenförmiger Fruchtkörper an Stubben, b) Krustenförmiger Fruchtkörper an der Unterseite eines liegenden Stammabschnittes, c) unterirdischer Fruchtkörper, d) Nebenfruchtform (stark vergrößert), e) Sporen (Basidiosporen und Konidien) in der Luft, f) Infektion von Stubben über die Schnittfläche, g) Wundinfektion am Stamm, h) Einwaschung von Sporen in den Boden, i, k, l, m) Infektion vorgeschädigter Wurzeln durch Sporen, n, o) Ausbreitung des Myzels über Wurzelkontakte (zusammengestellt nach C. S. Hodges, 1969, L. Dimitri, 1969a, b, O. Holdenrieder, 1982b, J. Stenlid, 1986 und S. Rieger, pers. Mitt.)

(Abbildung 1c) überbrückt werden (O. Holdenrieder, 1982b). Das in die Wurzel eindringende Myzel löst im lebenden Wirtsgewebe Abwehrreaktionen aus (J. Stenlid, 1986).

Diese biochemischen und anatomischen Barrieren, zu denen auch der Harzfluss zählt, reichen jedoch oft nicht aus, um die Ausbreitung des Pilzes zu stoppen. Wenn das Myzel Kernholz erreicht (Fichtenwurzeln mit einem Durchmesser von über 2 cm sind zumindest im stammnahen Bereich meist verkernt, P. Böttcher und W. Liese, 1975), dann breitet es sich hier weitgehend unbehindert aus und verursacht schliesslich eine Kernfäule, die im Stamm mehrere Meter hoch aufsteigen kann. Das Splintholz bleibt dabei lange Zeit unbeeinträchtigt; der Pilz dringt in radialer Richtung nur sehr langsam vor. Der Baum kann mit der Infektion sehr lange überleben, und dies oft ohne äusserlich erkennbare Symptome.

Bei der Kiefer verursacht *H. annosum*, im Gegensatz zur Fichte, meist eine Stockfäule, das heisst die Infektion bleibt auf den Wurzelbereich und die Stammbasis beschränkt. Das Myzel wächst hier in der Rinde und im Splint, so dass die Bäume absterben (J. Rishbeth, 1950). In Erstaufforstungen auf ehemaligen Ackerflächen kann der Pilz Kiefern und auch Fichten ab einem Alter von etwa 20 bis 30 Jahren zum Absterben bringen (G. Kiliass, 1957). Die Ursache dieser «Ackersterbe» ist noch nicht geklärt. Es gibt jedoch experimentell

begründete Hinweise für einen Zusammenhang zwischen dem Gehalt an der Aminosäure Threonin in der Streu und der Resistenz der Bäume (*E. I. Ladejschtschikova*, 1986).

Der zu den Blätterpilzen gehörende Hallimasch verhält sich im Prinzip ähnlich wie *H. annosum*. Auch hier erfolgt die Primärinfektion in der Regel über Baumstümpfe, in denen sich der Pilz saprophytisch entwickelt. Von hier aus werden dann entweder über Wurzelkontakte oder Rhizomorphen (wurzelähnliche Myzelstränge), die den Boden viele Meter weit durchwachsen können, andere Bäume infiziert. Eine Kontaktinfektion (wie bei *H. annosum*) dürfte dabei von grösserer Bedeutung sein als die Rhizomorpheninfektion (J. Rishbeth, 1985). Obwohl der Hallimasch lokal durchaus als bedeutender Kernfäuleerreger auftreten kann (*H. Zycha*, 1970), befällt er doch meist nur die Rinde und den Splint und verursacht oder beschleunigt dadurch das Absterben seiner Wirtspflanzen. Eine direkte Infektion von Wurzeln durch Sporen wurde bisher nicht zweifelsfrei nachgewiesen.

3. Taxonomische Probleme

Die exakte Beschreibung, Klassifizierung und schliesslich Benennung eines Organismus sind die Grundlage für seine weitere Erforschung. Doch gerade für den bereits früher oft als morphologisch wie physiologisch variabel beschriebenen Hallimasch fehlte eine solche Basis bis in jüngste Zeit.

3.1 Der «*Armillaria mellea*-Komplex»

K. Korhonen (1978 a) gelang es, aufgrund von Kreuzungsexperimenten den «*Amillaria-mellea*-Komplex» aufzulösen. In Europa sind danach fünf Intersterilitätsgruppen («Biologische Arten») zu unterscheiden, die inzwischen als selbständige «taxonomische» Arten aufgefasst werden und die auch nach den Regeln der Botanischen Nomenklatur benannt werden konnten (*Tabelle 1*). Die relativ grosse Anzahl der nach derzeitigem Stand des Wissens ungültigen Bezeichnungen spiegelt die Schwierigkeiten wieder, die sich bei der (noch nicht völlig abgeschlossenen) taxonomischen Bearbeitung dieser Pilzgruppe stellen. Ausser den in *Tabelle 1* genannten Arten kommen in Europa noch zwei weitere, ringlose Species (*A. tabescens* [Scop.: Fr.] Emel, Ringloser Hallimasch und *A. ectypa* [Fr.] Herink, Moor-Hallimasch) vor, die hier jedoch phytopathologisch ohne Bedeutung sind.

Für die europäischen Arten wurden vorläufige Schlüssel anhand von makroskopisch erkennbaren Fruchtkörpermerkmalen aufgestellt (*H. Marxmüller*, *P.*

Tabelle 1. Benennung der zum europäischen «*Armillaria-mellea*-Komplex» gehörenden Hallimascharten (zusammengestellt nach H. Marxmüller 1987 und pers. Mitt.).

«Biologische Species» nach K. Korhonen (1978)	Gültiger Name	In der neueren Literatur vorkommende ungültige Namen
D	<i>Armillaria mellea</i> (Vahl: Fr.) Kummer Honiggelber Hallimasch	<i>Armillariella mellea</i> (Vahl: Fr.) P. Karsten <i>Clitocybe mellea</i> (Vahl: Fr.) Ricken
E	<i>Armillaria gallica</i> Marxmüller & Romagnesi Gelbschuppiger Hallimasch	<i>Armillaria bulbosa</i> (Barla) Velenovský <i>Armillaria bulbosa</i> (Barla) Kile & Watling <i>Armillaria lutea</i> Gillet <i>Armillariella bulbosa</i> (Barla) Romagnesi
B	<i>Armillaria cepistipes</i> Velenovský Keuliger Hallimasch	<i>Armillaria cepaestipes</i> Velenovský
C	<i>Armillaria ostoyae</i> (Romagnesi) Herink Dunkler Hallimasch	<i>Armillaria obscura</i> (Schaeffer) Herink <i>Armillariella ostoyae</i> Romagnesi <i>Armillariella obscura</i> (Pers.) Romagnesi
A	<i>Armillaria borealis</i> Marxmüller & Korhonen Nördlicher Hallimasch	

Printz, 1982, M. Intini, 1988), an deren Verbesserung derzeit gearbeitet wird. Die Fruchtkörper der Hallimascharten erscheinen jedoch nicht regelmässig und sind sehr kurzlebig; phänologische Beobachtungen fehlen weitgehend.

Kreuzungstests

Zur exakten Bestimmung kann in vielen Fällen auf Kreuzungstests nicht verzichtet werden. Hierzu werden aus einzelnen Basidiosporen haploide Kulturen isoliert und diese mit «Testern» (haploide Isolate bekannter Artzugehörigkeit) konfrontiert. Gehören die unbekannte Kultur und ein Tester zur gleichen Art, vereinigen sie sich zu einem diploiden Myzel, das im Gegensatz zur haploiden Kultur eine braune Kruste bildet (K. Korhonen, 1978a). In der Natur vorkommende Myzelien sind fast immer diploid und somit für Kreuzungstests nur bedingt (vergleiche Buller-Phänomen) geeignet. Hallimaschkulturen fruchten im Labor nur selten, und eine Gewinnung haploider Myzelien aus diploiden Kulturen durch Behandlung mit dem Fungizid Benomyl gelang bei europäischen Arten bisher nicht (O. Holdenrieder, 1986).

Die zuverlässige Bestimmung diploider Kulturen ist nach wie vor ein Grundproblem bei der Untersuchung des Hallimasch. Zur Lösung dieses Problems werden folgende Ansätze verfolgt:

Morphologie in vitro

In vielen Fällen kann bereits die Morphologie der Pilzkultur wichtige Hinweise auf die Artzugehörigkeit geben (J.-J. Guillaumin *et al.*, 1985, J. Rishbeth, 1986, M. Intini, R. Gabucci, 1987). Kaum voneinander zu unterscheiden sind jedoch *A. ostoyae* und *A. borealis* sowie *A. cepistipes* und *A. gallica*. Eine Bestimmung anhand von Kulturmerkmalen ist derzeit folglich nur in Gebieten möglich, wo diese Arten nicht nebeneinander vorkommen.

Chemotaxonomische Methoden

Immunologische Verfahren führten bisher, ebenso wie der Vergleich von Proteinspektren, nur in Einzelfällen zum Erfolg (B. Lung-Escarmant *et al.*, 1985, U. Zollfrank *et al.*, 1987, D.J. Morrison *et al.*, 1985, R. Fox, K. Hahne, 1988) und sind noch nicht in grösserem Umfang praktikabel. Dies gilt auch für direkte Vergleiche des Genmaterials mit Hybridisierungstests (K.D. Jahnke *et al.*, 1987). Einen erfolgversprechenden Ansatz bietet jedoch möglicherweise die vergleichende Analyse von Sekundärstoffen (C. Mohammed, pers. Mitt.).

Buller-Phänomen

Grundlage dieses Verfahrens ist die Beobachtung, dass diploide Myzelien unter bestimmten Umständen an haploide Myzelien der gleichen Artzugehörigkeit Genmaterial abgeben können, so dass diese ebenfalls diploid werden (Buller-Phänomen). Unbekannte diploide Kulturen können somit durch Konfrontation mit haploiden «Testern» in ähnlicher Weise bestimmt werden wie unbekannte haploide Kulturen (K. Korhonen, 1978a). Diese Tests führten jedoch häufig zu unklaren Ergebnissen (O. Holdenrieder, 1986, R. Siepmann, 1987, C. G. Shaw, E. M. Loopstra, 1988). Durch die Verwendung einer ausreichend grossen Anzahl sorgfältig ausgewählter Tester unter standardisierten Bedingungen ist aber in den meisten Fällen doch eine eindeutige Bestimmung möglich (J.-J. Guillaumin, K. Korhonen, pers. Mitt.). Diese relativ aufwendige Methode (zur Bestimmung eines unbekanntes Myzels ist die Konfrontation mit rund 20 verschiedenen Testern nötig) ist heute das einzige in grösserem Umfang praktizierte Verfahren zur Bestimmung diploider Kulturen.

3.2 Heterobasidion annosum

Bei *H. annosum* konnten in Europa bisher drei Intersterilitätsgruppen nachgewiesen werden, die nach ihren Hauptwirtsarten mit S (Spruce) P (Pine) und

F (Fir) benannt wurden (K. Korhonen, 1978b, K. Korhonen *et al.*, 1988). Diese sind auch chemotaxonomisch anhand von Proteinmustern unterscheidbar (J. Stenlid, 1985). Auch der Wurzelschwamm ist somit ein «Pilzkomplex», die einzelnen Gruppen sind hier jedoch noch nicht so klar getrennt wie bei *Armillaria*.

4. Pathogenität

Kenntnisse über die Pathogenität der einzelnen Intersterilitätsgruppen sind notwendig für die Entscheidung, ob eine Bekämpfung sinnvoll erscheint oder nicht. Hier können neben Beobachtungen am natürlichen Standort vor allem Infektionsexperimente unter kontrollierten Bedingungen eine Antwort geben. Die verwendeten Inokulationsmethoden (J. Rishbeth, 1984, O. Holdenrieder, 1987) sind jedoch oft weder miteinander noch mit den Verhältnissen im Wald vergleichbar. Die Aggressivität eines Krankheitserregers hängt nämlich nicht nur von seiner genetischen Ausstattung, sondern auch von seiner Infektionsenergie (Inokulumpotential) ab. So kann sich ein Myzel, das von einem grossen Stubben aus die benachbarten Bäume angreift, viel aggressiver verhalten als derselbe Pilz, der nur von einem kleinen Substrat aus oder als keimende Spore angreift. Gleichermassen ist die Anfälligkeit der Wirtspflanze von Bedeutung, die durch verschiedenste Faktoren in Raum und Zeit verändert werden kann.

Trotz dieser Probleme hat sich inzwischen ausreichend Wissen angesammelt, um das folgende, allerdings noch grobe Bild zu zeichnen:

Von den europäischen Hallimascharten sind nur *A. mellea* und *A. ostoyae* pathogen. Einem Befall durch diese Parasiten geht jedoch sehr häufig eine Schwächung der Wirtspflanze durch andere Einflüsse voraus. *A. ostoyae* befällt dabei vorwiegend Nadelgehölze, *A. mellea* bevorzugt Laubgehölze und kann insbesondere im Obst- und Weinbau zum Problem werden. Beide Arten können auch junge Pflanzen abtöten. Die übrigen Arten (*A. cepistipes*, *A. gallica* und *A. borealis*) sind, von lokalen Ausnahmen abgesehen, harmlose Saprophyten oder Schwächeparasiten, die nur sehr stark vorgeschädigte Bäume befallen (F. Roll-Hansen, 1985, K. Wahlstroem, T. Unestam, 1988).

Bei *Heterobasidion annosum* sind alle drei bekannten Intersterilitätsgruppen (S, P und F) pathogen. Die Gruppe P zeichnet sich dabei durch eine besonders hohe Aggressivität aus und befällt zahlreiche Wirtsarten (M. Johansson *et al.*, 1988, R. Siepmann, 1988). Doch auch beim Wurzelschwamm scheinen Umwelteinflüsse, welche die Abwehrkraft der Wirtspflanzen herabsetzen, eine erhebliche Bedeutung zu haben (R. L. James *et al.*, 1980).

5. Klonstudien

Mit Klonanalysen kann die Bedeutung der verschiedenen Infektionswege (vgl. Kapitel 2) ermittelt werden. Hierzu werden verschiedene (diploide oder heterokaryotische) Kulturen eines Pilzes paarweise miteinander konfrontiert. Wenn beide Myzelien zu demselben Genotyp («Pilzindividuum») gehören, vermischen sie sich vollständig miteinander. Ist dies nicht der Fall, grenzen sie sich voneinander ab.

Der Durchmesser von Armillaria-Klonen in europäischen Wäldern liegt meist bei etwa 10 bis 50 m, gelegentlich kann er aber auch bis über 200 m betragen (K. Korhonen, 1978a, R. Siepmann, 1985). Bei *H. annosum* sind die Klone in der Regel kleiner: J. Stenlid (1985) fand in Schweden auf einer Fläche von 60 x 60 m neun verschiedene Klone. Eine umfangreiche Studie in Finnland kam zu ähnlichen Ergebnissen (P. Piri *et al.*, 1988). R. Siepmann (1988) konnte in Deutschland auf einer Fläche von rund 100 m² sieben verschiedene Klone nachweisen.

Eine Sporeninfection scheint demnach bei *H. annosum* von grösserer Bedeutung zu sein als beim Hallimasch. Zur genaueren Klärung der Frage, ob sich die einzelnen Intersterilitätsgruppen unterschiedlich verhalten, sind weitere Klonstudien erforderlich.

6. Bekämpfung

Eine direkte Bekämpfung von Pilzmyzelien im Holz ist praktisch kaum möglich. Eine Anwendung von Fungiziden, wie sie gegen den Hallimasch vereinzelt vorgeschlagen wurde, sollte im Wald aus ökologischen Gründen nicht ernstlich erwogen werden. Dies gilt auch für den Kahlschlagbetrieb mit anschliessender Rodung der Stubben, wie er zum Teil in England und Kanada praktiziert wird (J. W. Greig, 1984, D. J. Morrison *et al.*, 1988).

Es gibt jedoch andere Methoden, mit denen einem Pilzbefall vorgebeugt werden kann. Neben waldbaulichen Massnahmen zur Verbesserung der Abwehrfähigkeit der Bäume bzw. zur Verringerung des Infektionsrisikos, auf die aber hier nicht näher eingegangen werden soll, bietet sich eine Behandlung der Stubbenschnittflächen an. Dadurch wird die Infektion der Baumstümpfe durch Sporen aus der Luft und damit auch die Sekundärinfektion benachbarter Bäume verhindert. Eine solche Behandlung kann entweder mit verschiedenen Chemikalien oder aber mit antagonistischen Mikroorganismen erfolgen (J. W. Greig, 1980, S. Schönhar, 1981). Der Einsatz von Antagonisten hat dabei den Vorteil, dass sich diese aktiv im Holz ausbreiten und die Umwelt nicht belasten. Bei der Kiefer hat sich die von J. Rishbeth (1963) entwickelte Behandlung der Stubben mit dem antagonistischen Pilz *Phlebiopsis (Peniophora) gigantea* zur Vorbeugung gegen *H. annosum* in Erstaufforstungen gut bewährt.

Für andere Baumarten sowie gegen den Hallimasch stehen noch keine ähnlich effektiven Antagonisten zur Verfügung; es wird jedoch intensiv danach gesucht (J. Rishbeth, 1979). Besonders interessant erscheint dabei eine Auswahl anhand biochemischer Kriterien, zum Beispiel der Fähigkeit, die Zellwand des Krankheitserregers enzymatisch aufzulösen (S. v. Tiedemann, A. Hüttermann, 1988). Die saprophytischen Hallimascharten können als Antagonisten gegen ihre parasitischen Verwandten *A. mellea* und *A. ostoyae* wahrscheinlich nicht eingesetzt werden, da sie diese eher stimulieren als hemmen (C. Mohammed, J.-J. Guillaumin, 1988). Andere saprophytische Pilze, die auch rhizomorphähnliche Myzelstränge bilden, dürften hier als Antagonisten wirksamer sein (W. Thompson, L. Boddy, 1983). Eine sehr originelle Idee zur biologischen Hallimaschbekämpfung verfolgt D. Barrett (Universität Oxford), der nachweisen konnte, dass der auf Koniferen spezialisierte Kernfäuleerreger *Phaeolus schweinitzii* den Hallimasch verdrängen kann. Im Nadelwald würde zwar mit der Einführung dieses Antagonisten der Teufel mit Beelzebub ausgetrieben, im Obst- und Weinbau gibt es dafür jedoch Anwendungsmöglichkeiten (D. K. Barrett, B. W. J. Greig, 1984 und D. K. Barrett, pers. Mitt.).

Die Suche nach Antagonisten kann zu interessanten Ergebnissen führen: So wurde bei der Konfrontation verschiedener Pilzarten mit *H. annosum* auf künstlichen Nährmedien beobachtet, dass der Fäuleerreger unter dem Einfluss der Antagonisten Kristalle bildete (O. Holdenrieder, 1982a). Diese ursprünglich als Liobin bezeichnete Substanz konnte später als ein Cyclopentabenzopyranon-Derivat (C₁₅H₁₆O₃) identifiziert werden (J. Sonnenbichler et al., 1982). Weitere Untersuchungen ergaben, dass *H. annosum* sowohl unter dem Einfluss anderer Pilze als auch pflanzlicher Zellkulturen verschiedene Kontaktmetaboliten bildet, die in Monokulturen nicht vorkommen. Einige dieser Substanzen wirken toxisch auf Pflanzenzellen und induzieren in Fichtenzellkulturen die Bildung eines neuen Proteins, über dessen Funktion noch nichts bekannt ist (I. Blietle, 1988). Diese Untersuchungen, in die auch der Hallimasch einbezogen werden soll, werden fortgesetzt mit dem Ziel, die Interaktion zwischen Pilzen untereinander sowie zwischen Wirt und Parasit auf molekularbiologischer Ebene zu verstehen. Möglicherweise ergeben sich daraus Ansätze dafür, wie man steuernd in diese Prozesse eingreifen kann.

Doch vorerst bleibt die forstliche Praxis vielerorts gezwungen, mit der Fäule zu leben. Es kann hier allenfalls versucht werden, durch rechtzeitige Nutzung der befallenen Bäume den Schaden in Grenzen zu halten. Verschiedene, im Wald leider kaum praktikable Frühdiagnosemethoden wurden vorgeschlagen: Röntgen, Ultraschall und Messung des elektrischen oder mechanischen Widerstandes (B. Martin, 1980, D. Barrett et al., 1987, R. Weber, 1988). Doch kürzlich gelang es erstmals, beginnende Kernfäule in Fichten mit Hilfe von speziell trainierten Hunden nachzuweisen (G. Swedjemark, 1988).

Die hier vorgestellten Forschungsansätze zeigen, dass es auch bei «alten» forstpathologischen Problemen, die trotz einer relativ kontinuierlichen Bearbei-

tung seit über 100 Jahren noch nicht befriedigend gelöst werden konnten, begründete Hoffnungen auf die Entwicklung von Bekämpfungsmethoden gibt. Die Suche nach einem ökologisch wie ökonomisch vertretbaren Konzept zum Umgang mit Stamm- und Wurzelfäulen sollte jedenfalls mit mindestens der gleichen Intensität wie bisher fortgesetzt werden.

Résumé

Heterobasidion annosum et Armillaria mellea ss. l. — Un ancien problème de pathologie forestière sous l'aspect de recherches actuelles

En zone tempérée l'Armillaire et l'Heterobasidion annosum sont les agents pathogènes les plus importants qui provoquent les pourridiés.

Ces deux basidiomycètes, qui englobent chacun plusieurs groupes interstériles, sont depuis longtemps un sujet de recherches.

Ce travail présente en plus d'une description de la biologie infectieuse un aperçu sur les recherches en cours ainsi que les résultats actuels en taxonomie, dans la pathogenèse, dans les études de clones et les méthodes de lutte, en faisant le point sur la situation en Europe.

Literatur

- Barrett, D. K., Greig, B. J. W. (1984): Investigations into the infection biology of *Phaelous schweinitzii*. In: Proc. 6th Int. Conf. on Root and Butt Rots of Forest Trees (IUFRO Working Party S2.06.01). CSIRO, Melbourne: 95–99.
- Barrett, D. K., Seaby, D. A., Gourlay, I. D. (1987): Portable «compression strength meter»: A tool for the detection and quantification of decay in trees. *Arboricultural Journ.* 11: 313–322.
- Blietle, I. (1988): Phytotoxine aus *Fomes annosus* und ihr Einfluss auf die Biochemie der Wirtszelle. Diss. Univ. München, Fak. f. Chemie u. Pharmazie, München, 144 S.
- Böttcher, P., Liese, W. (1975): Zur Verkernung des Wurzelholzes von Fichte und Lärche. *Forstw. Cbl.* 94: 152–160.
- Braun, H. J., Lulev, J. (1970): Infektion unverletzter, jüngerer Fichtenwurzeln durch den Wurzelschwamm *Fomes annosus* (Fr.) Cooke. II. Infektionswege und Ausbreitung des Pilzes kurz nach der Infektion. *Forstw. Cbl.* 89: 269–275.
- Delatour, C. (1980): Le *Fomes annosus* (Fr.) Cke. en Europe de l'ouest: importance économique, orientation des recherches. In: Proc. 5th Int. Conf. on Problems of Root and Butt Rots in Conifers (Kassel, F. R. G., Aug. 7–12, 1978). Hess. Forstl. Versuchsanstalt, Hann. Münden: 9–18.
- Dimitri, L. (1969a): Ein Beitrag zur Infektion der Fichtenwurzeln durch den Wurzelschwamm *Fomes annosus* (Fr.) Cooke. *Forstw. Cbl.* 88: 72–80.
- Dimitri, L. (1969b): Untersuchungen über die unterirdischen Eintrittspforten der wichtigsten Rotfäuleerreger bei der Fichte (*Picea abies* Karst.). *Forstw. Cbl.* 88: 281–307.
- Dimitri, L., Zycha, H., Kliefoth, R. (1971): Untersuchungen über die Bedeutung der Stubbeninfektion durch *Fomes annosus* für die Ausbreitung der Rotfäule der Fichte. *Forstw. Cbl.* 90: 104–117.
- Fox, R. T. V., Hahne, K. (1988): Prospects of the rapid diagnosis of *Armillaria* by monoclonal antibody ELISA. Abstr. 7th Int. Conf. on Root and Butt Rots (IUFRO Working Party S2.06.01, Vernon and Victoria, B.C., Canada, Aug. 9–16, 1988): 36.

- Greig, J. W. (1980): Chemical, biological and silvicultural control of *Fomes annosus*. In: Proc. 5th Int. Conf. on Problems of Root and Butt Rots in Conifers (Kassel, F. R. G., Aug. 7–12, 1978). Hess. Forstl. Versuchsanstalt, Hann. Münden: 75–84.
- Greig, J. W. (1984): Management of East England pine plantations affected by *Heterobasidion annosum* root rot. Eur. J. Forest Path. 14: 393–397.
- Guillaumin, J.-J., Lung, B., Romagnesi, H., Marxmüller, H., Lamoure, D., Durrieu, G., Berthelay, S., Mohammed, C. (1985): Systématique des Armillaires du groupe *Mellea*. Conséquences phytopathologiques. Eur. J. Forest Path. 15: 268–277.
- Hartig, R. (1874): Wichtige Krankheiten der Waldbäume. Berlin, J. Springer, 127 S.
- Hartig, R. (1878): Die Zersetzungserscheinungen des Holzes der Nadelholzbäume in forstlicher, botanischer und chemischer Richtung. Berlin, J. Springer, 151 S.
- Hodges, C. S. (1969): Modes of infection and spread of *Fomes annosus*. Ann. Rev. Phytopathol. 7: 247–266.
- Holdenrieder, O. (1982a): Kristallbildung bei *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. (*Fomes annosus* P. Karst.) und anderen holzbewohnenden Pilzen. Eur. J. Forest Path. 12: 280–296.
- Holdenrieder, O. (1982b): Untersuchungen zur biologischen Bekämpfung von *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. (*Fomes annosus* P. Karst.) an Fichte (*Picea abies* H. Karst.) mit antagonistischen Pilzen. Diss. Univ. München, Forstwiss. Fak., 238 S.
- Holdenrieder, O. (1984): Untersuchungen zur biologischen Bekämpfung von *Heterobasidion annosum* an Fichte (*Picea abies*) mit antagonistischen Pilzen. II. Interaktionstests auf Holz. Eur. J. Forest Path. 14: 137–153.
- Holdenrieder, O. (1986): Beobachtungen zum Vorkommen von *Armillaria obscura* und *Armillaria cepistipes* an Tanne in Südbayern. Eur. J. Forest Path. 16: 375–379.
- Holdenrieder, O. (1987): Simple inoculation techniques for *Armillaria* by rhizomorphs. Eur. J. Forest Path. 17: 317–320.
- Hsiang, T., Edmonds, R. L., Driver, C.H. (1988): Detecting conidia of *Heterobasidion annosum* in western hemlock forests of western Washington. Abstr. 7th Int. Conf. on Problems of Root and Butt Rots (IUFRO Working Party S2.06.01., Vernon and Victoria, B.C., Canada, Aug. 9–16, 1988): 33.
- Intini, M. (1988): Contributo alla conoscenza delle Agraricales italiane. Guida al riconoscimento delle Armillarie lignicole. Micologia e Vegetazione Mediterranea 3, 1: 49–72.
- Intini, M., Gabucci, R. (1987): Caratteristiche culturali di alcune specie italiane di *Armillaria*. Micologia Italiana 16, 3: 75–84.
- Jahnke, K. D., Bahnweg, G., Worrall, J. J. (1987): Species delimitation in the *Armillaria mellea* complex by analysis of nuclear and mitochondrial DNAs. Transactions of the British Mycological Society 88 (4): 572–575.
- James, R. L., Cobb, F. W., Miller, P. R., Parmeter, J. R. (1980): Effects of air pollution on susceptibility of pine roots to *Fomes annosus*. Phytopathology 70: 704–708.
- Johansson, M., Stenlid, J., Swedjemark, G. (1988): Differences in host preferences and enzymatic activity between intersterility groups of *Heterobasidion annosum*. Abstr. 7th Int. Conf. on Problems of Root and Butt Rots (IUFRO Working Party S2.06.01., Vernon and Victoria, B. C., Canada, Aug. 9–16, 1988): 34.
- Kilias, G. (1957): Untersuchungen über das Wachstum und die Wurzelbildung der Kiefer (*Pinus sylvestris*) auf aufgeforstetem ehemaligem Ackerland. Diss. Eberswalde, 173 S.
- Korhonen, K. (1978a): Interfertility and clonal size in the *Armillaria mellea* complex. Karstenia 18: 31–42.
- Korhonen, K. (1978b): Intersterility groups of *Heterobasidion annosum*. Commun. Inst. For. Fenn. (Helsinki) 94: 1–25.
- Korhonen, K., Capretti, P., Moriondo, F., Mugnai, L. (1988): A new breeding group of *Heterobasidion annosum* found in Europe. Abstr. 7th Int. Conf. on Root and Butt Rots (IUFRO Working Party S2.06.01, Vernon and Victoria, B. C., Canada, Aug. 9–16, 1988): 4.
- Ladejschtschikova, E.I. (1986): Freie Aminosäuren in der Waldbodenstreu von Kiefernjungwuchsflächen mit unterschiedlicher Resistenz gegen den Wurzelschwamm (*Fomes annosus*). (Russ.). Biologitsheskie Nauki 1986, 5: 84–88.
- Lung-Escarmant, B., Mohammed, C., Dunez, J. (1985): Nouvelles méthodes de détermination des Armillaries européens: Immunologie et électrophorèse en gel de polyacrylamide. Eur. J. Forest Path. 15: 278–288.

- Martin, B. (1980): Verfahren zur Diagnose von Stammfäulen an Fichte. In: Proc. 5th Int. Conf. on Problems of Root and Butt Rot in Conifers (Kassel, F.R.G., Auf. 7–12, 1978). Hess. Forstl. Versuchsanstalt, Hann. Münden: 348–355.
- Marxmüller, H. (1987): Quelques remarques complémentaires sur les Armillaires annelées. Myc. France. 103, 2: 137–156.
- Marxmüller, H., Printz, P. (1982): Honningsvampe (Honey fungus). Svampe 5: 1–10 und 59–60.
- Mohammed, C., Guillaumin, J.-J. (1988): Competition phenomena between the European species belonging to the *Armillaria mellea* complex. Abstr. 7th Int. Conf. on Root and Butt Rots (IUFRO Working Party S2.06.01, Vernon and Victoria, B. C., Canada, Aug. 9–16, 1988): 18.
- Morrison, D. J., Thomson, A. J., Chou, D., Peet, F. G., Sahota, T. S. (1985): Isoenzyme patterns of *Armillaria* intersterility groups occurring in British Columbia. Can. J. Microbiol. 31: 651–653.
- Morrison, D. J., Wallis, G. W., Weir, L. C. (1988): Control of *Armillaria* and *Phellinus* root diseases: 20-year results from the Skimikin stump removal experiment. Information Report BC--X-302, Pacific Forestry Centre, 16 S.
- Nuorteva, M., Laine, L. (1972): Lebensfähige Diasporen des Wurzelschwammes (*Fomes annosus* (Fr.) Cooke) in den Exkrementen von *Hylobius abietis* L. (Col., Curculionidae) Ann. Ent. Fenn 38: 119–121.
- Piri, T., Korhonen, K., Sairanen, A. (1988): Clonal spreading of *Heterobasidion annosum* in pure and mixed spruce stands on south Finland. Abstr. 7th Int. Conf. on Root and Butt Rots (IUFRO Working Party S2.06.01, Vernon and Victoria, B. C., Canada, Aug. 9–16, 1988): 21–22.
- Rishbeth, J. (1950): Observations on the biology of *Fomes annosus*, with particular reference to East Anglian pine plantations. I. The outbreak of disease and ecological status of the fungus. Ann. Bot., N.S. 14: 365–385.
- Rishbeth, J. (1951): Observations on biology of *Fomes annosus*, with particular reference to East Anglian pine plantations. II. Spore production, stump infection, and saprophytic activity in stumps. Ann. Bot. N.S. 15: 1–22.
- Rishbeth, J. (1963): Stump protection against *Fomes annosus*, III. Inoculation with *Peniophora gigantea*. Ann. Appl. Biol. 52: 63–77.
- Rishbeth, J. (1979): Modern aspects of biological control of *Fomes* and *Armillaria*. Eur. J. Forest Path. 9: 331–340.
- Rishbeth, J. (1984): Pathogenicity tests for *Armillaria*. In: Proc. 6th Int. Conf. on Root and Butt Rots of Forest Trees (IUFRO Working Party S2.06.01, Melbourne, Victoria and Gympie, Aug. 25–31, 1983). CSIRO, Melbourne: 131–139.
- Rishbeth, J. (1985): Infection cycle of *Armillaria* and host response. Eur. J. Forest Path. 15: 332–341.
- Rishbeth, J. (1986): Some characteristics of English *Armillaria* species in culture. Trans. Br. Mycol. Soc. 86: 213–218.
- Roll-Hansen, F. (1985): The *Armillaria* species in Europe. A literature review. Eur. J. Forest Path. 15: 22–31.
- Schönhar, S. (1981): Bekämpfung der durch *Fomes annosus* verursachten Rotfäulen in Fichten-Erstaufforstungen. Allg. Forstztg. 28: 722.
- Shaw, C. G. III., Loopstra, E.M. (1988): Identification of some Alaskan isolates of *Armillaria*. Phytopathology 78: 971–974.
- Siepmann, R. (1976): Über die Infektion von Fichtenwurzeln (*Picea abies* Karst.) durch *Fomes annosus* (Fr.) Cke. Eur. J. Forest Path. 6: 342–347.
- Siepmann, R. (1985): Über das Vorkommen von *Armillaria*-Arten und -Klonen in benachbarten Koniferenbeständen, Mischbeständen und im Laubwald. Eur. J. Forest Path. 15: 71–80.
- Siepmann, R. (1987): Kriterien zur Beurteilung der Reaktion haploider Tester mit diploiden *Armillaria*-Isolierungen. Eur. J. Forest Path. 17: 308–310.
- Siepmann, R. (1988): Intersterilitätsgruppen und Klone von *Heterobasidion annosum*-Isolaten aus Koniferen-Wurzel- und Stammfäulen. Eur. J. Forest Path. 18: 93–97.
- Singh, P. (1989): Role of biotechnology in forest disease research and management in Canada: Synthesis. Eur. J. Forest Path. 19 (in press).
- Sonnenbichler, J., Lamm, V., Gieren, A., Holdenrieder, O., Lotter, H. (1982): A cyclopentabenzopyranone produced by the fungus *Heterobasidion annosum* in dual cultures. Phytochemistry 22, 1489–1491.

- Stalpers, J. A.* (1974): *Spiniger*, a new genus for imperfect states of basidiomycetes. Proc. K. ned. Akad. Wet., Ser. C., 77: 383–401.
- Stenlid, J.* (1985): Population structure of *Heterobasidion annosum* as determined by somatic incompatibility, sexual incompatibility and isoenzyme patterns. Can. J. Bot. 63: 2268–2273.
- Stenlid, J.* (1986): Biochemical and ecological aspects of the infection biology of *Heterobasidion annosum*. Thesis, Swedish Univ. of Agricultural Sciences, Uppsala, 37 S.
- Swedjemark, G.* (1988): Vortrag auf der 7th Int. Conf. on Root and Butt Rots (IUFRO Working Party S2.06.01, Vernon and Victoria, B. C., Canada, Aug. 9–16, 1988).
- Thompson, W., Boddy, L.* (1983): Decomposition of suppressed oak trees in even aged plantations. II. Colonisation of tree roots by cord- and rhizomorph-producing Basidiomycetes. New Phytol. 93: 277–291.
- v. *Tiedemann, S., Hüttermann, A.* (1988): Investigations on biological control of *Armillaria mellea* on spruce (*Picea abies*). In: Abstr. 7th Int. Conf. on Root and Butt Rots (IUFRO Working Party S2.06.01, Vernon and Victoria, B. C., Canada, Aug. 9–16, 1988): 29–30.
- Wahlstroem, K., Unestam, T.* (1988): Stress supports *Armillaria* infection in scots pine. In: Abstr. 7th Int. Conf. on Root and Butt Rots (IUFRO Working Party S2.06.01, Vernon and Victoria, B. C., Canada, Aug. 9–16, 1988): 12.
- Weber, R.* (1988): Im Kern verfault. Bild der Wissenschaft 10/88.
- Zollfrank, U., Sautter, B., Hock, B.* (1987): Fluorescence and immuno-histochemical detection of *Armillaria* and *Heterobasidion* in Norway spruce. Eur. J. Forest. Path. 17: 230–237.
- Zycha, H.* (1970): Hallimasch (*Armillaria mellea* (Vahl ex Fr.) Kumm.) als Kernfäuleerreger an Fichte (*Picea abies* Karst.). Forstw. Cbl. 89, 3: 129–135.