

# Wie gross wird *Heterobasidion annosum* s.l.? – Eine Literaturübersicht

VALENTIN QUELOZ UND OTTMAR HOLDENRIEDER

Keywords: *Heterobasidion annosum*; genet; clone; size; age; senescence. FDK 443

## Einführung

Der Wurzelschwamm *Heterobasidion annosum* s.l. (*Basidiomycota*, *Aphyllorphorales*: *Bondarzewiaceae*) ist der wirtschaftlich bedeutendste Fäuleerreger an Nadelbäumen (WOODWARD *et al.* 2001). In Europa, Asien und Nordamerika existieren von diesem Pilz mehrere genetisch weitgehend voneinander getrennte Populationen (die europäischen Intersterilitätsgruppen P, S und F sowie die nordamerikanische P- und S-Gruppe), die sich durch ihre Verbreitungsgebiete und Wirtspräferenzen voneinander unterscheiden. Die europäischen Intersterilitätsgruppen werden heute als separate Arten aufgefasst (P = *H. annosum* s.str., S = *H. parviporum*, F = *H. abietinum*; vgl. KORHONEN & HOLDENRIEDER 2005). Der Wurzelschwamm verbreitet sich sowohl über sexuell gebildete Basidiosporen als auch durch Myzelwachstum. Zusätzlich werden asexuelle Sporen (Konidien) gebildet, deren epidemiologische Bedeutung aber offensichtlich sehr gering ist (STENLID 1985, PIRI 2003).

*Heterobasidion annosum* s.l. kann durch die vegetative Ausbreitung seines Myzels ganze Baumgruppen befallen und damit die Walddynamik entscheidend beeinflussen. Somit können auch wenige Primärinfektionen durch Basidiosporen relativ grosse Auswirkungen haben. Die Kenntnis der Wachstumsgeschwindigkeit des Pilzes in Abhängigkeit von verschiedenen Umweltfaktoren und die Grösse der von einem Genotyp (Klon) des Erregers eingenommenen Fläche sind wichtige Grundlagen für die Prognose und das Management dieser Krankheit. Die Klone (durch ungeschlechtliche Vermehrung entstandene genetisch identische Nachkommenschaft eines Individuums) von *H. annosum* s.l. lassen sich relativ einfach durch Konfrontationstests mit Reinkulturen identifizieren (WORRALL 1997). In der folgenden Literaturübersicht werden die verfügbaren Daten zur Klongrösse von *H. annosum* s.l. zusammengestellt und es werden die möglichen Einflussfaktoren diskutiert, welche die Ausbreitung des Pilzmyzels begrenzen.

## Klongrössen von *H. annosum* s.l.

*Heterobasidion annosum* s.l. bildet innerhalb eines Baumbestandes sehr unterschiedlich grosse Klone (vgl. *Tabelle 1*). Der Vergleich der Daten wird aber durch die unterschiedlichen Messgrössen (Fläche oder Anzahl infizierter Bäume) und das unterschiedliche Alter der Bestände erschwert. Die Form der Klone ist häufig sehr irregulär, auf eine Berechnung der Fläche wurde deshalb verzichtet. Der grösste bisher in Europa nachgewiesene zusammenhängende Klon wurde in Südfinnland gefunden. Er gehört zur Art *H. parviporum*, hatte einen maximalen Durchmesser von 35 m und infizierte 16 Bäume. Am gleichen Standort wurden auch neun fragmentierte Klone beobachtet, bei denen die genetisch identischen Isolate durch gesunde Bäume oder andere Pilzgenotypen voneinander getrennt waren. Die maximale Distanz betrug hier 55 m (PIRI *et al.* 1990). *Heterobasidion annosum* s.str. und *H. abietinum* bilden tendenziell kleinere Klone (Maximaldurchmesser 22 bzw. 15 m). In vielen Fällen (z.B. 66,7% bei PIRI & KORHONEN 2001b) war das Pilzmyzel zum Zeitpunkt der Beobachtung auf einen einzelnen Baum bzw. Stumpf beschränkt.

## Diskussion

Der Wurzelschwamm bildet im Wald mehr oder weniger ausgedehnte Klone, die in der Regel eine zusammenhängende Fläche einnehmen. Die in *Tabelle 1* präsentierten Daten bestätigen die Annahme, dass der maximale Durchmesser dieser Klone bei etwa 50 m liegt (STENLID & REDFERN 1998). Das Myzel des Pilzes kann sich nur im Wurzelsystem befallener Bäume ausbreiten, im Boden wird es durch konkurrierende Mikroorganismen gehemmt, deren Vorkommen wiederum stark von physikalisch-chemischen Bodenparametern beeinflusst wird. Die irreguläre Form der Klone im Gelände kann sowohl durch solche antagonistischen Einflüsse als auch durch die Verteilung anfälliger Baumarten erklärt werden (HOLDENRIEDER & GREIG 1998, PAUTASSO *et al.* 2005). Die Wachstumsgeschwindigkeit des Myzels wird auch durch die Temperatur und die Abwehrreaktion des Baumes bestimmt. In Südschweden wuchs der Pilz in den Wurzeln lebender Fichten mit einer Geschwindigkeit von etwa 3 bis 12 cm/Jahr, in den Wurzeln von Baumstämpfen jedoch mit bis zu 25 cm/Jahr (BENDZ-HELLGREN *et al.* 1999). In den Wurzeln von *Pinus sylvestris* wurden bis zu 1 m/Jahr gemessen, in denjenigen von *Pinus resinosa* bis zu 2,1 m/Jahr (STENLID & REDFERN 1998).

Aus der angenommenen Wachstumsgeschwindigkeit und dem Durchmesser der Klone lässt sich deren Alter abschätzen. Das durchschnittliche Alter der grössten Klone von *H. annosum* s.l. in Kalifornien wurde auf etwa 10 bis 50 Jahre geschätzt (GARBELOTTO *et al.* 1998, 1999), das Mindestalter der grössten Klone in Europa dürfte etwa 60 bis 120 Jahre betragen (PIRI *et al.* 1990). Diese Werte sind jedoch mit sehr grossen Unsicherheiten behaftet, da die Dynamik des Wachstums in Abhängigkeit vom Klonalter sowie der Ausgangspunkt der Infektion nicht bekannt sind. Ausserdem können durch die Verschleppung von infizierten Holzstücken grössere Klone vorgetäuscht werden, als dies der Realität entspricht.

Im Vergleich zu anderen Pilzen ist *H. annosum* s.l. ein relativ kleiner und kurzlebiger Organismus: von *Armillaria ostoyae* ist ein etwa 950 ha grosser Klon aus Oregon bekannt. Die Schätzungen für sein Alter variieren von 1900 Jahren bis zu 8650 Jahren (FERGUSON *et al.* 2003). In British Columbia wurden mehrere bis zu etwa 15 ha grosse Klone dieser Pilzart nachgewiesen (DETTMAN & VAN DER KAMP 2001) und im Schweizer Nationalpark existiert ein Klon von *Armillaria ostoyae* mit etwa 35 ha.<sup>1</sup> In bewirtschafteten Wäldern kommen jedoch nur viel kleinere Klone vor (PROSPERO *et al.* 2003). Auch der nordamerikanische Wurzelfäuleerreger *Phellinus weirii* kann sehr grosse Klone bilden und ein geschätztes Alter von über 1000 Jahren erreichen (HANSEN & GOHEEN 2000). Diese Arten breiten sich jedoch mit Rhizomorphen im Boden aus und sind nicht wie *H. annosum* s.l. auf das Vorhandensein von Wurzelkontakten geeigneter Wirtspflanzen angewiesen. Auch Mykorrhizapilze bilden zum Teil relativ grosse Klone, insbesondere Arten, die im Klimaxstadium des Waldes dominieren (BER-

<sup>1</sup> Bendel, M. 2005: Der grösste Pilz der Schweiz, [http://waldwissen.net/themen/waldoekologie/pilze\\_flechten/wsl\\_riesenpilz\\_DE](http://waldwissen.net/themen/waldoekologie/pilze_flechten/wsl_riesenpilz_DE), 11. August 2005.

**Tabelle 1: Klongrößen von *H. annosum* s.l. nach den Wirtsbaumarten geordnet.**

ISG = Intersterilitätsgruppe: P = *H. annosum* s.str., S = *H. parviporum*, F = *H. abietinum*, AmS = Nordamerikanischer S-Typ, AmP = Nordamerikanischer P-Typ. Die Klone mit dem grössten Durchmesser und der maximalen Anzahl infizierter Bäume sind in den meisten Fällen identisch. – = Keine Daten verfügbar.

Hauptbaumart Mischung Alter (J.), Behandlung	Anzahl Probeflächen (Grösse in ha) Land	ISG	Klonen	Infizierte Bäume pro Klon n ( $\bar{x}$ )	Maximaler Klondurch- messer m	Literatur
<i>Abies alba</i> Mill. <i>Picea abies</i> (L.) Karst. 100 J.	2 (0,06; 0,02) Italien	F	38	1–6 (1,5)	4,6	CAPRETTI & GOGGIOLI 1991
<i>Abies concolor</i> (Gord.) Hildebr. weitere Koniferen <sup>1</sup> > 80 J.	14 (–) Kalifornien (USA)	AmS	–	1–10	15	GARBELOTTO et al. 1993
<i>Abies concolor</i> und andere Arten 95–105 J. mindestens 1x durchforstet	15 (0,01–0,1) Kalifornien (USA)	AmS	228	1–11 (0,6)	10	GARBELOTTO et al. 1999
<i>Betula pendula</i> Roth 9–37 J. nach Kahlschlag von <i>Picea abies</i> , naturverjüngt	3 (0,13–0,3) Süd-Finnland	S	–	(1,0)	–	PIRI 1996
<i>Larix sibirica</i> (Muenchh.) Ledeb. 26–45 J. nach Kahlschlag von <i>Picea abies</i> , naturverjüngt	3 (0,07–0,29) Süd-Finnland	S + P	–	(1,2)	–	PIRI 1996
<i>Picea abies</i> und weitere Arten <sup>2</sup> 2–23 J. Kahlschlag des Vorbestandes, gepflanzt	21 (0,008–0,03) Süd-Finnland	S	–	1–15 (2,3)	–	PIRI & KORHONEN 2001a, PIRI 2002
<i>Picea abies</i> und weitere Arten <sup>2</sup> 14–44 J. Kahlschlag des Vorbestandes, naturverjüngt	17 (0,0315) Süd-Finnland	S	138	1–46 (3)	12,9	PIRI & KORHONEN 2001b
<i>Picea abies</i> 31 J. auf Ackerland, durchforstet	1 (–) Deutschland	S + P	S: 8 P: 1	S: 1–3 (1,6) P: 3 (3)	S: 15 P: 20	SIEPMANN 1989
<i>Picea abies</i> 45–53 J. nach Kahlschlag von <i>Picea abies</i> , naturverjüngt	3 (0,04–0,14) Süd-Finnland	S + P	–	1–28 (2,5)	25	PIRI 1996
<i>Picea abies</i> <i>Pinus sylvestris</i> 60 J. mehrmals durchforstet	1 (1) Litauen	S + P	S: 35 P: 24	S: 1–7 (1,4) P: 1–4 (1,5)	S: 21 P: 20	VASILIAUSKAS & STENLID 1998
<i>Picea abies</i> <i>Betula pendula</i> , <i>Pinus sylvestris</i> 65–140 J.	34 (0,3–1,3) Süd-Finnland	S + P	–	S: 1–16 (1,8) P: 1–8 (1,7)	S: 35 <sup>3</sup> P: 22	PIRI et al. 1990
<i>Picea abies</i> 120 J. 2x durchforstet	1 (0,36) Schweden	S	9	1–13	30	STENLID 1985
<i>Pinus contorta</i> Dougl. 8–14 J. auf Kahlschlag von <i>Picea abies</i> , naturverjüngt	2 (0,05–0,1) Süd-Finnland	S	–	(2,0)	–	PIRI 1996
<i>Pinus resinosa</i> Ait., <i>Pinus strobus</i> L. New Hampshire (USA)	1 (0,42) New Hampshire (USA)	AmP	14	1–8 (1,64)	–	HARRINGTON et al. 1997
<i>Pinus sylvestris</i> 30 J.	1 (–) Deutschland	P	7	1–6 (1,7)	–	SIEPMANN 1988
<i>Pinus sylvestris</i> meist auf Ackerland 33–70 J.	3 (etwa 1) Ost- und Zentral- Ukraine	P 50	–	(1,9–7,6)	4,8–21	MOKRITSKY 1993

<sup>1</sup> *Pinus ponderosa* Dougl., *Pinus jeffreyi* Grev., *Calocedrus decurrens* (Torr.) Florin, *Quercus velutina* Lam., *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco.

<sup>2</sup> *Betula pendula*, *Betula pubescens* Ehrh., *Sorbus aucuparia* L., *Pinus sylvestris* L.

<sup>3</sup> Fragmentierte Klone bis 55 m.

GEMANN & MILLER 2002, DUNHAM *et al.* 2003). Allerdings sind solch grosse Klone in der Regel keine zusammenhängenden Myzelien (Genets), sondern sie sind in mehrere Fragmente (Ramets) unterteilt, die miteinander keine physiologische Einheit bilden.

Welche Faktoren begrenzen die Lebensdauer von *H. annosum* s.l.? Leider können wir nur darüber spekulieren. Beim Hallimasch und vielleicht auch bei anderen Basidiomyzeten scheint der Tod offenbar nicht genetisch determiniert zu sein. Die Seneszenz bei Pilzen wurde bisher nur bei Ascomyzeten genauer untersucht. Hier wurde ein durch Zytoplasmakontakt übertragbares DNA-Fragment (SenDNA) als Seneszenzfaktor nachgewiesen, das im mitochondrialen Genom lokalisiert ist (GRIFFITHS 1992). Auch Viren und andere Nucleinsäuren können die Vitalität von Pilzmyzelien schwächen. Bei *H. annosum* s.l. wurde virusähnliche dsRNA im Zytoplasma nachgewiesen, eine negative Wirkung auf die Fitness des Pilzes konnte allerdings nicht beobachtet werden (IHRMARK *et al.* 2001). Vielleicht liegt die Lösung des Rätsels in der besonderen genetischen Instabilität der *H.-annosum*-s.l.-Myzelien: einzelne Hyphen eines heterokaryotischen Myzels können mit den Hyphen von anderen Genotypen fusionieren und es können so infektiöse Agentien eindringen, welche schliesslich zum Absterben führen oder es können neue Genotypen entstehen, die möglicherweise weniger vital sind (HARRINGTON *et al.* 1997). Je grösser (und älter) ein Pilzmyzel ist, desto grösser wird die Wahrscheinlichkeit für derartige Kontakte bzw. Infektionen. Das Verhältnis zwischen sexueller und vegetativer Reproduktion scheint beim Wurzelschwamm ausgeglichener zu sein als beim Hallimasch oder *Phellinus weirii*, bei denen zumindest auf bestimmten Standorten die Ausbreitung durch das Myzel dominiert. Die Lebensdauer der individuellen Myzelien reicht aber auch bei *H. annosum* s.l. aus, um die Infektion nicht nur zwischen benachbarten Bäumen, sondern auch von einer Baumgeneration auf die nächste zu übertragen. Schliesslich kommt die Ausbreitung der Infektionszentren aber doch zum Stillstand. Solche relativ grossen bzw. sich nicht weiter ausbreitenden Genotypen des Wurzelschwammes sind eine interessante Ressource für die Forschung, denn das Verständnis der Prozesse, die letztlich zum Absterben des Myzels führen, könnte neue Ansätze zur Bekämpfung dieses Krankheitserregers liefern.

## Zusammenfassung

### Klongrösse von *Heterobasidion annosum* s.l.

Präsentiert wird eine Literaturübersicht zur Klongrösse von *Heterobasidion annosum* s.l. Der maximale Klondurchmesser liegt in der Regel unter 30 m, in Einzelfällen wurden bis zu 55 m gemessen. Das Höchstalter der einzelnen Genotypen wird auf etwa 200 Jahre geschätzt. Die verschiedenen Intersterilitätsgruppen bzw. Arten von *H. annosum* s.l. unterscheiden sich bezüglich der Klongrösse nur wenig voneinander. Die Faktoren, welche die Lebensdauer des Pilzmyzels möglicherweise begrenzen, werden diskutiert.

## Résumé

### Grandeur des clones de *Heterobasidion annosum* s.l.

Au travers d'une étude de littérature, les auteurs présentent une synthèse concernant la grandeur des clones de *Heterobasidion annosum* s.l. Le diamètre maximal d'un clone ne dépasse en général pas 30 m, bien que certains cas isolés atteignent 55 m. L'âge du plus vieux génotype examiné est estimé à environ

200 ans. Les divers groupes d'intersterilité ainsi que les différentes espèces de *Heterobasidion annosum* s.l. ne présentent que des variations moindres en terme de grandeur des clones. Les facteurs influençant potentiellement la longévité du mycélium sont discutés.

## Summary

### Clonal size of *Heterobasidion annosum* s.l.

We present a literature review on the size of *H. annosum* s.l. clones. As a rule, the largest diameter of a genet is smaller than 30 m, only in single cases up to 55 m were measured. The maximum age of an individual genet is estimated to around 200 years. The differences between the various intersterility groups and species within *H. annosum* s.l. are small. Potential factors which may delimit the mycelial life span are discussed.

## Literatur

- BENDZ-HELLGREN, M.; BRANDTBERG, P.O.; JOHANSSON, M.; SWEDJEMARK, G.; STENLID, J. 1999: Growth rate of *Heterobasidion annosum* in *Picea abies* established on forest land and arable land. *Scandinavian Journal of Forest Research* 14: 402–407.
- BERGEMANN, S.E.; MILLER, S.L. 2002: Size, distribution, and persistence of genets in local populations of the late-stage ectomycorrhizal basidiomycete, *Russula brevipes*. *New Phytologist* 156: 313–320.
- CAPRETTI, P.; GOGGIOLI, V. 1991: Observation on the longevity and the spread of *Heterobasidion annosum* in stumps of white fir and Norway Spruce. *Micologia Italiana* 21: 15–20.
- DETTMAN, J.R.; VAN DER KAMP, B.J. 2001: The population structure of *Armillaria sinapina* in the central interior of British Columbia. *Canadian Journal of Botany* 79: 600–611.
- DUNHAM, S.M.; KRETZER, A.; PFRENDER, M.E. 2003: Characterization of Pacific golden chanterelle (*Cantharellus formosus*) genet size using co-dominant microsatellite markers. *Molecular Ecology* 12: 1607–1618.
- FERGUSON, B.A.; DREIBACH, T.A.; PARKS, C.G.; FILIP, G.M.; SCHMITT, C.L. 2003: Coarse-scale population structure of pathogenic *Armillaria* species in a mixed-conifer forest in the Blue Mountains of northeast Oregon. *Canadian Journal of Forest Research* 33: 612–623.
- GARBELOTTO, M.; COBB, F.W.; BRUNS, T.D.; OTROSINA, W.J.; POPENUCK, T.; SLAUGHTER, G. 1999: Genetic structure of *Heterobasidion annosum* in white fir mortality centers in California. *Phytopathology* 89: 546–554.
- GARBELOTTO, M.; COBB, F.; BRUNS, T.; OTROSINA, W.; POPENUCK, T.; SLAUGHTER, G. 1998: The distribution of genets and their nuclear composition reveal the dynamics of establishment and survival of *Heterobasidion annosum* in white fir stands. In: Delatour, C.; Guillaumin, J.J.; Lung-escarmant, B.; Marçais, B. (Eds.): *Root and butt rots of forest trees*. 9th Int. Conf. on root and Butt Rots, Carcans-Maubuisson (France), Sept. 1–7, 1997. INRA Editions. *Les Colloques* 89: 171–189.
- GARBELOTTO, M.; COBB, F.; BRUNS, T.; OTROSINA, W.; SLAUGHTER, G.; POPENUCK, T. 1993: Preliminary results on the genetic structure of *Heterobasidion annosum* in white fir (*Abies concolor*) root decay centers. In: Johansson, M.; Stenlid, J. (Eds.): *Proceedings of the Eighth International Conference on Root and Butt Rots*. Sveriges Lantbruksuniversitet, Wik, Sweden and Haikko, Finland: 227–232.
- GRIFFITHS, J.F. 1992: Fungal senescence. *Annual Review of Genetics* 26: 351–372.
- HANSEN, E.M.; GOHEEN, E.M. 2000: *Phellinus weirii* and other native root pathogens as determinants of forest structure and process in western north America. *Annual Review of Phytopathology* 38: 515–539.
- HARRINGTON, T.C.; RIZZO, D.M.; DESCENZO, R.A.; STEIMEL, J. 1997: Genetic relationships among clones of *Heterobasidion annosum* in a pine forest. In: Delatour, C.; Guillaumin, J.J.; Lung-escarmant, B.; Marçais, B. (Eds.): *Root and butt rots of forest trees*. 9th Int. Conf. on root and Butt Rots, Carcans-Maubuisson (France), Sept. 1–7, 1997. Inra Editions. *Les Colloques* 89: 159–170.

- HOLDENRIEDER, O.; GREIG, B. 1998: Biological Methods of Control. In: Woodward, S.; Stenlid, J.; Karjalainen, R.; Hüttermann, A. (Eds.): *Heterobasidion annosum*: Biology, Ecology, Impact and Control. Cab International, Wallingford: 235-258, 441-460.
- IHRMARK, K.; ZHENG, J.; STENSTROM, E.; STENLID, J. 2001: Presence of double-stranded RNA in *Heterobasidion annosum*. *Forest Pathology* 31, 6: 387-394.
- Korhonen, K.; Holdenrieder, O. 2005: Neue Erkenntnisse über den Wurzelschwamm (*Heterobasidion annosum* s.l.) – eine Literaturübersicht. *Forst und Holz* 60: 206-210.
- MOKRITSKY, V.A. 1993: Population structure of *Heterobasidion annosum* in pure pine stands in Ukraine. In: Johansson, M.; Stenlid, J. (Eds.): Proceedings of the Eighth International Conference on Root and Butt Rots. Sveriges Lantbruksuniv, Wik, Sweden and Haikko, Finland: 340-347.
- PAUTASSO, M.; HOLDENRIEDER, O.; STENLID, J. 2005: Susceptibility to Pathogens of Forests Differing in Tree Diversity. *Ecological Studies* 176: 263-289.
- PIRI, T. 2003: Silvicultural control of *Heterobasidion* root rot in Norway spruce forests in southern Finland: Regeneration and vitality fertilization of infected stands. The Finnish Forest Research Institute, Vantaa, Research Papers 898: 1-107.
- PIRI, T. 2002: Early development of root rot in young Norway spruce planted on sites infected by *Heterobasidion annosum* in southern Finland. *Canadian Journal of Forest Research* 33: 604-611.
- PIRI, T. 1996: The spreading of the S type of *Heterobasidion annosum* from Norway spruce stumps to the subsequent tree stand. *European Journal of Forest Pathology* 2: 193-204.
- PIRI, T.; KORHONEN, K. 2001a: Early development of *Heterobasidion* root rot in young Norway spruce stand. In: Laflamme, G.; Bérubé, J.; Bussièrès, G. (Eds.): Root and butt rots of forest trees. 10th International conference on root and butt rots. Centre de foresterie des Laurentides, Québec: 432-435.
- PIRI, T.; KORHONEN, K. 2001b: Infection of advance regeneration of Norway spruce by *Heterobasidion parviporum*. *Canadian Journal of Forest Research* 31: 937-942.
- PIRI, T.; KORHONEN, K.; SAIRANEN, A. 1990: Occurrence of *Heterobasidion annosum* in pure and mixed spruce stands in southern Finland. *Scandinavian Journal of Forest Research* 5: 113-125.
- PROSPERO, S.; RIGLING, D.; HOLDENRIEDER, O. 2003: Population structure of *Armillaria* species in managed Norway spruce stands in the Alps. *New Phytologist* 158: 365-373.
- SIEPMANN, R. 1989: Intersterility Groups and Clones of *Heterobasidion annosum* in a 31 Years Old Norway Spruce Stand. *European Journal of Forest Pathology* 19: 251-253.
- SIEPMANN, R. 1988: Intersterility Groups and Clones of *Heterobasidion annosum* Isolates from Root and Butt Rots of Conifers. *European Journal of Forest Pathology* 18: 93-97.
- STENLID, J. 1985: Population-Structure of *Heterobasidion-Annosum* as Determined by Somatic Incompatibility, Sexual Incompatibility, and Isoenzyme Patterns. *Canadian Journal of Botany* 63: 2268-2273.
- STENLID, J.; REDFERN, D.B. 1998: Spread within tree and stand. In: Woodward, S.; Stenlid, J.; Karjalainen, R.; Hüttermann, A. (Eds.): *Heterobasidion annosum*: Biology, Ecology, Impact and Control. Cab International, Oxon: 125-141.
- VASILIAUSKAS, R.; STENLID, J. 1998: Spread of S and P group isolates of *Heterobasidion annosum* within and among *Picea abies* trees in central Lithuania. *Canadian Journal of Forest Research* 28: 961-966.
- WOODWARD, S.; PRATT, J.; PUKKALA, T.; SPANOS, K.; NICIOTTI, G.; TOMICZEK, C.; STENLID, J.; MARÇAIS, B.; LAKOMY, P. 2001: Mohief: modelling of *Heterobasidion* in european forests, a eu-funded research program. In: Laflamme, G.; Bérubé, J.; Bussièrès, G. (Eds.): Root and butt rots of forest trees. 10th International conference on root and butt rots. Québec City (Canada): 423-427.
- WORRALL, J.I. 1997: Somatic incompatibility in basidiomycetes. *Mycologia* 89, 1: 24-36.

#### Autoren

VALENTIN QUELOZ, Rue des Carrières 25, 2800 Delémont.

E-Mail: vquelo@student.ethz.ch.

Prof. Dr. OTTMAR HOLDENRIEDER, Forstschutz und Dendrologie,

D-Uwis, Universitätsstrasse 16, ETH-Zentrum, CHN, CH-8092 Zürich.

E-Mail: ottmar.holdenrieder@env.ethz.ch.