

growth, and indicate consistency in a clone's relative growth from year to year.

Height and diameter were apparently strongly correlated. WILCOX and FARMER (1967) and FARMER and WILCOX (1968) found positive correlations between these two characters when using first- and second-year measurements. In this test considerably higher correlations were found in fifth-year heights and diameters. The phenotypic correlation was 0.85 (95 percent confidence interval: 0.80—0.89), and the genetic correlation coefficient was estimated as 0.84 ± 0.047 . These high correlations indicated that selection for one characteristic would effect meaningful gains in the other.

Discussion and Conclusions

Analyses of first- and second-year growth data based on the original 49 clones and six replications were previously published by WILCOX and FARMER (1967). Their heritability values for early growth were very close to those given in Table 1. There is no reason to suspect bias as a result of mortality or damage and the restriction of the analysis to a balanced set of data.

The estimates given in Tables 1 and 2 can serve as a rough guide for selection despite the relatively large associated errors. Since they refer to a particular population under particular circumstances, the estimates will be most useful for populations and environments similar to those tested.

Values for broad-sense heritability indicate that the clonal components of variance were large enough at all ages to permit effective selection for height or diameter growth in adequately designed tests. Emphasis on improvement in diameter is preferable if increased volume growth is the objective of a selection program. Diameter, obviously, has a much greater impact on volume than height and it is more easily measured with accuracy.

The data confirm the potential value of short-term screening tests suggested for eastern cottonwood improvement by FARMER and WILCOX (1968); and MOHN and RANDALL

(1969). WILCOX and FARMER (1967) did not find significant correlations between first- and second-year increments in either height or diameter. In contrast, MOHN and RANDALL (1969) found apparent gains in third-year mean height and fourth-year diameter for a population of clones tested after screening on the basis of first-year growth. The present study's positive correlations between measurements made over time support the conclusion that early selection or culling can be profitable, particularly if it is performed on the basis of data collected after more than 1 year of growth.

Summary

In a test of 38 eastern cottonwood clones to age 6 years, genetic variation accounted for 30 to 50 percent of the total variation in height and 20 to 35 percent of the variation in diameter. Height and diameter were strongly correlated both genetically and phenotypically. Phenotypic and genotypic correlations between measurements made in the first 3 years and in the sixth year were high, suggesting that culling after two growing seasons is feasible.

Literature Cited

BECKER, W. A.: Manual of procedures in quantitative genetics. Washington State Univ. Press, Pullman, 1967, ed. 2, 130 pp. — BROADFOOT, W. M.: Field guide for evaluating cottonwood sites. U. S. Forest Serv. S. Forest Exp. Sta. Occas. Pap. 178, 6 pp. (1960). (Reissued 1965). — FALCONER, D. S.: Introduction to quantitative genetics. New York: Ronald Press Co. 1960, 365 pp. — FARMER, R. E., Jr., and WILCOX, J. R.: Preliminary testing of eastern cottonwood clones. Theoretical and Applied Genetics 38: 197—201 (1968). — LIBBY, W. J.: Clonal selection, and an alternative seed orchard scheme. Silvae Genet. 13: 32—40 (1964). — MCKNIGHT, J. S.: Planting cottonwood cuttings for timber production in the South. U. S. Forest Serv. Res. Pap. SO-60, 17 pp. S. Forest Exp. Sta., New Orleans, La. (1970). — MOHN, C. A., and RANDALL, W. K.: Preliminary selection of eastern cottonwood clones. Tenth S. Conf. on Forest Tree Impr. Proc. 1969, pp. 41—48. — STEEL, R. G. D., and TORRIE, J. H.: Principles and procedures of statistics. New York: McGraw-Hill Book Co., Inc. 1960, 481 pp. — WILCOX, J. R., and FARMER, R. E., Jr.: Variation and inheritance of juvenile characters of eastern cottonwood. Silvae Genet. 16: 162—165 (1967).

Einige Fragen zur Resistenzforschung bei der durch *Fomes annosus* (Fr.) Cooke verursachten Rotfäule der Fichte

Von L. DIMITRI und H. J. FRÖHLICH

Hessische Forstliche Versuchsanstalt, Abt. Forstpflanzenzüchtung, Hann. Münden

I. Einleitung

Der Pilz *Fomes annosus* („F. a.“) verursacht in vielen Gebieten der Welt vor allem in den Nadelholzbeständen große wirtschaftliche sowie waldbauliche Schäden. In Kontinentaleuropa und den skandinavischen Ländern werden in erster Linie die Fichte und in Ost-England die Kiefer geschädigt. In Nordamerika werden auch mehrere Arten der Gattungen *Picea* und *Pinus* von diesem Parasiten befallen.

Die große Verbreitung des Pilzes und die von ihm verursachten beträchtlichen wirtschaftlichen Einbußen waren entscheidend dafür, daß man sich seit nahezu einem Jahrhundert mit ihm beschäftigt. Die Zahl der in der internationalen Literatur veröffentlichten Arbeiten ist kaum mehr zu übersehen. Interessanterweise wurden aber die bisherigen Arbeiten ausschließlich aus der Richtung der Patholo-

gie, des Waldbaus oder der Bodenkunde bearbeitet. Man hat mit anderen Worten das Vorkommen und die Verbreitung des Pilzes sowie die Rolle der Umweltbedingungen (z. B. Einfluß des Bodens, der Exposition, der Höhenlage, des Vorbestandes u. a. m.) studiert (ROHMEDER, 1937; ZYCHA u. KATÓ, 1967). Die genetische Komponente im komplexen Zusammenwirken der Erkrankung, wie z. B. die erblich bedingte Variabilität der Wirtspflanzen und der Erreger, wurde weitgehend vernachlässigt. Der Züchter kann andererseits die genetische Resistenz der Wirtspflanzen nicht untersuchen, somit widerstandsfähige Herkünfte, Rassen oder Individuen nicht selektieren, vermehren oder miteinander kreuzen, bevor er gesicherte Kenntnisse über die Entstehung und über den Verlauf der Erkrankung hat. Im folgenden sollen deshalb einige der bei der Resistenzzüchtung gegenüber der Rotfäule wichtigen Gesichtspunkte beschrieben werden.

2. Frage der Infektionsbiologie

Fomes annosus ist zwar der wichtigste, aber bei weitem nicht der einzige Erreger einer Rotfäule. Wir wollen uns aber hier nur mit ihm befassen, da die anderen Erreger sehr häufig keine Fäule verursachen würden, wenn man oberirdische Wunden verhindern könnte.

Sowohl der Züchter als auch der Pathologe interessieren sich zunächst für die Frage der Infektionsbiologie des Erregers. Besitzt der Pilz die Fähigkeit, durch die intakten Pflanzenorgane in den Wirt zu gelangen („natürlicher Infektionsweg“, GÄUMANN, 1951), so ist die Selektion auf Infektionsresistenz von größter Bedeutung. Bei den meisten Forstpflanzenkrankheiten, vor allem der an Blättern und Nadeln, ist die Resistenz gegenüber einer Infektion der wichtigste Faktor. Kann der Erreger aber in den Wirt nur durch defekte Stellen eindringen („künstlicher Infektionsweg“, GÄUMANN, 1951), so ist in diesem Fall die Ausbreitungsresistenz bedeutsamer. Ideal ist, wenn man Wirtspflanzen findet, die sowohl eine hohe Infektions- als auch Ausbreitungsresistenz haben. Der Züchter muß daher bemüht sein, im Wege der Selektion und durch Kreuzung Pflanzen mit beiden Eigenschaften zu erhalten.

Ein auf Resistenz bezogenes Selektions- und Kreuzungsprogramm ist bei den Waldbäumen nicht nur schwierig, sondern auch sehr langwierig, wie wir dies am Beispiel der Resistenzzüchtung gegenüber Blasenrost (*Cronartium ribicola*) der Strobe (*Pinus strobus* und *Pinus monticola*) sehen können (BINGHAM, 1963). Deswegen müssen wir auch bei dem *F. a.* von Anfang an wissen: Auf welchem Wege kann der Pilz in die Wirtspflanze eindringen?

Schon der große deutsche Forstpathologe ROBERT HARTIG (1877, 1878) und später zahlreiche namhafte Wissenschaftler haben seitdem versucht, diese wichtige Frage zu klären. Eine einheitliche Auffassung konnte jedoch bis heute noch nicht erzielt werden (DIMITRI, 1969 a, b).

Wir waren deswegen bemüht, zunächst die Frage zu klären, ob *F. a.* unter natürlichen Bedingungen im Walde gesunde, unversehrte Fichtenrinde und in der Folge die Wurzel infizieren kann (DIMITRI, 1969 a). Hierbei wurden verschiedene Methoden, in verschiedenen Gegenden und an unterschiedlich alten Bäumen durchgeführt. Die Ergebnisse zeigten, daß unabhängig von der Jahreszeit, von dem Alter der Pflanzen und von Standortsgegebenheiten eine Infektion an den Wurzeln 30- bis 95jähriger Fichten im Umkreis von 1 m um den Stammfuß nie erfolgt ist, wenn die Rinde intakt war. Umgekehrt war der Infektionserfolg um so größer und um so sicherer, je schwerer die Wurzelverletzung war. Die 1 m Entfernung vom Stammfuß wurde gewählt, weil sowohl schwedische (NILSSON und HÜPPEL, 1968) als auch unsere Untersuchungen (DIMITRI, 1969 b) zeig-

ten, daß der überwiegende Teil der Kernfäule ihren Ausgangspunkt in der unmittelbaren Nähe des Stammfußes nimmt.

Da die Wurzeln durch die intakte Rinde — zumindest in der Stammfußnähe — hinreichend geschützt gegen eine Infektion zu sein scheinen, sollte in weiteren Untersuchungen geklärt werden, auf welchem Wege *F. a.*, aber auch andere Fäuleerreger, hauptsächlich in die Wirtspflanze gelangen. Hierzu wurden mehr als 300 Fichten von 5 bis 70 Jahren und mit mehr als 2500 Wurzeln erster sowie zahlreichen Wurzeln höherer Ordnung untersucht (DIMITRI, 1969 b).

In der Tabelle 1 sind lediglich die Eintrittspforten der mittelalten bis ältesten Fichten aufgeführt, da die Fäule vor allem in Beständen dieser Altersspanne große Schäden verursacht.

Aus der Tabelle 1 sind mehrere, für eine mögliche Bekämpfung wichtige Hinweise zu entnehmen.

Bereits R. HARTIG (1878) hatte auf die große Bedeutung der Wurzelkontakte bzw. Wurzelverwachsungen bei der Ausbreitung von *F. a.* im Bestand hingewiesen. Diese Theorie wurde von RISHBETH (1950, 1951) insofern bestätigt und erweitert, als er als erster nachweisen konnte, daß die frischgeschnittenen Kiefernstubben rasch von *F. a.*-Sporen infiziert werden können und danach sich das Pilz-Myzel durch den Stubben in die Wurzeln ausbreitet. Bei Berührung oder Verwachsung der noch gesunden Wurzeln der Nachbarbäume mit den bereits *F. a.*-kranken Stubbenwurzeln kann eine Infektion der erstgenannten erfolgen. Dieser Infektionsweg wird als der bedeutsamste in den Kiefernwäldern betrachtet. Wie LADEFOGED (1961) in Dänemark, so konnten wir auch in Deutschland (DIMITRI, 1969 b) nachweisen, daß die Übertragung des Erregers durch die Wurzelkontakte in Fichtenbeständen zwar möglich ist, dieser Weg jedoch bei weitem nicht der wichtigste ist (Tab. 1). Wesentlich bedeutungsvoller für eine Infektion sind die Wunden oder sonstigen defekten Stellen an den Wurzeln. Ob diese Infektion zu einer wirtschaftlich bedeutsamen Stammfäule führt, hängt wiederum vom Ort und Ausmaß der Wurzelverletzung sowie von der Wurzeldicke ab: je weiter diese von dem Wurzelstock entfernt und je dünner die Wurzel ist, um so geringer ist die Fäulegefahr für den Stamm (NILSSON und HÜPPEL, 1968, DIMITRI, 1969 b).

Im Hinblick auf die Resistenzzüchtung kann man an Hand unserer bisherigen Ergebnisse die Frage der Infektionswege wie folgt zusammenfassen:

- die gesunde, intakte Rinde älterer Wurzeln scheint zumindest gegen eine Sporenenfektion einen ausreichenden Schutz zu bieten,
- weil sich das Pilzmyzel im unsterilen Boden wegen der Aktivität anderer Mikroorganismen nicht lange halten

Tabelle 1. — Eintrittspforten der verschiedenen Fäuleerreger bei 30- bis 70jährigen Fichten.

Eintrittspforte bei	Infektion des Baumes durch						Anzahl der untersuchten Bäume	
	Berührung	Wunde oder Rindenriß						
		an Wurzeln	am Wurzelstock	abgestorbene, abgerissene Wurzeln	Stammwunde	eingewachsene Erde		
<i>Fomes annosus</i>	5	8	2	28	6		49	
<i>Armillaria mellea</i>		2	14	17			33	
<i>Polyporus abietinus</i>		1					1	
<i>Corine sarcoides</i>					3	3		
Imperfekten Bakterien			6	6	2	3	17	
Zusammen	5	11	22	51	11	3	103	
in %	4,9	10,6	21,4	49,6	10,6	2,9	100	

kann, kommt eine Myzelinfektion lediglich bei enger Berührung einer gesunden mit einer kranken Wurzel in Betracht. Obwohl auch in Fichtenbeständen zahlreiche Wurzelkontakte vorhanden sind, scheint dieser Infektionsweg nicht die wichtigste Rolle zu spielen, c) bei der Entstehung einer Kernfäule im Fichtenstamm sind die defekten Stellen an den Wurzeln in unmittelbarer Nähe des Wurzelstocks entscheidend.

3. Eindringungsresistenz

Will man einer parasitären Pflanzenerkrankung auf natürliche Weise durch Züchtung begegnen, so fragt man logischerweise zunächst nach der Eindringungs- oder Infektionsresistenz des Wirtes. Diese präinfektionell vorhandene Pflanzeneigenschaft wird als passive Resistenz oder als Axenie bezeichnet (GÄUMANN, 1951). Die Ergebnisse der bereits erwähnten Versuche zeigen, daß die verborkte, intakte Wurzelrinde — insbesondere in der entscheidenden Hauptgefahrenzone — einen völligen Infektionsschutz gegenüber einer Basidiosporen-, aber auch gegenüber einer Myzelinfektion des *F. a.* bietet. Dieser Schutz wird durch die physikalisch-mechanischen, mehr aber noch durch die chemischen Gegebenheiten der Rinde begründet. Der Pilz ist nicht in der Lage, die Steinkork-, Schwammkork- sowie die Phlobaphenkorkzellen (welche in ihren Wänden und Lumina unlösliche Oxydationsprodukte von Gerbstoffen enthalten) zu durchwachsen.

Aber auch im Bast älterer Fichtentrinde konnten LAATSCH u. M. (1968) pilzwidrige Stoffe (Polyhydroxyphenole, meistens Piceatannol) nachweisen. Bei den gesunden, intakten, älteren Wurzeln können wir also durchaus eine hohe passive Resistenz gegenüber einem *F. a.*-Angriff annehmen.

Die Situation ist bei jüngeren Fichtenwurzeln insofern eine andere, als hier das Oberflächen-Periderm nach neueren Untersuchungen von BRAUN und LULEV (1969) nur einen einschichtigen Steinkork und Phlobaphenkork aufweist.

Daß ein enger Kontakt der jungen Fichtenwurzel mit den durch *F. a.* schwer befallenen Stubbenwurzeln eine bedrohliche Gefahr für die Pflanze darstellen kann, wurde nachgewiesen (u. a. DIMITRI, 1969 b). In den erwähnten Untersuchungen von BRAUN und LULEV konnte an jungen, unverletzten Wurzeln mit einem von *F. a.* Myzel durchwucherten und eng mit der Wurzelrinde verbundenen Impfklötzchen eine Infektion erzielt werden.

Darf aus diesen Befunden nun der Schluß gezogen werden, daß die jüngeren Wurzeln die prädestinierten Stellen für eine *F. a.*-Infektion sind?

Einer solchen Folgerung können wir zum gegenwärtigen Zeitpunkt nicht zustimmen. Hierfür sind mehrere Gründe maßgebend, die wir nachstehend kurz beschreiben wollen.

Da das Pilzmyzel im unsterilen Boden nicht oder bei äußerst günstigen Bedingungen nur kürzere Strecken wachsen kann (u. a. BRAUN, 1958, KATÓ, 1967) und die Übertragung des Erregers durch die Wurzelkontakte in Fichtenbeständen eine untergeordnete Rolle zu spielen scheint, müßten die beiden Sporenformen für die massenhafte Infektion verantwortlich sein. Sollte jedoch eine Sporeninfektion an den jungen, unverletzten Wurzeln der wichtigste Infektionsweg sein, so müßte der Erreger vor allem in jungen (etwa bis 20 Jahre alten) Fichtenbeständen, die ein oberflächennahes und aus dünneren Gliedern bestehendes Wurzelwerk haben, am häufigsten auftreten. Genauso das Gegenteil ist aber der Fall. Erst in der zweiten Altersklasse kann *F. a.* in zunehmendem Maße in den Bäumen nachgewiesen werden (DIMITRI, 1969 b). Sein prozentuelles Vorkommen an der Rotfäule ist auch noch im Ver-

lauf der zweiten Altersklasse (20—40 Jahre) nur rund halb so groß wie im späten Alter (SCHÖNHAR, 1969).

Freilich könnte auch die Ansicht vertreten werden, daß die Wurzeln in einem jungen Stadium infiziert, aber das Myzel und die Erkrankung erst wesentlich später nachweisbar bzw. sichtbar werden. Einige Indizien sprechen jedoch gegen eine solche Möglichkeit (DIMITRI, 1964, 1969 b).

Es ist uns nicht bekannt, daß Sporeninfektionen unter natürlichen Bedingungen im Walde an jüngeren, intakten Wurzeln lebender Fichten erfolgreich durchgeführt wären. Aber alle an verschiedenen Kiefernarten mit den Basidiosporen unternommenen Infektionsversuche verliefen negativ (RISHBETH, 1951; JÖRGENSEN, 1961; WALLIS, 1961).

Bei der Untersuchung von mehreren tausend jungen Fichtenwurzeln konnten wir in keinem Fall eine *F. a.*-Infektion dort feststellen, wo die Rinde intakt war. Selbst kleine Verletzungen, welche durch verschiedene Ursachen (wie z. B. Insektenfraß, Scheuerstellen u. ä.) entstehen können, werden nur in Ausnahmefällen von echten holzzerstörenden Pilzen befallen. Das Holz der verletzten Stellen verfärbt sich und verharzt schnell. Entweder verheilt es ohne Infektion oder es wird von weniger gefährlichen Pilzen der Klasse *Fungi imperfetti* befallen. Die Verfärbung und Verharzung des freigelegten Wurzelholzes stellt möglicherweise die gleiche Abwehrreaktion dar, wie dies bei Kiefernarten nachgewiesen wurde (JÖRGENSEN, 1961, 1962; JÖRGENSEN u. BALSILLIE, 1969).

SHAIN (1967) konnte im Splintholz von *Pinus taeda* eine durch *F. a.* induzierte Reaktionszone nachweisen, die durch einen vermehrten Gehalt an fungitoxischen Phenolverbindungen sowie Harzanreicherung gekennzeichnet ist. Diese bei beschädigten Fichtenwurzeln noch nicht näher untersuchte Erscheinung stellt ein Beispiel für die aktive Resistenz der Pflanze dar.

Es muß in diesem Zusammenhang auch auf die Rolle der Wurzelspitzen eingegangen werden, da sie durch ein Rindengewebe nicht geschützt sind und zuweilen auch als Eingangsporte des Wurzelschwammes betrachtet werden (PRIEHÄUSER, 1935, 1943). Werden Fichtenpflanzen unter sterilen Bedingungen aufgezogen und mit *F. a.* in Berührung gebracht, so erfolgt bei diesen die Infektion vor allem durch die Wurzelspitzen. Das Pilzmyzel kann im Hypokotyl bis unterhalb der Kotyledonen nachgewiesen werden. Pflanzt man solche von *F. a.* befallenen Fichtenkeimlingen in unsterile Komposterde aus, so ist nach einjährigem Wachstum der *F. a.* weder in den Wurzeln noch im Stengel nachzuweisen (DIMITRI, 1964). Hier ist eine Rückkehr zur Norm, also eine Heilung, eingetreten. Versucht man jedoch in einem humushaltigen Oberboden eines Fichtenbestandes unsteril aufgezogene 4—8 Wochen alte Fichtenkeimlinge dadurch zu infizieren, daß man sie in denselben, aber sterilisierten und vom *F. a.*-Myzel sowie Konidienpustel des Pilzes *Trichoderma viride* beobachtet werden. Mit dem Auftreten anderer Pilze ging der Myzelanteil von *F. a.* rapide zurück (DIMITRI, unveröffentlicht). Neben der Ab-

wehrreaktion der Pflanze scheinen auch die an oder in den Wurzeln vorhandenen und auf *F. a.* antagonistisch wirkenden Mikroorganismen eine wesentliche Rolle bei der Infektionsbiologie zu spielen.

Es kann also mit einer hohen Wahrscheinlichkeit angenommen werden, daß gesunde, intakte Wurzeln der Fichte von *F. a.* nur in besonderen Ausnahmefällen befallen werden können. Die regelmäßigen Infektionswege stellen die schweren Beschädigungen der Wurzel dar.

Aus den beschriebenen Ergebnissen und daraus, daß wir die Entstehung von Verletzungen an den Wurzeln nicht verhindern können, ergibt sich die Folgerung: die Fragen der Infektionsresistenz dürfen zwar nicht vernachlässigt werden, der Schwerpunkt der Untersuchungen muß jedoch auf die Erforschung der Ausbreitungsresistenz gelegt werden.

4. Ausbreitungsresistenz

Auch bei der Behandlung der Ausbreitungsresistenz muß die ontogenetische Phase der befallenen Organe bzw. Pflanzen berücksichtigt werden. Es konnte in früheren Versuchen nachgewiesen werden, daß bei der postinfektionsellen Reaktion zwischen den Kiefern und Fichten verschiedener Herkunft gewisse art- und herkunftsspezifische Unterschiede bestehen (DIMITRI, 1964). Nur bei den Fichtenkeimlingen konnte etwa 14 Tage nach einer Wurzelinfektion mit *F. a.* unmittelbar oberhalb der Befallsstelle eine Kallusbildung beobachtet werden, die offenbar die Funktion eines Abschlußgewebes („Barrikadengewebe“, GÄUMANN, 1951) übernimmt. Diese Reaktion (aktive Resistenz) gegenüber einem weiteren Vordringen des Pilzmyzels in der Pflanze wurde in diesem Versuch bei Fichtenkeimlingen aus höheren Lagen (über 700 m ü. NN, Herkunftsgebiet: Schwarzwald/Baar) wesentlich häufiger beobachtet als an solchen aus tieferen Lagen (bis 700 m ü. NN, Herkunftsgebiet: Bodensee/Oberschwaben).

Die Entstehung und die Bedeutung eines Abschlußgewebes sowie Reaktionszone unter natürlichen Bedingungen ist bei der Fichte nahezu unbekannt. Wir können jedoch vermuten, daß sich ein solches Gewebe vorwiegend in jungen Wurzeln bildet, die in ihrem ganzen Querschnitt reaktionsfähige Zellen enthalten. Bei älteren, dickeren Wurzeln kann sich zwar auch ein Kallusgewebe bilden, das aber nicht so schnell und umfassend gebildet werden kann, so daß das Vordringen des Pilzmyzels im Zentrum der Wurzel nicht mehr verhindert wird (PRIEHÄUSER, 1935, 1943; SEIBT, 1964).

Das Ausmaß der durch die *F. a.*-Fäule verursachten wirtschaftlichen Schäden wird hauptsächlich durch die Höhe der Holzzersetzung im Stamm bestimmt. Der wissenschaftliche Nachweis darüber, ob es unter sonst gleichen Voraussetzungen zwischen den Arten, Rassen oder Individuen der Gattung *Picea* genetisch bedingte Unterschiede in der Widerstandsfähigkeit gegenüber einem Holzabbau durch das Pilzmyzel in stehenden Bäumen vorhanden sind, ist noch nicht einwandfrei erbracht. Sollten im Reifholz der Fichte Unterschiede in der Ausbreitungsresistenz bestehen, so können diese entweder auf histologischen Besonderheiten oder aber auf dem chemischen Bau der Zellen beruhen (GÄUMANN, 1951).

Man kann in der deutschsprachigen Literatur nur wenige Arbeiten finden, in denen bei der Untersuchung der Holzeigenschaften der Herkunft des Materials eine große Bedeutung beigemessen wurde. SCHWAPPACH (1910) untersuchte bei 60 Bäumen aus 15 verschiedenen Gebieten den

Einfluß der Herkunft und Erziehungsweise auf die Raumdichte, durchschnittliche Druckfestigkeit und auf den sog. relativen Qualitätssquotienten. Sowohl in der Raumdichte als auch bei der durchschnittlichen Druckfestigkeit (auch bei gleicher Jahrringsbreite) konnte er zwischen verschiedenen Herkünften nennenswerte Unterschiede aufzeichnen. Genauer wurden diese Unterschiede zwischen Fichtenholz verschiedener Herkunft von LOMMATZSCH (1941) untersucht. Er konnte im Zellwandaufbau, in der Verholzung und Dichte des Fichtenholzes sowohl zwischen nordischen (Norwegen, Lettland) und einheimischen (Tharandt, Klotzsche) als auch innerhalb der nordischen Herkünfte bedeutungsvolle Differenzen feststellen. Die Dichteunterschiede werden von ihm nicht so sehr auf die enge Aufeinanderfolge dichter Zelluloselamellen als vielmehr auf die Größe und die Ausfüllung der interzellulären Räume mit Lignin zurückgeführt. Auch in einigen für den Holzabbau durch Pilze wichtigen Eigenschaften, wie die Lignin- und Zelluloselöslichkeit sowie Quellungsfähigkeit der Wände konnte er merkliche Unterschiede zwischen den verschiedenen Provenienzen ermitteln.

KLEINSCHMIT u. KNIGGE (1967) haben nicht nur die durch die Umwelt und Erbanlagen bedingte Variation der Trockenkunstanzherstellung, Struktur und Rohdichte junger Fichten ermittelt, sondern auch die Heritabilität i. w. S. für diese Merkmale errechnet. Aus der Fortführung dieser Untersuchungen am Material älterer Bäume könnten sich wichtige Hinweise für unsere Fragestellung ergeben.

Die chemische Zusammensetzung und die physikalisch-mechanische Beschaffenheit des Fichtenholzes auf verschiedenen Standorten wurden neuerdings von POLLER (1967, 1968) untersucht. Bei den geprüften Fichten, deren Alter, Bonität und Brusthöhendurchmesser gleich waren, die weder im Stamm- und Kronenaufbau noch in der Benadelung auffallende Unterschiede zeigten, wurden in den physikalisch-mechanischen Eigenschaften des Holzes (Rohdichte, Raumdichte, Kernanteil, Druckfestigkeit) keine standörtlich bedingten Unterschiede festgestellt. Demgegenüber waren die standörtlich bedingten Differenzen im Zellulose-, Lignin- und Ätherextrakt-Gehalt des Holzes signifikant unterschiedlich.

Bei der Untersuchung der Unterschiede in der natürlichen Resistenz des Holzes gegenüber einem Abbau durch Pilze wird gewöhnlich der unter vergleichbaren Bedingungen nach einer gewissen Einwirkungszeit erfolgte Gewichtsverlust als Maßstab verwendet. Hierbei werden Holzproben mit bestimmten Abmessungen unter standardisierten Umweltbedingungen der Zersetzung durch eine gewisse Pilzart ausgesetzt. Es ist üblich, bei den Holzproben den relativen Feuchtigkeitsgehalt, die Darrdichte und die Jahrringsbreite zu ermitteln. Mit der sog. Soil-block-Methode (ASTM, 1962) konnten PLATT et al. (1965) beim Abbau des Holzes durch den *F. a.* wirtsspezifische Unterschiede auf Individualebene bei verschiedenen amerikanischen Kiefernarten feststellen. Den unter gleichen Bedingungen wesentlich schnelleren Abbau des Wurzelholzes führen sie auf die höheren Kohlehydrat- und Stickstoff-Reserven sowie auf den geringeren Harzgehalt zurück. Die Bedeutung der Dichte, des Feuchtigkeitsgehaltes und der Jahrringsbreite des Holzes beim Abbau durch die Pilze wird unterschiedlich beurteilt. Die bisherigen Erkenntnisse hierüber wurden neuerdings von COURTOIS (1970) zusammengefaßt und mit den Ergebnissen seiner Versuche ergänzt. Die Intensität des Holzabbaus durch den *F. a.* wurde bei seinen Versuchen von der Darrdichte und Jahrringsbreite nur geringfügig und nicht signifikant beeinflußt.

Zu den bisher angewandten standardisierten Labormethoden, wie die ASTM-Standard sowie DIN 52176-Methode, muß im Zusammenhang unserer Fragestellung gesagt werden, daß sie zwar den Pilzstamm, die Umweltbedingungen und die physikalisch-mechanischen Eigenschaften des Holzes genau angeben, eine genetische Differenzierung des Wirtsmaterials jedoch regelmäßig unterbleibt. Diese Methoden eignen sich gut für die Untersuchung der natürlichen Dauerhaftigkeit des *verarbeiteten Holzes*, es ist jedoch fraglich, ob sie ohne weiteres auch bei der Prüfung der Unterschiede in der Ausbreitungsresistenz *lebender Bäume* mit der gleichen Wirksamkeit eingesetzt werden können. Die Ergebnisse dieser Testmethoden werden hierbei keinen Maßstab, sondern wahrscheinlich nur ein Hilfsmittel darstellen können.

Auch beim Betrachten der internationalen Literatur über die Holzeigenschaften verschiedener Provenienzen einer Art kann festgestellt werden, daß unsere Kenntnisse bei weitem nicht ausreichen, um aus ihnen sichere Schlüsse im Bezug auf den Holzabbau in stehenden Bäumen ziehen zu können (u. a. HARRIS, 1969).

Alle bisherigen an Fichtenholz unter Berücksichtigung der genetischen Konstitution durchgeföhrten Versuche zeichnen sich durch die Anwendung verhältnismäßig „größer“ Methoden aus. Diese erlauben weder die genaue qualitative noch die quantitative Ermittlung der folgenden beiden für die Ausbreitungsresistenz des Baumes entscheidenden Faktoren:

- a) Kern(Reif-)holztoxine,
- b) Wuchsstoffgehalt.

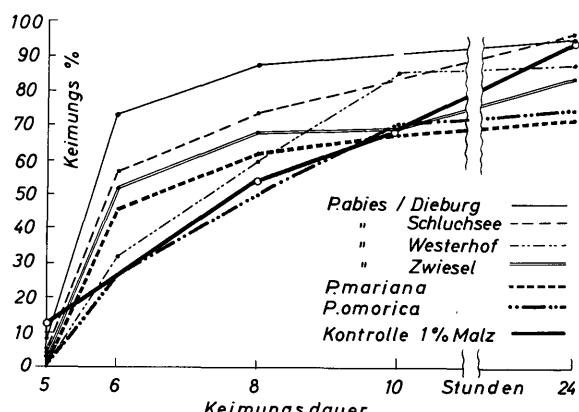


Abb. 1. — Anteil der in wässrigen Lösungen des Astholzes verschiedener Fichten gekeimten Konidiosporen von *Fomes annosus*.

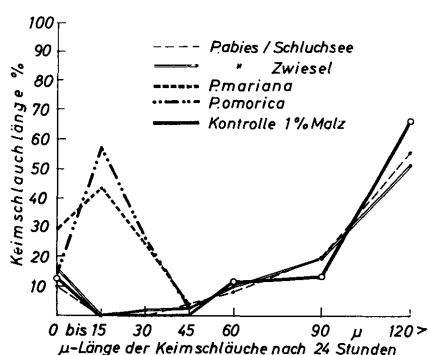


Abb. 2. — Anteil der *Fomes annosus*-Sporen mit unterschiedlichen Keimschlauchlängen in wässrigen Lösungen des Astholzes verschiedener Fichten nach 24stündiger Keimdauer.

Die Kernholztoxine haben den Charakter von sog. Entkopplungsgiften (RYPÁČEK, 1966) und können das Pilzwachstum völlig unterbinden. So konnte HAWLEY *et al.* (1924) aus dem Kernholz verschiedener Baumarten wässrige Auszüge herstellen, die das Wachstum von *F. a.* vollkommen zum Stillstand gebracht haben. In unseren noch unveröffentlichten Versuchen wurde weder die Sporenkeimung noch das Myzelwachstum von *F. a.* in wässrigen Lösungen des Astholzes von vier verschiedenen *P. abies*-Herkünften gehemmt. Demgegenüber konnte in wässrigen Lösungen des Astholzes von *P. omorica* und noch mehr in denen von *P. mariana* eine starke Hemmung des Myzelwachstums von *F. a.* festgestellt werden (Abb. 1 + 2).

Wir wissen, daß viele Pilze weitgehend wuchsstoffheterotroph sind. Vom *F. a.* ist es bekannt, daß er aneurin-heterotroph ist (RENNERFELT u. PARIS, 1952/53).

Die chemischen Verbindungen, die als Kernholztoxine oder als Wuchsstoffe und Vitamine bei der Abbautätigkeit der Pilze im stehenden Baum eine große Rolle spielen, sind bei der Fichte weitgehend unbekannt und können bei den verschiedenen Herkünften bzw. Individuen dieser Art nur mit exakten biochemischen Methoden und mit genauen Meßverfahren untersucht werden. Bevor es jedoch zu solchen Untersuchungen kommen kann, muß nachgewiesen werden, daß es zwischen den Herkünften bzw. innerhalb dieser individuelle Unterschiede in der Ausbreitungsresistenz bestehen. Solche Untersuchungen sollten unter natürlichen und vergleichbaren Umweltbedingungen (gleiche Disposition) mit gleichem Erregerstamm (gleiche Virulenz) an stehenden Bäumen im Wald durchgeföhr werden. Unter diesen Bedingungen wird die genetisch bedingte Komponente der Resistenz gut zu erkennen sein.

5. Der Erreger

Da die Resistenz des Wirtes und die Virulenz des Erregers keine absoluten Größen, sondern nur relative Werte darstellen, müssen diese bei den pflanzenpathogenen Erkrankungen immer in Beziehung zueinander gesehen werden. Daher können uns die Unterschiede in der genetisch bedingten Resistenz verschiedener Individuen oder Rassen in der Praxis wenig Vergleichbares aussagen, solange wir die Variabilität in der Aggressivität und Pathogenität der Erreger nicht kennen.

Noch weniger als die stofflichen und physiologischen Grundlagen der Resistenz der Fichte gegenüber der Rottäule sind die Fragen der genetisch bedingten Variabilität des Erregers *F. a.* untersucht worden. ROLL-HANSEN (1940) hat das Verhalten von *F. a.*-Stämmen verschiedener Herkünfte in Reinkulturen, wobei auch die Art der Wirtspflanze, aus der die Kulturen gewonnen wurden unterschiedlich war, geprüft. In Mittelwerten der untersuchten Merkmale (Sporenform und -größe, Myzelwachstum) konnten dabei weder nach der Herkunft noch nach der Wirtspflanze signifikante Unterschiede gefunden werden. Die individuellen Unterschiede waren jedoch sehr groß.

McNABB (1953) und ETHERIDGE (1955) (Zit. PLATT *et al.*, 1965) fanden zwischen 58 verschiedenen nordamerikanischen und europäischen *F. a.*-Isolaten auch keine wirtsspezifische oder geographisch bedingte Variation in der Wachstumsrate, pH-Optimum, Pigmentproduktion aber auch keine Unterschiede in der Fähigkeit, verschiedene Kohlenstoff- und Stickstoffquellen auszunutzen. PLATT *et al.* (1965) konnten zwischen den vegetativ vermehrten Kulturen und Einsporkulturen sowie innerhalb der letztgenannten im Holzabbau beträchtlichen Unterschiede feststellen. Die Variationsbreite war jedoch bei den Vegetativ- und Einsporkul-



Abb. 3. — Wachstumsunterschiede zwischen *Fomes annosus*-Stämmen unter gleichen Umweltbedingungen. Rechts: *Fomes annosus*-Stamm D 2 aus einem befallenen Fichtenbaum isoliert (vegetative Vermehrung); links: *Fomes annosus*-Stamm F 1 aus einer haploiden Basidiospore entstanden (generative Vermehrung).

turen gleich groß. Sie meinen, daß die Fähigkeit der *F. a.*-Isolate, Fäule zu verursachen, nicht wirtsspezifisch ist.

Untersuchungen zur Physiologie des Pilzes zeigen, daß er keine oder sehr geringe eigene antibiotische Aktivität aufweist, weswegen er im Konkurrenzkampf vielen im Waldboden lebenden Mikroorganismen unterlegen ist (RENNERFELT, 1949; NESEMANN, 1953; BRAUN, 1958). In vitro produzierte Ausscheidungsprodukte des *F. a.*-Myzels können den Zuwachs von Bakterien und einigen Pilzen verhindern sowie an höheren Pflanzen Welkeeffekte verursachen (RENNERFELT u. PARIS, 1952/53; PERSON, 1957; DIMITRI, 1964). Seine Fähigkeit, an der befallenen Wirtspflanze äußerlich sichtbare Krankheitssymptome hervorzurufen (Pathogenität), ist jedoch sehr gering.

Für die Züchtungsforschung kann die Tatsache, daß der *F. a.* in einer von Rasse zu Rasse unterschiedlichen Aktivität sowohl *in vivo* als auch *in vitro* tannine-, gallussäure- und verschiedene phenolespaltende Enzyme produziert (BAZZICHER, 1957), von großer Bedeutung sein. Denn nicht nur in der Rinde und im Bast, sondern auch im Holz wurden Phenolverbindungen u. a. als Faktoren der Resistenz entdeckt.

Untersucht man das Myzelwachstum und die Konidienbildung verschiedener *F. a.*-Stämme, so können dabei z. T. deutliche Unterschiede festgestellt werden. Abb. 3 zeigt zwei unter gleichen Bedingungen gewachsenen *F. a.*-Stämme: im linken Glas hat das aus einer nach Reduktionsteilung entstandenen Basidiospore gewachsene Myzel (Einsporkultur *F. a.* F1) die sterilisierte Humuserde wesentlich schneller durchwuchert als der aus einem Fichtenstamm isolierte und vegetativ vermehrte Vergleichsstamm (*F. a.* D2).

Trotz dieses Unterschiedes in der Wachstumsintensität der verschiedenen *F. a.*-Stämme konnten aber bei der Prüfung der toxischen Wirkung der Ausscheidungsprodukte (Filtrate vier Wochen alter Kulturen) auf Vergleichspflanzen weder in der zeitlichen Folge noch im Ausmaß der Beschädigung beträchtliche Differenzen beobachtet werden (Abb. 4 + 5).

Die Unterschiede in der wichtigsten Eigenschaft eines parasitischen Pilzes, nämlich seine Fähigkeit, die Wirtspflanze anzugreifen und sich in ihr auszubreiten (Aggressivität), muß unter gleichen Bedingungen an genetisch einheitlichem, möglichst klonreinem Material sowohl *in vitro* als auch *in vivo* untersucht werden. Bei der Untersuchung der Aggressivität verschiedener *F. a.*-Stämme *in vitro* ist es uns bis jetzt noch nicht gelungen, merkliche Unterschiede in Bezug auf die Ansteckungs- oder Befallsenergie zu erhalten.

Daraus, daß in seinen Infektionsversuchen die kleinen Pflanzen nur in geringem Prozentsatz vom *F. a.* befallen waren, zieht ROLL-HANSEN (1940) die Folgerung, daß dieser Pilz nur ein schwacher Parasit ist. Die Ergebnisse unserer bisherigen Versuche bestätigen völlig diese Auffassung.

6. Auswirkungen auf die Forstpflanzenzüchtung

Obwohl viele wichtige Fragen über die Lebensweise des Erregers und über den Einfluß der Umweltbedingungen noch nicht ausreichend geklärt werden konnten, ist es erforderlich, daß die Forstpflanzenzüchter bei der Erforschung der Rotfäuleerkrankung der Nadelbäume von Anfang an mitarbeiten. Dies um so mehr, als die bisher zu wenig beachtete Interaktion zwischen Erreger und Wirtspflanze sowie die genetischen Komplikationen und Wechselwirkungen den Schlüssel des Erkennens und Beeinflusses abgeben könnten.

Die innerhalb einer Art vorhandenen individuellen Unterschiede in Fäuleresistenz sind genetisch bedingt (SCHEFFER und COWLING, 1966). Die auf diesem Gebiet erreichten Ergebnisse wissenschaftlicher Forschung können nur durch die Methoden der Züchtung in die Praxis übertragen werden. Auch in diesem Fall wird der Nachweis der Unterschiede und die Selektion von widerstandsfähigem Material den ersten Schritt darstellen. Die Selektion wird sich zunächst auf Individuen einer Population, sodann auf verschiedene Populationen der *Picea abies* aber auch auf andere Arten der Fichtengattung erstrecken müssen.

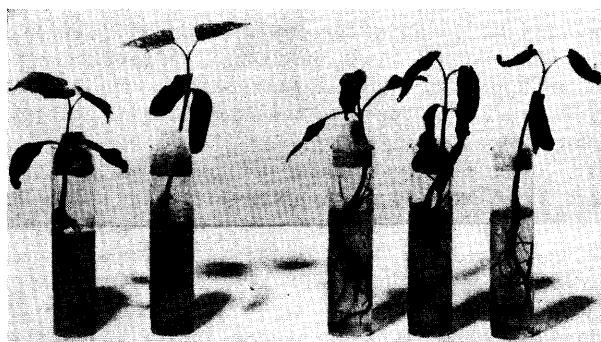


Abb. 4. — Toxische Wirkung der Stoffwechselprodukte verschiedener *Fomes annosus*-Stämme auf *Acer pseudoplatanus*-Keimlinge (rechts). Links: Ahornkeimlinge in 1%iger Malz-Kontrolllösung.

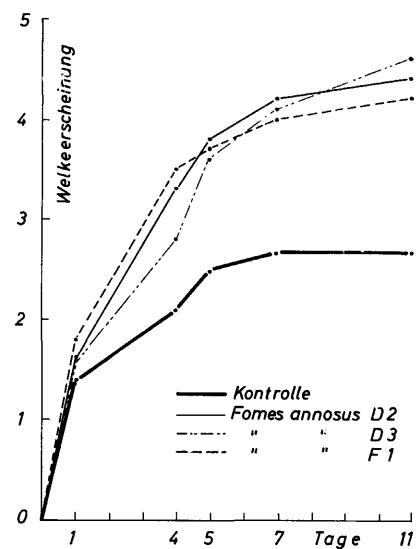


Abb. 5. — Ausmaß der Welkeerscheinung an Ahornkeimlingen in Filtraten verschiedener *Fomes annosus*-Stämme.

In Abhängigkeit der Vererbungsart und -möglichkeit wird man dann entweder die vegetative oder aber die generative Vermehrung des widerstandsfähigen Materials empfehlen.

Nachdem die Anzuchtbedingungen für die Eigenbewurzelung von Pflanzenteilen ausgewählter Plusbäume durch die Arbeiten von KLEINSCHMIT und FRÖHLICH (1956) und FRÖHLICH (1957, 1959), bedeutend verbessert wurden, kann im Wege der autovegetativen Vermehrung ein genetisch hochwertiges Pflanzenmaterial bei der Fichte verhältnismäßig leicht herangezogen werden. Da diese Methode die Kenntnis des Erbganges nicht voraussetzt, könnte sie uns nach weiterer Verbesserung schneller, möglicherweise auch billiger zum Ziele führen. Unbedingt zu berücksichtigen ist jedoch, daß wir hierbei auf keinen Fall mit einigen Klonen, sondern mit neuen synthetischen Sorten arbeiten müssen.

Der Weg über die generative Vermehrung führt zur Einrichtung von Klonmutterquartieren und später zu Samenplantagen *F. a.*-resistenter Phänotypen, in denen wir dann die intra- sowie die interspezifischen Kreuzungen durchführen können. Um die beste Kombinationsfähigkeit der Elternteile in der Vererbung des Merkmals „Fäuleresistenz“ abschätzen zu können, werden vorwiegend poly-cross-Methoden (TYSDAL und KIESELBACH, 1942; WELLENSIEK, 1952; BINGHAM, 1968) teilweise aber auch Standardkreuzungen auf Individualebene sowie Testkreuzungen anzuwenden sein. Auch hierbei wird die Schwierigkeit und der Erfolg der Arbeiten vom Erbgang (dominant, rezessiv) sowie von der Bedingtheit der Resistenz (monogen, polygen) abhängen. In der Endphase dieser Untersuchungen sollen die Individuen mit guter Vererbung der Resistenzeigenschaften in den Samenplantagen zusammengestellt werden, um die Produktion von genetisch hochwertigem Saatgut in großer Menge zu ermöglichen.

Wir haben für die Prüfung der genannten Fragen im Rahmen des Schwerpunktprogrammes der Deutschen Forschungsgemeinschaft „Rotfäule der Fichte“ aus räumlich z. T. weit getrennten Fichtenbeständen bisher 32 Plus- und 27 Minusvarianten ausgewählt und von jedem dieser Individuen Material für auto- sowie hetero-vegetative Vermehrung entnommen. Diese Zahl wird sich in naher Zukunft wesentlich erhöhen. Die Bewurzelung der Primärstecklinge, insbesondere derjenigen, die von den kranken Bäumen entnommen wurden, war — vermutlich wegen des hohen Alters der Mutterbäume — nur gering. Bessere Ergebnisse werden von den bereits aus Ppropfplantagen gewonnenen Sekundärstecklingen erwartet.

Bei den Züchtungsarbeiten zur Rotfäule könnte vor allem den Artbastardierungen größere Bedeutung zukommen, nachdem angenommen wird, daß einzelne Arten der Gattung *Picea*, z. B. *P. omorica*, *P. mariana*, auch dort wesentlich weniger unter der Rotfäule zu leiden haben, wo *F. a.* massenhaft vorhanden ist. Die serbische, die schwarze und die Engelmanns-Fichte sind bereits Bestandteile unseres Rotfäule-Forschungs- und Züchtungsprogrammes.

Der Selektionsfortschritt des Materials und die Heritabilität werden unter vergleichbaren natürlichen und künstlichen Bedingungen mit einheitlichem Infektionsmaterial getestet. Hierbei muß natürlich zwischen der präinfektionsell vorhandenen Infektionsresistenz und der postinfektionsell induzierten aktiven (Bildung von Abwehrstoffen und Abschlußgeweben) sowie passiven (Kernholztoxine, Dichteunterschiede des Holzes u. ä. m.) Ausbreitungsresistenz unterschieden werden. Sollte ein merklicher und für die Praxis bedeutsamer Unterschied in der Wider-

standsfähigkeit der verschiedenen Rassen, Individuen oder Kreuzungsnachkommen gegeben — was nach den Erfahrungen bei anderen Erkrankungen der Forstpflanzen durchaus angenommen werden kann — so wäre es wünschenswert, daß der Biochemiker die stoffliche Grundlage der Resistenz klärt, um mit Massentesten eine weitere umfangreiche Auswahl resisterter Typen zu ermöglichen.

Da ein Züchtungserfolg erst dann in Sicht ist, wenn es uns gelingt, Wirtsmaterial zu finden oder zu züchten, das auch gegenüber den aggressivsten Erregern noch eine deutliche Widerstandsfähigkeit zeigt, müssen die Fragen der Resistenz der Pflanze in enger Verbindung mit den Fragen der Virulenz des Erregers untersucht werden.

Die genannte Erkrankung der Nadelbäume stellt ein weltweites Problem dar, und wir werden hierbei ohne eine gut organisierte und funktionierende internationale Zusammenarbeit kaum auskommen.

Zusammenfassung

Im Zusammenhang der durch *Fomes annosus* verursachten Rotfäuleerkrankung der Fichte wird die Notwendigkeit einer Resistenzforschung besprochen.

Die Kenntnisse über die Infektionsbiologie werden dargestellt und daraus Folgerungen auf die Infektions- bzw. Ausbreitungsresistenz gezogen.

Da bei *Picea abies* der *Fomes annosus* vor allem durch defekte Wurzelstellen in die Wirtspflanze einzudringen scheint, diese aber unter natürlichen Bedingungen im Wald nicht zu vermeiden sind, wird der Untersuchung der aktiven und passiven Ausbreitungsresistenz größere Bedeutung beigemessen als derjenigen der Infektionsresistenz.

Nicht nur die physiologischen, sondern auch die genetischen Fragen des Erregers müssen untersucht werden. Hierbei sind vor allem die genetischen Unterschiede in der Aggressivität und Pathogenität von ausschlaggebender Bedeutung.

Bis jetzt fehlt der wissenschaftliche Nachweis, daß bei Abbau des Holzes durch Pilze im stehenden Baum zwischen den verschiedenen Rassen, Herkünften oder Individuen der Art *Picea abies* gesicherte und genetisch bedeutende Unterschiede vorliegen. Diese Untersuchungen sind vordringlich.

Erst nachdem hinreichend gesicherte Kenntnisse über die genetische Variabilität der Wirtspflanze in der Infektions- und Ausbreitungsresistenz gewonnen sind, und die Variabilität des Erregers in seiner Virulenz (Pathogenität und Aggressivität) bekannt ist, sind die Voraussetzungen für ein umfangreiches Züchtungsprogramm gegeben.

Die Arbeiten hierzu werden in der Hess. Forstl. Versuchsanstalt, Abt. Forstpflanzenzüchtung fortgesetzt.

Summary

Reports are given on the necessity of the resistance breeding against the root rot caused by *Fomes annosus*. The knowledge of the infection biology and some conclusions concerning breeding of Norway spruce (*Picea abies* KARST.) for resistance against infection and spreading in the host are described. Because the lesions in the spruce roots seem to be the main entrance places of the parasite *Fomes annosus* the investigations on active and passive spread-resistance appear to be more important than the investigations on infections-resistance. Not only the physiological but also the genetical attributes of the fungus ought to be investigated: most important are the genetical differences of the fungus in the aggressiveness and pathogenicity. We don't know so far if there exist definite and genetical controled differences in the wood destruction in living trees between races, provenances and individuals

of *Picea abies*. To investigate this is most important. Only the knowledges on the genetical variability in the resistance against infection and spread in the host trees and in the virulence of the fungus allow to start an extensive resistant breeding program. The attempts on these questions are to be continued in the Institute of Forest Tree Breeding of Hesse.

Literaturverzeichnis

AMERICAN SOCIETY FOR TESTING AND MATERIALS: Tentative method for accelerated laboratory test of natural decay resistance of woods. ASTM Desig. D2017-62 T. p. 75—82 Suppl. 1962 Book of ASTM Standards, Pt 6, Philadelphia. — BAZZIGHER, G.: Tannin- und phenolspaltende Fermente dreier parasitischer Pilze. *Phytopath. Z.* 29, 299—304 (1957). — BINGHAM, R. T.: Breeding Blister Rust Resistant Western White Pine. IV Mixed-Pollen Crosses for Appraisal of General Combining Ability. *Silvae Genetica* 17, 133—138 (1968). — BINGHAM, R. T.: Problems and progress in improvement of rust resistance of North American trees. *World Cans, Forest Gen and Tree Impr. FAO/FORGEN* 63, Stockholm 1963. — BRAUN, H. J.: Untersuchungen über den Wurzelschwamm *Fomes annosus* (Fr.) COOKE. *Forstwiss. Cbl.* 77, 65—88 (1958). — BRAUN, H. J., und LULEV, J.: Infektion unverletzter, fingerstarker Fichten-Wurzeln durch den Wurzelschwamm *Fomes annosus* (Fr.) COOKE. *Forstwiss. Cbl.* 88, 327—338 (1969). — COURTOIS, H.: Einfluß von Rohdichte, Holzfeuchtigkeit und Jahrringsbreite auf den Abbau des Nadelholzes durch *Fomes annosus* (Fr.) CKE. Holz als Roh- und Werkstoff 28, 67—75 (1970). — DEUTSCHE NORMEN-DIN 52176: Prüfung von Holzschutzmitteln. Mykologische Kurzprüfung (Klötzchen-Verfahren), 1948. — DIMITRI, L.: Versuche über den Einfluß von *Fomes annosus* (Fr.) COOKE auf Koniferenkeimlinge. *Phytopath. Z.* 49, 41—60 (1964). — DIMITRI, L.: Ein Beitrag zur Infektion der Fichtenwurzel durch den Wurzelschwamm *Fomes annosus* (Fr.) COOKE. *Forstwiss. Cbl.* 88, 72—80 (1969). — DIMITRI, L.: Untersuchungen über die unterirdischen Eintrittspforten der wichtigsten Rotfäuleerreger bei der Fichte (*Picea abies* KARST.). *Forstwiss. Cbl.* 88, 281—308 (1969). — FRÖHLICH, H. J.: Technische Einrichtungen zur vegetativen Vermehrung von Waldbäumen. *Gartenbauwissenschaft* 22, 288—296 (1957). — FRÖHLICH, H. J.: Grundlagen und Voraussetzungen der autovegetativen Vermehrung. *Silvae Genetica* 8, 49—58 (1959). — GÄUMANN, E.: Pflanzliche Infektionslehre. 2. Aufl., Basel, 1951. — HARRIS, J. M.: Breeding trees to improve wood quality: opportunities and practical advances. II. *World Cons. Forest Tree Breeding FO-FTB-69-4.1*, Washington D. C., 1969. — HARTIG, R.: Die Rottäule der Fichte. *Monatsschr. f. d. Forst- u. Jagdw.* 9, 97—113 (1877). — HARTIG, R.: Die Zersetzungsscheinungen des Holzes der Nadelholzähume und der Eiche. Springer, Berlin, 1878. — HAWLEY, L. F., FLECK, L. C., and RICHARDS, C. A.: The relation between durability and chemical composition in wood. — JØRGENSEN, E.: On the spread of *Fomes annosus* (Fr.) COOKE. *Can. J. Bot.* 39, 1437—1445 (1961). — JØRGENSEN, E.: Observations on the Formation of Protection Wood. *Forestry Chronicle* 38, 292—294 (1962). — JØRGENSEN, E., and BALSILLIE, D.: Formation of heartwood phenols in callus tissue culture of red pine (*Pinus resinosa*). *Can. J. Bot.* 47, 1015—1016 (1969). — KATÓ, F.: Auftreten und Bedeutung des Wurzelschwammes (*Fomes annosus* [Fr.] COOKE) in Fichtenbeständen Niedersachsens. In: ZYCHA, H. u. KATÓ, F.: Untersuchungen über die Rottäule der Fichte. *Schriftenr. Forstl. Fak. Univ. Göttingen* 39, 1967. — KLEINSCHMIT, R., und FRÖHLICH, H.-J.: Stecklingsvermehrung in automatisch gesteuerter Wasserkultur. *Forstarch.* 27, 149—154 (1956). — KLEINSCHMIT, J., und KNIGGE, W.: Durch Umwelt und Erbanlagen bedingte Variation der Trockensubstanzerzeugung, Struktur und Rohdichte junger Fichten (*Picea abies* KARST.). *AFJZ* 138, 189—198 (1967). — LAARSCH, W., ALCUBILLA, A., WENZEL, G., und AUFSESS, H. v.: Beziehung zwischen dem Standort und der Kernfäule-Disposition der Fichte (*Picea abies* KARST.). *Forstwiss. Cbl.* 87, 193—203 (1968). — LADEFØGED, K.: Die Abhängigkeit des Rotfäulebefalls bei Fichte von Durchforstungsgrad und Wurzelentwicklung. *Forstl. Mitt.* 14, 267—273 (1961). — LOMMATZSCH, H.: Unterschiede zwischen Fichtenholz verschiedener Herkunft. *Beih. Bot. Zbl.* 60, 97—133 (1941). — NESEMANN, G.: Über die antagonistische Beeinflussung von Wachstum und Atmung bei einigen höheren Pilzen. *Arch. f. Mikrobiol.* 19, 319—352 (1953). — NILSON, P. O., und HYPPEL, A.: Studies on decay in scars of Norway spruce. *Sveriges Skogsv. Tidskr.* 66, 675—713 (1968). — PERSSON, A.: Über den Stoffwechsel und eine antibiotisch wirkende Substanz von *Polyporus annosus* Fr. *Phytopath. Z.* 30, 45—86 (1957). — PLATT, W. D., COWLING, E. B., and HODGES, C. S.: Comparative Resistance of Coniferous Root Wood and Stem Wood to Decay by Isolates of *Fomes annosus*. *Phytopathology* 55, 1347—1353 (1965). — POLLER, S.: Über die chemische Zusammensetzung des Holzes der Fichte (*Picea excelsa* Lk.) auf verschiedenen Standorten. *Zellstoff u. Papier* 10, 322—327 (1967). — POLLER, S.: Zur physikalisch-mechanischen Beschaffenheit von Fichtenholz auf verschiedenen Standorten. *Arch. Forstwes.* 17, 733—752 (1968). — PRIEHÄUSER, G.: Beitrag zur Frage der Entstehung der Fichten-Rottäule. *Forstw. Cbl.* 57, 649—655 (1935). — PRIEHÄUSER, G.: Fichtenwurzelfäule, Kronenform und Standort. Beitrag zur Kenntnis der Fichtenrottäule. *Forstwiss. Cbl. und Thar. Forstl. Jahrbuch* 65, 259—273 (1943). — RENNERFELT, E.: The effect of soil organisms on the development of *Polyporus annosus* Fr., the root rot Fungus. *Oikos*, 1, 65—78 (1949). — RENNERFELT, E., und PARIS: Some Physiological and Ecological Experiments with *Polyporus annosus* Fr. *Oikos* 4, 58—76 (1952, 53). — RISBETH, J.: Observations on the biology of *Fomes annosus* with Particular Reference to East Anglian Pine Plantations. I. The outbreaks of disease and ecological status of the fungus. *Ann. Bot. N. S.* 14, 365—383 (1950). — RISBETH, J.: II. Spore production, stump infection, and saprophytic activity in stump. *Ann. Bot. N. S.* 15, 1—21 (1951). — RISBETH, J.: III. Natural and experimental infection of Pines, and some factors affecting severity of the disease. *Ann. Bot. N. S.* 15, 221—246 (1951). — RÖHMEDER, E.: Die Stammfäule (Wurzelfäule und Wundfäule) der Fichtenbestockung. *Mitt. Landesforstverw. Bayerns*, H 23 München, 1937. — RYPÁČEK, V.: Biologie holzzerstörender Pilze. VEB Gustav Fischer, Jena, 1966. — ROLL-HANSEN, F.: An investigation of the possibility of ascertaining different races of *Polyporus annosus* connected with different hosts or localities in Norway south of the Dovrefjell. *Medd. Norske Skogsfors.* 7, 5—100 (1940). — SCHÖNHAR, S.: Untersuchungen über das Vorkommen von Rotfäulepilzen in Fichtenbeständen der Schwäbischen Alb. *Mitt. Forstl. Standortsk. u. Pfl. Züchtung* H. 19, 20—29 (1969). — SCHWAPPACH, A.: Einfluß der Herkunft und Erziehungsweise auf die Beschaffenheit des Fichtenholzes. *Zeitschr. Forst- u. Jagdwes.* 42, 455—473 (1910). — SEIBT, G.: Zur Frage des Einflusses von Düngung und Melioration auf die Fäule von Wurzel- und Stammholz. *Forstwiss. Cbl.* 83, 101—118 (1964). — SHAIN, L.: Resistance of Sapwood in Stems of Loblolly Pine to Infection by *Fomes annosus*. *Phytopath.* 57, 1034—1045 (1967). — TYSDAL, H. M., and KISSLERBACH, T. A.: Alfalfa breeding. *Call. Agric. Univ. Nebraska Agr. Exp. Stat. res. buss.* 124, 1—46 (1942). — WALLIS, G. W.: Infection of Scots Pine roots by *Fomes annosus*. *Canad. J. Bot.* 39, 109—121 (1961). — WELLENSIEK, S. F.: The theoretical basis of the polycross test. *Euphytica*, 1, 15—19 (1952). — ZYCHA, H., und KATÓ, F.: Untersuchungen über die Rottäule der Fichte. *Schriftenr. Forstl. Fak. Univ. Göttingen*, Bd. 39, 1967.