

Programm Lebensgrundlage Umwelt und ihre Sicherung (BWPLUS)

**Sukzession saprophytischer und parasitischer Pilze im Fichten-
totholz von Sturmwurfflächen**

von

A.Honold, F. Oberwinkler
Botanisches Institut
Spezielle Botanik / Mykologie
Universität Tübingen

Förderkennzeichen PAÖ N 97 003

Die Arbeiten des Programms Angewandte Ökologie wurden mit Mitteln des Landes Baden-
Württemberg gefördert

Juli 1999

Sukzession saprophytischer und parasitischer Pilze im Fichtentotholz von Sturmwurfflächen

A.Honold, F. Oberwinkler
Botanisches Institut
Spezielle Botanik / Mykologie
Universität Tübingen

Abschlußbericht PAÖ N 97 003

Zusammenfassung:

Im Jahr 1990 schufen die Frühjahrsstürme gewaltige Sturmwurfflächen. Betroffen waren vor allem Fichtenforste. Auf belassenen Sturmwurfflächen bei Bebenhausen im Schönbuch, bei Langenau und Bad Waldsee wurde das Artenspektrum und die Sukzession der in den Abbau des Fichtentotholzes involvierten Pilze untersucht. Um die Ausgangssituation einschätzen zu können und die Epidemiologie parasitischer Arten verfolgen zu können, wurden lebende Fichten benachbarte Bestände mit in die Untersuchungen einbezogen. Die auf dem Totholz auftretenden Fruchtkörper wurden kartiert. Da nicht alle Arten fruktifizieren wurden Bohrkernproben entnommen und die aus den Proben auswachsenden Mycelien kultiviert und bestimmt.

Die häufigsten Arten, die aus dem Wurzelanlauf und den Stammbasen lebender Fichten isoliert werden konnten, waren *Ascocoryne cylichnium/sarcoides* und *Nectria fuckeliana*. Diese Arten sind Pioniere, die nach dem Tod des Baumes den Holzabbau von innen heraus einleiten.

1998 wurden 26 Arten aus 15 Fichtentotholzstämmen isoliert. Es fruktifizierten 20 Ascomyceten und 21 Basidiomyceten. Das Artenspektrum, das sich aus der Isolation aktiver Mycelien aus dem Totholz ergab, ermöglichte ein völlig neues Verständnis für die Artenzusammensetzung, das Konkurrenzverhalten und die Besiedelungsstrategien der an den Sukzessionsprozessen beteiligten Pilze.

Die häufigsten saprophytisch lebenden Arten, die im Verlauf der ersten 8 Jahre der Sukzession aus dem Totholz isoliert werden konnten waren *Ascocoryne cylichnium/sarcoides*, die bereits aus 19% der lebenden Fichten isoliert werden konnten, *Gloeophyllum sepiarium*, *Fomitopsis pinicola*, *Amylostereum areolatum/chailletii* und *Antrodia serialis*.

Von den wirtschaftlich relevanten parasitisch lebenden Arten konnte nur der Wurzelschwamm, *Heterobasidion annosum*, sich im Totholz gegenüber der wachsenden Konkurrenz durch andere Pilze behaupten.

Mykoparasiten, wie *Trichoderma viride* und *Trichoderma pseudokoningii*, konnten im Verlauf der Sukzession mit stetig wachsender Häufigkeit isoliert werden. Sie sind wie alle anderen Arten aktiv am Abbau des Substrates beteiligt, machen sich aber auch die Mycelien anderer Pilze zunutze und greifen damit in die Populationsdynamik dieser Arten ein.

Succession of saprophytic and parasitic fungi in dead wood of Norway spruce on wind thrown areas.

A.Honold, F. Oberwinkler
Botanisches Institut
Spezielle Botanik /Mykologie
Universität Tübingen

Summary

Dead wood is a major component of the above ground ecosystem in the wind-thrown areas of 1990. Fallen Norway spruce (*Picea abies*) trunks will be nutrient resource for the next decades. It is the task of bacteria and fungi to make this resource available for plants. Consistency of the wood, moisture level, localisation and concentration of nutrients in the wood are permanently changing during the wood-decay. Also, the structure of the fungal community is changing. Long term observation plots in the wind-thrown areas gave us the unique opportunity to investigate the species involved in fungal succession over a long period of time and to learn about life strategies and fungal interaction in decaying wood. It cannot be argued that decaying wood is an essential ecological component in forest ecosystems. Nevertheless some concern parasitic fungi originating from the dead wood will infect healthy living trees. So we focused our study on parasitic fungi.

The community structure and the succession of wood-decomposing fungi in the fallen spruce trunks were studied from 1991 to 1998. In permanent plots spruce trunks were chosen for study. Fructifications were documented. Active mycelia were isolated from the wood and cultivated for identification.

The decomposition of a fallen tree is a complex biological process, which usually starts within the living tree. Living spruce trees of nearby stands were examined to get an idea of the initial situation and to watch the epidemiology of parasitic fungi. *Ascocoryne sarcoides* / *cylichnium* and *Nectria fuckeliana* were the most frequently isolated species.

20 ascomycetes and 21 basidiomycetes produced fruit bodies on the fallen spruce trunks in 1998. 26 species were found as active mycelia in the wood of 15 trunks.

A high number of saprophytes were recorded. *Ascocoryne* spp. was also common in dead wood. These ascomycetes played an important role in the wood-decay of spruce. *Gloeophyllum sepiarium* typically occurred in trunks exposed to the sun, while *Fomitopsis pinicola* dominated in the trunks of humid microclimates.

Only the parasite *Heterobasidion annosum* may be a serious threat for the trees of nearby stands. The root rotting fungus (*Fomes* root rot) has been isolated from the

fallen trunks of the wind-thrown area of Bad Waldsee since 1991 to 1998. The number of isolations of active mycelia increased over the years. The first fruit bodies were found in 1994.

With increasing numbers of fungi colonising the dead wood, mycoparasites like *Trichoderma* species could be isolated in high frequencies.

1. Einleitung:

Im Jahr 1990 schufen die Frühjahrsstürme gewaltige Sturmwurfflächen. Betroffen waren in erster Linie Fichtenforste. Auf Anregung der Forstdirektion Tübingen, wurden Sturmwurfflächen inklusive angrenzender Bestände im Schönbuch bei Bebenhausen, bei Langenau und bei Bad Waldsee zu Bannwäldern erklärt. Auf diesen Flächen arbeiten seit 1991 Arbeitsgruppen unterschiedlicher Disziplinen im Rahmen eines Verbundprojektes „Sukzessionsforschung auf Sturmwurfflächen“ (PAÖ). Die von den Frühjahrsstürmen 1990 hinterlassenen Flächen boten die seltene Gelegenheit, die natürliche Entwicklung belassener Sturmwurfflächen zu studieren. Diese Chance wurde auch in der Schweiz und Österreich erkannt. Entsprechende Studien wurden in Bayern, Rheinland-Pfalz, Niedersachsen und Hessen durchgeführt.

Die Arbeitsgruppe der Tübinger Mykologen war von Herbst 1991 bis Herbst 1995 auf den Sturmwurfflächen tätig (MLR 55-92.2). Es wurde die Sukzession dreier ökosystemarer Gruppen untersucht: Die für die Bodenbildung wichtige Gruppe der streuzersetzenden Pilze, die für das Recycling des Totholzes verantwortliche Gruppe der holzabbauenden Pilze und die Gruppe der Pilze, die als Symbionten für alle Holzgewächse der Flächen obligat sind, die Mykorrhizapilze. Eine zusammenfassende Darstellung der Ergebnisse liegt in „Die Entwicklung von Wald-Biozöosen nach Sturmwurf“, (FISCHER (Hrsg.), 1998) vor. Die Wechselwirkung zwischen der streuzersetzenden Mikropilzflora und der Humusaufgabe (BIEGERT, 1998), die Diversität von mit Borkenkäfern assoziierten Mikropilzen (KIRSCHNER, 1998) und die Mykozöosen von Wurzeln und Stamm von Jungbäumen unterschiedlicher Bestandesbegründungen (GÖRKE, 1998) waren Themen, die im Rahmen von Dissertationen, die von der DFG gefördert wurden, bearbeitet wurden.

Die Auswertung der Ergebnisse der ersten 5 Jahre der Sukzession machten deutlich, daß der Einfluß der Pilze auf die Regulationsmechanismen der Wiederbewaldung nicht hoch genug eingeschätzt werden kann. Die belassenen Sturmwurfflächen waren wesentlich reicher an Arten, als die geräumten Varianten und die benachbarten Fichtenforste. Unter diesen Arten befanden sich zahlreiche gefährdete Arten. Die belassenen Sturmwurfflächen erwiesen sich als Refugium für selten gewordene Pilzarten (HONOLD et al., 1996, 1997).

Ausschlaggebend für den Artenreichtum der belassenen Sturmwurfflächen ist der hohe Anteil an Totholz, der diese Flächen auszeichnet. Die Stürme des Frühjahrs 1990 hinterließen allein in Baden-Württemberg 14,9 Millionen Fm Totholz. Auf den

belassenen Sturmwurfflächen stellt das angefallene Totholz einen wesentlichen ökologischen Faktor dar.

2. Aufgabenstellung:

Totholz bietet zahlreichen Arten, die in unseren Wirtschaftswäldern selten geworden sind, einen Lebensraum und dient über Jahrzehnte als Nährstoffressource. Die Aufgabe diese Nährstoffe verfügbar zu machen kommt in erster Linie den Pilzen zu. Die Konsistenz, der Feuchtigkeitsgehalt, die Lokalisation und Konzentration der Nährstoffe im Holz verändert sich während des Abbauprozesses ständig und damit das Artengefüge der Pflanzengesellschaften im Totholz.

Die belassenen Sturmwurfflächen bieten die seltene Gelegenheit die Sukzession der in den Abbauprozess involvierten Pilzarten zu verfolgen . Eine lückenlose Studie zur Pilzsukzession in Fichtentotholz liegt bisher nicht vor. Den in den letzten Jahren publizierten Arbeiten liegt ein Vergleich fruktifizierender Arten auf dem Totholz unterschiedlichen Zersetzungsgrades zugrunde, wobei Basidiomyceten gut untersucht sind, während Ascomyceten und Fungi Imperfecti kaum Beachtung fanden (LUSCHKA, 1993; RENVAL, 1995; HOILAND & BENDIKSEN, 1996; LINDBLAD, 1997). Durch die Kombination von Fruchtkörperaufnahmen mit der Isolation von Mycelien aus dem Totholz ergab sich ein völlig neues Verständnis für die Artenzusammensetzung, das Konkurrenzverhalten und die Besiedlungsstrategien der an den Sukzessionsprozessen beteiligten Pilze.

Es wird immer wieder die Befürchtung geäußert, daß ausgehend vom Totholz parasitische Pilze zu einer Gefahr für benachbarte Bestände werden könnten. Aus diesem Grund galt den Parasiten besondere Aufmerksamkeit. Um die Epidemiologie dieser Arten verfolgen zu können, wurden gesund erscheinende Fichten angrenzender Bestände mit in die Untersuchungen einbezogen. Es wurden die in den Wurzelanläufen und den Stammbasen lebenden Pilze aus dem Holz isoliert.

3. Methoden:

Auf den belassenen Sturmwurfflächen von 1990 bei Bebenhausen im Schönbuch, bei Langenau und bei Bad Waldsee wurden 5 Dauerbeobachtungsflächen mit jeweils 1000 m² ausgewiesen.

Dokumentation der Fruchtkörper:

Zum Studium der Sukzession von Pilzen an Totholz wurde die Fruchtkörperbildung herangezogen. Die für die langjährigen Untersuchungen ausgewählten Stämme der Sturmwurfflächen wurden regelmäßig abgesucht, um die sich entwickelnden Fruchtkörper zu erfassen. Es wurde eine kombinierte Abundanz und Verteilungsskala zur Quantifizierung der Fruchtkörperfunde verwendet. Der Zersetzungsgrad des Holzes wurde mit Hilfe einer fünfstufigen Skala klassifiziert.

Isolierung und Kultivierung von holzabbauenden Pilzen:

Auf den belassenen Sturmwurfflächen aller drei Untersuchungsgebiete (Bebenhausen im Schönbuch, Langenau, Bad Waldsee) wurden innerhalb der Dauerbeobachtungsflächen 28 geworfene Fichten für die Beprobung ausgewählt. Die Stämme wurden dauerhaft markiert, nummeriert und in die auf der Basis von Luftbildern erstellten Stammverteilungskarten eingetragen.

Die Beprobung erfolgte mit einem Zuwachsbohrer (Suunto, 300 mm). Mit einem Zugmesser wurde die Rinde der Bäume entfernt. Die freiliegende Holzoberfläche wurde mit Alkohol besprüht, der Zuwachsbohrer in Alkohol getaucht und abgeflammt. Die Bohrkernkerne wurden in sterilen Reagenzgläsern ins Labor transportiert, in kleine Abschnitte zerteilt und auf Nährböden (mit und ohne Antibiotikum) ausgelegt. Die auswachsenden Mycelien wurden in Reinkulturen überführt und, soweit möglich, bestimmt. Die Bohrkernproben wurden an den Wurzelanläufen, Stammbasen und den unteren Stammabschnitten in 0,80, 1,30 und 2 m Höhe entnommen, da parasitische Arten diese Stammabschnitte bevorzugen (vgl. RENVALL, 1995).

1998 wurden die an 15 Fichtentotholzstämmen auftretenden Fruchtkörper kartiert und die im Totholz aktiven Mycelien isoliert und determiniert. Es wurden jeweils 5 Fichtentotholzstämmen der belassenen Sturmwurfflächen bei Bad Waldsee, bei Langenau und bei Bebenhausen im Schönbuch in die Untersuchungen einbezogen.

4. Ergebnisse:

Die folgende Darstellung der Ergebnisse des Untersuchungsjahres 1998 wurde ergänzt durch die Ergebnisse der Jahre 1991-1995 (HONOLD & OBERWINKLER, 1998).

4.1 Pilze lebender Fichten

Es ist ein weitverbreitetes Phänomen, daß gesund erscheinendes, pflanzliches Gewebe von Mikroorganismen wie Bakterien und Pilzen besiedelt ist. Dies gilt auch für unsere Waldbäume. Pilze, die lebendes, pflanzliches Gewebe besiedeln ohne unmittelbare, sichtbare Veränderungen zu verursachen, werden als Endophyten bezeichnet (vgl. STONE & PETRINI, 1997). Welche Rolle diese Arten für ihre Wirtspflanzen spielen ist noch weitgehend unbekannt. Auch pathogene Arten können aus lebendem Gewebe isoliert werden, ohne daß die Pflanze Krankheitssymptome zeigt. Sie werden von ihrer Wirtspflanze „in Schach gehalten“, solange die Pflanze nicht durch biotische oder abiotische Einflüsse geschwächt wird.

In den Jahren 1991 bis 1998 wurden aus den Wurzelanläufen und den Stammbasen lebenden Fichten der Nachbarbestände 46 Arten isoliert, wobei die Zahl der Isolate parasitischer Arten erfreulich niedrig war. Allerdings konnte *Nectria fuckeliana* aus 18% der beprobten Fichten nachgewiesen werden. Diese Art gilt als Erreger der Fichtenrindenkrankheit, einer krebsartigen Stammerkrankung, die vorwiegend an Sitka-Fichte, weniger häufig an der Gemeinen Fichte auftritt (BUTIN, 1989). Es wird vermutet, daß der Pilz über Wunden in den Stamm eindringt (ROLL-HANSEN & ROLL-HANSEN, 1979). Am häufigsten waren Arten der Gattung *Ascocoryne* (*A. cylindrium*/*A. sarcoides*), die aus 19% der beprobten Fichten isoliert werden konnten. Es handelt sich um saprophytische Arten, die keinerlei Verfärbungen oder sonstige sichtbare Veränderungen des Holzes verursachen.

4.2 Pilze des Fichtentotholzes

Aus dem Fichtentotholz der belassenen Sturmwurfflächen aller drei Untersuchungsgebiete wurden innerhalb der ersten 5 Jahre der Sukzession 78 Arten aus 28 Probestämmen isoliert. Es fruktifizierten auf den Probestämmen 97 Arten.

1998 wurden 26 Arten aus 15 Probestämmen isoliert. Es fruktifizierten 20 Ascomyceten und 21 Basidiomyceten, die bis auf Artebene bestimmt werden konnten.

Die Abb. 1 zeigt die Anzahl der Arten, die in den einzelnen Jahren erfaßt werden konnten, wobei zu berücksichtigen ist, daß in den Jahren 1991, 1993 und 1998 nur 15 von 28 Totholzstämmen beprobt wurden. Die Fruchtkörper wurden von allen Probestämmen erfaßt. Während die Zahl der Arten, die fruktifizierten stark schwankt, was mit den Witterungseinflüssen erklärt werden kann, steigt die Zahl der Arten, die aus dem Totholz isoliert werden konnten im Verlauf der Jahre kontinuierlich an (1998 wurden nur 54% der Stämme beprobt!). Obwohl immer mehr Arten im Totholz aktiv sind, steigt die Zahl der Arten, die Fruchtkörper ausbilden nicht an. Nur die Kombination der Erfassung fruktifizierender Arten mit der Isolation von Mycelien der im Totholz aktiven Arten ergibt einen Überblick über die Diversität der am Abbauprozess beteiligten Arten.

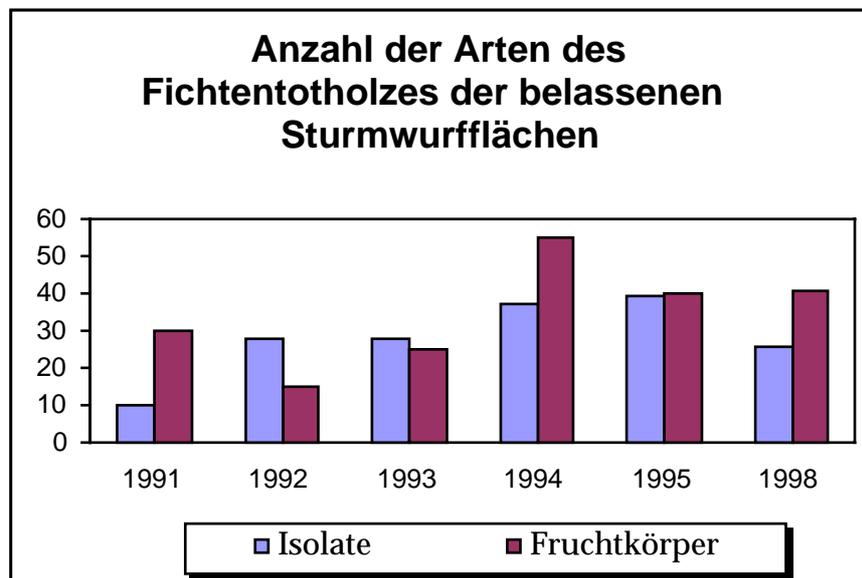


Abb 1: Vergleich der Artenzahlen, die sich aus der Isolation von Mycelien aus dem Fichtentotholz der belassenen Sturmwurfflächen aller drei Untersuchungsgebiete und den Fruchtkörperaufnahmen in den Jahren 1991 bis 1998 ergeben.

Während das Spektrum der Arten, das aus dem Totholz isoliert werden konnte, sich in den ersten 4 Jahren der Sukzession deutlich veränderte (REXER et al., 1995), war in den letzten Jahren keine Verschiebung festzustellen. Es veränderten sich jedoch die Dominanzstrukturen. Bei den Arten, die fruktifizierten, war zu beobachten, daß 1998 eine ganze Anzahl krustig wachsender Basidiomyceten (Corticaceae) großflächige Fruchtkörper ausbildeten.

In Tabelle 1 sind die Arten aufgelistet, die auf dem Fichtentotholzstämmen der belassenen Sturmwurfflächen im Jahr 1998 Fruchtkörper ausbildeten, in Tabelle 2 die Arten, die aus dem Totholz isoliert werden konnten. Es wurden bei Bad Waldsee, bei Langenau und im Schönbuch jeweils 5 Totholzstämmen untersucht.

Tabelle 1: Fruktifizierende Arten, die 1998 auf den Fichtentotholzstämmen der belassenen Sturmwurfflächen bei Langenau (Lb1,Lb2), bei Bebenhausen im Schönbuch (Sb2) und bei Bad Waldsee (Wb) nachgewiesen werden konnten. Die Zahlen geben die Anzahl der Belege wieder. Mit * sind die Arten gekennzeichnet, von denen aktive Mycelien aus dem Totholz isoliert werden konnten.

Arten		Sturmwurfflächen				Gesamtergebnis
Gattung	Art	Lb1	Lb2	Sb2	Wb	
<i>Actidium</i>	<i>hysterioides</i>				2	2
<i>Actinocladium</i>	<i>rhodosporum</i>	1				1
<i>Amylostereum</i>	<i>areolatum*</i>				1	1
<i>Antrodia</i>	<i>serialis*</i>	2				2
<i>Apiorhynostoma</i>	<i>curreyi</i>		1	1		2
<i>Athelia</i>	<i>decipiens</i>				1	1
<i>Athelia</i>	<i>epiphylla</i>				1	1
<i>Botryobasidium</i>	<i>botryosum</i>				1	1
<i>Calocera</i>	<i>cornea</i>			3		3
<i>Capronia</i>	<i>mansonii</i>			1		1
<i>Capronia</i>	<i>pilosella cf.</i>	1		3	3	7
<i>Chaetosphaeria</i>	<i>sp.</i>				1	1
<i>Cheiromycella</i>	<i>microscopia</i>	2	1	1	3	7
<i>Claussenomyces</i>	<i>atrovirens</i>			1		1
<i>Coniochaeta</i>	<i>sp.</i>	1				1
<i>Coniochaeta</i>	<i>velutina cf.</i>				1	1
<i>Coniophora</i>	<i>arida</i>	1				1
<i>Coniophora</i>	<i>puteana</i>	1		1		2
<i>Dacrymyces</i>	<i>stillatus</i>	3		2	1	6
<i>Endoxyla</i>	<i>operculata</i>			1		1
<i>Epigloea</i>	<i>urosperma</i>				1	1
<i>Fomitopsis</i>	<i>pinicola*</i>			3	3	6
<i>Gloeophyllum</i>	<i>separium*</i>	3	1	3	1	8
<i>Graphium</i>	<i>calicoides</i>			1	1	2
<i>Gymnopilus</i>	<i>hybridus</i>				1	1
<i>Heterobasidion</i>	<i>annosum*</i>				1	1
<i>Hyaloscypha</i>	<i>albohyalina</i>				1	1
<i>Hyaloscypha</i>	<i>aureliella</i>				3	3
<i>Hyphodontia</i>	<i>alutaria</i>	2			1	3
<i>Lasiochaeta</i>	<i>sp.</i>				1	1
<i>Merulius</i>	<i>sp.</i>			1		1
<i>Microsphaerella</i>	<i>sp.</i>	1				1
<i>Mollisia</i>	<i>lividofusca</i>				1	1
<i>Mycosphaerella</i>	<i>sp.</i>	1				1
<i>Ophiostoma</i>	<i>sp.</i>				1	1
<i>Orbilina</i>	<i>delicatula</i>				4	4
<i>Orbilina</i>	<i>sp.</i>				1	1
<i>Orbilina</i>	<i>vinosa</i>	1				1
<i>Panellus</i>	<i>mitis</i>				1	1
<i>Postia</i>	<i>caesia</i>			2	3	5
<i>Radulomyces</i>	<i>confluens</i>			1		1
<i>Resinicium</i>	<i>bicolor</i>		1		6	7
<i>Schizopora</i>	<i>paradoxa</i>			2	1	3
<i>Skeletocutis</i>	<i>carneogrisea</i>			1	1	2

<i>Trichaptum</i>	<i>abietinum</i>			2	1	3
<i>Tromeropsis</i>	<i>microtheca</i> *	4	1	2		7
<i>Tyromyces</i>	<i>sp.</i>				1	1
<i>Unguiculariopsis</i>	<i>sp.</i>				1	1
Gesamtergebnis		24	5	32	51	112

Tabelle 2: Arten, die 1998 aus den Fichtentotholzstämmen der belassenen Sturmwurfflächen bei Langenau (Lb1,Lb2), bei Bebenhausen im Schönbuch (Sb2) und bei Bad Waldsee (Wb) isoliert werden konnten. Die Zahlen geben die Anzahl der Isolate wieder. Mit * sind die Arten gekennzeichnet, die Fruchtkörper auf dem Totholz ausbildeten (vgl. Tabelle 1).

Arten		Sturmwurfflächen				Gesamtergebnis
Gattung	Art	Lb1	Lb2	Sb2	Wb	
<i>Amylostereum</i>	<i>areolatum</i> *	1			1	2
<i>Antrodia</i>	<i>serialis</i> *	4	3	3		10
<i>Ascocoryne</i>	<i>sp.</i>	2	1	7	9	19
<i>Aspergillus</i>	<i>sp.</i>		1			1
<i>Beauveria</i>	<i>bassiana</i>	1				1
<i>Cladosporium</i>	<i>elatum</i>				1	1
<i>Epicoccum</i>	<i>nigrum</i>			1		1
<i>Fomitopsis</i>	<i>pinicola</i> *	3			6	9
<i>Gliocladium</i>	<i>viride</i>	2		1	2	5
<i>Gloeophyllum</i>	<i>sepiarium</i> *	3	2			5
<i>Heterobasidion</i>	<i>annosum</i> *				5	5
<i>Lecythophora</i>	<i>sp.</i>	1	2	2		5
<i>Leptodontidium</i>	<i>elatius var. elatius</i>	1		3		4
<i>Mariannaea</i>	<i>Elegans</i> *			2		2
<i>Mortierella</i>	<i>ramanniana</i>	1			3	4
<i>Mucor</i>	<i>sp.</i>	2			2	4
<i>Penicillium</i>	<i>sp.</i>	2		1	3	6
<i>Penicillium</i>	<i>sp. I</i>	1				1
<i>Penicillium</i>	<i>sp. II</i>	1				1
<i>Phlebiopsis</i>	<i>gigantea</i>	1				1
<i>Rhinocladiella</i>	<i>atrovirens</i>	1		2	1	4
<i>Scytalidium</i>	<i>lignicola</i>	2			4	6
<i>Sistotrema</i>	<i>brinkmannii</i>	2	1	1	1	5
<i>Sporothrix</i>	<i>sp.</i>			2	1	3
<i>Trichoderma</i>	<i>pseudokoningii</i>	10	2	6	1	19
<i>Trichoderma</i>	<i>viride</i>	3		2	7	12
<i>Tromeropsis</i>	<i>microtheca</i> *			1		1
Gesamtergebnis		44	12	34	47	137

1998 fruktifizierten auf den Fichtentotholzstämmen der belassenen Sturmwurffläche bei Bad Waldsee 31 Arten, bei Bebenhausen im Schönbuch 19 Arten und bei Langenau 16 Arten. Bei der Sturmwurffläche bei Bad Waldsee handelt es sich um eine relativ kleine Fläche, die von den benachbarten Bäumen beschattet wird. Die Fläche liegt in einem Toteisloch mit vernässten Böden, was zu einem humiden Mikroklima führt. Diese abiotischen Faktoren haben zu einer intensiveren Abbautätigkeit der Mikroorganismen geführt. Der Abbau des Totholzes ist weiter fortgeschritten als auf den be-

sonnten Flächen bei Bebenhausen und Langenau. Dies spiegelt sich in der Zahl der Arten, die Fruchtkörper auf dem Totholz ausbildeten wieder, nicht jedoch in der Zahl der Arten, die aus dem Totholz isoliert werden konnten. Bei Bad Waldsee waren es 15 Arten, bei Bebenhausen 14 Arten und bei Langenau 22 Arten. Diese Relationen spiegeln sich auch in der Anzahl der Belege für Fruchtkörperfunde (Tabelle 1) und in der Anzahl der Isolate (Tabelle 2) für die einzelnen Flächen wieder. Es waren eine ganze Reihe krustig wachsender Basidiomyceten mit Fruchtkörpern, die sehr rasch eintrocknen, da sie aus einem lockeren Hyphenverband bestehen, der sehr hinfällig ist, die ausschließlich bei Bad Waldsee zu finden waren. Hierzu zählen Arten wie *Athelia epiphylla*, *Athelia decipiens* und *Botryobasidium botryosum*. Daneben konnten auch eine ganze Reihe winziger Fruchtkörper von Ascomyceten ausschließlich bei Bad Waldsee nachgewiesen werden.

Besonders häufig waren Fruchtkörper von *Resinicium bicolor* (Tabelle 1). Der krustig wachsende Basidiomycet (Weißfäule), fruktifiziert e seit 1994 auf dem Totholz der Flächen bei Bebenhausen, Langenau und Bad Waldsee. 1998 war dieser Pilz bei Bad Waldsee auf 60% der Stämme mit großflächigen Fruchtkörpern vertreten. Bisher konnte dieser Pilz nicht aus dem Totholz isoliert werden. Diese Art wird häufig mit Kernfäulen in Zusammenhang gebracht (SCHÖNHAR, 1996). An Wurzeln läßt sich *Resinicium bicolor* immer wieder nachweisen (GÖRKE, 1998). Ob und welchen Schaden dieser Pilz anrichten kann, ist nicht geklärt.

Von 52 Pilzen, die bis auf Artebene bestimmt werden konnten, konnten nur von 6 Arten Mycel aus dem Totholz isoliert werden und gleichzeitig Fruchtkörper gefunden werden. Dies zeigt erneut, daß nur die Erfassung von Fruchtkörpern in Kombination mit der Isolation von aktiven Mycelien einen Eindruck von der Komplexität der Pilzgesellschaften im Totholz vermitteln kann.

Die am Abbau des Totholzes beteiligten Arten lassen sich in drei Gruppen einteilen: Saprophyten, Parasiten und Mykoparasiten. Saprophyten bauen ausschließlich totes organisches Material ab, während Parasiten in der Lage sind lebende Wirte zu attackieren. Bei den holzabbauenden Pilzen, die zu den Parasiten gezählt werden, handelt es sich um sogenannte fakultative Parasiten, da sie nicht obligat an lebende Wirte gebunden sind, sondern auch von totem organischem Material leben können. Die Mykoparasiten leben wiederum von anderen Pilzen, wobei auch diese Beziehung nicht obligat sein muß.

Jede Art spielt in dem komplexen Prozeß des Abbaus von Totholz die ihr zukommende Rolle. Es können jedoch nicht alle Arten diskutiert werden. Im folgenden wird auf die häufigsten und ökologisch wichtigsten Arten eingegangen.

Um die Daten der Jahre 1991 bis 1998 vergleichen zu können, wurden von den belassenen Sturmwurfflächen bei Bad Waldsee, Langenau und Bebenhausen im Schönbuch jeweils 5 Probestämme in die Auswertung einbezogen.

4.2.1 Saprophyten

Von den ca. 60 saprophytischen Arten, die während der ersten 8 Jahre der Sukzession aus dem Fichtentotholz isoliert werden konnten, waren die häufigsten Arten: *Ascocoryne cylichnium/sarcoides*, *Gloeophyllum sepiarium*, *Fomitopsis pinicola*, *Amylostereum areolatum/chailletii* und *Antrodia serialis*.

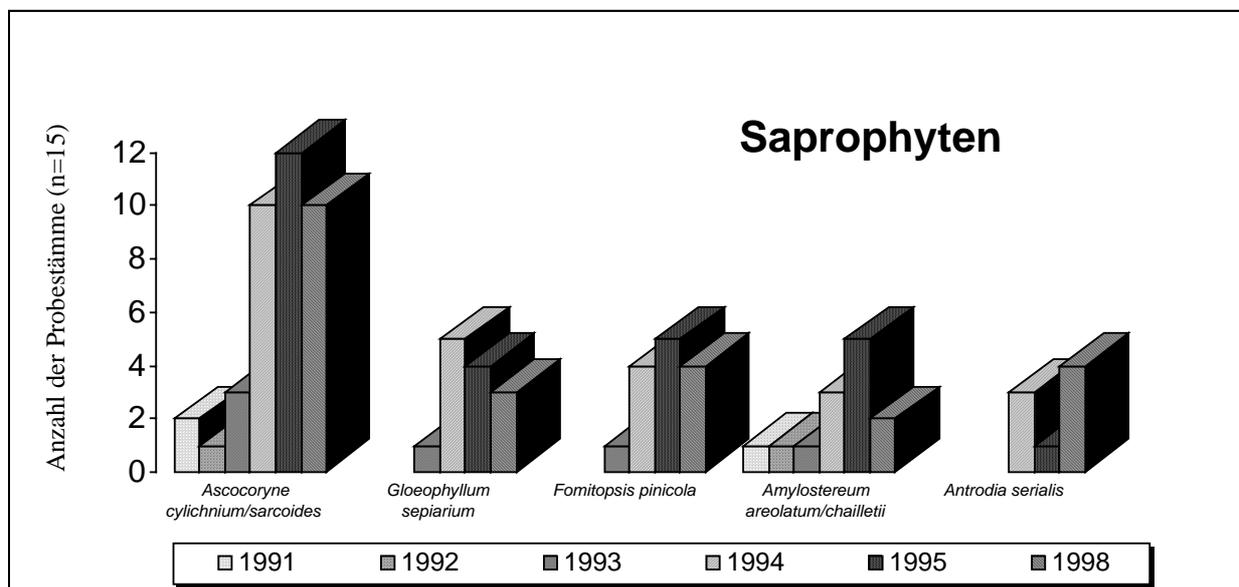


Abb. 2: Saprophytisch lebende Arten, die aus dem Fichtentotholz der belassenen Sturmwurfflächen aller drei Untersuchungsgebiete in den Jahren 1991 bis 1998 isoliert werden konnten. Es ist die Anzahl der Probestämme aufgetragen, aus der die jeweilige Art isoliert werden konnte.

Ascocoryne spp. (Gallertbecher-Arten) waren nicht nur in den lebenden Fichten häufig nachzuweisen, sondern konnten sich auch gegenüber der wachsenden Konkurrenz durch andere Arten im Fichtentotholz hervorragend behaupten. Sie konnten im Verlauf der Sukzession aus einer immer größeren Anzahl von Totholzstämmen aller drei Untersuchungsgebiete isoliert werden (Abb. 2). Dies belegt die ungeheure Bedeutung, die den *Ascocoryne*-Arten beim Abbau von Fichtentotholz zukommt, auch wenn Fruchtkörper nur selten gefunden wurden.

ETHERIGE (1954, 1970) isolierte *Ascocoryne sarcoides* aus lebenden Bäumen. Er vermutet, daß dieser Pilz über Wurzelverletzungen in den Baum eindringt. Bestätigt wurde dieser Verdacht durch eine Arbeit von WHITNEY (1995), der *Ascocoryne* spp. von Wurzelfäulen isolierte. ROLL-HANSEN & ROLL-HANSEN (1979) sowie HUSE (1981) isolierten *Ascocoryne* spp. ebenfalls mit einem hohen Prozentsatz aus gesund erscheinendem Fichtenholz. Auch im Zusammenhang mit Stammwunden (ROLL-HANSEN & ROLL-HANSEN, 1980), nach Astung (METZLER, 1997) oder nach Schältschäden durch Elche an Fichten in Schweden (VASILIAUSKAS et al., 1996) wurden *Ascocoryne*-Arten nachgewiesen. Fruchtkörperfunde auf totem Nadelholz sind jedoch selten. LUSCHKA (1993) äußert die Vermutung, daß *Ascocoryne*-Arten auf Nadelholz lediglich ungünstige Bedingungen für die Fruchtkörperbildung finden und relativiert damit die weitverbreitete Einschätzung, daß es sich um Laubholzarten handelt. Welche bedeutende Rolle diese Arten beim Abbau von Fichtenholz spielen, belegen erstmals die Ergebnisse dieser Untersuchung.

Gloeophyllum sepiarium, der Zaunblättling (Braunfäule), ist eine typische Art sich zersetzenden Nadelholzes (JAHN, 1979). In lebende Bäume kann diese Art nicht eindringen. Dieser Pilz bevorzugt trockene und heiße Standorte und ist, wie der deutsche Name schon zum Ausdruck bringt, auch an verbautem Holz sehr häufig. In den ersten beiden Jahren der Sukzession nach dem Sturmwurf waren zwar bereits Fruchtkörper auf dem Fichtentotholz zu beobachten, eine Isolation des Pilzes gelang erst 1993 (Abb. 2). Die Zahl der Fruchtkörper und der Isolate aus dem Totholz nahm insbesondere auf den Sturmwurfflächen bei Langenau und Bebenhausen von Jahr zu Jahr zu, was mit den hohen Temperaturen, die diese Flächen auszeichnen, korreliert.

Auch *Fomitopsis pinicola*, der Rotrandige Baumschwamm (Braunfäule), fruktifizierte bereits 1991 auf den Totholzstämmen und konnte erst 1993 aus dem Fichtentotholz der Sturmwurfflächen isoliert werden (Abb. 2). Diese Art gilt als Schwächeparasit. Der Rotrandige Baumschwamm bevorzugte im Gegensatz zu *Gloeophyllum sepiarium* das deutlich feuchtere Mikroklima und die niedrigeren Temperaturen der belassenen Sturmwurffläche bei Bad Waldsee.

Amylostereum areolatum (Weißfäule) konnte seit 1991 aus einem zunehmenden Zahl von Totholzstämmen isoliert werden (Abb.2). Fruchtkörper wurden seit 1994 regelmäßig dokumentiert. Neben *Stereum sanguinolentum* wird *Amylostereum areolatum* für die Rotstreifigkeit von Lagerholz verantwortlich gemacht. Die Unterscheidung von *Amylostereum areolatum* und *Amylostereum chailletii* in Kultur ist nicht eindeutig.

Antrodia serialis (Braunfäule) wurde erst seit 1994 aus dem Totholz isoliert, gewinnt jedoch auf den Sturmwurfflächen bei Bebenhausen und Langenau zunehmend an Bedeutung (Abb.2). Fruchtkörper sind ebenfalls seit 1994 dokumentiert.

Ascocoryne spp. waren bereits im lebenden Baum aktiv und konnten sich im Totholz behaupten. Sie leiten den Abbau von innen heraus ein. Daß Fruchtkörper von *Gloeophyllum sepiarium* und *Fomitopsis pinicola* bereits im ersten Jahr nach dem Sturm dokumentiert sind, aktive Mycelien im Totholz erst drei Jahre später nachgewiesen werden konnten, zeigt, daß diese beiden Arten das Totholz von außen besiedelten. Das vermehrte Auftreten von *Antrodia serialis* kann als Hinweis dafür gewertet werden, daß auch auf den Sturmwurfflächen bei Bebenhausen und Langenau die Optimalphase des Holzabbaus erreicht ist, die einen deutlichen Anstieg der Artenzahlen erwarten läßt.

4.2.2 Parasiten

Im Verlauf der ersten 8 Jahre der Sukzession konnten 3 Arten aus dem Totholz isolierte werden, die als wirtschaftliche relevante Parasiten eingestuft werden müssen: *Nectria fuckeliana*, *Stereum sanguinolentum* und *Heterobasidion annosum*.

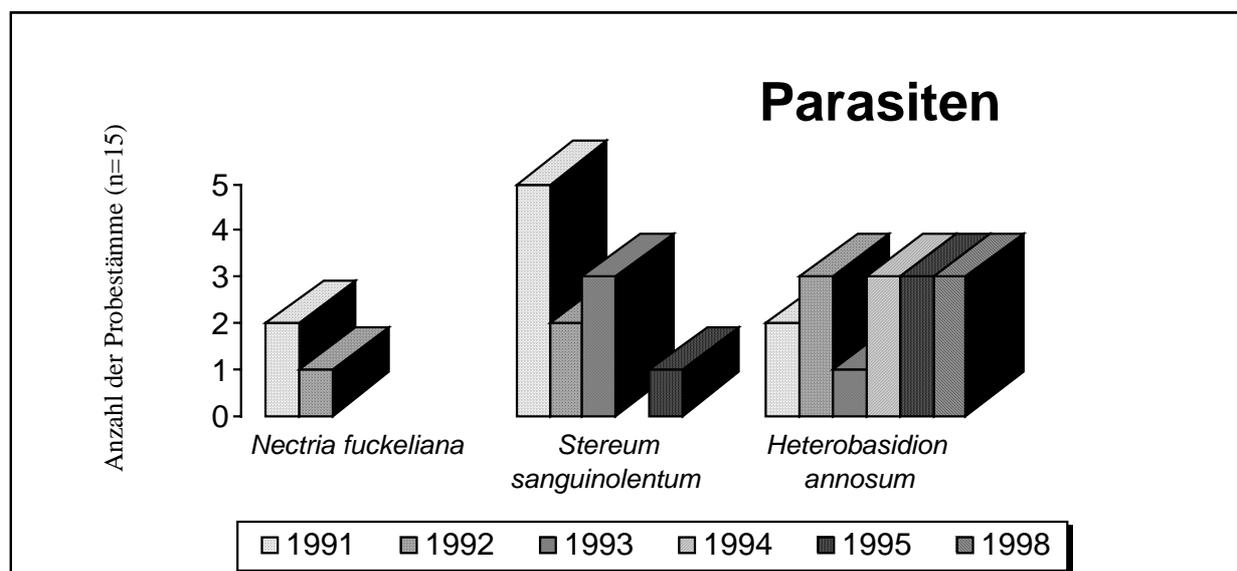


Abb. 3: Praxisrelevante Parasiten, die aus dem Fichtentotholz der belassenen Sturmwurfflächen aller drei Untersuchungsgebiete in den Jahren 1991 bis 1998 isoliert werden konnten. Es ist die Anzahl der Probestämme aufgetragen, aus der die jeweilige Art isoliert werden konnte.

Obwohl Fruchtkörper des Hallimasch regelmäßig im Herbst in großer Zahl zu finden waren, konnte aktives Mycel nur ein einziges Mal aus Totholz isoliert werden (vgl.

HONOLD et al. , 1997). Auch *Onnia tomentosa*, der Gestielte Filzporling, der aus den lebenden Fichten eines der Sturmwurflläche bei Langenau benachbarten Bestandes isoliert werden konnte, wurde im Totholz bisher nicht nachgewiesen (vgl. HONOLD et al., 1996). Diese Art ist auf Nadelbäume spezialisiert, dringt über die Wurzeln bis in den Stamm vor und verursacht eine Weißlochfäule.

Nectria fuckeliana, die mit einer erstaunlich großen Häufigkeit aus lebenden Fichten isoliert werden konnte (siehe oben), ist der im Laufe der ersten Jahre der Sukzession stetig wachsenden Konkurrenz durch andere Arten im Totholz offensichtlich nicht gewachsen. Diese Art konnte nur in den ersten Jahren der Sukzession aus dem Totholz isoliert werden, 1993 bis 1998 war eine Isolation aktiven Mycels nicht mehr möglich (Abb. 3).

Stereum sanguinolentum, der Blutende Schichtpilz, ist ein Wundfäuleerreger. Auf und in dem Fichtentotholz der Sturmwurfllächen war diese Art von 1991 bis 1995 in allen drei Untersuchungsgebieten nachzuweisen (Abb. 3). Die Fruchtkörper waren großflächig auf der Rinde der gefallen Fichten zu finden. Ein Höhepunkt der Fruktifikation war 1992 zu verzeichnen (vgl. HONOLD et al., 1997). 1998 waren weder Fruchtkörper zu finden, noch konnte aktives Mycel aus dem Totholz isoliert werden. Der Blutende Schichtpilz ist ein Pilz der Initialphase des Holzabbaus. Er fruktifiziert auf der Rinde der abgestorbenen Bäume und kann sich nur in wenigen Fällen im Holz gegenüber anderen Arten behaupten. Aus den lebenden Bäumen der Nachbarbestände konnte der Blutende Schichtpilz nur in einem Falle isoliert werden.

Der Wurzelschwamm *Heterobasidion annosum* war Gegenstand zahlreicher Arbeiten, was seine weltweite Bedeutung als Parasit von Fichtenbeständen unterstreicht. Die Infektionswege ausgehend von Stubben oder bereits infizierten Bäumen sind bekannt (GARBELOTTO et al., 1997). Über die Struktur und Dynamik von Populationen in Totholzstämmen liegen noch keine Daten vor. Die Epidemiologie des Parasiten ausgehend von Totholzstämmen ist bisher nicht untersucht.

Das Mycel des Wurzelschwammes (*Heterobasidion annosum*) konnte seit 1991 aus dem Totholz der Sturmwurflläche bei Bad Waldsee isoliert werden (vgl. HONOLD et al., 1997). Offensichtlich hatte der Parasit die Bäume schon vor dem Sturmwurf besiedelt. Seit 1994 bildete dieser Parasit Fruchtkörper aus. FOHLMEISTER (1997) ermittelte die Klonverteilung des Parasiten in den Probestämmen der Sturmwurflläche. Es konnten exemplarisch für einen Probestamm bis zu 4 Klone nachgewiesen werden, die sich an unter sterilen Bedingungen angezogenen Fichtenkeimlingen als unterschiedlich pathogen erwiesen. Jeder der untersuchten Probestämme war durch einen eigenen

Klon gekennzeichnet. 1998 konnte *Heterobasidion annosum* bis auf eine Ausnahme in den gleichen Stämmen nachgewiesen werden wie in den vorausgegangenen Jahren. Erstaunlicherweise waren keine neuen Fruchtkörper zu finden. Aus einem Stamm konnte der Parasit 1998 nicht isoliert werden, obwohl alte Fruchtkörper aus dem Jahre 1997 noch vorhanden waren und Mycel aus diesem Stamm 1991, 1993, 1994 und 1995 isoliert werden konnte. Möglicherweise ist dies ein Hinweis dafür, daß mit der Ausbildung von Fruchtkörpern die saprophytische Phase des Parasiten abgeschlossen ist. Aus den lebenden Bäumen des Nachbarbestandes konnte der Parasit bisher nicht isoliert werden.

Während *Nectria fockeliana* sich im Totholz nicht etablieren konnte und *Stereum sanguinolentum* nur in den ersten Jahren der Sukzession Fruchtkörper ausbildete, stellt *Heterobasidion annosum* eine ernst zu nehmende Gefahr für die den Sturmwurfllächen benachbarten Fichtenbeständen bei Bad Waldsee dar. Die zahlreichen Nachweise von aktiven Mycelien dieses Wurzelparasiten im Totholz läßt erwarten, daß in den nächsten Jahren weitere Fruchtkörper ausgebildet werden und damit durch die Produktion von Basidiosporen der Infektionsdruck erhöht wird.

4.2.3 Mykoparasiten

Pilze, die in ein und derselben ökologischen Nische wie z.B. dem Totholz leben, beeinflussen sich zwangsläufig gegenseitig. Es gibt zahlreiche Varianten der Interaktion von Pilzen untereinander. Eine Möglichkeit ist, daß ein Pilz einen anderen Pilz als Nährstoffquelle nutzt. Für die Kontrolle parasitischer Arten ist dieser sogenannte Mykoparasitismus von großer Bedeutung.

Mit großer Häufigkeit konnten aus dem Fichtentotholz der Sturmwurfllächen Arten der Gattung *Trichoderma* isoliert werden. Es handelt sich um Fungi Imperfecti, Pilze, von denen nur die asexuellen Stadien (Nebenfruchtformen) bekannt sind. Es gibt jedoch Hinweise, daß die Hauptfruchtformen in der Ascomyceten-Gattung *Hypocrea* zu finden sind.

Von den 5 *Trichoderma*-Arten, die aus dem Fichtentotholz isoliert werden konnten, waren *Trichoderma pseudokoningii* und *Trichoderma viride* ausgesprochen häufig (Abb. 4). *Trichoderma pseudokoningii* konnte von 1992 bis 1998 aus den Totholzstämmen isoliert werden, wobei die Zahl der Totholzstämme, aus denen eine Isolation möglich war, von 1992 bis 1995 sprunghaft anstieg (Abb. 4). In lebenden Fichten war *Trichoderma pseudokoningii* in 5% der beprobten Bäume nachgewiesen worden. Sporulierendes Mycel von *Trichoderma pseudokoningii* konnte im Herbst 1993 auf einem Totholzstamm auf der Sturmwurflläche bei Bebenhausen beobachtet werden. Über das Vorkommen und die

Verbreitung von *Trichoderma pseudokoningii* lassen sich in der Literatur nur wenige Angaben finden, während *Trichoderma viride* ein weltweit verbreiteter und ausgesprochen häufiger Pilz in Böden ist. *Trichoderma viride* konnte von 1991 bis 1995 mit stetig wachsender Häufigkeit aus den Totholzstämmen isoliert werden (Abb. 4), obwohl diese Art aus den lebenden Fichten der Nachbarbestände nicht isoliert werden konnte.

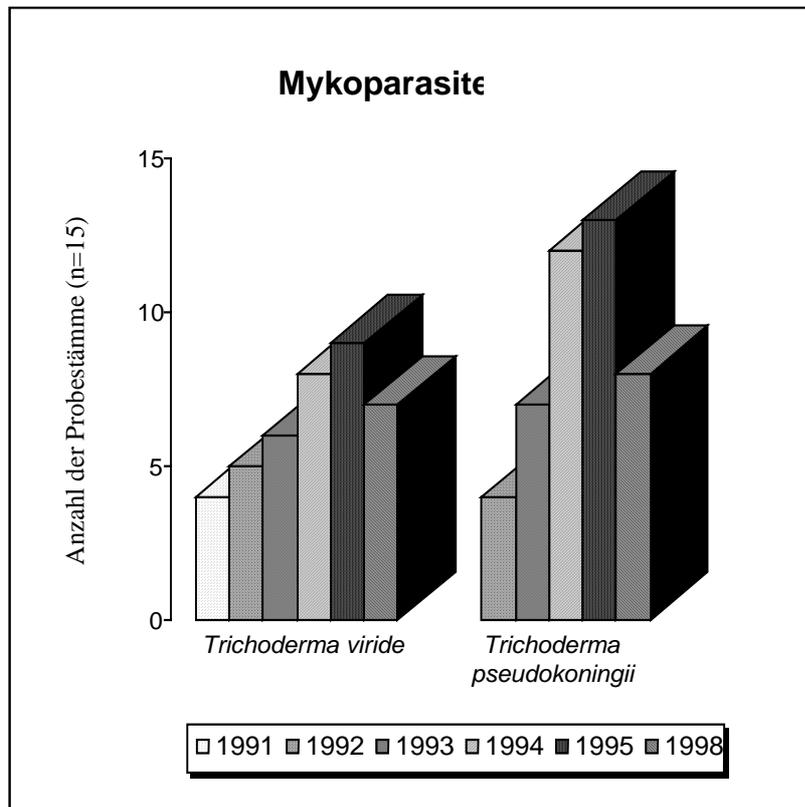


Abb. 4: Mykoparasiten, die aus dem Fichten-totholz der belassenen Sturmwurfllächen aller drei Untersuchungsgebiete in den Jahren 1991 bis 1998 isolierte werden konnten. Es ist die Anzahl der Probestämme aufgetragen, aus der die jeweilige Art isoliert werden konnte.

Mit der wachsenden Zahl an saprophytischen und parasitischen Pilzen im Fichtentotholz im Verlauf der ersten 5 Jahre der Sukzession wuchs auch die Zahl der Isolate von Mykoparasiten. *Trichoderma*-Arten besitzen keine ausgeprägte Wirtsspezifität. Sie sind nicht auf bestimmte Pilze als Wirte angewiesen. Eine ganze Reihe von antifungisch wirksamen Substanzen konnten identifiziert werden (GHISALBERTI & SIVASITHAMPARAN, 1991). Mit Toxinen werden die Wirtspilze abgetötet, Chitinasen lösen die Zellwände der Wirte auf. Nach DOMSCH et al. (1993) werden die unterschiedlichsten z.T. äußerst komplexen Moleküle verwertet. Ihre cellolytischen Fähigkeiten ermöglichen es ihnen außerdem, auch ohne einen Wirtspilz auszukommen. Dies erklärt, warum diese Arten im Totholz so ausgesprochen erfolgreich.

5. Bedeutung der Ergebnisse für die Praxis

5.1 Biodiversität

Die Studie der Pilzsukzession in Fichtentotholz während der ersten 8 Jahren nach dem Sturmwurf ermöglichte einen Einblick in die Diversität der am Abbau des Totholzes beteiligten Arten. Die Kombination von Fruchtkörperkartierungen mit der Isolation aktiver Mycelien aus dem Totholz ermöglichte es erstmals die Besiedelung des Totholzes durch die einzelnen Arten, deren Konkurrenzkraft und deren Bedeutung für den Abbau des Totholzes zu studieren. Ein völlig neuer Aspekt war das konstante und häufige Auftreten von *Ascocoryne cylichnium/sarcoïdes* während der ersten 8 Jahre der Sukzession. Auch Mykoparasiten wie *Trichoderma pseudokoningii* und *Trichoderma viride* waren bisher nicht erfaßt worden. Diese Arten beeinflussen die Populationsdynamik saprophytischer und parasitischer Arten.

5.2 Parasiten

Die Entwicklung der Populationen forstlich relevanter Parasiten zu analysieren war ein Schwerpunkt des Projektes. Es zeigte sich, daß *Nectria fuckeliana*, der Erreger einer Fichtenrindenkrankheit, häufig aus lebenden Fichten isoliert werden konnte, sich im Totholz gegenüber der wachsenden Konkurrenz durch andere Arten nicht behaupten konnte. Auch *Onnia tomentosa*, eine Art, die in den Beständen bei Langenau nachgewiesen wurde und dort in den lebenden Bäumen eine charakteristische Weißlochfäule verursacht hatte, konnte aus dem Totholz der benachbarten Sturmwurfflächen erfreulicherweise nicht isoliert werden. Der Hallimasch fruktifizierte jeden Herbst auf den Sturmwurfflächen, spielte im Totholz jedoch ebenfalls keine Rolle. Die Ergebnisse, die durch die Isolation von Mycelien aus dem Totholz gewonnen wurden zeigten, daß diese Parasiten sich im Totholz nicht etablieren können.

Der Blutende Schichtpilz, *Stereum sanguinolentum*, bildete in den ersten Jahren der Sukzession großflächige Fruchtkörper auf der Borke der Fichtentotholzstämme aus, war nach 5 Jahren im Totholz jedoch nur noch vereinzelt nachzuweisen. Es handelt sich um einen Wundfäuleerreger. Wird in den ersten Jahren nach einem Sturmwurf in den benachbarten Fichtenbeständen nicht durchforstet und damit keine frischen Wunden geschaffen, geht auch von diesem Parasiten keine Gefahr aus.

Von den wirtschaftlich relevanten Parasiten konnte nur der Wurzelschwamm, *Heterobasidion annosum*, sich gegen die wachsende Konkurrenz durch andere Arten und gegen den Einfluß der Mykoparasiten innerhalb der ersten 8 Jahre der Sukzession durchsetzen. Offensichtlich hatte der Wurzelparasit die Fichten bei Bad Waldsee

bereits vor dem Sturmwurf befallen. Die Produktion von Fruchtkörpern hat 1994 eingesetzt. Erhöht sich die Zahl der Fruchtkörper und damit die Sporenproduktion stellt dieser Parasit eine ernst zunehmende Gefahr für den noch nicht infizierten Nachbarbestand dar.

5.3 Umsetzung in die Praxis

Die Kulturen, die von den im Fichtentotholz lebenden saprophytischen und parasitischen Pilzen im Verlauf von 8 Jahren angelegt wurden – es handelt sich um 1214 Stämme – sind die Ausgangsbasis für weiterführende Forschungsansätze:

Die Selektion von Antagonisten zur biologischen Kontrolle von Parasiten.

MAIFELD (1998) gelang es einen Antagonisten zu *Heterobasidion annosum* aus einer lebenden Fichte zu isolieren, der sich in umfangreichen Testreihen als geeignet für die biologischen Kontrolle des Parasiten erwies. (DFG Ob 24/14-2, SPP 322 716).

Forcierter Abbau des Fichtentotholzes durch gezieltes Ausbringen geeigneter Arten.

Totholz könnte in unseren Wäldern als natürlicher Dünger fungieren. Allerdings ist dieser Dünger nur sehr langsam wirksam und birgt die Gefahr in sich, pathogene Arten mitzuliefern. Je nach Exposition der Stämme und beeinflusst durch das jeweilige Mikroklima, sind auf den Sturmwurfflächen Stämme unterschiedlichen Zersetzungsgrades zu finden. Dabei spielt offensichtlich die Zusammensetzung der am Holzabbau beteiligten Arten eine wesentliche Rolle. Die Abbauraten der einzelnen Arten sind nur unvollständig bekannt. Welchen Einfluß die Interaktion der Arten auf die Geschwindigkeit des Holzabbaus hat, ist nicht bekannt. Es bietet sich an, nach einer geeigneten Kombination von Arten zu suchen, die den Holzabbau wirkungsvoll beschleunigen können, um damit die Nährstoffe schneller verfügbar zu machen. Ein weiterer Vorteil eines forcierten Totholzabbaus ist, daß sich pathogenen Arten wesentlich weniger Chancen zur Besiedelung dieses Substrates bieten.

6. Literatur:

BIEGERT, G.(1998): Sukzessionsprozesse auf Sturmwurfflächen – Wechselwirkungen zwischen der streuzersetzenden Mikropilzflora und dem Substrat Humusaufgabe. Dissertation, Universität Tübingen.

BUTIN H. (1989): Krankheiten der Wald- und Parkbäume. 2. Auflage, 216 S. Thieme, Stuttgart.

- DOMSCH, K. H., GAMS, W., T.-H. ANDERSON (1993): Compendium of soil fungi. Volum I+II, Reprint 1980, IHW-Verlag, Eching.
- ETHERIGE, D. E. (1954): Occurrence of a purple agar-staining fungus with decay in Alberta. Can. Dept. Agr. Forest Biol. Div., Bi-monthly Progr. Rept. 10 (4). 3-4.
- ETHERIGE, D. E. (1970): *Ascocoryne sarcoides* (Jacq. ex. Gray) Groves and Wilson and its association with decay of conifers. Fonds de recherches forestieres de l'Universite Laval Bulletin 13: Interaction of organisms in the process of decay of forest trees. 19-26.
- FISCHER, A., Hrsg. (1998): Die Entwicklung von Wald-Biozönosen nach Sturmwurf. 427 S., Ecomed-Verlag.
- FOHLMMEISTER, V. (1997): *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref.: Intersterilitätsgruppen, Klone und Pathogenität des Parasiten auf einer Sturmwurffläche bei Bad Waldsee. Diplomarbeit, Universität Tübingen.
- Garbelotto, M., Slaughter, G., Popenuck, T., Cobb, F. W., Bruns, T. D. (1997): Secondary spread of *Heterobasidion annosum* in white fir root-disease centers. Can. J. For. Res. 27 (5). 766-773.
- GHISALBERTI, E.L., K. SIVASITHAMPARAN (1991): The role of secondary metabolites produced by *Trichoderma* species in biological control (abstract). *Petria* 1.130-131.
- GÖRKE, C., (1998): Mykozönosen von Wurzel und Stamm von Jungbäumen unterschiedlicher Bestandesbegründungen. Cramer, Berlin, Stuttgart, 462 St.
- HOILAND, K., BENDIKSEN, E. (1996): Biodiversity of wood-inhabiting fungi in a boreal coniferous forest in Sor-Trondelag Country, Central Norway. *Nordic Journal of Botany* 16 (6). 643-659.
- HONOLD, A., OBERWINKLER, F. (1998): Pilze im Totholz. S. 214- 226. In: Fischer, A. (Hrsg.), Die Entwicklung von Wald-Biozönosen nach Sturmwurf. 427 S., ecomed Verlag.
- HONOLD, A., REXER, K.-H., F. OBERWINKLER (1996): Pilz-Baum-Interaktionen in Sturmwurfflächen und stehenden Nachbarbeständen. *Veröff. PAÖ* 16. 341-355.
- HONOLD, A., REXER, K.-H., F. OBERWINKLER (1997): Pilze in und auf Totholz: Eine Chance für den Naturschutz oder eine Gefahr für den Wirtschaftswald? *Veröff. PAÖ* 22. 153-162.
- HUSE, K.J. (1981): The distribution of fungi in sound-looking stems of *Picea abies* in Norway. *Eur. J. For. Path.* 11. 1-6.
- JAHN, H. (1979): Pilze die an Holz wachsen. 1. Aufl., 268 S. Busse, Herford.
- KIRSCHNER, R. (1998): Diversität mit Borkenkäfern assoziierter filamentöser Mikro-pilze. Dissertation, Universität Tübingen.
- LINDBLAD, I. (1997): Wood-inhabiting fungi of fallen logs of Norway spruce: relations of forest management and substrat quality. *Nordic Journal of Botany* 18 (2): 243-255.

- LUSCHKA, N. (1993): Die Pilze des Nationalparks Bayrischer Wald. *Hoppea* 53. 5-363.
- MAIFELD, D (1998): Endophytische Pilze der Fichte (*Picea abies* L.Karst.) – Neue Aspekte zur biologischen Kontrolle von *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. Dissertation, Universität Tübingen.
- METZLER, B. (1997): Quantitative assessment of fungal colonization in Norway spruce after green pruning. *Eur. J. For. Path.* 27. 1-11.
- RENVALL, P. (1995): Community structure and dynamics of wood-rotting Basidiomycetes on decomposing conifer trunks in northern Finland. *Karstenia* 35. 1-51.
- REXER, K.-H., HONOLD, A., OBERWINKLER, F. (1995): Pilz-Baum-Interaktionen in Sturmwurfflächen und stehenden Nachbarbeständen. *Veröff. PAÖ* 12. 117-129.
- ROLL-HANSEN F., H. ROLL-HANSEN (1979): Microflora of sound-looking wood in *Picea abies* stems. *Eur. J. For. Path.* 9. 308-316.
- ROLL-HANSEN F., H. ROLL-HANSEN (1980): Microorganismen which invade *Picea abies* in seasonal stem wounds. II. Ascomycetes, Fungi imperfecti, and Bacteria. General discussion, Hymenomycetes included. *Eur. J. For. Path.* 10. 396-410.
- SCHÖNHAR, S. (1996): *Resinicium bicolor* als Kernfäuleerreger in Fichtenbeständen auf basenreichen Böden. *Allg. Forst- und Jagdzeitung* 167 (4). 86-89.
- STONE, J., O. PETRINI, (1997): Endophytes of forest trees: a model for fungus-plant interaction. S. 129-140. - In : Esser, K., P.A. Lemke: *The Mycota. Volume V, Part B: Carroll, G.C., P. Tudzynski: Plant Relationships.* 288S. Springer, (1997).
- VASILIAUSKAS, R., STENLID, J., M. JOHANNSSON (1996): Fungi in bark peeling wounds of *Picea abies* in central Sweden. *Eur. J. For. Path.* 26. 285-296.
- WHITNEY, R. D. (1995): Root-rotting fungi in white spruce, black spruce and balsam fir in northern Ontario. *Can. J. For. Res.* 25 (8). 1209-1230.