

Zeitschrift: Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen = Swiss forestry journal = Journal forestier suisse
Herausgeber: Schweizerischer Forstverein
Band: 145 (1994)
Heft: 11

Artikel: Angriff und Abwehr im Baum : die Entstehung von Kernfäulen
Autor: Holdenrieder, Ottmar
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-766635>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 02.05.2026

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

Angriff und Abwehr im Baum: Die Entstehung von Kernfäulen¹

Von Ottmar Holdenrieder

FDK 161: 172: 44: 844

Der Angriff des Erregers

Die Kernfäule ist eine Holzersetzung im Kern, das heisst im nicht mehr lebenden Teil des Baumes. Der Baum überlebt eine solche Fäule in der Regel viele Jahre; von aussen sieht man lange Zeit nichts. Erst bei der Holzernte oder nach einem Windbruch zeigt sich der Schaden. Kernfäulen werden immer von Pilzen verursacht. In der Regel sind das Basidiomyceten, besonders häufig Vertreter der Porlinge (*Polyporaceae* s.l.); aber auch einzelne Ascomyceten können als Kernfäuleerreger auftreten (zum Beispiel *Ustulina deusta* an verschiedenen Laubbäumen).

Bevor eine Kernfäule entstehen kann, müssen zwei Voraussetzungen erfüllt sein:

1. Der Fäuleerreger und der Baum müssen zusammentreffen. Um zum Baum zu gelangen, hat der Erreger folgende Möglichkeiten: Er kann sich durch Wachstum seines Mycel über kurze Strecken von Baum zu Baum ausbreiten und/oder durch Sporenflug mit dem Wind grosse Distanzen überbrücken. Gelegentlich erfolgt auch eine Übertragung der Sporen mit Tieren. Der Baum kann aber auch zum Pilz kommen, zum Beispiel durch natürliche Ansamung oder Pflanzung. Kernfäuleerreger können in Baumstümpfen, zum Teil auch im Boden, jahrzehntelang als Pilzmyzel überdauern und abwarten, bis ein Baum verfügbar wird.
2. Der Pilz muss in das Kernholz gelangen. Das bedeutet, er muss die lebenden Gewebe des Baumes überwinden oder umgehen.

Kernfäulepilze sind hochspezialisierte Organismen, die über folgende Fähigkeiten verfügen: a) Sie können in das Kernholz eindringen. b) Sie können sich im Kernholz ausbreiten und es abbauen. Während dieser Lebens-

¹ Bearbeitete Fassung eines Referats, gehalten am 22. November 1993 im Rahmen der Montagskolloquien der Abteilung für Forstwissenschaften der ETH Zürich.

phase muss der Pilz mit den sehr speziellen Umweltbedingungen im Kern, zum Beispiel Sauerstoffmangel, zurecht kommen. c) Sie können ihr Substrat nach dem Tod des Baumes gegen saprophytische Konkurrenzpilze verteidigen, zumindest so lange, bis sie sich fortpflanzen können. Eine Alternative zu c) ist die Fruchtkörperbildung am lebenden Baum. Dabei muss der Pilz eine geeignete Öffnung am Baum finden (zum Beispiel verkernte Aststümpfe), oder er muss den Splint und die Rinde von innen her abtöten und durchwachsen.

Dieser Aufwand lohnt sich für den Pilz durchaus: Unter natürlichen Bedingungen werden Kernfäuleerreger während der längsten Zeit ihres Lebens durch den lebenden Teil des Baumes vor Umwelteinflüssen geschützt. Ausserdem erhalten sie eine kontinuierliche «Futtermittellieferung», denn auch der Kern vergrössert sein Volumen: Im Idealfall stirbt jedes Jahr der innerste Ring des Splints ab und steht dem Pilz als Nahrung zur Verfügung. Der Baum «spürt» davon offenbar nichts, er lebt so lange, bis er aufgrund mechanischer Instabilität bricht oder bis der Pilz auch den Splint angreift und damit die Wasser- und Nährstoffversorgung der Krone unterbricht. Die Beziehung zwischen Pilz und Baum ist ein labiles Gleichgewicht zwischen Angriff und Abwehr. Der Pilz produziert andauernd Stoffwechselprodukte, die in das Gewebe des Baumes diffundieren und mit denen sich der Baum auseinandersetzen muss. Einige dieser Substanzen werden vom Pilz nur dann produziert, wenn er mit lebenden Geweben des Wirtes oder mit konkurrierenden Pilzen in Kontakt kommt. Der Wurzelschwamm (*Heterobasidion annosum*) und der Dunkle Hallimasch (*Armillaria ostoyae*) bilden viele solche Stoffe, die als ökologische Metaboliten bezeichnet werden (J. Sonnenbichler et al. 1989, H. Peipp und J. Sonnenbichler 1992).

Die Abwehr durch den Baum

Einige Pilze haben sich so gut an die besondere Situation im Kernholz angepasst, dass sie ausserhalb lebender Bäume auf Dauer keine Chance hätten. *Heterobasidion annosum* ist hier ein Beispiel. Dieser Pilz kann das einmal besiedelte Holz zwar über Jahrzehnte erfolgreich gegen saprophytische Konkurrenten verteidigen, neu besiedeln kann er aber nur stark geschwächte oder ganz frisch abgestorbene Gewebe oder Kernholz im lebendem Baum, wo in der Regel keine Konkurrenz vorhanden ist.

Kernfäuleerreger besiedeln also eine spezifische ökologische Nische innerhalb des Baumes. Um ihr Verhalten zu verstehen, muss man eine Vorstellung von der Struktur des Baumes haben. Bäume bestehen aus Wurzeln, Stamm und Krone. Diese sind in Schichten aufgebaut. Alle diese Schichten können als mehr oder weniger gut wirksame Barrieren gegen eindringende Fäuleerreger wirken: Borke oder Periderm, lebende Rindengewebe, Kambium, lebendes Splintholz, totes Kernholz. Ein Baum ist – stark vereinfacht – gleichsam ein

toter Kern, umgeben von einem lebenden Mantel. Der lebende Mantel wächst kontinuierlich nach aussen und stirbt nach innen (Kernholzbildung) und nach aussen ab (Borkebildung).

Ein Baum besteht aber nicht nur aus den genannten «Schichten», sondern er ist viel feiner gegliedert: Bereits die Rinde besteht aus zahlreichen Schichten. Im Holz gibt es Jahrringe mit Früh- und Spätholz, die Leitelemente können durch verschiedene Mechanismen blockiert sein, kleinere Bereiche sind durch Markstrahlen abgegrenzt. Diese anatomischen Strukturen kann man als Teil des Abwehrsystems im Baum verstehen. Neben diesen vorgebildeten Strukturen (präinfektionelle Resistenzmechanismen) gibt es noch weitere Barrieren, die erst nach einer Infektion wirksam werden (postinfektionelle Resistenzmechanismen, zum Beispiel zusätzliche Verdickungen der Zellwände).

Der Baum ist also ein sehr stark «kompartimentiertes» System, sein Ziel liegt in der Begrenzung von Schäden aller Art. Es kommt in der Regel auch zu keiner «Heilung» der geschädigten Gewebe, sondern diese werden an anderer Stelle durch neue ersetzt. Dies ist ein grundsätzlicher Unterschied zwischen Baum und Mensch, der lange Zeit nicht erkannt wurde. Die oft unbewusste Gleichsetzung von Mensch und Baum führte zur Entwicklung einer «Baumchirurgie», die oft mehr Schäden verursachte als behob. Erst relativ neue Forschungen führten zu einem besseren Verständnis der einzigartigen Lebensform Baum. Für den Umgang mit Bäumen sind diese Erkenntnisse von erheblicher praktischer Konsequenz (A. Shigo 1990).

Ich möchte nun den Weg eines Kernfäuleerregers in den Baum hinein und die Reaktionen des Baumes auf diesen Angriff beschreiben.

Abwehr in der Rinde

Die Rinde besteht an ihrer Peripherie aus toten Geweben. Die Zellwände dieser Gewebe sind oft dick und/oder verkorkt, das heisst wasserabweisend und schlecht verdaulich. Ihr Zellinhalt besteht häufig aus phenolischen Stoffen, die für Pilze schwer angreifbar bzw. giftig sind (*Abbildung 1*). Trotzdem können diese Gewebe von Pilzen besiedelt werden. Für Kernfäuleerreger sind solche toten Rindengewebe aber eher ein Hindernis, denn sie sind meist von einer besonderen Mikroflora, den Phellogphyten, besiedelt (T. Kowalski und R. Kehr 1992). So wurden zum Beispiel in den Phellemzellen und auf der Oberfläche (Rhizoplane) gesunder verholzter Fichtenwurzeln über 120 Pilzarten nachgewiesen, von denen viele als schwache fakultative Parasiten gelten (O. Holdenrieder und T. N. Sieber 1992). Vermutlich sind sie aber eher als Verbündete des Baumes bei der Abwehr von Kernfäuleerregern zu betrachten. Diese Besiedler der äussersten Gewebe des Baumes fungieren einerseits als

«bodyguards» für den Baum, da sie mit anderen Organismen um dieses Substrat konkurrieren, andererseits aber auch als «sparring partner» für das angrenzende lebende Rindengewebe. Dieses wird durch die ständige Präsenz solcher Mikroorganismen sehr wahrscheinlich in einen dauernden Zustand der Verteidigungsbereitschaft versetzt. Ohne diese «Begleitpilze» würde die Wurzel sehr wahrscheinlich weniger Abwehrstoffe bilden. Aber auch der Angriff von Kernfäuleerregern löst die Bildung solcher Stoffe aus (M. Lindberg et al. 1992). Kernfäuleerreger müssen diesen Schutzwall aus lebenden Pilzen und schwerverdaulichen Zellen durchdringen.

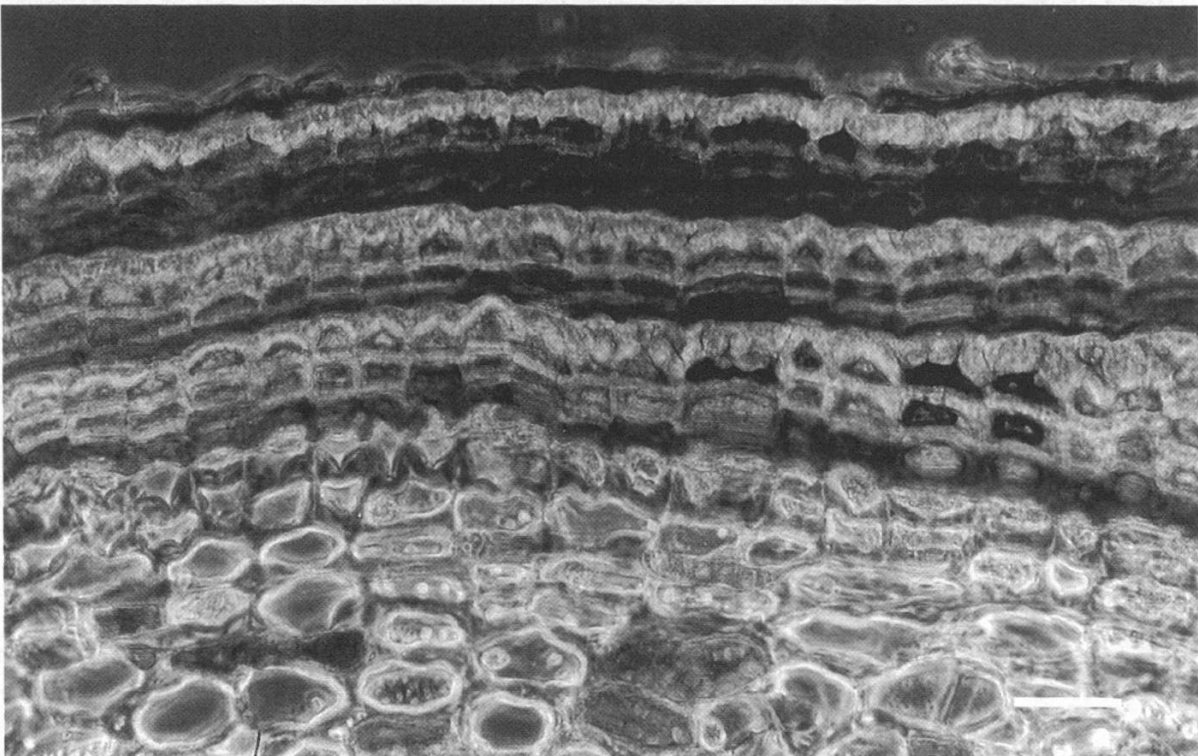


Abbildung 1. Querschnitt durch die Peripherie der Rinde einer 10 Jahre alten Fichtenwurzel. Die lebenden Rindengewebe (untere Bildhälfte) sind durch ein mehrschichtiges Periderm aus abwechselnden Schichten Steinkork (dickwandige Zellen, hell) und Phlobaphenkork (Zellinhalt durch Einlagerung phenolischer Stoffe dunkel gefärbt) gegen die Umwelt abgegrenzt. Masstab 0,1 mm.

Ein Durchdringen der Rinde gelingt am besten, wenn viele Pilzhyphen gemeinsam angreifen. Die Rhizomorphen des Hallimasch (Abbildung 2) sind ein klassisches Beispiel dafür. Sie bestehen aus einem Bündel von Hunderten von Pilzhyphen, haben eine dicke Wand, die sie gegen konkurrierende Bodenorganismen schützt, und scheiden an ihrer Spitze Enzyme und Toxine aus (K. I. Mallett und N. Colotelo 1984). Diese Stoffwechselprodukte diffundieren zu den lebenden Zellen in tieferen Rindenschichten und lösen dort die Bildung von baumeigenen Abwehrstoffen aus. Solche Abwehrstoffe sind zum Beispiel Chitinasen (Verdauungsenzyme, welche die Pilzzellwand auflösen), Lignin

und Suberin, welche die Zellwände im Rindengewebe abdichten, und verschiedene Phytoalexine (pflanzeigene antibiotische Stoffe, die für den eindringenden Erreger giftig sind).

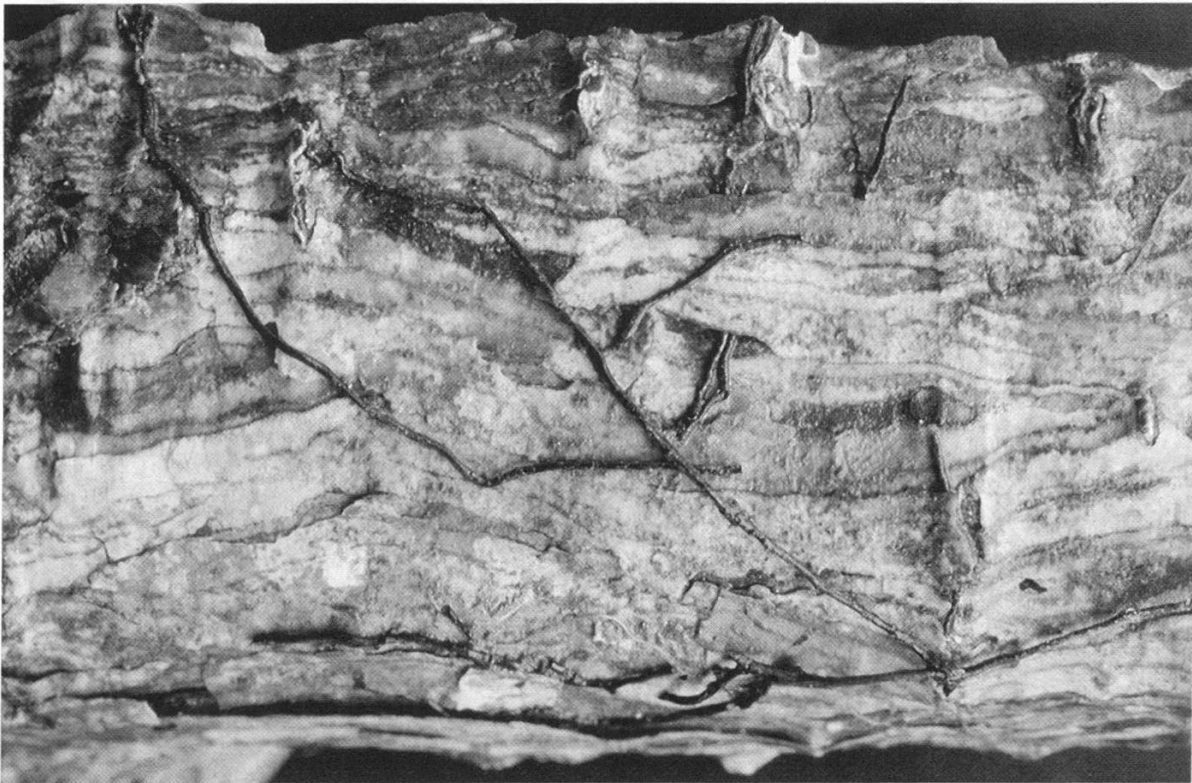


Abbildung 2. Dunkle schnurähnliche Rhizomorphen (*Rhizomorpha subterranea*) des Hallimasch auf der Oberfläche einer Fichtenwurzel (Durchmesser der Rhizomorphen etwa 1 mm).

Ein Teil der vom Pilz vergifteten Zellen stirbt ab. Dann beginnen sich die überlebenden Rindenparenchymzellen am Rand des geschädigten Gewebes zu teilen und bilden ein neues Abschlussgewebe, das nekrophylaktische Periderm. Dieses Gewebe besteht an seiner Peripherie aus einem lückenlosen Zellverband, dessen Wände verkorkt und dadurch wasserundurchlässig sind (S. Woodward 1992). Die Stoffwechselprodukte des angreifenden Fäuleerregers können so nicht zu den lebenden Zellen diffundieren.

Gesunde Gewebe können sich meist in der dargestellten Form verteidigen. Sie reagieren dabei auf eindringende Pilze und mechanische Verletzungen in sehr ähnlicher Weise. Nach einer Schwächung des Baumes, zum Beispiel durch Trockenheit, ist aber der Pilz häufig im Vorteil. Auch ausserhalb der Vegetationsperiode kann der Baum nicht oder nur schlecht reagieren, während Pilze auch zu dieser Zeit durchaus aktiv sind. So kann zum Beispiel der Hallimasch sogar den äusserst widerstandsfähigen Korkstoff (Suberin) und phenolische Stoffe abbauen (M. J. Swift 1965). Der Baum versucht im darauf folgenden Sommer, den eindringenden Pilz wieder auszugrenzen. Dieses Wechselspiel aus Angriff und Verteidigung kann sich über mehrere Jahre wiederholen und

zur Bildung von auffälligen «Peridermpaketen» führen (Abbildung 3). Wenn der Baum aber durch ungünstige Umweltbedingungen geschwächt wird, kann der Pilz bis zum Kambium vordringen und sich im Holz und im inneren Rindenbereich ausbreiten (D. J. Morrison et al. 1991).

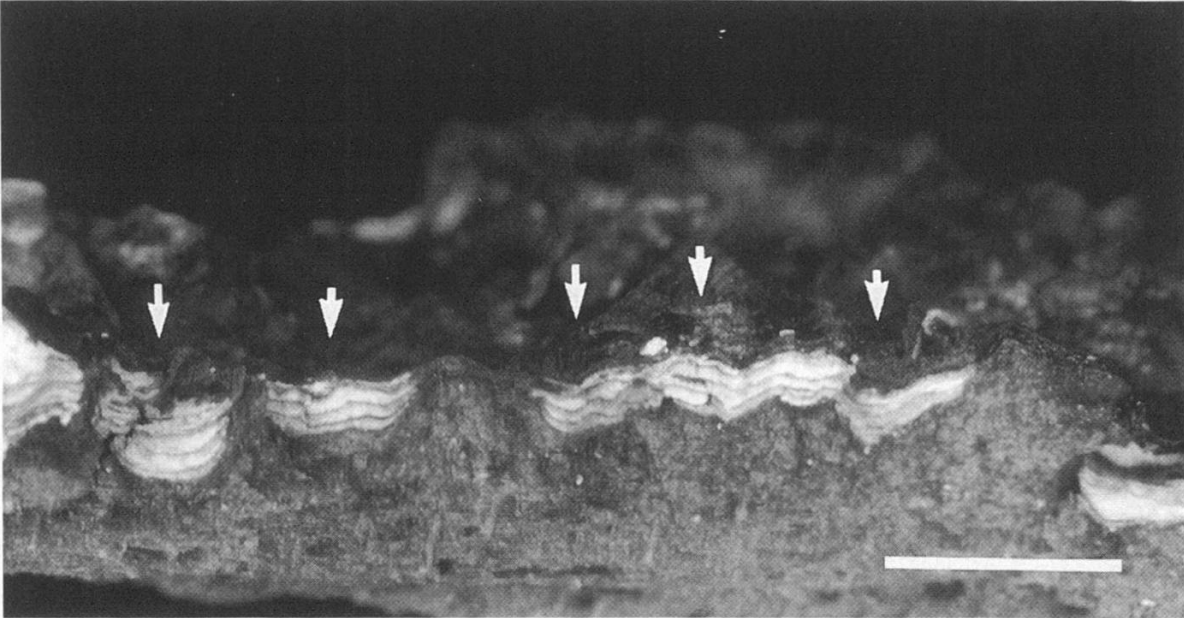


Abbildung 3. Querbruch durch ein vom Hallimasch angegriffenes Rindenstück am Wurzelhals einer Fichte. Der Pilz versuchte, sich an mehreren Stellen (Pfeile) mit Rhizomorphen einzubohren; der Baum konnte diesen Angriff durch die Bildung von Wundperiderm abwehren. Das aktuell wirksame Abwehrgewebe befindet sich am unteren Rand der hellen «Peridermpakete». Die darüber liegenden älteren Peridermschichten wurden durch die Einwirkung von aggressiven Stoffwechselprodukten des Pilzes ausgebleicht und erscheinen dadurch weiss. Massstab: 1 cm.

Neben diesem direkten Durchwachsen der Rinde gibt es verschiedene weitere Eintrittspforten für weniger aggressive Pilze. Einzelne Kernfäuleerreger, zum Beispiel der Braunfäuleerreger *Phaeolus schweinitzii*, können keine ausreichend aggressiven Stoffwechselprodukte bilden, um die Rinde bis zum Kambium abzutöten. Dieser Porling hat sich deshalb darauf spezialisiert, den erfolgreichen Hallimasch anzugreifen, ihn abzutöten und auf diesem Weg in den Baum einzudringen (D. K. Barrett und B. J. W. Greig, 1984).

Häufiger aber gelangen solche weniger aggressiven Pilze durch Wunden (zum Beispiel Rückeschäden, Steinschlag, absterbende Äste oder Wurzeln) in das Innere des Baumes. Eine besondere Rolle spielen hier Baumstümpfe: Ein Baumstumpf ist, so lange er noch lebt, nichts anderes als ein Baum mit einer sehr grossen Wunde. Kernfäuleerreger können hier leicht eindringen und durch den Abbau des Stock- und Wurzelholzes eine erhebliche Biomasse entwickeln. Mit Hilfe dieser angesammelten Energievorräte können sie dann benachbarte Bäume angreifen. Dies geht oft über Wurzelverwachsungen, die im Wald sehr häufig vorkommen (A. H. Epstein 1978).

Auch absterbende Wurzeln (zum Beispiel durch Bodenverdichtung) können sich nicht gegen eine Infektion wehren. Bei der Fichte kommt sehr wahrscheinlich der in der Jugend gebildeten Pfahlwurzel hierbei eine besondere Bedeutung zu. Diese Pfahlwurzel stirbt nämlich in höherem Alter des Baumes, vermutlich infolge des zunehmenden Gewichtes des Baumes, oft ab (L. Dimitri 1969). Meist hat die Pfahlwurzel zu diesem Zeitpunkt schon Kernholz gebildet, und es ergibt sich so ein Korridor aus toten Geweben von aussen bis zum Kern. Diesen benutzt der Pilz, um in das Innere des Baumes zu gelangen. Im Kronenbereich gibt es ein analoges Phänomen: Der amerikanische Tannen-Kernfäuleerreger *Echinodontium tinctorium* befällt kleine, absterbende Äste. Dann überdauert er im Aststumpf mehrere Jahrzehnte bis dieser infolge des Dickenwachstums des Stammes langsam «in den Baum hineinwandert» und mit dem Kernholz Kontakt erhält. Erst dann breitet er sich im Kern aus (A. Sinclair et al. 1987: 348). In der Regel werden absterbende Äste aber von harmlosen Pilzen besiedelt, die nicht so lange dort aushalten können. Solche «Astreiniger» konkurrieren mit Kernfäuleerregern und helfen dem Baum, deren Eindringen zu verhindern (H. Butin und T. Kowalski 1990).

Abwehr im Splintholz: Das CODIT-Konzept

Wenn es einem Pilz schliesslich gelungen ist, die Rinde zu durchdringen oder zu umgehen, dann muss er sich mit dem Splintholz auseinandersetzen. Im Gegensatz zum Kernholz lebt das Splintholz, das heisst zumindest ein Teil seiner Zellen lebt. Auf Volumen-Basis sind zwar rund 90 % des Splints tot und nur 10 % des Gewebes lebend, auf Basis der Zellanzahl leben jedoch etwa 90 % der Zellen und nur 10 % sind tot (A. Shigo 1990). Diese lebenden Zellen können – ähnlich wie die der Rinde – auf einen Angriff reagieren.

Im Splintholz und zum Teil auch im Kern werden Abgrenzungsmechanismen wirksam, deren Kenntnis wir in erster Linie dem Amerikaner Alex Shigo und seinen Mitarbeitern und Mitarbeiterinnen verdanken. Zu diesem Zweck wurden Tausende von Bäumen mit der Motorsäge zerschnitten – und zwar auch längs, denn Querschnitte vermitteln nur ein unvollständiges Bild. Aus diesen Beobachtungen wurde eine Modellvorstellung mit dem Kürzel CODIT (Compartmentalization of Decay in Trees [Eingrenzung von Fäule im Baum], A. Shigo und G. Marx 1977) entwickelt. Man kann damit erklären, warum sich Fäulen oder Holzverfärbungen in ganz charakteristischen Mustern ausbreiten. So erscheint im Stammquerschnitt eine Fäule oft als Dreieck bzw. Trapez, oder sie bleibt mit rundem Querschnitt im zentralen Bereich des Stammes scharf begrenzt (Abbildung 5). Gelegentlich treten auch ringförmige Fäulen auf.

Das CODIT-Konzept besagt im wesentlichen folgendes: Wenn ein Fäuleerreger in das Splintholz eindringt, muss er verschiedene Hindernisse über-

winden, die teils bereits vor der Pilzinfektion vorhanden sind und teils erst nach der Infektion gebildet werden. Man kann sich diese Hindernisse grob als «Wände» vorstellen, sollte das aber nicht zu mechanistisch sehen. Es lassen sich vier solche Hindernisse unterscheiden (*Abbildungen 4, 5*):

Hindernis 1: Verschluss der Leitelemente (Abbildung 4). Dies kann durch Thyllenbildung, Schliessung der Hoftüpfel oder Einlagerung von gummiartigen Stoffen erfolgen. Dieses Hindernis stoppt die Ausbreitung in axialer Richtung. Je nachdem, ob dieser Verschluss schnell oder langsam erfolgt, bzw. ob diese Barriere mehr oder weniger wirksam ist, ist der säulenförmige Holzbereich, den ein Pilz besiedeln kann, kurz oder lang.

Hindernis 2: Das normal gebildete Spätholz (Abbildung 4). Dickwandige Zellen sind für einen Pilz schwerer zu durchwachsen als dünnwandige. Die Ausbreitung in Richtung auf das Stammzentrum wird so passiv verlangsamt. Lebende Holzparenchymzellen im Splint können sich zusätzlich aktiv an der Abwehr beteiligen.

Hindernis 3: Die Markstrahlen (Abbildung 4). Als lebende Zellen können sie mit der Produktion von Abwehrstoffen reagieren. Die Markstrahlen bilden aber keine durchgehende «Wand», sondern stecken gleichsam als viele kleine bandförmige Hindernisse radial im Holz. Ihre Wirkung zeigt sich in der tangentialen Begrenzung der Fäule im Stammquerschnitt.

Hindernis 4: Die «Barrierezone» (Abbildungen 5 bis 7). Dies ist ein besonderes, mit Abwehrstoffen angereichertes Gewebe in dem Jahrring, der nach der Verletzung gebildet wird. Es grenzt das «alte» Holz, das vor der Verletzung gebildet wurde, von dem neu gebildeten ab. Seine Ausdehnung hängt von der Intensität des Angriffes bzw. der Grösse der Wunde und von der Vitalität des Baumes ab. Die Barrierezone ist in der Regel viel grösser als die Wunde und umfasst oft den ganzen Stammumfang. Die Barrierezone ist sehr wirksam und verursacht oft eine scharfe Grenze zwischen völlig verfaultem und gesundem Holz (*Abbildung 6*). Diese Abgrenzung ist auch dann noch wirksam, wenn das Holz im Verlauf der normalen Alterung zu Kernholz geworden ist. Infolge wiederholter Verletzungen zu verschiedenen Zeitpunkten und an verschiedenen Stellen können sich mehrere Barrierezonen entwickeln. In das Holz eingedrungene Pilze können sich in der Regel nur innerhalb eines durch benachbarte Barrierezonen gebildeten Kompartimentes ausbreiten. So können sehr komplizierte Fäulemuster entstehen (*Abbildung 8*).

Der Baum reagiert also auf Verletzungen und Angriffe sehr effizient; er verteidigt sich selbst am besten. Durch chemische Wundbehandlungsmittel können die baumeigenen Abwehrmechanismen nur sehr unvollkommen nachgeahmt werden. Wir lernen daraus, dass diese natürlichen Barrieren bei baumchirurgischen Eingriffen niemals zerstört werden sollten.

Diese Modellvorstellung von A. Shigo wurde wiederholt diskutiert und auch kritisiert, weil sie die Bedeutung des Wassergehaltes im Holz nicht erwähnt und nicht ausreichend zwischen der Reaktion im lebenden Splint und

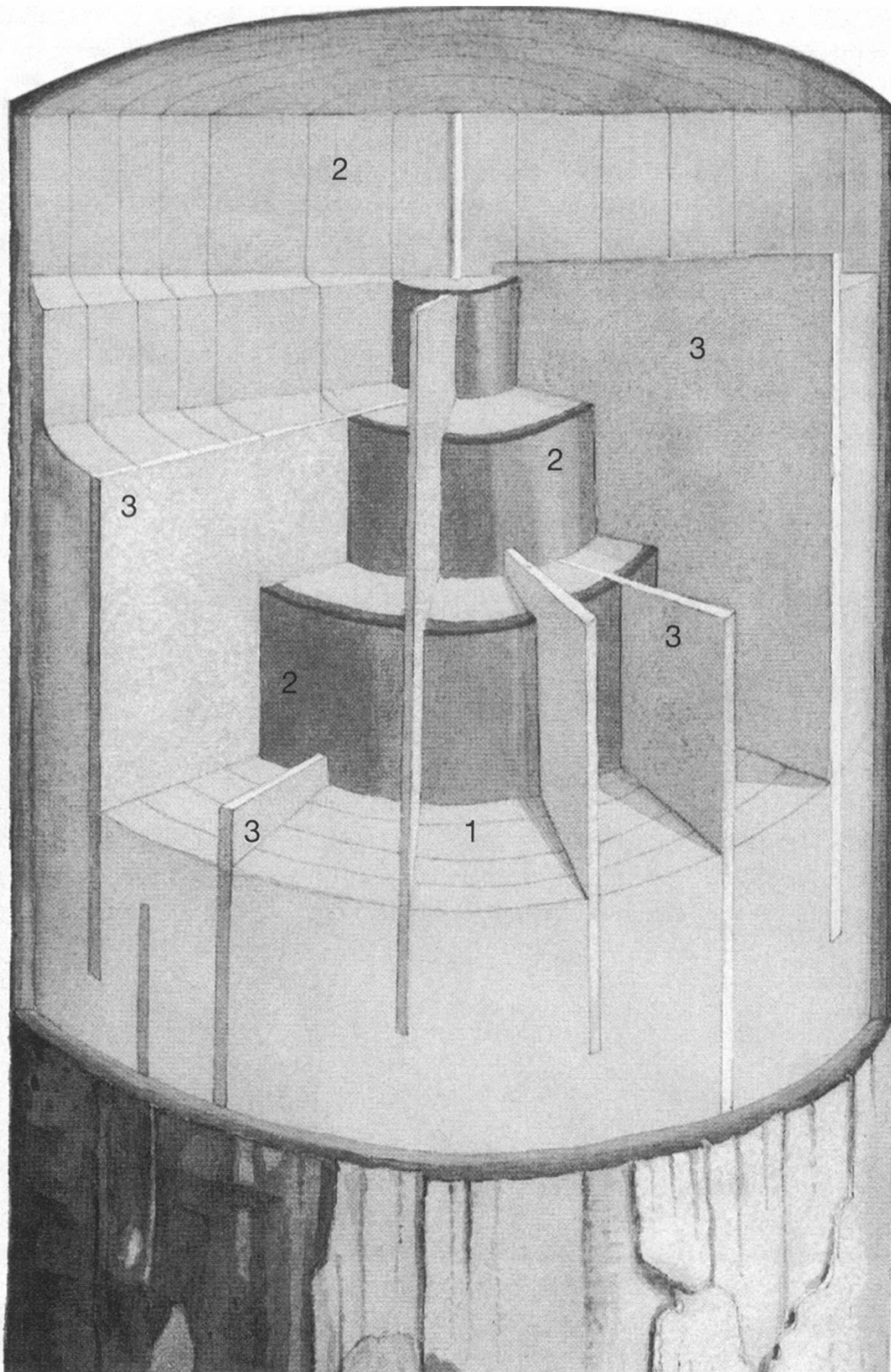


Abbildung 4. Aufgeschnittener Baumstamm mit schematischer Darstellung der Kompartimentierung: 1 Verschluss der Leitelemente in axialer Richtung. 2 Spätholz als Barriere in radialer Richtung. 3 Markstrahlen als Barriere in tangentialer Richtung. Der Holzkörper des einzelnen Jahresringes wird durch diese Strukturen in zahlreiche, voneinander abgegrenzte Bereiche aufgeteilt. Die Barrierezone, die sich erst nach einer Verletzung entwickelt, ist hier nicht dargestellt (Abbildung aus A. L. Shigo und H. G. Marx 1977).

im toten Kern differenziert (*L. Boddy* und *A. D. M. Rayner* 1983). Fäuleerreger können bei hohem Wassergehalt im Substrat wegen Sauerstoffmangel nicht wachsen. Dies wird zum Beispiel bei der Nasslagerung von Holz praktisch ausgenutzt. Im lebenden Baum ist der Wassergehalt im Splint während der meisten Zeit des Jahres so hoch, dass sich Pilze bereits allein aus diesem Grund nicht darin ausbreiten können. *W. Liese* und *D. Dujesiefken* (1989) haben deshalb vorgeschlagen, die Abkürzung CODIT etwas allgemeiner als «Compartmentalization of Damage in Trees» («Schadensbegrenzung im Baum») zu verstehen. Dies bedeutet, dass der Baum durch diese Kompartimentierung die Ausbreitung von Schäden aller Art begrenzt. Dies gilt insbesondere für das Eindringen von Luft, das zu einer Unterbrechung der Wasserleitfähigkeit des Holzes führt. Die Wirkung gegen Fäuleerreger ist vielleicht eher ein Nebeneffekt dieser sehr unspezifischen Abwehrreaktion.

Das Konzept von Shigo konzentriert sich auf von aussen eindringende Schädigungen. Ein Kernfäuleerreger jedoch, der zum Beispiel über eine Wur-



Abbildung 5. Querschnitt durch einen kernfaulen Buchenstamm (Durchmesser etwa 50 cm). Diese Kernfäule entwickelte sich sehr wahrscheinlich infolge einer grossen Verletzung an der Stammbasis, die im Laufe der Jahre vollständig überwältigt wurde (erkennbar oben links). Im Jahr nach der Verletzung bildete sich eine den ganzen Stamm umfassende Barrierezone. Diese verhinderte die Ausbreitung des Pilzes in das nach der Verletzung neu gebildete Holz so effektiv, dass der Pilz nach völliger Zerstörung des innerhalb dieser Barriere befindlichen Holzes abstarb und einen Hohlraum hinterliess. Die mit blossen Auge fast unsichtbare Barrierezone am Rand des Hohlraums blieb erhalten (vgl. *Abbildung 6*).

zel von unten her in den Baum eindringt und sich dann axial und auch radial im Stamm ausbreitet, kommt «von innen». Hier hat der Baum schlechtere Möglichkeiten zur Reaktion. Die Abwehr gegen einen Pilz von innen ist offenbar viel schwächer als gegen einen von aussen eindringenden Erreger. Das Splintholz verliert mit zunehmendem Alter graduell seine Abwehrfähigkeit. Im Idealfall besiedelt der Kernfäuleerreger jedes Jahr nur den ältesten (innersten) Splintholzring, der sich bereits in der Uebergangsphase zum Kernholz befindet. Obwohl die unmittelbar an die Kernfäule angrenzenden Jahrringe des Splintholzes mit der Bildung von Abwehrstoffen reagieren, wird das entfernter gelegene Kambium offenbar nicht von dem Angriff des Pilzes beeinflusst. Deshalb bildet sich in diesem Fall keine Barrierezone. Für den Pilz ist dies von Vorteil, denn wenn er die Bildung einer so wirksamen Barriere auslösen würde, könnte er sich nur bis an diese Grenze ausbreiten und bliebe schliesslich im Baumstamm gefangen. Wie der Pilz seinen Angriff bzw. der Baum seine Abwehr so fein dosiert, das wissen wir nicht. Hier gibt es noch viel zu erforschen.

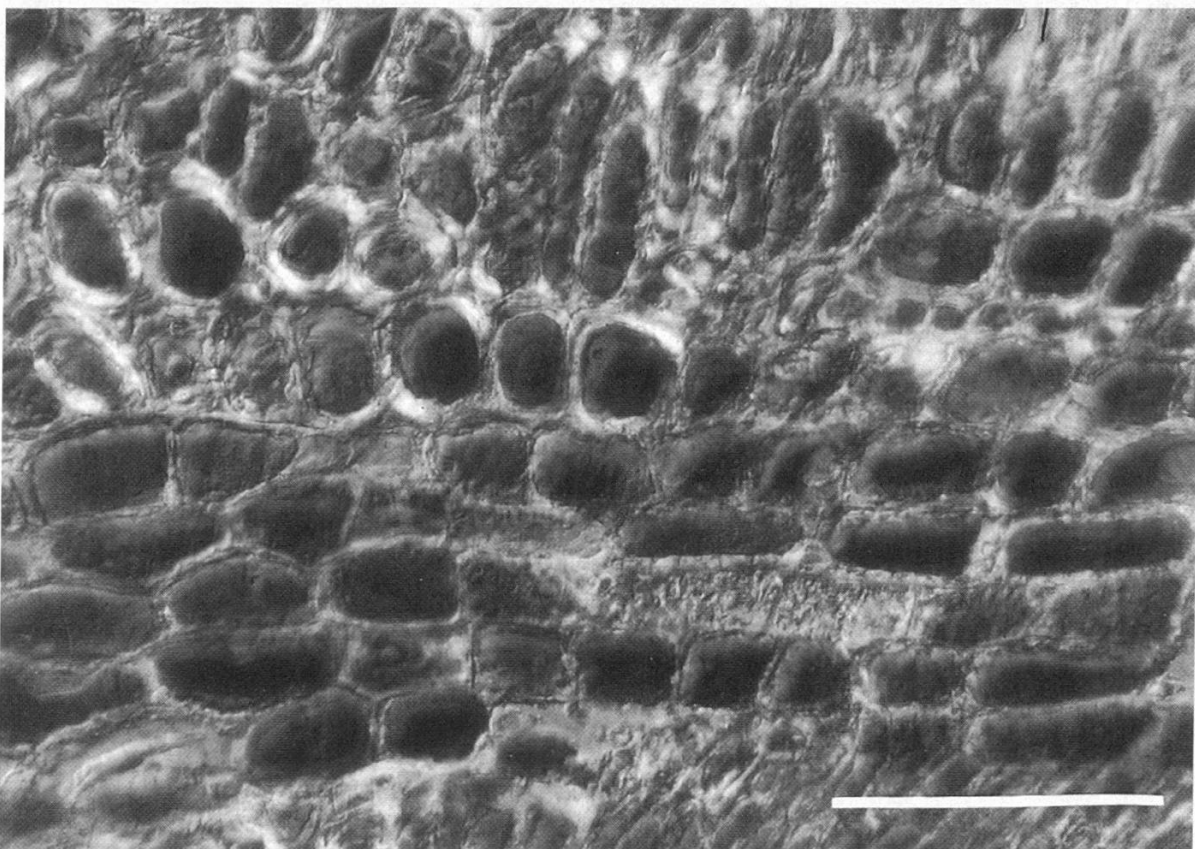
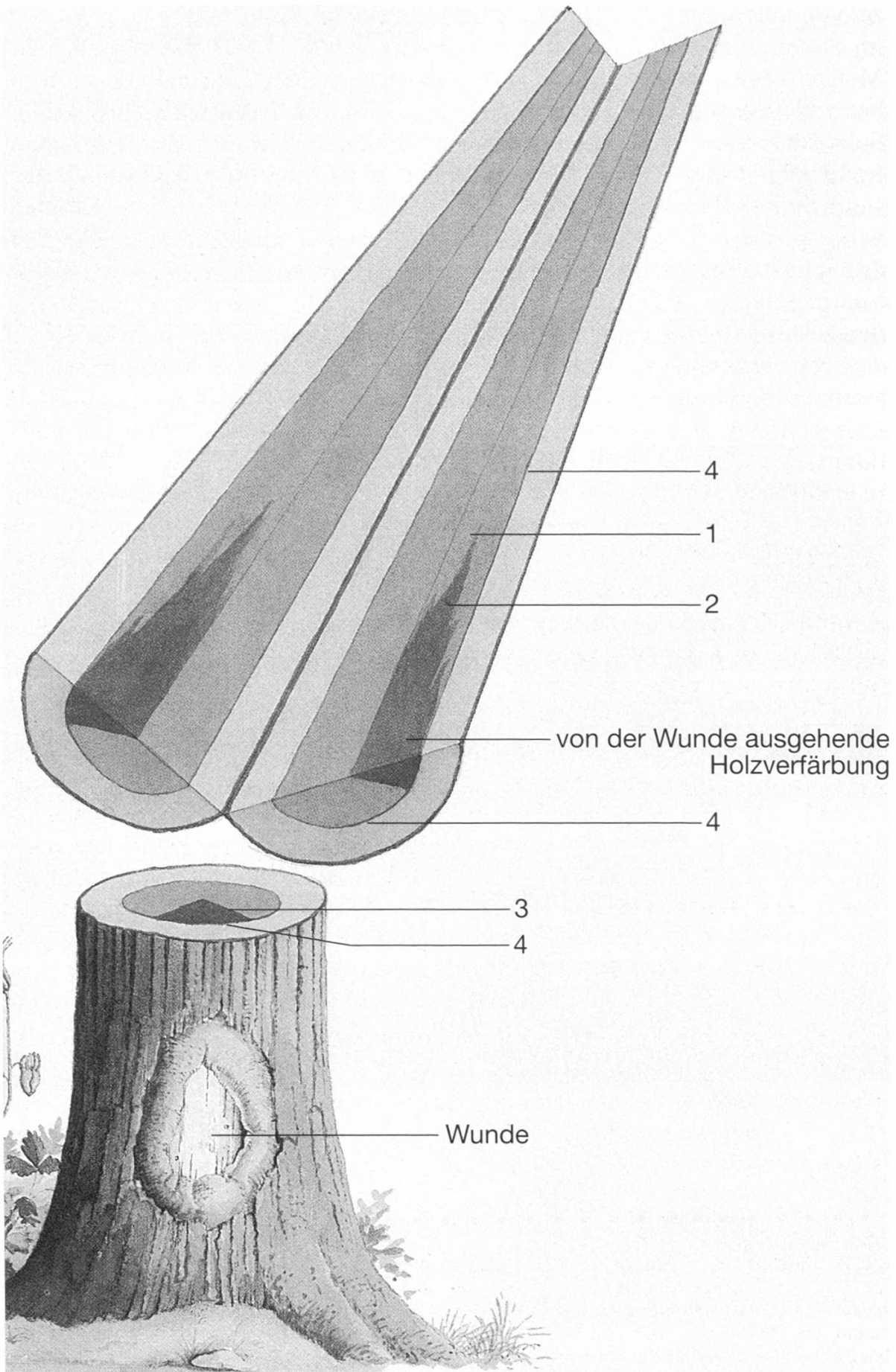


Abbildung 6. Querschnitt durch die Barrierezone an der Grenze des Hohlraumes im Buchenstamm von *Abbildung 5*. Im Lichtmikroskop sind dunkle Einlagerungen phenolischer Stoffe in den Zellen erkennbar. Massstab 0,1 mm.



Abwehr im Kernholz

Das Kernholz ist tot, kann es sich überhaupt noch «wehren»? Auch nach dem Tod sind die vorgebildeten anatomischen Barrieren wie Spätholz und eventuell gebildete Barrierezonen noch vorhanden und wirksam. Ausserdem können auch in toten Zellen noch chemische Reaktionen ablaufen, die die Ausbreitung des Pilzes behindern.

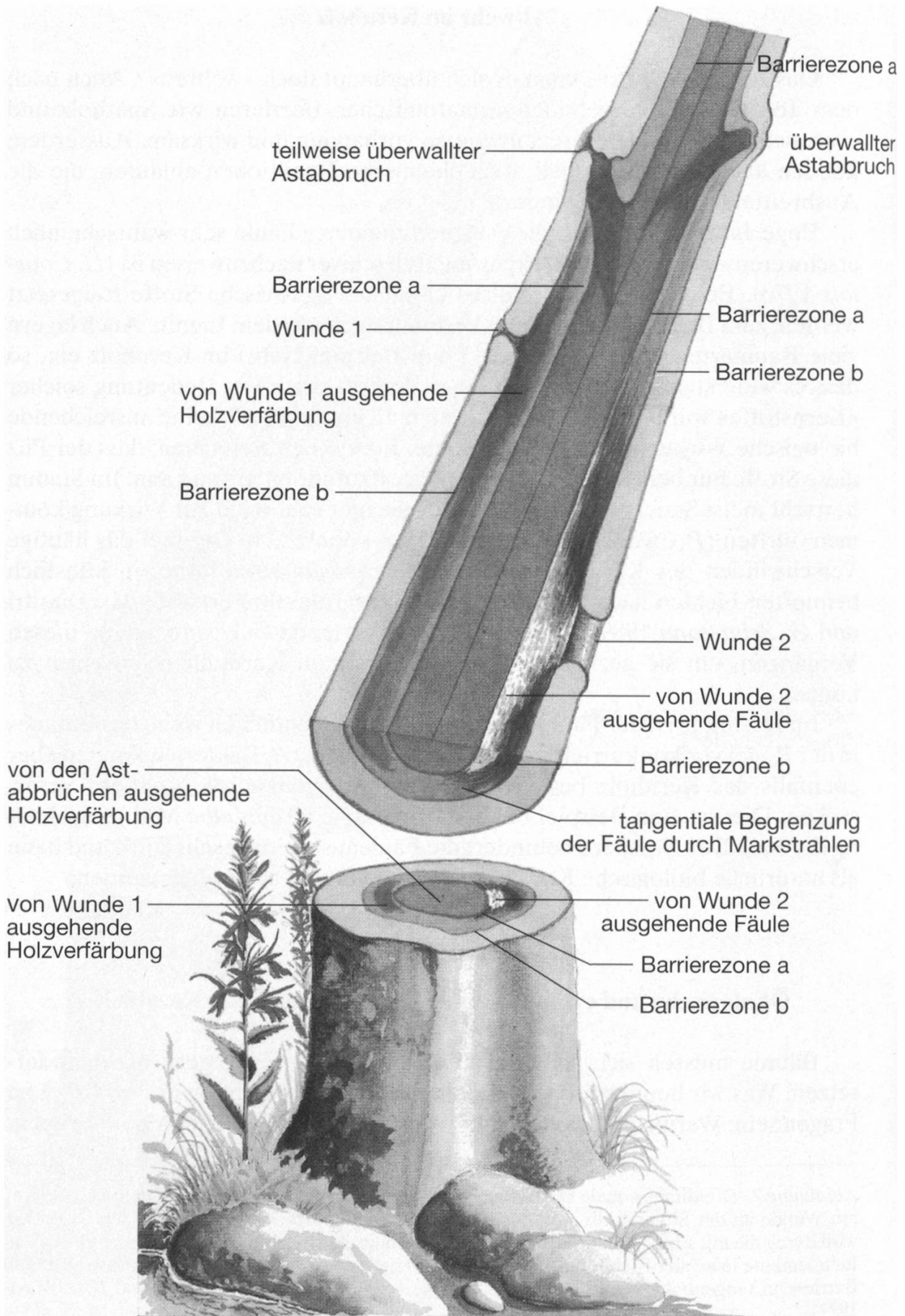
Enge Jahrringe können die Ausbreitung einer Fäule sehr wahrscheinlich erschweren – auch wenn dies experimentell schwer nachzuweisen ist (*H. Courtois* 1970). Beim Abbau des Holzes können fungitoxische Stoffe freigesetzt werden, zum Beispiel phenolische Verbindungen aus dem Lignin. Auch lagern viele Baumarten besondere Stoffe (zum Beispiel Harz) im Kernholz ein, so dass es widerstandsfähiger gegen einen Angriff wird. Die Bedeutung solcher «Kernstoffe» war lange umstritten, weil man im Labor oft keine ausreichende biologische Wirkung nachweisen konnte. Inzwischen weiss man, dass der Pilz diese Stoffe nur bei ausreichender Sauerstoffzufuhr entgiften kann. Im Stamm herrscht meist Sauerstoffmangel, so dass sie hier sehr wohl zur Wirkung kommen dürften (*P. Cwielong et al.* 1993). Dies könnte zum Beispiel das häufige Verschwinden des Kernfäuleerregers *Heterobasidion annosum* in künstlich beimpften Fichten nach anfangs erfolgreicher Infektion erklären (*L. Dimitri und G. Schumann* 1989). Leider verstehen wir noch viel zu wenig von diesen Vorgängen, um sie gezielt zur Verhinderung von Kernfäulen einsetzen zu können.

Im Kernholz ist der Fäuleerreger durch die lebenden Gewebe des Baumes in der Regel vor konkurrierenden Pilzen gut geschützt. Bakterien können aber ebenfalls das Kernholz besiedeln und einen sogenannten Nasskern verursachen. Dies ist zum Beispiel bei der Weisstanne (*Abies alba* Mill.) sehr häufig der Fall. Der Nasskern behindert die Fäuleausbreitung sehr stark und kann als natürliche biologische Kontrolle von Kernfäulen angesehen werden.

Ökologische und evolutionsbiologische Aspekte von Kernfäulen

Bäume müssen sich seit Jahrmillionen mit Fäuleerregern auseinandersetzen. Was wir heute beobachten, kann Anlass zu folgenden grundsätzlichen Fragen sein: Warum gibt es überhaupt Kernfäule? Warum haben Bäume keine

Abbildung 7. Dreidimensionale Darstellung eines aufgeschnittenen Baumstammes mit einer älteren Wunde an der Stammbasis, von der aus sich eine Holzverfärbung entwickelt. Der Schaden wird durch die mit 1 bis 4 nummerierten Barrieren in seiner Ausbreitung begrenzt: 1 Verschluss der Leitelemente in axialer Richtung, 2 Spätholz als Barriere in radialer Richtung, 3 Markstrahlen als Barriere in tangentialer Richtung, 4 Barrierezone (Abbildung aus *A. L. Shigo und H. G. Marx* 1977).



wirksamen Abwehrmechanismen dagegen entwickelt? Sind Kernfäulen überhaupt schädlich für den Baum, da sie nur totes Holz verzehren? Haben Kernfäulen auch positive Aspekte für den Wald?

Bäume befinden sich in einem grundsätzlichen Dilemma: Einerseits müssen sie ihre Energie in Wachstum investieren, um der Konkurrenz zu entfliehen. Andererseits müssen sie in Gegenwart zahlreicher Pflanzenfresser und Krankheitserreger überleben, das heißt Energie für die Bildung von Abwehrstoffen und Geweben investieren. Ein Baum, der nur auf Abwehr setzt, hätte wohl keine Überlebenschance (D. A. Herms und W. Mattson 1992).

Bäume sind potentiell unsterblich. Fäuleerreger sorgen dafür, dass Bäume nicht ewig leben. Dies ermöglicht Evolution und ist für die Art letztlich von Vorteil. Von Kernfäuleerregern abgetötete Bäume sind häufig der Ausgangspunkt von Verjüngung im Naturwald. Fäuleerreger rezyklisieren Nährstoffe, schaffen Lichtungen und erhöhen so die Vielfalt im Ökosystem. Auf Ökosystemebene können sie somit sogar eine stabilisierende Funktion ausüben. Es klingt paradox, Fäuleerreger können für eine Baumart sogar nützlich sein: Falls sie mehrere Wirtsarten befallen, aber nur eine töten und bei einer anderen nur Kernfäule verursachen, kann dies für die zweite Baumart von Nutzen sein, da sie von Konkurrenz befreit wird. «Der Feind meines Feindes ist mein Freund.» So kann zum Beispiel *Abies amabilis* (Dougl.) Forbes in Westkanada eine Kernfäuleinfektion durch *Heterobasidion annosum* sehr lange überleben, während die Douglasie und andere anfällige Baumarten relativ rasch daran sterben. Die Tanne kann so ihren Lebensraum mit Hilfe des Pilzes erweitern (G. C. Carroll 1990).

Wir, als Menschen im allgemeinen und als Phytopathologen im besonderen, spielen noch nicht lange auf der Bühne des Lebens mit. Wir beobachten nur ein Zwischenstadium der Evolution, praktisch einige Bilder aus einem abendfüllenden Film. Vielleicht wird sich die Beziehung zwischen Kernfäuleerregern und Bäumen eines fernen Tages noch verbessern, sei es, weil unsere heutigen Kernfäuleerreger ihre Aggressivität verlieren oder weil der Baum seine Abwehr verbessert. Bei *H. annosum* ist zum Beispiel eine Aufspaltung in verschiedene Arten mit etwas unterschiedlichem ökologischem Verhalten derzeit im Gange. Beim Hallimasch sind die Verhältnisse ähnlich. Wir können

Abbildung 8. Dreidimensionale Darstellung eines aufgeschnittenen Baumes, bei dem durch mehrere Verletzungen zu unterschiedlichen Zeiten die Bildung verschiedener Barrierezonen angeregt wurde. Nach dem Abbruch von 2 Ästen entwickelte sich die Barrierezone a. Diese grenzt im zentralen Teil des Stammes eine Säule aus verfärbtem Holz ab. Eine Fäule trat nicht auf, da die Wunden ausreichend schnell überwältigt wurden. Später wurde der Baum gleichzeitig im oberen Stammbereich (Wunde 1) und im unteren Stammteil (Wunde 2) erneut verletzt. Beide Wunden führten zur Bildung einer neuen Barrierezone b. Nur von Wunde 2 aus entwickelte sich eine Fäule, die jedoch im Bereich zwischen den beiden Barrierezonen begrenzt bleibt. Im Moment ist die tangentielle Ausbreitung sowohl bei dieser Fäule als auch bei der von Wunde 1 ausgehenden Holzverfärbung durch die Markstrahlen gestoppt. Lässt deren Abwehrkraft nach, kann sich eine ringförmige Fäule entwickeln (Abbildung aus A. L. Shigo und H. G. Marx 1977).

über solche evolutionsbiologischen Prozesse nur spekulieren. Das Wenige aber, was wir wissen, kann Anlass sein, diese Krankheitserreger als durchaus berechnete Mitglieder der Lebensgemeinschaft Wald zu betrachten – obwohl sie erhebliche ökonomische Schäden verursachen können. Unsere Chance, diese Schäden zu reduzieren, ergibt sich aus einem vertieften Verständnis der Biologie und Ökologie solcher Kernfäuleerreger und ihrer Partner, der Bäume.

Résumé

Attaque et résistance dans l'arbre: La formation des pourritures de cœur

Les agents de la pourriture de cœur sont des champignons qui attaquent des arbres vivants, colonisent leur durament et vivent avec l'arbre des dizaines d'années sans le tuer. Les mécanismes régissant cette interaction dynamique sont aujourd'hui connus, tout du moins en partie. L'article donne un aperçu de la situation de la recherche en tenant particulièrement compte du concept CODIT traitant de la compartimentation des dégâts dans l'arbre, concept qui est d'importance pour les soins apportés aux arbres.

Traduction: S. Croptier

Literatur

- Barrett, D. K. Greig, B. J. W. (1984): Investigation into the infection biology of *Phaeolus schweinitzii*. In: Proceedings of the 6th International Conferences on Root and Butt Rots of Forest Trees, Melbourne, Victoria and Gimpy, Queensland, Australia, August 25–31, 1983 (Ed. by G. A. Kile). CSIRO, Melbourne, 95–103.
- Boddy L., Rayner A. D. M. (1983): Origins of decay in living deciduous trees: The role of moisture content and a re-appraisal of the expanded concept of tree decay. *New Phytologist* 94: 623–641.
- Butin, H., Kowalski, T. (1990): Die natürliche Astreinigung und ihre biologischen Voraussetzungen. V. Die Pilzflora von Fichte, Kiefer und Lärche. *European Journal of Forest Pathology* 20: 44–54.
- Carroll, G. C. (1990): The evolution of the host-endophyte symbiosis. Abstracts of the Fourth International Mycological Congress (Ed. by A. Reising and A. Bresinsky), Regensburg (Germany), 28th Aug.–3rd Sept. 1990, 113.
- Courtois, H. (1970): Einfluss von Rohdichte, Holzfeuchtigkeit und Jahrringbreite auf den Abbau des Nadelholzes durch *Fomes annosus* (Fr.). *Cke. Holz als Roh- und Werkstoff* 28, 67–75.
- Cwielong, P., Lettojärvi, T., Hüttermann, A. (1993): Die Bedeutung des Sauerstoffs für die Physiologie von *Heterobasidion annosum*, dem Erreger der Rotfäule der Fichte. *Allg. Forst- und Jagdzeitung* 164 (11), 199–203.
- Dimítri, L. (1969): Untersuchungen über die unterirdischen Eintrittspforten der wichtigsten Rotfäuleerreger bei der Fichte (*Picea abies* Karst.). *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 88, 281–308.

- Dimitri, L., Schumann, G. (1989): Further experiments on the host/parasite relationship between Norway spruce and *Heterobasidion annosum*. In: Morrison, D.J. (Ed.): Proceedings of the 7th Int. Conf. on Root and Butt Rot, Vernon and Victoria, B.C., Aug. 9–16, 1988. Pacific Forestry Ctr., Victoria, 171–179.
- Epstein, A. H. (1978): Root graft transmission of tree pathogens. Annual Review of Phytopathology 16, 181–192.
- Herms, D. A., Mattson, W.J. (1992): The dilemma of plants: to grow or defend. The Quarterly Review of Biology 67 (3), 283–335.
- Holdenrieder, O., Sieber, T.N. (1992): Fungal associations of serially washed healthy nonmycorrhizal roots of *Picea abies*. Mycological Research 96 (2): 151–156.
- Kowalski, T., Kehr, R. D. (1992): Endophytic fungal colonisation of branch bases in several forest tree species. Sydowia 44, 137–168.
- Liese, W., Dujesiefken, D. (1989): Wundreaktionen bei Laubbäumen. Tagungsband «2. Symposium, ausgewählte Probleme der Gehölzphysiologie», Tharandt, 13–16. Juni 1989 (6 S.).
- Lindberg, M., Lundgren, L., Gref, R., Johansson, M. (1992): Stilbenes and resin acids in relation to the penetration of *Heterobasidion annosum* through the bark of *Picea abies*. European Journal of Forest Pathology 22, 95–106.
- Mallett, K. I., Colotelo, N. (1984): Rizomorph exsudate of *Armillaria mellea*. Canadian Journal of Microbiology 30, 1247–1252.
- Morrison, D.J., Williams, R. E., Whitney, R. D. (1991): Infection, disease development, diagnosis and detection. In: *Armillaria* root disease (Ed. by Shaw III, C. G. and Kile, G. A.). Agriculture handbook No 691, Forest Service, United State Department of Agriculture, Washington, D.C., 62–75.
- Peipp, H., Sonnenbichler, J. (1992): Occurrence of antibiotic compounds in cultures of *Armillaria ostoyae* growing in the presence of an antagonistic fungus or host plant cells. Biological Chemistry Hoppe-Seyler 373, 675–683.
- Shigo, A. L. (1990): Die neue Baumbiologie. Braunschweig, B. Thalacker. 606 pp.
- Shigo, A. L., Marx, G. (1977): Compartmentalization of decay in trees. Agriculture Information Bulletin No. 405, Forest Service, U.S. Department of Agriculture.
- Sinclair, W., Lyon, H. W., Johnson, W. T. (1987): Diseases of trees and shrubs. Comstock Publ. Assoc., Ithaca. 573 pp.
- Sonnenbichler, J., Bliestle, I. M., Peipp, H., Holdenrieder, O. (1989): Secondary fungal metabolites and their activities. I. Isolation of antibiotic compounds of *Heterobasidion annosum* synthesized in the presence of antagonistic fungi or host plant cells. Biological Chemistry Hoppe-Seyler 370: 1295–1303.
- Swift, M.J. (1965): Loss of suberin from bark tissue rotted by *Armillaria mellea*. Nature 207, 436–437.
- Woodward, S. (1992): Responses of gymnosperm bark tissues to fungal infections. In: Blanchette, J. A., Biggs, A. R., (eds): Defence mechanisms of woody plants against fungi. Springer Verlag, Berlin. 62–75.

Danksagung

Für anregende Diskussionen danke ich M. Sieber, T. Kowalski und L. Paul. Dr. A. L. Shigo, Durham, New Hampshire, USA, danke ich für die freundliche Genehmigung zum Abdruck der Abbildungen 4, 7 und 8.

Verfasser: Prof. Dr. Ottmar Holdenrieder, Departement Wald- und Holzforschung der ETHZ, Professur für Forstschutz und Dendrologie, ETH-Zentrum, CH-8092 Zürich.