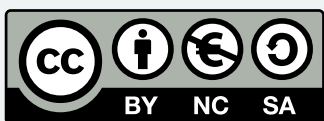


MANUAL
DE BONES
PRÀCTIQUES

CONTROL DE SOQUES AFECTADES PER *HETEROBASIDION* EN ACLARIDES





CONTROL DE SOQUES AFECTADES PER *HETEROBASIDION* EN ACLARIDES

Títol:

Manual de bones pràctiques i accions demostratives per al control de soques afectades per *Heterobasidion* en aclarides i tractaments silvícoles. Software de suport al tractament i a la prevenció de l'afectació

Autoria:

Jonàs Oliva

Col·laboració i cofinançament:

Ajuts a les activitats de demostració en transferència tecnològica 2019

Edita: Departament d'Acció Climàtica, Alimentació i Agenda Rural

Disseny i maquetació: CTFC

1a edició: setembre de 2022

Fotografies d'interior: Shutterstock

DOI: <http://doi.org/10.5281/zenodo.7515800>

Agraïments:

Erat utamur erroribus est ne, te nostro meliore intellegebat sea. Congue verterem ei mel, imperdiet aliquando te ius, cu est bonorum forensibus signiferumque. Ei dicat feugait qui, pro ne agam veri pertinacia. In usu dico veritus. Vim ex nominati voluptaria necessitatibus, alterum voluptaria eam ea. Usu ut veri facer, mei sale feugiat appareat ei. Quod consetetur te sit, vim at nonummy putant luptatum, vel posse fugit ad.

ÍNDEX

PREFACI	7
1 / QUÈ ÉS UNA MALALTIA FORESTAL?	9
2 / LA MALALTIA	15
2.1. Biologia del patogen	16
2.2. Reconèixer la malaltia al camp	18
2.3. Espècies d' <i>Heterobasidion</i> i rang d'hostes	22
2.4. <i>Heterobasidion</i> a Catalunya i a la península ibèrica	24
3 / EPIDEMIOLOGIA	27
3.1. Cicle de la malaltia	28
3.2. La soca	29
3.3. L'arbre	31
3.4. El medi físic del bosc	33
3.5. La gestió forestal	34
4 / MÈTODES DE CONTROL	37
4.1. Tractament de soques	38
4.2. Arrabassar	41
4.3. Evidències científiques del tractament	42
4.4. Resistència	44
4.5. Simulacions	45
REFERÈNCIES	48
TAULES I FIGURES	54

PREFACI

Aquest manual vol ser una guia per entendre la malaltia que causa l'*Heterobasidion* i què cal fer per controlar-la. El manual està escrit en un llenguatge planer per fer-lo accessible a tothom, i pot ser material didàctic per a cursos d'enginyeria i capacitació forestal o com a document de consulta per a propietaris i tècnics. S'intenta introduir conceptes biològics i en cada apartat es fan apunts per justificar la importància del que s'ha explicat de cara a la gestió de la malaltia, a més d'identificar aquells punts en què no hi ha coneixements sobre aquesta malaltia en l'àmbit de Catalunya, ja sigui per diferències en aquelles espècies forestals normalment afectades per aquesta malaltia o per les condicions ambientals del nostre entorn.



1 /

QUÈ ÉS UNA MALALTIA FORESTAL?

1 / QUÈ ÉS UNA MALALTIA FORESTAL

Els arbres es posen malalts. Entenem que un arbre està malalt quan deixa de fer les seves funcions *normals* (Oliva et al., 2013b). Reconèixer la malaltia en un arbre és el primer aspecte clau de la patologia, però definir quines són les funcions normals no és fàcil, i saber en quin moment l'arbre ha deixat de funcionar amb normalitat és difícil, en part perquè els arbres es desenvolupen a poc a poc. Normalment ens adonem que un arbre està malalt quan ha arribat a un estat de la malaltia molt avançat, o si més no perquè la malaltia havia començat molt abans, i reconèixer-ho es fa mitjançant els símptomes. Així doncs, saber diferenciar entre símptomes primaris, causats directament per l'atac del patògen, o símptomes secundaris, causats indirectament per la malaltia, és el clau per fer un diagnòstic acurat. Els símptomes primaris són més específics que els secundaris i, per tant, facilitaran el diagnòstic, si més no són els que apareixen quan l'arbre està encara sa; per tant, poden ser més lleus i cal pensar que el patògen primari o iniciador de la malaltia està físicament a prop del símptoma primari. Els símptomes secundaris, en canvi, poden estar físicament allunyats del patògen primari o aparèixer quan el patògen primari ja no hi és, però no sempre, perquè ha estat reemplaçat per patògens secundaris.

El segon aspecte clau de la patologia forestal és saber què causa la malaltia, i en els arbres ho fan els microorganismes, la majoria fongs, però també alguns oomicets, nematodes i plantes paràsites. Observar el patògen directament pot ajudar a detectar una malaltia, tot i que el caràcter microscòpic de molts patògens fa que sigui difícil veure'ls a simple vista. La identificació es fa per observació al microscopi de trets morfològics, com ara espores o cossos de fructificació. Alguns fongs patògens — els anomenats macroomicets —, però, tenen cossos de fructificació que són visibles a ull nu.

La malaltia de la podridura d'arrels i de tronc la causen diferents espècies del gènere *Heterobasidion* (Taula 1). Per facilitar la lectura, ens referirem al patògen com a *H. annosum* en un sentit ampli i quan parlem de l'espècie *H. annosum* en concret, ho farem d'*H. annosum* s.s. per diferenciar-la de les altres.

El patògen *Heterobasidion annosum* causa una malaltia lenta, atès que ataca les arrels i la part baixa del tronc. Afecta els arbres a poc a poc i els va deteriorant la salut al llarg d'anys. En avets (*Abies* sp.) i pícees (*Picea* sp.), el fong és capaç de podrir els arbres per dins (síntoma primari) sense causar pràcticament

Taula 1 / Signes i símptomes de la malaltia causada per *Heterobasidion* en pins i avets

Gènere		ABIES	PINUS
Espècie d' <i>Heterobasidion</i>	Principal	<i>H. abietinum</i>	<i>H. annosum</i> s.s.
	Ocasional	<i>H. parviporum</i> , <i>H. annosum</i> s.s.	
Signes	Esques en arbres vius	✓ (molt rar)	✓ (molt rar)
	Esques en arbres morts	✓	✓ (molt rar)
	Esques en soques	✓	✓ (molt rar)
Símptomes primaris	Pudrició duramen	✓	✗
	Reïna	✓	✓
	Pèrdues de creixement	✓	✓

cap símptoma extern, tret de pèrdues de creixement (síntoma secundari) (**Taula 1**), i només en estadis molt avançats de la malaltia els arbres poden mostrar defoliació i clorosi (síntomes secundaris). En el cas dels pins (*Pinus* sp.), el patogen no causa podridura de la fusta, sinó pèrdues de creixement. Atesa la manca de símptomes específics i el fet que només veurem els secundaris, el diagnòstic en pins serà més difícil que en avets o pícees.

El fong *H. annosum* és un macromicet. Produeix esques perennes a la part inferior dels arbres infectats i també en soques, arbres morts i brancam groller. Tot i això, observar-lo no és fàcil. La majoria dels arbres infectats no mostren esques. A més, *H. annosum* tendeix a fer les esques en racons i forats amagats de les arrels. És infreqüent veure esques en arbres vius (**Taula 1**), perquè normalment apareixen en arbres morts després de ser tombats pel vent. El trencament de les arrels es deu al fet que les arrels estan podrides, la qual cosa permet al fong que hi creix per dins accedir a l'exterior i poder fer el cos de fructificació. Sense trencament de les arrels, el fong ha de travessar l'albeca i l'escorça. El mateix passa amb les soques. Si l'arbre estava podrit per dins, en el moment de tallar-lo es permet al fong accedir a l'exterior sense que hagi de creuar l'escorça. Així doncs, normalment veurem les esques a la part interior de la soca o a les arrels. Tant l'arrencada per vent com la tallada de l'arbre talla el subministrament de recursos des de la capçada fins a les arrels. Sense recursos, l'albeca es debilita i mor, la qual cosa facilita que el fong que creix al duramen la colonitzi i arribi a l'escorça.

Aquest fet és el que ens porta al tercer aspecte clau de la patologia: la interacció entre l'organisme patogen i l'arbre, en què el resultat de la interacció quedarà determinada per l'impacte, que és el que condicionarà les nostres accions, tant de prevenció com de mitigació. En general, no hauríem d'invertir més recursos a minimitzar un impacte del que ens causa l'impacte en si, tot i que aquest balanç és complicat perquè els tractaments tenen un cost monetari, però molts dels impactes no es poden quantificar de la mateixa manera.

A l'hora d'entendre la interacció, cal saber quina és la naturalesa del patogen. El patogen *H. annosum* és un fong, però no tots els fongs són patògens, ni tots els patògens poden causar malalties a totes les plantes,

ni tots els fongs patògens són patògens obligats — molts ho són només en una part del seu cicle vital. Si es tenen en compte aquestes premisses, entren en joc dos conceptes importants dins del cicle de la malaltia: l'especificitat, és a dir, quins hostes poden atacar, i la supervivència, o com ho fan els patògens per sobreviure sense l'hoste.

L'especificat es basa, en primer lloc, en el reconeixement. Per atacar un patogen, ha de reconèixer la planta com a hoste, i aquesta, per defensar-se, ha de reconèixer el patogen com a tal. Un aspecte que cal destacar d'aquest reconeixement és que es produeix a nivell cel·lular. La manca o la lentitud de reconeixement per part de l'hoste li atorga un desavantatge envers al patogen, i aquesta manca de reconeixement pot ser, per exemple, perquè es tracta d'un patogen exòtic que sí que reconeix l'hoste, un desequilibri de reconeixement que es deu a diferències en l'evolució (Stenlid i Oliva, 2016). És possible que ancestres d'un determinat arbre i d'un determinat patogen convivissin originàriament, però que per canvis biogeogràfics se separessin en un determinat moment, una separació que podria haver causat una diferenciació en l'hoste i, per tant, la creació de noves espècies, i també en el patogen. Aquest procés crea parelles de patògens i hostes similars que habiten continents diferents i s'anomena coevolució. El problema és quan una espècie de l'hoste es retroba amb el patogen que ha evolucionat amb l'altra espècie germana perquè ho han fet durant milions d'anys sense un contacte continu i poden presentar desequilibris en els mecanismes d'atac i de defensa. La manca de coevolució pot afectar de manera diferent tant l'hoste com l'arbre, i potser és el patogen el que reconeix l'hoste, però l'hoste no al patogen, o que l'arbre sobrereaccioni. En alguns casos, aquestes noves interaccions poden ser molt negatives per a l'arbre, un aspecte rellevant en el cas d'*H. annosum*, atès que a Europa s'han introduït espècies dels Estats Units (Gonthier et al., 2004).

La supervivència sense l'hoste és un aspecte important del cicle de la malaltia. Els patògens necessiten recursos per atacar i presenten diferents maneres d'obtenir-los, i una manera és matant cèl·lules de l'hoste que, un cop moren, han de ser metabolitzades, cosa que implica que el patogen ha de poder defensar la zona colonitzada d'altres organismes saprobits. La competència entre microorganismes és ferotge. De fet, és habitual que els patògens no puguin

resistir per sempre el teixit mort. Un cop l'hoste mor, el fong ha de sobreviure fins que sigui capaç de colonitzar-ne un de nou, i això podria ser per una qüestió fenològica, com, per exemple, un patògen de fulles, que ha de sobreviure l'hivern fins que hi torni a haver fulles a la primavera. En altres casos, el patògen haurà d'esperar el temps suficient, fins i tot anys, perquè pugui arribar a colonitzar un altre hoste. És una qüestió d'atzar. De les milions d'espores que allibera, alguna serà capaç de trobar un hoste compatible, i és en aquest moment que el patògen també haurà de competir amb altres organismes. La competència, doncs, també existeix a l'hora de colonitzar ràpidament àrees on les defenses físiques de l'arbre s'han eliminat. Una ferida o una soca poden ser infectades per patògens, però aquests hauran de competir per assegurar un petit espai i protegir els recursos de milers de microorganismes competidors. Aprofitar entrades naturals i accedir de manera ràpida a teixits vius per evitar competir amb organismes saprobits és una estratègia vital dels patògens.

Un cop el fong ha colonitzat una part de l'hoste, la lluita entra en una altra dimensió. Així, segons el teixit, l'arbre intentarà deslliurar-se'n, com, per exemple, una fulla, però si es tracta d'un teixit essencial (tronc) o *mort* sobre el qual no té control, com ara el duramen, l'arbre no tindrà cap més opció que mirar d'aïllar el fong i evitar que afecti altres òrgans, un procés que s'anomena compartimentalització.

En aquest sentit, sacrificar teixits té un límit, perquè un excés pot produir la mort de l'arbre, un aspecte força important, perquè defensar-se no és gratuït, i en el cas d'*H. annosum* pot ser-ho per a l'arbre.

La majoria de fongs d'arrel, incloent-hi *Heterobasidion*, són necròtrofs, és a dir, necessiten matar les cèl·lules per obtenir nutrients, i l'energia que obtenen de cada arbre que aconsegueixen matar els serveix, doncs, per incrementar la biomassa. L'arbre intenta aturar l'avanç del patògen. La capacitat de fer-ho dependrà de la capacitat de l'arbre per generar una barrera de toxines i, per tant, de l'accés a recursos. Aquesta barrera de toxines té un cost energètic per a l'arbre i, a més, sacrifica una part del teixit que té determinades funcions (Oliva *et al.*, 2010b; Oliva *et al.*, 2012). En el cas d'*Heterobasidion*, els arbres aturen l'entrada del patògen i creen una barrera anomenada "zona de reacció", la qual es crea a l'albeca —és el teixit que fan servir els arbres per transportar aigua

i fa que aquesta deixi de ser funcional— (Oliva *et al.*, 2012) i té, a més, funcions d'emmagatzematge de nutrients. Els arbres en general tenen més albeca de la que fan servir, per tant, tenen un marge de sacrifici sense conseqüències.

L'*Heterobasidion*, com altres fongs d'arrels, té la capacitat de formar claps, o gaps en anglès, de mortalitat al bosc (Bendel *et al.*, 2006), i són part de la dinàmica natural del bosc (Oliva *et al.*, 2020). La densitat d'arbres disminueix a mesura que passa el temps, dit d'una altra manera, hi ha més arbres en boscos joves que en boscos vells. La disminució de la densitat es deu a un increment de la competència pels recursos a mesura que els arbres creixen. Hi ha patògens que contribueixen a aquest procés eliminant aquells arbres més dèbils. Així, a mesura que els arbres es fan més vells, més difícil és matar-los. Un tret característic dels patògens d'arrel és la seva capacitat d'eliminar arbres sans i forts (Cherubini *et al.*, 2002), i això ho aconsegueixen amb temps i generant individus grans que infecten simultàniament diferents arbres alhora. Es creu que l'atac simultani permet al patògen accedir i derivar recursos entre diferents fronts d'atac. La separació entre els arbres dins del bosc contrasta amb el solapament que tenen radicularment. Aquesta proximitat i els nombrosos contactes, i fins i tot els empelts que existeixen, ho aprofiten els patògens d'arrel per estendre's d'un arbre a l'altre, alguns patògens d'arrel fan servir unes estructures de miceli especialitzades anomenades rizomorfs per explorar el sòl a la recerca de nous hostes. Altres, com *H. annosum*, es dispersen per dins de les arrels i, per tant, necessiten del contacte físic de les arrels per passar d'un arbre a un altre, una propagació per contacte que fa que els més propers al primer arbre infectat tinguin més probabilitats d'infectar-se i morir. Els patògens debiliten el sistema radical, i això facilita que els arbres afectats caiguin i trenquin i debilitin els arbres de la vora del clap. Aquests claps es creen d'una manera lenta i, per tant, s'afavoreix la regeneració d'espècies d'arbres tolerants a l'ombra que proliferen a l'interior i reemplacen l'arbrat adult. La lentitud del procés contrasta amb el que observem a la natura, on sovint trobarem molts arbres morts en peu o tombats l'un sobre l'altre. Si mirem els anells de creixement dels arbres de la vora del clap, veurem que pràcticament no han crescut els darrers anys, cosa que indica que el procés de renovació causat per fongs d'arrel és lent i únic a la natura.



Figura 1 /
Els patògens d'arrel com a dinamitzadors del bosc

L'*Heterobasidion* és el que s'anomena un patògen d'arrel. La divisió de patògens quant al teixit que ataquen és força arbitrària, però ens pot ajudar a entendre quin és el paper que tenen a la natura i com controlar-los. Els fongs d'arrel presenten diverses qualitats: els individus són longeus —normalment viuen més que els mateixos hosts i tenen una biomassa i unes mides que poden superar l'hectàrea—; de fet, alguns individus d'*Armillaria*, un altre patògen d'arrel, són considerats els organismes més grans i més longeus de la terra, perquè un de sol ocupa centenars d'hectàrees. A aquests individus se'ls anomena "genets", perquè creixen vegetativament i a mesura que colonitzen nous arbres van incrementant la mida. Normalment triguen anys a matar els arbres i avançar. És fascinant pensar que aquests organismes que avui ocupen hectàrees van començar de dues espores minúscules que es van fusionar per generar un individu i, a més, durant la seva expansió no intercanvien material genètic amb altres individus. Els fongs creixen en estructures filamentoses anomenades "hifes", que s'entrecreuen i es fusionen quan creixen, i tenen sistemes per reconèixer si l'hifa pertany a ells mateixos o a un altre individu.



LA MALALTIA

- 2.1. Biologia del patogen
- 2.2. Reconèixer la malaltia al camp
- 2.3. Espècies d'*Heterobasidion*
i rang d'hostes
- 2.4. *Heterobasidion* a Catalunya
i a la península ibèrica

2.1 Biologia del patogen

El patogen *H. annosum* és un fong basidiomicet, amb un cicle vital que té la particularitat que és diploide (2n) durant la major part de la vida, i només passa a ser haploide (n) en el moment de la reproducció. El patogen *H. annosum* produeix dos tipus d'espores: espores sexuals i conidis asexuals (Redfern i Stenlid, 1998). Les espores es produeixen en grans quantitats a les esques, són haploides i formen part de la reproducció sexual. El fong *H. annosum* també pot produir conidis, unes espores diploides que formen part de la reproducció asexual. Les espores, doncs, són les que rebran més importància quant a la malaltia, perquè són les que contribueixen a la dispersió del fong. Les esques produeixen espores tot l'any, però en ambients boreals o alpins, l'alliberament és més abundant quan les temperatures són superiors a 5 graus (Bendz-Hellgren *et al.*, 1998). Es desconeix quin és el cicle anual d'espores en un ambient mediterrani.

Les espores d'*H. annosum* es dispersen fàcilment per l'aire i, tot i que la majoria cauran pels volts de l'esca, algunes arribaran a volar centenars de kilòmetres (Stenlid *et al.*, 1994). Aquest fet és important de cara a la gestió de la malaltia perquè encara que no trobem una esca prop, no vol dir que el patogen no pugui infectar el bosc. Eliminar les esques no és una estratègia efectiva de control.

Les espores infecten ferides o fusta fresca (Vasilias *et al.*, 1996), no poden penetrar escorça ni infectar fulles i un cop aterren sobre una superfície susceptible, aquesta germina i forma una estructura filamentosa anomenada miceli. El creixement d'una espora forma un individu haploide, i els individus haploides creixen; si en troben un altre d'haploide, es fusionen i formen un sol individu i se'ls anomena homocarió, i, en canvi, l'individu diploide que es crea com a resultat de la fusió de dos homocarió

s'anomena heterocarió. Només quan *H. annosum* és diploide podrà crear una esca i produir espores sexuals. Si no troba un altre homocarió, *H. annosum* pot sobreviure durant anys com a individu haploide a l'espera de ser fertilitzat. Els homocarió són menys vigorosos que els heterocarió.

El fong *H. annosum* compta amb un sistema de reproducció heterotàlica bipolar (Chase i Ullrich, 1990) que redueix les possibilitats d'endogàmia en un 50%, a més de l'alta capacitat de dispersió del fong, que també redueix les de creuar-se amb una espora de la mateixa esca, i amb un sistema per protegir els individus d'una espècie del material genètic d'altres del mateix gènere. És important, doncs, impedir la formació d'híbrids de cara a protegir la integritat d'una espècie per evitar que alguns trets clau ataquin un determinat hoste o bé que si sobreviuen en un determinat ambient es perdin. Aquesta protecció és molt efectiva entre algunes espècies distants, evolutivament parlant, si més no la protecció és menor entre espècies properes, però allunyades geogràficament, com en el cas d'*H. parviporum* i *H. abietinum*, o entre *H. irregulare* i *H. annosum* s.s.

La formació d'individus grans requereix d'un control estricte de la seva integritat mitjançant la incompatibilitat somàtica que fa que un individu heterocarió reconegui si entra en contacte amb un altre d'igual (Hansen *et al.*, 1993). La incompatibilitat somàtica és la tècnica emprada per determinar el nombre d'individus en un substrat concret o, per exemple, per veure si una soca, un o diferents arbres estan infectats pel mateix individu (Stenlid, 1985). La població ens pot donar informació epidemiològica rellevant per a la gestió. Podem observar, per exemple, que a les soques trobarem més quantitat d'individus que als arbres, la qual cosa indica que són un lloc d'entrada fàcil per al patogen, però no tots aconseguixen



Peu de foto.

dispersar-se per les arrels cap als arbres de la vora (Swedjemark i Stenlid, 1993).

Tant els individus homocarions com els heterocarions poden produir conidis, que són aquells que es formen en estructures microscòpiques anomenades conidiòfors. Les espores asexuals no tenen un paper rellevant a la malaltia i se'n desconeix la seva funció a la natura, tot i que són un tret clau per a la identificació del patogen. *Heterobasidion annosum* produeix conidis en medis de cultiu estàndard i quan exposen el miceli a la llum o a la humitat. En cultiu, els individus homocarions són diferents als heterocarions; en medi de cultiu d'Hagem, els homocarions formen un miceli lleugerament aeri, en forma de borrisol, i sense connexions de fíbula a les hifes. Els individus heterocarions presenten connexions de fíbula, tot i que no de manera gaire abundant, i els heterocarions, un cultiu pla, sovint amb coloracions marrons o negres que recorden els colors de l'esca.

Importància de cara a la gestió:

Entendre la biologia del patogen és essencial, i són aspectes epidemiològics clau saber si es dispersa lluny o prop, com sobreviu, com és la seva població i com es reproduïx, també de cara a desenvolupar varietats resistents o per regulacions de bioseguretat.

2.2 Reconèixer la malaltia al camp

Atès que l'òrgan primari de l'atac són les arrels, i que aquestes estan sota terra, en la majoria dels casos només serem capaços d'observar símptomes secundaris força inespecífics a la capçada. Identificar el patogen és fonamental per a una diagnosi i gestió de la malaltia. En aquest sentit, *H. annosum* produeix esques de manera infreqüent, però l'absència d'esques no és garantia que l'arbre no està infectat, i per confirmar-ho, el millor és extreure uns canuts de fusta de l'interior i posar-los en cultiu o en una cambra humida. Els canuts s'extreuen amb una barrina de Pressler. És important desinfectar la barrina amb alcohol entre mostres i treure l'escorça abans de començar a barrinar per evitar arrossegar fongs de l'exterior de l'arbre a l'hora que extraïem el canut. Passats dos o tres dies en una cambra humida o en una placa de petri, la part infectada del canut apareix recoberta de conidiòfors, els quals permeten un diagnòstic directe: no hi ha cap altre fong que creï unes estructures similars.

Les esques són el segon tret diagnòstic del patogen, i mostren una mida variable que va des d'1 cm fins a més d'1 m, i amb una morfologia irregular. Les esques són perennes i, de fet, s'hi poden observar fàcilment els plecs resultat dels creixements anuals l'un sota l'altre, i fan una olor afruitada molt característica que contrasta amb altres fongs similars, com ara *Fomitopsis pinicola*, amb una olor més típica de fong. Una altra manera de diferenciar les esques d'*H. annosum* de les d'altres fongs és perquè aquestes s'arrenquen amb molta facilitat.

Els símptomes de l'hoste són inespecífics. En el cas de l'avet i la pícea, els símptomes primaris són la descomposició del duramen i l'albeca. La descomposició és menys freqüent en el cas dels pins perquè, contràriament a l'avet i la pícea, tenen el duramen impregnat de compostos fungistàtics i el fong no el pot degradar tan bé. La presència de reïna a la part inferior del tronc és un símptoma rar, però força indicatiu que som davant de l'atac d'un fong que ve de l'arrel, perquè ens indica que el fong ha colonitzat tota l'albeca d'aquella part del tronc i ha arribat al càmrium. La descomposició interna fa que de vegades els arbres presentin un cert engrossiment a la part infe-

rior del tronc. En estats avançats de la malaltia, els arbres poden presentar símptomes secundaris, com defoliació i clorosi, o pèrdues de creixement. Si més no, és possible trobar arbres sense símptomes externs, però amb una descomposició interna del tronc molt avançada que prové de l'arrel i, per tant, estarà connectada amb el sistema radical. Per detectar podriments, podem fer servir la barrina de Pressler, amb la qual visualment podrem detectar si l'arbre està podrit per dins o no. Cal considerar que en el moment de treure un canut pel mig del tronc hi ha possibilitats de no detectar podridures laterals (Stenlid i Wästerlund 1986), i per localitzar la malaltia, també podem fer servir aparells que empren la màxima conductivitat de la fusta podrida per detectar si un arbre està podrit o no, com ara el Rotfinder (Oliva et al., 2011d). Aquests aparells tenen una eficàcia superior al 90% en casos d'arbres amb l'interior del tronc amb més d'un 40% de la superfície del tronc atacada, i en atacs incipients (< 10% de la superfície atacada), la precisió baixa fins al 75%; en qualsevol cas, però, són superiors a la detecció mitjançant canuts extrets amb la barrina de Pressler.

FOTO

Peu de foto.

Taula 2 / Diferències de signes i símptomes causats per *Heterobasidion* i *Armillaria* en pins i avets

Gènere		ARMILLARIA	HETEROBASIDION
Susceptibilitat	<i>Pinus sp.</i>	Alta, patògen primari	Alta, patògen primari
	<i>Abies sp.</i>	Baixa, patògen secundari	Alta, patògen primari
Símptomes primaris <i>Abies</i> i <i>Pinus</i>	Miceli blanc sota l'escorça	✓	✗
	Rizomorfs	✓	✗
	Reïna	✓ (freqüent)	✓ (poc freqüent)
	Pèrdues de creixement	✓	✓
	Mortalitat	✓	✓
	Clorosis i defoliació	✓	✓ (poc freqüent)
Símptomes exclusius de <i>Abies</i>	Podridura de duramen	✓ (tova i humida)	✓ (dura)

Quant al rodal, és fàcil detectar la presència d'*H. annosum* en claps de mortalitat. Els claps causats per patògens d'arrel es caracteritzen perquè tenen arbres morts drets o tombats i arbres moribunds en diferents estadis de descomposició, i contrasten amb aquells causats per escolítids, en què tots els arbres es moren alhora, o per esclafits, on hi haurà arbres trencats i tombats en verd.

Per trobar esques dins d'un clap cal mirar els arbres que han mort fa poc, però no gaire recents, i l'ideal és que ja hagin perdut les acícules i que l'escorça sigui relativament fàcil de treure de les arrels, a més d'arbres que encara tenen la major part de l'escorça però que en alguna part ja ha començat a caure. Els fongs descomponedors se succeeixen els uns amb els altres. En els arbres més descompostos del clap és possible que *H. annosum* ja hagi estat substituït per altres fongs. En arbres morts dempeus, però que s'ha acabat trencant a prop de la base, és possible que ja sigui massa tard, en canvi, potser en trobem en arbres arrencats pel vent, probablement causat pel debilitament del sistema radical per *H. annosum* (Oliva *et al.*, 2008b). L'arrencament exposa la part interior de les arrels, la qual cosa facilita a *H. annosum* sortir a l'exterior i fer l'esca sense necessitat de travessar l'escorça. Cal, però, anar amb compte amb arbres que s'han tombat perquè un altre arbre els ha

caigut a sobre, i en aquest cas, la presència d'esques serà més fortuïta. Per trobar les esques, cal mirar bé forats i zones amagades de les arrels. La presència de signes d'altres patògens, com ara rizomorfs o miceli subcortical d'*Armillaria* (Taula 2), no exclou que la causa del clap sigui *Heterobasidion*; de fet, *Armillaria* en boscos d'avet es considera més un factor que ajuda a expandir el clap més que un d'incitador (Worrall *et al.*, 2005).

Les soques són també un molt bon lloc per buscar esques (Oliva i Colinas, 2007), perquè ens poden indicar el percentatge d'arbres infectats a la massa, ja que el més probable és que l'esca surti d'una infecció prèvia, a banda que és habitual veure soques que tenen la part interior amb descomposició, la qual cosa ens indica que l'arbre estava podrit abans que es tallés. El que esdevé habitual és que les soques es descomposin de fora cap a dins, i és la part interior l'última que es podreix. En soques, podem buscar les esques a les arrels o a la cavitat en descomposició de l'interior.



Figura 2 /
Símptomes clau de la malaltia causada per *Heterobasidion annosum* en avet

La podridura del duramen és un símptoma important de la malaltia. Es pot detectar mitjançant mesuradors de la resistivitat com ara Rotfinder (a), o mitjançant l'extracció canuts de fusta extrets amb una barrena de Pressler (b). La presència d'arbres tombats (c) i la presència de reina a la part inferior del tronc (d) ens poden indicar problemes a les arrels.

Lligar la presència d'*H. annosum* amb mortalitat quant a arbre individual pot ser complicat. La mortalitat és l'últim estadi d'un procés de deteriorament que comença molt abans i, per tant, és possible que *H. annosum* ja no hi sigui. En avets morts, és comú, per exemple, observar atacs d'escolítids del gènere *Pytokteines* sp. o d'*Armillaria* que haurien actuat com a agents secundaris. Com més esquecs o arbres infectats i simptomàtics trobem, més segurs podrem estar que *H. annosum* actua com a patògen primari del

rodal. En condicions de sequera, els arbres mostren problemes per defensar-se d'*H. annosum* i tenen un 80% més de probabilitats de morir que si no estan infectats (Gomez-Gallego et al., 2022). Aquesta sinergia es deu al fet que l'arbre, tant per defensar-se com per resistir la sequera, utilitza les reserves de carboni (Oliva et al., 2014). Si observem mortalitat després d'una sequera, cal descartar que en realitat no som davant d'un atac subjacent d'*H. annosum*.



Figura 3 /
Les esques d'*Heterobasidion* solen estar amagades

Importància de cara a la gestió:

Reconèixer *H. annosum* no és difícil, si se sap on buscar. Saber si el nostre bosc està infectat i quina és la incidència del patogen és fonamental de cara a planificar actuacions de control. Els canuts se solen fer servir per mesurar creixement en inventaris forestals, i pot ser útil anotar quin percentatge de canuts mostra descomposició interna de l'arbre.

2.3 Espècies d'*Heterobasidion* i rang d'hostes

Hi ha 26 espècies del gènere *Heterobasidion*. Es creu que les espècies van evolucionar a mesura que diferents coníferes van colonitzar els diferents continents (Dalman *et al.*, 2010). El procés d'especiació ha estat, per tant, fruit de dos processos: especialització en diferents espècies d'arbres i aïllament per deriva continental, que ha donat com a resultat l'aparició de diferents espècies d'*Heterobasidion* que comparteixen hoste en continents com en zones d'Europa i Nord-amèrica. És típic de les espècies creades per deriva continental que no presentin barreres reproductives (Korhonen *et al.*, 1998). Atès que evolucionen en llocs allunyats, no cal protegir la seva integritat, i aquestes espècies són especialment susceptibles de generar híbrids, contràriament a aquelles que s'especialitzen en diferents hostes en un mateix lloc, que solen ser infèrtils i pràcticament mai generen híbrids (Oliva *et al.*, 2011c).

A Europa, hi ha quatre espècies del gènere *Heterobasidion* amb importància en sanitat forestal. La primera és *H. annosum* (s.s.-*sensu stricto*) o *H. annosum* a seques, i es diferencia de les altres en la morfologia de les esques: té els porus més grans que *H. parviporum* o *H. abietinum*. *H. annosum* s.s. i és la que normalment trobarem en pins, però també en altres espècies de coníferes, i fins i tot en frondoses (**Taula 2**). La segona espècie que cal tenir en compte és *H. parviporum*, que no afecta el pi, però sí altres coníferes; és la típica dels boscos escandinaus i centreeuropeus de *Picea abies*, i morfològicament es diferencia d'*H. annosum* s.s. perquè té una mida més petita dels porus a les esques, d'aquí el nom *parvi*=petit" *porum*=pors. La tercera espècie és *H. abietinum*, específica de l'avet i amb una epidemiologia i característiques similars a *H. parviporum* (Capretti *et al.*, 1990), i que es distribueix pels Pirineus, els Alps i els boscos de pinsap (*Abies pinsapo*) del sud de la península Ibèrica (Oliva i Colinas, 2007; Sánchez *et al.*, 2007).

És possible trobar boscos de pi, picea o avet infectats d'espècies que no són les principals, com, per exemple, es veu que és comú trobar *H. abietinum* o *H. annosum* en boscos de *Picea abies* o avet (Oliva *et al.*, 2010a; Sedláč i Tomšovský, 2014). La raó és que la presència d'*Heterobasidion* es deu a l'espècie de l'arbre anterior al que observem en l'actualitat. Un bosc d'avet pot estar infectat per *H. annosum* perquè abans hi havia una pi-

neda, i un bosc de *Picea abies* pot estar infectat per *H. abietinum* perquè on ara creix abans hi havia una avetosa.

En l'àmbit de Catalunya, les dues espècies presents, *H. annosum* i *H. abietinum*, poden atacar totes les coníferes natives. A més, s'ha de considerar el risc de coníferes exòtiques en les quals es fa una gestió intensiva, com ara *Abies grandis*, *Picea sitchensis* o *Pseudotsuga menziesii* (Greig *et al.*, 2001). En una experiència de captura d'espores en una pineda als voltants de Sant Celoni, on es van exposar unes rodanxes de pi pinastre es van capturar espores d'*H. annosum* tal com s'esperava, però també d'*H. abietinum*. Tret de la petita avetosa del Montseny, les fonts potencials d'espores es troben molt lluny. Hi ha la possibilitat que algunes plantacions d'exòtiques del Montseny es vegin atacades i amb presència de cossos de fructificació actius, un fet que demostra la gran capacitat de dispersió del fong i la seva presència pràcticament a tot el territori català. Es desconeix la presència d'*H. parviporum* a la península Ibèrica, tot i que fins fa poc era en boscos naturals de *Picea abies* i el grau d'interesterilitat que hi ha actualment entre poblacions d'*H. abietinum* del Pirineu i *H. parviporum* del centre d'Europa indica que és possible que existeixi (Oliva *et al.*, 2011c), i també que s'hagi establert mitjançant plantacions d'espècies exòtiques de *Picea abies* o d'altres del gènere *Picea*.

Importància de cara a la gestió:

Saber quines són les espècies dominants al nostre bosc no és un caprici de taxonomistes, perquè ens permetrà entendre si, per exemple, afavorir un bosc mixt amb altres espècies frenarà la malaltia o no. L'especificitat és una eina clau a l'hora de gestionar la malaltia, i en aquest cas la resistència del pi a *H. abietinum* i *H. parviporum* ens pot ajudar a minvar el patògen. Un exemple pot ser un bosc d'avet del qual sabem que hi ha *H. abietinum*. Si s'afavoreix *P. uncinata* o *P. sylvestris*, es podria reduir la població del patògen i disminuir-ne els danys.

Figura 4 /
Espècies d'*Heterobasidion* a Europa /

- *H. Annosum* s.s.
- *H. Abietinum*
- *H. Parviporum*
- *H. Irregulare*

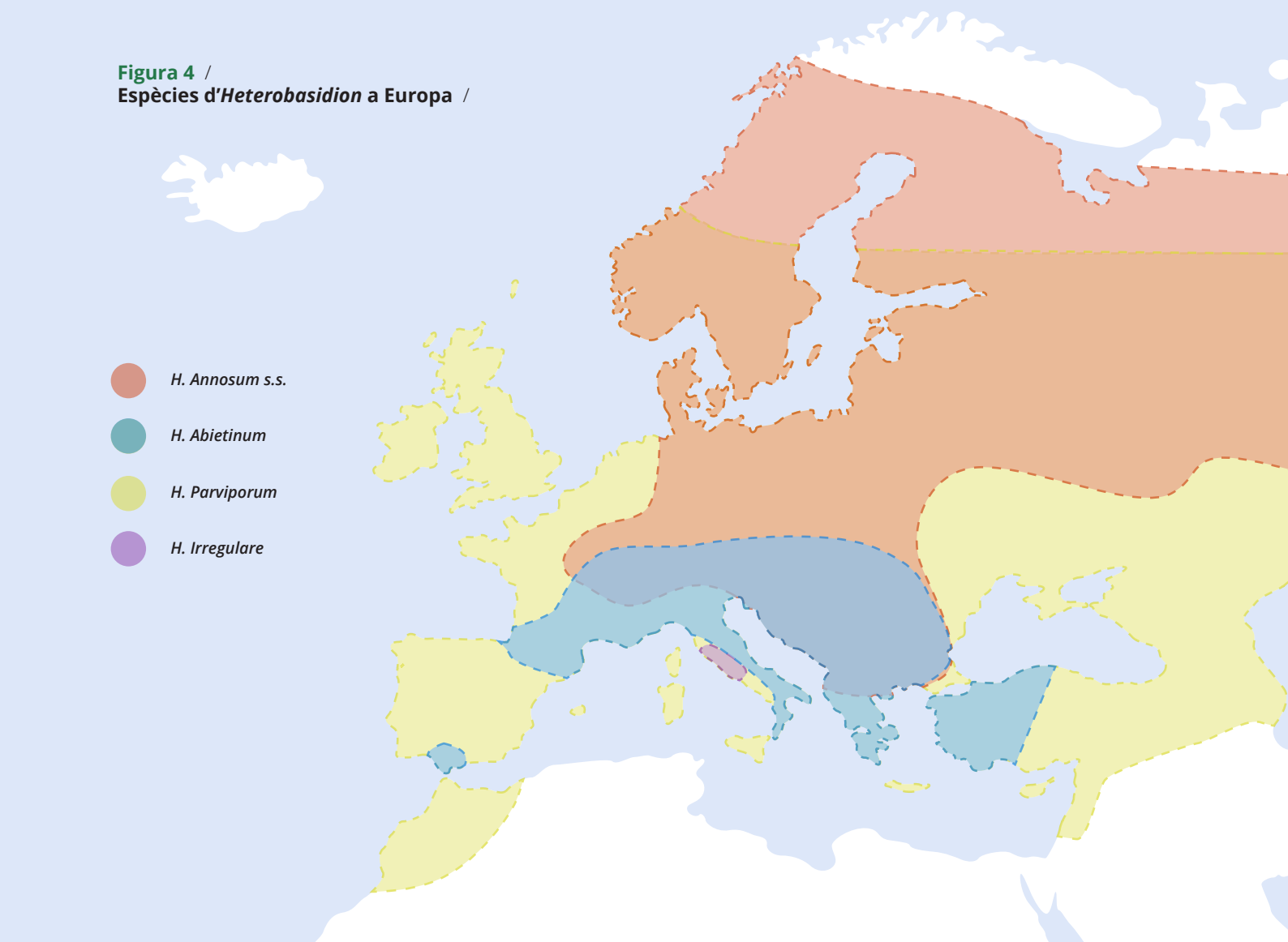


Figura 4 /
Una nova espècie d'*Heterobasidion* a Europa

Poc es pensava l'exèrcit americà que en transportar fusta per construir barracons a les costes d'Itàlia durant la Segona Guerra Mundial introduirien un nou patogen forestal a Europa (Gonthier *et al.*, 2004), concretament *H. irregulare*, l'espècie homologa a *H. annosum* s.s. de Nord-amèrica. Gairebé 50 anys després veiem que aquest fong s'ha estès pel centre d'Itàlia i ha afectat boscos de pi pinyer (*P. pinea*). *H. irregulare* és més patogènic i té una capacitat de colonitzar fusta morta més alta que *H. annosum*, l'espècie nativa, la qual cosa li dona avantatge competitiu (Garbelotto *et al.*, 2009). Atès que *H. irregulare* i *H. annosum* es van formar a partir d'un procés al·lopàtric, han conservat durant milions d'anys la seva capacitat d'aparellar-se i, per tant, ja s'han format individus híbrids i gens de l'espècie invasora introduïts a les població natives (Gonthier i Garbelotto, 2011)].

2.4 *Heterobasidion* a Catalunya i a la península Ibèrica

Hi ha poca informació de la presència d'*H. annosum* a la península Ibèrica, una situació que contrasta amb l'extensió de boscos de coníferes que hi ha. *H. annosum* ha estat detectat en repoblacions de *P. sylvestris*, *P. nigra*, *P. pinaster* i *P. radiata* (Oliva *et al.*, 2008a; Oliva i Colinas, 2010; Mesanza i Iturritxa, 2012; Prieto-Recio *et al.*, 2012). La majoria dels estudis es basen en inventaris d'esques que sabem que subestimen àmpliament la incidència real. L'inventari més extens el trobem al País Basc, on es van trobar esques en un 30% dels boscos visitats (Mesanza i Iturritxa, 2012). Se'n desconeix quina és la incidència en arbres vius i l'impacte que té pel que fa a l'arbre i el rodal, però l'alta presència d'esques, especialment en boscos de *P. sylvestris* (17,7%), *P. radiata* (42,2%) o *P. nigra* (2,2%), ens alerta del dany potencial que pot causar el patogen. En el cas d'*H. abietinum*, hi ha més informació, en bona part gràcies als estudis realitzats a França. Sabem que n'hi ha en abundància a les avetoses d'*Abies alba* del Pirineu (Oliva i Colinas, 2007) i a les avetoses d'*A. pinsapo* de la serra de Grazalema (Sánchez *et al.*, 2007). Segons Oliva i Colinas (2010), *H. abietinum* estaria present en un 41% de les avetoses. Aquesta incidència es basa també en un

inventari d'esques i mostra que un 15% dels arbres morts d'avet al Pirineu estarien atacats per *H. abietinum*. Tot i que sabem que aquest mètode subestima la incidència real, estaríem parlant que almenys un de cada sis avets del Pirineu que moren tenen aquesta malaltia. En el cas de l'avet, hem pogut comprovar que la presència d'*H. abietinum* estava directament associada a la presència de tallades (Oliva i Colinas, 2010), i que *H. abietinum* disminueix el creixement dels arbres, a part d'afectar-ne la qualitat de la fusta (Sangüesa-Barreda *et al.*, 2015). A la serra de Grazalema, s'han fet estudis de la distribució d'individus que mostren que *H. abietinum* sobre *A. pinsapo* pot crear individus molt grans, de més de 500 m² (Sánchez *et al.*, 2007). Se'n desconeix quina mida tenen els individus al Pirineu i en *Abies alba*, però sabem, a més, que genèticament pot ser que la població d'*H. abietinum* del Pirineu sigui una mica diferent a la dels Alps (Oliva *et al.*, 2011c) i que *Heterobasidion* no actua sol, sinó que probablement ho fa amb altres patògens secundaris. Les avetoses afectades per *H. abietinum* tendeixen a estar atacades també per vesc (*Viscum album* spp. *abietinum*) (Oliva i Colinas, 2010).

FOTO

panell de fotografia d'altres patògens associats amb Heterobasidion



3 /

EPIDEMIOLOGIA

- 3.1. Cicle de la malaltia
- 3.2. La soca
- 3.3 . L'arbre
- 3.4. El medi físic del bosc
- 3.5. La gestió forestal

3 / EPIDEMIOLOGIA

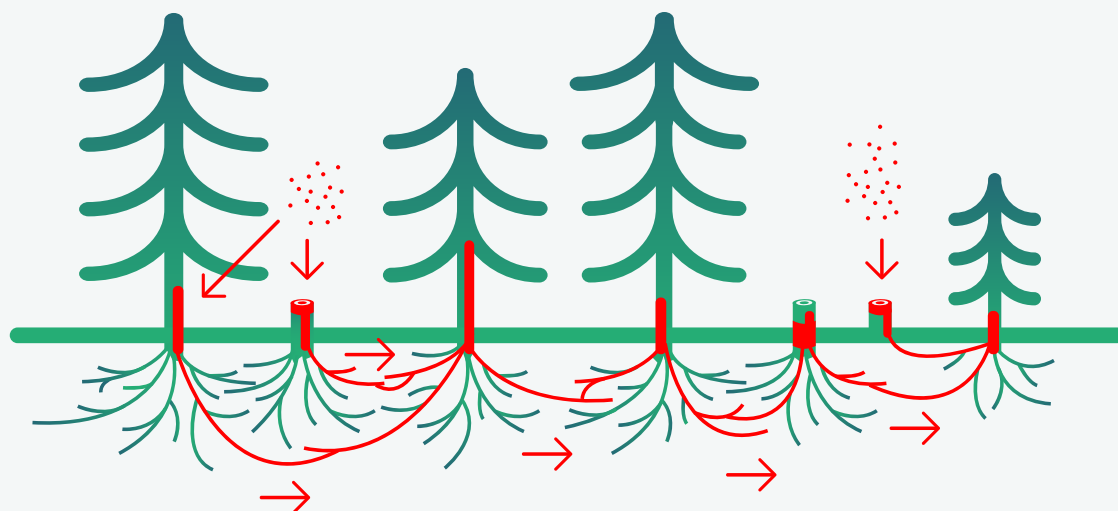
3.1 Cicle de la malaltia

L'epidemiologia ens permet entendre quins són els factors que influencien en el desenvolupament d'una malaltia. El cicle de la malaltia és el seguit d'esdeveniments que formen part del seu desenvolupament.

Les aclarides i els aprofitaments forestals són la raó per la qual avui dia un de cada cinc arbres en boscos boreals està infectat per aquest fong (Thor *et al.*, 2005), i està considerada com la malaltia forestal amb l'impacte econòmic més elevat a escala europea (Woodward *et al.*, 1998). La incidència, però, d'aquest patògen en boscos naturals o sense gestió és molt menor (Johannesson i Stenlid, 1999).

De manera breu, el cicle de la malaltia es pot resumir en el fet que el patògen entra en una massa sana que infecta les soques que es produeixen en fer aclarides (Stenlid i Redfern, 1998). Un cop infecta la soca, el fong s'expandeix cap als arbres sans i dempeus que estan en contacte amb la soca, i el contacte entre les arrels és la via d'expansió del patògen entre arbres i entre arbres i soques. A més, també pot infectar les ferides fetes als arbres durant el procés d'explotació del bosc, tot i que aquesta via és menys important (Vasiliauskas *et al.*, 1996). El patògen pot atacar plançons o arbres joves quan aquests expandeixen les arrels dins les soques infectades (Piri, 2003), i aquest última via d'infecció és la que permet transmetre la malaltia d'una generació a la següent (Stenlid, 1985).

Figura 5 / Cicle de la malaltia



Les espores d'*Heterobasidion* infecten les soques o les ferides dels arbres. Des de les soques es dispersen a arbres vius mitjançant els contactes entre les arrels. Els arbres infectats poden transmetre el fong a arbres vius i a altres soques del bosc. Després de la tallada final les soques poden transmetre la infecció a la nova generació d'arbres, bé perquè s'infecten o perquè les arrels del regenerat entren en contacte amb la soca de la rotació anterior.

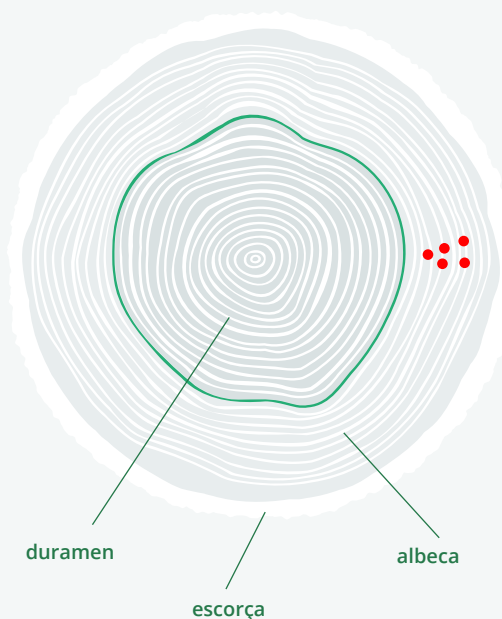
3.2 La soca

Les soques són el factor determinant de la malaltia causada per *H. annosum*, i aquelles creades després d'una tallada no són susceptibles de ser infectades per espores durant gaire temps (Bendz-Hellgren i Stenlid, 1998). L'asseccament de la soca i la colonització per part d'altres fongs fan que la susceptibilitat desaparegui en qüestió de dies. La part més susceptible és l'albeca, tot i que també es poden produir infeccions en el duramen en el cas de l'abet i la píce (Oliva *et al.*, 2013a). La possibilitat d'infectar el duramen és important de cara a entendre quins tipus de soques en seran susceptibles. Les soques d'arbres de gran diàmetre tenen una proporció més gran de duramen que d'albeca; en canvi, en soques petites domina l'albeca (Oliva *et al.*, 2011a). En principi totes les soques són susceptibles, però les condicions ambientals després d'una tallada d'arbres de grans dimensions és diferent i menys perillosa que la que tenen les soques després d'una aclarida. En un estudi a Suècia, la infecció en soques de *Picea abies* va ser del 73%, mentre que soques de tallades arreu van ser infectades només un 53% (Bendz-Hellgren i Stenlid, 1998).

És comú veure esques a les soques. En molts casos, aquestes esques corresponen a infeccions prèvies a la tallada. El patogen s'ha desenvolupat des de les arrels, on ja hi era present abans de la tallada. Les soques donen accés al patogen a una gran quantitat de recursos, i és possible que el patogen aprofiti aquests recursos per expandir-se cap a arbres veïns.

Les soques tenen un paper clau en la transferència del patogen entre rotacions del bosc (Piri, 2003). *Heterobasidion* pot viure dins les soques i arrels infectades durant dècades. Tret de boscos en condicions d'alta humitat ambiental i temperatura, és comú veure soques de la rotació anterior en boscos adults. Si mirem la distribució en l'espai dels individus d'*H. annosum*, es pot veure que el mateix que habita les soques (de la rotació anterior) també ho fa als arbres de la nova generació per demostrar la capacitat de passar de generació en generació (Piri, 1996).

Figura 6 / Infecció de la soca



En *Picea abies* les espores d'*Heterobasidion* infecten les soques majoritàriament a l'albeca tot i que també ho fan a la part exterior del duramen (en vermell es mostren les colònies d'*Heterobasidion* creixent a 2 cm per sota de la superfície de la soca, després de 2 mesos de fer una aclarida al bosc).



Peu de foto

Importància de cara a la gestió:

La distribució d'individus d'*H. abietinum* en un bosc ens indica com s'ha desenvolupat la malaltia. Si les soques són infectades per espores, cal esperar trobar-hi un gran nombre d'individus (Swedjemark i Stenlid, 1993), que serà més gran com més a prop de la superfície de la soca ens trobem. És possible que molts d'aquests individus siguin homocari-ons. Si veiem que una soca i un arbre tenen el mateix individu, hem de considerar dues opcions: la soca s'ha infectat i ha infectat l'arbre veí o els dos estaven infectats quan la soca era un arbre. En realitat, acaba sent difícil saber què ha passat, però es pot tenir en compte el temps que ha passat des de la tallada i la mida de l'individu al bosc. En uns 12 anys, la majoria d'infeccions de soca a arbre ocupaven un arbre; en canvi, durant el mateix temps, en un bosc on hi havia hagut infeccions anteriors els individus ocupaven 2-3 arbres de mitjana (Oliva *et al.*, 2010a; Oliva *et al.*, 2011b).

3.3 L'arbre

Un cop el fong penetra a l'arbre, ataca l'albeca i l'arbre intenta frenar-ne l'avançament mitjançant la creació de la zona de reacció (Shain, 1971), la qual és fàcil de veure perquè és d'un color verd oliva i té un pH elevat —es tenyeix de blau quan s'exposa a un indicador de pH (Oliva *et al.*, 2012)—, i està formada per fenols, com ara pinosilvina, i lignans com el matairesinol, que tenen efectes fungicides (Stenlid i Johansson, 1987). En el cas del pi, la zona de reacció no és tan evident com en l'avet (Shain, 1967). La zona de reacció es genera en el moment de la infecció per les cèl·lules vives que habiten l'albeca (Oliva *et al.*, 2015a). En el cas de l'avet i la píce, aquest contacte entre el patògen i l'albeca apareix quan el patògen infecta les arrels a través de l'escorça o quan des del duramen infecta l'albeca. El duramen no té cèl·lules vives, per tant, només té capacitat de defensa passiva. Pel que fa al pi, és suficient per aturar el patògen, i en avets i píces, la resistència del duramen és menor i el fong pot colonitzar el duramen amb facilitat. En aquests arbres, el fong avança amb facilitat pel duramen i s'expandeix fins a alçades de 10 metres, tot i que la mitjana és d'uns 4 m (Rönnberg *et al.*, 2013). Un cop dins del duramen, el patògen tendeix a expandir-se cap a l'albeca. L'arbre compartimentalitza el patògen amb una zona de reacció que pot acabar encerclant tot el duramen. Un cop genera zona de reacció, l'arbre ja ha matat aquelles cèl·lules i, per tant, es converteix en una barrera passiva. A mesura que el fong avança, l'arbre ha d'afegir més zona de reacció sacrificant més albeca, i aquesta pèrdua d'albeca pot ser perjudicial per a l'arbre (Oliva *et al.*, 2012).

Els efectes de la malaltia sobre l'arbre són diversos, i invertir en defensa i reparar els teixits destruïts del patògen fa que l'arbre tingui menys recursos per créixer (Oliva *et al.*, 2014). A *Picea abies*, les pèrdues de creixement són del 20% en volum i del 15% en diàmetre (Bendz-Hellgren i Stenlid, 1995, 1997), i una part d'aquestes pèrdues de creixement es deuen a l'esforç que fa l'arbre per defensar-se del patògen a l'hora de crear la zona de reacció (Oliva *et al.*, 2010b; Oliva *et al.*, 2012). La sequera fa que els arbres siguin més susceptibles a *H. annosum* i que redueixin la fotosíntesi per estalviar aigua, la qual cosa es tradueix en menys disponibilitat de recursos al tronc i, per

tant, menys capacitat de produir la zona de reacció, cosa que pot facilitar la mort de l'arbre (Gomez-Gallego *et al.*, 2022).

Per atacar el fong, fa servir enzims amb capacitat d'oxidar la lignina, una oxidació que allibera nutrients, però que també debilita i taca la fusta i, per tant, en devalua el valor. *Heterobasidion* no causa una gran descomposició de la fusta. La pèrdua de biomassa és d'aproximament el 12% (Oliva *et al.*, 2011d), tot i que aquesta descomposició no és suficient perquè afecti la resistència de la fusta a traccions i disminueixi la capacitat de les arrels de subjectar l'arbre en cas de ventades. Els boscos afectats per *H. annosum* són susceptibles a ventades (Oliva *et al.*, 2008b).

Importància de cara a la gestió:

Entendre la interacció i els mecanismes de defensa ens pot ajudar a establir programes de millora. El descobriment d'un gen de resistència és un pas endavant en el control de la malaltia. Quan es parla d'incrementar la capacitat de defensa, s'ha de considerar si hi pot haver efectes adversos sobre altres paràmetres d'interès, com ara el creixement o la qualitat de la fusta. En el cas d'*Heterobasidion*, no hi ha una relació genètica entre defensa i creixement. La producció de planta resistent és adient en aquells llocs on es regeneri el bosc mitjançant replantació.

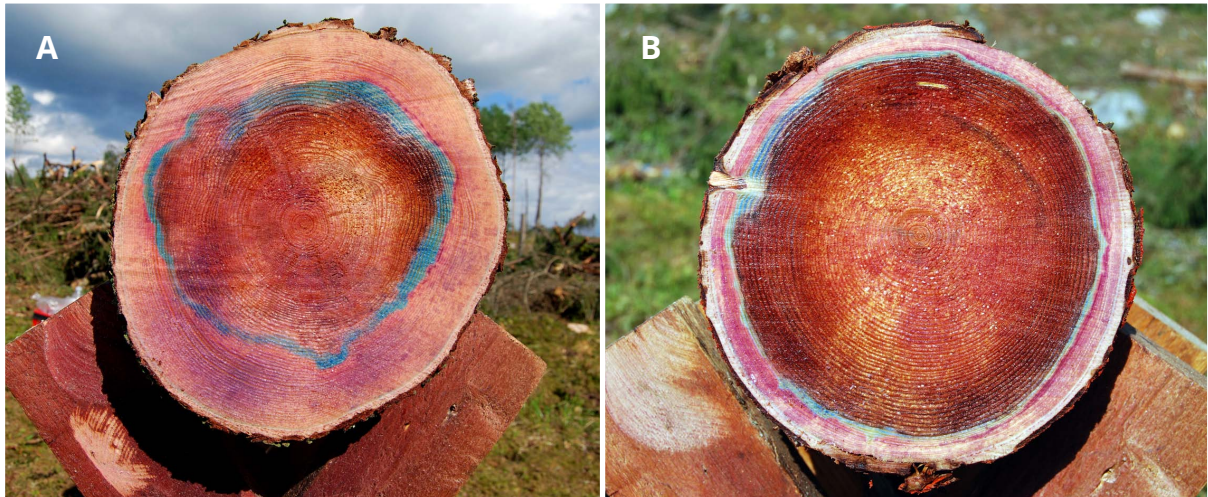
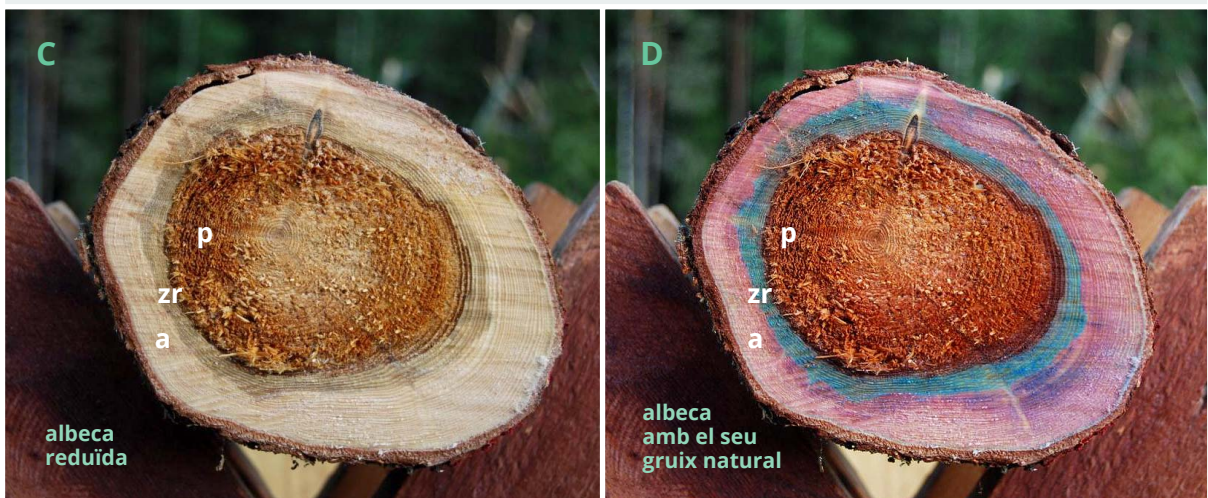


Figura 7 /
Exemples de podridura causada per *Heterobasidion annosum* i de la zona de reacció

La podridura (**p**) causada per *Heterobasidion annosum* es concentra en el duramen en el cas de *Picea abies* i *Abies alba*. L'arbre compartimentalitza la infecció i evita que aquesta afecti a la albeka (**a**) formant una zona de reacció que presenta un color olivaci (**zr**). Quan es mulla la secció amb un indicador del pH (foto a versus **B,C** i **D**), la zona de reacció apareix amb un color blau verdós que ens indica un pH bàsic, en canvi l'albeca i el duramen mostren un pH més baix.



A mesura que la infecció avança es redueix el gruix de l'albeca i l'arbre perd capacitat de transport i emmagatzematge d'aigua. La pèrdua d'albeca es deu en part a que l'arbre inverteix recursos en defensar-se del fong i no els pot invertir en creixement diametral.

3.4 El medi físic del bosc

El bosc i el seu ambient abiòtic tenen efectes sobre el desenvolupament de la malaltia. Dins dels aspectes abiòtics, el que té més efectes és el tipus de sòl (Stenlid i Redfern, 1998). Així doncs, un sòl arenós o un sòl amb un pH baix seran més conductors de la malaltia que un amb un pH alt (Thor *et al.*, 2005). Un altre aspecte important és saber si el bosc és de primera generació i s'està desenvolupant sobre un sòl amb un ús agrícola o bé forestal. Els boscos establerts sobre un sòl agrícola mostren més conductivitat de la malaltia que els establerts en sòl forestal (Oliva *et al.*, 2010a). En la majoria dels casos, es desconeix el mecanisme que explica aquestes associacions. El clima afecta el desenvolupament de la malaltia i la tempe-

ratura augmenta la quantitat d'espores i la durada de l'esperulació de les esques (Pukkala *et al.*, 2005). En boscos nord-europeus, es veu més incidència de la malaltia en zones càlides i plujoses del sud i, per tant, cal considerar que aquí la baixa temperatura és un limitant per al creixement del bosc. Així, arbres amb uns anells més estrets són més difícils de colonitzar que arbres amb un creixement elevat (Swedjemark i Stenlid, 1996; Swedjemark *et al.*, 2001). S'ha de tenir cura a l'hora de traslladar aquests patrons al sud d'Europa, on el clima limita el creixement dels arbres i dels fongs de manera diferent, i on es desconeix com afecta en la malaltia causada per *H. annosum*.



Peu de foto.

3.5 La gestió forestal

La gestió forestal influeix en la malaltia causada per *H. annosum* a partir de tres mecanismes: en primer lloc, perquè la gestió crea soques a les tallades; perquè la gestió influeix en l'estructura del bosc i, per tant, en les connexions entre les arrels dels arbres, i, finalment, perquè la gestió determina quins tipus d'espècies forestals hi haurà al bosc.

La quantitat de soques influenciarà directament en el nombre d'infeccions. *Heterobasidion* causa una malaltia monocíclica que s'escampa com el foc. Una soca infectada, infectarà un determinat nombre d'arbres, i cada un actuarà de manera similar. Aquest tipus de malalties són susceptibles al nombre d'infeccions inicials, i en el cas d'*H. annosum*, el nombre de soques (Pukkala *et al.*, 2005).

L'estructura ens determinarà les possibilitats de transferir la malaltia d'una generació a la següent. A mesura que passa el temps, les soques infectades es descomponen i la possibilitat de transferència disminueix (Pukkala *et al.*, 2005). La gestió forestal en ambients boreals altament afectats per *H. annosum*

es basa a plantar, fer aclarides i tallar arreu al final del torn per tornar a plantar. Aquesta gestió genera masses coetànies de la mateixa edat en què el nou arbrat entra en contacte amb les soques de la generació prèvia. Se sap poca cosa del comportament d'*H. annosum* en masses regulars fruit d'una regeneració natural, que és el mètode més comú a Catalunya, i menys encara quina és la dinàmica de la malaltia en boscos irregulars (Piri i Valkonen, 2013), tot i les poques dades que tenim ens indiquen que el desenvolupament de la malaltia en un bosc irregular és molt elevat perquè aquest tipus d'estructura garanteix una continuïtat de la coberta i on es creen soques en unes condicions similars a una aclarida i, per tant, molt susceptible a infecció. La qüestió clau és si un bosc regular es comportarà igual que un de coetani fruit de plantació, ja que el temps de regeneració es pot allargar gairebé 20 anys. Així doncs, aquest temps farà difícil que part dels plançons entrin en contacte amb les soques de la generació anterior perquè aquests ja estiguin en un nivell de descomposició suficientment avançat per transmetre el patògen.



Peu de foto.



4 /

MÈTODES DE CONTROL

- 4.1. Tractament de soques
- 4.2. Arrabassar
- 4.3. Evidències científiques del tractament
- 4.4. Resistència
- 4.5. Simulacions

4 / MÈTODES DE CONTROL

4.1 Tractament de soques

El cicle de la malaltia comença amb la infecció de les soques i, per tant, és aquí on cal actuar primer. S'han provat innumerables mètodes per impedir que les espores d'*H. annosum* infectin i colonitzin la soca, i un dels més efectius ha estat l'aplicació d'urea (Johansson *et al.*, 2002). La descomposició bacteriana de la urea a la superfície de la soca fa que s'alliberi amoní i que incrementi el pH. Les espores d'*H. annosum* tenen dificultats per germinar amb un pH alt. Tot i la seva eficàcia, el principal impediment a la urea és que enlloc està registrat com a fungicida. L'aplicació d'urea té més impacte sobre la flora que habita al voltant de les soques i suposa una de N al sistema (Westlund i Nohrstedt, 2000). L'aplicació d'urea té, a més, un impacte important sobre la comunitat de fongs descomponedors de la fusta (Vasiliauskas *et al.*, 2004).

L'altre tractament consisteix a aplicar espores d'un fong competidor, *Phlebiopsis gigantea*, el qual pot formar un tipus d'espores asexuals, anomenades oïdis, que es poden produir en grans quantitats i tenen una germinació molt bona en camp. Aquestes espores es venen amb el nom comercial de Rotstop, que és senzillament un preparat d'espores asseccades en pols o en format gelatinós perquè es puguin conservar fàcilment en fred o al congelador. Rotstop s'aplica sobre la superfície de la soca immediatament després de tallar l'arbre. El mecanisme de control es basa en la competència per l'espai. Atès l'aportament massiu d'espores, *P. gigantea* colonitza la superfície de la soca i no deixa espai perquè les espores d'*H. annosum* germinin i s'expandeixin. *P. gigantea* no és un patògen i, per tant, tot i que colonitzi la soca, no és capaç d'atacar les arrels dels arbres vius del seu vol-

tant. Hi ha diferents soques de Rotstop, i la principal diferència és que la soca fina Rotstop-F és heterocariòtica, la qual cosa fa que no es pugui barrejar amb soques locals i, per tant, conservi la seva capacitat de biocontrol. L'altra soca comercial és la sueca Rotstop-S, que és homocariòtica. Aquesta soca es barrejarà amb les soques locals i generarà una diversitat d'individus que poden estar més adaptats al medi. En camp, no s'han detectat diferències quant a la capacitat de controlar-la (Rönnerberg *et al.*, 2006). Actualment, Rotstop s'aplica voluntàriament a Suècia en aclarides i està subvencionat a Finlàndia; a Noruega, pràcticament no s'aplica; i a Suecia i Finlàndia s'ha demostrat que l'aplicació del tractament és rendible des d'un punt de vista financer (Thor *et al.*, 2006; Honkaniemi *et al.*, 2019).

L'aplicació de Rotstop es pot fer de manera manual o incorporar-lo a la serra de la processadora (Thor *et al.*, 1997), i en ambdós casos es barreja amb un colorant de color verd o blau per identificar quines soques s'han tractat i quines no. L'aplicació manual es pot fer mitjançant un espray. En el cas de l'aplicació mecànica, cal modificar la processadora i el capçal per afegir-hi un dipòsit i un sistema hidràulic que permetin bombejar el preparat i que aquest surti per uns broquets situats a l'espasa de la serra mecànica del capçal. El producte s'aplica a la vegada que es talla l'arbre per no perdre rendiment. L'operari pot decidir a cada moment quin arbre tractar i quin no, un fet important de cara a no tractar espècies d'arbre no susceptibles ni tampoc les superfícies dels rolls. Les espores de *P. gigantea* són capaces de resistir la pressió dels tubs i els broquets (Thor *et al.*, 1997). És molt important fer correctament el tractament i recobrir totalment la superfície de la soca (Berglund i Rönnerberg, 2004), perquè una cobertura incompleta té efectes perjudicials a llarg termini i, a més, *P. gigantea* és més sensible a tractaments incomplets que urea (Oliva *et al.*, 2010a).

Un augment de les temperatures afavoreix el creixement del patògen i de *P. gigantea*, si més no, la capacitat de controlar la malaltia està garantida, tant per a les espècies natives com per a les exòtiques amb més risc actualment a Europa, *H. irregulare* (Oliva *et al.*, 2015b). L'aplicació de *P. gigantea* canvia la comunitat de fongs de les soques i, per tant, en pot afectar la seva descomposició i corresponent recirculació de nutrients (Oliva *et al.*, 2017).

Importància de cara a la gestió:

El tractament de soques és una operació de caràcter preventiu, i com a tal, genera reticència perquè no és fàcil de saber quins danys estem prevenint, és a dir, si s'està justificant el cost de l'aplicació. Per saber si és convenient protegir les soques, cal considerar en quina època de l'any hi ha més espores a l'aire i si es pot evitar tallar en aquell període. En boscos del nord d'Europa, només es tracten les soques quan la temperatura ambient és superior als 5°C, per tant, programar tallades a l'hivern és una bona alternativa al tractament. La segona qüestió és saber si, tot i infectar les soques, *H. annosum* ataca els arbres dempeus en les condicions del nostre bosc, una pregunta que només pot ser resposta si personal experimentat fa un estudi d'aquesta malaltia, atès que seva detecció, si no s'està entrenat, és pràcticament impossible. La tercera qüestió és considerar els costos i els guanys de l'operació de tractament. Així, mitjançant simuladors com Rotstand és possible simular els efectes del tractament sobre el desenvolupament de la malaltia (Pukkala *et al.*, 2005), si més no, s'ha de considerar que aquests simuladors estan calibrats en ambients boreals (Oliva i Stenlid, 2011). En el nostre context, on els boscos tenen una funció social, calcular el benefici en termes econòmics és difícil, i s'haurien de considerar altres aspectes, com la resistència a fenòmens meteorològics extrems (ventades o sequeres). La quarta qüestió és de caràcter reglamentari: per aplicar un tractament, aquest ha d'estar registrat a l'estat espanyol, i actualment *Phlebiopsis gigantea* no ho està, tot i que sí a la UE. Finalment, cal tenir en compte els aspectes operatius dels tractaments: si s'aplica amb aigua, representa un cert volum d'aigua que haurà de transportar l'operari cada dia al bosc, i un dels principals impediments a l'hora de tractar les soques a les tallades finals és la gran superfície de les soques que requereixen, per tant, una gran quantitat d'aigua que s'ha de transportar i emmagatzemar al bosc. *P. gigantea* és un organisme viu que ha de tenir una mantenició curosa un cop al bosc, preparar cada dia i conservar-lo en un lloc fresc i sec.



Figura 8 / Tractament mecanitzat de soques

El tractament de les soques està integrat amb l'aprofitament del bosc. El capçal de la processadora es modifica per poder dispersar el producte sobre la superfície de les soques. El producte conté un colorant alimentari innoeu (en aquest cas de color blau) que permet comprovar que el tractament s'ha aplicat correctament.



Tallades a l'hivern

4.2 Arrabassar

Arrabassar és l'únic tractament curatiu que existeix avui dia (Cleary *et al.*, 2013). Les soques són un element de transmissió de la malaltia, però també actuen com a reservori del patògen. En extreure les soques mecànicament, reduïm la quantitat d'inòcul del bosc i evitem que les noves generacions d'arbres s'infectin a l'hora de posar les arrels a les soques velles. L'arrabassament és una operació costosa i traumàtica per al bosc, atès que requereix maquinària pesant que pot causar problemes de compactació, té un marge de benefici reduït i normalment només pot arribar a ser rendible quan tenim plantes de biomassa molt properes al bosc, però sí que és un tractament efectiu. Arrabassar és també una manera de reduir l'inòcul d'altres patògens d'arrel, com *Armillaria* sp. És important no deixar-se res, inclosos traços d'arrels enterrats al sòl del bosc que conserven la capacitat de transmetre's sis anys després (Piri i Hamberg, 2015).

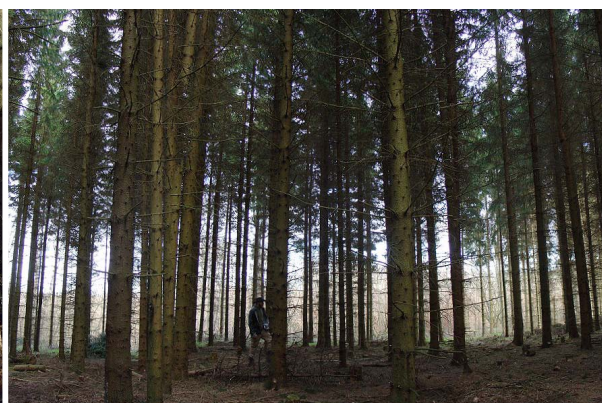


Arrabassar

4.3 Evidències científiques del tractament

Dos experiments clau mostren que el tractament de les soques redueix la malaltia en un termini mitjà en boscos de *Picea abies*. El primer experiment, realitzat al sud de Suècia, va comparar parcel·les en les quals es van tractar les soques després d'una aclarida amb urea, parcel·les en les quals no es van tractar amb res i també aquelles en les quals es van inocular artificialment les soques amb conidis d'*H. annosum* i *H. parviporum* (Oliva *et al.*, 2008b). Els resultats 15 anys després van ser clars: el 0% dels arbres estaven podrits als boscos tractats amb urea, el 30% estaven podrits als boscos que no es van tractar i el 70% estaven podrits als boscos on es van inocular les soques

de manera deliberada. No solament es va reduir la quantitat d'arbres podrits, sinó que va augmentar la resistència a ventades. A les parcel·les tractades amb urea, només un 5% dels arbres havien caigut 15 anys després, i a les infectades, un 50% dels arbres havien estat abatuts pel vent. Treballs posteriors realitzats en el mateix experiment van mostrar, a més, que el mateixos individus d'*H. annosum* i *H. parviporum* que s'havien introduït a les soques eren els que després es recuperaven dels arbres més propers, la qual cosa demostrava de manera inequívoca la importància de la transmissió soca-arbre en aquesta malaltia (Oliva *et al.*, 2011b).



Aspecte general de les parcel·les infectades amb *H. annosum* i les parcel·les tractades amb urea

Figura 9 / Comparativa del percentatge d'arbres que 15 anys després havien mort, estaven podrits o bé sans en els diferents tractaments

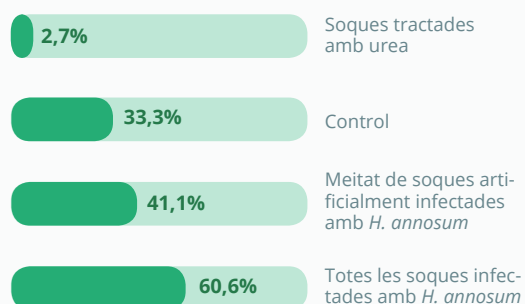
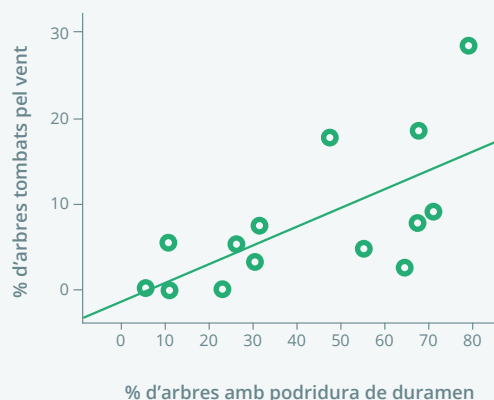


Figura 10 / Correlació entre el percentatge d'arbres podrits i el percentatge d'arbres que havien estat tombats pel vent



El segon experiment va avaluar diferents mètodes per reduir la infecció de les soques: Urea, Rotstop i també el fet de realitzar tallades a l'hivern, quan la quantitat d'espores d'*H. annosum* a l'ambient és baixa (Oliva *et al.*, 2010a). L'aspecte clau d'aquest experiment és que els tractaments es van aplicar amb una processadora de la mateixa manera que es fa a la pràctica, i es va fer en parcel·les situades en zones històricament forestals i en parcel·les en zones que abans de tenir bosc eren camps agrícoles o pastures. A les àrees forestals, per tant, hi havia les soques de la rotació anterior, que podien transferir el patogen i contribuir així a la malaltia, independentment si es tractaven els tocons. Els resultats a les zones agrícoles van ser clars: es va trobar un 20% dels arbres podrits en les parcel·les sense tractar, mentre que a les tractades, els arbres afectats no superaven

en 3%. A la zona forestal, no s'hi van veure diferències perquè a totes hi havia un 20% de podridura de mitjana, un fet que va demostrar que *H. annosum* té una capacitat de passar d'una rotació del bosc a la següent molt alta i, per tant, és important protegir aquells boscos sans. Però, ¿havien tingut algun efecte els tractaments als llocs que anteriorment havien estat forestals? Es va veure que sí. Es va comprovar que efectivament els tractaments a les soques en els boscos havien reduït l'arribada de nous individus i, tot i que no es va poder detectar cap efecte 13 anys després, sabem, gràcies a aquests experiments, que si s'hagués produït, aquestes noves infeccions tindrien un efecte a llarg termini i, per tant, la recomanació seria tractar les soques d'arbres sans, independentment si hi ha molta infecció o no al bosc.

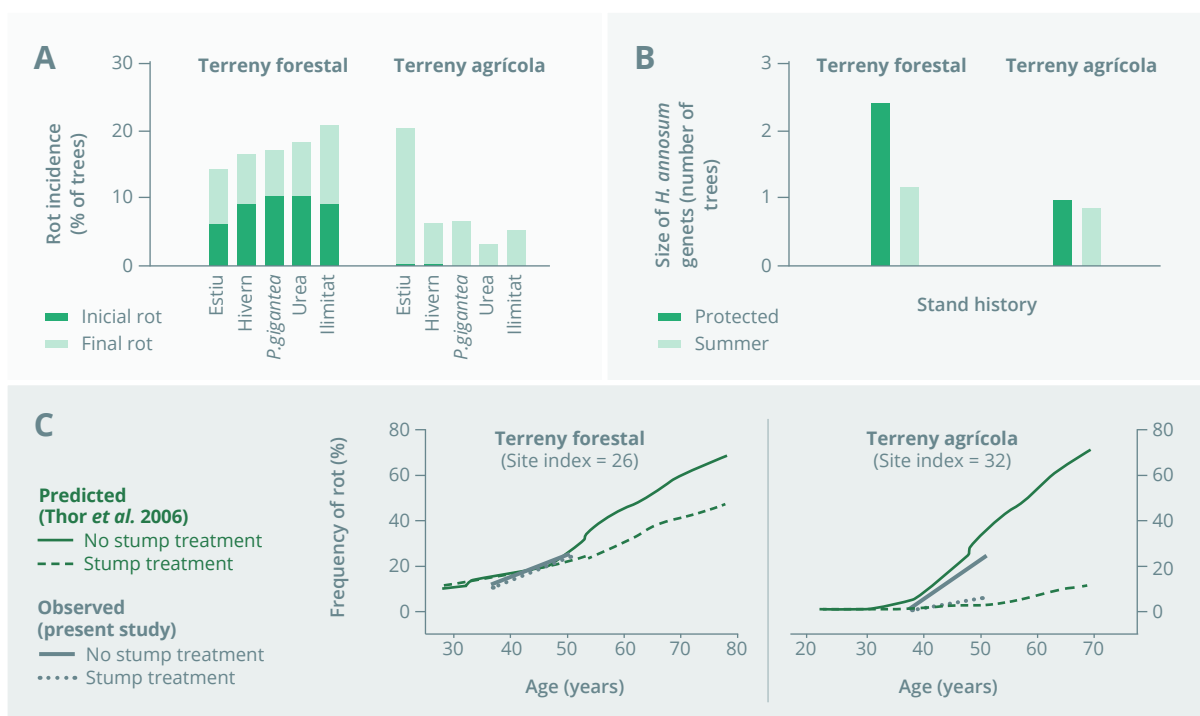


Figura 11 / XXXXXXXXXXXX

(A) comparativa de la presència de podridura als arbres en boscos plantats en terreny forestal o en terreny agrícola sense fer aclarida, amb aclarides a l'hivern i amb aclarides a l'estiu amb o sense tractament de les soques: els tractaments es van fer mitjançant l'aplicació d'urea o de biocontrol amb *P. gigantea*, i als boscos plantats en terrenys forestals, la presència de podridura abans de l'aclarida era notable, per tant, el que s'observa 14 anys després és bàsicament la progressió del patogen que provenia de la rotació anterior; (B) comparativa de la mida mitjana dels individus d'*H. annosum* a les parcel·les amb o sense aplicació dels tractaments: als boscos plantats en terrenys forestals es mostra com el tractament evita l'arribada de nous individus, i els individus que apareixen després de les aclarides són més petits (ocupen menys arbres) que els provinents de la rotació anterior que han tingut més temps per créixer i desenvolupar-se, i (C) correspondència entre les simulacions i les observacions a camp: als boscos plantats en terreny forestal, amb la transferència de patogen de la rotació anterior es veu l'efecte positiu de prevenció de l'arribada de nous individus i, per tant, és recomanable el tractament]



Peu de foto

4.4 Resistència

Per determinar la resistència, cal entendre primer la interacció entre el patogen i l'arbre. La majoria dels estudis actuals sobre la reacció de defensa entre l'arbre i el patogen cel·lularment s'han centrat en *Picea abies*, que inclou l'activació de la ruta del fenilpropa-noide (Oliva *et al.*, 2015a). El coneixement en altres espècies és menor, però els mecanismes de defensa són probablement similars. En el cas de *Picea abies*, s'ha vist que la resistència a *H. parviporum* ve en part determinada per un gen que té dos al·lels (Nemesio-Gorritz *et al.*, 2016), un dels quals incrementa la producció constitutiva de catetxina i redueix el creixement del patogen a l'albeca en un 27%. La catetxina és un flavonoide amb propietats fungicides. En prin-

cipi, la resistència no comporta pèrdues de creixement. Dit d'una altra manera, els arbres residents no creixen menys i, per tant, aquest tret no té perquè afectar en principi altres trets objecte de millora genètica com la producció o la qualitat de la fusta. Es desconeix la presència de resistència en altres espècies del gènere *Picea* o, en general, de *Pinus* o *Abies*.

4.5 Simulacions

De cara a ajudar els gestors forestals a prendre decisions, el 2005 es va desenvolupar un simulador de la malaltia anomenat Rotstand (Pukkala *et al.*, 2005) que permet predir quina quantitat de malaltia hi haurà al final d'una rotació en funció de l'itinerari silvícola escollit i dels tractaments realitzats. L'usuari defineix primer quines són les característiques del bosc inicial que es vol simular mitjançant paràmetres com la densitat, la qualitat d'estació, si és una plantació lineal o els arbres creixen a l'atzar com caldria esperar després d'una regeneració natural i quin tipus de sòl a partir de la importància que té per a la malaltia. En una segona etapa, l'usuari defineix quins són els

itineraris silvícoles que voldrà simular. Es tracta bàsicament de dir quines aclarides es faran, la intensitat, els tipus d'arbres que es tallaran —si són petits o grans— i si les aclarides es faran a l'hivern o a l'estiu —i si és a l'estiu, si es farà tractament de soques o no. El programa silvícola acaba amb la tallada final. El tercer mòdul de condicions que ha de definir l'usuari correspon als paràmetres de la malaltia per al lloc concret que volem simular. Així, alguns paràmetres són fàcils de conèixer, com ara el temps des de la tallada final de l'última rotació, si es van tractar o si es va arrabassar, però és possible que fora de l'ambient boreal, l'usuari desconegui els valors d'altres paràme-

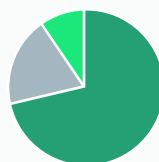
Figura 12 /
Simulacions de l'efecte del tractament de les soques

El tractament de les soques redueix la mortalitat i la quantitat d'arbres que mostraran símptomes de pudrició al final del torn.



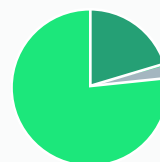
Estat sanitari dels arbres al final del torn

SENSE
tractament de soques



● Podrit viu ● Podrit mort ● Sa viu

AMB
tractament de soques



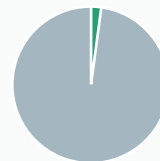
Estat sanitari dels arbres al final del torn

SENSE
tractament de soques



● Podrit viu ● Podrit mort ● Sa viu

AMB
tractament de soques



tres que poden influir molt en el desenvolupament de la malaltia, com ara el percentatge de podridura de les soques de la rotació anterior, la velocitat de creixement d'*H. annosum* a les arrels o la probabilitat de transferència de la soca infectada a l'arbre (Oliva i Stenlid, 2011). El simulador pot ajudar el gestor a dissenyar alternatives silvícoles i a comparar entre simulacions per entendre la magnitud dels efectes de les seves accions, com, per exemple, que és fàcil veure la importància de tractar les soques en boscos on no hi hagi pràcticament *H. annosum* en aquell moment, ja que l'efecte d'aquests tractaments en la rotació següent serà molt menor. Aquest efecte és obvi tant en avet com en pi roig o pinassa, i també es pot explorar la possibilitat d'afavorir la barreja amb altres espècies no susceptibles.

Figura 13 /
Simulacions de l'efecte de promoure masses mixtes

Sense tractament de soques pot ser possible reduir la incidència de pudrició en boscos de *Picea abies* o *Abies alba*, promovent altres espècies menys conductores (com ara arbres del gènere (*Pinus* sp.) o directament resistent al patògen (com ara *Betula*, *Fagus* o *Quercus*).

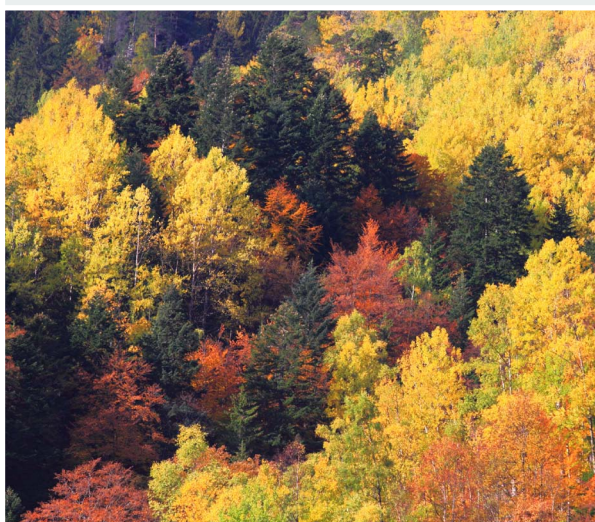
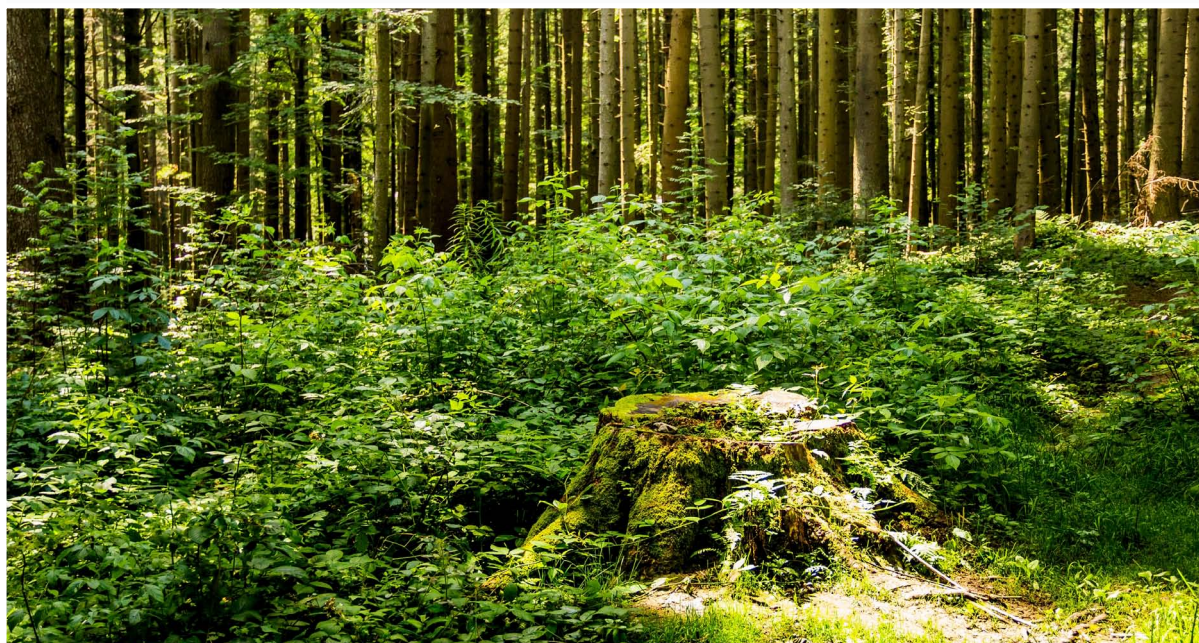
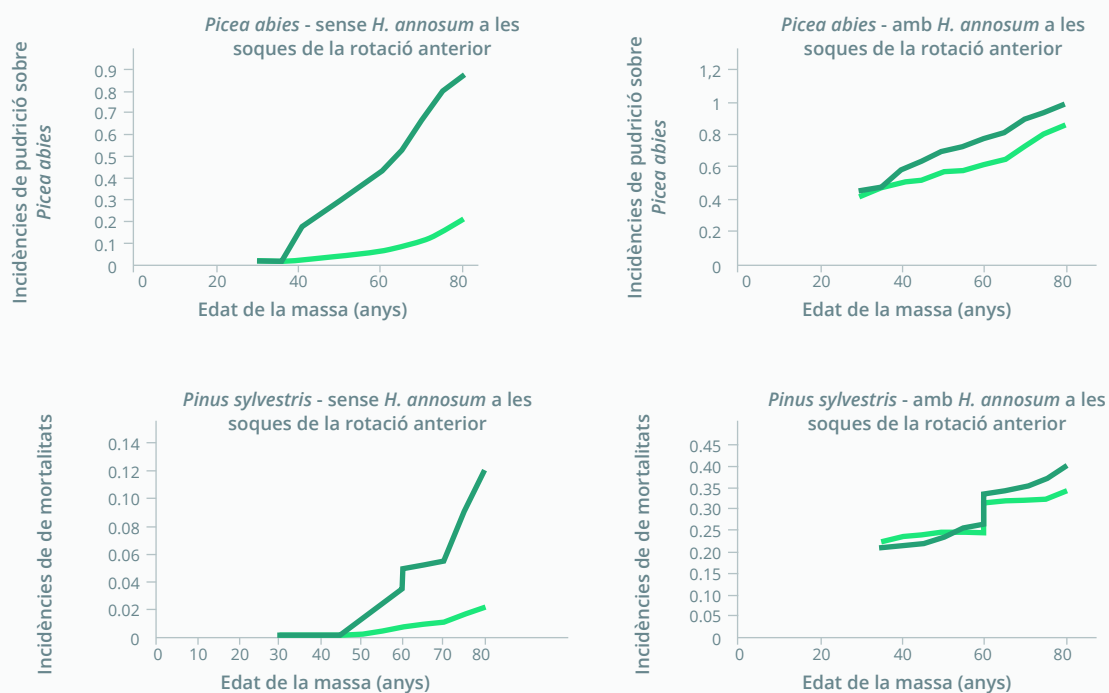


Figura 14 /

Simulacions de l'efecte de regenerar boscos sobre llocs amb soques d'arbres prèviament infectats amb *H. annosum*

L'efecte del tractament de soques durant les aclarides desapareix quan aquest s'aplica sobre boscos regenerats en una zona prèviament infectada d'*H. annosum* tan en el cas de boscos de *P. abies* o *A. alba* o en el cas de pinedes (*Pinus* sp.). Aquest fet reforça l'importància d'aplicar el tractament de soques en boscos sans i evitar que el patogen s'acumuli i afecti les generacions futures del bosc.



REFERÈNCIES

- / Bendel, M., Kienast, F., Bugmann, H., Rigling, D. (2006). Incidence and distribution of *Heterobasidion* and *Armillaria* and their influence on canopy gap formation in unmanaged mountain pine forests in the Swiss Alps. *European Journal of Plant Pathology* 116, 85-93.
- / Bendz-Hellgren, M., Lipponen, K., Solheim, H., Thomsen, I.M. (1998). The Nordic Countries. In: Woodward, S., Stenlid, J., Karjalainen, R., Hüttermann, A. (eds.), *Heterobasidion annosum*: Biology, ecology, impact and control. CAB International, Wallingford, UK, pp. 333-343.
- / Bendz-Hellgren, M., Stenlid, J. (1995). Long-term reduction in the diameter growth of butt rot affected Norway spruce, *Picea abies*. *Forest Ecology and Management* 74, 239-243.
- / Bendz-Hellgren, M., Stenlid, J. (1997). Decreased volume growth of *Picea abies* in response to *Heterobasidion annosum* infection. *Canadian Journal of Forest Research* 27, 1519-1524.
- / Bendz-Hellgren, M., Stenlid, J. (1998). Effects of clear-cutting, thinning, and wood moisture content on the susceptibility of Norway spruce stumps to *Heterobasidion annosum*. *Canadian Journal of Forest Research* 28, 759-765.
- / Berglund, M., Rönnerberg, J. (2004). Effectiveness of treatment of Norway spruce stumps with *Phlebiopsis gigantea* at different rates of coverage for the control of *Heterobasidion*. *Forest Pathology* 34, 233-243.
- / Capretti, P., Korhonen, K., Mugnai, L., Romagnoli, C. (1990). An intersterility group of *Heterobasidion annosum* specialized to *Abies alba*. *European Journal of Forest Pathology* 20, 231-240.
- / Chase, T.E., Ullrich, R.C., 1990. Five genes determining intersterility in *Heterobasidion annosum*. *Mycologia* 82, 73-81.
- / Cherubini, P., Fontana, G., Rigling, D., Dobbertin, M., Brang, P., Innes, J.L. (2002). Tree-life history prior to death: two fungal root pathogens affect tree-ring growth differently. *Journal of Ecology* 90, 839-850.
- / Cleary, M.R., Arhipova, N., Morrison, D.J., Thomsen, I.M., Sturrock, R.N., Vasaitis, R., Gaitnieks, T., Stenlid, J. (2013). Stump removal to control root disease in Canada and Scandinavia: A synthesis of results from long-term trials. *Forest Ecology and Management* 290, 5-14.
- / Dalman, K., Olson, Å., Stenlid, J. (2010). Evolutionary history of the conifer root rot fungus *Heterobasidion annosum* sensu lato. *Molecular Ecology* 19, 4979-4993.
- / Garbelotto, M., Linzer, R., Nicolotti, G., Gonthier, P. (2009). Comparing the influences of ecological and evolutionary factors on the successful invasion of a fungal forest pathogen. *Biological Invasions* 12, 943-957.
- / Gomez-Gallego, M., Galiano, L., Martínez-Vilalta, J., Stenlid, J., Capador-Barreto, H.D., Elfstrand, M., Camarero, J.J., Oliva, J. (2022). Interaction of drought- and pathogen-induced mortality in Norway spruce and Scots pine. *Plant, Cell & Environment* 45, 2292-2305.

- / Gonthier, P., Garbelotto, M. (2011). Amplified fragment length polymorphism and sequence analyses reveal massive gene introgression from the European fungal pathogen *Heterobasidion annosum* into its introduced congener *H. irregulare*. *Molecular Ecology* 20, 2756-2770.
- / Gonthier, P., Warner, R., Nicolotti, G., Mazzaglia, A., Garbelotto, M.M. (2004). Pathogen introduction as a collateral effect of military activity. *Mycological Research* 108, 468-470.
- / Greig, Gibbs, Pratt (2001). Experiments on the susceptibility of conifers to *Heterobasidion annosum* in Great Britain. *Forest Pathology* 31, 219-228.
- / Hansen, E.M., Stenlid, J., Johansson, M. (1993). Genetic control of somatic incompatibility in the root-rotting basidiomycete *Heterobasidion annosum*. *Mycological Research* 97, 1229-1233.
- / Honkaniemi, J., Ahtikoski, A., Piri, T. (2019). Financial incentives to perform stump treatment against *Heterobasidion* root rot in Norway spruce dominated forests, the case of Finland. *Forest Policy and Economics* 105, 1-9.
- / Johannesson, H., Stenlid, J. (1999). Molecular identification of wood-inhabiting fungi in an unmanaged *Picea abies* forest in Sweden. *Forest Ecology and Management* 115, 203.
- / Johansson, S.M., Pratt, J.E., Asiegbu, F.O. (2002). Treatment of Norway spruce and Scots pine stumps with urea against the root and butt rot fungus *Heterobasidion annosum*-possible modes of action. *Forest Ecology and Management* 157, 87.
- / Korhonen, K., Capretti, P., Karjalainen, R., Stenlid, J. (1998). Distribution of *Heterobasidion annosum* intersterility groups in Europe. A: Woodward, S., Stenlid, J., Karjalainen, R., Hüttermann, A. (Eds.), *Heterobasidion annosum: biology, ecology, impact and control*. CAB International, Wallingford, UK, pp. 93-104.
- / Mesanza, N., Iturriza, E., 2012. Root and butt rot caused by *Heterobasidion annosum* in Atlantic coniferous ecosystems of Spain. *Forest Pathology* 42, 514-520.
- / Nemesio-Gorritz, M., Hammerbacher, A., Ihrmark, K., Källman, T., Olson, Å., Lascoux, M., Stenlid, J., Gershenzon, J., Elfstrand, M. (2016). Different Alleles of a Gene Encoding Leucoanthocyanidin Reductase (PaLAR3) Influence Resistance against the Fungus *Heterobasidion parviporum* in *Picea abies* *Plant Physiology* 171, 2671-2681.
- / Oliva, J., Bendz-Hellgren, M., Stenlid, J. (2011a). Spread of *Heterobasidion annosum* s.s. and *Heterobasidion parviporum* in *Picea abies* 15 years after stump inoculation. *FEMS Microbiology Ecology* 75, 414-429.
- / Oliva, J., Bendz-Hellgren, M., Stenlid, J. (2011b). Spread of *Heterobasidion annosum* s.s. and *Heterobasidion parviporum* in *Picea abies* 15 years after stump inoculation. *FEMS Microbiology Ecology* 75, 414-429.

- / Oliva, J., Bernat, M., Stenlid, J. (2013a). Heartwood stump colonisation by *Heterobasidion parviporum* and *H. annosum* s.s. in Norway spruce (*Picea abies*) stands. *Forest Ecology and Management* 295, 1-10.
- / Oliva, J., Boberg, J.B., Hopkins, A.J., Stenlid, J. (2013b). Concepts of epidemiology of forest diseases. In: Gonthier, P., Niccolotti, G. (eds.), *Infectious Forest Diseases*. CAB International, Wallingford, UK, 1-28.
- / Oliva, J., Camarero, J.J., Stenlid, J. (2012). Understanding the role of sapwood loss and reaction zone formation on radial growth of Norway spruce (*Picea abies*) trees decayed by *Heterobasidion annosum* s.l. *Forest Ecology and Management* 274, 201-209.
- / Oliva, J., Colinas, C. (2007). Decline of silver fir (*Abies alba* Mill.) stands in the Spanish Pyrenees: role of management, historic dynamics and pathogens. *Forest Ecology and Management* 252, 84-97.
- / Oliva, J., Colinas, C. (2010). Epidemiology of *Heterobasidion abietinum* and *Viscum album* on silver fir (*Abies alba*) stands of the Pyrenees. *Forest Pathology* 40, 19-32.
- / Oliva, J., Gonthier, P., Stenlid, J. (2011c). Gene flow and inter-sterility between allopatric and sympatric populations of *Heterobasidion abietinum* and *H. parviporum* in Europe. *Forest Pathology* 41, 243-252.
- / Oliva, J., Ibarra, N., Colinas, C., Martín, E. (2008a). Detección molecular de *Heterobasidion annosum* s.s. en claras de *Pinus nigra* en el Pirineo Aragonés. *Boletín Sanidad Vegetal Plagas* 34, 415- 416.
- / Oliva, J., Messal, M., Wendt, L., Elfstrand, M. (2017). Quantitative interactions between the biocontrol fungus *Phlebiopsis gigantea*, the forest pathogen *Heterobasidion annosum* and the fungal community inhabiting Norway spruce stumps. *Forest Ecology and Management* 402, 253-264.
- / Oliva, J., Miguel, Redondo, A., Stenlid, J. (2020). Functional Ecology of Forest Disease. *Annual Review of Phytopathology* 58, null.
- / Oliva, J., Romeralo, C., Stenlid, J. (2011d). Accuracy of the Rotfinder instrument in detecting decay on Norway spruce (*Picea abies*) trees. *Forest Ecology and Management* 262, 1378-1386.
- / Oliva, J., Rommel, S., Fossdal, C.G., Hietala, A.M., Nemesio-Gorritz, M., Solheim, H., Elfstrand, M. (2015a). Transcriptional responses of Norway spruce (*Picea abies*) inner sapwood against *Heterobasidion parviporum*. *Tree physiology*.
- / Oliva, J., Samils, N., Johansson, U., Bendz-Hellgren, M., Stenlid, J. (2008b). Urea treatment reduced *Heterobasidion annosum* s.l. root rot in *Picea abies* after 15 years. *Forest Ecology and Management* 255, 2876-2882.
- / Oliva, J., Stenlid, J., 2011. Validation of the Rotstand model for predicting *Heterobasidion annosum* root rot in *Picea abies* stands. *Forest Ecology and Management* 261, 1841-1851.
- / Oliva, J., Stenlid, J., Martínez-Vilalta, J. (2014). The effect of fungal pathogens on the water and carbon economy of trees: implications for drought-induced mortality. *New Phytologist* 203, 1028-1035.
- / Oliva, J., Thor, M., Stenlid, J. (2010a). Long term effects of mechanized stump treatment against *Heterobasidion annosum* s.l. root rot in *Picea abies*. *Canadian Journal of Forest Research* 40, 1020-1033.

- / Oliva, J., Thor, M., Stenlid, J. (2010b). Reaction zone and periodic increment decrease in *Picea abies* trees infected by *Heterobasidion annosum* s.l. *Forest Ecology and Management* 260, 692-698.
- / Oliva, J., Zhao, A., Zarei, S., Sedláč, P., Stenlid, J. (2015b). Effect of temperature on the interaction between *Phlebiopsis gigantea* and the root-rot forest pathogen *Heterobasidion* spp. *Forest Ecology and Management* 340, 22-30.
- / Piri, T. (1996). The spreading of the S type of *Heterobasidion annosum* from Norway spruce stumps to the subsequent tree stand. *European Journal of Forest Pathology* 26, 193-204.
- / Piri, T. (2003). Early development of root rot in young Norway spruce planted on sites infected by *Heterobasidion* in southern Finland. *Canadian Journal of Forest Research* 33, 604-611.
- / Piri, T., Hamberg, L. (2015). Persistence and infectivity of *Heterobasidion parviporum* in Norway spruce root residuals following stump harvesting. *Forest Ecology and Management* 353, 49-58.
- / Piri, T., Valkonen, S. (2013). Incidence and spread of *Heterobasidion* root rot in uneven-aged Norway spruce stands. *Canadian Journal of Forest Research* 43, 872-877.
- / Prieto-Recio, C., Romeralo, C., Bezos, D., Martín-García, J., Martínez-Álvarez, P., Botella, L., Diez, J.J. (2012). First Report of *Heterobasidion annosum* on *Pinus pinaster* in Spain. *Plant Disease* 96, 770-770.
- / Pukkala, T., Möykkynen, T., Thor, M., Rönnerberg, J., Stenlid, J. (2005). Modeling infection and spread of *Heterobasidion annosum* in even-aged Fennoscandian conifer stands. *Canadian Journal of Forest Research* 35, 74-84.
- / Redfern, D.B., Stenlid, J. (1998). Spore dispersal and infection. In: Woodward, S., Stenlid, J., Karjalainen, R., Hüttermann, A. (eds.), *Heterobasidion annosum: biology, ecology, impact and control*. CAB International, Wallingford, UK, 105-124.
- / Rönnerberg, J., Berglund, M., Johansson, U., Cleary, M. (2013). Incidence of *Heterobasidion* spp. following different thinning regimes in Norway spruce in southern Sweden. *Forest Ecology and Management* 289, 409-415.
- / Rönnerberg, J., Sidorov, E., Petrylaitė, E. (2006). Efficacy of different concentrations of Rotstop® and Rotstop®S and imperfect coverage of Rotstop®S against *Heterobasidion* spp. spore infections on Norway spruce stumps. *Forest Pathology* 36, 422-433.
- / Sánchez, M.E., Luchi, N., Jiménez, J.J., deVita, P., Sánchez, J.E., Trapero, A., Capretti, P. (2007). An isolated population of *Heterobasidion abietinum* on *Abies pinsapo* in Spain. *Forest Pathology* 37, 348-356.
- / Sangüesa-Barreda, G., Camarero, J.J., Oliva, J., Montes, F., Gazol, A. (2015). Past logging, drought and pathogens interact and contribute to forest dieback. *Agric Forest Ent* in press.
- / Sedláč, P., Tomšovský, M. (2014). Species distribution, host affinity and genetic variability of *Heterobasidion annosum* sensu lato in the Czech Republic. *Forest Pathology* 44, 310-319.
- / Shain, L. (1967). Resistance of sapwood in stems of loblolly pine to infection by *Fomes annosus*. *Phytopathology* 57, 1034-1045.
- / Shain, L. (1971). The response of sapwood of Norway spruce to infection by *Fomes annosus*. *Phytopathology* 61, 301-307.

- / Stenlid, J. (1985). Population structure of *Heterobasidion annosum* as determined by somatic incompatibility, sexual incompatibility, and isoenzyme patterns. *Canadian Journal of Botany* 63, 2268-2273.
- / Stenlid, J., Johansson, M. (1987). Infection of roots of Norway spruce (*Picea abies*) by *Heterobasidion annosum* II. Early changes in phenolic content and toxicity. *European Journal of Forest Pathology* 17, 217-226.
- / Stenlid, J., Karlsson, J.-O., Högberg, N. (1994). Intraspecific genetic variation in *Heterobasidion annosum* revealed by amplification of minisatellite DNA. *Mycological Research* 98, 57-63.
- / Stenlid, J., Oliva, J. (2016). Phenotypic interactions between tree hosts and invasive forest pathogens in the light of globalization and climate change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 371.
- / Stenlid, J., Redfern, D.B. (1998). Spread within the tree and stand. In: Woodward, S., Stenlid, J., Karjalainen, R., Hüttermann, A. (eds.), *Heterobasidion annosum: biology, ecology, impact and control*. CAB International, Wallingford, UK, 125-141.
- / Stenlid, J., Wästerlund, I. (1986). Estimating the frequency of stem rot in *Picea abies* using an increment borer. *Scandinavian Journal of Forest Research* 1, 303-308.
- / Swedjemark, Stenlid, Karlsson (2001). Variation in growth of *Heterobasidion annosum* among clones of *Picea abies* incubated for different periods of time. *Forest Pathology* 31, 163-175.
- / Swedjemark, G., Stenlid, J. (1993). Population dynamics of the root rot fungus *Heterobasidion annosum* following thinning of *Picea abies*. *Oikos* 66, 247-254.
- / Swedjemark, G., Stenlid, J. (1996). Variation in spread of *Heterobasidion annosum* in clones of *Picea abies* grown at different vegetation phases under greenhouse conditions. *Scandinavian Journal of Forest Research* 11, 137-144.
- / Thor, M., Arlinger, J.D., Stenlid, J. (2006). *Heterobasidion annosum* root rot in *Picea abies*: Modelling economic outcomes of stump treatment in Scandinavian coniferous forests. *Scandinavian Journal of Forest Research* 21, 414 - 423.
- / Thor, M., Bendz-Hellgren, M., Stenlid, J. (1997). Sensitivity of root rot antagonist *Phlebiopsis gigantea* spores to high temperature or pressure. *Scandinavian Journal of Forest Research* 12, 356-361.
- / Thor, M., Ståhl, G., Stenlid, J. (2005). Modelling root rot incidence in Sweden using tree, site and stand variables. *Scandinavian Journal of Forest Research* 20, 165-176.
- / Vasiliaskas, R., Lygis, V., Thor, M., Stenlid, J. (2004). Impact of biological (Rotstop) and chemical (urea) treatments on fungal community structure in freshly cut *Picea abies* stumps. *Biological Control* 31, 405-413.
- / Vasiliaskas, R., Stenlid, J., Johansson, M. (1996). Fungi in bark peeling wounds of *Picea abies* in central Sweden. *European Journal of Forest Pathology* 26, 285-296.
- / Westlund, A., Nohrstedt, H.-Ö. (2000). Effects of Stump-treatment Substances for Root-rot Control on Ground Vegetation and Soil Properties in a *Picea abies* forest in Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research* 15, 550-560.

- / Woodward, S., Stenlid, J., Karjalainen, R., Huttermann, A. (1998). *Heterobasidion annosum*: biology, ecology, impact and control. Cab International, Wallingford UK.
- / Worrall, J.J., Lee, T.D., Harrington, T.C. (2005). Forest dynamics and agents that initiate and expand canopy gaps in *Picea-Abies* forests of Crawford Notch, New Hampshire, USA. *Journal of Ecology* 93, 178-190.

ÍNDEX DE TAULES

Taula 1	/	Signes i símptomes de la malaltia causada per <i>Heterobasidion</i> en pins i avets	10
Taula 2	/	Diferències de signes i símptomes causats per <i>Heterobasidion</i> i <i>Armillaria</i> en pins i avets	19

ÍNDEX DE FIGURES

Figura 1	/	Els patògens d'arrel com a dinamitzadors del bosc	13
Figura 2	/	Símptomes clau de la malaltia causada per <i>Heterobasidion annosum</i> en avet	20
Figura 3	/	Les esques d'<i>Heterobasidion</i> solen estar amagades	21
Figura 4	/	Una nova espècie d'<i>Heterobasidion</i> a Europa	23
Figura 5	/	Cicle de la malaltia	28
Figura 6	/	Infecció de la soca	29
Figura 7	/	Exemples de podridura causada per <i>Heterobasidion annosum</i> i de la zona de reacció	32
Figura 8	/	Tractament mecanitzat de soques	40
Figura 9	/	Comparativa del percentatge d'arbres que 15 anys després havien mort, estaven podrits o bé sans en els diferents tractaments	42
Figura 10	/	Correlació entre el percentatge d'arbres podrits i el percentatge d'arbres que havien estat tombats pel vent	42
Figura 11	/	XXXXXXXXXXXX	43
Figura 12	/	Simulacions de l'efecte del tractament de les soques	45
Figura 13	/	Simulacions de l'efecte de promoure masses mixtes	46
Figura 14	/	Simulacions de l'efecte de regenerar boscos sobre llocs amb soques d'arbres previament infectats amb <i>H. annosum</i>	47

