

MANUAL
DE BONES
PRÀCTIQUES

CONTROL DE SOQUES AFECTADES PER *HETEROBASIDION* EN ACLARIDES



Generalitat de Catalunya
Departament d'Acció Climàtica,
Alimentació i Agenda Rural



Fons Europeu Agrícola de
Desenvolupament Rural:
Europa inverteix en les zones rurals

CTFC 



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

ISBN: 978-84-09-43972-0

Agraïments:

Agraeixo a la Maria Caballol la revisió del manual.

ÍNDEX

PREFACI	7
<hr/>	
1 / QUÈ ÉS UNA MALALTIA FORESTAL?	9
<i>Heterobasidion annosum</i> com a exemple de les malalties causades per fongs d'arrel	
<hr/>	
2 / LA MALALTIA	15
2.1. Biologia del patogen	16
2.2. Reconèixer la malaltia al camp	20
2.3. Espècies d' <i>Heterobasidion</i> i rang d'hostes	26
2.4. <i>Heterobasidion</i> a Catalunya i a la península Ibèrica	28
<hr/>	
3 / EPIDEMIOLOGIA	31
3.1. Cicle de la malaltia	32
3.2. La soca	33
3.3. L'arbre	35
3.4. El medi físic del bosc	37
3.5. Les aclarides i els aprofitaments forestals	38
<hr/>	
4 / MÈTODES DE CONTROL	41
4.1. Tractament de soques	42
4.2. Arrabassar	45
4.3. Evidències científiques del tractament	46
4.4. Resistència	49
4.5. Simulacions	50
<hr/>	
REFERÈNCIES	54
<hr/>	
TAULES I FIGURES	60
<hr/>	

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, el manual identifica 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 o per les condicions ambientals particulars del nostre entorn. El primer apartat del llibre explica de manera sítetica conceptes claus de la patologia forestal i com s'apliquen a la malaltia causada per *H. annosum*. En els següents punts dos i tres es desenvolupen els conceptes introduïts en el primer apartat. El quart apartat es centra en els mètodes de control de la malaltia.



1 /

QUÈ ÉS UNA MALALTIA FORESTAL?

Heterobasidion annosum
com a exemple de les ma-
lalties causades per fongs
d'arrel

1 / QUÈ ÉS UNA MALALTIA FORESTAL?

Heterobasidion annosum com a exemple de les malalties causades per fongs d'arrel

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, 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. Dit d'una altra manera, és possible que ens trobem davant d'un procés que ha començat molts anys abans. La malaltia es reconeix pels seus símptomes, que poden ser primaris o secundaris. 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 els símptomes primaris són els que apareixen quan l'arbre tot just comença a posar-se malalt, i per tant poden ser lleus i aparèixer de manera localitzada. És possible que el patògen primari o iniciador de la malaltia estigui 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.

El **segon aspecte clau** de la patologia forestal és saber quin és l'organisme viu que causa la malaltia. En el cas dels arbres, les malalties estan causades per microorganismes, la majoria fongs, però també alguns oomicets, nematodes i plantes paràsites. Observar el patògen directament és de gran ajuda a l'hora de diagnosticar la malaltia, tot i que el caràcter microscòpic de molts patògens fa que sigui difícil veure'ls a simple vista. En aquests casos, la identificació es fa per observació al microscopi de trets morfològics, com ara espores o cossos de fructificació. Alguns fongs patògens — els anomenats macromicets —, però, tenen cossos de fructificació que són visibles a ull nu.

Aquest manual tracta de la malaltia de la podridura d'arrels i de tronc la causen diferents espècies del gènere *Heterobasidion* (**Taula 1**) (veure punt 2.3 del manual per a més informació). 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

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

	Gènere	ABIES / PICEA	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	✓	✓

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 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) (veure punt 2.2 del manual per a més informació). En el cas dels pins (*Pinus* sp.), el patògen 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 branques grolleres. 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 patògen i l'arbre. El resultat de la interacció és la que determinarà 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 (per més informació sobre els tractaments veure el punt 4 del manual).

A l'hora d'entendre la interacció, cal saber quina és la naturalesa del patògen. El patògen *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 característiques importants de qualsevol patògen: l'especificitat, és a dir, quins hosts 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 patògen ha de reconèixer la planta com a hoste, i aquesta, per defensar-se, ha de reconèixer el patògen 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 patògen. La manca de reconeixement pot ser induïda pel propi patògen però també pot ser perquè es tracta d'un patògen exòtic. En el cas de patògens exòtics és possible que el patògen reconegui a l'arbre com a hoste, però que l'arbre no el reconegui com a patògen. (Stenlid i Oliva, 2016). Això es deu a que ancestres d'un determinat arbre i d'un determinat patògen convisquessin 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 patògen. Aquest procés crea parelles de patògens i hosts similars que habiten continents diferents. El problema és quan una espècie de l'hoste es retroba amb el patògen que ha evolucionat amb l'altra espècie germana de l'hoste. La manca de coevolució pot afectar de manera diferent tant l'hoste com l'arbre. 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'ha introduït una espècie dels Estats Units (Gonthier et al., 2004) (per més informació veure el punt 2.3 del manual).

La **supervivència** sense l'hoste és un aspecte important en la vida de tot patògen. Els patògens necessiten recursos per atacar i presenten diferents maneres d'obtenir-los. Una manera de fer-ho és mitjançant cèl·lules de l'hoste. Un cop mortes, el patògen necessita temps per metabolitzar-les, cosa que implica que el patògen ha de poder defensar la zona colonitzada d'altres organismes. La competència entre microorganismes és ferotge. De fet, és habitual que

els patògens no puguin resistir per sempre dins el teixit mort i sovint no són capaços d'extreure'n tots els nutrients ja que són expulsats abans per altres microorganismes més competitius. Un cop l'hoste mor, el fong ha de sobreviure fins que sigui capaç de colonitzar-ne un de nou. Aquest temps pot ser curt o llarg. Si imaginem un patògen de fulles, només haurà de sobreviure l'hivern fins que hi torni a haver fulles a la primavera. En altres casos, és possible que el patògen hagi d'esperar dècades perquè pugui arribar a colonitzar un altre hoste. És una qüestió d'atzar. Si pensem en fongs descomponedors de la fusta que formen esques perennes al bosc, de les milions d'espores que alliberarà, molt poques seran capaces de trobar un hoste compatible que tingui alguna part susceptible d'ésser infectada, per exemple una ferida al tronc. A més, 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. Aprofitar entrades naturals i accedir de manera ràpida a teixits vius per evitar competir amb organismes saprobis 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 es tracta d'un teixit 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 que ens recorda el fet de que defensar-se no és gratuït.

La majoria de fongs d'arrel, incloent-hi *Heterobasidion*, són necròtrofs, és a dir, necessiten matar les cèl·lules per obtenir nutrients. 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 poder disposar de recursos suficients per a fer-ho en el teixit atacat. 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) (**Figura 1**). En el bosc 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 (veure punt 2.1 del manual per a més informació). 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 (**Taula 2**). 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 (per a més informació veure punt 3 del manual). 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", 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 (més informació al punt 2.1 del manual).



2 /

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 / LA MALALTIA

2.1 Biologia del patogen

El patogen *H. annosum* és un fong basidiomicet. El seu cicle vital 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, són les que tenen més importància quant cara 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° (Bendz-Hellgren *et al.*, 1998). Es desconeix quin és el cicle anual d'espores en un ambient mediterrani amb estius calurosos com el que podem tenir a Catalunya.

Les espores d'*H. annosum* es dispersen fàcilment per l'aire. 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



Figura 2 / Connexions de fíbula en *H. annosum*

Els individus heterocarions ($2n$) es diferencien dels homocarions (n) en que presenten connexions de fíbula a les hifes.

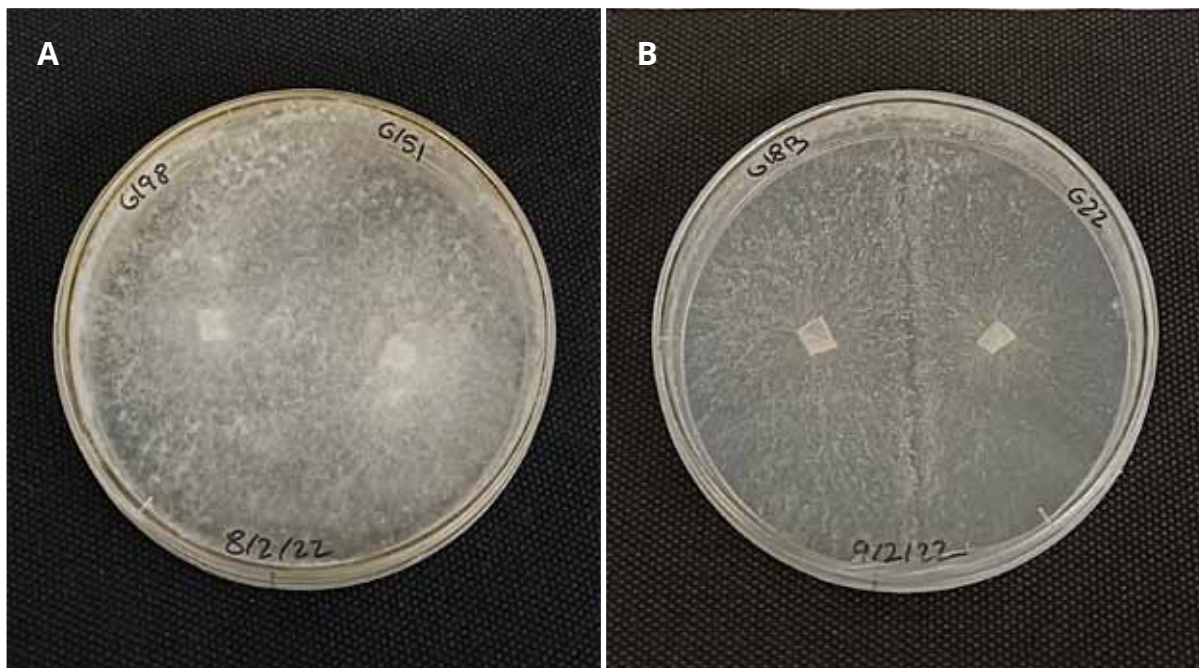


Figura 3 / Reconeixement d'individus d'*H. annosum*

H. annosum forma d'individus relativament grans que poden ocupar més d'un arbre al bosc. Per evitar perdre la seva integritat individual tenen un sistema de reconeixement. En cas de trobar-se amb el mateix individu les hifes es fusionen (**A**). En cas de trobar-se amb un individu diferent, es genera una reacció d'incompatibilitat que es tradueix en la mort cel·lular a la zona d'interacció (**B**).

la gestió de la malaltia perquè encara que no trobem una esca prop, no vol dir que el patògen no pugui infectar el bosc. Eliminar les esques no és per tant una estratègia efectiva de control.

Les espores infecten ferides o fusta fresca (Vasilias et al., 1996), però no poden penetrar escorça ni infectar les fulles. Un cop aterren sobre una superfície susceptible, aquestes germinen i formen una estructura filamentosa anomenada miceli. El creixement d'una espora forma un individu haploide. Els individus haploides se'ls anomena homocarió i si durant el seu creixement, un individu haploide es troba un altre individu haploide, aquests es poden fusionar i formar un individu diploide. L'individu diploide que es crea com a resultat de la fusió de dos homocarió s'anomena heterocarió (**Figura 2**). 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. Els homocarió són menys vigorosos que els heterocarió.

El fong *H. annosum* compta amb un sistema de reproducció heterotàlica bipolar (Chase i Ullrich, 1990). Aquest sistema de reproducció redueix les possibilitats d'endogàmia en un 50%. L'alta capacitat de dispersió del fong també redueix les possibilitats de creuar-se amb una espora de la mateixa esca. A més, *H. annosum* també compta amb un sistema per protegir els individus d'una espècie del material genètic d'altres espècies del mateix gènere. Aquest sistema impedeix la formació d'híbrids i evita la pèrdua de trets clau com la capacitat d'atacar determinat hoste o de sobreviure en un determinat ambient. Aquesta protecció és molt efectiva entre algunes espècies distants, evolutivament parlant, com ara *H. annosum* s.s. i *H. abietinum*. Si més no, la protecció és menor entre



Esca de petit tamany d'*Heterobasidion annosum*

espècies properes, especialment quan aquestes habiten llocs allunyats geogràficament, com en el cas d'*H. parviporum* (Nord d'Europa) i *H. abietinum* (centre i Sud d'Europa), o entre *H. irregulare* (Nord Amèrica) i *H. annosum* s.s. (Europa).

Un mateix individu d'*H. annosum* pot superar fàcilment la desena de metres. La formació d'individus grans requereix d'un control estricte de la seva integritat. El control es fa mitjançant la incompatibilitat somàtica que fa que, al créixer de manera vegetativa, les hifes d'un individu heterocarió reconeguin si entren en contacte amb les hifes del mateix individu o amb les hifes d'un altre (Hansen *et al.*, 1993) (**Figura 3**). En el cas de entrar en contacte amb el mateix individu, les hifes es fusionen, en el cas de que es tracti d'un individu diferent, l'individu mata les hifes de manera controlada per a evitar-ne la fusió. La incompatibilitat somàtica és el fonament biològic de la tècnica

emprada per determinar el nombre d'individus d'*H. annosum* en un substrat concret, per exemple, per veure si una soca, o un o diferents arbres estan infectats pel mateix o per diferents individus (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 que només alguns aconseguen infectar els arbres de la vora (Swedjemark i Stenlid, 1993).

Al marge de la dispersió per espores o la dispersió vegetativa, tant els individus homocarións com els heterocarións poden produir conidis. Els conidis es formen en estructures microscòpiques anomenades conidiòfors. Les espores asexuals no sembla que tinguin un paper rellevant a la malaltia i se'n desconeix la seva funció a la natura. Tot i això constitueixen un

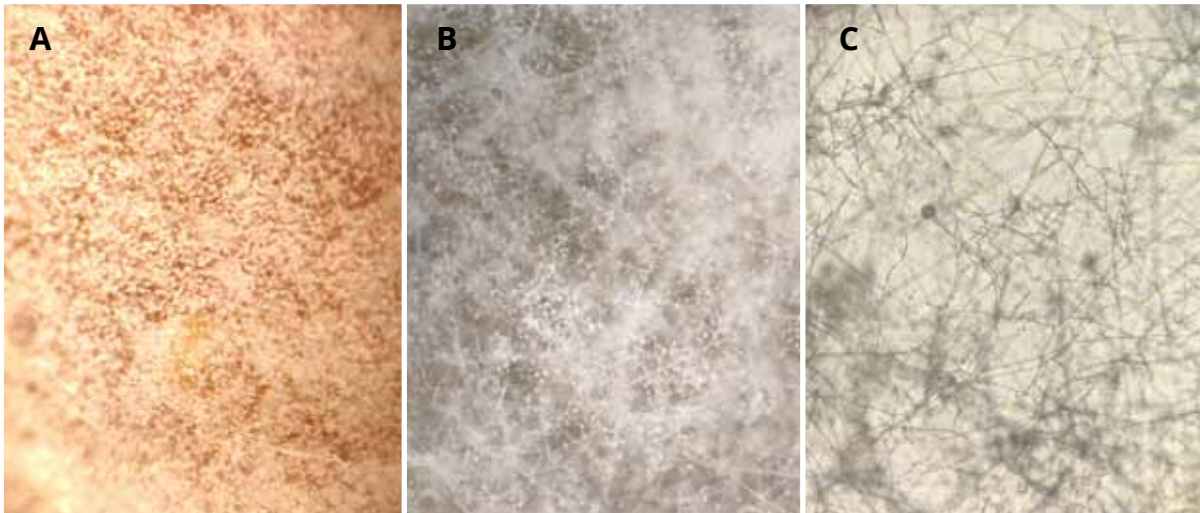


Figura 4 / Els conidiofors són un tret diagnòstic clau d'*H. annosum*

Els conidiofors apareixen de manera abundant quan la fusta infectada es posa en una cambra humida (A) o quan el fong creix en cultiu (B i C).

tret clau per a la identificació del patogen (**Figura 4**). *Heterobasidion annosum* produeix conidis en medis de cultiu estàndard i quan exposem teixits infectats o miceli a la llum o a la humitat.

En cultiu, els individus homocarions són diferents als heterocarions. Per exemple, en medi de cultiu d'Hagem, els homocarions formen un miceli lleugerament aeri, en forma de borriçol, i sense connexions de fíbula a les hifes. Els individus heterocarions presenten connexions de fíbula (**Figura 2**), tot i que no de manera gaire abundant, però al contrari dels homocarions, el miceli és pla i sovint presenta coloracions marrons o negres que recorden els colors de l'esca.

Importància de cara a la gestió:

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

2.2 Reconèixer la malaltia al camp

Heterobasidion annosum és un patògen d'arrel. Àtes 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 com ara defoliació o clorosi (**Taula 1**). Tot i que sospitem que un arbre està atacat per *H. annosum*, serà necessari confirmar la presència del patògen per a diagnosticar la malaltia. Malgrat ser un macromicet, *H. annosum* produeix esques de manera infreqüent en arbres vius, per tant l'absència d'esques no és garantia que l'arbre no està infectat. Per descartar la infecció, el procediment habitual consisteix en extreure canuts de fusta de la part inferior del tronc o de les arrels de l'arbre. Els canuts s'extreuen amb una barra

de Pressler (**Figura 6**). És important desinfectar la barra 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 extraiem el canut. Els canuts s'han de posar el més ràpid possible en una cambra húmida o en cultiu. Passats dos o tres dies 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 (**Figura 4**).

Les esques són útils de cara al diagnòstic de malaltia a escala de rodal. Les esques mostren una mida variable que va des d'1 cm fins a més d'1 m, i són de morfologia irregular. Les esques són perennes i,



Figura 5 /
La quantitat d'esques a les soques del bosc ens pot donar informació de la quantitat d'arbres infectats

Esca d'*Heterobasidion annosum* creixent a l'interior d'una soca. La localització d'aquest tipus d'esques ens indiquen que l'arbre ja estava infectat abans de que el tallesin.

de fet, s'hi poden observar fàcilment els plecs resultat dels creixements anuals l'un sota l'altre. Fan una olor afrutada molt característica que contrasta amb altres fongs amb esques morfològicament similars a les de *H. annosum*, 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 facilitat.

Els símptomes de l'hoste són inespecífics (**Taula 1**). En el cas de l'abet i la pícea, els símptomes primaris són la descomposició del duramen i l'albeca (**Taula 2**). La descomposició és menys freqüent en el cas dels pins perquè, contràriament a l'abet i la pícea, tenen el duramen impregnat de compostos fungistàtics i el fong no el pot degradar tan bé. La presència de reina 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. La reina és la resposta de l'arbre i ens indica que el patògen ha arribat al cambium i que l'arbre està en procés de ser anellat (**Figura 2**). La descomposició interna fa que de vegades els arbres presentin un cert engrossiment a la part inferior 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. Podem fer servir la barrina de Pressler per detectar visualment 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 Wåsterlund 1986). Normalment s'extreuen dos canuts, un perpendicular a l'altre. Com més a prop del terra barrenem i més canuts extreiguem, més possibilitats tindrem de detectar el podriment. Hi ha aparells que empenen la conductivitat elèctrica de la fusta podrida per detectar si un arbre està podrit o no, com ara el Rotfinder (Oliva et al., 2011c) (**Figura 2**). 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, la precisió és superior a la detecció mitjançant canuts extrets amb la barrina de Pressler.

A nivell de rodal, la millor manera de detectar la presència d'*H. annosum* és la de buscar claps de mortalitat. 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

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>	Micel·li blanc sota l'escorça	✓	✗
	Rizomorfs	✓	✗
	Reïna	✓ (freqüent)	✓ (poc freqüent)
	Pèrdues de creixement	✓	✓
	Mortalitat	✓	✓
	Clorosi i defoliació	✓	✓ (poc freqüent)
Símptomes exclusius d'<i>Abies</i>	Podridura de duramen	✓ (tova i humida)	✓ (dura)



Figura 6 /
Síntomes 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.

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 (**Figura 8**).

Per trobar esques dins d'un clap cal mirar els arbres que han mort fa poc. Els millors arbres seran aquells que ja hagin perdut les acícules i que l'escorça sigui relativament fàcil de treure de les arrels. Un altre bon indicador és mirar en 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'han acabat trencant a prop de la base, és possible que ja sigui massa tard per trobar-hi *H. annosum* o que hagi mort per un altra causa. En canvi, és possible que en trobem en arbres arrencats pel vent. L'arrencament està molts cops causat pel debilitament del sistema radical per *H. annosum* (Oliva *et al.*, 2008b) (**Figura 6**). 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'albeca i 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 (**Figura 7**). 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'aves es considera no tant un incitador i més aviat un factor que ajuda a expandir el clap (Worrall *et al.*, 2005).

Les soques són també un molt bon lloc per buscar esques (Oliva i Colinas, 2007). La presència d'esques ens pot indicar el percentatge d'arbres infectats a la massa, ja que el més probable és que l'esca surti d'una infecció prèvia. També, 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. S'ha de considerar que sense pudrició previa a la tallada, és d'esperar 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.

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 esques 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*.

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 patògen 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 de cara a saber quina és la incidència de la malaltia al bosc. Hi ha diversos patògens que causen pudrició i per tant hauriem de realitzar més proves per a fer a estar segurs que la pudrició l'ha causat *H. annosum* i no altres fongs.

**Figura 7 /****Les esques d'*Heterobasidion* solen estar amagades.**

Creixen en forats i protuberàncies de les arrels i les soques properes al sòl. Sovint és necessari ajupir-se per a veure-les.

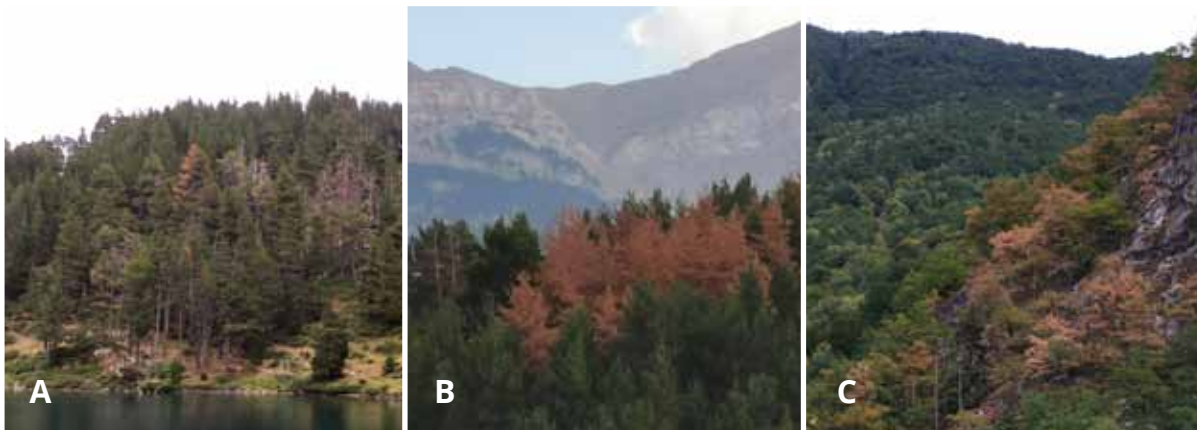


Figura 8 / Claps de mortalitat causats per patògens d'arrel com *H. annosum* en comparació amb els causats per altres agents biòtics o abiòtics

Els centres de mortalitat causats per patògens d'arrels (**A**) es diferencien dels causats per plagues (**B**) i dels causats per fenòmens abiòtics com ara la sequera (**C**). La diferència principal és que en B i C els arbres moren en un interval curt de temps, en canvi en A, els arbres triguen dècades en morir i es possible observar simultàniament arbres morts, arbres moribunds i arbres que comencen a mostrar símptomes d'estar malalts.

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

Hi ha 26 espècies del gènere *Heterobasidion*. Es creu que les espècies del gènere 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. Aquest procés ha donat com a resultat l'aparició de diferents espècies d'*Heterobasidion* que comparteixen hoste en diferents 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.*, 2011b).

A Europa, hi ha quatre espècies del gènere *Heterobasidion* amb importància en sanitat forestal (**Figura 4**). 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*. *Heterobasidion annosum* s.s. és la que normalment trobarem en pins, però també en altres espècies de coníferes, i fins i tot en frondoses (**Taula 1**). 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'abet 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).

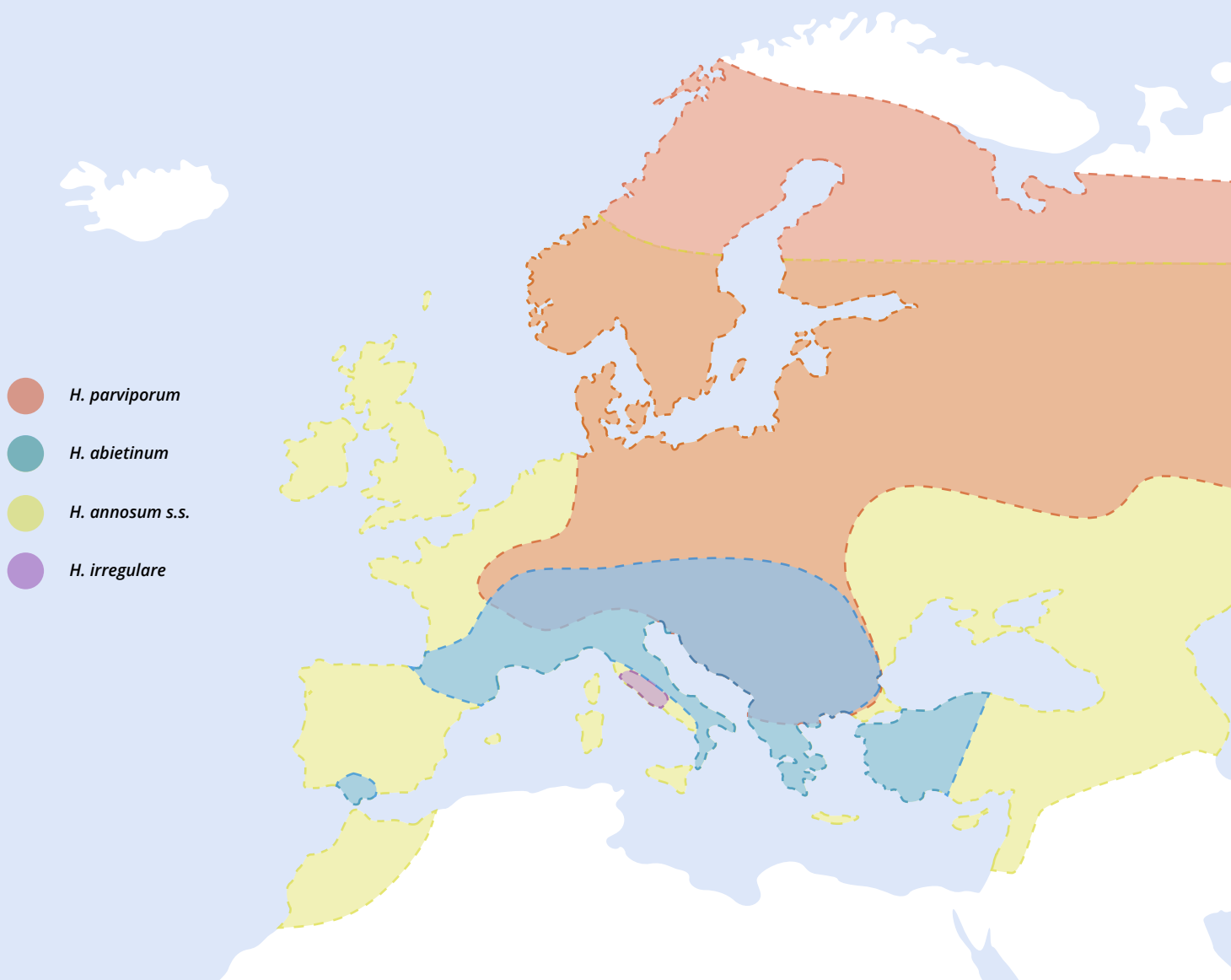
És possible trobar boscos de pi, pícea o avet infectats d'espècies que no són les principals, com, per exemple, trobar *H. abietinum* o *H. annosum* en boscos de *Picea abies* o avet (Oliva *et al.*, 2010a; Sedlák i Tomšovský, 2014). La raó és que la presència d'*Heterobasidion* es deu a l'espècie de l'arbre anterior i no a la espècie d'arbre que observem en l'actualitat. Un bosc

d'abet pot estar infectat per *H. annosum* perquè abans hi havia una pineda, 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* s.s. 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 la presència fins fa poc de boscos naturals de *Picea abies* i el grau d'intersterilitat que hi ha actualment entre poblacions d'*H. abietinum* del Pirineu i *H. parviporum* del centre d'Europa no permeten descartar totalment la seva existència (Oliva *et al.*, 2011b). No es pot descartar la seva presència degut a les 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. Aquesta informació 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 malalties al bosc, 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'abet 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 9 /
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 patògen forestal a Europa (Gonthier *et al.*, 2004), concretament *H. irregulare*, l'espècie homòloga 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 piner (*P. pinea*). *Heterobasidion irregulare* és més patògenic 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. En menys de 50 anys des de seva introducció, s'han format individus híbrids i gens de l'espècie invasora han estat introduïts a les poblacions natives d'*H. annosum s.s.* (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. *Heterobasidion 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 d'aquests estudis es basen en inventaris d'esques 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 nostre àmbit. 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'abet al Pirineu estarien atacats per *H. abietinum*. Tot i que sabem que aquest mètode subestima la incidència real, estariem parlant que almenys un de cada sis avets del Pirineu que moren tenen aquesta malaltia. En el cas de l'abet, 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*. 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.*, 2011b). Al Pirineu s'ha vist que *Heterobasidion* no actua sol, sinó que ho fa amb altres patògens secundaris que contribueixen a la mort dels arbres. Les avetoses afectades per *H. abietinum* tendeixen a estar atacades també per vesc (*Viscum album* spp. *abietinum*) (Oliva i Colinas, 2010).



Els arbres atacats per *H. annosum* tenen les arrels podrides i són susceptibles ser arrencats pel vent o la neu.



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. Les aclarides i els
aprofitaments forestals

3 / EPIDEMIOLOGIA

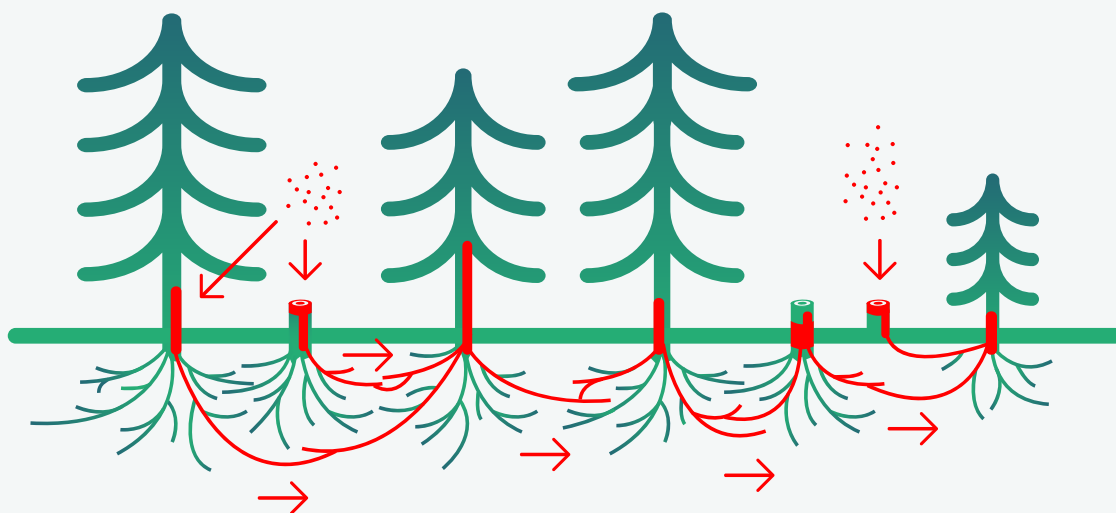
3.1 Cicle de la malaltia

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.

Pel que fa a la malaltia causada per *H. annosum*, sabem que 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). De fet, està considerada com la malaltia forestal amb l'impacte econòmic més elevat a escala europea (Woodward *et al.*, 1998). L'alta incidència en boscos on s'hi han realitzat aprofitaments contrasta amb la baixa incidència d'aquest patògen en boscos naturals o sense gestió (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 infectant les soques que es produeixen en fer aclarides (Stenlid i Redfern, 1998) (**Figura 10**). Un cop infecta la soca, el fong s'expandeix cap als arbres sans i dempeus que estan en contacte amb la soca. 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 (Vasilias *et al.*, 1996). El patògen pot atacar plançons o arbres joves quan aquests introdueixen les arrels dins les soques infectades (Piri, 2003). Aquesta última via d'infecció és la que permet transmetre el patògen d'una generació del bosc a la següent (Stenlid, 1985).

Figura 10 / Cicle de la malaltia



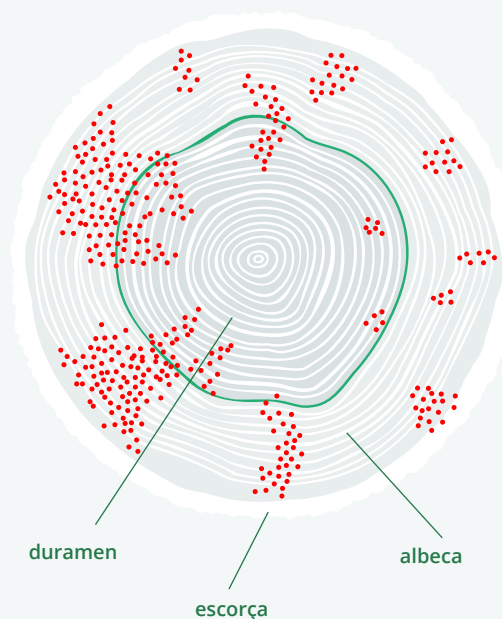
Les espores d'*Heterobasidion* infecten les soques o les ferides dels arbres. Des de les soques es dispersen a arbres vius mitjançant els contactes entre les arrels. Els arbres infectats poden transmetre el fong a arbres vius i a altres soques del bosc. Després de la tallada final les soques poden transmetre 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*. Les soques creades després d'una tallada són susceptibles de ser infectades per espores durant 2-3 setmanes tot i que la susceptibilitat baixa a partir de les 10 hores des de la tallada (Bendz-Hellgren i Stenlid, 1998). L'assecament de la soca i la colonització per part d'altres fongs fan que la susceptibilitat minvi amb el temps. 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) (**Figura 11**). La possibilitat d'infectar el duramen és important de cara a entendre quins tipus de soques 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 són diferents i menys favorables pel patògen que les que tenen les soques després d'una aclarida. En un estudi a Suècia, la infecció en soques de *Picea abies* després d'una aclarida 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 patògen s'ha desenvolupat des de les arrels, on ja hi era present abans de la tallada.

Les soques donen accés al patògen a una gran quantitat de recursos, i és possible que el patògen aprofiti aquests recursos per expandir-se cap a arbres veïns. Les soques tenen un paper clau en la transferència del patògen 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*, és freqüent veure que els mateixos que habiten les soques (de la rotació anterior) també ho fan als arbres de la nova generació. Aquest fet és una prova inequívoca de la capacitat del patògen de passar de generació en generació (Piri, 1996).

Figura 11 / 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).



Phlebiopsis gigantea, utilitzat habitualment com a agent de control biològic de la podridura de l'arrel *annosum*

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 homocarions. 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 un estudi realitzat a Suècia es va observar que 12 anys després de les aclarides, 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.*, 2011a) (veure **Figura 18 B**).

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 zona de reacció és fàcil d'identificar al límit de la zona podrida 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) (**Figura 12**)—. La zona de reacció conté 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, la defensa passiva és suficient per aturar el patògen, en canvi 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 podreix l'interior de l'arbre fins a alçades de 10 metres, tot i que la mitjana és d'uns 4 m (Rönnerberg *et al.*, 2013). Un cop dins del duramen (**Figura 12**), 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. Per a crear la zona de reacció, l'arbre sacrifica la zona de l'albeca que està en contacte amb el fong. 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) (**Figura 12 C versus D**).

Els efectes de la malaltia sobre l'arbre són diversos. Invertir en defensa i reparar els teixits destruïts pel patògen fa que per exemple 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). 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, i de defensar-se del patògen (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.*, 2011c). Aquesta descomposició 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 més susceptibles a ventades que els boscos no afectats (Oliva *et al.*, 2008b) (**Figura 17**).

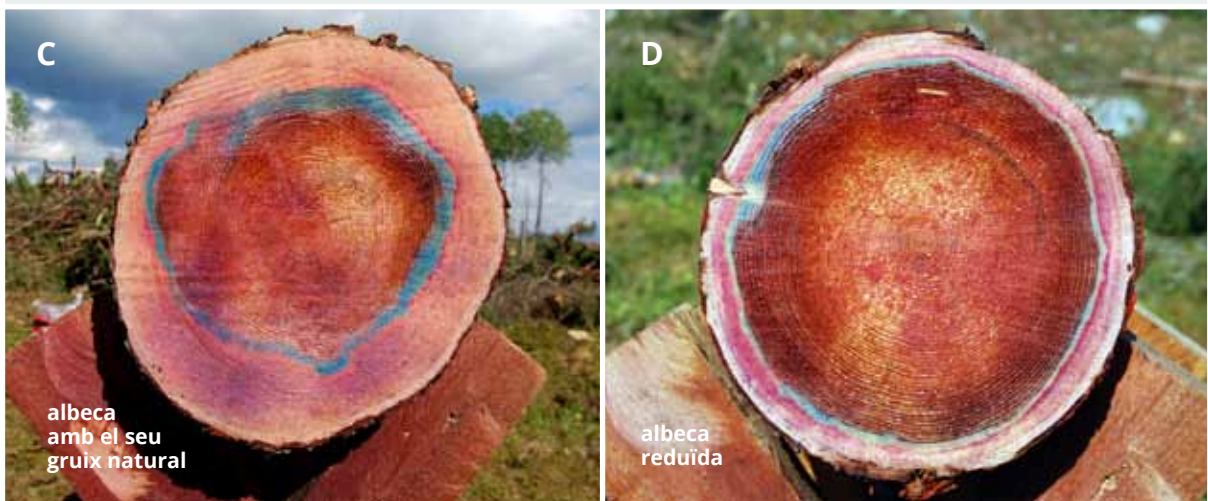
Importància de cara a la gestió:

Entendre la interacció i els mecanismes de defensa ens pot ajudar a establir programes de millora. El descobriment de gens de resistència concentra la major part dels esforços de recerca per al 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 serà només útil en aquells llocs on es regeneri el bosc mitjançant replantació. En boscos on s'utilitzi la regeneració natural es podria plantejar com a estratègia curativa en zones altament afectades.



Figura 12 /
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 compartimentaliza la infecció i evita que aquesta afecti a la albeca (**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.



albca
amb el seu
gruix natural

albca
reduïda

A mesura que la infecció avança es redueix el gruix de l'albeca i l'arbre perd capacitat de transport i emmagatzematge d'aigua (**C** versus **D**). Les pèrdues d'albeca es deuen 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 de tots els 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 és de segona generació i es desenvolupa en un lloc historicament emprat per un ús forestal. Els boscos establerts sobre un sòl agrícola mostren més conductivitat de la malaltia que els establerts en sòl forestal (Oliva *et al.*, 2010a). Es desconeix el mecanisme que explica aquest fenomen però és possible que sigui degut a una combinació de factors com ara un major creixement dels arbres

o la presència de competidors del patògen dins del sòl. El clima afecta el desenvolupament de la malaltia i la temperatura augmenta la quantitat d'espores i la durada de l' esporulació 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, on els arbres creixen més. 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 que al nord d'Europa, i on es desconeix com afecta a *H. annosum*.



Esques d'*Heterobasidion parviporum* en una soca de *Picea abies*

3.5 Les aclarides i els aprofitaments forestals

Les aclarides i els aprofitaments forestals influeixen en la malaltia causada per *H. annosum* a partir de tres mecanismes: en primer lloc, per la creació de soques a les tallades; perquè les tallades influeixen en l'estructura del bosc i, per tant, en les connexions entre les arrels dels arbres, i, finalment, perquè depenent de la intensitat, les tallades determinen 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 una taca d'oli. Una soca infectada, infectarà un determinat nombre d'arbres, i cada un dels arbres infectats transmetrà el patògen de manera similar. El desenvolupament d'aquest tipus de malalties són susceptibles al nombre d'infeccions inicials, i en el cas d'*H. annosum*, del nombre de soques infeccioses (Pukkala *et al.*, 2005).

L'estructura del bosc, coetànea, regular o irregular, ens determinarà les possibilitats de transferir la malaltia d'una generació a la següent (**Figura 13**). 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 ambi-

ents 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). No obstant, les poques dades que hi ha indiquen un ràpid desenvolupament de la malaltia en un bosc irregular. Aquest fenomen es deu al fet que aquest tipus d'estructura garanteix una continuïtat de la coberta mitjançant la creació de soques en unes condicions similars a una aclarida i, per tant, molt susceptibles a infecció. La qüestió clau per als boscos del nostre entorn és si un bosc regular es comportarà igual que un de coetàni fruit de plantació o no, ja que a diferència del coetàni el temps de regeneració es pot allargar gairebé 20 anys. Així doncs, aquest temps podria evitar que part dels nous plançons entressin en contacte amb les soques de la generació anterior perquè aquestes es troben en un grau de descomposició suficientment avançat per no poder transmetre el patògen.



Pila de fusta de gran diàmetre destinada a biomassa degut a la podridura causada per *H. annosum*



Figura 13 / Transferència del patogen entre rotacions

La transferència del patogen entre rotacions de bosc es deu al fet que les arrels de la nova generació penetren a l'interior de les soques de la rotació anterior.



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 amoni 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 no està registrada 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). No hi ha evidències de que aquests efectes tinguin un recorregut a llarg termini.

L'altre tractament consisteix a aplicar espores d'un fong competidor. El fong més utilitzat és *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 assecades 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 generin individus viables que s'expandeixin cap a les arrels. *Phlebiopsis gigantea* no és un patògen i, per tant, tot i que colonitzi la soca, no és capaç d'atacar les ar-



El fong *Phlebiopsis gigantea* s'utilitza com a agent de biocontrol. S'aplica massivament sobre les soques i no deixa lloc per que les espores d'*H. annosum* puguin germinar.

rels dels arbres vius del seu voltant. 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 entre Rotstop-F i Rotstop-S quant a la capacitat de controlar la infecció de soques (Rönnberg *et al.*, 2006). Actualment, Rotstop s'aplica voluntàriament a Suècia en aclarides i està subvencionat a Finlàndia; a Noruega, pràcticament no s'aplica. A Suècia 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) (**Figura 14**). 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 esprai. En el cas de l'aplicació mecànica, cal modificar la processadora 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 rols. 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 Rönnberg, 2004), perquè una cobertura incompleta perjudica la eficàcia del tractament a llarg termini. L'eficàcia del tractament amb *P. gigantea* depèn en gran mesura de recobrir bé la superfície de la soca. El tractament de urea és menys sensible a cobertures deficientes que el de *P. gigantea* (Oliva *et al.*, 2010a).

La temperatura afavoreix el creixement del patògen i de *P. gigantea* d'igual manera i per tant la capacitat de controlar la malaltia està garantida en un context de canvi climàtic, tant per a les espècies d'*Heterobasidion* natives com per a les exòtiques amb més risc actualment a Europa, com ara *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, i per tant si està justificada econòmicament la seva aplicació. Per saber si és convenient protegir les soques, la primera qüestió que cal considerar és 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 a banda d'infectar les soques, *H. annosum* ataca els arbres dempeus en les condicions del nostre bosc. La tercera qüestió és considerar els costos i els guanys de l'operació de tractament. 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 i no sabem fins a quin punt són acurades les prediccions en altres llocs (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) que no estan incloses en el simulador. La quarta qüestió és de caràcter reglamentari: per aplicar un tractament, aquest ha d'estar registrat a l'estat espanyol, i actualment ni *Phlebiopsis gigantea* ni Urea no ho estan, tot i que en el cas de *P. gigantea* 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. De fet un dels principals impediments a l'hora de tractar les soques a les tallades finals en boscos escandinaus 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. *Phlebiopsis gigantea* és a més un organisme viu que ha de tenir una manutenció curosa un cop al bosc, preparar cada dia i conservar-lo en un lloc fresc i sec.



Figura 14 / Tractament mecanitzat de soques

El tractament de les soques es pot integrar dins de 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.



Realitzar tallades a l'hivern és una manera d'evitar la infecció de les soques

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. Arrabassar és també una manera de reduir l'inòcul d'altres patògens d'arrel, com *Armillaria* sp. És important no deixar-se res, especialment els troços d'arrels enterrats al sòl del bosc degut que conserven la capacitat de transmetre's fins a sis anys després de la tallada i possiblement més (Piri i Hamberg, 2015).



Arrabassar és l'únic tractament curatiu que existeix per a la lluita contra *H. annosum*.

4.3 Evidències científiques del tractament

Dos experiments clau han mostrat que el tractament de les soques és efectiu i permet reduir 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* s.s. i *H. parviporum* (Oliva *et al.*, 2008b) (Figura 15). Els resultats 15 anys després van ser clars: el 2,7% dels arbres estaven podrits als boscos tractats amb urea, el 33,3% estaven podrits als boscos que no es van tractar i el 70% estaven podrits als boscos on es van inocular les soques de mane-

ra deliberada (Figura 16). 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, un 0% dels arbres havien caigut 15 anys després, i a les infectades, un 11% dels arbres havien estat abatuts pel vent (Figura 17). 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.*, 2011a).



Figura 15 /
El tractament de soques redueix la quantitat d'arbres podrits i incrementa la resistència a ventades

Aspecte general de les parcel·les infectades amb *H. annosum* i les parcel·les tractades amb urea en l'experiment realitzat per Oliva *et al.* (2008b) en boscos de *Picea abies* al Sud de Suècia. En aquest experiment es va demostrar que el control de la infecció de soques tenia efectes beneficiosos en el mitjà termini i permetia reduir la pudrició causada per *H. annosum* i incrementar la resistència a ventades.

Figura 16 / Comparativa del percentatge d'arbres que 15 anys després havien mort, estaven podrits per *H. annosum* o bé sans en els diferents tractaments de les soques

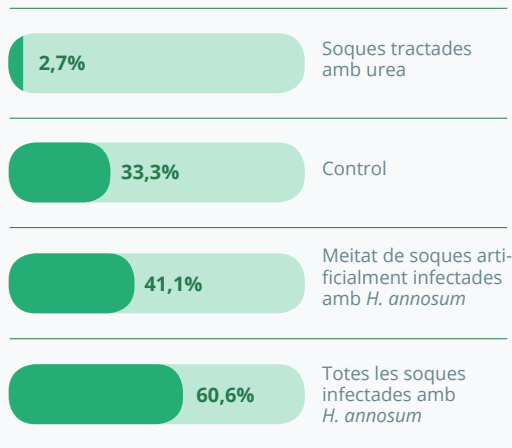
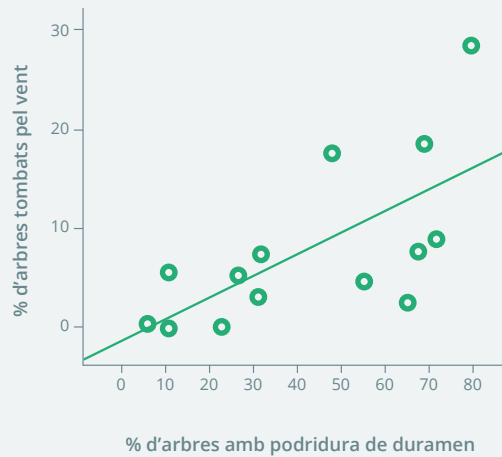


Figura 17 / Correlació entre el percentatge d'arbres podrits per *H. annosum* i el percentatge d'arbres que havien estat tombats pel vent



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) (Figura 18). L'aspecte clau d'aquest experiment és que els tractaments es van aplicar amb una processadora de la mateixa manera que es fa en condicions reals. Els tractaments es van aplicar en parcel·les de bosc situades en zones històricament forestals i en parcel·les de bosc 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 patògen i contribuir així a la malaltia, independentment si es tractaven les soques. 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% (Figura 18 A). 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 en els boscos havien reduït l'arribada de nous individus (Figura 18 B). A sobre, tot i que no es va poder detectar cap efecte en quant a arbres podrits 13 anys després, sabem, gràcies a simulacions que la reducció de la infecció tindrà un efecte a llarg termini. Per tant, la recomanació seria tractar les soques d'arbres sans, independentment si hi ha molta infecció o no al bosc (Figura 18 C).



Figura 18 / Efectes del tractament de soques en la pudrició del tronc causada per *H. annosum* en *Picea abies*

(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*. Tan en terreny agrícola com en terreny forestal es va mesurar la incidència de pudrició en el moment dels tractaments. 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 patògen que provenia de la rotació anterior mentre que als boscos plantats en terrenys agrícola l'efecte del tractament és evident. (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, ja que 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. (C) correspondència entre les simulacions i les observacions a camp. Prenent les dades de A, B i C es recomana el tractament en boscos plantats en terreny forestal.



Heterobasidion annosum creixent en un avet

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 a nivell cel·lular 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 catexina i redueix el creixement del patogen a l'albeca en un 27%. La catexina és un flavonoide amb propietats fungicides. En prin-

cipi, la resistència no comporta pèrdues de creixement. Dit d'una altra manera, els arbres resistents 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, l'any 2005 es va desenvolupar un simulador de la malaltia anomenat Rotstand (Pukkala *et al.*, 2005). Aquest simulador 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-

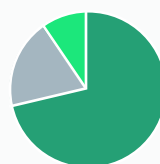
Figura 19 /
Simulacions de l'efecte del tractament de les soques

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



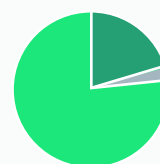
Estat sanitari dels arbres al final del torn

SENSE
tractament de soques



● Podrit viu ● Podrit mort ● Sa viu

AMB
tractament de soques



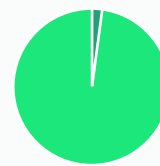
Estat sanitari dels arbres al final del torn

SENSE
tractament de soques



● Mort infectat ● 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 (**Figura 19**), ja que l'efecte d'aquests tractaments en la rotació següent serà molt menor (**Figura 21**). Aquest efecte és obvi tant en avet com en pi roig o pinassa. Mitjançant simulacions també es pot explorar la possibilitat d'afavorir la barreja amb altres espècies no susceptibles per tal de frenar la malaltia (**Figura 20**).

Figura 20 /
Simulacions de l'efecte de promoure masses mixtes

Sense tractament de soques és 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 resistents al patogen com ara *Betula*, *Fagus* o *Quercus*.

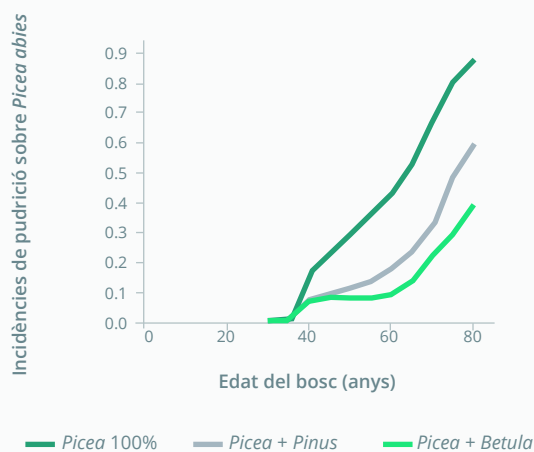
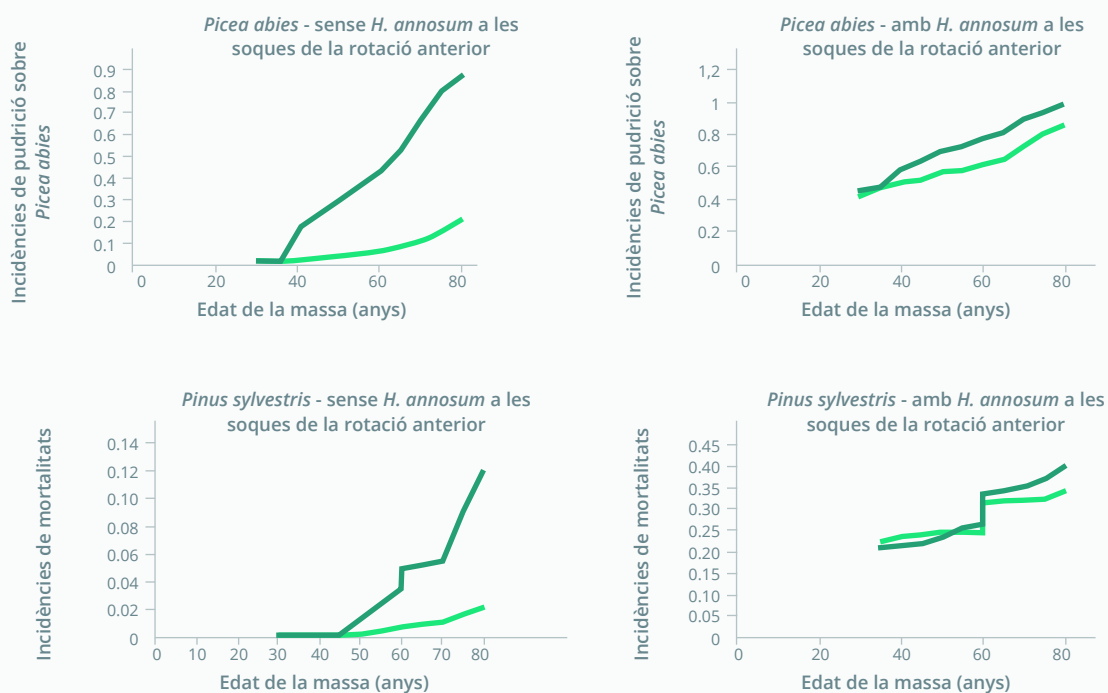


Figura 21 /
Simulacions de l'efecte de regenerar boscos sobre llocs amb soques d'arbres prèviament infectats amb *H. annosum*

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* tant en el cas de boscos de *P. abies* o *A. alba* o en el cas de pinedes (*Pinus sp.*) (verd clar amb tractament, verd fosc sense tractament). Aquest fet reforça la importància d'aplicar el tractament de soques en boscos sans i evitar que el patògen 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., Gershenson, 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., 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. (2011b). 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, 343-361.
- / Oliva, J., Romeralo, C., Stenlid, J. (2011c). 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* 35, 1007-1015.
- / 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., Sedlák, 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* 208, 85-94.
- / Sedlák, 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.
- / Vasiliauskas, 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.
- / Vasiliauskas, 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., Hüttermann, 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	21

ÍNDEX DE FIGURES

Figura 1	/	Els patògens d'arrel com a dinamitzadors del bosc	13
Figura 2	/	Connexions de fíbula en <i>H. annosum</i>	16
Figura 3	/	Reconeixement d'invidus d'<i>H. annosum</i>	17
Figura 4	/	Els conidiofors són un tret diagnòstic clau d'<i>H. annosum</i>	19
Figura 5	/	La quantitat d'esques a les soques del bosc ens pot donar informació de la quantitat d'arbres infectats	20
Figura 6	/	Símptomes clau de la malaltia causada per <i>Heterobasidion annosum</i> en avet	22
Figura 7	/	Les esques d'<i>Heterobasidion</i> solen estar amagades	24
Figura 8	/	Claps de mortalitat causats per patògens d'arrel com <i>H. annosum</i>	25
Figura 9	/	Una nova espècie d'<i>Heterobasidion</i> a Europa	27
Figura 10	/	Cicle de la malaltia	32
Figura 11	/	Infecció de la soca	33
Figura 12	/	Exemples de podridura causada per <i>Heterobasidion annosum</i> i de la zona de reacció	XX
Figura 13	/	Transferència del patogen entre rotacions	39
Figura 14	/	Tractament mecanitzat de soques	44
Figura 15	/	El tractament de soques redueix la quantitat d'arbres podrits i incrementa la resistència a ventades	46

Figura 16	/	Comparativa del percentatge d'arbres que 15 anys després havien mort, estaven podrits per <i>H. annosum</i> o bé sans en els diferents tractaments de les soques	47
Figura 17	/	Correlació entre el percentatge d'arbres podrits per <i>H. annosum</i> i el percentatge d'arbres que havien estat tombats pel vent	47
Figura 18	/	Efectes del tractament de soques en la pudrició del tronc causada per <i>H. annosum</i> en <i>Picea abies</i>	48
Figura 19	/	Simulacions de l'efecte del tractament de les soques	50
Figura 20	/	Simulacions de l'efecte de promoure masses mixtes	51
Figura 21	/	Simulacions de l'efecte de regenerar boscos sobre llocs amb soques d'arbres prèviament infectats amb <i>H. annosum</i>	52
