

# Sphaeropsis (=Diplodia) scheutsterfte, een incident of een permanent probleem?

*Sphaeropsis (=Diplodia) shoot-dying: an incident or a permanent problem?*

M. de Kam

Rijksinstituut voor onderzoek in de bos- en landschapsbouw  
"De Dorschkamp" Wageningen

## 1 Inleiding

Tot 1982 had in Nederland nauwelijks iemand van Sphaeropsis gehoord. Slechts enkele insiders wisten dat dit een ziekte was, die tussen de 30ste en de 50ste breedtegraad ernstige sterfte bij Pinus-soorten kan veroorzaken. Tijdens een uitvoerige inventarisatie van de mycoflora op Pinus-soorten in Nederland door Gremmen in de jaren vijftig, werd de schimmel aangetroffen op dode naalden van *P. sylvestris* en gerefereerd onder de naam *Sphaeropsis ellisii* Sacc. (Gremmen, 1960). Over de toenmalige verspreiding van de schimmel in Nederland zijn geen gegevens bekend. Van enige schade veroorzaakt door *Sphaeropsis sapinea* in Nederland, is echter nooit iets gebleken. Nu, eind 1984, is het een van de meest algemene pathogene schimmels in het Nederlandse bos. Hoe ontwikkelde zich de ziekte van 1982 tot 1984, wat is de oorzaak van deze epidemie en wat staat ons nog te wachten?

## 2 De naam van de schimmel

In de literatuur worden verschillende namen gebruikt om de ziekte aan te duiden. "Tip blight", "tip dying", "pine tip blight", "twig blight", "Diplodia dieback" en "Diplodia whorl canker" zijn er een aantal van. Tot voor kort bestond er geen Nederlandse literatuur en was er dus ook geen Nederlandse naam voor de ziekte. Hoewel de afgelopen paar jaar de naam "Diplodia topsterfte" reeds ingang begon te vinden in de spreektaal, is het toch beter de toevoeging "Diplodia" uit deze naam weg te laten, gezien de recente naamsverandering van de schimmel in *Sphaeropsis sapinea* (Fr.) Dyko & Sutton (Sutton, 1980).

Voorgesteld wordt om de ziekte in Nederland voortaan "scheutsterfte" te noemen. Deze naam geeft aan, dat de schade met name optreedt bij de nog niet verhoude scheuten van het lopende jaar.

## 3 Het begin van de epidemie

In september 1982 werd de eerste aantasting door

## Summary

*Since 1982 a serious epidemic of Sphaeropsis sapinea (= Diplodia shoot-dying) has been developing in The Netherlands. Although the fungus has been present in Western Europe for over 100 years, this is the first epidemic reported. Bij 1984 the disease has spread throughout the country, causing considerable damage to Scots, Austrian and Corsican pines. Stressed plantations seem to be particularly vulnerable to attack from the fungus, but thriving plantations are also affected. The possible causes of this epidemic are discussed and examples are given of epidemics of other pathogens in comparable situations. The causes suggested are:*

- arrival of an aggressive strain
- genetic shift of the existing *Sphaeropsis* population to a population that is better adapted to our conditions
- climatic changes that favoured the growth of the fungus
- increased host susceptibility caused by the decrease in vitality resulting from drought or atmospheric pollution
- the suppression of antagonists by climatic or environmental changes.

Sphaeropsis waargenomen bij *Pinus nigra* in de omgeving van IJsselstein, Limburg. Sphaeropsis was reeds lang bekend in Europa, zowel in de ons omringende landen als in Nederland zelf (Van Dam & De Kam, 1984). Het was tot voor kort een schimmel die weliswaar zeer schadelijk kan zijn in Pinus-culturen, maar blijkbaar niet op onze breedtegraad, gezien het feit dat hij hier wel voorkwam, maar geen schade van betekenis aanrichtte. Dat de schimmel in 1982 op één plaats in Nederland opdook werd aanvankelijk dan ook meer als interessant dan verontrustend beschouwd. Het optreden van de schimmel in IJsselstein werd verklaard uit een toevallige samenloop van omstandigheden, te weten ernstige verzwakking van de betreffende opstand door een *Brunchorstia*-epidemie in de jaren 1980-1982 en een relatief warme zomer in 1982. Voorts was het feit dat de eerste aantastingen werden

waargenomen in de buurt van intensieve veehouderij-bedrijven, aanleiding voor de veronderstelling dat ammoniak-emissies wellicht iets met de aantasting hadden te maken. De ziekte kwam alleen voor bij *P. nigra*, niet bij groveden (Van Dam & De Kam, 1984). Het voorkomen van dode scheuten in september 1982 betekent, dat de infectie in het voorjaar van 1982 heeft plaatsgevonden. De sporen die die infectie hebben veroorzaakt zijn gevormd in pycniden, die zijn gevormd op scheuten die in het voorgaande jaar zijn gedood. Gezien de omvang van de schade in 1982 is het zeker, dat in het voorjaar van 1981 de schimmel ook reeds aanwezig was en mogelijk al eerder, tenzij er sprake is van een introductie van de schimmel. De mogelijkheid van introductie van de schimmel wordt elders in dit artikel besproken.

#### 4 De ontwikkeling van de epidemie in 1983 en 1984

In 1983 breidde de ziekte zich sterk uit in IJsselstein en omgeving, terwijl de schimmel ook in de Loenermark werd waargenomen. De uitbreiding kon nog steeds verklaard worden met behulp van ecologische factoren: de zachte winter 1982/1983, de relatief warme zomer 1983 en een luizenplaag in 1983. Weliswaar was de *Brunchorstia*-epidemie plotseling tot stilstand gekomen, vermoedelijk ten gevolge van diezelfde zachte winter, maar de bomen hadden zich nog niet hersteld (Van Dam & De Kam, 1984).

Duidelijk was evenwel, dat *Sphaeropsis* niet meer kon worden beschouwd als een interessante mycologische noviteit, maar dat een zeker wantrouwen ten opzichte van dit pathogeen gerechtvaardigd was. Opnieuw volgde een zeer zachte winter (1983/1984) en werd duidelijk dat de schade zich niet beperkte tot de topscheuten, maar ook vanuit die scheutjes de dikkere takken ingroeide. Een vrij ernstige vorm van taksterfte werd niet alleen in Oost-Brabant en Noord-Limburg waargenomen, maar ook bij 100-jarige Corsicaanse dennen in de boswachterij Ulvenhout bij Breda.

Het voorjaar van 1984 was extreem koud en nat en de *P. nigra* opstanden herstelden zich nu van de *Brunchorstia*-epidemie: *Brunchorstia* was evenals in 1983 zo goed als onvindbaar. Omdat *Sphaeropsis sapinea* een zeer hoge optimumtemperatuur heeft voor kieming (Brookhouser, 1971) en het koud bleef tot eind juni, dat wil zeggen dat de infectieperiode binnen de koude periode viel, werd verwacht dat de schimmel zich in 1984 wellicht minder sterk zou uitbreiden. Het kwam dan ook als een verrassing toen in juli bleek dat de schimmel zich in 1984 explosief had uitgebreid over het hele land. Niet alleen de Oostenrijkse en Corsicaanse den werd aangetast, maar de groveden in niet mindere mate. Op sommige plaatsen werden zelfs op het oog goed

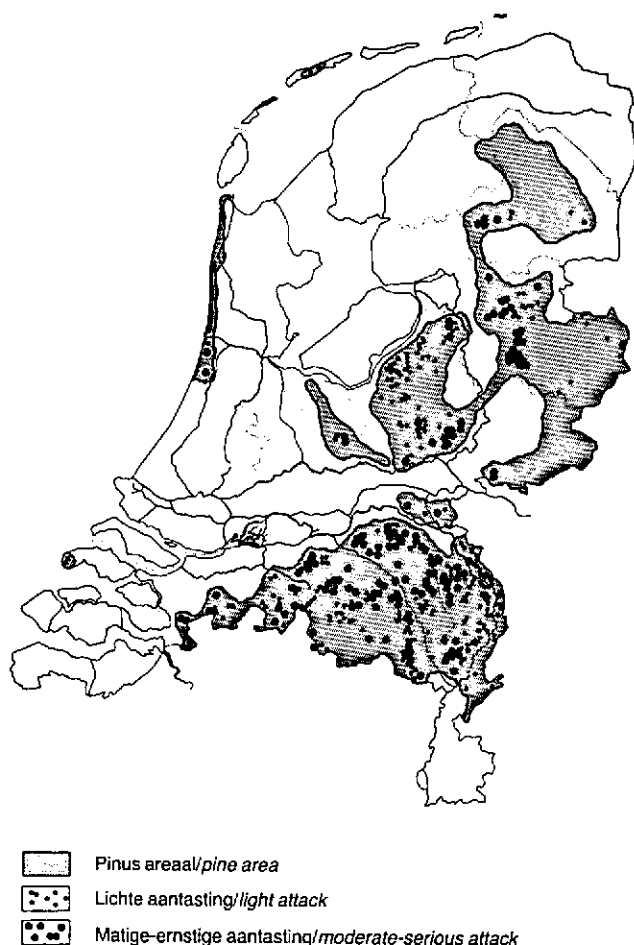


Fig. 1 Het voorkomen van *Sphaeropsis sapinea* in Nederland in 1984.

Fig. 1 The occurrence of *Sphaeropsis sapinea* in The Netherlands in 1984.

groeïende jonge opstanden van groveden in ernstige mate aangetast. Dit betekent, dat reeds in 1983 een sterke opbouw van inoculum in het hele land heeft plaatsgevonden. Een aspect dat extra aandacht verdient is het optreden van *Sphaeropsis* in *Pinus*-culturen in het jaar van aanleg. Wanneer in het voorjaar *Pinus* wordt geplant, verkeren de planten de eerste tijd in een stress-situatie; met name de vochtvoorziening is niet optimaal omdat nog geen nieuwe wortels zijn gevormd. Dat maakt de planten gevoelig voor *Sphaeropsis* (zie ook onder 5.4). Zo werden in de bossen van het Kroondomein bij Apeldoorn begin april 1984 driejarige grovedennen geplant onder een scherm van oudere groveden. Vastgesteld werd dat een deel van de jonge aanplant werd gedood door *Sphaeropsis* in de loop van 1984. In dit verband moet worden opgemerkt dat een optimale behandeling van het plantsoen in verband met het voorkomen van scheutsterfte van

essentieel belang is. Vanaf het oproeien in de kwekerij tot het planten in het bos moet alles worden gedaan om uitdroging van het plantsoen tot een minimum te beperken.

## 5 Mogelijke verklaringen voor het ontstaan van de epidemie

Aangezien tot nu toe geen systematisch onderzoek is verricht naar de oorzaak van het ontstaan van de epidemie in Nederland, kunnen aangaande dit punt slechts een aantal veronderstellingen worden geuit, waarbij tevens de richting van een eventueel uit te voeren onderzoeksprogramma wordt aangegeven.

### 5.1 *Introductie van het pathogeen*

In de fytopathologische literatuur is het ontstaan van een epidemie ten gevolge van introductie van pathogeen een bekend verschijnsel. In de bosbouw kennen we als beruchte voorbeelden de ramp met de vijfnaaldige dennen in Noord-Amerika ten gevolge van de introductie van de Weymouthdenneroest (*Cronartium ribicola*) omstreeks 1900 (Gremmen, 1966). Van meer recente datum is de introductie van *Melampsora larici-populina* in Nieuw Zeeland in 1973 waardoor enorme schade aan de populiereteelt wordt toegebracht (Van Kraayenoord, Laundon & Spiers, 1974). Deze voorbeelden kunnen gemakkelijk met andere worden aangevuld.

De oorzaak dat juist een geïntroduceerd pathogeen vaak een ernstige epidemie doet ontstaan is voornamelijk gelegen in het feit dat de waardplant in dat deel van de wereld waar de introductie plaats vindt, geen resistentie tegen het pathogeen bezit. Dit in tegenstelling tot waardplanten in gebieden waar het pathogeen wel voorkomt, waardoor in de loop van de evolutie zich door natuurlijke selectie een min of meer resistente waardplantpopulatie heeft kunnen ontwikkelen. Het introduceren van een waardplant die in zijn nieuwe omgeving in contact komt met een daar al aanwezig pathogeen kan tot overeenkomstige problemen leiden. Een voorbeeld van zo'n mechanisme is de introductie van Amerikaanse populieren in Noordwest Europa. De inheemse *Populus nigra* is in het algemeen weinig gevoelig voor bacteriekanker (*Xanthomonas populi* subsp. *populi*), terwijl de hier geïntroduceerde *P. deltoides* veel gevoeliger is (Gremmen en Koster, 1972); *X. populi* subsp. *populi* komt in Amerika niet voor. Omdat de introductie van een nieuwe gevoelige waardplant in het geval van *Sphaeropsis* niet opgaat (*Pinus nigra* en *P. sylvestris* zijn beide al langer dan 100 jaar in Nederland aanwezig), kan dit niet de verklaring zijn van de epidemie.

*Sphaeropsis sapinea* kwam al in het midden van de

vorige eeuw in Nederland voor (Prodromus, 1858, 1866). (In een vorig artikel werd als eerste vondst abusievelijk 1904 vermeld (Van Dam & De Kam, 1984)). Toch kan de introductie van een voor Nederland nieuwe stam van de schimmel niet worden uitgesloten. Als analoog kan de geschiedenis van de iepenziekte gelden. *Ophiostoma ulmi* was ook al sinds 1920 in Nederland aanwezig, maar toch werd de recente epidemie van de iepenziekte verklaard met de introductie van een nieuwe "agressieve" stam van de schimmel vanuit het Amerikaanse continent omstreeks 1960 (Heybroek, Elgersma en Scheffer, 1981). Ook de introductie van een nieuwe *Sphaeropsis* stam moet daarom tot de mogelijke verklaringen van de huidige epidemie worden gerekend. Een vergelijkend herbariumonderzoek van *Sphaeropsis* stammen uit verschillende delen van de wereld, eventueel aangevuld met een serodiagnostisch onderzoek kan in combinatie met het volgen van de uitbreiding van de epidemie in Europa waardevolle informatie opleveren. In Engeland werd in 1984 *Sphaeropsis* niet gesignaleerd (informatie J. N. Gibbs, Forestry Commission); uit België zijn momenteel nog geen gegevens beschikbaar; in Duitsland werd de schimmel in 1984 op verschillende plaatsen waargenomen (Butin, 1984) en wordt de uitbreiding nauwelijktend gevolgd.

### 5.2 *Genetische verandering van de bestaande Sphaeropsis populatie*

Niet alleen de introductie van een nieuw ras van de schimmel kan aanleiding zijn tot het ontstaan van een epidemie, maar ook het "ter plaatse" ontstaan van een nieuw ras. De genetische samenstelling van een schimmel kan namelijk veranderen tengevolge van mutatie, of door hybridisatie of heterokaryosis van twee verschillende rassen (Zadoks, 1959). Een voorbeeld hiervan is het ontstaan van zogenaamde fysiologische rassen bij roestschimmels. In het geval van *Sphaeropsis* kan men denken aan het ontstaan van een ras, dat beter aan onze klimatologische omstandigheden is aangepast. Of dit het geval is kan worden vastgesteld door middel van een fysiologisch onderzoek van *Sphaeropsis* stammen uit verschillende delen van de wereld.

### 5.3 *Klimatologische veranderingen*

Klimatologische factoren zijn een van de belangrijkste oorzaken van het optreden of uitblijven van epidemieën van schimmel- en bacterieziekten. De verspreiding van schimmels, hun kieming, de mogelijkheid om de waardplant binnen te dringen en hun groei in de waardplant is in zeer sterke mate afhankelijk van temperatuur en luchtvochtigheid. *Brunchorstia*-epide-

mieën ontstaan in relatie met koude en natte lente- maanden (Van Gerwen, 1983) en vermoedelijk ook lage wintertemperaturen. Een Marssonina-aantasting treedt vooral op wanneer het gedurende het groeiseizoen lang achtereen vochtig is.

Sphaeropsis heeft een zeer hoge optimumtemperatuur voor kieming en groei (Brookhouser, 1971). Hoewel de infectie ook bij lagere temperatuur kan plaatsvinden (infectie is zelfs mogelijk bij 10 graden als de scheuten maar lang genoeg zijn), treedt de meeste schade op als de infectie plaatsvindt bij hoge temperaturen (Chou, 1982). De ontwikkeling van de pycniden van Sphaeropsis, en dus de opbouw van inoculum, hangt samen met de weersomstandigheden in de nazomer en herfst (Peterson, 1976).

Het ligt dus voor de hand om na te gaan of zich in Nederland de laatste jaren klimatologische omstandigheden hebben voorgedaan die een verklaring kunnen vormen voor het ontstaan van deze epidemie.

#### 5.4 Vitaliteit van de waardplant

Sommige schimmels zijn niet in staat om optimaal groeiende planten ziek te maken, maar kunnen alleen planten infecteren die op een of andere manier verzwakt zijn. Een bekend voorbeeld is de *Dothichiza* schorsbrand van populier, veroorzaakt door de schimmel *Cryptodiaporthe populea*, die de populier alleen aantast als de vochtvoorziening niet optimaal is (Gremmen, 1978; Santos, 1984). Niet alle schimmels zijn zwakteparasieten. Sommige prefereren een gezonde vitale plant boven een verzwakte. Verschillende roestschimmels zijn daarvan een voorbeeld.

De vitaliteit van de waardplant is ook van invloed op de ontwikkeling van Sphaeropsis. Hoewel ook volkomen gezonde bomen kunnen worden aangetast wanneer de omstandigheden voor de schimmel gunstig zijn (Chou, 1982), zijn er toch voldoende waarnemingen, dat bomen die onder suboptimale omstandigheden verkeren, een verhoogd risico bezitten. Een niet optimale vochthuishouding wordt in de literatuur met name genoemd als een factor die bomen predisponeert voor Sphaeropsis (Peace, 1962). Vochtstress in de boom kan behalve door verlaging van de grondwaterstand of een tekort aan neerslag ook andere oorzaken hebben.

Afsterving van een deel van de wortels ten gevolge van een aantasting door wortelpathogenen of verstoring van de fysiologie door een tekort of overmaat aan bepaalde elementen kan eveneens tot een niet-optimale vochthuishouding in de plant leiden (Brouwer en Kuiper, 1972). In het algemeen kan worden gesteld dat een verminderde vitaliteit van de den, door welke oorzaak dan ook, de gevoeligheid voor Sphaeropsis doet toenemen.

In dit verband kan de veronderstelde vermindering van vitaliteit van het Nederlandse bos niet onbesproken blijven. Uit het landelijk onderzoek naar de vitaliteit van het Nederlandse bos dat in 1984 door het Staatsbosbeheer werd uitgevoerd, wordt geconcludeerd, dat slechts 44% van de groveden en 57% van het *P. nigra* areaal in Nederland vitaal kan worden genoemd. Uit het verslag blijkt dat Sphaeropsis zich over het hele land heeft uitgebreid (fig. 1) en dat de schimmel met name voorkomt in gebieden met een geringe vitaliteit (Staatsbosbeheer, 1984). Vermindering van vitaliteit als mogelijke oorzaak van de Sphaeropsis-epidemie behoort dus zeker tot de mogelijkheden. Het eventuele verband met luchtverontreiniging is echter nog niet afdoende onderzocht en conclusies hieromtrent kunnen momenteel dan ook als voorbarig worden beschouwd. Om de eventuele invloed van luchtverontreiniging op de ontwikkeling van Sphaeropsis vast te stellen moet worden gedacht aan experimenten waarbij onder gecontroleerde omstandigheden bekende doses luchtverontreinigende stoffen aan de planten worden toegediend om de effecten daarvan te bestuderen. Daarnaast dient echter ook de schimmel aan diezelfde stoffen te worden blootgesteld: er wordt wel eens over het hoofd gezien dat een pathogene schimmel ook een plant is die in vitaliteit kan verminderen (bij voorbeeld ten gevolge van luchtverontreiniging), met als gevolg een verminderende aantasting door dat pathogeen. Een voorbeeld hiervan is het effect van SO<sub>2</sub> op „sterroetdauw”, een bladvlekkenziekte bij roos veroorzaakt door de schimmel *Diplocarpon rosae*. Experimenteel werd vastgesteld dat 100 microgram SO<sub>2</sub> per m<sup>3</sup> lucht tijdens de infectieperiode het aantal geslaagde infecties aanzienlijk verlaagde. Deze resultaten corresponderden geheel met veldwaarnemingen, dat de ziekte weinig of niet voorkomt wanneer het SO<sub>2</sub> gehalte in de lucht 100 microgram of meer bedraagt (Saunders, 1966).

#### 5.5 Onderdrukking van antagonisten ten gevolge van klimatologische of milieuveranderingen

Elke verandering van het milieu waaronder ook een klimaatsverandering moet worden gerekend heeft invloed op de samenstelling van de microflora. Wanneer zo'n verandering tot gevolg heeft dat een bepaald organisme, bijvoorbeeld een bacterie, schimmel of gist zich niet meer of slechter kan ontwikkelen en dat organisme heeft een antagonistische werking tegen een pathogene organisme, dan kan dat in principe leiden tot een epidemische ontwikkeling van dat pathogene organisme. Dit mechanisme kan ten grondslag liggen aan de Sphaeropsis epidemie. Een studie van de aanwezige microflora op *Pinus* scheuten kan aanwijzingen opleveren voor het bestaan van zo'n effect en kan ook

resulteren in het vinden van een biologische bestrijdingsmethode van de schimmel.

## 6 Verwachte ontwikkeling van de epidemie in 1985

Hoe de epidemie zich in 1985 verder zal ontwikkelen heeft veel te maken met de oorzaken van haar ontstaan (die we niet kennen). Dat maakt het moeilijk om een prognose te maken. Vastgesteld is, dat er momenteel hoge concentraties inoculum in onze bossen aanwezig zijn, vele malen hoger dan in 1984. Dat belooft voor 1985 dus niet veel goeds. Daar staat tegenover dat de weeromstandigheden van grote invloed zijn op de verdere ontwikkelingen.

De infecteerbare periode duurt vanaf het uitlopen van de knoppen tot ongeveer zes weken daarna. Wanneer het in die tijd koud, maar vooral droog is, kan de epidemie tot staan komen. Langdurige regenval kan een drastische uitbreiding tot gevolg hebben, vooral wanneer dat gepaard gaat met hoge temperaturen. Een koude winter zal naar verwachting een negatief effect hebben op de ontwikkeling van de epidemie: het is niet voor niets dat deze tot nu toe vooral in subtropische gebieden de meeste schade heeft veroorzaakt. De lage temperaturen in januari van dit jaar werken vermoedelijk in het nadeel van *Sphaeropsis*. Wanneer de epidemie het gevolg is van een introductie, van een genetische verandering in de populatie of van een vermindering in vitaliteit van de waardplant, zullen we met *Sphaeropsis* scheidster de blijvend rekening moeten houden. Maar zelfs al zou door welke reden dan ook de epidemie afnemen in 1985, dan nog kan het probleem zich elk moment weer voordoen, wanneer opnieuw aan de voorwaarden wordt voldaan die tot het ontstaan van deze epidemie hebben geleid.

Bij de samenstelling van deze publikatie werd dankbaar gebruik gemaakt van de gegevens over de verspreiding van *Sphaeropsis* in Nederland, verstrekt door ir. W. M. J. den Boer, Staatsbosbeheer, afd. Bosontwikkeling.

## Literatuur

- Brookhouser, L. W. & G. W. Peterson. 1971. Infection of Austrian, Scots and ponderosa pines by *Diplodia pinea*. *Phytopathology* 61: 409-414.
- Brouwer, R. & P. J. C. Kuiper. 1972. In: *Leerboek der plantenfysiologie deel 3*. Acad. paperbacks, Ed.: Oosthoek, Utrecht.
- Butin, H. 1984. Triebspitzenschaden an *Pinus sylvestris*, verursacht durch *Sphaeropsis sapinea* (= *Diplodia pinea*). *Allg. Forst Zeitschr.* 50: 1256-1257.
- Chou, C. K. S. 1982. *Diplodia pinea* infection of *Pinus radiata* seedlings: effect of temperature and shoot wetness duration. *New Zealand J. For. Sci.* 12: 425-437.
- Dam, B. C. van & M. de Kam. 1984. Afsterven van eindsterven bij *Pinus* in Nederland. *Ned. Bosb. Tijdschr.* 56: 173-177; Mededeling Rijksinstituut voor onderzoek in de bos- en landschapsbouw "De Dorschkamp", Wageningen, nr. 212.
- Gerwen, C. P. van. 1983. *Brunchorstia* taksterven van Corsicaanse en Oostenrijkse den. Analyse van het verband tussen weersomstandigheden in het voorjaar en het optreden van epidemieën. Rapport Rijksinstituut voor onderzoek in de bos- en landschapsbouw "De Dorschkamp", Wageningen, nr. 347.
- Gremmen, J. 1960. A contribution to the microflora of pine forests. *Nova Hedwigia* 1: 251-288.
- Gremmen, J. 1966. De roestziekte van de Weymouthden. *Ned. Bosb. Tijdschr.* 38: 244-254.
- Gremmen, J. 1978. Research on *Dothichiza*-bark necrosis (*Cryptodiaporthe populae*) in poplar. *Eur. J. For. Path.* 8: 362-368.
- Gremmen, J. & R. Koster. 1972. Research on poplar canker (*Aplanobacter populi*) in The Netherlands. *Eur. J. For. Path.* 2: 116-124.
- Grzywacz, A. & J. Wazny. 1973. The impact of industrial air pollutants on the occurrence of several important pathogenic fungi of forest trees in Poland. *Eur. J. For. Path.* 3: 129-141.
- Heybroek, H. M., D. T. Elgersma & R. J. Scheffer. 1981. De iepenziekte, een ecologisch ringelst. *Natuur en Techniek* 49: 604-623; Mededeling Rijksinstituut voor onderzoek in de bos- en landschapsbouw "De Dorschkamp", Wageningen, nr. 197.
- Kraayenoord, C. W. S. van, G. F. Laundon & A. G. Spiers. 1974. Poplar rusts invade New Zealand. *Plant Dis. Repr.* 58: 423-427.
- Peace, T. R. 1962. In: *Pathology of trees and shrubs*: 297-298. Clarendon Press, Oxford.
- Peterson, G. W. 1977. Infection, epidemiology and control of *Diplodia* blight of Austrian, Ponderosa and Scots pines. *Phytopathology* 67: 511-514.
- Prodromus Florae Batavae*, Vol. II deel III. 1858.
- Prodromus Florae Batavae*, Vol. II deel IV. 1866.
- Santos, M. N. 1984. *Discosporium populeum*. Field inoculations. *FAO/IPC*, 17th Session, Ottawa.
- Sutton, B. C. 1980. In: *The Coelomycetes*: 120. CMI Kew, England.
- Vitaliteit (De) van het Nederlandse bos in Staatsbosbeheer 1984. *Insp. Bosbouw afd. Bosontw. Rapportnr.* 1984-26, Staatsbosbeheer, Utrecht.
- Zadoks, J. C. 1959. On the formation of physiologic races in plant parasites. *Euphytica* 8: 104-116.