

***Heterobasidion annosum* izraisītā eglu sakņu trupe lauksaimniecības zemēs**

T. Gaitnieks, N. Arhipova, LVMI „Silava”, V. Nikolajeva, L. Vulfa, D. Klaviņa, LU Bioloģijas fakultāte

Kopsavilkums: *Heterobasidion* spp. sakņu trupe ir īpaši izplatīta mežos uz bijušajām lauksaimniecības zemēm. Šajās platibās augsnē ir mazāk sastopama pret *H. annosum* antagonistiska mikroflora, kā arī nav pārstāvētas mikorizas sēnes. Mūsu darba mērķis bija novērtēt augsnes mikrofloru, kā arī sīksakņu morfoloģiskos rādītājus un mikorizāciju lauksaimniecības un meža zemēs. Materiāls tika ievākts 26 eglu audzēs, no kurām 19 raksturoja lauksaimniecības zemes, bet 7 – meža zemes. Tika novērtēta arī lauksaimniecības zemēm blakus esošo pļavu augsnes mikroflora. Baktēriju un mikroskopisko sēņu sastopamība raksturota izmantojot atšķaidījuma metodi. Sakņu morfoloģiskie rādītāji analizēti ar datorprogrammu Win RHIZO 2002 C (Regent instrument^R). Iegūtie dati liecina, ka eglu sīksakņu morfoloģiskie rādītāji (sakņu garums, virsmas laukums, sakņu tilpums) meža zemēs uzrāda būtiski lielākas vērtības (pie $\alpha=0,05$), salīdzinot ar lauksaimniecības zemēm. Lauksaimniecības zemēs vidējais sakņu galiņu skaits vienā augsnē paraugā ir 1180 ± 60 gab., bet meža zemēs 1948 ± 73 gab. 95% ticamības līmenī atšķirības ir būtiskas ($P<0,0001$). Lauksaimniecības zemēs mikorizas sēne *Cortinarius* sp. sastopama 6% analizēto sakņu paraugu, bet meža zemēs 37% paraugu. *Cenococcum geophilum* bija pārstāvēti 54% sakņu paraugu meža zemēs un 18% paraugu lauksaimniecības zemēs. 11- gadīgās eglu kultūrās dominē mikorizas sēne *Amphinema byssoides*, bet mikorizas ir izlocītas, bojātas, ar nevienmērīgi uzbiezīnātu mantiju. Baktēriju daudzums augsnē 5 -10 cm dzīlumā lauksaimniecības zemēs ir būtiski lielāks nekā meža zemēs ($P<0,05$), bet 20-15 cm būtiski neatšķiras; mikroskopisko sēņu daudzums abos analizējamos dzīlumos lauksaimniecības un meža zemēs būtiski neatšķiras. Kalcija daudzums lauksaimniecības zemēs ir 2-3 reizes lielāks nekā meža zemēs. Meža zemes raksturojas ar zemāku pH vērtību. 5-10 cm dzīlumā meža zemēs pH vērtība ir $3,7\pm0,1$, bet lauksaimniecības zemēs $4,2\pm0,3$. Savukārt 20-25 cm dzīlumā pH vērtība meža zemēs un lauksaimniecības zemēs ir attiecīgi $3,9\pm0,1$ pret $4,5\pm0,2$.

Nozīmīgākie vārdi: *Heterobasidion annosum*, lauksaimniecības zemes, augsnes mikroflora, sīksaknes, mikoriza.

•••

T.Gaitnieks, N.Arhipova, LFRI "Silava", V.Nikolajeva, L.Vulfa, D.Kļaviņa, Faculty of Biology, University of Latvia. ***Heterobasidion annosum* root rot of Norway spruce in agricultural soils.**

Abstract. Root rot which is caused by *Heterobasidion* spp. is notably more common in forests on former agricultural soils. In these areas antagonistic microflora of *Heterobasidion annosum* is not so widely spread, as well as there are practically no mycorrhiza forming fungi. The aim of our work was to analyze soil microflora, morphological parameters and mycorrhization of fine roots in forest and agricultural soils. Material was collected in 26 spruce stands – 19 were located on agricultural soils and 7 – on forest soils. Soil microflora was analyzed also in grasslands which were located beside agricultural lands. Dilution method was used to estimate the plate counts of bacteria and microscopic fungi in soil. Morphological parameters of roots were analyzed by computer program Win RHIZO 2002 C (Regent instrument[®]).

Obtained results show that morphological parameters of spruce's fine roots (length, surface area and volume of roots) in forest soils have significantly higher values ($\alpha=0.05$) in comparison with agricultural lands. Mean number of root tips from single sample in agricultural soils is 1180 ± 60 , but in forest soils – 1948 ± 73 . At confidence limit of 95% differences are significant ($P< 0.0001$). In agricultural lands mycorrhizal fungus *Cortinarius* sp. is common on 6% of analyzed root samples, but in forest lands – on 37% of analyzed root samples. *Cenococcum geophilum* was found on 54% root samples from forest soils and on 18% samples from agricultural lands. On roots of 11-year old spruce cultures dominated mycorrhizal fungus *Amphinema byssoides*, however mycorrhizas were convoluted, damaged and irregularly thickened. Number of bacteria in samples, which were taken from 5-10 cm depth, in agricultural lands is significantly higher in comparison with forest soils ($P< 0.05$). Number of bacteria in samples, which were taken from 15-20 cm depth, does not differ materially in agricultural and forest lands. Number of microscopic fungi in samples, taken from both depths, does not materially differ in agricultural and forest lands. In agricultural soils amount of calcium is 2-3 times higher than in forest soils. Forest soils have lower pH value. At depth of 5-10 cm pH in forest soils was 3.7 ± 0.1 , in agricultural lands – 4.2 ± 0.3 . At depth of 20-25 cm pH in forest and agricultural soils was accordingly 3.9 ± 0.1 and 4.5 ± 0.2 .

Key words: *Heterobasidion annosum*, agricultural lands, soil microflora, fine roots, mycorrhiza.

• • •

Гайтниекс Т., Архипова Н., ЛГИЛН «Силава», Николаева В., Вулфа Л., Клявина Д., АУ. Распространение корневой гнили, вызванной корневой губкой *Heterobasidion annosum* на бывших сельскохозяйственных землях.

Резюме. Корневая гниль, вызванная *Heterobasidion* spp., особенно распространена в лесах, посаженных на бывших сельскохозяйственных почвах. На этих площадях менее распространена микрофлора, антагонистическая к *Heterobasidion annosum*, а также практически отсутствуют микоризные грибы. Целью нашей работы был анализ микрофлоры почвы, морфологических параметров и микоризации еловых корней в лесных и сельскохозяйственных почвах. Материал был собран в 26 еловых насаждениях – 19 из них были расположены на сельскохозяйственных почвах и 7 – на лесных почвах. Микрофлора почвы была проанализирована также на расположенных рядом полях. Для оценки количества почвенных бактерий и микроскопических грибов использовался метод разведений. Морфологические параметры корней были проанализированы с помощью компьютерной программы Win RHIZO 2002 С (Regent instrument*).

Полученные результаты показывают, что морфологические параметры корней ели (длина, площадь поверхности и объем корней) в лесных почвах имеют значительно более высокие величины ($a=0,05$) по сравнению с сельскохозяйственными землями. Среднее число корневых окончаний для одного образца на сельскохозяйственных почвах - 1180 ± 60 шт., в лесных почвах - 1948 ± 73 шт. Эти различия существенны с вероятностью 95% ($P < 0,0001$). Микоризообразующий гриб *Cortinarius* sp. был выделен из 6 % проанализированных образцов еловых корней на сельскохозяйственных почвах и из 37 % образцов на лесных почвах. *Sebacina* sp. был обнаружен на 54% образцов еловых корней из лесных почв и на 18% образцов из сельскохозяйственных почв. На корнях 11-летних еловых культур доминирует микоризный гриб *Amphinema byssoides*, однако микоризы скрученные, поврежденные и с нерегулярно утолщенными грибными чехлами. В образцах, взятых с глубины 5-10 см в сельскохозяйственных почвах количество бактерий значительно выше по сравнению с лесными почвами ($P < 0,05$), а в образцах с глубины 20-25 см существенные различия между сельскохозяйственными и лесными почвами не были обнаружены. Наряду с этим существенные различия в количестве микроскопических грибов в образцах, взятых с обеих глубин, так же не были обнаружены. В сельскохозяйственных почвах количество кальция в 2-3 раза выше чем в лесных почвах. Лесные почвы имеют более низкий pH. В лесных почвах на глубине 5-10 см pH был $3,7 \pm 0,1$, в сельскохозяйственных почвах - $4,2 \pm 0,3$. В лесных и сельскохозяйственных почвах на глубине 20-25 см pH был соответственно $3,9 \pm 0,1$ и $4,5 \pm 0,2$.

Ключевые слова: *Heterobasidion annosum*, сельскохозяйственные земли, почвенная микрофлора, микориза.

Ievads

Apmežotās lauksaimniecības zemes ir riska objekts *Heterobasidion* spp. infekcijai (Bernadzki, 1997; Korhonen, Stenlid, 1998; Rishbeth, 1950). Literatūrā sastopamas norādes, ka *H. annosum* infekcija plaši izplatīta skujkoku plantācijās, kas ierīkotas vietās, kur pirms tam nav bijis meža (Graber, 1996; Werner, 1971). Plašā pētījumā, apsekojot aptuveni 20000 celmus, secināts, ka platībās, kas agrāk izmantotas ganibām vai kā arā arāmzeme, egles pret sakņu trupi ir uzņēmīgākas (Vollbrecht, Agestam, 1995). Bijušajās lauksaimniecības zemēs *H. annosum* attīstību veicina augsts pH, kā arī pret *H. annosum* antagonistiskas mikrofloras trūkums augsnē (Mańka, Lakomy, 1995; Schlenker, 1976; Werner, 1971). Lauksaimniecības zemēs konstatēts nesabalansēts barības vielu daudzums, sablīvēta augsnēs struktūra, bet koka augusaknes izvietotas ļoti sekli un saskaras ar blakus augošo koku saknēm, kā arī nav sastopamas pret *H. annosum* antagonistiskas sēnes (Bendz-Hellgren, Stenlid, 1997; Bendz-Hellgren et al., 1999; Kuhlman, 1973; Reynolds, Bloomberg, 1982). A. Vasiliauskas secinājis, ka lauksaimniecības zemju mikroflorā sastopams maz *H. annosum* antagonista, kas plaši pārstāvēti meža augsnēs (Василяускас, 1989). Par vienu no iemesliem augstai inficētībai ar *H. annosum* uzskata arī to, ka lauksaimniecības zemēs nav mikorizas sēnu (Lange, 1993).

Konstatēts, ka mikorizāciju ietekmē pH, bet lai mikoriza varētu aizsargāt pret sakņu inficēšanos ar *H. annosum*, tai jābūt konkurētspējīgai ar augsnēs mikrofloru (Bücking, 1979). Pētījumi liecina, ka lauksaimniecības zemēs *H. annosum* labi attīstās tāpēc, ka tajās ir maz *Trichoderma* spp. mikroskopisko sēnu (Capretti, Mugnai, 1988; Capretti, Mugnai, 1989). Arī citi autori atzīmē *Trichoderma* spp. lomu *H. annosum* izplatības

ierobežošanā (Sierota, Kwaśna, 1988). Polijā veiktie pētījumi liecina, ka lauksaimniecības zemju transformācijas gaitā *Trichoderma* spp. skaits augsnē palielinās (Kwaśna, Sierota, 1999; Sierota, Kwaśna, 1998).

Taču *Trichoderma* spp. var inhibēt eglu digstu augšanu, kā arī būt antagonistiska mikorizas sēnēm (Kattner, 1984; Summerbell, 1987). Pētījumi liecina, ka mikorizas sēnes izmantojas kā inficētu audžu indikators (Haas, 1979). Tomēr E. Bücking atzīmē, ka sēnu augļķermēji ne vienmēr raksturo augsnē sastopamās mikorizas sēnes, tādēļ *H. annosum* antagonististi meklējami starp mikorizas sēnēm, kas izdalitas no kokaugu saknēm (Bücking, 1979). Konstatēts, ka priežu audzēs mikorizācijas pakāpe ir augstāka, ja inficētība ar *H. annosum* ir zemāka (Копотков, 1974). Daži autori uzskata, ka stādu mikorizācija nav īpaši nozīmīga aizsardzībai pret *H. annosum*, kas parasti inficē tikai ≈5 mm resnas saknes (prof. Z. Sierota konsultācija).

Tomēr ir arī pētījumi, kas apliecinā, ka *H. annosum* varietekmē priežusējumā mikorizāciju un sīksakņu attīstību – jo *H. annosum* celms ir “agresīvāks”, jo sēnu mikorizācijas pakāpe ir zemāka (Werner, 1987).

Mikoriza ne tikai aizsargā saknes pret augsnēs patogēnajām sēnēm, bet arī paaugstina kokaugu vitalitāti, kas ir viens no priekšnoteikumiem, lai veicinātu to rezistenci pret *H. annosum* infekciju (Johansson, Marklund, 1980; Schönhar, 1990). Mūsu darba mērķis bija novērtēt augsnēs mikrofloru, kā arī eglu sīksakņu morfoloģiskos rādītājus un mikorizāciju lauksaimniecības un meža zemēs.

Materiāls un metodika

Pētījumu gaitā analizētas 26 eglu audzes, no kurām 19 raksturoja bijušās lauksaimniecības zemes (16 audžu vecums 18–53 gadi, 3 audžu vecums 11 gadi), bet 7 audzes

- attiecīgi meža zemes (2 audzes kūdraini podzolētās augsnēs); audžu vecums 23-48 gadi. Visas analizētās egļu audzes pārstāvēja Dm un Vr meža tipus.

Lauksaimniecības zemju augsns iedalitas šādi: velēnu podzolētās (8 audzes) un podzolētās (11 audzes). Lai salīdzinātu, kā izmainījusies augsns mikroflora pēc kultūru ierīkošanas, izvērtēta arī četru apmežotajām lauksaimniecības zemēm blakus atrodošos plāvu augsns mikroflora (velēnu podzolētās augsns).

Katrā parauglaukumā augsns raksturošanai un paraugu ievākšanai agrokīmiskajām analīzēm tika izraktas profilbedres. Augsns analīzes veiktas LVMI "Silava" Augšņu laboratorijā.

Siksakņu un mikorizācijas novērtējums

Katrā analizējamā audzē ap eglēm, ar 100 cm³ lielu metāla cilindru, ievākti 20 sakņu paraugi - randomizēti augsns virskārtā ap 3-4 kokiem, koku vainagu projekciju vietās. Nēmti arī lielāki augsns paraugi (20×10×10 cm) sakņu dominējošo mikorizas tipu izdalīšanai (Agerer, 1987-1991).

Laboratorijā sakņu paraugi rūpīgi noskaloti. Ar Leica MZ-7,5 mikroskopu (palielinājums 6,5-50×) novērtēta mikorizu tipoloģiskā struktūra (galvenokārt pēc krāsas) un vitalitāte (5 vitalitātes klasēs):

I - labi attīstītās mikorizas ar tipisku zarojumu. Sakņu miza vesela;

II - nelieli mikorizu bojājumi. Mikorizas sastopamas retāk;

III - sastopamas daudzas stipri bojātas mikorizas. Dominē izlocītās mikorizas ar nevienmērīgi uzbiezīnātu mantiju;

IV - stipri bojātas mikorizas. Dzīvās mikorizas sastopamas reti;

V - sīksaknes ļoti stipri bojātas. Dzīvās mikorizas nav sastopamas.

Dzīvo mikorizu sastopamības novērtēšanai izmantota 5 ballu skala:

- 1 - paraugā sastopams vairāk nekā 100 dzīvo mikorizu;
- 2 - mikorizu skaits 50-100;
- 3 - mikorizu skaits 10-50;
- 4 - mikorizu skaits <10;
- 5 - mikorizu skaits 0.

Sakņu paraugi skenēti, izmantojot datorprogrammu Win RHIZO 2002 C (Regent instrument^R) un kalibrētu skeneri STD-1600+. Skenēšana veikta ar 500 dpi izšķirtspēju (standarta 8 bit; pelēkie toņi (256)). Izdalītas 14 gradācijas klasses (sakņu caurmēra salīdzināšanai): 0-0,1 mm; 0,1-0,2 mm; 0,2-0,3 mm; 0,3-0,4 mm; 0,4-0,5 mm; 0,5-0,6 mm; 0,6-0,8 mm; 0,8-1,0 mm; 1,0-1,2 mm; 1,2-1,6 mm; 1,6-1,8 mm; 1,8-2,2 mm; 2,2-2,6 mm un >2,6 mm. Skenēto attēlu matemātiskā apstrāde veikta ar Win RHIZO 2002 C. Tālākai datu apstrādei tie eksportēti uz MS Excel, lietojot XL RHIZO V2003a. Datu apstrādei izmantota dispersijas analīze, *t*-kritērijs.

Baktēriju un mikroskopisko sēņu daudzuma noteikšana

Tika sagatavotas augsns paraugu suspensijas un atšķaidījumu sērijas. Baktēriju un mikroskopisko sēņu kolonijas veidojošo vienību (kvv) daudzums noteikts 1 gramā mitras augsns (Alef, Nannipiri, 1988).

Baktēriju kvv noteikšanai lietota peptona-rauga ekstrakta barotne (g/l): 5 g peptona, 3 g rauga ekstrakta, 15 g agarā, bet sēņu kvv noteikšanai - iesala barotne: iesala ekstrakts ($d=1,028$), agars 18 g/l. Eksperiments veikts 3 atkārtojumos. Inkubācijas laiks 3 diennaktis, inkubācija veikta istabas temperatūrā ($20\pm2^{\circ}\text{C}$). *Petri* traukos veikta izaugušo mikroorganismu koloniju uzskaite (Vanderzant, Splitstoesser, 1992) un dominējošo sēņu identifikācija pēc mikromorfoloģiskajām un

makromorfoloģiskajām pazīmēm.

Rezultāti un diskusija

Novērtējot sīksakņu morfoloģiskos rādītājus, konstatēts, ka eglu audzēs lauksaimniecības zemēs vidējais sakņu

garums (analizējamos paraugos) ir 252 ± 12 cm, turpretī meža zemēs - 418 ± 15 cm (1. tab.). Dispersijas analīzes rezultāti rāda, ka atšķirībām ir augsts būtiskuma limenis (2. tab.). Faktora ietekmes īpatsvars $\eta = 15,4\%$. Tātad liela daļa no analizējamā faktora -

1. tabula, Table 1

Sīksakņu morfoloģisko rādītāju salīdzinājums
Comparison of morphological parameters of roots

Sakņu garums, cm <i>Length, cm</i>	Virsmas laukums, cm^2 <i>Surface area, cm^2</i>	Sakņu tilpums, cm^3 <i>Volume, cm^3</i>	Sakņu galiņu skaits, gab. <i>Number of roots' tips</i>	Sakņu svars, g <i>Weight, g</i>
Lauksaimniecības zemes, <i>Agricultural soils</i>				
252 ± 12	$44,5 \pm 2,1$	$0,64 \pm 0,03$	1180 ± 60	$0,28 \pm 0,01$
Meža zemes <i>Forest soils</i>				
418 ± 15	$71,6 \pm 2,6$	$0,99 \pm 0,04$	1948 ± 73	$0,39 \pm 0,01$

sakņu garuma lauksaimniecības un meža zemēs - paliek neizskaidrota, kam par iemeslu varētu būt augsnes agroķīmiskās īpašības un bioloģisko faktoru, galvenokārt mikrofloras, ietekme uz sakņu attīstību. Novērtējot sakņu virsmas laukumu analizējamiem eglu sakņu paraugiem, konstatēts, ka meža zemēs tas ir $71,6 \pm 2,6 \text{ cm}^2$, bet lauksaimniecības zemēs - $44,5 \pm 2,1 \text{ cm}^2$. Atšķirības ir izteikti būtiskas ($P < 0,0001$), tādās tās ir arī sakņu tilpumam meža un lauksaimniecības zemēs: $0,99 \pm 0,04 \text{ cm}^3$ pret $0,64 \pm 0,03 \text{ cm}^3$ ($P < 0,0001$). Sakņu galiņu skaits lielā mērā raksturo arī mikorizu kopējo skaitu. Vidējais sakņu galiņu skaits vienā paraugā, kas raksturo lauksaimniecības zemēs, ir 1180 ± 60 gab., bet meža zemēs - 1948 ± 73 gab. ($P < 0,0001$); $n=240$ eglu sakņu paraugiem lauksaimniecības zemēs un $n=140$ eglu

sakņu paraugiem meža zemēs. Vidējais viena parauga sakņu svars lauksaimniecības zemēs ir $0,28 \pm 0,01$ g, bet meža zemēs - $0,39 \pm 0,01$ g. Ari šajā gadījumā atšķirības ir izteikti būtiskas ($P < 0,0001$).

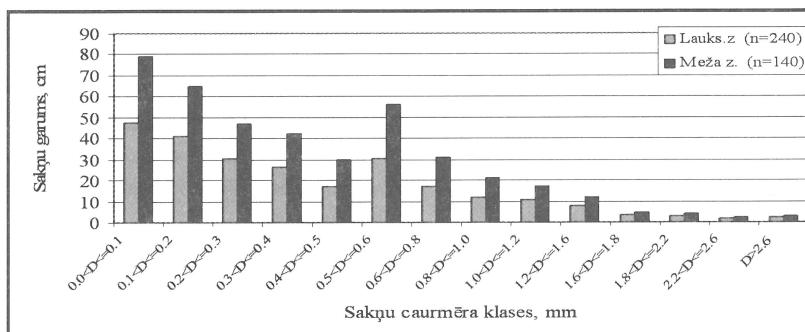
Izvērtējot sakņu garuma sadalījumu dažādās caurmēra klasēs (1. att.), konstatēts, ka meža zemēs analizējamo paraugu sakņu garums ir būtiski lielāks nekā lauksaimniecības zemēs. Caurmēra klasēs $0,00 < D \leq 0,10 \dots 1,80 < D \leq 2,20 \text{ mm}$ atšķirības ir izteikti būtiskas ($P < 0,0001$). Diametra klasē $1,80 < D \leq 2,20 \text{ mm}$ $P = 0,0003$. Diametra klasē $2,20 < D \leq 2,60 \text{ mm}$ $P = 0,01$, un tikai diametra klasē $D > 2,60 \text{ mm}$ atšķirības nav būtiskas ($P = 0,2$), kaut arī vidējais sakņu garums paraugā, kas raksturo meža augsti, ir $2,8 \pm 0,2 \text{ cm}$, bet lauksaimniecības zemēs - $2,4 \pm 0,2 \text{ cm}$.

2. tabula, *Table 2*
 Dispersijas analīzes tabula lauksaimniecības un meža zemes ietekmes novērtēšanai uz sakņu garumu
Table of variance analysis of agricultural and forest soils' impact on roots' length

Izkliede, <i>Dispersion</i>	Noviržu kvadrātu summa, <i>Sum of squares</i>	Brīvības pakāpes, <i>Degrees of freedom</i>	Vidējais kvadrāts, <i>Mean square</i>	F	P
Faktora, <i>Factor</i>	2429449	1	2429449	68,58	<0,0001
Atlikuma, <i>Residual</i>	13389871	379			
Kopējā, <i>Total</i>	15819321	380			

Lai izslēgtu augsnes īpašbu ietekmi uz datu izkliedi, tika veikta papildus analīze, lauksaimniecības zemēs izdalot velēnu podzolētās un podzolētās augsnes, kā arī no meža zemēm izslēdzot divas audzes kūdraini

podzolētās augsnēs. Iegūtie dati apkopoti 3. tabulā. Redzam, ka līdzīgi kā variantā, kur salīdzinātas lauksaimniecības zemes ar meža zemēm, visi analizējamie sakņu morfoloģiskie rādītāji augstākas vērtības uzrāda meža zemēs.



1. attēls. Sakņu garums dažādās sakņu caurmēra klasēs.

Figure 1. Length of roots in different diameter classes.

Piemēram, sakņu garums lauksaimniecības zemēs velēnu podzolētajās augsnēs ir 221 ± 14 cm ($n=100$), lauksaimniecības zemēs podzolētajās augsnēs - 263 ± 16 cm ($n=180$), bet meža zemēs - 413 ± 18 cm ($n=60$). Dispersijas analīzes rezultāti rāda, ka atšķirības starp analizētajām augsnēm ir izteikti būtiskas

($P < 0,0001$); šajā gadījumā tādas konstatētas arī starp abiem variantiem, kas raksturo lauksaimniecības zemes ($P=0,05$). Sakņu virsmas laukums un sakņu tilpums lielākas vērtības uzrāda sakņu paraugos, kas raksturo meža zemes – 95% ticamības līmeni atšķirības ir būtiskas. Starp lauksaimniecības zemēm

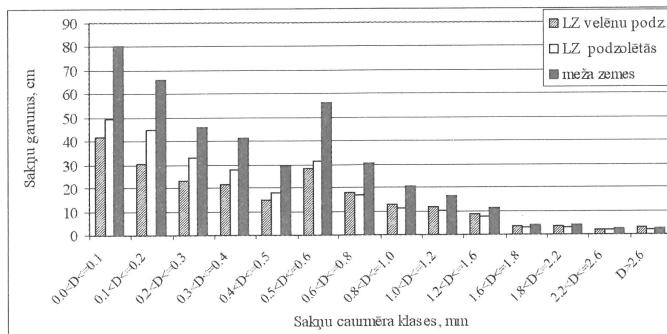
3. tabula, Table 3

Sakņu morfoloģisko rādītāju salidzinājums lauksaimniecības un meža zemēs
Comparison of morphological parameters of roots in agricultural and forest soils

Sakņu garums, cm <i>Length, cm</i>	Virsmas laukums, cm^2 <i>Surface area, cm^2</i>	Sakņu tilpums, cm^3 <i>Volume, cm^3</i>	Sakņu galiņu skaits, gab. <i>Number of roots' tips</i>	Sakņu svars, g <i>Weight, g</i>
Lauksaimniecības zemes (velēnu podzolētās augsnēs) <i>Agricultural soils (eutric podzoluvisols)</i>				
221±14	44±3	0,72±0,07	1022±66	0,28±0,03
Lauksaimniecības zemes (podzolētās augsnēs) <i>Agricultural soils (podzoluvisols)</i>				
263±16	45±3	0,62±0,04	1233±77	0,28±0,02
Meža zemes <i>Forest soils</i>				
413±18	70±3	0,95±0,04	1966±91	0,40±0,02

velēnu podzolētajās un podzolētajās augsnēs būtiskas atšķirības nav konstatētas ($P=0,89$ un $P=0,2$). Sakņu galiņu skaits paraugos, kas raksturo meža augsnēs, vidēji ir 1966 ± 91 gab., bet lauksaimniecības zemēs - attiecīgi 1022 ± 66 gab. (velēnu podzolētajās augsnēs) un 1233 ± 77 gab. (podzolētajās augsnēs); atšķirības šajā gadījumā ir būtiskas ($P=0,04$). Sakņu svars velēnu podzolētās un podzolētās augsnēs

raksturojošos variantos neatšķiras. To varētu skaidrot ar sakņu sadalījumu dažādās caurmēra klasēs. Kā redzams 4. attēlā, lielāks sakņu garums mazākajās caurmēra klasēs konstatētos paraugos, kas raksturo lauksaimniecības zemes velēnu podzolētajās augsnēs, bet lielākās caurmēra klasēs, sākot no diametra klasses $0,60 < D \leq 0,80$ mm, lauksaimniecības zemēs podzolētajās augsnēs.



2. attēls. Sakņu garuma sadalījums sakņu caurmēra klasēs lauksaimniecības zemēs velēnu podzolētajās (LZ velēnu podz.) un podzolētajās (LZ podzolētās) augsnēs, kā arī meža zemēs.

Figure 2. Distribution of roots' length in diameter classes in agricultural soils with eutric podzoluvisols (LZ velēnu podz.) and podzoluvisols soils (LZ podzolētās), as well as in forest soils (meža zemes).

Novērtējot sakņu mikorizāciju paraugos, kas raksturo lauksaimniecības zemes un meža zemes, konstatēts, ka mikorizas ar tumšo sēnu mantiju vairāk sastopamas meža zemēs (84% analizējamo paraugu), taču atšķirība no lauksaimniecības zemēm (79%) nav būtiska (4. tabula). Gaiši brūnās mikorizas vairāk ir pārstāvētas lauksaimniecības zemēs – 47% analizējamo paraugu -, turpretī meža zemēs 34% ($P=0,01$); šajā gadījumā atšķirības ir būtiskas. Gaiši dzeltenās (*Cortinarius* sp.) mikorizas sastopamas 37% eglu sakņu paraugu, kas reprezentē meža zemes, un tikai 6% sakņu paraugu no lauksaimniecības zemēm. Arī mikorizas ar baltām rizomorfām vairāk sastopamas meža zemēs – 59% paraugu, salīdzinot ar lauksaimniecības zemēm (37%). Abos gadījumos atšķirība ir izteikti būtiska ($P<0,0001$). *Amphinema byssoides* tips praktiski vienādi pārstāvēts kā lauksaimniecības, tā meža zemēs. Arī sakņu paraugos, kas raksturo

11-gadīgo eglu kultūru, konstatēts daudz *Amphinema byssoides* – taču mikorizas ir ar nevienmērīgi uzbiezinātu mantiju, izlocitas; konstatēti arī mikorizu bojājumi. *Cenococcum geophilum* atrasts 54% sakņu paraugu, kas raksturo meža zemes, bet tikai 18% paraugu no lauksaimniecības zemēm. Literatūrā atzīmēts, ka *Cenococcum* sp. salīdzinājumā ar citiem mikorizas tipiem daudz labāk pārcieš izžūšanu, tādēļ nelabvēligos augšanas apstākļos tā būtu šo mikorizu priekšrocība. Mikorizas, kas veido ārējo micēliju, arī vairāk pārstāvētas meža zemēs, salīdzinot ar lauksaimniecības zemēm, t.i., attiecīgi 61% : 48% ($P=0,01$), $n=240$ lauksaimniecības zemēs un $n=140$ meža zemēs. Micēlijs daudzkārt palielina sakņu uzsūcošo virsmu, tāpēc nelabvēligos augšanas apstākļos šis mikorizas tips nodrošina sakņu labāku apgādi ar ūdeni un minerālajām barības vielām.

4. tabula, Table 4

Mikorizu sastopamība (%) un vitalitāte analizējamos sakņu paraugos (vidēji 20 paraugos)
Occurrence (%) and vitality of mycorrhizas in the analyzed root samples (average number of samples: 20)

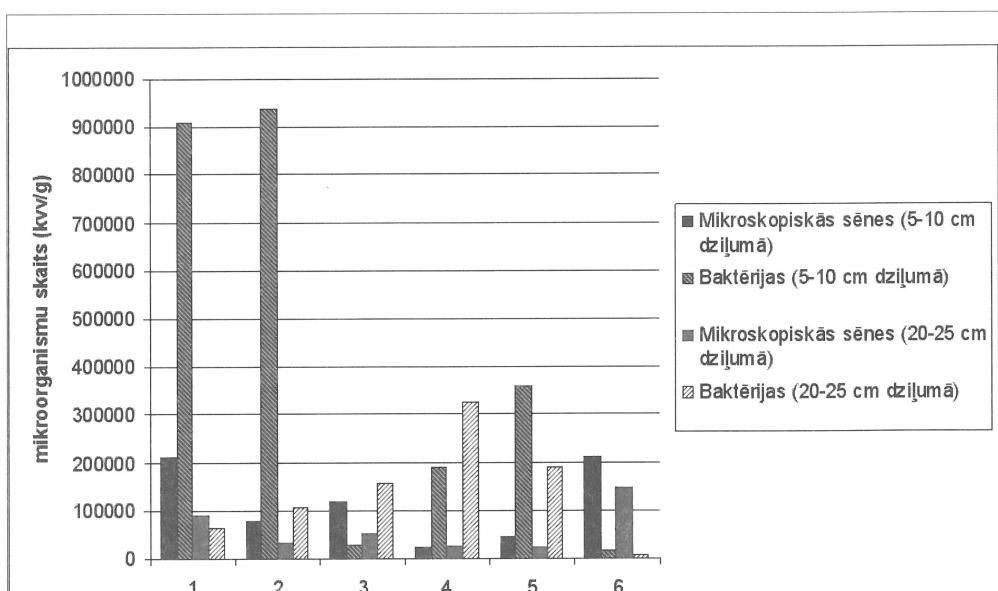
Mikorizu tipi, Type of mycorrhizas								Dzīvo mikorizu sastopa- mība; Occur- rence of live mycor- hizas	Vitali- tātē; Vitality
Tum- šās; Dark	Gaiši brūnās; Light brown	<i>Corti- narius</i> sp.	Baltās Rizo- morfas; White rhizo- morphs	<i>Amphi- nema byssoi- des</i>	<i>Ceno- coccum</i> sp.	Ar ārējo micēliju; With external myce- lium	<i>Hebe- loma</i> sp.		
Lauksaimniecības zemes Agricultural soils									
79±3	47±3	6±2	37±3	32±3	18±2	48±3	31±3	3,05	3,68
Meža zemes Forest soils									
84±3	34±4	37±4	59±4	29±4	54±4	61±4	72±10	2,91	3,63

Hebeloma sp. vairāk sastopama meža zemēs (72% analizējamo paraugu) salidzinājumā ar lauksaimniecības zemēm (31% paraugu); 95% ticamības līmenī atšķirības ir būtiskas. Citu autoru pētījumos noskaidrots, ka lauksaimniecības zemes, salidzinājumā ar meža zemēm, sakņu mikorizāciju neietekmē – mikorizas tipi ir vienādi, atšķirīgs ir tikai to daudzums (Bücking, 1979). Mikorizu vitalitāte lauksaimniecības un meža zemēs praktiski neatšķiras: mikorizu vitalitāti raksturojošie koeficients attiecīgi ir 3,68 un 3,63. Novērtējot dzīvo mikorizu sastopamību, konstatēts,

ka mikorizu sastopamību raksturojošais koeficients lauksaimniecības zemēs ir 3,05, bet meža zemēs - 2,91. Atšķirības ir būtiskas, ja $\alpha=0,05$ ($P=0,03$).

Lauksaimniecības un meža augšņu mikrofloras salidzinājums

Analizējot vidējos rādītājus (3. att.), redzam, ka visvairāk mikroskopisko sēnu 5-10 cm dziļumā ir velēnu podzolētās lauksaimniecības ($(2,1\pm1,7)*10^5$ kvv/g) un kūdraini podzolētajās ($(2,1\pm0,1)*10^5$ kvv/g) meža augsnēs. Tas varētu būt saistīts ar barības



3. attēls. Mikroorganismu daudzuma salidzinājums dažādās augsnēs: 1 – velēnu podzolētās lauksaimniecības augsnēs; 2 – podzolētās lauksaimniecības augsnēs; 3 – kontrole – meža zemēs; 4 – 11-gadīgās egļu kultūras – velēnu podzolētās augsnēs; 5 – pļavas – velēnu podzolētās augsnēs; 6 – meža zemes – kūdraini podzolētās augsnēs.

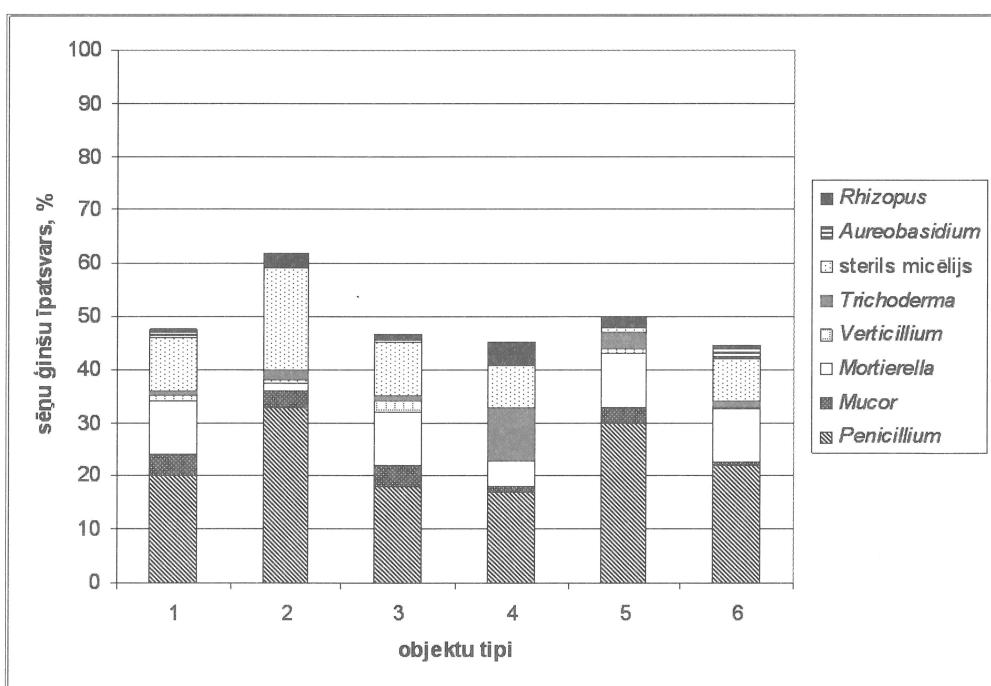
Figure 3. Comparison of number of microorganisms in different soils.

1 – agricultural soils – eutric podzoluvisols; 2 – agricultural soils - podzoluvisols; 3 – control – forest soils; 4 – 11-year old spruce cultures – eutric podzoluvisols; 5 – grasslands – eutric podzoluvisols; 6 – forest soils – dystric podzoluvisols

vielu daudzumu un analizēto augšņu pH. Augsnē, kas raksturo 11-gadīgu eglu kultūru, 5-10 cm dziļumā ir mazāk sēņu ($(0,23\pm0,15)*10^5$ kvv/g) nekā pārējās lauksaimniecības un meža zemēs. Mikroskopisko sēņu daudzuma atšķirības plāvu augsnēs ir niecīgas. Iespējams to nosaka augsnes skābums. Podzolētajās augsnēs (lauksaimniecības zemes) mikroskopisko sēņu daudzums 5-10 cm dziļumā ir $(0,8\pm0,4)*10^5$ kvv/g, bet meža zemēs - $(1,2\pm0,3)*10^5$ kvv/g. Sēņu daudzums 20-25 cm visos objektos ir līdzīgs, izņemot plāvu augsnes ($(0,22\pm0,03)*10^5$

10^5 kvv/g), kur sēņu daudzums šajā dziļumā ir mazāks nekā meža ($(0,5\pm0,1)*10^5$ kvv/g) un velēnu podzolētajās lauksaimniecības augsnēs ($(0,9\pm0,6)*10^5$ kvv/g), kā arī kūdraini podzolētajās augsnēs ($(1,5\pm1,3)*10^5$ kvv/g). Iegūtie rezultāti liecina, ka mikroskopisko sēņu daudzums augsnē (salīdzinot vidējos rādītajus lauksaimniecības un meža zemēs) abos analizētajos dziļumos būtiskas atšķirības neuzrāda ($P>0,05$).

Baktēriju daudzums 5-10 cm dziļumā lauksaimniecības zemēs gan velēnu podzolētajās



4. attēls. Dominējošo mikroskopisko sēņu grupu īpatsvars dažādos augšņu tipos: 1 – velēnu podzolētās lauksaimniecības augsnēs; 2 – podzolētās lauksaimniecības augsnēs; 3 – kontrole – meža zemēs; 4 – 11-gadīgās eglu kultūras – velēnu podzolētās augsnēs; 5 – plāvas – velēnu podzolētās augsnēs; 6 – meža zemes – kūdraini podzolētās augsnēs.

Figure 4. Occurrence of dominating groups of microscopic fungi in different types of soil.
 1 – agricultural soils – eutric podzoluvisols; 2 – agricultural soils - podzoluvisols; 3 – control – forest soils; 4 – 11-year old spruce cultures – eutric podzoluvisols; 5 – grasslands – eutric podzoluvisols; 6 – forest soils – dystric podzoluvisols.

$((9,1\pm8,2)\cdot10^5)$, gan podzolētajās $((9,4\pm8,5)\cdot10^5)$ augsnēs ir būtiski lielāks ($P<0,05$) nekā meža zemēs $(0,4\pm0,3)\cdot10^5$ kvv/g), kas atbilst literatūras datiem (Fiedler, 1982). Arī 11-gadīgo eglu kultūru augsnē baktēriju daudzums $((1,9\pm1,1)\cdot10^5)$ ir būtiski lielāks nekā meža zemēs; 20-25 cm dziļumā baktēriju daudzums būtiski neatšķiras ($P>0,05$). Kūdraini podzolētajās augsnēs baktēriju daudzums abos dziļumos $((0,20\pm0,04)\cdot10^5 - 5-10 \text{ cm dziļumā}$ un $(0,08\pm0,07)\cdot10^5 - 20-25 \text{ cm dziļumā}$) ir mazāks nekā pārējos objektos, jo vide tur ir ļoti skāba un nomāc baktēriju attīstību.

Darbu gaitā tika novērtēts mikroskopisko sēņu kvalitatīvais sastāvs (4. att.). Visos augšņu tipos dominējošā ģints ir *Penicillium*. Īpaši daudz tā ir pārstāvēta pļavu augsnēs, turklāt šeit ir konstatēta arī liela *Penicillium* ģints sugu daudzveidība. Vislielākais *Mucor* ģints īpatsvars atzīmēts velēnu podzolētajās lauksaimniecības, meža un pļavu augsnēs. *Mortierella* spp. plaši izplatīta visās augsnēs, izņemot podzolētās augsnēs, kur tās īpatsvars ir 10 reizes mazāks nekā citās augsnēs. *Verticillium* ģints visvairāk ir izplatīta meža zemēs, taču šī ģints nav pārstāvēta 11-gadīgā eglu kultūrā un podzolētās lauksaimniecības augsnēs. Citās analizētajās augsnēs to skaits ir niecīgs. Vislielākais *Trichoderma* ģints īpatsvars ir 11-gadīgas eglu kultūras augsnēs, nedaudz mazāks – pļavu augsnēs. Visos pārējos objektos *Trichoderma* ģints sēnes ir pārstāvētas mazāk. *Aureobasidium* spp. ir izplatīts kūdraini podzolētās augsnēs, sastopams arī velēnu podzolētās lauksaimniecības un meža zemēs, bet netika atrasts podzolētās lauksaimniecības zemēs, 11-gadīgās eglu kultūrās un pļavās. *Rhizophorus* spp. konstatēts podzolētās lauksaimniecības zemēs, 11-gadīgās eglu kultūrās un pļavu augsnē, bet netika atrasts kūdraini podzolētās, velēnu podzolētās lauksaimniecības un meža zemes augsnēs.

Iegūtie dati liecina, ka *Penicillium*, *Mucor* un *Mortierella* ģints īpatsvars lauksaimniecības un meža zemēs īpaši neatšķiras. *Verticillium* spp. ievērojamā skaitā ir sastopams tikai meža zemēs. *Trichoderma* spp. bija gandrīz visos objektos, īpaši daudz pļavās, kas ir pretēji literatūrā minētajiem datiem (Basiljuska, 1989).

Augsnes agroķīmiskie rādītāji salīdzināti, izdalot atsevišķi lauksaimniecības zemes velēnu podzolētās augsnēs, lauksaimniecības zemes podzolētās augsnēs, meža zemes (izslēdzot 2 objektus kūdraini podzolētās augsnēs), 11-gadīgas eglu kultūras un lauksaimniecības zemēm blakus pieguļošās pļavas. Iegūtie rezultāti apkopoti 5. tabulā.

Redzam, ka meža zemēs 20-25 cm dziļumā trūdvielu daudzums ir mazāks ($3,6\pm1,0\%$) nekā, piemēram, lauksaimniecības zemēs podzolētās augsnēs ($8,4\pm3,2\%$). Tomēr 95% ticamības līmeni atšķirības nav būtiskas. Iespējams, tas saistīts ar datu izkliedi, ko nosaka substrāta heterogenitāte. Lauksaimniecības zemēs konstatēts nedaudz lielāks slāpekļa (N) un fosfora (P) daudzums salīdzinājumā ar meža zemēm. Piemēram, 5-10 cm dziļumā meža zemēs N daudzums ir $2,4\pm0,2 \dots 3,2\pm0,6$ mg/100 g, turpretī meža zemēs - $1,9\pm0,3$ mg/100 g.

Visvairāk P konstatēts augsnē, kas raksturo 11-gadīgas eglu kultūras un pļavas. Meža zemēs 20-25 cm dziļumā konstatēts $0,8\pm0,4$ mgP/100 g, bet 11-gadīgās eglu kultūrās tādā pašā dziļumā $6,3\pm2,0$ mgP/100 g. Meža zemēs abos analizējamos dziļumos konstatēts nedaudz vairāk kālija (K), taču atšķirības nav būtiskas. Citu autoru pētījumos atzīmēts, ka lauksaimniecības zemēs, salīdzinot ar meža zemēm, ir lielāks slāpekļa, bet mazāks P un K daudzums, kā arī mazāk organisko vielu 20-25 cm dziļumā (Sierota, Kwaśna, 1998). Attiecībā uz N un K mūsu dati saskan

5. tabula, Table 5

Augsnes agroķīmiskie rādītāji
Agrochemical parameters of soil

Dzījums, cm; <i>Depth,</i> <i>cm</i>	Trūd- vielas, %; <i>Humus,</i> <i>%</i>	NH ₄ , mg/100 g	P ₂ O ₅ , mg/100 g	K ₂ O, mg/100 g	CaO, mg/100 g	MgO, mg/100 g	pH _{Cl}	Ap- maiņas bāzes, mgekv./ 100g; <i>Meta-</i> <i>bases</i> <i>mgequ/</i> <i>100g</i>	Hidrolīt. skābums, mgekv./ 100g; <i>Hydrolytic</i> <i>acidity,</i> <i>mgequ/</i> <i>100g</i>	Piesāt. pakāpe %; <i>Degree</i> <i>of sat-</i> <i>uration,</i> <i>%</i>
Lauksaimniecības zemes – velēnu podzolētās augsnes <i>Eutric podzoluvisols agricultural soils</i>										
5-10	8,4±1,5	3,2±0,6	4,3±2,1	12,5±1,9	110±38	39±13	4,2±0,3	28,6±2,3	9,8±1,5	75±3
20-25	6,7±2,1	3,8±1,0	4,0±2,4	12,2±2,1	77±23	30±12	4,5±0,4	29,1±2,0	9,0±3,0	78±5
Lauksaimniecības zemes – podzolētās augsnes <i>Podzoluvisols agricultural soils</i>										
5-10	6,5±1,5	2,4±0,2	2,3±0,8	10,6±0,7	75±11	27±6	4,2±0,2	26,3±1,4	6,7±0,9	80±2
20-25	8,4±3,2	2,0±0,2	2,8±0,9	7,7±0,7	59±8	24±5	4,5±0,2	24,8±0,9	4,0±0,5	86±2
Meža zemes <i>Forest soils</i>										
5-10	6,3±1,4	1,9±0,3	1,4±0,5	14,0±2,0	31±10	15±6	3,7±0,1	22,0±1,0	11,5±2,6	67±4
20-25	3,6±1,0	1,7±0,1	0,8±0,4	12,5±2,1	26±7	20±14	3,9±0,1	22,5±1,5	7,2±1,4	76±2
11-gadīga egļu kultūra <i>11-year old spruce cultures</i>										
5-10	3,8±0,7	2,1±0,3	6,0±1,8	10,5±1,6	61±10	17±3	5,1±0,4	25,7±0,8	3,1±0,7	89±2
20-25	3,6±0,6	2,0±0,3	6,3±2,0	10,6±2,5	63±4	18±4	5,4±0,2	25,1±0,9	2,4±0,4	91±1
Pļavas <i>Grasslands</i>										
5-10	6,4±1,4	2,5±0,2	4,2±2,4	11,1±0,9	109±17	63±22	4,9±0,4	30,3±2,0	3,9±1,3	89±3
20-25	5,6±1,5	2,5±0,1	4,6±2,8	12,3±1,9	104±20	58±18	4,9±0,4	28,7±1,6	3,7±1,0	89±3

ar literatūrā uzrāditajiem, taču trūdvielu saturā un P daudzuma ziņā mūsu iegūtie rezultāti atšķiras. Iespējamais skaidrojums - analizēto mežaudžu vecums vidēji ir tikai 32 gadi. Kalcija (Ca) daudzums lauksaimniecības zemēs 2-3

reizes pārsniedz Ca daudzumu meža zemēs. Literatūrā ir norādes par Ca nozīmīgumu augsnes bioloģiskās aktivitātes nodrošināšanā: palielinoties Ca daudzumam, pieaug arī augsnes bioloģiskā aktivitāte (Fiedler, 1982).

Meža zemēs pH vērtība ir zemāka nekā lauksaimniecības zemēs: 5-10 cm dzīlumā meža zemēs pH=3,7±0,1, turpretī lauksaimniecības zemēs tas ir 4,2±0,3. Meža zemēs 20-25 cm dzīlumā pH=3,9±0,1, bet lauksaimniecības zemēs tas ir 4,5±0,2. Augsts pH atzīmēts 11-gadīgā eglu kultūrā ($5,1\pm0,4$: ... $5,4\pm0,2$), kā arī lauksaimniecības zemēm pieguļošajās pļavās - ($4,9\pm0,4$). Piesātinājuma pakāpe, kas lielā mērā raksturo augsnes kopējo auglību lauksaimniecības zemēs podzolētajās augsnēs, 11-gadīgā eglu kultūrā (velēnu podzolētās augsnes), kā arī pļavu augsnēs (velēnu podzolētās augsnes), uzrāda būtiski lielākas vērtības (95% ticamības limenī) nekā meža

augsnēs. Šie dati atbilst vairāku autoru atziņām un liecina, ka rezistenci pret *H. annosum* ietekmē augsnes auglība – augsta barības vielu koncentrācija augsnē veicina koku inficēšanos ar *H. annosum* (Korhonen, Stenlid, 1998). Arī citos pētījumos konstatēts, ka rezistence pret *H. annosum* mazāka ir ražīgās audzēs, kas atrodas auglīgās aramzemēs (Lindberg, Johansson, 1991; Redfern, 1984).

Turpmākajos pētījumos būtu novērtējama rizosfēras mikrofloras ietekme uz eglu sakņu mikorizāciju ar *H. annosum* inficētās audzēs, kā arī analizējami sīksakņu un mikorizu bojājumu cēloņi 10-20 gadus vecās eglu kultūrās.

Secinājumi

1. Eglu sīksakņu morfoloģiskie rādītāji (sakņu garums, virsmas laukums, sakņu tilpums, sakņu galīņu skaits un sakņu svars) meža zemēs uzrāda būtiski lielākas vērtības nekā lauksaimniecības zemēs ($P<0,0001$).
2. Meža zemēs, salīdzinājumā ar lauksaimniecības zemēm, konstatēts vairāk dzīvo mikorizu ($P=0,03$), tajās vairāk sastopamas arī *Cortinarius* sp., *Cenococcum* sp. un *Hebeloma* sp.
3. Baktēriju daudzums lauksaimniecības zemēs augsnēs 5-10 cm dzīlumā ir būtiski lielāks nekā meža zemēs ($P<0,05$), bet 15-20 cm dzīlumā vairs būtiski neatšķiras. Mikroskopisko sēņu daudzums abos analizētajos dzīlumos lauksaimniecības un meža zemēs kopumā būtiski neatšķiras. Visvairāk sēņu konstatēts 11-gadīgo eglu kultūru augsnē un pļavu augsnē.
4. Pēc lauksaimniecības zemju apmežošanas augsnē izmainās mikroskopisko sēņu grupu īpatsvars: samazinās *Penicillium* spp. dominance. Sterilu micēliju veidojošās sēnes sastāda 15-30% no mikroskopisko sēņu daudzuma visās eglu audzēs neatkarīgi no augsnes tipa, bet pļavu augsnēs to īpatsvars sasniedz tikai dažus procentus.
5. Kalcija daudzums lauksaimniecības zemēs ir 2-3 reizes lielāks nekā meža zemēs. Meža zemēm raksturīgs zemāks pH: 5-10 cm dzīlumā meža zemēs pH ir 3,7±0,1, bet lauksaimniecības zemēs - 4,2±0,3; savukārt 20-25 cm dzīlumā pH meža zemēs un lauksaimniecības zemēs ir attiecīgi 3,9±0,1 un 4,5±0,2.

Darbu finansiāli atbalstīja Meža attīstības fonds.

Literatūra

- Agerer, R.** (1987-1991) Color Atlas of Ectomycorrhizae Einhorn-Verlag Eduard Dielenberger, Schwäbisch Gmünd.
- Alef, K., Nannipiri, P.** (eds.). (1988) Methods in applied soil microbiology and biochemistry. Acad. Press.
- Bendz-Hellgren, M., Stenlid J.** (1997) Decreased volume growth of *Picea abies* in response to *Heterobasidion annosum* infection. *Can. J. For. Res.*, 27, pp.1519-1524.
- Bendz-Hellgren, M., Brandtberg P.-O., Johansson M., Swedjemark G., Stenlid J.** (1999) Growth rate of *Heterobasidion annosum* in Norway spruce stands established on forest land and arable land. *Scand. J. For. Res.*, 14, pp. 402-407.
- Bernadzki, E.** (1997) Waldbau in Polen. *Allg. Forstzeitschrift (AFZ/DerWald)*, 8, pp. 418-421.
- Bücking, E.** (1979) Fichten-Mykorrhizen auf Standorten der Schwäbischen Alb und ihre Beziehung zum Befall durch *Fomes annosus*. *Eur. J. For.*, 9, pp.19 – 35.
- Capretti, P., Mugnai, L.** (1988) Biological control of *Heterobasidion annosum* in silver fir (*Abies alba* Mill.) stands. Proceedings of the Seventh International Conference on Root and Butt Rots. Vernon and Victoria, British Columbia, Canada, August 9-16, pp. 277-285.
- Capretti, P., Mugnai, L.** (1989) Saprophytic growth of *Heterobasidion annosum* on silver-fir logs interred in different types of forest soils. *Eur. J. For. Path.*, 19, pp. 257-262.
- Fiedler, H.J.** (1982) Untersuchungen zum Beziehungsgefüge zwischen Standort und Bestand in Fichtenökosystemen. *Arch. Naturschutz u. Landschaftsforsch.*, Berlin 22, 4, pp. 215-225.
- Graber, S.** (1996) Die Kernfäuleschäden an Fichte (*Picea abies* Karst.) in der Schweiz nördlich der Alpen: Untersuchungen über das Schadensausmass, die ökologischen, waldbaulichen und mykologischen Einflussfaktoren sowie die ökonomischen Auswirkungen. Beiheft zur Schweizerischen Zeitschrift für Forstwesen. 283 pp.
- Haas, H.** (1979) Die Pilzflora in rotfäulebefallenen Fichten-Durchforstungsbeständen auf der Schwäbischen Alb. Mitteilungen des Vereins für forstl. Standortskunde und Forstpflanzenzüchtung, 20, pp. 50-59.
- Johansson, M., Marklund, E.** (1980) Antagonists of *Fomes annosus* in the rhizosphere of grey alder (*Alnus incana*) and Norway spruce (*Picea abies*). *Eur. J. For. Path.*, 10, pp. 385-395.
- Kattner, D.** (1984) Zur Pathogenität von *Trichoderma hamatum* (Bon.) Bain. an Fichtenkeimlingen (*Picea abies* Karst.). Deutscher Pflanzenschutz-Tagung in Giessen 8.-12. Oktober., *Allg. Forst-u.J.-Ztg.*, 161, pp. 1-5.
- Korhonen, K., Stenlid, J.** (1998) Biology. In: Woodward, S., Stenlid, L., Karjalainen, R & Hüttermann, A. (eds.). *Heterobasidion annosum: Biology, ecology, impact and control*. CAB International, pp. 43-70.
- Kuhlman, E.G.** (1973) Rate of infection of loblolly pine roots on high and low hazard sites by *Fomes annosus*. *Phytopathology*, 63, pp. 444.
- Kwaśna, H., Sierota, Z.** (1999) Structure of fungal communities in barren post agricultural soil 1- and 2- years after pine sawdust application. *Phytopathology*, 17, pp. 13-21.
- Lange, M.** (1993) Macromycetes under twelve tree species in ten plantations on various soil types in Denmark. *Opera Botanica*, 120, pp. 5-53.
- Lindberg, M., Johansson, M.** (1991) Growth of *Heterobasidion annosum* through bark of *Picea abies*. *European Journal of Forest Pathology*, 21, pp. 377-388.
- Mańka, M., Lakomy, P.** (1995) Effect of thinning in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stand growing on former arable land, on suppressiveness of soil to *Heterobasidion annosum*

- (Fr.) Bref. and *Armillaria obscura* (Schaeff.) Herink. *Phytopathologia Polonica*, 9(21), pp. 45-51.
- Redfern, D.B.** (1984) Factors affecting spread of *Heterobasidion annosum* in plantations. In: G.A. Kile (ed.), *Proceedings of the 6th Int. Conf. on Root and Butt Rots of Forest Trees*. Melbourne, Victoria and Gympie, Queensland, Australia, August 1983. CSIRO, Melbourne, Australia, pp. 104-114.
- Reynolds, K.M., Bloomberg, W.J.** (1982) Estimating probability of intertree root contact in second-growth Douglas-fir. *Canadian Journal of Forest Research*, 12, pp. 493-498.
- Rishbeth, J.** (1950) Observations on the biology of *Fomes annosus*, with particular reference to East Anglia pine plantations. I. The outbreaks of disease and ecological status of the fungus. *Annals of Botany* 14 (55), pp. 365-383.
- Schlenker, G. von.** (1976) Einflüsse des Standorts und der Bestandesverhältnisse auf die Rotfäule (Kernfäule) der Fichte. [The effects of site and stand factors on butt rot of spruce]. In: *Der Wurzelschwamm (*Fomes annosus*) und die Rotfäule der Fichte (*Picea abies*)*. Forstwissenschaftliche Forschungen. Beihefte zum Forstwissenschaftlichen Centralblatt, 36. Verlag Paul Parey, Hamburg and Berlin, pp. 47-57. (In German with English summary.)
- Schönhar, S.** (1990) Ausbreitung und Bekämpfung von *Heterobasidion annosum* in Fichtenbeständen auf basenreichen Lehmböden. AFZ 36, pp. 911-913.
- Sierota, Z., Kwaśna, H.** (1988) Effect of pine sawdust on structure of soil fungi communities in the soils of post agricultural land. *Acta Mycol.*, 33, 1, pp. 77-99.
- Sierota, Z., Kwaśna, H.** (1998) Changes in fungal communities in abandoned farmland soil enriched with pine sawdust. *Folia Forestalia Polonica*, 40, pp. 85-94.
- Summerbell, R. C.** (1987) The inhibitory effect of *Trichoderma* species and other soil microfungi on formation of mycorrhiza by *Laccaria bicolor* *in vitro*. *New Phytol.*, 105, pp. 437-448.
- Vanderzant, C. Splitstoesser, D.F.** (eds.) (1992) Compendium of methods for the microbiological examination of foods. Third ed. American Public Health Association, (eds.).
- Vollbrecht, G., Agestam, E.** (1995) Modeling incidence of root rot in *Picea abies* plantations in southern Sweden. *Scand. J. For. Res.*, 10, pp. 74-81.
- Werner, H.** (1971) Untersuchungen über die Einflüsse des Standorts und der Bestandesverhältnisse auf die Rotfäule (Kernfäule) in Fichtenbeständen der Mittleren Alb. Summary: The influence of site and stand conditions on red rot (heart rot) in Norway spruce stands of the central Schwabish Alb. Mitteilungen des Vereins für Forstliche Standortskunde und Forstpflanzenzüchtung 20, pp. 9-49.
- Werner, A.** (1987). Responses of *in vitro* grown pine seedlings to infection by four strains of *Heterobasidion annosum*. *Eur. J. For. Path.*, 17 (2), pp. 65-128.
- Woodward, S., J. Stenlid, R. Karjalainen u. A. Hüttermann** (ed.) (1998) *Heterobasidion annosum*: biology, ecology, impact and control. CAB International, Wallingford, UK, 589 pp.
- Василяускас, А.** (1989) Корневая губка и устойчивость экосистем хвойных лесов. Вильнюс, 175 с.
- Коротков, Г. П.** (1974) Распространение микориз в сосновых насаждениях, зараженных корневой губкой. Лесоведение, 5, с. 62-67.