



PĀRSKATU KOPSAVILKUMS
2016.-2020. GADS

PĒTĪJUMA NOSAUKUMS: Sakņu trupes izplatību ierobežojošo
faktoru izpēte

IZPILDĪTĀIS: Latvijas Valsts mežzinātnes institūts „Silava”

PASŪTĪTĀIS: Akciju sabiedrība “Latvijas valsts meži”

Līguma Nr. 5-5.5_0004_101_16_4

PĒTĪJUMA ZINĀTNISKAIS

VADĪTĀIS: Dr. silv. Tālis Gaitnieks, LVMI Silava vadošais
pētnieks

Salaspils, 2020

SATURS

Kopsavilkums	3
Ievads.....	6
1. Stādmateriāla rezistence pret <i>Armillaria</i> spp. infekciju.....	7
1.1. Secinājumi	8
2. <i>Heterobasidion</i> sp. mākslīgās infekcijas eksperimenti	9
2.1. Secinājumi	10
3. <i>H. annosum</i> dinamikas pētījumi.....	11
3.1. Secinājumi	12
4. Sakņu trapes izplatības novērtējums priežu audzēs, <i>Armillaria</i> izplatības dinamikas pētījumi.....	13
4.1. Secinājumi	16
5. <i>H. annosum</i> izplatības salīdzinājums dabiski un mākslīgi atjaunotās priežu jaunaudzēs... ..	17
5.1. Secinājumi	18
6. Augsnes apstrādes ietekmes novērtējums uz <i>H. annosum</i> sastopamību	19
6.1. Secinājumi	21
7. <i>H. annosum</i> izplatības novērtējums maza diametra skuju koku celmos.....	22
7.1. Secinājumi	23
8. Lielās pergamentsēnes <i>Phlebiopsis gigantea</i> micēlija attīstības pārbaude trupējušā egles koksnē.....	24
8.1. Secinājumi	25
9. Bioloģisko un ķīmisko preparātu efektivitātes salīdzinājums sakņu piepes <i>Heterobasidion</i> spp. sporu infekcijas ierobežošanā	26
9.1. Secinājumi	28
10. Trupējušās koksnes daudzuma novērtējums egļu audzēs	29
10.1. Secinājumi	30
11. Meža atjaunošanās un sakņu mikorizācijas novērtējums celmu izstrādes eksperimenta objektos.....	31
12. Publikācijas	33
13. Literatūra	45

KOPSAVILKUMS

Pētījuma mērķis bija analizēt sakņu trapes izplatību ietekmējošos faktoros un izstrādāt rekomendācijas trapes izplatības ierobežošanai. Darbā veikti sakņu piepes *Heterobasidion* spp. bioloģijas pētījumi:

- sastāva kopšanas cirtēs atstāto mazo dimensiju celmu nozīme un to augstuma ietekme uz sakņu piepes izplatību;
- sakņu trupi izraisošo sēņu sastopamība mākslīgi atjaunotās un dabiski atjaunotās priedes *Pinus sylvestris* jaunaudzēs;
- sakņu piepes dinamikas pētījumi parastās priedes un Klinškalnu priedes *Pinus contorta* jaunaudzēs;
- sakņu trupi izraisošo sēņu sastopamība pieaugušās priedes audzēs;
- bioloģisko un ķīmisko preparātu efektivitātes salīdzinājums sakņu piepes sporu infekcijas ierobežošanā;
- veikts trupējušās koksnes daudzuma novērtējums egles audzēs;
- analizēta augsnes apstrādes (atstāto sakņu fragmentu) ietekme uz *H. annosum* sastopamību;
- analizēta mehānisko bojājumu ietekme uz sakņu piepes bazīdijsporu infekciju parastās priedes audzēs;
- analizēta kūdras augšņu ietekme uz sakņu piepes izplatību.

Projekta ietvaros pētīti dažādi skuju koku rezistences aspekti:

- analizēta priedes un egles stādu rezistence pret *Armillaria* sp.;
- noteikta 9 dažādu koku sugu uzņēmība pret sakņu piepi mākslīgās inficēšanas eksperimentā;
- analizēta sakņu piepes izplatība Latvijas izcelsmes priedes brīvapputes pēcnācēju stādījumos;
- apsekoti parauglaukumi, lai analizētu Klinškalnu priedes rezistenci pret sakņu piepi un analizētu infekcijas attīstības dinamiku.

Projekta realizācijas laikā turpināta datu ievākšana rūpnieciska mēroga celmu izstrādes eksperimentā, kas ierīkots 2012. gadā, lai analizētu celmu raušanas ietekmi uz sēņu sastopamību.

Darbā iegūtie nozīmīgākie secinājumi:

1. Iegūtie rezultāti pierāda, ka bērzs, baltalksnis, melnalksnis, apse, osis, ozols, salīdzinot ar egli, ir mazāk uzņēmīgi pret sakņu piepi, līdz ar to izmantojami meža atjaunošanā stipri inficētu egles audžu platībās.
2. Sakņu piepe būtiski biežāk sastopama auglīgās minerālaugsnēs augošās pieaugušās priedes audzēs, turklāt, audzēm, paliekot vecākām, palielinās infekcijas risks.
3. Mehāniskajiem priedes stumbra bojājumiem nav būtiskas ietekmes uz sakņu piepes izplatību.
4. Heterobasidion infekcijas sastopamību priedes jaunaudzēs būtiski ietekmē audzes inficēto iepriekšējās paaudzes celmu skaits un lokalizācija.
5. Koku kalšanu apsekotajās jaunaudzēs un pieaugušajās priedes audzēs izraisa priežu sakņu piepe *Heterobasidion annosum*, kas spēj inficēt gan parasto priedi, gan egli.
6. Otrs nozīmīgākais sakņu trupes patogēns, kas izraisa koku kalšanu priežu jaunaudzēs, ir tumšā celmene *Armillaria solidipes*, pieaugušās audzēs *Armillaria* spp. raksturojams kā sekundārs patogēns vai saprofīts.
7. Palielinoties jaunaudzes vecumam, palielinās koku rezistence pret *Armillaria* spp., turpretī Heterobasidion sastopamību jaunaudzes vecums neietekmē.
8. Dzīvotspējīgs *Heterobasidion* spp. micēlijs saglabājas vismaz trīs gadus vecos stipri trupējušos, augsnē iestrādātos egļu sakņu fragmentos, tādēļ potenciāli var inficēt jaunās ģenerācijas kokus.
9. Lielās pergamentsēnes *Phlebiopsis gigantea* dabiskā infekcija ir nozīmīgs faktors *Heterobasidion* spp. ierobežošanā maza diametra priežu celmos.
10. Lielajai pergamentsēnei raksturīgs augsts potenciāls priedes celmos ieaugt līdz celmu sakņu kaklam, kas varētu nodrošināt arī aizsardzību pret sekundāro *Heterobasidion* spp. infekcijas izplatību.
11. Trupējušos egles celmos *P. gigantea* sekmīgi kolonizē veselo koksni, samazinot *Heterobasidion* biomasas akumulāciju, tādējādi ierobežojot auglķermeņu veidošanas potenciālu trupējušā koksne.
12. Urīnvielas efektivitāte var būt līdzvērtīga, vai, kā šajā pētījumā, pat augstāka nekā bioloģiskajam preparātam "Rotstop"; apstrādājot sakņu piepes neinficētus celmus; urīnviela īstermiņā labāk ierobežo *Heterobasidion* sporu infekciju nekā celmu apstrāde ar "Rotstop".
13. Pēc mežizstrādes atstātās ciršanas atliekas neveicina sakņu piepes infekcijas apjoma palielināšanos, jo pēc galvenās un krājas kopšanas cirtes tiek atstāts vidēji $0,2 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ trupējušu lielu dimensiju egles koksnes ciršanas atlieku.

Darbā iegūtās nozīmīgākās rekomendācijas:

1. Lai samazinātu sakņu piepes radītos zaudējumus parastās un Klinškalnu priedes audzēs primāri nepieciešams ierobežot priedes celmu inficēšanos ar bazīdijsporām, veicot preventīvos pasākumus – jaunaudzū kopšanu ziemā, bioloģisko preparātu izmantošanu kopšanas un galvenajās cirtēs. Stipri inficētās platībās jāapsver celmu izstrāde un ieteicams stādīt lapu kokus.
2. Egļu audzēs, galvenajā cirtē, vairāk nekā 20 % platības konstatējot sakņu piepes bojātus kokus, ieteicams veikt sugas maiņu.
3. Bioloģisko preparātu “Rotstop” ieteicams lietot arī trupējušās egļu audzēs, tā samazinot infekcijas izplatīšanās potenciālu un palielinot antagonistisko sēņu sastopamību.
4. Kā alternatīvu bioloģiskajiem preparātiem egļu audzēs var izmantot urīnvielu tās augstās efektivitātes, zemo izmaksu un vienkāršās uzglabāšanas dēļ.

IEVADS

Sakņu trupes, ko pamatā izraisa bazīdijsēnes sakņu piepe *Heterobasidion annosum* un celmene *Armillaria* spp., izplatības palielināšanās ir saistīta ar mežsaimniecības intensitātes pieaugumu. Iepriekš veiktajos pētījumos konstatēts, ka egles audzēs Latvijā trupējusi ir katra piektā nocirstā egle un sakņu trupes radītie zaudējumi galvenās cirtes aprites laikā var sasniegt vairāk nekā 4 tūkstošus eiro uz hektāra, bet vidēji sastāda 1050 eiro. Detalizēti pētījumi, lai noskaidrotu sakņu piepes izplatību pieaugušās priedes audzēs nav veikti. Meža ražību, kvalitāti un veselību iespējams paaugstināt, izmantojot pret sakņu piepi un celmeni rezistentu stādmateriālu. Tāpēc nepieciešams noskaidrot dažādu koku sugu un atšķirīgas izcelsmes stādmateriālu pret trupi izraisošām sēnēm. Sakņu piepes primāro izplatību ar bazīdijsporām iespējams ierobežot mežizstrādes laikā, apstrādājot svaigus celmus ar bioloģiskajiem vai ķīmiskajiem preparātiem, bet sekundāro izplatību ar ierobežot ar mežsaimnieciskiem paņēmieniem vai veicot celmu izstrādi. Lai novērtētu celmu izstrādes ietekmi uz vidi, kā arī analizētu augsnes apstrādes ietekmi uz *Heterobasidion* spp. izplatību uzsākti divi ilgtermiņa pētījumi. Latvijā veiktos pētījumos ir noskaidrots, ka bioloģiskie preparāti, kurus sastāvā ir lielās pergamentsēnes *Phlebiopsis gigantea* sporas nodrošina vairāk nekā 60 % efektivitāti veselu celmu aizsardzībā pret sakņu piepi. Tāpēc svarīgi izvērtēt trupējušas koksnes nozīmi saistībā ar sakņu piepes bazīdijsporu izplatību un trupējušu celmu apstrādes lietderību pēc galvenās un kopšanas cirtes saistībā ar patogēna sekundāro izplatību. Iepriekšējā piecgadē veiktajos pētījumos noskaidrots, ka mazu dimensiju celmi ir uzņēmīgi pret sakņu piepes infekciju, turpmāk plānots noskaidrot arī mazu dimensiju celma augstuma nozīmi sakņu piepes infekcijas izplatībā un lielās pergamentsēnas attīstībā celmu saknēs. Pielietojot celmu apstrādei rūpnieciski ražotos bioloģiskos preparātus, ilgtermiņā var tikt ietekmētas vietējo sēņu populācijas, tāpēc turpināts darbs, lai atlasītu efektīvus Latvijas izcelsmes lielās pergamentsēnes izolātus, kā arī izvērtēt ķīmisko līdzekļu pielietojuma efektivitāti. Jauni izaicinājumi fitopatoloģijā saistīti ar klimata pārmaiņām, kas ietekmē gan patogēnu, gan potenciālo saimniekaugu (tajā skaitā introducēto) bioloģiju.

1. STĀDMATERIĀLA REZISTENCE PRET *ARMILLARIA* SPP. INFEKCIJU

Celmeņu *Armillaria* spp. izraisītā sakņu trupe rada ievērojamus zaudējumus skuju koku audzēs. Parastā priede (*Pinus sylvestris* (L.)) ir visizplatītākā koku suga Latvijā un nereti konstatēts, ka šo koku sugu kolonizē *Armillaria* ģints sēnes. Koku inficēšanos ar *Armillaria* ģints sēnēm ir īpaši grūti novērst, jo sēnes micēlijs rizomorfu veidā spēj saglabāties koksnes atliekās un augsnē, apdraudot nākošās paaudzes kokus. Līdz šim veiktos pētījumos noskaidrots, ka sakņu trupi izraisošo patogēnu sastopamību ietekmē celmu izvākšana (Vasaitis *et al.* 2008). Klimata pārmaiņu ietekmē nekrotrofās *Armillaria* ģints sēnes, iespējams, izraisīs vēl nozīmīgākus zaudējumus nekā šobrīd (Dukes *et al.* 2009).

Lai ierobežotu patogēna izplatību, svarīgi izvēlēties atbilstošu gan koku sugu, gan stādmateriāla veidu, kuru raksturo zema uzņēmība pret *Armillaria* spp. Stādmateriāla uzņēmību, kā arī *Armillaria* spp. sugu patogenitāti iespējams novērtēt, veicot mākslīgās inficēšanas eksperimentus. Šādi pētījumi Latvijā līdz šim nav veikti.

Mūsu darba mērķis bija: (i) salīdzināt *Armillaria solidipes* Henrik, *A. cepistipes* Velen. un *A. borealis* Marxm. & Korhonen micēlija dzīvotspēju inficētā koksne un izplatīšanās potenciālu augsnē; (ii) un novērtēt celmenes izolātu patogenitāti parastās priedes un parastās egles *Picea abies* (L.) Karst stādos.

Pārskata periodā izvirzītie darba uzdevumi:

- 1) ierīkot mākslīgās inficēšanas eksperimentu, lai novērtētu *Armillaria* spp. izolātu dzīvotspēju un patogenitāti, kā arī izvērtēt izmantotās metodikas efektivitāti;
- 2) salīdzināt stādu morfoloģiskos rādītājus pirms inficētās koksnes paraugu ievietošanas augsnē un pēc inkubācijas perioda;
- 3) analizēt *A. solidipes*, *A. cepistipes* un *A. borealis* micēlija dzīvotspēju;
- 4) novērtēt priedes un egles inficētību ar *Armillaria* ģints patogēniem un raksturot to izplatīšanās potenciālu.

Darbā analizēta *Armillaria solidipes*, *A. cepistipes* un *A. borealis* dzīvotspēja, izplatīšanās potenciāls un patogenitāte 5-6 gadus vecos parastās priedes (N=563) un parastās egles (N=350) stādos. Blakus skuju koku stādiem kūdras substrātā (audzēšanai izmantoti plastmasas konteineri 2L) ievietoja *Armillaria* spp. inokulātu (inficētu lazdas koksni). Patogēna izplatību priedes stādu sistēmā novērtēja pēc 12 mēnešiem un egles – pēc 15. Stādu vitalitāti šajā inkubācijas periodā patogēni būtiski neietekmēja. Patogēna dzīvotspēja bija atkarīga no tā sugas: *A. cepistipes* -būtiski augstāka, bet *A. solidipes*. Augstāko izplatīšanās potenciālu konstatēja

A. cepistipes, bet viszemāko *A. solidipes* izolātiem. Visas trīs *Armillaria* sugas uzrādīja zemu patogenitāti. *A. cepistipes* inficēja septiņus stādus, *A. borealis* un *A. solidipes* - katrs vienu. Turpmākajā pētījumā nepieciešams novērtēt *Armillaria* spp. patogenitāti ilgākā laika periodā dažāda vecuma stādos, analizējot arī *Armillaria* spp. rizomorfu veidošanās potenciālu dažādās augsnēs.

1.1. Secinājumi

1. *Armillaria* spp. micēlija un rizomorfu attīstība divās veģetācijas sezonās priedes un egles stādu rizosfērā neatstāj būtisku ietekmi uz stādu morfoloģiskajiem rādītājiem.
2. *Armillaria cepistipes* micēlija dzīvotspēja ir augstāka nekā *A. solidipes* un *A. borealis* dzīvotspēja.
3. *Armillaria cepistipes* augstais rizomorfu veidošanās potenciāls nodrošina būtiski labāku izplatīšanās spēju augsnē, salīdzinot ar *A. solidipes* un *A. borealis*.

2. *HETEROBASIDION* SP. MĀKSLĪGĀS INFEKCIJAS EKSPERIMENTI

Lai gan *Heterobasidion* sēņu sugu komplekss iekļauj piecas sugas – *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref., *Heterobasidion parviporum* Niemelä, Korhonen, *Heterobasidion abietinum* Niemelä, Korhonen, *Heterobasidion irregulare* Otrosina, Garbelotto un *Heterobasidion occidentale* Otrosina, Garbelotto (Dalman, 2010), Latvijā sastopamas divas no iepriekš minētajām sugām: priežu sakņu piepe (*H. annosum*) un egļu sakņu piepe (*H. parviporum*). Šīs sēņu sugas galvenokārt inficē skuju kokus. Mistrotās audzēs *Heterobasidion* inficē arī lapu kokus, bet atsevišķos gadījumos var tikt inficētas arī lapu koku tīraudzes (Korhonen *et al.* 1998; Gonthier, Thor, 2013; Lygis *et al.* 2004; Łakomy, Cieślak 2008).

Lai novērtētu dažādu koku sugu uzņēmību pret sakņu piepi, 2007. gadā kopā ar kolēģiem no Zviedrijas Lauksaimniecības universitātes (Dr. R. Vasaitis), ierīkoti parauglaukumi *Populus tremula*, *Betula pendula*, *Alnus incana*, *Alnus glutinosa*, *Quercus robur*, *Fraxinus excelsior*, *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *Larix* sp. audzēs "Meža pētīšanas stacijas" teritorijā Kalsnavā. Ar *Heterobasidion* spp. inficēja 360 kokus (40 kokus no katras koku sugas), bet 90 kokus (10 no katras koku sugas) izmantoja kā kontroli. Katra koku suga inficēta gan ar *H. annosum*, gan *H. parviporum*. Pēc 10 gadiem noteikta šo koku sugu uzņēmība pret *H. annosum* un *H. parviporum*, kā arī analizēta patogēna izplatība stumbrā (darba metodika aprakstīta 2018. gada starpatskaitē).

Lielākais nokaltušo koku skaits konstatēts ošu audzē, kur konstatētas *Hymenoscyphus fraxineus* (ošu kalšanu izraisošā sēne) izraisītās infekcijas pazīmes. *Hymenoscyphus fraxineus* izraisītā koku destrūkcija ierobežoja iespējas paņemt koksnes paraugus, tāpēc kopā analizēti tikai 35 oši. Izvērtējot *Heterobasidion* attīstību ierīkotajos parauglaukumos 2017. gadā noskaidrots, ka ar sakņu piepi inficējušās pavisam 23 egles (analizētas gan augošās, gan kaltušās). Sakņu piepe konstatēta arī sešās lapeglēs un vienā priedē. Pētījumā netika konstatēta lapu koku inficēšanās, kas liecina, ka lapu koki, salīdzinot ar skuju kokiem, ir mazāk uzņēmīgi pret sakņu piepi, līdz ar to tie izmantojami stipri inficētu platību atjaunošanā.

Heterobasidion spp. izraisītā koksnes trupe vai trupes sēņu iekrāsojums novērots 18 no 23 inficētajām eglēm, vidējais trupes izplatības augstums bija $2,5 \pm 1,33$ m (vidējais attīstības ātrums stumbrā 0,25 m gadā), bet maksimālais 6,71 m. Iepriekš veiktos pētījumos noskaidrots, ka Latvijā sakņu piepes izraisītā trupes kolonna augošās eglēs sasniedz vidēji 6,6 m augstumu, bet līdzīga vecuma (ap 40 gadiem) kokos vidējā trupes kolonna sasniedz $3,4 \pm 2,5$ m (Arhipova

et al., 2011). Analizējot datus, konstatēta būtiska korelācija starp trupes aizņemto laukumu celma augstumā un 1,3 m augstumā ($r = 0,78$; $p < 0,001$), turklāt secināts, ka kokiem ar lielāku diametru, ir būtiski lielāks *Heterobasidion* spp. aizņemtais laukums ($r = 0,43$; $p = 0,04$). Arī iepriekš veiktos pētījumos noskaidrots, ka pastāv būtiska korelācija starp trupes aizņemto laukumu 1,3 m augstumā un trupes izplatību stumbrā, turklāt, pieaugot audzes vecumam, palielinās trupējušās koksnes tilpums. Audzēm, kuras vecākas par 120 gadiem, trupējušās koksnes daudzums trīskāršojas, salīdzinot ar 40-gadīgām audzēm (Arhipova *et al.*, 2011). Tāpēc egļu audzēs nepieciešams izvērtēt piemērotāko apsaimniekošanas modeli, lai samazinātu sakņu piepes izplatību un trupējušās koksnes daudzumu.

Analizētajās lapeglēs trupes kolonnas izplatības augstums variēja no 0,18 līdz 3,62 m, vidēji sasniedzot $0,86 \pm 1,42$ m, tātad patogēns stumbrā izplatās ar ātrumu vidēji 0,09 m gadā, kas saskan ar iepriekš veiktiem eksperimentiem egles koksnē (Bendz-Hellgren *et al.*, 1999). Vienīgajā inficētajā priedē netika novērota sakņu trupes kolonnas attīstība, patogēns koku bija kolonizējis sakņu kakla rajonā, infekcijas simptomi vainagā netika konstatēti. Arī citos Latvijā veiktos mākslīgās inficēšanās pētījumos konstatēts, ka egles inficējas biežāk nekā priedes, neatkarīgi no stādmateriāla sēklu izcelsmes vietas (Zaļuma *et al.*, 2016).

2.1. Secinājumi

1. Iegūtie rezultāti apstiprina, ka bērzs, baltalksnis, melnalksnis, apse, osis, ozols, salīdzinot ar egli, ir mazāk uzņēmīgi pret sakņu piepi, līdz ar to izmantojami meža atjaunošanā stipri inficētās platībās.
2. Mākslīgās inficēšanas eksperimentā priedi raksturo zemāka uzņēmība pret sakņu piepi, nekā lapegli un egli.
3. Lapegles un egles audzēs 10 gadu laikā pēc audzes inficēšanas patogēna izraisītā trupe, būtiski samazina pirmā zāgbaļķa kvalitāti, jo strukturālās izmaiņas konstatējamas attiecīgi vidēji 1 m un 2,5 m augstumā.

3. H. ANNOSUM DINAMIKAS PĒTĪJUMI

Lai novērtētu patogēna izraisīto mežsaimniecisko zaudējumu nozīmību jaunaudzēs un izstrādātu rekomendācijas sakņu trapes izplatības ierobežošanai, divās Klinškalnu priedes audzēs, pētījumi uzsākti jau 2010. gadā; 2016.-2020. gadā analizēta infekcijas izplatības dinamika trīs parastās priedes audzēs.

Visi koki novērtēti vizuāli, simptomātiskie koki nozāģēti, un no tiem paņemti koksnes paraugi. Nozāģētie koki atzīmēti kartē. Laboratorijā ripas apstrādātas; pēc tam inkubētas, konstatējot sakņu piepes konīdijnesējus, tie nolasīti un veikti somatiskās saderības testi, sugas noteiktas izmantojot molekulārās ģenētikas metodes (darba metodika aprakstīta 2017., 2018., 2019. gada starpatskaitēs).

Lai noskaidrotu atšķirīgas izcelsmes stādmateriālu uzņēmību pret sakņu piepi, 2008. un 2013. gadā ievākti koksnes paraugi no nokaldušiem kokiem priežu brīvapputes stādījumos MPS Kalsnava zinātniskajos mežos. 2019. gadā audze apsekota atkārtoti, lai noteiktu infekcijas attīstības dinamiku. *Heterobasidion annosum* klātbūtne noteikta, novērtējot koku vainagu stāvokli, kā arī analizējot auglķermeņu sastopamību. 2019. gadā trīs atkārtojumu blokos ievākti paraugi no pilnīgi visiem kaldušajiem kokiem.

Klinškalnu priedes audzēs kopā ievākti 523 koksnes paraugi, bet parastās priedes jaunaudzēs - 237 koksnes paraugi. Sakņu piepes infekcija konstatēta 65% *P. contorta* un 49 % *P. sylvestris* paraugos. Noteikts, ka analizētajās parastās priedes audzēs infekciju izraisīja tikai *H. annosum*, tomēr iepriekš veiktajos pētījumos, konstatēts, ka Klinškalnu priedes celmus inficē arī *H. parviporum* bazīdijsporu infekcija.

Parastās priedes jaunaudzēs konstatēts, ka 13 gadu laikā viena hektāra lielā platībā var attīstīties vairāk nekā 40 dažādi *Heterobasidion* spp. ģenētiski atšķirīgi indivīdi (turpmāk genotipi). Iegūtie rezultāti liecina, ka patogēns inficējās iepriekšējās ģenerācijas celmus un izplatījies uz jaunās paaudzes kokiem, lielākajam genotipam iekļaujot 4 kokus, kas atradās 5 m rādiusā no inficētā celma. Iegūtie dati liecina, ka infekcijas izplatības ātrums parastās priedes jaunaudzē ir 0,4 m gadā. Tomēr 90% izdalīto genotipu iekļāva tikai vienu koku, kas liecina, ka infekcijas sekundārā izplatība ir atkarīga no vairākiem faktoriem: sakņu kontaktu biežuma, koku individuālās rezistences un patogēna agresivitātes. *P. contorta* audzē, kas ierīkota meža zemēs, lielākais *H. annosum* genotips 2018. gadā iekļāva 55 kokus un aizņēma vairāk nekā 350 m², genotips bija attīstījies 33 gadu laikā. Aprēķināts, ka Klinškalnu priedes stādījumos sēnes micēlija vidējais izplatīšanās ātrums sasniedz 0,2-0,9 m gadā (atkarībā no infekcijas avota), bet var sasniegt pat 3,5 m gadā (Zaluma *et al.*, 2019). Klinškalnu priedes audzē, kura ierīkota bijušajās lauksaimniecības zemēs, 10 gadu laikā pēc kopšanas cirtes *Heterobasidion*

spp. micēlijs iekļūst sakņu sistēmā un inficē blakus augošos kokus un izraisa to nokalšanu, izveidojot genotipu, kas iekļauj četrus augošos kokus. Gan Klinškalnu gan parastās priedes audzēs konstatēti sakņu piepes augļķermeņi. Vidēji augļķermeņi konstatēti 50% no inficētajām Klinškalnu priedēm un 75% parastajām priedēm.

Genotipu skaits un aizņemtais laukums Klinškalnu priedes, kā arī parastās priedes audzēs liecina, ka *Heterobasidion* primāri izplatījies ar bazīdijsporām, inficējot iepriekšējās paaudzes celmus. Turklāt patogēns ir spējīgs izplatīties uz jaunās ģenerācijas kokiem, gan parastās, gan Klinškalnu priedes audzēs sākotnēji veidojot nelielus genotipus, bet vēlāk attīstoties lielos infekcijas centros. Abu sugu kokiem raksturīgs, ka pie sakņu kakla attīstās augļķermeņi, kas nodrošina arī bazīdijsporu infekcijas izplatību audzē.

Priežu brīvapputes stādījumos kopējais kaltušo koku skaits bija 1228, paraugi ievākti pavisam no 1043 kokiem. Kopš 2008. gada konstatēti pavisam 372 ar sakņu piepi inficējušies koki (36 % no ievāktajiem paraugiem), aprēķināts, ka infekcija skārusi vairāk nekā trešdaļu audzes (Rieksts-Riekstins *et al.*, 2019). Tā kā ripu sadalīšanās pakāpe bija dažāda, tad no vairākām analizētajām ripām nebija iespējams izdalīt patogēnu, jo koksni bija kolonizējušas citas saprofitiskās sēnes, turklāt atsevišķās parcelās koki ir gājuši bojā jau agrāk nezināmu iemeslu dēļ. No 2019. gadā ievāktā 131 koksnes parauga 66 bija inficēti ar sakņu piepi (50 %). Nozīmīgākais secinājums, kas iegūts, analizējot mūsu rīcībā esošo empīrisko materiālu: infekcijas fons visā audzē nav vienāds un būtiska nozīme ir iepriekšējās paaudzes inficētībai.

3.1. Secinājumi

1. Abu analizēto priežu sugu – parastās un Klinškalnu priedes - jaunaudzēs būtisks infekcijas avots ir iepriekšējās ģenerācijas celmi, kas nodrošina infekcijas izplatību audzē, kas sasniedz 0,9 m gadā.
2. Ģenētiski atšķirīgus sēnes micēlijus raksturo dažāda patogenitāte – micēlija augšanas ātrums.
3. Patogēnam akumulējoties audzē, palielinās augļķermeņu attīstībai pieejamā substrāta daudzums, tādējādi sekmējot patogēna primāro un sekundāro izplatību.
4. Līdzīgi kā parastās priedes audzēs arī Klinškalnu priedes audzēs pēc kopšanas cirtes atstātie, neapstrādātie celmi nodrošina jaunu infekcijas centru veidošanos.

4. SAKŅU TRUPES IZPLATĪBAS NOVĒRTĒJUMS PRIEŽU AUDZĒS, *ARMILLARIA* IZPLATĪBAS DINAMIKAS PĒTĪJUMI

Detalizēti pētījumi, lai noskaidrotu sakņu piepes izplatību pieaugušās priedes audzēs, nav veikti.

Sakņu trapes izplatības novērtējums

Pavisam kopš 2016. gada apsekotas 130 audzes (mētrāja, lāna, damakšņa, šaurlapju āreņa, šaurlapju kūdreņa, platlapju kūdreņa un purvāja meža tipos) 145 ha lielā platībā (datu analizē iekļautas 128 audzes). Pieaugušās un cirtmetu sasniegušās priežu audzes apsekotas, izmantojot transekšu metodi. Uzskaitīti visi kalstošie koki, simptomātiskie koki, novērtēta augļķermeņu sastopamība pie sakņu kakla vai uz saknēm. Ja audzē infekcijas centros (“trupes ligzdās”) konstatētas izveidojušās lauces – to perimetru parasti raksturo simptomātiski koki vai inficētu koku biogrupas – tad papildus veikta lauču laukuma uzmērīšana, izmantojot tālmēru Vertex IV un busoli. Ja nelielā platībā konstatēta kaldušo koku biogrupa, bet *Heterobasidion* spp. un *Armillaria* spp. augļķermeņi netika konstatēti, tad ar Preslera svārpstu no katras biogrupas paņēma koksnes paraugu. Laboratorijā *Heterobasidion* spp. identificēts pēc sēnes konidiālās stadijas un veikta tīrkultūru izolēšana (sīkāk metodika sēņu identificēšanai aprakstīta 2016. gada pārskatā).

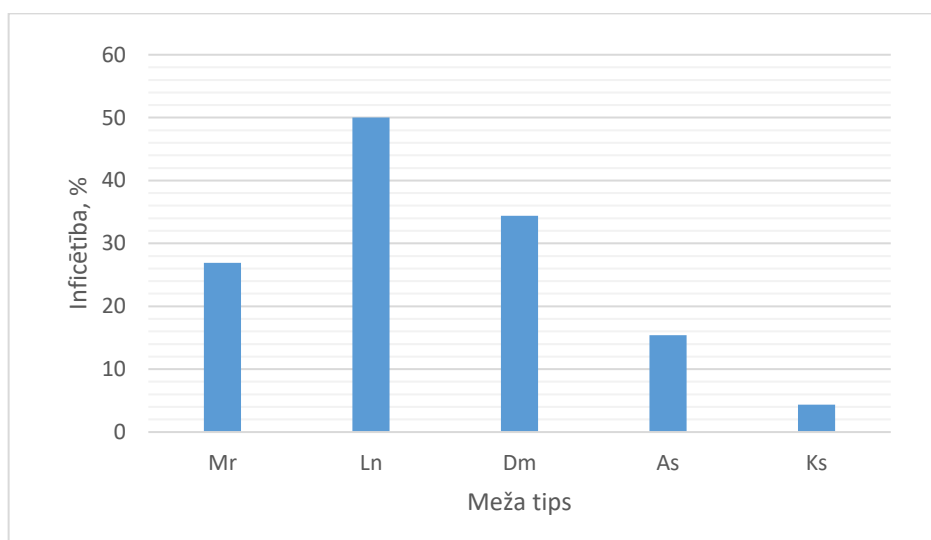
Sakņu piepe atrasta 32 audzēs (25 % no analizētajām audzēm). Kaldušo koku skaits 7 audzēs pārsniedza vairāk nekā 50 kokus. Inficēto koku skaits variēja no 1 līdz 15. Iespējams, ka inficēto koku skaits analizētajās audzēs bija lielāks, lai gan simptomi netika konstatēti. Piemēram, Zviedrijā priedes jaunaudzē veikta pētījumā atzīmēts, ka 87 % kokiem bija inficēta sakņu sistēma, lai gan vainaga izretināšanās netika konstatēta (Wang *et al.*, 2014). Tomēr Kurkela T. (2002) atzīmē, ka vecākās priedes audzēs (70-80 gadīgās) vainaga stāvoklis ir būtisks faktors ($p < 0,01$), lai noteiktu inficētību ar sakņu piepi.

Mūsu iegūtie dati liecina, ka visbiežāk infekcija sastopama audzēs, kas vecākas par 100 gadiem ($n=46$), tomēr atšķirības, salīdzinot ar 80-89 gadu vecām audzēm ($n=36$) un 90-99 gadus vecām audzēm ($n=46$) nebija būtiskas ($p > 0,05$). Iegūtie dati norāda, ka audzēm, kļūstot vecākām, palielinās infekcijas risks, un arī šādas priedes audzes būtiski veicina *Heterobasidion* izplatību, akumulējot patogēna micēliju ne tikai celmos, bet arī augošu koku saknēs.

Pētījumā *Heterobasidion* spp. infekcija visbiežāk konstatēta vidēji auglīgajos sausieņu meža tipos: lānā un damaksnī (1.1. attēls), salīdzinot ar šaurlapju kūdreņi un āreņi atšķirības ir

būtiskas ($p < 0,004$). Iegūtie dati apstiprina B. Stivriņas u.c. (2010) iegūtos rezultātus egļu audzēs, kas liecina, ka *Heterobasidion* auglķermeņu attīstībai piemērotāki ir auglīgie sausieņu meža tipi (Vr, Gr), salīdzinot ar nosusinātajiem meža tiptiem un kūdreņiem. Literatūrā norādīts (Redfern 1998), ka kūdras augsnēs *H. annosum* parasti attīstās salīdzinoši vāji, ko nosaka kūdras zemais pH, un pret *H. annosum* antagonistiskā mikroflora. Patogēna attīstību, protams, var ietekmēt arī citi faktori, piemēram, gruntsūdens līmenis, jo, kā norāda Redfern (1998), kūdras substrātā sēne strauji attīstās, bet tajā pašā laikā nespēj ilgstoši saglabāt dzīvotspēju.

Mūsu pētījumā atsevišķās audzēs izdalītas trapes ligzdas, kuru kopējā aizņemtā platība sasniedza vairāk nekā 10 % no audzes, kas liecina, ka infekcija ir izplatījies vairāku gadu desmitu laikā. Līdzīgi dati iegūti, apsekojot Kalsnavas mežu novadā 2016. gadā 210. kv. 15 ha platībā ierīkoto parauglaukumu, kurā konstatēts, ka lauces aizņēma gandrīz piekto daļu no kopējās teritorijas. Jāatzīmē, ka lauces var intensīvi attīstīties jau agrīnā audzes vecumā, kad priedes noturība pret sakņu piepi ir zemāka. Pētījums, lai analizētu atšķirīgas izcelsmes stādmateriāla uzņēmību pret patogēnu kā arī infekcijas izplatības dinamiku uzsākts 2008. gadā (3. nodaļa). Pētījums veikts priedes brīvapputes stādījumā (38 gadi) konstatēts, ka vidēji viena lauce aizņem 108 m^2 , un kopējais inficētās platības aizņemtais laukums sasniedz 28 % (Rieksts-Riekstins *et al.*, 2019), tā kā audze nebija veikta kopšanas cirte, tad secināms, ka infekcijas avots ir iepriekšējās paaudzes celmi.



1.1.attēls. Priedes audžu inficētība ar *Heterobasidion* atkarībā no meža tipa, %.

Mehānisko bojājumu ietekme uz sakņu piepes izplatību

Lai noteiktu mehānisko bojājumu ietekmi uz sakņu piepes izplatību pieaugušās parasto priežu audzēs, paņemti paraugi no 90 kokiem, kuriem veikta sveķu tecināšana (metodika aprakstīta 2019. gada pārskatā).

Analizējot 127 koksnes paraugus, kas ievākti, lai noteiktu brūču ietekmi sakņu piepes primārās infekcijas izplatībā un priedes uzņēmību pret sakņu piepes bazīdijsporām, no 122 (96%) izdalīts dažādu koksni kolonizējošo sēņu micēlijs un iegūtas 236 tīrkultūras (vienu koku vai brūci var kolonizēt vairāk nekā viena sēne). Iegūtie paraugi iedalīti 47 morfortipos un izdalīti 47 taksoni, tomēr sakņu trupi izraisošas sēnes netika konstatētas.

Celmenes sastopamības un dinamikas pētījumi

Novērtējot pieaugušo priežu vitalitāti un pārbaudot celmenes sastopamību uz kaltušajiem kokiem, *Armillaria* spp. konstatēja 10 % analizēto audžu. Lielākoties atrastas rizomorfas uz atmirušiem kokiem, tomēr inficētie koki bija izvietoti izklaidus. Kā noskaidrots mūsu pētījumos (1. nodaļa), lielākais rizomorfu veidošanās potenciāls ir *Armillaria cepistipes*, kas raksturojams kā saprofīts vai kā sekundārs patogēns (kolonizē novājinātus kokus). Arī, literatūrā norādīts, ka *Armillaria* spp. ir plaši sastopama pieaugušās priedes audzēs, bet kā sekundārais patogēns (Kile et al. 1991). Līdz ar to *Armillaria* spp. attīstības dinamikas pētījumi pieaugušās audzēs netika veikti. Turpretī vairāki autori norāda, ka priedes jaunaudzēs, kuru vecums nepārsniedz 20 gadu vecumu sēne var izraisīt koku bojāeju (Kile et al. 1991; Guillaumin, Legrand 2013). Jaunākie pētījumi liecina, ka klimata izmaiņu ietekmē *Armillaria* spp. sastopamība skuju koku mežos varētu palielināties, kas saistīta ar labvēlīgākiem apstākļiem sēnes attīstībai (augstāka gaisa temperatūra, ektomikorizu veidojošo sēņu sabiedrību bojāeja utt.) (Kubiak et al., 2017).

Veicot jaunaudžu apsekošanu, trīs stādījumos konstatēja intensīvu koku kalšanu un minētajās jaunaudzēs kalšanu izraisīja tumšā celmene (*Amillaria solidipes*). Audzēs pastiprināta priežu bojāeja novērota līdz 10 gadu vecumam, nokaltušo koku skaits Cīravā apsekotajos objektos sasniedza 227 kokus uz hektāru. Pieņemot, ka iestādīti 3000 stādi, tas ir gandrīz 8% no sākotnēji iestādīto stādu skaita. Lai novērtētu *Armillaria* spp. attīstības dinamiku trīs objektos priedes jaunaudzēs Akmensraga iecirknī un Ābeļu iecirknī kopā ierīkoti pieci ilgtermiņa parauglaukumi. Tomēr, audzēm kļūstot vecākām, patogēna ietekme uz audžu vitalitāti samazinās, līdz ar to pārskata periodā konstatēts neliels bojāgājušo koku skaits (nepārsniedza 2% no parauglaukumā atzīmētajiem kokiem).

4.1. Secinājumi

1. Sakņu piepe būtiski biežāk sastopama auglīgās minerālaugsnēs pieaugušās priedes audzēs; infekcijas risks palielinās vecākās audzēs.
2. Mehāniski radītie bojājumi priedes stumbrā neveicina sakņu piepes izplatību.
3. Pieaugušās audzēs *Armillaria* spp. raksturojama kā sekundārs patogēns vai saprofīts.
4. Intensīvu kalšanu priedes jaunaudzēs līdz 10 gadu vecumam var izraisīt tumšā celmene *A. solidipes*.
5. Palielinoties audžu vecumam, *A. solidipes* ietekme uz audžu vitalitāti samazinās.

5. *H. ANNOSUM* IZPLATĪBAS SALĪDZINĀJUMS DABISKI UN MĀKSLĪGI ATJAUNOTĀS PRIEŽU JAUNAUDZĒS

Lai prognozētu *Heterobasidion* spp. ietekmi uz priedes audžu ilgtermiņa attīstību un to kvalitāti, nepieciešams noskaidrot patogēna izplatību priežu jaunaudzēs Latvijā.

2016.- 2020. gadā randomizēti atlasītas un apsektas 89 parastās priedes jaunaudzes sausieņu mežos. Audžu kopējā platība 107 ha. Audžu atlases kritēriji: jaunaudzes sastāvs – 10P, sausieņu mežos, kopšana nav veikta pēdējo 5 gadu laikā. Papildus datu analīzē iekļautas 54 audzes, kas apsektas pirms projekta uzsākšanas, bet atbilst iepriekšminētajiem audžu atlases kritērijiem. *Heterobasidion* spp. noteikts, izmantojot LVMI Ģenētisko resursu centra aprīkojumu un materiālus, kā arī Somijas Dabas Resursu Institutā (LUKE) izstrādātos praimerus.

Infekcija konstatēta 37% analizēto audžu, priedes jaunaudzes inficējusi priežu sakņu piepe *H. annosum*. Mūsu pētījumos ir pierādīts, ka arī mazu dimensiju skuju koku celmi ir uzņēmīgi pret sakņu piepes bazīdijsporu infekciju. Noskaidrots, ka, veicot sastāva kopšanu, nedaudz vairāk kā 10 % no analizētajiem, svaigi izstrādātajiem priedes celmiem var inficēties ar sakņu piepes bazīdijsporām, bet, ja to diametrs ir mazāks par 5 cm, tad inficētība nerasniedz pat 5% (Gaitnieks *et al.*, 2018). Ņemot vērā, ka iepriekš veiktajos pētījumos noskaidrots, ka priedes celmus ļoti bieži (>70 %) kolonizē pret sakņu piepi antagonistiskā lielā pergamentsēne, kas samazina inficēšanos ar sakņu piepi (Gaitnieks *et al.* 2020), jāsecina, ka lielākais infekcijas risks saistīts ar iepriekšējās paaudzes celmiem.

Pētījumā izvēlētas audzes, kur celmu varbūtība inficēties ar bazīdijsporām ir ļoti zema. Tāpēc apsekotajās jaunaudzēs sakņu piepes infekcijas avots visticamāk bija trupējušie celmi, kuriem ir būtiska nozīme sekundārās infekcijas attīstībā. Iepriekšējās paaudzes celmi nodrošina jaunu infekcijas centru veidošanos. Kā liecina mūsu pētījumi (Zaluma *et al.* 2019; 2018. gada pārskats), viens inficēts celms 30 gadu laikā var izraisīt vairāk nekā 55 koku nokalšanu. Apsekojot priedes jaunaudzes 2017. gadā sešus gadus vecā audzē, kura aizņēma 2,1 ha konstatēts 41 ar *Heterobasidion* spp. inficēts koks un jau bija izveidojušās inficēto koku biogrupas. Iepriekš veiktie pētījumi norāda, ka parasti koku kalšana novērojama tikai 7 gadus pēc audzes atjaunošanas (Vasiliauskas 1989). Mūsu iegūtie dati liecina, ka iepriekšminētajā 6 gadus vecajā audzē ir īpaši labvēlīgi apstākļi patogēna attīstībai vai izplatīties īpaši agresīvs sakņu piepes genotips. Šajā audzē ierīkots ilgtermiņa parauglaukums, lai analizētu infekcijas attīstības dinamiku.

Citu autoru pētījumos noskaidrots, ka dabiski atjaunojušās egles audzēs sakņu piepe sastopama retāk nekā mākslīgi atjaunotās (Korhonen *et al.* 1998; Korhonen, Piri 2003), mūsu pētījumā analizētas priedes audzes. Līdz 2017. gadam kopā apsekotas 69 parastās priedes jaunaudzēs: 39 mākslīgi atjaunotas un 30 dabiski atjaunotas audzes. Arī mūsu iegūtie dati apstiprina, ka dabiski atjaunotās parastās priedes jaunaudzēs sakņu piepe ir konstatēta retāk - 27 % analizēto audžu. Mākslīgi atjaunotās audzēs sakņu piepe ir konstatēta būtiski ($p=0,0002$) biežāk 74 %. *Heterobasidion* spp. izplatība mākslīgi atjaunotās audzēs skaidrojama ar biežākiem sakņu kontaktiem vai arī ar to, ka stādīšana veikta tuvu ar sakņu piepi inficētiem celmiem. Iegūtie rezultāti apstiprina, ka meklējami risinājumi, kā inficēšanās riskus samazināt, lai nodrošinātu sekmīgu stādīto jaunaudžu attīstību, nodrošinot selekcijas efekta pārnesi ražošanā. Pētījumā netika konstatēta būtiska analizēto meža tipu (Mr, Ln, Dm) ietekme uz jaunaudžu inficētību. Netika konstatēta arī būtiska korelācija starp inficēto koku skaitu uz ha un audzes vecumu, tomēr analizēto audžu skaits konkrētā vecuma klasē bija neliels, kas varēja ietekmēt pētījuma rezultātus. Jāatzīmē, ka infekcijas izplatību var ietekmēt dažādi faktori - inficēto iepriekšējās paaudzes celmu daudzums, antagonistisko sēņu sastopamība utt.

5.1. Secinājumi

1. Infekcijas sastopamību priedes audzēs būtiski ietekmē audzes izcelsmes veids; inficēto iepriekšējās paaudzes celmu skaits un lokalizācija, jaunaudzes vecumam nav ietekmes.
2. Koku kalšanu apsekotajās priedes jaunaudzēs izraisa priežu sakņu piepe *Heterobasidion annosum*, kas spēj inficēt gan parasto priedi, gan egli. Līdz ar to priedes aizstāšana ar egli stipri inficētās platībās nedod vēlamu rezultātu.

6. AUGSNES APSTRĀDES IETEKMES NOVĒRTĒJUMS UZ *H. ANNOSUM* SASTOPAMĪBU

Efektīva un ilgtspējīga mežu apsaimniekošana ietver dažādus aspektus, tajā skaitā audzes veselību un ražības palielināšanu, kas ir īpaši svarīgi vietās ar augstu *Heterobasidion* sastopamību. Platībās, kur iepriekš bijusi *Heterobasidion* infekcija, stādiem ir lielāks risks inficēties ar sakņu piepi, tādēļ svarīgi analizēt faktorus, kas ietekmē stādu inficēšanos. Viens no veidiem, kā samazināt *Heterobasidion* spp. pārnesi nākamās paaudzes kokos, ir izstrādāt celmus pēc galvenās cirtes, jo *Heterobasidion* spp. micēlijs nespēj saglabāt dzīvotspēju atrodoties augsnē ārpus koksnes substrāta. Savukārt stādu sakņu inficēšanos ar augsnē sastopamajām *Heterobasidion* spp. sporām negatīvi ietekmē un vairumā gadījumu arī novērš augsnē esošā pret sakņu piepi antagoniskā mikroflora (Korhonen, Stenlid 1998). Tomēr arī pēc celmu izstrādes, tāpat kā pēc augsnes sagatavošanas stādīšanai vietās, kur nav veikta celmu izstrāde, daļa sakņu un to fragmentu (arī mazāka izmēra sakņu fragmenti) paliek augsnē un potenciāli var kalpot par infekcijas avotu. Līdz šim pētījums, lai novērtētu augsnē palikušo trupējušo sakņu fragmentu ietekmi uz patogēna izplatību un spēju inficēt stādus pēc celmu izstrādes, veikts minerālaugsnēs Somijā (Piri, Hamberg 2015). Tomēr Latvijā salīdzinoši liels egles audžu īpatsvars ir kūdras augsnēs, tādēļ ir nozīmīgi izvērtēt stādu inficēšanās riskus arī šādās platībās. Citu autoru veiktos pētījumos konstatēts, ka kūdras augsnes nav piemērotas *Heterobasidion* spp. attīstībai (Korhonen, Stenlid 1998), tomēr mūsu veiktie pētījumi parāda, ka *Heterobasidion* spp. spēj inficēt skuju kokus arī kūdras augsnēs (T. Gaitnieks, nepubl. dati). Pētījuma mērķis novērtēt sakņu piepes micēlija saglabāšanās ilgumu dažāda tilpuma trupējušos egles sakņu fragmentos un noteikt, vai un cik ilgā laikā sakņu piepes micēlijs no augsnē palikušiem sakņu fragmentiem var inficēt skuju koku stādus kūdras augsnēs.

Eksperiments ierīkots 2017. gada jūnijā, pie vienu gadu veciem egles un priedes stādiem augsnē iestrādājot ar *Heterobasidion* spp. inficētus sakņu fragmentus. Sakņu fragmenti iegūti no inficētām egles saknēm, kas izraktas stipri trupējušā audzē MPS Kalsnava mežu novadā. Kopumā trīs stādījumos ierīkoti divpadsmit parauglaukumi (6 egles un 6 priedes parauglaukumi). Inficētie sakņu fragmenti pēc tilpuma iedalīti četrās grupās: 50, 100, 200 un 300 cm³. Tie augsnē iestrādāti paralēli augsnes virskārtai 10 cm dziļumā, 5-10 cm attālumā no stāda. Pie katra stāda augsnē iestrādāti divi 300, 200 vai 100 cm³ fragmenti (pa vienam pretējās stāda pusēs) vai četri 50 cm³ tilpuma sakņu fragmenti (pa vienam četrās, savstarpēji pretējās stāda pusēs). Visi sakņu fragmenti numurēti, kā arī visi eksperimentā izmantotie stādi marķēti

un kartēti shēmā. Kopā 12 parauglaukumos augsnē iestrādāti 704 inficēto sakņu fragmenti pie 303 stādiem: 151 priedes un 152 egles.

Parauglaukumi apsekoti jūnija mēnesī no 2018. gada līdz 2020. gadam. Atzīmēti nokaltušie stādi. Nokaltušie skuju koku stādi kopā ar tiem klāt izvietotajiem sakņu fragmentiem ievākti un laboratoriski pārbaudīta sakņu piepes klātbūtne, novērtējot: i) vai *Heterobasidion* ir saglabājies sākotnēji inficētajos sakņu fragmentos, kas ierakti pie stādiem un ii) vai stādu bojāejas iemesls ir sakņu piepes infekcija, respektīvi, vai stādi ir inficējušies ar *Heterobasidion*.

Trīs gadu laikā atrasti nokaltuši 60 egļu un 34 priežu stādi, attiecīgi 40 egles un 18 priedes stādi 2018. gadā, 15 un 5 stādi 2019. gadā un 5 un 11 stādi 2020. gadā. Ievākto trupējušo sakņu fragmentu apkopojums parādīts 6.1. tabulā.

6.1. tabula. Ievākto sakņu fragmentu raksturojums.

Gads	Sakņu tilpuma grupa, cm ³	Nokaltušo egles stādu skaits	Nokaltušo priedes stādu skaits	Ievākto paraugu skaits pie eglēm	Ievākto paraugu skaits pie priedēm	Kopējais ievākto paraugu skaits	Kopējais paraugu daudzums ar <i>Heterobasidion</i> , skaits / %
2018	50	8	4	26	8	34	5 / 14,7
	100	11	4	22	7	29	8 / 27,6
	200	7	6	14	11	25	3 / 12,0
	300	14	4	27	8	35	23 / 65,7
	Kopā	40	18	89	34	113	39 / 34,5
2019	50	0	1	2*	4	6	2 / 33,3
	100	3	2	6	4	10	0 / 0
	200	8	1	16	2	18	6 / 33,3
	300	4	1	6	2	8	1 / 12,5
	Kopā	15	5	30	12	42	9 / 21,4
2020	50	0	1	0	4	4	0 / 0
	100	3	4	5	7	12	0 / 0
	200	1	4	2	8	10	2 / 20,0
	300	2	2	3	4	7	2 / 28,6
	Kopā	6	11	10	23	33	4 / 12,1
Kopā	50	8	5	26	16	42	7 / 16,7
	100	17	10	33	19	52	8 / 15,4
	200	16	11	32	21	53	11 / 20,8
	300	19	7	36	14	50	26 / 52,0
	Kopā	60	34	127	70	197	52 / 26,4

* Stāds nokaltis 2018. gadā, bet sakņu fragmenti ievākti 2019. gadā.

Salīdzinot *Heterobasidion* saglabāšanos sakņu fragmentos, novērots, ka lielāka tilpuma sakņu fragmentos sakņu piepes micēlijs saglabājas ilgāk nekā maza izmēra/tilpuma saknēs. Gadu pēc eksperimenta ierīkošanas no 65,7 % ievākto sakņu fragmentu, kas ietilpst 300 cm³ tilpuma grupā, atkārtoti izdalīts *Heterobasidion* micēlijs. Savukārt no 50 cm³ sakņu fragmentiem – 14,7 %. Trīs gadus pēc eksperimenta ierīkošanas nevienam analizētajam 50 cm³ sakņu fragmentam nekonstatēja dzīvotspējīgu *Heterobasidion* micēliju, savukārt micēlijs izdalīts no 28,6 % 300cm³ tilpuma sakņu fragmentiem. Tomēr jāatzīmē, ka trīs gadus pēc eksperimenta ierīkošanas ievākti tikai četri sakņu fragmenti, kas reprezentē 50 cm³ tilpuma grupu. Ir nepieciešama lielāka paraugkopa, lai objektīvi novērtētu sakņu piepes micēlija

dzīvotspēju šāda izmēra sakņu fragmentos. Ar katru gadu samazinās to sakņu fragmentu skaits, no kuriem izdevies atkārtoti izdalīt sakņu piepes micēliju. Gadu pēc eksperimenta ierīkošanas *Heterobasidion* atkārtoti izdalīts no 34,5% (N=113), savukārt pēc trīs gadiem – no 12,1% ievāktā paraugu (N=33). Tas ļauj secināt, ka ar katru gadu samazinās stādu inficēšanās risks.

Visi no sakņu fragmentiem izdalītie *Heterobasidion* izolāti, kas ievākti pēc stādu bojāejas, atbilda sēnes izolātiem, kas noteikti trupējušajās eglēs, no kurām iegūti sakņu fragmenti tālākiem eksperimentiem. Tas parāda, ka sakņu fragmenti netika inficēti no blakus esošiem infekcijas avotiem. Gadu pēc eksperimenta ierīkošanas 40 (26%) egles un 18 (12%) priedes stādi bija nokaltuši. Jāatzīmē, ka 2017. gada nogalei bija raksturīgs liels nokrišņu daudzums, tādēļ daļā no ierīkotajiem parauglaukumiem ilgstoši uzkrājās ūdens, kas varēja veicināt stādu bojāeju. Tāpat 2020. gada pavasarī novērota izteikta priedes stādu kalšana vienā no izvēlētajiem objektiem, kas skaidrojama ar lielu sausumu, konkrētajā objektā.

Papildus 2019. gadā no attiecīgi 3 nokaltušiem egles un 3 priedes stādiem, bet 2020. gadā no 6 egles un 6 priedes stādiem ievākti koksnes paraugi, lai noteiktu, vai stādu bojāejas iemesls ir *Heterobasidion* infekcija. Nevienā no ievāktajiem koksnes paraugiem *Heterobasidion* infekcija netika atrasta. Mūsu iegūtie rezultāti, ka apstiprina Somijā iegūtos rezultātus, ka arī Latvijas apstākļos minerālaugsnes līdz 3 gadu vecumam stādi neinficējas (Piri, Hamberg 2015). Pētījums jāturpina, lai noskaidrotu sakņu piepes dzīvotspēju trupējušos egles sakņu fragmentos audzēs ar kūdras augsnēm un to spēju pārnest infekciju uz blakus augošiem skuju koku stādiem. Iegūtie rezultāti ir svarīgi, novērtējot ar sakņu piepi inficētas koksnes nozīmi patogēna sekundārajā izplatībā pēc celmu izstrādes un tai sekojošas augsnes sagatavošanas stipri inficētās platībās.

6.1.Secinājumi

1. Dzīvotspējīgs *Heterobasidion* spp. micēlijs saglabājas vismaz trīs gadus vecos, stipri trupējušos, augsnē iestrādātos egļu sakņu fragmentos, tādēļ potenciāli var inficēt jaunās ģenerācijas kokus.

7. H. ANNOSUM IZPLATĪBAS NOVĒRTĒJUMS MAZA DIAMETRA SKUJU KOKU CELMOS

Heterobasidion spp. attīstība celmos ir tiešā veidā saistīta ar mikroklimatu koksne. Maza diametra celmi ātrāk izzūst, kas būtiski ietekmē sakņu piepes micēlija attīstību (Bendz-Hellgren *et al.* 1998). Tomēr Latvijā un Zviedrijā veiktie pētījumi pierāda, ka mazu dimensiju priedes un egles celmi var būt uzņēmīgi pret sakņu piepes bazīdijsporu infekciju (Gunulf *et al.* 2012; Gaitnieks *et al.* 2018). Mitruma saturs un pieejamā koksnes substrāta daudzums palielinās, bet pieejamās atklātās koksnes laukums samazinās, pieaugot celma augstumam, kas var ietekmēt *Heterobasidion* spp. sporu dīgšanu un micēlija tālāku attīstību. Augstos celmos (augstāki par 0,5 m) sēnei nepieciešams ilgāks laiks, lai sasniegtu sakņu sistēmu un varētu inficēt blakus augošos kokus (Gunulf *et al.* 2012). Lai noteiktu *Heterobasidion* spp. un dabiskās *P. gigantea* attīstību maza diametra, dažādu augstumu priežu celmos, trīs parauglaukumos analizēti 300 celmi diametrā no 4 līdz 10 cm: puse no tiem 15 cm augsti un puse 50 cm augsti; 120 celmi apstrādāti ar *Heterobasidion* spp. sporu suspensiju un 180 celmi atstāti neapstrādāti, dabiskai *Heterobasidion* spp. un *P. gigantea* infekcijai. Lai analizētu micēlija attīstību, no visiem celmiem ievāca paraugus, tos sazāģējot līdz sakņu kaklam divus līdz četrus cm biezās ripās. *Heterobasidion* spp. un *P. gigantea* koksne noteikta pēc to raksturīgajām mikroskopiskajām pazīmēm. Darba metodika sīkāk aprakstīta 2018. gada pārskatā.

Pētījumā konstatēts, ka dabiskās *P. gigantea* infekcija bija būtiski vairāk izplatīta nekā *Heterobasidion* spp. – tikai 3% celmu (gan apstrādāto, gan neapstrādāto) pēc 22 mēnešu inkubācijas perioda bija konstatējams dzīvotspējīgs *Heterobasidion* spp. micēlijs, bet dabiskā *P. gigantea* bija attīstījusies 39% celmu. Līdz ar to secināts, ka dabiskā *P. gigantea* ir nozīmīgs faktors *Heterobasidion* spp. ierobežošanā maza diametra priežu celmos, kas pierādīts arī iepriekšējos pētījumos (Gaitnieks *et al.* 2020). Celmu augstums būtiski neietekmēja dabiskās *P. gigantea* sastopamību uz celma virsmas.

Konstatēts, ka lielākajā daļā celmu, kurus *P. gigantea* bija kolonizējusi (N=115), micēlijs bija ieaudzis līdz sakņu kaklam: 62,5 % analizēto 50 cm augsto celmu un 76,0% 15 cm augsto celmu. Tālākos pētījumos nepieciešams analizēt lielās pergamentsēnes micēlija attīstību dziļāk saknēs, lai noskaidrotu dabiskās *P. gigantea* nozīmi *Heterobasidion* spp. sekundārās izplatības ierobežošanā.

7.1. Secinājumi

1. Lielās pergamentsēnes dabiskā infekcija ir nozīmīgs faktors *Heterobasidion* spp. primāras sporu infekcijas ierobežošanā maza diametra priežu celmos.
2. Lielajai pergamentsēnei raksturīgs augsts potenciāls kolonizēt priedes celmus un ieaugt līdz sakņu kaklam, nodrošinot aizsardzību pret sekundāro *Heterobasidion* spp. infekciju.

8. LIELĀS PERGAMENTSĒNES *PHLEBIOPSIS* *GIGANTEA* MICĒLIJA ATTĪSTĪBAS PĀRBAUDE TRUPĒJUŠĀ EGLES KOKSNĒ

2017. gadā uzsākti pētījumi par lielās pergamentsēnes *Phlebiopsis gigantea* attīstību trupējušā egles koksnē. Bioloģiskie preparāti uz *P. gigantea* sporu suspensijas bāzes izmantoti vairākās Eiropas valstīs, bet to efektivitāte jau trupējušos celmos nav noskaidrota.

Pētījumi veikti 2 parauglaukumos 2018. un 2 parauglaukumos 2019./2020. gadā; attiecīgi Ķeguma, Pļaviņu, Ķekavas un Iecavas novados. Katrā parauglaukumā izvēlēti egles celmi (60 celmi 2017. gadā un 90 celmi 2019. gadā), kas sadalīti trīs klasēs: celmi bez trupes pazīmēm, trupējušie celmi (novērota koksnes krāsas maiņa, koksne sāk zaudēt savu struktūru, bet vēl nav mīksta) un stipri trupējuši celmi (koksne pilnīgi zaudējusi savu struktūru, ir mīksta, dažos celmos ir izveidojies dobums). Ripu ievākšanas, inkubācijas un apstrādes metodika aprakstīta 2019. gada pārskatā un 2020. gada pārskatā. Analizēto celmu parametri apkopoti 8.1. tabulā.

8.1 tabula. Analizēto celmu parametri.

Analizētie celmi	Celma diametrs, cm	Trupējušās daļas diametrs, cm	Celma laukums, cm ²	Trupējušās koksnes laukums, cm ²	Veselās koksnes laukums, cm ²
2018. gads					
Veseli	38,1±11,6	-	1139,0 ± 106,2	-	1139,0 ± 106,2
Trupējuši	43,2±10,9	31,2±9,2	1465,3 ± 94,1	762,92 ± 67,01	702,3± 64,6
2019./2020. gads					
Veseli	30,4±9,4	-	796,2±455,7	-	796,2±455,7
Trupējuši	34,1±10,5	21,2±10,4	966,8±616,7	427,9±438,7	543,4±507,3
Stipri trupējuši	43,5±10,8	30,4±9,6	1576,4±736,6	798,1±504,1	778,3±661,4

Phlebiopsis gigantea un *Heterobasidion* spp. sastopamība atšķiras 2018. un 2020. gadā analizētajos celmos. Rezultāti ir apkopoti 8.2. tabulā.

8.2 tabula. *Phlebiopsis gigantea* un *Heterobasidion* spp. sastopamība analizētajos celmos.

Analizētie celmi	<i>P. gigantea</i> sastopamība, %	<i>Heterobasidion</i> sastopamība, %	<i>P. gigantea</i> aizņemtais laukums, cm ²	<i>Heterobasidion</i> spp. aizņemtais laukums, cm ²
2018. gads				
Veseli	80,0	-*	2,79 ± 0,97	-*
Trupējuši	57,3	-*	3,16 ± 0,80	-*
2020. gads				
Veseli	90,0	30,0	112,1±112,8	4,5±15,7
Trupējuši	87,5	55,0	50,4±64,2	8,4±13,8
Stipri trupējuši	77,5	70,0	55,5±74,1	21,6±30,2

* *Heterobasidion* sastopamība un aizņemtais laukums netika novērtēti.

Bioloģiskā preparāta “Rotstop” sastāvā esošā *P. gigantea* bija sekmīgāk attīstījies celmos 2019. – 2020. gada eksperimentā (īpaši jau trupējušos celmos, salīdzinot ar 2018. gadā veikto eksperimentu). Arī stipri trupējušā koksne lielā pergamentsēne kolonizē ievērojamu daļu veselās koksnes, ierobežojot sakņu piepes micēlija attīstību. *Heterobasidion* sastopamība un aizņemtais laukums uzrādīja būtiski mazāku sastopamību un aizņemto laukumu veselos un trupējušos celmos salīdzinājumā ar stipri trupējušiem celmiem ($p < 0,01$). Turpmākajos pētījumos nepieciešams analizēt lielās pergamentsēnes micēlija attīstību dziļāk celmu saknēs, lai noskaidrotu trupējušu celmu apstrādes lietderību arī patogēna sekundārās infekcijas ierobežošanā stipri inficētās platībās.

8.1. Secinājumi

1. Trupējušos celmos *P. gigantea* sekmīgi kolonizē veselo koksni, samazinot *Heterobasidion* biomasas akumulāciju, tādējādi ierobežojot augļķermeņu veidošanas potenciālu trupējušā koksne.

9. BIOLOĢISKO UN ĶĪMISKO PREPARĀTU EFEKTIVITĀTES SALĪDZINĀJUMS SAKŅU PIEPES *HETEROBASIDION* SPP. SPORU INFEKCIJAS IEROBEŽOŠANĀ

Sakņu piepes *Heterobasidion annosum* ierobežošanai iespējams pielietot gan bioloģiskos, gan ķīmiskos preparātus (Nicolotti, Gonthier 2005). Bioloģisko preparātu efektivitāti ietekmē vides apstākļi, celmu apstrādes kvalitāte (Berglund, Rönnerberg 2004), kā arī patogēna izdalīto sporu daudzums (Pratt 2000). *P. gigantea* saturošie preparāti ļoti labi aizsargā priedes koksnī, bet egļu celmu apstrāde dažkārt ir neefektīva (Berglund, Rönnerberg 2004; Gunulf *et al.* 2012). Šo iemeslu dēļ nepieciešams novērtēt celmu apstrādi ar urīnvielu kā alternatīvu sakņu piepes primārās jeb sporu infekcijas ierobežošanai.

Lai salīdzinātu *P. gigantea* un urīnvielas efektivitāti egles koksnē, 2016. gada augustā ierīkots eksperiments, kura laikā lielās pergamentsēnes un urīnvielas efektivitāte pret sakņu piepi novērtēta skuju koku blūķīšos. Lai novērtētu bioloģisko (preparāts "Rotstop") un ķīmisko (35% urīnviela) preparātu efektivitāti egļu celmu aizsardzībā, 2017. gada jūlijā ierīkots lauka eksperiments egles audzēs pēc krājas kopšanas cirtes. Metodika aprakstīta 2016., 2017. un 2018. gada pārskatā. Kopā apstrādāti 42 blūķīši (14 ar urīnvielu, 14 ar "Rotstop" un 14 ar vietējo *P. gigantea* izolātu O5) un 120 celmi (puse ar "Rotstop" un puse ar urīnvielu).

Bioloģisko un ķīmisko preparātu efektivitāte skuju koku blūķīšos

"Rotstop" sastāvā esošais *P. gigantea* izolāts aizņēma lielāku laukumu salīdzinājumā ar vietējo izolātu (*P. gigantea* O5), tomēr konstatētās atšķirības nebija statistiski būtiskas 3 un 8 cm dziļumā ne egles, ne priedes koksnē ($p > 0,05$). Sakņu piepes vidēji aizņemtais laukums kontroles sektorā 3 cm un 8 cm dziļumā bija attiecīgi: $62,76 \pm 3,07\%$ / $64,97 \pm 2,25\%$ egles blūķīšos un $0,36 \pm 0,17\%$ / $5,87 \pm 0,64\%$ priedes blūķīšos; konstatētās atšķirības starp egles un priedes koksnī bija statistiski būtiskas ($p < 0,05$).

P. gigantea izolātu un urīnvielas efektivitāte aprēķināta, salīdzinot *Heterobasidion* spp. aizņemto laukumu kontroles sektorā ar laukumu apstrādātajā sektorā. Visaugstāko vidējo efektivitāti egles koksnē 3 cm dziļumā uzrādīja urīnviela – $99,56 \pm 0,24\%$, kura būtiski atšķīrās ($p < 0,05$) no *P. gigantea* izolāta O5 ($52,26 \pm 10,79\%$) un "Rotstop" ($71,84 \pm 8,55\%$) efektivitātes.

Savukārt apstrādes efektivitāte starp urīnvielu un analizētajiem lielās pergamentsēnes izolātiem egles koksņē 8 cm dziļumā būtiski neatšķiras ($p > 0,05$).

Priedes koksņē urīnvielas un abu *P. gigantea* izolātu efektivitāte 3 cm dziļumā bija 100%; netika konstatētas būtiskas atšķirības starp apstrādes variantiem ($p > 0,05$). Tā kā *Heterobasidion* spp. priedes koksņē kontroles sektorā 8 cm dziļumā netika konstatēts, nebija iespējams veikt apstrādes efektivitātes novērtējumu šajā dziļumā. Salīdzinot apstrādes efektivitāti egles un priedes koksņē, secināts, ka urīnvielas efektivitāte būtiski neatšķiras, savukārt *P. gigantea* izolātu efektivitāte bija būtiski augstāka priedes koksņē ($p < 0,05$). Lai gan urīnviela uzrāda visaugstākos efektivitātes rādītājus, pieņemot lēmumu par labu urīnvielas izmantošanai, jāņem vērā tās ietekme uz apkārtējo vidi. Apstrāde ar urīnvielu arī negatīvi ietekmē dabiskās *P. gigantea* attīstību.

Bioloģisko un ķīmisko preparātu efektivitāte skuju koku celmos

Celmu inkubācijas periodā abās audzēs noteikts liels *Heterobasidion* sporu infekcijas fons: 92 % kontroles celmu konstatēta sakņu piepes infekcija, bet tās aizņemtais laukums bija vidēji 6 % no celma virsmas, līdzīgi rezultāti iegūti arī ar "Rotstop" apstrādātajos celmos, kur *Heterobasidion* spp. inficēja 90 % analizēto celmu un tā aizņemtais laukums bija 6 % no celma virsmas. Liels inficēto celmu īpatsvars, bet samērā neliels micēlija aizņemtais kopējais laukums iespējams skaidrojams ar celmu virsmas sveķojumu, jo 73 % celmu, kas apstrādāti ar "Rotstop", un 80 % kontroles celmu konstatēts sveķojums, kas aizņem vairāk nekā 50 % no celma virsmas. Sveķošana novērota arī celmos, kas apstrādāti ar urīnvielu (83 %). Pēc apstrādes ar urīnvielu konstatēts vismazākais ar *Heterobasidion* spp. inficēto celmu skaits – 40 %. Vidējais *Heterobasidion* spp. inficētās celmu virsmas laukums ar urīnvielu apstrādātos celmos sastāda 0,8 %. Aprēķinot apstrādes efektivitāti, konstatēts, ka celmu apsmidzināšana ar urīnvielu ir visefektīvākā (87 %) metode celmu aizsardzībai pret *Heterobasidion* spp. infekciju. "Rotstop" apstrādes efektivitāte bija attiecīgi: 0,01 %. Zema bioloģisko aizsardzības līdzekļu efektivitāte dažkārt konstatēta arī citu autoru pētījumos (Berglund, Rönnberg 2004). Jāatzīmē, ka no analizētajiem celmiem, kas apstrādāti ar "Rotstop", tikai 27 % bija attīstījies *P. gigantea* izolāts, kas ir "Rotstop" sastāvā. Preperāta zema efektivitāte varētu būt skaidrojama ar kvalitātes zudumu tā transportēšanas, uzglabāšanas, preparāta sagatavošanas laikā. Arī meteoroloģiskie faktori varēja ietekmēt preperāta efektivitāti.

Iegūtie dati liecina, ka analizētajos parauglaukumos urīnviela īstermiņā labāk ierobežo *Heterobasidion* sporu infekciju nekā celmu apstrāde ar "Rotstop". Tomēr, lai izdarītu vispārīgākus un rekomendētu urīnvielu plašākai izmantošanai celmu apstrādē, jānovērtē kā

apstrāde ar urīnvielu ietekmē lielās pergamentsēnes sastopamību, vai ar urīnvielu apstrādātie celmi nodrošina labvēlīgu vidi sēnes attīstībai dziļāk sakņu sistēmā, tādā veidā būtiski mazinot sakņu piepes sastopamību celmos, kas veicina stādīto koku inficēšanos.

9.1. Secinājumi

1. Urīnviela īstermiņā labāk ierobežo *Heterobasidion* sporu infekciju nekā celmu apstrāde ar "Rotstop".
2. Preparāta, kura sastāvā ir dzīvas sporas, efektivitāti ietekmē gan apstākļi, kādi tiek nodrošināti transportēšanas, uzglabāšanas, preparāta sagatavošanas laikā, gan meteoroloģiskie faktori pēc celmu apstrādes.

10. TRUPĒJUŠĀS KOKSNES DAUDZUMA NOVĒRTĒJUMS EGLŪ AUDZĒS

Somijā veiktos pētījumos noskaidrots, ka galvenajā un kopšanas cirtē atstātas ar *Heterobasidion* spp. inficētas svaigas egles koksnes lielu dimensiju mežizstrādes atliekām *Heterobasidion* spp. augļķermeņi izveidojas 1 - 4 gadu laikā. Arī Latvijā, analizējot augļķermeņu attīstību uz vairāk nekā 400 egles koksnes lielu dimensiju mežizstrādes atliekām, secināts, ka 3-4 gadu laikā izveidojušos augļķermeņu daudzums sastāda vidēji 3759 cm² uz 1m³. Pamatojoties uz mūsu pētījuma rezultātiem, MK noteikumos Nr. 947 uzsvērts, ka: “Lai ierobežotu sakņu trupi izraisošās sēnes *Heterobasidion annosum* s.l. (sakņu piepes) izplatību, cērtot kokus, no meža izvāc zaļu trupējušu egles koksni (izgāztas, lauztas egles, lielu apmēru ciršanas atliekas (diametrs 10-50 centimetru))”. 2016. gadā uzsākām pētījumu, lai noskaidrotu lielu dimensiju svaigas, trupējušas egles koksnes sastopamību egles audzēs pēc krājas kopšanas un galvenās cirtes.

Mežizstrādes atlieku uzskaitē un uzmērīšanai izveidoti parauglaukumi (4 x 6 m) uz pievešanas ceļiem, turklāt tie ietver ne tikai pievešanas ceļu, bet metru uz abām pusēm no ceļa. Šādi parauglaukumi audzē izvietoti uz pievešanas ceļa ik pēc 40 metriem. Analizētajos nogabalos ierīkoti 4 - 13 parauglaukumi. To skaits nogabalā bija atkarīgs no kopējā pievešanas ceļu garuma. Katrā parauglaukumā uzskaitītas un uzmērītas visas egles un papildus informācijai arī priedes mežizstrādes atliekas, kuru tievgaļa diametrs lielāks par 10 cm. Katra mežizstrādes atlieka raksturota, izmērot diametru, garumu, kā arī novērtējot, vai atlieka ir svaiga, trupējusi, sausa, vai tā reprezentē galotni.

Kopumā apsekoti 72 nogabali (36 pēc krājas kopšanas un 36 pēc galvenās cirtes) un tajos ierīkoti 755 parauglaukumi (413 krājas kopšanas un 342 galvenajās cirtēs). Vidēji vienā parauglaukumā konstatēta 1,7 atlieka, kas atbilst izvēlētajiem kritērijiem (diametrs virs 10 cm), tomēr tikai 14 % no kopējo uzmērīto atlieku skaita bija svaigas, trupējušas egles mežizstrādes atliekas. Maksimālais trupējušo atlieku skaits vienā nogabalā bija 12 (platlapju un šaurlapju kūdrēnī). Trupējušo atlieku tilpums audzēs nepārsniedza 0,5 m³ ha⁻¹ (vidēji 0,2 m³ ha⁻¹), turklāt vidējais trupējušo atlieku garums nepārsniedza 0,6 m. Tāpēc varam secināt, ka tik neliels daudzums, salīdzinoši nelielu dimensiju trupējušu atlieku neradīs *Heterobasidion* infekcijas risku un līdz ar to apdraudējumu mežaudzēm.

Turklāt lielākoties pēc mežizstrādes atstāj mazu dimensiju atliekas – ripās sazāgēta stumbra daļa pie sakņu kakla – un šādām mazu dimensiju atliekām, kas relatīvi ātri izzūst, ir salīdzinoši neliela nozīme infekcijas izplatībā. Somijā iepriekš veiktos pētījumos konstatēts, ka

liela nozīme infekcijas izplatībā ir trupējušām lielu dimensiju ($\phi > 30$ cm) mežizstrādes atliekām – šādas atliekas ir vispiemērotākās sakņu piepes augļķermeņu attīstībai. Lielu dimensiju svaigas, trupējušas atliekas ir noturīgākas pret izžūšanu, kā arī pret temperatūras svārstībām (Müller *et al.* 2007). Mūsu pētījumā, apsekojot kopšanas un galvenās cirtes gadu pēc koku nozāģēšanas, sakņu piepes augļķermeņi netika konstatēti. Jāņem vērā, ka koksnes īpašības un tādā veidā arī augļķermeņu attīstību ietekmēs arī atlieku ekspozīcija (klajā vietā atliekas ātrāk izžūst), veģetācija un augsnes īpašības (Progar *et al.* 2000; Ottosson 2013). Latvijā veiktos pētījumos konstatēts, ka augļķermeņu veidošanos ietekmē veģetācija un mitrums, tādēļ visaugstākais augļķermeņu veidošanās potenciāls ir meža tipos ar spēcīgi attīstītu veģetāciju (Stivriņa *u.c.* 2010). Konstatēts, ka kūdreņos pēc kopšanas un galvenās cirtes ir vairāk trupējušo atlieku, tomēr atšķirības nav būtiskas ($p > 0,05$). Jāņem vērā, ka *Heterobasidion* attīstība iespējama arī vizuāli veselās atliekās, kā tas pierādīts pētījumā Somijā (Müller *et al.* 2007). Minētajā pētījumā novērtēta augļķermeņu iespējamā veidošanās uz vizuāli veselām ciršanas atliekām – konstatēts, ka augļķermeņi izveidojas tikai uz tādām atliekām, kur sakņu piepes micēlijs jau bijis sākotnēji, nevis tādās atliekās, kas inficētas pēc izvietojšanas analizētajās platībās (Müller *et al.* 2007). Lai izvērtētu trupi izraisošo sēņu augļķermeņu attīstību uz svaigas, trupējušas egles koksnes mežizstrādes atliekām, nepieciešama konkrēto parauglaukumu atkārtota apsekošana. Papildus būtu jānovērtē arī celmu un izgāzto/ nolauzto, mežā atstāto skuju koku nozīme gan tupi izraisošo sēņu attīstībā, gan sēņu daudzveidību nodrošināšanā.

10.1. Secinājumi

1. Ievāktie dati liecina, ka AS “Latvijas valsts meži” apsaimniekotajās platībās uz pievešanas ceļiem pēc galvenās un krājas kopšanas cirtes atstāto egles koksnes lielu dimensiju, trupējušu mežizstrādes atlieku daudzums vidēji sastāda $0,2 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$, kas liecina, ka LVM mežsaimniecības prakse neveicina sakņu trupes izplatīšanos.

11. MEŽA ATJAUNOŠANĀS UN SAKŅU MIKORIZĀCIJAS NOVĒRTĒJUMS CELMU IZSTRĀDES EKSPERIMENTA OBJEKTOS

Celmu izstrāde ietekmē kā fizikāli-ķīmiskos, tā bioloģiskos procesus augsnē un līdz ar to arī audzē kopumā. Sēnes ir nozīmīga augsnes mikroorganismu grupa, kas piedalās augsnes minerālvielu aprites un organisko vielu noārdīšanas procesos, un veidojot mikorizu, sekmē kokaugu augšanu un vitalitāti. Augsta augsnes mikroorganismu daudzveidība veicina ekosistēmu noturību pret traucējumiem, kas kļūst aktuālāki globālo izmaiņu kontekstā (Bardgett, van der Putten 2014). Lielu daļu no augsnes mikroorganismiem ietekmē mežsaimniecības veids (van der Putten 2013; Sterkenburg *et al.* 2019), līdz ar to būtiski izvērtēt nesen aprobētās celmu izstrādes ietekmi uz augsnes sēņu sabiedrību. Darbā izvērtējam celmu izstrādes ietekmi uz divām sēņu funkcionālajām grupām: egļu simbiotiskajām mikorizas sēnēm un augsnes mikroskopiskajām sēnēm.

Sēņu sugas, kas veido lielus, labi pamanāmus augļķermeņus ir tikai neliela daļa no kopējās augsnes sēņu sabiedrības. Jaunas tehnoloģijas un metodoloģiskie risinājumi vides DNS paraugu analīzei daudzkārtīgi ir palielinājuši izpratni par daudzveidību un sīku augsnes organismu, tai skaitā sēņu, sastopamību (Nilsson *et al.* 2019). Trešās-paaudzes sekvenēšanas metode, lietojot PacBio SMRT sekvenēšanas platformu, ļauj iegūt garus sekvenču nolasījumus, kas ļauj precīzāk identificēt augsnes sēnes un līdz ar to skaidrāk raksturot to daudzveidību. Jaunākie pētījumi atzīmējuši šīs metodes noderību mežu augsnes mikroskopisko sēņu izpētei (Tederso *et al.* 2020), kas ļaus arī mūsu pētījuma kontekstā izvērtēt celmu izstrādes potenciālo ietekmi uz šo organismu grupu.

Novērtējums veikts septiņus gadus pēc celmu izstrādes un audžu atjaunošanas. Jau īsi pēc eksperimenta ierīkošanas, 2013. gadā, veikts mikorizu novērtējums, kurā pierādīts ka pirmajos gados saknes visbiežāk kolonizē pioniersugas un kokaudzētavām raksturīgās sēnes, tāpēc plānojam atkārtotu novērtējumu pēc ilgāka laika perioda celmu izstrādes ietekmes izvērtēšanai. Augsnes mikroskopisko sēņu sabiedrības šajos objektos iepriekš nebija analizētas.

Kopumā 2019. gada septembra un oktobra mēnešos apsekojam sešus objektus, kuros 2011. vai 2012. gadā veikta celmu izstrāde un platība apmežota ar egli (pieci objekti LVM mežos un viens stādījums SIA Rīgas Meži pārvaldītajos mežos). Katrā audzē ierīkoti 10 apļveida parauglaukumi (rādiuss – 5m): pieci parauglaukumi celmu izstrādes un pieci - kontroles platībās. Parauglaukumos ievākti augsnes paraugi no piecām parauglaukumā augošām eglēm. Augsnes paraugi ievākti 20 cm dziļumā, lietojot augsnes zondi.

Laboratorijā paraugi sašķiroti, atsevišķi nodalot augsni bez nobirām un saknēm un kokaugu saknes. Sakņu paraugi nomazgāti un mehāniski attīrīti no augsnes daļiņām. Daļa ievāktās augsnes nodota augsnes ķīmiskā sastāva analīzēm LVMI Silava Vides laboratorijā. Kā augsnes, tā sakņu paraugi sēņu daudzveidības analīzēm liofilizēti to fiksācijai un sekmīgai uzglabāšanai sausā veidā. LVMI Silava Ģenētisko resursu centrā no 60 augsnes un 60 sakņu paraugiem izdalīts kopējais DNS. Augsnes DNS izdalīšanai lietojām Qiagen ražoto komplektu DNeasy PowerSoil Kit (100). Sakņu DNS izdalīšanai lietojām Thermo Fisher Scientific ražoto komplektu GeneJET Genomic DNA Purification Kit. Pēc DNS izdalīšanas noteicām iegūto paraugu DNS koncentrācijas ar NanoDrop spektrofotometru. Šobrīd DNS paraugus glabājam LVMI Silava sasaldētā veidā nākamās paaudzes sekvencēšanai, lietojot Pacific Bioscience SequelII sekvenēšanas platformu Zviedrijas Lauksaimniecības universitātē, Upsalā. Ar šīs metodes palīdzību var noteikt sēņu daudzveidību, balstoties un visu paraugos sastopamo sēņu DNS fragmentu analīzi un identifikāciju.

Sakarā ar COVID-19 pandēmiju drošības dēļ brauciens uz Zviedriju ir atlikts līdz situācija stabilizēsies. Analīzēm paredzēto tehnoloģiju izmanto dažādos pētījumos, bet tikai atsevišķas laboratorijas specializējušās tās veikšanā. Līdz ar to šobrīd ne tikai Zviedrijā, bet visā Eiropā pieprasījums pēc šāda veida analīzēm ir augsts, savukārt to veikšanas kapacitāte samazināta sakarā ar pandēmiju. Par iegūtajiem rezultātiem tiks sagatavota atsevišķa atskaite un iesniegta līdz 2021. gada septembrim.

Pētījuma rezultātā salīdzināsim gan savstarpēji paraugkopas, kurās veikta celmu izstrāde, ar kontroles paraugkopām, gan kopumā sniegsim izvērtējumu par augsnes sēņu sabiedrībām, salīdzinājumā ar citu autoru pētījumiem līdzīgos meža tipos. Iegūtās atziņas sniegs papildus informāciju, novērtējot celmu izstrādes ietekmi uz sēņu sugu daudzveidību.

12. PUBLIKĀCIJAS

Sagatavotas septiņas publikācijas:

Zaļuma, A., Muižnieks, I., Gaitnieks, T. Burņeviča,, Jansons, Ā., Jansons, J., Stenlid, J., Vasaitis, R. (2019.)

Infection and spread of root rot caused by *Heterobasidion* spp. in *Pinus contorta* plantations in Northern Europe: three case studies. *Canadian Journal of Forest Research*, 49(8), 969-977.

<https://doi.org/10.1139/cjfr-2018-0507>

Infection and spread of root rot caused by *Heterobasidion* spp. in *Pinus contorta* plantations in Northern Europe: three case studies

A. Zaļuma, I. Muižnieks, T. Gaitnieks, N. Burņeviča, Ā. Jansons, J. Jansons, J. Stenlid, and R. Vasaitis

Abstract: This study investigated the origins and spread patterns of *Heterobasidion* root disease in three *Pinus contorta* Dougl. ex Loudon plantations established on forest and agricultural land and subjected to three different management scenarios. Trees with decline symptoms and stumps remaining from the previous rotation were sampled for fungal isolations. Ten isolates of *Heterobasidion parviporum* Niemelä & Korhonen and 425 of *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. were tested for clonality through somatic compatibility tests. The following conclusions were reached: (i) *P. contorta* is highly susceptible to *H. annosum* and *H. parviporum* and both pathogens cause dieback of *P. contorta*; (ii) *H. annosum* from previous-rotation *P. sylvestris* stumps can effectively transfer to *P. contorta*; (iii) the pathogens may form constantly expanding territorial clones; (iv) basidiospores of both pathogens colonise stumps of *P. contorta* (primary infections); (v) *H. parviporum* clones expanded more slowly than clones of *H. annosum*; (vi) clonal spread proceeded more quickly from stumps with established secondary infections than from stumps with primary infections; (vii) *H. annosum* can persist in pine stumps for at least 26 years; and (viii) stump treatment should be considered to control *Heterobasidion* primary infections.

Key words: lodgepole pine, *Heterobasidion*, primary infection, secondary infection.

Résumé: Cette étude porte sur l'origine et les patrons de dispersion de la maladie de racines causée par *Heterobasidion* dans trois plantations de *Pinus contorta* Dougl. ex Loudon établies sur des terrains forestiers et agricoles et soumises à trois scénarios d'aménagement différents. Les arbres montrant des symptômes de dépérissement et les souches restantes de la rotation précédente ont été échantillonnées pour la présence de champignons. Dix isolats de *Heterobasidion parviporum* Niemelä & Korhonen et 425 isolats de *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. ont été soumis à des tests de compatibilité somatique pour déterminer leur clonalité. Les conclusions suivantes ont été tirées : (i) *P. contorta* est très sensible à *H. annosum* et *H. parviporum* et les deux pathogènes causent le dépérissement de *P. contorta*; (ii) *H. annosum* présent dans les souches de *P. sylvestris* restantes de la rotation précédente peut effectivement se transmettre au *P. contorta*; (iii) les pathogènes peuvent former des clones territoriaux en constante expansion; (iv) les basidiospores des deux pathogènes colonisent les souches de *P. contorta* (infections primaires); (v) les clones de *H. parviporum* se propagent plus lentement que les clones de *H. annosum*; (vi) la propagation clonale est plus rapide à partir des souches où sont établies des infections secondaires qu'à partir des souches colonisées à la suite d'une infection primaire; (vii) *H. annosum* peut persister dans les souches de pin pendant au moins 26 ans; et (viii) on devrait envisager de traiter les souches pour maîtriser les infections primaires causées par *Heterobasidion*. [Traduit par la Rédaction]

Mots-clés : pin tordu, *Heterobasidion*, infection primaire, infection secondaire.

5. Conclusions

In this study, we examined 444 *Heterobasidion*-infected *P. contorta* trees in three Latvian *P. contorta* plantations subjected to different management regimes. For the first time, we detected 51 territorial clones of the pathogen, demonstrated secondary tree-to-tree infections by *H. annosum*, traced the infections to a previous generation of *P. sylvestris*, and reported observations of 40 disease centres initiated by primary airborne infections of both *H. annosum* and *H. parviporum*. This study generated new data on the ecology and patterns of spread of *Heterobasidion* spp. in *P. contorta* plantations. From this body of novel data, we concluded the following: (i) *Pinus contorta* is susceptible to root rot and dieback caused by *H. annosum* and *H. parviporum*; (ii) airborne basidiospores of both pathogens colonise cut stumps of *P. contorta*, establishing primary infections; (iii) following establishment in stumps and root systems through primary infections, secondary spread to adjacent trees results via root contacts; (iv) *H. annosum* from diseased stumps of a previous generation of *P. sylvestris* can transfer to planted next-generation *P. contorta*; (v) *H. annosum* can persist and remain viable in stumps of cut mature *P. sylvestris* for at least 26 years; (vi) infections by both *H. annosum* and *H. parviporum* can produce large (up to 263 m²) territorial clones causing extensive tree dieback and mortality; (vii) development of territorial clones of *H. parviporum* proceeds at a slower rate than that of *H. annosum*; and (viii) when planning thinning of *P. contorta* plantations established on uninfested areas (e.g., agricultural land), stump treatment with agents that prevent primary infection by *Heterobasidion* (particularly urea) should be considered, as was also more recently pointed out by Gonthier (2019).

Acknowledgements

This study was financially supported by JSC Latvian State Forests project No. 5-5.5 0004 101 16 4, "Investigation of the factors limiting the spread of root rot", and the Latvian Council of Sci-

Zaluma, A., Bruna, L., Klavina, D., Burnevica, N., Kenigvalde, N., Lazdins, A., Gaitnieks, T. (2019). Growth of *Phlebiopsis gigantea* in wood of seven conifer species. *Forest Pathology*, 49(6).
<https://doi.org/10.1111/efp.12555>

DOI: 10.1111/efp.12555

ORIGINAL ARTICLE

Forest Pathology 49(6) WILEY

Growth of *Phlebiopsis gigantea* in wood of seven conifer species

Astra Zaluma | Lauma Bruna | Darta Klavina | Natalija Burnevica |
Kristine Kenigvalde | Andis Lazdins | Talis Gaitnieks

Latvian State Forest Research Institute
Silava, Salaspils, Latvia

Correspondence
Talis Gaitnieks, Latvian State Forest
Research Institute 'Silava', 111 Rīgas str.,
Salaspils LV-2169, Latvia.
Email: talis.gaitnieks@silava.lv

Funding Information
Latvian Council of Science, Grant/
Award Number: Ipp-2018/17-24/21; Joint
Stock Company, Grant/Award Number:
S.S-S.L.000z/101/11/13; Forest Sector
Competence Centre of Latvia Ltd, Central
Finance and Contracting Agency, European
Regional Development Fund, Grant/Award
Number: 1.3.1.1/18/A/004

Editor: Asko Lehjälvi

Abstract

Heterobasidion parviporum and *Heterobasidion annosum* are widely distributed root-rot fungi that infect conifers throughout Europe. Infection of conifer stumps by spores of these pathogens can be controlled by treating fresh stumps with a competing non-pathogenic fungus, *Phlebiopsis gigantea*. In this study, growth of three Latvian strains of *P. gigantea* and the biological control agent 'Rotstop' strain was evaluated in stem pieces of Norway spruce, Scots pine, lodgepole pine, Douglas-fir, Weymouth pine, Siberian larch and Sitka spruce. The growth rates of one *H. parviporum* and one *H. annosum* isolate were also measured in the same stem pieces. The growth rate of *P. gigantea* varied greatly in wood of different conifer species. It was higher in the three pine species, lower in Norway spruce and lowest in Sitka spruce and Siberian larch, and in Douglas-fir, this fungus did not grow. The largest area of wood occupied by *P. gigantea* was in lodgepole pine. Growth of Latvian isolates of *P. gigantea* in the wood of *Pinus* and *Picea* species was comparable to that of the Rotstop isolate. Consequently, stump treatment with local *P. gigantea* isolates should be recommended. However, our results suggest that Douglas-fir stump treatment against *Heterobasidion* by *P. gigantea* may be ineffective and other stump treatment methods should be considered.

KEYWORDS

Abies + host genus, *Larix* + host genus, *Picea* + host genus, *Pinus* + host genus, root disease – primary + disease type, stem decay + disease type

1 | INTRODUCTION

Root and stem rot caused by different species of *Heterobasidion* is a serious threat to conifers and causes significant economic losses (Riedfern & Stanlid, 1996). *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. and *Heterobasidion parviporum* Niemelä & Korhonen are widely distributed species in Europe. The former infects mainly Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and other *Pinus* species, and the latter, mostly Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) (Korhonen, Capretti, Kujala, & Stanlid, 1996). In southern Sweden, the incidence of *Heterobasidion* butt rot in Norway spruce stumps at final felling is 30%–47%

(Rönnerberg, Berglund, Johansson, & Cleary, 2018). In mature Norway spruce stands in Latvia and Lithuania, root rot is present in ca. 22% and 20% of trees, respectively (Ariņšova, Gaitnieks, Donis, Stanlid, & Vazaitis, 2011; Vasilauskas, Juska, Vasilauskas, & Stanlid, 2001).

In Latvia, Scots pine forests cover ca. 27% and Norway spruce forests ca. 19% of the total forest area (Jansons, 2017). In the future, however, the proportion of introduced conifer species might increase due to management plans aimed at planting tree species with higher productivity in a warmer climate (Jansons, Matsons, Šinholts, Katrevičs, & Jansons, 2016; Purīns, Matsons, Jansons, & Šinholts, 2016). In this regard, research conducted in Latvia has

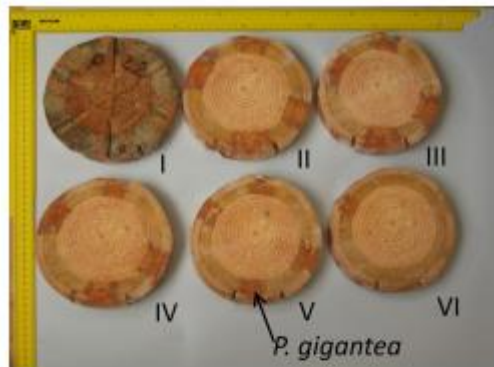


FIGURE 6 Incubated sample discs (I–VI) from *Pinus sylvestris* billet

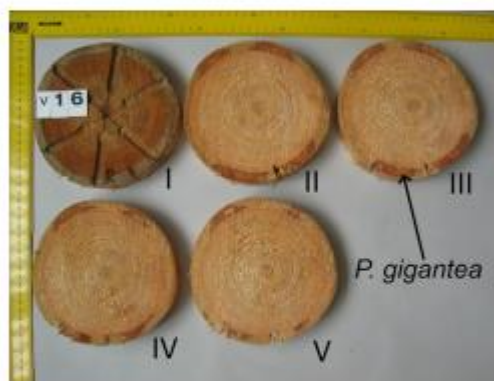


FIGURE 7 Incubated sample discs (I–V) from *Pinus strobus* billet

The case of *L. sibirica* is interesting, since *Heterobasidium* and *P. gigantea* grow slowly in the wood of this species. Several experimental plantations of *Larix* sp. have been established in Latvia (Jansons et al., 2016; Smilga, 1982). Therefore, in further research it would be useful to compare the susceptibility of different *Larix* species to *Heterobasidium* by conducting resistance testing at the tree clone level.

Spruce is economically one of the most important tree species in Latvia. Further research is needed to find spruce reproductive material with increased resistance to root rot and, in addition, to obtain *P. gigantea* isolates that provide highly efficient protection of spruce stumps against *Heterobasidium* infection.

ACKNOWLEDGEMENTS

This work was supported by the Latvian Council of Science funded project 'Investigations on the role of *Phlebiopsis gigantea* in restricting vegetative spread of *Heterobasidium* spp. in stumps of Norway

spruce and Scots pine' [No. Izp-2018/1-0431], and Joint Stock Company 'Latvian State Forests' project 'Investigation of the factors limiting the spread of root rot' [No. 5.5.-5.1./000s/101/11/12]; and in accordance with the contract No. 1.2.1.1/18/A/004 between 'Forest Sector Competence Centre of Latvia' Ltd. and the Central Finance and Contracting Agency, the study 'Development of biological preparation for reducing root rot caused losses in conifer stands' is conducted by LSFRI Silava with support from the European Regional Development Fund (ERDF) within the framework of the project 'Forest Sector Competence Centre of Latvia'. We thank Kari Korhonen and two anonymous referees for valuable comments in improving the quality of manuscript, Kristine Paruma for arranging fieldwork and collecting data, and Dainis Edgars Rungis for language revision.


REFERENCES

- Arhipova, N., Gaitnieks, T., Donis, J., Stenlid, J., & Vasaitis, R. (2011). Butt rot incidence, causal fungi, and related yield loss in *Picea abies* stands of Latvia. *Canadian Journal of Forest Research*, 41, 2337–2345.
- Berglund, M., & Rönnerberg, J. (2004). Effectiveness of treatment of Norway spruce stumps with *Phlebiopsis gigantea* at different rates of coverage for the control of *Heterobasidium*. *Forest Pathology*, 34, 233–243.
- Berglund, M., Rönnerberg, J., Holmer, L., & Stenlid, J. (2005). Comparison of five strains of *Phlebiopsis gigantea* and two *Trichoderma* formulations for treatment against natural *Heterobasidium* spore infections on Norway spruce stumps. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 20, 12–17.
- Cleary, M. R., Arhipova, N., Morrison, D. J., Thomson, I. M., Sturrock, R. N., Vasaitis, R., ... 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. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.05.040>
- Dimitri, L., Zycha, H., & Kliefoth, R. (1971). Studies on the importance of the stump infection by *Fomes annosus* in the spread of root rot of spruce. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 90, 104–117. (In German with English abstract).
- Gaitnieks, T., Brauners, I., Kenigsvalde, K., Zaluma, A., Brūna, L., Jansons, J., ... Vasaitis, R. (2018). Infection of pre-commercially cut stumps of *Picea abies* and *Pinus sylvestris* by *Heterobasidium* spp. – a comparative study. *Silva Fennica*, 52, 7.
- Gonthier, P. (2019). Frequency of stump infections by *Heterobasidium annosum* s.l. and benefits from urea treatments vary with tree species and season in European Alpine forests. *Forest Ecology and Management*, 436, 76–86. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.12.011>
- Gonthier, P., Brun, F., Lione, G., & Nicolotti, G. (2012). Modelling the incidence of *Heterobasidium annosum* butt rot and related economic losses in alpine mixed naturally regenerated forests of northern Italy. *Forest Pathology*, 42, 57–68. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0329.2011.00724.x>
- Gonthier, P., Garbelotto, M., Varese, G. C., & Nicolotti, G. (2001). Relative abundance and potential dispersal range of intersterility groups of *Heterobasidium annosum* in pure and mixed forests. *Canadian Journal of Botany*, 79, 1057–1065.
- Greig, B. J. W. (1962). *Fomes annosus* (Fr.) Cke. and other root-rotting fungi in conifers on ex-hardwood sites. *Forestry*, 35, 164–182. <https://doi.org/10.1093/forestry/35.2.164>
- Greig, B. J. W. (1976). Biological control of *Fomes annosus* by *Paniphoras gigantea*. *European Journal of Forest Pathology*, 6, 65–71. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0329.1976.tb00508.x>



Article

Pinus sylvestris Breeding for Resistance against Natural Infection of the Fungus *Heterobasidion annosum*

Raitis Rieksts-Riekstiņš¹, Pauls Zeltiņš^{1,*} , Virgilijus Baliuckas², Lauma Brūna¹, Astra Zaļuma¹ and Rolands Kāpostiņš¹

¹ Latvian State Forest Research Institute Silava, 111 Rigas street, LV-2169 Salaspils, Latvia; raitis.riekstins@silava.lv (R.R.-R.); lauma.bruna@silava.lv (L.B.); astra.zaluma@silava.lv (A.Z.); rolands.kapostins@silava.lv (R.K.)

² Forest Institute, Lithuanian Centre for Agriculture and Forestry, Department of Forest Tree Genetics and Breeding, Liepu St. 1, Girionys, LT-53101 Kaunas distr., Lithuania; virgilijus.baliuckas@mi.lt

* Correspondence: pauls.zeltins@silava.lv

Received: 28 November 2019; Accepted: 19 December 2019; Published: 22 December 2019



Abstract: Increasing resistance against biotic and abiotic factors is an important goal of forest tree breeding. The aim of the present study was to develop a root rot resistance index for Scots pine breeding and evaluate its effectiveness. The productivity, branch diameter, branchiness, stem straightness, spike knots, and damage from natural infection of root rot in 154 Scots pine open-pollinated families from Latvia were evaluated through a progeny field trial at the age of 38 years. Trees with decline symptoms were sampled for fungal isolations. Based on this information and kriging estimates of root rot, 35 affected areas (average size: 108 m²; total 28% from the 1.5 ha trial) were delineated. Resistance index of a single tree was formed based on family adjusted proportion of live to infected trees and distance to the center of affected area. Heritability for resistance to root rot based on the value of this index, was high (0.37) and comparable to indices of growth traits. Correlations of family breeding estimates between resistance to root rot and the other traits were not significant, except for a weak, yet significant, positive correlation with diameter at breast height and branch diameter. Selection index including only growth traits (height and stem volume) had a negligible effect on damage by root rot. We detected a maximum genetic gain in resistance index of 33.7% when incorporating it into the selection index with positive gains for growth traits (6.5–11.0%). Two-stage selection with prior selection of the most resistant families was not superior to the use of selection index with only rot resistance included. Overall, rot resistance index appeared to be an effective tool in tree breeding for the selection of more resistant families, using the existing trials with natural (uncontrolled) infection

Keywords: selection index; root rot; growth; genetic gain; two-stage selection; heritability

1. Introduction

Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) is one of the most economically important tree species in the Baltic States and Scandinavia. In this region, it is regenerated primarily by planting, and most of all the plant material is a result of tree breeding; seeds for plant production are collected from seed orchards. Thus, it is both relatively straightforward as well as important to improve a particular trait in significant portion of Scots pine stands. Scots pine breeding primarily had been focused on achieving gain in traits related to productivity (height, diameter, volume production), and frost hardiness in the northern part of the region. In these traits, considerable gain has been achieved [1]. However, little has been done in resistance breeding at practically applicable scale; the most prominent activities include selection

Acknowledgments: Study was carried out in Forest competence center (ERDF) project “Technologies for efficient transfer of genetic gain in plant production and forestry” and Latvian state forests (LVM) projects “Tree breeding for selection of superior forest reproductive material”, “Investigation of the factors limiting the spread of root rot”.

Sagatavota publikācija:

Gaitnieks, T., Zaļuma, A., Kenigšvalde, K., Kļaviņa, D., Brauners, I., Piri, T. (2019). Susceptibility of small-diameter Norway spruce understory stumps to *Heterobasidion* spore infection. *Forests*, 10(6), 521. <https://doi.org/10.3390/f10060521>



Article

Susceptibility of Small-Diameter Norway Spruce Understory Stumps to *Heterobasidion* Spore Infection

Talis Gaitnieks ^{1,*}, Astra Zaļuma ¹, Kristīne Kenigšvalde ¹, Dārta Kļaviņa ¹, Indulis Brauners ^{1,2} and Tuula Piri ³

¹ Latvian State Forest Research Institute Silava, Rīgas 111, LV-2169 Salaspils, Latvia; astra.zaluma@silava.lv (A.Z.); kristine.kenigšvalde@silava.lv (K.K.); darta.klavina@silava.lv (D.K.); i.brauners@lvm.lv (I.B.)

² AS "Latvijas valsts meži" Vainodes 1, LV-1004 Rīga, Latvia

³ Natural Resources Institute Finland (Luke), Management and Production of Renewable Resources Latokartanonkaari 9, FI-00790 Helsinki, Finland; tuula.piri@luke.fi

* Correspondence: talis.gaitnieks@silava.lv; Tel.: +371-264-6373-8

Received: 23 May 2019; Accepted: 19 June 2019; Published: 22 June 2019



Abstract: *Heterobasidion* spp. cause economically important losses in conifer forests in the Northern Hemisphere, especially in Norway spruce stands. Freshly cut stumps are the main route for *Heterobasidion* spp. infection. Even small stumps of spruce seedlings are known to be susceptible to spore infection, however, very little is currently known about the susceptibility of small stumps of understory spruce to *Heterobasidion* spore infection. To determine the frequency of spore infections among stumps of understory trees, we analyzed 756 Norway spruce stumps in eight sample plots in eastern Latvia. Understory trees 35–68 years of age, with a stump diameter of 2–10 cm, were felled 33–48 weeks before sampling. In total, 514 (68%) of the spruce stumps were infected by *Heterobasidion* spores. The infection frequency among the plots varied from 56% to 86%. Both infection frequency and stump surface area occupied by *Heterobasidion* positively correlated with stump diameter, but neither correlated with the time span elapsed between felling and sampling. Colonization of trees by a competitor fungus, *Phlebiopsis gigantea* (Fr.) Jülich, was observed in 30 (4%) of investigated stumps, but did not have any effect on the frequency of *Heterobasidion* infections. Our data show that Norway spruce stumps can be highly susceptible to *Heterobasidion* spore infection. In order to control airborne *Heterobasidion* infections, stump treatment should be considered during the sporulation period of *Heterobasidion* spp.

Keywords: *Heterobasidion*; spore infection; understory Norway spruce; *Phlebiopsis gigantea*; *Picea abies*

1. Introduction

Heterobasidion root rot causes considerable silvicultural and economical losses in coniferous forests of the Northern Hemisphere. In Europe alone, the economic losses comprise 500–800 million euros annually [1–3]. Particularly high damage is caused in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) stands, because *Heterobasidion* mycelium can extend for 8–11 m up the stem, decaying the most valuable wood assortments [4,5]. In addition to the reduction of timber yield and quality, *Heterobasidion* root rot is a major cause of growth reduction in Norway spruce stands [6–8]. *Heterobasidion* root rot also increases the risk of diseased stands to storm damage, due to weakened root systems of infected trees [9,10]. In Latvia, Norway spruce covers 17% of the total forest area [11] and ca. 22% of spruce trees are decayed [12]. In 40–120-year-old spruce stands, decay volumes comprise 19.7–91.8 m³ ha⁻¹, which corresponds to 6%–16% of the total stand volumes [12]. The most serious damage occurs in fertile soils, mainly on abandoned agricultural lands, where 52% of spruces are decayed on average [13].

Forests 2019, 10, 521; doi:10.3390/f10060521

www.mdpi.com/journal/forests

Funding: This study was made possible by generous funding and support from the JSC Latvian State Forests project No. 5-5.5_0004_101_16_4 "Investigation of the factors limiting the spread of root rot", Latvian Council of Sciences grant project No. lzp-2018/1-0431 "Investigations on the role of *Phlebiopsis gigantea* in restricting vegetative spread of *Heterobasidion* spp. in stumps of Norway spruce and Scots pine", and European Regional Development Fund's Post-doctoral Research project No. 1.1.1.2/VIAA/2/18/298 "Determining the risk of *Heterobasidion* root-rot and fungal communities in roots of Norway spruce stands on former agricultural land".

EFFECT OF SOIL PROPERTIES ON THE SPREAD OF HETEROBASIDION ROOT ROT

Lauma Brūna¹, Dārta Kļaviņa¹, Kari Korhonen², Astra Zaļuma¹, Natālija Burņeviča¹, and Tālis Gaitnieks¹

¹ Latvian State Forest Research Institute "Silava", 111 Rīgas Str., Salaspils, LV-2169, LATVIA

² Finnish Forest Research Institute Metla, Jokiniemenkuja 1, Box 18, FI-01301, Vantaa, FINLAND

Corresponding author, tallis.gaitnieks@silava.lv

Contributed by Tālis Gaitnieks

*The literature review focuses on the effect of forest soil properties on infection of coniferous trees and stumps by *Heterobasidion* spores and further growth of mycelium from tree to tree. Spread of the fungus is greater in alkaline soil. Forest plantations on former agricultural lands have an increased risk of infection, due to lack of antagonistic soil microorganisms. In Latvia, severe infection of spruce stands by *Heterobasidion* root rot has been observed on peat soils.*

Key words: Annosus root rot, mycelium growth, primary infection, secondary infection.

INTRODUCTION

The disease *Heterobasidion* root rot is caused by a number of fungal species belonging to the genus *Heterobasidion*. Two species — *H. annosum* (Fr.) Bref. and *H. parviporum* Niemelä & Korhonen — occur in Scandinavia, Finland and the Baltic countries (Korhonen *et al.*, 1992; Piri, 2003). Both species can attack Norway spruce and Scots pine, but root and butt rot of spruce is caused mainly by *H. parviporum* and root rot of pine by *H. annosum* (Korhonen and Piri, 2003; Arhipova *et al.*, 2011a).

Heterobasidion root rot causes serious economic losses in conifer forests (Woodward *et al.*, 1998; Korhonen and Holdenrieder, 2005; Garbelotto and Gonthier, 2013). In spruce stands of Latvia, on average 23% of mature trees are infected, and economical losses caused by *Heterobasidion* to forestry be up to 4800 euro per hectare (Gaitnieks *et al.*, 2008). *Heterobasidion* can live in infected trees or stumps for decades, being a long-term infection source for new tree generation (Piri, 1996; Möykkynen and Pukkala, 2010). Spread of *Heterobasidion* takes place via spores that germinate on fresh stump surfaces and injured trees (primary infection), and by mycelial growth along roots from tree to tree (secondary infection) (Redfern and Stenlid, 1998; Stenlid and Redfern, 1998). Secondary infection is possible only if roots of two trees are in close contact with each other, because growth of *Heterobasidion* outside roots in soil is very restricted and depends on soil properties. Hence it is impor-

tant to know the soil characteristics in managed forests in order to restrict the spread of *Heterobasidion* in a tree stand, to choose the optimal forest management strategy for forests infected by *Heterobasidion*, and to decrease the infection risk in the new tree generation.

GROWTH OF *HETEROBASIDION* MYCELIUM IN SOIL

Several investigations have shown that growth of *Heterobasidion* in soil is very limited, if it occurs at all (Stenlid and Redfern, 1998; Garbelotto and Gonthier, 2013; Gonthier and Thor, 2013). A. Vasiliauskas (1989) points out that soil properties do not have direct influence on the spread of *Heterobasidion* because it takes place in roots. Successful transfer of *Heterobasidion* from an infected spruce to a healthy one takes place if the contacting roots are at least 2–3 centimetres in diameter, according to published data, reviewed by Korhonen and Stenlid (1998). Nevertheless, several authors (J. Stenlid, Z. Sierota, R. Vasaitis, personal communication) point out that mycelium of *Heterobasidion* can infect roots of nearby growing spruce if root diameter in the contact zone is as small as five millimetres. Pine roots with even smaller diameter (down to 0.3 cm) can be infected (Rishbeth, 1951b).

Under suitable conditions fruitbodies of *Heterobasidion* can develop in the litter layer (Negrutskii, 1986; Rishbeth,

CONCLUSIONS AND FURTHER PROSPECTS

Overall, the examples presented above show that the impact of soil properties on *Heterobasidion* root rot is quite complex. The spreading of this disease both by spores and mycelial growth is greatly affected by soil properties.

High pH and mineral nutrient content in soil are properties that favour the spread of *Heterobasidion* root rot in a tree stand. The spread is particularly fast in pine plantations established on agricultural lands. In such soils, *Trichoderma* species and other antagonistic organisms against *Heterobasidion* occur less frequently compared to forest soil. Increased humus content in soil decreases tree root infection by *Heterobasidion*; nevertheless, extensive spread of *Heterobasidion* has been observed in several spruce stands on peat soils in Latvia. Soil properties like aeration, mechanical composition, nutrient content etc. can have a direct impact on the growth of *Heterobasidion* in the root system of forest trees. In addition, soil indirectly influences spread of *Heterobasidion* by providing more or less favourable conditions for fruitbody development and spore production, and by affecting the flow of water carrying spores of *Heterobasidion* in soil. Finally, the impact of soil on the vitality of trees should also be noted because it determines the resistance of trees against pathogens.

In further studies, growth of *Heterobasidion* in spruce roots (including roots of small dimension stumps) on mineral and organic soils should be evaluated. An effective way to reduce root rot in severely infected areas is stump removal (Vasaitis *et al.*, 2008; Cleary *et al.*, 2013). However, this procedure changes biotic and abiotic properties of soil. Therefore, the possible risks of stump removal should be carefully assessed, concerning changes in flora, fauna and fungal community.

ACKNOWLEDGEMENTS

This study was financially supported by National Research Programme project No. 2014.10-4/VPP-6/6, JSC Latvia's State Forests projects No. 5-5.5_0004_101_16_4 and 5-5.5_006_101_16_6, and Latvian Council of Sciences project No. lzp-2018/1-0431.



Efficacy of *Phlebiopsis gigantea* against *Heterobasidion* conidiospore and basidiospore infection in spruce wood

Lauma Brūna⁽¹⁾,
Dārta Kļaviņa⁽¹⁾,
Astra Zaļuma⁽¹⁾,
Kristīne Kenigsvalde⁽¹⁾,
Natālija Burņeviča⁽¹⁾,
Vizma Nikolajeva⁽²⁾,
Tālis Gaitnieks⁽¹⁾,
Tuula Piri⁽³⁾

Treatment of freshly cut stumps with biological control agents containing *Phlebiopsis gigantea* spores effectively restricts the spread of new *Heterobasidion* infections in conifer forests. To test the control efficacy of different *P. gigantea* strains, conifer stumps or billets cut from tree stems can be artificially infected with asexual *Heterobasidion* conidiospores or sexual basidiospores or left for natural basidiospore infection. Currently, no information is available about whether the control efficiency of *P. gigantea* in Norway spruce wood is affected by *Heterobasidion* spore type. In the present study, the impact of four *P. gigantea* strains (including the commercial product Rotstop®) on initiation and development of *Heterobasidion* basidiospore and conidiospore infections as well as the relationship between the area occupied by *P. gigantea* and control efficacy were analysed in spruce billets. The mean size of the area occupied by *P. gigantea* was larger, and the efficacy of *P. gigantea* against *Heterobasidion* was significantly higher in billets left for natural basidiospore infection compared to treatment with *Heterobasidion* conidiospore suspension. The control efficacy against *Heterobasidion* infection was high, although only a small area of the billet surface was occupied by *P. gigantea* and even when there was no visible discoloration caused by *P. gigantea* infection on wood surfaces.

Keywords: *Picea abies*, Billets, Conidiospores, Basidiospores

Introduction

Infection of freshly cut stump surfaces by airborne spores is the most common way of *Heterobasidion* species establishment into previously uninfected conifer stands. From infected stump roots, the fungus spreads to adjacent healthy trees causing root and butt rot in the residual stand (Redfern & Stenlid 1998, Witzell et al. 2011). An effective way to restrict *Heterobasidion* spore infections of conifer stumps is to

chemical control agents (Holdenrieder & Greig 1998, Pratt et al. 1998). Biological preparations containing asexual spores of *Phlebiopsis gigantea* – an antagonist of *Heterobasidion* species – are very effective in pine stumps but can be less effective in spruce stumps (Sun et al. 2009 and literature therein). However, good control efficiency can also be achieved in spruce wood when the spore concentration of treatment suspension is high, i.e., 5 million

Field testing of the efficiency of *P. gigantea* strains is usually done in stumps at sites with natural *Heterobasidion* spore infection (Korhonen et al. 1994, La Porta et al. 2003, Berglund & Rönnerberg 2004, Annesi et al. 2005, Berglund et al. 2005, Nicolotti & Gonthier 2005, Rönnerberg et al. 2006, Covert et al. 2013, Kenigsvalde et al. 2016). However, under *in vivo* conditions, the results can be influenced by several factors such as erratic densities of airborne *Heterobasidion*

Acknowledgements

The authors thank Kari Korhonen for valuable comments, and Dainis Edgars Rungis for language revision. The authors gratefully thank to three anonymous referees for their suggestions to improve manuscript quality.

Study was financially supported by Joint stock company “Latvia’s State Forests” project No. 5-5.5_0004_101_16_4 “Investigation of the factors limiting the spread of root rot”, Latvian Council of Science fund-

Gaitnieks T. *et al.* 2020. Natural infection and colonization of pre-commercially cut stumps of *Picea abies* and *Pinus sylvestris* by *Heterobasidion* rot and its biocontrol fungus *Phlebiopsis gigantea*. *Biological Control*, 143, 7pp. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2020.104208>



Natural infection and colonization of pre-commercially cut stumps of *Picea abies* and *Pinus sylvestris* by *Heterobasidion* rot and its biocontrol fungus *Phlebiopsis gigantea*



Tālis Gaitnieks^a, Astra Zaļuma^{a,*}, Kristīne Kenigvalde^a, Lauma Brūna^a, Dārta Kļaviņa^a, Natālija Burņeviča^a, Jan Stenlid^b, Libor Jankovský^c, Rimvydas Vasaitis^b

^a Latvian State Forest Research Institute "Silava", 111 Rigas str., Salaspils, LV-2169, Latvia

^b Swedish University of Agricultural Sciences (SLU), Department of Forest Mycology and Plant Pathology, P.O. Box 7026, SE-75007 Uppsala, Sweden

^c Mendel University in Brno, Department of Forest Protection and Wildlife Management Zemědělská 3, 61300 Brno, Czech Republic

ARTICLE INFO

Keywords:

Heterobasidion spp.
Biological control agent
Root rot
Wood decay
Norway spruce
Scots pine

ABSTRACT

Fungi from the genus *Heterobasidion* are among the most important pathogens of forest trees in Northern Hemisphere causing root rot and wood decay, while *Phlebiopsis gigantea* is a very common saprotrophic wood decay fungus. Both fungi are primary colonizers of freshly cut conifer stumps (through which *Heterobasidion* spp. accomplishes primary infections of tree root systems), thus both fungi are competing for the substrate. To date, *P. gigantea* is widely used as *Heterobasidion* spp. biocontrol agent. Hypothesis has been proposed that natural colonization of stumps by *P. gigantea* might also to some extent restrict infections by the pathogen. The main aim of the study was to assess the potential of natural infections of *P. gigantea* to restrict infection and spread of *Heterobasidion* spp. in *Picea abies* and *Pinus sylvestris* stumps. In total, 793 *P. abies* stumps and 1158 *P. sylvestris* stumps were examined in 24 sample plots located in the eastern part of Latvia. Of these, 325 (41.0%) *P. abies* stumps were infected by *Heterobasidion* spp., and 59 (7.4%) by *P. gigantea*, and 168 (14.5%) *P. sylvestris* stumps were infected by *Heterobasidion* spp., and 846 (73.1%) by *P. gigantea*. In *P. abies*, the observed *Heterobasidion* spp. infection frequencies were significantly ($p < 0.05$) higher than those of *P. gigantea*, while the respective situation in *P. sylvestris* was reverse and *P. gigantea* infections were more frequent ($p < 0.05$). The mean surface area colonized by *Heterobasidion* spp. in *P. abies* and *P. sylvestris* stumps was 5.7 and 5.3 cm² and did not differ significantly (mean coverage of stump surface area respectively 18% and 13%; $p = 0.41$). In contrast, the mean surface area colonized by *P. gigantea* was significantly different in the two tree species, respectively, 3.9 and 21.3 cm² (16% and 59%; $p < 0.05$). The mean surface area colonized by *Heterobasidion* spp. in *P. abies* stumps was significantly larger ($p < 0.05$) than the area colonized by *P. gigantea*, while conversely, the mean area colonized by *P. gigantea* in *P. sylvestris* stumps was significantly larger ($p < 0.001$) than that colonized by *Heterobasidion* spp. Both fungi were co-occurring in *P. abies* stumps in 33 cases (4.2% of all investigated stumps), and in *P. sylvestris* stumps in 138 cases (11.9%). There were no correlations between the sizes of colonized areas of *Heterobasidion* spp. and *P. gigantea* in *P. abies* stumps ($r = 0.06$; $p = 0.76$), or *P. sylvestris* stumps ($r = 0.009$; $p = 0.27$). In conclusion, the results of this study strongly suggest that even in stumps of *P. sylvestris*, that otherwise are much preferred for natural colonization by airborne spores of the biocontrol agent *P. gigantea*, natural colonization by *P. gigantea* is not able to restrict infections by *Heterobasidion* spp. This clearly indicates that for effective biocontrol of *Heterobasidion* spp. infections, the necessity for thorough treatment coverage of cut *P. abies* and *P. sylvestris* stumps at early stages of plantation management, during pre-commercial thinning.

Acknowledgements

This work was supported by the European Regional Development Fund (ERDF) in accordance with the contract No. 1.2.1.1/18/A/004 (study "Development of biological preparation for reducing root and butt rot caused losses in conifer stands") between "Forest Sector Competence Centre of Latvia" Ltd. and the Central Finance and Contracting Agency, the study"; and by the Latvian Council of Science, project no lzp-2018/1-0431 ("Investigations on the role of *Phlebiopsis gigantea* in restricting vegetative spread of *Heterobasidion* spp. in stumps of Norway spruce and Scots pine"); and by the JSC "Latvian State Forests" project 5-5.5_0004_101_16_4 ("Investigation of the factors limiting the spread of root rot"). R. Vasaitis acknowledges the support by EU European Structural and Investment Funds, Operational Programme Research, Development and Education, and the Ministry of Education, Youth and Sports of the Czech Republic.

We are grateful to LSFRI Silava employees that participated in investigation, special thanks go to Agrita Kenigšvalde, Jānis Donis as well to Dainis Edgars Ruņģis for language revision.

13. LITERATŪRA

- Arhipova, N., Gaitnieks, T., Donis, J., Stenlid, J., Vasaitis, R. (2011). Butt rot incidence, causal fungi and related yield loss in *Picea abies* stands of Latvia. *Canadian Journal of Forest Research*, 41: 2337 - 2345.
- Bardgett, R. D., and van der Putten, W. H. (2014). Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature* 515, 505–511. doi: 10.1038/nature13855
- Bendz-Hellgren, M., Brandtberg, P.O., Johansson, M., Swedjemark, G., Stenlid, J. (1999). Growth rate of *Heterobasidion annosum* in *Picea abies* established on forest land and arable land. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 14: 402-407.
- Bendz-Hellgren, M., Lipponen, K., Solheim, H., Thomsen, I. (1998). The Nordic Countries. – In: Woodward, S., Stenlid, J., Karjalainen, R., Hütermann, A. (eds.) *Heterobasidion annosum: biology, ecology, impact and control*. CAB International, Wallingford, UK, 333-345.
- 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.
- Dalman, K. 2010. *Heterobasidion* root rot. Genetical mapping of virulence and evolutionary history. Doctoral thesis. Uppsala, Swedish University of Agricultural Sciences, 67 pp.
- Dukes, J. S., Pontius, J., Orwig, D., Garnas, J. R., Rodgers, V. L., Brazeel, N., Cooke, B., Theoharides, K. A., Stange, E. E., Harrington, R., Ehrenfeld, J., Gurevitch, J., Lerda, M., Stinson, K., Wick, R., Ayres, M. 2009. Responses of insect pests, pathogens, and invasive plant species to climate change in the forests of northeastern North America: what can we predict? *Canadian Journal of Forest Research*, 39: 231–248.
- Gaitnieks T., Brauners I., Kenigšvalde K., Zaļuma A., Brūna L., Jansons J., Burņeviča N., Lazdiņš A., Vasaitis R. (2018). Infection of pre-commercially cut stumps of *Picea abies* and *Pinus sylvestris* by *Heterobasidion* spp. – a comparative study. *Silva Fennica* vol. 52 no. 1 article id 9911. 7 p. <https://doi.org/10.14214/sf.9911>
- Guillaumin J. J., Legrand P. 2013. Armillaria root rots. — In: Gonthier P., Nicolotti G. (ed.), *Infectious forest diseases*, Wallingford, United Kingdom, CABI Publishing: 159 — 177.
- Gonthier, P., Thor, M. (2013). Annosus root and butt rots. – In: Gonthier, P., Nicolotti, G. (eds.) *Infectious Forest Diseases*. Wallingford: CAB International, 128.–158.

- Gunulf, A., Mc Carthy, R., Rönnerberg, J. (2012). Control efficacy of stump treatment and influence of stump height on natural spore infection by *Heterobasidion* spp. of precommercial thinning stumps of Norway spruce and birch. *Silva Fennica*, 46 (5): 655–665.
- Kile G. A., McDonald G. I., Byler J. W. (1991). Ecology and disease in natural forests. – In: Shaw C. G. ., Kile G. A. *Armillaria* root disease, Washington, D.C., United States Department of Agriculture: 102 – 121.
- Korhonen, K., Delatour, C., Greig, B.J. W., Schönar, S. 1998. Silvicultural control. In: *Heterobasidion annosum: biology, ecology, impact and control*. Woodward, S., Stenlid, J., Karjalainen, R., Hüttermann, A. (eds.). Wallingford: CAB International, b, 283.-315
- Korhonen, K., Piri, T. (2003). How to regenerate Norway spruce on sites infested by *Heterobasidion*? – In: Thomsen, I.M. (ed.). *Forest health problems in older forest stands. Proceedings of the Nordic/Baltic Forest Pathology Meeting, Denmark, September 2002.* Danish Centre for Forest, Landscape and Planning Reports, 13: 21–29.
- Korhonen, K., Stenlid, J. 1998. Biology of *Heterobasidion annosum*. In: Woodward, S., Stenlid, J., Karjalainen, R., Hüttermann, A. (eds.) *Heterobasidion annosum: biology, ecology, impact and control*. Wallingford: CAB International, 43-70 pp.
- Kubiak K., Zolciak A., Damszel M., Lech P., Sierota Z. (2017). *Armillaria* Pathogenesis under Climate Changes. – *Forests*, 8 (4), 100.
- Kurkela T. (2002). Crown condition as an indicator of the incidence of root rot caused by *Heterobasidion annosum* in Scots pine stands. *Silva Fennica* , 36, 2 id 537. <https://doi.org/10.14214/sf.537>
- Łakomy, P., Cieślak, R. 2008. Early infection of *Fagus sylvatica* by *Heterobasidion annosum sensu stricto*. *Forest pathology*, 38(5): 314.-319.
- Lygis, V., Vasiliauskas, R., Stenlid, J. 2004. Planting *Betula pendula* on pine sites infested by *Heterobasidion annosum: disease transfer, silvicultural evaluation, and community of wood-inhabiting fungi*. *Canadian Journal of Forest Research*, 34: 120–130.
- Müller, M.M., Heinonen, J., Korhonen, K. (2007). Occurrence of *Heterobasidion* basidiocarps on cull pieces of Norway spruce left on cutting areas and in mature spruce stands. *Forest Pathology*, 37: 374–386.
- Nicolotti, G., Gonthier, P. (2005). Stump treatment against *Heterobasidion* with *Phlebiopsis gigantea* and some chemicals in *Picea abies* stands in the western Alps. *Forest Pathology*, 35: 365–374.

- Nilsson, R. H., Anslan, S., Bahram, M., Wurzbacher, C., Baldrian, P., and Tedersoo, L. (2019). Mycobiome diversity: high-throughput sequencing and identification of fungi. *Nat. Rev. Microbiol.* 17, 95–109. doi: 10.1038/s41579-018-0116-y
- Ottosson, E. (2013). Succession of wood-inhabiting fungal communities. Doctoral thesis, Uppsala, Sweden. Swedish University of Agricultural Sciences, 61 pp.
- 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.
- Progar, R.A., Schowalter, T.D., Freitag, C.M., Morrell, J.J. (2000). Respiration from coarse woody debris as affected by moisture and saprotroph functional diversity in Western Oregon. *Oecologia*, 124 (3): 426-431.
- Redfern, D. B. (1998). The effect of soil on root infection and spread by *Heterobasidion annosum*. In Proceedings of the Ninth International Conference on Root and Butt Rots, Carcans, France, September 1997. Edited by C. Delatour, J. J. Guillaumin, B. Lung-Escarmant, and B. Marçais. INRA Colloques 89: pp. 267-273.
- Rieksts-Riekstiņš, R., Zeltiņš, P., Baliuckas, V., Brūna, L., Zaļuma, A., Kāpostiņš, R. (2020). *Pinus sylvestris* breeding for resistance against natural infection of the fungus *Heterobasidion annosum*. *Forests*, 11(1), 23: doi:10.3390/f11010023
- Sterkenburg, E., Clemmensen, K. E., Lindahl, B. D., and Dahlberg, A. (2019). The significance of retention trees for survival of ectomycorrhizal fungi in clear-cut Scots pine forests. *J. Appl. Ecol.* 56, 1367–1378. doi: 10.1111/1365-2664.13363
- Stivriņa, B., Kenigsvalde, K., Gaitnieks, T. (2010). Lielu dimensiju ciršanas atlieku ietekme uz *Heterobasidion* spp. infekcijas izplatību. *Mežzinātne*, 22 (55): 88–102.
- Tedersoo L, Anslan S, Bahram M, Drenkhan R, Pritsch K, Buegger F, Padari A, Hagh-Doust N, Mikryukov V, Gohar D, Amiri R, Hiiesalu I, Lutter R, Rosenvald R, Rähn E, Adamson K, Drenkhan T, Tullus H, Jürimaa K, Sibul I, Otsing E, Põlme S, Metslaid M, Loit K, Agan A, Puusepp R, Varik I, Kõljalg U and Abarenkov K (2020) Regional-Scale In-Depth Analysis of Soil Fungal Diversity Reveals Strong pH and Plant Species Effects in Northern Europe. *Front. Microbiol.* 11:1953. doi: 10.3389/fmicb.2020.01953
- Van der Putten, W. H. (2013). Climate change, aboveground-belowground interactions, and species' range shifts. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2013:43. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-110411-160423
- Vasaitis, R., Stenlid, J., Thomsen, I.M., Barklund, P., Dahlberg, A. (2008). Stump removal to control root rot in forest stands. A literature study. *Silva Fennica*, 42(3): 457-483.

- Vasiliauskas, A.(1989). Root fungus (*Heterobasidion annosum*) and the resistance of coniferous forest ecosystems. Mokslas Publishers, Vilnius. [In Russian with English summary.
- Wang, L.; Zhang, J.; Drobyshch, I.; Cleary, M.; Rönnberg, J. (2014). Incidence and impact of root infection by *Heterobasidion* spp., and the justification for preventative silvicultural measures on Scots pine trees: A case study in southern Sweden. *Forest Ecology and Management*, 315, 153–159.
- Westlund, A., Nohrstedt, H. (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.
- Zaļuma, A., Gailis, A., Burņeviča, N., Gaitnieks, T. (2016). Susceptibility to *Heterobasidion annosum* s.l. in *Picea abies* and *Pinus sylvestris* seedlings of various origin. *Proceedings of the Latvian Academy of Sciences. Section B*. 70 (1): 29–33.
- Zaļuma, A., Muižnieks, I., Gaitnieks, T. Burņeviča,, Jansons, Ā., Jansons, J., Stenlid, J., Vasaitis, R. (2019.) Infection and spread of root rot caused by *Heterobasidion* spp. in *Pinus contorta* plantations in Northern Europe: three case studies. *Canadian Journal of Forest Research*, 49(8), 969-977. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2018-0507>