

LATVIJAS UNIVERSITĀTE  
BIOLOĢIJAS FAKULTĀTE  
BOTĀNIKAS UN EKOLOĢIJAS KATEDRA

*PHLEBIOPSIS GIGANTEA* IETEKME UZ  
*HETEROBASIDION* SPP. AUGĻĶERMĒŅU ATTĪSTĪBU  
SKUJU KOKU KOKSNĒ

Bakalaura darbs

Autore: Magdalēna Grosberga

Stud. apl. nr.: mg16080

Darba vadītāji: Mag. biol. Lauma Brūna

Dr. biol. Prof. Guntis Brūmelis

RĪGA 2019

## KOPSAVILKUMS

Sakņu piepe *Heterobasidion* spp. ir būtisks saimniecisko skuju koku mežu patogēns, kas izraisa dzīvu koku trupi un rada lielus ekonomiskos zaudējumus. Būtiska nozīme sakņu piepes attīstībai un izplatībai ir trupējušas koku atliekas un celmi, uz kuriem attīstās sēnes augļķermeņi un izplata sporas. Sēnes izplatības ierobežošanai, tiek pielietoti dažādi augu aizsardzības līdzekļi un apsaimniekošanas metodes. Kā viens no efektīvākajiem un videi draudzīgākajiem preparātiem, kas tiek pielietots Eiropas un arī Latvijas mežos ir lielās pergamentsēnes *Phlebiopsis gigantea* sporas saturošs aizsardzības līdzeklis ar kuru kopšanas cirtē tiek apstrādāti svaigi zāgēti skuju koku celmi.

Šī darba mērķis bija novērtēt sakņu piepes augļķermeņu attīstību uz lielu dimensiju mežistrādēs atliekām un celmiem pēc to apstrādes ar lielās pergamentsēnes sporu suspensiju. Darbā analizētas 431 lielu dimensiju mežistrādes atliekas un 120 egļu celmi. Sešus gadus pēc eksperimenta ierīkošanas, novērtēta lielās pergamentēnes sporu suspensijas ietekme uz sakņu piepes jauno augļķermeņu attīstību trupējušā un veselā koksne, kā arī uz mežistrādes atliekām ar mizas bojājumiem.

Bakalaura darba izstrādes laikā noskaidrots, ka *P. gigantea* sporas saturošas suspensijas izmantošanai ir būtiska nozīme veselu egļu celmu aizsardzībā pret *Heterobasidion* spp., savukārt tās izmantošana būtiski neietekmē *Heterobasidion* spp. augļķermeņu veidošanos uz trupējušiem celmiem. Sešus gadus pēc lielu dimensiju mežistrādes atlieku apstrādes ar *P. gigantea* sporu suspensiju, *P. gigantea* būtiski neietekmē *Heterobasidion* spp. augļķermeņu veidošanos uz trupējušām mežistrādes atliekām. Novērota būtiski mazāka *Heterobasidion* spp. augļķermeņu attīstība uz sākotnēji veselām mežistrādes atliekām, kas apstrātātas ar *P. gigantea* sporu suspensiju.

Atslēgas vārdi: *Heterobasidion* spp., *Phlebiopsis gigantea*, mežistrādes atliekas, egļu celmi, mizas bojājumi, trupe.

## SUMMARY

Grosberga M. 2019. *Phlebiopsis gigantea* impact on *Heterobasidion* spp. fruit bodies development in conifer wood.

*Heterobasidion* spp. is an important pathogen of coniferous forests; it causes a living tree rot and causes economic losses. Decayed tree stumps and CWD (coarse woody debris) play an important role in the development and spread of infection, as they are the substrate for fungi development and spore dispersal. Various preparations and management methods are used to limit distribution of *Heterobasidion* spp. One of the most effective and environmentally friendly preparations used for treatment of freshly cut conifer stumps in European and Latvian forests contains spores of *Phlebiopsis gigantea*.

The aim of this work was to evaluate the development of *Heterobasidion* spp. in large-scale CWD and stumps after treatment with *P. gigantea* spore suspension. In the work a total of 431 large spruce log fragments and 120 spruce stumps were analyzed and studied. Six years after the experiment, the effect of *P. gigantea* spore suspension on the development of *Heterobasidion* spp. fruit bodies was evaluated in decayed and healthy stumps and logs, as well as on logs with and without bark damages.

The results showed that treatment with *P. gigantea* spore suspension was effective for treated non-decayed logs without bark damage and stumps, but did not significantly affect the development of *Heterobasidion* spp. fruit bodies on decayed logs. Bark damage to logs did not significantly affect the formation of *Heterobasidion* spp. fruiting bodies, irrespective of their treatment with the *P. gigantea* spore suspension.

Keywords: *Heterobasidion* spp., *Phlebiopsis gigantea*, logs, spruce stumps, bark damage, rot.

# SATURS

<b>IEVADS</b> .....	6
<b>1. LITERATŪRAS APRAKSTS</b> .....	7
1.1. Sakņu piepes <i>Heterobasidion spp.</i> raksturojums .....	7
1.1.1. <i>Heterobasidion spp.</i> kompleksā ietilpstošās sugas .....	7
1.1.2. <i>Heterobasidion spp.</i> augļķermeņu raksturojums .....	8
1.1.3. Izplatīšanās un koksnes inficēšana.....	9
1.1.4. Primārā izplatīšanās .....	10
1.1.5. Sekundārā izplatīšanās .....	11
1.1.6. Augsnes nozīme infekcijas izplatībā.....	11
1.1.7. <i>Heterobasidion spp.</i> inficētu koku diagnosticēšana.....	11
1.2. <i>Heterobasidion spp.</i> radītie zaudējumi .....	12
1.2.1. Sakņu piepes ietekme saimnieciskajos mežos .....	12
1.2.2. <i>Heterobasidion spp.</i> ierobežošanas metodes.....	12
1.3. <i>Phlebiopsis gigantea</i> raksturojums .....	14
1.3.1. <i>P. gigantea</i> bioloģija un ekoloģija .....	14
1.3.2. <i>P. gigantea</i> pielietojums celmu aizsardzībā pret <i>Heterobasidion spp.</i> .....	15
<b>2. MATERIĀLI UN METODES</b> .....	17
2.1. Pētījuma vietas raksturojums .....	17
2.2. Lauku darbu metodika.....	18
2.3. Datu ievākšana .....	20
2.4. Datu apstrāde un analīze .....	21
<b>3. REZULTĀTI</b> .....	22
3.1. <i>P. gigantea</i> sporu suspensijas ietekme uz sporulējošu <i>Heterobasidion spp.</i> augļķermeņu attīstību uz trupējušiem un netrupējušiem egļu celmiem .....	22
3.1.1. <i>Heterobasidion spp.</i> augļķermeņu izvietojums uz trupējušiem un veselīem celmiem .....	23
3.2. <i>P. gigantea</i> sporu suspensijas ietekme uz sporulējošu <i>Heterobasidion spp.</i> augļķermeņu attīstību uz trupējušām un veselām lielu dimensiju mežistrādes atliekām ....	23
3.3. <i>P. gigantea</i> sporu suspensijas ietekme uz aktīvi sporulējošu <i>Heterobasidion spp.</i> augļķermeņu attīstību uz trupējušām un veselām lielu dimensiju mežistrādes atliekām ar mizas bojājumiem.....	24
<b>4. DISKUSIJA</b> .....	26
4.1. <i>P. gigantea</i> sporu suspensijas ietekme uz <i>Heterobasidion spp.</i> augļķermeņu attīstību uz trupējušiem un veselīem egļu celmiem.....	26
4.2. . <i>P. gigantea</i> sporu suspensijas ietekme uz <i>Heterobasidion spp.</i> augļķermeņu attīstību uz trupējušām un veselām mežistrādes atliekām .....	27
4.3. <i>P. gigantea</i> sporu suspensijas ietekme uz <i>Heterobasidion spp.</i> augļķermeņu attīstību uz trupējušām un veselām mežistrādes atliekām ar mizas bojājumiem .....	27

<b>5. SECINĀJUMI .....</b>	<b>29</b>
<b>6. PATEICĪBAS .....</b>	<b>30</b>
<b>7. LITERATŪRAS SARAĶSTS.....</b>	<b>31</b>

## IEVADS

Sakņu piepe *Heterobasidion* spp. izraisa skuju koku sakņu trupī un ir zināma kā viens no nozīmīgākajiem saimniecisko skuju koku mežaudžu patogēniem. Sēne kolonizē dzīvu skuju koku koksni, kā arī svaigi zāgētus celmus un ciršanas atliekas (Hodges 1969). Tās izraisītie ekonomiskie zaudējumi saimnieciskajos skuju koku mežos Eiropā mērāmi 790 miljonu eiro gadā (Woodward *et al.* 1998), bet Latvijā 800-4790 eiro uz hektāru, atkarībā no audzes vecuma un krājas (Gaitnieks *et al.*, 2008).

Liela nozīme sēnes izplatībai ir auglķermeņiem, kas veidojas uz trupējušas skuju koku koksnes (celmiem, mežistrādes atliekām, izgāztiem kokiem) (Müller *et al.* 2007). Tajos attīstās bazīdijsporas, kas inficē veselās, infekcijas neskartās mežaudzes (Stivriņa u.c. 2010). Tādēļ ir svarīgi izprast *Heterobasidion* spp. auglķermeņu veidošanos ietekmējošos faktoros, kā arī to ierobežošanas metodes.

Viena no efektīvākajām metodēm, kā ierobežot *Heterobasidion* spp. infekciju, ir bioloģisko preparātu izmantošana (Rishbeth 1959). Šobrīd Eiropā un arī Latvijā (kopš 2007. gada) tiek pielietots Somijā ražotais preparāts "Rotstop", kura sastāvā ir lielās pergamentsēnes *Phlebiopsis gigantea* sporas (Kenigsvalde u.c. 2011). *Heterobasidion* spp. un *P. gigantea* dabā ir savstarpējie konkurenti, jo abas sēnes kolonizē svaigu skuju koku koksni (Holdenrieder, Greig 1998; Korhonen, Stenlid 1998). Ir svarīgi izprast, cik liela ir *P. gigantea* sporas saturošu aizsardzības līdzekļu nozīme aizsardzībā pret *Heterobasidion* spp. ierosināto infekciju.

Bakalaura darba mērķis bija novērtēt sakņu piepes *Heterobasidion* spp. auglķermeņu attīstību uz lielu dimensiju mežistrādēs atliekām un celmiem pēc to apstrādes ar lielās pergamentsēnes *Phlebiopsis gigantea* sporu suspensiju.

Darba uzdevumi:

1. Salīdzināt *Heterobasidion* spp. auglķermeņu attīstību uz trupējušiem egļu celmiem ar un bez apstrādes ar *P. gigantea* sporu suspensiju;
2. Analizēt *Heterobasidion* spp. auglķermeņu attīstību uz lielu dimensiju trupējušām egles koksnes mežistrādes atliekām, kas apstrādātas ar *P. gigantea* sporu suspensiju;
3. Novērtēt mizas bojājumu ietekmi uz *Heterobasidion* spp. auglķermeņu attīstību.

# 1. LITERATŪRAS APRAKSTS

## 1.1. Sakņu piepes *Heterobasidion spp.* raksturojums

*Heterobasidion annosum sensu lato* (s.l.) ir sēņu komplekss, kurā ietilpstošās sugas, kas sastopamas ziemeļu puslodes skujkoku mežos (Garbelotto, Gonthier 2013). Šis komplekss sastāv no vairākām radniecīgām grupām, kurām ir atšķirīgs izplatības areāls, koku saimnieksugas un auglķermeņu morfoloģiskās īpašības (Stokland 2012).

*Heterobasidion spp.* ir viens no būtiskākajiem skujkoku patogēniem ziemeļu mērenajos reģionos, īpaši Eiropā (Asiegbu, Adomas 2005). Latvijā *Heterobasidion spp.* ir visbūtiskākais skujkoku patogēns, kas izraisījis nopietnus koksnes zaudējumus saimnieciskajos skujkoku mežos (Grantiņa, Šica 2000). Konstatēts, ka Latvijas egļu audzēs vidēji 22% egļu ir inficētas (Arhipova, Gaitnieks 2008).

### 1.1.1. *Heterobasidion spp.* kompleksā ietilpstošās sugas

*Heterobasidion* ģints sastāvā savulaik ietilpa šādas taksonomiskās sugas – *H. annosum*, *H. araucariare*, *H. insulare*, *H. pahangense* un *H. irregulare*, tomēr pēdējie atklājumi liecina, ka sugu skaits ir palielinājies, jo *H. annosum* un *H. insulare* ir sugu komplekss (Garbelotto, Gonthier 2013). Šobrīd atzītas ir vienpadsmit *Heterobasidion spp.* sugas (Jang, Jang 2014).

Eiropā klasificētas trīs *Heterobasidion spp.* sugas: *H. annosum*; *H. parviporum*; *H. abietinum*, attiecīgi priedi, egli un baltegli apdzīvojošas sugas (Asiegbu *et al.* 2005). *Heterobasidion annosum* galvenokārt kolonizē priedes koksni, bet bieži konstatēta arī uz citiem kailsēkļiem (egļēm, kadiķiem), kā arī segsēkļiem (Korhonen, Stenlid 1998). Sakņu piepes izplatības areāls ietver visu Eiropu, izņemot ziemeļu mežus, kā arī atsevišķus Sibīrijas reģionus (Schmidt 2006). *Heterobasidion parviporum* Niemelä & Korhonen visbiežāk kolonizē egles. Auglķermeņiem raksturīgas mazas poras (līdz 5 mm<sup>-1</sup>) (Korhonen, Stenlid 1998). Bazidiokarpa virspusi klāj sīki matiņi (Schmidt 2006). Parasti sastopama Ziemeļeiropas mežos, tomēr ir konstatēti gadījumi, kad sēne atrasta arī Eiropas centrālajā un dienvidu daļā (Korhonen, Stenlid 1998). *Heterobasidion abietinum* Niemelä & Korhonen inficē baltegles, tās izplatības centrs atrodas Vidusjūras reģionā (Korhonen *et al.* 1998).

Skandināvijā un Baltijas valstīs sastopamas *H. parviporum* un *H. annosum* (Arhipova *et al.* 2008). *H. parviporum* tiek uzskatīts par primāro patogēnu, kas kolonizē parasto egli *Picea abies* un galvenokārt izraisa sakņu un celmu trupī. Savukārt, *H. annosum* raksturīgs plašāks saimniekorganismu loks, proti, tas konstatēts gan uz lapu kociem, gan skujkociem, lai gan visnopietnākie bojājumi konstatēti parastajai priedei *Pinus sylvestris* (Oliva *et al.* 2011). Eksperimentāli salīdzinot *H. parviporum* un *H. annosum* infekcijas izplatību egļu audzē,

novērots, ka no inficētiem koku stumbeņiem uz blakus esošiem kokiem biežāk izplūst *H. parviporum*. (Oliva *et al.* 2011).

### 1.1.2. *Heterobasidion* spp. augļķermeņu raksturojums

Sēnes bazidiokarpa veidošanās parasti notiek ārpus substrāta un tā attīstība cieši saistīta ar vides faktoriem: mitrumu, temperatūru, gaismu, barības vielām, gaisa sastāvu un citu mikroorganismu ietekmi (Schwantes 1996 cit. pēc Schmidt 2006). Meža tipos ar labi attīstītu veģetāciju augļķermeņu attīstība notiek intensīvi, jo trupējušai koksnei tiek nodrošināts ēnojums un nepieciešamais mitruma daudzums (Gaitnieks 2014).

Mitros reģionos augļķermeņi veidojas uz inficētā koka pamatnes vai celma, bet sausos reģionos tie veidojas zem atlupušas mizas, uz saknēm un trupes veidotos dobumos (Garbelotto, Gonthier 2013). Uz celmiem un kaldušu koku stumbra sakņu kakla augļķermeņu forma ir raksturīga piepēm (1. attēls), bet uz izgāztu egļu stumbriem un mežistrādes atliekām to forma ir klājeniska (2. attēls). Latvijā egļu mežos kopējais *H. annosum* augļķermeņu laukums uz 1 m<sup>3</sup> trupējušas koksnes dažādos meža tipos svārstās no 1672 – 7018 cm<sup>2</sup>, vidēji 4072 cm<sup>2</sup> (Gaitnieks 2014).



1. attēls. *Heterobasidion* spp. augļķermeņi (autora foto).

Figure 1. Fruit bodies of *Heterobasidion* spp. (photo by author).



2. attēls. *Heterobasidion* spp. augļķermeņi uz lielu dimensiju skujkoku nogriežņa (autora foto).

Figure 2. Fruit bodies of *Heterobasidion* spp. on the log (photo by author).

Augļķermeņi parasti ir daudzgadīgi, viegli atdalāmi no substrāta (Korhonen, Stenlid 1998). Bieži klāti ar skujām un lapām, arī maziem kociņiem, kas nereti ieaug augļķermeņos (Schmidt 2006). To virspuse ir dzeltenbrūnā līdz tumši brūnā krāsā ar baltu apmali un apakšpusi. Bazidiokarps parasti ir neregulāras formas, 3,5-7 cm biezs un diametrā var sasniegt pat 40 cm (Asiegbu *et al.* 2005). Himenofors – sporas veidojošais slānis ir baltā līdz ziloņkaula krāsā, bet augļķermeņiem novecojot tas iegūst dzeltenīgu līdz brūnu krāsu (Korhonen, Stenlid 1998). Poru forma ir apaļa vai ieapaļa dažreiz pagarināta, 0,3-0,6 mm diametrā (Korhonen, Stenlid 1998). Novērots, ka *Heterobasidion* spp. augļķermeņi sāk parādīties uz vienu gadu trupējušām koku atliekām (Müller *et al.* 2007). Pēc Latvijas Valsts mežzinātnes institūta (LVMI) “Silava” pētījumos iegūtajiem datiem lielākais augļķermeņu daudzums iegūts uz divus līdz četrus gadus trupējušām koku atliekām (Stirviņa u.c. 2010).

### 1.1.3. Izplatīšanās un koksnes inficēšana

Visām *H. annosum* s. l. kompleksā esošajām sēņu sugām ir primārā (ar sporām) un sekundrātā (veģetatīvi) infekcijas bioloģija. Primāro infekciju izraisa bazīdijsporas, kas kolonizē svaigas koku brūces un celmus, tad seko sekundārā infekcija, kas notiek veģetatīvi micēlijam izplatoties caur sakņu kontaktiem, tā inficējot citus kokus (Garbelotto, Gonthier 2013). *Heterobasidion* spp. sporām raksturīga augsta akumulēšanās, kā arī gara dzīvotspēja koka mizā. Infekcijas risku būtiski ietekmē kukaiņu, dzīvnieku un mežistrādes izraisītie mizas bojājumi (Fossdal, Hietala 2005).

Svaigi nocirstu koku celmus, stumbru un sakņu brūces, galvenokārt, inficē bazīdijsporas, kas izplatās pa gaisu (Webster, Weber 2007). Kad sporas kolonizējušas koksni un primārā infekcija ir notikusi, sēne veģetatīvi inficē veselos kokus. Infekcijas izplatīšanās notiek caur sakņu kontaktiem, kad inficētā celma sakņu sistēma ir saskarsmē ar veselo koku saknēm, kā arī caur kukaiņu radītajām skrejām (Webster, Weber 2007). Pa sakņu sistēmu micēlijs izplatās līdz koka stumbram un tālāk inficē kodolkoksni eglei, vai aplievu priedei (Stokland 2012).

Koksnes inficēšanos ar *Heterobasidion* spp. ietekmē tādi faktori kā, atrašanās vieta, sezona, un koku suga (Garbelotto, Gonthier 2013). Celmu uzņēmība pret infekciju ilgst apmēram mēnesi, jo vēlāk izmainās nepieciešamo barības vielu ķīmiskais sastāvs, kā arī koksni kolonizējuši citi mikroorganismi (Woods *et al.* 2000). Dzīvu koku saknēs micēlija augšanas ātrums ir apmēram 10 cm gadā, bet celmos un kaltsu koku saknēs tas aug ātrāk, no 25 līdz 40 cm gadā (Gaitnieks 2014). Tomēr micēlija izplatību ietekmē klimatiskie apstākļi un koksni apdzīvojošie mikroorganismi (Garbelotto, Gonthier 2013).

Lielākajai daļai koku sugu vieglāk inficējamā stumbra daļa ir aplieva. Koksnes mitrums ir galvenais faktors, kas ietekmē sakņu piepes izplatību inficētajā substrātā. Ir noskaidrots, ka ķīmiskajiem savienojumiem, kas atrodami kodolkoksnē piemīt sēnes ierobežojošas īpašības. Tas skaidrojams ar to, ka *Heterobasidion* spp. ir augsta noturība pret kodolkoksnē esošajiem toksīniem (Stokland 2012). Tomēr parastajai eglei tieši kodolkoksne ir tā, kas biežāk tiek inficēta ar *Heterobasidion* spp. (Garbelotto, Gonthier 2013).

Zināms, ka pieaugot celma diametram palielinās iespējamība inficēties ar *Heterobasidion* spp. (Garbelotto, Gonthier 2013). Tomēr LVMI "Silava" veiktie novērojumi rāda, ka 17% no apsekotajiem 1635 jaunaudžu kopšanas cirtēs atstātajiem mazu dimensiju (2 -12 cm diametrs) celmiem bija inficēti ar *Heterobasidion* spp. (Gaitnieks 2014).

Infekcijas izplatība caur koksnes bojājumu atkarīga no tā intensitātes, kā arī koka sugas. Liela nozīme *Heterobasidion* spp. izplatībai caur koksnes bojājumiem ir nesaimnieciskas nozīmes mežos, kur reti sastopami celmi vai to nav nemaz (Garbelotto, Gonthier 2013).

#### 1.1.4. Primārā izplatīšanās

Izplatīšanās ar bazīdijsporām jeb primārā izplatīšanās iespējama diezgan plašā diapazonā, pat vairāku simtu kilometru attālumā, tomēr ģeogrāfiskie un klimatiskie aspekti būtiski ietekmē sporu spēju atrast piemērotu vidi turpmākai attīstībai (Garbelotto, Gonthier 2013). No 1 cm<sup>2</sup> sakņu piepes auglķermeņa diennaktī var izdalīties līdz 50 miljoniem sporu (Rosnev 1976 cit. pēc Gaitnieks 2014). *H. annosum* sporulācija notiek gandrīz visu gadu (Schmidt 2006). Celmu kolonizāciju ar sakņu piepes sporām ietekmē gaisa mitrums, veģetācija un sporu dīgtspēja. Ilgstoša sausuma periodā sporu dīgtspēja samazinās (Gaitnieks 2014). Minimālā temperatūra kurā veidojas *H. annosum* sporas ir 0°C, optimālā temperatūra 12°C - 28°C un maksimālā 34°C (Schmidt 2006).

Dažādos pasaules reģionos ar *H. annosum* inficētās koksnes daudzums ir atšķirīgs. Ziemeļeiropā lielāka inficēšanās varbūtība ir vasarā, bet ziemā tā nenotiek (Garbelotto, Gonthier 2013). Latvijā infekcijas risks pastāv no maija līdz oktobrim (Gaitnieks 2014). Apvienotajā Karalistē celmu inficēšanās notiek visu gadu, savukārt Alpos un Centrāleiropā primārā inficēšanās notiek periodā no augusta līdz oktobrim (Korhonen *et al.* 1998). Šāda inficēšanās tendence raksturīga vietās ar kontinentālu klimatu – karstām un sausām vasarām un aukstām, sniegotām ziemām. Mazāk zināma *H. annosum* sporu izplatība un attīstība ir apgabalos ar Vidusjūras klimatu. Pētījumos, kas veikti Itālijas centrālajā daļā, konstatēts, ka *H. annosum* sporas uzkrājas ziemas mēnešos, bet vasarā to ir ievērojami mazāk. ASV

dienvidaustrumos veiktie pētījumi liecina ka, vasarās tur raksturīgā augstā gaisa temperatūra ierobežo sporulāciju un kavē infekcijas izplatību celmos (Korhonen *et al.* 1998).

#### 1.1.5. Sekundārā izplatīšanās

*H. annosum* sekundārā izplatīšanās notiek veģetatīvi jeb ar micēlija palīdzību. Micēlija vecums variē no 14 līdz 140 gadiem. Jaunās mežaudzēs bieži konstatējams liels daudzums ar maza izmēra micēliju, kas izplatījies ar bazīdijsporām. Vecākās mežaudzēs micēlijs ir krietni lielāks un tā attīstība notikusi sekundārās infekcijas ceļā caur sakņu kontaktiem. Lai gan *H. annosum* izplatās veģetatīvi, galvenokārt patogēna izplatība notiek primārās infekcijas ceļā (Garbelotto, Gonthier 2013).

#### 1.1.6. Augsnes nozīme infekcijas izplatībā

*H. annosum* infekcijas biežums cieši saistīts ar mežaudzes vecumu, tajā dominējošo koku sugu un meža apsaimniekošanas metodēm, kā arī meža atrašanās vietu, audzes vēsturi un augsnes tipu (Garbelotto, Gonthier 2013).

*Heterobasidion* spp. attīstību būtiski ietekmē augsnes abiotiskie un biotiskie faktori (Arhipova, Gaitnieks 2008). Augsts kalcija saturs un pH, ietekmē infekcijas izplatību, samazinot antagonistisko sēņu aktivitāti augsnē, bet tā ievērojami samazinās kūdras augsnēs ar zemu pH (Korhonen, Stenlid 1998). *H. annosum* nespēj brīvi augt augsnē, tādēļ, lai notiktu sekundāra infekcija koku saknēm savstarpēji jākontaktē (Webster, Weber 2007). Ja augsnē nav efektīvu antagonistu, *Heterobasidion* spp. micēlijs no slimām saknēm var inficēt veselās, kā arī palielinās veselo sakņu iespējamība inficēties ar sporām, kas ar lietus ūdeni ieskalotas augsnē (Gaitnieks *et al.* 2009). Novērots, ka infekcijas izplatība koksnē atkarīga no augsnes pH. Ja pH ir zems (skāba augsne), tad infekcija izplatās dzīvā sakņu mizā, bet ja pH ir augsts (bāziska augsne), tad infekcija izplatās ektotrofi, zem sakņu mizas. Ektotrofi infekcija izplatās ātrāk, jo to neierobežo koka aizsardzības mehānismi (Korhonen, Stenlid 1998).

Salīdzinot ar meža augsnēm patogēna radītie zaudējumi, parasti ir lielāki bijušajās lauksaimniecības zemēs un agrākajās ganībās, jo tur nav mežam raksturīgās augsnes mikrofloras, kas veicina skujkoku sakņu aizsardzību (Gaitnieks u.c. 2008).

#### 1.1.7. *Heterobasidion* spp. inficētu koku diagnosticēšana

Simptomi, kurus izraisījusi sakņu piepe var būt atšķirīgi, to izpausmes atkarīgas no patogēnu sugas, inficēto koku sugas, mežaudzes vecuma un iepriekšējās izmantošanas, augsnes tipa, kā arī klimatiskajiem apstākļiem (Garbelotto, Gonthier 2013).

Parasti iet bojā inficēto koku kopas un to mirstība pamazām progresē koncentriski paplašinoties ap sākotnēji inficēto koku vai celmu. Ja inficēta kodoloksne, kas raksturīgi eglei, infekciju ārēji noteikt var tikai tad, kad koks nolūzis vēja gāzēs vai nozāgēts. Kad infekcija izplatījusies koka aplievā, novērojami tādi simptomi kā aizkavēta koka augšana un priekšlaicīga skuju nobiršana, taču šie simptomi novērojami tikai tad, kad koka aplieva jau pamatīgi bojāta (Garbelotto, Gonthier 2013).

*H. annosum* izraisa balto trupi, kas degradē visus koksnes komponentus – celulozi, hemicelulozi un lignīnu. Sākotnēji tiek noārdīts lignīns, tad celuloze un hemiceluloze. Noārdīšanās procesā koksne veidojas kabatām līdzīgas iedobes jeb kabatveida trupe (Stokland 2012). Pirmā pazīme, kas liecina par kodoloksnes trupi ir tumši violeti plankumi. Koka šķēsgriezumā tie redzami, kā tumšs gredzens, apkārt kodoloksnei (Solheim 2005). No inficētajām saknēm trupe turpina izplatīties tālāk koka stumbrā pat līdz 10 m augstumam, tā sabojājot koka vērtīgāko daļu un radot mežsaimnieciskus zaudējumus (Arhipova u.c. 2010).

Arī trupējuši celmi veicina sakņu piepes augķermeņu attīstību, īpaši daudz tie veidojas zem daļēji izgāztiem un izcilātiem celmiem, bet labvēlīgos apstākļos novērota to intensīva attīstība uz celmu sānu virsmas. Sēnes micēlijs celmos var saglabāties vairākus gadu desmitus, tādēļ pastāv varbūtība, ka tiks apdraudēti nākošās paaudzes koki (Gaitnieks 2014).

## **1.2. *Heterobasidion* spp. radītie zaudējumi**

### **1.2.1. Sakņu piepes ietekme saimnieciskajos mežos**

*H. annosum* izplatību ietekmē saimnieciskā darbība, jo primārā infekcija pamatā ir saistīta ar skujkoku celmiem (Gaitnieks 2014). Intensīvi apsaimniekotos mežos, kuros raksturīga monokultūra, *H. annosum* būtiski ietekmē mežaudzes produktivitāti. Sakņu piepe ir visbiežāk sastopamais patogēns, kurš izraisa skujkoku trupi un apdraud kokmateriālu ražošanu, kā arī rada nopietnus zaudējumus intensīvi apsaimniekotās audzēs (Garbelotto, Gonthier 2013).

Tiek lēsts, ka ekonomiskie zaudējumi, kas saistīti ar *Heterobasidion* spp. infekciju Eiropā mērāmi 790 miljonu eiro gadā (Stenlid, Karlsson 2005). Šīs aplēses ietver zaudējumus, kas radušies samazinoties inficēto koku diametra pieaugumam, bet neiekļauj zaudējumus, kas radušies vēja gāzēs, kuras izraisījusi *H. annosum*. Tā kā pastāv arī citi faktori, kas ietekmē saimniecisko mežu kvalitāti, piemēram, kukaiņu uzbrukumi vai atmosfērā esošo kaitīgu vielu ietekme, sakņu piepes radītos zaudējumus precīzi novērtēt nevar (Garbelotto, Gonthier 2013).

### **1.2.2. *Heterobasidion* spp. ierobežošanas metodes**

Lai gan ir diezgan maza iespēja pilnīgi izskaust sakņu piepi, pētījumi par tās infekcijas bioloģiju ir ļāvuši izstrādāt preventīvas kontroles stratēģijas, kuras veiksmīgi tiek pielietotas

mežsaimniecībā (Garbelotto, Gonthier 2013). Sakņu trupes ierobežošana galvenokārt vērsta uz patogēna radīto zaudējumu un celmu primārās infekcijas samazināšanu (Gaitnieks 2014).

Viena no efektīvākajām metodēm, kā ierobežot sakņu un celmu trupi, ir to izraušana stipri inficētās vietās (Garbelotto, Gonthier 2013). Celmu izstrāde būtiski samazina sakņu trupi izraisošo sēņu sastopamību, jo tiek samazināts gan pieejamais, gan inficētais substrāta daudzums (Gaitnieks 2014). Tomēr, šī ir diezgan dārga un laikietilpīga metode, kurai nepieciešama specializētas tehnikas izmantošana, padarot to nepiemērotu lielākajai daļai mežaudžu, kā arī šāda celmu izraušana var radīt kaitējumu videi (Garbelotto, Gonthier 2013).

Ilgtermiņa risinājums, lai ierobežotu *Heterobasidion* spp. izplatību, ir mainīt koku sugu sastāvu, kas var būt mazāk jutīgi pret vietējajām *Heterobasidion* spp. sugām. Tomēr, ņemot vērā, ka *H. annosum* inficē gan priedi, gan egli priežu stādīšana inficētās platībās, kur iepriekš augusi egle negarantē, ka sēnes micēlijs neizplatīsies iestādīto koku saknēs (Gaitnieks 2014). Līdzīga metode ir stādīt skujkoku un lapu koku mistraudzes. Lapu koku piemistrojums samazina sakņu kontaktus starp skujkokiem, tādējādi samazinot *H. annosum* izplatīšanās iespējas (Reynolds, Bloomberg 1982 cit. pēc Arhipova 2010). Konstatēts, ka mistrotās egļu – baltalkšņu audzēs trupes īpatsvars ir būtiski zemāks nekā egļu tīraudzēs un egļu audzēs ar nelielu lapu koku piemistrojumu (Arhipova 2010). Šī stratēģija pilnīgi nelikvidēs patogēnu, bet tai būtu ievērojami jāsamazina tā sastopamība (Garbelotto, Gonthier 2013).

Par efektīvākām un ilgtspējīgākām uzskata metodes, kuras ierobežo infekcijas izplatību gaisā. Veicot mežizstrādi sporulācijas periodā celma virsma nekavējoties jāapstrādā ar bioloģiskiem vai ķīmiskiem kontroles līdzekļiem (Garbelotto, Gonthier 2013). Praktiskajā mežsaimniecībā plaši izmanto tādus līdzekļus kā nātrija tetraborāta dekahidrātu (borax), dinātrija oktoborāta tetrahidrātu (DOT), urīnvielu, kā arī bioloģiskās kontroles metodi, lielo pergamentsēni *Phlebiopsis gigantea* (Webster, Weber 2007). Novērots, ka apstrādājot celmus ar borātus saturošiem preparātiem tiek ietekmēts sakņu piepes metabolisms. Savukārt urīnviela uz laiku paaugstina celma virsmas pH, kā rezultātā tiek kavēta sporu dīgtspēja, bet pielietojot *Phlebiopsis gigantea* tiek palielināta konkurence par substrātu (Garbelotto, Gonthier 2013).

Ir veikti pētījumi, kuros pārbaudīta dažādu sēņu – lielās pergamentsēnes *Phlebiopsis gigantea*, parastās apmalpiepes *Fomitopsis pinicola* (Sw.: Fr.) Parm., Brinkmaņa sistotermas *Sistotermia brinkmannii* (Bres.) J. Erikss., pelēkās dūmaines *Bjerkandera adusta* (Willd.) P. Karst., *Trihoderma* sugu – ietekmi uz *Heterobasidion* sastopamību celmos (Greig 1998). Tomēr *P. gigantea* šobrīd ir vienīgā sēne, kuru komerciāli pielieto skujkoku celmu aizsardzībā pret *Heterobasidion* infekciju (Kenigssvalde 2011). Sākotnēji Anglijā sāka izmantot *P. gigantea*

suspensiju uz svaigi nocirstu priežu celmiem, tā samazinot *Heterobasidion* izraisītās infekcijas izplatību (Meredith 1959; Rishbeth 1963 cit.pēc Schmidt 2006). *P. gigantea* kolonizē celmu un *Heterobasidion* bazīdijsporas to nespēj inficēt, tā tiek novērsta gan primārā, gan sekundārā patogēna izplatība un pasargāti netālu augošie, veselie koki (Schmidt 2006).

### 1.3. *Phlebiopsis gigantea* raksturojums

#### 1.3.1. *P. gigantea* bioloģija un ekoloģija

Lielā pergamentsēne *Phlebiopsis gigantea* ir bieži sastopama boreālo mežu bazīdijsēne, kas atrodama uz priedes koksnes mežistrādes atliekām skuju koku celmiem, izgāztiem koku stumbriem un citām koku atliekām. Tās augļķermeņi attīstās 1-4 gadu laikā (Rishbeth, 1963). *P. gigantea* liela loma ir mirstošās vai mirušās koksnes noārdīšanā, jo tā ir saprofitisks organisms kas pārtiek no nedzīvām koku šūnām (Meredith, 1959, cit. pēc Kenigshalde 2011 ). Sēne izraisa balto trupi, taču tā neapdraud dzīvu koksni, bet var radīt bojājumus jau sagatavotiem kokmateriāliem (Vainio 2008).



3. attēls Lielā pergamentsēnes *Phlebiopsis gigantea* augļķermeņi uz mežistrādes atliekas (T. Gaitnieka foto.)

Figure 3. Fruit bodies of *Phlebiopsis gigantea* on the log (photo by T. Gaitnieks).

*P. gigantea* veido lielus, klājeniskus augļķermeņus, kas veģetācijas periodā izveidojas 3–4 mēnešu laikā pēc koku nozāģēšanas (3. attēls) (Gaitnieks 2014). Tomēr sēne koksni kolonizē uz salīdzinoši neilgu periodu, vidēji 3-5 gadus (Vainio 2008). *P. gigantea* aug gan uz priedes, gan egles koksnes (Sun *et al.* 2008). Tomēr galvenokārt apdzīvo priedes koksni, taču optimālos apstākļos augļķermeņi veidojas arī uz egļu koksnes (Kenigshalde 2011). Latvijā samērā bieži

var atrast lielus 70 cm garus un 15 cm platus augļķermeņus (Gaitnieks 2014). Tie veidojas mitrās un ēnainās vietās, kā, piemēram, grāvju un ieplaku tuvumā. Jauni augļķermeņi ir zilganpelēki, bet vēlāk kļūst balti, pelēki vai dzeltenbrūni, 0,5 mm biezi, vaskveidīgi, kā arī aug cieši pie substrāta (Kenigsvalde 2011). Kad augļķermeņi kļūst vecāki, to malas atlokās un forma atgādina pergamenta papīru (Gaitnieks 2014).

Sēne veido bazīdijsporas, kas izplatās gaisā un spēj mērot lielas distances vairāku simtu kilometru attālumā, kā arī veģetatīvās sporas jeb oīdijas, kuru izplatību nodrošina koksni apdzīvojošās vaboles – mizgrauži (Stokland 2012). Pateicoties plašajai sporu izplatībai sēnes populācija ir liela un bieži novērojams, ka vienu celmu kolonizējuši indivīdi no dažādiem genotipiem (Vaino *et al.* 2001).

Līdzīgi kā *H. annosum* arī *P. gigantea* sastopama mežos, kur veic saimniecisko darbību, kā arī abas sēnes kolonizē svaigi zāgētus skuju koku celmus (Kenigsvalde 2011). Būtiska atšķirība šo sēņu bioloģijā ir tā, ka *P. gigantea* kolonizē arī nedzīvu koksni, kā arī mazāk nekā 10 gadu laikā to aizstāj citas sēnes (Vainio *et al.* 2001). Vietās kur koksne notiek *P. gigantea* micēlija attīstība veidojas oranži brūns krāsojums (Gaitnieks 2014).

Dabā *P. gigantea* un *H. annosum* aizņem vienu un to pašu ekoloģisko nišu tādēļ starp tām pastāv savstarpēja konkurence. Sēne, kas pirmā nonāk uz celma un tur ieaug izkonkurē otru (Gaitnieks 2014). Šis antagonisms ir lielisks veids kā ierobežot *H. annosum* izplatību, jo *P. gigantea* ieaugot celmos un saknēs, veicina aizsardzību pret *H. annosum* micēliju (Gaitnieks 2014). Kā arī veiktajos pētījumos ir izdevies novērot, ka *P. gigantea* ievērojami samazina *H. annosum* izraisītās infekcijas apjomu (Nicolotti, Gonthier 2005).

### 1.3.2. *P. gigantea* pielietojums celmu aizsardzībā pret *Heterobasidion* spp.

Kopš pagājušā gadsimta piecdesmitajiem gadiem uzsākti pētījumi par *P. gigantea* spējām ierobežot *H. annosum* izplatību saimnieciskajos skuju koku mežos (Vainio 2008). Somijā veikti pētījumi ir apstiprinājuši *P. gigantea* efektivitāti *H. annosum* izraisītās infekcijas ierobežošanā, gan uz priežu, gan egļu celmiem (Korhonen *et al.* 1994). Tomēr *P. gigantea* izolātu darbība uz dažādu sugu koksnes var atšķirties (Sun *et al.* 2008), kā arī celmu apstrāde ar *P. gigantea* sporu suspensiju nepasargā jaunu koku stādus no inficēšanās ar skaņu piepi, ja tās sporas sastopamas augsnē (Gaitnieks *et al.* 2009).

Sākotnēji celmu aizsardzībai kā inokulātu izmantoja ar *P. gigantea* micēliju pāraugušus nelielus priedes koksnes gabaliņus. Vēlāk *P. gigantea* inokulāts tika izveidots gan kā ūdenī šķīstoša tablete, gan kā eļļas emulsija (Gaitnieks 2014). Dažāda tipa *P. gigantea* saturoši preparāti izgatavoti Lielbritānijā (PG Suspension), Polijā (PG IBL) un Somijā (Rotstop) (Sun

*et. al.* 2008). Šobrīd viens no Eiropā populārākajiem pergamentsēnes saturošajiem preparātiem ir somu zinātnieka *Kari Korhonen* izgudrotais līdzeklis “Rotstop” (Gaitnieks 2014). Tas izveidots 1987. gadā no egles koksnes izdalīta *P. gigantea* izolāta (Vainio 2008).

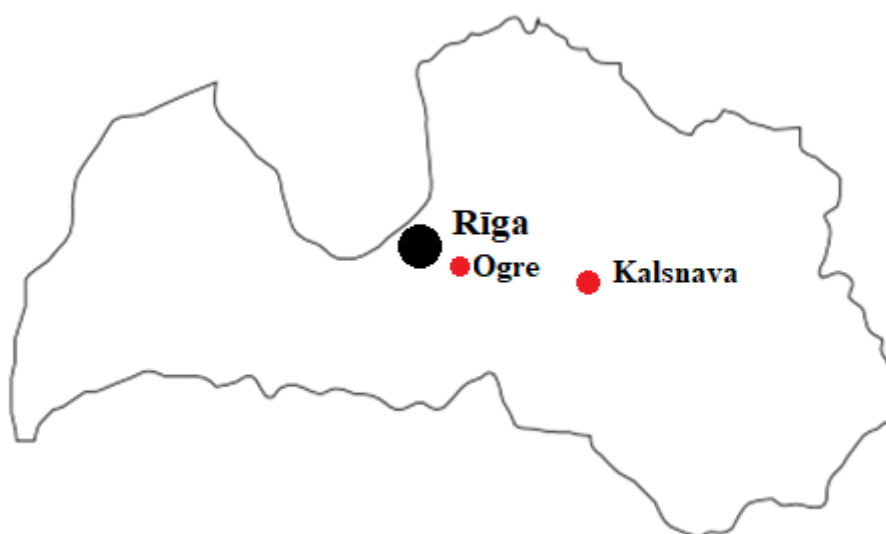
*P. gigantea* saturošos līdzekļus uz celmu virsmas uzklāj manuāli, tos apsmidzinot vai manuāli apstrādājot, vai automātiski, caur speciālām atverēm zāģa sliedē, tie tiek izsmidzināti uz nozāģētā celma virsmas (Nicolotti, Gonthier 2005). Celmus ar preparātu apstrādā zāģēšanas brīdī vai uzreiz pēc tam (Gaitnieks 2014). *P. gigantea* efektivitāte ir atkarīga no pietiekama dzīvotspējīgu sporu daudzuma kas nonācis uz celma (Sun *et. al.* 2008). Optimāli 85% virsmas jābūt noklātiem ar lielās pergamentsēnes sporām. Apstrāde ar preparātu notiek, kad diennakts vidējā gaisa temperatūra pārsniedz +5°C (Gaitnieks 2014).

Pētījumos, kur salīdzināta *P. gigantea* un ķīmisko preparātu ietekme uz *H. annosum* izraisīto infekciju, secināts, ka pergamentsēne visefektīvāk ierobežo sakņu piepes izplatību inficētās skujkoku platībās (Nicolotti, Gonthier 2005). Salīdzinot ar citiem aizsardzības līdzekļiem *P. gigantea* sporas saturošo preparātu priekšrocība ir tā, ka tie nav korozīvi un indīgi, kā arī nepieciešamais preparāta daudzums ir ievērojami mazāks (Korhonen *et. al.* 1994).

## 2. MATERIĀLI UN METODEDES

### 2.1. Pētījuma vietas raksturojums

2013. gada vasarā ierīkots eksperiments, lai novērtētu sakņu piepes auglķermeņu attīstību uz ciršanas atliekām un celmiem, kas apstrādāti ar *Phlebiopsis gigantea* sporu suspensiju. Eksperiments ierīkots 15 parauglaukumos: trīspadsmit parauglaukumi (1K; s; 2K; t; ST1; ST2; 1D; 3D; 4D; a; Ž; KK; LB) ierīkoti meža pētīšanas stacijas (MPS) Kalsnavas mežu novadā un divi (OK; OG) Latvijas valsts mežos (LVM) Vidusdaugavas reģionā, Ogres mežu iecirknī (4. attēls).



4. attēls. Parauglaukumu atrašanās vieta, LVM Ogres novadā un MPS Kalsnavas mežu novadā (sarkanie punkti).

Figure 4. Location of sample plots in Latvian State Forests near Ogre and Forest Research Station Kalsnava (red dots).

Parauglaukumi izvietoti piecos atšķirīgos meža tipos: šaurlapju kūdrenī (Ks), platlapju kūdrenī (Kp), šaurlapju ārenī (As), gāršā (Gr) un damaksnī (Dm). Parauglaukumi izvietoti uz kūdras un minerālaugsnēm. Mežaudzes vecums, kurā atradās parauglaukumi, variē no 42 līdz 97 gadiem (2013. gadā), tomēr, galvenokārt, parauglaukumi izvietoti 42-50 gadus vecās mežaudzēs. Audzes sastāvā dominē egle, taču piemistrojumā ir arī bērzs, priede, osis, lazda un apse. Mežaudzes raksturojums, kurā izvietoti parauglaukumi redzams 1. tabulā.

Parauglaukumu raksturojums.

Table 1

Characteristics of the plots.

Parauglaukuma apzīmējums	Kvartāls	Nogabals	Platība, ha	Meža tips	Vecums 2013.g., gadi	Audzis sastāva formula
1K	201	1	3.7	Ks	42	9E1B <sub>42</sub>
2K	187	15	1.7	Kp	47	10E <sub>47</sub>
1D	117	5	4.2	As	45	7E3B <sub>45</sub>
3D	108	15	2.9	As	81	5B4E1P <sub>81</sub>
4D	117	10	8.3	As	43	10E <sub>43</sub>
a	178	22	1	As	50	10E <sub>50</sub>
t	157	1, 2	0.9; 0.3	Kp, Kp	46, 58	10E <sub>46</sub> , 6E <sub>58</sub> 2E2B <sub>71</sub>
s	112	1	3.3	Ks	61	7E2B1P <sub>61</sub>
OK	178	5-1	0.2	Kp	45	9E1B <sub>45</sub>
OG	178	5	6.8	Gr	45	9E1B <sub>45</sub> +Os <sub>42</sub>
KK	139	8,9	8,4; 0.6	Dm	99, 69	5P2E3B <sub>99</sub> ; 10P <sub>72</sub>
LB	139	2	5.3	Dm	66	7E2B1P <sub>66</sub> +La,Ap <sub>66</sub>
ST1	139	1	5.4	Kp	66	8E2B <sub>66</sub> +P,Ma <sub>66</sub>
ST2	139	1	5.4	Kp	66	8E2B <sub>66</sub> +P,Ma <sub>66</sub>
Ž	148	2	1.9	As	48	10E <sub>48</sub>

## 2.2. Lauku darbu metodika

Lai novērtētu *Phlebiopsis gigantea* sporu suspensijas ietekmi uz *Heterobasidion* spp. augļķermeņu attīstību uz lielu dimensiju ( $\varnothing > 13$  cm) mežistrādes atliekām un celmiem skuju koku koksne, tika izvietoti 15 parauglaukumi, kuros nozāģētas 59 veselas un 61 ar *Heterobasidion* spp. inficētas egles. Lai noskaidrotu vai koki ir inficēti pirms eksperimenta ierīkošanas, katrs koks pārbaudīts, veicot urbumu sakņu kakla augstumā un iegūto paraugu analizējot laboratorijā. Urbumi veikti, lai noteiktu *Heterobasidion* spp. infekciju kokā.

Eksperimentā izmantotie koki sākot no resgaļa sazāģēti 0,7 metrus garos nogriežņos. Katram nogriežnim izmērītas dimensijas – diametrs un garums, bet trupējušajiem nogriežņiem noteiktas arī trupējušās koksnes diametrs. Katrā parauglaukumā atradās 32 atliekas, 16 inficētas ar *Heterobasidion* spp. un 16 veselas (6. attēls). Sākotnēji parauglaukumos tika izvietoti 480

sazāģēto koku nogriežņi, taču dati ievākti no 431 nogriežņiem, jo 49 no tiem ekspozīcijas laikā pazuda. Dati ievākti arī no 120 celmiem (5. attēls).

Pusei no koku nogriežņiem (katram kokam diviem nogriežņiem) radīti mizas bojājumi - noplēstas aptuveni 1cm platas un 0,7cm dziļas mizas joslas, tā imitējot mežistrādei raksturīgos mizas bojājumus. Lai novērtētu *P. gigantea* ietekmi uz *Heterobasidion* spp. augļķermeņu attīstību pusei no eksperimentā izmantotajām atliekām katrā parauglaukumā zāģējuma virsma apstrādāta ar Latvijas izolātu G1 *P. gigantea* sporu suspensiju. Katrā parauglaukumā atradās astoņi koki, no kuriem četri bija veseli, bet četri trupējuši. Katrā parauglaukumā ar *P. gigantea* tika apstrādāti visi četri nogriežņi (katram kokam divi), kā arī četriem nogriežņiem tika veikti mizas bojājumi. Katram eksperimentā izmantotajam kokam bija četrus veidu nogriežņi: 1) ar *P. gigantea* neapstrādāts, bez mizas bojājumiem; 2) ar suspensiju apstrādāts, bez mizas bojājumiem; 3) neapstrādāts ar mizas bojājumiem; 4) apstrādāts ar mizas bojājumiem (7. attēls). Katra atlieka tika marķēta ar plastikāta lentīti un atzīmēta shēmā.



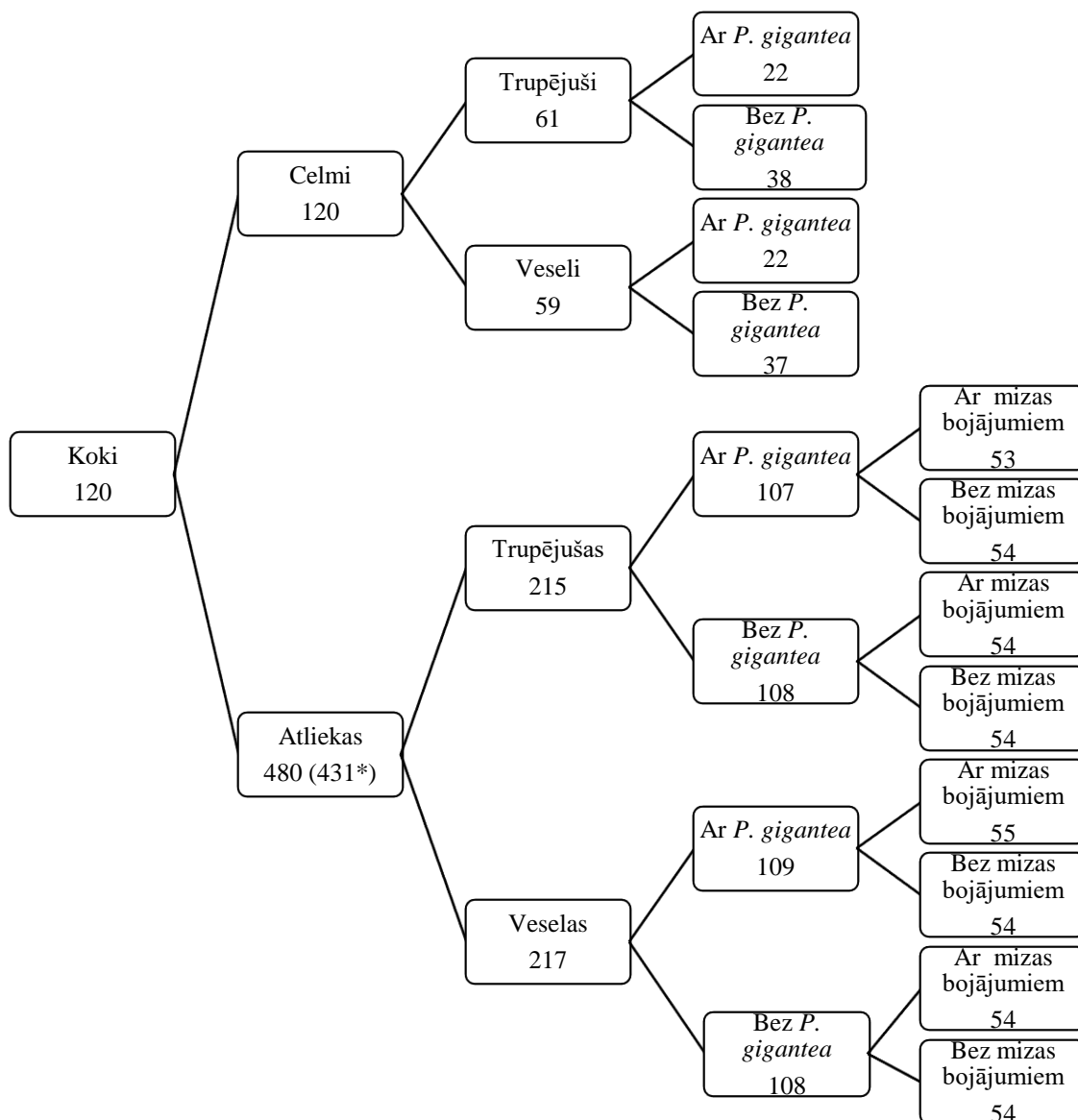
5. attēls. Eksperimentā izmantotais celms (autora foto).

Figure 5. A stump used in the experiment (photo by author).



6. attēls. Eksperimentā izmantotais koka nogrieznis (autora foto).

Figure 6. A log used in the experiment (photo by author).



\*Kopējais analizēto ciršanas atlieku skaits. \*Total number of logs used in analysis.

7. attēls. Eksperimenta dizaina shēma.

Figure 7. Experimental design.

### 2.3. Datu ievākšana

*Heterobasidion* spp. augļķermeņu mērīšana veikta 2018. gada oktobrī jeb sešus gadus pēc eksperimenta ierīkošanas. Tie mērīti uz celma virsmas, sāniem un virszemes saknēm, kā arī uz nogriežņu tievgaļa, resgaļa un sānu virsmām. Konstatētie augļķermeņi ar marķieri tika pārzīmēti uz A4 formāta caurspīdīgas plēves, lai būtu iespējams izmērīt to virsmas laukumu. Lai noskaidrotu sakņu piepes augļķermeņu laukumu (cm<sup>2</sup>), nozīmētās kontūras tika izmērītas ar planimetru (PLANIX S 10 ‘Marble’), kas paredzēts neregulāru formu mērīšanai plaknē.

## 2.4. Datu apstrāde un analīze

Lai apkopotu iegūtos datus par *Heterobasidion* spp. augļķermeņu laukumiem un veiktu aprēķinus, izveidota datu tabula programmā *Microsoft Excel 365*. Aprēķināts laukums, kuru aizņem dzīvi, sporulējoši augļķermeņi uz atsevišķām atliekas daļām (celmam – zāģējuma virsma, sāni un virszemes saknes, nogrieznim – tievgalis, resgalis un sāni), kā arī to kopējais laukums. Lai būtu iespējams veikt salīdzinājumus ar citos pētījumos iegūtajiem datiem, aprēķināts vidējais dzīvo augļķermeņu aizņemtais laukums uz m<sup>3</sup> koksnes. Izveidota tabula, kurā atzīmēts, kuri celmi un atliekas bija apstrādāti ar *P. gigantea* sporu suspensiju, atliekas ar mizas bojājumiem, kā arī, celmi un atliekas, kuri bija trupējuši, uzsākot eksperimentu.

Izmantojot funkciju *Filter*, dati sadalīti trīs grupās – trupējuši un veseli celmi ar un bez apstrādes ar *P. gigantea* sporu suspensiju; trupējušas un veselas atliekas ar un bez apstrādes ar *P. gigantea* sporu suspensiju; trupējušas un veselas atliekas ar mizas bojājumiem, ar un bez apstrādes ar *P. gigantea* sporu suspensiju.

Tā kā analizētajos datos bija liels nulļu skaits, programmā *R for Windows 3.5.2* izmantoti *Tweedie* vispārināti lineārie modeļi (*Tweedie Generalized Linear Models (GLM)* (Tweedie 1984) – angļu val.) un veikta datu statistiskā analīze. Izmantojot paketē “*cplm*” (Zhang 2013 a) esošo funkciju “*cpglmm*” (Zhang 2013 b) izveidoti modeļi, kuriem veikta dispersijas analīze ar funkciju “*anova*” (Fox 2016). Katrai programmā *MS Excel 365* izveidotajai grupai izdalītas divas apakšgrupas, kurās atsevišķi apskatīta veselā koksne un trupējusī un tad ar GLM modeļa variācijas analīzi pārbaudīta *P. gigantea* sporu suspensijas apstrādes faktora ietekme. Faktora ietekme novērtēta pie  $\alpha = 0,05$ .

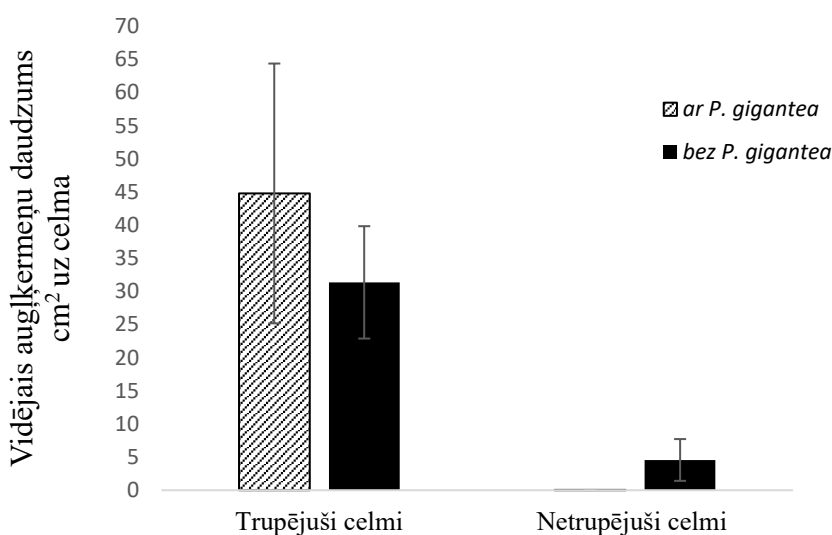
### 3. REZULTĀTI

#### 3.1. *P. gigantea* sporu suspensijas ietekme uz sporulējošu *Heterobasidion* spp. augļķermeņu attīstību uz trupējušiem un netrupējušiem egļu celmiem

Lai noskaidrotu *Phlebiopsis gigantea* suspensijas ietekmi uz *Heterobasidion* spp. dzīvo augļķermeņu attīstību gan uz trupējušiem, gan netrupējušiem egļu celmiem, eksperimentā apskatīti 120 celmi. Ar *P. gigantea* sporu suspensiju bija apstrādāt 22 trupējuši un 22 netrupējuši celmi, bet bez suspensijas bija 38 veseli un 38 trupējuši celmi.

Uz trupējušiem egļu celmiem, kas nebija apstrādāti ar *Phlebiopsis gigantea* sporu suspensiju, konstatēti vidēji 31,26 cm<sup>2</sup> dzīvu augļķermeņu, bet 44,77 cm<sup>2</sup> uz celmiem, kas bija apstrādāti ar suspensiju. Uz celmiem, kas eksperimenta sākumā nebija trupējuši un netika apstrādāti ar *P. gigantea*, attīstījušies vidēji 4,56 cm<sup>2</sup>, bet uz celmiem, kas bija apstrādāti 0,02 cm<sup>2</sup> (8. attēls).

Ar *Tweedie* GLM daudzfaktoru modeli pārbaudīts, vai apstrāde ar *P. gigantea* sporu suspensiju būtiski ietekmē *Heterobasidion* spp. sporulējošo augļķermeņu attīstību gan uz trupējušiem, gan netrupējušiem celmiem. Gadījumā, kad celmi bija trupējuši  $Pr (> \text{Chisq})=0,14$  kas norāda, ka atšķirība starp salīdzinātajiem faktoriem nav statistiski būtiska. Arī gadījumā, kad celmi nebija trupējuši, ietekme no *P. gigantea* nav statistiski būtiska ( $Pr (> \text{Chisq})=0,09$ ).



8. attēls. Uz trupējušiem un veseliem egļu celmiem konstatēto augļķermeņu vidējais daudzums cm<sup>2</sup> uz celma, ar un bez apstrādes ar *P. gigantea* suspensiju ( $\pm$  standartkļūda).

Figure 8. Average number of fruit bodies (cm<sup>2</sup>/m<sup>3</sup>) on decayed and healthy spruce stumps with and without *P. gigantea* ( $\pm$  standard error).

### 3.1.1. *Heterobasidion* spp. augļķermeņu izvietojums uz trupējušiem un veselām celmiem

Uz celmiem, kas bija trupējuši, bet nebija apstrādāti ar *P. gigantea* sporu suspensiju, vidēji vislielākais dzīvu augļķermeņu aizņemtais laukums tika konstatēts uz virszemes saknēm - 19,37 cm<sup>2</sup>. Uz celma sānu virsmas augļķermeņi vidēji aizņēma 4,87 cm<sup>2</sup>, bet uz zāgējuma virsmas 6,31 cm<sup>2</sup>. Arī uz trupējušiem un ar suspensiju apstrādātiem celmiem vislielākais augļķermeņu aizņemtais laukums atradās uz virszemes saknēm, vidēji 38,33 cm<sup>2</sup>. Uz sānu virsmas augļķermeņi aizņēma 3,80 cm<sup>2</sup>, bet uz zāgējuma virsmas konstatēti 2,65 cm<sup>2</sup>.

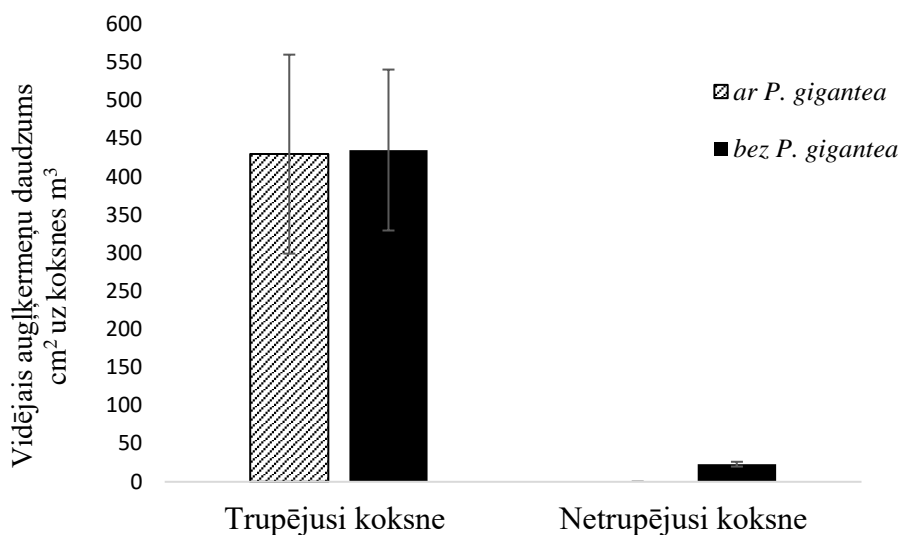
Uz netrupējušiem celmiem, kas nebija apstrādāti ar suspensiju, vidēji augļķermeņi aizņēma 3,83 cm<sup>2</sup> uz virszemes saknēm, 0,76 cm<sup>2</sup> uz celmu sānu virsmas, bet uz zāgējuma virsmas tie netika konstatēti. Savukārt, uz netrupējušiem celmiem, kas apstrādāti ar *P. gigantea* sporu suspensiju, augļķermeņi konstatēti tikai uz zāgējuma virsmas, vidēji 0,02 cm<sup>2</sup>.

### 3.2. *P. gigantea* sporu suspensijas ietekme uz sporulējošu *Heterobasidion* spp. augļķermeņu attīstību uz trupējušām un veselām lielu dimensiju mežistrādes atliekām

Lai novērtētu *Phlebiopsis gigantea* sporu suspensijas ietekmi uz *Heterobasidion* spp. sporulējošo augļķermeņu attīstību uz lielu dimensiju mežistrādes atliekām, apskatītas 53 trupējušas atliekas, kas apstrādātas ar *P. gigantea* suspensiju, kā arī 53 trupējušas, bet ar suspensiju neapstrādātas atliekas. Tā pat apskatītas 54 netrupējušas atliekas, kas apstrādātas ar suspensiju, un 54 netrupējušas, ar suspensiju neapstrādātas, mežistrādes atliekas.

Salīdzinot uz trupējušām egļu atliekām konstatētos dzīvus augļķermeņus (cm<sup>2</sup>/m<sup>3</sup>), kas netika apstrādāti ar *P. gigantea* sporu suspensiju un trupējušas atliekas, kas tika apstrādātas, iegūti šādi rezultāti – vidēji 435 cm<sup>2</sup>/m<sup>3</sup> atradās uz neapstrādātajām atliekām, bet 430 cm<sup>2</sup>/m<sup>3</sup> konstatēti uz ar suspensiju apstrādātajām atliekām. Uz atliekām, kas sākotnēji nebija trupējušas un bija apstrādātas ar *P. gigantea* sporu suspensiju, sporulējoši augļķermeņi netika konstatēti, bet uz atliekām, kas nebija apstrādātas ar suspensiju – 27 cm<sup>2</sup>/m<sup>3</sup> (9. attēls).

Izveidotajos daudzfaktoru GLM modeļos, konstatēts, ka gadījumā, kad trupējušas atliekas bija apstrādātas ar *P. gigantea* sporu suspensiju ( $\text{Pr} > (\text{Chisq}) = 0,97$ ) būtiski netika ietekmēta augļķermeņu (cm<sup>2</sup>/m<sup>3</sup>) attīstība. Savukārt, gadījumā, kad netrupējušas atliekas apstrādātas ar *P. gigantea* sporu suspensiju, redzams, ka augļķermeņu (cm<sup>2</sup>/m<sup>3</sup>) veidošanos būtiski ietekmē ( $\text{Pr} > (\text{Chisq}) = 0,02$ ).



9. attēls. Uz trupējušām un netrupējušām egles atliekām konstatēto dzīvo augļķermeņu vidējais daudzums cm<sup>2</sup> uz m<sup>3</sup> koksnes, ar un bez apstrādes ar *P. gigantea* sporu suspensiju ( $\pm$  standartklūda).

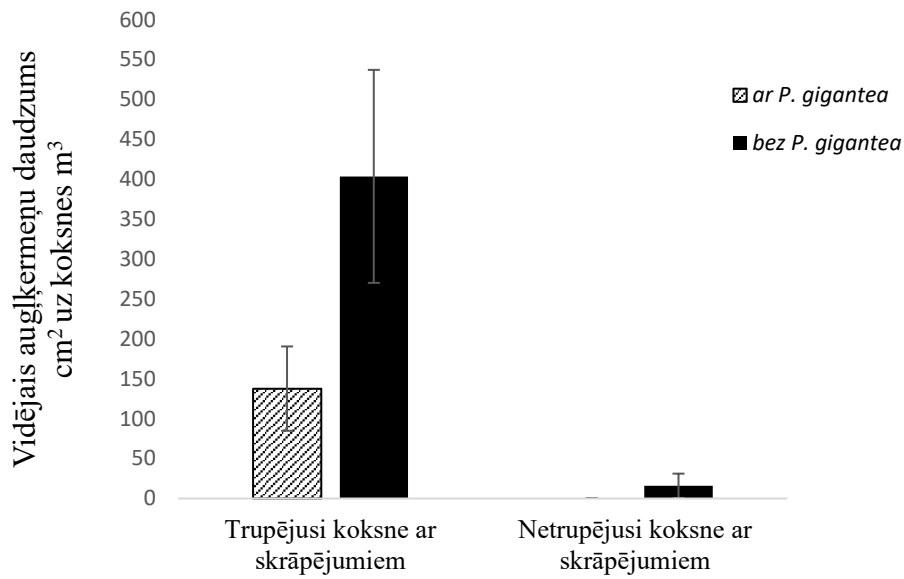
Figure 9. Average number of fruit bodies (cm<sup>2</sup>/m<sup>3</sup>) on decayed and healthy spruce logs with and without *P. gigantea* ( $\pm$  standard error).

### 3.3. *P. gigantea* sporu suspensijas ietekme uz aktīvi sporulējošu *Heterobasidion* spp. augļķermeņu attīstību uz trupējušām un veselām lielu dimensiju mežistrādes atliekām ar mizas bojājumiem

Lai noskaidrotu *Phlebiopsis gigantea* sporu suspensijas ietekmi uz *Heterobasidion* spp. augļķermeņu attīstību uz trupējušām un veselām mežistrādes atliekām, kurām radīti mizas bojājumi, apskatītas 52 trupējušas atliekas, kas apstrādātas ar suspensiju, 53 trupējušas atliekas, kas netika apstrādātas ar suspensiju, 55 veselas atliekas, kas apstrādātas ar suspensiju un 54 veselas ar suspensiju neapstrādātas atliekas.

Uz atliekām, kas bija trupējušas un ar mizas bojājumiem, bet nebija apstrādātas ar *P. gigantea* sporu suspensiju, atradās vidēji 404 cm<sup>2</sup>/m<sup>3</sup> dzīvo augļķermeņu, bet uz atliekām, kas bija apstrādātas ar suspensiju, tika konstatēti 138 cm<sup>2</sup>/m<sup>3</sup> dzīvo augļķermeņu. Savukārt, uz netrupējušām atliekām ar mizas bojājumiem, kas nebija apstrādātas ar suspensiju, atradās 16 cm<sup>2</sup>/m<sup>3</sup> dzīvo augļķermeņu, bet uz atliekām, kuras bija apstrādātas ar suspensiju dzīvi augļķermeņi netika konstatēti (9. attēls).

Pēc veiktās GLM modeļu analīzes redzams, ka *P. gigantea* sporu suspensijas ietekme uz augļķermeņiem, kas atradās gan uz netrupējušām mežistrādes atliekām (Pr(>Chisq)=0,001), gan trupējušām (Pr(>Chisq)=0,03), ir statistiski nozīmīga.



10. attēls. Uz trupējušām un veselām egļu mežistrādes atliekām ar mizas bojājumiem, konstatēto augļķermeņu vidējais daudzums  $\text{cm}^2$  uz  $\text{m}^3$  koksnes, ar un bez apstrādes ar *P. gigantea* suspensiju ( $\pm$  standartkļūda).

Figure 10. Average number of fruit bodies ( $\text{cm}^2/\text{m}^3$ ) on decayed and healthy spruce logs with bark damages, with and without *P. gigantea* ( $\pm$  standard error).

## 4. DISKUSIJA

### 4.1. *P. gigantea* sporu suspensijas ietekme uz *Heterobasidion* spp. auglķermeņu attīstību uz trupējušiem un veselīgiem egļu celmiem

Rezultāti, kas iegūti analizējot *Heterobasidion* spp. auglķermeņu attīstību uz trupējušiem egļu celmiem, ar un bez apstrādes ar *P. gigantea* sporu suspensiju, rāda, ka suspensija būtiski nietekmē jaunu auglķermeņu veidošanos. Abas sēnes ir konkurenti un dabā aizņem vienu ekoloģisko nišu. Sēne, kas pirmā kolonizējusi celmu, izkonkurē otru. Šajā gadījumā, iespējams, celmos, kas jau sākotnēji bija inficēti ar *Heterobasidion* spp. micēliju, *P. gigantea* nebija iespējams attīstīties. Primāri, *P. gigantea* kolonizē priedes koksni, bet egles koksne tā var būt mazāk efektīva (Sun *et al.* 2009). Iespējams šī iemesla dēļ *P. gigantea* sporu suspensijas izmantošana trupējušu egles celmu apstrādē būtiski neietekmē *Heterobasidion* spp. attīstību koksne un auglķermeņu veidošanos.

Savukārt, uz celmiem, kas sākotnēji nebija trupējuši, konstatēts ievērojami mazāks *Heterobasidion* spp. aktīvi sporulējošu auglķermeņu daudzums. Tas varētu būt skaidrojams ar to, ka uzreiz pēc koku zāģēšanas koksne apstrādāta ar *P. gigantea* sporu suspensiju, kas ierobežoja *Heterobasidion* spp. iespējas augt koksne. Tomēr daļai celmu, kas tika apstrādāti ar *P. gigantea* suspensiju, bija novērojami *Heterobasidion* spp. auglķermeņi. No katra koka tika paņemts koksnes paraugs, lai apstiprinātu *Heterobasidion* spp. infekciju. Nereti, izplatoties caur sakņu kontaktiem, *Heterobasidion* spp. koku inficē caur vienu, vai dažām saknēm, tādēļ urbums ne vienmēr uzrāda sēnes klātbūtni. Gadījumos, kad trupe vēl nav izplatījusies stumbrā, celma augstumā tā var nebūt radījusi tai raksturīgo koksnes krāsojumu (Greig 1998).

LVMI "Silava" veiktajos pētījumos konstatēts, ka apstrādājot egļu celmus ar "Rotstop" preparātu, tā micēlijs konstatēts 20-79% , bet priežu celmos – 54-100% (Gaitnieks, npublicēti dati). Vēl viens būtisks faktors, kas nosaka *P. gigantea* sporu suspensijas efektivitāti ir ar to apstrādātais virsmas laukums. Lai preparāts būtu iedarbīgs, ar to nepieciešams noklāt vismaz 85% no celma virsmas (Berglund, Rönnberg 2004).

Gan uz trupējušiem, gan netrupējušiem celmiem visvairāk auglķermeņu tika konstatēts uz virszemes saknēm. Tas skaidrojams ar to, ka uz saknēm ir visoptimālākie mitruma apstākļi, kā arī vismazākās temperatūras izmaiņas, kas labvēlīgi ietekmē auglķermeņu attīstību (Stivriņa *et al.* 2010). Uz jau trupējušiem celmiem infekcija bija izplatījusies caur sakņu kontaktiem, kas varētu būt iemesls, kādēļ vislielākais auglķermeņu daudzums konstatēts tieši uz virszemes saknēm. Tomēr, jāatzīst, ka eksperimentā apskatīto celmu daudzums ir neliels, līdz ar to, nav iespējams pieņemt viennozīmīgus secinājumus.

#### **4.2. . *P. gigantea* sporu suspensijas ietekme uz *Heterobasidion* spp. augļķermeņu attīstību uz trupējušām un veselām mežistrādes atliekām**

Analizējot *P. gigantea* sporu suspensijas ietekmi uz *Heterobasidion* spp. sporulējošu augļķermeņu attīstību uz trupējušām lielu dimensiju mežistrādes atliekām, secināts, ka ar suspensiju apstrādātām un neapstrādātām atliekām būtiska atšķirības nav. Līdzīgi kā uz trupējušiem celmiem, arī šajā gadījumā, gan uz ar suspensiju apstrādātām, gan neapstrādātām mežistrādes atliekām konstatēti sporulējoši *Heterobasidion* spp. augļķermeņi. *P. gigantea* augļķermeņi uz koksnes parasti veidojas viena līdz četrus gadu laikā (Rishbeth 1959). Iespējams, ka suspensijas efektivitāte šajā gadījumā vairs nav nosakāma, jo, kopš atlieku apstrādes ar suspensiju pagājuši seši gadi, un visticamāk, *P. gigantea* micēliju jau aizvietojušas citas koksni kolonizējošas sēnes. Taču, gadījumā, kad apskatītas netrupējušas mežistrādes atliekas, kas apstrādāta ar *P. gigantea* sporu suspensiju, sporulējoši *Heterobasidion* spp. augļķermeņi netika konstatēti, kas visticamāk norāda, ka atlieku apstrāde ar *P. gigantea* bija efektīva un *Phlebiopsis gigantea* micēlijs veiksmīgi kolonizējis mežistrādes atliekas.

Ņemot vērā, ka iepriekš nav veikti pētījumi, kuros būtu salīdzināta *Heterobasidion* spp. augļķermeņu attīstība uz trupējušām mežistrādes atliekām, kas apstrādātas ar *P. gigantea* sporu suspensiju, iegūtie rezultāti salīdzināti ar citu autoru rezultātiem par *Heterobasidion* spp. augļķermeņu attīstību uz trupējušām mežistrādes atliekām. Lai iegūtos rezultātus varētu salīdzināt ar citu autoru iegūtajiem rezultātiem, *Heterobasidion* spp. augļķermeņu laukumi izteikti  $\text{cm}^2/\text{m}^3$ . Līdzīgos pētījumos, kas veikti Latvijā, Somijā un Vācijā, kuros novērtēta *Heterobasidion* spp. augļķermeņu attīstība uz mežā atstātām, trupējušām atliekām, secināts, ka vislielākais augļķermeņu laukums veidojas uz 2-4 gadus vecām mežistrādes atliekām (Stivriņa et al. 2010, Müller et al. 2007, Schütt, Schuck 1978). Šie pētījumi pierāda, ka, lai samazinātu *Heterobasidion* spp. infekcijas izplatību skujkoku mežos, trupējušas mežistrādes atliekas no meža jāizvāc. Savukārt, netrupējušus celmus vēlams apstrādāt ar *P. gigantea* sporas saturošiem aizsardzības līdzekļiem.

#### **4.3. *P. gigantea* sporu suspensijas ietekme uz *Heterobasidion* spp. augļķermeņu attīstību uz trupējušām un veselām mežistrādes atliekām ar mizas bojājumiem**

Apskatot iegūtos rezultātus par trupējušām un veselām mežistrādes atliekām ar mizas bojājumiem, redzams, ka vislielākais aktīvi sporulējošo *Heterobasidion* spp. augļķermeņu daudzums atrodams uz trupējušām atliekām, kuras nebija apstrādātas ar suspensiju, proti, vidēji  $404 \text{ cm}^2/\text{m}^3$ . Savukārt, uz atliekām, kas nebija trupējušas un bija apstrādātas ar *P. gigantea*

sporu suspensiju, jauni, aktīvi sporulējoši, *Heterobasidion* spp. augļķermeņi netika konstatēti. Secināms, ka *P. gigantea* sporu suspensija var ierobežot *Heterobasidion* spp. attīstību veselā koksnē ar mizas bojājumiem.

Salīdzinot rezultātus, kas iegūti uz mežistrādes atliekām bez mizas bojājumiem un atliekām ar mizas bojājumiem, redzams, ka rezultāti krasi neatšķiras un ir samērā līdzīgi. Abos gadījumos uz netrupējušas koksnes, kas bija apstrādāta ar sporu suspensiju, jauni, aktīvi sporulējoši, *Heterobasidion* spp. augļķermeņi netika konstatēti. Līdzīgi kā gadījumā ar celmiem, arī šeit redzams, ka *Heterobasidion* spp. augļķermeņu attīstība uz netrupējušas, ar suspensiju apstrādātas koksnes ir ievērojami mazāka, nekā gadījumā, kad ar suspensiju apstrādāta jau trupējusi skujkoku koksne. Tas skaidrojams ar to, ka *P. gigantea* labprātāk kolonizē svaigu skuju koku koksni, kā arī abas sēnes ir primārie kolonizētāji, līdz ar to, iespējams, ka jau ar *Heterobasidion* spp. inficētā koksnē, *P. gigantea* micēlijs nav attīstījies tik veiksmīgi, kā gadījumā, kad koksne nav bijusi inficēta.

Kopumā, var secināt, ka jau trupējušas koksnes apstrāde ar *P. gigantea* sporu suspensiju būtiskas *Heterobasidion* spp. augļķermeņu attīstības izmaiņas neveicina, līdz ar to, trupējušu mežistrādes atlieku un celmu apstrāde ar *P. gigantea* sporas saturošiem preparātiem nav efektīva. Tomēr, lai izdarītu būtiskākus secinājumus nepieciešami vairāki eksperimenti, kas to apstiprina, kā arī lielāks apskatīto celmu un mežistrādes atlieku skaits. Lai mazinātu *Heterobasidion* spp. infekcijas izplatību saimnieciskajos skuju koku mežos, trupējušas atliekas vajadzētu izvākt, bet celmus apstrādāt ar *P. gigantea* sporas saturošiem preparātiem.

Turpmākajos varētu novērtēt dažādu *P.gigantea* izolātu koncentrācijas ietekmi uz jau trupējušām mežistrādes atliekām, jo ļoti iespējams, ka trupējušām atliekām nepieciešama lielāka sporu koncentrācija, kas varētu efektīvāk ierobežot *Heterobasidion* spp. infekcijas izplatību un augļķermeņu attīstību.

## 5. SECINĀJUMI

1. *Phlebiopsis gigantea* sporu saturošas suspensijas nav būtiska nozīme trupējušu egļu celmu aizsardzībā pret *Heterobasidion* spp. ( $Pr > (Chisq) = 0,14$ ), kā arī tās izmantošana būtiski neietekmēja *Heterobasidion* spp. augļķermeņu veidošanos uz veselām celmiem ( $Pr > (Chisq) = 0,09$ ).

2. Sešus gadus pēc lielu dimensiju mežistrādes atlieku apstrādes ar *P. gigantea* sporu suspensiju, *P. gigantea* būtiski neietekmē *Heterobasidion* spp. augļķermeņu veidošanos uz trupējušām mežistrādes atliekām ( $Pr > (Chisq) = 0,97$ ). Novērota būtiski mazāka *Heterobasidion* spp. augļķermeņu attīstība uz sākotnēji veselām mežistrādes atliekām, kas ir apstrādātas ar *P. gigantea* ( $Pr > (Chisq) = 0,02$ ).

3. Mizas bojājumi uz lielu dimensiju mežistrādes atliekām būtiski neietekmē *Heterobasidion* spp. augļķermeņu veidošanos neatkarīgi no atlieku apstrādes ar *P. gigantea* sporu suspensiju.

## 6. PATEICĪBAS

Izsaku lielu pateicību bakalaura darba vadītājiem Mag. biol. Laumai Brūnai un Dr. biol., Prof. Guntim Brūmelim, par darba vadīšanu un organizēšanu, sniegtajiem ieteikumiem un zināšanām.

Par palīdzību ar matemātisko datu analīzi un sniegtajām konsultācijām, pasakos Dr. biol., Asoc. Prof. Didzim Elfertam.

Izsaku pateicību LVMI “Silava” Meža mikoloģijas un fitopatoloģijas vadošajam pētniekam Dr. silv. Tālim Gaitniekam, kā arī laboratorijas kolektīvam un visiem pārējiem, kas tieši vai netieši iesaistījušies eksperimenta ierīkošanā un datu ievākšanā.

Bakalaura darbs izstrādāts LVMI “Silava” Meža mikoloģijas un fitopatoloģijas nodaļā. Pētījums par *Phlebiopsis gigantea* ietekmi uz *Heterobasidion* spp. augļķermeņu attīstību skuju koku koksnē, izstrādāts Latvijas Zinātnes padomes granta projekta Nr. Izp-2018/1-0431 “Lielās pergamentsēnes nozīme sakņu piepes micēlija izplatības ierobežošanā egļu un priežu celmos” ietvaros.

## 7. LITERATŪRAS SARAKSTS

- Asiegbu F.O., Adomas A., Stenlid J. 2005. Conifer root and butt rot caused by *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. s.l. – *Molecular Plant Pathology*, 1;6 (4):395-409.
- Arhipova N., Gaitnieks T. 2008. Estimation of Factors Influencing Development of *Heterobasidion annosum* in Spruce Stands. – *LLU Raksti*, 20 (315): 117-127.
- Arhipova N., Donis J., Gaitnieks T., Liepa I. 2010. Sakņu un stumbra trupi izraisīto sēņu sugu sastopamība egļu audzēs – lapu koku piemistrojuma ietekme uz *Heterobasidion* spp. izplatību. – *Mežzinātne*, 22(55): 70–87.
- Berglund, M., Rönnerberg, J. 2004. Effectiveness of Norway spruce stumps with *Phlebiopsis gigantea* at different rates of coverage for the control of *Heterobasidion*. – *Forest Pathology*, 34: 233–243.
- Fossdal C. G., Hietala A. M., Kvaalen H., Solheim H. 2005. Defence reactions in Norway spruce toward the pathogenic root-rot causing fungus *Heterobasidion annosum*. – In: A. M. Hietala (eds.), *Proceedings from the SNS meeting in Forest Pathology at Skogbrukets Kursinstitut "Forest pathology research in the Nordic and Baltic countries 2005"* Biri, Norway, 28–31, 2005, Skogforsk 2006, 16–17.
- Fox, J. 2016. *Applied Regression Analysis and Generalized Linear Models*, Third Edition. Sage.
- Gaitnieks T., Arhipova N., Donis J., Stenlid, J., Vasaitis, R. 2008. Butt rot incidence and related losses in Latvian *Picea abies* (L.) Karst. stands. – In: *Proceeding of 12th International Conference on Root and Butt Rots*, Berkley, California Medford, Oregon, 12 – 19 August 2007, 177–179.
- Gaitnieks T., Arhipova N., Nikolajeva V., Vulfa L., Kļaviņa D. LU bioloģijas fakultāte 2008. *Heterobasidion annosum* izraisītā egļu sakņu trupe lauksaimniecības zemēs. – *Mežzinātne*, 17 (50): 22–37.
- Gaitnieks T., Arhipova N., Nikolajeva V., Vulfa L., Balašova I. 2009. Antagonism of microflora of spruce rhizosphere against *Heterobasidion annosum*. *Mežzinātne*, 19 (52): 91-108.
- Gaitnieks T. 2014. *Phlebiopsis gigantea* (Fr.) Jül. nozīme *Heterobasidion annosum* s. l. izraisītās sakņu trapes izplatības ierobežošanā. – *Grām. : Četri Mežzinātņu Motīvi*, Daugavpils, Daugavpils Universitātes akadēmiskais apgāds "Saule": 107–164.
- Garbelotto M., Gonthier P. 2013. Biology, Epidemiology, and Control of *Heterobasidion* Species Worldwide. - *Annual Review of Phytopathology*, 51:39–59.

- Grantiņa L., Šica L., Matjuškova N., Muižnieks I. 2000. The identification of the intersterility groups of *Heterobasidion annosum* with different methods using material collected in Latvia. - *Metsanduslikud uurimused*, 34:35–43.
- Greig, B.J.W. 1998. Field recognition and diagnosis of *Heterobasidion annosum*. – In: Woodward S., Stenlid J., Karjalainen R., Hüttermann A. (eds.) *Heterobasidion annosum: biology, ecology, impact and control*. CAB International, Wallingford, UK, 589 pp.
- Hodges, C. S. 1969. Modes of infection and spread of *Fomes annosus*. *Annual Review of Phytopathology*, 7, 247–266.
- Holdenrieder, O., Greig, B.J.W. 1998. Biological methods of control. – In: Woodward S., Stenlid J., Karjalainen R., Hüttermann A. (eds.) *Heterobasidion annosum: biology, ecology, impact and control*. CAB International, Wallingford, UK, 589 pp.
- Jang Y., Jang S., Lim Y. W., Kim C., Kim J. 2014. Taxonomy and phylogeny of *Heterobasidion* in South Korea. – *Mycotaxon*, 129 (1): 47–56.
- Kenigšvalde K., Donis J., Korhonen K., Gaitnieks T. 2011. *Phlebiopsis gigantea* skujkoku celmu bioloģiskā aizsardzība pret *Heterobasidion annosum* s.l. izraisīto sakņu trupi – literatūras apraksts. – *Mežzinātne*, 23 (56): 25–40.
- Korhonen K., Liponen K., Bendz M., Johansson M., Ryen I., Venn K., Seiskari P., Niemi M. 1994. Control of *Heterobasidion annosum* by stump treatment with “Rotstop”, a new commercial formulation of *Phlebiopsis gigantea*. – In: Johansson M., Stenlid J. (eds.) *Root and butt rots: proceedings of the IUFRO Working Party S2.06.01*, Wik, Sweden and Haikko, Finland, August 9–16, 1993. Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, Sweden, 675–685.
- Korhonen K., Capretti P., Karjalainen R., Stenlid J. 1998. Distribution of *Heterobasidion annosum* Intersterility Groups in Europe. – In: Woodward S., Stenlid J., Karjalainen R., Hüttermann A. (eds.) *Heterobasidion annosum: biology, ecology, impact and control*. CAB International, Wallingford, UK, 589 pp.
- 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*. CAB International, Wallingford, UK, 589 pp.
- 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.
- Oliva J., Bendz-Hellgren M., Stenlid J. 2011. Spread of *Heterobasidion annosum* s.s. and *Heterobasidion parviporum* in *Picea abies* 15 years after stump inoculation. – FEMS Microbiology Ecology, 75: 414–429.
- Rishbeth, J. 1959. Dispersal of *Fomes annosus* Fr. and *Peniophora gigantea* (Fr.) Masse. – Transactions of the British Mycological Society, 42 (2): 243-260.
- Rishbeth, J. 1963. Stump protection against *Fomes annosus*. III. Inoculation with *Peniophora gigantea*. Annals of Botany, - 14(55): 365 – 383.
- Schmidt O. 2006. Wood and Tree Fungi Biology, Damage, Protection, and Use. LE – TEX Jelonek, Schmidt & Vöckler GbR, Leipzig, Germany: 334 pp.
- Schütt P., Schuck H.J. in cooperation with Lautenschlager K., Prestle W., Stimm B. 1979. *Fomes annosus* sporocarps – their abundance on decayed logs left in the forest. Verlag Paul Parey, Hamburg and Berlin. – European Journal of Forest Pathology 9: 57-61.
- Solheim H. White rot fungi in living Norway spruce trees at high elevation in southern Norway with notes on gross characteristics of the rot. – In: A. M. Hietala (eds.), Proceedings from the SNS meeting in Forest Pathology at Skogbrukets Kursinstitut "Forest pathology research in the Nordic and Baltic countries 2005" Biri, Norway, 28–31, 2005, Skogforsk 2006, 5-11.
- Stenlid J., Karlsson M., Lind M., Lundén K., Adomas A., Asiegbu F., Olson Å. Pathogenicity in *Heterobasidion annosum* s.l. – In: A. M. Hietala (eds.), Proceedings from the SNS meeting in Forest Pathology at Skogbrukets Kursinstitut "Forest pathology research in the Nordic and Baltic countries 2005" Biri, Norway, 28–31, 2005, Skogforsk 2006, 13–15.
- Stivriņa, B., Kenigsvalde, K., Korhonen, K., Gaitnieks, T. 2010. Lielu dimensiju ciršanas atlieku ietekme uz *Heterobasidion* spp. infekcijas izplatību. – Mežzinātne, 22 (55): 88-102.
- Stokland J., N. Siitonen J. Jonsson B. G. 2012. Biodiversity in Dead Wood. Cambridge: Cambridge University Press, 509 pp.
- Sun H., Korhonen K., Hantula J., Kasanen R. 2009. Variation in properties of *Phelidopsis gigantea* related to biocontrol against infection by *Heterobasidion* spp. in Norway spruce stumps. - Forest Pathology, 39 : 133–144.
- Tweedie, M. C. K. 1984. An index which distinguishes between some important exponential families. In *Statistics: Applications and New Directions*. Proceedings of the Indian

- Statistical Institute Golden Jubilee International Conference. (Eds. J. K. Ghosh and J. Roy), pp. 579-604. Calcutta: Indian Statistical Institute.
- Vainio E. J., Lipponen K., Hantula J. 2001. Persistence of a biocontrol strain of *Plebidopsis gigantea* in conifer stumps and its effects on within – species genetic diversity. – *Forest Pathology*, 31: 285–295.
- Vainio E. J. 2008. Ecological impacts of *Phlebiopsis gigantea* biocontrol treatment against *Heterobasidion* spp. as revealed by fungal community profiling and population analyses. Helsinki : Finnish Society of Forest Science, 68 pp.
- Webster J., Weber R. W. S. 2007. Introduction to Fungi. Cambridge University Press, Cambridge, UK : 841 pp.
- Woods C. M., Woodward S., Redfern D., B. 2000. Receptivity of *Picea sitcbensis* stumps to infection by *Heterobasidion annosum* basidiospores. – *Forestry* 73: 457 – 465.
- Woodward S., Stenlid J., Karjalainen R., Hüttermann A. 1998. *Heterobasidion annosum*: biology, ecology, impact and control. CAB International, Wallingford, UK, 589 pp.
- Zhang Y. 2013 a. Likelihood-based and Bayesian methods for various compound Poisson linear models. <https://link.springer.com/article/10.1007/s11222-012-9343-7>.
- Zhang Y. 2013 b. Likelihood-based and Bayesian Methods for Tweedie Compound Poisson Linear Mixed Models, *Statistics and Computing*, 23, 743 - 757. <https://github.com/actuaryzhang/cplm/files/144051/TweediePaper.pdf>

Bakalaura darbs “*Phlebiopsis gigantea* ietekme uz *Heterobasidion* spp. augļķermeņu attīstību skuju koku koksnē” izstrādāts LU Bioloģijas fakultātē.

Ar savu parakstu apliecinu, ka pētījums veikts patstāvīgi, izmantoti tikai tajā norādītie informācijas avoti un iesniegtā darba elektroniskā kopija atbilst izdrukai.

Autore: Magdalēna Grosberga

23.05.2019.

Rekomendēju darbu aizstāvēšanai

Vadītāji:

Mag. biol. Lauma Brūna

23.05.2019.

Dr. biol., Prof. Guntis Brūmelis

23.05.2019.

Recenzents:

Dr. biol. lekt. Iluta Dauškane

Darbs iesniegts LU Bioloģijas fakultātē 23.05.2019.

Lietvede: Liliāna Teļeševa

Darbs aizstāvēts bakalaura gala pārbaudījuma komisijas sēdē

30.05.2019.

Komisijas sekretārs: Dr., biol. doc. Uģis Kagainis