

Om *Fomes annosus* spridningsbiologi

*A study on the infection biology of *Fomes annosus**

av

NILS MOLIN

MEDDELANDEN FRÅN
STATENS SKOGSFORSKNINGSINSTITUT
BAND 47 · NR 3

INNEHÅLLSFÖRTECKNING:

| | Sid. |
|--|------|
| Inledning..... | 3 |
| Angrepp av <i>Fomes annosus</i> i en ung tallkultur | 4 |
| Modellförsök med basidiesporer av <i>Fomes annosus</i> | 9 |
| Luftinfektion av <i>Fomes annosus</i> genom nyavverkade stubbar | 12 |
| Dominerande mikrosvampar i skogsmark av olika typ med och utan rotröta | 14 |
| Hämningssubstanser i skogsmark..... | 20 |
| Diskussion..... | 28 |
| Litteraturförteckning | 31 |
| Summary..... | 33 |

Inledning

Fomes annosus sprides dels genom basidiesporer och konidiesporer, dels genom mycel som vid direkt rotkontakt mellan friska och infekterade träd-rötter växer över till det friska rotsystemet. Spridning med konidiesporer anses vara av underordnad betydelse. Fjärrspridning genom att basidiesporer, som från en fruktkropp, genom vinden, vattnet eller fåglars hjälp transporteras till värdväxten, svarar med stor sannolikhet för den primära infektionen i ett friskt bestånd. I undersökningar av RISHBETH (1950—1952), visade han att en av infektionsvägarna, och kanske den viktigaste, i många fall är via de färska stubbskären. Basidiesporer gror ut på dessa och vidare ner i och över till omkringstående rotsystem. Infektion genom att sjuka rötter, står i direkt rotkontakt med friska rotsystem har observerats och experimentellt visats av VON HOPFFGARTEN (1933), JÖRGENSEN, LUND och TRESCHOW (1939), RENNERFELT (1946) och RISHBETH (1949). Spridning genom mycel, som växer ut från infekterade rötter genom jord till friska rötter har av flera forskare angivits som ytterligare en väg för svampens spridning (LAGERBERG 1936, FERDINANDSEN och JÖRGENSEN 1939, ROLL-HANSEN 1940, BJÖRKMAN 1949). Utan att direkt ta ställning till på vad sätt infektionsmaterialet når rotsystemen förfäktar JÖRGENSEN, LUND och TRESCHOW 1939, RENNERFELT 1949, HENRIKSSON 1954 och NISSEN 1956 uppfattningen att svampen i första hand invaderar döda och döende rötter och från dessa växer in i de friska delarna av trädet.

Fomes annosus kan angripa ett stort antal trädslag och buskar samt uppträder på såväl goda som magra marker (RENNERFELT 1949, DAY 1946—1948, FENTON 1943, MEULEN 1932). Sjukdomen har ett kroniskt förlopp på gran, där svampen går i kärnveden, men akut och i regel snabbt dödande på tall, där den angriper kambiet. Svampens uppträdande under de mest skilda förhållanden torde också förklara den oenighet som synes råda i uppfattningar om hur svampen i huvudsak sprides och infekterar.

Min problemställning i denna undersökning har varit att försöka belysa några faktorer som kan ha betydelse för svampens spridning och vidare detaljstudera ett par viktiga spridningsvägar. För det första har undersökts om svampen kan angripa friska rötter under för trädet gynnsamma ståndortsförhållanden. Detta har studerats i en ung tallkultur där *Fomes* just börjat vinna insteg. För det andra har olika aspekter på frågan om mikrofloras betydelse för svampens spridning belysts. Sålunda har de dominerande svamparna i friska respektive starkt rötskadade bestånd bestämts, i avsikt att kartlägga eventuella skillnader i mikrofloras sammansättning. Vidare har jordens potens i avseende på innehåll av mot *Fomes annosus* antibiotiska sub-



Bild 1. Fruktkroppar av *Fomes annosus* på tallstubbe.
Sporophores of *Fomes annosus* on a pine stump.

stanser undersökts och deras eventuella betydelse för svampens möjligheter att leva som fritt levande organism i jord diskuteras. Distribution av hämningssubstanser i jord och deras effekt på andra jordsvampar har även berörts. För det tredje har luftinfektion och dess betydelse för *Fomes annosus* spridning i ett par ståndorter i södra Sverige undersökts.

Angrepp av *Fomes annosus* i en ung tallkultur

Angrepp av *Fomes annosus* på tall (*Pinus silvestris*) i vårt land har tidigare rapporterats och beskrivits av RENNERFELT (1952). Han har även beskrivit sjukdomsbildens förlopp och angreppens lokalisering. RENNERFELT har framhållit att *Pinus silvestris* normalt ej angripes av *Fomes annosus* i vårt land men att träden lätt attackeras när de är fysiologiskt försvagade på grund av

speciella förhållanden på ståndorten såsom torka, otillräcklig näringstillgång m. m. Denna åsikt bestyrkes av att tallen i större delen av vårt land ej hittills angripits av svampen. Det är därför anmärkningsvärt, att angrepp i unga tallkulturer på gammal skogsmark, som av trädens tillväxt att döma är mycket lämplig för tall, under senare år observerats i västra Sverige. Gemensamt för alla dessa lokaler är att de i föregående generation burit gran och att denna varit mer eller mindre starkt angripen av rotröta. Det ligger därför nära till hands, att gamla rötstubbar kan ha överfört smittan till det nya beståndet genom att tallrötter växt in i dessa.

Som försöksområde utvaldes en tallkultur belägen i Hamraberget, Eksbärads socken i mellersta Värmland. Det gamla beståndet bestod av lavbemängd och trögväxande gran och avverkades 1945. Våren 1946 spettplanterades hygget med 2/0 tallplantor. Tillväxten är synnerligen tillfredsställande. I en provyta innehållande 3 535 stammar var 12 träd döda eller döende på grund av angrepp av *Fomes annosus* vid provytans utläggning 1954. Inga angrepp i form av röjning eller gallringar hade företagits i beståndet före provytans utläggning. Redan 1956 hade antalet döda träd stigit till 57, varför man kan befara att infektionen sprider sig snabbt. I några fall har grupper



Bild 2. Granstubbe från Hamraberg med sekundär kambie-tillväxt efter avverkningen.

A spruce stump from Hamraberg, which had continued to lay down a secondary cambium after felling.

om 4 träd dött, men i huvudsak är angreppen hittills punktformigt spridda över ytan med högsta angreppsfrekvensen på krönet av en ås som löper igenom ytan. Föregående grangeneration var starkt rötskadad vid avverkningen, och rotsystemen från dessa träd synes i huvudsak ha varit orienterade i humus- och blekjordslagret. Ett anmärkningsvärt stort antal rotsammanväxningar, troligen på grund av rötternas synbarliga obenägenhet att växa ned i rostjorden, kunde observeras. Det var även möjligt att studera detta genom att ca 75 % av alla gamla stubbar hade fortsatt och anlagt ett sekundärt kambiumskikt efter fällningen. (Bild 2.) I många fall hade detta utvecklats runt stubben. Jorden är av blockig moräntyp och humuslagrets tjocklek är i medeltal 4,5 cm, under detta kommer ett blekjordslager på ca 8 cm, följt av ett rostjordslager på 25 cm. I dessa olika skiktningar var PH respektive 4,5, 4,8 och 6,1.

För att utröna om de gamla stubbarna var ansvariga för *Fomes annosus*-mycelelets spridning till de döda tallarna (tickor av *Fomes annosus* kunde iakttagas på döda tallar i många fall) utgrävdes rotsystemen av 10 stycken döende träd. I möjligaste mån valdes träd som nyligen infekterats, i flera

fall ännu gröna, med stoppad eller reducerad tillväxt. Dessutom utgrävdes rotsystemen av fem friska planterade och fem friska självsådda tallar av samma ålder. Utgrävningen utfördes mycket försiktigt, och stor möda nedlades på att erhålla rotsystemen så intakta som möjligt. Trädens läge i terrängen avritades, och alla rötskadade träd i närheten liksom stubbar och gamla rötter samt läget av rötterna av det utgrävda trädet i förhållande till möjliga smittokällor noterades. De utgrävda rotsystemen analyserades på förekomsten av rötmycel. Sammalunda gjordes även på stubbar och gamla rötter. Ibland var de dock för nedmultnade för att detta skulle kunna utföras med framgång. Vid analys av rötterna kapades dessa i bitar om 5 cm, tvättades i vatten och vecklades in i sterilt papper i 3—4 dagar, varefter tvärsnitten studerades i mikroskop. Mycel och konidiebärare kunde lätt iakttagas. Även rothalsen sektionerades och analyserades på samma sätt. Av 10 döda eller döende träd, vilkas rotsystem analyserats, var alla infekterade av *Fomes annosus*. I sju fall visar analysen, att träden genom en eller flera rötter stått i förbindelse med gamla granstubbar. Från sex av dessa kunde *Fomes annosus* isoleras. I ett fall misslyckades isoleringsförsöket på grund av att stubben var allt för nedmultnad. I två fall (provträd 20 och

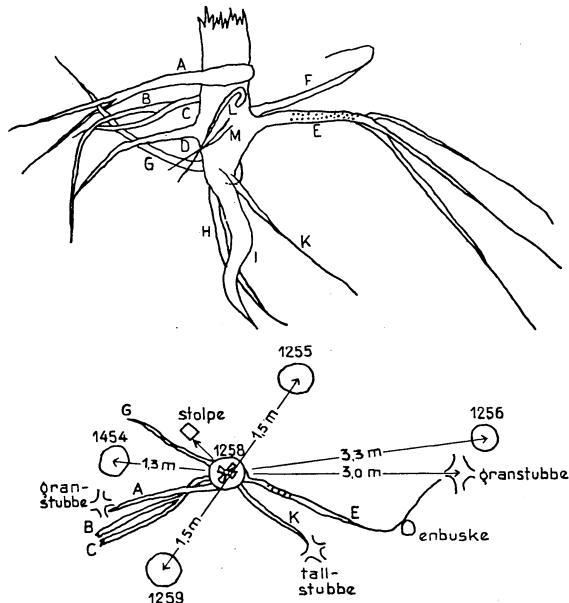


Fig. 1. Provträd 1258

Rotsystem av 8 årig tall infekterad av *Fomes annosus*. Trädet hade mycket bra tillväxt 1954 men mycket kort toppskott (5 cm) 1955. De punkterade partierna var infekterade av *Fomes annosus*.

Rotsystem of an 8 year old Scotch Pine infected by *Fomes annosus*. The tree had very good growth 1954 but the growth was very poor 1955. The dotted sections were infected by *Fomes annosus*.

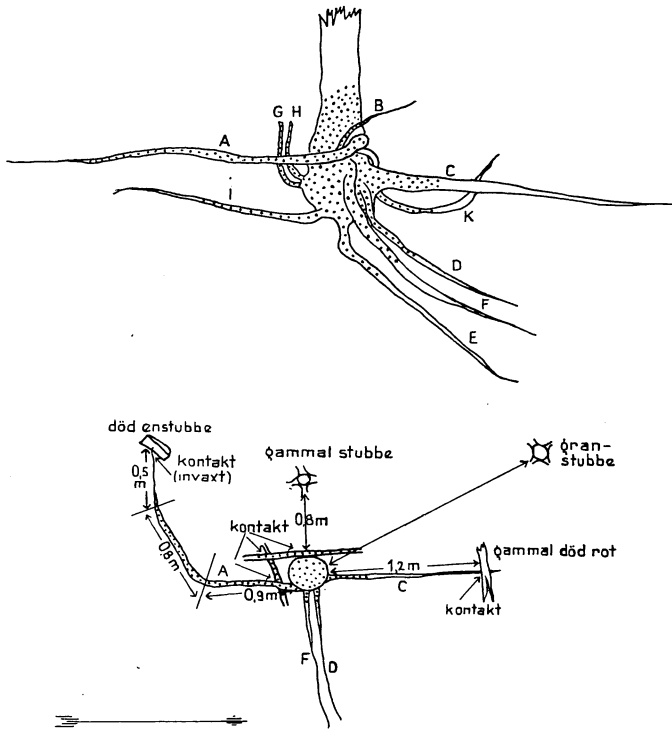


Fig. 2. Provträd 10

Rotsystem av 8 årig tall död 1955.

De punkterade partierna var infekterade av *Fomes annosus*. Rothalsen var starkt ansvalld och var i direkt kontakt med gamla granrötter från vilka *Fomes* kunde isoleras.

Rotsystem of a 8 year old Scotch Pine which died 1955. The dotted sections were infected by *Fomes annosus*.

1258) kunde infektionens ursprung ej spåras. Träd 1258 hade en rotgren orienterad i riktning mot en gammal stubbe, infekterad av *Fomes*. Denna rot var infekterad av *Fomes* nära rothalsen men längre ut till synes frisk, och inget rötmycel växte ut från de inkuberade provbitarna. Provträd 20, som var grönt men utan toppskott 1955, hade fruktkroppar av *Fomes annosus* på rothalsen. Rötterna var friska och med en zon med kraftigt kådflöde nära rothalsen på två av rötterna. Inga rötstubbar eller sjuka träd fanns i närheten av det infekterade trädet. Ett av rotsystemen var alltför infekterat för att några slutsatser om varifrån infektionen härrörde skulle kunna erhållas. Det är anmärkningsvärt att träden i några fall visat tydliga symtom av angreppet, trots att endast en mindre del av rotsystemet attackerats. Rotsystemen var i flera fall deformerade på grund av felaktig plantering. Det är dock ej sannolikt att detta haft någon betydelse för trädens mottaglighet för infektionen.

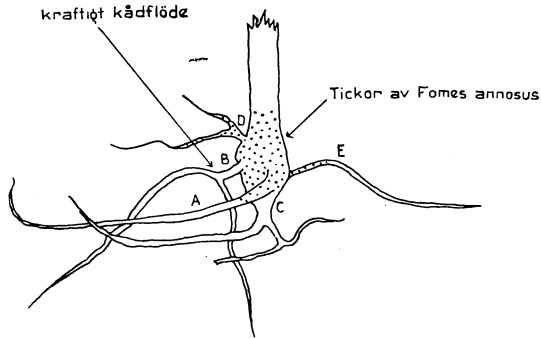


Fig. 3. Provträd 20

Rotsystem av 8 årig tall infekterad av *Fomes annosus*. Trädet visade sjukdomssymtom 1955 (inget toppskott och blekgröna barr). De punkterade partierna var infekterade av *Fomes annosus*. Inga rötstubbar eller infekterade träd fanns i närheten av det sjuka trädet.

Rotsystem of an 8 year old Scotch Pine infected by *Fomes annosus*. The tree was sick 1955 (no toppgrowth and yellow needles). The dotted sections were infected by *Fomes annosus*.

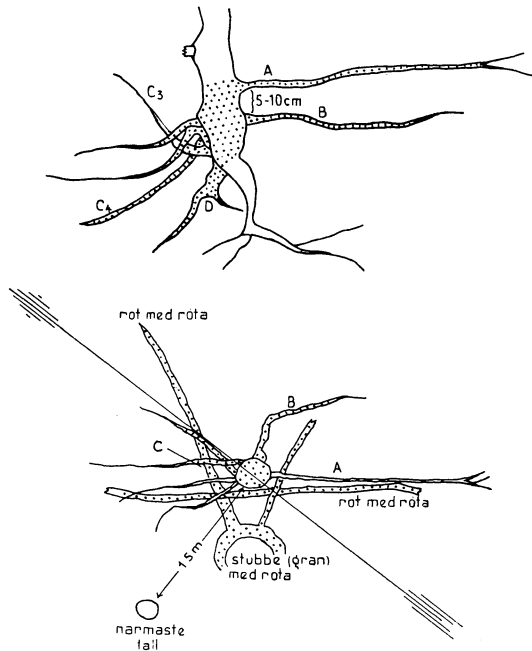


Fig. 4. Provträd 1.

Rotsystem av tall en 8 årig döende 1955 (inget toppskott och blekgröna barr). De punkterade partierna var infekterade av *Fomes annosus*. Rötterna från en gammal granstubbe varur *Fomes* kunde isoleras, stod i kontakt med flera av trädets rötter.

Rotsystem of an 8 year old Scotch Pine dying 1955. The dotted sections was infected by *Fomes annosus*.

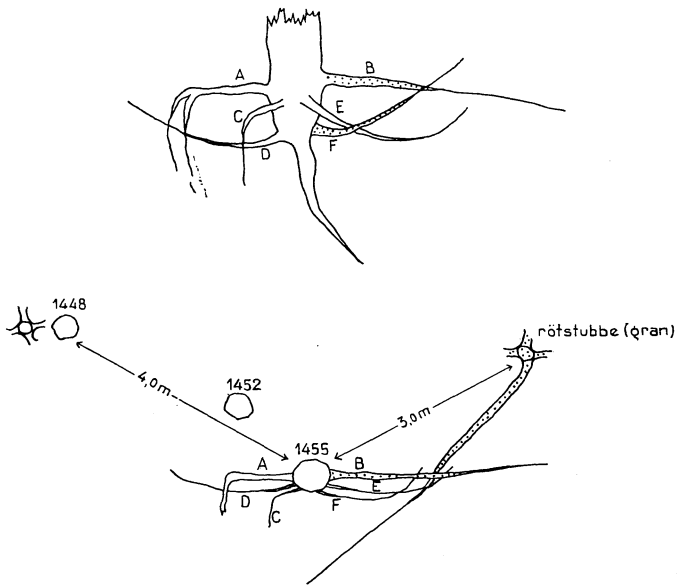


Fig. 5. Provträd 1454.

Rotsystem av 8 årig tall infekterad av *Fomes annosus*. Trädet visade sjukdomssymtom 1955. De punkterade partierna betecknar rötter infekterade av *Fomes annosus*. Rot (B) stod i direkt kontakt med rot från gammal granstubb, varur *Fomes annosus* kunde isoleras,

Rotsystem of an 8 year old Scotch Pine infected by *Fomes annosus*. The dotted sections were infected by *Fomes annosus*.

Infektionsbilden i de flesta ovan relaterade fallen tyder på att tallen infekterats genom att friska rötter växt in i *Fomes annosus*-infekterade stubbar och rotsystem, och att således helt intakta tallrötter kan angripas av svampen, vilket strider mot tidigare, särskilt av danska forskare förfäktade uppfattningar. Infektionsbilden hos provträd 1258 och 20 utgör trots det begränsade observationsmaterialet ett indicium på att infektion i dessa fall skett på annat sätt än genom direkta rotkontakter mellan det friska trädet och infekterat vedmaterial i marken.

Modellförsök med basidiesporer av *Fomes annosus*

För att undersöka *Fomes annosus*-sporerers förmåga att passera jordlager av olika tjocklek och finhetsgrad utfördes följande modellförsök:

A) Glasrör (10 mm \varnothing) fyllda med mulljord till varierande höjd anslöts genom en bomullspropp till en erlenmeyerkolv (200 ml) delvis fylld med sågspån (fig. 6). Anordningen steriliserades en tim. i autoklav vid 120° C. En ml

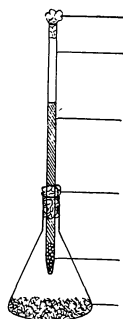


Fig. 6. Anordning för studier av sporens förmåga att penetrera sand respektive jordlager.
An apparatus designed for studies of the penetrating capacity of spores of *Fomes annosus*.

av en sporsuspension av *Fomes annosus* (10^5 sporer/ml) hälldes i uppifrån, varefter tvättades med 20 ml sterilt vatten. Jordpelarens höjd i de olika fallen var 5, 10, 20 cm. Resultat: I samtliga fall kunde *Fomes annosus* påvisas i sågspånen 30 dagar efter försökets igångsättande.

B) Samma anordning som i figur 1, men i detta försök användes sand av känd kornstorlek i stället för jord. En ml sporsuspension av *Fomes annosus* (2×10^5 sporer/ml) hälldes i uppifrån, varefter tvättades med 30 ml sterilt vatten. Resultatet framgår av tabell 1.

C) Samma försöksanordning som i figur 1 användes. Försöket utfördes med sand av 0,6—0,2 mm kornstorlek och sandpelarens längd var 300 mm. Den var vid försökets början mättad med vatten. En ml av en sporsuspension som höll 3×10^6 respektive 2×10^6 sporer per ml hälldes i uppifrån, varefter tvättades med sterilt vatten (29 ml). Filtratet från sandpelaren uppsamlades i provrör och antalet sporer som passerat kolonnen beräknades genom räkning av ett uppmätt prov i en Buchner räknekammare. Resultatet framgår av tabell 2.

Tab. 1. *Fomes annosus*-sporens förmåga att penetrera sandlager av olika kornstorlek.

The penetration of sandlayers of different thickness by spores of *Fomes annosus*

| Typ av sand i glasrören Type of sand | Kornstorlek mm Particle-size | Sandpelarens höjd i mm Height of the sandlayers | Resultat av analys av sågspå- nen 30 dagar efter start + = <i>Fomes annosus</i> — = Ingen <i>Fomes annosus</i> + = <i>Fomes annosus</i> outgrowing in the bottles — = <i>Fomes annosus</i> was not outgrowing in the bottles |
|--|------------------------------------|--|---|
| Grovsand | 2—0,6 | 400 | + |
| » | 2—0,6 | 200 | + |
| Mellansand | 0,6—0,2 | 200 | + |
| Grov mo | < 0,2 | 200 | — |

Tab. 2. Procent absorberade sporer av *Fomes annosus* i en sandkolonn av 300 cm längd.

Percentage of spores of *Fomes annosus* absorbed in a sand column. The height of the sandlayer was 300 cm.

| Antal tillförda sporer Number of spores at the top | Antal sporer i eluatet Number of spores in the eluate | Procent absorberade sporer i kolonnen Percentage of absorbed spores in the column |
|---|--|--|
| $3 \cdot 10^6$ | $2,48 \cdot 10^6$ | 17,3 |
| $2 \cdot 10^6$ | $1,25 \cdot 10^6$ | 37,3 |

D) Samma försöksanordning och med sand i kolonnen användes. I toppen tillsattes en ml av en sporsuspension som höll $1,7 \times 10^6$ sporer per ml. Efter tillsats av en ml sporsuspension tvättades med 29 respektive 299 ml sterilt vatten. Segmenten från olika höjd uppslammades i sterilt vatten omedelbart efter tvättningen. Ur den så erhållna jordsuspensionen togs prov som spädades till lämplig utspädning och lades ut på maltagar. Antal sporer per cm^3 sand på olika höjd i sandpelaren beräknades sedan ur antal på maltagar utväxta *Fomes annosus*-kolonier.

Som framgår av försöksresultaten kan *Fomes annosus*-sporer lätt passera genom jord respektive sandlager av minst 20—40 cm tjocklek. Sporererna absorberades till en viss grad i sand (17—37 %), men även en så relativt liten vattenmängd som 30 ml kunde transportera sporer genom en vattenmättad sandkolonn av 40 cm längd.

Tab. 3. Beräknat antal absorberade *Fomes annosus*-sporer på olika höjd i en sandpelare efter tvättning med 29 respektive 299 ml vatten.

Calculated number of spores of *Fomes annosus* absorbed at different heights in a sand column after washing with different amounts of water

| Sandpelarens höjd cm The height of the column cm | Beräknat antal sporer per cm^3 på olika höjd i kolonnen Number of spores at different levels | |
|---|--|---|
| | 29 ml tvättvatten 29 ml water added at the top | 299 ml tvättvatten 299 ml water added at the top |
| 0—5 | $0,26 \cdot 10^5$ | $0,24 \cdot 10^3$ |
| 5—10 | $0,20 \cdot 10^5$ | $0,20 \cdot 10^4$ |
| 10—20 | $0,10 \cdot 10^5$ | $0,10 \cdot 10^5$ |
| 20—30 | $0,30 \cdot 10^5$ | $0,35 \cdot 10^5$ |
| 30—40 | $0,30 \cdot 10^5$ | $0,40 \cdot 10^5$ |

Luftinfektion av *Fomes annosus* genom nyavverkade stubbar

Försök har utförts för att studera frekvens av genom luftburna sporer infekterade stubbar i två tall- och ett granbestånd i södra Sverige. Det undersökta granbeståndet var beläget i Dalby kronopark i södra Skåne. Beståndet utgöres i huvudsak av ca 70-årig gran (*Picea excelsa*) med inslag av silvergran (*Abies pectinata*) och är rötskadat till ca 10 %. En gallring företogs i mars 1956 och provtrissor från dessa stubbar uttogs i augusti 1956. De två undersökta tallbestånden var belägna i Vomb i mellersta Skåne och ca 30 år gamla. Båda bestånden gallrades i maj 1956. Inga rötskadade tallar kunde då iakttagas inom försöksområdet. Undersökningsmetodik: Trissor (ca 5 cm tjocka) utsågades från stubbar härrörande från gallringar utförda 2—5 månader före provtagningen. Trissorna invecklades omedelbart i fuktigt tidingspapper och inkuberades 6—10 dagar vid 20—25° C. Därefter undersöktes hela såväl över- som undersida i mikroskop och eventuell förekomst av konidiestadium av *Fomes annosus* noterades. Vid provtagningen undersöktes stubben först makroskopiskt och endast sådana stubbar där ingen synlig röta kunde observeras uttogs för analys. Dessa utmärktes med ett nummer och de stubbar där efter inkubation *Fomes annosus*-konidier kunde identifieras analyserades på nytt genom att trissor uttogs längre ner på stubbhuvudet. De stubbar (sammanlagt tre stycken), där röta konstaterade i dessa senare trissor, räknades som ej infekterade genom luftinfektion i protokollet. De övriga ansågs ha blivit infekterade genom luftinfektion under tiden mellan gallring och provtagning. I några kunde för övrigt *Fomes annosus* konstateras på trissans översida men ej på undersidan. Resultatet av analyserna framgår av tabell 4.

I ett bestånd i Dalby i närheten av det, vari luftinfektion på stubbar konstaterats, har även utförts en kartering av frekvens rottröta i parceller som under en följd av år gallrats olika hårt. Två provytor, benämnda provyta 54 och 539, har undersökts. Den förstnämnda planterades med gran 1875 och den senare likaledes med gran 1887 på gammal fåladsmark. Ytorna är uppdelade i fyra

Tab. 4. Procent luftinfektion av *Fomes annosus* i 2—4 månader gamla stubbar.

Percentage aerial infection by *Fomes annosus* on 2—4 months old pine and spruce stumps.

| Ort Place | Bestånd Stand | Antal under- sökta stubbar Number of ana- lysed stumps | Antal stubbar med <i>Fomes</i> <i>annosus</i> Number of stumps infected by <i>F. a.</i> | Procent luftin- fekteradestubbar Percentage of air- infected stumps |
|--------------|------------------|---|---|--|
| Dalby..... | Gran (N.S.) | 111 | 13 | 11,8 |
| Vomb I..... | Tall (S.P.) | 100 | 5 | 5,0 |
| Vomb II..... | Tall (S.P.) | 100 | 6 | 6,0 |

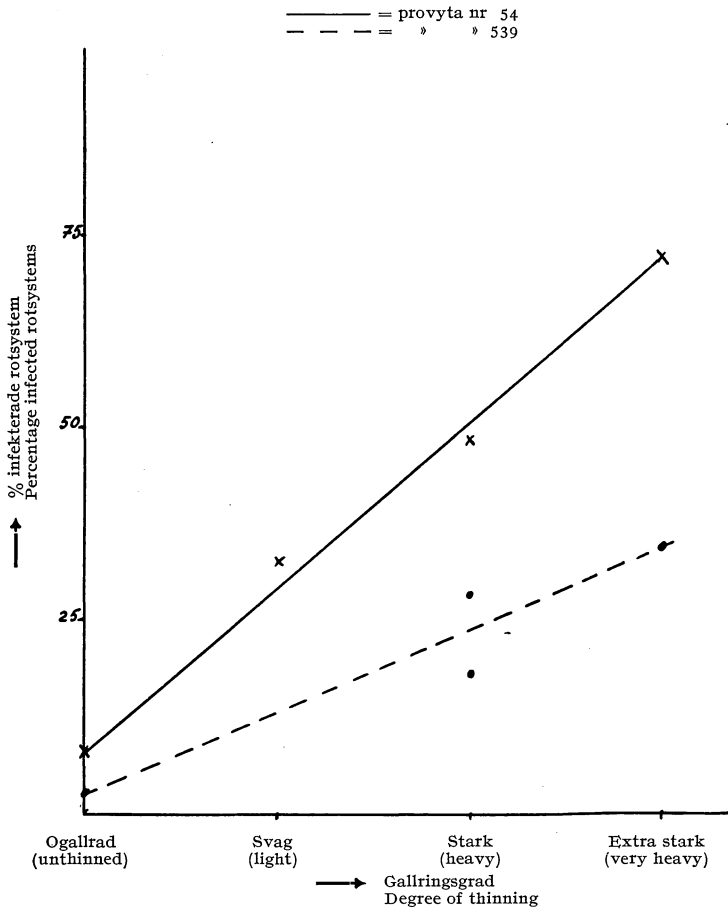
Tab. 5. Procent rotträta i provytor med olika gallringsgrad.

Percentage of infection by *Fomes annosus* in plots with different degree of thinning.

| Provyta nr Sample plot No. | Parcell nr Parcel No. | Antal stammar/ha efter 1955 års gallring Number of stems/ha after the thinning 1955 | Gallringsgrad Thinning-grade | Träd/parcell Trees/parcel | | | Stubbar/parcell Stumps/parcel | | | Rotsystem/parcell Rootsystem/parcel | | |
|-------------------------------|--------------------------|---|---------------------------------|------------------------------|---|-----------------------------------|----------------------------------|--|------------------------------------|--|---|---|
| | | | | Tot. antal Tot. number | Antal sjuka Number of infected trees | % röt-skadade % infected trees | Tot. antal Tot. number | Antal sjuka Number of infected stumps | % röt-skadade % infected stumps | Tot. antal Tot. number | Antal sjuka Number of infected root-system | % röt-skadade % infected root-system |
| 54 | I | 1 397 | ogallrad (unthinned) | 103 | 7 | 6,8 | — | — | — | 103 | 7 | 6,8 |
| 54 | II | 600 | svag (light) | 93 | 25 | 26,8 | 17 | 11 | 64,7 | 110 | 36 | 32,7 |
| 54 | III | 336 | stark (heavy) | 65 | 28 | 43,1 | 24 | 15 | 62,5 | 89 | 43 | 48,3 |
| 54 | IV | 200 | extra stark (very heavy) | 8 | 5 | 62,5 | 39 | 29 | 74,4 | 47 | 34 | 72,3 |
| 539 | III | 2 640 | ogallrad (unthinned) | 100 | 3 | 3,0 | — | — | — | 100 | 3 | 3,0 |
| 539 | I | 660 | stark (heavy) | 100 | 19 | 19,0 | 21 | 15 | 71,4 | 121 | 34 | 28,1 |
| 539 | II | 580 | stark (heavy) | 130 | 13 | 10,0 | 18 | 14 | 77,7 | 148 | 27 | 18,2 |
| 539 | IV | 384 | extra stark (very heavy) | 85 | 22 | 25,9 | 16 | 13 | 81,3 | 101 | 35 | 34,7 |

parceller som från 1906 respektive 1920 har gallrats olika hårt. Stamantalet 1955 framgår av tabell 5 och ger en uppfattning om skillnaderna i gallringsgrad mellan de olika parcellerna när stamantalet från början var lika i samtliga parceller. Ett par av de hårdast gallrade parcellerna stormfällades våren 1956, varför infektionsprocenten beräknat på de fåtal träd som finns kvar i dessa fall ej med säkerhet kan anses representativt för beståndet före stormfällningen. För att erhålla ett större material har därför infektionsprocenten på stubbar efter gallringen 1955 och den därpå följande stormfällningen även noterats. Procent infekterade träd och stubbar har dels behandlats var för sig, dels har stubbar och träd slagits ihop och procent infekterade rot-system beräknats därur. Rötfrekvensen i olika hårt gallrade ytor framgår av tabell 5, och diagram 1.

Som framgår av försöksresultatet hade 11,8 % av granstubbarna i beståndet i Dalby infekterats av luftburna sporer av *Fomes annosus* under försommaren 1956. Då dessutom infektionsprocenten synes vara större ju hårdare gallring som företagits och alltså även direkt avhängig av stubbfrekvensen, tyder detta på att svampen troligen sprides till det stående beståndet via sporer som växer ner i nyavverkade stubbar. I Vomb, där friska tallstubbar var infekterade till 5,5 % två månader efter fällningen, är tallen hit-



Diagr. I. % infekterade rotsystem vid olika gallringsgrad.
 Percentage of infected rootsystems at different degree of thinning.

intills relativt frisk. Ett närbeläget granbestånd däremot är starkt rötskadat. Tallen är tidigare gallrad, varför stubbarna troligen varit utsatta för luftinfektion även tidigare.

Dominerande mikrosvampar i skogsmark av olika typ med och utan rotröta

Försök att klassificera en jord genom analys av mikrofloran har utförts av flera forskare, men resultaten har mestadels varit mindre uppmuntrande. Tekniken som använts har oftast varit så specialiserad, att endast en mindre

del av mikrofloran har kunnat bli föremål för undersökning. Den metod som med olika modifikationer använts har varit baserad på bestämning till art och frekvens av organismer utvuxna på ett näringsmedium efter ympning med en jordsuspension. Metodens begränsning ligger främst däri, att val av media oftast predestinerar till dominans av svampar som växer snabbt på detta speciella näringssubstrat, och metoden ger ej någon bild av jordens hela innehåll av organismer. Ett antal försök har trots detta utförts för att söka erhålla en orientering om vilka mikrosvampar som dominerar i skogsjord. De erhållna resultaten har ställts i relation till beståndstyp och sundhetstillstånd hos de träd som växer i den undersökta jorden.

Försöken utfördes somrarna 1954—56 under månaderna juni—september och jordproven analyserades omedelbart efter provtagningen. Metod: Jordprov uttogs sterilt från olika nivåer. Ett gram jord invägdes sterilt och späddes med vatten 10^4 respektive 10^5 gånger. I 50 petriskålar med 1-procentig maltagar utpipetterades vardera en ml av vattensuspensionen och utväxta svampar bestämdes till art och frekvens.

(1) Jordprov från Lilljansskogen (Stockholm).

Starkt rötskadad granskog med ca 10 % lövinblandning. Humuslagrets tjocklek var ca 25 cm. pH var 5,3. Prov togs från 2 cm (A) och 10 cm (B) djup.

Isolerade organismer:

| A | B |
|-----------------------------|----------------------------|
| <i>Mucor racemosus</i> | <i>Mortierella spp.</i> |
| » <i>spp.</i> | <i>Penicillium spp.</i> |
| <i>Aspergillus niger</i> | <i>Trichoderma viride</i> |
| <i>Botrytis cineria</i> | <i>Cylindrocarpon sp.</i> |
| <i>Mortierella spp.</i> | <i>Cephalosporium spp.</i> |
| <i>Spicaria spp.</i> | <i>Botrytis cineria</i> |
| <i>Penicillium spp.</i> | <i>Absidia glauca</i> |
| <i>Cephalosporium spp.</i> | <i>Mucor spp.</i> |
| <i>Monilia sp.</i> | <i>Streptomyces sp.</i> |
| <i>Fusarium spp.</i> | <i>Spicaria spp.</i> |
| <i>Verticillium spp.</i> | |
| <i>Cylindrocarpon sp.</i> | |
| <i>Pullularia pullulans</i> | |

Dominerande svampar på olika nivåer:

Nivå Dominerande arter

2 cm *Mucor spp.*, *Penicillium spp.*, *Spicaria spp.*, *Cephalosporium spp.*

10 cm *Mucor spp.*, *Cephalosporium spp.*, *Spicaria spp.*

(2) Jordprov från Högby mo I.

Blandskog av tall och gran. Både tallen och granen har angripits av rot-röta i avsevärd omfattning. Beståndet är planterat på gammal åker. Följande

skiktningar i profilen kunde iakttagas: Humus 0—2,5 cm, sandblandad lerjord 2,5—20 cm och under detta röd sand. pH i de olika skiktningarna var 4,4, 3,3 och 6,2. Prov togs på 1 cm (A), 10 cm (B) och 50 cm (C) djup.

Isolerade organismer:

| A | B | C |
|-----------------------------|-----------------------------|-----------------------------|
| <i>Mortierella spp.</i> | <i>Mortierella spp.</i> | <i>Mortierella spp.</i> |
| <i>Mucor racemosus</i> | <i>Trichoderna viride</i> | <i>Spicaria spp.</i> |
| <i>Mucor spp.</i> | <i>Spicaria spp.</i> | <i>Penicillium spp.</i> |
| <i>Cephalosporium spp.</i> | <i>Penicillium spp.</i> | <i>Pullularia pullulans</i> |
| <i>Penicillium spp.</i> | <i>Oidiodendron griseum</i> | |
| <i>Oidiodendron griseum</i> | <i>Pullularia pullulans</i> | |
| <i>Pullularia pullulans</i> | | |

Dominerande svampar på olika nivåer:

Nivå Dominerande arter

- 1 cm *Cephalosporium spp.*, *Mucor spp.*, *Penicillium spp.*
 10 cm *Mortierella spp.*, *Blåytesvampar*, *Penicillium spp.*
 50 cm *Mortierella spp.*, *Spicaria spp.*, *Penicillium spp.*

(3) Jordprov från Högby mo II.

Starkt rötskadat tallbestånd. Planterat på gammal åkerjord. Följande skiktningar i profilen kunde iakttagas: Humus 3 cm, sandblandad jord 3—26 cm och under detta röd sand. pH i de olika skikten var 4,9, 6,1 och 6,0. Prov togs på 2 cm (A), 15 cm (B) och 50 cm (C) djup.

Isolerade organismer:

| A | B | C |
|-----------------------------|------------------------------|-----------------------------|
| <i>Mortierella spp.</i> | <i>Mortierella spp.</i> | <i>Mortierella spp.</i> |
| <i>Mucor racemosus</i> | <i>Absidia glauca</i> | <i>Pullularia pullulans</i> |
| <i>Mucor spp.</i> | <i>Penicillium spp.</i> | <i>Penicillium spp.</i> |
| <i>Absidia glauca</i> | <i>Scopulariopsis sp.</i> | <i>Cephalosporium spp.</i> |
| <i>Penicillium spp.</i> | <i>Cephalosporium spp.</i> | <i>Spicaria spp.</i> |
| <i>Cephalosporium spp.</i> | <i>Spicaria spp.</i> | |
| <i>Spicaria spp.</i> | <i>Cladosporium herbarum</i> | |
| <i>Oidiodendron griseum</i> | <i>Pullularia pullulans</i> | |
| <i>Pullularia pullulans</i> | | |

Dominerande svampar på olika nivåer:

Nivå Dominerande arter

- 2 cm *Cephalosporium spp.*, *Mucor spp.*, *Penicillium spp.*
 15 cm *Mortierella spp.*, *Pullularia pullulans*, *Penicillium spp.*
 50 cm *Mortierella spp.*, *Pullularia pullulans*, *Penicillium spp.*

(4) Jordprov från Högby mo III.

Friskt tallbestånd planterat på gammal skogsmark. Följande skiktningar i profilen kunde iakttagas: Humus 0—6 cm, blekjord 6—21 cm och under detta röd sand. pH i de olika skikten var 4,5, 5,5 och 5,9. Prov togs på 3 cm (A), 15 cm (B) och 50 cm (C) djup.

Isolerade organismer:

| A | B | C |
|----------------------------|-----------------------------|-----------------------------|
| <i>Mortierella spp.</i> | <i>Mucor spp.</i> | <i>Mortierella spp.</i> |
| <i>Absidia glauca</i> | <i>Absidia glauca</i> | <i>Absidia glauca</i> |
| <i>Spicaria spp.</i> | <i>Oidiodendron griseum</i> | <i>Spicaria spp.</i> |
| <i>Cephalosporium spp.</i> | <i>Spicaria spp.</i> | <i>Penicillium spp.</i> |
| <i>Penicillium spp.</i> | <i>Cephalosporium spp.</i> | <i>Pullularia pullulans</i> |
| <i>Trichoderma viride</i> | <i>Trichoderma viride</i> | |
| <i>Mucor racemosus</i> | <i>Penicillium spp.</i> | |
| » <i>silvaticus</i> | <i>Pullularia pullulans</i> | |

Dominerande svampar på olika nivåer:

Nivå Dominerande arter

3 cm *Penicillium spp.*, *Mucor spp.*, *Cephalosporium spp.*

15 cm *Mucor spp.*, *Blåytesvampar*, *Penicillium spp.*

50 cm *Spicaria spp.*, *Penicillium spp.*, *Blåytesvampar*.

(5) Jordprov från Bläsinge (Öland).

Starkt rötskadat tallbestånd, planterat på gammal ljunghed.

Följande skiktningar kunde iakttagas: Humus 2 cm, blekjord 2—9 cm och under detta röd sand. pH i de olika skikten var 3,9, 5,4 och 6,2. Prov togs på 1 cm (A), 6 cm (B) och 100 cm (C) djup.

Isolerade organismer:

| A | B | C |
|-----------------------------|-----------------------------|-------------------------|
| <i>Mucor racemosus</i> | <i>Mucor spp.</i> | <i>Penicillium spp.</i> |
| <i>Mucor spp.</i> | <i>Mortierella spp.</i> | |
| <i>Spicaria spp.</i> | <i>Oidiodendron griseum</i> | |
| <i>Cephalosporium spp.</i> | <i>Penicillium spp.</i> | |
| <i>Penicillium spp.</i> | <i>Pullularia pullulans</i> | |
| <i>Trichoderma viride</i> | <i>Penicillium spp.</i> | |
| <i>Pullularia pullulans</i> | <i>Verticillium sp.</i> | |
| <i>Absidia glauca</i> | <i>Trichoderma viride</i> | |

Dominerande svampar på olika nivåer:

Nivå Dominerande arter

1 cm *Mucor spp.*, *Spicaria spp.*, *Blåytesvampar*.

6 cm *Mucor spp.*, *Blåytesvampar*

100 cm *Penicillium spp.*

(6) Jordprov från Hällnäs (Norrländ).

Friskt tallbestånd. Följande skiktningar kunde iakttagas i jordprofilen: Humus 1—5 cm, blekjord 5—20 cm och under detta sand. pH i de olika skikten var 3,9, 4,9 och 5,2. Prov togs på 2 cm (A), 7 cm (B) och 70 cm (C) djup.

Isolerade organismer:

| A | B | C |
|-----------------------------|-----------------------------|--------------------------|
| <i>Mucor racemosus</i> | <i>Mucor racemosus</i> | <i>Mucor spp.</i> |
| » <i>hiemalis</i> | » <i>hiemalis</i> | <i>Aspergillus niger</i> |
| » <i>spp.</i> | <i>Mortierella spp.</i> | <i>Spicaria spp.</i> |
| <i>Penicillium spp.</i> | <i>Penicillium spp.</i> | <i>Penicillium spp.</i> |
| <i>Cephalosporium spp.</i> | <i>Trichoderma viride</i> | |
| <i>Pullularia pullulans</i> | <i>Spicaria spp.</i> | |
| | <i>Pullularia pullulans</i> | |

Dominerande svampar på olika nivåer:

| Nivå | Dominerande arter |
|-------|---|
| 2 cm | <i>Mucor spp.</i> , <i>Penicillium spp.</i> |
| 7 cm | <i>Mucor spp.</i> , <i>Penicillium spp.</i> |
| 70 cm | <i>Spicaria spp.</i> |

(7) Jordprov från Tönnersjöheden I.

Starkt rötinfekterad granskog planterad på gammal ljunghed.

Följande skiktningar i profilen kunde iakttagas: Humus 2 cm, blekjord 2—25 cm, lerblandad jord 25—65 cm och under detta lera. pH i de olika skikten var 4,0, 4,0, 4,9 och 4,9. Prov togs från 2 cm (A), 4 cm (B), 40 cm (C) och 120 cm (D).

Isolerade organismer:

| A | B | C | D |
|-----------------------------|-----------------------------|---------------------------|-------------------------|
| <i>Mucor racemosus</i> | <i>Mucor spp.</i> | <i>Trichoderma viride</i> | <i>Penicillium spp.</i> |
| » <i>hiemalis</i> | <i>Mortierella spp.</i> | <i>Streptomyces spp.</i> | |
| <i>Verticillium spp.</i> | <i>Cephalosporium spp.</i> | | |
| <i>Spicaria spp.</i> | <i>Penicillium spp.</i> | | |
| <i>Pullularia pullulans</i> | <i>Trichoderma viride</i> | | |
| <i>Trichoderma viride</i> | <i>Pullularia pullulans</i> | | |
| | <i>Spicaria spp.</i> | | |

Dominerande svampar på olika nivåer:

| Nivå | Dominerande arter |
|--------|---|
| 2 cm | <i>Mucor spp.</i> , <i>Trichoderma viride</i> , <i>Pullularia pullulans</i> |
| 4 cm | <i>Mucor spp.</i> , <i>Cephalosporium spp.</i> , <i>Penicillium spp.</i> |
| 40 cm | <i>Trichoderma viride</i> |
| 120 cm | <i>Penicillium spp.</i> |

(8) Jordprov från Tönnersjöheden II.

Frisk granskog planterad på gammal bokskogsmark. Följande skiktningar i profilen kunde iakttagas: Mossa 3 cm, humus 3—11 cm, blekjord 11—18 cm och under detta röd sand. pH i de olika skikten var 4,4, 4,1, 4,1 och 4,6. Prov togs från 2 cm (A), 4 cm (B), 12 cm (C) och 35 cm (D).

Isolerade organismer:

| A | B | C | D |
|-----------------------------|---------------------------|---------------------------|--------------------------|
| <i>Mucor hiemalis</i> | <i>Penicillium spp.</i> | <i>Mucor spp.</i> | <i>Mucor spp.</i> |
| » <i>racemosus</i> | <i>Trichoderma viride</i> | <i>Penicillium spp.</i> | <i>Mortierella spp.</i> |
| » <i>silvaticus</i> | <i>Mucor hiemalis</i> | <i>Mortierella spp.</i> | <i>Penicillium spp.</i> |
| <i>Penicillium spp.</i> | <i>Mucor spp.</i> | <i>Trichoderma viride</i> | <i>Spicaria spp.</i> |
| <i>Trichoderma viride</i> | <i>Mortierella spp.</i> | <i>Sphaeropsis sp.</i> | <i>Verticillium spp.</i> |
| <i>Verticillium spp.</i> | <i>Verticillium spp.</i> | | |
| <i>Monilia sp.</i> | <i>Streptomyces sp.</i> | | |
| <i>Pullularia pullulans</i> | | | |

Dominerande svampar på olika nivåer:

| Nivå | Dominerande arter |
|-------|---|
| 2 cm | <i>Mucor spp.</i> , <i>Penicillium spp.</i> |
| 4 cm | » |
| 12 cm | » |
| 35 cm | » |

(9) Jordprov från Brattforsheden.

Flygsandsfält planterat med tall. Beståndet är ca 50 år gammalt men endast manshögt. Träden har dött i avsevärd omfattning, varför delar av området ligger kalt. Markvegetationen utgöres av ljung. Prov togs på tre ställen: I. Öppen mark utan markvegetation. II. Under stampande tall. III. Under tall gödslad med ammoniumnitrat.

Dominerande svampar i de tre fallen:

| Nivå | I. |
|-------|--|
| 5 cm | <i>Cephalosporium spp.</i> , <i>Mycotoruloideae</i> , <i>Botrytis cineria</i> , jästsvampar. |
| 50 cm | » |
| II. | |
| 5 cm | <i>Mucor spp.</i> , <i>Cephalosporium spp.</i> , jästsvampar. |
| 50 cm | <i>Penicillium spp.</i> , <i>Cephalosporium spp.</i> , jästsvampar. |
| III. | |
| 5 cm | <i>Cephalosporium spp.</i> , <i>Penicillium spp.</i> , <i>Pullularia pullulans</i> |
| 50 cm | » jästsvampar |

Följande arter har uppträtt i avsevärd frekvens i något eller några av de undersökta jordproven: *Mucor hiemalis*, *Mucor racemosus*, *Mucor silvaticus*,

Absidia glauca, *Botrytis cineria*, *Monilia spp.*, *Aspergillus niger*, *Penicillium spp.*, *Mortierella spp.*, *Verticillium spp.*, *Trichoderma viride*, *Cephalosporium spp.*, *Fusarium spp.*, *Oidiodendron griseum*, *Cladosporium herbarum*, *Pullularia pullulans* och andra ej artbestämda blåytesvampar. Av de ovan uppräknade dominerade *Mucor spp.*, *Penicillium spp.*, *Spicaria spp.*, *Cephalosporium spp.*, *Trichoderma viride* och blåytesvampar i de flesta jordproven. Inga säkra differenser i fråga om arternas förekomst har kunnat noteras mellan bestånd med gott sundhetstillstånd och starkt rötskadade sådana.

BJÖRKMAN (1949) däremot fann en större frekvens av mot *Fomes annosus* antagonistiska mikrosvampar i jord från friska ståndorter än i jord från starkt rötskadade bestånd. Enligt hans försöksresultat skulle det således föreligga en skillnad i sammansättningen av mikrofloran i jord från friska bestånd och sådana där benägenhet för rottröta föreligger. Av de här isolerade arterna är dock ingen karakteristisk för någondera av dessa typer av ståndorter.

Hämningssubstanser i skogsmark

Fomes annosus har av flera forskare beskrivits som en i jord fritt levande organism som genom myceltillväxt kan sprida sig genom jord till trädrötter och infektera dessa (LAGERBERG 1936, FERDINANDSEN och JÖRGENSEN 1939, HENRIKSEN 1954). BJÖRKMAN 1949, RENNERFELT 1949 och NISSEN 1956 har visat att svampen normalt bör ha stora svårigheter att konkurrera med saprofytfloran i jorden. Ca $\frac{1}{3}$ av de av dem undersökta organismerna förmådde i renkultur hämma eller stoppa myceltillväxt av *Fomes annosus* och NISSEN fann att vissa actinomyceter kunde hindra *Fomes* att växa ut i steril jord. Ytterligare en faktor som möjligen kan förhindra eller försvåra *Fomes* spridning i jord är markens innehåll av mot svampen antibiotiska substanser. Våra kunskaper om förekomst och produktion av antibiotiska ämnen i jord under naturliga förhållanden är ytterst begränsad men att sådan produktion förekommer i viss omfattning har belysts av undersökningar av RAYNER 1945, NEILSEN-JONES 1941, BRIAN, CURTIS och HEMMING 1945, BRIAN 1949—54, HESSAYON 1951—53, MARTIN och GOTTLIEB 1952, GOTTLIEB och SIMINEFF 1952, JEFFERYS och HEMMING 1953, DOBBS och HINSON 1953 och WHRIGHT 1953—55. Meningarna om frekvens och ekologisk betydelse är däremot delade. WHRIGHT anser att antibiotisk aktivitet i jord förekommer i ytterst begränsad omfattning och beskriver fenomenet som »islands of inhibition» medan DOBBS och HINSON å andra sidan anser att antibiotiska substanser förekommer i all jord och är homogent fördelade i jorden.

Följande metod utvecklades för att mäta en jords potens i avseende på innehåll av hämningssubstanser. Till tre sterila petriskålar tillsattes (a) värme-steriliserad jord, (b) obehandlad jord, (c) 1-procentig maltagar. Jorden fuk-

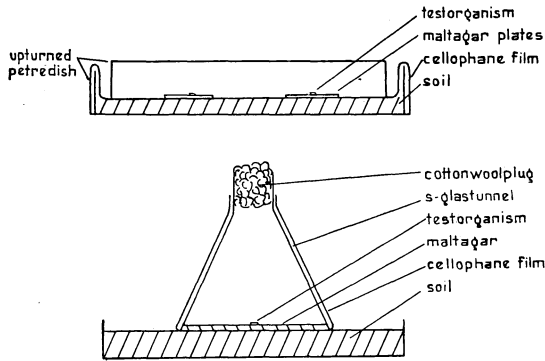


Fig. 7 och 8. Anordningar för påvisande av antibiotisk aktivitet i jord
Apparatus designed for studies of antibiotic activity in soil.

tades med sterilt vatten till ca 80 % vattenhalt. Över jorden respektive maltagar placerades steril cellofan, ca 20 μ tjock och utan ytbeläggning. Cellofanet kokades i vatten en halv timme och steriliserades sedan i vatten i autoklav i 30 min. vid 110° C. Ovanpå cellofanet placerades plattor av 1-procentig maltagar. Dessa var ca 2 mm tjocka och 15 mm i diameter. En bit placerades i varje skål. I mitten av varje maltagarplatta ympades med testorganismen och effekt på myceltillväxt studerades. Vid test av sporgroning tillsattes en droppe sporsuspension till varje platta. Det visade sig lämpligt att ha jorden i petriskålens lock och låta bottendelen ligga an mot cellofanet (figur 2). Skålarna placerades i fuktiga cellofanpåsar. Skålarna med *Botrytis allii* avlästes efter tre dagar och de med *Fomes annosus* efter fyra dagar. Resultaten utgör medeltal av minst två upprepningar. I figur 3 åskådliggöres en modifikation till samma metod. Därvid användes en glastratt över vars vidare ände placerats en steril cellofanfilm, över denna hälldes ett ca 2 mm tjockt lager av 1-procentig maltagar och i mitten ympades med testorganismen. Glastratten var i sin övre ände tillsluten medelst en bomullspropp. Denna senare metod har även använts för att undersöka hämningssubstanser i jord i fältförsök.

Den ovan beskrivna metodiken har använts för att undersöka *Fomes annosus* och andra testsvampars tillväxt i kontakt med obehandlad respektive steril jord från olika ståndorter och tagna på olika nivåer i provgrovar. Resultaten framgår av tabell 6 och 7 samt diagram 2.

Samma metodik som ovan beskrivits har använts i ett försök att undersöka hämningseffekter på myceltillväxt av ett antal olika svampar. Resultatet framgår av tabell 7.

De i tabell 6 redovisade resultaten har erhållits genom analys av jord från 8 olika ståndorter. En kort beskrivning av dessa skall lämnas: *Dalby*, morän,

Tab. 6. Tillväxt av *Fomes annosus* och *Botrytis allii* i kontakt med obehandlad respektive värmesteriliserad jord från olika ståndsorтер.

Fomes annosus and *Botrytis allii* growing in contact with untreated and heatsterilized soils respectively from different forest areas.

| Ort Place | Nivå Level | pH | Diametertillväxt av testsvamp i kontakt med: Diametergrowth of testfungi in contact with: | | | | | |
|--------------------------------|---------------|-----|--|---------------------------------|-----------------------------------|---------------------------------|--------------------------|---------------------------------|
| | | | Steril jord Steril soil | | Obehandlad jord Untreated soil | | Maltagar, 1%-ig | |
| | | | <i>Fomes annosus</i> | <i>Bo- trytis allii</i> | <i>Fomes annosus</i> | <i>Bo- trytis allii</i> | <i>Fomes annosus</i> | <i>Bo- trytis allii</i> |
| Dalby | 5 | 3,9 | — | — | 15 | — | 35 | 44 |
| | 30 | 4,2 | — | — | 17 | — | 35 | 44 |
| | 50 | 4,4 | 12,5 | 24,5 | + | — | 35 | 44 |
| | 120 | 4,6 | 20 | 23 | — | — | 35 | 44 |
| | 130 | 4,6 | 29 | 28 | — | — | 35 | 44 |
| Rattsjöberg | 5 | 4,3 | — | + | — | — | 36 | 44 |
| | 40 | 4,7 | — | + | — | — | 36 | 44 |
| Bogesund A | 5 | 5,0 | — | 26,5 | — | — | 36 | 44 |
| » B | 5 | 5,1 | — | 39 | — | — | 36 | 44 |
| » C | 5 | 4,6 | — | + | — | — | 36 | 44 |
| Forssjöbruk | 5 | 5,7 | + | 27,5 | — | 12 | 35 | 40 |
| Lissma | 5 | 4,9 | — | 55 | — | — | 36 | 44 |
| Högby mo A | 5 | — | + | 20 | — | — | 36 | 44 |
| | 15 | 5,3 | 12,5 | 27 | — | — | 36 | 44 |
| | 40 | — | — | 15 | — | — | 36 | 44 |
| Högby mo B | 5 | — | — | 22,5 | — | — | 36 | 44 |
| | 15 | 6,6 | 12,5 | 30 | — | + | 36 | 44 |
| | 40 | — | — | + | — | — | 36 | 44 |
| Vomb | 5 | — | 15 | 21,5 | — | — | 36 | 44 |
| Brattforsheden I | 5 | 4,9 | 23 | 30 | — | — | 34 | 44 |
| | 40 | 5,1 | 25,5 | 28,5 | — | — | 34 | 44 |
| | 5 | 5,0 | 15 | 17,5 | — | + | 34 | 44 |
| Brattforsheden II | 5 | 5,5 | 30 | 29 | — | + | 34 | 44 |
| | 40 | 5,3 | 18,5 | 21,5 | — | + | 34 | 44 |
| Brattforsheden III o | 5 | 5,0 | 27 | 26 | — | + | 34 | 44 |
| | 40 | 5,0 | 27 | 26 | — | + | 34 | 44 |
| | 5 | 6,3 | 28,5 | 38 | — | + | 30 | 45 |
| Stockholm (åker- jord) | 15 | — | 29 | 42 | — | + | 30 | 45 |
| | 35 | — | 37 | 31,5 | — | + | 30 | 45 |

med under humusskiktet homogen blandning av moränens alla fraktioner från block och sten till mjåla. I fältskiktet förekommer följande arter rikligt: *Oxalis acetocella*, *Stellaria media*, *Dryopteris austriaca*. Träskiktet utgöres av ca 70-årig gran som är starkt rötskadad. *Rattsjöberg*, blockig morän. Fältskiktet utgöres i huvudsak av *Vaccinium myrtillus* och bladmossor. Träskiktet utgöres av ca 70-årig granskog som är starkt rötskadad. *Bogesund*, morän. Fältskiktet utgöres i huvudsak av *Vaccinium myrtillus* och bladmossor. Träskiktet utgöres av ca 70-årig frisk granskog. *Forssjö bruk*, morän. Fältskiktet visar en rik och yppig flora bland vilket kan nämnas *Dryopteris austriaca*, *Epilobium angustifolium* och gramineer. Träskiktet utgöres av

olikåldrig granskog starkt infekterad av *Fomes annosus* och *Armillaria mellea*. En avsevärd uppblandning av granbeståndet med björk och al föreligger. *Lissma*, morän. Fältskiktet utgöres i huvudsak av bladmossor. Trädskiktet utgöres av olikåldrig frisk granskog. *Högby mo*, sandjord. Fältskiktet utgöres övervägande av gramineer. Trädskiktet utgöres av svårt rötskadad ca 40-årig tall. Beståndet är planterat på gammal åkermark. *Vomb*, sandjord. Fältskiktet domineras av gramineer. Frisk tallskog, ca 30 år gammal. *Brattforsheden*, sand. Fältskiktet utgöres i huvudsak av *Calluna vulgaris*. Trädskiktet består av 40-årig tall med mycket dålig tillväxt. Prov I är taget i en öppen sanddyn. Prov II är taget under oväxtlig tall. Prov III är taget i gödslingsyta med nyplanterade tallplantor.

Som framgår av tabell 6 har i regel varken *Fomes annosus* eller *Botrytis allii* förmått växa i kontakt med obehandlad jord. Undantaget utgör jordprov från Dalby, där ytjorden visserligen hämmade tillväxten av *Fomes annosus* men dock inte fullständigt.

Även andra svampar, såväl basidiomyceter som mikrosvampar, reagerade på liknande sätt, vilket framgår av tabell 7.

Basidiesporer och konidiesporer av *Fomes annosus* har undersökts i avseende på sporgroning i kontakt med obehandlad respektive värmesteriliserad växthusjord och med samma metodik som ovan beskrivits. Därvid konstaterades att inga sporer grodde ut i kontakt med obehandlad jord men att såväl konidiesporer som basidiesporer grodde ut till 10—40 % i kontakt med steril jord. HINSON (1954) har tidigare visat att sporer av ett antal mögelsvampar ej förmår gro ut om de vecklades in i steril cellofan och begravnades i jord. Däremot erhöles normal sporgroning av samma sporer i vatten.

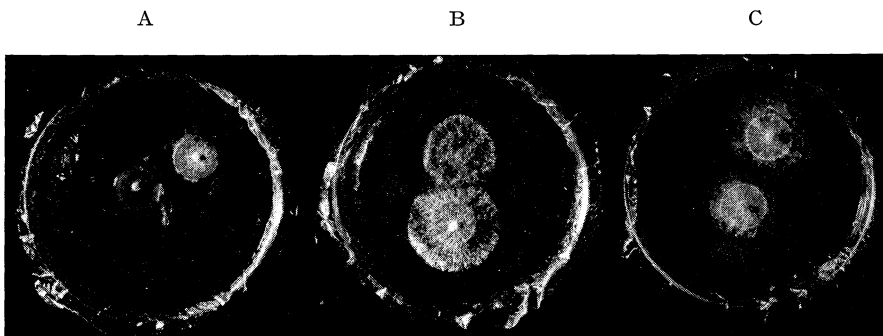


Bild 3. Tillväxt av *Botrytis cineria* i kontakt med: A) obehandlad jord, B) värmesteriliserad jord, C) fuktigt filterpapper. Mellan maltagarplatta och jord har placerats en steril cellofanfilm.

Botrytis cineria growing on maltagar separated by cellophane from: A) unsterilized soil, B) sterilized soil, C) sterile filterpaper.

A

B

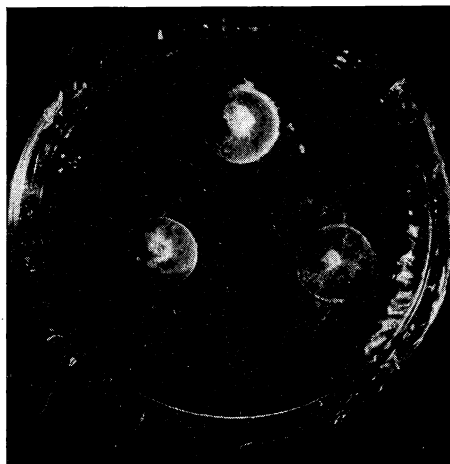
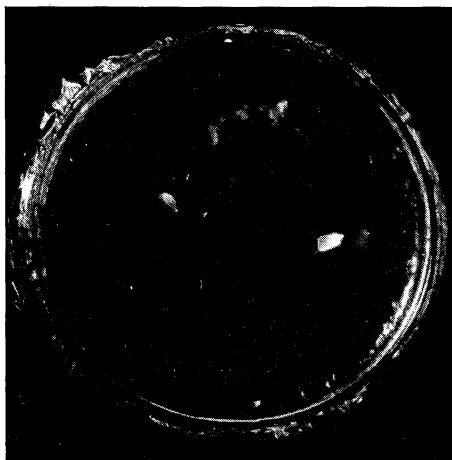


Bild 4. Tillväxt av *Fomes annosus* i kontakt med: A) obehandlad jord, B) värmesteriliserad jord. Mellan maltagarplatta och jord har placerats en steril cellofanfilm. *Fomes annosus* growing on maltagar separated by cellophane from: A) unsterilized soil, B) sterilized soil.

När steril jord användes under cellofanet erhöles på mullrika jordar med av fältskiktet att döma gott näringstillstånd en fullständig hämning av mycel med jord från humusskiktet trots att de hämningssubstanter som antages finnas i obehandlad jord i detta fall med all sannolikhet förstörts. *Fomes annosus* hämmades oftare än *Botrytis allii* men om provet togs på djupare

Tab. 7. Hämmningseffekter på myceltillväxt av olika testsvampar i kontakt med växthusjord.

Inhibitory effects on the growth of mycel of different testfungi growing in contact with untreated respectively sterilized soil.

| Testorganism | Diametertillväxt i mm Diametergrowth in mm | |
|---|---|-----------------------------------|
| | Steril jord Sterile soil | Obehandlad jord Untreated soil |
| <i>Fomes annosus</i> | 13 | — |
| <i>Peniophora gigantea</i> | 55 | — |
| <i>Stereum sanguinolentum</i> | 40 | — |
| <i>Lentinus lepideus</i> | 20 | — |
| <i>Botrytis allii</i> | 35 | — |
| » <i>cinerea</i> | 27 | — |
| <i>Fusarium oxisporum</i> | 40 | 15 |
| <i>Mucor racemosus</i> | 45 | 5 |
| <i>Trichoderma viride</i> | 23 | — |

Tab. 8. Tillväxt av *Fomes annosus* och *Botrytis allii* vid olika koncentrationer av ammoniumsulfat tillsatt till 1%-ig maltagar.

The tolerance of *Fomes annosus* and *Botrytis allii* to high concentrations of ammonium sulfate in maltagar.

| Tillsats av (H ₄ N) ₂ SO ₄ i mg/ml maltagar (H ₄ N) ₂ SO ₄ added | Diametertillväxt av testsvamparna i mm efter 6 dagar vid 25° C Diametergrowth of the testfungi after 6 days | |
|---|---|----------------------|
| | <i>Botrytis allii</i> | <i>Fomes annosus</i> |
| 0 | 68 | 68 |
| 1,3 | 64 | 67 |
| 3,9 | 67 | 70 |
| 6,5 | 65 | 67 |
| 9,1 | 66 | 63 |
| 11,1 | 57 | 54 |
| 30,0 | 42 | 15 |
| 33,3 | 42 | 0 |
| 55,5 | 29 | 0 |
| 77,7 | 23 | 0 |
| 79,0 | 23 | 0 |
| 87,0 | 13 | 0 |
| 102,0 | 0 | 0 |

nivåer erhöles god tillväxt av bägge testsvamparna. Detta kan tolkas som en fytotoxisk effekt av ammoniak som frigöres i samband med steriliseringen. Den markanta ökningen av ammoniakkväve som inträder momentant efter en kemikalie- eller värmesterilisering av jord har förklarats av EWANS (1955) som ett resultat av en nedbrytning av i marken upplagrade komplexa kväverika föreningar av hexaamintyp. Av tabell 8 framgår vidare att *Fomes annosus* är avsevärt känsligare för överoptimala doser av ammoniumsulfat vilket, möjligen kan förklara att blott ena svampen blivit hämmad i kontakt med steril jord i vissa fall.

Hämningseffekterna i obehandlad jord med högt näringsinnehåll kan möjligen delvis förklaras med att testsvampen hämmas av överoptimala näringskoncentrationer som diffunderar in i maltagarplattan. Denna effekt kan dock icke förklara hämningseffekterna på mager jord. Å andra sidan skulle möjligen på mager jord näringsämnen från maltagar diffundera ut i jorden i sådan grad att svampen starkt hämmas i sin tillväxt. Mot detta talar dels att god tillväxt erhålles även om fuktig steril sjösand eller fuktigt filterpapper användes under cellofanet. För att undersöka denna möjlighet och den hypotetiska möjligheten att hämningseffekten beror på att näringsämnen från maltagarplattan diffunderar genom cellofanet och ger upphov till en ökad mikrobiologisk aktivitet som i sin tur skulle kunna förklara de uppkomna hämningseffekterna har följande försök företagits. Samma metodik som i det

Tab. 9. Tillväxt av *Fomes annosus* och *Botrytis allii* i kontakt med steril respektive obehandlad jord och med varierande malkoncentration på maltagarplattan.

Growth of *Fomes annosus* and *Botrytis allii* in contact with sterile and untreated soil respectively with varying malt concentrations on the maltagarplate.

| Malkonc. % | Diametertillväxt i mm Diametergrowth in mm | | | | | |
|---------------|---|---------------------------|-----------------------------------|---------------------------|--------------------------|---------------------------|
| | Steril jord Sterile soil | | Obehandlad jord Untreated soil | | Maltagar | |
| | <i>Fomes annosus</i> | <i>Botrytis allii</i> | <i>Fomes annosus</i> | <i>Botrytis allii</i> | <i>Fomes annosus</i> | <i>Botrytis allii</i> |
| 0 | 25 | 55 | — | + | 6 | 21 |
| 1 | 25 | 56 | — | + | 35,5 | 44 |
| 2,5 | 20 | 56 | — | + | 36 | 43 |
| 2,5 | 24 | 65 | — | + | 36 | 40 |

— = ingen tillväxt av testsvamp
+ = tillväxt på ympbit

föregående har använts men i maltagarplattan och ympbiten har malkoncentrationen varierats mellan 0 och 2,5 %. Resultatet framgår av tabell 9. En annan orsak till de tillväxthämningar hos mycel som beskrivits skulle kunna vara att en onormalt hög CO₂-koncentration skulle kunna uppstå i skålarna och hämma tillväxten av testsvamparna. Detta är dock inte troligt, för enligt undersökningar av BURGESS och FENTON (1953) blir t. ex. *Mucor racemosus* och *Trichoderma viride* ej påverkade av abnormt höga koncentrationer av CO₂. *Mucor racemosus* och *Trichoderma viride* hämmades däremot starkt i petriskålcellofantest (tabell 7).

Några preliminära försök har utförts för att under söka hämningssubstansernas stabilitet i vattenlösning i rumstemperatur och vid olika pH. Följande metod utvecklades: Jord täcktes med cellofan som tidigare beskrivits men i stället för maltagarplatta och testsvamp lades på cellofanet fuktiga sterila filterpappersbitar. Dessa tilläts ligga i 18 tim. i kontakt med jorden, varefter de överflyttades på maltagar som först ympats med en spörlösning av *Botrytis allii* eller en bakterie. Filterpappersbiten fick ligga kvar ett dygn, varefter den togs bort och hämningseffekter på bakterietillväxt respektive sporgroning iaktogs. Hämningsszoner varierande mellan 1 och 3 cm med *Botrytis allii* och 1—6 cm för bakterien iaktogs om filterpappersskivan legat i kontakt med obehandlad jord. Hämningseffekter vid olika pH på filterpappersskivan och maltagar framgår av tabell 10.

Filterpappersskivorna och maltagar buffrades med fosfat-citronsyrebuffert till respektive pH. Kontroll med filterpappersskivor buffrade till olika pH men endast i kontakt med fuktigt filterpapper har utförts i samtliga

Tab. 10. Hämmningseffekter vid olika pH på filterpappersskiva och maltagar. Filterpappersskivan har legat i kontakt med obehandlad växthusjord i 18 tim. pH på jorden = 5,0.

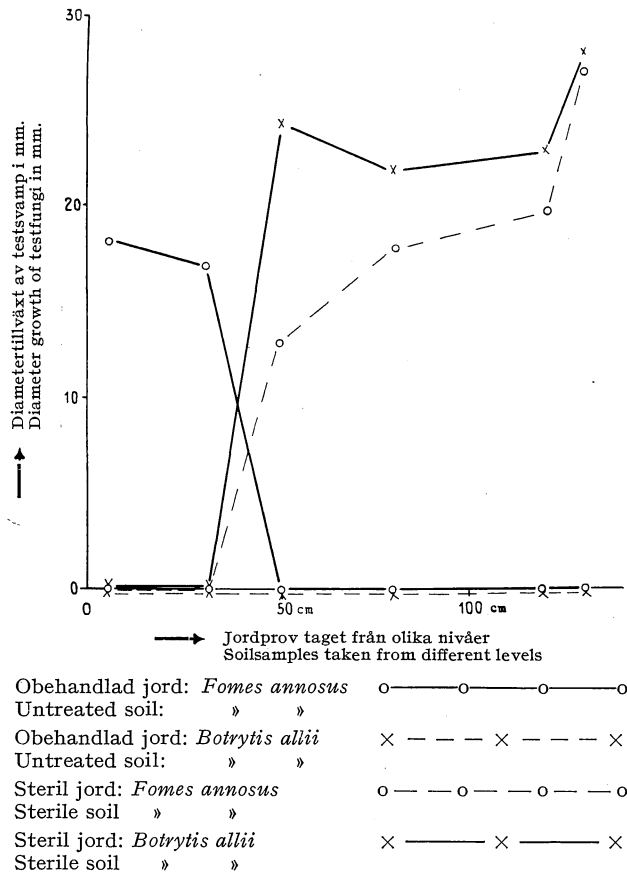
Inhibition in growth of *Botrytis allii* and a bacterium because of diffusion substances from a piece of filterpaper which had been in contact with soil for 18 hours. The filterpaper was buffered to different pH.

| pH | Hämningsdiameter (mm) Inhibition diameter (mm) | | | |
|----------------------|---|----|----------|----|
| | <i>Botrytis allii</i> | | Bakterie | |
| | I | II | I | II |
| 3 | 20 | 14 | 30 | 30 |
| 4 | 22 | 16 | 60 | 35 |
| 5 | 30 | 28 | 75 | 30 |
| 6 | 18 | 20 | 50 | 40 |
| 7 | 14 | 20 | 40 | 35 |
| Kontroll (vatten) | 0 | 0 | 0 | 0 |

fall. Försök utfördes även där filterpappersskivorna efter att ha varit i kontakt med jord i 18 tim. förvarades olika tider i rumstemperatur före överflyttningen till maltagar med testorganism. Endast om skivorna omedelbart överflyttades till maltagarplattan erhöles hämning på densamma.

Av resultaten framgår att de här beskrivna hämningssubstanserna i jord är instabila i vattenlösning och att stabiliteten är något beroende av pH. Substanserna synes ha ett maximum i stabilitet vid $\text{pH} \approx 5$. Dessa observationer beträffande hämningsämnenas instabilitet överensstämmer med tidigare undersökningar över vissa antibiotiska substansers stabilitet i vattenlösningar. Sålunda förlorar albidin från *Penicillium albidium* 90 % av sin aktivitet i vattenlösning efter 24 timmar vid 25° C och pH 3 och är ännu instabilare vid högre pH (CURTIS, HEMMING och UNWIN, 1951).

Det är enligt min uppfattning svårt att förklara de effekter, som erhållits genom den här använda metodiken, på annat sätt än att i jord normalt förekommer en eller flera substanser, som kan hindra sporgroning och hämma eller hindra tillväxt av mycel av många svampar, även när dessa växer ut från ett näringsförråd. Dessa hämningssubstansers aktivitet synes vara allmänt utbredd i all jord, om än i olika hög grad, och deras aktivitet är oförändrad eller större även på djup ned till 1,3 m. Deras ekologiska betydelse speciellt för *Fomes annosus* kan man på grundval av detta material ej med säkerhet uttala sig om, men deras allmänna distribution i alla jordar gör att man har skäl att förmoda att samtliga svampar, som påverkas av densamma, har stora svårigheter att uppträda som fritt levande mycel i jord. Deras eventuella betydelse för högre växter har ej här berörts, men vissa paralleller med s. k. jordtrötthet i gammal växthusjord, ett fenomen som har



Diagr. 2 Tillväxt av testsvampar i kontakt med steril respektive obehandlad jord från olika nivåer.

Growth of testfungi in contact with sterile soil and with untreated soil from different levels in a test pit.

antagits bero på anlagring av giftiga substanser av biologiskt ursprung, gör att man har skäl att förmoda att dessa hämningseffekter är ett uttryck för samma fenomen men här i mindre extrem omfattning. Det faktum, att hämningssubstanserna synes förekomma i tillnärmelsevis lika stor koncentration i såväl ytjord som i jord från lägre nivåer och att de uppträder i de flesta jordar, kan möjligen tyda på att det inte är någon speciell grupp av organismer som är ansvariga för produktionen av dessa ämnen.

Diskussion

Resultaten från denna undersökning tyder på att *Fomes annosus* kan infektera fullt friska unga tallrötter från infektionshårdar i gamla infekterade

stubbar även under för tallen gynnsamma ståndortsförhållanden. I den undersökta tallkulturen hade de flesta infekterade tallarna med någon eller några av sina rötter växt in i gamla *Fomes annosus*-infekterade rotsystem från det föregående beståndet och i flera fall konstaterades att dessa rötter var friska vid rothalsen men infekterade av *Fomes annosus* längre ut. I två fall från undersökningsmaterialet från Hamraberg kunde infektionen icke härledas till infekterat vedmaterial i jorden. Ett laboratorieexperiment som visar att *Fomes annosus*-sporer under sterila förhållanden lätt kan passera jordlager och gro ut på vedbitar samt infektionens lokalisering i de två ovan relaterade fallen (provträd 20 och 1258) kan tyda på att dessa rotsystem infekterats genom att sporer av *Fomes annosus* grott ut på rötterna i marken och att sedan mycelet lyckats intränga i värdväxten. Denna hypotetiska infektionsväg kan dock enligt min mening ej ha någon större betydelse för svampens spridning i stort. Stöd för denna uppfattning ger även de resultat som erhållits vid försök med *Fomes annosus*-sporer och -mycel. De kunde ej gro ut respektive tillväxa i kontakt med obehandlad jord, även om konkurrensfaktorn elimineras enligt den använda metodiken. Naturligtvis kan dock sådana ej här undersökta faktorer som rotexsudat, ämnesomsättningsprodukter från organismer i rhizosfären och insektsnag på rötterna påverka svampens möjligheter att sprida sig kortare stycken genom jord. Under alla förhållanden torde mikroflorans sammansättning på och i omedelbar närhet av trädrötterna vara av betydelse för svampens möjlighet att växa över från en infekterad rot till en frisk. BJÖRKMAN (1949) konstaterade en skillnad i mikroflorans sammansättning mellan friska och rötskadade ståndorter i så mån att han kunde isolera ett större antal mot *Fomes annosus* antibiotiska svampar i jord från friska ståndorter. Som framgår av resultaten på sidan 14—20 har dock i denna undersökning inga säkra skillnader i mikroflorans sammansättning i jord från friska respektive rötskadade bestånd kunnat påvisas.

RENNERFELT (1949), BJÖRKMAN (1949) och NISSEN (1956) har visat att många svampar i renkultur är antagonistiska gentemot *Fomes annosus*. Med utgångspunkt från detta har NISSEN rekommenderat gröngödsling i skog som ett medel att öka actinomycetfloran, som han funnit vara mycket antagonistisk gentemot *Fomes annosus* i steril jord och som han menar effektivt skulle hindra svampens spridning i jorden. Han utgår då från arbetshypotesen att *Fomes annosus* normalt skulle kunna uppträda som fritt levande organism i jorden och därifrån infektera döende rötter. Då, som framgår av denna undersökning, svampen normalt måste ha mycket stora svårigheter att växa i jord, torde bl. a. på grund därav utsikterna att genom tillsatser till jorden kunna påverka svampens spridning via mikrofloran vara starkt begränsade. Att genom tillsatser till jorden ändra mikroflorans sammansätt-

ning på trädrötter torde vara ytterst svårt, emedan de organismer som lever på eller i omedelbar anslutning till trädrötterna är ekologiskt avpassade för att uthärda eller utnyttja rotexsudat från rötterna och deras möjlighet att överleva och tillväxa torde i främsta hand bero på trädet och dess fysiologiska status och endast i mindre grad vara påverkbar genom direkta tillsatser till jorden. Tyska skogsmän hävdar att gödsling i skogsmark, då främst med kalk, väsentligt ökar frekvensen av rotröta. Detta har tolkats som att gödslingen skulle innebära en förändring av den mikrobiologiska balansen i jorden i en för *Fomes* gynnsam riktning. En rimligare förklaring torde dock vara att trädens fysiologiska tillstånd genom gödslingen med kalk ändras och att detta direkt eller indirekt genom mikrofloran i rhizosfären påverkar svampens spridningsmöjligheter. I pågående försök (INGESTAD, opublicerat) i plantskolor har en ogynnsam effekt av kalcium i överoptimala doser på rotutvecklingen hos barrträdsplantor kunnat observeras.

Spridning av *Fomes annosus* genom luftburna sporer och dessas infektion av nyavverkade stubbar har även undersökts.

I enlighet med RISHBETH (1950—1952) sker den primära infektionen av ett bestånd genom att luftburna sporer växer ned i nyss avverkade stubbar och därifrån vidare över till friska rotsystem i närheten. Han har vidare visat att frekvensen av *Fomes annosus*-infekterade stubbar i ett bestånd direkt korrelerade med procent infekterade träd fyra år efter gallringen. RENNERFELT (opublicerat) har i ett par försök i mellersta Sverige prövat RISHBETHS teorier på svenska förhållanden, men hans resultat tyder på att i de av honom undersökta bestånden förekommer luftinfektion av stubbar i mycket liten omfattning, och han menar att denna spridningsväg ej tillfredsställande kan förklara *Fomes annosus* allmänna spridning i våra skogar. I det i föreliggande undersökning studerade granbeståndet i Dalby och tallbestånden i Vomb har stubbar, som vid fällningen 2—6 månader tidigare var friska, visat sig vara infekterade till 11 respektive 5,5 %. I Dalby finns ett starkt samband mellan gallringsgrad och procent rotröta i ett par undersökta provytor (Diagram 1). Här torde därför sannolikt luftinfektion genom basidiesporer spela en betydande roll för svampens spridning. I Vomb finns starkt rötskadad gran ej långt ifrån de undersökta tallbestånden, men däremot endast ett fåtal rötskadade tallar inom området. Bestånden har tidigare gallrats, varför stubbar tidigare bör ha utsatts för luftinfektion. En möjlig förklaring till den låga infektionsfrekvensen i de två undersökta tallbestånden kan vara övermäktig konkurrens från snabbväxande *Peniophora gigantea*. Tallstubbarna var till 90 % infekterade av denna svamp. Granstubbar blir ej i samma omfattning ockuperade av *Peniophora* första tiden efter fällningen (RENNERFELT och KÄÄRIK, opublicerat).

I försök har erhållits en fullständig hämning av myceltillväxt av *Fomes*

annosus, *Botrytis allii*, *Botrytis cineria*, *Sterium sanguinolentum*, *Lentinus lepideus* och *Trichoderma viride* i kontakt med obehandlad jord. Däremot erhöles en viss tillväxt av *Fusarium oxisporium* och *Mucor racemosus*. Även sporer av *Fomes annosus* och *Botrytis allii* hämmades fullständigt i kontakt med jord. HINSON och DOBBS har tidigare visat att sporer av ett antal mögelsvampar, som vecklades in i sterila cellofanpåsar och begravdes i jord, ej förmådde gro ut, trots att de alla gror i rent vatten.

Orsakerna till de erhållna hämningseffekterna har tolkats som ett uttryck för i jorden förefintliga substanser av biologiskt ursprung. Substanserna är instabila i vattenlösning och synes ha maximal stabilitet vid pH 5—5,5. Då hämningseffekterna uppträder i alla undersökta jordar och då olika jordprov från samma plats visar överensstämmelse i sin hämningskapacitet, är det sannolikt att substanserna är allmänt distribuerade i jord. Den totala hämningen av testsvamparna gör det troligt att antibiotiska substanser i skogsjord har en ekologisk betydelse för många svampar och då även för *Fomes annosus*.

Föreliggande arbete har bedrivits dels som fältarbete, dels som laboratorieförsök. Vid fältarbetena har skogsvårdsstyrelsen i Värmlands län, Uddeholms AB och jägmästare Månsson, södra Skånes revir, lämnat värdefullt bistånd. Medhjälpare vid fältarbetet har bl. a. varit kandidat K. Ljunger, assistent L. Nilsson och skogsinspektör H. Rattsjö. Hjälp vid laboratoriearbeten har erhållits av fru M. Persson och fröken G. Nacht. Dr H. Hinson har givit värdefulla råd angående laboratorieförsöken och professor H. Burström har granskat manuskriptet. Dr E. Rennerfelt har genom uppmuntran och goda råd verksamt bidragit till att arbetet kunnat fullföljas. Till alla ovanstående och andra ej speciellt nämnda medhjälpare ber jag att få framföra mitt tack.

Litteratur

- BJÖRKMAN, E. (1949): Soil antibiotics acting against the root-rot fungus *Polyporus annosus*. *Physiol. Plant.* Vol. 1. pp. 1—10.
- BRIAN, P. W. (1949): The production of antibiotics by microorganisms in relation to biological equilibria in soil. *Symp. Soc. exp. biol.* 3. pp. 357.
- (1951): Antibiotics produced by fungi. *Bot. Rev.* 17. pp. 357—430.
- (1954): The production of antibiotics in soil. I. Production of Gliotoxin by *Trichoderma viride*. *Ann. appl. Biol.* 41. pp. 280—289.
- BRIAN, P. W., HEMMING, H. G., and Mc GWAN, J. C. (1945): Origin of a toxicity to mycorrhiza in Wareham Heath soil. *Nature. London.* 155. pp. 637.
- BURGES, A., and FENTON, E. (1953): The effect of carbon dioxide on the growth of certain fungi. *Brit. Myc. Soc. Trans.* 36. pp. 104—108.
- CURTIS, P. J., HEMMING, H. G., and UNWIN, C. H. (1951): Albidin, an Antibiotic Red Pigment From *Penicillium Albidium*. *Brit. Myc. Soc. Trans.* Vol. 34. Part 3.
- DAY, W. R. (1946): Root disease of conifers in relation to soil conditions. *Nature.* July 13th.

- DOBBS, C. G., and HINSON, W. H. (1953): A widespread fungistasis in soil. *Nature*. 172. pp. 197.
- EWANS, B. (1955): Thesis. Cambridge University.
- FENTON, E. W. (1943): Some observations on heart rot in conifers from ecological point of view. *Forestry*. 17. pp. 55.
- FERDINANDSEN, C., och JÖRGENSEN, C. A. (1939): Skovtrærnes sygdomme. *Kbn.*
- GOTTLIEB, D., and SIMINOFF, M. (1952): The production and role of antibiotics in soil. *Phytopathology*. 42. pp. 493—496.
- HENRIKSSSEN, H. A. (1954): Tyndingshugstens betydning for tilvækst, sundhet og driftens stabilitet i Jyske hedeplantager experimentelt belyst. *Skovforeningens Tidsskrift*. Bd. 9.
- HESSAYON, D. G. (1951): The double action of trichotecin and its production in soil. *Nature*. 168. pp. 998—999.
- (1952): Fungitoxins in soil (I & II). *Soil. Sci.* 75. pp. 317—327. pp. 395—404.
- HINSON, W. H. (1954): A study in the biology of soil moulds. Thesis. Univ. College of North Wales. Bangor.
- INGESTAD, T. (opublicerat).
- JEFFERYS, E. G. (1952): The stability of antibiotics in soil. *J. gen. Microbiology*. 7. pp. 295—312.
- JEFFERYS, E. G., & HEMMING, H. J. (1953): Fungistasis in soil. *Nature*. 172. pp. 872.
- JEFFERYS, E. G., BRIAN, P. W., HEMMING, H. G., and LOWE, D. (1953): Antibiotic production by the microfungi of acid heath soils. *J. gen. Microbiology*. Bd. 9. pp. 314—341.
- JÖRGENSEN, C. A., LUND, A. och TRESCHOW, C. (1939): Undersøgelser over Rodfordærveren, *Fomes annosus*. *Kgl. Vetr. & Landbohøjskoles Aarskrift*. 71.
- JÖRGENSEN, E. (1954): Trametesinfektion. *Dansk Skovforenings Tidsskrift*. Nr. 11.
- KATZNELSON, H., LOCHHEAD, A. G., and TIMONEN, M. I. (1948): Soil organisms and the rhizosphere. *Bot. Rev.* 14. pp. 543—587.
- LAGERBERG, T. (1936): Kompendium i skoglig mykologi.
- LINNEMAN, G. (1941): Die Mucorineen-Gattung *Mortierella*. *Coemans Jena: Gustav Fischer*.
- MARTIN, N. & GOTTLIEB, D. (1952): The production and role of antibiotics in the soil. III. Terramycin and aureomycin. *Phytopathology*. 42. pp. 294.
- MEULEN, VAN DER, J. E. (1932): De bestrijding van den dennemoorder, *Fomes annosus* (*Trametes radiciperda*). *Tijdschr. Nederl. Heidemaatsch.* 44. s. 267—270.
- NEILSON-JONES, W. (1941): Biological aspects of soil fertility. *J. Agric. Sci.* 31. pp. 379.
- NISSEN, T. V. (1956): Soil Actinomycetes antagonistic to *Polyporus annosus*. *Frisea. BINDV. Hefte* 3—5.
- RAYNER, M. C. (1945): Origin of toxicity to fungi in Wareham Heath soil. *Nature*. London. 156. 174.
- RENNERFELT, E. (1946): Om rottrötan (*Polyporus annosus*) i Sverige. Dess utbredning och sätt att uppträda. *Medd. fr. Stat. Skogsf. inst. Band* 35. Nr 8.
- (1949): The effect of soil organisms on the development of *Polyporus annosus*, the Root Rot Fungus. *Oikos*. 1: 1.
- (1949): Om angrepp av rottröta på tall. *Medd. fr. Stat. Skogsf. Inst. Band* 41. Nr. 9.
- (1956): Ett försök att pröva Rishbeths stubbinfektionsteori. *Manuskript*.
- RENNERFELT, E., and PARIS, S. K. (1952): Some physical and ecological experiments with *Polyporus annosus*. *Oikos*. Vol. 4: 1.
- RISHBETH, J. (1950): Observations on the Biology of *Fomes annosus*, with particular reference to East Anglian Pine Plantations. I. The Outbreaks of Disease and Ecological Status of the Fungus. *Ann. Bot. N. S. XIV*. pp. 365—383.
- (1951): Observations on the Biology of *Fomes annosus*, with particular reference to East Anglian Pine Plantations. II. Spore Production, Stumpinfection and Saprophytic Activity in Stumps. *Ibid.* XIV. pp. 121.
- (1951): Observations on the Biology of *Fomes annosus*, with particular reference to East Anglian Pine Plantations. III. Natural and Experimental Infection of Pines, and some Factors affecting Severity of Disease. *Ibid.* XV.
- (1951): Butt Rot by *Fomes annosus* Fr. in East Anglian Conifer Plantations and its Relation to Tree Killing. *Forestry*. XXIV. pp. 114—120.
- ROLL-HANSEN, F. (1940): Undersøkelser over *Polyporus annosus*. *Medd. Norske Skogsforsøksv.* 24. s. 1—100.

- THOM, S., and RAPER, K. B. (1945): Manual of the Aspergilli. London. Bailliere, Tindall and Cox.
- WRIGHT, M. J. (1952): Production of gliotoxin in unsterilised soil. *Nature*. 170. pp. 673.
- (1956): Production of Gliotoxin in soils. *Nature*. May 12. pp. 887.
- ZYCHA, H. (1935): Mucorineae (Bd. VI: Kryptogamenflora der Mark Brandenburg. Leipzig: Gebrüder Borntraeger).

Summary

A study on the infection biology of *Fomes annosus*

The present investigation was made as an attempt to throw light on some factors which might be significant in the spread of the root rot fungi, *Fomes annosus* and to study in detail one or two of the more important ways in which these fungi spread. The ability of the fungus to attack healthy roots on a tree growing under favourable conditions has been investigated; this was carried out in a young pine plantation where *Fomes* had just begun to spread. Aerial infection and its importance in the spread of *Fomes annosus* in some areas in southern Sweden has also been investigated. Some information on the possible influence on spreading of the composition of the microflora has been gained and the dominant fungi in healthy pine stands and in pine stands damaged by rot have been determined. The antibiotic activity of the soil due to substances which are active against *Fomes annosus* has been examined and the significance of these substances in the ability of the fungus to exist as a free living organism in the soil is discussed. The distribution of inhibitors in soil and their effect on other soil fungi has also been mentioned.

The spread of *Fomes annosus* in a young pine plantation

A young pine plantation at Hamraberg in the west part of Sweden was chosen as an experimental area.

The lichen covered, slow growing spruce which previously grew on the area was cut down in 1945. In the spring of 1946 the felling was planted with 2/0 pine seedlings. Growth was particularly satisfactory. Investigation in 1954 of a test area containing 3,535 trees showed that 12 trees were dead or dying due to attack by *Fomes annosus*. At the time of the investigation this stand had not been trimmed or thinned. In 1956 the number of dead trees had risen to 57 so that the infection appears to be spreading rapidly. In some cases groups of 4 trees have died but the attack so far is dotted over the area with the highest frequency of attack along the top of a ridge which runs through the area. The previous spruce had been badly damaged by rot before it was cut and the root system from these trees appears to have lain principally in a layer of humus and diatomaceous earth. The root systems of 10 of the dying trees were dug out to see if the old spruce stumps were responsible for the spread of the *Fomes annosus* mycelium to the dead pines (sporophores of *Fomes annosus* were visible on many of the dead trees). As far as possible, trees were chosen which had been recently infected and in several cases were still green although with reduced or halted growth. The situation of the tree in the area, and rot damaged trees and any stumps or old roots in the vicinity were noted together with the position of the roots of the tree being dug out in relation to any possible source of infection. The root systems dug out were analysed for the occurrence of any rot mycelia.

This was also done for the stumps and old roots. The root systems of 10 dead or dying trees were investigated and all were infected with *Fomes annosus*. In seven cases the analysis showed that the tree was connected through one or more roots with old spruce stumps and *Fomes annosus* was isolated from six of these stumps. In two cases (test trees 20 and 1258) the origin of the infection could not be traced. In most of the cases described above the appearance of the infection showed that the pine had been infected through fresh roots growing into spruce stumps and root systems which were infected with *Fomes annosus* and that these intact pine roots had been attacked by the fungus. A laboratory experiment showed that *Fomes annosus* spores under sterile conditions could easily pass through a layer of earth and germinate on pieces of wood (tables 1—3). This and the localisation of the infection in two cases (trees 20 and 1258) where it could not be traced back to infected wood in the ground, may indicate that the root system had been infected by spores germinating on the roots in the ground and then succeeding in penetrating into the host plant. However, this hypothetical route of infection can hardly have any great importance in the spread of the fungus.

Aerial infection by *Fomes annosus* through newly cut stumps

According to RISHBETH (1950—1952), the primary infection of a stand of trees is due to air-borne spores growing down into freshly cut stumps and from there across to healthy roots in the vicinity. RENNERFELT (unpublished) has made some experiments in central Sweden to test Rishbeth's theories under Swedish conditions but his results indicate that in the stands investigated there is very little aerial infection of stumps and he concludes that this route of spreading cannot satisfactorily explain the spread of *Fomes annosus* in Swedish forests. In this investigation, the aerial infection of freshly cut stumps has been studied in two pine stands in southern Sweden. Infection to the extent of 11 per cent (spruce stumps in Dalby) and 5.5 per cent (pine stumps in Vomb) was found on stumps which on felling 2—6 months before had been healthy. In the first case there was a strong connection between the amount of thinning and the percentage of root rot in the test areas examined (diagram 1) and in this case aerial infection by the basidiospores probably plays an important role in the spread of the fungus. In the pine stand investigated there were spruce badly damaged by rot in the vicinity but only a few rot damaged pines were found. The area had been thinned before so that stumps in the stand should have been exposed to infection earlier. The spruce stumps were 90 per cent infected with *Peniophora gigantea* so that *Fomes annosus* although it gained a hold on 5 per cent of the stumps may only in a few cases have been able to grow down into the roots because of the overwhelming competition from the fast growing *Peniophora*. The spruce stumps are not occupied by *Peniophora gigantea* to the same extent immediately after felling (RENNERFELT and KÄÄRIK, unpublished).

Dominant fungi in forest soils of different types with and without root rot

A number of experiments have been made to find which fungi predominate in forest soils. The results obtained have been compared with the type of stand and the vigour and health of the trees growing in the soils examined. The following species have been found with some frequency in the soil samples taken: *Mucor hiemalis*, *Mucor racemosus*, *Mucor silvaticus*, *Absidia glauca*, *Botrytis cinerea*,

Aspergillus niger, *Trichoderma viride*, *Oidiodendron griseum*, *Cladosporium herbarum*, *Fusarium spp.*, *Cephalosporium spp.*, *Verticillium spp.*, *Mortierella spp.*, *Penicillium spp.*, *Monilia spp.*, *Pullularia pullulans* and other blue stain fungi of undetermined species. Of the species given, the following predominate in most tests: *Mucor spp.*, *Penicillium spp.*, *Spicaria spp.*, *Cephalosporium spp.*, *Trichoderma viride* and blue stain fungi. No differences in the species present were found between healthy stands and stands badly damaged by rot.

BJÖRKMAN (1949) however found a higher frequency of fungi antagonistic to *Fomes annosus* in earth from healthy stands than in earth from stands badly damaged by rot. According to his experimental results there is thus a difference in the composition of the microflora in soil from healthy stands and in that from stands where there is a tendency for root rot to occur.

Inhibitors in forest soil and their effect on the mycelium growth and the germination of the spores of *Fomes annosus* and other fungi tested

The following method has been developed to measure the activity of a soil due to its content of inhibitory substances. In three petri dishes, put (a) 1 per cent malt agar, (b) heat sterilised soil, (c) untreated soil. Moisten the soil with sterile water to give a water content of 80 per cent. Place sterile cellophane about 20 μ thick and without surface coating over the soil and the malt agar. It is preferable to put the soil in the cover of the petri dish and let the bottom part rest on the cellophane (fig. 2). Boil the cellophane in water for half an hour and then autoclave in water for half an hour at 110°C. Place a disc of 1 per cent malt agar 2 mm thick and 15 mm in diameter on top of the cellophane in each dish. Inoculate the middle of each malt agar plate with the test organism and note the effect on the growth of the mycelium. To test the spore germination add a drop of a spore suspension to each plate. Put the dishes in moist cellophane bags. Read the dishes with *Botrytis allii* after three days and those with *Fomes annosus* after four days. The method described above has been used to investigate the growth of *Fomes annosus* and other fungi when in contact with untreated and with sterile soils from different forest areas and from different levels in test pits. The results are given in table 17 and 18 and in diagram 2. It is apparent that neither *Fomes annosus* or *Botrytis allii* could grow when in contact with untreated soil. Other fungi, both basidiomycetes and micro fungi reacted in the same way (table 18).

Some preliminary experiments have been carried out on the stability of the inhibitory substances in aqueous solution at room temperature and at different pH values. The following method was developed: Soil was covered with cellophane as described above but pieces of moistened sterile filter paper were laid on the cellophane instead of the malt agar disc and the test fungus. These were left in contact with the soil for 18 hours and were then transferred to malt agar which had first been inoculated with spores of *Botrytis allii* or of a bacterium. The filter paper disc was left for 24 hours and was then removed and the inhibitory effects on the bacteria growth or on the germination of the spores of *Botrytis allii* were noted. Inhibition zones of 10—30 mm were observed for *Botrytis* and of 10—60 mm for bacteria if the filter paper disc had lain in contact with untreated soil. The inhibition effects at different pH values for the filter paper disc and the malt agar plate are shown in table 23. Experiments have also been carried out where the filter paper disc after having been in contact with the soil for 18 hours has been kept for differ-

ent times before transferring to the malt agar with the test organism. An inhibitory effect was obtained only if the filter paper disc was transferred immediately to the malt agar.

It is difficult to explain the effects obtained by the methods described other than by the occurrence in soil of one or several substances which hinder spore germination and inhibit or hinder the growth of the mycelia of many fungi even when these grow out from a nutritive medium. This inhibitory activity appears to occur in all soils at different levels of activity and in one case the activity was unchanged at 1.3 metres depth. The material presented here is insufficient basis for a firm statement on the ecological significance of these phenomena for *Fomes annosus* and other fungi, but the general distribution of this activity in all soils gives reason to suppose that all fungi affected by it will have great difficulty as independent mycelia living in the soil. The possible significance of these phenomena for the higher plants has not been touched on here but similarities with so-called soil tiredness in old glass house soil, a phenomenon which has been supposed to depend on the accumulation of poisonous substances of biological origin suggests that the inhibitory effects discussed here are an expression of the same phenomenon. The presence of the inhibitory substances at approximately the same concentration in surface soil as well as in soils from lower levels and their occurrence in most soils may indicate that no one special group of organisms is responsible for the production of these substances.