

ИССЛЕДОВАНИЕ ЗАРАЖЕНИЯ СЕЯНЦЕВ СОСНЫ ЧИСТОЙ КУЛЬТУРОЙ ГРИБА — ВОЗБУДИТЕЛЯ КОРНЕВОЙ ГУБКИ МЕТОДОМ РАДИОАКТИВНЫХ ИНДИКАТОРОВ

Е. В. КОБЕЦ, Е. Г. ДАВИДОВА, В. В. РАЧИНСКИЙ

(Кафедра прикладной атомной физики и радиохимии)

Корневая губка — опасное заболевание многих видов сосны. Его возбудитель *Fomitopsis annosa* (Fr.) Karst. вызывает загнивание и отмирание корней, а в результате и массовую гибель деревьев. Болезнь распространена во многих странах мира, в том числе и в СССР. Ущерб от корневой губки огромен.

Одной из многочисленных причин широкого распространения корневой губки являются особенности биологии возбудителя болезни, высокая его способность инфицирования деревьев.

Уже разработаны и применяются химические и биологические меры защиты свежеспеленных пней от инфицирования их споровой инфекцией *Fomitopsis annosa*. Но для полного искоренения заболевания необходимо предотвратить распространение гриба на корни здоровых деревьев, расположенных вблизи гниющих от корневой губки остатков. Однако эта сторона вопроса изучена слабо.

Известно, что в заражении корней здоровых деревьев участвует преимущественно вегетативный мицелий гриба [4]. Вместе с тем еще не выяснено, при каких условиях проникает инфекция в здоровые и ослабленные корни сосны. Данные, полученные в результате искусственных инокуляций корней сосны разных возрастов, противоречивы.

Установлено, что здоровые и ослабленные проростки сосны, инокулируемые культурой гриба *Fomitopsis annosa*, погибают спустя 2—3 недели [9, 12]. Исследователям [6, 8] удалось частично заразить ткани корней здоровых сосен *Fomitopsis annosa* с помощью механических повреждений и без них, применяя в качестве инокулята естественную инфекцию гриба в виде инфицированных корневой губкой корней сосны.

Корневой губкой (чистой культурой) были искусственно заражены 2-летние сеянцы, выращенные в сосудах [9]. Признаки, характерные для поражения корневой губкой, были обнаружены у одного из шести сеянцев, не имеющих механических повреждений, и у пяти из шести, инокулированных после нанесения механических повреждений. Причем ревыделить *Fomitopsis annosa* удалось лишь из последних.

Однако имеются данные [5], что искусственная инокуляция здоровых корней и комлевой части ствола деревьев сосны суспензией базидиоспор и грибницей *Fomitopsis annosa* не приводит к заражению корневой губкой инфицированных мест (по крайней мере, его не наблюдалось) в течение 3 лет.

Раскопка корней деревьев в сосняках, зараженных корневой губкой, показала [1, 2], что заражению способствовали механические повреждения и чечевички на корнях.

При обследовании в различных по времени, месту и величине механических повреждений на корнях сосны и ели в насаждениях, где отмечались случаи поражения деревьев корневой губкой, установлено [3], что сосна через механические повреждения не заражается *Fomitopsis annosa*, а у ели они способствуют распространению корневой губки.

Считается также, что при искусственных инокуляциях тканей у сосны образуются только ограниченные участки поражения, и деревья остаются живыми [15].

Ряду исследователей [13] не удалось заразить корневой губкой сеянцы сосны старше 7 мес. Ни одна из многочисленных инокуляций *Fomitopsis annosa* сосен в лесах Клемсон (Южная Каролина, США) не вызвала усыхания деревьев.

В связи со сложностью рассматриваемой проблемы и противоречивостью результатов изучения искусственного и естественного заражения грибом растения-хозяина представляет интерес проведение исследований с помощью более точных методов, в частности метода изотопных индикаторов. Эксперимент с применением этого метода уже описан [14]. Грибницу метили, добавляя ^{14}C -L-аспарагиновую кислоту в качестве источника азота в питательную среду исследуемой культуры. При заражении корней 2-годичной ели меченой ^{14}C грибницей лишь в одном варианте с помощью автордиографии получили картину распространения метки по коре корня. В большинстве случаев распространение ^{14}C в растении-хозяине шло настолько быстро, что его нельзя было объяснить только распространением меченого ^{14}C гриба, скорее оно происходило вследствие передвижения выделенного из мицелия подвижного ^{14}C вещества в стебель и хвою.

Цель данной работы — исследовать паразитические отношения гриба к растению-хозяину с помощью искусственной инокуляции, меченой ^{32}P и ^{35}S грибницей 2-летних сеянцев сосны обыкновенной.

Материал и методика

Мы в своей работе пометили грибницу *Fomitopsis annosa* двойной меткой (изотопы ^{32}P и ^{35}S) с тем, чтобы по установленному предварительному соотношению активностей $^{35}\text{S} : ^{32}\text{P}$ в грибнице с помощью радиометрического анализа отличить в инфицированном сеянце гриб от его продуктов выделения [10].

В предварительном эксперименте [7], где грибницу *Fomitopsis annosa* метили ^{32}P и ^{35}S , было установлено, что структурные и другие элементы клеток гриба в процессе роста и развития на агаризированной среде прочно удерживают радиоактивные метки, при этом соотношение изотопов-индикаторов в тканях остается достаточно стабильным.

Штамм *Fomitopsis annosa* был выделен из плодовых тел гриба в действующем очаге корневой губки в культурах сосны 40 лет в Краснодарской лесничестве Московской области. Штаммы этого очага высокопатогенны (за год до опыта их проверяли на патогенность по отношению к проросткам сосны). Таксационная характеристика участка, в котором выделен *Fomitopsis annosa*, а также методика мечения грибницы ^{32}P и ^{35}S приведены ранее [7].

Активность измеряли на жидкостно-сцинтилляционном бета-спектрометре Марк II фирмы «Сёрл». Скорость счета образцов определяли по двум меткам ^{32}P и ^{35}S , а учет поправки на гашение корректировали методом внешнего стандарта, причем рассматривались образцы, обладающие одинаковой степенью гашения. Для измерения радиоактивности приготавливали стандартные препараты в виде осадков грибницы или измельченных растительных тканей на фильтре-планшетке диаметром 1 см.

Высушенные до воздушно-сухого состояния препараты помещали в бюксы со сцин-

тиллятором на толуольной основе (на 1 л толуола 0,05 г ПОПОИ и 4 г РРО). Для приготовления препаратов меченую грибницу отфильтровывали и отмывали от радиоактивной питательной среды на вакуумном фильтре раствором фосфата и сульфат-натрия в дистиллированной воде. Собранные после контакта с грибницей сеянцы сосны механическим путем очищали от инокулюма *Fomitopsis annosa* и расщепляли на части по схеме: 1 и 2 — на 2 и 4 см выше инокулируемого места (вместе с инокулируемыми тканями); 3 и 4 — на 2 и 4 см ниже инокулируемого места; 5 — корневая шейка; 6 — стебель; 7 — хвоя.

У сеянцев, корешки которых находились в контакте с инокулируемыми сеянцами, анализировали на радиоактивность связующий корешок (вазоны 1, 6, 8, 9), связующий корешок и корневую шейку (вазон 2), связующий корешок, корневую шейку, ближайшие к связующему корешку, корни, а также стебель и хвою (вазоны 10, 11).

Выделенные участки каждого сеянца в отдельности грубо измельчали, высушивали до воздушно-сухого состояния и растирали в ступке до пылевидного состояния. По 10 мг полученного порошка в 2—3 повторностях наносили на фильтры-планшеты, смачивая их при этом 0,2 мл дистиллированной воды для крепления к планшетке, затем высушивали.

Инфицирование сеянцев сосны меченым *Fomitopsis annosa* проводили следующим образом.

В 300 мл питательной среды Чапека внесли 2445 мкКи ^{32}P и 1620 мкКи ^{35}S с пренебрежимо малой массой. Затем ее разливали в пробирки по 7 мл и вносили в них культуру *Fomitopsis annosa*, которую инкубировали в течение 3 недель. Для инокуляции одного сеянца использовали грибницу из

Схема инокуляции семян грибами *Fomitopsis annosa*

№ вазона	Инокулируемое растение		Растение, контактирующее корнями с инокулируемым		
	место инокуляции, диаметр корня	поранение	диаметр корешка, мм	поранение	прикреплен выше или ниже места инокуляции
1	Боковой корень 1,5 мм	Поранен (соскоб коры)	1	—	Выше
2	Боковой корень 1,5 мм	Поранен	1	—	»
3	Боковой корень 3—4 мм	»	3—4	—	»
4	Боковой корень 3—4 мм	»	1	Поранен	»
5	Стержневой корень 3 мм + тонкие корешки	—	1	—	»
6	Тонкие корешки 1 мм	—	2—3	Поранен корешок инокулируемого растения, к которому прикреплен корень соседнего растения	Ниже
7	Корневая шейка 5 мм	Поранена	1—2	То же	»
8	Стержневой корень 3 мм ниже корневой шейки + тонкие корешки 1 мм	Поранены	1	—	Выше
9	Корневая шейка 4 мм + тонкие корешки 1 мм	—	1	Поранен корешок инокулируемого растения, к которому прикреплен корень соседнего растения	Ниже
10	Корневая шейка 4 мм + тонкие корешки 1 мм	—	3—4	Поранены оба связанных корешка	Выше
11	Стержневой корень 3 мм	Поранен	4	То же, что и в вазоне 10	Ниже

трех пробирок, отмытую на одном фильтре-планшетке.

Двухлетние семена выкапывали в питомнике и переносили в лабораторию. После промывки корневой системы водопроводной водой семена были посажены в вазоны с песком. Опыт проводили в стерильных условиях. В песок вносили питательную смесь Гельригеля (в г/л): $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ безводный — 0,492, $\text{FeCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ — 0,025, KCl — 0,075, KH_2PO_4 — 0,136, MgSO_4 безводный — 0,060 г/л. Эта смесь является универсальной для песчаных культур.

Перед инокуляцией песок разрыхляли, осторожно отделяя часть корня для инокуляции и корешки инокулируемого и соседнего растения для создания контакта. Меченую грибку приводили в контакт с тканями семян (пораненными или здоровыми), изолируя от окружающей среды лейкопластырем. Инокулируемое место и скрепленные лейкопластырем корешки закрывали песком.

В опыте по инокуляции было 11 вазонов

емкостью 9 л, в каждом вазоне по 3 семечка сосны, из которых инокулировали один, корень второго приводили в контакт с корнями инокулируемого семечка, третий семянец — контрольный (без вмешательства). Схема инфицирования семян дана в табл. 1.

После нанесения инокулята на ткани семян вазоны с сосенками инкубировали в течение 1,5 мес при температуре $20 \pm 3^\circ$, освещенности 8000 люкс, длине светового дня 12 ч. Сеянцы поливали водопроводной водой. Меченая грибка из нескольких пробирок была посеяна на сусло-среду для проверки жизнеспособности.

Распределение изотопов-индикаторов по сеянцам из 3, 4, 5 и 7-го вазонов после контакта с меченой грибницей изучали с помощью автордиографического метода. Для этого сеянцы сосны после контакта с меченой грибницей извлекали из песка, очищали от инокулята (механическим путем), острым лезвием рассекали вдоль стебля, корневой шейки и частично корней. Затем

сеянцы быстро замораживали жидким азотом и высушивали лиофильно (прибор марки Криолизер).

Высушенные сеянцы приводили в контакт с рентгеновской пленкой. Проявляли пленку 2—3 мин в универсальном мето-ло-гидрохи-

новом проявителе. Промежуточная промывка в воде — 3—5 мин. Фиксировали в растворе гипосульфита 20 мин. Промывали в проточной воде 20 мин. Затем пленки сушили на воздухе.

Результаты исследования

В день инокуляции опытные сеянцы были зелеными и здоровыми. После 1,5-месячного контакта с грибницей все 3 сеянца в вазонах 1, 3, 7, 8 погибли; в вазоне 4 инокулированный сеянец погиб, контактирующий с ним корнями соседний сеянец и контрольный были живыми и зелеными; в вазоне 5 инокулируемый сеянец и присоединенный к нему корнями погибли, контрольный оставался живым, зеленым; в вазоне 6 инокулируемый сеянец и присоединенный к нему корнями погибли, контрольный был живым, но половина его хвои побурела; в вазоне 9 инокулированный сеянец живой и зеленый, два остальных погибли; в вазоне 10 инокулированный сеянец живой, с желтой хвоей, контактирующий с ним соседний и контрольный — живые, зеленые; в вазоне 11 инокулированный сеянец живой, половина его хвои бурая, контактирующий с ним корнями и контрольный погибли.

Плохое состояние сеянцев можно объяснить и тем, что они плохо прижились, поскольку были пересажены для опыта в разгар вегетации, в июле. Однако, принимая во внимание, что растения в период инокуляции и на протяжении 2—3 недель после нее были живыми и внешне здоровыми, что вопрос о том, какие растения, ослабленные или здоровые, предпочитает *Fomitopsis annosa* неясен и что *Fomitopsis annosa* — полусапрофит, полученные результаты инокуляций считаем интересными и практически важными.

Все данные радиометрии получены в один день и приведены в относительных единицах — распадах в 1 мин.

Активность грибницы-инокулюма до контакта с растением-хозяином была равна для ^{32}P — 1650 ± 120 , для ^{35}S — 62300 ± 100 , $^{32}\text{P} : ^{35}\text{S} = 0,026 \pm 0,02$; после контакта в конце опыта — ^{32}P — 4340 ± 1200 , ^{35}S — 64000 ± 11000 , $^{32}\text{P} : ^{35}\text{S} = 0,077 \pm 0,002$.

Измерения показали (табл. 2 и 3), что ^{32}P и ^{35}S поглощены инокулируемыми сеянцами. Наибольшая активность ^{32}P и ^{35}S с близким к грибнице-инокулюму соотношением $^{32}\text{P} : ^{35}\text{S}$ (0,026) наблюдалась в области инокулированных тканей всех растений, что позволяет предполагать наличие в них меченой грибницы. Область зараженных тканей в растении от места инокуляции распространялась во всех вариантах вверх на 2—6 см; в сеянцах с инокулированным стержневым корнем или корневой шейкой и тонкими корневыми окончаниями (вазоны 6, 8, 9, 11) — вниз на 2—4 см.

В стеблях, хвое, корневых окончаниях инокулированных и контактирующих с ними растениях обнаружена в основном ^{35}S , активность ^{32}P была минимальной, близкой к фону.

В стеблях и хвое инокулированных сеянцев активность ^{35}S оказалась в 2—45 раз меньше, чем в контактирующих с меченой грибницей тканях; в корнях (4 см вниз от места инокуляции и ниже) — значительно меньше, чем в остальных исследуемых тканях.

Поранение мест инокуляции (ваз. 1, 2, 8, 11) и связующих корешков (вазоны 6, 9, 10, 11), толщина инокулируемых корней (1—4 мм), а также район прикрепления корешков соседнего с инокулируемым растения (выше или ниже места инокуляции) не влияли на распределение меченых элементов по сеянцу. Поскольку отношение ^{32}P к ^{35}S в ближайших от места инокуляции тканях сосны близко к отношению этих элементов в грибнице-инокулюме, считаем, что *Fomitopsis annosa*

Активность тканей семян сосны инокулированных меченой грибницей
Fomitopsis apposa (распады/мин·10 мг)

Изотопы-индикаторы	Хвоя	Стебель	Корневая шейка	4 см выше места инокуляции	2 см выше места инокуляции	2 см ниже места инокуляции	4 см ниже места инокуляции	Связующий корешок контактирующего растения
В а з о н 1								
³² P	0,88	0	0,34*	0,34	2,74	13,8	0	0,84
³⁵ S	170	56,5	56,2	56,2	308	151	105	124
³² P : ³⁵ S	0,052	0	0,0064*	0,0064*	0,0088*	0,091	0	0,0067*
В а з о н 2								
³² P	0	0	0	3,2	20,8	0	0	0
³⁵ S	133	99,4	35,1	322	1840	55,4	41,8	170
³² P : ³⁵ S	0	0	0	0,0099*	0,011*	0	0	0
В а з о н 6								
³² P	0	3,07	0,38	3,18	37,3	20,8	0	0
³⁵ S	414	181	80,8	580	4500	1960	207	601
³² P : ³⁵ S	0	0,016	0,0047	0,0055	0,0083*	0,0106*	0	0
В а з о н 8								
³² P	0,44	0,57	1,71	14,9	15,6	16,9	4,01	0,78
³⁵ S	95,4	2040	1310	2730	2600	1670	608	122
³² P : ³⁵ S	0,004	0,00027	0,0013	0,0065*	0,006*	0,0101*	0,0065*	0,0063*
В а з о н 9								
³² P	0	0,72**	11,2***	0,72	11,2	5,81	6,43	0
³⁵ S	249	251	1550	251	1550	805	801	129
³² P : ³⁵ S	0	0,003	0,0072*	0,0028*	0,0072*	0,0072*	0,00802*	0
В а з о н 10								
³² P	0,51	1,78**	1,78	1,78	9,16			0
³⁵ S	592	19,6	19,6	19,6	906			62,1
³² P : ³⁵ S	0,001	0,0908	0,0908	0,0908	0,0101*			0
В а з о н 11								
³² P	0	0	12,5	8,03	6,09	2,73	0	—
³⁵ S	240	214	705	442	521	172	67,5	—
³² P : ³⁵ S	0	0	0,017*	0,018*	0,011*	0,0158*	0	—

* Соотношения ³²P : ³⁵S в зараженных тканях.

** Контролируемая область на 4 см выше места инокуляции.

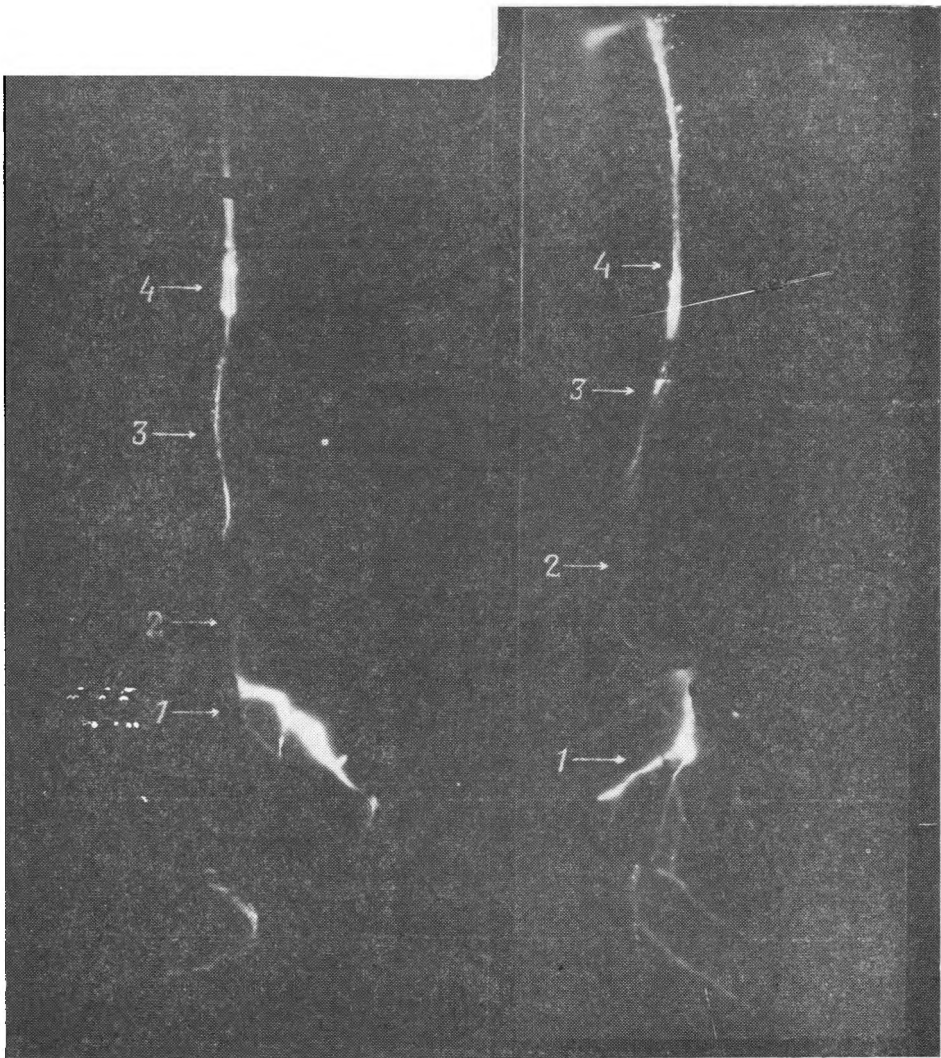
*** Контролируемая область на 2 см выше места инокуляции.

Таблица 3

Активность тканей семян сосны, контактирующих с инокулированными меченой грибницей растениями (распады/мин·10 мг)

№ вазона	Изотопы-индикаторы	Связующий корешок	Ближайшие к связующему корешку корни	Корневая шейка	Стебель	Хвоя
10	³² P	0	0	0		
	³⁵ S	62,1	52,6	65,5	—	—
11	³² P : ³⁵ S	0	0	0		
	³² P	—	0	0,67	0	0
	³⁵ S	—	32,8	64,8	39,2	99
	³² P : ³⁵ S		0	0,0103*	0	0

* Соотношение ³²P : ³⁵S в зараженных тканях.



Автораддиограф семян сосны, инокулированного меченой ($^{32}\text{P} + ^{35}\text{S}$) *Fomitopsis annosa* (Fr.) Karst., вазон 3 (слева, контакт с рентгеновской пленкой 16 дней) и вазон 5 (справа, контакт — 14 дней).

1 — место инокуляции; 2 — стебель, изогнутый при сушке; 3 — стебель без коры; 4 — верхняя часть стебля с корой.

внедрилась в семена, в разной степени ослабленные, как через повреждение, так и через здоровые ткани. Внедрившаяся в сосну грибница продвинулась в растении на 2—6 см от места инокуляции, причем на большее расстояние вверх.

Присутствие ^{35}S в тканях стебля, хвои и корневых окончаний инокулируемого семени свидетельствует о выделении грибницей в процессе паразитирования в ткани растения-хозяина, веществ, содержащих серу. На это указывает и соотношение $^{32}\text{P} : ^{35}\text{S}$ в грибнице-инокулюме, собранном после контакта с растением-хозяином. Данное соотношение возросло вследствие уменьшения в клетках гриба серы.

Некоторое уменьшение значений $^{32}\text{P} : ^{35}\text{S}$ в зараженных тканях растений по сравнению с $^{32}\text{P} : ^{35}\text{S}$ в грибнице-инокулюме (на 0,01—0,02) возможно из-за наличия в тканях растения соединений, содержащих ^{35}S .

Соотношение $^{32}\text{P} : ^{35}\text{S}$ в корнях контактирующего с инокулируемым растением было близким соотношению $^{32}\text{P} : ^{35}\text{S}$ в грибнице-инокулюме в

случае крепления связующего корешка выше места инокуляции без поранения (вазоны 1, 8; связующий корешок) и крепления связующего корешка ниже места инокуляции с поранением (вазон 11, корневая шейка, в этом опыте соединительные корешки сгнили).

Приведенные выше данные, а также присутствие ^{35}S в тканях корней, стебля и хвои контактирующего с инокулируемым растения (табл. 3) свидетельствуют о возможности перехода грибницы и выделенных ею веществ, содержащих серу, из растения-хозяина в соседнее растение через контактирующие корни.

Авторадиография семян из вазонов 8 и 5 (по вазонам 4 и 7 не получено четкого изображения) подтверждает результаты радиометрии (рис. 1 и 2).

Ткани с изолированной в них грибницей затемнены на рентгеновской пленке более интенсивно по всей толще корня. На рис. 1 и 2 видно, что продвижение выделенных из меченой грибницы веществ, содержащих ^{35}S , направлено в основном вверх и при этом по сердцевине и коре стебля.

Выводы

1. Высокопатогенный подмосковный штамм *Fomitopsis annosa* (при искусственной инокуляции в полустерильных условиях) заражает ткани 2-летних семян сосны обыкновенной независимо от наличия поранений в месте инокуляции корня.

2. За полуторамесячный период контакта меченой ($^{32}\text{P} + ^{35}\text{S}$) грибницы и семени гриб продвигается внутри растения на 2—6 см от места инокуляции преимущественно вверх.

3. При заражении *Fomitopsis annosa* выделяет в ткани растения-хозяина вещества, содержащие серу, которые распространяются по семени в основном вверх по сердцевине и коре стебля и задерживаются в хвое.

4. Выделенные в растение грибницей вещества могут являться токсинами гриба, вызывающими ослабление и гибель растения-хозяина.

5. Выделенные грибницей вещества и сама грибница могут переходить на соседние семена через контактирующие корни независимо от наличия на них поранений.

ЛИТЕРАТУРА

1. Анкудинов А. М. Корневая губка в сосняках. — В кн.: Болезни сосны и дуба и борьба с ними в питомниках и культурах. М.—Л., Гослесбумиздат, 1951, с. 5—42. — 2. Беляев И. А. Корневая губка и меры борьбы с нею. Лесное хозяйство, 1936, № 6, с. 57—61. — 3. Васильюскас А., Пимпе Р. Заражение хвойных пород корневой губкой через механические повреждения. Тр. Лит. НИИ лесного хозяйства, 1978, вып. 18, с. 151—156. — 4. Гартиг Р. Болезни деревьев. М., Изд-во тов-ва И. Н. Кушнерев и К°, М., 1894. — 5. Ермак И. Т. Биоэкология корневой губки *Fomitopsis annosa* (Fr.) Karst. и меры борьбы с ней в сосновых насаждениях СССР. Автореф. канд. дис. Минск, 1971. — 6. Катичева Н. В. Корневая губка в лесах Брянской области и меры борьбы с ней. Автореф. канд. дис. М., 1965. — 7. Кобец Е. В. Приготовление культуры гриба — возбудителя корневой губки сосны с двойной меткой (фосфор-32 и сера-35). — Докл. ТСХА, 1979, вып. 253, с. 112. — 8. Негрудцкий С. Ф. К вопросу о характере и особенностях гниения древесины от гриба *Fomitopsis annosa* (Fr.) Karst. — Науч. зап. Луган. с.-х. ин-та, 1958, т. 5, с. 129—133. — 9. Негрудцкий С. Ф., Сычев П. А., Тохтарь К. И. О влиянии гриба *Fomitopsis annosa* (Fr.) Karst. на проростки сосны обыкновенной. — В кн.: Матер. Всесоюз. метод. совещ. по вопросу вредителей и болезней сосновых молодых. Каунас, 1969, с. 143—145. — 10. Рачинский В. В. Курс основ атомной техники в сельск. хоз-ве. Изд. 2-е, М., Атомиздат, 1978. — 11. Сычев П. А. Исследования физиолого-биохимических особенностей грибов рода *Frichoderma* (Pers ex Fries) как антагонистов *Fomitopsis annosa* (Fr.) Karst. (корневой губки). Автореф. канд. дис. Целиноград, 1970. — 12. Dimitri L. — *Phytopatology*, 1963, z. 48, p. 349—369. — 13. Lane C., Witches W. — *Technical Contribution*, N 1075:

Agricultural Experiment Station, 1974. — 14. *Wis G. — Canad. J. Bot.*, 1961, vol. 39.
Volger C. — *Allg. Forst. — Jagd. — Ztg.*, p. 109—121.
1976, Jg 147, H. 5, S. 89—98. — 15. Wal-

Статья поступила 9 января 1979 г.

SUMMARY

It has been shown that high-pathogenic strain *Fomitopsis annosa* (Fr.) Karst. (with artificial inoculation under semi-sterile conditions) inoculated the tissues of two-year seedlings of Scotch pine irrespective of the presence of injuries at the place of root inoculation. During one-and-a-half-month contact between ^{32}P and ^{35}S labelled mycelium and the seedling, the fungus moves 2—6 cm into the plant from the place of inoculation, mainly upwards.

In the process of inoculation *Fomitopsis annosa* excretes substances containing sulphur into the tissues of the host-plant; these substances are spread along the pith and the cortex of the seedling stem and remain in the needle. The substances excreted into the plant by mycelium may be toxins causing weakening and death of the host-plant.

The substances excreted by mycelium as well as mycelium itself may pass to adjoining seedlings through contacting roots irrespective of the presence of injuries on them.