

JANKOWIAK ROBERT

Ceratocystis polonica jako sprawca zamierania świerków*Ceratocystis polonica* causing death of spruce trees**ABSTRACT**Robert J. 2006. *Ceratocystis polonica* jako sprawca zamierania świerków. Sylwan 6: 27-39.

Basing on literature and author's own research, taxonomic characteristics of the *Ceratocystis polonica* fungus was presented, as well as data from occurrence, biology, ecology, pathogenicity and perspectives for future research.

KEY WORDS*Ceratocystis polonica*, *Picea abies*, *Ips typographus***ADDRESSES**

Jankowiak Robert – Katedra Fitopatologii Leśnej; Akademia Rolnicza;
Al. 29 Listopada 46; 31-425 Kraków; e-mail: rtjankow@cyf-kr.edu.pl

Wstęp

W drzewostanach świerkowych najgroźniejszym kornikiem jest kornik drukarz – *Ips typographus* L. (*Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae*). Stosunkowo duża agresywność kornika drukarza w odniesieniu do świerka pospolitego wynika z wydzielania przez te owady niezwykle skutecznych feromonów, dużej odporności na żywicę wytwarzaną przez zaatakowane drzewa oraz symbiozy z grzybami patogenicznymi [Bayers 1995; Paine i in. 1997; Kirisits i in. 2000; Kirisits 2004; Klepzig, Six 2004].

Chrzążcze kornika drukarza są wektorami grzybów z rodzaju *Ophiostoma* H. & P. Sydow, *Ceratocystiopsis* Upadhyay & Kendrick i *Ceratocystis* Ellis & Halsted, zarówno form doskonałych, jak również ich stadiów konidialnych, takich jak *Hyalorhinocladiella* Upadhyay & Kendrick, *Leptographium* Lagerberg & Melin, *Pesotum* Crane & Schoknecht, *Sporothrix* Hektoen & C.F. Perkins, czy *Thielaviopsis* Went. [Siemaszko 1939; Mathiesen 1951; Solheim 1988; Harding 1989; Kirschner 1998, 2001; Kirisits 2001, 2004; Viiri 1997; Viiri, Lieutier 2004; Jankowiak 2005a; Sallé i in. 2005]. Ostatnie stadium anamorficzne związane jest z rodzajem *Ceratocystis* i znane było wcześniej jako *Chalara* (Corda) Rabenh. [Paulin-Mahady i in. 2002]. Grzyby te cechują się perytecjami posiadającymi stosunkowo długie szyjki, workami rozpadającymi się bardzo wcześnie oraz hialinowymi askosporami [Wingfield i in. 1993]. Grzyby z rodzajów *Ophiostoma*, *Ceratocystiopsis* i *Ceratocystis* identyfikowane są głównie na podstawie morfologii askospor, form zarodnikowania konidialnego oraz stopnia tolerancji kultur na obecność w pożywce antybiotyku cykloheksimid [Upadhyay 1980; Harrington 1981; Wingfield i in. 1993]. Grzyby należące do wyróżnionych rodzajów (zarówno teleomorfy, jak i ich stadia anamorficzne) tworzą tzw. grupę grzybów ofiostomatoidalnych (ang. ophiostomatoid fungi) [Wingfield i in. 1993].

Przeniesione przez samce i samice grzyby ofiostomatoidalne rozwijają się mniej lub bardziej obficie na ścianach chodników owadzych i w przyległych do tych chodników odcinkach łyka i drewna. W ten sposób, wspólnie z przenoszonymi grzybami, kornik drukarz może przełamać mechanizmy odpornościowe drzew będących nawet w dobrej kondycji zdrowotnej.

Wśród przenoszonych grzybów szczególną rolę odgrywa silnie patogeniczny grzyb – *Ceratocystis polonica* (Siem.) C. Moreau. Gatunek ten, dzięki zdolności do rozwoju w warunkach wysokiej wilgotności bardzo szybko zasiedla drewno bielaste świerka, co w znaczący sposób utrudnia transport wody i doprowadza do zamarcia drzew [Solheim 1991; Paine 1997; Kirisits i in. 2000; Kirisits 2004].

W Polsce zagadnienia dotyczące związków grzybów z kornikiem drukarzem są stosunkowo słabo poznane. Pierwsze badania z tego zakresu zostały wykonane w Polsce w Puszczy Białowieskiej przez Siemaszko [1939]. Ostatnio zagadnieniem tym na terenach górskich zajmował się Jankowiak [2001, 2004a, 2004b, 2005a].

W obecnej pracy przedstawiono niektóre zagadnienia dotyczące *C. polonica* zarówno na podstawie własnych badań, jak i danych literaturowych. Chrzążce, larwy oraz żerowiska kornika drukarza badane przez autora w latach 1998–2001 pochodziły z rejonów górskich południowej Polski (Gorczański Park Narodowy, Leśny Zakład Doświadczalny w Krynicy, Nadleśnictwo Ustroń).

Występowanie, biologia i ekologia *Ceratocystis polonica*

Grzyb *C. polonica* znany jest od 1939 r. [Siemaszko 1939]. Gatunek ten należy do ośmiu gatunków z rodzaju *Ceratocystis*, które występują na drzewach iglastych [Harrington, Wingfield 1998; Marin i in. 2005]. Występuje w wielu krajach Europy, w granicach zasięgu swoich wektorów i roślin żywicielskich. W Polsce został on stwierdzony po raz pierwszy w latach trzydziestych XX wieku w Puszczy Białowieskiej na świerku pospolitym w powiązaniu z *I. typographus*. Z drzewostanów świerkowych opanowanych przez kornika drukarza usytuowanych w południowej Polsce gatunek ten został wyizolowany przez Jankowiaka [2001, 2004b, 2005a]. Ostatnio w północno-wschodniej Polsce *C. polonica* został wykazany przez Jankowiaka i Hilszczańskiego [Jankowiak, Hilszczański 2005b]. Grzyb ten został stwierdzony także w innych krajach europejskich, jak Szwecja [Mathiesen 1951], Norwegia [Solheim 1986], Dania, Belgia [Harding 1989], Finlandia [Viiri 1997], Austria [Kirisits 1996, 2001; Grubelnik 1998; Kirisits i in. 2000; Kirisits 2001], Niemcy [Kirschner 1998, 2001], Czechy [Jankovský i in. 2003] i Francja [Virii, Lieutier 2004; Sallé i in. 2005]. Poza Europą udokumentowane występowanie *C. polonica* dotyczy środkowej [Pashenova i in. 2001] oraz wschodniej Azji [Yamaoka i in. 1997]. Fakt ten wskazuje, że *C. polonica* występuje prawdopodobnie na całym obszarze występowania świerka na kontynencie eurazjatyckim. *Ceratocystis polonica* nie jest jednak gatunkiem jednolitym, gdyż badania molekularne przeprowadzane przez Marina i in. [2002] wykazały stosunkowo duże zróżnicowanie genetyczne między populacjami grzyba pochodzącymi z Europy i Japonii, co może wskazywać na silną izolację geograficzną populacji europejskiej i azjatyckiej. W tych samych badaniach stwierdzono także małe zróżnicowanie genetyczne oraz duży przepływ genów między populacjami *C. polonica* w Europie Środkowej.

Ceratocystis polonica towarzyszy najczęściej *I. typographus* [m.in. Siemaszko 1939; Solheim 1988; Harding 1989; Viiri 1997; Kirschner 2001; Kirisits 2001; Viiri, Lautier 2004; Jankowiak 2004b, 2005a, 2005b; Sallé i in. 2005], rzadziej *I. amitinus* Eichh. [Kirisits i in. 2000; Kirisits 2001], *Hylurgops palliatus* (Gyll.), *I. duplicatus* Sahlb. i *Polygraphus poligraphus* (L.) [Krokene, Solheim 1996]. *Ceratocystis polonica* stwierdzany jest przede wszystkim na *Picea abies* w Europie [Kirisits 2004] oraz *P. jezoensis* (Sieb. & Zuch.) Carr. i *P. glehnii* (Fr. Schm.) Masters w Japonii [Yamaoka i in. 1997] oraz na *P. obovata* Ledeb. w środkowej Syberii [Pashenova i in. 2001]. Jednakże Christiansen i Solheim [1990] uzyskali także pozytywne wyniki infekując strzały *Picea glauca* (Moench) Voss, *P. mariana* (Mill.) B.S.P oraz *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco. W przy-

padku natomiast *Pinus sylvestris* L., *P. contorta* Dougl. & Loud. oraz *Abies lasiocarpa* (Hook.) Nutt. odnotowali o wiele mniejszą podatność na infekcję spowodowaną przez *C. polonica*. Także Jankowiak i Hilszczański [2005b] stwierdzili stosunkowo słaby wzrost tego grzyba na sośnie zwyczajnej w przypadku naturalnego ataku drzew przez kornika drukarza.

Ceratocystis polonica jest jednym z komponentów zespołu grzybów ofiostomatoidalnych przenoszonych przez kornika drukarza. W Europie grzybowi temu towarzyszą inne grzyby z rodzaju *Ophiostoma*, *Leptographium* i *Graphium*. Najczęściej są to *Ophiostoma ainoae* H. Solheim, *O. bicolor* Davids. & Wells, *O. flexuosum* H. Solheim, *O. cucullatum* H. Solheim, *O. japonicum* Yamaoka & Wingf., *O. penicillatum* (Gros.) Siem., *O. piceae* sensu lato, *O. piceaperdum* (Rumb.) von Arx oraz *Graphium fimbriisporum* (Morelet) K. Jacobs [Harding 1989, Solheim 1986, Viiri 1997, Kirschner 1998, 2001, Kirisits 2001, Viiri i Lieutier 2004, Jankowiak 2005a, 2005b, Sallé i in. 2005].

Grzyb *C. polonica* cechuje się zmiennym występowaniem. W Polsce [Siemaszko 1939], Norwegii [Solheim 1986, 1992a, 1992b] i w niektórych miejscach w Austrii [Kirisits 1996; Grubelnik 1998] stwierdzono liczne występowanie tego patogena. W byłej Czechosłowacji natomiast [Kotýnková-Sychrová 1966] oraz Szwecji [Mahiesen-Käärik 1953; Harding 1989], Danii [Harding 1989], Finlandii [Viiri 1997], Niemczech [Kirschner 1998], Francji [Sallé i in. 2005] i Polsce [Jankowiak 2004b, 2005a] grzyb ten nie został w ogóle wyizolowany bądź pojawiał się stosunkowo rzadko. W innych badaniach przeprowadzonych we Francji, *C. polonica* został stwierdzony ze średnią częstością występowania [Viiri, Lieutier 2004]. Także ostatnie badania wykonane przez Jankowiaka i Hilszczańskiego [2005b] w północno-wschodniej Polsce wykazały dużą zmienność w występowaniu tego grzyba.

Obecnie istnieje kilka hipotez próbujących wyjaśnić przyczyny tak dużej zmienności występowania *C. polonica* w Europie [Harding 1989; Solheim 1993; Kirisits 2004]. Wydaje się, że najważniejszym czynnikiem odpowiedzialnym za zmiany w składzie gatunkowym i ilościowym grzybów związanych z kornikiem drukarzem jest zastosowana metodologia badań, a zwłaszcza źródło i metody izolacji grzybów [Kirisits 2004]. Dla przykładu Furniss i in. [1990] czy Krokene i Solheim [1996] w celu identyfikacji grzybów związanych z kornikiem drukarzem wprowadzali żywe chrząszcze pod korę przygotowanych uprzednio fragmentów drewna, by następnie izolować grzyby z miejsc wokół inokulacji. Kirschner [1998, 2001] natomiast wykładał chrząszcze owada na specyficzne pożywki zawierające kawałki kory i drewna. Inni badacze zaś [Yamaoka i in. 1997; Viiri 1997; Grubelnik 1998; Kirisits 2001; Jankowiak 2005a], umieszczali larwy chrząszcze i fragmenty żerowisk na standardowej 2% pożywce agarowo-maltozowej [MEA].

Innym ważnym czynnikiem wpływającym na różnice w częstości występowania grzybów ofiostomatoidalnych związanych z kornikiem drukarzem może być naturalna sukcesja tych grzybów na świerku. Z badań Solheima [1992a, 1992b] oraz Jankowiaka [2005a] wynika, że *C. polonica* jest gatunkiem inwazyjnym, który najwcześniej zasiedla warstwy łyka i drewna świerków opanowanych przez owada. Dlatego grzyb ten jest najliczniej izolowany z drewna przylegającego do żerowisk w początkowych fazach rozwoju kornika drukarza. Później, zamierające i martwe już tkanki drewna świerków zasiedlane są głównie przez inne gatunki grzybów, takie jak *O. penicillatum*, *O. piceae*, *O. ainoae* czy *O. minuta*. Badania autora wykazały także, że procentowy udział *C. polonica* w zespole grzybów towarzyszących kornikowi drukarzowi w południowej Polsce zależał w dużym stopniu od roku, w którym prowadzono badania. W latach 1998-1999 zaznaczył się większy udział *C. polonica*, zaś w latach 2000-2001 znacznie mniejszy udział tego grzyba. Fakt ten może sugerować, że obserwacje nad występowaniem *C. polonica* należy przeprowadzać w dłuższym czasie.

Harding [1989] i Solheim [1993a] sugerują, że poziom liczebności populacji kornika drukarza ma silny wpływ na występowanie *C. polonica*. Według tych badaczy ten patogeniczny grzyb może nawet odgrywać ważną rolę w inicjacji i przebiegu gradacji *I. typographus* na danym terenie. Solheim i Harding twierdzą, że *C. polonica* rzadko towarzyszy kornikowi drukarzowi, wtedy gdy liczebność populacji tego owada jest mała. Z chwilą jednak, gdy liczebność populacji kornika drukarza wzrasta, *C. polonica* występuje najliczniej. Zjawisko to może wynikać z przystosowania *C. polonica* do zasiedlania drzew będących jeszcze w stosunkowo dobrym stanie fizjologicznym. Grzyb ten wygrywa konkurencję z innymi grzybami przenoszonymi przez kornika drukarza, dzięki zdolności do kolonizacji drewna bielastego, które charakteryzuje się wysoką wilgotnością, a co za tym idzie także małą koncentracją tlenu [Solheim 1991]. W okresie pogradacyjnym natomiast kornik drukarz atakuje drzewa mocno osłabione, których tkanki są kolonizowane przez inne grzyby ofiostomatoidalne, lepiej zaadaptowane do takiego rodzaju substratu. Krokene i Solheim [1998a] uważają ponadto, że w okresach niewielkiej liczebności kornika drukarza, silnie wirulentny *C. polonica* może stanowić konkurencję pokarmową dla larw i dlatego owad ten nie wiąże się z tym grzybem. Dotychczas brak jest jednoznacznych dowodów potwierdzających hipotezę wysuniętą przez Harding [1989] i Solheima [1993a]. Solheim w swoich badaniach odnotował masowe występowania *C. polonica* podczas gradacji kornika drukarza w środkowej Norwegii w latach siedemdziesiątych ubiegłego wieku oraz stosunkowo niewielką częstość występowania tego grzyba na początku lat dziewięćdziesiątych w południowo-wschodniej Norwegii. Jednakże Harding w swoich badaniach nie uzyskała dostatecznych argumentów na potwierdzenie tej hipotezy. Badania przeprowadzone w Austrii [Grubelnik 1998; Kirisits i in. 2000; Kirisits 2001] oraz Polsce [Jankowiak, Hilszczański 2005b] także nie dostarczają dowodów potwierdzających istnienie zależności pomiędzy występowaniem *C. polonica* i liczebnością populacji kornika drukarza.

Kirisits [2004] na podstawie badań przeprowadzonych w Austrii przypuszcza także, że klimat może mieć silny wpływ na częstość występowania *C. polonica*. Sugeruje on, że grzyb ten nie toleruje wysokiej temperatury (temperatura maksymalna dla niego wynosi 31-32°C) i w związku z tym w regionach z wysokimi wiosennymi i letnimi temperaturami *C. polonica* zastępowany jest przez inne gatunki, lepiej dostosowane do wysokiej temperatury, np. *O. bicolor*, który swój optymalny wzrost uzyskuje w temperaturze dopiero 30°C. Podobne obserwacje poczynił Jankowiak [2005a], który wykazał, że *O. bicolor* był licznie izolowany ze świerków poddanych silnej insolacji. Na duże znaczenie lokalnych warunków środowiskowych wskazują także badania przeprowadzone we Francji [Viiri, Lieutier 2004].

Zarodniki *C. polonica* są najczęściej przenoszone na powierzchni ciała chrząszczy (głowa, przedtułów, skrzydła), jak i w układzie trawiennym owada [Furniss i in. 1990]. Istotną rolę w przenoszeniu tego grzyba odgrywają także roztocze (Acari) powiązane z kornikiem drukarzem. Wśród nich zarodniki *C. polonica* najczęściej przenosi *Dendrolaelaps quadrisetus* (Berlese) i *Uroobovella ipidis* (Vitzthum) [Moser i in. 1989, 1997].

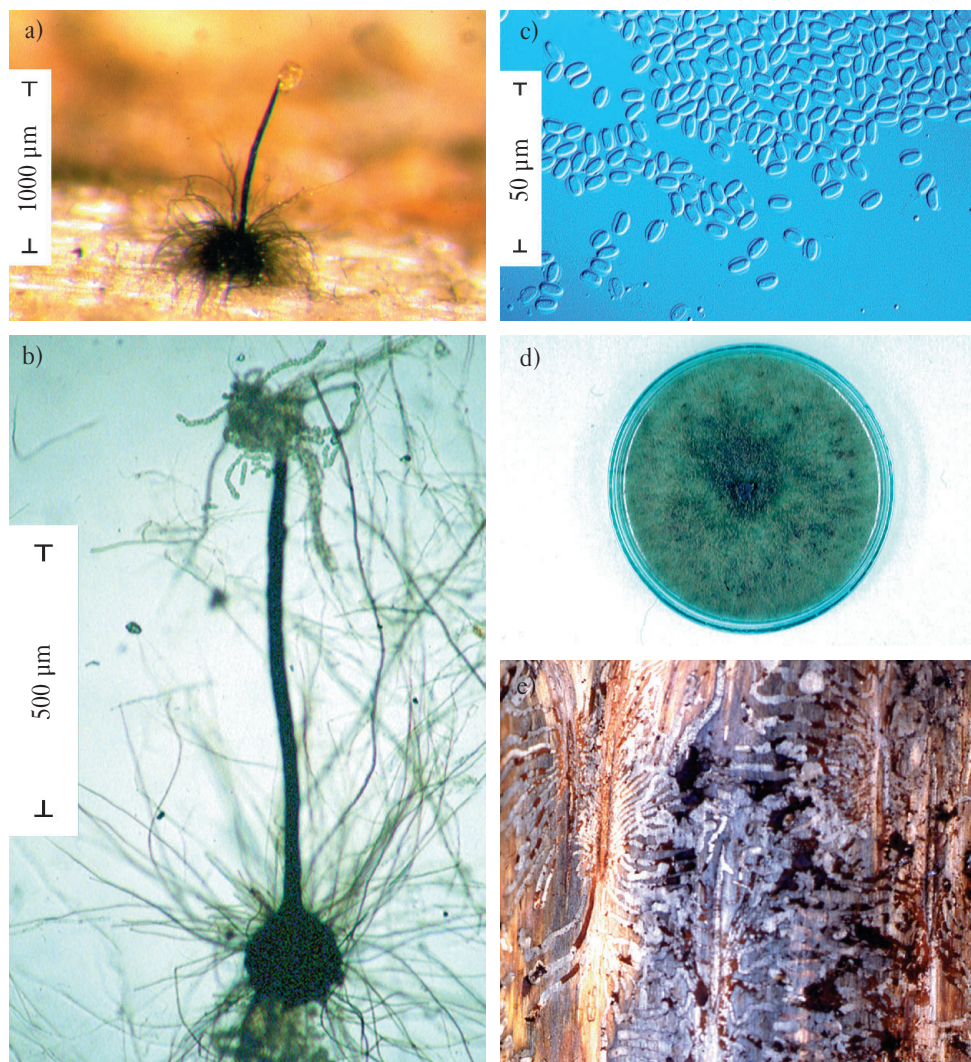
Grzyb *C. polonica* jest dobrze przystosowany do swojego wektora. Wytwarza on w żerowiskach owada otocznice z długimi szyjkami, u wylotu których zarodniki workowe zbierają się w słuzowatych skupieniach. Otocznice z długimi szyjkami wyrastają ze ścian chodników larwalnych i macierzystych kornika drukarza, dzięki czemu stosunkowo łatwo mogą się one stykać z larwami i młodymi chrząszczami. Dodatkowo, śluz z zarodnikami workowymi zawiera specjalne substancje adhezyjne, które ułatwiają przyleganie zarodników do oskórka chrząszczy i larw. To właśnie przystosowanie umożliwia grzybowi przenoszenie na stosunkowo duże odległości, gdyż „przylepione” do powierzchni ciała zarodniki są odporne na działanie wody [Malloch, Blackwell 1993].

Ceratocystis polonica, podobnie jak inne grzyby siniznowe, po wnikięciu do organizmu rośliny-gospodarza wykorzystują asymilaty zgromadzone w żywych komórkach łyka oraz w komórkach miększu promieni rdzeniowych zlokalizowanych w drewnie bielastym, co w przypadku masowych infekcji znacznie utrudnia ich przepływ w roślinie [Horntvedt i in. 1983; Harrington 1993; Kirisits, Offenthaler 2002]. Strzępki grzyba koncentrują się także w przewodach żywicznych oraz cewkach, które jednak są kolonizowane w mniejszym stopniu i znacznie później. Strzępki tego grzyba przedostają się z jednej komórki do drugiej przez mechaniczne „dziurawienie” ściany komórkowej przy użyciu organu podobnego do appressorium lub przemieszczają się z jednej cewki do drugiej przez jamki [Ballard, Walsh 1984]. Wzrost grzybni *C. polonica* w dużej mierze uzależniony jest od wilgotności drewna oraz zawartości składników odżywczych i tlenu w drewnie [Scheffer 1986; Solheim 1991, 1993a; Seifert 1993]. Większość grzybów siniznowych kolonizuje drewno, którego wilgotność wynosi między 30-40% i 130-140% suchej masy drewna [Kirisits 2004]. Jednakże *C. polonica* w porównaniu z innymi grzybami siniznowych jest zaadaptowany do zasiedlenia drewna jeszcze bardziej wilgotnego, a co za tym idzie, gatunek ten jest przystosowany do życia w środowisku charakteryzującym się niską koncentracją tlenu. Grzyb ten ponadto rozwija się w otoczeniu o niezbyt wysokiej temperaturze (temperatura optymalna dla niego wynosi 22-24°C, zaś temperatura maksymalna ok. 31-32°C) [Solheim 1991, 1993b; Marin i in. 2005].

Do infekcji drzew przez *C. polonica* dochodzi po odbyciu rójki przez kornika drukarza. Początkowo zarodniki tego grzyba są wprowadzane do strzał świerkowych przez samce *I. typographus*, które wygryzają komorę godową w korze. Później czynią to także samice, które zwabione do komory godowej, po populacji, zaczynają drążyć chodniki macierzyste. Zaobserwowano, że płeć kornika drukarza w żaden sposób nie determinuje składu mikrobioty przenoszonej przez kornika drukarza [Furniss i in. 1990]. Przeniesione przez kornika drukarza zarodniki kielkują i rozwijają się mniej lub bardziej obficie na ścianach chodników larwalnych i w przyległych do tych chodników odcinkach łyka i drewna. Grzyb ten w obrębie żerowisk, a zwłaszcza w drewnie bielastym przylegającym do żerowisk, powodując rozległe sino-szare przebarwienia (ryc. 1e).

Nazwa grzyba

Gatunek ten został po raz pierwszy wyizolowany ze świerka i opisany jako *Ophiostoma polonicum* ze stadiami konidialnymi *Leptographium* i *Cephalosporium* Corda [Siemaszko 1939]. Opisy morfologiczne gatunku podają również Mathiesen [1951], Hunt [1956], Yamaoka i in. [1997] oraz Harrington i Wingfield [1998]. Upadhyay [1981] w swojej monografii uznał ten gatunek jako synonim *O. penicillatum*, a Solheim [1986] włączył *O. polonicum* do grupy gatunków – *O. penicillatum* complex. Po rozdzieleniu rodzajów *Ceratocystis* i *Ophiostoma* [Hausner i in. 1993; Saptafora, Blackwell 1993] pozycja taksonomiczna *C. polonica* nie wzbudza już takich kontrowersji. Gatunek ten z rodzaju *Ophiostoma* został przeniesiony do rodzaju *Ceratocystis* [Visser i in. 1995; Harrington i in. 1996]. Obecnie *C. polonica* umieszczany jest w monofiletycznej grupie – „*Ceratocystis coeruleus* complex”, gdzie jest zgrupowanych 12 gatunków wykazujących silne pokrewieństwo i wspólne źródło pochodzenia. Kompleks ten obejmuje gatunki występujące na drzewach liściastych [*C. virescens* (Davids.) Moreau, *C. eucalypti* Kile & al., *Thielaviopsis australis* (J. Walker & Kile) A. E. Paulin i *Th. neocalidoniae* (Kiffer & Delon) A. E. Paulin] oraz na drzewach iglastych z rodziny *Pinaceae* [*C. polonica*, *C. laricicola* Redfern & Minter, *C. resinifera* Harrington & Wingfield, *C. rufipenni* Harrington, Wingfield & Solheim, *C. douglasii* (Davidson) Harrington & Wingfield, *C. coeruleus* (Münch) B. K. Bakshi, *C. pinicola* Harrington & Wingfield i *C. fujiensis* M. J. Wingfield., Yamaoka & Marin]. Gatunki te pomimo przynależności do tej samej grupy



Ryc. 1

Ceratocystis polonica: a) otocznia wytworzona na drewnie; b) otocznia wytworzona na pożywce agaro-maltozowej; c) askospory; d) 14 dniowa kultura hodowana na pożywce MEA w temp. 22°C; e) sino-szare przebarwienie drewna bielastego świerków spowodowane przez grzyba. (fot. T. Kowalski)

Ceratocystis polonica: a) perithecium on the wood; b) perithecium on the malt agar medium; c) ascospores; d) culture on the malt agar after 14 days at 22°C; e) blue-gray discoloration in the sapwood of spruce trees caused by fungus. (Photo. T. Kowalski)

monofiletycznej i morfologicznych podobieństw wyraźnie różnią się między sobą w przypadku analizy izozymów [Harrington i in. 1996; Harrington, McNew 1998] oraz analizy genomów metodą PCR [Witthuhn i in. 1998, 1999]. Pewne niejasności pozostały jedynie co do odrębności

gatunkowej *C. polonica*, *C. laricicola* i *C. fujiensis*. Te silnie ze sobą spokrewnione gatunki można odróżnić dzięki analizie DNA. Grzyby te ponadto różnią się między sobą tempem wzrostu kultur na pożywce MEA, właściwościami izozymów oraz fizjologiczną specjalizacją w stosunku do rośliny gospodarza i gatunku kornika – wektora. Otóż w przeciwieństwie do *C. laricicola*, grzyb *C. polonica* rośnie bardzo słabo na pożywce MEA w temperaturze powyżej 32°C i związany jest z różnymi gatunkami korników zasiedlającymi świerki. Natomiast *C. laricicola* i *C. fujiensis* są przenoszone przez korniki żerujące na drzewach z rodzaju *Larix*. Dla grzyba *C. laricicola* wektorem jest *Ips cembrae* (Heer), a dla *C. fujiensis* – *I. subelongatus* Motschulsky [Harrington i in. 1996; Harrington, Wingfield 1998; Harrington i in. 2002; Marin i in. 2005].

Morfologia patogena

Na podstawie badań przeprowadzonych przez autora, grzyb *C. polonica* w kulturach hodowanych w laboratorium na pożywkach oraz żerowiskach kornika drukarza wytwarza czarne otocznie otwarte z podstawą otoczni o średnicy 148-361 (śr. 231) μm z wyrastającymi strzępkami o średnicy 2,5 μm (ryc. 1a, 1b). Z podstawy otoczni wyrasta długa szyjka o długości 640-1166 (śr. 898) μm zakończona mniej lub bardziej zaostrozonymi szczecinkami ostiolarnymi o długości 20,5-61,5 (śr. 38,3) μm (ryc. 1b). W owalnych, szybko rozpadających workach o wymiarach 20,0-22,5 × 10,0-12,5 μm tworzy się osiem zarodników workowych o wymiarach 4,75-7,5 (śr. 6,4) × 3,5-5,5 (śr. 4,4) μm (mierzonych wraz z otoczką). Zarodniki workowe są hialinowe, jednokomórkowe, z frontu kształtu eliptycznego, zaś z profilu allantoidalnego (ryc. 1c). Zarodniki te zaopatrzone są w żelatynową otoczkę i wydostają się z ujścia szyjki otoczni w postaci śluzowatych, białawych skupień. Zaobserwowano, że otocznie wytworzone na pożywce miały większe podstawy otoczni i mniejsze rozmiary szyjek niż otocznie wytworzone na drewnie.

W kulturach i naturze *C. polonica* wytwarza bardzo rzadko ciemnobrunatne fialidy z dwoma typami konidiów powstających endogenicznie. Pierwsze są beczułkowate bądź okrągławe o wymiarach 3,75-9,5 (śr. 6,4) × 2,5-4,5 (śr. 3,5) μm. Endokonidia drugiego typu są cylindryczne lub prostokątne o wymiarach 6,25-15,0 (śr. 10,73) × 2,25-4,5 (śr. 3,51) μm. Zaobserwowano, że to stadium konidialne, które nosi nazwę *Chalara*, najczęściej tworzyło się w obrębie otoczni.

C. polonica na pożywce agarowo-maltozowej początkowo wytwarza jasnoszarą delikatną grzybnię, zaś później obfitą ciemnooliwkową grzybnię powietrzną o welnisto-filcowatej strukturze oraz równomiernie rozrastającej się grzybni substratowej (ryc. 1d). Niektóre kolonie charakteryzowały się także obecnością szaro-czarnych strzępek substratowych, które rozgałęziały się drzewkowato. Optymalna temperatura wzrostu wyniosła 22°C.

Patogeniczność i szkodliwość *C. polonica*

Większość grzybów przenoszonych przez korniki uważa się za grzyby odznaczające się średnią bądź małą patogenicznością [Harrington 1993]. Niektóre z nich to jedynie saprotrofy, które powodują nieznaczne przebarwienia drewna. Wśród nich znajduje się jednak kilka znanych gatunków grzybów, które charakteryzują się stosunkowo wysoką wirulencją. Do nich należy m.in. *C. polonica*. Grzyb ten wykazuje wysoki stopień wirulencji w stosunku do świerka pospolitego [Horntvedt i in. 1983; Christiansen, Solheim 1990; Horntvedt, Solheim 1991; Krokene, Solheim 1998a; Kirisits 2001]. Patogeniczność *C. polonica* została potwierdzona w licznych eksperymentach, w których świerki były masowo inokulowane grzybnią patogena [Horntvedt i in. 1983; Christiansen 1985; Solheim 1988; Harding 1989; Christiansen, Solheim 1990; Kirisits 1998; Krokene, Solheim 1997, 1998a, 1998b, 2001; Yamaoka i in. 2000; Kirisits, Offenthaler 2002; Kuroda 2005]. W badaniach tych stopień patogeniczności określano na podstawie wielkości

nekroz, wielkości i głębokości przebarwień drewna bielastego, zmian w wyglądzie korony, zmian w wielkości przepływu soków roślinnych w drewnie bielastym świerków lub wielkości tzw. „suchych stref” w drewnie bielastym. W porównaniu do ran powstałych w wyniku sztucznych inokulacji z udziałem innych grzybów ofiostomatoidalnych związanych z kornikiem drukarzem, *C. polonica* powodował powstawanie znacznie dłuższych nekroz łyka w drewnie bielastym, był grzybem najszybciej penetrującym drewno bielaste, a korony badanych świerków często wykazywały objawy zamierania. Dla przykładu Horntvedt i in. [1983] wykazali, że świerki sztucznie inokulowane grzybnią *C. polonica* wykazują objawy stresu wodnego przy prawie całkowicie przebarwionej części bielastej drewna. Z kolei Krokene i Solheim [1998a] stwierdzili, że po upływie 15 tygodni od sztucznej inokulacji 40-letnich świerków, 56,3% powierzchni bielu było przebarwione w wyniku zasiedlenia przez *C. polonica*. Sprawca ten ponadto powodował pięć razy dłuższe nekrozy łyka niż inne badane grzyby ofiostomatoidalne. Także badania fizjologiczne, sztucznie inokulowanych grzybem świerków [Horntvedt i in. 1983; Kirisits, Offenthaler 2002], wykazały dysfunkcję zewnętrznych partii drewna bielastego świerków związaną ze znacznym zmniejszeniem się gęstości przepływających soków roślinnych, a Kuroda [2005] zaobserwował tworzenie się także znacznie większych „suchych stref” w drewnie bielastym drzew. Podczas badań nad patogenicznością, Christiansen [1985] ustalił także, że gęstość inokulacji żywych świerków grzybem *C. polonica* znacznie wpływa na wytwarzanie nekroz z wypływającą żywicą oraz na przebarwienie łyka. Doświadczenia te pokazały, że *C. polonica* jest zdolny do osłabienia, a nawet zabicia starszych drzew, jak i sadzonek świerka pospolitego. Także Badania Nagy i in. [2000] wskazują na dużą wrażliwość komórek kambium w stosunku do patogena, gdyż już w szóstym dniu od inokulacji, w reakcji na wprowadzenie grzyba, następowała proliferacja i lignifikacja komórek kambium.

Czynniki, które decydują o dużo większej patogeniczności *C. polonica* w porównaniu do innych grzybów związanych z kornikiem drukarzem nie są w pełni poznane. Krokene i Solheim [2001] uważają, że wysoka agresywność *C. polonica* związana jest z jego szybkim wzrostem oraz możliwością rozwoju w środowisku o niskiej koncentracji tlenu [Solheim 1991]. Mechanizm jego szkodliwości nie został do końca poznany. Większość badaczy skłania się do hipotezy, że gatunek ten wstrzymuje transport wody w roślinie [Solheim 1988], bezpośrednio przez zatkanie jamek przez strzępki grzyba i pośrednio przez produkcję toksyn. Dodatkowo *C. polonica* redukuje ilość wydzielanych przez drzewo monoterpenu w miejscach żerowania kornika [Christiansen 1985]. Wydają się, że szczególnie podatne na infekcję spowodowaną przez *C. polonica* jest rodzaj *Picea* i *Pseudotsuga*. Christiansen i Solheim [1990] eksperymentalnie stwierdzili, że *Picea sitchensis* (Bong.) Carr., *P. glauca* (Moench) Voss, *P. mariana* (Mill.) B.S.P. i *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco są bardzo podatne na infekcje spowodowane przez *C. polonica*, jednak dwa gatunki z rodzaju *Pinus* znacznie mniej. Także Yamaoka i in. [2000] wykazali, że *C. polonica* jest w stanie spowodować zamieranie *Picea jezoensis* w Japonii. Reasumując można przyjąć, że eksperymentalne inokulacje świerków potwierdzają patogeniczność *C. polonica*, choć niekiedy eksperymenty mogą dawać niejednoznaczne wyniki. Otóż w niektórych badaniach [Horntvedt i in. 1983; Christiansen 1985; Horntvedt 1988; Horndtvedt, Solheim 1990; Krokene, Solheim 1998a; Kirisits 1999; Krokene, Solheim 2001] stwierdzono dla niektórych izolatów *C. polonica* o wiele mniejszą wirulencję. Kirisits i Anglberger [1999] oraz Krokene i Solheim [2001] uważają, że metody i czas przechowywania grzybni *C. polonica in vitro* (zwłaszcza częste przenoszenie grzybni na świeże pożywki) może zmniejszać patogeniczność tego gatunku. Kirisits ponadto sugeruje, że prawdopodobnie w naturze występują szczepy o różnym stopniu patogeniczności. Ten sam autor przypuszcza także, że za redukcję stopnia

wirulencji *C. polonica* mogą być odpowiedzialne mikowirusy, które wyizolowano z austriackich szczepów grzyba charakteryzujących się małą patogenicznością [Kirisits 2001, 2004].

Inne grzyby ofiostomatoidalne związane z kornikiem drukarzem, takie jak *O. bicolor*, *O. penicillatum*, *O. piceae* czy *Graphium* sp. są opisywane jako gatunki charakteryzujące się średnią bądź małą patogenicznością [Horntvedt i in. 1983; Solheim 1988; Harding 1989; Kirisits 1998; Yamaoka i in. 2000]. Jednakże w Danii [Harding 1989] i Japonii [Yamaoka i in. 2000], inny gatunek związany z kornikiem drukarzem – *O. piceaperdum*, odznaczał się stosunkowo wysoką wirulencją. Yamaoka i in. [2000] wykazali dodatkowo stosunkowo dużą patogeniczność *O. penicillatum* na *Picea jezoensis*. Także ostatnie badania przeprowadzone w Francji [Sallé i in. 2005] pokazały, że *O. piceaperdum*, *O. tetropii* Math.-Käärik i *O. bicolor* były dość silnie patogeniczne na świerku. Niewykluczone, że w niektórych rejonach silnie patogeniczny *C. polonica* jest zastępowany przez nie mniej patogeniczne szczepy innych grzybów, takich właśnie jak *O. piceaperdum*, *O. tetropii* czy *O. bicolor*.

Perspektywy dalszych badań nad *C. polonica*

Związek pomiędzy grzybami ofiostomatoidalnymi i kornikiem drukarzem fascynuje wielu uczonych od ponad stu lat. Ten intrygujący przykład symbiozy występujący w świecie przyrody jest także niezwykle ważny dla gospodarki leśnej, gdyż kornik drukarz jest groźnym i uciążliwym kornikiem w drzewostanach świerkowych. Pomimo stosunkowo licznych badań w tym zakresie celowe wydaje się podjęcie dalszych badań nad poznaniem wzajemnych relacji pomiędzy grzybami, kornikiem drukarzem oraz świerkiem pospolitym przez badaczy reprezentujących różne dyscypliny naukowe. Przyszłe badania powinny według autora skupić się nad:

- ✦ problemem zmienności występowania *C. polonica* w Polsce oraz innych krajach europejskich. Badania w tym zakresie w znaczący sposób mogą powiększyć naszą wiedzę na temat ekologii kornika drukarza, a zwłaszcza wpływu tego grzyba na dynamikę liczebności kornika drukarza.
- ✦ poszukiwaniem nowych wektorów dla grzyba. Przypuszczać można, że chodzi tutaj o roztocza oraz wrogów naturalnych związanych z kornikiem drukarzem. Niewykluczone, że inne gatunki owadów żerujących na świerku także mogą przenosić *C. polonica*.
- ✦ określeniem wzajemnych interakcji pomiędzy *C. polonica* a innymi grzybami ofiostomatoidalnymi oraz rozwijającymi się larwami kornika drukarza. Liczne badania [Klepzig, Wilkens 1997; Klepzig i in. 2001a; Klepzig i in. 2001b; Klepzig, Six 2004] sugerują, że niektóre grzyby mogą początkowo pomagać owadom w przełamywaniu oporu rośliny żywicielskiej, lecz później stają się ich antagonistami i współzawodniczą z larwami o pożywienie. Sytuację taką zaobserwowano u *Dendroctonus frontalis* Zimmermann i towarzyszącego mu *Ophiostoma minus* (Hedgcock) H. & P. Sydow. Niewątpliwie należałoby także rozpocząć także badania nad wpływem grzybów endofitycznych zasiedlających drewno bielaste świerków na rozwój *C. polonica*. Jest to o tyle ciekawe, że na przykład *Ascocoryne sarcoides* (Jacq. Ex S.F. Gray) Groves & Wilson występujący endofitycznie w żywych strzałach świerka wytwarza substancje antybiotyczne mogące ograniczać rozwój grzybów patogenicznych [Kowalski, Sadłowski 1993]. Jedynie dalsze badania w tym zakresie mogą pozwolić na określenie roli endofitów w stosunku do *I. typographus* i towarzyszących mu grzybów ofiostomatoidalnych.
- ✦ patogenicznością grzyba *C. polonica*, zwłaszcza w Polsce, gdyż dotychczas nie przeprowadzono odpowiednich badań w tym zakresie. Niezwykle istotne wydaje się wyjaśnienie różnic w stopniu patogeniczności różnych szczepów *C. polonica*. Być może odkryte niedawno mikowirusy związane z tym grzybem przyczynią się do rozwikłania tego zagadnienia.

- ♣ opracowaniem, w miarę postępu wiedzy w tym zakresie, bardziej skutecznych, zintegrowanych metod ochrony świerka pospolitego przed kornikiem drukarzem i grzybem *C. polonica*.
- ♣ wykorzystaniem grzyba *C. polonica* do wyjaśnienia mechanizmów odpornościowych świerka pospolitego po ataku kornika drukarza.

Literatura

- Ballard R. G., Walsh M. A. 1984. The penetration and growth of blue-stain fungi in the sapwood of lodgepole pine attacked by mountain pine beetle. *Can. J. Bot.* 62: 1724-1729.
- Byers J. A. 1995. Host tree chemistry affecting colonization in bark beetles. W: R. T. Carde, W. J. Bell [red.]. *Chemical Ecology of Insects* 2, 154-213. Chapman and Hall. New York.
- Christiansen E. 1985. *Ceratocystis polonica* inoculated in Norway spruce: Blue-staining in relation to inoculum density, resinosis and tree growth. *Eur. J. For. Path.* 15: 160-167.
- Christiansen E., Solheim H. 1990. The bark beetle-associated blue-stain fungus *Ophiostoma polonicum* can kill various spruces and Douglas fir. *Eur. J. For. Path.* 20: 436-446.
- Furniss M. M., Solheim H., Christiansen E. 1990. Transmission of blue-stain fungi by *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae) in Norway spruce. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 83: 712-716.
- Grubelnik R. 1998. Untersuchungen über die Zusammensetzung der Mycoflora von *Ips typographus* auf ausgewählten Wald-Standorten in Österreich unter besonderer Berücksichtigung der pathogenen Art *Ceratocystis polonica*. Diplomarbeit, Universität für Bodenkultur Wien. Vienna, Austria.
- Harding S. 1989. The influence of mutualistic blue stain fungi on bark beetle population dynamics. Ph.D. thesis. Department of Zoology, Royal Veterinary & Agricultural University. Copenhagen. Denmark.
- Harrington T. C. 1981. Cycloheximide sensitivity as a taxonomic character in *Ceratocystis*. *Mycologia* 73: 1123-1129.
- Harrington T. C. 1993. Diseases of conifers caused by species of *Ophiostoma* and *Leptographium*. W: M. J. Wingfield, K. A. Seifert, J. F. Webber [red.]. *Ceratocystis* and *Ophiostoma*. Taxonomy, ecology and pathogenicity 161-172. St Paul, MN: American Phytopathological Society.
- Harrington T. C., Steimel J. P., Wingfield M. J., Kile G. A. 1996. Isozyme variation and species delimitation in the *Ceratocystis coerulescens* complex. *Mycologia* 88: 104-113.
- Harrington T. C., Wingfield M. J. 1998. The *Ceratocystis* species on conifers. *Can. J. Bot.* 76: 1446-1457.
- Harrington T. C., McNew D. L. 1998. Partial interfertility among the *Ceratocystis* species on conifers. *Fungal Genetics and Biology* 25: 44-53.
- Harrington T. C., Pasenhova N. V., McNew D. L., Steimel J., Konstantinov M. Yu. 2002. Species Delimitation and Host Specialization of *Ceratocystis laricicola* and *C. polonica* to Larch and Spruce. *Plant Disease* 86 (4): 418-422.
- Hausner G., Reid J., Klassen G. R. 1993. On the subdivision of *Ceratocystis* s.l., based on partial ribosomal DNA sequences. *Can. J. Bot.* 71: 52-63.
- Hornvedt R., Christiansen E., Solheim H., Wang S. 1983. Artificial inoculation with *Ips typographus* – associated blue-stain fungi can kill healthy Norway spruce trees. *Medd. Nor. inst. skogforsk.* 38(4): 1-20.
- Hornvedt R., Solheim H. 1991. Pathogenicity of *Ophiostoma polonicum* to Norway spruce: The effect of isolate age and inoculum dose. *Medd. Nor. inst. skogforsk.* 44(4): 1-11.
- Hunt J. 1956. Taxonomy of the genus *Ceratocystis*. *Lloydia* 19: 1-58.
- Jankowiak R. 2001. Grzyby z rzędu *Ophiostomatales* wyizolowane z larw kornika drukarza [*Ips typographus* L.]. Materiały z V Konferencji Sekcji Chorób Roślin Drzewiastych Polskiego Towarzystwa Fitopatologicznego: 47-55. Poznań – Błażejewko 29 maja-1 czerwca.
- Jankowiak R. 2004a. Ophiostomatoid fungi associated with the spruce bark beetle – *Ips typographus* (L.) new for Poland: occurrence and morphology. *Phytopathologia polonica* 33: 5-21.
- Jankowiak R. 2004b. Fungi associated with the beetles of *Ips typographus* on Norway spruce in Southern Poland. *Acta Mycologica* 39(1):105-116.
- Jankowiak R. 2005a. Fungi associated with *Ips typographus* on *Picea abies* in Southern Poland and their succession into the phloem and sapwood of beetle-infested trees and logs. *Forest Pathology* 35: 37-55.
- Jankowiak R., Hilszczański J. 2005b. Ophiostomatoid fungi associated with *Ips typographus* (L.) on *Picea abies* (L.) [H. Karst.] and *Pinus sylvestris* L. in north-eastern Poland. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 74 (4): 345-350.
- Jankovský L., Novotný D., Mrkva R. 2003. Induced wound response of Norway spruce *Picea abies* P. Karst. after inoculation by imagoes of *Ips typographus* L. *J. For. Sci.* 49: 403-411.
- Kirisits T. 1996. Untersuchungen über die Vergesellschaftung von Bläuepilzen (*Ceratocystis*/*Ophiostoma* spp.) mit den rindenbrütenden Fichtenborkenkäfern *Ips typographus*, *Pityogenes chalcographus* und *Hylurgops glabratus* in Österreich. Diplomarbeit, Universität für Bodenkultur Wien. Vienna, Austria.
- Kirisits T. 1998. Pathogenicity of three blue-stain fungi associated with the bark beetle *Ips typographus* to Norway spruce in Austria. *Öst. Zeitschr. f. Pilzk.* 7: 191-201.
- Kirisits T., Anglberger H. 1999. Report on a strain of the pathogenic blue-stain fungus *Ceratocystis polonica* with low virulence. *Österreichische Zeitschrift für Pilzkunde* 8: 157-167.

- Kirisits T., Grubelnik R., Führer E. 2000. Die ökologische Bedeutung von Bläuepilzen für rindenbrütende Borkenkäfer. W: F. Müller [red.]. The ecological role of blue-stain fungi for phloem-feeding bark beetles, 117-137. Mariabrunner Waldbautage 1999 – Umbau sekundärer Nadelwälder. Vienna: Schriftenreihe der Forstlichen Bundesversuchsanstalt Wien, FBVA-Berichte 111.
- Kirisits T. 2001. Studies on the association of ophiostomatoid fungi with bark beetles in Austria with special emphasis on *Ips typographus* and *Ips cembrae* and their associated fungi *Ceratocystis polonica* and *Ceratocystis laricicola*. Dissertation, Universität für Bodenkultur Wien. Vienna, Austria.
- Kirisits T., Offenthaler I. 2002. Xylem sap flow of Norway spruce after inoculation with the blue-stain fungus *Ceratocystis polonica*. Plant Pathology 51: 359-364.
- Kirisits T. 2004. Fungal associates of European bark beetles with special emphasis on the ophiostomatoid fungi. W: F. Lieutier, K. R. Day, A. Battisti, J. C. Grégoire, H. Evans [red.]. Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, A Synthesis, 185-235. Dordrecht: Kluwer.
- Kirschner R. 1998. Diversität mit Borkenkäfern assoziierter filamentöser Mikropilze. Dissertation, Eberhard-Karls-Universität Tübingen. Germany.
- Kirschner R. 2001. Diversity of filamentous fungi in bark beetle galleries in central Europe. W: J. K. Misra, B. W. Horn [red.]. Trichomycetes and other fungal groups. Robert W. Lichtwardt Commemoration Volume, 175-196. Enfield, Plymouth: Science Publishers, Inc.
- Klepzig K. D., Wilkens R. T. 1997. Competitive Interactions among Symbiotic Fungi of the Southern Pine Beetle. Appl. Environ. Microbiol. 63 (2): 621-627.
- Klepzig K. D., Moser J. C., Lombardero M. J., Ayres M. P., Hosfstetter R. W., Walkinshaw C. J. 2001a. Mutualism and antagonism – Ecological interactions among bark beetles, mites and fungi W: M. J. Jeger, N. J. Spence [red.]. Biotic interactions in plant – pathogen associations, 237-267. CAB International.
- Klepzig K. D., Moser J. C., Lombardero M. J., Hosfstetter R. W., Ayres M. P. 2001b. Symbiosis and Competition: Complex Interactions Among Beetles, Fungi and Mites. Symbiosis 30: 83-96.
- Klepzig K. D., Six D. L. 2004. Bark beetle-fungal symbiosis: context dependency in complex associations. Symbiosis 37: 189-205.
- Kotýnková-Syehrová E. 1966. Mykoflóra chodeb kůrovců v Československu. Česká Mycol. 20: 45- 53.
- Kowalski T., Sadłowski W. 1993. Grzyby endofityczne II. Znaczenie dla roślin i możliwości ich wykorzystania. Sylwan 137(10): 9-15.
- Krokene P., Solheim H. 1996. Fungal associates of five bark beetle species colonizing Norway spruce. Can. J. For. Res. 26: 2115-2122.
- Krokene P., Solheim H. 1998a. Pathogenicity of four blue-stain fungi associated with aggressive and nonaggressive bark beetles. Phytopathology 88: 39-44.
- Krokene P., Solheim H. 1998b. Assessing the virulence of four bark beetle-associated blustain fungi using Norway spruce seedlings. Plant Pathology 47:537-540.
- Krokene P., Solheim H. 2001. Loss of pathogenicity in the blue-stain fungus *Ceratocystis polonica*. Plant Pathology 50: 497-502.
- Kuroda K. 2005. Xylem dysfunction in Yezo spruce (*Picea jezoensis*) after inoculation with the blue-stain fungus *Ceratocystis polonica*. Forest Pathology 35: 346-358.
- Marin M., Preisig O., Wingfield B. D., Kirisits T., Wingfield M. J. 2002. Microsatellite markers reflect population diversity and geographic barriers of *Ceratocystis polonica* in Eurasia. Poster presentation at 7th International Mycological congress, Oslo, Norway, August 11-17, 2002.
- Marin M., Preisig O., Wingfield B. D., Kirisits T., Yamaoka Y., Wingfield M. J. 2005. Phenotypic and DNA sequence data comparisons reveal three discrete species in the *Ceratocystis polonica* species complex. Mycol. Res. 109: 1137-1148.
- Mathiesen A. 1951. Einige neue *Ophiostoma*-arten in Schweden. Svenks Botanisk Tidskrift 45(1):203-232.
- Mathiesen-Käärík A. 1953. Eine Übersicht über die gewöhnlichsten mit Borkenkäfern assoziierten Bläuepilze in Schweden und einige für Schweden neue Bläuepilze. Meddn. St. Skogforsk Inst. 43: 1-74.
- Malloch i Blackwell. 1993. Dispersal biology of the ophiostomatoid fungi. W: M. J. Wingfield, K. A. Seifert, J. F. Webber [red.]. *Ceratocystis* and *Ophiostoma*. Taxonomy, ecology and pathogenicity, 195-206. St Paul, MN: American Phytopathological Society.
- Moser J., Perry T., Solheim H. 1989. Ascospores hyperphoretic on mites associated with *Ips typographus*. Mycol. Res. 93: 513-517.
- Moser J., Perry T., Furuta J. 1997. Phoretic mites and their hyperphoretic fungi associated with flying *Ips typographus* japonicus Nijima (*Col.*, *Scolytidae*) in Japan. J. Appl. Ent. 121: 425-428.
- Nagy N. E., Franceschi V. R., Solheim H., Krekling T., Christiansen E. 2000. Wound-induced traumatic resin duct development in stems of Norway spruce (*Pinaceae*): anatomy and cytochemical traits. Am. J. Bot. (Abstr.) 87: 302-313.
- Paine T. D., Raffa, K. F., Harrington T. C. 1997. Interactions among scolytid bark beetles, their associated fungi, and live host conifers. Annu. Rev. Entomol. 42: 179-206.
- Pashenova N. V., Vetrova V. P., Konstantinov M. Yu., Afanasova E. N. 2001. *Ophiostomataceae* fungi associated with *Ips typographus* in coniferous forests of Central Siberia. Lesovedenie 5: 32-37.

- Paulin-Mahady A. E., Harrington T. C., McNew D. 2002. Phylogenetic and taxonomic evaluation of *Chalara*, *Chalaropsis* and *Thielaviopsis* anamorphs associated with *Ceratocystis*. *Mycologia* 94(1): 62-72.
- Sallé A., Monclus R., Yart A., Garcia J., Romary P., Lieutier F. 2005. Fungal flora associated with *Ips typographus*: frequency, virulence, and ability to stimulate the host defence reaction in relation to insect population levels. *Can. J. For. Res.* 35: 365-373.
- Scheffer T. C. 1986. O₂ requirements for growth and survival of wood-decaying and sapwood – staining fungi. *Can. J. Bot.* 64: 1957-1963.
- Seifert K. A. 1993. Sapstain of commercial lumber by species of *Ophiostoma* and *Ceratocystis*. W: M. J. Wingfield, K. A. Seifert, J. F. Webber [red.]. *Ceratocystis* and *Ophiostoma*. Taxonomy, ecology and pathogenicity, 141-152. St Paul, MN: American Phytopathological Society.
- Siemaszko W. 1939. Zespoły grzybów towarzyszących kornikom polskim. *Planta pol.* 7: 1-54.
- Solheim H. 1986. Species of *Ophiostomataceae* isolated from *Picea abies* infested by the bark beetle *Ips typographus*. *Nord. J. Bot.* 6: 199-207.
- Solheim H. 1988. Pathogenicity of some *Ips typographus*-associated blue-stain fungi to Norway spruce. *Medd. Nor. Inst. Skogforsk.* 40: 1-11.
- Solheim H. 1991. Oxygen deficiency and spruce resin inhibition of growth of fungi associated with *Ips typographus*. *Mycol. Res.* 95: 1387-1392.
- Solheim H. 1992a. The early stages of fungal invasion in Norway spruce infested by the bark beetle *Ips typographus*. *Can. J. Bot.*, 70: 1-5.
- Solheim H. 1992b. Fungal succession in sapwood of Norway spruce infested by bark beetle *Ips typographus*. *Eur. J. For. Path.* 22: 136-148.
- Solheim H. 1993a. Fungi associated with the spruce bark beetle *Ips typographus* in an endemic area in Norway. *Scand. J. For. Res.* 8: 118-122.
- Solheim H. 1993b. Ecological aspects of fungi associated with the spruce bark beetle *Ips typographus* in Norway. W: M. J. Wingfield, K. A. Seifert, J. F. Webber [red.]. *Ceratocystis* and *Ophiostoma*. Taxonomy, ecology and pathogenicity, 235-242. St Paul, MN: American Phytopathological Society.
- Spatafora J. W., Blackwell M. 1993. The polyphyletic origins of ophiostomatoid fungi. *Mycol. Res.* 98(1): 1-9.
- Upadhyay H. 1981. A monograph of *Ceratocystis* and *Ceratocystiopsis*. The University of Georgia Press, Athens.
- Viiri H. 1997. Fungal associates of the spruce bark beetle *Ips typographus* L. (*Col. Scolytidae*) in relation to different trapping methods. *J. Appl. Entomol.* 121: 529-533.
- Viiri H., Lieutier F. 2004. Ophiostomatoid fungi associated with the spruce bark beetle, *Ips typographus*, in three areas in France. *Ann. For. Sci.* 61: 215-219.
- Visser C., Wingfield B. D., Wingfield M. J., Yamaoka Y. 1995. *Ophiostoma polonicum* is a species of *Ceratocystis sensu stricto*. *Syst. Appl. Microbiol.* 18: 403-409.
- Yamaoka Y., Wingfield M. J., Takahashi I., Solheim H. 1997. Ophiostomatoid fungi associated with the spruce bark beetle *Ips typographus* f. japonicus in Japan. *Mycol. Res.* 101: 1215-1227.
- Yamaoka Y., Takahashi I., Iguchi K. 2000. Virulence of ophiostomatoid fungi associated with the spruce bark beetle *Ips typographus* f. japonicus in Yezo spruce. *J. For. Res.* 5: 87-94.
- Wingfield M. J., Seifert K. A., Webber J. F., [red.]. 1993. *Ceratocystis* and *Ophiostoma*. Taxonomy, ecology and pathogenicity. St Paul, MN: American Phytopathological Society.
- Witthuhn R. C., Wingfield B. D., Wingfield M. J., Wolfaardt M., Harrington T. C. 1998. Monophyly of the conifer soecies in the *Ceratocystis* coeruleus complex based on sequence data. *Mycologia* 90: 96-101.
- Witthuhn R. C., Wingfield B. D., Wingfield M. J., Harrington T. C. 1999. PCR-based identification and phylogeny of species of *Ceratocystis sensu stricto*. *Mycol. Res.* 103(6): 743-749.

SUMMARY

Ceratocystis polonica causing death of spruce trees

Taxonomic characteristics of *Ceratocystis polonica* is presented basing upon the results of author's own research, carried out in 1998-2001 on larvae, beetles, and galleries of *Ips typographus* on Norway spruce trees growing in the Gorce National Park, Krynica Experimental Forest and Ustroń Forest District. It includes the description of a teleomorphic and anamorphic stage morphology and morphological features of cultures. In the present study it was found that perithecia developed on the medium had larger perithecial bases and smaller necks than perithecia developed on the wood. The anamorphic stage rarely formed and associated with the

bases of the perithecia. This fungus caused blue-gray discoloration in the sapwood of spruce trees infested by *Ips typographus*. The author of this report have presented, on the basis of his own investigations and of literature has made a revive of the knowledge about *C. polonica*. It results from this review that: (1) investigations carried out during some scores recent years showed that *Ips typographus* is an efficient vector of *C. polonica*; (2) the frequency of occurrence of *C. polonica* was vary variable in different localities in Europe and depended upon: timing and methods of fungus isolation, the population dynamics of *I. typographus*, climatic and environmental conditions; (3) *C. polonica* plays very important role in the tree killing process following attack by *I. typographus* because it's the most virulent fungal associate of *I. typographus* and it is more specialized than other ophiostomatoid fungi to colonize the moist sapwood of trees; however *Ophiostoma piceaperdum*, *O. penicillatum* and *O. tetropii* were also reported to be virulent to Norway spruce.