

TADEUSZ KOWALSKI, JANUSZ SOWA, PIOTR ŁAKOMY

Mykobiota w obrębie strzał zamierających świerków w Leśnym Kompleksie Promocyjnym „Puszcza Białowieska” i jej ekologiczne funkcje

Mycobiota in trunks of dying spruce trees in the ‘Puszcza Białowieska’ Promotional Forest Complex and its ecological function

ABSTRACT

Kowalski T., Sowa J., Łakomy P. 2019. Mykobiota w obrębie strzał zamierających świerków w Leśnym Kompleksie Promocyjnym „Puszcza Białowieska” i jej ekologiczne funkcje. Sylwan 163 (6): 496-507. DOI: <https://doi.org/10.26202/sylwan.2019015>.

The European spruce bark beetle (*Ips typographus*) outbreak observed in the ‘Puszcza Białowieska’ Promotional Forest Complex since 2012 resulted in a total volume of 1.4 million m³ of dead trees in multiple spruce stands. The study aimed to assess the species composition of fungi occurring in spruce trunks at early stages of European spruce bark beetle attack. All the samples used in laboratory analyses were collected in 2016 and 2017 in Białowieża, Browsk, and Hajnówka forest districts. A total of 60 dying spruces selected at random were sampled providing 120 samples. Surface-sterilised samples were used in fungal isolations using malt extract agar medium. The resulting colonies were identified morphologically, additional molecular identification was carried out for representatives of morphotypes using ITS rDNA fragment. In addition to these analyses, the frequently occurring basidiomycete fungi on recently died spruce trees were identified based on the morphology of fruiting bodies. One of the most common symptoms observed on trunks of spruces at the early stages of dieback was the occurrence of sapstains starting from bark beetle galleries. In some trunks the stained wood sections were separated by rusty-red stripes. A total of 51 fungal species including 40 ascomycetes and 11 basidiomycetes were isolated from dying spruce trunks. The number of ascomycete species included 16 ophiostomatoid fungi (members of Ophiostomatales and Microascales). The frequently occurring species in this group were: *Endoconidiophora polonica* (= *Ceratocystis polonica*) (17.5%), *Grosmannia penicillata* (20.8%), *Ophiostoma brunneolum* (9.2%), *O. piceae* (5.8%) and *O. abieticola* (4.2%). Among other ascomycetes only three species were frequently isolated: *Neonectria fockeliana* (15.0%), *Clonostachys rosea* (13.3%) and *Cosmospora viridescens* (9.2%). The rusty-red coloured areas harboured primarily *Amylostereum areolatum* and *Stereum sanguinolentum*. The most frequently detected basidiomycete fungus on trunks at the initial stages of dieback was *Cylindrobasidium* sp. (= *Gloeocystidium ipidophilum*), whereas *Fomitopsis pinicola* was the most frequent species on spruce trunks dead for some years, either standing or wind-snapped. We emphasise the potential role of the detected fungi in forest ecosystems of the Białowieża Forest, both as potential tree pathogens and decomposers of spruce debris remaining in the stand.

KEY WORDS

Norway spruce, dying trees, blue stain, Ascomycota, Basidiomycota, ophiostomatoid fungi, wood rot

ADDRESSES

Tadeusz Kowalski ⁽¹⁾ – e-mail: rltkowal@cyf-kr.edu.pl

Janusz Sowa ⁽²⁾ – e-mail: janusz.sowa@urk.edu.pl

Piotr Łakomy ⁽³⁾ – e-mail: plakomy@up.poznan.pl

⁽¹⁾ Zakład Fitopatologii Leśnej, Mykologii i Fizjologii Drzew, Uniwersytet Rolniczy w Krakowie; al. 29 Listopada 46, 31-425 Kraków

⁽²⁾ Zakład Użytkowania Lasu i Drewna, Uniwersytet Rolniczy w Krakowie; al. 29 Listopada 46, 31-425 Kraków

⁽³⁾ Katedra Fitopatologii Leśnej, Uniwersytet Przyrodniczy w Poznaniu; ul. Wojska Polskiego 71c, 60-625 Poznań

Wstęp

Świerk pospolity (*Picea abies*) jest jednym z najważniejszych ekonomicznie gatunków w gospodarce leśnej wielu krajów Europy [Jaworski 2011; Nilsson i in. 2012; Čermák i in. 2017]. W niektórych krajach zaznacza się jednak na przestrzeni ostatnich dziesięcioleci zmniejszanie udziału tego gatunku [Büchsenmeister 2013]. Zmiany klimatyczne, a szczególnie wzrost temperatury w ubiegłym stuleciu doprowadziły drzewostany świerkowe do sytuacji stresowych, pogarszając warunki bytu dla tego gatunku [Čermák i in. 2017]. W kontekście zmian klimatycznych świerk pospolity zaliczany jest w Europie środkowej do gatunków najbardziej wrażliwych [Kölling i in. 2009], jest on bowiem bardzo podatny na uszkodzenia przez czynniki abiotyczne oraz atak czynników biotycznych [Jaworski 2011; Čermák i in. 2017]. Objawy zamierania świerka obserwowane w drugiej połowie XX wieku na terenie Niemiec (niem. Fichtensterben) wiązano przede wszystkim z długotrwałym wpływem emisji przemysłowych [Schütt i in. 1983]. Osłabione świerki umożliwiały uaktywnianie patogenów słabości i endofitów, co prowadziło do intensywnego brunatnienia igieł (niem. Nadelröte) i zamierania pędów w koronach starszych świerków [Kowalski, Lang 1984; Butin, Wagner 1985]. W tym okresie nastąpił rozpad świerczyn górskich w Sudetach [Szymański 1994; Jaworski 2011], a na początku XXI wieku miał on miejsce na obszarze Beskidu Śląskiego i Żywieckiego, jako efekt oddziaływania kompleksu czynników abiotycznych, biotycznych i antropogenicznych [Bruchwald, Dmyterko 2010]. W następstwie warunków stresowych świerki atakowane są przez opieńki (*Armillaria* spp.), co skutkuje przedwczesnym ich zamieraniem i rozpadem drzewostanów [Łakomy 1998; Mańka 2005]. Świerk pospolity jest także bardzo podatny na hubę korzeni powodowaną przez grzyby z rodzaju *Heterobasidion*. Ponieważ atakuje ona drewno twarde, proces chorobowy rozciąga się zwykle na wiele lat [Domański 1968; Grzywacz i in. 1996; Łakomy 1998; Mańka 2005; Steffenrem i in. 2016]. Spośród owadów szczególną rolę w rozpadzie drzewostanów świerkowych odgrywa kornik drukarz (*Ips typographus*) [Michalski i in. 2004; Starzyk 2013], który oprócz tego, że może samodzielnie prowadzić do obumierania drzew, jest wektorem dla kilkunastu gatunków grzybów, zwłaszcza ofiostomatoidalnych, które przenosi na nowo opanowywane drzewa [Solheim 1988; Jankowiak 2005; Linnakoski i in. 2010, 2012]. Część z tych grzybów cechuje się wysokimi właściwościami patogenicznymi i przystosowaniem do rozwoju w strzałach stosunkowo żywotnych świerków, czemu towarzyszy sine przebarwienie drewna [Horntvedt i in. 1983]. Za najbardziej wirulentny grzyb ofiostomatoidalny dla świerka przenoszony przez kornika drukarza uważany jest *Endoconidiophora polonica* (= *Ceratocystis polonica*). Sztuczna inokulacja tego patogenu w obrębie strzał żywych świerków prowadzi do ich zamierania, bez udziału kornika drukarza [Christiansen, Horntvedt 1983; Horntvedt i in. 1983; Solheim 1988, 1992; Krokene, Solheim 1997]. Na gospodarce znaczenie

tego gatunku może wskazywać fakt, że w Norwegii w ramach programów nad poszukiwaniem odpowiednich do hodowli proveniencji świerków testuje się (oprócz właściwości hodowlanych) ich odporność zarówno na *Heterobasidion* spp., jak i na *Endoconidiophora polonica* [Steffenrem i in. 2016].

W ostatnich latach rozpad drzewostanów świerkowych następuje na obszarze Leśnego Kompleksu Promocyjnego „Puszcza Białowieża”, obejmującego teren nadleśnictw Białowieża, Browsk i Hajnówka. W wyniku trwającej od 2012 roku gradacji kornika drukarza *Ips typographus* doszło już do obumarcia świerków o łącznej miąższości około 1,4 mln m³ [Hilszczański, Starzyk 2017; Brzeziecki i in. 2018].

Celem badań było określenie gatunków grzybów występujących w obrębie strzał we wczesnych stadiach obumierania świerków zaatakowanych przez kornika drukarza. Dodatkowo określono częściej występujące grzyby podstawkowe uczestniczące w procesach rozkładu drewna obumarłych świerków, ze szczególnym zwróceniem uwagi na typ powodowanej przez nie zgnilizny. W przypadku zgnilizny białej rozkładane są wszystkie składniki drewna, a pozostają resztki nierozłożonej celulozy. Sprawcy zgnilizny brunatnej rozkładają celulozę i hemicelulozę, a lignina pozostaje nierozłożona i tylko w niewielkim stopniu zmieniona. Typ rozkładu drewna ma odpowiednie konsekwencje w kształtowaniu właściwości środowiska glebowego, do którego dostają się nierozłożone resztki lignocelulozowe [Hammel 1997].

Materiał i metody

Badania terenowe prowadzono wiosną i latem 2016 i 2017 roku na terenie nadleśnictw Białowieża, Browsk i Hajnówka należących do Leśnego Kompleksu Promocyjnego „Puszcza Białowieża” [Brzeziecki i in. 2018]. Losowo, z 60 świerków w wieku 30-70 lat, pobrano w zamierających drzewostanach próbki w postaci wycinków z krążków lub wzdłużnych fragmentów pni do analiz mykologicznych. Świerki te wykazywały różny stan zdrowotny – były to zarówno drzewa żywe z miejscowymi nekrozami na pniu, jak i drzewa obumierające o silnie zredukowanym uigleniu korony. Ogółem pobrano 120 próbek (1-3 fragmenty z jednego drzewa).

W laboratorium, po dokonaniu opisu poszczególnych próbek, wyizolowano grzyby na pożywkę agarowo-maltozową (MEA; 20g/l maltoza, Difco, Sparks, MD, USA; 15g/l agar, Difco) z dodatkiem 200 mg/l tetracykliny (Tetracyclinum TZF Polfa, Polska), celem zahamowania rozwoju bakterii. Po dezynfekcji powierzchniowej próbek przy użyciu waty zwilżonej w alkoholu etylowym o stężeniu 96% wycinano przy pomocy dłuta z głębszych warstw drewna fragmenty o wielkości około 5×3×3 mm, które umieszczano w płytkach Petriego z zestaloną pożywką. Izolacje wykonano łącznie z ponad 900 fragmentów. Inkubacja miała miejsce w temperaturze 20°C, bez dostępu światła. Wyrastające kolonie odszczepiano do nowych płytek i próbek, a następnie, po pojawie zarodników lub innych struktur, dokonywano identyfikacji grzybów przy pomocy odpowiednich kluczy mykologicznych i monografii. Pomiarów cech morfologicznych grzybów (worki, podstawki, zarodniki, struktury grzybni) prowadzono przy użyciu mikroskopów Zeiss Discovery i Zeiss Axiophot. Niezależnie od identyfikacji na podstawie morfologicznej dokonano dla jednego do pięciu morfotypów reprezentujących wyróżnione gatunki identyfikacji na podstawie sekwencji ITS rDNA. Ekstrakcja DNA z kultur, amplifikacja i sekwencjonowanie zostały przeprowadzone według metodyki podanej przez Kowalskiego i in. [2016]. Uzyskane sekwencje porównano przy użyciu BLAST z sekwencjami zdeponowanymi w bazie GenBank. Podano numery sekwencji najbardziej zbliżone do sekwencji grzybów uzyskanych w trakcie obecnych badań (tab.). Częstotliwość występowania danego gatunku określono jako procentowy udział w stosunku do ogółu analizowanych próbek (n=120). Z pni świerków obumarłych w ostatnich

Tabela.

Grzyby stwierdzone w obrębie strzał zamierających świerków

Fungi detected in trunks of dying spruce trees

| | GenBank | Zgodność [%] | N (%N) |
|---------------------------------------|-------------|--------------|-----------|
| Ascomycota – grzyby ofiostomatoidalne | | | |
| Ascomycota – ophiostomatoid fungi | | | |
| <i>Ceratocystiopsis minuta</i> | EU913693.1 | 99 | 1 (0,8) |
| <i>Endoconidiophora polonica</i> | KC305107.1 | 99 | 21 (17,5) |
| <i>Graphilbum fragrans</i> | AF198248.1 | 100 | 2 (1,7) |
| <i>Graphium fimbriisporum</i> | AY148177.1 | 100 | 2 (1,7) |
| <i>Graphium</i> sp. | AY148176.1 | 94 | 1 (0,8) |
| <i>Grosmannia cucullata</i> | NR_145269.1 | 99 | 1 (0,8) |
| <i>Grosmannia penicillata</i> | AM943882.1 | 100 | 25 (20,8) |
| <i>Grosmannia</i> sp. | HE866705.1 | 99 | 2 (1,7) |
| <i>Grosmannia</i> sp. 2 | GU134160.1 | 100 | 1 (0,8) |
| <i>Ophiostoma abieticola</i> | GU134154.1 | 99 | 5 (4,2) |
| <i>Ophiostoma bicolor</i> | HE866691.1 | 99 | 3 (2,5) |
| <i>Ophiostoma brunneolum</i> | KU094684.1 | 100 | 11 (9,2) |
| <i>Ophiostoma floccosum</i> | KU184431.1 | 100 | 2 (1,7) |
| <i>Ophiostoma piceae</i> | KU319029.1 | 90 | 7 (5,8) |
| <i>Ophiostoma piliferum</i> | KU756605.1 | 99 | 1 (0,8) |
| <i>Ophiostoma tetropii</i> | AM943892.1 | 100 | 3 (2,5) |
| Ascomycota – pozostałe gatunki | | | |
| Ascomycota – other species | | | |
| <i>Alternaria alternata</i> | KJ082099.1 | 99 | 5 (4,2) |
| <i>Boeremia exigua</i> | KF428212.1 | 99 | 1 (0,8) |
| <i>Cadophora</i> sp. | KC514854.1 | 100 | 2 (1,7) |
| <i>Chalara</i> sp. | HQ630988.1 | 93 | 1 (0,8) |
| <i>Clonostachys rosea</i> | KY378958.1 | 99 | 11 (9,2) |
| <i>Cosmospora viridescens</i> | KJ676147.1 | 99 | 9 (7,5) |
| <i>Cytospora kunzei</i> | AY805556.1 | 100 | 2 (1,7) |
| <i>Epicoccum nigrum</i> | HQ166550.1 | 99 | 4 (3,3) |
| <i>Fusarium avenaceum</i> | KJ443673.1 | 100 | 2 (1,7) |
| <i>Fusarium lateritium</i> | AB587004.1 | 100 | 2 (1,7) |
| <i>Humicola fuscoatra</i> | AJ279444.1 | 99 | 1 (0,8) |
| <i>Hyphodiscus hymeniphilus</i> | GU727555.1 | 98 | 1 (0,8) |
| <i>Ilyonectria radicola</i> | KC989076.1 | 99 | 1 (0,8) |
| <i>Lecythophora</i> sp. | AY781228.1 | 99 | 1 (0,8) |
| <i>Mariannaea elegans</i> | KC768084.1 | 99 | 3 (2,5) |
| <i>Neonectria fuckeliana</i> | KT350496.1 | 99 | 18 (15,0) |
| <i>Notophoma quercina</i> | KU973713.1 | 99 | 1 (0,8) |
| <i>Penicillium manginii</i> | JN617662.1 | 99 | 1 (0,8) |
| <i>Phialea strobilina</i> | EF596821.1 | 99 | 2 (1,7) |
| <i>Phoma herbarum</i> | JN944641.1 | 100 | 2 (1,7) |
| <i>Phoma macrostoma</i> | LN714588.1 | 99 | 2 (1,7) |
| <i>Sclerophoma pythiophila</i> | LN714608.1 | 99 | 2 (1,7) |
| <i>Saccharomycetaceae</i> sp. | KT264630.1 | 98 | 4 (3,3) |
| <i>Sphaeropsis sapinea</i> | KF717040.1 | 99 | 1 (0,8) |
| Basidiomycota | | | |
| <i>Amylostereum areolatum</i> | KM821128.1 | 100 | 6 (5,0) |
| <i>Amylostereum chailletii</i> | KM821142.1 | 99 | 2 (1,7) |

Tabela ciąg dalszy

| | GenBank | Zgodność [%] | N (%N) |
|--|------------|--------------|-----------|
| <i>Armillaria</i> sp. | | | 1 (0,8) |
| <i>Ceratobasidium</i> sp. | KP056302.1 | 95 | 2 (1,7) |
| <i>Cylindrobasidium</i> sp. | JX129179.1 | 98 | 13 (10,8) |
| <i>Entomocorticium</i> sp. | FR837930.1 | 99 | 4 (3,3) |
| <i>Fomitopsis pinicola</i> | MH321899.1 | 99 | 1 (0,8) |
| <i>Heterobasidion parviporum</i> | KU645329.1 | 99 | 2 (1,7) |
| <i>Sistotrema brinkmannii</i> | KJ714008.1 | 99 | 3 (2,5) |
| <i>Sistotrema</i> sp. | GQ411514.1 | 91 | 1 (0,8) |
| <i>Stereum sanguinolentum</i> | KU559367.1 | 99 | 4 (3,3) |
| Liczba fragmentów, z których nie wyizolowano grzybów | | | 11 (9,2) |
| Number of trunk fragments for which no fungi were isolated | | | |

GenBank – najbardziej zbliżona sekwencja w bazie GenBank, N – liczba fragmentów strzał

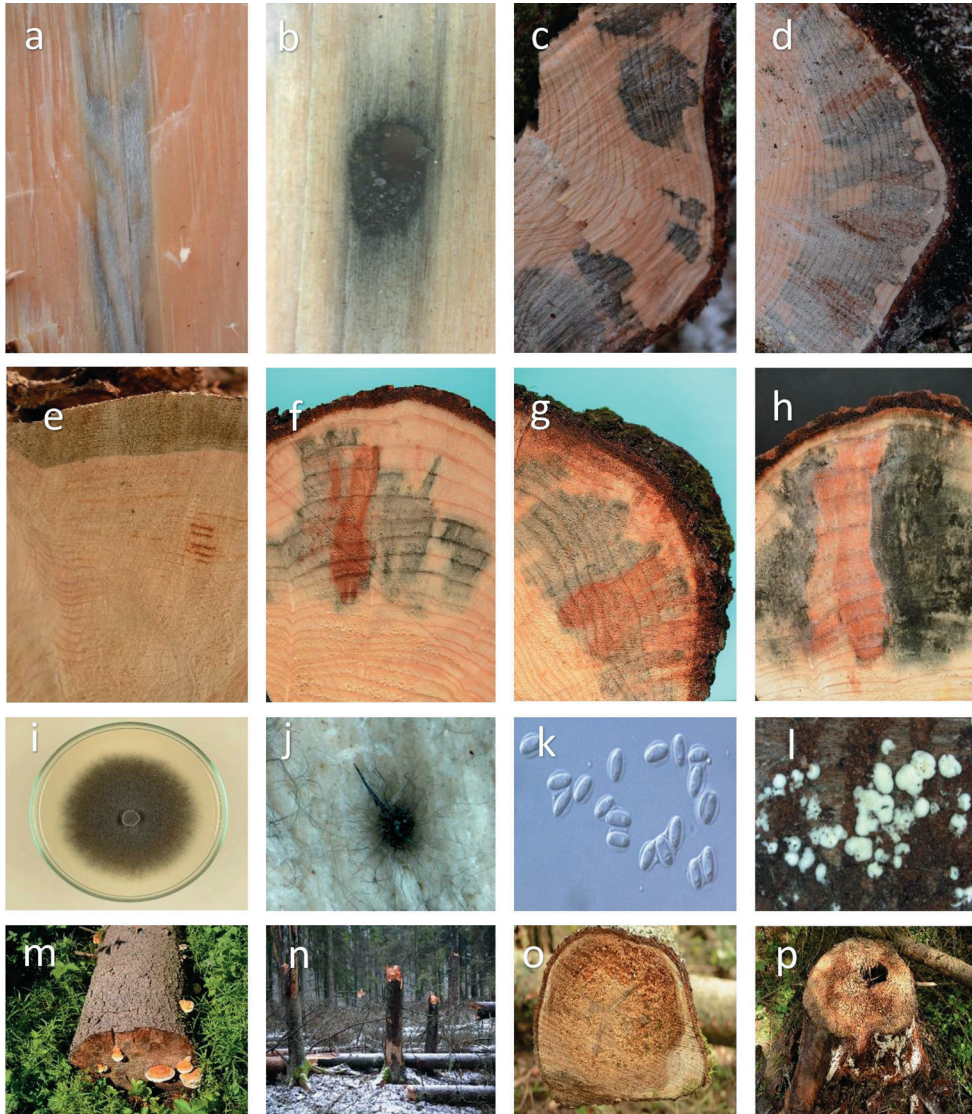
GenBank – the closest match in GenBank BLAST search, zgodność – similarity, N – number of trunk fragments

latach nie wykonywano izolacji, określano jedynie obecność grzybów podstawkowych na podstawie wytworzonych owocników lub innych oznak etiologicznych (grzybnia, ryzomorfy). Owocniki te odnotowywano na obumarłych drzewach stojących, na odziomkach pozostałych po złomach, na pniakach i kłodach leżących na dnie drzewostanów. Rolę, jaką stwierdzone grzyby mogą odgrywać w ekosystemach leśnych, przeanalizowano z uwzględnieniem aktualnej literatury fitopatologicznej.

Wyniki

ŚWIERKI WE WCZESNYM STADIUM ZAMIERANIA. Do najczęstszych symptomów w obrębie pni świerków we wczesnych stadiach obumierania należały barwice drewna. Były to głównie intensywne sine przebarwienia, widoczne na przekroju podłużnym w postaci pasów biorących początek od miejsc wgryzienia korników lub uszkodzeń powodowanych przez inne owady (ryc. 1a, b). Na przekroju poprzecznym były to początkowo oddzielone od siebie plamy (ryc. 1c), z czasem przyjmujące formę sektorów, które zlewały się ze sobą (ryc. 1d), w wyniku czego u niektórych świerków drewno bielaste wykazywało objawy jednolitej sinizny (ryc. 1e). W drewnie niektórych strzał pomiędzy fragmentami zasinionymi obecne były sektory lub pasy o rdzawoczerwonym przebarwieniu (ryc. 1f, g). Po umieszczeniu krążków z takimi objawami w wilgotnych warunkach drewno zsiniało pokrywało się ciemnoszarą grzybnią, a drewno czerwone grzybnią delikatną, rdzawo-białą, co wskazuje, że w drewnie obecna była żywa grzybnia (ryc. 1h). Jako dość zaskakujące zjawisko należy uznać, że zmiany zarówno w postaci zasinień, jak i rdzawoczerwonych przebarwień (ryc. 1a-h) pojawiały się w drewnie pni świerków stosunkowo wcześnie, gdy drzewa miały jeszcze w koronach zielonawe uiglenie, a w obrębie szyi korzeniowej występowały jeszcze żywe tkanki.

Z drzew żywych z miejscowymi objawami chorobowymi oraz z drzew zamierających wyizolowano 51 gatunków grzybów (tab.). Były to grzyby należące do workowców Ascomycota (40 gatunków) oraz do podstawczaków Basidiomycota (11 gatunków). W obrębie workowców 16 gatunków reprezentowało grzyby ofiostomatoidalne (rzędy: Ophiostomatales i Microascales), wśród których do najczęściej występujących należały *Endoconidiophora polonica* (= *Ceratocystis polonica*) (17,5%) i *Grossmannia penicillata* (20,8%). *E. polonica* zdecydowanie przeważała w zsiniałym drewnie świerków we wczesnym etapie zasiedlania przez korniki (ryc. 1a, c, d). Grzyb ten na pożywce agarowo-maltozowej wytwarzał ciemnoszarą grzybnię, niekiedy ze stadium anamorficznym typu *Chalara* (ryc. 1i), zaś na powierzchni drewna, w wilgotnych warunkach, oprócz grzybni wytwa-



Ryc.

Objawy chorobowe i grzyby stwierdzone na świerkach we wczesnym stadium obumierania (a-l) oraz na świerkach obumarłych w ostatnich latach (m-p)

Disease symptoms observed on spruce trunks at early stages of dieback (a-l) and on trunks of trees dead for some years (m-p)

a-b – objawy sinizny na przekroju podłużnym, c-d – objawy sinizny na przekroju poprzecznym, f-h – rdzawoczerwone pasma pomiędzy fragmentami z sinizną, i – trzytygodniowa kolonia *Endoconidiophora polonica* na pożywce agarowo-maltozowej, j – otocznia, k – askospory, l – grzybnia i skupienia podstawek *Cylindrobasidium* sp. (= *Gloeocystidium ipidophilum*), m – owocniki *Fomitopsis pinicola*, n – złomy świerka z brunatną zgnilizną drewna, o – zgnilizna twardzieli spowodowana przez *Heterobasidion parviporum*, p – pniak obumarłego świerka z grzybnią *Armillaria* sp. pod korą i silnie zaawansowaną zgnilizną twardzieli (dziuplasta przestrzeń) spowodowaną przez *Heterobasidion parviporum*

a-b – blue stain symptoms on longitudinal section, c-d – blue stain symptoms on cross-section, f-h – rusty-red stripes in-between blue-stained areas, i – three weeks old colony of *Endoconidiophora polonica* on malt extract agar, j – otocznia, k – ascospores, l – mycelium and clusters of basidia of *Cylindrobasidium* sp. (= *Gloeocystidium ipidophilum*), m – *Fomitopsis pinicola* fruiting bodies, n – Norway spruce windsnaps with brown rot, o – heart rot caused by *Heterobasidion parviporum*, p – Norway spruce stump with *Armillaria* sp. mycelium beneath the bark and far-advanced heart rot (central cavity) caused by *Heterobasidion parviporum*

rzał także charakterystyczne owłosione otocznie z długą szyjką (ryc. 1j). Jego zarodniki workowe cechują się obecnością otoczki śluzowej (ryc. 1k), która ułatwia przyczepianie się do owadów pełniących rolę wektorów. *Grossmannia penicillata* przeważała w drewnie świerków z dość jednolitymi objawami sinizny (ryc. 1e). Do stosunkowo częstych grzybów ofiostomatoidalnych należały także: *Ophiostoma brunneolum* (9,2%), *O. piceae* (5,8%) i *O. abieticola* (4,2%), natomiast pozostałe grzyby z tej grupy stwierdzano nielicznie (tab.). Niektóre z nich, np. *Graphilbum fragrans*, w obrębie chodników owadzych wytwarzały obficie koremia (ryc. 1b).

Spośród innych grzybów workowych często izolowano z drewna świerków jedynie trzy gatunki: *Neonectria fuckeliana* (15,0%), *Clonostachys rosea* (13,3%) oraz *Cosmospora viridescens* (9,2%). Wytwarzały one w kulturach *in vitro* tylko zarodnikowanie konidialne. W pniach świerków w początkowym etapie obumierania najczęściej stwierdzanym grzybem podstawkowym był *Cylindrobasidium* sp. (= *Gloeocystidium ipidophilum*) (tab.). Gatunek ten występował nie tylko w drewnie, ale również pod korą oraz w chodnikach owadów, gdzie wytwarzał białe poduszkowate skupienia grzybni i podstawek. Skupienia takie tworzyły się również na powierzchni drewna w warunkach wilgotnych (ryc. 1l). Z drewna z objawami rdzawoczerwonego przebarwienia we wczesnych stadiach zamierania świerków (ryc. 1f, g) był izolowany głównie skórniczek świerkowy (*Amylostereum areolatum*) oraz skórnik krwawiący (*Stereum sanguinolentum*) (tab.). Pozostałe podstawczaki w początkowym etapie obumierania świerków stwierdzano mniej licznie. Identyfikację niektórych z nich umożliwiły analizy molekularne, gdyż, podobnie jak większość innych podstawczaków, w hodowlach *in vitro* rzadko powstawały struktury umożliwiające ich identyfikację na bazie morfologicznej. Spośród stwierdzonych gatunków takie utwory *in vitro* wytwarzały: rodzaj *Amylostereum* – oidia, *Cylindrobasidium* i *Sistotrema* – podstawki, *Heterobasidion* – konidia na maczugowato ukształtowanych konidioforach, natomiast w przypadku *Armillaria* wykształcały się ryzomorfy.

ŚWIERKI OBUMARŁE. Na obumarłych na przestrzeni ostatnich lat świerkach stojących oraz złomach najczęściej obecne były owocniki pniarka obrzeżonego (*Fomitopsis pinicola*) (ryc. 1m). Miejscami obecność owocników tego gatunku stwierdzano na ponad 40% martwych drzew lub złomów, czemu towarzyszyła intensywna zgnilizna brunatna drewna. W przypadku tego typu zgnilizny drewno traci właściwości mechaniczne, co najprawdopodobniej prowadziło do częstego łamania się strzał kilka metrów nad szyją korzeniową (ryc. 1n). Na podstawie owocników stwierdzono także obecność innych grzybów powodujących brunatną zgniliznę drewna: *Amyloporia* sp. (jamkówka, podskórnica), *Antrodia serialis* (jamkówka rzędowa), *Gloeophyllum odoratum* (niszczyca anyżkowa), *Postia caesia* (białak modry), *P. stiptica* (białak gorzki) i *Sistotrema brinkmannii* (wielozarodniczka gruzełkowata). Mniej licznie reprezentowane były gatunki sprawców białej zgnilizny drewna: *Amylostereum areolatum* (skórniczek świerkowy), *Climacocystis borealis* (gąbkowiec północny), *Ischnoderma benzoinum* (smolucha świerkowa), *Pleurotus abieticola* (bocznik świerkowy), *Porodaedalea chrysoloma* (czyreń świerkowy), *Stereum sanguinolentum* (skórnik krwawiący) i *Trichaptum abietinum* (niszczyk iglastodrzewny). Do tej grupy należy także zaliczyć grzyby podstawkowe, które najprawdopodobniej dokonały infekcji świerków przed ich obumarciem. Sprawcę huby korzeni (*Heterobasidion* sp.) identyfikowano sporadycznie na podstawie owocników, zaś w głównej mierze na podstawie charakterystycznej jamkowej zgnilizny drewna w obrębie twardzieli w pniakach i odziomkowych partiach strzał (ryc. 1o, p). W takich przypadkach drewno twardzielowe wykazywało różne stadia rozkładu – zarówno stadium początkowe, jak i stadium „dziupli” (ryc. 1p) – co wskazuje, że żywe świerki zostały zaatakowane przed kilku lub kilkunastoma laty. Obecność opieńki (*Armillaria* sp.) odnotowywano na podstawie białych płatów grzybniowych pod korą oraz ryzomorf (ryc. 1o).

Dyskusja

Badania wykazały, że najczęstszym objawem w pniach świerków zaatakowanych przez kornika drukarza była sinizna drewna, co potwierdza liczne obserwacje prowadzone w Polsce i innych krajach Europy [Solheim 1992; Kirisits 1998, 2004; Kirschner 1998; Jankowiak 2004, 2005]. Pojaw sinizny jest wiązany z działalnością grzybów przenoszonych przez kornika, należących głównie do rzędów Ophiostomatales i Microascales (tzw. grzyby ofiostomatoidalne). Skład gatunkowy i ich częstotliwość w różnych rejonach występowania świerka wykazują znaczne różnice [Solheim 1992; Kirisits 1998; Kirschner 1998; Linnakoski i in. 2010; Jankowiak i in. 2017]. W rejonie Puszczy Białowieckiej dotychczas wykazywano od 6 do 10 gatunków grzybów ofiostomatoidalnych [Siemaszko 1939; Jankowiak, Hilszczański 2005; Kirisits 2010]. Obecne badania, w trakcie których wyizolowano 16 przedstawicieli grzybów z tej grupy, wskazują na ich większą różnorodność w porównaniu z wcześniejszymi doniesieniami. Do gatunków, które w trakcie obecnych badań stwierdzono w tym rejonie po raz pierwszy, należy zaliczyć *Ophiostoma brunneolum*, *O. abieticola* i *O. piliferum*. Nie wszystkie grzyby, dla których kornik jest wektorem, mogą w takim samym stopniu zasiedlać żywe drewno bielaste i wywoływać objaw sinizny [Kirisits 1998; Jankowiak 2005]. Jednym z ważnych czynników limitujących rozwój grzybów w takich warunkach jest mała dostępność tlenu. Warunki niedoboru tlenu w żywym drewnie bielastym świerka dobrze znosi grzyb *Endoconidiophora polonica*, najczęściej izolowany z drewna bielastego świerków z objawami sinizny we wczesnym stadium zamierania i uznawany za najbardziej wirulentny w tej grupie [Horntvedt i in. 1983; Krokene, Solheim 1997]. Gatunek ten z rejonu Puszczy Białowieckiej pod nazwą *O. polonicum* został opisany po raz pierwszy przez Siemaszko [1939]. *E. polonica* występuje w kilku krajach europejskich: Austrii, Belgii, Francji, Danii, Szwecji, Rosji, Finlandii oraz w Japonii [Solheim 1988; Kirisits 1998; Kirschner 1998; Linnakoski i in. 2010; Yamaoka 2017], jednak tylko w kilku rejonach wykazuje dużą częstotliwość występowania. Należą do nich: zachodnia część Austrii, południowo-wschodnia Norwegia i Puszcza Białowiecka [Siemaszko 1939; Solheim 1988, 1992; Kirisits 1998; Kirschner 1998]. Obecne badania potwierdziły jego dużą częstotliwość występowania w Puszczy Białowieckiej, jest zatem prawdopodobne, że w tym rejonie grzyb *E. polonica* istotnie przyspiesza zamieranie świerków opanowanych przez kornika drukarza i potęguje zapoczątkowane przez niego szkody.

W Europie wykazane zostały, oprócz *E. polonica*, także inne grzyby ofiostomatoidalne, które kolonizują pnie świerka po ataku kornika drukarza [Solheim 1992; Kirisits 1998, 2004; Kirschner 1998; Jankowiak 2005; Jankowiak i in. 2017]. Na badanych obecnie świerkach należały do nich głównie *Grosmannia penicillata*, *O. brunneolum* i *O. piceae*. Natomiast nie stwierdzono obecnie takich gatunków jak *O. ainoe*, *O. cuculatum* czy *O. europhioides*, częstych w innych rejonach Europy [Solheim 1992; Kirisits 1998; Jankowiak 2005]. Niektóre z nich częściej występują na świerkach martwych albo są łatwiej izolowane z owadów lub ich chodników [Kirschner 1998]. Poza *E. polonica* także inne grzyby ofiostomatoidalne mają właściwości chorobotwórcze, jednak klasyfikowane są jedynie jako patogeny słabości. Zaliczyć do nich można m.in. *G. penicillata*, *O. bicolor*, *O. piceae* i *O. europhioides* [Christiansen, Horntvedt 1983; Horntvedt i in. 1983; Krokene, Solheim 1997; Kirisits 1998; Kirschner 1998; Yamaoka 2017].

Oprócz grzybów ofiostomatoidalnych drewno pni świerków zasiedlane było przez zróżnicowane gatunkowo inne grzyby workowe. Niektóre ze stwierdzonych grzybów są znane z możliwości powodowania objawów chorobowych. *Sphaeropsis sapinea* odgrywa w ostatnich latach bardzo istotną rolę jako sprawca nekroz pędów u różnych iglastych, zwłaszcza u sosen [Kowalski 1997; Butin 2011]. Obecnie nie był stwierdzany licznie, ale uzyskany wynik wskazuje, że na

obumarłych świerkach może wykształcać się rezerwuar materiału infekcyjnego, który będzie zagrażał także innym gatunkom iglastym. Grzyb *Neonectria fuckeliana*, wykazany obecnie w pniach 15% świerków, jest znanym gatunkiem występującym w różnych krajach Europy na świerkach z objawami zrakowaceń, jak i bez widocznych objawów chorobowych [Huse 1981]. Infekuje on świerki przez różnego typu zranienia oraz przez martwe gałęzie [Butin, Kowalski 1990; Vasiliauskas i in. 1996; Pettersson i in. 2018]. Przed kilkoma laty stwierdzono po raz pierwszy wysoką agresywność tego patogenu i znaczące szkody powodowane na *Pinus radiata* w Nowej Zelandii [Crane i in. 2009]. Również w krajach nordyckich na przestrzeni ostatnich 10 lat obserwuje się zwiększenie częstości chorób świerków powodowanych przez *N. fuckeliana*. Bierze się pod uwagę, że w świetle prognozowanych zmian klimatycznych może dojść do dalszego zintensyfikowania powodowanych przez niego chorób [Pettersson i in. 2018]. Często stwierdzany na badanych świerkach grzyb *Cosmospora viridescens* (syn. *Nectria viridescens*) nie jest wymieniany wśród gatunków, które związane są z kornikiem drukarzem jako wektorem [Kirschner 1998]. Grzyb ten cechuje się występowaniem jako saprotrof lub patogen słabości na szerokim spektrum roślin żywicielskich: na drzewach iglastych i liściastych w lasach oraz drzewach i innych roślinach uprawianych w ogrodnictwie i rolnictwie. Z kolei inny często izolowany obecnie grzyb – *Clonostachys rosea* – znany jest z występowania w powiązaniu z atakiem kornika drukarza [Kirschner 1998]. Jest to gatunek mykopasożytniczy. Z badań wynika, że może on także ograniczać wzrost innych grzybów w kulturach *in vitro*, jak również hamować rozwój grzybów siniznowych w drewnie [Kirschner 1998].

W przeprowadzonych badaniach pomiędzy fragmentami drewna wykazującego siniznę występowały intensywne rdzawoczerwone przebarwienia (ryc. 1f-h). Nowym aspektem było izolowanie z takich miejsc skórniczka świerkowego *Amylostereum areolatum*, a w późniejszych fazach także skórniczka jodłowego *A. chailletii*. Oba gatunki powodują białą zgniliznę drewna. W rozprzestrzenianiu obu gatunków dużą rolę odgrywają trzpienniki (*Sirex* spp.) [Slippers i in. 2015]. Nie można określić, czy do pni badanych świerków *Amylostereum* spp. dostawały się przy pomocy wektorów, czy też zarodniki były przenoszone przez wiatr i kiełkowały w miejscach uszkodzeń pni przez owady [Hsiau, Harrington 2003]. Z powodowania zgnilizny i czerwonych przebarwień drewna u świerków, zwłaszcza ściętych, znany jest głównie grzyb skórnik krwawiący *Stereum sanguinolentum*. W strefie niemieckojęzycznej objawy te określane są jako „Rotstreifigkeit” [Butin 2011]. Na drzewach żywych ma to miejsce zwykle w miejscach zranionych, zwłaszcza w wyniku uszkodzeń przez zwierzyńcę [Domański 1966; Vasiliauskas i in. 1996; Butin 2011]. W miejscach takich dochodzi także do rozwoju innych podstawczaków powodujących zgniliznę drewna, np. *Cylindrobasidium evolvens*, *Peniophora pithya* i *Sistotrema brinkmannii* [Vasiliauskas i in. 1996]. Ostatni z tych gatunków, wykazany w obecnie analizowanych pniach świerków, może pasożytować na grzybni innych gatunków grzybów [Kirschner 1998].

Dwa gatunki spośród stwierdzonych podstawczaków, czyli *Cylindrobasidium* sp. (= *Gloeocystidium ipidophilum*) i *Entomocorticium* sp., wykazują pewne powiązania z owadami. Pierwszy z nich został opisany po raz pierwszy jako *G. ipidophilum* w chodnikach *Ips typographus* na świerku z terenu Puszczy Białowieskiej przez Siemaszkę [1939]. Gatunek ten występuje także w południowych rejonach Polski [Jankowiak 2004, 2005] oraz innych krajach Europy, w Norwegii [Solheim 1992], Austrii [Kirisits 2005] i na terenie Niemiec [Kirschner 1998]. Obecne badania potwierdzają liczne utrzymywanie się tego gatunku na świerkach w Puszczy Białowieskiej. Z kolei grzyb *Entomocorticium* sp. dotychczas nie był wykazywany w Polsce, a w innych krajach Europy był stwierdzany tylko sporadycznie. Gatunki z tego rodzaju towarzyszą często owadom z rodzaju *Dendroctonus* na sosnach w Ameryce Północnej [Hsiau, Harrington 2003].

W Puszczy Białowieskiej drewno martwych świerków zasiedlane jest przez liczne gatunki grzybów podstawkowych [Karasiński, Wołkowycki 2015; Kujawa i in. 2018]. Obecne badania wykazały, że na ostatnio obumarłych świerkach występują szczególnie licznie grzyby podstawkowe powodujące brunatną zgniliznę drewna. Z uwagi na ilościowe występowanie szczególną rolę w rozkładzie drewna obumarłych świerków należy przypisać grzybowi *Fomitopsis pinicola*. Mniej licznie reprezentowani byli sprawcy białej zgnilizny drewna. Działalność obu tych grup grzybów wyspecjalizowanych w enzymatycznym rozkładzie drewna prowadzi do przedostawania się do wierzchnich warstw gleby zwłaszcza ligniny oraz w mniejszym stopniu nierozłożonej celulozy, co może zapoczątkować zarówno pozytywne, jak i negatywne zjawiska dotyczące tworzenia humusu i funkcjonowania mikroorganizmów glebowych [Hammel 1997]. Na właściwości tych gleb będą miały wpływ także taniny (związki fenolowe) powstałe z rozkładu drewna i kory, które u żywych świerków pełnią rolę ochronną przed grzybami, bakteriami i owadami [Ding i in. 2017].

Literatura

- Bruchwald A., Dmyterko E. 2010. Lasy Beskidu Śląskiego i Żywieckiego – zagrożenia, nadzieja. Wydawnictwo IBL, Sękocin Stary.
- Brzeziecki B., Hilszczański J., Kowalski T., Łakomy P., Małek S., Miścicki S., Modrzyński J., Sowa J., Starzyk J. R. 2018. Problem masowego zamierania drzewostanów świerkowych w Leśnym Kompleksie Promocyjnym „Puszcza Białowieska”. Sylwan 162 (5): 373-386. DOI: <https://doi.org/10.26202/sylvan.2017129>.
- Butin H. 2011. Krankheiten der Wald- und Parkbäume. Diagnose-Biologie-Bekämpfung. Eugen Ulmer KG, Stuttgart.
- Butin H., Kowalski T. 1990. Die natürliche Astreinigung und ihre biologischen Voraussetzungen. V. Die Pilzflora der Kiefer, Fichte und Lärche. Eur. J. For. Path. 20: 44-54.
- Butin H., Wagner C. 1985. Mykologische Untersuchungen zur Nadelröte-Erkrankung der Fichte. Forstwiss. Centralbl. 104: 178-186.
- Büchsenmeister R. 2013. Verbreitung und Leistung der Fichte in Österreich. Bundesforschungszentrum für Wald 31: 3-6.
- Christiansen E., Horntvedt R. 1983. Combined *Ips/Ceratocystis* attack on Norway spruce, and defense mechanisms of the trees. J. Appl. Entomol. 96: 110-117.
- Crane P. E., Hopkins A. J. M., Dick M. A., Bulman L. S. 2009. Behaviour of *Neonectria fuckeliana* causing a pine canker disease in New Zealand. Can. J. For. Res. 39: 2119-2128.
- Čermák P., Rybníček M., Žid T., Andreassen K., Børja I., Kolář T. 2017. Impact of climate change on growth dynamics of Norway spruce in south-eastern Norway. Silva Fennica 51 (2) id 1781.
- Ding T., Bianchi S., Ganne-Chédeville C., Kilpeläinen P., Haapala A., Rätty T. 2017. Life cycle assessment of tannin extraction from spruce bark. iForest 10: 807-814.
- Domański S. 1966. Próba fitopatologicznej oceny świerków ospałowanych przez zwierzyńcę w Karkonoszach. Folia For. Pol. A 12: 157-174.
- Domański S. 1968. Wstępne studium nad zgniliznami odziomkowymi w drzewostanie świerkowym. Sylwan 112 (2): 13-27.
- Grzywacz A., Aleksandrowicz-Trzczińska M., Szczepkowski A. 1996. Phytopathological analysis of stands in Białowieża National Park and Białowieża Primeval Forest. W: Paschalis P., Zajączkowski S. [red.]. Biodiversity protection of Białowieża Primeval Forest. Wyd. Fundacja Rozwój SGGW, Warszawa. 109-114.
- Hammel K. E. 1997. Fungal degradation of lignin. W: Cadisch G., Giller K. E. [red.]. Driven by nature: Plant litter quality and decomposition. CAB International, Wallingford, UK. 33-45.
- Hilszczański J., Starzyk J. R. 2017. Czy ograniczanie gradacji kornika drukarza *Ips typographus* (L.) w Puszczy Białowieskiej jest możliwe i potrzebne? Leś. Pr. Bad. 78: 88-92.
- Horntvedt 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: 1-20.
- Hsiau P. T. W., Harrington T. C. 2003. Phylogenetics and adaptations of basidiomycetous fungi fed upon by bark beetles (Coleoptera: Scolytidae). Symbiosis 34: 111-131.
- Huse K. J. 1981. The distribution of fungi in sound-looking stems of *Picea abies* in Norway. Eur. J. For. Pathol. 11: 1-6.
- Jankowiak R. 2004. Fungi associated with the beetles of *Ips typographus* on Norway spruce in Southern Poland. Acta Mycol. 39: 105-116.
- Jankowiak R. 2005. 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. For. Pathol. 35: 37-55.

- Jankowiak R., Hilszczański J. 2005. Ophiostomatoid fungi associated with *Ips typographus* (L.) on *Picea abies* [(L.) H. Karst.] and *Pinus sylvestris* L. in north-eastern Poland. Acta Soc. Bot. Pol. 74: 345-350.
- Jankowiak R., Strzałka B., Bilański P., Kacprzyk M., Lukášová K., Linnakoski R., Matwiejczuk S., Miszteła M., Rossa R. 2017. Diversity of *Ophiostomatales* species associated with conifer-infesting beetles in the Western Carpathians. Eur. J. Forest Res. 136: 939-956.
- Jaworski A. 2011. Hodowla lasu. Tom III. Charakterystyka hodowlana drzew i krzewów leśnych. PWRiL, Warszawa.
- Karasiński D., Wołkowycki M. 2015. An annotated and illustrated catalogue of polypores (*Agaricomycetes*) of the Białowieża Forest (NE Poland). Polish Bot. Journal 60: 217-292.
- Kirisits T. 1998. Pathogenicity of three blue-stain fungi associated with the bark beetle *Ips typographus* to Norway spruce in Austria. Österr. Z. Pilzk. 7: 191-201.
- Kirisits T. 2004. Fungal associates of European bark beetles with special emphasis on the ophiostomatoid fungi. W: Lieutier F., Day K. R., Battisti A., Grégoire J. C., Evans H. [red.]. Bark and wood boring insects in living trees in Europe, a synthesis. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. 185-235.
- Kirisits T. 2005. *Gloeocystidium ipidophilum*: Ein ungewöhnlicher Basidiomycet, der mit dem Buchdrucker assoziiert ist. Forstschutz Aktuell 34: 14-17.
- Kirisits T. 2010. Fungi isolated from *Picea abies* infested by the bark beetle *Ips typographus* in the Białowieża forest in north-eastern Poland. For. Pathol. 40: 100-110.
- Kirschner R. 1998. Diversität mit Borkenkäfern assoziierter filamentöser Mikropilze. Dissertation. Eberhard Karls Universität, Tübingen.
- Kowalski T. 1997. Zamieranie pędów sosny. Bibl. Leśn. 80: 1-18.
- Kowalski T., Kraj W., Bednarz B. 2016. Fungi on stems and twigs in initial and advanced stages of dieback of European ash (*Fraxinus excelsior*) in Poland. Eur J. For. Res. 135 (3): 565-579.
- Kowalski T., Lang K. J. 1984. Die Pilzflora von Nadeln, Trieben und Ästen unterschiedlich alter Fichten [*Picea abies* (L.) Karst.] mit besonderer Berücksichtigung vom Fichtensterben betroffener Altbäume. Forstwiss. Centralbl. 103 (6): 349-360.
- Kölling C., Knoke T., Schall P., Ammer C. 2009. Überlegungen zum Risiko des Fichtenanbaus in Deutschland vor dem Hintergrund des Klimawandels. Forstarchiv 80 (2): 42-54.
- Krokene P., Solheim H. 1997. Growth of four bark-beetle-associated blue-stain fungi in relation to the induced wound response in Norway spruce. Can. J. Bot. 75 (4): 618-625.
- Kujawa A., Szczepkowski A., Gierczyk B., Ślusarczyk T. 2018. Ile gatunków grzybów rośnie w Puszczy Białowieskiej? Wystawy grzybów źródłem nowych danych. Sylwan 162 (11): 933-940. DOI: <https://doi.org/10.26202/sylvan.2018118>.
- Linnakoski R., de Beer Z. W., Ahtainen J., Sidorov E., Niemelä P., Pappinen A., Wingfield M. J. 2010. *Ophiostoma* spp. associated with pine- and spruce-infesting bark beetles in Finland and Russia. Persoonia 25: 72-93.
- Linnakoski R., de Beer Z. W., Niemelä P., Wingfield M. J. 2012. Associations of conifer-infesting bark beetles and fungi in Fennoscandia. Insects 3: 200-227.
- Łakomy P. 1998. Monitoring huby korzeni i opieńkowej zgnilizny korzeni w wybranych uprawach sosnowych Krainy Wielkopolsko-Pomorskiej. Roczniki Akademii Rolniczej w Poznaniu. Rozprawy Naukowe 283: 1-81.
- Mańka K. 2005. Fitopatologia leśna. PWRiL, Warszawa.
- Michalski J., Starzyk J. R., Kolk A., Grodzki W. 2004. Zagrożenie świerka przez kornika drukarza *Ips typographus* (L.) w drzewostanach Leśnego Kompleksu Promocyjnego „Puszcza Białowieska” w latach 2000-2002. Leś. Pr. Bad. 3: 5-30.
- Nilsson U., Elfving B., Karlsson K. 2012. Productivity of Norway spruce compared to Scots pine in the interior of northern Sweden. Silva Fennica 46 (2): 197-209.
- Pettersson M., Talgø V., Frampton J., Karlsson B., Rönnberg J. 2018. Pathogenicity of *Neonectria fockeliana* on Norway Spruce clones in Sweden and potential management strategies. Forests 9: 1-17.
- Schütt P., Koch W., Blaschke H., Lang K. J., Reigber E., Schuck H. J., Summerer H. 1983. So stirbt der Wald. BLV-Verlag, München.
- Siemaszko W. 1939. Zespoły grzybów towarzyszących kornikom polskim. Planta Polonica 7: 1-54.
- Slippers B., Hurley B. P., Wingfield M. J. 2015. *Sirex* woodwasp: A model for evolving management paradigms of invasive forest pests. Ann. Rev. Entom. 60: 601-619.
- Solheim H. 1992. Fungal succession in sapwood of Norway spruce infested by the bark beetle *Ips typographus*. For. Pathol. 22: 136-148.
- Solheim H. 1988. Pathogenicity of some *Ips typographus*-associated blue-stain fungi to Norway spruce. Medd. Nor. Inst. Skogforsk. 40: 1-11.
- Starzyk J. R. 2013. Charakterystyka gatunku. W: Grodzki W. [red.]. Kornik drukarz i jego rola w ekosystemach leśnych. CILP, Bedoń. 17-35.
- Steffenrem A., Solheim H., Skrøppa T. 2016. Genetic parameters for wood quality traits and resistance to the pathogens *Heterobasidion parviporum* and *Endoconidiophora polonica* in a Norway spruce breeding population. Eur. J. Forest Res. 135: 815-825.

- Szymański S. 1994. Problemy zagospodarowania i przebudowy lasów sudeckich. Prace IBL, B 21 (2): 211-222.
- Vasiliauskas R. 1998. Five basidiomycetes in living stems of *Picea abies*, associated with 7-25 year-old wounds. Baltic Forestry 1: 29-35.
- Vasiliauskas R., Stenlid J., Johansson M. 1996. Fungi in bark peeling of *Picea abies* in central Sweden. Eur. J. For. Path. 26: 285-296.
- Yamaoka Y. 2017. Taxonomy and pathogenicity of ophiostomatoid fungi associated with bark beetles infesting conifers in Japan, with special reference to those related to subalpine conifers. Mycoscience 58: 221-235.