

УДК 582.284:574.9

НОВІ ДЛЯ УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ ВИДИ РОДУ *ARMILLARIA*

Т.В. Цикун¹, Д. Ріглінг², В.І. Ніколачук¹

Нові для Українських Карпат види роду *Armillaria*. – Цикун Т.В.¹, Ріглінг Д.², Ніколачук В.І.¹ – Виявлено два нових для Українських Карпат видів дереворуйнівних грибів *Armillaria gallica* (Marxmüller & Romagnesi) і *Armillaria cepistipes* (Velenovsky). Наведені екологічні характеристики видів роду *Armillaria*, сучасні методи їх ідентифікації та географічне поширення в Європі.

Ключові слова: *Armillaria*, опеньок осінній, фітопатоген, сапротроф, біологічні види, поширення, букові праліси.

Адреси: 1-Ужгородський Національний Університет, біологічний факультет, кафедра генетики, фізіології рослин і мікробіології, вул. Волошина 32, Ужгород, Україна, 88000, e-mail: tania_tsikun@yahoo.com, bio@univ.uzhgorod.ua; 2-Швейцарський федеральний науково-дослідний інститут вивчення лісу, снігу і ландшафту, відділ популяційної генетики і фітопатології, Цюрихштрассе 111, Бірменсдорф, Швейцарія CH-8903, e-mail: Daniel.rigling@wsl.ch

New *Armillaria* species for Ukrainian Carpathians. – Tsikun T.¹, Rigling D.², Nikolaychuk V.¹ – Two new for Ukrainian Carpathians wood-decaying fungi *Armillaria gallica* (Marxmüller & Romagnesi) і *Armillaria cepistipes* (Velenovsky) were recognized. Ecological behavior, geographical distribution and contemporary methods of identification *Armillaria* spp. were described.

Key words: *Armillaria*, honey fungi, pathogen, saprotroph, biological species, distribution, beech virgin forest.

Address: 1-Uzhgorod national University, Biological faculty, department of genetic, plant physiology and microbiology, Voloshina str., 32, Uzhgorod, Ukraine, 88000, e-mail: tania_tsikun@yahoo.com, bio@univ.uzhgorod.ua; 2-Swiss Federal Reserch Institute WSL, Population Genetics & Phytopathology department, Dr. Daniel Rigling, Zurcherstrasse 111, CH-8903, Birmensdorf, Switzerland e-mail: Daniel.rigling@wsl.ch

Вступ

Гриби роду *Armillaria* (Fr.:Fr.) Staudе широко розповсюджені в світі і відіграють важливу роль в лісових екосистемах. Вони відносяться до ксиліофільної екологічної групи і проявляють як фітопатогенні властивості, заселяючи живу деревину, так і сапротрофні, розкладаючи відмерлу. Фітопатогенна дія гриба проявляється в спричиненні небезпечної білої заболонної та прикореневої гнилі деревини шпилькових та деяких листяних порід. Так, наприклад, опеньок осінній вражає біля 200 видів вищих рослин і може спричиняти їх загибель [4]. Фітопатогенні види опенька досить небезпечні шкідники лісу, їх поширення призводить до значного відпаду лісових культур, іноді рівень ураження сягає рівня епіфітотій. В той же час деякі види роду *Armillaria* є вторинними паразитами, що заселяють ослаблені дерева або сапротрофами, що виконують важливу функцію розкладу лісового відпаду. Таким чином, ці види відіграють важливу роль в мінеральному кругообігу лісової екосистеми [3,5, 7, 21,16].

В світі виявлено більше 40 видів роду *Armillaria* [26, 27]. До 1970-х років виділяли один вид опенька осіннього *Armillaria mellea* (Vahl: Fr.)

Kummer і його поліморфні форми [10]. В 1978 році Korhonen дослідив існування п'яти інтерстерильних форм в межах європейського комплексу *Armillaria mellea* [17,18]. Зараз в Європі виділяють 7 окремих видів опенька, які відрізняються за агресивністю фітопатогеної дії щодо рослин-хазяїв та іншими екологічними характеристиками. Два види не мають кільця на плодових тілах і тому порівняно легко ідентифікуються – це *A. tabescens* (Scop.: Fr.) Emel і *A. ectypa* (Fr.) Lamoure. Обидва види сапротрофні: *A. tabescens* поширений в листяних лісах, а *A. ectypa* є досить рідкісним видом і росте переважно на торф'яних болотах [11,13,24,28]. Екологічна характеристика та географічне поширення інших п'яти європейських видів наведена в таблиці 1.

Дотепер на території України не проводились ціленаправлені дослідження поширення та виявлення видів даного роду. Однак, під час досліджень біорізноманіття мікобіоти КБЗ було виявлено один вид *Armillaria mellea* (Vahl:Fr.) Kummer [6].

Таблиця 1. Географічне поширення і екологічна характеристика видів роду *Armillaria* Західної Європи (за Guillaumin J.-J. та іншими, 1993 [13])

Сучасна назва	Раніше вживані назви	Географічне поширення*	Екологічна характеристика
<i>A. borealis</i> Marxmüller i Korhonen		Пн: навколо 69 ^{тої} паралелі. Пд.: можливо центральна Європа	В основному сапротроф Мішані і листяні ліси
<i>A. cepistipes</i> Velenovsky		Пн: біля арктичного кола Пд.: можливо центральна Європа	сапротроф, факультативний паразит Листяні і шпилькові ліси
<i>A. ostoyae</i> (Romagnesi) Herink	<i>A. obscura</i> Schaeff.: Fr.	Пн: навколо 61 ^{тої} паралелі. Пд.: середземноморська зона	Первинний паразит сапротроф Шпилькові, мішані і листяні ліси
<i>A. mellea</i> (Vahl: Fr.) Kummer		Пн: можливо Данія Пд.: Сицилія, Греція, Північна Африка	Іноді агресивний первинний паразит, сапротроф Листяні і мішані ліси виноградники, садово-паркові насадження, фруктові сади.
<i>A. gallica</i> Marxmüller & Romagnesi	<i>A. bulbosa</i> (Barla) Kile & Watling <i>A. lutea</i> Gillet	Пн: Південна Швеція, Грузія Пд.: середземномор'я (Сардинія, Сицилія)	Сапротроф, факультативний слабкий паразит Листяні і мішані ліси

*Північна (Пн) і південна (Пд) границі розповсюдження.

Характеристика району досліджень

Результати, представлені в даній роботі, базуються на дослідженнях, проведених нами на території Угольського масиву заповідника Карпатського біосферного заповідника.

Карпатський біосферний заповідник є одним з найбільших природоохоронних об'єктів України (53 630 га), де представлені майже всі природні та кліматичні пояси Українських Карпат. Приблизно три чверті лісів заповідника належать до природних лісів, з них 14 600 гектарів вважаються пралісами. 80% пралісів КБЗ становлять листяні ліси. Так, наприклад, в Угольсько-Широколужанському масиві чисті букові праліси складають 7650 гектарів Великі пралісові екосистеми практично недоторканого букового та ялицево-букового лісу є унікальними для Європи і належать до спадщини ЮНЕСКО [1].

Природні ліси і праліси характеризуються як стійкі та стабільні екосистеми, які здатні до тривалого саморегулювання і резистентні до несприятливих впливів. Це забезпечується певною структурою складових біологічного різноманіття. Дослідження біорізноманіття та екології ксилотрофної мікобіоти природних резерватів є передумовою для науково обгрунтованого ведення лісового господарства і захисту господарських лісонасаджень від фітопатогенних видів грибів. Отже, визначення видів роду *Armillaria* в стійких екосистемах пралісів і природних лісах допоможе зрозуміти,

які види даного роду є небезпечними для лісових насаджень і потребують контролю, а які є цілком безпечні і навіть необхідними для нормального функціонування лісової екосистеми.

Угольське лісництво охоплює водозбір верхів'я річок Малої і Великої Угольки. Масив розташований на південному схилі г. Менчул (1501 м н.р.м); мінімальні висоти фіксуються в днищі долин рік і складають 415,5 м н.р.м. (р. Мала Уголька). Ліси розташовані переважно на крутих схилах з нахилом від 15 до 30, а подекуди до 40 градусів. Переважають схили західної і східної експозиції. У нижній частині (до 750 м н.р.м.) серед ґрунтів домінують глинисті буроземи, а вище в горах – помірно-кислі буроземи. Клімат на території масиву помірний з надмірним зволоженням. За даними метеостанції Уголька (508 м н.р.м.) середньорічна температура становить 6,7°C, а середньомісячні липня і січня відповідно +17,2°C і 4,5°C; протягом року випадає 1203 мм опадів, з висотою їх кількість збільшується до 1500 мм, причому більша частина опадів випадає протягом вегетаційного періоду [2].

Практично вся територія заповідного масиву вкрита лісом і являє собою праліс, утворений буком лісовим трьох вікових груп: 200-300, 100-190 і 40-90 років. Зімкнутість крон верхнього ярусу 0,9-1,0. Кінцеву (клімаксу) стадію природного розвитку лісів формують чисті і мішані букові ліси. Характерною ознакою букових лісів даного масиву є територіальне переважання угруповань асоціації *Fagetum*

(*sylvaticae*) *dentariosum* (*glandulosae*) і *Fagetum asperulosum* (зубницеві і маренкові бучини). У низів'ї трапляються також дубово-букові (*Querceto petraea-Fagetum*) або грабово-букові ліси (*Carpineto-Fagetum*). У вологіших умовах вище в горах бук формує мішані яворово-букові ліси (*Acereto pseudoplatani-Fagetum*) [1, 2].

Матеріали і методи

Відбір проб проводився за чіткою схемою: територія Угольського лісництва була розбита сіткою з кроком 1.5x1.5 км. До уваги брали зону строгої заповідності і частково буферну зону, де в основному зосереджені пралісові екосистеми. (рис. 1).

В точках перетину ліній сітки закладались пробні площі по 500 м². Збір ґрунтових проб проводився на вершинах умовного квадрату. Кожна ґрунтова проба – це куб розміром 15x15x15 см верхнього шару ґрунту і лісової підстилки. Ризоморфи ґрунтової проби відділялись від ґрунту і коренів рослин, потім упаковувались в пластикові пакети з відповідною етикеткою. Крім того, по вершинах периметра кожної пробної площі досліджувались дерева на наявність епіфітних ризоморфів на кореневих лапах. Проводився також відбір проб верхнього 15-ти сантиметрового шару ґрунту для визначення актуальної кислотності. В лабораторних умовах для пророщування всі ризоморфи ретельно промивались великою

кількістю протічної води і досліджувались під мікроскопом.

Для виділення штамів грибів роду *Armillaria*: з кожної ґрунтової проби вибирались 2 ризоморфи для пророщування і 1 епіфітна ризоморфа з кожного оглянутого дерева. Кожна ризоморфа ділилася на 5 сегментів розміром 1 см і стерилізувалась 50% етанолом на протязі 15-20 с, а потім 30% перекисом водню на протязі 25-40 с в залежності від товщини. Стерилізовані ризоморфи поміщались в чашки Петрі (8,5 см діаметром) на стерильне солодово-агарне середовище (12 г*л⁻¹ солоду; 15 г*л⁻¹ агару) з додаванням 2 мг*л⁻¹ беномілу і 100 мг*л⁻¹ стрептоміцину [20]. Ризоморфи *Armillaria* інкубувались в термостаті при температурі 20-25 °С на протязі 1-3 тижнів. Виділені чисті культури інкубувались в пластикових чашках Петрі (5,5 см діаметром) на аналогічному солодово-агарному середовищі ще 1-3 тижні.

Ідентифікація видів

Треба зазначити, що визначення різних видів опенька за морфологічними ознаками плодових тіл є досить складним завданням. Тому для визначення видів *Armillaria* використовують методи гаплоїдно-диплоїдного і гаплоїдно-гаплоїдного схрещування або метод PCR-RFLP аналізу (polymerase chain reaction-restriction fragment length polymorphism) рибосомної ДНК та інші [22].

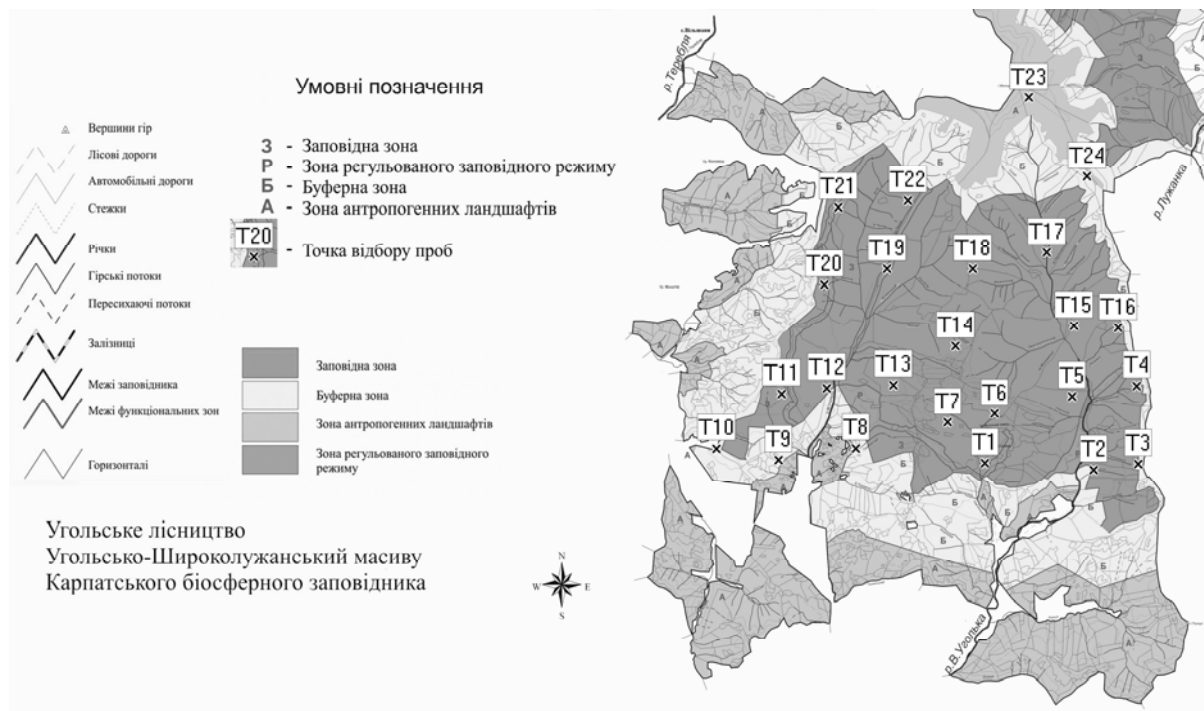


Рис. 1. Схема збору проб на території Угольського лісництва КБЗ

Використання зазначених методів визначення видів *Armillaria* має ряд переваг у порівнянні із класичною методикою визначенням видів за морфологічними ознаками плодових тіл опенька. По перше, такі методики визначення не прив'язані до періоду плодоношення опенька, а отже це значно розширює сезон польових робіт по збору матеріалу, по друге – внутривидові варіації морфологічних ознак досить чисельні [22], в той же час плодове тіла та мікроознаки різних видів опенька можуть бути досить схожими або співпадати [10], а отже розрізнити окремих видів з ними складно і тому результати досить сумнівні.

В даній роботі для визначення видів опенька ми використовували метод гаплоїдно-диплоїдного схрещування.

Методи визначення видів *Armillaria* за допомогою схрещування міцеліїв були розроблені ще на початку 1970-тих років минулого століття фінським вченим Hintikka [15]. Пізніше методи вдосконалили і розширили вчені Korhonen (1978 р.) та Anderson і Ullrich (1979 р.) [17,18,8]. Методи ґрунтуються на генетичних особливостях та особливостях статевого процесу грибів роду *Armillaria*. Визначення видів опенька при схрещуванні гаплоїдної і диплоїдної форм міцелію ґрунтується на тому, що у грибів даного роду спостерігається так званий феномен Булера [17,19,9]. Феномен Булера - це злиття монокаріотних гаплоїдних і диплоїдних колоній, при цьому двоядерні клітини є донорами одноядерним [25]. Якщо схрестити гаплоїдну і диплоїдну форму одного виду опенька, то в більшості випадків відбувається диплоїдизація гаплоїдного міцелію. На сьогоднішній день механізм схрещування диплоїдної-гаплоїдної форми точно не відомий. В більшості випадків диплоїдний міцелій просто заміщає гаплоїдну форму, але іноді, однак, первісний міцелій гаплоїдизується [12].

Таким чином, коли в чашках Петрі на агарному розчині виростити гаплоїдну колонію відомого нам виду *Armillaria* і диплоїдну колонію виду, який визначається, то у випадку, якщо обидві колонії належать до одного і того ж виду, при контакті колоній відбудеться диплоїдизація

гаплоїдної колонії (згідно феномену Булера). Цей процес добре видно візуально, тобто гаплоїдний візуально білий і пухкий міцелій опенька (зі спори) при контакті з диплоїдним змінить свій зовнішній вигляд на сплюснутий і темний, схожий на кірку (при умові, що схрещуються міцелії одного виду). Теж саме відбудеться з тестом у випадку схрещування з сумісним видом в гаплоїдній його формі (під час нормального статевого процесу). Якщо, в чашках Петрі опиняються різні види, то міцелії ростуть відокремлено не змінюючи своїх зовнішніх ознак. (рис. 2,3). На рисунках показано чашки з двома тестовими гаплоїдними колоніями і двома колоніями виду, які визначаються (в кожній чашці зверху відомий вид, знизу невідомий). У першому ряді невідомі види А,В,С схрещуються з гаплоїдним тестом *A. borealis*, в другому ті ж самі колонії відповідно - з *A. cepistipes*, в третьому - з *A. ostoyae*. Як видно – колонія А як в гаплоїдній (рис.2) так і в диплоїдній формі (рис.3) проявила сумісність з тестом *A. borealis*, В відповідно- з *A. cepistipes*, С – з *A. ostoyae* [12].

Для ідентифікації видів проводилися схрещування трьох різних гаплоїдних штамів відомих видів (тестів) з виділеним нами штамом невідомого виду *Armillaria* відповідно до методики Harrington et al. [14]. Для цього колонію (3x3 мм) невідомого диплоїдного міцелію з виділеної чистої культури опенька інокулювали в солодово-агарному середовищі на відстані 5 мм від аналогічного розміру інокулюому гаплоїдного тесту. Таким чином в чашці Петрі вирощувалися на протязі 4-6 тижнів при температурі 25°C три гаплоїдні тести відомого виду *Armillaria* і штам невідомого виду, який визначається. Схрещування проводилися з кожним з п'яти наявних видів. Висновок про вид робився на основі спостережень за змінами у зовнішніх ознаках міцеліїв або за їх відсутністю. Визначення видів вважається завершеним, якщо 2 з 3 штамів-тестів (генет) одного виду змінили свої морфологічні ознаки (з білого пухнастого міцелію на гладеньку темну кірку диплоїдного міцелію)[12].

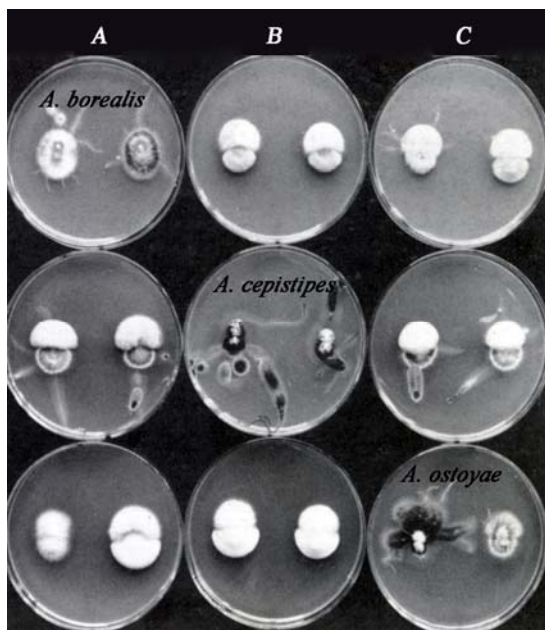


Рис. 2. Визначення виду *Armillaria* методом гаплоїдно-гаплоїдного схрещування [12]

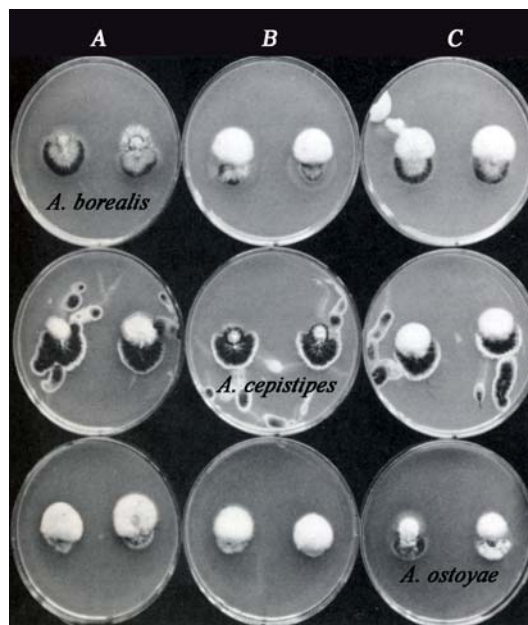


Рис. 3. Визначення виду *Armillaria* методом гаплоїдно-диплоїдного схрещування [12]

Результати і обговорення

З 24 запланованих точок було досліджено 23. Перепад висот складав від 509 м.н.м. до 1150 м.н.м. В досліджуваних точках було взято 92 проби ґрунту і така ж кількість дерев була оглянута на наявність епіфітних ризоморфів. Всього в ґрунтових пробах виявлено 526 окремих ризоморфів опенька. Наявність ризоморфів опенька в ґрунтових пробах складає 85 % від досліджених, а наявність епіфітних складає 82% (див.табл.2).

Кореляція густоти ризоморфів ґрунтових проб з висотою над рівнем моря досліджуваних

пробних площ виявлено не було. Ми робимо припущення, що для виявлення такої залежності необхідно провести додаткові дослідження з більшою вибіркою (подібні дослідження висвітлені в роботі Rigling D. et al, 1997 [23], де вони дали позитивний результат). Крім того, була досліджена залежність кількості ризоморфів *Armillaria* в ґрунтових пробах від актуальної кислотності ґрунту. Виявлено, що при зростанні показника рН ґрунту від 3,7 спостерігається тенденція збільшення питомої ваги ризоморфів в ґрунті (рис 4.).

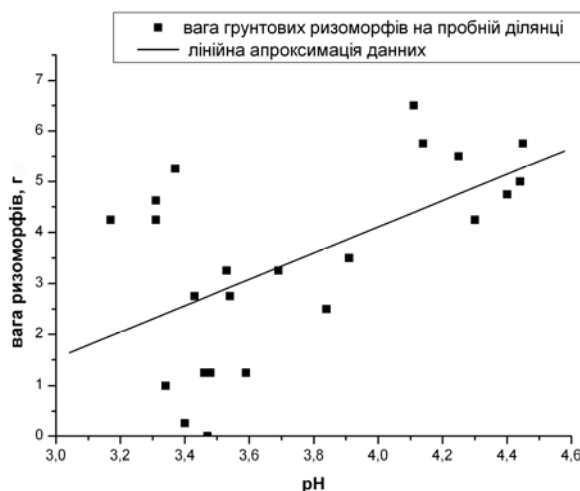


Рис.4 Залежність питомої ваги ризоморфів від кислотності ґрунту

Таблиця 2. Наявність ризоморфів грибів роду *Armillaria* в Угольському масиві КБЗ

№ точки	Координати Пн. ш. Сх. д.	Висота н.р.м.	Кількість ризоморфів в грунтовій пробі				Наявність епіфітних ризоморфів				Рослинність
			A	B	C	D	A	B	C	D	
1.	48°14'825" 23°40'340"	509	6	-	-	5	+	+	+	-	<i>Fagetum (silvaticae)</i>
2.	48°14'591" 23°42'079"	511	8	5	4	-	+	+	+	-	<i>Fagetum (silvaticae)</i>
3.	48°14'583" 23°42'994"	779	12	9	5	6	+	+	+	+	<i>Fagetum (silvaticae)</i>
4.	48°15'367" 23°42'815"	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
5.	48°15'364" 23°41'775"	547	7	4	4	5	+	+	+	+	<i>Fagetum (silvaticae)</i>
6.	48°15'308" 23°40'520"	762	11	4	5	3	+	-	+	+	<i>Fagetum (silvaticae)</i>
7.	48°15'290" 23°39'759"	730	3	6	5	-	+	+	+	+	<i>Fagetum (silvaticae)</i>
8.	48°15'170" 23°38'275"	690	3	2	8	2	+	+	+	-	<i>Fagetum (silvaticae)</i>
9.	48°15'171" 23°37'029"	660	6	8	12	5	+	+	+	+	<i>Abieto (albae)-Piceeto (abietis)-Fagetum (silvaticae)</i>
10.	48°15'007" 23°36'039"	620	-	6	2	13	+	+	+	+	<i>Abieto (albae)-Piceeto (abietis)-Fagetum (silvaticae)</i>
11.	48°15'828" 23°37'110"	780	8	10	6	20	+	-	+	+	<i>Abieto (albae)-Piceeto (abietis)-Fagetum (silvaticae)</i>
12.	48°15'818" 23°37'841"	550	2	5	5	3	+	+	+	-	<i>Fagetum (silvaticae)</i>
13.	48°15'747" 23°38'909"	820	7	7	7	11	-	+	+	-	<i>Fagetum (silvaticae)</i>
14.	48°16'039" 23°39'929"	1125	2	-	-	2	-	+	-	+	<i>Fagetum (silvaticae)</i>
15.	48°16'060" 23°41'839"	562	7	4	5	8	+	+	-	+	<i>Fagetum (silvaticae)</i>
16.	48°15'975" 23°42'547"	829	7	19	3	4	+	+	+	+	<i>Fagetum (silvaticae)</i>
17.	48°16'832" 23°41'439"	626	6	7	8	4	+	+	+	+	<i>Fagetum (silvaticae)</i>
18.	48°16'782" 23°40'245"	1035	-	-	-	-	+	+	+	-	<i>Fagetum (silvaticae)</i>
19.	48°16'910" 23°38'870"	790	15	7	9	14	+	+	-	+	<i>Fagetum (silvaticae)</i>
20.	48°16'850" 23°37'853"	810	5	8	6	6	+	+	+	-	<i>Fagetum (silvaticae)</i>
21.	48°17'599" 23°38'118"	920	12	-	-	19	+	+	-	+	<i>Acereto (pseudoplatani)- Fagetum (silvaticae)</i>
22.	48°17'560" 23°39'241"	1060	10	11	13	4	+	+	+	+	<i>Fagetum (silvaticae)</i>
23.	48°18'410" 23°41'234"	1150	8	3	5	5	+	+	+	+	<i>Fagetum (silvaticae)</i>
24.	48°17'530" 23°42'124"	1100		1	1	3	-	-	+	+	<i>Fagetum (silvaticae)</i>

Де А,В,С,Д – вершини квадрату пробної площі; - епіфітних ризоморфів не було виявлено, + – були виявлені.

На даний момент виділено 98 ізолятів грибів роду *Armillaria* з 152 досліджуваних ризоморфів ґрунтових проб і 62 ізоляти з 75 епіфітних ризоморфів. З них методом гаплоїдно-диплоїдного схрещування визначено наступні види: 1А-S-1: *A.*

cepistipes; 1А-E: *A. gallica*; 1С-E: *A. gallica*; 1D-S-1: *A. gallica*; 1D-S-2: *A. gallica*; 2А-S-2: *A. gallica*; 2А-E: *A. gallica*; 2В-S-1: *A. cepistipes*; 2В-S-2: *A. cepistipes*; 2В-S-E: *A. cepistipes*; 2С-S-1: *A. gallica*; 2С-S-2: *A. gallica*; 3С-S-1: *A. cepistipes*; 3С-S-2: *A.*

cepistipes; 3D-S-2: *A. gallica* (1D- номер точки, S- ізоляти вирощені з ризоморфів ґрунтових проб, -1 або 2-номер ризоморфа з ґрунтової проби, E – ізолят епіфітного ризоморфа).

Отримані результати дають змогу стверджувати про наявність на території

заповідника двох нових для України видів грибів *Armillaria cepistipes* і *Armillaria gallica* та розширення відомостей про їх ареали у Східній Європі. Подальші наші дослідження дадуть інформацію про поширення і інших видів роду *Armillaria* в Українських Карпатах.

1. Брендлі Урс-Беат, Довганич Ярослав. Праліси в центрі Європи. Путівник по лісах Карпатського біосферного заповідника – Бірменсдорф, Швейцарський федеральний інститут досліджень лісу, снігу і ландшафтів, Рахів, Карпатський біосферний заповідник, – 2003. – 192с.
2. Гнатюк Р.М., Зінко Ю.В., Брусак В.П. та інші. Фізико-географічна характеристика Карпатського біосферного заповідника// Біорізноманіття Карпатського біосферного заповідника – К – 1997. – 711с.
3. Горленко М.В., Бондарцева М.А., Гарибова Л.В. и др. Грибы СССР. Справочник-определитель – М.: Мысль. – 1980 – 303 с.
4. Горленко М.В., Соколов Д.В., Т.2 Грибы//Жизнь растений в 6-ти томах – М.: «Просвещение», 1976. – 497с.
5. Дудка И.А., Вассер С.П. Грибы. Справочник миколога и грибника – К. Наукова думка – 1987 – 536 с.
6. Дудка І.О., Гельота В.П., Мережко Т.О. та інші, Флора і Мікобіота // Біорізноманіття Карпатського біосферного заповідника – К – 1997. – 711с.
7. Цилюрик А.В., Шевченко С.В. Грибы лесных биоценозов: Атлас - К.: Выща школа. Головное узд-во. – 1989. – 255с.
8. Anderson J.-B., Ullrich R.-C. Biological species of *Armillaria* in North America.// *Mycologia*.-1979.- 71.- p. 402-414.
9. Anderson J.-B., Ullrich R.-C. Diploids of *Armillaria mellea*: synthesis, stability, and mating behavior.//*Canadian Journal of Botany*. – 1982. – 60. – p.432-439.
10. Burdsall H.H. Jr, Volk T.J. The state of taxonomy of the genus *Armillaria* // *Mellvainea* – 1993. – 11. – p.4- 11.
11. Guillaumin J.J. Etude du cycle caryologique de deux especes appartenant au genre *Armillariella*.// *Annales de Phytopathologie* – 1973. – 5 :317
12. Guillaumin J.-J., Anderson J.B., Korhonen K. Life cycle, Interfertility, and Biological species // *Armillaria* root disease. *Agricultural Handbook* – 1991. – No. 961 – p.10-19
13. Guillaumin J.-J., Mohammed C, Anselmi N, Courtecuisse E, Gregory S.C., Holdenrieder O., Intini M., Lung B., Marxmüller H., Morrison D., Rishbeth J., Termorshuizen A.J., Tirro A, Van Dam B. Geographical distribution and ecology of the *Armillaria* species in Western Europe. // *European Journal of Forest Pathology*. – 1993. – 23. – p.321-341.
14. Harrington T.-C., Worrell J.-J., Baker F.-A. *Armillaria*. Methods for Research on Soilborne Phytopathogenic Fungi// *American Phytopathological Society Press*. – Minnesota. – 1992. – p.81-85.
15. Hintikka V., A note on the polarity of *Armillariella mellea*.// *Karstenia* – 1973. – 13. –P. 32-39.
16. Kile G.-A., McDonald G.-I., Byler J.-W. Ecology and disease in natural forests.// *Armillaria* Root Disease. *Agricultural Handbook*. – 1991 – No. 691. – p. 102-121.
17. Korhonen K. Interfertility and clonal size in the *Armillariella mellea* complex.// *Karstenia* – 1978. – 18. – p.31-42.
18. Korhonen K. Interfertility studies on the *Armillaria mellea* complex and on *Heterobasidion annosum* // *Mat. Konf. IUFRO w Kassel, dotyczacy chorob korzeni drzew iglasych*. – Kassel. – 1978. – p. 259-266.
19. Korhonen, K. Observations on nuclear migration and heterokaryotization in *Armillaria*.// *Cryptogamie, Mycologie*. – 1983 – 4. – p.79-85.
20. Maloy O.C., Benomyl-malt agar for the purification of cultures of wood decay fungi.// *Plant Disease Reports* – 1974. – 58. – p.902-904.
21. Morrison D, Merler A, Norris D. Detection, recognition and management of *Armillaria* and *Phellinus* root disease in the southern interior of British Columbia.// *FRDA report*. – 1991. – p. 1-25.
22. Prospero S. “Ecology of *Armillaria cepistipes*: population structure, niches, pathogenicity and interactions with *Armillaria ostoyae*” // *Ph.D. Thesis - Federal Institute of Technology Zurich* - 2003.
23. Rigling D., H. Blauenstein, L. Walthert, A. Rigling, P. Kull, A. Schwyzer, and U. Heiniger. Rhizomorph producing *Armillaria* species in Norway spruce stands in Switzerland. *Proceedings of the 9th International Conference on Root and Butt Rots, Carcans, France* – 1997. – p. 259-265.
24. Rishbeth J. Species of *Armillaria* in southern England.// *Plant Pathology* – 1982. – 31. – p.9-17.
25. Selosse. M.A. Adding pieces to fungal mosaics.// *Trutees of New Phytologist* – 2001. – p.149:234
26. Volk T.-J., Burdsall H.H., Jr. A nomenclatural study of *Armillaria* and *Armillariella* species.// *Fungiflora, Synopsis Fungorum*, -1995. – 8. – p.18-19
27. Watling R, Kile G.A., Burdsall H.H. Nomenclature, taxonomy, and identification.// *Armillaria* Root Disease. *Agricultural Handbook*. – 1991. – No. 691. – p. 1-9.
28. Zolciak A., R.J. Bouteville, J. Tourvieille, P. Roedel-Drevet, P. Nicolas, and J.J. Guillaumin. Occurrence of *Armillaria ectypa* (Fr.) Lamoure in peat bogs of the Auvergne – The reproduction system of the species.// *Cryptogamie Mycologie* – 1997. – 18. – p.299-313.

Отримано: 10 жовтня 2007 р.

Прийнято до друку: 27 листопада 2007 р.