

# 异担子菌及其病害防治的研究现状

戴玉成

(中国科学院沈阳应用生态研究所, 辽宁 沈阳 110016)

**摘要:** 北半球针叶林最严重的森林病害是由广义的多年异担子菌 (*Heterobasidion annosum sensu lato*) 引起的干基白色腐朽病, 但近年的研究表明多年异担子菌并不是单一的物种, 目前在欧洲已分出 3 个独立的种, 即原始多年异担子菌 (*Heterobasidion annosum sensu stricto*)、小孔异担子菌 (*Heterobasidion parviporum*) 和冷杉异担子菌 (*Heterobasidion abietinum*), 它们生物学特性、形态结构、生态学、寄主范围和发生区域均有差异。应用大伏革菌 *Phlebiopsis gigantea* 对该类病害进行生物防治是较好的方法。将中国东北和西南(云南)的异担子菌单孢菌株与欧洲的三种异担子菌进行交配, 结果表明中国东北和西南地区的异担子菌与原始多年异担子菌无性亲和反应, 而与小孔异担子菌有性融合反应, 因此中国东北和西南地区的异担子菌是小孔异担子菌, 目前中国并不存在原始多年异担子菌。由于原始多年异担子菌和冷杉异担子菌均为严重的森林病原菌, 应将其作为对外检疫对象。

**关键词:** 干基腐朽; 森林病原菌; 异担子菌

中图分类号: S763.1 文献标识码: A

## Studies on *Heterobasidion* and Its Control of Root and Butt Rots by the *H. annosum* Complex

DAI Yu-cheng

(Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, Liaoning, China)

**Abstract** The *Heterobasidion annosum* complex are the most aggressive pathogens on coniferous forests in northern hemisphere and they cause severe damages on many gymnosperm trees. The species complex were considered as a single species, however, three species have been recognized in Europe: *Heterobasidion annosum sensu stricto*, *H. parviporum* and *H. abietinum*. The three species have differences in biological, morphological and ecological characteristics, hosts and distribution. Being controlling the disease of root and butt rots, *Phlebiopsis gigantea* is the best antagonistic fungus to prevent the *Heterobasidion annosum* complex. The single-spore cultures of *Heterobasidion* from northeastern and southwestern China were paired with homocaryons of three European species, and the Chinese stocks mated European *H. parviporum* only. *Heterobasidion annosum* and *H. abietinum* do not exist in China so far, and they should be considered to be in quarantine in China because these two species are important forest pathogens in Europe.

**Key words** root and butt rots; forest pathogen; *Heterobasidion*

由异担子菌 (*Heterobasidion* spp.) 引起的针叶树根腐病是北半球针叶林, 特别是经营林分最严重的森林病害, 该菌在欧洲西部每年造成 4 亿 6 千 6 百

万欧元的损失<sup>[1]</sup>。异担子菌能够生长在 150 种树木上<sup>[2]</sup>, 其中在 27 种树木上造成严重病害<sup>[3]</sup>, 在欧洲异担子菌对松属 (*Pinus* Linn.)、云杉属 (*Picea* Dir

etr) 和冷杉属 (*Abies Mill*) 树木侵染特别严重<sup>[4]</sup>, 在北美洲担子菌除危害上述三属树木外, 还危害铁杉属 (*Tsuga Carr*) 和黄杉属 (*Pseudotsuga Carr*) 树木<sup>[5]</sup>。目前该病害的最北分布达芬兰北部, 最南分布到非洲北部和中美洲<sup>[6]</sup>。因此, 在欧洲和北美洲对该类菌及由该类菌引起的森林病害进行了广泛而深入的研究, 到目前为止有关异担子菌及其引起针叶树根腐病害的报道已达 2 500 余篇。本文着重介绍目前国际上对异担子菌的研究现状以及国内的研究进展。

## 1 异担子菌生物学的研究

### 1.1 异担子菌研究简史

从 1800 年人们发现针叶树根腐病害到现在已有 200 多年<sup>[7]</sup>, 其中对异担子菌首次进行科学研究的是德国森林病理学家 Hartig 教授于 1833 年开始的<sup>[8]</sup>。多年异担子菌 (*Heterobasidion annosum* (Fr) Bref) 最初由 Fries 描述为 *Polyporus annosus* Fr<sup>[9]</sup>, 后来 Hartig 在 1874 年曾发表另外一个名称 *Trametes radicipenda* R. Hartig<sup>[10]</sup>, 但这个名称没有被人们接受。1879 年芬兰真菌学家 Karsten 将 *Polyporus annosus* 组合为 *Fomes annosus* (Fr) P. Karst<sup>[11]</sup>, 这个名称在上个世纪 70 年代以前被广泛应用。尽管 Karsten 后来又将该菌组合为 *Fomitopsis annosa* (Fr) P. Karst<sup>[12]</sup>, 但这个名称是无效发表。直到 1941 年 Bondartsev 和 Singer 才将这个组合有效发表<sup>[13]</sup>, *Fomitopsis annosa* (Fr) Bondartsev & Singer 也曾在上个世纪 70 和 80 年代被广泛使用。Brefeld 首次对多年异担子菌进行了培养研究<sup>[14]</sup>, 并发现该菌与其它层菌纲 (*Hymenocetes*) 真菌不同的是能产生无性孢子, 故他将该菌作为独立的一个属——异担子菌属 (*Heterobasidion* Bref) 来处理, 并将多年异担子菌组合为 *Heterobasidion annosum* (Fr) Bref, 这个名称一直使用到现在。

### 1.2 异担子菌种的分化

20 世纪 80 年代以前, 森林病理学界一直认为引起针叶树干基腐病的病原菌是多年异担子菌 (*Heterobasidion annosum*), 1978 年芬兰森林病理学家 Kohonen 在研究该类病原菌时发现生长在欧洲云杉 (*Picea abies* Karst) 上的异担子菌与生长在欧洲赤松 (*Pinus sylvestris* Linn.) 上的异担子菌之间不交配<sup>[15]</sup>, 从而发现了异担子菌的 2 个生物种, 即发生在松树上为异担子菌 P 生物种, 生长在云杉上为

异担子菌 S 生物种。1990 年又发现生长在欧洲南部冷杉 (*Abies alba* Mill) 上的异担子菌与 P 生物种和 S 生物种交配不育, 从而确立了欧洲南部冷杉上的异担子菌为 F 生物种<sup>[16]</sup>。最近 Niemelä 和 Korhonen 根据这些生物种之间在生物习性、形态性状、致病性、分布区域以及寄主专化性等方面的差异, 将这个生物种提升为 3 个不同的种, 即原始多年异担子菌 *Heterobasidion annosum* (Fr) Bref *sensu stricto*, 小孔异担子菌 *H. parvporum* Niemelä & Korhonen 和冷杉异担子菌 *H. abietinum* Niemelä & Korhonen<sup>[17]</sup>。3 种病原菌的确立对防治针叶树根腐病有极为重要的指导意义。有关异担子菌菌丝生长、生活史循环、生理和生化代谢等方面的研究 Kohonen 和 Stenlid 进行了很好的总结<sup>[18]</sup>。

### 1.3 异担子菌不同病原菌的分布、寄主专化性和致病性

虽然异担子菌广泛分布于北半球, 但 3 种病原菌的分布区域不同。小孔异担子菌分布最广, 该病原菌发生在欧洲大部分, 但以北欧和中欧更为普遍, 并在欧亚交界的乌拉尔山地区和亚洲也有分布。原始多年异担子菌虽然只发生在欧洲, 但几乎分布整个欧洲。冷杉异担子菌仅分布于欧洲中部和南部<sup>[6]</sup>。在北美洲也有异担子菌 P 和 S 生物种的报道, P 生物种主要发生在加拿大的东部、美国的东北部和东南部, S 生物种分布在阿拉斯加、加拿大的西部和美国的西海岸地区<sup>[5]</sup>。北美洲异担子菌 P 和 S 生物种与欧洲的原始多年异担子菌和小孔异担子菌虽然很相似, 但近年分子生物学研究表明, 它们与欧洲的原始多年异担子菌和小孔异担子菌有很大差异<sup>[19~22]</sup>, 因此要真正确立它们的物种还需要进一步的研究。

多年异担子菌也曾报道于大洋洲的澳大利亚和新西兰<sup>[23]</sup>, 但后来的单孢融合性实验研究表明<sup>[24]</sup>, 大洋洲的异担子菌是同宗配合种, 而欧洲的异担子菌是异宗配合种, 两者有完全不同的生活史循环, 因此大洋洲的种类为一新种, 由于该种主要生长在南洋杉属 (*Araucaria* Juss) 倒木上, 故命名为南洋杉异担子菌 *Heterobasidion araucariae* Buchanan,

3 个病原菌所感染的寄主树木也不相同。原始多年异担子菌在欧洲主要危害欧洲赤松 (*Pinus sylvestris* Linn), 但也经常危害其它树木, 如欧洲白桦 (*Betula pendula* Roth)、欧洲刺柏 (*Juniperus communis* L)、欧洲山杨 (*Populus tremula* L) 和欧洲花楸

(*Sorbus aucuparia* L.) 等。小孔异担子菌一般侵染云杉属 (*Picea* Dietr.) 树木, 但该菌在乌拉尔山和中国东北也危害冷杉属树木, 偶尔也危害其它树木。冷杉异担子菌主要寄生在冷杉属 (*Abies* Mill.) 树木上。

科学家们研究发现, 在欧洲中南部冷杉异担子菌对欧洲冷杉的近成熟人工林危害特别严重, 然而随着地理位置的变化, 此病害的症状也存在差异<sup>[25]</sup>: 在阿尔卑斯山区只有老熟寄主树木和树桩被侵染, 而在亚平宁北部, 很多活立木因此病菌造成的根腐而风折, 且病菌继续侵入树干造成树木内部腐烂, 在意大利南部该病害直接造成树木死亡<sup>[4, 26, 27]</sup>, 造成这种差异究竟是因为冷杉异担子菌遗传基因上的变化, 还是欧洲冷杉在不同地区其对病害的抵抗力有所变化, 目前还不得而知。有关异担子菌对树木的侵染机制和寄主抗病性方面的研究 Delatour et al 和 Karjainen et al 进行了全面总结<sup>[28, 29]</sup>。

#### 1.4 三种异担子菌的形态和分子生物学特征

原始多年异担子菌的孔口比小孔异担子菌的孔口要大, 前者为每毫米 2.0~3.5 个, 而后者为每毫米 3.0~4.5 个。另外原始多年异担子菌子实体上表面有一皮壳层, 而小孔异担子菌子实体的上表面有一绒毡层; 在子实体上表面加一滴水, 前者的子实体不吸收, 后者的子实体吸收<sup>[30]</sup>。冷杉异担子菌的形态介于原始多年异担子菌和小孔异担子菌之间, 但其孔口壁较厚, 因此其孔口比原始多年异担子菌的要小。

在培养性状上, 小孔异担子菌的双核菌丝菌落产生褐色斑, 而原始多年异担子菌的双核菌丝菌落通常不产生褐色斑, 一般呈黄色。冷杉异担子菌的双核菌丝菌落与小孔异担子菌的相似。

3种异担子菌尽管有很多不同, 但它们还是密切相关, 这也是过去人们将它们处理为同一种的原因, 因此对这 3个种差异的研究主要侧重于微观及分子水平。3种异担子菌单孢交配实验研究表明, 原始多年异担子菌分别与小孔异担子菌和冷杉异担子菌交配其融合率很低<sup>[31]</sup>, 而小孔异担子菌与冷杉异担子菌之间的融合率为 25%~75%<sup>[32, 33]</sup>。即使 3种之间杂交形成菌株, 其致病力远弱于亲本菌株。3种异担子菌之间的不育性, 是确立它们为 3个不同物种的最重要证据。

近年来, Harrington<sup>[20]</sup> 等人研究分析了异担子菌

的细胞核 DNA, 在染色体组范围内确定了三个主要谱系, 美洲 P 谱系, 欧洲 P 谱系和杉树类谱系 (包括北美 S 生物种和小孔异担子菌和冷杉异担子菌), 在杉树类谱系中发现北美 S 生物种、小孔异担子菌和冷杉异担子菌的 ITS 序列和 IGS 序列存在差异。

运用随机放大微卫星 (Random Amplified Microsatellite) 标志法分析异担子菌的基因变化发现, 小孔异担子菌、冷杉异担子菌和原始多年异担子菌的几个标志的染色体带型彼此不同, 是各自所特有的, 原始多年异担子菌具有最多的多态标志和最少的混合标志<sup>[22]</sup>。另外, 通过聚合酶链式反应 (PCR) 技术, 可以找到一条特殊的染色体带型, 从而确定异担子菌不同种之间的差异。

从上述研究结果可以发现, 原始多年异担子菌不论在分布、致病性方面, 还是分子生物学方面都表现出与小孔异担子菌和冷杉异担子菌有很大的差异; 而小孔异担子菌和冷杉异担子菌之间的亲缘关系更为接近。

## 2 防治干基腐朽病的研究

对异担子菌的防治研究已进行 60 余年, 到目前主要的防治方式有生物防治、化学防治和营林措施防治<sup>[34-36]</sup>。由于 3 种病原菌都可随病树的自然根系移植而传播到邻近的活树上, 或者通过孢子迅速占领新伐的树桩表面, 使树桩成为异担子菌侵染和传播的中转站。因此对该类病原菌引起的干基腐朽病的防治主要集中在对垂死树木树桩以及对健康树伐下的树桩的处理上。

### 2.1 生物防治

自然界中很多腐生真菌在相同生境条件下比异担子菌生长迅速, 能够侵占更多的营养物质和生态位, 从而可以抑制异担子菌这类病原菌的侵染和扩散<sup>[37]</sup>。

能够抑制异担子菌生长且用于生物防治的真菌主要有簇生垂幕菇 (*Hypohyma fasciculare* (Huds.) Quél.), 毯毛平革菌 (*Phanerochaete velutina* (DC) Pamasto), 大伏革菌 (*Phlebiopsis gigantea* (Fr.) Jülich Vuillan in a canadensis (Nees) Maire), 哈次木霉 (*Trichoderma harzianum* Rifai), 轮枝孢 (*Verticillium bulbillosum* W. Gams & Malla)。其中哈次木霉在一定程度上可以降低异担子菌的数量, 有效控制病原菌的扩散。大伏革菌具有最好的防治效果<sup>[38-40]</sup>, 该菌能够在新伐的树桩表面迅速生长, 并很快占有优

势,因而能有效抑制异担子菌对林木的侵染。另外接种该菌的孢子也可以将由异担子菌引起的干基腐朽高度控制在最低,并且能够控制病原菌的传播速率。目前,大伏革菌制剂已经商品化,其孢子悬浮液用于伐桩处理。研究者甚至可以将孢子悬浮液加到电锯链上,以便伐树时就同时接种伐桩,该方法已被许多国家用来防治异担子菌引起的干基腐朽病,在丹麦、瑞典、挪威和芬兰等国家对云杉、松树的防治已取得一定的效果。

## 2.2 化学防治

在化学防治中,杂酚油,10%、20%和30%的尿素,硼砂和氯化铜都可以用来处理已感染病原菌的树干基部,其中硼砂具有最显著的效果,能明显减少云杉干基部的真菌多样性<sup>[39]</sup>。

生物防治和化学防治的效果和持续性不同。如在已接种异担子菌的欧洲云杉上以大伏革菌和20%、30%的尿素进行对比处理研究,6个月后病原菌感染率分别为15% (大伏革菌),5% (30%尿素)和3% (20%尿素),未作任何处理的云杉干基的感染率为90%;12个月后,以大伏革菌处理的感染率已降低到5%,并且经过这种处理的树木周围感染率仅为7%~8%,而以化学方法处理并不能有效控制周围树木的感染。另外,大量使用化学物质进行防治,不利于生态环境的可持续健康发展,从长远来看,开发和使用更有效的生物制剂将是今后防治异担子菌的发展方向。

## 2.3 营林措施防治

由于异担子菌引起的针叶树根腐病主要发生在经营林分,因此营林措施对防治这类病害是很重要的。酸性和营养丰富及沙质土壤有利于异担子菌发生,因此要尽量避免在这样的立地条件的土地中造林。对感病的树种,特别是松树类,要避免营造纯林。对林分进行抚育时,最好在冬天进行,要特别注意对伐桩的处理。对采伐基地进行更新时,特别是以前有根腐病发生的基地,一定要对伐桩进行全面的清除和处理,防止它们成为新的侵染源。对枯倒木进行焚烧能够有效地减少侵染源。对已经发生根腐病的林分要适当缩短采伐期,Graber建议感病林分的采伐期可以比正常的林分减少5~10 a<sup>[41]</sup>。

对已发生异担子菌侵染树木并造成死亡的林分来说,要取得对病原菌有效地控制,一定要确保彻底处理好病源地所有的有机物质,如深埋和烧毁。有研究表明,在原病区即使伐掉所有病死树,移走树

桩,将地表面所有的凋落物深埋入坑中,盖上1 m厚的土层,留下了周围健康的松树,然后在处理后的地点种上树苗,但这些树苗和周围健康的树被逐年感染,最终又形成一个发病中心<sup>[42]</sup>。因此对发病中心的处理不但包括病树的所有枝干、落叶及树桩,也要移走周围看起来很健康的树木。

## 3 中国对异担子菌的研究

我国对异担子菌引起的针叶树根腐病的研究还比较落后,大部分文章和专著都报道我国的病原菌为广义的异担子菌<sup>[43]</sup>。作者在研究我国东北地区的木腐菌时,发现异担子菌在我国的寄主比在欧洲广泛,而且致病性很弱,不像欧洲那样造成严重的病害。1997年至1998年作者从我国东北地区的长白山分离到单孢菌株,并与欧洲的三种异担子菌进行了交配研究,结果表明我国东北地区的菌株完全不与原始多年异担子菌(*Heterobasidion annosum*)融合,而与冷杉异担子菌(*Heterobasidion abietinum*)部分融合,与小孔异担子菌(*Heterobasidion parviporum*)完全融合,从而证实了东北地区的异担子菌是小孔异担子菌<sup>[44]</sup>。

1999年作者对我国西南地区针叶林的根腐病进行了考察,在云南的丽江地区发现异担子菌普遍发生在针叶树上如冷杉属、云杉属、松属等树木上。根据实地检查,该菌在云南丽江地区天然林分中的致病力很弱,在附近的人工林中没有发现异担子菌。随后对该菌进行单孢分离,以云南的单孢菌株与欧洲的三种异担子菌进行交配,结果表明云南的异担子菌与原始多年异担子菌完全不融合,从而排除了原始多年异担子菌在我国西南地区分布的可能性。另外,一个有趣的结果是云南的多年异担子菌既与小孔异担子菌融合,也与冷杉异担子菌融合,且融合比率高达90%以上,这个结果使作者很难确定云南的异担子菌种类。进一步的研究结果表明云南的异担子菌与我国东北地区的小孔异担子菌完全融合,虽然云南的异担子菌与冷杉异担子菌能够交配,但在两个菌落的结合处通常形成拮抗黑线,且大多数为单向交配,这表明两者之间已经有了些生殖障碍,分子生物学研究的结果也证实云南的异担子菌与小孔异担子菌更接近,因此初步确定了我国西南地区的异担子菌是小孔异担子菌<sup>[45]</sup>。

## 4 讨论

真正的原始多年异担子菌在我国并没有分布,

我国东北和西南区的异担子菌均为小孔异担子菌。由于原始多年异担子菌和冷杉异担子菌在欧洲造成松属和冷杉属树木严重的根朽病害, 因此建议将原始异担子菌 (*Heterobasidion annosum* s. str.) 和冷杉异担子菌 (*H. abietinum*) 列为对外检疫病原菌。

### 参考文献:

- [1] Woodward S, Stenlid J, Karjalainen R, et al. [A] *Heterobasidion annosum*. Biology, Ecology, Impact and Control [C]. Oxon: CAB International, 1998: 539
- [2] Sinclair W A. Root and butt rot of conifers caused by *Fomes annosus* with special reference to inoculum and control of the disease in New York. Memoir No. 391, Cornell University Agriculture Experiment Station, New York State College of Agriculture [M]. Ithaca, New York, USA, 1964: 54
- [3] Wilson M. The host plants of *Fomes annosus* [J]. Trans. British Mycol Soc, 1927, 12: 147~149
- [4] Capretti P, Moriondo F. Danni in alcuni impianti di conifere associate alla presenza di *Heterobasidion annosum* [J]. Phytopath. Mediterranea, 1983, 22: 157~167
- [5] Filip G M, Morrison D J. North America [A]. In: Woodward S, Stenlid J, Karjalainen R, et al. *Heterobasidion annosum*. Biology, Ecology, Impact and Control [C]. Oxon: CAB International, 1998: 405~428
- [6] Korhonen K, Capretti P, Karjalainen R, et al. Distribution of *Heterobasidion annosum* intersterility groups in Europe [A]. In: Woodward S, Stenlid J, Karjalainen R, et al. *Heterobasidion annosum*. Biology, Ecology, Impact and Control [C]. Oxon: CAB International, 1998: 93~104
- [7] Hüttemann A, Woodward S. Historical aspects [A]. In: Woodward S, Stenlid J, Karjalainen R, et al. *Heterobasidion annosum*. Biology, Ecology, Impact and Control [C]. Oxon: CAB International, 1998: 1~25
- [8] Hartig T. Abhandlung über die Verwandelung der polycotyledonischen Pflanzenzelle in Pilz- und Schwammgebilde und die daraus hervorgehende sogenannte Fäulnis des Holzes [M]. Berlin: Lüdertz, 1833: 1~46
- [9] Fries E. System mycologium, sistens Fungorum ordines, genera et species hucusque cognitae, quas ad Norman methodi naturalis determinavit, disposuit atque descripsit [J]. Vol. 1. Sumptibus Emesti Mauritiij Gryphiswaldie, 1821: 520
- [10] Hartig T. Wichtige Krankheiten der Waldbäume. Beiträge zur mycologie und phytopathologie für botaniker und forstmänner [M]. Berlin: Julius Springer, 1874: 1~127
- [11] Karsten P A. Symbolae ad mycologiam Fennicam. 6 [J]. Acta Societatis pro Fauna et Flora Fennica, 1879, 5: 15~51
- [12] Karsten P A. Symbolae ad mycologiam Fennicam. 8 [J]. Acta Societatis pro Fauna et Flora Fennica Meddelanden, 1881, 6: 7~13
- [13] Bondaetsev A, Singer R. Zur Systematik der Polyporaceae [J]. Ann Mycol, 1941, 39: 43~65
- [14] Brefeld O. Untersuchungen aus dem Gesamtgebiet der Mykologie [J]. Basidiomyceten 3. Autobasidiomyceten und die Begründung des natürlichen Systems der Pilze, 1888, Heft 8: 1~305
- [15] Korhonen K. Intersterility groups of *Heterobasidion annosum*. Commun [J]. Inst. For. Fenn, 1978, 94(6): 1~25
- [16] Capretti P, Korhonen K, Mugnoli L, et al. An intersterility group of *Heterobasidion annosum* specialised to *Abies alba* [J]. European J. For. Path., 1990, 26: 231~240
- [17] Niemelä T, Korhonen K. Taxonomy of the genus *Heterobasidion* [A]. In: Woodward S, Stenlid J, Karjalainen R, et al. *Heterobasidion annosum*. Biology, Ecology, Impact and Control [C]. Oxon: CAB International, 1998: 27~33
- [18] Korhonen K, Stenlid J. Biology of *Heterobasidion annosum* [A]. In: Woodward S, Stenlid J, Karjalainen R, et al. *Heterobasidion annosum*. Biology, Ecology, Impact and Control [C]. Oxon: CAB International, 1998: 43~70
- [19] Kasuga T. Molecular probes for identification of intersterility groups of the wood rot fungus *Heterobasidion annosum*. PhD thesis [M]. University of Aberdeen, Aberdeen, UK, 1995
- [20] Harrington T C, Stenlid J, Korhonen K. Evolution in the genus *Heterobasidion* [A]. In: Root and Butt Rots. Ninth International Conference [C]. Carcans, France, Aug. 31~Sept. 7, 1997. Ed. by Delatour C., Guillaumin J. J., Lung-Escarinant B., et al. NRA Editions, Les Colloques, 1998, 89: 63~74
- [21] Wingfield B G, Harrington T C, Stenlid J. A simple method for detection of mitochondrial DNA polymorphisms [J]. Fung. Genet. Newsletter, 1996, 43: 56~60
- [22] Vainio E, J. Hantula J. Variation of RAM markers within the intersterility groups of *Heterobasidion annosum* in Europe [J]. European J. For. Path., 1999, 29: 231~246
- [23] Cunningham G H. Polyporaceae of New Zealand [J]. New Zealand Dept. Sci. Industr. Res. Bull., 1965, 164: 1~304
- [24] Buchanan P K. A new species of *Heterobasidion* (Polyporaceae) from Australasia [J]. Mycotaxon, 1988, 32: 325~337
- [25] Capretti P, Goggoli V, Mugnoli L. Intersterility groups of *Heterobasidion annosum* in Italy: distribution, hosts and pathogenicity tests [A]. In: Proc. 8th Int. Conf. on Root and Butt Rots [C]. Umeå, Sweden and Haikka, Finland, Aug. 9~16, 1993. Ed. by Johansson M., Stenlid J., Uppsala: Swed. Univ. Agric. Sci., 1994: 218~223
- [26] Luisi N, Sicoli G. Una grave moria di Abete bianco associata a *Heterobasidion annosum* in Basilicata [J]. L' Italia Forestale e Montana, 1993, 48: 83~92
- [27] Bazzanti G P, Capretti P. Morie nelle abetine del Monte Amiata associate ad *Heterobasidion annosum* [J]. Montie Boschie, 1996, 6: 24~28
- [28] Delatour C, Von Weissenberg K, Dimitri L. Host resistance [A]. In: Woodward S, Stenlid J, Karjalainen R, et al. *Heterobasidion annosum*. Biology, Ecology, Impact and Control [C]. Oxon: CAB International, 1998: 143~166
- [29] Karjalainen R, Emst D, Woodward S. Molecular biology of host defence [A]. In: Woodward S, Stenlid J, Karjalainen R, et al.

- Heterobasidium annosum*. Biology, Ecology, Impact and Control [C]. Oxon: CAB International, 1998: 195~212
- [30] Niemelä T. Guide to the polypores of Finland [J]. 11<sup>th</sup> revised edition. Bot Bull Univ. Helsinki, 1998: 160: 1~134
- [31] Stenlid J, Karjalainen R, Partal intersterility in *Heterobasidium annosum* [J]. Mycol Res, 1991, 95: 1153~1159
- [32] Korhonen K, Bobko I, Hanso S, et al. Vasilauškas A. Intersterility groups of *Heterobasidium annosum* in some spruce and pine stands in Byelorussia, Lithuania and Estonia [J]. Eur J For Path, 1992: 22: 384~391
- [33] Korhonen K, Fedorov N I, LaPorta N, et al. *Abies sibirica* in the Ural region is attacked by the S type of *Heterobasidium annosum* [J]. Eur J For Path, 1997, 27: 273~281
- [34] Holdenrieder O, Greig B JW. Biological methods of control [A]. In: Woodward S, Stenlid J, Karjalainen R, et al. *Heterobasidium annosum*. Biology, Ecology, Impact and Control [C]. Oxon: CAB International, 1998: 235~258
- [35] Korhonen K, Delatour C, Greig B JW, et al. Silvicultural control [A]. In: Woodward S, Stenlid J, Karjalainen R, et al. *Heterobasidium annosum*. Biology, Ecology, Impact and Control [C]. Oxon: CAB International, 1998: 283~314
- [36] Pratt JE, Johansson M, Hüttemann A. Chemical control of *Heterobasidium annosum* [A]. In: Woodward S, Stenlid J, Karjalainen R, et al. *Heterobasidium annosum*. Biology, Ecology, Impact and Control [C]. Oxon: CAB International, 1998: 259~282
- [37] Highley T L, Ricard J. Antagonism of *Trichodema* spp. and *Gliocladium virens* against wood decay fungi [J]. Mater Org (Berl), 1988, 23: 157~170
- [38] Skopec G, Trigonis L, Luisi N, et al. Preliminary results using biological control against *Heterobasidium annosum* on silver fir in southern Italy [A]. In: Proc. 10<sup>th</sup> Int Conf on Root and Butt Rots [C]. Quebec, Canada, Sept 16~22, 2001. ed by Laflamme G., Bérubé J A., Bussières G., Quebec Laurentian Forestry Centre, 2001: 211~215
- [39] Varese G C, Gonthier P, Nicolotti G. Impact of biological and chemical treatments against *Heterobasidium annosum* on non-target micro-organisms [A]. In: Proc. 10<sup>th</sup> Int Conf on Root and Butt Rots [C]. Quebec, Canada, Sept 16~22, 2001. Ed by Laflamme G., Bérubé J A., Bussières G., Quebec Laurentian Forestry Centre, 2001: 145~147
- [40] Pettersson M, Rönnberg J. Growth of inoculated *Heterobasidium annosum* in roots of *Picea abies*—effects of thinning and stump treatment with *Phlebiopsis gigantea* [A]. In: Proc. 10<sup>th</sup> Int Conf on Root and Butt Rots [C]. Quebec, Canada, Sept 16~22, 2001. Ed. by Laflamme G., Bérubé J A., Bussières G., Quebec Laurentian Forestry Centre, 2001: 155~159
- [41] Graber D. Die Fichtenkemmule in der Nordschweiz. Schaden aus ökologische Zusammenhänge und Waldbauliche Massnahmen [J]. Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen, 1994: 145: 905~925
- [42] Laflamme G, Blais R, Bussières G. Results of *Heterobasidium annosum* eradication performed in 1993~94 in two red pine plantations [A]. In: Proc. 10<sup>th</sup> Int Conf on Root and Butt Rots [C]. Quebec, Canada, Sept 16~22, 2001. Ed. by Laflamme G., Bérubé J A., Bussières G., Quebec Laurentian Forestry Centre, 2001: 226
- [43] 袁嗣令. 中国乔、灌木病害 [M]. 北京: 科学出版社, 1997
- [44] Dai Y C, Korhonen K. *Heterobasidium annosum* group S identified in north-east China [J]. European J For Path, 1999, 29: 273~279
- [45] Dai Y C, Vaino E, Hantula J, et al. Investigations on the *Heterobasidium annosum* complex in central and eastern Asia with the aid of mating tests and DNA fingerprintings [J]. For Path, 2003, 33: 269~286