

СНИЖЕНИЕ УСТОЙЧИВОСТИ ХВОЙНЫХ ЛЕСОВ СИБИРИ К КОРНЕВЫМ ПАТОГЕНАМ В РЕЗУЛЬТАТЕ СОВРЕМЕННОГО УВЕЛИЧЕНИЯ ТЕМПЕРАТУРЫ ПРИЗЕМНОГО СЛОЯ ВОЗДУХА И ПОЧВЫ

И.Н. Павлов¹, О.А. Барабанова¹, С.С. Кулаков¹, В.В. Еремин², А.А. Агеев¹,
Л.С. Евдокимова¹, И.В. Ромашкин¹, А.А. Коротков¹, Т.В. Еремина³

¹ГОУ ВПО «Сибирский государственный технологический университет»
660049 Красноярск, пр. Мира, 82 e-mail: forester24@mail.ru

²Среднесибирское межрегиональное территориальное управление федеральной службы
по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды,
660049 Красноярск, ул. Сурикова, 28

³ГОУ ВПО «Красноярский государственный педагогический университет им. В.П. Астафьева»
660049 Красноярск, ул. Ады Лебедевой, 89

Установлено, что одной из причин активизации патогенных свойств возбудителей корневых гнилей (в первую очередь *Armillaria mellea* s.l.) ведущее к массовому куртинному усыханию хвойных лесов на юге Сибири является опережающий рост температуры почвы в сравнении с температурой приземного слоя воздуха. Температурные условия в почве становятся благоприятнее для роста мицелия в течение всего более продолжительного вегетационного периода. В осенний период, в то время как в почве сохраняются условия для успешного роста корневых патогенов, крона деревьев и ствол находятся при температуре, затрудняющей действие защитных механизмов (в т.ч. смолывыделение) в ответ на внедрение *Armillaria mellea* s.l. и *Heterobasidion annosum* s.l.

Ключевые слова: куртинное усыхание лесов, температура почвы, *Armillaria mellea* s.l., изменение климата

Ground temperature increase, which happens faster than air temperature increase, is considered to be one of the causes that promote root rot diseases (and first of all, *Armillaria mellea* s.l.) resulting in massive conifer forest decline in South Siberia. Temperature soil condition becomes more favorable for mycelium growth for a longer vegetative period. In autumn, while soil conditions are still favorable for root pathogen growth, the tree crown and trunk are in lower temperature, which negatively affects the protection mechanisms (including secretion of soft resin) against *Armillaria mellea* s.l. and *Heterobasidion annosum* s.l. invasion.

Key words: forest decline, ground temperature, *Armillaria mellea* s.l., climate change

ВВЕДЕНИЕ

В последние два десятилетия хвойные леса юга Сибири оказались подвержены значительному куртинному усыханию, не отмечаемому ранее. Этиология усыхания имеет чрезвычайно сложный характер. Однако, в качестве основной причины было установлено патогенное действие возбудителей корневых гнилей (*Armillaria mellea* s.l., *Heterobasidion annosum* s.l., *Phellinus sulphurascens* Pilat.) на фоне снижения биологической устойчивости хвойных деревьев (Павлов и др., 2009), вызванного недостаточным увлажнением в отдельные периоды, неблагоприятным температурным режимом, техногенным загрязнением воздуха и другими видами антропогенного воздействия.

Отмечаемые глобальные климатические изменения (Обзор состояния и тенденций изменения климата России, 2010; <http://data.giss.nasa.gov/gistemp>) безусловно оказывают влияние на выявленные процессы. На рисунке 1 показаны средние годовые аномалии температуры приземного воздуха для регионов России. Аномалии рассчитаны как отклонения от среднего 1961-1990 гг. Сглаженная кривая получена 11-

летним скользящим осреднением. Линейный тренд проведен по данным за 1976-2009 гг. Для корневых губки, опенка и др. грибов, вызывающих куртинное усыхание, наряду с увеличением продолжительности вегетационного периода, более благоприятными условиями для зимовки, также формируются оптимальные условия для роста их вирулентности и агрессивности.

Нами было сделано предположение о том, что рост приземной температуры воздуха меняет сформированную в процессе длительного сосуществования «притертость» друг к другу хвойных деревьев и возбудителей корневых гнилей, обеспечивающую их длительное сосуществование. При формировании устойчивости биоценоза определяющим является закон полноты составляющих (Реймерс, 1994), утверждающий, что число функциональных составляющих системы и связей между ними должно быть оптимальным – без недостатка или избытка, в зависимости от условий среды или типа системы. Однако это не должно быть механическим сложением составляющих. Р. Риклефсом (1979) сформулирован один из основных экологических принципов – эффективность сообщества и его стабильность возрастают прямо пропорционально той степени, с которой составляющие его популяции в процессе эволюции приспособились друг к другу.

Сложение и эволюция ценозов происходят на основе готовых элементов, однако в длительном интервале времени эти биосистемы начинают формироваться на основе «эволюции многих эволюций» - изменений популяций, пищевых сетей, сообществ (сингузий и консорциев), биоценозов в целом (Реймерс, 1994). При условии, если стабильность и пространственное разнообразие экосистемы достаточны для установления взаимных адаптаций, отрицательные взаимодействия со временем ослабевают (Одум, 1986). Известен эксперимент, в котором сильные колебания численности

в системе паразит – хозяин возникают в случае, когда хозяина (комнатную муху) и паразита (осу) впервые вместе помещают в замкнутую систему. В случае если сообщество создавали из особей, ранее на протяжении двух лет совместно существовавших в культуре, где их численность подвергалась значительным колебаниям, то оказалось, что у них посредством отбора выработался экологический гомеостаз, обеспечивающий их сосуществование при значительно более стабильном равновесии (Pimentel, Stone, 1968).

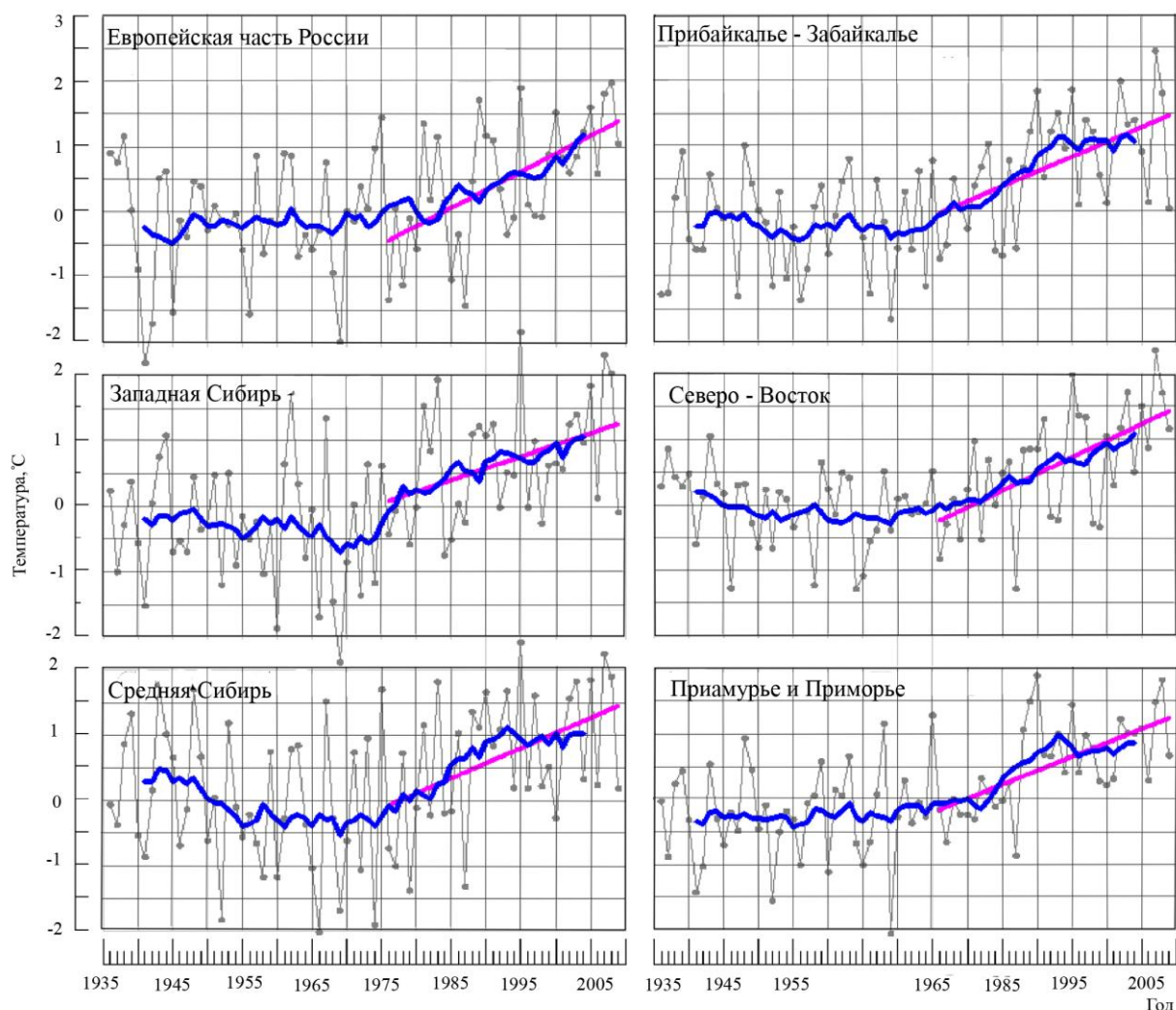


Рисунок 1 - Средние годовые аномалии температуры приземного воздуха (°C) для регионов России, 1936-2009 гг. (Обзор состояния и загрязнения окружающей среды в Российской Федерации, 2010)

Устойчивые климатические изменения, благоприятные для развития корневых патогенов, совсем не обязательно должны привести к полному уничтожению хвойных лесов. Конечно, изменится их состав, возрастная структура, что потребует соответствующих изменений и хозяйственных мероприятий (заготовка древесины, лесовосстановление, противопожарное обустройство). Полная гибель древесных растений невыгодна патогенным грибам, так как это лишит их кормовой базы.

Существующие механизмы, предотвращающие разрушение системы «хозяин-паразит», выработаны в процессе длительной эволюции. Известен пример

естественного отбора на понижение вирулентности. Так, сразу после интродукции миксоматоза в Австралию для борьбы с завезенными туда кроликами вирус убивал животных в течение нескольких дней (Levin, Pimentel, 1981). Затем вирулентный штамм был вытеснен менее вирулентным. Так как авирулентные штаммы разрушали свой ресурс не так быстро, как вирулентные, то их становилось все больше и больше, и они распространялись шире (Одум, 1986).

Для экосистем бореальных лесов предполагается, что влияние климатических изменений будет опосредовано в изменениях частоты пожаров, вспышек массового размножения вредителей, динамики прогалин

(Bergeron et al., 1998). Потенциальная опасность для сосновых лесов от сосновой пяденицы в ряде районов Центральной Сибири возникает уже при повышении температуры на 2-4 °C (Исаев и др., 1999).

Связь корневых патогенов с изменением температуры и влажности среды достаточно велика (Shaw, Kile, 1991; *Heterobasidion annosum*, 1998). Оптимальными температурами для роста мицелия опенка являются 19-25 °C (Соколов, 1964; Shaw, Kile, 1991). При культивировании на агаре оптимальная температура для роста выше и достигает 28 °C (Rishbeth, 1978).

Для роста и развития ризоморф температурный оптимум понижается и ограничивается 17,6-24,2 °C (Соколов, 1964), 22 °C (Rishbeth, 1968). Ниже 11 °C и выше 25 °C их рост очень слабый, а при температуре ниже 5 °C и выше 35 °C рост полностью прекращается. В идентичных условиях ризоморфы растут в 13 раз быстрее мицелия (Rishbeth, 1968). Скорость распространения ризоморф в верхнем слое почвы может превышать один метр в год (Redfern, 1973).

Более северные европейские виды *A. borealis*, *A. cepistipes*, *A. ostoyae* имеют более низкий температурный оптимум, чем южные (из низких широт) виды *A. gallica* и *A. mellea* (Guillaumin et al., 1989). Можно сделать предположение о большей устойчивости сибирских штаммов опенка к низким температурам. Но это требует дополнительных исследований.

Корневая губка менее чувствительна к воздействию низких температур. Рост мицелия начинается при температуре 0-2 °C, оптимальным является 22-28 °C (несколько выше, чем у опенка); рост прекращается при температуре 32-37 °C; грибы погибают в течение двух часов при 38-45 °C (Courtois, 1972, 1973; Негруцкий, 1973, 1986; Schwantes et al., 1976). При температуре среды 12 °C рост мицелия составляет только 50 % от роста при оптимальной температуре (Roll-Hansen, 1940), при 8 °C – около 21 % (Cowling, Kelman, 1964).

Мицелий корневой губки способен переносить чрезвычайно низкие температуры (до -270 °C) без потери жизнеспособности и поэтому причина гибели, очевидно, будет заключаться не в абсолютном значении низких температур, а в длительности периода их воздействия (Негруцкий, 1986). При продолжительном действии низких температур питательная среда становится недоступной для усвоения, и гриб погибает после израсходования запасных питательных веществ.

В отличие от опенка, для корневой губки из холодных и теплых мест произрастания до настоящего времени не найдено больших региональных отличий по отношению к температурным условиям роста (*Heterobasidion annosum*, 1998). Не менее важным для корневой губки является и влажность субстрата. Нижний порог влажности, необходимой для развития гриба, находится в пределах 20 % (Негруцкий, 1973).

Исходя из выше приведенных фактов можно заключить, что даже незначительные изменения климата окажут определяющее влияние на состоя-

ние хвойных ценозов, особенно произрастающих в экотоне лес-степь.

СМОЛОВЫДЕЛЕНИЕ КАК ЗАЩИТНАЯ РЕАКЦИЯ ХВОЙНЫХ ДЕРЕВЬЕВ

Важной защитной реакцией хвойных деревьев является смоловыделение. Отмечается устойчивость стволов сосен высокой смолопродуктивности к паразитам и дереворазрушающим грибам. Так, из 10 обследуемых пар деревьев низкой и высокой смолопродуктивности у первых четыре были поражены корневой губкой, тогда как все 10 деревьев высокой смолопродуктивности были совершенно здоровы (Шульгин, 1973). Обследование сосен высокой смолопродуктивности выявило большую устойчивость их крон против насекомых, повреждающих побеги. У деревьев низкой смолопродуктивности встречались кроны с массовым повреждением побегов сосновыми лубоедами (Проказин, 1959). Это вызывало частую смену порядков ветвления центральной и боковых осей, в результате чего кроны приобрели густой как бы декоративный вид. У сосен высокой смолопродуктивности таких повреждений не обнаружено.

У отдельных экземпляров сосны обыкновенной, устойчивых к корневой губке, характерно повышенное содержание Δ^3 -карена в эфирном масле хвои (Максимов, 2004), несмотря на то, что исследуемые деревья практически не отличаются по смолопродуктивности. Другие результаты получены в работе А.А. Высоцкого (2002). Установлено, что количество Δ^3 -карена не определяет устойчивость деревьев к патогену. При этом влияние на рост и жизнедеятельность мицелия гриба оказывает живица с естественными композициями монотерпенов, и чем большее количество ее способно выделить дерево, тем успешнее оно противостоит воздействию корневой губки.

Смолопродуктивность не является абсолютно неизменным показателем вида хвойного дерева. Она зависит от целого комплекса экзогенных и эндогенных факторов (бонитет, тип леса, полнота, возраст, метеорологические условия года и др.)

В практике добычи пихтовой живицы установлено, что наиболее пригодны для эксплуатации древостои, произрастающие на сухих почвах, с полнотой не более 0,6 (Трейнис, 1961). Следует отметить, что все найденные нами очаги куртинного усыхания располагались в высокополнотных пихтово-кедровых лесах.

Система смоляных ходов первичной коры, определяющая смолоносность пихты, сохраняется до 80-летнего возраста (Трейнис, 1961). Возможно, это является одной из причин снижения устойчивости спелых и перестойных пихтовых древостоев к ко-невым патогенам.

По данным Ю.Н. Ильичева (1999) абсолютная смолопродуктивность кедровых насаждений тесно и прямо связана с классами бонитетов. Колебания внутри классов бонитета не превышают 12 % , а в

большинстве случаев составляют 5-10 %. Разница в смоловыделении высоко- и низкосмолопродуктивных насаждений достигает 300 %.

Выход живицы по типам леса изменяется в зависимости от метеорологических условий года (Ключников, Волков, 2009). В сухой год в типе бор-черничник выход живицы выше, чем в брусничнике. Дождливом летом с избыточным увлажнением почвы, наоборот, выход живицы больше в типе бор-брусничник, занимающем преимущественно возвышенные места. Чем выше класс бонитета и меньше полнота, тем больше диаметр дерева, богаче крона и выше смолопродуктивность. Оптимальная для подсочки полнота, как показала практика производства, находится в пределах 0,5 - 0,8 (Ключников, Волков, 2009).

Чистые сосновые древостои обычно произрастают на более бедных почвах, поэтому и смолопродуктивность их ниже, чем смешанных насаждений (Ключников, Волков, 2009). В целом с улучшением условий произрастания смолопродуктивность повышается (Ильичев, 1999). В условиях засухи и дефицита азота в почве интенсивность смоловыделения значительно уменьшается (Гримальский, 1971).

Температура воздуха и влажность почвы в решающей степени влияют на смолопродуктивность древостоев. При этом их влияние является глубоко сопряженным. Так, например, районы лесостепи, характеризующиеся высокими летними температурами, повышенной транспирацией и малым количеством осадков, несмотря на высокую энергию фотосинтеза, благоприятствующую смолообразованию, обуславливают напряженный водный режим, ограничивающий смолопродуктивность (Трейнис, 1961). В то же время, в северной зоне хвойных лесов относительно низкие температуры и обильные осадки, при пониженной энергии фотосинтеза, создают благоприятные условия увлажнения и возможность более интенсивного подсаживания.

При температуре заболони ниже 4-5° живица на поверхности среза не выделяется (Ключников, Волков, 2009). Систематические подновки, дающие устойчивое смоловыделение начинают наносить при установлении среднесуточной температуры воздуха не менее 7-8°.

Исследованиями установлена связь выхода живицы по месяцам сезона и за сезон в целом со среднемесячной температурой воздуха и суммой осадков. Повышение или снижение среднемесячной или среднесезонной (июнь, июль, август) температуры воздуха на 1-2°С от средних многолетних приводит к увеличению или к уменьшению выхода живицы в этом месяце или сезона на 15-25 % по сравнению со средним многолетним выходом живицы за эти периоды (Ярунов, 1988). Так, наиболее высокие результаты выхода живицы сосны обыкновенной в течение сезона в Приангарье наблюдаются в июле и первой половине августа (Рябов, 1984). В более благоприятных условиях влияние температуры оказывается наиболее значимым (рис. 2).

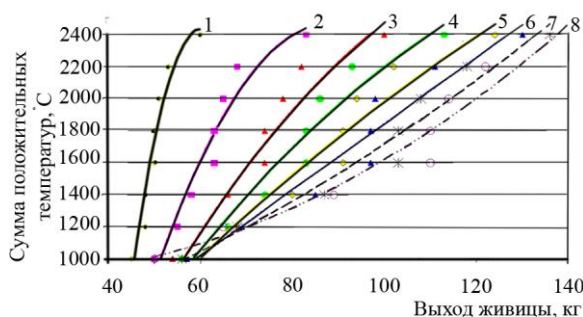


Рисунок 2 - Выход живицы с заподсоченных сосновых насаждений разного бонитета смолопродуктивности (1-8) в среднем за 10 лет (по данным В.П. Рябова, 1984)

Колебания температуры воздуха в течение суток от 18,5°С до 21,2°С (рис. 3) не сказываются на динамике смоловыделения (Ярунов, 1988). При снижении температуры воздуха в течение суток ниже 14 °С интенсивность смоловыделения с ранения значительно замедляется и при температуре ниже 7°С почти прекращается. С дальнейшим повышением температуры воздуха смоловыделение восстанавливается и скорость его заметно возрастает.

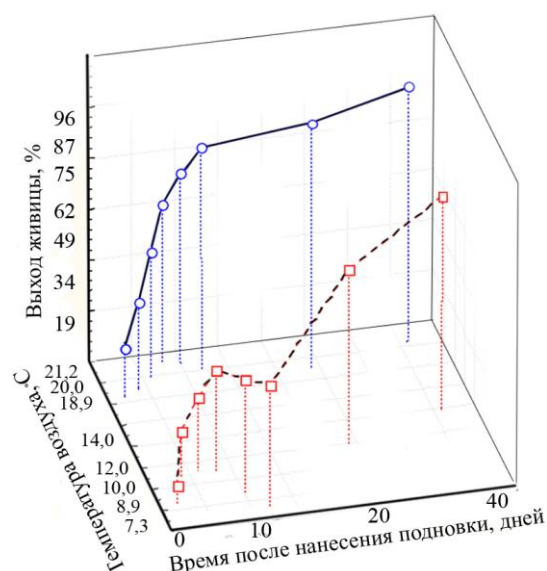


Рисунок 3 - Динамика выхода живицы сосны обыкновенной при различных суточных температурах (по данным А.С. Ярунова, 1988)

ИЗМЕНЕНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ ВОЗДУХА И ПОЧВЫ В РАЙОНАХ МАССОВОГО КУРТИННОГО УСУХАНИЯ ХВОЙНЫХ ЛЕСОВ

Наряду с установленным устойчивым трендом увеличения температуры приземного слоя воздуха в последние два-три десятилетия, рост температуры почвы на глубине 0,2 и 0,4 м в ряде случаев происходит более интенсивно (рис. 4). В некоторые года разница температур (почва - приземный слой воздуха) может достигать более 3°С в сентябре и более 8°С в октябре.

Снижение температуры воздуха ниже 7°С сопровождается почти полным прекращением выделения живицы при механических повреждениях (например,

от воздействия ветра), а также в ответ на внедрение возбудителей корневых гнилей. При этом для корневых патогенов температурные условия в почве остаются благоприятными для роста. Увеличивается продолжительность их вегетационного периода, что увеличивает вероятность не только успешного преодоления защитных механизмов дерева, но и обеспечивает благоприятную зимовку мицелия.

Для Минусинских ленточных боров характерны сходные закономерности (рис. 4, V-VIII). Выделяется температурный режим мая. В отличие от условий Красноярска более благоприятные условия для роста и развития корневых патогенов начинают формироваться уже в мае. Разница между температурой приземного слоя воздуха и в почве на глубине 0,2 м достигает более 3°C.

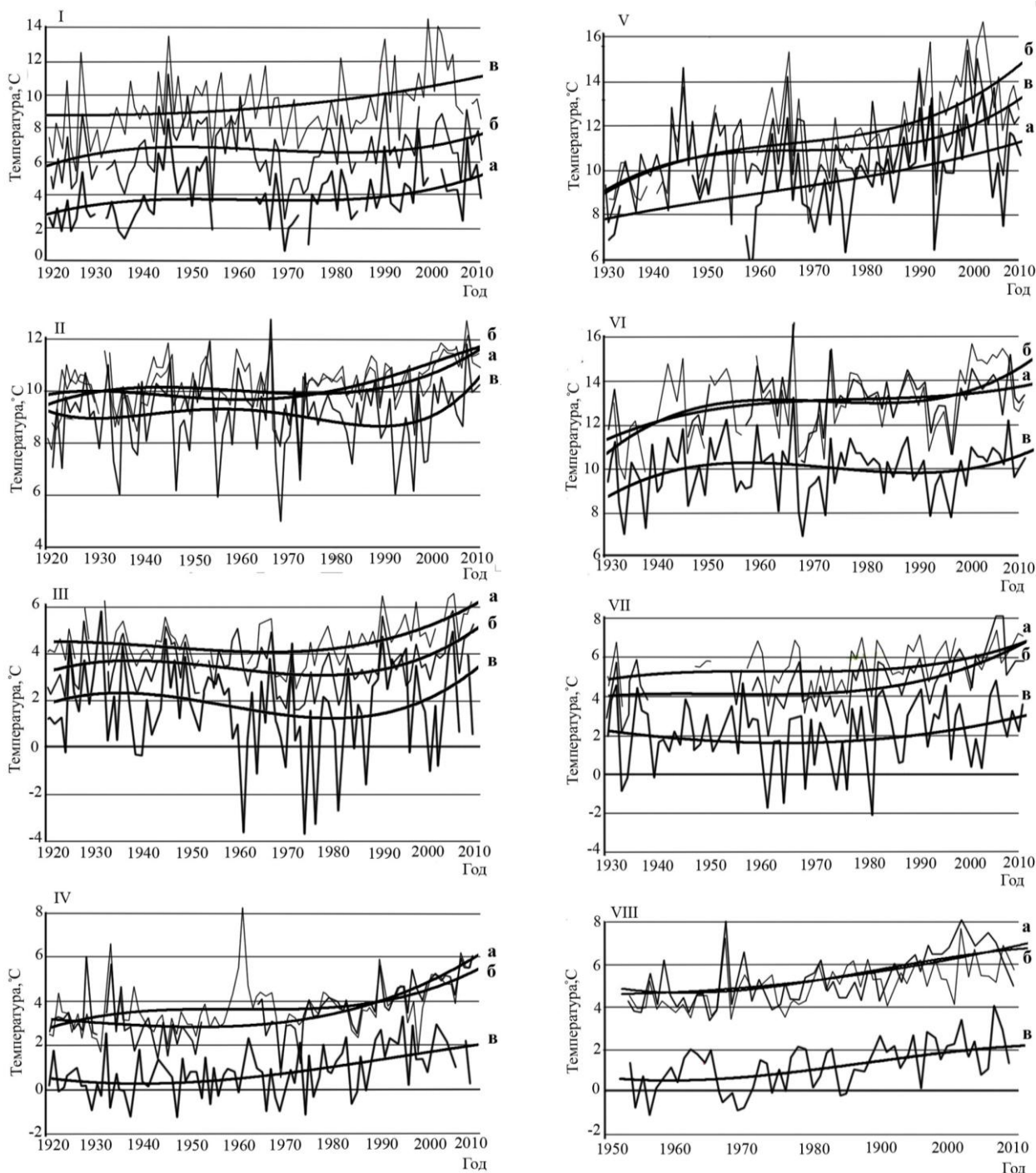


Рисунок 4 - Динамика средних значений температуры в мае (I, V) сентябре (II, VI), октябре (III, VII), за весь год (IV, VIII) в почве на глубине 0,4 м (а); 0,2 м (б); в приземном слое воздуха (в) (по данным Среднесибирского УГМС: станции Опытное поле, г. Красноярск (I-IV); станция г. Минусинск (V-VIII))

ВЫВОДЫ

1. Куртинное усыхание хвойных лесов юга Сибири в последние два десятилетия вызвано патогенным действием возбудителей корневых гнилей (*Armillaria mellea* s.l., *Heterobasidion annosum* s.l., *Phellinus sulphurascens* Pilat.) на фоне снижения биологической устойчивости хвойных деревьев из-за недостаточного увлажнения в отдельные периоды, неблагоприятного температурного режима, техногенного загрязнения воздуха и других видов антропогенного воздействия.

2. Смоловыделение является важной защитной реакцией хвойных деревьев, в частности, против корневых патогенов и ксилофагов.

3. Вероятность возникновения очагов усыхания выше в высокополнотных древостоях на более бедных почвах. В данных условиях смолопродуктивность хвойных деревьев ниже, что также является одной из причин пониженной устойчивости хвойных ценозов.

4. Одной из причин образования очагов усыхания в спелых древостоях пихты сибирской в результате патогенного воздействия *A. mellea* s.l., при сохранении жизнеспособности подроста является то, что система смоляных ходов первичной коры у пихты по данным А.М. Трейниса (1961) сохраняется лишь до 80-летнего возраста.

5. Установлен устойчивый тренд увеличения температуры приземного слоя воздуха в последние два-три десятилетия для районов массового куртинного усыхания хвойных древостоев.

6. Рост температуры почвы на глубине 0,2 и 0,4 м происходит более интенсивно (в сравнении с температурой приземного слоя воздуха). В некоторые года разница с температурой воздуха может быть более 3⁰С в сентябре и более 8⁰С в октябре.

7. В осенний период, когда снижение температуры воздуха ведет к почти полному прекращению выделения живицы при механических повреждениях (например, от воздействия ветра), а также в ответ на внедрение корневых патогенов, температурные условия в почве остаются благоприятными для роста мицелия и обеспечивают успешное преодоление защитных механизмов дерева возбудителями корневых гнилей.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Высоцкий, А.А. Селекция сосны обыкновенной на смолопродуктивность и рекомендации по созданию насаждений целевого назначения: автореф. дис... д-ра с.-х. наук / А.А. Высоцкий – Брянск, 2002. – 38 с.
- Гримальский, В.И. Устойчивость сосновых насаждений против хвоерывающих вредителей / В.И. Гримальский. – М.: Лесная пром-сть, 1971. – 136 с.
- Ильичев, Ю.Н. Селекция кедра сибирского на смолопродуктивность / Ю.Н. Ильичев. – Новосибирск: Наука, 1999. – 144с.
- Исаев, А.С. Оценка характера взаимодействий "лес-насекомые" в лесах бореальной зоны в ходе возможных климатических изменений / А.С. Исаев [и др.] //Лесоведение. – 1999. - № 6. - С. 39-44.
- Ключников, Л.Ю. Подсочка леса / Л.Ю. Ключников, С.Н. Волков. – М.: ГОУ ВПО МГУЛ, 2009. – 220 с.
- Максимов, В.М. Популяционная структура *Pinus sylvestris* L. (Pinaceae) по составу монотерпенов в среднерусской лесостепи: автореферат дис. ... д-ра с.-х. наук / В.М. Максимов. – Воронеж, 2004. – 47 с.
- Негрусский, С.Ф. Корневая губка / С.Ф. Негрусский. – М.: Агропромиздат, 1986, — 196 с.
- Негрусский, С.Ф. Корневая губка / С.Ф. Негрусский. — М.: Лесная промышленность, 1973, — 200 с.
- Обзор состояния и загрязнения окружающей среды в Российской Федерации за 2009 г. - М.: Росгидромет, 2010. – 177 с.
- Обзор состояния и тенденций изменения климата России. – М.: Институт Глобального Климата и Экологии., 2010. – 29 с.
- Одум, Ю.П. Экология / Ю.П. Одум. – М.: Мир, – 1986. - Т. 2. - 376 с
- Павлов, И.Н. Основная причина массового усыхания пихтово-кедровых лесов в горах Восточного Саяна – корневые патогены /И.Н. Павлов [и др.] //Хвойные бореальной зоны. – 2009. –Т. 26. - № 1. –С. 33-41.
- Проказин, Е.П. Селекция смолопродуктивных форм сосны обыкновенной / Е.П. Проказин // Опыт и достижения по селекции древесных пород. - М.: 1959. - вып. 38. – С. 125-183
- Реймерс, Н.Ф. Экология (теории, законы, правила, принципы и гипотезы) / Н.Ф. Реймерс. – М.: Россия Молодая, 1994. – 367 с.
- Риклефс, Р. Основы общей экологии / Р. Риклефс. – М.: Мир, 1979. -424 с.
- Рябов, П.Р. Теория и практика подсочки леса / П.Р. Рябов. – М.: Лесн. Пром-сть, 1984. – 248 с.
- Соколов, Д.В. Корневая гниль от опенка и борьба с ней / Д.В. Соколов. – М.: Лесная промышленность. – 1964. – 183 с.
- Трейнис, А.М. Подсочка леса / А.М. Трейнис. – М.: Гослесбумиздат. – 1961. – 336 с.
- Ярунов, А.С. Лесоводственно-экологические и технологические основы подсочки сосны обыкновенной [текст]: дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.03 / А.С. Ярунов. – М.: 1988.- 18 с.
- Bergeron Y., Engelmark O., Harvey B., Morin H., Sirois L. Key issues in disturbance dynamics in boreal forests: Introduction / Y. Bergeron // J. Veget. Sci. - 1998. - 9, № 4. - P.464-468.
- Courtois, H. Influence of site factors on the germination of *Fomes annosus* / H. Courtois // European Journal of Forest Pathology. – 1972. - № 2. – P. 152-171.
- Courtois, H. Influence of temperature, light and other factors on the mycelial growth of *Fomes annosus* / H. Courtois // Angewandte Botanik. – 1973. - № 47. – P. 141-158.
- Cowling, E.B. Influence of temperature on growth of *Fomes annosus* isolates / E.B. Cowling, A. Kelman // Phytopathology. – 1964. - № 54. – P. 373-378.
- Guillaumin, J.J. *Armillaria* species in the northern temperate hemisphere / J.J. Guillaumin, C. Mohammed, S. Berthelay // In: Morrison, D.J., ed. Proceedings of the 7th international conference on root and butt rots; Vernon and Victoria, BC. Victoria, BC: International Union of Forestry Research Organization. August, 1988. – Victoria. – 1988. – P. 27-43.
- Heterobasidion annosum*: biology, ecology, impact and control /Edited by S. Woodward et al. CAB International, Wallingford, UK. -1998. - 590 p.
- Levin S., Pimentel D. Selection of intermediate rates of increase in parasite-host system // Am. Nat., 1981. -№ 117. – P. 308-315.
- Pimentel D., Stone F. A. Evolution and population ecology of parasite-host system // Can. Entomol., 1968. -№ 100. – P. 655-662.

- Rishbeth, J. Effects of soil temperature and atmosphere on growth of *Armillaria rhizomorphs* / J. Rishbeth // Transactions of the British Mycological Society. – 1978. – № 70. – P. 213-220.
- Rishbeth, J. The growth rate of *Armillaria mellea* / J. Rishbeth // Transactions of the British Mycological Society. – 1968. – № 51. – P. 575-586.
- Roll-Hansen, E. (1940) Undersokelser over *Polyporus annosus* Fr. saerlig med henblikk pa dens forekomst i Det sonnafjelske Norge / E. Roll-Hansen // Meddelelser fradet Norske Skogforsoksvesen. – 1940. – NR 24. – № 7 (I). – P. 1-100.
- Schwantes, H.O., Courtois, H. and Ahrberg, H.E. Okologie und Physiologie von *Fomes annosus*. In: Der Wurzelschwamm (*Fomes annosus*) und die Rotfaule der Fichte (*Picea abies*). / H. Schwantes // Forstwissenschaftliche Forschungen, Beihefte zum Forstwissenschaftlichen Centralblatt, Verlag Paul Parey. - Hamburg und Berlin, 1976.- №36. PP. 14-30.
- Shaw III, C.G. *Armillaria* root disease. Agriculture handbook № 691 / C.G. Shaw III, G.A. Kile // Washington, USDA Forest Service – 1991.– 231 p.
-

Поступила в редакцию 17 февраля 2010 г.
Принята к печати 27 апреля 2011 г.