

世界蜜环菌属系统学研究进展*

王汉臣

(重庆师范大学 生命科学学院,重庆 400047)

摘要:对世界蜜环菌属真菌的系统学研究进行了全面系统的归纳总结,其中包括蜜环菌属的建立、生物种概念引入、蜜环菌研究的过程和重要意义、当前世界蜜环菌生物种的研究概况以及用其它如分子生物学方法等对世界蜜环菌属真菌的研究。结果发现 *Armillaria*(Fr. :Fr.)Staudé 是蜜环菌属有效的合法名称;单孢菌株和子实体组织分离菌株菌落形态的差异是鉴定异宗配合蜜环菌生物种的基础;在配对培养的不同生物种的菌落相交的地方会产生种间黑线,是鉴定同宗配合蜜环菌生物种的基础。文章认为,目前世界蜜环菌生物种的报导情况是欧洲7个,北美10个,非洲5个,澳洲5个,亚洲根据报道至少存在19个生物种,而报道过的同宗配合的生物种研究还不透彻,因此蜜环菌属未来生物种的研究重点将在亚洲地区;分子生物学的方法,尤其是DNA序列分析的方法已经日益广泛地应用于蜜环菌的系统学研究。

关键词:蜜环菌属;系统学;生物种;分子生物学;分类

中图分类号:Q939.5

文献标识码:A

文章编号:1672-6693(2010)01-0061-08

蜜环菌属[*Armillaria*(Fr. :Fr.)Staudé]是担子菌纲蘑菇目口蘑科 Tricholomataceae 中一个非常重要的属,分布于世界各大洲^[1]。该属真菌不仅具有很高的食药用价值,而且是世界上危害最严重的两大林木病原菌之一,加上其个体发育和形态结构的复杂性、特殊性,在大型真菌中显得十分突出,故一直是大型真菌的研究热点之一。本文对该属的系统学研究进展进行综述,以期推动此类真菌的研究、应用及防治。

1 蜜环菌属的建立

Fries 于1819年首先以蘑菇属内一个族的地位提出了 *Armillaria* 这个名字(*Agaricus tribus Armillaria Fr.*)^[2]。随后在他的“*Systema Mycologicum*”^[3]中接受了自己以前的处理(*Agaricus tribus Armillaria Fr.* : Fr.)。Staudé 在1857年首先把 *Arimllaria* 提升到属的地位^[4],蜜环菌属(*Armillaria*(Fr. :Fr.)Staudé)由此确立。

关于蜜环菌属的建立问题曾经存在一些混乱和争议,曾经很多年,现代学者认为 Quélet^[5]是最早把 *Armillaria* 提升到属的地位的人,例如,在著名分类

学家 Singer 的第1版“*Agaricales in Modern Taxonomy*”^[6]中,蜜环菌属被列为“*Armillaria*(Fr.) Quélet.”。其实在 Quélet^[5]以前,有两位其他作者 Staudé^[4]和 Kummer^[7]以属的地位接受了 Fries 提出的 *Armillaria*。Singer 在其第2,第3和第4版“*Agaricales in Modern Taxonomy*”^[8-10]中认为“*Armillaria Kummer*”是正确的。Staudé 的发表^[4]被认为无效,因为他没有把任何种加词与 *Armillaria* 组合^[8,10]。Singer 接受“*Armillaria Kummer*”是认为 Kummer^[7]是在建立一个新属^[11-12],但是正如 Donk^[13]、Watling 等^[14]和 Volk 等^[15]所述,仔细阅读 Kummer 的资料表明他是在努力尽可能地跟 Fries 的概念保持一致。另外 Singer 所承认的“*Armillaria Kummer*”是以 *Agaricus lute-ovirens* Alb. & Schw. : Fr. 为模式种,其特点是具有淀粉质的孢子和两侧型的菌髓的菌根菌,现在属于 *Floccularia* 属,所以 *Armillaria Kummer* 不能被接受。本文认为正如 Watling 等^[14]所讨论,Staudé^[4]的描述满足了所有当时合格有效发表的要求。*Armillaria*(Fr. :Fr.)Staudé 是有效的合法名称。其模式种应为 *Armillaria mellea*(Vahl : Fr.)P. Kumm[= *Agaricus melleus* Vahl]。

* 收稿日期 2009-03-30 修回日期 2009-06-01

资助项目 国家自然科学基金(No. 30800006)、重庆市科委自然科学基金重点资助项目(No. CSTC2009BA5030)、重庆师范大学自然科学基金(No. 08XLB002)、重庆市动物学重点学科拓展研究开放课题(2008)

作者简介:王汉臣,男,副教授,博士,研究方向为大型真菌的系统学和资源学。

2 蜜环菌生物种的概念

直到20世纪70年代晚期,在交配实验应用于研究蜜环菌属真菌分类以前,分类学家都不能就本属的模式种 *Armillaria mellea* (Vahl:Fr.)P. Kumm. 的界限问题取得一致意见,其曾被很多学者认为是形态变化非常多样,具有世界性的分布范围的种,Watling等^[14]对此做了较为详细的讨论。关于 *Armillaria mellea* 的病理学方面的文献也非常混乱,有的人认为其是可以侵染杀死健康木本植物的病原菌,有人认为其是机会主义的,只能侵染由于逆境等原因变得衰弱的植物的病原菌,Volk等^[15]对此作了较为详细的讨论。直到20世纪80年代,不同的具有菌环的蜜环菌的种类经常被认为是形态变化多样的种 *Armillaria mellea* 中的成员^[16],这在一定程度上阻碍了对蜜环菌属真菌的分类和森林病理学研究。如果能将应用日益广泛的生物种的概念用于蜜环菌属真菌分类则有望解决存在的混乱。在担子菌中,单个担孢子萌发产生的菌丝通常由具有一个单倍体细胞核的细胞组成,在异宗配合的种类中,当其接触到同种的另一个单孢萌发产生菌丝体后,如果它们性亲和,配合后的菌丝细胞通常含有两个配对的单倍体细胞核,并且在很多种类中菌丝开始具有锁状联合,有无双核细胞或锁状联合出现是判断单孢菌丝体是否可以互相配合的最常用的标准。但是,在蜜环菌中,交配后双核阶段非常短暂或根本不存在,两个单倍体的细胞核融合成一个双倍体的细胞核且菌丝没有锁状联合^[17-18],这阻碍了性亲和性实验方法用于蜜环菌属的分类。Hintika^[19]1973年发现蜜环菌的单孢菌落形态与担子果组织分离培养的菌落形态不同,单孢菌株生长形成由白色或淡褐色气生菌丝组成的绒毛状的菌落,而组织分离菌株生长形成壳皮状的褐色菌落;当两个互交可育的单孢菌落(全部具有绒毛状的菌落)配对培养,绒毛状的菌落变成壳皮状(相当于从担子果组织分离培养的壳皮状菌落);在这种形态差别的基础上,Hintika发现了蜜环菌具有双因子四极性配合系统。Hintika的研究成果为用性亲和性实验研究蜜环菌奠定了基础。从20世纪70年代末开始,性亲和性实验逐渐用于世界各地蜜环菌的分类研究,并成为鉴定蜜环菌和确定蜜环菌新类群的常规方法。相对于形态特征,生物种的概念更加可靠^[20]。

3 蜜环菌的生物种研究

3.1 欧洲的蜜环菌生物种

在欧洲,Korhonen^[21]1978年首先用交配实验对欧洲蜜环菌进行了研究,开创了蜜环菌属分类的新纪元,他发现欧洲具有菌环的蜜环菌可以分成5个异宗配合的生物种,并把其中两个生物种与形态种概念进行对应。其后一些学者又就这5个或其中部分生物种与形态种对应的问题进行了研究讨论^[22-29],目前这5个生物种最广泛接受的名字如下:

EBS A :*A. boreallis* Maxm. & Korhonen
 EBS B :*A. cepistipes* Velen.
 EBS C :*A. solidipes* Peck [*A. ostoyae* (Romagn.) Herink]
 EBS D :*A. mellea* (Vahl:Fr.)P. Kumm.
 EBS E :*A. gallica* Marxm. & Romagn.

以上排名中,因 Burdsall 和 Volk^[30]认为 *A. solidipes* Peck 是比 *A. ostoyae* (Romagn.)Herink 更早的合法名称,故本文接受此观点。但鉴于后者代表一种世界著名的林木病原菌已经被应用了近40年,为了便于理解,在本文中仍把它标注在 *A. solidipes* Peck 后面。

另外,在欧洲还存在两个没有菌环的生物种,其中 *A. tabescens* (Scop.) Emel 是异宗配合的^[1,16,20,31], *A. ectypa* (Fr.) Lamoure 是同宗配合的且只在泥炭沼上,与树木无关^[1,18,20,32]。

3.2 北美的蜜环菌生物种

在北美,Ullrich 和 Anderson^[33]1978年首先利用单孢交配实验对采自新英格兰的蜜环菌进行研究,报道了6个生物种,Anderson 和 Ullrich^[17]扩大了研究范围,对北美的蜜环菌进行了研究,共报道了10个生物种,以后又有大批学者利用单孢交配试验对北美的蜜环菌进行了研究,对前人的研究结果进行了一定的修正或补充,同时努力将生物种概念与形态种概念相对应或发表新种^[1,34-46],到现在为止北美发现以下9个具有菌环的生物种:

NABS I :*A. solidipes* Peck [*A. ostoyae* (Romagn.) Herink]
 NABS II :*A. gemina* Bérubé&Dessur.
 NABS III :*A. calvescens* Bérubé&Dessur.
 NABS V :*A. sinapina* Bérubé&Dessur.
 NABS VI :*A. mellea* (Vahl:Fr.)P. Kumm.
 NABS VII :*A. gallica* Marxm. & Romagn.
 NABS IX :*A. nabsnona* T. J. Volk&Burds.
 NABS X
 NABS XI :*A. cepistipes* Velen.

北美还存在一种无菌环的蜜环菌,由于形态方

面的相似,常被鉴定为 *A. tabescens* (Scop.) Emel^[47-52] ,Guillaumin 等^[16]报道了北美的没有菌环的蜜环菌和欧洲的 *A. tabescens* 互交不配, Kile 等^[1] 1994 年根据两者互交不配且具有不同的致病性,建议分成两个种,并指出 *A. monadelphica* (Morgan)可能最适合北美的种,但由于没有引证基原异名 *Agaricus monadelphus* Morgan,所以是不合法的组合。另外, Darmono 等^[53] 1993 年证明北美的无菌环的蜜环菌和欧洲的 *A. tabescens* 可以互相配合,属同一个种。即便以后在有更多的信息表明北美无菌环的蜜环菌和欧洲的 *A. tabescens* 属于不同的种, Volk 等^[15]指出 *Lentinus caespitosus* Berk, 是一个适合北美无菌环的蜜环菌的更早的名字。

3.3 非洲的蜜环菌生物种

非洲蜜环菌生物种间的交配实验已证明比较困难,因为它们很少正常产生担子果,而且热带非洲除了部分 *A. heimii* Pegler 是异宗配合的,其它种都是同宗配合的^[54-55]。随着利用种间黑线作为判断同宗配合的蜜环菌种类互交可育性的方法的使用和发展,非洲的蜜环菌研究有了较大的发展。据现有研究成果^[54-61],非洲至少存在 5 个生物种。其中 *A. heimii* 具有双因子同宗配合和单因子异宗配合两种交配机制,这在蜜环菌里非常特殊。非洲的“*A. mellea* (Vahl : Fr.) P. Kumm. ”和欧洲的不同,因为它是同宗配合的,且仅和欧洲的 *A. mellea* 部分配合,所以有人认为可以把非洲的处理成一个亚种 *A. mellea* subsp. *africana* Mohammed nom. nud. ^[1, 54-55, 60]。非洲的另一个同宗配合的种可以和北美和欧洲异宗配合的 *A. gallica* Marxm. & Romagn 互相配合,根据 ITS 序列构建的系统发育树也显示它们具有较近的亲缘关系^[61],非洲其它的生物种还没有和传统分类的形态种对应起来。

3.4 澳大利亚及临近地区的蜜环菌生物种

在澳大利亚及临近地区的蜜环菌比较特殊,他们担子基部不具锁状联合,有的种仅在子实下层具有锁状联合,据研究它们与欧洲和北美担子基部无锁状联合的 *A. mellea* (Vahl : Fr.) P. Kumm. 互交不育^[62]。Kile 和 Watling^[63] 1988 年用单孢交配实验研究澳大利亚及临近地区的蜜环菌,证明以前描述的 4 个蜜环菌形态种^[64-65]互交不育,属于不同的生物种,并且用双-单孢菌株交配实验证明在这篇文章中新发表的一个新种是新生物种,这 5 个生物种是:

A. fumosa Kile & Watling

A. hinnulea Kile & Watling

A. luteobubalina Watling & Kile

A. novae-zelandiae (Stevenson) Herink

A. pallidula Kile & Watling

在 Kile 和 Watling^[63]之后,除 Guillaumin 等^[66] 1992 年用单孢交配实验证明 *A. novae-zelandiae* 分布于巴布亚新几内亚外,未见其它用单孢交配实验对澳大利亚及临近地区蜜环菌研究的报道。在这一地区还有其它两个广为接受的形态学种 *A. limonea* (Stevenson) Boesew. 和 *Armillaria fellea* (Hongo) Kile & Watling, 它们是否为新生物种有待进一步研究。

3.5 亚洲的蜜环菌生物种

亚洲蜜环菌生物种方面的研究日本起步最早,研究得也最充分。Terashita 和 Chuman^[67] 1989 年最早用分离的双倍体菌株与欧洲的单孢菌株进行交配试验,报道日本存在 4 个生物种,虽然结果没有分离到单孢菌株,交配结果也有些错误和含糊不清的地方,但日本由此进入了用生物种概念研究蜜环菌分类的新局面。此后,一些学者利用单孢菌株交配实验对日本的蜜环菌进行了研究^[68-75],到目前为止,在日本共报道了 9 个异宗配合的蜜环菌生物种:

Nag. A : *A. gallica* Marxm. & Romagn.

Nag. B : *A. nabsnona* T. J. Volk & Burds.

Nag. C : *A. solidipes* Peck [*A. ostoyae* (Romagn.) Herink]

Nag. D : *A. cepistipes* Velen.

Nag. E

F : *A. sinapina* Bérubé & Dessur.

G : *A. singula* J. Y. Cha & Igarashi

H : *A. jezoensis* J. Y. Cha & Igarashi

T : *A. tabescens* (Scop.) Emel

在日本还存在同宗配合的蜜环菌,由于其担子基部无锁状联合等担子果特征和欧美异宗配合的 *A. mellea* (Vahl : Fr.) P. Kumm. 非常相似,且互相之间可以部分配合,所以常被称为 *A. mellea*、Japanese *A. mellea* 或 *A. mellea* subsp. *nipponica* Cha & Igarashi^[75-78], Ota 等^[79] 2000 年根据交配的菌株间是否存在空隙报道了日本同宗配合的蜜环菌可以划分为 4 个体细胞互交不育群,根据它发表的实验结果里配对的菌株之间是否存在种间黑线分析(是否产生种间黑线是同宗配合蜜环菌分类的主要标准),日本的同宗配合的蜜环菌至少可分为 3 个生物种。

东亚另一个对蜜环菌生物种研究较多的国家是中国,最早利用生物种的概念对中国蜜环菌的研究开始于 Mohammed 等^[72],他们 1994 年报道了中国

东北第 1 个蜜环菌生物种 *A. sinapina* Bérubé & Dessur.。中国人自己利用生物种的概念研究中国的蜜环菌开始于贺伟等^[80],他们 1996 年利用单孢菌株交配实验对我国大兴安岭和长白山地区蜜环菌进行了研究,报道了 5 个蜜环菌生物种,其后,一些学者^[81-88]又分别用单孢菌株交配实验对我国的蜜环菌进行研究,到目前为止,共报道了 14 个异宗配合的生物种:

CBS A :*A. sinapina* Bérubé & Dessur.

CBS B :*A. gallica* Marxm. & Romagn.

CBS C

CBS D :*A. solidipes* Peck [*A. ostoyae* (Romagn.) Herink]

CBS F

CBS H

CBS I :*A. tabescens* (Scop.) Emel

CBS J

CBS K :*A. mellea* (Vahl : Fr.) P. Kumm.

CBS L

CBS M :*A. boreallis* Maxm. & Korhonen

CBS N

CBS O

CBS P

以上中国的 13 个异宗配合的蜜环菌生物种中只有 6 个(标注了种名)被证明在国外曾经被报导过,但它们没有与日本的两个生物种(*A. singula* 和 *A. jezoensis*)和澳大利亚及临近地区已经报导的蜜环菌生物种进行交配试验。秦国夫等^[88]2007 年根据担子果的形态判断 CBS F 可能与 *A. singula* 属于同一个生物种。如前文所述,澳大利亚及临近地区已经报导的蜜环菌生物种担子基部都无锁状联合,这不同于中国的异宗配合蜜环菌生物种。所以,中国其它的蜜环菌异宗配合的生物种可能是中国的特有种。

中国也存在同宗配合的蜜环菌,目前被统称 CBS G,但有证据表明其很可能是一个复合类群^[83-88]。对此类同宗配合蜜环菌的系统学问题还有待进一步的研究。

另外值得指出的是,李向前等^[89]1998 年用单孢菌株交配实验对我国北方地区的蜜环菌进行了研究,报道了 4 个生物种,通过与欧洲的供试菌株交配,鉴定出其中的一个生物种,分列如下:

ChBS I

ChBS II

ChBS III

ChBS IV :*A. gallica* Marxm. & Romagn.

因为它们仅与欧洲的供试菌株进行了交配,鉴定出来的生物种 ChBS IV :*A. gallica* Marxm. & Romagn. 与贺伟等^[80]报道的 CBS B 相同,且其编号系统至今还未发现其他人沿用,为了避免混乱,所以本文作者建议今后的蜜环菌研究中统一沿用贺伟等^[80]所用的编号系统。

在东亚除日本和中国外,Sung 等^[90]1992 年利用单孢菌株或担子果分离菌株交配实验对朝鲜的蜜环菌进行了研究,鉴定出以下 3 个生物种:

A. solidipes Peck [*A. ostoyae* (Romagn.) Herink]

A. gallica Marxm. & Romagn.

A. mellea (Vahl : Fr.) P. Kumm.

在西亚,Asef 等^[91]2003 年利用单孢菌株或担子果分离菌株交配实验对亚洲西南部伊朗的蜜环菌进行了研究,报道了伊朗存在 6 个生物种,通过与欧洲各生物种和日本的两个生物种的单孢测试菌株的交配实验使 4 个种与其对应起来,伊朗报道的蜜环菌生物种情况总结如下:

IISG 1 :*A. mellea* (Vahl : Fr.) P. Kumm.

IISG 2 :*A. cepistipes* Velen.

IISG 3 :*A. gallica* Marxm. & Romagn.

IISG 4 :*A. boreallis* Maxm. & Korhonen

IISG 5

IISG 6

4 用于蜜环菌研究的其它方法

由于单孢菌株交配实验工作量大,所用时间长,而且分离单孢菌株必须要采到担子果,自然界中担子果的产生往往有一定的时间限制,有的地方的蜜环菌很少产生担子果,如非洲某些国家的蜜环菌^[54]。而且洲际间的蜜环菌交配实验存在一定的困难^[92],所以,其它的一些方法也被大量地应用于蜜环菌分类的研究。应用最广泛的当属分子生物学的方法。如限制性片段长度多态性分析(RFLPs)、DNA-DNA 杂交、DNA 重组、随机扩增多态性 DNA (RAPD)分析、随机扩增多态性 DNA (RAMS)、ISSR 标记和 DNA 序列分析等。除分子生物学方法以外,用于蜜环菌研究的方法还有同工酶分析法、培养特征法、免疫学方法等。其中,DNA 序列分析的方法近几年应用较多,特别是 Lima 等^[93]2008 年主要依据 DNA 序列分析的结果发表了南美洲的一个新种

Armillaria paulensis, 这预示了 DNA 序列分析在蜜环菌系统学研究方面将会更注重 DNA 序列分析研究的发展趋势。

5 蜜环菌研究展望

关于蜜环菌生物种的研究在欧美已经很系统全面, 非洲和澳洲也相对比较深入, 新生物种发现的机会较小, 亚洲日本蜜环菌生物种研究比较透彻, 中国研究的也比较多。目前亚洲报道的蜜环菌生物种数量远多于其它洲, 如此高的蜜环菌生物种多样性预示亚洲可能是蜜环菌起源和发展的中心。迄今亚洲仍然有大量的地区是蜜环菌生物种研究的空白, 包括中国的一些地区, 所以未来蜜环菌生物种的研究重点应该在亚洲。在全球蜜环菌系统学的研究中, DNA 序列分析将得到日益广泛的应用, 并将成为未来一段时间内蜜环菌系统学研究的主要方法。

参考文献:

- [1] Kile G A ,Guillaumin J J ,Mohammed C ,et al. Biogeography and pathology of *Armillaria*[M]/Jonhansson M ,Stenlid J. Proceedings of the eighth international conference on root and butt rots. Uppsala :Swedish University of Agricultural Sciences ,1994 :411-436.
- [2] Fries E M. Specimen systematis mycologici. 8[M].[S. l.]: Lundae ,1819.
- [3] Fries E M. Systema Mycologicum I[M]. Sumtibus Ernesti Maurittii Gryphiswaldiae ,1821.
- [4] Staude F. Die schwämme mitteldeutschlands insbesondere des herzogthum[J]. Coburg ,1857 :1-150.
- [5] Quélet M L. Les champignons du Jura et des vosges [J]. Mémoires de la Société d'Émulation de Montbéliard sér. II ,1872 ,5 :1-332.
- [6] Singer R. The Agaricales in modern taxonomy[J]. Lilloa , 1951 ,22 :1-832.
- [7] Kummer P. Der führer in die pilzkunde[M]. C. Luppe Zerbst ,1871.
- [8] Singer R. The Agaricales in modern taxonomy[M]. 2nd ed. Weinheim J. Cramer ,1962.
- [9] Singer R. The Agaricales in modern taxonomy[M]. 3rd ed. Vaduz J. Cramer ,1975.
- [10] Singer R. The Agaricales in modern taxonomy[M]. 4th ed. Koenigstein Koeltz Scientific Books ,1986.
- [11] Singer R. Die nomenklatur der höheren pilze[J]. Schweizerische Zeitschrift für Pilzkunde ,1951 ,29 :204-228.
- [12] Singer R. The nomenclature of *Armillaria* ,*Hypholoma* and *Entoloma*[J]. Mycologia ,1955 ,47 :147-149.
- [13] Donk M A. The generic names proposed for the Agaricales [J]. Beihefte von Nova Hedwigia ,1962 ,5 :1-320.
- [14] Watling R ,Kile G A ,Gregory N M. The genus *Armillaria*-nomenclature ,typification ,the identity of *Armillaria mellea* and species differentiation[J]. Transactions of the British Mycological Society ,1982 ,78 (2) :271-285.
- [15] Volk T J ,Burdall H H. A nomenclatural study of *Armillaria* and *Armillariella* species[J]. Synopsis Fungorum , 1995 ,8 :1-121.
- [16] Guillaumin J J ,Mohammed C ,Anselmi N ,et al. Geographical distribution and ecology of the *Armillaria* species in western Europe[J]. European Journal of Forest Pathology , 1993 ,23 :321-341.
- [17] Anderson J B ,Ullrich R C. Biological species of *Armillaria mellea* in North America[J]. Mycologia ,1979 ,71 :402-414.
- [18] Guillaumin J J ,Anderson J B ,Korhonen K. Life cycle ,interfertility and biological species[M]/Shaw III C G ,Kile G A. *Armillaria* root disease ,agariculture handbook No. 691. Washington :USDA Forest Service ,1991 :10-20.
- [19] Hintikka V. A note on the polarity of *Armillariella mellea* [J]. Karstenia ,1973 ,13 :32-39.
- [20] Korhonen K. *Armillaria* since Elias Fries[J]. Acta Universitatis Upsaliensis Symbolae Botanicae Upsalienseae ,1995 ,30 :153-161.
- [21] Korhonen K. Interfertility and clonal size in the *Armillariella mellea* complex[J]. Karstenia ,1978 ,18 :31-42.
- [22] Romagnesi H ,Marxmüller H. Étude complémentaire sur les Armillaires annelées[J]. Bulletin de la Société Mycologique de France ,1983 ,99(3) :301-324.
- [23] Gregory S C ,Watling R. Occurrence of *Armillaria borealis* in Britain[J]. Transactions of the British Mycological Society ,1985 ,84(1) :47-55.
- [24] Roll-Hansen F. The *Armillaria* species in Europe[J]. European Journal of Forest Pathology ,1985 ,15 :22-31.
- [25] Termoshuizen A ,Arnolds E. On the nomenclature of the European species of the *Armillaria mellea* group[J]. Mycotaxon ,1987 ,30 :101-116.
- [26] Watling R. The occurrence of annulate *Armillaria* species in northern Britain[J]. Notes Royal Botanical Garden Edinburgh ,1987 ,44(3) :459-484.
- [27] Marxmüller H. Quelques remarques complémentaires sur les Armillaires annelées[J]. Bulletin de la Société Mycologique de France ,1987 ,103(2) :137-156.
- [28] Marxmüller H. Some notes on the taxonomy and nomenclature of five European *Armillaria* species[J]. Mycotaxon , 1992 ,44 :267-274.
- [29] Legrand P ,Guillaumin J J. *Armillaria* species in the forest ecosystems of Auvergne(Central France) [J]. Acta Oecologica ,1993 ,14(3) :389-403.

- [30] Burdsall H H ,Volk T J. *Armillaria solidipes*, an older name for the fungus called *Armillaria ostoyae*[J]. North American Fungi 2008 3(7) 261-267.
- [31] Tsopelas P. Distribution and ecology of *Armillaria* species in Greece[J]. European Journal of Forest Pathology , 1999 29 :103-116.
- [32] Zolciak A ,Bouteville R J ,Tourvieille J ,et al. Occurrence of *Armillaria ectypa*(Fr.) Lamoure in peat bogs of the Auvergne—the reproduction system of the species[J]. Cryptogamie Mycologie ,1997 ,18(4) 299-313.
- [33] Ullrich R C ,Anderson J B. Sex and diploidy in *Armillaria mellea*[J]. Experimental Mycology 1978 2 :119-129.
- [34] Morrison D J ,Chu D ,Johnson A L S. Species of *Armillaria* in British Columbia[J]. Canadian Journal Plant Pathology ,1985 7 :242-246.
- [35] Anderson J B. Biological species of *Armillaria* in North America (redesignation of groups IV and VIII and enumeration of voucher strains for other groups[J]. Mycologia , 1986 78 :837-839.
- [36] Dumas M T. Biological species of *Armillaria* in the mixedwood forest of northern Ontario[J]. Canadian Journal of Forest Research ,1988 ,18 :872-874.
- [37] Shaw III C G ,Loopstra E M. Identification and pathogenicity of some Alaskan isolates of *Armillaria*[J]. Phytopathology ,1988 78 :971-974.
- [38] Bérubé J A ,Dessureault M. Morphological characterization of *Armillaria ostoyae* and *Armillaria sinapina* sp. nov [J]. Canadian Journal of Botany ,1988 66 :2027-2034.
- [39] Bérubé J A ,Dessureault M. Morphological studies of the *Armillaria mellea* complex :two new species *A. gemina* and *A. calvescens*[J]. Mycologia ,1989 81 :216-225.
- [40] Blodgett J T ,Worrall J J. Distribution and hosts of *Armillaria* species in New York[J]. Plant Disease ,1992 ,76 :166-170.
- [41] Harrington T C ,Rizzo D M. Brief article :Identification of *Armillaria* species from New Hampshire[J]. Mycologia , 1993 85 :365-368.
- [42] Jacobs K A ,MacDonald J D ,Cobb F W ,et al. Identification of *Armillaria* species in California[J]. Mycologia , 1994 86 :113-116.
- [43] Warren G R. The *Armillaria* species complex in Newfoundland[M]//Jonhansson M ,Stenlid J. Proceedings of the eighth international conference on root and butt rots. Uppsala :Swedish University of Agricultural Sciences , 1994 368-375.
- [44] Banik M T ,Paul J A ,Burdsall H H. Identification of *Armillaria* species from Wisconsin and adjacent areas[J]. Mycologia ,1995 87 :707-712.
- [45] Volk T J ,Burdsall H H ,Banik M T. *Armillaria nabsnona* a new species from western North America[J]. Mycologia , 1996 88 :484-491.
- [46] Bérubé J A. *Armillaria* species in Newfoundland[J]. Canadian Journal of Forest Research 2000 30(3) 507-512.
- [47] Anderson J B. Bifactorial heterothallism and vegetative diploidy in *Clitocybe tabescens*[J]. Mycologia ,1982 ,74 :911-916.
- [48] Motta J J ,Peabody D C. Rhizomorph cytology and morphogenesis in *Armillaria tabescens*[J]. Mycologia ,1982 , 74 :671-674.
- [49] Miller O K ,Johnson J L ,Burdsall H H ,et al. Species delimitation in North American species of *Armillaria* as measured by DNA reassociation[J]. Mycological Research ,1994 98 :1005-1011.
- [50] Harrington T C ,Wingfield B D. A PCR-based identification method for species of *Armillaria*[J]. Mycologia , 1995 87 :280-288.
- [51] Bruhn J N ,Wetteroff J J ,Mihail J D ,et al. Distribution of *Armillaria* species in upland Ozark Mountain forests with respect to site ,overstory species composition and oak decline[J]. Review of Plant Pathology ,2000 79 :848.
- [52] Baumgartner K ,Rizzo D M. Distribution of *Armillaria* species in California[J]. Mycologia 2001 93 :821-830.
- [53] Darmono T W ,Burdsall H H ,Volk T J. Interfertility among isolates of *Armillaria tabescens* in North America[J]. Sydowia ,1993 44 :105-116.
- [54] Mohammed C ,Guillaumin J J ,Botton B ,et al. Species of *Armillaria* in tropical Africa[M]//Jonhansson M ,Stenlid J. Proceedings of the eighth international conference on root and butt rots. Uppsala Swedish University of Agricultural Sciences ,1994 :402-410.
- [55] Guillaumin J J ,Mohammed C ,Abomo-Ndong S. Vegetative incompatibility and sexual systems of *Armillaria* isolates from tropical Africa[M]//Jonhansson M ,Stenlid J. Proceedings of the eighth international conference on root and butt rots. Uppsala :Swedish University of Agricultural Sciences ,1994 :349-354.
- [56] Mohammed C ,Guillaumin J J ,Berthelay S. Preliminary investigations about the taxonomy and genetics of African *Armillaria* species[M]//Morrison D J. Proceedings of the seventh international conference on root and butt rots. Victoria :Forestry Canada Pacific Forestry Centre 1989 :447-457.
- [57] Guillaumin J J ,Abomo-Ndong S ,Mohammed C. Vegetative incompatibility and sexual systems of *Armillaria* from tropical Africa[J]. Phytopathology ,1992 ,82 :1152.
- [58] Mohammed C ,Guillaumin J J. *Armillaria* in tropical Africa [M]//Isaac S ,Frankland J C ,Watling R ,et al. Aspects of Tropical Mycology. Cambridge :Cambridge University Press , 1993 207-217.

- [59] Abomo-ndongo S ,Guillaumin J J. Somatic incompatibility among African *Armillaria* isolates[J]. European Journal of Forest Pathology ,1997 27 :201-206.
- [60] Abomo-ndongo S ,Mohammed C ,Guillaumin J J. Sexual behaviour of *Armillaria heimii* and *A. mellea* isolates from Africa[J]. European Journal of Forest Pathology , 1997 , 27 :207-224.
- [61] Coetzee M P A ,Wingfield B D ,Roux J ,et al. Discovery of two northern hemisphere *Armillaria* species on Proteaceae in South Africa[J]. Plant Pathology 2003 52 :604-612.
- [62] Guillaumin J J. Contribution à l'étude de Armillaires phytopathogènes en particulier du grows *Mellea* :cycle caryologique ,notion d'espèce ,biologique des espèces [M]. Lyon :Thèse ,Doctorat ès Science Université Claude-Bernard ,1986.
- [63] Kile G A ,Watling R. Identification and occurrence of Australian *Armillaria* species ,including *A. pallidula* sp. nov. and comparative studies between them and non- Australian tropical and Indian *Armillaria*[J]. Transactions of the British Mycological Society ,1988 91(2) :305-315.
- [64] Kile G A. Identification of genotypes and the clonal development of *Armillaria luteobubalina* Walting & Kile in eucalypt forests[J]. Australian Journal of Botany ,1983 ,31 : 657-671.
- [65] Kile G A ,Watling R. *Armillaria* species from southeastern Australia[J]. Transactions of the British Mycological Society ,1983 81(1) :129-140.
- [66] Guillaumin J J ,Mohammed C ,Berthelay S. *Armillaria novaezelandiae* in Papua New Guinea[J]. Mycological Research ,1992 96 :278-280.
- [67] Terashita T ,Chuman S. *Armillarias* isolated from the wild Orchid *Galeola septentrionalis*[M]//Morrison D J. Proceedings of the seventh international conference on root and butt rots. Victoria :Forestry Canada ,Pacific Forestry Centre ,1989 :364-370.
- [68] Nagasawa E. Taxonomic reassessment of *Armillaria mellea* in Japan ,report for a Grant-in-Aid for scientific research , No. 63560155[R]. Tottori :Tottori Mycological Institute , 1991.
- [69] Cha J Y ,Sung J M ,Igarashi T. Biological species and morphological characteristics of *Armillaria mellea* complex in Hokkaido :*A. ostoyae* and *A. bulbosa*[J]. Research Bulletin Experiment Forest Hokkaido University ,1992 ,49 :185-194.
- [70] Cha J Y ,Igarashi T. Intersterility groups and cultural characteristics of *Armillaria mellea* complex in Hokkaido[M]// Jonhansson M ,Stenlid J. Proceedings of the eighth international conference on root and butt rots. Uppsala Swedish University of Agricultural Sciences ,1994 :479-488.
- [71] Cha J Y ,Sung J M ,Igarashi T. Biological species and morphological characteristics of *Armillaria mellea* complex in Hokkaido :*A. sinapina* and two new species ,*A. jazoensis* and *A. singuld*[J]. Mycoscience ,1994 ,35 :39-47.
- [72] Mohammed C ,Guillaumin J J ,Berthelay S. *Armillaria* species identified in China and Japan[J]. Mycological Research ,1994 98 :607-613.
- [73] Suzuki K ,Fukuda K ,Shiga Y ,et al. Identification of Japanese biological species of *Armillaria* by isozyme patterns [M]//Jonhansson M ,Stenlid J. Proceedings of the eighth international conference on root and butt rots. Uppsala : Swedish University of Agricultural Sciences ,1994 :376-382.
- [74] Suzuki K. Studies on biological species and ecological characteristics of *Armillaria* in Japan ,report for a Grant-in-Aid for Scientific Research ,No. 05454078[R]. Tokyo : Tokyo University ,1996.
- [75] Ota Y ,Matsushita N ,Nagasawa E ,et al. Biological species of *Armillaria* in Japan[J]. Plant Disease ,1998 82 :537-543.
- [76] Cha J Y ,Igarashi T. A note on *Armillaria mellea* subsp. *nipponica* subsp. nov. in Japan[J]. Mycoscience ,1995 , 36 :143-146.
- [77] Cha J Y ,Sung J M ,Igarashi T. *Armillaria mellea* (Vahl : Fr.)Kummer s. s. from Hokkaido[J]. Journal of Japanese Forest Society ,1995 77 :395-398.
- [78] Ota Y ,Fukuda K ,Suzuki K. The nonheterothallic life cycle of Japanese *Armillaria mellea*[J]. Mycologia , 1998 , 90 :396-405.
- [79] Ota Y ,Intini M ,Hattori T. Genetic characterization of heterothallic and non-heterothallic *Armillaria mellea sensu stricto*[J]. Mycological Research 2000 ,104 :1046-1054.
- [80] 贺伟 ,秦国夫 ,沈瑞祥. 大兴安岭和长白山地区蜜环菌生物种的研究[J]. 真菌学报 ,1996 ,15(1) :9-16.
- [81] 秦国夫 ,贺伟 ,赵俊 ,等. 中国蜜环菌生物种与北美种的交配关系[J]. 菌物系统 ,1999 ,18(3) :243-248.
- [82] 秦国夫 ,赵俊 ,戴玉成 ,等. 中国东北蜜环菌根朽病原菌的鉴定[J]. 中华真菌学会会刊 ,1999 ,14(1/2) :53-62.
- [83] 秦国夫 ,赵俊 ,田淑敏 ,等. 中国蜜环菌的新物种[J]. 菌物系统 2000 ,19(4) :509-516.
- [84] 赵俊 ,田淑敏 ,张来 ,等. 中国蜜环菌生物种 E 与其它种的相互关系[J]. 北华大学学报(自然科学版) 2000 ,1(1) :67-71.
- [85] 赵俊 ,秦国夫 ,戴玉成. 中国蜜环菌生物种新记录[J]. 菌物学报 2005 24(2) :164-173.
- [86] 赵俊 ,戴玉成 ,秦国夫 ,等. 新的蜜环菌生物种[J]. 菌物学报 2008 27(2) :156-170.
- [87] 孙立夫 ,杨国亭 ,赵俊 ,等. 黑龙江省牡丹江林区蜜环菌的调查与鉴定[J]. 中国森林病虫 2003 22(4) :35-38.
- [88] Qin G F ,Zhao J ,Korhonen K. A study on intersterility groups of *Armillaria* in China[J]. Mycologia 2007 99 :430-441.

- [89] 李向前,黄永青,程东升. 中国北方地区蜜环菌生物种的初步研究[J]. 菌物系统,1998,17(4):307-311.
- [90] Sung J M,Cha J Y,Harrington T C. Cultural characteristics and basidiome morphology of *Armillaria gallica* and *A. ostoyae* from Korea[J]. Phytopathology,1992,82:1152.
- [91] Asef M R,Goltapeh E M,Alizadeh A. Identification of *Armillaria* biological species in Iran[J]. Fungal Diversity (Kunming) 2003,14:51-60.
- [92] Anderson J B,Korhonen K,Ullrich R C. Relationships between European and North American biological species of *Armillaria mellea*[J]. Experimental Mycology,1980,4:87-95.
- [93] Lima M L,Asai T,Capelari M. *Armillaria paulensis* a new South American species[J]. Mycological Research,2008,112:1122-1128.

Advances in the Studies of Systematics of *Armillaria* All over the World

WANG Han-chen

(College of Life Sciences , Chongqing Normal University , Chongqing 400047 , China)

Abstract : This paper summarizes the origin and recent studies of systematic of the genus *Armillaria*. It is comprised of the establishment of *Armillaria*, the process and significance of mating tests, overview of the biological species investigation of *Armillaria* worldwide, and other methods related to studying *Armillaria*, especially molecular techniques. As the results, *Armillaria* (Fr. : Fr.) Staude is the legitimate and valid name. Macromorphological differences between monosporous and tissue cultures of heterothallic *Armillaria* are the basis of identifying heterothallic *Armillaria* biological species. The formation of a raised black line of mycelium at the confluence of the confronted cultures of different biological species is the basis of identifying homothallic *Armillaria* biological species. Until now 7, 10, 5 and 5 biological species have been reported from Europe, North America, Africa, and Australia respectively. In Asia, at least 19 biological species have been reported. The homothallic biological species in Asia are still not well known. Molecular techniques, especially DNA sequence analysis have been used in *Armillaria* taxonomy. Asia will be the center of *Armillaria* biological species in future, and DNA sequence should be considered for systematic studies of the *Armillaria*.

Key words : *Armillaria*; systematics; biological species; molecular biology; classification

(责任编辑 方 兴)