

小蠹蟲及其共生真菌與植物病害之關係

陳啓予¹ 李奇峰^{2,3}

¹ 國立中興大學植物病理學系

² 行政院農業委員會農業試驗所應用動物組

³ 通訊作者 e-mail: chifeng@tari.gov.tw

摘要

小蠹蟲身上通常攜帶著長喙殼菌類之真菌，最著名的例子即為造成重大經濟損失之荷蘭榆樹病菌。此真菌與昆蟲間之關係被定義為共生關係，其中真菌藉由昆蟲之攜帶得以傳遞至新的植物寄主上而獲益，然而小蠹蟲在此相互關係上呈現多樣的結果，有些小蠹蟲是獲益的、有些並無可見之利益、有些反而是受到真菌傷害的。在小蠹蟲獲益的關係上，一直皆認為若小蠹蟲攜帶強致病力之真菌，此真菌可以消耗掉寄主植物之主防禦機制，為小蠹蟲之侵入及殺害植物鋪路，然而此論點近來遭受許多質疑，因為有時候小蠹蟲是可以不需要有真菌伴隨，也可以侵入及殺死植物。由此可見，在小蠹蟲與真菌之關係上仍有許多問題待釐清，不論如何，小蠹蟲為許多具病原的長喙殼菌類真菌之攜帶者，能夠釐清小蠹蟲及其共生菌之關係，將有助於防治此類植物病害之發生。

關鍵詞：小蠹蟲、長喙殼菌類真菌、共生關係

前言

小蠹蟲為森林中最主要之害蟲，特別的是，小蠹蟲總是會攜帶特定的真菌，而許多由其所攜帶之真菌會造成樹木之萎凋，或造成邊材之變色，所以不論是小蠹蟲、或是其所攜帶之真菌，在森林管理經營上皆為重要之議題。小蠹蟲與其所攜帶之真菌間之關係，以及其與樹木病害間之三角關係，一直皆受到關注，本文將介紹此類關係之主要觀點。

小蠹蟲之生活史及其對樹木之影響

小蠹蟲之定義及食性

樹皮小蠹蟲 (bark beetles, 本文中皆稱之為“小蠹蟲”) 分類上是隸屬鞘翅目 (Coleoptera) 象鼻蟲科 (Curculionidae) 的一個亞科 - 小蠹蟲亞科 (Scolytinae)，形態特徵為具有膝狀及末三節成球桿狀之觸角，種類繁多，已知約有 5800 種 (Beaver & Liu, 2010)。此亞科包含有許多不同取食特性之種類 (Wood, 1982)，例如取食嫩枝髓部 (myelophagy) 之 *Pityophthorus* 屬、取食毬果 (spermophagy) 之 *Conophthorus* 屬、食菌 (xylomycetophagy) 且生長於木質部之 *Xyloborus* 屬 (此

類亦稱之為 ambrosia beetles)、取食木質部 (xylophagy) 之 *Cryptocarenum* 屬、取食非木質化組織 (herbiphagy) 之少數種、及取食韌皮部 (phloeophagy) 之許許多多屬。以上不同的食性，在廣義的來說皆稱之為 bark beetles，但一般 bark beetles 經常狹義上僅用來稱呼“食韌皮部”之小蠹蟲亞科昆蟲，本文章即沿用此狹義之定義，僅探討“食韌皮部”之小蠹蟲。由於此類昆蟲無法利用纖維素及木質素，所以就僅能依賴存在於樹皮內、且富含養份之韌皮部為營養來源，所以僅能獨特的生長於樹皮內側 (inner bark)，而無法深入木材之木質部。

小蠹蟲之生活史

生活史可分為四個階段：擴散期 (dispersal phase)、選擇期 (selection phase)、聚集期 (concentration phase)、建立期 (establishment phase)，其分別說明如下：

擴散期：指從在寄主植物成蟲羽化後，一直到對新寄主植物的引誘或同伴產生之聚集性費洛蒙有反應的這段時間。當小蠹蟲羽化後且生殖腺 (gonads) 達到成熟時，即會尋找新的寄主樹木作為繁衍之場所。小蠹蟲羽化後擴散出去是受到“引誘物質”之吸引，引誘物之來源包括剛被砍伐之植物、衰弱之植物、受傷之植物、病原真菌、及小蠹蟲費洛蒙等 (在底下“選擇期”中討論)，較特別的例子為 *D. frontalis*，越冬後的成蟲不受引誘物吸引而做長距離的飛行擴散出去，之後才會受到寄主的引誘物質吸引，其飛翔到能量耗盡，才開始受到寄主吸引而降落、並產生聚集費洛蒙吸引同伴 (Gara & Coster, 1968)。許多種小蠹蟲不是在蛹室 (pupal chamber) 內性成熟，而是在飛出蛹室後，先尋找健康之嫩樹皮，在其上取食或休眠一段時間，然後才去尋找新的寄主樹木，有時候此“健康之嫩樹皮”並不是該小蠹蟲之真正寄主，而會被誤認並紀錄為寄主植物。如傳播荷蘭榆樹病菌 (*Ophiostoma ulmi*、*O. novo-ulmi*) 之 *Scolytus scolytus*、*S. multistriatus* 及傳播櫟樹萎凋病菌 (*Ceratocystis fagacearum*) 之 *Scolytus intricatus*，其羽化飛出之成蟲需先經過一段於樹冠之枝桠取食之熟成期。

選擇期：小蠹蟲之先驅個體 (original pioneer beetle) 會受到剛被砍下來之樹木所散發的揮發性物質所吸引 (如揮發性之油性樹脂 oleoresins、松油烴 terpene hydrocarbons、酒精等)，待此先驅個體鎖定並到達樹木寄主後 (有些種類之小蠹蟲其先驅個體為雌蟲、有些為雄蟲)，即可釋放聚集費洛蒙吸引同伴，而後來到達之小蠹蟲也會釋放費洛蒙來吸引更多個體。研究此類聚集費洛蒙的例子為 *Gnathotrichus sulcatus* (Borden & Stokkink 1973) 及 *Scolytus quadrispinosus* (Goeden & Norris 1964)。衰弱的植物寄主亦會釋放誘引物質吸引小蠹蟲，如果衰弱的寄主所產生的引誘物質快速及多量，小蠹蟲便可直接大量聚集在寄主上，這意謂著可從擴散 (dispersal) 期直接到達聚集 (concentration) 期，而明顯降低小蠹蟲曝露在外之死亡率。當賦有侵略性 (aggressiveness) 之小蠹蟲攻擊活體植物時，會促使植物產生開洛蒙 (kairomones) 與小蠹蟲產生之聚集費洛蒙協力作用來吸引其小蠹蟲同伴，如龐德羅沙松受到 *Dendroctonus ponderosae* 攻擊受傷後會產生香葉烯 (myrcene)。有時病原真菌亦會釋放引誘物質，如長喙殼菌類之病原真菌 *Ophiostoma ulmi* 會在感染榆樹寄主時產生 α -華澄茄烯 (α -cubebene) 來吸

引小蠹蟲來聚集。

聚集期：小蠹蟲於樹木中取食或鑽洞後即能分泌費洛蒙，Pitman *et al.* (1965) 研究 *Ips paraconfusus* 費洛蒙釋放的機制及時間，發現其雄蟲鑽洞後之排泄物有些物質可吸引小蠹蟲同伴，且其吸引力可持續 24 小時；也就是說費洛蒙的釋放是與小蠹蟲持續性的在韌皮部取食及產生排泄物有關。然而一般聚集期持續一段時間後即會受到抑制，否則聚集過多之個體，會使食物過度利用、或是使食物惡化，將會增加死亡率增加及繁殖率降低。*Dendroctonus brevicornis* 小蠹蟲交配後兩性皆會產生“反聚集性”(antiaggregation) 費洛蒙 (Renwick & Vite, 1970) 馬鞭烯酮 (verbenone) 及反式馬鞭烯酮 (*trans*-verbenone)，如此可讓已到達樹上之小蠹蟲在樹上分散開來，以避免太過擁擠，而當族群密度飽和時，則會讓尚未到達之小蠹蟲轉向至附近的其它樹木。Rudinsky *et al.* (1976) 發現 *D. pseudotsugae* 雄蟲的鳴叫聲音會刺激雌蟲釋放“反聚集性”(antiaggregation) 費洛蒙，同樣地，雌蟲的鳴叫聲也會刺激雄蟲分泌另外一種反聚集性費洛蒙。

建立期：當到達新寄主樹木後，有些種類由雌蟲鑽入樹皮形成交尾室 (nuptial chamber)，雄蟲再進入配對；有些種類由雄蟲鑽入，再由雌蟲進入配對。小蠹蟲之雌蟲於樹皮內側與維管束間形成母食痕 (egg galleries) (Wood, 1982)，並在此食痕上產卵，不同種之小蠹蟲會有不同之特有母食痕。幼蟲孵化出來後，製造出幼蟲坑道 (larval mines)，幼蟲坑道之末端具有蛹室 (pupal chamber)，在其內羽化為成蟲。小蠹蟲生活史的主要階段皆於樹皮內度過。

小蠹蟲造成之樹木危害

大部分的小蠹蟲種類有特定之植物寄主專一性，有些小蠹蟲為賦侵略性 (aggressive) 的，可以攻擊健康之樹種，如 *Dendroctonus brevicornis*、*D. frontalis*、*D. ponderosae*、*Ips grandicollis*、*I. typographus*，大部分的種類會攻擊因旱災、火災或空氣污染等因素而弱化、或剛砍伐傾倒的樹木。小蠹蟲之族群密度與其攻擊樹木的能力息息相關，在族群密度低時，縱使是賦侵略性 (aggressive) 的種小蠹蟲也僅能侵襲衰弱的樹木，而無法危害健康之樹木；而活力越強的植物，需要越大量之小蠹蟲之攻擊才能克服植物之防禦機制 (Kirisits *et al.*, 2002)。侵略性之小蠹蟲在世界各地經常爆發大量樹木死亡之例子。所以避免在森林中累積“適合提高小蠹蟲族群密度”的因子，為防止其危害的主要原則，能夠使小蠹蟲累積族群密度之因子包括：風災或疏、砍伐樹木後殘留在森林中之枝幹殘體，另外，乾旱或是火災或是植物疾病而使樹木衰弱，亦將促進樹木易遭受到小蠹蟲之侵襲，而乾旱是最主要在森林中爆發小蠹蟲危害之因素。

長喙殼菌類真菌

此類真菌為了要適應昆蟲之傳播，演化出黏性之孢子，此孢子產生於產孢結構之頂端，便於被昆蟲黏附攜帶，有趣的是，為配合昆蟲攜帶之時間，此孢子主要形成於蛹室內，以至於當小蠹蟲羽化出來時，在蛹室內的熟成階段 (此時已開始取食) 可以黏附孢子或吞食進孢子，之後才鑽破外側樹皮 (outer bark) 飛出，

並尋找下一個新的樹木進行繁衍。

定義

長喙殼菌類真菌 (ophiostomatoid fungi) 包含有性態 (teleomorph) 之 *Ophiostoma*、*Ceratocystiopsis*、*Grosmannia*、*Ceratocystis* 等屬、以及以上之無性態 (anamorph) 之 *Pesotum*、*Leptographium*、*Sporothrix*、*Thielaviopsis* 等屬。因為其有性態具有相似之特徵，如具長喙之子囊殼、子囊壁成熟後溶解、子囊孢子單細胞且透明無色並具黏性之外鞘，以及相似之生態特性，所以此類群菌概稱為長喙殼菌類真菌 (以其中長喙殼菌屬 *Ophiostoma* 為名)，然而在分類上確是有差異的，*Ophiostoma*、*Ceratocystiopsis* 及 *Grosmannia* 屬於長喙殼菌目 (*Ophiostomatales*)，*Ceratocystis* 屬於小囊菌目 (*Microascales*) (Upadhyay, 1981; Wingfield *et al.*, 1993)。而有性態 (teleomorph) 之各個屬皆可對應其特有之無性態 (anamorph) 屬。

***Ophiostoma*、*Ceratocystiopsis*、*Grosmannia* 及其無性態**

此類之長喙殼菌類真菌及其無性態主要分布在溫帶地區，所以在台灣主要在海拔 1000 m 以上，生長於木本植物之邊材上。此三屬之子囊簇生於子囊殼內之基部，個別最主要之差異在於其所對應的無性態 (Zipfel *et al.*, 2006)，*Ophiostoma* 同時具有 *Pesotum* 及 *Sporothrix* 或僅具有 *Hyalorhinocladiella* 之無性態、*Ceratocystiopsis* 具有鐮刀形之子囊孢子及 *Sporothrix* 或 *Hyalorhinocladiella* 之無性態、*Grosmannia* 具有 *Leptographium* 之無性態。其無性態之特徵描述如下。

Leptographium：此屬之特徵是具有黑色的長分生孢子梗，掃帚狀分支，末端呈環狀產孢 (annellidic proliferation)，分生孢子為單細胞，透明，常會在分生孢子梗的頂端聚集呈現水滴狀。大多數的種類都只在針葉樹上被發現，少數在闊葉樹上 (Grief *et al.*, 2006)。

Pesotum：此屬之特性是具有分生孢子束 (synnema)，產孢方式為交錯型式 (sympodial)，分生孢子束頂端之分生孢子聚積成水滴狀。

Sporothrix：此屬之特徵呈交錯型式 (sympodial) 之產孢方式，產孢點有小齒狀突起 (denticulate)，每一個齒狀突起處只產生一個分生孢子，並在其上留下截面痕跡 (Aghayeva *et al.*, 2004)，而每個孢子會以出芽型式產生另一個孢子。

Hyalorhinocladiella：此屬之特徵為分生孢子梗與營養菌絲之形態相似，其產孢細胞類似 *Sporothrix* 屬，但缺乏明顯齒狀突起 (Aghayeva *et al.*, 2004)。

Ceratocystis* 及其無性態 *Thielaviopsis

熱帶、亞熱帶、及溫帶皆有分佈，可感染木本及草本植物。子囊沿著子囊殼內壁著生，無性態之產孢方式為具有長領之瓶狀產孢 (phialidic)，孢子於瓶狀產孢細胞內形成，並逐一向上推擠成串生之孢子，某些種類同時具有異型孢子 (aleuriospore)。

長喙殼菌類真菌對植物之影響

維管束萎凋

少數長喙殼菌類之真菌會造成維管束萎凋 (vascular wilt) 之病害，皆為嚴重之病原菌，此病原菌可進入樹木之輸導組織，阻塞水份之輸送，最著名的例子即為荷蘭榆樹病菌 (*Ophiostoma ulmi*、*O. novo-ulmi*)，其他的病原包括 *Ceratocystis fagacearum*、*C. fimbriata sensu lato*、及 *Leptographium wageneri* 等。

藍染真菌

許多種之長喙殼菌類真菌可稱之為藍染真菌 (blue stain fungi)，因為其深色之菌絲，會在寄主植物之邊材上造成藍、灰、甚至黑色之變化。其利用儲存於邊材射髓 (ray parenchyma) 中之營養，因為不會分解纖維素、木質素、半纖維素，所以並不會破壞樹木之結構，從外觀上可以在樹木之邊材及樹皮部位觀察到藍染之現象。雖然大部分造成樹木藍染的長喙殼菌類真菌並不會造成植物之病害，但少數亦會致病，造成維管束 (導管及假導管) 的阻塞 (Kirisits & Offenthaler, 2002) 甚至在高的接種濃度下，亦能造成樹皮壞疽、甚至樹木之死亡。此類病害屬於維管束變色 (vascular stain)，非維管束萎凋，此類病原即是指致病力強之長喙殼菌類真菌，包括 *Ceratocystis polonica*、*C. laricicola*、*C. rufipenni*、*Leptographium wingfield*、*Ophiostoma minus* 等 (Kirisits et al., 2002)。

長喙殼菌類真菌的演替

對於造成藍染之長喙殼菌類真菌主要為弱病原菌、部份種類具有強的致病力、部份種類為腐生菌，但縱使為腐生菌，其屬於腐生基質上早期演替之菌種，對於死亡已久之樹木，其上原有之長喙殼菌類真菌大多會被木材腐朽真菌、或其他腐生真菌所取代。對於侵染活體樹木之過程中，也會呈現演替之順序 (Solheim, 1992)，最初被小蠹蟲攜帶進入樹木時，由致病力強之菌種先在邊材上生長，當樹木逐漸衰弱時，也逐漸由致病力較弱之菌種所取代，直到樹木死亡，再被腐生種類或其他類之腐生真菌所取代。所以雖然共生真菌同時由小蠹蟲傳播進入樹木中，但會在不同的樹木衰弱階段生長。

小蠹蟲和真菌之關係

我們可以發現小蠹蟲與其共生真菌有一共同之特性，就是主要侵入活的、或是衰弱之植物上，只有少數利用已死亡 (但未腐爛) 之植物。小蠹蟲身上皆會繫帶許多不同種之真菌，但是其所攜帶大部分真菌種類並不具一致性 (偶然的攜帶)，只有當與特定的長喙殼菌類真菌會一致性的連結時，才稱此類真菌與小蠹蟲共生，而攜帶真菌的方式主要為蟲體外沾附或消化道內攜帶 (Furniss et al., 1990; Paine et al., 1997)，僅有少數是藉由特化之攜菌器 (mycangium) 攜帶 (Six, 2003)。而每一蠹蟲種類常會和二至三種以上之長喙殼菌類真菌形成共生關係。對於同一種小蠹蟲寄主，其上的共生真菌，隨著環境的變化會有不同的優勢種類 (例如兩種和 *Dendroctonus ponderosae* 共生之真菌，一種在冬天優勢、另一種在夏

天優勢)；對於同一種小蠹蟲寄主，並非所有個體都會攜帶共生真菌，有時攜帶率會極低。會殺死樹木之小蠹蟲，一般會具有一種強致病力之共生真菌，所以一直被認為此強致病力之真菌是小蠹蟲能侵襲殺死樹木的必要條件 (Kirisits, 2007)。

互利共生、偏利共生、或其他關係？

一般認為小蠹蟲與其攜帶之真菌具有“共生”(symbiosis)之關係，“共生”就其最初之定義，意指不同的生物共同生存在一起，並不強調其關係為利或弊。真菌可以藉由小蠹蟲之傳播而獲得繁衍之好處，小蠹蟲將真菌傳送到活體或剛死亡的植物，可讓真菌早先一步纏據，避開和腐生真菌的競爭。但小蠹蟲在此交互關係上的獲益就極不明確，長久以來皆認定具有病原性之共生真菌可以幫助小蠹蟲消耗掉活體植物之防禦機制，而為小蠹蟲之侵入樹木來鋪路，小蠹蟲藉此而受益。然而三個論述可以反駁此說法 (Six & Wingfield, 2010)，其一、可以造成樹木死亡之小蠹蟲，其族群中並非每一個體都會攜帶共生之真菌，在縱使沒有攜帶具共生真菌的情況下(或有攜帶低致病力之真菌)，小蠹蟲也能對樹木有致死能力，顯示植物的防禦機制在沒有真菌存在下，也能被小蠹蟲克服，所以小蠹蟲是可以不需要真菌來消耗防禦機制的。其二、如果共生真菌確實能幫助小蠹蟲克服植物之防禦機制，在共生關係的演化上，必定趨向“大部分之小蠹蟲個體皆具有致病力之共生真菌”，因為那些不具有共生真菌之小蠹蟲是無法在活體植物立足的；然事實卻不然，許多小蠹蟲與真菌共生的關係上，僅有部分(甚至少部份)

的小蠹蟲個體身上帶有致病力之真菌，顯示出真菌對小蠹蟲來說，並非必要的因子。其三、就真菌致病的歷程而言，若真菌是隨著小蠹蟲於繁殖鑽孔階段才進入植物，以真菌生長緩慢之速度，根本來不及誘發植物之防禦能力來協助小蠹蟲之入侵植物；在這同時，若果真有誘發植物之防禦反應，實際上是會將同時存在之小蠹蟲防禦在外的，反而不利於小蠹蟲。以上之論述即是反駁“共生真菌作為消耗樹木防禦機制來幫助小蠹蟲”說法的理論基礎。然而此說法亦不能一以概之，對於那些羽化飛出樹幹後需要有一段熟成取食期之小蠹蟲種類，在侵入樹幹繁殖前，其會暫時先棲息於樹梢幼嫩處 (Wood, 1982)，所以其所攜帶之菌種就明顯的有足夠的時間，先削弱植物之防禦能力，來為後續小蠹蟲之鑽孔侵入鋪路。我們相信此類真菌就有實際幫助昆蟲克服植物防禦機制之作用。然而大部分之小蠹蟲明顯的並沒有因其所攜帶之真菌而獲得好處，所以可以推測真菌是偶然的搭乘小蠹蟲之“便車”而傳播的。另外有一種關係，小蠹蟲反而會因為其所攜帶之共生真菌而有負面之影響，southern pine beetle (南方松甲蟲 *Dendroctonus frontalis*) 和 *Ophiostoma minus* 之關係即是如此，此真菌若在樹木中生長量增加，就會使南方松甲蟲之族群受到威脅而降低。有些種類之小蠹蟲，雖然也同樣是生長於樹皮內側，但其身體構造上特化出儲菌器 (mycangium) 之攜菌構造 (Six, 2003)，對於此共生關係，小蠹蟲就絕對的 (obligate) 需依賴其所共生的真菌才得以生存 (取食此真菌，主要作為必需營養的補充)，小蠹蟲即是明顯獲益的一方。

小蠹蟲族群之帶菌率

依小蠹蟲種類不同而有差異。有些種類族群中只有少數個體攜帶真菌，如雖

然小蠹蟲 *Tomicus piniperda* 和真菌 *Ophiostoma wingfieldii* 共生，但族群中只有少數個體會攜帶真菌 (Solheim & Långstöm, 1991)。有些種類族群中多數之個體會攜帶真菌，但不同之個體可能會攜帶不同之共生菌，因為其共生菌的真菌種類皆不只一種。

***Ophiostoma*、*Ceratocystiopsis*、*Grosmannia* 和小蠹蟲之關係**

此類菌和小蠹蟲之共生關係緊密，也即是其傳播主要是依賴小蠹蟲。只有少數種類和小蠹蟲之共生關係較為薄弱，而經常是由空氣、雨水、或其他昆蟲所攜帶 (Krokene & Solheim, 1996; Stauffer *et al.*, 2001)，如 *Ophiostoma piceae* 及 *O. piliferum*。在專一性方面，有些種類專一性強，由特定之小蠹蟲所攜帶；而大多數的種類專一性較低，同一種真菌會由不同之小蠹蟲攜帶至不同之寄主上。

***Ceratocystis* 和小蠹蟲之關係**

此類真菌和小蠹蟲共生關係較不緊密，即經常都是藉由其他方式傳播，許多種類甚至不需昆蟲之媒介，且專一性低，但亦有少數種類具有高的專一性 (Harrington & Wingfield, 1998; Yamaoka *et al.*, 1998)。

結 論

關於小蠹蟲及其共生長喙殼菌類真菌之研究一直為世界各國森林經營中重要之一環，台灣亦有許多小蠹蟲種類之記載 (Beaver & Liu, 2010)，亦有少數長喙殼菌類真菌之記錄 (Lee, *et al.*, 2009 a; 2009b; 2009c)，必然也潛藏危害森林之因子存在。2002 年台灣爆發之廣葉杉萎凋病也極可能與小蠹蟲及其共生菌相關，推測因為廣葉杉之造林地許多已為老齡植株，再加上乾旱，使廣葉杉變為易被小蠹蟲攻擊之寄主對象，以及風災後置於林地中之植株殘體，將小蠹蟲密度累積至足以危害樹木，而在枯萎之植株上除可見小蠹蟲之食痕外，也皆能分離出 *Ophiostoma quercus* 之真菌，雖然此菌主要為弱病原之藍染真菌，不曾有造成植物死亡之記載，但也不能排除在乾旱、高密度小蠹蟲、弱病原真菌、及衰弱寄主共同協力作用下造成廣葉杉之危害，廣葉杉之大量枯萎現象將不會是單一事件，環境變遷、乾旱頻仍的情形下，或有外來小蠹蟲、及外來真菌引入台灣後並遇到易感病之寄主，皆可能在森林中造成病害之大發生，能夠了解小蠹蟲以及其共生之長喙殼菌類真菌，將有助於防範未然，或於問題發生時能及時採取正確之措施。

引用文獻

- Aghayeve, D. N., M. J. Wingfield, Z. W. de Beer, and T. Kirisits. 2004. Two new *Ophiostoma* species with *Sporothrix* anamorphs from Austria and Azerbaijan. *Mycologia*. 96 (4): 866-878.
- Beaver, R. A., and L. Y. Liu. 2010. An annotated synopsis of Taiwanese bark and ambrosia beetles, with new synonymy, new combinations and new records (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae). *Zootaxa* 2602: 1-47.
- Borden, J. H., E. Stokkink. 1973. Laboratory investigation of secondary attraction in

- Gnathotrichus sulcatus*. Can. J. Zool. 51: 469-473.
- Furniss, M. M., H. Solheim, and E. Christiansen. 1990. Transmission of blue-stain fungi by *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae) in Norway spruce. Ann. of the Entomol. Soc. Am. 83: 712-716.
- Gara, R. I., and J. E. Coster. 1968. Studies on the attack behavior of the southern pine beetle. III. Sequence of three infestation within stands. Contrib. Boyce Thompson inst. 24: 77-86.
- Goeden, R. D., D. M. Jr. Norris. 1964. Attraction of *Scolytus quadrispinosus* to *Carya* spp. For oviposition. Ann. Entomol. Soc. Am. 57: 141-146.
- Grief, M. D., C. F. C. Gibas, and R. S. Currah. 2006. *Leptographium piriforme* sp. nov., from a taxonomically diverse collection of arthropods collected in an aspen-dominated forest in western Canada. Mycologia. 98: 771-780.
- Harrington, T.C., and M. J. Wingfield. 1998. The *Ceratocystis* species on conifers. Can. J. Bot. 76: 1446-57.
- Kirisits, T. 2007. Fungal associates of European bark beetles with special emphasis on the ophiostomatoid fungi. In: Lieutier F., K. R. Day, A. Battisti, J. C. Grégoire and H. Evans (eds.), Bark and wood boring insects in living trees in Europe, A Synthesis, p. 181-235, Dordrecht.
- Kirisits, T., and I. Offenthaler. 2002. Xylem sap flow of Norway spruce after inoculation with the blue-stain fungus *Ceratocystis polonica*. Plant Pathol. 51: 359-64.
- Kirisits, T, M. J. Wingfield, and D. B. Chhetri. 2002. Studies on the association of blue-stain fungi associated with the Eastern Himalayan spruce bark beetle (*Ips schmutzenhoferi*) and with other bark beetles in Bhutan. Renewable Natural Resources Research Centre, Yusipang, Bhutan. Yusipang Report, YREP/2002/02
- Krokene, P., and H. Solheim. 1996. Fungal associates of five bark beetles species colonizing Norway spruce. Canadian Journal of Forest Research 26: 2115-22.
- Lee, H. Y, S. Y. Hsieh, and C. Y. Chen. 2009a. Newly recorded species of *Thielaviopsis* and *Chalara* in Taiwan. Fungal Science 24: 53-59.
- Lee, H. Y., H. W. Kao, and C. Y. Chen. 2009b. Ophiostomatoid fungi from imported wood in Taiwan. Taiwania 54: 343-352
- Lee, H. Y., H. W. Kao, and C. Y. Chen. 2009c. Two new records of *Leptographium* from Taiwan. Fungal Science 24: 15-21.
- Paine, T. D., K. F. Raffa, and T. C. Harrington. 1997. Interactions among scolytid bark beetles, their associated fungi, and live host conifers. Annu. Rev. Entomol. 42: 179-206.
- Pitman, G. B., R. A. Kliefoth, J. P. Vite. 1965. Studies of the pheromone of *Ips confusus* (LeConte). II. Further observations on the site of production. Contrib. Boyce Thompson Inst. 23: 13-17.
- Renwick, J. A. A., and J. P. Vite. 1970. Systems of chemical communication in *Dendroctonus*. Contrib. Boyce Thompson Inst. 24: 283-292.
- Rudinsky, J. A., L. C. Ryker, R. R. Michael, L. M. Libbey, M. E. Morgan. 1976. Sound production in Scolytidae: Female sonic stimulus of male pheromone release in two *Dendroctonus* beetles. J. Insect Physiol. 22: 1675-1681.

- Six, D. L. 2003. Bark Beetle-Fungus Symbioses. In. Insect Symbiosis. Contemporary Topics in Entomology Series, K. Bourtzis, T.A. Miller (Eds.). Boca Raton, London, New York, Washington D.C.: CRC Press.
- Six, D. L., and J. M. Wingfield. 2010. The role of phytopathogenicity in bark beetle-fungus symbioses: a challenge to the classic paradigm. *Annu. Rev. Entomol.* 56: 255-272.
- Solheim, H. 1992. Fungal succession in sapwood of Norway spruce infested by the bark beetle *Ips typographus*. *European Journal of Forest Pathology*, 22, 136-48.
- Solheim, H., And B. Långström. 1991. Blue-stain fungi associated with *Tomicus piniperda* in Sweden and preliminary observations on their pathogenicity. *Annales des Sciences Forestieres* 48: 149-56.
- Stauffer, C., T. Kirisits, C. Nussbaumer, R. Pavlin, and M. J. Wingfield. 2001. Phylogenetic relationships between the European and Asian eight spined larch bark beetle populations (Coleoptera, Scolytidae) inferred from DNA sequences and fungal associates. *Eur. J. Entomol.* 98: 99-105.
- Upadhyay, H. P. 1981. A monograph of *Ceratocystis* and *Ceratocystiopsis*. The University of Georgia Press, Athens, Georgia, USA.
- Wingfield, M. J., K. A. Seifert, and J. F. Webber. 1993. *Ceratocystis* and *Ophiostoma* - Taxonomy, ecology and pathogenicity. St. Paul, Minnesota: American Phytopathological Society Press.
- Wood, S. L. 1982. The bark and ambrosia beetles of North and Central America (Coleoptera: Scolytidae), a taxonomic monograph. *Great Basin Naturalist Memoirs* 6: 1-1359.
- Yamaoka, Y., M. J. Wingfield, M. Ohsawa, and Y. Kuroda. 1998. Ophiostomatoid fungi associated with *Ips cembrae* in Japan and their pathogenicity to Japanese larch. *Mycoscience* 39: 267-378.
- Zipfel, R. D., Z. W. de Beer, K. Jacobs, B. D. Wingfield, and M. J. Wingfield. 2006. Multi-gene phylogenies define *Ceratocystiopsis* and *Grosmannia* distinct from *Ophiostoma*. *Studies in Mycology* 55: 75-97.

Interactions between bark beetles and their associated fungi on the cause of plant diseases

Chi-Yu Chen¹, Chi-Feng Lee^{2,3}

¹ Assistant Professor, Department of Plant Pathology, National Chung Hsing University, Taichung, Taiwan, ROC.

² Distinguished Research Fellow, TARI, Wufeng, Taichung, Taiwan, ROC.

³ Corresponding author, e-mail: chifeng@tari.gov.tw

Abstract

Bark beetles are commonly associated with ophiostomatoid fungi. The devastating Dutch elm disease is the most notable example. The relationship between both partners is recognized as being symbiotic. Fungi benefit from this association to infect new host trees via bark beetles' delivery. However, to bark beetles this association can be beneficial, neutral, or detrimental. For the beneficial effect, fungi pave the way for the bark beetles to invade trees by overwhelming host tree defenses. This conception is being challenged due to the fact that some aggressive bark beetles can invade and kill trees without the virulent fungal companions. It suggests that there remain lots to be unveiled in their symbiotic relationships. Nevertheless, bark beetles are the carriers for many pathogenic ophiostomatoid fungi. Therefore clarification of the relationship between them will be valuable in the prevention and control of plant diseases caused by them.

Key words: Bark beetles, Ophiostomatoid fungi, Symiosis