

综述和进展

危害松树的小蠹虫与其伴生菌的相互关系*

鲁敏^{1,2**} 孙江华^{1***}

(1. 中国科学院动物研究所 农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室 北京 100101;

2. 中国科学院研究生院 北京 100039)

Interactions among scolytid bark beetles and the associated fungi during attacking the living conifers. LU Min^{1,2*}, SUN Jiang-Hua^{1***} (1. State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; 2. Graduate School, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China)

Abstract Scolytid bark beetles that colonize living conifers are frequently associated with specific fungi that are carried in specialized structures or on the body surface. These fungi are introduced into the tree during the attack process. The association suggests that there is mutual benefit to the fitness of both beetles and fungi. The fungal species may benefit from the association with the beetles by being transported to new host trees while beetle species may benefit from the association with fungi by feeding on the fungi, or by the fungi contributing to the death of the host trees through mycelial penetration of host tissue or toxin release. Extensive researches have been directed towards characterizing the interactions of beetle-fungal complexes with live host conifers and determining the ecological advantages for maintaining the associations. However, differences among systems and how species interact under different population and environmental conditions make it difficult to generalize about the importance of the separate biological components in successful host colonization.

Key words scolytid bark beetles, associated fungi, conifers, insect-fungal interactions

摘要 危害健康松属植物的小蠹虫经常与一些特殊的真菌相联系。在小蠹虫危害松属植物的过程中,这些真菌被小蠹虫的一些特殊结构或者体表携带到松属植物上。小蠹虫与其伴生菌的联系表明小蠹虫和其伴生菌之间是一种互惠互利的关系。伴生菌随小蠹虫扩散而被带到新的寄主树木。而伴生菌或作为小蠹虫的食物来源,但更重要的是,有些伴生菌能够通过其菌丝渗透寄主组织,释放毒素,致死寄主树木,以帮助小蠹虫降低寄主抗性。许多研究致力于探索小蠹虫/伴生菌联合体与寄主树木之间关系的特征和确定小蠹虫与其伴生菌相互关系在生态学上的意义。然而,不同小蠹虫和其伴生菌所组成的共生体系,不同小蠹虫的种群数量,和不同环境条件下同种小蠹虫与其伴生菌相互作用方式的差异使我们在研究小蠹虫和其伴生菌这个共生体系时,对它们各自在成功聚集寄主树木过程中所发挥的重要作用的概括变得非常困难。

关键词 小蠹虫, 伴生菌, 松属植物, 昆虫-真菌的相互关系

小蠹科昆虫在我国记录的约 500 种^[1],其中林业上危害比较严重的主要有:落叶松八齿小蠹 *Ips subelongatus*, 建庄油松梢小蠹 *Gryphalus tabulaformis chienzhuangensis*, 马尾松梢小蠹 *Gryphalus massonianus*, 红脂大小蠹 *Dendroctonus valens*, 华山松大小蠹 *Dendroctonus armandi*, 云杉

大小蠹 *Dendroctonus micans*, 六齿小蠹 *Ips acuminatus*, 重齿小蠹 *Ips duplicatus*, 光臀八齿小

* 国家自然科学基金资助项目(30525009)。

** E-mail: lumin@ioz.ac.cn

*** 通讯作者, E-mail: sunjh@ioz.ac.cn

收稿日期: 2007-06-21, 修回日期: 2007-12-13

蠹 *Ips nitidus*, 十二齿小蠹 *Ips sexdentatus*, 云杉八齿小蠹 *Ips typographus*, 杉肤小蠹 *Phloeosinus sinensis*, 泊肤小蠹 *Phloeosinus aubei*, 中穴星坑小蠹 *Pityogenes chalcographus* L., 横坑切梢小蠹 *Tomicus minor*, 纵坑切梢小蠹 *Tomicus piniperda*, 多毛小蠹 *Scolytus seulensis*, 黄须球小蠹 *Sphaerotrypes coimbatoensis*, 和黑条木小蠹 *Xyloterus lineatus*^[2]。然而对于这些小蠹虫伴生菌的研究却很少。Zhou 等人在我国云南采集的纵坑切梢小蠹上分离出一种新的 *Leptographium* 属的真菌 *Leptographium yunnanensis*^[3]。此外, 对于华山松大小蠹与其伴生菌的关系也进行了一些研究^[4,5]。但是, 我国对危害松属植物的小蠹虫与其伴生菌的相互关系全面系统的研究还没有。

然而, 研究小蠹虫与其伴生菌的相互关系是系统地研究森林害虫综合控制策略与技术的重要组成部分, 能够丰富森林昆虫学, 植物病理学的研究内容, 又由于这一领域的多学科交叉这一特点, 还有可能形成生态学以及入侵生物学上的新理论。因此在北美和欧洲的这一研究是森林害虫防治研究的重点也是热点之一。

1 小蠹虫生活史策略

小蠹虫是一类重要的森林经济昆虫。虽然小蠹虫寄主树木范围很广^[6], 但是以松属植物为食的初期性和次期性小蠹虫还是引起了特别的关注。这主要是由于这些小蠹虫能够利用聚集信息素来大规模危害寄主树木^[7]以及它们与其伴生菌的联系。根据小蠹虫与其伴生菌的相互关系, 小蠹虫的生活史策略可以划分为 3 种类型: 初期性小蠹虫, 次期性小蠹虫, 和腐生小蠹虫。

初期性小蠹虫接近于专性寄生虫^[8], 它们进攻健康的寄主树木, 在小蠹虫种群密度高时可以致死寄主树木^[9,10]。初生小蠹虫主要包括南部松大小蠹 *Dentroctonus frontalis*, *D. vitei*, 墨西哥大小蠹 *D. mexicanus*, 圆头松大小蠹 *D. adjunctus*, 西部松大小蠹 *D. brevicornis*, 中欧山松大小蠹 *D. ponderosae*, 光背大小蠹 *D. jffrevi*

和云杉八齿小蠹 *Ips typographus*。初期性小蠹虫的卵在双亲坑道的边缘孵化, 幼虫在树皮内部活动, 蛹室筑于坑道末端。当初期性小蠹虫处于低密度种群数量时, 只在危害树势较弱的寄主树木。然而, 当初期性小蠹虫处于种群密度较高时, 初期性小蠹虫便会快速聚集, 然后钻蛀致死健康的寄主树木^[11~15]。

还有一些接近于专性寄生虫的小蠹虫, 它们几乎不致死健康的寄主树木。欧洲的云杉大小蠹, 还有北美的黑脂大小蠹 *D. terebrans* 和红脂大小蠹就属于此类。这些小蠹虫一般进攻寄主树木基部和根部, 使其树势变弱^[6,16]。它们的幼虫群居生活, 以寄主树的韧皮组织为食。寄主树木不直接被小蠹虫致死, 但是它们的进攻会使寄主树木易于遭到其它攻击性强的小蠹虫的进攻^[17,18]。

次期性小蠹虫接近于兼性寄生虫^[8], 主要包括, 美松齿小蠹 *Ips pini*, *Scolytus ventralis* LeConte, 云杉树皮甲虫 *D. rufipennis*, 黄杉大小蠹 *D. pseudotsugae*, 落叶松大小蠹 *D. simplex*, 和纵坑切梢小蠹 *Tomicus piniperda*。次生小蠹虫进攻树势较弱, 或已染病的寄主树木, 近来也发现其也可以致死树木^[18,19]。初期性和次期性小蠹虫具有相似的坑道构建行为与卵的发育过程。当次期性小蠹虫处于低密度种群数量时, 次期性小蠹虫通常只会进攻那些已经被初生小蠹虫攻击了的树木或者是那些被病害和恶劣气候严重降低了树势的树木。当次期性小蠹虫处于高密度种群数量时, 次期性小蠹虫会聚集, 然后致死健康的寄主树木。然而, 总的来说, 次期性小蠹虫相对于攻击性强的初期性小蠹虫而言, 其种群不易暴发。即使暴发, 其持续时间也相对较短。

小蠹虫的第三类生活史策略模式是小蠹虫营腐生生活^[8]。这类小蠹虫聚集于死的树木。大多数小蠹虫都属于这一类^[7]。虽然它们具有多种多样的独特的生活史策略^[6], 但并不是该文所讨论的重点。

2 小蠹虫贮菌器与其伴生菌

滋生在松属植物上的小蠹虫与其伴生菌的

关系是相当复杂的^[20-22]。从广义上说可以把伴生菌分为由贮菌器携带的伴生菌和不由贮菌器携带的伴生菌 2 种。由于这种划分可以帮助我们深入理解小蠹虫与伴生菌的相互关系。所以这种划分对于区别伴生菌种类和小蠹虫携带伴生菌的方式是十分重要的。

贮菌器是与小蠹虫分泌细胞相联系的角质层结构, 它可以帮助小蠹虫携带伴生菌的孢子和菌丝^[23]。因其所在位置不同分为胸贮菌器, 颞贮菌器, 上颌骨贮菌器和外部凹陷贮菌器等。墨西哥松大小蠹, 南部松大小蠹, 西部松大小蠹, 和园头松大小蠹等都具有这种结构^[24-30]。在这些具有贮菌器的种类中, 南部松大小蠹和西部松大小蠹研究得比较多^[25, 26, 29-33]。研究发现, 南部松大小蠹和西部松大小蠹主要携带一种蓝变子囊菌 *Ophiostoma minus* 和一种担子菌类的真菌 *Entomocorticium dendroctoni*^[25, 34-36]。一种非蓝变的子囊菌 *Ceratocystiopsis ranaculosus*, 通常在南部松大小蠹的贮菌器中发现^[36]。而一种 *Ceratocystiopsis* 属的伴生菌通常在西部松大小蠹的贮菌器中发现^[33]。

另外, 一个与 *Ophiostoma clavigerum* 相似的蓝变菌能够从光背大小蠹的贮菌器中分离到^[37]。有些担子菌类的菌株也可以从这 2 种小蠹虫的蛹室分离到, 但在贮菌器中没有发现^[38]。Molnar 在西部香脂毛小蠹 *Dryocoetes confuses* 的贮菌器^[40]中还发现蓝变菌 *Ophiostoma dryocoetidis*^[39]。

虽然绝大多数贮菌器伴生菌充其量对于寄主树木有微弱的致病力^[22, 33, 41], 但是在小蠹虫进攻寄主树木的过程中贮菌器伴生菌可以降低寄主树木抗性的作用不应忽视^[25, 36, 42]。

不具有贮菌器的小蠹虫是通过小蠹虫头部, 前胸腹板和翅鞘的表面带蓝变菌, 比如 *Scolytus ventralis* 携带 *Trichosporium symbioticum*^[43], 十二齿小蠹携带 *Ophiostoma brunneociliatum*^[44], 云杉八齿小蠹携带 *Ceratocystis polonica*, *Ophiostoma bicolor*, 和 *Ophiostoma penicillatum*^[45], 黄杉大小蠹携带 *Ophiostoma pseudotsugae*^[46] 和 *Leptographium*

abietinum^[47], 和云杉树皮甲虫携带 *Leptographium abietinum*^[48]。而且从体表^[35]和传播性螨类^[44, 49-53]分离的伴生菌很相似, 大多也是蓝变菌。

中欧山松大小蠹比较特殊, 其体表, 坑道和贮菌器能够携带不同种类的蓝变菌。蓝变菌 *Ophiostoma ips* 和 *Ophiostoma minus* 能够从中欧山松大小蠹的体表和坑道中分离得到。而蓝变子囊菌 *Ophiostoma montium* 和 *Ophiostoma clavigerum* 能够从中欧山松大小蠹的贮菌器中分离到^[54]。

3 小蠹虫与其伴生菌之间的相互关系

小蠹虫与其所携带的真菌之间所形成的关系是众多共生(合作)体系中的典型代表之一^[146]。近 30 年来, 昆虫学家和生态学家对于多种北美和欧洲的小蠹虫/寄主树木体系进行了广泛的研究, 认为寄主树木抵抗小蠹虫进攻是非常有效的。但是, 寄主树木抵抗小蠹虫与其伴生菌进攻的机制是因小蠹虫与其伴生菌的种类而异, 还是没有种的特异性——这一问题还没有解决^[55, 56]。但是, 一些文献得出了小蠹虫伴生菌通过它们对寄主树木的致病力有助于小蠹虫适应性的结论。人工接种试验证明有些伴生菌能够致死寄主树木。尽管在接种技术和接种浓度上还存在一些问题, 但是寄主树木在伴生菌接种几个星期到几个月后开始枯萎, 出现病态是不争的事实^[35, 57, 63]。在人工接种试验中从接种接种物到寄主树木死亡的时间远长于在野外观察到的小蠹虫与其伴生菌联合进攻寄主树木的死亡时间。有一些研究证明, 伴生菌对于小蠹虫进攻的寄主树木的死亡起首要的作用^[16, 64, 66], 寄主树木的死亡是小蠹虫与其伴生菌对于寄主树木动态相互作用的结果。Paal 和 Halvor 通过比较研究初期性小蠹虫和次期性小蠹虫所携带的蓝变真菌的致病力也证实, 初期性小蠹虫通常携带致病力强的蓝变真菌, 以帮助它们克服寄主树木对它们的抗性, 而次期性小蠹虫往往携带致病力相对弱的真菌^[45]。国内的学者通过开展相关的实验也证实了这一结

论^[67, 68]。

3.1 小蠹虫对真菌的有益作用

小蠹虫对真菌的有益作用主要表现在: 伴生菌是通过小蠹虫这一载体在寄主树木上传播, 真菌依赖小蠹虫提供入侵寄主树木的通道, 和小蠹虫有助于促进致病性真菌在寄主树木内的发育和繁殖^[68]。小蠹虫贮菌器的进化也说明了小蠹虫受益于它和其伴生菌的相互作用。

3.2 真菌对小蠹虫的有益作用

许多钻蛀寄主树木的小蠹虫取食小蠹虫携带的伴生菌^[69], 有些还能够改变寄主树木营养的质量, 有利于小蠹虫的发育。南部松大小蠹和西部松大小蠹的幼虫的中间形态在耗尽寄主树木韧皮部营养的情况下会取食伴生菌。而且小蠹虫幼虫主要以贮菌器伴生菌为食^[27, 29, 30, 70]。小蠹虫的伴生菌和其它伴生物也会影响寄主树木的营养结构^[71~73]。无论是直接取食伴生菌还是取食被伴生菌影响的寄主树木的组织, 对于南部松大小蠹而言, 有一点是一定的, 其幼虫在贮菌器伴生菌存在的条件下比贮菌器伴生菌不存在的条件下具有更强的生殖力^[74~77]。对于中欧山松大小蠹的伴生菌 *Entomocorticium dendroctoni* 来说, 虽然还没有被确定是否是贮菌器伴生菌, 但这种伴生菌被证明有助于提高小蠹虫的食物质量和成虫的生殖适应性^[38]。中欧山松大小蠹的未龄幼虫不仅取食被贮菌器伴生菌侵染的寄主树木组织, 同时刚羽化的成虫也会广泛地取食在蛹室上的真菌^[78]。

有些贮菌器伴生菌可以通过抑制其它真菌的生长来提高小蠹虫的适应性。 *Ophiostoma minus*, 一种蓝变菌, 通过其对寄主树木的致病力, 来提高伴生这种伴生菌的南部松大小蠹的适应性。而且这种伴生菌的存在对其它的南部松大小蠹的伴生菌生长是有害的^[79~81]。小蠹虫一般不在寄主树木蓝变的部位产卵, 主要是因为蓝变菌存在的情况下, 小蠹虫的生殖力会下降^[76, 82]。而且, 在有些情况下贮菌器伴生菌的生长能够抑制蓝变菌的生长^[26, 79, 83]。当然, 在这一问题上还有争论^[84]。

贮菌器伴生菌和由贮菌器伴生的传播性细菌, 酵母也有助于小蠹虫的化学通讯^[85~89]。中欧山松大小蠹和南部松大小蠹的伴生微生物可以将马鞭草烯醇转换为马鞭草烯酮^[90~92]。无菌情况下, 中欧山松大小蠹产生的反式马鞭草烯醇会阻碍马鞭草烯醇氧化为马鞭草烯酮, 但是在这些小蠹虫伴生微生物存在的情况下, 马鞭草烯醇可以被顺利地氧化为马鞭草烯酮^[93]。然而, 还有一些证据表明, 小蠹虫天敌也会利用这些伴生微生物产生的气味来帮助寻找进攻寄主树木的小蠹虫^[16]。

3.3 小蠹虫的生活习性与其伴生菌致病力的关系

Harrington 认为小蠹虫及其伴生菌在小蠹虫生活史的各个阶段的频繁的相互联系并不能完全的揭示它们之间的共生关系。伴生菌与其它伴生菌的竞争和与小蠹虫的共生都是伴生菌致病力进化的原因^[22]。大量的接种实验表明, 初期性小蠹虫一般携带致病力强的伴生菌, 以降低寄主树木的抗性^[22, 33, 146, 147]。相反, *Leptographium terebrantis*, 一种高致病力的伴生菌, 与小蠹虫黑脂大小蠹和红脂大小蠹有紧密的联系^[33, 94~96], 而这 2 种小蠹虫很少致死寄主树木^[8, 97] 而且对树脂有很高的耐受性^[16, 98]。

3.4 小蠹虫与其伴生菌关系的典型例子

纵坑切梢小蠹, 一种攻击性相对较弱的小蠹虫, 与其伴生菌的相互关系是偶然伴生的^[100]。当纵坑切梢小蠹进攻寄主树木时, 不能够维持持续的高种群数量的进攻^[19]。这种小蠹虫携带的伴生菌 *Leptographium wingfieldii*, 是一种高致病力的伴生菌。然而, 中度攻击性的小蠹虫十二齿小蠹则携带一种相对低致病力的伴生菌 *Ophiostoma brunneo-ciliatum*^[99], 伴生菌对于纵坑切梢小蠹和十二齿小蠹的生殖不是必需的^[100, 101]。

云杉八齿小蠹有 3 种蓝变伴生菌, 但是它们不是在小蠹虫进攻寄主树木的各个阶段都能分离到的。实验表明: 当小蠹虫处于暴发期, 进攻健康的寄主树木的时候, 小蠹虫对于 *Ceratocystis polonica*, 3 种伴生菌中致病力最强的

一种的携带率最高,而当小蠹虫处于稳定期,只进攻已被危害的寄主树木的时候,小蠹虫对于 *Ophiostoma bicolor*, 3 种伴生菌中致病力最弱的一种的携带率最高^[102]。然而,有 2 点很难确定,一是伴生菌种群的变化是否有助于小蠹虫攻击不同树势的寄主树木,还有就是不同的寄主树木的树势是否对于伴生菌种群结构具有选择性^[103]。

值得注意的是: *Ceratocystis* 属的真菌比较少被小蠹虫携带^[104],而腐生的 *Ophiostoma* 属的真菌与小蠹虫伴生的情况则比较多^[33]。云杉八齿小蠹^[105],黄杉齿小蠹^[106],和云杉树皮甲虫^[48]伴生 *Ceratocystis* 属的高致病力的真菌。而且这些小蠹虫都携带 *Ceratocystis coerulea*, 这种菌易于侵染健康云杉边材的伤口^[105]。这些小蠹虫的伴生菌对于寄主树木都有致病性,但是伴生菌在小蠹虫进攻寄主树木的过程中并不是一直被小蠹虫携带,携带率比较低^[106-108]。小蠹虫进攻寄主树木后, *Ceratocystis* 属的真菌,如果被小蠹虫携带,会先于 *Ophiostoma* 属的真菌侵袭寄主树木的边材,表现出更强的致病力^[48, 106, 107, 144]。虽然 *Ceratocystis* 属的真菌的小蠹虫携带率比较低,但是它们的致病力足以使它们在小蠹虫蛹室上孢子化和在寄主树木上传播。而其它低致病力的伴生菌,一旦能在小蠹虫的蛹室上孢子化,它们的小蠹虫携带率就相对较高。

小蠹虫与其伴生菌之间的关系是多方面的和复杂的,而且根据小蠹虫所在生活史的不同阶段,这种相互关系有时表现出互惠,有时表现出互害。这种相互关系对于小蠹虫适应性的净影响主要决定于寄主树木被小蠹虫危害前的树势和小蠹虫伴生菌的菌落组成。

4 小蠹虫伴生菌的致病力和寄主树木的死亡率

关于小蠹虫伴生菌的致病力和寄主树木死亡率的研究很多,有些蓝变致病菌对于那些被小蠹虫进攻的树木的死亡,起决定性作用^[109],而有些是必不可少的致死因素之一^[21]。虽然

致死寄主树木的机制还没有彻底的弄清^[65],但有一点可以肯定的是:由于小蠹虫和其伴生菌同时发生的行为和它们的相互作用,而不是小蠹虫和其伴生菌的一前一后的连续作用致死寄主树木^[110]。

Von Schrenk, Craighead, 和 Nelson & Beal 认为,蓝变菌对被小蠹虫危害寄主树木的死亡起到决定性的作用。这主要是由于,仅仅是小蠹虫的钻蛀作用不会使寄主树木在较短的时期死亡^[111-113]。接下来的实验证明:危害寄主树木的小蠹虫确实能够携带可传播的伴生菌^[34, 35, 114, 115];伴生菌渗透进寄主树木的边材,能够吸干边材组织和切断水分的运输^[59, 96, 107, 116];伴生菌产生的异香豆素毒素能够影响寄主树木的水分运输^[42, 107, 117-119]。蓝变菌接种实验表明,在接种物遍布寄主树木^[35, 39, 95, 120]或者接种物浓度超过一定的临界值^[60-62, 121-123]时,蓝变菌能够致死寄主树木。

Hetrick 首次发现,在寄主树木没有伴生菌侵染的情况下,南部松大小蠹能够致死寄主树木^[124]。Hetrick 的发现开始没有引起人们的重视,直到昆虫学家发现在没有伴生菌侵染的情况下,活跃的南部松大小蠹和西部松大小蠹在寄主树木上大量滋生^[26, 125]。Bridges 等人认为,这种小蠹虫在寄主树木上的高浓度滋生,导致了在没有蓝变菌侵染的情况下小蠹虫也能致死寄主树木。然而,其它非蓝变菌对于寄主树木死亡的作用不能忽略。这主要是因为,这些非蓝变菌还可能通过其它媒介昆虫传播^[25]。虽然蓝变菌对于以上 2 种小蠹虫大量成功地滋生寄主树木不是必需的,但是这只代表了极端的例子,在大多数情况下,小蠹虫大量成功地滋生寄主树木是小蠹虫与伴生菌共同作用的结果。

在其它大小蠹属 *Dendroctonus* 的小蠹虫和其伴生菌体系中,蓝变菌的侵染对于寄主树木的死亡而言也不是必需的。Parmeter 等人发现寄主树木边材的侵染不能说明小蠹虫危害后的树冠的病状^[64]。Hobson 等人证明,伴生菌在边材的渗透,发生在寄主树木边材闭塞后,小蠹虫和蓝变菌之间不是共生关系^[69]。其他研究表

明, 在小蠹虫与其伴生菌联合危害下的寄主树木的致死速度要比只有伴生菌存在时快^[16]。寄主树木在只有小蠹虫危害的条件下, 释放的单萜和其它化合物可以造成寄主树木外部表皮的干枯和管胞的气穴现象, 最终导致对寄主树木蒸腾作用的破坏^[126, 127]。Harrington 认为韧皮部组织的坏死可以导致寄主树木边材的干枯。利用模仿小蠹虫物理钻蛀寄主树木外部树皮的技术^[33]; Nebeker 等人发现, 当树脂将要被耗干时, 树脂流动速率快速下降, 但是在停止钻蛀几天后, 树脂流动可以恢复正常。随后的小蠹虫钻蛀坑道和伴生菌局部侵染会进一步拖垮寄主树木的防御体系^[6]。

5 小蠹虫进攻寄主树木的动态过程

小蠹虫进攻寄主树木的过程可以划分为扩散、选择、聚集、和建立 4 个步骤。研究发现, 在寄主树木抵抗小蠹虫危害的过程中, 寄主树木会不断地产生聚集信息素^[14, 128~132]。寄主树木对小蠹虫抵抗的停止^[7, 133], 标志着小蠹虫进攻寄主树木进入第 4 个阶段——建立。进入这一阶段后, 小蠹虫建成坑道, 准备开始产卵^[7, 9, 133]。因此, 小蠹虫坑道的建成和产卵作为一个生物测定方法来判断寄主树木死亡时间的开始。在这里, 区分小蠹虫对寄主树木防御系统的攻克(韧皮部的侵染)和寄主树木叶病状的发展(与边材阻塞有关的叶退色)依然十分重要。

作为衡量寄主树木死亡的标准, 伴生菌的致病力, 寄主树木的树势, 和小蠹虫的成功进攻寄主树木在一些小蠹虫/伴生菌体系中研究得较多。Raffa 和 Berryman 认为, 中欧山松大小蠹在危害扭叶松(*Pinus contorta*)的高峰出现的第 2 和第 3 天, 进攻一般在 5 天后结束, 此时小蠹虫已经克服了寄主树木的抗性^[14]。然而, Solheim 发现在中欧山松大小蠹危害扭叶松 14 天后, 寄主树木的边材仅被阻塞 20 mm^[48], 小蠹虫携带的蓝变菌首先定位侵染寄主树木的放射状软组织细胞^[134], 在小蠹虫进攻 8~10 周后, 仅仅只有 5%~18% 的管胞被菌丝侵染^[135]。在小蠹虫进攻寄主树木 8 周内, 寄主树木水势

没有明显地变化^[134]。以上结果表明: 对于寄主树木死亡的生物测定是对于寄主树木不可逆损害的准确反应, 在伴生菌在边材的生长和寄主树木水势的变化前, 寄主树木就已被小蠹虫的进攻所攻克。

在聚集信息素的介导作用下, 90% 的云杉八齿小蠹个体可以在 4 天之内在寄主树木挪威云杉 *Picea abies* 中成功定居下来^[136], 一旦开始产卵, 50% 的云杉八齿小蠹个体可以在 2~4 天内完成产卵^[137]。这说明挪威云杉的死亡起始时间出现在被云杉八齿小蠹危害的 6 天以内。而云杉八齿小蠹的伴生菌只有在其攻击挪威云杉 4~5 周后才分离到^[102], 此时进攻寄主树木小蠹虫的子代已处在幼虫或蛹的虫态了^[138]。

Caird 研究遭到南部松大小蠹危害的萌芽松(*Pinus echinata*)的水势变化时发现: 当小蠹虫产卵时, 寄主树木的边材没有被伴生菌侵染, 只有 1% 的管胞组织在小蠹虫危害 4 天后被吸干^[116]。从火炬松(*Pinus taeda*)的人工接种实验看, *Ophiostoma minus* 在被接种 26 天后, 才从 15 mm 深的边材分离到^[84], 而这一时间小蠹虫可以完成从卵到成虫的发育过程^[139, 140]。最快的伴生菌对于寄主树木的侵染发生在小蠹虫进攻寄主树木的第 7 天^[58]。然而, 小蠹虫对寄主树木的成功进攻可以在 4~7 天内完成^[141~143], 树脂油压在 2~3 天内可耗尽^[119]。

在小蠹虫进攻寄主树木的初期, 进攻寄主树木的小蠹虫携带的伴生菌是否对于寄主树木的死亡起到重要作用这一问题值得注意。植物学家对小蠹虫在人工接种时伴生菌对于寄主树木的潜在致病力进行了大量实验研究, 但没有找到一个普遍的衡量寄主树木死亡的指标。寄主树木在伴生菌侵染后, 是被不可逆地损伤了, 但是它们将在好几周内保持正常地蒸腾作用^[132]。这就给我们理解小蠹虫与寄主树木的相互作用和寄主树木抵抗小蠹虫的危害和伴生菌的侵染这些问题带来困难。但是有一点是明显的: 伴生菌本身不能致死寄主树木, 小蠹虫的钻蛀, 伴生菌的侵染和寄主树木的树势之间的动态相互作用决定了小蠹虫是否可以成功地克

服寄主树木地抗性, 致死寄主树木。伴生菌, 通过它们多方面地与小蠹虫和寄主树木地相互作用, 使小蠹虫致死寄主树木变得相对容易一些。

6 展望

在进攻松类植物的小蠹虫与其伴生菌相互关系的研究中, 有 3 个重要的方面需要通过进一步的实验来获得更加详细的信息。这 3 个重要的方面是: 小蠹虫与其伴生菌潜在相互作用多样性的特征, 在生化水平对于这种相互作用动态速度的描述, 和小蠹虫的伴生微生物在更广泛范围的检查和鉴定。每一个方面都需要独立地调查实验, 因为它们都是小蠹虫与其伴生菌相互作用的重要特征, 应该避免一般化。

许多研究集中于松属类植物边材被蓝变菌侵染, 这主要是由于一些科学家一直认为蓝变菌的侵染阻塞寄主树木水运输的通道是寄主树木死亡的主要原因。然而, 小蠹虫进攻寄主树木造成的表皮内部的机械损伤对于消耗寄主树木的抗性和阻塞寄主树木的水运输通道都有重要的作用^[65, 110, 126, 127]。更有可能的是: 伴生菌对于小蠹虫在寄主树木虫孔处, 韧皮部, 和内部表皮的侵染^[21], 与小蠹虫的机械作用相结合, 能够降低寄主树木的抗性, 造成寄主树木的不可逆损伤, 和为小蠹虫的成功产卵提供保障。蓝变菌对于寄主树木边材的侵染能够作为小蠹虫危害寄主树木的有力证据之一, 但并不是小蠹虫进攻寄主树木中必不可少的因素。因此很有必要对于在小蠹虫及其伴生菌危害寄主树木的初期, 发生在小蠹虫进攻寄主树木内部表皮位点的生化和细胞水平上的动态变化进行研究。

不同进攻位点的小蠹虫与其伴生菌相互关系的累积有助于促进寄主树木的快速变化, 这些变化对于小蠹虫在寄主树木成功繁殖有很大的帮助。我们应该进一步来定义和测定寄主树木的这些快速变化。在这一领域的研究成果将会为, 在危害寄主树木时, 伴生菌作为寄主树木死亡的有利条件提供者而不是直接原因这一概念打下更加坚实的基础。

由于小蠹虫与其伴生菌的种之间的差异,

我们很难提出一个对于所有小蠹虫/伴生菌体系都适用的危害松属植物的小蠹虫与其伴生菌的相互关系的假设。但是以下几点是它们的共有特点: (1) 初期性小蠹虫在正常情况下能够致死寄主树木; (2) 当小蠹虫处于低种群数量时, 小蠹虫一般危害已被危害和损伤的寄主树木, 而当小蠹虫处于高种群数量时, 小蠹虫就会危害健康的寄主树木; (3) 次期性小蠹虫在正常情况下不能够致死寄主树木。进攻松属植物的小蠹虫与其伴生菌之间生态学上的相互关系因寄主的选择性, 小蠹虫的危害行为, 小蠹虫的种群数量水平的不同而表现出很大的差异。当小蠹虫种群数量较低, 小蠹虫对寄主树木的危害较少时, 蓝变菌对于小蠹虫在健康的寄主树木上的成功聚集起到重要的作用。具有一定致病力的伴生菌的侵染可以帮助小蠹虫克服寄主树木的抗性, 消耗内部树皮组织的营养, 提高小蠹虫在寄主树木上成功聚集的可能性。然而, 从生态学上讲, 这是一个不稳定的平衡。因为小蠹虫通过伴生菌的侵染耗尽寄主树木抗性的同时, 寄主树木会启动对小蠹虫适应性有害的诱导反应。如果诱导反应启动, 而寄主树木组织还没有完全失活, 小蠹虫在诱导反应发生的部位是很难存活的。从生态学上讲, 小蠹虫与其伴生菌的相互关系, 首先是帮助小蠹虫在寄主树木上成功聚集, 但接下来会对小蠹虫的后代有不利的影 响, 而且这种相互作用与其它真菌类伴生物的关系还需要进一步研究。显而易见的是: 小蠹虫和伴生菌是否受益于它们相互关系以及受益的程度决定于小蠹虫的种群数量水平, 寄主树木树势, 和小蠹虫危害寄主树木的强度。而且, 它们的相互作用很可能是小蠹虫携带的伴生菌侵染寄主树木, 而不是携带伴生菌的小蠹虫进攻寄主树木的结果^[33]。

对于松属植物克服小蠹虫与其伴生菌共同危害的防御反应的研究可以进一步提高我们对植物诱导防御机制的理解。同样, 对于寄主树木树势, 抵抗力, 和小蠹虫在寄主树木上的聚集行为的研究也能够加深我们对昆虫化学通信和种群动态变化的理解。我们应该加强对与小蠹

虫有关的真菌的分类学研究, 不只局限于伴生菌; 应该加强伴生菌在深层次上受益于小蠹虫与其伴生菌的相互关系的研究; 应该加强不同寄主树木树势条件下, 小蠹虫与其伴生菌相互关系差异性的研究; 还应该加强在小蠹虫危害和伴生菌侵染寄主树木的初期, 寄主树木反应机制的研究。另外, 寄主树木与小蠹虫/伴生菌在细胞和组织水平的相互作用的研究可以加深我们对于寄主树木死亡过程, 寄主树木防御反应的生理作用, 和这种防御机制局限性的理解。

参 考 文 献

- 1 郑乐怡, 归鸿. 昆虫分类. 南京: 南京师范大学出版社, 1999. 651.
- 2 张执中. 森林昆虫学. 北京: 中国林业出版社, 1997. 323~339.
- 3 Zhou X. D., Jacobs K., Morelet M., Ye H., Lieutier F., et al. *Mycoscience*, 2000, **41**(6): 573~578.
- 4 唐明, 陈辉. 林业科学, 1999, **35**(6): 63~66.
- 5 陈辉, 唐明. 西北植物学报, 2002, **22**(6): 1391~1395.
- 6 Kirkendall L. R. *Zool. J. Lim. Soc.*, 1983, **77**(2): 293~352.
- 7 Wood D. L. *Annu. Rev. Entomol.*, 1982, **27**: 411~446.
- 8 Raffa K. F., Phillips T. W., Salom S. M. In: *Beetle-Pathogen Interactions in Conifer Forests*. San Diego: Academic, 1993. 102~128.
- 9 Coulson R. N. *Annu. Rev. Entomol.*, 1979, **24**: 417~447.
- 10 Wood S. L. *Great Basin Nat. Mem.*, 1982, **6**: 1359.
- 11 Rudinsky J. A. *Annu. Rev. Entomol.*, 1962, **7**: 327~348.
- 12 Safarik L., Shrimpton D. M., Whitney H. S. In: *Management of Lodgepole Pine Ecosystems*. Pullman: Wash. State Univ. Coop. Ext., 1975. 406~428.
- 13 Beryman A. A. *Environ. Entomol.*, 1976, **5**(6): 1225~1233.
- 14 Raffa K. F., Beryman A. A. *Ecol. Monogr.*, 1983, **53**(1): 27~49.
- 15 Paine T. D., Stephen F. M., Taha H. A. *Environ. Entomol.*, 1984, **13**(4): 619~624.
- 16 Stephen F. M., Berisford C. W., Dahlsten D. L., Fenn P., Moser J. C., et al. In: *Beetle-Pathogen Interactions in Conifer Forests*. San Diego: Academic, 1993. 129~153.
- 17 Gregoire J. C. In: *Dynamics of Forest Insect Populations: Patterns, Causes, and Implications*. New York: Plenum, 1988. 455~478.
- 18 Klepzig K. D., Raffa K. F., Smalley E. B. *For. Sci.*, 1991, **37**(5): 1119~1139.
- 19 Langstrom B., Hellqvist C. *J. Appl. Entomol.*, 1993, **115**(1): 25~36.
- 20 Graham K. *Annu. Rev. Entomol.*, 1967, **12**: 105~126.
- 21 Whitney H. S. In *Bark Beetles in North American Conifers*. Austin: Univ. Texas., 1982. 183~211.
- 22 Harrington T. C. In: *Beetle-Pathogen Interactions in Conifer Forests*. New York: Academic, 1993. 37~58.
- 23 Francke-Grosman H. In: *Symbiosis*. New York: Academic, 1967. 141~205.
- 24 Barras S. J., Perry T. J. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 1971, **64**(1): 123~126.
- 25 Barras S. J., Perry T. J. *Z. Ang. Entomol.*, 1972, **71**(1): 95~104.
- 26 Whitney H. S., Cobb F. W. Jr. *Can. J. Bot.*, 1972, **50**(6): 1943~1945.
- 27 Barras S. J., Taylor J. J. *Mycopath. Mycol. Appl.*, 1973, **50**(2): 295~305.
- 28 Happ G. M., Happ C. M., Barras S. J. *Tissue Cdl.*, 1971, **3**(2): 295~308.
- 29 Happ G. M., Happ C. M., Barras S. J. *Can. J. Bot.*, 1975, **53**(9): 2702~2711.
- 30 Happ G. M., Happ C. M., Barras S. J. *Can. J. Bot.*, 1976, **54**(4): 1049~1062.
- 31 Paine T. D., Birch M. C. *Environ. Entomol.*, 1983, **12**(5): 1384~1386.
- 32 Bridges J. R., Perry T. J. *Mycologia*, 1987, **79**(5): 630~633.
- 33 Harrington T. C. In: *Ceratocystis and Ophiostoma: Taxonomy, Ecology, and Pathogenicity*. St Paul, MN: Am. Phytopathol. Soc., 1993. 161~172.
- 34 Rumbold C. T. *J. Agric. Res.*, 1936, **52**: 419~437.
- 35 Mathre D. E. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, 1964, **22**(6): 353~362.
- 36 Harrington T. C., Zambino P. J. *Mycotaxon*, 1990, **38**(1): 103~115.
- 37 Paine T. D., Hanlon C. C. *J. Chem. Ecol.*, 1994, **20**(10): 2551~2563.
- 38 Whitney H. S., Bandoni R. J., Oberwinkler F. *Can. J. Bot.*, 1987, **65**(1): 95~102.
- 39 Molnar A. C. *Can. J. Bot.*, 1964, **43**(2): 563~570.
- 40 Farris S. H. *Can. Entomol.*, 1969, **101**(3): 527~532.
- 41 Wingfield M. J. *Can. J. For. Res.*, 1983, **13**: 1238~1245.
- 42 Paine T. D. *Can. J. Bot.*, 1984, **62**(2): 556~558.
- 43 Livingston R. L., Beryman A. A. *Can. Entomol.*, 1972, **104**(7): 1793~1800.
- 44 Leveux J., Lieutier F., Moser J. C., Perry T. J. *J. Appl.*

- Entomol.*, 1989, **108**(1): 1~ 11.
- 45 Fumiss M. M., Solheim H., Christiansen E. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 1990, **83**(4): 712~ 716.
- 46 Lewinsohn D., Lewinsohn E., Bertagnolli C. L., Patridge A. D. *Can. J. For. Res.*, 1994, **24**(8): 2 275~ 2 283.
- 47 Harrington T. C. In: *Leptographium Root Diseases on Conifers*. St. Paul, MN: Am. Phytopathol. Soc., 1988. 1~ 39.
- 48 Solheim H. *Aktuelt fra Skogforsk*, 1995, **4**(1): 61~ 67.
- 49 Bridges J. R., Moser J. C. *Ecol. Entomol.*, 1983, **8**(6): 9~ 12.
- 50 Bridges J. R., Moser J. C. *Environ. Entomol.*, 1986, **15**(7): 951~ 953.
- 51 Moser J. C. *Trans. Br. Mycol. Soc.*, 1985, **84**(6): 750~ 753.
- 52 Moser J. C., Perry T. J., Solheim H. *Mycol. Res.*, 1989, **93**(4): 513~ 517.
- 53 Moser J. C., Perry T. J., Bridges J. R., Yiu H. F. *Mycologia*, 1995, **87**(1): 84~ 86.
- 54 Whitney H. S., Farris S. H. *Science*, 1970, **167**(1): 54~ 55.
- 55 Mullick D. B. *Rev. Adv. Phytochem.*, 1977, **11**: 359~ 441.
- 56 Lieutier F., Garcia J., Yart A., Romary P. *J. Appl. Entomol.*, 1995, **119**(4): 591~ 600.
- 57 Nelson R. M. *Phytopath. Zeit.*, 1934, **7**: 327~ 353.
- 58 Bramble W. C., Holst E. C. *Phytopathology*, 1940, **30**(4): 881~ 899.
- 59 Basham H. G. *Phytopathology*, 1970, **60**(3): 750~ 754.
- 60 Homtvedt R., Christiansen E., Solheim H., Wang S. *Medd. Nor. Inst. Skogforsk.*, 1983, **38**(1): 1~ 20.
- 61 Christiansen E., Solheim H. *Eur. J. For. Pathol.*, 1990, **20**(3): 436~ 446.
- 62 Christiansen E., Solheim H. *Medd. Nor. Inst. Skogforsk.*, 1994, **47**(1): 1~ 12.
- 63 Solheim H., Langstrom B., Hellqvist C. *Can. J. For. Res.*, 1993, **23**(5): 1 438~ 1 443.
- 64 Pameter J. R. J., Slaughter G. W., Chen M. M., Wood D. L. *For. Sci.*, 1992, **38**(1): 34~ 44.
- 65 Nebeker T. E., Hodges J. D., Blanche C. A. In: *Beetle-Pathogen Interactions in Conifer Forests*. San Diego: Academic, 1993. 157~ 173.
- 66 Hobson K. R., Pameter J. R. Jr., Wood D. L. *Can. Entomol.*, 1994, **126**(2): 277~ 282.
- 67 叶辉. *世界林业研究*, 1997, **1**(1): 30~ 34.
- 68 陈辉, 袁锋, 张霞. *西北林学院学报*, 2000, **15**(3): 80~ 85.
- 69 Beaver R. D. In: *Insect-Fungus Interactions*. London: Academic, 1989. 121~ 143.
- 70 Goldhammer D. S., Stephen F. M., Paine T. D. *Can. J. Bot.*, 1989, **67**(12): 3 498~ 3 505.
- 71 Hodges J. D., Barras S. J., Mauldin J. K. *Can. J. Bot.*, 1968, **46**(5): 1 467~ 1 472.
- 72 Barras S. J., Hodges J. D. *Can. Entomol.*, 1969, **101**(3): 489~ 493.
- 73 Bridges J. R. *Microb. Ecol.*, 1981, **7**(1): 131~ 137.
- 74 Barras S. J. *Can. Entomol.*, 1973, **105**(4): 1 295~ 1 299.
- 75 Bridges J. R. *Environ. Entomol.*, 1983, **12**(6): 858~ 861.
- 76 Goldhammer D. S., Stephen F. M., Paine T. D. *Can. Entomol.*, 1990, **122**(2): 407~ 418.
- 77 Coppedge B. R., Stephen F. M., Felton G. W. *Can. Entomol.*, 1995, **127**(1): 145~ 154.
- 78 Whitney H. S. *Can. Entomol.*, 1971, **103**(5): 1 495~ 1 503.
- 79 Barras S. J. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 1970, **63**(6): 1 187 ~ 1 190.
- 80 Richmond J. A., Mills C., Clark E. W. *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.*, 1970, **86**(2): 171.
- 81 Yearian W. C., Gouger R. J., Wilkinson R. C. *Am. Entomol. Soc. Am.*, 1972, **65**(2): 481~ 487.
- 82 Franklin R. *J. Geogr. Entomol. Soc.*, 1970, **5**(1): 53~ 57.
- 83 Bridges J. R., Perry T. J. *J. Entomol. Sci.*, 1985, **20**(1): 271~ 275.
- 84 Ross D. W., Fenn P., Stephen F. M. *Can. J. For. Res.*, 1992, **22**(7): 1 851~ 1 859.
- 85 Brand J. M., Bracke J. W., Markovetz A. J., Wood D. L., Browne L. E. *Nature*, 1975, **254**(5 498): 136~ 137.
- 86 Brand J. M., Schultz J., Barras S. J., Edson L. J., Payne T. L., *et al.* *J. Chem. Ecol.*, 1977, **3**(3): 657~ 666.
- 87 Byers J. A., Wood D. L. *Science*, 1981, **213**(4 503): 763~ 764.
- 88 Leufven A., Bergstrom G., Falsen E. *J. Chem. Ecol.*, 1984, **10**(4): 1 349~ 1 361.
- 89 Bingerson G., Bergstrom G. *J. Chem. Ecol.*, 1989, **15**(8): 2 465~ 2 483.
- 90 Brand J. M., Bracke J. W., Britton L. N., *et al.* *J. Chem. Ecol.*, 1976, **2**(1): 195~ 199.
- 91 Hunt D. W. A., Borden J. H. *J. Chem. Ecol.*, 1989, **15**(5): 1 433~ 1 463.
- 92 Hunt D. W. A., Borden J. H. *J. Chem. Ecol.*, 1990, **16**(5): 1 385~ 1 397.
- 93 Conn J. E., Borden J. H., Hunt D. W. A., Holman J., Whitney H. S. *J. Chem. Ecol.*, 1984, **2**(1): 281~ 290.
- 94 Harrington T. C., Cobb F. W. J. *Phytopathology*, 1983, **73**(3): 596~ 599.
- 95 Owen D. R., Lindahl K. O. J., Wood D. L., Pameter J. R.

- J. *Phytopathology*, 1987, **77**(4): 631~ 636.
- 96 Panneter J. R. J., Slaughter G. W., Chen M. M., Wood D. L. *Phytopathology*, 1989, **79**(4): 768~ 772.
- 97 Raffa K. F., Smalley E. B. *Can. J. For. Res.*, 1988, **18**(3): 675~ 681.
- 98 Fatzinger C. W. *Environ. Entomol.*, 1985, **14**(5): 768~ 775.
- 99 Lieutier F., Yart A., Garcia J., Ham M. C. *Agronomie*, 1990, **10**(3): 243~ 256.
- 100 Piau D., Lieutier F., Yart A. *Am. Sci. For.*, 1989, **46**(1): 39~ 53.
- 101 Colineau B., Lieutier F. *Can. Entomol.*, 1994, **126**(1): 103~ 110.
- 102 Solheim H. *Eur. J. For. Pathol.*, 1992, **22**(1): 136~ 148.
- 103 Solheim H. *Mycol. Res.*, 1991, **95**(6): 1 387~ 1 392.
- 104 Kile G. A. In: *Ceratocystis and Ophiostoma: Taxonomy, Ecology, and Pathogenicity*. St Paul, MN: Am. Phytopathol. Soc., 1993. 173~ 184.
- 105 Harrington T. C., Steimel J., Wingfield M. J., Kile G. A. *Mycologia*, 1996, **88**(1): 104~ 113.
- 106 Redfern D. B., Stoakley J. T., Steele H., Minter D. W. *Plant Pathol.*, 1987, **36**(3): 467~ 480.
- 107 Solheim H. *Can. J. Bot.*, 1995, **73**(1): 70~ 74.
- 108 Viiri H., von Weissenberg K. *Aktuelt fra Skogforsk*, 1995, **4**(1): 58~ 60.
- 109 Johnson M. A., Groteau R. In: ACS Symposium Series No. 325: *Ecology and Metabolism of Plant Lipids*. Washington, DC: Am. Chem. Soc., 1987. 76~ 92.
- 110 Berryman A. A. *BiScience*, 1972, **22**(10): 598~ 602.
- 111 VonSchrenk H. U. S. *Bur. Plant Ind. Bull.*, 1903, **36**: 40.
- 112 Craighead F. C. *J. For.*, 1928, **26**: 886~ 887.
- 113 Nelson R. M., Beal J. A. *Phytopathology*, 1929, **19**: 1 101~ 1 106.
- 114 Leach J. G., Orr L. W., Christensen C. *J. Agric. Res.*, 1934, **49**(2): 315~ 342.
- 115 Robinson R. C. *Can. J. Bot.*, 1962, **40**(3): 609~ 614.
- 116 Caird R. W. *Bot. Gaz.*, 1935, **96**(8): 709~ 733.
- 117 Hemingway R. W., McGraw G. W., Barras S. J. *J. Agric. Food Chem.*, 1977, **25**(6): 717~ 722.
- 118 McGraw G. W., Hemingway R. W. *Phytochemistry*, 1977, **16**(9): 1 315~ 1 316.
- 119 Hodges J. D., Nebeker T. E., DeAngelis J. D., et al. *Bull. Entomol. Soc. Am.*, 1985, **31**(1): 31~ 35.
- 120 Strobel G. A., Sugawara F. *Can. J. Bot.*, 1986, **64**(1): 113~ 116.
- 121 Christiansen E. *Eur. J. For. Pathol.*, 1985, **15**(1): 160~ 167.
- 122 Christiansen E. *Z. Ang. Entomol.*, 1985, **99**(1): 6~ 11.
- 123 Solheim H., Langstrom B. *Ann. Sci. For.*, 1991, **48**(2): 149~ 156.
- 124 Hetrick L. A. *J. Econ. Entomol.*, 1949, **42**(3): 466~ 469.
- 125 Bridges J. R., Nettleton W. A., Conner M. D. *J. Econ. Entomol.*, 1985, **78**(2): 325~ 327.
- 126 Coutts M. P. *Eur. J. For. Pathol.*, 1977, **7**(1): 6~ 12.
- 127 Kuroda K. *Eur. J. For. Pathol.*, 1991, **21**(1): 82~ 89.
- 128 Renwick J. A. A., Vite J. P. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, 1970, **24**(2): 283~ 292.
- 129 Raffa K. F., Berryman A. A. *Am. Nat.*, 1987, **129**(2): 234~ 262.
- 130 Berryman A. A. In: *Insect-Fungus Interactions*. London: Academic, 1989. 145~ 159.
- 131 Berryman A. A., Raffa K. F., Millstein J. A., Stenseth N. C. *Oikos*, 1989, **56**(2): 256~ 263.
- 132 Lorio P. L. J., Stephen F. M., Paine T. D. *For. Ecol. Man.*, 1995, **73**(1): 97~ 110.
- 133 Berryman A. A. In: *Bark Beetles in North American Conifers*. Austin: Univ. Texas, 1982. 264~ 314.
- 134 Ballard R. G., Walsh M. A., Cole W. E. *Can. J. Bot.*, 1984, **62**(6): 1 724~ 1 729.
- 135 Reid R. W., Whitney H. S., Watson J. A. *Can. J. Bot.*, 1967, **45**(4): 1 115~ 1 126.
- 136 Anderbrant O., Schlyter F., Lofqvist J. In: *Integrated Control of Scolytid Bark Beetles*. Blacksburg: Virg. Polytech. Inst. State Univ., 1988. 35~ 51.
- 137 Anderbrant O. *Ecol. Entomol.*, 1990, **15**(1): 1~ 8.
- 138 Solheim H. *Can. J. Bot.*, 1992, **70**(1): 1~ 5.
- 139 Heddon R. L., Billings R. F. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 1977, **70**(3): 876~ 880.
- 140 Wagner T. L., Gagne J. A., Doraiswamy P. C., Coulson R. N., Brown K. W. *Environ. Entomol.*, 1979, **8**(4): 1 129~ 1 138.
- 141 Gara R. I., Coster J. E. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, 1968, **24**(1): 77~ 86.
- 142 Coster J. E., Vite J. P. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 1972, **65**(2): 263~ 266.
- 143 Schowalter T. D., Pope D. N., Coulson R. N., Fargo W. S. *For. Sci.*, 1981, **27**(6): 837~ 849.
- 144 Jankowiak R. *For. Pathol.* 2005, **35**(1): 37~ 55.
- 145 Paal K., Halvor S. *Phytopathology*. 1998, **88**(1): 39~ 44.
- 146 Kirisists T. In: *Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe*, Synthesis, Kluwer, 2004. 181~ 235.
- 147 Yamaoka Y., Takahashi I., Iguchi K. *J. For. Res.*, 2000, **5**(1): 87~ 94.