

ROBERT JANKOWIAK

Katedra Fitopatologii Leśnej

Akademia Rolnicza

Al. 29 Listopada 46

31-425 Kraków

e-mail: rljankow@cyf-kr.edu.pl

INTERAKCJE MIĘDZY OWADAMI KAMBIOFAGICZNYMI, GRZYBAMI I ROŚLINĄ

WPROWADZENIE

Zjawisko współżycia grzybów z owadami kambiofagicznymi jest jednym z licznych przejawów związków mutualistycznych występujących w przyrodzie. Grzyby te odgrywają ważną i różnorodną rolę w przyrodzie, zarówno w naturalnych ekosystemach leśnych, jak i sztucznych biocenozach. Niektóre z nich to saprotrofy powodujące jedynie przebarwienie drewna, inne mogą być patogenami powodującymi groźne choroby drzew. Większość z nich ma cykl życiowy ściśle powiązany z owadami, w większości należącymi do rodziny

Scolytidae. Owady te, zwane kornikami, są organizmami niezwykle uciążliwymi dla gospodarki leśnej, a ich szkodliwość wyraża się przede wszystkim bezpośrednio w niszczeniu drzew i pośrednio całych struktur drzewostanów. Chrząższe przenosząc w rozmaity sposób propagule grzybów wprowadzają je w żywe tkanki drzew, gdzie rozwijają się mniej lub bardziej obficie na ścianach chodników larwalnych i w przyległych do tych chodników odcinkach kory i drewna.

SKŁAD GATUNKOWY I WYSTĘPOWANIE GRZYBÓW TOWARZYSZĄCYCH OWADOM KAMBIOFAGICZNYM

Już R. Hartig w 1878 r. i E. Munch w 1907 r. zwrócili uwagę na powszechność występowania w przyrodzie zjawiska przebarwienia drewna spowodowanego przez grzyby, a tacy badacze jak F. C. Craighead, H. Grosman i W. Siemaszko w okresie międzywojennym zaobserwowali mutualistyczne relacje pomiędzy kornikami a grzybami siniznowymi. W okresie tym, oprócz badania wzajemnych relacji pomiędzy grzybami a kornikami, stopniowo odkrywano nowe gatunki grzybów towarzyszących kornikom. W Polsce zagadnienia dotyczące związków grzybów z owadami kambiofagicznymi żerującymi na drzewach są mało poznane i dotyczą w głównej mierze grzybów

związanych z *Ips typographus* (L.) na świerku (SIEMASZKO 1939, BAŁAZY 1966, JANKOWIAK 2003), *I. sexdentatus* (Börner) i *Tomicus piniperda* (L.) na sośnie oraz *Scolytus scolytus* (Fabr.) i *S. multistriatus* (Marsham) na wiązcie (SIEMASZKO 1939).

Dotychczasowe badania wskazują dość jednoznacznie, że grzyby tylko z określonych rodzajów szczególnie często są związane z owadami kambiofagicznymi. Są to przede wszystkim grzyby z grupy *Ceratocystis sensu lato*, w obrębie której wyróżnia się cztery rodzaje: *Ophiostoma* H. & P. Sydow, *Ceratocystis sensu stricto* Ellis & Halsted, *Ceratocystiopsis* H.P. Upadhyay & W.B. Kendr. i *Gondwanamycetes*

Marias & M.J. Wingf. Grzyby należące do wyróżnionych rodzajów (zarówno teleomorfy, jak i ich stadia anamorficzne) tworzą tzw. grupę grzybów ofiostomatoidalnych (ang. ophiostomatoid fungi). Grzyby te cechują się perytecjami* posiadającymi stosunkowo długie szyjki, workami rozpadającymi się bardzo wcześnie oraz hialinowymi askosporami**, które często są wyposażone w żelową otoczkę. Poszczególne gatunki tych grzybów mogą mieć ponadto różne stadia konidialne. Obecnie przyjmuję się (WINGFIELD i współaut. 1993, BENADE i współaut. 1997, OKADA i współaut. 1998, HAUSNER i współaut. 2000, PAULIN-MAHADY i współaut. 2002), że *Ceratocystis sensu stricto* charakteryzuje się:

- wytwarzaniem stadium konidialnego typu *Chalara* (Corda) Rabenh., z konidiami tworzącymi się endogenicznie w łańcuszkach (ang. ring wall building) lub typu *Thielaviopsis* Went, u którego mogą występować ciemno zabarwione aleuriokonidia;
- brakiem ramnozy i celulozy w ścianach komórkowych;
- niższą tolerancją kultur w stosunku do antybiotyku cykloheksimid.

Zaś rodzaj *Ophiostoma* charakteryzuje się:

- wytwarzaniem różnych stadiów anamorficznych obejmujących takie rodzaje jak: *Pesotum* Crane & Schoknecht, *Leptographium* Lagerberg & Melin, *Hyalorhinocladia* Upadhyay & Kendrick, *Sporothrix* Hektoen & C.F. Perkins lub *Hyalodendron* Diddens, u których konidia tworzą się egzogonicznie w śluzowatych skupieniach lub w łańcuszkach (ang. apical wall building).
- występowaniem ramnozy i celulozy w ścianach komórkowych.
- wyższą tolerancją kultur w stosunku do antybiotyku cykloheksimid.

Najbardziej poznane są zależności zachodzące między grzybami ofiostomatoidalnymi i owadami z rodziny *Scolytidae*. Dla przykładu kornikowi drukarzowi (*Ips typographus*), w różnych rejonach jego występowania na świecie, mogą towarzyszyć następujące gatunki grzybów: *Ceratocystis polonica* (Siem.) C. Moreau, *Ophiostoma ainoae* H. Solheim, *O. bicolor* Davids. & Wells, *O. cainii* (Oltchow. & Reid) Harrington, *O. cucullatum* H.

Solheim, *O. flexuosum* H. Solheim, *O. japonicum* Yamaoka & M. J. Wingf., *O. minutum* Siem., *O. neglectum* Kirschner & Oberwinkler, *O. penicillatum* (Grosb.) Siem., *O. piceae* (Münch) H. & P. Syd., *O. piceaperdum* (Rumb.) von Arx, *O. tetropii* Mathiesen oraz liczne gatunki z rodzaju *Pesotum* i *Leptographium* (KOTÝNKOVÁ-SYCHROVÁ 1966, SOLHEIM 1986, HARDING 1989, YAMAOKA i współaut. 1997, KIRSCHNER i OBERWINKLER 1999, JACOBS i WINGFIELD 2003, JANKOWIAK 2003). Interakcje pomiędzy owadami kambiofagicznymi z rodziny Cerambycidae, grzybami ofiostomatoidalnymi i drzewami iglastymi są o wiele mniej poznane. Prawdopodobnie ta grupa owadów współżyje z grzybami z rzędu Saccharomycetales, Ophiostomatales i Microascales. Na przykład owad *Tetropium fuscum* (Fa1br.) rozwijający się na drzewach z rodzaju *Picea* A. Dietr. może być związany z takimi grzybami jak: *Ceratocystis polonica*, *Ophiostoma tetropii*, *O. penicillatum*, *O. piceae*, *O. stenoceras* (Robak) Melin & Nannf., *Pesotum fragrans* (Mathiesen-Käärik) Okada & Seifert oraz prawdopodobnie *Ophiostoma floccosum* Mathiesen (JACOBS i współaut. 2003). Pod względem kręgu owadów-wektorów, wśród grzybów ofiostomatoidalnych można wyróżnić dwie grupy. Pierwszą z nich stanowią grzyby, które związane są dość ściśle z określonym gatunkiem owada. Typowym przykładem grzyba ofiostomatoidalnego wyspecjalizowanego może być *Ceratocystis laricicola* Redfern & Minter, który związany jest wyłącznie z *Ips cembrae* (Heer) rozwijającym się na drzewach z rodzaju *Larix* Mill. lub *Ophiostoma cucullatum*, znany jedynie ze świerka, występujący w powiązaniu z *Ips typographus*. Ta specjalizacja nie jest bezwzględna, gdyż grzyby te mogą być sporadycznie przenoszone przez inne gatunki owadów. Sytuacja taka występuje wówczas, gdy owady należące do różnych gatunków żerują w bezpośrednim sąsiedztwie, bądź zasiedlają opuszczone już żerowiska innych owadów. Na przykład *Ips typographus* może przenosić *O. tetropii* – grzyba towarzyszącego zasadniczo tylko chrząszczom z rodzaju *Tetropium* Kirby. Do drugiej grupy należą grzyby ofiostomatoidalne, które towarzyszą wielu różnym gatunkom owadom kambiofagicznym.

*Perytecjum (otocznia) – zamknięty zwykle kulisty owocnik grzybów workowych z otworem na wierzchołku, przez który wydostają się zarodniki.

**Aksospori (zarodniki workowe) – zarodniki płciowe grzybów workowych powstające wewnątrz worka.

Niektóre gatunki rzadko spotyka się w środowisku w „stanie wolnym” tzn. bez chrząszcza – gospodarza, inne zaś to typowe gatunki kosmopolityczne, które występują w środowisku powszechnie i fakultatywnie wiążą się z wieloma gatunkami owadów. Typowym przykładem grzyba, który towarzyszy wielu różnym gatunkom owadów i występuje stosunkowo rzadko w „stanie wolnym” jest *Ophiostoma penicillatum*. Gatunek ten towarzyszy takim kornikom jak: *Ips typographus*, *Trypodendron lineatum* (Oliv.), *Hylurgops palliatus* (Gyll.), *Pityogenes chalcographus* (L.), *Hylastes ater* (Payk.), *H. cunicularius* Er., *Dendroctonus rufipennis* (Kirby) i *Dryocoetes confusus* Sw. oraz owadom z rodziny Cerambycidae: *Acanthocinus aedilis* (L.), *Monochamus sutor* (L.), *Rhagium inquisitor* (L.) i *Tetropium* sp. (DAVIDSON 1958, HARRINGTON i COBB 1988, KROKENE i SOLHEIM 1996, PERRY 1991). Inny grzyb, *Ophiostoma ips* (Rumb.) Nannf., związany jest także z wieloma gatunkami korników żerującymi na sośnie. Typowym grzybem kosmopolitycznym związanym z wieloma gatunkami owadów i powszechnie występującym w środowisku jest *O. piceae*. Gatunek ten jest przystosowany do zasiedlania świeżego, wilgotnego drewna różnych gatun-

ków drzew iglastych i przetartego surowca drzewnego (UZUNOVIČ i współaut. 1999). Grzyb ten masowo kolonizuje ponadto świeże rany na pniu drzew (ROLL-HANSEN F. i ROLL-HANSEN H. 1980), systemy korzeniowe żywych zamierających drzew (OTROSINA i współaut. 1999), a niektórzy badacze donoszą także, że może on endofitycznie zasiedlać zdrowe świerki (BUTIN i KOWALSKI 1990).

Często populacja grzybów ofiostomatoidalnych, którą się izoluje, niezależnie od gatunku kornika, charakteryzuje się istnieniem kilku gatunków, które cechują się dużą częstością występowania. Na przykład wśród otrzymanych populacji grzybów ofiostomatoidalnych z *Ips typographus*, prawie zawsze pewien kilku gatunkowy zespół grzybów wyróżnia się dość znacznie pod względem częstości występowania. Obejmuje on głównie: *Ophiostoma penicillatum*, *O. ainoae*, *O. bicolor*, *O. piceaperdum*, *O. piceae* i *Ceratocystis polonica* (HARDING 1989, YAMAOKA i współaut. 1997, JANKOWIAK 2003). Podobna sytuacja występuje u *Hylurgops palliatus*, któremu towarzyszy najczęściej *O. piceaperdum*, *O. piceae* i *Leptographium lundbergii* Lagerb & Melin (HARDING 1989).

EKOLOGIA, BIOLOGIA I ZNACZENIE OWADÓW KAMBIOFAGICZNYCH

Owady należące do rodziny kornikowatych (Scolytidae) są wyłącznie fitofagami, przy czym przeważająca większość żyje na drzewach i krzewach iglastych lub liściastych. Zamieszkują one przede wszystkim biotopy leśne, ale także występują na składach drewna i w różnego rodzaju zadrzewieniach. Charakterystyczną cechą biologiczną kornikowatych jest wgryzanie się samic do wnętrza tkanki roślinnej w celu złożenia jaj, ukryty tryb życia, krótki cykl rozwojowy, liczne potomstwo oraz zdolność do skupiskowego występowania. Kornikowate żerują zwykle na określonych roślinach żywicielskich, zasiedlając niekiedy tylko pewne partie drzewa np. korzenie lub gałęzie (DOMINIK i STARZYK 1989, MICHALSKI i MAZUR 1999).

W obrębie rodziny Scolytidae wyróżnia się trzy grupy troficzne: ksylofagi, kambiofagi oraz herbifagi. Pierwszą grupę stanowią owady rozwijające się w drewnie i odżywiające się wyłącznie związanymi z nimi grzybami. Grzyby te, wśród których do najczęstszych należą *Mo-*

nilia ferruginea Pers., *Ambrosiella sulcati* A. Funk, *Raffaelea sulcati* A. Funk i *Graphium* spp. (BATRA 1967), są ściśle związane z hodującymi je na ściankach żerowisk owadami i nie spotyka się ich w „stanie wolnym”, tzn. bez chrząszcza – gospodarza. Z tego powodu chodniki larwalne tych owadów w drewnie są bardzo krótkie lub w ogóle nie występują. Owady te częściej występują w tropikalnych strefach klimatycznych i rozwijają się głównie w drewnie drzew i krzewów, w większości należących do klasy Dictyledonae. Z kolei kambiofagi wgryzają się między korę a drewno drzew lub krzewów i tam składają jaja, wygryzając bardzo charakterystyczne żerowiska. Owady te żerują pod korą (w łyku, kambium lub powierzchniowych warstwach bielu) odżywiając się tkanką roślinną drzew i pozostawiają ślady żerowania w postaci trwałych uszkodzeń łyka, kory i drewna. Wygryzanie różnego kształtu żerowisk oraz współżycie z grzybami ofiostomatoidalnymi są cechami charakterystycznymi w biologii tych korników. Ostatnia grupa troficz-

na – herbifagi reprezentuje gatunki, które wgryzają się do wnętrza dolnych części łodyg i korzeni roślin zielnych (DOMINIK i STARZYK 1989, MICHALSKI i MAZUR 1999).

Niektóre gatunki, głównie należące do rodzaju *Dendroctonus* Erichson i *Ips* De Geer, mają skłonność do masowego występowania. Z tego powodu kornikowate mogą być owadami o bardzo dużym znaczeniu gospodarczym,

gdyż niektóre z nich mogą przyczyniać się do zamierania drzew, a pośrednio także całych drzewostanów, niekiedy będących nawet w dobrej kondycji zdrowotnej (PAINE i współaut. 1997). Na przykład w latach 1981–1985, a w ramach usuwania skutków klęski huraganu oraz gradacyjnego wystąpienia korników świerka na terenie RDLP Olsztyn pozyskano ogółem ok. 7,5 mln m³ drewna (dane RDLP Olsztyn).

MUTUALIZM MIĘDZY OWADAMI KAMBIOFAGICZNYMI I GRZYBAMI OFIOSTOMATOIDALNYMI

GRZYBY OFIOSTOMATOIDALNE

Grzyby ofiostomatoidalne po wnikięciu do organizmu rośliny-gospodarza, początkowo szybko penetrują żywe komórki miększu promieni rdzeniowych w części bielastej drewna, wykorzystując łatwo dostępne węglowodany, a następnie, znacznie wolniej, zasiedlają cewki, gdyż w przeciągu 8–10 tygodni od zasiedlenia drzew przez korniki jedynie u 5–18% cewek stwierdza się obecność strzępek grzyba. Strzępki grzybów przedostają się z jednej komórki do drugiej poprzez mechaniczne „dziurawienie” ściany komórkowej przy użyciu organu podobnego do *appressorium* lub przemieszczają się z jednej cewki do drugiej poprzez jamki. Wzrost grzybni w dużej mierze uzależniony jest od wilgotności drewna oraz zawartości składników odżywczych i tlenu w drewnie. Natomiast temperatura otoczenia wydaje się mieć znaczenie drugorzędne (SOLHEIM 1993, SEIFERT 1993).

Sposoby oddziaływania grzybów ofiostomatoidalnych na owady są bardzo różnorodne i polegają na:

(1) zapewnieniu prawidłowego rozwoju owadów poprzez:

- poprawę jakości pożywienia konsumowanego przez larwy. Otóż grzybnia rozwijająca się w żerowiskach owadów stanowi dodatkowe źródło azotu, witamin i związków steroidowych co znacznie zwiększa przeżywalność i płodność owadów w późniejszym okresie życia (PAINE i współaut. 1997). Larwy owadów kambiofagicznych traktują strzępki grzybni jako główne źródło azotu oraz witamin i wykorzystują je w okresach największego zapotrzebowania na składniki odżywcze, najczęściej w okresie linienia (PAINE i współaut. 1997, KLEPZIG i współaut. 2001). Stwierdzono, że larwy pozbawione towarzystwa

grzybów symbiotycznych muszą dostarczyć sobie odpowiednią ilość azotu i witamin poprzez wysoką konsumpcję łyka – pożywienia stosunkowo ubogiego w te związki (AYRES i współaut. 2000), a larwy hodowane na sztucznych pożywkach wykazywały znacznie mniejszą masę i przeżywalność (HARDING 1989);

- modyfikację substratu, którym odżywiają się larwy poprzez wydzielanie enzymów hydrolizujących naturalne substancje zawarte w tkankach drzew, co prowadzi do skuteczniejszego zasiedlenia łyka i drewna przez larwy. Właściwości takie wykazuje np. *Ophiostoma piceae* (ABRAHAM i współaut. 1998);
- ograniczenie rozwoju innych grzybów, które mogą stanowić konkurencję dla rozwijających się larw. Tak skomplikowane interakcje, w których niektóre grzyby mogą początkowo pomagać owadom w przełamywaniu oporu rośliny żywicielskiej, lecz później stają się ich antagonistami i współzawodniczą z larwami o pożywienie, zaobserwowano np. u *Dendroctonus frontalis* Zimmermann i towarzyszącemu mu *Ophiostoma minus* (Hedgock) H. & P. Sydow. Owady zabezpieczają się przed agresywnością tego gatunku, dzięki symbiozie z innymi grzybami, np. *Ceratocystiopsis ranaculosus* Perry & Bridges i *Entomocorticium* spp., które stanowią źródło pożywienia dla rozwijających się larw oraz działają ograniczająco na wzrost *O. minus* (KLEPZIG i współaut. 2001);

(2) modyfikacji behawioryzmu owadów poprzez:

- wpływanie na ilość wydzielanych przez owady feromonów, np. grzyby z rzędu *Saccharomycetales* towarzyszące *Ips typographus* zmieniają ilość wytwarzanego cis- i

trans-werbenolu oraz werbenonu (HARDING 1989);

- przekształcenie składu chemicznego feromonów agregacyjnych i antyagregacyjnych wydzielanych przez owady, przez co grzyby mogą wpływać na zachowanie się osobników tego samego gatunku owadów. Dla przykładu mikroorganizmy związane z *Dendroctonus ponderosae* Hopk. i *D. frontalis* przekształcają cis- i trans-werbenol w werbenon (BYERS 1995, PAINE i współaut. 1997);
- zwiększenie skuteczności działania feromonów. Sytuacje taką zaobserwowano u mikroorganizmów towarzyszących owadom z rodzaju *Dendroctonus*, gdzie metabolity tych mikroorganizmów znacznie zwiększały skuteczność działania feromonów (HARDING 1989). Inne grzyby ofiostomatoidalne związane z kornikami mogą posiadać podobne właściwości (KROKENE i SOLHEIM 1997).

Grzyby ofiostomatoidalne mogą oddziaływać na owady kambiofagiczne także pośrednio, poprzez obniżenie odporności chorobowej rośliny-gospodarza. Sposoby oddziaływania grzybów w tym względzie są dosyć zróżnicowane i najczęściej sprowadzają się do zmian w fizjologii i biochemizmie roślin, głównie poprzez:

(1) zakłócenie transportu wody w roślinie w wyniku:

- deformacji i wprowadzenia powietrza do cewek;
- blokady przepływu wody bezpośrednio przez rozwój strzępek w jamkach i cewkach oraz pośrednio, poprzez zatkanie cewek wciskami lub żywicą, które są produkowane przez roślinę w reakcji na infekcję grzyba. Dla przykładu silnie patogeniczny *Leptographium wagneri* (Kendr.) M. J. Wingf., związany z owadami z rodzaju *Hylastes* Erichson, blokuje przepływ wody bezpośrednio poprzez rozwój strzępek w cewkach sosen i daglezi (HARRINGTON i COBB 1988), a *Ophiostoma novo-ulmi* Brasier przenoszony przez owady z rodzaju *Scolytus* Geoffroy na wiązie wydziela ceratoulminy, pod wpływem których komórki przynaczyniowe wiazu wytwarzają wciski;
- wydzielania izokumaryn zaburzających stoki wodne w roślinie (PAINE i współaut. 1997);

(2) zmniejszenie zdolności do wytwarzania i wydzielania żywicy oraz zmiany w składzie

chemicznym monoterpenów wydzielanych w miejscach żerowania owada, np. *Ophiostoma clavigerum* (Rob.-Jeffer. & Davids.) Harrington, który w sztucznie inokulowanych strzałach powodował, że drzewo wytwarzało mniej limonu – monoterpenu najbardziej toksycznego dla larw i images. Podobnie oddziałuje *Ceratocystis polonica*, który w sztucznie inokulowanych strzałach świerka wpływał na zwiększenie wydzielania przez łyko (+) – katechiny i chalkonów, zwłaszcza przez bardziej podatne proveniencje świerka (BRIGNOLAS i współaut. 1998, EVENSEN i współaut. 2000).;

(3) ograniczenie reakcji obronnej drzew poprzez wydzielanie rozpuszczalnych w wodzie gliokoli (BYERS 1995).

Grzyby ofiostomatoidalne współżyjące z owadami kambiofagicznymi są dobrze przystosowane do swojego wektora. Większość z nich, wytwarza otocznie z długimi szyjkami, u wylotu których zarodniki workowe zbierają się w śluzowatych skupieniach. Otocznie z długimi szyjkami wyrastają ze ścian chodników larwalnych owadów, dzięki czemu stosunkowo łatwo mogą się one stykać z larwami i młodymi chrząszczami. Dodatkowo, śluz z zarodnikami workowymi zawiera specjalne substancje adhezyjne, które ułatwiają przyleganie zarodników do oskórki chrząszczy i larw. To właśnie przystosowanie umożliwia wielu gatunkom grzybów przenoszenie na stosunkowo duże odległości, gdyż „przylepione” do powierzchni ciała owadów zarodniki są odporne na działanie wody (MALLOCH i BLACKWELL 1993).

OWADY KAMBIOFAGICZNE

Owady kambiofagiczne mogą być wektorami („środkami transportowymi”) dla grzybów ofiostomatoidalnych. Dzięki współżyciu z owadami grzyby te są wprowadzane w żywe tkanki drzew. Do infekcji roślin przez grzyby ofiostomatoidalne dochodzi po odbyciu rójki przez korniki. Początkowo, grzyby są wprowadzane do strzał świerkowych przez samce owadów, które wygryzają komorę godową w korze. Później czynią to także samice, które zwabione do komory godowej, po kopulacji, zaczynają drążyć chodniki macierzyste. Zaobserwowano, że płeć *Ips typographus* w żaden sposób nie determinuje składu mikrobioty przenoszonej przez tego owada (FURNISS i współaut. 1990). Przeniesione przez chrząszcze grzyby ofiostomatoidalne, rozwijają się mniej lub bardziej ob-

ficie na ścianach chodników larwalnych i w przyległych do tych chodników odcinkach łyka i drewna. Rozprzestrzenianie się grzybów ofiostomatoidalnych następuje najczęściej zoochorycznie, ale również, choć znacznie rzadziej, w drodze anemochorii i hydrochorii (UPADHYAY 1981). Roznoszenie propaguli grzybów zoochorycznie może odbywać się trzema sposobami. Pierwszy sposób polega na przenoszeniu zarodników w mycetangium – wyspecjalizowaną część ciała owada, w której przechowywane są propagule grzyba symbiotycznego. Są one chronione przez wydzielinę specjalnych gruczołów i przekazywane przez komórki rozrodcze następnemu pokoleniu owadów. W przypadku owadów ksylofagicznych mycetangia mogą być umieszczone w głębokiej fałdzie pod tarczką [*Xyleborus dispar* (Fabr.)], na bokach tylnej części przedplecza (*Trypodendron lineatum*) lub, jak u *Elateroides dermestoides* (L.) (Col., Lymexylidae), w dolnej części odwłoka samicy (DOMINIK i STARZYK 1989). Mycetangia owadów kambiofagicznych mogą być umiejscowione w różnych częściach ciała owada. I tak, u *Dendroctonus adjunctus* Blandf., *D. approximatus* Dietz, *D. brevicornis* Le Conte i *D. frontalis* znajdują się one przy przedniej krawędzi przedtułowia (HSIAU i HARRINGTON 1997). U *D. ponderosae* i *D. jeffreyi* Hopk., związanych z *Ophiostoma montium* (Rumb.) von Arx i *O. clavigerum*, mycetangia zlokalizowane są przy szczękach owada, a u *D. confusus* występują mycetangia żuchwowe (PAINE i współaut. 1997). Mycetangia wykryto również u *Ips acuminatus* (Gyll.), *I. sexdentatus* oraz u *Scolytus ventralis* Le Conte. Ta grupa owadów przenosi dodatkowo propagule grzybów na powierzchni swojego ciała (AYRES i współaut. 2000).

W drugim przypadku, dotyczącym większości korników, chrząszcze najczęściej przenoszą zarodniki i fragmenty grzybni na powierzchni swojego ciała (głowa, przedtułów, skrzydła),

jak również, choć rzadziej, za pomocą układu trawiennego (FURNISS i współaut. 1990).

Ostatnia możliwość polega na tym, że zarodniki grzybów mogą być przenoszone przez roztocze (Acari) bezpośrednio związane z owadami. Roztocze mogą przenosić propagule grzybów w dwojaki sposób. W większości przypadków przechowują one zarodniki grzybów w specjalnych workowatych organach (*sporothecae*). Ten sposób przenoszenia jest szczególnie ważny dla owadów nie wytwarzających mycetangiów, gdyż zarodniki grzybów są częściowo chronione przed toksyczną działalnością żywic. Inne roztocze nie wytwarzają takich specjalnych struktur i wówczas zarodniki są przenoszone na powierzchni ich ciała. Taka sytuacja ma miejsce np. u *I. typographus* oraz korników żerujących na sosnach. W przypadku kornika drukarza z dojrzałymi chrząszczami najczęściej związane są: *Urobovella ipidis* (Vitzthum), *Trichouropoda polytricha* (Vitzthum) i *Dendrolaelaps quadrisetus* (Berlese). Roztocze te przenoszą przeważnie jeden lub kilka gatunków grzybów, rzadziej większą ich liczbę (MOSER i współaut. 1989).

Reasumując można stwierdzić, że owady kambiofagiczne przystosowały się do życia z grzybami ofiostomatoidalnymi poprzez:

- wytworzenie specjalnych struktur do przechowywania zarodników grzybów – mycetangiów;
- specjalną budowę przewodu pokarmowego, dzięki której przechodzące zarodniki są zupełnie nie uszkodzane i zachowują pełną zdolność kiełkowania;
- specjalną budowę ciała imagines, które często są zaopatrzone w szczecinki i dołeczki na pokrywach, gdzie gromadzą się szczególnie obficie propagule grzybów;
- możliwość aktywnego wchodzenia w symbiozę z poszczególnymi gatunkami grzybów poprzez wydzielanie kwasu moczowego działającego fungistatycznie na grzyby (PAINE i współaut. 1997).

MECHANIZMY ODPORNOŚCI DRZEW PRZED GRZYBAMI OFIOSTOMATOIDALNYMI I ZASIEDLANIEM PRZEZ OWADY

Zdolność obrony drzew przed zasiedleniem przez owady jest funkcją żywotności i warunków wzrostu drzew oraz poziomu liczebności populacji owadów. Drzewa iglaste są wyposażone w mechanizmy obronne zapobiegające atakowi przez korniki i związane z nimi

grzyby. Te mechanizmy to przede wszystkim odporność bierna (oporność) i odporność czynna (PAINE i współaut. 1997).

W pierwszym przypadku niektóre rodzaje drzew, takie jak *Pinus* L., *Picea*, *Larix* czy *Pseudotsuga* Carrière, posiadają mniej lub bardziej

rozwinięty system przewodów i pęcherzy żywicznych zawierających żywice i oleożywice oraz specjalne, zlokalizowane w łyku, bogate w związki fenolowe komórki miękiszowe (ang. phloem parenchyma cells) (KROKENE i współaut. 1999). Komórki te w zależności od sytuacji mogą przechowywać, syntetyzować bądź modyfikować związki fenolowe, które ograniczają rozwój grzybów i korników (FRANCESCHI i współaut. 2000). Jak istotne dla kształtowania odporności drzew są te komórki może świadczyć doświadczenie przeprowadzone przez FRANCESCHI i współaut. (2000), w którym wykazano, że w inokulowanych grzybem *Ceratocystis polonica* komórkach łyka *Picea abies* [(L.) H. Karst.] nie wykryto strzępek grzyba, w przeciwieństwie do komórek kambium, które szybko obumierały i były skolonizowane przez patogena. O odporności biernej drzew przed owadami i grzybami decydują przede wszystkim chemiczne i fizyczne właściwości żywic i oleożywic (PAINE i współaut. 1997). Spośród właściwości chemicznych najważniejszym czynnikiem kształtującym odporność drzew na zasiedlenie ich przez korniki i grzyby jest stopień toksyczności żywic i oleożywic. Do najważniejszych składników oleożywic należą lotne węglowodory i terpenoidy, które mogą odgrywać różnoraką rolę we wzajemnych relacjach pomiędzy owadami i drzewami, gdyż mogą oddziaływać szkodliwie na korniki lub być wykorzystane przez chrząszcze do biosyntezy feromonów agregacyjnych. Z przeprowadzonych doświadczeń wynika, że do najbardziej toksycznych monoterpenów zawartych w żywicach należą limonen, Δ -3-karen, mircenon, α i β -pinen (BYERS 1995). CHIRON i współaut. (2000) szczególną uwagę zwracają ponadto na seskwiterpeny (zwłaszcza pinosylwin), które są nagromadzone w drewnie. Toksyczność żywic poszczególnych gatunków drzew może być ukierunkowana na poszczególne gatunki owadów. Na przykład monoterpeny zawarte w żywicy *Picea abies* nie oddziałują szkodliwie na *Dendroctonus micans* (Kug.). W tym przypadku alternatywą dla zachowania oporności są specjalne komórki kamienne zbudowane z ligniny i zlokalizowane w zewnętrznych warstwach kory. Komórki te uniemożliwiają mikroorganizmom aktywną penetrację tych warstw. Monoterpeny i diterpeny zawarte w kwasach żywicznych z reguły działają bakterio- i grzybobójczo, lecz niektóre składniki żywic mogą również stymulować wzrost grzybów

(PAINE i współaut. 1997). Wydaje się, że największe znaczenie mają lotne składniki żywic, które mogą determinować stopień udanej infekcji przez grzyby (SHRIMPTON i WHITNEY 1968).

Fizyczne właściwości żywic (ciśnienie w przewodach żywicznych, szybkość i ilość przepływu żywicy oraz szybkość krystalizacji) są bardzo ważnym elementem odporności drzew, zwłaszcza na owady. Na przykład szybki przepływ żywicy może uniemożliwić wgryzanie się owadów lub zatrzymać wydzielanie feromonów z otworów wejściowych (PAINE i współaut. 1997). Ten typ odporności jest silnie skorelowany z ilością wytwarzanej przez zaatakowane drzewa żywicy. Im bardziej skoncentrowane są oleożywice, tym większa jest odporność bierna drzew na atak przez korniki i grzyby (DELORME i LIEUTIER 1990).

Odporność czynna może wystąpić u drzew iglastych w następstwie zranień mechanicznych, zasiedlenia przez owady oraz infekcji grzybów i polega na tworzeniu się dodatkowych przewodów żywicznych (ang. traumatic resin duct) lub wystąpieniu u drzew reakcji nadwrażliwości. W pierwszym przypadku, dodatkowe przewody żywiczne mają postać szerokich kanałów ułożonych w łyku i wraz z „konstytutywnymi” kanałami żywicznymi tworzą gęstą sieć, stanowiącą fizyczną barierę dla innych organizmów. W kanałach tych obserwuje się zwiększony przepływ żywicy, która zwiększa odporność drzew. Ponadto wokół nowotworzonych przewodów żywicznych tworzą się dodatkowe, bogate w związki fenolowe, komórki miękiszowe (REID i współaut. 1967, FRANCESCHI i współaut. 2000, TOMLIN i współaut. 1998, CHIRON i współaut. 2000). Żywica znajdująca się w dodatkowych przewodach żywicznych z reguły odznacza się zwiększoną toksycznością w stosunku do grzybów. Na przykład u sztucznie inokulowanych sosn grzybem *O. clavigerum* stwierdzono trzy razy większe stężenie Δ -3-karenu, α i β -pinenu oraz β -felandrenu niż u sosn nie inokulowanych grzybem (BYERS 1995). Wydaje się, że zmiany w składzie chemicznym wydzielanych żywic w dużym stopniu mogą zależeć od właściwości patogenicznych grzybów. Dowodem na to mogą być wyniki badań POPPA i współaut. (1995), którzy zaobserwowali, że w strzałach *Pinus elliotii* Englm. i *P. taeda* L. inokulowanych stosunkowo umiarkowanie patogenicznymi grzybami *Ophiostoma minus* i *O. ips* wyraźnie wzrastał poziom etylenu i monoterpenów, powstawały większe nekrozy oraz

wystąpiło zmniejszenie ilości wytwarzanej tkanki kalusowej. Natomiast w przypadku inokulacji strzał *O. nigrocarpum* (Davids.) de Hoog, który nie posiada właściwości patogenicznych, zaobserwowano podobne zmiany w poziomie produkcji etylenu i monoterpenów, lecz reakcje odpornościowe drzew były o wiele mniejsze niż w przypadku inokulacji grzybem *O. minus*. Ponadto niektóre substancje, zwłaszcza z grupy seskwiterpenów, w przypadku infekcji grzybów mogą oddziaływać aktywnie jako fitoaleksyny (CROISÉ i współaut. 1998, CHIRON i współaut. 2000). Niektórzy badacze sugerują, że stopień odporności czynnej może ściśle korespondować z wyższą zdolnością drzew (zwłaszcza ich różnych proveniencji) do wytwarzania związków fenolowych, a skład fenoli zawartych w łyku traktują jako wyznacznik odporności drzew.

Reakcja nadwrażliwości polega na tym, że w miejscu infekcji żywe komórki szybko obumierają tworząc nekrotyczną, zaimpregnowaną żywicą strefę. Wzrost grzybni w takich strefach jest niewielki, gdyż łatwo dostępne składniki odżywcze są szybko zamieniane w trudno przyswajalne składniki żywic, które chronią łyko przed pozakomórkowymi enzymami wydzielanymi przez grzyby (PAINE i współaut. 1997). Nie bez znaczenia jest również fakt, że strefy te są pozbawione wody i tlenu – składników niezbędnych dla rozwoju grzybów. W obrębie nekrotycznych tkanek stwierdza się większe stężenie fenoli i monoterpenów, które mogą uniemożliwiać prawidłowy rozwój jaj i larw korników, jak i oddziaływać inhibicyjnie na grzyby (BYERS 1995, EVENSEN współaut. 2000). Zauważono, że w przypadku oddziaływania silnie patogenicznych grzybów na drzewach tworzą się bardziej rozległe strefy nekrotyczne (PAINE i współaut. 1997).

Stopień odporności biernej i czynnej w dużym stopniu mogą kształtować różne warunki środowiska. I tak, w okresach suszy może na-

stępować obniżenie prężności komórek przewodów żywicznych, co zmniejsza ilość wytwarzanych żywic (DELORME i LIEUTIER 1990). Do podobnych wniosków doszli LOMBARDERO i współaut. (2000), którzy stwierdzili, że u *Pinus taeda* przepływ „konstytutywnych” oleożywic jest najmniejszy w okresie suszy i intensywnego wzrostu drzew, a największy w okresach umiarkowanego niedoboru wody. W przypadku przepływu żywic wytwarzanych w następstwie zranień, ci sami autorzy zaobserwowali odwrotne zjawisko. Powyższe obserwacje potwierdzają także rezultaty badań CHRISTIANSENA i BAKKE (1997), z których wynika, że odporność drzew wzrasta w momencie umiarkowanego stresu wodnego. Nie mniej ważne są warunki żywieniowe w jakich wzrastają drzewa. Badania WARRENA i współaut. (1999) wykazały, że nawożenie drzew wyraźnie zwiększa koncentrację fenoli i proantycyjanidyn oraz obniża zawartość skrobi w łyku. Fakty te, z jednej strony, powinny przyspieszać zdrewnienie tkanek oraz obniżyć podatność drzew na atak patogenów, lecz z drugiej strony, nawożenie drzew powoduje znaczne obniżenie szybkości przepływu żywicy, co może spowodować osłabienie właściwości obronnych drzew.

Najnowsze badania nad odpornością *Picea abies* na infekcje grzybowe i uszkodzenia mechaniczne dostarczają dowodów, że u drzew może wystąpić również odporność nabyta (CHRISTIANSEN i współaut. 1999, KROKENE i współaut. 1999). Ten typ odporności, która znacznie częściej występuje u roślin okrytozalążkowych, może decydować o skuteczności odporności biernej i czynnej. Pojawia się ona u drzew w wyniku wcześniejszych uszkodzeń mechanicznych i infekcji grzybowych. W doświadczeniach tych mechanicznie uszkodzany i sztucznie inokulowany grzybem *Ceratocystis polonica* świerk pospolity zwiększał swoje możliwości obronne przed masową inokulacją grzybem *C. polonica*.

ZNACZENIE I PATOGENICZNOŚĆ GRZYBÓW OFIOSTOMATOIDALNYCH TOWARZYSZĄCYCH OWADOM KAMBIOFAGICZNYM

Grzyby workowe należące do rodzajów *Ophiostoma* i *Ceratocystis* oraz grzyby mitosporowe z rodzajów *Pesotum*, *Leptographium* i *Chalara* powodują choroby różnych organów drzew w wielu krajach na całym świecie. Mogą to być choroby korzeni, pni, pączków, liści, na-

czyń, owoców i nasion. Uważane za bardziej patogeniczne grzyby z rodzaju *Ceratocystis* są o wiele rzadziej związane z kornikami, niż grzyby z rodzaju *Ophiostoma*. Wśród grzybów należących do rodzaju *Ophiostoma* jedynie trzy gatunki są traktowane jako bardzo groźne

patogeny drzew. Są to: *Ophiostoma ulmi* (Buisman) Nannf. i *O. novo-ulmi* powodujące holenderską chorobę wiązu, gdzie wektorami są owady z rodzaju *Scolytus* oraz *Leptographium wagneri* – sprawca czarnego przebarwienia korzeni sosny i daglezi, gdzie propagule grzyba są przenoszone przez owady z rodzaju *Hylastes*. Inne grzyby z rodzaju *Ophiostoma* uważane są za saprotrofy lub słabe patogeny, wśród których stosunkowo większą patogenicznością odznacza się przenoszony przez *Dryocoetes confusus* grzyb *O. dryocoetidis* (Kendr. & Molnar) de Hoog & Scheff., który powoduje siniznę drewna bielastego *Abies lasiocarpa* (Hook.) Nutt. (MOLNAR 1965), następnie *O. minus* i *Leptographium wingfieldii* powodujące siniznę drewna bielastego sosny i daglezi, dla których wektorem jest m. in. *Tomicus piniperda* oraz *Ophiostoma ips* – sprawca sinizny drewna bielastego sosny i świerka (HARRINGTON 1993). Innym grzybem o stosunkowo dużej patogeniczności jest *Leptographium terebrantis* Barras & Perry powiązany z *Dendroctonus frontalis* i *D. terebrans* (Oliv.) w południowo-zachodnich regionach Stanów Zjednoczonych Ameryki (WINGFIELD 1986, OTROSINA i współaut. 1997) oraz grzyby z grupy *Leptographium procerum sensu lato*, które towarzyszą owadom z rodzajów: *Hylobius* Germar, *Pityokteines* Fuchs, *Pityogenes* Bedel, *Pityophthorus* Eichhoff, *Hylastes* oraz *Pissodes approximatus* Hopk. (HARRINGTON i COBB 1988). Często gatunki charakteryzujące się stosunkowo niską patogenicznością są związane z owadami uważanymi za bardziej agresywne, a grzyby silniej patogeniczne z owadami, które są bardziej tolerowane przez roślinę żywicielską. Dla przykładu *Tomicus piniperda* jest związany z bardziej patogenicznym *Leptographium wingfieldii* Morelet, a agresywniejsze *Ips sexdentatus* i *I. acuminatus* ze słabo patogenicznym *O. brunneo-ciliatum* Mathiesen-Käärik (PAINE i współaut. 1997). Jednak nawet stosunkowo słabo patogeniczne grzyby w przypadku zmasowanego ataku owadów mogą przekroczyć próg krytyczny odporności drzew i spowodować obumarcie drzewa (GUÉRARD i współaut. 2000).

Stosunkowo słaba patogeniczność grzybów należących do *Ophiostoma* może być częściowo „rekompensowana” w dwojaki sposób. W pierwszym przypadku grzyby te, pomimo występowania silnych barier intersterylnych, posiadają możliwość tworzenia w naturze hy-

bryd międzygatunkowych, które z reguły odznaczają się zwiększoną wirulencją i innym zakresem gospodarzy. Za zmiany te odpowiedzialny jest genom mitochondrialny, który determinuje stopień wirulencji hybryd (BRASIER i współaut. 1998, OLSON i STENLID 2001). Proces hybrydyzacji nie jest zjawiskiem częstym u grzybów (odkryto go jeszcze u *Melampsora Castagne*, *Phytophthora* de Bary i *Heterobasidium* Bref.). Przede wszystkim odgrywa on ważną rolę w ewolucji tych organizmów (OLSON i STENLID 2001, HARRINGTON i RIZZO 1999). W drugim przypadku niektóre słabe patogeny mogą „pozyskiwać” od innych grzybów geny odpowiedzialne za wytwarzanie fitotoksyn – substancji działających toksycznie na rośliny. Sytuację taką zaobserwowano u *Ophiostoma quercus* Georgevitch, który może od silnie patogenicznego *O. novo-ulmi* pobierać gen kodujący powstawanie cerato-ulmin i tym samym stać się groźnym patogenem dębu (DEL SORBO i współaut. 2000).

Grzyby należące do rodzaju *Ceratocystis* (ze stadiami konidialnymi *Chalara* lub *Thielaviopsis*) obejmują słabe, jak i agresywne patogeny powodujące groźne choroby drzew i krzewów. Na przykład przenoszony przez owady z rodzin *Nitidulidae* i *Drosophilidae* grzyb *Ceratocystis paradoxa* (Dade) C. Moreau, zasiedlający korzenie ananasa, uważany jest za słabego pasożyta, a związany z owadami z rodziny *Nitidulidae* grzyb *C. fagacearum* (Bretz) Hunt, powodujący uwięd dębów w Ameryce Północnej, to gatunek o dużej patogeniczności. Do innych znanych grzybów patogenicznych można zaliczyć *C. fimbriata* Ellis & Halstead f.sp. *platani* Walter powodującego m. in. raka platana – choroby stanowiącej ostatnio poważne zagrożenie dla *Platanus acerifolia* (ait. Aiton) Wild. w europejskich miastach, który może być przenoszony przez owady z rodzin *Nitidulidae*, *Drosophilidae* oraz *Morimus asper* (Sulz.) (KILE 1993). Także *C. polonica* towarzyszący m.in. *Ips typographus*, uznawany jest za gatunek silnie patogeniczny, który może przyczyniać się do osłabienia i zabijania świerków (CHRISTIANSEN i SOLHEIM 1990, HORNTVEDT i współaut. 1983). Generalnie grzyby z rodzaju *Ceratocystis* są związane z wielkimi gatunkami korników. Należą do nich m. in.: *Ips typographus*, *I. amitinus* (Eichh.), *I. cembrae*, *I. duplicatus* (Sahlb.), *Pityogenes chalcographus*, *Polygraphus poligraphus* (L.), *Hylurgops palliatus* oraz *Dendroctonus rufipennis*.

INTERACTIONS AMONG CAMBIOPHAGOUS INSECTS, FUNGI, AND PLANT

S u m m a r y

The article deals with selected aspects of the interactions among cambiphagous insects, associated fungi and host plants. The association of fungi with cambiphagous insects, mainly belonging to the family Scolytidae, is an example of numerous mutualistic associations occurring in nature. Such fungi play an important and variable role in natural forest ecosystems as well as in artificial biocoenoses. Some of them belong to a group of saprobionts which cause only the discolouration of wood, others are pathogens causing serious tree diseases. Cambiphagous insects may also serve as vectors of other fungi from the genus *Ceratocystis sensu lato*, their perfect as well as imperfect stages. Within a group of fungi *Ceratocystis sensu lato* four genera of fungi have been distinguished: *Ophiostoma*, *Ceratocystis sensu stricto*, *Ceratocystiopsis* and

Gondwanamyces. These fungi are introduced into the plants during the attack of the beetles. The life cycle of most of ophiostomatoid fungi is closely connected with insects as they develop on walls of larval galleries and adjacent sections of bark and sapwood, causing their discolouration. Most often propagules of these fungi are carried on the body surface of beetles and in their digestive system. Also mites associated with beetles play a very significant role in transfer of these fungi. The ophiostomatoid fungi on the cambiphagous insects influence their nutrition and behaviour, help to improve breeding substrates, and to overcome of host plant resistance. Some fungi associated with cambiphagous insects may possess pathogenic properties and may contribute to weakening and death of trees.

LITERATURA

- ABRAHAM L., HOFFMAN B., GAO Y., BREUIL C., 1998. *Action of Ophiostoma piceae proteinase and lipase on wood nutrients*. Can. J. Microbiol. 44, 698–701.
- AYERES M. P., WILKENS R. T., RUEL J. J., LOMBARDEO M. J., VALLERIE E., 2000. *Nitrogen budgets of phloem-feeding bark beetles with and without symbiotic fungi*. Ecology 81, 2198–2210.
- BAIAZY S., 1966. *Organizmy żywe jako regulatory liczebności populacji korników w drzewostanach świerkowych ze szczególnym uwzględnieniem owadobójczych grzybów*. Prace Kom. Nauk Roln. i Kom. Nauk Leśn. PTPN 21, 1–50.
- BATRA L. R., 1967. *Ambrosia fungi: a taxonomic revision and nutritional studies of some species*. Mycologia 59, 976–1017.
- BENADE E., WINGFIELD M. J., VAN WYK P. S., 1997. *Conidium development in Sporothrix anamorphs of Ophiostoma*. Mycol. Res. 101, 1108–1112.
- BRASIER C. M., KIRK S. A., PIPE N. D., BUCK K. W., 1998. *Rare interspecific hybrids in natural populations of the Dutch elm disease pathogens Ophiostoma ulmi and O. novo-ulmi*. Mycol. Res. 102, 45–57.
- BRINGOLAS F., LIEUTIER F., SAUVARD D., CHRISTIANSEN E., BERRYMAN A., 1998. *Phenolic predictors for Norway spruce resistance to the bark beetle Ips typographus (Coleoptera: Scolytidae) and an associated fungus, Ceratocystis polonica*. Can. J. For. Res. 28, 720–728.
- BUTIN H., KOWALSKI T., 1990. *Die natürliche Astreinigung und ihre biologischen Voraussetzungen*. Eur. J. For. Path. 20, 44–54.
- BYERS J. A., 1995. *Host tree chemistry affecting colonization in bark beetles*. [W:] *Chemical ecology of insects 2*. CARDE R. T., BELL W. J. (red.). Chapman and Hall, New York, 154–213.
- CHIRON H., DROUET A., LIEUTIER F., PAYER H.-D., ERNST D., SANDERMANN J. R. H., 2000. *Gene Induction of stilbene biosynthesis in Scots pine in response to ozone treatment, wounding, and fungal infection*. Plant Physiol. 124, 865–872.
- CHRISTIANSEN E., BAKKE A., 1997. *Does drought really enhance Ips typographus epidemics? – A Scandinavian perspective*. [W:] *Integrating cultural tactics into the management of bark beetle and reforestation pests*. GREGOIRE J. C., LIEBHOLD A. M., STEPHEN F. M., DAY K. R., SALOM S. M. (red.) USDA Forest Service General Technical Report NE-236, 163–171.
- CHRISTIANSEN E., KROKENE P., BERRYMAN A. A., FRANCESCHI V. R., KREKLING T., LIEUTIER F., LÖNNEBORG A., SOLHEIM H., 1999. *Mechanical injury and fungal infection induce acquired resistance in Norway spruce*. Tree Physiol. 19, 399–403.
- CHRISTIANSEN E., SOLHEIM H., 1990. *The bark beetle-associated blue-stain fungus Ophiostoma polonicum can kill various spruces and Douglas fir*. Eur. J. For. Path. 20, 436–446.
- CROISÉ L., DREYER E., LIEUTIER F., 1998. *Effects of drought stress and severe pruning on the reaction zone induced by single inoculations with a bark beetle associated fungus (Ophiostoma ips) in the phloem of young Scots pines*. Can. J. For. Res. 28, 1814–1824.
- DAVIDSON W. R., 1958. *Additional species of Ophiostomataceae from Colorado*. Mycologia 50, 661–670.
- DEL SORBO G., SCALA F., PARRELLA G., LORITO M., COMPARNI C., RUOCCO M., SCALA A., 2000. *Functional expression of the gene cu, encoding the phytotoxic hydrophobin cerato-ulmin, enables Ophiostoma quercus, a nonpathogen on elm, to cause symptoms of Dutch elm disease*. Molecular Plant – Microbe Interactions 13, 43–53.
- DELORME L., LIEUTIER F., 1990. *Monoterpene composition of the preformed and induced resins of Scots pine, and their effect on bark beetles and associated fungi*. Eur. J. For. Path. 20, 304–316.

- DOMINIK J., STARZYK J.R., 1989. *Owady niszczące drewno*. PWRiL, Warszawa.
- EVENSEN P.C., SOLHEIM H., HØLLAND K., STENERSEN J., 2000. *Induced resistance of Norway spruce, variation of phenolic compounds and their effects on fungal pathogens*. Eur. J. For. Path. 30, 97–108.
- FRANCESCHI V. R., KROKENE P., KREKLING T., Christiansen E., 2000. *Phloem parenchyma cells are involved in local and distant defense responses to fungal inoculation or bark-beetle attack in Norway spruce (Pinaceae)*. Am. J. Bot. 87, 314–326.
- FURNISS M. M., SOLHEIM H., CHRISTIANSEN E., 1990. *Transmission of blue-stain fungi by Ips typographus (Coleoptera: Scolytidae) in Norway spruce*. Ann. Entomol. Soc. Am. 83, 712–716.
- GUÉRARD N., DREYER E., LIEUTIER F., 2000. *Interactions between Scots pine, Ips acuminatus (Gyll.) and Ophiostoma brunneo-ciliatum (Math.): estimation of the critical thresholds of attack and inoculation densities and effects on hydraulic properties in the stem*. Ann. For. Sci. 57, 681–690.
- HARDING S., 1989. *The influence of mutualistic blue stain fungi on bark beetle population dynamics*. Ph.D. thesis. Department of Zoology, Royal Veterinary & Agricultural University, Copenhagen.
- HARRINGTON T.C., 1993. *Diseases of conifers caused by species of Ophiostoma and Leptographium*. [W:] *Ceratocystis and Ophiostoma. Taxonomy, ecology and pathogenicity*. WINGFIELD M. J., SEIFERT K. A., WEBBER J. F. (red.), APS Press, St. Paul, Minnesota, 161–172.
- HARRINGTON T., COBB F., 1988. *Leptographium root diseases on conifers*. APS Press, St. Paul, Minnesota.
- HARRINGTON T.C., RIZZO D.M., 1999. *Defining species in the fungi*. [W:] *Structure and dynamics of fungal populations*. WORRALL J. J. (red.). Kluwer Press, Dordrecht, 43–71.
- HAUSNER G., REID J., KLASSEN G.R., 2000. *On the phylogeny of members of Ceratocystis s.s. and Ophiostoma that possess different anamorphic states, with emphasis on the anamorph genus Leptographium, based on partial ribosomal DNA sequences*. Can. J. Bot. 78, 903–916.
- HORNTVEDT R., CHRISTIANSEN E., SOLHEIM H., WANG S., 1983. *Artificial inoculation with Ips typographus-associated blue-stain fungi can kill healthy Norway spruce trees*. Medd. Nor. inst. skogforsk. 38, 1–20.
- HSIAU P. T. W., HARRINGTON T. C., 1997. *Ceratocystis brevicomi sp. nov., a mycelial fungus from Dendroctonus brevicomis (Coleoptera: Scolytidae)*. Mycologia 89, 661–669.
- JACOBS K., WINGFIELD M. J., 2001. *Leptographium Species: Tree Pathogens, Insect Associates, and Agents of Blue Stain*. APS Press, St. Paul, Minnesota.
- JACOBS K., SEIFERT K. A., HARRISON K. J., KIRISTIS T., 2003. *Identity and phylogenetic relationships of ophiostomatoid fungi associated with invasive and native Tetropium species (Coleoptera: Ceramycidae) in Atlantic Canada*. Can. J. Bot. 81, 316–329.
- JANKOWIAK R., 2003. *Mikrobiota towarzysząca kornikowi drukarzowi na świerku [Picea abies (L.) H. Karst.] ze szczególnym uwzględnieniem grzybów ofiostomatoidalnych*. Praca doktorska, Biblioteka Główna AR, Kraków.
- JOSEPH G., KELSEY R.G., THIES W. G., 1998. *Hydraulic conductivity in roots of ponderosa pine infected with black-stain (Leptographium wageneri) or annosus (Heterobasidion annosum) root disease*. Tree Physiol. 18, 333–339.
- KILE G.A., 1993. *Plant diseases caused by species of Ceratocystis sensu stricto and Chalara*. [W:] *Ceratocystis and Ophiostoma. Taxonomy, ecology and pathogenicity*. WINGFIELD M. J., SEIFERT K. A., WEBBER J. F. (red.), APS Press, St. Paul, Minnesota, 173–183.
- KIRSCHNER R., OBERWINKLER F., 1999. *A new Ophiostoma species associated with bark beetles infesting Norway spruce*. Can. J. Bot. 77, 247–252.
- KLEPZIG K. D., MOSER J. C., LOMBARDEO M. J., AYERS M. P., HOSFETTER R. W., WALKINSHAW C. J., 2001. *Mutualism and antagonism – ecological interactions among bark beetles, mites and fungi*. [W:] *Biotic interactions in plant-pathogen associations*. JEGGER M. J., SPENCE N. J. (red.). CAB International, 237–267.
- KOTÝNKOVÁ-SYCHEROVÁ E., 1966. *Mykoflóra chodeb kůrovců v Československu*. Česká Mycologie 20, 45–53.
- KROKENE P., CHRISTIANSEN E., SOLHEIM H., FRANCESCHI V. R., BERRYMAN A. A., 1999. *Induced resistance to pathogenic fungi in Norway spruce*. Plant Physiology 121, 565–569.
- KROKENE P., SOLHEIM H., 1996. *Fungal associates of five bark beetle species colonizing Norway spruce*. Can. J. For. Res. 26, 2115–2122.
- KROKENE P., SOLHEIM H., 1997. *Growth of four bark-beetle-associated blue-stain fungi in relation to the induced wound response in Norway spruce*. Can. J. Bot. 75, 618–625.
- LOMBARDEO M. J., AYERS M. P., LORIO Jr. P. L., RUEL J. J., 2000. *Environmental effects on constitutive and inducible resin defences of Pinus taeda*. Ecology Letters 3, 329–339.
- MALLOCH D., BLACKWELL M., 1993. *Dispersal biology of the ophiostomatoid fungi*. [W:] *Ceratocystis and Ophiostoma. Taxonomy, ecology and pathogenicity*. WINGFIELD M. J., SEIFERT K. A., WEBBER J. F. (red.), APS Press, St. Paul, Minnesota, 195–206.
- MICHALSKI J., MAZUR A., 1999. *KORNIKI. Praktyczny przewodnik dla leśników*. Oficyna Edytorska „Wydawnictwo Świat”, Warszawa.
- MOLNAR A.C., 1965. *Pathogenic fungi associated with a bark beetle on alpine fir*. Can. J. Bot. 43, 563–571.
- MOSER J., PERRY T., SOLHEIM H., 1989. *Ascospores hyperphoretic on mites associated with Ips typographus*. Mycol. Res. 93, 513–517.
- OKADA G., SEIFERT A., TAKEMATSU A., YAMAOKA Y., MIYAZAKI S., TUBAKI K., 1998. *A molecular phylogenetic reappraisal of the Graphium complex based on 18S rDNA sequences*. Can. J. Bot. 76, 1495–1506.
- OLSON Å., STENLID J., 2001. *Mitochondrial control of fungal hybrid virulence*. Nature 411, 438.
- OTROSINA W. J., BANNWART D., RONCATORI R., W. 1999. *Root-infecting fungi associated with a decline of*

- longleaf pine in the southeastern United States. *Plant and Soil* 217, 145–150.
- OTROSINA W. J., HESS N. J., ZARNOCH S. J., PERRY T. J., JONES J. P., 1997. *Blue-stain fungi associated with roots of southern pine trees attacked by the southern pine beetle, Dendroctonus frontalis*. *Plant Disease* 81, 942–945.
- PAINE T. D., RAFFA K. F., HARRINGTON T. C., 1997. *Interactions among scolytid bark beetles, their associated fungi, and live host conifers*. *Annu. Rev. Entomol.* 42, 179–206.
- PAULIN-MAHADY A. E., HARRINGTON T. C., MCNEW D., 2002. *Phylogenetic and taxonomic evaluation of Chalara, Chalaropsis and Thielaviopsis anamorphs associated with Ceratocystis*. *Mycologia* 94, 62–72.
- PERRY T. J., 1991. *A synopsis of ten taxonomic revisions in the genus Ceratocystis including a review of blue-staining species associated with Dendroctonus bark beetles*. Gen. Tech. Rep. SO-86. Department of Agriculture, Forest Service, 1–16.
- POPP M. P., JOHNSON J. D., LESNEY M. S., 1995. *Changes in ethylene production and monoterpene concentration in slash pine and loblolly pine following inoculation with bark beetle vectored fungi*. *Tree Physiol.* 15, 807–812.
- REID R. W., WHITNEY H. S., WATSON J. A., 1967. *Reactions of lodgepole pine to attack by Dendroctonus ponderosae Hopkins and blue stain fungi*. *Can. J. Bot.* 45, 1115–1125.
- ROLL-HANSEN F., ROLL-HANSEN H., 1980. *Microorganisms which invade Picea abies in seasonal stem wounds. II. Ascomycetes, Fungi imperfecti, and Bacteria. General discussion, Hymenomycetes included*. *Eur. J. For. Path.* 10, 396–410.
- SEIFERT K. A., 1993. *Sapstain of commercial lumber by species of Ophiostoma and Ceratocystis*. [W:] *Ceratocystis and Ophiostoma. Taxonomy, ecology and pathogenicity*. WINGFIELD M. J., SEIFERT K. A., WEBBER J. F. (red.). APS Press, St. Paul, Minnesota, 141–151.
- SHRIMPTON D. M., WHITNEY H. S., 1968. *Inhibition of growth of blue stain fungi by wood extractives*. *Can. J. Bot.* 46, 757–761.
- SIEMASZKO W., 1939. *Zespoły grzybów towarzyszących kornikom polskim*. *Planta polonica* 7, 1–54.
- SOLHEIM H., 1986. *Species of Ophiostomataceae isolated from Picea abies infested by the bark beetle Ips typographus*. *Nord. J. Bot.* 6, 199–207.
- SOLHEIM H., 1993. *Ecological aspects of fungi associated with the spruce bark beetle Ips typographus in Norway*. [W:] *Ceratocystis and Ophiostoma. Taxonomy, ecology and pathogenicity*. WINGFIELD M. J., SEIFERT K. A., WEBBER J. F. (red.). APS Press, St. Paul, Minnesota, 235–242.
- TOMLIN E. S., ALFARO R. I., BORDEN J. H., HE F., 1998. *Histological response of resistant and susceptible white spruce to simulated white pine weevil damage*. *Tree Physiol.* 18, 21–28.
- UPADHYAY H., 1981. *A monograph of Ceratocystis and Ceratocystiopsis*. The University of Georgia Press, Athens.
- UZUNOVIĆ A., WEBBER J. F., PEACE A. J., DICKINSON D. J., 1999. *The role of mechanized harvesting in the development of bluestain in pine*. *Can. J. For. Res.* 29, 242–251.
- WARREN J. M., ALLEN H. L., BOOKER F. L., 1999. *Mineral nutrition, resin flow and phloem phytochemistry in loblolly pine*. *Tree Physiol.* 19, 655–663.
- WINGFIELD M. J., 1986. *Pathogenicity of Leptographium procerum and L. terebranti on Pinus strobus seedlings and established trees*. *Eur. J. For. Path.* 16, 299–308.
- WINGFIELD M. J., SEIFERT K. A., WEBBER J. F., 1993. *Ceratocystis and Ophiostoma. Taxonomy, ecology and pathogenicity*. APS Press, St. Paul, Minnesota.
- YAMAOKA Y., WINGFIELD M. J., TAKAHASHI I., SOLHEIM H., 1997. *Ophiostomatoid fungi associated with the spruce bark beetle Ips typographus f. japonicus in Japan*. *Mycol. Res.* 101, 1215–1227.