

小圆胸小蠹及其虫菌共生体研究进展

李巧¹, 韩春绪^{2,3}, 孙江华^{2,3*}

¹西南林业大学, 云南省森林灾害预警与控制重点实验室, 云南昆明 650224;

²中国科学院动物研究所, 北京 100101; ³国际动物学会, 北京 100101

摘要: 小圆胸小蠹是蛀干为害的食菌小蠹, 与其伴生菌构成虫菌共生体, 称方胸小蠹—镰孢菌共生体, 造成寄主机械损伤、枝干枯死和木材腐烂。在全球范围内寄主达 63 科 342 种, 对果树、森林及城市景观等造成严重威胁, 被国家林业局定为国际重大林木害虫。国外最新的分子学研究显示, 方胸小蠹—镰孢菌共生体以种团形式出现, 由至少 5 个形态上无法区分的小蠹种及其伴生菌构成, 每一个小蠹种携带 1 或 2 种镰孢菌。该种团中的某些种及其伴生菌已经成为入侵物种, 攻击并感染健康树木, 造成了严重威胁。综述了该种团的生物学及生态学、伴生菌及寄主选择研究进展, 以及食菌小蠹的控制途径, 指出了我国有分布的该种分类地位急需确定, 我国云南分布的该小蠹可能对我国更多地区城市阔叶树种构成威胁, 对针叶树也可能构成潜在威胁。当前迫切需要在通过分子学手段澄清其分类地位基础上, 深入开展种群生物学及生态学研究, 以及伴生菌及寄主选择研究, 揭示其成灾机制, 为其有效控制提供技术支撑, 以遏制其扩散蔓延的势头。

关键词: 方胸小蠹—镰孢菌共生体; 小圆胸小蠹种团; 入侵种; 食菌小蠹; 共生菌

Research advance on *Euwallacea fornicatus* and its fungal symbionts

LI Qiao¹, HAN Chunxu^{2,3}, SUN Jianghua^{2,3*}

¹Key Laboratory of Forest Disaster Warning and Control in Yunnan Province, Southwest Forestry University, Kunming, Yunnan 650224, China; ²Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China;

³International Society of Zoological Sciences, Beijing 100101, China

Abstract: *Euwallacea fornicatus* is one of ambrosia beetles that colonizes tree xylem, attacking and infecting healthy trees with its phytopathogenic fungal symbionts, namely *Euwallacea-Fusarium* symbiosis. It causes mechanical damage to host branches and stems, leading to branch death and rotted timber. The list of attacked tree species by this beetle has increased to 342 taxa of 63 families around the world. It poses a growing threat to forest ecosystems, fruit industries, and urban landscapes. *E. fornicatus* was regarded as a major international forest pest by State Forestry Administration based on its devastating risk. Recent molecular studies have found that *Euwallacea-Fusarium* symbiosis was a complex of at least five morphologically undistinguishable species, each carrying one or two symbiotic *Fusarium* species. Several of those have become invasive pests around the world, attacking and infecting healthy trees due to these phytopathogenic fungal symbionts. We reviewed the research advance on the biology and ecology of this species complex including fungal symbionts and host selection, as well as current approaches for the control management of ambrosia beetle. It is urgent to find out the taxonomic status of *E. fornicatus* in China. *E. fornicatus* found in Yunnan may pose threats to urban broad-leaf species in increasing number of cities and to conifers. Identification through molecular studies is now urgently needed. The biology and ecology of this pest and associated fungal symbionts and should be further studied to assess its molecular taxonomic status and better understand the mechanisms associated with pest outbreaks, thus providing technical support for pest control.

Key words: *Euwallacea-Fusarium* symbiosis; *Euwallacea fornicatus* species complex; invasive species; ambrosia beetles; symbiotic fungi

小圆胸小蠹 *Euwallacea fornicatus* 也称为茶材小蠹或茶枝小蠹, Eichhoff 于 1868 年命名, 当时归为小蠹科 Scolytidae 齿小蠹亚科 Ipinae 材小蠹族

Xyleborini 材小蠹属 *Xyleborus*, 1991 年被移至材小蠹族的方胸小蠹属 *Euwallacea* (殷蕙芬, 1991; Kumar *et al.*, 2011)。最早发现在斯里兰卡为害茶树,

收稿日期(Received): 2018-05-26 接受日期(Accepted): 2018-08-02

基金项目: 国家林业局委托项目“中越边境地区森林入侵害虫物种联合调查”; 昆明市五华区科技计划项目(201515)

作者简介: 李巧, 女, 教授。研究方向: 森林保护学。E-mail: lqfcb@126.com

* 通信作者(Author for correspondence), E-mail: sunjh@ioz.ac.cn

是东南亚的本地种,现已广泛分布于非洲、美洲、澳洲、亚洲等国家和地区(Hulcr *et al.*, 2007; Kumar *et al.*, 2011; Rabaglia *et al.*, 2006)。在我国广东、福建、海南、浙江、重庆、四川、云南、贵州、西藏、台湾等省(自治区)均有分布。该小蠹属于食菌小蠹,寄主植物众多,在亚洲的寄主已有 39 科 100 余种(Danthanarayana, 1968; Li *et al.*, 2016),全球范围内的寄主多达 63 科 342 种(Cooperband *et al.*, 2016)。该小蠹在国外严重为害柑橘 *Citrus* spp.、可可 *Theobroma cacao*、鳄梨 *Persea americana*、黄心树 *Persea bombycina*、马占相思 *Acacia mangium* 等(Carrillo *et al.*, 2012; Kumar *et al.*, 2011; Mendel *et al.*, 2012),在我国严重为害荔枝 *Litchi chinensis*、悬铃木 *Platanus acerifolia*、杨树 *Populus* spp. 等重要经济树种(李巧等, 2015; 林来金, 1999; Li *et al.*, 2016)。与其他多为害衰弱寄主的食菌小蠹不同,小圆胸小蠹多为害健康或外观健康的树木(Eskalen *et al.*, 2013),对寄主植物的伤害包括直接和间接伤害两方面:当小蠹在枝干上修筑坑道时,枝梢常会在受害处折断,引起直接的机械损伤,导致经济林果的产量下降;小蠹侵入后,其携带的真菌孢子萌发,产生间接伤害,即小蠹伴生菌引起枝干枯死和木材腐烂,最终导致树木衰弱(Kumar *et al.*, 1998; Walgama, 2012)。2015 年小圆胸小蠹被国家林业局定为国际重大林木害虫(国家林业局重大生物灾害防治指挥部, 2015),其经济重要性和危险性可见一斑。

1 方胸小蠹—镰孢菌共生体及小圆胸小蠹种团

食菌小蠹又称蛀木小蠹,主要包括齿小蠹亚科的类群,如材小蠹族、木小蠹族 *Xyloterini* 以及锉小蠹属 *Scolytoplatus* 等,多属于为害衰弱林木的次期性小蠹(鲁敏和孙江华, 2008; 殷蕙芬等, 1984)。小蠹伴生菌是指由小蠹携带传播到寄主植物上并对寄主植物产生不利影响的病原真菌(叶辉, 1997),也称为虫道真菌(杨群芳等, 2008)。食菌小蠹与其伴生菌是互利共生关系,形成了虫菌共生体;在寄主植物—小蠹虫—伴生菌系统中,伴生菌对于削弱寄主抗性、协助小蠹入侵起着重要作用,甚至成为小蠹成功侵害的必要条件(鲁敏和孙江华, 2008; 叶辉, 1997)。多数情况下,食菌小蠹携带的伴生菌不同于初期性小蠹所携带的致病力强

的蓝变真菌,多是致病力相对较弱的子囊菌。然而,致病力较强的一类半知菌——镰孢菌 *Fusarium* 被发现在某些食菌小蠹伴生菌中十分常见(鲁敏和孙江华, 2008; Freeman *et al.*, 2016; Kasson *et al.*, 2013)。

方胸小蠹属是材小蠹族中超过 40 个种的大属,是唯一一个培养镰孢菌的类群,与其密切相关的镰孢菌形成了方胸小蠹—镰孢菌共生体(*Euwallacea-Fusarium* symbiosis),该共生体约在 2100 万年前就已形成,是 11 个已知进化起源的食菌小蠹伴生菌共生体之一(Freeman *et al.*, 2016; O'Donnell *et al.*, 2016);其镰孢菌涉及包括茄腐镰孢菌 *Fusaria solani* 在内的至少 12 个种的 *Ambrosial Fusarium Clade* 即 AF 进化枝(AF-1 至 AF-12)(Kasson *et al.*, 2013)。在过去 20 年中,来自亚洲的方胸小蠹—镰孢菌共生体传入到美国、以色列和澳大利亚,由于这些入侵性害虫能够攻击并能在活的木本寄主上繁殖,对当地的森林、城市景观及鳄梨产业构成了严重威胁(O'Donnell *et al.*, 2016)。

最新研究显示,方胸小蠹—镰孢菌共生体以种团形式出现,由几个形态上无法区分的小蠹种及其伴生菌构成(表 1),每一个小蠹种携带一种镰孢菌,少数携带 2 种,这个种团目前至少有 5 个种,其中种 1 在越南、以色列及美国加州南部洛杉矶发生,也被称为 *Euwallacea* sp. IS/CA 以及 PSHB (polyphagous shot hole borer)(Eskalen *et al.*, 2013; Freeman *et al.*, 2013),携带 *Fusarium euwallaceae* (即 AF-2),以色列及美国洛杉矶的种群可能从越南传入;种 2 在美国佛罗里达州迈阿密—戴德发生,被称为 TSHB (the tea shot hole borer),携带 AF-6 和 AF-8 2 种镰孢菌;种 3 在澳大利亚发生,携带 AF-7;种 4 在斯里兰卡发生,该种是最早报道的种,是真正意义上的小圆胸小蠹,携带 *F. ambrosium* (即 AF-1) 和 AF-11 2 种镰孢菌;种 5 在美国加州南部圣地亚哥发生,携带 AF-12;该种团中的某些种及其伴生菌已经成为入侵物种,攻击并感染健康树木(Cooperband *et al.*, 2016; O'Donnell *et al.*, 2015, 2016)。因此,我们所称的小圆胸小蠹,更准确应称为小圆胸小蠹种团(*E. fornicatus* species complex),除真正意义上的小圆胸小蠹(即种团中的种 4)外,其余种类应称作近似小圆胸小蠹 *E. nr. fornicatus*。

表 1 小圆胸小蠹种团分布及伴生菌概况

Table 1 Distribution of *Euwallacea fornicatus* species complex and its associated fungi

分类地位 Taxonomic status	分布 Distribution	伴生菌 Associated fungi	主要寄主 Main hosts	参考文献 References
小圆胸小蠹种 1 <i>Euwallacea</i> sp. #1	越南、以色列及美国加州南部 洛杉矶 Vietnam, Israel and Los Angeles, southern California, USA	方胸小蠹镰孢菌 <i>Fusarium euwallaceae</i> 、粘束孢 <i>Graphium euwallaceae</i> 、 <i>Paracremonium pembeum</i> 、 单顶孢 <i>Monacrosporium ambrosium</i> 、枝顶孢 <i>Acremonium pembeum</i>	蓖麻 <i>Ricinus communis</i> 、复 叶槭 <i>Acer negundo</i> 、 <i>Quercus robur</i> 、鳄梨 <i>Persea americana</i>	Cooperband <i>et al.</i> , 2016; Freeman <i>et al.</i> , 2013; Lynch <i>et al.</i> , 2016; Mendel <i>et al.</i> , 2012; O'Donnell <i>et al.</i> , 2015
小圆胸小蠹种 2 <i>Euwallacea</i> sp. #2	美国佛罗里达州迈阿密—戴德 Miami-Dade County, Florida, USA	AF-6 <i>Fusarium</i> sp.、AF-8 <i>Fusarium</i> sp.	鳄梨 <i>Persea americana</i>	Cooperband <i>et al.</i> , 2016; O'Donnell <i>et al.</i> , 2015
小圆胸小蠹种 3 <i>Euwallacea</i> sp. #3	澳大利亚 Australia	AF-7 <i>Fusarium</i> sp.	鳄梨 <i>Persea americana</i>	O'Donnell <i>et al.</i> , 2015
小圆胸小蠹种 4 <i>Euwallacea</i> sp. #4	斯里兰卡、印度、中国等 Sri Lanka, India and China	<i>F. ambrosium</i> 、AF-11 <i>Fu-</i> <i>sarium</i> sp.、单顶孢 <i>Monacro-</i> <i>sporium ambrosium</i>	茶树 <i>Camellia sinensis</i> 、黄 心树 <i>Persea bombycina</i>	Kumar <i>et al.</i> , 1998, 2011; O'Donnell <i>et al.</i> , 2015
小圆胸小蠹种 5 <i>Euwallacea</i> sp. #5	美国加州南部圣地亚哥 San Diego County, southern Cali- fornia, USA	AF-12 <i>Fusarium</i> sp.	<i>Salix laevigata</i> 、 <i>Platanus racemosa</i>	O'Donnell <i>et al.</i> , 2015

2 小圆胸小蠹种团生物学及生态学

目前,国外对小圆胸小蠹种团生物学及生态学的研究主要集中在洛杉矶种群(即种 1)、迈阿密—戴德种群或称佛罗里达种群(即种 2)以及斯里兰卡和印度种群(即种 4)。为害槭树的洛杉矶种群(种 1)在人工饲养状态下,24℃下完成一个世代至少需要 22 d,子代雌性数量第 7 周达到最高值 57 头,平均 32.4 头,雄虫所占比例为 7.4%,即雌雄性比约为 12.5:1;而为害鳄梨的佛罗里达种群(种 2)在人工饲养状态下,24℃下完成一个世代至少需要 22 d,子代雌性数量在第 6 周达到最高值 68 头,平均 24.7 头,雄虫所占比例为 7.2%,即雌雄性比约为 12.9:1 (Cooperband *et al.*, 2016)。斯里兰卡种群(种 4)在不同海拔茶园的年发生代数不同,在海拔 1200 m 以上、海拔 600~1200 m 东坡、海拔 600~1200 m 西坡、海拔 600 m 以下,分别发生 2、6、9、12 代 (Walgama, 2012);该小蠹发育起点温度为 15℃,有效积温是 373 日度;其中卵、幼虫及蛹的发育起点温度分别是(15.7±0.5)、(15.8±0.8)、(14.3±1.4)℃,而发育所需积温分别是(70±4.4)、(95±8.5)、(72±5.1)日度 (Walgama & d Zalucki, 2007);雌雄性比为(3~5):1,每头雌成虫平均每天产 1 粒卵,最高卵量 35 粒 (Walgama, 2012)。而为害黄心树的印度种群(种 4)世代历期约 42 d,孵化期(7.86±0.63) d;1、2、3 龄幼虫历期(5.37±0.49)、(6.77±0.42)、(5.81±0.39) d,蛹历期(9.78±0.79)

d,雌、雄成虫寿命(7.90±0.45)、(5.84±0.36) d;每个坑道有卵(14.52±2.92)粒 (Kumar *et al.*, 2011)。

国内发生危害的小圆胸小蠹可能包括 2 个种,曾经在茶树和荔枝上发生危害的可能是同一个种,即种 4;而危害三角枫和二球悬铃木的应为另一个种,该种可能同于越南及美国加州南部洛杉矶发生的种 1。为害荔枝的小圆胸小蠹在广东中山年发生 6 代,日均温 22~30℃时,田间世代历期约为 36 d,室内饲养 50 d 左右,卵、幼虫、蛹、产卵前期历期分别为(6.1±0.87)、(32.3±0.89)、(4.6±0.52)、(8.9±0.62) d (罗秋云和何等平, 1990)。而为害三角枫的小圆胸小蠹在昆明地区一年发生 2~3 代,以成虫或幼虫在坑道中越冬,幼虫有 5 龄,各虫态历期未见报道 (李巧等, 2014)。

从上述研究可以看出,小圆胸小蠹种团中种 1 和种 2 的雌雄性比及产卵量均高于种 4,高比例的雌虫及其较高的生殖力为种 1 和种 2 成为入侵种奠定了基础;而当前正在我国云南地区猖獗为害的小圆胸小蠹在种团中究竟是哪个种,亟待通过分子学手段进行鉴定,同时急需深入开展其种群生物学及生态学研究,以明确其发生规律,为实现害虫预测预报及控制奠定基础。

3 伴生菌

小圆胸小蠹雌成虫头部前方具有能携带真菌孢子的载菌构造,即贮菌器,在其修筑坑道时,孢子散放到坑道壁,萌发长出菌丝体,幼虫通过取食菌

丝体获得营养,完成其生长发育过程(Kumar *et al.*, 1998; Mendel *et al.*, 2012)。

伴生菌是导致木材腐烂的元凶,小圆胸小蠹伴生菌研究主要围绕4个方面。第一,伴生菌种类鉴定。目前,已发现的小圆胸小蠹伴生菌种类包括单顶孢 *Monacrosporium ambrosium* (Mendel *et al.*, 2012)、粘束孢 *Graphium euwallaceae* (Lynch *et al.*, 2016)、枝顶孢 *Acremonium pembeum* (Freeman *et al.*, 2016)、方胸小蠹镰孢菌 *Fusarium sp.* (Freeman *et al.*, 2013)、帚枝霉 *Sarocladium strictum* (Li *et al.*, 2016) 和 *Paracremonium pembeum* (Lynch *et al.*, 2016)。第二,伴生菌群落组成及动态。无论是在贮菌器中还是在寄主坑道中,伴生菌均以群落形式存在。而不同虫态(成虫、幼虫及蛹)以及相同虫态的不同发育阶段,伴生菌群落的组成及多度会出现变化(Freeman *et al.*, 2016; Lynch *et al.*, 2016),如 Freeman *et al.* (2016)发现成虫及幼虫(种1)携带伴生菌的比例很高,而大多数蛹则不携带任何真菌;在雌成虫发育过程中,贮菌器中主要是粘束孢和枝顶孢,而性成熟的雌成虫则以方胸小蠹镰孢菌为主。第三,伴生菌对小蠹生长发育的影响。伴生菌被认为与其载体食菌小蠹之间是互利共生关系。研究显示,在小圆胸小蠹携带的多种伴生菌中,镰孢菌和粘束孢能支持小蠹发育,而枝顶孢不支持其发育,甚至可能对小蠹生长具有一定抑制作用(Freeman *et al.*, 2016)。第四,伴生菌致病性研究。该方面的工作开展相对较少,Lynch *et al.* (2016)将粘束孢、方胸小蠹镰孢菌及 *P. pembeum* 等3种真菌接种到切开的鳄梨和桉叶桉枝干中,发现3种真菌以不同速率生长并定殖,*P. pembeum* 在接种的鳄梨嫩枝上造成的损害最严重。

综上,小圆胸小蠹伴生菌研究由种类报道发展到群落动态研究,而伴生菌致病性及致病力研究仍相对薄弱,伴生菌防治研究亟待加强。研究小蠹伴生菌种类及其致病性,摸清伴生菌削弱树木抗性的机理及其致病机制,对有效控制小蠹危害具有现实意义。因此,通过比较不同寄主上小圆胸小蠹伴生菌群落组成及动态,明确伴生菌对小蠹生长的作用及影响,结合各种伴生菌的致病力表现及生防菌株对伴生菌的抑制效果,寻找利用生防菌来抑制具有致病性的伴生菌的可能途径,是小圆胸小蠹伴生菌研究的方向。

4 寄主选择性

小圆胸小蠹寄主选择性研究主要围绕种4进行,Karunaratne *et al.* (2008)使用嗅觉仪检测了小圆胸小蠹对同种个体及寄主植物气味的反应,结果显示,未交配的雌成虫对雄虫具有更强的吸引力,敏感的茶树品种较抗性品种对雌虫的吸引力更强;小蠹被乙醇及已知的茶树挥发物吸引,包括丁香酚、己醇、 α 和 β 蒎烯、牻牛儿醇、水杨酸甲酯,而这些挥发物与乙醇混合后吸引力增强,乙醇具有增效作用;在茶叶提取物、糖、咖啡因、敏感品种甲醇提取物作为诱食剂的试验中,葡萄糖和蔗糖都表现出较好的吸引力,而咖啡因则有拒食作用。

目前,食菌小蠹寄主选择研究多集中在寄主挥发物及引诱作用方面,对伴生菌挥发物的研究尚不多见(Kelsey & Joseph, 1997; Martini *et al.*, 2015; Ranger *et al.*, 2015);对非寄主挥发物及驱避作用研究(Deglow & Borden, 1998; Tommeras & Mustaparta, 1989; Zhang *et al.*, 2008),以及联合嗅觉和视觉信号的寄主选择复合模式研究(Campbell & Borden, 2006, 2009)有待加强。深入研究小圆胸小蠹寄主挥发物及虫菌共生体挥发物,查明具有引诱作用的化合物组分及浓度;通过对非寄主挥发物的研究,明确对小圆胸小蠹具有驱避作用的化合物组分及浓度;通过复合模式寄主选择研究明确小圆胸小蠹的嗅觉及视觉反应,为实现开发高效的引诱剂、驱避剂以及诱捕器载体奠定基础。

5 食菌小蠹的控制性

随着全球范围内商业贸易的加剧以及人与货物的远距离流通,寄主域广泛的食菌小蠹从原栖息地迅速扩散蔓延,一些在原栖息地仅为害濒死木或死树的种类,扩散后成为入侵种,直接攻击健康的寄主,在入侵地爆发为害(Kendra *et al.*, 2012; Pennacchio *et al.*, 2003)。最新研究显示,能够成为入侵种的食菌小蠹多是那些在原产地就为害健康树、其伴生菌具有中等至较强寄生性的种类(Hulcr *et al.*, 2017)。这些食菌小蠹成虫一旦蛀入寄主体内,在寄主树表面喷施杀虫剂不能起到消灭害虫的作用,因为杀虫剂无法到达寄主体内的坑道,且在寄主树体表喷施杀虫剂也无实际作用(Dole & Cognato, 2010; Pennacchio *et al.*, 2003)。

目前,控制食菌小蠹危害主要有以下几个方

面:第一,改善寄主植物的生长环境,避免其受胁迫,发现危害后迅速砍伐受害枝干并焚烧或粉碎处理(Pennacchio *et al.*, 2003);第二,在成虫扬飞期及繁殖早期喷施拟除虫菊酯(Oliver & Mannion, 2001);第三,设置饵木并配合推—拉战术(push-pull tactic),将受害的寄主移到健康林木的外围,作为饵木吸引小蠹,避免或减轻其为害其他健康林木,3~4周后烧掉所有受害树木,还可将乙醇及conophthorin或信息素制剂作为引诱剂置于饵木上,将马鞭草烯酮作为阻碍素(驱避剂)置于保护对象上(宋丽文, 2010; VanDerLaan & Ginzler, 2013);第四,利用生防菌例如哈茨木霉 *Trichoderma harzianum* 作用于食菌小蠹及其伴生菌,哈茨木霉可直接杀死母虫,减少后代虫口数,或通过抑制伴生菌在坑道中生长间接作用于小蠹(Castrillo *et al.*, 2016)。以上措施中,喷施拟除虫菊酯的化学防治手段不适于推广;引诱剂及驱避剂的开发、推—拉战术以及生防菌的利用值得重视,这些手段是实现食菌小蠹可持续控制、保障社会绿色发展的基本条件。

小圆胸小蠹是国家林业局发布通告的国际重大林木害虫,在我国多个省区均有分布。由于防治困难,该小蠹可能对我国更多地区城市阔叶树种构成威胁,对针叶树也可能构成潜在威胁。鉴于此,迫切需要在通过分子学手段澄清其分类地位基础上,深入开展种群生物学及生态学研究,揭示其成灾机制,为有效控制提供技术支撑,遏制其扩散蔓延的势头。

参考文献

李巧, 郭宏伟, 赵祎, 张格, 和桂兰, 刘波, 2015. 昆明市小圆胸小蠹 (*Euwallacea fornicatus*) 的危害与防治. *植物保护*, 41(3): 193-196.

李巧, 张格, 郭宏伟, 和桂兰, 刘波, 2014. 三角枫上的一种重要害虫——小圆胸小蠹. *中国森林病虫*, 33(4): 25-27.

林来金, 1999. 警惕荔枝的毁灭性害虫——茶材小蠹. *植保技术与推广*, 19(5): 23-24.

鲁敏, 孙江华, 2008. 危害松树的小蠹虫与其伴生菌的相互关系. *昆虫知识*, 45(4): 518-527.

罗秋云, 何等平, 1990. 中国荔枝新害虫——茶材小蠹的初步研究. *昆虫天敌*, 12(2): 95-99.

宋丽文, 2010. 两种小蠹虫寄主选择机制研究. 博士学位论文. 长春: 东北师范大学.

国家林业局重大生物灾害防治指挥部, 2015. 公告: 警惕国

际重大林木害虫——小圆胸小蠹危害的警示通报. (2015-07-14) [2018-05-29]. <http://www.forestry.gov.cn/main/4461/content-782688.html>.

杨群芳, 叶华智, 张敏, 2008. 光滑足距小蠹虫道真菌的组成和变化. *昆虫学报*, 51(6): 595-600.

叶辉, 1997. 小蠹虫伴生菌研究概况. *世界林业研究*, 10(1): 30-35.

殷蕙芬, 1991. 材小蠹族分属检索表. *植物检疫*, 5(4): 273-280.

殷蕙芬, 黄复生, 李兆麟, 1984. 中国经济昆虫志. 第二十九册. 鞘翅目 小蠹科. 北京: 科学出版社.

CAMPBELL S A, BORDEN J H, 2006. Integration of visual and olfactory cues of hosts and non-hosts by three bark beetles (Coleoptera: Scolytidae). *Ecological Entomology*, 31(5): 437-449.

CAMPBELL S A, BORDEN J H, 2009. Additive and synergistic integration of multimodal cues of both hosts and non-hosts during host selection by woodboring insects. *Oikos*, 118(4): 553-563.

CARRILLO D, DUNCAN R E, PEÑA J E, 2012. Ambrosia beetles (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) that breed in avocado wood in Florida. *Florida Entomologist*, 95(3): 573-579.

CASTRILLO L A, GRIGGS M H, VANDENBERG J D, 2016. Competition between biological control fungi and fungal symbionts of ambrosia beetles *Xylosandrus crassiusculus* and *X. germanus* (Coleoptera: Curculionidae): mycelial interactions and impact on beetle brood production. *Biological Control*, 103: 138-146.

COOPERBAND M F, STOUTHAMER R, CARRILLO D, ES-KALEN A, THIBAUT T, COSSÉ A A, CASTRILLO L A, VANDENBERG J D, RUGMAN-JONES P F, 2016. Biology of two members of the *Euwallacea fornicatus* species complex (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae), recently invasive in the USA, reared on an ambrosia beetle artificial diet. *Agricultural and Forest Entomology*, 18(3): 223-237.

DANTHANARAYANA W, 1968. The distribution and host-range of the shot-hole borer (*Xyleborus fornicatus* Eichh.) of tea. *Tea Quarterly* (39): 61-69.

DEGLOW E K, BORDEN J H, 1998. Green leaf volatiles disrupt and enhance response to aggregation pheromones by the ambrosia beetle, *Gnathotrichus sulcatus* (Coleoptera: Scolytidae). *Canadian Journal of Forest Research*, 28(11): 1697-1705.

DOLE S A, COGNATO A I, 2010. Phylogenetic revision of *Xylosandrus reitter* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae: Xyleborina). *Proceedings of the California Academy of Sciences*, 61(7): 451.

- ESKALEN A, STOUTHAMER R, LYNCH S C, THIBAUT T, 2013. Host range of *Fusarium dieback* and its ambrosia beetle (Coleoptera: Scolytinae) vector in Southern California. *Plant Disease*, 97(7): 938–951.
- FREEMAN S, SHARON M, MAYMON M, MENDEL Z, PROTASOV A, AOKI T, ESKALEN A, O'DONNELL K, 2013. *Fusarium Euwallaceae* sp. nov. — a symbiotic fungus of *Euwallacea* sp. an invasive ambrosia beetle in Israel and California. *Mycologia*, 105(6): 1595.
- FREEMAN S, SHARON M, DORIBACHASH M, MAYMON M, BELAUSOV E, MAOZ Y, MARGALIT O, PROTASOV A, MENDEL Z, 2016. Symbiotic association of three fungal species throughout the life cycle of the ambrosia beetle *Euwallacea nr fornicatus*. *Symbiosis*, 68(1): 115–128.
- HULCR J, BLACK A, PRIOR K, CHEN C Y, LI H F, 2017. Studies of ambrosia beetles (Coleoptera: Curculionidae) in their native ranges help predict invasion impact. *Florida Entomologist*, 100(2): 257–261.
- HULCR J, MOGIA M, ISUA B, NOVOTNY V, 2007. Host specificity of ambrosia and bark beetles (Col., Curculionidae: Scolytinae and Platypodinae) in a New Guinea rainforest. *Ecological Entomology*, 32(6): 762–772.
- KARUNARATNE W S, KUMAR V, PETTERSSON J, KUMAR N S, 2008. Response of the shot-hole borer of tea, *Xyleborus fornicatus* (Coleoptera: Scolytidae) to conspecifics and plant semiochemicals. *Acta Agriculturae Scandinavica Section B-Soil and Plant Science*, 58(4): 345–351.
- KASSON M T, O'DONNELL K, ROONEY A P, SINK S, PLOETZ R C, PLOETZ J N, KOMKOL J, CARRILLO D, FREEMAN S, MENDEL Z, SMITH J A, BLACK A W, HULCR J, BATEMAN C, STEFKOVA K, CAMPBELL P R, GEERING A D W, DANN E K, ESKALEN A, MOHOTTI K, SHORT D P G, AOKI T, FENSTERMACHER K A, DAVIS D D, GEISER D M, 2013. An inordinate fondness for *Fusarium*: phylogenetic diversity of fusaria cultivated by ambrosia beetles in the genus *Euwallacea* on avocado and other plant hosts. *Fungal Genetics and Biology*, 56(4): 147–157.
- KELSEY R G, JOSEPH G, 1997. Ambrosia beetle host selection among logs of *Douglas fir*, western hemlock, and western red cedar with different ethanol and α -pinene concentrations. *Journal of Chemical Ecology*, 23(4): 1035–1051.
- KENDRA P E, MONTGOMERY W S, SANCHEZ J S, DEYRUP M A, NIOGRET J, EPSKY N D, 2012. Method for collection of live redbay ambrosia beetles, *Xyleborus glabratus* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae). *Florida Entomologist*, 95(2): 513–516.
- KUMAR N, HEWAVITHARANAGE P, ADIKARAM N K B, 1998. Histology and fungal flora of shot-hole borer beetle (*Xyleborus fornicatus*) galleries in tea (*Camellia sinensis*). *Journal of the National Science Foundation of Sri Lanka*, 26(3): 195–207.
- KUMAR R, RAJKHOWA G, SANKAR M, KRISHNAN R, 2011. A new host plant for the shoot-hole borer, *Euwallacea fornicatus* (Eichhoff) (Coleoptera: Scolytidae) from India. *Acta Entomologica Sinica*, 54(6): 734–738.
- LI Y, GU X, KASSON M T, BATEMAN C C, GUO J J, HUANG Y T, LI Q, RABAGLIA R J, HULCR J, 2016. Distribution, host records, and symbiotic fungi of *Euwallacea fornicatus* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) in China. *Florida Entomologist*, 99(4): 801–804.
- LYNCH S C, TWIZEYIMANA M, MAYORQUIN J S, WANG D H, NA F, KAYIM M, KASSON M T, THU P Q, BATEMAN C, RUGMANJONES P, HULCR J, STOUTHAMER R, ESKALEN A, 2016. Identification, pathogenicity and abundance of *Paracremonium pembeum* sp. nov. and *Graphium euwallaceae* sp. nov. — two newly discovered mycangial associates of the polyphagous shot hole borer (*Euwallacea* sp.) in California. *Mycologia*, 108(2): 313–329.
- MARTINI X, HUGHES M, SMITH J A, STELINSKI L L, 2015. Attraction of Redbay ambrosia beetle, *Xyleborus glabratus*, to leaf volatiles of its host plants in North America. *Journal of Chemical Ecology*, 41(7): 613–621.
- MENDEL Z, PROTASOV A, SHARON M, ZVEIBIL A, YEHUDA S B, O'DONNELL K, RABAGLIA R, WYSOKI M, FREEMAN S, 2012. An Asian ambrosia beetle *Euwallacea fornicatus* and its novel symbiotic fungus *Fusarium* sp. pose a serious threat to the Israeli avocado industry. *Phytoparasitica*, 40(3): 235–238.
- O'DONNELL K, SINK S, LIBESKIND-HADAS R, HULCR J, KASSON M T, PLOETZ R C, KONKOL J L, PLOETZ J N, CARRILLO D, CAMPBELL A, DUNCAN R E, LIYANAGE N H, ESKALEN A, NA F, GEISER D M, BATEMAN C, FREEMAN S, MENDEL Z, SHARON M, AOKI T, COSSÉ A A, ROONEY A P, 2015. Discordant phylogenies suggest repeated host shifts in the *Fusarium-Euwallacea* ambrosia beetle mutualism. *Fungal Genetics and Biology*, 82: 277–290.
- O'DONNELL K, RAN L H, HULCR J, BATEMAN C, KASSON M T, PLOETZ R C, KONKOL J L, PLOETZ J N, CARRILLO D, CAMPBELL A, DUNCAN R E, LIYANAGE P N H, ESKALEN A, LYNCH S C, GEISER D M, FREEMAN S, MENDEL Z, SHARON M, AOKI T,

- COSSÉ A A, ROONEY A P, 2016. Invasive Asian *Fusarium-Euwallacea*, ambrosia beetle mutualists pose a serious threat to forests, urban landscapes and the avocado industry. *Phytoparasitica*, 44(4): 435-442.
- OLIVER J B, MANNION C M, 2001. Ambrosia beetle (Coleoptera: Scolytidae) species attacking chestnut and captured in ethanol-baited traps in middle Tennessee. *Environmental Entomology*, 30(5): 909-918.
- PENNACCHIO L A, PENNACCHIO F, ROVERSI P F, FRANCARDI V, GATTI E, 2003. *Xylosandrus crassiusculus* (Motschulsky) a bark beetle new to Europe (Coleoptera Scolytidae). *Redia-Giornale Di Zoologia*; 77-80.
- RABAGLIA R J, DOLE S A, COGNATO A I, 2006. Review of American *Xyleborina* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) occurring north of Mexico, with an illustrated key. *Annals of the Entomological Society of America*, 99(6): 1034-1056.
- RANGER C M, SCHULTZ P B, FRANK S D, CHONG J H, REDING M E, 2015. Non-native ambrosia beetles as opportunistic exploiters of living but weakened trees. *PLoS ONE*, 10(7): 1-21.
- TOMMERAS B A, MUSTAPARTA H, 1989. Single cell responses to pheromones, host and non-host volatiles in the ambrosia beetle *Trypodendron lineatum*. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, 52(2): 141-148.
- VANDERLAAN N R, GINZEL M D, 2013. The capacity of conophthorin to enhance the attraction of two *Xylosandrus species* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) to ethanol and the efficacy of verbenone as a deterrent. *Agricultural and Forest Entomology*, 15(4): 391-397.
- WALGAMA R S, 2012. Ecology and integrated pest management of *Xyleborus fornicatus* (Coleoptera: Scolytidae) in Sri Lanka. *Journal of Integrated Pest Management*, 4(3): 1-8.
- WALGAMA R S, ZALUCKI M P, 2007. Temperature-dependent development of *Xyleborus fornicatus* (Coleoptera: Scolytidae), the shot-hole borer of tea in Sri Lanka: implications for distribution and abundance. *Insect Science*, 14(4): 301-308.
- ZHANG Q, ERBILGIN N, SEYBOLD S J, 2008. GC-EAD responses to semiochemicals by eight beetles in the subcortical community associated with Monterey pine trees in coastal California: similarities and disparities across three trophic levels. *Chemoecology*, 18(4): 243-254.

(责任编辑:郭莹)