

УДК 595.768.24: 630*453

**МИКОБИОТА КОРОЕДОВ РОДА *IPS* DEGEER, 1775
(COLEOPTERA, CURCULIONIDAE: SCOLYTINAE: IPINI)
И ЕЕ ХОЗЯЙСТВЕННОЕ ЗНАЧЕНИЕ**

© 2021 г. М. О. Романенко,^{1, 2*} Дж. А. Угву,^{3, 4**} Л. О. Иващенко^{1***}

¹ Белорусский государственный технологический университет
ул. Свердлова, 13а, Минск, 220006 Республика Беларусь

² Latvian State Forest Research Institute «Silava»
111 Rigas str., Salaspils, LV-2169 Latvia

*e-mail: Romina_mo@bk.ru (автор, ответственный за переписку),

***e-mail: lyba281997@mail.ru

³ Forestry Research Institute of Nigeria

PMB 5054, Jericho, Ibadan, Oyo State, Nigeria

⁴ Department of Forest Sciences, University of Helsinki

P.O. Box 27, FIN-00014 Helsinki, Finland

**e-mail dr.amaka2013@gmail.com

Поступила в редакцию 27.04.2021 г.

После доработки 12.07.2021 г.

Принята к публикации 12.07.2021 г.

Рассмотрена микобиота короедов рода *Ips* DeGeer, 1775 (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae: Iprini) на основе трех основных типов тесного взаимодействия грибов и короедов. Приведен на основе литературных данных список фитопатогенных грибов, ассоциированных с настоящими короедами рода *Ips*. Особое внимание в статье уделяется видам короедов – переносчикам возбудителей болезней древесных растений и деревоокрашивающих грибов из родов *Ophiostoma* Syd. et P. Syd., *Ceratocystis* Ellis et Halst., *Ceratocystiopsis* (Siemaszko) H. P. Upadhyay et W. B. Kendr., *Grosmannia* (Grosmann) Goid., *Endoconidiophora* Münch и *Fusarium* Link. Проанализированы основные энтомопатогенные грибы (*Beauveria bassiana* (Bals.-Criv.) Vuill., *Metarhizium anisopliae* (Metschnikoff) Sorokin), которые показали высокую эффективность при использовании их в биологическом контроле насекомых-вредителей.

Ключевые слова: *Ips*, микобиота, амброзимальная микофлора, Ophiostomataceae, паразитизм грибов.

DOI: 10.31857/S0367144521040067

Микробиом короедов образован грибами, бактериями, нитчатыми нематодами и их комбинациями (Clayton et al., 2015). Грибной компонент микробиома, как доминирующий, изучен наиболее полно и диагностируется на экзоскелете, в кишечнике и гемоцеле насекомых (Douglas, 2015).

Несмотря на широкую изученность микофлоры короедов рода *Ips*, остается ряд вопросов: какой из грибных компонентов связан с короедом перманентно, а какой временно? Какие взаимосвязи могут быть полезными или вредными для приспособленности как короедов, так и грибов в биокомплексе «грибы–короед-переносчик–растение-хозяин»?

Об актуальности исследований комплекса «короеды–грибы» свидетельствует последняя волна усыхания насаждений от короеда-типографа, которая началась в 2012 г. и к середине 2018 г. приняла характер «биологического пожара». Страны Центральной Европы, включая Германию, Австрию, Чехию и Польшу, сообщали о массовых повреждениях лесов – около 40 млн м³ древесины в 2018 г. Ущерб несут и другие страны, включая Россию (Malakhova et al., 2015; Selikhovkin et al., 2017), Белоруссию (Кухта и др., 2014), Францию, Швейцарию и Великобританию. Национальное агентство лесного хозяйства Франции оценивает ущерб от усыхания лесов в 2018–2019 гг. в размере от 60 до 100 млн м³ древесины. В Чехии усыхание лесов от короеда-типографа в 2019 г. достигло кульминации – почти 100 млн м³ древесины было заготовлено за последнее десятилетие из-за повреждения древостоев короедом, и более половины этого объема было добыто за последние четыре года (Toth, 2020). Пораженная короедами и грибами древесина в настоящее время продается по всей Европе.

Взгляды на ассоциации «насекомые-ксилофаги–грибы» в последние десятилетия часто изменялись, однако основные типы тесного взаимодействия грибов и короедов рода *Ips* (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae: Iprini) можно объединить в три классические группы:

- 1) использование короедами амброзиальных грибов для питания;
- 2) перенос короедами грибов – возбудителей болезней древесных растений и деревоокрашивающих грибов;
- 3) паразитизм грибов на короедах.

Два первых типа напоминают симбиоз, в том числе и мутуализм; есть в этих отношениях и признаки комменсализма, когда выгоду получает только одна сторона без вреда или выгоды для другой.

Считается, что с каждым видом короедов связан четко определенный комплекс грибов, который сохраняется в популяции насекомого в течение сезона и ряда лет и даже остается постоянным при переходе короеда с одной кормовой породы на другую (Kaarik, 1975).

Использование короедами амброзиальных грибов для питания

Амброзиальная микофлора короедов рода *Ips* изучена довольно слабо и не является абсолютно необходимой для развития личинок. Сама по себе амброзия представляет собой пленку, образующуюся на стенках ходов короедов, которую эти насекомые потребляют при питании. Амброзия в течение нескольких дней формирует в ходах короеда в тканях живого дерева питательный слой, который состоит преимущественно из спороносящих структур грибов и служит основным источником пищи для взрослых короедов и их личинок. Считается, что в состав амброзии входят дрожжи и несовершенные грибы из класса *Deuteromycetes*: рода *Ambrosiella* Brader ex Arx et Hennebert

(Kinuura, 1995), *Monacrosporium ambrosium* Gadd et Loos, *Ambrosiella xylebori* Brader ex Arx et Hennebert, *Cephalosporium* Corda (Batra, 1985), а также роды *Pichia* E. C. Hansen, *Hansenula* Syd. et P. Syd. и другие (Густелева, Исаев, 1982).

Одну из самых полных классификаций пищевых режимов ксилофагов, связанных с использованием амброзиальных грибов, предложил Б. М. Мамаев (Мамаев, 1977), выделивший четыре их основные группы.

Ферментативная ксилофагия. Личинки заселяют сравнительно свежую кору и древесину, прокладывая ходы, забитые буровой мукой. Они обладают наиболее полным набором ферментов, способных переваривать клетчатку и гемицеллюлозу, и не связаны с определенными видами грибов.

Амброзийная ксиломицетофагия. Личинки обитают в свободных от трухи ходах, на стенках которых развиваются грибы. Эти грибы составляют основную часть рациона, а древесина хотя и заглатывается, но слабо переваривается в связи с неполным набором ферментов.

Деструктивная ксиломицетофагия. Личинки прокладывают ходы, забитые опилками и экскрементами, и заглатывают древесину или кору, пронизанную мицелием грибов и уже в какой-то степени ими разрушенную. Некоторые представители этой группы заносят споры грибов в древесину в период откладки яиц, у других возникает трофическая связь с определенными видами дереворазрушающих грибов, встречающихся в древесине в естественных условиях.

Сапроксилофагия. Личинки питаются разрушенной грибами древесиной (сукцессия грибов в древесине уже завершается, обильны остатки отмершего мицелия). Древесина переваривается в кишечнике личинок с помощью экстрацеллюлярных внутрикишечных симбионтов.

В публикациях упоминаются следующие виды короедов рода *Ips*, ассоциированные с амброзиальными грибами (без указания состава амброзиальной микрофлоры): *Ips avulsus* (Eichhoff, 1868), *I. apache* (Lanier, 1991), *I. bonanseai* (Hopkins, 1905), *I. borealis* (Swaine, 1911), *I. calligraphus* (Germar, 1824), *I. chinensis* (Kurenzov et Kononov, 1966), *I. cribricollis* (Eichhoff, 1869), *I. hauseri* (Reitter, 1894), *I. hoppingi* (Lanier, 1970), *I. integer* (Eichhoff, 1869), *I. lecontei* (Swaine, 1924), *I. montanus* (Eichhoff, 1881), *I. perroti* (Swaine, 1915), *I. woodi* (Thatcher, 1965) (Wood, 1982; Cognato, 2015; Kirkendall, 2015; Vissa, Hofstetter, 2017; Birkemoe et al., 2018).

Короеды как переносчики грибов – возбудителей болезней древесных растений и деревоокрашивающих грибов

Существует немало достоверных свидетельств развития комплексов грибов в ходах короедов, что позволяет говорить о существовании определенных групп фитопатогенных грибов, переносимых тем или иным короедом (табл. 1). Этот тип взаимодействия можно разделить в свою очередь на несколько направлений (Линдеман, 2004).

1. Перенос короедами патогенов, преимущественно возбудителей сосудистых заболеваний, способных вызвать гибель здорового дерева.

2. Перенос менее агрессивных патогенов, преимущественно сумчатых и несовершенных деревоокрашивающих грибов. Эти грибы иногда при массовом заселении

Таблица 1. Короеды и ассоциированные с ними офиостомидные грибы

Вид короеда	Ассоциированные грибы	Число видов	Литературный источник
<i>Ips acuminatus</i> (Gyllenhal, 1827)	<p><i>Graphium</i> Corda sp. 1, <i>Graphilbum</i> H. P. Upadhyay et W. B. Kendr. sp. 1, <i>G. rectangulosporium</i> (Ohtaka, Masuya et Yamaoka) Z. W. de Beer et M. J. Wingf., <i>Grosmannia olivacea</i> (Math.-Käärik) Zipfel, Z. W. de Beer et M. J. Wingf., <i>Ophiotostoma minus</i> (Hedgec.) Syd. et P. Syd., <i>O. macrosporum</i> (Francke-Grosm.) Z. W. de Beer et M. J. Wingf., <i>O. acarorum</i> R. Chang et Z. W. de Beer, <i>O. ips</i> (Rumbold) Nannf., <i>O. pallidulum</i> Linnakoski, Z. W. de Beer et M. J. Wingf., <i>O. piceae</i> (Münch) Syd. et P. Syd., <i>O. brunneociliatum</i> Math.-Käärik, <i>O. clavatum</i> Math.-Käärik, <i>Ceratocystis montium</i> (Rumbold) J. Hunt et Lloydia, <i>Leptographium serpens</i> (Goid.) Siemaszko, <i>L. procerum</i> (W. B. Kendr.) M. J. Wingf., <i>L. lundbergii</i> Lagerb. & Melin, <i>L. wingfieldii</i> M. Morelet, <i>L. guttulatum</i> M. J. Wingf. & K. Jacobs</p>	17	Villari et al., 2013; Siitonen, 2014; Waalberg, 2015; Chang et al., 2017; Davudenko et al., 2017; Aas et al., 2018
<i>Ips amitinus</i> (Eichhoff, 1872)	<p><i>Ceratocystis minima</i> (Siemaszko) H. P. Upadhyay & W. B. Kendr., <i>Endoconidiophora polonica</i> (Siemaszko) Z. W. de Beer, <i>Graphium fimbriisporum</i> (M. Morelet) K. Jacobs, Kirisits & M. J. Wingf., <i>Grosmannia penicillata</i> (Grosmann) Goid., <i>G. cucullata</i> (H. Solheim) Zipfel, Z. W. de Beer & M. J. Wingf., <i>G. piceiperda</i> (Rumbold) Goid., <i>Ophiotostoma brunneociliatum</i>, <i>O. bicolor</i> R. W. Davidson & D. E. Wells, <i>O. piceae</i>, <i>O. fuscum</i> Linnakoski, Z. W. de Beer & M. J. Wingf.</p>	10	Nève Repe et al., 2018
<i>Ips avulsus</i> (Eichhoff, 1868)	<i>Ophiotostoma ips</i>	1	Klepzig et al., 2001; Vissa, Hofstetter, 2017
<i>Ips sembrae</i> (Heer, 1836)	<i>Ceratocystis polonica</i> (Siemaszko) C. Moreau, <i>C. laricicola</i> Redfern & Minter, <i>Ophiotostoma penicillatum</i> (Grosmann) Siemaszko, <i>O. brevisculum</i> W. Hsin Chung, Yamaoka, Uzunovic & J. J. Kim, <i>O. rufum</i> (Jankowiak), <i>O. piceae</i>	6	Пашенова и др., 1995; Jankowiak, 2004; Афанасова, 2009; Пашенова, Баранчиков, 2015; Аас et al., 2018
<i>Ips confusus</i> (LeConte, 1876)	<i>Ophiotostoma ips</i>	1	Pfammatter et al., 2016

<i>Ips emarginatus</i> (LeConte, 1876)	<i>Ophiostoma ips</i>	1	Six, Bentz, 2003
<i>Ips grandicollis</i> (Eichhoff, 1868)	<i>Ophiostoma ips</i>	1	Yousuf et al., 2014; Pfammatter et al., 2016; Yousuf et al., 2018
<i>Ips hunter</i> (Swaine, 1917)	<i>Ophiostoma bicolor</i>	1	Davidson, 1955
<i>Ips knausi</i> (Swaine, 1915)	<i>Graphium</i> sp.	1	Livingston et al., 1983
<i>Ips perturbatus</i> (Eichhoff, 1869)	<i>Leptographium abietinum</i> (Peck) M. J. Wingf., <i>L. hughesii</i> K. Jacobs, M. J. Wingf. & T. C. Harr., <i>L. fruticetum</i> Alamouti, J. J. Kim & C. Breuil	3	Alamouti et al., 2006
<i>Ips pini</i> (Say, 1826)	<i>Ophiostoma bicolor</i> , <i>O. piceaperdum</i> (Rumbold) Arx, <i>O. ips</i> , <i>L. abietinum</i>	4	Haberkm et al., 2002; Six, Bentz, 2003
<i>Ips schmutzenhoferi</i> (Holzschuh, 1988)	<i>Ceratocystis</i> sp., <i>Ceratocystiopsis minuta</i> (Siemaszko) H. P. Upadhyay & W. B. Kendr., <i>C. bhutanensis</i> Van Wyk, Wingf. & Kirisits, <i>Ceratocystiopsis</i> sp. H. P. Upadhyay & W. B. Kendr., <i>Leptographium</i> sp. 1, <i>Leptographium</i> sp. 2, <i>Ophiostoma</i> sp. 1, <i>O. ainoae</i> , <i>O. cucullatum</i> , <i>O. piceae</i> , <i>Pesotum</i> J. L. Crane & Schokn. sp.	11	Kirisits et al., 2002; Van Wyk et al., 2004
<i>Ips sexdentatus</i> (Boerner, 1767)	<i>Ophiostoma ips</i> , <i>O. tingens</i> (Lagerb. & Melin) Z. W. de Beer & M. J. Wingf., <i>O. clavatum</i> Math.-Käärik, <i>O. floccosum</i> Math.-Käärik, <i>O. minus</i> , <i>O. brunneociliatum</i> , <i>O. ainoae</i> , <i>O. araucariae</i> (Butin) de Hoog & R. J. Scheff., <i>O. abietinum</i> , <i>O. rectangulosporium</i> Ohtaka, Masuya & Yamaoka, <i>O. japonicum</i> Yamaoka & M. J. Wingf., <i>O. obscura</i> (= <i>Geosmithia obscura</i> M. Kolarik, Kubátová & Paoutová), <i>O. olivaceum</i> , <i>O. piceae</i> , <i>O. piceaperdum</i> , <i>O. pluriannulatum</i> , <i>O. quercus</i> (Georgev.) Nannf., <i>O. rectangulosporium</i> Ohtaka, Masuya & Yamaoka, <i>O. stenoceras</i> (Robak) Melin & Nannf., <i>Ophiostoma</i> sp., <i>Ceratocystiopsis minuta</i> (Siemaszko) H. P. Upadhyay & W. B. Kendr., <i>Graphium pseudormiticum</i> M. Mouton & M. J. Wingf., <i>G. olivacea</i> , <i>Graphium</i> sp., <i>Leptographium truncatum</i> (M. J. Wingf. & Marasas) M. J. Wingf., <i>L. guttulatum</i> M. J. Wingf. & K. Jacobs, <i>L. procerum</i> (W. B. Kendr.) M. J. Wingf., <i>Leptographium</i> sp., <i>Pesotum fragrans</i> Math.-Käärik) G. Okada & Seifert, <i>Ambrosiella ips</i> (J. G. Leach, L. W. Orr & C. M. Chr.) L. R. Batra, <i>Ambrosiella tingens</i> (Lagerb. & Melin) L. R. Batra	31	Пашенова и др., 2002; Jankowiak, 2004; Linnaakoski et al., 2010; Jeger et al., 2017

Таблица 1. (продолжение)

Вид короэда	Ассоциированные грибы	Число видов	Литературный источник
<i>Ips shangrila</i> (Cognato et Sun, 2007)	<i>Ophlostoma shangrila</i> M. L. Yin, Z. W. de Beer & M. J. Wingf., <i>O. poligrapi</i> M. L. Yin, Z. W. de Beer & M. J. Wingf.	2	Wang et al., 2020
<i>Ips subelongatus</i> (Motschulsky, 1860)	<i>Ophlostoma genhense</i> Z. Wang & Q. Lu, <i>O. hongxingense</i> Z. Wang & Q. Lu, <i>O. rufum</i> <i>O. brevisculum</i> , <i>O. lotiforme</i> Z. Wang & Q. Lu, <i>O. minus</i> , <i>O. peniculi</i> Z. Wang & Q. Lu, <i>O. pseudobicolor</i> Z. Wang & Q. Lu, <i>O. subelongati</i> Z. Wang & Q. Lu <i>O. xinganense</i> , <i>Ophlostoma</i> sp., <i>Ceratocystopsis pallidobrunnea</i> (Olchow. & J. Reid) H. P. Upadhyay, <i>Leptographium zhangii</i> X. W. Liu, Q. Lu & X.Y. Zhang, <i>Endoconidiophora fujitensis</i> (M. J. Wingf., Yamaoka & M. Marin) Z. W. de Beer, T. A. Duong & M. J. Wingf.	14	Aas et al., 2018; Fang et al., 2020; Wang et al., 2020
<i>Ips tyrographus</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Endoconidiophora polonica</i> , <i>Grosmania aoshimae</i> (Ohtaka & Masuya) Masuya & Yamaoka, <i>G. cucullata</i> (H. Solheim) Zipfel, Z. W. de Beer & M. J. Wingf., <i>G. europhioides</i> (E. F. Wright & Cain) Zipfel, Z. W. de Beer & M. J. Wingf., <i>G. olivacea</i> , <i>G. penicillata</i> (Grosmann) Goid., <i>G. piceiperda</i> (Rumbold) Goid., <i>G. abieticola</i> (Yamaoka & Masuya) Masuya & Yamaoka, <i>Graphium fimbriisporium</i> (M. Morelet) K. Jacobs, Kirisits & M. J. Wingf., <i>Graphilbum microcarpum</i> (Yamaoka & Masuya) Z. W. de Beer & M. J. Wingfield, <i>G. pseudormiicum</i> M. Mouton & M. J. Wingf., <i>Ceratocystis polonica</i> , <i>Leptographium taigense</i> Linnakoski, Z. W. de Beer & M. J. Wingf., <i>Leptographium sp.</i> , <i>Ophlostoma aimoae</i> , <i>O. bicolor</i> , <i>O. brunneociliatum</i> , <i>O. davidsonii</i> (Olchow. & J. Reid) H. Solheim, <i>O. europhioides</i> (E. F. Wright & Cain) H. Solheim, <i>O. floccosum</i> Math.-Käärik, <i>O. nikkoense</i> Yamaoka & Masuya, <i>O. piceae</i> , <i>O. piceaperdum</i> . <i>O. polonicum</i> , <i>O. subalpinum</i> Ohtaka & Masuya, <i>O. tetropii</i> Math.-Käärik	25	Solheim, 1992; Пашенова и др., 2002; Wermelinger, 2004; Sallé et al., 2005; Jurc, Milijasevic 2006; Sallé et al., 2008; Persson et al., 2009; Пашенова, Баранчиков 2015; Kandasamy et al., 2016; Linnakoski et al., 2016; Yamaoka, 2017; Schroeder, 2018; Леднев и др., 2019; Zhao et al., 2019; Kelsi, 2020

ксилофагов и здоровых деревьев способны вызывать гибель обратимо ослабленных деревьев.

Широко распространенная связь между короедами и грибами является одним из самых интересных примеров симбиоза в природе. Наиболее показательны ассоциации короедов с грибами из сем. Ophiostomataceae Nanf. Эти грибы вызывают заболонные окраски заготовленной древесины (чаще встречается порок древесины под названием синева, рис. 1) и опасные болезни – сосудистые микозы, приводящие к быстрому и массовому усыханию и гибели древостоев, чем наносят существенный экономический ущерб лесному хозяйству и деревообрабатывающей отрасли.

Сосудистые микозы у хвойных деревьев вызывают в основном грибы родов *Ceratocystis* Ellis et Halst., *Ceratocystiopsis* H. P. Upadhyay et W. B. Kendr., *Ophiostoma*



Рис. 1. Синева древесины, вызванная офиостомоидными грибами в ходах *Ips acuminatus* Gyll. на *Pinus sylvestris* L. Фотографии М. Романенко.

Syd. et P. Syd. и *Graphium* Corda. Именно эти грибы сем. *Ophiostomataceae* вызывают вилт (увядание) деревьев, что благоприятствует развитию и питанию насекомых-ксилофагов. Первичные мутуалистические грибы у короедов представлены видами родов *Grossmannia* Goid., *Endoconidiophora* Münch и *Fusarium* Link. (Kirkendall, 2015; Vissa, 2017; Birkemoe et al., 2018).

Короеды могут формировать симбиоз как с одним видом гриба из сем. *Ophiostomataceae* (преимущественно *Ophiostoma ips* или *O. bicolor*), так и с несколькими. Сведения о симбиозе грибов и короедов ежегодно пополняются. К настоящему времени детально изучены симбиотические связи грибов с *Ips typographus*, *I. sexdentatus*, *I. cembrae* и *I. acuminatus* – наиболее хозяйственно значимыми видами короедов, для которых характерны типичные вспышки массового размножения с формированием хронических очагов усыхания древостоев.

Обобщение сведений в современных публикациях позволяет сделать вывод, что короеды рода *Ips* способны формировать устойчивые мутуалистические связи с грибами из 9 родов 2 семейств (табл. 2).

Виды офиостомоидных грибов, поселяясь на древесине, вызывают изменение ее окраски вследствие накопления пигментов, в том числе меланина, в гифах мицелия и спорах. На торцевой стороне древесины хвойных и лиственных пород возникают пятна, а на боковых поверхностях – пятна и полосы, окрашенные в различные цвета и оттенки (Linnakoski et al., 2010), поэтому данные грибы относят к экологической группе деревоокрашивающих. Особо следует отметить ущерб, вызываемый порчей древесины сухостойных и валежных деревьев, образующихся в очагах развития усыхания от короедов. Стоимость древесины патологического отпада значительно снижается, поскольку при проведении рубок такие деревья учитываются как дровяные (Toth, 2020). Кроме этого, изменяются основные физико-механические свойства древесины. Например, основной ущерб от усыхания ельников под влиянием короеда-типографа сводится к снижению технических качеств древесины усохших деревьев. Анализ динамики физико-механических свойств древесины, заселенной короедом-типографом и его личинками, показал, что в течение года предел прочности древесины при сжатии вдоль волокон снижается почти на 12 %, а предел прочности древесины при статическом изгибе и ударная вязкость – почти на 21 % (Ларина и др., 2014).

Исследования малопатогенных и непатогенных грибов, ассоциированных с ксилофагами, разрознены и немногочисленны, достаточно полно изучен лишь состав микофлоры *Ips acuminatus* (Villari, 2013; Davydenko et al., 2017) и *I. typographus* (Persson et al., 2009; Linnakoski et al., 2016) (табл. 3).

Приведенный перечень видов грибов – необязательный (неспецифичный) компонент микофлоры короедов, частота их встречаемости может варьировать в значительных пределах. Кроме указанных в табл. 3 видов базидиальных грибов есть данные о том, что *Ips knausi* часто вступает в симбиоз с грибами *Heterobasidion annosum* и *Armillaria mellea* (Vahl) P. Kumm., вызывающими вредоносные корневые гнили деревьев (Livingston et al., 1983).

Таблица 2. Грибы, ассоциированные с настоящими короедами

Семейство	Род	Вид
Ceratocystidaceae	<i>Ceratocystiopsis</i>	<i>C. minuta</i> , <i>C. pallidobrunnea</i>
	<i>Ceratocystis</i>	<i>C. laricicola</i> , <i>C. bhutanensis</i> , <i>C. polonica</i>
	<i>Endoconidiophora</i>	<i>Endoconidiophora fujiensis</i> , <i>E. polonica</i>
	3	7
Ophiostomataceae	<i>Graphilbum</i>	<i>G. cf. rectangulosporium</i>
	<i>Graphium</i>	<i>G. fimbriisporum</i> , <i>G. pseudormiticum</i> , <i>G. microcarpum</i>
	<i>Grosmania</i>	<i>G. abieticola</i> , <i>G. olivacea</i> , <i>G. penicillata</i> , <i>G. aoshimae</i> , <i>G. cucullata</i> , <i>G. europhioides</i> , <i>G. fimbriisporum</i> , <i>G. piceiperda</i>
	<i>Leptographium</i>	<i>L. fruticetum</i> , <i>L. taigense</i> , <i>L. guttulatum</i> , <i>L. hughesii</i> , <i>L. procerum</i> , <i>L. truncatum</i> , <i>L. zhangii</i> , <i>L. abietinum</i>
	<i>Ophiostoma</i>	<i>O. abietinum</i> , <i>O. acarorum</i> , <i>O. ainoae</i> , <i>O. araucariae</i> , <i>O. bicolor</i> , <i>O. breviusculum</i> , <i>O. brunneociliatum</i> , <i>O. clavatum</i> , <i>O. cucullatum</i> , <i>O. davidsonii</i> , <i>O. europhioides</i> , <i>O. floccosum</i> , <i>O. fuscum</i> , <i>O. genhense</i> , <i>O. hongxingense</i> , <i>O. ips</i> , <i>O. japonicum</i> , <i>O. lotiforme</i> , <i>O. macrosporum</i> , <i>O. minus</i> , <i>O. nikkoense</i> , <i>O. obscura</i> , <i>O. olgensis</i> , <i>O. olivaceum</i> , <i>O. pallidulum</i> , <i>O. penicillatum</i> , <i>O. peniculi</i> , <i>O. piceae</i> , <i>O. piceaperdum</i> , <i>O. pluriannulatum</i> , <i>O. poligraphi</i> , <i>O. polonicum</i> , <i>O. pseudobicolor</i> , <i>O. quercus</i> , <i>O. rectangulosporium</i> , “ <i>O. rectangulosporium</i> - like”, <i>O. rufum</i> , <i>O. shangrilae</i> , <i>O. stenoceras</i> , <i>O. subelongati</i> , <i>O. tetropii</i> , <i>O. tingens</i> , <i>O. xinganense</i>
	<i>Pesotum</i>	<i>P. ainoae</i> (= <i>Ophiostoma ainoae</i>), <i>P. fragrans</i>
Итого	6	65
2	9	72

Паразитизм грибов на короедах

Энтомопатогенные микроорганизмы, в том числе грибы, участвуют в регуляции численности насекомых в природе. Первыми из энтомопатогенных организмов были описаны возбудители грибных инфекций (Штеришис и др., 2004) – возможно, благодаря тому, что признаки грибных заболеваний насекомых наиболее заметны невооруженным глазом (образование видимого мицелия, спороношений, в том числе плодовых тел).

Самый активный агент биологического контроля короедов – гриб *Beauveria bassiana* (Bals.-Criv.) Vuill. (табл. 4), который показал биологическую эффективность в отношении 7 видов рода *Ips*, в том числе и хозяйственно значимых в Европе *I. acuminatus* и *I. typographus*. *Beauveria bassiana* – один из наиболее широко распространенных энтомопатогенных грибов, он часто используется в биологическом контроле насекомых-вредителей во всем мире, главным образом из-за широкого диапазона его хозяев,

Таблица 3. Малопатогенные и непатогенные грибы, ассоциированные с *Ips acuminatus* Gyll. и *Ips tyrographus* L.

Вид короюда	Отдел грибов	Виды грибов	Число видов грибов
<i>Ips acuminatus</i>	Ascomycota	<i>Alternaria alternata</i> (Fr.) Keissl., <i>Anthostomella pinea</i> Crous, <i>Apiospora montagnei</i> Sacc., <i>Aspergillus pseudoglaucus</i> Blochwitz, <i>A. versicolor</i> (Vuill.) Trab., <i>Bionectria ochroleuca</i> (Schwein.) Schroers et Samuels, <i>Chaetomium globosum</i> Kunze ex Fr., <i>Cladobotryum dendroides</i> (Bull.) W. Gams et Hooz., <i>C. mycophilum</i> (Oudem.) W. Gams et Hooz., <i>Cladosporium cladosporioides</i> (Fresen.) G. A. de Vries, <i>C. pini-ponderosae</i> K. Schub., Gresl. et Crous, <i>Cyclaneusma niveum</i> (Pers.) DiCosmo, Peredo et Minter, <i>Dactylonectria macrodithyma</i> (Halleen, Schroers et Crous) L. Lombard et Crous., <i>Diplodia pinea</i> (Fr.) Dyko et B. Sutton, <i>Gibberella avenacea</i> R. J. Cook, <i>Hyphoderma seigerum</i> (Fr.) Donk, <i>Lophodermium seditiosum</i> Minter, Staley et Millar, <i>Mariannaea elegans</i> (Corda) Samson, <i>Metapoehonia bulbilosa</i> (W. Gams et Malla) Kepler, S. A. Rehner et Humber, <i>Nakazawaea holstii</i> (Wick.) Y. Yamada, K. Maeda et Mikata, <i>Neocatenulostroma germanicum</i> (Crous et U. Braun) Quaedvl. et Crous, <i>Ogataea henricii</i> (Wick.) Y. Yamada, K. Maeda et Mikata, <i>O. neopini</i> Nagatsuka, S. Saito et Sugiyama, <i>Penicillium citreoinigrum</i> Dierckx, <i>P. roqueforti</i> Thom, <i>Pezicula eucrita</i> P. Karst., <i>Phoma macrostoma</i> Montagne, <i>Phoma</i> Sacc. spp., <i>Phomopsis</i> Sacc. et Roum sp., <i>Sydowia polypora</i> (Brefeld et Tavel) E. Müller, <i>Talaromyces minioluteus</i> (Dierckx) Samson, N. Yilmaz, Frisvad et Seifert, <i>Talaromyces purpureogenus</i> Samson, N. Yilmaz, Houbraken, Spierenb., Seifert, Peterson, Varga et Frisvad, <i>Trichoderma asperellum</i> Samuels, Lieckf. et Nirenberg, <i>Truncatella Steyaert</i> sp., <i>Diplodia scrobiculata</i> J. de Wet, Slippers et M. J. Wingf.	35
	Basidiomycota	<i>Phlebiopsis gigantea</i> (Fr.) Jülich, <i>Fomitopsis pinicola</i> (Sw.) P. Karst., <i>Bjerkandera adusta</i> (Willd.) P. Karst.	3
	Итого		38
<i>Ips tyrographus</i>	Ascomycota	<i>Alternaria arbuti</i> E. G. Simmons, <i>Apiospora montagnei</i> Sacc., <i>Arthrimum</i> sp., <i>Bipolaris Shoemaker</i> sp., <i>Botrytis cinerea</i> Pers., <i>Chalara</i> (Corda) Rabenh. sp., <i>Chaunopycnis pustulata</i> Bills, <i>Cladosporium cladosporioides</i> (Fresen.) G. A. de Vries, <i>Cosmospora vilior</i> (Starbäck) Rossmann et Samuels, <i>Lecyphophora Namf.</i> sp., <i>Nectria viridescens</i> C. Booth, <i>Penicillium</i> Link sp., <i>Phaeosphaeria vagans</i> (Niessl) O. E. Erikss., <i>Phoma</i> Sacc. sp., <i>Trichoderma citrinoviride</i> Bissett, <i>T. polyporum</i> (Link) Rifai, <i>T. viride</i> Pers.	17
	Basidiomycota	<i>Schizophyllum commune</i> Fr., <i>Stereum sanguinolentum</i> (Alb. & Schwein.) Fr., <i>Trametes</i> sp. Fr., <i>Trichaptium abietinum</i> (Pers. ex J. F. Gmel.) Ryvarden, <i>Phlebiopsis gigantea</i> (Fr.) Jülich, <i>Fomitopsis pinicola</i> (Sw.) P. Karst., <i>Bjerkandera adusta</i> (Willd.) P. Karst., <i>Heterobasidion annosum</i> (Fr.) Bref.	8
	Итого		25

Таблица 4. Энтомопатогенные грибы, ассоциированные с короедами рода *Ips* DeGeer

Вид короеда	Виды грибов	Литературный источник
<i>I. acuminatus</i>	<i>Aspergillus</i> P. Micheli ex Haller, <i>Beauveria bassiana</i>	Draganova et al., 2007; Steinwender et al., 2010; Середич и др., 2019
<i>I. grandicollis</i>	<i>B. bassiana</i>	Yousuf et al., 2014
<i>I. longifolia</i> (Stebbing, 1909)	<i>B. bassiana</i>	Khanday et al., 2018
<i>I. pilifrons</i> (Swaine, 1912)	<i>B. bassiana</i>	Benjamin et al., 2002
<i>I. stebbingi</i> (Strohmeier, 1908)	<i>B. bassiana</i> , <i>Metarhizium anisopliae</i> (Metschn.) Sorokin, <i>Lecanicillium lecanii</i> (Zimm.) Zare et W. Gams	Khanday et al., 2018
<i>I. pini</i>	<i>B. bassiana</i>	Steinwender et al., 2010
<i>I. typographus</i>	<i>B. bassiana</i> , <i>M. anisopliae</i>	Севницкая, 2017; Mudrončková et al., 2019

который включает более 700 видов насекомых (Штеришис, 2004). Эффективность биопрепарата на основе этого гриба в отношении *I. typographus* достигает 99 % (Mudrončková, 2013), в отношении *I. sexdentatus* – 96.7 % (Draganova, 2007). Пораженные *B. bassiana* короеды становятся морщинистыми и сухими, покрываются белым налетом спор, что делает их похожими на цукаты, поэтому это заболевание называется «белым мускардином» (рис. 2).

Среди энтомопатогенных грибов большой интерес представляет гриб *Metarhizium anisopliae*, эффективность которого по отношению к особям короеда-типографа составляет 90 % (Mudrončková, 2013). По своим биологическим и паразитическим свойствам данный гриб близок к возбудителям белого мускардиноза (рис. 2), при этом

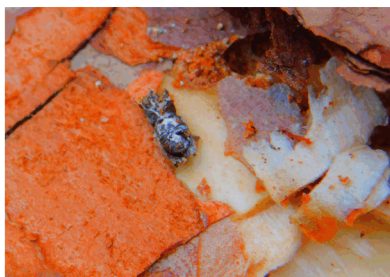


Рис. 2. *Ips sexdentatus* Börner, инфицированный грибом *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. Фотографии авторов.



Рис. 3. *Ips acuminatus* Gyll., инфицированный грибом *Aspergillus* sp. 3. Фотография М. Романенко.

не вызывает массовых эпизоотий и легко культивируется на искусственных питательных средах.

Особую группу патогенов насекомых составляют грибы рода *Aspergillus* – преимущественно типичные сапрофиты. Они в определенных условиях способны развиваться и плодоносить в тканях живых насекомых, выделяя при этом низкомолекулярные вторичные метаболиты, которые вызывают гибель короедов с типичными симптомами и признаками конидиального спороношения на мертвых особях (рис. 3).

Lecanicillium lecanii (телеоморфа ранее именовалась *Cordyceps confragosa* (Mains) G. H. Sung, J. M. Sung, Hywel-Jones et Spatafora, синонимы этого названия также *Verticillium lecanii* (Zimm.) Viégas, *Cephalosporium lecanii* Zimm.; *Akanthomyces lecanii* Shrestha) в лабораторных условиях способен вызывать смертность 18.3 % особей *Ips stebbingi*.

Таким образом, микобиота, ассоциированная с настоящими короедами, достаточно разнообразна, но до конца не изучена. Детальное изучение грибного компонента микробиома стволовых вредителей проводилось только для отдельных видов короедов, вызывающих массовое ослабление деревьев или хронические очаги усыхания насаждений.

Безусловно, самые известные партнеры короедов – офиостомоидные грибы, 72 вида из 10 родов 2 семейств. С годами не только увеличивается количество видов офиостомоидных грибов (хотя это можно объяснить увеличением исследований с применением более точных молекулярно-генетических методов), что указывает на необходимость более тщательного исследования взаимоотношений в системе «короеды–грибы». Постепенно идет также перемещение связанных с короедами офиостомоидных грибов в различных частях Европы. Примером может служить миграция *Ceratocystis polonica*, ассоциированного с *Ips tyrographus* в Подмоскowie. Этот гриб, который считается наиболее опасным высоковирулентным фитопатогеном, способным привести дерево к гибели даже в отсутствие переносчика, ранее был описан как ассоциант для типографа только в европейской и азиатской частях его ареала (Пашенова и др., 2018). Сведения

о патогенности многих офиостоматоидных грибов для растений-хозяев отсутствуют. Вопрос о том, играют ли грибные ассоцианты, в частности и офиостомоидные грибы, столь же значительную роль в усилении или подавлении иммунитета растений к насекомым, остается открытым. Практически не уделяется внимания изучению механизмов взаимодействия неагрессивных ксилофагов и грибов в сапротрофных условиях, данный тип ассоциации полностью выпал из поля зрения исследователей, хотя сведения о ней могут уточнить общую картину симбиотических отношений в комплексе «короеды–микобиота» (Six, 2011).

Агрессивные виды короедов рода *Ips* переносят вирулентные грибы, способствующие им в заселении и уничтожении деревьев (Six, 2011). В частности, *Ips sexdentatus* и *I. acuminatus* могут быть переносчиками *Fusarium circinatum* – возбудителя опасного ракового заболевания сосны (Fernández-Fernández et al., 2019). Вероятно, некоторые неагрессивные короеды также могут переносить патогенные грибы (Six, 2011). Показано, что неагрессивные короеды, поражающие корни или основание мертвых, ослабленных или здоровых деревьев, переносят патогенный гриб *Leptographium terebrantis* Barras et Perry (Krokene, Solheim, 1998).

Особого внимания требуют взаимодействия грибов отдела *Basidiomycota* и стволовых вредителей; в последнее время для обозначения очага развития пестрой стовой гнили корней сосны (возбудитель ее – гриб *Heterobasidion annosum*) все чаще используют термин «комплексное поражение», подчеркивая этим, что очаги развиваются с участием и гриба, и стволовых вредителей (Livingston et al., 1983). По данным А. И. Воронцова, стволовые вредители служат непосредственной причиной усыхания сосны в очагах корневой губки (Воронцов, 1978), вчетверо увеличивая долю погибающих деревьев. Споры *Heterobasidion annosum* в таких очагах выделяются из корней сосны до и после нападения короедов.

Таким образом, несмотря на десятилетия интенсивных исследований комплекса «короеды–грибы» и «короеды–грибы–растения», полной ясности в понимании их взаимоотношений и взаимовлияния нет, поэтому данные работы необходимо продолжать с применением комплексного подхода.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при поддержке БРФФИ № Б21М-041 от 01.07.2021 г.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Афанасова Е. Н. 2009. Грибы синевы древесины, переносимые короедами в хвойных лесах Средней Сибири. В кн.: И. Н. Павлов, Н. П. Кутафьева (ред.). Макромицеты бореальной зоны: материалы Всероссийской научно-практической конференции. 11–13 марта 2009 г. Красноярск: Сибирский государственный технологический университет, с. 138–144.
- Воронцов А. И. 1978. Патология леса. М.: Лесная промышленность, 267 с.
- Густелова Л. А., Исаев А. С. 1982. Микрофлора насекомых-ксилофагов. Новосибирск: Наука, 118 с.
- Кухта В. Н., Блинцов А. И., Сазонов А. А. 2014. Короеды ели европейской и мероприятия по регулированию их численности. Минск: БГТУ, 216 с.
- Ларинина Ю. А., Блинцов А. И., Хвасько А. В. и др. 2014. Изменение механических свойств древесины усыхающих и сухостойных деревьев ели европейской. Труды БГТУ. Серия 1: Лесное хозяйство, природопользование и переработка возобновляемых ресурсов 1: 221–224. <https://elib.belstu.by/handle/123456789/11478>

- Леднев Г. Р., Левченко М. В., Казарцев И. А. 2019. Грибы, ассоциированные с короедом-типографом (*Ips typographus*) в Ленинградской области. Микология и фитопатология **53** (2): 80–89. doi: 10.1134/S0026364819020065.
- Линдеман Г. В. 2004. Роль паразитов, хищников и внутривидовой конкуренции в динамике численности различных экологических групп короедов. Лесоведение **2**: 50–54.
- Мамаев Б. М. 1977. Биология насекомых – разрушителей древесины. В кн.: Л. П. Познанин (ред.). М.: ВИНТИ АН СССР, 214 с. (Итоги науки и техники. Серия «Энтомология», т. 3).
- Пашенова Н. В., Баранчиков Ю. Н. 2015. Связь офиостомовых грибов с насекомыми-ксилофагами в хвойных лесах. В кн.: Биотические связи грибов: мосты между царствами. Материалы VII всероссийской микологической школы-конференции с международным участием. Сборник докладов и тезисов. М.: Звенигородская биологическая станция МГУ, 232 с.
- Пашенова Н. В., Ветрова В. П., Матренина Р. М. и др. 1995. Офиостомовые грибы в ходах большого листовичного короеда. Лесоведение (6): 62–68.
- Пашенова Н. В. и др. 2002. Деревоокрашивающие грибы сем. *Ophiostomataceae* в ходах вредителей хвойных в Сибири. В кн.: Т. А. Белозерская и др. (ред.). Современная микология в России. Первый съезд микологов России. Тезисы докладов. М.: Национальная Академия микологии, с. 74.
- Пашенова Н. В., Серая Л. Г., Баранчиков Ю. Н. 2018. Перенос офиостомовых грибов короедом-типографом в Московской области. Защита и карантин растений **4**: 25–26. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=32732718>
- Середич М. О., Ярмолович В. А., Бубен А. В. 2019. Биологическая эффективность штамма гриба *Aspergillus* sp. 3 *in vivo* в защите заготовленной древесины от вершинного короеда. В кн.: Ю. Н. Баранчиков (ред.). Мониторинг и биологические методы контроля вредителей и патогенов древесных растений: от теории к практике. Материалы Второй Всероссийской конференции с международным участием. М.: Издательство: ИЛ СО РАН, 157–158.
- Севницкая Н. Л. 2017. Оценка эффективности применения энтомопатогенного гриба *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. в защите еловых насаждений от короеда-типографа. Труды БГТУ (Минск). Серия 1, Лесное хозяйство, природопользование и переработка возобновляемых ресурсов, № 2: 192–198. <https://elib.belstu.by/handle/123456789/22836>
- Селиховкин А. В., Варенцова Е. Ю., Поповичев Б. Г. 2017. Сплошные санитарные рубки как метод контроля плотности популяций стволовых вредителей и распространения дендропатогенных организмов в современных условиях на примере Ленинградской области. Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии **220**: 186–199. doi: 10.21266/20794304.2017.220.186-199
- Штеришис М. В., Джалилов Ф. С.-У., Андреева И. В. и др. 2004. Биологическая защита растений: учебник. М.: Колос, 264 с.
- Aas T., Solheim H., Jankowiak R. et al. 2018. Four new *Ophiostoma* species associated with hardwood-infesting bark beetles in Norway and Poland. Fungal Biology **122** (12): 1142–1158. doi: 10.1016/j.funbio.2018.08.001
- Alamouti S. M., Kim J. J., Breuil C. 2006. A new *Leptographium* species associated with the northern spruce engraver, *Ips perturbatus*, in western Canada. Mycologia **98**(1): 149–160. doi: 10.1080/15572536.2006.11832722
- Batra L. R. 1985. Ambrosia beetles and their associated fungi: research trends and techniques. Proceedings: Plant Sciences **94**: 137–148. <https://doi.org/10.1007/BF03053133>
- Benjamin M. A., Zhioua E., Ostfeld R. S. 2002. Laboratory and field evaluation of the entomopathogenic fungus *Metarhizium anisopliae* (Deuteromycetes) for controlling questing adult *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae). Journal of Medical Entomology **39** (5): 723–728. doi: 10.1603/0022-2585-39.5.723
- Birkemoe T., Jacobsen R. M., Sverdrup-Thygeson A. et al. 2018. Insect-fungus interactions in dead wood systems. In: M. Ulyshen (ed.). Saproxylic Insects. Zoological Monographs, vol 1. Cham: Springer, p. 377–427. doi: 10.1007%2F978-3-319-75937-1_12.
- Chang R., Duong T. A., Taerum S. J. et al. 2017. Ophiostomatoid fungi associated with conifer-infesting beetles and their phoretic mites in Yunnan, China. MycoKeys **28**: 19. doi: 10.3897/mycokeys.28.21758.
- Clayton K. A., Gall C. A., Mason K. L. et al. 2015. The characterization and manipulation of the bacterial microbiome of the Rocky Mountain wood tick, *Dermacentor andersoni*. Parasites & Vectors **8**: 632. <https://doi.org/10.1186/s13071-015-1245-z>

- Cognato A. I. 2015. Biology, systematics, and evolution of *Ips*. In F. E. Vega, R. W. Hofstetter (eds). Bark Beetles: Biology and Ecology of Native and Invasive Species. San Diego, California: Elsevier Inc. Academic Press, p. 351–370.
- Davidson R. W. 1955. Wood-staining fungi associated with bark beetles in Engelmann spruce in Colorado. *Mycologia* **47** (1): 58–67. <https://doi.org/10.2307/3755756>
- Davydenko K., Vasaitis R., Menkis A. 2017. Fungi associated with *Ips acuminatus* (Coleoptera: Curculionidae) in Ukraine with a special emphasis on pathogenicity of ophiostomatoid species. *European Journal of Entomology* **114**: 77–85. doi: 10.14411/eje.2017.011
- Draganova S., Takov D., Doychev D. 2007. Bioassays with isolates of *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. and *Paecilomyces farinosus* (holm.) Brown & Smith against *Ips sexdentatus* Boerner and *Ips acuminatus* Gyll. (Coleoptera: Scolytidae). *Plant Science* **44**: 24–28.
- Douglas A. E. 2015. Multiorganismal insects: diversity and function of resident microorganisms. *Annual Review of Entomology* **60**: 17. doi: 10.1146/annurev-ento-010814-020822
- Fang J., Liu M., Zhang S. et al. 2020. Chemical signal interactions of the bark beetle with fungal symbionts, and host/non-host trees. *Journal of Experimental Botany* **71** (19): 6084–6091. doi: 10.1093/jxb/eraa296
- Fernández-Fernández M., Naves M., Musolin P. et al. 2019. Pine pitch canker and insects: Regional risks, environmental regulation, and practical management options. *Forests* **10** (8): 649. doi: 10.3390/f10080649
- Haberkm K. E., Illman B. L., Raffa K. F. 2002. Bark beetles and fungal associates colonizing white spruce in the Great Lakes region. *Canadian Journal of Forest Research* **32** (7): 1137–1150. doi:10.1139/x02-033
- Jankowiak R. 2004. Interakcje między owadami kambiofagicznymi, grzybami i rośliną. *Kosmos* **53** (1): 39–50.
- Jeger M. et al. 2017. Pest categorisation of *Ips typographus*. *EFSA Journal* **15** (7): e04881. doi: 10.2903/j.efs.2017.4881.
- Jurc M., Milijasevic T. 2006. Fungi associated with dead bark beetles from several hosts. In: Proceedings of 8th European Congress of Entomology, September 17–22, 2006, Izmir, Turkey. Poster.
- Kaarik A. 1975. Succession of microorganisms during wood decay. In: W. Liese (Ed.). *Biological Transformation of Wood by Microorganisms*. Proceedings of the Sessions on Wood Products Pathology at the 2nd International Congress of Plant Pathology, September 10–12, 1973, Minneapolis/USA. Berlin; Heidelberg: Springer, p. 39–51.
- Kandasamy D., Gershenzon J., Hammerbacher A. 2016. Volatile organic compounds emitted by fungal associates of conifer bark beetles and their potential in bark beetle control. *Journal of Chemical Ecology* **42**: 952–969. <https://doi.org/10.1007/s10886-016-0768-x>
- Kelsi V. V. [Интернет-документ] 2020. European Spruce Bark Beetle Infestation Affecting U.S. and EU Softwood Exports. United States International Trade Commission. Executive Briefing on Trade, February 2020. [URL: https://www.usitc.gov/publications/332/executive_briefings/ebot_european_spruce_bark_beetle_and_softwood_lumber.pdf]
- Khanday A. L., Buhroo A. A., Ranjith A. P. et al. 2018. Evaluating the efficacy of entomopathogenic fungi against the bark beetle, *Ips stebbingi* Strohmeyer (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) in India. *Entomological Review* **98** (8): 985–994. <https://doi.org/10.1134/S0013873818080055>
- Kinuura H. 1995. Symbiotic fungi associated with ambrosia beetles. *Japan Agricultural Research Quarterly* **29** (1): 57–63.
- Kirisits T., Wingfield M. J., Chhetri D. B. 2002. Studies on the association of blue-stain fungi with the Eastern Himalayan spruce bark beetle (*Ips schmutzenhoferi*) and with other bark beetles in Bhutan. Yusipang report. CORET, no. 2.
- Kirkendall L. R., Biedermann P. H. W., Jordal B. H. 2015. Evolution and diversity of bark and ambrosia beetles. In: F. E. Vega, R. W. Hofstetter (eds). *Bark Beetles: Biology and Ecology of Native and Invasive Species*. Elsevier Inc. Academic Press, p. 85–156. doi: 10.1016/B978-0-12-417156-5.00003-4.
- Krokene P., Solheim H. 1998. Pathogenicity of four blue-stain fungi associated with aggressive and nonaggressive bark beetles. *Phytopathology* **88** (1): 39–44. <https://doi.org/10.1094/phyto.1998.88.1.39>
- Linnakoski R., De Beer Z. W., Ahtiainen J. et al. 2010. *Ophiostoma* spp. associated with pine- and spruce-infesting bark beetles in Finland and Russia. *Persoonia: Molecular Phylogeny and Evolution of Fungi* **25** (1): 72–93. doi: 10.3767/003158510X550845

- Linnakoski R., Mahilainen S., Harrington A. et al. 2016. Seasonal succession of fungi associated with *Ips typographus* beetles and their phoretic mites in an outbreak region of Finland. *PLoS One* **11** (5): e0155622. doi: 10.1371/journal.pone.0155622
- Livingston W. H., Mangini A. C., Kinzer H. G. et al. 1983. Association of root diseases and bark beetles (Coleoptera: Scolytidae) with *Pinus ponderosa* in New Mexico. *Plant Disease* **67**: 674–676.
- Mudrončėková S., Mazán M., Nemcovic M., Salamon I. 2013. Entomopathogenic fungus species *Beauveria bassiana* (Bals.) and *Metarhizium anisopliae* (Metsch.) used as mycoinsecticide effective in biological control of *Ips typographus* (L.). *Journal of Microbiology, Biotechnology and Food Sciences* **2** (6): 2469–2472.
- Neve Repe A., Groot M., Jurc M. 2018. Assemblages of ophiostomatoid fungi vectored by *Ips amitinus* (Coleoptera: Scolytinae) on norway spruce depend on colonization time, position on the host tree and development stage. *Sumarski list* **142** (3–4): 171–178. <https://doi.org/10.31298/sl.142.3-4.5>
- Persson Y., Vasaitis R., Långström B. 2009. Fungi vectored by the bark beetle *Ips typographus* following hibernation under the bark of standing trees and in the forest litter. *Microbial Ecology* **58**: 651–659. doi: 10.1007/s00248-009-9520-1
- Pfammatter J. A., Malas K. M., Raffa K. F. 2016. Behaviours of phoretic mites (Acari) associated with *Ips pini* and *Ips grandicollis* (Coleoptera: Curculionidae) during host-tree colonization. *Agricultural and Forest Entomology* **18** (2): 108–118. doi: 10.1111/afe.12143
- Salle A., Monclus R., Yart A. et al. 2005. Fungal flora associated with *Ips typographus*: frequency, virulence, and ability to stimulate the host defence reaction in relation to insect population levels. *Canadian Journal of Forest Research* **35** (2): 365–373. doi: 10.1139/X04-186
- Schroeder M., Cocos D. 2018. Performance of the tree-killing bark beetles *Ips typographus* and *Pityogenes chalcographus* in non-indigenous lodgepole pine and their historical host Norway spruce. *Agricultural and Forest Entomology* **20** (3): 347–357. doi: 10.1111/afe.12267
- Siitonen J. 2014. *Ips acuminatus* kills pines in southern Finland. *Silva Fennica* **48** (4): id 1145. doi: 10.14214/sf.1145
- Six D. L., Wingfield M. J. 2011. The role of phytopathogenicity in bark beetle–fungus symbioses: a challenge to the classic paradigm. *Annual Review of Entomology* **56**: 255–272. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-120709-144839>.
- Solheim H. 1992. Fungal succession in sapwood of Norway spruce infested by the bark beetle *Ips typographus*. *European Journal of Forest Pathology* **22** (3): 136–148. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0329.1992.tb01440.x>
- Steinwender B. M., Krenn H. W., Wegensteiner R. 2010. Different effects of the insectpathogenic fungus *Beauveria bassiana* (Deuteromycota) on the bark beetle *Ips sexdentatus* (Coleoptera: Curculionidae) and on its predator *Thanasimus formicarius* (Coleoptera: Cleridae). *Journal of Plant Diseases and Protection* **117**: 33–38. <https://doi.org/10.1007/BF03356331>
- Toth D., Maitah M., Maitah K. et al. 2020. The impacts of calamity logging on the development of spruce wood prices in Czech forestry. *Forests* **11** (3): <https://doi.org/10.3390/f11030283>
- Van Wyk M., Roux J., Barnes I. et al. 2004. *Ceratocystis bhutanensis* sp. nov., associated with the bark beetle *Ips schmutzenhoferi* on *Picea spinulosa* in Bhutan. *Studies in Mycology* **50** (2): 365–379.
- Villari C., Tomlinson J. A., Battisti A. et al. 2013. Use of loop-mediated isothermal amplification for detection of *Ophiostoma clavatum*, the primary blue stain fungus associated with *Ips acuminatus*. *Applied and Environmental Microbiology* **79** (8): 2527–2533. <https://dx.doi.org/10.1128%2FAEM.03612-12>
- Vissa S., Hofstetter R. W. 2017. The role of mites in bark and ambrosia beetle–fungal interactions. In: V. Shields (ed.). *Insect Physiology and Ecology*. London, UK: Intech Press, p. 135–156.
- Waalberg M. E. 2015. Fungi Associated with Three Common Bark Beetle Species in Norwegian Scots Pine Forest. Master Thesis. Norwegian University of Life Sciences, As, 46 p. <http://hdl.handle.net/11250/295311>
- Wang Z., Liu Y., Wang H. et al. 2020. Ophiostomatoid fungi associated with *Ips subelongatus*, including eight new species from northeastern China. *IMA Fungus* **11**: 3. <https://doi.org/10.1186/s43008-019-0025-3>
- Wermelinger B. 2004. Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus* – a review of recent research. *Forest Ecology and Management* **202** (1–3): 67–82. doi: 10.1016/j.foreco.2004.07.018
- Wood S. L. 1982. The bark and ambrosia beetles of North and Central America (Coleoptera: Scolytidae), a taxonomic monograph. Life Science Museum and Department of Zoology, Brigham Young University **6**: 1–1359.

- Yamaoka Y. 2017. Taxonomy and pathogenicity of ophiostomatoid fungi associated with bark beetles infesting conifers in Japan, with special reference to those related to subalpine conifers. *Mycoscience* **58** (4): 221–235. <https://doi.org/10.1016/j.myc.2017.03.001>
- Yousuf F., Gurr G. M., Carnegie A. J. et al. 2014. Biology of the bark beetle *Ips grandicollis* Eichhoff (Coleoptera: Scolytinae) and its arthropod, nematode and microbial associates: a review of management opportunities for Australia. *Austral Entomology* **53** (3): 298–316. doi: 10.1111/aen.12077
- Yousuf F., Carnegie A. J., Bashford R. et al. 2018. The fungal matrices of *Ophiostoma ips* hinder movement of the biocontrol nematode agent, *Deladenus siricidicola*, disrupting management of the woodwasp, *Sirex noctilio*. *BioControl* **63** (5): 739–749. doi: 10.1007/s10526-018-9897-1
- Zhao T., Kandasamy D., Krokene P. et al. 2019. Fungal associates of the tree-killing bark beetle, *Ips typographus*, vary in virulence, ability to degrade conifer phenolics and influence bark beetle tunneling behavior. *Fungal Ecology* **38**: 71–79. doi:10.1016/j.funeco.2018.06.003

MYCOBIOTA OF BARK BEETLES OF THE GENUS *IPS* DEGEER, 1775
(COLEOPTERA, CURCULIONIDAE: SCOLYTINAE: IPINI)
AND ITS ECONOMIC IMPACT

M. O. Ramanenka, J. A. Ugwu, L. O. Ivashchanka

Key words: *Ips*, mycobiota, ambrosial mycoflora, Ophiostomataceae, fungal parasitism.

SUMMARY

The mycobiota of bark beetles of the genus *Ips* DeGeer, 1775 is considered with respect to three main types of close interaction between fungi and bark beetles. The review provides an updated list of phytopathogenic fungi associated with true bark beetles in accordance with the data available in the modern scientific literature. Particular attention is paid to the species of bark beetles, which are carriers of pathogens of woody plants and woody fungi of the genera *Ophiostoma* Syd. et P. Syd., *Ceratocystis* Ellis et Halst., *Ceratocystiopsis* (Siemaszko) H. P. Upadhyay et W. B. Kendr., *Grosmannia* (Grosmann) Goid., *Endoconidiophora* Münch, and *Fusarium* Link. Also, the main entomopathogenic fungi (*Beauveria bassiana* Link, *Metarhizium anisopliae* (Metchnikoff) Sorokin) were analyzed, which showed high effectiveness when used in the biological control of insect pests.