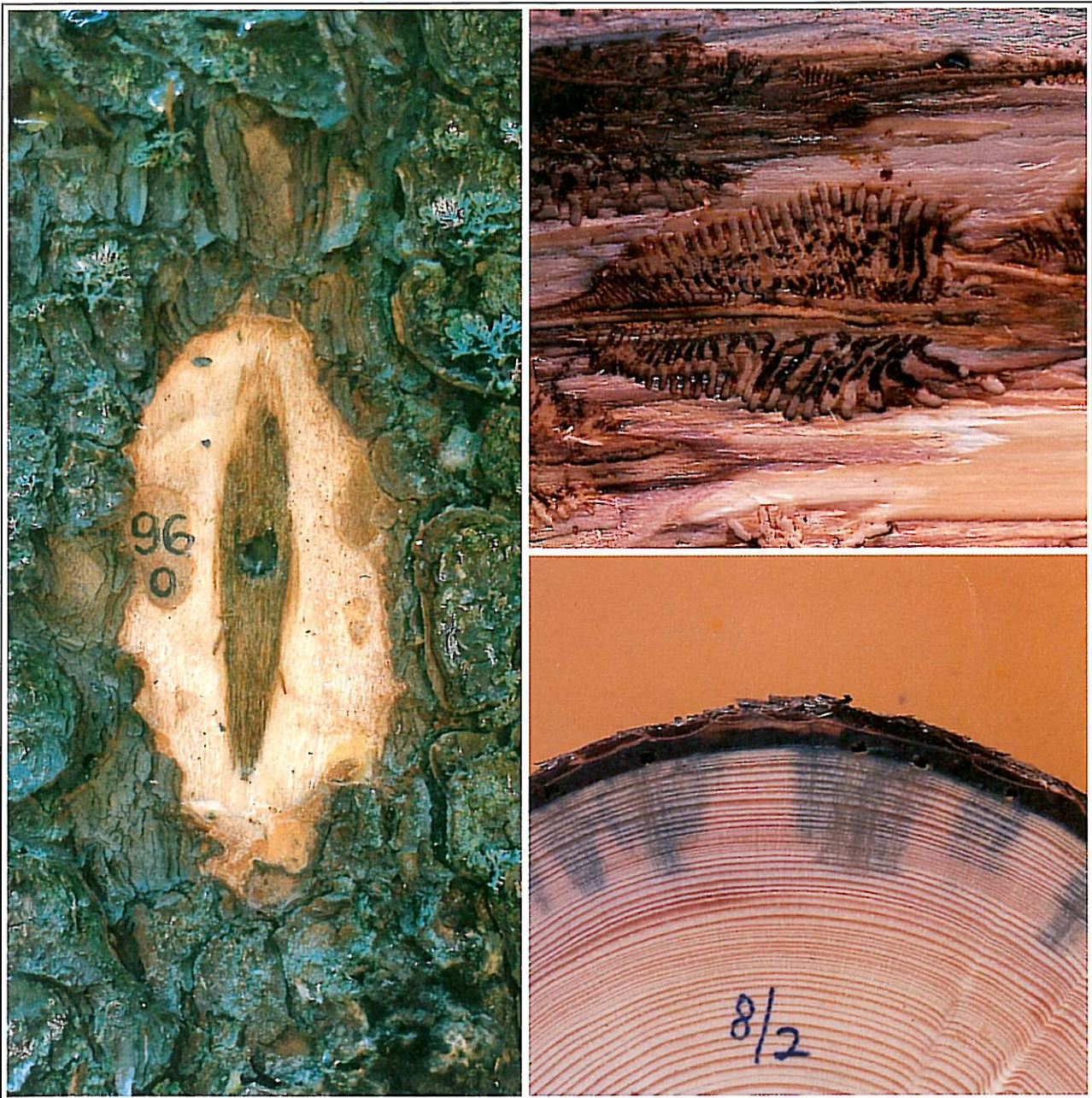


Granbarkbillas assosierte blåvedsopper



Granbarkbillas assosierte blåvedsopper

Halvor Solheim
Seksjon skogøkologi
Norsk institutt for skogforskning,
1432 Ås

Sammendrag

Solheim, H. 1994. Granbarkbillas assosierte blåvedsopper. *Aktuelt fra Skogforsk.* 6-94: 1-10.

I denne artikkelen blir det gitt en kort oversikt over forskning i Norge på blåvedsopp assosiert med granbarkbilla (*Ips typographus*). Billene bærer med seg en variabel sammensetning av sporer innvendig i tarmkanaler, og utvendig i groper på kroppen. Den viktigste sopparten, *Ophiostoma polonicum*, spiller en nøkkelrolle når de assosierte blåvedsoppene trenger inn i yteveden, noe som fører til treas raske død. Ved en studie i Sørøst-Norge etablerte denne soppen seg alltid først i trær angrepet av granbarkbilla og den var alltid i front ved inntrengning i yteved, mens andre assosierte blåvedsopper fulgte etter i en suksessiv innvandring. Sekundærkvaer, til forskjell fra primærkvaer, hemma veksten av disse tidlige innvandrerne og spesielt mye ble *O. polonicum* hemma. Denne pionerarten vokser imidlertid relativt raskt og tolererer et lavere oksygentrykk enn de sekundære innvandrerne, og ser dermed ut til å være godt tilpassa kolonisering av frisk yteved med ett høgt fuktighetsinnhold. Disse egenskapene ser ut til å være viktige for pionerarter av blåvedsopp, slik at de kan overvinne levende træs forsvar ved masseangrep.

Nøkkelord: Gran, granbarkbille, blåvedsopp, *Ophiostoma polonicum*

Innhold

Innledning	2
Overføring av soppsporer	2
Soppinnvandring i ved	2
Vekst ved ulike temperaturer	4
Bartreas forsvar	4
Respons på kvaer	5
Toleranse for oksygenmangel	5
Konklusjoner	7
Litteratur	8

Innledning

For vanlig gran [*Picea abies* (L.) Karst.] er granbarkbilla (*Ips typographus* L.) den største trusselen blant barkbillene. Den angriper vanligvis grantømmer, døde eller sterkt svekka grantrær. Av og til, når den oppformerer seg sterkt, kan den imidlertid angripe friske trær og kan da forårsake store ødeleggelser slik som i Norge i 1970-åra. Disse masseangrepa starta etter store stormfelling og akselererte i løpet av tre etterfølgende tørkesommer (Christiansen & Bakke 1988).

Som en del av sin livssyklus overvintrer den voksne granbarkbilla vanligvis i skogbotnen, og flyr om våren når temperaturen stiger til rundt 20°C (Annala 1969, Bakke, Austarå & Pettersen 1977). Fluktperioden består av to faser, spredning og søking. Under angrep på trær kommuniserer billene ved hjelp av aggresjons- og anti-aggresjons feromoner. Feromoner koordinerer og synkroniserer masseangrep som kan overvinne treas forsvar (Christiansen & Bakke 1988).

Det har lenge vært kjent at barkbiller frakter med seg blåvedsopper. *Ophiostoma penicillatum* (Grosman) Siem. var den første blåvedsoppen som ble beskrevet som assosiert med granbarkbilla (Grosman 1931, 1932). Denne soppen ble senere betrakta som den viktigste av de medfølgende soppene, mens andre arter som *Ceratocystiopsis minuta* (Siem.) Upadhyay & Kendrick, *Graphium pycnocephalum* Grosman., *Ophiostoma piceae* (Münch) H. & P. Syd. og *O. polonicum* Siem. [= *Ceratocystis polonica* (Siem.) C. Moreau] har blitt nevnt sjeldnere (Siemaszko 1939, Mathiesen 1950, Rennerfelt 1950, Mathiesen-Käärik 1953, Kotynkova-Sychrova 1966). I løpet av 1970-åras granbarkbille-epidemi i Norge ble det stilt spørsmål ved hvilke sopper som var knytta til granbarkbilla under norske forhold og om deres betydningen for å overvinne treas forsvar. Mange studier ble starta for å utforske blåvedsopp-assosiasjonen og en kort oversikt vil bli gitt her.

Overføring av soppsporer

Mange barkbiller har spesialiserte organer, såkalte mycangier, for oppbevaring av sopper. Granbarkbilla har imidlertid ikke mycangier og scanning elektronmikroskopering har vist at soppsporer overføres i små groper på kroppen, særlig på dekkvingene (Fig. 1). Før billene forlater gangsystema for å overvinne nede i bakken ernærer de seg også av soppmycel og sporer, og soppsporer kan

også bli overført i billenes tarmsystem (Siemaszko 1939, Furniss, Solheim & Christiansen 1990).

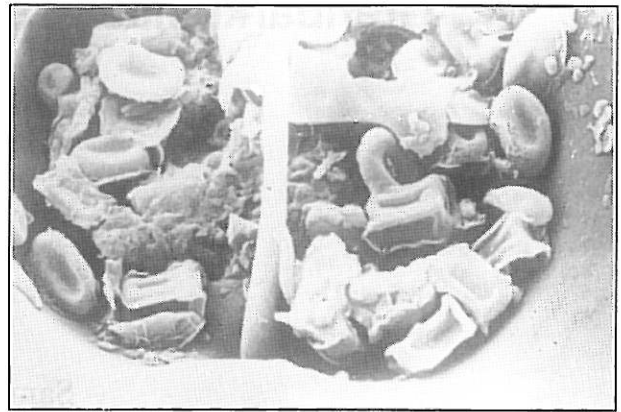


Fig. 1. Grop på dekkvinge hos granbarkbilla (*Ips typographus*) fylt med soppsporer. Kvit strek er 10 μ m.

Granbarkbilla bærer med seg sporer frå mange forskjellige sopparter, men i en studie i Sørøst-Norge var fire arter svært vanlige; *Ophiostoma bicolor* Davids. & Wells, *O. penicillatum*, *O. polonicum* og en ubeskrevet *Graphium*-art (Furniss *et al.* 1990). Tusener av sporer kan bli overført med hver bille, men det er stor variasjon mellom individer. Scanning elektronmikroskopering viste at sporer av *O. bicolor* og gjærsopp var de vanligste, men ved isolering frå billene opptrådte alle *Ophiostoma*-artene omtrent like hyppig (Furniss *et al.* 1990).

Barkbiller frakter ofte med seg midd. Moser, Perry & Solheim (1989) har vist at midd assosiert med granbarkbilla kan overføre soppsporer. Dette er kjent frå andre barkbiller slik som *Dendroctonus frontalis* Zimm., den alvorligste trusselen for furutrær i det sørlige USA. Denne barkbilla er assosiert med blåvedsoppen *Ophiostoma minus* (Hedgc.) H. & P. Syd. og det ser ut til at middene er viktige bidragsyttere til den totale overføringa av denne soppen (Bridges & Moser 1983, Moser & Bridges 1986). Når det gjelder granbarkbilla har vi ikke prøvd å kvantifisere middenes bidrag som overførere av sporer, men den er trolig av underordna betydning da billene som regel overfører store mengder av sporer.

Soppinnvandring i ved

Når et nytt substrat blir tilgjengelig vil mikroorganismer etablere seg suksessivt. Dette skjer også når granbarkbilla angriper levende trær (Solheim 1992a, b). Til tross for at granbarkbilla introduserer

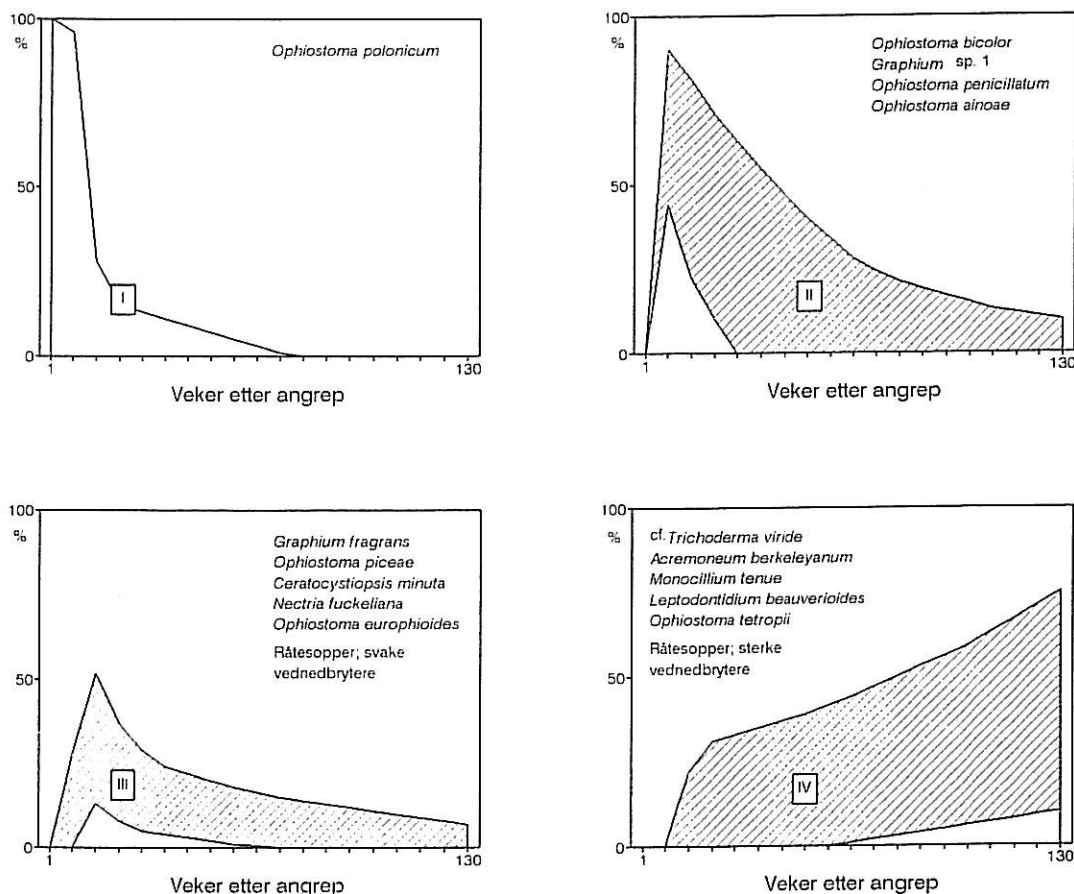


Fig. 2. Frekvens av primær (I), sekundære (II), tertiære (III) og kvartære (IV) soppinnvandrere i yteved hos gran etter angrep av granbarkbilla (*Ips typographus*).

mange ulike sopparter samtidig i det ferske substratet ble bare en art, *O. polonicum*, isolert frå yteved så tidlig som ei veke etter angrep (Solheim 1992a). I løpet av de neste vekene etablerte sekundære sopper seg, og disse ble etterfulgt av andre nærstående arter (Fig. 2). Isoleringer innover i yteved etter angrep viste at *O. polonicum* var i fronten av soppenes inntrengning helt til de nådde kjerneveden. *Ophiostoma bicolor* fulgte nærmest, i gjennomsnitt 5 mm etter, mens andre arter fulgte mer enn 10 mm etter pionerarten (Fig. 3). De første soppartene i suksesjonen var de som billene frakta med seg (Furniss *et al.* 1990).

De første råtesoppene ble funnet blant de tertiære innvandrerne (Fig. 2). Imidlertid var dette svake vednedbrytere. De tre første gruppene i suksesjonen nådde toppen av sin utbredelse i løpet av den første sommeren etter billeangrep, mens den neste gruppa, med sterke vednedbrytende råtesopper, fortsatt økte i frekvens etter 130 veker (Fig. 2). Opptreden til den fjerde gruppa av innvandrere var sterkt influert av fuktighetsforholda i veden. Råtesoppene var først og fremst tilstede nær basis hvor fuktighetsforholda

forble gunstige over lengre tid. Høyere oppe i treet, der fuktigheten etter to og et halvt år hadde nådd ned til fibermetningspunktet, dominerte *Trichoderma viride* Pers ex s. F. Gray aggr. sensu Rifai.

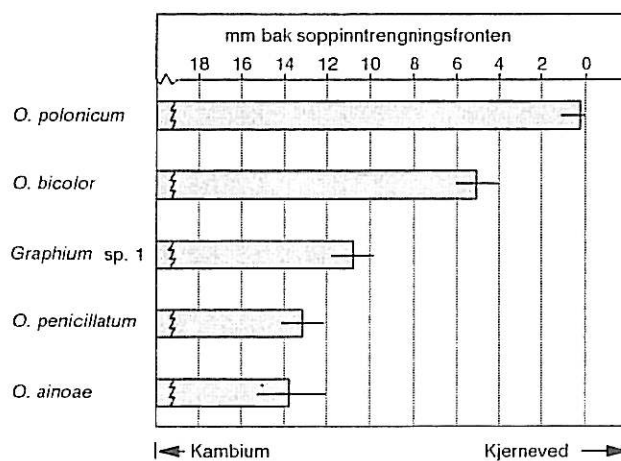


Fig. 3. Innvandring av fem blåvedsopper i yteved hos gran etter angrep av granbarkbilla (*Ips typographus*) i forhold til soppenes inntrengningsfront.

Soppvekst i innerbark er ikke studert i detalj, men også her ser det ut til at *O. polonicum* vokser raskere enn de andre artene (Solheim 1992a). *O. penicillatum* ser imidlertid ut til å være bedre tilpasset vekst i bark enn i ved (Harding 1989a, Solheim 1992a).

Soppfloraen og suksesjonen som er beskrevet foran er undersøkt i sluttfasen av en langvarig periode med masseangrep av granbarkbilla, en såkalt barkbille-epidemi. Käärik (1975) undersøkte soppfloraen under ikke-epidemiske forhold og fant en lignende suksesjon som beskrevet foran, men med visse avvik. Hun beskrev *O. penicillatum* og *O. piceae* som pionerarter, mens *O. polonicum* opptådte sjeldent som sekundær innvandrer. Studier i Danmark og Trøndelag under ikke-epidemiske forhold, viste at *O. polonicum* var mindre utbredt enn i Sør-Norge under epidemiske forhold (Harding 1989a, Solheim 1993).

Vekst ved ulike temperaturer

Temperaturen som granbarkbilla trenger for å sverme (20°C eller mer) blir vanligvis nådd i løpet av siste halvdel av mai eller først i juni i Sør-Norge. Soleksponte trær i bestandskanter blir først angrepet når granbarkbilla starter sverminga (Bakke et al. 1977), noe som også fremmer soppvekst.

Veksthastigheten ved ulike temperaturer har blitt testa for mange av soppene som er assosiert med

granbarkbilla (Solheim 1986, 1991). Optimums-temperaturen er vanligvis rundt 25-28°C. Soppenes veksthastighet er imidlertid forskjellig. Pionerarten, *O. polonicum*, vokser noe senere enn andre viktige *Ophiostoma*-arter ved de fleste temperaturer (Fig. 4), men den er allikevel en ganske rasktvoksende sopp og vokser langt raskere enn enkelte andre arter som opptre i suksesjonen som f.eks. *Graphium* sp. og *Ophiostoma ainoae* H. Solheim.

Bartreas forsvar

Bartrær har vanligvis to forsvarssystem. Det "stående forsvaret" som inkluderer frigjøring av kvae fra kvaekanalssystemet, såkalt primærkvae, har lenge blitt ansett for å være et viktig forsvar mot granbarkbiller (Christiansen & Bakke 1988). Det er imidlertid store variasjoner i kvaeutflod både mellom trær og innen et enkelt tre (Schwerdtfeger 1955, Christiansen & Horntvedt 1983). I tillegg ser det ut til at kvaeutfloden pr. sår minker ved økende antall av sår (Schwerdtfeger 1955).

I tillegg til det primære kvaeforsvaret har bartrær også et indusert forsvar som blant annet inkluderer en dynamisk, hypersensitiv reaksjon rundt angrepspunktet med tilhørende produksjon av sårkvae, også kalt sekundærkvae (Reid, Whitney & Watson 1967, Berryman 1969). Dette forsvaret ser ut til å være en respons mot infeksjon av mikroorganismene som er assosiert med barkbillene

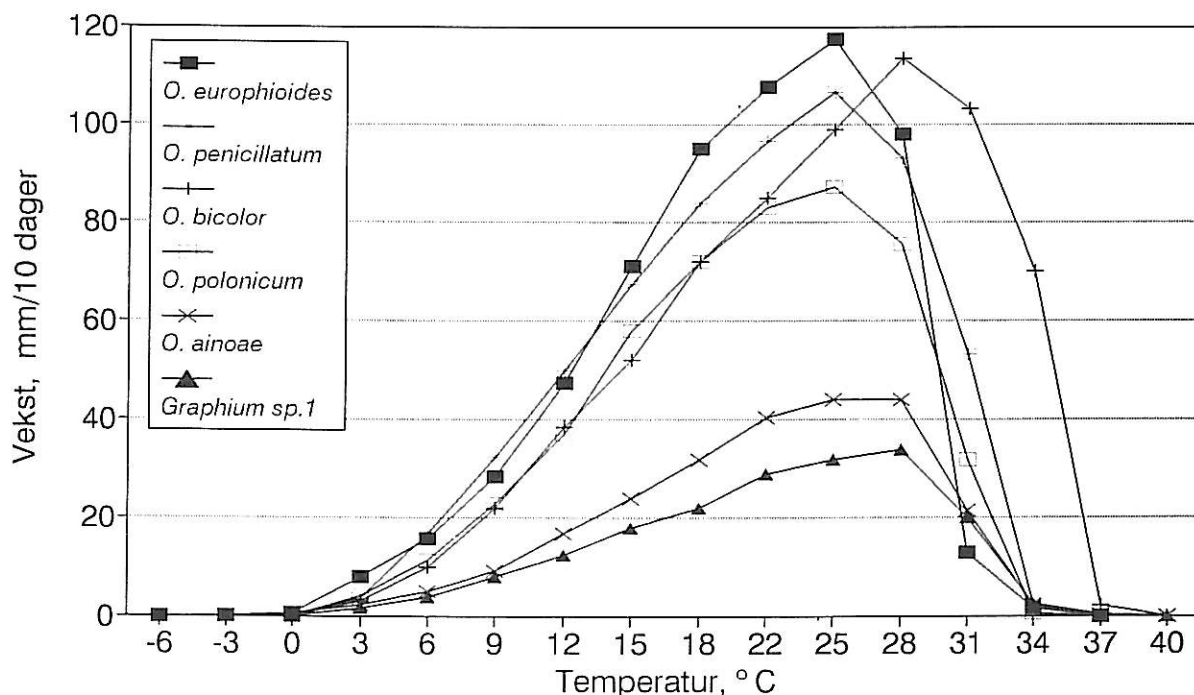


Fig. 4. Gjennomsnittlig tilveksthastighet på maltagar ved forskjellige temperaturer for blåvedsopp assosiert med granbarkbilla (*Ips typographus*).

og et nekrotisk, kvaeimpregnert område blir dannet rundt infeksjonspunktet (Wong & Berryman 1977).

Ophiostoma-artene som er assosiert med granbarkbilla forårsaker typiske reaksjonssoner i barken når de inokuleres i gran (Horntvedt *et al.* 1983, Solheim 1988). Reaksjonssonenes utbredelse reflekterer trolig de forskjellige soppenes veksthastighet og aggresivitet og treas forsvarsevne. *Ophiostoma penicillatum*, som danner den lengste reaksjonssona, har også den raskeste veksthastigheten ved de fleste aktuelle temperaturer (Fig. 4), mens f.eks. *Graphium* sp. vokser svært sakte og gir kun den samme reaksjonen som en steril kontroll (Solheim 1988). Veksthastighet ser således ut til å bety noe for blåvedsoppene i forhold til vertstreets forsvarsmekanismer, men er helt sikkert ikke den eneste faktoren som influerer på soppenes evne til å etablere seg i treet og på deres suksessive innvandring.

Ophiostoma polonicum er mer aggressiv enn de andre assosierte soppene og er i stand til å drepe friske trær ved masseinokulering (Horntvedt *et al.* 1983, Christiansen 1985a, 1985b, Solheim 1988). Derfor er denne soppen blitt brukt i mange inokuleringseksperimenter for å studere forskjellige aspekter ved granas resistens (Christiansen & Horntvedt 1983, Christiansen & Ericsson 1986, Christiansen & Solheim 1990, Horntvedt 1988, Christiansen 1992, Christiansen & Fjone 1993).

Det nekrotiske partiet som omgir infeksjonspunktet blir impregnert med terpenener og fenolstoffer som hemmer veksten til forskjellige blåvedsopper (Cobb *et al.* 1968, Shrimpton & Whitney 1968, De Groot 1972, Delorme & Lieutier 1990, Raffa *et al.* 1985, Bridges 1987). Vanligvis blir soppene innkapslet i reaksjonssonene, men under visse betingelser kan de bryte ut og en ny sone blir dannet (Christiansen, Waring & Berryman 1987). Med et økende antall inokuleringer vil forsvarsevnen ved hvert inokuleringssted avta, slik at soppene gradvis vil lykkes med å etablere seg i treet (Raffa & Berryman 1983, Christiansen 1985a). Treets vitalitet er viktig for å avgjøre hvor mange infeksjonspunkter som er nødvendig for å overvinne treets forsvar (Berryman 1978, 1982, Waring & Pitman 1980, 1983, Mulock & Christiansen 1986). Det mest iøyefallende ved vellykka angrep er mangelen på sekundærkvae hos de mottagelige trea (Reid *et al.* 1967, Berryman 1969, Christiansen 1985a, Solheim 1992b).

Respons på kvae

Den spesielle, brede og mørke reaksjonssona som dannes når *O. polonicum* inokuleres i gran (Solheim 1988) antyder at denne soppen er istand til å tolerere kvaeimpregneringen bedre enn andre arter som introduseres av granbarkbilla. For å studere effekten av kvae på blåvedsoppenes vekst ble noen av granbarkbillas assosierte sopper testet mot a) primærkvae som ble samlet i små plastikkør som ble satt i hull i barken og mot b) induert "reaksjonssonekvae" som ble ekstrahert fra reaksjonssoner etter inokulering med *O. polonicum*.

Resultata av disse enkle forsøka viste at soppveksten ble lite påvirket av primærkvae, mens "reaksjonssonekvae" hadde en betydelig hemmende virkning, og særlig mye ble *O. polonicum* påvirket (Tabell 1). "Reaksjonssonekvaen" frambrakt med inokulering med *O. polonicum*, kan tenkes å få trea til å produsere spesielle stoffer som svar på infeksjon til spesielle sopper. Bartreas forsvar er trolig universelt og det induerte forsvaret antas å virke likedan mot forskjellige slags infeksjoner og påvirkninger (Berryman 1987). Hverken Cook & Hain (1985) eller Delorme & Lieutier (1990) kunne finne forskjeller i monoterpeninnholdet etter inokulering med ulike sopper sjøl om reaksjonssonene var svært forskjellige. Metoden som ble brukt for å teste kvaens effekt på granbarkbillas assosierte blåvedsopper (Tabell 1) utelukket imidlertid de mere flyktige stoffene som inngår i kvae, f.eks. monoterpenene. Det trengs imidlertid videre studier innen dette feltet.

Toleranse for oksygenmangel

På grunn av det høye vanninnholdet i frisk, usåra yteved er det sannsynlig at det vil bli mangel på oksygen for sopper som vil trenge inn i slikt vev. Pionerarter som etablerer seg i yteved må derfor være istand til å vokse under forhold med underskudd på oksygen. Enkle forsøk med soppvekst i rør med lite oksygen har vist at *O. polonicum* klarer seg bedre under slike forhold enn de sekundære artene (Solheim 1991). Mens de sistnevnte sluttet å vokse etter 7-11 dager, vokste *O. polonicum* fremdeles etter 21 dager (Fig. 5).

Tabell 1. Radiell soppvekst og prosent hemming i soppveksten etter fire dagers vekst på maltagar- overtrekte filterpapir for sopper assosiert med stor granbarkbille. Middelerdier for seks (kontroll og primærkvaer) og ni ("reaksjonssonekvaer") gjentak. Verdiene innen hver kolonne med samme bokstav er ikke signifikant forskjellige ($P = 0.005$) ved Duncans multiple range test.

Behandl.	<i>O. polonicum</i>		<i>O. bicolor</i>		<i>O. penicillatum</i>		<i>Graphium</i> sp. 1	
	Vekst (mm)	Hemming (%)	Vekst (mm)	Hemming (%)	Vekst (mm)	Hemming (%)	Vekst (mm)	Hemming (%)
Kontroll	21,7 a	-	23,7 a	-	32,8 a	-	9,1 a	-
Primærkvaer	19,8 a	8,8	22,5 a	5,1	30,4 a	7,3	7,4 b	18,7
"Reaksjonssonekvaer"	1,7 b	92,2	11,9 b	49,8	18,8 b	42,7	6,2 c	31,9

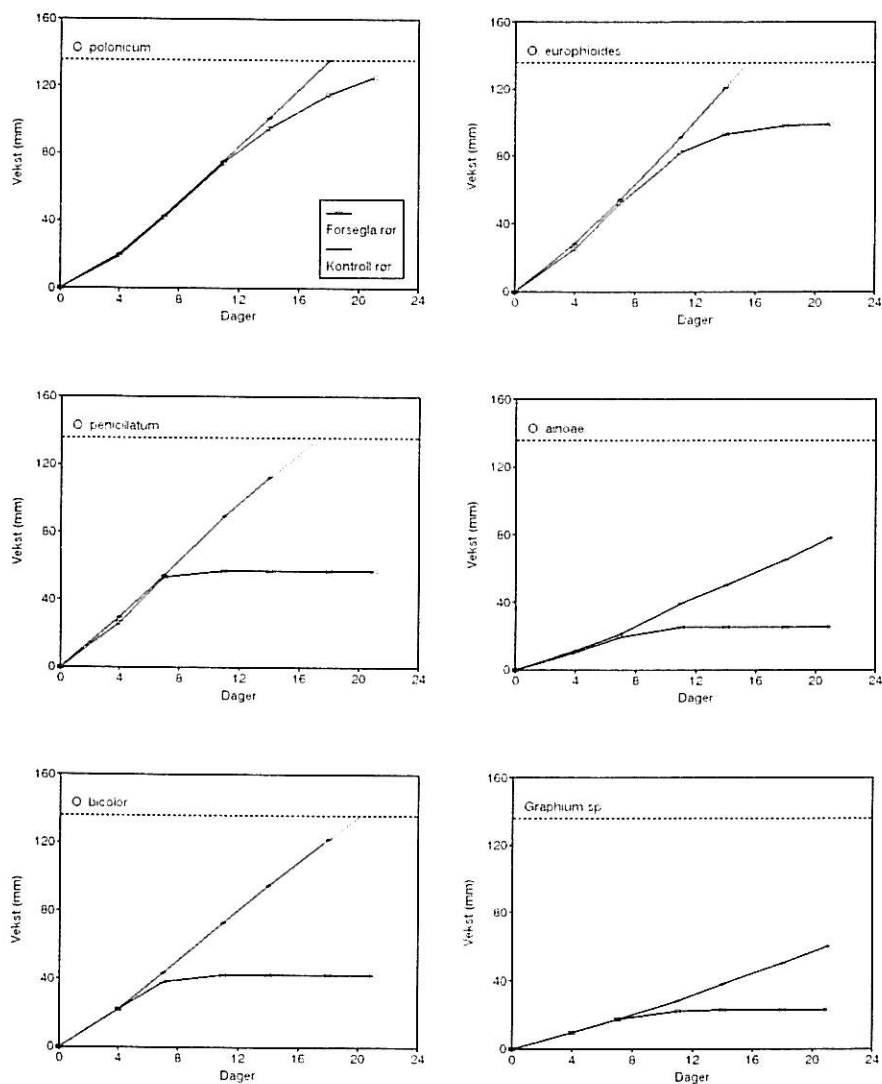


Fig. 5. Gjennomsnittlig lineær vekst for blåvedsopp assosiert med granbarkbilla (*Ips typographus*) på maltagar ved 21°C under oksygen fattige forhold. I kontrollrørene foregikk fri gassveksling med omgivelsene.

Ophiostoma polonicum evner til å virke som primær innvandrer synes å være knytta til dens relativt raske vekst, og kanskje spesielt til dens evne til å vokse under oksygenfattige forhold. Denne evnen til å vokse under oksygenfattige forhold kan være karakteristisk for den økologiske nisje noen av disse blåvedsoppene opptre i. Dette bekreftes av *O. minus*, som er en effektiv primær innvandrer i forskjellige europeiske og amerikanske furuarter (Nelson 1934, Mathre 1964, Basham 1970, Owen *et al.* 1987, Lieutier *et al.* 1989, Solheim & Långström 1991). Denne soppen kan tolerere mye lågere oksygen trykk enn *O. piliferum* (Fr.) H. & P. Syd. som er en sekundær innvandrer i furutømmer (Scheffer 1986).

Det var noe overraskende at *O. europioides*, som Solheim (1992b) fant var en tertiær innvandrer i gran etter angrep av granbarkbilla, skulle vokse nesten like godt som *O. polonicum* under oksygenfattige forhold. Denne soppen er ofte funnet assosiert med blek barkbille (*Hylurgops palliatus* Gyll.) (Davidson *et al.* 1967, Harding 1989b, Solheim unpubl.), en bille som etablerer seg i bark med høy fuktighet (Lekander *et al.* 1977) og som av og til kan blande seg med granbarkbilla på grantømmer. Da den er istand til å tolerere lavt oksygentrykk, kan *O. europioides* være en potensiell patogen hvis den blir assosiert med mer aggressive barkbiller. Den ser ut til å kunne fungere som en primær innvandrer i plantasjegran i Danmark hvor den oftere er assosiert med granbarkbilla enn *O. polonicum* (Harding 1989a).

Konklusjoner

Forskning i Norge omkring granbarkbillas medfølgende blåvedsopper har vist at billene bærer med seg et mangfold av soppsporer, utvendig og innvendig. Av disse er *O. polonicum* viktigst da denne soppen alltid er i fronten under soppinntregning i yteved, mens de andre artene følger etter i en suksesjon. Evnen til å tolerere lågt oksygentrykk sammen med rask vekst synes å være viktige faktorer for at *O. polonicum* skal lykkes.

De varierende resultatene fra ulike studier med hensyn til soppfloraen som granbarkbillene har med seg kan ha mange forklaringer. Metodene til forskerne kan ha vært ulike og dermed ha gitt forskjellige resultater. Ulike arter kan dominere i barken og veden hos levende trær, hos døde trær eller i tømmerstokker. For eksempel synes *O. penicillatum* å spille en viktigere rolle i kolonisering av bark enn ved (Harding 1989a, Solheim 1992a).

Siden granbarkbilla frakter med seg sporer av mange ulike sopparter, vil sammensetningen av soppfloraen variere fra bille til bille og mellom populasjoner av biller alt etter hvilket substrat de kommer fra. Den mest aggressive arten, *O. polonicum*, kan bli erstatta av andre sopperarter når billene er fåtallige og henvist til å etablere seg i døde trær eller tømmerstokker. Under epidemiske forhold vil frekvensen til *O. polonicum* trolig øke etterhvert som flere og flere levende trær blir angrepet. De nevnte studiene under epidemiske forhold i Sør-Norge (Furniss *et al.* 1989, Solheim 1992a, b) og under ikke-epidemiske forhold andre steder (Harding 1989a, Solheim 1993a) støtter opp om disse teoriene. Flere studier er imidlertid påkrevd for å belyse både dette forholdet og andre aspekter av økologien til barkbillene og deres assosierte blåvedsopper.

Litteratur

- Annala, E. 1969. Influence of temperature upon the development and voltinism of *Ips typographus* L. (Coleoptera, Scolytidae). *Ann. Zool. Fenn.* 6: 161-207.
- Bakke, A., Austarå, Ø. & Pettersen, H. 1977. Seasonal flight activity and attack pattern of *Ips typographus* in Norway under epidemic conditions. *Medd. Nor. inst. skogforsk.* 33(6): 253-268.
- Basham, H.G. 1970. Wilt of loblolly pine inoculated with blue-stain fungi of the genus *Ceratocystis*. *Phytopathology* 60: 750-754.
- Berryman, A. A. 1969. Responses of *Abies grandis* to attack by *Scolytus ventralis* (Coleoptera: Scolytidae). *Can. Entomol.* 101: 1033-1041.
- Berryman, A.A. 1978. A synoptic model of the lodgepole pine/mountain pine beetle interaction and its potential application in forest management. S. 98-105 i: Kibbee, D. L., Berryman, A. A., Amman, G. D. & Stark, R. W. (eds.). *Theory and practice of mountain pine beetle management in lodgepole pine forests* (Proceedings of the Symposium held at Washington State University, Pullman, Washington, April 25-27, 1978). Forest, Wildlife and Range Experiment Station, University of Idaho, Moscow.
- Berryman, A.A. 1982. Biological control, thresholds, and pest outbreaks. *Environ. Entomol.* 11: 544-549.
- Berryman, A.A. 1988. Towards a unified theory of plant defense. S. 39-56 i: Mattson, W.J., Levieux, J. & Bernard-Dagan, C. (eds.) *Mechanisms of woody plant defenses against insects*. Search for pattern. New York, U.S.A.: Springer Verlag.
- Bridges, J.R. 1987. Effects of terpenoid compounds on growth of symbiotic fungi associated with the southern pine beetle. *Phytopathology* 77: 83-85.
- Bridges, J.R. & Moser, J.C. 1983. Role of two phoretic mites in transmission of bluestain fungus, *Ceratocystis minor*. *Ecol. Entomol.* 8: 9-12.
- Christiansen, E. 1985a. *Ceratocystis polonica* inoculated in Norway spruce: Blue-staining in relation to inoculum density, resinosis and tree growth. *Eur. J. For. Path.* 15: 160-167.
- Christiansen, E. 1985b. *Ips/Ceratocystis*-infection of Norway spruce: what is a deadly dosage? *Z. ang. Entomol.* 99: 6-11.
- Christiansen, E. 1992. After-effects of drought did not predispose young *Picea abies* to infection by the bark beetle-transmitted blue-stain fungus *Ophiostoma polonicum*. *Scand. J. For. Res.* 7: 557-569.
- Christiansen, E. & Bakke, A. 1988. The spruce bark beetle of Eurasia. S. 479-503 i: Berryman, A.A. (ed.). *Dynamics of forest insect populations*. Patterns, causes, implications. New York and London: Plenum Press.
- Christiansen, E. & Ericsson, A. 1986. Starch reserves in *Picea abies* in relation to defence reaction against a bark beetle transmitted blue-stain fungus, *Ceratocystis polonica*. *Can. J. For. Res.* 16: 78-83.
- Christiansen, E. & Fjone, G. 1993. Pruning enhances the susceptibility of *Picea abies* to infection by the bark beetle-transmitted blue-stain fungus, *Ophiostoma polonicum*. *Scand. J. For. Res.* 8: 235-245.
- Christiansen, E. & Horntvedt, R. 1983. Combined *Ips/Ceratocystis* attack on Norway spruce, and defensive mechanisms of the trees. *Z. ang. Entomol.* 96: 110-118.
- 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.
- Christiansen, E., Waring, R.H. & Berryman, A.A. 1987. Resistance of conifers to bark beetle attack: searching for general relationships. *For. Ecol. Man.* 22: 89-106.
- Cobb, F.W. Jr., Krstic, M., Zavarin, E. & Barber, H.W. Jr. 1968. Inhibitory effects of volatile oleoresin components on *Fomes annosus* and four *Ceratocystis* species. *Phytopathology* 58: 1327-1335.
- Cook, S.P. & Hain, F.P. 1985. Qualitative examination of the hypersensitive response of loblolly pine, *Pinus taeda* L., inoculated with two fungal associates of the southern pine beetle, *Dendroctonus frontalis* Zimmermann (Coleoptera: Scolytidae). *Environ. Entomol.* 14: 396-400.
- Davidson, R. W., Francke-Grosman, H. & Käärrik, A. 1967. A restudy of *Ceratocystis penicillata* and report of two American species of this genus from Europe. *Mycologia* 59: 928-932.
- De Groot, R.C. 1972. Growth of wood-inhabiting fungi in saturated atmospheres of monoterpenoids. *Mycologia* 64: 863-870.
- 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.
- 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.
- Grosman, H. 1931. Beiträge zur Kenntnis der Lebensgemeinschaft zwischen Borkenkäfern und Pilzen. *Z. Parasitkde* 3: 56-102.
- Grosman, H. 1932. Über die systematischen Beziehungen der Gattung *Leptographium* Lagerberg et Melin zur Gattung *Ceratostomella* Sacc. nebst einigen Bemerkungen über *Scopularia venusta* Preuss und *Hantzschia phycomyces* Awd. *Hedwigia* 72: 183-194.

- Harding, S. 1989a. Blue stain fungi associated with *Ips typographus* L. (Coleoptera: Scolytidae) in host trees of different vitality and at different beetle population levels. S. II 1-30 i: Harding, S. (ed.) The influence of mutualistic blue stain fungi on bark beetle population dynamics. Ph.D. thesis, Department of Zoology, Royal Veterinary and Agricultural University, Copenhagen.
- Harding, S. 1989b. Blue stain fungi associated with *Hylurgops palliatus* Gyll. (Coleoptera: Scolytidae) in Norway spruce. S. V 1-11 i: Harding, S. (ed.) The influence of mutualistic blue stain fungi on bark beetle population dynamics. Ph.D. thesis, Department of Zoology, Royal Veterinary and Agricultural University, Copenhagen.
- Horntvedt, R. 1988. Resistance of *Picea abies* to *Ips typographus*: Tree response to monthly inoculations with *Ophiostoma polonicum*, a beetle transmitted blue-stain fungus. Scan. J. For. Res. 3: 107-114.
- 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(4): 1-20.
- Käärik, A. 1975. Succession of microorganisms during wood decay. S. 39-51 i: Liese, W. (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, New York: Springer Verlag.
- Kotynková-Sychrová, E. 1966. Mykoflóra chodeb kurovcu v Československu. (The mycoflora of bark-beetle galleries in Czechoslovakia.). Česká Mykol. 20: 45-53.
- Lekander, B., Bejer-Petersen, B., Kangas, E. & Bakke, A. 1977. The distribution of bark beetles in the Nordic countries. Acta Entomol. Fenn.. 32: 1-36 + maps.
- Lieutier, F., Yart, A., Garcia, J., Ham, M.C., Morelet, M. & Levieux, J. 1989. Champignons phytopathogènes associés à deux coléoptères scolytidae du pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.) et étude préliminaire de leur agressivité envers l'hôte. Ann. Sci. For. 46: 201-216.
- Mathiesen, A. 1950. Über einige mit Borkenkäfern assoziierte Bläuepilze in Schweden. Oikos 2: 275-308.
- Mathiesen-Käärik, A. 1953. Eine Übersicht über die gewöhnlichsten mit Borkenkäfern assoziierten Bläuepilze in Schweden und einige für Schweden neue Bläuepilze. Meddn. St. skogforsk. inst. 43(4): 1-74.
- Mathre D.E. 1964. Pathogenicity of *Ceratocystis ips* and *Ceratocystis minor* to *Pinus ponderosa*. Contr. Boyce Thompson Inst. 22: 363-388.
- Moser, J.C. & Bridges, J.R. 1986. *Tarsonemus* (Acarina: Tarsonemidae) mites phoretic on the southern pine beetle (Coleoptera: Scolytidae): attachment sites and numbers of bluestain (Ascomycetes: Ophiostomataceae) ascospores carried. Proc. Entomol. Soc. Wash. 88: 297-299.
- Moser, J.C., Perry, T.J. & Solheim, H. 1989. Ascospores hyperphoretic on mites associated with *Ips typographus*. Mycol. Res. 93: 513-517.
- Mulock, P. & Christiansen, E. 1986. The threshold of successful attack by *Ips typographus* on *Picea abies*: a field experiment. For. Ecol. Man. 14: 125-132.
- Nelson, R.M. 1934. Effect of bluestain fungi on southern pines attacked by bark beetles. Phytopathol. Z. 7: 327-353.
- Owen, D.R., Lindahl, K.Q. Jr., Wood, D.L. & Parmeter, J.R. Jr. 1987. Pathogenicity of fungi isolated from *Dendroctonus valens*, *D. brevicornis* and *D. ponderosae* to ponderosa pine seedlings. Phytopathology 77: 631-636.
- Raffa, K.F. & Berryman, A.A. 1983. Physiological aspects of lodgepole pine wound responses to a fungal symbiont of the mountain pine beetle, *Dendroctonus ponderosae* (Coleoptera: Scolytidae). Can. Entomol. 115: 723-734.
- Raffa, K.F., Berryman, A.A., Simasko, J., Teal, W. & Wong, B.L. 1985. Effects of grand fir monoterpenes on the fir engraver, *Scolytus ventralis* (Coleoptera: Scolytidae), and its symbiotic fungus. Environ. Entomol. 14: 552-556.
- 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: 1115-1126.
- Rennerfelt, E. 1950. Über den Zusammenhang zwischen dem Verblauen des Holzes und den Insekten. Oikos 2: 120-137.
- Scheffer, T.C. 1986. O₂ requirements for growth and survival of wood-decaying and sapwood-staining fungi. Can. J. Bot. 64: 1957-1963.
- Schwerdtfeger, F. 1955. Pathogenese der Borkenkäfer-Epidemie 1946-1950 in Nordwest-deutschland. Schr. Forstl. Fak. Univ. Göttingen und Mitteilungen der Niedersächsischen Forstlichen Versuchsanstalt. 13/14: 1-135.
- 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. Zespoly grzybów towarzyszących kornikom polskim. (Fungi associated with bark-beetles in Poland.). Planta Pol. 7(3): 1-54 + plates.
- 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. 1988. Pathogenicity of some *Ips typographus*-associated blue-stain fungi to Norway spruce. *Medd. Nor. inst. skogforsk.* 40 (14): 1-11.
- Solheim, H. 1991. Oxygen deficiency and spruce resin inhibition of growth of fungi associated with *Ips typographus*. *Mycol. Res.* 95: 1387-1392.
- Solheim, H. 1992a. The early stages of fungal invasion in Norway spruce infested by the bark beetle *Ips typographus*. *Can. J. Bot.* 70: 1-5.
- Solheim, H. 1992b. Fungal succession of sapwood of Norway spruce infested by the bark beetle *Ips typographus*. *Eur. J. For. Path.* 22: 136-148.
- Solheim, H. 1993a. Fungi associated with the spruce bark beetle *Ips typographus* in an endemic area in Norway. *Scan. J. For. Res.*
- Solheim, H. 1993b. Ecological aspects of fungi associated with the spruce bark beetle *Ips typographus* in Norway. S. 235-242 i: Wingfield, M. J., Seifert, K. A. & Webber, J. F. *Ceratocystis and Ophiostoma*. Taxonomy, ecology and pathogenicity. APS Press, St. Paul, Minnesota.
- Solheim, H. & Långström, B. 1991. Blue-stain fungi associated with *Tomicus piniperda* in Sweden and preliminary observations on their pathogenicity. *Ann. Sci. For.* 48: 149-156.
- Waring, R.H. & Pitman, G.B. 1980. A simple model of host resistance to bark beetles. Oregon State Univ. For. Res. Lab. Res. Note 65: 1-2.
- Waring, R.H. & Pitman, G.B. 1983. Physiological stress in lodgepole pine as a precursor for mountain pine beetle attack. *Z. Ang. Entomol.* 96: 265-270.
- Wong, B.L. & Berryman, A.A. 1977. Host resistance to the fir engraver beetle. 3. Lesion development and containment of infection by resistant *Abies grandis* inoculated with *Trichosporium symbioticum*. *Can. J. Bot.* 55: 2358-2365.