

携播螨与小蠹和长喙壳真菌互作关系研究进展*

白泽珍^{1**} 方加兴¹ 张苏芳¹ 刘 福¹ 于春梅² 邓 梅²
韩富忠³ 李晶晶⁴ 孔祥波^{1***}

(1. 国家林业和草原局森林保护学重点实验室, 中国林业科学研究院森林生态环境与自然保护研究所, 北京 100091; 2. 青海省森林病虫害防治检疫总站, 西宁 810008; 3. 青海省黄南藏族自治州麦秀林场, 同仁 811300; 4. 湖南省靖州县林业局, 靖州 418400)

摘 要 携播螨与小蠹和真菌之间的互作关系复杂多样, 在许多虫菌系统中扮演着重要角色, 但人们对其了解甚少。本文综述了近年来小蠹及其伴生长喙壳真菌和携播螨之间的互作关系研究进展, 重点介绍了小蠹携播螨的食性以及附着、分离与扩散行为的干扰因素; 分析了携播螨与小蠹以及真菌间的相互作用关系; 进一步通过列举携播螨与大小蠹属、小蠹属和齿小蠹属物种及其长喙壳真菌之间相互作用的研究案例, 全面深入论述了携播螨与小蠹和真菌间的化学生态互作关系。

关键词 携播螨; 小蠹; 长喙壳真菌; 互作

Progress in research on the interactions between pherotic mites, bark beetles and ophiostomatoid fungi

BAI Ze-Zhen^{1**} FANG Jia-Xing¹ ZHANG Su-Fang¹ LIU Fu¹ YU Chun-Mei²
DENG Mei² HAN Fu-Zhong³ LI Jing-Jing⁴ KONG Xiang-Bo^{1***}

(1. Key Laboratory of Forest Protection of National Forestry and Grassland Administration, Ecology and Nature Conservation Institute, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China; 2. Forest Diseases and Pest Control and Quarantine General Station of Qinghai Province, Xining 810008, China; 3. Maixiu Forest Farm in Huangnan Tibetan Autonomous Prefecture of Qinghai Province, Tongren 811300, China; 4. Jingzhou County Forestry Bureau of Hunan Province, Jingzhou 418400, China)

Abstract Ecological interactions among pherotic mites, bark beetles, and fungi are complex and diverse. Pherotic mites play important roles in many insect and fungal systems, but are poorly understood. This paper presents recent advances in research on the ecological interactions among mites, bark beetles, and their associated ophiostomatoid fungi, focusing on the feeding habits of pherotic mites and the factors that influence their attachment, separation, and dispersal behaviors. In addition, interactions among pherotic mites, bark beetles, and fungi are analyzed and described. Moreover, case studies of several bark beetle species of the genera *Dendroctonus*, *Scolytus*, and *Ips* and their fungi and mites are comprehensively discussed, with emphasis on the chemo-ecological interactions among these taxa.

Key words pherotic mites; bark beetles; ophiostomatoid fungi; interactions

小蠹虫 (鞘翅目 Coleoptera 象甲科 Curculionidae 小蠹亚科 Scolytinae) 是全球森林生态系统中最具生态和经济重要性的生物之一, 其与真菌和螨虫以复杂的共生关系 (从偶然共生到专性互惠共生) 影响着生态系统进程

(Harrington, 2005; Klepzig and Hofstetter, 2011)。螨虫、小蠹和真菌之间的生态互作关系主要体现在: 一方面, 螨和小蠹共享栖息地资源, 依赖真菌获取营养; 另一方面, 真菌在孢子传播、寄主致害方面又受益于螨虫和小蠹的携带。在小

*资助项目 Supported projects: 青海天然云杉林小蠹虫生物防治技术示范推广 (青 2021-TG06); 青海省“高端创新人才千人计划”引进项目 (青人才字[2021]13号)

**第一作者 First author, E-mail: 18435203477@163.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: xbkong@sina.com

收稿日期 Received: 2022-09-29; 接受日期 Accepted: 2022-12-18

蠹-真菌互作系统中, 螨虫在群落动态、生态进程以及生物多样性等方面都具有重要影响 (Hofstetter and Moser, 2014), 但在大多数情况下, 人们对其了解甚少。

目前小蠹与共生真菌的互作关系研究比较深入 (Paine *et al.*, 1997; 陈辉等, 2000; Fang *et al.*, 2020)。大多数小蠹是次级入侵者, 喜欢在防御能力弱、受损或即将死亡的树木上定殖 (Harrington, 2005; Six and Wingfield, 2011)。在入侵定殖过程中, 小蠹体壁具有携菌器 (Mycangia) 的特殊构造, 便于携带和运输真菌分生孢子或子囊孢子 (Levieux *et al.*, 1989)。携菌器有多种形式, 从简单的凹坑、刚毛到排列着复杂腺细胞的高度进化的内陷表皮, 是小蠹与真菌长期共生进化的结果。大多数小蠹以其体壁携带真菌 (Klepzig and Hofstetter, 2011), 在韧皮部和形成层中构筑坑道时传播真菌, 进而危害寄主树木 (Paine *et al.*, 1997)。近年来针对长喙壳类真菌 (Ophiostomatoid fungi) 与小蠹的互作关系研究进展迅速。长喙壳类真菌属子囊菌门 Ascomycota, 主要包括粪壳菌亚纲的 (Sordariomycetidae) 的蛇口壳目 (Ophiostomatales) 和肉座菌亚纲 (Hypocreomycetidae) 的微囊菌目 (Microascales) (Six, 2012; Wang *et al.*, 2021), 非常适合在小蠹和相关节肢动物的体壁上携带传播 (Klepzig and Six, 2004)。长喙壳类真菌多数会产生有颈的长喙, 其粘性孢子易附着于小蠹体壁从而被携带传播。这些粘附的孢子层容易分散在树脂中, 随后在合适的新寄主树上释放繁殖 (Klepzig and Hofstetter, 2011)。

与真菌一样, 螨虫 (蛛形纲 Arachnida 蜱螨亚纲 Acari 蜱螨目 Arachnoidea) 也是小蠹携带的常见共生体 (Roets *et al.*, 2009; Hofstetter and Moser, 2014)。螨虫体型小, 活动范围有限, 其利用小蠹扩散并在受小蠹侵染的树木中传播。螨虫与小蠹之间的互作关系可从共生到拮抗, 从兼性到专性 (Tendai, 2014)。迄今为止, 已确定约有 270 种螨虫与小蠹共生, 对小蠹种群动态、生态系统进程发挥着重要影响 (Hofstetter *et al.*, 2013, 2015; Hofstetter and Moser, 2014)。螨虫

在长喙壳类真菌传播过程中也起重要作用。螨虫体壁发育出称为 Sporothecae 的特殊瓣状表皮结构, 其携带的真菌孢子更容易到达树木韧皮部 (Lombardero *et al.*, 2000; Roets *et al.*, 2007; Tendai, 2014)。许多螨虫还会以小蠹为害树中的长喙壳类真菌为食, 这些噬菌螨可以通过影响长喙壳真菌的进化和生态, 进而影响小蠹-真菌共生关系。

近年来已发现 98 种长喙壳类真菌 (包括 49 个新种) 与小蠹有关 (Lu *et al.*, 2009a, 2009b; Paciura *et al.*, 2010a, 2010b; 周秀华等, 2011; Yin *et al.*, 2015; Wang *et al.*, 2016, 2018, 2019, 2020; Liu *et al.*, 2017)。其中, Yin 等 (2016) 在青海地区 4 种侵染云杉的小蠹中发现了 5 种 *Ophiostoma* spp. 新种, 后又分别从云杉四眼小蠹 *Polygraphus polygraphus* 和香格里拉齿小蠹 *Ips shangrila* 中发现了 2 种 *Leptographium* spp. 真菌和 4 种 *Grosmannia* spp. 真菌 (Yin *et al.*, 2019, 2020)。然而目前国内仅有 2 项研究同时涉及小蠹携带的真菌和螨虫, 且多数螨虫未鉴定到种的水平 (Chang *et al.*, 2017, 2020)。因此, 携播螨对小蠹和真菌的影响以及三者间的互作关系仍需要进一步研究, 特别是研究与小蠹和长喙壳真菌相关携播螨的生物学信息, 能加深对螨虫-小蠹-长喙壳真菌化学生态互作关系的认识。

1 小蠹携播螨的生物学特性

1.1 携播螨的食性与寄主特异性

树皮下的螨虫食性复杂多样, 小蠹携播螨的食性在很大程度上还不清楚, 但食物资源丰度与螨虫丰度相关联 (Klepzig and Hofstetter, 2011)。在小蠹致害树中由于食源充足, 螨虫在树皮内取食、繁殖和传播的速度惊人 (Bruce and Wrensch, 1990; Lombardero *et al.*, 2000), 受害韧皮部的螨虫个体数可超过 100 头/cm² (Klepzig and Hofstetter, 2011)。另外, 螨虫种群增长率和存活率随着时间的推移而变化, 这取决于螨虫、小蠹和真菌物种的生物学特性和寄主营养差异。当寄主树健康状况急剧恶化、捕食者密度增加及微

生物群落发生变化时, 螨虫的种群密度也发生急剧改变 (Klepzig and Hofstetter, 2011; Hofstetter *et al.*, 2013; Hofstetter and Moser, 2014)。

携播螨的寄主选择策略主要由其发育需求和取食偏好决定的。例如, 作为卵寄生的螨虫通常对小蠹具有高度的宿主特异性 (Levieux *et al.*, 1989), 而以 40 多种小蠹携播的螨虫“多面手”*Histiogaster arborsignis* 能够取食多种不同的真菌 (Oconnor, 1990)。不同螨虫分类群发育率差异很大, 并受温度、湿度和食物质量的强烈影响 (Lombardero *et al.*, 2000; Hofstetter *et al.*, 2013)。另外, 虽然与南方松大小蠹 *Dendroctonus frontalis* 有关的几种螨虫物种食性已知 (Hofstetter *et al.*, 2013), 但是螨虫取食偏好方面的研究依然很少。少数螨虫物种以线虫为食, 多数螨虫物种是杂食性, 可取食小蠹坑道内的真菌、线虫或者死亡节肢动物尸体。例如, 加州十齿小蠹 *Ips confusus* 携带的螨虫以小蠹卵和初孵幼虫为食 (Pfammatter *et al.*, 2016); 四刺枝厉螨 *Dendrolaelaps quadrisetus* 以与小蠹相关的线虫为食 (Kinn, 1984); 还有许多螨虫完全以真菌菌丝体为食 (Hofstetter *et al.*, 2013)。

1.2 携播螨的扩散、附着与分离

1.2.1 扩散 迁移和扩散对生活在不连续、短暂栖息地 (小蠹出没的树木) 的螨虫存在着重大挑战。由于螨虫非常小, 且不同寄主间的栖息环境和食物资源等在空间和时间上存在差异, 其在不同资源之间移动需要依靠外界的帮助。螨虫必须随风传播或到动物身上“搭便车”才能到达遥远的栖息地。螨虫尤其擅长携播 (Phoretic), 通常具有特殊的携播阶段 (Phoretomorphs) 和附着器 (Moser, 1975)。携播个体通常会与同一物种非携播个体截然不同的形态变化, 或者会经历一系列如停止进食等行为变化, 其中许多行为与寄生虫寻找宿主的行为类似 (Athias and Morand, 1993)。携播关系可能对螨虫和寄主都有利, 也可能只对螨虫有利 (共栖); 又或者是对抗关系从而使螨虫丧失对寄主的适应性 (Hofstetter *et al.*, 2013)。大多数情况下携播螨

可归类为共生螨, 属于偏利共生关系, 其不影响携带者, 但对携播螨自身有益。然而, 当螨虫大量存在时可能会干扰携带者的移动, 并缩短运动距离 (Pfammatter *et al.*, 2016)。螨的繁殖和扩散过程因物种而异。另外, 环境湿度、食物资源变化或种群增长导致的过度拥挤等各种因素都可能引发螨虫向扩散阶段的转化 (Binns, 1982)。

1.2.2 附着 目前关于螨虫附着和分离行为方面的研究相对较少, 但对理解与小蠹相关的共生群落和共生关系却十分重要。小蠹共生真菌种类或生存空间 (如坑道), 促性腺激素分泌物或鼓膜震动、振翅等发声, 及其生理条件、性别和虫龄等都可能引诱或抑制螨虫的附着行为 (Lombardero *et al.*, 2003; Hofstetter, 2007)。自然界中存在一种或多种与病媒相关的因素都可能引起螨虫的附着 (Pfammatter *et al.*, 2016)。另外, 树皮内低水分和高温等一系列非生物因素同样可以刺激螨虫寻找寄主 (Klepzig *et al.*, 2001)。例如, 茶黄螨 *Polyphagotarsonemus latus* 利用烟粉虱 *Bemisia tabaci* 表皮蜡质层作为附着因素, 保持着较高的寄生率 (Soroker *et al.*, 2003)。相比之下, 实验室薄口螨 *Histiostoma laboratorum* 与小蠹前腿进行非特异性接触后就开始附着 (Pfammatter *et al.*, 2016)。

当附着空间可能是一种有限的资源时, 在特殊位置上的附着则为每只螨虫提供了一个特异的生态位。与小蠹相关的螨虫种类多样, 在选择载体时易于发生种间竞争 (Pfammatter, 2015)。研究发现, 螨虫可能会在空间上划分附着位置, 从而在携播期间介导种间竞争 (McAloon and Durden, 2000)。大多数螨类对小蠹载体的附着位置具有高度选择性, 这种选择性行为似乎与螨虫形态和功能的专化性相对应 (Pfammatter *et al.*, 2016)。例如, 四刺枝厉螨主要聚集在小蠹鞘翅下方, 此处存在的大量线虫利于四刺枝厉螨在携播过程中进行取食 (Moser, 1975); 跗线螨属物种 *Tarsonemus* spp. 附着在小蠹鞘翅斜面, 可能会降低其在小蠹飞行期间偶然的机械移除; 虫寄跗线螨属物种 *Iponemus confusus* 与其他螨虫相比体型偏小, 且对附着的形态适应较少, 最

常出现在齿小蠹属鞘翅斜面的折痕中 (Cardoza *et al.*, 2008); 毛尾足螨属物种 *Trichouropoda* spp. 虽然与其他螨虫形态相似, 例如背侧和腹侧扁平, 但通常体型较大, 如果不在鞘翅倾斜处选择性附着, 并通过吸器柄分泌的胶状物质牢固附着, 可能会在小蠹飞行过程中因扰动而被机械移除 (Bajerlein and Witaliński, 2012)。一些寄生在其他类型节肢动物上的螨虫, 例如盲蜘蛛 *Leiobunum formosum* 身上的螨虫同样通过附着于不同位置来减少种间竞争 (Mcaloon and Durden, 2000); 葬甲 *Nicrophorus* spp. 身上的螨虫在选择其携播媒介时也表现出附着特异性 (Brown and Wilson, 1992)。

1.2.3 分离 螨虫被携带运输到新植物上以后, 必须有效分离才能利用这一新资源。在定植植物过程中, 影响螨虫从载体上分离的因素很大程度上是未知的。大多数螨虫需要植物或昆虫特有的因素来引起分离, 而机械去除通常不足以引起螨虫从携播载体到进入植物的行为转变 (Alagarmalai *et al.*, 2009)。例如, 通常在缺乏与自然定植相关因素的情况下, 双革螨属物种 *Digamasellus fallax* 从飞行的小蠹上移除后更喜欢重新附着, 而不是寻找食物资源 (Binns, 1973)。

螨虫利用水分含量、食物供应和过度拥挤等环境因素引起形态和携播行为的变化 (Binns, 1982)。螨虫从寄主身上分离脱落的原因及其对寄主小蠹和树木相关因素的利用也取决于环境, 并且在不同种类的螨虫中有所不同。小蠹死亡 (如年老致死) 和受伤 (如被捕食者捕获) 都会引发分离行为, 这表明当小蠹无法将其运输到适合取食和繁殖的环境时, 螨虫可以评估小蠹宿主媒介的状况并分离 (Pfammatter *et al.*, 2016)。一旦螨虫因宿主质量下降而分离, 它们可能会重新附着到另一只小蠹身上, 或进入树中觅食和繁殖。当齿小蠹在树木上定居时, 疑山郭公虫 *Thanasimus dubius* 会被小蠹信息素强烈吸引前来捕食, 从被杀死的小蠹身上快速分离的螨虫则有机会附着在捕食者身上, 或通过小蠹坑道入口进入树木韧皮部, 从而获得食物资源; 梭巨螨属物种 *Cercoleipus* sp. 被原寄主“驱逐”后, 可能会利用嗅觉来重新定位加州十齿小蠹作为寄主

(Pfammatter *et al.*, 2016)。

螨虫从附着寄主上分离以及在树体内传播可能是由于寄主树的相关因素介导引起的。例如, 当温室白粉虱 *Trialeurodes vaporariorum* 靠近寄主植物时, 该寄主植物与螨虫繁殖成功率密切相关, 会导致粉虱上携播的茶黄螨更容易分离 (Alagarmalai *et al.*, 2009)。与健康植物组织相比, 小蠹定殖诱导北美红松 *Pinus resinosa* 韧皮部产生的 α -蒎烯会引起虫寄跗线螨属物种的快速分离 (Pfammatter *et al.*, 2016), 但是螨虫对 α -蒎烯的响应似乎在很大程度上与物种有关。四刺枝厉螨一旦从小蠹媒介上分离出来, 就会被寄主植物的挥发物吸引, 尤其是来自小蠹寄生的韧皮部挥发物。虽然还未确定与螨虫分离行为相关的特定高效化学物质, 但似乎树木和小蠹这两种因素对介导螨虫分离都很重要。

2 携播螨与小蠹和真菌间的互作研究

螨虫在小蠹与真菌互作关系中扮演着非常重要的角色。受害虫和病原体攻击的树木是多种螨虫的良好栖息地, 会导致螨虫单独入侵或者与小蠹联合入侵。例如, 在瑞典挪威云杉 *Picea abies* 林中与云杉八齿小蠹 *Ips typographus* 有关的螨虫有 38 种 (Moser *et al.*, 1989a); 美国路易斯安那州超过 96 种螨虫与南方松大小蠹有关 (Moser and Roton, 1971; Hofstetter *et al.*, 2013)。螨虫-小蠹-真菌之间的相互作用关系非常复杂, 从携播到互惠, 从物种之间扩散到高度协同进化, 且依赖于环境, 广泛存在于昆虫和真菌群落中。螨虫可以介导种内和种间竞争和捕食, 并促进真菌与小蠹的共生关系。在不同昆虫-真菌组合中, 甚至在不同时间和不同环境中, 螨虫可能是物种多样性或稳定性的驱动力 (Hofstetter and Moser, 2014)。

2.1 携播螨与小蠹互作

与小蠹相关的携播螨的生命周期包括两个主要阶段: 树内定殖和树间扩散 (Houck and Oconnor, 1991)。在树内定植阶段, 携播螨从其

载体中分离出来, 栖息在皮层下小蠹建造的坑道中。一旦进入坑道, 螨虫就会发育为成虫并产卵。孵卵螨也在坑道内觅食、发育和繁殖。发育中的螨虫以一系列基质为食, 包括细菌、真菌、线虫、其他螨虫和虫卵或小蠹早期幼虫 (Oconnor, 1982)。在螨虫繁殖周期中, 大多数螨虫直接进入携播生命阶段。然而, 有些个体会兼性转化, 附着在新羽化的小蠹身上并分散到新的寄主树木上 (Wallace, 1960)。

目前, 已经在以下几种小蠹上记录和观察了携播螨类群: 欧洲榆小蠹 *Scolytus multistriatus*、黄杉大小蠹 *Dendroctonus pseudotsugae*、红翅大小蠹 *Dendroctonus rufipennis*、南方松大小蠹、南部松齿小蠹 *Ips grandicollis* 和美松齿小蠹 *Ips pini* (Moser *et al.*, 1974, 2005; Moser, 1975; Houck and Oconnor, 1991; Pernek *et al.*, 2008; Pfammatter *et al.*, 2013)。有些螨虫通过直接或间接反馈来调节其宿主的生态。虫寄跗线螨属物种寄生于小蠹的卵, 其他一些物种则是幼虫和卵的捕食者 (Lindquistee, 1969; Moser, 1975)。跗线螨属物种会增加树体内小长喙霉 *Ophiostoma minus* 真菌的丰度, 从而对南方松大小蠹的繁殖产生负面影响 (Bridges and Moser, 1986; Six and Paine, 1998; Ayres *et al.*, 2000)。虽然这些研究只对小蠹与螨虫之间的相互作用进行了简单描述, 但它们代表了小蠹和螨虫相对短暂的传播阶段。这两个群体一生中的大部分时间都在树木组织中同时发育, 这一时期的相互作用可能对小蠹和螨虫成功繁殖和两性配对方面非常重要 (Pfammatter *et al.*, 2016)。但是由于在螨虫采样、培养和试验操作中存在诸多挑战, 与携播阶段相比, 目前对韧皮部螨虫行为的研究相对有限。

2.2 携播螨与真菌互作

与小蠹及其螨虫相关的最常见真菌是长喙壳类真菌 (Hofstetter and Moser, 2014)。有些噬菌螨似乎偏爱一种或几种特定的真菌。例如, 与南方松大小蠹有关的跗线螨 *Tarsonemus krantzi*, 主要以 *Ophiostoma minus* 为食; 薄胃螨属物种 *Histiogaster* spp. 以不同真菌为食 (Lombardero

et al., 2000; Hofstetter and Moser, 2014)。就螨虫而言, 大多数真菌似乎是在其外表面传播的, 但一些螨虫进化出了称为 *Sporothecae* 的特殊结构, 以确保特定真菌共生体在宿主之间的成功传播 (Moser, 1985; Moser *et al.*, 1989b)。

真菌在寄主树内的分布可能会对螨虫定殖产生影响 (Pfammatter *et al.*, 2016)。在寄主植物组织内, 由小蠹传播并随后在寄主树上成功定殖的真菌能为螨虫提供资源, 特别是一些共生真菌可以帮助螨虫成功繁殖; 而螨虫也可以通过在整个坑道环境中传播真菌来间接影响宿主 (Moser, 1985)。由小蠹介导的真菌已被证明对许多种类的小蠹以及与其相关的螨虫具有营养益处 (Six and Paine, 1998; Hofstetter *et al.*, 2006b; Bleiker and Six, 2007)。Pfammatter 等 (2016) 使用多种真菌菌株研究红松上常见的小蠹共生真菌 *Ophiostoma ips* 和拮抗真菌烟曲霉菌 *Aspergillus fumigatus* 对 *H. arborisignis* 的影响, 结果发现该螨在接种 *O. ips* 的组织上能够更好地取食与繁殖。

螨虫与真菌的相互作用是动态的, 随着树木腐烂或气候变化而变化, 例如, 在低温条件下大量跗线螨属物种携带真菌 *Ceratocystiopsis ranaculosus*。据推测, 这种菌在跗线螨上的过度增殖会促进其在韧皮部的定植, 从而提高携带 *C. ranaculosus* 的南方松大小蠹的比例 (Hofstetter *et al.*, 2006a)。温度或任何其他影响真菌相对丰度的因素都可能同时影响螨虫和小蠹种群。真菌种类的季节性变化可能会对小蠹和螨虫种群动态产生相反的影响。Miller 和 Parresol (1992) 以及 Bridges (1983) 的田间研究表明, 当 *Entomocorticium* sp. A 为主要真菌时, 能够增加小蠹种群的繁殖力; 而 Hofstetter 等 (2006b) 发现, 在 *O. minus* 和 *C. ranaculosus* 特别丰富时期, 螨虫繁殖增加, 小蠹繁殖量却减少。

2.3 携播螨与小蠹及其长喙壳真菌相互作用的研究案例

螨虫与小蠹媒介之间的关系通常不明确, 一

种螨虫可以依靠不同种类的小蠹作为媒介载体到达其宿主树 (Hofstetter *et al.*, 2013)。类似地, 许多长喙壳真菌与小蠹物种的关系也是混杂的, 单个小蠹物种可以传播多种不同的真菌物种 (Linnakoski *et al.*, 2012; Taerum *et al.*, 2013)。此外, 一种螨虫也可携带多种长喙壳真菌 (Chang *et al.*, 2017)。因此, 很难确定这些生物体之间的物种特异性。不同种类的小蠹种群可能被限制在一棵树的的不同部位, 不会有生态位的重叠, 螨虫则可能促进真菌种群在不同区域小蠹种群之间发生移动 (Chang *et al.*, 2017, 2020)。

迄今为止, 关于螨虫、小蠹和真菌之间相互作用的研究都集中在北美的大小蠹属 *Dendroctonus*、齿小蠹属 *Ips* 和毛小蠹属 *Dryocoetes* 以及欧洲的小蠹属 *Scolytus*、齿小蠹属和钩小蠹属 *Pityokteines* 上 (Levieux *et al.*, 1989; Moser *et al.*, 1989a, 2005, 2010; Klepzig and Hofstetter, 2011; Hofstetter and Moser, 2014; Hofstetter *et al.*, 2013, 2015; Linnakoski *et al.*, 2016)。在南非, 主要对普罗蒂亚木 (*Protea*) 上的螨类和长喙壳真菌之间的互作进行了研究 (Roets *et al.*, 2007, 2009, 2011)。在东亚, 目前只有 3 项研究报道了螨虫携带真菌的情况; 其中, Moser 等 (1997) 报道了日本云杉八齿小蠹 *I. typographus japonicus* 上的螨虫与真菌种类; Chang 等 (2017, 2020) 报道了云南和青海地区侵染云杉的小蠹携带的有关螨类, 以及与这些螨虫有关的长喙壳真菌。尽管其采样区域、小蠹种类和寄主相对有限, 但研究中出现了许多未被描述的螨类物种以及长喙壳真菌的各种新分类群, 证实与小蠹有关的螨类也与长喙壳真菌存在密切联系, 螨虫可能是真菌物种的重要载体。

2.3.1 大小蠹属 *Dendroctonus* 物种相关的螨虫 小蠹、长喙壳真菌和螨虫之间互作的复杂系统在南方松大小蠹中得到了广泛研究, 对小蠹携播螨的了解也多来自于对南方松大小蠹螨虫群落的研究。南方松大小蠹是一种初期性害虫, 大规模定殖可杀死健康活立树 (Paine *et al.*, 1997)。许多螨虫生活在南方松大小蠹出没的树

木中, 其中可能有一半携播在南方松大小蠹成虫上 (Moser and Roton, 1972)。有些螨虫会与南方松大小蠹相关真菌互作 (Moser, 1985; Hofstetter, 2007)。存在于寄主韧皮部的真菌 *O. minus* 会对南方松大小蠹幼虫生长和存活产生负面影响 (Bridges and Moser, 1983; Lombardero *et al.*, 2000), 而跗线螨属物种的数量会对树体内的 *O. minus* 数量产生正面影响。因此, 通过影响受感染树木的 *O. minus* 丰度, 跗线螨属物种可作为南方松大小蠹种群动态的一个重要驱动因素 (Lombardero *et al.*, 2003; Hofstetter *et al.*, 2006b)。

与南方松大小蠹相关的跗线螨 *Tarsonemus ips*、*T. krantzii* 和 *T. fusarii* 都拥有孢子囊, 其中在 *T. ips* 和 *T. krantzii* 的孢子囊中经常含有 *O. minus* 或 *C. ranaculosus* 的子囊孢子 (Moser and Roton, 1971; Bridges and Moser, 1983; Magowski and Moser, 2003)。*C. ranaculosus* 和 *Entomocorticium* sp. A 都是南方松大小蠹有益的伴生真菌, *Entomocorticium* sp. A 对南方松大小蠹益处更大, 可能是其幼虫成活的关键 (Goldhammer *et al.*, 1990), 但尚未发现任何一种跗线螨能传播 *Entomocorticium* sp. A。因此, 在这种相互作用中螨虫扮演着促进 *C. ranaculosus* 和南方松大小蠹共生关系的角色。通过运输某些真菌作为自身繁殖和发育的基质, 跗线螨间接影响其小蠹宿主、与其相互作用的真菌以及树木宿主 (Hofstetter and Moser, 2014) (图 1)。

虽然目前尚未发现南方松大小蠹相关螨虫与 *Entomocorticium* sp. A 之间的关系, 但是在与美东最小齿小蠹 *Ips avulsus* 相关的另一种 *Entomocorticium* 属真菌之间发现了类似的复杂关系。当美东最小齿小蠹的幼虫发育并化蛹时, 一种白色真菌明显生长并将蛹覆盖, 新生小蠹则以蛹壳上的真菌为食。虽然美东最小齿小蠹具有与南方松大小蠹相似的坑道系统、行为和生物学特性, 但在美东最小齿小蠹中未发现孢子囊, 推测 *Entomocorticium* sp. 伴生真菌通过附着在小蠹体壁或经过肠道传播 (Gouger *et al.*, 1975)。有



图 1 南方松大小蠹、真菌和螨虫之间互作关系示意图

Fig. 1 Schematic diagram of interactions among *Dendroctonus frontalis*, fungi, and mites

A. 蓝变真菌 *Ophiostoma minus* 和 *Leptographium* spp.; B. 小蠹伴生真菌 *Ceratocystiopsis ranaculosus*。

这 2 类真菌通过南方松大小蠹和螨虫 *Tarsonemus krantzii*、*T. ips* 运输和入侵寄主树。

A. The bluestain fungi *Ophiostoma minus* and *Leptographium* spp.; B. The associated fungus *Ceratocystiopsis ranaculosus*.

All these fungi are transported by the southern pine beetle and the phoretic mites *Tarsonemus krantzii* and *T. ips* and infest the host trees.

有趣的是, 失矮蒲螨属物种 *Elattoma bennetti* 以美东最小齿小蠹坑道里的 *Entomocorticium* sp. 为食。当雌螨进食时会变为膨腹体, 因此在坑道内更加明显。雌性 *E. bennetti* 不断进食和膨胀, 以滋养在腹部发育中的幼虫。发育中的幼虫在母螨体内交配, 母螨在长时间喂养和膨胀后破裂, 产生性成熟的成年螨 (刘静等, 2008), 然后这些新生螨虫通过美东最小齿小蠹继续进行传播 (Cross and Moser, 1971)。与南方松大小蠹系统一样, 这种携播螨高度依赖其宿主小蠹的共生真菌。尽管这些发现说明了存在螨虫传播真菌的可能性, 但螨虫对小蠹-真菌关系的影响程度尚不清楚。

2.3.2 小蠹属 *Scolytus* 物种相关的螨虫 另一个有关螨虫对小蠹-真菌互作的重要研究来自荷兰榆树病 (Dutch elm disease)。荷兰榆树病是一种具有破坏性的榆树属树种 *Ulmus* spp. 维管束萎蔫病, *Ophiostoma ulmi* 在 20 世纪中期引起了荷兰榆树病流行 (Brasier, 1990); 20 世纪下半叶, 一种更具攻击性的病原真菌 *Ophiostoma novo-ulmi* 取代了 *O. ulmi*, 对欧洲、亚洲部分地区以及北美地区的榆树造成了严重破坏 (Brasier,

1991; Tendai, 2014)。在欧洲和亚洲, *O. novo-ulmi* 由各种本土小蠹传播; 在北美, 本土的美洲榆瘤干小蠹 *Hylurgopinus rufipes* 和外来入侵的欧洲榆小蠹为该病原体载体 (Webber, 2004)。Moser 等 (2010) 对 3 种榆树小蠹 (波纹小蠹 *S. multistriatus*、*S. pygmaeus* 和欧洲大榆小蠹 *S. scolytus*) 研究发现, 小蠹属上携带的螨虫多达 10 种, 其中克拉跗线螨 *Tarsonemus crassus*、斯氏肛厉螨 *Proctolaelaps scolyti*、榆小蠹拟似跗线螨 *Pseudotarsonemoides eccoptogasteri* 和失矮蒲螨属物种 *Elattoma fraxini* 4 种螨虫以 *O. novo-ulmi* 为食或携带其孢子, 从而将真菌传播到榆树中。克拉跗线螨和斯氏肛厉螨是 *O. novo-ulmi* 的高效携播载体。克拉跗线螨在 2 个成对的口袋状孢子囊结构中携带大量真菌孢子; 斯氏肛厉螨在其表皮表面或内脏中携带孢子, 但这些孢子被摄入体内后是否仍然存活还不确定。失矮蒲螨和榆小蠹拟似跗线螨上很少有孢子附着, 但这 2 种螨虫大部分都携带 *O. novo-ulmi* 的分生孢子或子囊孢子。此外, 腐食酪螨 *Tyrophagus putrescentiae* 在榆树小蠹坑道中也会取食 *O. novo-ulmi* (Brasier, 1978; Doberski, 1980) (图 2)。

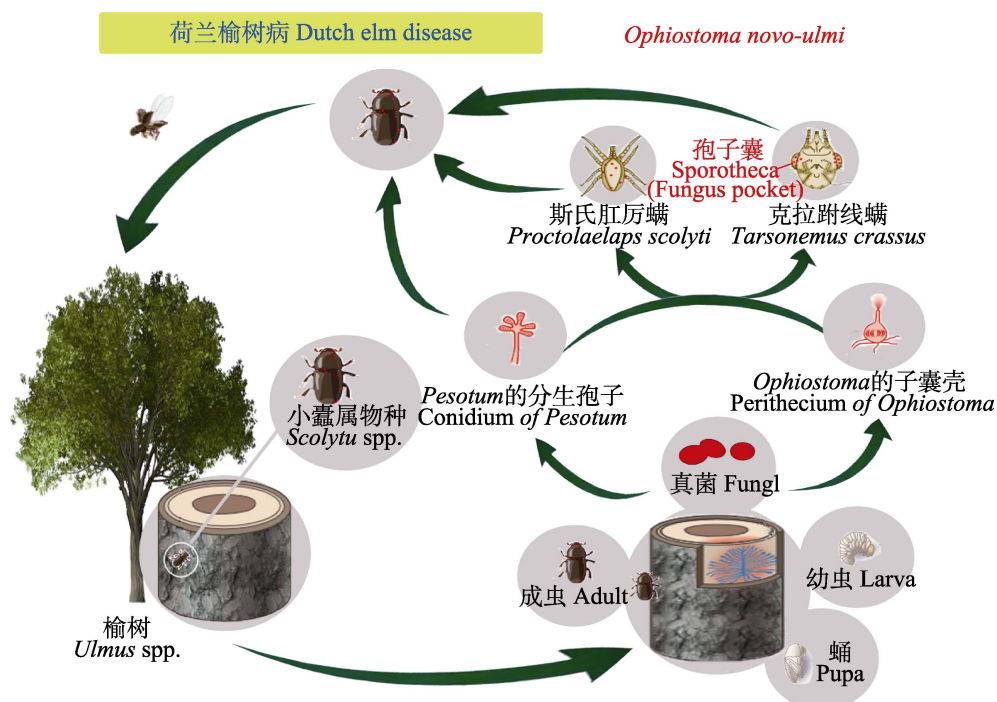


图 2 引发荷兰榆树病的小蠹、真菌和螨虫之间的相互作用示意图

Fig. 2 Schematic diagram of the interactions among bark beetles, fungi and mites causing Dutch elm disease

2.3.3 齿小蠹属 *Ips* 物种相关的螨虫 云杉八齿小蠹是云杉中几种致病真菌的重要载体, 导致欧洲和亚洲云杉的大量死亡 (Furniss *et al.*, 1990; Solheim, 1992)。与云杉八齿小蠹相关的真菌主要有 *Ceratocystis polonica*、*Ophiostoma bicolor*、*Grosmannia piceiperda*、*Pyxidiophora* sp.、*Ceratocystiopsis minuta* 和 *G. euophioides*, 目前在德国、瑞典和日本的几种螨虫中也发现了这些真菌的子囊孢子或分生孢子 (Moser and Bogenschuütz, 1984; Levieux *et al.*, 1989; Moser *et al.*, 1997; Grossman and Smith, 2008)。在与云杉八齿小蠹相关的螨虫中, 超过 85% 的个体都携带长喙壳真菌, 且每个螨虫携带的孢子数从零到数百个不等, 通常不超过 30 个 (Solheim, 1992)。四刺枝厉螨等大型螨类往往比体型较小的螨类携带更多的孢子, 但在某些情况下小型螨虫也会携带数百个子囊孢子。例如, 云杉薄口螨 *Histiostoma piceae* 生活在真菌生长旺盛的栖息地, 因而含有十分丰富的真菌孢子 (Hofstetter *et al.*, 2013)。另外, 云杉八齿小蠹上还发现有 *Iponemus gaebleri*, 护林神蒲螨 *Pyemotes dryas* 和副小首螨 *Paracarophenax ipidarius* 等携播螨, 它们也可以携带适量孢子 (Solheim, 1992)。跗线螨属物种 *Tarsonemus* spp.、失矮蒲螨属物种 *Elattoma* spp.、薄胃螨属物种 *Histiogaster* spp. 等专性食菌螨通常与大小蠹属相关, 但在齿小蠹属物种中 (例如, 美松齿小蠹、美雕齿小蠹 *I. calligraphus*、南部松齿小蠹和云杉八齿小蠹) 也很常见 (Takov *et al.*, 2009; Hodgkin *et al.*, 2010)。

3 总结与展望

螨虫在昆虫与真菌互作关系中发挥着重要作用。螨虫在昆虫上的稳定运输需要其具备识别、发现和附着昆虫宿主的机械和感官能力。携播是螨虫与昆虫紧密结合从而进行传播扩散所依靠的重要能力。螨虫-小蠹-真菌 3 者间的互作从共生到拮抗, 从携播到互惠。螨虫中许多食菌螨是以与小蠹有关的真菌为食并运输真菌, 可以影响真菌的进化和生态。螨虫利用小蠹传播并从中获取资源, 进而影响小蠹-真菌复合体及小蠹

种群动态。尽管在一些互作关系中已经对螨虫进行了研究, 并记录了它们在生态系统中的作用, 但许多螨虫的作用依然被低估甚至被忽视。目前, 仍有许多螨虫种类未被发现, 许多昆虫系统中的螨虫和真菌尚未被描述, 或者尽管有一定描述, 但它们的许多生物学特性还未知; 对于评估螨虫附着在媒介上的能力、在媒介状态下降过程中引起螨虫分离及分离后定向的具体因素、螨虫的分离行为相对于其生存的重要性等一系列问题还有待研究。此外, 许多小蠹与真菌之间的互作关系是對抗性的还是互惠性的、螨虫在这些关系中起到何种作用、螨虫在小蠹攻击阶段如何应对寄主树木自我防御系统等相关内容需要进行更广泛而深入的研究, 以深入了解螨虫-昆虫-真菌间的化学生态互作关系。

参考文献 (References)

- Alagarmalai J, Grinberg M, Perl-Treves R, Soroker V, 2009. Host selection by the herbivorous mite *Polyphagotarsonemus latus* (Acari: Tarsonemidae). *Journal of Insect Behavior*, 22(5): 375–387.
- Athias BF, Morand S, 1993. From phoresy to parasitism: The example of mites and nematodes. *Research and Reviews in Parasitology*, 53(3-4): 73–79.
- Ayres MP, Wilkens RT, Ruel JJ, Lombardero MJ, Vallery E, 2000. Nitrogen budgets of phloem-feeding bark beetles with and without symbiotic fungi. *Ecology*, 81(8): 2198–2210.
- Bajerlein D, Witaliński W, 2012. Anatomy and fine structure of pedicellar glands in phoretic deutonymphs of uropodid mites (Acari: Mesostigmata). *Arthropod Structure & Development*, 41(3): 245–257.
- Binns ES, 1973. *Digamasellus fallax* Leitner (Mesostigmata: Digamasellidae) phoretic on mushroom sciarid flies. *Nematology*, 15(1): 10–17.
- Binns ES, 1982. Phoresy as migration - some functional aspects of phoresy in mites. *Biological Reviews*, 57(4): 571–620.
- Bleiker KP, Six DL, 2007. Dietary benefits of fungal associates to an eruptive herbivore: Potential implications of multiple associates on host population dynamics. *Environmental Entomology*, 36(6): 1384–1396.
- Brasier CM, 1978. Mites and reproduction in *Ceratocystis ulmi* and other fungi. *Transactions of the British Mycological Society*,

- 70(1): 81–89.
- Brasier CM, 1990. China and the origins of Dutch elm disease: An appraisal. *Plant Pathology*, 39(1): 5–16.
- Brasier CM, 1991. *Ophiostoma novo-ulmi* sp. nov., causative agent of current Dutch elm disease pandemics. *Mycopathologia*, 115(3): 151–161.
- Bridges JR, Moser JC, 1983. Role of two phoretic mites in transmission of bluestain fungus, *Ceratocystis minor*. *Ecological Entomology*, 8(1): 9–12.
- Bridges JR, Moser JC, 1986. Relationship of phoretic mites (Acari: Tarsonemidae) to the bluestaining fungus, *Ceratocystis minor*, in trees infested by southern pine beetle (Coleoptera: Scolytidae). *Environmental Entomology*, 15(4): 951–953.
- Bridges JR, 1983. Mycangial fungi of *Dendroctonus frontalis* (Coleoptera, Scolytidae) and their relationship to beetle population trends. *Environmental Entomology*, 12(3): 858–861.
- Brown JM, Wilson DS, 1992. Local specialization of phoretic mites on sympatric carrion beetle hosts. *Ecology*, 73(2): 463–478.
- Bruce WA, Wrensch DL, 1990. Reproductive potential, sex ratio, and mating efficiency of the straw itch mite (Acari: Pyemotidae). *Journal of Economic Entomology*, 83(2): 384–391.
- Cardoza YJ, Moser JC, Klepzig KD, Raffa KF, 2008. Multipartite symbioses among fungi, mites, nematodes, and the spruce beetle, *Dendroctonus rufipennis*. *Environmental Entomology*, 37(4): 956–963.
- Chang RL, Duong TA, Taerum SJ, Wingfield MJ, Zhou XD, De Beer ZW, 2017. Ophiostomatoid fungi associated with conifer-infesting beetles and their phoretic mites in Yunnan, China. *Mycokeys*, 28: 19–64.
- Chang RL, Duong TA, Taerum SJ, Wingfield MJ, Zhou XD, De Beer ZW, 2020. Ophiostomatoid fungi associated with mites phoretic on bark beetles in Qinghai, China. *IMA Fungus*, 11(1): 1–18.
- Chen H, Yuan F, Zhang X, 2000. The advances in the study of symbiotic relations between bark beetles and fungi. *Journal of Northwest Forestry University*, 15(3): 80–85, 90. [陈辉, 袁锋, 张霞, 2000. 小蠹虫与真菌共生关系的研究进展. 西北林学院学报, 15(3): 80–85, 90.]
- Cross EA, Moser JC, 1971. Taxonomy and biology of some *Pyemotidae* (Acarina: Tarsonemoidea) inhabiting bark beetle galleries in North American conifers. *Acarologia*, 13(1): 47–64.
- Doberski JW, 1980. Mite populations on elm logs infested by European elm bark beetles. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 89(1/5): 13–22.
- Fang JX, Liu M, Zhang SF, Liu F, Zhang Z, Zhang QH, Kong XB, 2020. Chemical signal interactions of the bark beetle with fungal symbionts, and host/non-host trees. *Journal of Experimental Botany*, 71(19): 6084–6091.
- Furniss MM, Solheim H, Christiansen E, 1990. Transmission of the blue-stain fungi by *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae) in Norway spruce. *Annals of the Entomological Society of America*, 83(4): 712–716.
- Goldhammer DS, Stephen FM, Paine TD, 1990. The effect of the fungi *Ceratocystis minor* (Hedgecock) Hunt, *Ceratocystis minor* (Hedgecock) Hunt var. *Barussii* Taylor, and SJB 122 on reproduction of the southern pine beetle, *Dendroctonus frontalis* Zimmermann (Coleoptera: Scolytidae). *Canadian Entomologist*, 122(3): 407–418.
- Gouger RJ, Yearian WC, Wilkinson RC, 1975. Feeding and reproductive behavior of *Ips avulsus*. *Florida Entomologist*, 58(4): 221–229.
- Grossman JD, Smith RJ, 2008. Phoretic mite discrimination among male burying beetle (*Nicrophorus investigator*) hosts. *Annals of the Entomological Society of America*, 101(1): 266–271.
- Harrington TC, 2005. Ecology and evolution of mycophagous bark beetles and their fungal partners//Vega FE, Blackwell M (eds.). *Ecological and Evolutionary Advances in Insect-Fungal Associations*. New York: Oxford University Press. 257–291.
- Hodgkin LK, Elgar MA, Symonds MRE, 2010. Positive and negative effects of phoretic mites on the reproductive output of an invasive bark beetle. *Australian Journal of Zoology*, 58(3): 198–204.
- Hofstetter RW, Moser JC, 2014. The role of mites in insect-fungus associations. *Annual Review of Entomology*, 59(1): 537–557.
- Hofstetter RW, 2007. Temperature-dependent effects on mutualistic and phoretic associations. *Community Ecology*, 8(1): 47–56.
- Hofstetter RW, Cronin J, Klepzig KD, Moser JC, Ayres MP, 2006a. Antagonisms, mutualisms and commensalisms affect outbreak dynamics of the southern pine beetle. *Oecologia*, 147(4): 679–691.
- Hofstetter RW, Dinkins BJ, Davis TS, Klepzig KD, 2015. Chapter 6: Symbiotic associations of bark beetles//Vega FE, Hofstetter RW (eds.). *Bark Beetles, Biology and Ecology of Native and Invasive Species*. New York: Academic Press, Elsevier. 209–245.
- Hofstetter RW, Klepzig KD, Moser JC, Ayres MP, 2006b. Seasonal dynamics of mites and fungi and their interaction with southern pine beetle. *Environmental Entomology*, 35(1): 22–30.
- Hofstetter RW, Moser JC, Blomquist SR, 2013. Mites associated

- with bark beetles and their hyperphoretic ophiostomatoid fungi//Seifert KA, De Beer ZW, Wingfield MA(eds.). *Ophiostomatoid Fungi: Expanding Frontiers*. Southern Research Station: CBS Biodiversity Series. 12: 165–176.
- Houck MA, Oconnor BM, 1991. Ecological and evolutionary significance of phoresy in the astigmata. *Annual Review of Entomology*, 36: 611–636.
- Kinn DN, 1984. Life cycle of *Dendrolaelaps neodisetus* (Mesostigmata: Digamasellidae), a nematophagous mite associated with pine bark beetles (Coleoptera: Scolytidae). *Environmental Entomology*, 13(4): 1141–1144.
- Klepzig KD, Hofstetter RW, 2011. Chapter 9: From attack to emergence: Interactions between southern pine beetle, mites, microbes, and trees//Coulson RN, Klepzig KD (eds.). *Southern Pine Beetle II*. Asheville: USDA Forest Service. 141–152.
- Klepzig KD, Six DL, 2004. Bark beetle-fungal symbiosis: Context dependency in complex associations. *Symbiosis*, 37(1): 189–205.
- Klepzig KD, Moser JC, Lombardero FJ, Hofstetter RW, Ayres MP, 2001. Symbiosis and competition: complex interactions among beetles, fungi, and mites. *Symbiosis*, 30(2): 83–96.
- Lievieux J, Lieutier F, Moser JC, Perry TJ, 1989. Transportation of phytopathogenic fungi by the bark beetle *Ips sexdentatus* boerner and associated mites. *Journal of Applied Entomology*, 108(1/5): 1–11.
- Lindquistee, 1969. Review of *Holarctic tarsonemid* mites (Acarina: Prostigmata) parasitizing eggs of ipine bark beetles. *The Memoirs Entomological Society of Canada*, 101(S60): 1–111.
- Linnakoski R, De Beer ZW, Niemelä P, Wingfield MJ, 2012. Associations of conifer-infesting bark beetles and fungi in Fennoscandia. *Insects*, 3(1): 200–227.
- Linnakoski RM, Mahilainen S, Harrington A, Vanhanen H, Eriksson M, Mehtätalo L, Pappinen A, Wingfield MJ, 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.
- Liu J, Han DY, Zhang FP, Tang C, Fu YG, 2008. Advances in use of *Pyemotes* (Acari: Pyemotidae). *Chinese Journal Tropical Agriculture*, 28(3): 64–67. [刘静, 韩冬银, 张方平, 唐超, 符悦冠, 2008. 蒲螨利用研究进展. 热带农业科学, 28(3): 64–67.]
- Liu XW, Wang HM, Lu Q, Decock C, Li YX, Zhang XY, 2017. Taxonomy and pathogenicity of *Leptographium* species associated with *Ips subelongatus* infestations of *Larix* spp. in northern China, including two new species. *Mycological Progress*, 16(1): 1–13.
- Lombardero MJ, Ayres MP, Hofstetter RW, Moser JC, Lepzig KD, 2003. Strong indirect interactions of *Tarsonemus* mites (Acarina: Tarsonemidae) and *Dendroctonus frontalis* (Coleoptera: Scolytidae). *Oikos: A Journal of Ecology*, 102(2): 243–252.
- Lombardero MJ, Klepzig KD, Moser JC, Ayres MP, 2000. Biology, demography and community interactions of *Tarsonemus* (Acarina: Tarsonemidae) mites phoretic on *Dendroctonus frontalis* (Coleoptera: Scolytidae). *Agricultural and Forest Entomology*, 2(3): 193–202.
- Lu M, Zhou XD, De Beer ZW, Wingfield MJ, Sun JH, 2009a. Ophiostomatoid fungi associated with the invasive pine-infesting bark beetle, *Dendroctonus valens*, in China. *Fungal Diversity*, 38: 133–145.
- Lu Q, Decock C, Zhang XY, Maraite H, 2009b. Ophiostomatoid fungi (Ascomycota) associated with *Pinus tabulaeformis* infested by *Dendroctonus valens* (Coleoptera) in northern China and an assessment of their pathogenicity on mature trees. *Antonie Van Leeuwenhoek*, 96(3): 275–293.
- Magowski WL, Moser JC, 2003. Redescription of *Tarsonemus* minimax and definition of its species-group in the genus *Tarsonemus* (Acari: Tarsonemidae) with descriptions of two new species. *Annals of the Entomological Society of America*, 96(4): 345–368.
- McAloon FM, Durden LA, 2000. Attachment sites and frequency distribution of erythraeid mites, *Leptus indianensis* (Acari: Prostigmata), ectoparasitic on harvestmen, *Leiobunum formosum* (Opiliones). *Experimental & Applied Acarology*, 24(7): 561–567.
- Miller MC, Parresol BR, 1992. Winter increase of *Dendroctonus frontalis* Zimmermann (Col. Scolytidae): A precursor for outbreaks. *Journal of Applied Entomology*, 114(1/5): 520–529.
- Moser JC, Bogenschütz H, 1984. A key to the mites associated with flying *Ips typographus* in South Germany. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 97(1/5): 437–450.
- Moser JC, Roton LM, 1971. Mites associated with southern pine bark beetles in Allen Parish, Louisiana. *The Canadian Entomologist*, 103(12): 1775–1798.
- Moser JC, Roton LM, 1972. Reproductive compatibility between two widely separated population of *Pyemotes scolyti* (Acarina: Pyemotidae). *Pan-Pacific Entomologist*, 48: 97–99.
- Moser JC, 1975. Mite predators of the southern pine beetle. *Annals of the Entomological Society of America*, 68(6): 1113–1116.
- Moser JC, 1985. Use of sporothecae by phoretic *Tarsonemus* mites to transport ascospores of coniferous bluestain fungi. *Transactions of the British Mycological Society*, 84(4): 750–753.

- Moser JC, Eidmann HH, Regnander JR, 1989a. The mites associated with *Ips typographus* in Sweden. *Annales Entomologici Fennici*, 55: 23–27.
- Moser JC, Konrad H, Blomquist SR, Kirisits T, 2010. Do mites phoretic on elm bark beetles contribute to the transmission of Dutch elm disease? *The Science of Nature*, 97(2): 219–227.
- Moser JC, Konrad H, Kirisits T, Carta LK, 2005. Phoretic mites and nematode associates of *Scolytus multistriatus* and *Scolytus pygmaeus* (Coleoptera: Scolytidae) in Austria. *Agricultural and Forest Entomology*, 7(2): 169–177.
- Moser JC, Perry TJ, Furuta K, 1997. Phoretic mites and their hyperphoretic fungi associated with flying *Ips typographus japonicus* Nijima (Col., Scolytidae) in Japan. *Journal of Applied Entomology*, 121(1/5): 425–428.
- Moser JC, Perry TJ, Solheim H, 1989b. Ascospores hyperphoretic on mites associated with *Ips typographus*. *Mycological Research*, 93(4): 513–517.
- Moser JC, Wilkinson RC, Clarke EW, 1974. Mites associated with *Dendroctonus frontalis* Zimmerman (Scolytidae: Coleoptera) in central America and Mexico. *Turrialba*, 24(4): 379–381.
- Oconnor BM, 1982. Evolutionary ecology of astigmatid mites. *Annual Review of Entomology*, 27: 385–409.
- Oconnor BM, 1990. Ecology and host associations of *Histiogaster Arborsignis* (Acari: Acaridae) in the Great Lakes Region, particularly in the Huron Mountains of Northern Michigan. *The Great Lakes Entomologist*, 23(4): 205–209.
- Paciura D, De Beer ZW, Jacobs K, Zhou XD, Ye H, Wingfield MJ, 2010a. Eight new *Leptographium* species associated with tree-infesting bark beetles in China. *Persoonia*, 25(1): 94–108.
- Paciura D, Zhou XD, De Beer ZW, Jacobs K, Ye H, Wingfield MJ, 2010b. Characterisation of synnematus bark beetle-associated fungi from China, including *Graphium carbonarium* sp. nov. *Fungal Diversity*, 40(1): 75–88.
- Paine TD, Raffa KF, Harrington TC, 1997. Interactions among Scolytid bark beetles, their associated fungi, and live host conifers. *Annual Review of Entomology*, 42: 179–206.
- Pernek M, Hrasovec B, Matosevic D, Pilas I, Kirisits T, Moser JC, 2008. Phoretic mites of three bark beetles (*Pityokteines* spp.) on silver fir. *Journal of Pest Science*, 81(1): 35–42.
- Pfammatter JA, Moser JC, Raffa KF, 2013. Mites Phoretic on *Ips pini* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) in Wisconsin red pine stands. *Annals of The Entomological Society of America*, 106(2): 204–213.
- Pfammatter JA, 2015. Interactions between phoretic mites and bark beetles associated with degrading pine habitat. Doctoral dissertation. Ann Arbor: University of Wisconsin-Madison.
- Pfammatter JA, Malas KM, Raffa KF, 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.
- Roets F, Wingfield MJ, Crous PW, Dreyer LL, 2007. Discovery of fungus-mite mutualism in a unique niche. *Environmental Entomology*, 36(5): 1226–1237.
- Roets F, Wingfield MJ, Crous PW, Dreyer LL, 2009. Fungal radiation in the Cape Floristic Region: An analysis based on *Gondwanamycetes* and *Ophiostoma*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 51(1): 111–119.
- Roets F, Wingfield MJ, Wingfield BD, Dreyer LL, 2011. Mites are the most common vectors of the fungus *Gondwanamycetes proteae* in *Protea* infructescences. *Fungal Biology*, 115(4/5): 343–350.
- Six DL, Paine TD, 1998. Effects of mycangial fungi and host tree species on progeny survival and emergence of *Dendroctonus ponderosae* (Coleoptera: Scolytidae). *Environmental Entomology*, 27(6): 1393–1401.
- Six DL, Wingfield MJ, 2011. The role of phytopathogenicity in bark beetle-fungus symbioses: A challenge to the classic paradigm. *Annual Review of Entomology*, 56: 255–272.
- Six DL, 2012. Ecological and evolutionary determinants of bark beetle-fungus symbioses. *Insects*, 3(1): 339–366.
- Solheim H, 1992. The early stages of fungal invasion in Norway spruce infested by the bark beetle *Ips typographus*. *Canadian Journal of Botany*, 70(1): 1–5.
- Soroker V, Nelson DR, Bahar O, Rench S, Yablonski S, Palevsky E, 2003. Whitefly wax as a cue for phoresy in the broad mite, *Polyphagotarsonemus latus* (Acari: Tarsonemidae). *Chemoeology*, 13(4): 163–168.
- Taerum SJ, Duong TA, De Beer ZW, Gillette N, Sun JH, Owen DR, Wingfield MJ, 2013. Large shift in symbiont assemblage in the invasive red turpentine beetle. *PLoS ONE*, 8(10): e78126.
- Takov D, Pilarska D, Moser J, 2009. Phoretic mites associated with spruce bark beetle *Ips typographus* L. (Curculionidae: Scolytinae) from Bulgaria. *Acta Zoologica Bulgarica*, 61(3): 293–296.
- Tendai M, 2014. Biodiversity and ecology of flower-associated actinomycetes in different flowering stages of *Protea repens*. Doctoral dissertation. Stellenbosch: Stellenbosch University.
- Wallace DRJ, 1960. Observations on hypopus development in the Acarina. *Journal of Insect Physiology*, 5(3/4): 216–229.
- Wang HM, Lu Q, Meng X, Liu XW, Decock C, Zhang XY, 2016.

- Ophiostoma olgensis*, a new species associated with *Larix* spp. and *Ips subelongatus* in northern China. *Phytotaxa*, 282(4): 282–290.
- Wang HM, Lun YY, Lu Q, Liu HX, Decock C, Zhang XY, 2018. Ophiostomatoid fungi associated with pines infected by *Bursaphelenchus xylophilus* and *Monochamus alternatus* in China, including three new species. *MycKeys*, 39: 1–27.
- Wang HM, Wang Z, Liu F, Wu CX, Zhang SF, Kong XB, Decock C, Lu Q, Zhang Z, 2019. Differential patterns of ophiostomatoid fungal communities associated with three sympatric *Tomicus* species infesting pines in south-western China, with a description of four new species. *MycKeys*, 50: 93–133.
- Wang Z, Liu Y, Wang H, Meng XJ, Liu XW, Decock C, Zhang XY, Lu Q, 2020. Ophiostomatoid fungi associated with *Ips subelongatus*, including eight new species from northeastern China. *IMA Fungus*, 11(1): 1–29.
- Wang Z, Zhou QZ, Zheng GH, Fang JX, Han FZ, Zhang XY, Lu Q, 2021. Abundance and diversity of ophiostomatoid fungi associated with the great spruce bark beetle (*Dendroctonus micans*) in the northeastern Qinghai-Tibet Plateau. *Frontiers in Microbiology*, 12: 1–16.
- Webber JF, 2004. Experimental studies on factors influencing the transmission of Dutch elm disease. *Investigacion Agraria: Sistemas Recursos Forestales*, 13(1): 197–205.
- Yin ML, Duong TA, Wingfield MJ, Zhou XD, De Beer ZW, 2015. Taxonomy and phylogeny of the *Leptographium procerum* complex, including *Leptographium sinense* sp. nov. and *Leptographium longiconidiophorum* sp. nov. *Antonie Van Leeuwenhoek*, 107(2): 547–563.
- Yin ML, Wingfield MJ, Zhou XD, De Beer ZW, 2016. Multigene phylogenies and morphological characterization of five new *Ophiostoma* spp. associated with spruce-infesting bark beetles in China. *Fungal Biology*, 120(4): 454–470.
- Yin ML, Wingfield MJ, Zhou XD, De Beer ZW, 2020. Phylogenetic re-evaluation of the *Grosmannia penicillata* complex (Ascomycota, Ophiostomatales), with the description of five new species from China and USA. *Fungal Biology*, 124(2): 110–124.
- Yin ML, Wingfield MJ, Zhou XD, Linnakoski R, De Beer ZW, 2019. Taxonomy and phylogeny of the *Leptographium olivaceum* complex (Ophiostomatales, Ascomycota), including descriptions of six new species from China and Europe. *MycKeys*, 60: 93–123.
- Zhou XH, Song RQ, Zhou XD, Cui L, Cao C, 2011. Fungal population in the inside and outside of *Ips subelongatus* body and the gallery of insect-bored larch logs. *Mycosystema*, 30(3): 400–407. [周秀华, 宋瑞清, 周旭东, 崔磊, 曹翠, 2021. 落叶松八齿小蠹体内外和坑道内真菌类群. 菌物学报, 30(3): 400–407.]