

# פתוגנים סימביוטיים כמחוללי מחלות צמחים: נגע האמברוזיה בישראל

צביקה מנדל, אלכסיי פרוטסוב, מרסל מימון וסטנלי פרימן

המכון להגנת הצומח, מנהל המחקר החקלאי - מכון וולקני, דרך המכבים 68, ראשון לציון

## תקציר

חיפושיות אמברוזיה יוצרות מערכת יחסים הדוקה ואובליגטורית עם מיני פטריות אל מיניים. הפטריות נישאות על ידי החיפושיות, המהוות את מצע המזון הבלעדי שעליו הן ניזונות ומתפתחות. הופעת פטריות סימביוטיות כנ"ל כפתוגנים של צמחים היא תופעה חדשה יחסית, והיא תוצאה של המעבר של המינים מבית גידולם הטבעי לבתי גידול חדשים. חיפושיות אמברוזיה התפתחו בנפרד בשתי תת משפחות במשפחת החדקוניות - בתת משפחת חיפושיות האמברוזיה Platypodinae ובתת משפחת חיפושיות הקליפה Scolytinae. חיפושיות האמברוזיה נברות את מחילותיהן בעומק עצת הירך של עצים פונדקאים. בישראל מוכרים עשרה מיני חיפושיות האמברוזיה משתי תת המשפחות יחד, לפחות שמונה מהם מינים פולשים. רק אחד המינים הוא מזיק קשה, חיפושית האמברוזיה של האבוקדו *Euwallacea fornicatus* הנושאת ומגדלת במערכת הגלריות שלושה מיני פטריות סימביוטיות, *Fusarium euwallaceae*, *Graphium euwallaceae* ו- *Paracremonium pembeum*. פטריית הפוזריום אינה מתפשטת מעבר ל-2-3 ס"מ מדופן הגלריה הנוצרת על ידי החיפושית, והיא למעשה הפתוגן במערכת, ותפקידה 'להתעמת' עם הרקמה הבריאה. פטרייה זו מצליחה לשרוד בעצה החיה של אבוקדו ומיני העצים האחרים. הפטרייה גרפיום היא המזון העיקרי של הזחלים והבוגרים הצעירים. תסמיני הפגיעה החיצוניים והנזק הנגרמים על ידי חיפושית האמברוזיה של האבוקדו, נבדלים על פי העץ המותקף. באבוקדו התקיפה ניכרת בפריצת סוכרים לבנה, עצי אפרסמון מגיבים בהפרשת גומי צמיג שחור, עצי דולב ואלון מגיבים בזיבת גומי נוזלית שקופה. גם דפוס האכלוס שונה במיני עצים שונים: בעצי אלון, דולב או אדר, ההתקפה והאכלוס המוצלח מתרכזים בגזע ובבדים, ולא בענפים הדקים כמו באבוקדו. תסמין הניכר במיני עצים שונים מאופיין בהכתמה של סיבי העצה בפסים בצבע חום-כתום. תסמין בולט נוסף הוא התייבשות הענפים. ההתייבשות היא תוצאה של שיבוש מעבר המים בגזע ובענפים. החיפושית תוקפת מספר גדול ומגוון של מיני עצים פונדקאים. לא נמצא קשר הדוק בין הקרבה הגנטית של העצים לבין יכולתם לשמש פונדקאים מתאימים לרבייה של החיפושית. רק 13.9% מכלל מיני העצים שנבחנו התאימו להתרבות החיפושית, כ-55.9% מכלל מיני העצים שנבחנו נתקפו אך לא נמצאו מתאימים לרבייה, והשאר כלל לא הותקפו. הקושי בהתמודדות עם החיפושיות נובע מהיעדר אויבים טבעיים יעילים ומהצורך להגיע באמצעות תכשירים לעומק העצה. מוצג סיכום יעילות במעבדה של תשעה קוטלי חרקים סיסטמיים מסחריים כנגד זחלי החיפושית והשפעה של 39 תכשירים על עיכוב התפתחות הפוזריום הסימביוטי. שפע מיני חיפושיות האמברוזיה ביערות הטרופיים והסובטרופיים מצביע גם על פוטנציאל הנזק הקשה שעלול להיגרם אם יפלו לישראל מינים חדשים מקבוצה זו.

אופן הציטוט: מנדל צ', פרוטסוב א', מימון מ' ופרימן ס' (2021) פתוגנים סימביוטיים כמחוללי מחלות צמחים: נגע האמברוזיה בישראל. בספר **תובנות חדשות במחלות צמחים**, בעריכת אלעד י', דומברובסקי א', מנוליס-ששון ש' ועזרא ד', הוצאת המחלקה לפתולוגיה של צמחים וחקר העשבים. <https://volcaniarchive.agri.gov.il/skn/tu/e55413>



## רקע כללי

פרוקי רגלים נשאי מיקרואורגניזמים מחוללי מחלות הם מהמסוכנים בתחום הרפואה, הווטרינריה וחקלאות (Power 1992). במקרים רבים הקשר בין המיקרואורגניזם לנשא הוא הדוק, והתנהגות הנשא מוכתבת למעשה (במישרין או בעקיפין באמצעות הפונדקאי, בעל חיים או צמח) ע"י המיקרואורגניזם הסימביוטי (Eigenbrode et al., 2018). כמעט כל הפתוגנים של צמחים הנישאים ע"י חרקים שייכים לארבע ממלכות: נגיפים, חיידקים, פטריות ונימיות (נמטודות). יש להניח שמשך זמן האבולוציה המשותפת בין החרק למיקרואורגניזם קבע למעשה האם יחסי הגומלין ביניהם תהיה שיתופית או בעייתית עבור הנשא. תמונת ההשפעה של המיקרואורגניזם על ביצועי הנשא היא דלה ברוב המערכות שנחקרות מוכרת, כמו ציקדות המעבירות את הקסיללה *Xylella fastidiosa* במקרים של הפסילות (*Diaphorina citri*, *Trioza erytrae*) המעבירות את חיידקי *Liberibacter* המחוללים את מחלת צהבון הגזר, או במקרה של כנימות עלה הנושאות את מיני *Closterovirus* מחוללי מחלת הטריסטזה בהדרים. ידע משמעותי פורסם אודות מחולל מחלת Greening בהדרים על הפסילה הנשאית (Galdeano et al. 2020), ועל ההשפעה שלילית של נגיפים מקבוצת ה-Rhabdoviruses על הישרדות כנימות העלה הנושאות (Sylvester and Richardson, 1992). זכרי תריפס קליפורני שנושאים את הנגיף (Tomato spotted wilt virus) TSWV, מחולל מחלת הנבילה בעגבנייה, אוכלים פי שלושה מזכרים שאינם נושאים את הנגיף (Stafford et al. 2011). היתרונות בהעברת הפתוגן במקרה של יקרוניות מהסוג *Monochamus* המעבירות נימית פתוגנית *Bursaphelenchus xylophilus* מתבטאים בכך שעצי אורן שלקו במחלת הנבילה באורנים, הנגרמת ע"י הנימית, הם פונדקאים נוחים להתרבות היקרונית. יתרון זהה קיים במקרה של חיפושיות קליפה המעבירות את הפטריות *Ophiostoma ulmi* ו-*Ophiostoma novo-ulmi* המחוללות את המחלה ההולנדית של האלמוס. היתרון של נשיאת פטריות הסימביוטיות ע"י חיפושיות אמברוזיה (ראו להלן) יוצר מערכת יחסים הדוקה ואובליגטורית. הפטריות הנישאות ע"י החיפושיות מהוות את מצע המזון עליו ניזונות ומתפתחות החיפושיות. הופעת פטריות סימביוטיות כנ"ל כפתוגנים של צמחים היא תופעה חדשה יחסית, שההתייחסות אליה תורחב בהמשך הפרק.

## פטריות סימביוטיות וחרקים אוכלי צמחים

מינים רבים ברוב קבוצות חרקים רבות פיתחו יחסים סימביוטיים עם פטריות. בארבע סדרות חרקים יש קבוצות בהן התלות בין החרק לפטריות הפכה מוחלטת. נמלים, טרמיטים, צרעות עץ וחיפושיות אמברוזיה. בשתי הקבוצות הראשונות מדובר בחרקים חברתיים המגדלים את הפטריות בקינים בקרקע במנותק מהצמח. נמלים גוזרות עלים משתייכות לסוגים *Atta* ו-*Acromyrmex* והן מגדלות פטריות מהסוגים *Leucoagaricus* ו-*Leucocuprinus* (Basidiomycetes), כל מין נמלה אימץ לו מין מסוים של פטרייה (Mueller et al. 2001). הנמלים גוזרות את העלים ומביאות את הקטעים שנגזרו אל תוך הקרקע עליהם הן מגדלות את הפטריות. ביערות הנטועים בדרום אמריקה נגרם נזק עצום ע"י נמלים גוזרות עלים בשל צריכה עצומה של העלווה. כ-15% ממיני הטרמיטים המוכרים מתפתחים באופן מוחלט על פטריות מהסוג *Termitomyces*. הטרמיטים הבוגרים ניזונים על העצה של העצים הפונדקאים, הפטריות גדלות על הפרשות הטרמיטים בתוך הקינים בקרקע ומשמשות מזון לזחלים (Rouland-Lefèvre, 2000). בשתי הקבוצות האחרות הפטריות הסימביוטיות

גדלות בתוך העצה של הצמח הפונדקאי. בצרעות עץ (Hymenoptera: Siricidae) מוכרים מיני פטריות מהסוג *Amylostereum* (Basidiomycetes). הפטריות מוחדרות ע"י הנקבה המטילה לתוך עצת עצי אורן והן מכשירות את העצה באמצעות פעילות אנזימטית כמצע הזנה והתפתחות עבור זחלי הצרעות (Slippers et al., 2003). הנזק לעצי האורן נגרם בשל הפעילות הפטרייתית והנבירות של הזחלים ונגרם על רקע מפגש חדש בין צרעת העץ לבין מיני אורן רגישים. יחסי הגומלין בין חיפושיות אמברוזיה לפטריות הסימביוטיות נדונים בהרחבה בסעיפים הבאים.

### מי הן חיפושיות האמברוזיה

חיפושיות אמברוזיה התפתחו בנפרד בשתי תת משפחות במשפחת החדקונית Curculionidae: בתת משפחת חיפושיות האמברוזיה Platypodinae שכל 1,500 המינים בה הן חיפושיות אמברוזיה, והיא מייצגת את הסימביוזה המוקדמת ביותר בין חרקים לפטריות, שהחלה לפני כ-100 מיליון שנים (Jordal, 2015), ותת משפחת חיפושיות הקליפה Scolytinae שכ-30% מבין 6,000 המינים שבה הם חיפושיות אמברוזיה. בניגוד לחיפושיות הקליפה "האמתיות" המתפתחות בסות (הקורטקס) של העץ, חיפושיות האמברוזיה נוברות את מחילותיהן בעומק עצת הירך. במסגרת זו נפנה מבט בעיקר לחיפושיות האמברוזיה מה-Scolytinae. גידול הפטריות במשפחה זו החל לפני כ-50 מיליון שנה, תת המשפחה עצמה הופיעה כבר לפני 100-120 מיליון שנה (Jordal and Cognato, 2012). גופי הפרי של הפטריות והנבגים יוצרים בתוך המחילות בעצה בית גידול מתאים לחיפושיות ומקור מזון עשיר בפחמימות וחלבונים (Lundgren, 2009). הקבוצה המתקדמת ביותר בגידול הפטריות מאגדת את המינים בשבט המונופילקטי Xyleborini (monophyletic tribe) הכולל כ-1,200 מינים שרובם הגדול מקורו ביערות הטרופיים בחצי הכדור הדרומי (Farrell et al., 2001; Jordal, 2002).

בית הגידול העיקרי של חיפושיות האמברוזיה הם עצים חולים, חלשים מאד או כאלה שנכרתו (Francke-Grosmann, 1967). יחד עם זאת, הפטריות שהחיפושיות מגדלות מתקשות להתחרות עם הפטריות הבסיסה הטיפוסיות (Basidiomycetes) שמאכלסות ומפרקות את העצים החלשים והמתים. פטריות הבסיסה למעשה מקצרות את חלון הזמן בו חיפושיות האמברוזיה יכולות להתרבות בבתי הגידול האלה לכדי דור אחד או לעיתים שניים (Frankland, 1998). בשל כך, רוב חיפושיות האמברוזיה נוטות לאכלס עצים שנפגעו לא מכבר, אם כי ישנם מינים שיכולים להתחרות עם מיני ה-Basidiomycetes ואחרים המסוגלים לתקוף עצים חיים, (Hulcr and Stelinski, 2017), אלה האחרונים הם מיעוט קטן (Grousset et al., 2020) והפכו למזיקים על רקע פעילות של האדם. מערכת הרבייה של מיני השבט Xyleborini היא ארנוטוקיה המכונה Haplo-diploidy, כלומר נקבות שאינן מופרות מטילות ביצים מהן יתפתחו זכרים בלבד. רוב האוכלוסייה הן נקבות. הזכרים חסרי כושר תעופה. הנקבות מזדווגות בעיקר עם אחיהן במערכת הגלריות עוד לפני שהן מגיחות מהעץ בו הן התפתחו. הנקבות עוזבות את העץ מופרות, ולכן הצורך בפרומון מין לתקשורת ארוכת טווח בין הזוויגים אינה נדרשת. ההצלחה האקולוגית של חיפושיות האמברוזיה קשורה ליכולתן לנצל את העצה כמצע, בשל מערכת המין האופיינית, ובעיקר על רקע יכולת הפטריות שהן נושאות להתפתח במספר גדול של מיני עצים מקבוצות שונות (Rabaglia et al., 2006). אימוץ הפטריות כמזון בלעדי וההתמחות במינים מסוימים

הביא לשגשוג של מינים בשבט Xyleborini. עם זאת, השגשוג התרחש בבתי הגידול הטרופיים המאופיינים בלחות וטמפרטורה גבוהים (Jordal et al., 2000). המעבר להתפתחות על פטריות התרחש באופן נפרד מספר פעמים בקבוצות חיפושיות קליפה שונות, ובעיקר על עצים רחבי עלים (Farrell et al., 2001). יש שונות מורפולוגית מעטה בין הבוגרים של מינים קרובים, ולעיתים רק שימוש בכלים מולקולאריים מאפשר להבחין ביניהם.

### מי הן הפטריות הסימביוטיות שנישאות על ידי חיפושיות האמברוזיה

חיפושיות האמברוזיה נושאות בדרך כלל מיני פטריות אל מיניים (anamorphic species) בעיקר מהסוגים *Ambrosiella* ו-*Raffaelea*, אך גם *Ophiostoma*, *Leptographium*, ו-*Fusarium* (Six 2012), שה"כ מוכרים 16 קווי התפתחות אבולוציוניים נפרדים של גידול פטריות ע"י חיפושיות אמברוזיה (O'Donnell et al., 2015; Aoki et al., 2019). הפטריות הסימביוטיות של רוב חיפושיות האמברוזיה אינן מסוגלות לפרק ליגנין, ולכן צורכות פחמימות פחות קשות-פירוק המאפיינות עצים במצב חולשה (Licht and Biedermann, 2012). בשונה מהפטריות המשמשות נמלים גוזרות עלים או טרמיטים, הגיוון בין מיני הפטריות הסימביוטיות של חיפושיות אמברוזיה הוא גדול מאד ושונה מאלה שהנמלים או הטרמיטים נושאים (Huang et al., 2019). עצת העץ הפונדקאי מאולחת בפטריות הסימביוטיות ע"י החיפושיות. אברי הנשיאה של הפטריות בגוף החיפושית מכונים המיקנגיה mycangia (ביחיד מיקגניום) מצויים בקבוצות שונות של חיפושיות אמברוזיה על אברים שונים, כמו מעל המנדיבולות בראש החיפושית, בפרק השני של החזה, או בכנפי החפייה. הנקבה נושאת במיקנגיום מספר מיני פטריות, הממשיכות להתפתח בתוכו תוך כשהן צורכות חומצות אמינו חופשיות שמספקת החיפושית (French and Roeper, 1973). בבוגרים הצעירים לאחר הגיחה מהגולם המיקנגיום ריק ושטוח, בנקבות הבוגרות בזמן ההתפזרות ותקיפת עצים חדשים המיקנגיום מנופח ומלא בפטריות, במהלך נבירת המחילות בעצה הנקבה משחררת את הפטריות והמיקנגיום הופך ריק ושטוח (Li et al., 2019). מעגל התפתחות של הפטריות הסימביוטיות כולל שתי פאזות, הפאזה הסימביוטית symbiotic phase כאשר הפטרייה תחת השליטה של החיפושית, ופאזת ההתפתחות בעצה aposymbiotic phase המתקיימת במינים רבים גם ללא נוכחות החיפושית.

### תקיפת עצים ע"י חיפושיות אמברוזיה והפגיעה בעץ הפונדקאי

ההופעה של חיפושיות אמברוזיה מחוללי מחלות בעצים חיוניים היא חדשה ומפתיעה. המעבר של חלק מהמינים מבית גידולם הטבעי לבתי גידולם חדשים מהווה סכנה ואתגר ממשקי לא פשוטים. במפגשים חדשים אלה בין חיפושית האמברוזיה לעץ, מדובר במין חיפושית הנחשב תמים או בלתי מזיק בבית גידולו הטבעי אשר נושא מין פטרייה שאף הוא מאופיין באופן כזה. מיני חיפושיות האמברוזיה הפולשים, בעיקר מהשבט Xyleborini, תוקפים בהצלחה עצים בריאים, או לכאורה בריאים, בבתי הגידול החדשים שלהם, עצי נוי, מטע ויער, ואינם מוכרים כאלימים בבתי הגידול הטבעיים שלהם. המפגשים החדשים הם לעיתים אלימים מאד והתוצאה היא תחלואה קשה ותמותה של העץ. בעשרים השנים האחרונות מספר המקרים של מפגשים אלימים שמחוללים מיני חיפושיות אמברוזיה הולך וגדל (Ploetz et al. 2013). עצים חיים המאוכלסים ע"י חיפושיות

אמברוזיה הם בד"כ כאלה הגדלים בתנאי עקה, כמו כשל מערכת השורשים בשל פגיעה מכאנית, הצפה, או מחסור במים, אך גם עצים שנטעו בבתי גידול שאינם מתאימים, שבירות, בעיות התאמה של כנה הרכב, ולעיתים נזקי פתוגנים, בעיקר במערכת השורשים או פגיעה ע"י מזיקים ראשוניים (Ranger et al., 2010). כך לדוגמה הפטרייה הסימביוטית *Raffaelea lauricola* הנישאת ע"י החיפושית *Xyleborus glabratus*, שבת גידולה הטבעיים הם במזרח אסיה, גורמת לתמותה מהירה של מיני עצים ממשפחת העריים (Lauraceae) בצפון אמריקה, בעיקר מיני הסוג *Persea*, אך עץ הקמפור בן אותה המשפחה, שבית גידול הטבעי מצוי המרחב התפוצה הטבעי של החיפושית, עמיד לפטרייה (Fraedrich et al., 2014). חיפושית האמברוזיה מהמין *Euwallacea perbrevis* היא מין מקומי בסרילנקה, וגורמת לנזקים קשים למטעי התה במקום, צמח התה הוא אינו מקומי שם, והפונדקאים המקוריים של החיפושית מבין הצמחייה הטבעית בסרילנקה אינם מוכרים (Walgama, 2012). דוגמה אחרת היא החיפושית *Megaplatypus mutates* (השייכת לתת משפחת חיפושיות האמברוזיה), בית גידולה הטבעי היא דרום אמריקה, והיא תוקפת בעוצמה רבה עצי קזוארינה (שמוצאה באוסטרליה) הנטועים בצ'ילי, או עצי צפצפה באיטליה (Alfaro et al., 2007). Hulcr and Dunn (2011) הציעו שלושה תנאים שבעקבותיהם תתרחש תקיפה של עצים ע"י מיני חיפושיות אמברוזיה פולשים: (א) פלישה לאזור חדש, (ב) היעדר היכולת להבחין בין הנדיפים של עץ בריא לעץ פגוע במיני עצים שאינם מוכרים לחיפושית, ו- (ג) יכולת של הפטרייה הסימביוטית להתגבר על עמידות העץ המותקף או לגרום להפעלה נרחבת של תגובת רגישות יתר (suicidal over-reaction hypersensitivity).

### חיפושיות אמברוזיה בישראל

בישראל מוכרים 38 מינים מתת משפחת חיפושיות הקליפה Scolytinae, מתוכם 7 מיני חיפושיות אמברוזיה, ובנוסף, שלושה מינים מתת משפחת חיפושיות האמברוזיה Platypodinae. מבין עשרה מיני חיפושיות האמברוזיה בישראל (טבלה 1) משתי תת המשפחות לפחות שמונה (ואולי כולם) הם מינים פולשים, בעוד שבין 32 מיני ה-Scolytinae שאינם חיפושיות אמברוזיה, רק מין אחד הוא פולש. המין הראשון מבין ה-Platypodinae, *T. solidus*, התגלה לראשונה בישראל ב-1973 בתל אביב (Halperin, 1976a), והראשון מבין ה-Scolytinae, *X. saxeseni*, נמצא כאן עוד בשנות ה-30 של המאה ה-20 (Bodenheimer, 1937). יש להניח שגם המינים הנדירים מקבוצה זו התאקלמו בישראל. כך לדוגמה המינים *X. monographus*, *X. saxeseni*, ו-*X. crassiusculus* נלכדו בשמורת אלון תבור (חורשת הארבעים) (Buse et al., 2013). תשעה מהמינים לא גורמים לנזק של ממש, וסביר שאכלוס עצים חיים היא תוצאה של חולשה מוקדמת של העץ ולא האכלוס הוא הגורם להתדרדרות במצבו של העץ. מיני עצים מסוימים רגישותם רבה יותר למין זה או אחר, המתבטא במשיכה חזקה למין עץ מסוים ורגישות לפטריות הסימביוטיות שהוא נושא. כמו האינטראקציה בין *T. solidus* למיני אלביציה *Albizia* spp. או *Euwallacea denticulus* הפוגע לעיתים בעצי חרוב. פגיעה קשה מחולל המין *Euwallacea fornicatus* שאודותיו יורחב בהמשך.

טבלה 1. מיני חיפושיות האמברוזיה המוכרים בישראל והפטריות הסימביוטיות המלוות אותן.

שכיחות ונזק בישראל	מוצא ופונדקאים	פטריות סימביוטיות עיקריות	מין החיפושית	תת משפחה
נדיר, ללא נזק	תת סהרה, מקומי? רחבי עלים	לא מוכרות	<i>*Euplatypus hintzi</i>	Platypodinae
נדיר, ללא נזק	דרום אמריקה, רחבי עלים	<i>Raffaelea</i> sp.	<i>Euplatypus parallelus</i>	
מזיק לאלביציה צהובה, לא שכיח	מזרח אסיה, רחבי עלים	לא מוכרות	<i>Treptoplatypus solidus</i>	
נזק קשה: אבוקדו (בעיקר האס), דולב, מיני אלון אקזוטיים, אדר מילני, ועוד	מזרח אסיה, רחבי עלים	<i>Fusarium euwallaceae</i> <i>Graphium euwallaceae</i> <i>Paracremonium pembeum</i>	<i>Euwallacea fornicatus</i>	Scolytinae
נזק קל, חרוב	ככל הנראה דרום מזרח אסיה, רחבי עלים	לא מוכרות	<i>Euwallacea denticulus</i>	
נדיר, ללא נזק	מרכז אירופה וצפון אמריקה, מיני משפחת האורניים	<i>Phialophoropsis ferruginea</i>	<i>Trypodendron lineatum</i>	
נדיר, ללא נזק	אזור הממוזג בחצי הכדור הצפוני, רחבי עלים ועצי מחט	<i>Ambrosiella sulphurea</i> <i>Fusicolla acetilerea</i>	<i>Xyleborinus saxeseni</i>	
נדיר, ללא נזק	האזורים הטרופיים של יבשת אמריקה, רחבי עלים	<i>Raffaelea</i> sp. <i>Ambrosiella</i> sp.	<i>Xyleborus affinis</i>	
נדיר, ללא נזק	ככל הנראה מערב אירופה ואזור הים התיכון	<i>Raffaelea montetyi</i>	<i>Xyleborus monographus</i>	
נדיר, ללא נזק	דרום מזרח אסיה, רחבי עלים	<i>Ambrosiella roeperi</i>	<i>Xylosandrus crassiusculus</i>	

\* לא ברור אם המוצא של הסוג הוא אפריקה או דרום אמריקה (Jordal, 2015).

**חיפושית האמברוזיה של האבוקדו והפטריות הסימביוטיות שהיא נושאת**

כעשרה מיני חיפושיות אמברוזיה נחשבים למינים בעלי חשיבות כלכלית רבה ברחבי העולם, מבניהם שלושה מינים מהסוג *Euwallacea*, חיפושית האמברוזיה של התה (*E. perbrevis*) (Tea shot hole borer), חיפושית האמברוזיה של אזור זרם הקורושיו (אזור צפון האוקיאנוס השקט) (*E. Kuroshio*) (Kuroshio shot hole borer) וחיפושית האמברוזיה של האבוקדו (*E. fornicatus*) (Polyphagous shot hole borer). כל השלושה הם מזיקים לעצים באזורי הפלישה שלהם או למיני עצים אקזוטיים שנטעו בבית גידולם הטבעי. כל השלושה, כמיני חיפושיות אמברוזיה רבים אחרים, תוקפים מספר רב של מיני עצים, יש חפיפה רבה ברשימות הפונדקאים של כל אחד מהם. חשוב לציין שעד לשנת 2016 כל שלושת המינים עדיין כונו בספרות המקצועית *Euwallacia fornicatus* או *Euwallacia near fornicatus* (Smith et al., 2019). הקושי להבחין בין שלושת המינים על פי מאפיינים מורפולוגיים נותר זמן רב, גם לאחר שהתבררו ההבדלים הברורים ביניהם באמצעות מאפיינים מולקולריים והעובדה שכל אחד מהם נושא מיני פטריות סימביוטיות נפרדים. הסוג *Euwallacea* כולל כ 56

מינים (Alonso-Zarazaga and Lyal, 2009); והם מיני חיפושיות האמברוזיה המגדלות מיני הסוג פוזריום (Hypocreales; Nectriaceae; *Fusarium*; ) כפטריות סימביוטיות, מינים אלה מהווים קבוצה מונופילקטית אחת המוגדרת כ *Ambrosia Fusarium Clade (AFC)* בקומפלקס המינים של *Fusarium solani*. ובנוסף, פטריות סימביוטיות אלה הן יוצאות דופן בכך שהן חלק מקבוצה של פטריות פתוגניות המחוללות נזקים בבית גידול טבעיים ומערכות חקלאיות (Kasson et al. 2013).

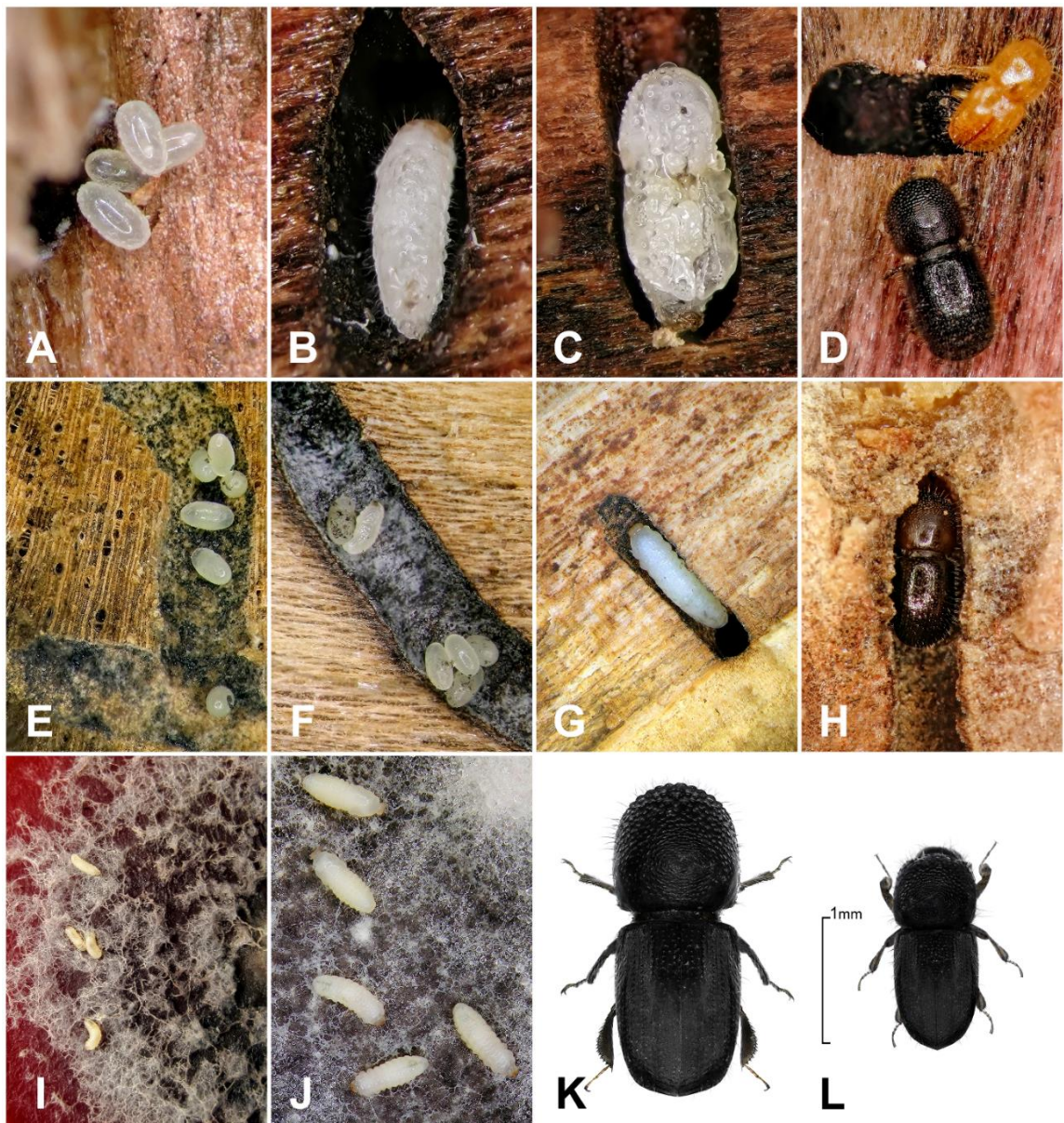
הגילוי הראשון של חיפושית האמברוזיה של האבוקדו *Euwallacia fornicatus* היה בישראל ב- 2009 בעצי אבוקדו בקיבוץ גליל ים, אך ללא ספק החיפושית התבססה בישראל כמה שנים מוקדם יותר. בארה"ב התגלתה החיפושית בקליפורניה ב- 2012, בעקבות הדיווחים מישראל, וגם שם הסתבר שהחיפושית הייתה במדינה לפחות עשור קודם (Eskalen et al. 2012). בדרום אפריקה התגלה הפגע ב- 2016 (Paap et al. 2018). מאוחר יותר נמצא שמרחב התפוצה הטבעי של חיפושית האמברוזיה של האבוקדו כולל את המרחב של צפון תאילנד, וייטנאם, סין וטאיוואן, ואזור אוקיאנווה (Stouthamer et al., 2017). החיפושית נושאת ומגדלת במערכת הגלריות שלושה מיני פטריות סימביוטיות, *Fusarium euwallaceae*, *Graphium euwallaceae* ו- *Paracremonium pembeum* (Freeman et al., 2013; Freeman et al., 2016; Lynch et al., 2016).

### **היבטים בביולוגיה והפעילות העונתית של חיפושית האמברוזיה של האבוקדו**

הזכרים מהווים 15-20% מאוכלוסיית הבוגרים, הם חסרי כנפיים ונותרים בד"כ בתוך מערכת המחילות שם הם מזדווגים. הנקבות מעופפות אל עץ הפונדקאי אליו הן נמשכות וחודרות דרך קליפה חיה לאזור העצה. החדירה עשויה להתרחש בכל חלקי הגזע וענפים מקטרים שונים, בהתאמה למין הפונדקאי. ההטלה מתחילה בשבוע השני לחדירה. הנקבה מטילה בממוצע ביצה אחת ליום וההטלה נמשכת כ- 10 ימים, אך בתנאים מיטביים היא מתארכת לחודש. משך תקופת הדגירה של הביצה הוא כ- 7 ימים. התפתחות שלוש דרגות זחל נמשכת 18-30 ימים בהתאמה לטמפרטורה. התפתחות הגולם נמשכת 7-9 ימים. הנקבה נמצאת קרוב לצאצאיה במהלך התפתחותם. על פי תצפיות במעבדה משך ההתפתחות ב-25°C נמשך כ- 60 ימים. תמונה 1 מציגה את דרגות ההתפתחות של החיפושית. החיפושית מקימה שלושה דורות בשנה במטע האבוקדו, שלושה גלי תעופה חופפים ששיאם באפריל, יוני וספטמבר-אוקטובר. לאחר שהגיוחו, הנקבות בוחרות את העצים לתקיפה על פי מגוון נדיפים של העץ שאמור להצביע על התאמת העץ להתפתחות הפטריות שהן נושאות. גם האינטראקציה בין הפטרייה הסימביוטית לעץ הפונדקאי גורמת לשחרור נדיפים המושכים את החיפושית (Hulcr et al., 2011). בדומה למיני חיפושיות אמברוזיה אחרים בבתי הגידול החדשים, גם חיפושית האמברוזיה של האבוקדו נמשכת ותוקפת מיני עצים שכלל לא יתאימו להתפתחותן (ראו סעיף 11). אתנול מהווה קירומון למיני חיפושיות אמברוזיה רבים אחרים (Ranger et al., 2018). אתנול נמצא ברקמות בריאות של העץ, אך חולשה או מחלה מעלה את ריכוזו באופן דרמטי (Kimmerer and Kozlowski, 1991; MacDonald and Kimmerer, 1982). עם זאת נראה שאין המשיכה הראשונית של חיפושית האמברוזיה של האבוקדו לאתנול, מצב המאפיין מיני חיפושיות אמברוזיה אחרים התוקפים עצים חיים (Rabaglia et al., 2019). אין כל ספק שחיפושית האמברוזיה של האבוקדו קוטלת בבתי הגידול החדשים



שלה עצים חיים (Mendel et al., 2017; Paap et al., 2018; Coleman et al., 2019). עם זאת, ההגדרה "עץ בריא" אינה פשוטה ונתונה למחלוקת בספרות המקצועית, בעיקר בשל העובדה שעצים הנראים לכאורה בריאים נחשפו קודם לגורם עקה (Grousset et al., 2020). Keler (1956) טבע את המונחים 'חרקים ראשוניים' ו'חרקים משניים', וקבע שחרקים ראשוניים הם "those which prefer completely healthy plants in full vigor". בעקבותיו Rudinsky (1962) הציע שחיפושיות קליפה ואמברוזיה הם בעיקרם מזיקים משניים. אחרים בעקבותיו הבחינו בין מינים ראשוניים ומשניים גם ממקרב שתי קבוצות אלה (Kuhnholz et al., 2001; Coleman et al., 2019). אין ספק שחיפושית האמברוזיה של האבוקדו נכללת בשתי הקבוצות, הנימוקים מופעים בתת הפרקים הבאים.

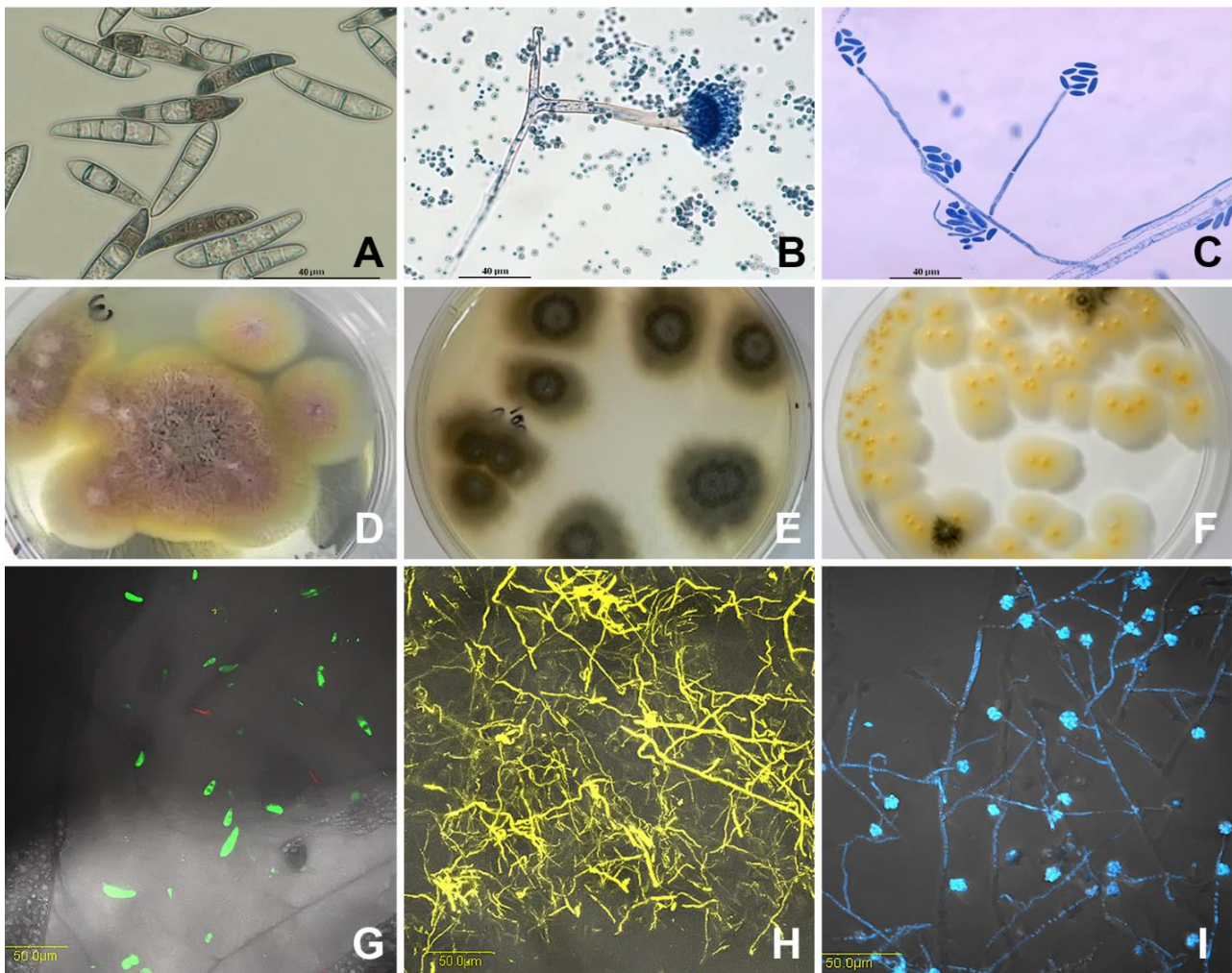


תמונה 1. דרגות ההתפתחות של חיפושית האמברוזיה של האבוקדו. A-D אבוקדו. A-ביצים לאחר חשיפה של הגלריה, B-זחל, C-גולם, D-בוגרת בשלה, ולמעלה זכר צעיר טרם התקשות הקוטיקולה, E-H עצת קיקיון, E-ביצים בגלריה, F-צבר ביצים וזחל לאחר הבקיעה המלחך את הפטרייה הגדלה על דופן הגלריה, G-זחל בגלריה, H-נקבה בוגרת נוברת את הגלריה. I-J-זחלים מלחכים את תפטיר הפוזריום הסימביוטי הגדל על מצע מזון PDA בצלחת פטרי, K-נקבה בוגרת בשלה, L-זכר בשלה.



## הפטירות הסימביוטיות של חיפושית האמברוזיה של האבוקדו

חיפושית האמברוזיה של האבוקדו נושאת כאמור שלושה מיני פטריות סימביוטיות, *Fusarium euwallaceae*, *Graphium euwallaceae* ו- *Paracemonium pembeum*, המכונים כאן פוזריום, גרפיום ו- אקרמוניום, בהתאמה. תמונה 2 מציגה התפטיר והנבגים של כל אחד משלושת מיני הפטריות המתפתחים בצלחות פטרי. כולם הם מינים חדשים למדע. כמות הפוזריום בחיפושיות הבשלות לגיחה (הניכרות בקוטיקולה כהה כמעט שחורה בהשוואה לצבע חום-כתום של הבוגרות הצעירות) לפני הגיחה גדולה בין פי 10 עד 100 מזו שבאלה הצעירות (Freeman et al. 2019). הבוגרת המגיחה נושאת במיקנגיה כמות זעירה של שני מיני הפטריות האחרות. בזמן החדירה לעצה הנקבה מאלחת את הגלריה בעיקר בפוזריום. הפוזריום אינו מתפשט מעבר ל 2-3 ס"מ מדופן הגלריה, במקרים נדירים הוא נמצא במרחק של 10 ס"מ.



תמונה 2. נבגים ותפטירים של שלושת מיני הפטריות הסימביוטיות. *Fusarium euwallaceae* (A) – נבגים, D- מושבות, G- נבגים זוהרים); *Graphium euwallaceae* (B) – נבגים, E- מושבות, H- תפטיר ונבגים זוהרים); *Paracemonium pembeum* (C) – נבגים, F- מושבות, I- תפטיר ונבגים זוהרים).

פטריית הפוזריום משרתת ארבע מטרות עיקריות: (1) החלשה של עמידות הרקמה כדי לפעול בתוך העץ החי, כלומר פטרייה זו היא למעשה הפתוגן במערכת, ותפקידה הראשוני במהלך החדירה של החיפושית הוא 'להתעמת' עם הרקמה הבריאה, (2) הפוזריום מהווה את מקור המזון הראשון של החיפושית (החיפושית אינה ניזונה מהעץ עצמו) ואת המזון הראשון של הזחלים הצעירים, (3) והוא זה המאפשר את השגשוג של שני מיני הפטריות האחרים על רקמת העצה שנחלשה או המתה. מעניין לציין שכל שלושת מיני הפטריות מתפתחים יחד בהצלחה על מצע מלאכותי ללא עיכוב או הפרעה ביניהם, (4) הפוזריום ככל הנראה משרה את יצירת הנדיפים הטיפוסיים המעצימים את המשיכה של הנקבות לעץ המותקף. הגרפיום מהווה את המזון העיקרי של הזחלים והבוגרים הצעירים, יתכן שללא הכנת רקמת העצה המאוכלסת ע"י הפוזריום יימנע שגשוג הגרפיום בגלריות ותימנע בשל כך התפתחות הזחלים. תפקידה של האקרמוניום אינו ברור. במחקר של המחברים נמצא שזחלי החיפושית משלימים את התפתחותם על המצע המלאכותי עליו גדלים הפוזריום או הגרפיום, אך לא על אקרמוניום. כל שלושת מיני הפטריות בודדו מענפי אבוקדו, קיקיון, אדר מילני ואלון ארך עוקצים.

בחנו את פאזת ההתפתחות בעצה (Aposymbiotic phase) של שלושת מיני הפטריות בעצי אבוקדו מהזנים האס ואטינגר, באלון ארך עוקצים וקיקיון, וזאת בשלושה אופנים: (1) בענפים חיים בהם האכלוס נכשל, כלומר התבצע ניסיון חדירה של החיפושית אך לא התקיימה הרבייה עצמה, (2) ענפים חיים לתוכם הזרקנו את הפטריות, כל אחד ממיני הפטריות בענפים נפרדים, (3) השוואה של נוכחות שלושת מיני הפטריות בענפים כחודש לאחר האכלוס המוצלח (נוכחות זחלים) מול ענפים יבשים שהגיחה מהם הסתיימה 6-12 חודשים קודם לכן (Freeman et al. 2019).

1) פטריית הפוזריום בודדה בכל דגימות העצה כבר ימים אחדים לאחר החדירה ובמהלך שנה שלמה לאחר החדירה הכושלת של החיפושית (הבדיקות לא התארכו מעבר לשנה). הגרפיום והאקרמוניום לא התגלו בימים הראשונים לאחר ניסיון החדירה הכושל, אבל התגלו 3-7 שבועות ו 1-4 שבועות, לאחר מכן, בהתאמה. בהמשך הדגימות שנמשכו שנה שני המינים האלה לא התגלו יותר.

2) אילוח הפטריות באופן מלאכותי לענפי הזנים האס ואטינגר, הראתה שבחודשים הראשונים לאחר ההזרקה לא ניכרים הבדלים גדולים בתגובת הפרשת הסוכר הטיפוסית (ראו תת פרק 10) מהכיבים שנוצרו בעקבות אילוח שלושת מיני הפטריות הסימביוטיות (ושני יישומי ביקורת שכללו, אילוח הפוזריום *Fusarium mangiferae* המחולל את מחלת עיוות התפרחות במנגו, והזרקת מים). בחלוף הזמן, ניכר שבכיבים שנוצרו בעקבות אילוח הפוזריום הסימביוטי נמשכה פעילות ניכרת של הפרשת הסוכר יותר מאשר הכיבים האחרים. מצב זה היה זהה בשני זני האבוקדו שנבחנו. ניכר ששני מיני הפוזריום שאולחו שורדים ברקמה החיה של ענפי האבוקדו ללא קושי, והם בודדו כמעט בכל הדגימות לאורך כל תקופת התצפיות שנמשכה כ- 25 חודשים. שני מיני הפטריות הסימביוטיות האחרים, הגרפיום והאקרמוניום למעשה נעלמים חודשיים לאחר האילוח, אם כי האקרמוניום נותר בחלק קטן מהדגימות תקופות ארוכות, אך בכמויות זעירות. תמונה דומה התקבלה גם באילוח באמצעות הזרקה לענפי אלון ארך עוקצים ולגזעי קיקיון. על פי רוב, שני מיני הפוזריום שרדו היטב ברקמה המאולחנת, ואילו הגרפיום שרד כחודשיים בלבד. גם במקרה זה נראה שהאקרמוניום שרד תקופה ארוכה, אם כי במידה פחותה לעין שיעור מזו של שני מיני הפוזריום.

3) בענפים יבשים שהגיחה מהם הסתיימה 6-12 חודשים קודם לכן, רק בדגימות בודדות התגלה הפוזריום ובכמויות זעירות, ואילו הגרפיום והאקרמוניום התגלו ברוב הדגימות ובכמות ניכרת.

לפיכך, המסקנה היא שהפוזריום הסימביוטי הוא למעשה הפתוגן במערכת, ותפקידו 'להתעמת' עם הרקמה הבריאה, פטרייה זו מצליחה לשרוד בעצת אבוקדו ובעצת מיני העצים האחרים שנבדקו. הגרפיום, שהיא המזון העיקרי של הזחלים והבוגרים הצעירים. לאחר הגיחה והתייבשות הענף, נרשמת דעיכה של הפוזריום שכל הנראה אינה שורדת היטב ברקמה המתה, לעומת מיני הפטריות הסימביוטיות האחרות המצליחות ככל הנראה לשרוד היטב על רקמה שהוחלשה ומתה גם לאחר גיחת החיפושיות. להשרדות זו יש ככל הנראה השלכה גם על תופעה אחרת חשובה והיא מעבר של חיפושיות האמברוזיה על מוצרי עץ בין מדינות והפצתן באזורים חדשים כמינים פולשים. כלומר, יתכן שיכולתן של הגרפיום והאקרמוניום לשרוד ברקמה המתה היא זו שמאפשרת לחיפושיות לשרוד מסע של משלוחי עצים מהמזרח הרחוק אל נמלי המערב, מסע שאורך שבועות רבים, ובסופו מגיעות החיפושיות ומתבססות בבתי הגידול החדשים. ההתאמה זו של גרפיום ואקרמוניום להתרבות ברקמה המתה מודגמת גם באמצעות יכולתן לגדול גם בטווח טמפרטורה של  $35-40^{\circ}\text{C}$ , בעוד שהפוזריום מפסיק להתפתח בטמפרטורה של  $35^{\circ}\text{C}$  (Freeman et al. 2019).

### **תסמיני הפגיעה והנזק הנגרמים ע"י חיפושית האמברוזיה של האבוקדו**

תמונה 3 מציגה את התסמינים השונים המאפיינים את הפגיעה בעצי אבוקדו. מבין שורה של תסמינים שלושה הם המאפיינים העיקריים את פגע האמברוזיה באבוקדו. הבולט ביותר היא פריצה סוכרים (7-carbon sugars), הפרשה הנראית כקצף לבן שהתגבש וכוללת בעיקר mannose ו-perseitol (Liu et al. 1999). הפרשת הסוכרים מופיעה 2-7 ימים לאחר החדירה הראשונית, ועוצמתה היא פועל יוצא של חיוניות הרקמה ובריאות העץ. בעצים חלשים, ובעיקר בענפים או בגזעים שנפגעו בעבר ע"י הפגע, ההתפרצות הסוכרית היא מעטה. התפרצות סוכרית ניכרת גם במקרה של פגיעה פיזית של ענפי האבוקדו (כמו חיגור). עם זאת, הכיב הנוצר כתוצאה מחדירת החיפושית הוא בעל צורה אופיינית. הפרשה עוצמתית של הסוכרים מעידה למעשה על מניעת האכלוס של החיפושית (תמונה 3B).

התסמין השני ניכר כשחושפים את העצה, ומאופיין בהכתמה של סיבי העצה בפסים בצבע חום-כתום, לעיתים מתמשכת למרחק של מטר ויותר ממקום החדירה של החיפושית. לעיתים חלק משטח העצה מוכתם, כשהנגיעות רבה, כל שטח העצה נצבע (תמונות 3I, 3J ו-3K). מיצוי של העצה המוכתמת הצביע על הימצאות שישה פלבנואידים בעיקר quercetin, naringenin, epicatechin ו-taxifolin (Freeman et al., 2018). יש להניח שנוכחות הפלבנואידים קשורה לפעילות של הפוזריום, חומרים אלה מוכרים (בין השאר) במהלכי העיכוב של צמחים כנגד פתוגנים (Galeotti et al. 2008). החמה של העצה אופיינית גם לפגעים אחרים, אם כי זו המושרת ע"י פגע האמברוזיה נבדלת בכך שהסות (הקליפה החיה) נותר בריא. ההחמה של העצה היא תסמין קבוע גם בתקיפה מוצלחת של מיני עצים אחרים ע"י החיפושית.



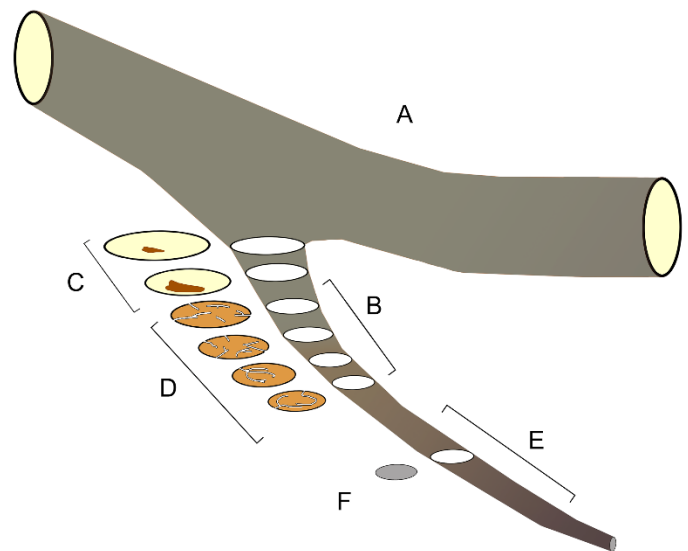


תמונה 3. תסמיני הפגיעה של חיפושית האמברוזיה של האבוקדו בעצי אבוקדו. A-אכלוס טיפוסי של החלק של הענף הסמוך לנקודת ההתפצלות, B- כיבים גדולים על ענפי אבוקדו המעידים על תגובת הגנה מוצלחת, C – כיבים קטנים המאפיינים חולשה של הרקמה והצלחת ההתבססות של החיפושית, D- תגובה אופיינית של הפרשה סוכרית זעירה בנקודות הגיחה של הבוגרים טרם התייבשות הענף, E- השוואה בין הפרשה סוכרית כתוצאה מחיגור (כיב ימני) וכיב טיפוסי הנגרם בעקבות חדירת החיפושית, F- חתך בבסיס ענף (זן פינקרטון) עם גלריות אופייניות של החיפושית, G- ענף שנשבר כתוצאה מחולשה פיזית שנגרה בעקבות נבירת הגלריות, H- אכלוס משני (כיבים קטנים) לצד אכלוס ראשוני (הכיב הגדול). I-K הכתמה המתפשטת לאורך סיבי העצה בענפי אבוקדו בהתאמה לכמות החדירות.

התסמין השלישי המאפיין את הפגיעה באבוקדו הוא התייבשות הענפים, בעיקר הדקים ואלו שבגודל ביניים, ורק לעיתים נדירות הבדים. התייבשות ענפים באבוקדו אינה אופיינית לפגע האמברוזיה לבדו. ענפים מתייבשים בשל שורה של גורמים, וביניהם גם מעורבות של פטריות הבוטרוסופריה. ראוי לציין שהחיפושית



אינה תוקפת ענפים הנגועים ע"י פטריות זרות (מבחינתה). השילוב של נבירת הגלריות והימצאות הפוזריום משבשת את מעבר המים ומחוללת את ההתייבשות הטיפוסית של תמותה לאחור. האכלוס האופייני של עץ האבוקדו ע"י חיפושית האמברוזיה ניכר, על פי רוב, בבסיסי הענפים (איור 1, תמונה 3A, -ו- 3F). באבוקדו, החיפושית נוטה לתקוף ואף מצליחה יותר ליצור גלריות רבייה בענפים דקים יחסית. האכלוס בבסיס הענף מאפשר לפטריות ליהנות משטף חומרי הזנה ומים שמקורם בענף הראשי. התפתחות הגלריות והרחבת השטח בו מתפתחת פטריית הפוזריום גורמים ליצירת מחסום המשבש את זרימת המים לחלקי הענף הרחוקים, מעבר לאזור הגלריות. כתוצאה מכך מתייבשים חלקיו הרחוקים של הענף. תופעה זו ניכרת לעיתים גם בענפים עבים יחסית. אנו מעריכים שפגיעה בענפים עבים כרוכה בניסיונות התקפה חוזרים ונשנים או בחולשה מסוימת של הענף עצמו שאינו מסוגל עוד להגיב לניסיונות האכלוס של החיפושית (Mendel et al., 2017). תהליך האכלוס מתחיל במקרים רבים בהתקפות סרק של החיפושית, וכרוך ככל הנראה, באילוח של פוזריום בלבד, ללא משמעות רבה של שני מיני הפטריות הסימביוטיות האחרים. פרק הזמן שעובר משלב ההתקפה הראשון על הענף ועד גיחת הצאצאים הראשונה עשוי להימשך אף שנתיים כשנתיים. תיאור זה מדגיש את החשיבות של טיפול בכיבים וגיזום ענפים המראים סימני פגיעה אופייניים.

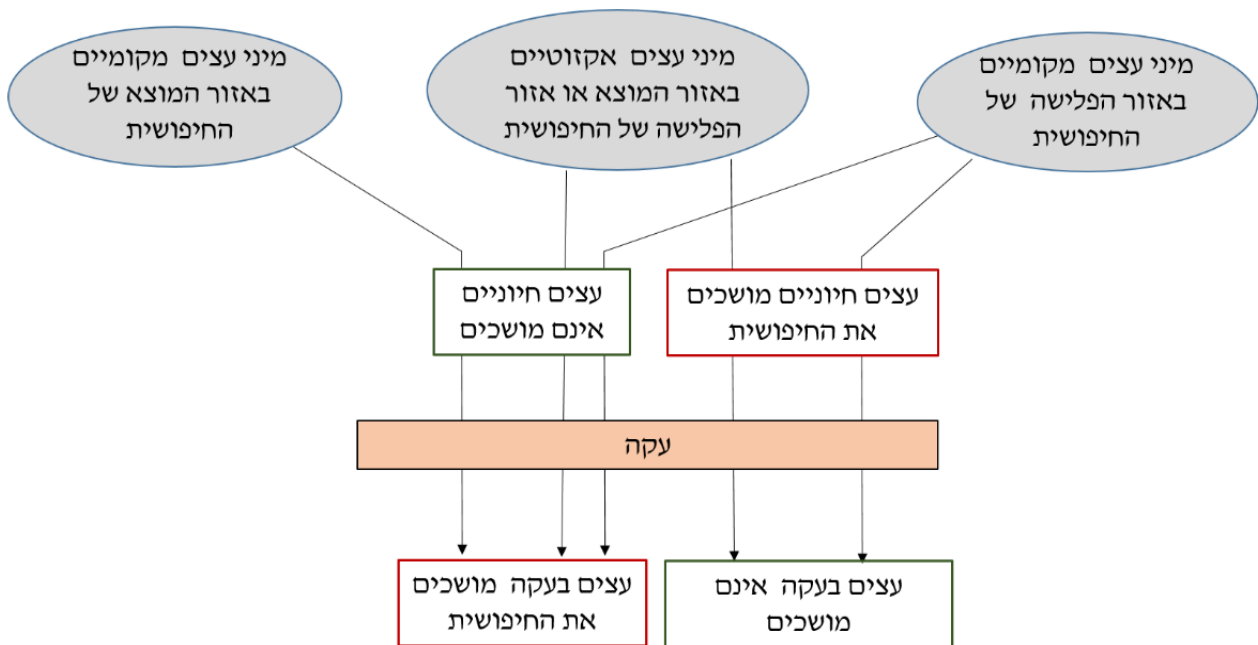


איור 1. סכמה של אכלוס ענף אבוקדו ע"י חיפושית האמברוזיה *Euwallacea fornicatus*. A. ענף בריא, B. קטע מאוכלס של ענף פגוע. C. חתכים בקטע החי של הענף, עם ההכתמה הטיפוסית. D. חתכים בקטע המאוכלס של הענף עם גלריות פעילות של החיפושית. E. קטע יבש שאינו מכולס. F. חתך אופייני בקטע E.

הפגיעה המכאנית שנגרמת ע"י נבירת החיפושית נדרשת, אך כשלעצמה אינה מספיקה לביטוי מלא של תגובת העץ ונדרשת עם המעורבות של הגורם הפתוגני (Maffei et al., 2007). התגובה של מיני עצים שונים להתקפה של החיפושית אופיינית לתגובת ההגנה הטיפוסית של העץ המוגברת בשל פעילות הפוזריום. לדוגמא, עצי אפרסמון מגיבים בהפרשת גומי צמיג שחור, עצי דולב ואלון מגיבים בזיבה גומי נוזלית שקופה. גם דפוס האכלוס שונה במיני עצים שונים, כך בעצי אלון, דולב או אדר, התקפה והאכלוס המוצלח מתרכזים בגזע והבדים ולא בענפים הדקים כמו באבוקדו. גם במקרים אלה הכשל נגרם כתוצאה השיבוש מעבר המים בגזע והענפים. הנזק לעץ הוא כמותי, כלומר נדרשות חדירות מוצלחות רבות של החיפושית על מנת לערער את בריאותו את העץ או הענף המאוכלס.

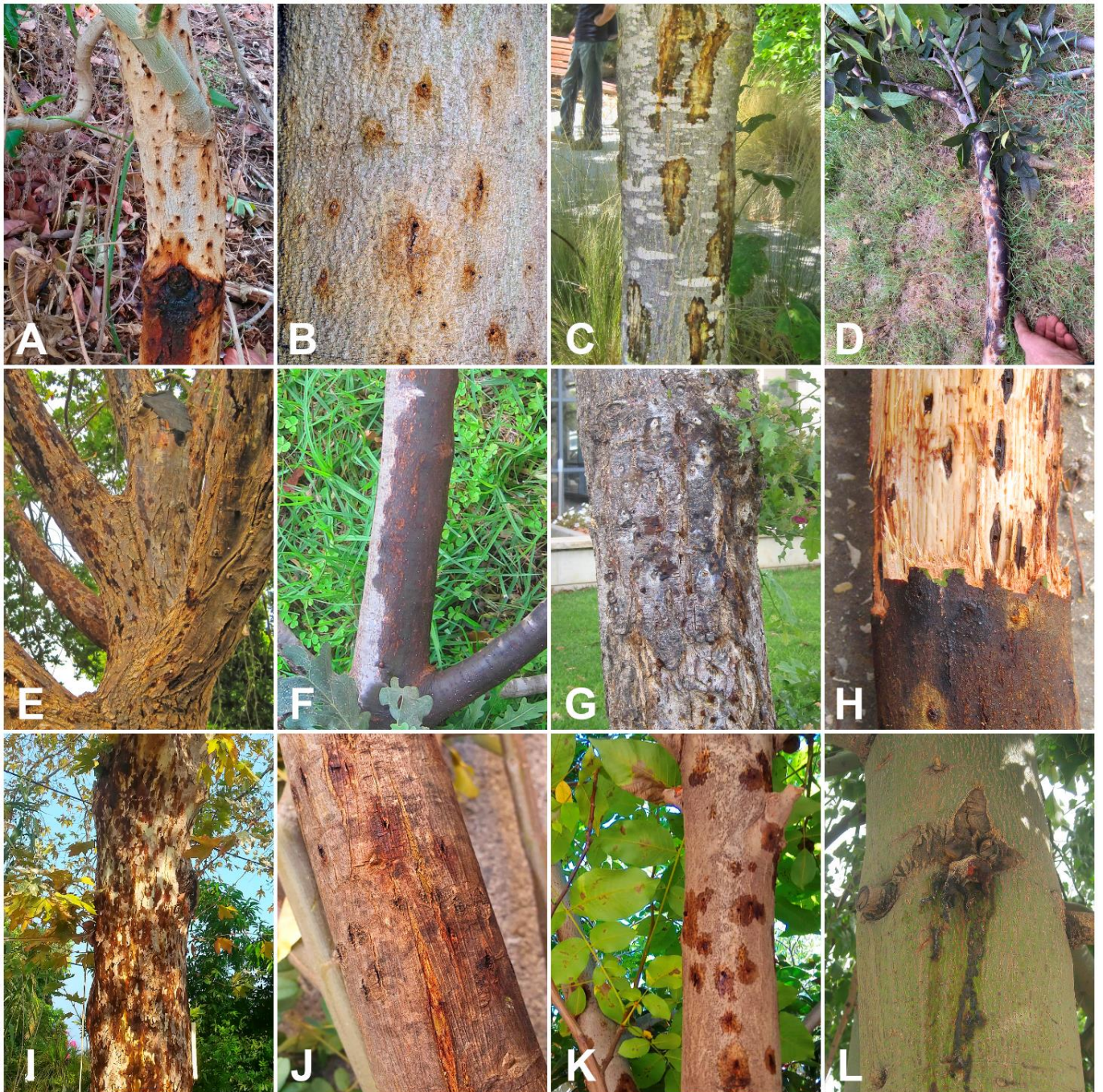
## טווח הפונדקאים של חיפושיות האמברוזיה והגורמים המשפיעים

מינים רבים של חיפושיות אמברוזיה בשבט *Xyleborini* מאופיינים במספר גדול ומגוון של מיני עצים פונדקאים. בחינה של טווח העצים הפונדקאים של חיפושית האמברוזיה של האבוקדו בישראל וקליפורניה מצביע על כך שבשני האזורים מינים מקומיים ואקזוטיים נתקפים. עם זאת בקליפורניה יותר מיני עצים מקומיים מומתים ע"י החיפושית בישראל המצב הוא הפוך (Mendel et al., 2021). עצים מסוגים אחדים הם רגישים במיוחד בשני האזורים (Mendel et al. 2021) אך כך גם בסין (Li et al., 2015) ובדרום אפריקה (Paap et al., 2018). כמה מיני *Xyleborini* כמו חיפושית האמברוזיה של האבוקדו, מגיבים לנדיפים שנוצרו כתוצאה מפעילות הפטריות הסימביוטיות (Hulcr et al., 2011) ולנדיפי עץ פונדקאי אחרים (Martini et al., 2017) (אך לא לאתנול, ראו תת פרק 8). בבתי הגידול החדשים אליהם פלשו חיפושיות האמברוזיה משיכה לנדיפי הצמח לעיתים מטעה וגורמת לחיפושיות לתקוף מיני עצים שאינם מתאימים לרביית החיפושיות (Kendra et al., 2011; Mendel et al., 2017). חיפושית האמברוזיה של האבוקדו נמשכת למינים עצים בריאים כשהם בריאים לחלוטין, כמו אבוקדו, קיקיון, או מיני אדר, בהם מתקיימת הרבייה, למיני עצים כמו אפרסמון, או כוריזיה שאינם מתאימים לרבייה. החיפושית נמשכת לעצים אחרים כשהם מצב של חולשה קשה, או לעצים שהותקפו לא מכבר ע"י החיפושית שהתקפות הקודמות כשלו. תמונה 4 מציגה את תסמיני התגובה החיצוניים של מיני עצים המתאימים לרביית החיפושית, ואילו תמונה 5 מציגה את סימני התגובה להתקפת החיפושית של מיני עצים שאינם מתאימים לרבייתה. איור 2 מציג מודל מתאר את האפשרויות השונות.



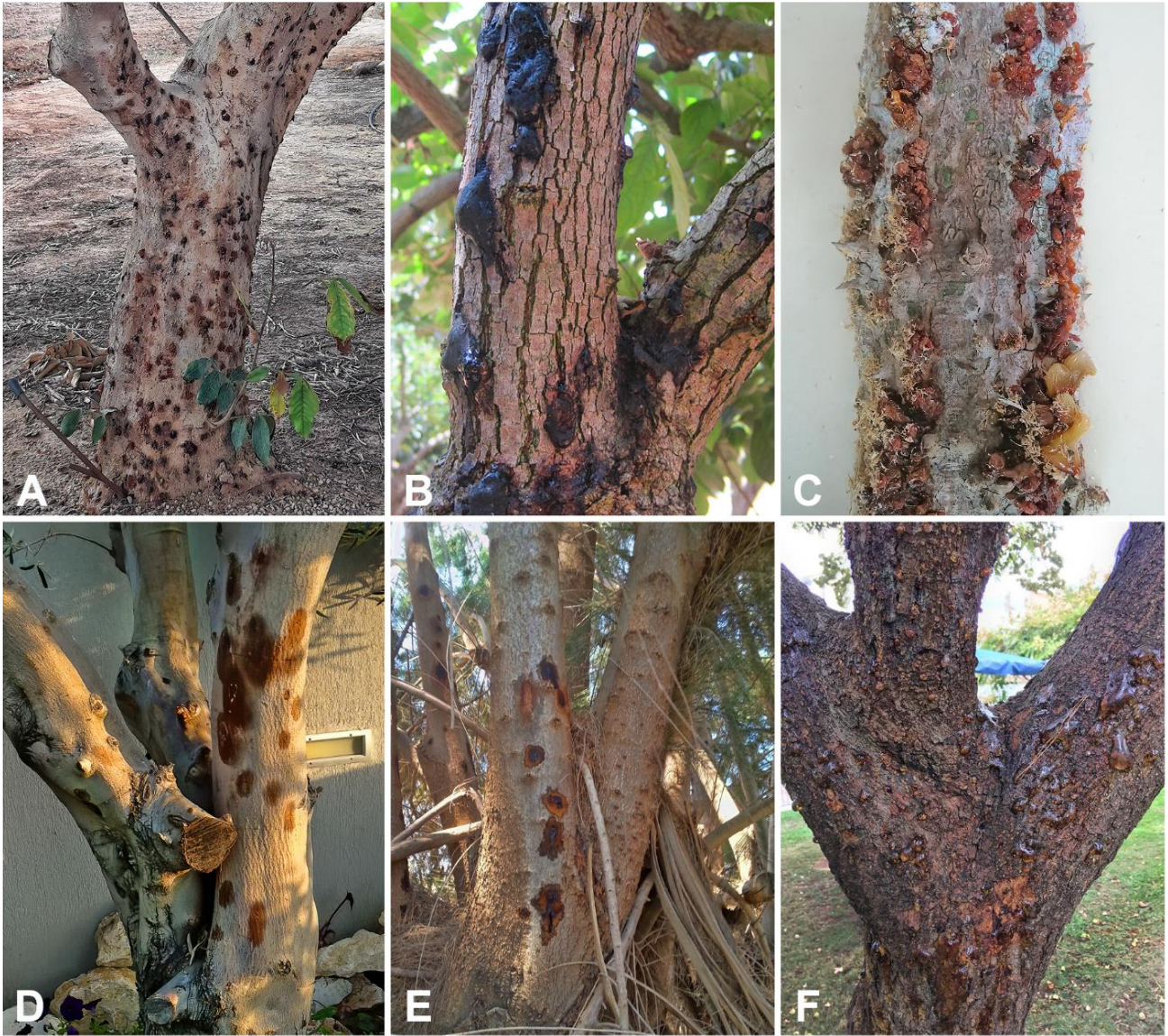
איור 2. מודל המתאר את דפוס המשיכה של חיפושית האמברוזיה של האבוקדו לעצים פונדקאים בהתאמה לבית הגידול.





תמונה 4. תסמיני הפגיעה חיצונית של חיפושית האמברוזיה של האבוקדו במינים שונים של עצים המתאימים לרביית החיפושית. A-קיקיון *Ricinus communis*, B- מבט מקרוב על כיבים בקיקיון, C- כתי "מים" אופייניים אדר מילני *Acer negundo*, D- כיבים טיפוסיים בפקאן *Carya illinoensis*, E - H אלון ארך עוקצים *Quercus pedunculifolia* - כיבים רבים על ענפים, F- סימני "מים" המעידים על אכלוס, G- תצורת קליפה בעץ שהתנוון כתוצאה מהאכלוס ע"י החיפושית, H- הסרת הסות וחשיפת הכיבים האופייניים, I- תגובה חריפה של דולב מזרחי *Platanus orientalis* כתוצאה מאכלוס צפוף של החיפושית, J - כיבים בענף של מכנף נאה, K- כיבים בגזע של אגוז מלך *Juglans regia*, L- תגובה כתוצאה של חדירת החיפושית בברכיכטון הסלעים *Brachychiton populneum*.





תמונה 5. תסמיני הפגיעה חיצונית של חיפושית האמברוזיה של האבוקדו במינים שונים של עצים שאינם מתאימים לרביית החיפושית. A -שעועית הגלידה *Inga edulis*, B -אפרסמון *Diospyros kaki*, C -כוריזה *Chorisia speciosa*, D -זית *Olea europaea*, E -קזוארינה *Casuarina glauca*, F - הפרשת גומי חזקה בפנסית *Koelreuteria bipinnata*.

טווח מיני העצים הפונדקאים של חיפושית האמברוזיה של האבוקדו נבחן במקביל בישראל ובקליפורניה. הסקר כלל 602 מיני עצים ומינים רבים משותפים, רובם אקזוטיים. הוגדרו שלוש קטגוריות של עצים בהתאמה להתנהגות החיפושית:

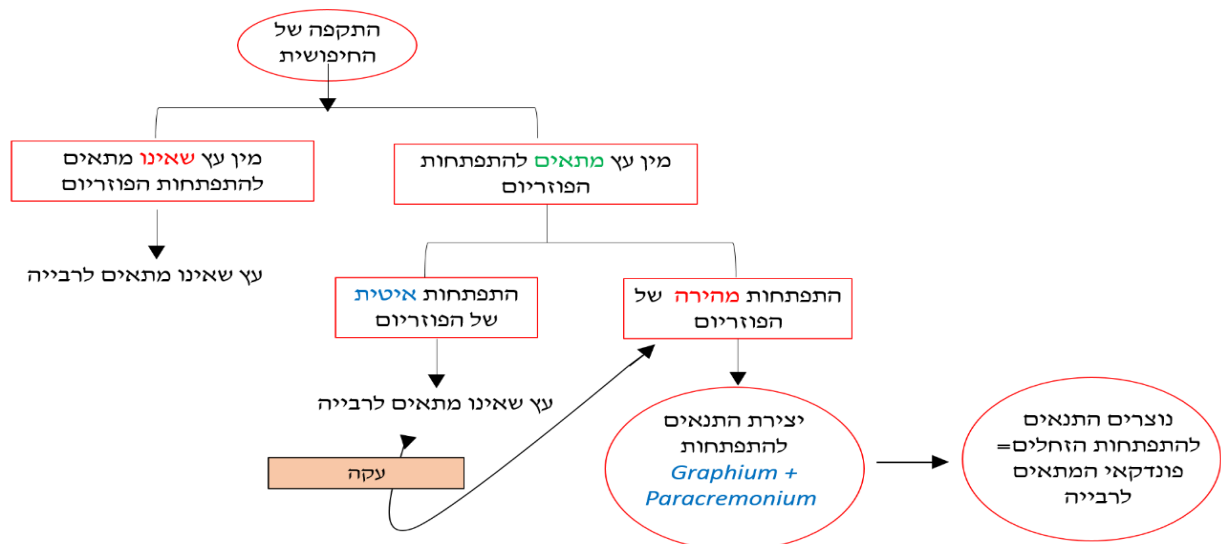
מין עץ מתאים לרבייה: כאשר נמצאו דרגות התפתחות צעירות של החיפושית בגלריות והשלמת מחזור ההתפתחות. עצים מקבוצה זו היוו רק 13.9% מכלל מיני העצים נבחנו.

מין עץ שנתקף אך אינו מתאים לרבייה: נצפו חורי חדירה וכיבים טיפוסיים, בד"כ בודד הפוזריום האופייני, אך לא נמצאו דרגות התפתחות צעירות של החיפושית בגלריות. עצים מקבוצה זו היוו 55.9% מכלל מיני העצים שנבחנו.

מין עץ שאינו נתקף: כאשר לא נצפו כיבים טיפוסיים או חורי חדירה והעץ הנבדק נמצא בשכנות לעצים שנתקפו. עצים מקבוצה זו היוו 30.2% מכלל מיני העצים נבחנו.

לא נמצא קשר הדוק בין הקרבה הגנטית של העצים לבין יכולתם לשמש פונדקאים מתאימים לרבייה של החיפושית. אמנם העצים שנבחנו מייצגים 315 סוגים ב 85 משפחות, מספר המינים בכל משפחה או סוג היה שונה מאד, ולכן לניתוח הקשר בין הקבוצה הסיסטמטית של העצים לבין רגישותם לחיפושית נבחנו רק את אותם הסוגים הבוטניים הכוללים לפחות 10 מינים, ומשפחות המייצגות ע"י לפחות 20 מיני עצים. ניתוח זה הראה שמבין 10 הסוגים שנבחנו אדר, אלון ושיטה כללו את אחוז המינים המתאימים לרבייה הגבוה ביותר, ואילו בסוג אקליפטוס לא התגלה אף לא מין אחד מתאים. תמונה דומה התקבלה בבחינת המשפחות. במשפחות האשוריים (Fagaceae) המגנוליים (Magnoliaceae) והחלמיתיים (Malvaceae), 90% ממיני העצים מותקפים, מבין מינים שנבחנו במשפחת ההדסיים (Myrtaceae) רק 25.6% נתקפו. חשוב לציין את השונות ברגישות בתוך הסוגים. כך לדוגמא שבעה מבין 21 סוגי העצים שנבחנו ומיוצגים ע"י לפחות 5 מינים, כללו עצים בכל שלושת הקטגוריות. השונות הגדולה נצפתה אף בין זני האבוקדו שחלקים רגישים מאד, כמו האס, ואחרים כמעט ואינם נפגעים, כמו אטינגר.

לא מעט מיני עצים מותקפים כשהם חיוניים ומשמשים לרבייה מוצלחת של החיפושית. מבין המינים הבולטים הנחשבים רגישים מאד נמצא אדר מילני, אלון ארך עוקצים ומיני דולב. יחד עם זאת, מבין העצים שנמצאו מתאימים לרביית החיפושית, יש גם רבים כאלה, שהותקפו בהצלחה רק לאחר חולשה בשל גורם ראשוני אחר, כמו במקרה של אלון תבור או אלון מצוי שכעצים חיוניים הם עמידים מאד להתקפת החיפושית. מכאן מיני עצים רבים שהותקפו והחיפושית לא הצליחה להתרבות בהם, אולי יתאימו לרבייה בעקבות חולשה. איור 3 מדגים מודל תאורטי המסביר מה הם התנאים בהם יתאים מין עץ מסוים לרבייה של חיפושית. ההשערה הנגזרת מהמודל היא שהצלחת הרבייה היא פועל יוצא של שגשוג הפוזריום הסימביוטי שנושאת החיפושית. כך ישנם מיני עצים, כמו אדר מילני בהם הפוזריום מתגבר ללא קושי על עמידות הרקמה בעצים חיים, ומקרים אחרים שרק חולשה של הרקמה תאפשר את שגשוגו (Mendel et al., 2021).



איור 3. מודל תיאורטי המסביר מהם התנאים בהם עץ מותקף ע"י חיפושית האמברוזיה של האבוקדו עשוי להיות מתאים לרבייה: התנאי לרבייה הוא שגשוג הפטרייה הסימביוטית *Fusarium euwallaceae*.

## העברת פטריות פתוגניות (שאינן סימביוטיות) ע"י חיפושיות אמברוזיה

חיפושיות אמברוזיה נושאות מיקרוארגניזמים שונים, בעיקר פטריות וחיידקים, חלקים ספציפיים ורבים אחרים נאספו ממצע ההתפתחות של החיפושיות ע"י הנקבות העוזבות את העץ בו הן התפתחו (Hulcr et al., 2012; Rassati et al., 2019). לעיתים נאספות פטריות סימביוטיות השייכות למיני חיפושיות אמברוזיה אחרות (Carrillo et al., 2014). שפע מיני המיקרוארגניזמים מעוברים לעצים החדשים המותקפים. משתני בית הגידול קובעים למעשה את הרכב המיקרוביום microbiome (Barra-Juarez et al., 2018). יש להניח, במידה רבה של בטחון, שלא מעט פתוגנים עלולים לעבור מעצים חלשים או מתים מהם הגיחו החיפושיות אל עצים חיים. במהלך התקיפה חיפושית האמברוזיה פוצעת את העץ ויוצרת את התנאים הנוחים להתבססות של פתוגן המוחדר במהלך הפציעה. המידע על תחלואה הנגרמת ע"י חיפושיות אמברוזיה בשל רכישת פטריות "זרות" מבית הגידול הוא מועט. בישראל, נצפה נזק לעצים שאינם פונדקאים מתאימים לרביית חיפושית האמברוזיה של האבוקדו והותקפו ע"י החיפושית. כך לדוגמה, תיעדו המחברים (מידע שלא פורסם) נזק קשה לעצי צפצפה מכסיפה *Populus alba* כתוצאה מהתקפה של חיפושית האמברוזיה של האבוקדו. צפצפה מכסיפה אינה מתאימה להתפתחות החיפושית, אך ניסיונות האכלוס של החיפושית הביאו להתנוונות העץ. נזק כזה נגרם כאשר העץ המותקף גדל בשכנות לעץ מתאים לרבייה של החיפושית.

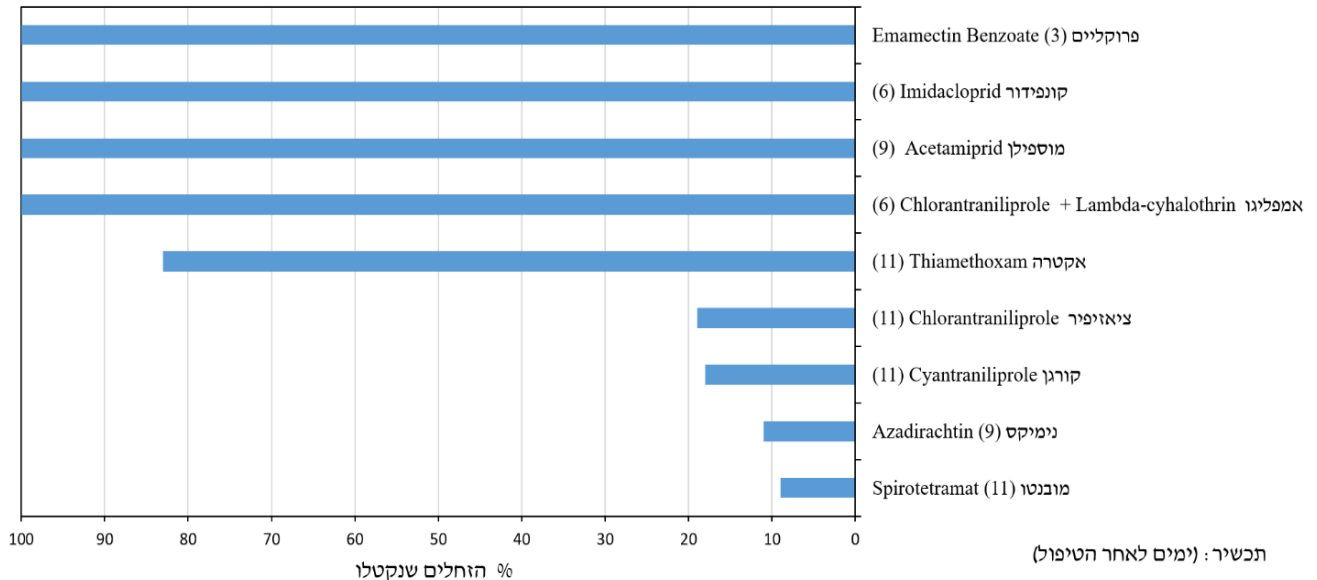
## ממשק ההדברה של חיפושית האמברוזיה של האבוקדו והפוזריום הסימביוטי

כמו במקרים רבים אחרים של גורמי מחלה הנשאים ע"י חרקים, ממשק ההדברה מכוון כנגד הנשא - החיפושית או הפתוגן - הפוזריום סימביוטי (או כנגד שניהם יחד). ממשק מניעה והדברה של חיפושית האמברוזיה במטעי האבוקדו, הגידול החקלאי היחיד הנפגע ע"י הנגע, מחייב גישה שונה מזו שנדרשת ליישום בשטחי הנוי. בחינה של השימוש בלכידה המונית של החיפושיות אינה יעילה, ככל הנראה בשל המשיכה החלשה לפיתיונות המסחריים בהשוואה עוצמת המשיכה של העצים המאוכלסים. בשל ההימנעות המבורכת בשימוש בתכשירי הדברה חריפים במטעי האבוקדו בישראל, והמגבלה הכלכלית ליישם תכשירים סיסטמיים, גם כאלה הנחשבים ידידותיים לסביבה, באמצעות הזרקה לגזע, ההדברה הכימית של החיפושית אינה אפשרות מעשית. כיום, הגישה המיטבית להתמודד עם הנגע במטעי האבוקדו היא שמירה על סניטציה יעילה של המטע, תוך הסרת קטעי צמרת מאוכלסים בחיפושית.

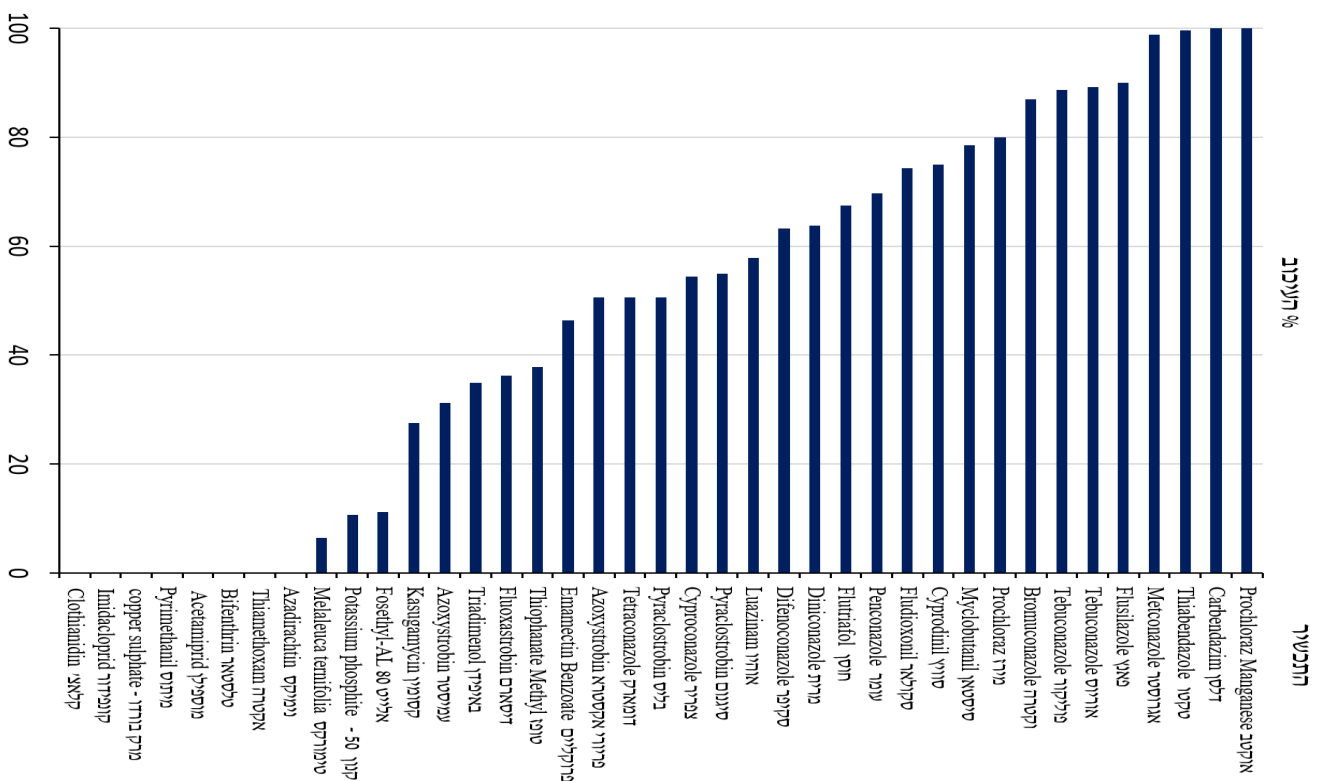
אמצעי ההדברה הכימית הנ"ל אפשריים להדברת הנגע בעצי נוי. המחברים בחנו תשעה קוטלי חרקים סיסטמיים מסחריים כנגד זחלי החיפושית המתפתחים במעבדה על תפטיר הפוזריום הסימביוטי. כמה מהתכשירים שנבחנו (איור 4 - בחינת תכשירים). חלקם הראו יעילות קטילה גבוהה, פרוקליים Emamectin Benzoate, קונפידור Imidacloprid ו- קורגן Cyantraniliprole. כל השלושה הם תכשירים סיסטמיים. נבחנו גם השפעת 39 תכשירים על עיכוב התפתחות הפוזריום הסימביוטי, רובם קוטלי פטריות, אך גם תשעה קוטלי חרקים (איור 5 - בחינת תכשירים). שמונה התכשירים המצטיינים (כולם קוטלי פטריות מובהקים) בבדיקת המעבדה היו אוקטב Prochloraz Manganese, דלסן Carbendazim, טקטו Thiabendazole, אגרוסטר Metconazole, פאנץ Flusilazole, אוריוס ו-פוליקור Tebuconazole ו- וקטרה Bromuconazole. מעניין לציין שפרוקליים גם עיכב ב- 50% את התפתחות הפוזריום. בקליפורניה נמצא הזרקה לגזע של Emamectin



Benzoate בשילוב עם קוטל הפטריות Propiconazole הפחיתה באופן חד את אכלוס עצי דולב בחיפושית ומנעו במידה רבה אכלוס של החיפושיות בעצים בריאים (Grosman et al., 2019). יש להניח שהתכשירים הסיסטמיים לא יועילו הרבה בעצים המאוכלסים בכבדות ע"י החיפושית, היות וזרימת המים העצה הנגועה משובשת וכך גם נמנעת הגעת התכשיר למקום הימצאות החיפושיות והפטריות הסימביוטיות.



איור 4. בחינה של תשעה קוטלי חרקים סיסטמיים מסחריים בריכוז של 10 ppm כנגד זחלי החיפושית המתפתחים במעבדה על תפטיר הפוזריום הסימביוטי.



איור 5. בחינה של 39 תכשירי פונגיצידיים בריכוז של 10 ppm על עיכוב התפתחות הפוזריום הסימביוטי הגדל בצלחות פטרי.

## סיכום ומסקנות

חיפושיות האמברוזיה והפטרויות שהן נושאות, בעיקר כמינים פולשים, מחוללות תחלואה קשה למיני עצים שונים. הנזק הוא על פי רוב פועל יוצא של הפציעה של העץ במהלך החדירה ופציעת העצה ע"י החיפושית, ואילוח העצה בפטריות הסימביוטיות של החיפושיות. לעיתים הפגיעה נגרמת ע"י הפטריות הסימביוטיות הפועלות כפתוגנים אלימים, או בשל אילוח העץ המותקף במיני פטריות שנאספו מהסביבה, והפציעה מאפשרת להן להתבסס בעץ המאולח. בישראל מוכרים עשרה מיני חיפושיות אמברוזיה ורק אחד המינים, חיפושית האמברוזיה של האבוקדו, הוא מזיק קשה הגורם לנזקים במטעי האבוקדו, אך אלים במיוחד כלפי חלק מעצי הנוי. שפע מיני חיפושיות האמברוזיה ביערות הטרופיים והסובטרופיים מצביע גם על פוטנציאל הנזק הקשה שעלול להיגרם אם יפלו לישראל מינים חדשים מקבוצה זו, ואיתן מינים חדשים של פטריות סימביוטיות שמידת אלימותן כלפי מיני העצים בישראל קשה לחיזוי. היות לחיפושיות אמברוזיה אין אויבים טבעיים יעילים, ההתמודדות עם מיני קבוצה זו היא קשה, בעיקר בשל הקושי להתמודד עם האורגניזמים האחראיים לנזק כשהם בעומק העצה.

## הבעת תודה

המחברים מבקשים להודות ליונתן מעוז למגדלי אבוקדו באזורים שונים בארץ, לגננים ואנשי הגן הבוטני בגבעת רם, לחברי צוות המחקר במנהל המחקר החקלאי – מכון וולקני, טכנאים וסטודנטים, לשותפים המחקר מקליפורניה, לאנשי המדור לבריאות היער בקק"ל ולאנשי חברות ההדברה, על תרומתם החשובה לביצוע המחקר במעבדה ובשדה.

## ספרות מצוטטת

- Abe, T., Bignell, D. E. and Higashi, M (2000) Termites: Evolution, Sociality, Symbioses and Ecology. Kluwer Academic, Dordrecht, The Netherlands.
- Alfaro, R., Humble, L., Gonzalez, P., Villaverde, R. and Allegro, G. (2007) The threat of the ambrosia beetle *Megaplatypus mutatus* (Chapuis) (= *Platypus mutatus* Chapuis) to world poplar resources. *Forestry* 80, 471-479. doi: 10.1093/forestry/cpm029
- Alonso-Zarazaga, M. A. and Lyala, C. H. C. (2009) Catalogue of family and genus group names in Scolytinae and Platypodinae with nomenclatural remarks (Coleoptera: Curculionidae). *Zootaxa* 2258:134 pp.; ISBN 978-1-86977-408-0 (Online edition) .
- Aoki, T., Smith, J. A., Kasson, M. T., Freeman, S., Geiser, D. M., Geering A. D. W. and O'Donnell, K. (2019) Three novel Ambrosia Fusarium Clade species producing clavate macroconidia known (*F. floridanum* and *F. obliquiseptatum*) or predicted (*F. tuaranense*) to be farmed by Euwallacea spp. (Coleoptera: Scolytinae) on woody hosts, *Mycologia*. ISSN: 0027-5514 (Print) 1557-2536 (Online): <https://doi.org/10.1080/00275514.2019.1647074>



- Barra-Juarez, L.A., Desgarenes, D., Vázquez-Rosas-Landa, M., Villafan, E., Alonso-Sánchez, A., Ferrera-Rodríguez, O., Moya, A., Carrillo, D., Cruz, L., Carrión, G., López-Buenfil, A., García-Avila, C., Ibarra-Laclette, E. and Lamelas, A. (2018) Impact of rearing conditions on the ambrosia beetle's microbiome. *Life*. 8(4):63. <https://doi.org/10.3390/life8040063>
- Bodenheimer, F. S. (1937) *Prodromus Faunae Palaestinae*. Essai sur les éléments zoogéographiques et historiques du Sud-Quest de sous-règne Paléarctique. Mémoires présentés a l'Institut d'égypte, 43: 1–286.
- Buse, J., Assmann, T., Friedman, A. L. L., Rittner O. and Pavlicek, T. (2013) Wood-inhabiting beetles (Coleoptera) associated with oaks in a global biodiversity hotspot: a case study and checklist for Israel. *The Royal Entomological Society, Insect Conservation and Diversity*, 6: 687–703.
- Carrillo, D. et al. (2014) Lateral transfer of a phytopathogenic symbiont among native and exotic ambrosia beetles. *Plant Pathol.* 63: 54–62.
- Coleman, T., Poloni, A., Chen, Y., Thu, P., Li, Q., Sun, J. et al. (2019) Hardwood injury and mortality associated with two shot hole borers, *Euwallacea* spp., in the invaded region of southern California, USA, and the native region of Southeast Asia. *Ann. For. Sci.* 76: 61. doi: 10.1007/s13595-019-0847-6
- Eigenbrode, S. D., Bosque-Perez, N. A. and Davis T. S. (2018) Insect-borne plant pathogens and their vectors: ecology, evolution, and complex interactions. *Annu. Rev. Entomol.* 63:169–91 .
- Eskalen, A., Gonzalez, A., Wang, D., Twizeyimana, M, Mayorquin, J. and Lynch, S. (2012) First report of a *Fusarium* sp. and its vector tea shot hole borer (*Euwallacea fornicatus*) causing Fusarium dieback on avocado in California. *Plant Dis.* 96: 1070.
- Fraedrich, S., Harrington, T. and Best, G. (2014) *Xyleborus glabratus* attacks and systemic colonization by *Raffaelea lauricola* associated with dieback of *Cinnamomum camphora* in the southeastern United States. *Forest Pathol.* 45: 60-70. doi: 10.1111/efp.12124.
- Freeman, S., Sharon, M., Maymon, M., Mendel, Z., Protasov, A., Aoki, T., Eskalen, A. and O'Donnell, K. (2013) *Fusarium euwallaceae* sp. nov.—a symbiotic fungus of *Euwallacea* sp., an invasive ambrosia beetle in Israel and California. *Mycologia* 105(6):1595–1606. DOI: 10.3852/13-066
- Freeman, S., Sharon, M., Dori-Bachash, M., Maymon, M., Belausov, E., Maoz, Y., Margalit, O., Protasov, A. and Mendel, Z. (2016) Symbiotic association of three fungal species

- throughout the life cycle of the ambrosia beetle *Euwallacea nr. fornicatus*. *Symbiosis* 68: 115–128. <https://doi.org/10.1007/s13199-015-0356-9>.
- Freeman, S., Miller, G., Maymon, M., Elazar, M., Protasov, A. and Mendel, Z. (2018) Interactions between three symbiotic fungi associated with an invasive ambrosia beetle and their host trees in Israel. *European 14th Conf. Fungal Genet.* Haifa, Israel, p. 60. <http://www.ecfg14.org/scientific-program/>
- Freeman, S., Miller, G., Protasov, A., Maymon, M., Elazar, David-Schwartz, R. et al. (2019) Aposymbiotic interactions of three ambrosia beetle fungi with avocado trees. *Fungal Ecol.* 39, 117-130.
- Galdeano, D. M., de Souza Pacheco, I., Alves, G. R. et al. (2020) Friend or foe? Relationship between '*Candidatus Liberibacter asiaticus*' and *Diaphorina citri*. *Trop. Plant Pathol.* 45: 559–571. <https://doi.org/10.1007/s40858-020-00375-4>
- Galeotti, F., Barile, E., Curir, P., Dolci, M., Lanzotti, V. (2008) Flavonoids from carnation (*Dianthus caryophyllus*) and their antifungal activity. *Phytochem. Lett.* 1: 44–48. <https://doi.org/10.1016/j.phytol.2007.10.001>.
- Grosman, D. M., Eskalen, A. and Brownie, C. (2019) Evaluation of emamectin benzoate and propiconazole for management of a new invasive shot hole borer (*Euwallacea nr. fornicatus*, Coleoptera: Curculionidae) and symbiotic fungi in California sycamores. *J. Econ. Entomol.* 112(3): 1267–1273 doi: 10.1093/jee/toy423
- Grousset, F., Gregoire, J., Jactel, H., Battisti, A., Beloglavec, A., Hrasovec, B., et al. (2020) The risk of bark and ambrosia beetles associated with imported non-coniferous wood and potential horizontal phytosanitary measures. *Forests*, 11: 342. doi: 10.3390/f11030342
- Halperin, J. (1976a). The first occurrence of an Ambrosia beetle (family Platypodidae) in Israel. *La-Yaaran* 26: 21-25 (Hebr.): 43 (Engl. summary) .
- Hulcr, J. and Dunn, R. (2011) The sudden emergence of pathogenicity in insect-fungus symbioses threatens naive forest ecosystems. *Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 278: 2866-2873. doi: 10.1098/rspb.2011.1130
- Hulcr, J., Mann, R. and Stelinski, L. (2011) The scent of a partner: ambrosia beetles are attracted to volatiles from their fungal symbionts. *J. Chem. Ecol.* 37: 1374-1377. doi: 10.1007/s10886-011-0046-x
- Hulcr J., Rountree N. R., Diamond S. E., Stelinski, L. L., Fierer, N. and Dunn, R. R. (2012) Mycangia of Ambrosia Beetles Host Communities of Bacteria. *Microb. Ecol.* 64: 784–793. DOI 10.1007/s00248-012-0055-5

- Jordal, B. H. (2015) Molecular phylogeny and biogeography of the weevil subfamily Platypodinae reveals evolutionarily conserved range patterns. *Mol. Phylogenet. Evol.* (2015), <http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev..05.028>
- Kasson, M., O'Donnell, K., Rooney, A., Sink, S. and Ploetz, R. (2013). An inordinate fondness for *Fusarium*: Phylogenetic diversity of fusaria cultivated by ambrosia beetles in the genus *Euwallacea* on avocado and other plant hosts. *Fungal Genet. Biol.* 56: 147-157.
- Keler, S. (1956) *Entomologisches Wörterbuch*. AUA. Akademie Verlag, Berlin, Germany, 679 pp.
- Kendra, P., Montgomery, W., Niogret, J., Pena, J., Capinera, J., Brar, G. et al. (2011) Attraction of the redbay ambrosia beetle, *Xyleborus glabratus*, to avocado, lychee, and essential oil lures. *J. Chem. Ecol.* 37, 932-942. doi: 10.1007/s10886-011-9998-0
- Kimmerer, T., and Kozlowski, T. (1982). Ethylene, ethane, acetaldehyde, and ethanol production by plants under stress. *J. Plant Physiol.* 69: 840-847.
- Kühnholz, S., Borden, J. and Uzunovic, A. (2001) Secondary ambrosia beetles in apparently healthy trees: adaptations, potential causes and suggested research. *Integr. Pest Manage. Rev.* 6, 209-219. doi: 10.1023/A:1025702930580
- Li, Q., Guo, H., Zhao, Y., Zhang, G., He, G. and Liu, B. (2015) Damage caused by *Euwallacea fornicatus* (Coleoptera: Scolytidae) and its control techniques in Kunming. *Plant Prot.* 41: 193-196.
- Liu, X., Robinson, P., Madore, M., Witney, G. & Arpaia, M. (1999). 'Hass' avocado carbohydrate fluctuations. I. Growth and phenology. *J. Am. Soc. Horticultural Sci.* 124: 671–675.
- Lynch, S., Twizeyimana, M., Wang, D., Mayorquin, J., Na, F., Kayim, M. et al. (2016) Identification, pathogenicity, and abundance of *Paracremonium pembeum* sp. nov. and *Graphium euwallaceae* sp. nov. - two new mycangial fungal associates of the polyphagous shot hole borer (*Euwallacea* sp.) in California. *Mycologia* 108: 313-329. doi: 10.3852/15-063
- MacDonald, R. and Kimmerer, T. (1991) Ethanol in the stems of trees. *Plant Physiol.* 82, 582-588.
- Maffei, M., Mithofer, A. and Boland, W. (2007) Before gene expression: early events in plant-insect interaction. *Trends Plant Sci.* 12, 310-316. doi: 10.1016/j.tplants.2007.06.001
- Mendel, Z., Protasov, A., Maoz, Y., Maymon, M., Miller, G., Elazar, M. et al. (2017). The role of *Euwallacea* nr. *fornicatus* (Coleoptera: Scolytinae) in the wilt syndrome of avocado trees in Israel. *Phytoparasitica* 45: 341-359. doi: 10.1007/s12600-017-0598-6

- Mendel, Z., Lynch, S.C., Eskalen, A., Protasov, A., Maymon, M. and Freeman, S. (2021) What determines host range and reproductive performance of an invasive ambrosia Beetle *Euwallacea fornicatus*; Lessons from Israel and California. *Front. For. Glob. Change* 4: 654702. doi: 10.3389/ffgc.2021.654702
- Mueller, U. G., Schultz, T. R., Currie, C. R., Adams, R. M. M. and Malloch, D. (2001) The origin of the attine ant fungus mutualism. *J. Hygiene* 76: 169–197.
- O'Donnell, K., Sink, S., Libeskind-Hadas, R., Hulcr, J., Kasson, M., Ploetz, R. et al. (2015) Discordant phylogenies suggest repeated host shifts in the *Fusarium euwallacea* ambrosia beetle mutualism. *Fungal Genet. Biol.* 82: 277-290. doi: 10.1016/j.fgb.2014.10.014
- Paap, T., de Beer, Z., Migliorini, D., Nel, W. and Wingfield, M. (2018) The polyphagous shot hole borer (PSHB) and its fungal symbiont *Fusarium euwallaceae*: A new invasion in South Africa. *Australas. Plant Pathol.* doi: 10.1007/s13313-018-0545-0
- Ploetz, R., Hulcr, J., Wingfield, M. and de Beer, Z. (2013). Destructive Tree Diseases Associated with Ambrosia and Bark Beetles: Black Swan Events in Tree Pathology? *Plant Dis.* 97: 856-872.
- Power, A. G. (1992) Patterns of virulence and benevolence in insect-borne pathogens of plants. *Crit. Rev. Plant. Sci.* 11: 351–372.
- Rabaglia, R., Cognato, A., Hoebeke, E., Johnson, C., Labonte, J., Carter, E. et al. (2019) Early detection and rapid response; a 10-year summary of the USDA Forest Service Program of surveillance for non-native bark and ambrosia beetles. *Am. Entomol.* 65: 29-42. doi: 10.1093/ae/tmz015 .
- Rabaglia, R., Dole, S. and Cognato, A. (2006) Review of American Xyleborina (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) occurring North of Mexico, with an illustrated key. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 99: 1034-1056.
- Ranger, C., Biedermann, P., Phuntumart, V., Beligala, G., Ghosh, S., Palmquist, D. et al. (2018). Symbiont selection via alcohol benefits fungus farming by ambrosia beetles. *PNAS.* doi: 10.1073/pnas.1716852115
- Ranger, C., Reding, M., Persad, A. and Herms, D. (2010) Ability of stress-related volatiles to attract and induce attacks by *Xylosandrus germanus* and other ambrosia beetles. *Agric. Forest Entomol.* 12: 177-185.
- Rassati, D., Marini, L. and Malacrinò, A. (2019) Acquisition of fungi from the environment modifies ambrosia beetle mycobiome during invasion. *PeerJ*, 7, e8103. <https://doi.org/10.7717/peerj.8103>

- Rouland-Lefèvre C. (2000) Symbiosis with fungi. In: Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology, eds. Abe, T., Bignell, D. E. and Higashi, M. (Kluwer Academic, Dordrecht, The Netherlands), pp. 289–306 .
- Sylvester E. S. and Richardson J. (1992) Aphid-borne Rhabdoviruses—Relationships with Their Vectors. In: Harris K.F. (eds.) Advances in Disease Vector Research. Advances in Disease Vector Research, Vol 9. Springer, New York, NY. [https://doi.org/10.1007/978-1-4612-2910-0\\_10](https://doi.org/10.1007/978-1-4612-2910-0_10)
- Stouthamer, R., Rugman-Jones, P., Thu, P., Eskalen, A., Thibault, T., Hulcr, J. et al. (2017) Tracing the origin of a cryptic invader: phylogeography of the *Euwallacea fornicatus* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) species complex. *Agric. For. Entomol.* 19: 366-375. doi: 10.1111/afe.12215
- Slippers, B., Coutinho, T. A., Wingfield, B. D. and Wingfield, M. J. (2003) A review of the genus *Amylostereum* and its association with woodwasps. *South African J. Sci.* 99: January/February 70-74.
- Smith, S., Gomez, D., Beaver, R., Hulcr, J., and Cognato, A. (2019). Reassessment of the species in the *Euwallacea fornicatus* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) complex after the rediscovery of the “lost” type specimen. *Insects* 10: 261-271.
- Stafford, C. A., Walker G. P. and Ullman D. E. (2011) Infection with a plant virus modifies vector feeding behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108 (23): 9350-9355; DOI: 10.1073/pnas.1100773108
- Walgama, R. (2012) Ecology and integrated pest management of *Xyleborus fornicatus* (Coleoptera: Scolytidae) in Sri Lanka. *J. Integr. Pest Manage.* 4:3, doi: 10.1603/IPM11031