

Riikka Linnakoski ja Pekka Niemelä

Kaarnakuoriaisten kuljettamat sinistäjä sienet Suomessa

Luonnossa esiintyy monenlaisia eliöiden välisiä vuorovaikutussuhteita, joista mielenkiintoisimpien joukkoon lukeutuu kaarnakuoriaisten ja sinistäjä sienien välinen yhteiselo. Evoluutiivisesti nämä vuorovaikutussuhteet ovat hyvin vanhoja, mutta ensimmäiset kirjoitetut havainnot kaarnakuoriaisten mukanaan kuljettamista sinistäjä sienistä ovat peräisin 1800-luvulta. Kuuluisin näistä vuorovaikutussuhteista on Hollannin jalavatautisienten aiheuttamat epidemiat 1900-luvulla. Hollannin jalavatauti on tappanut merkittävän osan Pohjois-Amerikan ja Euroopan jalavista. Tautia aiheuttavat sienet kuuluvat sinistäjäsieneihin, jotka leviävät tehokkaasti puusta toiseen *Scolytus*-sukuun kuuluvien kaarnakuoriaisten kuljettamina.

Huolimatta metsätalouden merkityksestä Suomelle, kaarnakuoriaisten levittämiä sienitauteja on tutkittu maassamme toistaiseksi hyvin vähän. Kaarnakuoriaiset yksinään ovat merkittävimpiä tuhoja aiheuttavia hyönteisiä metsissämme, mutta erityisen ongelmallisia metsätuhohyönteisiä niistä tekee myös tämä niille tyypillinen ominaisuus elää tiiviissä vuorovaikutussuhteessa sienten kanssa.

Globalisaation myötä yhä lisääntyvänä uhkana ovat puutavarakaupan mukana uusille elinalueille mahdollisesti kulkeutuvat kaarnakuoriaiset ja niiden mukanaan kuljettamat sienitaudit. Esimerkiksi Venäjältä tuontipuun mukana Suomeen mahdollisesti kulkeutuvista lajeista tai niiden kyvystä aiheuttaa tauteja ei ole olemassa riittävästi tietoa. Toisaalta myös Suomessa luontaisesti esiintyvää sinistäjä-

sienilajistoa on tutkittu hyvin vähän, joten omakin lajistomme on yhä puutteellisesti tunnettu. Myös ilmastonmuutokseen liittyy näiden lajien osalta uhkakuvia. Keski-Euroopassa kaarnakuoriaisilla on useita sukupolvia kesässä, mikä lisää olennaisesti populaatioiden kasvupotentiaalia. Lisääntymiselle otollisten kesien seurauksena myös Suomessa kaarnakuoriaisten on havaittua saaneen poikkeuksellisesti kaksi uutta sukupolvea kesän aikana. Tämänhetkinen tietämyksemme ei riitä ennakoimaan kaikkia niitä riskejä, joita erityisesti puutavarakaupan sekä ilmastonmuutoksen myötä mahdollisesti uusille elinalueille leviäviin kaarnakuoriaisiin ja niiden mukanaan kuljettamiin sienitauteihin liittyy.

Nykyisen tietämyksen valossa kaarnakuoriaisten ja sienten väliset vuorovaikutussuhteet ovat aiemmin luultua paljon monimutkaisempia ja dynaamisempia muodostaen hyvin monimutkaisia useiden eliölajienvälisiä verkostoja. Sienten merkitys kuljettajana toimivalle kaarnakuoriaiselle voi vaihdella merkittävästi lajista riippuen, joten kaarnakuoriaisten ja niiden mukanaan kuljettamien sienten välisten vuorovaikutussuhteiden ei voida ajatella toimivan aina samalla tavalla. Osa kaarnakuoriaisista esimerkiksi käyttää sieniä ravinnokseen, osalle seuralais-sienet edustavat vain harmittomia matkustajia jotka hyödyntävät hyönteistä kuljettajana. Geeniperimään perustuvat menetelmät ovat edesauttaneet huomattavasti usein hyvin vaikeasti tunnistettavien sinistäjä-sienilajien tutkimista.



Kuva 1. Kaarnakuoriaisten punkeilla on todennäköisesti tärkeä merkitys sinistäjäsiementen kuljettajina. Kuvassa kirjanpainajan mukana matkustavia punkkeja litin Natura-alueen kuusikkotuhoalueella. Kuva Jarmo Holopainen.

Mitä sinistäjäsienet ovat?

Sinistäjäsienet ovat ryhmä eri sienisukuihin kuuluvia, mutta tuntomerkeiltään ja ominaisuuksiltaan samankaltaisia lajeja. Taloudellisesti merkittävimpiä ovat sukuihin *Ceratocystis*, *Ceratocystiopsis*, *Grossmannia* ja *Ophiostoma* kuuluvat sienilajit. Nämä sienet saavat ravintonsa puusta, ja puusta toiseen ne leviävät hyönteisten kuljettamina. Kaarnakuoriaiset ovat niiden merkittävimpiä kuljettajia, mutta myös esim. punkkien ja muiden hyönteisten tiedetään kuljettavan sinistäjäsieniä. Punkkien merkitystä on toistaiseksi tutkittu hyvin vähän ja niillä saattaa olla aikaisemmin tunnettua tärkeämpi merkitys sienten kuljettajina puusta toiseen (kuva 1).

Kaikille sinistäjäsienilajeille on tyypillistä se, että niillä on rakenteita, jotka edesauttavat sienen itiöiden tehokasta leviämistä juuri hyönteisten kuljettamina. Esimerkiksi itiöt ovat tahmean vaipan ympäröimiä, joten ne takertuvat helposti ohikulkeviin hyönteisiin. Sinistäjäsiementen itiöt kulkeutuvat kaarnakuoriaisten mukana niiden kaivertamiin emo- ja toukkakäytäviin ja leviävät sieltä puuainekseen aiheuttaen useimmiten värivikoja puuhun (kuva 2). Sienet myös itiöivät

kaarnakuoriaisten käytävissä usein runsaasti, saastuttaen samalla uusia hyönteisiä kuljettajikseen. Osa sinistäjäsienistä voidaan verrata rikkaruohoihin, joilla ei kaarnakuoriaisen kannalta ole merkitystä. Eräät kaarnakuoriaiset sen sijaan kuljettavat sienten itiöitä tarkoituksella mukanaan erityisissä taskumaisissa rakenteissa (mycangia). Nämä ambrosiakuoriaiset kaivautuvat syvälle puuaineseen ja viljelevät mukanaan kuljettamia sieniä käytävissään, ja käyttävät niitä ravinnokseen tässä muuten vähäravinteisessa elinympäristössä (kuva 3).

Sinistäjäsienet voivat aiheuttaa sinertävää, harmaata, ruskeaa tai jopa mustaa värivikaa, joka aiheutuu sienen rihmastossa olevasta melaniinipigmentistä (kuva 2). Sinistäjäsienen puuhun aiheuttamat väriviat ovat pääasiassa kosmeettisia, toisin kuin lahottajasienten aikaansaamat puun rakenteelliset vauriot. Osa sinistäjäsienilajeista on erittäin haitallisia taudinaiheuttajia, kuten esimerkiksi *Ceratocystis fagacearum* tammella, havupuilla tauteja aiheuttava *Leptographium wageneri* sekä Hollannin jalavatautia aiheuttavat lajit *Ophiostoma ulmi* ja *O. novo-ulmi* jalavalla. Aggressiiviset sienilajit kykenevät yksinään tappamaan jopa eläviä puita.



Kuva 2. Sinistäjäsieneet leviävät kaarnakuoriaisten kaivamista käytävistä puuhun. Kuvassa sinistäjäsiementen aiheuttamia värivikoja kaadetuilla männyillä. Kuva Riikka Linnakoski.

Uutta tietoa lajistosta

Viimeaikaisissa tutkimuksissa havaittiin Suomessa esiintyvän kaarnakuoriaisten kuljettaman sinistäjäsienilajiston olevan aikaisempaa tunnettua runsaslukuisempi. Fennoskandiassa suoritetussa tutkimuksessa selvitettiin koivuilla, kuusella ja männyllä tavattujen kaarnakuoriaisten seuralaaisienilajistoa hyödyntämällä geeniperimään perustuvia tutkimusmenetelmiä. Tutkimuksessa kartoitettiin yhteensä 13 eri kaarnakuoriaislajia, jotka esiintyvät alueella yleisesti. Näiden joukossa oli sekä taloudellisesti merkittäviä lajeja, jotka kykenevät iskeytymään jopa terveisiin pystypuihin, kuten kirjanpainaja (*Ips typographus*), sekä jo kuolleita puita asuttavia lajeja joita ei pidetä tuholaisina laisinkaan, kuten kannonhutikirjaaja (*Dryocoetes autographus*).

Kaikkien tutkittujen kaarnakuoriaisten havaittiin kuljettavan mukanaan sinistäjäsieneitä. Sinistäjäsieneihin liittyvät tutkimukset ovat pitkään keskittyneet lähinnä taloudellisesti merkittävien, aggressiivisten kaarnakuoriaisten seuralaaisienilajiston selvityksiin. Aggressiivisten kaarnakuoriaisten on uskottu



Kuva 3. Havutikaskuoriainen ja muut ambrosiakuoriaiset kuljettavat tarkoituksella mukanaan sieneä ja viljelevät niitä käytävissään. Näiden kaarnakuoriaisten toukat elävät syvällä puuaineessa ja käyttävät sieneä ravinnokseen tässä muuten vähäravinteisessa elinympäristössä. Kuva Wilhelm de Beer.

kuljettavan mukanaan myös aggressiivisia sienitauteja, jotka kykenevät avustamaan hyönteistä puun tappamisessa. Vastaavasti jo heikentyneitä tai kuolleita puita asuttavilla kaarnakuoriaislajeilla ei

Taulukko I. Suomesta havaitut *Ceratocystis*-, *Grosmannia*- (*Leptographium*) ja *Ophiostoma*-sukujen sinistäjä-sienilajit.

Sienilaji	Kaarnakuoriaisvektori	Isäntäpuu
<i>Ceratocystis polonica</i>	<i>Ips typographus</i>	Kuusi
<i>Grosmannia cucullata</i>	<i>Dryocoetes autogaphus</i> , <i>Hylastes brunneus</i> , <i>Hylurgops palliatus</i> , <i>I. typographus</i> , <i>Orthotomicus suturalis</i> , <i>Tomicus minor</i> , <i>Trypodendron lineatum</i>	Kuusi, mänty
<i>G. europhioides</i>	<i>I. typographus</i>	Kuusi
<i>G. galeiformis</i>	<i>H. brunneus</i> , <i>H. palliatus</i> , <i>T. lineatum</i>	Kuusi, mänty
<i>G. olivacea</i>	<i>I. typographus</i>	Kuusi
<i>G. piceiperda</i>	<i>Pityogenes chalcographus</i>	Kuusi, mänty
<i>G. penicillata</i>	<i>D. autogaphus</i> , <i>I. typographus</i>	Kuusi, mänty
<i>Leptographium chlamydatum</i>	<i>D. autogaphus</i> , <i>H. brunneus</i> , <i>H. palliatus</i> , <i>I. typographus</i> , <i>P. chalcographus</i>	Kuusi, mänty
<i>L. lundbergii</i>	<i>D. autogaphus</i> , <i>H. brunneus</i> , <i>H. palliatus</i> , <i>P. chalcographus</i>	Kuusi, mänty
<i>L. procerum</i>	–	Kuusi
<i>L. truncatum</i>	<i>D. autogaphus</i>	Mänty
<i>Ophiostoma ainoae</i>	<i>I. typographus</i>	Kuusi
<i>O. bicolor</i>	<i>Ips amitinus</i> , <i>I. typographus</i> , <i>P. chalcographus</i>	Kuusi, mänty
<i>O. borealis</i>	<i>Scolytus ratzeburgi</i>	Koivu
<i>O. canum</i>	<i>H. brunneus</i> , <i>H. palliatus</i> , <i>T. minor</i> , <i>T. piniperda</i> , <i>T. lineatum</i>	Kuusi, mänty
<i>O. fuscum</i>	<i>P. chalcographus</i>	Kuusi, mänty
<i>O. karelicum</i>	<i>S. ratzeburgi</i>	Koivu
<i>O. minus</i>	<i>H. palliatus</i> , <i>T. piniperda</i>	Kuusi, mänty
<i>O. pallidulum</i>	<i>D. autogaphus</i> , <i>H. brunneus</i> , <i>H. palliatus</i> , <i>T. minor</i> , <i>T. lineatum</i>	Kuusi, mänty
<i>O. piceae</i>	<i>H. palliatus</i> , <i>I. amitinus</i> , <i>I. typographus</i> , <i>P. chalcographus</i> , <i>T. piniperda</i> , <i>T. lineatum</i>	Kuusi, mänty
<i>O. piliferum</i>	<i>I. typographus</i>	Kuusi
<i>O. quercus</i>	<i>S. ratzeburgi</i>	Koivu
<i>O. rachisporum</i>	<i>H. palliatus</i> , <i>T. lineatum</i>	Kuusi, mänty
<i>O. saponiodorum</i>	<i>I. typographus</i> , <i>P. chalcographus</i>	Kuusi, mänty
<i>O. tapionis</i>	<i>H. brunneus</i> , <i>I. typographus</i> , <i>H. palliatus</i> , <i>P. chalcographus</i>	Kuusi, mänty
<i>O. tetropii</i>	<i>I. typographus</i> , <i>P. chalcographus</i>	Kuusi
<i>O. ulmi</i>	–	Jalava

tämän olettamuksen mukaan olisi mukanaan seuralaissieniä lainkaan, tai mikäli niitä olisi, ei niillä olisi suurta merkitystä taudinaiheuttajina. Tutkimuksemme tukee muita viimeaikaisia tutkimuksia, joissa sekä tuholaisina pidettävien että vähemmän haitallisten kaarnakuoriaisten on todettu kuljettavan mukanaan samankaltaista sinistäjä-sienilajistoa.

Läheskään kaikkien Suomessa esiintyvien kaarnakuoriaisten seuralaissienilajistoa ei ole aikaisemmin selvitetty. Tutkimuksemme paljasti uusia kaarnakuo-

riaisten ja sienten välisiä vuorovaikutussuhteita. Pääasiassa männyillä esiintyvien kulokaarnakuoriaisen (*Orthotomicus suturalis*) ja männynnilurin (*Hylastes brunneus*), sekä koivuja asuttavan koivunmantokuoriaisen (*Scolytus ratzeburgi*) havaittiin ensimmäistä kertaa kuljettavan mukanaan useita sinistäjä-sienilajeja.

Tutkimuksemme paljasti lisäksi yllättävän suuren joukon tieteelle aiemmin tuntemattomia sinistäjä-sienilajeja. Havupuilla esiintyviä uusia lajeja löytyi

Suomesta viisi: *O. fuscum*, *O. pallidulum*, *O. rachisporum*, *O. saponiodorum* ja *O. tapionis*. Koivulta kuvattiin yksi tieteelle uusi laji, *O. karelicum*. Näiden lisäksi löytyi useita lajeja, joiden tunnistaminen vaatii vielä lisätutkimuksia. Tieteelle uudet lajit mukaan lukien Suomessa on tähän mennessä havaittu esiintyvän 27 *Ceratocystis*-, *Ophiostoma*- ja *Grosmannia*-sukuihin kuuluvaa sinistäjäsiänilajia (taulukko 1). *Ceratocystis*-lajeja tunnetaan ainoastaan yksi, yleisimpiä ovat *Ophiostoma*- ja *Grosmannia*-sukujen sienilajit. Havu- ja lehtipuilla esiintyvässä lajistossa havaittiin eroavaisuuksia.

Havupuiden sinistäjäsiänilajisto

Havupuilla esiintyvän sinistäjäsiänilajiston tutkimus Pohjois-Euroopassa on keskittynyt erityisesti taloudellisesti haitallisimman kirjanpainajan (*Ips typographus*) mukanaan kuljettamaan lajistoon. Kirjanpainajat kuljettavat mukanaan tyypillisesti hyvin runsaslukuista ja vaihtelevaa sinistäjäsiänilajistoa. Useissa tutkimuksissa on havaittu lajistossa suurta vaihtelua eri alueiden välillä. Tekemämme tutkimus vahvistaa näitä havaintoja. Esimerkiksi Suomessa yleisin kirjanpainajan mukanaan kuljettama laji *Grosmannia olivacea* ei ollut yhtä yleinen Venäjän Karjalassa. Lisäksi useat lajit joita löytyi Venäjältä, ei esiintynyt lainkaan Suomesta kerätyistä kirjanpainajista. Muutama sinistäjäsiänilaji esiintyy kirjanpainajien seurassa yleisemmin, mutta suurin osa vaikuttaa olevan ainoastaan satunnaisia seuralaisia. Kirjanpainajan mukanaan kuljettaman patogeenisen *Ceratocystis polonica*-sienen uskottiin pitkään edesauttavan kaarnakuoriaista puiden tappamisessa. Kyseisen lajin esiintyminen kirjanpainajien seurassa on kuitenkin hyvin vaihtelevaa, joten sen ei enää uskota olevan välttämättömyys kirjanpainajan aiheuttamien tuhojen kannalta. Syytä kirjanpainajan mukanaan kuljettaman lajiston vaihteluun ei toistaiseksi tunneta.

Jokainen tutkittu kaarnakuoriaisyksilö kuljetti mukanaan vähintään yhtä sienilajia, useimmiten seuralaissieniä oli kuitenkin useampia. Useimmiten muutama sienilaji esiintyy tiiviimmin tietyn kaarnakuoriaislajin seuralaisena, kuten esimerkiksi *O. canum* ja *O. minus* vaakanävertäjän (*Tomiscus minor*) kuljettamana. Suuri osa sienilajeista

esiintyy ainoastaan satunnaisina ja harvalukuisina seuralaisina.

Muutamaa poikkeusta lukuun ottamatta, sama sinistäjäsiänilaji tavattiin tavallisesti useammalta kuin yhdeltä kuudessa ja/tai männyssä elävältä kaarnakuoriaislajilta. Osa sienistä oli selvästi yleisempiä tietyllä kaarnakuoriaislajilla. Kaikkein yleisemmin löytynyt sienilaji esiintyi kaikkien tutkimuksessa kartoitettujen kaarnakuoriaisten ja puulajien yhteydessä. Kyseinen sinistäjäsiänilaji on todennäköisesti tieteelle uusi laji, jota ei vielä toistaiseksi ole nimetty. Tätä poikkeustapausta lukuun ottamatta isäntäpuulla näyttäisi kuitenkin useimmissa tapauksissa olevan suurempi merkitys sinistäjäsiänielien esiintymisen kannalta kuin mitä kaarnakuoriaisilla havaittiin olevan.

Lehtipuiden sinistäjäsiänilajisto

Lehtipuilla esiintyvät lajit tunnetaan Suomessa yhä heikosti. Pelättyä Hollannin jalavatautia on havaittu Suomessa viimeksi 1960-luvulla. Taudin esiintymiseen Suomessa vaikuttaa vektorihyönteisten puuttuminen maastamme. Hollannin jalavatautia kuljettavien kaarnakuoriaisten ei ole ainakaan toistaiseksi havaittu kykenevän talvehtimaan Suomessa, ja yksittäiset tautiesiintymät on onnistuttu pysäyttämään tuhoamalla tartunnan saaneet puut. Jalavatauti on kuitenkin yksi tulevaisuuden uhkista, ja taudin mahdollista esiintymistä pidetään silmällä Suomesakin.

Tutkimuksemme paljastivat erään jalavataudille läheistä sukua olevan sienilajin esiintyvän maassamme yleisesti. Kyseinen laji on myös ulkoisilta ominaisuuksiltaan samankaltainen Hollannin jalavatautia aiheuttavien lajien kanssa. *Ophiostoma karelicum* -nimiseksi kuvattu tieteelle uusi sienilaji esiintyy koivulla, ja sitä kuljettavat mukanaan koivunmantokuoriainen (*Scolytus ratzeburgi*). Sienen aiheuttama väriavika koivussa on väriltään ruskeaa. Tämä ”koivunsinistäjäsiäni” näyttäisi muodostavan poikkeuksellisen tiiviin yhteiselon koivunmantokuoriaisen kanssa. Jokainen tutkimuksessa kerätty koivunmantokuoriaisyksilö kuljetti kyseistä sienilajia mukanaan sekä Suomessa, Venäjällä että Norjassa. Myös muilla lehtipuilla tavatuilla kaarnakuoriaisilla on havaittu vastaavanlaisia, tiiviimpiä vuorovaiku-

tussuhteita tiettyjen sienilajien kanssa, kuin mitä havupuilta tunnetaan.

On todennäköistä, että *Ophiostoma karelicum* esiintyy kaikkialla siellä, missä myös koivunmantokuoriaista tavataan. Satunnaisia löydöksiä lajista löytyi myös havupuiden kaarnakuoriaisilta. Erona Hollannin jalavatautiin, sekä *Ophiostoma karelicum* että koivunmantokuoriainen ovat molemmat luontaisesti meillä esiintyviä lajeja. Hollannin jalavatautia aiheuttavien sienien on arveltu olevan tulo- kaslaji, joka on kulkeutunut Eurooppaan Aasiasta. Koivunmantokuoriainen esiintyy luontaisesti Euroopassa, Japanissa ja Siperiassa. Pohjois-Amerikassa esiintyy luonnostaan useita koivulajeja, mutta koivunmantokuoriaista siellä ei ole toistaiseksi tavattu. Näin ollen, koivunmantokuoriaisen ja *O. karelicum* -sienen leviäminen Pohjois-Amerikkaan saattaisi olla sikäläisille koivulajeille hyvinkin haitallista.

Sinistäjäisienitutkimus tulevaisuudessa

Tutkimuksemme tulokset osoittivat maassamme esiintyvien kaarnakuoriaisten kuljettavan aikaisemmin havaittua runsauslukuisempaa sinistäjä-sienilajistoa. Useat sienilajit havaittiin maastamme ensimmäistä kertaa. Joukossa oli myös tieteelle aikaisemmin tuntemattomia lajeja hämmästyttävän suuri lukumäärä. Näistä löytyneistä uusista lajeista osa on vielä tieteellisesti kuvaamatta. Geeniperimään perustuvat menetelmät ovat edesauttaneet vaikeasti tunnistettavien sinistäjäisienilajien tutkimusta merkittävästi, ja onkin todennäköistä että useita lajeja on vielä kokonaan löytämättä. Sinistäjä-sienien todellisen metsissämme esiintyvän monimuotoisuuden selvittäminen vaatii tulevaisuudessa lisää vastaavanlaisia DNA-menetelmiin perustuvia tutkimuksia.

Sinistäjäsieniä on pidetty lähinnä aggressiivisten kaarnakuoriaislajien tärkeinä seuralaisina. Toisin kuin aikaisemmin on kuviteltu, myös lähinnä heikentyneitä tai jo kuolleita puita asuttavat kaarnakuoriaiset kuljettavat mukanaan runsasta sinistäjä-sienilajistoa. Useat näiden tuholaisina vähemmän merkityksellisten kaarnakuoriaislajien kuljettamista sienistä ovat samoja lajeja, mitä myös aggressiivisten kaarnakuoriaisten seuralaissieninä esiintyy.

Sekä kaarnakuoriaiset että niiden mukana kulkevat sienet pystyvät helposti kulkeutumaan kansainvälisten rajojen yli käsittelemättömän puutavaran mukana. Useat esimerkit ovat osoittaneet sekä kaarnakuoriaisten että sinistäjäsiementen kykenevän joissakin tapauksissa selviytymään tulokaslajeina uudessa ympäristössä, ja osoittautuvan siellä merkittäväksi taudinaiheuttajiksi. Tämän vuoksi, myös luontaisessa ympäristössä tuholaisina vähemmän merkityksellisinä pidettyjä kaarnakuoriaisia ei tulisi väheksyä, kun ajatellaan puutavaran mukana mahdollisesti kulkeutuvia tuholaisia ja taudinaiheuttajia.

Valitettava tosiasia on, että useiden sinistäjäsieni-lajien osalta niiden ominaisuuksista, merkityksestä kuljettavalle hyönteiselle tai kyvystä aiheuttaa tautteja ei tiedetä toistaiseksi mitään. Tutkimuksessa löytyneet sienilajit saattaisivat osoittautua merkittäviksi taudinaiheuttajiksi levitessään kansainvälisen puukaupan mukana luontaisen levinneisyysalueensa ulkopuolelle. Sienilajien patogeenisuutta sekä kotoperäisille puulajeille että mahdollisille uusille isäntäpuulajeille tulisivat jatkossa selvittää, jotta tuntisimme paremmin niihin mahdollisesti liittyvät riskit. Tämänhetkistä tuntemustamme kansainvälisen puutavarakaupan mukana kulkeutuvista metsä-tuhoja aiheuttavista hyönteisistä ja taudinaiheuttajista sekä niihin liittyvistä riskeistä voidaan pitää vielä puutteellisena.

Kirjallisuutta

- Brasier, C.M. 1990. China and the origins of the Dutch elm disease: an appraisal. *Plant Pathology* 39: 5–16.
- Hallaksela, A. 1977. Microbial flora isolated from Norway spruce stumps. *Acta Forestalia Fennica* 158. 41 s.
- Hintikka, V. 1974. *Ceratocystis ulmi* in Finland. *Karstenia* 14: 32.
- Jacobs, K. & Wingfield, M.J. 2001. *Leptographium* species: tree pathogens, insects associates, and agents of blue-stain. American Phytopathological Society Press, St. Paul, Minnesota, USA. 224 s.
- Linnakoski, R. 2011. Bark beetle-associated fungi in Fennoscandia with special emphasis on species of *Ophiostoma* and *Grosmania*. *Dissertationes Forestales* 119. 74 s.
- Savonmäki, S. 1990. Tärkeimmät kaarnakuoriaisten män-

tyyn ja kuuseen levittämät sinistäjäsiemilajit. Master's thesis, Department of Plant Pathology, University of Helsinki, Helsinki, Finland.

Viiri, H. 1997. Fungal associates of the spruce bark beetle *Ips typographus* L. (Col. Scolytidae) in relation to different trapping methods. *Journal of Applied Entomology* 121: 529–533.

Wingfield, M.J., Seifert, K.A. & Webber, J.F. (eds.). 1993. *Ceratocystis and Ophiostoma: taxonomy, ecology and pathogenicity*. American Phytopathological Society Press, St Paul, MN, USA. 304 s.

■ FT Riikka Linnakoski, prof. Pekka Niemelä, Turun yliopisto, biologian laitos, biodiversiteetti- ja ympäristötieteen osasto. Sähköposti riikka.linnakoski@utu.fi