

文章编号: 1001-1498(2010) 01-0125-09

蛀干昆虫的寄主选择及其在森林健康评价中的应用

王健敏, 刘娟, 陈晓鸣*, 杨子祥, 叶寿德

(中国林业科学研究院资源昆虫研究所, 国家林业局资源昆虫培育与利用重点实验室, 云南昆明 650224)

摘要: 森林健康关系到其生态系统的稳定性。各国森林健康问题的侧重点不同, 森林健康评价标准和诊断方法不统一, 特别是亚健康森林的早期诊断仍然是亟待解决的科学难题。本文综述了蛀干昆虫对寄主植物选择机制和规律的国内外研究进展及其在森林健康评价中的应用前景, 根据蛀干昆虫中次期性种类总是与亚健康 and 衰弱林木相伴的规律, 提出了利用蛀干昆虫早期诊断和评价森林健康的思路, 以蛀干昆虫种群数量与林木健康状况的相互关系为主, 辅以物种间相互作用关系(群落结构、生物多样性)、环境因子(气候变化、土壤性质)等建立数学模型, 定量分析和综合评价森林健康及其发展趋势。

关键词: 蛀干昆虫; 寄主选择; 指示昆虫; 森林健康诊断

中图分类号: S718.7

文献标识码: A

Host Selection of Xylophagous Insects and Its Application in Forest Health Evaluation

WANG Jian-min, LIU Juan, CHEN Xiao-ming, YANG Zi-xiang, YE Shou-de

(Research Institute of Resource Insects, Chinese Academy of Forestry; Key Laboratory of Breeding and Utilization of Resource Insects, State Forestry Administration, Kunming 650224, Yunnan, China)

Abstract: Forest is an important component part of ecosystem and therefore forest health is crucial to the stability of ecosystem. However, different countries has different emphases on forest health, furthermore, evaluation criteria and diagnostic methods of forest health are inconsistency, especially diagnosing sub-healthy forest betimes is still a scientific problem need to be solved urgently. The paper reviewed the host selection mechanisms and rules of xylophagous insects and their application foreground in forest health evaluation. According to the rule that some secondary xylophagous insects always accompany with trees which are sub-healthy or unhealthy, ideas of diagnosing and evaluating forest health betimes using xylophagous insects were posed. Mathematical models would be established based mainly on interactions between quantity of xylophagous insect populations and status of forest health, interspecific interactions(community structure, biodiversity) and environmental factors(climatic change, soil property) were also added as supplementary parameters, in order to quantitatively analyzing and comprehensively evaluating forest health and its developing trend.

Key words: xylophagous insect; host selection; indicative insect; forest health diagnosis

森林是陆地生态系统的主体, 是人类赖以生存的重要基础。然而伴随全球变化和人为活动的增

加, 森林生境的破坏和环境的污染, 加之森林培育和经营管理的指导思想还不成熟以及方法、手段的科

收稿日期: 2009-08-15

基金项目: 云南省应用基础研究重点项目“利用蛀干昆虫诊断森林健康研究”(2006C0015Z), 国家林业局 948 项目(2009-4-37), 国家林业局林业公益性行业专项(200804001)。

作者简介: 王健敏(1982—), 男, 云南昆明人, 在读博士生, 主要研究方向: 昆虫生态学。

* 通讯作者。

学性不高,致使森林生态系统受到了巨大的干扰,大多数森林,特别是人工林处于亚健康或不健康状态,森林病虫害频频发生,局部地区森林生态系统稳定性下降,生物多样性丧失,水土流失严重,导致森林退化,我国每年因森林病虫害和森林火灾造成的直接经济损失达上千亿元^[1],因此,森林健康问题愈显重要。

20 世纪 70 年代,德国等欧洲国家先后出现大面积酸雨,导致森林生长衰退甚至林木死亡,成为当时普遍关注的重大生态环境问题。从 1983 年起,德国率先开始了森林健康监测,首先提出了森林健康 (forest health) 的概念:一个健康的森林应该是能够保持所有组成部分的功能、多样性和适应性的,能够维持良好的生态系统结构和功能,具有较强的抗逆能力,对于人类有限的活动的影响和其他有限的自然灾害是能够承受,或者可自然恢复的。随后,欧洲很多国家都逐步开展了森林健康的监测和评价,形成了具有欧洲特色的监测和评价体系;美国、加拿大等美洲国家也在 20 世纪 60—70 年代陆续开展了森林健康方面的探索和研究^[2-3]。然而,不同国家关注的森林健康问题和重点是有所区别的,如美国,以前主要强调林火、外来有害生物、生物多样性、河岸带恢复等,最近又变化为林火和可燃物、外来有害生物入侵、荒地减少和无控制的森林游憩;而德国等欧洲国家则主要针对工业污染导致的酸沉降对森林的影响,以及对风折、雪压等抵抗力降低的问题;中国对森林健康的监测评价指标讨论较多,但也不太统一^[4-5]。因此,自森林健康概念提出至今,简单、科学、有效而统一的森林健康评价标准和诊断方法,特别是森林亚健康状况的早期诊断一直是困扰科学界的难题。

综观世界各国森林健康研究与示范的发展史,人们更多的是强调森林的社会属性,即从人类活动对森林状况的影响以及森林状况的变化给人类生产、生活带来的影响的角度关注森林健康问题,并提出相应的监测和评价指标;而立足于森林生态系统本身,从森林生态系统的结构、动态平衡及其健康状况的影响因子的自然属性角度来分析和评价森林健康很少涉及,这一方面的研究具有重大的科学价值和长远的现实意义。鉴于此,作者基于森林生态系统的自然属性,利用次期性蛀干昆虫进攻亚健康和衰弱树木的寄主选择特性开展森林健康的诊断与评价,以期从森林自身的角度更近自然化地诊断和评

价森林健康,为森林保护和管理的科学化奠定基础。

1 蛀干昆虫的寄主选择特性

植食性昆虫与植物间发生的密切关系已有悠久的历史,在长期的进化过程中植食性昆虫中的小蠹虫、天牛等蛀干昆虫产生了一种奇特的适应:多数种类以老衰、濒死或其它原因导致生长衰退的树木为其侵害对象,被称为“次期性”昆虫^[6-7]。这一类昆虫的不同虫种能够敏感的识别和特异性选择寄主植物中不同生理状态的个体^[7-12],这个现象的发现让人惊奇,蛀干昆虫不仅是植物“分类学家”,还是植物“生理生物化学家”?能否利用蛀干昆虫对寄主生理状态的敏感性来指示森林健康状况?因此,对不同的次期性蛀干昆虫的寄主选择过程和规律开展研究,并探讨其与寄主林木健康状况、林分健康状况之间的内在关系,有利于进一步丰富和发展昆虫化学生态学及协同进化理论,同时能够推动植物生理学和森林健康诊断与评价取得突破。为便于探讨次期性蛀干昆虫的寄主选择和次期特性以及在森林健康诊断与评价中的应用前景,作者就蛀干昆虫作为森林健康的指示昆虫的潜力以及蛀干昆虫中的主要种类——小蠹虫和天牛寄主选择方面的最新研究进展进行综述。

1.1 小蠹虫的寄主选择

1.1.1 小蠹虫对寄主选择的特点 小蠹虫隶属于鞘翅目 (Coleoptera)、小蠹科 (Scolytidae),全世界有 181 属,目前已发现 6 000 多种,主要蛀害松科 (Pinaceae)、柏科 (Cupressaceae) 的针叶树木^[7]。

在长期的进化过程中,小蠹虫形成了对寄主树木的选择、适应和进攻机制:主要通过嗅觉对寄主防御性萜烯和乙醇等次生化合物的适应,并将种属特异性的萜烯化合物作为其寄主搜寻和定向的信号^[13-14];通过释放聚集信息素等信息化物质,并与寄主挥发物协同作用,吸引种内及种间同伴,实现对寄主树木的群聚攻击;由于健康状况不同的寄主在挥发性化学物质含量上存在较大差异,一些次期性小蠹虫能够敏感地辨别并趋向亚健康 and 衰弱树木释放出的特有的化学气味物质,专门选择攻击这一类亚健康和衰弱的寄主,从而大大提高了攻击和危害的成功率^[13,15-17]。

1.1.2 关于小蠹虫寄主选择机制的两种观点 对小蠹虫在林间的散布和寄主选择机制的探究于 20 世纪 60—70 年代起便已见相关报道^[18]。到 80 年

代初期, Mbeck^[19] 和 Wood 等^[9] 研究发现, 一些种类的小蠹虫在寄主树和非寄主树上的降落数量差异不显著, 在健康寄主树和伐倒寄主树(以及根部遭受病害的寄主树)上的降落率差异也不显著, 例如异加州齿小蠹(*Ips paraconfusus* Lanier)、西部松小蠹(*Dendroctonus brevicomis* LeConte) 和西部白松小蠹(*D. ponderosae* Hopkins) 在美国黄松(*Pinus ponderosa* Dougl. et Laws.) 伐倒木上的降落率并不比健康树上的高。又发现有些小蠹虫只有在与树木接触之后才对该树作出抉择, 如异加州齿小蠹对非寄主白冷杉的厌弃仅在钻蛀到韧皮之后才开始表现出来。基于上述事实提出: 部分种类的小蠹虫降落到适宜的寄主树之前对寄主的选择是一个随机的过程, 即认为小蠹虫对寄主树木的选择和定居, 首先通过小蠹虫的味觉感受, 然后决定是否定居取食。

然而, 针对大多数种类的小蠹虫的研究显示, 寄主挥发性次生代谢物对于小蠹虫寄主选择全过程都有很大影响, 小蠹虫首先通过嗅觉和感受器官识别寄主挥发性化合物, 从而达到对寄主的准确定位和选择^[13]。迄今为止, 已有大量研究证实了这一观点。小蠹虫主要根据寄主树木释放出的化学气味物质来确定寄主种类与健康状况^[13, 20]。例如, 云杉红翅小蠹(*D. rufipennis* Kirby) 对寄主白云杉的挥发性物质具有明显趋向性^[21], 红脂大小蠹(*D. valens* LeConte) 趋向寄主美国黄松挥发性物质^[22]。一些次期性小蠹虫, 对树势衰退或已有虫害的寄主挥发性物质特别敏感, 特别是对衰弱树木中产生的乙醇能形成趋性^[15]。

1.1.3 寄主植物挥发性化学物质对小蠹虫的引诱作用

1.1.3.1 寄主挥发物对小蠹虫的初级引诱 黄杉大小蠹(*D. pseudotsugae* Hopkins) 和黑材小蠹(*Trypodendron lineatum* Olivier) 在没有寄主挥发性化合物的诱导时, 通常需要 30 ~ 90 min 的飞行时间, 一旦感应和接受到寄主挥发物, 即停止飞行, 降落在寄主树木上^[23]。寄主挥发物主要是一些萜烯类化合物组成的混合物, 林间试验发现寄主挥发物如香叶醇、柠檬烯、甲基胡椒酚、月桂烯、-蒎烯、王古王巴烯、乙醇、萜烯、蒎烯、水芹烯等对光间十齿小蠹(*I. grandicollis* Eichhoff)、黄杉大小蠹和黑材小蠹有明显的初级引诱作用^[24]。此外, 目前研究较多的是对一些被称之为次期性的小蠹虫产生引诱作用的寄主挥发性物质。这些物质主要由单萜类物质, 特别是

乙醇及其它混合物构成^[13, 15]。Siegert 通过林间诱捕器引诱和试验室风洞试验发现, 纵坑切梢小蠹(*Tomicus piniperda* L.) 在寄主苏格兰松、美国赤松和短叶松的挥发性气味物质同时存在的情况下更优先选择苏格兰松^[25]。Byers 等^[26] 研究发现, 纵坑切梢小蠹被来自苏格兰松伤口分泌的树脂中所挥发释放的单萜物质(萜品油烯、-蒎烯和 3-萜烯) 强烈吸引。乙醇和二氧化碳是糖类物质酵解的最终产物, 普遍存在于许多衰弱树木之中, 这类物质常常是小蠹虫识别适宜寄主的重要成分。许多情况下, 小蠹虫是在乙醇和单萜化合物(或松脂化合物) 同时存在的情况下形成趋性行为反应的^[14, 27]。

1.1.3.2 寄主挥发物和信息素对小蠹虫的次级引诱 小蠹虫的信息素多数为醇类和萜烯类所构成, 如顺(反)式-马鞭草烯醇(verbeneol)、小蠹烯醇(ipsenol)、小蠹二烯醇(ipsdienol) 和马鞭草烯酮(verbeneone) 等^[22, 28]。这些物质大多在小蠹虫的后肠合成, 通过肛门释放到虫体外^[29]。信息素的前体主要来源于寄主树: 或是从寄主中直接获得的挥发性物质; 或是把寄主的单萜化合物转变为烯醇的同类物质信息素; 或是虫体内合成与寄主挥发物结构相似的信息素^[18, 30]。齿小蠹属(*Ips*) 的小蠹虫一般在寄主中取食数小时后就可从其粪便中检测出信息素^[18]。

入侵寄主树木的小蠹虫通过释放信息素与寄主次生代谢物质协同作用, 调节小蠹虫种群动态的变化。Borden^[30] 认为小蠹虫以寄主树木分泌的利它素作为主要的次级引诱剂, 集中入侵衰弱木、采伐木和树冠上部的枝条, 且寄主树分泌的挥发物可以提高小蠹虫引诱剂的生物活性。Erbilgin 和周楠等^[31-32] 的研究也发现, 小蠹虫性信息素或聚集信息素只有和适量的寄主挥发性化合物结合才能达到最佳的引诱效果。

虫害诱导的植物挥发物在小蠹虫的引诱过程中具有重要作用, 且诱导产生的植物挥发物具有种的特异性^[33]。例如, 云南松(*Pinus yunnanensis* Franch.) 健康树和虫害后的衰弱树在挥发性化学物质含量上存在较大差异, 衰弱树对纵坑切梢小蠹的引诱力显著高于健康树, 健康树和衰弱树化学成分的差异是导致不同引诱力的主要原因^[17]。

聚集是许多小蠹虫, 特别是“初期性”小蠹虫快速削弱寄主树木抗性的攻击对策, 也称为“种群策略”^[34]。数十个小蠹虫个体在几天之内到达同一株

树上集结,可在短期内摧毁寄主树抵抗能力,最终小蠹虫种群能够在健康树上得以成功入侵和定殖^[35]。某些小蠹虫的聚集信息素还可对其他种小蠹虫产生聚集影响,如西部松小蠹能被异加州齿小蠹的信息素物质强烈吸引^[36]。叶辉等^[34-35]通过对纵坑切梢小蠹聚集攻击行为的研究发现,聚集最初是由少量的先锋虫开始的。先锋虫侵入树干后,其它虫在先锋虫源源不断地释放聚集信息素的引导下陆续到达,随着攻击虫量的增加,树木抗性被极大削弱,存活下来的小蠹虫数量也逐渐增加。随着寄主树被定殖后的衰退进程,树木释放出更多的马鞭草烯酮和乙醇,从而降低了最具侵略性的先锋小蠹对信息素或寄主单萜的趋性^[37]。当攻击小蠹的数量达到一定密度之后,小蠹虫便不再释放聚集信息素,聚集攻击的虫量开始减少,直到不再有小蠹虫到来,聚集攻击便因此终止^[9,35]。

1.1.4 非寄主植物挥发性化学物质对小蠹虫的驱避作用 小蠹虫的寄主选择,还会受到其他非寄主植物的干扰^[38]。如欧洲山杨、挪威云杉和欧洲桦木可以明显减少松纵坑切梢小蠹、二齿星坑小蠹(*Pityogenes bidentatus* Herbst)和细杆小蠹(*Hylurgops palliates* Gyllenhal)的危害^[37,39];纵坑切梢小蠹可被林分内的薄荷、青蒿、紫苏、蓝桉、香樟等挥发物所驱避^[40]。Groot^[41]报道了绿叶挥发物阻碍红松果小蠹(*Conophthorus resinosae* Hopkins)雄虫对性信息素的反应,诱捕量明显减少。非寄主欧洲白桦树干挥发物中所含的3-辛醇对云杉八齿小蠹也具有驱避作用^[42]。

1.1.5 影响小蠹虫寄主选择的其它因素 小蠹虫的视觉器官在其寄主选择中亦发挥一定的作用。小蠹对白色背景上的黑条有反应,它们趋向黑白相间处,而对直立的长黑条比斜的、波纹形的趋性更强^[43]。寄主树的大小、树干的不同位置、树皮及韧皮厚度和树脂流量等因素都对小蠹虫的寄主选择产生影响^[44]。纵坑切梢小蠹的攻击总是从树干中上部开始的,研究发现云南松树干中上部的木栓层较薄,小蠹虫较容易穿透蛀食韧皮组织^[45]。

1.2 天牛的寄主选择

1.2.1 天牛对寄主选择的特点 天牛属鞘翅目(Coleoptera)、天牛科(Cerambycidae),多为树栖;全世界估计有35 000种^[46],我国已知2 000种以上,其分布跨古北界和东洋界,几乎所有针叶树和阔叶树都不同程度的受天牛危害^[7]。

与小蠹虫相似,天牛在长期的进化过程中,也形成了对寄主树木的选择、适应和进攻机制,如对寄主防御性萜烯化合物的适应,并将种属特异性的萜烯化合物作为其寄主搜寻和定向的信号;信息素(包括种内的和种间的)等信息化学物质对部分天牛的寄主选择会产生影响;天牛主要依靠味觉和嗅觉等感觉器官不但能够判断寄主与非寄主,还能识别寄主中不同健康状况的个体:有些种类选择健康树取食、产卵;也有些种类专门选择攻击不健康的寄主,如火烧损害^[47]、干旱胁迫^[48]、风折^[49]、落叶严重^[50]等,这些种类通过进攻亚健康、衰弱或虫害的树木,从而提高攻击和危害的成功率^[11-12];还有一些种类的天牛能够传播对松树具有致命性的松材线虫(*Bursaphelenchus xylophilus* (Steiner et Buhner)),利用线虫对寄主的破坏性作用削弱或摧毁寄主的抗性防御,大大提高了天牛对寄主的利用能力和在寄主上的存活率^[51]。

1.2.2 天牛的寄主选择机制 大量研究已证实,天牛主要通过味觉和嗅觉对外界化学信号的感知来获取环境信息^[12],樊建庭^[52]也在对松墨天牛(*Monochamus alternatus* Hope)的研究中提到:昆虫的初始寄主选择行为可能由嗅觉信号调节,而是否接受则由味觉信号调节。环境中各种各样的信号分子都对天牛的寄主选择过程产生引诱作用,如寄主挥发物、小蠹虫的信息素、天牛自身产生的长距离或短距离性信息素;或产生驱避作用,如非寄主挥发物。化学信号还调节天牛的产卵选择行为,如来自可利用的有效寄主的信号刺激和来自已产卵寄主的阻碍抑制等^[12]。此外,视觉信号在天牛寄主选择过程中的重要性已在很多研究中得以证实^[53]。

1.2.3 寄主植物挥发性化学物质对天牛的引诱作用 寄主植物挥发释放的信息化学物质直接决定天牛成虫对补充营养和产卵寄主的选择,由于天牛幼虫一般不能在寄主间转移^[11],因此,成虫产卵寄主的选择对子代存活及发育至关重要。具有相同寄主的天牛种类间通常并无亲缘关系,但是它们选择的寄主植物种类间却有分类学上的相关性和植物化学上的相似性^[54]。这一点也暗示了天牛对寄主植物的识别和选择是由寄主本身释放的化学信息所介导的^[12]。

萜烯类和醇类物质,特别是单萜和乙醇是树木枝叶挥发物的习见成分,是天牛寻找寄主的主要信息物质^[15,55]。单萜是木本植物枝干和叶组织中分

泌产生的防御性混合物,尤其在胁迫或损伤组织中部分单萜大量释放^[56]。乙醇是植物厌氧呼吸过程中的副产物,由胁迫、濒死和已死亡的寄主中产生、释放^[57]。通过嗅觉仪和林间诱捕试验,大量研究证实了寄主挥发性单萜和/或乙醇对天牛的引诱作用。将百草枯和乙烯磷溶液注入日本赤松(*Pinus densiflora* Siebold & Zuce)和日本黑松(*P. thunbergii* Parl.)树干,致使树干分泌大量树脂,然后松墨天牛开始在树干上产卵,树干部位可能分泌出大量吸引松墨天牛的物质^[58]。行为试验证明,百草枯处理后的木材和提取的精油对松墨天牛都有引诱作用。在百草枯处理后的木材上检测到非水溶性的引诱物质,主要成分为萜烯物质^[59]。Fettkoetter等^[60]报道正己烷抽提寄主苏格兰松(*P. sylvestris* L.)的抽提物中, α -蒎烯对家天牛(*Stromatium longicorne* Newman)引诱活性最强,松油烯-4-醇是导致雄虫对气味源定向的唯一引诱活性物质。Higgs等^[61]曾报道异丙基苯甲-8-醇是家天牛雌虫产卵的引诱物质。 α -蒎烯、乙醇、 β -蒎烯、 β -水芹烯、 β -月桂烯以及上述单萜的混合物对松墨天牛均有引诱活性,其中 α -蒎烯活性最强^[62-63]。富含萜烯类成分的精油对卡罗林墨天牛(*M. carolinensis* Olivier)和南美松墨天牛(*M. titillator* Fabricius)具有较强的引诱活性^[64]。电生理测定也证明了寄主挥发性单萜对天牛触角的刺激作用^[65]。衰弱木往往都会产生乙醇,乙醇可直接对某些天牛、特别是腐食性种类产生引诱活性。乙醇与单萜烯混用,在林间对松墨天牛的引诱力远高于单独使用单萜烯的效果^[62],对南美松墨天牛等的研究也有类似报道^[64]。寄主为干材或健康木的天牛,是否加入乙醇对引诱效果影响不大,如家天牛、卡罗林墨天牛等^[60,64]。

天牛能够产卵和定殖在健康、胁迫、衰弱、濒死、新近死亡或者正在分解的木本植物中。然而,大多数种类的天牛相对而言都是寄主特异性的^[66],仅仅选择性攻击某一特定生理状态的寄主^[8,10-11]。Hanks^[11]概括了攻击不同健康状况树木的天牛种类:32种攻击健康树、23种攻击衰弱木、17种攻击胁迫木。日本学者 Yamasaki等^[67]从健康松树针叶中提取出一种物质(-)-大根香叶烯 D 可以抑制挥发性萜类物质对松墨天牛的吸引,认为是健康松树不吸引松墨天牛的关键物质成分。Sumimoto等^[68]发现:松针中的乙烷成分对松墨天牛有拒食作用。松墨天牛具有非常灵敏的感受器,能感受到衰弱、濒死

或病死松树的挥发物(萜类碳水化合物和厌氧发酵产物的混合物),这种挥发物对天牛有很强的引诱产卵作用^[69]。

除萜烯类化合物外,一些非挥发或弱挥发性物质也对天牛的寄主选择产生影响。从松枝中提取出来的 α -谷甾醇,菜油甾醇,蔗糖,葡萄糖,果糖,松醇,甘露糖,木糖醇等,可以刺激松墨天牛的取食^[62,69]。日本学者从红松内树皮的丙酮提取液中分离到一种极性物质 D-儿茶酚,当它与另外一种成分混合使用时可以刺激松墨天牛的产卵行为,单独使用没有效果^[70]。

1.2.4 种内及种间信息素对天牛的引诱作用 有些天牛能利用异种信息素(heterospecific pheromones)作为利它素进行寄主定位。已报道的种类主要属于墨天牛属,其幼虫能捕食小蠹虫的幼虫,小蠹虫释放的聚集或抗聚集信息素成为天牛寻找合适寄主的线索。Allison等^[71]报道有9种小蠹虫信息素对粗点墨天牛(*M. clamator* LeConte)、白点墨天牛(*M. scutellatus* Say)和钝角墨天牛(*M. obtusus* (Casey))的GC-EAD测试,雌、雄虫都具电生理活性。在林间试验中,单独使用小蠹虫信息素做诱芯,对白点墨天牛和粗点墨天牛有较好的引诱效果。将小蠹虫的信息素与寄主信息素混用,也能提高粗点墨天牛、白点墨天牛、钝角墨天牛和褐点墨天牛(*M. notatus* (Drury))的诱捕率。

某些小蠹虫在取食寄主植物后能产生聚集信息素引诱次期性小蠹虫继续危害,对家天牛的研究也有类似报道,其低浓度的幼虫的粪便挥发物马鞭烯醇对雌成虫具有明显的引诱作用,但对雄虫无引诱活性^[60]。已鉴定出黑腹尼虎天牛(*Neoclytus acuminatus* Fabricius)的聚集信息素,主要成分是(2S,3S)-己二醇,田间诱捕和室内Y管嗅觉仪试验对雌、雄虫都表现出较强的引诱活力^[72]。天牛科的性信息素研究相对较少。据统计,全世界已知的35000种天牛种类中,仅有6种天牛的接触性或短距离性信息素以及10种天牛的长距离性信息素鉴定出了具体成分,这些天牛主要都集中在天牛亚科和沟胫天牛亚科^[12,72]。绝大多数天牛科种类不使用信息素,而是靠感受寄主的挥发性气味来完成寄主定位^[11]。

1.2.5 非寄主植物挥发物及信息素对天牛的驱避作用 非寄主挥发物能阻隔天牛对利它素的反应,conophthorin是被子植物枝条挥发性物质,此挥发物

能隔断白点墨天牛和粗点墨天牛对小蠹虫信息素 ipsenol 和 ipdienol 的反应^[73]。暗梗天牛 (*Arhopalus tristis* Fabricius) 危害火灾过后的松树, 用绿叶气味 (E)-2-己烯-1 醇和 (E)-2-己烯醛与矿物油以 1:1:2 比例混合, 处理焦木, 在林间的诱捕率仅为未处理焦木的 20%, 产卵率减少了 98.5%^[65]。Huber^[74] 认为这些昆虫对非寄主挥发物的忌避, 提高了寻找寄主的效率, 减少了暴露在逆境 (如天敌、环境压力) 中的时间。

天牛雌虫产卵时能识别和避开有卵刻槽, 而且也不在含有雌虫产卵分泌的果冻状物、受精囊腺体或者其它繁殖器官的刻痕里或有幼虫虫粪的坑道里产卵, 此行为受产卵干扰信息素 (oviposition deterring pheromones ODPs) 调节, 例如, 松墨天牛产卵干扰信息素对其具有产卵驱避作用^[74-76]。对云杉花墨天牛 (*M. saltuarius* Gebler) 的研究也有类似报道^[75]。

1.3 次期性蛀干昆虫寄主选择的共性

从以上对小蠹虫和天牛寄主选择特性的综述中可以总结出: 嗅觉在蛀干昆虫的寄主选择过程中发挥着重要作用, 小蠹虫和天牛主要依靠嗅觉识别植物的次生性挥发物, 从而实现了对寄主和非寄主以及寄主中不同生理状态个体的区分。由于健康状况不佳的寄主抗性相应下降, 有利于昆虫成功攻击和定殖, 且不同健康状况的寄主挥发性物质存在差异, 因此在长期进化过程中, 小蠹虫和天牛中的次期性种类适应并充分利用了寄主的这一特性, 总是能够敏感地辨别并趋向于亚健康 and 衰弱的寄主林木, 从而降低了攻击风险, 提高了生存和繁殖的成功率。次期性蛀干昆虫趋向攻击亚健康 and 衰弱林木的特性为利用蛀干昆虫诊断和评价森林健康奠定了科学基础和实践的可能性。

2 蛀干昆虫在森林健康诊断与评价中的应用

研究证实, 在生态学上, 天牛具有应用于森林健康和生物多样性评价方面的重要潜力^[12, 77]。Martinez^[78] 对美国北亚利桑那地区的松林进行林分结构类型划分: 未经人为管理和干预的、人为间伐过的、人为间伐并放火烧过的和自然野火烧过的, 对四类林分中的小蠹类群进行种类和数量的调查, 并研究各类林分中的指示种, 结果发现两种次期性大小蠹 (*D. approximates* Dietz 和 *D. valens*) 可分别作为两种类型林分 (人为间伐过的和未经人为管理和干预

的) 的指示种, 另外发现一种小蠹虫的捕食天敌也可作为自然野火烧过的林分的指示种。作者提出: 齿小蠹属和大小蠹属的小蠹虫可作为生物多样性、森林健康和生态系统功能的指示生物。除蛀干昆虫外, 其他昆虫也能在森林健康评价中发挥重要作用。Castillo^[79] 通过对不同林分类型松林中的地表昆虫群落结构的研究发现, 利用地表昆虫的多样性和相对丰富度可以反映和评估森林健康状况, 地表昆虫可作为森林健康的潜在指示生物。未经人为管理和干预的、人为间伐过的、人为间伐并放火烧过的和自然野火烧过的林分都分别找到了各自对应的地表昆虫指示种。

在云南省自然科学基金、国家林业局“948”项目和行业专项的支持下, 作者结合前人探索的基础, 从林木健康的自然属性出发, 针对解决森林健康的早期诊断问题, 从以下几个方面开展利用蛀干昆虫诊断和评价森林健康的研究和实践。

2.1 蛀干昆虫作为森林健康指示生物

根据蛀干昆虫有攻击亚健康林木的规律性, 蛀干昆虫在林木处于亚健康状况时, 能够早期识别, 并选择亚健康林木作为攻击和产卵的对象。根据这一特性, 选择具有攻击亚健康林木典型性和稳定性的蛀干昆虫 (天牛、小蠹虫等) 作为指示昆虫早期诊断森林健康。本项目选择云南松 (*Pinus yunnanensis* Franch.) 林作为诊断对象, 研究天牛、小蠹虫等蛀干昆虫攻击云南松亚健康林木的规律, 根据不同类型云南松林 (原始林、次生林、人工林等) 的特点, 建立针对不同森林类型指示昆虫的标准。

2.2 指标体系的建立: 利用蛀干昆虫诊断和评价森林健康

根据蛀干昆虫的种类、数量、危害状况等指标和不同健康状况林木的特征, 以及昆虫与不同健康状况林木之间的相关数量关系, 建立指示昆虫诊断指标体系, 进行诊断标准、方法与技术的研究, 提出健康、亚健康、衰弱森林的指示昆虫种类、数量、危害状况等标准体系。通过大样本抽样调查, 建立蛀干昆虫的种类、数量与林木健康的数学模型, 达到通过监测蛀干昆虫的数量来分析森林健康状况。

2.3 诊断和评价森林健康技术

以指示昆虫诊断方法为主, 采用信息素引诱、段木引诱、蛀孔、产卵痕等方法统计蛀干昆虫数量诊断森林健康, 综合云南松受攻击后的生理生化反应^[80]、群落结构和生物多样性、气候变化、土壤理化

性质等, 分析不同类型森林健康状况及其形成原因, 建立多元回归模型, 综合分析和评价森林健康状况。

2.4 森林健康研究的不足和未来发展趋势

健康的森林是指: 在病虫害、空气污染、气候变化、森林火灾、木材采伐等因素影响下, 森林的正常生长不会受到威胁, 森林的游憩、野生动物保护、木材利用和水源涵养等多种用途、价值不会受到影响。森林健康理论日臻完善, 但如何判断森林健康, 特别是早期发现森林的亚健康状况, 提前做好保护森林的措施, 而不是在病虫害大量发生后才采取应急方案是森林保护的一个重大研究课题, 尤其是早期诊断森林健康仍然是世界性的关键技术和难题。

目前在森林健康的研究中还存在许多空白和不足之处, 例如森林健康理论基础薄弱, 缺乏对森林生境和林木生长情况的长期监测, 统一的森林健康评价标准尚没有确立, 缺乏科学、简单、有效的森林健康综合评价方法等等。利用蛀干昆虫诊断和评价森林健康, 拟从林木健康的自然属性出发, 通过研究蛀干昆虫攻击亚健康林木的特性, 以蛀干昆虫种群数量发生趋势与林木健康状况的相互关系为主, 辅以物种间相互作用关系(群落结构、生物多样性)、环境因子(气候变化、土壤性质)等因子建立数学模型, 定量分析和综合评价森林健康及其发展趋势, 是一项复杂的研究创新和实践。目前在森林健康评价中所采取的一般都是定性描述的方法, 积极探索森林健康评估的定量化将成为今后森林研究的一个重要领域。

参考文献:

- [1] 范志平. 森林健康刍议 [J]. 现代农业科技, 2007(22): 219 - 222
- [2] 王彦辉, 肖文发, 张星耀. 森林健康监测与评价的国内外现状和发展趋势 [J]. 林业科学, 2007, 43(7): 78 - 85
- [3] 朱中华. 森林健康理论与实践 [J]. 安徽林业, 2008(2): 25
- [4] 曹国江. 关于森林健康问题的探讨 [J]. 世界林业研究, 2008, 21(2): 76 - 80
- [5] 周立江. 森林健康内涵及评价指标探讨 [J]. 四川林业科技, 2008, 29(1): 27 - 30
- [6] 萧刚柔. 中国森林昆虫 [M]. 第 2 版, 北京: 中国林业出版社, 1992
- [7] 张执中. 森林昆虫学 [M]. 北京: 中国林业出版社, 1997: 321 - 322
- [8] Linsley E G. Ecology of Cerambycidae [J]. Annu Rev Entomol, 1959, 4: 99 - 138
- [9] Wood D L. The role of pheromones, kairomones, and allomones in the host selection and colonization behavior of bark beetles [J]. Annu Rev Entomol, 1982, 27: 411 - 446
- [10] olomon J D. Guide to insect borers of North American broadleaf trees and shrubs. Agric. Handbook No 706 [M]. USA, WA-Washington, DC: US Dept of Agriculture, Forest Service, 1995
- [11] Hanks L M. Influence of the larval host plant on reproductive strategies of cerambycid beetles [J]. Annu Rev Entomol, 1999, 44: 483 - 505
- [12] Allison J D, Borden J H, Seybold S J. A review of the chemical ecology of the Cerambycidae (Coleoptera) [J]. Chemoecology, 2004, 14: 123 - 150
- [13] Byers J A. Attraction of bark beetles, *Tomicus piniperda*, *Hylurgops palliatus*, and *Trypodendron domesticum* and other insects to short-chain alcohols and monoterpenes [J]. J Chem Ecol, 1992, 18(12): 2385 - 2402
- [14] Tomlin E S, Antonejevic E, Alfaro R I, et al. Changes in volatile terpene and diterpene resin acid composition of resistant and susceptible white spruce leaders exposed to stimulated white pine weevil damage [J]. Tree Physiology, 2000, 20(16): 1087 - 1095
- [15] Schroeder L M, Lindelow A. Attraction of scolytids and associated beetles by different absolute amounts and proportions of α -pinene and ethanol [J]. J Chem Ecol, 1989, 15: 807 - 810
- [16] Gladwin J, Kelsey R G, Peck R W. Response of some scolytids and their predators to ethanol and 4-allylanisole in pine forests of central Oregon [J]. J Chem Ecol, 2001, 27(4): 697 - 715
- [17] 赵涛, 李丽莎, 周楠. 云南松对松小蠹的引诱能力及其挥发物组成 [J]. 东北林业大学学报, 2002, 30(4): 47 - 49
- [18] Byers J A. Behavioral mechanisms involved in reducing competition in bark beetles [J]. Holarct Ecol, 1989, 12(4): 466 - 476
- [19] Moeck H A, Wood D L, Lindahl K Q Jr. Host selection behavior of bark beetles (Coleoptera: Scolytidae) attacking *Pinus ponderosa*, with special emphasis on the western pine beetle, *Dendroctonus brevicornis* [J]. J Chem Ecol, 1981, 7(1): 49 - 83
- [20] Gregoire J C, Baisier M, Drumont A, et al. Volatile compounds in the larval frass of *Dendroctonus valens* and *Dendroctonus micans* (Coleoptera: Scolytidae) in relation to oviposition by the predator, *Rhizophagus grandis* (Coleoptera: Rhizophagidae) [J]. J Chem Ecol, 1991, 17(10): 2003 - 2019
- [21] Moeck H A. Field test for the primary attraction of the spruce beetle [J]. Envir Can For Sew Bi-mon Res Notes, 1978, 34: 8
- [22] Vite J P, Gara R I. Volatile attractants from ponderosa pine attacked by bark beetles (Coleoptera: Scolytidae) [J]. Contr Boyce Thompson Inst, 1962, 21: 251 - 273
- [23] Borden J H, Bennett R B. A continuously recording flight mile for investigating the effects of volatile substance on the flight of tethered insects [J]. Ecol Entomol, 1969, 62(4): 782 - 785
- [24] Salom S M, Hobson K R. Application of Semiochemicals for Management of Bark Beetle Infestation: Proceeding of an Informal Conference [M]. Collingdale: Diane Publishing Company, 1998: 1 - 22
- [25] Siegert N W. Host preference and potential impact of pine shoot beetle [*Tomicus piniperda* (L.) (Coleoptera: Scolytidae)] in Michigan pine stands. Dissertation of master's degree [M]. Department of Forestry, America: Michigan State University, 2000

- [26] Byers J A, Lanne B S, Schlyter F, *et al.* Olfactory recognition of host-tree susceptibility by pine shoot beetles [J]. *Naturwissenschaften*, 1985, 72: 324 - 326
- [27] Phillips T W. Responses of *Hylastes salebrosus* to turpentine, ethanol, and pheromones of *Dendroctonus* (Coleoptera: Scolytidae) [J]. *Florida Entomologist*, 1990, 73 (2) : 286 - 292
- [28] Francke W, Bartels J, Meyer H, *et al.* Semiochemicals from bark beetles: new results, remarks, and reflections [J]. *J Chem Ecol*, 1995, 21 (7) : 1043 - 1063
- [29] Byers J A. Novel diffusion-dilution method for release of semiochemicals: Testing pheromone component ratios on western pine beetle [J]. *J Chem Ecol*, 1988, 14 (1) : 199 - 212
- [30] Borden J H. Aggregation Pheromones [M] // Kerkut G A. In *Behavior*. Oxford: Pergamon Press, 1985: 257 - 285
- [31] Erbilgin N, Kenneth F, Raffa K F. Opposing effects of host monoterpenes on responses by two sympatric species of bark beetles to their aggregation pheromones [J]. *J Chem Ecol*, 2000, 26 (11) : 2527 - 2548
- [32] 周楠, 毋亚梅, 张立新, 等. 松小蠹成虫对其信息化化合物的触角电位反应 [J]. *云南林业科技*, 2000, 9 (3) : 38 - 42
- [33] 祝传书, 赵惠燕. 虫害诱导的植物挥发物 [J]. *西北农林科技大学学报: 自然科学版*, 2003, 31 (1) : 183 - 186
- [34] 段焰青, 叶辉, 李青青. 小蠹虫与针叶树木的协同进化关系 [M] // 段昌群. *生态科学进展: 第三卷*. 北京: 高等教育出版社, 2007, 83 - 95
- [35] 叶辉. 纵坑切梢小蠹对云南松蛀害研究 [J]. *昆虫学报*, 1999, 42 (4) : 394 - 400
- [36] Byers J A. Effect of mating on terminating aggregation during host colonization in the bark beetle, *Ips paraconfusus* [J]. *J Chem Ecol*, 1981, 7 (6) : 1135 - 1147
- [37] Byers J A, Zhang Q H, Birgersson G. Strategies of a bark beetle, *Pityogenes bidentatus*, in an olfactory landscape [J]. *Naturwissenschaften*, 2000, 87: 503 - 507
- [38] 陈辉, 李宗波. 植物挥发性化合物在小蠹虫寄主选择中的作用 [J]. *福建林学院学报*, 2006, 26 (1) : 87 - 91
- [39] Schroeder L M. Olfactory recognition of nonhost aspen and birch by conifer bark beetles *Tomicus piniperda* and *Hylurgops palliates* [J]. *J Chem Ecol*, 1992, 18: 1583 - 1593
- [40] 杨群芳, 周祖基, 李庆. 植物精油对云南松纵坑切梢小蠹的驱避活性研究 [J]. *西南农业大学学报*, 2003, 25 (4) : 357 - 359
- [41] Groot P D E. Green leaf volatiles inhibit response of red pine cone beetle *Conophthorus resinosae* (Coleoptera: Scolytidae) to a sex pheromone [J]. *Naturwissenschaften*, 1999, 86 (2) : 81 - 85
- [42] 孙晓玲. 云杉八齿小蠹化学信息物质的研究 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2006
- [43] Campbell S A, Borden J H. Integration of visual and olfactory cues of hosts and non-hosts by three bark beetles (Coleoptera: Scolytidae) [J]. *Ecol Entomol*, 2006, 31: 437 - 449
- [44] Kolb T E, Guerard N, Hofstetter R W, *et al.* Attack preference of *Ips pini* on *Pinus ponderosa* in northern Arizona: tree size and bole position [J]. *Agri For Entomol*, 2006, 8: 295 - 303
- [45] Ye H, Li L S. Preliminary observations on the trunk attacks by *Tomicus piniperda* (L.) (Col., Scolytidae) on Yunnan pine in Kunming, China [J]. *J Appl Entomol*, 1995, 119: 331 - 333
- [46] Lawrence J F. Coleoptera [M] // Parker S P. *Synopsis and Classification of Living Organisms*. USA, NY-New York: McGraw Hill, 1982
- [47] Gardiner L M. Deterioration of fire-killed pine in Ontario and the causal wood-boring beetles [J]. *Can Entomol*, 1957, 89: 241 - 263
- [48] Melander A L. Destructive beetles: A note on landscape gardening [J]. *Entomol News*, 1904, 15: 19 - 20
- [49] Gardiner L M. Insect attack and value loss in wind-damaged spruce and jack pine stands in northern Ontario [J]. *Can J For Res*, 1975, 5: 387 - 398
- [50] Belyea R M. Death and deterioration of balsam fir weakened by spruce budworm defoliation in Ontario. Part I. Notes on the seasonal history and habits of insects breeding in severely weakened and dead trees [J]. *Can Entomol*, 1952, 84: 325 - 335
- [51] Linit M J. Nematode-vector relationships in the pine wilt disease system [J]. *J Nematol*, 1988, 20: 227 - 235
- [52] 樊建庭. 松墨天牛交配定位过程中的化学信息物质研究 [D]. 北京: 中国科学院动物研究所, 2006
- [53] Morewood W D, Hein K E, Katinic P J, *et al.* An improved trap for large wood-boring insects, with special reference to *Monochamus scutellatus* (Coleoptera: Cerambycidae) [J]. *Can J For Res*, 2002, 32: 519 - 525
- [54] Meurer-Grimes B, Tavakilian G. Chemistry of cerambycid host plants. Part I: Survey of Leguminosae-A study in adaptive radiation [J]. *Botanical Review*, 1997, 63: 356 - 394
- [55] 江望锦. 松墨天牛成虫与寄主间化学信息联系机制的初步研究 [D]. 南京: 南京林业大学, 2005
- [56] Trapp S, Croteau R. Defensive resin biosynthesis in conifers [J]. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 2001, 52: 689 - 724
- [57] Kelsey R G, Joseph G. Ethanol in ponderosa pine as an indicator of physiological injury from fire and its relationship to secondary beetles [J]. *Can J For Res*, 2003, 33: 870 - 884
- [58] Yamasaki T, Hata K, Okamoto H. Luring of Japanese pine sawyer *Monochamus alternatus* Hope by paraquat-treated pine tree () the effect of paraquat and ethephon on pine trees [J]. *日林志*, 1980, 62 (3) : 99 - 102
- [59] Yamasaki T, Suzuki N. Luring of Japanese pine sawyer *Monochamus alternatus* Hope by paraquat-treated pine tree () The attractiveness of volatile oil from lightwood [J]. *J Jap For Soc*, 1982, 64 (9) : 340 - 349
- [60] Fettkothe R, Reddy G V P, Noldt U. Effect of host and larval frass volatiles on behavioral response of the old house borer, *Hylotrupes bajulus* (L.) (Coleoptera: Cerambycidae), in a wind tunnel bioassay [J]. *Chemoecology*, 2000, 10: 1 - 10
- [61] Higgs M D, Evans D A. Chemical mediators in the oviposition behavior of the house longhorn beetle *Hylotrupes bajulus* [J]. *Experientia*, 1978, 34: 46 - 47
- [62] Kobayashi F, Yamane A, Ikeda T. The Japanese pine sawyer beetle as the vector of pine wilt disease [J]. *Annu Rev Entomol*,

- 1984, 29: 115 - 135
- [63] Ikeda T, Yamane A, Enda N, *et al.* Attractiveness of volatile components of felled pine trees for *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae) [J]. J Jap For Soc, 1986, 68: 15 - 19
- [64] Phillips T W, Wilkening A J, Atkinson T H, *et al.* Synergism of turpentine and ethanol as attractants for certain pine-infesting beetles (Coleoptera) [J]. Environ Entomol, 1988, 17(3): 456 - 462
- [65] Suckling D M, Gibb A R, Daly J M, *et al.* Behavioral and Electrophysiological Responses of *Arhopalus tristis* to Burnt Pine and other Stimuli [J]. J Chem Ecol, 2001, 27(6): 1091 - 1104
- [66] Travakilian G, Berkov A, Meurer-Grimes B, *et al.* Neotropical tree species and their faunas of *Xylophagous longicornis* (Coleoptera: Cerambycidae) in French Guiana [J]. Bot Rev (Lancaster), 1997, 63: 303 - 355
- [67] Yamasaki T, Sato M, Sakoguchi H. (-)-Germacrene D: Masking substance of attractants for the cerambycid beetle, *Monochamus alternatus* (Hope) [J]. Appl Entomol Zool, 1997, 32 (3): 423 - 429
- [68] Sumimoto M, Shiraga M, Kondo T. Ethane in pine needles preventing the feeding of the beetle, *Monochamus alternatus* [J]. J Insect Physiol, 1975, 21: 713 - 722
- [69] 杨宝君, 潘宏阳, 汤 坚, 等. 松材线虫病 [M]. 北京: 中国林业出版社, 2003: 61 - 62
- [70] Islam S Q, Ichiryu J, Sato M, *et al.* D-Catechin: An oviposition stimulant for the cerambycid beetle, *Monochamus alternatus* from *Pinus densiflora* [J]. J Pest Sci, 1997, 22: 338 - 341
- [71] Allison J D, Borden J H, McIntosh R L, *et al.* Kairomonal response by four *Monochamus* species (Coleoptera: Cerambycidae) to bark beetle pheromones [J]. J Chem Ecol, 2001, 27 (4): 633 - 646
- [72] Lacey E S, Ginzel M D, Millar J G, *et al.* Male-produced aggregation pheromone of the cerambycid beetle *Neoclytus acuminatus* [J]. J Chem Ecol, 2004, 30(8): 1493 - 1507
- [73] Morewood W D, Simmonds K E, Gries R, *et al.* Disruption by conophthorin of the kairomonal response of sawyer beetles to bark beetle pheromones [J]. J Chem Ecol, 2003, 29(9): 2115 - 2129
- [74] Huber D P W, Gries R, Borden J H, *et al.* Two pheromones of coniferophagous bark beetles (Coleoptera: Scolytidae) found in the bark of non-host angiosperms [J]. J Chem Ecol, 1999, 25 (4): 805 - 816
- [75] Anbutsu H, Togashi K. Oviposition behavior and response to the oviposition scars occupied by eggs in *Monochamus saltuarius* (Coleoptera: Cerambycidae) [J]. Appl Entomol Zool, 1997, 32: 541 - 549
- [76] 李水清. 松墨天牛驱避化合物物质的研究 [D]. 北京: 中国科学院动物研究所, 2006
- [77] Anonymous. Alien Forest Pests. Context for the Canadian Forest Service's Science Program [M]. CAN, ON-Ottawa: Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, 1999
- [78] Martínez G S. Interactions between bark beetles (Coleoptera: Scolytidae) and habitat structure in pine forests [D]. Dissertation of Doctor's Degree in Forest Science. America: Northern Arizona University, 2000
- [79] Castillo J V. Ground beetle community structure as a bioindicator of forest health [D]. Dissertation of Doctor's Degree in Forest Science. America: Northern Arizona University, 2000
- [80] 梁军生, 陈晓鸣, 王健敏, 等. 受小蠹虫不同阶段为害的云南松光合生理反应分析 [J]. 林业科学研究, 2009, 22(3): 407 - 412