

非寄主挥发物对针叶树小蠹虫作用的研究进展

崔丽贤^{1,2}, 张真^{2*}, 黄大庄¹

(1. 河北农业大学林学院, 河北保定 071000;

2. 中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所, 国家林业局森林保护学重点实验室, 北京 100091)

摘要: 针叶树小蠹虫不仅能通过信息化学物质识别和回避非寄主生境, 而且能识别非寄主树种和不适寄主树。非寄主挥发物, 尤其是 6 碳乙醇等绿叶气体和一些 8 碳醇等树皮挥发物是代表着非寄主的重要气味信号, 在针叶树小蠹虫寻找寄主的过程中有重要意义。本文分别对绿叶气体和非寄主树皮挥发物等的研究基础、小蠹虫对非寄主的回避、影响挥发物释放的因素、非寄主挥发物的采集分析、生物测定方法和非寄主挥发物作用的生态学及进化意义等方面的研究现状和进展进行了综述, 认为小蠹虫能在混交林中找到寄主不是单因素决定的, 是受多因素影响的结果。非寄主挥发物在针叶树小蠹虫的管理中具有广阔的应用前景。

关键词: 针叶树小蠹虫; 寄主选择; 非寄主挥发物; 绿叶气体

中图分类号: S763

文献标识码: A

Research Progress in the Effects of Non-host Volatiles to Conifer-inhabiting Bark Beetles

CUI Li-xian^{1,2}, ZHANG Zhen², HUANG Da-zhuang¹

(1. College of Forestry, Agricultural University of Hebei, Baoding 071000, Hebei, China; 2. Research Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, Key Laboratory of Forest Protection, State Forestry Administration, Beijing 100091, China)

Abstract: Conifer bark beetles are able not only to recognize, but also to avoid non-host habitats, non-host species and unsuitable hosts by semiochemicals. Green leaf volatiles (GLV), especially C₆-alcohols from the leaves and C₈-alcohols from bark of non-host angiosperm trees may represent non-host odor signals, and play important roles in the host searching process of conifer-inhabiting bark beetle. The study bases of GLV and avoidance of non-host volatiles, the factors affecting tree volatile emissions, collection, analysis and bioassay methods of non-host volatiles, ecological and evolutionary significance of non-host volatiles were summarized. The bark beetle searching for suitable host was not the result of a single factor but multiple signals. Non-host volatiles could be used in the management of conifer-inhabiting bark beetle.

Key words: conifer-inhabiting bark beetles; host selection, non-host volatiles; green leaf volatiles

小蠹虫与寄主植物在长期协同进化过程中形成了一定的相互关系, 多数小蠹科 (Scolytidae) 昆虫都有特定的取食生境, 并且只取食一种或少数几种近缘种植物^[1-3]。植食性昆虫对来自寄主和非寄主植物的刺激, 会产生视觉、机械、味觉及嗅觉等方面的一系列相关反应, 其中植物提供的嗅觉信号在大多

数植食性昆虫寻找寄主的过程中起着重要的作用^[4-7]。适宜寄主的分布在时间和空间上具有不均衡性^[8], 所以小蠹虫必须探测并定位到正确的生境、正确的寄主种类以及林中最易感虫的寄主个体^[9-11]。小蠹虫能够通过嗅觉调节行为来避开多种非寄主植物, 这节省了小蠹虫寄主搜索的时间和

收稿日期: 2008-11-08

基金项目: 国家 973 项目 (2002CB111400), “十一五”林业科技支撑计划 (2006BAD08A192)

作者简介: 崔丽贤 (1981—), 女, 河北赞皇人, 农学硕士, 研究方向: 森林病虫害综合治理. 联系电话: 13315350671, E-mail: lenguan-shiyi1981@yahoo.com.cn

* 通讯作者: 张真, 女, 研究员, 博士生导师, 中国林科院森林昆虫学首席专家. E-mail: zhangzhen@caf.ac.cn

体能,对小蠹虫的生存是有利的^[12]。对针叶树小蠹虫来说,非寄主主要是指生长环境相似的被子植物,即阔叶树。广义的非寄主概念还包括那些不适合的寄主,如已被小蠹虫大量寄生的寄主树。

研究小蠹虫与非寄主的关系及其作用机制对于抗虫林分的营造具有重要的理论和实际应用价值,而且对于开发驱避剂,利用非寄主植物的挥发性物质来干扰、迷惑害虫对寄主植物及产卵场所的选择具有重要意义,可成为害虫控制的一种新手段。特别是对一些珍稀树种的保护,人工喷洒非寄主挥发物防止小蠹虫的入侵具有广阔的应用前景。国外利用植物挥发性物质对害虫驱避作用的研究较多^[13-14],而国内相关报道主要集中于对害虫的引诱作用,对驱避作用的报道较少。为此,对近年有关研究进展作了一综述,以促进我国在该领域的研究。

1 小蠹虫类昆虫的寄主选择过程

关于小蠹虫对寄主树木的选择和入侵危害过程(包括扩散、选择、定居和繁殖)目前有两种看法:一是 Borden^[11]提出的决策树假说,包括 4 步关键的选择(图 1),该假说主要提出了对合适寄主的寻找过程;二是 Schlyer 和 Birgersson^[12]在森林中气味信号的基础上提出关于针叶小蠹虫寻找寄主的先后顺序假说(图 2),其中包括三个层次的重要选择,即对生境的选择、树种的选择和适宜寄主树的选择,更加深入地说明了针叶树小蠹虫寄主选择的过程。小蠹虫必须在接受寄主树之前做出选择,任何层次上任何错误的选择对小蠹虫寻找寄主来说都是致命的。

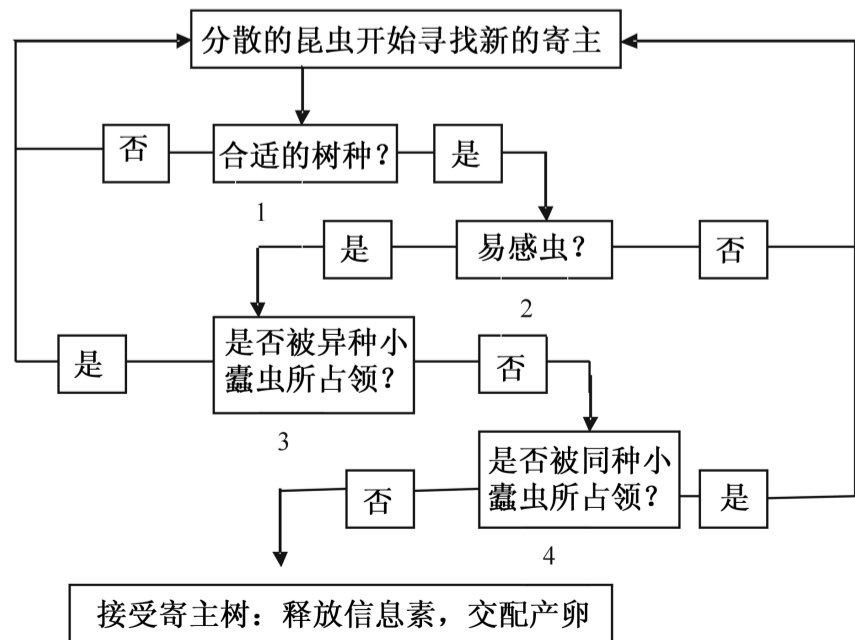
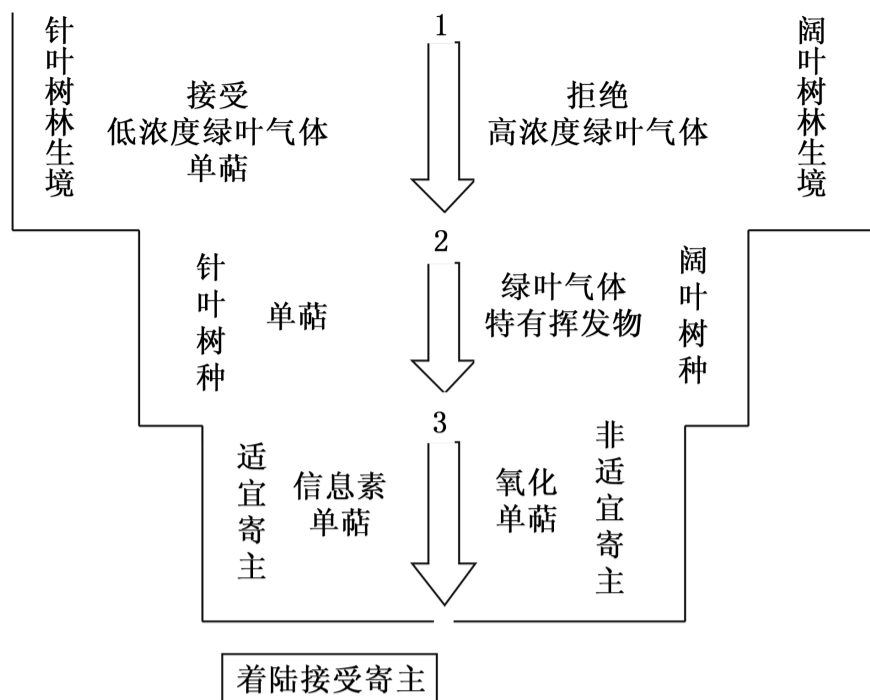


图 1 Borden 提出的决策树假说,包括 4 步关键的选择



Schlyter & Birgersson 提出针叶小蠹虫选择寄主的先后顺序包括 3 步:

(1) 合适的生境;(2) 合适的树种;(3) 合适的寄主树

图 2 针叶树小蠹虫寄主选择的过程

2 非寄主绿叶气体在针叶树小蠹虫寻找寄主过程中的作用

植物在特定的时间和空间范围内,由于自身的新陈代谢或外界环境因素刺激,都会产生具有种或品系特征的挥发性气味物质^[15],这些挥发性气味物质的不同组合构成了植物的特征指纹图——气味谱,直接调控着昆虫的多种行为^[16]。Borden 等^[17]认为小蠹虫主要依赖化学线索定位寄主,即这种化学物质对小蠹虫有引诱或驱避作用。

小蠹虫的寄主广布在混交林中,在寻找适于其生存和繁殖的寄主时,小蠹虫一般要飞行几百米,这期间会遇到并探测多种寄主、非寄主以及其他一些植物^[18]。在找寻寄主的过程中,小蠹虫一般利用林间混合的化学信息物质来定位适宜的繁殖场所^[11-12]。欧洲和北美的一些研究表明:危害针叶树的小蠹虫的触角不仅能探测到非寄主的挥发性物质,而且能够避开来自非寄主树木绿叶和树皮的挥发物^[19]。针叶树小蠹虫的寄主和非寄主都释放许多化合物,但这两类挥发物成分通常是不同的,对于针叶树,挥发物主要是单萜,而非寄主被子植物相对释放大量的六碳的醇、醛和酯类化合物,称为“绿叶气体”(Green leaf volatiles, GLV),被子植物的皮中除绿叶气体还有螺环缩醛类如 *trans-conophthorin*、8 碳乙醇和芳香族化合物^[5, 20]。

GC-EAD 分析垂枝桦 (*Betula pendula* Roth.) 和毛枝桦 (*Betula pubescens* Ehrh.) 完整叶子的挥发物

发现云杉八齿小蠹 (*Ips typographus* Linnaeus) 对正己醇、顺-3-己烯-1-醇和反-2-己烯-1-醇有强烈反应^[21], 进一步用绿叶气体的合成混合物进行分析, 对这三种能在自然界产生的绿叶气体仍有强烈反应, 对反-3-己烯醇、正-2-己烯醇和芳樟醇 (linalool) 有弱反应, 而对 GLV 醛和酸无反应^[22]。同样的反应发现于黑山松大小蠹 (*Dendroctonus ponderosae* Hopkins)^[23]、纵坑切梢小蠹 (*Tomicus piniperda* Linnaeus) 和横坑切梢小蠹 (*Tomicus minor* Hartig)^[24]、重齿小蠹 (*Ips duplicatus* Sahalberg)^[25]、十二齿小蠹 (*Ips sexdentatus* Börner)^[26] 和松瘤小蠹 (*Orthotomicus erosus* Woll)。

用动态顶空采样法采集非寄主垂枝桦、毛枝桦和欧洲山杨 (*Populus tremula* L.) 的挥发物^[25, 27], 分析得到云杉八齿小蠹、重齿小蠹和落叶松八齿小蠹 (*Ips subelongatus* Motschulsky) 对 *trans-conophthorin*、正己醇、顺-3-己烯-1-醇、3-辛醇和 1-辛烯-3-醇有触角电位反应, 一致的 GC-EAD 反应发现于十二齿小蠹^[26] 和松瘤小蠹。作者发现红脂大小蠹 (*Dendroctonus valens* LeConte) 对反-2-己烯醛有强烈触角电位反应, 且雌雄触角电位反应无显著性差异 (待发表)。而张龙娃等^[28] 用 EAG 所测化合物的剂量曲线显示红脂大小蠹雌雄两性间有轻微差异, 特别是己醛和反-2-己烯-1-醇。

Guerrero 等^[29] 报道分布区不重叠的桉属 (*Eucalyptus* L. Herit) 植物中的苯甲醇对地中海地区切梢小蠹 *Tomicus destruens* (Woll) 有 SCR 反应。Huber 等^[30] 发现 *trans-conophthorin* 对 5 种北美小蠹引起触角电位反应, 分别是: 黑山松大小蠹、黄杉大小蠹 (*Dendroctonus pseudotsugae* Hopkins)、红翅大小蠹 (*Dendroctonus rufipennis* Kirby)、美松齿小蠹 (*Ips pini* (Say)) 和胶树毛小蠹 (*Dryocoetes confuses* Swaine)。其他非寄主树皮挥发物如苯甲醛、水杨醛、苯甲醇、壬醛和南部松小蠹诱剂 (frontalin) 发现于新北区的被子植物, 也对北美几种针叶小蠹有活跃的触角电位反应, 如黑山松大小蠹^[31], 然而这些氧化的脂肪族和 6 碳至 9 碳乙醛对欧洲针叶小蠹虫无触角电位反应^[19]。

绿叶气体六碳醇和乙醛能阻隔至少 11 种针叶树小蠹虫对寄主的趋性^[32]。Schlyter 等^[33] 发现云杉八齿小蠹能够被 5 种绿叶气体与萜烯醇 (Terpene alcohol) 和芳樟醇 (linalool) 的混合物驱避。Zhang^[34] 通过生物学测试和行为学测试清楚表明针叶树小蠹虫通过嗅觉不仅能识别非寄主而且能避免非寄主生

境和非寄主种类, 正如 Schlyter 和 Birgersson^[12] 提出的, 非寄主叶子释放的绿叶气体代表着非寄主气味信号。换言之, 避免了来自非寄主的绿叶气体就意味着小蠹虫没有飞进非寄主生境。不过即使小蠹虫接近非寄主或着陆非寄主后, 一些特殊的绿叶挥发物如 6 碳乙醇和树皮挥发物 *trans-conophthorin*、8 碳醇足以使小蠹虫迅速离开。非寄主的被子植物中, 不仅是绿叶气体, 而且树干的挥发物也能被云杉八齿小蠹利用作为远距离的嗅觉示踪, 用来区别它们是寄主还是非寄主, 是桦树还是云杉, 并且认为这是一种进化行为。

小蠹虫被寄主植物挥发物引诱的过程中, 会受到其他非寄主植物挥发物的干扰。Ross 等和 Wood 等^[35-36] 发现阔叶常绿树木的挥发性物质可明显地减少美松齿小蠹 (*Ips pini* (Say)) 对寄主树木的危害。云南纵坑切梢小蠹可被林分内的青蒿 (*Artemisia apiacea* Hance)、紫苏 (*Perilla frutescens* (L.) Britt.)、薄荷 (*Mentha haplocalyx* Briq.)、蓝桉 (*Eucalyptus globulus* Labill.)、香樟 (*Cinnamomum camphora* (Linn.) Presl.)、柑橘 (*Citrus reticulata* Blanco) 和藿香 (*Agastache rugosa* (Fisch. et Mey) O. Kuntze) 挥发物所驱避^[37]。许多小蠹虫避开非寄主主要依靠识别非寄主释放的特殊性气味。通过用乙醇 (1 ~ 6 g · d⁻¹) 引诱纵坑切梢小蠹和细杆小蠹 (*Hylgops pallites* Gyllenhal) 的试验, 发现在引诱剂附近放置新鲜的非寄主木段, 如欧洲山杨和欧洲桦木会大幅度降低引诱的效果^[38]。作者用 Y 型嗅觉仪进行浓度梯度实验, 结果表明顺-3-己烯-1-醇, 反-2-己烯醛, 顺-2-己烯-1-醇, 苯甲醛在 1/1 000 浓度时干扰红脂大小蠹虫对寄主挥发物 3-萜烯的反应; 反-2-己烯醇, 水杨醛, 苯甲醛在 1/100 浓度时干扰对红脂大小蠹有引诱作用的 3-萜烯的反应。在野外通过用旋转诱捕器进行实验, 发现有 10 种化学物质的处理臂和对照臂之间达到显著性差异, 表明非寄主化合物在红脂大小蠹选择寄主的过程中起一定干扰作用 (待发表)。张龙娃等田间诱捕实验表明红脂大小蠹对益他素的反应受到非寄主挥发物的干扰, 诱捕量下降 26.7% ~ 70%, 其中 1-辛烯-3-醇, 顺-3-己烯-1-醇, 反-2-己烯-1-醇是最有效的三种化学物质, 显著减少益他素对红脂大小蠹的诱捕数量, 分别达到 69.5%, 68.5% 和 66.0%^[28]。家木小蠹 (*Trypodendron domesticum* (Linnaeus)) 能被乙醇强烈吸引, 但遇到从欧洲赤松 (*Pinus sylvestris* L.) 释放的单萜化合物或马鞭草烯

醇(针叶植物腐败时释放出)时,这种吸引反应会被抑制^[33]。其他非寄主针叶树的挥发物也能干扰针叶树小蠹虫对寄主的定位。Kohnle^[39]的研究表明纵坑切梢小蠹(*Tomicus piniperda* Linnaeus)受寄主挥发物引诱,但在有非寄主针叶树欧洲云杉(*Picea abies* (Linn.) Karst.)的皮和木质部碎末时,其对寄主欧洲赤松木段的危害明显减少。

非寄主挥发物还会干扰小蠹虫对信息素的趋性行为。绿叶气体能大幅度地降低南部松大小蠹(*Dendroctonus frontalis* Zimmerman)南部松齿小蠹(*Ips grandicollis* Eichhoff)和北美齿小蠹(*Ips avulsus* Eichh)对聚集信息素的定向性^[40];绿叶气体能阻碍红松果小蠹(*Conophthous resinosae* Hopkins)雄虫对信息素的引诱作用,正己醇、反-2-己烯-1-醇、顺-3-己烯-1-醇明显减弱雄虫对性信息素的反应,诱捕量显著减少^[41]。新鲜的桦树皮和绿叶能够显著减少云杉八齿小蠹和中穴星坑小蠹(*Pityogenes chalcographus* Linnaeus)对信息素的聚集反应^[22]。1-己醇、顺-3-己烯-1-醇和反-2-己烯-1-醇这3种桦树的主要绿叶气体加入人工合成的信息素中能显著降低诱捕量^[21, 27, 42]。通过进一步的深入研究发现 *trans*-conophthorin、3-辛醇、1-辛烯-3-醇以及马鞭草烯酮(*verbenone*)这4种物质两两混合、3种不同物质组合或者4种物质同时作用可以显著降低聚集信息素的聚集作用,当单个物质加入诱捕器时虽然没有混合使用效果好,但也能够使诱捕量降低50%~70%^[43]。

3 寄主释放的不适寄主挥发物的作用

小蠹虫不仅能区分寄主和非寄主,也能判定寄主的适合程度。一些小蠹虫,如云杉八齿小蠹和纵坑切梢小蠹在许多针叶植物成功定殖之后,寄主腐木中就会释放出大量的马鞭草烯醇。Fetting等^[44]发现用诱捕器诱捕红脂大小蠹时受到外消旋齿小蠹烯醇(*racemic ipsenol*),齿小蠹二烯醇((+)-*ipsdienol*)和顺-马鞭草烯醇(*cis-verbenol*)的抑制。Byers^[10]认为马鞭草烯醇是微生物在衰弱树木上活动所产生的一种信号,而小蠹虫在进化过程中可能产生了对它驱避的机制,小蠹虫将根据该物质确定去留。此外,不少小蠹虫为避免种内或种间竞争,进化形成了释放马鞭草烯醇的机制^[10]。欧洲赤松的-蒎烯和-蒎烯对纵坑切梢小蠹有忌避作用。

4 小蠹类的非寄主挥发物的化学特性

已经确定了很多对小蠹类昆虫具有一定作用的植物挥发性化合物并且数量在不断增长,这些化合物通常被分为醇类、醛类、芳香族、酯、酮、吡和萜烯^[45-46],信息化合物严格的说是指一类分子量小于250、沸点低于340的挥发性物质^[47]。而在植物和昆虫的关系中挥发性化合物严格指醇、醛和酮C₁₆,酸和酯C₁₄,异戊烯苯丙类(*phenylpropanoids*)<C₁₂和萜烯C₁₅^[47]。尽管近缘种和形态相似种可能释放许多相同化合物,通过定性分析和定量分析就未必相同(表1)。

表1 小蠹虫寄主选择中具有活性的植物挥发性化合物的种类

类别	化合物
针叶树	-蒎烯, -蒎烯, 萜品油烯, 3-萜烯, 乙醇, <i>chalcogran</i> , 王古王巴烯, 桧萜, 柠檬烯, -水芹烯, 月桂烯, -萜品烯, -异丙基苯, -萜品烯, 乙酸龙脑酯, 5-allylanisole, 除烯, 顺式马鞭烯醇, 反式马鞭烯醇, β -杜松醇, -石竹烯, -柏木烯
阔叶树和草本植物	(z)-3-己烯-1-醇, (E)-2-己烯-1-醇, 1-叶醛, 己烯, 己醇, 庚醇, -蒎烯, 额瘤大小蠹素, 苯甲醛, -蒎烯, 柠檬烯, -水芹烯, 苯乙醇, -罗勒烯, -罗勒烯, 邻羟基苯甲醛, 愈疮木酚, 壬醛, 甲基水杨酸, 榧素, 葵烯, 百里酚甲醚, -法呢烯 (E)-橙花叔醇, 佳味酚甲醚, -姜烯, -檀香烯, <i>trans</i> -conophthorin, 3-辛醇, 1-辛烯-3-醇, (5s, 7s)-(-)-7-methyl-1, 6-dioxaspiro' decane, 6-甲基-5-庚烯-2-酮, 依兰油烯

对针叶树小蠹虫起作用的重要非寄主挥发物包括存在于阔叶树和草本叶和皮中的绿叶气体和阔叶树皮中的螺环缩醛类如 *trans*-conophthorin、8碳醇和芳香族化合物,和在桦木属(*Betula* L.)、杨属(*Populus* L.)、槭属(*Acer* L.)和栎属(*Quercus* L.)等非寄主被子植物的皮中具有 *trans*-conophthorin^[30, 39, 48-50]。芳香族化合物能从许多生长环境相似的被子植物中测出,如苯甲醇、苯甲醛和水杨醛共同

存在于北美的柳属(*Salix* L.)^[51]1美洲山杨(*Populus tremuloides* Michx.)、毛果杨(*Populus trichocarpa* Torr. et Groy)^[48, 31]和欧洲山杨(*Populus tremula* L.)中^[27, 51]。

5 非寄主挥发物的收集和分析

当前植物挥发物的提取方法主要有:溶剂提取法、蒸馏法、抽气吸附法、固相微萃取法(*solid-*

phasesmicroextraction, SPME)、动态顶空采集法(dynamic headspace collection)等。动态顶空收集法是在抽气法的基础上演化而来,这种方法所测定的植物材料可以是离体植物也可以是活体植物,是目前分析鉴定挥发性化合物较好的方法。采用吸附管进行动态顶空收集后,可采用热脱附和溶剂洗脱两种方法进行处理后分析。热脱附法的最大优点是只需少量的植物材料,吸附的化合物通过热脱附-低温捕集(TCT)装置被热解析后进入气谱-质谱联用仪(GC-MS)中,不需要洗脱的中间步骤,其测定结果基本反映被测定植物材料所释放挥发物的组成及其比例,尤其是适于采集分析挥发物的释放量小的植物。缺点是收集的量少,直接进入仪器,只能用于化学分析,不能同时进行生物测定。而溶剂洗脱法,虽在洗脱的过程中有一定损失,但同一份样品可以同时进行分析进行生物测定。

化学成分分析: GC-MS是最常用的分析挥发物成分的方法^[19, 52-53],挥发物经色谱柱分离后,进入质谱,质谱的离子碎片信号由计算机采集,扫描可检测的有效峰,通过谱库检索,得出可能的鉴定结果。通过气-质-红外三联(GC-MS-IR)对MS流出组份可作进一步的分析。也可以通过购买标准化合物行为测定以进一步确认。

6 非寄主挥发物的生物学测定方法

非寄主挥发物的生物测定主要有电生理测定、行为测定和野外测定。分述如下:

电生理分析技术: 针叶小蠹虫对信息化合物包括NHV的电生理反应可用的方法有触角电位技术(electroantennography, EAG)^[54]、触角电位-气相色谱联用仪(gas chromatography-electroantennographic detection, GC-EAD)^[55-56]、单细胞记录(single-cell recording, SCR)技术^[57]。小蠹虫的触角连接在记录电极和参考电极,当触角被气味刺激时可被测出它的变化^[21, 25, 27, 31, 48-49], EAG技术所记录到的是无数个感受神经元累计的电位变化,因此,触角电位技术是许多化学传感器被气体分子激活的一种相对量度。触角电位反应的振幅随刺激物浓度的增加而增加,直至达到饱和。触角电位技术只是检测到触角对化合物的生理反应,还要通过行为实验才能确定该化合物是否有行为活性。用GC-EAD技术测复杂的NHV混合物来确定具有电生理活性的化合物,然后对这些化合物进行行为反应测试^[19]。SCR是用微

电极记录单个受体神经细胞的电位反应技术。该技术可以区分不同感受细胞的反应,因此可以用于更详细地研究昆虫对化学物质的反应,可以对NHV活跃的接收神经的多样性和特殊性上提供更多信息^[58]。

行为测定技术: 昆虫对植物挥发物的行为反应主要用嗅觉仪来测定。常用的嗅觉仪主要有“T”型嗅觉仪、“Y”型嗅觉仪、四臂嗅觉仪及线形轨迹嗅觉仪等。测定时,嗅觉仪有一臂连接虫笼,另外几臂连接挥发性物质刺激源,气流由刺激源臂流向虫笼臂,昆虫接受刺激逆风爬行或不动。使用的气流亦先经过净化。挥发物可以是活体植物、挥发物粗提物、挥发物单体、植物-植食性昆虫复合体,根据需要选择。对小蠹虫比较有效的方法有开放式爬行测定法(the walking bioassay)^[59]、圆底玻璃缸测定法、滤纸测定法^[60]、木箱法^[61]、纸筒法^[62]等。

野外测定技术: 对非寄主挥发物的野外测定方法通常是将引诱物质和非寄主挥发物结合起来测定,在诱捕器中设置引诱剂与所需测定的非寄主挥发物,以单独引诱剂作对照,比较所测定挥发物与对照之间的差异,以确定其作用。这种方法需要多个重复,且需要考虑诱捕器位置的作用,测定过程中最好交换位置。Byers^[41]设计了一种旋转诱捕器(pair-rotor trap),该诱捕器由两节长为1.5 m直径为3 cm的铁管构成架的支柱,上面可以镶嵌入一主机(主机由电瓶,电机,插座,开关组成),主机的左右还伸出两臂,两臂分别由两节1.5 m的不锈钢管组成,这样底臂共长6 m,主机正上方楔入一个1 m长不锈钢管,由钢丝绳拉着两臂构成一个平面三角形,并且被主机带动匀速转动,每30 min转360°,两臂各设置1个诱捕器,一边为引诱剂,另一边为引诱剂加所测定的非寄主挥发物,该方法消除了位置的因影响。作者也曾采用该方法测定非寄主挥发物对红脂大小蠹的影响,取得了很好的效果。

7 影响挥发物释放的因素

各种明显的因素(如机械损伤和由生物引起的损伤、光、温度和相对湿度)能影响树木挥发物的释放^[63-64],它们的影响可受内部生物因素调节,如植物成熟度,基因组成和在生理和生化活性的日变化和季节变化。

蓝桉(*Eucalyptus globules* L.)^[65]和石砾(*Quercus ilex* L.)的释放率随温度而呈指数增长,许多针

叶树叶的单萜释放率也随温度呈指数增长^[66-68], 各种单萜的相对比例几乎无变化^[68-69], 然而垂枝桦和黑接骨木 (*Sambucus nigra* L.) 的枝叶分离的单萜, 倍半萜和绿叶气体的释放在 16 ~ 24 范围内随温度的增高而显著增加, 但是 24 以上气味的散发没有显著增加。

光通过补充生物合成能量控制解剖学上的变化和 photoregulating 单萜合成^[63], Staudt 和 Seufert^[70] 发现石砾叶子依靠光才能释放单萜。Gleizes 等^[71] 报道海岸松 (*Pinus pinaster* Ait.) 单萜合成只发生在有光的条件下完整的松针里, 相比之下倍半萜合成发生在光和黑暗的条件下, 无论是完整的松针还是部分松针都能发生, 这些结果表明单萜和倍半萜的合成是分隔的^[64]。

日变化和季节变化影响挥发物的释放量, (包括温度、光密度、叶是否成熟及其相互作用)。红杉 (*Sequoia sempervirens* (Lamb.) Endl.) 叶单萜的浓度在生长的第一个月变化很大, 然后逐渐稳定^[72], 香脂杨(大叶钻天杨) (*Populus balsamifera* L.) 的单萜释放在春季最高, 到夏季基本停止^[73], 垂枝桦、毛枝桦 (*Betula pubescens* Ehrh.)、欧洲山杨和黑接骨木的叶挥发量(总体的绿叶气体和个体的绿叶气体, 单萜和倍半萜)在 8 月比 6 月显著减少, 同样的光密度和温度条件下, 欧洲山杨和黑接骨木在秋季几乎没有挥发物, 可能是由于叶的衰老^[21]。

由于物理损伤的胁迫 1 化学 1 病原体和昆虫的胁迫都强烈影响树木的挥发物释放量, 压伤、冻伤或暴晒纸桦(美洲桦) (*Betula papyrifera* Marsh.) 叶于臭氧中, 乙烷、乙醛和乙醇的释放量就增加, 乙醛和乙醇在没有胁迫的条件下就不会被测出^[74], 昆虫取食比起仅仅是机械损伤更能引起其他植物挥发物的释放^[75]。Winer 等^[76] 发现粗糙处理的植物材料比精细处理的植物材料顺-3-己烯醇和反-3-己烯基醋酸盐的释放量明显多一些。

8 针叶树小蠹虫非寄主挥发物作用的生态学和进化意义

有关非寄主挥发物在针叶树小蠹虫寻找寄主方面的研究结果显示混交林中信息化学物质的多样性也是其抗虫机制的一个重要方面。由于混交林中很多的非寄主化学信息干扰了害虫有效寻找寄主, 从而降低害虫的危害。从进化的角度看, 非寄主挥发物使小蠹虫避免了在寻找寄主过程中的错误, 增

加了寻找寄主的效率, 对小蠹虫有利; 从非寄主的角度, 其挥发物避免了小蠹虫错误的取食而带来的能量消耗, 对非寄主植物也是有利的。同时, 小蠹虫的天敌也可根据非寄主挥发物避免进入错误的区域, 这种关系是小蠹虫及天敌与非寄主之间长期协同进化的结果^[77]。

9 针叶树小蠹虫非寄主挥发物在害虫综合治理中的应用

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)的时间^[30]。所以根据一些植物挥发性化合物对小蠹虫寄主选择具有干扰作用, 在林区内大量释放, 可延长小蠹虫扩散, 寻找寄主的时间, 以增加天敌觅食机会或小蠹虫的自然死亡率, 达到控制小蠹虫的目的。

在小蠹虫寄主选择中关键步骤起作用的几类信息化学物质对控制小蠹虫有重要意义: (1) 由非寄主叶子释放, 表示非寄主生境的绿叶气体^[19]; (2) 特殊的树皮挥发物代表非寄主被子植物。如 *trans-conophthorin*、3-辛醇、1-辛烯-3-醇和某些桦木属、杨属和槭属的树皮释放的 *benzenoids*^[11, 19, 49, 53]; (3) 某些挥发物表示是不适寄主树, 如马鞭草烯酮表示同种小蠹虫间竞争; 互益素来自异种小蠹虫^[10, 78]; 单萜来自抗性寄主^[78-80]。

Wilson 等^[23] 证明两种 6 碳醇顺-3-己烯-1-醇和反-2-己烯-1-醇的混合物释放率为 $8 \text{ mg} \cdot \text{d}^{-1}$, 就能减少黑山松大小蠹对寄主树的侵害。苯甲醇发现于非寄主愈伤组织, 每天 $700 \text{ mg} \cdot \text{木}^{-1}$ 就能减少地中海区切梢小蠹对寄主原木的危害^[29]。Borden 等^[49] 报道非寄主山杨树皮挥发物和马鞭草烯酮的混合物显著减少黑山松大小蠹对寄主树的侵害。NHV 和 *verbenone* 的高释放率混合物能成功地保护黑松免受黑山松大小蠹的大量侵害^[81-82]。Jactel 等^[27] 报道 *trans-conophthorin* 与 NHV 醇的混合减少了 89% 的十二齿小蠹侵害, 未挂诱捕器的松木, 减少了 62% 的十二齿小蠹侵害挂诱捕器的松木, 充分利用非寄主挥发物和马鞭草烯酮与聚集信息素作为“推-拉”策略能有效提高信息化合物的效率来控制爆发期的小蠹虫^[11, 42, 83]。“推拉”策略已成功地用于控制黑山松大小蠹^[81] 和类加州十齿小蠹 (*Ips paraconfusus* Lanier)^[84], 将控制的化合物在暴发期放置于林内, 同时将聚集信息素的诱捕器放于林外, 这样将林内驱逐出来的小蠹虫一网打尽于林外的诱捕器里了。

10 讨论和展望

对大部分害虫来说寄主寻找并非是完全随机的,除受生物因子和非生物因子的影响外,还与昆虫本身的发育、生理和行为状态有关,这里存在的一个争论:小蠹虫是随机着陆可能的寄主树,然后近距离确定它的适宜性,还是被寄主挥发物引诱而直接定位的^[10-11]普遍接受的是:先锋种先入侵,大量种群被刺激引诱而定位寄主^[10,12]。

从被子植物垂枝桦、毛枝桦和欧洲山杨的皮萃取法和动态顶空采集法中测到 2-甲基-3-丁烯-2-醇^[27],而北美 10 种以上针叶树的松针中也挥发出大量的该化合物^[85]。还有一些氧化萜烯,如南部松小蠹诱剂(*frontalin*)和马鞭草烯酮是信息素和抗聚集信息素,分别从被子植物桤木属(*Alnus* Mill.)和美洲黑杨(*Populus deltoides* Bartr.)中测得^[30],但是小蠹虫为何只危害针叶树而不危害阔叶树?可能是非寄主气味对寄主气味遮蔽作用阻止了小蠹虫的搜索行为,也可能是非寄主挥发物中含有小蠹虫类昆虫不能降解的有毒物质。研究者们还发现小蠹虫寄主植物与非寄主植物之间存在着相同的挥发物,如乙醇、-蒎烯、3-萜烯等,而小蠹虫却不危害非寄主^[20],除受植物挥发物组分构成和含量差异外,非寄主植物挥发物的特异性成分可能是小蠹虫产生判别的重要因素,但小蠹虫识别这些化合物的具体机制目前尚不清楚。*Jactel*等^[26]认为是非寄主树木挥发物的浓度较大,驱使小蠹虫离开非寄主植物。这些机制还有待进一步的研究。

另外,在自然界中,各种感觉往往是综合作用的,在小蠹虫寻找寄主和避开非寄主的过程中,很多时候是联合应用嗅觉与视觉进行^[85-89]。

自然选择使小蠹虫进化出几种嗅觉机制来寻找寄主,同时避免不适树和非寄主树,最近的研究提出非寄主叶和皮的挥发物是小蠹虫在寻找寄主中重要的不利嗅觉信号,这些研究不仅丰富了植物与昆虫相互关系的生态知识,也鼓舞了人们研发新的信息化合物为基础的控制方法和策略^[19,49,81],也为 IPM 策略提供了新的思路。

进一步的研究内容包括:(1)测试不同类型和混交比例的混交林中寄主和非寄主挥发物的自然释放率和在林内的空间分布,各种挥发物动态变化及其对针叶树小蠹虫的影响,研究非寄主挥发物在混交林抗虫机制中的作用;(2)深入研究非寄主化合

物和非寄主混合物与其他抑制剂之间的附加作用或合成作用;(3)改变源区释放方式来使非寄主化合物或非寄主混合物的有效抑制范围达到最大;(4)鉴定并分析林分中其他有机体,如真菌、落叶木材、昆虫危害的非寄主皮、叶和林下植被的挥发物,研究其功效;(5)深入研究非寄主嗅觉信号与视觉等其他感觉的关系和综合作用,进一步深入阐明小蠹虫寻找生境和寄主的机制;(6)通过电生理研究针叶树小蠹虫在中枢神经系统中的单一神经细胞接收器和信号的多样性和专一性,从分子水平阐述非寄主对小蠹虫趋避作用的机理;(7)进一步研究针叶树小蠹虫的捕食性昆虫和寄生生物对非寄主混合物的反应。(8)通过混交林林分结构配制最大限度地抑制针叶树小蠹虫的技术;(9)非寄主挥发物作为趋避剂单独或与引诱剂结合抑制针叶树小蠹虫的技术。

参考文献:

- [1] Wood S L. The Bark and Ambrosia Beetles (Coleoptera: Scolytidae) of North and Central America: A Taxonomic Monograph [R]. Great Basin Natural Memograph, Brigham Young University Provo, Utah, 1982, no 6
- [2] Kelley S T, Farrell B D. Is specialization a dead end? The phylogeny of host use in *Dendroctonus* bark beetles (Scolytidae) [J]. Evolution, 1998, 52: 1731 - 1743
- [3] Sequeira A S, Normark B B, Farrell B D. Evolutionary assembly of the conifer fauna: distinguishing ancient from recent associations in bark beetles [C]. Proceedings of the Royal Society of London (B), 2000, 267: 2359 - 2366
- [4] Dethier V G. Mechanism of host-plant recognition [J]. Entomologia Experimentalis et Applicata, 1982, 31: 49 - 56
- [5] Visser J H. Host odor perception in phytophagous insects [J]. Annual Review of Entomology, 1986, 31: 121 - 144
- [6] Dobson H E M. Floral volatiles in insect biology. Insect Plant Interactions [M], vol. 5. Bernays E A. CRC Press. Boca Raton, Florida, USA, 1994: 47 - 81
- [7] Bernays E A. Plant-insect interactions-a synthesis [C]. Abstract Book I. XXI-International Congress of Entomology. August. International Congress of Entomology, Brazil, 2000: VIII-XIII. 20 - 26
- [8] Atkins M D. Behavioral variation among scolytids in relation to their habitat [J]. Canadian Entomologist, 1966, 98: 285 - 288
- [9] Raffa K F, Benyman A A. Interacting selective pressures in conifer bark beetle systems: a basis for reciprocal adaptations [J]. American Naturalist, 1987, 129: 234 - 262
- [10] Myers J A. Host tree chemistry affecting colonization in bark beetles [M] // Carde R T, Bell W J. Chemical Ecology of Insects 2. Chapman and Hall, New York, 1995: 154 - 213
- [11] Borden J H. Disruption of semiochemical-mediated aggregation in

- bark beetles [M] // Carde R T, Minks A K. Pheromone Research: New Directions, 1997: 421 - 438
- [12] Schlyter F, Birgersson Cz. Forest Beetles[M] // Hardic R J, Minks A. Pheromones of Non-Lepidopteran Insects Associated with Agricultural Plants. CAB International, Wallingford, UK, 1999: 113 - 148
- [13] Petersonnjik H E. Squash leg and ulartrichome volatile: identification and influence on behavior of female pickleworm moth *Diaphania nitidalis*[J] . Chemical Ecology, 1994, 20: 2099 - 2109.
- [14] Paulwp J. Plant volatiles as a defense against insect herbivores[J] . Plant Physiology, 1999, 121: 325 - 331
- [15] Muller T L. Volatile organic compounds emitted from beech leaves [J] . Phytochemistry, 1996, 43: 759 - 762
- [16] 杜家纬. 植物-昆虫间的化学通讯及其行为控制[J] . 植物生理学报, 2001, 27(3) : 193 - 200
- [17] Boren J H, Bennett R B, Acontinuously recording flight mile for investigating the effects of volatile substance on the flight of the red insect[J] . Ecolentomol, 1969, 62(4) : 782 - 785
- [18] Byers J A. An encounter rate model of bark beetle populations searching at random for susceptible host trees[J] . Ecological Model, 1996, 91: 57 - 66
- [19] Zhang Q H. Olfactory recognition and behavioural avoidance of angiosperm nonhost volatiles by conifer bark beetles[D] . Ph. D. Thesis (Agraria 264) . Swedish University of Agricultural Sciences. Alnarp, Sweden, 2001
- [20] 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
- [21] Zhang Q H, Birgerss G., Zhu J W, *et al.* . Leaf volatiles from non-host deciduous trees: variation by tree species, season, and temperature and electrophysiological activity in *Ips typographus*[J] . Journal of Chemical Ecology, 1999 a, 25(8) : 1923 - 1943
- [22] Zhang Q H, Schlyter F, Anderson P. Green leaf volatiles interrupt pheromone response of spruce bark beetle, *Ips typographus* [J] . Journal of Chemical Ecology, 1999b, 25(12) : 2847 - 2861
- [23] Wilson L M, Borden J H, Gries R, *et al.* . Green leaf volatiles as antiaggregants for the mountain pine beetle, *Dendroctonus ponderosae* Hopkins (Coleoptera: Scolytidae) [J] . Journal of Chemical Ecology, 1996, 22: 1861 - 1875
- [24] Schlyter F, Zhang Q H, Anderson P, *et al.* . Electrophysiological and behavioural responses of pine shoot beetles, *Tomicus piniperda* and *T. minor* (Coleoptera: Scolytidae) , to non-host leaf and bark volatiles[J] . The Canadian Entomologist, 2000, 132: 965 - 98
- [25] Wood D L. The role of pheromones, kairomones, and allomones in the host selection and colonization behavior of bark beetles[J] . Annual Review of Entomology, 1982, 27: 411 - 446
- [26] Jactel H, van Halder I, Menassieu P, *et al.* . Non-host volatiles disrupt the response of the stenographer bark beetle *Ips sexdentatus* (Coleoptera: Scolytidae) to pheromone baited traps and maritime pine log[J] . Integrated Pest Management Reviews, 2001, 6: 197 - 207
- [27] Zhang Q H, Schlyter F, Birgersson G. Bark volatiles from non-host deciduous trees of spruce bark beetle, *Ips typographus* (L.) (Coleoptera: Scolytidae) : Chemical and electrophysiological analysis [J] . Chemoecology, 2000, 10: 69 - 80
- [28] ZHANG Long-wa, Nancy E G, SUN Jiang-hua. Electrophysiological and behavioral responses of *Dendroctonus valens* to non-host volatiles[J] . Annual Forest Science, 2007, 64: 267 - 273
- [29] Guerrero A, Feixas J, Pajares J, *et al.* . Semiochemically induced inhibition of behaviour of *Tomicus destruens*(Woll) (Coleoptera: Scolytidae) [J] . Naturwissenschaften, 1997, 84: 155 - 157
- [30] Huber D P W, Gries R, Borden J H, *et al.* . Two pheromones of coniferophagous bark beetles found in the bark of nonhost angiosperms[J] . Journal of chemical ecology, 1999, 25: 805 - 816
- [31] Huber D P W, Gries R, Borden J H, *et al.* . A survey of antennal responses by five species of coniferophagous bark beetles (Coleoptera: Scolytidae) to bark volatiles of six species of angiosperm trees [J] . Chemoecology, 2000a, 10: 103 - 113
- [32] Morewood W D, Simmonds K E, Gries R, *et al.* . Disruption by conophthotin of the kairomone response of sawyer beetles to bark beetle pheromones[J] . Journal of Chemical Ecology, 2003, 29(9) : 2115 - 2129
- [33] Byers J A. Attraction of bark beetles, *Tomicus piniperda*, *Hylurgops palliates*, and *Trypodendron domesticum* and other insects to short-chain alcohols and monoterpenes[J] . Journal of Chemical Ecology, 1992, 18(12) : 2385 - 2402
- [34] Zhang Q H, Liu G T, Schlyter F, *et al.* . Olfactory response of *Ips duplicatus* to nonhost leaf and bark volatiles in Inner Mongolia, China[J] . Journal of Chemical Ecology, 2001, 27: 955 - 1009
- [35] Ross D W, Datermen G E. Efficacy of antiaggregation pheromone for reducing douglas-fir beetle infestation in high risk stands[J] . The Canadian Entomologist, 1995, 127: 805 - 811
- [36] Wood D L. The role of pheromones, kairomones, and and allomones in the host selection and colonization of bark beetles[J] . Annual Review of Entomology, 1982, 27: 411 - 446
- [37] 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 - 3591
- [38] Gries G. Prospects of new semiochemicals and technologies. Application of Semiochemical for Management of Bark Beetle infestations [R] // Salom S M, Hobson K R. USDA Forest Service, General Technical Report. INT-GTR-318, 1995: 44 - 47
- [39] Kohnle U. Host and non-host odour signals governing host selection by the pine shoot beetle, *Tomicus piniperda* and the spruce bark beetle, *Hylurgops palliatus* (Col. , Scolytidae) [J] . Journal of Applied Entomology, 2004, 128(9-10) : 588 - 592
- [40] Dickens J C, Billings R F, Payne T L. Green leaf volatiles interrupt aggregation pheromone response in bark beetles infecting pines [J] . Experientia, 1992, 48: 523 - 524
- [41] Byers J A, Zhang Q H, Schlyter F, *et al.* . Volatiles from non-host birch tree inhabit pheromone response in spruce bark beetles[J] . Naturwissenschaften, 1998, 85: 557 - 561
- [42] Groot P D E. Green leaf volatiles inhabit response of red pine cone beetle *Conophthorus resinosae*(Coleopter, Scolytide) to a sex pheromone[J] . Natutwissenschaften, 1999, 86(2) : 81 - 85
- [43] Zhang Q H. Interruption of aggregation pheromones in *Ips typographus*

- (L.) (Col. Scolytidae) by non-host bark volatiles [J]. *Agricultural and Forest Entomology*, 2003, 5(2): 142 - 152.
- [44] Fettig C J, Borys R R, Dabney C P, *et al.*. Disruption of red turpentine attraction to baited traps by the addition of California five spined ips pheromone components [J]. *Canadian Entomology*, 2005, 137: 748 - 752
- [45] Teranishi R, Kint S. Bioactive volatile compounds from plants: an overview [M] // Teranishi R. Buttery R G, Sugisawa H. *Bioactive Volatile Compounds from Plants*. American Chemical Society, Washington, D. C., 1993: 1 - 5
- [46] Robinson T. *The organic Constituents of Higher Plants* [M], Cor-dus Press, North Amherst, MA, 1983
- [47] Metcalf R L, Metcalf E R. *Plant Kairomones in Insect Ecology and Control* [M]. Chapman & Hall, Academic Press, New York, 1992
- [48] Francke W, Bartels J, Meyer H, *et al.*. Semiochemicals from bark beetles: new results, remarks, and reflections [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 1995, 21: 1043 - 1063
- [49] Borden J H, Wilson I M, Gries R, *et al.*. Volatiles from the bark of trembling aspen, *Populus tremuloides* Michx. (Salicaceae) disrupt secondary attraction by the mountain pine beetle, *Dendroctonus ponderosae* Hopkins (Coleoptera: Scolytidae) [J]. *Chemoecology*, 1998, 8: 69 - 75
- [50] Zhang Q H, Tollasch T, Schlyter F, *et al.*. Enantiospecific antennal response by bark beetle (Coleoptera: Scolytidae) to the spiroacetal E-conophthorin [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2002, 28: 1839 - 1852
- [51] Tollsten L, Knudsen J T. Floral scent in deciduous *Salix* (Salicaceae) -acue determining the pollination system? [J] *Plant Systematics and Evolution*, 1992, 82: 229 - 237
- [52] Millar J G, Haynes K F. *Methods in Chemical Ecology: Chemical Methods* [M]. Kluwer. Norwel, 1998
- [53] Huber D P W, Borden, J H, Stastny M. Response of the pine engraver, *Ips pini* (Say) (Coleoptera: Scolytidae), to conophthorin and other angiosperm, bark volatiles in the avoidance of non-hosts [J]. *Agricultural and Forest Entomology*, 2001, 3: 225 - 232
- [54] Payne T L. Pheromone perception. [M] // Birch M C. *Pheromones*. Elsevier-North Holland Publishers Amsterdam, 1974: 31 - 61
- [55] Am H, Stadler E, Rauscher S. The electroantennographic detector-a selective and sensitive tool in the gas chromatographic analysis of insect pheromones [J]. *Zeitschrift für Naturforschung*, 1975, 30c: 722 - 725
- [56] Schroder L M. Olfactory recognition of nonhost aspen and birch by conifer bark beetle *Tomicus pinipenta* and *Hylurgops palliates* [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 1992, 18: 1583 - 1593
- [57] Ross D W, Datermen G E. Efficacy of antiaggregation pheromone for reducing douglas-fir beetle infestation in high risk stands [J]. *The Canadian Entomologist*, 1995, 127: 805 - 811
- [58] Leather S R, Watt A F. Insect-induced chemical changes in yang lodgpole pine (*Pinus contorta*); the effect of previous defoliation on oviposition, growth and survival of the pine beauty moth, *Parolis flamma* [J]. *Ecological Entomology*, 1987, 12: 275 - 281
- [59] Byers J A. Effect of mating on terminating aggregation during host colonization in the bark beetle, *Ips paraconfusus* [J] *Journal of Chemical Ecology*, 1981a, 7(1): 1135 - 1146
- [60] 杨群芳, 周祖基, 李 庆. 云南松纵坑切梢小蠹驱避作用测定方法初探 [J]. *四川农业大学学报*, 2003, 21(3): 226 - 229
- [61] 于诚铭, 张庆贺. 落叶松八齿小蠹聚集信息素生物活性及分泌规律 [J]. *东北林业大学学报*, 1988, 16(4): 1 - 7
- [62] 殷彩霞, 高竹林, 吕 军, 等. 纵坑切梢小蠹对云南松枝梢提取物趋性测试 [J]. *昆虫知识*, 2002, 39(5): 384 - 386
- [63] Ting D T, Tumer D P, Weber J A. Factors controlling the emissions of monoterpenes and other volatile organic compounds [M] // Sharkey T D, Holland E A, Mooney H A. *Trace Gas Emissions by Plants*. Academic Press, Inc, San Diego, 1991: 93 - 119
- [64] Charron C S, Cantiliffe D J, Heath R R. Volatile emissions from plants [J]. *Horticultural Review*, 1995, 17: 43 - 72
- [65] Guenther A B, Monson R K, Fall R. Isoprene and monoterpene emission rate variability: observations with eucalyptus and emission rate algorithm development [J]. *Journal of Geophysical Research*, 1991, 96: 10799 - 10808
- [66] Dement W A, Tyson B J, Mooney H A. Mechanism of monoterpene volatilization in *Salvia mellifera* [J]. *Phytochemistry*, 1975, 14: 2555 - 2557
- [67] Kamiysma K, Takai T, Yamanaka Y. Correlation between volatile substances released from plants and meteorological conditions [C]. White E T, Hetherington P, Thiele B R. *Proceedings from the International Clean Air Conference*, Science Publishers, Ann Arbor, Michigan, 1978: 365 - 372
- [68] Tingey D T, Manning M, Ratsch H C, *et al.*. Influence of light and temperature on monoterpene emission rates from slash pine [J]. *Plant Physiology*, 1980, 65: 797 - 801
- [69] Yukouchi Y, Ambe Y. Factors affecting the emission of monoterpenes from red pine (*Pinus densiflora*) [J]. *Plant Physiology*, 1984, 75: 1009 - 1012
- [70] Staudt M, Seufert G. Light-dependent emission of monoterpenes by holm oak (*Quercus ilex* L.) [J]. *Naturwissenschaften*, 1995, 82: 89 - 92
- [71] Gleizes M, Pauly G, Bernard-Dagan C, *et al.*. Effects of light on terpene hydrocarbon synthesis in *pinus pinaster* [J]. *Physiologia Plantarum*, 1980, 50: 16 - 20
- [72] Hall G D, Langenheim J H. Temporal changes in the leaf monoterpenes of *Sequoia sempervirens* [J]. *Biochemical systematics and Ecology*, 1986, 14: 61 - 69
- [73] Isidorov V A, Zenkevich I G, Ioffe B V. Volatile organic compounds in the Atmosphere of forests [J]. *Atmospheric Environment*, 1985, 19: 1 - 8
- [74] Kimmerer T W, Kozlowski T T. Ethylene, ethane, acetaldehyde, and ethanol production by plants under stress [J]. *Plant Physiology*, 1982, 69: 840 - 847
- [75] Pare P W, Tumlinson J H. Plant volatile signals in response to herbivore feeding [J]. *Florida Entomologist*, 1996, 79: 93 - 103
- [76] Winer A M, Arey J, Atkinson R, *et al.*. Emission rates of organics from vegetation in California's central valley [J]. *Atmospheric Envi-*

- ronment, 1992, 26A:2647 - 2659
- [77] Zhang Q H, Schlyter F. Olfactory recognition and behavioural avoidance of angiosperm nonhost volatiles by conifer-inhabiting bark beetles[J]. Agricultural and Forest Entomology, 2004, 6: 1 - 19
- [78] Vite J P, Baader E. Present and future use of semiochemical in pest management of bark beetle[J]. Journal of Chemical Ecology, 1990, 16: 3031 - 3041
- [79] 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
- [80] Erbilgin N, Raffa K F. Opposing effects of host monoterpenes on responses by two sympatric species of bark beetle to their aggregation pheromones[J]. Journal of Chemical Ecology, 2000, 26: 2527 - 2548
- [81] Huber D P W, Borden J H. Protection of lodgepole pines from mass attack by mountain pine beetle, *Dendroctonus ponderosae*, with nonhost angiosperm volatiles and verbenone[J]. Entomologia Experimentalis et Applicata, 2001b, 99: 131 - 141
- [82] Borden J H, Chong L J, Earle T J, *et al.*. Protection of logepole pine from attack by the mountain pine beetle *Dendroctonus ponderosae*(Coleoptera: Scolytidae) using high dose of verbenone in combination with nonhost bark volatiles [J]. The forestry Chronicle, 2003, 79: 685 - 691
- [83] Jakus R. A method for the protection of spruce stands against *Ips ty-*
pographus by the use of barriers of pheromone traps in north-eastern Slovakia[J]. Anzeiger fur schadlingskunde pflanzenschutz umweltschutz, 1998, 71: 152 - 158
- [84] Shea P J, Neustein M. Protection of a rare stand of Torrey pine from *Ips paraconfusus*. Application of Semiochemicals for Management of Bark Beetle Infestations[C] // Salom S M, Hobson K R. Proceedings of an Informal Conference, USDA, Forest Service. General Technical Report INT: GTR-318, 1995: 123 - 456
- [85] Harley P, Fridd-Stroud V, Greenberg J, *et al.*. Emission of 2-methyl-3-buten-2-ol by pines: a potentially large natural source of reactive carbon to the atmosphere[J]. Journal of Geophysical Research, 1998, 103(25): 479 - 486
- [86] Strom B L, Roton L M, Goyer R A, *et al.*. Visual and semiochemical disruption of host finding in the southern pine beetle[J]. Ecological Applications, 1999, 9: 1028 - 1038
- [87] Campbell S A, Borden J H. Integration of visual and olfactory cues of hosts and non-hosts by three bark beetles (Coleoptera: Scolytidae) [J]. Ecological Entomology, 2006, 31(5): 437 - 449
- [88] Campbell S A, Borden J H. Close-range, in-flight integration of olfactory and visual information by a host-seeking bark beetle[J]. Entomologia Experimentalis et Applicata, 2006, 120(2): 91 - 98
- [89] Campbell S A, Borden J H. Additive and synergistic integration of multimodal cues of both hosts and non-hosts during host selection by woodboring insects[J]. Oikos, 2009, 118(4): 553 - 563