

# 松墨天牛成虫行为与化学生态学研究进展

史先慧<sup>1</sup>, 马涛<sup>1</sup>, 陆雪雷<sup>1</sup>, 沈婧<sup>1</sup>, 孙朝辉<sup>1</sup>, 温秀军<sup>1\*</sup>, 邓培雄<sup>2</sup>

(1. 华南农业大学林学与风景园林学院, 广东 广州 510642; 2. 河源市源城区林业局, 广东 河源 517000)

**摘要:** [目的]通过对松材线虫的媒介松墨天牛的防控以达到控制松材线虫病的目的。[方法]通过查阅国内外相关文献,对松墨天牛成虫行为与化学生态学进行归纳总结。[结果]松墨天牛成虫活动范围较小,当食物短缺时会远距离迁飞。大部分成虫补充营养 10 d 后才开始交配,交配分为三个阶段:雌雄成虫共同受寄主植物挥发物吸引,雄虫通过短距离信息素吸引雌虫,再通过接触信息素识别雌虫。植物挥发物如  $\alpha$ -蒎烯和乙醇等可以引起松墨天牛成虫的反应,樟子松墨天牛雄虫分泌的聚集信息素 2-undecyloxy-1-ethanol 能同时引诱雄虫和雌虫,使用植物挥发物与聚集信息素复配研制出的引诱剂如 APF-I 型引诱剂引诱松墨天牛时,效果比单独使用更加显著,是一种灵敏高效、环境友好、不易产生抗性的防治方法。视觉在松墨天牛活动中具备一定的指导作用,使其对褐色有较大的选择偏向性,当复眼被涂黑后交配成功率也相对下降。进行取食选择时,选择健康木优先于衰弱木,进行产卵选择时则相反。未交配松墨天牛对健康松枝挥发物的触角电位反应值比被害松枝挥发物的反应值大,交配后的松墨天牛触角电位反应与交配前相反。产卵后雌虫会在产卵孔分泌包含产卵忌避信息素的胶状物,防止其他雌虫在此处产卵。[结论]可以使用引诱剂防治松墨天牛,也可以应用天敌生物花绒寄甲、白僵菌和管氏肿腿蜂等防控松墨天牛。

**关键词:**松墨天牛;松材线虫;成虫行为;化学生态学;昆虫性信息素

中图分类号:S763.7

文献标识码:A

文章编号:1001-1498(2017)05-0854-12

## Research Progress in Adult Behavior and Chemical Ecology of *Monochamus alternatus*

SHI Xian-hui<sup>1</sup>, MA Tao<sup>1</sup>, LU Xue-lei<sup>1</sup>, SHEN Jing<sup>1</sup>, SUN Zhao-hui<sup>1</sup>, WEN Xiu-jun<sup>1</sup>, DENG Pei-xiong<sup>2</sup>

(1. College of Forestry and Landscape Architecture, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, Guangdong, China;

2. Forestry Bureau of Yuancheng District, Heyuan 517000, Guangdong, China)

**Abstract:** [Objective] To have a control of pine wilt disease by controlling *Monochamus alternatus*, the vector of *Bursaphelenchus xylophilus*. [Method] To analyze and summary the adult behaviors and chemo-ecological characteristics of *M. alternatus* by literature retrieval. [Result] The adults of *M. alternatus* crawl around in a small range, and they would fly far away when there is lack of food. Most adult beetles copulate after 10 days' nutritional supplements, and the copulation period can be divided into three stages. First, both male and female beetles are attracted to host plant volatiles; then the male beetles attract female beetles through releasing short-range pheromones; at last, the male beetles distinguish female beetles through contact pheromones. Plant volatiles such as  $\alpha$ -pinene and ethanol can trigger the behaviors of *M. alternatus*, and aggregation pheromone 2-undecyloxy-1-ethanol, that male beetles secreted, can attract both male and female beetles. When combining the former substances together, such as attractant APF-I, more beetles could be trapped. This method is sensitiveness, efficiency, less resistance, and it is environment friendly. Vision could guide the movements of beetles, and it makes beetles prefer brown than the other

收稿日期:2016-11-08

基金项目:中央财政林业科技推广示范项目([2015]GDTK-09)。

作者简介:史先慧(1993—),女(汉族),山东栖霞人,在读硕士研究生。研究方向:森林害虫综合治理。E-mail:1015864959@qq.com

\* 通讯作者:温秀军,男,教授。研究方向:昆虫化学生态学和森林昆虫学。E-mail:wenxiujun@scau.edu.cn

colors. The copulation rate decreases when their faceted eyes are painted black. More healthy trees are chosen than weak trees when beetles feeding, but this reverses when it comes to oviposition. Not copulated beetles showed a bigger electroantennography response to healthy pine volatiles than damaged pine volatiles, whereas the copulated beetles showed the opposite response. The female beetles leave jellylike secretion on the scar which contains oviposition deterrence to hamper other females lay here. [ **Conclusion** ] Attractants can be used to control *M. alternatus*. The natural enemies, such as *Dastarcus helophoroides* (Fairmaire), *Beauveria bassiana* (Balsamo) Vuillemin, and *Sclerodermus guani* Xiao et Wu, could also be used to control *M. alternatus*.

**Keywords:** *Monochamus alternatus*; *Bursaphelenchus xylophilus*; adult behavior; chemical ecology; insect sex pheromones

松墨天牛 (*Monochamus alternatus*) 属鞘翅目 (Coleoptera), 天牛科 (Cerambycidae), 沟胫天牛亚科 (Lamiinae), 墨天牛属 (*Monochamus*), 寄主植物主要为松属植物, 在我国对马尾松 (*Pinus massoniana* Lamb.) 的寄生和危害较为严重。松墨天牛是国际性检疫害虫—松材线虫 *Bursaphelenchus xylophilus* (Steiner and Buhner) Nickle 的有效传播载体。松材线虫能引起松材线虫病, 此病原发于北美洲, 1905 年传到日本<sup>[1]</sup>, 1982 年首次在我国南京发现, 现在已经成为我国最严重的森林病害之一, 对我国林木造成的危害已经不容小觑。据不完全统计, 松材线虫病已造成我国 5 000 多万株松树死亡, 树木损毁量高于 500 万 m<sup>3</sup>, 病害面积高达 8. 67 万 hm<sup>2</sup><sup>[2-5]</sup>, 已累计给我国造成超过 300 亿元的直接和间接损失<sup>[6]</sup>, Zhao<sup>[7]</sup> 调查了我国 19 个省的松属树木, 其死亡率占到南方树木死亡率的 40%~50%。

对媒介昆虫——松墨天牛的防控是目前防控松材线虫病的主要途径之一。松墨天牛幼虫蛀干为害, 隐藏在松树枝干内部, 因此幼虫期防控难度较大, 尤其是在面积较大的松林中进行松墨天牛幼虫防控时, 需要对每一株松树进行施药, 不仅耗费较高的人工成本, 而且防控效率较低。松墨天牛成虫羽化后会钻出枝干进行觅食、补充营养、交尾及产卵等一系列活动, 成虫期是松墨天牛暴露活动的唯一虫期, 成虫补充营养期和雌虫产卵期是松材线虫通过松墨天牛危害松树的重要时期<sup>[8-11]</sup>。因此, 成虫期是防控松墨天牛的良好时机<sup>[12]</sup>。探明成虫的取食和扩散行为、雌雄聚集和识别机理、交配与产卵行为的调控机制等原理性问题, 对于了解天牛成虫生殖和行为进化机制, 掌握控制天牛种群数量意义重大<sup>[13]</sup>。本文综述了以往对松墨天牛成虫行为与化学生态学研究进展, 旨在为进一步开展松墨天牛的监测和防控技术研究提供参考。

## 1 松墨天牛成虫期行为

### 1.1 羽化与移动分散期

松墨天牛成虫羽化后, 大多在蛹室中静候 4~6 d, 然后将松树皮层咬成一圆形羽化孔, 爬行出孔。成虫羽化出孔时间多为 5 月下旬到 6 月中下旬<sup>[14]</sup>。羽化出孔成虫的活动分为 3 个时期: 移动分散期、补充营养期和产卵期<sup>[15]</sup>。松墨天牛成虫虽然善于飞翔但是不愿意飞翔, 因此较少活动, 如果松林中食物能满足其需求、产卵地点合适, 其扩散距离一般不超过 100 m; 相反, 如果松林中食物短缺, 它们则会进行长距离飞行, 进而传播松材线虫病。成虫羽化后从蛹室逸出大多会选择晴朗天气, 温度为 25~26℃ 时逸出较多。当日平均温度增高时, 成虫逸出比率开始降低<sup>[16]</sup>。松墨天牛是夜出性昆虫, 成虫大都集中在 20:00—04:00 活动, 有弱趋光性, 受惊会产生短暂假死现象<sup>[17-18]</sup>。羽化的松墨天牛有 20%~30% 携带有松材线虫, 羽化 10 天后松材线虫开始转移到寄主体内, 转移期可以持续 79 天<sup>[19]</sup>。松林稀疏时, 松树上松墨天牛的保持率为每周 2%~3%, 成虫羽化后第 1 周的扩散距离约为 7.1~37.8 m<sup>[20]</sup>。

### 1.2 补充营养期

消化率、转化率和利用率等可以大致指示昆虫的生长发育情况。提供马尾松、湿地松 (*Pinus elliotii*)、火炬松 (*Pinus taeda* L.)、黑松 (*Pinus thunbergii* Parl.) 和雪松 [*Cedrus deodara* (Roxb.) G. Don] 5 种供试树种, 发现以马尾松为寄主的松墨天牛的相对取食量、相对代谢率和食物利用率都大于以其他 4 种植物为寄主的天牛, 表明马尾松是松墨天牛补充营养期的较佳选择。松墨天牛雌虫补充营养时的相对取食量比雄虫高<sup>[21]</sup>, 在不同寄主植物上的取食面积大小为马尾松 > 赤松 (*Pinus densiflora* Sieb. et Zucc) > 雪松 > 火炬松 > 湿地松 > 黑松 > 铅笔柏

(*Sabina virginiana*) > 杉木 (*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook.), 表明其在取食树种时有明显的选择性<sup>[22]</sup>。樟子松墨天牛 (*Monochamus galloprovincialis* Dejean) 在取食时对欧洲赤松 (*Pinus sylvestris* L.) 和欧洲黑松 (*Pinus nigra* Arn.) 产生的趋性相同<sup>[23]</sup>。用一年生红松 (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) 枝条饲喂云杉花墨天牛 (*Monochamus saltuarius* Gebler) 可以提高其寿命<sup>[24]</sup>。选择取食部位时, 松墨天牛成虫偏向于取食树冠下部当年生树枝的皮层 (羽化 25 d 后), 树冠下部的取食痕和取食面积分别占 50.42% 和 51.06%。羽化后成虫总取食量逐渐上升, 成虫日龄第 20 天时总取食量最大, 然后逐渐降低<sup>[25]</sup>。

### 1.3 交配产卵期

大多数成虫补充营养 10 d 后才进行交配<sup>[18]</sup>。杨洪等<sup>[26]</sup>将松墨天牛交配的过程描述为相遇抱对、插入输精和配后保护 3 个阶段, 比通常意义上认为的交配过程多了配后保护阶段, 更加完整。配后保护约为 15.18 min。雌雄成虫间的交配时间为 23 ~ 540 min, 平均为 200 min; 并且存在重复交配现象, 重复交配次数平均为 2.18 次, 每次交配可持续 2 ~ 100 s。雌雄成虫相遇后用触角接触, 在交配前, 雄虫会用唇须舔舐雌虫的鞘翅, 然后用前足和中足抓住雌虫并骑到雌虫身上, 将腹部弯向雌虫腹部尖端, 伸出外生殖器插入雌虫腹部末端进行交配<sup>[27]</sup>。雌虫都会在交配时表现出抵抗, 有时会挣开雄虫, 很多雌虫的后翅会因此而受伤<sup>[28]</sup>。交配会影响雌虫的产卵量, 交配后的雌虫产卵率和产卵量比未交配的雌虫高, 但寿命比后者短<sup>[29]</sup>。雌虫交配次数不同其产卵量也不同, 单次交配的雌虫, 第 3 周以后周平均产卵量开始急剧下降, 而多次交配的雌虫, 到第 56 d 以后周平均产卵量才开始下降<sup>[30]</sup>。雌虫的多次产卵为传播更多的松材线虫提供了有利的条件。产卵前, 雌虫会上颌唇须或触角接触树皮表面寻找产卵点, 再用下颚在树皮表面啃出刻痕, 然后转身 180° 插入产卵器产卵, 再在刻痕孔底部分泌胶状分泌物, 拔出产卵器, 用其腹部尖端摩擦刻痕处然后离开<sup>[31]</sup>。选择产卵场所时, 雌虫不选择有幼虫蛀屑的木材, 表明幼虫的蛀屑对雌虫产卵有阻止作用<sup>[32]</sup>。饲料也可影响雌虫产卵, 任骥<sup>[33]</sup>自行配置的半人工饲料可使雌虫产卵均值达到 118.97 粒, 孵化率达到 85% 左右。与之相比, 松材线虫的另一种传播媒介樟子松墨天牛的产卵量约为 138 粒<sup>[34]</sup>。赵锦年<sup>[16]</sup>

报道, 当限制性空间范围存在多只雄虫时, 雌雄成虫的交配、受精和产卵场所的选择均会受到干扰。选择刻槽场所时, 树皮厚度 3 ~ 13 mm, 树干直径 5 ~ 14 cm 的树干中段 2 ~ 6 m 处是雌虫的刻槽首选<sup>[35]</sup>。处于不同高度的松墨天牛的产卵量不同, 随着树干高度的增加而逐渐减少<sup>[36]</sup>。松墨天牛从卵期到成虫期的存活率随着树皮卵密度的增加而降低<sup>[37]</sup>。

## 2 松墨天牛成虫对寄主挥发物的反应

植物挥发物主要分为含氮有机物、萜类化合物和酚类化合物三大类, 已经证实萜类和酚类某些物质能引起松墨天牛的不同反应。

### 2.1 对寄主植物挥发物的电生理反应

一些萜类化合物可引起松墨天牛的触角电位反应, 结果显示: (+)- $\alpha$ -蒎烯、(+)-(1S,6R)-3-蒎烯、(-)-(1S,5S)- $\beta$ -蒎烯、月桂烯和异松油烯与乙醇相协同时都能引起雌虫和雄虫的触角反应, 雄虫的反应相对明显, 其中, 对 (+)- $\alpha$ -蒎烯的反应最强烈, 说明 (+)- $\alpha$ -蒎烯对松墨天牛的吸引力最强<sup>[38-41]</sup>。交配前后的松墨天牛对松枝挥发物的反应不同, 未交配松墨天牛对健康松枝挥发物的触角电位响应值大于对受害松枝挥发物的响应值, 而交配后的松墨天牛对受害松枝挥发物的触角电位反应值比健康松枝挥发物的反应值大<sup>[42-43]</sup>。因为未交配松墨天牛需要取食健康松枝以补充营养, 交配后则需要选择相对衰弱枝条以便于刻痕产卵。

### 2.2 对寄主植物挥发物的行为反应

羽化逸出的松墨天牛成虫能被松树挥发物吸引, 用松树精油做成的诱剂能引诱处于补充营养期的雌虫, 可有效的切断松材线虫病的侵染循环, 直接降低了松材线虫病对松树的危害<sup>[44]</sup>。以丁香酚、乙醛、液体石蜡、异丙醇和丙酮作为溶剂的雪松精油以及乙醛和异丙醇都可以引诱 15 ~ 21 日龄的雄虫和不同日龄的雌虫<sup>[45]</sup>。能生殖的成熟雌虫可被松木释放的单萜和乙醇所吸引<sup>[46]</sup>。松墨天牛成虫对  $\alpha$ -蒎烯与乙醇混合物产生的趋性反应显著大于对两种化合物单体的反应, 前者约是后者的五倍<sup>[47]</sup>。Sakai 等<sup>[48]</sup>报道, 从健康赤松中提取的 (+)-刺柏醇和 (+)-海松醛能引起实验室生物测定中松墨天牛雌虫的反应。

其他化合物也可引起松墨天牛的行为反应。柠檬烯味苦, 对松墨天牛幼虫的取食起到抑制作用, 可

作为幼虫的阻食剂<sup>[49]</sup>。单宁是植物中重要的酚类物质,可影响昆虫对食物的消化吸收,进而限制昆虫的生长发育,降低昆虫的繁殖力。黄酮也可以抑制昆虫的取食行为。松墨天牛影响寄主植物化合物的含量,比如马尾松针叶中单宁和黄酮的含量会随着松墨天牛对松树为害程度的加重变化,呈现出先增加而后逐渐下降的趋势<sup>[50]</sup>。鱼藤酮对松墨天牛的产卵和取食都可以产生抑制作用,而且浓度越高效果越明显<sup>[51]</sup>。

### 2.3 对植物源引诱剂的反应

松墨天牛能被寄主植物挥发物所吸引,使用植物源引诱剂可以大量引诱松墨天牛并且掌握其种群数量,是目前防控松墨天牛和松材线虫病成效较好的方法<sup>[52]</sup>。目前已经研发出多种植物源引诱剂,所引诱的松墨天牛雌虫多于雄虫,而且大部分雌虫处于产卵期<sup>[16]</sup>,表明松墨天牛已经对林木造成了危害,并且已经传播了松材线虫。中国科学院上海植物生理生态研究所研制的 Mat-1 系列引诱剂的主要成分是单萜烯类化合物,主要引诱对象为产卵期雌虫。可诱捕 74.3 头/诱捕器,初诱日在 5 月下旬,终诱日在 9 月上旬。最远可引诱到 200 m 处的成虫<sup>[53]</sup>。选择中等径级健康松树做为引诱剂 PA-26 (广东省林业科学研究院研制)的引诱木时,平均每株引诱松墨天牛数量高达 222.31 头<sup>[54]</sup>。福建省林业科学研究院研发的 FJ-MA-02 松墨天牛引诱剂平均引诱到 119.3 头/诱捕器,其中雌成虫占 46.5%,雌虫平均怀卵量为 37.8 粒/头<sup>[55]</sup>。广东省林业科学研究院研制的“A-3 松墨天牛引诱剂”以萜类植物成分为主,在广东地区诱集到的雌雄成虫比为 1:0.654,也是诱到的雌虫多于雄虫<sup>[56]</sup>。王四宝等<sup>[57]</sup>配制的引诱剂 MA 2K05 的主要组成为松节油、蒎烯、月桂烯、萜烯、乙醇等,引诱活性平均为 26.3 头/诱捕器。中国林业科学研究院亚热带林业研究所赵锦年等<sup>[58]</sup>筛选出的 M99-1 引诱剂以单萜烯、乙醛、丙酮和有机溶剂为主要组成,引诱到的松墨天牛种群数量比率高达 27.2%~29.3%<sup>[59]</sup>,平均可诱捕到 151.5 头/诱捕器,诱集的雌雄成虫比例为 1:1.3,雄虫较多<sup>[15]</sup>。当使用 M 99-1 作引诱剂,具缓释效果的 50 mL 缓释塑料袋(加入 30 mL 酒精)作诱芯时,诱捕效果随着诱芯缓释量的增加而提高,当引诱剂剂量从 20 mL 增加到 80 mL 时,诱捕量没有明显增大;当引诱剂剂量增至 120 mL 时,诱捕量明显增大。M-99 引诱剂(浙江省森林病虫害防治检疫站和

中国林业科学院亚热带林业研究所共同研制)的有效引诱距离为 70 m,有效范围为 1.5 hm<sup>2</sup><sup>[60]</sup>,诱获率为 43.8%<sup>[61]</sup>。樟子松墨天牛雄虫释放的聚集性信息素 2-undecyloxy-1-ethanol 可同时引诱松墨天牛雌虫和雄虫,其与植物源信息素之间相互增效作用十分显著,比单独使用性信息素或植物源信息素效果提高 4~5 倍<sup>[62]</sup>。不同引诱剂因使用地域的差别其引诱结果会有所差异,在产地通常引诱效果较好,当受自然环境、寄主植物、地理差异以及松墨天牛地理隔离等因素影响时,引诱效果可能会出现较大差异<sup>[63]</sup>。这些植物源引诱剂都对松墨天牛成虫种群动态监测和防控起到了较为积极的作用,减少了松材线虫的传播媒介数量,为控制松材线虫病的传播奠定了基础。

## 3 松墨天牛成虫对其他条件的行为反应

松墨天牛对不同颜色的选择存在差异,诱捕器颜色不同时诱捕结果也不同。银灰色、绿色、黑色和褐色四种颜色中,褐色诱捕器引诱的松墨天牛数量最多,平均可引诱 29.33 头/诱捕器,雌虫:雄虫约为 3:2,雌虫明显多于雄虫。褐色和黑色引诱的松墨天牛成虫均显著多于银灰色和绿色,银灰色和绿色引诱的雄虫多于雌虫,而黑色引诱的雌雄成虫数量相当<sup>[64]</sup>。松墨天牛成虫偏向于棕褐色,颜色与衰弱树木相似,说明松墨天牛成虫通过视觉来辨别树木健康状况,属于次期性蛀干害虫<sup>[65]</sup>。利用这一特点,在制作诱捕器时可以将诱捕器做成棕褐色以在视觉上吸引松墨天牛。实验中涂黑松墨天牛的复眼后,雌雄成虫交配成功率降为 50.67%,显著低于对照组的 93.3%<sup>[66]</sup>。雄虫对乙醚反应强烈,有乙醚存在时交配行为较为显著<sup>[67]</sup>。苏云金芽孢杆菌毒蛋白能引起松墨天牛 2~3 龄幼虫明显的拒食现象,进而影响幼虫正常的生长发育,起到阻碍松墨天牛取食危害的作用<sup>[68]</sup>。气象因素对松墨天牛也有影响,冰雪灾害发生严重的区域,特别是山区,枯死松木量增多,松墨天牛种群数量增加<sup>[69-70]</sup>。温度 8.2~9.1℃,海拔 950~1 150 m 等环境气候条件不适宜时,松墨天牛的种群数量会下降<sup>[71]</sup>。

## 4 松墨天牛与寄主植物间化学通讯

### 4.1 松墨天牛对寄主植物的定向

松墨天牛的寄主范围由未成熟幼虫和进行产卵

处所选择的雌虫所决定<sup>[72]</sup>。植食性昆虫有时在非寄主植物上产卵,这也为扩大宿主范围提供了机会<sup>[73]</sup>。松墨天牛对寄主的选择受寄主植物挥发物的影响。松墨天牛进行取食选择时,相对于衰弱马尾松更趋向于健康马尾松;进行产卵选择时,相对于马尾松而更趋向于黑松,相对于健康木优先选择被害木<sup>[74]</sup>。在浙江海边地带,被害木上松墨天牛的卵、幼虫和蛹在树梢中段数量最多,其然后依次是下段、梢段和侧枝。树干梢段最多,然后是中段和下段<sup>[75]</sup>。马尾松林中松墨天牛数量与混交模式相关,马尾松纯林引诱到的松墨天牛成虫数量明显超过马尾松混交林<sup>[76]</sup>。或许可以说明纯林更适合松墨天牛的生存。松林冠层中松墨天牛成虫的活动密度约是林冠下的6倍<sup>[77]</sup>。冠层松枝相对稀疏,生长状况也较为良好,为松墨天牛提供了适宜的生存环境。从取食面积百分比来看,大枝径枝条上被取食面积超过小枝径枝条,二者之间存在显著性差异<sup>[78]</sup>。张华峰等<sup>[79]</sup>对马尾松应激反应研究发现,在与昆虫协同进化的过程中,马尾松已经逐渐适应了其他害虫及其不同的虫态。饵木中萜烯含量会随其衰弱程度而变化, $\alpha$ -萜烯的相对含量会因衰弱逐渐减少,而 $\beta$ -萜烯的含量则明显增加,对松墨天牛的吸引力也相应变化<sup>[35]</sup>。松墨天牛主要寄生在7月到10月首次出现褪色现象的树木上,产卵则选择8月和9月明显褪色的树木<sup>[80]</sup>。

#### 4.2 寄主植物化学物质对松墨天牛行为的影响

寄主植物和松墨天牛相互联系,相互影响。健康树木受到松墨天牛攻击时,被攻击处有毒树脂的流动性会增强,以此来抵抗天牛的攻击<sup>[81]</sup>,所以处于健康状态的不同寄主植物可能导致松墨天牛成虫产生不同的行为反应。松墨天牛成虫取食寄主植物后,体内酯酶和羧酸酯酶的活性会发生变化,取食对象不同活性变化不同。松墨天牛取食马尾松后,体内酯酶和羧酸酯酶的活性明显高于取食其他寄主植物<sup>[20]</sup>。在“Y”型嗅觉仪实验中,未交配天牛对健康松树挥发物表现出正趋性,对被害松树挥发物表现出负趋性;而已交配天牛对被害松树挥发物表现出正趋性,对健康松树挥发物表现出负趋性;随着日龄的增加,雌虫对健康松树挥发物的正趋性日趋增大,在15日龄时达到最大,雄虫在9日龄时正趋性最强<sup>[38]</sup>。雪松健康枝条挥发物以萜烯类化合物为主,其中 $\beta$ -萜烯的含量最多, $\alpha$ -萜烯的含量次之。寄主植物挥发物对松墨天牛的引诱作用可以被小蠹烯醇

和小蠹二烯醇所抑制<sup>[82]</sup>, $\beta$ -谷甾醇,蔗糖,葡萄糖,果糖,松醇,木糖醇,半乳糖和纤维醇等挥发物成分则能刺激松墨天牛的取食<sup>[83]</sup>。

## 5 松墨天牛种内化学通讯

### 5.1 产卵忌避信息素

松墨天牛代谢物中脂肪酸含量最多<sup>[84]</sup>,其体内较少的液膜会限制其飞行能力,减弱被辐射雄虫的竞争力<sup>[85]</sup>。松墨天牛成虫开始取食时其卵巢开始成熟<sup>[86]</sup>。雌虫产卵后会在产卵孔处分泌胶状物,其中包含产卵忌避信息素,阻止同种雌虫在此处产卵。雌性生殖器提取的甲醇也能产生同种作用。精囊腺是包含忌避化合物的胶状分泌物的储备库<sup>[87]</sup>。Li等<sup>[88]</sup>认为:挥发性产卵忌避素比接触性产卵忌避素有效,因为前者会在寄主植物附近挥发。从成虫后肠提取物中鉴定出的对乙烯基愈创木酚和4-甲基-2,6-二叔丁基苯酚的混合物液可以妨碍松墨天牛产卵<sup>[89]</sup>。

### 5.2 性信息素

根据性信息素作用距离,可将天牛性信息素分为长距离性信息素、短距离性信息素和接触性信息素<sup>[90]</sup>。短距离性信息素由雌虫产生,长距离性信息素由雄虫产生<sup>[91]</sup>。雄虫只有当触角接触到雌虫时才会感觉到雌虫的存在<sup>[62]</sup>。松墨天牛的交配行为证实了性信息素的存在:雄虫产生挥发性信息素,雌虫产生接触性信息素,雄虫不仅与雌虫交配,还可以与雄虫发生“交配”行为<sup>[62,92]</sup>。为了验证接触性信息素存在与否,Ibeas<sup>[93]</sup>将冷冻杀死的雌虫放到雄虫面前,观察到交配行为,再将正己烷萃取后的雌虫重新放到同一雄虫面前,未发现交配行为。当把雌虫萃取液滴加到正己烷清洗过的雌虫背板后再放到雄虫面前时,又会发生交配反应。证实了雌虫产生接触性信息素。而樊建庭<sup>[94]</sup>把雌虫浸泡致死,将正己烷和乙醚的浓缩液滴加到浸泡致死的雌虫上,用玻璃棒和鹅卵石试验,未发现雄虫产生交配行为,认为松墨天牛或许不产生体表接触信息素。Ginzel和Hanks<sup>[95]</sup>提出一些天牛亚科的属在寻找配偶时分为三步:雌虫和雄虫都被寄主植物挥发物吸引,然后雄虫通过释放短距离信息素吸引雌虫,最后雄虫通过接触信息素识别雌虫。但目前尚未鉴定出松墨天牛接触性信息素的活性成分。可以运用昆虫性信息素的提取方法:溶剂萃取、固相微萃取,再结合气相色谱-触角电位仪和气相色谱-质谱联用仪分析等方

法进一步探索鉴定接触性信息素的成分。

### 5.3 聚集信息素

Fauziah 等<sup>[86]</sup>在实验室生测时发现松墨天牛雌虫能被雄虫吸引,首次提出了松墨天牛可能存在信息素。Pajares 等<sup>[96]</sup>研究得出樟子松墨天牛雄虫可以产生聚集信息素 2-undecyloxy-1-ethanol,此物质的鉴定使得松墨天牛引诱剂更为高效。诱捕时每个诱捕器设置 41 毫克 2-undecyloxy-1-ethanol 的高释放率比低释放率引诱的松墨天牛多。Teale 等<sup>[43]</sup>表明单独使用 2-undecyloxy-1-ethanol 对松墨天牛的吸引力效果较低,若添加  $\alpha$ -蒎烯和乙醇,效果则会显著提高。当达到每个诱捕器设置 700 mg 时,在韩国松材线虫病位点吸引松墨天牛是有效的<sup>[97]</sup>。2-undecyloxy-1-ethanol 与寄主植物挥发物混合使用时,可吸引更多的松墨天牛<sup>[98]</sup>。樟子松墨天牛雄虫产生的聚集信息素是长距离信息素,能同时引诱雄虫和雌虫,与植物源信息素复配使用效果更加显著,诱捕量可以达到单独使用聚集信息素或植物源信息素的 4~5 倍<sup>[56]</sup>。2-undecyloxy-1-ethanol 引诱到的松墨天牛雌雄性比是 1.98:1,表明 2-undecyloxy-1-ethanol 在松墨天牛交配中起到重要作用<sup>[43]</sup>。福建农林大学研制的 APF-I 型引诱剂是植物源挥发物与聚集信息素的组合产品,拥有较多优点:诱捕效率比其他引诱剂高 8~42 倍,防控效果更加明显;主要诱捕对象是取食期-产卵前期雌虫和 3 日龄的雄虫,可有效切断病害循环;有效作用距离大于 150 m,能诱感到更多成虫;野外持效期长<sup>[99]</sup>。目前该引诱剂应用较为广泛,与撞板式诱捕器联合使用可以较好的引诱松墨天牛,在全国多地已经投入了使用,成效显著。马涛等<sup>[100]</sup>2013 年 5—12 月和 2014 年 3—12 月在云南分别诱捕到了 1 532 头和 1 844 头松墨天牛,占全年诱虫量的 80% 以上。林孝春等<sup>[101]</sup>2013 年和 2014 年在福建省福鼎市分别诱捕到 1 869 头和 1 127 头松墨天牛,平均 41 头/诱捕器。在 0~3 m 高度范围内,诱捕到的松墨天牛数量随高度的增加而增加,山腰和山顶诱捕数量高于山脚处,开阔处高于郁闭处<sup>[102]</sup>。谢伟龙等<sup>[103]</sup>2014 年在广东河源使用厦门产诱捕器与 APF-I 型引诱剂联合诱捕到 69.5 头/诱捕器,雌雄性比为 1:0.228,雌虫较多。梁玮莎等<sup>[104]</sup>2014 年 4 月初到 10 月底在广东梁化诱捕到 119.3 头/诱捕器,雌雄性比为 3.87:1,雌虫数量明显多于雄虫。徐浩峰等<sup>[105]</sup>在贵州省都匀市诱捕到 86.1 头/诱捕器。

## 6 松墨天牛与松材线虫间化学通讯

### 6.1 松墨天牛对松材线虫的影响

松材线虫与松树枯萎病之间的联系直到 1979 年才被发现<sup>[106]</sup>。松材线虫在松墨天牛成虫取食期间侵入寄主植物,在松树管胞内造成空洞,由此引起松树枯萎病<sup>[107]</sup>。为了探究松墨天牛幼虫与松材线虫之间的相互作用,将二者与松材线虫的食物小长喙霉(*Ophiostoma minus* Hedgc.)以不同的比例浓度混合注射到新鲜松木中,发现蛀屑内松材线虫的密度是木质部内的 22 或 25 倍,认为松墨天牛幼虫对松材线虫种群增长具有促进作用。相比较而言,松材线虫不对松墨天牛产生影响<sup>[108]</sup>。墨天牛属的 7 种天牛可以传播松材线虫,包括:松墨天牛,樟子松墨天牛,卡罗莱纳墨天牛 [*Monochamus carolinensis* (Olivier)], 密毛白点墨天牛 [*Monochamus scutellatus* (Say)], 北美墨天牛 [*Monochamus titillator* (Fabricius)], 云杉花墨天牛 (*Monochamus saltuarius*) 和松褐斑墨天牛 (*Monochamus mutator* LeConte)<sup>[9, 109-112]</sup>。天牛呼吸产生的 CO<sub>2</sub> 能够吸引线虫进入它们的气管中<sup>[113]</sup>。松墨天牛切割产卵刻痕时可能导致松材线虫转移到树木中<sup>[114]</sup>。一些天牛科其他天牛也被证实能携带松材线虫,但未被证明有传播作用<sup>[8, 115]</sup>。天牛成虫平均可以携带 14 000 条线虫,这使其成为松材线虫病非常有效的传播载体<sup>[116]</sup>。松墨天牛雌虫可比雄虫传播更多的松材线虫。松墨天牛幼虫感染早期木材蛀屑中松材线虫的种群密度较高<sup>[117]</sup>。被松墨天牛攻击的松树如果未遇到足够高的气温,就可以继续为松材线虫的繁殖提供营养和场所,而不是死于枯萎死亡。这样的松树可能很多年都不会表现出萎蔫症状,因此就会变成很难检测和管理的线虫源头<sup>[118]</sup>。被侵染树木中逸出的松墨天牛成虫数量决定了其中松材线虫的种群数量<sup>[119]</sup>。因此及时发现并适当处理被侵染松树也是防控松材线虫病过程中必不可少的重要一步。除了松墨天牛,拟松材线虫也可以对松材线虫的扩散产生积极作用,2008 年法国的 12 个试验区发现了拟松材线虫 (*Bursaphelenchus mucronatus*) 却未发现松材线虫,因此 Vincent 等认为松材线虫的扩散受利于拟松材线虫的广泛分布<sup>[120]</sup>。

### 6.2 松材线虫对松墨天牛的影响

松材线虫幼虫有两种:繁殖型幼虫和分散型幼虫<sup>[121]</sup>。松材线虫可被多种物质吸引,繁殖型松材线

虫可被寄主植物产生的萜烯所吸引<sup>[122]</sup>, $\beta$ -月桂烯和碳氢化合物中的甲苯对繁殖期和扩散期的松材线虫都有很强的引诱作用<sup>[123]</sup>。松材线虫也可以被 16 个碳和 18 个碳的脂肪酸乙酯所引诱<sup>[124]</sup>。松材线虫幼虫侵入松墨天牛后会大量聚集在松墨天牛成虫气门及(或)气管内,阻碍松墨天牛成虫呼吸系统的正常运行,进而影响松墨天牛成虫的生长发育<sup>[16]</sup>。Koi-chi 等试验发现:当聚集在松墨天牛蛹室内的松材线虫超过 1 000 头时,几乎所有的松材线虫都可以侵入到松墨天牛体内,但数量少于 1 000 头时,侵染数量则浮动较大<sup>[125]</sup>。松材线虫与松墨天牛之间的联系还受其他因素的影响。密集在松墨天牛蛹室壁上的小长喙霉,能促进松材线虫在木材中朝向天牛的定向活动<sup>[126]</sup>,在松材线虫入侵松墨天牛中起着重要的作用<sup>[127]</sup>。在气候凉爽的地区,松材线虫和松墨天牛的活动会被低温抑制<sup>[128]</sup>。松材线虫从松墨天牛体内转移到寄主植物需要花费一定的时间,即使在稍微温暖的地区,也需要至少十天时间<sup>[129-130]</sup>。

## 7 松墨天牛与天敌间营养关系

松墨天牛的天敌有许多种,其中防控效果较为显著的是花绒寄甲 [*Dastarcus helophoroides* (Fairmaire)]、白僵菌 [*Beauveria bassiana* (Balsamo) Vuillemin] 和管氏肿腿蜂 (*Sclerodermus guani* Xiao et Wu)。致病菌绿僵菌 (*Metarhizium anisopliae*)、粉拟青霉 (*Paecilomyces farinosus*) 和白僵菌对其幼虫有明显的致病力。接种金龟子绿僵菌的松墨天牛成虫死亡率可达 95%<sup>[131-132]</sup>。未被侵染的马尾松原木和感染松墨天牛幼虫的原木产生的挥发物都可吸引花绒寄甲。在对两种原木的选择试验中,花绒寄甲优先选择后者<sup>[133]</sup>。用花绒寄甲处理的树木上松墨天牛的死亡率约为 57%~76%,明显高于未经处理的树木(5%~27%)<sup>[134]</sup>。颜见煌等<sup>[135]</sup>将花绒寄甲成虫释放到林间,发现其主要寄生松墨天牛老龄幼虫。叶斌等<sup>[136]</sup>7 月上中旬在山林中释放携带白僵菌的蚤蝇 (*Phoridae*),在离地 1 m 的树干处放置 1 个菌蝇瓶,每隔大约 100 m 放置 1 个,先后放 2 次,得出松墨天牛低龄幼虫校正僵死率为 35%。当管氏肿腿蜂携带白僵菌时,松墨天牛 4 龄幼虫的死亡率可高达 94.4%<sup>[137]</sup>。但目前尚未鉴定出引诱花绒寄甲和管氏肿腿蜂的活性化合物成分。其他天敌生物也具有一定的防治效果。斑头陡盾茧蜂 (*Ontsira palliatus* Cameron) 寄生率可达 94.1%;隐翅虫 (*Oxytelus bati-*

*ucus*) 携带白僵菌时致死率达到 84.21%;莱氏猛叩甲 (*Tetrigus lewisi* Candèze) 在松墨天牛疫区分布较多,平均每天捕食约 2.0 头松墨天牛<sup>[138-140]</sup>。其他物质如金属离子、几丁质酶也具有一定的防控效果。金属离子 Cu(上标++)和 Pb(上标++)对松墨天牛纤维素酶各组分酶活性具有显著的抑制作用。3 $\mu$ M 和 0.3 $\mu$ M 的几丁质酶对松墨天牛具有较高的致死率<sup>[141-142]</sup>。

## 8 展望

松材线虫病是严重危害松属植物的森林病害,破坏松林生态系统,引起巨大的林木经济损失。目前已对世界多个国家和地区尤其是东亚地区的松林造成了不可挽回的损失,我国的松林也深受其害<sup>[143]</sup>。我国松树品种繁多,绝大多数容易感染松材线虫病,松材线虫病的传播媒介松墨天牛在我国分布广泛,大部分地区的气候条件适合松材线虫病的发生和流行<sup>[144]</sup>,以上因素为松材线虫病在我国的大规模发生提供了机会,因此防控松材线虫病刻不容缓。松材线虫主要由媒介昆虫松墨天牛传播至寄主植物体内,然后进一步危害寄主植物,造成损失。松材线虫首先进入松墨天牛的气管,当松墨天牛切割产卵刻痕时进入树木进行进一步危害。因此控制松墨天牛的种群数量,对于切断松材线虫的传播途径,进一步防控其危害至关重要。

开展松墨天牛的成虫行为和化学生态学研究,了解其不同阶段的生物属性、行为活动特点,可通过调控松墨天牛行为,减少松墨天牛对松材线虫的传播,降低松树受危害的可能性。探索松墨天牛—寄主植物—松材线虫三者之间的相互化学联系,可以更系统的了解松材线虫病发生的机理及其与三者之间的关系,为松材线虫病的防治提供方法。基于前人的科研探索,目前已经研究出了多种防治松材线虫病的方法,比如使用化学杀线剂、杀虫剂和引诱剂,种植抗性松树树种、辐射处理等。使用<sup>60</sup>Co $\gamma$ 射线处理松墨天牛,当吸收剂量达到 500 Gy 时,对幼虫致死率可超过 90%<sup>[145]</sup>。鉴于松墨天牛会对性信息素和寄主植物挥发物产生一定的趋向反应,将二者复配对松墨天牛进行引诱可以达到较为理想的效果,近年大面积推广应用的 APF-I 型松墨天牛高效引诱剂,不仅可监测松墨天牛种群动态,而且通过大量诱杀松墨天牛成虫降低了松材线虫对松树的侵染危害,在一定范围内有效的防控了松材线虫病的发生。

生<sup>[56,93]</sup>。在松墨天牛预测预报方面,基于越冬幼虫羽化为成虫的日梯度变化,研究出了虫情预测模型,产生了一定的防控效果<sup>[146-147]</sup>。

成虫期是松墨天牛唯一暴露的时期,其中补充营养期和产卵期是松材线虫通过松墨天牛进入树体进行危害的主要时期,因此此阶段是防控松墨天牛不可错过的时机。目前的防控主要针对成虫,如果可以进一步研究松墨天牛卵期、幼虫期或者蛹期的特点,研究出相应措施在成虫期之前对其进行防控,以防其发育为成虫对树木造成危害,相信可以达到更好的效果。目前对于松墨天牛性信息素的活性成分鉴定尚不完全,如果可以鉴定出更多的性信息素成分,相信对松墨天牛以及松材线虫的防控可以更进一步。

## 参考文献:

- [1] Mamiya Y. History of pine wilt disease in Japan[J]. *Nematology*, 1988, 20: 219-226.
- [2] 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.
- [3] 张润志,张大勇,叶万辉,等. 农业外来生物入侵种研究现状与发展趋势[J]. *植物保护*, 2004, 30(3):5-9.
- [4] 宁眺,方宇凌,汤坚,等. 松材线虫及其传媒松墨天牛的监测和防治现状[J]. *应用昆虫学报*, 2005, 42(3):264-269.
- [5] 赵良平. 中国林业检疫性有害生物及检疫技术操作方法[M]. 北京:中国林业出版社,2005.
- [6] 潘宏阳,叶建仁,陈凤毛,等. 松树寄生线虫的收集与保存[J]. *南京林业大学学报:自然科学版*, 2007, 31(4):136-138.
- [7] Zhao Z D, Xu F Y. Recent progress of research on relations between pine chemistry and pine wilt disease caused by PWN[J]. *Chemistry and Industry of Forest Products*, 1998, 18: 83-88.
- [8] Kobayashi F, A Yamane A, Ikeda T. The Japanese pine sawyer beetle as the vector of pine wilt disease[J]. *Annual Review of Entomology*, 1984, 29(2):115-135.
- [9] Linit M J. Nematode-vector relationships in the pine wilt disease system[J]. *Journal of Nematology*, 1988, 20(2):227-35.
- [10] 赵锦年,应杰. 松墨天牛取食为害与松树枯死关系的研究[J]. *林业科学*, 1989(5):432-438.
- [11] 徐福元,席客,杨宝君,等. 南京地区松褐天牛成虫发生、补充营养和防治[J]. *林业科学研究*, 1994(2):215-219.
- [12] 林长春,周成枚,赵锦年,等. 松褐天牛成虫羽化出孔规律研究[J]. *林业科学研究*, 2002, 15(2):131-135.
- [13] 嵇保中,魏勇,黄振裕. 天牛成虫行为研究的现状与展望[J]. *南京林业大学学报:自然科学版*, 2002, 26(2):79-83.
- [14] 赵锦年,张常青,戴建昌,等. 松墨天牛成虫羽化逸出及其携带松材线虫能力的研究[J]. *林业科学研究*, 1999, 12(6):572-576.
- [15] 萧刚柔. 中国森林昆虫[M]. 北京:中国林业出版社,1992.483-485.
- [16] 赵锦年. 松墨天牛成虫行为反应的研究[J]. *林业科学研究*, 2005, 18(5):628-631.
- [17] 宋士涵,崔锡明. 松墨天牛生物学的初步研究[J]. *内蒙古林业科技*, 1991(6):9-13.
- [18] 吕传海,濮厚平,韩兵,等. 松墨天牛生物学特性研究[J]. *安徽农业大学学报*, 2000, 27(3):243-246.
- [19] Li H, Shen P, Fu P, et al. Characteristics of the emergence of *Monochamus alternatus*, the vector of *Bursaphelenchus xylophilus* (Nematoda: Aphelenchoididae), from *Pinus thunbergii* logs in Nanjing, China, and of the transmission of the nematodes through feeding wounds[J]. *Nematology*, 2007, 9(6): 807-816.
- [20] Togashi K. A field on dispersal of newly emerged adults of *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae)[J]. *the Society of Population Ecology*. 1990(32):1-13.
- [21] 杨建霞,郝德君,周曙东,等. 寄主植物对松墨天牛的营养效应及对体内酯酶与羧酸酯酶活性的影响[J]. *林业科学*, 2009, 45(1):97-101.
- [22] 柴希民,蒋平,崔鹏程,等. 松褐天牛成虫补充营养特性研究[J]. *浙江林业科技*, 2001(1):9-12.
- [23] Akbulut S, Keten A, Stamps W T. Population dynamics of *Monochamus galloprovincialis* Olivier (Coleoptera: Cerambycidae) in two pine species under laboratory conditions[J]. *Journal of Pest Science*, 2008, 81(2):115-121.
- [24] Yoon C, Shin Y H, Yang J O, et al. *Pinus koraiensis*, twigs affect *Monochamus saltuarius*, (Coleoptera: Cerambycidae) longevity and reproduction[J]. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 2011, 14(3):327-333.
- [25] 杨洪,王进军,赵志模,等. 松褐天牛的交配行为[J]. *昆虫学报*, 2007, 50(8):807-812.
- [26] 张永慧,郝德君,王焱,等. 松墨天牛成虫交配与产卵行为的观察[J]. *应用昆虫学报*, 2006, 43(1):47-49.
- [27] Ibeas F, Díez J J, Pajares J A. Olfactory sex attraction and mating behaviour in the pine sawyer *Monochamus galloprovincialis* (Coleoptera: Cerambycidae)[J]. *Journal of Insect Behavior*, 2008, 21(3):101-110.
- [28] 罗亚萍,徐华潮,孟俊国,等. 松墨天牛交配行为及其规律初步研究[J]. *浙江农林大学学报*, 2012, 29(5):795-798.
- [29] Togashi K, Magira H. Age-specific survival rate and fecundity of the adult Japanese pine sawyer, *Monochamus alternatus* Hope (Coleoptera: Cerambycidae), at different emergence times[J]. *Applied Entomology and Zoology*, 1981, 16: 351-361.
- [30] 杨洪,王进军,赵志模,等. 多次交配对松褐天牛精子数量消耗、产卵量和孵化率的影响[J]. *动物学研究*, 2006, 27(3):286-290.
- [31] Anbutsu H, Togashi K. Deterred oviposition response of *Monochamus alternatus*, (Coleoptera: Cerambycidae) to oviposition scars occupied by eggs[J]. *Agricultural and Forest Entomology*, 2000, 2(3):217-223.
- [32] Anbutsu H, Togashi K. Oviposition deterrence associated with larval frass of the Japanese pine sawyer, *Monochamus alternatus*, (Coleoptera: Cerambycidae)[J]. *Journal of Insect Physiology*,

- 2002, 48(48):459-465.
- [33] 任 骥. 松褐天牛室内饲养、幼虫龄期及成虫产卵特性的研究[D]. 山东农业大学, 2014.
- [34] Koutroumpa F A, Vincent B, Roux-Morabito G, *et al.* Fecundity and larval development of *Monochamus galloprovincialis* (Coleoptera: Cerambycidae) in experimental breeding[J]. *Annals of Forest Science*, 2008, 65(7):707.
- [35] 王文琪. 赣北松墨天牛成虫发生及产卵规律[J]. *江苏农业科学*, 2015(4):170-172.
- [36] Wang X Y, Yang Z Q, Situ C N, *et al.* New method for rapidly estimating population densities of the concealed wood-borer *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae) in the field[J]. *Entomological Research*, 2016, 46(2):113-121.
- [37] Togashi K. Effects of the Initial Density and Natural Enemies on the survival rate of the Japanese Pine Sawyer, *Monochamus alternatus* Hope (Coleoptera: Cerambycidae), in pine logs[J]. *Applied Entomology and Zoology*, 1986, 21:244-251.
- [38] 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]. 南京林业大学, 2005.
- [39] 宁 眺, 樊建庭, 方宇凌, 等. 不同危害状态下寄主萜烯挥发物含量的变化及松墨天牛对其组分的触角电位反应[J]. *昆虫学报*, 2006, 49(2):179-188.
- [40] Fan J, Kang L, Sun J. Role of Host volatiles in mate location by the Japanese pine sawyer, *Monochamus alternatus* Hope (Coleoptera: Cerambycidae)[J]. *Environmental Entomology*, 2007, 36(1):58-63.
- [41] 郝德君, 杨建霞, 唐进根, 等. 松墨天牛对雪松挥发物的触角电位和嗅觉反应[J]. *福建林学院学报*, 2008, 28(3):233-236.
- [42] 郝德君, 马凤林, 王 焱, 等. 松墨天牛对不同生理状态黑松挥发物的触角电生理和行为反应[J]. *应用生态学报*, 2006, 17(6):1070-1074.
- [43] 郝德君, 马凤林, 王 焱, 等. 松墨天牛对马尾松挥发物的触角电位和行为反应[J]. *应用昆虫学报*, 2007, 44(4):541-544.
- [44] 刘桂林, 郑付芹, 戴霖昌, 等. 松针精油的提取及其对松墨天牛的诱集效果[J]. *惠州学院学报*, 2015, 35(6):14-19.
- [45] 乔 飞, 陈京元, 桂连友. 不同日龄松墨天牛对雪松精油的选择行为反应[J]. *安徽农业科学*, 2010, 38(5):2417-2418.
- [46] Ikeda T, Enda N, Yamane A, *et al.* Attractants for the Japanese pine sawyer, *Monochamus alternatus* Hope (Coleoptera: Cerambycidae). [J]. *Applied Entomology and Zoology*, 1980, 15(3):358-361.
- [47] Teale S A, Wickham J D, Zhang F, *et al.* A male produced aggregation pheromone of *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae), a major vector of pine wood nematode[J]. *Journal of Economic Entomology*. 2011, 104: 1592-1598.
- [48] Sakai M, Yamasaki T. (+)-Juniperol and (+)-pimaral: attractants for the cerambycid beetle, *Monochamus alternatus* Hope[J]. *Journal of Chemical Ecology*, 1990, 16(12):3383-3392.
- [49] Fan J T, Sun J H. Influences of host volatiles on feeding behaviour of the Japanese pine sawyer, *Monochamus alternatus*[J]. *Journal of Applied Entomology*, 2006, 130(4):238-244.
- [50] 贾之慎, 刘志坤, 傅一穷. 竹类中黄酮类化合物总量的研究[J]. *竹子研究汇刊*, 1995(2):39-46.
- [51] 李水清, 孙江华, 张钟宁. 鱼藤酮对松墨天牛产卵和取食行为的影响[J]. *昆虫学报*, 2005, 48(5):687-691.
- [52] 乔 飞, 陈京元, 桂连友. 松墨天牛引诱剂的研究与应用华中昆虫研究[J]. 武汉:湖北科学技术出版社, 2008(5):61-66.
- [53] 蒋丽雅, 吕传海. 松褐天牛引诱剂 Mat-1 号的研究[J]. *中国森林病虫*, 1997(3):5-7.
- [54] 朋金和, 郭良红, 吕传海, 等. PA 型诱木引诱剂防治松褐天牛林间应用技术研究[C]. 中国昆虫学会 2001 年学术年会. 2001.
- [55] 黄金水, 何学友, 杨 希, 等. FJ-MA-02 引诱剂林间松墨天牛引诱效果及活虫捕捉器的研制[J]. *林业科学*, 2003(S1):153-158.
- [56] 黄焕华, 范军祥, 黄咏槐, 等. A-3 型松褐天牛引诱剂持续监测和控制松褐天牛研究初报[J]. 首届中国林业学术大会论文集. 2005.
- [57] 王四宝, 刘云鹏, 樊 美, 等. 不同诱捕技术对松褐天牛的诱捕效果[J]. *应用生态学报*, 2005, 16(3):505-508.
- [58] 赵锦年, 蒋 平, 吴沧松, 等. 松墨天牛引诱剂及引诱作用研究[J]. *林业科学研究*, 2000, 13(3):262-267.
- [59] 赵锦年, 林长春, 姜礼元, 等. M99-1 引诱剂诱捕松墨天牛等松甲虫的研究[J]. *林业科学研究*, 2001, 14(5):523-529.
- [60] 黄照岗, 郑建国, 谢寅升, 等. M-99 引诱剂有效引诱范围及余杭区松褐天牛成虫发生规律[J]. *中国森林病虫*, 2005, 24(1):4-7.
- [61] 赵锦年, 蒋 平, 张星耀, 等. 松褐天牛缓释型引诱剂及其引诱效果研究[J]. *林业科学研究*, 2011, 24(3):350-356.
- [62] 樊建庭, 孟俊国, Wang B D, 等. 聚集性信息素和植物源信息素对松墨天牛联合诱捕作用[J]. *应用昆虫学报*, 2013, 50(5):1274-1279.
- [63] 王义平, 郭 瑞, 张 真. 4 种国产引诱剂对松墨天牛诱捕效果的比较分析[J]. *北京林业大学学报*, 2012, 34(3):142-144.
- [64] 陈元生, 罗致迪, 赖福胜, 等. 松褐天牛引诱剂及诱捕器色泽筛选试验[J]. *中国植保导刊*, 2014, 34(12):44-46.
- [65] 王健敏, 代艳梅, 陈晓鸣, 等. 松墨天牛成虫对寄主颜色的视觉选择研究[J]. *环境昆虫学报*, 2012, 34(2):236-239.
- [66] 刘 博, 徐华潮, 孟俊国, 等. 视觉因素在松墨天牛定位寄主和交配中的作用[J]. *浙江农林大学学报*, 2012, 29(4):617-620.
- [67] Kim G H, Takabayashi J, Takahashi S, *et al.* Function of pheromones in mating behavior of the Japanese pine sawyer beetle, *Monochamus alternatus* Hope[J]. *Applied Entomology and Zoology*. 1992, 27:489-497.
- [68] 徐华潮, 徐金华, 张立钦, 等. 苏云金杆菌对松墨天牛幼虫的致死作用及其生物学特性[J]. *林业科学*, 2010, 46(4):151-155.
- [69] 戴立霞, 刘跃进, 张 祺. 冰雪灾害对松墨天牛种群数量的影响及防治对策[J]. *中国森林病虫*, 2010, 29(5):32-34.
- [70] 周樟庭, 徐真旺, 戴黎瑶, 等. 冰雪冻灾后松墨天牛成虫种群

- 数量动态研究[J]. 中国森林病虫, 2011, 30(3):18-19.
- [71] Ohsawa M, Akiba M. Possible altitude and temperature limits on pine wilt disease: the reproduction of vector sawyer beetles (*Monochamus alternatus*), survival of causal nematode (*Bursaphelenchus xylophilus*), and occurrence of damage caused by the disease[J]. European Journal of Forest Research, 2013, 133(2): 225-233.
- [72] Zhou Z J, Katsumi T. Oviposition and larval performance of *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae) on the Japanese cedar *Cryptomeria japonica* [J]. Journal of Forest Research, 2006, 11(1):35-40.
- [73] Thompson J N, Pellmyr O. Evolution of oviposition behavior and host preference in Lepidoptera[J]. Annual Review of Entomology, 1991, 36(36):65-89.
- [74] 郝德君, 张永慧, 戴华国, 等. 松墨天牛对寄主树木的产卵选择[J]. 昆虫学报, 2005, 48(3):460-464.
- [75] 张世渊, 蔡道尧. 松褐天牛羽化历期和各虫态在被害树上的分布[J]. 中国森林病虫, 2000, 19(5):14-16.
- [76] 邹华南. 不同混交模式马尾松林与松墨天牛种群动态的关系[J]. 生物灾害科学, 2015(2):133-136.
- [77] Sugimoto H, Togashi K. Canopy-related adult density and sex-related flight activity of *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae) in pine stands [J]. Applied Entomology and Zoology, 2013, 48(2):213-221.
- [78] 姚松, 汪来发, 束庆龙, 等. 不同径级松枝松墨天牛取食面积的研究[J]. 中国农学通报, 2011, 27(25):20-24.
- [79] 张华峰, 陈顺立, 朱建华, 等. 松墨天牛为害对马尾松针叶化学成分的影响[J]. 福建林学院学报, 2004, 24(1):28-31.
- [80] Ohta K, Hoshizaki K, Nakamura K, et al. Seasonal variations in the incidence of pine wilt and infestation by its vector, *Monochamus alternatus*, near the northern limit of the disease in Japan [J]. Journal of Forest Research, 2012, 17(4):360-368.
- [81] Takeshita K, Hagihara Y, Ogawa S. Environment analysis and pine damages in western Japan[J]. Bulletin, 1975, 24:1-45.
- [82] Miller D R. Effects of bark beetle pheromones on the attraction of *Monochamus alternatus* to pine volatiles[J]. Insect Science, 2010, 17(6):553-556.
- [83] Kobayashi F, A Yamane A, Ikeda T. The Japanese pine sawyer beetle as the vector of pine wilt disease[J]. Annual Review of Entomology, 1984, 29(2):115-135.
- [84] Qu L J, Wang L J, Wang Q H. Metabolic profiling of somatic tissues from *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae) reveals effects of irradiation on metabolism. [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2014, 15(6):10806-10820.
- [85] Wang Y, Lin D S, Bolewicz L, et al. The predominance of polyunsaturated fatty acids in the butterfly *Morpho peleides* before and after metamorphosis[J]. Journal of Lipid Research, 2006, 47(3):530-536.
- [86] Katsuyama N, Sakurai H, Tabata K, et al. Effect of age of post-feeding twig on the ovarian development of Japanese pine sawyer, *Monochamus alternatus*[J]. Research Bulletin of the Faculty of Agriculture Gifu University, 1989, 54.
- [87] Anbutsu H, Togashi K. Oviposition deterrent by female reproductive gland secretion in Japanese pine sawyer, *Monochamus alternatus*[J]. Journal of Chemical Ecology, 2001, 27(6):1151-1161.
- [88] Li S Q, Fang Y L, Zhang Z N. Effects of volatiles of non-host plants and other chemicals on oviposition of *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae) [J]. Journal of Pest Science, 2007, 80(2):119-123.
- [89] 李水清. 松墨天牛驱避化合物的研究[D]. 中国科学院动物研究所, 2006.
- [90] 王广利, 迟德富. 天牛化学通讯及其在害虫综合治理中的应用[J]. 林业科学, 2008, 43(4):88-95.
- [91] Allison J D, Borden J H, Steven S J. A review of the chemical ecology of the Cerambycidae (Coleoptera). Chemoecology[J]. Article (PDF Available) in Chemoecology. 2004, 14(3):123-150.
- [92] Fauziah B A, Hidaka T, Tabata K. The reproductive behavior of *Monochamus alternatus* Hope (Coleoptera: Cerambycidae) [J]. Applied Entomology and Zoology, 1987, 22(3):272-285.
- [93] Ibeas F, Gallego D, Diez J J, et al. Female recognition and sexual dimorphism of cuticular hydrocarbons in *Monochamus galloprovincialis* (Coleoptera: Cerambycidae) [J]. Entomological Society of America, 2009, 102(2):317-325.
- [94] 樊建庭, 韦卫, 孙江华. 松墨天牛是否存在雌性接触信息素? [J]. 应用昆虫学报, 2007, 44(1):125-129.
- [95] Ginzel M D, Hanks L M. Role of host plant volatiles in mate location for three species of longhorned beetles[J]. Journal of Chemical Ecology, 2005, 31(1):213-7.
- [96] Pajares J A, Álvarez G, Ibeas F, et al. Identification and field activity of a male-produced aggregation pheromone in the pine sawyer beetle, *Monochamus galloprovincialis* [J]. Journal of Chemical Ecology, 2010, 36(6):570-583.
- [97] Lee S M, Hong D K, Park J S, et al. Field bioassay for longhorn pine sawyer beetle *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae) in Korea based on aggregation pheromone 2-(undecyloxy) ethanol[J]. Journal of Life Science. 2015, 25(12):1445-1449.
- [98] Hanks L M, Millar J G. Field bioassays of cerambycid pheromones reveal widespread parsimony of pheromone structures, enhancement by host plant volatiles, and antagonism by components from heterospecifics[J]. Chemoecology, 2013, 23(23):21-44.
- [99] 张永丹. 松墨天牛成虫羽化及 APF-I 型诱剂释放速率的研究[D]. 福建农林大学, 2014.
- [100] 马涛, 刘志韬, 孙朝辉, 等. APF-I 型引诱剂监测松墨天牛种群动态试验[J]. 中国森林病虫, 2016, 35(2):21-23.
- [101] 林孝春. APF-I 型松墨天牛高效诱剂对松墨天牛在林间防治效果探讨[J]. 中国林业产业, 2016(5):258-259.
- [102] 陈龙, 林强, 李俊楠, 等. 松墨天牛诱捕器空间位置的野外对比试验[J]. 福建林学院学报, 2014, 34(1):11-14.
- [103] 谢伟龙, 张胜男, 朱诚棋, 等. 广东河源地区松墨天牛成虫林间诱捕试验[J]. 河北林业科技, 2016(3):17-19.
- [104] 梁玮莎, 余海滨, 谢伟忠, 等. 松褐天牛不同引诱剂和诱捕器组合诱捕效能比较[J]. 广东林业科技, 2015, 31(4):6-9.
- [105] 徐浩峰, 宣红燕, 艾萍萍, 等. 2 种诱捕器引诱松褐天牛试验效果分析[J]. 林业实用技术, 2015(5):40-42.

- [106] Dropkin V H, Foudin A S. Report of the occurrence of *Bursaphelenchus lignicolus*-induced pine wilt disease in Missouri (*Pinus sylvestris*, nematodes) [J]. *Plant Disease Reporter*, 1979, 65: 904 - 905.
- [107] Kishi Y. Pine wood nematode and the Japanese pine sawyer [J]. Thomas Company Limited. 1995:119 - 164.
- [108] Togashi K, Miyauchi O, Dai K, et al. Commensal relation between *Bursaphelenchus xylophilus*, (Nematoda: Aphelenchoididae) and *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae) within pine trees [J]. *Applied Entomology and Zoology*, 2016, 51 (1): 1 - 10.
- [109] 徐福元, 杨宝君, 葛明宏. 松材线虫病媒介昆虫的调查 [J]. *中国森林病虫*, 1993 (2): 20 - 21.
- [110] Luzzi M A, Wilkinson R C, Tarjan A C. Transmission of the pinewood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*, to slash pine trees and log bolts by a Cerambycid beetle, *Monochamus titillator*, in Florida [J]. *Journal of Nematology*, 1984, 16 (1): 37 - 40.
- [111] Craighead F C. Insect enemies of eastern forests [J]. *Usda*, 1950, 43 (2): 239 - 239 (1).
- [112] Wingfield M J, Blanchette R A. The pine-wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*, in Minnesota and Wisconsin; insect associates and transmission studies [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 1983, 13 (6): 1068 - 1076.
- [113] Miyazaki M, Yamaguchi A, Oda K. Behaviour of *Bursaphelenchus lignicolus* in response to carbon dioxide released by respiration of *Monochamus alternatus* pupa [J]. *Nippon Ringaku Kaishi Journal of the Japanese Forestry Society*, 1978, 60: 203 - 208.
- [114] Edwards O R, Linit M J. Transmission of *Bursaphelenchus xylophilus* through Oviposition Wounds of *Monochamus carolinensis* (Coleoptera: Cerambycidae) [J]. *Journal of Nematology*, 1992, 24 (1): 133 - 139.
- [115] Linit M J, Kondo E, Smith M T. Insects Associated with the Pine-wood Nematode, *Bursaphelenchus xylophilus* (Nematoda: Aphelenchoididae), in Missouri [J]. *Environmental Entomology*, 1983, 12 (2): 467 - 470.
- [116] Mamiya Y. Pine wood nematode, *Bursaphelenchus lignicolus* Mamiya and Kiyohara, as a causal agent of pine wilting disease [J]. *Review of Plant Protection Research*, 1972, 4: 46 - 60.
- [117] Katsumi Togashi. A field on dispersal of newly emerged adults of *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae) [J]. *The Society of Population Ecology*. 1990 (32): 1 - 13.
- [118] Evans H F, Mcnamara D G, Braasch H, et al. Pest risk analysis (PRA) for the territories of the European Union (as PRA area) on *Bursaphelenchus xylophilus*, and its vectors in the genus *Monochamus* [J]. *Bulletin OEPP/EPPO Bulletin*, 1996, 26 (2): 199 - 249.
- [119] Akbulut S, Linit M J. Flight performance of *Monochamus carolinensis* (Coleoptera: Cerambycidae) with respect to nematode phoresis and beetle characteristics [J]. *Environmental Entomology*, 1999, 28 (6): 1014 - 1020.
- [120] Vincent B, Koutroumpa F, Altemayer V, et al. Occurrence of *Bursaphelenchus mucronatus* (Nematoda: Aphelenchoididae) in France and association with *Monochamus galloprovincialis* (Coleoptera: Cerambycidae) [J]. *Annals of Forest Science*, 2008, 65 (1): 111.
- [121] Wingfield M J. A comparison of the mycophagous and the phytophagous phases of the pine wood nematode [M] // Wingfield M J. *Pathogenicity of the Pine Wood Nematode*. St Paul (US): APS Press, 1987, 81 - 90.
- [122] Zhao L L, Wei W, Kang L. Chemotaxis of the pinewood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*, to volatiles associated with host pine, *Pinus massoniana*, and its vector *Monochamus alternatus* [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2007, 33 (6): 1207 - 1216.
- [123] Shuto Y, Watanabe H. Attractants from a vector, *Monochamus alternatus*, for the pine wood nematode. [J]. *Agricultural and Biological Chemistry*, 1987, 51 (5): 1457 - 1458.
- [124] Zhao L, Zhang S, Wei W, et al. Chemical signals synchronize the life cycles of a plant-parasitic nematode and its vector beetle. [J]. *Current Biology* Cb, 2013, 23 (20): 2038.
- [125] Sone K, Nagano S I, Hata K. Abundance-dependent transmission of the pinewood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus* (Nematoda: Aphelenchoididae), to the Japanese pine sawyer, *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae), adult in its pupal chamber [J]. *Journal of Forest Research*, 2011, 16 (1): 82 - 86.
- [126] Maehara N, Hata K, Futai K. Effect of blue-stain fungi on the number of *Bursaphelenchus xylophilus* (Nematoda: Aphelenchoididae) carried by *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae) [J]. *Nematology*, 2005, 7 (2): 161 - 167.
- [127] Aikawa T, Togashi K, Kosaka H. Different developmental responses of virulent and avirulent isolates of the pinewood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus* (Nematoda: Aphelenchoididae), to the insect vector, *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae) [J]. *Environmental Entomology*, 2003, 32 (Feb 2003): 96 - 102.
- [128] Rutherford T A, Mamiya Y, Webster J M. Nematode-induced pine wilt disease: factors influencing its occurrence and distribution [J]. *Forest Science*, 1990, 36 (36): 145 - 155.
- [129] Togashi K. Transmission curves of *Bursaphelenchus xylophilus* (Nematoda: Aphelenchoididae) from its vector, *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae), to pine trees with reference to population performance [J]. *Applied Entomology and Zoology*, 1985, 20: 246 - 251.
- [130] Aikawa T, Togashi K. An effect of pine volatiles on departure of *Bursaphelenchus xylophilus* (Nematoda: Aphelenchoididae) from *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae) [J]. *Applied Entomology and Zoology*, 1998, 33 (2): 231 - 237.
- [131] Ma L J, Zhang L Q, Lin H P, et al. Investigation of pathogens of *Monochamus alternatus* in East China and virulence [J]. *Chinese J Biol Cont*, 2009, 25: 220 - 224.
- [132] 何学友, 蔡守平, 余培旺, 等. 金龟子绿僵菌 MaYTTR-04 菌株对松墨天牛成虫的致病力 [J]. *昆虫学报*, 2008, 51 (1): 102 - 107.
- [133] Li X J, Dong G P, Fang J M. Host Foraging Behavior of *Dastarcus helophoroides*, (Coleoptera: Bothrioderidae) adults, a coleopteran

- parasitoid of *Monochamus alternatus*, ( Coleoptera: Cerambycidae) [J]. *Journal of Insect Behavior*, 2016, 29(1):108-116.
- [134] Urano T. Preliminary release experiments in laboratory and outdoor cages of *Dastarcus helophoroides* (Fairmaire) (Coleoptera: Bothri-deridae) for biological control of *Monochamus alternatus* Hope (Coleoptera: Cerambycidae) [J]. *Bulletin of the Forestry and Forest Products Research Institute*, 2002, 2:255-262.
- [135] 颜见煌, 谢小平, 邹建华, 等. 花绒寄甲防治松墨天牛林间试验初报[J]. *农业灾害研究*, 2014(12):14-15.
- [136] 叶 斌, 曾宣利, 王国良. 东亚异蚤蝇及其携带白僵菌防治松墨天牛的研究[J]. *植物保护*, 2011, 37(4):106-111.
- [137] 刘洪剑, 朴春根, 汪来发, 等. 白僵菌和肿腿蜂对松墨天牛幼虫的作用[J]. *林业科学*, 2007, 43(5):64-68.
- [138] 王问学. 用斑头陡盾茧蜂防治松墨天牛[J]. *中国生物防治学报*, 1988, 4(1):18-20.
- [139] 陈晓明. 利用隐翅虫携带病原菌防治松墨天牛技术研究[D]. 南京林业大学, 2013.
- [140] 辛玉翠, 张龙娃, 方 竹, 等. 室内条件下莱氏猛叩甲对松墨天牛和黄粉虫的捕食能力[J]. *昆虫学报*, 2016, 59(5):552-559.
- [141] 索风梅, 王浩杰, 陈洪宝, 等. 松墨天牛纤维素酶的研究 II. 离体条件下金属离子对松墨天牛纤维素酶活性的影响[J]. *林业科学研究*, 2006, 19(2):205-210.
- [142] Kabir K E, Sugimoto H, Tado H, *et al.* Effect of *Bombyx mori* chitinase against Japanese pine sawyer (*Monochamus alternatus*) adults as a biopesticide[J]. *Bioscience, biotechnology, and biochemistry*, 2006, 70(1):219-229.
- [143] 杨宝君, 王秋丽. 松材线虫在我国的分布[J]. *林业科学研究*, 1988, 1(4):450-452.
- [144] 冯益明, 张海军, 吕 全, 等. 松材线虫病在我国适生性分布的定量估计[J]. *林业科学*, 2009, 45(2):65-71.
- [145] 陈文团, 陈小帆, 罗子娟, 等. 辐照处理对木质包装材料中松墨天牛幼虫发育的影响[J]. *核农学报*, 2006, 20(6):531-534.
- [146] Park C G, Dong S K, Sang M L, *et al.* A forecasting model for the adult emergence of overwintered *Monochamus lternates* (Coleoptera: Cerambycidae) larvae based on degree-days in Korea[J]. *Applied Entomology and Zoology*, 2014, 49(1):35-42.
- [147] Jung C S, Koh S H, Nam Y, *et al.* A Model for Predicting Spring Emergence of *Monochamus saltuarius* (Coleoptera: Cerambycidae) from Korean white pine, *Pinus koraiensis*[J]. *Journal of Economic Entomology*, 2015, 108(4):1830.

(责任编辑:崔 贝)