

## 影响松材线虫传播的生物化学物质

宋孜闻<sup>1</sup>, 于 杨<sup>2</sup>

(1. 江苏省林业科学研究院, 江苏 南京 211153; 2. 纵腾集团, 荷兰 北荷兰省 143729EP)

**摘要:**松树萎蔫病是导致我国松林资源严重受损的主要原因之一,该病的传播主要是由于健康松树被寄生于媒介昆虫上的松材线虫侵染所引发。该文介绍了影响媒介昆虫松褐天牛携带松材线虫传播的生物化学物质。在松材线虫进入媒介昆虫体内过程中,脂肪酸、挥发性萜烯、碳氢化合物和 CO<sub>2</sub> 发挥重要调控作用;在媒介昆虫寻找寄主过程中,会受到寄主植物产生的挥发物质萜烯和碳氢化合物的影响;松材线虫体内的中性脂质含量高低是决定松材线虫从媒介昆虫脱落挥发物释放的化学开关。

**关键词:**松材线虫;媒介昆虫;松褐天牛;生物化学物质

**中图分类号:**S763.38;S763.49 **文献标志码:**A **doi:**10.3969/j.issn.1001-7380.2024.02.009

### Biochemical substances in the transmission of *Bursaphelenchus xylophilus*

Song Ziwen<sup>1</sup>, Yu Yang<sup>2</sup>

(1. Jiangsu Academy of Forestry, Nanjing 211153, China; 2. Zongteng Group, The Netherlands North Holland 1437EP)

**Abstract:** Pine wilt disease (PWD) is one of the main causes of serious damage to pine forest resources in China. The spread of PWD is mainly caused by the infection of healthy pine trees by *Bursaphelenchus xylophilus* parasitic on vectors. In this paper, the biochemical substances in the transmission of *B. xylophilus* carried by the vector insect *Monochamus alternatus* were introduced. Fatty acids, volatile terpenes, hydrocarbons and CO<sub>2</sub> play an important role in the process of *B. xylophilus* entering the vector insect; In the process of searching for hosts, vector insects will be affected by volatile terpenes and hydrocarbons produced by host plants; The content of neutral lipids in *B. xylophilus* is the chemical switch that determines the release of volatiles from vector insects.

**Key words:** *Bursaphelenchus xylophilus*; Vector insect; *Monochamus alternatus*; Biochemical substance

松材线虫(*Bursaphelenchus xylophilus*)是一种分布广泛的植物病原寄生虫(PWN)。它通常侵染松树导致“松树萎蔫病”(PWD),该病会在短时间内对松林造成毁灭性破坏<sup>[1]</sup>。PWD威胁着全球的松林生态系统,对动植物均有不同程度的伤害,造成巨大的经济损失<sup>[2]</sup>。松材线虫最初是在美国路易斯安那州的长叶松树干中被发现<sup>[3]</sup>,20世纪初传入日本,随后在欧洲国家蔓延<sup>[4-5]</sup>。20世纪80年代PWD传入我国境内<sup>[6]</sup>,目前已对江苏、浙江、安徽、

福建、江西及台湾和香港等16个省(市)和地区的松林造成侵害(国家林业局2017年公告),且呈逐年增加趋势。

Mamiya和Kiyohara的研究表明松材线虫的个体运动距离被限制在20 μm至0.85 mm的范围内,不能进行长距离传播,但利用媒介昆虫每年可传播千米<sup>[7]</sup>。松褐天牛是松树萎蔫病传播的主要媒介昆虫,在扩散和侵染过程中起关键性作用<sup>[8]</sup>。松材线虫和松褐天牛生活史精确的同步化使松材线虫

收稿日期:2024-01-07;修回日期:2024-02-26

作者简介:宋孜闻(1992-),女,江苏南京人,硕士。主要从事森林及自然资源保护工作。E-mail:xiaowenziwenzi@163.com

\*通信作者:于 杨(1989-),男,河北唐山人,硕士。主要从事森林及自然资源保护工作。

成功入侵寄主松树,松褐天牛携带松材线虫侵入寄主树种的行为有赖于松材线虫对寄主树和松褐天牛释放化学物质信号的识别,其所释放化学信号的引诱和刺激对于松材线虫的聚集以及生命周期转换至关重要。研究表明,松材线虫的分散型 4 龄幼虫( $J_{IV}$ )体内化学信号物质中性脂质的含量会影响其入侵松树宿主或进入甲虫体内的活动。因此,通过改变松材线虫体内化学物质组成比例可调节其繁殖和扩散活动<sup>[12]</sup>。

PWD 在松树的树干、树枝和树根上通过成虫有性繁殖进行传播<sup>[8]</sup>。此繁殖性行为可分为执行繁殖型和分散型 2 种,均 5 个阶段。这 2 种繁殖中,若寄主树木提供充足的营养,松材线虫蜕皮为成虫,通过分化成繁殖型来快速繁殖。若寄主树木细胞不能提供足够的营养,当媒介昆虫出现并形成蛹室时,碳氢化合物和二氧化碳等物质被释放出来,位于木质部的分散型 3 龄幼虫( $J_{III}$ )由于受到这些化合物的刺激诱导聚集于天牛蛹室周围,羽化蜕皮发育成分散型 4 龄幼虫( $J_{IV}$ ),随后通过媒介昆虫的气门附着在新羽化的天牛成虫气管中,通过天牛扩散出去寻找新的健康寄主,此为分散型<sup>[8, 13]</sup>。寻找到健康寄主后,松材线虫在取食阶段通过取食伤口或在松褐天牛产卵期间掉落<sup>[14]</sup>。一旦松材线虫成功入侵,其繁殖周期将重新建立。虽然  $J_{III}$  没有口针,食道和食道腺,但由于其特殊的身体结构, $J_{III}$  拥有更厚的角质层和较厚的基底层,可以充分储存脂滴,对饥饿更加耐受,比繁殖型 3 龄幼虫( $J_3$ )幼体更易生存,因此也增加了防控的难度<sup>[14-15]</sup>。

虽然松材线虫侵染机制基本明确,但有关目标寄主的选择、入侵的时机、松材线虫和松褐天牛与寄主树木之间的信号传递等仍需进一步探讨研究<sup>[16]</sup>。本综述总结了影响松材线虫传播的生物化学信号,并探讨环境友好的防控方法,为松褐天牛以及松树萎蔫病的预防提供一定的理论依据。

## 1 影响松材线虫进入媒介昆虫体内的生物化学物质

早在 20 世纪 50 年代,人们就发现松材线虫易受  $CO_2$ 、氨基酸、碳水化合物、脂肪酸、环腺苷酸、无机盐等影响。许多研究表明,寄主松属和松褐天牛的蛹可以产生化合物作为吸引松材线虫的化学或生物信号<sup>[9, 11, 17-18]</sup>。这些信号可分为 4 大类:脂肪酸、挥发性萜烯、碳氢化合物和  $CO_2$ 。

### 1.1 脂肪酸

松树蛹室周围的不饱和脂肪酸浓度可能是松褐天牛携带的线虫传播的驱动因素之一<sup>[19]</sup>。媒介昆虫产生的脂肪酸能诱导松材线虫进入分散型 4 龄幼虫阶段。研究表明,在媒介昆虫松褐天牛羽化过程中,其体表释放的不饱和脂肪(C16 和 C18)刺激分散型 3 龄幼虫聚集在蛹室周围,从而促进分散型 4 龄幼虫的形成<sup>[19]</sup>。释放的不饱和脂肪酸主要有棕榈油酸、油酸、亚油酸、棕榈酸和硬脂酸<sup>[10, 13, 20]</sup>。油酸、亚油酸和棕榈油酸对于促进松材线虫的聚集活性均有显著作用,其中亚油酸最为常见,且因具有 2 个双键结构,比只具有一个双键结构的棕榈油酸和油酸促进作用更大。然而,这种诱导效果不是持续加强的,当聚集活性达到一定程度时将不再增加<sup>[21-22]</sup>。

### 1.2 萜烯类化合物

分散型 3 龄幼虫能够识别松树和松褐天牛释放的多种挥发性萜类化合物并集中在蛹室周围,然后进入松褐天牛体内随之侵染松树。研究发现当释放的化合物  $\alpha$ -蒎烯、 $\beta$ -蒎烯和长叶烯比例为 1:2.7:1.1 时对松材线虫的吸引最强烈<sup>[22-23]</sup>。被侵染后树木中萜类化合物的含量大大增加,其中  $\alpha$ -蒎烯的数量是健康树的 2—4 倍, $\beta$ -蒎烯、长叶烯和其他一些萜烯的含量是健康树木的约 3 倍<sup>[17]</sup>。

### 1.3 碳氢化合物

松材线虫会被存在于媒介昆虫表皮的碳氢化合物所吸引,其中甲苯和对二甲苯对松材线虫的繁殖型和分散型生活史都有影响<sup>[21]</sup>。此外,性成熟的松褐天牛通常会被遭受虫害、火灾、风暴等灾害导致枯死或近枯死的松树所吸引。这些异常松树会释放碳氢化合物乙醇,对松材线虫具有很强的凝聚作用<sup>[17]</sup>。

### 1.4 $CO_2$

松褐天牛的呼吸产物二氧化碳会引导松材线虫进入其气管,其浓度是影响传播的关键因素,一般在媒介昆虫羽化时达到最大<sup>[24]</sup>。松材线虫受到一定浓度  $CO_2$  的刺激后, $J_{III}$  蜕皮到  $J_{IV}$  阶段,促使其移动到媒介昆虫身体表面和它们的气门,随后进入呼吸系统的气管,从而完成传播<sup>[13]</sup>。

## 2 影响媒介昆虫寻找寄主的生物化学物质

研究表明,松褐天牛携带松材线虫传播过程中

会受寄主植物产生的挥发物质影响。未交配与交配后的天牛对挥发物质的选择不同。

### 2.1 萜烯类化合物

一些萜烯类松树挥发物在松褐天牛携带松材线虫传播过程中常作为信号,在天牛定位寄主植物过程中发挥作用。松褐天牛成虫羽化出孔后的移动扩散期中,未交配的天牛受寄主植物挥发的 $\alpha$ -蒎烯、 $\beta$ -蒎烯、月桂烯和 $\beta$ -水芹烯等单萜烯类物质影响,飞往健康松树进行取食补充营养<sup>[25]</sup>。在人工饲料中添加一定量的 $\alpha$ -蒎烯可以显著提高幼虫的取食量;添加低浓度的 $\beta$ -蒎烯、3-蒎烯、月桂烯混合物也可以刺激取食量,这表明松褐天牛对寄主的定位受植物挥发物影响<sup>[26]</sup>。

### 2.2 碳氢化合物

衰弱木、濒死木或新死木的挥发物主要为烯类化合物和厌气性发酵产物乙醇<sup>[27]</sup>。乙醇在衰弱木、濒死木或新死木中含量很高,在快速生长期的健康木形成层中也有少量分布<sup>[28]</sup>。交配后的成熟雌虫则偏好选择相对衰弱松枝以便于产卵繁殖,在选择过程中会被松木释放的单萜和乙醇所吸引<sup>[29-30]</sup>。研究表明,松褐天牛成虫对 $\alpha$ -蒎烯与乙醇混合物产生的趋性反应显著大于对2种化合物单体的反应,前者约是后者的5倍,当乙醇或者是乙醛与(+)- $\alpha$ -蒎烯混合比例为1:3时,对天牛的引诱效果最佳<sup>[31]</sup>。

## 3 影响松材线虫从媒介昆虫脱离的生物化学物质

研究人员发现挥发物的释放与 $J_{IV}$ 的中性脂质储存含量有关。当健康寄主释放的挥发物为一定比例时,松材线虫脱离媒介昆虫,无法侵入健康寄主树木<sup>[32]</sup>。

### 3.1 中性脂质减少

松材线虫在媒介昆虫羽化的3—10 d后自发离开媒介昆虫<sup>[33]</sup>。这种自发的离开被认为与 $J_{IV}$ 的中性脂质储存含量有关<sup>[12]</sup>。Stamps和Linit(2001)研究证实 $J_{IV}$ 在媒介昆虫体内的中性脂质含量会随着媒介昆虫年龄的增加而减少。当中性脂含量较低时,松材线虫会被松树挥发物 $\beta$ -月桂烯吸引而脱离媒介昆虫。

### 3.2 萜类化合物的比例

松材线虫与松褐天牛的分离活动与寄宿活动相似,都是由释放的多种萜类化合物诱导完成<sup>[23]</sup>。

健康松树释放的 $\beta$ -月桂烯和 $\alpha$ -蒎烯等单萜类物质对松材线虫的引诱能力最强。通过鉴定,当 $\alpha$ -蒎烯、 $\beta$ -蒎烯和长叶烯的比例为1:0.1:0.01时,松材线虫的繁殖型将从松褐天牛中分离出来<sup>[22]</sup>。这些化合物比例在影响松材线虫传播研究中起重要作用。

## 4 讨论

PWD的防控是全球面临的严峻问题。松材线虫的主要生命周期是在树干内完成,因此在树干中注射杀虫剂是控制病原体的直接方式,但此措施仅在小规模地区可行。对于大规模防控,喷洒合成化学杀虫剂是全球范围内最常用的方法,不过喷洒化学合成杀虫剂效果有限且威胁环境安全,侵害人类健康<sup>[34]</sup>。

目前对松材线虫传播的研究,已逐渐从探索其传播机制转向利用其传播机制从而进行无害化防控。松墨天牛成虫羽化后寻找健康松树取食补充营养或产卵时,在松树表皮造成伤口,并释放化学物质吸引松材线虫幼虫在蛹室周围聚集,通过伤口进入树体进而对健康松树造成危害,因此防止或抑制 $J_{IV}$ 的形成至关重要。如果能尽早检测到繁殖型线虫的存在,则能对尚在潜伏期的病害采取措施,预防病害在林区的扩展。有研究表明,萜烯类物质可特异地诱集繁殖型线虫,当 $\alpha$ -蒎烯与 $\beta$ -蒎烯的质量配比为90:10或 $\alpha$ -蒎烯、 $\beta$ -蒎烯与长叶烯的重量配比为90:9:1时,均对线虫的诱集有较好的效果<sup>[35]</sup>。

通过监测诱捕天牛成虫,可以降低其种群密度,延缓松材线虫病扩散蔓延。松褐天牛种群动态变化是防治松褐天牛的重要参考依据。在监测诱捕方面,引诱剂的使用已取得较好效果且得到应用推广<sup>[36-37]</sup>。非水溶性的引诱物质主要为萜烯类物质,郝德君等选用单萜和倍半萜等挥发性物质配制了7种引诱剂,均对松褐天牛有一定程度的引诱作用<sup>[36]</sup>。一些松褐天牛引诱剂已被开发并应用于实验或实际控制活动中<sup>[17]</sup>。唐伟强等人的野外试验表明,引诱剂的诱捕效果明显高于松诱木和灯光引诱<sup>[38]</sup>。赵锦年测试了M99-1诱捕器对松褐天牛的诱捕效果,在松褐天牛成虫时期,平均每个诱捕器可诱捕成虫151.5头,雌虫数量占据1/2,使马尾松的枯死率降低了97.4%<sup>[37]</sup>。蒋丽雅的研究也表明引诱剂对于降低松褐天牛种群数量起到重要作用。



Mat-1 诱捕器的设置距离林缘越近,效果越好,且成本较低。在距离林缘 30 m 处设置诱捕器的引诱率最高,为 50%,距离 50,100,150,200 m 的引诱率依次递减,分别为 20%—22.7%,9.1%—10%,4.5%—7.5%<sup>[39]</sup>。随后倍半萜烯、二萜、 $\alpha$ -蒎烯、 $\beta$ -蒎烯等活性单体被利用开发出了 A-3 型引诱剂(主要成分为  $\alpha$ -蒎烯和乙醛)、FJ-MA-02 型引诱剂(主要成分为  $\beta$ -蒎烯、松节油和乙醇)、M-99 型引诱剂(单萜烯、倍半萜、松节油和乙醇)和 APF-I 型(主要成分为 2-undecyloxy-1-ethanol、 $\alpha$ -蒎烯和乙二醇)引诱剂<sup>[40]</sup>。其中 APF-I 型化学诱剂诱捕效果优于其他诱剂<sup>[40-42]</sup>。

研究表明,小蠹聚集性信息素齿小蠹烯醇和齿小蠹二烯醇可以用来提高对天牛的引诱,除此之外,松褐天牛雄虫挥发出来的聚集信息素壬醛对松褐天牛也有引诱作用<sup>[43]</sup>。信息素与植物源引诱剂复合使用,如褐天牛雄虫挥发出来的聚集信息素壬醛与小蠹聚集性信息素齿小蠹烯醇、齿小蠹烯醇和  $\alpha$ -蒎烯等植物源信息素的复合,不但能提高对天牛的诱虫效果,还可以引诱未进行交配、产卵的松褐天牛,将带线虫的松褐天牛提早诱杀,从而更有效地减少松材线虫病。

不过,松材线虫遍布世界各地,在长期独立进化下逐渐衍生出地方特有的特性,引诱剂对松褐天牛的引诱效果会因寄主植物差异、地理环境差异以及自然环境差异而存在差别<sup>[44]</sup>。不同地区的松褐天牛对寄主植物的偏好不同,从而导致松褐天牛种群分布差异;地理隔离会导致松褐天牛在遗传学上的差异,从而导致引诱剂在不同地区的效果不同;温度、湿度、空气流速差异等自然环境差异会影响引诱剂的效果<sup>[45]</sup>。因此引诱剂的应用需考虑不同林分和地区。

#### 参考文献:

- [1] WU F, DENG L N, WU X Q, et al. Expression profiling of autophagy genes *BxATG1* and *BxATG8* under biotic and abiotic stresses in pine wood nematode *Bursaphelenchus xylophilus* [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2017, 18 (12): 2639.
- [2] XU H C, LUO Y Q. Ecosystems attacked by *Bursaphelenchus xylophilus*: a review[J]. Journal of Zhejiang Forestry College, 2010, 27(3): 445-450.
- [3] PIMENTEL C, KHAN M R, ZHENG Y, et al. Nematode problems in forests and their sustainable management [J]. Nematode Diseases of Crops and their Sustainable Management, 2023: 457-493.
- [4] ARAKAWA Y, TOGASHI K. Newly discovered transmission pathway of *Bursaphelenchus xylophilus* from males of the beetle *Monochamus alternatus* to *Pinus densiflora* trees via oviposition wounds[J]. Journal of Nematology, 2002, 34(4): 396.
- [5] VICENTE C, ESPADA M, VIEIRA P, et al. Pine wilt disease: a threat to European forestry[J]. European Journal of Plant Pathology, 2012, 133: 89-99.
- [6] 朱丽华,章欣月,夏馨蕊,等.无细菌松材线虫对马尾松的致病性[J].林业科学, 2020, 56(7): 63-69.
- [7] KIM B N, KIM J H, AHN J Y, et al. A short review of the pine-wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus* [J]. Toxicology and Environmental Health Sciences, 2020, 12: 297-304.
- [8] 张建军,张润志,陈京元.松材线虫媒介昆虫种类及其扩散能力[J].浙江林学院学报,2007,24(3):350-356.
- [9] AIKAWA T. Transmission biology of *Bursaphelenchus xylophilus* in relation to its insect vector [M]//Pine wilt disease. Tokyo: Springer Japan, 2008: 123-138.
- [10] AN Y, LI Y, MA L, et al. The Changes of microbial communities and key metabolites after early *Bursaphelenchus xylophilus* Invasion of *Pinus massoniana*[J]. Plants, 2022, 11(21): 2849.
- [11] 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, 2013, 23(20): 2038-2043.
- [12] AMINISARTESHNIZI M. Lipid content in the juvenile, female and male of *Acrobeles complexus* nematode [J]. Research on Crops, 2021, 22(1): 167-170.
- [13] MAEHARA N, FUTAI K. Presence of the cerambycid beetles *Psacothea hilaris* and *Monochamus alternatus* affecting the life cycle strategy of *Bursaphelenchus xylophilus* [J]. Nematology, 2001, 3(5): 455-461.
- [14] FUTAI K. Pine wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus* [J]. Annual Review of Phytopathology, 2013, 51: 61-83.
- [15] PIMENTEL C S, FIRMINO P N, AYRES M P. Interactions between pinewood nematodes and the fungal community of pine trees [J]. Fungal Ecology, 2021, 51: 101046.
- [16] TOGASHI K, MIYAUCHI O, KUSUMOTO D, et al. Commensal relation between *Bursaphelenchus xylophilus* (Nematoda: Aphelenchoididae) and *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae) within pine trees[J]. Applied Entomology and Zoology, 2016, 51: 53-62.
- [17] HAO D, YANG J. Research progress and prospect on chemical ecology of *Monochamus alternatus* [J]. Chinese Journal of Ecology, 2008, 27(7): 1227.
- [18] SHEN L, LIN X, LIU F, et al. Early diagnosis of pine wood nematode disease based on chlorophyll fluorescence parameters and organic acids[J]. Forests, 2023, 14(8): 1582.
- [19] MAEHARA N, TOKORO M. Effect of unsaturated fatty acids around pupal chambers of *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae) and *Acanthocinus orientalis* (Coleoptera: Cerambycidae) on the number of *Bursaphelenchus xylophilus*

- (Nematoda: Parasitaphelenchidae) carried by the beetles [J]. Nematology, 2010, 12(5): 721-729.
- [20] 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.
- [21] STAMPS W T, LINIT M J. Interaction of intrinsic and extrinsic chemical cues in the behaviour of *Bursaphelenchus xylophilus* (Aphelenchida: Aphelenchoididae) in relation to its beetle vectors[J]. Nematology, 2001, 3(4): 295-301.
- [22] ZHAO L L, WEI W, KANG L, et al. 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: 1207-1216.
- [23] ZHENG Y, YANG Z, WANG X, et al. Chemotaxis of plant parasitic nematodes: A review[J]. Chinese Journal of Ecology, 2014, 33(3): 837.
- [24] WANG Y, CHEN F, WANG L, et al. Study of the departure of pine wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus* (Nematoda: Aphelenchoididae) from *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae) [J]. Journal of Asia-Pacific Entomology, 2020, 23(4): 981-987.
- [25] IKEDA T, ODA K, YAMANE A, et al. Volatiles from pine logs as the attractant for the Japanese pine sawyer *Monochamus alternatus* Hope (Coleoptera: Cerambycidae) [J]. Journal of the Japanese Forestry Society, 1980, 62(4): 150-152.
- [26] IFAN 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.
- [27] IKEDA T, YAMANE A, ENDA N, et al. Attractiveness of volatile components of felled pine trees for *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae) [J]. Journal of the Japanese Forestry Society, 1986, 68(1): 15-19.
- [28] KELSEY R G, OSEPH G. Ethanol in ponderosa pine as an indicator of physiological injury from fire and its relationship to secondary beetles[J]. Canadian Journal of Forest Research, 2003, 33(5): 870-884.
- [29] 曹金亮.松墨天牛种群动态与不同健康马尾松林分的关系[J].生物灾害科学,2014,37(2):129-133.
- [30] 王玲萍,钟景辉,何学友,等.福建省泉州市松墨天牛的生活史与生物学特性[J].福建林业科技,2020,47(2):77-81.
- [31] 刘博.松墨天牛化学通讯机理研究与高效引诱剂的研制[D].杭州:浙江农林大学,2012.
- [32] SHI X F, DING X L, SHI L N, et al. Effects of several chemicals on the migration behavior of *Bursaphelenchus xylophilus* (Steiner & Buhner) Nickle[J]. Forests, 2021, 12(6): 771.
- [33] TIAN H K, ZHAO L L, KOSKI T M, et al. Microhabitat governs the microbiota of the pinewood nematode and its vector beetle: implication for the prevalence of pine wilt disease[J]. Microbiology Spectrum, 2022, 10(4): e0078322.
- [34] ÁLVAREZ G, GALLEGÓ D, HALL D R, et al. Combining pheromone and kairomones for effective trapping of the pine sawyer beetle *Monochamus galloprovincialis* [J]. Journal of Applied Entomology, 2016, 140(1-2): 58-71.
- [35] 孙江华,韦卫,赵莉茜,等.用于诱集繁殖型松材线虫的化学诱剂:200610011214.4[P].2007.
- [36] 郝德君,樊斌琦,唐进根,等.松墨天牛引诱剂的筛选及其引诱作用[J].东北林业大学学报,2009,37(11):86-87.
- [37] 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.
- [38] 唐伟强,吴沧松,吴银海.几种诱捕松墨天牛方法的效果分析[J].浙江林学院学报,2000(3):106-108.
- [39] 蒋丽雅,朋金和,周健生,等.松褐天牛引诱剂 Mat-1 号的研究[J].森林病虫通讯,1997(3):5-7.
- [40] 马向阳,冯志敏,余华洋,等.4种引诱剂及配套诱捕器诱捕松墨天牛效果比较[J].林业科技通讯,2018(11):51-53.
- [41] 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.
- [42] 温小遂,喻爱林,唐艳龙,等.4种引诱剂林间诱捕松墨天牛效果比较[J].林业科学研究,2017,30(5):765-770.
- [43] 钱明惠,方海鹏,黄泽翰,等.松褐天牛聚集信息素引诱剂林间诱捕作用[J].林业与环境科学,2018,34(3):47-50.
- [44] 李祥康,黄焕华,范军祥,等.林分因子对松褐天牛引诱剂诱捕效果的影响[J].中国森林病虫,2013,32(6):21-23,26.
- [45] 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.