

- Genet.*, 1997, (95): 777~782.
- 16 Nair S., Bentur J. S., Rao P. U. *Theor. Appl. Genet.*, 1995, (91): 68~73.
- 17 Nair S., Kumar A., Srivastava M. N., Sathyanarayanan P. V. *Theor. Appl. Genet.*, 1996, (92): 660~665.
- 18 Sardesai N., Kumar A., Rajyashri K. R. *Theor. Appl. Genet.*, 2002 (105): 691~698.
- 19 Katiyar S. K., Huang B. C., Inthavong S., Constantino V. S., Bennett J. In Proceeding: General Meeting of the Intern. Progr. on Rice Biotechn., Malacca, Malaysia IRRRI 1997, 128.
- 20 Katiyar S. K., Huang B. C., Bennett J. Intern. Rice Res. Inst. Progr. Rep. for 1998, IRRRI, 1999 93~94.
- 21 Katiyar S. K., Chandel G., Tan Y. J., Zhang Y., Huang B. C., *et al. Genome*, 2000, 43, 322~332
- 22 张扬, 黄炳超, 肖汉祥, 谢振文, Bennett J. 广东农业科学, 2005, (1): 60~64.
- 23 Bennett J., Katiyar S. K., Chandel G., Huang B. C., Tan Y. J., *et al.* In Proceeding: Intern. Workshop on New Approaches to Gall Midge Resistance in Rice ICAR & IRRRI, Hyderabad India. November 22~24, 1998. 28~29.
- 24 Pasalu I. C., Huang B. C., Zhang Y., Tan Y. J. In: Bennett J., Benture J. S., Pasalu I. C. *et al.* New Approaches to Gall Midge Resistance in Rice ICAR & IRRRI, 2004, 131~138.
- 25 Katiyar S. K., Venulkar S. B., Chandel G., Zhang Y., Huang B. C., *et al.* In: Bennett J., Benture J. S., Pasalu I. C. (eds.), New Approaches to Gall Midge Resistance in Rice ICAR & IRRRI 2004. 139~152
- 26 Katiyar S. K., Tan Y. J., Huang B. C., Zhang Y., Chandel G., *et al. Theor Appl Genet.*, 2001, 103:953~961.
- 27 黄朝锋, 张桂权. 分子植物育种, 2003, 1(4): 572~574.
- 28 黄朝锋. 硕士学位论文. 华南农业大学, 2003.
- 29 Katiyar S. K., Huang B. C., Bennett J. *IRRI Program Report for 2000*, IRRRI 2000. 78~79.
- 30 黄炳超, 肖汉祥, 吕利华, 张扬, 李宏, 等. 华南农业大学学报. (增刊), (2002 东方科技论坛文集):2002, 23 (1): 101~113.
- 31 Huang B. C., Zhang Y., Xiao H. X., Liu L. H., Xie Z. W. *et al.* In: Proceeding of the International Rice Congress. Beijing China, September 16~20. 2002. 218.
- 32 Huang B. C., Xiao H. X., Liu L. H., Zhang Y., Hong L., *et al. Agricul. Sci. in China*, 2003, 2(8):875~880.
- 33 黄炳超, 肖汉祥, 吕利华, 张扬, 李宏, 等. 中国农业科学, 2004, 27(1): 76~80.
- 34 Huang B. C., Xiao H. X., Liu L. H., Zhang Y., Hong L., *et al.* In: Proceedings of the 15 th International Plant Protection Congress. Beijing, China, May 11~16 2004 265.
- 35 Huang B. C., In Proceeding: China-IRRI Collaborative Work Plan Meeting. Hangzhou, China. 1~2 June 2000, 1~14.
- 36 肖汉祥, 黄炳超, 张扬. 广东农业科学, 2005, (3): 50~53.
- 37 肖汉祥, 黄炳超, 张扬. 迈入 21 世纪的中国生物防治. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2005. 596~600.
- 38 黄炳超, 张扬, 肖汉祥. 作物研究(国际水稻年专刊), 2004, (4): 201~207.
- 39 谢振文, 赵丽霞, 张扬, 黄炳超, 徐炎康, 等. 广东农业科学(增刊), 1999, (增总第 7 期):27~30.
- 40 谢振文, 赵丽霞, 张扬, 黄炳超, 徐炎康, 等. 广东农业科学(增刊), 1999, (增总第 7 期):31~33.
- 41 广东省农科院植保所、水稻所. 中国种植科技, 2002, (4): 38~39.
- 42 广东省农科院植保所. 农业产业化技术推广. 技术成果. 北京: 中国农业出版社. 2001. 22~23.
- 43 刘名镇, 徐小红, 鄢祖林. 杂交水稻, 2003, 18(1): 15~16.
- 44 彭炳生, 刘名镇, 鄢祖林, 吴桂生, 徐小红. 杂交水稻, 2004, 19(5):66~67.

## 红脂大小蠹入侵机制与化学生态学研究<sup>\*</sup>

张龙娃<sup>1, 2</sup> 鲁敏<sup>1</sup> 刘柱东<sup>1</sup> 孙江华<sup>1\*\*</sup>

(1. 中国科学院动物研究所 农业虫鼠害综合治理国家重点实验室 北京 100080;

2. 安徽农业大学林学与园林学院 安徽省微生物防治重点实验室 合肥 230036)

**Progress on invasion biology and chemical ecology of red turpentine beetle, *Dendroctonus valens*.** ZHANG Long-Wa<sup>1, 2</sup>, LU Ming<sup>1</sup>, LIU Zhu-Dong<sup>1</sup>, SUNG Jiang-Hua<sup>1\*\*</sup>. (1. *State Key Laboratory of Integrated Management Agricultural Pests & Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China*; 2. *Anhui Provincial Key Laboratory of Microbial Pest Control, Anhui Agricultural University, Heifei 230036, China*)

**Abstract** The red turpentine beetle, *Dendroctonus valens* LeConte, native in North America, is a destructive exotic

<sup>\*</sup> 国家自然科学基金委杰出青年基金资助项目(30525009); 安徽农业大学引进人才基金资助。本文为《昆虫知识》编委会特邀稿件。

<sup>\*\*</sup> 通讯作者, E-mail: sunjh@ioz.ac.cn

收稿日期: 2006-12-12, 修回日期: 2007-02-02

pest of pines in China. Since its first large outbreak in 1999 in Shanxi Province, *D. valens* has spread rapidly to the adjacent provinces Hebei, Henan and Shaanxi, and has infested over 500 000 hm<sup>2</sup> of Chinese pine stands, killing more than 6 million trees to date. Here, we report the recent progress principally results of our researches on the *D. valens* including the origin of introduction, the response to host monoterpenes, the pheromone identification, the potential repellents, the relationship of the invasion with the fungal symbionts. Historic records and molecular data support the hypothesis that the introduction of *D. valens* to China was recent and originated from the Pacific North-west of the U. S. A. The studies on the response to host volatiles by native and introduced populations showed that (+)-3-Carene was the most attractive monoterpene for the native and Chinese populations of *D. valens*, and (+)-3-Carene is thus broadly applicable for monitoring *D. valens* in both China and North America. Relatively little is known of its pheromone biology. Our recent work, using gas chromatographic and mass spectral (GC-MS) analysis of hindgut volatiles, revealed the presence of Trans-verbenol, Cis-verbenol, Myrtenol, Myrtenal and Verbenone and the bioactivity of these oxygenated monoterpenes to *D. valens* were confirmed. Although the appropriateness of classifying these compounds as pheromones is still uncertain, these compounds clearly have potential for use in management of this important invasive beetle. Verbenone, an antiaggregant for many bark beetles, has been shown to be effective in interrupting the response of *D. valens* to host volatiles and has a dose-dependent effect in its interruption. All of these results indicate that Verbenone functions as a multipurpose pheromone for *D. valens*. In the studies of responses of *D. valens* to non-host volatiles (NHVs), 1-Octen-3-ol, (*Z*)-3-hexen-1-ol and (*E*)-2-hexen-1-ol were the three most effective NHVs, significantly reducing *D. valens* to kairomone-baited traps. In the development and implementation of a semiochemical-based management programme for *D. valens*, NHVs and Verbenone may have considerable potential for disrupting the beetle's ability to locate suitable hosts. A novel lure release device, Sun vial, devised and patented in China, was broadly applied in the management on the *D. valens*. At present, studies on the fungal symbionts of *D. valens* in both China and North America and the chemical communication relationships of *D. valens* with native bark beetles are well underway. The aims of these studies are to determine the importance of behavioral chemistry and fungal associates in the invasiveness and aggressiveness of *D. valens* and to test our hypothesis "What goes around and what comes around".

**Key words** red turpentine beetle, *Dendroctonus valens*, chemical communication, invasive mechanism

**摘要** 红脂大小蠹 *Dendroctonus valens* LeConte 是近来入侵我国的重大林业害虫, 入侵山西后迅速在相邻省份扩展蔓延。文章围绕作者对红脂大小蠹入侵来源地、暴发机制以及红脂大小蠹化学生态学等领域开展的研究工作进展进行了总结。历史资料记载和分子证据均支持红脂大小蠹由北美(美国西海岸)地区传入。松树萜烯类化合物是红脂大小蠹寻找适合寄主的重要信号物质, 近期在北美和中国几个地区同时开展的研究, 确认了 3-萜烯对红脂大小蠹具有最强引诱作用, 该研究结果简化和修正了先前北美一直使用的 3 组分植物源引诱剂配方; 在筛选有效引诱成分的基础上, 开展了引诱剂定量缓释载体的研究, 该释放载体已经被授权专利, 并得到广泛推广应用。红脂大小蠹信息素一直没有得到鉴定, 近来通过对红脂大小蠹后肠提取物的分析, 分离鉴定了 5 种电生理和行为上有生物活性的萜烯类氧化物, 其中有 3 个组分对红脂大小蠹植物源引诱剂具有增效作用。在驱避剂方面, 研究证实了马鞭草烯酮以及非寄主挥发物对红脂大小蠹具有驱避作用。同时, 研究证明, 马鞭草烯酮对红脂大小蠹的作用存在剂量效应。目前, 作者正开展红脂大小蠹-共生菌-寄主松树三者相互关系以及红脂大小蠹与土著种之间化学通讯等方面的研究, 以期阐明红脂大小蠹的入侵性及暴发机制, 寻求更有效的控制途径。

**关键词** 红脂大小蠹, *Dendroctonus valens*, 化学通讯, 入侵机制

红脂大小蠹 (red turpentine beetle) 重大林业外来入侵害虫。1998 年在山西首次  
*Dendroctonus valens* LeConte, 是近来入侵我国的 发现, 随后迅速暴发蔓延, 目前已扩展到河南、

河北、陕西等省。至 2000 年初,共发生灾情 52.58 万  $\text{hm}^2$ ,致死油松树 600 多万株<sup>[1]</sup>。在北美,红脂大小蠹仅作为一个次要害虫,其发生危害并不严重,相关报道十分有限。鉴于其在中国扩展蔓延的趋势,加强对红脂大小蠹入侵生物学及控制技术的研究,寻找有效的控制手段显得尤为迫切。红脂大小蠹暴发蔓延以来,国内外已经开展了一系列基础和应用性研究,研究涉及红脂大小蠹形态学、入侵生物学、化学生态学以及相关防治措施(物理防治、化学防治、生物防治等)等诸多方面。本文围绕作者近年来对红脂大小蠹入侵来源地、暴发机制以及红脂大小蠹化学生态学等领域开展的研究工作进展进行了总结,以期相互交流,推动我国在林业外来入侵生物种入侵生物学、监测和控制技术等领域的研究。

## 1 红脂大小蠹来源地推测

追溯外来种入侵来源地,对于明确入侵种的入侵过程以及暴发机制具有重要意义。同时,确定入侵地可以帮助我们找到控制其蔓延和危害的“突破点”,譬如:可以从原产地引进天敌、寄生性线虫、病原菌等<sup>[2]</sup>,对于有效控制外来入侵生物具有重要的实践价值。目前,对于入侵种的来源地的研究,可以借助历史资料的记载;同时,从基因分子水平探寻入侵种的传入地也是十分有效的研究手段。从最早发现红脂大小蠹的山西省查阅历史资料显示,1984 年山西森林病虫害普查资料未记载该虫,中国经济昆虫志也未记述该虫。我们于 2004 和 2005 在中国,美国,墨西哥等地同时开展的红脂大小蠹对其信息素地理变异反应的试验结果表明,中国种群来自于美国西海岸,至少 2 个种群或地点<sup>[3]</sup>。Cognato 等对采自于北美和中国的 32 个红脂大小蠹种群线粒体细胞色素氧化酶 I 基因(mtDNA CO I)的分析,研究了红脂大小蠹的分子遗传特征,以此来推断入侵到中国的红脂大小蠹来源地。研究结果认为中国种群来自于美国西海岸(Pacific Northwest, PSW 起源);该结果支持了先前依据历史资料的推测,即中国采

用简约统计分析支持了中国红脂大小蠹种群是从北美传入。根据单倍型变异的分析认为,红脂大小蠹侵入中国应该是短时间跨度范围内发生的,即该虫传入中国的时间并不长。与预期结果不同,该结果显示,中国种群具有高度的单倍型多样性,这与外来种由于奠基者效应而呈现遗传多样性下降的理论恰好相反。对于产生上述结果的解释,认为中国红脂大小蠹可能是经过多次、多途径传入,即可能在中国分布有多个地理种群,然而,亦不能排除由少数引进的个体发展起来的可能性<sup>[3]</sup>。其中利用化学生态手段判断外来入侵种的原产地,这在外来入侵种理论研究上是一新途径。

## 2 红脂大小蠹化学生态学研究

### 2.1 红脂大小蠹对寄主萜烯类化合物反应的地理变异

松树萜烯类化合物是红脂大小蠹寻找适合寄主的重要信号物质。Hobson 等在加利福尼亚(California)研究发现作为黄松主要组分:(+)- $\alpha$ -蒎烯,(-)- $\beta$ -蒎烯和(+)-3-萜烯能够对红脂大小蠹产生引诱作用,其中(-)- $\beta$ -蒎烯引诱活性最强,且存在随释放剂量增加引诱作用增强的特性;同时,研究也发现(-)- $\alpha$ -蒎烯能够减弱(+)- $\alpha$ -蒎烯的引诱活性<sup>[4]</sup>。在此研究基础上,一个以寄主挥发物混合物((+)- $\alpha$ -蒎烯,(-)- $\beta$ -蒎烯和(+)-3-萜烯)为组分的红脂大小蠹引诱剂已经在北美商业化应用(Phero Tech Corporation, Delta, B. C., Canada)。而同样在北美,Erbilgin 和 Raffa 研究发现在威斯康新(Wisconsin)红脂大小蠹对 $\alpha$ -蒎烯的 2 个对映体以及 3-萜烯对红脂大小蠹均引诱作用<sup>[5]</sup>。

Sun 等在中国的研究发现,3-萜烯对红脂大小蠹具有最强的引诱活性,该结果表明,在中国 3-萜烯是最重要的寄主引诱信号;而(-)- $\beta$ -蒎烯浓度的增加对引诱效果没有显著影响;反而,红脂大小蠹对 3-萜烯却存在剂量相关的反应,这与 Hobson 等的报道存在很大差异<sup>[6]</sup>。Sun 等也发现,柠檬烯能够减弱(+)- $\alpha$ -

一萜烯, (-)- $\beta$ -萜烯和(+)-3-萜烯对红脂大小蠹的引诱活性。对于这种差异或者是由于红脂大小蠹在北美地区就存在对萜烯类化合物反应的地理差异<sup>[6]</sup>, 因为在许多其它小蠹虫已经被证明, 存在对信息化合物反应的地理变异<sup>[7, 8]</sup>; 或者红脂大小蠹在入侵中国迅速适应了新的寄主环境而产生的结果<sup>[9]</sup>。

Ebilgin 等认为, 这些看似相悖的差异, 不能简单的归咎为行为反应的地理变异; 由于试验条件、释放率等因素的差异, 同样也能产生完全不同的结果<sup>[3]</sup>。比如, Hobson 等所采用的释放率要高出 Sun 等的释放率<sup>[3]</sup>; 昆虫对信息化合物存在因剂量差异而表现不同行为的特性<sup>[9]</sup>, 因此, 上述差异的存在不排除释放速率差异的因素。同时, 也不排除由于入侵者的奠基效应, 红脂大小蠹产生地理变异的可能性<sup>[3]</sup>。正是这些差异, 促使 Erbilgin 等中美学者在红脂大小蠹分布地区(包括北美 5 个地点和中国 1 个地点)对的寄主萜烯类化合物反应特性进行了系统的研究。为排除由于释放率等因素对结果的影响, 试验采用了统一的标准化诱芯处理。研究结果表明, 北美几个地区种群与中国种群具有相似的结果, 即(+)-3-萜烯对红脂大小蠹均为最强引诱活性的萜烯类化合物<sup>[3]</sup>, 该结果再次证实了 Sun 等试验结果。而且, 电生理和嗅觉行为试验也进一步证明(+)-3-萜烯对红脂大小蠹具有最强的活性<sup>[10]</sup>。说明红脂大小蠹入侵地和原产地对寄主单萜烯类物质存在相似的反应, 该结果没有支持先前认为的红脂大小蠹对寄主挥发物反应存在地理变异的推测。该研究结果简化和修正了先前北美一直使用的植物源引诱剂((+)- $\alpha$ -萜烯, (-)- $\beta$ -萜烯和(+)-3-萜烯)三组分配方; 利用单一组分(3-萜烯)作为红脂大小蠹引诱剂, 应用于对红脂大小蠹整个分布区内的监测与大规模诱杀防治是完全可行的<sup>[3]</sup>。

Ebilgin 等在讨论中特别强调(+)-3-萜烯的特殊作用, 认为 3-萜烯作为寄主信号的关键因子, 在红脂大小蠹寄主选择中具有重要作用<sup>[3]</sup>。我们在研究中发现, 寄主油松损伤后,

挥发物中 3-萜烯所占松脂的相对比率显著上升, 这与红脂大小蠹偏好选择损伤寄主的生物学现象相吻合, 3-萜烯含量上升增强了寄主对红脂大小蠹的引诱作用<sup>[6]</sup>。Pureswaran 等认为, 小蠹对寄主的区分是通过寄主中挥发性物质的比率特征来区分寄主的<sup>[11]</sup>。同样, 对寄主抗性或者敏感性的判断也可能依赖挥发性组分比率的变化做出<sup>[12]</sup>。在 Hobson 等对红脂大小蠹非寄主的研究中也鉴定了与寄主黄松中对红脂大小蠹具有引诱作用的单萜烯类化合物<sup>[3]</sup>。尽管我们证实 3-萜烯对红脂大小蠹具有最强的生理和行为作用, 但是, 3-萜烯可能仅仅作为一个诱发的因子, 红脂大小蠹对寄主选择应该还有寄主挥发物比率变化的参与, 寄主选择过程应该是一个综合各种因子, 而绝非对少数寄主挥发性成分的简单识别。因此, 加强红脂大小蠹与寄主相互作用关系的研究, 尤其寄主萜烯类物质变化与红脂大小蠹寄主选择行为的内在规律, 对于阐明红脂大小蠹暴发机制和寻找到有效控制手段具有重要理论和实践意义。

## 2.2 红脂大小蠹信息素的鉴定

红脂大小蠹具有聚集危害的特性, 围绕其信息素的研究, 国内外亦也有一些报道<sup>[10, 13, 14]</sup>。然而, 对于红脂大小蠹是否存在信息素尚无定论。Zhang 和 Sun 通过对红脂大小蠹肠道成分 GC-MS 分析, 鉴定了 5 种单萜烯类氧化产物: 反-马鞭草烯醇(*Trans-verbenol*)、顺-马鞭草烯醇(*Cis-verbenol*)、桃金娘烯醇(*myrtenol*)、桃金娘烯醛(*myrtenal*)和马鞭草烯酮(*verbenone*), 这些成分都是小蠹类常见的信息素成分。室内试验表明: 反-马鞭草烯醇, 桃金娘烯醇, 桃金娘烯醛均能够引起红脂大小蠹的电生理反应, 并且对红脂大小蠹具有引诱作用。林间诱捕试验表明: 反-马鞭草烯醇, 桃金娘烯醇, 桃金娘烯醛能够促进植物利它信息素对红脂大小蠹的诱捕效果, 虫量增加率分别为 30%, 41% 和 16%<sup>[15]</sup>。另外, 我们研究中也发现顺-马鞭草烯醇同样对红脂大小蠹具有电生理和行为的活性(未发表数据)。在 Hughes 早期研究中也发现类似的成分: *Seudenol*, 桃金娘烯醇, 顺-马鞭草烯醇、

小蠹二烯醇 (ipsdienol) 和反-马鞭草烯醇存在于红脂大小蠹肠道<sup>[13]</sup>。闫争亮等从红脂大小蠹肠道也发现了马鞭草烯醇和马鞭草烯酮的存在<sup>[10]</sup>。Luxoval 等同样也发现红脂大小蠹能够释放顺-马鞭草烯醇, 反-马鞭草烯醇和马鞭草烯酮<sup>[14]</sup>。这些单萜烯类氧化物在松类小蠹中普遍存在的<sup>[16]</sup>。尽管这些单萜烯类氧化物还不能定性为红脂大小蠹的信息素, 至少它们能够起到促进小蠹聚集的作用, 在调节小蠹的寄主选择和聚集中发挥着重要作用, 可以应用于对红脂大小蠹防治策略<sup>[15]</sup>。最近, 我们研究了另外 2 种小蠹典型信息素组分: 额瘤大小蠹素 (rontalin) 和西松大小蠹素 (exo-brevicommin) 对红脂大小蠹的作用效果。Luxoval 等研究发现, 用保幼激素 III (juvenile hormone III) 处理后的红脂大小蠹会释放出额瘤大小蠹素<sup>[14]</sup>; 而 Fettig 等报道, 西松大小蠹素对在红脂大小蠹没有引诱作用, 反而干扰了萜烯类挥发物和乙醇混合物对红脂大小蠹的引诱效果<sup>[17]</sup>。而我们初步研究结果, 却发现额瘤大小蠹素和西松大小蠹素对红脂大小蠹的均具有引诱效果 (未发表数据), 后续研究正在进行当中。因此, 进一步研究与红脂大小蠹相关的信息化合物, 阐明这些化合物的生物活性和生态学价值, 对于明确红脂大小蠹信息素体系以及指导防治策略的制定都是十分必要的。

### 2.3 红脂大小蠹驱避信息化合物的研究

在昆虫行为调节中, 除了采用引诱剂引诱外, 利用昆虫对某些气味物质的回避行为, 可以作为驱避剂用于保护重点林分、干扰昆虫正常的寄主选择行为。在林业害虫的防治研究中, 马鞭草烯酮和非寄主挥发物 (non-host volatiles, NHVs) 是最常见的、使用最广泛的驱避信息化合物<sup>[18]</sup>。

#### 2.3.1 马鞭草烯酮对红脂大小蠹驱避作用

Renwick 第一个从额瘤大小蠹 *D. frontalis* 和西松大小蠹 *D. brevicornis* 中鉴定得到马鞭草烯酮 (verbenone) (4, 6, 6-三甲基双环<sup>[3.1.1]</sup>庚-3-烯-2-酮)<sup>[19]</sup>, 它是多种小蠹虫的抗聚集信息素<sup>[20]</sup>。马鞭草烯酮对超过 10 种以上的小

蠹具有驱避作用<sup>[20]</sup>。在美国马鞭草烯酮已经被注册登记用于防治黑山大小蠹和额瘤大小蠹<sup>[21]</sup>。马鞭草烯酮对红脂大小蠹作用的研究, 最早见于 Rappaport 等<sup>[22]</sup> 以及 Sun 等<sup>[23]</sup> 的研究, 他们测试了 2 种释放载体的马鞭草烯酮, 即悬挂马鞭草烯酮缓释塑泡 (bubblecaps, BCs) 和树干喷洒马鞭草烯酮微胶囊 (microencapsulated, MEC)。结果表明, 2 种释放载体均能干扰红脂大小蠹对其植物源引诱剂的趋向反应。其中, Sun 等研究表明, 马鞭草烯酮的使用降低了虫口密度, 从每株 5.1 个蛀孔减少到每株 0.7 个<sup>[23]</sup>。最近, Zhang 等研究, 再次证明马鞭草烯酮对红脂大小蠹的驱避活性<sup>[24]</sup>。因此, 马鞭草烯酮作为红脂大小蠹的驱避剂加以推广应用具有广阔的前景。

#### 2.3.2 马鞭草烯酮作用的剂量与分子手性效应

马鞭草烯酮作为密度调节因子, 仅在特定的浓度下才表现出驱避的特性<sup>[25]</sup>。已经在很多小蠹的研究中证实其作用活性与释放量直接相关。对于额瘤大小蠹而言, 马鞭草烯酮是作为一种多功能信息素而起作用的。马鞭草烯酮在低释放率的情况下, 能够促进额瘤大小蠹对其信息素的趋向反应<sup>[26]</sup>。Rappaport 等报道, 马鞭草烯酮在特定释放率时反而能够增强 *Conophthorus ponderosae* 小蠹对其信息素 Pityol 的反应<sup>[27]</sup>。前期研究中已经证明, 马鞭草烯酮能够有效地抑制红脂大小蠹对其寄主利它信息素的反应<sup>[22, 23]</sup>。对于马鞭草烯酮作用于红脂大小蠹时是否也存在类似地剂量效应, 随后的研究中得到证实。研究发现, 马鞭草烯酮对红脂大小蠹的驱避作用存在剂量效应, 当释放率下降时, 其驱避能力显著降低。室内的嗅觉试验发现, 在低剂量时协同增效促进引诱; 而高剂量时则表现驱避作用。该研究结果提示我们在应用马鞭草烯酮时必须谨慎使用, 保持高释放率是十分必要的<sup>[24]</sup>。

在自然界, 马鞭草烯酮存在 (S)-(一)-马鞭草烯酮和 (R)-(+) -马鞭草烯酮 2 种对映异构体。手性对于决定化合物生理活性具有

十分重要的意义。很多昆虫种间信息素的特异性,便是由于化合物手性的差异。2个对映体可能存在相反的活性,或者活性强度存在差异<sup>[28]</sup>。对于马鞭草烯酮作用于红脂大小蠹手性差异,Zhang等研究表明,红脂大小蠹对马鞭草烯酮2个对映体的敏感性略有差异,(S)-(-)-马鞭草烯酮引起的EAG反应均要高于(R)-(+)-马鞭草烯酮。但林间试验发现,2个对映异构体(R)-(+)-马鞭草烯酮与(S)-(-)-马鞭草烯酮之间的驱避效果没有表现出显著不同<sup>[24]</sup>。

前面已经提到,对红脂大小蠹的信息素鉴定中也发现了马鞭草烯酮的存在<sup>[13]</sup>。Grégoire等<sup>[30]</sup>和闫争亮等<sup>[10]</sup>在红脂大小蠹蛀屑和后肠中分别发现了马鞭草烯酮的存在。结合上述研究结果,我们推测马鞭草烯酮可能作为红脂大小蠹信息素系统中的一个组分。因此,进一步研究马鞭草烯酮产生途径及分析其在红脂大小蠹寄主选择中的生态学功能是十分有意义的。

### 2.3.3 红脂大小蠹对非寄主挥发物的电生理与行为反应研究

很多证据表明,在寄主寻找过程中,小蠹能够通过非寄主挥发物的回避从而避免错误的寄主选择<sup>[29]</sup>。小蠹利用非寄主挥发物作为区分寄主与非寄主的关键信号物质<sup>[20]</sup>。根据文献报道,Zhang等选择7种常见非寄主挥发物:正己醇(1-hexanol),顺-3-己烯醇((Z)-3-hexen-1-ol),反-2-己烯醇((E)-2-hexen-1-ol),3-辛醇(3-octanol),1-辛烯-3-醇(1-octen-3-ol),正己醛(hexanal),苯甲醇(benzyl alcohol),分别进行了室内触角电位试验、嗅觉行为以及林间诱捕试验<sup>[31]</sup>。这些成分均对小蠹类具有电生理和驱避活性,是小蠹类的非寄主(如杨树、桦树)的主要挥发性物质<sup>[18]</sup>。研究表明,所选的7种非寄主挥发物均能引起红脂大小蠹的电生理和行为反应。非寄主挥发物的存在能够干扰红脂大小蠹对其其它信息素的趋向反应(诱捕虫量减少率在26.3%~69.5%)。其中3种非寄主挥发物成分:1-辛烯-3-醇,顺-3-己烯醇,反-2-己烯醇的驱避效果最为显著,能

够降低红脂大小蠹诱捕量<sup>[31]</sup>。上述研究说明红脂大小蠹能够在电生理、嗅觉水平识别和感知非寄主挥发物,并在行为上产生回避。对非寄主挥发物的回避,可能是红脂大小蠹选择寄主的一个重要机制。

非寄主挥发物作为一种驱避信号物质,应用于以信息化合物为基础的红脂大小蠹管理策略中具有相当的潜力。在“引-驱”(push-pull)策略应用中,非寄主挥发物应用于控制黑山大小蠹的研究已经取得了良好的效果<sup>[29]</sup>。红脂大小蠹在中国的暴发与大面积纯油松林的存在是直接相关的。对于林业实践来说,通过营林措施、改善林分结构,避免林分单一化,可以降低害虫暴发的风险。对红脂大小蠹治理工程中,已经证明,采取营造以油松为主,多树种、多林型搭配的混交林,改变林分结构,营造一个不利于红脂大小蠹发生环境,能降低小蠹危害的程度<sup>[32]</sup>。混交林中,由于增加了许多非寄主的成分,小蠹栖境中的信息化合物多样性显著增加,从而增加了小蠹选择寄主的难度,间接降低了害虫暴发的风险。因此,信息化合物多样性间接支持了多样性-稳定性假说<sup>[18]</sup>。

## 3 引诱剂定量缓释载体的研制和应用技术

除了研制筛选有效的信息化合物外,引诱剂释放载体及诱捕装置一直是制约信息素等推广应用的重要因素。在确定了有效的信息化合物配方后,仍然需要研究合适的释放载体以及设计最佳释放速率,以使引诱剂能够在田间的释放速率能够持久保持诱捕效果。我们与山西省森防总站研究人员与联合企业协同攻关,研制生产出一种缓释性塑料小瓶,作为红脂大小蠹引诱剂释放载体。该释放装置由密度较低的聚乙烯塑料加一定量的填充剂制成,包括瓶盖、发泡皮垫、圆筒形塑料小瓶(体积20 mL)三部分组成。使用时将引诱剂注入小瓶内,拧紧瓶盖,悬挂在诱捕器内,瓶中的液体不会从瓶中流出,但其挥发的气味可从瓶壁内的微小孔中按一定量释放出来,调节壁的厚度可改变其引诱

剂的释放量。该缓释性塑料小瓶,适用于所有小蠹类害虫植物源引诱剂的释放,也可作为其它一些分子量较小的化学挥发物的释放载体(孙江华等,专利号:ZL 03153529.1)。

结合筛选有效引诱剂配方的研究,开展了一系列应用技术研究,提出了释放载体和诱捕器使用的技术规范,开展了诱捕器的商品化生产<sup>[33,34]</sup>。上述研究成果已经在红脂大小蠹监测与防治中得到广泛的推广应用。为国家治理这一重大的林业外来入侵种做出了贡献。引诱剂定量,缓释装置的突破,为其它钻蛀性害虫引诱剂在我国的推广应用解决了技术难关。此外,红脂大小蠹植物源引诱剂诱捕器还可用于小蠹虫和其他个体较小鞘翅目害虫的监测防治,其应用前景非常广阔。

#### 4 入侵暴发机制与“返入侵”假说验证

“天敌逃逸”假说目前被普遍认为是造成入侵种在新入侵地成灾的主要原因。红脂大小蠹是从北美传入中国,在其原产地北美,红脂大小蠹是一种次期性害虫,不致死树木;然而入侵后,对健康的松树也严重危害,并暴发成灾。红脂大小蠹之所以能够危害健康寄主松树,一个不可忽略的问题就是红脂大小蠹共生菌在其成功定殖中的重要作用。对于小蠹来说,它们常常是一些致病共生真菌的携带者,携带的病原菌可以帮助小蠹克服寄主抗性,最终二者联合作用致死树木。国际上,对小蠹虫—共生菌—寄主抗性相互关系的研究是该领域的一热点。但因种而异,没有定论。不仅如此,作为一外来入侵种,红脂大小蠹及其伴生菌在中国适应,演化后会否:(1)红脂大小蠹上升为主要害虫?(2)伴生菌致死性增强,进而从中国返侵回到北美,并携带毒性更强的病菌致死树木,造成“返入侵”(What goes around and what comes around!)?(3)红脂大小蠹/共生菌/寄主树木间的相互关系是否发生变化?回答这些假设不仅能够进一步阐明三者间的协同进化关系,更是可以利用这一特性在外来入侵生物学研究上将揭示外来种入侵性这一关键科学问题,系统

的完善 RTB 的入侵生物学,丰富入侵生物学理论。

目前报道,在北美其原分布区存在着因地域不同,其共生菌种类和数量也存在差异<sup>[35,36]</sup>。是否红脂大小蠹在被传入中国以后,与其共生的致病菌在组成或数量上可能更利于其暴发;或者在到达新栖境后,与当地新的致病菌建立了新的共生关系;或者可能原来致病力很弱的共生菌在随同小蠹被带入新环境后可能变为强致病力种,从而间接改变了小蠹和寄主间的相互关系,最终引起暴发形成。对红脂大小蠹来说,发现其在越冬行为和寄主选择行为上存在一定差异<sup>[6,37,38]</sup>,是否这些差异与其暴发起着直接联系,尚待深入研究。

在生物入侵中,目前研究的一个重点就是外来种与土著种的种间关系。一个值得重视的现象是,在调查采样过程中发现,一种当地小蠹—黑根小蠹 *Hylaster parvulus* Chapuis 经常与红脂大小蠹相伴发生,它一般在红脂大小蠹危害后的根部取食。初步的推测认为,红脂大小蠹的危害可以为黑根小蠹的取食创造条件。近期,我们正在对红脂大小蠹与黑根小蠹化学通讯方面的关系进行相关研究。初步结果表明,黑根小蠹能够被油松挥发物:3-萜烯和萜品油烯(terpinolene)以及前面提到的红脂大小蠹后肠提取物:桃金娘烯醇和桃金娘烯醛所吸引。关于外来种红脂大小蠹与土著种黑根小蠹的相互关系还有待进一步深入研究。

#### 5 总结与展望

综上所述,我们采用化学生态学方法,系统研究了红脂大小蠹入侵生物学、种群暴发机理、寄主识别和种群进攻调控机制,重点研究了化学通讯机理、信息素调控技术、配套防控措施。创制高效植物源引诱剂、趋避剂和引诱剂定量缓释载体;分离鉴定出具有显著增效作用的聚集信息素;发现了马鞭草烯酮的多功能特性;验证了非寄主挥发物作为驱避剂用于防治的可行性,提出并应用了信息素推拉控制技术;集成了以信息素为核心的红脂大小蠹监测、检疫、防

控的綜合技术体系,通过成果推广取得了显著成效。

目前我们正全面开展红脂大小蠹—共生微生物—寄主之间相互关系,原产地和入侵地红脂大小蠹共生菌种群遗传变异水平和进化历史,进而通过试验来验证我们提出的“返入侵”假说,阐明红脂大小蠹入侵性。同时也在开展外来入侵种红脂大小蠹与本地种黑根小蠹相互化学通讯的研究,该研究结果能够从入侵种,本地种以及它们共同寄主之间的化学通讯关系入手,探讨红脂大小蠹的入侵机理。有关红脂大小蠹主要活性聚集信息素生物合成及其调控机理的研究也已展开。我们相信,随着我们研究工作不断深入,在红脂大小蠹入侵机制和化学生态学的研究领域中,一定能够产生更多更新的研究成果。从而丰富入侵生物学理论。

#### 参 考 文 献

- 1 李计顺,常国彬,宋玉双,王艺伟,常宝山. 中国森林病虫, 2001, 20(4): 41~44.
- 2 Cognato A. I., Sun J. H., Anducho M., Owen D. R. *Agri. Forest Entomol.*, 2005, 7: 87~94.
- 3 Erbilgin N., Stein J. D., Sun J. H., Owen D. R. Campos Bolanos R., et al. *J. Chem. Ecol.*, 2007, 33(1): 131~146.
- 4 Hobson K. R., Wood D. L., Cool L. G., White P. R., Ohtsuka T. *J. Chem. Ecol.*, 1993, 19(9): 1 837~1 846.
- 5 Erbilgin N., Raffa K. F. *J. Chem. Ecol.*, 2000 26(11): 2 527~2 548.
- 6 Sun J. H., Miao Z. W., Zhang Z., Zhang Z. N., Gillette N. *Environ. Entomol.*, 2004, 33(2): 206~212.
- 7 Miller D. R., Gibson K. E., Raffa K. F., Seybold S. J., Teale S. A., et al. *J. Chem. Ecol.*, 1997, 23(8): 2 013~2 031.
- 8 Erbilgin N., Raffa K. F. *Oecologia*, 2001, 127(3): 444~453.
- 9 Miller D. R., Borden J. H. *Can. Entomol.*, 2000, 132: 183~195.
- 10 闫争亮,方宇凌,孙江华,张钟宁. 昆虫学报, 2004, 47(6): 695~700.
- 11 Pureswaran D. S., Gries R., Borden J. H. *Biochem. System. Ecol.*, 2004, 32(2): 1 109~1 136.
- 12 Tomlin E. S., Borden J. H., Pierce Jr. H. D. *For. Sci.*, 1997, 43(4): 501~508.
- 13 Hughes P. R. Z. *Angew. Entomol.*, 1973 73, 294~312
- 14 Luxoval A., Gries R., Tolasch T., Seybold S. J. In: 21st Annual Meeting of the International Society of Chemical Ecology (ISCE) In Washington, DC, 2005, 113.
- 15 Zhang L. W., Sun J. H. *Environ. Entomol.*, 2006, 35(5): 1 232~1 237.
- 16 Francke W., Dettler K. In: Schulz S. (ed.), Topics in Current Chemistry: the Chemistry of Pheromones and Other Semiochemicals II. Springer, 2004, 240: 85~166.
- 17 Fetting C. J., Boys R. R., Cluck D. R., Smith S. L. *J. Entomol. Sci.*, 2004, 39(4): 490~499.
- 18 Zhang, Q. H., Schlyter, F. *Agri. Forest Entomol.*, 2004, 6: 1~19.
- 19 Renwick J. A. A. *Contrib. Boyce-Thompson Inst. Plant Res.*, 1967, 23: 355~360.
- 20 Borden J. H. In: Cardé R. T., Minks A. K. (ed.), Insect Pheromone Research: New Directions. Chapman and Hall, New York, 1997, 421~438.
- 21 Clarke S. R., Salom S. M., Billings R. F., Berisford C. W., Upton W. W., et al. *J. Forestry.*, 1999, 97(7): 26~31.
- 22 Rappaport N. G., Owen D. R., Stein J. D. *Environ. Entomol.*, 2001, 30(5): 837~841.
- 23 Sun J. H., Gillette N. E., Miao Z. W., Kang L, Zhang Z. N., et al. *Can. Entomol.*, 2003, 135: 721~732.
- 24 Zhang L. W., Sun J. H., Clarke S. R. *Environ. Entomol.*, 2006, 35(3): 655~660.
- 25 Vié J. P., Gara R. I. *Boyce Thompson Inst.*, 1962 21: 251~273.
- 26 Rudinsky J. A. *Environ. Entomol.*, 1973, 2(4): 511~514.
- 27 Rappaport N. G., Stein J. D., Del Rio Mora A. A., Delarr G., De Groot P., et al. *Can. Entomol.*, 2000, 132: 925~937.
- 28 Grosman D. M. Ph D dissertation. Department of Entomology, Virginia Tech, Blacksburg, VA, USA. 1996.
- 29 Byers J. A. In: Cardé RT and Bell WJ (ed.), Chemical Ecology of Insects II. Chapman and Hall, New York, 1995, 154~213.
- 30 Grégoire J. C., Baisier M., Drumont A., Dahlsten D. L., Meyer H., et al. *J. Chem. Ecol.*, 1991, 17(10): 2 003~2 019.
- 31 Zhang L. W., Gillette N. E., Sun J. H. *Am. For. Sci.*, 2007, 64(3): 1~11.
- 32 李有忠,王福海,王培新,贺虹,李孟楼. 西北林学院学报, 2006, 21(2): 113~116.
- 33 苗振旺,赵明梅,王立忠,裴海潮,邱济民,等. 昆虫知识, 2003, 40(4): 346~349.
- 34 苗振旺,方宇凌,赵明梅,王培新,孙江华. 昆虫学报, 2004, 47(3): 360~364.
- 35 Owen D. R., Lindah K. Q. Jr., Wood D. L., Pameter J. R. Jr. *Phytopathology.*, 1987, 77(4): 631~636.
- 36 Owen D. R. Report Prepared for USDA Forest Service, International Forestry Programs, 2001, 4.
- 37 Britton O. K., Sun J. H. *Acta Entomol. Sin.*, 2002, 45(1): 121~130.
- 38 Yan Z. L., Sun J. H., Owen D., Zhang Z. N. *Biodiv. Conserv.*, 2005, 14: 1 735~1 760.