

化学通讯在松材线虫侵染和扩散中的作用

成新跃¹, 徐汝梅¹, 谢丙炎²

(1. 北京师范大学生命科学学院, 北京 100875; 2. 中国农业科学院蔬菜花卉研究所, 北京 100081)

摘要:松材线虫为外来入侵种,由其引起的松材线虫病正在我国迅速扩散蔓延,造成我国部分地区松林资源的毁灭性破坏。松材线虫病的发生和流行与媒介天牛、寄主植物、共生真菌和细菌密切相关,松材线虫-墨天牛-松树-共生微生物之间存在着广泛的化学联系,它们通过化学互作,调控松材线虫的行为,影响松材线虫的侵染和扩散。
关键词:外来种;生物入侵;化学生态;松材线虫

The role of chemical communication in the infection and spread of pine wood nematodes (*Bursaphelenchus xylophilus*)

CHENG Xin-Yue¹, XU Ru-Mei¹, XIE Bing-Yan² (1. College of Life Science, Beijing Normal University, Beijing 100875; 2. Institute of Vegetables and Flowers, Chinese Agricultural Science Academy, Beijing, 100080). *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(2): 339~345.

Abstract: The pine wood nematode (*Bursaphelenchus xylophilus*; PWN) is an exotic invasive species. It causes pine wilt disease. Since the index case in Nanking, China (1982) it has been epidemic, spreading rapidly and destroying Chinese pine forests. Pine wilt disease requires a vector (the pine sawyer beetle) and accessory microbes, both fungi and bacteria. Extensive chemical communication adjusts the behavior of the PWN and promotes transmission. These can potentially alter the course of individual cases and thus the epidemic. Here we review the known interactions, including:

- (1) Chemicals produced by the pine hosts and the insect vectors attract the PWN to the beetles. These chemicals (such as unsaturated fatty acid, toluene, etc.,)are hypothesized to gather PWN 3rd stage larva around the pupal chambers of the sawyers and adjust the timing of PWN molting and ecdysis, and thus synchronous with adult eclosion of the sawyer beetle.
- (2) Chemical cues, such as exhaled CO₂, guide the nematodes into the vector's trachea. A second set of cues, including a neutral storage lipid, triggers the exiting behavior. Volatile chemicals produced by the pine (such as β -myrcene and α -pinene) also affect nematode's behaviors of exiting form the vector and entering its host pine and shuttling in the host.
- (3) Chemicals (e.g. ethanol, hexanol, octanol, *et al*,) stimulate the growth and reproduction of PWN.
- (4) Chemicals stimulate the feeding behavior of the pine sawyer, and in consequence , the transmitting effects of PWN.
- (5) Toxins production by either the PWN, or possibly its associated microbes, kill the host pine trees.
- (6) Host chemicals may allow resistance to PWN.

Understanding of these chemical-mediated interactions is critical to management of pine wilt disease and may also enhance our understanding of other plant pathogens.

Key words: exotic invasive species; *Bursaphelenchus xylophilus*

文章编号:1000-0933(2005)02-0339-07 中图分类号:Q958.12,Q959.17,S432.4⁺5 文献标识码:A

松材线虫(*Bursaphelenchus xylophilus*)是毁灭性的森林病害——松材线虫病(又叫松树萎蔫病)的病原物,主要危害针叶树

基金项目:国家重点基础研究发展规划资助项目(2002CB111400);国家自然科学基金资助项目(30370207)

收稿日期:2004-02-28;修订日期:2004-09-09

作者简介:成新跃(1964~),女,湖南人,博士,副教授,主要从事昆虫生态学与分类学研究。E-mail: chengxy@bnu.edu.cn

Foundation item: State Key Basic Research and Development Plan (No. 2002CB111400) and National Nature Science Foundation of China (No. 30370207)

Received date: 2004-02-28; Accepted date: 2004-09-09

Biography: CHENG Xin-Yue, Ph. D., Associate professor, mainly engaged in insect ecology and taxonomy. E-mail: chengxy@bnu.edu.cn

木,尤其是松属树种(*Pinus* spp.)。松材线虫原广泛分布于北美,但在其原产地并不造成严重危害。20 世纪初传入日本后,导致本地松树严重死亡,尤其是 20 世纪 70 年代后,松材线虫病在日本大量爆发流行,日本松林由此遭到毁灭性的破坏。由于松材线虫病发病致死速度快、传播蔓延迅速、防治难度大,因而被称为松树上的“癌症”。我国于 1982 年首次在江苏南京发现有松材线虫病,其后,在短短的十几年中,此病在我国迅速扩展蔓延,造成我国松林资源的严重破坏和不良的生态后果,经济损失巨大^[1,2]。疫情的发展已直接威胁到我国的世界自然文化遗产——黄山、张家界等地理景观的生态安全。

松材线虫病的发生和流行,与寄主植物、媒介昆虫及共生微生物密切相关。在松材线虫的侵染和扩散过程中,松材线虫与寄主植物、媒介昆虫及共生微生物之间存在着广泛的化学联系,它们之间通过化学信息互作,调控松材线虫的行为,影响松材线虫的侵染和扩散^[3~7]。本文对目前有关松材线虫侵染和扩散过程中的化学通讯及其互作机制的研究进展进行概括和总结。

1 松材线虫侵染和扩散过程中的生活史特征

1.1 松材线虫生活史中的 2 个明显不同的阶段

在松材线虫的生活史中,具有两个明显不同的生活史阶段,即繁殖阶段和扩散阶段。松材线虫以繁殖型和扩散型两种途径通过 3 龄和 4 龄幼虫期。当环境条件适宜时,如食物充足和湿度合适时,线虫进入繁殖型的生活史循环,迅速繁殖、扩增。当寄主死亡、食物缺乏或质量下降、以及湿度不够时,松材线虫由繁殖阶段转变为扩散阶段,即从繁殖型 2 龄幼虫期蜕皮进入扩散型 3 龄幼虫期。扩散型 3 龄幼虫含有高的类脂化合物,适合于在不利条件下生存,此时期历期很长。至第 2 年春末,扩散型的 3 龄幼虫蜕皮变为扩散型的 4 龄幼虫。这个时期的幼虫特别抗干旱,适合于昆虫传播。扩散型 4 龄幼虫通过媒介昆虫扩散传播到新的寄主植物上,在寄主植物体内蜕皮变为成虫,交配、产卵,并迅速繁殖,在植株体内穿移。

1.2 松材线虫的生活史与媒介天牛的生活史相偶联

在松材线虫的扩散和侵染过程中,媒介天牛起着极其重要的作用。松材线虫的自然扩散是由媒介昆虫——墨天牛属(*Monochamus* spp.)进行传播。松材线虫侵染寄主植物,也是通过媒介天牛取食和产卵造成的伤口而进入寄主植物体内。研究表明,松材线虫与墨天牛的生活史相互偶联。松材线虫扩散型 3 龄幼虫聚集在天牛蛹室周围,当天牛成虫羽化时,松材线虫扩散型 3 龄幼虫蜕皮变为扩散型 4 龄幼虫,此两个过程同步进行。线虫的 4 龄幼虫进入刚羽化的、体壁尚未完全骨化的天牛成虫体内。当天牛成虫进行补充营养取食时,线虫从天牛气管逸出,并从天牛取食或产卵造成的伤口进入新的寄主植物体内^[8,9]。

线虫进入和逸出天牛气管的时间必须合适。如果线虫进入气管太早,将导致线虫在天牛蛹蜕皮变为成虫时随表皮内层脱落。而进入气管太晚,将错过天牛成虫,线虫被限制在质量下降的食物资源上。如果线虫从天牛气管逸出太早,可能导致线虫进入能够产生防御反应的健康松树体内。而逸出太晚,又将导致线虫在天牛气管内遇到干燥的危险,而且使天牛遇到更多的危险,导致天牛死亡。因此,4 龄幼虫进入和逸出天牛气管的行为必须与天牛的羽化及取食和产卵的行为相偶联,这样才能使线虫保持最大的适合度。研究认为,松材线虫与墨天牛生活史的偶联是与化学信号物质对松材线虫行为的调控有关^[10]。

1.3 松材线虫与共生微生物的关系

松材线虫与同属其它种类一样,能营菌食性的生活方式。当寄主植物死亡后,松材线虫常取食寄主植物体内的共生真菌,并在其上生长发育。共生真菌中最常见的是具有蓝变现象的长喙壳属(*Ceratocystis* spp.),松材线虫以这些蓝变真菌为食。

研究发现,松材线虫体上常伴有细菌存在。Kusunoki 用电子显微镜观察松材线虫病的感病组织时,发现受到破坏的树脂道内和薄壁组织细胞间有大量的细菌存在^[11]。研究认为,松材线虫和共生细菌共同作用,导致寄主植株的死亡^[12~14]。

因此,松材线虫的侵染和扩散过程,实质上是松材线虫与媒介天牛、寄主植物、共生真菌及细菌之间相互作用的过程,它们之间通过化学物质通讯,相互作用,相互影响,调控松材线虫的发育和行为。

2 信息化学物质对松材线虫行为的调控作用

2.1 对松材线虫的积聚作用

研究发现,一些不饱和脂肪酸对松材线虫有明显的积聚作用。一些研究者已鉴定出存在于松树、天牛蛹室以及天牛幼虫和成虫体内的对松材线虫有很强引诱性的化学物质,如棕榈酸、棕榈炔酸、油酸、亚油酸等^[15,16]。松香酸和植醇存在于松脂中,对线虫具有很强的引诱作用,认为它可能与线虫对松树的侵染有关^[3]。在天牛蛹室中,亚油酸的含量比无蛹室的木质部中要高很多。甲苯和对二甲苯是天牛成虫戊烷洗脱下的碳氢化合物,对繁殖型和扩散型的线虫都有引诱作用^[5,18]。由此推测 3 龄扩散型幼虫聚集在天牛蛹室周围的行为,可能与这些化学物质对线虫的引诱作用有关。

2.2 对松材线虫扩散型 3 龄幼虫蜕皮行为的调控作用

松材线虫蜕皮和天牛成虫羽化是一个同步的过程。研究认为,松材线虫扩散型 3 龄幼虫蜕皮变为 4 龄幼虫的时间,取决于媒介天牛蛹室内某些化学物质的存在,这些化学物质是墨天牛属所特有的、并与成虫羽化有关的化学物质,线虫的蜕皮行为受这种化学物质的调控^[21]。

2.3 对松材线虫进入和逸出天牛气管行为的调控作用

研究表明,松材线虫 4 龄扩散型幼虫进入天牛气管和从天牛气管逸出,受外部和内部因素的影响,体内外的信息化学物质调控松材线虫进入和逸出天牛气管的行为^[7, 10, 22]。通过对松材线虫的反应行为测试,证明 CO₂ 有很强的引诱作用。认为天牛羽化时产生的 CO₂ 是松材线虫扩散型 4 龄幼虫进入天牛气管的化学信号物质。 β -月桂烯和 α -蒎烯是存在于松树中的作用最强的挥发性单萜类。由于 β -月桂烯对繁殖期和扩散期的松材线虫都有很强的引诱作用,因此,在松材线虫从天牛体上转移到寄主松树上,以及松材线虫在寄主松树内穿移的过程中,都起着重要的作用^[3,4]。关于线虫进入天牛气管的化学调控机制尚需进一步研究。

据报道,中性贮存类脂和糖原是非取食的扩散型 4 龄幼虫的主要食物贮存物^[23]。中性贮存类脂与松材线虫从天牛气管中逸出行为密切相关。在天牛羽化后的前 4 周,保存在天牛气管内的扩散型 4 龄幼虫的中性贮存类脂,明显高于从天牛气管中逸出的扩散型 4 龄幼虫,表明在线虫的逸出过程中,消耗了中性贮存类脂^[7]。Stamps 等提出,线虫体内类脂物含量的高低可能是决定其是否脱离媒介天牛的化学开关^[24]。

通过对松材线虫扩散型 4 龄幼虫对以上几种化合物的趋化性研究发现,当扩散型幼虫在低的中性贮存类脂区域时,对松树挥发性物质 β -月桂烯的反应特别强烈。而当幼虫在高中性贮存类脂区域,对天牛碳氢化合物甲苯的反应特别强烈。因此推测,当线虫中性贮存类脂含量最低时,受松树挥发性物质 β -月桂烯的诱导,线虫从天牛气管逸出,并从天牛造成的伤口进入松树植株体内;而当线虫中性贮存类脂含量最高时,受天牛表皮的碳氢化合物甲苯的诱导,线虫继续保持在天牛气管内。中性贮存类脂可能是作用于线虫行为的一个或多个未知内在因素的共同相关化合物。研究结果说明,内在因素在调控线虫对外部信号反应中起重要的作用,而 β -月桂烯则是线虫从媒介昆虫体内逸出的化学信号物质^[25]。为此,Stamps 等提出了一个线虫逸出的滚动杠杆模型(rolling fulcrum model)^[10](见图 1)。在此模型中,内在因素(如中性贮存类脂)作用于滚动杠杆,改变线虫对外部兴奋和抑制刺激的反应。高的中性贮存类脂引起杠杆向左边移动,使决策杠杆更难以趋向于在开始逸出行为方面的投资,结果使线虫对 β -月桂烯产生较少的反应,而对逸出抑制信息物质如甲苯或 CO₂ 产生更多的反应;当中性贮存类脂减少时,滚动杠杆向右边移动,允许外部兴奋物如 β -月桂烯输入,更容易将杠杆推向逸出投资,这样,导致线虫第 4 龄幼虫从甲虫体内逸出。在中性贮存类脂极度低时,杠杆迅速向右移动掉入逸出投资箱,这时不需要任何外来信号刺激。

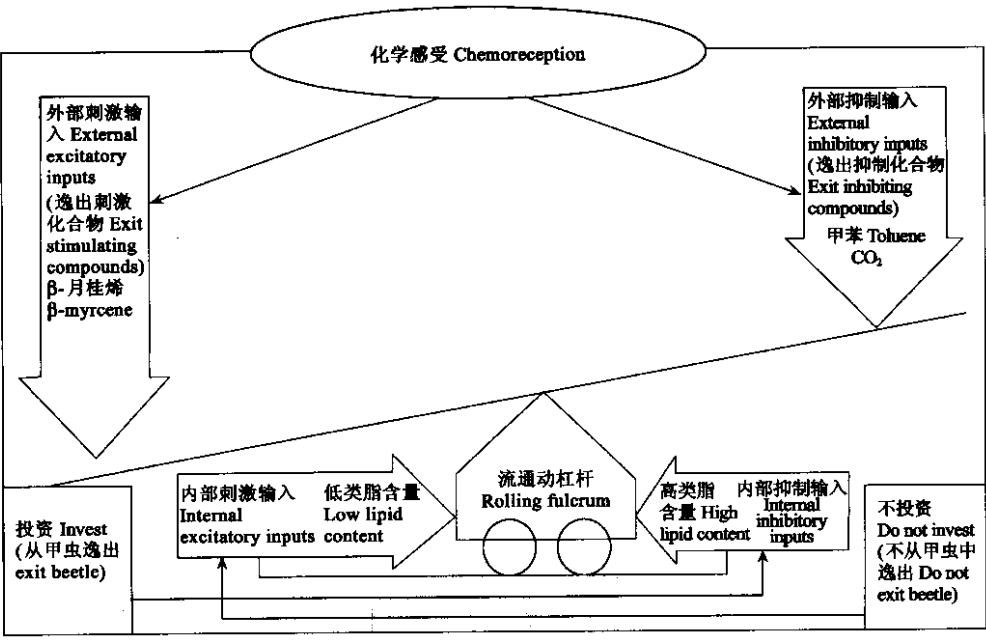


图 1 滚动杠杆模型^[10]

Fig. 1 A rolling fulcrum model^[10]

2.4 对线虫产卵行为的刺激作用

Ikeda 等报道,在受松材线虫侵染时,松树产生乙醇和其它挥发性化合物,当松树油性树脂分泌停止 10d 后,乙醇和其它挥发性化合物产生达到最高峰,这与线虫在侵染寄主植物 2 周后开始爆发繁殖的时间相似。因此,认为这些化合物可能对松材线虫的繁殖行为具有刺激作用^[26]。Shuto 等也报道,*n*-链烷醇,如乙醇,己醇和辛醇,对松材线虫的产卵有刺激作用^[27]。

2.5 对松材线虫的生长和繁殖的调控作用

目前,关于松材线虫与共生真菌之间的化学联系,尚未清楚。但研究发现,实验室常用的灰葡萄孢菌(*Botrytis cinerea*)培养松材线虫,线虫繁殖特别迅速,因而推测葡萄孢含有一种松材线虫的生长因子或类似激素的物质。Matsumori 等从灰葡萄孢菌(*Botrytis cinerea*)中提取出类似激素的化学物质——3-辛醇和 1-辛烯-3-醇,它们表现出与 β -月桂烯相似的对松材线虫的引诱、蜕皮和繁殖活动的作用,说明它们在松材线虫的生长和繁殖中起重要的作用^[28]。用从松材线虫病木组织中分离的蓝变菌进行室内培养松材线虫,发现松材线虫在蓝变菌上比在灰葡萄孢上生长速度更快、繁殖量更大。蓝变菌中是否也含有同样的生长因子或类似激素的化学物质,能调节松材线虫的生长和繁殖,还有待于进一步研究。

2.6 对线虫的驱避和毒杀作用

松树的抗/感病性与体内的化学物质的成分和含量密切相关^[4,29]。例如, β -月桂烯是松树抗/感病的重要因子。抗性树种体内存在有自我防御的化学物质,如赤松素(pinosylvin),短叶松素(pinobanksin),pinocembrin 等。Suga 等研究发现,在抗性树种马尾松(*P. massoniana*)、刚松(*P. rigida*)、长叶松(*Pinus palustris*)中,存在有对松材线虫起作用的驱虫物质和杀线虫物质。在马尾松木质部中存在有驱虫物质 α -草烯(α -humulene)和 2 种杀线虫物质,赤松素-甲基醚(pinosylvin monomethylether, PSM)和 (-)-nortrachelogenin,在树皮中含有 2 种杀线虫物质,阿魏酸甲酯(methyl ferulate),松脂酚((+)-pinosinol),其中,PSM 表现出的杀线虫活性最高,而且,在刚松木质部和长叶松木质部和树皮中均存在,松树对松材线虫的抗性与这些内源防御物质密切相关^[30]。

线虫侵染后,寄主的某些异常代谢产物同样具有杀线虫活力或抑制线虫活力的特性。如 Bolla 等报道,健康樟子松(*P. sylvestris* var. *mongolica*)体内的松香酸不具杀线虫活力,而在感病后产生较多的脱氢松香酸却有杀线虫活性^[15]。Yamada 等报道,抗病的北美乔松(*P. strobus*)接种线虫后,接种的枝条就会产生抑制线虫活力的物质,其中含有赤松素、生松素等成分^[31]。Hanawa 等从感染松材线虫的北美乔松(*Pinus strobus*)的表皮中分离出一种 stilbenoid,3-o-methyldi-hydropinosylvin,为杀真菌物质,证明具有杀线虫作用^[32]。

3 有毒化学物质对寄主松树的致死作用

松材线虫侵入寄主植物,导致寄主植物死亡,其致病机理尚未完全清楚。不同的学者提出有不同的学说,其中之一是毒素学说^[1]。研究报道,松枝萎蔫是由于毒素的产生。对于是毒素产生的来源,有不同的解释。一种认为,毒素是受松材线虫刺激后,松树寄主产生的异常代谢产物。松树感染松材线虫后,体内产生有毒物质,导致松树萎蔫、死亡^[33~35]。目前已知至少有几种代谢物存在于感染线虫的松树里:苯甲酸(benzoic acid)和儿茶酚(pyrocatechol)存在松树的针叶中,苯甲酸、8-羟基香芹酮(8-hydroxycarvotanacetone)、香芹酮水合物(carvon hydrate)、二氢松柏醇(dihydroconiferyl)和 10-羟基马鞭烯酮(10-hydroxyverbenone)存在于木材中。Oku 将感染松材线虫的松树提取物接种到松树幼苗上,可导致萎蔫发生,而用健康松树的提取物接种,则无此症状发生。经分析,感病植物提出物中有多种松树的异常代谢产物,如苯甲酸、儿茶酚、8-羟基香芹酮和二氢松柏醇等。经接种试验,苯甲酸、8-羟基香芹酮和二羟基松柏醇对松苗有毒害作用,可使松苗萎蔫^[33]。Bolla 等将感染松材线虫的欧洲赤松的木质部用三氯甲烷粗提,经分析,其抽提物中有两种主要成分,即 10-羟基马鞭烯酮和 8-羟基香芹酮,用这两种物质接种松苗都能引起萎蔫,产生的症状与松材线虫感染的症状一样^[34,35]。

另一种观点认为,毒素是由于松材线虫的伴生细菌产生的^[1]。实验研究表明,只有当松材线虫和伴生细菌共同存在时,才能导致松树的萎蔫^[36]。研究认为,松材线虫的伴生细菌产生的有毒物质——苯乙酸,是导致松树萎蔫的主要原因^[37~39]。Kawazu 等研究发现,松材线虫伴生的细菌用含动物营养液 NB 的培养基培养,比用马铃薯蔗糖(PSM)培养基培养,更适宜于毒素苯乙酸(PA)的产生,推测死亡的线虫在马铃薯蔗糖培养基中提供细菌产生苯乙酸的营养。而且,致病性强的线虫株系中的伴生细菌比致病性弱的线虫株系中的伴生细菌能产生更多的苯乙酸,因而认为伴生细菌产生的苯乙酸能支配线虫的致病性^[37]。

4 化学物质影响寄主松树对松材线虫的抗性

在寄主植物体内具有相当高而足以起着抗病作用的化学物质,主要有酚类化合物、木质素、不饱和内酯、有机硫化物、皂角类物质和细胞壁水解酶几大类。植物的抗性可能与其萜类化合物的含量有关,故松树中萜类物质与抗松材线虫病的关系一直受到人们的关注。有研究表明,马尾松树干的长叶烯、 α -古巴烯和去氢枞酸的含量与其抗性呈负相关,而 β -蒎烯、单萜和枞酸型树脂酸的含量与其抗性呈正相关。Ishikawa 等报道, β -月桂烯与寄主植物对松材线虫的易感性有关。通过对 1 年树龄的松树枝的测定表明,抗性树种的 β -月桂烯含量很少,而易感性树种的 β -月桂烯含量较高。同时,通过对松树种间、种内及树龄间的比较,认为 β -月桂烯的含量可以作为日本赤松(*P. densiflora*)和日本黑松(*P. thunbergii*)抗性筛选的指示剂^[29]。徐福元等报道松树的萜类化合物和树龄及感病性之间的相互关系,认为马尾松的树龄、感病性与 α -古巴烯和长叶烯之存在正相关性,而与 β -蒎烯含量呈负相关性^[40]。赵振东等对不同抗性的马尾松的化学成分分析发现,尽管在高抗、中抗和敏感种源的马尾松体内,中性萜类化合物的组成类似,但化合物的含量差异明显,高抗种源比中抗和敏感种源含有更多的长叶烯(高达 32.4%)、长叶蒎烯、

在感病松树上,能分离到 8-羟基香芹酮、10-羟基马鞭草烯酮和二氢松柏醇、苯甲酸、儿茶酚等,这些物质对 1~3 年生松苗均有毒害作用。松树树脂酸中, α -古巴烯、长叶烯、去氢枞酸等,均有利于松材线虫的生存和繁育,而枞酸型树脂酸含量越高,越不利于松材线虫的生存和繁育。根据感病后黑松树干内萜类化合物的乙醚抽提物组成变化,提出枞酸含量减去长叶松酸与左旋海松酸含量之和的差值,可用作判别感病与否的指标,差值为正则感病,差值为负则未感病^[43]。因而,有理由认为松树化学成分与寄主对松材线虫病的抗性机制是密切相关的,深入和科学地研究和探明二者之间的关系,是揭示松材线虫病机理和防治的基础问题之一。

研究发现,松树树皮中的 β -谷甾醇、葡萄糖、蔗糖和果糖对天牛有明显的刺激取食作用。Ikeda 等研究发现,松材线虫感染的病树或伐倒木能释放出引诱松褐天牛的敏感挥发物,进一步的研究发现挥发物主要是萜类化合物和厌氧发酵产物的混合物,主要成分为单萜。萜烯化合物,如 α -蒎烯、 β -蒎烯、 β -水芹烯等单萜烯,以及厌氧性发酵产物乙醇,可能是引诱松墨天牛进行补充营养,进而传播松材线虫的主要化学物质^[26]。综上所述,化学通讯在松树线虫浸染和扩散过程中的作用,可以图 2 表示。

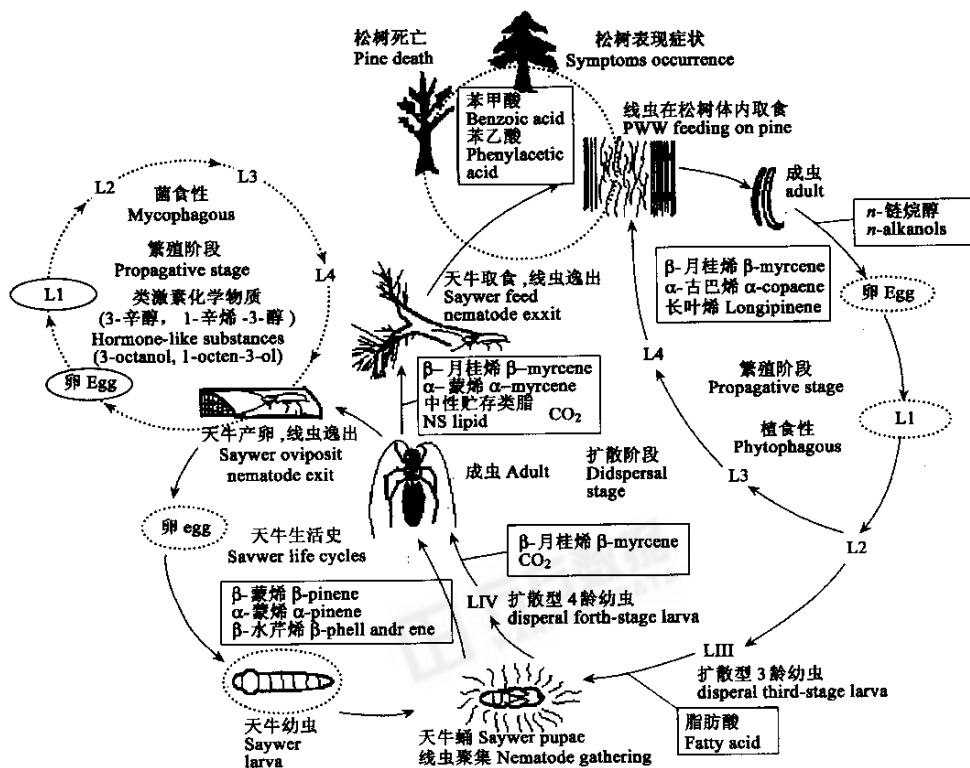


Fig. 2 Adjustive actions of chemical substance in the life cycle of *Bursaphelenchus xylophilus* coinciding with life cycle of *Monochamus* spp.

- [1] Yang B J, Tang J, Wang Y Y, *et al.* *Bursaphelenchus xylophilus*. Beijing: Chinese Forests Press, 2003. 263.
- [2] Wu R, Pang H, Liu G L. Occurrence, harm and countermeasure of *Bursaphelenchus xylophilus*. In: Xu RM ed. *Bioinvasion——theory and practice*. Beijing: Chinese Science Press, 2003. 159~185.
- [3] Tominaga Y, Yamamoto M, Kuwahara Y, *et al.* Behavioral responses of the pine wood nematode to terpenes. *Argic. Biol. Chem.*, 1984, **48**(2):519~520.
- [4] Ishikawa Y, Watanabe H. β -myrcene, a potent attractant component of pine wood for the pine wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*. *Agric. Biol. Chem.*, 1986, **50**(7):1863~1866.

- [5] Shuto Y, Watanabe H. Attractants from a vector, *Monochamus alternatus* for the pine wood nematode. *Agric. Biol. Chem.*, 1987, **51** (5):1457~1458.
- [6] Hinode Y, Shuto Y, Watanabe H. Stimulating of effects of β -myrcene on molting and multiplication of the pinewood nematode *Bursaphelenchus xylophilus*. *Agric. Biol. Chem.*, 1987, **51**:1393~1396.
- [7] Stamps W T, Linit M J. Chemotactic response of propagative and dispersal forms the pinewood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus* to beetle- and pine-derived compounds. *Fund. Appl. Nematol.*, 1998, **21**:243~250.
- [8] Kondo E. SEM observations on the intratracheal existence and cuticle surface of the pine wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*, associated with the cerambycid beetle, *Monochamus carolinensis*. *Appl. Ent. Zoo.*, 1986, **21**(2): 340~346.
- [9] Linit M J. Transmission of pinewood nematode through feeding wounds of *Monochamus carolinensis* (Coleoptera: Cerambycidae). *J. Nemat.*, 1990, **22**:231~236.
- [10] 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. *Nematology*, 2001, **3** (4):295~301.
- [11] Kusunoki M. Symptom development of pine wilt disease-histopathological observation with electron microscope. *Ann. Phytopath. Soc. Jpn.*, 1987, **53**:622~629.
- [12] Kawazu K, Yamashita H, Kobayashi A, *et al.* Isolation of pine-wilting bacteria accompanying pine wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*, and their toxic metabolites. *Sci. Rep. Faculty Agric., Okayama University*, 1998, **87**:1~7.
- [13] Kawazu K, Kanebo N, Horaoka H, *et al.* Reisolation of the pathogens from wilt red seedlings inoculated with the bacterium-carrying nematode, and the cause of difference in pathogenicity among pine wood nematode isolates. *Sci. Rep. Faculty Agric., Okayama University*, 1999, **88**:1~5.
- [14] Tan J J, Wang X R, Feng Z X. A preliminary study on the relationship between the bacterium accompanying *Bursaphelenchus xylophilus* and pine wilt disease. *Plant Quarantine*, 2001, **15**(6): 326~328.
- [15] Bolla J A, Bramble J & Bolla R I. Attraction of *Bursaphelenchus xylophilus*, pathotype MPS-1, to *Monochamus carolinensis* larvae. *Japan. J. Nemat.*, 1989, **19**:32~37.
- [16] Miyazaki M, Oda K & Yamaguchi A. Behaviour of *Bursaphelenchus lignicolus* to unsaturated fatty acids. *J. Japan. Wood Res. Soc.*, 1977, **23**:255~261.
- [17] Tominaga Y, Nagase A K, Kuwahara Y, *et al.* Aggregation of *Bursaphelenchus lignicolus* to several compounds containing the oleyl group. *Appl. Ent. Zoo.*, 1982, **17**:46~51.
- [18] Ikeda, T, Miyazaki M, Oda K, *et al.* The chemical ecology of *Monochamus alternatus* on the relationship with pine wood nematodes and host trees. *Proc. of XVII IUFRO World Congr.*, Japan, 1981. 297~303.
- [19] Necibi S, Linit M J. Effect of *Monochamus carolinensis* on *Bursaphelenchus xylophilus* dispersal stage formation. *J. Nematol.*, 1998, **30** (2):246~254.
- [20] Tomminen J. The effect of beetles on the dispersal stages of *Bursaphelenchus mucronatus* Mamiya and Enda (Nematoda: Aphelenchoididae) in wood chips of *Pinus sylvestris* L. *Entom. Fennica*, 1992, **3**: 195~203.
- [21] Ishibashi N Konda E. Occurrence and survival of the dispersal forms of pine wood nematode *Bursaphelenchus lignicolus* Mamiya and Kiyohara. *Appl. Enom. and Zool.*, 1977, **12**:293~302.
- [22] Linit M J. Temporal pattern of pinewood nematode exit from the insect vector *Monochamus carolinensis*. *J. Nemat.*, 1989, **21**: 105~107.
- [23] Konda E, Ishibashi N. Ultrastructural differences between the propagative and dispersal forms in pine wood nematode, *Bursaphelenchus lignicolus*, with reference to the survival. *Appl. Ent. Zool.*, 1978, **13**(1):1~11.
- [24] Stamps W T, Linit M J. Neutral storage lipid and exit behavior of *Bursaphelenchus xylophilus* fourth-stage dispersal juveniles form their beetle vectors. *J. Nematol.*, 1998, **30**(2):255~261.
- [25] Stamps W T, Linit M J. Chemotactic response of propagative and dispersal forms of the pinewood nematode *Bursaphelenchus xylophilus* to beetle and pine derived compounds. *Fundam. Appl. Nematol.*, 1998, **21**(3):243~250.
- [26] 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. Jap. For. Soc.*, 1980, **62**(4):150~152.
- [27] Shuto Y, Watanabe H. Stimulating effect of ethanol on oviposition of the pine wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*. *Agric. Biol. Chem.*, 1988, **52**(11):2927~2928.
- [28] Matsumori K, Izumi S, Watanabe H. Hormone-like action of 3-octanol and 1-octen-3-ol from *Botrytis cinerea* on the pine wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*. *Agric. Biol. Chem.*, 1989, **53**(7):1777~1781.
- [29] Ishikawa M, Kaneko A, Kashiwa T, *et al.* Participation of β -myrcene in the susceptibility and /or resistance of pine trees to the pine

wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*. *Agric. Biol. Chem.*, 1987, **51**(12):3187~3191.

[30] Suga T, Ohta S, Munesada K, *et al.* Endogenous pine wood nematocidal substances in pines, *Pinus massoniana*, *P. strobes* and *P. palustris*. *Ecochemistry*, 1993, **33**(6):1395~1401.

[31] Yamada T, Ito S. Chemical defense responses of wilt-resistant pine species, *Pinus strobes* and *P. taeda*, against *Bursaphelenchus xylophilus*. *Ann. Phytopath. Soc. Japan*, 1993, **59**(6):666~672.

[32] Hanawa F, Yamada T, Nakashima T. Phytoalexins from *Pinus strobus* bark infected with pinewood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*. *Phytochemistry*, 2001, **57**(2):223~228.

[33] Oku H. Phytotoxins in pine wilt disease. *Nippon Nogekagaku Kaishi*, 1990, **64**(7): 1254~1257.

[34] Bolla R I, Shaheen F, Winter R E K. Effect of phytotoxin from nematode induced pine wilt on *Bursaphelenchus xylophilus* and *Ceratocystis ips*. *J. Nematol.*, 1984, **16**:297~303.

[35] Bolla R I, Shaheen F, Winter R E K. Phytotoxins production in *Bursaphelenchus xylophilus* infected *Pinus sylvestris*. *J. Nematol.*, 1984, **16**(1):57~61.

[36] Guo D S, Zhao B G, Gao R. Experiments on the relationship between the bacterium isolate B619 and the pine wilt disease by using calli of *Pinus thunbergii*. *Journ. Nanjing For. Univ. (Nat. Sci. Ed.)*, 2001, **25**(5):71~74.

[37] Kawazu K, Zhang H, Yamashita H, *et al.* Relationship between the pathogenicity of the pine wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*, and phenylacetic acid production. *Biosci. Biotech. Biochem.*, 1996, **60**(9):1413~1415.

[38] Kawazu K, Zhang H, Kazuaki H. Accumulation of benzoic acid in suspension cultured cell of *Pinus thunbergii* in response to phenylacetic acid administration. *Biosci. Biotech. Biochem.*, 1996, **60**(9):1410~1415.

[39] Zhang K, Kanzaki H, Kawazu K. Benzoic acid accumulation in the *Pinus thunbergii* callus inoculated with the pine wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*. *Zeitschr. Naturf.*, 1997, **52**:329~332.

[40] Xu F Y, Xi K, Xu G, *et al.* Study on the resistances of various year classes of *Pinus massoniana* to pine wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*. *Journ. Nanjing For. Univ. (Nat. Sci. Ed.)*, 1994,**18**(3):17~33.

[41] Zhao Z D, Hu X E, Li D M, *et al.* Study on chemical components and resistance mechanism to pine wood nematode of mason pine provenance (Ⅲ). *Chem.Ind. For. Prod.*, 2001, **21**(3): 52~58.

[42] Zhao Z D, Li D M, Hu X E, *et al.* Study on chemical components and resistance mechanism to pine wood nematode of mason pine provenance (Ⅱ). *Chem.Ind. For. Prod.*, 2001, **21**(1): 56~60.

[43] Oku H. Role of phytotoxins in pine wilt disease. *J. Nematol.*, 1988, **20**(2):245~251.

参考文献:

[1] 杨宝君,汤坚,王玉 ,等. 松材线虫病. 北京: 中国林业出版社, 2003.

[2] 吴蓉,庞虹,刘桂林,等. 松材线虫的发生、危害与对策. 见:徐汝梅主编, 生物入侵——理论与实践. 北京:科学出版社, 2003. 159~185.

[14] 谈家金,王新荣,冯志新. 松材线虫伴生细菌与松树萎蔫病关系的初步研究. 植物检疫, 2001,**15**(6): 326~328.

[40] 徐福元,席客,徐刚,等. 不同龄级马尾松对松材线虫病抗性的探讨. 南京林业大学学报, 1994, **18**(3):27~33.

[41] 赵振东,胡樨萼,李冬梅,等. 抗松材线虫病马尾松种源化学成分与抗性机理研究(Ⅲ). 林产化学与工业, 2001, **21**(3): 52~58.

[42] 赵振东,李冬梅,胡樨萼,等. 抗松材线虫病马尾松种源化学成分与抗性机理研究(Ⅱ). 林产化学与工业, 2001,**21**(1): 56~60.