

云南切梢小蠹对云南松树的蛀干危害及致死机理

吕 军¹, 叶 辉^{1,*}, 段焰青², 廖周瑜³, 母其爱⁴

(1. 云南大学生命科学学院, 昆明 650091; 2. 红云红河烟草(集团)有限责任公司技术中心, 昆明 650202;

3. 西南林学院环境科学与工程系, 昆明 650224; 4. 保山学院, 保山 678000)

摘要: 蛀干危害是云南切梢小蠹致死云南松树的关键环节。通过控制云南切梢小蠹蛀干密度, 对云南切梢小蠹在自然条件下蛀干行为与危害进行了首次探讨。结果表明, 云南切梢小蠹蛀干密度与云南松存活率呈负相关, 蛀干密度直接决定云南松死亡或存活。研究发现, 蛀干密度 115 坑/m² 是云南松树的最低致死密度阈值, 云南松树在蛀干密度低于 26.4 坑/m² 情况下存活, 在 26.4—115 坑/m² 有部分存活, 超过 115 坑/m² 以后将被害致死。云南切梢小蠹对树干攻击形成有卵和无卵两类坑道。形成无卵坑道的蛀干攻击可导致树势衰弱, 形成有卵坑道的蛀干危害严重破坏了韧皮组织, 是导致云南松死亡的直接原因。

关键词: 云南松; 云南切梢小蠹; 蛀干

On trunk attacks and the killing mechanism of *Tomicus yunnanensis* (Coleoptera: Scolytinae) on *Pinus yunnanensis* trees

LU Jun¹, YE Hui^{1,*}, DUAN Yanqing², LIAO Zhouyu³, MU Qiai⁴

1 School of Life Science, Yunnan University, Kunming 650091, China

2 Technology Center, Hongyun Honghe Tobacco (Group) Co., Ltd. Kunming 650202, China

3 Department of Environmental Science and Engineering, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China

4 Baoshan College, Baoshan 678000, China

Abstract: Trunk attacks by the pine shoot beetle [*Tomicus yunnanensis* Kirkendall and Faccoli (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae)] on Yunnan pine (*Pinus yunnanensis* Franchet) are regarded as the principal cause of tree death. The current studies were conducted under field conditions by controlling the beetle densities that were allowed to attack the trunk. The results showed a positive relationship between attack density and mortality rate of Yunnan pine trees. The field studies demonstrated that an attack density of 115 tunnels/m² of bark surface area was the threshold for mortality of Yunnan pine trees. All Yunnan pine trees survived when attacked by beetle densities below 26.4 tunnels/m², but only a portion survived at the attack densities between 26.4—115 tunnels/m². All trees were killed at the attack densities higher than 115 tunnels/m². These attack densities were calculated using both galleries where the parent laid eggs and where no eggs were laid. The maternal galleries without eggs appeared related to host tree resistance. Trunk attacks where no eggs are laid can apparently still weaken pine trees, while attacks with eggs can cause more severe damage to the phloem tissue, and thus was regarded as the critical factor in causing mortality of Yunnan pine trees.

Key Words: *Pinus yunnanensis*; *Tomicus yunnanensis*; Trunk attack

云南切梢小蠹(*Tomicus yunnanensis* Kirkendall & Faccoli)是云南松(*Pinus yunnanensis* Franchet)的主要害虫之一^[1]。该虫于 20 世纪 80 年代首次在云南中部地区大暴发,以后蔓延至云南 15 个地区 65 个县,迄今已导致 100 多万亩云南松林死亡^[2]。

基金项目: 云南省自然科学基金资助项目(2008CD070)

收稿日期: 2009-07-30; 修订日期: 2010-01-20

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: Yehui@ynu.edu.cn

云南切梢小蠹对云南松的危害包括蛀梢危害和蛀干危害^[3]。蛀梢危害指小蠹虫成虫羽化后,蛀食枝梢补充营养的危害行为,可导致树木年生长量减少,树势衰弱。蛀干危害指经蛀梢危害以后,小蠹虫成虫到云南松树干上蛀坑繁殖的过程^[4]。蛀干危害期间,小蠹虫成虫和幼虫大量取食树干韧皮组织,破坏了树木养分输送系统。云南切梢小蠹通过这两种蛀害最终导致云南松树危害死亡^[3-5]。

小蠹虫在蛀干危害过程中将遭受寄主植物积极抗御^[6]。云南松通过分泌原生松脂、形成诱导性松脂、产生酚类等抗性物质,抵抗小蠹虫入侵^[6-7]。在长期的进化过程中,云南切梢小蠹发展形成了群集危害机制,通过对云南松群聚攻击,克服云南松防御体系,实现在云南松树干上产卵繁殖^[5]。克服云南松抗性是云南切梢小蠹得以在树干上产卵繁殖的前提^[6-8]。那么,云南切梢小蠹需要多大的聚集密度才能克服树木的抗性能力呢?云南松对小蠹虫的抗御能力会对云南切梢小蠹蛀干过程产生怎样的影响呢?这些问题是人们认识云南切梢小蠹蛀干危害机理的关键。

本研究首次在云南切梢小蠹自然攻击情况下,通过人为控制云南切梢小蠹的攻击密度,探讨攻击密度与被害树木受害状况的关系,为深入认识云南切梢小蠹群聚危害特征及蛀干行为提供重要途径。

1 材料和方法

野外研究于 2000—2001 年在云南省石林县长湖风景区云南松林进行。试验林为云南松纯林,位于北纬 24°44',东经 104°24',海拔 1902m,自 1990 年以来年年遭受云南切梢小蠹危害。

于 2000 年 12 月中旬云南切梢小蠹蛀干危害初期,随机选取树高 5—7m,胸径(18±3)cm,树干已有少量云南切梢小蠹聚集危害的云南松 50 株。为获得小蠹虫蛀干密度梯度,采用 50 目不锈钢沙网对其中 25 株云南松树干进行了包裹处理。树干经包裹后,树木上云南切梢小蠹群集密度将保持不变。其余 25 株作为对照,不进行树干包裹处理。翌年 4 月,云南松当年生新梢已经长出,根据树冠上有无新梢长出作为判断样树死活的外观标准,无新梢萌发者为死树,有新梢长出者为活树,记录树木的存活状况。

4 月中旬,当云南切梢小蠹新成虫从树干内羽化飞出以后,伐倒全部样树。测量每株云南松树高和直径,计算树干表面积。剖开树皮,记录树干上分布的全部母坑道数量,并依据母坑道两侧是否有子坑道形成,将坑道分为有卵坑道和无卵坑道两种类型,分别计算出每株样树上分布的坑道密度、有卵坑道密度和无卵坑道密度。从 50 株样树上,随机抽取 50 个有卵坑道和无卵坑道,分别测量母坑道长度,母坑道、子坑道对韧皮部破坏的面积。

本文图、表采用 Excel2008 制作。实验数据的分析和统计使用 SPSS11 统计软件处理。

2 结果与分析

2.1 两种条件下云南松受害死亡情况

坑道密度反映了小蠹虫的群集规模。对照组每株云南松树干上分布的平均坑道密度为 144 坑/m²,处理组坑道平均密度为 99.5 坑/m²。对照组树干坑道密度显著高于处理组($t=3.75, P<0.001$)。对照组 25 株云南松全部死亡,处理组 25 株云南松,有 5 株存活,卡方检验结果表明,处理组云南松存活数显著高于对照组($\chi^2=5.56, P=0.018$)。该结果表明,云南切梢小蠹蛀干坑道密度与云南松受害存活率紧密相关,认为云南切梢小蠹对树干蛀害可直接导致云南松死亡。

进一步分析发现,蛀干坑道密度与有卵坑道和无卵坑道数量存在内在关联。如表 1 所示,对照组有卵坑道占总坑道比例为 82.65%,处理组为 52.56%,对照组有卵坑道比例显著高于处理组($t=-4.11, P<0.001$)。

2.2 坑道密度与云南松死亡的关系

处理组 25 株试验树中,母坑道密度分布为 18—203 坑/m²,有 5 株存活,20 株死亡。图 1 揭示,小蠹虫坑道密度大小决定了云南松树的死活走向。小蠹虫坑道密度小于 26.4 坑/m² 的树木有 3 株,均存活;坑道密度为 27—115 坑/m² 的树木有 12 株,其中 2 株树木存活,10 株死亡;坑道密度高于 115 坑/m² 的树木有 10 株,均死亡。研究表明,在小蠹虫攻击蛀害密度较低情况下,云南松树可以存活;当攻击蛀害密度高于某一阈值之

后,云南松树受害致死。

表 1 对照组和试验组云南松存活量及坑道密度比较

Table 1 Comparison of trees survival and average gallery density per Yunnan pine tree between the control and treatment group

组别 Group	株数 Trees number	存活株数 ^a Surviving trees number	坑道密度/株 ^{*b} Gallery density per tree/(tunnels/m ²)	有卵坑道百分比 ^{*b} Egg gallery percentage /%
处理组 Treatment	25	5 A	99.50 ± 42.64 A	52.56 ± 34.72 A
对照组 Control	25	0 B	141.00 ± 44.41 B	82.65 ± 11.2 B

* 数值以均值 ± 标准差表示 (n = 25); 同列不同字母表示显著性差异在 0.05 水平 (双尾); a 用卡方检验, b 用 student's t 检验

分析认为,26.4 坑/m² 是对照组样树所能承受小蠹虫蛀干危害的最小值,低于该密度值之下,云南松能够抗御云南切梢小蠹危害而继续存活。26.4 坑/m² 与 115 坑/m² 区间,云南松可能受害致死,也可能存活下来,其受害结局可能与云南松个体抗御能力差异有关^[9]。

2.3 有卵和无卵坑道与云南松受害致死的关系

母坑道可依据其是否有幼虫发生而分为无卵和有卵坑道。简言之,有卵坑道指小蠹虫能正常发育出幼虫并产生新一代成虫的坑道。在无卵坑道内,小蠹虫受到云南松所分泌的松脂等影响,不能正产卵,或卵未能正常发育。

图 2 给出了 25 株试验树上两种坑道的数量分布。1—5 号树均仅有无卵坑道,坑道密度 25.4—114 坑/m²,树木全部存活。6—25 号树上既有无卵坑道,也有有卵坑道,树木全部死亡。分析认为,仅有无卵坑道还不能导致云南松死亡,有卵坑道的出现与云南松树死亡之间有密切的内在联系。

2.4 有卵和无卵坑道与云南松韧皮部受害关系

表 2 表明,有卵坑道的母坑道平均长度为 9.62cm,无卵坑道为 3.99cm,有卵坑道的母坑道长度显著长于无卵坑道 ($t = -10.79, P < 0.001$)。有卵坑道对韧皮组织破坏面积平均为 80.6cm²/坑道,无卵坑道则为 12.71cm²/坑道,有卵坑道对韧皮组织的破坏程度大约是无卵坑道的 7 倍,有卵坑道对韧皮部的伤害面积显著大于无卵坑道 ($t = -13.14, P < 0.001$)。

对处理组 20 株死亡树的无卵和有卵坑道密度进行 Pearson 相关性分析表明,无卵坑道与有卵坑道之间存在显著的负相关关系 ($r = -0.479, P = 0.033$),无卵坑道数量随着有卵坑道数量的增加而减少。

3 结论与讨论

云南切梢小蠹以云南松树干为繁殖场所,成虫发育成熟后飞离枝梢蛀入树干,在韧皮组织内蛀坑产卵,实现世代延续^[3]。小蠹虫在蛀干过程中将遇到寄主植物的强烈抗御,群集蛀干是云南切梢小蠹在长期进化过

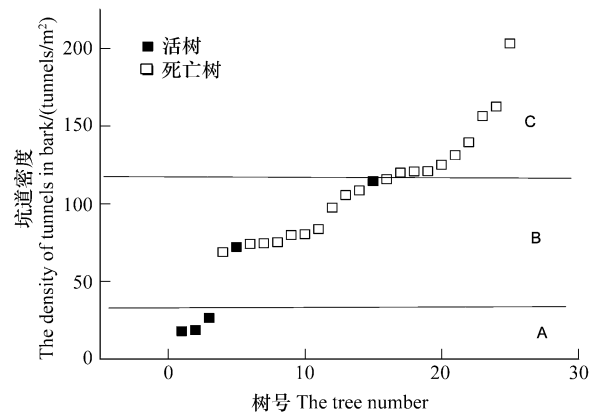


图 1 蛀干坑道密度分布及样树存活状况图

Fig. 1 The relationship between *Pinus yunnanensis* survival and the galleries density in the trunks

A: 全部树存活; B: 部分树存活; C: 全部树死亡

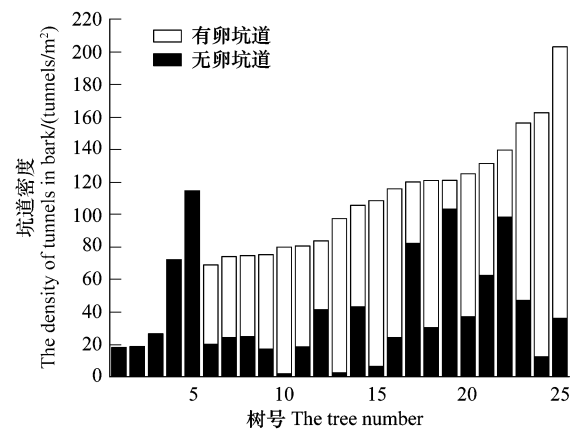


图 2 有卵坑道和无卵坑道密度分布图

Fig. 2 The densities of egg galleries and failed egg galleries in trunks

程中形成的克服云南松抗性的重要方式^[5]。群集攻击能迅速削弱云南松树势,降低树木抗性水平。群集密度决定了对树木抗性的削弱程度,只有当群集密度足够大,树木抗性降低到小蠹虫得以免遭树木抗御死亡的情况下,小蠹虫才能成功蛀干繁殖^[10-11]。

表 2 无卵坑道和有卵坑道的坑道长度及其对韧皮破坏面积

Table 2 The gallery length and the undermining area on the phloem of failed egg galleries and egg galleries

坑道类型 Gallery type	数量 Sample number	坑道平均长度* The average length of galleries/cm	韧皮部平均受害面积* ^a The average undermining area on the phloem/cm ²
无卵坑道 Failed egg galleries	50	3.99 ± 1.48 A	12.71 ± 6.02 A
有卵坑道 Egg galleries	50	9.62 ± 2.69 B	80.60 ± 36.03 B

* 数值以均值 ± 标准差表示 ($n = 50$); 同列不同字母表示显著性差异在 0.05 水平 (双尾), 用 student's t 检验

本研究表明,云南松所能承受的云南切梢小蠹攻击密度阈值不是一个具体的数值,而是一个区间(图 2)。在该区间以下,如本研究中的密度为 26.4 坑/m² 以下,云南松可以抗御小蠹虫攻击危害,小蠹虫蛀干失败,云南松存活。在该区间中,如本研究中的坑道密度 26.4—115 坑/m² 区间,小蠹虫攻击可能成功也可能失败,云南松部分存活。高于该区间,当蛀干密度大于 115 坑/m² 的情况下,小蠹虫完全克服了云南松的抗御能力,小蠹虫蛀干成功,云南松死亡。

阈值密度是云南松抗御能力的体现,阈值密度区间的大小反映了该测试种群抗性强度的差异程度,与云南松树木个体遗传特性及其环境影响差异密切相关^[9,11]。云南松个体遗传特性、树龄、树木生长状况、环境温湿度条件等都将影响到树木的抗性能力。本研究中,阈值密度区间为 26.4—115 坑/m²,最大值与最小值相差 4 倍以上,说明云南松个体抗性差异较大。此外,阈值密度及其区间大小作为云南松抗虫能力的一个量化指标,可为开展云南松抗性遗传学研究提供重要依据。

有卵坑道和无卵坑道均对云南松韧皮组织造成伤害。无卵坑道是云南松成功抗御小蠹虫入侵的结果,反映了云南松对小蠹虫的抗御作用,无卵坑道的多少指示了树木抗性能力的强弱。无卵坑道主要表现为小蠹虫成虫对韧皮组织的破坏,母坑道呈纵向,与树木韧皮筛管细胞走向平行,对筛管细胞破坏量较小^[3-5]。尽管如此,小蠹虫攻击危害必将消耗树木养份并对韧皮组织造成伤害,对削弱树木抗性具有积极作用^[8,10,12]。

有卵坑道对韧皮组织的伤害是小蠹虫成虫和幼虫共同作用的结果。小蠹虫幼虫沿着以母坑道垂直的方向蛀食,在韧皮组织内形成以母坑道为中心呈扇形散布的区域,大面积切割了纵向分布的筛管系统,极大破坏了韧皮组织的养分输送功能^[3]。总之,有卵坑道无论在伤害面积和伤害程度上均对韧皮组织形成更为严重的影响。本研究中,凡出现有卵坑道的树木无一例外的死亡,说明有卵坑道是导致云南松树木死亡的直接原因。小蠹虫通过形成有卵坑道极大地破坏了树木韧皮组织,最终导致树木丧失养分输送功能而衰弱致死^[3]。

综合分析认为,无卵坑道出现为有卵坑道发生创造了条件,大量无卵坑道将降低树木的抗性,为后续小蠹虫的成功攻击奠定了基础^[8,10]。所以,云南松受害致死过程包含了无卵坑道攻击和有卵坑道攻击两部分,无卵坑道和有卵坑道的共同破坏最终导致云南松树木最终死亡。

References:

- [1] Kirkendall L R, Faccoli M, Ye H. Description of the Yunnan shoot borer, *Tomicus yunnanensis* coli sp. n. (Curculionidae, Scolytinae), an unusually aggressive pine shoot beetle from southern China, with a key to the species of *Tomicus*. Zootaxa, 2008, 1819: 25-39.
- [2] Ye H. Occurrence, distribution and damages of *Tomicus piniperda* in Yunnan, southwestern China. Journal of Yunnan University, 1998, 20(5): 361-363.
- [3] Ye H, Dang C L. The study on the feature of the bark beetle (*Blastophagus piniperda* L.) injuring the pine tree (*Pinus yunnanensis*). Journal of Yunnan University, 1986, 8(2): 218-221.
- [4] Yin H F, Hang F S, Li Z L. Economic Insect Fauna of China (Coleoptera: Scolytidae). Beijing: Science Press, 1984: 52-55.
- [5] Ye H. On the bionomy of *Tomicus piniperda* (L.) (Coleoptera: Scolytidae) in the Kunming region of China. Journal of Applied Entomology,

- 1991, 112: 366-369.
- [6] Christiansen E, Waring R N, Berryman A A. Resistance of conifers to bark beetle attack; searching for general relationships. *Forest Ecology and Management*, 1987, 22: 89-106.
- [7] Duan Y Q, Ye H, Li Q Q. Coevolution relationship between bark beetles and coniferous trees//Duan C Q, ed. *Advances in Ecological Sciences*. Beijing: Higher Education Press, 2007: 83-96.
- [8] Paine T D, Raffa K F, Harrington T C. Interactions among scolytid bark beetles, their associated fungi, and live host conifers. *Annual Review of Entomology*, 1997, 42: 179-206.
- [9] Chen P, Zhou N, Zhao T, Hu G H, Feng Z W, Li L S. Relationship between stand status of *Pinus yunnanensis* and damage of *Tomicus piniperda*. *Journal of Northeast Forest University*, 2004, 32(5): 13-15.
- [10] Nelson W A, Lewis M A. Connecting host physiology to host resistance in the conifer-bark beetle system. *Theoretical Ecology*, 2008, 1: 163-177.
- [11] Berryman A A, Raffa K F, Millstein J A, Stenseth N C. Interaction dynamics of bark beetle aggregation and conifer defense. *Oikos*, 1989, 6: 256-263.
- [12] Lorio P L, Sommers P A. Modeling pine resistance to bark beetles based on growth and differentiation balance principles. Portland: Timber Press, 1990: 402-409.

参考文献:

- [3] 叶辉, 党承林. 纵坑切梢小蠹对云南松危害习性研究. *云南大学学报*, 1986, 8(2): 218-221.
- [4] 殷蕙芬, 黄复生, 李兆麟. 中国经济昆虫志(鞘翅目: 小蠹科). 北京: 科学出版社, 1984: 52-55.
- [7] 段焰青, 叶辉, 李青青. 小蠹虫与针叶树木的协同进化//段昌群主编. *生态科学进展*. 北京: 高等教育出版社, 2007: 83-96.
- [9] 陈鹏, 周楠, 赵涛, 胡光辉, 冯志伟, 李丽莎. 云南松林分状况与松纵坑切梢小蠹的关系. *东北林业大学学报*, 2004, 52(5): 13-15.