

# 松材线虫传播机理的研究进展

谢立群<sup>1,2</sup>, 巨云为, 赵博光\*

(1. 南京林业大学森林资源与环境学院, 江苏南京210037; 2. 苏州大学城市科学学院, 江苏苏州210006)

**摘要** 松材线虫 *Bursaphelenchus xylophilus* 主要靠媒介昆虫松墨天牛 *Monoctonus alternatus* 传播, 并通过天牛造成的伤口侵入松树, 因此, 掌握松材线虫的传播机制, 有助于了解线虫病的发生机理和发生规律。综述了松材线虫与其媒介昆虫关系研究的最新进展。

**关键词** 松材线虫; 传播; 松墨天牛

中图分类号 文献标识码 A 文章编号 0517-6611(2007)19-05798-03

**Review on Transmission Mechanism of** *Bursaphelenchus xylophilus*

**XIE Li-qun et al** (College of Forest Resource and Environment, Nanjing Forest University, Nanjing, Jiangsu 210037)

**Abstract** *Bursaphelenchus xylophilus* transmission mainly depended on its vector insect *Monoctonus alternatus* and invaded the host trees through wounds caused by the vector beetle natural feeding and oviposition. Elucidation of the transmission mechanism of the nematode from one host tree to another was helpful to fully understand the pathogenesis and epidemic of pine wilt disease. The latest progress in the relationship between the *Bursaphelenchus xylophilus* and its insect vectors was reviewed.

**Key words** *Bursaphelenchus xylophilus*; Transmission; *Monoctonus alternatus*

松材线虫病是由松材线虫[ *Bursaphelenchus xylophilus* (Steiner & Buhrer) Nckle] 引起的松树萎蔫性病害, 近年来在我国发生蔓延迅速, 严重威胁我国松属( *Pinus*) 植物的安全。黑松( *P. thunbergii*)、赤松( *P. densiflora*) 及马尾松( *P. massoniana*) 等松树一旦受松材线虫的感染, 不论树龄大小、长势强弱、立地条件好坏, 几乎都能致病枯死, 仅仅是症状出现的快慢、病害发生过程的时间长短有所不同而已。因此, 松材线虫病一旦发生, 对松林的为害几乎是毁灭性的。

与其他种类的病原不同, 植物线虫能主动运动, 寻找寄主, 并主动侵染, 但松材线虫本身活动范围有限, 移动能力低, 一般仅在寄主体内活动, 自然传播方式主要靠媒介昆虫。松墨天牛( *Monoctonus alternatus*) 等媒介昆虫不但将线虫传带至适合的寄主上, 同时还可造成有利于线虫侵入的伤口, 因此, 线虫与媒介昆虫间的关系倍受关注。掌握松材线虫与媒介昆虫间的关系, 有助于了解线虫病的发生机理和发生规律。为此, 笔者综述了松材线虫与其媒介昆虫松墨天牛关系研究的最新进展。

## 1 传播松材线虫的媒介昆虫

**1.1 松材线虫的媒介昆虫** 寄生在松材线虫感病树中的钻蛀性害虫, 许多种类都可传带松材线虫。在日本, 松材线虫携带率高、数量大, 并被证实可传病的为松墨天牛<sup>[1-2]</sup> 和云杉花墨天牛( *Monoctonus saltuarius*)<sup>[3]</sup>。1996年, Makihara 分析和比较了分布在我国大陆地区、台湾地区、韩国和日本的松墨天牛在形态上的差别, 同时认为在日本存在松墨天牛的近缘种, 分布在日本的不同地区<sup>[4]</sup>, 主要有 *Monoctonus notatus* (Drury)、*Monoctonus titillator* (Fabricius)、*Monoctonus cardinensis* (Olivier) (卡罗莱纳墨天牛)、*Monoctonus mutator* Lecone、*Monoctonus scutellatus* (Say)、*Monoctonus saltuarius* Gebler(云杉花墨天牛)。在美国有卡罗莱纳墨天牛和 *Anisotoma sexguttatus* 等, 以卡罗莱纳墨天牛为主。1988年 Lirit 报道, 卡罗莱纳墨天牛自然情况下, 能携带线虫万条以上, 多的可达5万条,

其他种类个体平均带线虫量均不超过300条<sup>[5]</sup>; 韩国能传病的仅松墨天牛, 但在树干下部寄生密度高的小灰长角天牛( *Acarthocinus griseus*) 和在树皮皮下以成虫越冬的皮花天牛( *Rhagium rugipenne*) 也可能是松材线虫的媒介昆虫<sup>[6]</sup>。

1995年, 朱克恭等归纳了我国各地携带松材线虫的媒介昆虫的种类<sup>[7]</sup>。据徐福元调查, 可携带松材线虫的昆虫, 在江苏有松墨天牛、小灰长角天牛、台湾长角天牛( *Acarthocinus gundaiensis*)、松纵坑切梢小蠹( *Bastophagus piniperda*) 和黑翅土白蚁( *Colpitermes formosams*) , 但其中松墨天牛是最主要的传病媒介昆虫, 出孔成虫携带率为62.5%, 平均携带量为4601条/头, 其余4种昆虫携带率在12.5%以下, 携带量在10.5%条/头以下<sup>[8]</sup>; 2000年刘曙雯报道, 在南京紫金山地区的松材线虫病死木中, 主要钻蛀昆虫种类以小蠹类和天牛类为主, 携带有线虫的昆虫有松墨天牛、马尾松梢小蠹( *Strombosia insidiosa*)、松纵坑切梢小蠹、松瘤小蠹( *Orthotomicus erosus*)、小灰长角天牛和台湾长角天牛, 松墨天牛松材线虫携带量最大, 平均每头携带2875条, 而其他种类的昆虫携带量均小于10条/头<sup>[9]</sup>; 严敖金调查的南京铁心桥墨松上松墨天牛的线虫, 发现平均每头天牛携带量为1.2万条, 最多的一头可达7.2万条<sup>[10]</sup>; 柴希民调查了浙江的情况, 松材线虫在松墨天牛上的携带量可达5000条<sup>[11]</sup>。此外, 在我国的深圳、香港、台湾等地, 松材线虫主要也是由松墨天牛传播的<sup>[12-15]</sup>。

因此, 虽然能传带松材线虫的昆虫种类不少, 各个国家和不同地区也有差异, 但基本上都以松墨天牛、卡罗莱纳墨天牛和云杉花墨天牛为主。

**1.2 松墨天牛** 1988年, 王乔对松墨天牛属( *Monoctonus* Guer) 的生物地理学进行了研究<sup>[16]</sup>, 总结了该属的情况认为, 我国的墨天牛区系有两个来源, 即当地和印度、中南半岛。我国已记载的25个种和亚种中, 有6个古北种和18个东洋种, 其中特有种11个全部属东洋种。日本的古北区特有种如白点墨天牛、巨墨天牛、石纹天牛、桔墨天牛完全可能在我国北方林区造成危害。台湾的特有种 *M. kaszabi* 和 *M. Taihezanensis* 对我国南方林区有潜在威胁。

松墨天牛在我国的地理分布上, 南界在老挝最南端, 西

基金项目 国家自然科学基金重点项目(No.30030110)。

作者简介 谢立群(1963-), 男, 浙江诸暨人, 博士, 副教授, 从事植物线虫和昆虫生态研究。\* 通讯作者。

收稿日期 2007-05-12

北界没有跨越秦岭。但由于我国东部没有明显的自然屏障,其东北界已沿浙江、江苏延伸到古北区的山东和河北等地,松墨天牛南部分布区与 *M. bi maculatus* 的北部分布区在越南、老挝,与我国的云南、广东、广西和台湾重叠,北部分布区与 *M. sutor* 和 *M. Asitarius* 在山东、河北有小范围的重叠<sup>[16]</sup>。

## 2 松墨天牛对松材线虫的传播过程

**2.1 松墨天牛和松材线虫与松树的关系** 松墨天牛与松材线虫的生活史都是在松树上完成的。1988年,日本学者岸洋一将线虫、天牛和松树3者在线虫传播过程中的关系,归纳为以下几个过程<sup>[3]</sup>: 天牛成虫飞至健康松枝上补充营养,4龄线虫脱皮为成虫,由伤口侵入枝条; 线虫在树体内取食薄壁细胞,树脂分泌减少; 天牛在感病植株枝条上产卵,以后,卵孵化为幼虫; 线虫在树体内繁殖,寄主于夏秋枯死; 线虫在寄主体内数量渐减,3龄幼虫越冬; 天牛3~4龄钻入木质部越冬; 次年春季天牛化蛹,3龄线虫移至蛹室; 天牛羽化,4龄线虫移至天牛成虫体,随后线虫随天牛离开病死木。

**2.2 松墨天牛传播松材线虫的过程** 松材线虫和天牛共栖于病死松木,松材线虫在天牛羽化出孔前进入天牛体内,借助天牛进行传播和扩散。在松墨天牛幼虫越冬和越冬后至次年化蛹期间,3龄扩散型线虫不断向天牛蛹室集中;在次年晚春,集中于天牛蛹室内的3龄扩散型蜕变为4龄扩散型线虫。一旦天牛羽化,4龄扩散型线虫则能主动移到尚未飞出病树的天牛体表,大多数4龄扩散型线虫再通过天牛腹部气孔进入遍布天牛全身的气管,包括触角和腿的气管内。

天牛羽化后,从羽化孔飞出,至健康松树,取食幼嫩的枝条。研究表明,天牛成虫取食对树种和枝龄都有明显的选择性<sup>[17]</sup>。柴希民等通过试验与林间调查统计,认为松墨天牛成虫在以马尾松补充营养情况下,主要取食1年生树枝,羽化后20d以内的取食量最大<sup>[18]</sup>;统计显示天牛更多选择树冠下部1年生的树枝取食,取食痕和取食面积分别占50.42%和51.06%<sup>[18-19]</sup>,成虫的取食活动多在白天,而交配和产卵则在夜间进行。树皮内的一些物质被认为具有刺激成虫取食的作用,刚发病木或新鲜原木对天牛成虫都有引诱作用,原木对天牛成虫的引诱力受温度的影响;成虫产卵与树木散发的气味有关,具有引诱力的时间正好与原木散发CO<sub>2</sub>的时间相吻合。

松材线虫具有从松墨天牛上自然离开的特性,松树体内挥发性物质、线虫本身的生理状态以及天牛本身对松材线虫离开传播媒介松墨天牛都有明显的影响。4龄扩散型线虫转移至松枝上的途径可能是先通过天牛气孔从气管移出至体表,再爬向天牛尾尖,最后脱离天牛到达松枝伤口<sup>[20]</sup>。

大多数情况下,植物体内寄生线虫较易从伤口处侵入,也可以从气孔、皮孔等自然孔口或从表皮直接侵入。在自然条件下,松材线虫大多通过天牛成虫在健康树上补充营养和在衰弱树上产卵所造成的伤口而侵入松树体内。

**3 松墨天牛传播松材线虫的机理** 在自然条件下,松材线虫主要由松墨天牛传播。因为线虫的携带和脱落可直接导致线虫病的发生,松墨天牛对寄主的选择性,直接导致了松材线虫病发生的寄主范围。病害的发展速度与线虫的接种

数量直接相关<sup>[22-23]</sup>。进入健康松树的线虫与每头天牛携带的线虫数量直接相关<sup>[21]</sup>。因此,松墨天牛对线虫的携带机理显得十分重要。

**3.1 松墨天牛对线虫的携带及其相互影响** 线虫与其媒介昆虫松墨天牛的关系是在特定的环境生态下形成的,松材线虫要借助天牛进行传播和扩散就必须在天牛羽化出孔前进入天牛体内。在天牛化蛹前后和成虫羽化前,3龄扩散型松材线虫就向天牛蛹室集中,1982年Tomimaga证实这种聚集行为是由不饱和脂肪酸(油酸和亚油酸)所吸引<sup>[24]</sup>。Myazaki认为不饱和脂肪酸污染蛹室是刺激3龄线虫向蛹室积聚的原因,因为试验表明,这时不饱和脂肪酸(油酸、亚油酸和棕榈油酸)和脂肪酸高于非蛹室的其他木质部部分<sup>[25]</sup>;Myazaki的研究还表明,挥发性物质及CO<sub>2</sub>在松材线虫主动移到天牛体上这个过程中也起重要作用,随后Stamps的研究表明,天牛产生的碳氢化合物-甲苯能明显吸引4龄扩散型线虫<sup>[26]</sup>。

松材线虫的生活史分为繁殖型和扩散型。4龄扩散型幼虫是媒介昆虫携带传播的,所以这一阶段是线虫生活史中的重要阶段。Machara的试验表明,天牛影响线虫的生活史,可促进其发育,使线虫从3龄扩散型发育成4龄扩散型。同时,在分别接种不同真菌后接入线虫的木块内,接入用人工饲料长成的天牛老熟幼虫,结果表明,作为在病死木中的优势真菌[*Ophiostoma minus* (Hedgcock)]处理中,天牛羽化时携带的线虫数量(平均每头天牛2759条)大大高于其他真菌的处理(平均每头天牛0~87.9条不等),说明某些真菌的存在不但有利于线虫的生长发育,同时也有利于线虫向天牛体内集中<sup>[27]</sup>。

一定数量的线虫存在于天牛体内,对天牛的生长、发育和繁殖影响不大,但大量线虫存在于天牛的气管中,可能对天牛的生活造成不利影响。用携带较大量松材线虫的天牛的试验中,Togashi的试验证实对松墨天牛本身的寿命是不利的<sup>[28]</sup>,而Humphry用吊飞试验的方法,记载了线虫在天牛体上对卡罗莱纳墨天牛的飞行可造成影响,对飞行的时间不利<sup>[29]</sup>,随后Linit又改进了吊飞试验,采用飞行磨的方法,证实卡罗莱纳墨天牛的飞行能力雌雄间没有差异,携带少量和中等数量的线虫,其生殖力没有明显的影响,当携带数量超1万条线虫时,将对其产卵不利<sup>[30]</sup>。

**3.2 松材线虫从松墨天牛上的脱落** 松材线虫在天牛体上随天牛离开病木,以后,在天牛的生活过程中,逐渐脱落,脱落的同时或随后,通过天牛在健康树上补充营养和在衰弱树上产卵所造成的伤口而侵入树体,在健康的树木上造成新的病害。通常,在天牛出蛰后的第1周内,线虫脱落的数量很低,在以后的2~3周内迅速增加,以后在天牛存活的时间内逐渐减少<sup>[5,31-32]</sup>,但所有携带的线虫并不能全部脱落,一般成虫死亡后在体内残存的线虫约有30%~75%。据报道,脱离天牛虫体且能侵入松树体的线虫,在室内饲养约为20%,在野外大约有10%<sup>[33]</sup>,与此相类似,在我国,松墨天牛每天传递松材线虫的数量以第20天为最多,到第30天数量仍较大,之后明显下降<sup>[19]</sup>。

线虫的脱落可能是由于线虫的本身因素,也可能是由于天牛及其环境的外在因素,或两者的共同作用造成的。松树

内的挥发性次生物质极大地影响着线虫的行为。Edwards 推测,4 龄扩散线虫的大量脱落可能与松树体内的挥发性化合物有关<sup>[34]</sup>。

松树内的挥发性物质影响着线虫的脱落,其中比较明确的物质为 - 香叶烯。- 香叶烯可吸引琼脂培养基上的 4 龄扩散型线虫<sup>[35-36]</sup>,Enda 将赤松松枝在 70℃ 下干燥以除去挥发性物质,还潮后,用 - 香叶烯处理,发现可极大的促进松材线虫从松墨天牛上脱落下来<sup>[37]</sup>。Stamps 的试验也表明,- 香叶烯对松材线虫有明显的吸引作用<sup>[26]</sup>。

针对线虫生理状态的研究表明,线虫的脱落与线虫本身也有关系。Stamps 的研究认为松材线虫体内的类脂含量高低可能是决定松材线虫是否脱离媒介昆虫卡罗莱纳墨天牛的关键<sup>[36]</sup>,因为在成虫生活的最初 4 周内,脱出天牛体的 4 龄扩散线虫的类脂化合物含量要比天牛体内的约低 50%,并且随 4 龄扩散线虫体内的类脂物质的降低,线虫趋向于从天牛体内脱出。类脂含量低的松材线虫趋于向天牛在补充营养或产卵造成的、有 - 香叶烯散发的松树伤口运动。Stamps 进一步用 - 香叶烯、- 蒎烯、甲苯、亚油酸、甘油酸酯处理,结果表明,亚油酸、甘油酸酯对繁殖型线虫有明显的吸引作用,而 - 香叶烯和甲苯能吸引 4 龄扩散型线虫<sup>[26]</sup>,同时,染色表明,随着时间的推移,在天牛上的松材线虫 4 龄扩散型幼虫类脂物质明显减少。在天牛羽化后的 70 d 内的 11 个观察处理中,每一组不同日龄的天牛上居留线虫的类脂含量也高于相应日龄的脱落线虫,这说明线虫的脱落与线虫体内类脂物质含量减少有关。

松树内的挥发性物质不但可以促进线虫的脱落,也可抑制其脱落。Akawa 等用高温处理的方法,除去 1 年生赤松松枝的挥发性物质饲养松墨天牛,对比研究表明,尽管线虫从天牛脱落的数量随时间的推移都呈单峰线,但具体的情况明显不同。不经高温处理的对照组的单峰线峰值明显较高,脱落 50% 线虫的时间,处理组(12.3 ~ 18.4 d)明显短于的对照组(17.2 ~ 38.6 d),51 d 后天牛体内残余线虫的比例处理组(15.8%)也明显低于对照组(33.0%)<sup>[38]</sup>。因此,Akawa 等认为,抑制线虫脱落的物质可能存在于赤松松枝的挥发性物质中。Enda 的试验也表明抑制线虫脱落的物质可能存在于松枝挥发性物质中,并解释为抑制线虫脱落的物质的作用超过了其他物质的促进脱落的作用,同时又指出,值得注意的是食料的影响,食料质量的变化,可能导致天牛成虫生理状态的改变,从而影响线虫的脱落<sup>[37]</sup>。

Largenteim 推测在正常赤松松枝上,松材线虫脱落受到某些挥发性物质的抑制,这可能显示其本来特性<sup>[39]</sup>,因为在北美,松材线虫作为本地种,由于抗性或气候等原因,不适于该病害的发生,所以从未在松林导致流行<sup>[40]</sup>,这很可能与松树的一些挥发性物质不无关系,因为从高等植物上挥发的单萜烯能对抗植食性动物和病原物<sup>[39]</sup>,从而对植物本身具有保护作用。

#### 参考文献

[1] MAMYA Y, ENDA N. Transmission of *Bursaphelenchus lignicola* (Nematoda: Aphelenchidae) by *Mnorchamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae) [J]. *Nematologica*, 1972, 18:159-162.

[2] MORIMOTO K, IWASAKI A. Role of *Mnorchamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae) as a vector of *Bursaphelenchus lignicola* (Nematoda: Aphelen-

chidae) [J]. *J Jpn For Soc*, 1972, 54:177-183.

- [3] 岸洋一. マツ材线虫- - 松く- - い虫—精説[M]. 东京: 有限会社ト! マスカンパニ——,1988.
- [4] MAEHARA H. 媒介昆虫マツノマダラカミキリの分と分布[J]. 森林防疫, 1996, 45(6):111-113.
- [5] LINT MJ. Nematode vector relationships in the pine wilt system [J]. *J Entomol*, 1988, 20:227-235.
- [6] 程瑚瑞. 松材线虫萎蔫病的发生和研究进展[J]. 植物检疫, 1988(1):11-17.
- [7] 朱克恭, 朱正昌, 严敖金. 松材线虫病的流行与研究进展 [C]// 杨宝君. 中国松材线虫病的流行与治理. 北京: 中国林业出版社, 1995:297-314.
- [8] 徐福元, 杨宝君, 葛明宏. 松材线虫病媒介昆虫的调查[J]. 森林病虫通讯, 1993(2):20-21.
- [9] 刘曙雯, 嵇宝中, 黄振裕, 等. 紫金山松材害虫种类及其与松材线虫病的关系[J]. 江苏林业科技, 2000, 27(S):75-76.
- [10] 严敖金. 松墨天牛生物学特性的研究 [C]// 杨宝君. 中国松材线虫病的流行与治理. 北京: 中国林业出版社, 1995:89-103.
- [11] 柴希民, 张都海, 张国贤, 等. 松褐天牛成虫携带的松材线虫的数量 [J]. 2000, 28(5):99-101.
- [12] 杨伟东. 松材线虫的虫媒种类及其在深圳地区的发生情况[J]. 植物检疫, 1995, 9(3):138-140.
- [13] WINNEY R. 香港地区松材线虫的初步观察[J]. 广东林业科技, 1987(4):46-50.
- [14] 于庆中. 台湾地区松材线虫萎蔫病害之探讨[J]. 现代育林, 1994(2):45-54.
- [15] 张莲芹, 黄焕华, 宋世涵, 等. 松墨天牛种群扩散距离的研究[J]. 林业科技通讯, 1992(12):26-27.
- [16] 王乔. 松墨天牛属 *Mnorchamus* Guér) 的生物地理学研究[J]. 林业科学, 1988(3):297-302.
- [17] 张世渊, 来燕学, 周成枚, 等. 松褐天牛 (*Mnorchamus alternatus*) 成虫补充营养取食研究[J]. 浙江林业科技, 1998, 18(2):444-477.
- [18] 柴希民, 蒋平, 崔鹏程, 等. 松褐天牛成虫补充营养取食研究[J]. 浙江林业科技, 2001, 21(1):9-12.
- [19] 蒋平, 赵锦年, 柴希民, 等. 松材线虫综合防治技术研究[J]. 浙江林业科技, 2001, 24(4):1-6.
- [20] LINT MJ. Temporal pattern of pine wood nematode exit from the insect vector *Mnorchamus carolinensis* [J]. *J Nematol*, 1989, 21:105-107.
- [21] TOGASHI K. Transmission curves of *Bursaphelenchus xylophilus* (Nematode: Aphelenchidae) from its vector, *Mnorchamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae), to pine trees with reference to population performance [J]. *Appl Entomol Zool*, 1985, 20:246-251.
- [22] KYOHARA T, DOZONO Y, HASHIMOTO H, et al. Correlation between number of inoculated nematodes and disease occurrence in pine wilt disease [C]// *Trans 26th Ann Mtg. Kyushu Br Jpn For Soc*, 1973:191-192.
- [23] HASHIMOTO H, SANUI Y. Behavior of the pine wood nematode in a pine tree in relation with disease development [C]// *Trans 85th Ann Mtg Jpn For Soc*, 1974:251-253.
- [24] TOMINAGA Y, NAGASE A, KUMAHARA Y et al. Aggregation of *Bursaphelenchus lignicola* (Nematode: Aphelenchidae) to several compounds containing deyl group [J]. *Appl Entomol Zool*, 1982, 17(1):46-51.
- [25] MIYAZAKI M, YAMAGUCHI A, ODA K. Behavior of *Bursaphelenchus lignicola* in response to carbon dioxide [J]. *J Jpn For Soc*, 1978, 60:203-208.
- [26] STAMPS WT, LINT MJ. The interaction of intrinsic and extrinsic factors in *Bursaphelenchus xylophilus* exit behavior from its beetle vector [C]// *Sustainability of pine forests in relation to pine wilt and decline proceedings of international symposium. Tokyo*, 1998:155-161.
- [27] MACHARA N, FUTAI K. What induces the dispersal form of the PWN? How is the number of PWNs carried by a *Mnorchamus* beetle determined [C]// *Sustainability of pine forests in relation to pine wilt and decline proceedings of international symposium. Tokyo*, 1998:145-149.
- [28] TOGASHI K, SEDKIZUKA H. Influence of the pine wood nematode, *Bursaphelenchus lignicola* (Nematoda: Aphelenchidae), on longevity of its vector, *Mnorchamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae) [J]. *Appl Entomol Zool*, 1982, 17:160-165.
- [29] HUMPHRY SJ, LINT MJ. Effect of pine wood nematode density on tethered flight of *Mnorchamus carolinensis* (Coleoptera: Cerambycidae) [J]. *Environ Entomol*, 1989, 18:670-673.
- [30] LINT MJ, AKBULUTS, NEGBI S, et al. Biological interactions between *Mnorchamus carolinensis* and *Bursaphelenchus xylophilus* [C]// *Sustainability of pine forests in relation to pine wilt and decline proceedings of international symposium. Tokyo*, 1998:140-144.
- [31] KOBAYASHI F, YAMANE A, IKEDA T. The Japanese pine sawyer beetle as

( 上接第5800 页)

- a vector of pine wilt disease[J] . *Annu Rev Entomol* ,1984 ,29:115 - 135 .
- [32] NAKANEI . Drop-off of the dauer larvae of the pine wood nematode from the pine sawyer[J] . *Trans Annu Meet Kansai Branch Jpn For Soc* , 1976 ,27 :252 - 254 .
- [33] 小林富士雄. マツノマグラカミリの生理および生態[J] . 森林病虫兽害防除技術,1982(2) :224- 269 .
- [34] EDWARDS O R. Transmission of the pine wood nematode , *Bursaphelenchus xylophilus* ( Nematoda: Aphelenchoididae) , during the oviposition of *Monoctonus cardinensis* ( Coleoptera: Cerambycidae) [ D] . Columbia: University of Missouri-Columbia, 1989:68 .
- [35] ISHIKAWA M, SHUTO Y, WATANABE H. -myrcene, a potent attractant component of pine wood for the pine wood nematode *Bursaphelenchus xylophilus* [ J] . *Agric Biol Chem*,1986 ,50 :1863- 1866 .
- [36] STAMPS WT, LINT MJ. International symposium on pine wilt disease caused by *Bursaphelenchus xylophilus*[ Z] . Beijing, 1995:114- 118 .
- [37] ENDA N, IKEDA T. Role of volatiles of a pine tree as emerging stimulants for attracting the pine wood nematode from the pine sawyer[J] . *Trans 94th Ann Meet . Jpn For Soc* , 1983,94 :479- 480 .
- [38] AIKAWA T, TOGASHI K. An effect of pine volatiles on departure of *Bursaphelenchus xylophilus* ( Nematode : Aphelenchoididae) from *Monoctonus alternatus* ( Coleoptera: Cerambycidae) [ C] // Sustainability of pine forests in relation to pine wilt and decline proceedings of international symposium Tokyo , 1998:127- 130 .
- [39] LANGENHEIM MJ H. Higher plant terpenoids : a phyto-centric overview of their ecological roles[J] . *J Chem Ecol* ,1994 , 20 : 1223 - 1280 .
- [40] RUTHERFORD T A, WEBSTER J M. Distribution of pine wilt disease with respect to temperature in North America, Japan, and Europe[J] . *J For Res* , 1987,17 :1050- 1059 .