

松树萎蔫的成因与控制策略^{*}

欧阳革成^{**} 张润杰

(中山大学昆虫学研究所生物防治国家重点实验室 广州 510275)

【摘要】 已报道的松树萎蔫枯死类型有多种,它们之间存在内在的联系.其发生及严重与否涉及多种生态因子,是立地环境、感病松树、媒介昆虫、病原线虫、病原微生物综合作用的结果.基于生态学的可持续有害生物管理应是防治松树萎蔫的有效途径.

关键词 松树萎蔫病 松材线虫 生态学 致病机理 有害生物管理

文章编号 1001-9332(2003)10-1790-05 **中图分类号** Q891 **文献标识码** A

Contributing factors and control strategies of pine wilt disease. OUYANG Gecheng, ZHANG Runjie (State Key Laboratory for Biocontrol and Institute of Entomology, Zhongshan University, Guangzhou 510275, China). - Chin. J. Appl. Ecol., 2003, 14(10): 1790~1794.

There are several types of pine wilt diseases with inherent inter-relations. The diseases are closely related with the complex ecological system composed of local environment, pine trees, insect vectors, and pathogenic nematodes and some other microorganisms. Sustainable pest management based on ecology is a potential approach for pine wilt disease control.

Key words Pine wilt disease, Pinewood nematode, Ecology, Pathogenic mechanism, Pest management.

1 引言

松树萎蔫枯死的现象在国内外均有大量报道,造成的损失极其严重.除由松材线虫(*Bursaphelenchus xylophilus*)引起的松树萎蔫病以外,有报道认为蓝变菌、拟松材线虫(*B. mucronatus*)、蛀干害虫的直接危害甚至立地条件不宜也会导致松树枯死.目前一般是将这几种松树枯死的类型分别进行研究,很少有人将它们联系起来探讨.但松树萎蔫枯死一般不是由某种因子单独引起的,而是由几种因子复合作用的结果;不同的松树枯死类型可能存在相同的致病机理.导致松树萎蔫的因子及其关系非常错综复杂,弄清涉及松树萎蔫的各种生态因子,了解它们之间的相互关系,将有助于对松树萎蔫的控制.

2 生物因子与松树萎蔫

2.1 线虫

由松材线虫引起的松树萎蔫称为松材线虫病.从病树木质部中有时会同时分离到小杆目(*Rhabditida*)、垫刃目(*Tylenchida*)的多种线虫,它们在木质部内呈混生状态,形成群体^[18].其中只有松材线虫、拟松材线虫被证明具有致病性.松材线虫和拟松材线虫均属于垫刃目滑刃科(*Aphelenchoididae*).此类线虫既可寄生植物,又可寄生昆虫,也能以真菌为食完成生活史.其分泌物会导致植物发生一系列病理变化,并可传播其它病原物,刺激其侵染危害^[18,47].松材线虫群体的致病力有明显分化,并有接种松材线虫的松苗带线虫而不表现症状的现象.这种潜伏侵染对于病害的传播是非常

重要的^[43]. Bergdahl^[11]报道,在美国佛蒙特地区的欧洲赤松上,松材线虫存活了8年,而不表现症状.当形成层未受破坏时,病树有恢复健康的现象.

松材线虫侵入松树后,树脂道泌脂细胞最先受到线虫侵袭,很快造成轴向和射线薄壁细胞和上皮细胞的破坏、死亡,病树呼吸率大增,而后树脂分泌急剧减少、停止,蒸腾作用减弱、停止,同时叶子萎蔫、变黄,最后整株枯死^[3,31,38].病木的pH值明显下降^[30],丙二醛含量增加,过氧化物酶活性增加^[27].

一般认为,水分传导受阻是松树萎蔫的主要原因之一.其直接原因可能有3种:1)松材线虫分泌纤维素酶^[11,14](强毒线虫分泌的纤维素酶活性比弱毒线虫分泌的强)、果胶酶、蛋白酶、淀粉酶,以及由挥发性萜类化合物造成病树中管胞空穴化,导致输水堵塞.2)形成层坏死.感病的黑松(*Pinus thunbergii*)苗茎内可看到两个乙烯形成高峰,而在抗病的火炬松(*P. taeda*)中只出现第一个高峰树.病树内的乙烯含量增加与形成层死亡相一致^[27].因为微生物能合成乙烯,毒性株的合成能力高于无毒菌株^[29].3)致萎毒素是关键原因.对松树有致萎作用的病树分离提纯物中检测出苯甲酸、儿茶酚、二氢松柏醇、8-羟基香芹酮、10-羟基马鞭草烯酮、苯乙酸、甲氧基肉桂酸等物质^[46].这些物质有待于使用化学方法合成的样品,进行生测来加以验证.

拟松材线虫能否引起松树萎蔫枯死还有争议,但有实验表明它可导致松树枯萎^[12,42]. Yasuharu等^[38]认为,拟松材

^{*} 国家重点基础研究发展规划项目(2002CB111405).

^{**} 通讯联系人.

2001-06-07收稿,2002-01-06接受.

线虫不是非病原性的, 只是比松材线虫更少致病. 国内报道很多的如浙江宁波、江西德兴、广东化州、湖南怀化等地, 枯萎的松树中只发现拟松材线虫. 在北美, 松材线虫被分为 R 类(圆尾)和 M 类(尖尾)两个类型, R 类被认为是松树萎蔫病的病原. Webster 将松材线虫 R 类和 M 类以及拟松材线虫看做一个松材线虫种复合体(PWNSC), 它们之间可以直接或通过中间类型互换遗传物质^[7].

2.2 细菌

松材线虫病树被破坏的组织中常常充满细菌; 受破坏的细胞壁被酶解类型与细菌引起的病害类似, 在人工培养条件下, 松材线虫不产生致萎毒素^[6]. 赵博光发现, 用无菌线虫或细菌分离物 B619 接种的无菌苗不发病, 而把二者混合后接种则使无菌苗发生萎蔫^[45], 并可以用控制致病细菌的方法如使用抗生素来控制松材线虫病^[44].

研究表明, 松材线虫伴生细菌蜡状芽孢杆菌(*Bacillus cereus*)、枯草芽孢杆菌(*B. subtilis*)和巨大芽孢杆菌(*B. megaterium*)产生的苯乙酸, 是该病真正的病原毒素, 伴生细菌是该病的真正病原^[15, 16]. 用这些细菌和无菌线虫分别单独接种的赤松苗都不发病, 但混和接种则可使赤松苗枯死. 当用苯乙酸处理黑松苗时, 与松材线虫病发生时一样, 引起苯甲酸大量积累. 这些细菌在动物性培养基内培养比在植物性培养基内培养产生更多的苯乙酸. 此结论有待于进一步证实. 这 3 种产苯乙酸的芽孢杆菌通常被认为是植物益生菌, 由于它们有很强的蛋白酶、脂肪酶、淀粉酶活性, 无疑与线虫有相互促进作用. α -氧化脱羧是植物进行脂肪酸氧化的重要途径之一, 而苯乙酸可视为带苯基的脂肪酸而被 α -氧化脱羧酶识别, 变成苯甲酸^[26]. 苯甲酸通常被认为是植保素, 多种树木在遭受病虫侵害时会合成和积累苯甲酸. 苯乙酸也是植物本身就有的植物生长素^[40], 至少具有抗真菌作用. Yasuharu^[39]用苯甲酸处理赤松(*P. densiflora*)枝后接种松材线虫, 发现 $0.8 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 苯甲酸液处理过的松枝, 均发病枯死, 松材线虫在松枝内能大量增殖; $2.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 苯甲酸液处理过的松枝, 则能正常存活, 线虫虽也能在松枝中存活, 但已不能增殖.

可以认为, 某些细菌或其它微生物在松树萎蔫中不可或缺, 由于无菌线虫接种普通松树即能发病, 这些病原微生物应是感病松树本身就有的, 当然线虫也可携带. 一些植物内生微生物是潜在的病原物, 当无症状的健康植物组织中存在的内生休眠病原物遇到恶劣的环境或外界微生物干扰时, 能被激活产生病害^[13]. 线虫、蛀干昆虫以及不良环境都可能是激发因子. 这类内生微生物可能只在松树上才能正常生长, 在培养基上活性受到抑制因而难以分离鉴定.

2.3 真菌

一些真菌可导致松树萎蔫病. Basham^[5]和来燕学等^[18]报道, *Ceratocystis* 属的许多种真菌, 可在一年甚至几星期内, 导致湿地松(*P. caribea*)、弗吉尼亚松(*P. virginiana*)等多种松树的萎蔫死亡. Basham 将几种培养在麦芽肉汤培养液中的真菌, 分别加入用聚乙烯薄膜包裹在火炬松苗和幼树茎部

的无菌松木屑中, 其中接种 *C. pilifera* A 号菌种的 2 年生松苗在平均 15 d 内全部死亡. 接种幼树的死亡率最高达 60%. 这些蓝变菌能侵入形成层和木质部, 引起薄壁细胞死亡, 树液输导受阻, 最后使树死亡. 蛀干甲虫能携带这些真菌直接进入形成层和木质部, 造成严重危害.

在我国, 由于纵坑切小蠹(*Tomicus piniperda*)及其伴生真菌 *Leptographium* sp. 对云南松(*P. yunnanensis*)的严重危害, 过去 10 年里, 数十万公顷云南松林失水枯萎或受到严重感染^[10]. 云南松接入纵坑切梢小蠹伴生真菌后, 体内过氧化物酶活性和丙二醛含量显著提高^[9], 这与松材线虫病中相同. 唐明等认为, 华山松大小蠹(*Dendroctonus armandi*)共生真菌 *Ophiostoma* sp. 和 *Leptographium* sp. 是克服寄主树木抗性系统的先导和致死寄主树木的主要原因. 华山松大小蠹共生真菌通过对寄主树木木质部树脂道分泌脂细胞的分解和菌丝在寄主树木树脂道内的大量繁殖, 堵塞寄主树木树脂道, 使寄主华山松泌脂系统失去活性和抗性功能. 同时, 随共生真菌在寄主树木木质部内的发育, 菌丝分解寄主木质部薄壁细胞, 使寄主树木木质部物质代谢紊乱, 导致寄主华山松迅速死亡^[28].

一些真菌可为线虫提供食料, 协助线虫种群在病树内快速增长, 或协助线虫渡过暂时没有松树寄生的不利时期^[38], 其中很多是松树病原菌如曲霉菌(*Aspergillus* sp.)、长喙壳菌(*Ceratocystis* sp.)、毛壳菌(*Chaetomium* sp.)、镰刀菌(*Fusarium* sp.)、灰葡萄孢菌(*Botrytis cinerea*)、盘多毛孢菌(*Pestalotia* sp.)、*Rhizoctonia* sp.、松梢枯病菌(*Sphaeropsis sapinea*)^[1, 24]. 但长时期在真菌培养基上培养后, 松材线虫对松树的致病性明显减弱^[38]. 一些真菌往往与线虫共同危害, 加速树木的衰弱、死亡. 在松树萎蔫病死木的木质部往往呈现蓝灰色, 就是 *Ceratocystis* sp. 等引起的^[5]. 有人认为松材线虫病中的致萎毒素也可由真菌产生, 如赤松拟茎点霉(*Phomopsis densiflora*)产生的一种称为松树萎蔫素的代谢产物可杀死赤松细胞^[11]. 松针褐斑病菌(*Lecanosticta acicola*)能产生致萎毒素, 诱使寄主细胞产生大量超氧阴离子自由基, 引发膜脂过氧化反应造成膜脂伤害^[36].

2.4 昆虫

松树萎蔫与鞘翅目的一些蛀干害虫密切相关. 它们除了直接损害树木外, 还携带、传播病原线虫, 一些松树病原菌和线虫的食料菌类也由蛀干害虫传给松树^[5, 33]. 这些菌类还可在害虫蛀屑、虫粪上生长^[8].

许多种昆虫可携带松材线虫, 但是除松墨天牛(*Monochamus alternatus*)外, 携带、传播线虫的能力都很弱. 一只松墨天牛可携带多达 280 000 条松材线虫, 平均比卡墨天牛(*M. carolinensis*)携带量多 10 倍以上^[37]. 线虫可为天牛繁衍创造适宜的条件, 两者相互依存, 联合危害. 线虫受天牛蛹产生的不饱和脂肪酸和 CO_2 吸引, 通过天牛的气门进入气管, 随羽化天牛离开寄主植物. 当天牛成虫补充营养时, 又从天牛啃食的松枝伤口侵入新寄主^[2]. 促使松材线虫离开媒介昆虫的机制还不清楚. 线虫在随天牛传播途中消耗脂

防,由对碳氢化合物(与天牛相关,如甲苯)有趋性的高脂线虫成为对松树挥发性物质(如 β -香叶烯)和脂肪酸有趋性的低脂线虫。线虫对外来化学信息的反应可能被体内的脂肪贮存量所调节,在这种相互作用的合适时候线虫进入或离开天牛^[32]。少量线虫也可从天牛产卵所形成的伤口侵入寄主。只有产卵传播可以保证线虫在一切情况中能成功地生存,而取食传播,则不常导致线虫成功地生存,这被认为是松材线虫发展中的机会主义。但取食传播更具威胁性。松墨天牛喜欢在衰弱树上产卵(健康树由于能大量泌脂而对天牛产卵起着一种防御作用,但又喜欢在生长良好的健康松树上取食(天牛成虫趋光性强、健康松树的嫩枝皮层营养丰富)。线虫若恃其强致病性,从天牛取食伤口侵染健康松树成功,则可降低松树的抗性,为天牛产卵创造适宜条件,并导致线虫病在整片健康松林中流行。若线虫致病性弱,取食传播不成功,线虫病只能靠产卵传播在衰弱树中发生。国内报道,许多松树先出现部分枝条枯死,而后才整株死亡;大量生长高大、长势良好的优势木先期感病死亡^[23]。

许多小蠹虫也是松树上重要钻蛀性害虫,常与天牛一起危害,也可携带线虫。它们的一些寄生菌如头孢菌(*Cephalosporium* sp.)可寄生线虫,有的如曲霉菌则为线虫的食料^[24]。

也有人认为,蛀干昆虫是导致松树萎蔫的主要原因^[8,21]。国内外都有蛀干害虫造成松树大批枯死的报道。近年来强大小蠹虫在山西等地爆发成灾,造成全省74个林场30%的松林枯死。松褐天牛在湖南长沙、浏阳、南岳等20个县(市、区)造成大量松树枯死,涉及面积近2万公顷。来燕学等根据木质部内线虫种类和媒介昆虫种类,把松树枯萎的原因分为4个类型:松墨天牛 \times 松材线虫,松墨天牛 \times 拟松材线虫,松墨天牛 \times 其他线虫和松墨天牛 \times 无线虫,并认为引起松树枯萎的主要因子是松墨天牛。不过此试验没有考虑到病树中线虫有时会急剧减少而分离不到,也没有考虑到其中病原微生物的作用。单靠蛀干害虫危害,而造成大批松树迅速枯死,值得怀疑^[5]。蛀干昆虫可能仅是病原的媒介和激发因子。

3 非生物因子与松树萎蔫

气温是限制松材线虫病的重要因子^[24,38]。松材线虫在年平均气温14℃以上的地区很容易导致松树萎蔫病,在年平均气温10~12℃区域可以生存。松墨天牛以亚热带林气候带为发生中心地带。夏季高温缩短媒介天牛的世代时间,低温则延缓其发育。松材线虫分布较这些范围小,要求分布区更温暖,海拔更低。气温高,病树当年枯死;气温低,病树越年枯死甚至多年后才枯死。气温高于30℃、低于20℃时松材线虫都不适应生存。气温过高过低都会降低线虫产卵量。

天牛成虫期碰上多雨就不利于其生存和扩散,气候干燥、少雨容易大发生。干旱还可导致其它松林病虫的大发生。干旱胁迫加速了松树内过氧化氢酶、乙醇氧化酶等保护酶的破坏,导致体内过氧化氢的积累,树木抗性和耐害能力降

低,在松材线虫病发生区加速了感病松树的死亡^[35],在非松材线虫病发生区也会造成大片松林萎蔫枯死^[24]。这说明各种松树萎蔫现象可能有共同的致病机理,松材线虫只是一种强激发因子。

风向决定松材线虫病的主要扩散方向。风助长天牛传播。在深圳,春夏为东南风,秋冬为东北风,病害主要向西北、西南方向发展^[40]。

松材线虫一般不进入土壤,在土壤中转移传播的可能性微乎其微。但树木根部受伤时,松材线虫可以从土壤中侵入根部,引起松树萎蔫。立地条件差、土壤干旱或酸化等可导致松树生长不良,抗性、耐性减弱,容易感病枯死。在松材线虫病发生区,森林火灾可加剧松树萎蔫的发生。治理松材线虫发生区的火烧松林,能有效地控制松材线虫病的发生与传播^[19]。

4 松树萎蔫的控制

在北美,墨天牛属的多数种类在自然界常年受到许多天敌的侵袭,对控制其种群数量起了重要作用。其天敌主要有 *Alaus myops* 和 *A. oculatus* 等捕食性叩头虫、*Eutheresia monochami* 和 *Theresia monobammi* 等寄生蝇、*Dolichamitus imperator* 和 *D. mesocentrus* 等寄生蜂、*Camponotus noveboracensis* 等捕食性蚁、*Thyreophagus entomophagus* 和 *Dendrolaelaps* spp. 等螨类以及 *Isaria farinose* 和 *Beauveria bassiana* 等菌类^[24]。

在东亚,松墨天牛各虫态都有许多天敌^[24,34,48]。捕食性天敌有蓝矶鸫(*Monticola solitarius*)、海岸肥螋(*Anisolabis marilima*)、白须螋螋(*Carcinophora marginalis*)、硕谷盗(*Temnochila japonica*)、蛱丁叩头虫(*Alaus berus*)、花绒坚甲(*Dastarcus longulus*)、赤背齿爪步甲(*Dolichus hallousis*)、朽木坚甲(*Allecula fuliginosa*)、小步甲(*Carabidae* sp.)、拟蚁郭公虫(*Thamsinus lewisi*)、长阎魔虫(*Cylister lineicollis*)以及各种啄木鸟(*Dendro*)、多种蚂蚁、蛇蛉(*Inocellia japonica*)和蜘蛛等。寄生性天敌有姬蜂如兜姬蜂(*Dolicomitus* sp.)、马尾姬蜂(*Megarhyssa* sp.)、茅茧蜂(*Doryctus* sp.)、黑翅赤茧蜂(*Iphiaulax impostor*)、管氏肿腿蜂(*Scleroderma guani*)、日本肿腿蜂(*S. ipponicus*)、跗螋蜂(*Ibalia leucospoides*)、金龟子小蜂及 *Alanycolus initiator* 等。还有白僵菌如卵孢白僵菌(*Beauveria tenella*)、球孢白僵菌(*B. bassiana*)、金龟子绿僵菌(*Metarhizium anisophae*)、黄僵菌(*Isaria farinose*)、黄曲霉(*Pergillus flarus*)、轮枝霉菌(*Verticillium* sp.)、枝顶孢霉(*Acremorium* sp.)、棒束孢霉(*Isaria* sp.)、拟青霉(*Paezilomyces* sp.)、细菌如粘质沙门氏杆菌(*Serratia marcescens*)、线虫如 *Steinernema feltiae* 等都寄生松褐天牛,条件适宜时常有很高的寄生率。这些天敌在自然界抑制松褐天牛虫口起了一定作用。在虫口密度较大时,特别容易发生松褐天牛幼虫相互残杀。

松材线虫也有一些天敌。松墨天牛的蛹和成虫,就携带两种捕食松材线虫的中气门螨:双革螨科的 *Dendrolaelaps*

kikoe 和 *D. unispinatus*、*Arthobotrys* sp. 和 *Dactylaria* sp. 可寄生松材线虫, 许多真菌能捕食、寄生或分泌毒素杀死线虫。以松材线虫弱致病株接种松树, 诱导松树抗性, 可明显降低松树再接种强致病株后的死亡率^[38]。用吡啉乙酸、乙烯、钙、水杨酸和铵可诱导松树对松材线虫的抗性^[27]。目前, 防治松材线虫病一般从松树、天牛、线虫上着手, 主要方法有检疫、卫生伐、局部范围内彻底清除、设立隔离带、选择抗病树种、释放肿腿蜂、白僵菌、天牛引诱剂、药剂防治等。这些措施还只能延缓松树萎蔫病的传播速度, 减轻其危害程度。人为活动是远距离传播松材线虫的主要途径。严格检疫是延缓、阻止松材线虫病传播的有力手段。

来燕学等^[20]认为, “控制、压缩、扑灭”的防治方针, 需要开隔离带和皆伐松林, 会激发松墨天牛飞行潜力, 导致松材线虫病进一步扩散; 而采取“留住、压缩、无害”的指导思想, 用健康松树留住松墨天牛, 同时清理死松树, 压缩松墨天牛种群基数, 在实践中获得了较好的防治效果。

Kinuura 等^[17]利用小蠹虫 *Cryphalus fulvus* 携带球孢白僵菌, 释放于林间来防治松墨天牛, 有一定效果。Amano^[4]用 *Aspergillus melleus* 的菌丝接种于松树根际, 两年后松树成活率达 98%, 而对照区有 10% 松树枯死。

5 问题与展望

松树萎蔫是适宜发病的立地环境、易感松树、媒介昆虫、病原线虫、病原微生物综合作用的结果。各类松树枯萎少不了病原微生物的作用; 媒介昆虫、线虫的参与, 进一步增强了它的致病能力(也不排除线虫本身具有强致病性)。在东亚地区, 条件适宜时, 即使没有松材线虫(拟松材线虫可能参与作用), 一些病原微生物在蛀干害虫的参与下, 也可导致松树萎蔫病, 并造成严重危害。松材线虫的传入造成如此巨大的危害, 可能是东亚地区的松树还没有建立抗性, 或没有形成制约它的生物因子, 也有可能是它与本地的媒介昆虫(松墨天牛携带、传播松材线虫的能力强)和病原微生物形成了强致病性的组合。通常认为, 线虫与病毒是初始病原物, 真菌与细菌是继入病原物^[41]。

柯赫法则只是以“一病原, 一病害”为根据, 容易忽视病原间的协同作用, 因此对于复合病害难以用柯赫法则来鉴定^[41]。这可能是松树萎蔫病研究中的难点之一。目前在松材线虫病致萎毒素的研究中, 一般采用从病树中分离提纯再分析物质结构的方法, 用于生测的样品也是从病木中分离提纯, 这种方法在很多情况下不可靠。松树萎蔫病研究中的指导理论和实验技术都有待于进一步提高。

对一些关键因子的了解, 将有助于对松树萎蔫的控制。如果病原微生物在松树萎蔫中的地位得以确认, 可以用拮抗菌或有益内生细菌来防治这种病害^[25]。

鉴于松树分布广、病虫害多, 在研究和防治松树萎蔫病时, 有必要从整个松林生态系统出发, 将各种因子统一考虑, 根据可持续有害生物管理的原则, 立足于长远, 促进松林生态关系的协调发展, 提高松林的自控能力以及对病虫害的抗

性和耐性, 兼顾防治多种病虫害。由于它最能发挥森林生态系统的自我调控作用, 无疑是解决松树萎蔫病等森林病虫害问题的最好途径。

参考文献

- Adams JC. 1981. Decline and death of *Pinus* spp. in Delaware. (Abstr.). *Phytopathology*, 71: 761
- Aikawa, Takuya. 2000. Movement of *Bursaphelenchus xylophilus* (Nematoda: Aphelenchoididae) in tracheal system of adult *Monochamus carolinensis* (Coleoptera: Cerambycidae). *Nematology*, 2(5): 495~500
- Akbulut, Suleyman. 1998. Effect of *Bursaphelenchus xylophilus* (Nematoda: Aphelenchoididae) fourth stage dispersal juveniles and log seasonality on life processes of *Monochamus carolinensis* (Coleoptera: Cerambycidae). (Ph D. paper). University of Missouri-Columbia
- Amano Y. 1998. Biological control of pine wilt disease using *Aspergillus melleus* YUKAWA IAM2064. *Nippon Nogeikagaku Kaishi*, 76(6): 763~765
- Basham HG. 1970. Wilt of loblolly pine inoculated with blue-stain fungi of the genus *ceratocystis*. *Phytopathology*, 50: 750~754
- Cao Y(曹越), Shen B-K(沈伯葵). 1996. Studies on toxicity of extraction of pine wood nematodes cultivated in artificial media. *J Nanjing For Univ*(南京林业大学学报), 20(4): 13~16(in Chinese)
- David Dwinell L. 1997. The pinewood nematode: Regulation and mitigation. *Annu Rev Phytopathol*, 35: 153~166
- Dropkin VH. 1981. Pinewood nematode: A threat to U.S. forests? *Plant Disease*, 65(12): 1022~1027
- Duan Y-Q(段焰青), Cheng S-N(陈善娜), Ye H(叶辉). 2000. The change of several enzyme activity in phloem of *Pinus yunnanensis* infected by fungi associated with *Tomicus piniperda*. *Acta Physiol Commun*(植物生理学通讯), 36(4): 327~329(in Chinese)
- Duan Y-Q(段焰青), Ye H(叶辉), Lu J(吕军). 2000. Variations of peroxidase in trunk phloem of *Pinus yunnanensis* tree inoculated by fungi associated with *Tomicus piniperda*. *J Yunnan Univ*(云南大学学报), 22(1): 68~70(in Chinese)
- Guo D-S(郭道森), Zhao B-G(赵博光), Li Z-Z(李周直). 2000. The pathogenic mechanism of pine wilt disease caused by *Bursaphelenchus xylophilus*. *J Nanjing For Univ*(南京林业大学学报), 24(4): 64~68(in Chinese)
- Huang G-M(方光明). 1996. *Pinus massoniana* wilt caused by *Bursaphelenchus mucronatus*. *Jiangxi For Sci Technol*(江西林业科技), 1: 31~35(in Chinese)
- Jiang G-Z(姜广正). 2001. Mycoecology. Beijing: China Standard Press. 208~214(in Chinese)
- Jiang L-Y(蒋丽雅), Wang X-Y(王晓云). 1995. Cellulose enzyme's examination in picked-up liquid and exudated liquid of *Bursaphelenchus xylophilus*. *For Pest Disease*(森林病虫害通讯), 3: 9~11(in Chinese)
- Kazuyoshi KWZ. 1996. Relationship between the pathogenicity of the pine wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*, and Phenylacetic acid production. *Biosci Biotech Biochem*, 60(9): 1413~1415
- Kazuyoshi KWZ. 1996. Accumulation of benzoic acid in suspension cultured cells of *Pinus thunbergii* Parl in response to phenylacetic acid administration. *Biosci Biotechnol Biochem*, 60(9): 1410~1412
- Kinuura H. 1999. Infection rate of *Monochamus alternatus* Hope by an entomogenous fungus through mass-release of vector beetles *Cryphalus fulvus* Nijima using an improved application device. *Jpn For Soc*, 81(1): 17~21
- Lai Y-X(来燕学), Zhang S-Y(张世渊), Huan H-Z(黄华正). 1996. The role of *Monochamus alternatus* in pine wilt disease. *J Zhejiang For Coll*(浙江林学院学报), 13(1): 75~81(in Chinese)
- Lai Y-X(来燕学), Zhou Y-P(周永平), Yu L-X(余林祥). 2000. The relations between the fire of pine forest and the epidemic of pine wilt disease. *For Res*(林业科学研究), 13(2): 182~187(in Chinese)
- Lai Y-X(来燕学). 1998. The flight characteristic of *Monochamus alternatus* and the guidelines of *Bursaphelenchus xylophilus*, control. *J Zhejiang For Coll*(浙江林学院学报), 15(3): 320~323(in Chinese)
- Lian Y(练宇). 2000. Investigation on the death of pines and its cause. *For Pest Disease*(森林病虫害通讯), 2: 22~23(in Chinese)

- 22 Necibi Semi. 1996. Role of *Monochamus carolinensis* (Coleoptera: Cerambycidae) and wood moisture content in the regulation of *Bursaphelenchus xylophilus* (Nematoda: Aphelenchoididae) dispersal stage formation. (Ph D. paper). University of Missouri-Columbia.
- 23 Peng J-H (朋金和). 1997. Study on natural spread regularity of pinewood nematode in pine stands. *For Pest Disease* (森林病虫害通讯), 3: 9-12 (in Chinese)
- 24 Peng Q-X (彭超贤). 1989. Recent progress of research on control *Monochamus alternatus* and *Bursaphelenchus xylophilus*. In: Hou H-Q (侯陶谦) ed. Recent Progress of Research on Forestry insect. Beijing: Tianze Press. 83-108 (in Chinese)
- 25 Peng Y-J (冯永君), Song W (宋 未). 2001. Plant endophytic bacteria. *Nature Mag* (自然杂志), 23(5): 249-252 (in Chinese)
- 26 Shen T (沈 同), Wan J-Y (王镜岩). 1991. Biochemistry 2. Beijing: Advanced Education Press. 152-162 (in Chinese)
- 27 Tan J-J (谈家金), Feng Z-X (冯志新). 2001. Advance on physiopathology of pine wood nematode disease. *Jiangxi Sci* (江西科学), 19(1): 27-30 (in Chinese)
- 28 Tang M (唐 明), Chen H (陈 辉). 1999. Effect of symbiotic fungi of *Dendroctonus armandi* on host trees. *Sci Silvae Sin* (林业科学), 35(6): 63-66 (in Chinese)
- 29 Tian G-Z (田国忠), Li H-F (李怀芳), Qiu W-F (裘维蕃). 1999. Interaction between plant hormones and diseases. *Acta Physiol Commun* (生理学通讯), 35(3): 177-184 (in Chinese)
- 30 Wang Y-Y (王玉燕), Li H-Y (李海燕), Shu C-R (舒超然). 1999. Comparison on variety of pH between healthy and pinewood nematode infected woods of *Pinus thunbergii* and *P. massoniana*. *J Yunnan Agric Univ* (云南农业大学学报), 14(suppl.): 98-102 (in Chinese)
- 31 William ST. 1995. Factors regulating exit of *Bursaphelenchus xylophilus* (Nematoda: Aphelenchoididae) fourth stage dispersal juveniles from their beetle vector *Monochamus carolinensis* (Coleoptera: Cerambycidae). (PHD paper) University of Missouri-Columbia
- 32 William ST, MarcLinit J. 1998. Chemotactic response of propagative and dispersal forms of the pinewood nematode *Bursaphelenchus xylophilus* to beetle and pine derived compounds. *Fundamental Appl Nemat*, 21(3): 243-250
- 33 Wingfield MJ. 1983. Transmission of pine nematode to cut timber and girdled trees. *Plant Disease*, 67(1): 35-37
- 34 Xu F-Y (徐福元). 1998. Advances in the research in the natural enemy of *Monochamus alternatus* in the world. *World For Res* (世界林业研究), 3: 41-45 (in Chinese)
- 35 Xu K-Q (徐克勤), Xu W-L (许文力), Zhou Y-S (周元生). 1996. Effects of drought-stress on the occurrence of disease of *Bursaphelenchus xylophilus*. *J Nanjing For Univ* (南京林业大学学报), 20(2): 80-83 (in Chinese)
- 36 Yang B (杨 斌), Ye J-R (叶建仁), Bao H (包 宏). 2000. Studies on toxins of tree pathogens. *For Res* (林业科学研究), 13(3): 316-322 (in Chinese)
- 37 Yang B-J (杨宝君), He C-Y (贺长洋). 1999. Foreign general situation of *Bursaphelenchus xylophilus*. *For Pest Disease* (森林病虫害通讯), 5: 40-42 (in Chinese)
- 38 Yasuharu MMY. 1983. Pathology of the pine wilt disease caused by *Bursaphelenchus xylophilus*. *Ann Rev Phytopathol*, 21: 201-220
- 39 Yasuharu MMY. 1989. Inoculation of the pine wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus* to *Pinus densiflora* shoot cuttings treated with benzoic acid. *Ann Phytopath Soc Japan*, 55: 303-308
- 40 Yu H-B (余海滨), Chen M-R (陈沐荣). 1999. The occurrence and development of pine wilt disease, *Bursaphelenchus xylophilus*, in Guangdong Province. *J Yunnan Agric Univ* (云南农业大学学报), 14(suppl.): 103-110 (in Chinese)
- 41 Yu S-F (喻盛甫), Hu X-Q (胡先奇), Wang Y (王 扬). 1999. Plant disease complexes involving pathogenic nematodes. *Acta Phytopathol Sin* (植物病理学报), 29(1): 1-7 (in Chinese)
- 42 Zhang Z-Y (张治宇), Li M-S (林茂松), Yu B-Y (余本渊). 2001. Evaluation of the pathogenicity of *Bursaphelenchus mucronatus* on black pine. *J Shenyang Agric Univ* (沈阳农业大学学报), 32(3): 238 (in Chinese)
- 43 Zhang Z-Y (张治宇), Zhang K-Y (张克云), Li M-S (林茂松). 2001. Pathogenicity of *Bursaphelenchus xylophilus* isolates to *Pinus thunbergii* and *P. massoniana* and incubation of the nematode. *J Shenyang Agric Univ* (沈阳农业大学学报), 32(3): 239 (in Chinese)
- 44 Zhao B-G (赵博光), Gao R (高 蓉), Ju Y-W (巨云为). 2000. Effects of antibiotics on the pine wilt disease. *J Nanjing For Univ* (南京林业大学学报), 24(4): 75-77 (in Chinese)
- 45 Zhao B-G (赵博光), Guo D-S (郭道森), Gao R (高 蓉). 2000. A preliminary study on the relationship between the *Bacterium isolate* B619 and pine wilt disease. *J Nanjing For Univ* (南京林业大学学报), 24(4): 72-74 (in Chinese)
- 46 Zhao Z-D (赵振东), Xu F-Y (徐福元). 1998. Recent progress of research on relations between pine chemistry and pine wilt disease caused by PWN. *Chem Ind For Prod* (林产化学与工业), 18(2): 83-88 (in Chinese)
- 47 Zheng J-W (郑经武), Li D-B (李德葆). 1998. Recent progress on molecular taxonomy and identification of plant nematodes. *Acta Phytopathol Sin* (植物病理学报), 28(1): 1-4 (in Chinese)
- 48 Zhongcun C-B (中村充博). 2000. Using *Picus rubieri* control pine wilt disease caused by *Bursaphelenchus xylophilus*. *Jiangsu For Sci Technol* (江苏林业科技), 27(5): 47-53 (in Chinese)

作者简介 欧阳革成,男,1967年生,林业工程师,主要从事森林病虫害防治工作,现为昆虫生态与生物防治方向硕士研究生. E-mail: lsp00oy@student. zsu. edu. cn