

认知松材线虫病

陈凤毛* 李敏

(南京林业大学, 南方现代林业协同创新中心, 江苏南京 210037)

摘要: 松材线虫病的发生、危害和流行状况与病原物(松材线虫)、寄主植物、传病媒介昆虫、环境因素、微生物和人为因素密切相关,这6个要素共同构成了“松材线虫病六面体”这一复杂植物病害系统。文章系统综述了6个要素在松材线虫病发生发展中的作用,并基于此提出相应的防控策略:1)针对病原松材线虫,总结了松材线虫的形态特征、生活史及其在寄主松树体内的分布,提出取样与病原线虫鉴定的建议;2)针对寄主植物,综述寄主植物的种类、潜在寄主及感病症状,提出监测调查与取样策略;3)针对媒介昆虫,探讨媒介昆虫的种类、生活史及其取食和传播行为,提出未知媒介昆虫调查及媒介昆虫携带松材线虫检测的建议;4)针对环境因素,分析环境条件对病原松材线虫、媒介昆虫及松材线虫病流行的影响,并提出监测建议;5)针对微生物,综述松材线虫、媒介昆虫及寄主松树的相关微生物,并探讨其在病害系统中的作用,为病害防控提供新思路;6)针对人为因素,分析无意识传播、人为负向干预及正向干预的影响,提出规范管理的对策。针对这一复杂病害系统,应结合病害发生规律,依托科学防控技术与管理措施,实施精细化、系统化、精准化的防治策略,以期实现松材线虫病可防可控目标。

关键词: 松材线虫; 松材线虫病六面体; 寄主植物; 媒介昆虫; 环境条件; 微生物; 人为因素

中图分类号: S763.16 **文献标识码:** A **文章编号:** 2097-5279(2025)02-0013-16

Understanding pine wilt disease

CHEN Fengmao* LI Min

(Co-Innovation Center for the Sustainable Forestry in Southern China, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China)

Abstract: The occurrence and epidemic spread of pine wilt disease (PWD) are influenced by multiple factors, including the pathogen (*Bursaphelenchus xylophilus*), host plants, environmental conditions, human activities, vector insects, and associated microorganisms. These elements collectively constitute a complex plant disease system, referred to as the "PWD hexahedron." This review systematically summarizes the role of these six components in the development of PWD and proposes corresponding control strategies: 1) Pathogen (*B. xylophilus*): The morphological characteristics, life cycle, and distribution of *B. xylophilus* in host trees are reviewed, along with recommendations for sampling and nematode identification; 2) Host plants: The range of susceptible and potential host species, as well as symptoms of infection, are discussed, providing insights into monitoring and sampling strategies; 3) Vector insects: The diversity, life history, and feeding and transmission behaviors of vector insects are examined, with recommendations for the identification of unknown vectors and detection of *B. xylophilus* in insect carriers; 4) Environmental factors: The influence of environmental conditions on the pathogen, vector insects, and disease epidemiology is analyzed, offering guidance on surveillance strategies; 5) Microorganisms: The associated microorganisms of *B. xylophilus*, vector insects, and host pines are reviewed, highlighting their role in PWD progression and their potential application in disease management; 6) Human factors: The impact of inadvertent long-distance spread, negative interventions, and positive management efforts is explored, emphasizing the need for regulatory measures. Given the complexity of this plant disease system, an integrated approach based on scientific prevention and control technologies, along with precise and systematic management strategies, is essential to achieve effective control of PWD.

Keywords: *Bursaphelenchus xylophilus*; pine wilt disease hexahedron; host plants; vector insects; environmental factors; microorganisms; human activities

松材线虫病 (pine wilt disease, PWD) 又称松树萎蔫病, 是由松材线虫 *Bursaphelenchus xylophilus* (Steiner &

Buhrer)Nickle 引起的一种系统侵染性病害, 主要危害松属 *Pinus* 植物, 亦危害少数非松属针叶树, 如长白

收稿日期: 2025-02-23; 修回日期: 2025-03-20。

* 通信作者: 陈凤毛 (E-mail: cfengmao@126.com), 教授。

落叶松 *Larix olgensis* A. Henry(叶建仁等, 2022)。该病起源于北美, 使亚洲国家的大片松林遭到破坏后, 于1999年蔓延到欧洲, 引起了全世界的关注(Futai, 2013)。我国于1982年首次在南京中山陵黑松 *Pinus thunbergii* Parl.上发现该病(程瑚瑞等, 1983)。此后, 该病害在我国呈现快速扩张趋势(Hao et al., 2021)。针对严峻形势, 国家林业和草原局2021年7月印发了《全国松材线虫病疫情防控五年攻坚行动计划(2021—2025)》, 提出了疫情精准监测、疫源封锁管控、除治质量提升、健康森林保护行动四项行动内容(Chen et al., 2024)。这一专项行动对我国松材线虫病防控起到了积极的推动作用。到2025年, 我国松材线虫病疫情有望实现局部缓解, 但受多重复杂因素制约, 区域间防控形势仍十分严峻。这一现实凸显了对该病害进行系统性再认知的紧迫性。为此, 本文在分析松材线虫病影响因素的基础上, 提出松材线虫病是最为复杂的森林病害之一, 并就这些因素在松材线虫病发生发展中的作用进行了综述, 提出了基于病害认知的应对措施, 以期为我国松材线虫病的高效科学防控提供一些参考意见。

1 松材线虫病是所有植物病害中最为复杂的病害之一

1933年, 美国植物病理学家林克(Link)提出了著名的“病害三角”理论(disease triangle): 植物病害的

发生需要3个基本要素共同作用, 即感病的寄主植物、具有致病性的病原物以及有利于发病的环境条件。这3个要素构成三角形的3个边, 三角形的面积或高度代表病害的严重程度, 各要素的相互作用直接影响病害的发展与危害水平(许志刚, 2009); 也可以将3个组分(寄主、病原物、环境条件)置于三角形的3个顶角, 而不是沿着3个边来表示病害三角(图1a)(潘汝谦, 2014)。“病害三角”涉及的3个要素得不到满足时, 病害就不会发生。然而, 在农业生态系统中, 植物病害的发生与人类的活动密不可分。针对这一实际情况, 鲁宾逊(Robinson)于1976年提出“病害四面体学说”, 在原有三要素基础上增加了“人类干预”这一维度, 进一步强调了农业生态系统中人为活动对病害流行的影响(图1b)(许志刚, 2009)。然而松材线虫病的发生危害与流行, 除了与寄主、病原物(松材线虫)、环境条件、人为因素等要素有关外, 还与传病媒介昆虫、微生物(伴生细菌和树栖真菌)(封小慧等, 2022; 吕全等, 2022)密切相关, 这些要素共同构成“松材线虫病六面体”这一复杂植物病害系统(图1c)。因此, 松材线虫病是最为复杂的森林病害之一, 其防控工作涉及多个方面, 只要有一个环节的工作不细致、不到位, 就可能导致疫情一直存在。这也在一定程度上说明该病害自传入我国后, 发生态势一直呈现前进性流行(progressive epidemic)状态。

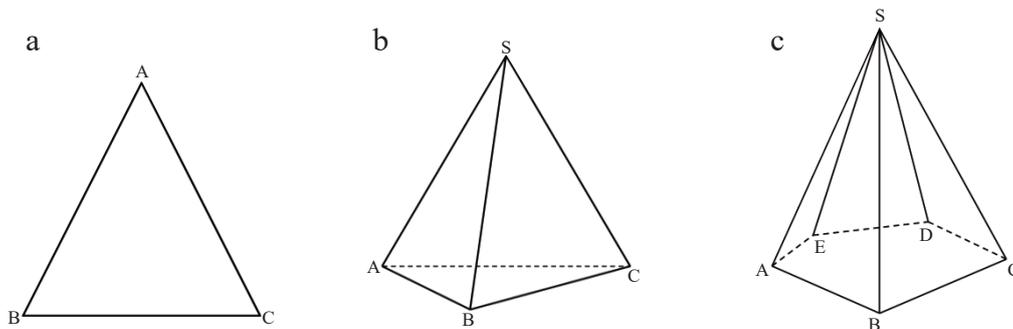


图1 植物病害系统示意图

Fig. 1 Schematic diagram of plant disease system

注: a. Link 病害三角; b. Robinson 病害四面体; c. 松材线虫病六面体; A. 寄主; B. 病原物; C. 环境条件; D. 媒介昆虫; E. 微生物; S. 人为因素。

Notes: a. Link disease triangle; b. Robinson disease tetrahedron; c. Pine wood nematode hexahedron; A. host; B. pathogens; C. environmental conditions; D. vector insects; E. microorganisms; S. human factors.

2 松材线虫

2.1 松材线虫形态特征

松材线虫雌雄虫都呈蠕虫状, 雄虫体长 590~1 300 μm , 雌虫体长 447~1 290 μm 。如图2所示, 雌虫加热杀死后, 向腹面弯曲呈宽“C”形, 头部缢缩明

显; 口针基部稍膨大; 中食道球大, 占体宽的 3/4; 食道腺长形, 覆于肠背面; 排泄孔位于食道腺与肠连接的水平处, 单卵巢, 前伸; 阴门开口于虫体后部, 约虫体的 3/4 处; 前阴唇向后延伸形成较大的阴门盖。尾部近圆筒形, 无尾尖突, 或少数尾端有小而短的尾尖突, 长度约 1 μm 。雄虫加热杀死弯曲呈“J”形, 尾

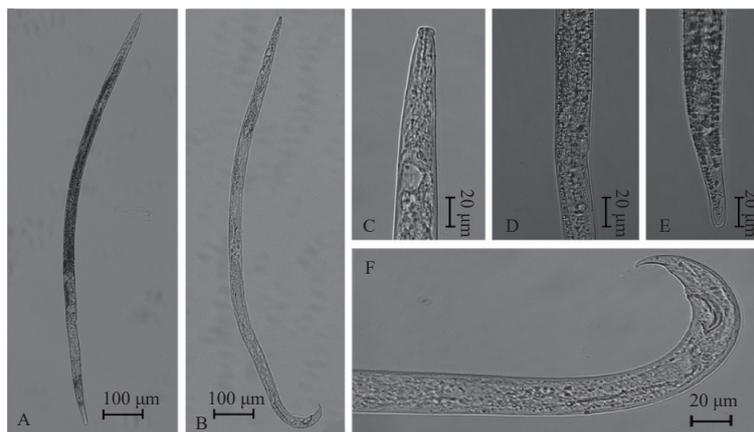


图2 松材线虫形态

Fig. 2 Morphology of *Bursaphelenchus xylophilus*

注: A. 雌成虫; B. 雄成虫; C. 成虫头部; D. 雌成虫阴门位置; E. 雌成虫尾部; F. 雄成虫尾部。

Notes: A. Female adults; B. Male adults; C. Adult head; D. The vulva of female adult; E. Tail of female adult; F. Tail of male adult.

部弯曲呈弓形, 尾端尖细, 侧面呈爪状; 尾末端有一卵圆形交合伞; 尾部有7个尾乳突, 其中1个肛前腹乳突、1对肛乳突、2对肛后乳突。交合刺弓形, 喙突明显, 末端膨大呈盘状。

2.2 松材线虫生活史

松材线虫生活史包括卵、幼虫(1~4龄, 1龄幼虫在卵内, 卵孵化即为2龄幼虫(J_2), 3龄、4龄幼虫分别为 J_3 、 J_4)、成虫3个阶段。在适宜条件下出现繁殖型周期, 不断重复卵、幼虫和成虫各虫态, 使种群数量不断扩大; 在干燥、食物短缺或因种群过度增长导致环境恶化等不利条件下转入扩散型周期(图3)(Futai, 2013), 繁殖期2龄幼虫(J_2)发育为扩散期3龄幼虫(J_{III})(Fukushige, 1991; Maehara and Futai, 2000)。 J_{III} 体壁角质层厚, 脂滴大量沉积, 可以在干燥条件下长期耐受饥饿。化蛹期的媒介昆虫释放出的刺激物有利于 J_{III} 蜕皮至扩散期4龄幼虫(J_{IV})。 J_{IV} 基底层较

厚, 且外皮层有较大的脂滴, 能够耐受干燥, 同时具有较强的移动性。 J_{IV} 没有口针、食道和食道腺(Kondo and Ishibashi, 1978)。

2.3 松材线虫在寄主松树体内时间动态及分布

5—7月份, 媒介昆虫松墨天牛 *Monochamus alternatus* Hope 羽化补充营养, 松材线虫从媒介昆虫取食的伤口进入松树的1~2 a生嫩枝。松材线虫成功从感病死亡松树转移、传播到健康松树上。随后, 松材线虫便开始在松树体内取食、繁殖, 最终导致感病松树死亡。在安徽省, 9—10月份枯死的黑松与马尾松体内松材线虫数量逐步增加, 到11月份达到最大值。第2年的1月份到3月份, 松材线虫数量急剧下降; 5月份天牛羽化前, 松材线虫数量进一步缓慢下降; 9月份, 枯死木内的天牛羽化结束时, 含有松材线虫活体数量极少(王洋等, 2013)。

Zhou等(2016)在野外使用拟松材线虫 *Bursaphelenchus mucronatus* 强致病力株系 Bm5 接种 12年生黑松后发现, 死亡黑松的针叶、枝、干及根部均分离到大量的拟松材线虫。在黑松刚枯萎时, 拟松材线虫主要分布在枝条(~400条/g)和枝干的上部(~300条/g); 枯萎1个月后, 拟松材线虫主要分布在枝干的上部(~500条/g)和枝干的中部(~650条/g); 而黑松枯萎2个月后, 松材线虫主要分布在枝干的中部(~600条/g)和枝干的下部(~900条/g)。此外, 黑松枯萎后根部的拟松材线虫数量一直在增加, 当黑松枯萎两个月后, 根部的拟松材线虫数量达到了~100条/g。拟松材线虫在死亡黑松不同部位的数量差异随着时间的变化有所变动, 总体上是从树的顶端向根部迁动。拟松材线虫与松材线虫有相同的媒介昆虫, 且强致病性的拟松材线虫 Bm5 与松材线虫的致病性几乎一致,

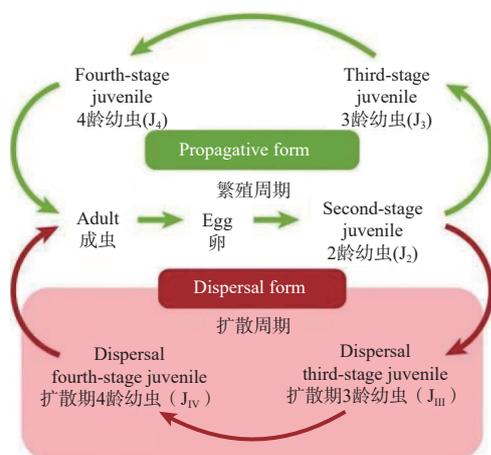


图3 松材线虫生活史

Fig. 3 Life history of *Bursaphelenchus xylophilus*

因此推测松材线虫在死亡松树内的数量变化与拟松材线虫有类似性。

2.4 认知应用——取样与病原线虫鉴定

松材线虫由枝条伤口入侵,沿树干向下迁移扩散。作为活体营养生物,其在寄主存活期间以薄壁细胞组织为食,而寄主死亡导致细胞内容物渗漏后,转而依赖腐生或弱寄生微生物维持生存。健康松树体内共生微生物(内生真菌、细菌)种类少且丰度低,而线虫侵染引发松树快速衰弱后,腐生或弱寄生微生物大量繁殖,成为线虫的替代食物。笔者推测松树在刚枯萎死亡时,体内松材线虫可能呈均匀分布状态。随着死亡时间延长,松材线虫向微生物富集的蛀孔、腐烂部位迁移,形成局部聚集分布。这种时空分布特征导致生产实践中在枯死木样品中可能出现分离不到松材线虫的情况。因此,取样部位应根据松树死亡时间动态调整:死亡前1~2个月优先在树干上部取样;完全死亡后1~2个月优先在树干下部取样;完全死亡超过2个月重点关注蛀孔周边部位。此外,在松树完全死亡后,建议多点取样、混合检测。

11月份及之后,枯死松树中松材线虫种群数量下降,但 J_{III} 的存活率高于其他繁殖阶段(Kondo and Ishibashi, 1978)。在松材线虫分离鉴定时,如果发现繁殖期幼虫(J_2 、 J_3 、 J_4)以及扩散期幼虫(J_{III} 、 J_{IV}),不能通过形态确定其种类,需将线虫培养一段时间或采用分子检测技术进行种类定性鉴定(Li et al., 2022)。

3 寄主植物

3.1 寄主植物种类

松材线虫可寄生108种针叶树,其中松属植物81种(包括变种、杂交种),雪松属 *Cedrus*、冷杉属 *Abies*、云杉属 *Picea*、落叶松属 *Larix* 和黄杉属 *Pseudotsuga* 等非松属针叶树27种。在自然条件下感病松属植物有45种、非松属植物13种,在人工接种条件下感病的松属植物36种、非松属植物14种(叶建仁, 2010)。随着时间的推移,寄主范围也在逐渐扩大。在我国自然感病且疫情较为严重的主要松树有黑松、赤松 *Pinus densiflora* Siebold & Zucc.、马尾松 *Pinus massoniana* Lamb.、红松 *Pinus koraiensis* Siebold & Zucc.、华山松 *Pinus armandi* Franch.、云南松 *Pinus yunnanensis* Franch.、黄山松 *Pinus hwangshanensis* W. Y. Hsia.、油松 *Pinus tabulaeformis* Carrière、思茅松 *Pinus kesiya* var. *langbianensis* (A. Chev.) Gaussen ex Bui 等。

3.2 潜在寄主植物

Li等(2020)用携带松材线虫的云杉花墨天牛

Monochamus saltuarius Gebler 接种华北落叶松 *Larix gmelinii* var. *principis-rupprechtii* (Mayr) Pilg.、长白落叶松 *Larix olgensis* A. Henry、红豆杉 *Taxus wallichiana* var. *chinensis* (Pilg.) Florin、云杉 *Picea asperata* Mast.、锐尖北美云杉 *Picea pungens* Engelm.、冷杉 *Abies fabri* (Mast.) Craib、杉松 *Abies holophylla* Maxim.、刺柏 *Juniperus formosana* Hayata、圆柏 *Sabina chinensis* Roxb. 和罗汉松 *Podocarpus macrophyllus* (Thunb.) Sweet 等10种针叶树枝条,发现云杉花墨天牛可以取食上述10种针叶树枝条,并将体内线虫传播进枝条内,首次发现红豆杉属 *Taxus*、刺柏属 *Juniperus*、圆柏属 *Sabina* 以及罗汉松属 *Podocarpus* 等植物存在潜在风险。由此可见,媒介昆虫的取食偏好是决定松材线虫寄主树种的关键因素。

3.3 寄主松树感病症状

松材线虫成功侵入寄主植物后,约需2个月完成从侵染枝条扩散蔓延到主干的过程。病程持续时间受寄主个体大小及地理位置(其中温度是主导因子)的双重调控。松材线虫一旦扩散到寄主主干位置,病程将快速发展。

在纬度较低、海拔较低的区域,感病寄主植物常常表现为当年枯死型。这种类型大体上可分为4个阶段:第一阶段,植株外观正常,但树脂分泌开始减少。第二阶段,树脂停止分泌,蒸腾作用减弱,树冠部分针叶失去光泽、变黄,此时一般能观察到天牛或其他甲虫侵害或产卵的痕迹。第三阶段,多数针叶变黄,植株开始萎蔫,此时可以发现甲虫的蛀屑。第四阶段,整个树冠部针叶由黄色变为褐色或红褐色,全株枯死,针叶当年不落(叶建仁, 2010)。寄主植物从感病到完全枯死约2.5个月。在高海拔(>700 m)地区,感病寄主植物枯死症状表现出以下3种情况:整株快速枯死型(从感病到枯死约3个月时间)、整株缓慢枯死型(从感病到枯死约5个月时间)、枝条枯死型(从感病到整株枯死约1 a 以上的时间)。高纬度地区的寄主植物感病情况与高海拔地区类似。

3.4 认知应用——监测普查与取样

松材线虫病防治技术方案(2024年版)要求,在日常监测工作中,重点监测松属植物,同时关注落叶松属、雪松属、云杉属等感染传播疫情风险低的松科植物。由于媒介昆虫取食偏好对松材线虫病的传播有较大影响,若携带松材线虫的媒介昆虫活动范围内没有明显取食倾向的寄主植物,潜在寄主植物如红豆杉属、刺柏属、圆柏属、罗汉松属,或是其他针叶树感染的风险将非常高。因此,除了重点针叶

树属植物的监测, 还应重视对几乎所有针叶树枯死情况的取样、检测, 尤其在未发生松材线虫病的区域。

取样时应重点关注以下特征: 1) 针叶颜色异常, 重点选取针叶呈黄色、黄褐色、红色或红褐色的寄主植物(图4A、4B)。若针叶颜色灰暗(图4C), 可排除取样。2) 树脂分泌状态, 在松材线虫病感染的第二个阶段, 树脂分泌就已经停止了, 若部分枝条枯死但仍有树脂分泌, 可排除取样。3) 枝条枯死特征, 在高海拔或高纬度区域, 若树冠出现整枝枯死(即使松针未下垂, 图4D), 需重点关注; 若仅树冠上部小枝枯死且松针保持挺立(图4E), 可排除取样。

4 媒介昆虫

4.1 媒介昆虫的种类

国内外已经报道与松材线虫病相关的昆虫很多, 如天牛科 Cerambycidae、吉丁科 Buprestidae、象甲科 Curculionidae、小蠹科 Scolytidae 和白蚁科 Termitidae (徐福元等, 1993)。并非所有能够携带松材线虫的昆虫都可以传播松材线虫, 只有那些生活史与松材线虫生活史相吻合的昆虫才有可能成为松材线虫的媒介昆虫。媒介昆虫的活动, 尤其是补充营养取食行为和产卵行为, 是松材线虫自然传播的基础途径 (Togashi and Shigesada, 2006)。在 45 种可以携带松材

线虫的昆虫中公认能够作为传播媒介的昆虫只有 13 种, 且全部属于天牛科墨天牛属 *Monochamus*。从这 13 种天牛的分布地区看, 分布在亚洲的有松墨天牛、云杉花墨天牛、巨墨天牛 *Monochamus grandis* Waterhouse 和云杉小墨天牛 *Monochamus sutor* (Linnaeus); 分布在欧洲的有云杉小墨天牛和加洛墨天牛 *Monochamus galloprovincialis* (Olivier); 其余 8 种均分布于北美洲 (张建军等, 2007)。在其分布地, 能够传播松材线虫的媒介昆虫往往是当地的优势种, 例如亚洲松材线虫的媒介昆虫主要是松墨天牛、北美洲主要为卡罗莱纳墨天牛 *Monochamus carolinensis* (Olivier) (Linit et al., 1983)、欧洲(葡萄牙)主要是加洛墨天牛 (Naves et al., 2001)。

Wang 等(2021)通过在安徽黄山、贵州仁怀、辽宁大连、山东青岛、陕西柞水、佛坪, 四川邻水等地松材线虫病疫区设置诱捕器进行调查, 共收集到 29 种天牛。经过分子检测鉴定, 共有 8 种天牛可携带松材线虫, 分别是桃红颈天牛 *Aromia bungii* Faldermann、小灰长角天牛 *Acanthocinus griseus* (Fabricius)、褐梗天牛 *Arhopalus rusticus* (Linnaeus)、松墨天牛、西藏墨天牛 *Monochamus nigromaculatus* Gressitt、云杉花墨天牛、樟拟色天牛 *Uraecha angusta* (Pascoe) 以及粗鞘双条杉天牛 *Semanotus sinoauster* Gressitt。首次检测到西藏墨



图4 野外寄主植物枯死状况

Fig. 4 Dead status of wild host plants

注: A. 针叶颜色鲜艳, 黄褐色; B. 针叶颜色鲜艳, 红褐色, 松针下垂; C. (整)枝条枯死; D. 针叶颜色灰色; E. 小枝枯死, 松针挺拔。

Notes: A. The needles are bright and yellow-brown; B. The needles are bright in color, reddish-brown, and the pine needles are drooping; C. (whole) Branches are dead; D. The needles are gray; E. The twigs are dead and the pine needles are tall and straight.

天牛、樟拟色天牛和粗鞘双条杉天牛可以携带松材线虫。在安徽黄山、四川邻水、贵州仁怀和陕西柞水、佛坪疫区,松墨天牛是最主要的天牛种类,诱捕到松墨天牛数量占总诱捕天牛数量的比例分别为85%、82%、73%和71%;在山东青岛和辽宁大连,诱捕到松墨天牛数量占总诱捕天牛数量的比例分别为25%和18%,而诱捕到褐梗天牛数量占比分别为72%和65%。在这两个区域,褐梗天牛分布数量最多。

一直以来,在我国广泛分布的松墨天牛被认为是最主要的松材线虫传播媒介。直到2017年辽宁丹东凤城发生松材线虫病后,才发现云杉花墨天牛是我国北方地区最主要的松材线虫媒介昆虫。

4.2 媒介昆虫生活史

媒介昆虫在云南省各地1a发生1代。幼虫5龄,以3~4龄幼虫在木质部越冬。成虫期3月下旬至7月上旬,卵期4月中旬至7月中旬,皮下幼虫期4月下旬至10月中旬,木质部幼虫期7月下旬至次年6月中旬。7月下旬至10月中旬皮下幼虫陆续蛀入木质部,3月上旬至6月下旬进入蛹期。松墨天牛在云南省各地的发育进程不尽相同,主要受气温因素的影响。从滇西南向滇东北方向,羽化时间依次推迟(徐会正等,2010)。

松墨天牛在江西省赣南和赣中地区存在2代分化现象,而在赣北地区仅发生1代,不存在世代分化现象。比较松墨天牛林间的发育历期发现,分化个体的卵—蛹历期在110.66~122.01d之间,未分化个体的卵—蛹历期在330.61~366.01d之间。赣南和赣中地区以2~5龄幼虫越冬,赣北地区则以4~5龄幼虫越冬。季节和纬度对松墨天牛的生活史具有一定的影响,其中产卵季节和地理纬度明显影响松墨天牛的世代分化比例,而对分化个体和未分化个体的发育历期影响不明显。越冬虫龄和占比也明显受地理纬度的影响(潘友粮等,2023)。

松墨天牛一生产卵量约为118~155粒。卵期5~7d,幼虫孵化后在树皮下取食韧皮部;幼虫共5龄,3龄后随着取食量增加向木质部钻蛀危害,并以老熟幼虫在蛀道内越冬;化蛹前会先以木屑构建蛹室,蛹期8~14d(柴希民等,1997;张永慧等,2006;陈瑞旭等,2017)。野外雌雄成虫寿命约为70d,一生多次交配,交尾无专一性(邓礼,2014;林仲佳等,2006;任骥,2014)。

在辽宁凤城,云杉花墨天牛幼虫有4个龄期,其中卵期4~8d;1龄幼虫虫期3~9d;2龄幼虫虫期11~23d;3龄幼虫虫期30~130d;4龄幼虫虫期44~180d;蛹期7~12d。4月中旬开始出现成虫,5月下旬成虫羽

化达到巅峰。成虫在补充营养1周后开始交配和产卵,成虫寿命28~76d(叶建仁,2010)。

4.3 媒介昆虫取食与传播松材线虫行为

松材线虫和媒介天牛共栖于病死松木中。受到来自媒介天牛释放的化学物质如CO₂、茴香等的诱引,松材线虫扩散型4龄幼虫能主动迁移到即将羽化飞出的天牛体表,通过媒介天牛腹部气门进入全身的气管(Futai, 2013; Zhao et al., 2013)。天牛羽化后,从羽化孔飞至健康松树上,取食幼嫩枝条皮部,在枝条上啃食的伤口为松材线虫侵入健康松树提供了通道。随后,松材线虫完成侵入、传播行为,媒介昆虫补充营养,10d后性发育成熟开始交配。雌成虫在枝条、树干部位产卵时也会通过产卵伤口将松材线虫传播给长势衰弱的松树。

松墨天牛取食能力与天牛的性别无显著关系,与环境温度以及天牛个体大小相关。在气温35℃时取食能力明显大于其他温度下的取食能力,且天牛体质量越大,取食能力越强。松墨天牛的产卵数与其体质量、树皮厚度以及树干直径相关,天牛体质量越大、树皮越薄、树干直径越大,产卵数量越多(王立超等,2023)。

松墨天牛羽化初期传播松材线虫的天牛比例较低,仅为16.7%。77.8%的松墨天牛集中在羽化后的7~12d开始传播松材线虫,88.8%的松墨天牛在羽化后的16~30d结束松材线虫传播。松墨天牛羽化初期传播线虫的数量较少,但1周后传播线虫数量迅速上升。在羽化后的12d和24d出现传播松材线虫的两次高峰;松墨天牛羽化1个月后维持较低水平继续传播松材线虫至结束。94.4%的松墨天牛未能将携带的松材线虫全部传播到松枝上,平均传播松材线虫数量为(490.7±611.6)条,传播比例为29.8%。1头松墨天牛成虫通过补充营养阶段的取食,平均可导致4.06株(1.0~12.9株)树龄为18a(14~23a)的马尾松因感染松材线虫病致死,说明松墨天牛具有较强传播松材线虫病的能力(展茂魁等,2014)。松墨天牛传播松材线虫的时长为(15.4±7.8)d。松墨天牛寿命为(37.8±5.6)d(王洋等,2019)。

云杉花墨天牛平均可携带松材线虫(7970±327)条,雌虫与雄虫携带松材线虫数量没有显著差异(叶建仁,2010)。

4.4 认知应用——未知媒介昆虫调研与媒介昆虫携带松材线虫检测

在很多情况下,林间优势松树因挥发物浓度高而引诱天牛取食,感染松材线虫20~25d后树势衰退,

会再次吸引天牛在枝条、枝干上产卵。此时,携带线虫的天牛通过产卵行为可实现松材线虫的二次传播。通常过分强调媒介天牛的取食行为传播松材线虫,却忽视其产卵行为导致的二次传播松材线虫的情况。人们固有地认为,假如一种天牛没有补充营养行为,就不可能成为传病媒介昆虫。这种思想是不科学的,不利于松材线虫病防控工作。假如携带松材线虫的媒介昆虫迁飞到非松材线虫寄生而衰弱的松树上产卵,必将导致产卵二次传播松材线虫的情况发生,从而使得少数衰弱木感染松材线虫。在研究和生产上,均应重视“产卵二次传播病害”这一现象。在这种思想的指导下,可能会发现松材线虫新的传播媒介。

Mamiya 和 Enda (1972)发现褐梗天牛可以携带松材线虫,并可能传播松材线虫 (Ridley et al., 2001); Linit 等 (1988)在北美和日本发现褐梗天牛可以携带扩散型松材线虫。Jurc 等 (2012)认为褐梗天牛是潜在的松材线虫媒介。高娜等 (2013)认为褐梗天牛极有可能携带并传播松材线虫。王洋 (2020)认为褐梗天牛携带松材线虫,并传播松材线虫。这些研究结果值得进一步系统研究。

媒介昆虫携带的松材线虫属于扩散期 4 龄幼虫 (J_{IV}), 因其口针退化而容易被误认为是腐生线虫。这一点在鉴定过程中要特别注意。

5 环境因素

环境条件(如温度、湿度)对松材线虫病的发生和流行也有重要作用,主要体现在对病原线虫、媒介昆虫及松材线虫发病的影响。

5.1 对病原线虫的影响

温度直接影响松材线虫的繁殖速度。当温度低于 10℃ 时松材线虫不能发育,在 28℃ 以上时生长发育受到抑制,在 33℃ 以上时不能繁殖。最适合于松材线虫生长繁殖的温度为 25℃ (叶建仁, 2010)。另外有学者认为,在 15℃~35℃ 范围内,温度越高,松材线虫繁殖量越多。我国北方虫株 FCBX 的繁殖数量在 30℃ 条件下稍低,在其他温度条件下繁殖量均高于南方虫株 AMA3;尤其在低温(15℃~20℃)条件下,FCBX 虫株的繁殖数量远高于 AMA3 虫株,表明我国北方松材线虫虫株比南方松材线虫虫株的繁殖能力更强。温度越低,差异越显著。此外,在低温条件下,北方松材线虫虫株比南方松材线虫虫株具有更强的活动能力 (盛若成等, 2019)。温度对松材线虫繁殖速度的研究结果不同,可能是由于研究人员不同、材料不同。

张建平 and 蔡新 (2007)认为,松材线虫在 -70℃ 不能存活,在 -20℃ 可存活约 8 d。在 10℃~35℃,松材线虫的生长繁殖速度随温度上升而加快,生长繁殖数量随温度提高而增加。松材线虫在 40℃ 可存活约 7 d,在 45℃ 可存活约 5 d,在 50℃ 以上不能存活。

松材线虫响应温度产生的形态差异研究表明,在最适温度 25℃,线虫卵及成虫体长最小,随着温度的升高或降低,线虫的卵、体长和 a 值(体长/最大体宽)均增大,在 15℃ 最大。通过对 15℃ 下松材线虫的持续驯化,得到了稳定遗传的线虫虫株。25℃ 培养的松材线虫转入 15℃ 培养后,线虫的体长显著增大,随着培养时间的延长线虫的体长减小,最后逐渐趋于稳定。松材线虫通过持续培养改变形态大小来适应新的环境 (卢园, 2015)。

对不同环境培养下松材线虫的性比(雌雄比)研究表明,松材线虫的性别分化受温度的影响,不同温度下松材线虫的性比呈现规律性的变化。在 25℃ 下线虫性比最大,随着温度的升高或降低,线虫性比减小 (卢园, 2015)。

低温对松材线虫的影响体现在形态、生理生化、生长繁殖以及基因调控转录等多个方面。松材线虫通过形态的改变适应环境温度的变化。对低温胁迫的响应过程与海藻糖、脂质等抗冻保护物质的代谢调控过程息息相关。细胞色素 *P450* 基因是调节松材线虫低温响应过程的关键基因之一 (卢园, 2015; 王博文, 2020)。

5.2 对媒介昆虫的影响

媒介昆虫在我国中部和东部的温带和亚热带地区 1 a 发生 1 代,而在华南的南亚热带地区 1 a 发生 2~3 代,以 2 代为主 (徐会正等, 2010)。松墨天牛成虫在恩施市发生期为 4 月下旬~10 月中旬;随着海拔的升高,成虫羽化高峰期逐渐推迟,海拔 400~600、600~800、800~1 000、1 000~1 200 m 天牛羽化高峰期分别在 6 月下旬、7 月上旬、7 月中旬、7 月下旬。尽管不同海拔高度均为 1 a 发生 1 代,分别以低龄幼虫和老熟幼虫在韧皮部和木质部的虫道内越冬,但在不同海拔高度条件下各虫态发生期不同。低海拔 (400 m) 处各虫态的发生期要比高海拔 (1 200 m) 处提前 30 d 左右 (黄长文等, 2020)。温度对松墨天牛个体生长发育有很大影响,导致松墨天牛在不同区域、不同海拔高度的世代产生差异。

脂代谢调控为松墨天牛应对低温的重要生存策略 (陈俊贤等, 2021)。低温环境中松墨天牛幼虫通过消耗脂肪维持基本代谢,幼虫脂肪体的脂肪酸分

解代谢水平提高。不饱和脂肪酸在松墨天牛的耐寒性中起关键作用。

松墨天牛耐高温。单次热浪短期内会对松墨天牛的生殖参数产生负面影响,但随着热浪胁迫解除,松墨天牛成虫的繁殖能力能在较短时间内恢复。通常在7 d后可恢复至正常水平,甚至促进其繁殖,对热浪胁迫表现出“毒物兴奋”响应,推测在气候变暖条件下,松墨天牛仍能在原分布区保持较高的种群密度(谭玉珊等, 2024)。此外,李慧(2021)还发现37.5℃周期重复性热胁迫对成虫的存活情况、取食量、产卵量与子代适合度等参数未产生显著影响。当胁迫温度提高至40℃和42.5℃时,雌雄成虫寿命缩短、取食量和产卵量降低、子代适合度下降。但仍有部分个体可延续种群,且成虫出现了热适应性及产卵策略的改变。松墨天牛成虫的耐热性较强,夏季常见的37.5℃高温天气不会对其种群动态产生影响。随着全球气候变暖加剧,40℃及以上的高温频率增加,仍有部分个体可成功存活及繁殖。热激蛋白基因参与松墨天牛的热胁迫响应。

5.3 对松材线虫病的影响

松材线虫病的发生与环境条件有着密切的关系,其中温度和土壤水分是调控松材线虫发育及病害传播的关键因子。在日本,松材线虫病普遍发生在年平均气温高于14℃的地区。在年平均气温10℃~12℃的地区,松材线虫能够侵入植物,但一般不造成危害。夏季高温和生长季干旱会显著加剧病害暴发,尤其是日均温 $\geq 25^{\circ}\text{C}$ 且持续55 d以上。基于此,将年均温10℃和14℃分别作为松材线虫存活临界值及病害流行阈值,并以 $\geq 25^{\circ}\text{C}$ 持续天数和起止日期确定病害出现时间及严重程度(宋玉双和臧秀强, 1989)。然而,松材线虫病在我国的蔓延,已突破了年均10℃的等温线,成功入侵我国东北部区域(Pan et al., 2020)。目前中国松材线虫病的分布也超出了基于不同气候条件(当前气候条件、寒冷气候条件、气候变暖和不同变暖模式)和各种方法、模型预测的潜在地理分布区域(Xu et al., 2023)。

松材线虫病的发生与气候条件密切相关。在重度发病年份,气候通常呈现高温、低湿特征;而轻度发病年份则多伴随降水量大、相对湿度较高(高瑞贺等, 2019; 张潮, 2020)。降水量和相对湿度的骤降及平均气温与日照时数的骤增,是加速病害暴发的重要诱因。松材线虫活跃期内,高温、少雨、低湿及多风天气(尤其是持续干燥条件)极易导致疫情大规模扩散(张潮, 2020)。研究表明,月平均气温、月平均

最高气温、月平均相对湿度及年降水量是影响疫情动态的核心气候因子(高瑞贺等, 2019)。

其他环境因子对松材线虫病的发生与分布也存在一定影响。地形因子、植被因子是影响松材线虫病空间异质性分布的主要因素。海拔、坡度、距最近道路距离、道路密度、距最近居民点距离、郁闭度和植被类型对松材线虫病的发生有重要影响。在森林病害管理中,应该考虑地形、植被类型等特征进行松材线虫病害的综合预警监测(刘强等, 2022)。松林景观类型百分比、平均斑块面积、自然连接度和聚合度与松材线虫病的发病率呈正相关;在景观尺度水平上,景观的破碎度大、多样性指数高、蔓延度指数小、斑块形状简单、受人类活动影响大的乡镇松材线虫病发病率高(柏龙等, 2015)。景观因子中,距疫源地距离、景观分离度与距人为活动区域距离对发病率影响最显著。其中景观分离度和距疫源地距离与发病率呈负相关,松林斑块连接度与发病率呈正相关(李好男等, 2024)。

5.4 认知应用——监测普查

因我国不同区域环境条件的不同,松材线虫病感病症状出现3种类型:当年枯死型(1 a枯死型)、越年枯死型(2 a枯死型)以及枝条枯死型(多年枯死型)。无论是低纬度与高纬度区域,还是低海拔与高海拔位置,主要影响因子都是温度与湿度。温度影响媒介昆虫个体的生长发育,导致媒介昆虫羽化早、传播松材线虫期早,同时温度影响松材线虫个体发育速度与群体繁殖率。高温区域,线虫繁殖代数多,在树体迁移速度快,从而发病早,感病寄主植物常常表现为1 a枯死型;低温区域,媒介昆虫羽化时间推迟。如8—9月份松材线虫侵入寄主枝条,随着外界环境温度逐渐降低,当年仅表现为感染枝条枯死。等到第2年的4—6月份温度升高,加速病害进程,感病寄主植物为2 a枯死型。同理,随着温度的进一步降低,感病寄主植物为多年枯死型。温度是影响松材线虫病发生与流行的重要因素。

湿度会延缓松材线虫病感病寄主的病程,使发病时间延长,但湿度无法改变感病寄主植物必然死亡这一结果。

松材线虫作为一种入侵生物,具备超强的繁殖能力和适应环境的能力,所引起的松材线虫病属于病原体主导病害。用年均温度来判断该病害的发生与否以及预测发生区域(潜在发生区域)显然已经不合适。在监测普查时,一是要关注监测区域的覆盖度,也就是不能仅仅凭经验或者依据某种预测模型

确定普查区域。一些地方在发现该病时,发生面积就超过千亩、万亩,显然是监测区域覆盖不到位,普查工作有待进一步改进。二是在高纬度、高海拔区域,应该重视越年枯死型、枝条枯死型这两种类型。由于发病时间长,最早感病枝条上的针叶完全有可能脱落(图5),不能主观认为松针脱落与松材线虫病无关。

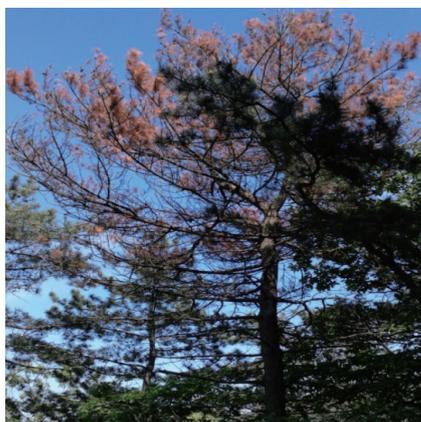


图5 松材线虫病越年枯死型(2a枯死型)

Fig. 5 Pine wilt disease caused trees to die in the second year (two-year dead type)

6 微生物

6.1 松材线虫携带微生物

松材线虫携带微生物主要包括体表微生物与体内微生物。

不同线虫携带细菌的种类存在差异。池树友(2003)从松材线虫虫体上分离到荧光假单胞菌 *Pseudomonas fluorescens* 和栖稻黄色单胞菌 *Flavimonas oryzi-habitans*, 其中荧光假单胞菌占菌落总数的80%,是松材线虫携带的主要细菌。松材线虫携带的细菌种类与其他线虫体表的细菌种类明显不同。

松材线虫携带的蜡样芽孢杆菌 *Bacillus cereus* HY-3菌株能产生苯乙酸,促进黑松体内合成大量的苯甲酸及共轭物,诱导寄主死亡(Kawazu et al., 1996a, 1996b)。在无菌松材线虫中加入荧光假单胞菌,极大地增强了线虫的繁殖能力。在相同的时间和培养条件下,其繁殖能力比无菌松材线虫的繁殖能力强。细菌与松材线虫之间是互利互惠关系,松材线虫对细菌的繁殖以及细菌对松材线虫的繁殖均具有显著促进作用(池树友, 2003)。

松材线虫体内微生物。袁为敏等(2011)通过电镜观察发现,体表无菌的松材线虫和拟松材线虫共分离到3株体内细菌。这3株细菌分别属于寡养单胞菌属 *Stenotrophomonas* 和爱文氏菌属 *Ewingella*。田

晓静(2012)采用变性梯度凝胶电泳(denatured gradient gel electrophoresis, DGGE)对松材线虫强毒、弱毒虫株和拟松材线虫体内细菌的种类多样性进行了研究,发现不同毒力虫株体内细菌种群多样性结构较相似,具有较高的稳定性。Wu等(2013)来自不同区域和寄主的松材线虫虫株体内分离到了若干细菌,其中嗜麦芽窄食单胞菌 *Stenotrophomonas maltophilia* (Hugh) Palleroni et Bradbury 的分离频率较高。曹锋(2016)采用16S rRNA基因文库和illumina Miseq技术测序对松材线虫内生细菌群落的宏基因组进行初步分析,文库显示优势菌群为黄单胞菌科 Xanthomonadaceae (22.41%)、鞘脂杆菌科 Sphingobacteriaceae (17.66%)、丛毛单胞菌科 Comamonadaceae (14.71%)、根瘤菌科 Rhizobiaceae (10.17%)。采用稀释平板法,从松材线虫体内分离出5株内生细菌。

松材线虫体内伴生细菌能帮助线虫适应松树体内的防御反应,提高寄生能力。嗜麦芽窄食单胞杆菌 NSPm Bx03 可以提高松材线虫的致病力和入侵性,提升染病马尾松枯萎速率(Ge et al., 2021),但胞外代谢产物对松材线虫产卵量具有一定抑制作用。该菌对松材线虫在寄生和非寄生条件下繁殖的影响不同,对松材线虫的致病力有一定增强作用(何龙喜等, 2016)。嗜麦芽窄食单胞菌与松材线虫共生过程中可以通过调控线虫寄生、免疫和致病等相关基因的表达增强线虫的致病性和繁殖能力(Xue et al., 2020)。然而,曹锋等(2016)发现,从松材线虫体内分离出的5株内生细菌在体外均显示较强的杀线虫活性,其中克雷伯氏菌属 sct5 的杀虫活性最大,作用4d的松材线虫死亡率达到100%。

6.2 媒介昆虫携带微生物

媒介昆虫携带微生物的报道主要集中在肠道微生物方面。无论是野生还是室内饲养条件下,松墨天牛肠道菌群的优势门主要为变形菌门 Proteobacteria (Hu et al., 2017) 和厚壁菌门 Firmicutes (Hu et al., 2017; 陈宏健等, 2021)。在属水平上,我国松墨天牛成虫肠道中占据主要地位的是肠杆菌属 *Enterobacter*。在国外的研究中,克吕沃尔菌属 *Kluyvovella* 是主要的室外成虫肠道菌群;沙雷氏菌属 *Serratia*、肠杆菌属、无色杆菌属 *Achromobacter* 和红球菌属 *Rhodococcus* 是主要室内种群的肠道菌群(Kim et al., 2017)。松墨天牛幼虫不同龄期,肠道内主要细菌属不同。1龄和5龄幼虫肠道内细菌以欧文氏菌属 *Erwinia* 为主,2龄幼虫以克雷伯氏菌属 *Klebsiella*、乳球菌属 *Lactococcus* 和伯克霍尔德氏菌属 *Burkholderia* 为主,3龄和

4龄幼虫以肠杆菌属为主(Ge et al., 2021)。肠杆菌属是松墨天牛幼虫肠道中最丰富的属,而沙雷氏菌属在天牛蛹肠道中占主导地位(Chen et al., 2020)。在松墨天牛的肠道中,菌落最丰富的是后肠。在松墨天牛幼虫的5个龄期中,肠道微生物在门的水平上是相似的,但前2个龄期的细菌种多样性显著高于后面的龄期。这与松墨天牛的生活环境有关,前期生活在具韧皮部与木质部的交接层,后期生活在营养物质单一的木质部(时增增等, 2022)。

松墨天牛体内的微生物帮助松墨天牛降解难以消化的食物,与松墨天牛相互作用调控天牛生长发育(盘碧琼等, 2020)。松墨天牛肠道微生物可以帮助天牛进行糖类和氨基酸的代谢,媒介昆虫共生微生物能帮助天牛克服木质纤维素、抵御病原菌等(金明霞等, 2019)。

6.3 松树内生、内栖微生物

松树内生菌与内栖菌的概念和范围不同。内生菌与宿主植物之间往往是共生关系,对宿主危害性不大,是长期进化形成的稳定共同体;而内栖菌除了宿主在活体状态下的内生菌外,还包括在宿主生长衰弱时、甚至死亡期间进入树体的寄生、腐生微生物。

不同健康状态松树内栖真菌差异较大。健康马尾松树干内可分离到的真菌有木霉属 *Trichoderma*、青霉属 *Penicillium*、交链孢属 *Alternaria*、镰刀菌属 *Fusarium* 和拟盘多毛孢属 *Pestalotiopsis*; 濒死马尾松树干内除分离到上述5个属的真菌外,还有毛霉属 *Mucor*、长喙壳属 *Ceratocystis*、丝核菌属 *Rhizoctonia*、小核菌属 *Sclerotium*、轮枝孢属 *Verticillium*、半帚孢属 *Leptographium*、葡萄孢属 *Botrytis*、粉孢属 *Oidium*、曲霉属 *Aspergillus*、壳囊孢属 *Cytospora* 和核茎点属 *Sclerophoma*; 死亡马尾松树干内分离到8个属的真菌,分别是长喙壳属、木霉属、青霉属、曲霉属、葡萄孢属、轮枝孢属、半帚孢属和镰刀菌属。安徽省各地健康马尾松树干内优势真菌均为镰刀菌与木霉;濒死马尾松树干内真菌种类明显增加,除镰刀菌和木霉外出现了长喙壳菌;病死马尾松树干内优势真菌为镰刀菌、木霉、长喙壳菌(鲁国华和叶建仁, 2011)。赵桂华等(2006)从松材线虫疫木中分离出小型大单孢 *Haplosporella minor* Sacc.、长喙壳 *Ceratocystis* spp.、柳生球壳孢 *Sphaeropsis salicicola* Pass.、环带头孢 *Acremonium zonatum* (Sawada) W. Gams 和木生长喙壳 *Ophiostoma lignicola* G.H.Zhao 等树栖真菌。王慧利等(2004)从不同疫区以及不同松树种类的病木中,分离到泛菌属 *Pantoea*、假单胞菌属 *Pseudomonas* 和消化链球菌属

Peptostreptococcus 3 大类真菌。松树从健康到亚健康直至死亡状态,内栖真菌种类的变化,一是反映真菌对松树生长状态的响应,二是可能为松材线虫感染过程提供阶段性养料。尽管松树在健康状态下不需要真菌为松材线虫提供食料,但真菌可能会促进松材线虫的生长发育。在松树亚健康以及枯死状态,真菌促进松材线虫的生长发育并辅助其被媒介昆虫携带。

松树内栖微生物促进松材线虫繁殖。一些松树内栖真菌如灰葡萄孢 *Botrytis cinerea* Persoon、长喙壳、盘多毛孢 *Pestalotia* sp.、大茎点霉 *Macrophoma* sp. 等是松材线虫在松树枯萎后的主要食物(Vicente et al., 2021)。在中国本地特有真菌 *Sporothrix* sp.1 存在的情况下,线虫能产生更多的雌性后代并且发育加快。*Sporothrix* sp.1 中活性物质双丙酮醇刺激松材线虫产卵和雌成虫体长增加,进而有效地促进松材线虫种群数量增长(Zhao et al., 2013)。松材线虫病死木中优势真菌的种类决定天牛从病木中羽化时所携带线虫的数量(Zhao et al., 2013; Maehara et al., 1996; Maehara et al., 2002; 吕全等, 2015)。Zhao 等(2003)从感病松树中分离的24株微生物中大多数被鉴定为假单胞菌,其中有17株可以产生植物毒素,对寄生松树具有致病作用。

松树内生菌可能具有杀死线虫的作用。李亮亮等(2017)从松树茎部筛选出3株细菌对松材线虫有较高的杀线活性,使用3种菌滤液处理线虫48h后,线虫死亡率均达到100%,其中菌株 LYMC-3 的培养滤液还可使线虫虫体出现消解,并鉴定菌株 LYMC-3、NJSZ-13 分别为短小芽孢杆菌 *Bacillus pumilus* Meyer and Gottheil 1901 和蜡样芽孢杆菌。同一林区、不同胸径健康马尾松体内的菌群图谱无显著性差异。随着松材线虫感染时间的增加,不同胸径马尾松体内菌种类和丰度均呈整体增加趋势,其中内生菌 *Mucilaginibacter* sp. M68C4A 和 *Uncultured bacterium-clone* OTU2265 随松材线虫感染时间增加呈正相关性,内生菌 *U. bacteriumclone* MA13809b03 和 *Klebsiella* sp. Arv-22-2.8 随松材线虫感染时间增加呈负相关性(李阳, 2018)。这些内生菌是否能杀死松材线虫,值得进一步研究。

6.4 认知应用——病原确立与防控主导思想

无菌松材线虫及带菌松材线虫接种均能使赤松和湿地松 *Pinus elliotii* Engelm. 无菌苗发生萎蔫,无菌化处理并未使松材线虫丧失致病性,而松材线虫体表细菌单独接种未能使无菌苗发病。无菌松材线虫

在发病植株体内大量繁殖,病株体内的线虫被回收后依然保持无菌状态(Zhu et al., 2012)。不同地区、不同寄主上致病力相同的虫株所携带的细菌种类和数量可能是不同的;致病力不同的虫株可能带有相似的细菌菌株(叶建仁等, 2012)。此外,南京林业大学松树寄生线虫基因资源库保存了数百个松材线虫株系,致病力最强的AMA3虫株经过室内转培养近30 a,其致病力一直没有降低。数百株松材线虫虫株中,仅有1株云南虫株YW3的致病力较弱,其他虫株的致病力几乎无差异。尽管一些松材线虫体表、体内携带的微生物对松树有致害作用,但松材线虫是松树枯萎病的唯一病原(叶建仁等, 2012)。松材线虫克服了寄主植物细胞壁等物理防御以及活性氧、萜烯类物质等化学防御,同时通过功能因子干扰寄主防御,最后导致寄主枯萎死亡。松材线虫伴生微生物以及松树内栖微生物作为病害系统中的重要组成部分,在病害发生过程中也发挥了重要作用(理永霞等, 2022)。

松材线虫病是由松材线虫引发的一类典型病原主导型病害,其病害流行程度取决于松材线虫能否侵入并定殖于新区域,而非寄主松树的生长状态或抗性水平。松树一旦感染,无论长势强弱均会死亡;且同一林分中,长势旺盛的健康松树往往优先被媒介昆虫传播线虫,导致快速枯死(叶建仁, 2019)。针对病原主导型病害,防控重点应围绕病原管理三环节展开:阻断传入、抑制增殖和防止侵染(李传道, 1995)。

7 人为因素

人类活动因子是影响松材线虫病空间异质性分布的主要因素之一(刘强等, 2022)。从景观干扰上分析显示,人类活动强度与松材线虫病发病率呈正相关;在景观尺度水平上,受人类活动影响大的乡镇松材线虫病发病率高(柏龙等, 2015)。人为因素是我国松材线虫病的发生与大面积流行的主要因素之一。

7.1 无意识的远距离传播

截至2021年,松材线虫病疫情在我国华东地区发生最为严重、扩散速度最快,其次是中南地区。这与华东和中南地区的经济物流发达、人为活动频繁因素有关。仅2018年全国新增县级疫区就达283个,且新发疫情多与农村电网改造和电信基站、高铁、高速公路、水利设施建设等工程使用带疫松木包装材料密切相关(董瀛谦等, 2022)。由于媒介昆虫飞行距离有限,自然传播一般传播范围都在几公里内。

在我国松材线虫病发生的前20 a,松材线虫病的远距离扩散蔓延主要是人为传播携带有线虫和媒介昆虫的疫木及其制品而引起的。在人为传播载体中,约38%是直接调运染病松木所致,42%是用未加除害处理的疫木作包装板随货物流通传播,20%是使用未加除害处理的疫木作电缆盘、光缆盘,在实施电网改造或架设通讯设备时长距离传播。如安徽省马鞍山林场松材线虫病的传入是由于邻近一家工厂曾从南京松材线虫病疫区调入未经处理的疫木制作包装箱,从疫区购买病死松树、树枝作燃料,堆积在露天场地,在4月前未经除害处理(潘宏阳, 2007)。疫木及其制品,特别是包装材料的无序流动是造成疫情远距离跳跃式传播的最重要原因;经济越发达,人流物流越大,造成人为传播的机会也越大(潘宏阳, 2000)。

7.2 人为负向干预

2006年前因缺乏先进的检测鉴定技术导致松材线虫病的疫情识别滞后,而即便后期有了先进的检测鉴定技术方法,仍因检疫执法松懈、监测网络覆盖率不足及专业队伍能力薄弱等系统缺陷,难以及时检疫发现人为传播事件并阻断疫情扩散。典型案例如2017年,北方某省出现上千公顷油松林感染松材线虫病(叶建仁, 2019)。显然,病害在该地发生至少3a的时间。未拦截的本地扩散与潜在远程传播极大增加了治理难度,其根源在于对疫情发生可能性的主观误判与监测响应滞后。

松材线虫病防控实践中仍存在显著的主观管理疏漏,如部分疫区因除治标准执行松懈、未能系统掌握标准化防治技术、组织协调机制缺失,导致病死木清理不彻底,客观上加剧疫情扩散(潘宏阳, 2000)。我国一些村庄周边山场连年高发疫情(集中于9—10月媒介昆虫活跃期),其根源在于有大量流失的疫木存在。尽管缺乏精准统计数据,但疫木流失引发的“村庄—山林”传播链已成为区域性防控盲区。此类主观认知不足与监管缺位叠加,构成了疫情反复的重要人为驱动因素。

7.3 人为正向干预

我国自1982年在南京首次发现松材线虫病后,始终高度重视松材线虫病疫情防控工作,采取积极的防控对策,通过出台重要文件、实施重大工程、组织召开全国性会议、实行目标管理等措施,推进疫情防控工作持续深入开展(董瀛谦等, 2022)。2021年,国家林业和草原局印发了《全国松材线虫病疫情防控五年攻坚行动计划(2021—2025)》(江雪峰等, 2023),规范管理松材线虫病防控工作。此外,国家和地方

政府出台了一系列相关法律、法规、规范性文件,制定了一批国家标准、地方标准和行业标准,同时适时调整了防治方针。

在科研助力方面,早在松材线虫病在我国发现的第2年,国家就已将松材线虫病防控内容列入“六五”重点攻关项目。一直以来,国家和地方政府不断投入资金开展松材线虫病科研攻关研究。2021年和2022年,国家林业和草原局、科技部又分别批准立项了多个重大专项揭榜挂帅项目。通过研究,对松材线虫病在我国发生发展规律认识不断深入,在病害致病机制、流行规律、防治技术等方面取得了许多重要成果,在病害防治实践上取得了许多显著成绩(叶建仁, 2019)。

通过全面治理,先后撤销170多个疫区,疫区内也有大量松科植物因得到较好的保护而存活下来。松材线虫病的发生面积仅占全国松林面积的2.86%,总体上属于局部地区发生危害。松材线虫病疫情防控工作取得较大成效,有效减缓了疫情扩散蔓延速度,减少了灾害损失,保护了森林资源和造林绿化成果(董瀛谦等, 2022)。

7.4 认知应用——规范管理

在松材线虫病防控工作中,各地仍存在一些突出问题。1)疫木清理环节缺乏精准化管理机制,作业流程中存在管控疏漏,导致病原体二次传播。2)受经济利益驱动或地形条件限制,疫木清理不彻底现象频发,形成疫情反复隐患。3)因除治经费的有限性与技术措施应用的矛盾。如在疫情发生区与预防区(非疫情区)的媒介昆虫防治措施的选用问题,应该根据除治经费选择防治策略。尽管在松材线虫病综合系统中,媒介昆虫是十分重要的环节,降低林分中媒介昆虫密度是重要的防控措施之一。但对于疫情发生区(除重要生态功能区外),往往限制性因素是经济因素。在除治经费不足的情况下,除治措施尽可能采取隔绝、降低、根除病原物有关的措施。在经济条件允许的情况下,可同时兼顾对媒介昆虫的防治。而对于预防区(非疫情区),则可以集中经费优先采用预防病原侵入和降低媒介昆虫的密度等措施。由于媒介昆虫羽化时间不整齐且羽化历期长,给化学防治媒介昆虫增加了难度。以至于在生产上常常会发现年年防媒介昆虫,年年枯死松树不见减少的情况。钱没有少花,效果却不明显。这种很难对疫情发生有明显效果的措施,在一些地方重复、大量使用,导致年年除治年年有疫情(除不尽)。4)技术革新与管理理念亟待升级。部分老疫区因长期防

控效果不佳,已出现管理疲态,亟需通过技术创新和管理机制优化突破防控瓶颈。

松材线虫病在我国发生43 a,松材线虫的毒力依然很强,没有减弱的迹象。对待松材线虫病疫情的问题,不能仅仅依靠行政措施,还必须结合病害的发生发展规律,依靠科学的防控技术与手段,采取细致的、系统的、精准的管理方法。随着科技的发展以及精准化防控管理工作的推进,一定能够实现松材线虫病可防可控的目标。

参 考 文 献

- 柏龙,田呈明,洪承昊,等. 2015. 湖北宜昌松林景观格局对松材线虫流行及扩散的影响[J]. 生态学报, 35(24): 8107-8116.
- Bai L, Tian C M, Hong C H, et al. 2015. The relationship between pine forest landscape patterns and pine wilt disease in Yichang, Hubei Province[J]. Acta Ecologica Sinica, 35(24): 8107-8116. (in Chinese)
- 曹锋,杨玲,龚姝榕,等. 2016. 松材线虫内生细菌与病原细菌的互作关系分析[J]. 北京林业大学学报, 38(9): 25-33.
- Cao F, Yang L, Gong S R, et al. 2016. Relationships between pathogenic bacterium and the endophytic bacteria isolated from *Bursaphelenchus xylophilus*[J]. Journal of Beijing Forestry University, 38(9): 25-33. (in Chinese)
- 柴希民,何志华,李春才,等. 1997. 松墨天牛成虫产卵特性研究[J]. 北京林业大学学报, 19(2): 69-73.
- Chai X M, He Z H, Li C C, et al. 1997. Study on oviposition characteristics of adults of *Monochamus alternatus*[J]. Journal of Beijing Forestry University, 19(2): 69-73. (in Chinese)
- 陈宏健,周杨,夏小洪,等. 2021. 松墨天牛成虫室内外种群肠道细菌的多样性及功能分析[J]. 微生物学报, 61(3): 683-694.
- Chen H J, Zhou Y, Xia X H, et al. 2021. Diversity and function of intestinal bacteria in adult *Monochamus alternatus* Hope (Coleoptera: Cerambycidae) fed indoors and outdoors[J]. Acta Microbiologica Sinica, 61(3): 683-694. (in Chinese)
- 陈俊贤,周娇,魏洪义,等. 2021. 冷驯化对松墨天牛幼虫脂代谢的影响[J]. 昆虫学报, 64(12): 1433-1443.
- Chen J X, Zhou J, Wei H Y, et al. 2021. Effects of cold acclimation on lipid metabolism in *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae) larvae[J]. Acta Entomologica Sinica, 64(12): 1433-1443. (in Chinese)
- 陈瑞旭,王露洁,林涛,等. 2017. 松墨天牛的人工饲养技术研究[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 41(1): 199-202.
- Chen R X, Wang L J, Lin T, et al. 2017. Rearing techniques of *Monochamus alternatus* hope(Coleoptera: Cerambycidae) on artificial diets[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 41(1): 199-202. (in Chinese)
- 程瑚瑞,林茂松,黎伟强,等. 1983. 南京黑松上发生的萎蔫线虫病[J]. 森林病虫害通讯, 2(4): 1-5.
- Cheng H R, Lin M S, Li W Q, et al. 1983. Wilt nematode disease on *Pinus thunbergii* in Nanjing[J]. Forest Pest and Disease, 2(4): 1-5. (in Chinese)
- 池树友. 2003. 松材线虫携带细菌与松材线虫的关系及其致病作用研

- 究[D]. 南京: 南京林业大学.
- Chi S Y. 2003. Studies on the pathogenicity of the bacteria carried by pine wood nematode and the relationship between the bacteria and the nematode[D]. Nanjing: Nanjing Forestry University. (in Chinese)
- 邓礼. 2014. 松褐天牛生物学特性及其诱杀技术研究[D]. 南昌: 江西农业大学.
- Deng L. 2014. Study on Biological Characteristics and Trapping and Killing Techniques of *Monochamus alternatus*[D]. Nanchang: Jiangxi Agricultural University. (in Chinese)
- 董瀛谦, 阎合, 潘佳亮, 等. 2022. 我国松材线虫病防控对策[J]. 中国森林病虫, 41(4): 1-8.
- Dong Y Q, Yan H, Pan J L, et al. 2022. Prevention and control measures of pine wilt disease in China[J]. Forest Pest and Disease, 41(4): 1-8. (in Chinese)
- 封小慧, 张宾, 孙江华. 2022. 伴生微生物与松材线虫-媒介天牛互作关系的研究进展[J]. 中国森林病虫, 41(3): 30-37.
- Feng X H, Zhang B, Sun J H. 2022. Research progress on the interaction between associated microbes and pine wood nematode-vector beetle complex[J]. Forest Pest and Disease, 41(3): 30-37. (in Chinese)
- 高娜, 姚洪锡, 姜雪峰, 等. 2013. 松材线虫染病黑松上松褐天牛与褐梗天牛生态位的研究[J]. 中国森林病虫, 32(5): 4-7.
- Gao N, Yao H X, Jiang X F, et al. 2013. Niche of *Monochamus alternatus* and *Arhopalus rusticus* in *Pinus thunbergii* infected with *Bursaphelenchus xylophilus*[J]. Forest Pest and Disease, 32(5): 4-7. (in Chinese)
- 高端贺, 冀卫荣, 李宏, 等. 2019. 松材线虫病疫情指数与气候因素之间的关系[J]. 山西农业大学学报(自然科学版), 39(5): 32-40.
- Gao R H, Ji W R, Li H, et al. 2019. The relationship between pine wilt disease occurrence and climatic variation[J]. Journal of Shanxi Agricultural University (Natural Science Edition), 39(5): 32-40. (in Chinese)
- 何龙喜, 薛旗, 吴小芹. 2016. 松材线虫体内细菌对宿主繁殖和致病力的影响[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 40(3): 47-51.
- He L X, Xue Q, Wu X Q. 2016. Effects of endobacteria on reproduction and virulence of *Bursaphelenchus xylophilus*[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 40(3): 47-51. (in Chinese)
- 江雪峰, 李敏, 张林平, 等. 2023. 松材线虫病防控策略与措施[J]. 生物灾害科学, 46(2): 136-140.
- Jiang X F, Li M, Zhang L P, et al. 2023. Strategies and measures for the prevention and control of pine wilt disease[J]. Biological Disaster Science, 46(2): 136-140. (in Chinese)
- 金明霞, 刘晓华, 严员英, 等. 2019. 天牛肠道内容物研究进展[J]. 中国植保导刊, 39(12): 23-27, 36.
- Jin M X, Liu X H, Yan Y Y, et al. 2019. Advances in research on gut content of longhorned beetles[J]. China Plant Protection, 39(12): 23-27, 36. (in Chinese)
- 李传道. 1995. 森林病害流行与治理[M]. 北京: 中国林业出版社.
- 李好男, 俞琳锋, 詹钟易, 等. 2024. 林分和景观水平因子对松材线虫病发生的影响: 以山东威海地区松林为例[J]. 环境昆虫学报, 46(3): 616-624.
- Li H N, Yu L F, Zhan Z Y, et al. 2024. Effects of stand and landscape level factors on the occurrence of pine wilt disease—a case study of pine forest in Weihai, Shandong Province[J]. Journal of Environmental Entomology, 46(3): 616-624. (in Chinese)
- 李慧. 2021. 热激蛋白在松墨天牛响应高温胁迫中的功能研究[D]. 南京: 南京林业大学.
- Li H. 2021. Study on the Function of Heat Shock Protein in Response to High Temperature Stress of *Monochamus alternatus*[D]. Nanjing: Nanjing Forestry University. (in Chinese)
- 李亮亮, 谈家金, 陈凤毛. 2017. 两株松材线虫拮抗细菌的筛选和鉴定[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 41(4): 37-41.
- Li L L, Tan J J, Chen F M. 2017. The screening and identification of two bacterial strains with nematocidal activity against *Bursaphelenchus xylophilus*[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 41(4): 37-41. (in Chinese)
- 李阳. 2018. 松树体内菌群对松材线虫侵染响应及 *Burkholderia pyrrocinia* JK-SH007 杀虫基因工程菌构建[D]. 南京: 南京林业大学.
- Li Y. 2018. Response of pine endophytic bacteria flora to *Bursaphelenchus xylophilus* infection and Construction of insecticidal gene engineering bacteria with JK-SH007[D]. Nanjing: Nanjing Forestry University. (in Chinese)
- 理永霞, 王璇, 刘振凯, 等. 2022. 松材线虫致病机理研究进展[J]. 中国森林病虫, 41(3): 11-20.
- Li Y X, Wang X, Liu Z K, et al. 2022. Research advance of pathogenic mechanism of pine wood nematode[J]. Forest Pest and Disease, 41(3): 11-20. (in Chinese)
- 林仲桂, 朱巽, 黎家文. 2006. 松墨天牛成虫咬筑刻槽习性及对寄主的危害[J]. 中国森林病虫, 25(1): 11-13.
- Lin Z G, Zhu X, Li J W. 2006. *Monochamus alternatus* adults' habits of biting nidi and its damage on host[J]. Forest Pest and Disease, 25(1): 11-13. (in Chinese)
- 刘强, 吴志伟, 林世滔, 等. 2022. 松材线虫病发生点格局及影响因素[J]. 应用生态学报, 33(9): 2530-2538.
- Liu Q, Wu Z W, Lin S T, et al. 2022. Spatial point pattern analysis of pine wilt disease occurrence and its influence factors[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 33(9): 2530-2538. (in Chinese)
- 卢园. 2015. 温度对松材线虫发育特征的影响[D]. 泰安: 山东农业大学.
- Lu Y. 2015. Influence of temperature on the development of *Bursaphelenchus xylophilus*. Taian: Shandong Agricultural University. (in Chinese)
- 鲁国华, 叶建仁. 2011. 安徽省马尾松树干内真菌种类研究[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 35(1): 132-134.
- Lu G H, Ye J R. 2011. Study on the fungi species in stem of *Pinus massoniana* in Anhui province[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 35(1): 132-134. (in Chinese)
- 吕全, 刘慧敏, 曾凡勇, 等. 2015. 树栖真菌对扩散型松材线虫生活史的影响[J]. 植物病理学报, 45(2): 121-129.
- Lyu Q, Liu H M, Zeng F Y, et al. 2015. Effect of tree-inhabitant fungi on the life cycle of the dispersal forms of *Bursaphelenchus xylophilus* (Nematoda: Aphelenchoididae) carried by *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae) in vitro[J]. Acta Phytopathologica Sinica, 45(2): 121-129. (in Chinese)
- 吕全, 张苏芳, 林若竹, 等. 2022. 中国主要林业入侵生物的发生现状及其研究趋势[J]. 植物保护, 48(4): 21-38.
- Lyu Q, Zhang S F, Lin R Z, et al. 2022. Occurrence status of main forestry invasive species in China and their research trends[J]. Plant Protection, 48(4): 21-38. (in Chinese)

- 潘宏阳. 2000. 当前我国松材线虫病的治理对策[J]. 森林病虫通讯, 19(6): 44-47.
- Pan H Y. 2000. Control countermeasures of pine wood nematode disease in China at present[J]. Forest Pest and Disease, 19(6): 44-47. (in Chinese)
- 潘宏阳. 2007. 松材线虫病在中国的流行与病原群体变异研究[D]. 南京: 南京林业大学.
- Pan H Y. Analysis of genetic variation and prevalence of *Bursaphelenchus xylophilus* in China[D]. Nanjing: Nanjing Forestry University. (in Chinese)
- 潘汝谦. 2014. 浅谈几个植物病理学基本概念的定义[C]//中国植物病理学会. 中国植物病理学会 2014 年学术年会论文集. 广州: 华南农业大学资源环境学院植物病理学系: 694-698.
- 潘友粮, 罗致迪, 李红征, 等. 2023. 江西境内松墨天牛生活史特征的季节和纬度变化[J]. 昆虫学报, 66(4): 522-530.
- Pan Y L, Luo Z D, Li H Z, et al. 2023. Seasonal and latitudinal variations of life history traits in *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae) in Jiangxi Province, SouthEast China[J]. Acta Entomologica Sinica, 66(4): 522-530. (in Chinese)
- 盘碧琼, 苏冉冉, 郑霞林, 等. 2020. 天牛肠道细菌多样性及其降解纤维素研究进展[C]//2020 年度华中昆虫学术研讨会论文集: 107-115.
- 黄长文, 彭琼, 卢宗荣, 等. 2020. 不同海拔高度松墨天牛生物学特性研究[J]. 湖北林业科技, 49(4): 45-48.
- Huang C W, Peng Q, Lu Z R, et al. 2020. Study on the biological characteristics of *Monochamus alternatus* at different altitudes[J]. Hubei Forestry Science and Technology, 49(4): 45-48. (in Chinese)
- 任骥. 2014. 松褐天牛室内饲养、幼虫龄期及成虫产卵特性的研究[D]. 泰安: 山东农业大学.
- Ren J. 2014. Study on the indoor artificial breeding, the larvae instar determination and the ovipositing characters of *Monochamus Alternatus*[D]. Tai'an: Shandong Agricultural University. (in Chinese)
- 盛若成, 李敏, 陈军, 等. 2019. 两株我国南北松材线虫虫株形态指标与致病力比较[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 43(6): 18-24.
- Sheng R C, Li M, Chen J, et al. 2019. Comparison of morphological index and pathogenicity of two isolates of *Bursaphelenchus xylophilus* in southern and northern in China[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 43(6): 18-24. (in Chinese)
- 时增增, 吴岩镇, 林志艺. 2022. 松墨天牛肠道微生物研究进展[J]. 四川农业科技(11): 46-48.
- Shi Z Z, Wu Y Z, Lin Z Y. 2022. Research progress on intestinal microorganisms of *Monochamus alternatus*[J]. Sichuan Agricultural Science and Technology, (11): 46-48. (in Chinese)
- 宋玉双, 臧秀强. 1989. 松材线虫在我国的适生性分析及检疫对策初探[J]. 森林病虫通讯, 8(4): 38-41.
- Song Y S, Zang X Q. 1989. Preliminary study on adaptability analysis and quarantine countermeasures of *Bursaphelenchus xylophilus* in China[J]. Forest Pest and Disease, 8(4): 38-41. (in Chinese)
- 谭玉珊, 李慧, 杨华磊, 等. 2024. 热浪胁迫对松墨天牛繁殖特性的影响[J]. 昆虫学报, 67(7): 954-963.
- Tan Y S, Li H, Yang H L, et al. 2024. Effects of heat wave stress on the reproductive properties of *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae)[J]. Acta Entomologica Sinica, 67(7): 954-963. (in Chinese)
- 田晓静. 2012. 松材线虫和拟松材线虫体内细菌与宿主关系研究[D]. 南京: 南京林业大学.
- 王博文. 2020. 松材线虫低温响应分子机理研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学.
- Wang B W. 2020. Molecular mechanism of low temperature response of pine wood nematode[D]. Harbin: Northeast Forestry University. (in Chinese)
- 王慧利, 韩素芬, 赵博光. 2004. 松材线虫携带细菌在疫区和寄主中的分布及致病性研究[J]. 北京林业大学学报, 26(4): 48-53.
- Wang H L, Han S F, Zhao B G. 2004. Distribution and pathogenicity of bacteria carried by pine wood nematode in epidemic regions and hosts[J]. Journal of Beijing Forestry University, 26(4): 48-53. (in Chinese)
- 王立超, 陈凤毛, 董晓燕, 等. 2023. 松墨天牛取食和产卵特性研究[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 47(2): 219-224.
- Wang L C, Chen F M, Dong X Y, et al. 2023. A study on feeding and oviposition characteristics of *Monochamus alternatus*[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 47(2): 219-224. (in Chinese)
- 王洋, 陈军, 陈凤毛, 等. 2019. 松墨天牛取食期间传播松材线虫的特性[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 43(6): 1-10.
- Wang Y, Chen J, Chen F M, et al. 2019. Transmission of *Bursaphelenchus xylophilus* (Nematoda: Aphelenchoididae) through feeding activity of *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae)[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 43(6): 1-10. (in Chinese)
- 王洋, 周成龙, 陈凤毛, 等. 2013. 松材线虫在寄主体内的时间动态与空间变化[C]//江苏省植物病理学会. 江苏省植物病理学会第十二次会员代表大会暨学术研讨会论文集摘要集. 南京: 南京林业大学: 5-6.
- 王洋. 2020. 松材线虫媒介天牛及松材线虫脱离媒介天牛机制研究[D]. 南京: 南京林业大学.
- 徐福元, 杨宝君, 葛明宏. 1993. 松材线虫病媒介昆虫的调查[J]. 森林病虫通讯, 12(2): 20-21.
- Xu F Y, Yang B J, Ge M H. 1993. Investigation on vector insects of pine wood nematode disease[J]. Forest Pest and Disease, 12(2): 20-21. (in Chinese)
- 徐正会, 段艳, 郭萧, 等. 2010. 云南省不同地区松墨天牛生活史比较研究[J]. 西南林学院学报, 30(4): 53-58, 64.
- Xu Z H, Duan Y, Guo X, et al. 2010. Comparison of life history of *Monochamus alternatus* in different places of Yunnan Province[J]. Journal of Southwest Forestry University, 30(4): 53-58, 64. (in Chinese)
- 许志刚. 2009. 普通植物病理学[M]. 4 版. 北京: 高等教育出版社.
- Xu Z G. 2009. General Plant Pathology[M]. 4th ed. Beijing: Higher Education Press. (in Chinese)
- 叶建仁, 黄麟. 2012. 松材线虫病病原学研究的几个问题[J]. 中国森林病虫, 31(5): 13-21, 44.
- Ye J R, Huang L. 2012. Some aspects of the pathogen of the pine wilt disease[J]. Forest Pest and Disease, 31(5): 13-21, 44. (in Chinese)
- 叶建仁, 吴小芹. 2022. 松材线虫病研究进展[J]. 中国森林病虫, 41(3): 1-10.
- Ye J R, Wu X Q. 2022. Research progress of pine wilt disease[J]. Forest Pest

- and Disease, 41(3): 1–10. (in Chinese)
- 叶建仁. 2019. 松材线虫病在中国的流行现状、防治技术与对策分析[J]. 林业科学, 55(9): 1–10.
- Ye J R. 2019. Epidemic status of pine wilt disease in China and its prevention and control techniques and counter measures[J]. Scientia Silvae Sinicae, 55(9): 1–10. (in Chinese)
- 叶建仁. 2010. 松材线虫病诊断与防治技术[M]. 北京: 中国林业出版社.
- Ye J R. 2010. Diagnosis and Control Techniques of Pine Wood Nematode Disease[M]. Beijing: China Forestry Publishing House. (in Chinese)
- 袁为敏, 吴小芹, 叶建仁, 等. 2011. 松材线虫和拟松材线虫体内细菌的透射电镜观察及分离鉴定[J]. 微生物学报, 51(8): 1071–1077.
- Yuan W M, Wu X Q, Ye J R, et al. 2011. Observation by transmission electron microscope and identification of endophytic bacteria isolated from *Bursaphelenchus xylophilus* and *B. mucronatus*[J]. Acta Microbiologica Sinica, 51(8): 1071–1077. (in Chinese)
- 展茂魁, 杨忠岐, 王小艺, 等. 2014. 松褐天牛成虫松材线虫病的传播能力[J]. 林业科学, 50(7): 74–81.
- Zhan M K, Yang Z Q, Wang X Y, et al. 2014. Capacity of transmitting *Bursaphelenchus xylophilus* by the vector *Monochamus alternatus* adults[J]. Scientia Silvae Sinicae, 50(7): 74–81. (in Chinese)
- 张潮. 2020. 我国松材线虫病的扩散趋势及气候对疫情的影响研究[D]. 北京: 北京林业大学.
- Zhang C. 2020. Study on the Spread Trend of *Bursaphelenchus xylophilus* in China and the Influence of Climate on the Epidemic Situation[D]. Beijing: Beijing Forestry University. (in Chinese)
- 张建军, 张润志, 陈京元. 2007. 松材线虫媒介昆虫种类及其扩散能力[J]. 浙江林学院学报, 24(3): 350–356.
- Zhang J J, Zhang R Z, Chen J Y. 2007. Species and their dispersal ability of *Monochamus* as vectors to transmit *Bursaphelenchus xylophilus*[J]. Journal of Zhejiang Forestry College, 24(3): 350–356. (in Chinese)
- 张建平, 蔡新. 2007. 温度对松材线虫的生物效应[J]. 四川林业科技, 28(5): 69–72.
- Zhang J P, Cai X. 2007. The biological effect of the temperature on *Bursaphelenchus xylophilus*[J]. Journal of Sichuan Forestry Science and Technology, 28(5): 69–72. (in Chinese)
- 张永慧, 郝德君, 王焱, 等. 2006. 松墨天牛成虫交配与产卵行为的观察[J]. 昆虫知识, 43(1): 47–49, 142.
- Zhang Y H, Hao D J, Wang Y, et al. 2006. The mating and ovipositing behavior of *Monochamus alternatus*[J]. Chinese Bulletin of Entomology, 43(1): 47–49, 142. (in Chinese)
- 赵桂华, 陈啸寅, 吴玉柱, 等. 2006. 松材线虫病木中真菌的研究[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 30(2): 79–81.
- Zhao G H, Chen X Y, Wu Y Z, et al. 2006. Study on the fungi from the diseased pine wood nematode[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 30(2): 79–81. (in Chinese)
- Chen F M, Li M. 2024. Comprehensive strategies for the prevention and control of pine wilt disease in China: A review and future directions[J]. Journal of Forestry Research, 36(1): 9.
- Chen H J, Hao D J, Wei Z Q, et al. 2020. Bacterial communities associated with the pine wilt disease insect vector *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae) during the larvae and pupae stages[J]. Insects, 11(6): 376.
- Fukushige H. 1991. Propagation of *Bursaphelenchus xylophilus* (Nematoda: Aphelenchoididae) on fungi growing in pine-shoot segments[J]. Applied Entomology and Zoology, 26(3): 371–376.
- Futai K. 2013. Pine wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*[J]. Annual Review of Phytopathology, 51: 61–83.
- Ge S X, Shi F M, Pei J H, et al. 2021. Gut bacteria associated with *Monochamus saltuarius* (Coleoptera: Cerambycidae) and their possible roles in host plant adaptations[J]. Frontiers in Microbiology, 12: 687211.
- Hao Z Q, Huang J X, Zhou Y T, et al. 2021. Spatiotemporal pattern of pine wilt disease in the Yangtze River Basin[J]. Forests, 12(6): 731.
- Hu X, Li M, Raffa K F, et al. 2017. Bacterial communities associated with the pine wilt disease vector *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae) during different larval instars[J]. Journal of Insect Science, 17(6): 115.
- Jurc M, Bojovic S, Mercedes Fernández, et al. 2012. The attraction of cerambycids and other xylophagous beetles, potential vectors of *Bursaphelenchus xylophilus*, to semio-chemicals in Slovenia[J]. Phytoparasitica, 40(4): 337–349.
- Kawazu K, Zhang H, Kanzaki H. 1996a. Accumulation of benzoic acid in suspension cultured cells of *Pinus thunbergii* parl. in response to phenylacetic acid administration[J]. Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry, 60(9): 1410–1412.
- Kawazu K, Zhang H, Yamashita H, et al. 1996b. Relationship between the pathogenicity of the pine wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*, and phenylacetic acid production[J]. Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry, 60(9): 1413–1415.
- Kim J M, Choi M Y, Kim J W, et al. 2017. Effects of diet type, developmental stage, and gut compartment in the gut bacterial communities of two Cerambycidae species (Coleoptera)[J]. Journal of Microbiology, 55(1): 21–30.
- Kondo E, Ishibashi N. 1978. Ultrastructural differences between the propagative and dispersal forms in pine wood nematode, *Bursaphelenchus lignicolus*, with reference to the survival[J]. Applied Entomology and Zoology, 13(1): 1–11.
- Li M, Li H, Ding X L, et al. 2022. The detection of pine wilt disease: A literature review[J]. International Journal of Molecular Sciences, 23(18): 10797.
- Li M, Li H, Sheng R C, et al. 2020. The first record of *Monochamus saltuarius* (Coleoptera: Cerambycidae) as vector of *Bursaphelenchus xylophilus* and its new potential hosts in China[J]. Insects, 11(9): 636.
- Linit M J. 1988. Nematode-vector relationships in the pine wilt disease system[J]. Journal of Nematology, 20(2): 227–235.
- Linit M J, Kondo E, Smith M T. 1983. Insects associated with the pinewood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus* (Nematoda: Aphelenchoididae), in Missouri[J]. Environmental Entomology, 12(2): 467–470.
- Maehara N, Futai K. 1996. Factors affecting both the numbers of the pinewood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus* (Nematoda: Aphelenchoididae), carried by the Japanese pine sawyer, *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae), and the nematode's life history[J]. Applied Entomology and Zoology, 31(3): 443–452.
- Maehara N, Futai K. 2002. Factors affecting the number of *Bursaphelenchus xylophilus* (Nematoda: Aphelenchoididae) carried by several species of

- beetles[J]. *Nematology*, 4(5): 653–658.
- Maehara N, Futai K. 2000. Population changes of the pinewood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus* (Nematoda: Aphelenchoididae), on fungi growing in pine-branch segments[J]. *Applied Entomology and Zoology*, 35(3): 413–417.
- Mamiya Y, Enda N. 1972. Transmission of *Bursaphelenchus lignicolus* (Nematoda: Aphelenchoididae) by *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae)[J]. *Nematologica*, 18(2): 159–162.
- Naves P, Mota M, Pires J, et al. 2001. *Bursaphelenchus xylophilus* (Nematoda:Aphelenchoididae) associated with *Monochamus galloprovincialis* (Coleoptera;Cerambycidae) in Portugal[J]. *Nematology*, 3(1): 89–91.
- Pan L, Cui R, Li Y X, et al. 2020. Investigation of pinewood nematodes in *Pinus tabuliformis* carr. under low-temperature conditions in Fushun, China[J]. *Forests*, 11(9): 993.
- Ridley G, Bain J, Dick M. 2001. Exotic nematode found in pine trees in Melbourne, Victoria[J]. *New Zealand Journal of Forestry*, 46: 41–42.
- Togashi K, Shigesada N. 2006. Spread of the pinewood nematode vectored by the Japanese pine sawyer: Modeling and analytical approaches[J]. *Population Ecology*, 48(4): 271–283.
- Vicente C S L, Soares M, Faria J M S, et al. 2021. Insights into the role of fungi in pine wilt disease[J]. *Journal of Fungi*, 7(9): 780.
- Wang Y, Chen F M, Wang L C, et al. 2021. Investigation of beetle species that carry the pine wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus* (Steiner and Buhner) Nickle, in China[J]. *Journal of Forestry Research*, 32(4): 1745–1751.
- Wu X Q, Yuan W M, Tian X J, et al. 2013. Specific and functional diversity of endophytic bacteria from pine wood nematode *Bursaphelenchus xylophilus* with different virulence[J]. *International Journal of Biological Sciences*, 9(1): 34–44.
- Xu Q W, Zhang X J, Li J X, et al. 2023. Pine wilt disease in northeast and northwest China: A comprehensive risk review[J]. *Forests*, 14(2): 174.
- Xue Q, Wu X Q, Wu F, et al. 2020. Transcriptome analysis of *Bursaphelenchus xylophilus* uncovers the impact of *Stenotrophomonas maltophilia* on nematode and pine wilt disease[J]. *Forests*, 11(9): 908.
- Zhao B G, Wang H L, Han S F, et al. 2003. Distribution and pathogenicity of bacteria species carried by *Bursaphelenchus xylophilus* in China[J]. *Nematology*, 5(6): 899–906.
- Zhao L L, Zhang S, Wei W, et al. 2013. Chemical signals synchronize the life cycles of a plant-parasitic nematode and its vector beetle[J]. *Current Biology*, 23(20): 2038–2043.
- Zhou L F, Chen F M, Wang J C, et al. 2016. Virulence of *Bursaphelenchus mucronatus* to pine seedlings and trees under field conditions[J]. *Forest Pathology*, 46(6): 643–651.
- Zhu L H, Ye J R, Negi S, et al. 2012. Pathogenicity of aseptic *Bursaphelenchus xylophilus*[J]. *PLoS One*, 7(5): e38095.