

陈辉 袁锋 编著

秦岭华山松小蠹生态系统 与综合治理



中国林业出版社

前 言

秦岭作为我国内陆森林生物量积累最大的天然林区之一，不仅拥有极其丰富的物种、遗传和生态多样性，而且是我国水源涵养和调节西北干旱性季风气候的重要林区和屏障，秦岭森林生态系统的持续发展是西北乃至长江黄河中下游农林业生产和生态系统稳定性的基础。然而自 1948 年以来，秦岭林区速生、优质针叶树种——华山松 *Pinus armandi* 持续遭受以华山松大小蠹 *Dendroctonus armandi* 为主的近 20 余种小蠹虫的毁灭性危害，使秦岭林区 30 年以上健康华山松大量死亡，直接威胁秦岭森林生态系统的多样性、稳定性和可持续发展。

尽管我国是认识小蠹类昆虫最早的国家，但对小蠹虫入侵繁衍动态、发生规律、小蠹虫与森林生态系统和寄主树木的关系等领域的研究则相对滞后，尤其是秦岭华山松小蠹虫在选择、入侵和定居过程中与寄主华山松和共生真菌间的相互协调性，以及不同小蠹虫空间和时序动态的研究几乎为空白。为此，作者在国家自然科学基金资助下，经过 4 年多的艰苦努力，从健康华山松——华山松小蠹——真菌三者协同作用的机制入手，应用生物化学、细胞化学、酶化学和电镜等技术，首次系统地研究了秦岭华山松小蠹生态系统的时间和空间动态、华山松小蠹携带真菌的种类和贮菌器结构、华山松小蠹与真菌间营养和生存的依赖性以及共生机制，并初步揭示了健康华山松被害致死的机制，这对秦岭华山松小蠹的综合治理具有十分重要的意义。本书所涉及的广度和深度，在国内尚属首次。本书是从事昆虫学、森林昆虫学、生物学等有关教学、科研工作的大中专院校师生、林业科研和管理人员重要的参考书。

本书的出版不但凝集了作者大量的辛勤劳动，而且得到了许多师长、同窗、同事的协助和支持。西北农林科技大学周尧教授、袁锋教授不仅对研究工作给予了悉心的指导，而且对该书的出版给予了关怀和支持；研究工作始终得到了西北农林科技大学唐明博士、蒋选利先生、叶宏谋先生等众多同仁，以及秦岭林区各林业局同行的大力协助，在此谨向各位表示最诚挚的感谢和致意。本书的完成如能对我国小蠹类森林害虫的研究和综合治理起到某种促进作用，将是作者最大的快慰。

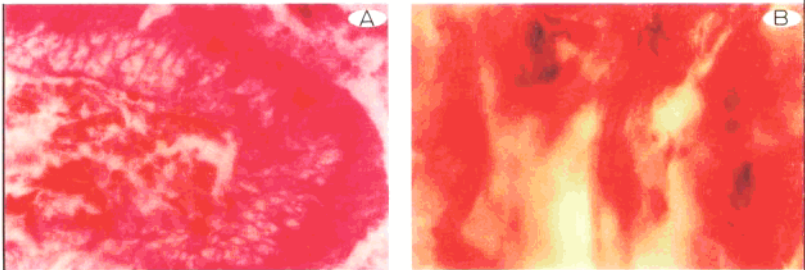
由于时间仓促，加之作者水平有限，本书的错漏和不足之处在所难免，敬请读者指正。

作者

2000年7月

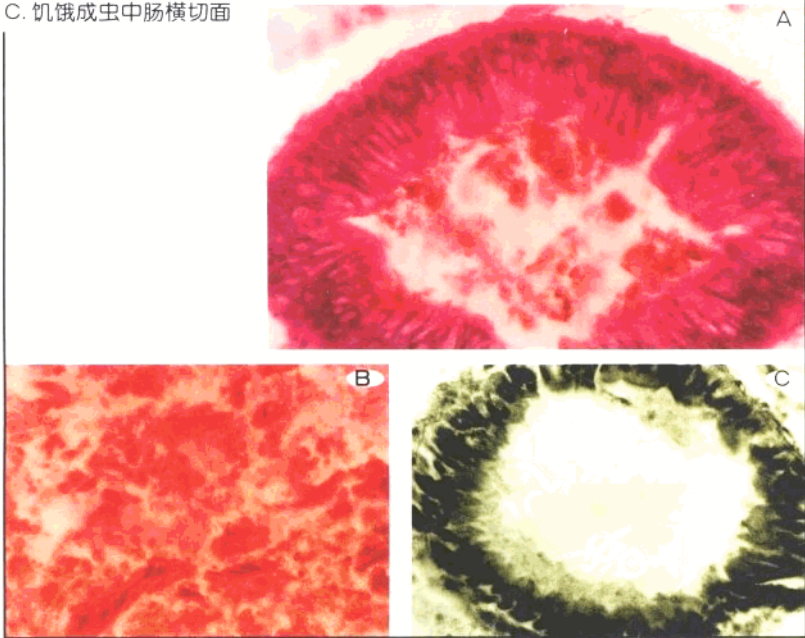
图版 I 华山松大小蠹幼虫消化
道内真菌染色

- A. 中肠横切面
- B. 中肠内真菌菌丝



图版II 华山松大小蠹成虫消化
道内真菌染色

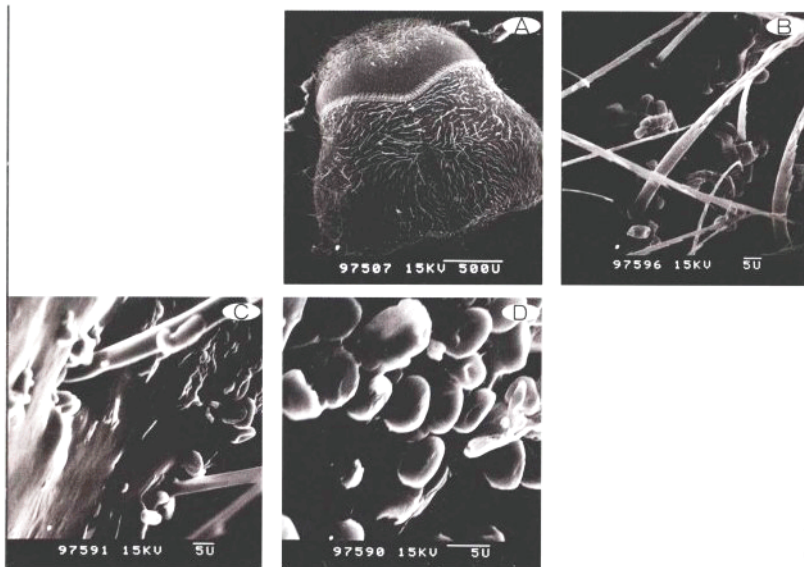
- A. 中肠横切面
- B. 中肠内真菌孢子和菌丝
- C. 饥饿成虫中肠横切面



图版III 华山松大小蠹成虫贮菌器

A. 华山松大小蠹成虫前胸

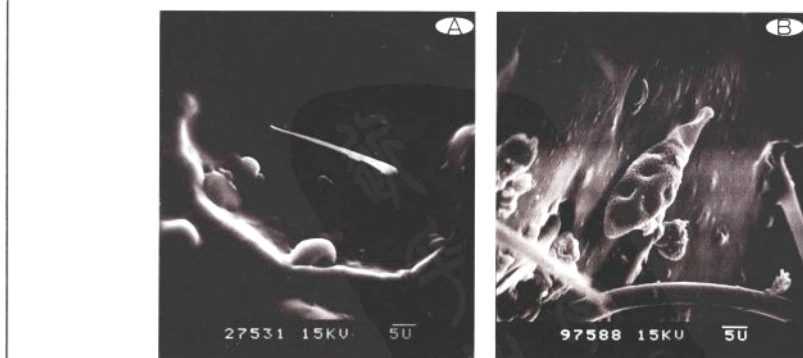
B、C、D. 华山松大小蠹前胸背板贮菌器



图版IV 华山松大小蠹贮菌器携带真菌孢子类型

A. *Leptographium terebrantis* 和 *Ophiostoma minus* 真菌孢子

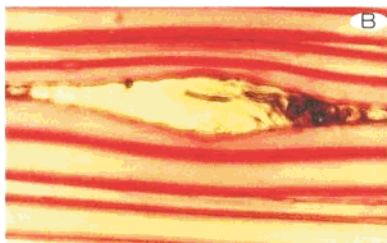
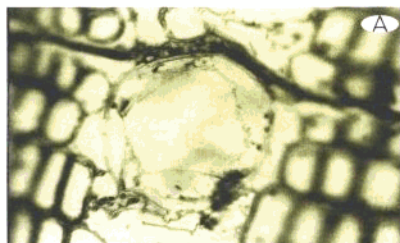
B. *Alternaria humicola* 真菌孢子



图版 V 真菌对华山松木质部边
材组织结构的影响 (一)

A. 新侵木轴向树脂道

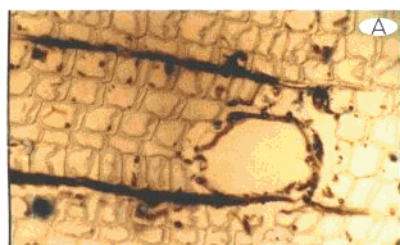
B. 新侵木横向树脂道



图版 VI 真菌对华山松木质部边
材组织结构的影响 (二)

A. 枯萎木轴向树脂道

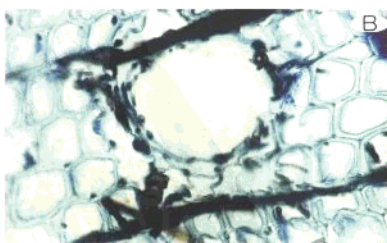
B. 枯萎木横向树脂道

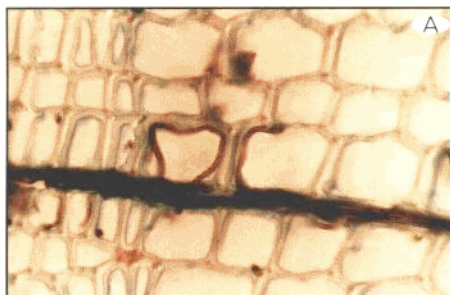


图版 VII 真菌对华山松木质部边
材组织结构的影响 (三)

A. 枯立木轴向树脂道

B. 枯立木横向树脂道



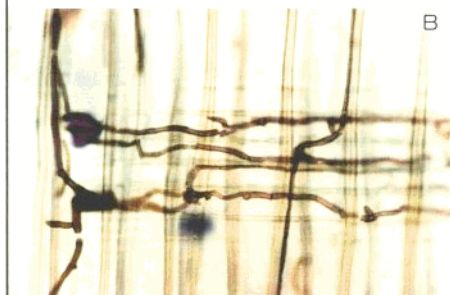


A

图版VIII 华山松木质部内真菌菌丝的发育

A. 管胞细胞内和细胞间真菌菌丝发育

B. 交叉场内真菌菌丝发育

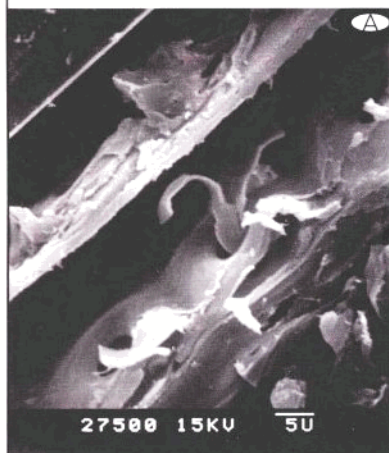


B

图版IX 华山松木质部边材组织内真菌的扫描电镜观察

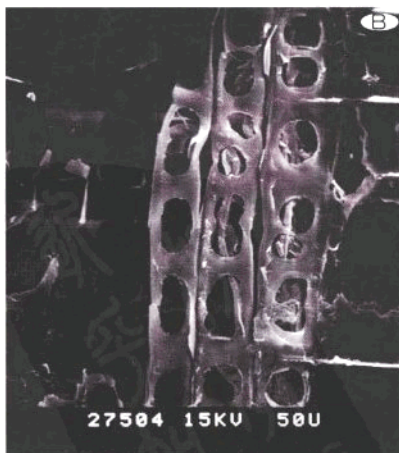
A. 管胞纹孔内真菌菌丝

B. 交叉场薄壁细胞内真菌菌丝



A

27500 15KV 5U



B

27504 15KV 50U

目 录

前言

概论	(1)
1. 小蠹种类与分布	(1)
2. 小蠹虫的发生与危害	(2)
3. 小蠹虫与真菌的关系和寄主树木被害致死的机制	(5)
1 秦岭华山松小蠹生态系统构成及特点	(7)
1.1 秦岭林区自然环境与华山松分布	(7)
1.1.1 秦岭自然环境与植被	(7)
1.1.2 秦岭华山松分布	(9)
1.2 秦岭华山松小蠹主要种类	(10)
1.3 秦岭华山松小蠹生态系统及生态位	(28)
1.3.1 秦岭华山松立木小蠹的种群分布	(29)
1.3.2 秦岭华山松主要小蠹虫的生态位与种间竞争	(31)
1.4 小蠹虫对森林生态系统的影响	(34)
2 森林生态系统内昆虫与真菌的互惠共生	(36)
2.1 森林生态系统中与真菌互惠共生的森林昆虫	(37)
2.2 森林生态系统中与森林昆虫互惠共生的主要真菌类群	(39)
2.3 森林昆虫与真菌共生的类型	(40)
2.3.1 森林昆虫与真菌的内共生	(40)
2.3.2 森林昆虫与真菌的外共生	(41)
3 小蠹虫相关真菌及小蠹虫生存策略	(44)
3.1 小蠹虫相关真菌的种类	(44)

3.2	小蠹虫与真菌的关系和小蠹虫生存策略	(44)
3.2.1	小蠹虫与真菌的关系	(44)
3.2.2	小蠹虫生存策略与真菌的关系	(51)
3.3	小蠹虫和共生真菌对森林生态系统的适应性变化	(54)
4	小蠹虫与真菌的内在关系	(56)
4.1	小蠹虫携带真菌的种类	(56)
4.2	小蠹虫携带真菌的结构	(58)
4.3	华山松大小蠹带菌种类与携带真菌的机制	(60)
4.3.1	华山松大小蠹体内外真菌种类及带菌部位	(60)
4.3.2	华山松大小蠹带菌种类与华山松组织内真菌的一致性	(65)
4.3.3	华山松大小蠹贮菌器结构及携带真菌的机制	(69)
4.4	小蠹虫与真菌互惠共生的内在关系	(74)
4.4.1	小蠹虫与真菌的互惠共生作用	(74)
4.4.2	华山松大小蠹与真菌的内在关系	(78)
5	树木对小蠹虫和真菌的抗性	(89)
5.1	寄主树木的原生抗性	(90)
5.2	寄主树木的诱发抗性	(92)
6	小蠹虫和真菌致死树木的机制	(95)
6.1	小蠹虫和共生真菌对寄主树木生长发育的影响	(95)
6.1.1	小蠹虫对寄主树木生长发育的影响	(95)
6.1.2	小蠹虫共生真菌对寄主树木生长发育的影响	(96)
6.2	华山松大小蠹和共生真菌致死寄主树木的机制	(96)
6.2.1	华山松大小蠹和共生真菌对华山松组织结构的影响	(96)
6.2.2	华山松大小蠹和共生真菌对华山松生理代谢的	

影响	(104)
7 小蠹虫综合治理	(112)
7.1 小蠹虫综合治理的基本原理	(112)
7.2 小蠹虫种群动态模拟和监测	(114)
7.2.1 小蠹虫对森林生态系统的影响	(114)
7.2.2 小蠹虫种群和流行规律的动态模拟和预测 ...	(114)
7.2.3 林分危险性分析和监测	(118)
7.3 小蠹虫综合治理的策略和方法	(123)
7.3.1 小蠹虫的营林防治策略和方法	(123)
7.3.2 信息素及行为化学防治	(125)
7.3.3 化学防治	(127)
7.3.4 生物防治	(127)
参考文献.....	(128)

概 论

1 小蠹种类与分布

小蠹科 (Scolytidae) 昆虫是森林生态系统中主要的初级营养消费者和最为重要的毁灭性森林害虫。目前全世界已知 3 000 余种, 分别隶属于 185 属, 广泛分布于世界各地各种森林生态系统内。大多数种类分布在具有最大物种和生态多样性的热带地区, 其中尤以食菌小蠹最为明显, 而韧皮部小蠹虫多在北半球分布。小蠹虫几乎可以危害所有木本植物, 其中近 70% 的种主要危害针叶树木。目前已知小蠹科中大小蠹属 *Dendroctonus* 的绝大部分种类可以直接入侵、危害健康针叶树木, 是世界范围内发生和流行面积最大、对森林生态系统最具危害性的森林害虫。该属现已知 29 种, 在欧洲北部仅分布云杉大小蠹 *Dendroctonus micans* 1 种; 在亚洲分布的有云杉大小蠹 *Dendroctonus micans*、华山松大小蠹 *Dendroctonus armandi* 和朴氏大小蠹 *Dendroctonus prosovi* 3 种; 北美及中美洲分布的有 26 种, 我国分布的小蠹虫有 500 余种, 其中 126 种普遍发生。

蔡邦华 (1980) 将我国各森林生态系统中的小蠹虫种类及分布特性归纳总结为 3 种类型:

(一) 东北原始林区

1953 年前后在以落叶松、云杉、红松等为主的针叶树森林生态系统内猖獗发生, 枯死落叶松 1300 万株, 危害面积 2.87 万 hm^2 。猖獗的小蠹种类主要为云杉大小蠹 *Dendroctonus micans*、落叶松八齿小蠹 *Ips subelongatus*、松十二齿小蠹 *Ips sexdentatus*、纵坑切梢小蠹 *Tomicus piniperda*、云杉八齿小蠹 *Ips typographus*、

松六齿小蠹 *Ips acuminatus* 及梢小蠹类 *Cryphalus* spp. 等小蠹类群。

（二）西北秦岭山脉原始林区

自 1932 年以华山松大小蠹 (*Dendroctonus armandi*) 为主的小蠹虫在陕西秦岭林区大发生, 1948 年相继在四川巴山林区大发生。小蠹虫大发生时秦岭华山松被害率达 40.7%~84.4%, 其中枯死树木达 30%~40%。仅宁陕华山松被害面积就达 1 000 hm², 被害木木材蓄积量达 20m³ 以上。华山松大小蠹作为侵害健康木的先锋小蠹种类, 导致被害树木树势的迅速衰弱, 进而诱发其它近 20 余种小蠹虫的集中入侵危害, 形成秦岭华山松独特的立木小蠹空间种群结构。该区域大发生的小蠹虫包括: 华山松大小蠹 *Dendroctonus armandi*、松六齿小蠹 *Ips acuminatus*、松十二齿小蠹 *Ips sexdentatus*、黑条木小蠹 *Xyloterus lineatus*、油松四眼小蠹 *Polygraphus sinensis*、长毛干小蠹 *Hylurgops longipilis*、暗额星坑小蠹 *Pityogenes japonicus*、纵坑切梢小蠹 *Tomicus piniperda*、华山松梢小蠹 *Cryphalus lipingensis*、秦岭梢小蠹 *Cryphalus chinlingensis*、伪秦岭梢小蠹 *Cryphalus pseudochinlingensis*、黑根小蠹 *Hylastes parallelus*、大干小蠹 *Hylurgops major*、额毛小蠹 *Dryocoetes luteus* 等。

（三）南方人工林区

由于采伐不当和特殊气候条件, 使松纵坑切梢小蠹 *Tomicus piniperda*、松横坑切梢小蠹 *Tomicus minor*、梢小蠹类 *Cryphalus* spp. 等在人工林区猖獗发生。但其种群结构较简单。

2 小蠹虫的发生与危害

小蠹虫在森林生态系统内的大发生与小蠹虫对寄主树木种类、树势的高度选择性有密切的关系, 也受小蠹虫生存策略的直接影响。根据小蠹虫对寄主树木和生存部位的选择性及小蠹虫的

生存策略，可将入侵危害寄主树木的小蠹虫分为韧皮部小蠹（Bark beetles）和木材小蠹（也称食菌小蠹）（Ambrosia beetles）2 大类，其中韧皮部小蠹主要以针叶树木树干和枝条的次生皮层组织为生存繁衍和取食的场所，导致被害树木迅速死亡；木材小蠹主要以树木木质部为生存繁衍场所，并以自身携带和在木质部内培养的真菌为食物。

我国南北自然地理、气候和森林生态系统的差异性，不仅使小蠹虫种类非常丰富，而且使各森林生态系统内优势小蠹虫种类和小蠹虫生态系统的构成具有明显的差异。目前我国天然森林生态系统内持续大发生的小蠹虫主要有：华山松大小蠹 *Dendroctonus armandi*，仅分布于我国陕西、四川、甘肃、湖北和河南，是我国已知的主要危害健康树木的小蠹种类，也是我国天然森林生态系统中发生面积和危害性最大的小蠹种类之一，该种在秦岭巴山林区的连年大发生，造成秦岭巴山林区华山松的大量死亡；云杉大小蠹 *Dendroctonus micans*，分布于我国辽宁、黑龙江、青海、四川和山西，主要危害健康和树势衰弱的云杉、红皮云杉、鱼鳞松和油松，近几年在我国山西太行山林区和祁连山林区大发生，造成大量云杉和油松的死亡；云杉八齿小蠹 *Ips typographus*，分布于我国黑龙江、吉林、新疆和甘肃，主要危害树势衰弱的红皮云杉、天山云杉、鱼鳞松、落叶松、红松；光臀八齿小蠹 *Ips nitidus*，分布于我国甘肃、青海、新疆、四川和云南，主要危害西部天然森林生态系统内的优势树种岷江冷杉、云杉、青海云杉、天山云杉、川西云杉和高山松，多年来持续在祁连山林区大发生，是祁连山林区的优势小蠹种类；落叶松八齿小蠹 *Ips subelongatus*，分布于我国东北，主要危害落叶松和黄花松，是我国东北林区重灾性的小蠹种类；纵坑切梢小蠹 *Tomicus piniperda*，分布于我国辽宁、河南、陕西、江苏、浙江、湖南、四川、云南，主要危害马尾松、高山松、油松、云南松和华山松，是我国长江以南大发生的小蠹种类。尽管我国是世界上最早认识小蠹类昆虫的国家，然

而是研究小蠹类昆虫相对落后的国家。我国对小蠹类昆虫的研究主要集中于小蠹虫的分类、小蠹虫生物学、小蠹虫大发生的原因和小蠹虫的综合防治，而对小蠹虫的生态学、流行规律、种群动态的研究很少，尤其是对小蠹虫与共生真菌的关系和寄主树木死亡的机理研究几乎是空白。

秦岭巴山作为我国内陆最大的天然林区之一，不但拥有极大的物种和生态多样性，而且在水源涵养和调节西北干旱性季风气候方面也起着重大的作用。华山松 *Pinus armandi* Fr. 正是该区域内速生优质乡土针叶树种，且天然更新、生长速度和材质均优于分布在该区域的油松 *Pinus tabulaeformis* Carr.。同时华山松已成为秦岭巴山林区森林生态系统的主要组成成分和该区域森林植物群落演替的重要指示性树种和演替的作用者。华山松在秦岭和巴山林区相对集中分布于海拔 1 600~2 200m 的中山地带，多呈点片状纯林分布或与红桦、牛皮桦、光皮桦、山杨、云杉、辽东栎、锐齿栎、油松和漆树等构成混交林，形成桦木华山松林、栎类华山松林、阔杂华山松林等主要林型。

华山松小蠹是秦岭巴山林区华山松的毁灭性森林害虫，其中华山松大小蠹 *Dendroctonus armandi* 又称大凝脂小蠹，是秦岭巴山林区华山松的优势先锋虫种，其主要入侵危害 30 年以上健康华山松树木的主干，导致被害树木树势迅速衰弱，进而诱使其它近 20 余种小蠹虫的集中入侵危害，从而形成秦岭巴山林区华山松立木上多种小蠹种群在空间和营养生态位上竞争、重叠的空间种群结构。华山松大小蠹在秦岭巴山林区随海拔高度的不同而年发生代数不同，在海拔 1 700m 以下的林分中，华山松大小蠹 1 年发生 2 代；在海拔 1 700~2 150m 的林分中 2 年发生 3 代；在海拔 2 150m 以上的林分中，1 年发生 1 代。华山松大小蠹一般在树高 10% 以下至根颈处入侵较少；在树干高度 20%~40% 的区间密度较大，特别在树高 20%~30% 间入侵数量最多，而在树高 40% 以上则逐渐减少。华山松大小蠹以单配偶制生存于华山松树干韧皮

部和木质部之间，形成单纵坑道系统。由雌性成虫首先入侵华山松树干，咬蛀交配室招致雄性成虫的入侵交配。雌性成虫在华山松韧皮部下取食产卵，修筑母坑道。母坑道一般长度为 30~40cm，最长达 60cm，宽度 2~3mm；子坑道由母坑道两侧向外延伸，一般长度为 2~3cm，最长达 5cm 以上。子坑道间距受雌性成虫生理状况的影响，一般间距为 1~2cm。当被害华山松进入枯萎木阶段时，华山松大小蠹坑道已达到纵横交错成片分布，直至站杆木阶段华山松树皮大部分脱落。秦岭巴山林区华山松小蠹自 1932 年有大发生记载以来，发生面积和危害程度逐年加重，1948 年后进入危害的高峰期，致使秦岭巴山林区海拔 1 000m 以上的华山松原始森林遭到毁灭性的破坏，年枯死木材蓄积量达 15 万 m³，也使该区域的华山松林分逐渐被次生油松和栎类为主的林分所代替。

3 小蠹虫与真菌的关系和寄主树木被害致死的机制

小蠹虫与共生真菌的研究始于 20 世纪初。1934 年 Nelson 和 Beal 证实了小蠹虫携带共生蓝变真菌入侵寄主树木。此后小蠹虫与共生真菌的研究逐步深入，成为小蠹虫研究的热点。Graham (1967)、Franklin (1970) 和 Whitney (1982) 等研究了西松大小蠹和瘤额大小蠹与共生真菌的关系，得出共生真菌不仅与克服树木对小蠹虫的抗性和调节树木化学物质对小蠹的引诱力有密切的关系，而且通过共生真菌对树木营养物质的分解转化，使小蠹虫对树木营养物质的利用率提高。Barras (1973)、Bridges (1987) 和 Wood (1982) 的研究表明，小蠹共生真菌有助于树木韧皮部脂类物质的增加，并改变树木体内树脂含量和树木愈伤组织的产生，从而决定西松大小蠹 *Dendroctonus brevicomis*、山松大小蠹 *Dendroctonus ponderosae* 和瘤额大小蠹 *Dendroctonus frontalis* 能否在树木上的定居。Paine (1997) 则对小蠹和共生真菌之间的相互关系进行了全面的评价，认为小蠹虫携带共生真菌的策略和真菌在树

木中所起到的先导作用，不仅可以直接决定小蠹虫在树木上的定居、繁殖数量，而且可以影响到小蠹生态系统的构成和树木的死亡。小蠹虫对树木的选择、入侵、定居繁殖和在森林生态系统中的大发生，是小蠹虫—树木—共生微生物协同作用的结果。张立新（1995）首次对云南大发生的纵坑切梢小蠹相关真菌进行了研究，并将真菌分为树木病原真菌、合成激素真菌、伴生菌和腐生菌 4 大类群。其中树木病原真菌包括粘束孢霉 *Graphium*、细帚霉 *Leptographium* 及长喙壳 *Ceratocystis*。其中兰氏细帚霉 *Leptographium lundbergii* 为云南松优势致病性真菌。他提出兰氏细帚霉有助于纵坑切梢小蠹的发育，导致树木韧皮部组织的蓝变，是云南松死亡的原因之一，而纵坑切梢小蠹有助于病原菌的传播和侵染。伴生菌包括粘束孢霉 *Graphium*、细帚霉 *Leptographium* 和毕赤酵母菌 *Pichia* 均为小蠹虫取食的真菌种类，但其研究未能揭示出纵坑切梢小蠹如何帮助真菌的入侵危害、真菌如何有助于小蠹虫的取食等诸多内在关系，其研究仅是一种推测性的研究。

尽管自 1958 年任作佛、李宽胜、周嘉熹等对发生于秦岭巴山林区的华山松大小蠹和相关小蠹虫生物学、生态学、流行学和综合防治进行过广泛的研究，曾使秦岭巴山林区华山松大小蠹的发生局部得到有效的控制，但是华山松大小蠹的发生受到多种生物因素的综合影响，仅单一华山松大小蠹也不可能导致华山松由健康木迅速变成衰弱木直至死亡。华山松大小蠹是否存在与微生物的互惠共生关系、共生微生物在华山松大小蠹选择和入侵健康华山松树木、共生微生物在华山松大小蠹定居和繁殖等进程中发挥的作用，以及华山松受害致死的内在机理，均是当前发生于秦岭巴山林区华山松大小蠹综合防治中亟待解决的理论性和生产性问题。

1 秦岭华山松小蠹生态系统构成及特点

1.1 秦岭林区自然环境与华山松分布

1.1.1 秦岭自然环境与植被

秦岭地处我国内陆,海拔1 250~2 550m,西起岷山以北的甘肃临洮,东至豫西的鲁山,东西绵延400~500km。山体主要由花岗岩、片麻岩、石英岩、大理岩和石灰岩等构成,河谷密布,沟壑交错。西部以太白山为主峰,形成南岐山、凤岭、紫柏山3大分支,山势由北向南逐渐降低,至汉中低山丘陵盆地;东部以太白山为分界线,形成马道岭、牛岭、兴隆岭、财神岭、父子岭、卡峰岭、老君岭、青杠岭等9大山岭,并被金钱河、丹江、南洛河分割成南北并列的山脉。秦岭是我国长江、黄河2大水系的分水岭,南坡属长江水系,北坡属黄河水系。秦岭是我国南北气候的分界线,秦岭南坡太阳辐射较少,雨量充沛,年降雨量在800~1 000mm,气温较高,年平均气温13.5~14.5℃,常年湿润,属暖温带湿润气候,其山地800m以下属北亚热带气候;秦岭北坡属大陆性气候,雨量较少,年降雨量为500~900mm,气温较低,年平均气温12~14℃,属温带半湿润气候。

秦岭土壤主要由黄棕壤、棕壤、暗棕壤构成,其中黄棕壤主要分布在秦岭南坡海拔1 400m以下的低山地带,在一些沟道中可延伸到1 600m,其腐植质层一般5~10cm,呈团粒状或团块状结构,沉积层较厚,粘粒含量高,多发育在花岗岩、片麻岩母质上。黄棕壤土壤上天然分布的植被多为栎类阔叶混交林或栎类与油松构成的针阔混交林。棕壤土主要分布于秦岭海拔1 400~2 200m的中山地带,其腐植质层一般5~10cm,呈团状或团粒状