



针叶林小蠹信息化学物质研究进展

陈雨欣 陈嘉欣 高磊 陆鹏飞

Research progress on semiochemicals of conifer bark beetles

Chen Yuxin, Chen Jiaxin, Gao Lei, Lu Pengfei

引用本文:

陈雨欣, 陈嘉欣, 高磊, 陆鹏飞. 针叶林小蠹信息化学物质研究进展[J]. 北京林业大学学报, 2026, 48(9):13–26. doi: 10.12171/j.1000–1522.20260120

Chen Yuxin, Chen Jiaxin, Gao Lei, Lu Pengfei. Research progress on semiochemicals of conifer bark beetles[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2026, 48(9):13–26. doi: 10.12171/j.1000–1522.20260120

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20260120>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

广州城市公园常见园林植物BVOCs组分和释放节律

Composition and release rhythm of BVOCs in common ornamental plants in Guangzhou urban parks of southern China
北京林业大学学报, 2025, 47(2): 95–104. <https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20240307>

东北地区榛园内一种小蠹的外部形态特征描述及分子鉴定

Description of external morphological characteristics and molecular identification of a bark beetle in hazel garden of northeastern China
北京林业大学学报, 2025, 47(10): 120–127. <https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20230359>

大兴安岭北部2种不同生活型针叶树种叶片生态化学计量特征研究

Leaf stoichiometry of two conifer species with different life forms in northern Daxing'an Mountains of northeastern China
北京林业大学学报, 2023, 45(10): 36–46. <https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220219>

低效林及其改造研究进展

Research progress on degraded forest and its restoration
北京林业大学学报, 2026, 48(7): 1–11. <https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20260086>

树种多样性对森林死木微生物分解及碳循环的影响研究进展

Research progress of impacts of tree species diversity on microbial decomposition of forest deadwood and carbon cycling
北京林业大学学报, 2024, 46(11): 1–9. <https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20240233>

核桃缘吉丁成虫的取食选择行为及机制

Feeding choice behavior and mechanism of adult *Meliboeus ohbayashii primoriensis*
北京林业大学学报, 2021, 43(9): 121–130. <https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210172>

DOI:10.12171/j.1000-1522.20260120

针叶林小蠹信息化学物质研究进展

陈雨欣 陈嘉欣 高 磊 陆鹏飞

(北京林业大学林学院, 林木资源高效生产全国重点实验室, 北京 100083)

摘要:针叶林小蠹是针叶林生态系统中最具毁灭性的蛀干害虫之一, 严重威胁森林生态安全与林业可持续发展。气候变化加剧了针叶林干旱胁迫, 导致寄主树木抗性下降, 同时推动小蠹适生区北移、世代周期缩短, 使其暴发频次与危害程度显著上升, 成为制约针叶林健康经营的关键生物灾害。传统化学防治因环境污染、害虫抗药性发展及对非靶标天敌的杀伤等问题, 难以实现长期有效控制, 以信息化学物质为核心的化学生态行为调控技术已成为针叶林小蠹绿色防控的重要手段。本文系统梳理了针叶林小蠹信息素、植物挥发物及共生微生物挥发物 3 类关键信号物质的生态作用机制, 阐明其在寄主定位、集群攻击、种群调控及天敌定位等行为中的功能。结合野外防控实践, 总结了信息化学物质在种群监测、大量诱捕、“推-拉”防控策略中的应用现状与关键布设参数, 分析了手性对映体比例对小蠹行为调控的特异性影响。此外, 阐述了反向化学生态学方法在新型信号物质挖掘、功能验证及相关嗅觉受体基因鉴定中的应用前景。当前, 针叶林小蠹信息化学物质研究仍存在以下不足: 信息素组分的物种特异性与地理种群差异研究不够系统; 手性对映体的行为调控机制解析不够深入; 野外诱捕与防控技术的布设参数缺乏标准化体系; 微生物源挥发物的生态功能解析及生防潜力挖掘仍处于起步阶段, 技术转化应用滞后。未来研究需聚焦于关键信号物质的功能解析、手性诱剂的精准开发、野外应用技术的标准化构建及微生物源生防资源的开发利用, 为气候变化背景下针叶林小蠹的绿色精准防控提供理论依据与实践参考。

关键词: 针叶树小蠹; 信息素; 植物挥发物; 微生物信号; 化学生态学; 绿色防控

中图分类号: S763.38 **文献标志码:** A **文章编号:** 1000-1522(2026)09-0013-14

引文格式: 陈雨欣, 陈嘉欣, 高磊, 等. 针叶林小蠹信息化学物质研究进展 [J]. 北京林业大学学报, 2026, 48(9): 13-26.
Chen Yuxin, Chen Jiaxin, Gao Lei, et al. Research progress on semiochemicals of conifer bark beetles[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(9): 13-26.

Research progress on semiochemicals of conifer bark beetles

Chen Yuxin Chen Jiaxin Gao Lei Lu Pengfei

(School of Forestry, State Key Laboratory of Efficient Production of Forest Resources,
Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract: Conifer bark beetle is one of the most destructive trunk-boring pests in coniferous forest ecosystems, posing a serious threat to forest ecological security and sustainable forestry development. Climate change has intensified drought stress in coniferous forests, leading to a decline in host tree stress resistance, while simultaneously driving the northward shift of suitable habitats for bark beetles and shortening of their generation cycles. These changes have markedly increased the outbreak frequency and damage severity of bark beetles, making them a critical biological disaster restricting the healthy

收稿日期: 2026-03-14 修回日期: 2026-06-21

基金项目: 新疆维吾尔自治区重点研发计划项目(2026B02001), 国家林业和草原局揭榜挂帅项目(202401-10), 国家自然科学基金项目(32371889)。

第一作者: 陈雨欣。主要研究方向: 森林昆虫学。Email: chen yuxin52@bjfu.edu.cn 地址: 100083 北京市海淀区清华东路 35 号北京林业大学林学院。

责任作者: 陆鹏飞, 博士生导师, 教授。主要研究方向: 昆虫化学生态学、林木钻蛀性害虫生态调控。Email: lpengfei224@bjfu.edu.cn 地址: 同上。

本刊网址: <https://j.bjfu.edu.cn>; <https://journal.bjfu.edu.cn>

management of coniferous forests. Traditional chemical control is constrained by environmental pollution, the development of pest resistance, and harm to non-target natural enemies, failing to achieve long-term and effective management. Chemical ecological regulation technology centered on semiochemicals has become an important approach for the green prevention and control of conifer bark beetles. This paper systematically reviews the ecological mechanisms of three key types of signaling substances, i.e. bark beetle pheromones, plant volatiles, and symbiotic microbial volatiles, and clarifies their functions in host location, mass attack, population regulation, and natural enemy location. Based on field management practices, it summarizes the application status and key deployment parameters of semiochemicals in population monitoring, mass trapping, and push-pull control strategies, and analyzes the specific effects of chiral enantiomer ratios on the behavioral regulation of bark beetles. Furthermore, it elaborates on the application prospects of reverse chemical ecology approaches in the discovery of novel signaling substances, functional validation, and identification of related olfactory receptor genes. Currently, research on semiochemicals of conifer bark beetles still has the following deficiencies: insufficient systematic studies on species specificity and geographic population variation of pheromone components; inadequate elucidation of the behavioral regulation mechanisms of chiral enantiomers; a lack of standardized systems for deployment parameters of field trapping and control technologies; and the ecological function analysis and biocontrol potential exploitation of microbial-derived volatiles are still in their infancy, with lagging technology translation and application. Future research should focus on functional analysis of key signaling substances, precise development of chiral attractants, standardization of field application technologies, and exploitation of microbial biocontrol resources, so as to provide theoretical basis and practical reference for the green and precise prevention and control of conifer bark beetles under the context of climate change.

Key words: conifer bark beetles; pheromones; plant volatiles; microbial signals; chemical ecology; green prevention and control

小蠹隶属于鞘翅目(Coleoptera)象甲科(Curculionidae)的小蠹亚科(Scolytinae)^[1],是森林生态系统中一类关键的蛀干害虫。根据取食习性,主要分为直接啃食树木韧皮部的“树皮小蠹”,以及破坏木质部、取食共生菌菌丝的“食菌小蠹”^[2]。无论是直接的物理破坏,还是与共生微生物的协同入侵,均会严重阻断寄主树木的水分与养分输导;且小蠹具有树体内聚集危害的习性,一旦成功定殖,防治难度极大。针叶林在全球森林资源与生态服务功能中占据核心地位,不仅提供重要的木材产品,更在水土保持、碳储存、生物多样性保育及休闲游憩等方面发挥着不可替代的作用。然而,部分小蠹种类,如小蠹亚科下的大小蠹属(*Dendroctonus*)、齿小蠹属(*Ips*)、切梢小蠹属(*Tomicus*)等曾多次在全球多地造成毁灭性灾害^[3-7]。在全球气候变化的大背景下,气温升高与干旱频发进一步提升了小蠹的暴发概率与危害程度^[8],对针叶林生态系统健康与森林生态安全构成了长期威胁。

在昆虫化学生态学中,信息化学物质(semiochemical)由生物释放并被其他个体感知,进而调控昆虫行为^[9],依据作用对象可分为介导种内交流的信息素(pheromone)与调控种间互作

的他感化学物质(allelochemical)2大类,前者包括聚集信息素(aggregation pheromone)、性信息素(sex pheromone)等,后者涵盖利己素(allomone)、利他素(kairomone)等功能类群^[10-12]。对于小蠹而言,自身释放的聚集信息素与抗聚集信息素(anti-aggregation pheromone)、寄主及非寄主植物释放的挥发物(host and non-host plant volatile)以及共生微生物释放的挥发物(symbiotic microbial volatile)是调控其行为与种群动态的关键信息化学物质(图1)。随着化学生态学研究技术的不断革新,气相色谱-质谱联用(gas chromatography-mass spectrometry, GC-MS)、气相色谱-触角电位联用(gas chromatography-electroantennographic detection, GC-EAD)技术,结合触角电位(electroantennography, EAG)、单感器记录(single sensillum recording, SSR)等昆虫电生理检测手段,以及室内行为生测方法,可系统实现针叶林小蠹信息化学物质的分离鉴定、活性验证与行为功能解析。依托化学生态学原理,以信息化学物质为核心的行为调控技术已成为针叶林小蠹绿色防控的重要手段。通过专用诱芯与诱捕器,可实现林间小蠹的精准监测与高效诱集^[13]。该技术不仅契合害虫综合治理(IPM)理念,还能有效规避传统化学农药引

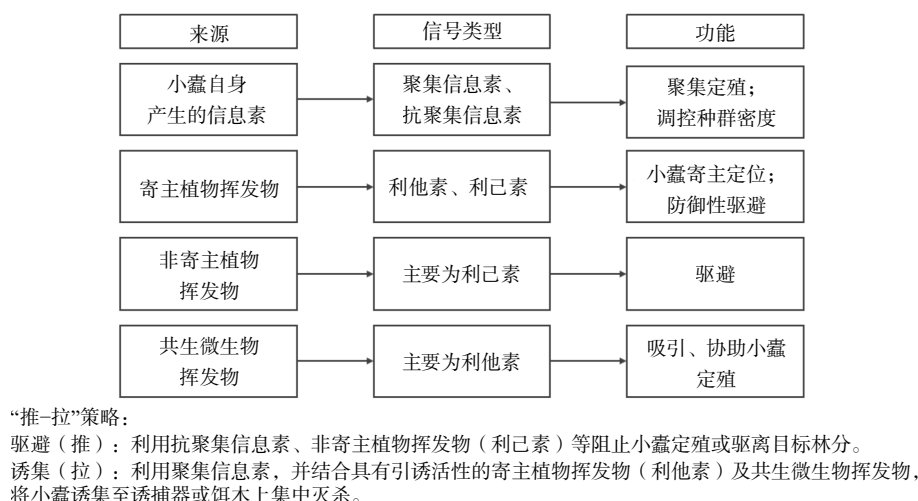


图1 针叶林小蠹的信息化学物质

Fig. 1 Semiochemicals of conifer bark beetles

发的“3R”问题。

当前针叶林小蠹信息化学物质的相关研究虽在物质鉴定、行为调控机制与林间应用等方面取得显著进展,但仍存在诸多不足:聚集信息素的地理分化机制尚不明确,植物挥发物的行为调控功能研究不够系统,微生物相关挥发物信号的生态功能挖掘不足,多种信号间的协同与拮抗关系仍有待深入解析,现有防控技术在不同生境下的稳定性与适用性仍需提升。为此,本综述围绕针叶林小蠹信息化学物质的组分特征、生态功能与调控机制进行系统梳理,总结研究技术与应用进展,展望未来研究方向,旨在为针叶林小蠹的绿色、精准、可持续防控提供理论依据与技术参考。

1 信息素

小蠹的入侵危害过程可划分为扩散、寄主选择、聚集攻击和定居繁殖4个核心阶段^[14-15],聚集信息素对其行为的调控主要集中于羽化后至定居的聚集攻击阶段,是小蠹实现种群协同入侵的关键化学信号。越冬代成虫出蛰后,少数先驱个体(雌性或雄性,因物种而异)通过嗅觉识别寄主植物挥发物,定位并选择适宜繁殖的寄主树木,随后通过取食、筑道等行为释放少量聚集信息素,一方面吸引异性个体前来交配,另一方面招募同性个体共同聚集攻击寄主,突破树木防御屏障;当寄主树上的小蠹种群数量达到阈值后,在抗聚集信息素的调控下,后续个体将转向邻近树木发起攻击,从而避免同一寄主内种群过度聚集引发的资源竞争,保障种群整体繁殖成功率。

1.1 聚集信息素的从头合成

针叶林小蠹同属种类常共享相似的聚集信息素

组分,如小蠹烯醇(ipsenol)、小蠹二烯醇(ipsdienol)、1,5-二甲基-6,8-二氧杂双环[3.2.1]辛烷(frontalin)等(表1),小蠹可以在不完全依赖寄主植物前体物质的情况下从头合成这类聚集信息素。小蠹聚集信息素的从头合成主要包含两条代谢途径:甲羟戊酸途径(mevalonate pathway, MVA)主要合成类异戊二烯类聚集信息素,脂肪酸 β -氧化途径(fatty acid β -oxidation pathway)合成另一类聚集信息素^[16]。

MVA途径是类异戊二烯生物合成的经典途径,齿小蠹属的聚集信息素组分可经此途径从头合成^[17]。MVA途径以乙酰辅酶A为起始原料,在3-羟基-3-甲基戊二酰辅酶A还原酶(HMGR)等酶催化下生成异戊烯基焦磷酸(IPP)和二甲基烯丙基焦磷酸(DMAPP),进而缩合为牻牛儿基焦磷酸(GPP);GPP在双功能酶牻牛儿基焦磷酸合酶/月桂烯合酶(GPPS/MS)催化下生成月桂烯(myrcene),再由细胞色素P450单加氧酶羟基化生成小蠹二烯醇,部分产物可进一步转化为小蠹烯醇^[18],该途径具有严格的雄虫特异性,主要发生于中肠组织^[19],且受取食行为与保幼激素III(juvenile hormone III, JH III)协同诱导^[20]。在美松齿小蠹(*Ips pini*)中,JH III可显著上调关键酶活性并诱导聚集信息素产生;而在加州齿小蠹(*Ips confusus*)中,JH III仅上调mRNA水平而不提高酶活性,取食才是酶活性的必要条件^[21]。在大小蠹属中,MVA途径同样参与聚集信息素合成。以雄性中欧山松大小蠹(*Dendroctonus ponderosae*)为例,该物种通过MVA途径合成聚集信息素1,5-二甲基-6,8-二氧杂双环[3.2.1]辛烷;不过,它还依托脂肪酸 β -氧化途径在脂肪体中合成另一聚集信息素——外型-7-乙基-5-甲基-6,8-二氧杂双环[3.2.1]辛烷(*exobrevicomin*),该过程不依赖MVA途径^[16]。

表 1 重要针叶林小蠹的聚集信息素与抗聚集信息素

Tab. 1 Aggregation and anti-aggregation pheromones of important conifer bark beetles

属	种	聚集信息素	抗聚集信息素	参考文献
大小蠹属 <i>Dendroctonus</i>	红脂大小蠹 <i>D. valens</i>	1,5-二甲基-6,8-二氧杂双环[3.2.1]辛烷	外型-7-乙基-5-甲基-6,8-二氧杂双环[3.2.1]辛烷、(S)-(-)-马鞭草烯酮(高浓度)	[26–28]
	中欧山松大小蠹 <i>D. ponderosae</i>	(-)-反式马鞭草烯醇、外型-7-乙基-5-甲基-6,8-二氧杂双环[3.2.1]辛烷(低浓度增效)	(+)-外型-7-乙基-5-甲基-6,8-二氧杂双环[3.2.1]辛烷(高浓度)、1,5-二甲基-6,8-二氧杂双环[3.2.1]	[29]
	南方松大小蠹 <i>D. frontalis</i>	1,5-二甲基-6,8-二氧杂双环[3.2.1]辛烷、(+)-内型-7-乙基-5-甲基-6,8-二氧杂双环[3.2.1]辛烷、反式马鞭草烯醇(增效)	马鞭草烯酮(高浓度)、桃金娘烯醇、(-)-内型-7-乙基-5-甲基-6,8-二氧杂双环[3.2.1]辛烷(高浓度)	[30–32]
	西部松大小蠹 <i>D. brevicomis</i>	(-)-1,5-二甲基-6,8-二氧杂双环[3.2.1]辛烷、(+)-外型-7-乙基-5-甲基-6,8-二氧杂双环[3.2.1]辛烷	—	[33–34]
	华山松大小蠹 <i>D. armandi</i>	1,5-二甲基-6,8-二氧杂双环[3.2.1]辛烷、外型-7-乙基-5-甲基-6,8-二氧杂双环[3.2.1]辛烷(低浓度增效)	外型-7-乙基-5-甲基-6,8-二氧杂双环[3.2.1]辛烷(高浓度)、马鞭草烯酮(高浓度)	[35–37]
齿小蠹属 <i>Ips</i>	云杉八齿小蠹 <i>I. typographus</i>	2-甲基-3-丁烯-2-醇、(4S)-顺式-马鞭草烯醇、小蠹二烯醇(低浓度增效)	小蠹烯醇(高浓度)、马鞭草烯酮(高浓度)	[38–40]
	亚洲落叶松八齿小蠹 <i>I. subelongatus</i>	(S)-(-)-小蠹烯醇、(S)-(+)-小蠹二烯醇(增效作用具有地理依赖性)	顺式-马鞭草烯醇、马鞭草烯酮	[41–43]
	欧洲落叶松八齿小蠹 <i>I. cembrae</i>	小蠹烯醇、小蠹二烯醇、3-甲基-3-丁烯-1-醇	—	[44]
	光臀八齿小蠹 <i>I. nitidus</i>	2-甲基-3-丁烯-2-醇、(+)-小蠹二烯醇、(-)-小蠹二烯醇、(-)-顺式-马鞭草烯醇	—	[45]
	美松齿小蠹 <i>I. pini</i>	(-)-小蠹二烯醇、2-羟基-4,4,6-三甲基-2,5-环己二烯-1-酮(增效作用具有地理依赖性)	(+)-小蠹烯醇、(-)-马鞭草烯酮	[46–49]
齿小蠹属 <i>Ips</i>	天山重齿小蠹 <i>I. hauseri</i>	(4S)-(-)-小蠹烯醇、(S)-(-)-顺式-马鞭草烯醇(增效)	—	[50]
切梢小蠹属 <i>Tomicus</i>	横坑切梢小蠹 <i>T. minor</i>	反式马鞭草烯醇	马鞭草烯酮、(-)-反式马鞭草烯醇(高浓度)	[51]
	纵坑切梢小蠹 <i>T. piniperda</i>	反式马鞭草烯醇	—	[52]
	短毛切梢小蠹 <i>T. brevipilosus</i>	反式马鞭草烯醇、桃金娘烯醇	—	[53]
	云南切梢小蠹 <i>T. yunnanensis</i>	(-)-反式马鞭草烯醇	马鞭草烯酮、(-)-反式马鞭草烯醇(高浓度)	[51]

注：“—”表示引用文献中未说明此物种的抗聚集信息素成分。

1.2 聚集信息素介导的种间互作与地理种群分化

在小蠹入侵定殖过程中，同域共存的不同物种间常发生信息素信号的叠加或拮抗，形成复杂的种间化学互作，进而推动多物种协同危害。例如，黑脂大小蠹(*Dendroctonus terebrans*)常作为先期入侵种，偏好侵染受伤的松树，通常不致死寄主；而南方松大小蠹(*Dendroctonus frontalis*)为致死性后期入侵种，必须在杀死寄主后才能完成定殖与繁殖。研究表明，黑脂大小蠹释放的信息素外型-7-乙基-5-甲基-6,8-二氧杂双环 [3.2.1] 辛烷可显著增强对南方松大小蠹的引诱作用，而南方松大小蠹雄虫对黑脂大小蠹的蛀屑挥发物表现出明显趋向性^[22]。这种信息素介导的协同信号互作，是两种小蠹协同定殖、扩大危害的重要化学机制。

聚集信息素在同种小蠹的不同地理种群间也常

表现出明显的行为分化，直接影响种群识别、聚集效率与监测防控效果。红翅大小蠹(*Dendroctonus rufipennis*)的信息素成分主要包括 1,5-二甲基-6,8-二氧杂双环 [3.2.1] 辛烷、3-甲基-2-环己烯-1-醇(3-methyl-2-cyclohexen-1-ol, seudenol)、1-甲基-2-环己烯-1-醇(1-methyl-2-cyclohexen-1-ol, MCOL)和马鞭草烯(verbenene)，不同地理来源的红翅大小蠹后肠中这些信息素组分的混合比例存在明显差异，表明信息素产生具有地理变异；野外诱捕实验中，外消旋 1,5-二甲基-6,8-二氧杂双环 [3.2.1] 辛烷与 α -蒎烯(α -pinene)复配后，在阿拉斯加中南部、阿拉斯加内陆部分区域、不列颠哥伦比亚省东南与西南部、阿尔伯塔省西北部具备引诱活性；阿拉斯加内陆其余区域、纽芬兰省、不列颠哥伦比亚省中南部对该组合无响应，不列颠哥伦比亚省北部仅存在微弱引诱效

果^[23]。亚洲落叶松八齿小蠹(*Ips subelongatus*)的近缘种欧洲落叶松八齿小蠹(*Ips cembrae*),其核心聚集信息素包含(-)-小蠹烯醇((-)-ipsenol)、(+)-小蠹二烯醇((+)-ipsdienol)和3-甲基-3-丁烯-1-醇(3-methyl-3-buten-1-ol)^[24]。亚洲落叶松八齿小蠹不同地理种群对这些组分的响应存在显著差异^[25]:内蒙古种群仅对(-)-ipsenol产生明显行为响应;吉林种群对(-)-ipsenol与(+)-ipsdienol的混合物表现强趋性;而3-methyl-3-buten-1-ol对上述两个种群均无明显引诱效果。这种基于信息素的地理种群行为分化,揭示了小蠹化学通讯的适应性演化规律,同时明确了信息素诱芯配方具有明显的种群特异性,可为区域专一性、高效性诱芯的定向开发与精准防控提供直接科学依据。

2 寄主与非寄主挥发物

先锋小蠹需在释放聚集信息素前完成寄主定位,该过程完全依赖寄主与非寄主植物释放的挥发信号:寄主挥发物起吸引增效作用,非寄主挥发物起驱避干扰作用,二者共同调控小蠹的寄主定位过程。

2.1 聚集信息素合成前体

小蠹对寄主的精准定位与寄主植物长期协同进化形成的食性特化密切相关^[54]。这种特化不仅体现在取食范围的狭窄性,更反映在化学通讯的高度适配性。定位过程中,寄主挥发物既是引导其找到适宜寄主的核心导航信号,也能作为前体物质,为后续聚集信息素的生物合成提供关键原料^[18]。如中欧山松大小蠹入侵松树后,会以寄主树脂中的防御性单萜(-)- α -蒎烯((-)- α -pinene)为原料,通过细胞色素P450酶的羟基化反应,转化为其关键聚集信息素成分(-)-反式马鞭草烯醇((-)-*trans*-verbenol)^[55],该过程与聚集信息素从头合成途径相互独立。

2.2 植物挥发物的行为调控作用

除了作为信息素合成的前体,小蠹的寄主与非寄主植物挥发物还能通过吸引、驱避调控其寄主定位过程。

2.2.1 寄主植物挥发物的协同吸引作用

针叶林小蠹多为次期性害虫,偏好攻击衰弱树木,这一习性与衰弱树木挥发物的变化密切相关。相较于健康树木,衰弱树木释放的挥发性组分与含量会发生显著改变,这些挥发物并非孤立作用,而是与小蠹自身的聚集信息素协同增效,显著提升对同种个体的吸引效果。例如红翅大小蠹偏好攻击倒伏或濒死的云杉(*Picea asperata*),其释放的树脂来源单萜烯类挥发物与该虫聚集信息素协同作用后,诱集效果可达传统商用复合诱芯的4倍以上,最高甚

至达11倍^[56];中欧山松大小蠹在攻击扭叶松(*Pinus contorta*)时,寄主释放的月桂烯等单萜烯类挥发物,能显著增强其核心聚集信息素反式马鞭草烯醇的引诱效果,部分单萜烯组合的协同增效作用尤为突出^[23],这一协同机制为小蠹的高效监测与精准防控提供了重要技术路径。

2.2.2 寄主植物防御性挥发物及非寄主植物挥发物的驱避作用

寄主植物并非被动受害,部分树种在遭受小蠹初期侵害后,会主动诱导产生驱避性挥发物,以抵御后续害虫入侵。例如挪威云杉(*Picea abies*)在被云杉八齿小蠹(*Ips typographus*)侵害后,其树脂中的月桂烯、1,8-桉叶素(1,8-cineole)、(+)-柠檬烯((+)-limonene)等单萜类挥发物对小蠹成虫具有显著毒性^[57]。这种主动防御机制,是植物与小蠹长期协同进化的结果。

除了寄主植物的主动防御,非寄主植物释放的挥发物也能对小蠹产生明显驱避作用。早期研究发现非寄主阔叶树的挥发物能显著抑制云杉八齿小蠹的信息素吸引^[58]。基于此类发现,后续研究进一步优化出由1-己醇(1-hexanol)和反式-7-甲基-1,6-二氧杂螺[4.5]癸烷(*trans*-conophthorin)等组成的高效驱避混合物,并通过简化配方证实了其在大规模“推-拉”(push-and-pull)策略中应用的经济可行性^[59]。

3 共生微生物的挥发物信号

多数针叶林小蠹可携带一至多种共生微生物,其中共生真菌广泛定殖于小蠹体表、肠道、粪便及贮菌器等特化结构;共生细菌则主要栖息于小蠹消化道内^[60-63]。在小蠹与共生微生物长期协同进化的过程中,微生物代谢产物在小蠹营养获取、协同消化、解毒防御及化学信息交流等关键生活史阶段发挥着重要作用^[64]。本节重点探讨共生微生物代谢挥发物对小蠹行为的调控生态功能,及其在生物防治领域的应用潜力(表2)。

3.1 共生微生物挥发物信号的宿主协同适配调控

针叶林小蠹入侵寄主树木时常伴随共生微生物的同步侵染。对小蠹种群而言,有益真菌与拮抗真菌的代谢产物功能差异显著,有益共生真菌可代谢寄主树脂单萜,生成具引诱活性的挥发性含氧衍生物;而拮抗真菌的代谢产物则无吸引作用甚至具驱避效应。两类真菌的差异化挥发物,可作为小蠹寄主定位的辅助化学信号,助力小蠹精准筛选适宜定殖的寄主个体^[65-66]。如云杉八齿小蠹可清晰区分有益真菌与拮抗真菌的挥发物,并优先趋向前者^[65],有益真菌代谢产生的挥发物能协同增强其对聚集信

表 2 针叶林小蠹共生微生物介导的关键挥发物成分及其生态功能

Tab. 2 Key volatile compounds mediated by symbiotic microorganisms of conifer bark beetles and their ecological functions

共生微生物类型	微生物物种及共生小蠹物种	挥发物成分/转化的挥发物成分	生态功能	参考文献
真菌	SJB-133菌株 <i>Sporothrix</i> 型; 与南方松大小蠹(<i>Dendroctonus frontalis</i>)共生	该真菌能将反式马鞭草烯醇和顺式马鞭草烯醇转化为马鞭草烯酮, 也能将3-甲基-2-环己烯-1-醇转化为3-甲基-2-环己烯-1-酮	可能通过产生抗聚集信息素调节种群密度, 终止对已定植树木的攻击	[73]
	1. <i>Grosmannia clavigera</i> ; 与中欧山松大小蠹(<i>Dendroctonus ponderosae</i>)共生 2. <i>Ophiostoma ips</i> ; 与美松齿小蠹(<i>Ips pini</i>)共生	能将(-)-反式马鞭草烯醇转化为(-)-马鞭草烯酮	产生抗聚集信息素, 调节种内和种间竞争	[69]
	<i>Graphilbum ips-grandicollis</i> , <i>Ophiostoma ips</i> ; 与南部松齿小蠹(<i>Ips grandicollis</i>)共生	<i>Graphilbum ips-grandicollis</i> 能将(-)- α -蒎烯转化为顺式马鞭草烯醇和马鞭草烯酮; <i>Ophiostoma ips</i> 能将(-)- α -蒎烯转化为顺式马鞭草烯醇	产生聚集信息素或抗聚集信息素	[74]
	<i>Grosmannia penicillata</i> ; 与云杉八齿小蠹(<i>Ips typographus</i>)共生	能将(-)-乙酸龙脑酯转化为樟脑和内型-龙脑; 将(-)- α -蒎烯和(-)- β -蒎烯转化为反式-4-侧柏醇、4-松油醇等	camphor在100 μ g剂量下吸引成虫; 真菌挥发物能增强雌虫对聚集信息素的吸引力; 真菌本身能促进成虫在定植介质中的挖掘行为; 真菌产生的氧化单萜可能作为成虫的定植线索	[66]
	<i>Grosmannia europioides</i> 和 <i>G. penicillata</i> ; 与云杉八齿小蠹共生	能利用葡萄糖从头合成2-甲基-3-丁烯-2-醇	产生云杉八齿小蠹聚集信息素的主要组分	[75]
真菌	<i>Grosmannia europioides</i> , <i>G. penicillata</i> 等; 与欧洲多种针叶林小蠹共生	<i>G. europioides</i> 能利用葡萄糖从头合成外型-7-乙基-5-甲基-6,8-二氧杂双环[3.2.1]辛烷和反式-7-甲基-1,6-二氧杂螺[4.5]癸烷	产生的双环缩酮为小蠹的常见聚集信息素或抗聚集信息素, 共同调节种内和种间化学通讯	[76]
	<i>Endoconidiophora rufipennis</i> ; 与红翅大小蠹(<i>Dendroctonus rufipennis</i>)共生	乙酸异戊酯、6-甲基-5-庚烯-2-酮、乙酸-2-苯乙酯、香叶基丙酮等	香叶基丙酮在田间与聚集信息素联用时, 显著降低云杉八齿小蠹的捕获量, 起到驱避剂作用	[77]
	<i>Grosmannia penicillata</i> 与云杉八齿小蠹共生	3-甲基-1-丁醇、2-甲基-1-丁醇、3-甲基-1-丁基乙酸酯、2-甲基-1-丁基乙酸酯、2-苯乙醇、乙酸-2-苯乙酯	模拟 <i>G. penicillata</i> 的六组分挥发物合成混合物, 在 10^{-7} 的剂量下显著趋避初羽化成虫	[65]
	<i>Ogataea pini</i> 与西部松大小蠹(<i>Dendroctonus brevicomis</i>)共生	乙醇、二硫化碳、 Δ -3-蒎烯	显著促进互利共生真菌 <i>Entomocorticium</i> sp. 的径向生长速率、显著抑制昆虫病原真菌 <i>Beauveria bassiana</i> 的生长速率	[78]
	<i>Bacillus cereus</i> 等共生细菌与加州五齿小蠹(<i>Ips paraconfusus</i>)共生	将 α -蒎烯转化为顺式马鞭草烯醇 月桂烯转化为小蠹烯醇、小蠹二烯醇	参与雄性特异性聚集信息素的生物合成; 抗生素(链霉素)可抑制该转化过程, 影响小蠹的聚集行为	[79]
细菌	多种细菌(共16个分离株, 包括 <i>Pseudomonas</i> , <i>Serratia</i> , <i>Rahnella</i> , <i>Bacillus</i> , <i>Delftia</i> , <i>Enterococcus</i> , <i>Lactococcus</i> , <i>Erwinia</i> , <i>Rhodococcus</i> , <i>Herbaspirillum</i> 等属); 与红脂大小蠹(<i>Dendroctonus valens</i>)共生	13株能将顺式马鞭草烯醇转化为马鞭草烯酮	马鞭草烯酮在低浓度下对红脂大小蠹有吸引作用, 高浓度时有驱避作用, 从而调节甲虫的聚集行为	[67]

息素的吸引作用, 这类挥发物多作为短距离化学信号, 在小蠹侵入寄主树皮后的定殖阶段发挥作用, 助力其选择并定居适宜微生境^[66]。

当小蠹在寄主树上成功定殖后, 同步侵入的共生微生物也随之达到种群阈值, 可将虫体释放的聚集信息素组分转化为抗聚集信息素, 从而精准调控寄主定殖密度。例如, 红脂大小蠹(*Dendroctonus valens*)的肠道共生细菌可介导顺式-马鞭草烯醇(*cis-verbenol*)向马鞭草烯酮(*verbenone*)的转化, 对红脂大小蠹外源投喂抗生素处理后, 体内马鞭草烯酮生成量显著降低, 表明肠道共生菌在红脂大小蠹的信息素转化代谢中发挥着重要作用^[67]。进一步研究^[68]表明, 红脂大小蠹肠道内的兼性厌氧细菌 *Enterobacter*

xiangfangensis 具有较强的顺式马鞭草烯醇转化能力, 其体内的醛脱氢酶基因 *ALDH1* 是介导马鞭草烯酮合成的关键基因, 对该基因进行敲除后, 细菌的信息素转化能力显著下降。此外, 中欧山松大小蠹的共生真菌 *Grosmannia clavigera*、美松齿小蠹的共生真菌 *Ophiostoma ips* 均能将小蠹释放的(-)反式马鞭草烯醇转化为(-)-马鞭草烯酮((-)-*verbenone*), 后者常作为一种抗聚集信息素, 可参与调节不同小蠹物种的种间竞争^[69]。

3.2 共生微生物挥发物信号的生态风险效应与生防开发潜力

共生微生物产生的挥发物信号并非均对小蠹有利。中欧山松大小蠹的核心共生真菌 *Grosmannia*

clavigera、*Ophiostoma montium* 等释放的异丁醇(isobutanol)、乙偶姻(acetoin)等挥发物,可被天牛科(Cerambycidae)和吉丁虫科(Buprestidae)等资源竞争者感知,可能对小蠹种群构成间接不利影响^[70]。此外,从野外不同小蠹种类中分离纯化的细菌菌株,经培养后以菌悬液人工饲喂感染,均被证实对小蠹宿主存在毒害作用。从云杉大小蠹(*Dendroctonus micans*)体内分离的弗氏柠檬酸杆菌,经人工饲喂感染后对云杉大小蠹的末龄幼虫的致死率达75%^[71];从松十二齿小蠹(*Ips sexdentatus*)体内分离的荧光假单胞菌(*Pseudomonas fluorescens*)Is7菌株,经培养后10 d内对松十二齿小蠹末龄幼虫的致死率可达73%^[72]。体现出该类菌株作为小蠹生防功能菌株的应用潜力。

4 针叶林小蠹信息化学物质的应用

以针叶林小蠹信息化学物质为核心的化学生态行为调控技术,目前已在种群监测、大量诱杀、“推-拉”防控及木材检疫等方向得到广泛应用。种群监测是信息化学物质应用最成熟的场景,标准化的诱芯配方、释放载体与布设参数是开展小蠹种群监测的基础,但诱捕效果受对映体组成^[80]等因素影响,需针对目标物种和地域进行优化,以实现对小蠹种群动态、分布范围与发生期的精准追踪。大量诱捕则利用高活性聚集信息素诱杀成虫以压低种群密度,但其防控效果受诱捕器布设密度、诱芯释放率及林间种群基数影响较大,通常结合营林措施来提升效率。“推-拉”策略是目前防控效果最优的集成方案,以驱避剂干扰小蠹的寄主定位行为,同时利用诱捕器定向诱集目标个体。红翅大小蠹的防控实践表明,该策略可显著降低寄主树木死亡率,且对天敌的影响远低于化学农药^[81]。上述诱控手段均依托诱捕器实现,除此以外,缓释药剂与航空施药装备的结合进一步拓展了林间诱杀技术路径。中捷四方生物科技股份有限公司开发的微囊型小蠹“诱杀一体”药剂,将微囊型引诱剂与林间适用的小蠹微囊型触杀剂复配,配合特种无人机在林间点状喷施,能够对树干中下部危害类小蠹实现诱集与就地灭杀。该技术规避了传统大面积全域施药的弊端,可有效减少农药使用量、提升农药利用效率,为针叶林小蠹大面积成灾区域开展规模化绿色防控提供了新途径。在木材检疫中,信息化学物质则被用于检测原木、板材中携带的小蠹成虫,通过在检疫现场设置信息素诱捕装置,实现对木材携带性害虫的快速筛查与早期预警,为进出口及林产品调运的生物安全监管提供技术支撑^[82]。不同针叶林小蠹的诱芯配方、释放载体及林

间应用关键参数差异明显,代表性实例详见表3。

信息化学物质的手性特征对小蠹化学通讯具有关键影响,同一化合物的不同手性对映体常表现出截然相反的行为调控活性,手性选择性是针叶林小蠹化学通讯的重要特征^[83],尽管同域分布或近缘种小蠹常共享信息化学物质,部分诱芯甚至可跨种通用,但手性构型的物种特异性差异依然显著。研究表明,(*R*)-(+)- α -蒎烯((*R*)-(+)- α -pinene)对红脂大小蠹具有强引诱作用,而高比例的(*S*)-(-)- α -蒎烯((*S*)-(-)- α -pinene)会显著拮抗其引诱效果^[84];在同一配方下,红脂大小蠹对于 α -蒎烯的外消旋体(等量混合)的引诱活性显著低于单一活性对映体,黑脂大小蠹对于(-)- α -蒎烯组合的诱捕量显著最高^[80],印证了对映体配比直接决定信息化学物质的功能活性。因此,即使共享信息化学物质,仍需严格把控物种特异性手性配比,避免拮抗效应与活性衰减,这是保障诱芯高效、精准应用的核心前提。

5 反向化学生态学研究方法

在昆虫的头部神经系统中,化学感受相关基因家族形成精密协作的分子网络。气味结合蛋白(odorant-binding proteins, OBPs)与化学感受蛋白(chemosensory proteins, CSPs)作为“信号载体”,负责在触角感器淋巴液中结合并转运外源化学信号;嗅觉感觉神经元(olfactory sensory neurons, OSNs)中表达的气味受体(odorant receptors, ORs)、味觉受体(gustatory receptors, GRs)与离子受体(ionotropic receptors, IRs)作为“识别受体”,将化学信号转化为生物电信号;感觉神经元膜蛋白(sensory neuron membrane proteins, SNMPs)则通过与受体复合物互动,参与信息素识别的信号转导调控^[92-93]。类似地,在针叶林小蠹的头部神经系统中,这些基因家族同样通过有序协作,共同介导其嗅觉生理过程,构成精准识别信息化学物质的核心分子基础。

反向化学生态学以嗅觉关键蛋白与信息化学物质的分子互作为核心,通过靶向筛选 OBPs、CSPs、ORs 等嗅觉蛋白的高亲和配体,快速鉴定调控昆虫行为的新活性化合物,为高效发掘信息化学物质、研发绿色引诱剂与驱避剂提供了精准路径。目前,基于触角转录组的化学感受基因鉴定已在多种针叶林小蠹中系统开展。对云杉八齿小蠹与中欧山松大小蠹、红脂大小蠹及云南切梢小蠹(*Tomicus yunnanensis*)的化学感受基因家族注释,明确了 OBPs、CSPs、ORs、GRs、IRs 及 SNMPs 的基因数量和系统进化关系;其中,对云南切梢小蠹进一步解析了靶基因的组织表达特征,为反向化学生态学研

表3 针叶林小蠹信息化学物质诱捕与监测关键参数

Tab. 3 Key parameters for semiochemical-based trapping and monitoring of conifer bark beetles

属	种	诱芯配方	释放载体及释放速率	诱捕器类型	关键布设参数	诱集/防控效果	应用场景	参考文献
大小蠹属 <i>Dendroctonus</i>	红脂大小蠹 <i>D. valens</i>	乙醇 + α -蒎烯	(1)乙醇:膜袋, 0.5 g/d(23 °C); (2) α -蒎烯:玻璃瓶, 150 mg/d(23 °C)	12 单元多漏斗	间距15 m	(-)- α -pinene与(+)- α -pinene组合诱捕量无差异, 均比ethanol对照高2倍($F = 13.35$, $P < 0.001$); 外消旋体诱捕量显著低于单一对照映体	美国密歇根州红松林, 为基于诱捕的种群监测中诱芯对映体组成的选择提供科学依据	[80]
	黑脂大小蠹 <i>D. terebrans</i>	乙醇+(-)- α -蒎烯	(1)乙醇:膜袋, 0.5 g/d(23 °C); (2)(-)- α -蒎烯:玻璃瓶, 150 mg/d(23 °C)	8 单元多漏斗	诱捕器间距10 ~ 15 m, 距地面0.3 ~ 0.5 m; 每2周收集1次	(-)- α -pinene组合诱捕量显著最高(佛罗里达州: $F = 19.35$, $P < 0.001$; 乔治亚地区: $F = 16.66$, $P < 0.001$)		
	红翅大小蠹 <i>D. rufipennis</i>	聚集信息素: 1,5-二甲基-6,8-二氧杂双环 [3.2.1] 辛烷 驱避剂: 组合1: 3-甲基环己-2-烯-1-酮(MCH)+苯乙醇+(E)-2-己烯-1-醇复合物(PLUS); 组合2: 3-甲基环己-2-烯-1-酮+芳樟醇+ β -石竹烯+(Z)-3-己醇(AKB)	(1)1,5-二甲基-6,8-二氧杂双环 [3.2.1] 辛烷: 1.25 mg/d(20 °C) (2)SPLAT MCH, 46 mg/d(20 °C); 气泡帽: 含MCH 1 g/个, MCH为有效成分, 气泡帽为载体; PLUS/AKB: 膜袋; PLUS, 20 mg/d(20 °C); AKB, 60 mg/d(23 °C)	12 单元多漏斗	(1)施用量: 每树 3.5 g纯 MCH, 虫口多增培; (2)高度: 树干约 2 m处; (3)驱避距离: 阿拉斯加4 m内, 科罗拉多12 m内; (4)保护范围: 以诱芯树为圆心, 半径11.3 m内邻树	(1)两种驱避组合效果一致, 均优于单独用MCH; SPLAT MCH与气泡帽的防控效果相近; (2)处理树死亡率 < 1%, 对照组47%-80%; 邻树死亡率 < 3%, 对照组30.5% ~ 39.2%	北美西部成熟云杉林“推-拉”配置防控小蠹	[81]
	南方松大小蠹 <i>D. frontalis</i>	(1)核心引诱剂: 1,5-二甲基-6,8-二氧杂双环 [3.2.1] 辛烷; (2)协同组分: 内型-7-乙基-5-甲基-6,8-二氧杂双环 [3.2.1] 辛烷; (3)寄主挥发物: (-)- α -蒎烯/火炬松蒸馏松节油	(1)1,5-二甲基-6,8-二氧杂双环 [3.2.1] 辛烷: 低密度聚乙烯离心管, (7.3 $\pm$ 0.4)mg/d(24 °C, 持续 24 d); (2)内型-7-乙基-5-甲基-6,8-二氧杂双环 [3.2.1] 辛烷: 自动进样瓶, 0.005~38 mg/d(25 °C); (3)(-)- α -蒎烯: 不透明塑料袋, (2.4 $\pm$ 0.1) g/d(26 °C, 持续 37 d); 松节油: 棕色玻璃瓶, 7 g/d(23 °C)	12 单元多漏斗	(1)诱捕器间距 > 200 m, 距最近松树 > 10 m, 底部距地面1 ~ 1.5 m, 金属杆悬挂; (2) <i>endo-brevicomin</i> 装置: 距诱捕器4 ~ 8 m (高释放率 ≥ 24 mg/d时需 ≥ 4 m), 方向随机(0°~320°); 收集周期: 3 ~ 14 d(虫口低时延长周期)	(1)双相剂量响应: <i>endo-brevicomin</i> 低-中速率(0.45~3.4 mg/d)协同引诱, 高速率(24 mg/d)近距离(0 m)抑制、远距离(4 ~ 16 m)协同; (2)最优配置(<i>endo-brevicomin</i> (24 mg/d) + 8 m 距离)诱捕量最高, 比无 <i>endo-brevicomin</i> 组高36倍; (3)冬春季节装置位移的增强效应更显著, 且可减少非靶标昆虫捕获量	美国密西西比州, 适配混合林(非暴发期), 用于种群监测、暴发预测及向北扩散检测	[85]
齿小蠹属 <i>Ips</i>	云杉八齿小蠹 <i>I. typographus</i>	(1)诱捕诱饵: 商用(2)抗引诱剂: 马鞭草烯酮:1.8-桉树脑: 反式-7-甲基-1,6-二氧杂螺[4.5]癸烷:1-己醇=60:40:0.2:15	(1)诱捕诱饵载体: 商用, 未明确释放速率; (2)抗引诱剂载体: 管型缓释器, 释放率 50 mg/d(8周)	黑色窗式	(1)诱芯: A方案(1.2 m + 8 m双高度); B方案(2个缓释器均绑于树干1.2 m处); (2)诱捕器: 区块间距 > 50 m, 每区块前方25 m处设4个诱捕器, 间距约15 m	(1)布设高度影响: 单高度(1.2 m)与双高度(1.2 m + 8 m)防控效果无统计学差异($P > 0.33$); (2)严重干旱与高虫口(> 200 头/诱捕器.d)条件下无防控效果	(1)适用场景: 挪威云杉林边缘、中低虫口密度、春季初期; (2)禁用场景: 干旱区域、小蠹暴发期、风倒木密集的林缘	[86]
		(1)聚集信息素: 2-甲基-3-丁烯-2-醇、(S)-(-)-顺式马鞭草烯醇 (2)驱避剂: (+)-柠檬烯、(-)-柠檬烯、3-萜烯	(1)聚集信息素载体: 聚氯乙烯袋, 2-甲基-3-丁烯-2-醇, 80 mg/d, (S)-(-)-顺式马鞭草烯醇, 0.6 mg/d; (2)驱避剂载体: 缓释袋, 120 mg/d	十字交叉板	随机区组设计, 每处理3个重复, 诱捕器间距 ≥ 50 m	(1)聚集信息素单独使用为基础诱捕效果; (2)驱避效果: (+)-limonene、(-)-limonene、3-carene可显著降低诱捕量($F_{4,45}=24.8$, $P < 0.001$);	中国东北地区红皮云杉林推荐用(+)-limonene作为驱避剂, 搭配聚集信息素构建小蠹“推-拉”防控体系	[87]

表 3(续)
Tab.3 (continued)

属	种	诱芯配方	释放载体及释放速率	诱捕器类型	关键布设参数	诱集/防控效果	应用场景	参考文献
齿小蠹属 <i>Ips</i>	南部松齿小蠹 <i>I. grandicollis</i>	(1)聚集信息素: (S)-(-)-顺式马鞭草烯醇+(+)(-)-小蠹烯醇 (2)驱避剂: 单一型: 甲基丁香酚、2-苯乙醇、樟脑; 组合型: 甲基丁香酚+2-苯乙醇(二元); 甲基丁香酚+2-苯乙醇+樟脑(三元)	(1)聚集信息素: (S)-(-)-顺式马鞭草烯醇, 气泡帽, 1.2 mg/d(30 ℃), (+)(-)-小蠹烯醇, 气泡帽, 0.5~2 mg/d(30 ℃); (2)驱避剂: 甲基丁香酚, 诱芯塞0.8~1.0 mg/d(25 ℃); 2-苯乙醇, 热封小袋, 23 mg/d(21~26 ℃); 樟脑, 小袋, 22 mg/d(21~26 ℃)	12 单元林德格伦漏斗	(1)距离: 划定3 条 250 m样线, 样线间距100 m, 每条样线8个诱捕器, 诱捕器间距> 20 m; (2)高度: 距地面 1~2 m, 悬挂于金属管	(1)单一化合物抑制效果: 甲基丁香酚: 入侵区抑制率56%, 原生区 39%~39.3% ($P<0.001$); 2-苯乙醇: 入侵区抑制率 55%, 原生区33%~35% ($P<0.001$); 樟脑: 路易斯安那州抑制率26%、昆士兰州 41%, 佐治亚州无显著效果; (2)组合化合物抑制效果: 二元组合: 佐治亚州抑制率66%、昆士兰州59%、路易斯安那州41%; 三元组合: 昆士兰州抑制率 76%、路易斯安那州 47%、佐治亚州 42% ($P<0.01$)	(1)原生区 (美国佐治亚州和路易斯安那州松林): 监测并防控自然种群; (2)入侵区 (澳大利亚昆士兰州松林): 保护商用松林、原木堆, 减少木材蓝变及经济损失	[88]
		(1)最优配方: (1S)-(-)- α -蒎烯; (2)次优配方: 乙醇+ α -蒎烯	(1) α -蒎烯载体: 0.2 mm 厚聚氨酯袋, 每袋4 mL; 2.乙醇载体: 0.06 mm 厚聚乙烯袋, 每袋8 mL	黑色多漏斗	区块间距 ≥ 50 m, 诱捕器间距 15~20 m, 集虫瓶距地面 30 cm; 每月更换1 次诱芯	(1) α -蒎烯与乙醇+ α -蒎烯组合诱捕量无显著差异, 均比对照高12倍($\chi^2=111.27, P<0.001$); (2)扬飞期为3~5月, 高峰在3月	韩国赤松林种群监测与防控; 推荐3 月集中诱捕	
切梢小蠹属 <i>Tomicus</i>	横坑切梢小蠹 <i>T. minor</i>	混合配方: α -蒎烯+3-萜烯+桃金娘烯醇+小蠹烯醇+马鞭草烯醇	16 mL 聚乙烯蓝色塑料瓶(内置脱脂棉), 每40 d更换 1 次	十字板型	每样点3套呈三角形, 间距约30 m, 集虫瓶距地1 m	(1)诱捕高峰3—4月份, 高虫口样地单期最高诱486 头; (2)有虫梢率与诱捕量线性正相关(高虫口: $y=0.002\ 4x+0.060\ 1, R^2=0.67$; 低虫口: $y=0.003\ 2x-0.004\ 3, R^2=0.71$);	中国云南松纯林(高、低虫口密度均适用); 推荐3—4月份集中诱捕, 同步监测天敌动态	[90]
	纵坑切梢小蠹 <i>T. piniperda</i>	最优配方: (1S)-(-)- α -蒎烯/乙醇+ α -蒎烯	(1) α -蒎烯载体: 0.2 mm厚聚氨酯袋, 每袋4 mL; (2)乙醇载体: 0.06 mm厚聚乙烯袋, 每袋8 mL	黑色多漏斗	区块间距 ≥ 50 m, 诱捕器间距15~20 m; 每月更换 1 次诱芯	(1) α -pinene与ethanol + α -pinene组合诱捕量无显著差异, 均比对照高12 倍($\chi^2=111.27, P<0.001$); (2)扬飞期为3—5月份, 高峰在3月份	韩国赤松林种群监测与防控; 推荐3 月集中诱捕	[89]
	云南切梢小蠹 <i>T. yunnanensis</i>	最优配方: S- α -蒎烯+R- α -蒎烯+月桂烯+反式马鞭草烯醇+顺式马鞭草烯醇	20 mL塑料缓释瓶, 每瓶装10 mL诱芯	黑色十字	三角形分布, 间距 20~30 m, 挂于松树, 底部距地 1.5 m, 优选林缘通风处	(1)诱捕效果: 最优配方占总诱捕量 49.31%, 单诱捕器1 周最高诱119 头; (2)防治效果: 平均有虫株率从65.25%降至 26.88% (3)扬飞期: 12月至翌年1月(梢转干期)	中国云南混交林, 大量诱捕的最佳诱捕期12月至翌年1月	[91]

注: 本表汇总了2018—2025年针叶林小蠹信息化学物质诱捕与监测技术的代表性林间应用参数, 受篇幅限制, 未纳入全部相关研究。

究提供了关键靶基因基础^[93-95]。以切梢小蠹属的研究为例, 云南切梢小蠹、短毛切梢小蠹(*Tomicus brevipilosus*)、横坑切梢小蠹(*Tomicus minor*)的触角高表达 CSPs 均表现出广泛且特异的配体结合谱, CSP1 与 CSP2 对苯甲醛(benzaldehyde)、水杨醛(salicylaldehyde)等非寄主挥发物具有强结合能力, CSP10 和 CSP11 则偏好结合 1-己醇与抗聚集信息

素苯乙酮(acetophenone), 部分 CSPs 还可识别(-)-马鞭草烯酮等信号分子, 通过差异化的配体结合参与非寄主识别、聚集调控及种内化学通讯过程^[96]。此类研究从“蛋白-配体”互作层面解析了小蠹嗅觉识别的分子机制, 为基于嗅觉靶标的绿色防控技术开发提供了关键理论支撑。

然而, 反向化学生态学仍存在一定局限性, 分子

对接或荧光竞争结合实验仅能提供理论和分子层面的“配体-蛋白”结合预测,其实际生物活性必须通过GC-EAD、SSR等电生理实验及林间行为学实验^[97]进行最终验证。不可否认的是,反向化学生态学与传统化学生态学方法的有机结合实现了针叶林小蠹化学生态学研究从“经验驱动”到“理性设计”的范式转变,不仅深化了对小蠹嗅觉感受机制与化学通讯规律的解析,更有力推动了小蠹绿色精准防控技术的创新发展。

6 展 望

当前,针叶林小蠹信息化学物质研究在机制解析与技术应用层面取得积极进展,然而从基础研究到规模化防控应用的转化仍有待深化。后续研究可从以下方面推进,助力绿色防控体系构建。

6.1 基础研究的关键科学问题

一是解析嗅觉识别的分子机制,明确OBPs、ORs等关键嗅觉蛋白与配体信息化学物质,尤其是与手性化合物的特异性互作,阐明小蠹对不同化学信号的精准识别机制;同时探索RNA干扰(RNAi)等分子干预手段,为靶向干扰化学通讯、开发新型绿色防控技术提供理论依据;强化嗅觉基因功能验证与配体化合物的林间应用转化,推进便携式EAG传感器及其它类型生物传感器等新型监测工具的开发,为精准识别与实时检测提供技术支撑^[98]。二是揭示信息化学物质的生物合成与转化规律,结合转录组学、代谢组学、蛋白质组学等多组学技术,解析小蠹聚集信息素的从头合成与寄主前体合成途径,明确共生真菌、肠道细菌等微生物在信息素转化、合成中的核心作用及调控通路,厘清各类挥发物信号间的协同与拮抗关系,完整揭示针叶林小蠹化学通讯的调控机制。三是明确微生物挥发物在寄主定位、种群聚集及密度调控中的生态功能,深挖共生微生物的生防潜力,系统勘探针叶林小蠹的共生微生物资源,筛选高致病性、环境兼容性好的生防菌株,探索弱致病性共生菌人工接种诱导树木防御反应的技术路径,补齐微生物源信号的研究薄弱环节。

6.2 技术创新的主要方向

一是突破信息化学物质规模化制备技术,优化生物合成与代谢途径,实现关键手性信息化学物质、微生物源活性挥发物的高效、低成本异源合成,解决规模化生产的成本与效率问题。二是优化林间应用核心技术参数,一方面集成物联网、人工智能与无人机航测技术,开发具备虫口自动计数、种类精准识别、环境参数同步监测的智能诱捕终端,建立动态的种群暴发风险预测模型,提升监测预警的稳定性与准

确度;另一方面针对不同针叶林地理环境、小蠹种类及其地理种群,完善特异性诱芯及诱捕器林间应用参数,建立标准化的“推-拉”防控技术及害虫治理体系。同时,持续完善微囊型“诱杀一体”药剂林间应用体系,针对小蠹不同危害部位、林区生境与地形条件优化无人机点状喷施关键参数,推动此类喷施型诱控产品与“推-拉”防控体系融合应用。

6.3 综合防控体系的构建与生态安全

一是构建以“推-拉”模式为核心的多元协同防控技术体系,将基于信息化学物质的化学生态防治技术与营林措施、生物防治、化学防治等相结合,完善针对针叶林小蠹不同入侵危害阶段的协同防控技术,提升防控的系统性与有效性。二是强化防控技术的生态安全评估,建立涵盖非靶标生物影响、森林群落结构变化及长期生态效应的风险评估框架,确保防控措施与森林生物多样性保护、生态系统稳定相协调。

致谢 感谢农业农村部化学信息物质病虫害绿色防控重点实验室赵宇翔,为本文补充完善针叶林小蠹绿色防控新技术相关内容提供资料支持并提出宝贵建议。

参 考 文 献

- [1] 王慧敏,王正,窦桂铭,等.小蠹虫伴生真菌功能特征及病虫害复合危害防控展望[J].*树木医学*,2025,2(1):7-20.
Wang H M, Wang Z, Dou G M, et al. Functional characteristics of fungi associated with bark beetles and prospects for the prevention and control of insect-fungus complex damage [J]. *Arboriculture Medicine*, 2025, 2(1): 7-20.
- [2] 殷惠芬.中国经济昆虫志.第二十九册,鞘翅目 小蠹科[M].北京:科学出版社,1984:1-2.
Yin H F. Economic insect fauna of China. Vol. 29, Coleoptera: Scolytidae[M]. Beijing: Science Press, 1984: 1-2.
- [3] 李丽莎,王海林,柴秀山,等.云南松纵坑切梢小蠹危害及生物学特性研究[J].*云南林业科技*,1997(2):4-10.
Li L S, Wang H L, Chai X S, et al. Studies on the damage and biological characteristics of *Tomicus piniperda* in Yunnan pine [J]. *Yunnan Forestry Science and Technology*, 1997(2): 4-10.
- [4] 张庆贺,马建海,赵丰钰,等.青海云杉(拟)齿小蠹聚集信息素研究进展[J].*林业科学*,2012,48(6):118-126.
Zhang Q H, Ma J H, Zhao F Y, et al. Research progress on aggregation pheromones of the Qinghai spruce bark beetle, *Ips nitidus* Eggers [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2012, 48(6): 118-126.
- [5] 姚剑,殷玉生,余晓峰,等.世界大小蠹研究[J].*安徽农业科学*,2009,37(16):7533-7535,7606.
Yao J, Yin Y S, Yu X F, et al. Research on *Dendroctonus* bark beetles in the world [J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2009, 37(16): 7533-7535, 7606.
- [6] Sun J H, Lu M, Gillette N E, et al. Red turpentine beetle: innocuous native becomes invasive tree killer in China [J]. *Annual Review of Entomology*, 2013, 58: 293-311.

- [7] Trubin A, Mezei P, Zabihi K, et al. Northernmost European spruce bark beetle *Ips typographus* outbreak: modelling tree mortality using remote sensing and climate data [J]. *Forest Ecology and Management*, 2022, 505: 119829.
- [8] 周玉婷, 葛雪贞, 邹娅, 等. 基于 Maxent 模型的长林小蠹的全球及中国适生区预测 [J]. *北京林业大学学报*, 2022, 44(11): 90–99.
- Zhou Y T, Ge X Z, Zou Y, et al. Prediction of the potential geographical distribution of *Hylurgus ligniperda* at the global scale and in China using the Maxent model [J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2022, 44(11): 90–99.
- [9] Francke W, Schulz S. 8.04-Pheromones[M]//Barton S D, Nakanishi K, Meth-Cohn O. Comprehensive natural products chemistry. Oxford: Pergamon, 1999: 197–261.
- [10] 孟宪佐. 我国昆虫信息素研究与应用的进展 [J]. *昆虫知识*, 2000(2): 75–84.
- Meng X Z. Progress in research and application of insect pheromones in China [J]. *Entomological Knowledge*, 2000(2): 75–84.
- [11] 闫凤鸣. 化学生态学 [M]. 2 版. 北京: 科学出版社, 2011: 17–18.
- Yan F M. Chemical ecology[M]. 2nd ed. Beijing: Science Press, 2011: 17–18.
- [12] Howse P E, Stevens I D R, Jones O T. Insect semiochemicals and communication[M]//Howse P E, Stevens I D R, Jones O T. Insect pheromones and their use in pest management. Dordrecht: Springer Netherlands, 1998: 3–37.
- [13] 顾颖, 任利利, 骆有庆, 等. 长林小蠹林间种群扬飞日节律观察及飞行能力测定 [J]. *北京林业大学学报*, 2025, 47(4): 1–9.
- Gu Y, Ren L L, Luo Y Q, et al. Flight daily rhythm observation and flight ability assessment of *Hylurgus ligniperda* populations in forests [J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2025, 47(4): 1–9.
- [14] Borden J H. Aggregation pheromones[M]//Mitton J B, Turgeon K B. Bark beetles in North American forest. Austin: University of Texas Press, 1982: 74–139.
- [15] Wood D L. The role of pheromones, kairomones, and allomones in the host selection and colonization behavior of bark beetles [J]. *Annual Review of Entomology*, 1982, 27: 411–446.
- [16] Keeling C I, Tittiger C, MacLean M, et al. Pheromone production in bark beetles[M]//Blomquist G J, Vogt R G. Insect pheromone biochemistry and molecular biology (2nd ed). New York: Academic Press, 2021: 123–162.
- [17] Seybold S J, Quilici D R, Tillman J A, et al. De novo biosynthesis of the aggregation pheromone components ipsenol and ipsdienol by the pine bark beetles *Ips paraconfusus* Lanier and *Ips pini* (Say) (Coleoptera: Scolytidae) [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1995, 92(18): 8393–8397.
- [18] 方加兴, 张苏芳, 刘福, 等. 小蠹虫类异戊二烯类聚集信息素的生物合成 [J]. *昆虫学报*, 2018, 61(10): 1222–1236.
- Fang J X, Zhang S F, Liu F, et al. Biosynthesis of isoprenoid aggregation pheromones in bark beetles [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2018, 61(10): 1222–1236.
- [19] Hall G M, Tittiger C, Andrews G L, et al. Midgut tissue of male pine engraver, *Ips pini*, synthesizes monoterpenoid pheromone component ipsdienol de novo [J]. *Naturwissenschaften*, 2002, 89(2): 79–83.
- [20] Tillman J A, Holbrook G L, Dallara P L, et al. Endocrine regulation of de novo aggregation pheromone biosynthesis in the pine engraver, *Ips pini* (Say) (Coleoptera: Scolytidae) [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 1998, 28(9): 705–715.
- [21] Bearfield J C, Henry A G, Tittiger C, et al. Two regulatory mechanisms of monoterpenoid pheromone production in *Ips* spp. of bark beetles [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2009, 35(6): 689–697.
- [22] Sullivan B T, Munro H L, Barnes B F, et al. Potential for a minor pine bark beetle pest, *Dendroctonus terebrans* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae), to mediate host location by a major pine killer, *Dendroctonus frontalis* [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2024, 117(3): 1010–1021.
- [23] Sullivan B T. Composition of attractant semiochemicals of North American species of *Dendroctonus* bark beetles: a review [J]. *Forests*, 2024, 15(4): 642.
- [24] 陈大风, 李叶静, 孔祥波, 等. 落叶松八齿小蠹对聚集信息素和寄主挥发性萜烯成分的电生理响应 [J]. *林业科学*, 2013, 49(11): 89–97.
- Chen D F, Li Y J, Kong X B, et al. Electrophysiological responses of *Ips subelongatus* to aggregation pheromones and host volatile terpenes [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2013, 49(11): 89–97.
- [25] Song L, Zhang Q, Chen Y, et al. Field responses of the Asian larch bark beetle, *Ips subelongatus*, to potential aggregation pheromone components: disparity between two populations in northeastern China [J]. *Insect Science*, 2011, 18(3): 311–319.
- [26] Zhang L W, Sun J H, Clarke S R. Effects of verbenone dose and enantiomer on the interruption of response of the red turpentine beetle, *Dendroctonus valens* LeConte (Coleoptera: Scolytidae), to its kairomones [J]. *Environmental Entomology*, 2006, 35(3): 655–660.
- [27] Liu Z D, Xin Y C, Xu B B, et al. Sound-triggered production of antiaggregation pheromone limits overcrowding of *Dendroctonus valens* attacking pine trees [J]. *Chemical Senses*, 2017, 41(1): 59–67.
- [28] Liu Z D, Xu B B, Miao Z W, et al. The pheromone frontalin and its dual function in the invasive bark beetle *Dendroctonus valens* [J]. *Chemical Senses*, 2013, 38(6): 485–495.
- [29] Libbey L M, Ryker L C, Yandell K L, et al. Laboratory and field studies of volatiles released by *Dendroctonus ponderosae* Hopkins (Coleoptera, Scolytidae) [J]. *Journal of Applied Entomology*, 1985, 100(1–5): 381–392.
- [30] Rudinsky J A, Morgan M E, Libbey L M, et al. Antiaggregative rivalry pheromone of the mountain pine beetle, and a new arrestant of the southern pine beetle [J]. *Environmental Entomology*, 1974, 3(1): 90–98.
- [31] Sullivan B T, Shepherd W P, Pureswaran D S, et al. Evidence that (+)-endo-brevicomin is a male-produced component of the

- southern pine beetle aggregation pheromone [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2007, 33(8): 1510–1527.
- [32] Moreno B, Macías J, Sullivan B T, et al. Field response of *Dendroctonus frontalis* (Coleoptera: Scolytinae) to synthetic semiochemicals in Chiapas, Mexico [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2008, 101(6): 1821–1825.
- [33] Browne L E, Wood D L, Bedard W D, et al. Quantitative estimates of the western pine beetle attractive pheromone components, *exo*-brevicomin, frontalin, and myrcene in nature [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 1979, 5(3): 397–414.
- [34] Wood D L, Browne L E, Ewing B, et al. Western pine beetle: specificity among enantiomers of male and female components and attractant pheromone [J]. *Science*, 1976, 192(4236): 896–898.
- [35] Zhang L, Chen H, Ma C, et al. Electrophysiological responses of *Dendroctonus armandi* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) to volatiles of Chinese white pine as well as to pure enantiomers and racemates of some monoterpenes [J]. *Chemoecology*, 2010, 20(4): 265–275.
- [36] Zhao M Z, Dai L L, Fu D Y, et al. Electrophysiological and behavioral responses of *Dendroctonus armandi* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) to two candidate pheromone components: frontalin and *exo*-brevicomin [J]. *Chemoecology*, 2017, 27(3): 91–99.
- [37] Zhao M Z, Dai L L, Sun Y Y, et al. The pheromone verbenone and its function in *Dendroctonus armandi* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) [J]. *European Journal of Entomology*, 2017, 114: 53–60.
- [38] Bakke A. Spruce bark beetle, *Ips typographus*: pheromone production and field response to synthetic pheromones [J]. *Naturwissenschaften*, 1976, 63(2): 92.
- [39] Schlyter F, Birgersson G, Byers J A, et al. Field response of spruce bark beetle, *Ips typographus*, to aggregation pheromone candidates [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 1987, 13(4): 701–716.
- [40] Francke W, Bartels J, Meyer H, et al. Semiochemicals from bark beetles: new results, remarks, and reflections [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 1995, 21(7): 1043–1063.
- [41] Zhang Q H, Tolasch T, Schlyter F, et al. Enantiospecific antennal response of bark beetles to spiroacetal (E)-conophthorin [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2002, 28(9): 1839–1852.
- [42] Zhang Q H, Schlyter F, Chen G F, et al. Electrophysiological and behavioral responses of *Ips subelongatus* to semiochemicals from its hosts, non-hosts, and conspecifics in China [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2007, 33(2): 391–404.
- [43] Chen D F, Li Y G, Zhang Q H, et al. Population divergence of aggregation pheromone responses in *Ips subelongatus* in northeastern China [J]. *Insect Science*, 2016, 23(5): 728–738.
- [44] Stokley J T, Bakke A, Renwick J A A, et al. The aggregation pheromone system of the larch bark beetle, *Ips cembrae* Heer [J]. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 1978, 86: 174–177.
- [45] Zhang Q H, Ma J H, Zhao F Y, et al. Aggregation pheromone of the Qinghai spruce bark beetle, *Ips nitidus* Eggers [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2009, 35(5): 610–617.
- [46] Borden J H, Delvin D R, Miller D R. Synomones of two sympatric species deter attack by the pine engraver, *Ips pini* (Coleoptera: Scolytidae) [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 1991, 22(3): 381–387.
- [47] Joseph G, Kelsey R G. Response of some scolytids and their predators to ethanol and 4-allylanisole in pine forests of central Oregon [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2001, 27(4): 697–715.
- [48] Erbilgin N, Powell J S, Raffa K F. Effect of varying monoterpene concentrations on the response of *Ips pini* (Coleoptera: Scolytidae) to its aggregation pheromone: implications for pest management and ecology of bark beetles [J]. *Agricultural and Forest Entomology*, 2003, 5(4): 269–274.
- [49] Dahlsten D L, Six D L, Rowney D L, et al. Attraction of *Ips pini* (Coleoptera: Scolytinae) and its predators to natural attractants and synthetic semiochemicals in northern California: implications for population monitoring [J]. *Environmental Entomology*, 2004, 33(6): 1554–1561.
- [50] Fang J X, Du H C, Shi X, et al. Monoterpenoid signals and their transcriptional responses to feeding and juvenile hormone regulation in bark beetle *Ips hauseri* [J]. *The Journal of Experimental Biology*, 2021, 224(9): jeb238030.
- [51] Wu C X, Liu F, Zhang S F, et al. Semiochemical regulation of the intraspecific and interspecific behavior of *Tomicus yunnanensis* and *Tomicus minor* during the shoot-feeding phase [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2019, 45(3): 227–240.
- [52] Poland T M, Groot P D, Burke S, et al. Development of an improved attractive lure for the pine shoot beetle, *Tomicus piniperda* (Coleoptera: Scolytidae) [J]. *Agricultural and Forest Entomology*, 2003, 5(4): 293–300.
- [53] Liu F, Wu C, Zhang S, et al. Initial location preference together with aggregation pheromones regulate the attack pattern of *Tomicus brevipilosus* (Coleoptera: Curculionidae) on *Pinus kesiya* [J]. *Forests*, 2019, 10(2): 156.
- [54] 程彬, 暴峰, 陈思羽, 等. 寄主植物对植食性昆虫抗性的研究进展——以云杉八齿小蠹为例 [J]. *环境昆虫学报*, 2024, 46(2): 326–331.
- Cheng B, Bao F, Chen S Y, et al. Research progress on host plant resistance to herbivorous insects: a case study of *Ips typographus* [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2024, 46(2): 326–331.
- [55] Chiu C, Keeling C, Bohlmann J. The cytochrome P450 *CYP6DE1* catalyzes the conversion of α -pinene into the mountain pine beetle aggregation pheromone *trans*-verbenol [J]. *Scientific Reports*, 2019, 9(1): 1477.
- [56] Pureswaran D S, Isitt R, Huber D P W. An enhanced lure for eastern populations of the North American spruce beetle, *Dendroctonus rufipennis* Kirby (Coleoptera: Curculionidae) [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2024, 117(4): 1545–1552.
- [57] Zaman R, Jain A, Hammerbacher A, et al. A rationale for chemical defense mixtures in spruce oleoresin: most monoterpenes are highly toxic to either bark beetles or to their symbiotic fungi, but not both [EB/OL]. (2024)[2026-02-11].

- <https://www.researchsquare.com/article/rs-4919445/v1>.
- [58] Zhang Q H. Interruption of aggregation pheromone in *Ips typographus* (L.) (Col. Scolytidae) by non-host bark volatiles [J]. *Agricultural and Forest Entomology*, 2003, 5(2): 145–153.
 - [59] Unelius C R, Schiebe C, Bohman B, et al. Non-host volatile blend optimization for forest protection against the European spruce bark beetle, *Ips typographus* [J]. *PLoS ONE*, 2014, 9(1): e85381.
 - [60] 陈婧娴, 李莹芸, 高磊, 等. 树皮小蠹-微生物共生关系研究进展 [J]. *中国科学: 生命科学*, 2024, 54(7): 1266–1278.
 - Chen J X, Li Y Y, Gao L, et al. Research progress on bark beetle-microbe symbiosis [J]. *Science China: Life Sciences*, 2024, 54(7): 1266–1278.
 - [61] Lewinsohn D, Lewinsohn E, Bertagnolli C L, et al. Blue-stain fungi and their transport structures on the Douglas-fir beetle [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 1994, 24(11): 2275–2283.
 - [62] Popa V, Déziel E, Lavallée R, et al. The complex symbiotic relationships of bark beetles with microorganisms: a potential practical approach for biological control in forestry [J]. *Pest Management Science*, 2012, 68(7): 963–975.
 - [63] Six D L. A comparison of mycangial and phoretic fungi of individual mountain pine beetles [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 2003, 33(7): 1331–1334.
 - [64] Koski T M, Zhang B, Wickham J D, et al. Chemical interactions under the bark: bark-, ambrosia-, and wood-boring beetles and their microbial associates [J]. *Reviews in Environmental Science and Bio/Technology*, 2024, 23(4): 923–948.
 - [65] Kandasamy D, Gershenzon J, Andersson M N, et al. Volatile organic compounds influence the interaction of the Eurasian spruce bark beetle (*Ips typographus*) with its fungal symbionts [J]. *The ISME Journal*, 2019, 13(7): 1787–1790.
 - [66] Kandasamy D, Zaman R, Nakamura Y, et al. Conifer-killing bark beetles locate fungal symbionts by detecting volatile fungal metabolites of host tree resin monoterpenes [J]. *PLOS Biology*, 2023, 21(2): e3001887.
 - [67] Xu L, Lou Q, Cheng C, et al. Gut-associated bacteria of *Dendroctonus valens* and their involvement in verbenone production [J]. *Microbial Ecology*, 2015, 70(4): 1012–1023.
 - [68] Cao Q, Koski T, Li H, et al. The effect of inactivation of aldehyde dehydrogenase on pheromone production by a gut bacterium of an invasive bark beetle, *Dendroctonus valens* [J]. *Insect Science*, 2023, 30(2): 459–472.
 - [69] Cale J A, Klutsch J G, Erbilgin N, et al. Ophiostomatoid fungi can emit the bark beetle pheromone verbenone and other semiochemicals in media amended with various pine chemicals and beetle-released compounds [J]. *Fungal Ecology*, 2019, 38: 112–120.
 - [70] Crandall L, Zaman R, Duthie-Holt M, et al. Navigating the semiochemical landscape: attraction of subcortical beetle communities to bark beetle pheromones, fungal and host tree volatiles [J]. *Insects*, 2025, 16(1): 57.
 - [71] Yaman M, Ertürk Ö, Aslan I. Isolation of some pathogenic bacteria from the great spruce bark beetle, *Dendroctonus micans* and its specific predator, *Rhizophagus grandis* [J]. *Folia Microbiologica*, 2010, 55(1): 35–38.
 - [72] Sevim A, Gökçe C, Erbas Z, et al. Bacteria from *Ips sexdentatus* (Coleoptera: Curculionidae) and their biocontrol potential [J]. *Journal of Basic Microbiology*, 2012, 52(6): 695–704.
 - [73] Brand J M, Bracke J W, Britton L N, et al. Bark beetle pheromones: production of verbenone by a mycangial fungus of *Dendroctonus frontalis* [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 1976, 2(2): 195–199.
 - [74] Afzal S, Nahrung H F, Lawson S A, et al. Volatilome of Australian *Ips grandicollis*-associated ophiostomatoid fungi [J]. *Fungal Ecology*, 2025, 74: 101411.
 - [75] Zhao T, Axelsson K, Krokene P, et al. Fungal symbionts of the spruce bark beetle synthesize the beetle aggregation pheromone 2-methyl-3-buten-2-ol [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2015, 41(9): 848–852.
 - [76] Zhao T, Ganji S, Schiebe C, et al. Convergent evolution of semiochemicals across Kingdoms: bark beetles and their fungal symbionts [J]. *The ISME Journal*, 2019, 13: 1535–1545.
 - [77] Lindmark M, Ganji S, Wallin E A, et al. Semiochemicals produced by fungal bark beetle symbiont *Endoconidiophora rufipennis* and the discovery of an anti-attractant for *Ips typographus* [J]. *PLoS ONE*, 2023, 18(4): e0283906.
 - [78] Davis T S, Hofstetter R W, Foster J T, et al. Interactions between the yeast *Ogataea pini* and filamentous fungi associated with the western pine beetle [J]. *Microbial Ecology*, 2011, 61(3): 626–634.
 - [79] Byers J A, Wood D L. Antibiotic-induced inhibition of pheromone synthesis in a bark beetle [J]. *Science*, 1981, 213: 763–764.
 - [80] Miller D R, Mayfield A E, Poland T M. Enantiomeric composition of α -pinene affects catches of bark and wood boring beetles, and associated species, in ethanol-baited multiple-funnel traps [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2024, 117(4): 1526–1536.
 - [81] Audley J P, Fettig C J, Moan J E, et al. Semiochemical interruption of *Dendroctonus rufipennis* (Coleoptera: Curculionidae) in Alaska and Colorado, U. S [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2025, 118(6): 2983–2994.
 - [82] 苏梅华, 奚菊芬, 刘勇, 等. 信息素引诱剂诱捕木材中的小蠹虫 [J]. *植物检疫*, 2008(02): 78–80.
 - Su M H, Xi J F, Liu Y, et al. Trapping bark beetles in timber with pheromone attractants [J]. *Plant Quarantine*, 2008(2): 78–80.
 - [83] 秦小薇, 戈峰, 苏建伟, 等. 昆虫对植物源手性气味的立体选择性识别 [J]. *植物保护*, 2006(3): 93–97.
 - Qin X W, Ge F, Su J W, et al. Stereoselective recognition of plant-derived chiral odors by insects [J]. *Plant Protection*, 2006(3): 93–97.
 - [84] Hobson K R, Wood D L, Cool L G, et al. Chiral specificity in responses by the bark beetle *Dendroctonus valens* to host kairomones [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 1993, 19(9): 1837–1846.
 - [85] Sullivan B, Byers J, Brownie C. Influence of release rate and

- location of release devices of pheromone component *endo*-brevicommin on attraction of the southern pine beetle [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2025, 51: 97.
- [86] Jakus R, Modlinger R, Kaspar J, et al. Testing the efficiency of the push-and-pull strategy during severe *Ips typographus* outbreak and extreme drought in Norway spruce stands [J]. *Forests*, 2022, 13(12): 2175.
- [87] 方加兴, 王越, 邓梅, 等. 红皮云杉主要单萜烯对云杉八齿小蠹的毒力及行为调控作用 [J]. *林业科学*, 2023, 59(4): 132–138.
Fang J X, Wang Y, Deng M, et al. Toxicity and behavioral regulation of main monoterpenes from *Picea koraiensis* on *Ips typographus* [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2023, 59(4): 132–138.
- [88] Afzal S, Nahrung H F, Lawson S A, et al. Survey for attraction-inhibiting semiochemicals for *Ips grandicollis* (Coleoptera: Curculionidae) in its native and invasive ranges [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2025, 118(4): 1793–1801.
- [89] Park J, Huh M, Lee J, et al. Seasonal occurrence of bark and woodboring Coleoptera in stands of *Pinus densiflora* (Pinales: Pinaceae) and *Larix kaempferi* (Pinales: Pinaceae) and monitoring method using multifunnel traps baited with pine volatiles [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2023, 116(6): 2014–2026.
- [90] 方加兴, 武承旭, 卢文娟, 等. 横坑切梢小蠹林间危害与诱捕量之间的相关性分析 [J]. *林业科学*, 2019, 55(4): 129–135.
Fang J X, Wu C X, Lu W J, et al. Correlation analysis between field damage and trap catch of *Tomicus minor* [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2019, 55(4): 129–135.
- [91] 左天兴, 黄桂英. 利用信息化化合物诱捕防治云南切梢小蠹试验效果分析 [J]. *林业调查规划*, 2018, 43(2): 64–68, 98.
Zuo T X, Huang G Y. Effect analysis of trapping and control of *Tomicus yunnanensis* using semiochemicals [J]. *Forest Inventory and Planning*, 2018, 43(2): 64–68, 98.
- [92] Leal W S. Odorant reception in insects: roles of receptors, binding proteins, and degrading enzymes [J]. *Annual Review of Entomology*, 2013, 58(1): 373–391.
- [93] Andersson M N, Grosse-Wilde E, Keeling C I, et al. Antennal transcriptome analysis of the chemosensory gene families in the tree killing bark beetles, *Ips typographus* and *Dendroctonus ponderosae* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) [J]. *BMC Genomics*, 2013, 14(1): 1–16.
- [94] Gu X C, Zhang Y N, Kang K, et al. Antennal transcriptome analysis of odorant reception genes in the red turpentine beetle (RTB), *Dendroctonus valens* [J]. *PLoS ONE*, 2015, 10(5): e0125159.
- [95] Liu N Y, Li Z B, Zhao N, et al. Identification and characterization of chemosensory gene families in the bark beetle, *Tomicus yunnanensis* [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part D: Genomics and Proteomics*, 2018, 25: 73–85.
- [96] Pu L, Wang P, Lu Y, et al. Functional characterization of chemosensory proteins in three sympatric *Tomicus* bark beetles feeding on *Pinus yunnanensis*: implication for the conservation and divergence of ligand-binding profiles [J]. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 2025, 210: 106371.
- [97] Yuvaraj J, Kandasamy D, Roberts R, et al. Eurasian spruce bark beetle detects lanierone using a highly expressed specialist odorant receptor, present in several functional sensillum types [J]. *BMC Biology*, 2024, 22: 266.
- [98] Ramakrishnan R, Shewale M K, Strådal J, et al. Aggregation pheromones in the bark beetle genus *Ips*: advances in biosynthesis, sensory detection, and forest management applications [J]. *Current Forestry Reports*, 2025, 11: 21.

(责任编辑 范娟 李契
责任编辑 骆有庆)