

# 秦岭华山松 3 种小蠹虫的消化酶研究

王胜军, 陈 辉

(西北农林科技大学 林学院, 陕西 杨凌 712100)

**【摘要】**【目的】华山松大小蠹、松六齿小蠹和油松四眼小蠹,是秦岭森林生态系统内危害华山松的重要小蠹种类,通过对上述 3 种小蠹虫虫体主要消化酶活性的分析,揭示其营养利用差异的原因。【方法】采用福林-酚试剂法、羧甲基纤维素钠盐法、碱溶液滴定法和碘-淀粉比色法,测定并比较华山松大小蠹、松六齿小蠹和油松四眼小蠹 3 种小蠹虫的蛋白酶、纤维素酶、脂肪酶和淀粉酶活性,同时探讨不同温度对华山松大小蠹成虫与幼虫虫体的蛋白酶、纤维素酶、淀粉酶和脂肪酶活性的影响。【结果】华山松大小蠹、松六齿小蠹和油松四眼小蠹成虫虫体蛋白酶活性大小依次为:华山松大小蠹>油松四眼小蠹>松六齿小蠹;纤维素酶活性大小依次为:松六齿小蠹>油松四眼小蠹>华山松大小蠹;脂肪酶活性大小依次为:华山松大小蠹>油松四眼小蠹>松六齿小蠹;淀粉酶活性大小依次为:油松四眼小蠹>松六齿小蠹>华山松大小蠹。华山松大小蠹幼虫蛋白酶的最适温度为 25 ℃,成虫为 20 ℃;幼虫与成虫的纤维素酶、脂肪酶、淀粉酶的最适温度均一致,分别为 25,25 和 40 ℃。【结论】3 种小蠹虫的蛋白酶、纤维素酶、淀粉酶活性差异显著,脂肪酶活性差异不显著;华山松大小蠹成虫与幼虫的 4 种消化酶活性随温度的改变而变化。

**【关键词】** 华山松;小蠹虫;消化酶;酶活性;最适温度

**【中图分类号】** S791.241.07

**【文献标识码】** A

**【文章编号】** 1671-9387(2008)12-0142-07

## Digestion enzymes of three bark beetle species (Coleoptera: Scolytidae) in the Qinling Mountains

WANG Sheng-jun, CHEN Hui

(College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

**Abstract:** 【Objective】 *Dendroctonus armandi* Tsai et Li, *Polygraphus sinensis* Eggers, and *Ips acuminatus* Gyllenhal, are three main infested Chinese white pine bark beetles in Qinling Forest Ecosystem, and the differences of nutrition usage were discussed by analyzing its major digestive enzyme activities. 【Method】 Using forint phenol, carboxymethyl cellulose sodium salt, alkali solution titration methods and iodine starch color, digestive enzyme activities of the three were measured and compared and influences of different temperatures on the enzyme activities of *D. armandi* adults and larvae were investigated. 【Result】 The results indicated that the proteinase activity of *D. armandi* was the highest, followed by *P. sinensis* and *I. acuminatus* respectively. The cellulase activity of *I. acuminatus* ranked first, with *P. sinensis* and *I. acuminatus* in succession. The lipase activity comparison of the three was the same in asproteinase activity. The amylase activity of the three bark beetles species was shown in the following sequence: *D. armandi*, *I. acuminatus*, and *P. sinensis*. The optimum temperature for proteinase activity of *D. armandi* larvae was 20 ℃ and that of adult was 25 ℃. The optimum temperature for amylase, lipase and cellulase activity of *D. armandi* larvae equaled to that of *D. armandi* adult, 40 ℃ 25 ℃ and 25 ℃ respectively. 【Conclusion】 Activity

\* [收稿日期] 2008-01-03

[基金项目] 国家自然科学基金重点项目(30730073);国家“十一五”科技支撑计划项目(2001BA509B1203)

[作者简介] 王胜军(1982—),男,陕西汉中人,在读硕士,主要从事森林昆虫学研究。

[通讯作者] 陈 辉(1961—),男,甘肃酒泉人,教授,博士生导师,主要从事森林昆虫学研究。

differences in protease, cellulase and amylase were significant among the three pine bark beetles, while lipase activity had no significant difference. And the four types of digestive enzyme activities of *D. armandi* adults and larvae changed with temperature.

**Key words:** Chinese white pine; bark beetle; digestion enzyme; enzyme activity; optimum temperature

小蠹虫是针叶树森林生态系统中最重要的高级营养消费者和针叶树木的毁灭性害虫,多年来其发生与防治等一直是森林害虫研究的重点和热点<sup>[1]</sup>。在针叶树木森林生态系统中,各种小蠹虫在寄主上的空间分布和数量动态,依赖于寄主树木所提供的营养和空间资源的多层次、多类型。同时,小蠹虫入侵寄主树木的时间差异,也促使小蠹虫对寄主树木的营养和空间进行合理利用<sup>[2]</sup>。目前,已知秦岭森林生态系统内入侵危害寄主华山松的小蠹虫有19种,在长期的竞争和生态适应中,小蠹虫已形成自身的营养与空间差异,并且一些种类存在营养与空间的相互重叠。华山松大小蠹(*Dendroctonus armandi* Tsai et Li)是秦岭华山松小蠹生态系统建立的先锋,主要入侵危害30年以上健康华山松,在华山松大小蠹共生真菌的协同作用下克服寄主华山松树木的抗性;松六齿小蠹(*Ips acuminatus* Gyllnhale)作为华山松大小蠹的主要跟随性小蠹种类,主要入侵危害衰弱的寄主华山松树木,利用寄主华山松韧皮部和木质部营养;油松四眼小蠹(*Polygraphus sinensis* Eggers)在生存空间上与松六齿小蠹具有高度的重叠性,但油松四眼小蠹主要入侵危害华山松枯萎木和枯死木,利用华山松大小蠹和松六齿小蠹等小蠹虫剩余的营养空间<sup>[2]</sup>。尽管秦岭华山松小蠹的时间与空间时序动态、各小蠹虫对寄主华山松树势的选择性已经明确,但对秦岭华山松主要小蠹种类的酶代谢、营养利用以及与温度的关系尚无详细研究。

本研究通过对秦岭华山松3种主要小蠹种类虫体蛋白酶、纤维素酶、淀粉酶和脂肪酶活性的比较,以及不同温度对华山松大小蠹成虫与幼虫主要消化酶活性的影响研究,探讨华山松大小蠹、松六齿小蠹和油松四眼小蠹对寄主华山松营养利用的差异,旨在进一步了解小蠹虫的生物学特性,为人工饲养和综合防治提供依据。

## 1 材料与方 法

### 1.1 试验材料

试验材料采集于西北农林科技大学火地塘教学实验林场,在火地塘各林分内选择被华山松大小蠹、

松六齿小蠹、油松四眼小蠹入侵危害的寄主华山松,在被害树木树高5 m以下剥去华山松韧皮部,在韧皮部和木质部间采集华山松大小蠹成虫、松六齿小蠹成虫、油松四眼小蠹成虫及华山松大小蠹幼虫,装入冰盒带回,测定小蠹虫的平均质量,结果见表1。

表1 秦岭华山松3种小蠹虫的平均质量

Table 1 Average weight of three bark beetles species from Qinling Mountains

种类 Species	样本数 Number	平均个体质量/g The average individual weight	总质量/g Total
华山松大小蠹成虫 <i>D. armandi</i>	90	0.006 2±0.000 1	0.558±0.001
松六齿小蠹成虫 <i>I. acuminatus</i>	90	0.005 5±0.000 2	0.495±0.002
油松四眼小蠹成虫 <i>P. sinensis</i>	90	0.004 9±0.000 1	0.441±0.001
华山松大小蠹幼虫 <i>D. armandi</i>	90	0.004 2±0.000 1	0.378±0.002

注:平均个体质量是3次的平均值,加上标准误差。

Note: The average individual weight as mean  $n=3$ , and the standard error.

### 1.2 华山松大小蠹、松六齿小蠹和油松四眼小蠹代谢粗酶液的制备

先将小蠹虫各90只饥饿48 h,称其质量,然后用体积分数75%乙醇进行表面消毒,无菌水冲洗数次<sup>[2-3]</sup>。最后将3种小蠹虫加入10倍的去离子水冰浴匀浆,匀浆液以9 000 r/min的速度冰冻离心30 min,取上清液置于4℃下保存备用,24 h内测定消化酶活性。

### 1.3 消化酶活性的测定<sup>[4-6]</sup>

1.3.1 蛋白酶活性的测定<sup>[7-10]</sup> 蛋白酶活性的测定采用福林-酚试剂法。取稀释5倍的酶液1 mL,在28℃水浴中预热3~5 min,加入预热(28℃)质量分数0.5%酪素2 mL,在28℃水浴中反应15 min,然后加入体积分数为10%的三氯乙酸3 mL,离心15 min(3 000 r/min)。取上清液1 mL,加入0.55 mol/L碳酸钠溶液5 mL,再加入福林试剂1 mL,于28℃水浴中显色15 min,在680 nm波长测定OD值,重复3次,同时设空白对照。然后对照标准曲线,计算蛋白酶活性,蛋白酶活性定义为:在pH值7.0(胃蛋白酶pH值为2.2)条件下,底物酪蛋白质量浓度为5 mg/mL,(28±1)℃温度保温15 min,每分钟每克组织蛋白酶水解酪蛋白产生1 μg

酪氨酸为1个酶活性单位(U)。

1.3.2 纤维素酶活性的测定<sup>[11-13]</sup> 纤维素酶活性用羧甲基纤维素钠盐法测定,取1 mL酶液,置于50℃水浴锅中预热2 min,然后再加入4 mL已预热至50℃的底物溶液,准确计时5 min取出,加入1 mL 2 mol/L氢氧化钠溶液和2 mL 3,5二硝基水杨酸(DNS)显色液,摇匀后在对照管中再加入1 mL酶液。将试管放入沸水浴中,5 min后立即取出,流水冷却,用蒸馏水定容至20 mL,于520 nm处测OD值,重复3次,同时设空白对照。以每分钟生成相当于1 μmol葡萄糖为1个酶活性单位(U)。

1.3.3 脂肪酶活性的测定<sup>[14-17]</sup> 脂肪酶活性用碱溶液滴定法测定。在试管中依次加入5 mL 0.025 mol/L磷酸缓冲液(pH 7.5)、4 mL聚乙烯醇橄榄油乳化液、0.4 mL质量分数20%牛磺胆酸钠溶液,于40℃水浴中预热5 min,加入酶液1 mL,对照同时加入15 mL体积分数95%乙醇,混匀,在40℃水浴中保温反应15 min后取出,立即加入15 mL体积分数95%乙醇,同时加入酚酞指示剂各3滴,用0.05 mol/L氢氧化钠标准溶液滴定产生的脂肪酸,重复3次,同时设空白对照。以1 mL酶液在40℃下作用于聚乙烯醇橄榄油乳化液15 min,最后消耗的1 mL 0.05 mol/L的氢氧化钠,作为100个活性单位(U)。

1.3.4 淀粉酶活性的测定<sup>[18]</sup> 淀粉酶活性用碘-淀粉比色法测定,用质量分数1.0%可溶性淀粉作底物,取0.5 mL 1.0%淀粉-磷酸缓冲液(1.0 g可溶性淀粉溶于100 mL 0.02 mol/L磷酸盐缓冲液(pH 8.0)中制备而成),于30℃水浴预热3 min,加酶液0.5 mL,对照加0.5 mL蒸馏水,反应5 min,立即加DNS显色剂1.0 mL,在水浴中煮沸5 min,终止反应并显色,待冷却后加入10.0 mL重蒸水,于540 nm波长测定吸光值,重复3次,同时设空白对照。用1.00 mL标准麦芽糖溶液作同样操作(标准空白以等体积重蒸水替代)。淀粉酶活性用1 g新鲜组织在30℃、pH 8.0条件下,1 min内使可溶性淀粉分解产生麦芽糖的质量(mg)来表示。

#### 1.4 温度对华山松大小蠹成虫与幼虫4种消化酶活性的影响<sup>[18-20]</sup>

用恒温水浴锅控制反应温度,共设置:15, 20, 25, 30, 35, 40 和 45℃ 7个温度梯度。不同温度酶反应时间为5 min。蛋白酶、纤维素酶、脂肪酶、淀粉酶活性的测定方法同1.3.1~1.3.4。反应体系中均加入粗酶液0.2 mL。

#### 1.5 数据的统计与分析

试验数据采用Microsoft Excel(V2003)和SAS(V8.1)软件进行分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 华山松大小蠹、松六齿小蠹和油松四眼小蠹成虫虫体4种消化酶活性的比较

2.1.1 蛋白酶活性 对华山松大小蠹、松六齿小蠹和油松四眼小蠹成虫虫体蛋白酶活性的测定及方差分析结果(表2)表明,3种小蠹成虫虫体蛋白酶活性差异显著( $P < 0.05$ ),其中华山松大小蠹成虫虫体蛋白酶活性最强,油松四眼小蠹次之,松六齿小蠹最低。这说明华山松大小蠹对寄主树木组织内蛋白质营养的利用能力较强,而松六齿小蠹较弱,这与华山松大小蠹、松六齿小蠹和油松四眼小蠹入侵寄主树木的时序和寄主营养状态有密切关系<sup>[4,21]</sup>。

2.1.2 纤维素酶活性 对华山松大小蠹、松六齿小蠹和油松四眼小蠹成虫虫体纤维素酶活性的测定及方差分析结果(表2)表明,3种小蠹成虫虫体纤维素酶活性差异显著( $P < 0.05$ ),其中松六齿小蠹成虫虫体纤维素酶活性大,油松四眼小蠹次之,华山松大小蠹最小。说明油松四眼小蠹对纤维素的消化能力较强,可以更加充分地利用华山松韧皮部和木质部中的纤维素,从而满足自身的营养需求,而华山松大小蠹对寄主华山松韧皮部和木质部组织内纤维素的利用主要依赖于共生真菌的分解与转化<sup>[3-4]</sup>。

2.1.3 脂肪酶活性 对华山松大小蠹、松六齿小蠹和油松四眼小蠹成虫虫体脂肪酶活性的测定及方差分析结果(表2)表明,油松四眼小蠹、华山松大小蠹和松六齿小蠹成虫虫体脂肪酶活性差异不显著( $P > 0.05$ ),即油松四眼小蠹、华山松大小蠹和松六齿小蠹对寄主华山松韧皮部和木质部脂肪类营养物质的利用能力不存在明显差异。

2.1.4 淀粉酶活性 对华山松大小蠹、松六齿小蠹和油松四眼小蠹成虫虫体淀粉酶活性的测定及方差分析结果(表2)表明,3种小蠹成虫虫体淀粉酶活性差异显著( $P < 0.05$ ),其中油松四眼小蠹成虫虫体的淀粉酶活性最大,松六齿小蠹次之,华山松大小蠹最小。说明华山松大小蠹、松六齿小蠹和油松四眼小蠹对寄主华山松韧皮部组织内糖类的利用率存在差异。

从表2可以看出,华山松大小蠹、松六齿小蠹和油松四眼小蠹成虫虫体的主要消化酶活性存在一定差异,其中华山松大小蠹对寄主华山松韧皮部和木

质部组织内蛋白质、脂肪类营养的利用能力较强,对淀粉、纤维素类营养的利用能力较低;松六齿小蠹则对寄主华山松韧皮部和木质部中蛋白质、纤维素、淀粉和脂肪营养具有一定的利用能力。油松四眼小蠹

对淀粉和纤维素营养的利用能力较强;这可能正是华山松大小蠹、松六齿小蠹和油松四眼小蠹对寄主华山松有选择差异的原因之一。

表 2 3 种小蠹成虫虫体 4 种消化酶活性的比较

Table 2 Four species digestion enzymes comparison of three bark beetles

种类 Species	蛋白酶活性/ ( $U \cdot g^{-1} \cdot min^{-1}$ ) Protease activity	纤维素酶活性/ ( $U \cdot g^{-1}$ ) Cellulase activity	脂肪酶活性/( $U \cdot g^{-1}$ ) Lipase activity	淀粉酶活性/ ( $mg \cdot g^{-1} \cdot min^{-1}$ ) Amylase activity
华山松大小蠹 <i>D. armandi</i>	21.96±1.01 a	458.38±23.64 c	90.67±5.10 a	68.81±0.78 c
松六齿小蠹 <i>I. acuminatus</i>	2.89±0.46 c	729.56±14.81 a	80.60±5.10 a	74.47±1.46 b
油松四眼小蠹 <i>P. sinensis</i>	14.03±0.37 b	648.14±22.53 b	84.01±1.44 a	78.18±2.21 a

注:表中同列数据后标不同小写字母表示差异显著( $P < 0.05$ )。

Note: Values with different small letters within the same column differ significantly ( $P < 0.05$ ).

## 2.2 温度对华山松大小蠹成虫和幼虫虫体 4 种消化酶活性的影响

2.2.1 对蛋白酶活性的影响 由图 1 可以看出,华山松大小蠹成虫和幼虫虫体蛋白酶活性最高时的反应温度不同,其中幼虫为 25 °C,成虫为 20 °C,以后随着反应温度的升高,蛋白酶活性逐渐下降,至 40~45 °C 时,蛋白酶活性降至最低。

2.2.2 对纤维素酶活性的影响 由图 2 可以看出,

华山松大小蠹成虫和幼虫虫体纤维素酶活性对温度的反应存在差异。在 20~30 °C,华山松大小蠹成虫和幼虫虫体纤维素酶活性变化显著,其中在温度达到 25 °C 时纤维素酶活性均最大,此时正值华山松大小蠹幼虫的主要发育期,对纤维素营养的需要也最大;而在 30~40 °C 华山松大小蠹成虫和幼虫虫体的纤维素酶活性均较低。这与华山松大小蠹发育进度有一定的关系<sup>[4,21]</sup>。

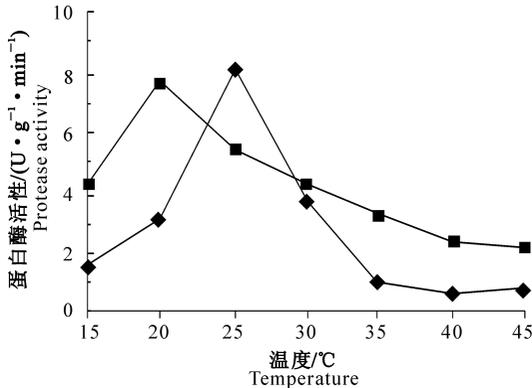


图 1 不同温度下华山松大小蠹成虫与幼虫虫体的蛋白酶活性  
—◆—, 幼虫; —■—, 成虫

Fig. 1 Protease activity of *D. armandi* adults and larvae under different temperatures

—◆—, Larvae; —■—, Adults

2.2.3 对脂肪酶活性的影响 图 3 表明,华山松大小蠹成虫和幼虫虫体脂肪酶活性与温度存在密切的关系,在 20~25 °C,成虫和幼虫的脂肪酶活性均迅速升高,在 25 °C 时均达到最大值,但是幼虫脂肪酶活性变化大于成虫。在 25~45 °C,随着温度的增加,成虫和幼虫虫体放的脂肪酶活性均减弱,但温度

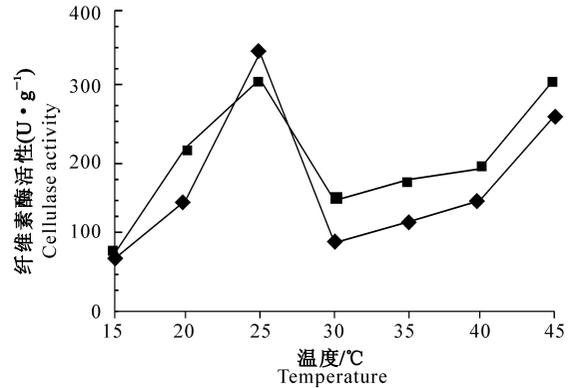


图 2 不同温度下华山松大小蠹成虫与幼虫虫体的纤维素酶活性  
—◆—, 幼虫; —■—, 成虫

Fig. 2 Cellulase activity of *D. armandi* adults and larvae under different temperatures

—◆—, Larvae; —■—, Adults

对成虫脂肪酶的活性影响小于幼虫,在 25~30 °C 成虫虫体的脂肪酶活性变化比较平稳,是脂肪酶最适宜的温度范围。

2.2.4 对淀粉酶活性的影响 由图 4 可以看出,华山松大小蠹成虫和幼虫虫体淀粉酶活性与温度几乎呈线性关系,其中幼虫的淀粉酶活性在 15~40 °C 随

温度的增加而加强,在 40 ℃时淀粉酶活性达到最大;成虫则在 25 ℃时淀粉酶活性较强,在温度达到 40 ℃时淀粉酶活性最大。从线性相关系数分析可以看出,华山松大小蠹幼虫虫体淀粉酶活性与温度

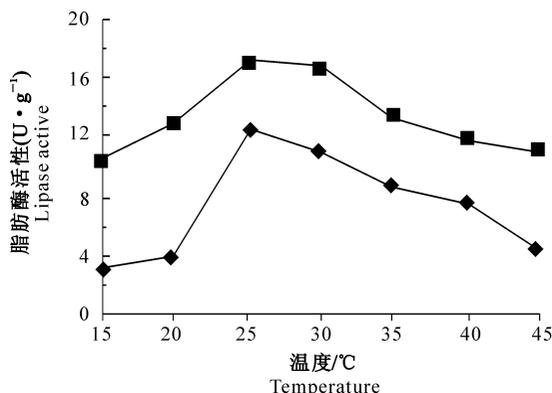


图 3 不同温度下华山松大小蠹成虫与幼虫虫体的脂肪酶活性  
—◆—, 幼虫; —■—, 成虫

Fig. 3 Lipase activity of *D. armandi* adults and larvae under different temperatures  
—◆—, Larvae; —■—, Adults

综合分析图 1~4 可以看出,在不同温度梯度下,华山松大小蠹生长发育的最适宜温度是 20~30 ℃,此时消化道主要酶的活性均较强,取食最强,生长较快,生命活力旺盛,这与华山松大小蠹主要分布在 1 600 m 以上这一特定的温度环境有密切关系,也说明环境温度对华山松大小蠹的生长发育和营养利用产生了明显影响。

## 3 结论与讨论

### 3.1 食性与消化酶活性的关系

小蠹虫消化酶活性与食性和营养利用有一定的关系,酶活性是营养需求的表现。本研究中,秦岭森林生态系统入侵危害华山松的华山松大小蠹、松六齿小蠹和油松四眼小蠹虫体的 4 种消化酶活性,均呈现出纤维素酶>脂肪酶>淀粉酶>蛋白酶的趋势,且纤维素酶活性远大于其他 3 种酶,而蛋白酶活性相当低,可以看出,秦岭华山松 3 种小蠹虫为适应及充分利用寄主华山松韧皮部和木质部营养,形成了与营养利用相一致的消化酶系统,以便在不同寄主树木抗性阶段消化吸收华山松组织内的纤维素等营养物质。从秦岭华山松小蠹生态系统的时序动态看,华山松大小蠹集中在 30 年生以上健康华山松 3 m 以下的树干韧皮部和木质部间取食危害,华山松大小蠹与其共生菌具有分泌纤维素酶、半纤维素酶、

的关联度大于成虫(幼虫淀粉酶活性与温度的相关系数为 0.877,成虫为 0.497)。淀粉酶最适宜的温度是 40 ℃,远大于环境温度,说明环境温度无法达到其最适宜的反应温度。

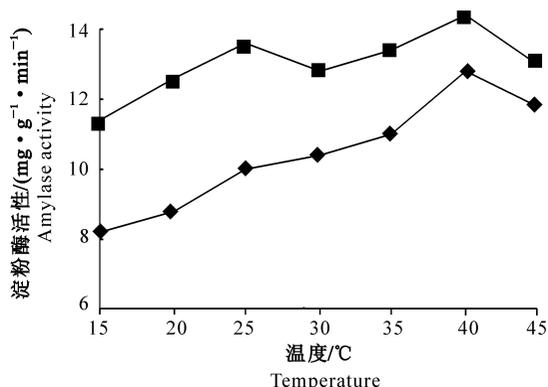


图 4 不同温度下华山松大小蠹成虫与幼虫虫体的淀粉酶活性  
—◆—, 幼虫; —■—, 成虫

Fig. 4 Amylase activity of *D. armandi* adults and larvae under different temperatures  
—◆—, Larvae; —■—, Adults

淀粉酶和蛋白酶等的能力,以达到对寄主华山松韧皮部及木质部边材组织内的纤维素、半纤维素、淀粉、多糖、脂类和蛋白等营养物质的利用<sup>[4]</sup>。松六齿小蠹为华山松大小蠹的主要跟随性小蠹种类,主要入侵被华山松大小蠹危害而衰弱的寄主华山松树木,利用寄主树木中未被华山松大小蠹利用的营养空间,因此成为秦岭华山松最主要的次期性小蠹种类,表现在其蛋白酶活性显著弱于华山松大小蠹,但其淀粉酶和纤维素酶活性均显著高于华山松大小蠹,说明松六齿小蠹能更加直接地利用被害华山松韧皮部和木质部中的纤维素等营养物质。油松四眼小蠹属于入侵危害华山松枯立木或枯死木的小蠹种类,其对寄主华山松的营养利用受到了一定限制,表现在纤维素酶活性较高,以更有效地利用华山松大小蠹和松六齿小蠹剩余的营养物质。这进一步说明小蠹虫入侵时序的差异和种间营养与空间竞争,是决定各小蠹虫消化酶分泌与营养利用的主要因素。

### 3.2 温度与消化酶活性的关系

温度对酶的作用具有双重影响:一方面升高温度增加底物分子的热能,加速酶的反应速率;另一方面较高的温度导致酶蛋白变性而丧失催化活性。因此,每一种酶的催化反应都有适宜的温度范围和最适温度。本研究结果显示,在 15~45 ℃,随温度的变化,华山松大小蠹成虫和幼虫虫体的 4 种酶活性

存在差异,不同的消化酶最适反应温度不同,其中蛋白酶的最适温度成虫为 20 ℃,幼虫为 25 ℃;纤维素酶的最适温度成虫和幼虫均为 25 ℃;脂肪酶的最适温度成虫和幼虫均为 25 ℃;淀粉酶成虫和幼虫均为 40 ℃。通过不同温度对华山松大小蠹 4 种消化酶活性的影响可以看出,华山松大小蠹的生长与环境密切相关,环境温度的改变,不仅影响消化酶的活性,而且影响华山松大小蠹的生理代谢,其差异与幼虫期以营养摄取为目标以及成虫期以产卵和扩散为目标密切相关,特别是小蠹虫成虫期长距离的飞行扩散需要更多营养的积累<sup>[22-25]</sup>。本研究中,4 种消化酶的最适温度是在实验室设定的反应时间、条件下测定的,由于反应体系的状态,如添加底物、缓冲液种类及反应时间等不同而有所差异。而实际上生物体内酶起作用的时间会长得多,且与其他生化反应协同进行,所以最适温度在一定程度上反映了消化酶的耐热性,这为内源酶和外源酶的应用研究提供了参考资料。

秦岭华山松不同的小蠹虫种类在长期的进化中,彼此已经形成了空间上的最佳分布和营养利用上的有效互补,形成了与环境相适应的营养需求模式,这不仅表现在各小蠹虫入侵寄主树木树势的选择方面,而且表现在消化代谢酶活性的差异上。同时,不同小蠹虫自身的遗传调控能力、与真菌的共生关系等,也会严重影响小蠹虫对寄主树木营养的利用,这有待于进一步探讨。

## [参考文献]

[1] 段焰青,叶辉,李青.小蠹虫对针叶类寄主树木的选择危害机制[J].昆虫知识,2006,43(1):16-22.  
Duan Y Q, Ye H, Li Q. Mechanisms of host selection and damage by bark beetles on coniferous trees [J]. Chinese Bulletin of Entomology, 2006, 43(1): 16-22. (in Chinese)

[2] 陈辉,唐明,叶宏谋,等.秦岭华山松小蠹生态位研究[J].林业科学,1999,35(4):40-44.  
Chen H, Tang M, Ye H M, et al. Niche of bark beetles within *Pinus armandi* ecosystem in inner Qingling Mountains [J]. Forestry Science, 1999, 35(4): 40-44. (in Chinese)

[3] 陈辉,刘琳,赵平娟.秦岭华山松小蠹消化道结构与食性分化的研究[J].西北林学院学报,2004,19(2):89-92. (in Chinese)  
Chen H, Liu L, Zhao P J. Alimentary canal and feeding the habits division of *Pinus armandi* beetles in Qinling Mountains [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2004, 19(2): 89-92. (in Chinese)

[4] 陈辉,唐明,朱长俊,等.华山松大小蠹和共生真菌分泌酶组成分析[J].林业科学,2004,40(5):143-146.

Chen H, Tang M, Zhu C J, et al. The Enzymes in the secretions of *Dendroctonus armandi* (Scolytidae) and their symbiotic fungus of *Leptographium qinlingensis* [J]. Forestry Science, 2004, 40(5): 143-146. (in Chinese)

[5] 刘立鹤,陈立侨,周永奎,等.甲壳动物消化酶的研究[J].饲料工业,2006,27(18):56-62.  
Liu L H, Chen L Q, Zhou Y G, et al. A review of digestive enzymes of crustaceans [J]. Feed Industry, 2006, 27(18): 56-62. (in Chinese)

[6] 付新华,孙溢,孙世春.大菱鲆消化酶的活力[J].中国水产科学,2005,12(1):26-32.  
Fu X H, Sun M, Sun S C. Activity of digestive enzymes in *Scophthalmus maximus* [J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2005, 12(1): 26-32. (in Chinese)

[7] 周兴华,向泉,叶元土.三种名优鱼类消化酶活性的比较[J].广东饲料,2003,12(6):19-21.  
Zhou X H, Xiang X, Ye Y T. Compare of digestive enzyme's activity of three famous kinds of fishes [J]. Feed Industry, 2003, 12(6): 19-21. (in Chinese)

[8] 莫姣娇,孙强.昆虫蛋白质含量的测定方法[J].安徽农学通报,2007,13(11):40-41.  
Mo J J, Sun Q. Measurement method of insect protein content [J]. Anhui Agricultural Science Bulletin, 2007, 13(11): 40-41. (in Chinese)

[9] 王柏海,王俊刚,雷朝亮.人工饲养和野生美洲大蠊消化酶活性差异研究[J].中国媒介生物学及控制杂志,2007,18(4):95-97.  
Wang B H, Wang J G, Lei C L. Inquisition of the midgut digestive enzyme activity difference between lab reared and feral *Periplaneta americana* [J]. Chinese Journal of Vector Biology and Control, 2007, 18(4): 95-97. (in Chinese)

[10] Jerome J K, Michael M M. The transformation of *Saperda alcarata* (Coleoptera: Cerambycidae) into a cellulose digester-through the inclusion of fungal enzymes in its diet [J]. Oecologia (Berlin), 1986, 71: 138-141.

[11] 周兴华,向泉,叶元土,等.中华倒刺鲃、黄颡鱼和华鲮消化酶活性的比较研究[J].安徽农业大学学报,2003,30(1):78-81.  
Zhou X H, Xiang X, Ye Y T, et al. Comparisons of activities of the digestive enzymes among *Spinibarbus sinensis* Bleeker, *Pelteobagrus fulvidraco* Richardson and *Sinilabeo rendahli* Kimura [J]. Journal of Anhui Agricultural University, 2003, 30(1): 78-81. (in Chinese)

[12] 赵玉萍,杨娟.四种纤维素酶酶活测定方法的比较[J].食品研究与开发,2006,27(3):116-118.  
Zhao Y P, Yang J. Comparison of four cellulase activity measurement methods [J]. Food Research and Development, 2006, 27(3): 116-118. (in Chinese)

[13] 王寅,李吉.不同产地六神曲消化酶活力测定[J].中药材,2003,26(7):17-18.  
Wang Y, Li J. Six different origin divine comedy digestive enzyme activity determination [J]. Journal of Chinese Medicinal

- Materials, 2003, 26(7): 17-18. (in Chinese)
- [14] 王健敏, 陈晓鸣, 冯颖, 等. 两种蛀干昆虫消化酶组成和活性比较 [J]. 林业科学研究, 2007, 20(2): 170-175.  
Wang J M, Chen X M, Feng Y, et al. Comparison of components enzymes between two and activity of digestive xylophagous insects [J]. Forest Research, 2007, 20(2): 170-175. (in Chinese)
- [15] 孙建礼, 张永普, 贾守菊. 北草蜥几种消化酶活力比较 [J]. 生态学杂志, 2004, 23(4): 61-64.  
Sun J L, Zhang Y P, Jia S J. Comparison of the activities of digestive enzymes of *Takydromus septentrionalis* [J]. Chinese Journal of Ecology, 2004, 23(4): 61-64. (in Chinese)
- [16] 安贤惠, 李联泰, 林春梅. 几种贝类消化酶活力的比较 [J]. 淮海工学院学报, 2007, 16(1): 57-59.  
An X H, Li L T, Liu C M. Comparative study on the activities of different seashell digestive ferments [J]. Journal of Huaihai Institute of Technology, 2007, 16(1): 57-59. (in Chinese)
- [17] 张其康, 刘彩珍, 吴珍红, 等. 中华蜜蜂与意大利蜜蜂中肠消化酶活性差异性探讨 [J]. 中国养蜂, 2004, 55(1): 4-5.  
Zhang Q K, Liu C Z, Wu Z H, et al. Inquisition of the midgut digestive enzyme activity difference between *A. c. cerana* and *A. m. ligustica* [J]. Apiculture of china, 2004, 55(1): 4-5. (in Chinese)
- [18] 陈芳, 杨代勤, 阮国良, 等. 温度对黄鳝消化酶活性的影响 [J]. 湖北农业科学, 2005(5): 102-105.  
Chen F, Yang D Q, Ruan G L, et al. Effect of temperature on digestive enzyme activities of *Monopterus albus* [J]. Huibei Agricultural Sciences, 2005(5): 102-105. (in Chinese)
- [19] 杨传强, 龙德树. 纤维素酶的活性测定及其影响因素 [J]. 天津纺织工学院学报, 1999, 18(4): 31-35.  
Yang C Q, Long D S. Activity measuring of cellulase and its affecting factors [J]. Journal of Tianjin Institute of Textile Science and Technology, 1999, 18(4): 31-35. (in Chinese)
- [20] 索风梅, 林长春, 王浩杰, 等. 松墨天牛纤维素酶的研究 [J]. 林业科学研究, 2004, 17(5): 583-589.  
Suo F M, Lin C C, Wang H J, et al. Study on the character of cellulase in *Monochamus alternatus* [J]. Forest Research, 2004, 17(5): 583-589. (in Chinese)
- [21] 蒲晓娟, 陈辉. 华山松大小蠹危害与寄主华山松营养物质和抗性成分的关系 [J]. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2007, 35(3): 106-110.  
Pu X J, Chen H. Relations between attacking of *Dendroctonus armandi* and nutrition and resistance material of host trees [J]. Journal of Northwest A&F University: Natural Science Edition, 2007, 35(3): 106-110. (in Chinese)
- [22] Chen H, Tang M, Liu L, et al. Cytochemical localization of acid phosphatase activity in tissues of *Pinus armandi* infected by *Leptographium qinglingensis* [J]. Symbiosis, 2007, 43: 65-70.
- [23] 张超, 王健, 马玉飞. 棉蚜有翅成蚜体内脂肪和糖含量变化与迁飞的关系 [J]. 安徽农业科学, 1999, 27(5): 480-481.  
Zhang C, Wang J, Ma Y F. Cotton aphid winged into aphid body fat and sugar content in the relationship between migration [J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 1999, 27(5): 480-481. (in Chinese)
- [24] 魏建荣, 杨忠岐, 戴建青, 等. 树木-蛀干昆虫-天敌昆虫间的三级营养关系 [J]. 应用生学报, 2007, 18(5): 1125-1131.  
Wei J R, Yang Z Q, Dai J Q, et al. Tritrophic system of tree-trunkborer-insect natural enemy association [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2007, 18(5): 1125-1131. (in Chinese)
- [25] Chen H, Tang M. Spatial and temporal dynamics of bark beetles in Chinese white pine in Qinling Mountains of Shaanxi Province, China [J]. Journal of Environmental Entomology, 2007, 36: 1124-1130.