

松树蜂毒液对寄主松树致病性机制的研究进展

孟 昕¹ 辛本花² 石 娟^{1*}

(1. 北京林业大学林学院, 林木有害生物防治北京市重点实验室, 中法欧亚森林入侵生物联合实验室, 北京 100083;

2. 吉林省林业实验区国有林保护中心, 蛟河 132517)

摘要: 松树蜂 *Sirex noctilio* 是一种原产于欧洲各国、蒙古国、格鲁吉亚共和国和北非国家的松科林木蛀干害虫, 属于国际上重大林业检疫性有害生物。其雌成虫产卵时向寄主树干注射毒液和共生真菌——网隙裂粉韧革菌 *Amylostereum areolatum*。一般认为毒液能削弱寄主林木的防御能力, 是导致寄主树木针叶出现变黄、枯萎等早期病理症状的主导因素, 也是为共生真菌感染创造条件的“条件作用剂”。毒液和共生真菌均不能单独致死林木, 只有两者联合作用才会对寄主林木有致死性。该文综述了松树蜂毒液成分及性质、寄主松树对毒液的生理响应和松树蜂毒液作用的分子机制, 并对植物激素诱导植物防御反应的研究前景进行展望, 以期有助于促进毒-菌致寄主林木受害机制的深入研究, 有助于基于植物激素免疫诱抗剂等新防控途径的开发。

关键词: 松树蜂; 毒液; 致病性; 生理响应; 分子机制

Advances in the mechanisms of pathogenicity of sirex woodwasp

Sirex noctilio venom on host trees

Meng Xin¹ Xin Benhua² Shi Juan^{1*}

(1. Sino-France Joint Laboratory for Invasive Forest Pests in Eurasia, Beijing Key Laboratory for Forest Pest Control,

College of Forestry, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; 2. State-owned Forest Protection Center

of Forestry Experimental Area of Jilin Province, Jiaohe 132517, Jilin Province, China)

Abstract: The wood-boring woodwasp, *Sirex noctilio*, native to Europe countries, Mongolia, the Republic of Georgia, and North Africa countries, is a major international quarantine pest infesting pine trees. The female woodwasp injects venom and a symbiotic fungus *Amylostereum areolatum* into pine tree trunks when laying eggs. It is generally believed that the venom weakens the host trees' defense mechanisms, leading to pathological symptoms like yellowing and wilting of the needles, creating conditions favorable for *A. areolatum* infection. While venom and symbiotic fungi alone may not kill the host trees, their collaboration can be lethal. In this review, *S. noctilio* venom properties, physiological host tree responses, and molecular mechanisms were reviewed, and the prospects for future research were discussed. It offers valuable insights for improving our understanding of how the coordination between venom and symbiotic fungi impacts host trees, paving the way or the development of innovative measures, such as developing plant hormone immune inducers, for preventing and controlling this pest.

Key words: *Sirex noctilio*; venom; pathogenicity; physiological response; molecular mechanism

松树蜂 *Sirex noctilio* 隶属于膜翅目树蜂科树蜂属 *Sirex*, 是一种世界性林木蛀干害虫, 原产于欧洲

基金项目: 国家重点研发计划(2021YFC2600405), 北京林业大学科技创新计划项目(QNTD202304)

* 通信作者 (Author for correspondence), E-mail: BJshijuan@bjfu.edu.cn

收稿日期: 2023-11-28

各国、蒙古国、格鲁吉亚共和国与北非国家,主要为害松科林木,属于国际重大林业检疫性有害生物和具有极高风险的入侵生物(de Groot et al., 2006)。在原产地,松树蜂通常有害濒死木或死亡的松属 *Pinus* 林木,加上本地天敌的控制效应,不会造成大面积损害(李大鹏等, 2015)。但该害虫在侵入非原产地国家的适生区后,由于当地松树种通常对松树蜂不具有抗性,且缺乏天敌的有效控制,常常导致其侵染健康林木,并暴发成灾。

从20世纪初至今,除南极洲外,各大洲均有松树蜂入侵为害的记录(Corley et al., 2019)。2013年,在中国黑龙江省杜尔伯特蒙古族自治县樟子松 *Pinus sylvestris* var. *mongolica* 人工林中首次发现松树蜂。目前,松树蜂在黑龙江省大庆市、鹤岗市、吉林省榆树市以及内蒙古自治区通辽市也有分布(卢钟宝, 2018)。松树蜂分别被国家林业和草原局、生态环境部列为全国林业危险性有害生物和第4批外来入侵物种。松树蜂雌成虫产卵时向寄主树干注射毒液和共生真菌——网隙裂粉韧革菌 *Amylostereum areolatum*, 一般认为该毒液能削弱寄主林木的防御能力,为共生真菌侵染创造条件,毒-菌联合作用致使树木衰弱,甚至死亡(Coutts, 1969a; Fong & Crowden, 1973)。然而到目前为止,毒液如何通过调控林木防御反应来降低其对共生真菌抗性的机制仍不清楚。本文对松树蜂毒液致病机制的研究现状进行系统总结,以期深入研究毒-菌对寄主林木的致害机制,探索开发基于植物激素的免疫诱抗剂以及制订松树蜂的有效防控措施提供参考。

1 松树蜂毒液的成分及性质

松树蜂雌成虫腹腔内有一对制造毒素的腺体和一个与其相连储存毒素的毒素囊,以及一对贮菌囊,毒素囊、贮菌囊和卵巢在中输卵管汇集成类似三通管的结构,使得松树蜂在产卵时能将卵、毒素和共生真菌一起注入寄主体内(李大鹏, 2015; Wang et al., 2016; 王郑通等, 2021),致使寄主树木出现针叶变黄、枯萎甚至死亡等病理症状。

松树蜂分泌的毒液原液是一种无色透明的高黏性胶状物质,具有非硫酸化的黏多糖特征(Wong & Crowden, 1976)。利用气相色谱-质谱联用(gas chromatography-mass spectrometer, GC-MS)技术分析检测出松树蜂毒液中含有42种成分,包括脂肪酸、糖及糖苷、蛋白质和生物碱4类物质,其含量占毒液的比例分别为57.9%、28.7%、8.3%和5.1%(王

郑通等, 2021)。松树蜂毒液的转录组分析显示1个漆酶样多铜氧化酶基因的表达量最高,其编码蛋白被认为可以对寄主植物次生代谢产物产生解毒作用,此外编码酯酶、脂肪酶、磷酸酶和蛋白酶的转录本也呈现高表达(Bordeaux, 2014)。蛋白组学分析显示从松树蜂毒液和毒囊中分别鉴定出1454个和1225个蛋白,其中大约有90个蛋白为分泌蛋白(Wang et al., 2016)。松树蜂毒液的转录组和蛋白质组联合分析则筛选出漆酶-3样蛋白等113个关键蛋白(高成龙, 2022)。

被松树蜂注射毒液的松树枝梢出现早期病理症状,表明毒液中起作用的活性成分可能是水溶性小分子物质。Coutts(1969a)最早发现松树蜂毒液中存在不受温度影响、具有酶类性质的物质,该物质可以引起松树的早期症状,但未能分离出单体,Fong & Crowden(1973)推断其可能是一种蛋白。近年来,从松树蜂毒液中分离出1种热稳定蛋白Noctilisin,该蛋白可以从产卵部位通过木质部转移至寄主松树的针叶处,使针叶出现变黄、萎蔫等症状,并能诱导林木防御基因表达的(Bordeaux et al., 2012; 2014);并在毒液中鉴定出了前激活因子多肽和acph-1样蛋白等多种具有毒素特征的潜在毒素蛋白,其中,前激活因子多肽可以激活鞘脂类物质降解,在西方蜜蜂 *Apis mellifera* 毒液中就检测到了前激活因子多肽(Resende et al., 2013; Wang et al., 2016); acph-1样蛋白同参与细胞死亡的溶酶体有关(Wang et al., 2016; Bull et al., 2022),在蝶蛹金小蜂 *Pteromalus puparum* 和中华蜜蜂 *Apis cerana* 毒液中均检测到了acph-1样蛋白(Zhu et al., 2008; Kim & Jin, 2014)。

2 寄主松树对松树蜂毒液的生理响应

很长一段时间,学者认为松树蜂共生菌的侵染导致树木边材局部干燥,阻断树木水分运输,引起树木死亡(Coutts, 1969b)。但解剖受害木后观察发现,在被松树蜂攻击后2周内,树木的茎干、针叶已出现明显症状,而共生菌在前2周仅生长了6 mm,难以解释树木的早期症状是由共生菌引起的(Coutts & Dolezal, 1965; Coutts, 1969b)。于是Coutts(1968; 1969b)提出了寄主林木表现出的早期生理变化是由松树蜂分泌的某些物质引起的,其从树木受害部位转移,进而对整株树产生系统影响的假说。

对健康辐射松 *P. radiata* 树干注射松树蜂攻击过的木段浸提液后,辐射松表现出了与被松树蜂自然攻击林木相似的针叶变黄、萎蔫等早期生理响应,

而注射感染淀粉韧革菌 *Amylostereum* sp. 木段浸提液的辐射松则未发生这些生理响应, 初步证实松树分泌的毒液是引起辐射松早期生理响应的主要因素(Coutts, 1969a, b)。对辐射松树干注射毒液水溶液或利用毒液水溶液浸泡离体枝条切口端的试验中也观察到了相似的生理响应现象, 进一步证实了毒液的作用(Coutts, 1969a, b)。

一般认为松树蜂雌成虫在产卵时会将毒液一并注入到树木中, 毒液会随着树木的水分运输从受害部位被运输到树冠处, 引起肉眼可见的病理症状, 以及针叶内淀粉粒累积、树干处淀粉含量减少、韧皮部细胞形变坏死、养分输导受阻、树木呼吸作用改变和生长速率降低等生理生化现象(Coutts, 1969a, b; Fong & Crowden, 1973; Wong & Crowden, 1976)。

松树蜂毒液在一定程度上降低了树木的防御反应, 使共生真菌得以完成定殖、生长, 并为松树蜂幼虫的发育创造条件(Coutts, 1969b; Bordeaux et al., 2012)。

2.1 寄主林木径向生长量响应

在被松树蜂攻击后, 辐射松生长受到抑制, 可观察到针叶发黄、萎蔫等早期症状。注射松树蜂毒液2周后, 树龄7~9年的辐射松树干径向生长量受到了明显的抑制(Spradbery, 1973)。

2.2 针叶干重和淀粉累积响应

Coutts(1969a)对高度为2.4~3.7 m的辐射松树干注射松树蜂毒液, 2周内针叶干重均以约每天1.4%的速度匀速增加, 随后有些树木出现了针叶干重下降或积累速度变慢的现象。Fong & Crowden(1973)也发现了针叶干重增加的现象, 但在离体枝条浸泡试验中, 枝条上的针叶未出现该现象。

Coutts(1969b)发现辐射松被松树蜂攻击后9~14 d, 针叶中淀粉含量快速上升, 而将松树蜂侵染症状严重的木段浸提液注射到辐射松中2周后, 发现针叶中也累积了大量淀粉。然而, Fong & Crowden(1973)则在注射松树蜂毒液的辐射松中发现针叶淀粉含量于第1周出现缓慢下降、随后迅速下降的现象, 这种截然相反的淀粉累积现象与辐射松个体对松树蜂毒液的抗性有关, 对松树蜂毒液有一定抗性的辐射松个体表现出了针叶中淀粉累积现象, 而易感个体则表现相反。

关于针叶中淀粉累积现象, Fong & Crowden(1973)推测是接种松树蜂毒液后短期内由树木其他部位的碳水化合物转移而来, 但Coutts(1969a, b)通过遮阴试验证实被松树蜂攻击的辐射松遮阴枝条

上针叶中淀粉含量并未增加, 表明针叶中淀粉累积来源于叶片的光合作用, 而非来自于茎干中物质的转移。

注射松树蜂毒液4周后, 辐射松树皮中甚至检测不到淀粉, 而未注射毒液的辐射松树皮中却检测到了淀粉, 这可能与毒液引起树木韧皮部严重形变、针叶非木质化细胞坏死、针叶处淀粉运输量减少有关, 也可能与毒液导致树干部呼吸速率显著增加有关(Coutts, 1969a)。

在松树蜂毒液胁迫下寄主松树针叶中出现的淀粉累积现象与在高盐胁迫下盐芥 *Thellungiella halophila* 叶片中出现的淀粉(糖)累积现象相似, 可减弱胁迫对自身生长的抑制(Wang et al., 2013)。对松树蜂毒液具有不同抗性的辐射松针叶中淀粉累积现象存在差异, 与此相似, 同种植物不同品种(株系)面对盐胁迫时叶片中淀粉累积响应也存在差异, 如耐盐水稻 *Oryza sativa* 株系叶片比敏感株系叶片积累了更多的淀粉(Pattanagul & Thitisaksakul, 2008); 耐盐番茄 *Solanum lycopersicum* 株系叶片中的淀粉含量比敏感株系叶片中的高2~3倍(Balibrea et al., 2000)。这些碳水化合物的积累被认为是耐盐品种在盐胁迫下维持光合作用的主要机制(周凯悦, 2020)。

2.3 针叶叶绿素变化响应

寄主松树在遭受松树蜂攻击后会出现针叶早衰褪绿现象, 表明其影响针叶中叶绿素含量(Fong & Crowden, 1973)。离体辐射松枝条毒液浸泡试验显示, 处理组枝条上针叶大约在1~2周后出现早衰褪绿症状, 而对照组针叶则可维持2个月左右不褪绿; 不同叶龄针叶对毒液响应速度也不同, 2年生针叶在处理1周后开始变黄, 死亡速度明显快于1年生针叶(Coutts, 1969a), 表明1年生针叶比2年生老针叶具有更强的抵抗力, 且低龄针叶的抵抗力越靠近顶芽就越强, 这可能与顶芽产生更多的生长素有关(Onaka, 1950; Coutts, 1969a)。老龄针叶死亡速度更快可能是由于树木被松树蜂毒液刺激后产生的免疫反应, 通过老叶凋零脱落来清除毒液, 保护新叶维持正常生理机能, 增强树木恢复能力。Fong & Crowden(1973)在野外调查时也发现寄主松树受到松树蜂中等程度攻击后会出现老叶凋零、树木恢复生长的现象。在晚秋时节被松树蜂攻击的松树, 由于分生组织不活跃, 很少出现针叶枯萎的现象(Coutts, 1969a, b)。

松树蜂毒素对不同松树树种针叶中叶绿素含量

的影响不同,樟子松和油松 *P. tabuliformis* 幼苗接种毒素后叶绿素含量显著降低,而红松 *P. koraiensis* 和湿地松 *P. elliotii* 在接种毒素后叶绿素含量均没有明显变化(杨华巍等,2020)。

植物因各类毒素胁迫导致叶片叶绿素含量下降,但机制各不相同。如马铃薯 *Solanum tuberosum* 幼苗感染立枯丝核菌 *Rhizoctonia solani* 后,因毒素破坏叶绿体结构而影响叶绿素合成,以及对毒素更加敏感的叶绿素 b 发生降解,致使叶片中叶绿素含量显著降低(陈转成,2017);烟草野火病菌 *Pseudomonas syringae* pv. *tabaci* 侵染 3 d 后,烟草 *Nicotiana glauca* 叶片内叶绿素含量显著降低,可能主要与野火毒素引起烟草叶片中叶绿素降解有关(程丹丹,2016)。抗性强的辐射松被松树蜂攻击后,松树蜂毒液可导致 2~3 年生针叶变黄,但未出现针叶含水量下降的现象(Coutts, 1970),表明叶绿素含量降低并非是由针叶失水导致叶绿体受损所引发的,可能与毒液引起叶绿素降解有关。但目前未见从细胞水平上阐释松树蜂攻击致使寄主树木针叶褪绿机制的报道(Bordeaux et al., 2012)。

2.4 针叶和树皮呼吸响应

松树蜂毒液诱导寄主松树树干韧皮部组织呼吸速率显著提高(Madden, 1968),被松树蜂攻击 7 d 后胸径 15 cm 的辐射松树干呼吸速率提高幅度最大,而在距地面 2.5~4.0 m 高处树干的呼吸速率最大(Madden, 1977)。注射松树蜂毒液后第 9 天,辐射松针叶的呼吸速率较对照树针叶升高 2.5 倍,且毒液处理的辐射松针叶呼吸熵更高,并随着时间增加而逐渐升高,到第 28 天呼吸熵可达到 1.3,而对照树呼吸熵则基本维持在 1.0 左右,表明松树蜂毒液会诱导寄主更多采用无氧呼吸模式,这可能与针叶早衰有关(Fong & Crowden, 1973)。

逆境胁迫下植物的呼吸速率响应不同。一般情况下,植物在水分、温度和病害胁迫初期或胁迫强度较低时,植物为产生更多的能量与逆境抗衡,总呼吸速率表现为应激上升,但超出某个阈值后呼吸强度会减弱(刘琴等,2005)。植物的呼吸代谢途径也会因环境胁迫而发生变化,如在干旱胁迫下,平邑甜茶 *Malus hupehensis* 叶片中线粒体交替氧化酶(alternative oxidase, AOX)呼吸途径可显著升高 67.1%,总呼吸的增加主要是 AOX 呼吸增加造成的,而 AOX 途径在平邑甜茶叶片的光破坏防御中发挥着重要作用(徐秀玉等,2015)。

2.5 枝条和叶片水势响应

注射松树蜂毒液会使辐射松和欧洲赤松 *P. sylvestris* 针叶水势显著升高,29 种松树在接种松树蜂毒液后针叶水势达到 300 psi 所需时间明显不同,其中,克里米亚黑松 *P. nigra* var. *caramanica* 和 *P. nigra* var. *cebennensis* 的针叶水势在第 10 天达到该值,而北美短叶松 *P. banksiana* 和欧洲赤松的针叶水势则在第 46 天才达到该值,表明树种间存在较大的耐受性差异(Spradbery, 1973)。

与对照树相比,被松树蜂攻击后的 1~5 d 内,辐射松枝条平均水分张力提高了 29.8%,在随后的 10~14 d,敏感林木个体枝条平均水分张力持续升高,而抗性林木个体枝条水分平均张力呈下降趋势(Madden, 1977)。

2.6 针叶内含物和酶活性响应

注射松树蜂毒液后,辐射松针叶中可溶性蛋白含量增加,过氧化物酶、淀粉酶和多酚氧化酶的活性升高,从处理后第 2 天一直到针叶脱落过程中过氧化物酶活性逐渐升高,第 7 天后针叶中淀粉含量下降,针叶提取物中可溶性糖含量增加,这与淀粉酶活性升高有关(Fong & Crowden, 1973)。淀粉酶活性升高表明淀粉水解过程加速,释放储存在有机物中的能量,而过氧化物酶的诱导表明可能激活了防御反应。如在抗真菌的树木中,在边材感染区周围出现多酚的边界,真菌在 3 周后停止生长,表明酚类化合物对真菌的传播具有明显的抑制作用(Hillis & Inoue, 1968; Coutts, 1969a)。

被松树蜂攻击或注射松树蜂毒液诱导寄主松树产生的系列生理响应均得到了一定的诠释,但这些响应伴随发生,彼此交联,尚未见全面阐释其生理生化机制的研究报道。

3 松树蜂毒液作用的分子机制

利用松树蜂毒液浸泡离体火炬松 *P. taeda* 和辐射松幼苗的枝梢,以与对照组相比基因表达量相差 1.5 倍进行统计,火炬松共有 885 个基因的表达量发生改变,其中在毒液处理后 24 h 和 48 h 火炬松幼苗中病程相关蛋白 PR-4 (pathogenesis-related protein, PR4) 和类奇异果甜蛋白 (thaumatin-like protein, TLP) 等 7 个蛋白的编码基因表达量增加最多,表明毒液激活了寄主松树的防御反应(Bordeaux et al., 2012)。在水分胁迫下,多种植物中 PR4 和 TLP 基因的表达出现上调,这与毒液改变松树组织水分关系的结果相一致(Coutts, 1968; Liu et al., 2010; Wang

et al., 2011)。进一步评估发现松树蜂毒液强烈诱导了火炬松 *PR4* 和 *TLP* 基因的上调表达, 可将其作为寄主松树对松树蜂毒液产生生理响应的生物标记基因 (Bordeaux et al., 2012)。在辐射松和火炬松中, 松树蜂毒液诱导 *PR4* 和 *TLP* 基因表达响应模式相似, 但辐射松响应幅度均显著高于火炬松, 同种寄主松树不同基因型间生物标记基因对毒液的反应程度也存在差异, 其表达量可反映寄主树种抗性的差异 (Bordeaux et al., 2012)。

樟子松幼树注射松树蜂毒液 72 h 后, 在针叶中鉴定出差异常表达基因 825 个, 其中有 559 个上调表达, 266 个下调表达, 特异性诱导表达基因有 706 个, 主要涉及活性氧、甘油醛磷酸脱氢酶和谷胱甘肽过氧化物酶相关基因的表达 (高成龙, 2022)。

被松树蜂攻击后, 辐射松代谢组迅速发生变化, 苯丙素途径立即被激活, 黄酮醇、黄烷-3-醇和原花青素的含量上调, 意味着通过转移脯氨酸作为呼吸替代底物来快速诱导植物产生光保护机制以补偿褪绿; 而谷胱甘肽等的含量下调表明辐射松必需面对关键氧化应激压力, 说明针叶中生长素的过度表达可能反映了松树对松树蜂毒液引起的过早衰老的耐受性 (Riquelme et al., 2022)。

松树蜂毒素也可明显诱导网隙裂粉韧革菌的漆酶基因 *lacYQL03B* 上调表达, 促进漆酶分泌和提高漆酶活力, 增强网隙裂粉韧革菌对木质纤维素等大分子物质的降解能力, 削弱寄主的防御而完成定殖 (李大鹏, 2015)。

4 展望

松树蜂随着产卵向寄主林木注入毒液和网隙裂粉韧革菌, 导致寄主林木出现针叶褪绿和枯死现象。Coutts (1968; 1969a) 和 Spradbery (1973) 研究发现单独接种毒液或真菌都不导致寄主死亡, 只有两者联合作用才对树木产生致死性。因此, 有观点认为松树蜂毒液通过调控寄主林木防御为网隙裂粉韧革菌定殖和菌丝生长创造适宜环境, 属于“条件作用剂”范畴, 而网隙裂粉韧革菌则是导致林木最终死亡的主要原因 (Coutts, 1969b; 李大鹏, 2015)。另有观点认为松树蜂毒液和网隙裂粉韧革菌共同参与了该生理过程 (Coutts & Dolezal, 1965)。在松树蜂毒液中确实可检测到含有能降解木质素的漆酶, 且毒液能诱导网隙裂粉韧革菌提高漆酶分泌和活力, 增强共生菌的定殖和侵染能力 (Bordeaux, 2014; 李大鹏, 2015; 高成龙, 2022)。而网隙裂粉韧革菌也可能采

取类似近缘种白腐菌 *Heterobasidion annosum* 释放小分子有毒物质加速寄主林木细胞死亡机制而致寄主林木枯死 (Kile & Tumbull, 1974; 李大鹏, 2015; 王明等, 2020), 但尚待进一步研究验证。

植物激素水杨酸 (汪尚等, 2016; 冯军, 2020; 孙雪, 2022)、茉莉酸 (孟昭军, 2008; 林燕萍, 2014; 赵显阳等, 2018) 和乙烯 (Glazebrook, 2005) 能诱导寄主植物对病原体产生防御反应。植物利用水杨酸诱导对活体营养型病原菌产生防御反应, 水杨酸信号通路诱导产生诸如病程相关蛋白和抗菌素等抗菌分子, 以及与感染区域程序性细胞死亡有关的超敏反应, 限制活体营养型病原菌对水分和营养的获取 (Kouzai et al., 2018)。而植物利用茉莉酸和乙烯防御死体营养型真菌 (Glazebrook, 2005; Kouzai et al., 2018)。茉莉酸类可触发植物信号转导通路引起转录组变化, 以及影响活性氧和应激反应蛋白累积 (Nahar et al., 2011; Liu et al., 2017; 李永华等, 2021), 其介导的诱导系统抗性能降低病原菌的适合度 (Gordy et al., 2015; Kazan, 2015; Liu et al., 2017), 具有作为免疫诱抗剂控制植物病害的潜力。

拟南芥 *Arabidopsis thaliana* 外源喷施茉莉酸后, 可抑制灰葡萄孢菌 *Botrytis cinerea* 和甘蓝链格孢菌 *Alternaria brassicicola* 等死体营养型真菌引起的病理症状 (Thomma et al., 1999; AbuQamar et al., 2017; Kouzai et al., 2018)。在针叶树中也发现外源应用茉莉酸甲酯具有诱导产生类似伤害、昆虫和病原菌引起的防御反应的激发子作用 (Moreira et al., 2009; Liu et al., 2017), 能诱导欧洲赤松无性系分株幼苗 *TLP* 基因上调, 驱动代谢功能从生长发育转移到防御途径 (Känberga-Siliņa et al., 2017); 并触发白皮松 *P. albicaulis* 转录组改变, 产生与疱锈病病原菌 *Cronartium ribicola* 诱发的相似防御反应 (Liu et al., 2017; Şnepeste et al., 2018; 2021)。TLP 作为病原体相关蛋白, 在病原体侵染时会激活寄主自然防御反应, 上调表达一些具有抑制病原真菌菌丝生长或孢子萌发的生物活性组分 (Deihimi et al., 2013; Jain & Khurana, 2018), 纯化的欧洲赤松 TLP 对网隙裂粉韧革菌具有体外抗性 (Liu et al. 2010; Şnepeste et al., 2018)。推断外源施用茉莉酸甲酯能诱导欧洲赤松变种——樟子松对网隙裂粉韧革菌的防御反应, 其具备作为“植物疫苗”的潜力。但茉莉酸甲酯诱导的松树防御反应如何影响松树蜂毒液-网隙裂粉韧革菌相互作用的机制尚不明确。植物激素等激发子诱导寄主松树的抗性机制仍有待深入研究 (邱德文,

2016; Kouzai et al., 2018)。

被松树蜂攻击的寄主松树针叶往往出现越靠近顶芽处受害越轻的现象,一般认为与顶芽分泌生长激素有关,但仍不清楚生长激素和毒素相互作用影响针叶生理响应的分子机制。松树蜂偏好侵染树势相对衰弱的寄主松树,而干旱等非生物胁迫通常会减弱寄主松树的树势,干旱胁迫在多大程度上增加松树蜂侵染风险和为害程度这也需要今后开展更深入的研究探索。

参 考 文 献 (References)

- AbuQamar S, Moustafa K, Tran LS. 2017. Mechanisms and strategies of plant defense against *Botrytis cinerea*. *Critical Reviews in Biotechnology*, 37(2): 262–274
- Balibrea ME, Dell'Amico J, Bolarin MC, Pérez-Alfocea F. 2000. Carbon partitioning and sucrose metabolism in tomato plants growing under salinity. *Physiologia Plantarum*, 110(4): 503–511
- Bordeaux JM. 2014. Isolation and structural characterization of the active molecule from *Sirex noctilio* woodwasp venom inducing primary physiological symptoms in attacked pine species. PhD thesis. Athens: The University of Georgia
- Bordeaux JM, Lorenz WW, Dean JFD. 2012. Biomarker genes highlight intraspecific and interspecific variations in the responses of *Pinus taeda* L. and *Pinus radiata* D. Don to *Sirex noctilio* F. acid gland secretions. *Tree Physiology*, 32(10): 1302–1312
- Bordeaux JM, Lorenz WW, Johnson D, Badgett MJ, Glushka J, Orlando R, Dean JFD. 2014. Noctilisin, a venom glycopeptide of *Sirex noctilio* (Hymenoptera: Siricidae), causes needle wilt and defense gene responses in pines. *Journal of Economic Entomology*, 107(5): 1931–1945
- Bull H, Murray PG, Thomas D, Fraser AM, Nelson PN. 2002. Acid phosphatases. *Molecular Pathology*, 55(2): 65–72
- Chen ZC. 2017. Effects of toxin produced by potato *Phytophthora solani* on cell structures and resistant physiology of potato seedlings. Master thesis. Lanzhou: Gansu Agricultural University (in Chinese) [陈转成. 2017. 立枯丝核菌毒素对马铃薯幼苗细胞结构及抗性生理的影响. 硕士学位论文. 兰州: 甘肃农业大学]
- Cheng DD. 2016. Response of photosynthesis and respiration to *Pseudomonas syringae* pv. *tabaci* infection in tobacco leaves. PhD thesis. Harbin: Northeast Forestry University (in Chinese) [程丹丹. 2016. 烟草叶片光合和呼吸作用对烟草野火病菌侵染的响应. 博士学位论文. 哈尔滨: 东北林业大学]
- Corley JC, Lantschner MV, Martínez AS, Fischbein D, Villacide JM. 2019. Management of *Sirex noctilio* populations in exotic pine plantations: critical issues explaining invasion success and damage levels in South America. *Journal of Pest Science*, 92(1): 131–142
- Coutts MP. 1968. Rapid physiological change in *Pinus radiata* following attack by *Sirex noctilio* and its associated fungus, *Amylostereum* sp. *Australian Journal of Sciences*, 30(5): 275–277
- Coutts MP. 1969a. The mechanism of pathogenicity of *Sirex noctilio* on *Pinus radiata* II: effects of *S. noctilio* mucus. *Australian Journal of Biological Sciences*, 22(5): 1153–1162
- Coutts MP. 1969b. The mechanism of pathogenicity of *Sirex noctilio* on *Pinus radiata* I: effects of the symbiotic fungus *Amylostereum* sp. (Thelephoraceae). *Australian Journal of Biological Sciences*, 22(4): 915–924
- Coutts MP. 1970. The physiological effects of the mucus secretion of *Sirex noctilio* on *Pinus radiata*. *Australian Forest Research*, 4(4): 23–26
- Coutts MP, Dolezal JE. 1965. *Sirex noctilio*, its associated fungus, and some aspects of wood moisture content. *Australian Forestry Research*, 1(4): 3–13
- de Groot P, Nystrom K, Scarr T. 2006. Discovery of *Sirex noctilio* (Hymenoptera: Siricidae) in Ontario, Canada. *The Great Lakes Entomologist*, 39(1): 49–53
- Deihimi T, Niaz A, Ebrahimie E. 2013. Identification and expression analysis of TLPs as candidate genes promoting the responses to both biotic and abiotic stresses in wheat. *Plant Omics*, 6(2): 107–115
- Feng J. 2020. The molecular regulatory mechanism of salicylic acid-primed strawberry resistance against *Podosphaera aphanis*. PhD thesis. Beijing: Beijing Forestry University (in Chinese) [冯军. 2020. 水杨酸介导的草莓抗白粉病的分子调控机制. 博士学位论文. 北京: 北京林业大学]
- Fong LK, Crowden RK. 1973. Physiological effects of mucus from the wood wasp, *Sirex noctilio* F., on the foliage of *Pinus radiata* D. Don. *Australian Journal of Biological Sciences*, 26(2): 365
- Gao CL. 2022. Components of *Sirex noctilio* and *Sirex nitobei* venom and its molecular regulations on host immune responses. PhD thesis. Beijing: Beijing Forestry University (in Chinese) [高成龙. 2022. 松树蜂和新渡户树蜂毒液组分及其对寄主免疫反应的分子调控. 博士学位论文. 北京: 北京林业大学]
- Glazebrook J. 2005. Contrasting mechanisms of defense against biotrophic and necrotrophic pathogens. *Annual Review of Phytopathology*, 43: 205–227
- Gordy JW, Leonard BR, Blouin D, Davis JA, Stout MJ. 2015. Comparative effectiveness of potential elicitors of plant resistance against *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) in four crop plants. *PLoS ONE*, 10(9): e0136689
- Hillis WE, Inoue T. 1968. The formation of polyphenols in trees—IV: the polyphenols formed in *Pinus radiata* after *Sirex* attack. *Phytochemistry*, 7(1): 13–22
- Jain D, Khurana JP. 2018. Role of pathogenesis-related (PR) proteins in plant defense mechanism. // Singh A, Singh I. *Molecular aspects of plant-pathogen interaction*. Singapore: Springer, pp. 265–281
- Känberga-Siliņa K, Rauda E, Šķipars V, Vivian-Smith A, Yakovlev I, Krivmane B, Šņepste I, Ruņģis D. 2017. Transcriptomic response to methyl jasmonate treatment of Scots pine (*Pinus sylvestris*) seedlings. *Environmental and Experimental Biology*, 15(4): 257–274

- Kazan K. 2015. Diverse roles of jasmonates and ethylene in abiotic stress tolerance. *Trends in Plant Science*, 20(4): 219–229
- Kile GA, Tumbull RAC. 1974. Drying in the sapwood of radiate pine after inoculation with *Amylostereum areolatum* and *Sirex mucus*. *Australian Forest Research*, 6(4): 35–40
- Kim BY, Jin BR. 2014. Molecular characterization of a venom acid phosphatase AcpH-1-like protein from the Asiatic honeybee *Apis cerana*. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 17(4): 695–700
- Kouzai Y, Kimura M, Watanabe M, Kusunoki K, Osaka D, Suzuki T, Matsui H, Yamamoto M, Ichinose Y, Toyoda K, et al. 2018. Salicylic acid-dependent immunity contributes to resistance against *Rhizoctonia solani*, a necrotrophic fungal agent of sheath blight, in rice and *Brachypodium distachyon*. *New Phytologist*, 217(2): 771–783
- Li DP. 2015. Collaborative damage effect of the invasive *Sirex noctilio* and its fungal symbiont *Amylostereum areolatum* on host tree. PhD thesis. Beijing: Beijing Forestry University (in Chinese) [李大鹏. 2015. 松树蜂 *Sirex noctilio* 与其共生菌 *Amylostereum areolatum* 对寄主树木的协同危害研究. 博士学位论文. 北京: 北京林业大学]
- Li DP, Shi J, Luo YQ. 2015. Mutualism between the Eurasian woodwasp, *Sirex noctilio* (Hymenoptera: Siricidae) and its fungal symbiont *Amylostereum areolatum* (Russulales: Amylostereaceae). *Acta Entomologica Sinica*, 58(9): 1019–1029 (in Chinese) [李大鹏, 石娟, 骆有庆. 2015. 松树蜂与其共生真菌的互利共生关系. 昆虫学报, 58(9): 1019–1029]
- Li YH, Xiao NW, Liu YB. 2021. Mechanisms of repression and termination of jasmonate signaling in plant defense. *Journal of Plant Protection*, 48(3): 563–569 (in Chinese) [李永华, 肖能文, 刘勇波. 2021. 植物防御中茉莉酸信号通路抑制与终止的作用机制. 植物保护学报, 48(3): 563–569]
- Lin YP. 2014. Studies on differential proteomics of introduced resistance in eucalyptus to *Calonectria pseudoreteauidii* with jasmonic acid. Master thesis. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University (in Chinese) [林燕萍. 2014. 茉莉酸诱导桉树对焦枯病抗性的差异蛋白质组学研究. 硕士学位论文. 福州: 福建农林大学]
- Liu JJ, Williams H, Li XR, Schoettle AW, Sniezko RA, Murray M, Zamany A, Roke G, Chen H. 2017. Profiling methyl jasmonate-responsive transcriptome for understanding induced systemic resistance in whitebark pine (*Pinus albicaulis*). *Plant Molecular Biology*, 95(4/5): 359–374
- Liu JJ, Zamani A, Ekramoddoullah AKM. 2010. Expression profiling of a complex thaumatin-like protein family in western white pine. *Planta*, 231(3): 637–651
- Liu Q, Sun H, He DW. 2005. Plant responses to the high temperature and moisture stress. *Journal of Xihua Teachers College (Natural Science)*, 26(4): 364–368 (in Chinese) [刘琴, 孙辉, 何道文. 2005. 干旱和高温对植物胁迫效应的研究进展. 西华师范大学学报(自然科学版), 26(4): 364–368]
- Lu ZB. 2018. Classification of the genus *Sirex* from China (Hymenoptera: Siridae). Master thesis. Beijing: Beijing Forestry University (in Chinese) [卢钟宝. 2018. 中国树蜂属系统分类学研究(膜翅目: 树蜂科). 硕士学位论文. 北京: 北京林业大学]
- Madden JL. 1968. Physiological aspects of host tree favourability for the woodwasp, *Sirex noctilio* F.//Proceedings of the Ecological Society of Australia. Canberra: Ecological Society of Australia, pp. 147–149
- Madden JL. 1977. Physiological reactions of *Pinus radiata* to attack by woodwasp, *Sirex noctilio* F. (Hymenoptera: Siricidae). *Bulletin of Entomological Research*, 67(3): 405–426
- Meng ZJ. 2008. Study on the induced resistance of two larch species treated with exogenous jasmonates to insects. PhD thesis. Harbin: Northeast Forestry University (in Chinese) [孟昭军. 2008. 外源茉莉酸类化合物对两种落叶松的诱导抗虫性研究. 博士学位论文. 哈尔滨: 东北林业大学]
- Moreira X, Sampedro L, Zas R. 2009. Defensive responses of *Pinus pinaster* seedlings to exogenous application of methyl jasmonate: concentration effect and systemic response. *Environmental and Experimental Botany*, 67(1): 94–100
- Nahar K, Kyndt T, De Vleeschauwer D, Höfte M, Gheysen G. 2011. The jasmonate pathway is a key player in systemically induced defense against root knot nematodes in rice. *Plant Physiology*, 157(1): 305–316
- Onaka F. 1950. The effects of defoliation, disbudding, girdling and other treatments on growth, especially radial growth, of conifers. *Bulletin of the Kyoto University Forests*, 18: 55–95
- Pattanagul W, Thitisaksakul M. 2008. Effect of salinity stress on growth and carbohydrate metabolism in three rice (*Oryza sativa* L.) cultivars differing in salinity tolerance. *Indian Journal of Experimental Biology*, 46(10): 736–742
- Qiu DW. 2016. Research status and trend analysis of plant immune induction technology in China. *Plant Protection*, 42(5): 10–14 (in Chinese) [邱德文. 2016. 我国植物免疫诱导技术的研究现状与趋势分析. 植物保护, 42(5): 10–14]
- Resende VMF, Vasilj A, Santos KS, Palma MS, Shevchenko A. 2013. Proteome and phosphoproteome of africanized and European honeybee venoms. *Proteomics*, 13(17): 2638–2648
- Riquelme S, Campos JV, Pecio Ł, Alzamora R, Mardones C, Simonet AM, Arteaga-Pérez LE, Rubilar R, Fiehn O, Pérez AJ. 2022. *Sirex noctilio* infestation led to inevitable pine death despite activating pathways involved in tolerance. *Phytochemistry*, 203: 113350
- Šņēpste I, Krivmane B, Šķipars V, Zaluma A, Ruņģis DE. 2021. Induction of defense responses in *Pinus sylvestris* seedlings by methyl jasmonate and response to *Heterobasidion annosum* and *Lophodermium seditiosum* inoculation. *Forests*, 12(5): 628
- Šņēpste I, Šķipars V, Krivmane B, Brūna L, Ruņģis D. 2018. Characterization of a *Pinus sylvestris* thaumatin-like protein gene and determination of antimicrobial activity of the *in vitro* expressed protein. *Tree Genetics & Genomes*, 14(4): 58
- Spradbery JP. 1973. A comparative study of the phytotoxic effects of siricid woodwasps on conifers. *Annals of Applied Biology*, 75(3): 309–320

- Sun X. 2022. Mechanism analysis of salicylic acid-induced resistance to anthracnose in sorghum. Master thesis. Jinan: Shandong University (in Chinese) [孙雪. 2022. 水杨酸诱导高粱对炭疽病抗性的机理研究. 硕士学位论文. 济南: 山东大学]
- Thomma BP, Eggermont K, Tierens KF, Broekaert WF. 1999. Requirement of functional ethylene-insensitive 2 gene for efficient resistance of *Arabidopsis* to infection by *Botrytis cinerea*. *Plant Physiology*, 121(4): 1093–1102
- Wang M, Wang LX, Li DP, Fu NN, Li CC, Luo YQ, Ren LL. 2020. Advances in the study of mutualism relationship between *Amylostereum areolatum* and *Sirex noctilio*. *Journal of Temperate Forestry Research*, 3(2): 1–11 (in Chinese) [王明, 王立祥, 李大鹏, 付宁宇, 李呈澄, 骆有庆, 任利利. 2020. 网隙裂粉韧革菌与松树蜂共生关系的研究进展. *温带林业研究*, 3(2): 1–11]
- Wang NL, Xiao BZ, Xiong LZ. 2011. Identification of a cluster of *PR4*-like genes involved in stress responses in rice. *Journal of Plant Physiology*, 168(18): 2212–2224
- Wang S, Xu LQ, Zhang YX, Zeng HQ, Du LQ. 2016. Recent advance of salicylic acid signaling in plant disease resistance. *Plant Physiology Journal*, 52(5): 581–590 (in Chinese) [汪尚, 徐鹭芹, 张亚仙, 曾后清, 杜立群. 2016. 水杨酸介导植物抗病的研究进展. *植物生理学报*, 52(5): 581–590]
- Wang TF, Zhao M, Rotgans BA, Ni GY, Dean JFD, Nahrung HF, Cummins SF. 2016. Proteomic analysis of the venom and venom sac of the woodwasp, *Sirex noctilio*: towards understanding its biological impact. *Journal of Proteomics*, 146: 195–206
- Wang XC, Chang LL, Wang BC, Wang D, Li PH, Wang LM, Yi XP, Huang QX, Peng M, Guo AP. 2013. Comparative proteomics of *Theilungiella halophila* leaves from plants subjected to salinity reveals the importance of chloroplastic starch and soluble sugars in halophyte salt tolerance. *Molecular & Cellular Proteomics*, 12(8): 2174–2195
- Wang ZT, Yang HW, Li BY, Ren LL, Shi J. 2021. Anatomical structure of venom gland and venom composition analysis of *Sirex noctilio*. *Journal of Northeast Forestry University*, 49(3): 148–153 (in Chinese) [王郑通, 杨华巍, 李碧鹰, 任利利, 石娟. 2021. 松树蜂毒素腺解剖结构和毒素成分. *东北林业大学学报*, 49(3): 148–153]
- Wong LK, Crowden RK. 1976. Preliminary studies on the mucus secretion of the wood wasp, *Sirex noctilio* F., I: physicochemical and biochemical properties. *Australian Journal of Biological Sciences*, 29(1/2): 21–32
- Xu XY, Sun S, Jin LQ, Liu MJ, Gao HY. 2015. Up-regulation of the mitochondrial alternative oxidase pathway enhances photoprotection in *Malus hupehensis* leaves under drought stress. *Plant Physiology Journal*, 51(12): 2119–2125 (in Chinese) [徐秀玉, 孙山, 金立桥, 刘美君, 高辉远. 2015. 干旱胁迫下平邑甜茶叶片交替呼吸途径上调对光破坏的防御作用. *植物生理学报*, 51(12): 2119–2125]
- Yang HW, Li BY, Shi J. 2020. Resistance to *Sirex noctilio* venom in different pine species. *Plant Quarantine*, 34(3): 32–36 (in Chinese) [杨华巍, 李碧鹰, 石娟. 2020. 不同种松树对松树蜂毒素抗性的初步研究. *植物检疫*, 34(3): 32–36]
- Zhao XY, Pan LY, Chen M, Fu YQ, Xiang ML, Zeng XC. 2018. Inductive effect of methyl jasmonate to bacterial wilt and the effects on the activities of antioxidant enzymes in pepper seedlings. *Journal of Plant Protection*, 45(5): 1103–1111 (in Chinese) [赵显阳, 盘柳依, 陈明, 付永琦, 向妙莲, 曾晓春. 2018. 茉莉酸甲酯对辣椒抗青枯病的诱导效应及抗氧化酶活性的影响. *植物保护学报*, 45(5): 1103–1111]
- Zhou KY. 2020. Transcriptome analysis and research of related gene function of starch accumulation in soybean chloroplast under salt stress. Master thesis. Hangzhou: Zhejiang University (in Chinese) [周凯悦. 2020. 大豆盐胁迫下叶绿体淀粉积累转录组及相关基因功能研究. 硕士学位论文. 杭州: 浙江大学]
- Zhu JY, Ye GY, Hu C. 2008. Molecular cloning and characterization of acid phosphatase in venom of the endoparasitoid wasp *Pteromalus puparum* (Hymenoptera: Pteromalidae). *Toxicon*, 51(8): 1391–1399

(责任编辑:李美娟)