

光肩星天牛产卵刻槽诱导沙枣 防御响应的初步研究*

李呈澄^{1**} 裴佳禾¹ 于加明² 张旭东¹
王咏嘉³ 任利利^{1***} 骆有庆^{1***}

(1. 北京林业大学林木有害生物防治北京市重点实验室, 北京 100083;
2. 肃州区林业技术服务中心, 甘肃 735000; 3. 哥廷根大学, 哥廷根 37073)

摘要 【目的】根据沙枣 *Elaeagnus angustifolia* 在光肩星天牛 *Anoplophora glabripennis* 产卵刻槽处泌胶的特殊现象, 解析刻槽诱导的树胶分泌特性、组织结构变化和挥发性次生代谢物组成, 探讨光肩星天牛刻槽产卵后沙枣的生理及化学防御响应。【方法】通过野外调查记录沙枣在光肩星天牛产卵刻槽处的泌胶特性, 并对刻槽部位的木材组织进行解剖学观察, 采用气相色谱-质谱联用技术 (GC-MS) 对比分析天牛产卵刻槽部位的挥发性次生代谢物组成及差异。【结果】沙枣在光肩星天牛刻槽产卵部位大量分泌树胶, 包裹并致死虫卵 (致死率 99.27%)。解剖学观察显示, 刻槽部位形成创伤性树胶道, 与健康组织相比, 组织结构发生明显变化。GC-MS 结果表明, 刻槽部位特异性富集 α -蒎烯和松油醇等挥发性次生代谢物。【结论】光肩星天牛的刻槽产卵可诱导沙枣产生分泌树胶、生理结构变化及挥发性代谢物释放等多重防御响应。这些防御反应协同作用, 可有效抑制天牛卵的孵化并阻断其繁殖, 提高沙枣的抗虫能力。本研究初步分析了沙枣针对光肩星天牛的系统性防御策略, 为利用沙枣生态自控光肩星天牛灾害提供了理论依据。
关键词 沙枣; 光肩星天牛; 产卵刻槽; 创伤性树胶道; 虫害诱导防御; 挥发性次生代谢物

Preliminary study of the defensive responses of *Elaeagnus angustifolia* to *Anoplophora glabripennis* oviposition scars

LI Cheng-Cheng^{1**} PEI Jia-He¹ YU Jia-Ming² ZHANG Xu-Dong¹
WANG Yong-Jia³ REN Li-Li^{1***} LUO You-Qing^{1***}

(1. Beijing Key Laboratory for Forest Pest Control, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; 2. Forestry Technology Service Center of Suzhou District, Gansu 735000, China; 3. University of Göttingen, Göttingen 37073, Germany)

Abstract [Aim] To investigate the characteristics of the gum secreted by *Elaeagnus angustifolia* in response to the oviposition scars of *Anoplophora glabripennis*, including associated structural changes to plant tissues and the composition of volatile organic compounds (VOCs) in the gum. [Methods] Field surveys were conducted to examine the characteristics of gum in *A. glabripennis* oviposition scars. Microscopic anatomical observations were performed to analyze tissue structure at these sites. Gas chromatography-mass spectrometry (GC/MS) was used to compare gum composition and differences in VOCs. [Results] *E. angustifolia* secretes large amounts of gum at oviposition scars, encapsulating and effectively killing *A. glabripennis* eggs, with an egg mortality rate of 99.27%. Anatomical observations revealed the formation of traumatic gum ducts, accompanied by significant structural alterations in the affected tissues. GC-MS analysis indicates that oviposition scars accumulated high levels of VOCs, including monoterpenes such as α -pinene and terpinen-4-ol. [Conclusion] The oviposition

*资助项目 Supported projects: 国家重点研发计划 (2022YFD1401000); 国家自然科学基金 (32371886); 国家林业和草原局揭榜挂帅项目 (202401-10)

**第一作者 First author, E-mail: lcc311@bjfu.edu.cn

***共同通讯作者 Co-corresponding authors, E-mail: lily_ren@bjfu.edu.cn; youqingluo@126.com

收稿日期 Received: 2024-12-09; 接受日期 Accepted: 2024-12-30

scars of *A. glabripennis* induce multiple defensive responses in *E. angustifolia*, including gum secretion, structural modifications to tissues, and the emission of VOCs. These defensive responses work synergistically to kill eggs and thereby disrupt *A. glabripennis*'s reproductive cycle. These results provide information useful to developing ecological strategies for controlling *A. glabripennis* outbreaks.

Key words *Elaeagnus angustifolia*; *Anoplophora glabripennis*; oviposition scars; traumatic gum ducts; insect-induced defense; volatile organic compounds

光肩星天牛 *Anoplophora glabripennis*, 属鞘翅目 Coleoptera 天牛科 Cerambycidae, 原产东北亚地区, 随全球贸易传入北美及欧洲多国, 对当地主要阔叶树造成毁灭性危害, 被认定为国际重大检疫性害虫 (CABI and EPPO, 2014; Wang *et al.*, 2023)。光肩星天牛具有刻槽产卵的习性: 雌成虫先用上颚啃咬深达木质部的椭圆形刻槽, 然后把产卵管插入韧皮部与木质部之间产卵, 每刻槽产卵 1 粒, 产卵后分泌胶粘物封塞刻槽 (骆有庆和李建光, 1999)。仅刻槽不产卵的为无效刻槽, 反之则为有效刻槽。据统计, 有 80.42% 的光肩星天牛产卵刻槽为有效刻槽 (张波和徐庆林, 1991; 贺萍和黄竞芳, 1993)。光肩星天牛的刻槽产卵行为是其繁殖策略的重要环节, 为卵的成功孵化以及初孵幼虫的生存提供了环境条件, 但是这一行为也会诱导寄主植物产生防御响应。

沙枣 *Elaeagnus angustifolia*, 原产于东欧和亚洲的部分地区, 耐寒耐旱耐盐碱耐贫瘠, 并具有固氮能力, 是中国西北地区的重要本土树种, 常被用于干旱地区盐碱地造林和绿化 (阿迪力·吾彼尔等, 2005)。西北地区的光肩星天牛通常为一年一代或两年一代, 在每年 7-8 月的羽化盛期, 成虫会被诱集至沙枣, 取食嫩枝叶补充营养, 并在主干或大枝上刻槽产卵。沙枣在光肩星天牛刻槽创口处大量分泌树胶, 包裹虫卵并导致其死亡, 使光肩星天牛无法完成生活史 (田润民等, 2003)。在中国新疆和甘肃等地, 沙枣能够生态自控光肩星天牛种群, 实现“有虫不成灾” (Li *et al.*, 2024; 杨宗基等, 2024)。

沙枣树胶主要由多糖组成 (王果平等, 2018), 通常从沙枣茎枝的创口处泌出, 分泌量受非生物胁迫和病虫害等因素的影响 (阿迪

力·吾彼尔等, 2005), 且研究发现沙枣在光肩星天牛产卵刻槽处的泌胶量显著高于机械损伤 (Li *et al.*, 2024), 表明该过程可能涉及虫害诱导的特异性防御机制。树胶的分泌一般被认为与抗逆、抗菌抗虫和组织修复功能有关, 而部分植物在受损后还会形成创伤性树胶道, 如金缕梅科、桃金娘科、芸香科等植物在遭受机械损伤、昆虫或病原体侵害后均可分泌树胶并诱导树胶道的形成 (郑雅文等, 2010)。此外, 枫香 *Liquidambar formosana* 等植物形成创伤性树胶道时, 会同时分泌萜类物质, 并释放部分挥发性成分 (Volatile organic compounds, VOCs), 以增强整体防御效应 (郑雅文等, 2010)。

在植物与植食性昆虫的互作中, VOCs 作为气态的化学信号, 发挥着重要的作用。例如, 蛇麻草 *Humulus lupulus* 在被忽布疣额蚜 *Phorodon humuli* 危害后会释放水杨酸甲酯, 驱避忽布疣额蚜 (Kessler and Baldwin, 2001)。烟草 *Nicotiana tabacum* 在被番茄天蛾 *Manduca quinquemaculata* 和烟草天蛾 *M. sexta* 危害后会释放顺-3-己烯基-1-醇、芳樟醇、顺- α -香柑油烯, 增加番茄天蛾和烟草天蛾幼虫的死亡率 (Ninkovic *et al.*, 2003)。尽管已有研究表明光肩星天牛的刻槽能够诱导沙枣的树胶分泌和次生代谢物改变 (Li *et al.*, 2024), 但其是否会同时释放挥发性次生代谢物, 并在抗虫过程中发挥额外的防御功能, 仍有待进一步研究。

目前, 有关沙枣如何杀灭光肩星天牛卵的研究报道相对较少, 本研究在林间调查沙枣上光肩星天牛产卵刻槽结构和泌胶特性的基础上, 对比分析沙枣被光肩星天牛产卵刻槽和健康无伤组织的生理结构以及挥发性次生代谢物, 为进一步探究沙枣杀灭光肩星天牛卵的机制提供理论依

据,也为高效利用沙枣生态自控光肩星天牛提供数据支撑。

1 材料与方法

1.1 沙枣上光肩星天牛产卵刻槽部位泌胶特性的林间调查

2021 年 8 月 13 日至 21 日,随机选取甘肃省酒泉市石河桥公园、酒嘉交界、林业局实验果园、牌路桥、嘉峪关市第一墩景区外防护林和黑山湖公路养护站等地沙枣树上共 545 个刻槽,观察记录光肩星天牛产卵刻槽处沙枣树皮外泌胶情况,使用刻刀和镊子现场解剖光肩星天牛产卵刻槽,并拍照记录。

1.2 沙枣木材样品的显微观察

在 2022 年 8 月,通过肉眼观察并每日标记新增刻槽的方法,筛选被光肩星天牛产卵刻槽后约 5 d 左右的沙枣大枝,使用手锯和手持圆盘锯,沿刻槽位置周围保留从树皮至木质部表层的木材组织,并将其切割成边长约 1 cm 的立方体木块,为处理组材料。同时,采集未被光肩星天牛为害且无机械损伤的健康沙枣大枝作为对照组材料。每个处理设置 3 个生物学重复。样品处理和观察的方法参照聂小兰等(2007)和王帅(2015)。处理后的木块使用甘油酒精软化法(甘油:乙醇=1:1, v/v)进行软化,软化时间为 3 个月,以保证木材组织的柔韧性和切片的完整性。在软化完成后,利用平推式切片机(莱卡 SM2010 R, 德国)将样品切成厚度为 40 μm 的切片。每种处理的木块分别切取横切面、轴切面和弦切面各 10-20 片,并制作临时装片以便显微观察。切片的显微结构通过以下设备进行观察和记录:体式解剖镜(蔡司 Stemi 508)用于初步观察沙枣切片的整体结构,光学显微镜(蔡司 Axioscope 5)用于详细观察木材切片的微观结构。切片的结构分析通过 ZEN 3.10(蔡司)完成,主要包括横切面上韧皮部、导管、木射线等结构的数量和内径的测量。每种结构选择 20 个独立样本点进行测量,获取结构尺寸和数量的数据。

1.3 沙枣挥发性次生代谢物测定

参照 1.2 的方法,采集健康无伤和光肩星天牛产卵刻槽处的木材组织,采用全程冷链运输方式运送至苏州帕诺米克生物医药科技有限公司。每个处理设置 3 个生物学重复。每份样品从形成层部位拆分,分别记为沙枣被天牛产卵刻槽部位次生木质部(Secondary xylem at oviposition scars, OX),刻槽部位周皮及次生韧皮部(Secondary phloem and periderm at oviposition scars, OP),健康无伤沙枣组织次生木质部(Secondary xylem at healthy tissues, HX),健康无伤周皮及次生韧皮部(Secondary phloem and periderm at healthy tissues, HP)。取 0.3 g 样品加入 20 mL 顶空瓶中,加盖密封后进行固相微萃取(Solid-phase microextraction, SPME)。SPME 的具体条件如下:使用 CTC 三位一体自动进样器作为设备,萃取头为 50/30 μm DVB/CAR on PDMS;萃取温度设置为 50 $^{\circ}\text{C}$,震荡时间为 15 min,萃取时间为 30 min,震荡速度为 250 r/min;解析时间为 5 min;GC 循环时间为 50 min。

采用美国安捷伦公司生产的 7890B-5977B 气相色谱-质谱联用仪(GC-MS)进行检测分析,具体色谱条件如下:色谱柱为 DB-wax(30 m $\times$ 0.25 mm $\times$ 0.25 μm);进样量为 1 μL ,进样温度为 260 $^{\circ}\text{C}$,分流比为无分流;载气为氦气,流量为 1 mL/min;柱温程序为:初始温度 40 $^{\circ}\text{C}$,保持 5 min,以 5 $^{\circ}\text{C}/\text{min}$ 升温至 220 $^{\circ}\text{C}$,然后以 20 $^{\circ}\text{C}/\text{min}$ 升至 250 $^{\circ}\text{C}$,并保持 2.5 min。接口温度为 260 $^{\circ}\text{C}$,离子源温度为 230 $^{\circ}\text{C}$,四极杆温度为 150 $^{\circ}\text{C}$ 。质谱检测条件为:电离方式为电子轰击电离(EI⁺),能量为 70 eV,扫描方式为全扫描模式,扫描质量范围为 20-400 m/z。通过 NIST 2014 谱库对 GC-MS 获得的谱图数据进行注释,得到各个样本中可能的代谢物名称及其保留时间、CAS 号、相关含量等信息。将各个样本的代谢物注释信息进行整合,形成最终用于分析的代谢物表格。为确保不同量级的数据能够进行比较,对检测结果的峰面积进行总峰面积归一化处理,从而将数据归一化为相同的量级,便于后续统计和比较分析。

1.4 数据处理

数据记录和预处理使用 WPS Office (version 2024v17827)。挥发性次生代谢物数据多元统计分析使用 R 语言 ropls 包进行主成分分析 (Principal component analysis, PCA), 筛选差异代谢物筛选差异累积代谢物 (Differentially Accumulated Metabolites, DAMs) 的标准为 $VIP \geq 1$, 以及单因素方差分析 (One-way ANOVA) $P \leq 0.05$ 。采用凝聚层次聚类 (Agglomerate hierarchical clustering) 方法对代

谢物数据进行聚类分析。通过 R (v3.3.2) 中的 pheatmap 包对数据进行缩放, 并绘制热图展示不同处理组之间的代谢物差异。

2 结果与分析

2.1 光肩星天牛产卵刻槽部位的泌胶特性

沙枣被光肩星天牛产卵刻槽部位外观常见为半透明浅黄色至深棕黑色的不定形树胶块 (图 1: A)。经野外初步解剖 (图 1: B), 采集的 545 个刻槽中, 仅 4 个未泌胶, 泌胶率为 99.27%;

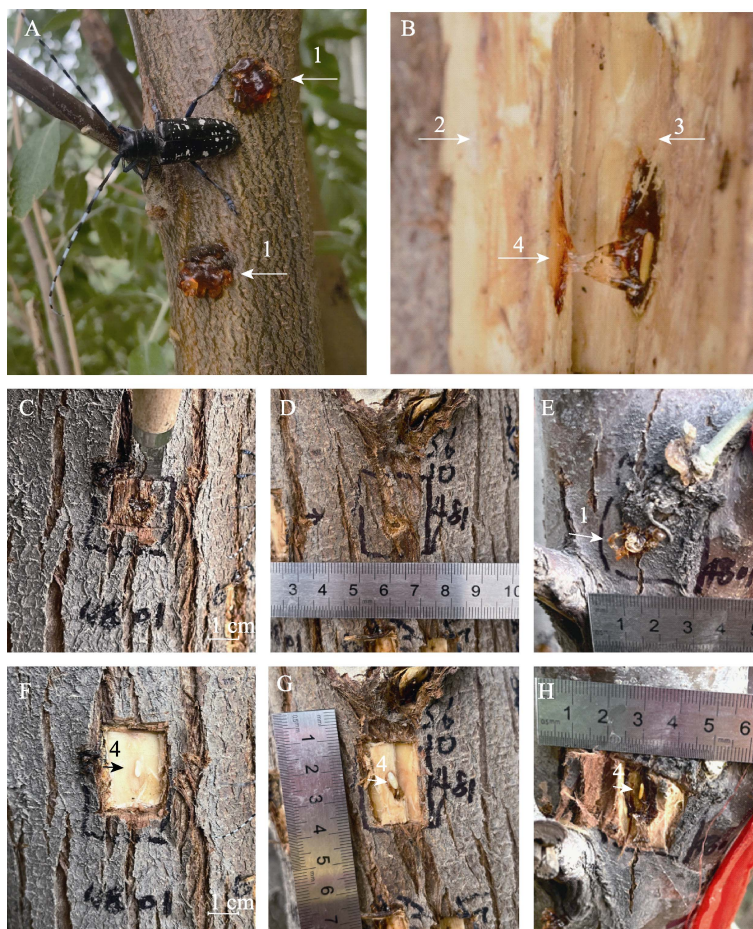


图 1 沙枣上光肩星天牛产卵刻槽部内外观

Fig. 1 External and internal views of *Elaeagnus angustifolia* oviposition scars created by *Anoplophora glabripennis*

A. 刻槽外部; B. 刻槽内部; C-H 为时序性解剖的刻槽外部和内部: C 和 F 是刻槽产卵 0 d 后, D 和 G 是刻槽产卵 1 d 后, E 和 H 是刻槽产卵 2 d 后。

1: 刻槽外的胶块; 2: 卵室次生木质部侧; 3: 卵室次生韧皮部侧; 4: 卵。

A. External view of the oviposition scar; B. Internal view of the oviposition scar. C-H represents the sequential anatomical observations of the external and internal structures of the oviposition scar: C and F correspond to 0 d post-oviposition; D and G correspond to 1 d post-oviposition; E and H correspond to 2 d post-oviposition.

1: Gum block outside the oviposition scar; 2: Secondary xylem side of the oviposition scar;

3: Secondary phloem side of the oviposition scar; 4: Eggs.

非当年刻槽中 96.89% 已随沙枣树生长而愈合, 难以辨认是否有卵; 320 个当年刻槽中, 有卵的有 260 个 (有效刻槽率 81.25%), 卵孵化为幼虫的 5 个 (孵化率 1.56%), 均已被胶包裹死亡。时序性解剖观察发现, 光肩星天牛产卵刻槽产卵后, 沙枣被刻槽部的周皮和韧皮部被破坏, 1-2 d 后, 刻槽内出现具黏性和流动性的透明至浅黄色树胶, 围绕卵块形成深棕色的卵圆形卵室, 随后树胶自天牛啃咬形成的刻槽处溢出 (图 1: C-H)。

2.2 光肩星天牛产卵刻槽部位的组织解剖结构

健康沙枣无伤主干组织的解剖结构。横切面

(图 2: A): 沙枣木材属于半环孔材, 早材管孔形态多为椭圆形、卵圆形或圆形, 最大弦径为 $157.4\ \mu\text{m}$, 大部分弦径分布在 $50.0\text{-}140.0\ \mu\text{m}$ 。晚材管孔多呈椭圆形、卵圆形或不规则多角形, 呈散型分布, 以单管孔为主, 少数为径列复管孔 (2-3 个), 管孔直径范围为 $30.0\text{-}60.0\ \mu\text{m}$ 。未观察到树胶道。径切面 (图 2: B): 导管分子呈圆柱形和鼓型, 排列有序, 表面光滑。弦切面 (图 2: C): 木射线为叠生结构, 由横卧射线细胞组成的同型多列射线构成, 宽度为 2-7 个细胞 ($11.0\text{-}68.0\ \mu\text{m}$), 高度为 4-26 个细胞 ($41.0\text{-}302.0\ \mu\text{m}$) 或以上。

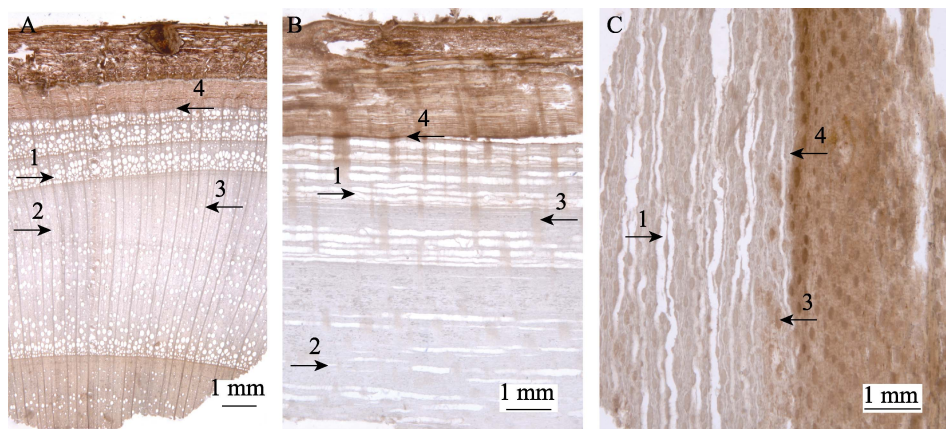


图 2 健康无伤沙枣大枝横切面 (A)、径切面 (B) 和弦切面 (C)

Fig. 2 Transverse section (A), radial section (B) and tangential section (C) views of healthy, undamaged branches of *Elaeagnus angustifolia*

1: 早材管孔; 2: 晚材管孔; 3: 木射线; 4: 形成层。

1: Earlywood vessels; 2: Latewood vessels; 3: Wood rays; 4: Cambium.

沙枣上光肩星天牛产卵刻槽部位的解剖结构。横切面 (图 3: A): 光肩星天牛产卵刻槽部位的沙枣从周皮到次生韧皮部的组织严重破坏, 与健康组织相比, 形成层增厚并伴有明显的胞间隙。次生木质部内木射线和导管等结构明显变色, 可见棕黄色树胶沉积。导管的管孔尺寸和类型与健康沙枣无显著差异 ($P > 0.05$), 但往年木质部中观察到沿弦向连续分布的多条树胶道。这些树胶道孔均匀排列于相邻木射线之间, 形态为圆形、椭圆形或长方形, 内径为 $30.0\text{-}196.0\ \mu\text{m}$, 变色区域高度为 $100.0\text{-}300.0\ \mu\text{m}$, 内部充满浅黄色至深棕色的树胶。此外, 在形成层与木质部之间可见疑似正在分化的树胶

道, 其周围细胞颜色较深, 道孔内含少量浅色树胶。径切面 (图 3: B): 树胶道分布于木射线和导管周围, 并充满树胶。形成层中也可观察到树胶沉积。弦切面 (图 3: C): 卵室周边区域的木材结构均变色, 导管、木射线和木材纤维内可见树胶沉积, 但木射线的内径、细胞数量和类型未见明显变化, 与健康木材一致 ($P > 0.05$)。

高倍显微观察显示树胶道的内壁结构完整性下降, 部分道孔周围伴随纤维细胞的变形和颜色加深 (图 3: D)。木射线中的射线细胞排列松散, 受损区域的木质部中出现树胶 (图 3: E, F)。这些变化表明, 光肩星天牛的为害显著改变了木材的微观结构。

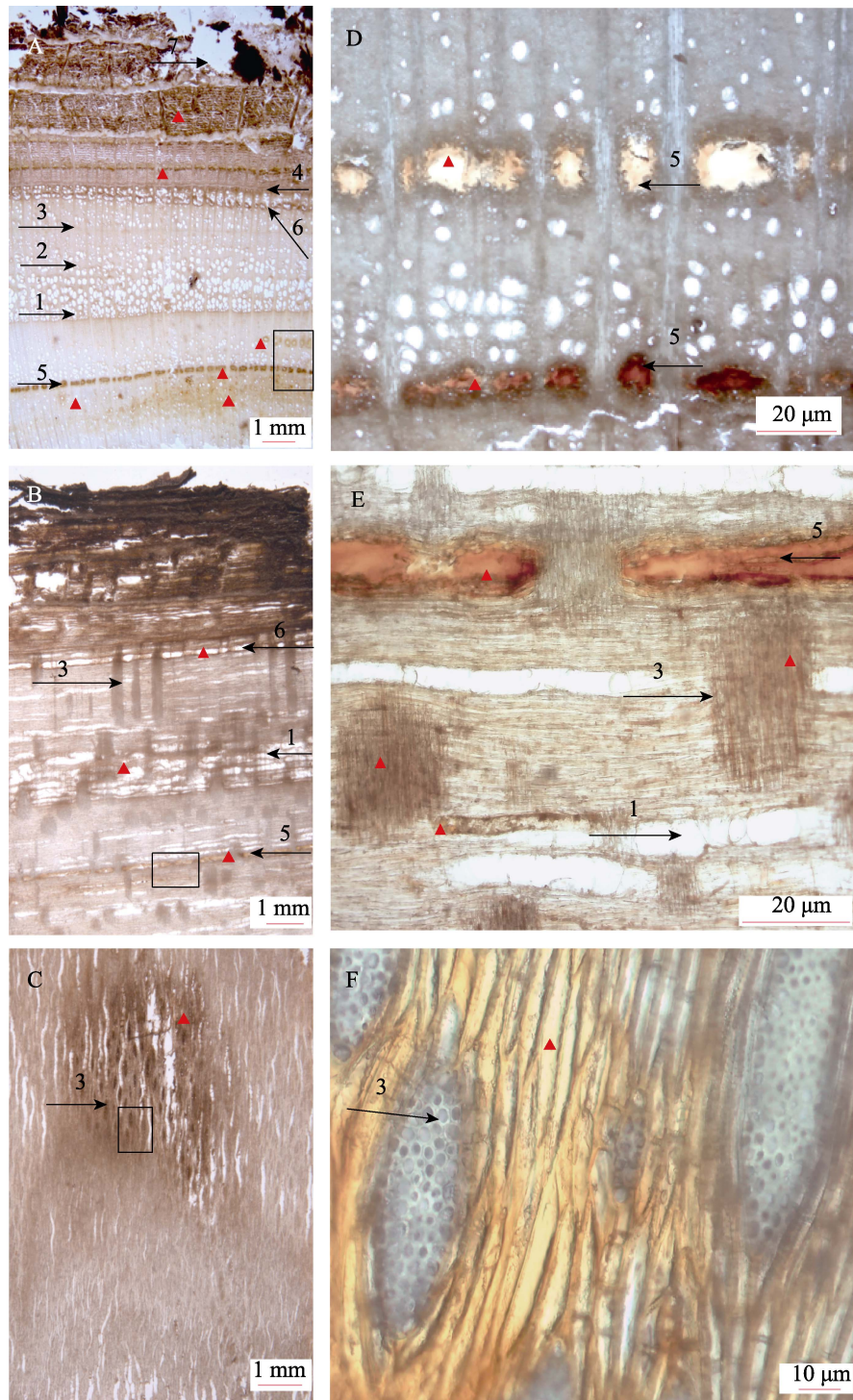


图 3 光肩星天牛产卵刻槽部位沙枣木材组织的横切面 (A)、径切面 (B) 和弦切面 (C)

Fig. 3 Transverse section (A), radial section (B) and tangential section (C) views of *Elaeagnus angustifolia* wood tissues at *Anoplophora glabripennis* oviposition scars

D. 横切面局部放大; E. 径切面局部放大; F. 弦切面局部放大。

1. 早材管孔; 2. 晚材管孔; 3. 木射线; 4. 形成层; 5. 树脂道; 6. 正在分化的树脂道;
7. 刻槽。方框标记为局部放大位置示意。

D. Enlarged view of transverse section; E. Enlarged view of radial section; F. Enlarged view of tangential section.
1. Earlywood vessels; 2. Latewood vessels; 3. Wood rays; 4. Cambium; 5. Resin canals; 6. Differentiating resin canals;
7. Oviposition scar. Highlighted boxes indicate the areas shown in the enlarged views.

2.3 光肩星天牛产卵刻槽部位和无伤沙枣的挥发性次生代谢物

2.3.1 刻槽部位与健康部位的沙枣差异代谢物

在所有样品中共鉴定出了 137 种代谢产物。代谢物谱的主成分分析 (PCA) 结果显示, 天牛

产卵刻槽部位沙枣次生木质部 OX 与健康无伤沙枣组织次生木质部 HX, 天牛刻槽产卵后沙枣周皮及次生韧皮部 OP 和健康无伤沙枣组织周皮及次生韧皮部 HP 均在 PC1 维度上明显分离 (69.5%和 45.3%) (图 4: A, B)。表明光肩星天牛产卵刻槽对沙枣木质部和韧皮部的挥发

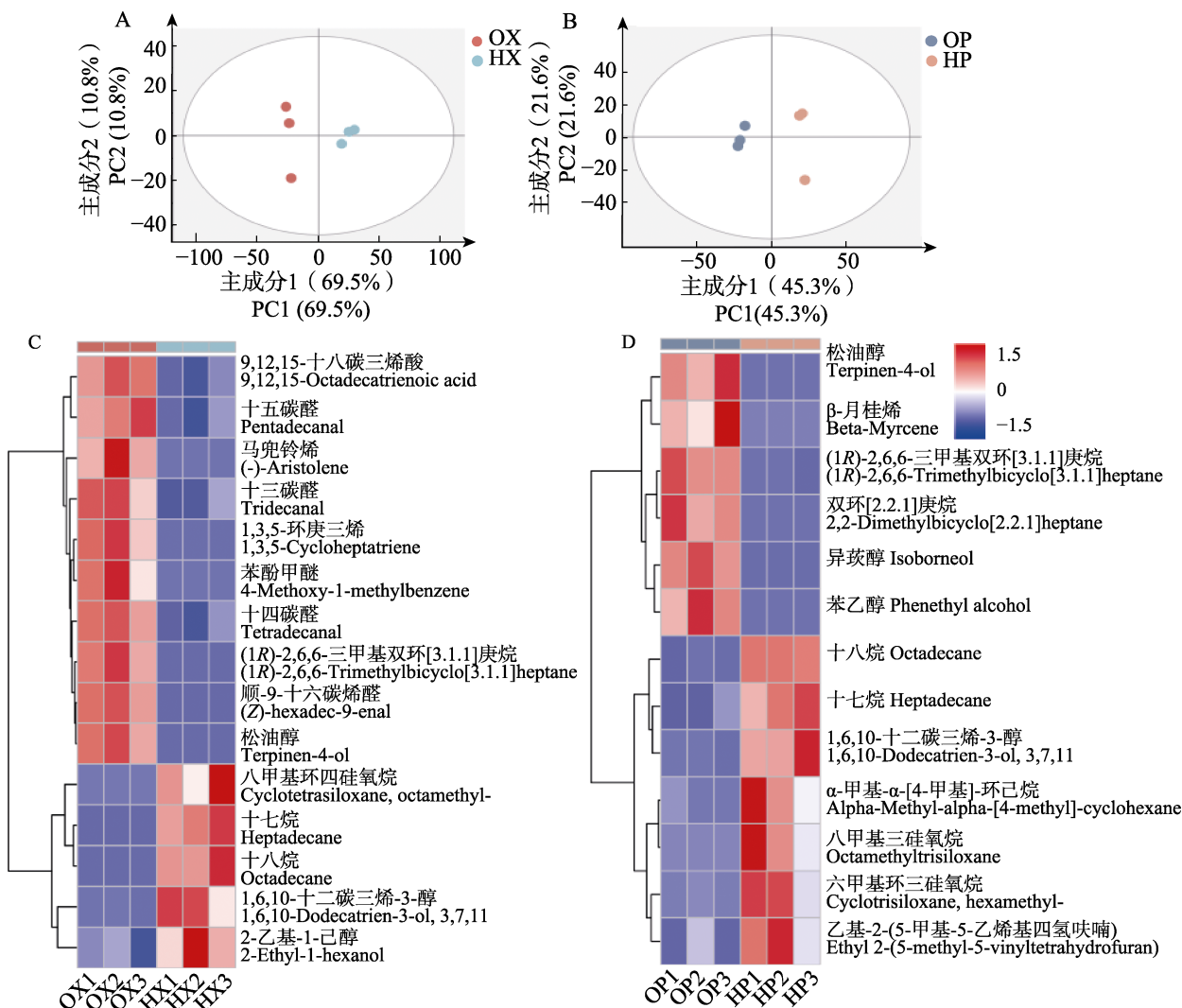


图 4 光肩星天牛刻槽产卵后沙枣不同组织的挥发性次生代谢物分析

Fig. 4 Metabolomic analysis of secondary xylem, periderm and phloem tissues from *Anoplophora glabripennis* oviposition scars and healthy *Elaeagnus angustifolia* tissues

- A. 天牛产卵刻槽部位沙枣次生木质部 (OX) 和健康沙枣次生木质部 (HX) 的代谢物 PCA 分析; B. 天牛产卵刻槽部位沙枣周皮及次生韧皮部 (OP) 和健康沙枣周皮及次生韧皮部 (HP) 的代谢物 PCA 分析;
- C. 天牛产卵刻槽部位沙枣次生木质部和健康沙枣次生木质部中差异代谢物的聚类热图; D. 天牛产卵刻槽部位沙枣周皮及次生韧皮部和健康沙枣周皮及次生韧皮部中差异代谢物的聚类热图。
- A. PCA of metabolites in secondary xylem at oviposition scars (OX) and healthy tissues (HX);
- B. PCA of metabolites in secondary phloem and periderm at oviposition scars (OP) and healthy tissues (HP);
- C. Heatmap clustering of differential metabolites in secondary xylem (OX and HX);
- D. Heatmap clustering of differential metabolites in secondary phloem and periderm (OP and HP).

性物质组成有明显影响。

在沙枣次生木质部中，鉴定到了 15 个（10 个上调和 5 个下调）差异累积代谢物（DAMs），包含 5 种烯烃类化合物、4 种醛、3 种烷烃类化合物、2 种醇类化合物和 1 种羧酸（图 4：C）。在沙枣周皮及次生韧皮部中，鉴定到了 13 个（6 个上调和 7 个下调）DAMs，包含 5 种烯烃类化合物、4 种烷烃类化合物、3 种醇类化合物和 1 个其他类型化合物（图 4：D）。

产卵刻槽部位（OX 和 OP）的代谢物中，烯烃类化合物等的含量显著升高，包括 α -蒎烯、异蒎醇、蒎烯、松油醇、 β -月桂烯和马兜铃烯等。产卵刻槽部位的醛类化合物等，如十五碳醛、十三碳醛、十四碳醛、顺-9-十六碳烯醛、亚麻酸和苯乙醇的含量也明显升高。

2.3.2 光肩星天牛产卵刻槽部位不同结构间的代谢物差异 PCA 结果显示光肩星天牛产卵刻槽部位沙枣次生木质部和刻槽部位沙枣周皮及次生韧皮部，在 PC1 上发生分离（48.8%）（图 5：A）。在光肩星天牛产卵刻槽部位沙枣次生木质部和沙枣周皮及次生韧皮部中鉴定到了 19 个（14 个上调和 5 个下调）DAMs。松油醇、 β -月桂烯、异蒎醇在刻槽部位周皮及次生韧皮部显著富集；马兜铃烯、十三碳醛、十四碳醛、十五碳醛等的含量在刻槽部位次生木质部明显升高（图 5：B）。这些化合物的明显富集呈现出光肩星天牛产卵刻槽部位沙枣次生木质部和刻槽部位沙枣周皮及次生韧皮部化学组成的明显分层，反映了刻槽区域的代谢变化和空间特异性。

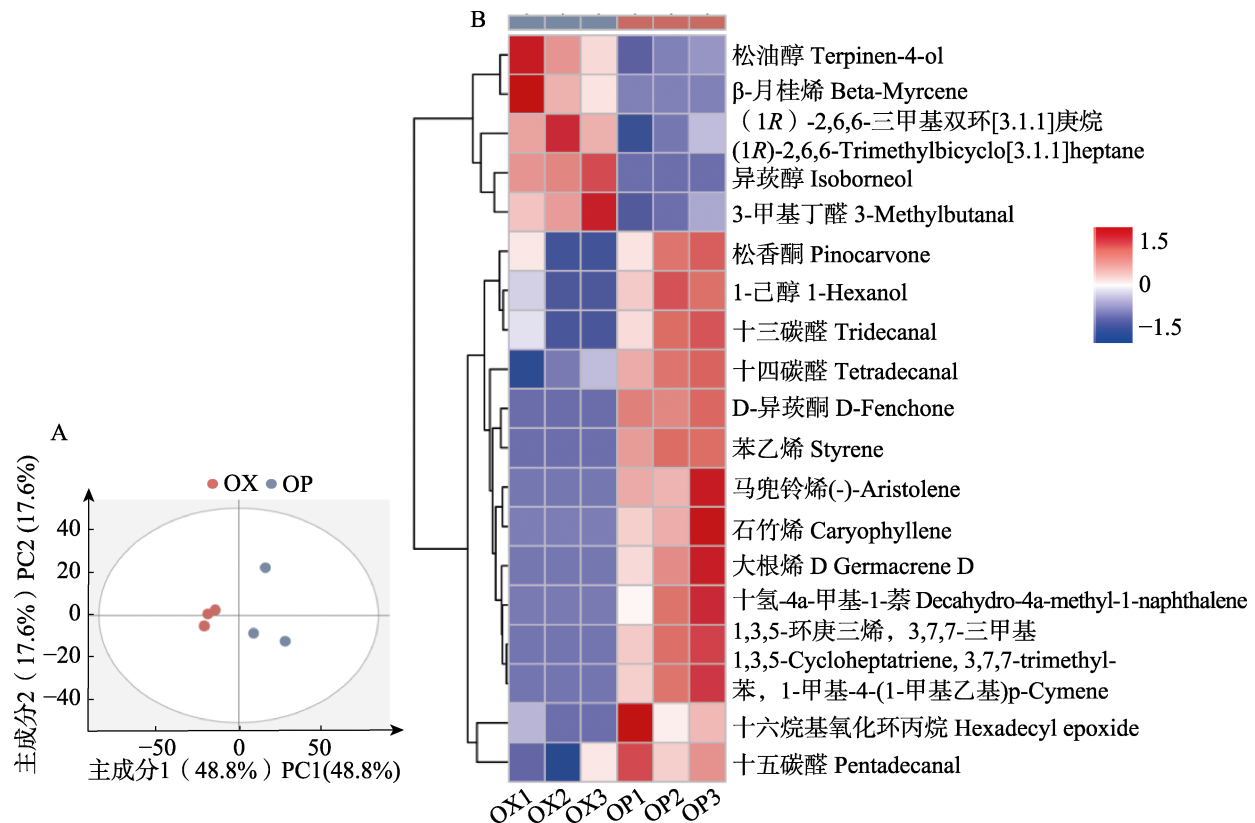


图 5 天牛产卵刻槽部位沙枣次生木质部和次生韧皮部的代谢物分析

Fig. 5 Metabolomic analysis of xylem and phloem tissues at *Anoplophora glabripennis* oviposition scars on *Elaeagnus angustifolia*

A. 天牛产卵刻槽部位沙枣次生木质部（OX）和周皮及次生韧皮部（OP）的代谢物 PCA 分析；B. 天牛产卵刻槽部位沙枣次生木质部和周皮及次生韧皮部中差异代谢物的聚类热图。

A. PCA of metabolites in secondary xylem (OX) and secondary phloem and periderm (OP) at oviposition scars;

B. Heatmap clustering of differential metabolites in secondary xylem and secondary phloem and periderm.

3 结论与讨论

植物受植食性昆虫诱导会产生多种防御反应,例如植物会在受到损伤的部位积累分泌物,形成创伤性生理结构,产生次生代谢物,以减少损伤、促进植物组织愈合和限制植食性昆虫活动,以此达到对昆虫危害的直接或间接防御(Petzold-Maxwell *et al.*, 2011)。本研究对沙枣在被光肩星天牛产卵刻槽部位的树胶分泌特性、组织结构变化特征和挥发性次生代谢物组成进行了初步分析,发现沙枣表现出显著的多层次防御响应,并具有明显的空间组织特异性特征。

本研究表明,沙枣上光肩星天牛产卵刻槽的泌胶率达到 99.27%,且泌胶过程在刻槽后 1-2 d 内迅速启动,沙枣木材组织变色并泌胶填满光肩星天牛卵圆形的卵室。树胶通过封闭刻槽,阻断空气和水分的流通,显著降低了卵的孵化率(仅 1.56%)。根据阿迪力·吾彼尔等(2005)研究,为避免其他因素影响,本研究的健康组织样品均采自未有明显泌胶,且未受到光肩星天牛危害的健康树;采集时亦明确被采集处无外伤、非树节,且枝龄和枝径与刻槽样品相对一致。

显微观察显示,刻槽部位的次生韧皮部和形成层组织发生显著变化,形成层细胞增厚并伴有显著的胞间隙,同时形成树胶道。健康沙枣组织未发现树胶道的存在,这表明沙枣在被光肩星天牛产卵刻槽部位产生的是创伤性树胶道而非生理性树胶道。创伤性树胶道是损伤诱导的特异性防御反应,它的形成可能由天牛行为触发的活跃分化过程引起,其中分泌的树胶在木射线、导管的参与下被运输到卵室。这种产生创伤性树胶道的特性在其他木本植物在遭受生物胁迫时同样存在,如枫香树(张兴丽,2013),白木香 *Aquilaria sinensis* (郑雅文等,2010),具体机制有待进一步研究。

研究表明,光肩星天牛产卵刻槽显著改变了沙枣组织中 VOCs 的组成和含量。例如单萜(如 α -蒎烯、松油醇和 β -月桂烯)和倍半萜(如马兜铃烯),以及醛类化合物(如十三碳醛、十四

碳醛、十五碳醛和顺-9-十六碳烯醛)的含量在刻槽部位显著升高。刻槽部位不同结构的代谢物也具有显著差异。沙枣上光肩星天牛产卵刻槽部木材组织的周皮和次生韧皮部中单萜含量更高,而次生木质部中的醛类和倍半萜含量显著富集。已有研究表明,萜类化合物在植物中具有重要的防御功能,其中单萜往往富集在韧皮部或外部组织,起到抵抗昆虫的直接保护作用(Keeling and Bohlmann, 2006; Kortbeek *et al.*, 2019)。而倍半萜和某些醛类则倾向于在木质部等内部组织中积累,其主要功能与抗病原菌和抑制微生物扩散相关(Huang *et al.*, 2020)。这些 VOCs 通过空间分布的分化实现了防御功能的区域化适应。例如,在挪威云杉 *Picea abies* 中,萜类和木脂素的分布表明木质部主要用于隔离病原菌,而韧皮部则侧重于昆虫防御(Nagy *et al.*, 2022)。沙枣的挥发性次生代谢物分布特点说明,沙枣对光肩星天牛产卵刻槽形成了多层次防御,次生木质部的防御主要集中在抗菌作用,而周皮和次生韧皮部的防御更侧重于抵抗光肩星天牛为害的直接保护。

本研究表明,沙枣对光肩星天牛产卵刻槽的防御响应包括树胶分泌、创伤性树胶道的形成以及挥发性代谢物的释放。这些反应构成了一种有效的多层次防御机制,能够显著抑制光肩星天牛的卵活性。99.27%的泌胶致死率表明,沙枣具有高效的抗虫能力,能够阻断光肩星天牛的繁殖链。这一研究为利用沙枣开展光肩星天牛的生态防控提供了重要理论依据,同时也为诱杀树技术的优化应用提供了关键数据支持。

参考文献 (References)

- Adil-Gafur, Li YF, Omarjan Ali, Dong X, Su WP, Mamat-Amat, Tursun-Abi, 2005. Environmental factors affecting gum exudation of *Elaeagnus angustifolia*. *Arid Zone Geography*, 28(4): 521–525. [阿迪力·吾彼尔, 李银芳, 吾满江·艾力, 董昕, 苏为平, 买买提·艾买提, 吐尔逊·艾比, 2005. 沙枣树的出胶与环境影响因素研究. 干旱区地理, 28(4): 521–525.]
- CABI, EPPO, 2014. *Anoplophora glabripennis*. [Distribution map]// Distribution Maps of Plant Pests. CABI. Map, Wallingford, UK. 590.

- He P, Huang JF, 1993. Behavior of adult *Anoplophora glabripennis*. *Acta Entomologica Sinica*, 36(1): 51–55. [贺萍, 黄竞芳, 1993. 光肩星天牛成虫的行为. 昆虫学报, 36(1): 51–55.]
- Huang JB, Rücker A, Schmidt A, Gleixner G, Gershenzon J, Trumbore S, Hartmann H, 2020. Production of constitutive and induced secondary metabolites is coordinated with growth and storage in Norway spruce saplings. *Tree Physiology*, 40(7): 928–942.
- Keeling CI, Bohlmann J, 2006. Genes, enzymes and chemicals of terpenoid diversity in the constitutive and induced defence of conifers against insects and pathogens. *New Phytologist*, 170(4): 657–675.
- Kessler A, Baldwin IT, 2001. Defensive function of herbivore-induced plant volatile emissions in nature. *Science*, 291(5511): 2141–2144.
- Kortbeek RWJ, van der Gragt M, Bleeker PM, 2019. Endogenous plant metabolites against insects. *European Journal of Plant Pathology*, 154(1): 67–90.
- Li CC, Pei JH, Wang LX, Tian Y, Ren LL, Luo YQ, 2024. Interactions at the oviposition scar: Molecular and metabolic insights into *Elaeagnus angustifolia*'s resistance response to *Anoplophora glabripennis*. *International Journal of Molecular Sciences*, 25(17): 9504.
- Luo YQ, Li JG, 1999. Bionomics and occurrence of *Anoplophora glabripennis* (Motschulsky). *Plant Quarantine*, 13(1): 5–7. [骆有庆, 李建光, 1999. 光肩星天牛的生物学特性及发生现状. 植物检疫, 13(1): 5–7.]
- Nagy NE, Norli HR, Fongen M, Østby RB, Hørdal IM, Davik J, Hietala AM, 2022. Patterns and roles of lignan and terpenoid accumulation in the reaction zone compartmentalizing pathogen-infected heartwood of Norway spruce. *Planta*, 255(3): 63.
- Nie XL, Wang Y, Meng FY, Tian J, 2007. Anatomical study of secondary xylem in *Elaeagnus angustifolia* stems. *Journal of Jilin Agricultural University*, 29(4): 521–525. [聂小兰, 王豫, 孟繁勇, 田军, 2007. 沙枣茎次生木质部的解剖学研究. 吉林农业大学学报, 29(4): 521–525.]
- Ninkovic V, Ahmed E, Glinwood R, Pettersson J, 2003. Effects of two types of semiochemical on population development of the bird cherry oat aphid *Rhopalosiphum padi* in a barley crop. *Agricultural & Forest Entomology*, 5(1): 27–34.
- Petzold-Maxwell J, Wong S, Arellano C, Gould F, 2011. Host plant direct defence against eggs of its specialist herbivore, *Heliothis subflexa*. *Ecological Entomology*, 36(6): 700–708.
- Tian RM, Yu JB, Zhao WD, 2003. On the function of *Elaeagnus angustifolia* L. to induce and control *Anoplophora glabripennis* (Motsch.). *Journal of Inner Mongolia Forestry Science and Technology*, 29(4): 23–25. [田润民, 于静波, 赵卫东, 2003. 沙枣树对光肩星天牛种群诱控功能的初步研究. 内蒙古林业科技, 29(4): 23–25.]
- Wang GP, Nuermaiti·Abudukelimu, Aghiakbar·Aisha, 2018. Analysis on factors of medicinal resources *Elaeagnus* gum production. *Xinjiang Agricultural Sciences*, 55(4): 697–702. [王果平, 努尔买买提·阿布都克里木, 阿吉艾克拜尔·艾莎, 2018. 药用资源沙枣产胶影响因素分析. 新疆农业科学, 55(4): 697–702.]
- Wang LX, Li CC, Luo YQ, Wang GJ, Dou ZP, Haq IU, Shang SQ, Cui MM, 2023. Current and future control of the wood-boring pest *Anoplophora glabripennis*. *Insect Science*, 30(6): 1534–1551.
- Wang S, 2015. Comparison of the evolutionary structure of *Elaeagnus angustifolia* L. in different ecological environments. Master dissertation. Changchun: Northeast Normal University. [王帅, 2015. 不同生态环境下沙枣的演化结构比较研究. 硕士学位论文. 长春: 东北师范大学.]
- Yang ZJ, Wang LX, Luo YQ, Ren LL, Wang XQ, Wang XB, Chen YL, 2024. Study on planting model of dead-end trap tree *Elaeagnus angustifolia* and resistant host tree *Populus alba* var. *pyramidalis* for ecological self-regulation of the *Anoplophora glabripennis* disaster. *Forest Pest and Disease*, 43(6): 44–53. [杨宗基, 王立祥, 骆有庆, 任利利, 王小强, 王小兵, 陈宇琳, 2024. 生态自控光肩星天牛灾害的诱杀树沙枣与抗性树种新疆杨配植模式研究. 中国森林病虫, 43(6): 44–53.]
- Zhang B, Xu QL, 1991. Study on the behavior of adult *Anoplophora glabripennis*. *Forest Pest and Disease*, 10(4): 14–17. [张波, 徐庆林, 1991. 光肩星天牛成虫行为的研究. 森林病虫通讯, 10(4): 14–17.]
- Zhang XL, 2013. Studies on relationships between wound-induced defense response and agarwood formation in *Aquilaria sinensis*. Doctor dissertation. Beijing: Beijing Forestry University. [张兴丽, 2013. 伤害诱导的白木香防御反应与沉香形成的关系研究. 博士学位论文. 北京: 北京林业大学.]
- Zheng YW, Song X, Zeng T, Pan B, 2010. Effect on the forming and microexamination of traumatic gum canal by tapping wounds in *Liquidambar formosana* Hance. *Biomass Chemical Engineering*, 44(5): 17–20. [郑雅文, 宋晓, 曾韬, 潘彪, 2010. 枫香采脂创伤性树胶道的形成及显微观察. 生物质化学工程, 44(5): 17–20.]