

# 树木医学 第 2 卷 第 2 期

(2025 年 4 月)

## 目次

### 专题综述

- 林木与锈菌互作的侵染特征及分子机制研究进展  
..... 邵晨曦, 梁英梅, 陈文娴 ( 1 )
- 认知松材线虫病  
..... 陈凤毛, 李敏 ( 13 )
- 信息技术在林草行业中的应用  
..... 韩长志, 刘妃, 张颖, 崔庆江 ( 29 )

### 研究论文

- 基于改进 U-Net 的古树树干雷达波反演成像分析方法研究  
..... 徐凌飞, 张潇巍, 曹佳, 吕生华, 文剑 ( 39 )
- 基于 MaxEnt 模型的五针松疱锈病在中国的潜在分布区预测  
..... 张心怡, 景若楠, 邢玉洁, 吴海云, 盛敏, 余仲东 ( 49 )
- 杨树抗炭疽病育种的 CRISPR/Cas9 技术应用研究  
..... 于晓倩, 牛浩强, 马茹暄, 刘超, 王厚领, 尹伟伦, 夏新莉 ( 61 )
- 辽宁松材线虫及其伞滑刃属近缘种的种群结构  
..... 夏蕤, 张瑞芝, 李丹蕾, 吴昊, 姜生伟, 王峰 ( 69 )

### 研究报告

- 木霉菌剂对香樟根系及复壮基质中微生物数量的影响  
..... 叶广荣, 何世庆, 龚志勤, 张紫山, 朱红娟, 王宏颖 ( 81 )
- 华山松疱锈病菌锈孢子器中发现的一种鳞翅目幼虫  
..... 王海瑞, 赵庆一, 张艺凡, 高尚坤, 朱小菊, 李丹蕾, 田叶韩, 刘会香 ( 87 )

### 学科动态

- 基于古树健康的圈层管理体系探索  
..... 王敏, 杨君利, 郭智涛, 刘学森, 谢宇诗, 曹阳 ( 93 )

(封面图片由第39~48页徐凌飞等的论文《基于改进U-Net的古树树干雷达波反演成像分析方法研究》提供)

**TREE HEALTH Vol. 2, No. 2**  
**(Apr., 2025)**  
**CONTENTS**

**Thematic review**

- Research progress on infection characteristics and molecular mechanisms of interaction between forest trees and rust fungi  
..... SHAO Chenxi, LIANG Yingmei, CHEN Wenxian ( 1 )
- Understanding pine wilt disease  
..... CHEN Fengmao, LI Min ( 13 )
- Application of information technology in the forestry-grassland industry  
..... HAN Changzhi, LIU Fei, ZHANG Ying, CUI Qingjiang ( 29 )

**Research paper**

- Research on radar wave inversion imaging analysis methodology for ancient tree trunks based on improved U-Net  
..... XU Lingfei, ZHANG Xiaowei, CAO Jia, LYU Shenghua, WEN Jian ( 39 )
- Potential distribution prediction of five needle pine blister rust in China based on MaxEnt model  
..... ZHANG Xinyi, JING Ruonan, XING Yujie, WU Haiyun, SHENG Min, YU Zhongdong ( 49 )
- Application of CRISPR/Cas9 technology in breeding anthracnose-resistant *Populus*  
..... YU Xiaoqian, NIU Haoqiang, MA Ruxuan, LIU Chao, WANG Houling, YIN Weilun, XIA Xinli ( 61 )
- Population structure of *Bursaphelenchus xylophilus* and its closely related *Bursaphelenchus* species in Liaoning province  
..... XIA Rui, ZHANG Ruizhi, LI Danlei, WU Hao, JIANG Shengwei, WANG Feng ( 69 )

**Research Reports**

- Effects of *Trichoderma* sp. on root of *Camphora officinarum* Nees and microbial numbers in the rejuvenation substrate  
..... YE Guangrong, HE Shiqing, GONG Zhiqin, ZHANG Zishan, ZHU Hongjuan, WANG Hongying ( 81 )
- A species of Lepidopteran larva was discovered in the aecia of *Cronartium ribicola*  
..... WANG Hairui, ZHAO Qingyi, ZHANG Yifan, GAO Shangkun, ZHU Xiaoju,  
LI Danlei, TIAN Yehan, LIU Huixiang ( 87 )

**Discipline dynamics**

- Exploration of a layered management system for ancient tree health preservation  
..... WANG Min, YANG Junli, GUO Zhitao, LIU Xuesen, XIE Yushi, CAO Yang ( 93 )

(The cover picture is provided by XU Lingfei et al.' s paper "Research on radar wave inversion imaging analysis methodology for ancient tree trunks based on improved U-Net" on pages 39~48.)

# 林木与锈菌互作的侵染特征及分子机制研究进展

邵晨曦<sup>1</sup> 梁英梅<sup>2\*</sup> 陈文娴<sup>1</sup>

(1. 广州海关技术中心, 广东广州 510623; 2. 北京林业大学博物馆, 北京 100083)

**摘要:** 林木锈病广泛分布在世界各地并严重威胁树木健康。作为活养寄生菌的锈菌,其侵染木本植物的过程与其他病原菌有很大区别。解析锈菌侵染寄主树木的组织病理学过程,和锈菌在不同发育阶段与寄主互作的分子机制是植物病理学领域的热点问题。高通量测序技术的广泛应用,有效促进了锈菌和寄主树木复杂基因组数据的获取与深度分析。尤其是对落叶松-杨栅锈菌(*Melampsora larici-populina* Kleb.)、咖啡驼孢锈菌 *Hemileia vastatrix* Berk.et Br.和桃金娘锈病菌 [*Austropuccinia psidii* (G. Winter) Beenken] 的基因组结构解析,突出了转座子扩增在锈菌的寄主选择及环境适应中的重要意义。而基于锈菌完整生活史阶段的转录组数据整合分析,为揭示锈菌复杂生活史及其生物学特性的分子调控机制提供了新线索。解析林木锈菌中数量庞大的效应蛋白功能是揭示锈菌与寄主互作分子机制的关键途径之一,在依赖于模式植物的功能表征体系验证林木锈菌效应蛋白功能方面困难重重,但在锈菌侵染不同抗性寄主的分子机制研究方面取得了一定突破。通过锈菌和林木寄主高质量基因组数据的联合分析、效应蛋白功能验证体系的完善及林木-锈菌互作体系中微生物组的功能探究,有望推进林木与锈菌互作分子机制研究进入新阶段。

**关键词:** 林木; 锈菌; 组织病理学; 效应蛋白; 分子机制

中图分类号: S763.1 文献标识码: A 文章编号: 2097-5279(2025)02-0001-12

## Research progress on infection characteristics and molecular mechanisms of interaction between forest trees and rust fungi

SHAO Chenxi<sup>1</sup> LIANG Yingmei<sup>2\*</sup> CHEN Wenxian<sup>1</sup>

(1. Guangzhou Customs Technology Center, Guangzhou 510623, China; 2. Museum of Beijing Forestry University, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

**Abstract:** The rust disease on forest trees is distributed around the world and poses a significant threat to the health of woody plants. As biotrophic parasitic fungi, rust fungi exhibit distinct differences in their infection processes on woody plants compared to other phytopathogenic fungi. It is a hot topic in the field of plant pathology to elucidate the histopathological processes during the infection of rust on woody host plants, as well as the molecular mechanisms underlying the interaction between rust and their hosts at different developmental stages. The widespread application of high-throughput sequencing technology has greatly facilitated the acquisition and in-depth analysis of complex genomic data of rust fungi and their forest host species. Especially, genomic structural analyses of *Melampsora larici-populina*, *Hemileia vastatrix*, and *Austropuccinia psidii* have highlighted the significant role of transposon amplification in host selection and environmental adaptation of rust fungi. Furthermore, the integration of transcriptome based on complete life cycle stages of rust fungi provides valuable insights into the molecular regulation mechanisms of their complex life cycles and biological characteristics. It is one of the key pathways for investigating the molecular interaction mechanisms by characterizing the numerous functions of effector proteins in rust fungi, and significant challenges have arisen in verifying the functions of rust effector proteins dependent on the model plant system. Nonetheless, the molecular interaction mechanisms between rust and host trees with varying resistance levels have achieved good results. Through the association analysis of high-quality genome of rust fungi and forest trees, the improvement of effector protein function verification system and the functional exploration of microbiome in the forest trees-rust fungi interactions, it is expected to promote the research of molecular interaction mechanisms between rust fungi and forest trees into a new stage.

**Keywords:** woody plant; rust fungi; histopathology; effector protein; molecular mechanism

收稿日期: 2024-12-08; 修回日期: 2025-01-06。

基金项目: 国家自然科学基金项目(32371885)。

\* 通信作者: 梁英梅(E-mail: liangym@bjfu.edu.cn), 教授。

锈菌目 Pucciniales 是世界上最大的植物病原菌群体 (Kirk et al., 2008), 给多种具有重要经济价值的农作物和林木的生长造成威胁, 如小麦 *Triticum aestivum* L. (Zhao et al., 2016)、大豆 *Glycine max* (L.) Merr. (Goellner et al., 2010)、咖啡 *Coffea arabica* L. (Talhinhas et al., 2017)、松树 *Pinus* spp. (Tomback and Achuff, 2010)、杨树 *Populus przewalskii* Maxim. (Steenackers et al., 1996) 等。据统计, 由柄锈菌 *Puccinia* 引起的小麦锈病在全球范围内每年造成的经济损失可达 40 亿~50 亿美元 (Figuerola et al., 2018)。落叶松-杨栅锈菌 (*Melampsora larici-populina* Kleb.) 引起的杨树叶锈病常见于世界各杨树栽培区, 造成的杨树人工林生物量减量可达 66% (Štochlová et al., 2016), 引起的次期性病虫害也严重限制着天然林的更新 (Steenackers J et al., 1996)。全球性入侵病原真菌桃金娘锈病菌 [*Austropuccinia psidii* (G. Winter) Beenken] 寄主范围广泛, 引起的桃金娘科 Myrtaceae 植物病害在澳大利亚广泛流行, 目前也已在美国夏威夷 (Stewart et al., 2017)、中国 (庄剑云和魏淑霞, 2011)、新西兰 (Carnegie and Pegg, 2018) 等国家和地区被发现, 正在迅速蔓延并威胁着自然植被 (Soewarto et al., 2019)。当前, 林木锈病的防控形势依然严峻。

锈菌复杂的生活史及专性活体营养寄生的生物学特性, 给锈菌致病机制研究和锈病的防治带来极大困难 (Talhinhas et al., 2017; Duplessis et al., 2021; Chircowski et al., 2023)。与农作物锈病相比, 林木锈菌致病机制的研究更加滞后。自 20 世纪中期至今, 大量研究工作集中在林木锈菌的超微结构、入侵过程观察 (Mims et al., 1976; Hoch, 1987; 周世国, 1992; 黄丽丽等, 1994; 薛煜等, 1988; 田呈明等, 2002a; Park et al., 2023)、锈菌与寄主互作的组织病理学过程及细胞学反应等方面 (Silva et al., 2002; 田呈明等, 2001, 2002b; 于丹等, 2016), 这为开展锈菌致病分子机制研究奠定了必要基础。近年来, 高通量测序技术的快速发展促进了林木-锈菌的基因组与转录组学研究, 在一定程度上揭示了锈菌与林木寄主互作的分子机制, 也为解析锈菌专性活体寄生的生物学特性及如何进化形成这种特殊营养模式的机制提供重要线索 (Lorrain et al., 2018a; Duplessis et al., 2021)。

目前, 已获得落叶松-杨栅锈菌、桃金娘锈病菌、茶藨生柱锈菌 *Cronartium ribicola* (J.C. Fischer ex Rabenh.)、咖啡驼孢锈菌 *Hemileia vastatrix* Berk. et Br.、山田胶锈菌 *Gymnosporangium yamadae* Miyabe 等多个重要林木锈菌的基因组和转录组数据, 从中预测得到

了大量候选效应蛋白。鉴定并分析与致病性相关的效应蛋白功能, 是当前锈菌致病分子机制研究中的重点和热点问题 (Xu et al., 2019; Rahman et al., 2021)。通过比较分析具有不同抗锈病表现的林木基因组、转录组等数据, 为揭示寄主的免疫识别机制及挖掘抗性基因奠定基础。本文梳理了当前林木锈菌与寄主的互作分子机制研究进展, 对未来林木与锈菌互作机制研究的方向及内容进行了展望, 以期为林木锈病绿色防控提供理论指导。

## 1 林木锈菌在无性繁殖和有性生殖阶段的侵染特征

### 1.1 林木锈菌复杂的生活史特性

大部分锈菌具有转主寄生的长循环型生活史, 通常需要在 2 种不同的植物体上产生 5 种不同类型的孢子, 即性孢子 (0)、锈 (春) 孢子 (I)、夏孢子 (II)、冬孢子 (III) 和担孢子 (IV) (Cummins and Hiratsuka, 2003), 如落叶松-杨栅锈菌、茶藨生柱锈菌等。缺夏孢型生活史的锈菌不含夏孢子阶段 (II), 如山田胶锈菌、亚洲胶锈菌 *Gymnosporangium asiaticum* Miyabe ex Yamada 等 (Kern, 1973; Cummins and Hiratsuka, 2003; Tao et al., 2020b)。具短循环型生活史的锈菌缺少锈孢子 (I) 和夏孢子 (II) 阶段, 甚至缺少性孢子阶段 (0), 如偃松鞘锈菌 *Coleosporium pini-pumilae* Azb. (潘学仁和薛煜, 1992) 等。然而, 桃金娘锈病菌和咖啡驼孢锈菌等几种重要的林木锈菌生活史尚未确定 (McTaggart et al., 2018; Koutouleas et al., 2019), 其基本生物学特性仍有待明确。

以长循环型生活史的落叶松-杨栅锈菌 (图 1a) 和缺夏孢型生活史的胶锈菌 (图 1b) 为例, 可以看出这两类锈菌在生活史及生物学特性有明显区别。1) 冬孢子阶段和性、锈孢子阶段对寄主类型的选择是相反的。落叶松-杨栅锈菌的冬孢子阶段寄生于被子植物, 如杨树 (Lorrain et al., 2018a), 性、锈孢子阶段寄生于裸子植物, 如落叶松 *Larix gmelinii* (Rupr.) Kuzen.; 而胶锈菌的冬孢子阶段寄生于裸子植物, 如柏科植物 Cupressaceae, 性、锈孢子阶段寄生于被子植物, 如蔷薇科植物 Rosaceae (Kern, 1911, 1973; Tao et al., 2020b; Zhao et al., 2020)。然而, 目前仍不明确这两类锈菌在寄主选择方面表现差异性的生物学机制。2) 生活史中有无具再侵染能力的夏孢子。夏孢子在无性繁殖阶段能够通过体细胞重组为锈菌的遗传多样性和毒性变异做出贡献 (Duplessis et al., 2021; Sperschneider et al., 2023), 而大多数胶锈菌的生活史中缺少夏孢子, 因

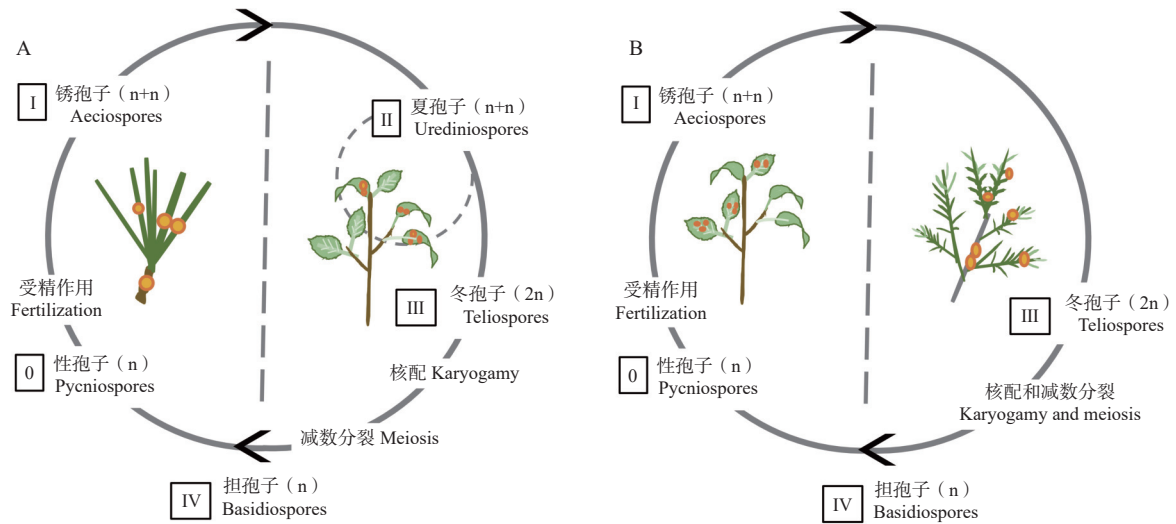


图1 林木锈菌的转主寄生循环型生活史和转主寄生缺夏孢型生活史示意图

Fig. 1 Schematic of heteroecious macrocyclic and demicyclic life cycle of rust fungi on woody plant

注: A. 林木锈菌的转主寄生循环型生活史示意图; B. 林木锈菌的转主寄生缺夏孢型生活史示意图。黑色箭头表示寄主转换; 虚线圆环表示重复侵染过程; n, 单倍体; n+n, 双核; 2n, 二倍体。

Notes: A. Schematic of heteroecious macrocyclic life cycle of rust fungi on woody plant; B. Demicyclic life cycle of rust fungi on woody plant. Black arrows represent host switching; dotted rings represent reinfection process; n, haploid; n+n, dicaryon; 2n, diploid.

此可以推测这两类锈菌在物种进化过程中的遗传变异机制存在差异(Figueroa et al., 2020)。3)对减数分裂的调控不同。落叶松-杨栅锈菌在冬孢子中发生核配,产生担子后进行减数分裂(Hacquard et al., 2012; Yu et al., 2022);胶锈菌在冬孢子中核配和减数分裂同时发生(Tao et al., 2019)。这种差异可能是由锈菌在不同寄主植物类型上产生的适应性机制造成的,与下一生活史阶段的寄主转换事件也有关系(Duplessis et al., 2021)。

## 1.2 林木锈菌的侵入机制及寄主的感病反应

锈菌孢子入侵植物叶片的方式主要有2种(图2)。一是夏孢子萌发产生芽管和附着胞后通过气孔侵入(Shain, 1987; 田呈明等, 2002a, 2002b; Talhinhos et al., 2017),大部分锈菌的夏孢子都是以这种方式侵入寄主;二是担孢子萌发产生芽管和附着胞后从表皮细胞直接侵入(Mims and Richardson, 1989; Goellner et al., 2010)。但也有例外,比如松-芍柱锈菌 *Cronartium flaccidum* (Alb. et Schw.) Wint.的担孢子由气孔侵入松树针叶(Longo et al., 2012)。多数锈菌在完整生命周期中包含这2种侵入方式(Bakkeren and Szabo, 2020)。目前尚未发现锈菌孢子的侵入方式与其寄主植物类型相关,锈菌中不同孢子侵入方式的形成机制及适应性意义仍不明确。

锈菌中不同孢子类型侵入寄主的方式存在差异,但均需要形成吸器结构定殖于寄主细胞内,再进入

营养生长阶段。寄主细胞受感染后的细胞学反应也不相同。在夏孢子的初侵染过程中,受感染的寄主细胞及附近细胞都无明显坏死现象(田呈明等, 2001, 2002a, 2002b; 于丹等, 2016);在担孢子侵入过程中,寄主细胞在侵入初期时形态及结构无明显变化,在性孢子阶段发生质壁分离,最终在锈孢子形成时期发生坏死(周世国, 1992; 黄丽丽等, 1994; 邵晨曦等, 2024)。这说明寄主细胞的防御反应受到锈菌的精细调控,也暗示着锈菌在有性生殖阶段和无性繁殖阶段存在不同的致病侵染分子机制(Duplessis et al., 2021)。相关转录组学研究进一步揭示了咖啡驼孢锈菌夏孢子的附着胞中调控碳水化合物活性酶和甘油积累相关基因上调表达,以裂解和物理机制协同介导渗透侵入过程(Talhinhos et al., 2014)。不论是无性繁殖还是有性生殖过程,锈菌中编码分泌蛋白、碳水化合物酶、转运蛋白、蛋白酶等物质的基因在定殖期、营养生长及产孢阶段均被上调表达并受到了严格的遗传发育调控(Duplessis et al., 2011b; Fernandez et al., 2012; Liu et al., 2015; Lorrain et al., 2018b; Tao et al., 2020a)。另外,寄主植物中抗性相关基因,如丝裂原活化蛋白激酶级联基因、转录因子、编码抗性相关蛋白基因等在锈菌成功定殖后才被上调表达,具有延迟表达的特征(Hacquard et al., 2010; Liu et al., 2015);编码次生代谢产物合成及解毒酶的基因仅在锈菌产孢阶段显著上调表达(Miranda et al., 2007; Tao et al.,

2020a) (图2), 这表明锈菌在专性活体营养阶段对寄主植物细胞具有解毒分子策略。目前仍不清楚的是, 再侵染阶段的夏孢子受到何种信号和机制调控转变进入冬孢子阶段的。

## 2 效应蛋白在锈菌与林木互作过程中的功能

林木病原菌的效应蛋白主要发挥躲避寄主植物的免疫识别、调控寄主植物的基因转录、直接调控寄主R的基因、操纵寄主植物的激素信号等方面的功能(田呈明等, 2021)。近年来, 林木锈菌效应蛋白的研究工作围绕效应蛋白的生物信息学预测及基于模式植物异源表达体系的功能验证已取得较好进展, 发现林木锈菌效应蛋白的功能具有时空特异性(Petre et al., 2015; Hayashibara et al., 2023), 并显示其在鉴定和挖掘寄主植物抗锈病性基因中具有重要的应用价值(Maia et al., 2017)。

目前, 已在咖啡驼孢锈菌(Fernandez et al., 2012)、茶蔗生柱锈菌(Liu et al., 2015)、落叶松-杨栅锈菌(Lor-

rain et al., 2018b)、山田胶锈菌(Tao et al., 2019, 2020a)和桃金娘锈病菌(Swanepoel et al., 2023)等多个重要的林木锈菌中预测得到大量候选效应蛋白。然而, 由于林木培育周期更长和遗传转化体系操作难度更大, 林木锈菌中效应蛋白的功能研究工作较为滞后, 目前仅有少数效应蛋白功能得到表征(表1)。落叶松-杨栅锈菌效应蛋白的功能研究工作开展较早, 通过拟南芥 *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. 和本氏烟 *Nicotiana benthamiana* Domin 等模式植物异源表达体系筛选出了多个定位于细胞核、叶绿体等特殊亚细胞区室的候选效应蛋白, 同时验证了候选效应蛋白在模式植物中干扰免疫防御的相关功能(Hacquard et al., 2013; Germain et al., 2018; Lorrain et al., 2019)。这些研究结果都表明落叶松-杨栅锈菌的效应蛋白功能具有多样性, 但其致病性功能仍有待探究。随着对效应蛋白功能研究的不断深入, 利用异源表达体系进行基因功能验证也突显出局限性。比如, 茶蔗生柱锈菌效应蛋白 Cri-9 402 诱导烟草和拟南芥中免疫防

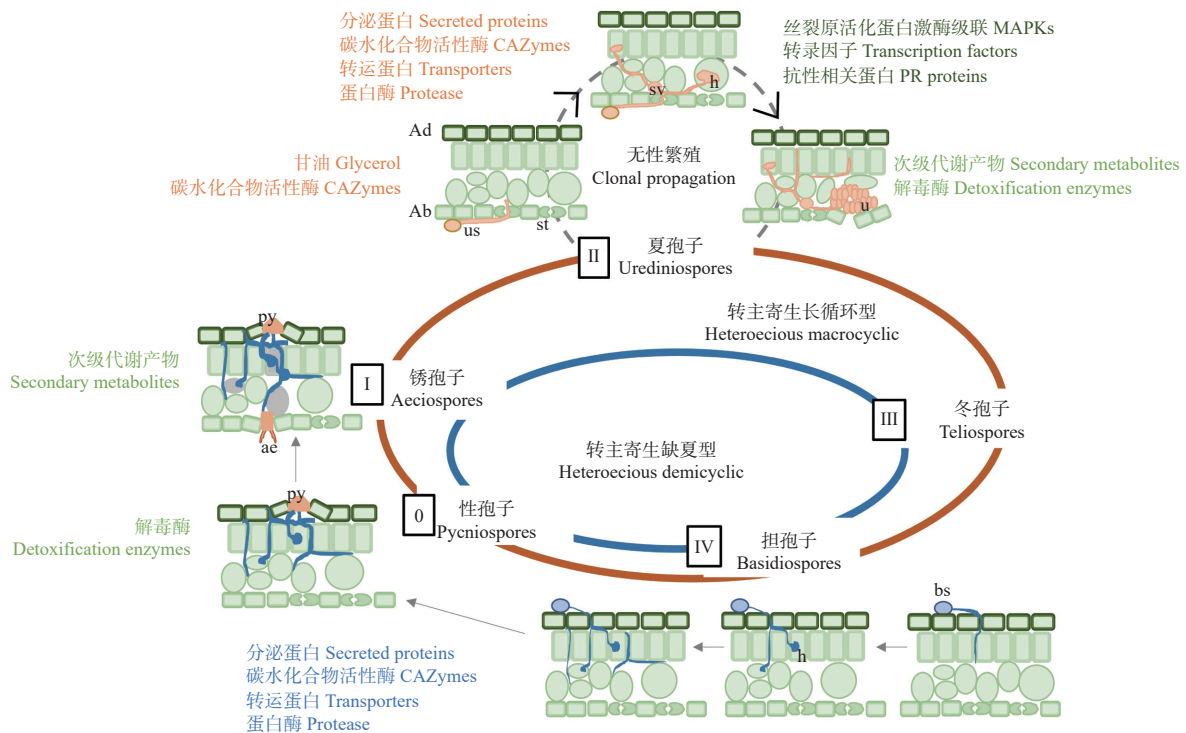


图2 转主寄生型林木锈病菌在无性繁殖及有性生殖阶段的侵染过程示意图

Fig. 2 Schematic representation of the infection processes of heteroecious forest rust fungi during the asexual reproduction and the sexual reproduction stages

注: Ad, 叶片正面; Ab, 叶片背面; ae, 锈孢子器; bs, 担孢子; h, 吸器; py, 性孢子器; st, 气孔; sv, 气孔下囊; u, 夏孢子堆; us, 夏孢子。灰色细胞表示已死亡的寄主细胞; 蓝色圆环表示转主寄生缺夏型锈菌; 红色圆环表示转主寄生生长循环型锈菌; 绿色字体表示寄主植物基因; 橙色字体表示锈菌在无性繁殖阶段表达的基因; 蓝色字体表示锈菌在有性生殖阶段表达的基因。

Notes: Ad, adaxial surface; Ab, abaxial surface; ae, aecium; bs, basidiospore; h, haustoria; py, pycnium; st, stoma; sv, stoma substomatal vesicle; u, uredinium; us, urediniospore. Gray cells indicate the dead host cells; blue circle indicates heteroecious demicyclic rust fungi; red circle indicates heteroecious macrocyclic rust fungi; the green font indicates the host plant genes; the orange font indicates the genes expressed by the rust in the clonal propagation stage; the blue font indicates the genes expressed by the rust in the sexual reproduction stage.

表1 已鉴定的林木锈菌效应蛋白

Tab. 1 The identified effectors of rust fungi on woody plant

锈菌物种 Rust species	效应蛋白 Effector	亚细胞定位 Subcellular localization	生物学功能 Biological function	靶标/R基因 Target/R gene	参考文献 Reference
茶蔗生柱锈菌 <i>Cronartium ribicola</i>	Cri-9402	-	调节植物基础免疫防御反应	-	Ma et al., 2019
咖啡驼孢锈菌 <i>Hemileia vastatrix</i>	HvEC-016	-	与抗性基因识别增强了寄主对细菌侵染的抗性	<i>S<sub>H</sub>1</i>	Maia et al., 2017
落叶松-杨栅锈菌 <i>Melampsora larici-populina</i>	Mlp124478	核仁	抑制寄主植物免疫应答	核糖体蛋白	Petre et al., 2015; Germain et al., 2018
	Mlp124017	细胞核和细胞质	-	TOPLESS-相关蛋白4	Petre et al., 2015
	Mlp124111	叶绿体和细胞溶质聚集体	-	粪卟啉原III氧化酶	Petre et al., 2015; de Guillen et al., 2019
	Mlp37347	细胞溶质和胞间连丝	促进植物易感性	谷氨酸脱羧酶	Petre et al., 2015; Germain et al., 2018; Rahman et al., 2021
	Mlp124202	内质网膜	可能与囊泡介导的转运相关	可能是突触结合蛋白A	Gaouar et al., 2016; de Guillen et al., 2019
	Mlp124357	液泡膜	提高植物对病原菌敏感性	拟南芥蛋白二硫异构酶-11	Madina et al., 2020
	Mlp124266	细胞核和细胞质	-	-	de Guillen et al., 2019
山田胶锈菌 <i>Gymnosporangium yamadai</i>	GyHGSRE1	细胞核和细胞质	诱导寄主植物细胞死亡, 激发基础免疫防御反应	-	高馨梅等, 2024
桃金娘锈病菌 <i>Austropuccinia psidii</i>	Ap28303	细胞核	可能具有抑制寄主细胞的细胞核内蛋白质酶切的功能	-	Hayashibara et al., 2023

御相关基因的表达呈现出相反的结果, 难以鉴定该效应蛋白在锈菌与松树互动中的真实功能(Ma et al., 2019)。然而, 在咖啡驼孢锈菌的研究中, 通过丁香假单胞杆菌咖啡致病变种 *Pseudomonas syringae* pv. *garcae* 的三型系统将咖啡驼孢锈菌的效应蛋白 HvEC-016 传递至咖啡叶片中, 有效地鉴定出效应蛋白基因 HvEC-016 与咖啡抗性基因 *SH-1* 的一对一互作关系(Maia et al., 2017)。这一研究成果不仅为咖啡的抗锈病育种提供重要材料, 也为林木锈菌效应蛋白功能研究开拓了思路。此外, 在氨基酸序列上无关的锈菌效应蛋白可能具有相似的蛋白空间结构, 从而能够发挥相似的功能(de Guillen et al., 2019)。因此, 使用生化和结构的方法表征锈菌效应蛋白功能也值得重视。总体来看, 林木锈菌效应蛋白的功能研究集中于调控寄主植物免疫防御功能相关内容, 缺乏锈菌对林木寄主在营养吸收、物质代谢等其他方面的功能验证研究。同时, 林木锈菌的基因功能研究体系仍不够完善, 限制了锈菌与林木互作分子机制的深入探究。

### 3 林木及锈菌的基因组与转录组学研究

林木及锈菌的基因组学研究中均存在高质量基因组信息资源积累不足的问题(甘四明, 2020;

Duplessis et al., 2021)。随着测序技术的不断发展, 国内外研究学者已对多个重要的林木-锈菌互作系统开展了基因组及转录组的数据分析。尤其是利用第三代测序技术获取了多个林木锈菌高质量的基因组数据, 它们具有基因组数据更庞大、重复元件比例有所增加的特点; 基因组组装从 Scaffold 提升到染色体水平, 能够更加精准地解析锈菌复杂的基因组结构; 通过绘制林木植物精细的遗传图谱, 鉴定到多个抗锈病基因; 基于林木与锈菌互作的转录组数据挖掘锈菌中与致病性相关的基因, 以及阐释林木寄主受侵染后的转录响应机制。这些研究成果为解析林木-锈菌复杂的分子互作网络奠定了坚实基础。

截至2024年, 林木锈菌中仅有落叶松-杨栅锈菌、咖啡驼孢锈菌和桃金娘锈病菌公开发表了基因组数据(表2)。尽管这3种林木锈菌在基因组大小、GC含量及预测的基因数量等方面存在差异, 但基因组结构特点相似, 转座子等重复序列元件塑造了庞大的基因组, 并存在大量编码分泌蛋白的基因(Duplessis et al., 2011a; Tobias et al., 2021; Angel et al., 2023)。咖啡驼孢锈菌和桃金娘锈病菌2次测序所表现出的基因组数据差异(Cristancho et al., 2014; Tobias et al., 2021; Angel et al., 2023), 主要是测序所用菌株材料及测序技术不同造成的(Tan et al., 2014)。利用Hi-C技术获

表2 已发表的林木锈菌基因组数据

Tab. 2 The published genomic data of rust fungi on woody plant

锈菌物种 Rust species	菌株 Strain	测序技术 Sequencing technique	基因组 大小/Mbp Genome size	重复元件 比例/% Proportion of repetitive elements	GC含量/% Content of GC	预测的 基因/个 The predicted genes	分泌蛋白/个 Secreted proteins	参考文献 Reference
落叶松-杨栅锈菌 <i>Melampsora larici- populina</i>	98AG31	Sanger	101.10	45.00	41.00	16 399	1 184	Duplessis et al., 2011a
咖啡驼孢锈菌 <i>Hemileia vastatrix</i>	HvHybrid	454, Illumina	333.00	74.00	33.00	14 445	483	Cristancho et al., 2014
	Hv33	PacBio SMART、 Illumina	547.00	82.00	33.60	13 364	615	Porto et al., 2019
	Race I	PacBio HiFi	747.98	-	33.78	12 870	-	Angel et al., 2023
桃金娘锈病菌 <i>Austropuccinia psidii</i>	115 012-Mr	Illumina	103.00~145.00	27.00	-	19 000	-	Tan et al., 2014
	Au_3	PacBio SMART	1 018.08	89.00	33.80	18 875	-	Tobias et al., 2021

得了桃金娘锈病菌染色体组装水平的全基因组数据,发现其基因组中转座子含量高达 89.00%,并通过甲基化胞嘧啶的脱氨事件沉默重复元素,随之导致 CpG 位点的耗竭和非常低的总 GC 含量(33.80%)。此外,遗传漂变和种群瓶颈事件导致基因组中物种特异性转座子的大量组成,通过转座子爆发的基因组扩增机制可能与环境适应和宿主范围扩大有内在联系(Tobias et al., 2021)。与其他植物病原真菌相比,专性活体寄生型锈菌的代谢能力降低,主要通过某些代谢途径的丢失及转运蛋白基因家族的扩展以获取特定寄主来源的营养成分,但在不同锈菌中代谢途径的丧失情况并不相同(Spanu, 2012; Duplessis et al., 2014; 焦志鑫等, 2016)。比如,在落叶松-杨栅锈菌和亚麻栅锈菌 *Melampsora lini* (Ehrenb.) Lév. 中存在较为完整的硫酸盐代谢途径(Duplessis et al., 2011a),但柄锈菌中缺失该途径(Nemri et al., 2014),这在一定程度上反映了锈菌与寄主植物的专性互作特征。遗憾的是,最新发表的咖啡驼孢锈菌和桃金娘锈病菌基因组研究并未对代谢途径展开分析(Tobias et al., 2021; Angel et al., 2023)。今后,通过比较分析不同锈菌的营养同化途径,或许能为揭示锈菌与寄主植物专性互作分子机制提供线索。

毛果杨 *Populus trichocarpa* Torr. & Gray、巨桉 *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden、松树等多种重要林木基因组数据的获取,极大地拓展了对林木-锈菌互作分子系统的认识(Tuskan et al., 2006; Kovach et al., 2010; Myburg et al., 2014; Stevens et al., 2016)。例如,与其他植物的基因组相比,杨树基因组中 NBS(nucleotide-binding-site)-LRR(leucine-richrepeat)抗性基因家族和致病性相关蛋白等基因有所扩增;杨树受锈菌感染后与防御反应相关基因的表达有所延迟(Duplessis et al.,

2009), *PR-1* 基因可能是杨树抵抗锈菌生长的关键基因(Wei et al., 2020)。对不同基因型桉树受桃金娘锈病菌感染后的基因表达分析突出了水杨酸合成通路、蛋白激酶富亮氨酸受体(PK-LRR, protein kinase leucine-rich receptors)等相关的基因与寄主抗病性(Santos et al., 2020),以及草酸代谢相关基因与寄主易感性相关的表达特征(Swanepoel et al., 2023)。通过绘制松树的高精度遗传图谱,为深入理解林木抵抗锈菌感染的多基因遗传抗性模型提供了范例(Isik et al., 2012; Liu et al., 2019; Lauer and Isik, 2021)。

锈菌与林木寄主互作的转录组学研究揭示了锈菌在不同致病感染阶段中基因表达特征及基础代谢存在差异。在具有侵染能力的夏孢子和担孢子中,编码与植物细胞壁修饰酶(碳水化合物酶、蛋白酶等)相关的基因显著上调表达,有助于锈菌躲避寄主植物的防御(Duplessis et al., 2011b);在越冬的冬孢子中,与低温适应和抗逆境相关的基因,如编码植物渗透蛋白/类奇异果甜蛋白和水通道蛋白的基因特异性表达,显示出锈菌冬孢子对低温的普遍适应机制(Hacquard et al., 2012; Tao et al., 2019);性孢子、锈孢子阶段的基因表达模式与其他孢子阶段大致相同,仅在预测得到的分泌蛋白数量上存在差异(Liu et al., 2015; Lorrain et al., 2018b; Tao et al., 2020a)。目前,林木锈菌中仅有山田胶锈菌和亚洲胶锈菌建立了吸器提取体系并获得了吸器的转录组数据(刘霞等, 2019; 翁涵等, 2022)。比较转录组学研究发现,山田胶锈菌和亚洲胶锈菌的吸器中涉及的生物学过程相对保守,但 2 种锈菌在吸器阶段均受到较大的寄主选择压力并产生了明显的进化分歧,二者吸器中预测得到的效应蛋白可能与调控寄主植物生理功能有关(翁涵等, 2022)。虽然不同锈菌的分泌蛋白在数量上有较

大差异,但都与锈菌所经历的孢子发育阶段和对寄主植物的选择密切相关(Duplessis et al., 2021)。值得注意的是,基于对落叶松-杨栅锈菌完整生命周期的转录组学数据分析,明确了转录因子中编码冷休克蛋白的基因家族在调控锈菌退出休眠、恢复生命周期中发挥作用,这为阐释锈菌发育及生活史转换的分子调控机制提供了新思路(Louet et al., 2022)。今后的研究应注重从锈菌完整生命周期的转录组学数据中挖掘特定基因家族的表达信息,以解析锈菌复杂生活史的生物学过程。

#### 4 林木抗锈性分子机制

不同锈菌与林木寄主互作的抗性分子机制在研究内容及进展方面存在较大差异。基于国内外研究者多年来对落叶松-杨栅锈菌生理小种及杨树抗锈性品种的研究成果,有关杨树抗锈菌机制在基因表达调控、抗病性相关基因及代谢产物等多个层面有了较为全面、系统的研究(表3)。解析不同抗性表现品种的杨树受锈菌侵染后与植物激素合成相关基因的表达调控、代谢产物积累和抗性基因鉴定的结果后发现,杨树转录因子(Chen et al., 2019; Chen et al., 2021)和MicroRNAs(Li et al., 2016)在响应锈菌侵染后协调免疫防御相关基因启动表达,最终促进水杨酸(Wei et al., 2020)、黄酮类化合物(Ullah et al., 2019)和

过氧化物(陈祖静等, 2010)的积累,赋予了杨树抵抗锈菌定殖和扩展的抗病表现。这种数量抗性对病原菌的选择压力更小,因此抗性表现更加稳定和持久(Young, 1996; Dowkiw and Bastien, 2004)。然而,最近的研究调查了欧洲地区携带 *RMlp7* 抗性基因的美洲杨 *Populus × interamericana* ‘Beaupré’ 抗性崩塌事件,发现在寄主抗性基因的强大选择压力之下,落叶松-杨栅锈菌 *AvrMlp7* 等位基因发生单个氨基酸突变和该位点的完全缺失,导致锈菌毒力进化从而克服了寄主的完全抗病性(Persoons et al., 2022; Louet et al., 2023)。但这并未导致落叶松-杨栅锈菌的感染效率、潜伏期、病变大小、菌丝体数量和产孢率等侵袭性性状发生变化。因此推测在实际生产中质量抗性被破坏相比于数量抗性的破坏对作物可持续生产的影响更小(Djidjou-Demasse et al., 2017; Maupetit et al., 2021)。

目前已经从糖松 *Pinus lambertiana* Douglas、西部白松 *Pinus monticola* Douglas ex D. Don、西南白松 *Pinus strobiformis* Engelm. 和柔枝松 *Pinus flexilis* E. James 中分别鉴定出4个抗茶藨生柱锈菌毒性小种侵染的抗性基因座 *Cr1* (Kinloch et al., 1970)、*Cr2* (Kinloch et al., 1999)、*Cr3* (Kinloch and Dupper, 2002) 和 *Cr4* (Schoettle et al., 2014); 在火炬松 *Pinus taeda* L. 中鉴定出抗性基因 *Fr1*, 能够抵抗棱形瘤锈病菌 *Cronartium quercuum* (Berk.)

表3 落叶松-杨栅锈菌与不同抗性杨树互作机制研究的主要结果

Tab. 3 The main results of the interaction mechanisms in the interaction of *Melampsora larici-populina* and poplar with different resistance

研究内容 Research content	主要研究结果 Main result	参考文献 Reference
基因表达调控 Regulation of gene expression	MicroRNAs响应锈菌侵染,其介导的防御信号通路基因转录后调控仅在PAMPS和PTI阶段发挥作用,随后被灭活 大部分转录因子缺乏对锈菌侵染的响应;乙烯、茉莉酸和生长素通路相关基因下调表达,钙调蛋白通路相关基因上调表达 在不耐受杨树中,与水杨酸合成、 <i>NBS-LRRs</i> 、 <i>EDS1</i> 、 <i>NDR1</i> 、 <i>WRKYs</i> 和 <i>PRs</i> 等相关基因表达受抑制;在耐受性杨树中,上调表达了与程序性细胞死亡相关的基因,如 <i>Kunitz-type trypsin inhibitor</i>	Chen and Cao, 2015; Li et al., 2016 Chen et al., 2019 Chen et al., 2021
抗性基因 Resistant gene	<i>PdtNDR1</i> 基因表达水平与 <i>Populus deltoides</i> × <i>P. trichocarpa</i> 对E4锈菌的感病性正相关,决定了二者的非亲和互作关系 抗病寄主中3个 <i>PRs</i> 基因(尤其 <i>PR-1</i> )显著高表达 <i>AvrMlp7</i> 中与单个氨基酸的非同义突变和基因座完全缺失相关联的这两种改变驱动锈菌适应了由杨树 <i>RMlp7</i> 基因介导的免疫	李丹蕾等, 2018 Wei et al., 2020 Louet et al., 2023
代谢产物 Metabolite	接种落叶松-杨栅锈菌后,杨树感病品种中的聚甲基半乳糖醛酸酶、果胶甲基反式消除酶、羧甲基纤维素酶和β-葡萄糖苷酶活性较抗病品种大 抗病和免疫寄主中超氧阴离子产生速率和过氧化氢含量、丙氨酸解氨酶(PAL)活性高于感病寄主;超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)活性与杨树品种抗病性呈负相关,几丁质酶活性与寄主抗病性呈正相关 RISP(rust-induced secreted protein)通过抑制夏孢子生长、促进杨树叶片细胞碱化反应抵御锈菌侵染;儿茶素和原花青素是杨树抵御锈菌侵染的抗性物质 水杨酸增加并诱导儿茶素和原花青素的积累提高了对锈菌侵染的抗性;脱落酸促进对锈病的防御;茉莉酸对锈菌侵染无应答 PAL、PPO、几丁质酶和β-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶活性与抗性呈正相关性	田呈明等, 2008 陈祖静等, 2010 Petre et al., 2016 Ullah et al., 2017 Ullah et al., 2019, 2022 刘莉丽等, 2020

Miy.ex Shirai f.sp. *fusiforme* 的侵染 (Wilcox et al., 1996)。对松树中主要抗性基因遗传图谱的精细解剖揭示了主要抗性基因座之间 (Liu et al., 2022) 以及由主要抗性基因决定的定量抗性与数量抗性之间 (Liu et al., 2019; Weiss et al., 2020; Liu et al., 2021) 在抵御锈菌侵染中复杂的协同调控作用。从中筛选出的 MAS (marker-assisted selection) 标记辅助选择工具 (Liu et al., 2020)、SNPs (single nucleotide polymorphisms) 分子标记 (Ence et al., 2022; Wright et al., 2022) 等材料为松树抗锈病分子育种提供了重要资源 (Liu et al., 2019; Liu et al., 2022)。

## 5 展望

利用三代测序技术构建锈菌和寄主林木的高质量基因组以及开展多种锈菌的全基因组联合比较分析,有望解答锈菌专化性寄生生物学特性、生活史阶段转换机制及无性繁殖与有性生殖阶段差异性侵染机制等科学问题 (Petre and Duplessis, 2022); 深度挖掘林木基因组数据并绘制抗性基因高密度遗传图谱,以期对抗锈性分子育种提供策略 (Weiss et al., 2020)。在更大的时间和空间尺度上研究锈菌群体在森林生态系统中如何进化与传播,进而阐明锈菌在多年生木本植物寄主选择压力之下的遗传变异机制,为森林生态系统的管理提供理论依据。

如何打破林木锈菌效应蛋白依赖于异源表达体系生物学功能造成的局限性,探究效应蛋白在原病害系统中的功能将成为今后林木锈菌中效应蛋白研究工作的关键性问题。通过细菌三型分泌系统介导的基因传输体系 (Maia et al., 2017) 和农杆菌介导的瞬时转化 (Ma et al., 2020) 将锈菌的基因传递至林木寄主体内验证功能为研究人员提供了新的思路,有助于打破当前林木锈菌基因功能研究的瓶颈,从而有效推进锈菌致病分子机制研究。

对于专性活体寄生型锈菌而言,叶际微生物在锈菌获取寄主体内营养、调控寄主代谢及免疫等多方面的作用机制值得探究。已有研究表明,林木叶际微生物在非生物因素胁迫 (Tao et al., 2022, 2023) 或正常环境条件 (Zhang et al., 2023) 下均能响应锈菌侵染。今后的研究需要聚焦植物微生物群落如何影响锈菌-林木互作过程及其在林木锈病防控中的作用机理和生产应用等科学问题 (Leopold and Busby, 2020)。

## 参 考 文 献

- 陈祖静, 曹支敏, 苟兴庆, 等. 2010. 杨树与松杨栅锈菌互作中寄主活性氧及抗性相关酶变化[J]. 林业科学, 46(8): 101-106.
- Chen Z J, Cao Z M, Gou X Q, et al. 2010. Dynamic changes of active oxygen and related enzymes of the host in interaction between the poplar and *Melampsora larici-populina*[J]. Scientia Silvae Sinicae, 46(8): 101-106. (in Chinese)
- 甘四明. 2020. 林木分子育种研究的基因组学信息资源述评[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 44(4): 1-11.
- GAN S M. 2020. A review on genomics information resources available for molecular breeding studies in forest trees[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Science Education), 44(4): 1-11. (in Chinese)
- 高馨梅, 邵晨曦, 梁英梅, 等. 2024. 山田胶锈菌效应蛋白 GyHGSRE1 的功能初探[J/OL]. 南京林业大学学报(自然科学版), 1-10 [2024-11-02]. <https://link.cnki.net/urlid/32.1161.S.20240828.0908.002>.
- Gao X M, Shao C X, Liang Y M, et al. 2024. Preliminary study on the function of *Gymnosporangium yamadae* effector GyHGSRE1[J/OL]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Science Education), 1-10 [2024-11-02]. <https://link.cnki.net/urlid/32.1161.S.20240828.0908.002>. (in Chinese)
- 黄丽丽, 康振生, 马远利. 1994. 胶锈菌在贴梗海棠上发育过程的电镜观察[J]. 西北农业学报, 3(4): 37-40.
- Huang L L, Kang Z S, Ma Y L. 1994. Electron microscopy observation of development of *Gymnosporangium haraeanaum* on *Chaenomeles speciosa*[J]. Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica, 3(4): 37-40. (in Chinese)
- 焦志鑫, 申一林, 李晶晶, 等. 2016. 锈菌类真菌基因组结构分析研究进展[J]. 菌物学报, 35(12): 1456-1467.
- Jiao Z X, Shen Y L, Li J J, et al. 2016. Research advance in genome structure analysis of rust fungi[J]. Mycosystema, 35(12): 1456-1467. (in Chinese)
- 李丹蕾, 王峰, 陈俏丽, 等. 2018. 美洲黑杨×毛果杨 *NDR1* 基因表达对 E4 锈菌侵染的响应[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 42(1): 21-26.
- Li D L, Wang F, Chen Q L, et al. 2018. Impact of *NDR1* gene on the incompatible *Populus deltoides*×*P. trichocarpa* infected with *Melampsora larici-populina* E4[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Science Education), 42(1): 21-26. (in Chinese)
- 刘莉丽, 陈祖静, 曹支敏, 等. 2020. 杨树对落叶松-杨栅锈菌抗性生理机制研究[J]. 西北林学院学报, 35(1): 171-176.
- Liu L L, Chen Z J, Cao Z M, et al. 2020. The resistance mechanism of poplar varieties to *Melampsora larici-populina*[J]. Journal of Northwest Forestry University, 35(1): 171-176. (in Chinese)
- 刘霞, 陶思齐, 翁涵, 等. 2019. 山田胶锈菌和亚洲胶锈菌吸器提取体系建立[J]. 菌物学报, 38(9): 1430-1439.
- Liu X, Tao S Q, Weng H, et al. 2019. Construction of haustorial isolation systems of *Gymnosporangium yamadae* and *G. asiaticum*[J]. Mycosystema, 38(9): 1430-1439. (in Chinese)
- 潘学仁, 薛煜. 1992. 一种短循环型鞘锈菌新记录[J]. 真菌学报, 11(3): 247-248.
- Pan X R, Xue Y. 1992. A new record of a microcyclic *Coleosporium*[J]. Mycosystema, 11(3): 247-248. (in Chinese)
- 邵晨曦, 梁英梅, 劳文浩, 等. 2024. 山田胶锈菌与苹果互作的组织学及生理病理特征[J]. 北京林业大学学报, 46(11): 34-42.
- Shao C X, Liang Y M, Lao W H, et al. 2024. Research on the histological and

陈祖静, 曹支敏, 苟兴庆, 等. 2010. 杨树与松杨栅锈菌互作中寄主活性

- physiopathology characteristics in the interaction of *Gymnosporangium yamadae* and apple leaves[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 46(11): 34–42. (in Chinese)
- 田呈明, 王笑连, 余璐, 等. 2021. 林木与病原菌分子互作机制研究进展[J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 45(1): 1–12.
- Tian C M, Wang X L, Yu L, *et al.* 2021. A review on the studies of molecular interaction between forest trees and phytopathogens[J]. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Science Education)*, 45(1): 1–12. (in Chinese)
- 田呈明, 梁英梅, 康振生, 等. 2001. 杨树与栅锈菌互作的组织病理学研究[J]. *林业科学*, 37(6): 52–58.
- Tian C M, Liang Y M, Kang Z S, *et al.* 2001. Histopathology studies on interaction of poplars and leaf rust with different compatibilities[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 37(6): 52–58. (in Chinese)
- 田呈明, 梁英梅, 康振生, 等. 2002a. 青杨叶锈病菌(*Melampsora larici-populina* Kleb.) 侵染过程的超微结构研究[J]. *植物病理学报*, 32(1): 71–78.
- Tian C M, Liang Y M, Kang Z S, *et al.* 2002a. Ultrastructure of poplar leaf infected by rust fungus (*Melampsora larici-populina* Kleb.) [J]. *Acta Phytopathologica Sinica*, 32(1): 71–78. (in Chinese)
- 田呈明, 梁英梅, 康振生, 等. 2002b. 杨树与栅锈菌互作的细胞学研究[J]. *林业科学*, 38(3): 87–93.
- Tian C M, Liang Y M, Kang Z S, *et al.* 2002b. Cytological studies on the host-pathogen relationship in the course of poplar leaf infection by *Melampsora larici-populina*[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 38(3): 87–93. (in Chinese)
- 田呈明, 赵鹏, 曹支敏. 2008. 细胞壁降解酶在落叶松-杨栅锈菌与寄主相互作用过程中的作用[J]. *林业科学*, 44(5): 79–83.
- Tian C M, Zhao P, Cao Z M. 2008. Role of cell wall degrading enzymes in interaction of poplar and *Melampsora larici-populina*[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 44(5): 79–83. (in Chinese)
- 翁涵, 刘霞, 陶思齐, 等. 2022. 山田胶锈菌和亚洲胶锈菌吸器的比较转录组分析[J]. *生物工程学报*, 38(10): 3825–3843.
- Weng H, Liu X, Tao S Q, *et al.* 2022. Comparative transcriptomic analysis of the haustoria of *Gymnosporangium yamadae* and *G. asiaticum*[J]. *Chinese Journal of Biotechnology*, 38(10): 3825–3843. (in Chinese)
- 薛煜, 邵力平, 王振华. 1988. 兴凯湖松瘤锈病的组织病理分析[J]. *东北林业大学学报*, 16(1): 10–13.
- Xue Y, Shao L P, Wang Z H. 1988. Histopathological analysis on gall rust of *Pinus takahasii* Nakai[J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 16(1): 10–13. (in Chinese)
- 于丹, 姚娟妮, 康振生, 等. 2016. 落叶松-杨栅锈菌在感病杨树寄主上发育过程的组织学研究[J]. *菌物学报*, 35(8): 918–926.
- Yu D, Yao J N, Kang Z S, *et al.* 2016. Histological studies on asexual development of *Melampsora larici-populina* in a susceptible poplar cultivar[J]. *Mycosystema*, 35(8): 918–926. (in Chinese)
- 周世国. 1992. 梨胶锈菌性孢子和锈孢子阶段吸器的超微结构研究[J]. *真菌学报*, 11(4): 289–293.
- Zhou S G. 1992. Ultrastructural studies on the haustorium of *Gymnosporangium haraeum* in the pycnio-and aecio stage[J]. *Mycologia*, 11(4): 289–293. (in Chinese)
- 庄剑云, 魏淑霞. 2011. 中国海南省锈菌资料补编[J]. *菌物学报*, 30(6): 853–860.
- Zhuang J Y, Wei S X. 2011. Additional materials for the rust flora of Hainan Province, China[J]. *Mycosystema*, 30(6): 853–860. (in Chinese)
- Ángel C C A, Marín-Ramírez G A, Maldonado C E. 2023. Genome sequence of *Hemileia vastatrix* Berk. and Br. (Race I), the causal agent of coffee leaf rust, isolate from Risaralda, Colombia[J]. *Microbiology Resource Announcements*, 12(11): e0044423.
- Bakkeren G, Szabo L J. 2020. Progress on molecular genetics and manipulation of rust fungi[J]. *Phytopathology*, 110(3): 532–543.
- Carnegie A J, Pegg G S. 2018. Lessons from the incursion of myrtle rust in Australia[J]. *Annual Review of Phytopathology*, 56: 457–478.
- Chen M, Cao Z M. 2015. Genome-wide expression profiling of microRNAs in poplar upon infection with the foliar rust fungus *Melampsora larici-populina*[J]. *BMC Genomics*, 16(1): 696.
- Chen Q L, Wang J N, Li D L, *et al.* 2019. Molecular characterization of the transcription factors in susceptible poplar infected with virulent *Melampsora larici-populina*[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(19): 4806.
- Chen Q L, Zhang R Z, Li D L, *et al.* 2021. Integrating transcriptome and coexpression network analyses to characterize salicylic acid- and jasmonic acid-related genes in tolerant poplars infected with rust[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 22(9): 5001.
- Chicowski A S, Bredow M, Utiyama A S, *et al.* 2023. Soybean - *Phakopsora pachyrhizi* interactions: towards the development of next - generation disease-resistant plants[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 22(2): 296–315.
- Cristancho M A, Botero-Rozo D O, Giraldo W, *et al.* 2014. Annotation of a hybrid partial genome of the coffee rust (*Hemileia vastatrix*) contributes to the gene repertoire catalog of the Pucciniales[J]. *Frontiers in Plant Science*, 5: 594.
- Cummins G B, Hiratsuka Y. 2003. *Illustrated genera of rust fungi*[M]. 3rd ed. St. Paul, Minnesota: APS Press: 1–225.
- de Guillen K, Lorrain C, Tsan P, *et al.* 2019. Structural genomics applied to the rust fungus *Melampsora larici-populina* reveals two candidate effector proteins adopting cystine knot and NTF2-like protein folds[J]. *Scientific Reports*, 9(1): 18084.
- Djidjou-Demasse R, Moury B, Fabre F. 2017. Mosaics often outperform Pyramids: Insights from a model comparing strategies for the deployment of plant resistance genes against viruses in agricultural landscapes[J]. *New Phytologist*, 216(1): 239–253.
- Dowkiw A, Bastien C. 2004. Characterization of two major genetic factors controlling quantitative resistance to *Melampsora larici-populina* leaf rust in hybrid poplars: Strain specificity, field expression, combined effects, and relationship with a defeated qualitative resistance gene[J]. *Phytopathology*, 94(12): 1358–1367.
- Duplessis S, Bakkeren G, Hamelin R. 2014. Chapter six advancing knowledge on biology of rust fungi through genomics[J]. *Advances in Botanical Research*, 70: 173–209.
- Duplessis S, Cuomo C A, Lin Y C, *et al.* 2011a. Obligate biotrophy features unraveled by the genomic analysis of rust fungi[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(22): 9166–9171.

- Duplessis S, Hacquard S, Delaruelle C, *et al.* 2011b. *Melampsora larici-populina* transcript profiling during germination and timecourse infection of poplar leaves reveals dynamic expression patterns associated with virulence and biotrophy[J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 24(7): 808–818.
- Duplessis S, Lorrain C, Petre B, *et al.* 2021. Host adaptation and virulence in heteroecious rust fungi[J]. *Annual Review of Phytopathology*, 59: 403–422.
- Duplessis S, Major I, Martin F, *et al.* 2009. Poplar and pathogen interactions: Insights from *Populus* genome-wide analyses of resistance and defense gene families and gene expression profiling[J]. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 28(5): 309–334.
- Ence D, Smith K E, Fan S, *et al.* 2022. NLR diversity and candidate fusiform rust resistance genes in loblolly pine[J]. *G3 (Bethesda)*, 12(2): jkab421.
- Fernandez D, Tisserant E, Talhinhos P, *et al.* 2012. 454-pyrosequencing of *Coffea arabica* leaves infected by the rust fungus *Hemileia vastatrix* reveals in planta-expressed pathogen-secreted proteins and plant functions in a late compatible plant-rust interaction[J]. *Molecular Plant Pathology*, 13(1): 17–37.
- Figuerola M, Dodds P N, Henningsen E C. 2020. Evolution of virulence in rust fungi: Multiple solutions to one problem[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 56: 20–27.
- Figuerola M, Hammond-Kosack K E, Solomon P S. 2018. A review of wheat diseases: A field perspective[J]. *Molecular Plant Pathology*, 19(6): 1523–1536.
- Gaouar O, Morency M J, Letanneur C, *et al.* 2016. The 124202 candidate effector of *Melampsora larici-populina* interacts with membranes in *Nicotiana* and *Arabidopsis*[J]. *Canadian Journal of Plant Pathology*, 38(2): 197–208.
- Germain H, Joly D L, Mireault C, *et al.* 2018. Infection assays in *Arabidopsis* reveal candidate effectors from the poplar rust fungus that promote susceptibility to bacteria and oomycete pathogens[J]. *Molecular Plant Pathology*, 19(1): 191–200.
- Goellner K, Loehrer M, Langenbach C, *et al.* 2010. *Phakopsora pachyrhizi*, the causal agent of Asian soybean rust[J]. *Molecular Plant Pathology*, 11(2): 169–177.
- Hacquard S, Delaruelle C, Frey P, *et al.* 2013. Transcriptome analysis of poplar rust telia reveals overwintering adaptation and tightly coordinated karyogamy and meiosis processes[J]. *Frontiers in Plant Science*, 4: 456.
- Hacquard S, Delaruelle C, Legué V, *et al.* 2010. Laser capture microdissection of uredinia formed by *Melampsora larici-populina* revealed a transcriptional switch between biotrophy and sporulation[J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 23(10): 1275–1286.
- Hacquard S, Joly D L, Lin Y C, *et al.* 2012. A comprehensive analysis of genes encoding small secreted proteins identifies candidate effectors in *Melampsora larici-populina* (poplar leaf rust)[J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 25(3): 279–293.
- Hayashibara C A A, Lopes M D S, Tobias P A, *et al.* 2023. In planta study localizes an effector candidate from *Austropuccinia psidii* strain MF-1 to the nucleus and demonstrates in vitro cuticular wax-dependent differential expression[J]. *Journal of Fungi*, 9(8): 848.
- Hoch H.1987. Structural and chemical changes among the rust fungi during appressorium development[J]. *Annual Review of Phytopathology*, 25(1): 231–247.
- Isik F, Amerson H V, Whetten R W, *et al.* 2012. Interactions of *Fr* genes and mixed-pathogen inocula in the loblolly pine-fusiform rust pathosystem[J]. *Tree Genetics & Genomes*, 8(1): 15–25.
- Kern F D. 1911. A biologic and taxonomic study of the genus *Gymnosporangium*[J]. *Bulletin of the New York Botanical Garden*, 7(26): 391–483.
- Kern F D. 1973. A revised taxonomic account of *Gymnosporangium*[M]. Pennsylvania: Pennsylvania State University Press.
- Kinloch B B, Jr., Dupper G E. 2002. Genetic specificity in the white pine-blister rust pathosystem[J]. *Phytopathology*, 92(3): 278–280.
- Kinloch B B, Jr., Parks G K, Fowler C W. 1970. White pine blister rust: Simply inherited resistance in sugar pine[J]. *Science*, 167(3915): 193–195.
- Kinloch B B, Jr., Sniezko R A, Barnes G D, *et al.* 1999. A major gene for resistance to white pine blister rust in Western white pine from the Western cascade range[J]. *Phytopathology*, 89(10): 861–867.
- Kirk P M, Cannon P F, Minter D W, *et al.* 2008. *Dictionary of the Fungi*[M]. Great Britain: CABI Publishing.
- Koutouleas A, Jørgensen H J L, Jensen B, *et al.* 2019. On the hunt for the alternate host of *Hemileia vastatrix*[J]. *Ecology and Evolution*, 9(23): 13619–13631.
- Kovach A, Wegrzyn J L, Parra G, *et al.* 2010. The *Pinus taeda* genome is characterized by diverse and highly diverged repetitive sequences[J]. *BMC Genomics*, 11: 420.
- Lauer E, Isik F. 2021. Major QTL confer race-nonspecific resistance in the co-evolved *Cronartium quercuum* f. sp. *fusiforme*-*Pinus taeda* pathosystem[J]. *Heredity*, 127(3): 288–299.
- Leopold D R, Busby P E. 2020. Host genotype and colonist arrival order jointly govern plant microbiome composition and function[J]. *Current Biology*, 30(16): 3260–3266. e5.
- Li D L, Wang F, Wang C, *et al.* 2016. MicroRNA-mediated susceptible poplar gene expression regulation associated with the infection of virulent *Melampsora larici-populina*[J]. *BMC Genomics*, 17: 59.
- Liu J J, Schoettle A W, Sniezko R A, *et al.* 2022. Comparative association mapping reveals conservation of major gene resistance to white pine blister rust in southwestern white pine (*Pinus strobiformis*) and limber pine (*P. flexilis*)[J]. *Phytopathology*, 112(5): 1093–1102.
- Liu J J, Schoettle A W, Sniezko R A, *et al.* 2021. Fine dissection of limber pine resistance to *Cronartium ribicola* using targeted sequencing of the NLR family[J]. *BMC Genomics*, 22(1): 567.
- Liu J J, Schoettle A W, Sniezko R A, *et al.* 2019. Limber pine (*Pinus flexilis* James) genetic map constructed by exome-seq provides insight into the evolution of disease resistance and a genomic resource for genomics-based breeding[J]. *The Plant Journal*, 98(4): 745–758.
- Liu J J, Sturrock R N, Sniezko R A, *et al.* 2015. Transcriptome analysis of the white pine blister rust pathogen *Cronartium ribicola*: *De novo* assembly, expression profiling, and identification of candidate effectors[J]. *BMC Genomics*, 16(1): 678.
- Liu J J, Williams H, Zamany A, *et al.* 2020. Development and application of marker-assisted selection (MAS) tools for breeding of western white