

## 小麦抗感假禾谷镰孢菌侵染的差异表达基因分析

李春春<sup>1,3</sup>, 曾孟柯<sup>1,3</sup>, 刘佳乐<sup>1,3</sup>, 郭靖<sup>1,3</sup>, 朱志伟<sup>1,3</sup>, 尹一凡<sup>1,3</sup>, 曹琴琴<sup>1,3</sup>,  
吴建辉<sup>1,3</sup>, 郑炜君<sup>1,3</sup>, 康振生<sup>2,3</sup>, 韩德俊<sup>1,3</sup>, 曾庆东<sup>2,3</sup>, 李春莲<sup>1,3</sup>

(1. 西北农林科技大学农学院, 陕西杨凌 712100; 2. 西北农林科技大学植物保护学院, 陕西杨凌 712100;

3. 作物抗逆与高效生产全国重点实验室, 陕西杨凌 712100)

**摘要:**小麦茎基腐病严重威胁着小麦产量和粮食安全, 挖掘抗茎基腐病基因、解析抗病机制对小麦抗病育种具有重要意义。为探究假禾谷镰孢菌(*Fusarium pseudograminearum*)侵染后小麦防御反应机制, 利用转录组测序技术, 对前期鉴定筛选出病情指数抗感差异显著的小麦品种瑞华麦 520(DI=37.67)与和尚头(DI=93.35)响应假禾谷镰孢菌侵染及差异表达基因进行了分析。结果表明, 随着病原菌侵染时间延长, 两个品种的差异表达基因数量均持续增加, 并且瑞华麦 520 的差异基因数量更多。通过 GO 富集分析, 接种后两个品种在几丁质酶、谷胱甘肽代谢过程和 O-甲基转移酶活性等通路上均显著富集, 说明细胞壁成分、植物激素以及氧化还原过程等相关基因在抗茎基腐病中发挥着关键作用, 这些通路在抗感品种间富集的基因数量存在差异; 经 KEGG 分析, 瑞华麦 520 中富集的前 20 条通路中有 13 条与和尚头相同, 且绝大多数通路中的基因数量更多, 推测瑞华麦 520 可能通过调控防御物质合成、氧化还原状态和免疫反应等通路, 从而提高了对茎基腐病的抗性。

**关键词:** 小麦; 小麦茎基腐病; 假禾谷镰孢菌; 转录组; 差异表达基因

中图分类号: S512.1; S330

文献标识码: A

文章编号: 1009-1041(2025)12-1589-10

## Analysis of Differential Expression Genes in Wheat Varieties with Resistance and Susceptibility to *Fusarium pseudograminearum*

LI Chunchun<sup>1,3</sup>, ZENG Mengke<sup>1,3</sup>, LIU Jiale<sup>1,3</sup>, GUO Jing<sup>1,3</sup>, ZHU Zhiwei<sup>1,3</sup>, YIN Yifan<sup>1,3</sup>,  
CAO Qinqin<sup>1,3</sup>, WU Jianhui<sup>1,3</sup>, ZHENG Weijun<sup>1,3</sup>, KANG Zhensheng<sup>2,3</sup>, HAN Dejun<sup>1,3</sup>,  
ZENG Qingdong<sup>2,3</sup>, LI Chunlian<sup>1,3</sup>

(1. College of Agronomy, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2. College of Plant Protection, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 3. State Key Laboratory For Crop Stress Resistance and High-Efficiency Production, Yangling, Shaanxi 712100, China)

**Abstract:** *Fusarium* crown rot, caused by *Fusarium pseudograminearum* (*Fp*), frequently occurs and severely threatens wheat yield and food security. Identifying resistance genes and elucidating the resistance mechanisms are crucial for breeding resistant varieties. To investigate the defense response mechanisms of wheat to *Fp* infection, this study employed RNA sequencing to analyze the differentially expressed genes (DEGs) in varieties Ruihuamai 520 (DI=37.67) and Heshangtou (DI=93.35). The results showed that the number of DEGs in both varieties increased continuously with the duration of fungal infection, with a significantly higher number observed in the resistant variety Ruihuamai 520. Gene Ontology (GO) enrichment analysis revealed that chitinase activity, glutathione metabolism, and O-methyl transferase activity were significantly enriched in both varieties after inoculation. These

收稿日期: 2025-03-04

修回日期: 2025-08-26

基金项目: 国家重点研发计划项目 (2023YFD1200400)

第一作者 E-mail: lichunchun0429@nwfau.edu.cn (李春春)

通讯作者 E-mail: lclian@163.com (李春莲); zengqd@nwfau.edu.cn (曾庆东)

findings indicate that genes related to cell wall composition, phytohormones, and redox processes play key roles in the defense response against *Fp*. Notably, the number of enriched genes in these pathways differed between resistant and susceptible varieties. Kyoto Encyclopedia of Genes and Genomes (KEGG) pathway analysis showed that 13 of the top 20 enriched pathways in Ruihuamai 520 were also enriched in Heshangtou. However, the number of genes involved in most of these pathways was greater in Ruihuamai 520. These findings suggest that Ruihuamai 520 may enhance resistance to *Fp* by regulating of pathways involved in the synthesis of defense compounds, maintenance of redox homeostasis, and activation of immune responses.

**Keywords:** Wheat; *Fusarium* crown rot; *Fusarium pseudograminearum*; Transcriptome; Differentially expressed genes

小麦茎基腐病(*Fusarium* crown rot, FCR)是由多种镰孢菌(*Fusarium* spp.)侵染引起、全生育期均可发病的世界性土传病害<sup>[1]</sup>。引起FCR的病原菌较为复杂,目前已鉴定到可引起FCR的镰孢菌有10多种,其中致病力最强的是假禾谷镰孢菌(*Fusarium pseudograminearum*)<sup>[2]</sup>。FCR主要发病部位为小麦茎基部叶鞘及茎秆,轻则造成发病部位褐变,严重时会造成节间干枯缢缩,茎节处产生红色或者白色霉层,叶片枯死,白穗,导致小麦产量下降<sup>[1]</sup>。2012年,中国河南首次报道了该病害的发生<sup>[3]</sup>,之后逐渐蔓延至山东、河北、陕西等小麦产区<sup>[4]</sup>。据统计,2022年中国FCR发生面积276.28万hm<sup>2</sup>,相较于2021年增加34.6%。赵利民等<sup>[5]</sup>研究表明,FCR发病重的田块普遍减产20%~30%,严重时减产50%以上。此外,致病菌在侵染小麦的过程中还会分泌以单端孢霉烯族毒素为主的真菌毒素,污染整株小麦,造成食品安全问题<sup>[6]</sup>。因此,研究小麦对假禾谷镰孢菌侵染的基因表达响应机制,对进一步分析小麦对假禾谷镰孢菌的耐受差异机理及抗病品种选育具有重要意义。

截至目前,国内外多位学者进行了FCR抗性种质筛选和位点发掘,筛选出了Sunco、CSCR6、2-49等抗病种质,在小麦的21条染色体上发现了140个抗病位点<sup>[7]</sup>。Lü等<sup>[8]</sup>和Yang等<sup>[9]</sup>克隆了*TaCWI-B1*、*TaDIR-B1*基因,发现小麦能够通过调控果胶、纤维素和木质素的生物合成来影响细胞壁厚度,增强FCR抗性。Qi等<sup>[10-11]</sup>通过对*TaWAK-6D*和*TaWAK-5D600*基因的研究,明确了细胞壁激酶相关基因在FCR抗性方面的重要作用。还有一些关于激素合成相关通路对FCR抗性影响的报道。Xiong等<sup>[12]</sup>和Wu等<sup>[13]</sup>认为接种假禾谷镰孢菌后的小麦会通过促进茉莉

酸信号转导来调控防御基因的表达,抵抗假禾谷镰孢菌的侵染。Xu等<sup>[14]</sup>通过转录组和代谢组关联分析得出,*TaWRKY24*基因通过抑制吲哚乙酸(IAA)合成以及激活水杨酸(SA)信号传导,提高小麦对FCR的抗性。Yang等<sup>[15]</sup>报道*TaCAT2*基因沉默会降低过氧化氢酶活性并抑制活性氧清除,导致过氧化氢积累,从而降低植株FCR抗性。近等基因系(NILs)转录组分析结果显示,FCR诱导的差异表达基因在干旱条件下呈现相反的表达趋势,表明通过操纵干旱相关基因也能挖掘FCR抗性基因<sup>[16]</sup>,为FCR基因挖掘提供了新的思路。在此基础上,Su等<sup>[17]</sup>研究指出,属于MYB转录因子家族基因的表达与FCR抗性和耐旱性显著相关,而LEY转录因子家族仅在接种茎基腐病时显著表达。

本研究以不同抗性小麦品种(瑞华麦520与和尚头)为材料,通过转录组分析结合抗性鉴定,以及GO和KEGG功能注释与通路分析,筛选抗感品种在接种后不同时间的差异表达基因,为后续进一步解析抗病调控机制和挖掘抗病基因提供参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

供试小麦品种为瑞华麦520及和尚头,试验于2024年1月在西北农林科技大学作物抗逆与高效生产全国重点实验室进行。

供试病菌为假禾谷镰孢菌WZ-8A菌株,由河南农业大学植物保护学院李洪连教授课题组提供。

### 1.2 试验方法

#### 1.2.1 接种体制备

接种体制备参考Yang等<sup>[18]</sup>的方法,稍作改动。在超净工作台,使用接种环取少量已纯化

的 WZ-8A 菌株,接种于 PDA 培养基上,置于 25 ℃、光照/黑暗各 12 h 的培养箱中培养 7 d。取籽粒大小均匀的小米适量,浸泡清洗干净后煮沸 2 min,再用清水反复冲洗 4~5 次。随后将其铺于牛皮纸上自然晾干,按需分装于锥形瓶中,121 ℃ 灭菌 30 min,取出冷却。用直径 5 mm 的打孔器从 PDA 边缘取 5 块菌饼,混入 1 瓶灭菌小米中,在相同条件下于培养箱中继续培养 7 d,每日早晚摇晃锥形瓶,防止小米结块,以促进接种体在小米上均匀生长。

### 1.2.2 小麦幼苗的培养及处理

挑选发育良好、颜色形状较为均一的种子,每盆(7 cm×7 cm×7 cm,120 g 灭菌土)播种 12 粒,随后花盆依次放入托盘,底部浇水浸透,置于温室培养,每个品种 3 次重复。培养条件:16 h/8 h 光暗交替,温度 25 ℃/15 ℃,湿度 60%~80%。待小麦幼苗生长 7 d 后进行接种。

(1)小米病粒接种:将制备好的小米病粒按照每盆 0.4 g 的标准均匀撒入花盆中,确保每株小麦幼苗茎基部均附着病粒 2~3 粒,再撒入一层浅浅的小麦麸皮,然后每盆覆盖 10 g 无菌土。接种后在托盘中浇水保湿 2 d,视小麦长势调整浇水频率。接种 21 d 后按照 Yang 等<sup>[18]</sup>的 0~9 级标准统计病害等级,计算病情指数。

(2)采样:接种 0、1、2、3 d 后采集植株的茎基部,将瑞华麦 520 的样品分别标记为 R0、R1、R2、R3,和尚头的样品分别标记为 S0、S1、S2、S3,每个样品取 3 个重复,置于-80 ℃冰箱保存备用。

### 1.2.3 转录组测序及差异基因分析

将采集的小麦茎基样品送往武汉华大基因生物医学工程有限公司进行 RNA 提取、cDNA 文库构建以及转录组测序,测序原始数据的质量评估用软件 FastQC 进行分析。为提高数据分析可

靠性,需去掉含有接头序列、含 N 碱基比例大于 10%及低质量读段,获得高质量有效数据。采用 HISAT 软件<sup>[19]</sup>将质控后的数据比对到中国春小麦基因组<sup>[20]</sup>。再使用 DESeq2 软件进行样本间的差异表达分析,使用 Benjamini-Hochberg 校正  $P$  值,校正后  $P \leq 0.05$  以及  $|\log_2 \text{Foldchange}| > 1$  作为差异显著表达的阈值。

### 1.2.4 基因的 GO 与 KEGG 富集分析

对差异表达基因分别采用 clusterProfiler 包和 KOBAS 3.0 进行 GO 和 KEGG 富集分析,筛选差异表达基因显著富集的通路。

### 1.2.5 差异基因的 qRT-PCR 验证

根据瑞华麦 520 与和尚头接种前后的基因表达差异,分别选取在两个材料接种后至少有 1 个时间点显著表达的 4 个基因,对所选取的差异表达基因在接种前及接种后 1、2 和 3 d 的表达模式进行 qRT-PCR 验证。以小麦 *TaEF-1a* 为内参基因,基因特异引物见表 1。利用试剂盒 HiScript III RT SuperMix for qPCR(+gDNA wiper)(诺唯赞生物科技股份有限公司)将构建文库的 RNA 反转录成 cDNA,稀释 1 倍后用于 qRT-PCR 分析。反应体系为 22  $\mu\text{L}$ (SYBR Green Master Mix 10  $\mu\text{L}$ ,正/反向引物各 1  $\mu\text{L}$ ,cDNA 模板 2  $\mu\text{L}$ ,RNase-Free ddH<sub>2</sub>O 8  $\mu\text{L}$ )。反应条件:95 ℃预变性 3 min;95 ℃变性 15 s,60 ℃退火 15 s,72 ℃延伸 30 s,39 个循环。采用  $2^{-\Delta\Delta Ct}$  法计算基因的相对表达量。

## 2 结果与分析

### 2.1 小麦苗期抗病性表现

瑞华麦 520 与和尚头幼苗的茎基部在接种后 1 d 无褐变反应,接种后 2 d 褐变明显,表明假禾谷镰孢菌已经成功侵染(图 1)。接种后 21 d,瑞华

表 1 qRT-PCR 引物  
Table 1 qRT-PCR primers

基因 Gene	引物序列 Primer sequence(5'-3')	
	正向 Forward	反向 Reverse
TraesCS7D03G0971300	TCCCGGATCTGAAGGCAAAA	TGGGATGTTACAGATAGCTCC
TraesCS4B03G0507300	AGCTTAGAAGGCTGTTTGCAG	AACAGCTCTGACCATACAAGG
TraesCS7A03G0425900	GTTTATGCTTCTAGCTGTGCTG	CGACTGCAGATGAAGTCAAG
TraesCS6D03G0162200	AACCTGTTGTTTGTGTGCTGTG	GTAGGAGAAAAGTCTGCATCAC
TraesCS3A03G0328600	AGTCCTTAGTGCTACCATGG	TGTTTCGATCCCAGCAGTCC
TraesCS1B03G1002100	AACATTTTTCGGCATGCCAACCC	AATGCCACAACAAGCCAAGC
<i>TaEF-1a</i>	TGGTGTCAATCAAGCCTGGTATGGT	ACTCATGGTGCATCTCAACGGACT

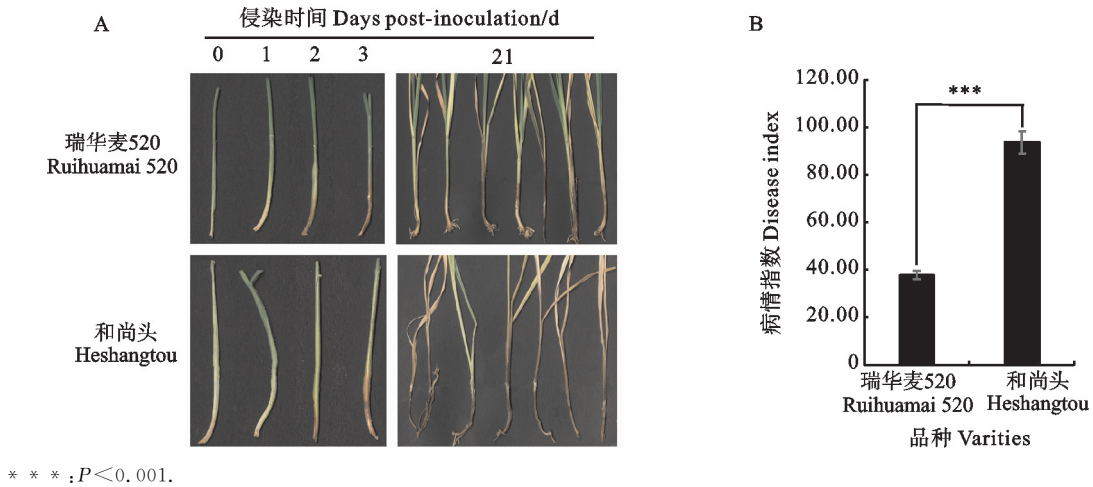


图 1 小麦苗期表型鉴定(A)及病情指数(B)  
 Fig. 1 Seedling phenotypes identification(A) and disease index(B) of wheat

麦 520 的植株发生明显褐变,均存活,其病情指数 (DI)均值为 37.67;和尚头的植株大部分死亡,其 DI 均值为 93.35。瑞华麦 520 的病死率和病情指数显著低于和尚头,表明两个品种在茎基腐病抗性方面存在显著差异。

2.2 差异表达基因分析

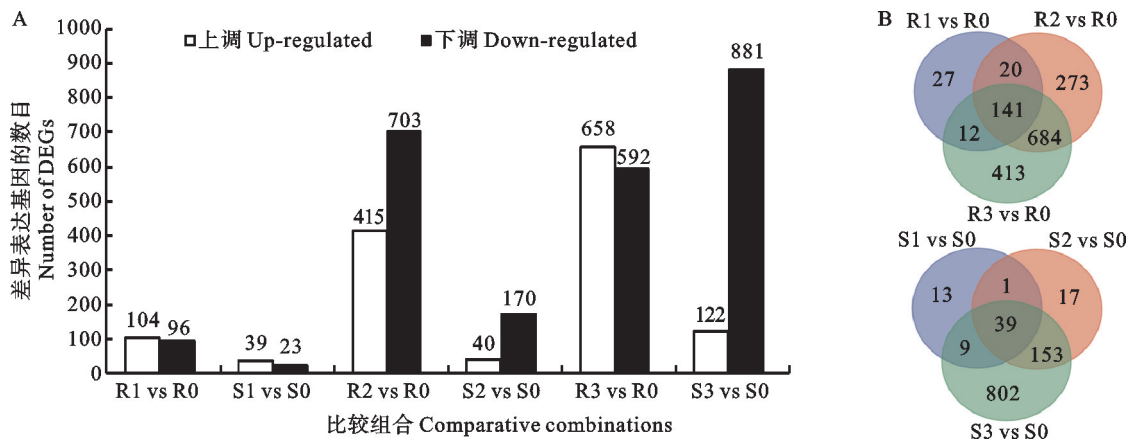
转录组测序结果表明,随着接种时间的延长,差异表达基因(differentially expressed gene, DEG)数量呈逐渐增加的趋势,接种后 3 d 差异表达基因数量最多(图 2)。接种后 1~3 d 瑞华麦 520 有 141 个共同的差异表达基因,而和尚头有 39 个共同的差异表达基因。

瑞华麦 520 各采样时间点响应假禾谷镰孢菌的 DEG 数量均多于和尚头,两者在接种后 2 d 差

距最大,瑞华麦 520 约是和尚头的 10.16 倍,可能瑞华麦 520 在受到假禾谷镰孢菌侵染时会调控更多基因来抵抗病原菌的入侵,且更早地对假禾谷镰孢菌的侵入做出了防御反应。两个品种共有 28 个基因在每个采样时间点均表达(表 2),其中包括 15 个上调表达基因和 13 个下调表达基因,主要与植物的蛋白质折叠和代谢、植物氧化应激反应以及植物细胞壁的构建和维护有关。

2.3 GO 富集分析

随着接种时间的延长,两个品种 GO 富集通路数量均明显增多。瑞华麦 520 有 17 条通路显著响应,包括谷胱甘肽转移酶活性、几丁质结合等通路,基因数量随着接种时间增长而增多(表 3)。和尚头有 9 条通路显著富集,包括草酸氧化酶活性、



R0~R3 和 S0~S3 分别为接种后 0、1、2、3 d 的瑞华麦 520 与和尚头;A:差异表达基因柱状图;B:差异表达基因韦恩图。

R0-R3 and S0-S3 represent Ruihuamai 520 and Heshangtou at 0, 1, 2, and 3 days post-inoculation, respectively; A: Bar chart of differentially expressed genes; B: Venn diagram of differentially expressed genes.

图 2 接种后不同时间瑞华麦 520(R)与和尚头(S)的差异表达基因(DEGs)

Fig. 2 Differentially expressed genes(DEGs) in Ruihuamai 520(R) and Heshangtou(S) at different inoculation time points

表 2 接种假禾谷镰孢菌后瑞华麦 520 与和尚头共有差异基因的表达变化

Table 2 Expression changes of co-expressed genes in Ruihuamai 520 and Heshangtou after inoculation with *Fusarium pseudograminearum*

基因 ID Gene ID	基因表达 Gene expression		名称 Name	功能 Function
	瑞华麦 520 Ruihuamai 520	和尚头 Heshangtou		
TraesCS2D02G549300	—	—	胺氧化酶家族蛋白 Amine oxidase family protein	信号转导和防御反应 Signal transduction and defense responses
TraesCS4D02G189000	—	—	DNAJ 家族分子伴侣蛋白 Chaperone protein DNAJ	蛋白质正确折叠 Protein proper folding
TraesCS5A02G281700	—	—	胰凝乳蛋白酶抑制剂 Chymotrypsin inhibitor	蛋白质代谢调控 Regulation of protein metabolism
TraesCS4A02G063600	+	+	早期光诱导蛋白 Early light-induced protein	光信号转导和光合作用 Light signal transduction and photosynthesis
TraesCS4B02G224800	+	+		
TraesCS4D02G225400	+	+		
TraesCS5B02G218200	+	+		
TraesCS5B02G218400	+	+		
TraesCS5B02G218500	+	+		
TraesCS5B02G218600	+	+		
TraesCS4A02G279200	—	—	萌发素类蛋白 1 Germin-like protein 1	氧化胁迫响应、信号转导以及细胞壁的构建和维持 Oxidative stress responses, signal transduction, and the construction and maintenance of the cell wall
TraesCS4B02G033600	—	—		
TraesCS4D02G031800	—	—		
TraesCS4D02G031900	—	—		
TraesCS4D02G032000	—	—		
TraesCS4D02G032200	—	—	萌发素类蛋白 1-1 Germin-like protein 1-1	株高和抗病性 Plant height and disease resistance
TraesCS5B02G021800	—	—	谷胱甘肽 S-转移酶 Glutathione S-transferase	抗氧化能力 Antioxidant capacity
TraesCS2A02G513900	+	+	富含甘氨酸的细胞壁结构蛋白 Glycine-rich cell wall structural protein	细胞壁构建和维持 Construction and maintenance of the cell wall
TraesCS6B02G374100	+	+	潜在的热休克蛋白 Heat-shock protein, putative	蛋白质正确折叠 Protein proper folding
TraesCS7A02G299400	+	+	LHY 基因 Late elongated hypocotyl gene	光周期响应和生物钟调控 Photo period response and circadian regulation
TraesCS7B02G188000	+	+		
TraesCS7D02G295400	+	+		
TraesCS7A02G553800	+	+	MYB 相关蛋白 MYB-related protein	生长、发育和逆境响应 Growth, development, and stress responses
TraesCS7D02G540700	+	+		
TraesCS7D02G249800	+	+	N-乙酰-γ-谷氨酰磷酸还原酶 N-acetyl-γ-glutamyl-phosphate reductase	氮代谢和生长发育 Nitrogen metabolism and growth development
TraesCS3A02G517100	—	—	PR-4 蛋白 Pathogenesis-related protein PR-4	抗病性 Disease resistance
TraesCS3D02G524700	—	—		
TraesCS4A02G224300	—	—	尚不清楚 Not clear	尚不清楚 Not clear

+: 上调; -: 下调。

+: Up-regulation; -: Down-regulation.

表 3 瑞华麦 520 与和尚头接种后响应通路  
Table 3 Pathway responses of Ruihuamai 520 and Heshangtou after inoculation

GO ID	GO 功能 GO function	基因数目 Number of genes		GO 类别 GO category
		瑞华麦 520 Ruihuamai 520	和尚头 Heshangtou	
0051082	未折叠蛋白结合 Unfolded protein binding	39	—	分子功能 Molecular function
0050162	草酸氧化酶活性 Oxalate oxidase activity	17	6	
0004568	几丁质酶活性 Chitinase activity	5	—	
0004364	谷胱甘肽转移酶活性 Glutathione transferase activity	5	—	
0008061	几丁质结合 Chitin binding	2	—	
0051259	蛋白质复合物寡聚化 Protein complex oligomerization	30	5	生物过程 Biological process
0009607	对生物刺激的响应 Response to biotic stimulus	7	—	
0031640	杀死其他生物的细胞 Killing of cells of other organism	6	2	
0016998	细胞壁大分子降解过程 Cell wall macromolecule catabolic process	5	—	
0006032	几丁质降解过程 Chitin catabolic process	5	—	
0000272	多糖降解过程 Polysaccharide catabolic process	5	—	
0006749	谷胱甘肽代谢过程 Glutathione metabolic process	5	—	
0009626	植物型超敏反应 Plant-type hypersensitive response	6	—	
0046274	木质素降解过程 Lignin catabolic process	2	—	
0042744	过氧化氢降解过程 Hydrogen peroxide catabolic process	4	—	
0006979	对氧化应激的响应 Response to oxidative stress	4	—	
0009611	对损伤的响应 Response to wounding	3	—	
0006457	蛋白质折叠 Protein folding	—	9	
0042754	生物钟的负调控 Negative regulation of circadian rhythm	—	3	
0000302	对活性氧的响应 Response to reactive oxygen species	—	5	
0043433	对 DNA 结合转录因子活性的负调控 Negative regulation of DNA-binding transcription factor activity	—	3	
0006598	多胺降解过程 Polyamine catabolic process	—	2	
0046208	亚精胺降解过程 Spermine catabolic process	—	2	

—: 没有基因表达。表 4 同。

—: Absence of gene expression. The same in table 4.

蛋白质复合寡聚化等,其富集显著程度远低于瑞华麦 520。两个品种仅有 3 个通路共同富集,木质素分解过程、细胞壁大分子分解过程、几丁质酶活性等通路仅在瑞华麦 520 中显著富集,表明瑞华麦 520 在接种后 1 d 即调控细胞壁组成相关基因来抵抗假禾谷镰孢菌的侵染。

接种后 2 d,共有 21 条通路显著富集,瑞华麦 520 在这些通路中富集显著程度和基因数量均高于和尚头(图 3)。此外,水杨酸代谢过程、茉莉酸代谢过程、对脱落酸(ABA)的响应等通路在瑞华麦 520 中特异性富集,表明其可能通过抑制细胞壁分解和激活激素介导防御反应,增强抗病性。

### 2.4 KEGG 分析

瑞华麦 520 各接种后时间点的 DEGs 分别富集在 9、51 和 56 个通路中,去重后共有 69 条。其中,富集基因数量最多的前 20 条通路中有 6 条通

路在各个时间点都有富集,并在接种后 2 和 3 d 富集基因数量明显增多,分别是代谢与调控、碳水化合物代谢、次生代谢、果聚糖生物合成、甾醇生物合成和昼夜节律。和尚头各时间点的 DEG 分别富集在了 1、9 和 63 条通路中,去重后共 63 条。富集基因数量最多的前 20 的通路中,只有昼夜节律通路在 3 个时间点均有富集。和尚头与瑞华麦 520 共有 13 条重复通路,其中仅有激素信号传导、运输以及代谢和色氨酸生物合成通路富集的基因数量多于瑞华麦 520(表 4)。

### 2.5 差异基因表达模式的 qRT-PCR 验证

根据基因在接种前后的表达差异,在瑞华麦 520 与和尚头中分别选取在接种后至少有 1 个时间点显著表达的 4 个基因,采用实时荧光定量 PCR 方法对所选基因的表达模式进行验证(图 4)。相较于接种前,瑞华麦 520 中选取的 4 个基因在接

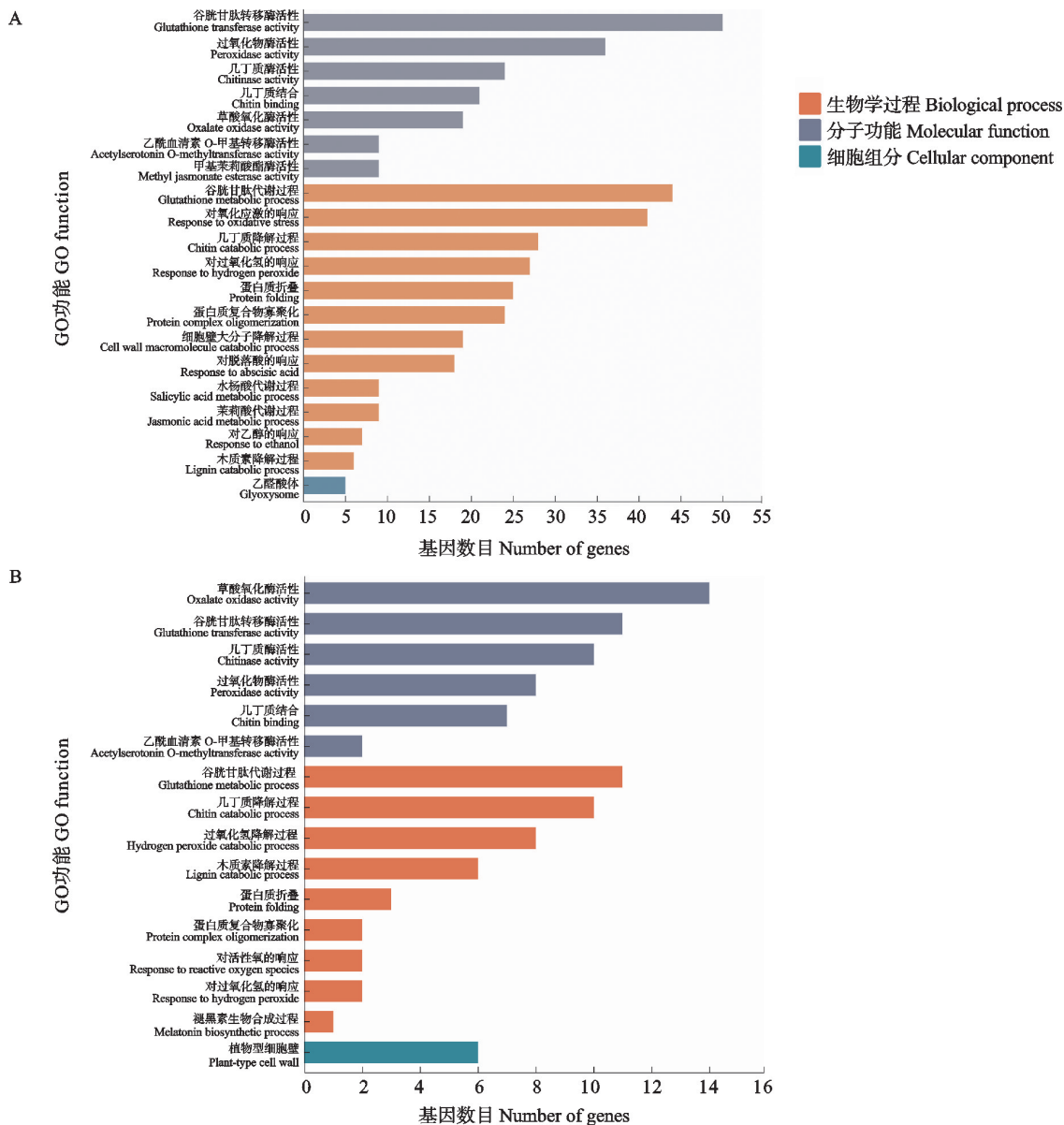
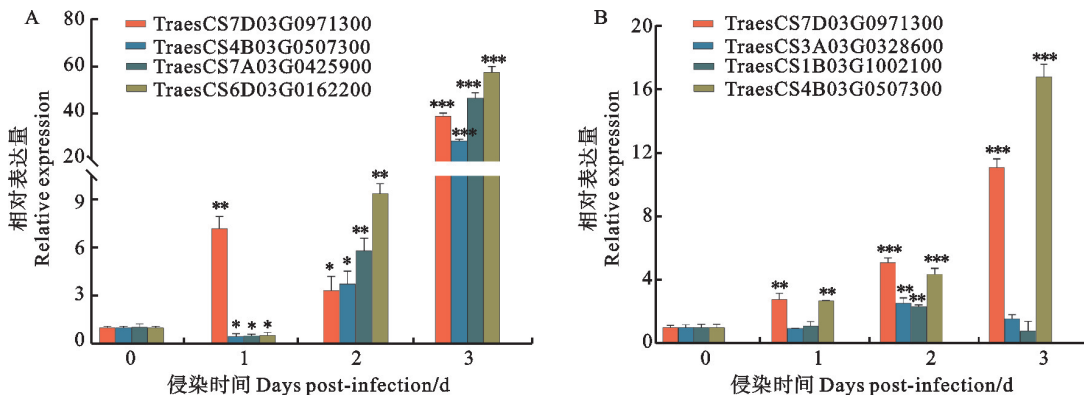


图 3 瑞华麦 520(A) 与和尚头 (B) 差异表达基因的 GO 富集通路 (接种后 2 d)

Fig. 3 GO enrichment pathways of differentially expressed genes between Ruihuamai 520(A) and Heshangtou(B) at 2 days post-inoculation



显著性差异是各侵染时间点(1,2,3 d)和未侵染(0 d)的比较。\*:  $P < 0.05$ ; \*\*:  $P < 0.01$ ; \*\*\*:  $P < 0.001$ 。

Significant differences were determined by comparing each post-inoculation time point(1, 2, and 3 d) with the non-inoculated control (0 d). \*:  $P < 0.05$ ; \*\*:  $P < 0.01$ ; \*\*\*:  $P < 0.001$ .

图 4 接种后各时间点瑞华麦 520(A) 及和尚头 (B) 的 DEGs 表达

Fig. 4 DEGs expression patterns in Ruihuamai 520(A) and Heshangtou(B) at various time points after inoculation

表 4 两品种的差异表达基因 KEGG 富集分析

Table 4 KEGG enrichment analysis of differentially expressed genes between the two varieties

KEGG ID	KEGG 通路 KEGG pathway	接种后不同时间两品种差异表达基因数量 Number of differentially expressed genes of two varieties at different time after inoculation					
		瑞华麦 520 Ruihuamai 520			和尚头 Heshangtou		
		1 d	2 d	3 d	1 d	2 d	3 d
R-TAE-2744345	代谢与调控 Metabolism and regulation	7	101	101	—	8	67
R-TAE-2883407	碳水化合物代谢 Carbohydrate metabolism	5	46	46	—	5	15
R-TAE-1119519	卡尔文循环 Calvin cycle	—	29	29	—	—	9
R-TAE-1119312	光呼吸 Photo respiration	—	26	26	—	—	9
R-TAE-2744344	次生代谢 Secondary metabolism	2	19	19	—	2	7
R-TAE-5655122	氨基酸生物合成 Amino acid biosynthesis	—	18	18	—	1	14
R-TAE-2744343	氨基酸代谢 Amino acid metabolism	—	18	18	—	1	17
R-TAE-1119360	果聚糖生物合成 Fructan biosynthesis	5	11	11	—	5	6
R-TAE-5368291	无机营养代谢 Inorganic nutrients metabolism	—	11	11	—	—	9
R-TAE-1119586	氰酸盐降解过程 Cyanate degradation	—	8	8	—	—	6
R-TAE-2867929	辅因子生物合成 Cofactor biosyntheses	—	7	7	—	—	—
R-TAE-1119596	谷氨酸生物合成 Glutamate biosynthesis	—	6	6	—	—	—
R-TAE-1119308	龙脑二醇生物合成 Momilactone biosynthesis	—	6	6	—	—	—
R-TAE-1119494	色氨酸生物合成 Tryptophan biosynthesis	—	6	6	—	1	8
R-TAE-1119370	甾醇生物合成 Sterol biosynthesis	2	5	5	—	—	—
R-TAE-2744341	激素信号传导、运输和代谢 Hormone signaling, transport, and metabolism	—	5	5	—	—	20
R-TAE-8933811	昼夜节律 Circadian rhythm	3	4	4	3	3	3
R-TAE-1119602	植基二磷酸生物合成 Phytyl-PP biosynthesis	—	3	3	—	—	—
R-TAE-1119605	叶绿素 a 生物合成 II Chlorophyll a biosynthesis II	—	3	3	—	—	—
R-TAE-1119424	质体糖酵解 Plastid glycolysis	—	3	3	—	—	—
R-TAE-1119473	细胞分裂素-O-葡萄糖苷生物合成 Cytokinins-O-glucoside biosynthesis	—	—	—	—	—	8
R-TAE-1119501	S-腺苷甲硫氨酸循环 S-adenosyl-L-methionine cycle	—	—	—	—	—	5
R-TAE-6787011	茉莉酸信号传导 Jasmonic acid signaling	—	—	—	—	—	4
R-TAE-1119529	硫酸盐活化用于磺化 Sulfate activation for sulfonation	—	—	—	—	—	3
R-TAE-1119334	由蛋氨酸生物合成乙烯 Ethylene biosynthesis from methionine	—	—	—	—	—	3
R-TAE-5225808	乙烯生物合成和信号传导 Ethylene biosynthesis and signaling	—	—	—	—	—	3
R-TAE-1119430	莽草酸生物合成 Chorismate biosynthesis	—	—	—	—	—	3

种后 1 d 均呈现出不用程度上/下调趋势,此后在接种后 2、3 d 时均显著上调;而和尚头中的 4 个基因在接种后 1 d 时除基因 TraesCS3A03G0328600 外均表达上调,其中基因 TraesCS4B03G0507300 和 TraesCS7D03G0971300 在接种后 2、3 d 时持续显著上调,而另外 2 个基因(TraesCS3A03G0328600 和 TraesCS1B03G1002100)则在接种后 3 d 时出现了不同程度下调。在共同选择的基因 TraesCS7D03G0971300 和 TraesCS4B03G0507300 中,瑞华麦 520 的表达量均显著高于和尚头。

### 3 讨论

本研究对瑞华麦 520 及和尚头进行了苗期茎

基腐病抗病性鉴定,发现两个品种在存活率、病情指数上存在显著差异,其中瑞华麦 520 较和尚头具备更强的茎基腐病抗性。为探究二者抗病性差异的分子机制,对两个品种接种前及接种后不同时间点的茎基部样品进行转录组测序分析。结果显示,尽管两个品种的差异表达基因(DEG)数量均随着接种时间延长而增加,但瑞华麦 520 的 DEG 数量更多,且在接种后 2 d 达到峰值,表明瑞华麦 520 对假禾谷镰孢菌的侵入响应更迅速,也说明抗/感病小麦除表型差异外,在对假禾谷镰孢菌的响应上也存在明显差别,这一结论与漆永红<sup>[21]</sup>针对青稞茎基腐病的结论一致。此外,两个品种共有 28 个持续表达的基因,主要参与植物细

胞壁强化、氧化还原、植物应激,表明通过增强细胞壁强度、促进 DON 解毒、激活褪黑素合成等方式来响应病原菌入侵,可能是小麦抵御茎基腐病的保守机制<sup>[14,22-23]</sup>。

GO 富集分析进一步揭示了品种间的特异性响应。在瑞华麦 520 中,细胞壁果胶代谢过程、几丁质酶活性、谷胱甘肽转移酶活性等通路在接种后显著富集,通过增强植物细胞壁组成成分和降解真菌细胞壁中的几丁质相关基因和通路来限制真菌的生长<sup>[2,24]</sup>,这与 Lü 等<sup>[8]</sup>、Qi 等<sup>[10-11]</sup>和 Yang 等<sup>[9]</sup>的发现一致。同时,谷胱甘肽转移酶活性则可以通过促进小麦解毒和抗氧化来增强小麦对赤霉病的抗性,该结果已在对 Fhb7-GST 的研究中得到了证实<sup>[25]</sup>。此外,在草酸氧化酶活性<sup>[26]</sup>、O-甲基转移酶活性<sup>[27]</sup>、茉莉酸代谢过程<sup>[28]</sup>、水杨酸代谢过程<sup>[29]</sup>等通路在接种后也显著富集,表明除细胞壁相关基因被激活外,植物体还调动了体内重要激素来抵抗假禾谷镰孢菌,这与 Xiong 等<sup>[12]</sup>发现的 *TaAACT1* 基因和 Wu 等<sup>[13]</sup>发现的 *TaCRK-7A* 基因都通过促进茉莉酸途径来调控小麦对茎基腐病的抗性结论一致,并在 Li 等<sup>[30]</sup>的研究中得到证实。相较于瑞华麦 520,和尚头接种后富集通路数量更少,且显著程度更低,可能因此造成了品种间的抗性差异。

qRT-PCR 验证发现,基因 TraesCS7D03G0971300 和 TraesCS4B03G0507300 在两品种中表达差异显著。其中,基因 TraesCS7D03G0971300 编码防御素(defensin),是一种富含半胱氨酸的小分子多肽,能够直接抑制病原菌的生长<sup>[31]</sup>,调节植物免疫反应,从而增强植株抗病能力。Zhu 等<sup>[32]</sup>研究发现,小麦 *TaAGCl* 基因能够通过上调防御素基因的表达提高小麦对纹枯病的抗性。本研究中该基因在抗性材料瑞华麦 520 中表达量显著高于和尚头,说明该基因可能参与了 FCR 抗性调控。另外 1 个基因 TraesCS4B03G0507300 编码聚腺苷酸聚合酶,虽在小麦抗病中并未有明确报道,但其可能通过调节 mRNA 的 Poly(A) 尾巴长度<sup>[33]</sup>,影响抗病基因的表达水平,从而间接影响小麦茎基腐病。

综上所述,瑞华麦 520 的抗性可能源于其受到侵染后能快速激活大量抗病相关基因,涉及物理屏障加固、病原直接抑制、毒素解毒、激素信号传导等多层次、协同作用的防御网络。而和尚头则可能由于响应迟缓、关键通路激活失败而感病。

本研究通过多时间点动态转录组分析,系统解析了寄主应答假禾谷镰孢菌的差异,为后续进一步解析抗病调控机制和挖掘抗病基因提供了理论依据和候选基因资源。

#### 参考文献:

- [1] KAZAN K, GARDINER D M. *Fusarium* crown rot caused by *Fusarium pseudograminearum* in cereal crops: Recent progress and future prospects [J]. *Molecular Plant Pathology*, 2018, 19(7): 1547.
- [2] 刘国霞, 谭晴晴, 齐军山, 等. 基于 EF-1 $\alpha$  序列位点特异性 PCR 快速鉴定小麦茎基腐病优势病原菌假禾谷镰孢菌 [J]. *农业生物技术学报*, 2021, 29(5): 985.  
LIU G X, TAN Q Q, QI J S, et al. Rapid identification of main pathogen *Fusarium pseudograminearum* of wheat crown rot using site-specific PCR based on EF-1 $\alpha$  sequence [J]. *Journal of Agricultural Biotechnology*, 2021, 29(5): 985.
- [3] LI H L, YUAN H X, FU B, et al. First report of *Fusarium pseudograminearum* causing crown rot of wheat in Henan, China [J]. *Plant Disease*, 2012, 96(7): 1065.
- [4] 纪莉景, 栗秋生, 王亚娇, 等. 引起河北省小麦枯白穗症状的病害种类及其分布调查 [J]. *中国农技推广*, 2017, 33(9): 66.  
JI L J, LI Q S, WANG Y J, et al. Investigation on the types and distribution of diseases causing the symptoms of wheat ear blight in Hebei Province [J]. *China Agricultural Technology Extension*, 2017, 33(9): 66.
- [5] 赵利民, 吕国强, 何洋, 等. 河南省小麦茎基腐病发生现状及综合防控措施 [J]. *中国植保导刊*, 2022, 42(5): 49.  
ZHAO L M, LÜ G Q, HE Y, et al. Occurrence status and comprehensive control measures of wheat stem rot in Henan Province [J]. *China Plant Protection*, 2022, 42(5): 49.
- [6] SMILEY R W, GOURLIE J A, EASLEY S A, et al. Crop damage estimates for crown rot of wheat and barley in the Pacific northwest [J]. *Plant Disease*, 2005, 89(6): 595.
- [7] 李巧云, 郝晓鹏, 姜玉梅, 等. 小麦茎基腐病抗性位点研究进展 [J]. *河南农业大学学报*, 2024, 58(4): 539.  
LI Q Y, HAO X P, JIANG Y M, et al. Research progress on genetic loci controlling wheat resistance to *Fusarium* crown rot [J]. *Journal of Henan Agricultural University*, 2024, 58(4): 539.
- [8] LÜ G G, ZHANG Y X, MA L, et al. A cell wall invertase modulates resistance to *Fusarium* crown rot and sharp eyespot in common wheat [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2023, 65(7): 1814.
- [9] YANG X, ZHONG S B, ZHANG Q J, et al. A loss-of-function of the dirigent gene *TaDIR-B1* improves resistance to *Fusarium* crown rot in wheat [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2021, 19(5): 866.
- [10] QI H J, GUO F L, LV L J, et al. The wheat wall-associated receptor-like kinase *TaWAK-6D* mediates broad resistance to two fungal pathogens *Fusarium pseudograminearum* and *Rhizoctonia cerealis* [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021,

- 12:758196.
- [11] QI H J, ZHU X L, SHEN W B, *et al.* A novel wall-associated kinase *TaWAK-5D600* positively participates in defense against sharp eyespot and Fusarium crown rot in wheat [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, 24(5): 5060.
- [12] XIONG F, ZHU X L, LUO C S, *et al.* The cytosolic acetyl-CoA thiolase *TaAACT1* is required for defense against *Fusarium pseudograminearum* in wheat [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, 24(7): 6165.
- [13] WU T C, GUO F L, XU G B, *et al.* The receptor-like kinase *TaCRK-7A* inhibits *Fusarium pseudograminearum* growth and mediates resistance to Fusarium crown rot in wheat [J]. *Biology*, 2021, 10(11): 1122.
- [14] XU X, YU T F, WEI J T, *et al.* *TaWRKY24* integrates the tryptophan metabolism pathways to participate in defense against Fusarium crown rot in wheat [J]. *Plant Journal*, 2024, 120(5): 1764.
- [15] YANG X, ZHANG L L, WEI J J, *et al.* A *TaSnRK1a-TaCAT2* model mediates resistance to Fusarium crown rot by scavenging ROS in common wheat [J]. *Nature Communications*, 2025, 16(1): 2549.
- [16] SU Z Y, POWELL J J, GAO S, *et al.* Comparing transcriptional responses to Fusarium crown rot in wheat and barley identified an important relationship between disease resistance and drought tolerance [J]. *BMC Plant Biology*, 2021, 21(1): 73.
- [17] SU Z Y, GAO S, ZHENG Z, *et al.* Transcriptomic insights into shared responses to Fusarium crown rot infection and drought stresses in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2024, 137(2): 34.
- [18] YANG X, PAN Y B, SINGH P K, *et al.* Investigation and genome-wide association study for Fusarium crown rot resistance in Chinese common wheat [J]. *BMC Plant Biology*, 2019, 19(1): 153.
- [19] KIM D, LANGMEAD B, SALZBERG S L. HISAT: A fast spliced aligner with low memory requirements [J]. *Nature Methods*, 2015, 12(4): 357.
- [20] International Wheat Genome Sequencing Consortium (IWG-SC). A chromosome-based draft sequence of the hexaploid bread wheat (*Triticum aestivum* L.) genome [J]. *Science*, 2014, 345(6194): 1251788.
- [21] 漆永红. 青稞茎基腐病菌 (*Fusarium avenaceum*) 多样性及其寄主抗病机理的研究 [D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2018.
- QI Y H. Study on diversity and resistance mechanism of naked barley crown rot disease caused by *Fusarium avenaceum* [D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2018.
- [22] LI W, CAO S L, SUN H Y, *et al.* Genome analyses reveal the secondary metabolites that potentially influence the geographical distribution of *Fusarium pseudograminearum* populations [J]. *Plant Disease*, 2024, 108(6): 1812.
- [23] HUA L, SONG R, HAO X H, *et al.* Manipulation of the brown glume and internode 1 gene leads to alterations in the colouration of lignified tissues, lignin content and pathogen resistance in wheat [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2025, 23(5): 1548.
- [24] 金京京. 普通小麦品种抗茎基腐病全基因组关联分析及蛋白质组学研究 [D]. 保定: 河北农业大学, 2020.
- JIN J J. Genome-wide association study and proteomic analysis for Fusarium crown rot resistance in common wheat [D]. Baoding: Hebei Agricultural University, 2020.
- [25] HOU B Q, WANG D W, YAN F F, *et al.* Fhb7-GST catalyzed glutathionylation effectively detoxifies the trichothecene family [J]. *Food Chemistry*, 2024, 439: 138057.
- [26] JONATHAN J P, JASON C, TIMOTHY L F, *et al.* The Fusarium crown rot pathogen *Fusarium pseudograminearum* triggers a suite of transcriptional and metabolic changes in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Annals of botany*, 2017, 119(5): 853.
- [27] LAM K C, IBRAHIM R K, BEHDAD B, *et al.* Structure, function, and evolution of plant O-methyl transferases [J]. *Genome*, 2007, 50(11): 1001.
- [28] 蔡昆争, 董桃杏, 徐涛. 茉莉酸类物质 (JAs) 的生理特性及其在逆境胁迫中的抗性作用 [J]. *生态环境*, 2006, 15(2): 397.
- CAI K Z, DONG T X, XU T. The physiological roles and resistance control in stress environment of jasmonates [J]. *Ecology and Environment*, 2006, 15(2): 397.
- [29] GAO Y T, TIAN X J, WANG W D, *et al.* Changes in concentrations and transcripts of plant hormones in wheat seedling roots in response to Fusarium crown rot [J]. *The Crop Journal*, 2023, 11(5): 1441.
- [30] LI M Y, ZHAO S Q, YANG J Y, *et al.* Exogenous expression of barley *HvWRKY6* in wheat improves broad-spectrum resistance to leaf rust, Fusarium crown rot, and sharp eyespot [J]. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2022, 218: 1002.
- [31] 王诗宇, 王志兴, 张丽丽, 等. 植物防御反应的研究进展 [J]. *江苏农业科学*, 2021, 49(19): 39.
- WANG S Y, WANG Z X, ZHANG L L, *et al.* Research progress of plant defense response [J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2021, 49(19): 39.
- [32] ZHU X L, YANG K, WEI X N, *et al.* The wheat AGC kinase *TaAGC1* is a positive contributor to host resistance to the necrotrophic pathogen *Rhizoctonia cerealis* [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66(21): 6591.
- [33] GUMINSKA N, KULINSKA M K, KRAWCZYK P S, *et al.* Direct profiling of non-adenosines in poly(A) tails of endogenous and therapeutic mRNAs with Ninetails [J]. *Nature communications*, 2025, 16(1): 2664.