

## 基于转录组分析小麦糖转运蛋白 TaSTP3 的功能

刘榛<sup>1,3</sup>, 怀宝玉<sup>2,3</sup>, 康振生<sup>2,3</sup>, 刘杰<sup>1,3</sup>

(1. 西北农林科技大学生命科学院, 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:**为探究小麦 *TaSTP3* 基因参与的糖转运途径及其在小麦与条锈菌互作中的作用,以 *TaSTP3* 的 RNA 沉默转基因小麦 T<sub>2</sub> 代植株及其野生型 Fielder 小麦植株为材料进行转录组 (RNA-seq) 测序,筛选差异表达基因并进行 GO 和 KEGG 富集分析,推测 *TaSTP3* 基因可能参与的调控通路和涉及的基因数量。结果表明,有 7 660 个差异表达基因,其中 3 194 个上调表达,4 466 个下调表达。GO 功能富集发现差异表达基因主要集中在糖类、碳水化合物及纤维素的代谢与合成;经 KEGG 富集分析, *TaSTP3* 基因沉默后糖类、氨基酸和脂质的代谢与合成中的基因表达量发生显著变化,并且还有较多基因富集到植物激素信号转导和苯丙烷类物质生物合成通路。综上所述,推测 *TaSTP3* 通过运输糖类物质来改变糖类在条锈菌与小麦互作中的分布情况,以此传递分子信号来影响其他营养物质的代谢、植物激素转导和光合作用。因此,今后可以从上述通路中寻找与 *TaSTP3* 互作的靶标基因,并对其参与的调控通路展开验证。

**关键词:** 小麦; *TaSTP3*; RNA 干扰; 转录组

中图分类号: S512.1; S330

文献标识码: A

文章编号: 1009-1041(2025)06-0711-08

## Analysis on the Function of the Wheat Sugar Transport Protein TaSTP3 Based on the Transcriptome

LIU Zhen<sup>1,3</sup>, HUAI Baoyu<sup>2,3</sup>, KANG Zhensheng<sup>2,3</sup>, LIU Jie<sup>1,3</sup>

(1. College of Life Science, 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:** In order to investigate the sugar transport pathway involved in wheat *TaSTP3* gene and its role in wheat-stripe rust interactions, *TaSTP3*-RNAi transgenic wheat T<sub>2</sub> generation plants and Fielder wheat plants were used for RNA-seq, to screen for differentially expressed genes (DEGs) and to use GO and KEGG analyses to speculate on the possible involvement of the *TaSTP3* gene in the regulatory pathway and the number of genes involved. The results showed that there were 7 660 DEGs, of which 3 194 were up-regulated and 4 466 were down-regulated. GO functional enrichment revealed that the DEGs were mainly concentrated in the metabolism and synthesis of sugars, carbohydrates, and cellulose; KEGG enrichment analysis showed that the expression of genes in the metabolism and synthesis of sugars, amino acids and lipids changed significantly after *TaSTP3* gene silencing, and more genes were enriched in the phytohormone signaling and phenylpropanoid biosynthesis pathways. In summary, it is hypothesized that *TaSTP3* alters the distribution of sugars in stripe rust-wheat intercropping by transporting sugars, and in this way transmits molecular signals to affect the metabolism of other nutrients, phytohormone transduction, and photosynthesis, so that target genes interac-

收稿日期: 2024-05-05 修回日期: 2024-06-05

第一作者 E-mail: 602617056@qq.com (刘榛)

通讯作者 E-mail: neauliu@sina.com (刘杰)

ting with *TaSTP3* can be searched from the above pathways, and their involvement in the regulatory pathways can be verified.

**Keywords:** Wheat; *TaSTP3*; RNAi; Transcriptome

小麦 (*Triticum aestivum* L.) 是世界三大粮食作物之一, 其种植面积和分布范围极为广大, 其丰产稳产对国家粮食安全有着十分重要的意义。小麦条锈病是由条形柄锈菌小麦专化型 (*Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*, Pst) 引起的流行性真菌病害, 在中国的西北、西南、华北、长江中下游等地都有发生, 会造成严重的粮食减产和经济损失<sup>[1]</sup>。

病原菌入侵寄主是为了获取宿主的营养物质以促进自身的发育和繁殖。植物的光合产物蔗糖及其裂解产物葡萄糖和果糖是病原体从寄主中获取的主要营养物质, 所以阻断条锈菌吸收营养是防控小麦条锈病的有效途径<sup>[2-4]</sup>。实验室前期研究发现, 糖转运蛋白 *TaSTP3* 的表达显著受到条锈菌侵染的诱导, 利用病毒介导的基因沉默技术瞬时沉默 *TaSTP3* 后小麦植株感病表型减弱, 条锈菌孢子量减少且植株内部菌丝生长发育受到限制; 利用 RNAi (RNA interference) 技术靶向沉默 *TaSTP3* 基因创制转基因小麦, 进一步证明沉默 *TaSTP3* 能够抑制条锈菌的生长发育, 而 *TaSTP3* 过表达转基因小麦在接种条锈菌后叶片孢子量呈现增多趋势, 菌丝发育进程提前, 感病表型增强, 表明 *TaSTP3* 正调控条锈菌感病性<sup>[5]</sup>。

转录组测序依托 Illumina 测序平台, 研究特定组织或细胞在某个时期转录的所有 mRNA, 是基因功能与结构研究的基础, 对理解生物体的发育和疾病的发生具有重要作用。因此, 通过分析不同处理后样品的基因差异表达和富集情况, 能够解析相关基因在植物抗病过程中的功能和代谢途径<sup>[6-8]</sup>。

为了进一步解析 *TaSTP3* 在条锈菌与小麦互作中的功能及作用机制, 本研究以 *TaSTP3*-RNAi 的 T<sub>2</sub> 代植株及其野生型株系 Fielder (本课题组培育) 为材料, 利用转录组测序技术, 比较分析转基因株系与 Fielder 品系中基因表达的差异情况, 为后续筛选 *TaSTP3* 的互作靶标基因提供参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 小麦的培养与样品的采集

将 *TaSTP3* 基因的沉默片段连接到 pAN-

IC8E 载体上, 通过农杆菌介导的转化方式创制 *TaSTP3*-RNAi 的转基因小麦植株, 在西北农林科技大学东南窑的 16 °C 温室中培养 *TaSTP3*-RNAi 植株及其野生型株系 Fielder, 持续光照 (16 h) 和持续黑暗 (8 h) 交替进行, 待 *TaSTP3*-RNAi 的 T<sub>2</sub> 代植株和野生型株系 Fielder 植株生长至二叶一心时, 取小麦植株的二叶, 并采集 3 个生物学重复, 液氮中速冻后放入 -80 °C 保存。

### 1.2 转录组测序与差异表达基因的富集分析

将采集的样品提取 RNA 后送至 Novogene 生物信息技术有限公司, 用 Illumina HiSeq4000 PE150 进行测序。使用 HISAT2 v. 2.0.5. 将干净的数据映射到 IWGSC 小麦基因组数据库中, 然后用 COUNTS v. 1.5.0-p3 对每个基因的读数进行计数。再根据每个基因的长度和映射到该基因的读数计数, 计算每个基因的 FPKM。使用 DESEQ2 R package (1.16.1) 对 *TaSTP3*-RNAi 与 Fielder 进行差异表达分析。使用 Benjamini and Hochberg 法来控制错误发现率。通过 DESEQ2 检测  $P < 0.05$  的基因被认为是差异表达基因<sup>[2]</sup>。

## 2 结果与分析

### 2.1 测序数据的质控及参考基因组比对结果

对 *TaSTP3*-RNAi 和 Fielder 共 6 个混合样本 (其中 Fielder\_1、Fielder\_2 和 Fielder\_3 代表 Fielder 的 3 个生物学重复, RNAi\_1、RNAi\_2 和 RNAi\_3 代表 *TaSTP3*-RNAi 的 3 个生物学重复) 进行高通量测序, 经过过滤和质控处理后, Fielder 分别获得 91 339 944、94 478 782、102 458 170 条 clean reads, *TaSTP3*-RNAi 分别获得 101 768 072、99 824 054、96 691 394 条 clean reads, 样品平均 GC 含量在 55% 左右, Q20 比例约为 97%, Q30 比例约为 93% (表 1), 说明测序数据质量良好, 可以进行后续分析。将质控后的 clean reads 比对到小麦参考基因组上, 结果显示, 6 个样本在基因组上的比对率都较高, 最低为 94.82%, 最高为 95.38%, 平均比对率为 95.02% (表 2)。如果参考基因组组装较为完善, 所测物种与参考基因组一致, 且相关实验不存在污染, 那么测序得到的 reads 成功比对到基因组的比例一般会高于 70%。据

表 1 测序数据质量情况汇总  
Table 1 Quality analysis status of sequencing data

样本 Sample	原始序列数 Raw reads	纯净序列数 Clean reads	纯净碱基数 Clean bases	Q20/%	Q30/%	GC 含量 GC content/%
Fielder_1	92 535 522	91 339 944	13.70G	97.78	93.71	55.29
Fielder_2	95 738 432	94 478 782	14.17G	97.65	93.46	55.00
Fielder_3	104 098 612	102 458 170	15.37G	97.62	93.42	55.76
RNAi_1	102 839 776	101 768 072	15.27G	97.29	92.60	55.34
RNAi_2	101 170 574	99 824 054	14.97G	97.31	92.64	55.63
RNAi_3	97 947 746	96 691 394	14.50G	97.61	93.37	55.17

表 2 测序数据与参考基因组比对情况统计  
Table 2 Statistics of sequencing data mapped to the reference genome

样本 Sample	比对到基因组的序列数(比对率) Total map(ratio)	唯一比对位置的序列数(比对率) Unique map(ratio)	多个比对位置的序列数(比对率) Multi map(ratio)
Fielder_1	87 118 577(95.38%)	83 435 404(91.35%)	3 683 173(4.03%)
Fielder_2	89 985 419(95.24%)	85 663 277(90.67%)	4 322 142(4.57%)
Fielder_3	97 493 545(95.15%)	92 646 356(90.42%)	4 847 189(4.73%)
RNAi_1	96 498 795(94.82%)	92 053 564(90.45%)	4 445 231(4.37%)
RNAi_2	94 901 063(95.07%)	90 280 293(90.44%)	4 620 770(4.63%)
RNAi_3	91 813 848(94.96%)	87 658 712(90.66%)	4 155 136(4.30%)

此说明,本次测序结果可信度较高,可以对其开展分析。

根据测序数据与参考基因组的比对结果,统计 reads 在基因组外显子区域、内含子区域以及基因区域所占的比例,结果显示,外显子区域在 6 个样本中所占比例都达到了 84%左右,满足了后续的分析需要。根据各个样本中所有基因的 FPKM 值计算组内及组间样本的相关性系数并绘制热图(图 1),从图 1 可以发现,Fielder 和 TaSTP3-RNAi 的组间样本 R<sup>2</sup> 均大于 0.88,Fielder 组内样本 R<sup>2</sup> 最高达到 0.95,TaSTP3-RNAi 组内样本 R<sup>2</sup> 最高达到 0.97,说明组内样本的表达模式十分接近,生物学重复的样本相关性较高。

### 2.2 差异表达基因分析

以 DESeq2 padj ≤ 0.05、|log<sub>2</sub>FoldChange| ≥ 0.0 为阈值(padj 指多重假设检验校正后的 P 值),Fielder 为对照组,进行差异表达基因筛选,发现沉默 TaSTP3 后,相比于对照组有 7 660 个基因的转录水平发生显著变化,其中 3 194 个基因上调表达,4 466 个基因下调表达。通过绘制火山图(图 2)可以看出,上调表达基因的表达倍数变化(|log<sub>2</sub>FoldChange|)基本都在 10 以内,下调表达基因的表达倍数变化在 14 以内,而二者的表达差异的显著性水平(-log<sub>10</sub>padj)大部分

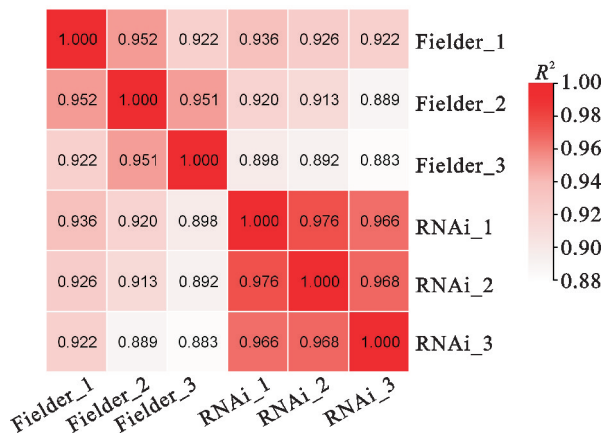


图 1 样本间相关性热图

Fig. 1 Heatmap of inter-sample correlation

位于 25 以下。

将差异表达基因按照 padj 的值由小到大进行排序,取前 200 个差异表达基因进行聚类分析,表达模式相近的基因被聚合在一起,且同一基因在 Fielder 或 TaSTP3-RNAi 的组内生物学重复中的表达模式相似,组间的表达模式则完全相反(图 3),表明沉默 TaSTP3 后这些基因的转录水平与对照组相比确实呈现显著变化。

### 2.3 差异表达基因的 GO 和 KEGG 分析

#### 2.3.1 GO 功能富集分析

对 TaSTP3-RNAi 和 Fielder 的 7 660 个差异

表达基因进行 GO(Gene Ontology)功能富集分析,共富集到 123 个 GO 功能类别,分别为 82 个生物过程(biological process)、5 个细胞组成(ce-l-lular component)和 36 个分子功能(mole-cular function),占比分别为 66.7%、4.0%和 29.3%。其中,富集到的与细胞组成相关的 GO 功能类别数量最少且显著性较低,与生物过程相关的 GO 功能类别数量最多。经过统计发现,差异表达基因主要富集在生物过程中的糖类、碳水化合物和纤维素代谢和生物合成过程,并且这些 GO 功能类别中表达量下调的基因数量远多于上调的基因数量(表 3),这与 *TaSTP3* 的糖转运功能息息相关,说明这些基因的转录表达受到 *TaSTP3* 的影响或调控,可以从中间挖掘 *TaSTP3* 的靶标基因来对其调控机制展开研究。

将获得的 GO 功能分为生物过程、细胞组成和分子功能三类后,在每一类里按照 padj 的值由小到大排序,选取三类中最显著的 10 个 GO 类别

绘制柱状图(图 4)和散点图(图 5)进行展示,若不足 10 个则绘制所有类别。

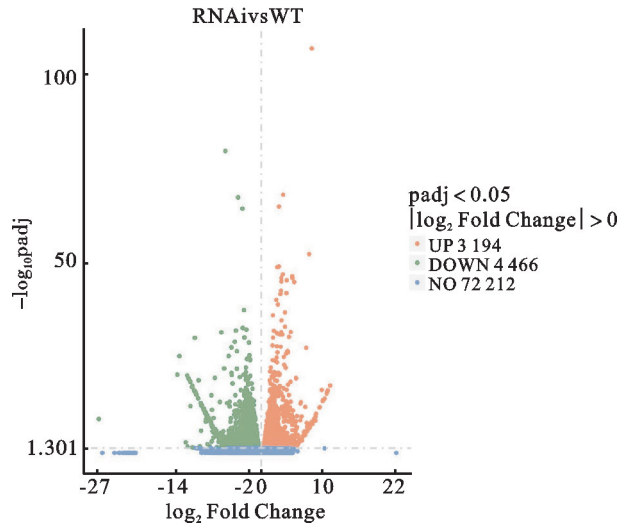


图 2 差异表达基因的火山图

Fig. 2 Volcano map of DEGs

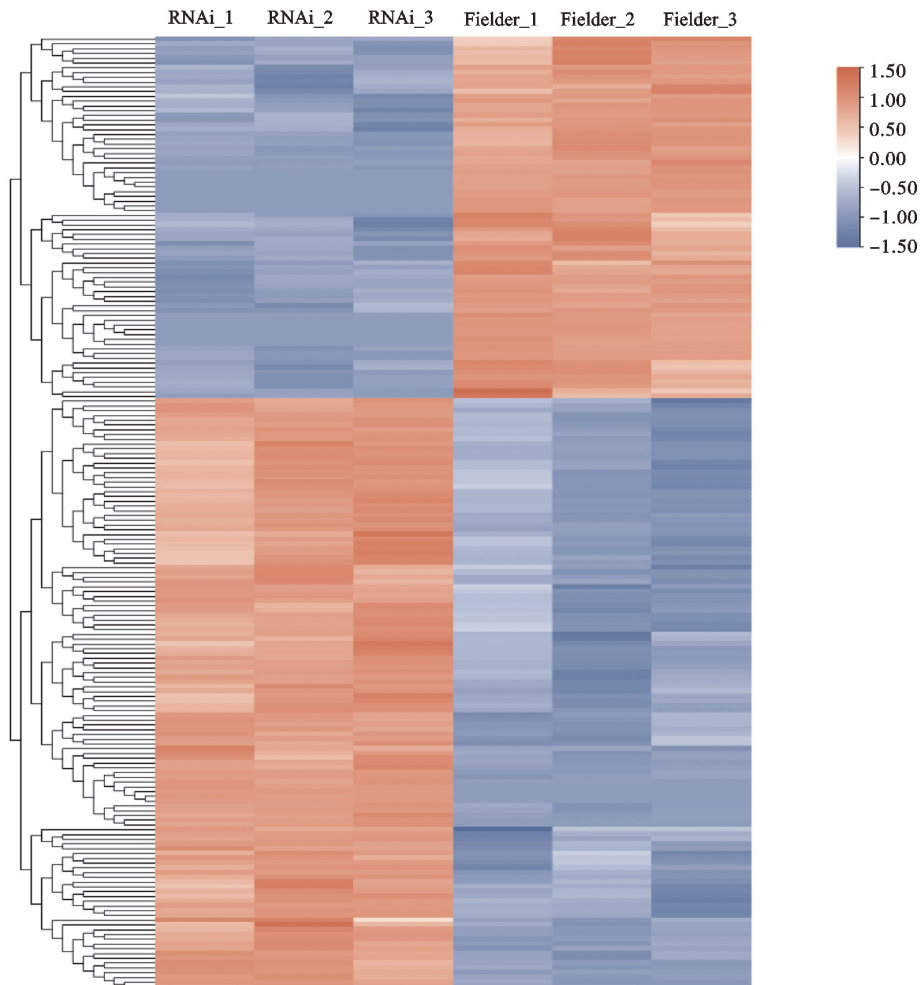


图 3 部分差异表达基因的聚类热图

Fig. 3 Clustering heatmap of selected DEGs

表 3 *TaSTP3*-RNAi 和 Fielder 的差异表达基因的 GO 注释  
Table 3 GO annotations for DEGs of *TaSTP3*-RNAi and Fielder

类别 Category	GO ID	GO 功能 GO function	基因数量(比例) Gene number (ratio)	上/下调基因数量 Up/ Down number
BP	0030243	纤维素代谢过程 Cellulose metabolic process	38 (1.55%)	3/35
BP	0030244	纤维素生物合成过程 Cellulose biosynthetic process	38 (1.55%)	3/35
BP	0034637	细胞碳水化合物生物合成过程 Cellular carbohydrate biosynthetic process	57 (2.32%)	16/41
BP	0000271	多糖的生物合成过程 Polysaccharide biosynthetic process	44 (1.79%)	4/40
BP	0009250	葡聚糖生物合成过程 Glucan biosynthetic process	44 (1.79%)	4/40
BP	0033692	细胞多糖生物合成过程 Cellular polysaccharide biosynthetic process	44 (1.79%)	4/40
BP	0051273	$\beta$ -葡聚糖代谢过程 Beta-glucan metabolic process	44 (1.79%)	4/40
BP	0051274	$\beta$ -葡聚糖生物合成过程 Beta-glucan biosynthetic process	44 (1.79%)	4/40
BP	0016051	碳水化合物生物合成过程 Carbohydrate biosynthetic process	59 (2.41%)	16/43
MF	0016702	氧化还原酶活性 Oxidoreductase activity	31 (0.87%)	2/29
MF	0016759	纤维素合成酶活性 Cellulose synthase activity	31 (0.87%)	3/28
MF	0016760	纤维素合成酶(UDP 形成)活性 Cellulose synthase(UDP-forming) activity	31 (0.87%)	3/28
MF	0016701	氧化还原酶活性 Oxidoreductase activity	36 (1.01%)	5/31
MF	0051213	双加氧酶活性 Dioxygenase activity	32 (0.90%)	3/29
BP	0044723	单一生物碳水化合物代谢过程 Single-organism carbohydrate metabolic process	93 (3.79%)	29/64

BP: 生物过程; MF: 分子功能。

BP: Biological process; MF: Molecular function.

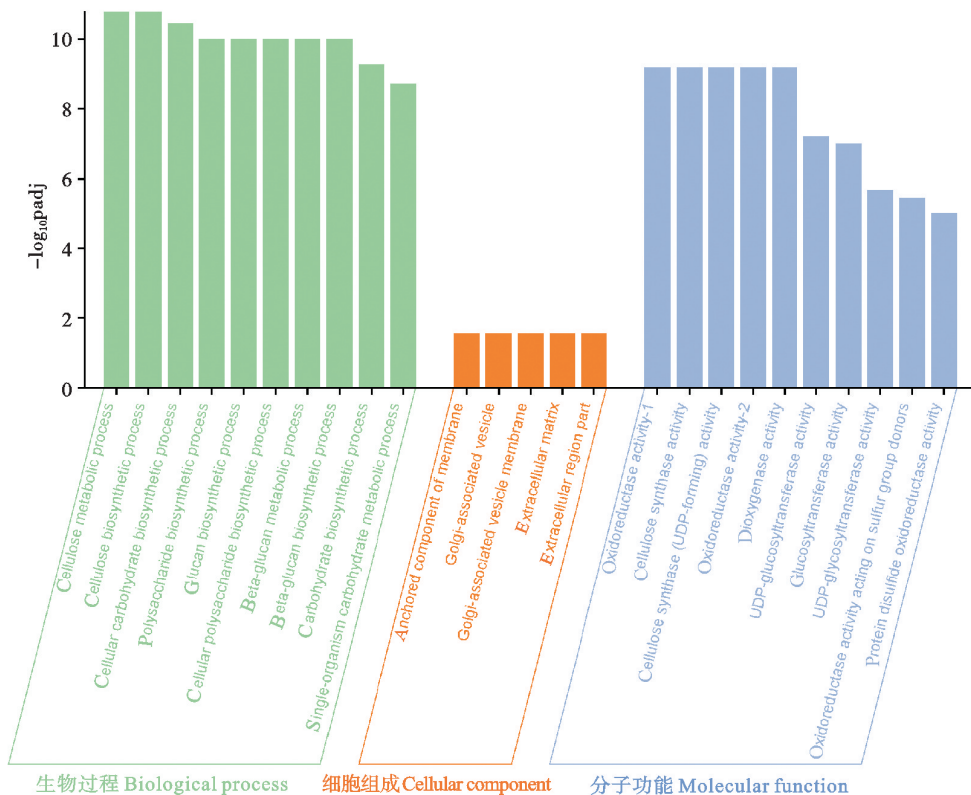


图 4 GO 富集分析柱状图

Fig. 4 Histogram of GO enrichment analysis

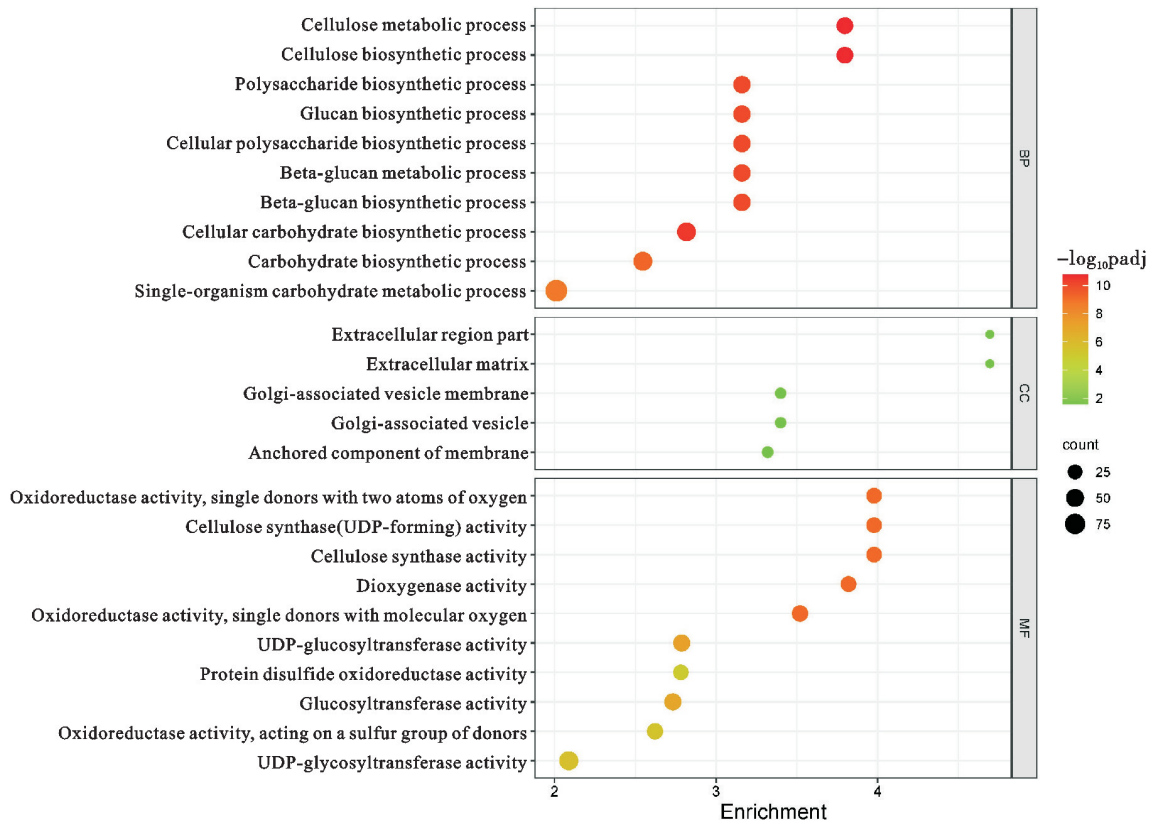


图 5 GO 富集分析散点图  
Fig. 5 Scatterplot of GO enrichment analysis

2.3.2 KEGG 分析

参考 KEGG 数据库,以 padj 小于 0.05 作为显著性富集的阈值对差异表达的基因进行 KEGG 通路富集分析,共富集到 10 条通路(表 4),将这 10 条 KEGG 通路绘制柱状图(图 6)进行展示。其中,除光合作用-捕光蛋白途径与半乳糖代谢途径的上调基因数量远多于下调基因外,其余途径均是下调表达的基因数量更多,且氨基糖

和核苷酸糖代谢途径与苯丙氨酸代谢途径的下调基因数量显著多于上调基因,说明沉默 *TaSTP3* 后转录水平发生明显变化的基因主要集中在糖类、氨基酸和脂质的代谢。此外,KEGG 富集到的显著性最高并且涉及基因数量最多的通路是植物激素信号转导和苯丙烷类物质生物合成,这与植物的抗病和抗逆关联性极高,也为解析 *TaSTP3* 的功能和作用机制提供了研究方向。

表 4 *TaSTP3*-RNAi 和 Fielder 的差异表达基因的 KEGG 富集分析  
Table 4 KEGG enrichment analysis of DEGs of *TaSTP3*-RNAi and Fielder

KEGG ID	代谢通路 Pathway	基因数量(比例) Gene number(ratio)	上/下调基因数量 Up/Down number
dosa04075	植物激素信号转导 Plant hormone signal transduction	33 (8.42%)	14/19
dosa00940	苯丙烷类物质生物合成 Phenylpropanoid biosynthesis	21 (5.36%)	3/18
dosa00520	氨基糖和核苷酸糖代谢 Amino sugar and nucleotide sugar metabolism	21 (5.36%)	4/17
dosa00591	亚油酸代谢 Linoleic acid metabolism	6 (1.53%)	1/5
dosa00196	光合作用-捕光蛋白 Photosynthesis-antenna proteins	7 (1.79%)	7/0
dosa00592	$\alpha$ -亚麻酸代谢 Alpha-Linolenic acid metabolism	10 (2.55%)	3/7
dosa00280	缬、亮和异亮氨酸降解 Valine, leucine and isoleucine degradation	11 (2.81%)	5/6
dosa00360	苯丙氨酸代谢 Phenylalanine metabolism	9 (2.30%)	1/8
dosa00052	半乳糖代谢 Galactose metabolism	10 (2.55%)	7/3
dosa00410	$\beta$ -丙氨酸代谢 Beta-Alanine metabolism	9 (2.30%)	4/5

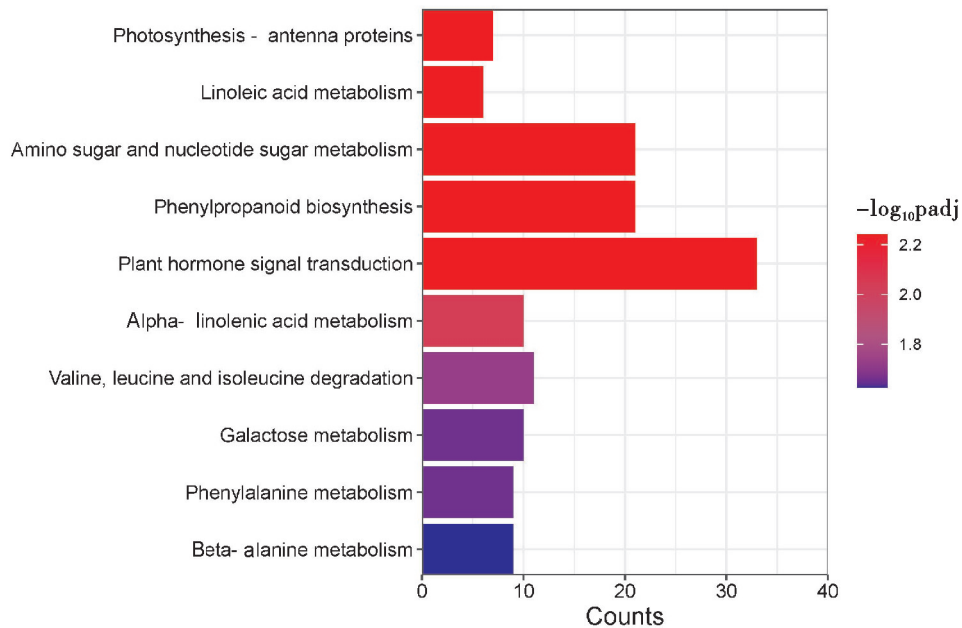


图 6 KEGG 富集分析柱状图

Fig. 6 Histogram of KEGG enrichment analysis

### 3 讨论

转录组测序技术自出现后经历了持续的改进和发展。随着高通量测序平台(如 Illumina)的不断更新和升级,转录组测序变得更快速、更准确、更经济,促进了该技术的普及和应用。目前,在植物学领域,转录组测序主要用于研究在不同生长发育阶段、组织器官及环境胁迫下的基因表达情况,挖掘种质资源中的重要基因和调控网络为植物品种的改良和选育提供参考,以及评估基因过表达或沉默后植物体内基因的转录变化情况以此来判断该基因的功能和作用机制<sup>[9-13]</sup>。

糖是植物免疫反应能量和碳骨架的主要来源,也是病原菌与寄主争夺的主要营养物质。糖转运是碳源从源组织(如叶片)向库组织(如茎、根和种子)同化和分配的过程,植物中的糖类物质通过质膜上的胞间连丝或糖转运蛋白进入韧皮部中的筛管,经长距离运输到达不同的器官组织<sup>[14]</sup>。病原体侵染植物后,通过抑制植物光合作用来改变源库平衡,使健康组织中的糖流入到受侵染的组织中,再通过控制植物的糖转运系统,将糖转运到胞质空间,以供自身生长繁殖所需<sup>[15]</sup>。

糖转运蛋白(sugar transport proteins, STPs)通常含有由 12 个连续的跨膜结构域,可以转运可溶性单糖穿过疏水膜<sup>[16]</sup>。STPs 在不同的植物-病原体互作过程中发挥着不同的作用,At-

STP13 过表达植株增强了拟南芥对死体营养性真菌灰霉菌(*B. cinerea*)的抗性,AtSTP13 的突变体则产生了相反的作用,表明 STP13 可能通过增强植物防御反应和剥夺真菌寄主源的糖来提高抗性<sup>[17]</sup>。然而,STPs 在防御活体营养型真菌方面可能发挥消极作用,例如小麦中的 Lr67res 蛋白(自然突变的 TaSTP13)因携带两个氨基酸突变导致已糖转运活性减弱,从而对三种小麦锈病(条锈、叶锈和秆锈)和白粉病都有部分抗性<sup>[18]</sup>。

在对 TaSTP3 的前期研究中,Huai 发现在接种 CYR31 的 12 hpi, TaSTP3 的转录水平相比于对照显著上调,推测条锈菌侵染可能影响了植物体内糖类物质的运输与分布<sup>[5]</sup>。Yuan 检测 TaSTP3-RNAi 植株和野生型株系 Fielder 叶片中的糖浓度,发现 TaSTP3-RNAi 叶片中的蔗糖、葡萄糖、果糖的含量都有一定程度的下降,推测 TaSTP3-RNAi 小麦对条锈病的抗性增强可能是叶片中糖含量下降带来的影响<sup>[2]</sup>。

本研究通过对 TaSTP3-RNAi 转基因的 T<sub>2</sub> 代植株与 Fielder 植株进行 RNA-seq 测序,经过对测序数据的质控验证、参考基因组比对、样本间相关性分析后,筛选得到 7 660 个差异表达基因,其中 3 194 个上调表达,4 466 个下调表达。差异表达基因的 GO 功能主要富集到生物过程(biological process)相关的糖类、碳水化合物及纤维素的代谢与合成,并且这些 GO 功能类别中下调

表达的基因数量远多于上调表达的基因,表明沉默 *TaSTP3* 对糖类、碳水化合物及纤维素的代谢相关基因的表达量有很大影响,这与 *TaSTP3* 作为糖转运蛋白的功能相关,可以从这部分基因入手寻找与 *TaSTP3* 调控相关的靶标基因,以此来解析 *TaSTP3* 糖转运的机制,后续还可以对靶标基因在小麦-条锈菌互作中的功能进行验证,来明确 *TaSTP3* 糖转运通路在小麦抗感条锈病中所发挥的作用。

对差异表达基因进行 KEGG 富集分析,显著富集到 10 个 KEGG 通路,主要集中在糖类和氨基酸代谢与合成,除光合作用-捕光蛋白途径与半乳糖代谢途径的上调基因数量多于下调基因外,其余途径均是下调表达的基因数量更多,并且还有较多数量的基因富集到植物激素信号转导和苯丙烷类物质生物合成通路,推测 *TaSTP3* 除了参与调整小麦体内糖类物质的分布,还可能通过参与植物激素的调节、影响光合作用的电子传递或光系统的组成来响应条锈菌对小麦的侵染。因此,在寻找 *TaSTP3* 的候选靶标基因时,不仅可以从糖类代谢相关途径入手,还可以在氨基酸代谢、脂质代谢以及光合作用相关通路进行筛选验证<sup>[19-21]</sup>。

#### 参考文献:

- [1] WELLINGS C R. Global status of stripe rust: A review of historical and current threats [J]. *Euphytica*, 2011, 179(1): 129.
- [2] 袁普. 小麦条锈菌调控 *TaSTP3* 和 *TaSWE14d* 转运寄主蔗糖的分子机制研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2023.  
YUAN P. Regulatory mechanism of stripe rust fungus regulating *TaSTP3* and *TaSWE14d* to transport host sucrose [D]. Yangling: Northwest A & F University, 2023.
- [3] HUAI B, YUAN P, MA X, *et al.* Sugar transporter *TaSTP3* activation by *TaWRKY19/61/82* enhances stripe rust susceptibility in wheat [J]. *The New Phytologist*, 2022, 236(1): 266.
- [4] HUAI B, YANG Q, WEI X, *et al.* *TaSTP13* contributes to wheat susceptibility to stripe rust possibly by increasing cytoplasmic hexose concentration [J]. *BMC Plant Biology*, 2020, 20(1): 49.
- [5] 怀宝玉. 小麦感条锈病过程中 *TaSTP3* 和 *TaSTP6* 的功能及调控机理研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2020.  
HUAI B Y. The function and regulation mechanism of *TaSTP3* and *TaSTP6* in wheat susceptibility to stripe rust [D]. Yangling: Northwest A & F University, 2020.
- [6] KUKURBA K R, MONTGOMERY S B. RNA sequencing and analysis [J]. *Cold Spring Harbor Protocols*, 2015, 2015(11): 951.
- [7] DONG Z, CHEN Y. Transcriptomics: Advances and approaches [J]. *Science China. Life Sciences*, 2013, 56(10): 960.
- [8] WANG Z, GERSTEIN M, SNYDER M. RNA-Seq: A revolutionary tool for transcriptomics [J]. *Nature Reviews Genetics*, 2009, 10(1): 57.
- [9] LUAN H, SHEN H, ZHANG Y, *et al.* Comparative transcriptome analysis of barley (*Hordeum vulgare* L.) glossy mutant using RNA-Seq [J]. *Brazilian Journal of Botany*, 2017, 40(1): 247.
- [10] GARBER M, GRABHERR M G, GUTTMAN M, *et al.* Computational methods for transcriptome annotation and quantification using RNA-seq [J]. *Nature Methods*, 2011, 8(6): 469.
- [11] MORTAZAVI A, WILLIAMS B A, MCCUE K, *et al.* Mapping and quantifying mammalian transcriptomes by RNA-Seq [J]. *Nature Methods*, 2008, 5(7): 621.
- [12] YOUNG M D, WAKEFIELD M J, SMYTH G K, *et al.* Gene ontology analysis for RNA-seq: Accounting for selection bias [J]. *Genome Biology*, 2010, 11(2): R14.
- [13] KANEHISA M, GOTO S. KEGG: Kyoto encyclopedia of genes and genomes [J]. *Nucleic Acids Research*, 2000, 28(1): 27.
- [14] JULIUS B T, LEACH K A, TRAN T M, *et al.* Sugar transporters in plants: New insights and discoveries [J]. *Plant & Cell Physiology*, 2017, 58(9): 1442.
- [15] LIU Y, SONG Y, RUAN Y. Sugar conundrum in plant-pathogen interactions: Roles of invertase and sugar transporters depend on pathosystems [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2022, 73(7): 1910.
- [16] BÜTTNER M, SAUER N. Monosaccharide transporters in plants: Structure, function and physiology [J]. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Biomembranes*, 2000, 1465(1-2): 263.
- [17] LEMONNIER P, GAILLARD C, VEILLET F, *et al.* Expression of *Arabidopsis* sugar transport protein *STP13* differentially affects glucose transport activity and basal resistance to *Botrytis cinerea* [J]. *Plant Molecular Biology*, 2014, 85(4-5): 473.
- [18] MOORE J W, HERRERA-FOESSEL S, LAN C, *et al.* A recently evolved hexose transporter variant confers resistance to multiple pathogens in wheat [J]. *Nature Genetics*, 2015, 47(12): 1494.
- [19] 李慧娟, 杨阳, 常平, 等. 干旱胁迫下过表达 *TaER* 小麦的转录组及光合特性分析[J]. 麦类作物学报, 2019, 39(8): 941.  
LI H J, YANG Y, CHANG P, *et al.* Transcriptome and photosynthetic trait analysis of *TaER* over-expression wheat under drought stress [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2019, 39(8): 941.
- [20] 李红婷, 魏露阳, 李中虎, 等. 滨麦叶片转录组分析[J]. 麦类作物学报, 2018, 38(9): 1084.  
LI H T, WEI L Y, LI Z H, *et al.* Transcriptome analysis of *Leymus mollis* leaf [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2018, 38(9): 1084.
- [21] 武悦, 单飞彪, 闫文芝, 等. 基于高通量测序的翟麦叶片转录组分析[J]. 分子植物育种, 2022, 20(5): 1522.  
WU Y, SHAN F B, YAN W Z, *et al.* Analysis of the transcriptome of *Dianthus superbus* based on high throughput sequencing [J]. *Molecular Plant Breeding*, 2022, 20(5): 1522.