

网络出版时间: 2026-04-15

网络出版地址: <https://link.cnki.net/urlid/61.1359.s.20260415.0917.002>

小麦和偃麦草 TIR 基因家族的系统鉴定与表达分析

秦子怡^{1,2}, 刘姣姣², 凌宏清², 马省伟²

(1. 海南大学热带农林学院(农业农村学院、乡村振兴学院), 海南海口 570228; 2. 崖州湾国家实验室, 海南三亚 572024)

摘要: 含 toll/白介素-1 受体(TIR)结构域的基因是植物免疫系统的重要组成部分。然而, 小麦和偃麦草中 TIR 基因家族迄今尚缺乏系统研究。本研究基于基因组和转录组数据, 对普通小麦、二倍体长穗偃麦草、中间偃麦草及十倍体长穗偃麦草中的 TIR 基因进行了系统鉴定, 并分析了它们的进化关系与表达模式。结果表明, 普通小麦、二倍体及中间偃麦草的 TIR 基因在数量和结构上高度保守, 每个亚基因组均包含 4 个成员(TIR1、TNP1、TNP2 和 TNP3)。十倍体长穗偃麦草基因组中, TIR 基因发生了显著扩张, 共鉴定出 54 个, 其中尤以 TpTIR1 类基因发生了大量扩张。经表达谱分析, TNP1 基因在多种组织中呈高丰度组成型表达, 说明该类基因可能参与调控植物生长发育; TIR1 基因在接种白粉菌和条锈菌时几乎不表达, 而在禾谷镰刀菌侵染后表达显著上调。研究结果揭示了小麦和偃麦草 TIR 基因家族的组成和进化特征, 为进一步研究 TIR 基因家族的功能分化提供了重要线索。

关键词: TIR 基因; 小麦; 偃麦草; 赤霉病; 感病因子

中图分类号: S512.1; S512.9; S330

文献标识码: A

文章编号: 1009-1041(2026)05-0576-08

Systematic Identification and Expression Analysis of the TIR Gene Family in Wheat and *Thinopyrum* Species

QIN Ziyi^{1,2}, LIU Jiaojiao², LING Hongqing², MA Shengwei²

(1. School of Tropical Agriculture and Forestry(School of Agriculture and Rural Affairs, School of Rural Revitalization), Hainan University, Haikou, Hainan 570228, China; 2. Yazhouwan National Laboratory, Sanya, Hainan 572024, China)

Abstract: Proteins containing the toll/interleukin-1 receptor(TIR) domain are critical components of the plant immune system. However, the TIR gene family in wheat and its wild relative *Thinopyrum* species remains poorly characterized. In this study, we systematically identified the TIR genes in common wheat, *Thinopyrum elongatum*, *Thinopyrum intermedium*, and *Thinopyrum ponticum* by using genome and RNA-seq data, and further analyzed their evolutionary relationships and expression patterns. The results showed that TIR genes in common wheat, *Th. elongatum*, and *Th. intermedium* are highly conserved in both number and structure, with each subgenome containing four members(TIR1, TNP1, TNP2, and TNP3). In contrast, a significant expansion of TIR genes occurred in *Th. ponticum*, where 54 TIR genes were identified; the greatest expansion was observed in the TpTIR1 clade. Expression profiling showed that TNP1 genes are highly and constitutively expressed across various tissues, suggesting their involvement in plant growth and development. Conversely, TIR1 genes were barely expressed under infection of powdery mildew and stripe rust, but were strongly induced by *Fusarium graminearum* inoculation. Collectively, our findings reveal the constitution and evolutionary characteristics of TIR genes in wheat and *Thinopyrum* species, and provide a foundation for investigating the functional divergence of this gene family.

收稿日期: 2025-12-03

修回日期: 2026-03-31

基金项目: 崖州湾国家实验室基本科研项目(2410LH01); 国家自然科学基金项目(32201745)

第一作者 E-mail: 934017001@qq.com(秦子怡)

通讯作者 E-mail: mashengwei@yzwlab.cn(马省伟)

Keywords: TIR gene; Wheat; *Thinopyrum*; *Fusarium* head blight; Susceptibility factor

植物病害贯穿作物生长发育的各个阶段,严重制约农业的可持续发展。为应对病原微生物的侵染,植物进化出了一套复杂的先天免疫系统。该系统主要由两部分构成:模式触发免疫(pattern-triggered immunity, PTI)和效应子触发免疫(effector-triggered immunity, ETI)^[1]。核苷酸结合和富亮氨酸重复序列蛋白(nucleotide-binding leucine-rich repeat proteins, NLRs)作为 ETI 的核心执行者,其典型结构包含中心核苷酸结合结构域(NB-ARC)和 C 端富亮氨酸重复序列(leucine-rich repeat, LRR),而 N 端结构域的多样性决定其功能分类:含 Toll/白介素-1 受体(toll/interleukin-1 receptor, TIR)结构域的蛋白称为 TNLs,含卷曲螺旋(CC)结构域的蛋白称为 CNLs,含 RPW8 型 CC 结构域的蛋白则称为 RNLs^[1-2]。近年来研究发现,含 TIR 结构域的抗病蛋白通过自组装形成凝聚体,激活其 NADase 活性并催化生成小分子信使,进而放大免疫信号并诱导超敏反应(hypersensitive response, HR)细胞死亡^[3-6]。TNLs 在双子叶植物和单子叶植物之间存在显著差异,单子叶植物中丢失了 NB-ARC 或 LRR 结构域,形成含有 TN 或 TIR-only 结构域的蛋白^[7]。尽管单子叶植物只保留了 TIR 结构域或 TN 结构域(TIR-NB-ARC),其 TIR 结构域介导的免疫信号通路却表现出跨物种的高度保守性^[8]。玉米中 *ZmTIR1/2* 被证实可通过自激活引发 HR^[9],而水稻 *OsTIR* 通过其 NADase 活性催化产生小分子信使,从而激活免疫复合体的组装,并触发广谱抗病反应^[10]。这一机制在结构上与双子叶植物拟南芥信号通路高度相似,揭示了单双子叶植物共享的 TIR 免疫监控分子框架^[8]。然而,小麦和偃麦草属中 TIR 基因家族迄今尚缺乏系统鉴定和功能分析。

本研究基于已发表的小麦、二倍体长穗偃麦草、中间偃麦草和十倍体长穗偃麦草的基因组数据,系统鉴定了含有 TIR 结构域的基因,并对所鉴定成员的基因结构、系统发育及其表达模式进行了分析,以期小麦族 *TIR* 基因的功能研究提供参考。

1 材料与方法

1.1 TIR 基因家族成员鉴定

根据最近的报道^[10],水稻含有 5 个 *TIR* 基

因:*OsTNP1*(LOC_Os01g55530)、*OsTNP2*(LOC_Os08g38970)、*OsTNP3*(LOC_Os09g30380)、*OsTNP4*(LOC_Os11g36760)和 *OsTIR*(LOC_Os07g37950)。使用小麦 WheatOmics 网站^[11]的 HomologFinder 工具,查询这 5 个水稻 *TIR* 基因在普通小麦中的 *TIR* 同源基因。进一步以普通小麦 *TIR* 基因序列为查询序列,通过 blastn 比对偃麦草属基因组数据库,鉴定偃麦草属中的 *TIR* 同源基因。根据小麦 WheatOmics 网站收集的偃麦草基因组信息,本研究使用的偃麦草有二倍体长穗偃麦草(*Thinopyrum elongatum*)^[12]、中间偃麦草(*Thinopyrum intermedium*)^[13]和十倍体长穗偃麦草(*Thinopyrum ponticum*)^[11]。玉米 *TIR* 基因和作为进化树分析外群的拟南芥 *TIR* 基因(*AtTN21* 和 *AtTN17*)来自文献报道^[9,14]。

1.2 小麦族 *TIR* 基因结构及进化树分析

使用在线工具 InterProScan(<https://www.ebi.ac.uk/interpro/search/sequence>)扫描 *TIR* 蛋白序列,获得 *TIR* 结构域的位置。利用多重比对软件 mafft^[15]将 *TIR* 结构域的蛋白序列进行多重序列比对,进一步使用建树软件 fasttree^[16]构建树文件。树文件使用在线网站 iTOLs(<https://itol.embl.de>)进行可视化。

1.3 *TIR* 基因的表达分析

利用 WheatOmics 数据库^[11]获取了普通小麦 12 个 *TIR* 基因的表达数据。二倍体长穗偃麦草和中间偃麦草的转录组数据源于 NCBI SRA 数据库(PRJNA540081 和 PRJNA1235488)^[12-13]。在十倍体长穗偃麦草苗期接种白粉菌,分别于 0、12、24、48、72 h 和 7 d 取样(3 个生物学重复)进行 RNA-seq 测序。使用 Salmon 软件^[17]对转录本表达量进行定量分析,以 TPM>1 作为基因表达的判定阈值。使用 R 包 ComplexHeatmap^[18]进行表达数据的可视化分析。

2 结果与分析

2.1 小麦和偃麦草 *TIR* 家族成员鉴定和进化分析

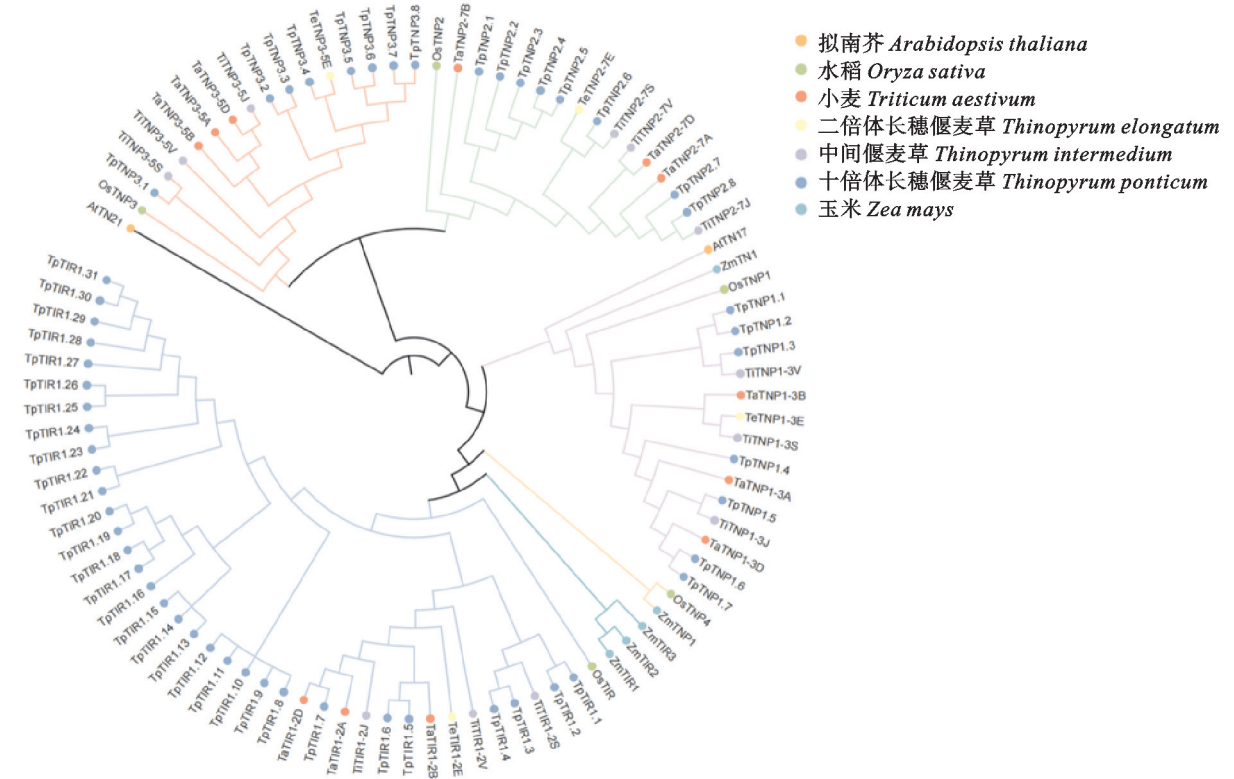
使用 5 个水稻 *TIR* 基因(*OsTNP1*、*OsTNP2*、*OsTNP3*、*OsTNP4* 和 *OsTIR*)查询小麦基因组的 *TIR* 基因,在小麦 A、B 和 D 亚基因组各鉴定到 4 个。它们分别位于第二同源群(*TaTIR1-2A*、*TaTIR1-2B* 和 *TaTIR1-2D*)、第三同源群(*TaTNP1-*

3*A*、*TaTNP1-3B* 和 *TaTNP1-3D*)、第五同源群 (*TaTNP3-5A*、*TaTNP3-5B* 和 *TaTNP3-5D*) 和第七同源群 (*TaTNP2-7A*、*TaTNP2-7B* 和 *TaTNP2-7D*) (表 1)。

使用获得的小麦 *TIR* 基因查询二倍体长穗偃麦草、中间偃麦草和十倍体长穗偃麦草基因组的 *TIR* 基因,在二倍体长穗偃麦草、中间偃麦草和十倍体长穗偃麦草基因组上分别鉴定到 4、12 和 54 个 *TIR* 基因(表 1)。二倍体长穗偃麦草和中间偃麦草基因组(六倍体)中未鉴定到基因扩增,即每个亚基因组含有 4 个 *TIR* 基因,而十倍体长穗偃麦草中每个亚基因组平均含有 10.8 个 *TIR* 基因。进化树分析显示,在 *TpTIR1*、*TpTNP1*、*TpTNP2* 和 *TpTNP3* 类基因的进化分支上分别鉴定到 31、7、8 和 8 个 *TIR* 基因(图 1)。在 *TpTIR1* 的 31 个成员中,4 个基因(*TpTIR1.1*~*TpTIR1.4*)与中间偃麦草 *TiTIR1-2S* 基因位于同一个进化分支(图 1),3 个基因(*TpTIR1.5*~*TpTIR1.7*)与中间偃麦草 *TiTIR1-2V* 和 *TiTIR1-2J* 基因位于同一个进化分支(图 1),其余 25 个基因(*TpTIR1.8*~*TpTIR1.31*)组成一个独立的分支(图 1),仅含有十倍体长穗偃麦草的 *TIR1* 基因。在位于独立分

支的 25 个 *TIR1* 基因中,*TpTIR1.8*、*TpTIR1.9*、*TpTIR1.10*、*TpTIR1.11* 和 *TpTIR1.12* 基因编码的蛋白序列 100%一致,但比其他成员蛋白序列多出 155 个氨基酸;基因 *TpTIR1.13*、*TpTIR1.14* 和 *TpTIR1.15* 编码的蛋白序列也 100%一致,*TpTIR1.19* 和 *TpTIR1.20* 编码的蛋白序列也完全一样。在十倍体长穗偃麦草 *TpTNP2* 成员中,*TpTNP2.4* 和 *TpTNP2.5* 基因编码的蛋白序列 100%一致。综上所述,*TIR* 基因家族在小麦及中低倍性偃麦草中进化相对保守,而在十倍体长穗偃麦草中发生了显著的特异性扩增,尤其是 *TpTIR1* 亚家族成员间高度一致的序列特征暗示其可能经历了近期的基因复制事件。

TIR 基因家族转录本结构比较分析显示,*TIR1* 成员在小麦、二倍体长穗偃麦草和中间偃麦草基因组中结构保守,均含有 2 个外显子,而在十倍体长穗偃麦草中,*TIR1* 成员中有 6 个基因含有 3 个外显子(*TpTIR1.8*、*TpTIR1.9*、*TpTIR1.10*、*TpTIR1.11*、*TpTIR1.12* 和 *TpTIR1.29*)。 *TNP1*、*TNP2* 和 *TNP3* 基因成员的转录本结构和蛋白长度在小麦和偃麦草中非常保守,均只有 1 个外显子,且编码蛋白长度在 1 000 个氨基酸左右(表 1)。



拟南芥 *AtTN21* 为进化树外群。
Arabidopsis thaliana AtTN21 was used as the outgroup.

图 1 *TIR* 基因家族的系统发育分析
Fig. 1 Phylogenetic analysis of the *TIR* gene family

表 1 TIR 基因家族成员汇总

Table 1 Overview of TIR gene family members

名称 Gene name	物种 Species	内含子数 Intron number	外显子数 Exon number	蛋白长度 Length/aa
<i>TaTIR1-2A</i>	普通小麦 <i>Triticum aestivum</i>	1	2	225
<i>TaTIR1-2B</i>		1	2	225
<i>TaTIR1-2D</i>		1	2	225
<i>TaTNP1-3A</i>		0	1	1 005
<i>TaTNP1-3B</i>		0	1	1 006
<i>TaTNP1-3D</i>		0	1	1 005
<i>TaTNP2-7A</i>		0	1	1 005
<i>TaTNP2-7B</i>		0	1	1 007
<i>TaTNP2-7D</i>		0	1	1 005
<i>TaTNP3-5A</i>		0	1	993
<i>TaTNP3-5B</i>		0	1	1 000
<i>TaTNP3-5D</i>		0	1	996
<i>TeTIR1-2E</i>	二倍体长穗偃麦草 <i>Thinopyrum elongatum</i>	1	2	225
<i>TeTNP1-3E</i>		0	1	1 005
<i>TeTNP2-7E</i>		0	1	1 005
<i>TeTNP3-5E</i>		0	1	1 000
<i>TiTIR1-2J</i>	中间偃麦草 <i>Thinopyrum intermedium</i>	1	2	225
<i>TiTIR1-2S</i>		1	2	225
<i>TiTIR1-2V</i>		1	2	226
<i>TiTNP1-3J</i>		0	1	1 005
<i>TiTNP1-3S</i>		0	1	1 003
<i>TiTNP1-3V</i>		0	1	1 005
<i>TiTNP2-7J</i>		0	1	1 007
<i>TiTNP2-7S</i>		0	1	1 006
<i>TiTNP2-7V</i>		0	1	1 006
<i>TiTNP3-5J</i>		0	1	996
<i>TiTNP3-5S</i>		0	1	992
<i>TiTNP3-5V</i>		0	1	999
<i>TpTIR1. 1</i>	十倍体长穗偃麦草 <i>Thinopyrum ponticum</i>	1	2	225
<i>TpTIR1. 10</i>		2	3	380
<i>TpTIR1. 11</i>		2	3	380
<i>TpTIR1. 12</i>		2	3	380
<i>TpTIR1. 13</i>		1	2	224
<i>TpTIR1. 14</i>		1	2	224
<i>TpTIR1. 15</i>		1	2	224
<i>TpTIR1. 16</i>		1	2	224
<i>TpTIR1. 17</i>		1	2	224
<i>TpTIR1. 18</i>		1	2	224
<i>TpTIR1. 19</i>		1	2	224
<i>TpTIR1. 2</i>		1	2	225
<i>TpTIR1. 20</i>		1	2	224
<i>TpTIR1. 21</i>		1	2	224
<i>TpTIR1. 22</i>		1	2	224
<i>TpTIR1. 23</i>		1	2	191
<i>TpTIR1. 24</i>		1	2	225
<i>TpTIR1. 25</i>		1	2	225
<i>TpTIR1. 26</i>		1	2	225
<i>TpTIR1. 27</i>		1	2	225
<i>TpTIR1. 28</i>		1	2	225
<i>TpTIR1. 29</i>		2	3	248
<i>TpTIR1. 3</i>		1	2	225
<i>TpTIR1. 30</i>		1	2	224
<i>TpTIR1. 31</i>		1	2	224
<i>TpTIR1. 4</i>		1	2	225

(续表 1 Continued table 1)

名称 Gene name	物种 Species	内含子数 Intron number	外显子数 Exon number	蛋白长度 Length/aa
<i>TpTIR1.5</i>	十倍体长穗偃麦草 <i>Thinopyrum ponticum</i>	1	2	225
<i>TpTIR1.6</i>		1	2	225
<i>TpTIR1.7</i>		1	2	225
<i>TpTIR1.8</i>		2	3	380
<i>TpTIR1.9</i>		2	3	380
<i>TpTNP1.1</i>		0	1	1 003
<i>TpTNP1.2</i>		0	1	1 003
<i>TpTNP1.3</i>		0	1	1 003
<i>TpTNP1.4</i>		0	1	1 005
<i>TpTNP1.5</i>		0	1	1 005
<i>TpTNP1.6</i>		0	1	1 005
<i>TpTNP1.7</i>		0	1	1 004
<i>TpTNP2.1</i>		0	1	1 005
<i>TpTNP2.2</i>		0	1	1 005
<i>TpTNP2.3</i>		0	1	1 005
<i>TpTNP2.4</i>		0	1	1 005
<i>TpTNP2.5</i>		0	1	1 005
<i>TpTNP2.6</i>		0	1	1 006
<i>TpTNP2.7</i>		0	1	1 007
<i>TpTNP2.8</i>		0	1	1 001
<i>TpTNP3.1</i>		0	1	991
<i>TpTNP3.2</i>		0	1	997
<i>TpTNP3.3</i>		0	1	998
<i>TpTNP3.4</i>		0	1	997
<i>TpTNP3.5</i>		0	1	991
<i>TpTNP3.6</i>		0	1	991
<i>TpTNP3.7</i>		0	1	998
<i>TpTNP3.8</i>		0	1	998
<i>ZmTIR1</i>	玉米 <i>Zea mays</i>	1	2	231
<i>ZmTIR2</i>		1	2	236
<i>ZmTIR3</i>		1	2	213
<i>ZmTNI</i>		3	4	1 003
<i>ZmTNP1</i>		1	2	947
<i>AtTN21</i>	拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	0	1	925
<i>AtTN17</i>		2	3	965
<i>OsTIR</i>	水稻 <i>Oryza sativa</i>	1	2	230
<i>OsTNP1</i>		1	2	1 003
<i>OsTNP2</i>		1	2	987
<i>OsTNP3</i>		0	1	996
<i>OsTNP4</i>		0	1	850

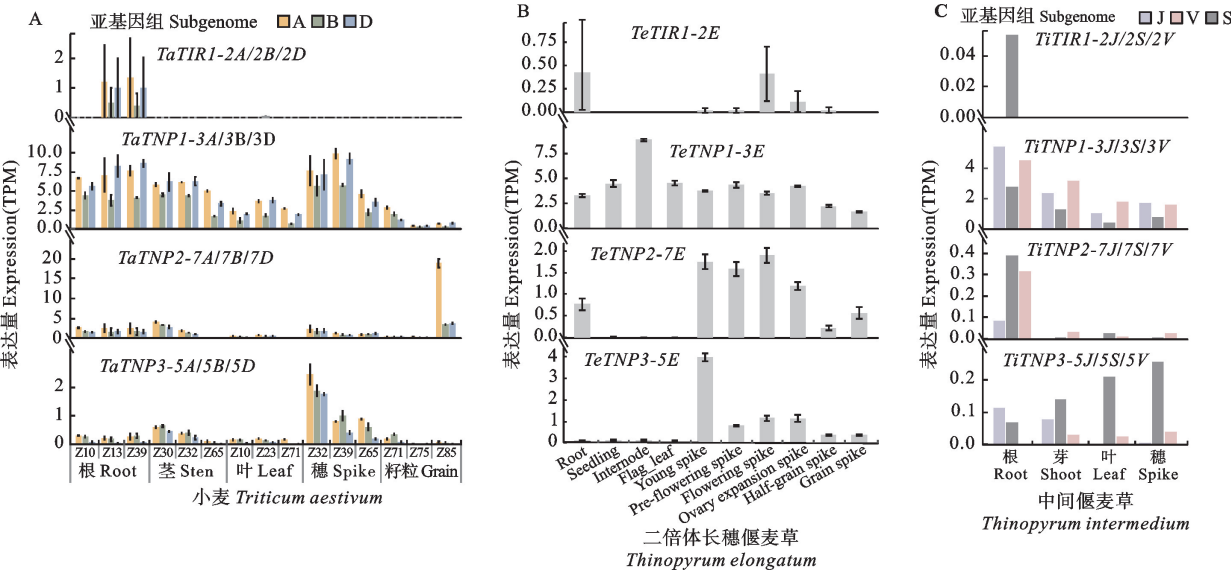
2.2 小麦和偃麦草 TIR 基因家族的表达分析

在小麦、二倍体偃麦草和中间偃麦草的不同发育时期和组织中的时空表达分析显示, *TIR1* 几乎不表达, *TNP1* 基因在检测的大多数时期和组织中均表达, 且表达量较高; *TNP2* 和 *TNP3* 有少量表达, 仅在某几个发育阶段表达(图 2)。这说明, *TNP1* 在小麦和偃麦草的正常生长和发育过程中具有重要作用, 而 *TNP2*、*TNP3* 和 *TIR1* 基因则几乎不参与组成型的生长发育调控。

为深入探究 TIR 基因家族在植物生物胁迫响应中的功能, 本研究系统分析了普通小麦、二倍体长穗偃麦草及十倍体长穗偃麦草接种禾谷镰刀

菌、白粉菌和条锈菌前后的转录组数据。结果表明, *TIR1* 亚家族成员表现出显著的病原菌诱导特异性: 普通小麦中的 *TaTIR1-2A/2B/2D* 基因受到禾谷镰刀菌的强烈诱导, 且该表达模式不依赖于 *Fhb1* 抗性位点和 2DL 抗赤霉病 QTL (图 3A 和 3B); 同样, 二倍体长穗偃麦草中的同源基因 *TeTIR1-2E* 在接种后 24、48 和 72 h 也呈现显著上调趋势(图 3C)。与此形成鲜明对比的是, 在应对活体营养型病原菌(白粉菌和条锈菌)侵染时, 无论是在普通小麦还是十倍体长穗偃麦草中, *TIR1* 基因均未检测到表达。这表明 *TIR1* 的转录激活具有高度的病原菌特异性, 提示其可能专门

参与了植物对半活体-死体营养型病原菌的响应过程,而在针对活体营养型病原菌的基础免疫中不发挥主要作用。这种差异化的表达模式暗示 *TIR1* 可能处于小麦-赤霉菌互作中坏死诱导信号网络的核心位置,为进一步深入解析*TIR1* 的生物学功能奠定了基础。

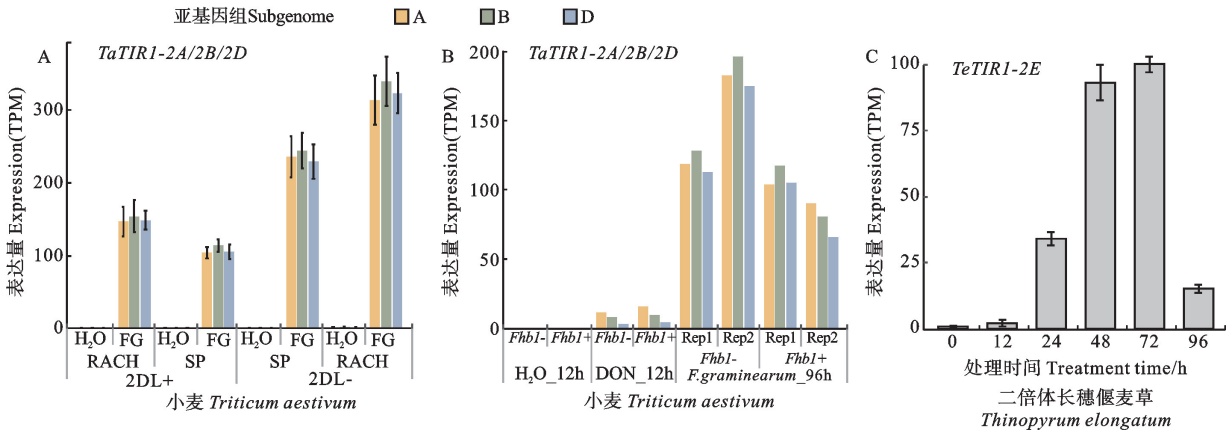


(A)小麦 TIR 基因家族成员在不同发育时期(Z10~Z85)的组织中的表达情况,小麦生长发育阶段划分采用 Zadoks 方法;(B)二倍体长穗偃麦草 TIR 基因家族成员在不同发育时期的组织中的表达;(C)中间偃麦草 TIR 基因家族成员在不同组织中的表达情况。

(A)Expression patterns of wheat TIR gene family members in tissues at different developmental stages(Z10—Z85). Wheat growth and developmental stages were classified according to the Zadoks scale; (B)Expression profiles of TIR gene family members in diploid *Thinopyrum elongatum* across various tissues and developmental stages; (C)Expression profiles of TIR gene family members in different tissues of *Thinopyrum intermedium*.

图 2 TIR 基因家族的时空表达分析

Fig. 2 Spatiotemporal expression analysis of the TIR gene family



(A)小麦*TIR1* 基因在含(2DL+)和不含(2DL-) 2DL 抗赤霉病 QTL 的材料中的表达情况;RACH 为穗轴;SP 为小穗;FG 为接种禾谷镰刀菌;H₂O 为水对照;(B)小麦*TIR1* 基因在含*Fhb1* 和不含*Fhb1* 材料中的表达情况;H₂O 为水对照;DON 为毒素;12h 和 96h 分别为禾谷镰刀菌处理后 12 和 96 h;(C)二倍体长穗偃麦草*TIR1* 基因接种禾谷镰刀菌前后的表达情况。

(A) Expression patterns of wheat *TIR1* genes in wheat lines with (2DL+) or without (2DL-) the 2DL QTL for *Fusarium* head blight resistance. RACH: Rachis; SP: Spikelet; FG: Inoculated with *Fusarium graminearum*; H₂O: Mock-inoculated with water; (B) Expression profiles of *TIR1* genes in wheat lines carrying or lacking the *Fhb1* locus. Water served as the mock control. DON: Deoxynivalenol treatment. 12 h and 96 h represent 12 and 96 hours after *Fusarium graminearum* treatment, respectively; (C) Expression of *TIR1* genes in *Thinopyrum elongatum* before and after *F. graminearum* inoculation.

图 3 禾谷镰刀菌接菌前后*TIR1* 基因表达分析

Fig. 3 Expression analysis of *TIR1* genes inoculated with *Fusarium graminearum* inoculation

3 讨论

在被子植物进化过程中, NLR 基因家族发生了显著的分化, 其中最显著的特征之一是单子叶植物丢失了经典的 TIR 型 NLR (TNL), 转而保留了非典型的含 TIR 结构域蛋白^[8]。尽管此前研究已对水稻和玉米中的 TIR 基因进行了鉴定和初步的功能分析^[9-10], 但作为全球重要粮食作物的小麦及其野生近缘属偃麦草中的 TIR 基因家族尚缺乏系统研究。本研究在小麦、二倍体长穗偃麦草、中间偃麦草及十倍体长穗偃麦草基因组中系统鉴定了 TIR 基因家族。结果表明, *TNPI* 基因在小麦和偃麦草的根、茎、叶、穗等多个组织以及不同发育时期均呈现高丰度的组成型表达。这种表达模式暗示 *TNPI* 可能发生了功能分化, 参与了植物生长发育等非免疫过程。这种功能分化是植物基因家族进化的普遍规律, 有助于植物在生长发育与免疫防御之间实现资源的适应性分配。

赤霉病是小麦生产中极具破坏性的真菌病害, 其病原禾谷镰刀菌具有典型的半活体-死体营养型生活史, 其致病过程依赖于毒素 DON (deoxynivalenol) 的积累及宿主细胞死亡的诱导^[19]。*TIR1* 基因在活体营养型病原菌 (白粉菌和条锈菌) 侵染下表达水平极低, 却受到赤霉菌的强烈诱导。这种差异化的表达模式可能归因于不同病原菌截然不同的营养获取策略: 活体营养型病原菌通常分泌效应子以抑制宿主细胞死亡, 从而维持活体营养; 相反, 禾谷镰刀菌在侵染后期倾向于诱导宿主细胞坏死, 以便从死亡组织中获取营养^[20]。基于植物 TIR 结构域具有 NADase 活性, 并能诱导细胞死亡的最新报道^[5, 21], 推测赤霉菌可能通过利用或劫持 *TIR1* 信号通路, 诱发宿主产生非受控的细胞坏死。对于半活体-死体营养型的赤霉菌而言, 这种由宿主基因驱动的细胞死亡反而促进了病菌的定殖扩展。这表明 *TIR1* 在赤霉病互作中并非传统的抗病基因, 而更可能是一个感病因子。这一机制完全区别于 *Fhb1* 和 *Fhb7* 等已知抗病基因^[12, 19]。因此, 进一步深入分析 *TIR1* 基因与赤霉病关系, 不仅可以揭示赤霉菌致病的新维度, 同时也会提示其作为基因编辑靶点 (如基因敲除) 在抗赤霉病分子育种中的潜在作用。

与二倍体和六倍体物种相比, 十倍体长穗偃麦草中的 *TIR* 基因家族发生了显著扩张, 成员多

达 54 个, 尤其是 *TpTIR1* 分支拥有惊人的 31 个拷贝。这种大规模的基因复制通常被视为植物适应复杂环境压力的重要进化驱动力, 符合“红皇后假说”, 即宿主通过增加 R 基因拷贝数和变异来应对病原菌的快速协同进化^[22]。然而, 如果假定 *TIR1* 可能作为被赤霉菌利用的感病因子, 这一显著的基因扩增在赤霉菌互作中的实际生物学意义显得尤为复杂。目前尚不清楚 *TpTIR1* 拷贝数的激增是赋予了植株针对不同病原菌小种的广谱抗性, 还是因提供了过量的致病靶点而增加了潜在的感病风险。这表明该基因家族在多倍化进程中的功能演化具有高度复杂性, *TpTIR1* 拷贝扩增与赤霉病抗性之间的具体关系有待通过遗传功能分析加以阐明。

参考文献:

- [1] JONES J D G, VANCE R E, DANGL J L. Intracellular innate immune surveillance devices in plants and animals [J]. *Science*, 2016, 354(6316): aaf6395.
- [2] CUI H T, TSUDA K, PARKER J E. Effector-triggered immunity: From pathogen perception to robust defense [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2015, 66: 487.
- [3] ESSUMAN K, SUMMERS D W, SASAKI Y, et al. The SARMI toll/interleukin-1 receptor domain possesses intrinsic NAD(+) cleavage activity that promotes pathological axonal degeneration [J]. *Neuron*, 2017, 93(6): 1334.
- [4] HORSEFIELD S, BURDETT H, ZHANG X X, et al. NAD(+) cleavage activity by animal and plant TIR domains in cell death pathways [J]. *Science*, 2019, 365(6455): 793.
- [5] WAN L, ESSUMAN K, ANDERSON R G, et al. TIR domains of plant immune receptors are NAD(+) -cleaving enzymes that promote cell death [J]. *Science*, 2019, 365(6455): 799.
- [6] SONG W, LIU L, YU D L, et al. Substrate-induced condensation activates plant TIR domain proteins [J]. *Nature*, 2024, 627(8005): 847.
- [7] LAPIN D, JOHANN DREES O, WU Z S, et al. Molecular innovations in plant TIR-based immunity signaling [J]. *The Plant Cell*, 2022, 34(5): 1479.
- [8] MARUTA N, SORBELLO M, KOBE B. TIR-mediated immune signaling through the EDS1; PAD4; ADR1 node is conserved in monocots and dicots [J]. *Molecular Plant*, 2025, 18(2): 192.
- [9] ZHANG Q, GAO D R, TIAN L, et al. Toll/interleukin-1 receptor-only genes contribute to immune responses in maize [J]. *Plant Physiology*, 2025, 197(2): kiaf030.
- [10] WU Y, XU W Y, ZHAO G Y, et al. A canonical protein complex controls immune homeostasis and multipathogen resistance [J]. *Science*, 2024, 386(6728): 1405.
- [11] MA S W, WANG M, WU J H, et al. WheatOmics: A platform combining multiple omics data to accelerate functional

- genomics studies in wheat [J]. *Molecular Plant*, 2021, 14(12):1965.
- [12] WANG H W, SUN S L, GE W Y, *et al.* Horizontal gene transfer of *Fhb7* from fungus underlies *Fusarium* head blight resistance in wheat [J]. *Science*, 2020, 368(6493): ea-ba5435.
- [13] SUN S L, CHE N X, CHEN L Y, *et al.* Analysis wheat wild relatives *Thinopyrum intermedium* and *Roegneria kamoji* genomes reveal different polyploid evolution paths [J]. *Nature Communications*, 2025, 16:7693.
- [14] NANDETY R S, CAPLAN J L, CAVANAUGH K, *et al.* The role of TIR-NBS and TIR-X proteins in plant basal defense responses [J]. *Plant Physiology*, 2013, 162(3):1459.
- [15] KATOH K, ROZEWICKI J, YAMADA K D. MAFFT online service: Multiple sequence alignment, interactive sequence choice and visualization [J]. *Briefings in Bioinformatics*, 2019, 20(4):1160.
- [16] PRICE M N, DEHAL P S, ARKIN A P. FastTree: Computing large minimum evolution trees with profiles instead of a distance matrix [J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2009, 26(7):1641.
- [17] PATRO R, DUGGAL G, LOVE M I, *et al.* Salmon provides fast and bias-aware quantification of transcript expression [J]. *Nature Methods*, 2017, 14(4):417.
- [18] GU Z G, EILS R, SCHLESNER M. Complex heatmaps reveal patterns and correlations in multidimensional genomic data [J]. *Bioinformatics*, 2016, 32(18):2847.
- [19] LI G Q, ZHOU J Y, JIA H Y, *et al.* Mutation of a histidine-rich calcium-binding-protein gene in wheat confers resistance to *Fusarium head* blight [J]. *Nature Genetics*, 2019, 51(7):1106.
- [20] MENGISTE T, LIAO C J. Contrasting mechanisms of defense against biotrophic and necrotrophic pathogens, 20 years later: What has changed [J]. *Annual Review of Phytopathology*, 2025, 63(1):279.
- [21] BAYLESS A M, SONG L J, SORBELLO M, *et al.* The *Ara-bidopsis* TIRome informs the design of artificial TIR(toll/interleukin-1 receptor) domain proteins [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2025, 122(37):e2505893122.
- [22] MICHELMORE R W, MEYERS B C. Clusters of resistance genes in plants evolve by divergent selection and a birth-and-death process [J]. *Genome Research*, 1998, 8(11):1113.