

网络出版时间: 2026-06-30

网络出版地址: <https://link.cnki.net/urlid/61.1359.S.20260630.1141.004>

小麦 *TaTPK* 基因的抗条锈病功能分析

王宇凡^{1,2}, 夏英杰², 时佳¹, 陈咸宁¹, 黄林², 张跃强¹, 伍碧华²

(1. 新疆维吾尔自治区农业科学院作物研究所, 新疆乌鲁木齐, 830091; 2. 四川农业大学小麦研究所, 四川成都, 611130)

摘要: 为解析编码 Pti1-like 酪氨酸蛋白激酶的基因 *TaTPK* 对条形柄锈菌 (*Puccinia striiformis* West f. sp. *tritici*) 的抗性机制, 以小麦抗病品种蜀麦 126 和感病品种台长 29 为材料, 通过 qRT-PCR、亚细胞定位、病毒诱导的基因沉默和组织化学观察等技术, 对 *TaTPK* 的功能进行了分析。结果表明, 在条锈菌 CYR34 侵染后, 抗病品种蜀麦 126 中 *TaTPK* 的表达量显著高于对照及感病品种台长 29。*TaTPK* 编码 1 个膜蛋白。利用基因沉默技术沉默 *TaTPK* 后, 蜀麦 126 对条锈菌小种 CYR34 的抗性减弱, 表现为孢子堆增多, 菌丝生长加快, 且侵染点附近 H_2O_2 积累减少, 孢子覆盖叶面积百分比增加。综上, *TaTPK* 通过调控活性氧积累参与小麦对条锈病的抗性反应, 是小麦抗病育种的候选基因资源。

关键词: 小麦; 条锈病; 蛋白激酶; 病毒诱导的基因沉默

中图分类号: S512.1; S330

文献标识码: A

文章编号: 1009-1041(2026)07-0871-08

Functional Analysis of *TaTPK* in Wheat Resistance to Stripe Rust

WANG Yufan^{1,2}, XIA Yingjie², SHI Jia¹, CHEN Xianning¹,
HUANG Lin², ZHANG Yueqiang¹, WU Bihua²

(1. Crop Research Institute, Xinjiang Academy of Agricultural Sciences, Urumqi, Xinjiang 830091, China;

2. Triticeae Research Institute, Sichuan Agricultural University, Chengdu, Sichuan 611130, China)

Abstract: To elucidate the molecular mechanism of the wheat gene *TaTPK*, which encodes a Pti1-like tyrosine protein kinase, in resistance to stripe rust (*Puccinia striiformis* West f. sp. *tritici*), this study used a disease-resistant wheat variety Shumai 126 and a susceptible variety Taichang 29. The function of *TaTPK* was analyzed using techniques such as qRT-PCR, subcellular localization, virus-induced gene silencing, and histochemical observation. The results showed that after CYR34 infection, the expression level of *TaTPK* in the resistant variety Shumai 126 was significantly higher than in the susceptible variety Taichang 29. *TaTPK* encodes a membrane protein, and silencing *TaTPK* through gene silencing technology weakened the resistance of Shumai 126 to the stripe rust race CYR34, manifested by an increased number of spore pustules, accelerated hyphal growth, decreased H_2O_2 accumulation near infection sites, and a higher percentage of leaf area covered by spores. In summary, *TaTPK* participates in the wheat resistance response to stripe rust by regulating reactive oxygen accumulation. This study provides a candidate gene resource for durable wheat disease resistance breeding.

Keywords: Wheat; Stripe rust; Protein kinase; VIGS

收稿日期: 2025-08-02

修回日期: 2025-09-12

基金项目: 新疆维吾尔自治区农业科学院稳定支持项目 (xjnywdzc-2024001-01)

第一作者 E-mail: wangyufan09@qq.com (王宇凡)

通讯作者 E-mail: wubihua2005@126.com (伍碧华); zhangyqyh@163.com (张跃强)

小麦是中国乃至全球主要粮食作物,为人类提供近20%的能量和蛋白质^[1],小麦的高产稳产是中国粮食安全的核心支柱。小麦生产中面临多重生物和非生物胁迫的挑战,其中,由条形柄锈菌(*Puccinia striiformis* West f. sp. *tritici*, *Pst*)引起的小麦条锈病对小麦构成了严重威胁,全球几乎88%的小麦生产受条锈病影响^[2]。

为应对条锈病对小麦产量的威胁,对小麦抗条锈病基因挖掘和克隆的研究分布于全球各地。目前,小麦中共有87个正式命名的抗条锈病基因(*Yr1*~*Yr87*)^[3],但仅有少数基因被克隆。其中,*Yr15*编码一种串联激酶TPK,是小麦中的独特抗性基因结构^[4]; *Yr36*编码non-RD激酶和START脂质结合结构域^[5]。因此,蛋白激酶可能是小麦条锈病抗性基因的重要研究目标。

蛋白激酶在植物应对病原菌侵袭、传导免疫信号的过程中扮演着关键角色^[6]。根据磷酸化底物氨基酸位点的特异性,蛋白激酶可以分为酪氨酸蛋白激酶/丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶、组氨酸/赖氨酸/精氨酸蛋白激酶、半胱氨酸蛋白激酶、天冬酰胺基/谷氨酰胺基蛋白激酶五大类^[7]。其中酪氨酸蛋白激酶在植物中具有不同的生物胁迫抗性功能,例如,在小麦中具有赤霉病抗性^[8],在油菜中能增强其对菌核病的抗性^[9]。本课题组前期从持久抗病品种蜀麦126中发现一个涉及植物-病原菌互作通路的Pti1-like酪氨酸蛋白激酶(Pti1-like tyrosine-protein kinases, TaTPK)^[10]。本研究拟利用RT-qPCR分析小麦在条锈菌侵染后TaTPK编码基因的表达特征,并利用VIGS技术分析其在抗条锈菌反应中的功能,为深入解析该蛋白对小麦抗条锈病的机制提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料

植物材料及培养条件:抗病小麦品种蜀麦126和感病品种台长29、Avocet S播于装有营养土和蛭石(体积比3:1)、直径7 cm的花盆中,放置于16 h光照(18℃)/8 h黑暗(16℃)的培养箱内培养。本氏烟草播于装有营养土和蛭石(体积比1:1)的7 cm直径的花盆中,置于12 h光照/12 h黑暗、25℃的恒温人工气候箱内培养。

供试病毒和菌种:大麦条纹花叶病毒(barley stripe mosaic virus, BSMV)重组病毒载体 α 、 β 、 γ 、 γ -PDS。条锈菌小种为条中34号(CYR34)。

农杆菌GV3101感受态,大肠杆菌DH5 α 感受态,连接载体pMD19-T,蛋白融合表达载体pCAM-BIA-2300-GFP。

1.2 试验方法

1.2.1 TaTPK蛋白序列特征分析

用中国春参考基因组中获得TaTPK蛋白序列(TraesCS5B02G532900),用Compute Pi/Mw(https://web.expasy.org/compute_pi/)预测TaTPK的等电点和分子量,用SMART(<http://smart.embl-heidelberg.de/smart/>)预测TaTPK蛋白结构域,用TMHMM(<http://www.cbs.dtu.dk/services/TMHMM>)预测TaTPK蛋白跨膜结构域,用NetPhos(<https://services.healthtech.dtu.dk/service.php/NetPhos>)预测TaTPK的磷酸化位点,用SignalP(<https://services.healthtech.dtu.dk/service.php/SignalP>)预测TaTPK蛋白信号肽。

1.2.2 条锈菌接种

待麦苗培养至一叶一芯期时,将条锈菌CYR34新鲜孢子与异构十六烷按照1:1 000混匀后用气动喷雾枪进行接种,对照组用等量异构十六烷接种^[11]。

1.2.3 表达模式分析

取接菌组和对照组接种处理后第1天、第3天和第7天的叶片,利用宝生物RNA提取试剂盒按照操作说明的步骤提取RNA,并反转录合成cDNA。利用NCBI(<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/tools/primer-blast/index.cgi>)设计TaTPK特异性引物(TaTPK-DL-F: TGCTGACCAACCTCAGCCAG; TaTPK-DL-R: TCGTCCATATGAACCTTCACCAAT)。利用2 $\times$ SYBR[®] Premix ExTaq[™] II在Bio-Rad CFX-96实时荧光定量PCR仪中进行qRT-PCR反应,以TaGAPDH为内参^[12],用 $2^{-\Delta\Delta C_T}$ 法分析相对表达量^[13]。

1.2.4 亚细胞定位

将TaTPK不含终止密码子的CDS(TaTPK-YXBDW-F: GGACAGGGTACCCGGGGATCCATGAGGCATTGGCTTTGTGTGCA; TaTPK-YXBDW-R: AGTGTGCGACTCTAGAGGATCCAGCCCCGGGTGCC)连接至载体pCAMBIA-GFP-2300并转入农杆菌GV3101中,侵染4~6周的烟草叶片,于黑暗下放置24 h,于25℃培养48~72 h,用莱卡超高分辨激光共聚焦显微镜观察烟草叶片细胞。

1.2.5 BSMV-VIGS介导的基因沉默

扩增TaTPK特有的200 bp片段(TaTPK-V-

F:TTTTTTTAGCTAGCTGATTAATTAATC GGGG CAGCAAAGTTTAG;TaTPK-V-R:5'-CCGTT-GCTAGCTGAGCGGCCGCGGGCCTGAAC TC TGCTTCATACT ,图 1),将其重组至 BSMV:γ 中,得到 BSMV:γ-*TaTPK*。对 BSMV:α、BSMV:β、BSMV:γ-*TaTPK*、BSMV:γ-PDS 和 BSMV:γ 进行线性化。用 RiboMAX™ Large Scale RNA Production System-T7 和 Ribo m7G Cap Analog 试剂盒对线性化载体进行体外转录后,将

BSMV:γ、BSMV:γ-PDS 和 BSMV:γ-*TaTPK* 按照 α:β:γ=1:1:1 混合构成重组病毒 BSMV:00 (对照组)、BSMV:PDS(验证病毒自身是否影响小麦与条锈菌互作)和 BSMV:*TaTPK* (试验组),加入 FES buffer 对小麦第 3 叶进行病毒接种。接种约 7 d 的叶片表面初现光漂白现象,接种 BSMV:PDS 10~14 d 的叶片退绿则表明病毒侵染(即基因沉默)成功。接种 BSMV:PDS 的叶片光漂白时(通常为 4 叶期),接种 CYR34。



图 1 *TaTPK* 瞬时沉默片段示意图

Fig. 1 Schematic diagram of transient silence fragment of *TaTPK*

1.2.6 基因沉默效率分析

对基因沉默植株接种 CYR34 后第 1、第 2 和第 5 天取叶片 0.1 g 用于检测目标基因的沉默效率。对采集的样品提取总 RNA 并反转录合成 cDNA(方法同 1.2.3),避开靶标片段设计引物(TaTPK-E-F:CAAAGGGAGTTGCTAAGCTG;TaTPK-E-R:GTTG-TAGCAG-AGGAGAGAGC),利用 qRT-PCR 检测沉默效率。

1.2.7 样品测定组织化学观察

基因沉默植株接种 CYR34 后第 2 和第 5 天取叶片用 WGA-FITC 进行染色,用 Olympus BX-63 荧光显微镜观察菌丝发育情况,用目镜微尺测量菌丝的线性长度(由气孔下囊到最长菌丝顶端之间的直线距离),随机选择 30 个点进行测量。同时,用 3,3'-diaminobenzidine 显色法对细胞内 H₂O₂ 进行观察。第 15 天选择 3 片叶片用 ImageJ (<https://imagej.net/ij/>)计算孢子覆盖叶片的面积百分比^[14]。

1.3 数据统计

数据使用 Excel 2021 进行整理,采用 ANOVA 进行单因素方差分析,运用 Duncan's 新复极差法多重比较。图表绘制使用 Origin 2022 完成。

2 结果与分析

2.1 *TaTPK* 特征分析

TaTPK 基因全长 5 666 bp,包含 6 个内含子,7 个外显子(图 2A),CDS 序列长度为 1 098 bp,编码 365 个氨基酸基。Compute Pi/Mw 分析结果显示,TaTPK 蛋白理论等电点为 6.2,分子量为 40.46 KDa。SMART 分析显示,TaTPK 含有 1 个酪氨酸蛋白激酶催化结构域(图 2B)。

TMHMM-2.0 结果显示,TaTPK 无跨膜螺旋区域(图 2C)。NetPhos-3.1 显示,该蛋白存在多个潜在磷酸化位点,涉及丝氨酸、苏氨酸、酪氨酸(图 2D)。SignalP-6.0 分析结果显示,TaTPK 蛋白质序列不存在典型信号肽(图 2E)。

2.2 *TaTPK* 在条锈菌侵染过程中的表达特征

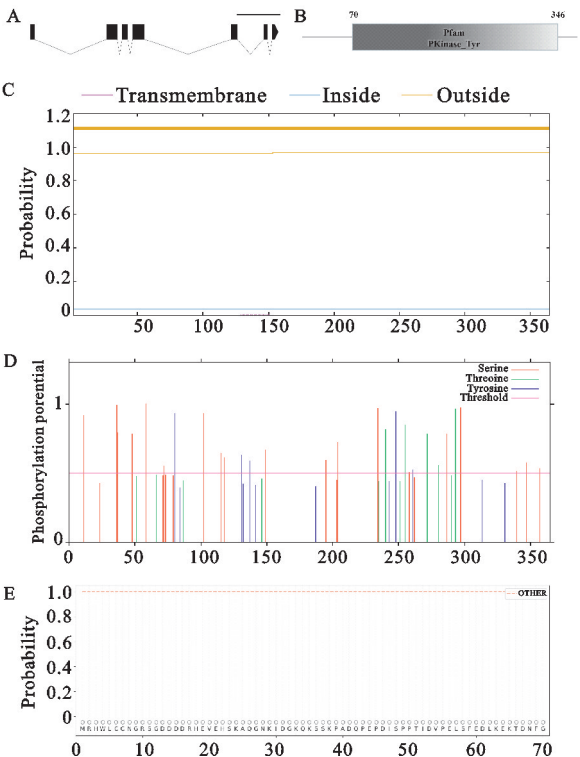
转录组数据表明,蜀麦 126 被条锈菌侵染 1、3 和 7 d 后(I),*TaTPK* 的表达量均高于对照组(M),且侵染后 1 d 的表达量最高(图 3A)。RT-qPCR 结果与转录组数据较为一致(图 3B)。此外,蜀麦 126 中的 *TaTPK*-SM126 表达量极显著高于台长 29 中的 *TaTPK*-TC29 表达水平(图 3C)。但蜀麦 126 与台长 29 的 *TaTPK* 基因 CDS 序列没有差异(图 3D)。推测该基因受上游转录因子或者表观遗传调控。

2.3 亚细胞定位

利用农杆菌介导方式将 pCAMBIA2300-*TaTPK*-GFP 融合载体在烟草中瞬时表达,对照为 pCAMBIA2300-GFP 载体,发现 pCAMBIA2300-*TaTPK*-GFP 仅在烟草细胞膜发出绿色荧光(图 4),表明 TaTPK 为膜蛋白。

2.4 瞬时沉默 *TaTPK* 对蜀麦 126 抗条锈性的效应

为进一步证明 *TaTPK* 是否参与了条锈病抗性,采用大麦条纹花叶病毒诱导基因沉默(BSMV-VIGS)系统瞬时沉默蜀麦 126 和 Avocet S 中的 *TaTPK*,12 d 后,BSMV:PDS 叶片出现明显的光漂白症状,而接种 BSMV:00 的小麦叶片出现病毒侵染导致的淡化褪绿症状,说明 VIGS 系统正常工作(图 5A)。



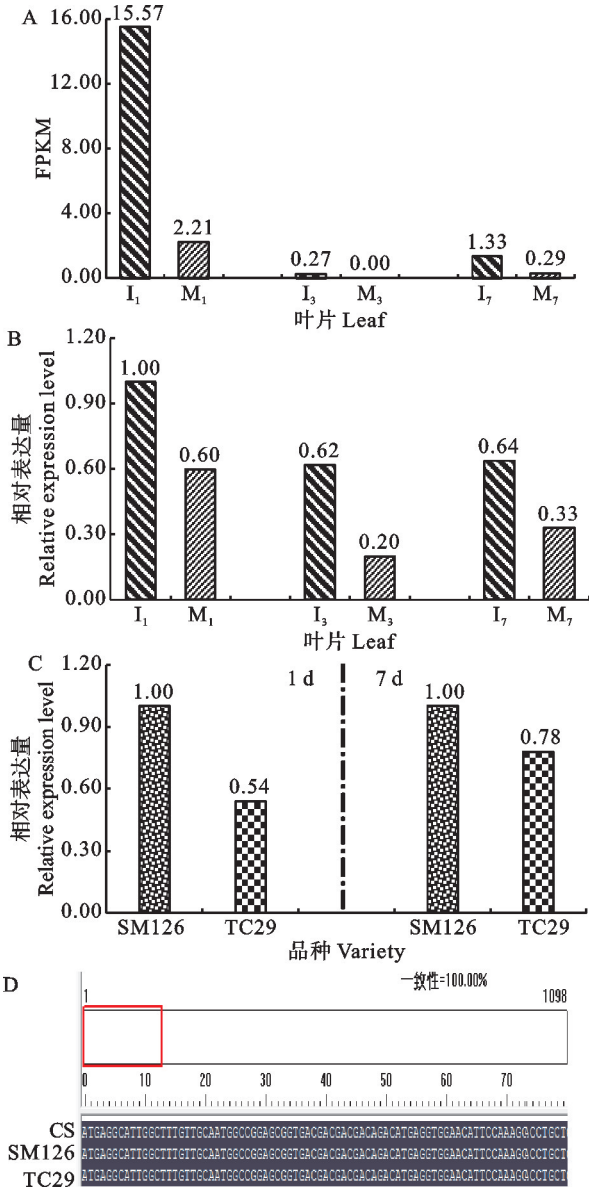
A: *TaTPK* 基因结构;粗线代表外显子,细线代表内含子;标尺为 1 000 bp。B:蛋白质结构的预测结果。C:跨膜结构分析结果。D:磷酸化位点预测结果。E:蛋白信号肽预测结果。

A: Gene structure of *TaTPK*; The bold lines represent exons, while the thin lines represent introns. The scale is 1 000 bp. B: Predicted results of protein structure. C: Analysis results of transmembrane structure. D: Predicted results of phosphorylation sites. E: Prediction results of protein signal peptides.

图 2 *TaTPK* 基因及其编码蛋白结构分析
Fig. 2 Structural analysis of the *TaTPK* gene and its encoded protein

利用 RT-PCR 检测 *TaTPK* 的沉默效率,结果显示,接种 CYR34 1、2 和 5 d 后,BSMV: *TaTPK* 在蜀麦 126 中的沉默效率分别为 45%、58% 和 37%,BSMV: *TaTPK* 在 AvS 中的沉默效率分别为 32%、40% 和 24%(图 5B)。这表明 VIGS 显著降低了 *TaTPK* 的表达量。

接种 CYR34 14 d 后,携带 BSMV: 00 的 SM126 叶片表面可见较大坏死斑和少量孢子堆,携带 BSMV: *TaTPK* 的 SM126 叶片可见坏死斑及大量孢子堆;BSMV: 00 和 BSMV: *TaTPK* 叶片无坏死反应,均大量产孢,表型差异不明显(图 5C)。此外,携带 BSMV: *TaTPK* 的 SM126 叶片表面孢子堆覆盖面积百分比极显著大于携带 BSMV: 00 的 SM126。上述结果表明,瞬时沉默 *TaTPK* 减弱了蜀麦 126 的对条锈菌的抗性。



A: 蜀麦 126 被条锈菌侵染 1 d(I₁)、3 d(I₃)、7 d(I₇)及其相应对照(M₁、M₂、M₃)材料的转录组测序结果中 *TaTPK* 的 FPKM 值。B: 蜀麦 126 条锈菌侵染(I)和对照(M)材料中 *TaTPK* 的 RT-qPCR 结果。C: 蜀麦 126(SM126)和台长 29(TC29)被条锈菌侵染后 *TaTPK* 的相对表达量。D: 蜀麦 126(SM126)、台长 29(TC29)和中国春(CS)中 *TaTPK* 的 CDS 序列比对。

A: FPKM values of *TaTPK* in the transcriptome of Shumai 126 under stripe rust infection 1 d(I₁) and mock infection(M₁、M₂、M₃) conditions. B: RT-qPCR of *TaTPK* in Shumai 126 under stripe rust infection(I) and mock infection(M) conditions. C: Relative expression levels of *TaTPK* in Shumai 126(SM126) and Taihang 29(TC29) after stripe rust infection. D: Alignment results of the CDS sequences of *TaTPK* in Shumai 126(SM126), Taihang 29(TC29), and Chinese Spring(CS).

图 3 *TaTPK* 受条锈菌诱导后的表达以及 CDS 序列比对
Fig. 3 *TaTPK* expression after inoculation by *Pst* and CDS sequence alignment

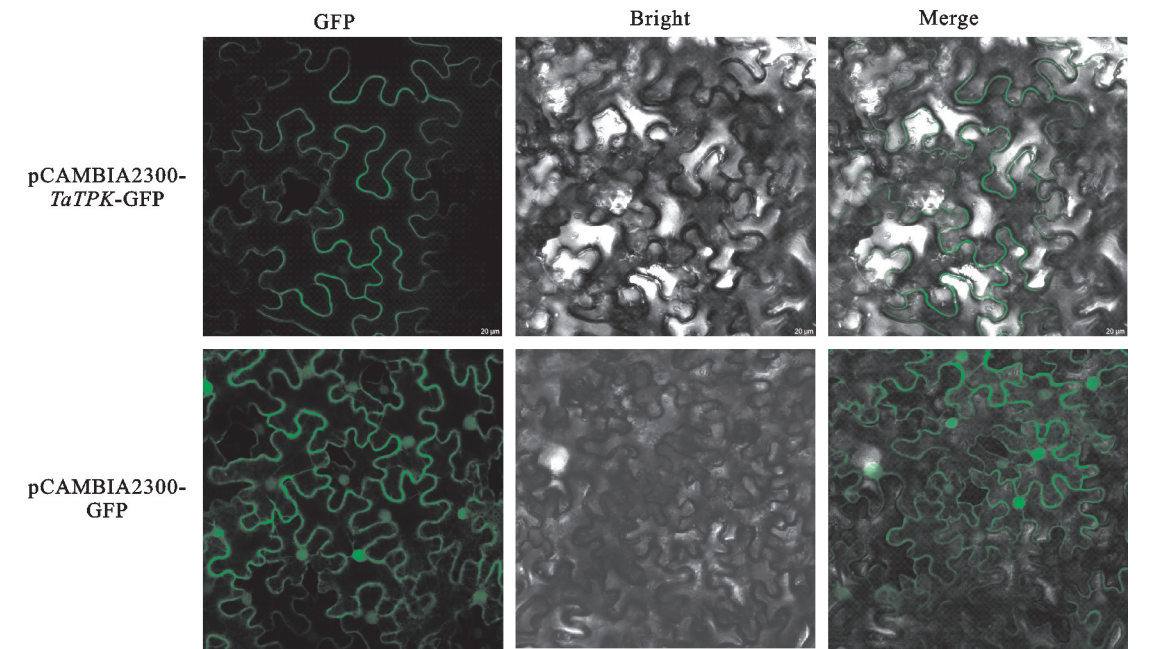
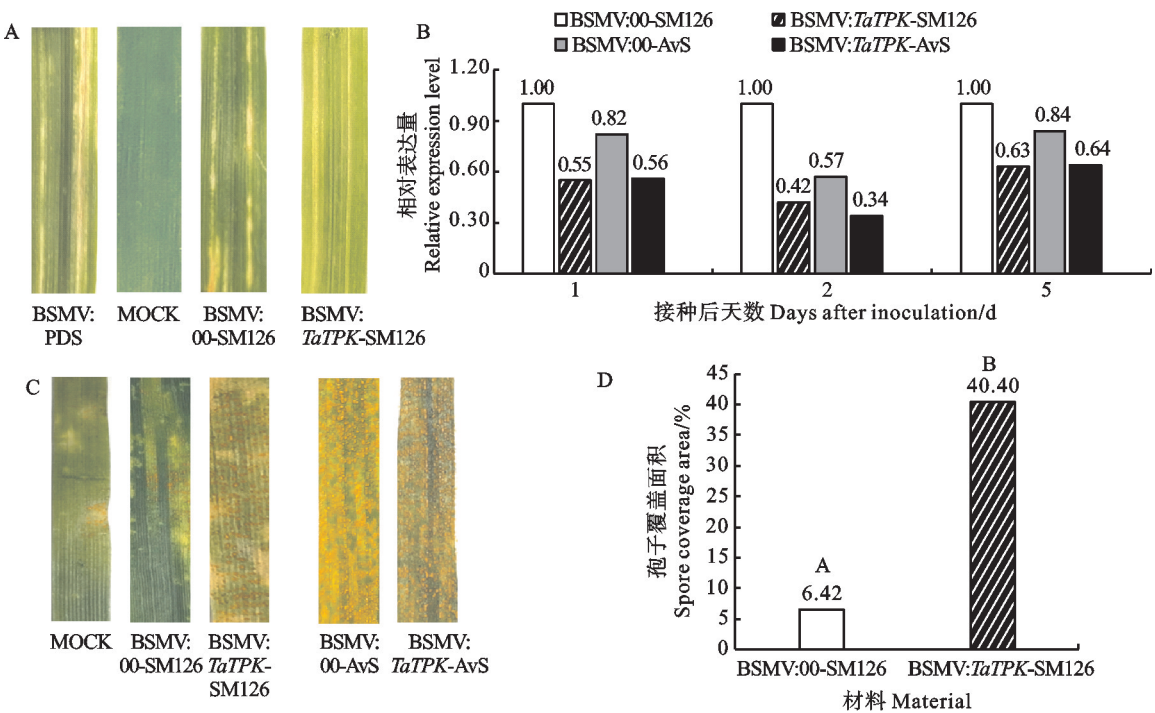


图 4 *TaTPK* 在烟草叶片的亚细胞定位

Fig. 4 Subcellular localization of *TaTPK* in tobacco leaves



A: 接毒后 12 d 的症状。B: 沉默效率检测。C: 接种 CYR34 14 d 的表型。D: 接种 CYR34 14 d 时孢子堆覆盖的叶面积平均百分比; 图柱上不同大写字母表示在 0.01 水平差异显著, 图 6 同。

A: Symptoms at 12 days after vaccination. B: Detection of silencing efficiency. C: Phenotype at 14 d after inoculation with CYR34. D: Mean percentage leaf area covered in uredinia at 14 d after inoculation with CYR34; Different capital letters above columns indicate significant difference at 0.01 level, the same in Fig. 6.

图 5 瞬时沉默 *TaTPK* 后的表型和沉默效率

Fig. 5 Phenotype and of silencing efficiency after transient silencing of *TaTPK*

2.5 瞬时沉默 *TaTPK* 对条锈菌生长发育的影响

接种 CYR34 2 d 后, BSMV:00-SM126 的菌丝生

长受到显著抑制, 其平均菌丝长度为 21.88 μm , 极显著短于 BSMV: *TaTPK* -SM126、BSMV:00-AvS 和

BSMV: *TaTPK*-AvS。BSMV: 00-AvS 与 BSMV: *TaTPK*-AvS 叶片的菌丝长度无显著差异。接种 CYR34 5 d 后的菌丝长度较接种 2 d 均显著增加 (图 6, 图 7), 但 BSMV: 00-SM126 的菌丝发育更缓慢, 菌丝分支数也少于 BSMV: *TaTPK*-SM126、BSMV: 00-AvS 和 BSMV: *TaTPK*-AvS。此外, BSMV: *TaTPK*-SM126 叶片的菌丝长度与感病对照 BSMV: 00-AvS 和 BSMV: *TaTPK*-AvS 叶片的菌丝长度差异不显著, 说明蜀麦 126 中沉默 *TaTPK* 促进了条锈菌发育, 在蜀麦 126 的抗条锈病防御反应中发挥了作用。

2.6 瞬时沉默 *TaTPK* 对小麦叶片活性氧积累的效应

组织化学定位结果 (图 8) 显示, 接种 CYR34 2 d 的 BSMV: 00-SM126、BSMV: *TaTPK*-SM126、BSMV: 00-AvS 和 BSMV: *TaTPK*-AvS 中均未见 H_2O_2 的积累; 接种 5 d 的 BSMV: *TaTPK*-SM126、BSMV: 00-AvS 和 BSMV: *TaTPK*-AvS 中未观察到 H_2O_2 积累, 但 BSMV: 00-SM126 叶片条锈菌侵染点附近观察到大量 H_2O_2 积累。说明沉默 *TaTPK* 降低了叶片活性氧积累, 推测 *TaTPK* 通过调控 H_2O_2 产生条锈菌抗性。

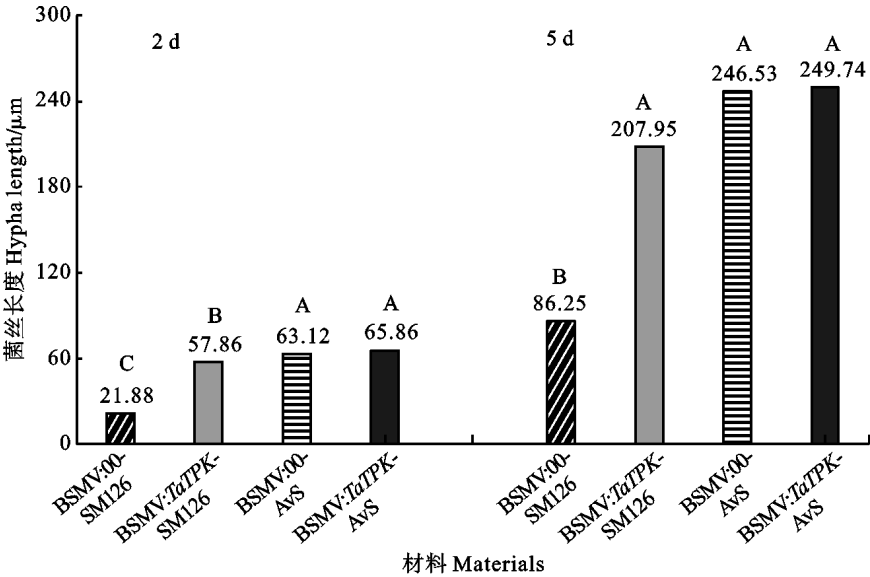


图 6 沉默 *TaTPK* 后 CYR34 的菌丝长度

Fig. 6 Hypha length of CYR34 after transient silencing of *TaTPK*

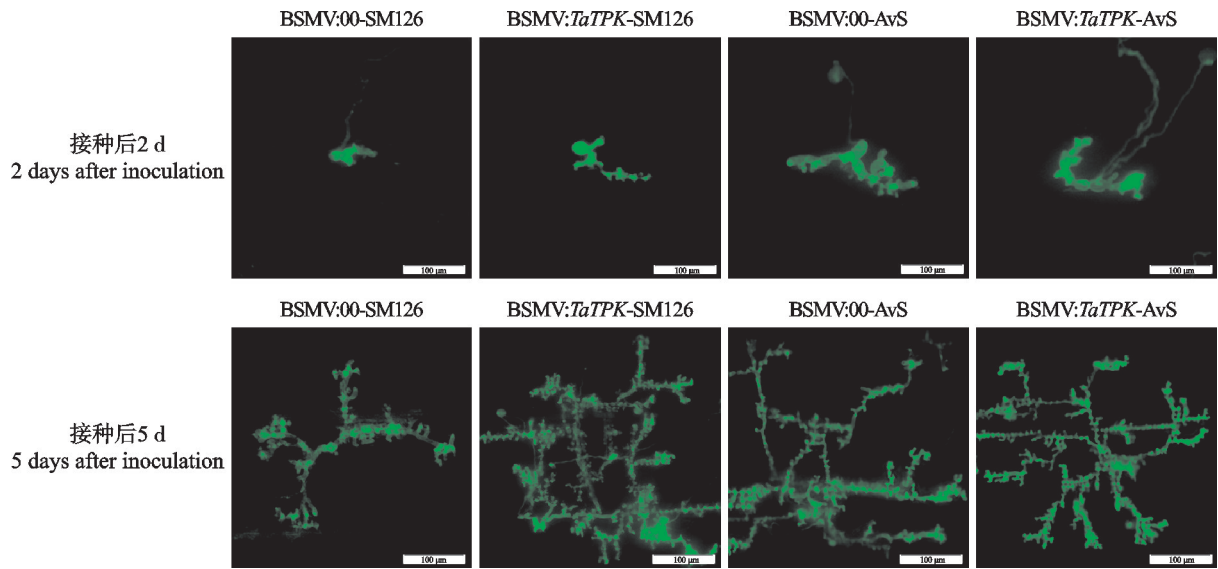


图 7 瞬时沉默 *TaTPK* 后 CYR34 发育的组织学观察

Fig. 7 Histological observation of CYR34 development after transient silencing of *TaTPK*

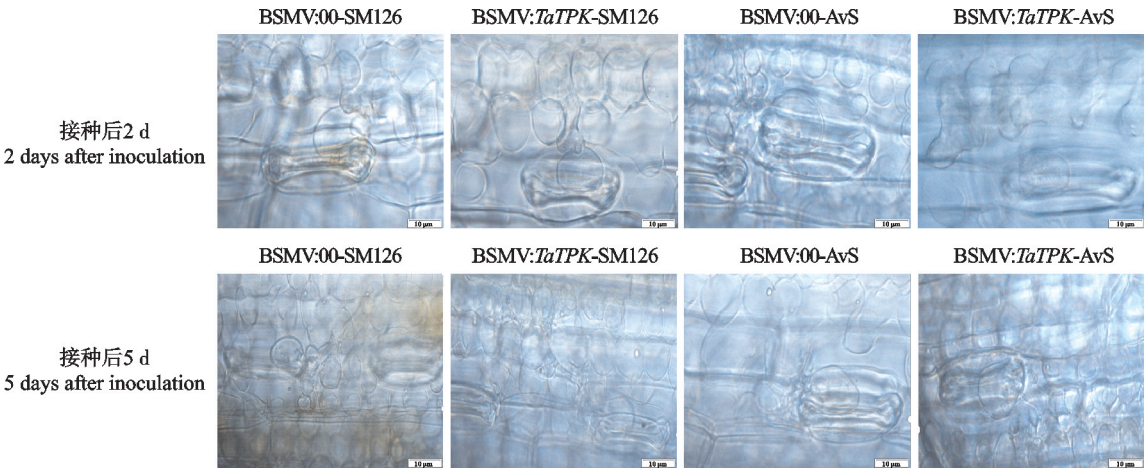


图 8 瞬时沉默 *TaTPK* 后 H_2O_2 积累量
Fig. 8 H_2O_2 accumulation after transient silencing of *TaTPK*

3 讨论

单一抗条锈病基因的抗性效应难以持久,聚合多个抗病基因是培育持久多抗小麦品种的重要措施,而挖掘各类种质资源的条锈病抗性基因则是该措施的基础^[15]。小麦中有大量暂命名的条锈病抗性基因和位点有待挖掘利用^[16-17]。本研究发现,与感病材料台长 29 和 Avocet S 相比,抗病品种蜀麦 126 中的 *TaTPK* 基因赋予了其对 CYR34 小种的抗病能力。此结果为蛋白激酶在条锈菌抗性机制中的研究提供了新视角。但 *TaTPK* 基因是否具有小麦持久抗病的潜力还有待进一步验证。

含有 NLR 结构域的抗病基因对植物病原菌抗性具有突出的作用^[18],如含有 NLR 结构域的 *Yr5*、*Yr7*、*Yr27*、*Yr28*、*Yr84* 和 *YrU1* 等基因均与植物抗病性密切相关^[19-22]。而许多研究发现,蛋白激酶也具有条锈病抗性,如 *Yr15*、*Yr36* 等基因的表达产物^[4-5]。*Yr15* 编码的小麦串联激酶作用于细胞质和细胞核^[4];*Yr36* 编码的小麦激酶 START1 作用于叶绿体,可以促进活性氧积累^[23]。丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶 *TaPiPK1* 位于细胞质和细胞膜^[6],而 *TaRLK3D.2* 位于细胞膜^[24]。本研究发现,*TaTPK* 作用于细胞膜,且促进活性氧积累,可能是因为 *TaTPK* 编码的 Pti1-like 酪氨酸激酶的底物与上述几个蛋白激酶不同。

蛋白激酶的表达受调控因子影响^[25]。例如,拟南芥丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶基因 *AtSTK* 可以提高植株耐盐性,但其表达受 WRKY 类转录因子调控^[26]。本研究发现,*TaTPK* 在抗病品种蜀麦 126 中被沉默后出现菌丝生长加快等对条锈菌的抗性减

弱的现象,但其在感病材料 Avocet S 中被沉默后条锈菌表型没有显著变化,且基因的 CDS 在这两个材料之间没有差异。而小偃 6 号的 *TaWRKY45* 基因被沉默后也出现菌丝生长加快等性状^[27]。鉴于条锈菌侵染下 *TaTPK* 基因的表达在抗/感材料间呈现差异,推测其抗性功能实现可能需要依赖其他抗性基因参与。

参考文献:

[1]BOHRA A,CHOUDHARY M,BENNETT D,*et al.* Drought-tolerant wheat for enhancing global food security [J]. *Functional & Integrative Genomics*, 2024,24(6):212.

[2]SALEEM S,AMIN W,BHATTI F,*et al.* Nucleic acid-based strategies to mitigate stripe rust disease of wheat for achieving global food security—A review [J]. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2025,319:145353.

[3]SHARMA D,AVNI R,GUTIERREZ-GONZALEZ J,*et al.* A single NLR gene confers resistance to leaf and stripe rust in wheat [J]. *Nature Communications*, 2024,15:9925.

[4]KLYMIUK V,YANIV E,HUANG L,*et al.* Cloning of the wheat *Yr15* resistance gene sheds light on the plant tandem kinase-pseudokinase family [J]. *Nature Communications*, 2018,9:3735.

[5]FU D L,UAUY C,DISTELFELD A,*et al.* A kinase-START gene confers temperature-dependent resistance to wheat stripe rust [J]. *Science*, 2009,323(5919):1357.

[6]冯玲杰,张玲玉,王晓东,等. 蛋白激酶 *TaPiPK1* 在小麦抗条锈病反应中的功能分析[J]. 植物保护, 2023,49(3):32.

FENG L J,ZHANG L Y,WANG X D,*et al.* Functional analysis of protein kinase *TaPiPK1* in wheat resistance response to stripe rust [J]. *Plant Protection*, 2023,49(3):32.

[7]朱婷婷,王彦霞,裴丽丽,等. 植物蛋白激酶与作物非生物胁迫抗性的研究[J]. 植物遗传资源学报, 2017,18(4):763.

ZHU T T,WANG Y X,PEI L L,*et al.* Research progress of

- plant protein kinase and abiotic stress resistance [J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2017, 18(4): 763.
- [8] HU W J, GAO D R, WU H Y, *et al.* Genome-wide association mapping revealed syntenic loci *QFhb-4AL* and *QFhb-5DL* for Fusarium head blight resistance in common wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *BMC Plant Biology*, 2020, 20(1): 29.
- [9] JIANG S F, ZHENG W W, LI Z W, *et al.* Enhanced resistance to *Sclerotinia sclerotiorum* in *Brassica rapa* by activating host immunity through exogenous *Verticillium dahliae* Aspf2-like protein (vda) treatment [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(22): 13958.
- [10] WANG Y F, HUANG L, LUO W, *et al.* Transcriptome analysis provides insights into the mechanisms underlying wheat cultivar Shumai 126 responding to stripe rust [J]. *Gene*, 2021, 768: 145290.
- [11] HE Y, FENG L H, JIANG Y, *et al.* Distribution and nucleotide diversity of *Yr15* in wild emmer populations and Chinese wheat germplasm [J]. *Pathogens*, 2020, 9(3): 212.
- [12] DE JONGE H J M, FEHRMANN R S N, DE BONT E S J M, *et al.* Evidence based selection of housekeeping genes [J]. *PLoS One*, 2007, 2(9): e898.
- [13] LIVAK K J, SCHMITTGEN T D. Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the $2^{-\Delta\Delta C_T}$ method [J]. *Methods*, 2001, 25(4): 402.
- [14] TSUSHIMA A, GAN P, SHIRASU K. Method for assessing virulence of *Colletotrichum higginsianum* on *Arabidopsis thaliana* leaves using automated lesion area detection and measurement [J]. *Bio-protocol*, 2019, 9(22): e3434.
- [15] 刘志勇, 张怀志, 白斌, 等. 中国小麦抗条锈病基因育种利用现状与策略[J]. 中国农业科学, 2024, 57(1): 43.
- LIU Z Y, ZHANG H Z, BAI B, *et al.* Current status and strategies for utilization of stripe rust resistance genes in wheat breeding program of China [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2024, 57(1): 43.
- [16] 周喜旺, 刘鸿燕, 王娜, 等. 小麦种质资源 BJ399 抗条锈病基因的分子标记定位[J]. 麦类作物学报, 2020, 40(6): 676.
- ZHOU X W, LIU H Y, WANG N, *et al.* Molecular mapping of stripe rust resistance gene in wheat germplasm BJ399 [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2020, 40(6): 676.
- [17] 高旭, 程斌, 高煜, 等. 小麦贵协3号成株期抗条锈病基因的遗传定位[J]. 麦类作物学报, 2022, 42(8): 948.
- GAO X, CENG B, GAO Y, *et al.* Genetic mapping of the stripe rust resistance gene from wheat Guixie 3 [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2022, 42(8): 948.
- [18] KOURELIS J, VAN DER HOORN R A L. Defended to the nines: 25 years of resistance gene cloning identifies nine mechanisms for R protein function [J]. *The Plant Cell*, 2018, 30(2): 285.
- [19] MARCHAL C, ZHANG J P, ZHANG P, *et al.* BED-domain-containing immune receptors confer diverse resistance spectra to yellow rust [J]. *Nature Plants*, 2018, 4(9): 662.
- [20] ATHIYANNAN N, ABROUK M, BOSHOFF W H P, *et al.* Long-read genome sequencing of bread wheat facilitates disease resistance gene cloning [J]. *Nature Genetics*, 2022, 54(3): 227.
- [21] HU Y L, LI M M, LI Y Q, *et al.* A head-to-head NLR gene pair from wild emmer confers stripe rust resistance in wheat [J]. *Nature Genetics*, 2025, 57(6): 1543.
- [22] WANG H, ZOU S H, LI Y W, *et al.* An ankyrin-repeat and WRKY-domain-containing immune receptor confers stripe rust resistance in wheat [J]. *Nature Communications*, 2020, 11: 1353.
- [23] WANG S, LI Q P, WANG J, *et al.* YR36/WKS1-mediated phosphorylation of PsbO, an extrinsic member of photosystem II, inhibits photosynthesis and confers stripe rust resistance in wheat [J]. *Molecular Plant*, 2019, 12(12): 1639.
- [24] 王从娜, 崔治军, 李翔, 等. 小麦-条锈菌互作过程中 *TaRLK3D.2* 功能初步研究[J]. 植物病理学报, 2023, 53(4): 570.
- WANG C N W, CUI Z J, LI X, *et al.* Preliminary study of the *TaRLK3D.2* function in the interaction between wheat and *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* [J]. *Acta Phytopathologica Sinica*, 2023, 53(4): 570.
- [25] 翁小建, 谈毅, 陈明苍, 等. 百合抗焦虑抑郁有效成分与作用机制研究[J]. 浙江中医药大学学报, 2023, 47(11): 1243.
- WONG X J, TAN Y, CHEN M C, *et al.* Study on the active components and mechanism of *Lilii bulbus* in anti-anxiety and anti-depression [J]. *Journal of Zhejiang Chinese Medical University*, 2023, 47(11): 1243.
- [26] 杨歌, 惠颖, 赵翠, 等. 利用酵母单杂交筛选拟南芥 *AtSTK* 基因表达调控蛋白的研究[J]. 华北农学报, 2017, 32(4): 73.
- YANG G, HUI Y, ZHAO C, *et al.* Study on the expression regulatory proteins of *Arabidopsis* gene *AtSTK* by yeast one hybrid system [J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2017, 32(4): 73.
- [27] 郭忠峰, 陶飞, 田玮, 等. 小偃6号 *TaWRKY45* 基因在高温抗条锈病中的功能研究[J]. 麦类作物学报, 2017, 37(10): 1318.
- GUO Z F, TAO F, TIAN W, *et al.* Functions of *TaWRKY45* on the high-temperature resistance to stripe rust in Xiaoyan 6 [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2017, 37(10): 1318.