



安艳波, 张良, 刘鹏慧, 马文清, 陆国权, 崔鹏. 软腐病菌胁迫下甘薯生理生化响应及转录组分析[J]. 中国农业大学学报, 2024, 29(09): 51-63.
AN Yanbo, ZHANG Liang, LIU Penghui, MA Wenqing, LU Guoquan, CUI Peng. Physiological and biochemical responses and transcriptome analysis of sweet potato under soft rot fungus stress[J]. *Journal of China Agricultural University*, 2024, 29(09): 51-63.
DOI: 10.11841/j.issn.1007-4333.2024.09.05

软腐病菌胁迫下甘薯生理生化响应及转录组分析

安艳波¹ 张 良² 刘鹏慧¹ 马文清¹ 陆国权¹ 崔 鹏^{1*}

(1. 浙江农林大学 现代农学院, 杭州 311300;

2. 金华市农业科学研究院, 浙江 金华 321000)

摘 要 为明确软腐病害生理机制, 提高甘薯贮藏期的品质, 以浙江地区甘薯主要鲜食品种“心香”为试验材料, 对其病菌侵染前后的生理生化响应和转录组学进行分析。结果表明: 1) 软腐病侵染后, 甘薯抗氧化酶和细胞壁降解酶活性显著提高, 超微结构显示甘薯细胞结构受到严重破坏。2) 甘薯软腐病侵染过程中有 12 205 个基因发生显著变化, 其中 7 505 个上调表达, 4 700 个下调表达; GO 类目中, 差异表达基因 (DEGs) 被富集到细胞器、膜等细胞部位, 代谢过程、生物活性和相应刺激反应等生物过程, 催化活性等分子功能。KEGG 注释分析可知, DEGs 显著富集在苯丙烷代谢、碳代谢、淀粉蔗糖代谢、氨基酸生物合成、柠檬酸循环和激素信号转导次生代谢产物的生物合成中。本研究为进一步甘薯抗病相关基因功能的研究和抗病机理的解析提供了理论参考。

关键词 甘薯; 软腐病; 超微结构; 转录组

中图分类号 S531

文章编号 1007-4333(2024)09-0051-13

文献标志码 A

Physiological and biochemical responses and transcriptome analysis of sweet potato under soft rot fungus stress

AN Yanbo¹, ZHANG Liang², LIU Penghui¹, MA Wenqing¹, LU Guoquan¹, CUI Peng^{1*}

(1. College of Advanced Agricultural Science, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300, China;

2. Jinhua Academy of Agricultural Sciences, Jinhua 321000, China)

Abstract In order to clarify the physiological mechanism of soft rot disease and improve the quality of sweet potato during storage, the physiological and biochemical responses and transcriptomics of “Xinxiang”, the major fresh eating variety of sweet potato in Zhejiang, were analyzed before and after disease infection. The results showed that: 1) After infection with soft rot disease, the activities of antioxidant enzymes and cell wall-degrading enzymes in sweet potato significantly increased, and the ultrastructure analysis showed severe damage to the cell structure. 2) During the process of sweet potato soft rot disease infection, 12 205 genes showed significant changes, among which, 7 505 displayed upregulated expression and 4 700 displayed downregulated expression; In the GO category, different expression genes were enriched in organelles, membranes and other cellular components, metabolic processes, biological activities, response to corresponding stimuli and catalytic activities in molecular functions. KEGG annotation analysis revealed that DEGs were significantly enriched in phenylpropane metabolism, carbon metabolism, starch and sucrose metabolism, amino acid biosynthesis, citric acid cycle, hormone signaling transduction and biosynthesis of secondary metabolites. This study provided a theoretical reference for further research on the gene function related to

收稿日期: 2024-01-12

基金项目: 国家自然科学基金项目 (32101650); 财政部和农业农村部国家现代农业产业技术体系资助项目 (CARS-10-GW21)

第一作者: 安艳波 (ORCID: 0009-0009-8823-8999), 硕士研究生, E-mail: anyanbo1005@163.com

通讯作者: 崔鹏 (ORCID: 0009-0006-7705-8579), 副教授, 主要从事薯类逆境胁迫及抗病分子机制研究, E-mail: cuipeng626@163.com

sweet potato disease resistance and the elucidation of disease resistance mechanisms.

Keywords sweet potato; soft rot; ultrastructure; transcriptome

甘薯 (*Ipomoea batatas* L.) 为旋花科 (Convolvulaceae) 植物, 又被称为地瓜、红薯和番薯等, 是一种高产、适应性强的粮食和经济作物^[1]。2018年, 中国甘薯总种植面积为 $2.38 \times 10^6 \text{ hm}^2$, 占世界种植面积的 29%, 总产量占世界的 57%, 均居世界首位^[2]。

甘薯主要以块根为利用对象, 新鲜薯块皮薄肉嫩、组织脆弱、水分含量高、呼吸代谢旺盛, 容易出现碰伤、受涝或受冻等症状, 导致贮藏中发生病害^[3]。软腐病是甘薯采后最主要的真菌性病害之一^[4], 其病原菌为匍枝根霉菌 (*Rhizopus stolonifer*)^[5]。甘薯感染病菌后, 组织软腐, 呈水浸状, 破皮后, 流出带有酸臭味的黄褐色汁液; 随着侵染时间的延长, 最终干缩成硬块^[6], 该病严重影响了甘薯的贮藏品质和应用价值。目前, 关于甘薯软腐病抗性有关的报道大多集中在种质资源鉴定^[7]、抗病指标筛选^[8]、抗性评价^[8]和防控技术^[9-10]等方面, 缺乏对其生化代谢和抗病分子机理的研究。甘薯是六倍体作物, 遗传背景复杂, 与拟南芥和水稻等模式植物相比, 其抗病理论基础研究相对滞后。挖掘抗病基因, 并对其进行筛选鉴定, 是当前提高作物抗病性的重要手段之一。

植物病原菌入侵宿主是一个复杂的动态变化过程, 引起植物免疫应答的重要基因表达和代谢途径变化是人们关注的焦点^[11-12]。转录组分析作为一种高效、快速、准确且低成本的研究手段, 在研究植物与病原菌的相互作用机制和探索重要的抗病基因等方面被广泛应用^[13-18]。然而, 对甘薯软腐病菌胁迫的生理生化响应和转录组基因筛选尚未进行系统研究。本研究拟以病菌侵染前后的薯块为材料, 测定抗氧化酶和细胞壁降解酶等指标; 并通过转录组测序, 分析响应病菌侵染后显著变化的基因, 筛选与抗病信号关联的生物代谢途径, 以期甘薯抗病相关基因功能的研究和抗病机理的解析提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试材料为甘薯品种‘心香’, 为感病品种, 是浙江省优质早熟鲜食甘薯。选取健康、大小均匀的薯块清洗干净, 自然风干后, 用 75% 的酒精杀菌消

毒, 风干备用。于 24~26 °C 培养匍枝根霉菌于 PDA 平板备用。

1.2 试验方法

1.2.1 病原菌接种及取样

每个薯块选中央部位切取 3 片, 薯片厚度约为 8 mm, 采用菌碟法^[6]在薯片中央接种直径约 6 mm 的软腐病菌, 放置在湿润的纱布上保持培养湿度; 之后置于 26 °C 培养箱中培养, 分别于 24 和 48 h 后将平板取出, 将未接种病菌的甘薯作为对照。设置 3 个生物学重复, 使用液氮速冻样品, 置于 -80 °C 冰箱中保存备用。样品委托安诺优达医学检验有限公司进行测序。

1.2.2 抗氧化酶和丙二醛含量测定

根据 Rao 等^[19]的方法测定过氧化物酶 (Peroxidase, POD) 活性, 超氧化物歧化酶 (Superoxide dismutase, SOD) 活性参考 Oberley^[20]的方法测定, 丙二醛 (Malondialdehyde, MDA) 含量采用 Hodges 等^[21]的方法测定。

1.2.3 细胞壁降解酶测定

多聚半乳糖醛酸酶 (Polygalacturonase, PG)、纤维素酶 (Cellulase, Cx) 活性采用 3, 5-二硝基水杨酸 (DNS) 比色法测定^[22], β -半乳糖苷酶 (β -galactosidase, β -Gal) 参照 Phetsirikoon 等^[23]方法并稍作修改。测定半纤维素酶 (Hemicellulase, HCL) 时, 在试管中加入玉米木聚糖溶液 1.5 mL, 酶液 0.5 mL, 在 50 °C 条件下恒温静置 30 min; 取出后立即加入 1.5 mL DNS 溶液终止反应, 煮沸 5 min; 冷却后加入蒸馏水定容至 25 mL, 混匀, 于 540 nm 处测定吸光度值。

1.2.4 扫描电镜观察

取样后, 将样品放置在 2.5% 戊二醛中于 4 °C 冰箱固定过夜, 固定后样品用 0.1 mol/L 磷酸缓冲液 (PBS, pH 7.4) 漂洗 3 次, 每次漂洗 15 min; 再用体积分数为 30%、50%、80% 和 90% 乙醇各脱水 1 次, 100% 乙醇脱水 2 次, 每次脱水 10 min; 然后用体积分数为 50%、70%、90% 和 95% 的叔丁醇各置换 1 次, 100% 叔丁醇置换 2 次, 每次置换 10 min。完成后将样品放入冻干机中干燥 2 d, 利用 TB-5 型离子溅射仪镀金膜以增加样品的导电性, 采用 3400N 扫描电子显微镜对样品进行观察、拍照和记录。

1.2.5 cDNA 文库构建和转录组测序

将置于 $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$ 保存的样品在液氮中快速研磨, 用 TIANGEN 多糖多酚植物试剂盒提取甘薯块根 RNA。采用安捷伦 2100 RNA Nano 6000 Assay Kit 来检测甘薯 RNA 完整性; 检测合格后构建 cDNA 文库, 应用 Illumina 平台进行测序, 测序程序为 PE150。

1.2.6 测序数据处理

使用 Trinity 组装出全长度的转录序列, 过滤掉原始测序数据 (Raw data), 组装拼接获得高质量的数据 (Clean data)。去除冗余后, 获取 Unigenes, 与甘薯参考基因组 ([http://public-genomes-ngs.molgen.mpg.de/Sweet Potato](http://public-genomes-ngs.molgen.mpg.de/Sweet%20Potato)) 进行比对, 用 BLAST 将其与 PFAM、eggNOG、GO、KEGG、NT、Prot、KO 和 Nr 数据库比对, 进行基因功能注释。

差异表达基因筛选: 用 FPKM 值 (每千个碱基的转录每百万映射读取的片段数)^[24] 计算基因表达

量, 以 $|\log_2\text{Ratio}|\geq 1$ 和 $Q<0.05$ 为标准, 筛选差异表达显著基因。

差异表达基因 GO 注释: Gene Ontology (简称 GO) 是一套动态更新的标准术语, 一般使用 GO 来统一描述生物体内基因和基因产物的特性, 使用超几何方法来检验寻找差异表达基因显著富集条目。

KEGG 富集分析: 以 Pathway 为单位、 $Q<0.05$ 为标准, 利用超几何方法对各 KEGG 路径进行检验, 寻找差异表达基因的显著性富集^[25]。

1.2.7 实时定量 PCR

采用实时荧光定量 PCR 验证差异表达关键基因。提取甘薯块根总 RNA, 用 PrimeScript RT 试剂盒合成第一链 cDNA (Takara)。以 $\beta\text{-Actin}$ 基因作为内参基因, 用 Premier 5.0 软件设计引物 (表 1), 引物由擎科生物有限公司合成。每个基因 3 次重复, 采用 $2^{-\Delta\Delta C_t}$ 法计算各基因的表达量。

表 1 差异表达基因 qRT-PCR 引物序列
Table 1 Primers of differentially expressed genes for qRT-PCR

基因名称 Gene name	ID	引物序列 (5'-3') Primer sequence (5'-3')
内参基因		AGCAGCATGAAGATTAAGGTTGTAGCAC TGGAAAATTAGAAGCACTTCCTGTGAAC
阳离子过氧化物酶基因	TRINITY_DN14966_c1_g1	AGGTGGTTGACGACGCTAAG TCAGCACAACCGAATCACGA
双功能酰基 CoA 和 CoA 邻位羟化酶 基因	TRINITY_DN9539_c3_g1	GTCTGTACGTGCGCAAACCTG CGCGATGTTTCGATGCTCTTG
胰蛋白酶抑制剂基因	TRINITY_DN17753_c1_g1	GGAGAAGAAGGCAACCCAGG ATCACAAACCGTTGGGCAGT
热应激转录因子基因	TRINITY_DN22322_c0_g1	TCACTTGTACGACGCGGAAT TTACTACGGCTCAACCAGCC
多聚半乳糖醛酸酶基因	TRINITY_DN10327_c0_g1	GGTCCCTGCAATTCCCAGAA CCACCCACTCACTTGCATCT
过氧化物酶体脂肪酸 β 氧化基因	TRINITY_DN24138_c1_g2	TCTTGACTGGCATTGGTGGC AGGTCAACTGAAGAATCTGGCA
细胞色素基因	TRINITY_DN21648_c0_g2	TACAACCAACGACAGAGCCC GCCCAAACATGGCGTAGTTG
花椒毒素 5-羟化酶基因	TRINITY_DN16966_c0_g1	ACGTGGGTACTAGCCGTACT CCCATCTGTCTTTGCCGACT
酰基活化酶 I 基因	TRINITY_DN18007_c0_g2	TCTCTCAGTCCGGAATCGGT GACAGCACCTGTCATTGGGA

1.3 数据处理

采用Microsoft Excel 2010进行数据统计处理,运用IBM SPSS Statistics 21.0进行方差单因素分析,利用GraphPad Prism 8.0进行作图。

2 结果与分析

2.1 甘薯对病菌胁迫的生理生化响应

2.1.1 甘薯块根接种软腐病菌的表型差异

甘薯块根被侵染24 h后,薯片中央出现明显的发病症状;48 h后,已发生严重软腐(图1)。对病菌直径进行测量发现,与对照相比,在病菌侵染48 h后,病斑直径达到3 cm以上,薯片受病菌侵染软腐症状严重。根据薯片侵染情况,本试验未进行72 h处理与测定。

2.1.2 软腐病菌对甘薯抗氧化能力的影响

POD在高等植物中广泛存在,通过催化SOD的分解以清除自由基产生的过氧化物和 H_2O_2 ^[26]。

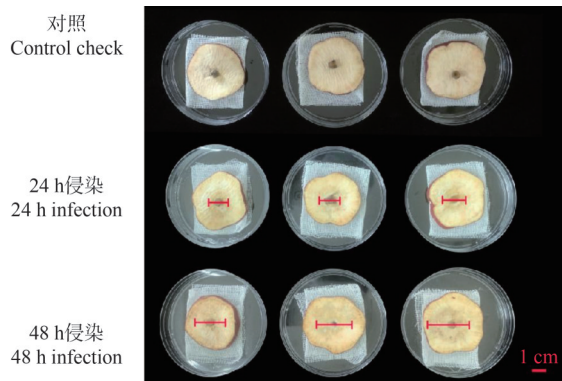
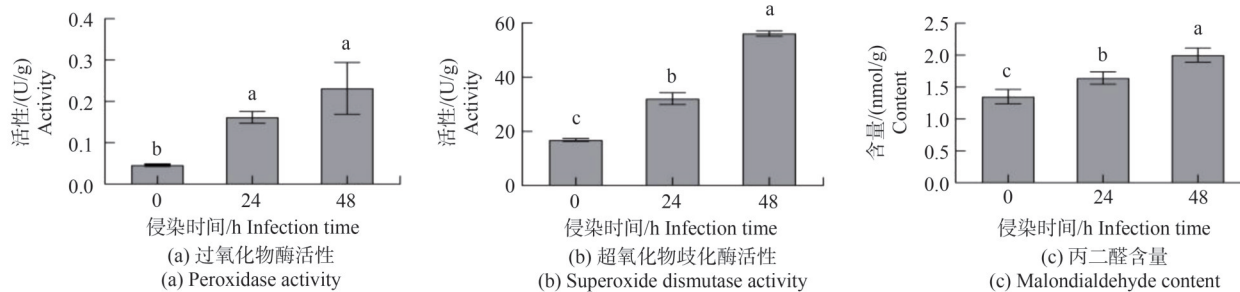


图1 甘薯块根接种软腐病菌后的表型鉴定

Fig. 1 Phenotypic identification of sweet potato root after inoculation with soft rot bacteria

如图2(a)和(b)所示,病菌胁迫处理后,抗氧化酶POD和SOD活性随侵染时间的延长而上升,并且时间越长,差异越明显。MDA含量随侵染时间的延长也逐渐升高,48 h侵染处理显著高于对照组(图2(c))。



不同小写字母表示差异显著($P < 0.05$)。下同。

Different lowercase letters represent statistically significant differences ($P < 0.05$). The same below.

图2 软腐病菌对甘薯抗氧化指标的影响

Fig. 2 Effects of soft rot on antioxidant indexes of sweet potato

2.1.3 软腐病菌对细胞壁降解酶的影响

多聚半乳糖醛酸酶、纤维素酶、半纤维素酶和 β -半乳糖苷酶活性随侵染时间的增加而升高(图3(a)~(d)),侵染后细胞壁降解酶活性的差异程度呈上升趋势。其中 β -半乳糖苷酶的变化最为显著,活性由0.21上升至 $2.93 \mu\text{g}/(\text{min} \cdot \text{g})$ 。

2.1.4 甘薯显微结构变化

薯片被病菌侵染后,其微观结构发生改变。未被侵染病菌的薯片组织排列整齐,细胞结构正常,孔洞大小均匀、分布有序,淀粉颗粒饱满;在较大的孔洞中,小孔洞呈簇状分布。随着侵染时间的延长,甘薯块根的显微结构存在显著差异(图4(a)和

(d))。侵染24 h后,甘薯表面结构发生一定程度的塌陷,淀粉颗粒形态发生变化,开始逐渐溶解,维管束分布较为杂乱(图4(b)和(e))。侵染48 h后,植物组织出现严重病变,破损的组织表面可见,淀粉粒严重溶解,并观察到分生孢子定植在薯片表皮组织中。随着侵染时间延长,薯片组织代谢发生紊乱,细胞逐渐死亡(图4(c)和(f))。

2.2 甘薯对病菌胁迫的转录组学分析

2.2.1 RNA检测分析

基于上述生理生化结果,选择病菌侵染48 h的样品作为进一步转录组学分析的最佳时间。检测结果显示,RNA完整指数 ≥ 7.9 , $OD_{260/280}$ 均 ≥ 2.0 ,

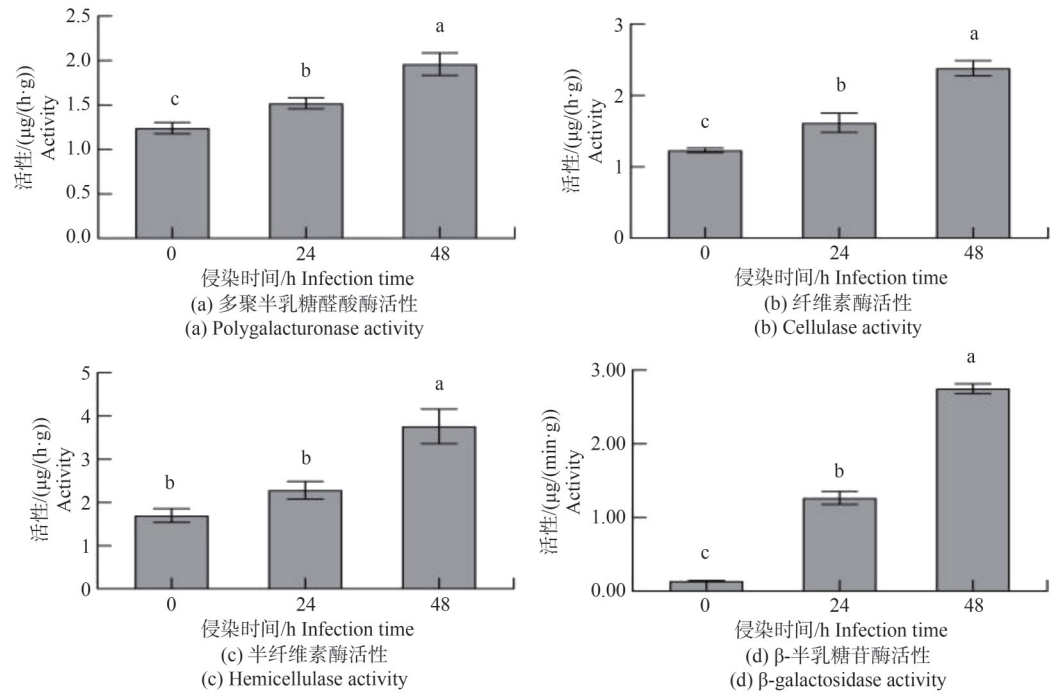
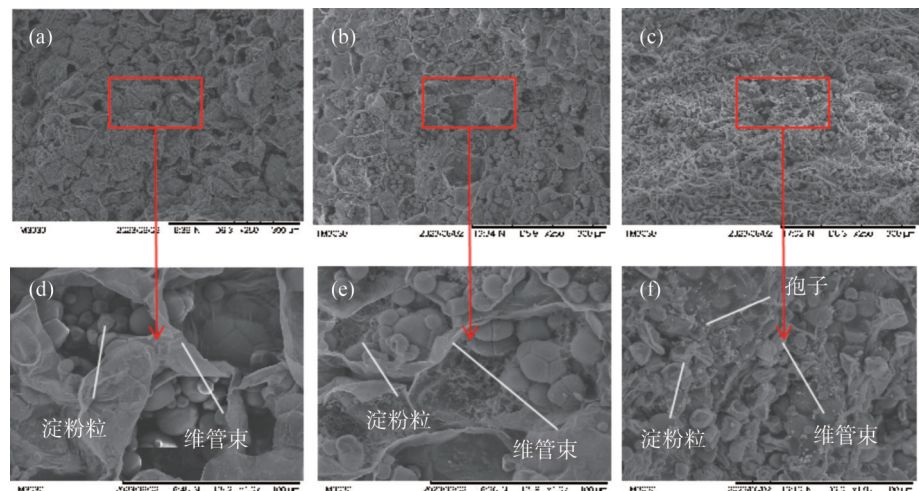


图 3 软腐病菌对甘薯细胞壁降解酶的影响

Fig. 3 Effect of soft rot on cell wall degrading enzymes of sweet potato



(a)、(b)和(c)为感染 0、24 和 48 h 的甘薯中心组织($\times 250$);(d)、(e)和(f)分别为(a)、(b)和(c)中红色框放大部位($\times 1\,000$)。

(a), (b) and (c) are the central tissues of sweet potato infected for 0, 24 and 48 h ($\times 250$), respectively; (d), (e) and (f) represent the enlarged areas of the red boxes in (a), (b) and (c) ($\times 1\,000$), respectively.

图 4 软腐病菌的甘薯显微结构变化

Fig. 4 Microstructural changes of sweet potato from soft rot

25 S/15 S ≥ 1.2 , 浓度均为 597~1 040 ng/mL, 表明提取的 RNA 质量完好, 达到了文库构建和转录组测序标准。

2.2.2 Unigene 功能注释

为了更直观的了解注释结果, 对注释到 Uniprot、NR 和 NT 的基因进行统计, 获得了 70 788 条带有注

解基因数据。其中 RNAMEER 数据库的注释信息最少, 仅有 8 条; NT 数据库注释信息最多, 高达 66 889 条, 占总数的 94. 492% (表 2)。

2.2.3 差异表达基因的筛选

转录组分析结果显示, 与对照相比, 病菌感染后的甘薯块根中共有 12 205 个差异表达基因, 其中

表2 Unigene功能注释汇总表
Table 2 Summary of unigene functional annotations

功能注释数据库 Functional annotation database	注释到物种的基因数/个 The number of genes annotated to the species	注释到物种的基因数目的比例/% The proportion of the number of genes annotated to the species
PFAM	19 605	27.695
eggNOG	23 489	33.182
BLASTP	21 190	29.934
RNAMMER	8	0.011
GO	30 028	42.420
BLASTX	30 217	42.687
Map	7 302	10.315
NT	66 889	94.492
Prot	27 603	38.994
KO	11 434	16.152
NR	43 180	60.999
SignalP	1 693	2.392
TmHMM	5 389	7.613
Total-anno	70 788	100.000
Total-unigene	70 788	100.000

7 505个基因上调表达,4 700个基因下调表达;差异表达基因主要以上调表达为主,上调基因数量比下调基因多59.6%。

2.2.4 差异表达基因分析

差异表达基因多数有特定的功能,能够编码蛋白质或酶,根据差异倍数上调或下调高于5倍以上选取主要DEGs。如上调表达基因 *TRINITY_DN14966_c1_g1* 编码阳离子过氧化物酶, *TRINITY_DN9539_c3_g1* 编码双功能酰基 CoA 和 CoA 邻位羟化酶, *TRINITY_DN24138_c1_g2* 编码过氧化物酶体脂肪酸 β -氧化多功能类蛋白;下调表达基因 *TRINITY_DN21648_c0_g2* 编码细胞色素, *TRINITY_DN22000_c1_g1* 编码类枯草杆菌蛋白酶, *TRINITY_DN22322_c0_g1* 编码热应激转录因子(表3)。这些蛋白质和酶在抵御病菌侵染方面发挥重要作用。

2.2.5 差异表达基因 GO 功能富集分析

GO 功能富集可分为3个大类,53个功能组(图5)。在细胞组分、生物过程和分子功能这3大类中,富集到最多的功能组是细胞组分部分(6 166个)和分子结合功能(5 296个),生物细胞过程(5 243个)和代谢过程(4 710个),分子催化活性(4 523个)和细胞器(3 422个)。在前16个GO terms中,细胞组分和

生物过程各占38%,分子功能占24%。6 166个DEGs被富集到细胞器和膜等部位,5 243个DEGs被富集到细胞过程、代谢过程、生物活性和相应刺激反应等生物过程,5 296个DEGs被富集到结合、催化和转运体活性等分子功能。

2.2.6 差异表达基因 KEGG 代谢通路显著性富集分析

通过KEGG对甘薯各通路进行注释分析(图6)可知,DEGs主要分布在23条代谢通路中,977个DEGs显著富集在苯丙烷代谢、碳代谢、苯丙氨酸、酪氨酸色氨酸生物合成、柠檬酸循环(TCA循环)、淀粉蔗糖代谢和激素信号转导次生代谢产物的生物合成中(表4)。

2.2.7 差异表达基因的 qRT-PCR 验证

为验证转录组数据的可靠性,随机选取9个DEGs,其中包括5个上调表达基因 *TRINITY_DN18007_c0_g2*、*TRINITY_DN14966_c1_g1*、*TRINITY_DN9539_c3_g1*、*TRINITY_DN17753_c1_g1* 和 *TRINITY_DN24138_c1_g1*,4个下调表达基因 *TRINITY_DN10327_c0_g1*、*TRINITY_DN21648_c0_g2*、*TRINITY_DN16966_c0_g1* 和 *TRINITY_DN22322_c0_g1*,以 β -Actin为内参,进行qRT-PCR验证。结果显示,选定基因在病菌胁迫下的表达趋势与

表 3 甘薯响应匍枝根霉菌的主要差异表达基因
Table 3 Major differentially expressed genes in sweetpotato in response to phytophthora creepingis

基因编号 Gene ID	差异表达 Differential expression	差异倍数 Fold change	功能注释 Functional annotation
TRINITY_DN14966_c1_g1	Up	17.01 016 280	编码阳离子过氧化物酶
TRINITY_DN15806_c0_g1	Up	14.19 680 349	编码线粒体糖精脱氢酶样氧化还原酶
TRINITY_DN9539_c3_g1	Up	13.15 660 034	编码双功能酰基 CoA 和 CoA 邻位羟化酶
TRINITY_DN19358_c2_g2	Up	12.92 506 773	编码托品酮还原酶
TRINITY_DN15589_c1_g2	Up	12.26 298 715	编码水杨酸甲酯羧甲基转移酶
TRINITY_DN24138_c1_g2	Up	12.08 140 215	编码过氧化物酶体脂肪酸 β-氧化多功能类蛋白
TRINITY_DN7524_c0_g1	Down	−9.59 204 138	编码重金属相关异戊烯化植物蛋白
TRINITY_DN21648_c0_g2	Down	−9.59 056 888	编码细胞色素合成酶
TRINITY_DN10327_c0_g1	Down	−9.24 974 239	编码多聚半乳糖醛酸酶
TRINITY_DN22000_c1_g1	Down	−8.43 144 420	编码类枯草杆菌蛋白酶
TRINITY_DN22322_c0_g1	Down	−7.66 265 138	编码热应激转录因子
TRINITY_DN15920_c0_g1	Down	−7.71 079 190	编码细胞色素 b561 合成酶和 DOMON 结构域蛋白

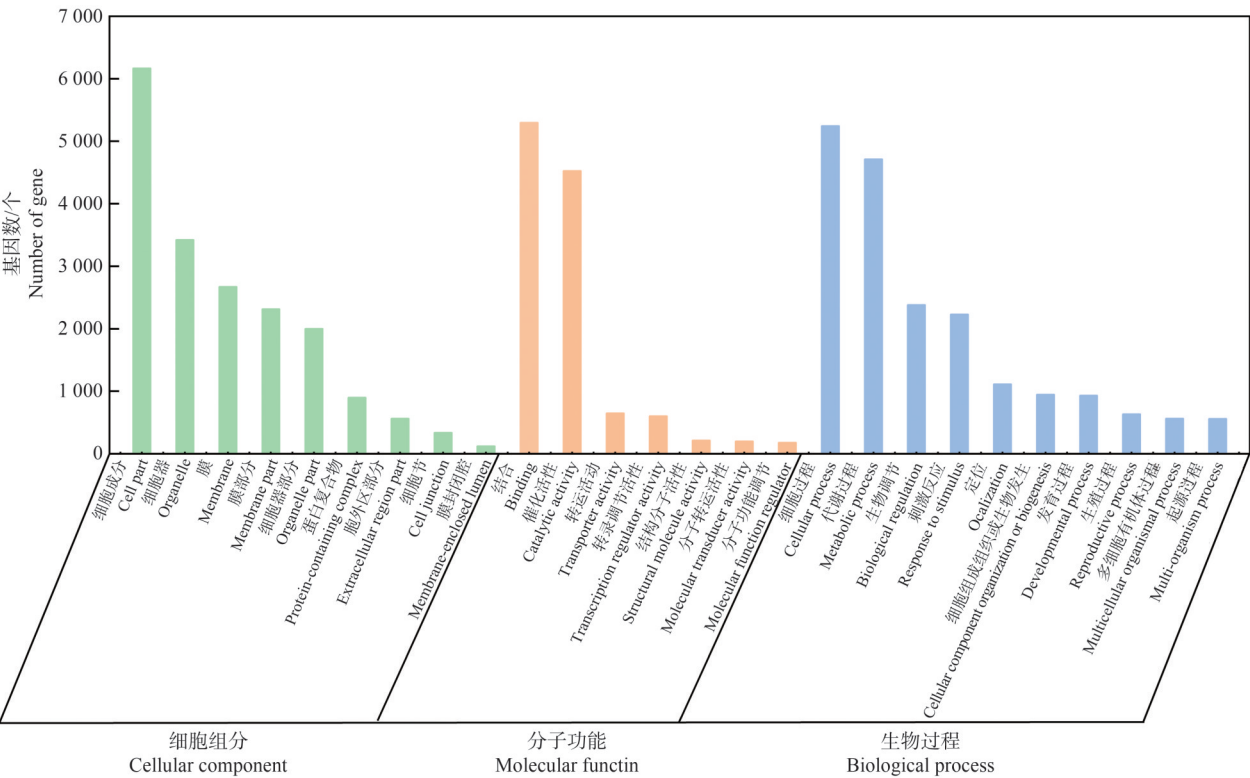


图 5 基于转录组测序数据的差异表达基因 GO 功能分类
Fig. 5 GO functional classification of differentially expressed genes based on transcriptome sequencing data

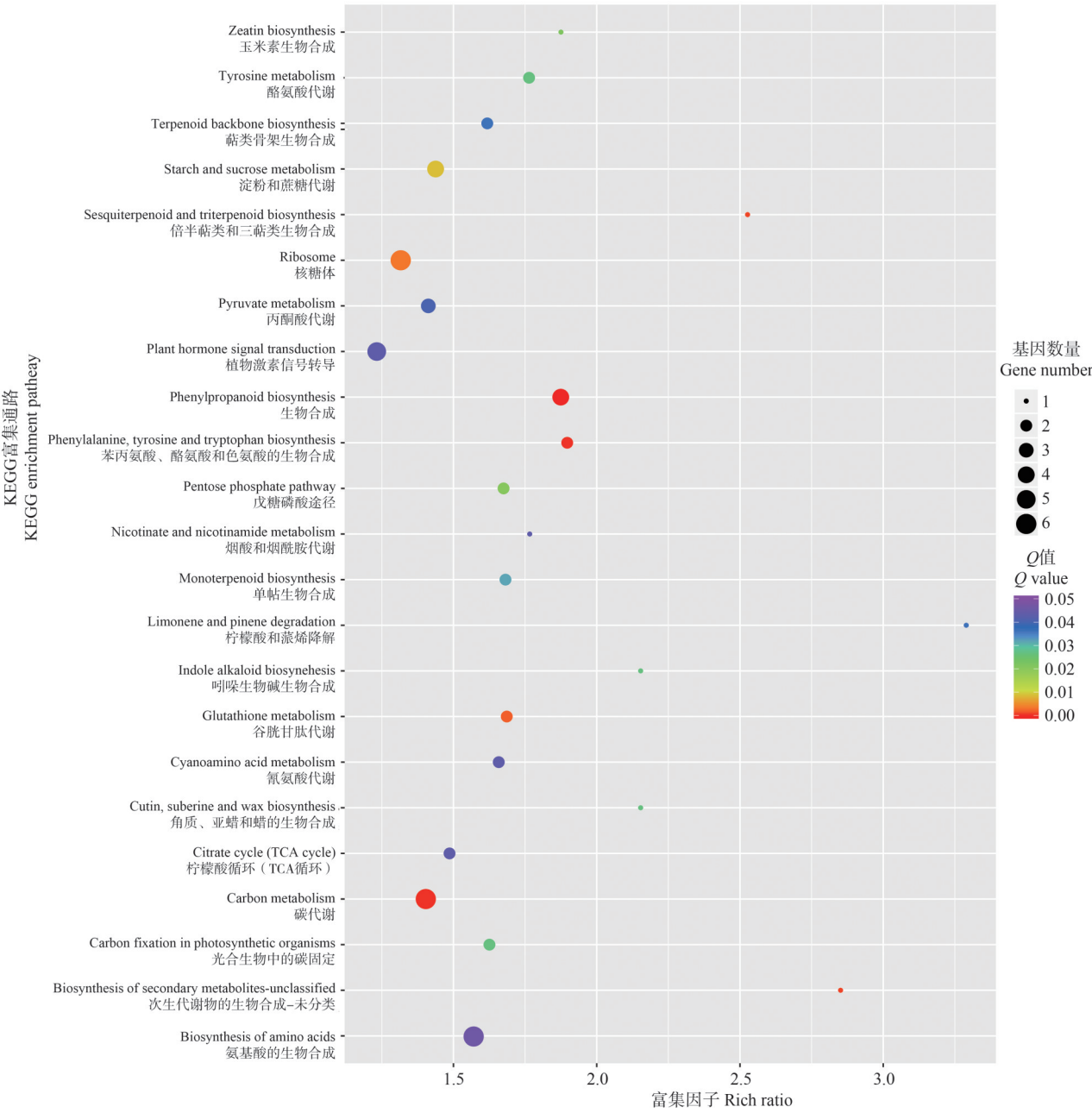


图6 KEGG富集通路Q值分布图

Fig. 6 Distribution of Q-values of KEGG-enriched pathways

RNA-seq 的检测结果一致(图7),表明转录组测序获得的数据可靠。

3 讨论

3.1 甘薯对软腐病菌的生化响应和细胞超微结构变化

植物响应病原菌的侵染及自身防御机制是复杂的新陈代谢过程,病原物侵入及扩展的生理反应以酶的催化来实现。甘薯受到软腐病菌胁迫后,逐

渐发生软腐,SOD和POD等作为防御酶,能够保护细胞不受损伤^[27]。本研究中,SOD和POD活性随着侵染时间的延长而增加,这与病菌胁迫西瓜^[28]、香蕉^[29]的研究结果一致。MDA是膜脂质过氧化的最终产物,含量可作为逆境胁迫的重要指标^[30]。甘薯MDA含量随着软腐病菌侵染时间的延长而增加,这可能是因为软腐病菌侵染后活性氧快速积累,对细胞膜造成损伤,引起膜质过氧化,产生大量的MDA,进一步破坏细胞膜结构,扰乱植物细胞的

表 4 响应匍枝根霉菌感染的差异基因的 KEGG 通路

Table 4 KEGG pathway of differential genes in response to creeping root mold infestation

KEGG 通路	P 值	Q 值	上调/个	下调/个	通路 Map
KEGG pathway	P value	Q value	Up-regulated	Down-regulated	
苯丙烷代谢	0.000 000 009	0.000 000 424	57	9	map00400
碳代谢	0.000 008 274	0.000 283 381	96	27	map01200
苯丙氨酸、酪氨酸和色氨酸生物合成	0.000 012 102	0.000 331 604	29	8	map00400
次生代谢产物的生物合成	0.000 037 860	0.000 864 475	9	4	map00999
倍半萜和三萜生物合成	0.000 048 127	0.000 941 906	13	3	map00909
胱甘肽代谢	0.000 130 468	0.002 234 256	31	10	map00480
核糖体	0.000 237 704	0.003 618 384	71	51	map03010
淀粉和蔗糖代谢	0.000 652 951	0.008 945 429	29	34	map00500
戊糖磷酸途径	0.001 658 127	0.020 651 216	19	9	map00030
玉米素生物合成	0.001 903 723	0.021 734 176	14	5	map00908
光合生物中的碳固定	0.002 820 124	0.026 749 464	17	11	map00710
角质、木栓质和蜡质生物合成	0.003 124 025	0.026 749 464	7	5	map00073
吲哚生物碱生物合成	0.003 124 025	0.026 749 464	9	3	map00901
酪氨酸代谢	0.002 888 213	0.026 749 464	16	5	map00350
单萜类生物合成	0.003 935 653	0.031 716 731	18	5	map00902
柠檬烯和蒾烯降解	0.004 868 413	0.035 986 171	4	1	map00903
萜类骨架生物合成	0.004 990 783	0.035 986 171	19	6	map00900
丙酮酸代谢	0.005 855 017	0.040 106 865	28	16	map00620
柠檬酸循环(TCA 循环)	0.007 533 616	0.043 004 389	28	4	map00020
氰基氨基酸代谢	0.006 966 804	0.043 004 389	16	5	map00460
烟酸和烟酰胺代谢	0.006 956 255	0.043 004 389	14	3	map00760
激素信号转导	0.007 433 427	0.043 004 389	51	52	map04075
氨基酸的生物合成	0.008 369 238	0.045 863 422	83	23	map01230

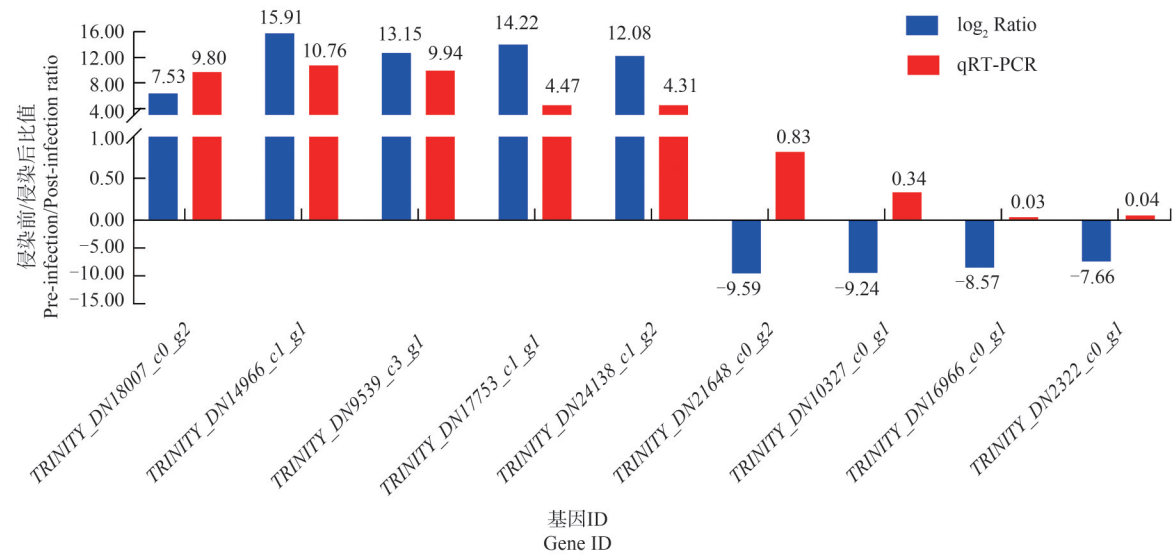


图 7 甘薯响应病菌感染的 DEGs 的 qRT-PCR 验证

Fig. 7 qRT-PCR validation of DEGs in sweetpotato in response to pathogen infection

生化平衡^[31]。

细胞壁降解酶是许多植物病原真菌的致病因子^[32],病原菌在感知到与寄主接触的信号后,刺激菌体产生侵染结构,通过分泌细胞壁降解酶等蛋白来穿透寄主植物细胞壁,从而建立寄生关系^[33]。根据底物的不同,可分为半纤维素酶、纤维素酶和果胶酶(Pectic enzyme)等,这些酶会降解果胶和纤维素等植物多糖成分,破坏和分解寄主细胞壁,为病原菌提供营养并促进其侵入和扩展寄主组织,引起植物果实组织软化等腐烂现象。本研究中细胞壁降解酶的活性随着侵染时间的延长而增加,表明其参与了病斑的扩展^[34]。植物细胞壁由胞间层、初生壁和次生壁组成,胞间层的主要成分为果胶,初生壁和次生壁的主要成分为纤维素。因此推测在本研究中PG能降解果胶是因为能够催化果胶分子的多聚 α -(1,4)-聚半乳糖醛酸水解酶,而Cx和HCL则主要降解次生壁。

电子显微镜技术在植物病理学研究中发挥着重要作用^[35]。借助电子显微镜可以深入了解真菌与植物之间的互作过程,包括侵染方式和致病机理等。此外,从细胞水平出发,也可以进一步研究菌株对植物细胞超微结构的影响。病原菌侵入寄主的方式一般分为伤口、气孔和直接侵入3种,本研究中软腐病菌侵染甘薯的主要方式是从伤口侵入,侵染后甘薯出现病害。超微结构显示甘薯组织受到极大破坏,说明软腐病菌是甘薯的强致病菌,在病菌侵染条件下,淀粉粒溶解,表明在病菌繁殖过程中利用淀粉物质作为能源进行生长繁殖。本研究为深入探究病菌与甘薯互作的致病机制提供了有价值的细胞学资料。

3.2 甘薯抵御软腐病菌的转录组分析

利用高通量测序技术进行转录组分析来揭示植物代谢途径和调控机制等是当前研究的热点。利用该技术对许多物种如党参^[36]、番茄^[37]等进行了转录组测序和功能注释,一些重要的功能基因已经被发现和利用。本研究通过转录组分析,共获得70 788条基因数据和12 205个差异表达基因,其中61.4%基因(7 505个)上调,38.6%基因(4 700个)下调,上调表达基因数量显著高于下调数量,表明为了抵御软腐病菌的入侵,更多基因被诱导表达。

大部分上调表达基因编码过氧化物酶,过氧化物酶体参与与病原真菌生长发育相关的多种代谢

过程,如乙醛酸循环^[38]、甘油积累、脂肪酸 β -氧化和黑色素(Melanin)生物合成等^[39]。Kimura等^[40]报道首次阐明了过氧化物酶体和植物病原菌致病性的关联。上调表达基因 *TRINITY_DN24138_c1_g2* 编码过氧化物酶体脂肪酸 β -氧化多功能类蛋白,表明真菌侵染期间脂肪酸代谢旺盛,敲除催化脂肪酸 β -氧化所需的多功能基因,突变体菌株致病力下降^[41]。还发现与抗病相关的下调表达基因,如 *TRINITY_DN1022_c0_g3* 编码类枯草杆菌蛋白酶家族,有研究显示类枯草杆菌蛋白酶在病原物侵染后被特异性诱导并参与宿主植物细胞程序性死亡,同时在病原物识别和信号转导过程中发挥重要作用^[42]。*TRINITY_DN22322_c0_g1* 编码热应激转录因子,已有报道显示众多热激蛋白参与调控植物抗逆和防卫反应^[43]。*TRINITY_DN8995_c1_g2* 编码半胱氨酸蛋白酶抑制剂,多种植物的蛋白酶抑制剂具有抗病虫功能^[44]。据此推测甘薯块根可能根据病菌胁迫的特点,通过上调表达具有针对性的抗性基因,同时下调表达广谱抗性基因来响应病菌的胁迫。

3.3 差异基因KEGG代谢通路分析

苯丙烷类物质合成和植物对生物胁迫的抗性相关,该类物质在植物响应生物和非生物刺激中都发挥作用,并被报道在植物抵抗虫害方面也发挥关键作用^[45-46]。苯丙烷生物合成途径生成酚类和木质素,这些物质对植物生长发育和抵抗病菌胁迫具有重要作用。本研究对KEGG代谢通路分析发现,23条通路中的大部分差异表达基因在病菌胁迫下上调表达,初步推测在甘薯染病初期抵抗病原菌入侵过程中该途径合成的几种相关物质发挥了重要作用,接下来可以对这些物质进行代谢检测来进行更深入的筛选和判断。而苯丙氨酸、色氨酸和酪氨酸等的生物合成参与了氨基酸的代谢或合成,在这些途径中,75%以上的差异基因被诱导上调表达,从而加速了相应氨基酸的合成,为抗病蛋白和酶的合成提供了充足的原料^[47]。糖酵解是所有生物体中分解葡萄糖代谢的必经阶段,淀粉和蔗糖的代谢将淀粉蔗糖转化为葡萄糖,因此,可以推测软腐病菌可能利用甘薯中淀粉等营养物质实现增殖,从而实现进一步侵染^[48]。

在植物抗病的过程中,植物激素信号转导代谢途径也发挥重要的功能。茉莉酸(JA)在植物抗病

性上的应用一直是学者们的关注热点,茉莉酸类物质可以提高植物对病菌胁迫的抗性,这与甘薯蔓割病抗性受JA信号途径正向调控的研究结果一致^[49]。本研究发现,植物信号转导途径中差异表达基因在病菌胁迫下也大量富集,表明植物激素对甘薯抗病性具有重要的调控作用。

4 结 论

本研究表明,甘薯通过提高抗氧化防御系统中酶的活性来抵御软腐病,从细胞学角度初步明确病菌入侵甘薯的途径为伤口入侵并利用淀粉物质作为能源进行生长繁殖。转录组分析中富集程度最大的合成通路为苯丙烷生物合成。本研究也鉴定了一些抗性相关基因,后续可以对关键基因克隆,分析基因表达的调控网络和蛋白质功能,进一步解析甘薯响应软腐病病菌侵染的分子机制。

参考文献 References

- [1] 刘也楠,黄立飞,何贤彪,刘伟明. 甘薯种质基腐病抗性鉴定和分析[J/OL]. 热带亚热带植物学报, 2024; 1-11[2024-06-26]. <https://kns-cnki-net.webvpn.zafu.edu.cn/kcms/detail/44.1374.Q.20240304.1804.005.html>
- Liu Y N, Huang L F, He X B, Liu W M. Identification and analysis of resistance to foot rot of sweet potato germplasm [J/OL]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2024; 1-11[2024-06-26]. <https://kns-cnki-net.webvpn.zafu.edu.cn/kcms/detail/44.1374.Q.20240304.1804.005.html> (in Chinese)
- [2] 王欣,李强,曹清河,马代夫. 中国甘薯产业和种业发展现状与未来展望[J]. 中国农业科学, 2021, 54(3): 483-492
- Wang X, Li Q, Cao Q H, Ma D F. Current status and future prospective of sweet potato production and seed industry in China [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2021, 54(3): 483-492 (in Chinese)
- [3] 何雪莲,郑娜燕,韩丽春,王红伟,王利红,左进华. 甘薯采后贮藏保鲜研究进展[J]. 食品安全质量检测学报, 2023, 14(18): 222-230
- He X L, Zheng Y Y, Han L C, Wang H W, Wang L H, Zuo J H. Research progress on postharvest storage and preservation of sweet potato [J]. *Journal of Food Safety & Quality*, 2023, 14(18): 222-230 (in Chinese)
- [4] 邱博妍,徐飞,孙静,韩忠才,王中原. 甘薯软腐病及其防治方法研究进展综述[J]. 农业与技术, 2022, 42(11): 91-94
- Qiu B Y, Xu F, Sun J, Han Z C, Wang Z Y. Review on research progress of sweet potato soft rot and its control methods [J]. *Agriculture and Technology*, 2022, 42(11): 91-94 (in Chinese)
- [5] 潘家荃,周梓楠,于涛. 8种杀菌剂对甘薯匍枝根霉的室内毒力及贮藏期药效评价[J]. 江苏农业科学, 2023, 51(14): 141-145
- Pan J Q, Zhou H N, Yu T. Evaluation of indoor virulence and storage efficacy of 8 fungicides against *Rhizopus stolonifera* in sweet potatoes [J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2023, 51(14): 141-145 (in Chinese)
- [6] Guttman Y, Joshi J R, Chriker N, Khadka N, Kleiman M, Reznik N, Wei Z Z, Kerem Z, Yedidia I. Ecological adaptations influence the susceptibility of plants in the genus *Zantedeschia* to soft rot *Pectobacterium* spp [J]. *Horticulture Research*, 2021, 8(1): 13
- [7] 杨冬静,徐振,赵永强,张成玲,孙厚俊,谢逸萍. 甘薯软腐病抗性鉴定方法研究及其对甘薯种质资源抗性评价[J]. 华北农学报, 2014, 29(S1): 54-56
- Yang D J, Xu Z, Zhao Y Q, Zhang C L, Sun H J, Xie Y P. The study of identification method of sweet potato soft rot resistance and the evaluation of their disease resistance [J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2014, 29(S1): 54-56 (in Chinese)
- [8] 张思梦,倪文荣,吕尊富,林燕,林力卓,钟子毓,崔鹏,陆国权. 影响甘薯收获期软腐病发生的指标筛选[J]. 作物学报, 2021, 47(8): 1450-1459
- Zhang S M, Ni W R, Lv Z F, Lin Y, Lin L Z, Zhong Z Y, Cui P, Lu G Q. Identification and index screening of soft rot resistance at harvest stage in sweet potato [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2021, 47(8): 1450-1459 (in Chinese)
- [9] 刘锦,张洪翠,程圣,何欣遥,张敏. 生姜提取液对常温物流甘薯软腐病的影响及其机制研究[J]. 食品与发酵工业, 2020, 46(12): 57-65
- Liu J, Zhang H C, Cheng S, He X Y, Zhang M. Effect of ginger extract on sweet potatoes with soft rot disease in room temperature logistics and its mechanism [J]. *Food and Fermentation Industries*, 2020, 46(12): 57-65 (in Chinese)
- [10] Nafady N A, Alamri S A M, Hassan E A, Hashem M, Mostafa Y S, Abo-Elyousr K A M. Application of ZnO-nanoparticles to manage *Rhizopus* soft rot of sweet potato and prolong shelf-life [J]. *Folia Horticulturae*, 2019, 31(2): 319-329
- [11] Ashfield T, Redditt T, Russell A, Kessens R, Rodibaugh N, Galloway L, Kang Q, Podicheti R, Innes R W. Evolutionary relationship of disease resistance genes in soybean and *Arabidopsis* specific for the *Pseudomonas syringae* effectors AvrB and AvrRpm1 [J]. *Plant Physiology*, 2014, 166(1): 235-251
- [12] Sarris P, Duxbury Z, Huh S, Ma Y, Segonzac C, Sklenar J, Derbyshire P, Cevik V, Rallapalli G, Saucet S, Wirthmueller L, Menke F H, Sohn K, Jones J G. A plant immune receptor detects pathogen effectors that target WRKY transcription factors [J]. *Cell*, 2015, 161(5): 1089-1100
- [13] Dong H H, Ye Y T, Guo Y Y, Li H P. Comparative transcriptome analysis revealed resistance differences of Cavendish bananas to *Fusarium oxysporum* f sp cubense race1 and race4 [J]. *BMC Genetics*, 2020, 21(1): 122
- [14] Toffolatti S L, de Lorenzis G, Brilli M, Moser M, Shariati V, Tavakol E, Maddalena G, Passera A, Casati P, Pindo M, Cestaro A, Maghradze D, Failla O, Bianco P A, Quaglino F. Novel aspects on the interaction between grapevine and *Plasmopara viticola*: Dual-RNA-seq analysis highlights gene expression dynamics in the pathogen and the plant during the battle for infection [J]. *Genes*, 2020, 11(3): 261
- [15] Trujillo-Moya C, Ganthaler A, Stöggel W, Kranner I, Schüler S, Ertl R, Schlosser S, George J P, Mayr S. RNA-Seq and secondary metabolite analyses reveal a putative defence-transcriptome in Norway spruce (*Picea abies*) against needle bladder rust (*Chrysomyxa rhododendri*) infection [J]. *BMC Genomics*, 2020, 21(1): 336
- [16] Chittem K, Yajima W R, Goswami R S, Del Río Mendoza L E. Transcriptome analysis of the plant pathogen *Sclerotinia sclerotiorum* interaction with resistant and susceptible canola (*Brassica napus*) lines [J]. *PLoS One*, 2020, 15(3): e0229844
- [17] Dong J P, Wang Y A, Xian Q Q, Chen X H, Xu J. Transcriptome analysis reveals ethylene-mediated defense responses to *Fusarium oxysporum* f sp cucumerinum infection in *Cucumis sativus* L [J]. *BMC*

- Plant Biology*, 2020, 20(1): 334
- [18] Soulie M C, Koka S M, Floch K, Vancostenoble B, Barbe D, Daviere A, Soubigou-Taconnat L, Brunaud V, Poussereau N, Loisel E, Devallee A, Expert D, Fagard M. Plant nitrogen supply affects the *Botrytis cinerea* infection process and modulates known and novel virulence factors [J]. *Molecular Plant Pathology*, 2020, 21(11): 1436-1450
- [19] Rao L, Perez D, White E. Lamin proteolysis facilitates nuclear events during apoptosis[J]. *The Journal of Cell Biology*, 1996, 135(6 Pt 1): 1441-1455
- [20] Oberley L W. Handbook of methods for oxygen radical research [J]. *Journal of Pediatric Gastroenterology and Nutrition*, 1988, 7(2): 314-316
- [21] Hodges D M, DeLong J M, Forney C F, Prange R K. Improving the thiobarbituric acid-reactive-substances assay for estimating lipid peroxidation in plant tissues containing anthocyanin and other interfering compounds [J]. *Planta*, 1999, 207(4): 604-611
- [22] 曹建康, 姜微波, 赵玉梅. 果蔬采后生理生化实验指导[M]. 北京: 中国轻工业出版社, 2007
- Cao J K, Jiang W B, Zhao Y M. *Guidance on Postharvest Physiological and Biochemical Experiments of Fruits and Vegetables* [M]. Beijing: China Light Industry Press, 2007 (in Chinese)
- [23] Phetsirikoon S, Paull R E, Chen N, Ketsa S, van Doorn W G. Increased hydrolase gene expression and hydrolase activity in the abscission zone involved in chilling-induced abscission of *Dendrobium* flowers [J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2016, 117: 217-229
- [24] Li B, Dewey C N. RSEM: Accurate transcript quantification from RNA-Seq data with or without a reference genome [J]. *BMC Bioinformatics*, 2011, 12: 323
- [25] Robinson M D, McCarthy D J, Smyth G K. EdgeR: A Bioconductor package for differential expression analysis of digital gene expression data [J]. *Bioinformatics*, 2010, 26(1): 139-140
- [26] 王福祥, 肖开转, 姜身飞, 曲梦宇, 连玲, 何炜, 陈丽萍, 谢华安, 张建福. 干旱胁迫下植物体内活性氧的作用机制[J]. 科技通报, 2019, 64(17): 1765-1779
- Wang F X, Xiao K Z, Jiang S F, Qu M Y, Lian L, He W, Chen L P, Xie H A, Zhang J F. Mechanisms of reactive oxygen species in plants under drought stress [J]. *Chinese Science Bulletin*, 2019, 64(17): 1765-1779 (in Chinese)
- [27] Zhu S J, Ma B C. Benzothiadiazole- or methyl jasmonate-induced resistance to *Colletotrichum musae* in harvested banana fruit is related to elevated defense enzyme activities [J]. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 2007, 82(4): 500-506
- [28] 陈亮, 陈年来. 西瓜叶片防御酶活性与枯萎病抗性的关系[J]. 河南农业科学, 2019, 48(1): 77-83, 114
- Chen L, Chen N L. Relationship between leaf defensive enzyme activities and resistance to *Fusarium* wilt in watermelon [J]. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 2019, 48(1): 77-83, 114 (in Chinese)
- [29] 覃柳燕, 郭成林, 黄素梅, 李朝生, 韦莉萍, 韦绍龙, 田丹丹, 周维. 棘孢木霉菌株 PZ6 对香蕉促生效应及枯萎病室内防效的影响[J]. 南方农业学报, 2017, 48(2): 277-283
- Qin L Y, Guo C L, Huang S M, Li C S, Wei L P, Wei S L, Tian D D, Zhou W. Growth-promoting effects of *Trichoderma asperellum* strain PZ6 on banana and its indoor control effect against banana fusarium wilt [J]. *Journal of Southern Agriculture*, 2017, 48(2): 277-283 (in Chinese)
- [30] Shishatskaya E, Menzyanova N, Zhila N, Prudnikova S, Volova T, Thomas S. Toxic effects of the fungicide tebuconazole on the root system of fusarium-infected wheat plants [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2018, 132: 400-407
- [31] 邢红爽, 张瑞, 郭绍霞. 高温胁迫下丛枝菌根真菌对百合耐热性的影响[J]. 青岛农业大学学报: 自然科学版, 2018, 35(4): 258-264
- Xing H S, Zhang R, Guo S X. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on heat tolerance of lily plants grown under high temperature stress [J]. *Journal of Qingdao Agricultural University: Natural Science*, 2018, 35(4): 258-264 (in Chinese)
- [32] Mäkelä M R, Donofrio N, de Vries R P. Plant biomass degradation by fungi [J]. *Fungal Genetics and Biology*, 2014, 72: 2-9
- [33] Lanver D, Berndt P, Tollot M, Naik V, Vranes M, Warmann T, Münch K, Rössel N, Kahmann R. Plant surface cues prime *Ustilago maydis* for biotrophic development [J]. *PLoS Pathogens*, 2014, 10(7): e1004272
- [34] 车喜庆, 傅俊范, 李自博, 周如军, 桑海旭, 邢亚楠. 人参核盘菌感染对参根不同部位细胞壁降解酶及防御酶活性的影响[J]. 河南农业科学, 2017, 46(10): 66-70
- Che X Q, Fu J F, Li Z B, Zhou R J, Sang H X, Xing Y N. Effects of *Sclerotinia ginseng* on cell wall degrading enzymes and defense enzymes in different position of ginseng [J]. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 2017, 46(10): 66-70 (in Chinese)
- [35] 江凯, 段灿星, 武小菲, 杨知还, 王晓鸣. 多堆柄锈菌侵染玉米的细胞学及超微结构特征[J]. 植物保护学报, 2015, 42(6): 877-883
- Jiang K, Duan C X, Wu X F, Yang Z H, Wang X M. Histology and ultrastructure of maize lines infected by *Puccinia polysora* [J]. *Journal of Plant Protection*, 2015, 42(6): 877-883 (in Chinese)
- [36] Gao J P, Wang D, Cao L Y, Sun H F. Transcriptome sequencing of *Codonopsis pilosula* and identification of candidate genes involved in polysaccharide biosynthesis [J]. *PLoS One*, 2015, 10(2): e0117342
- [37] 张国儒, 庞胜群, 郭晓珊, 单淑玲. 加工番茄耐盐突变体耐盐相关基因的转录组分析[J]. 分子植物育种, 2018, 16(18): 5884-5896
- Zhang G R, Pang S Q, Guo X S, Shan S L. Transcriptome analysis of salt-tolerance-related genes in processing tomato salt-tolerant mutants [J]. *Molecular Plant Breeding*, 2018, 16(18): 5884-5896 (in Chinese)
- [38] Opaliński Ł, Bartoszewska M, Fekken S, Liu H Y, de Boer R, van der Klei I, Veenhuis M, Kiel J A K W. *De novo peroxisome biogenesis* in *Penicillium chrysogenum* is not dependent on the Pex11 family members or Pex16 [J]. *PLoS One*, 2012, 7(4): e35490
- [39] Langfelder K, Streibel M, Jahn B, Haase G, Brakhage A A. Biosynthesis of fungal melanins and their importance for human pathogenic fungi [J]. *Fungal Genetics and Biology*, 2003, 38(2): 143-158
- [40] Kimura A, Takano Y, Furusawa I, Okuno T. Peroxisomal metabolic function is required for appressorium-mediated plant infection by *Colletotrichum lagenarium* [J]. *Plant Cell*, 2001, 13(8): 1945-1957
- [41] Klose J, Kronstad J W. The multifunctional β -oxidation enzyme is required for full symptom development by the biotrophic maize pathogen *Ustilago maydis* [J]. *Eukaryotic Cell*, 2006, 5(12): 2047-2061
- [42] 陈发晶, 谭蕊, 黄萌雨, 杜娇, 余洋, 杨宇衡, 毕朝位. 类枯草杆菌蛋白酶在植物和病原体互作中的研究进展[J]. 分子植物育种, 2018, 16(10): 3146-3153
- Chen F J, Tan R, Huang M Y, Du J, Yu Y, Yang Y H, Bi C W. Progress of subtilases in the interaction of plant and pathogen [J]. *Molecular Plant Breeding*, 2018, 16(10): 3146-3153 (in Chinese)
- [43] 安艳秋, 蔺瑞明, 冯晶, 王凤涛, 徐世昌, 许玉凤. 小麦热激蛋白基因 TaHSP70 克隆及其在植物防卫和抗逆反应中的表达分析[J]. 分子植物育种, 2011, 9(4): 402-409
- An Y Q, Lin R M, Feng J, Wang F T, Xu S C, Xu Y F. Molecular cloning of wheat heat shock protein gene TaHSP70 and expression

- analysis in plant defense and stress responses [J]. *Molecular Plant Breeding*, 2011, 9(4):402-409 (in Chinese)
- [44] 姜妍, 王绍东, 李远明, 刘伟, 王浩, 于佳. 大豆胰蛋白酶抑制剂的抗性应用[J]. 作物杂志, 2014(4): 22-27
- Jiang Y, Wang S D, Li Y M, Liu W, Wang H, Yu J. Application research of soybean trypsin inhibitor on resistance ability [J]. *Crops*, 2014 (4): 22-27 (in Chinese)
- [45] Carlsen S C K, Understrup A, Fomsgaard I S, Mortensen A G, Ravnskov S. Flavonoids in roots of white clover: Interaction of arbuscular mycorrhizal fungi and a pathogenic fungus [J]. *Plant and Soil*, 2008, 302(1): 33-43
- [46] Vogt T. Phenylpropanoid biosynthesis [J]. *Molecular Plant*, 2010, 3(1): 2-20
- [47] 周科, 徐千惠, 霍晓薇, 王延伟, 贺伟. 杨树受溃疡病菌侵染初期的转录组[J]. 东北林业大学学报, 2019, 47(3): 100-106
- Zhou K, Xu Q H, Huo X W, Wang Y W, He W. Transcriptome of poplars with early response to *Lonsdalea quercina* subsp *populi* infection [J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2019, 47(3): 100-106 (in Chinese)
- [48] 罗勤川, 唐伟, 马居奎, 陈晶伟, 杨冬静, 高方园, 孙厚俊, 谢逸萍, 张成玲. 腐皮镰刀菌侵染甘薯的转录组分析[J]. 浙江农业学报, 2023, 35(5): 1097-1107
- Luo Q C, Tang W, Ma J K, Chen J W, Yang D J, Gao F Y, Sun H J, Xie Y P, Zhang C L. Transcriptomic analysis of *Fusarium solani* infecting sweetpotato [J]. *Acta Agriculturae Zhejiangensis*, 2023, 35(5): 1097-1107 (in Chinese)
- [49] Zhang H, Zhang Q, Zhai H, Gao S P, Yang L, Wang Z, Xu Y T, Huo J X, Ren Z T, Zhao N, Wang X F, Li J G, Liu Q C, He S Z. IbBBX24 promotes the jasmonic acid pathway and enhances *Fusarium* wilt resistance in sweet potato [J]. *The Plant Cell*, 2020, 32(4): 1102-1123

责任编辑: 董金波



第一作者简介: 安艳波, 女, 硕士研究生, 现就读于浙江农林大学农艺与种业专业。就读期间荣获浙江农林大学2022—2023学年、2023—2024学年校一等奖学金。获得中国国际创新大赛国家金奖、第九届浙江省“互联网+”创新创业大赛金奖、优秀研究生和优秀毕业生等荣誉。申请专利1项, 参与“基于脱落酸信号途径的甘薯软腐病分子机制研究”“薯类资源鉴定与评价”等项目。



通讯作者简介: 崔鹏, 女, 作物学博士, 浙江农林大学现代农学院副教授, 硕士生导师。主要从事甘薯淀粉品质及储藏病害的分子调控机制研究。主持国家自然科学基金青年基金项目(32101650)、浙江省自然科学基金青年基金项目(LQ18C130001), 参与国家自然科学基金面上项目(32272222)和国家甘薯产业体系项目等国家和省部级课题共8项, 在SCI等期刊上发表论文10余篇。