沙阿霉素链霉菌XFS-4诱导大豆抗大豆胞囊线虫的转录组分析

项 鹏[1] 李 敏[1] 杨 树[1] 王 舒[1] 李艳杰[1] 李宝华[1]
尤 佳[2] 张 武[1*]

（1. 黑龙江省农业科学院黑河分院，黑龙江省黑河有害生物野外科学观测研究站，黑河 164300；
2. 黑龙江省农业科学院大豆研究所，哈尔滨 150086）

摘要：为明确放线菌沙阿霉素链霉菌*Streptomyces zaomyceticus* XFS-4诱导大豆抗大豆胞囊线虫*Heterodera glycines*的分子机制，以大豆品种黑河43号为材料，经XFS-4发酵液拌种处理再接种大豆胞囊线虫后，采用RNA-seq测序技术解析其在转录水平的变化。结果显示：对4个处理组的大豆根部样本进行HiSeq™ 2500测序，获得78.66 Gb的数据，共得到1 633个差异表达基因。GO功能富集分析发现，沙阿霉素链霉菌XFS-4处理组的差异表达基因在含氮化合物代谢调控、大分子代谢调控和氧化还原酶活性功能上特异性富集；KEGG通路富集分析显示，沙阿霉素链霉菌XFS-4处理组和对照组的差异表达基因分别定位到95个和102个代谢途径分支，其中，阿霉素链霉菌处理组的差异表达基因在淀粉和蔗糖代谢通路、植物−病原物互作通路、辅酶因子生物合成通路显著富集。表明沙阿霉素链霉菌XFS-4可能通过影响这些代谢通路和生物过程来诱导大豆对大豆胞囊线虫产生抗性。

关键词：沙阿霉素链霉菌XFS-4；大豆胞囊线虫；转录组分析；差异表达基因；抗病机制

Transcriptome analysis of soybean resistance to soybean cyst nematode induced by bacterium *Streptomyces zaomyceticus* XFS-4

Xiang Peng[1] Li Min[1] Yang Shu[1] Wang Shu[1] Li Yanjie[1] Li Baohua[1] You Jia[2] Zhang Wu[1*]

（1. Research Station of Field Harmful Organisms for Scientific Observation in Heihe, Heihe Branch of Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Heihe 164300, Heilongjiang Province, China; 2. Soybean Research Institute, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Harbin 150086, Heilongjiang Province, China）

Abstract: To elucidate the molecular mechanisms by which *Streptomyces zaomyceticus* XFS-4 induces soybean resistance to the soybean cyst nematode, *Heterodera glycines*, soybean variety Heihe 43 was used as the experimental material. Seeds were treated with XFS-4 fermentation broth and inoculated with *H. glycines*, and RNA-seq was performed to analyze transcriptional changes. The results showed that HiSeq™ 2500 sequencing of soybean root samples from four treatment groups yielded a total of 78.66 Gb of clean data, from which 1 633 differentially expressed genes (DEGs) were identified. GO enrichment analysis revealed that DEGs in the XFS-4 treatment group were specifically enriched in pathways related to the regulation of nitrogen compound metabolism, regulation of macromolecule metabolism, and oxidoreductase activity. KEGG pathway enrichment analysis showed that DEGs in the XFS-4 treatment group and the control group were mapped to 95 and 102 metabolic pathways, respec-

基金项目：黑龙江省自然科学基金项目(PL2024C032)，黑龙江省省属科研院所科研业务费项目(CZKYF2024-1-C018)，国家大豆产业技术体系线虫防控岗位项目(CARS-04-PS27)

* 通信作者（Author for correspondence），E-mail：guoguo_zw@163.com

收稿日期：2025-09-05

tively. Notably, DEGs in the treatment group were significantly enriched in pathways related to starch and sucrose metabolism, plant-pathogen interaction, and biosynthesis of cofactors. These findings suggest that *S. zaomyceticus* XFS-4 may induce soybean resistance to *H. glycines* by regulating these specific metabolic pathways and biological processes.

Key words: *Streptomyces zaomyceticus* XFS-4; soybean cyst nematode; transcriptome analysis; differentially expressed genes; resistance mechanism

大豆胞囊线虫病是大豆生产中的重要病害，被大量大豆胞囊线虫 *Heterodera glycines* 侵染后大豆植株明显矮化，叶片褪绿黄化，致使大幅减产，造成巨大的经济损失（尤佳等，2024）。在防治该线虫的措施中，选育抗病品种所需周期较长，且只是针对一个生理小种的垂直抗性；使用杀线剂价格昂贵，且对环境和人都有危害（金娜等，2022；方文生等，2023）；生物防治因其环境友好与简便高效的优势成为可持续的绿色防控手段（Ismail，2014）。

链霉菌 *Streptomyces* 是防控植物病原线虫的重要微生物资源，主要通过产生拮抗物质或直接毒杀等方式作用于线虫（Luo et al.，2006），也可激发植物免疫反应，诱导植物产生抗性（陈立杰等，2011）。目前已发现大量链霉菌的发酵液有杀线虫活性。例如 Rashad et al.（2015）对20份生物学特性存在差异的沉积土进行链霉菌分离鉴定，其中有29株链霉菌菌株的发酵液对线虫活性有抑制作用。陈井生等（2015）分离到1株小链霉菌 *S. parvus* H-2，发现其发酵液对大豆胞囊线虫2龄幼虫的致死率达74.3%，对胞囊孵化的抑制率达78.4%。Jin et al.（2017）鉴定出1株红灰链霉菌 *S. rubrogriseus* HDZ-9-47，其发酵液能有效抑制南方根结线虫 *Meloidogyne incognita* 卵孵化，且对2龄幼虫有毒杀作用，田间防治效果达到60%。本研究前期工作中获得1株放线菌XFS-4，其对大豆胞囊线虫的防治效果达到59.77%，经鉴定该菌株为沙阿霉素链霉菌 *S. zaomyceticus*（项鹏等，2017）。

链霉菌能激发大豆免疫反应来抵抗大豆胞囊线虫的侵染发育，推测其可能通过分泌次生代谢物或细胞壁成分作为信号分子，当大豆根系细胞接收到信号后会启动核内转录因子，调控下游抗性相关基因的表达；同时，链霉菌自身也会激活与拮抗物质合成相关基因的转录，双方转录调控的最终产物共同抑制线虫的侵染、发育或繁殖（Li et al.，2011）。应用转录组测序技术研究大豆抗大豆胞囊线虫的机制已有报道。Li et al.（2018）利用RNA-seq技术对大豆胞囊线虫侵染后的寄主进行动态转录组分析，发现差异表达基因数量随侵染进程增加。周园园等（2020）利用RNA-seq技术分析发现巨大芽胞杆菌 *Bacillus megaterium* Sneb207处理显著调控大豆根系的转录组，共有差异表达基因3 420个，其中上调基因1 727个，下调基因1 693个。康文殊（2018）进行转录组测序发现简单芽胞杆菌 *B. simplex* Sneb545处理后大豆根部基因的响应数量远高于对照，共检测到5 704个差异表达基因。赵丹（2018）对不同处理条件下番茄根部的转录组进行了分析，发现恶臭假单胞菌 *Pseudomonas putida* Sneb821通过协同调节苯丙烷类生物合成、植物激素信号转导以及淀粉与蔗糖代谢等关键代谢与信号网络，从而诱导番茄对根结线虫产生系统抗性。本研究拟利用RNA-seq技术分析大豆经沙阿霉素链霉菌XFS-4包衣处理后，在大豆胞囊线虫胁迫下其差异表达基因的变化趋势，旨在从转录组层面阐明大豆根组织对线虫胁迫的响应，并对这些差异表达基因进行聚类分析以揭示其共表达模式，通过功能注释与代谢通路富集分析阐明其潜在的生物学功能与调控网络，从基因转录水平解析沙阿霉素链霉菌XFS-4对大豆抗大豆胞囊线虫的作用机制，以期为开发新型大豆胞囊线虫生物制剂提供理论依据和基因资源。

1 材料与方法

1.1 材料

供试生防菌株：沙阿霉素链霉菌XFS-4由本实验室保存并提供。将菌株XFS-4划线接种于高氏一号固体培养基上，28 ℃培养5 d，将培养的菌落转接至马铃薯液体培养基中，在28 ℃、150 r/min条件下振荡培养7 d，将发酵液过滤后于4 ℃保存备用。

供试大豆：大豆品种为黑龙江省北部地区主栽品种黑河43，种子由本单位提供。用5% NaClO溶液对种子进行表面消毒，再用无菌水冲洗5次。用菌株XFS-4发酵液按质量比1%进行拌种处理后供试。

供试线虫：大豆胞囊线虫采自本实验室试验基地，通过淘洗-过筛法从采集的土样中分离胞囊。参考刘维志（1995）方法制备线虫悬浮液备用，浓度约为2 000条/mL。

供试培养基：高氏一号固体培养基成分为可溶性淀粉20.0 g、KNO_3 1.0 g、NaCl 0.5 g、K_2HPO_4 0.5 g、$MgSO_4$ 0.5 g、$FeSO_4$ 0.01 g、琼脂20.0 g、蒸馏水1 000 mL，pH 7.2~7.4；马铃薯液体培养基成分为马铃薯200 g、葡萄糖20 g、蒸馏水1 000 mL，pH 5.8~6.0。

试剂和仪器：植物总RNA提取试剂盒（ER201-01）、cDNA合成试剂盒（FR111-02），北京全式金生物技术股份有限公司；其余试剂均为国产分析纯。Nanodrop 2000超微量紫外可见分光光度计，美国Thermo Fisher Scientific公司；HiSeq™ 2500高通量测序仪，美国Illumina公司。

1.2 方法

1.2.1 大豆胞囊线虫的接种与取样

将经菌株XFS-4发酵液拌种处理的大豆种子播种在直径13 cm、高13 cm的塑料钵中，钵内装有灭菌土（细沙和有机土壤按体积比1∶1混匀），以播种未拌种处理的大豆种子为空白对照，每盆定苗3株。待幼苗长出2片子叶时，灌根接种1.1制备好的线虫悬浮液，每株接种10 mL，以灌根等量无菌水为对照。共4个处理，即菌株XFS-4发酵液+线虫悬浮液、空白对照+线虫悬浮液、菌株XFS-4发酵液+无菌水、空白对照+无菌水，每个处理3次重复，每个重复1盆。接种线虫悬浮液6 d后将大豆整株拔出，将根部用蒸馏水冲洗干净，液氮速冻后于−80 ℃保存备用。

1.2.2 不同处理样品的测序数据分析

将1.2.1获取的4个处理共12个样本利用植物总RNA提取试剂盒进行总RNA的提取，利用cDNA合成试剂盒反转录合成cDNA。将获得的各处理样品的cDNA委托南京森蓝生物科技有限公司进行文库构建及测序，测序平台为HiSeq™ 2500高通量测序仪。采用FastQC 0.11.9软件对测序获得的原始数据进行质量评估，最终获得高质量测序数据，使用TopHat2软件将高质量测序数据比对至大豆参考基因组，该基因组序列下载自Phytozome数据库，统计匹配信息（Kim et al.，2013）。对所测序列进行GC含量、Q20（质量值≥20的碱基所占百分比）和Q30（质量值≥30的碱基所占百分比）等指标的统计，以直观反映样本的测序质量。

1.2.3 不同处理样品间基因表达量分析

采用每百万映射读段中每千碱基转录本片段数（fragments per kilobase of transcript per million mapped reads，FPKM）对1.2.2测序基因组的基因表达量进行标准化处理，使用Cufflinks 2.2.1软件基于参考基因组比对结果计算各基因的FPKM（Florea et al.，2013）。使用DESeq2 1.10.1软件进行差异表达基因分析（Love et al.，2014），并以差异表达基因的倍数变化（fold change，FC）和校正后P值筛选显著差异表达基因，要求$|\log_2FC|\geq1$和校正后P值<0.05。

1.2.4 差异表达基因的功能和通路富集分析

对1.2.3筛选到的差异表达基因集进行GO功能与KEGG通路富集分析。GO功能分析使用Goatools 0.6.5）软件（Tang et al.，2015），KEGG通路富集分析使用KOBAS 2.0软件（Xie et al.，2011），均以校正后的P值<0.05为标准筛选显著富集项。

2 结果与分析

2.1 不用处理样品测序数据的质量评估

对不同处理12个样本进行转录组测序，共获得78.66 Gb高质量测序数据。各样本测序数据均达到6.05 Gb以上，碱基错误率均稳定维持在0.02%，无任何样本出现错误率升高的情况。GC含量在43.63%~45.04%之间，各样本Q20均在98.39%以上，Q30均在95.96%以上，说明整体测序数据质量良好，可进行后续分析。

2.2 不同处理样品基因组与参考基因组序列对比分析

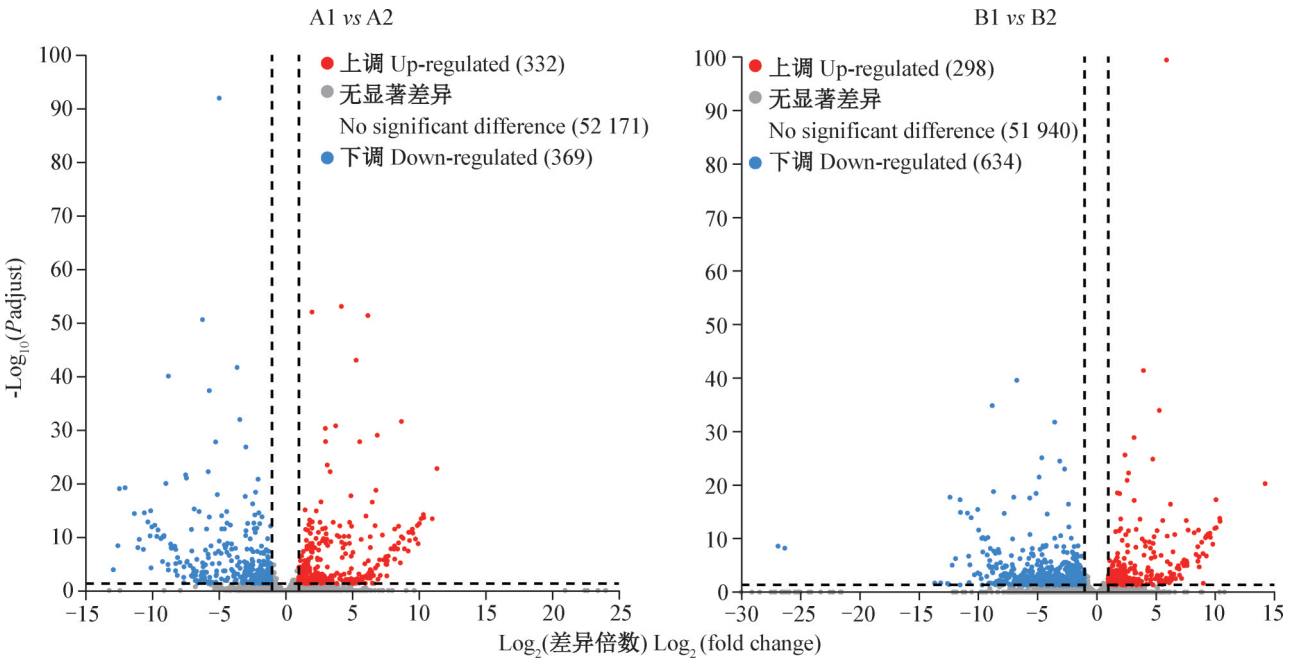
比对分析结果显示，各处理样品基因组可定位至大豆参考基因组上的测序序列占比均高于95%，与参考基因组的比对效率在95.47%~97.51%之间，表明转录组测序质量较高，参考基因组注释完整，可进行后续生物学分析。

2.3 不同处理样品间的差异基因表达分析

在未拌种处理下，不接种线虫和接种线虫两个样品间检测到701个差异表达基因，与不接种线虫相比，接种线虫处理共有332个基因上调表达，369个基因下调表达；在菌株XFS-4发酵液拌种处理下，不接种线虫和接种线虫两个样品间检测到932个差异表达基因，与不接种线虫相比，接种线虫的处理共有298个基因上调表达，634个基因下调表达（图1）。

2.4 差异表达基因的GO功能富集分析

GO功能富集分析结果显示，未拌种处理下不接种线虫和接种线虫样品间的差异表达基因注释到分子功能、生物学过程和细胞组分3个类别中的功能条目数分别为14、2和14个（表1）。菌株XFS-4拌种处理下不接种线虫和接种线虫样品间的差异表达基因注释到分子功能、生物学过程和细胞组分3个类别中的条目数分别为13、2和15个，且差异表达基因主要在含氮化合物代谢调控、大分子代谢调控和氧化还原酶活性功能上特异性富集（表1）。



A1：未拌种大豆；A2：未拌种大豆接种大豆胞囊线虫；B1：菌株XFS-4拌种大豆；B2：菌株XFS-4拌种大豆接种大豆胞囊线虫。
A1: Untreated soybean; A2: untreated soybean seeds inoculated with *Heterodera glycines*; B1: soybean seeds treated with strain XFS-4; B2: XFS-4-treated seeds inoculated with *Heterodera glycines*.

图1　大豆在沙阿霉素链霉菌XFS-4拌种和未拌种处理下接种大豆胞囊线虫后的差异表达基因火山图

Fig. 1　Volcano plot of differentially expressed genes in soybean inoculated with *Heterodera glycines* under *Streptomyces zaomyceticus* XFS-4 seed coating treatment compared with the untreated control

2.5　差异表达基因的KEGG通路富集分析

KEGG通路富集分析结果显示，未拌种处理下不接种线虫和接种线虫样品间的差异表达基因中有274个在95条通路中显著富集，其中，辅酶因子生物合成通路富集的基因数量最多，有17个；其次为植物–病原物互作通路，有13个；淀粉和蔗糖代谢通路中有10个；花青素生物合成通路富集的基因数量最少，仅1个（图2）。菌株XFS-4拌种处理下不接种线虫和接种线虫样品间的差异表达基因中有408个在102条通路中显著富集，其中淀粉和蔗糖代谢通路与植物–病原物互作通路中富集的基因数量最多，均为20个；其次为辅酶因子生物合成通路，有15个；次生代谢物生物合成通路、嘌呤代谢通路和ABC转运蛋白通路均有8个；氰基氨基酸代谢通路有7个；花生四烯酸代谢和硒化合物代谢通路富集的基因数量最少，均有2个（图2）。另外，KEGG富集分析发现菌株XFS-4拌种处理下的差异表达基因在多个通路上特异性富集，主要涉及亚油酸代谢通路、色氨酸代谢通路、花生四烯酸代谢通路、核苷酸代谢通路、吡啶生物碱生物合成通路和核糖体生物合成通路（图2）。

3　讨论

近年来，关于大豆胞囊线虫侵染植物的基因表达谱的研究一直是热点，Song et al.（2019）首次在转录水平上研究了同种大豆对致病和非致病大豆胞囊线虫群体侵染反应的基因表达模式，这为非寄主抗性相互作用的复杂分子机制提供了一定的研究基础。Hosseini & Matthews（2014）研究发现一些已知的调控基因和新型防御相关基因可能在大豆对大豆胞囊线虫的抗性中发挥着重要作用。本研究基于转录组测序技术解析了大豆胞囊线虫侵染后大豆的转录组动态变化，系统反映了其侵染过程中的生物学应答特征，揭示了其侵染后大豆在分子水平的应答机制，获得的差异表达基因数据为抗线虫候选基因的挖掘提供了重要参考。

本研究结果表明，菌株XFS-4拌种处理下接种线虫与不接种线虫样本间检测到701个差异表达基因，比未拌种处理下接种线虫与不接种线虫样本间的差异表达基因数量（932个）明显减少，且上调和下调基因的比例更均衡。这表明沙阿霉素链霉菌XFS-4可能通过调节大豆的基因表达平衡，缓解大豆胞囊线虫侵染引起的转录水平紊乱，让大豆转录

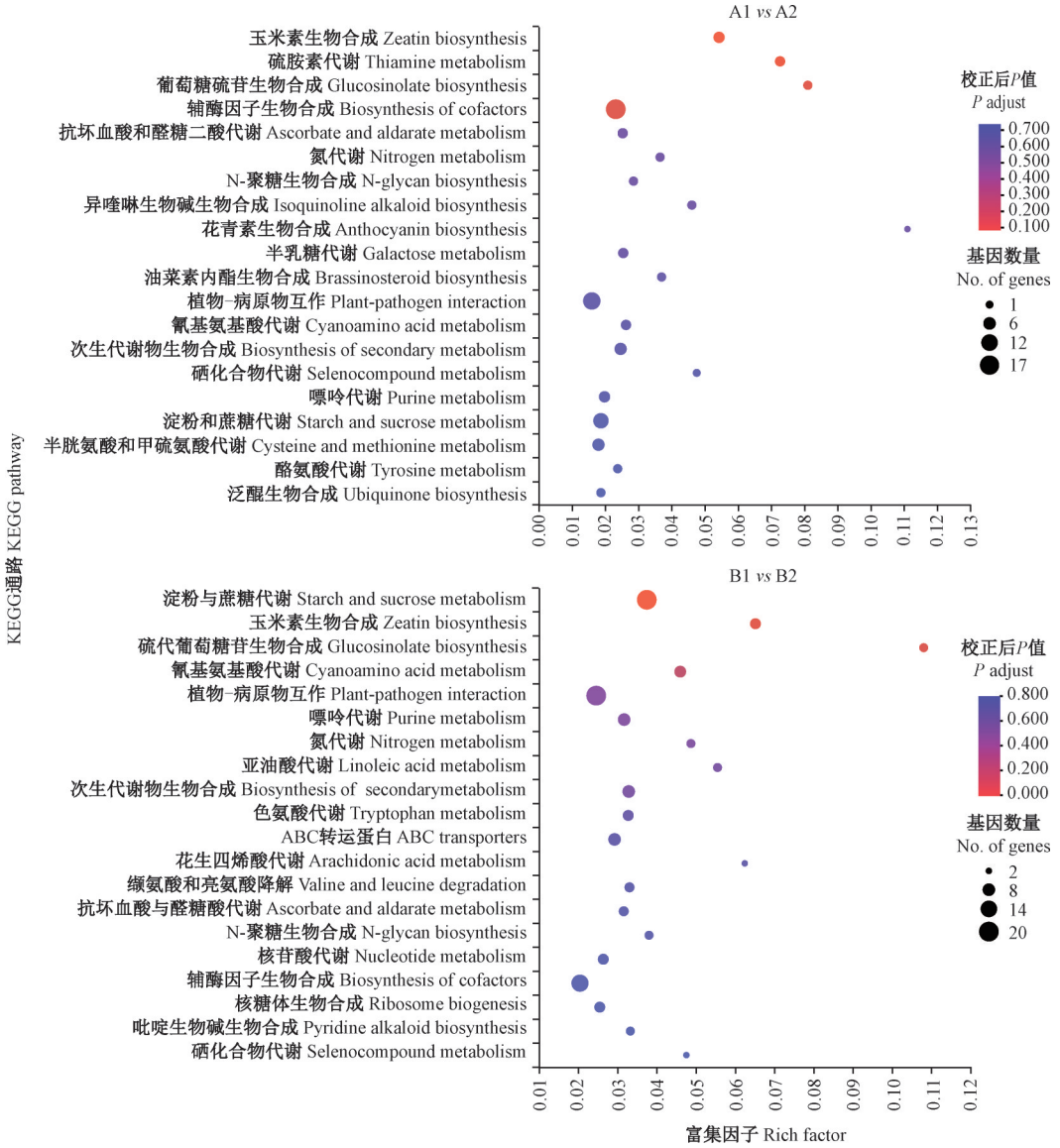
水平更稳定，从而增强大豆的系统抗病性。经GO功能富集分析发现，沙阿霉素链霉菌XFS-4处理组的差异表达基因特异性富集于含氮化合物代谢调控、大分子代谢调控和氧化还原酶活性功能。氮在植物体内的运输呈全株性分布，其来源与根部的木质部和韧皮部密切相关（Zhou et al.，2023）。作为防御反应的重要表达组织结构，木质部和韧皮部的薄壁组织可显著影响植物对病原菌的抵抗能力（Lyu et al.，2025）。宿主细胞的超敏反应涉及深度的代谢重塑，其中酚类化合物的氧化还原是枢纽性转化之一。以绿原酸和铁酸为代表的这类反应可能通过引导代谢走向黄酮合成、改变生长调节剂水平或促进毒素积累，从而调控抗病进程（Vogt，2010）。这些生物学过程在抗病机制中可能发挥了关键作用。

表1 大豆在沙阿霉素链霉菌XFS-4拌种和未拌种处理下接种大豆胞囊线虫后的差异表达基因GO功能注释

Table 1 GO functional annotation of differentially expressed genes in soybean inoculated with *Heterodera glycines* under *Streptomyces zaomyceticus* XFS-4 seed coating treatment compared with the untreated control

注释分类 Annotation type	GO编号 GO ID	描述 Description	基因数量 No. of genes	
			A1 *vs* A2	B1 *vs* B2
生物过程 Biological process	GO:0002376	免疫系统过程 Immune system process	3	1
	GO:0065007	生物调控 Biological regulation	141	94
	GO:0008152	代谢过程 Metabolic process	294	205
	GO:0042592	稳态过程 Homeostatic process	10	5
	GO:0022414	生殖过程 Reproductive process	9	10
	GO:0051171	含氮化合物代谢调控过程 Regulation of nitrogen compound metabolic process	0	1
	GO:0009987	细胞过程 Cellular process	344	271
	GO:0032502	发育过程 Developmental process	17	19
	GO:0032501	多细胞生物过程 Multicellular organismal process	11	11
	GO:0044419	涉及生物体的生物过程 Biological process involved in interspecies interaction	47	44
	GO:0060255	大分子代谢调控过程 Regulation of macromolecule metabolic process	0	3
	GO:0040007	生长过程 Growth process	4	0
	GO:0048511	节律过程 Rhythmic process	1	0
	GO:0051179	定位 Localization	64	66
	GO:0098754	解毒作用 Detoxification	1	0
	GO:0050896	应对刺激反应 Response to stimulus	133	100
细胞组分 Cellular component	GO:0032991	含蛋白复合物 Protein-containing complex	59	57
	GO:0110165	细胞解剖实体 Cellular anatomical entity	542	412
分子功能 Molecular function	GO:0045182	翻译调节活性 Translation regulator activity	3	3
	GO:0140110	转录调节活性 Transcription regulator activity	56	27
	GO:0005198	结构分子活性 Structural molecule activity	11	10
	GO:0140657	ATP依赖活性 ATP-dependent activity	27	21
	GO:0003774	细胞骨架运动活性 Cytoskeletal motor activity	7	2
	GO:0060090	分子接头活性 Molecular adaptor activity	2	2
	GO:0044183	蛋白质折叠伴侣 Protein folding chaperone activity	2	2
	GO:0016209	抗氧化活性 Antioxidant activity	6	2
	GO:0005215	转运蛋白活性 Transporter activity	60	57
	GO:0098772	分子功能调节活性 Molecular function regulator activity	11	8
	GO:0140299	小分子感应活性 Small molecule sensor activity	2	4
	GO:0005488	结合 Binding	422	310
	GO:0016491	氧化还原酶活性 Oxidoreductase activity	0	1
	GO:0060089	分子转导活性 Molecular transducer activity	12	13
	GO:0003824	催化活性 Catalytic activity	401	296

A1：未拌种大豆；A2：未拌种大豆接种大豆胞囊线虫；B1：菌株XFS-4拌种大豆；B2：菌株XFS-4拌种大豆接种大豆胞囊线虫。A1: Untreated soybean; A2: untreated soybean seeds inoculated with *Heterodera glycines*; B1: soybean seeds treated with strain XFS-4; B2: XFS-4-treated seeds inoculated with *Heterodera glycines*.



A1：未拌种大豆；A2：未拌种大豆接种大豆胞囊线虫；B1：菌株XFS-4拌种大豆；B2：菌株XFS-4拌种大豆接种大豆胞囊线虫。
A1: Untreated soybean; A2: untreated soybean seeds inoculated with *Heterodera glycines*; B1: soybean seeds treated with strain XFS-4; B2: XFS-4-treated seeds inoculated with *Heterodera glycines*.

图2　大豆在沙阿霉素链霉菌XFS-4拌种和未拌种处理下接种大豆胞囊线虫后的差异表达基因KEGG通路富集分析

Fig. 2　KEGG pathway enrichment analysis of differentially expressed genes in soybean inoculated with *Heterodera glycines* under *Streptomyces zaomyceticus* XFS-4 seed coating treatment compared with the untreated control

在KEGG通路富集分析中，沙阿霉素链霉菌XFS-4处理组的差异表达基因显著富集通路包括淀粉和蔗糖代谢、植物-病原物互作以及辅酶因子生物合成等。这些通路与植物的防御反应密切相关。多个研究表明植物-病原物互作通路中的基因参与了大豆对大豆胞囊线虫的识别和免疫响应（黄海燕，2015；柳凤等，2017）。辅酶因子参与多种酶促反应，其中，苯丙氨酸解氨酶是苯丙烷代谢途径的关键调控酶，其活性直接调控着包括异黄酮在内的多种重要防御化合物的生物合成（Dhaubhadel et al.，2003）。苯丙氨酸解氨酶活性的增强及下游产物木质素等抗病物质的积累是植物响应病原物侵染的重要生物学过程，这一系列反应构成了抗病防御系统中的关键环节（李茂林，2020）。糖类是植物寄生线虫的重要营养来源，在拟南芥和大豆胞囊线虫互作系统中发现，蔗糖代谢过程中的转运子、合成酶以及裂解酶等相关酶的功能是调控大豆胞囊线虫发育与繁殖的关键（Hofmann et al.，2007；Cabello et al.，2014）。淀粉合成酶的功能丧失会影响大豆胞囊线虫的营养获取或寄主的能量供应，进而导致大豆胞囊线虫的雌虫

数量下降(Hofmann et al.,2008)。

此外,KEGG通路富集分析中发现沙阿霉素链霉菌XFS-4处理组的差异表达基因还特异性富集于亚油酸代谢、色氨酸代谢等通路,推测可能通过调控植物激素合成参与大豆抵御大豆胞囊线虫的过程。植物在面对病原物侵染时会通过特定的植物激素信号启动相应的防御反应。这些激素信号通路并非独立存在,而是协同互作构成一个动态调控网络,从而帮助植物更高效地抵抗病原物的入侵(Verma et al.,2016)。Martínez-Medina et al.(2017)研究发现当南方根结线虫侵染植物时会促使根部细胞异常增殖与分化,从而形成根结,其形成的关键因素为植物激素。Takahashi et al.(2014)研究表明芽胞杆菌能有效诱导番茄对青枯病的系统抗性,转录组分析揭示其抗病机制在于激活了水杨酸信号转导途径,同时抑制了茉莉酸信号途径。Li et al.(2003)证明亚油酸代谢途径是植物抗南方根结线虫防御的核心组成部分,通过引导茉莉酸信号通路的激活,在抑制南方根结线虫发育中发挥了重要作用。在本研究中,大豆受到大豆包囊线虫胁迫时,其体内亚油酸代谢途径相关基因持续上调表达,该途径是连接大豆防御反应与茉莉酸信号通路激活的关键枢纽。在植物免疫中,除了经典的激素调控网络,多种氨基酸代谢途径与其密切相关,共同协调防御反应(Zeier,2013)。

沙阿霉素链霉菌XFS-4作为一种生防菌,包衣处理简单高效且环保,契合农业绿色防控需求。本研究通过转录组测序分析表明,沙阿霉素链霉菌XFS-4通过调控大豆根部基因表达平衡,缓解了大豆胞囊线虫侵染引起的转录水平紊乱,从而增强了大豆的系统抗病性。沙阿霉素链霉菌XFS-4可以调控含氮化合物代谢、氧化还原反应等关键生物学过程,同时能激活植物–病原物互作、亚油酸代谢、色氨酸代谢等关键通路,调控茉莉酸等植物激素信号转导形成多维度的抗性,最终实现对大豆胞囊线虫的有效防御。未来研究可结合多组学分析和功能验证,明确关键基因在大豆抗线虫病中的具体作用,深入挖掘沙阿霉素链霉菌XFS-4的应用潜力,为大豆胞囊线虫病的绿色防控提供新策略。

参 考 文 献(References)

Cabello S, Lorenz C, Crespo S, Cabrera J, Ludwig R, Escobar C, Hofmann J. 2014. Altered sucrose synthase and invertase expression affects the local and systemic sugar metabolism of nematode-infected *Arabidopsis thaliana* plants. Journal of Experimental Botany, 65(1): 201−212

Chen JS, Zhu F, Lu XP, Liu DW, Liu DF, Duan YX, Chen LJ. 2015. Isolation, identification and evaluation for nematicidal activity of actinomycetes against plant nematode *Meloidogyne incognita*. China Vegetables, (4): 41−45 (in Chinese) [陈井生, 朱峰, 鲁旭鹏, 刘大伟, 刘德福, 段玉玺, 陈立杰. 2015. 南方根结线虫拮抗放线菌的分离、鉴定与杀线虫活性分析. 中国蔬菜, (4): 41−45]

Chen LJ, Wang YY, Zhu XF, Duan YX. 2011. Review of the biocontrol on soybean cyst nematode (*Heterodera glycines*). Journal of Shenyang Agricultural University, 42(4): 393−398 (in Chinese) [陈立杰, 王媛媛, 朱晓峰, 段玉玺. 2011. 大豆胞囊线虫病生物防治研究进展. 沈阳农业大学学报, 42(4): 393−398]

Dhaubhadel S, McGarvey BD, Williams R, Gijzen M. 2003. Isoflavonoid biosynthesis and accumulation in developing soybean seeds. Plant Molecular Biology, 53(6): 733−743

Fang WS, Wang QX, Yan DD, Li Y, Cao BW, Xu J, Jin X, Cao AC. 2023. Research progresses and future development trends of soil fumigant dazomet in control of soil-borne diseases. Journal of Plant Protection, 50(1): 40−49 (in Chinese) [方文生, 王秋霞, 颜冬冬, 李园, 曹兵伟, 徐进, 靳茜, 曹坳程. 2023. 土壤熏蒸剂棉隆防治土传病害研究进展及未来发展趋势. 植物保护学报, 50(1): 40−49]

Florea L, Song L, Salzberg SL. 2013. Thousands of exon skipping events differentiate among splicing patterns in sixteen human tissues. F1000Research, 2: 188

Hofmann J, Szakasits D, Blöchl A, Sobczak M, Daxböck-Horvath S, Golinowski W, Bohlmann H, Grundler FMW. 2008. Starch serves as carbohydrate storage in nematode-induced syncytia. Plant Physiology, 146(1): 228−235

Hofmann J, Wieczorek K, Blöchl A, Grundler FMW. 2007. Sucrose supply to nematode-induced syncytia depends on the apoplasmic and symplasmic pathways. Journal of Experimental Botany, 58(7): 1591−1601

Hosseini P, Matthews BF. 2014. Regulatory interplay between soybean root and soybean cyst nematode during a resistant and susceptible reaction. BMC Plant Biology, 14(1): 300

Huang HY. 2015. Transcriptome characterization and differential expression analysis of resistance related genes based on RNA sequencing in different alfalfa lines infected by *Pseudopeziza medicaginis*. Master thesis. Lanzhou: Gansu Agricultural University (in Chinese) [黄海燕. 2015. 假盘菌诱导下紫花苜蓿不同株系的转录组测序与抗病相关基因差异表达研究. 硕士学位论文. 兰州: 甘肃农业大学]

Ismail AE. 2014. Growing *Jatropha curcas* and *Jatropha gossypiifolia* as a interculture with sunflower for control of *Meloidogyne javanica* in Egypt. International Journal of Sustainable Agricultural Research, 1(2): 39−44

Jin N, Chen YP, Liu Q, Jian H. 2022. Research progresses in occurrence, diagnoses, pathogenic mechanisms and integrated management of vegetable root-knot nematodes in China. Journal of Plant Protection, 49(1): 424−438 (in Chinese) [金娜, 陈永攀, 刘倩, 简恒. 2022. 我国蔬菜根结线虫发生、致害和绿色防控研究进展. 植物保护学报, 49(1): 424−438]

Jin N, Xue H, Li WJ, Wang XY, Liu Q, Liu SS, Liu P, Zhao JL, Jian H. 2017. Field evaluation of *Streptomyces rubrogriseus* HDZ-9-47

for biocontrol of *Meloidogyne incognita* on tomato. Journal of Integrative Agriculture, 16(6): 1347−1357

Kang WS. 2018. Study on the mechanism of *Bacillus sample* Sneb545 induced soybean resistant soybean cyst nematode. PhD thesis. Shenyang: Shenyang Agricultural University (in Chinese) [康文殊. 2018. 简单芽孢杆菌Sneb545诱导大豆抗胞囊线虫的机理研究. 博士学位论文. 沈阳: 沈阳农业大学]

Kim D, Pertea G, Trapnell C, Pimentel H, Kelley R, Salzberg SL. 2013. TopHat2: accurate alignment of transcriptomes in the presence of insertions, deletions and gene fusions. Genome Biology, 14(4): R36

Li CY, Liu GH, Xu CC, Lee GI, Bauer P, Ling HQ, Ganal MW, Howe GA. 2003. The tomato *suppressor of prosystemin-mediated responses2* gene encodes a fatty acid desaturase required for the biosynthesis of jasmonic acid and the production of a systemic wound signal for defense gene expression. Plant Cell, 15(7): 1646−1661

Li ML. 2020. Screening and study on the resistance mechanism of soybean against race 2 of *Heterodera glycines*. Master thesis. Zhengzhou: Zhengzhou University (in Chinese) [李茂林. 2020. 大豆抗胞囊线虫2号生理小种资源筛选及抗性机制研究. 硕士学位论文. 郑州: 郑州大学]

Li S, Chen Y, Zhu XF, Wang YY, Jung KH, Chen LJ, Xuan YH, Duan YX. 2018. The transcriptomic changes of Huipizhi Heidou (*Glycine max*), a nematode-resistant black soybean during *Heterodera glycines* race 3 infection. Journal of Plant Physiology, 220: 96−104

Li XY, Wang X, Zhang SP, Liu DW, Duan YX, Dong W. 2011. Comparative profiling of the transcriptional response to soybean cyst nematode infection of soybean roots by deep sequencing. Chinese Science Bulletin, 56(18): 1904−1911

Liu F, Ou XC, Wei JG, Zhan RL, Chang JM. 2017. Interaction mechanism between mango and *Fusarium mangiferae* on transcriptomes. Acta Phytopathologica Sinica, 47(2): 224-233 (in Chinese) [柳凤, 欧雄常, 韦继光, 詹儒林, 常金梅. 2017. 杧果与*Fusarium mangiferae*在转录水平上的互作机制. 植物病理学报, 47(2): 224−233]

Liu WZ. 1995. Research techniques in plant nematology. Shenyang: Liaoning Science and Technology Press (in Chinese) [刘维志. 1995. 植物线虫学研究技术. 沈阳: 辽宁科学技术出版社]

Love MI, Huber W, Anders S. 2014. Moderated estimation of fold change and dispersion for RNA-seq data with DESeq2. Genome Biology, 15(12): 550

Luo HL, Sun MH, Xie JP, Liu ZH, Huang Y. 2006. Diversity of actinomycetes associated with root-knot nematode and their potential for nematode control. Acta Microbiologica Sinica, 46(4): 598−601

Lyu MN, Iida H, Eekhout T, Mäkelä M, Muranen S, Ye LL, Vatén A, Wybouw B, Wang X, De Rybel B, et al. 2025. The dynamic and diverse nature of parenchyma cells in the *Arabidopsis* root during secondary growth. Nature Plants, 11(4): 878−890

Martínez-Medina A, Fernandez I, Lok GB, Pozo MJ, Pieterse CMJ, Van Wees SCM. 2017. Shifting from priming of salicylic acid- to jasmonic acid-regulated defences by *Trichoderma* protects tomato against the root knot nematode *Meloidogyne incognita*. New Phytologist, 213(3): 1363−1377

Rashad FM, Fathy HM, El-Zayat AS, Elghonaimy AM. 2015. Isolation and characterization of multifunctional *Streptomyces* species with antimicrobial, nematicidal and phytohormone activities from marine environments in Egypt. Microbiological Research, 175: 34−47

Song WW, Qi NW, Liang C, Duan FM, Zhao HH. 2019. Soybean root transcriptome profiling reveals a nonhost resistant response during *Heterodera glycines* infection. PLoS ONE, 14(5): e0217130

Takahashi H, Nakaho K, Ishihara T, Ando S, Wada T, Kanayama Y, Asano S, Yoshida S, Tsushima S, Hyakumachi M. 2014. Transcriptional profile of tomato roots exhibiting *Bacillus thuringiensis*-induced resistance to *Ralstonia solanacearum*. Plant Cell Reports, 33(1): 99−110

Tang HB, Flick P, Sato K, Ramiez F, Klopfenstein D, Mungall C, Yunes JM, Pedersen BS. 2015. Goatools: tools for gene ontology. Zenodo, https://doi.org/10.5281/zenodo.1301279

Verma V, Ravindran P, Kumar PP. 2016. Plant hormone-mediated regulation of stress responses. BMC Plant Biology, 16(1): 86

Vogt T. 2010. Phenylpropanoid biosynthesis. Molecular Plant, 3(1): 2−20

Xiang P, Hao JG, Zhang W, Li BH, Lu WC, Li HP, Zhang QF, Chen JS, Liu DW. 2017. Identification and field control efficacy of biocontrol actinomycetes against *Heterodera glycines*. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 39(2): 234−238 (in Chinese) [项鹏, 郝建国, 张武, 李宝华, 鹿文成, 李红鹏, 张崎峰, 陈井生, 刘大伟. 2017. 大豆胞囊线虫生防放线菌的田间防效评估及其鉴定. 中国油料作物学报, 39(2): 234−238]

Xie C, Mao XZ, Huang JJ, Ding Y, Wu JM, Dong S, Kong L, Gao G, Li CY, Wei LP. 2011. KOBAS 2.0: a web server for annotation and identification of enriched pathways and diseases. Nucleic Acids Research, 39(Web Server issue): 316−322

You J, Li JR, Zhen SJ, Dong LW, Wang JL, Hu YF, Shen ZB, Wang JJ. 2024. Investigation of soybean cyst nematode in soybean production areas of Heilongjiang Province from 2015 to 2022. Soybean Science, 43(2): 176-184 (in Chinese) [尤佳, 李进荣, 甄善继, 董丽伟, 王建丽, 胡岩峰, 申忠宝, 王家军. 2024. 2015—2022年黑龙江省大豆产区大豆胞囊线虫病调查. 大豆科学, 43(2): 176−184]

Zeier J. 2013. New insights into the regulation of plant immunity by amino acid metabolic pathways. Plant, Cell & Environment, 36 (12): 2085−2103

Zhao D. 2018. Mechanism of *Pseudomonas* induced tomato resistance to root knot nematode. PhD thesis. Shenyang: Shenyang Agricultural University (in Chinese) [赵丹. 2018. 假单胞菌诱导番茄抗根结线虫的机理研究. 博士学位论文. 沈阳: 沈阳农业大学]

Zhou M, Zhang YL, Yang JD. 2023. Analysis of nitrogen dynamics and transcriptomic activity revealed a pivotal role of some amino acid transporters in nitrogen remobilization in poplar senescing leaves. Plants, 12(24): 4140

Zhou YY, Guo YX, Duan YX, Li HY, Chen LJ. 2020. Prevention effect and photosynthetic performance in *Bacillus megaterium* Sneb207 against soybean cyst nematode. Soybean Science, 39(4): 605−611 (in Chinese) [周园园, 郭永霞, 段玉玺, 李海燕, 陈立杰. 2020. 巨大芽孢杆菌Sneb207诱导大豆抗胞囊线虫病的防效及光合响应. 大豆科学, 39(4): 605−611]

（责任编辑：李美娟）