

杨艳伶,程亮,朱海霞,等. 出芽短梗霉菌株 PA-2 侵染下藜光合作用和防御相关基因的表达分析[J]. 江苏农业科学,2025,53(6):56-63.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2025.06.006

出芽短梗霉菌株 PA-2 侵染下藜光合作用和防御相关基因的表达分析

杨艳伶^{1,2},程亮^{1,2},朱海霞^{1,2},李娟^{1,2},王信¹,刘晓芳^{1,2},郭青云^{1,2}

(1. 青海大学,青海西宁 810016; 2. 青海省农业有害生物综合治理重点实验室,青海西宁 810016)

摘要:为了研究出芽短梗霉菌株 PA-2 侵染藜过程中光合作用和防御相关基因表达的变化规律,揭示出芽短梗霉菌的侵染机制,以藜幼苗为试验材料,通过喷雾接种出芽短梗霉菌株 PA-2 的孢子悬浮液(含有孢子 $10^6 \sim 10^8$ 个/mL),分别于侵染 0、24、72、120、168 h(侵染对象为藜叶片及空白对照的根、茎、叶)后取样,用 qRT-PCR 技术检测藜光合作用(*psaA*、*psaL*、*psaN*、*psaG*)和防御(*SOD*、*PAL*、*PPO*、*CAT*)相关基因的表达情况。结果表明,侵染藜后,藜光合相关基因、防御相关基因在不同组织中的表达水平存在明显差异,4 个光合基因成员在叶中均有大量表达,表达量显著高于茎、根。而防御相关的基因在藜叶片、茎中表达量最高的基因是 *CAT*,显著高于其在根中的表达量。在根中表达量最高的基因是 *PAL*、*PPO*,两者表达量相差不大,*SOD* 基因在茎中的表达量最低。与 CK 相比,随着 PA-2 侵染时间的延长,*psaA*、*psaL*、*psaN* 基因的表达水平均显著下调,且在整个侵染周期内保持低水平表达,而 *psaG* 基因表达水平呈“下降—上调”的趋势,在处理 168 h 时相对表达量略有回升。与 CK 相比,*CAT*、*PPO* 基因表达水平均显著下调,*PAL* 基因表达水平显著上调,*SOD* 基因在整个侵染周期的波动较大,呈现“下降—上调—下降”表达的趋势。由研究结果可知,藜能通过诱导光合作用、防御相关基因的差异表达来调控光合活性及防御活性,以响应 PA-2 的侵染。

关键词:出芽短梗霉菌株;实时荧光定量 PCR;藜;表达分析;光合作用

中图分类号:S182;S451 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2025)06-0056-08

藜(*Chenopodium album* L.),别称灰菜、白藜、灰条菜,属于藜科、藜属,为一年生草本植物,是造成作物产量损失的一种恶性杂草,有效防除藜对于作物的安全生产具有重要意义。目前,藜的防除仍以化学防除为主,但是由此导致的抗药性、农药残留、环境污染等现象日益严重^[1-5]。因此,开发和利用

病原菌防除杂草,已经成为防除藜的重要研究方向^[6-8]。关于利用植物病原菌防除藜的研究已有很多报道^[9]。通常情况下,在植物受到病原菌侵染后,被侵染的植物部位与病原菌相互作用产生信号,并将信号传导到其他组织,进而诱发植物体产生一系列防卫防御反应等^[10]。目前的许多研究发现,苯丙氨酸解氨酶(phenylalanine ammonia-lyase, *PAL*)是次生苯丙烷类代谢途径中的关键酶、限速酶,参与植物木质素、水杨酸、植保素等的生物合成,在植物抗病、抗逆过程中发挥了重要作用^[11-12]。多酚氧化酶(polyphenol oxidase, *PPO*)、过氧化氢酶(catalase, *CAT*)、超氧化物歧化酶(superoxide

收稿日期:2024-04-09

基金项目:青海省自然科学基金面上项目(编号:2022-ZJ-911)。

作者简介:杨艳伶(1997—),女,贵州遵义人,硕士研究生,研究方向为植物保护。E-mail:2485400630@qq.com。

通信作者:郭青云,硕士,研究员,主要从事农田杂草生物防治工作。E-mail:guoqingyunqh@163.com。

2009,106(52):22534-22539.

[38] Doebley J, Stec A, Hubbard L. The evolution of apical dominance in maize[J]. *Nature*, 1997, 386(6624):485-488.

[39] Li Y T, Li L L, Yang J P, et al. Genome-wide identification and analysis of TCP gene family among three *Dendrobium* species[J]. *Plants*, 2023, 12(18):3201.

[40] Narbona E, Jaca J, Del Valle J C, et al. Whole-plant reddening in *Silene germana* is due to anthocyanin accumulation in response to visible light[J]. *Plant Biology*, 2018, 20(6):968-977.

[41] Karageorgou P, Manetas Y. The importance of being red when young: anthocyanins and the protection of young leaves of *Quercus coccifera* from insect herbivory and excess light[J]. *Tree Physiology*, 2006, 26(5):613-621.

[42] Gould K, Kuhn D N, Lee D W, et al. Why leaves are sometimes red[J]. *Nature*, 1995, 378:241-242.

[43] Zhang X H, Zheng X T, Sun B Y, et al. Over-expression of the *CHS* gene enhances resistance of *Arabidopsis* leaves to high light[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2018, 154:33-43.

dismutase, SOD) 和过氧化物酶 (peroxidase, POD) 均参与植物对生物与非生物胁迫的响应, 这些抗氧化酶能抑制 ROS 自由基对宿主的伤害, 从而提高植物的抗逆能力。赵英等发现, 在柱花草上接种炭疽病原菌后, 抗病品种的 *PAL* 表达量显著高于感病品种, 推测 *PAL* 基因在柱花草中具有抗炭疽病的作用^[13]。刘戈辉等用枯萎病菌孢子悬浮液接种烟草, 发现防御酶类相关基因 (*PAL*、*POD*) 的相对表达量上调, 从而提高了植株的抗病性^[14]。此外, 病原菌侵染会导致植物的光合作用发生改变^[15-16]。如杨树与栅锈菌互作 6~9 d 后, 与光合作用相关的基因下调表达^[17-18]。用丁香假单胞菌 (*Pseudomonas syringae* pv. *tabaci*) 侵染烟草叶片时, 会导致叶绿素降解及捕光天线蛋白下调表达, 从而抑制烟草叶片的光合作用^[19]。

近年来, 实时定量聚合酶链式反应 (qRT-PCR) 因其具有快速、灵敏、准确和重复性好等优点而被广泛应用于基因表达分析研究中^[20]。关于出芽短梗霉菌侵染藜的光合作用和防御酶的变化等相关研究尚未见报道。因此, 分析出芽短梗霉菌 PA-2 侵染藜后的光合作用和防御相关基因的表达情况, 有助于深入研究藜和出芽短梗霉菌 PA-2 的互作机制。本研究基于前期转录组测序结果, 对筛选出的可能参与光合作用和防御相关基因进行 qRT-PCR 分析, 研究结果可为后续深入开展出芽短梗霉菌株 PA-2 与藜的互作机制研究奠定基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

出芽短梗霉菌 (*Aureobasidium pullulans*) 菌株 PA-2 由笔者所在实验室从自然感病的杨树叶上分离获得并保存于 4℃ 冰箱。

藜 (*Chenopodium album* L.) 种子采集于青海省西宁市二十里铺青海省农林科学院试验田成熟藜植株上。

1.2 试验方法

1.2.1 样品采集 试验于 2022 年 6 月 7 日在青海大学农林科学院植保所光照培养箱内进行, 藜种子用 0.1% NaClO 溶液浸泡 5 min 后用无菌水冲洗数次, 均匀地播种于营养钵中, 再将其置于 (25±1)℃ 光照培养箱中 (16 h 光照/8 h 黑暗)。当幼苗长至 3~4 对真叶时, 将其移栽至内径为 20 cm 的花盆中培育, 按照常规管理。待藜长出 8 对真叶后, 喷雾接

种 PA-2 菌株的孢子悬浮液 ($10^6 \sim 10^8$ 个孢子/mL), 接种量为 20 mL/钵 (每组 5 钵), 以无菌水作为空白对照。参照朱杰等的方法^[21], 分别于侵染 0、24、72、120、168 h (侵染对象为藜叶片及空白对照的根、茎、叶) 时取样, 每个处理进行 3 次生物学重复。样品采集后立即用液氮进行速冻并于 -80℃ 保存备用。

1.2.2 样品总 RNA 提取及第 1 链 cDNA 的合成 各样品的总 RNA 用植物总 RNA 提取试剂盒 (Tiangen) 提取, 并用 1% 琼脂糖凝胶电泳检测每个样品的 RNA 质量, 然后用 NanoDrop 2000 分光光度计检测 RNA 的浓度、纯度, 要求 $D_{260\text{ nm}}/D_{280\text{ nm}}$ 在 1.8~2.1 之间。使用反转录试剂盒 PrimeScript™ 1st Strand cDNA Synthesis Kit 合成 cDNA。扩增体系和反应程序如下: 反应体系为 20 μL, 包括 10 μL Premix Taq™, 各 1 μL 正反向引物, 1 μL cDNA 模板, 7 μL ddH₂O。反应程序: 94℃ 5 min; 94℃ 45 s, 60℃ 45 s, 72℃ 10 s, 72℃ 10 min, 32 个循环; 4℃ 保存。反应结束后, 通过凝胶电泳法检测扩增产物大小。将反转录产物于 -20℃ 保存。

1.2.3 引物设计及合成 根据藜 SRA 数据库 (登录号为 SRR12674257) 筛选出 8 个基因 (光和防御相关基因), 用软件 Primer Premier 5.0 设计 qPCR 引物, 并进行人工检验, 引物由生工生物工程 (上海) 股份有限公司合成。内参基因参照文献 [22], 具体引物序列信息见表 1。

1.2.4 光合作用和防御相关基因的 qRT-PCR 分析 使用 Applied Biosystems 7500 Fast PCR 热循环仪检测系统 (ThermoFisher Scientific Inc.) 进行荧光定量检测。反应体系为 25 μL, 包括 12.5 μL SYBR PrimixTaq™、各 1 μL 正反向引物、0.5 μL cDNA 模板、0.4 μL ROX、9.6 μL ddH₂O。PCR 程序: 95℃ 30 s; 95℃ 5 s, 60℃ 15 s, 72℃ 15 s, 40 个循环。熔解曲线: 95℃ 15 min, 60℃ 30 s, 95℃ 15 min。反应结束后, 通过熔解曲线检测产物特异性。每个样本设 3 次技术重复。采用 $2^{-\Delta\Delta C_T}$ 法计算相对表达量。用 Excel、SPSS 25.0 对数据进行处理, 用 GraphPad Prism 9.0 绘制图表。

2 结果与分析

2.1 光合作用和防御相关基因 qRT-PCR 引物扩增特异性分析

以各样品 cDNA 为模板, 用 TaqDNA 聚合酶扩增以检测各相关基因 qRT-PCR 引物的特异性。各

表 1 光合作用和防御相关基因的引物序列

基因名称	引物序列(5'→3')	产物大小 (bp)	退火温度 (℃)
<i>psaA</i>	ACAACCTGTCTTCGCTCAATGGATCTTGCCACCCACTGCTACTAAATCAC	126	59
<i>psaL</i>	TTTACCGTCAAGGCTGTTCACTCTGCTGTAGGCTGGGAGGTTGGATAGG	146	60
<i>psaN</i>	AAGGCGTCTTCGCTGTGTTGTGACGGCAGCTCTTCTTCCTTGAATG	110	60
<i>psaG</i>	GCAGAGCTGAACCTGAACCCATCCCATTTCTGCTCTGGCACT	129	59
<i>CAT</i>	TCTGGTCAACAAGGCTGGCAAAGCATCCTCCAACAGGCACCTTAACTCC	83	60
<i>PPO</i>	CTGGGCCTGCTGAAGGATCTAAACAAAGGGAGAAATCCTGGTTCGCTAG	129	60
<i>PAL</i>	TGTGAACCTCCCTCGGTCTCATCTCACTGCGTGTGACATTCTCTTCC	141	60
<i>SOD</i>	AAAGAATGCCCCAGCCACTAAGCACAGCAAAGCAGACCTCCACAAC	108	60
<i>COX10</i>	CCGTGACGATTATGCTGCTGGAGGCTGTGCCACCAATCGCTAGAG	195	61
<i>eEF1α</i>	TCAGAGGAAGGGCGGAGATTAGCCTCAACAGCCTAGAACTTCGGTCAC	172	60
<i>eIF3</i>	AGGCTTGTCACGAAGGTTCAGGAAGGTGCTGTCTCATGCTTTGTAG	113	60

个光合作用(*psaA*、*psaL*、*psaN*、*psaG*)和防御(*SOD*、*PAL*、*PPO*、*CAT*)相关基因引物在退火温度为 60 ℃ 反应条件下,扩增条带大小正确且单一、无杂带(图 1),符合后续研究的要求。分析 qRT-PCR 的熔解

曲线发现,8 个基因均只产生单一熔解峰,无其他杂峰,重复样本间曲线重合性较好,说明基因引物扩增的特异性高(图 2)。

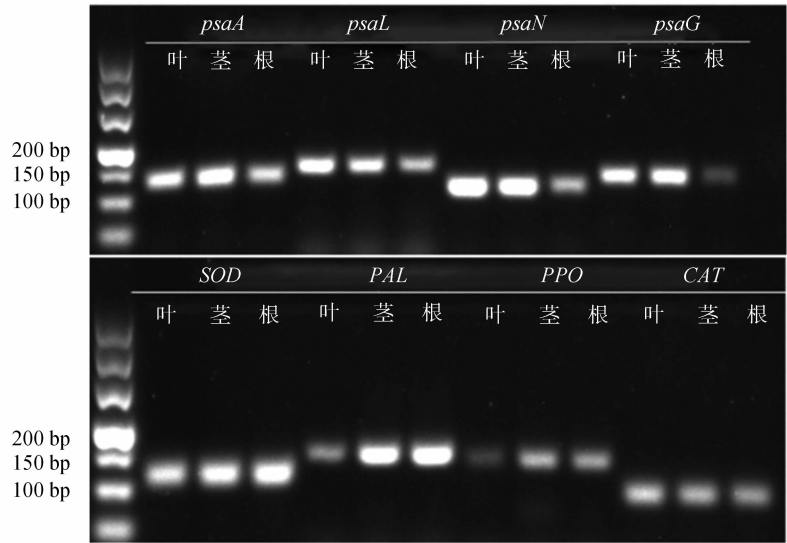


图 1 藜光合作用和防御相关基因的 PCR 扩增电泳结果

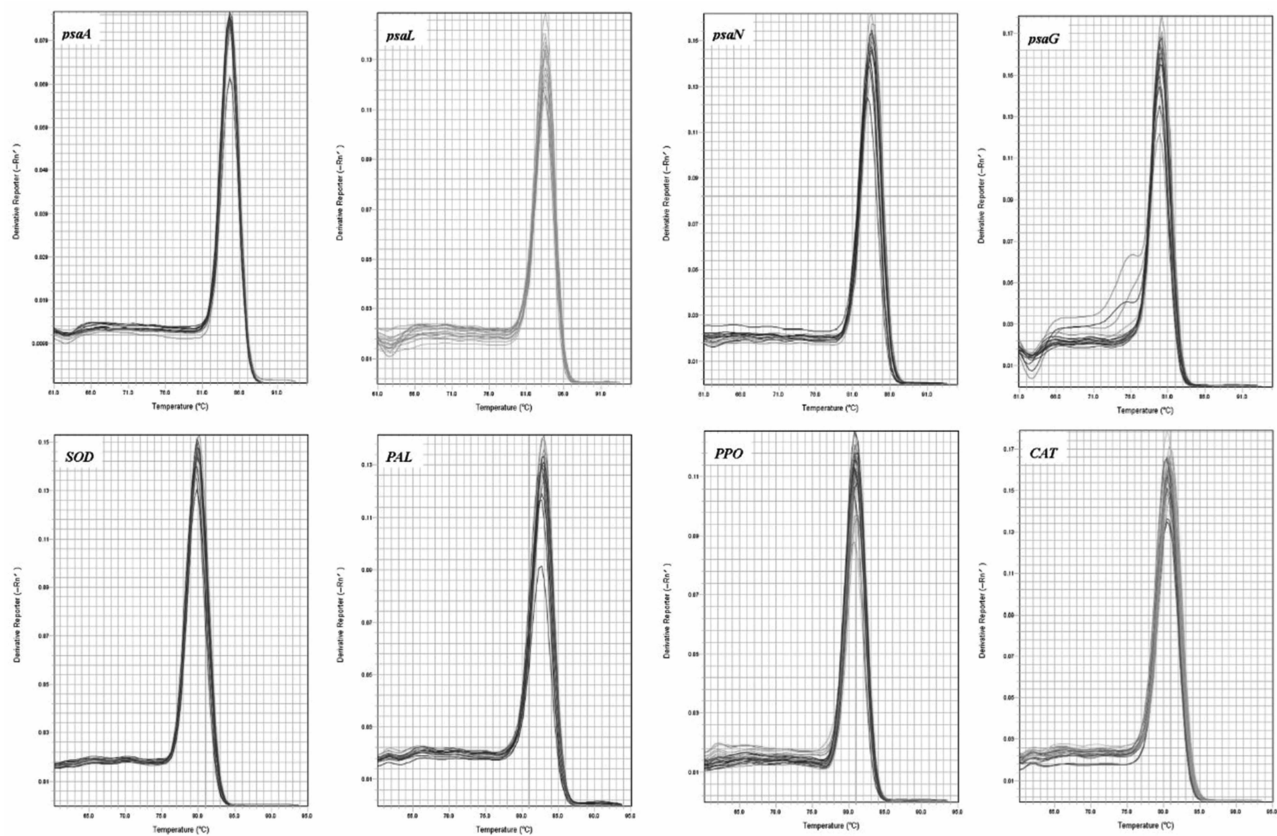
2.2 光合作用相关基因在藜不同组织中的表达分析

以 *COX10*、*COX10 + eIF3* 作为内参基因,用 qRT-PCR 分析 4 个光合作用相关基因在藜不同组织部位中的表达水平。图 3 显示,4 个成员在叶中均有大量表达,表达量显著高于茎、根中的表达量;4 个成员在叶中的表达量排序为 *psaG* > *psaN* > *psaL* > *psaA*,在茎中的表达量顺序为 *psaG* > *psaL* > *psaA* > *psaN*,在根中的表达量排序为 *psaA* > *psaL* > *psaN* > *psaG*。可以看出,*psaG* 基因在藜的叶片、茎中的表

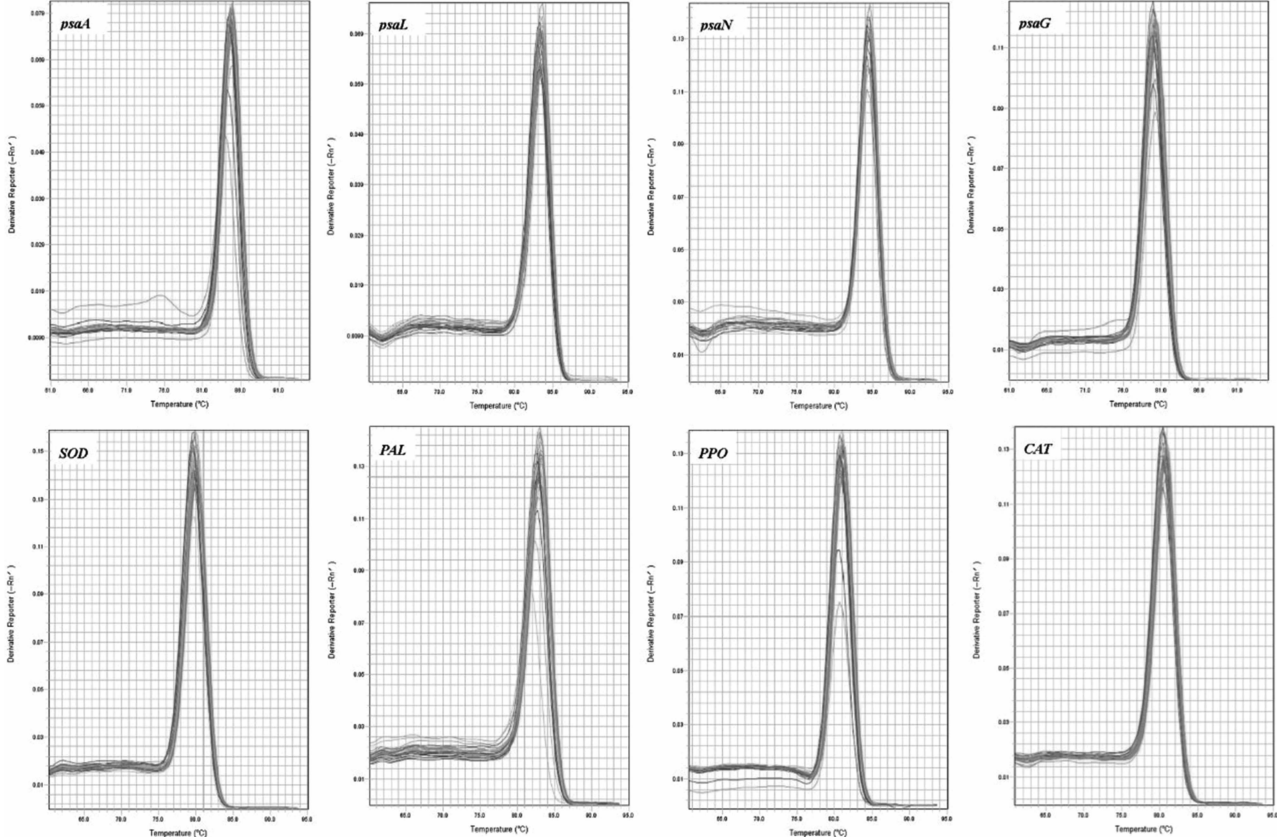
达量最高,而 *psaA* 基因在根中的表达量最高。

2.3 防御相关基因在藜不同组织的表达分析

以 *COX10* 和 *COX10 + eIF3* 作为内参基因,用 qRT-PCR 分析 4 个防御相关基因在藜不同组织部位中的表达水平。图 4 中结果显示,对 4 个成员的表达量从高到低进行排序,叶片中的排序是 *CAT* > *SOD* > *PPO* > *PAL*,茎中的排序是 *CAT* > *PAL* > *PPO* > *SOD*,根中的排序是 *PAL* > *PPO* > *SOD* > *CAT*。可以看出,在藜叶片、茎中表达量最高的基因是 *CAT*,显著高于其在根中的表达量。在根中表达量最高的

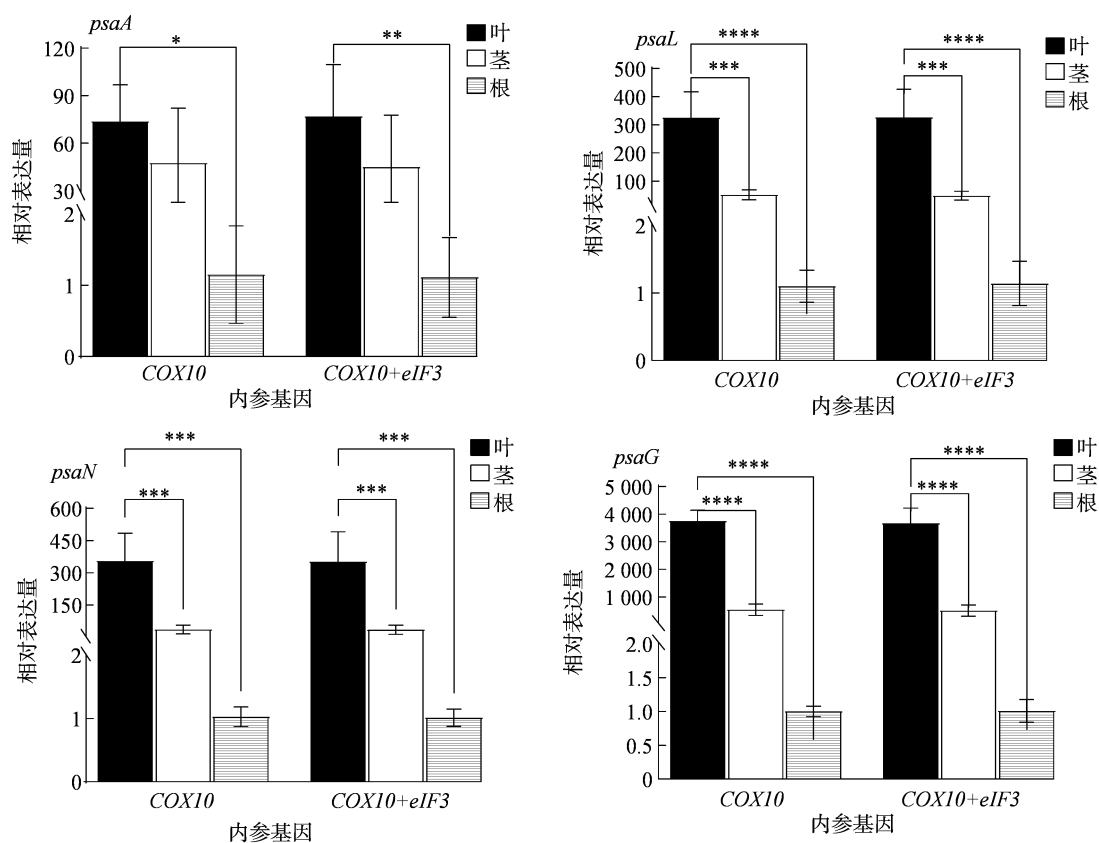


A. 不同组织的熔解曲线



B. 不同处理时间的熔解曲线

图2 藜光合作用和防御相关基因的 qRT-PCR 熔解曲线



*, **, ***, **** 分别表示与在 0.05、0.01、0.001、0.000 1 水平差异显著。图 4 同

图3 以 *COX10*、*COX10+eIF3* 作为内参基因对光合作用相关基因在藜不同组织中的表达分析

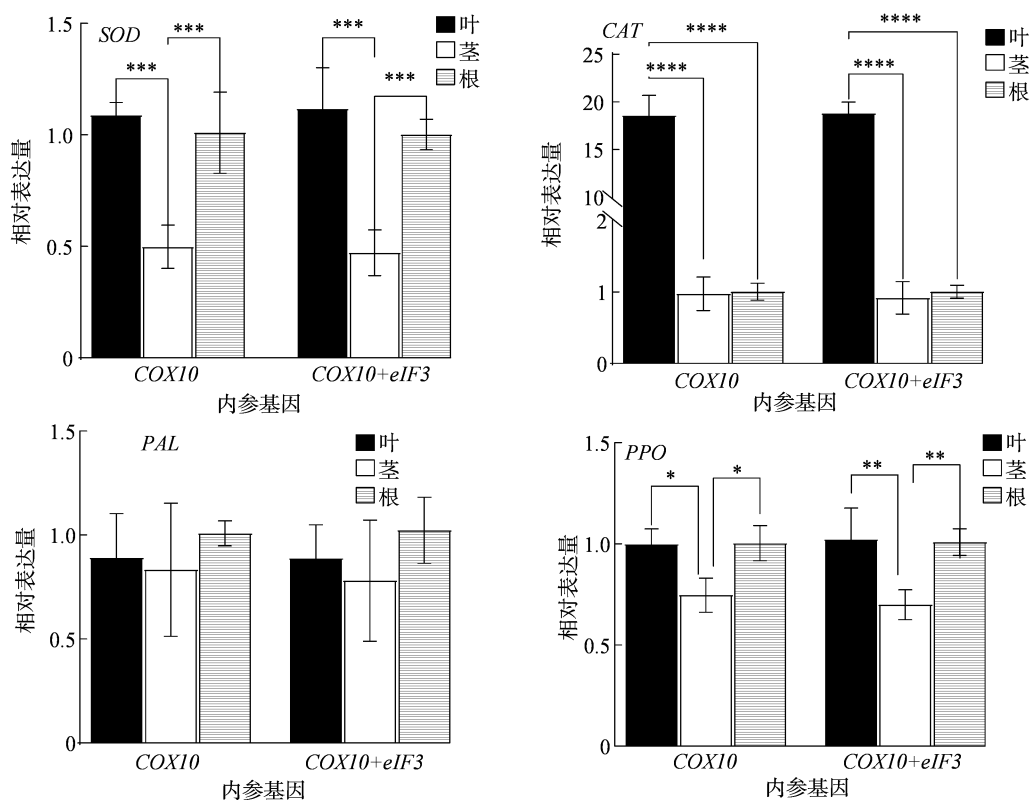


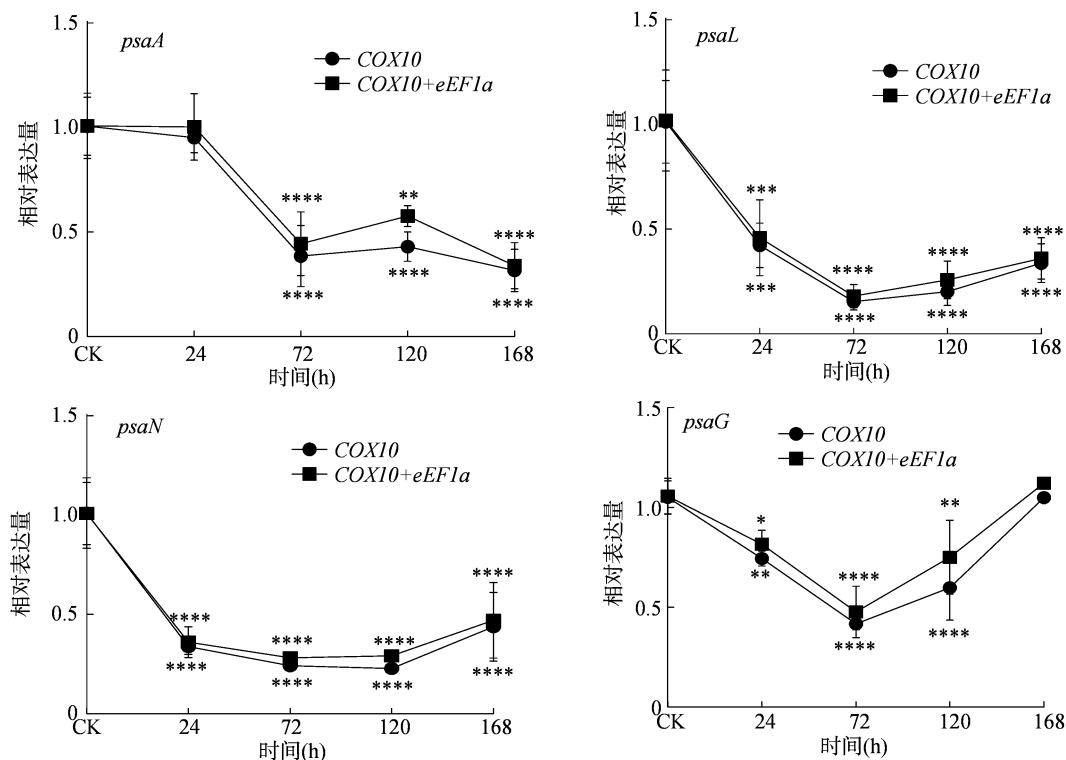
图4 以 *COX10*、*COX10+eIF3* 作为内参基因对防御相关基因在藜不同组织中的表达分析

基因是 *PAL*、*PPO*, 两者表达量相差不大, *SOD* 基因在茎中的表达量最低。

2.4 光合作用相关基因在 PA-2 不同时间处理下的表达分析

以 *COX10*、*COX10 + eEF1 α* 为内参基因, 分析 4 个光合作用相关基因在藜响应 *A. pullulans* PA-2 侵染过程中的表达水平。图 5 中结果显示, 藜在接种 PA-2 后, 与对照组相比, *psaA*、*psaL* 和 *psaN* 的表

达水平均极显著下调, 且整个侵染周期内持续低水平表达。而 *psaG* 在整个侵染周期的表达量先显著下调, 在 72 h 时达到最低水平, 后期表达量上升。以 *COX10* 为内参基因时, *psaL*、*psaN* 的表达量在 72 h 分别减少 85%、76%; 以 *COX10 + eEF1 α* 为内参基因时, *psaL*、*psaN* 的表达量在 72 h 分别减少 82%、72%。可以看出, 以 *COX10* 作为内参基因时, 4 个成员的表达模式与 *COX10 + eEF1 α* 作内参时基本一致。



*, **, ***, **** 分别表示与 CK 相比在 0.05、0.01、0.001、0.000 1 水平差异显著, 下图同

图5 光合作用相关基因在 PA-2 侵染不同时间的相对表达量

2.5 防御相关基因在 PA-2 不同时间处理下的表达分析

以 *COX10*、*COX10 + eEF1 α* 作为内参基因, 分析 4 个防御作用相关基因在藜响应 *A. pullulans* PA-2 侵染过程中的表达水平。CAT 的实时荧光定量试验结果(图 6)显示, 藜幼苗在接种 PA-2 后, CAT 的基因表达量呈现先下调再上调的趋势, 与对照组相比, 在整个侵染周期内呈持续低水平表达, 在 72 h 时达到表达量的最低值。SOD、PPO 的实时荧光定量试验结果显示, 以 *COX10* 作为内参基因时, 与对照组相比, 随着胁迫时间的延长, SOD、PPO 表达水平呈下调趋势; 以 *COX10 + eEF1 α* 组合作为内参时, 在整个侵染周期内 SOD、PPO 的表达水平波动较大, 在响应侵染 0 ~ 72 h 间, 基因的表达水平下调,

在响应侵染 72 ~ 120 h 间, 基因的表达水平迅速上调, 在响应侵染 120 ~ 168 h 间, 基因的表达水平迅速下调。PAL 的实时荧光定量试验结果显示, 藜在响应侵染 0 ~ 120 h 间, 基因缓慢上调表达, 在响应侵染 128 h 时表达量达到峰值, 之后表达量下调。

3 讨论

当寄主植物受到病原菌的胁迫之后, 会产生一系列生理生化防御反应, 寄主组织的光合反应和各种防御酶活性也会随之发生变化。已有研究报道, 病原菌对植物的侵染, 都会通过先影响光系统 II 的电子传递速率来影响全链的电子传递速率, 使植株的光反应能力受到影响, 继而降低植物的光合反应功能, 使植物外在表现为净光合速率的降低、光合功

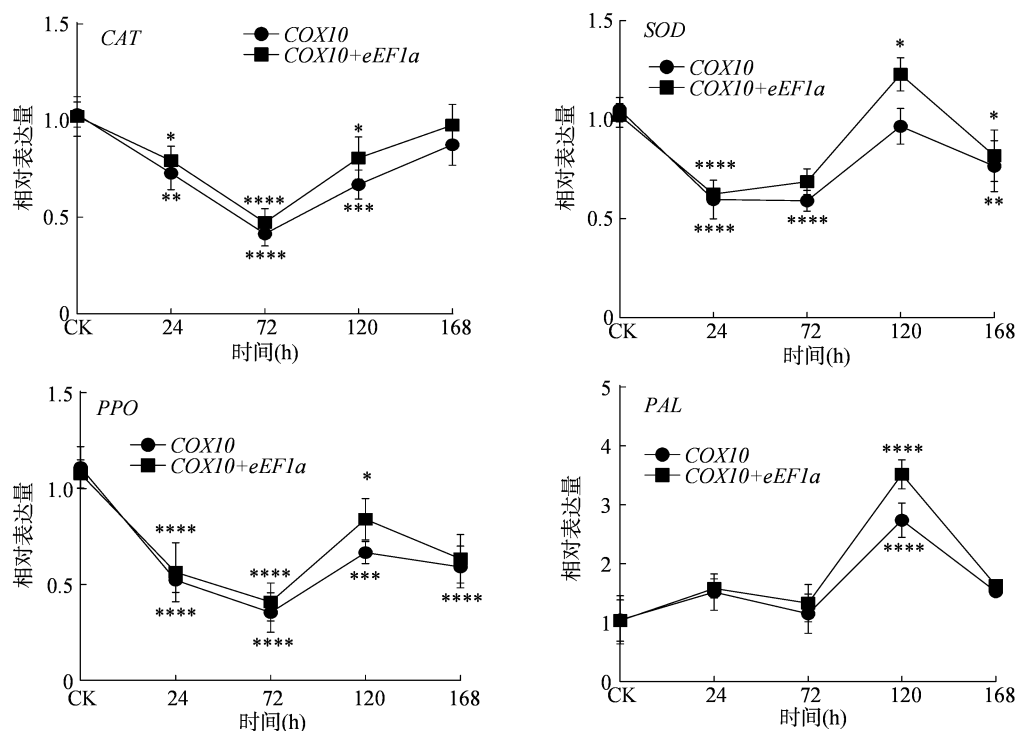


图6 防御相关基因在 PA-2 侵染不同时间的相对表达量

能下降,同时会导致编码蛋白的叶绿体基因转录水平下调^[23-24]。

Berger 等用紫丁香假单胞菌、灰葡萄孢菌接种番茄后,光合作用中的光反应、电子传递、光呼吸和碳同化相关基因下调表达,使植物表现为总叶绿素量、净光合速率下降,光合作用减弱^[15]。Gétaz 等^[25]通过在草莓接种草莓黄单胞菌(*Xanthomonas fragariae*)细胞悬浮液,用 RNA-Seq 技术对草莓转录组进行分析,结果显示,在感染晚期(接种后 29 d)表达的下调基因中,有 54 个基因与叶绿体相关,9 个与光系统 I/II 相关,14 个与叶绿素 a/b 结合相关,4 个与质体-脂质相关,6 个与葡萄糖异生或柠檬酸循环相关,说明病原菌会攻击寄主叶绿体,抑制其光合作用。本研究发现,藜幼苗在接种 PA-2 后,与对照组相比,*psaA*、*psaL* 和 *psaN* 基因的表达水平均显著下调,且在整个侵染周期内持续低水平表达,而 *psaG* 基因表达水平仅在处理 168 h 时相对表达量略有回升,说明这些藜基因在病原菌的感染下,表达均会发生不同程度的改变。

病原菌侵染不仅会导致植物的光合作用发生变化,同时一些生理生化相关防御基因的表达会发生变化,其差异表达与植物自身的防御反应有关^[26-28]。刘瑛双等对苹果叶片接种苹果炭疽菌叶枯病后发现,POD、SOD、CAT、PPO 相关基因表达量

增加,表明这 4 种酶参与了炭疽叶枯病菌侵染苹果叶片的过程^[29]。庞叶洲研究发现,在大丽轮枝菌侵染茄子过程中,POD、SOD、PPO 防御酶活性明显升高,且基因表达量在不同侵染时期呈现出不同变化^[28]。张小秋对宿根矮化病原菌侵染甘蔗后的生理变化、基因差异表达情况进行分析,发现甘蔗受 *Lxx* 胁迫后,引起抗氧化酶(POD、CAT)活性变化以响应胁迫^[30]。本研究基于前期转录组分析结果,对筛选的 4 个防御酶基因进行了 qRT-PCR 分析,发现藜幼苗受到 PA-2 侵染后,CAT、PPO 基因被显著诱导下调表达,SOD 基因受到不同程度的抑制或表达量下调。

4 结论

本研究用 qRT-PCR 方法对出芽短梗霉菌株 PA-2 胁迫下藜幼苗中的 8 个基因(光合基因和防御酶基因)表达水平进行了分析。结果发现,藜幼苗受 PA-2 侵染可导致后光合作用和防御酶相关基因表达水平发生显著变化,这些表达的基因可能参与了藜的防御调控,研究结果为后续基因功能验证提供了一定理论基础。

参考文献:

- [1] Vurro M, Evidente A, Andolfi A, et al. Brefeldin A and α, β -

- dehydrocurvularin, two phytotoxins from *Alternaria zinniae*, a biocontrol agent of *Xanthium occidentale* [J]. *Plant Science*, 1998, 138(1): 67–79.
- [2] Haroun N E, El – Amin S E, Mahgoub M, et al. Leaf blight: a new disease of *Xanthium strumarium* L. caused by *Curvularia lunata* and *Drechslera spicifera* in Sudan [J]. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*, 2015, 4(1): 511–515.
- [3] Takao K, Akagi Y, Tsuge T, et al. The global regulator LaeA controls biosynthesis of host – specific toxins, pathogenicity and development of *Alternaria alternata* pathotypes [J]. *Journal of General Plant Pathology*, 2016, 82(3): 121–131.
- [4] Abbas H K, Barrentine W L. *Alternaria helianthi* and imazaquin for control of imazaquin susceptible and resistant cocklebur (*Xanthium strumarium*) biotypes [J]. *Weed Science*, 1995, 43(3): 425–428.
- [5] Asif M, Iqbal M, Randhawa H, et al. Managing and breeding wheat for organic systems: enhancing competitiveness against weeds [M]. Cham: Springer International Publishing, 2014.
- [6] Evidente A, Capasso R, Cutignano A, et al. Ascaulitoxin, a phytotoxic bis – amino acid N – glucoside from *Ascochyta caulina* [J]. *Phytochemistry*, 1998, 48(7): 1131–1137.
- [7] Evidente A, Punzo B, Andolfi A, et al. Alternethanoxins A and B, polycyclic ethanones produced by *Alternaria sonchi*, potential mycoherbicides for *Sonchus arvensis* biocontrol [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2009, 57(15): 6656–6660.
- [8] Adetunji C O, Oloke J K, Prasad G S, et al. Effect of *Lasiodiplodia pseudothobromae* isolates, a potential bioherbicide for *Amaranthus hybridus* L. in maize culture [J]. *Notulae Scientia Biologicae*, 2017, 9(1): 131–137.
- [9] 李永龙, 程 亮, 朱海霞, 等. 出芽短梗霉菌菌株 PA – 2 的除草活性及对作物的安全性 [J]. *中国生物防治学报*, 2014, 30(2): 232–238.
- [10] 杨淑敏, 杨 艺, 罗 乐, 等. 蔷薇属植物响应蔷薇盘二孢侵染内参基因的筛选及茉莉酸相关基因表达分析 [J]. *北京林业大学学报*, 2023, 45(4): 114–125.
- [11] Ngadze E, Icishahayo D, Coutinho T A, et al. Role of polyphenol oxidase, peroxidase, phenylalanine ammonia lyase, chlorogenic acid, and total soluble phenols in resistance of potatoes to soft rot [J]. *Plant Disease*, 2012, 96(2): 186–192.
- [12] Kim D S, Hwang B K. An important role of the pepper phenylalanine ammonia – lyase gene (*PAL1*) in salicylic acid – dependent signalling of the defence response to microbial pathogens [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2014, 65(9): 2295–2306.
- [13] 赵 英, 付海天, 田维敏, 等. 接种后桂花草防御酶活性变化及 *PAL* 基因表达分析 [J]. *草地学报*, 2008, 16(6): 585–589.
- [14] 刘戈辉, 朱金成, 郭文婷, 等. 转 *GhB301* 基因烟草的防御酶活性及抗病相关基因表达分析 [J]. *西北植物学报*, 2019, 39(11): 2011–2018.
- [15] Berger S, Papadopoulos M, Schreiber U, et al. Complex regulation of gene expression, photosynthesis and sugar levels by pathogen infection in tomato [J]. *Physiologia Plantarum*, 2004, 122(4): 419–428.
- [16] Major I T, Nicole M C, Duplessis S, et al. Photosynthetic and respiratory changes in leaves of poplar elicited by rust infection [J]. *Photosynthesis Research*, 2010, 104(1): 41–48.
- [17] Miranda M, Ralph S G, Mellway R, et al. The transcriptional response of hybrid poplar (*Populus trichocarpa* × *P. deltoides*) to infection by *Melampsora medusae* leaf rust involves induction of flavonoid pathway genes leading to the accumulation of proanthocyanidins [J]. *Molecular Plant – Microbe Interactions*, 2007, 20(7): 816–831.
- [18] Azaiez A, Boyle B, Levée V, et al. Transcriptome profiling in hybrid poplar following interactions with *Melampsora* rust fungi [J]. *Molecular Plant – Microbe Interactions*, 2009, 22(2): 190–200.
- [19] 徐梓淞. 木醋液缓解野火病菌侵染烟草光合抑制及氧化损伤的作用及分子机制 [D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2022.
- [20] Gachon C, Mingam A, Charrier B. Real – time PCR: what relevance to plant studies? [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2004, 55(402): 1445–1454.
- [21] 朱 杰, 杨 莹, 程 亮, 等. 出芽短梗霉菌 PA – 2 对藜叶片生理化的影响 [J]. *青海大学学报(自然科学版)*, 2021, 39(5): 29–36.
- [22] 刘晓芳, 程 亮, 郭青云. 出芽短梗霉菌株 PA – 2 胁迫下藜 qRT – PCR 内参基因的筛选与验证 [J]. *中国草地学报*, 2024, 46(2): 48–56.
- [23] Bilgin D D, Zavala J A, Zhu J, et al. Biotic stress globally downregulates photosynthesis genes [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2010, 33(10): 1597–1613.
- [24] 沈 喜. 病原菌侵染条件下植物光系统 II 光合功能变化机制的研究 [D]. 兰州: 兰州大学, 2003.
- [25] Gétaz M, Puławska J, Smits T H M, et al. Host – pathogen interactions between *Xanthomonas fragariae* and its host *Fragaria × ananassa* investigated with a dual RNA – seq analysis [J]. *Microorganisms*, 2020, 8(8): 1253.
- [26] Wang Z Q, Zhang X, Gao P F, et al. The different physiological and biochemical responses in sugarcane during early infection of *Sporisorium scitamineum* [J]. *Genomics and Applied Biology*, 2015, 34(12): 2631–2638.
- [26] 王竹青, 张 旭, 高鹏飞, 等. 黑穗病菌侵染早期的甘蔗生理生化响应差异 [J]. *基因组学与应用生物学*, 2015, 34(12): 2631–2638.
- [27] 庞叶洲. 大丽轮枝菌侵染对茄子幼苗生理特性及基因表达的影响 [D]. 杭州: 浙江大学, 2019.
- [28] 高 鹏, 王广达, 魏兆根, 等. 水稻热激转录因子家族基因对纹枯病菌和植物激素的响应特征 [J]. *江苏农业学报*, 2023, 39(3): 609–621.
- [29] 刘瑛双, 房中文, Turakulov K S, 等. 接种苹果炭疽叶枯病菌对苹果叶片相关酶活性及基因表达的影响 [J]. *青岛农业大学学报(自然科学版)*, 2021, 38(3): 157–163.
- [30] 张小秋. 宿根矮化病病原菌特性及其侵染后的甘蔗生理和基因差异表达 [D]. 南宁: 广西大学, 2017.