

在小麦和叶锈菌互作过程中 TCTP 的表达特征

路兴通, 麻楠, 孙天杰, 郭云杉, 常亭亭, 王冬梅

(河北农业大学生命科学学院 / 华北作物改良与调控国家重点实验室 / 河北省植物生理与分子病理学重点实验室, 保定 071001)

摘要: 翻译控制肿瘤蛋白是调节植物生长发育、参与植物抵抗逆境胁迫的重要调节因子。本研究以叶锈菌生理小种 260 与 4 种含有不同抗叶锈基因的近等基因系分别组成亲和程度不同的组合为对象, 采用 RT-qPCR 和 Western Blotting 方法, 从转录和翻译两个水平探讨 TCTP 在小麦与叶锈菌互作过程中的表达模式。研究表明, 无论是转录水平还是翻译水平上, TCTP 在不亲和组合中均表现为表达量显著上调, 但在不同的 *Lr* 基因背景下其表达模式有所不同; 而在亲和组合中并未表现出明显的变化趋势。基于 TCTP mRNA 和蛋白水平的结果, 发现在小麦与叶锈菌互作体系中 TCTP 在转录水平和翻译水平均受到调控, 推测其在小麦抵抗叶锈菌侵染的防卫反应中可能发挥正调控作用, 这将为进一步研究 TCTP 的功能及其作用机制奠定了基础。

关键词: TCTP; 小麦; 叶锈菌; 表达分析

Expression Characteristic of Translationally Controlled Tumor Protein during The Interaction between Wheat and *Puccinia Triticina*

LU Xing-tong, MA Nan, SUN Tian-jie, GUO Yun-shan, CHANG Ting-ting, WANG Dong-Mei

(Hebei Agricultural University, College of Life Sciences/State Key Laboratory of North China Crop Improvement and Regulation/
Key Laboratory of Hebei Province for Plant Physiology and Molecular Pathology, Baoding 071001)

Abstract: Translationally controlled tumor protein (TCTP) is an important regulator involved in plant growth and development as well as responses to biotic and abiotic stresses. By taking use of *Puccinia triticina* physiological race 260 and four wheat near-isogenic lines (NILs) that form combinations with different affinity degrees, we investigated the expression of TCTP at transcription and translational levels using RT-qPCR and Western Blotting, respectively. The transcriptional level of TCTP was significantly up-regulated in the incompatible combination, but this was diverse in NILs with *Lr* gene. No obvious change trend in the affinity combination was observed. Gained from the results of TCTP mRNA and protein levels, the expression of TCTP was found to be modified at both transcription and translation level during the interaction between wheat and *Puccinia triticina*. It is speculated that it may play a positive role in the defense response of wheat against *Puccinia triticina* infection. This will lay the foundation for further research on the function and mechanism of TCTP.

Key words: translationally controlled tumor protein; wheat; *Puccinia Triticina*; expression analysis

收稿日期: 2019-12-24 修回日期: 2020-05-20 网络出版日期: 2020-06-10

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20191224003>

第一作者研究方向为植物抗病分子机制, E-mail: luxingtong00@163.com; 麻楠为共同第一作者

通信作者: 王冬梅, 研究方向为植物抗病分子机制, E-mail: dongmeiwang63@126.com

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31171472, 31871548); 高等学校博士学科点专项科研基金资助课题 (优先发展领域) (20111302130001); 河北省应用基础研究计划重点基础研究项目 (12967149D)

Foundation projects: National Natural Science Foundation of China (31171472, 31871548), Special Research Funds for Doctoral Disciplines in Universities (priority areas of development) (20111302130001), Hebei Key Basic Research Project of Applied Basic Research Report (12967149D)

翻译控制肿瘤蛋白(TCTP, Translationally Controlled Tumor Protein)简称 Q23^[1], 由于其 cDNA 最先由人肿瘤细胞中得到, 且其表达在翻译水平上被调控, 因而得名。大量研究表明, TCTP 在进化水平上具有高度保守序列, 除肿瘤细胞外, 还广泛地存在于动物、植物和真菌酵母等真核细胞中。这种同源性与普遍性共存的现象, 暗示其很可能为管家基因。在动物中, TCTP 可以提高细胞对溴氰菊酯^[2]、辐射^[3]的耐受性; 降低钙黏连蛋白等表达, 增加癌细胞的迁移与侵袭^[4]; 影响细胞大小与数量^[5]; 参与细胞周期调控和血液热应激反应^[6]。

植物中 TCTP 的研究始于 1992 年, 有研究者从紫花苜蓿悬浮培养细胞制备的 cDNA 文库中分离得到 TCTP 全长, 进一步研究发现其可以编码 157 个氨基酸, 与小鼠和人类翻译控制肿瘤蛋白的同源性分别高达 42.70% 和 40.80%^[7]。Betsch 等^[8]发现下调拟南芥和烟草中的 *CSN4* 使 G1/S 转变延迟, 该结果与下调 TCTP 结果相似; 而在果蝇中敲除 *dCSN4* 和 *dTCTP* 时, 导致细胞增殖和 CUL1 泛素化的状态均存在类似的缺陷; 果蝇 *dTCTP* 和拟南芥 *AtTCTP* 可以相互修复基因缺失而造成的细胞增殖缺陷^[9], 这些结果表明动物和植物之间的 TCTP 具有功能上的保守机制。虽然对植物 TCTP 的研究起步较晚, 但已经证明 TCTP 在植物的不同生物学过程中发挥着重要作用。

Tao 等^[10]在烟草中发现, 受乙烯诱导的 NtTCTP 与受体激酶 NTHK1 能够稳定结合, 介导植物对乙烯的反应, 加速细胞增殖, 促进植物生长; Toscano-Morales 等^[11]的研究发现, 农杆菌转化 *AtTCTP2* 的烟草叶片外植体具有较高的植株再生能力; 有报道指出 *AtTCTP1* 对拟南芥侧根生长有一定调控作用^[12]; Chou 等^[13]通过研究 TCTP 同源基因 *Rpf41* 在刺槐结节形成过程中的作用, 证实 *Rpf41* 是豆科植物共生结节形成的重要正调控因子。已有研究表明, OSTCTP 可通过降低 ROS 水平, 增强水稻对汞的耐受, 但对汞在水稻中的吸收和积累无明显抑制作用^[14]; *MaTCTP* 在桑苗受 4 °C 低温和 35 °C 高温胁迫时表达量上调^[15]; GmTCTP 与 GmCDPKSK5 互作, 共同参与大豆对高温高湿的胁迫应答^[16]; *AtTCTP* 能够正调控拟南芥的抗旱性^[17]; *CsTCTP1* 和 *CsTCTP2* 正向调控黄瓜对盐胁迫和热胁迫的应答, 但负向调控对干旱胁迫和汞胁迫的应答^[18]; 橡胶树中, *HbTCTP1* 与 *HbTCTP* 能够应答机械损伤

的刺激并受到茉莉酸甲酯的调控, 且在金属催化氧化系统中参与对超螺旋 DNA 的保护作用^[19-20]。

TCTP 除了参与植物对非生物逆境的应答, 也有试验证明 TCTP 在植物抵御生物胁迫过程中发挥重要作用。现有研究表明, TCTP 能够响应桃蚜侵蚀棉花^[21]、辣椒黄花叶病毒感染番茄和烟草^[22]、白粉病菌侵染小麦^[23]和黄瓜^[24]。在小麦与条锈菌互作过程中, 利用 VIGS 沉默 *TaTCTP* 可以使抗病表型转变为感病^[25]。

本实验室一直致力于小麦抵抗叶锈菌侵染的分子机制研究, 已知小麦对叶锈菌生理小种的特异抗性符合基因对基因假说, 叶锈菌小种的变异是导致品种抗性降低或丧失的主要原因。深入开展小麦抗叶锈病分子机制研究、构建植物免疫信号网络对于我们从根源上认识植物抗病过程至关重要。前期工作证明, 在小麦抵抗叶锈菌侵染过程中 *TaTCTP* 可能参与了对防卫反应的诱发^[26], 并且证明 TCTP 在细胞质中可与 TLP^[27]和 SnRK1^[28]发生相互作用。近期, 在利用抗叶锈近等基因系 *TcLr26* 与叶锈菌生理小种 260 形成的不亲和组合探讨 TCTP 功能时发现, 当 TCTP 被沉默后降低了小麦对叶锈菌的抗性, 影响了免疫反应 HR 的面积, 促进了叶锈菌的发育(未发表)。然而, 不同小麦品种对叶锈菌的抗性差异明显, 为了进一步阐明 TCTP 在叶锈菌引发的免疫反应中的作用, 本试验采用 RT-qPCR 和 Western Blotting 方法, 从转录和翻译两个水平研究不同小麦抗叶锈近等基因系与叶锈菌的互作过程中 TCTP 的表达模式, 这将为进一步研究 TCTP 的功能提供试验数据, 亦为深入探讨小麦抵抗叶锈菌侵染的分子机制奠定基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试小麦(*Triticum aestivum* L.)选用抗叶锈近等基因系 *TcLr1*、*TcLr10*、*TcLr19*、*TcLr21*, 供试叶锈菌(*Puccinia triticina*, *Pt*)生理小种为 260, 小麦种子和叶锈菌夏孢子均由河北农业大学生命科学学院植物逆境生理学实验室保存。不同小麦近等基因系与叶锈菌生理小种 260 组成亲和程度不同的组合(表 1)。

1.2 试验方法

1.2.1 小麦种植与接种取材 采用 Qiao 等^[29]的方法将小麦种植在人工气候培养室, 待生长至第 1 片叶完全展开后, 接种叶锈菌生理小种 260, 并于接种

表 1 小麦近等基因系与叶锈菌生理小种 260 组合

Table 1 The combination of wheat near-isogenic lines with *Pt* race-260

项目 Item	亲和度 Degree of affinity	侵染型 Pathotype
<i>TcLr1</i>	否	0
<i>TcLr10</i>	是	4
<i>TcLr19</i>	否	1
<i>TcLr21</i>	否	0

0: 抗病, 有 HR 反应, 叶片表面无叶锈菌夏孢子堆; 1: 有 HR 反应, 叶片上也有零星小的叶锈菌夏孢子堆; 4: 感病, 接种后 15d 左右在叶片表面出现大量叶锈菌夏孢子堆

0: Disease resistance (incompatible), HR response, No urediniospores of *Pt* on the leaf surface, 1: HR response, and there were scattered small urediniospores of *Pt* on the leaf surface, 4: Susceptible (compatible), a large number of *Pt* urediniospores on the leaf surface at 15 days after inoculation

后 0 h、8 h、12 h、16 h、24 h、48 h、72 h、96 h、120 h 分别取接种叶片, 液氮冷冻后于 -80 °C 的超低温冰箱中保存备用。

1.2.2 RNA 的提取及 cDNA 的合成 小麦总 RNA 的提取及 cDNA 的合成参照生工生产的 UNIQ-10 柱式 Trizol 总 RNA 抽提试剂盒和 TaKaRa 生产的 PrimeScript RT reagent Kit with gDNA Eraser (Perfect Real Time) 反转录试剂盒说明书进行。

1.2.3 RT-qPCR 引物设计及反应 根据小麦 *TCTP* 基因 (IWGSC 查询号: Traes CS4A02G169100.1) 序列, 设计 RT-qPCR 引物 rt-TCTP F 和 rt-TCTP R (表 2), 以上述合成的 cDNA 为模板, 以设计的特异引物进行 PCR 扩增, 以 *TaGAPDH* 基因为内参^[30], 每样本 3 次生物学重复。采用 $2^{-\Delta\Delta Ct}$ 法对基因表达量进行分析^[31]。

1.2.3 蛋白质的提取及 Western Blotting 分析 参照张芳芳^[32]方法操作, 并将蛋白质样品进行 SDS-PAGE 电泳, 试验中所采用的 SDS 聚丙烯酰胺凝胶统一为 5% 浓缩胶和 10% 分离胶。电泳完毕, 将蛋白转移至 PVDF 膜 (美国 Millipore 公司), 以北京六合华大基因公司制备的兔抗 TaTCTP 抗血清为一抗, HRP 标记的羊抗兔 IgG 为二抗, 以小麦 Rubisco 大亚基为内参蛋白, 利用 Western Blotting 对 TCTP 在翻译水平表达量的变化进行鉴定。暗室 X 胶片压片曝光进行观察。使用 ImageJ 软件对蛋白免疫印迹特异性条带进行图片转换数据分析。

表 2 实时荧光定量 PCR 引物

Table 2 Primers used for RT-qPCR analysis

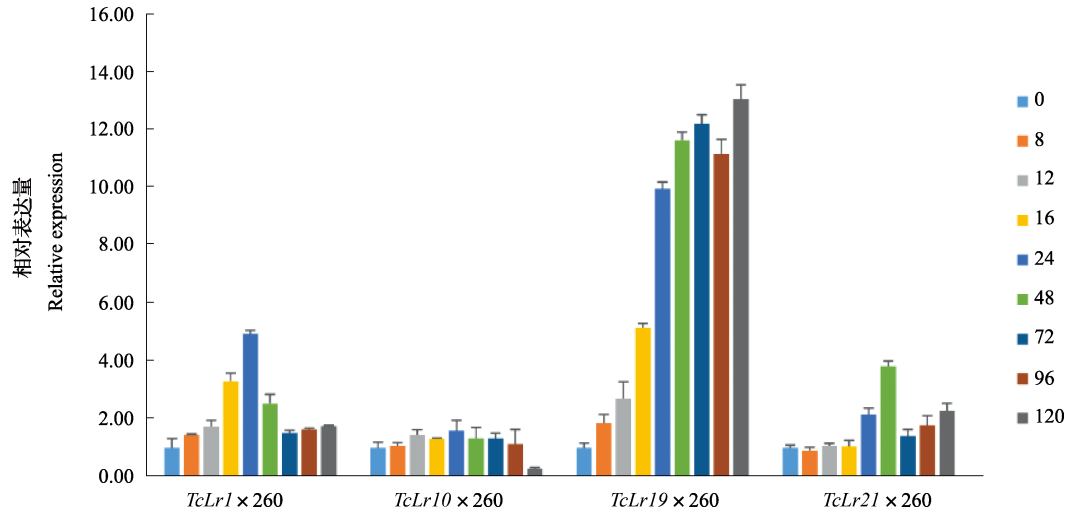
引物名称 Primers name	引物序列 (5' → 3') Primers sequences	用途 Primers purpose
rt-TCTP F	GTTGTGTTTTGGTTGAATCAAGAG	RT-qPCR 中 检测 <i>TCTP</i> 的表达
rt-TCTP R	TTCTTGATTTCAAATGATATTATC	
rt-GAPDH F	CTGCATCATACGATGACATC	RT-qPCR 中检测 <i>GAPDH</i> 的 表达
rt-GAPDH R	TGTCACCGACAAAGTCAGTG	

2 结果与分析

2.1 *TCTP* 基因在小麦近等基因系与叶锈菌互作过程中的表达特征

由图 1 可知, 在由 *TcLr10* 与叶锈菌生理小种 260 形成的亲和组合中, *TCTP* 的表达量随接种时间的延长略有增加, 但其变化始终不明显。而在 *TcLr1*、*TcLr19* 和 *TcLr21* 与叶锈菌生理小种 260 形成的不亲和组合中, *TCTP* 的表达量随接种时间的延长都表现出明显升高的趋势, 有的表现为先上升后下降, 有的表现为持续升高趋势。比如, *TcLr1* 和 *TcLr21* 接种叶锈菌后, 分别在接种后 24 h 和 48 h 达到表达高峰, 其表达量分别是 0 h 的 4.92 倍和 3.82 倍, 随后两组合均趋于下降并接近 0 h 的表达水平; 而由近等基因系 *TcLr19* 与叶锈菌生理小种 260 形成的不亲和组合中, *TCTP* 的表达随接种时间的延长呈现逐渐上升趋势, 在 16 h 后 *TCTP* 的表达量急剧上升, 在 24 h 的表达量是 0 h 的 10.01 倍, 之后缓慢上升, 并在 120 h 达到最大值, 为 0 h 的 13.12 倍, 呈现出“S”型上升趋势。

TaTCTP 的转录水平在不同组合所表现的差异表达, 说明该基因参与小麦对叶锈菌的抵抗反应, 并对小麦的抗叶锈性有正调控作用。但在不同 *Lr* 基因介导的防卫反应中可能发挥的作用有所不同。值得一提的是, *TcLr19* 中 *TCTP* 基因的表达呈现出持续增加的趋势, 为此我们推测, 这可能与 *Lr19* 对不同叶锈菌生理小种表现出的广谱抗性密切相关。这在一定程度上说明 *TCTP* 在 *TcLr19* 中除了响应叶锈菌引发的基础防卫反应外还参与 *Lr19* 介导的抗性反应。

图 1 不同组合中 *TCTP* 基因的转录特征Fig. 1 Transcriptional characteristics of *TCTP* gene in different combinations

2.2 TCTP 蛋白在小麦近等基因系与叶锈菌互作过程中的表达特征

由上述结果可知, *TaTCTP* 在转录水平响应叶

锈菌的侵染, 为探讨其在翻译水平的响应程度, 本试验采用 Western Blotting 方法对其蛋白的表达量进行检测分析。从图 2 可知, 在不亲和组合中, *TcLr1*

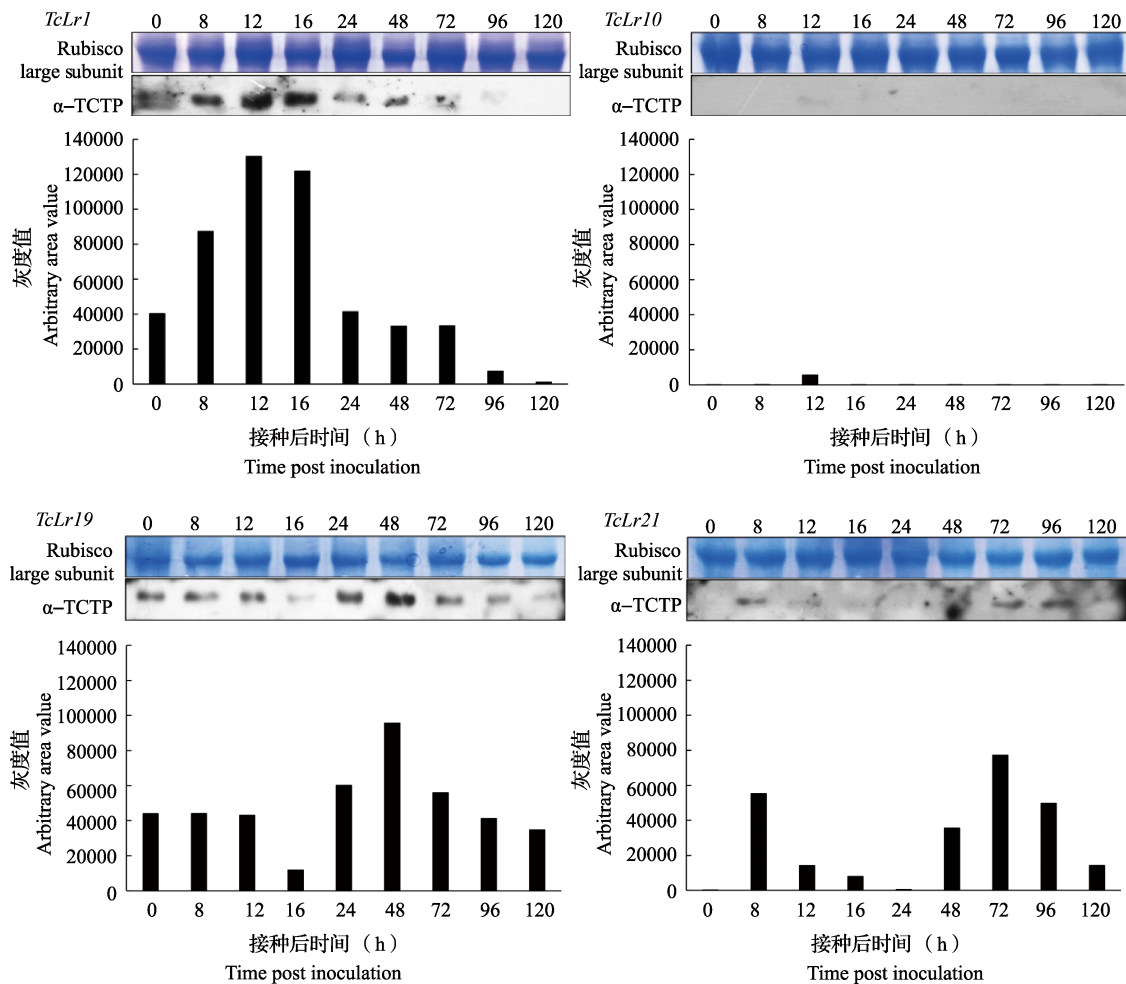


图 2 不同组合中 TCTP 蛋白的表达特征

Fig. 2 Translational characteristics of TCTP in different combinations

中 TCTP 蛋白在接种后 8 h 的表达开始上调并且在 12 h 达到最大值之后持续到 16 h, 24 h 后 TCTP 蛋白的表达量显著下降。TcLr21 中在 8 h 表现出 TCTP 蛋白表达上调, 之后表达量下降, 24 h 表达量接近 0 h 水平, 随后 48 h 表达量又上升, 在 72 h 表达量最高, 120 h 又恢复至 0 h 表达水平。而近等基因系 TcLr19 中除了在接种后 16 h 低表达之外, 其 TCTP 蛋白的表达量在各时间点均保持较高水平, 且在 48 h 表达量最高, 之后表达量有所下降, 并在 120 h 接近 0 h 水平。而在亲和组合 TcLr10 中, 在各个时间点几乎很少检测到 TCTP 蛋白的表达, 尽管在接种后 12 h 有所表达, 但其灰度值只有 5000 多。从 TCTP 蛋白的表达模式结合其在转录水平的表达, 总的看来在不亲和组合中 TCTP 响应叶锈菌的侵染, 可能对小麦抗叶锈病有正调控作用, 但在不同 *Lr* 背景下 TCTP 的表达模式不同, 意味着其发挥作用的详细机制可能不同, 而在亲和组合中 TCTP 几乎不参与寄主对叶锈菌侵染的响应。

3 讨论

翻译控制肿瘤蛋白在功能上具有保守性, 是植物生长的重要调控因子, 参与包括细胞生长、胁迫响应在内的多种生物学过程。尽管大量研究发现植物 TCTP 在转录水平上响应逆境胁迫, 但在各个时间对转录和翻译两个水平的研究鲜有报道。本研究 RT-qPCR 结果 (图 1) 和 Western Blotting 结果 (图 2) 表明, 在小麦抗叶锈近等基因系与叶锈菌生理小种 260 形成的不亲和组合中, TCTP 无论在转录水平还是翻译水平对叶锈菌的侵染均有一定响应, 都呈现较高的表达水平, 尤其是在 *Lr19* 背景下 TCTP 呈现长时间的高水平表达, 这可能与 *Lr19* 对不同生理小种的广谱抗性有关; 但在近等基因系 TcLr10 与叶锈菌生理小种 260 形成的亲和组合中, TCTP 无论在转录水平还是蛋白翻译水平随接种时间的延长其变化并不明显。初步证明, TCTP 参与了小麦抵抗叶锈菌侵染过程, 并对小麦抗叶锈性有正调控作用。

已有研究表明 TCTP 基因的表达在转录水平和翻译水平上都受到调控, 当需要快速调整细胞 TCTP 水平时, 如在细胞应激反应中, 翻译水平尤其有利^[33]。起初人们在小鼠肉瘤腹水细胞中发现 TCTP mRNA 以大量未翻译的 mRNP 颗粒的形式存在^[34], 表明 TCTP 蛋白的表达可能受翻译水平控制。现已知 TCTP 基因的 mRNA 是高度结构化的,

具有典型翻译控制 mRNA 的特征, 可以激活 PKR 阻止自身翻译^[35], TCTP mRNA 的翻译也高度依赖于 eIF-4E^[36], 并且 TCTP 蛋白可与 eEF-1 δ 互作^[37]。在转录水平上, 除了上文所述 TCTP 在转录水平响应逆境胁迫外, 有研究发现人类编码 TCTP 的基因 *TPT1* 表达受 CREB 介导的 cAMP-PKA 信号途径调控^[38], 肿瘤抑制蛋白 P53 与 *TPT1* 基因上游的 P53 反应元件结合, 抑制其在人类细胞中的转录^[39]; 在肝癌细胞 (HCC) 中 CHD1L 与 TCTP 基因的启动子区结合, 激活其转录^[40]。

虽然有大量研究表明 TCTP 表达受转录和翻译 2 个水平调控, 但遗憾的是, 在植物方面, 我们对于 TCTP 基因表达调控的机制了解甚少。值得一提的是, 本次研究中综合转录水平与翻译水平的结果, 发现 TCTP 的表达受到转录和翻译 2 个水平调控, 也可以理解为在不同 *Lr* 基因介导的小麦抵抗叶锈菌胁迫中, 一方面由叶锈菌侵染小麦引发的某些信号分子通过信号转导途径激活了 TCTP 基因在转录水平的表达, 另一方面在翻译水平调控以快速产生大量 TCTP 蛋白进而参与到基础防卫反应中, 至于 TCTP 的具体作用机制还需要设计更多的试验加以论证。

我们对于植物免疫反应调控的认识大多是在遗传学或基因组学层面上研究基因得失所造成的影响, 而对于细胞过程中动态调控的研究相对欠缺致使现阶段对于植物免疫调节网络的认识不够全面^[41]。课题组前期对叶锈菌侵染的小麦叶片转录组数据的研究表明^[42], 差异基因的表达在 8 h 与基础防卫反应的诱发有关, 在 24 h 与 *Lr* 介导的过敏性反应 (HR, hypersensitive reaction) 的发生密切相关。为了进一步探讨 TCTP 在小麦抵抗叶锈菌侵染中的动态调控过程, 本研究从转录和翻译两个层面入手, 对 4 个小麦近等基因系与叶锈菌形成的不亲和与亲和组合中 TCTP 的表达量进行了实时监测, 结果证明在不亲和组合中 TCTP 响应叶锈菌的侵染有较高水平的表达, 其表达受到转录和翻译 2 个水平的控制。这不仅有助于加深我们对 TCTP 的认识, 深入探索小麦抵抗叶锈菌防卫反应的新机制, 也促使我们在接下来的工作中进一步开展 TCTP 在植物免疫调控网络中的功能及其作用机制的研究, 为阐释小麦抵抗叶锈菌侵染的分子机理奠定基础。

参考文献

- [1] Thomas G, Thomas G, Luther H. Transcriptional and

- translational control of cytoplasmic proteins after serum stimulation of quiescent Swiss 3T3 cells. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1981, 78(9): 5712-5716
- [2] Ying X L, Liu Y H, Chen L, Bo Q, Xu Q, Li F L, Zhou C F, Cheng L G. Analysis of translation control tumor protein related to deltamethrin stress in *Drosophila* kc cells. Chemosphere, 2019, 231: 450-456
- [3] Jung J, Lee J S, Lee Y S, Lee K. Radiosensitivity of cancer cells is regulated by translationally controlled tumor protein. Cancers, 2019, 11(3): 386
- [4] Sun R L, Lu X, Gong L, Jin F G. TCTP promotes epithelial-mesenchymal transition in lung adenocarcinoma. OncoTargets and Therapy, 2019, 12: 1641-1653
- [5] Hsu Y C, Chern J J, Cai Y, Liu M Y, Choi K W. *Drosophila* TCTP is essential for growth and proliferation through regulation of dRheb GTPase. Nature, 2007, 445(7129): 785-788
- [6] Jovic B, Amodeo S, Ochsenreiter T. The translationally controlled tumor protein TCTP is involved in cell cycle progression and heat stress response in the bloodstream form of *Trypanosoma brucei*. Microbial Cell, 2018, 5(10): 460-468
- [7] Pay A, Heberle-Bors E, Hirt H. An alfalfa cDNA encodes a protein with homology to translationally controlled human tumor protein. Plant Molecular Biology, 1992, 19(3): 501-503
- [8] Betsch L, Boltz V, Brioudes F, Pontier G, Girard V, Savarin J, Wiperman B, Chambrier P, Tissot N, Benhamed M, Mollereau B, Raynaud C, Bendahmane M, Szécsi J. TCTP and CSN4 control cell cycle progression and development by regulating CULLIN1 neddylation in plants and animals. PLoS Genetics, 2019, 15(1): e1007899
- [9] Brioudes F, Thierry A M, Chambrier P, Mollereau B, Bendahmane M. Translationally controlled tumor protein is a conserved mitotic growth integrator in animals and plants. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2010, 107(37): 16384-16389
- [10] Tao J J, Cao Y R, Chen H W, Wei W, Li Q T, Ma B, Zhang W K, Chen S Y, Zhang J S. Tobacco translationally controlled tumor protein interacts with ethylene receptor tobacco histidine kinase1 and enhances plant growth through promotion of cell proliferation. Plant Physiology, 2015, 169(1): 96-114
- [11] Toscano-Morales R, Xoconostle-Cázares B, Cabrera-Ponce J L, Hinojosa-Moya J, Ruiz-Salas J L, Galván-Gordillo S V, Guevara-González R G, Ruiz-Medrano R. *AtTCTP2*, an *Arabidopsis thaliana* homolog of translationally controlled tumor protein, enhances in vitro plant regeneration. Frontiers in Plant Science, 2015, 6: 468
- [12] Branco R, Masle J. Systemic signalling through translationally controlled tumour protein controls lateral root formation in *Arabidopsis*. Journal of Experimental Botany, 2019, 70(15): 3927-3940
- [13] Chou M X, Xia C C, Feng Z, Sun Y L, Zhang D H, Zhang M Z, Wang L, Wei G H. A translationally controlled tumor protein gene *Rpf41* is required for the nodulation of *Robinia pseudoacacia*. Plant Molecular Biology, 2016, 90(4-5): 389-402
- [14] Wang Z Q, Li G Z, Gong Q Q, Li G X, Zheng S J. *OsTCTP*, encoding a translationally controlled tumor protein, plays an important role in mercury tolerance in rice. BMC Plant Biology, 2015, 15: 123
- [15] 雷朋, 何庆玲, 贺芳, 吴琼英, 潘刚. 桑树翻译调控肿瘤蛋白 (TCTP) 基因的克隆及其在温度胁迫下的表达变化. 蚕业科学, 2015, 41(3): 405-409
- Lei P, He Q L, He F, Wu Q Y, Pan G. Cloning of mulberry translationally controlled tumor protein (TCTP) gene and expressional variation under temperature stress. Science of Sericulture, 2015, 41(3): 405-409
- [16] Wang S, Tao Y, Zhou Y L, Niu J, Shu Y J, Yu X W, Liu S S, Chen M, Gu W H, Ma H. Translationally controlled tumor protein GmTCTP interacts with GmCDPKSK5 in response to high temperature and humidity stress during soybean seed development. Plant Growth Regulation, 2017, 82(1): 187-200
- [17] Kim Y M, Han Y J, Hwang O J, Lee S S, Shin A Y, Kim S Y, Kim J I. Overexpression of *Arabidopsis* translationally controlled tumor protein gene *AtTCTP* enhances drought tolerance with rapid ABA-induced stomatal closure. Molecules and Cells, 2012, 33(6): 617-626
- [18] Meng X N, Chen Q M, Fan H Y, Song T F, Cui N, Zhao J Y, Jia S M, Meng K X. Molecular characterization, expression analysis and heterologous expression of two translationally controlled tumor protein genes from *Cucumis sativus*. PLoS ONE, 2017, 12(9): e0184872
- [19] Li D J, Deng Z, Liu X H, Qin B. Molecular cloning, expression profiles and characterization of a novel translationally controlled tumor protein in rubber tree (*Hevea brasiliensis*). Journal of Plant Physiology, 2013, 170(5): 497-504
- [20] Deng Z, Chen J S, Leclercq J, Zhou Z Z, Liu C R, Liu H, Yang H, Montoro P, Xia Z H, Li D J. Expression profiles, characterization and function of HbTCTP in rubber tree (*Hevea brasiliensis*). Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 789
- [21] Zhang J M, Ma L F, Li W, Zhang J, Li D D, Li X B. Cotton *TCTP1* gene encoding a translationally controlled tumor protein participates in plant response and tolerance to aphids. Plant Cell, Tissue and Organ Culture, 2014, 117(2): 145-156
- [22] Bruckner F P, Xavier A D S, Cascardo R S, Otoni W C, Zerbini F M, Alfenas-Zerbini P. Translationally controlled tumour protein (TCTP) from tomato and *Nicotiana benthamiana* is necessary for successful infection by a potyvirus. Molecular Plant Pathology, 2017, 18(5): 672-683
- [23] 郑舒扬, 王艳红, 肖莹, 刘晓颖, 王振英. 白粉菌诱导下感病小麦京 411 中 TCTP 基因的表达分析. 生物技术通报, 2014(9): 72-77
- Zheng S Y, Wang Y H, Xiao Y, Liu X Y, Wang Z Y. Expression analysis of TCTP gene in susceptible wheat Jing411 induced by powdery Mildew. Biotechnology Bulletin, 2014(9): 72-77
- [24] Meng X N, Yu Y, Zhao J Y, Cui N, Song T F, Yang Y, Fan H Y. The two translationally controlled tumor protein genes, *CsTCTP1* and *CsTCTP2*, are negative modulators in the *Cucumis sativus* defense response to *Sphaerotheca fuliginea*. Frontiers in Plant Science, 2018, 9: 544
- [25] 王晓敏. 小麦与条锈菌互作过程中活性氧和防御基因的防御反应及抗病相关基因的鉴定与功能验证. 杨凌: 西北农林科技大学, 2010

- Wang X M. Defense responses including oxidative burst and defense gene expression in the interaction between wheat and stripe rust and identification and functional characterization of resistance-related genes. Yangling: Northwest A & F University, 2010
- [26] 张立峰. *TcLr19* 与叶锈菌互作早期的酵母双杂交 cDNA 文库构建及 TaTCTP 表达分析. 保定: 河北农业大学, 2011
- Zhang L F. Construction of yeast two hybrid cDNA library and expression analysis of translationally controlled tumor protein in the early stages of *TcLr19* under the stress of *Puccinia triticina*. Baoding: Hebei Agricultural University, 2011
- [27] 麻楠, 乔金柱, 孙天杰, 李娜, 魏凤菊, 王冬梅. 小麦翻译控制肿瘤蛋白 (TCTP) 与索马甜类蛋白 (TLP) 的相互作用. 农业生物技术学报, 2018, 26 (6): 911-919
- Ma N, Qiao J Z, Sun T J, Li S, Wei F J, Wang D M. Interaction between translationally controlled tumor protein (TCTP) and thaumatin-like protein (TLP) in wheat (*Triticum aestivum*). Journal of Agricultural Biotechnology, 2018, 26 (6): 911-919
- [28] 麻楠, 乔金柱, 汤文倩, 孙天杰, 刘娜, 陈琰, 路兴通, 韩胜芳, 王冬梅. 小麦翻译控制肿瘤蛋白 TCTP 与蔗糖非酵解型蛋白激酶 SnRK1 的相互作用. 生物工程学报, 2019, 35 (9): 1686-1697
- Ma N, Qiao J Z, Tang W Q, Sun T J, Liu N, Chen Y, Lu X T, Han S F, Wang D M. Interaction between wheat translationally controlled tumor protein TCTP and SNF1-related protein kinase SnRK1. Chinese Journal of Biotechnology, 2019, 35 (9): 1686-1697
- [29] Qiao M, Sun J W, Liu N, Sun T J, Liu G, Han S F, Hou C Y, Wang D M. Changes of nitric oxide and its relationship with H_2O_2 and Ca^{2+} in defense interactions between wheat and *Puccinia triticina*. PLoS ONE, 2015, 10 (7): e0132265
- [30] 李晖, 牛宏伟, 刘娜, 陈琰, 侯春燕, 王冬梅. 小麦与叶锈菌互作过程中实时定量 PCR 内参基因的选择及 *TaSGR* 基因的表达分析. 植物生理学报, 2015, 51 (5): 642-648
- Li H, Niu H W, Liu N, Chen Y, Hou C Y, Wang D M. Reference gene selection for RT-qPCR and expression analysis of *TaSGR* gene in defense response of wheat to *Puccinia triticina*. Plant Physiology Journal, 2015, 51 (5): 642-648
- [31] Livak K J, Schmittgen T D. Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the $2^{-\Delta\Delta CT}$ method. Methods, 2001, 25 (4): 402-408
- [32] 张芳芳. 抗叶锈病相关基因 *TaEFR1* 的克隆及功能研究. 保定: 河北农业大学, 2017
- Zhang F F. Cloning and functional analysis of *TaEFR1*, a resistant gene related to wheat leaf rust. Baoding: Hebei Agricultural University, 2011
- [33] Bommer U A. The translational controlled tumour protein TCTP: biological functions and regulation. Results and Problems in Cell Differentiation, 2017, 64: 69-126
- [34] Yenofsky R, Bergmann I, Brawerman G. Messenger RNA species partially in a repressed state in mouse sarcoma ascites cells. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1982, 79 (19): 5876-5880
- [35] Bommer U A, Borovjagin A V, Greagg M A, Jeffrey I W, Russell P, Laing K G, Lee M, Clemens M J. The mRNA of the translationally controlled tumor protein P23/TCTP is a highly structured RNA, which activates the dsRNA-dependent protein kinase PKR. RNA, 2002, 8 (4): 478-496
- [36] Bommer U A, Lazaris-Karatzas A, De Benedetti A, Nurnberg P, Benndorf R, Bielka H, Sonenberg N. Translational regulation of the mammalian growth-related protein P23: involvement of eIF-4E. Cellular and Molecular Biology Research, 1994, 40 (7-8): 633-641
- [37] Langdon J M, Vonakis B M, MacDonald S M. Identification of the interaction between the human recombinant histamine releasing factor/ translationally controlled tumor protein and elongation factor-1 delta (also known as eElongation factor-1B beta). Biochimica et Biophys Acta, 2004, 1688 (3): 232-236
- [38] Andree H, Thiele H, Föhling M, Schmidt I, Thiele B J. Expression of the human TPT1 gene coding for translationally controlled tumor protein (TCTP) is regulated by CREB transcription factors. Gene, 2006, 380 (2): 95-103
- [39] Amson R, Pece S, Lespagnol A, Vyas R, Mazzarol G, Tosoni D, Colaluca I, Viale G, Rodrigues-Ferreira S, Wynendaele J, Chaloin O, Hoebeke J, Marine J C, Di Fiore P P, Telerman A. Reciprocal repression between P53 and TCTP. Nature Medicine, 2011, 18 (1): 91-99
- [40] Chan T H, Chen L, Liu M, Hu L, Zheng B J, Poon V K, Huang P, Yuan Y F, Huang J D, Yang J, Tsao G S, Guan X Y. Translationally controlled tumor protein induces mitotic defects and chromosome missegregation in hepatocellular carcinoma development. Hepatology, 2012, 55 (2): 491-505
- [41] Withers J, Dong X N. Post-translational regulation of plant immunity. Current Opinion in Plant Biology, 2017, 38: 124-132
- [42] 刘娜, 乔妹, 孙嘉伟, 陈琰, 侯春燕, 韩胜芳, 王冬梅. 叶锈菌侵染的小麦叶片转录组数据分析. 植物遗传资源学报, 2019, 20 (4): 991-1000
- Liu N, Qiao M, Sun J W, Chen Y, Hou C Y, Han S F, Wang D M. Transcriptome analysis of wheat leaves infected by *Puccinia triticina*. Journal of Plant Genetic Resources, 2019, 20 (4): 991-1000