

· 热点评述 ·

## 小麦抗赤霉病利器——他山之石

周俭民\*

中国科学院遗传与发育生物学研究所, 植物基因组学国家重点实验室, 北京 100101

**摘要** 赤霉病是我国乃至世界小麦(*Triticum aestivum*)产区的重要病害, 给农业生产和人畜健康造成重大威胁。分离鉴定优质抗病基因、培育抗病品种, 是控制我国麦区赤霉病的重要手段。最近, 山东农业大学孔令让团队完成了二倍体长穗偃麦草(*Thinopyrum elongatum*)基因组的组装, 并在此基础上通过精细定位和图位克隆分离得到来自长穗偃麦草的抗赤霉病基因*Fhb7*。他们发现*Fhb7*编码1个谷胱甘肽转移酶, 对禾谷镰孢菌(*Fusarium graminearum*)分泌的包括呕吐毒素等在内的多种毒素具有解毒作用, 是1个广谱持久抗病基因。他们还发现*Fhb7*很可能最初源于内生真菌, 经过基因水平转移进入到偃麦草基因组中。此外, *Fhb7*不影响其它农艺性状, 且其抗性不受小麦遗传背景影响。这一系列工作揭示了作物抗病演化中的全新机制, 对小麦抗赤霉病育种以及更好地利用长穗偃麦草的丰富基因资源都具有重要意义。

**关键词** 赤霉病, 小麦, 抗病基因, 呕吐毒素, 基因水平转移

周俭民 (2020). 小麦抗赤霉病利器——他山之石. 植物学报 55, 1–3.

小麦(*Triticum aestivum*)是世界最重要的农作物之一, 伴随人类文明已经一万年。在现代农业生物学研究中, 对小麦的研究最为困难。种植最为广泛的六倍体小麦, 包含3个巨大的基因组, 从六倍体小麦中克隆功能基因直到今天依然令人望而生畏。

由禾谷镰孢菌(*Fusarium graminearum*)导致的赤霉病(*Fusarium head blight*, FHB), 号称小麦“癌症”, 是世界范围内极具毁灭性且难以防治的真菌病害(图1)。在所有麦类病害中, 赤霉病可谓最为臭名昭著。与大多数其它病害不同, 赤霉病不仅导致严重的减产, 还因其给籽粒带来的毒素污染, 造成巨大的经济损失和健康威胁。在我国, 小麦赤霉病年均发病面积超过 $5.33 \times 10^6$  hm<sup>2</sup>, 仅江苏省年均发病面积就 $1.2 \times 10^6$  hm<sup>2</sup>; 常发、重发区域从长江中下游和东北扩展到黄淮麦区, 河南省2012年的发病面积达 $3.397 \times 10^6$  hm<sup>2</sup> (朱展望等, 2018)。在美国, 1991–1997年间赤霉病在小麦和大麦(*Hordeum vulgare*)产区的大爆发造成13亿美元的直接损失和48亿美元的间接损失(Bai and Shaner, 2004)。

由禾谷镰孢菌产生的一类单端孢霉烯族化合物



**图1** 自然环境下禾谷镰孢菌侵染导致小麦感染赤霉病, 患病麦穗上产生粉红色孢子并枯萎死亡(孔令让提供)

**Figure 1** Wheat spikes developing *Fusarium* head blight symptoms in the field. The fungus sporulates on and eventually kill the infected spikelets. The pink color is a result of the deadly mycotoxin produced by the pathogen *Fusarium graminearum* (Photo provided by Lingrang Kong)

是剧毒的真菌毒素, 其中的典型代表是呕吐毒素, 也称冬毒素(deoxynivalenol, DON), 严重危害人、畜健康。呕吐毒素是禾谷镰孢菌感染麦类作物的重要致病

收稿日期: 2020-04-09; 接受日期: 2020-04-09

基金项目: 国家自然科学基金(No.31521001)

\* E-mail: jmzhou@genetics.ac.cn

因子,通过抑制蛋白质合成发挥作用。欧美食品安全标准将呕吐毒素在小麦中的限定含量定为 $0.5\text{--}2\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ ;在啤酒大麦中的限定含量标准更为苛刻, $0.5\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 即为超标(Bai and Shaner, 2004)。因此,受到污染的大小麦籽粒在各国都只能销毁。

控制植物免疫的高抗基因往往是针对活体、半活体营养型病原微生物演化而来的。禾谷镰孢菌属于死体营养型病原真菌,在小麦中缺乏高抗基因,因此抗赤霉病的小麦种质资源极为匮乏,给抗病育种带来了极大的困扰。如何提高赤霉病抗性,一直是小麦育种的世界难题。我国抗赤霉病研究一直位居国际前列。早在1994年,南京农业大学刘大钧先生就系统鉴定了20多个小麦近缘物种中的赤霉病抗性,并创制出多个抗赤霉病易位系。后人在此基础上培育出了著名的中抗品种望水白(牛皓等, 2020)。目前鉴定的赤霉病抗性基因有7个(*Fhb1*–*7*),均为数量性状位点(quantitative trait locus, QTL),其中*Fhb1*和*Fhb7*的抗性较强(牛皓等, 2020)。2019年,南京农业大学马正强团队和美国柏贵华团队取得了小麦抗赤霉病研究的重大进展,分别克隆到第1个赤霉病抗病基因——*Fhb1* (Li et al., 2019; Su et al., 2019)。

*Fhb7*是来自小麦近缘植物长穗偃麦草(*Thinopyrum elongatum*)的抗赤霉病基因,经过远缘杂交以易位系的形式导入到六倍体小麦中。山东农业大学孔令让团队长期以来致力于*Fhb7*的定位和克隆(Zhang et al., 2011; Guo et al., 2015)。最近,他们成功克隆了*Fhb7*并解析了其作用机制(Wang et al., 2020),在小麦抗赤霉病研究和育种中取得了重大突破。

*Fhb7*位于长穗偃麦草染色体7E长臂的远端,不仅对赤霉病具有很好的抗性,也对茎腐病具有抗性。由于缺乏长穗偃麦草基因组序列,*Fhb7*在育种中的应用受到了分子标记匮乏的限制,分子克隆也难以开展。在这项研究工作中,孔令让团队完成了二倍体长穗偃麦草全基因组的测序和组装,并对*Fhb7*进行了精细定位。六倍体小麦中部分同源染色体间的交换受到*Ph1*基因的抑制,为了促进*Fhb7*所在的7E片段与六倍体小麦中对应的7D染色体间的交换,他们进一步导入*ph1b*突变基因,大大增加了重组率,并最终将*Fhb7*锁定在245 kb的区间内,该区间仅含1个表达基因。他们还通过基因沉默及甲基磺酸乙酯(ethyl

methanesulfonate, EMS)诱变突变体分析和转基因系分析,获得的大量数据均证明该基因即是*Fhb7*。

令人惊奇的是,除了小麦近缘的二倍体和十倍体长穗偃麦草外,小麦属和其它植物种均不含*Fhb7*同源碱基序列;而高度保守的碱基序列普遍存在于各个温带禾本科植物的内生真菌*Epichloë*物种中,暗示该基因是由真菌通过水平转移进入到长穗偃麦草基因组中。

*Fhb7*编码1个谷胱甘肽转移酶(glutathione S-transferase, GST),属于一个超大基因家族,其功能是将谷胱甘肽结合到有害底物上,发挥解毒作用。在小麦中*Fhb7*转录本受到禾谷镰孢菌和呕吐毒素的诱导,暗示*Fhb7*可能与呕吐毒素的解毒相关。实验表明,表达*Fhb7*的小麦和酵母(*Saccharomyces cerevisiae*)均表现出对呕吐毒素的耐受性。将呕吐毒素与表达*Fhb7*的小麦或酵母孵育后,均产生呕吐毒素-谷胱甘肽结合物;而不携带*Fhb7*的小麦或酵母则不生成该产物,表明呕吐毒素很可能是*Fhb7*的底物。进一步的核磁和质谱分析表明,由*Fhb7*催化的反应中,谷胱甘肽结合在C13,导致该处的环氧基团受到破坏。由于环氧基团对呕吐毒素的活性非常重要,*Fhb7*催化的环氧基团丢失很可能导致呕吐毒素失活。除了呕吐毒素外,禾谷镰孢菌产生的其它单端孢霉烯族毒素,同样携带环氧基团,而*Fhb7*能以同样的方式催化谷胱甘肽的结合与环氧基团的丢失。这些结果很好地解释了*Fhb7*介导的抗病机制。

通过进一步比较多个小麦背景中*Fhb7*对其它农艺性状的影响,结果表明,千粒重及旗叶长度等性状基本不受影响。据报道,*Fhb1*的抗性受不同遗传背景影响(牛皓等, 2020),而*Fhb7*在多种遗传背景中均表现出良好的抗性,较*Fhb1*有更好的应用前景(Wang et al., 2020)。

二倍体长穗偃麦草是小麦的近亲,携带许多抗病基因,且能与栽培小麦杂交,因此常常被用于抗病材料的创制。孔令让团队成功完成二倍体长穗偃麦草的测序和组装,不仅保障了*Fhb7*的克隆,而且对未来更好地利用这一宝贵的遗传资源打下了坚实的基础。由于*Fhb7*直接催化呕吐毒素和单端孢霉烯族其它成员的失活,其抗性很可能是广谱且持久的,并且还有利于减少麦粒的毒素污染,其应用前景值得期待。

这项研究从偃麦草基因组组装,到*Fhb7*的克隆和抗病机制的解析,一气呵成。*Fhb7*来自内生真菌,

更是令人叹为观止。很可能禾本科植物最初通过与内生真菌*Epichloë*共生获得对赤霉病的抗性,在随后偃麦草的演化中,*Fhb7*基因被水平转移到植物中,成为他山之石。植物和微生物适应大自然的危机处理方案,再一次超越了我们的想象力。

**致谢** 在写作过程中,南京农业大学王秀娥教授和中国科学院遗传与发育生物学研究所刘志勇研究员提供部分文献;山东农业大学孔令让教授提供图片,作者在此表示诚挚的谢意。

### 参考文献

- 牛皓,姜玉梅,牛吉山 (2020). 小麦抗赤霉病遗传育种研究进展. 农业生物技术学报 **28**, 530–542.
- 朱展望,徐登安,程顺和,高春保,夏先春,郝元峰,何中虎 (2018). 中国小麦品种抗赤霉病基因*Fhb1*的鉴定与溯源. 作物学报 **44**, 473–482.
- Bai G, Shaner G (2004). Management and resistance in wheat and barley to *Fusarium* head blight. *Annu Rev Phytopathol* **42**, 135–161.
- Guo J, Zhang X, Hou Y, Cai J, Shen X, Zhou T, Xu H, Ohm HW, Wang H, Li A, Han F, Wang H, Kong L (2015). High-density mapping of the major FHB resistance gene *Fhb7* derived from *Thinopyrum ponticum* and its pyramiding with *Fhb1* by marker-assisted selection. *Theor Appl Genet* **128**, 2301–2316.
- Li G, Zhou J, Jia H, Gao Z, Fan M, Luo Y, Zhao P, Xue S, Li N, Yuan Y, Ma S, Kong Z, Jia L, An X, Jiang G, Liu W, Cao W, Zhang R, Fan J, Xu X, Liu Y, Kong Q, Zheng S, Wang Y, Qin B, Cao S, Ding Y, Shi J, Yan H, Wang X, Ran C, Ma Z (2019). Mutation of a histidine-rich calcium-binding-protein gene in wheat confers resistance to *Fusarium* head blight. *Nat Genet* **51**, 1106–1112.
- Su Z, Bernardo A, Tian B, Chen H, Wang S, Ma H, Cai S, Liu D, Zhang D, Li T, Trick H, Amand PS, Yu J, Zhang Z, Bai G (2019). A deletion mutation in *TaHRC* confers *Fhb1* resistance to *Fusarium* head blight in wheat. *Nat Genet* **51**, 1099–1105.
- Wang H, Sun S, Ge W, Zhao L, Hou B, Wang K, Lyu Z, Chen L, Xu S, Guo J, Li M, Su P, Li X, Wang G, Bo C, Fang X, Zhuang W, Cheng X, Wu J, Dong L, Chen W, Li W, Xiao G, Zhao J, Hao Y, Xu Y, Gao Y, Liu W, Liu Y, Yin H, Li J, Li X, Zhao Y, Wang X, Ni F, Ma X, Li A, Xu SS, Bai G, Nevo E, Gao C, Ohm H, Kong L (2020). Horizontal gene transfer of *Fhb7* from fungus underlies *Fusarium* head blight resistance in wheat. *Science* doi: 10.1126/science.aba5435.
- Zhang X, Shen X, Hao Y, Cai J, Ohm HW, Kong L (2011). A genetic map of *Lophopyrum ponticum* chromosome 7E, harboring resistance genes to *Fusarium* head blight and leaf rust. *Theor Appl Genet* **122**, 263–270.

## Fighting *Fusarium* Head Blight in Wheat—a Remedy from Afar

Jian-Min Zhou\*

State Key Laboratory of Plant Genomics, Institute of Genetics and Developmental Biology,  
Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

**Abstract** *Fusarium* head blight (FHB) caused by *Fusarium graminearum* is a devastating disease on wheat not only because of severe yield loss, but also contamination of the grain with deadly mycotoxin. A recent study significantly advanced our understanding how wheat plants can be protected by resistance genes and provided tools in the fight against a major disease. A team led by Prof. Kong in Shandong Agricultural University successfully identified an important FHB resistance gene, *Fhb7*, and illuminated a mechanism by which this gene might have evolved in plants and a mechanism by which the resistance protein overcome the pathogen. This is an elegant study that not only opens new window to our understanding of plant-pathogen co-evolution, but also allows us to better utilize the rich gene resources of *Thinopyrum elongatum* for effective breeding of FHB resistance and other traits in wheat.

**Key words** *Fusarium* head blight, wheat, disease resistance gene, DON, horizontal gene transfer

Zhou JM (2020). Fighting *Fusarium* head blight in wheat—a remedy from afar. *Chin Bull Bot* **55**, 1–3.

\* E-mail: jmzhou@genetics.ac.cn