



糖基转移酶基因 *TaUGT7* 分子表达特征 及抗赤霉病作用分析

何 漪^{1,2} 刘 祥¹ 吴 磊¹ 姜 朋¹ 马鸿翔^{3*} 张 旭^{1*}

(1. 江苏省农业科学院粮食作物研究所, CIMMYT-JAAS 小麦病害联合研究中心, 南京 210014; 2. 江苏大学
生命科学技术学院, 镇江 212013; 3. 扬州大学农学院, 江苏省粮食作物现代产业技术协同创新中心,
江苏省作物基因组学与分子育种重点实验室, 扬州 225009)

摘要: 为研究小麦 UDP-葡萄糖基转移酶 7 (UDP-glycosyltransferase 7, *TaUGT7*) 的抗赤霉病功能, 利用 DNAMAN 6.0 软件对 *TaUGT7* 及其同源蛋白进行序列比对, 应用实时荧光定量 PCR (quantitative real-time PCR, qRT-PCR) 技术分析经赤霉菌 *Fusarium graminearum* 和脱氧雪腐镰刀菌烯醇 (deoxynivalenol, DON) 处理后的苏麦 3 号小穗中 *TaUGT7* 基因的表达特征, 利用基因枪在洋葱表皮细胞瞬时表达 *TaUGT7*-eGFP 进行亚细胞定位, 采用农杆菌介导法在小麦品种 Fielder 中过量表达 *TaUGT7* 基因并进行赤霉病抗性鉴定。结果表明, *TaUGT7* 在氨基酸序列上与已知赤霉病抗性相关 UGT 相似性较低; *TaUGT7* 在赤霉菌接种 24 h 后开始被诱导表达, 在 DON 处理 2 h 后逐步被诱导表达; *TaUGT7* 蛋白亚细胞定位于细胞膜和细胞核中; qRT-PCR 检测发现, *TaUGT7* 在 8 株独立的过表达转基因株系中均有不同程度的上调表达; 与野生型对照相比, 过表达株系 *TaUGT7*-395 和 *TaUGT7*-457 中的平均病小穗率显著下降。表明 *TaUGT7* 可以被赤霉菌和 DON 诱导表达, 并在小麦抗赤霉病过程中发挥作用。

关键词: 小麦; 赤霉病; UDP-葡萄糖基转移酶; 脱氧雪腐镰刀菌烯醇

Molecular characterization of a glycosyltransferase gene *TaUGT7* and its resistance to *Fusarium* head blight

He Yi^{1,2} Liu Xiang¹ Wu Lei¹ Jiang Peng¹ Ma Hongxiang^{3*} Zhang Xu^{1*}

(1. CIMMYT-JAAS Joint Center for Wheat Diseases, Institute of Food Crops, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014, Jiangsu Province, China; 2. School of Life Sciences, Jiangsu University, Zhenjiang 212013, Jiangsu Province, China; 3. Jiangsu Provincial Key Laboratory of Crop Genomics and Molecular Breeding, Jiangsu Co-Innovation Center for Modern Production Technology of Grain Crops, Agricultural College, Yangzhou University, Yangzhou 225009, Jiangsu Province, China)

Abstract: To clarify the function of UDP-glycosyltransferase 7 (*TaUGT7*) in resistance to *Fusarium* head blight (FHB) in wheat, homologous analysis was conducted using DNAMAN 6.0 software, and the expression patterns of *TaUGT7* in wheat spikelets were analyzed with quantitative real-time PCR (qRT-PCR) in response to *Fusarium graminearum* and deoxynivalenol (DON). The *TaUGT7*-eGFP was delivered into onion epidermal cells via gene gun bombardment to determine its subcellular localization. *TaUGT7* gene was overexpressed in wheat variety Fielder using the Agrobacterium-mediated method to investigate its role in resistance to FHB. The results showed that *TaUGT7* shared a low similarity

基金项目: 国家重点研发计划(2017YFE0126700, 2016YFD0101802), 国家自然科学基金(31801727, 31561143004)

* 通信作者 (Authors for correspondence), E-mail: hongxiangma@163.com, xuzhang@jaas.ac.cn

收稿日期: 2021-04-27

with those UGT proteins previously reported to contribute to FHB resistance at the amino acid level. TaUGT7 was distributed throughout cells including cell membrane and nuclei. Eight independent transgenic overexpression lines were obtained, all of which were up-regulated in different degrees by qRT-PCR detection. In compared with the wild-type control, the proportion of symptomatic spikelets decreased significantly in the overexpression lines TaUGT7-395 and TaUGT7-457. Transcript of *TaUGT7* was induced after *F. graminearum* or DON inoculation, and *TaUGT7* overexpression in wheat showed improved resistance to *Fusarium* spread.

Key words: *Triticum aestivum*; *Fusarium* head blight; UDP-glycosyltransferase; deoxynivalenol (DON)

小麦赤霉病是严重影响小麦及谷物生产的世界性真菌病害,该病害主要由禾谷镰刀菌复合种 *Fusarium graminearum* complex 引起,也是危害我国小麦产业发展的主要病害之一(马鸿翔和陆维忠,2010;陈云等,2017;张昊和陈万权,2022)。由于气候变暖和耕作制度改变等因素,我国小麦赤霉病流行区域已从长江中下游麦区扩展至黄淮麦区。据统计,近年来我国小麦赤霉病年均发生面积约520万hm²,约占小麦种植面积的20%,对小麦安全生产构成了严重威胁(马忠华等,2020)。

赤霉病严重影响小麦产量,一般流行年份引起10%~30%的产量损失,大流行年份可导致部分田块绝收(程顺和等,2012)。禾谷镰刀菌还会产生多种真菌毒素,这些毒素污染小麦籽粒,严重威胁人畜健康(马玉彤等,2019),脱氧雪腐镰刀菌烯醇(deoxynivalenol, DON)是最主要的真菌毒素之一,俗称呕吐毒素,可产生神经、生殖及免疫毒性,也是癌症的诱导剂(许伟等,2016)。DON在禾谷镰刀菌的侵染、致病和定殖过程中起着重要作用(康振生等,2004)。Desiardins et al. (1996)研究表明,参与DON合成的关键基因 *Tri5* 突变后,突变菌株虽然仍可侵染小穗,但其扩展能力显著下降,而添加DON毒素可使不产毒菌株在宿主体内扩展或提高产毒菌株在宿主体内的扩展速度(俞刚等,2003)。如果植物本身能够使毒素毒性丧失或减弱,则可以有效阻止病原菌在体内扩展(Li et al., 2015)。因此,可以通过降解或降低DON的毒性来提高植物对赤霉病的抗性。

植物UDP-葡萄糖基转移酶(UDP-glycosyltransferase, UGT)属于糖基转移酶大家族中的家族1,该家族蛋白特征是在C端有一个由44个氨基酸组成的植物次生产物糖基转移酶(plant secondary product glycosyltransferase, PSPG)结构域。目前已鉴定出多个UGT成员,其可以通过糖基化DON毒素而提高植物对赤霉病的抗性。AtUGT73C5(DOGT1)是植物中第1个被鉴定可以将DON转化为DON-3-

葡萄糖苷的糖基转移酶,将DOGT1转入酵母 *Saccharomyces cerevisiae* 和拟南芥中均能提高二者对DON的抗性(Poppenberger et al., 2003)。在酵母中异源表达并筛选得到了能使DON去毒化的大麦UGT基因 *HvUGT13248*,将该基因转入拟南芥和小麦中均可提高转基因材料对赤霉病的抗性(Schweiger et al., 2010; Shin et al., 2012; Li et al., 2015)。在大麦中过量表达的 *HvUGT-10W1* 基因可以提高大麦对赤霉病的抗性(Xing et al., 2017)。在二穗短柄草中也鉴定出2个对DON具有解毒活性的UGT基因(Schweiger et al., 2013; Pasquet et al., 2016)。目前在小麦中仅鉴定出6个与赤霉病抗性相关的UGT基因,即 *TaUGT1* 和 *TaUGT2* (林凡云等, 2008)、*TaUGT3* (Ma et al., 2010; Xing et al., 2018)、*TaUGT4* (Ma et al., 2015)、*TaUGT5* (Zhao et al., 2018) 及 *TaUGT6* (He et al., 2020)等,其中 *TaUGT3*、*TaUGT5* 和 *TaUGT6* 在拟南芥和小麦中过量表达均能提高宿主对赤霉病的抗性。

为深入挖掘并解析UGT基因提高小麦赤霉病抗性及其调控DON毒素积累的机制,本课题组前期已系统分析了小麦基因组中UGT家族所有成员的基因结构和表达特征,并鉴定出多个可能参与赤霉病抗性的UGT基因(He et al., 2018)。本研究选取基因 *TRIAE_CS42_6BL_TGACv1_499376_AA1580390* (TraesCS6B02G362000)命名为 *TaUGT7*,并通过诱导表达、亚细胞定位及转基因功能验证等进行功能分析,以进一步阐明其在抗赤霉病中的作用。

1 材料与方法

1.1 材料

供试植物、菌株及质粒:小麦赤霉病高抗品种苏麦3号和高感品种Fielder均由本实验室保存;新鲜洋葱为市场购买;供试赤霉病菌株Fg0609以及质粒pA7-eGFP和pTCK303均由本实验室保存。

培养基:马铃薯葡萄糖(potato dextrose agar,

PDA) 固体培养基由 200 g 马铃薯、20 g 葡萄糖、15 g 琼脂和 1 000 mL 蒸馏水配制而成; 绿豆培养基由 40 g 绿豆、1 000 mL 蒸馏水配制而成; 高渗培养基由 73 g 山梨糖醇、73 g D-甘露醇、8.8 g MS(Murashige and Skoog)、0.7 g 琼脂、400 mL 蒸馏水配制而成。

试剂: 植物基因组 DNA 提取试剂盒, 南京翼飞雪生物科技有限公司; 植物总 RNA 提取试剂盒 Promega SV total RNA isolation system, 美国 Promega 公司; DNA Marker DL2000、PrimeScript™ II 1st strand cDNA Synthesis Kit、实时荧光定量 PCR TB Green Premix SYBR, 宝生物工程(大连)有限公司; 2×Phanta Max Master Mix、质粒小量抽取试剂盒、DNA 胶回收纯化试剂盒, 南京诺唯赞生物科技股份有限公司; MS、琼脂, 西格玛奥德里奇(上海)贸易有限公司; T 载体、T₄ DNA 连接酶、DON 毒素、山梨糖醇、D-甘露醇, 生工生物工程(上海)股份有限公司; 农杆菌 *Agrobacterium tumefaciens* EHA105 感受态细胞和大肠杆菌 *Escherichia coli* DH5α 感受态细胞, 上海唯地生物技术有限公司; *Xho* I、*Sal* I、*Kpn* I 和 *Spe* I 限制性内切酶, 纽英伦生物技术(北京)有限公司; 其他试剂均为国产分析纯。

仪器: MiniAmp™ Plus Thermal Cycler、Nanodrop 2000, 美国 Thermo Fisher Scientific 公司; Light Cycle 96 实时荧光定量 PCR 仪, 瑞士 Roche 公司; Tanon-3500 凝胶成像分析系统, 上海天能科技有限公司; Allegra 30R 台式冷冻离心机, 美国 Beckman 公司; Ultra View VOX 转盘式激光共聚焦显微镜, 美国 Perkin Elmer 公司; PDS-1000/He 发射装置, 美国 Bio-Rad 公司。

1.2 方法

1.2.1 赤霉菌菌液配制

将赤霉菌菌株 Fg0609 转移至 PDA 平板上于 22℃ 条件下培养 3 d 后, 将菌丝挑入绿豆培养基中, 于 25℃ 条件下 200 r/min 振荡培养 3 d 后, 用血球计数板调整分生孢子浓度至 10⁵ 个/mL 备用。

1.2.2 小麦材料处理

苏麦 3 号种植于人工气候室, 培养条件为 24℃ 光照 16 h, 15℃ 黑暗 8 h, 扬花期选取当天开花小穗, 滴注 10 μL 浓度为 10⁵ 个/mL 的赤霉菌分生孢子液或 5 μL 浓度为 10 mg/L 的 DON 溶液至小穗两侧小花。待孢子液处理 0、12、24、48、72 h 后, DON 处理 0、2、4、8、12 和 24 h 后分别取小穗至液氮中速冻, -80℃ 冰箱贮存备用。

1.2.3 总 RNA 的提取、cDNA 的合成和 qRT-PCR

使用 Promega SV total RNA isolation system 试

剂盒按照说明书提取上述处理小穗的总 RNA, 用 PrimeScript™ II 1st strand cDNA Synthesis Kit 按照说明书操作合成 cDNA。以小麦 *Tubulin* 基因(F: 5'-GTGGAAGCTGGCTCTGGC-3'/R: 5'-CGCTCAATGTCAAGGGA-3')为对照, 利用 *TaUGT7* 基因特异引物(F: 5'-AGCTGACGAACGGATATCTT-3'/R: 5'-CGAAGCTGTTGAGGATGAC-3'), 以 cDNA 为模板进行实时荧光定量 PCR (quantitative real-time PCR, qRT-PCR) 反应, 引物均由生工生物工程(上海)股份有限公司合成。10 μL 反应体系: cDNA 模板 1 μL、TB Green Premix 5 μL、5 μmol/L 正反向引物各 1 μL、无核酸酶水 2 μL; 反应程序为: 95℃ 预变性 30 s; 95℃ 变性 5 s, 60℃ 退火 20 s, 72℃ 延伸 10 s, 扩增 45 个循环。基因的相对表达量用 2^{-ΔΔC_t} 方法计算(Livak & Schmittgen, 2000)。

1.2.4 *TaUGT7* 的同源序列比对

利用 NCBI 数据库(<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>)查找已发表的与赤霉病抗性相关的小麦 UGT 蛋白 *TaUGT1/3* (登录号: KAF7028463) (林凡云等, 2008; Ma et al., 2010)、*TaUGT2* (登录号: KAF7028467) (林凡云等, 2008)、*TaUGT4* (登录号: KAF7013447) (Ma et al., 2015)、*TaUGT5* (登录号: KAF7007424) (Zhao et al., 2018)、*TaUGT6* (登录号: KAF7065420) (He et al., 2020)、拟南芥 UGT 蛋白 *DOGT1* (登录号: NP_181218) (Poppenberger et al., 2003)、大麦 UGT 蛋白 *HvUGT13248* (登录号: ADC92550) (Schweiger et al., 2010) 和二穗短柄草 UGT 蛋白 *Bradi5g03300* (登录号: XP_010239695) (Pasquet et al., 2016) 的氨基酸序列, 使用 DNAMAN 6.0 软件进行氨基酸序列比对分析。

1.2.5 *TaUGT7* 亚细胞定位

以苏麦 3 号小穗 cDNA 为模板, 利用引物 F: 5'-AACTCGAGATGGGTTCGATCATGACGCC-3' (下划线表示 *Xho* I 酶切位点)/R: 5'-GCGTCGACGTTCTTGAGCAGGAGCACGT-3' (下划线表示 *Sal* I 酶切位点) 扩增 *TaUGT7* 序列。50 μL 反应体系: 2×Phanta Max Buffer 25 μL、cDNA 模板 2 μL、10 μmol/L 上下游引物各 2 μL、无核酸酶水 19 μL。反应程序为: 95℃ 预变性 30 s; 95℃ 变性 15 s, 60℃ 退火 15 s, 72℃ 延伸 40 s, 扩增 36 个循环。用 *Xho* I 和 *Sal* I 同时酶切 PCR 扩增片段和 pA7-GFP 质粒, 分别回收片段和载体后连接转化至感受态细胞 DH5α, 筛选含有 pA7-*TaUGT7*-eGFP 质粒的阳性菌株送至生工生物工程(上海)股份有限公司测序, 序列正确的菌株

用质粒小量抽取试剂盒抽提质粒备用。选取新鲜洋葱置于高渗培养基中培养4 h。将金粉置于含有70%乙醇的离心管中充分涡旋,静置15 min,离心去上清液,重复3次后转入1 mL无菌50%甘油中备用。取金粉、质粒、2.5 mol/L CaCl_2 、0.1 mol/L 亚精胺混合涡旋1 min,冰浴1 min,重复10次后冰浴30 min。以pA7-eGFP表达载体为对照。离心去上清液后用无水乙醇重悬颗粒,随后取10 μL 放至大膜中心,并将微粒子弹载体及阻挡网(小膜)装入发射装置,1 100~1 300 psi氮气压力下轰击。轰击后的洋葱放至高渗培养基上培养10 h后用激光共聚焦显微镜进行观察并拍照。

1.2.6 小麦遗传转化

以苏麦3号小穗cDNA为模板,利用引物F: 5'-GGGGTACCATGGGTTCGATCATGACGCC-3' (下划线表示 *Kpn* I酶切位点)和R: 5'-GGACTAGT-GTTCTTGAGCAGGAGCACGT-3' (下划线表示 *Spe* I酶切位点)扩增 *TaUGT7* 序列。扩增程序为: 95℃ 预变性1 min, 95℃ 变性15 s, 60℃ 退火15 s, 72℃ 延伸40 s, 扩增36个循环;最后72℃ 充分延伸5 min。扩增片段连接T载体,送生工生物工程(上海)股份有限公司测序。用 *Kpn* I和 *Spe* I同时酶切含有目的片段的T载体和pTCK303,分别回收片段和载体后连接,构建用于稳定转化的载体pTCK303-*TaUGT7*(潮霉素抗性)。将载体转化至农杆菌菌株EHA105,采用农杆菌介导法侵染授粉14~16 d的小麦Fielder品种幼胚,通过筛选、分化、再生等步骤获得过量表达 *TaUGT7* 基因的转基因植株(Zhang et al., 2018)。以上述转基因植株DNA为模板,利用潮霉素特异引物(F: 5'-CTCCATACAAGCCAAC-CACG-3'/R: 5'-GGAAGTGCTTGACATTGGGG-3')进行PCR扩增,扩增程序同上,鉴定阳性转基因植株。取阳性转基因植株小穗提取RNA并反转录为cDNA,以 *TaUGT7* 基因特异引物按照方法1.2.3进行qRT-PCR检测,以确定转基因材料中 *TaUGT7* 的表达量,检测体系及反应程序同1.2.3。T₃代独立转基因株系TaUGT7-395、TaUGT7-457及Fielder(对照)种植于温室(自然光照条件),并在成熟期对株高、穗数、穗粒数、穗长等农艺性状进行调查,各株系分别调查8株。

1.2.7 穗部抗赤霉病鉴定

采用单花滴注法,于人工气候室(24℃光照16 h, 15℃黑暗8 h)和温室条件(自然光照条件)下分别对TaUGT7-395和TaUGT7-457及Fielder(对照)进行赤霉病抗扩展性鉴定(Zhang et al., 2004)。选择当

天开花麦穗中上部的1个小穗接种10 μL 浓度为10⁵个/mL的赤霉菌分生孢子液,每个株系接种10~20个麦穗,并套袋保湿3d。然后分别于人工气候室种植条件和温室种植条件进行培养,人工气候室种植条件下设定气候室保持70%湿度,温室种植条件下每天人工弥雾保湿2次。分别于接种后7、11、15和21 d统计发病小穗数。以病小穗率为指标评价赤霉病抗性水平,病小穗率=发病小穗数/总小穗数×100%。

1.3 数据分析

试验数据采用SPSS 20.0软件进行统计分析,采用Tukey法进行差异显著性检验。

2 结果与分析

2.1 *TaUGT7*同源序列比对

比对分析结果表明,*TaUGT7*的氨基酸序列与与TaUGT1/3、TaUGT2、TaUGT4、TaUGT5、TaUGT6、DOG1、HvUGT13248和Bradi5g03300序列的相似性均较低,分别为28.7%、27.55%、21.68%、23.87%、25.08%、26.33%、27.27%和23.17%(图1)。*TaUGT7*仍然含有由40个氨基酸组成的PSPG结构域,并且这一区段与其他UGT相似性较高(图1)。

2.2 *TaUGT7*受赤霉菌和DON诱导表达分析

*TaUGT7*表达模式的分析结果表明,苏麦3号小穗在接种赤霉菌后0、12、24、48和72 h, *TaUGT7*在赤霉菌侵染24 h后开始被大量诱导表达,72 h后诱导表达水平有所降低(图2-A)。用DON处理苏麦3号小穗, *TaUGT7*在DON处理2 h后即开始被诱导表达,之后表达量逐步升高,处理12 h后表达量达到最高,随后逐渐下降(图2-B)。

2.3 *TaUGT7*亚细胞定位

采用基因枪法将pA7-*TaUGT7*-eGFP和pA7-eGFP表达载体分别转化到洋葱表皮细胞进行瞬时表达,通过激光共聚焦扫描显微镜观察发现, *TaUGT7*与对照GFP具有相同的亚细胞定位,均在细胞膜和细胞核中有绿色荧光信号产生,表明 *TaUGT7*分布于质膜和细胞核中(图3)。

2.4 小麦 *TaUGT7*转基因株系的获得与表达分析

利用农杆菌介导的幼胚转化法将pTCK303-*TaUGT7*转入Fielder品种中,以潮霉素特异性引物进行PCR扩增检测,共获得8株独立的转基因株系,分别为TaUGT7-395、TaUGT7-416、TaUGT7-431、TaUGT7-457、TaUGT7-472、TaUGT7-483、TaUGT7-490和TaUGT7-505(图4-A)。*TaUGT7*在转基因株系中的表达水平测定结果显示,与受体品种Fielder

相比, *TaUGT7* 在 8 个转基因株系中都有不同程度的上调表达(图 4-B)。

HvUGT13248	METTIVAVSTTSSSVGHGAGGGR.ESSSSRARERRATPTRCSSWAPPG.....VPRPPHTRHPLRA.....LHHGPGGAPFD.VAA	85
TaUGT4	MESTHGSGGEGAS...VLLFPFGGCHTNPLEGRRLH.HG...LRPITVTRHVLSSST.....PPPGAPFR.VAA	74
Bradi5g03300	MDSTGKSMVATSEG.PSILFLFPFGGCHTNPLEGRRLH.HG...LRPITVTRHVLSSST.....PPPGAPFR.VAA	77
TaUGT7	MGSIMTPAAEKPHAVCLYYP.DCHITPMLNAKLHA.RG...FHVIFVNEEYQARL...IRSRGLAAVAGLP...GFR.FATPDELFP	80
TaUGT5	MVGAGT.NTTMGPFGKPRVYVYSP.GMCHLVSMIEHGLKFLA.RGLAVAVALDDPHDTSATGPFLAGVSA.....ANPSTSHRHLPOUEL...L	84
TaUGT6	MAVHDEPLHLFFFL.SSCLHLPADVAALFQ.RG...VRCITITVTPVNAARIIRSAVKRANDAFAGTGPCADIAVVFFPDVLEPP	83
DOG11	MVSETTKSSPLHPLHFFFM.DCHMIPMDVIAARLQ.RG...VITITVTPVNAARFKNVLRNRAIE...SGLPINLVQVK.FEYEAELQE	83
TaUGT1	MTFAGSGDQSGSARAHFVLEMM.DCHRTIPMDVIAARLQ.HG...AQVSRFTVTPVNAARLEGFAAKVEA...AGLVVQLVELH.FESVEFGLPD	88
TaUGT3	MTFAGSGDQSGSARAHFVLEMM.DCHRTIPMDVIAARLQ.HG...AQVSRFTVTPVNAARLEGFAAKVEA...AGLVVQLVELH.FESVEFGLPD	88
TaUGT2	MTLSSGSDQSGSARAHFVLEMM.DCHRTIPMDVIAARLQ.HG...AQVSRFTVTPVNAARLEGFAADVKA...AGLVVQLVELH.FEAEFGLPD	88
HvUGT13248	GMALCPTRRSPGWRPW.....APRRCGSSSCRGARGAARARARSRSPGVGTAGGOS.....TVAAAA...FSQPCSVDVVYEGCGRGWRCHPTGAR	176
TaUGT4	GGAAS..BYTD...YFSRLAVG...SEITRELLSEARAGFVRVYLHSHLPAGRVARAATVAAA...FSQPCSVNVVYGE...NAGRLALPWT	160
Bradi5g03300	GIRSCLDMAE...YWRRLAVG...SEITRELLSEARAGFVRVYLHSHLPAGRVARAATVAAA...FSQPCAVDIFYGE...HAGRAMPTWT	165
TaUGT7	SDDDD..VTQDIPALCKSTTETCLGPFRRSLARNDPATGHPVVTQVSVVMGSMEAANELSLTYVQLWTSATISLGYRHYR...LIGRGVPLIK	174
TaUGT5	SEPP...EMIT.....FEVRLSNPHRDHAGD...SPAVNLFPFCSVAIDVATLCHTAYFCTSAQILAFPTHLA...LHKGSTRSFG	165
TaUGT6	CVENG..TALSQDDRDKFFHAATLLRPFDRFADH...RTDAVSSFFHSDVDAERGVYRFA...LSSMFARSCSDS...LRHNPENAP	170
DOG11	COENI..DSLDTERMIPTFKKVNFLFEPKOKLEEMNP...RPSCLSPFCLPTSKLAKKFNKILL...HGMCFCLCMHY...RKNRELDNL	172
TaUGT1	CENLI..DMIQSKNLFNFEMKCAALHEFMAYREQORS...PPSCISDMAHWTCGDIARELITRLT...SGFCGSSSLVRYL...FHNNVLENT	178
TaUGT3	CENLI..DMIQSKNLFNFEMKCAALHEFMAYREQORS...PPSCISDMAHWTCGDIARELITRLT...SGFCGSSSLVRYL...FHNNVLENT	178
TaUGT2	CENLI..DMIQSKNLFNFEMKCAALHEFMAYREQORS...PPSCISDMMHWTGDIARELITRLT...SGFCGSSSLVRYL...FHNNVLENT	178
HvUGT13248	CSQ...EFCWAGAE...AGGHAAVSGAGV...AAGV...PGSVGPFGLDYADDVLSNFRDFFORRZSTV...NZHGER...LDCD...249	249
TaUGT4	D...GLEIFAR...ALGVEGPEDEFFFAAPESOL...EHKTAIGOFGLDEDADDVLSNFRDFFORRZSTV...ELTWRAK...TVSEITLP	240
Bradi5g03300	EAD...ARALVR...AIGVEGPEDEFFFAAPESOL...FTKASTIGOFGLDEDADDVLSNFRDFFORRZSTV...ELTWRAK...TVSEITLP	247
TaUGT7	DAQLTNGYDTEV.EDVGLRSLRLRDFESFIRTDDEY...IVHYVLRERTAGASAVINSEFADLEGEAVEM...BATGLEKVVCHLPH...262	262
TaUGT5	EMG...CELHAP...ITSFPATHAQR...MD...RDSAY...KAFNLNSTRNLSRSGITVNTFSEPRAMDTLAGLCAPSGLRTHFVCHLPH...250	250
TaUGT6	DDP...DAFALP...LPHRIEERRSQMD...PAKKW...QWOFKGVNAADORSFEEVNSFHELEPDYVEH...NKLTSRFRVWVGPV...249	249
DOG11	KSD...KELTVPD...FDRVEFTRTQEV...ETVYAGDWKIDFGMVEANETSIGVYVNSFHELEPDYVEH...NKLTSRFRVWVGPV...253	253
TaUGT1	D.D...NELTTP...FPTPLETKAKRG...TLCVGG...MEQIREKMFEEELRCDEGNTNSFHELEPTYIESY...QITRKKVWVGPV...256	256
TaUGT3	D.D...NELTTP...FPTPLETKAKRG...TLCVGG...MEQIREKMFEEELRCDEGNTNSFHELEPTYIESY...QITRKKVWVGPV...256	256
TaUGT2	D.D...NELTTP...FPTPLETKAKRG...TLCVGG...MEQIREKMFEEELRCDEGNTNSFHELEPTYIESY...QITRKKVWVGPV...256	256
HvUGT13248	...CHHTPRRWSPTIZZIINFRLVQQRGGVMDLWLEKQMSNVLLVSGTISNYMQPSZSRJAM.VAILANLFFGLZ...IQZGTQ	328
TaUGT4	SYFYDDRLPSNKSYSFNLFGSDAP...MDLWLEKQMSNVLLVSGTISNYDAADPELGNICNGKSEFWV...SNEAHK	319
Bradi5g03300	SYFYDDRLPSNKSYSFNLFGSDAP...MDLWLEKQMSNVLLVSGTISNYDESDEELGNICNGKSEFWV...SNEAHK	327
TaUGT7	PLLAHERERTPRSAINLSLWKEQE...LEWIEGREPPDSVLYVNGSITVMTNAAVGFAPWLAQGGKQFMMIRDLV...RQDAAV	345
TaUGT5	...IKSEEVGVKRGDE...LAWLDTOPKGSVAFVLAGSGRFSAKTRKAALEAGGQFLWMMSPPSADSGNSEKPEEPDLDAL	333
TaUGT6	...AASKD...MAVRCTDAPSPDADS...IRWLDKAPAGSVVYVAGTITKFAPAHIOHARADLGGVNVVWIGTAGA...QDSAEV	328
DOG11	...SCKNVGADKAERCNKSDIDQDE...KWLDSKKHGSVLYVCLSSCNLPLSIRKGLGLEEORFFIWIWIGWEKY...KELVEV	335
TaUGT1	...CCHRNSTRTAARCNKASMDAQ...KWLDSRKPGSVVYVAGSACTTPOQVVEGLGLEEAKKPFVWITAGAKL...PEVEV	338
TaUGT3	...CCHRNSTRTAARCNKASMDAQ...KWLDSRKPGSVVYVAGSACTTPOQVVEGLGLEEAKKPFVWITAGAKL...PEVEV	338
TaUGT2	...CCHRNSTRTAARCNKASMDAQ...KWLDSRKPGSVVYVAGSACTTPOQVVEGLGLEEAKKPFVWITAGAKP...PEVEV	338
HvUGT13248	VIR.RTORRW...ENWNS.LMCPQEVLAERIGCFVTHGWNHQRHLM.VSLWVFRIGQTNPPCVCGECHGYCACT...EKQEWMS	413
TaUGT4	SE.ELKACE...KNGLV.SMCPQEVLAERIGCFVTHGWNHQRHLM.VSLWVFRIGQTNPPCVCGECHGYCACT...KESGSL	405
Bradi5g03300	SG.ELKACE...KNGLV.SMCPQEVLAERIGCFVTHGWNHQRHLM.VSLWVFRIGQTNPPCVCGECHGYCACT...KESGSL	413
TaUGT7	PE.EFLAETA...GRGLA.SMCPQEVLAERIGCFVTHGWNHQRHLM.VSLWVFRIGQTNPPCVCGECHGYCACT...EWVGMEIDNNV	427
TaUGT5	LPQ.GELEETQ...GRGLA.VKSRAPQCDVLAERIGCFVTHGWNHQRHLM.VSLWVFRIGQTNPPCVCGECHGYCACT...GYDKE...VV	420
TaUGT6	PE.GFADLHAHGDGF...TRGMQPNLILSHALIGCFVTHGWNHQRHLM.VSLWVFRIGQTNPPCVCGECHGYCACT...DYASGIAHEV	424
DOG11	FSESGFEDR...DRGLTRGMQPNLILSHALIGCFVTHGWNHQRHLM.VSLWVFRIGQTNPPCVCGECHGYCACT...GVEEKGIGV	433
TaUGT1	LAD.GFEEVK...DRGLTRGMQPNLILSHALIGCFVTHGWNHQRHLM.VSLWVFRIGQTNPPCVCGECHGYCACT...EVV	434
TaUGT3	LAD.GFEEVK...DRGLTRGMQPNLILSHALIGCFVTHGWNHQRHLM.VSLWVFRIGQTNPPCVCGECHGYCACT...EVV	434
TaUGT2	LAD.GFEEVK...DRGLTRGMQPNLILSHALIGCFVTHGWNHQRHLM.VSLWVFRIGQTNPPCVCGECHGYCACT...EVV	434
HvUGT13248	KKEEVRRCREVM.DGERKDEYKKNPTZGCKRPRROCKKEVOCMZIRY.QVFVNI...469	469
TaUGT4	RSAEVRRCREVM.DGERKDDYKRNMK.WMKAKEMOEGSSSKHVEFAAKYCFEFTTM...466	466
Bradi5g03300	RREEVRRCREVM.DSERKDEYTRNIAK.WMKAKEMTHAGSSSKHAEFAAKYSS...469	469
TaUGT7	RRDAVGLITEIM.EGERGKGKRRRAE.WKKSIVKAMPGSSSRHFDGLVYDVLKLN...485	485
TaUGT5	EAEVAKKVRVM.NSDGGRVLEERTLA.ALROEEALLEGPEEVTHARLVDAWIRA...476	476
TaUGT6	AGEVMAESORLM...ESDAICKKDK.LGEKARRVEKGSYDDYGRIMDLVTARRSSVEVGQDIQAS...490	490
DOG11	DEEGKAVFELMGESDDAKERRRAKE.LGDSARKVEEGSSSHNSFLQDMELAEPPN...495	495
TaUGT1	TRDAVETANTLMGEATEELMRRED.CAIKARRFDEESSYNNRLIOEMGNKTNACG...496	496
TaUGT3	TRDAVETANTLMGEATEELMRRED.CAIKARRFDEESSYNNRLIOEMGNKTNACG...496	496
TaUGT2	TRDAVETANTLMGEAAAEETVRKD.CAIKARRFHGESSYNNRLIOEMGNRMNAGG...496	496

黑色框部分为PSPG结构域;黑色、深灰色和灰色背景分别代表序列同源率为100%、≥75%和≥50%;省略号表示比对过程中无法匹配的占位符。Black box: PSPG domain; the black, dark gray and gray backgrounds represent the sequence homology is 100%, ≥75% and ≥50%, respectively; the ellipsis indicates the unmatched placeholder generated by the alignment process.

图1 *TaUGT7* 与植物中其他赤霉病抗性相关 UGT 氨基酸序列比较

Fig. 1 Alignment of the amino acid sequences of *TaUGT6* and the UGTs previously reported to contribute to FHB resistance

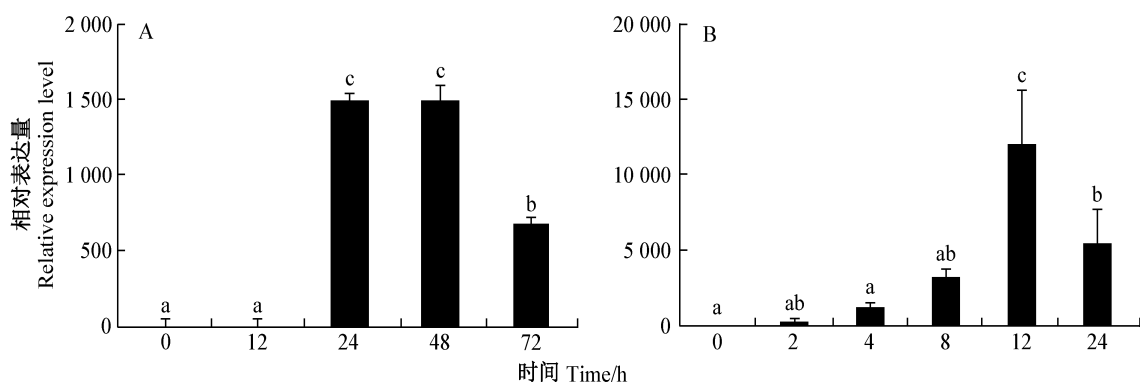


图2 *TaUGT7* 在苏麦 3 号中受赤霉菌(A)和 DON(B)诱导表达

Fig. 2 Expression of *TaUGT7* was induced in the wheat cultivar Sumai 3 treated with *Fusarium graminearum* (A) and DON (B)

图中数据为平均数±标准差。不同小写字母表示经 Tukey 法检验差异显著 ($P < 0.05$)。Data are mean ± SE. Different lower-case letters indicate significant difference level by Tukey's test ($P < 0.05$).

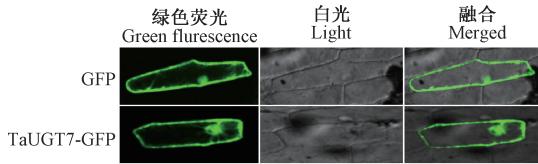
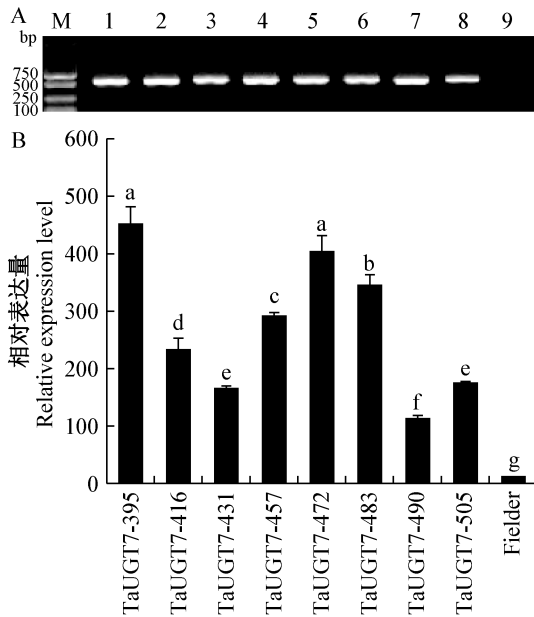


图3 TaUGT7在洋葱表皮的亚细胞定位分析

Fig. 3 Subcellular localization of TaUGT7 in onion epidermal cells



A: *TaUGT7*转基因植株潮霉素基因检测; 1~8 分别为转基因株系 TaUGT7-395、TaUGT7-416、TaUGT7-431、TaUGT7-457、TaUGT7-472、TaUGT7-483、TaUGT7-490、TaUGT7-505; 9: Fielder。B: 8个转基因株系中 *TaUGT7* 表达分析。A: Amplification of hygromycin coding gene in *TaUGT7* overexpression transgenic plants; 1~8: TaUGT7-395, TaUGT7-416, TaUGT7-431, TaUGT7-457, TaUGT7-472, TaUGT7-483, TaUGT7-49, TaUGT7-505; 9: Fielder. B: The expression level of *TaUGT7* in eight transgenic lines.

图4 小麦 *TaUGT7*转基因植株检测与表达分析

Fig. 4 Verification and expression level analysis in the *TaUGT7* overexpression transgenic lines

图中数据为平均数±标准差。不同字母表示经 Tukey 法检验差异显著 ($P < 0.05$)。Data are mean±SE. Different lowercase letters indicate significant difference by Tukey's test ($P < 0.05$).

2.5 过量表达 *TaUGT7* 提高小麦赤霉病抗性

接种赤霉菌 7 d 后, 过表达株系 TaUGT7-395 和 TaUGT7-457 的病小穗率与对照无显著差异 (图 5-A~B), 但是过表达株系的接种小穗发病症状较轻 (图 5-C)。赤霉菌侵染 11 d 至 15 d 时, TaUGT7-395 和 TaUGT7-457 的病小穗率均显著降低。接种赤霉菌 15 d 后, 人工气候室种植条件下 TaUGT7-395 和

TaUGT7-457 的病小穗率分别为 51.6% 和 42.8%, 与对照分别显著下降了 11.9% 和 20.7%; 温室种植条件下, TaUGT7-395 和 TaUGT7-457 的病小穗率分别为 16.9% 和 27.6%, 分别较对照显著下降了 19.3% 和 8.6% (图 5-A~B)。

2.6 过量表达 *TaUGT7* 对作物农艺性状的影响

过表达株系 TaUGT7-395 和 TaUGT7-457 的株高、穗数、穗粒数、穗长与对照之间均无显著差异, 表明过量表达 *TaUGT7* 基因对转基因植株的农艺性状无影响 (图 6)。

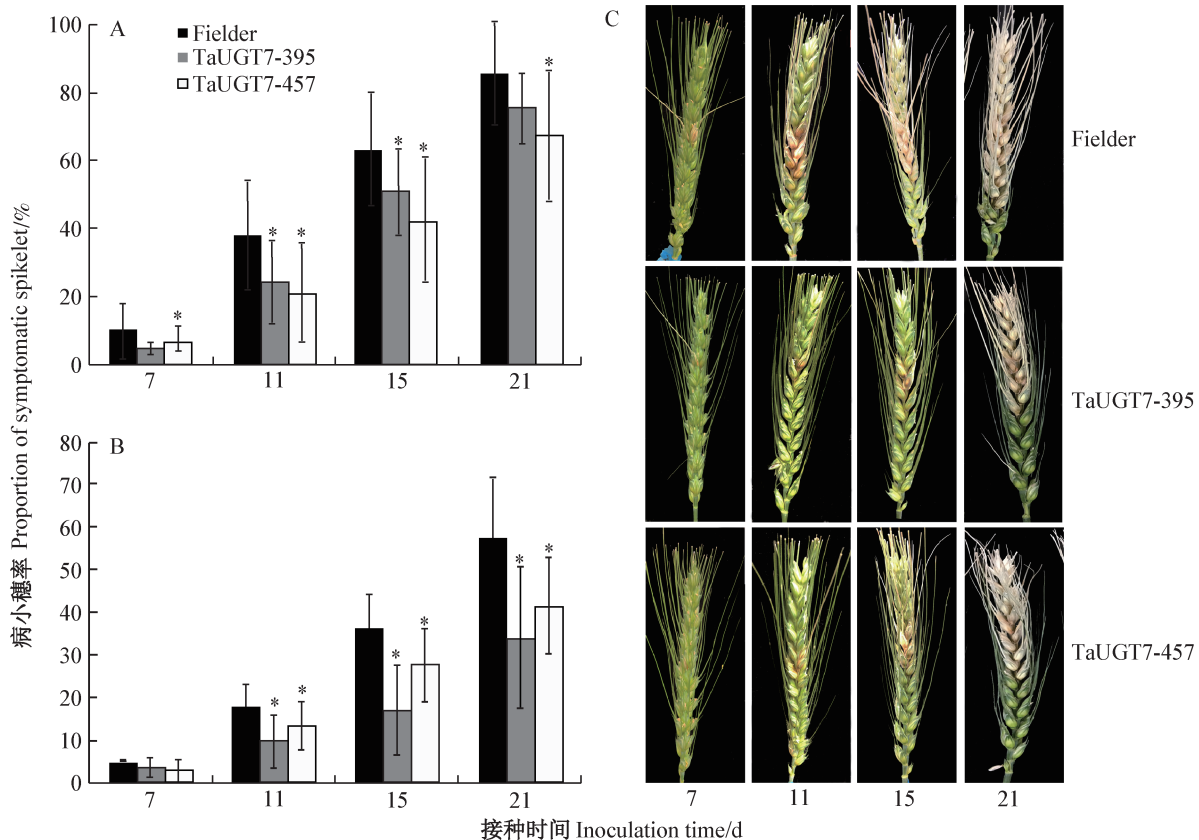
3 讨论

赤霉菌产生的毒素会引起细胞程序性死亡, 对小麦组织造成损害, 进而促进赤霉病在寄主体内扩展。而小麦会产生脱毒相关蛋白, 通过细胞膜转运、修饰毒素或其靶点以阻止毒素与靶点结合, 或直接干扰下游信号传导通路, 从而达到抵御或减弱这些有害物质所产生的危害, 产生赤霉病抗性 (Li et al., 2017)。例如近期报道的来源于长穗偃麦草的小麦赤霉病基因 *Fhb7*, 其编码一个谷胱甘肽 *S*-转移酶, 通过催化谷胱甘肽与 DON 等毒素的结合而降低其毒性, 从而使小麦获得对多种镰刀菌属病原菌的抗性 (Wang et al., 2020)。植物中的 UGT 家族成员可以通过糖基化 DON 等毒素来降低毒性以提高植物对赤霉病的抗性, 挖掘新的抗赤霉病 UGT 基因, 可以为赤霉病抗病育种提供新的基因资源和材料。

本研究结果显示, *TaUGT7* 和目前已发表的与赤霉病抗性相关的 UGT 在氨基酸序列上相似性较低, 与 *TaUGT1* 和 *TaUGT3* 的相似性最高也仅为 28.7%, 表明 *TaUGT7* 是一个新基因。而 *TaUGT1* 和 *TaUGT3* 虽由不同团队发现并命名 (林凡云等, 2008; Ma et al., 2010), 但两者氨基酸序列完全一致, 应属同一基因。研究表明, 参与赤霉病抗性的 UGT 基因通常都会受到赤霉菌或 DON 的诱导表达 (Schweiger et al., 2013; Xing et al., 2017; He et al., 2020)。这些基因的诱导表达在赤霉病抗性中可能有两个方面的作用, 一方面是通过大量编码糖基转移酶快速降低 DON 的毒性, 进而限制或减弱赤霉病菌的扩展, 另一方面是通过调节抗性基因如 *TaN-PR1*、*TaPR3* 等进而调控寄主对赤霉病的抗性反应 (Ma et al., 2015; He et al., 2020)。本研究发现, *TaUGT7* 在小穗发育的早期阶段表达量很低, 但在接种赤霉菌 24 h 后开始受到诱导表达, 此时赤霉菌在小穗内外稃内表面迅速生长扩展并产生 DON,

TaUGT7 过量表达可通过快速糖基化 DON 而降低赤霉菌的扩展。用 DON 处理小穗, 在 2 h 后便观察到 *TaUGT7* 的诱导表达, 也表明 *TaUGT7* 可能会参与降低或解除 DON 对植物危害的反应。植物 UGT 具有不同的亚细胞定位, 通过在洋葱表皮细胞瞬时转化发现 *TaUGT7* 定位在质膜和细胞核上, 与 *TaUGT3* 和 *TaUGT6* 的亚细胞定位一致 (Ma et al., 2010; He et al., 2020), 与 *TaUGT4* 和 *TaUGT5* 仅定位在质膜不同 (Ma et al., 2015; Zhao et al., 2018)。TaUGT7 在

细胞膜中存在, 可能在抑制细胞膜结合 DON 或通过延缓真菌定殖来提高对 DON 的耐受性方面起作用 (Ma et al., 2010; Zhao et al., 2018)。与 *TaUGT6* 一样, *TaUGT7* 定位于细胞核的功能尚不清楚, 需要进一步研究来确定是因为 *TaUGT7* 增加解毒导致更多的核糖体活性, 进而诱导防御转录子表达来参与赤霉病抗性, 还是因为 *TaUGT7* 影响或直接互作于细胞核中其他蛋白质来实现赤霉病抗性或其他过程 (He et al., 2020)。



A~B: 过量表达株系 *TaUGT7*-395 和 *TaUGT7*-457 在人工气候室种植条件下和温室种植条件下的病小穗率; C: 对照 Fielder、*TaUGT7*-395 和 *TaUGT7*-457 在温室种植条件下接种 7、11、15 和 21 d 后典型症状。A~B: Statistical analysis of the proportion of symptomatic spikelet after *F. graminearum* inoculation between Fielder and the transgenic lines planting in artificial climate chamber and greenhouse; C: photograph showing typical symptom in spikes of Fielder and the transgenic line *TaUGT7*-395 and *TaUGT7*-457 at 7, 11, 15, 21 days after *F. graminearum* inoculation.

图5 小麦 *TaUGT7* 过量表达提高对赤霉病的抗性

Fig. 5 *TaUGT7* overexpression in wheat enhances resistance to head blight caused by *Fusarium graminearum*

图中数据为平均数±标准差。*表示转基因株系与对照之间经 Tukey 法检验差异显著 ($P < 0.05$)。Data are mean±SE. * indicates significant difference between CK and the transgenic lines by Tukey's test ($P < 0.05$).

将大麦 *HvUGT13248* 及其同源基因 *Bra-di5g03300* 引入到小麦中可以提高小麦对赤霉病的抗性 (Li et al., 2015; Pasquet et al., 2016; Gatti et al., 2019)。小麦中的 *TaUGT3*、*TaUGT5* 和 *TaUGT6* 三个 UGT 基因即已分别被导入到小麦中, 证实它们在抗赤霉病中具有重要作用 (Xing et al., 2018; Zhao et

al., 2018; He et al., 2020)。为了进一步探讨 *TaUGT7* 在抗赤霉病中的功能, 本研究将 *TaUGT7* 通过农杆菌介导法转入至赤霉病高感品种 Fielder 中进行过量表达。与野生型对照相比, 过表达植株小穗在接种赤霉菌第 7 天时具有较弱的赤霉病发病表型, 接种后 15 d 病小穗发生率显著降低, 但在株高、穗数、

穗粒数、穗长等性状上无显著差异,没有对植株的农艺性状产生不良影响。本研究结果表明, *TaUGT7* 受病原菌和DON毒素诱导表达,可以抑制

赤霉病的扩展,降低DON毒性,为小麦赤霉病抗性育种提供了新的基因资源,有助于创制抗赤霉病新材料。

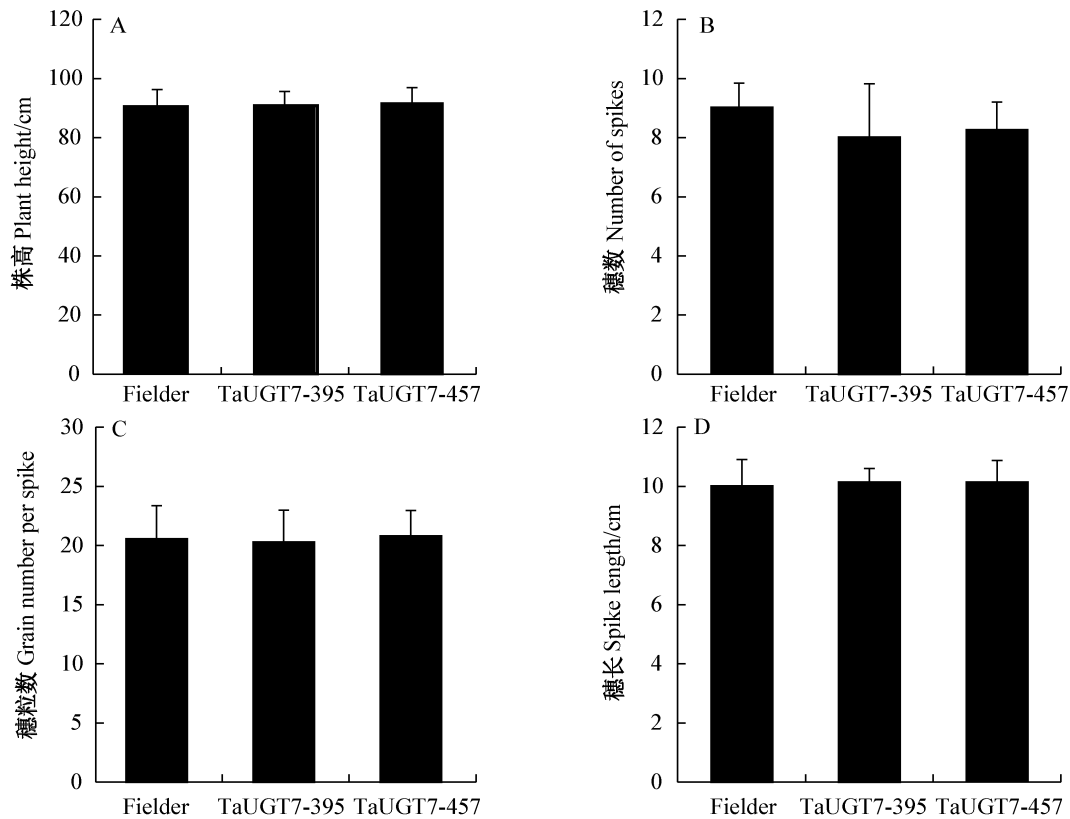


图6 小麦 *TaUGT7* 过量表达植株株高(A)、穗数(B)、穗粒数(C)和穗长(D)的检测

Fig. 6 Plant height (A), number of spikes (B), grain number per spike (C) and spike length (D) of the *TaUGT7* overexpression transgenic plants

图中数据为平均数±标准差。不同处理间经Tukey法检验均无显著差异($P>0.05$)。Data are mean±SE. No significant difference are found among different treatments by Tukey's test ($P>0.05$).

参考文献 (References)

- Chen Y, Wang JQ, Yang RM, Ma ZH. 2017. Current situation and management strategies of *Fusarium* head blight in China. *Plant Protection*, 43(5): 11–17 (in Chinese) [陈云, 王建强, 杨荣明, 马忠华. 2017. 小麦赤霉病发生危害形势及防控对策. *植物保护*, 43(5): 11–17]
- Cheng SH, Zhang Y, Bie TD, Gao DR, Zhang BQ. 2012. Damage of wheat *Fusarium* head blight (FHB) epidemics and genetic improvement of wheat for scab resistance in China. *Jiangsu Journal of Agricultural Sciences*, 28(5): 938–942 (in Chinese) [程顺和, 张勇, 别同德, 高德荣, 张伯桥. 2012. 中国小麦赤霉病的危害及抗性遗传改良. *江苏农业学报*, 28(5): 938–942]
- Desiardins AE, Proctor RH, Bai G, McCormick SP, Shaner G, Buechley G, Hohn TM. 1996. Reduced virulence of tricothecene-non-producing mutants of *Gibberella zeae* in wheat field tests. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 9(9): 775–781
- Gatti M, Cambon F, Tassy C, Macadre C, Guerard F, Langin T, Dufrasne M. 2019. The *Brachypodium distachyon* UGT Bra-di5gUGT03300 confers type II *Fusarium* head blight resistance in wheat. *Plant Pathology*, 68(2): 334–343
- He Y, Ahmad D, Zhang X, Zhang Y, Wu L, Jiang P, Ma HX. 2018. Genome-wide analysis of family-1 UDP glycosyltransferases (UGT) and identification of UGT genes for FHB resistance in wheat (*Triticum aestivum* L.). *BMC Plant Biology*, 18(1): 67
- He Y, Wu L, Liu X, Jiang P, Yu L, Qiu JB, Wang G, Zhang X, Ma HX. 2020. *TaUGT6*, a novel UDP-glycosyltransferase gene enhances the resistance to FHB and DON accumulation in wheat. *Frontiers in Plant Science*, 11: 574775
- Kang ZS, Huang LL, Buchenauer H. 2004. Immunocytochemical localization of deoxynivalenol in infected wheat spikes by *Fusarium graminearum*. *Acta Phytopathologica Sinica*, 34(5): 419–424 (in Chinese) [康振生, 黄丽丽, Buchenauer H. 2004. 小麦穗组织中脱氧镰刀菌烯醇毒素的免疫细胞化学定位. *植物病理学报*, 34(5): 419–424]
- Li X, Shin S, Heinen SE, Dill-Mackey R, Berthiller F, Nersesian N, Clemente T, McCormick S, Muehlbauer GJ. 2015. Transgenic wheat expressing a barley UDP-glucosyltransferase detoxifies deoxyni-

- valenol and provides high levels of resistance to *Fusarium graminearum*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 28(11): 1237–1246
- Lin FY, Lu QX, Xu JH, Shi JR. 2008. Cloning and expression analysis of two salt and *Fusarium graminearum* stress associated UDP-glucosyltransferases genes in wheat. *Hereditas*, 30(12): 1608–1614 (in Chinese) [林凡云, 陆琼娴, 徐剑宏, 史建荣. 2008. 两个与盐和赤霉菌胁迫相关的小麦糖基转移酶基因的克隆与表达. *遗传*, 30(12): 1608–1614]
- Livak KJ, Schmittgen TD. 2001. Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the $2^{-\Delta\Delta Ct}$ method. *Methods*, 25(4): 402–408
- Ma LL, Shang Y, Cao AZ, Qi ZJ, Xing LP, Chen PD, Liu DJ, Wang XE. 2010. Molecular cloning and characterization of an up-regulated UDP-glucosyltransferase gene induced by DON from *Triticum aestivum* L. cv. Wangshuibai. *Molecular Biology Reports*, 37(2): 785–795
- Ma HX, Lu WZ. 2010. Progress on genetic improvement for resistance to *Fusarium* head blight in wheat. *Jiangsu Journal of Agricultural Sciences*, 26(1): 197–203 (in Chinese) [马鸿翔, 陆维忠. 2010. 小麦赤霉病抗性改良研究进展. *江苏农业学报*, 26(1): 197–203]
- Ma X, Du XY, Liu GJ, Yang ZD, Hou WQ, Wang HW, Feng DS, Li AF, Kong LR. 2015. Cloning and characterization of a novel UDP-glucosyltransferase gene induced by DON from wheat. *Journal of Integrative Agriculture*, 14(5): 830–838
- Ma YT, Liu TG, Wen CY, Liu B, Gao L, Chen WQ. 2019. Determination and contamination of *Fusarium* mycotoxins in different wheat planting regions of China. *Journal of Plant Protection*, 46(2): 266–273 (in Chinese) [马玉彤, 刘太国, 文才艺, 刘博, 高利, 陈万权. 2019. 我国不同麦区小麦镰刀菌毒素检测及毒素污染分析. *植物保护学报*, 46(2): 266–273]
- Ma ZH, Chen Y, Yin YN. 2020. Epidemiological analysis and management strategies of *Fusarium* head blight of wheat. *Bulletin of National Natural Science Foundation of China*, 34(4): 464–469 (in Chinese) [马忠华, 陈云, 尹燕妮. 2020. 小麦赤霉病流行成灾原因分析及防控对策探讨. *中国科学基金*, 34(4): 464–469]
- Pasquet JC, Changenet V, Macadré C, Boex-Fontvieille E, Soulhat C, Bouchabke-Coussa O, Dalmais M, Atanasova-Penichon V, Bendahmane A, Saindrenan P, Dufresne M. 2016. A Brachypodium UDP-glycosyltransferase confers root tolerance to deoxynivalenol and resistance to *Fusarium* infection. *Plant Physiology*, 172(1): 559–574
- Poppenberger B, Berthiller F, Lucyshyn D, Sieberer T, Schuhmacher R, Krska R, Kuchler K, Glossl J, Luschnig C, Adam G. 2003. Detoxification of the *Fusarium* mycotoxin deoxynivalenol by a UDP-glucosyltransferase from *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Biological Chemistry*, 278(48): 47905–47914
- Schweiger W, Boddu J, Shin S, Poppenberger B, Berthiller F, Lemmens M, Muehlbauer GJ, Adam G. 2010. Validation of a candidate deoxynivalenol-inactivating UDP-glucosyltransferase from barley by heterologous expression in yeast. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 23(7): 977–986
- Schweiger W, Pasquet JC, Nussbaumer T, Paris MPK, Wiesenberger G, Macadré C, Ametz C, Berthiller F, Lemmens M, Saindrenan P. 2013. Functional characterization of two clusters of *Brachypodium distachyon* UDP-glycosyltransferases encoding putative deoxynivalenol detoxification genes. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 26(7): 781–792
- Shin S, Torres-Acosta JA, Heinen SJ, McCormick S, Lemmens M, Paris MP, Berthiller F, Adam G, Muehlbauer GJ. 2012. Transgenic *Arabidopsis thaliana* expressing a barley UDP-glucosyltransferase exhibit resistance to the mycotoxin deoxynivalenol. *Journal of Experimental Botany*, 63(13): 4731–4740
- Wang HW, Sun SL, Ge WY, Zhao LF, Hou BQ, Wang K, Lyu ZF, Chen LY, Xu SS, Guo J, et al. 2020. Horizontal gene transfer of *Fhb7* from fungus underlies *Fusarium* head blight resistance in wheat. *Science*, 368(6493): eaba5435
- Xing LP, Li G, Chen QG, Pei HY, Di ZC, Xiao J, Wang HY, Ma LL, Chen PD, Cao AZ, et al. 2018. Over-expressing a UDP-glucosyltransferase gene (*Ta-UGT3*) enhances *Fusarium* head blight resistance of wheat. *Plant Growth Regulation*, 84(2): 1–11
- Xing LP, He LQ, Xiao J, Chen QG, Li MH, Shang Y, Zhu YF, Chen PD, Cao AZ, Wang XE. 2017. An UDP-glucosyltransferase gene from barley confers disease resistance to *Fusarium* head blight. *Plant Molecular Biology Reporter*, 35(2): 224–236
- Xu W, Geng FF, Fan MX, Hu WJ, Gong JJ, Lin GX, Li Y, Wu JJ, Wang XC. 2016. Research progress of deoxynivalenol toxicity. *Journal of Biology*, 33(1): 78–81, 85 (in Chinese) [许伟, 耿芳芳, 范梦雪, 胡文娟, 宫佳杰, 林根祥, 李玉, 吴金节, 王希春. 2016. 脱氧雪腐镰刀菌烯醇毒性的研究进展. *生物学杂志*, 33(1): 78–81, 85]
- Yu G, Chen LF, Yao HY, Chai YQ. 2003. Role of deoxynivalenol in pathogenesis of wheat head scab. *Acta Phytopathologica Sinica*, 33(1): 40–43 (in Chinese) [俞刚, 陈利锋, 姚红燕, 柴一秋. 2003. 脱氧雪腐镰刀菌烯醇在小麦赤霉病病程中的作用. *植物病理学报*, 33(1): 40–43]
- Zhang H, Chen WQ. 2022. Research progresses on population structure of pathogen and monitoring and controlling technology of *Fusarium* head blight in wheat. *Journal of Plant Protection*, 49(1): 250–262 (in Chinese) [张昊, 陈万权. 2022. 小麦赤霉菌群体结构和病害监控技术研究进展. *植物保护学报*, 49(1): 250–262]
- Zhang SJ, Zhang RZ, Song GQ, Gao J, Li W, Han XD, Chen ML, Li YL, Li GY. 2018. Targeted mutagenesis using the *Agrobacterium tumefaciens*-mediated CRISPR-Cas9 system in common wheat. *BMC Plant Biology*, 18(1): 302
- Zhang X, Zhou MP, Ren LJ, Bai GH, Ma HX, Scholten OE, Guo PG, Lu WZ. 2004. Molecular characterization of *Fusarium* head blight resistance from wheat variety Wangshuibai. *Euphytica*, 139(1): 59–64
- Zhao LF, Ma X, Su PS, Ge WY, Wu HY, Guo XX, Li AF, Wang HW, Kong LR. 2018. Cloning and characterization of a specific UDP-glucosyltransferase gene induced by DON and *Fusarium graminearum*. *Plant Cell Reports*, 37(4): 641–652

(责任编辑:王 璇)