

他山之石: 小麦跨界整合细菌基因助其广泛适应与改良

贾继增^{1*}, 许为钢^{2,3*}

1. 中国农业科学院作物科学研究所, 农作物基因资源与遗传改良国家重大科学工程, 北京 100081

2. 河南农业大学农学院, 河南省粮食作物协同创新中心, 小麦玉米作物学国家重点实验室, 郑州 450046

3. 河南省农业科学院作物分子育种研究所国家小麦工程研究中心, 农业农村部黄淮中部地区小麦生物学与遗传育种重点实验室, 河南省小麦种质资源创新与改良重点实验室, 郑州 450002

* 联系人, E-mail: jiajizeng@caas.cn; xuwig1958@163.com

Borrowed wisdom: bacterial genes shaped wheat's adaptation

Jizeng Jia^{1*} & Wei-Gang Xu^{2,3*}

¹ The National Key Facility for Crop Gene Resources and Genetic Improvement, Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China

² State Key Laboratory of Wheat and Maize Crop Science, Collaborative Innovation Center of Henan Grain Crops, College of Agronomy, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450046, China

³ National Engineering Laboratory of Wheat, Key Laboratory of Wheat Biology and Genetic Breeding in Central Huanghuai Area, Ministry of Agriculture, Henan Key Laboratory of Wheat Germplasm Resources Innovation and Improvement, Institute of Crops Molecular Breeding, Henan Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450002, China

* Corresponding authors, E-mail: jiajizeng@caas.cn; xuwig1958@163.com

doi: [10.1360/CSB-2025-0595](https://doi.org/10.1360/CSB-2025-0595)

小麦(*Triticum aestivum* L.)是全球最重要的粮食作物之一, 为人类提供约20%的膳食能量和25%的蛋白质。普通小麦是异源六倍体(AABBDD, $2n=6x=42$), 由A、B和D三套亚基因组组成, 分别来源于三个不同的二倍体祖先物种。小麦起源于西亚新月沃地一个狭小的区域, 在短短的一万年间, 驯化后迅速从一地区向全世界传播, 发展为全球种植面积最广的主粮作物, 其中最关键因素是普通小麦具有多倍体优势、更广的环境适应性及优良的加工品质。多倍体小麦这一特性一直是进化生物学、基因组学、遗传学和作物遗传育种学领域关注的科学问题^[1-5]。而在生产实践上, 随着全球气候变暖加剧, 土地盐碱化、沙漠化及其他自然灾害频发, 解析这一科学问题显得更加紧迫和重要。近日, 河南大学宋纯鹏教授课题组发表的题为“Horizontally acquired CSP genes contribute to wheat adaptation and improvement”研究论文^[6], 首次报道了主粮作物小麦中来源于细菌的水平基因转移(horizontal gene transfer, HGT)及其生物学功能, 为这一重要科学问题研究提供了全新的研究思路。该研究发现, 一类来源于原核生物的冷激蛋白CSP(cold shock protein)基因, 通过水平基因转移到主粮作物小麦及小麦族之中并在长期的进化、

驯化与品种改良过程中被保留下来。该基因在小麦族中不仅具有良好的遗传稳定性, 同时显著提升了现代六倍体小麦的环境适应性。同时, 超表达该基因可同样提高水稻的抗逆能力和产量, 进一步显示其在优化作物环境适应性方面的巨大潜力。该研究不仅深化了学界对六倍体小麦广泛适应性遗传基础的认知, 更为未来利用现代转基因工程与合成生物学技术, 开展作物育种与改良, 提供全新的技术思路和遗传资源。

1 小麦HGT的发现

20世纪上半叶, 著名的肺炎双球菌转化实验不仅证明了DNA是遗传物质, 同时, 发现生物体可通过非生殖途径, 跨越物种界限, 将遗传物质传递给其他生物体的生物学过程。这种被称为水平基因转移现象, 打破了传统生命树的线性演化观念, 可加速适应性的进化, 是生物进化的重要驱动力之一^[7]。

HGT现象最早在原核生物(细菌和古菌)中发现, 被认为是原核生物进化的重要动力。随着功能和进化基因组学的发展, 包括动植物等复杂的多细胞真核生物中, 也发现HGT现象^[8]。这些HGT事件主要发生在植物进化的早期阶段, 尤其是在链形植物祖先和陆生植物祖先, 有两次大规模的水平基

引用格式: 贾继增, 许为钢. 他山之石: 小麦跨界整合细菌基因助其广泛适应与改良. 科学通报, 2025, 70: 3794–3796

Jia J, Xu W G. Borrowed wisdom: bacterial genes shaped wheat's adaptation (in Chinese). Chin Sci Bull, 2025, 70: 3794–3796, doi: [10.1360/CSB-2025-0595](https://doi.org/10.1360/CSB-2025-0595)

因转移事件。研究发现,这些转移的基因参与植物生物发育、胁迫响应、离子运输和次生代谢等过程,对陆生植物的适应性演化有着重要作用^[9]。但是,种子植物中HGT事件的发生频率较低,主粮作物小麦、玉米和水稻等关于HGT的鉴定及功能研究,更是备受人们关注。Kyndt等人^[10]发现红薯中存在通过水平基因转移获得的农杆菌部分基因片段。Wang等人^[11]发现小麦的抗赤霉病基因*Fhb7*来自二倍体长穗偃麦草,该基因是通过水平转移,由内生菌转移至长穗偃麦草中。但目前为止,主粮作物中直接的HGT尚未见报道。

河南大学宋纯鹏团队长期从事小麦D亚基因组重建研究。通过对D亚基因“祖先物种”粗山羊草(*Aegilops tauschii*)种质资源分类和进化分析,完成了粗山羊草的高质量参考基因组组装和注释^[12]。在最新的研究中^[6],作者建立起一套基于公共数据的发现HGT技术路线,发现了一类来源于原核生物的冷激蛋白基因*CSP*,其编码的蛋白序列及结构与细菌中的*CSP*蛋白高度相似,仅在N端含有一个CSD结构域,命名为*CSP-H*。进一步分析发现,*CSP-H*基因仅存在于小麦族中。小麦中除具有*CSP-H*基因外,还含有另一类垂直进化的*CSP*基因,将其命名为*CSP-V*。与来源于细菌的*CSP-H*相比,*CSP-V*蛋白不仅在其N端的CSD结构域存在差异,并且C端还富含甘氨酸和锌指结构。深入分析发现,*CSP-V*基因在低等植物到高等植物类群中普遍存在。*CSP*基因在小麦族中特有的系统发

育模式(包括水平获得的*CSP-Hs*和垂直进化的*CSP-Vs*),暗示了通过HGT获得的*CSP-H*基因可能赋予小麦族物种特殊的生理习性。

2 CSP-H分子功能验证

*CSP*是一类具有核酸结合能力的蛋白,该类蛋白在原核生物中含量丰富,并且受到低温等非生物胁迫的诱导表达^[13]。虽然*Csp*基因通常参与冷胁迫响应,但它们也可能在其他非生物胁迫响应中发挥作用。研究表明,超表达细菌的*Csp*可增强水稻、小麦和玉米等作物对干旱、高温、高盐等非生物胁迫的抗性^[14,15]。作者证实,小麦*CSP-H*蛋白与细菌的*CSP*具有类似的核酸解链活性,可直接结合一系列下游靶基因。除了含有大量的非生物胁迫响应靶基因外,还有众多与光合作用相关的靶基因。*CSP-H*可通过调控这些下游靶基因的转录本丰度,提高小麦的光合效率以及非生物胁迫抗性。为进一步探究*CSP-H*基因在小麦多倍化和传播中的作用,作者构建了人工合成六倍体小麦遗传材料,发现其光合效率显著高于二倍体和四倍体亲本。并且*CSP-H*基因的表达水平也伴随着小麦多倍化的进程逐渐升高。在六倍体小麦向世界各地传播的过程中,该基因的表达量也呈现递增的趋势。这些结果表明,通过HGT获得的*CSP-H*基因,对六倍体小麦的广泛适应性具有重要贡献(图1)。这项研究对于揭示经过多倍化

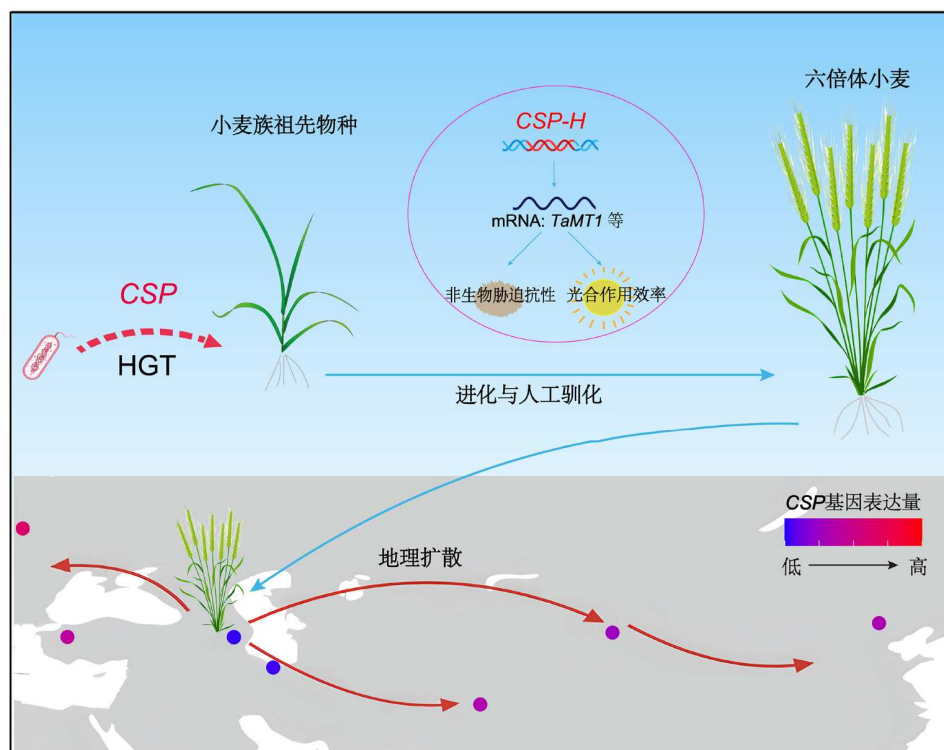


图1 水平转移基因*CSP-H*提高小麦适应性并促进其传播

Figure 1 Horizontally transferred *CSP-H* genes improve wheat adaptation and promote its spread

形成的六倍体小麦的广适性以及从起源地向全球各地传播的发挥了重要作用。

3 CSP-H基因资源育种利用途径的建立

近年来,作者通过粗山羊草优异种质筛选,建立了粗山羊草-小麦快速渐渗(*Aegilops tauschii*-wheat introgression, A-WI)平台^[16],将粗山羊草群体资源大规模转移到现代小麦品种中,创制了一系列重要且可用于现代小麦遗传改良的新种质。作者从已有的粗山羊草自然群体重测序数据中,鉴定到两种CSP-H基因的单倍型*AetHap1*和*AetHap2*,其中*AetHap2*具有更强的核酸结合能力和非生物胁迫抗性。通过渐渗的方法将含有该单倍型的粗山羊草染色体片段导入到现代小麦品种周麦18(Zhoumai18)中,可显著提高Zhoumai18的光合效率和单株粒重。更令人兴奋的是,由于CSP-H基因仅存在于小麦族物种中,研究人员将该基因导入水稻,发现可同样提高干旱条件下水稻的产量,体现了其优良的育种价值和应用前景,表明该基因具有广阔的应用前景。

4 意义和未来设想

CSP-H是首个在主粮作物(如小麦,水稻,玉米,大豆等)发现并进行功能解析的水平转移基因,有其重要的理论意义和应用价值。

首先,该项研究建立了一条基因组时代高效发现HGT的技术路线。在基因组时代,各个物种都积累了大量的基因组数据,建立了数据库。通过跨物种的基因序列比对,能够高效地发现HGT,进而开展深入研究。该研究证明这是一条进行HGT研究的高效技术路线。

其次,该研究不仅深刻揭示了HGT在作物适应和驯化过程中的关键作用,同时也发现,通过HGT获得的外源基因,经过了长期的选择,在作物中具有更好的遗传稳定性和环境适应性,为未来作物的育种与改良提供了宝贵的基因资源和全新的技术思路。针对田间复合逆境胁迫,HGT来源的基因很可能赋予作物抵御干旱及其他综合逆境胁迫的抗性。该研究同时也为现代转基因工程和合成生物学技术合理利用外源基因提供了确凿依据。

参考文献

- 1 Dubcovsky J, Dvorak J. Genome plasticity a key factor in the success of polyploid wheat under domestication. *Science*, 2007, 316: 1862–1866
- 2 Ryan P R, Raman H, Gupta S, et al. The multiple origins of aluminium resistance in hexaploid wheat include *Aegilops tauschii* and more recent *cis* mutations to *TaALMT1*. *Plant J*, 2010, 64: 446–455
- 3 Yang C, Zhao L, Zhang H, et al. Evolution of physiological responses to salt stress in hexaploid wheat. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2014, 111: 11882–11887
- 4 Haas M, Schreiber M, Mascher M. Domestication and crop evolution of wheat and barley: genes, genomics, and future directions. *J Integr Plant Biol*, 2019, 61: 204–225
- 5 Cavalet-Giorsa E, González-Muñoz A, Athiyannan N, et al. Origin and evolution of the bread wheat D genome. *Nature*, 2024, 633: 848–855
- 6 Wang K, Guo G, Bai S, et al. Horizontally acquired CSP genes contribute to wheat adaptation and improvement. *Nat Plants*, 2025, 11: 761–774
- 7 Soucy S M, Huang J, Gogarten J P. Horizontal gene transfer: building the web of life. *Nat Rev Genet*, 2015, 16: 472–482
- 8 Husnik F, McCutcheon J P. Functional horizontal gene transfer from bacteria to eukaryotes. *Nat Rev Microbiol*, 2018, 16: 67–79
- 9 Ma J, Wang S, Zhu X, et al. Major episodes of horizontal gene transfer drove the evolution of land plants. *Mol Plant*, 2022, 15: 857–871
- 10 Kyndt T, Quispe D, Zhai H, et al. The genome of cultivated sweet potato contains *Agrobacterium* T-DNAs with expressed genes: an example of a naturally transgenic food crop. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2015, 112: 5844–5849
- 11 Wang H, Sun S, Ge W, et al. Horizontal gene transfer of *Fhb7* from fungus underlies *Fusarium* head blight resistance in wheat. *Science*, 2020, 368: eaba5435
- 12 Zhou Y, Bai S, Li H, et al. Introgressing the *Aegilops tauschii* genome into wheat as a basis for cereal improvement. *Nat Plants*, 2021, 7: 774–786
- 13 Jiang W, Hou Y, Inouye M. CspA, the major cold-shock protein of *Escherichia coli*, is an RNA chaperone. *J Biol Chem*, 1997, 272: 196–202
- 14 Castiglioni P, Warner D, Bensen R J, et al. Bacterial RNA chaperones confer abiotic stress tolerance in plants and improved grain yield in maize under water-limited conditions. *Plant Physiol*, 2008, 147: 446–455
- 15 Yu T F, Xu Z S, Guo J K, et al. Improved drought tolerance in wheat plants overexpressing a synthetic bacterial cold shock protein gene *SeCspA*. *Sci Rep*, 2017, 7: 44050
- 16 Li H, Zhu L, Fan R, et al. A platform for whole-genome speed introgression from *Aegilops tauschii* to wheat for breeding future crops. *Nat Protoc*, 2024, 19: 281–312