

十字花科野生植物——欧洲山芥的研究新进展

刘同金^{1,2}, 李锡香¹, 张晓辉¹, 阳文龙¹

(¹ 中国农业科学院蔬菜花卉研究所, 北京 100081; ² 金陵科技学院园艺园林学院, 南京 210038)

摘要: 欧洲山芥 (*Barbarea vulgaris* W.T. Aiton) 是一种野生十字花科植物, 它不仅抗病、抗虫, 而且是研究硫甙和皂苷生物合成、植物-昆虫协同进化的模式植物。2015 年本课题组曾发表了《优异抗源欧洲山芥的研究与利用进展》的综述文章, 时隔 5 年, 国内外针对欧洲山芥的研究在生态类型、抗病虫性、功能成分、组学研究及利用方面取得了许多新进展, 本文将对此进行综述, 以期对这一优异资源的进一步研究和充分利用提供参考。

关键词: 欧洲山芥; 硫甙; 皂苷; 小菜蛾; 植保素; 白锈病

Recent Advances on Research of Cruciferous Wild Vegetable——*Barbarea vulgaris* R. Br.

LIU Tong-jin^{1,2}, LI Xi-xiang¹, ZHANG Xiao-hui¹, YANG Wen-long¹

(¹ Institute of Vegetables and Flowers, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081;

² College of Horticulture, Jinling Institute of Technology, Nanjing 210038)

Abstract: *Barbarea vulgaris* R. Br. as a cruciferous wild species is an elite germplasm resource on resistance against the pathogenic diseases and insects. It is also recognized as a model plant for investigating the biosynthesis process of glucosinolate and saponin, and research on the co-evolution between plants and insects. In 2015, our research group published the review paper ‘Advances on Research and Utilization of Elite Resistant Resource-*Barbarea vulgaris* R. Br.. Considering that the progresses regarding the studies of *Barbarea vulgaris* R. Br. have been made worldwide in the past five years, this paper summarizes recent advances on the ecotypes, disease and pest resistance, functional components, genomics and metabolomics research, and utilization of *Barbarea Vulgaris* R. Br., expects to provide updated information for the further study and effective use of this elite germplasm.

Key words: *Barbarea vulgaris* R. Br.; glucosinolate; saponin; diamondback moth; phytoalexin; white blister rust

欧洲山芥 (*Barbarea vulgaris* R. Br., $2n=2x=16$) 是起源于地中海地区的一种能够合成皂苷的二年生十字花科野生植物^[1], 可菜用, 是栽培十字花科蔬菜及十字花科油料作物的近缘野生种。欧洲山芥是优异的抗病和抗虫种质资源, 同时也是研究硫甙和皂苷生物合成以及植物-昆虫协同进化的模式植

物, 近年来得到了国内外研究者广泛关注和深入研究。本课题组于 2015 年发表了题为《优异抗源欧洲山芥的研究与利用进展》的综述文章, 系统总结了国内外研究者在欧洲山芥的形态及生物学特性、起源演化、抗虫相关次生代谢物质、营养条件及环境对抗虫性的影响、作为“诱杀作物”的优越性、抗虫

收稿日期: 2020-06-17 网络出版日期: 2020-07-24

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20200617005>

第一作者研究方向为蔬菜种质资源与分子生物学, E-mail: tongjinliu@163.com

通信作者: 李锡香, 研究方向为蔬菜种质资源与分子生物学, E-mail: lixixiang@caas.cn

基金项目: 特色蔬菜产业技术体系 (CARS-24-A-01); 中国农业科学院科技创新工程项目 (CAAS-ASTIP-2019-IVFCAAS); 国家农作物种质资源平台项目 (NICGR2019-15)

Foundation projects: China Agriculture Research System (CARS-24-A-01), Agricultural Science and Technology Innovation Program of Chinese Academy of Agricultural Sciences (CAAS-ASTIP-2019-IVFCAAS), National Crop Germplasm Resources Infrastructure in China (NICGR2019-15)

基因定位等方面的研究成果^[2],为欧洲山芥在我国的研究与利用提供了参考。在上一篇综述发表至今的 5 年时间里,本课题组及国内外同行对欧洲山芥的研究与利用取得了许多新进展,本文将对这些最新研究成果进行总结,以期有更多的研究者通过本综述能够认识、了解、研究和利用这一优异的种质资源。

1 欧洲山芥两种不同的生态类型

欧洲山芥在进化过程中产生了两种不同的生态型:叶表面光滑的 G 型 (Glabrous) 和叶表面被毛的 P 型 (Pubescent)^[3-4],它们合成不同类型的硫甙^[5]、皂苷^[6]和黄酮^[3,7]等次生代谢物质,在抗病^[8-10]、抗虫^[11-13]方面也存在显著差异。关于 G 型和 P 型欧洲山芥具体的形态特点、特征特性、地理分布和可能的起源演化关系详见本课题组发表的综述^[2],在此不再赘述。最新的研究结果也表明, G 型和 P 型欧洲山芥由于存在生殖隔离,导致它们在丹麦及周边国家有共同的生长区域但未发现二者间基因的交流融合^[14]。与 P 型欧洲山芥相比, G 型欧洲山芥分布区域的土壤为偏干旱贫瘠的碱性土,将 G 型和 P 型欧洲山芥互换至彼此原生长地区种植,第 1 年生物量降低,但第 2 年便与原生长地区的生物量无显著差异,说明欧洲山芥能够较快适应不同的环境^[15]。目前, QTL 定位获得了控制欧洲山芥叶毛密度的候选基因为 1 个 R2R3-MYB 转录因子,该转录因子是拟南芥 *GL1* (AT3G27920) 的同源基因,该基因的差异表达可能造成了 G 型欧洲山芥叶表光滑而 P 型叶表被毛^[16]。本课题组对保存于国家蔬菜种质资源中期库 (北京) 中引自欧洲的 33 份欧洲山芥和 1 份杂交材料进行表型遗传多样性和对小菜蛾 (*Plutella xylostella* L.) 抗性的田间评价,发现这些材料物候期和表型差异较大,叶表光滑的种质居多,其中仅 9 份材料感小菜蛾,其他材料均具有很高的田间抗性^[17]。

2 欧洲山芥的基因组研究

奥胡斯大学和哥本哈根大学的研究团队于 2017 年公布了 G 型欧洲山芥的基因组草图, k-mer 分析推测欧洲山芥基因组约 270 Mb^[16]。利用 17.9 Gb (~65×) 的二代测序数据和 5.2 Gb 的 PacBio 数据,仅组装获得了 167.7 Mb 长度大于 1000 bp 的 contigs,约占基因组大小的 62.1%, contig 和 scaffold N50 长度分别为 14.3 Kb 和 56.3 Kb^[16]。

利用包含 111 个单株的 F₂ 群体通过基因分型测序 (GBS, genotype-by-sequencing) 技术构建了一张包含 796 个标记、分布于 8 个连锁群的高密度遗传图谱,通过该图谱将 431 个 scaffold (38.7 Mb) 定位到欧洲山芥的 8 条染色体上;进一步通过琴叶拟南芥 (*Arabidopsis lyrata* (L.) O'Kane & Al-Shehbaz) 的共线性分析最终将 122.1 Mb (72.8%) 的 scaffold 定位至 8 条染色体上^[16]。本课题组利用包含 255 个单株的 F₂ 群体通过基于酶切的简化基因组测序 (RADSeq, restriction site-associated DNA sequencing) 构建了一张包含 1545 个 SNP 标记的高密度遗传图谱,利用该图谱将基因组的 722 条 scaffold (50.2 Mb) 定位到染色体上,远高于前人 GBS 遗传图谱定位的 431 条 scaffold (38.7 Mb)^[18]。尽管基因组的公布对欧洲山芥的分子生物学研究起到一定的促进作用,但由于当时 PacBio 测序成本和读长的限制,该版本基因组的组装结果很差,限制了该基因组在相关研究中的应用。

3 欧洲山芥抗病、抗虫研究进展

本课题组 2015 年发表的综述总结了欧洲山芥在抗白锈病、小菜蛾、跳甲、甘蓝夜蛾等病虫害方面的进展^[2],近几年研究者还发现其可能也是根肿病、白粉病 (*Erysiphe cruciferarum* Opiz ex L. Junell (Erysiphales; Erysiphaceae)) 和西花蓟马 (*Frankliniella occidentalis* Pergande (Thysanoptera: Thripidae)) 等害虫的优异抗源。

十字花科根肿病在全世界大部分国家和地区均有分布,近年来已成为威胁我国十字花科蔬菜最严重的病害之一,鉴定筛选优异抗源、挖掘抗病基因对十字花科抗根肿病育种具有重要意义。张小丽等^[19]对 446 份青花菜材料及包括欧洲山芥在内的 85 份近缘种属材料进行抗根肿病鉴定,发现仅欧洲山芥对根肿病免疫。然而, Chai 等^[20]报道称首次在我国发现欧洲山芥感染根肿病,且发病严重。本课题组对保存于国家蔬菜种质资源中期库中引自欧洲的 33 份欧洲山芥进行苗期根肿病菌接种鉴定,发现所有材料均对根肿病免疫 (未发表数据)。

白锈病是十字花科作物普遍存在的一种真菌性病害,前人研究发现感虫的 P 型欧洲山芥高抗白锈病,而抗虫的 G 型高感白锈病^[9-10]。但其抗病机理至今仍未被揭示。Badenes-Pérez 等^[21]鉴定了 G 型和 P 型欧洲山芥对白粉病、根结线虫 (*Meloidogyne incognita* (Kofoid & White))

Chitwoodi (Tylenchida: Heteroderidae)) 和西花蓟马的抗性差异: P 型欧洲山芥对白粉病的抗性显著低于 G 型欧洲山芥, 但二者均不抗根结线虫; G 型欧洲山芥 (仅 2.1%~2.9% 的叶片被取食) 对西花蓟马的抗性显著高于 P 型欧洲山芥 (高达 73.1%~88.3% 的叶片被取食)。Christensen 等^[22]系统比较了 G 型和 P 型欧洲山芥对 3 种软体害虫 (*Arion vulgaris*、*Deroceras* sp. 和 *Cepaea* sp.)、3 种十字花科植物寡食性害虫 (*Phaedon cochleariae*、*Athalia rosae* 和 *Pieris napi oleraceae*) 及 2 种广食性害虫 (*Mamestra brassicae* 和 *Myzus persicae*) 的抗性差异, 发现除 G 型和 P 型欧洲山芥均不抗 *M. brassicae* 外, G 型欧洲山芥对其他害虫的抗性显著高于 P 型欧洲山芥。因此, G 型欧洲山芥的抗病、抗虫机理值得深入研究, 抗性基因的挖掘将为十字花科植物抗病、抗虫育种提供优异的基因资源。

自然界中生长的植物可能会同时受到病原菌和食草害虫的侵害。Heimes 等^[23]研究了白锈病和跳甲共同侵害对欧洲山芥生长的影响发现: 白锈病和跳甲共同侵害对 G 型欧洲山芥 (感白锈病抗跳甲) 生长具有拮抗作用, 共同侵害的植株生长优于白锈病的单独侵染; 白锈病和跳甲共同侵害对 P 型欧洲山芥 (抗白锈病感跳甲) 生长具有一定的协同作用, 白锈病和跳甲共同侵害植株比单独的跳甲侵害叶片受损程度高。

4 欧洲山芥抗病、抗虫相关次生代谢物质的研究

陆生植物防御害虫取食的主要次生代谢物质包括生物碱、萜类、硫甙、皂苷和黄酮^[24]。前人的多项研究已经证实欧洲山芥次生代谢物质皂苷在抗小菜蛾 (*Plutella xylostella* L.) 和跳甲 (*Phyllotretanemorom*) 过程中起主要作用, 而在植物-昆虫长期协同进化过程中, 十字花科寡食性害虫已经进化出硫甙的解毒功能, 现在硫甙主要作为十字花科植物寡食性害虫识别寄主的信号分子, 在植物抵御广食性害虫过程中起重要作用。前人对 G 型和 P 型欧洲山芥种类和含量有差异的硫甙、黄酮和皂苷 3 类次生代谢物质进行了大量研究。本课题组上一篇综述发表至今 5 年时间里, 欧洲山芥皂苷、硫甙及以硫甙为前体形成的植保素方面的研究取得较多新进展, 我们将主要对此进行总结。欧洲山芥黄酮类物质的研究在综述《优异抗源欧洲山芥的研

究与利用进展》中已有详细叙述^[2], 至今未见有进一步的研究报道, 因此本文不再赘述。

4.1 硫甙

硫甙普遍存在于十字花科作物中。关于欧洲山芥嫩叶和老叶硫甙含量差异及对小菜蛾产卵的影响、不同类型欧洲山芥所含硫甙种类差异、小菜蛾/甘蓝夜蛾 (*Mamestrabrassicae* L.) / 甘蓝地种蝇 (*Delia radicum* L.) / 菜青虫 (*Pieris rapae* L.) 对不同种类硫甙的偏好、地下和地上部硫甙含量差异、硫甙在叶片蜡质中的含量及在十字花科寡食性害虫寄主识别中的作用方面均有大量的研究报道^[2]。前期研究表明, 南斯堪的纳维亚半岛的 G 型和 P 型欧洲山芥硫甙种类差异显著, 分别为 S-2-羟基-2-苯乙基硫甙 (2S) 和 R-2-羟基-2-苯乙基硫甙 (2R), 但是对于更广地理范围内的欧洲山芥主要硫甙种类不清楚。Agerbrik 等^[25]进一步对收集自东欧和中欧的 26 份欧洲山芥种质资源硫甙组分进行了系统分析, 发现 13 份材料的主要硫甙种类与 P 型欧洲山芥一致, 8 份材料与 G 型欧洲山芥一致, 3 份材料含有二羟苯基硫甙异构体, 2 份材料含有的硫甙种类与其他材料明显不同。van Leur 等^[26]以 2S 和 2-苯乙基硫甙 (NAS) 为主要硫甙类型的欧洲山芥研究两种硫甙对广食性害虫甘蓝夜蛾产卵和取食的影响, 认为 2S 硫甙对甘蓝夜蛾的抗性显著高于 NAS; 然而, Müller 等^[27]分离纯化 2S 和 NAS 两种硫甙, 通过饲喂试验得出了与之不同的结论。近年来, 研究者在 P 型欧洲山芥中新鉴定出两种 2R 硫甙羟基化衍生物: m-羟基-R-2-羟基-2-苯乙基硫甙和 p-羟基-R-2-羟基-2-苯乙基硫甙^[26, 28], 分别水解生成恶唑烷-2-硫酮和噻唑烷-2-酮类物质^[28], 其中恶唑烷-2-硫酮可由植物体内的酶进一步催化生成恶唑烷-2-酮^[29]。

2015 年第 1 篇关于欧洲山芥的综述发表时, 国内外对于欧洲山芥硫甙合成关键基因的鉴定方面仅有 1 篇 QTL 初定位的报道^[2]。近 5 年来, 研究者在欧洲山芥硫甙合成关键基因的挖掘方面取得了新进展。Liu 等^[30]利用 G 型和 P 型欧洲山芥的转录组测序数据, 参照拟南芥的硫甙代谢途径, 鉴定出了欧洲山芥芳香族硫甙合成途径基因。参与硫甙核心骨架形成步骤的基因在两种类型的欧洲山芥中的序列高度保守, 而 G 型和 P 型欧洲山芥硫甙侧链修饰基因 *GS-OH* 基因的 CDS 及推测的氨基酸序列相似性分别仅为 77.50% 和 65.48%, 分别命名为 *SHO* 和 *RHO*。对 G 型和 P 型欧洲山芥在小菜蛾取食前

后硫甙含量和硫甙合成途径基因的表达进行了比较分析,发现 G 型欧洲山芥的主要硫甙 2S 和 P 型欧洲山芥主要硫甙 2R 含量均被小菜蛾诱导显著上升。*SHO* 和 *RHO* 这 2 个基因的表达水平被小菜蛾取食诱导显著上升,其在 G 型、P 型及其 F_1 欧洲山芥中表达量与 2S 和 2R 硫甙含量一致,推测这 2 个基因是造成 G 型和 P 型欧洲山芥 2S 和 2R 硫甙的差异的关键基因,这些基因的功能尚需进一步的验证。Byrne 等^[16]在基因组水平鉴定了欧洲山芥硫甙合成相关基因,并用 GBS 方法构建的高密度遗传图谱对 2S 和 2R 硫甙含量进行 QTL 定位,分别鉴定到 1 个 QTL 位点控制 2S 和 2R 硫甙含量,贡献率分别为 39.3% 和 53.1%。Liu 等^[18]通过扩大 F_2 群体,利用 RAD-Seq 构建高密度遗传图谱对 2-苯乙基硫甙(NAS)、2S 和 2R 进行 QTL 定位:在 4 号连锁群定位到控制 NAS 含量的 2 个 QTL 位点,贡献率分别为 42.3% 和 19.3%;控制 2S 含量的 3 个 QTL 位点分别位于 3、4、5 号连锁群,贡献率分别为 12.5%、41.6% 和 9.4%;控制 2R 含量的 3 个 QTL 位点分别位于 3、4、5 号连锁群,贡献率分别为 10.4%、21.6% 和 7.1%;此外还定位到 2 个控制 3-甲基吲哚硫甙的 QTL 位点,分别位于 4 和 6 号连锁群,贡献率分别为 9.2% 和 16.9%;2 个控制 4-甲氧基-3-甲基吲哚硫甙的 QTL 位点,分别位于 4 和 5 号连锁群,贡献率分别为 2.9% 和 37.2%。但由于已发表的欧洲山芥基因组未组装至染色体水平,定位区间内的候选基因及其功能注释尚不能获得。

Pedras 等^[31]在欧洲山芥中首次鉴定出植保素 Nasturlexins C、D 及其亚砷。其中 Nasturlexin C、D 对十字花科专性寄生菌甘蓝链格孢菌(*Alternariabrassicicola*)和油菜茎基溃疡病菌(*Leptosphaeriamaculans*)及广谱性寄生植物的菌核菌(*Sclerotiniasclerotiorum*)均有较强的抑菌活性,而其亚砷抑菌活性降低^[32]。根据已知的吲哚类植保素合成途径,推测欧洲山芥中植保素 Nasturlexin C 由 2-苯乙基硫甙为前体生成,而植保素 Nasturlexin D 由 m-羟基-2-苯乙基硫甙为前体生成^[31],但参与该过程的基因仍未被挖掘鉴定。

4.2 皂苷

皂苷合成是甾醇初生合成途径上进化出的一条次生代谢途径,是欧洲山芥主要抗虫物质,目前研究表明十字花科植物中仅山芥属部分种的植物能够合成皂苷,因此研究者前期对欧洲山芥皂苷种类鉴定、不同皂苷抗虫性差异比较、皂苷生物合成相关基因

挖掘方面比较关注^[2]。除了之前报道的皂苷种类,近年利用 GC-MS、LC-MS/MS 和 LC-SPE-NMR/MS 分析平台在 G 型和 P 型欧洲山芥中鉴定出 49 种新的皂苷,其中有些具体化学结构仍不能完全确定^[32]。

Zhang 等^[33]对 G 型和 P 型欧洲山芥比较转录组分析,对 G 型和 P 型欧洲山芥的皂苷合成途径基因进行鉴定,该通路上游基因在两种类型的欧洲山芥中表达模式基本一致,而下游的糖基转移酶基因(*UGT73C11*)、部分 P450 基因和氧化鲨烯环化酶基因(*OSC*)被显著诱导。通过结合 QTL 定位、转录组和基因组分析,在 G 型和 P 型欧洲山芥中分别鉴定到 1 个催化三萜皂苷骨架形成的关键酶——2,3-氧化鲨烯环化酶编码基因,分别命名为 *LUP5* 和 *LUP2*: *LUP2* 主要催化生成羽扇豆醇,而 *LUP5* 主要催化生成 α -香树脂醇和 β -香树脂醇;此外还鉴定出 2 个 P450 家族成员(*CYP72A* 和 *CYP716A*)催化皂苷骨架添加功能基团,其中 *CYP72A* 位于抗虫 QTL 位点,而 *CYP716A* 位于定位区间之外,通过在本生烟(*Nicotia na benthamiana* Domin)中瞬时过表达证实这些基因具有催化皂苷合成的功能^[34]。基于 GBS 高密度遗传图谱进行 QTL 定位也证实 *LUP5* 是控制 G 型欧洲山芥抗小菜蛾及抗虫皂苷合成的关键基因^[16]。皂角苷配基的糖基化对欧洲山芥抗虫性至关重要,Augustin 等^[3]前期克隆并验证了 *UGT73C10*、*UGT73C11*、*UGT73C12* 和 *UGT73C13* 基因体外催化皂角苷配基糖基化的功能;Erthmann 等^[35]通过 G 型转录组数据鉴定出 23 个 *UGT* 基因,发现其中 4 个或 6 个(*BvUGT73C21*、*BvUGT73C22*、*BvUGT73C23* 和 *BvUGT73C26*,也可能包括 *BvUGT73C25* 和 *BvUGT73C27*)在 3 号染色体上串联排列,在本生烟中瞬时表达和在大肠杆菌中异源过表达证实它们参与了欧洲山芥皂苷的生物合成。

5 欧洲山芥的利用研究

因为欧洲山芥具有抗虫、抗病、耐寒等优异性状,研究者曾尝试利用其优异基因进行十字花科栽培植物的改良,由于属间常规杂交不亲和,研究者通过体细胞杂交获得了欧洲山芥和甘蓝型油菜的杂种组培苗,但移栽温室后未能长成成熟植株^[36]。到目前为止,未见有其他关于欧洲山芥远缘杂交成功的报道,但欧洲山芥蕴含的优异基因具有广阔的应用前景。甘草次酸(GA)具有广泛的药理作用

和生物活性, Liu 等^[37] 利用欧洲山芥 UGT73C11 重组蛋白催化 UDP- 葡萄糖和 GA 反应生成了 1 种新的化合物甘草次酸 -3- 葡萄糖苷, 该物质较 GA 具有更高的水溶性和抑菌活性, 因此欧洲山芥 UGT73C11 重组蛋白可开发成生物催化剂在工业和制药中催化 GA 糖基化生产甘草次酸 -3- 葡萄糖苷。

欧洲山芥的真叶中高含量的硫甙能够吸引小菜蛾、跳甲等十字花科寡食性害虫产卵, 同时由于抗虫皂苷的存在对其又具有强烈的致死作用, 作为“诱杀作物”进行十字花科寡食性害虫的生物防治具有广阔的应用前景。前人对此进行过大量的研究, 详见本课题组前期发表的综述《优异抗源欧洲山芥的研究与利用进展》^[2], 这些均以营养生长期的欧洲山芥为研究对象。Badenes-Pérez 等^[38] 研究了开花期欧洲山芥对花椰菜田间害虫小菜蛾及其寄生蜂 *Diadegma insulare* Cresson (Hymenoptera: Ichneumonidae) 和 *Diadromus collaris* Gravenhorst (Hymenoptera: Ichneumonidae) 的吸引作用和对 10 种害虫及 2 种有益瓢虫虫口密度的影响, 发现开花期的欧洲山芥不再适于作为“诱杀作物”, 但可以降低红菜苔 *Eurydema ornata* 虫口密度、增加小菜蛾寄生蜂数量, 因此开花期的欧洲山芥可以用于十字花科作物田间害虫的生物防治。

6 研究展望

病虫害是十字花科蔬菜生产中面临的一个重要挑战, 目前主要通过化学药剂进行防治, 不仅造成了巨大的环境污染, 也严重损害了人类健康。通过“诱杀作物”进行田间病虫害的生物防治, 或通过培育抗病、抗虫品种, 提高十字花科蔬菜自身抗性是病虫害防治更经济环保的策略。由于栽培十字花科植物抗病、抗虫种质资源匮乏, 制约了其抗性育种的进程, 因此亟待发掘新的抗病、抗虫种质资源和优异的抗性基因。

G 型欧洲山芥含有的硫甙能够吸引小菜蛾、跳甲产卵, 而由于皂苷的存在使其幼虫不能成活, 是防治十字花科寡食性害虫理想的“诱杀作物”, 长期以来得到了研究者的广泛关注, 然而目前仍多集中于研究水平, 尚未在生产中广泛使用。适宜中国栽培生产模式的主栽作物与“诱杀作物”欧洲山芥合适的间作、套作模式尚未建立, 筛选合适的间作、套作时期、确定合理的种植密度以实现单位面积土地效益最大化是欧洲山芥作为“诱杀作物”在我国推广

利用的前提。在此基础之上, 今后需要在示范基础上加大推广, 充分发挥其在十字花科植物虫害生物防治中的功效。

十字花科植物中仅山芥属的部分植物能够合成皂苷, 也是 G 型欧洲山芥主要的抗虫物质。近年来关于欧洲山芥抗虫基因挖掘的研究取得了重要进展, 但欧洲山芥作为一种野生植物资源, 与其他主要栽培作物相比研究仍不深入, 抗虫基因仍待进一步的挖掘鉴定。尽管欧洲山芥基因组草图已经发布, 但是由于组装结果太差, 限制了其在基因定位和挖掘等方面的应用, 组装一个高质量的基因组将极大方便该物种的研究。目前的研究已经确认细胞色素 P450 催化的皂苷骨架修饰是 G 型欧洲山芥合成抗虫皂苷的关键, 尽管参与这一关键过程的 2 个基因 *CYP72A* 和 *CYP716A* 功能已经被确认, 但催化的皂苷骨架修饰其他 P450 家族基因仍需进一步的鉴定与验证, 高质量的基因组和全长转录组测序能够加速这一进程。G 型和 P 型欧洲山芥地上部主要硫甙成分分别为 S-2- 羟基 -2- 苯乙基硫甙 (2S) 和 R-2- 羟基 -2- 苯乙基硫甙 (2R), 虽然催化 2- 苯乙基硫甙生成 2S 或 2R 的候选基因已经确定, 但其功能仍需验证确认。

在近 5 年时间里, 欧洲山芥黄酮类物质相关研究未有新的进展。两种类型欧洲山芥黄酮类物质种类不同, 它们在欧洲山芥抗病、抗虫和环境适应中发挥的作用和功能值得进一步研究。

参考文献

- [1] MacDonald M A, Cavers P B. The biology of canadian weeds 97 *Barbarea vulgaris* R. Br. Canadian Journal of Plant Science, 1991, 71 (1): 149-166
- [2] 刘同金, 张晓辉, 李锡香, 沈镒, 王海平, 邱杨, 宋江萍. 优异抗源欧洲山芥的研究与利用进展. 园艺学报, 2015, 42 (9): 1719-1731
Liu T J, Zhang X H, Li X X, Shen D, Wang H P, Qiu Y, Song J P. Advances on research and utilization of elite resistant resource-*Barbarea vulgaris*. Acta Horticulturae Sinica, 2015, 42 (9): 1719-1731
- [3] Augustin J M, Drok S, Shinoda T, Sanmiya K, Nielsen J K, Khakimov B, Olsen C E, Hansen E H, Kuzina V, Ekstrom C T, Hauser T, Bak S. UDP-glycosyltransferases from the UGT73C subfamily in *Barbarea vulgaris* catalyze sapogenin 3-O-glucosylation in saponin-mediated insect resistance. Plant Physiology, 2012, 160 (4): 1881-1895
- [4] Hauser T P, Christensen S, Heimes C, Kiær L P, Bennett A. Combined effects of arthropod herbivores and phytopathogens on plant performance. Functional Ecology, 2013, 27 (3): 623-632
- [5] Agerbirk N, Ørgaard M, Nielsen J K. Glucosinolates, flea

- beetle resistance, and leaf pubescence as taxonomic characters in the genus *Barbarea* (Brassicaceae). *Phytochemistry*, 2003, 63(1): 69-80
- [6] Kuzina V, Ekstrom C T, Andersen S B, Nielsen J K, Olsen C E, Bak S. Identification of defense compounds in *Barbarea vulgaris* against the herbivore *Phyllotretanemorom* by an ecometabolomic approach. *Plant Physiology*, 2009, 151(4): 1977-1990
- [7] Dalby-Brown L, Olsen C E, Nielsen J K, Agerbirk N. Polymorphism for novel tetraglycosylated flavonols in an Eco-model crucifer, *Barbarea vulgaris*. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2011, 59(13): 6947-6956
- [8] Choi Y J, Shin H D, Ploch S, Thines M. Three new phylogenetic lineages are the closest relatives of the widespread species *Albugo candida*. *Fungal Biology*, 2011, 115(7): 598-607
- [9] van Molken T, Heimes C, Hauser T P, Sundelin T. Phylogeny of an *Albugo* sp. infecting *Barbarea vulgaris* in Denmark and its frequency of symptom development in natural populations of two evolutionary divergent plant types. *Fungal Biology*, 2014, 118(3): 340-347
- [10] van Molken T, Kuzin V, Munk K R, Olsen C E, Sundelin T, Van Dam N M, Hauser T P. Consequences of combined herbivore feeding and pathogen infection for fitness of *Barbarea vulgaris* plants. *Oecologia*, 2014, 175(2): 589-600
- [11] Nielsen J K. Variation in defences of the plant *Barbarea vulgaris* and in counteradaptations by the flea beetle *Phyllotretanemorom*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 1997, 82(1): 25-35
- [12] Nielsen N J, Nielsen J, Staerk D. New resistance-correlated saponins from the insect-resistant crucifer *Barbarea vulgaris*. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2010, 58(9): 5509-5514
- [13] Wei X C, Zhang X H, Shen D, Wang H P, Wu Q J, Lu P, Qiu Y, Song J P, Zhang Y J, Li X X. Transcriptome analysis of *Barbarea vulgaris* infested with diamondback moth (*Plutellaxylostella*) larvae. *PLoS ONE*, 2013, 8(5): e64481
- [14] Christensen S, Sorensen H, Munk K R, Hauser T P. A hybridisation barrier between two evolutionary lineages of *Barbarea vulgaris* (Brassicaceae) that differ in biotic resistances. *Evolutionary Ecology*, 2016, 30(5): 887-904
- [15] Heimes C, Agerbirk N, Sorensen H, Van Molken T, Hauser T P. Ecotypic differentiation of two sympatric chemotypes of *Barbarea vulgaris* (Brassicaceae) with different biotic resistances. *Plant Ecology*, 2016, 217(9): 1055-1068
- [16] Byrne S, Erthmann P O, Agerbirk N, Bak S, Hauser T P, Nagy I, Paina C, Asp T. The genome sequence of *Barbarea vulgaris* facilitates the study of ecological biochemistry. *Scientific Reports*, 2017, 7(1): 40728
- [17] 刘同金, 张晓辉, 沈镒, 王海平, 邱杨, 宋江萍, 李锡香. 欧洲山芥种质资源的表型遗传多样性分析. *植物遗传资源学报*, 2015, 16(3): 528-534
- Liu T J, Zhang X H, Shen D, Wang H P, Qiu Y, Song J P, Li X X. Analysis of genetic diversity of *Barbarea vulgaris* germplasm resources based on phenotypic traits. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2015, 16(3): 528-534
- [18] Liu T J, Zhang Y J, Agerbirk N, Wang H P, Wei X C, Song J P, He H J, Zhao X Z, Zhang X H, Li X X. A high-density genetic map and QTL mapping of leaf traits and glucosinolates in *Barbarea vulgaris*. *BMC Genomics*, 2019, 20(1): 371
- [19] 张小丽, 刘玉梅, 方智远, 杨丽梅, 庄木, 张扬勇, 李占省, 吕红豪. 青花菜及近缘种属种质资源抗根肿病鉴定. *植物遗传资源学报*, 2016, 17(6): 1106-1115
- Zhang X L, Liu Y M, Fang Z Y, Yang L M, Zhuang M, Zhang Y Y, Li Z S, Lyu H H. Identification of germplasm resistant to clubroot (*Plasmodiophorabraceae* Woronin) in broccoli (*Brassica oleracea* L. var. *italica* Plenck) and its relatives. *Journal of Plant Genetic Resources* 2016, 17(6): 1106-1115
- [20] Chai A L, Li B J, Aisimutuola P. First report of clubroot on *Barbarea vulgaris* caused by *Plasmodiophorabraceae* in China. *Plant Disease*, 2016, 100(1): 222
- [21] Badenes-perez F R, Lopez-perez J A. Resistance and susceptibility to powdery mildew, root-knot nematode, and western flower thrips in two types of winter cress (Brassicaceae). *Crop Protection*, 2018, 110: 41-47
- [22] Christensen S, Enge S, Jensen K R, Muller C, Kiaer L P, Agerbirk N, Heimes C, Hauser T P. Different herbivore responses to two co-occurring chemotypes of the wild crucifer *Barbarea vulgaris*. *Arthropod-plant Interactions*, 2019, 13(1): 19-30
- [23] Heimes C, Thiele J, Van Molken T, Hauser T P. Interactive impacts of a herbivore and a pathogen on two resistance types of *Barbarea vulgaris* (Brassicaceae). *Oecologia*, 2015, 177(2): 441-452
- [24] Onkokesung N, Reichelt M, Van Doorn A, Schuurink R C, Van Loon J J A, Dicke M. Modulation of flavonoid metabolites in *Arabidopsis thaliana* through overexpression of the MYB75 transcription factor: role of kaempferol-3, 7-dirhamnoside in resistance to the specialist insect herbivore *Pieris brassicae*. *Journal of Experimental Botany*, 2014, 65: 2203-2217
- [25] Agerbirk N, Olsen C E, Heimes C, Christensen S, Bak S, Hauser T P. Multiple hydroxyphenethylglucosinolate isomers and their tandem mass spectrometric distinction in a geographically structured polymorphism in the crucifer *Barbarea vulgaris*. *Phytochemistry*, 2015, 115: 130-142
- [26] van Leur H, Vet L E M, van Der Putten W H, van Dam N M. *Barbarea vulgaris* glucosinolate phenotypes differentially affect performance and preference of two different species of lepidopteran herbivores. *Journal of Chemical Ecology*, 2008, 34(2): 121-131
- [27] Müller C, Schulz M, Pagnotta E, Ugolini L, Yang T, Matthes A, Lazzeri L, Agerbirk N. The role of the glucosinolate-myrosinase system in mediating greater resistance of *Barbarea vulgaris* than *B. vulgaris* to *Mamestra brassicae* larvae. *Journal of Chemical Ecology*, 2018, 44(12): 1190-1205
- [28] Agerbirk N, Olsen C E. Glucosinolate hydrolysis products in the crucifer *Barbarea vulgaris* include a thiazolidine-2-one from a specific phenolic isomer as well as oxazolidine-2-thiones. *Phytochemistry*, 2015, 115: 143-151
- [29] Agerbirk N, Matthes A, Erthmann P O, Ugolini L, Cinti S, Lazaridi E, Nuzillard J, Muller C, Bak S, Rollin P. Glucosinolate turnover in Brassicales species to an oxazolidin-2-one, formed via the 2-thione and without formation of thioamide. *Phytochemistry*, 2018, 153: 79-93
- [30] Liu T J, Zhang X H, Yang H H, Agerbirk N, Qiu Y, Wang

- H P, Shen D, Song J P, Li X X. Aromatic glucosinolate biosynthesis pathway in *Barbarea vulgaris* and its response to *Plutellaxylostella* in festation. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 83
- [31] Pedras M S C, Alavi M, To Q H. Expanding the nasturlexin family: Nasturlexins C and D and their sulfoxides are phytoalexins of the crucifers *Barbarea vulgaris* and *B. verna*. *Phytochemistry*, 2015, 118: 131-138
- [32] Khakimov B, Tseng L H, Godejohann M, Bak S, Engelsens S B. Screening for triterpenoid saponins in plants using hyphenated analytical platforms. *Molecules*, 2016, 21 (12): 1614
- [33] Zhang X H, Liu T J, Wei X C, Qiu Y, Song J P, Wang H P, Shen D, Agerbirk N, Li X X. Expression patterns, molecular markers and genetic diversity of insect-susceptible and resistant *Barbarea* genotypes by comparative transcriptome analysis. *BMC Genomics*, 2015, 16: 486
- [34] Khakimov B, Kuzina V, Erthmann P O, Fukushima E O, Augustin J M, Olsen C E, Scholtalbers J, Volpin H, Andersen SB, Hauser TP, Muranaka T, Bak S. Identification and genome organization of saponin pathway genes from a wild crucifer, and their use for transient production of saponins in *Nicotianabenthamiana*. *Plant Journal*, 2015, 84: 478-490
- [35] Erthmann P Ø, Agerbirk N, Bak S. A tandem array of UDP-glycosyltransferases from the UGT73C subfamily glycosylate sapogenins, forming a spectrum of mono- and bisdesmosidicsaponins. *Plant Molecular Biology*, 2018, 97 (1-2): 1-19
- [36] Fahleson J, Eriksson I, Glimelius K. Intertribal somatic hybrids between *Brassica napus* and *Barbarea vulgaris*-production of *in vitro* plantlets. *Plant Cell Reports*, 1994, 13 (7): 411-416
- [37] Liu X C, Zhang L, Feng X D, Lv B, Li C. Biosynthesis of glycyrrhetic acid-3-O-monoglucose using glycosyltransferase UGT73C11 from *Barbarea vulgaris*. *Industrial & Engineering Chemistry Research*, 2017, 56 (51): 14949-14958
- [38] Badenesperez F R, Marquez B P, Petitpierre E. Can flowering *Barbarea* spp. (Brassicaceae) be used simultaneously as a trap crop and in conservation biological control. *Journal of Pest Science*, 2017, 90 (2): 623-633

欢迎订阅 2021 年《植物遗传资源学报》

《植物遗传资源学报》是中国农业科学院作物科学研究所和中国农学会主办的学术期刊,中国科技核心期刊、全国中文核心期刊、中国科学引文数据库 (CSD) 核心期刊,被国内多家数据库收录,被 CA 化学文摘 (美) (2014)、JST 日本科学技术振兴机构数据库 (日) (2018) 收录,荣获 2015 年度中国自然资源学会高影响力十佳期刊。据《中国科技期刊引证报告》(核心版) 统计:在农艺学类 22 种期刊中,2019 年《植物遗传资源学报》的影响因子、总被引频次和综合评价总分排名均有所提升,核心影响因子为 1.344,比 2018 年提高 15.96%,排名稳居第 2。在 2018 年中国科学文献计量评价研究中心发布的《世界学术期刊学术影响力指数 (WAJCI) 年报》中,《植物遗传资源学报》在农艺学 102 种期刊中排名 49,入选 Q2 区。

报道内容为有关植物遗传资源基础理论研究、应用研究方面的研究成果、创新性学术论文和高水平综述或评论。如种质资源的考察、收集、保存、评价、利用、创新,信息学、管理学等;起源、演化、分类等系统学;基因发掘、鉴定、克隆、基因文库建立、遗传多样性研究等。

双月刊,大 16 开本,320 页,彩色铜版纸印刷。定价 68 元,全年 408 元。各地邮局发行。邮发代号:82-643。国内统一连续出版物号 CN11-4996/S,国际标准连续出版物号 ISSN1672-1810。本刊编辑部常年办理订阅手续,如需邮挂每期另加 3 元。

地址:北京市中关村南大街 12 号《植物遗传资源学报》编辑部

邮编:100081

电话:010-82105794 010-82105795

网址:www.zwyczy.cn

E-mail: zwyczyxb2003@163.com zwyczyxb2003@sina.com

微信 ID: 植物遗传资源学报

作者 QQ 群: 372958204