

· 热点评 ·

基因组学技术大发展助力园艺植物研究取得新进展

唐嘉璠, 邱杰, 黄学辉*

上海师范大学生命科学学院, 上海市植物分子科学重点实验室, 上海 200234

摘要 园艺植物包括花卉、蔬菜、果树、部分瓜类(如西瓜(*Citrullus lanatus*)和甜瓜(*Cucumis melo*))和茶树(*Camellia sinensis*), 在植物分类上涉及大量物种。园艺植物的基因组学和遗传学研究具有重要的理论价值和经济意义。基因组测序技术及相关生物信息学工具的发展为园艺植物基因组和分子生物学研究注入了新的活力。睡莲是一种重要的花卉植物, 除了具有观赏价值, 其进化地位也非常特殊, 属于一种早期被子植物类群。最近, 蓝星睡莲(*N. colorata*)的高质量基因组图谱绘制完成。通过系统分析和比较睡莲基因组与其它被子植物的基因组, 研究者彻底阐明了睡莲的进化位置及相关进化事件。所获得的高质量基因组序列将有助于园艺植物研究者开展深入的分子遗传学研究, 鉴定到控制和调控花器官、花色花香及品质等众多性状的功能基因, 从而推动基础研究的快速发展和加快新品种创制。

关键词 睡莲, 基因组, 园艺, 进化

唐嘉璠, 邱杰, 黄学辉 (2020). 基因组学技术大发展助力园艺植物研究取得新进展. 植物学报 55, 1–4.

园艺植物是一类可供观赏或食用植物的统称, 通常具有较高的经济价值。广义上说, 园艺植物包括花卉、蔬菜、果树、部分瓜类(如西瓜(*Citrullus lanatus*)和甜瓜(*Cucumis melo*))和茶树(*Camellia sinensis*), 种类繁多, 资源非常丰富。目前, 全世界常见的观赏植物有8 000多种, 蔬菜1 000多种, 果树2 800多种。不同于主要粮食作物(如水稻(*Oryza sativa*)、玉米(*Zea mays*)、小麦(*Triticum aestivum*)、谷子(*Setaria italica*)和高粱(*Sorghum bicolor*))大多集中在禾本科, 园艺植物在植物分类上涉及大量物种。其中, 有的园艺植物在物种进化位置上非常特殊, 是探索不同类型植物起源和特殊生理功能演化的重要切入点。例如, 基于葡萄(*Vitis vinifera*)基因组研究, 研究者发现了核心双子叶祖先六倍化事件(The French-Italian Public Consortium for Grapevine Genome Characterization, 2007)。此外, 园艺植物的遗传改良, 尤其是特色新品种(如特殊花型、花色和花期)的培育, 在生产上也具有重要的经济意义。

基因组学技术的飞速发展助力园艺植物研究注入了新的活力。大约10年前, 第二代测序技术开始商业

化普及, 在测序通量上大大超过传统的桑格测序方法, 成本也随之大幅下降, 使得包括园艺植物在内的大量物种全基因组参考序列的测定和遗传群体的大规模基因分型成为可能。很多园艺植物的基因组较大(多倍体或含有大量的重复序列), 而且不少园艺植物由于异花授粉使得全基因组杂合度较高, 通过二代测序技术很难获取高质量的基因组图谱。近几年, 第三代测序技术逐渐成熟, 实现了长片段测序, 单条读长可达几万甚至几十万个碱基对, 对于一些复杂园艺植物基因组组装帮助很大。与此相对应, 生物信息学分析方法也在不断地改进和升级, 新的研究思路不断涌现。DNA测序技术、研究设计方案及生物信息学软件功能的实用化和便捷化极大地推动了园艺植物的基因组学和遗传学研究及育种改良。目前, 已陆续完成了几十种重要园艺植物全基因组精细序列的图谱绘制。其中, 近日完成并公开发表的蓝星睡莲(*Nymphaea colorata*)基因组图谱及其进化分析就是一个典型代表。

睡莲是一种常见的水生观赏植物, 北京的颐和园、扬州的瘦西湖和上海的辰山植物园均有栽培。坐

收稿日期: 2019-12-15; 接受日期: 2019-12-17

基金项目: 国家杰出青年科学基金(No.31825015)

* 通讯作者。E-mail: xhhuang@shnu.edu.cn

游船,赏睡莲,也已成为许多夏季公园的娱乐项目。因睡莲与双子叶植物荷花外观相似,人们经常会混淆。其实,睡莲与荷花(*Nelumbo nucifera*)是完全不同的植物(情况与蜡梅(*Chimonanthus praecox*)和梅花(*Prunus mume*)类似,常常被误解,其实它们分属于单双子叶过渡类群和典型双子叶植物纲),亲缘关系很远。最近20年,科学家运用新的分子生物学技术进行分类,惊奇地发现睡莲与无油樟(*Amborella trichopoda*)植物一样具有非常特殊的进化地位,在系统发育关系上处于被子植物的基部,即睡莲既不是双子叶植物也不是单子叶植物(Chen et al., 2017)。作为被子植物起源的重要节点,睡莲与无油樟和八角茴香(*Illicium verum*)等植物都属于早期开花植物类群(图1)。开花植物有近30万种,起源于约2亿年前,睡莲等早期开花植物的基因组学研究是了解被子植物起源和进化的关键一环,因此备受植物和进化学家关注。由于无油樟目与睡莲目之间的确切关系至今尚不明,尽管已经完成了无油樟基因组测序工作,但并未解决其系统位置上的分歧。鉴于睡莲的基因组学研究可为被子植物进化研究提供资源,故显得尤为重要。



图1 植物系统发育关系简图

在植物系统发育过程中,睡莲是比较基础的原始被子植物,而荷花(*Nelumbo nucifera*)位于高等的双子叶植物中。

Figure 1 Plant phylogeny diagram

According to plant phylogeny, water lilies belong to primitive angiosperms, while lotuses belong to typical dicotyledons.

近日,福建农林大学张亮生团队联合国内外多家单位,基于三代测序技术率先完成了蓝星睡莲(*N.*

colorata)基因组测序和组学分析(Zhang et al., 2019)。基于睡莲基因组和转录组信息,阐明了睡莲的进化位置和相关的被子植物演化过程。该研究报道了蓝星睡莲的基因组序列,通过系统发育组分析揭示了睡莲和无油樟属于早期被子植物类群,并支持无油樟是最早的被子植物类群。通过基因组和转录组分析,发现睡莲科甚至睡莲目祖先经历过一次基因组加倍事件。对鉴定到的睡莲中与花香和蓝色花瓣相关的次生代谢物的合成途径进行比较分析,发现睡莲与核心被子植物平行进化出了花香合成等生物学功能。此外,研究者通过对睡莲基因组中花发育相关的MADS-box基因进行分析,提出了早期被子植物中花器官发育的ABCE模型。由于蓝星睡莲独特的系统发育位置,该研究不仅解决了谁是现存最基部被子植物的问题,也为被子植物的早期进化提供了重要线索,对后续的植物进化分类及重要基因的功能研究均有一定的启示。

此外,园艺植物的基因组学研究也有助于人们深入理解一些特殊的生理学功能(如光合作用)。景天酸代谢途径是生长在热带及亚热带干旱及半干旱地区的部分植物演化出的一种光合作用中固定二氧化碳的附加途径,表现为叶片气孔白天关闭,夜间开放,因最早在景天科植物中发现而得名。凤梨科植物大多有景天酸代谢途径。福建农林大学明瑞光团队近年绘制并完善了高质量菠萝(*Ananas comosus*)基因组图谱(Ming et al., 2015; Chen et al., 2019)。凤梨科菠萝基因组的解析为光合作用中景天酸途径的研究提供了许多分子层面的线索。

基于这些园艺植物的高质量基因组序列,未来研究者有望开展深入的分子遗传学研究,并可将基础研究成果应用于园艺植物的育种改良。以睡莲为例,该物种在自然界分布广泛,甚至新疆的一些寒冷地区也有分布,具有很强的适应性;睡莲不同园艺品种间有着丰富的种内变异,包括不同花型、花色及不同程度的花香。借助基因组学等工具平台和数量遗传学思路,研究者很有可能鉴定出控制这些性状的功能基因及关键变异,从而通过分子育种手段快速培育出具有预期性状的新品种,并通过无性繁殖将这些理想基因型固定。近期,中国农业科学院的研究工作者通过对葫芦科西瓜、甜瓜的重测序和全基因组关联分析,找出若干控制果实含糖量、瓢色和形状等性状的基因位点(Zhao et al., 2019; Guo et al., 2019);浙江大学张明

方团队通过正向遗传学方法精确定位和鉴定了西瓜果皮耐裂基因(Liao et al., 2019)。这些园艺植物分子遗传学取得的成果将会加深我们对高等植物演化的理解, 为植物进化分类提供重要依据; 同时也有望揭开植物一些特殊生理功能背后的分子机制, 并进一步推动育种方法的革新和新品种创制。

参考文献

- Chen F, Liu X, Yu CW, Chen YC, Tang HB, Zhang LS (2017). Water lilies as emerging models for Darwin's abominable mystery. *Hortic Res* 4, 17051.
- Chen LY, VanBuren R, Paris M, Zhou HY, Zhang XT, Wai CM, Yan HS, Chen S, Alonge M, Ramakrishnan S, Liao ZY, Liu J, Lin JS, Yue JJ, Fatima M, Lin ZC, Zhang JS, Huang LX, Wang H, Hwa TY, Kao SM, Choi AEY, Sharma A, Song J, Wang LL, Yim WC, Cushman JC, Paull RE, Matsumoto T, Qin Y, Wu QS, Wang JP, Yu QY, Wu J, Zhang SL, Boches P, Tung CW, Wang ML, D'Eeckenbrugge GC, Sanewski GM, Purugganan MD, Schatz MC, Bennetzen JL, Lexer C, Ming R (2019). The bracteatus pineapple genome and domestication of clonally propagated crops. *Nat Genet* 51, 1549–1558.
- Guo SG, Zhao SJ, Sun HH, Wang X, Wu S, Lin T, Ren Y, Gao L, Deng Y, Zhang J, Lu XQ, Zhang HY, Shang JL, Gong GY, Wen CL, He N, Tian SW, Li MY, Liu JP, Wang YP, Zhu YC, Jarrets R, Levi A, Zhang XP, Huang SW, Fei ZJ, Liu WG, Xu Y (2019). Resequencing of 414 cultivated and wild watermelon accessions identifies selection for fruit quality traits. *Nat Genet* 51, 1616–1623.
- Liao NQ, Hu ZY, Li YY, Hao JF, Chen SN, Xue Q, Ma YY, Zhang KJ, Mahmoud A, Ali A, Malangisha GK, Lyu XL, Yang JH, Zhang MF (2019). Ethylene-responsive factor 4 is associated with the desirable rind hardness trait conferring cracking resistance in fresh fruits of watermelon. *Plant Biol J* doi.10.1111/pbi.13276
- Ming R, VanBuren R, Wai CM, Tang HB, Schatz MC, Bowers JE, Lyons E, Wang ML, Chen J, Biggers E, Zhang JS, Huang LX, Zhang LM, Miao WJ, Zhang J, Ye ZY, Miao CY, Lin ZC, Wang H, Zhou HY, Yim WC, Priest HD, Zheng CF, Woodhouse M, Edger PP, Guyot R, Guo HB, Guo H, Zheng GY, Singh R, Sharma A, Min XJ, Zheng Y, Lee H, Gurtowski J, Sedlazeck FJ, Harkess A, McKain MR, Liao ZY, Fang JP, Liu J, Zhang XD, Zhang Q, Hu WC, Qin Y, Wang K, Chen LY, Shirley N, Lin YR, Liu LY, Hernandez AG, Wright CL, Bulone V, Tuskan GA, Heath K, Zee F, Moore PH, Sunkar R, Leebens-Mack JH, Mockler T, Bennetzen JL, Freeling M, Sankoff D, Paterson AH, Zhu XG, Yang XH, Smith JAC, Cushman JC, Paull RE, Yu QY (2015). The pineapple genome and the evolution of CAM photosynthesis. *Nat Genet* 47, 1435–1442.
- The French-Italian Public Consortium for Grapevine Genome Characterization (2007). The grapevine genome sequence suggests ancestral hexaploidization in major angiosperm phyla. *Nature* 449, 463–467.
- Zhang LS, Chen F, Zhang XT, Li Z, Zhao YY, Rolf L, Chang XJ, Dong W, Simon YWH, Liu X, Song AX, Chen JH, Guo WL, Wang ZJ, Zhuang YY, Wang HF, Chen XQ, Hu J, Liu YH, Qin Y, Wang K, Dong SS, Liu Y, Zhang SZ, Yu XX, Wu Q, Wang LS, Yan XQ, Jiao YN, Kong HZ, Zhou XF, Yu CW, Chen YC, Li F, Wang JH, Chen W, Chen XL, Jia QD, Zhang C, Jiang YF, Zhang WB, Liu GH, Fu JY, Chen F, Ma H, Yves VP, Tang HB (2019). The water lily genome and the early evolution of flowering plants. *Nature* doi.10.1038/s41586-019-1852-5.
- Zhao GW, Lian Q, Zhang ZH, Fu QS, He YH, Ma S, Ruggieri V, Monforte AJ, Wang PY, Julca I, Wang HS, Liu JP, Xu Y, Wang RZ, Ji JB, Xu ZH, Kong WH, Zhong Y, Shang JL, Pereira L, Argyris J, Zhang J, Mayobre C, Pujol M, Oren E, Out D, Wang JM, Sun DX, Zhao SJ, Zhu YC, Li N, Katzir N, Gur A, Dogimont C, Schaefer H, Fan W, Bendahmane A, Fei Z, Pitrat M, Gabaldon T, Lin T, Garcia-Mas J, Xu YY, Huang SW (2019). A comprehensive genome variation map of melon identifies multiple domestication events and loci influencing agronomic traits. *Nat Genet* 51, 1607–1615.

The Development of Genomics Technologies Drives New Progress in Horticultural Plant Research

Jiali Tang, Jie Qiu, Xuehui Huang*

Shanghai Key Laboratory of Plant Molecular Sciences, College of Life Sciences, Shanghai Normal University,
Shanghai 200234, China

Abstract Horticultural plants include flowers, vegetables, fruit trees, some melon (such as watermelon (*Citrullus lanatus*), muskmelon (*Cucumis melo*) and tea trees (*Camellia sinensis*), with a large number of species based on plant classification. Genomics and genetics researches for horticultural plants are of important theoretical value and economic significance. The development of genome sequencing technology and related bioinformatics tools greatly facilitate molecular biology researches of horticultural plants. Recently, a high-quality genome map of an important flower plant, water lily, was generated. In addition to its important ornamental value, the plant species 'water lily' has a very special position in evolutionary, belonging to an early angiosperm group. Through systematic analysis and genomic comparison of the water lily genome and other angiosperm genomes, the researchers thoroughly elucidated the evolutionary position and related evolutionary events of water lily. Based on the high-quality genomic sequences of these horticultural plants, researchers in horticultural plant science are expected to carry out in-depth molecular genetics research and identify functional genes underlying many traits such as flower organs, flower color, fragrance, and quality, which is expected to promote basic research and accelerate the creation of new varieties.

Key words water lily, genome, horticulture, evolution

Tang JI, Qiu J, Huang XH (2020). The development of genomics technologies drives new progress in horticultural plant research. *Chin Bull Bot* **55**, 1–4.

* Author for correspondence. E-mail: xhhuang@shnu.edu.cn