

· 专题论坛 ·

轮藻门植物基因组学研究进展

夏琳凤, 李瑞, 王海政, 冯大领*, 王春阳*

河北农业大学生命科学学院, 保定 071001

摘要 轮藻门(Charophyta)植物与陆生植物组成单系的链形植物门, 化石证据和分子证据支持陆生植物起源于轮藻门植物。该文总结了已完成全基因组测序的10种轮藻门植物的14个全基因组信息, 综述了植物陆地化的分子机制, 表明调控植物激素信号转导和编码关键转录因子的基因家族扩张和基因水平转移是轮藻产生预适应的潜在原因。文中阐述了轮藻门植物全基因组数据在转录组学和基因功能研究中的作用, 提出端粒到端粒的基因组和泛基因组对于深入理解植物陆地化的重要性, 以及整合基因组信息和生物学实验在解析轮藻门植物基因功能和起源方面的必要性。

关键词 轮藻门植物, 演化比较基因组学, 基因组, 陆地化

夏琳凤, 李瑞, 王海政, 冯大领, 王春阳 (2025). 轮藻门植物基因组学研究进展. 植物学报 **60**, 271–282.

轮藻植物在15世纪60年代末被发现, 其分类归属一直存在争议。直到1879年, Migula建议将轮藻独立为轮藻门(Charophyta) (Greene, 1887)。轮藻门植物包含6个纲, 分别为单细胞或丝状的双星藻纲(Zygnematophyceae)、有薄片组织的鞘毛藻纲(Coleochaetophyceae)、体型较大的轮藻纲(Charophyceae)、呈丝状的链丝藻纲(Klebsormidiophyceae)、可形成肉芽孢囊的绿方藻纲(Chlorokybophyceae)和单细胞的中斑藻纲(Mesostigmatophyceae) (Fürst-Jansen et al., 2020)。轮藻门植物处于绿色植物(Viridiplantae)进化树的关键节点(图1)。轮藻门植物与陆生植物(Embryophyta)共同组成单系群链形植物门(Streptophyta) (吴珍和程时锋, 2021; Domozych and Bagdan, 2022)。链形植物门与绿藻门(Chlorophyta)和华藻门(Prasinodermophyta)组成绿色植物(Li et al., 2020; Jiao et al., 2020)。现存的轮藻门植物可分为2个组: KCM组包括链丝藻纲、绿方藻纲和中斑藻纲, 是较早分化出的轮藻植物; ZCC组包括双星藻纲、鞘毛藻纲和轮藻纲, 是较晚分化出的轮藻植物(de Vries and Archibald, 2018)。现有的化石证据和分子证据表明, 所有现生的陆生植物是在5–6亿年前从单一的轮藻植物祖先演化而来(Fürst-Jansen et

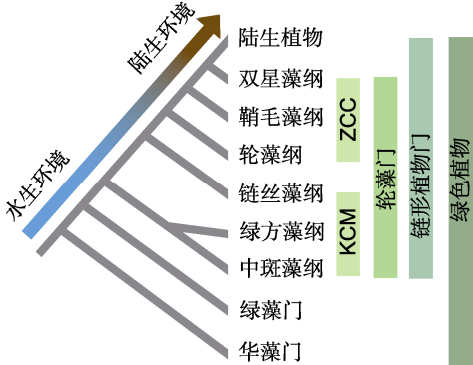


图1 绿色植物系统发生(参考Li et al., 2020; Jiao et al., 2020; Domozych and Bagdan, 2022)

Figure 1 Phylogeny of green plants (refer from Li et al., 2020; Jiao et al., 2020; Domozych and Bagdan, 2022)

al., 2022)。因此对轮藻门植物的系统研究对于理解陆生植物的登陆过程至关重要。

轮藻门植物除在绿色植物演化过程中具有重要地位外, 其本身还具有较高的经济价值, 在农业、医药和环保等行业均有应用潜力(韩晓静等, 2008)。例如, 轮藻中氧化钙和磷酸盐的含量较高, 因此, 在农业生产中轮藻可作为改良土壤酸度的石灰肥(韩晓静等, 2008)。

收稿日期: 2024-05-30; 接受日期: 2024-12-14

基金项目: 河北农业大学引进人才科研专项(No.YJ201944)

* 通讯作者。E-mail: bjdalingfeng@163.com; shmwcy@hebau.edu.cn

基因组是一个生物体内遗传物质的总和, 其蕴含着丰富完整的遗传信息(Hamilton and Buell, 2012)。植物基因组学研究在遗传信息解码的基础上, 为生态学、植物的起源与演化、农业生产、分子育种和关键基因挖掘等提供重要的基础信息(王英豪等, 2024)。随着高通量测序技术的快速发展, 以及基因组组装算法和生物信息学的进步, 在2000–2020年, 共有782种植物1 144个基因组进行了测序组装; 而在2021–2023年, 共有1 031种植物2 373个基因组进行了测序组装, 其中包括793个新测序物种(Xie et al., 2024)。自从2014年第1个轮藻*Klebsormidium nitens*基因组被测序(Hori et al., 2014)以来, 多种轮藻门植物的全基因组已完成测序和组装。基于轮藻参考基因组信息, 研究人员在揭示绿色植物演化, 尤其是陆生植物起源机制方面取得了重大进展。

1 轮藻植物全基因组与植物陆地化

截至2024年5月1日, 共有10种轮藻门植物完成了全基因组测序(表1)。它们分属于轮藻门5个不同的纲, 而鞘毛藻纲的物种尚未被测序(Horňák, 2022)。其中已测序物种种类最多的纲是陆生植物姐妹类群(sister taxa)双星藻纲。其它4个纲各有1个种完成测序。

1.1 双星藻纲物种全基因组

陆地化(terrestrialization)是指陆生植物藻类祖先从水生环境到陆地环境的逐步演化, 最终在不同的陆地生境中生存繁殖并且长期适应下来的过程(吴珍和程时

锋, 2021)。此过程通常被认为是陆生植物群落演化和多样化中的关键事件, 它深刻地改变了地球表面, 推动了陆地生态系统的发展, 为后来的动物登陆和陆地生物多样性的丰富奠定了基础(Cheng et al., 2019; 薛进庄等, 2022; Feng et al., 2024)。陆生植物在5–6亿年前起源于轮藻门植物(Delwiche and Cooper, 2015; Fürst-Jansen et al., 2022)。由于轮藻纲物种形态结构复杂, 并具有与根、茎、叶相似的分化结构以及特殊的有性生殖器官, 曾被认为是陆生植物的姐妹类群(Pringsheim, 1862)。基于对4个基因的系统发生分析, 认为轮藻纲Charales目是陆生植物的姐妹类群(Karol et al., 2001)。基于转录组和细胞器基因组的系统发生分析以及形态学研究, 目前认为双星藻纲是与现存陆生植物亲缘关系最近的姐妹类群(Wickett et al., 2014; Ruhfel et al., 2014; Puttick et al., 2018; One Thousand Plant Transcriptomes Initiative, 2019; Zhou and von Schwartzberg, 2020)。因此, 双星藻纲物种的全基因组序列数据对于解析陆生植物的起源与演化具有重要价值。双星藻纲包括5个目(Hess et al., 2022), 其中已有4 426个物种被描述(Guiry, 2021; Guiry and Guiry, 2025)。目前有6个双星藻纲物种已完成全基因组测序, 其中*Zygnema circumcarinatum*的3个株系和*Closterium peracerosum-strigosum-littorale* complex的2个株系已测序, 其余物种仅1个株系完成测序(表2)。双星藻目(Zygnematales)和鼓藻目(Desmidiales)已测序物种均有2个, Spirogloeales目已测序物种有1个, 其余2个目(Serritaeniales和Spirogyrales)尚无已测序物种。

表1 已完成全基因组测序的轮藻门植物及分类层级

Table 1 Charophytes with fully sequenced genomes and their taxonomic hierarchy

Species	Class	Order	Family
<i>Zygnema circumcarinatum</i>	Zygnematophyceae	Zygnematales	Zygnemataceae
<i>Z. cf. cylindricum</i>	Zygnematophyceae	Zygnematales	Zygnemataceae
<i>Mesotaenium endlicherianum</i>	Zygnematophyceae	Zygnematales	Mesotaeniaceae
<i>Spirogloea muscicola</i>	Zygnematophyceae	Spirogloeales	Spirogloeaceae
<i>Closterium peracerosum-strigosum-littorale</i> complex	Zygnematophyceae	Desmidiales	Closteriaceae
<i>Penium margaritaceum</i>	Zygnematophyceae	Desmidiales	Peniaceae
<i>Chara braunii</i>	Charophyceae	Charales	Characeae
<i>Klebsormidium nitens</i>	Klebsormidiophyceae	Klebsormidiales	Klebsormidiaceae
<i>Chlorokybus atmophyticus</i>	Chlorokybophyceae	Chlorokybales	Chlorokybaceae
<i>Mesostigma viride</i>	Mesostigmatophyceae	Mesostigmatales	Mesostigmataceae

表2 双星藻纲轮藻植物基因组组装统计**Table 2** Genome data for the Zygnematophyceae of charophytes

Species (strain)	Predicted genome size (Mb)	Assembly size (Mb)	Number of scaffold	Scaffold N50 (kb)	GC content (%)	Number of gene	Reference
<i>Zygnema circumcarinatum</i> (SAG 698-1b)	66.7	71.0	90 (20)	3958.3	50.0	16617	Feng et al., 2024
<i>Z. circumcarinatum</i> (UTEX 1559)	66.3	71.3	614	3970.3	49.5	18062	Feng et al., 2024
<i>Z. circumcarinatum</i> (UTEX 1560)	67.8	67.3	514	3792.7	49.5	18654	Feng et al., 2024
<i>Z. cf. cylindricum</i> (SAG 698-1a_XF)	322.5	359.8	3587	213.9	40.0	45178	Feng et al., 2024
<i>Mesotaenium endlicherianum</i> (SAG 12.97)	163.0	173.8	13942	448.4	52.0	11080	Cheng et al., 2019
<i>Spirogloea muscicola</i> (CCAC 0214)	174.0	171.1	19678	566	56.5	27137	Cheng et al., 2019
<i>Closterium peracerosum-strigosum-littorale</i> complex (NIES-67)	365.0	360.0	NA	351*	56.1	29752	Sekimoto et al., 2023
<i>C. peracerosum-strigosum-littorale</i> complex (NIES-68)	361.0	337.0	NA	275*	55.8	28427	Sekimoto et al., 2023
<i>Penium margaritaceum</i> (SAG 2640)	4700.0	3661.0	332786	116.1	51.0	52333	Jiao et al., 2020

NA: 数据缺失; GC含量从NCBI数据库中查得; *表示contig N50长度。

NA: Data missing; GC content retrieved from NCBI database; * indicate N50 length of the contigs.

1.1.1 Zygnematales目物种

双星藻属(*Zygnema*)的物种以多细胞丝状结构排列, 每个细胞包含2个叶绿体, 细胞之间的细胞壁(厚约400 nm)比外壁(约1 μ m)薄得多(Feng et al., 2024)。在已测序轮藻门植物中, *Z. circumcarinatum*的基因组最小, 仅70 Mb左右。3个不同株系的*Z. circumcarinatum*基因组大小和基因数目基本相同。*Z. cf. cylindricum*组装的基因组为359.8 Mb, 是*Z. circumcarinatum*的5倍, 但其重复序列占比高达73.3% (Feng et al., 2024)。基于以上2个双星藻纲物种的全基因组信息, 通过比较基因组和共表达网络分析, 发现早期陆生植物在遗传上的新特点。例如, 植物激素几乎调节植物生长发育的所有过程, 特别是在抗逆方面(Wang et al., 2015, 2023)。在4个双星藻纲物种基因组中含有脱落酸信号转导通路的关键元件。此外, 细胞壁中的纤维素微丝是植物抵御陆地环境压力的第一道防线(Fürst-Jansen et al., 2020)。这4个基因组中含有通过基因水平转移获得与细胞壁合成相关的重要基因家族O-FucT (Feng et al., 2024)。

*Mesotaenium endlicherianum*为中带藻科的单细胞物种, 组装的基因组大小约173.8 Mb, 注释到11 080个基因(Cheng et al., 2019)。这些基因平均长度较长, 内含子平均长度达714.77 bp。比较演化基因组学研究发现, *M. endlicherianum*通过基因水平转移或

其它机制, 新获得了15个直系同源群(orthogroups, OGs), 包括28个基因。扩增的直系同源群有10个, 包括67个基因。这些新获得和扩增的基因主要与植物激素信号转导及抗逆有关。值得一提的是, 通过基因水平转移, 从土壤细菌中获得了3个编码脱落酸受体基因*PYR/PYL/RCAR*的3个同源基因(*ME000115S000-12*、*ME000128S00179*和*ME000324S05315*)。通过蛋白质三维结构模拟与比较, 发现水平转移获得的同源基因编码的蛋白质与拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)脱落酸受体的三维结构(Nishimura et al., 2009)基本相同。由于脱落酸在植物响应环境胁迫中发挥重要作用, 特别是对干旱的响应(Fujii et al., 2009), 推测脱落酸受体基因的获得可能在植物陆地化过程中起重要作用。

1.1.2 Spirogloaeales目物种

Spirogloaeales目已测序物种为*Spirogloea muscicola*, 其基因组长度为171.1 Mb, 注释到27 137个基因(Cheng et al., 2019)。通过系统分类与比较演化基因组学分析, 证实*S. muscicola*是来源于一个该目新鉴定的Spirogloeophycidae科的新物种, 为生活在淡水中的单细胞淡水藻类。*S. muscicola*的基因数量是与其基因组大小相近的*M. endlicherianum*的3倍。通过全基因组共线性分析, 发现*S. muscicola*在近期经历了全基因组三倍化事件(whole genome triplication,

WGT), 因此含有更多的基因, 尤其含有更多与抗逆(干旱和强紫外线)相关的转录因子。*S. muscicola*新获得和扩增的直系同源群比*M. endlicherianum*分别多1个, 但由于经历了全基因组三倍化事件, 新获得的直系同源群含有的基因达74个, 扩增的直系同源群含有的基因达162个。GRAS蛋白属于一类植物特有的转录因子家族, 其广泛存在于高等植物中, 参与调节多种重要的生理过程(Sun et al., 2012; Fan et al., 2021)。通过系统发生分子演化研究, 发现在*S. muscicola*和*M. endlicherianum*的基因组中都含有GRAS的同源序列, 分别为23条和8条。与PYR/PYL/RCAR相同, GRAS基因也可能是通过基因水平转移从土壤细菌中获得。全基因组重复(whole genome duplication, WGD)是生命体演化的重要驱动力, 尤其对植物在演化过程中适应剧烈的环境变化至关重要(Sémon and Wolfe, 2007)。基因水平转移能够将外源遗传材料分散到不同的谱系中, 可能为受体生物体提供新的功能或表型, 使其更好地适应环境, 因此基因水平转移也被认为是原核和真核生物演化的驱动力(Ma et al., 2022)。全基因组重复和基因水平转移赋予了*S. muscicola*重要的遗传创新, 为陆生植物的起源奠定了重要的遗传基础。

1.1.3 鼓藻目物种

*Penium margaritaceum*为单细胞藻类, 能够短暂适应长期干燥的湿地, 具有与陆地植物类似的复杂细胞壁, 可以分泌多糖黏液(Jiao et al., 2020)。*P. margaritaceum*的基因组长度为4.7 Gb (Jiao et al., 2020), 是目前已完成全基因组测序的轮藻物种中基因组最大的。与其它双星藻纲物种相比, *P. margaritaceum*的基因组含有更多的逆转录转座子, 这些序列与大量重复片段相关, 可能促进基因的新功能化(Jiao et al., 2020)。虽然*P. margaritaceum*近期未经历全基因组重复事件, 但是含有大量的重复片段。*P. margaritaceum*基因组新获得或扩增了与陆地化相关的基因家族和调控系统, 如调节性转录因子家族以及植物激素合成和信号转导相关的基因家族。植物细胞壁的主要成分包括嵌入到果胶和半纤维素多糖基质中的纤维素、微纤维和糖蛋白(Dehors et al., 2019)。*P. margaritaceum*基因组中显著扩增了与细胞壁合成相关的基因家族, 如编码糖苷水解酶(GH)、糖苷转移酶

(GT)、碳水化合物酯酶(CE)和多糖裂解酶(PL)的基因家族。在*P. margaritaceum*中鉴定出为植物提供紫外线辐射保护的黄酮类化合物, 其基因组中含有参与黄酮类化合物合成的4-香豆酸酯: CoA连接酶(4-coumarate: coenzyme A ligase)和查尔酮合酶(chalcone synthase), 但是缺少一些关键步骤的候选基因, 表明在*P. margaritaceum*中可能存在与陆生植物不同的合成途径或催化酶类。因此, 结合*P. margaritaceum*全基因组信息和分子生物学等手段, 挖掘不同于陆生模式植物的关键代谢物质的合成途径是一个重要研究方向。

*C. peracerosum-strigosum-littorale*复合体由3个无法确定种间界限的*Closterium*属物种组成, 即*C. peracerosum*、*C. strigosum*和*C. littorale*。该物种复合体为纺锤形单细胞(Akatsuka et al., 2003), 拥有同配生殖系统, 即不同生殖类型的细胞从形态上无法区分(Sekimoto et al., 2023)。Sekimoto等(2023)测序并组装了该复合体的2个不同株系, 它们具有不同的交配类型(mt+和mt-)。2个株系基因组以及注释的基因数目基本一致。通过比较注释的全基因组基因, 分别鉴定到NIES-67株系和NIES-68株系的特异基因6 061个和5 610个。进而通过遗传连锁分析和生物功能验证, 确定*CpMinus1*基因是决定*Closterium*物种复合体交配型的主要因素。RWP-RK转录因子是陆生植物中氮响应和配子体发育的关键调控因子(Chardin et al., 2014)。*CpMinus1*基因编码蛋白的序列与陆生植物的RWP-RK转录因子聚成单系分支。与*P. margaritaceum*基因组中的3个同源序列相比, *CpMinus1*具有较长的演化支, 预示*CpMinus1*作为决定性别的基因似乎经历了加速演化, 这可能通过与目标DNA或蛋白互作实现(Sekimoto et al., 2023)。对物种复合体*C. peracerosum-strigosum-littorale*全基因组测序以及其它轮藻门植物和陆生植物全基因组进行比较分析, 将为探索植物性染色体的演化提供新视角。

1.2 其它轮藻门物种全基因组

除双星藻纲外, 还有4个纲的4种轮藻已完成全基因组测序, 其中*M. viride*的2个不同株系分别被不同的研究组测序(表3)。相较于双星藻纲的9个物种, 轮藻门其它纲的物种在测序数量以及种类方面均较为欠缺。

表3 4个非双星藻纲的轮藻植物基因组组装统计**Table 3** Genome data for four charophyte species outside of the Zygnematophyceae

Species (strain)	Predicting genome size (Mb)	Assembly size (Mb)	Number of scaffold	Scaffold N50 (kb)	GC content (%)	Number of gene	Reference
<i>Chara braunii</i> (S276)	2355.0	1751.5	11654	2260	48.3	23546	Nishiyama et al., 2018
<i>Klebsormidium nitens</i> (NIES-2285)	117.1±21.8	104.0	1812	134.9	52.4	16215	Hori et al., 2014
<i>Chlorokybus atmophyticus</i> (CCAC 0220)	85.0	74.0	3836	752.4	51.5	9066	Wang et al., 2020
<i>Mesostigma viride</i> (CCAC 1140)	329.0	281.0	6924	113.2	55.0	9198	Wang et al., 2020
<i>M. viride</i> (NIES-296)	NA	442.6	2363	2558.7	54.5	24431	Liang et al., 2019

NA: 数据缺失; GC含量从NCBI数据库中查得。NA: Data missing; GC content retrieved from NCBI database.

1.2.1 轮藻纲物种基因组

轮藻纲包含8个目, 1 223个种(Guiry, 2021; Guiry and Guiry, 2025), 但目前仅*Chara braunii*完成了全基因组测序(Nishiyama et al., 2018)。*C. braunii*为早期分化的轮藻门植物, 但在形态上比其它轮藻门植物更为复杂, 其单倍体包含1个类似茎的轴, 该轴由具有轮生的节、节间、单一的顶端分生组织和多细胞的根状体组成。*C. braunii*基因组大小约为2.3 Gb, 但仅有1.75 Gb被组装到scaffold水平, 注释了23 546个基因(Nishiyama et al., 2018)。内含子平均长度为5 911.0 bp, 是*M. endlicherianum*的8倍, GC含量较其它轮藻低。通过比较基因组学分析, 发现*C. braunii*基因组具有与植物陆地化相关的遗传新特点。在其基因组中鉴定到730个转录因子或转录调控因子, 这与其复杂的形态相一致。同时鉴定到一些基因家族的特异性扩增, 如*C. braunii*基因组中有7个LysM-RLKs, 这可能反映出*C. braunii*对多种互作微生物的适应性。

1.2.2 链丝藻纲物种基因组

链丝藻纲包含3个目, 54个种, 在地球上广泛分布, 能够适应各种极端环境(Guiry, 2021; Bierenbroodspot et al., 2024; Guiry and Guiry, 2025), 目前仅*Klebsormidium nitens*完成了全基因组测序(Hori et al., 2014)。*K. nitens*为多细胞轮藻, 形态呈未分支的丝状, 除能在极端环境中生存外, 大多数适应陆地的物种也能在淡水中生存。组装到的*K. nitens*基因组为104 Mb, 共有16 215个基因被注释, 其基因密度较大且重复序列占比最小。通过比较基因组学分析, 发现*K. nitens*有1 238个蛋白与陆生植物共享, 数量多于其它绿藻植物。全基因组基因家族比较分析表明,

陆生植物基因组成员数目比较多的基因家族在*K. nitens*基因组中的同源基因多为单拷贝, 且这些基因主要与细胞壁的生物合成和植物激素信号转导相关。蛋白质结构域种类和组合比较分析表明, *K. nitens*基因组含有陆生植物中常见的90.7%蛋白结构域和84.3%结构域组合。由于基因重复和重组是植物基因组演化的动力(Kersting et al., 2012), 因此, 陆生植物中许多典型的基因或结构域可能在*K. nitens*的祖先中就已存在, 后来在适应与陆地生活相关的各种挑战中, 基因重复和重组最终为陆生植物提供了新的蛋白质结构域组合, 进而行使新的生物学功能。色氨酸氨基转移酶(TAA)和类胡萝卜素加氧酶(YUC)参与植物中主要的生长素生物合成途径(Mashiguchi et al., 2011)。通过同源比对和系统发生分析, 发现*K. nitens*基因组中编码TAA和YUC的基因通过基因水平转移获得(Wang et al., 2014)。

1.2.3 绿方藻纲物种基因组

绿方藻纲是早期分化出来的轮藻类群, 仅含1个目, 5个种(Guiry, 2021; Guiry and Guiry, 2025), 目前仅*Chlorokybus atmophyticus*完成了全基因组测序(Wang et al., 2020)。*C. atmophyticus*是亚气生或陆生多细胞藻类, 生长在土壤和石头上, 常出现在苔藓植物群落中, 具有细胞壁。其组装到的基因组大小约74.0 Mb, 注释到9 066个基因, 内含子平均长度为989 bp。在114个不同类型的转录因子和转录调控因子中, *C. atmophyticus*基因组中含有80个, 主要与非生物胁迫响应、发育和植物-病原体互作有关。同源异形域-亮氨酸拉链基因家族(homeodomain-leucine zipper, HD-ZIP)为植物所特有, 在生长发育中有多种

功能, 主要与逆境响应相关(Ariel et al., 2007)。*C. atmophyticus*基因组中含4类HD-ZIP中的3类。早期具有不断进行细胞壁组分的重组和降解特性的*C. atmophyticus*, 细胞壁得以增强, 能灵活响应渗透压力的改变, 因更能适应快速变化的外部环境而被保留。在*C. atmophyticus*基因组中鉴定到的*Chrsp-103S00964*、*Chrsp134S08684*和*Chrsp94S08346*为编码纤维素合酶(cellulose synthase, CESA/CSLD-like)基因, 但缺少编码降解木葡聚糖和木聚糖的酶和大多数果胶裂解酶基因。

1.2.4 中斑藻纲物种基因组

中斑藻纲与绿方藻纲相似, 也是早期分化的轮藻类群, 且两者互为姐妹类群。中斑藻纲仅有1个目, 2个种。目前仅*Mesostigma viride*的2个不同株系CCAC 1140 (Wang et al., 2020)和NIES-296 (Liang et al., 2019)完成了全基因组测序。与绿方藻纲的*C. atmophyticus*不同, *M. viride*生活在淡水中, 为单细胞藻类, 具有适合在水中运动的鞭毛, 表面覆篮子状鳞片, 但无细胞壁(Liang et al., 2019; Wang et al., 2020)。2个株系的GC含量均为55%左右, 但是基因组大小和基因数目差异较大。株系CCAC 1140组装到的基因组约281.0 Mb, 基因数为9 198。株系NIES-296组装到的基因组约442.6 Mb, 基因数为24 431。后续将对2个株系的全基因组进行比较, 以阐明两者巨大差异的原因。在株系CCAC 1140基因组中含有80个转录因子和转录调控因子, 它们主要与非生物胁迫响应、发育和植物-病原体互作有关。在株系CCAC 1140基因组中鉴定到3个(*Mesvi-205S04101*、*Mesvi377S05585*和*Mesvi1458S02898*)编码类纤维素合酶(cellulose synthase-like enzymes, CSLA/CSLC-like)基因, 但无编码纤维素合酶的基因(Wang et al., 2020)。不同的是, 在株系NIES-296基因组中, 鉴定到1个纤维素合酶基因和1个类纤维素合酶基因。由于2个株系的基因组均未组装到染色体水平, 都是通过同源序列分析来预测基因的生物功能, 因此后续还需在更完整的全基因组信息基础上, 结合生物化学和分子生物学实验, 验证基因功能, 最终确定*M. viride*基因组是否含有编码纤维素合酶的基因, 进而揭示细胞壁在绿色植物陆地化过程中的起源与演化机制。

2 轮藻门植物全基因组数据的应用

基于轮藻门植物的全基因组数据, 研究人员系统鉴定和分析了绿色植物中一些重要的基因家族和信号通路, 为绿色植物的演化以及调控重要性状的基因挖掘和功能研究提供了新思路。

2.1 转录组分析与基因挖掘

*C. braunii*是早期陆生植物演化和陆地化的模型。盐胁迫对水和离子运输产生重要影响, 因此与许多生物学过程相互作用, 如光合作用中的无机碳获取。基于*C. braunii*参考基因组(Nishiyama et al., 2018), Heß等(2023)探讨了盐胁迫对*C. braunii*生理和基因表达的影响, 共获得17 387个基因的表达量, 其中95个基因在盐胁迫后上调表达, 44个基因下调表达。上调表达的基因功能主要富集在离子/溶质运输和细胞壁合成, 表明这些基因在渗透适应中发挥作用; 下调表达的基因主要与光合作用和碳代谢/固定有关。*C. braunii*中与陆生植物早期响应脱水胁迫蛋白(early responsive to dehydration stress 4, ERD4)的编码基因在盐胁迫6小时后表达量短暂升高, 系统发生分析表明该基因起源于轮藻纲。*C. braunii*可在一定范围内耐受盐浓度增高, 通过不同的基因表达变化实现新的代谢稳态。因此推测这也是植物陆地化的先决条件。

植物在陆地化过程中, 面临剧烈的环境变化, 如温度和光照。Dadras等(2023)设置了42个不同温度和光照强度的组合, 对*M. endlicherianum*进行培养, 并对128个转录组进行测序。基于该研究的转录组信息, 将*M. endlicherianum*全基因组原有的11 080个基因(Cheng et al., 2019)增加到40 326个蛋白编码基因。通过加权基因共表达网络分析(weighted gene co-expression network analysis, WGCNA), 发现*M. endlicherianum*基因组中含有与陆生植物共享的遗传调控网络核心基因(hub gene), 如调控叶绿体发育和光反应相关核基因*GLK1*, 调控光形态建成的*COL3*和*COP1*。在陆生植物中, 脂滴(lipid droplet, LD)的形成与三酰甘油(triacylglycerol, TAG)的积累是应对压力反应的共同特征, 包括热、冷和干旱(Mueller et al., 2015; Gidda et al., 2016)。综合全面的转录组分析, 发现与压力依赖性脂滴形成相关的共表达模块可能在植物登陆之前就存在。

抵抗强光照射能力是植物陆地化的关键因素。Serrano-Pérez等(2022)在高光照和低光照条件下培养*K. nitens* (株系NIES-2285), 并进行整合的转录组和代谢组分析。结果表明, 与低光照相比, 在高光照3小时后, 有677个基因被激活, 678个基因表达受抑制。这些差异表达的基因主要定位于叶绿体的类囊体膜, 表明叶绿体正在进行重大的重编程。被抑制的基因功能显著富集在光合作用、己糖生物合成、细胞周期和DNA代谢过程; 被激活的基因功能显著富集在核糖体生物合成、细胞质翻译启动、蛋白质折叠和氧化应激响应等过程。通过对具体基因进行功能分析, 发现*K. nitens*拥有快速的叶绿体逆行信号转导机制, 该转导过程可能由活性氧物质、肌醇多磷酸1-磷酸酶(inositol polyphosphate 1-phosphatase, SAL1)以及3'-磷酸腺苷-5'-磷酸(3'-phosphoadenosine-5'-phosphate, PAP)途径介导。在*K. nitens*基因组中, 编码SAL1的基因为*kfl00096_0240*。在高光强下, *kfl00096_0240*基因被显著抑制, 表明可能发生了PAP积累以及SAL1-PAP逆行信号转导途径的激活, 这可能是*K. nitens*对高光强的响应机制。

2.2 基因功能研究

基于轮藻门植物的全基因组信息, 众多研究对植物激素信号通路关键基因、转录因子和细胞壁合成相关基因进行预测和系统发生分析。但通过整合生物化学和分子生物学进行基因功能研究较少。

生长素梯度在很大程度上依赖其定向(极性)的细胞间运输, 这一过程由不对称分布的质膜定位的PIN跨膜生长素外排转运蛋白介导(Adamowski and Friml, 2015)。Skokan等(2019)对*K. nitens*基因组中唯一的PIN同源基因*kfPIN*进行功能研究。将*kfPIN*在拟南芥和小立碗藓(*Physcomitrella patens*)中过表达, 结果均引起生长反应, 表明生长素稳态发生变化。在拟南芥根毛中异位表达*kfPIN*能够抑制根毛生长, 表明*kfPIN*具有促进植物生长素运输的能力。亚细胞定位分析发现, *kfPIN*在拟南芥中主要定位于质膜。进一步通过免疫染色实验发现, 与陆生植物不同, *kfPIN*不能在*K. nitens*中极性定位。其在*K. nitens*中的定位模式主要位于细胞外围并在侧面富集, 而非集中在细胞与细胞间的接触界面, 这提示其可能介导生长素从细胞内外排, 因此推测这可能是*kfPIN*的原始功能。通过

一系列生物学实验, 已确定了PIN同源基因*kfPIN*的生物学功能, 发现了PIN基因的原始功能, 为深入理解绿色植物适应环境的机制提供了新见解。

3 总结与展望

从2014年第1个轮藻基因组被测序, 到目前已有5个纲10个种完成了全基因组测序。覆盖物种种类多样全面的高质量参考基因组对于功能基因的挖掘、物种分类和重要生物机制的阐明具有重要意义(宫少达等, 2024)。基于轮藻门植物的全基因组信息, 已基本确定双星藻纲是与陆生植物亲缘关系最近的姐妹系, 而不是表型复杂的轮藻纲。这显示了全基因组数据对物种进化树构建的重要性。在明确轮藻门与陆生植物系统发生关系的基础上, 发现了一系列扩张的基因家族, 如转录因子和植物激素信号转导关键元件。基因水平转移在轮藻门植物预适应陆地环境中发挥重要作用。一系列新发现为深入理解绿色植物从水生环境到适应陆地环境的分子机制奠定了基础。与水生环境相比, 陆地环境更加干燥, 光强和氧气浓度更高, 温度变化更加剧烈(Horňák, 2022)。因此, 作为陆生植物的姐妹系, 轮藻门植物对陆地环境预适应机制有望应用于作物的遗传改良, 如抗旱和抗盐碱(Simmons and Herman, 2023)。

相对于轮藻门已知的5 761个物种(Guiry, 2021; Guiry and Guiry, 2025), 目前仅10个种完成了全基因组测序, 占总数的0.17%。这10个已测序物种分布在5个纲, 鞘毛藻纲目前尚无测序物种。除测序物种分布不均外, 全基因组测序质量也有待提高。除*Z. circumcarinatum*的SAG 698-1b株系的基因组达到染色体水平, 其它轮藻基因组都仅组装到scaffold水平, 全基因组信息均有不同程度的缺失(表1, 表2), 这严重阻碍了比较基因组学和重要遗传资源的挖掘。随着三代测序技术和组装算法的不断发展, 尤其是高准确性的HiFi和高连续性的ONT三代测序技术的应用, 基因组组装进入了新阶段(宫少达等, 2024; 王英豪等, 2024)。因此, 未来应将新技术和算法应用于轮藻门植物基因组染色体水平的组装, 甚至是端粒到端粒(telomere to telomere, T2T)水平的组装。

此外, 由于单一个体的参考基因组不能代表整个物种的遗传多样性, 因此将多个个体的参考基因组整

合为该物种的泛基因组(pangenome), 以此代表全部基因组信息的集合, 将成为揭示生物体丰富的遗传变异和环境适应机制的重要手段(Huang et al., 2023)。但目前尚未见从泛基因组水平对轮藻门植物进行遗传多样性研究。仅有2个研究组对*M. viride*的2个不同株系进行了全基因组测序, 发现二者基因组大小有显著差异(Liang et al., 2019; Wang et al., 2020)。对*Z. circumcarinatum*的3个不同株系(SAG 698-1b、UT-EX 1559和UTEX 1560)进行了全基因组测序, 显示它们的基因组大小和GC含量基本一致(Feng et al., 2024)。后续可考虑对轮藻门植物的不同亚种或株系进行测序和组装, 在泛基因组水平系统研究轮藻门植物的遗传多样性和环境适应机制, 并挖掘重要遗传资源。

通过演化比较基因组学研究, 现已在轮藻门植物全基因组中预测和分析了在绿色植物陆地化过程中的重要基因(Horňák, 2022)。但序列的同源性并不一定表明功能上的保守性(薛进庄等, 2022)。因此, 在全基因组信息基础上, 对预测具有重要生物功能的轮藻门植物基因进行系统完整的生物化学、分子生物学和遗传学的实验验证十分必要。例如, *K. nitens*基因组中仅有的*PIN*同源基因*kfPIN*虽具有运输植物生长素的功能, 但与陆生植物中典型的*PIN*基因在定位模式上不同(Skokan et al., 2019)。生物学实验不仅验证了其功能, 还发现了不同于传统模式植物中的生物学新特性。因此, 整合轮藻门植物基因组信息和开展生物学实验, 将有助于挖掘新的非模式功能基因, 同时拓宽对生物适应性和调控模式的认识。

作者贡献声明

夏琳凤: 文献搜集整理, 作图和文章初稿撰写; 李瑞: 参与文章修改和校对; 王海政: 数据整理和图片校对; 冯大领: 指导并提出文章修改建议; 王春阳: 选题构思和修改文章, 提供资金支持。

参考文献

- Adamowski M, Friml J (2015). PIN-dependent auxin transport: action, regulation, and evolution. *Plant Cell* **27**, 20–32.
- Akatsuka S, Sekimoto H, Iwai H, Fukumoto RH, Fujii T

- (2003). Mucilage secretion regulated by sex pheromones in *Closterium peracerosum-strigosum-littorale* complex. *Plant Cell Physiol* **44**, 1081–1087.
- Ariel FD, Manavella PA, Dezar CA, Chan RL (2007). The true story of the HD-Zip family. *Trends Plant Sci* **12**, 419–426.
- Bierenbroodspot MJ, Darienko T, de Vries S, Fürst-Jansen JMR, Buschmann H, Pröschold T, Irisarri I, de Vries J (2024). Phylogenomic insights into the first multicellular streptophyte. *Curr Biol* **34**, 670–681.
- Chardin C, Girin T, Roudier F, Meyer C, Krapp A (2014). The plant RWP-RK transcription factors: key regulators of nitrogen responses and of gametophyte development. *J Exp Bot* **65**, 5577–5587.
- Cheng SF, Xian WF, Fu Y, Marin B, Keller J, Wu T, Sun WJ, Li XL, Xu Y, Zhang Y, Wittek S, Reder T, Günther G, Gontcharov A, Wang SB, Li LZ, Liu X, Wang J, Yang HM, Xu X, Delaux PM, Melkonian B, Wong GKS, Melkonian M (2019). Genomes of subaerial Zygnematomyceae provide insights into land plant evolution. *Cell* **179**, 1057–1067.
- Dadras A, Fürst-Jansen JMR, Darienko T, Krone D, Scholz P, Sun SQ, Herrfurth C, Rieseberg TP, Irisarri I, Steinkamp R, Hansen M, Buschmann H, Valerius O, Braus GH, Hoecker U, Feussner I, Mutwil M, Ischebeck T, de Vries S, Lorenz M, de Vries J (2023). Environmental gradients reveal stress hubs pre-dating plant terrestrialization. *Nat Plants* **9**, 1419–1438.
- de Vries J, Archibald JM (2018). Plant evolution: landmarks on the path to terrestrial life. *New Phytol* **217**, 1428–1434.
- Dehors J, Mareck A, Kiefer-Meyer MC, Menu-Bouaouiche L, Lehner A, Mollet JC (2019). Evolution of cell wall polymers in tip-growing land plant gametophytes: composition, distribution, functional aspects and their remodeling. *Front Plant Sci* **10**, 441.
- Delwiche CF, Cooper ED (2015). The evolutionary origin of a terrestrial flora. *Curr Biol* **25**, R899–R910.
- Domozych DS, Bagdan K (2022). The cell biology of charophytes: exploring the past and models for the future. *Plant Physiol* **190**, 1588–1608.
- Fan Y, Yan J, Lai DL, Yang H, Xue GX, He AL, Guo TR, Chen L, Cheng XB, Xiang DB, Ruan JJ, Cheng JP (2021). Genome-wide identification, expression analysis, and functional study of the GRAS transcription factor family and its response to abiotic stress in sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moench]. *BMC Genomics* **22**, 509.
- Feng XH, Zheng JF, Irisarri I, Yu HH, Zheng B, Ali Z, de Vries S, Keller J, Fürst-Jansen JMR, Dadras A, Zegers

- JMS, Rieseberg TP, Dhabalia Ashok A, Darienko T, Bierenbroodspot MJ, Gramzow L, Petroll R, Haas FB, Fernandez-Pozo N, Nousias O, Li T, Fitzek E, Grayburn WS, Rittmeier N, Permann C, Rümpler F, Archibald JM, Theißen G, Mower JP, Lorenz M, Buschmann H, von Schwartzberg K, Boston L, Hayes RD, Daum C, Barry K, Grigoriev IV, Wang XY, Li FW, Rensing SA, Ben Ari J, Keren N, Mosquna A, Holzinger A, Delaux PM, Zhang C, Huang JL, Mutwil M, de Vries J, Yin YB (2024). Genomes of multicellular algal sisters to land plants illuminate signaling network evolution. *Nat Genet* **56**, 1018–1031.
- Fujii H, Chinnusamy V, Rodrigues A, Rubio S, Antoni R, Park SY, Cutler SR, Sheen J, Rodriguez PL, Zhu JK (2009). *In vitro* reconstitution of an abscisic acid signaling pathway. *Nature* **462**, 660–664.
- Fürst-Jansen JMR, de Vries S, de Vries J (2020). Evolution: on stress responses and the earliest land plants. *J Exp Bot* **71**, 3254–3269.
- Fürst-Jansen JMR, de Vries S, Lorenz M, von Schwartzberg K, Archibald JM, de Vries J (2022). Submergence of the filamentous Zygnematophyceae *Mougeotia* induces differential gene expression patterns associated with core metabolism and photosynthesis. *Protoplasma* **259**, 1157–1174.
- Gidda SK, Park S, Pyc M, Yurchenko O, Cai YQ, Wu P, Andrews DW, Chapman KD, Dyer JM, Mullen RT (2016). Lipid droplet-associated proteins (LDAPs) are required for the dynamic regulation of neutral lipid compartmentation in plant cells. *Plant Physiol* **170**, 2052–2071.
- Gong SD, Xie WS, Zhao RP, Feng KN, Chen LL (2024). Progress and prospect of plant telomere-to-telomere (T2T) genome. *Genomics Appl Biol* **43**, 933–942. (in Chinese)
- 宫少达, 谢文召, 赵如鹏, 冯康宁, 陈玲玲 (2024). 植物端粒到端粒(T2T)基因组研究进展与展望. 基因组学与应用生物学 **43**, 933–942.
- Greene EL (1887). Bibliographical notes on well known plants. I. *Bull Torrey Bot Club* **14**, 136–139.
- Guiry MD (2021). AlgaeBase: a global database for algae. *Curr Sci India* **121**, 10–11.
- Guiry MD, Guiry GM (2025). AlgaeBase, world-wide electronic publication. Galway: National University of Ireland. <https://www.algaebase.org>. 2025-02-14.
- Hamilton JP, Buell CR (2012). Advances in plant genome sequencing. *Plant J* **70**, 177–190.
- Han XJ, He YY, Cui XB (2008). Economic value and application prospects of *Charophyte algae*. *China Sci Technol Inform* **10**, 70–71. (in Chinese)
- 韩晓静, 何雨原, 崔晓波 (2008). 轮藻植物的经济价值及应用前景. 中国科技信息 **10**, 70–71.
- Heß D, Heise CM, Schubert H, Hess WR, Hagemann M (2023). The impact of salt stress on the physiology and the transcriptome of the model streptophyte green alga *Chara braunii*. *Physiol Plant* **175**, e14123.
- Hess S, Williams SK, Busch A, Irisarri I, Delwiche CF, de Vries S, Darienko T, Roger AJ, Archibald JM, Buschmann H, von Schwartzberg K, de Vries J (2022). A phylogenomically informed five-order system for the closest relatives of land plants. *Curr Biol* **32**, 4473–4482.
- Hori K, Maruyama F, Fujisawa T, Togashi T, Yamamoto N, Seo M, Sato S, Yamada T, Mori H, Tajima N, Moriyama T, Ikeuchi M, Watanabe M, Wada H, Kobayashi K, Saito M, Masuda T, Sasaki-Sekimoto Y, Mashiguchi K, Awai K, Shimojima M, Masuda S, Iwai M, Nobusawa T, Narise T, Kondo S, Saito H, Sato R, Murakawa M, Ihara Y, Oshima-Yamada Y, Ohtaka K, Satoh M, Sonobe K, Ishii M, Ohtani R, Kanamori-Sato M, Honoki R, Miyazaki D, Mochizuki H, Umetsu J, Higashi K, Shibata D, Kamiya Y, Sato N, Nakamura Y, Tabata S, Ida S, Kurokawa K, Ohta H (2014). *Klebsormidium flaccidum* genome reveals primary factors for plant terrestrial adaptation. *Nat Commun* **5**, 3978.
- Horňák M (2022). Land Plant Terrestrialization—New Insights from Genomes of Charophyte Algae. Bachelor's thesis. Prague: Charles University.
- Huang Y, He JX, Xu YT, Zheng WK, Wang SH, Chen P, Zeng B, Yang SZ, Jiang XL, Liu ZS, Wang L, Wang X, Liu SJ, Lu ZH, Liu ZA, Yu HW, Yue JQ, Gao JY, Zhou XY, Long CR, Zeng XL, Guo YJ, Zhang WF, Xie ZZ, Li CL, Ma ZC, Jiao WB, Zhang F, Larkin RM, Krueger RR, Smith MW, Ming R, Deng XX, Xu Q (2023). Pangenome analysis provides insight into the evolution of the orange subfamily and a key gene for citric acid accumulation in citrus fruits. *Nat Genet* **55**, 1964–1975.
- Jiao C, Sørensen I, Sun XP, Sun HH, Behar H, Alseekh S, Philippe G, Lopez KP, Sun L, Reed R, Jeon S, Kiyanami R, Zhang S, Fernie AR, Brumer H, Domozych DS, Fei ZJ, Rose JKC (2020). The *Penium margaritaceum* genome: hallmarks of the origins of land plants. *Cell* **181**, 1097–1111.
- Karol KG, McCourt RM, Cimino MT, Delwiche CF (2001). The closest living relatives of land plants. *Science* **294**, 2351–2353.
- Kersting AR, Bornberg-Bauer E, Moore AD, Grath S

- (2012). Dynamics and adaptive benefits of protein domain emergence and arrangements during plant genome evolution. *Genome Biol Evol* **4**, 316–329.
- Li LZ, Wang SB, Wang HL, Sahu SK, Marin B, Li HY, Xu Y, Liang HP, Li Z, Cheng SF, Reder T, Çebi Z, Wittek S, Petersen M, Melkonian B, Du HL, Yang HM, Wang J, Wong GK, Xu X, Liu X, Van De Peer Y, Melkonian M, Liu H (2020). The genome of *Prasinoderma coloniale* unveils the existence of a third phylum within green plants. *Nat Ecol Evol* **4**, 1220–1231.
- Liang Z, Geng YK, Ji CM, Du H, Wong CE, Zhang Q, Zhang Y, Zhang PX, Riaz A, Chachar S, Ding YK, Wen J, Wu YW, Wang MC, Zheng HK, Wu YM, Demko V, Shen LS, Han X, Zhang PP, Gu XF, Yu H (2019). *Mesostigma viride* genome and transcriptome provide insights into the origin and evolution of Streptophyta. *Adv Sci* **7**, 1901850.
- Ma JC, Wang SH, Zhu XJ, Sun GL, Chang GX, Li LH, Hu XY, Zhang SZ, Zhou Y, Song CP, Huang JL (2022). Major episodes of horizontal gene transfer drove the evolution of land plants. *Mol Plant* **15**, 857–871.
- Mashiguchi K, Tanaka K, Sakai T, Sugawara S, Kawaide H, Natsume M, Hanada A, Yaeno T, Shirasu K, Yao H, McSteen P, Zhao YD, Hayashi KI, Kamiya Y, Kasahara H (2011). The main auxin biosynthesis pathway in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA* **108**, 18512–18517.
- Mueller SP, Krause DM, Mueller MJ, Fekete A (2015). Accumulation of extra-chloroplastic triacylglycerols in *Arabidopsis* seedlings during heat acclimation. *J Exp Bot* **66**, 4517–4526.
- Nishimura N, Hitomi K, Arvai AS, Rambo RP, Hitomi C, Cutler SR, Schroeder JI, Getzoff ED (2009). Structural mechanism of abscisic acid binding and signaling by dimeric PYR1. *Science* **326**, 1373–1379.
- Nishiyama T, Sakayama H, de Vries J, Buschmann H, Saint-Marcoux D, Ullrich KK, Haas FB, Vanderstraeten L, Becker D, Lang D, Vosolsobé S, Rombauts S, Wilhelmsson PKI, Janitza P, Kern R, Heyl A, Rümpler F, Villalobos LIAC, Clay JM, Skokan R, Toyoda A, Suzuki Y, Kagoshima H, Schijlen E, Tajeshwar N, Catarino B, Hetherington AJ, Saltykova A, Bonnot C, Breuninger H, Symeonidi A, Radhakrishnan GV, Van Nieuwerburgh F, Deforce D, Chang CR, Karol KG, Hedrich R, Ulvskov P, Glöckner G, Delwiche CF, Petrášek J, Van de Peer Y, Friml J, Beilby M, Dolan L, Kohara Y, Sugano S, Fujiyama A, Delaux PM, Quint M, Theißen G, Hagemann M, Harholt J, Dunand C, Zachgo S, Langdale J, Maumus F, Van Der Straeten D, Gould SB, Rensing SA (2018). The *Chara* genome: secondary complexity and implications for plant terrestrialization. *Cell* **174**, 448–464.
- One Thousand Plant Transcriptomes Initiative (2019). One thousand plant transcriptomes and the phylogenomics of green plants. *Nature* **574**, 679–685.
- Pringsheim M (1862). XXXIII.—On the pro-embryos of the Charae. *Ann Mag Nat Hist* **10**, 321–326.
- Puttick MN, Morris JL, Williams TA, Cox CJ, Edwards D, Kenrick P, Pressel S, Wellman CH, Schneider H, Pisani D, Donoghue PCJ (2018). The interrelationships of land plants and the nature of the ancestral embryophyte. *Curr Biol* **28**, 733–745.
- Ruhfel BR, Gitzendanner MA, Soltis PS, Soltis DE, Burleigh JG (2014). From algae to angiosperms—inferring the phylogeny of green plants (Viridiplantae) from 360 plastid genomes. *BMC Evol Biol* **14**, 23.
- Sekimoto H, Komiya A, Tsuyuki N, Kawai J, Kanda N, Ootsuki R, Suzuki Y, Toyoda A, Fujiyama A, Kasahara M, Abe J, Tsuchikane Y, Nishiyama T (2023). A divergent RWP-RK transcription factor determines mating type in heterothallic *Closterium*. *New Phytol* **237**, 1636–1651.
- Sémon M, Wolfe KH (2007). Consequences of genome duplication. *Curr Opin Genet Dev* **17**, 505–512.
- Serrano-Pérez E, Romero-Losada AB, Morales-Pineda M, García-Gómez ME, Couso I, García-González M, Romero-Campero FJ (2022). Transcriptomic and metabolomic response to high light in the charophyte alga *Klebsormidium nitens*. *Front Plant Sci* **13**, 855243.
- Simmons CR, Herman RA (2023). Non-seed plants are emerging gene sources for agriculture and insect control proteins. *Plant J* **116**, 23–37.
- Skokan R, Medvecká E, Viaene T, Vosolsobé S, Zwiewka M, Müller K, Skúpa P, Karady M, Zhang YZ, Janacek DP, Hammes UZ, Ljung K, Nodzyński T, Petrášek J, Friml J (2019). PIN-driven auxin transport emerged early in streptophyte evolution. *Nat Plants* **5**, 1114–1119.
- Sun XL, Jones WT, Rikkerink EHA (2012). GRAS proteins: the versatile roles of intrinsically disordered proteins in plant signaling. *Biochem J* **442**, 1–12.
- Wang CY, Gong Z, Han GZ (2023). On the origins and evolution of phytohormone signaling and biosynthesis in plants. *Mol Plant* **16**, 511–513.
- Wang CY, Liu Y, Li SS, Han GZ (2014). Origin of plant auxin biosynthesis in charophyte algae. *Trends Plant Sci* **19**, 741–743.

- Wang CY, Liu Y, Li SS, Han GZ (2015). Insights into the origin and evolution of the plant hormone signaling machinery. *Plant Physiol* **167**, 872–886.
- Wang SB, Li LZ, Li HY, Sahu SK, Wang HL, Xu Y, Xian WF, Song B, Liang HP, Cheng SF, Chang Y, Song Y, Çebi Z, Wittke S, Reder T, Peterson M, Yang HM, Wang J, Melkonian B, Van de Peer Y, Xu X, Wong GKS, Melkonian M, Liu H, Liu X (2020). Genomes of early-diverging streptophyte algae shed light on plant terrestrialization. *Nat Plants* **6**, 95–106.
- Wang YH, Yu JX, Tang HB, Zhang XT (2024). Research status and prospect of plant complex genomes and pan-genomes. *Sci China Life Sci* **54**, 233–246. (in Chinese)
- 王英豪, 余嘉鑫, 唐海宝, 张兴坦 (2024). 植物复杂基因组与泛基因组研究现状与展望. *中国科学: 生命科学* **54**, 233–246.
- Wickett NJ, Mirarab S, Nguyen N, Warnow T, Carpenter E, Matasci N, Ayyampalayam S, Barker MS, Burleigh JG, Gitzendanner MA, Ruhfel BR, Wafula E, Der JP, Graham SW, Mathews S, Melkonian M, Soltis DE, Soltis PS, Miles NW, Rothfels CJ, Pokorny L, Shaw AJ, DeGironimo L, Stevenson DW, Surek B, Villarreal JC, Roure B, Philippe H, dePamphilis CW, Chen T, Deyholos MK, Baucom RS, Kutchan TM, Augustin MM, Wang J, Zhang Y, Tian ZJ, Yan ZX, Wu XL, Sun X, Wong GKS, Leebens-Mack J (2014). Phylotranscriptomic analysis of the origin and early diversification of land plants. *Proc Natl Acad Sci USA* **111**, E4859–E4868.
- Wu Z, Cheng SF (2021). Overview on the origin of land plants. *Chin J Nat* **43**, 225–231. (in Chinese)
- 吴珍, 程时锋 (2021). 陆地植物起源研究的新进展. *自然杂志* **43**, 225–231.
- Xie LJ, Gong XJ, Yang K, Huang YJ, Zhang SY, Shen LT, Sun YQ, Wu DY, Ye CY, Zhu QH, Fan LJ (2024). Technology-enabled great leap in deciphering plant genomes. *Nat Plants* **10**, 551–566.
- Xue JZ, Shen B, Huang P (2022). How did plants colonize land and reshape Earth's surface systems? *Earth Sci* **47**, 3849–3850. (in Chinese)
- 薛进庄, 沈冰, 黄璞 (2022). 植物如何登上陆地并改造地球表层系统? *地球科学* **47**, 3849–3850.
- Zhou H, von Schwanzenberg K (2020). Zygnematophyceae: from living algae collections to the establishment of future models. *J Exp Bot* **71**, 3296–3304.

Research Advances and Prospects in Charophytes Genomics

Linfeng Xia, Rui Li, Haizheng Wang, Daling Feng*, Chunyang Wang*

College of Life Sciences, Hebei Agricultural University, Baoding 071001, China

Abstract Charophytes and land plants form a monophyletic group known as Streptophyta. Fossil and molecular evidences suggest that land plants originated from charophytes. This article summarizes the 14 sequenced genomes of 10 species in charophytes and reviews the molecular mechanisms involved in the terrestrialization of plants, revealing the genomic basis for the pre-adaptation of charophytes that included the expansion of gene families regulating plant hormone signal transduction and encoding key transcription factors, as well as horizontal gene transfer. We elucidate with examples the helpful role of the whole-genome data of charophytes in transcriptomic and functional genomic discovery. Moreover, we discuss the importance of telomere-to-telomere genomes and pan-genomes for a deeper understanding of plant terrestrialization and the future directions of integrating genomic data with biological experiments for deciphering the function and origin of charophyte genes.

Key words charophytes, evolutionary comparative genomics, genome, terrestrialization

Xia LF, Li R, Wang HZ, Feng DL, Wang CY (2025). Research advances and prospects in charophytes genomics. *Chin Bull Bot* 60, 271–282.

* Authors for correspondence. E-mail: bjdalingfeng@163.com; shmwcy@hebau.edu.cn

(责任编辑: 白羽红)

通讯作者/团队简介

王春阳, 河北农业大学生命科学学院副教授, 硕士生导师。主要从事植物演化基因组学和功能基因组学研究。以第一作者或通讯作者身份在 *Molecular Plant*、*Trends in Plant Science* 及 *Plant Physiology* 等期刊发表论文近 10 篇。目前其研究团队主要从事绿色植物演化基因组学研究; 同时, 以白菜类作物为模式植物, 利用比较基因组学和群体遗传学以及分子生物学等手段, 开发多组学数据整合分析方法流程, 挖掘白菜类作物重要农艺性状的遗传调控位点。