DOI: 10.3724/SP.J.1006.2021.04993

专题

专题导读：加强麻类作物基因组学研究，推动优异等位基因发掘及种质创新

张立武^{1,2,3}

¹ 福建农林大学农学院作物遗传育种与综合利用教育部重点实验室 / 福建省作物设计育种重点实验室, 福建福州 350002; ² 福建农林大学农业农村东南黄红麻实验观测站 / 福建省麻类种质资源共享平台 / 福建省南方经济作物遗传育种与多用途开发国际科技合作基地, 福建福州 350002; ³ 福建农林大学海峡联合研究院基因组与生物技术中心, 福建福州 350002

Editorial: Strengthening the researches of genomics of bast fiber crops to promote elite allele mining and germplasm innovation

ZHANG Li-Wu^{1,2,3}

¹ Key Laboratory of Ministry of Education for Genetics, Breeding and Multiple Utilization of Crops / Fujian Provincial Key Laboratory for Crop Breeding by Design, College of Agriculture, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, Fujian, China; ² Experiment Station of Ministry of Agriculture and Rural Affairs for Jute and Kenaf in Southeast China / Public Platform of Fujian for Germplasm Resources of Bast Fiber Crops, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, Fujian, China; ³ Center for Genomics and Biotechnology, Haixia Institute of Science and Technology, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, Fujian, China

麻类作物是指以收获茎秆韧皮纤维和叶纤维为主的作物, 主要包括黄麻(*Corchorus* spp.)、红麻(*Hibiscus cannabinus*)、苧麻(*Boehmeria* spp.)、亚麻(*Linum usitatissimum*)、工业大麻(*Cannabis sativa* L.)与剑麻(*Agave sisalana* Perr. ex Engelm.), 与粮、棉、油、菜并列为第五大作物群^[1], 其种植历史可追溯到远古新石器至尧舜时代。我国是麻类生产大国。2009年, 作为 50 个农产品之一的麻产品被列入国家现代农业产业技术体系。2011—2020, 以二代、三代测序技术为主体, 以 Hi-C 等技术辅助, 先后完成了主要麻类作物染色体级别的草图或参考基因组, 这标志着麻类作物科学已经进入基因组时代。为加强主要麻类作物基因组学与遗传改良研究, 《作物学报》以专栏形式集中刊发了 8 篇论文, 方便相关研究工作了解最新研究动态。

1 面向科技前沿, 加强麻类基因组学研究

麻类基因组学研究主要指其全基因组测序, 黄麻^[2-3]、红麻^[4]、苧麻^[5-6]、亚麻^[7-8]和工业大麻^[9-10]基因组草图或精细图绘制信息陆续公布。徐益等^[11]

一文简述了主要麻类作物基因组测序概况。黄麻以长果种宽叶长果和圆果种黄麻179为材料, 获得了长果种和圆果种黄麻染色体级别的参考基因组, 其基因组大小分别为361 Mb 和336 Mb^[3]。红麻以优良品种福红952为材料, 完成了红麻染色体级别的参考基因组, 其基因组大小约为1078 Mb^[4]。苧麻以中苧1号为测序品种, 得到一个341.9 Mb 的基因组草图。亚麻分别以油用亚麻品种、纤维用亚麻品种和白胡麻进行测序, 组装得到染色体水平参考基因组, 其基因组大小为别为306.0、303.7和293.5 Mb^[8]。工业大麻以一种广泛应用于药用的大麻品种 Purple Kush 为测序品种, 组装得到一个534 Mb 的基因组草图^[9]; 公安部物证鉴定中心发表了一个高质量染色体水平的野生大麻参考基因组, 其基因组大小为808 Mb^[10]。

除了基因组草图或精细图绘制, 麻类作物叶绿体基因组和线粒体基因组信息也陆续发表。叶绿体表现为母系遗传, 其基因组被广泛应用于植物的系统发育关系分析; 而线粒体基因组往往是植物雄性不育的载体。如 Fang 等^[12]发表的黄麻长果种宽叶长

本研究由国家自然科学基金项目(31771369, 31972968)和国家现代农业产业技术体系建设专项(CARS-19-E06)资助。

This study was supported by the National Natural Science Foundation of China (31771369, 31972968) and the China Agriculture Research System (CARS-19-E06).

作者联系方式: 张立武, E-mail: lwzhang@fafu.edu.cn; zhang_liwu@hotmail.com

果和圆果种黄麻 179 的叶绿体基因组大小分别为 161,766 bp 和 161,088 bp。黄麻与锦葵科不同植物的系统发育树显示,黄麻圆果种和长果种在亲缘关系上与棉属更近。在一定程度上佐证黄麻属于锦葵科 (Malvaceae),而不是基于形态植物分类的椴树科 (Tiliaceae)。

麻类基因组学研究还包括转录组测序和比较基因组学等。尽管关于麻类作物转录组测序的相关研究较多,但专栏李富等^[13]一文仍有新意:目前对 circRNA 在植物纤维发育中的功能角色仍有待深入研究,该文基于高通量测序技术对苧麻茎顶部和中部的茎皮组织 circRNA 分析,78 个 circRNA 在 2 个组织中呈现差异表达,可为解析 circRNA 调控苧麻纤维生长发育机制奠定基础。

随着麻类作物全基因组草图或精细图绘制以及测序成本的大幅度降低,由单个参考基因组图谱绘制到逐步开展麻类种质资源的全基因组水平基因型鉴定带来了机遇:一是可开发全基因组 SNP 芯片,用于遗传多样性分析;二是可采用重测序技术对种质资源进行全基因组水平的结构变异分析,用于麻类作物起源与演化、种质资源形成规律等方面;三是可开展大规模全基因组关联分析和驯化改良选择分析,对种质资源的群体结构进行研究,以便阐明遗传多样性大小与分布特征。

2 着眼作物育种基础研究,推动麻类作物优异等位基因发掘与种质创新

笔者认为,作物育种基础研究应该始终围绕着农艺性状的遗传机制开展。基于麻类作物的参考基因组和转录组测序,大量重要应用价值基因被挖掘。徐益等^[11]一文回顾了 NGS (next generation sequencing) 技术对麻类作物纤维发育相关基因挖掘、响应各种非生物胁迫的遗传机制和麻类作物特异性状候选基因的报道。专栏在麻类作物纤维发育相关基因挖掘方面,以剑麻纤维发育苯丙氨酸裂解酶 (phenylalanine ammonia-lyase, PAL) 基因为例。黄兴等^[14]一文鉴定出 2 个剑麻 PAL 基因并发现其广泛参与调控纤维发育和逆境胁迫应答,深入解析剑麻 PAL 基因功能可加深对剑麻纤维发育机制和抗病机制的理解。专栏在麻类作物响应各种非生物胁迫的遗传机制方面,以工业大麻 GRAS 转录因子、亚麻钾营养高效基因与红麻 *HcWRKY71* 基因为例。尹明等^[15]一文通过对大麻 GRAS 转录因子家族进行了全

基因组鉴定,发现 54 个 GRAS 家族成员, RNA-seq 及 qPCR 数据表明 GRAS 基因与大麻应对镉胁迫有显著相关性。黄文功等^[16]一文利用钾高效利用亚麻品种 Sofie 的低钾转录组,鉴定出 7 个与钾直接相关基因和 13 个激素相关基因,低钾胁迫诱导这些基因表达,调控激素合成,进而影响亚麻生长发育和调控产量形成,为亚麻耐低钾相关基因的克隆与功能验证奠定基础。李辉等^[17]一文发现红麻 *HcWRKY71* 基因表达量随干旱胁迫时间的增加呈现先下降再上升然后再下降的趋势;在重金属镉胁迫下, *HcWRKY71* 基因表达量随 CdCl_2 溶液浓度的增加而降低。表明该基因表达受盐、干旱和重金属镉胁迫的诱导。利用农杆菌介导花序浸染法将该基因转化拟南芥发现, *HcWRKY71* 基因提高了转基因拟南芥幼苗的耐盐性。专栏在麻类作物特异性状候选基因方面,以红麻转非全长 *HcPDIL5-2a* 基因创制雄性不育种质为例。周步进等^[18]一文将缺失酶活性中心序列的红麻非全长 *HcPDIL5-2a* 基因通过花粉管通道法转化红麻保持系 722B, 获得了海南冬繁不育、南宁夏繁可育的低温敏雄性不育突变体 722THS, 并从其姊妹交后代选育出了稳定型核不育系 722HS; 此后,又以 722HS 做母本,以非转基因野生型 722B 为轮回亲本 HS 连续回交,选育出了细胞质雄性不育系 722HA, 该文为转基因创制雄性不育种质提供了新的基因资源。

但是,在优异等位基因发掘领域,麻类作物仍然存在以下不足:一是目前具有重大育种利用价值的新基因不多,这些重要基因以及位点的信息绝大多数是基于或依赖于模式植物的同源基因信息,从种质资源等自然变异中克隆的基因偏少,技术上的原始创新能力需进一步加强;二是针对麻类作物种质资源开展规模化等位基因发掘的工作还未完全起步,重要育种性状的新基因发掘尚未规模化,难以满足基因编辑等生物技术育种对优异等位基因的需求;三是获得的新基因大多数未通过转基因或基因编辑等途径进行种质创新用于育种,新基因发掘后的应用不够。基于此,有必要开展麻类作物种质资源形成和演化机制研究,系统解析纤维产量、纤维品质、抗病耐逆、养分高效等农艺性状形成的分子基础;研制并建设高通量、规模化表型及基因型鉴定平台,发掘携带优异基因资源种质材料;基于优异等位基因信息,开发功能标记,定向改良创制优质、抗逆、养分高效利用的新种质等。

3 立足特色资源,推动麻类作物高效育种技术建立与新品种选育

笔者认为,当前总的来说,作物育种技术呈现了从常规育种到常规育种与分子育种相结合、从经验育种到精准或设计育种的发展趋势,集中体现在新品种选育。徐益等^[11]一文对基于基因组学的麻类作物遗传改良及发展趋势提出了见解:为了满足麻类作物相关产业的市场需求,适应麻类作物生产方式,需要选育出高产高效、抗逆抗病、适宜轻简化机械化、优质专用的多用途麻类作物新品种。麻类作物能在相对贫瘠土壤的种植,这是棉花所不能比拟的,培育适合逆境农业的新品种不仅使麻类作物在胁迫条件下稳定生长,更能做到利用麻类作物自生特性改良土壤污染^[19]。李增强等^[20]一文通过对红麻幼苗进行铅处理,测其农艺性状、根系 ROS、抗氧化酶活性和根系 DNA 甲基化率,推测红麻幼苗可以通过自身的抗氧化酶系统,及 DNA 甲基化水平变化来响应铅胁迫,以消除或减轻铅胁迫对红麻生长的影响,这一结果为生产上利用红麻改良土壤铅污染提供了理论基础。

水稻等主要农作物形成了以转基因、全基因组选择、基因编辑、单倍体育种为代表的作物分子育种技术体系,逐步实现了由经验向精准或设计育种技术转变,但麻类作物的高效育种技术体系建立相对落后:一是麻类作物基础研究与育种应用脱节现象较为严重,农艺性状形成的遗传机制研究不系统,缺乏具有重要育种价值的关键基因。二是与水稻等主要农作物相比,麻类作物的基因编辑技术研发水平和实际应用相对滞后,如挖掘适用于 CRISPR 系统的特定麻类作物的内源 U6 启动子并建立相应的基因编辑体系,仍需要摸索与优化。三是实用分子标记开发和应用较少,育种大数据信息化平台建设以及相关系统开发应用不够。四是表型自动检测设备、育种芯片设计与人工智能系统等明显不足。鉴于此,有必要创新并集成分子标记辅助选择、基因组选择、转基因、基因编辑、作物育种信息化等技术,建立高效的快速育种技术体系。

需要注意的是,麻类作物相对于模式植物而言,有其独特之处,应该做好“特”字文章。立足特色资源,根据不同麻类作物特异性状,选育纤维用和不同用途的专用品种。如选育富硒、高钙、富含多酚多糖的菜用黄麻,实现黄麻从纤维用向食用的转变;选育高大麻二酚(CBD)药用大麻品种,实现工业大

麻从纤维用向药用的转变;选育籽用大麻、籽用亚麻品种,实现纤维用向食用油的转变;选育饲用苧麻,实现纤维用向饲料的转变等。

希望这些论文的发表,能推动基于基因组学的麻类遗传改良相关研究,为麻类育种工作者提供借鉴,加快麻类作物优质等位基因发掘、种质创新及新品种选育。

References

- [1] 张力岚, 王俊, 万雪贝, 徐益, 张列梅, 方平平, 祁建民, 张立武. 主要麻类作物的 ITS 序列分析与系统进化. 作物学报, 2017, 43: 862–874.
Zhang L L, Wang J, Wan X B, Xu Y, Zhang L M, Fang P P, Qi J M, Zhang L W. Analysis of internal transcribed spacers (ITS) sequences and phylogenetics of main bast fiber crops. *Acta Agron Sin*, 2017, 43: 862–874 (in Chinese with English abstract).
- [2] Islam M S, Saito J A, Emdad E M, Ahmed B, Islam M M, Halim A, Hossen Q M, Hossain M Z, Ahmed R, Hossain M S, Kabir S M, Khan M S, Khan M M, Hasan R, Aktar N, Honi U, Islam R, Rashid M M, Wan X, Hou S, Haque T, Azam M S, Moosa M M, Elias S M, Hasan A M, Mahmood N, Shafiuddin M, Shahid S, Shommu N S, Jahan S, Roy S, Chowdhury A, Akhand A I, Nisho G M, Uddin K S, Rabeya T, Hoque S M, Snigdha A R, Mortoza S, Matin S A, Islam M K, Lashkar M Z, Zaman M, Yuryev A, Uddin M K, Rahman M S, Haque M S, Alam M M, Khan H, Alam M. Comparative genomics of two jute species and insight into fibre biogenesis. *Nat Plants*, 2017, 3: 16223.
- [3] Zhang L W, Ibrahim A K, Niyitanga S, Zhang L M, Qi J M. Jute (*Corchorus* spp.) breeding. In: Al-Khayri J, Jain S, Johnson D, eds. *Advances in Plant Breeding Strategies: Industrial and Food Crops*. Cham: Springer, 2019. pp 85–113.
- [4] Zhang L W, Xu Y, Zhang X T, Ma X K, Zhang L L, Liao Z Y, Zhang Q, Wan X B, Cheng Y, Zhang J S, Li D X, Zhang L M, Xu J T, Tao A F, Lin L H, Fang P P, Chen S, Qi R, Xu X M, Qi J, Ming R. The genome of kenaf (*Hibiscus cannabinus* L.) provides insights into bast fibre and leaf shape biogenesis. *Plant Biotechnol J*, 2020, 18: 1796–1809.
- [5] Liu C, Zeng L B, Zhu S Y, Wu L Q, Wang Y Z, Tang S W, Wang H W, Zheng X, Zhao J, Chen X R, Dai Q Z, Liu T M. Draft genome analysis provides insights into the fiber yield, crude protein biosynthesis, and vegetative growth of domesticated ramie (*Boehmeria nivea* L. Gaud.). *DNA Res*, 2018, 25: 173–181.
- [6] Luan M B, Jian J B, Chen P, Chen J H, Chen J H, Gao Q, Gao G, Zhou J H, Chen K M, Guang X M, Chen J K, Zhang Q Q, Wang X F, Fang L, Sun Z M, Bai M Z, Fang X D, Zhao S C, Xiong H P, Yu C M, Zhu A G. Draft genome sequence of ramie, *Boehmeria nivea* (L.) Gaudich. *Mol Ecol Resour*, 2018, 18: 639–645.
- [7] Wang Z, Hobson N, Galindo L, Zhu S, Shi D, McDill J, Yang L, Hawkins S, Neutelings G, Datla R, Lambert G, Galbraith D W, Grassa C J, Gerald A, Cronk Q C, Cullis C, Dash P K, Kumar P A, Cloutier S, Sharpe A G, Wong G K, Wang J, Deyholos M K. The genome of flax (*Linum usitatissimum*) assembled de novo from short shotgun sequence reads. *Plant J*, 2012, 72: 461–473.

- [8] Zhang J P, Qi Y N, Wang L M, Wang L L, Yan X C, Dang Z, Li W J, Zhao W, Pei X W, Li X M, Liu M, Tan M L, Wang L, Long Y, Wang J, Zhang X W, Dang Z H, Zheng H K, Liu T M. Genomic comparison and population diversity analysis provide insights into the domestication and improvement of flax. *iScience*, 2020, 23: 100967.
- [9] Bakel H V, Stout J M, Cote A G, Tallon C M, Sharpe A G, Hughes T R, Page J E. The draft genome and transcriptome of *Cannabis sativa*. *Genome Biol*, 2011, 12: R102.
- [10] Gao S, Wang B, Xie S, Xu X, Zhang J, Pei L, Yu Y, Yang W, Zhang Y. A high-quality reference genome of wild *Cannabis sativa*. *Hortic Res*, 2020, 7: 73.
- [11] 徐益, 张力岚, 祁建民, 张列梅, 张立武. 主要麻类作物基因组学与遗传改良: 现状与展望. 作物学报, 2021, 47: 997–1019.
- Xu Y, Zhang L L, Qi J M, Zhang L M, Zhang L W. Genomics and genetic improvement in main bast fiber crops: advances and perspectives. *Acta Agron Sin*, 2021, 47: 997–1019 (in Chinese with English abstract).
- [12] Fang S, Zhang L, Qi J, Zhang L. *De novo* assembly of chloroplast genomes of *Corchorus capsularis* and *C. olitorius* yields species-specific InDel markers. *Crop J*, 2020, 9: 216–226.
- [13] 李富, 王延周, 严理, 朱四元, 刘头明. 苧麻茎皮环状 RNA 表达谱分析. 作物学报, 2021, 47: 1020–1030.
- Li F, Wang Y Z, Yan L, Zhu S Y, Liu T M. Characterization of the expression profiling of circRNAs in the barks of stems. *Acta Agron Sin*, 2021, 47: 1020–1030 (in Chinese with English abstract).
- [14] 黄兴, 习金根, 陈涛, 覃旭, 谭施北, 陈河龙, 易克贤. 剑麻苯丙氨酸裂解酶基因的鉴定及表达分析. 作物学报, 2021, 47: 1082–1089.
- Huang X, Xi J G, Chen T, Qin X, Tan S B, Chen H L, Yi K X. Identification and expression of *PAL* genes in sisal. *Acta Agron Sin*, 2021, 47: 1082–1089 (in Chinese with English abstract).
- [15] 尹明, 杨大为, 唐慧娟, 潘根, 李德芳, 赵立宁, 黄思齐. 大麻 GRAS 转录因子家族的全基因组鉴定及镉胁迫下表达分析. 作物学报, 2021, 47: 1054–1069.
- Yin M, Yang D W, Tang H J, Pan G, Li D F, Zhao L N, Huang S Q. Genome-wide identification of GRAS transcription factor and expression analysis in response to cadmium stresses in hemp (*Cannabis sativa* L.). *Acta Agron Sin*, 2021, 47: 1054–1069 (in Chinese with English abstract).
- [16] 黄文功, 姜卫东, 姚玉波, 宋喜霞, 刘岩, 陈思, 赵东升, 吴广文, 袁红梅, 任传英, 孙中义, 吴建忠, 康庆华. 亚麻响应低钾胁迫转录谱分析. 作物学报, 2021, 47: 1070–1081.
- Huang W G, Jiang W D, Yao Y B, Song X X, Liu Y, Chen S, Zhao D S, Wu G W, Yuan H M, Ren C Y, Sun Z Y, Wu J Z, Kang Q H. Transcriptome profiling of flax (*Linum usitatissimum* L.) response to low potassium stress. *Acta Agron Sin*, 2021, 47: 1070–1081 (in Chinese with English abstract).
- [17] 李辉, 李德芳, 邓勇, 潘根, 陈安国, 赵立宁, 唐慧娟. 红麻非生物逆境胁迫响应基因 *HCWRKY71* 表达分析及转化拟南芥. 作物学报, 2021, 47: 1090–1099.
- Li H, Li D F, Deng Y, Pan G, Chen A G, Zhao L N, Tang H J. Expression analysis of abiotic stress response gene *HcWRKY71* in kenaf and transformation of *Arabidopsis*. *Acta Agron Sin*, 2021, 47: 1090–1099 (in Chinese with English abstract).
- [18] 周步进, 李刚, 金刚, 周瑞阳, 刘冬梅, 汤丹峰, 廖小芳, 刘一丁, 赵艳红, 王颐宁. 利用 *HcPDIL5-2a* 非全长基因创制红麻雄性不育新种质. 作物学报, 2021, 47: 1043–1053.
- Zhou B J, Li G, Jin G, Zhou R Y, Liu D M, Tang D F, Liao X F, Liu Y D, Zhao Y H, Wang Y N. Creation of male sterile germplasm using the partial length gene of *HcPDIL5-2a* in kenaf. *Acta Agron Sin*, 2021, 47: 1043–1053 (in Chinese with English abstract).
- [19] 熊和平. 麻类作物育种学. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2008. pp 5–8.
- Xiong H P. Breeding Sciences of Bast and Leaf Fiber Crops. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 2008. pp 5–8 (in Chinese).
- [20] 李增强, 丁鑫超, 卢海, 胡亚丽, 岳娇, 黄震, 莫良玉, 陈立, 陈涛, 陈鹏. 铅胁迫下红麻生理特性及 DNA 甲基化分析. 作物学报, 2021, 47: 1031–1042.
- Li Z Q, Ding X C, Lu H, Hu Y L, Yue J, Huang Z, Mo L Y, Chen L, Chen T, Chen P. Physiological characteristics and DNA methylation analysis under lead stress in kenaf (*Hibiscus cannabinus* L.). *Acta Agron Sin*, 2021, 47: 1031–1042 (in Chinese with English abstract).