◆基因组学◆

石松类和蕨类植物基因组测序研究进展*

胡嵌封[1,2],顾钰峰[3],王 晖[1],黄腾波[2],张永夏[2**],舒江平[1**]
(1.深圳市中国科学院仙湖植物园,深圳市南亚热带植物多样性重点实验室,广东深圳 518004;2.深圳大学生命与海洋科学学院,广东省植物表观遗传学重点实验室,广东深圳 518055;3.深圳市兰科植物保护研究中心,兰科植物保护与利用国家林业和草原局重点实验室,广东深圳 518114)

摘要:石松类和蕨类植物作为古老的维管植物类群,其基因组具有独特特征和重要研究价值,在植物演化中占据关键地位。本文综述了石松类和蕨类植物基因组的核心特征,包括基因组大小与染色体数目显著相关、重复序列比例高、全基因组复制与多倍化频繁等;同时,梳理探讨了基因组进化机制,阐述了基因组解析在水平基因转移等方面的关键发现。此外,本文还展望了未来研究方向和策略,以期推动石松类和蕨类植物基因组研究,为理解陆地植物演化、促进相关学科发展及蕨类资源利用提供参考。

关键词:石松类;蕨类植物;基因组特征;基因组进化;基因组复制

中图分类号:Q943.2 **文献标识码**:A **文章编号**:1005-9164(2025)05-0940-13
DOI:10.13656/j.cnki.gxkx.20251208.008

石松类和蕨类植物作为地球上古老的植物类群,是地球生物多样性的重要组成部分,更是植物研究领域不可或缺的研究对象,在植物界占据着至关重要的地位。作为维管植物中仅次于被子植物的第二大类群,全世界石松类和蕨类植物约有 13 000 种(https://www.worldplants.de),广泛分布于全球。中国的石松类和蕨类植物多样性极其丰富,包含 43 科 192 属 2 600 余种[1]。石松类和蕨类植物最为独特,既是高等孢子植物,又是原始的维管植物,系统演化地位处于苔藓植物和种子植物之间,是承上启下的过渡类型[2]。

蕨类植物包括同型孢子和异型孢子两种类型,这两种类型在栖息地偏好、繁殖方式和基因组大小等方面存在显著差异[3]。大多数陆生蕨类植物是同型孢子类,即产生单一类型的孢子,发育成两性配子体;少数蕨类植物为异型孢子类,会产生大小不同的孢子,并且各自严格发育成雄性或雌性配子体[4]。与蕨类植物类似,石松类植物也包含同型孢子和异型孢子两种类群,其中卷柏科(Selaginellaceae)和水韭科(Isoetaceae)为异型孢子类群,石松科(Lycopodiaceae)则为同型孢子类群[5]。

基因组,是指一个生物体全部遗传物质的总和,

收稿日期:2025-08-09 修回日期:2025-09-15
*国家林业和草原局野生植物保护管理项目(2023070302),深圳市城市管理和综合执法局科研项目(202405)资助。
【第一作者简介】
胡嵌封(2001—),男,在读硕士研究生,主要从事植物保护基因组学研究。
【**通信作者简介】
张永夏(1975—),男,副教授,主要从事珍稀濒危植物保育研究,E-mail:zyx@szu.edu.cn。
舒江平(1991—),男,助理研究员,主要从事蕨类植物系统分类和保护基因组学研究,E-mail:jpshu@szbg.ac.cn。
【引用本文】
胡嵌封,顾钰峰,王晖,等.石松类和蕨类植物基因组测序研究进展[J].广西科学,2025,32(5):940-952.
HU Q F,GU Y F,WANG H,et al.Research Progress in Whole Genome Sequencing for Lycophytes and Ferns[J].Guangxi Sciences,2025,32(5):940-952.

涵盖该生物生长、发育、繁殖等生命活动所需的全部基因信息,包括核基因组和叶绿体、线粒体等细胞器基因组。石松类和蕨类植物基因组大小变异范围极广,是植物界中基因组大小差异极为显著的类群之一。基因组大小与染色体数目在石松类和蕨类植物中显著相关,但在其他植物类群中相关性较弱[6]。例如,被子植物在基因组多倍化后,会通过高效且频繁的基因组片段化和去冗余过程快速完成二倍化;相比之下,蕨类植物的二倍化过程比较缓慢,从而强化了基因组大小与染色体数目的关联性[7]。石松类和蕨类植物基因组中重复序列占比极高,是基因组扩张的核心驱动力[3]。由于生殖隔离机制不完善,基因组多倍化比例高[8],现存蕨类植物的染色体数目非常庞大[2]。石松类和蕨类植物的基因组特征与其世代交替的生活史、广泛的生态适应性及远缘杂交能力密切相关,是理解植物基因组动态演化的重要模型。然而,大多数石松类和蕨类植物基因组巨大而复杂,这在一定程度上阻碍了石松类和蕨类植物生物学和维管植物进化的相关研究[9]。因此,本文综述了石松类和蕨类植物基因组的核心特征和测序进展,并对未来研究方向及测序策略进行了展望,拟为理解石松类和蕨类植物基因组进化、资源保护与利用提供重要参考。

1 基因组测序研究现状

近年来,在测序技术进步的推动下,石松类和蕨类植物基因组测序工作取得了一定成果[10]。其中,江南卷柏(*Selaginella moellendorffii*)是最早完成基因组测序的石松类植物,其基因组大小约为 213 Mb,染色体数目为 20[11-12]。随着基因组的破译,江南卷柏已成为石松类和蕨类植物研究的重要模式物种,其端粒到端粒(Telomere-to-Telomere,T2T)基因组测序也已经完成,这对理解石松类和蕨类植物的进化历程、生长发育机制和环境适应性分子机制等具有重要意义[13]。随后,卷柏(*Selaginella tamariscina*)[14]、鳞叶卷柏(*Selaginella lepidophylla*)[15]、小翠云(*Selaginella kraussiana*)[16]等石松类植物以及细叶满江红(*Azolla filiculoides*)[17]、美洲水蕨(*Ceratopteris richardii*)[9]、桫椤(*Alsophila spinulosa*)[18]、铁线蕨(*Adiantum capillus-veneris*)[3]、深圳双扇蕨(*Dipteris shenzhenensis*)[19]等蕨类植物的基因组也相继被解析。到目前为止,已有 20 余种石松类和蕨类植物完成了基因组的测序与组装(表 1)。

表 1 石松类和蕨类植物基因组测序信息

Table 1 Genome sequencing information of lycophytes and ferns

物种 Species	基因组大小/Mb Genome size/Mb	染色体数目 Chromosome count	科 Family	测序方法 Sequencing method	参考文献 Reference
Isoetes sinensis	2 131.8	22	Isoetaceae	PacBio CLR long - reads, Illumina short-reads, Hi-C	[20]
Isoetes taiwanensis	1 658.3	11	Isoetaceae	Oxford Nanopore long-reads, Illumina short-reads, Bionano optical mapping	[21]
Diphasiastrum complanatum	1 740	23	Lycopodiaceae	PacBio CLR long - reads, Illumina short-reads, Hi-C	[5]
Huperzia asiatica	7 940	69	Lycopodiaceae	PacBio CLR long - reads, Illumina short-reads, Hi-C	[5]
Lycopodium clavatum	2 304.7	—	Lycopodiaceae	Illumina, PacBio Sequel Ⅰ sequencing	[22]
Selaginella kraussiana	132.37	—	Selaginellaceae	PacBio CLR long - reads, Illumina HiSeq 2500 short-reads, Hi-C	[16]
Selaginella lepidophylla	109	10	Selaginellaceae	PacBio SMRT long - reads, Illumina short-reads	[15]
Selaginella moellendorffii	212.6	10	Selaginellaceae	Whole-genome shotgun sequencing	[11]
Selaginella moellendorffii	112.93	10	Selaginellaceae	PacBio HiFi long-reads, ONT long-reads, Hi-C(T2T genome assembly)	[13]
Selaginella sellowii	72	—	Selaginellaceae	PacBio long - reads, Illumina short - reads, Hi-C	[23]
Selaginella silvestris	74	—	Selaginellaceae	PacBio long - reads, Illumina short - reads, Hi-C, Illumina HiSeq RNA sequencing	[23]

续表

Continued table

物种 Species	基因组大小/Mb Genome size/Mb	染色体数目 Chromosome count	科 Family	测序方法 Sequencing method	参考文献 Reference
Selaginella tamariscina	301	—	Selaginellaceae	PacBio SMRT long-reads, Illumina HiSeq 4000 short-reads	[14]
Cibotium barometz	3 500	66	Cibotiaceae	PacBio HiFi long-reads, Hi-C, Illumina NovaSeq short-reads	[24]
Alsophila spinulosa	6 230	69	Cyatheaceae	PacBio SMRT long-reads, Illumina HiSeq X-10 short-reads, Hi-C	[18]
Gymnosphaera denticulata	6 250	68	Cyatheaceae	PacBio HiFi long-reads, Illumina short-reads, Hi-C	[25]
Sphaeropteris brunoniana	2 540	69	Cyatheaceae	PacBio HiFi long-reads, Illumina short-reads, Hi-C	[25]
Sphaeropteris lepifera	5 500	69	Cyatheaceae	PacBio HiFi long-reads, Illumina short-reads, Hi-C	[25]
Dipteris shenzhenensis	1 900	33	Dipteridaceae	PacBio Sequel Ⅱ/IIe HiFi long-reads, Illumina HiSeq short-reads, Hi-C	[19]
Lygodium microphyllum	4 750	—	Lygodiaceae	Oxford Nanopore long-reads, Illumina short-reads, Dovetail Omni-C	[26]
Marsilea vestita	1 040	20	Marsileaceae	Illumina short-reads, Nanopore MinION long-reads, Hi-C	[27]
Ceratopteris richardii	7 463.3	39	Pteridaceae	PacBio Sequel long-reads, Illumina NovaSeq short-reads, Hi-C, Whole-genome bisulfite sequencing	[9]
Azolla filiculoides	750	22	Salviniaceae	PacBio RS Ⅱ long-reads, Illumina HiSeq 2000 short-reads	[17]
Salvinia cucullata	260	9	Salviniaceae	PacBio RS Ⅱ long-reads, Illumina HiSeq 2000 short-reads	[17]

第二代测序技术如Illumina平台凭借高准确性、高通量及低成本的优势,成为早期石松类和蕨类植物基因组测序的主流选择,细叶满江红、勺叶槐叶蘋(*Salvinia cucullata*)[17]等物种的首个基因组图谱均基于第二代测序技术构建。然而,传统的第二代测序技术因读长较短,且难以跨越基因组中的大量重复区域,导致组装结果往往高度碎片化,无法满足基因组结构与功能深入研究的需求。例如,早期美洲水蕨的基因组组装因短读长限制,未能检测到大共线性区块,制约了对其全基因组复制(Whole Genome Duplication,WGD)事件的精准解析[28]。因此,第二代测序技术更适用于小基因组的初步测序。

随着测序技术的创新发展,以Oxford Nanopore和PacBio为代表的第三代测序技术凭借其超长读长的核心优势,有效克服了第二代测序短读长的局限性,可帮助研究者得到连续性更好的复杂基因组序列[10]。美洲水蕨的染色体水平基因组组装采用了PacBio测序技术,同时结合多组学数据,不仅明确了约6 000万年前的WGD事件,还解析了其9号染色体上36个串联重复的气单胞菌溶素蛋白编码基因(Aerolysin-like protein-coding genes)的分布与功能分化[9]。此外,深圳双扇蕨[19]、荷叶铁线蕨(*Adiantum nelumboides*)[29]等物种的基因组研究也均以第三代测序为核心技术,再次证实了该技术在解析蕨类大基因组结构与功能中的重要作用。

由于植物着丝粒所在区域存在大量的重复序列,在早期测序组装过程中难以准确地处理和拼接这些重复区域,随着第三代测序技术的突破,T2T基因组的组装已成为可能[30]。通过多种测序平台的高深度测序,无缺口(Gap-free)或少缺口(Gap-less)的高质量T2T基因组已经成功组装,从而克服了着丝粒或高重复区域组装困难的问题,极大提高了染色体的连续性和完整性。江南卷柏的T2T基因组与之前报道的卷柏属(*Selaginella*)植物基因组相比[11,14],其在完整性和连续性方面均表示出明显的优势[13]。为获得更高质量的染色体水平基因组,高通量染色体构象捕获技术(High-throughput/resolution chromosome conformation capture,Hi-C)已被应用于单倍型基因

组和 T2T 基因组的组装上。但现有 Hi-C 组装准确性不足,难以应对多倍体中的复杂基因组结构问题[10]。Pore-C 技术比 Hi-C 更具扩展性,其结合了 Oxford Nanopore 长读长测序与染色体构象捕获技术的优势[31]。然而,由于单读长的测序错误率相对较高,且单次运行成本显著高于 Hi-C,Pore-C 技术仍需进一步优化,这样才能更充分地利用其所获取的数据构建更长的基因组片段。

2 基因组特征

2.1 基因组大小与染色体数目

石松类和蕨类植物基因组大小差异极大(图 1)。同型孢子类群的基因组通常远大于异型孢子类群的基因组,其中,*Selaginella sellowii* 基因组最小,仅 72 Mb,而 *Tmesipteris oblanceolata* 基因组高达 160.45 Gb[33],是迄今为止所发现的基因组最大的生物。小型基因组(<1 Gb)主要集中在卷柏科和槐叶蘋科(Salviniaceae),中型基因组(1 Gb≤基因组<10 Gb)则以水韭科、凤尾蕨科(Pteridaceae)等陆生类群为主要代表类群,大型基因组(10 Gb≤基因组<100 Gb)的典型代表类群为膜蕨科(Hymenophyllaceae)和桫椤科(Cyatheaceae),而超大基因组(≥100 Gb)的蕨类物种多隶属于松叶蕨科(Psilotaceae)。这种基因组大小的分化模式,为探讨石松类和蕨类植物的系统演化、生态适应性及基因组进化机制提供了重要的研究线索。石松类植物染色体基数整体偏低,多为 10—25,这些类群的基因组相对保守,多倍体化事件发生频率较低,染色体数目变化幅度也较小[20,34]。蕨类植物不同科属的染色体基数呈现出显著差异,铁角蕨科(Aspleniaceae)染色体基数仅为 12[35],而木贼科(Equisetaceae)染色体基数高达 108[36],相差近 10 倍。从孢子类型的角度来看,同型孢子蕨类植物比异型孢子蕨类植物的染色体基数和基因组要大得多[37-38]。

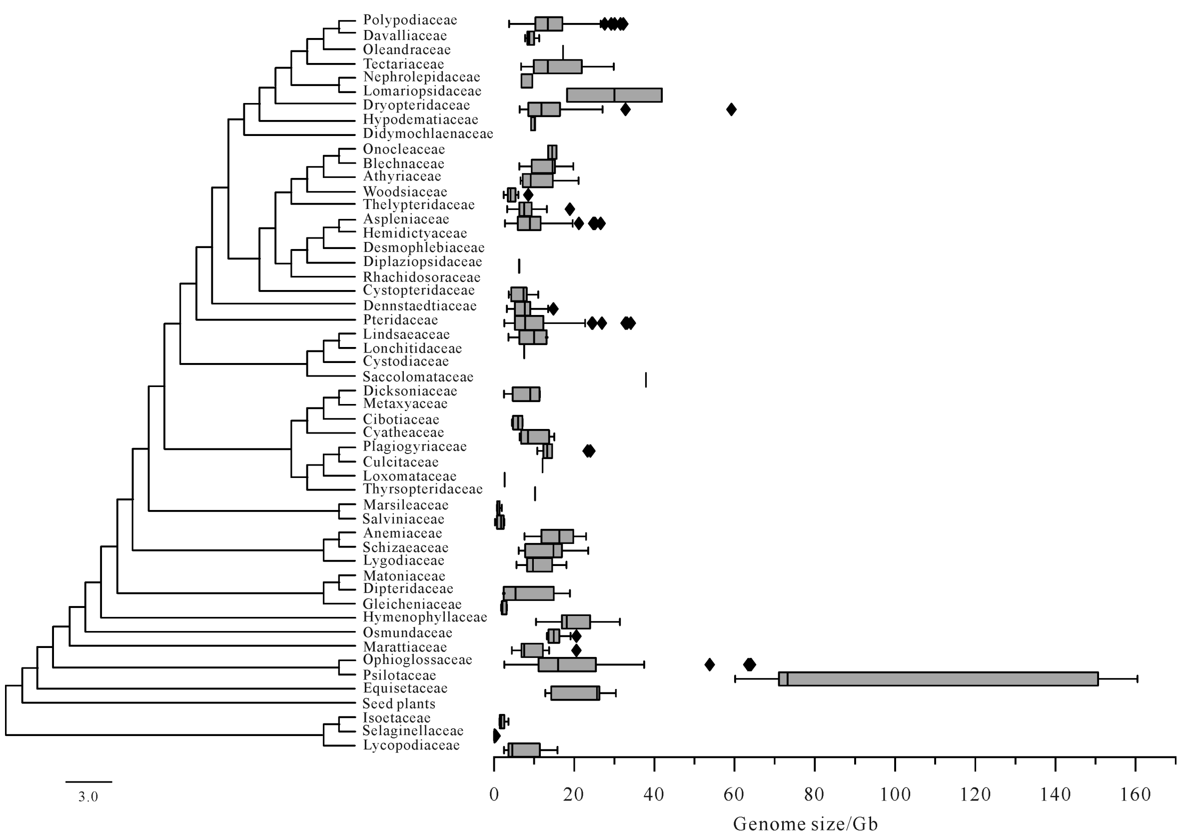

图 1 石松类和蕨类植物基因组大小的系统分布(系统树引自 PPG Ⅰ[32])

Fig. 1 Systematic distribution of genome sizes in lycophytes and ferns(Phylogenetic tree cited from PPG Ⅰ[32])

石松类和蕨类植物基因组大小的变异机制一直是研究焦点,已有研究指出其基因组大小可能与染色体数量、多倍体化等因素有关[39],这一观点为解析该类群基因组的特征提供了重要方向。C 值指一个生物体单倍体基因组中全部 DNA 的含量,是量化基因组大小的核心指标。基于 Plant DNA C-values Database(https://cvalues. science. kew. org/)、Wang 等[39]和 Fujiwara 等[40]的研究数据可知,石松类和蕨

类植物的 C 值差异极为显著(表 2)。Haufler 等[41]提出基因组大小与染色体数量存在正相关性的假设,该假设在石松类和蕨类植物中得到了明显的支持[28]。由于石松类和蕨类植物存在频繁的多倍体化现象,且基因丢失率相对较低;此外,石松类和蕨类植物每条染色体所能承载的 DNA 含量存在上限[42],无法增加单条染色体的 DNA 含量,必须依靠染色体数量的增加来维持更大的基因组,因此随着染色体数量增加,基因组大小也随之显著增长,最终强化了二者的关联性。被子植物基因组大小与染色体数量的相关性较弱,虽然被子植物在进化历程中经历过多次多倍化事件,但是被子植物能够通过高效且频繁的基因组片段化以及去冗余过程,快速完成基因组二倍化[7]。石松类和蕨类植物的二倍化过程相对缓慢,难以快速清除冗余的基因序列,导致石松类和蕨类植物的基因组大小随着染色体数目的增加而增长[7]。Clark 等[42]研究发现,被子植物的染色体大小差异可达 3 100 倍,而蕨类植物仅为 31 倍。

表 2 石松类和蕨类植物 C 值的科级统计信息

Table 2 Family-level statistical information on C-values of lycophytes and ferns

科 Family	样本总数 Total number of samples	有效 1C 值样本数 Number of samples with valid 1C	有效 1C 值样本占比/% Proportion of samples with valid 1C/%	平均 1C 值/Mb Mean 1C/Mb	最小 1C 值/Mb Min 1C/Mb	最大 1C 值/Mb Max 1C/Mb	1C 值极值比 1C extremum ratio
Isoetaceae	250	2	0.8	6 719	1 710	11 728	6.9
Lycopodiaceae	388	13	3.4	3 693	2 401	5 522	2.3
Selaginellaceae	700	42	6.0	121	72	348	4.8
Anemiaceae	115	4	3.5	15 406	7 394	22 435	3.0
Aspleniaceae	4 361	255	5.8	9 436	3 325	25 976	7.8
Athyriaceae	650	26	4.0	10 674	6 455	20 323	3.1
Blechnaceae	265	13	4.9	12 588	6 152	19 306	3.1
Cibotiaceae	9	4	44.4	5 756	4 381	6 954	1.6
Culcitaceae	2	1	50.0	11 844	11 844	11 844	1.0
Cyatheaceae	643	19	3.0	9 334	6 191	14 738	2.4
Cystopteridaceae	37	6	16.2	6 993	4 243	8 355	2.0
Davalliaceae	65	4	6.2	8 927	7 609	11 022	1.4
Dennstaedtiaceae	265	8	3.0	9 521	4 371	14 832	3.4
Dicksoniaceae	35	4	11.4	7 795	2 406	11 130	4.6
Diplaziopsidaceae	4	2	50.0	6 093	6 044	6 142	1.0
Dipteridaceae	11	7	63.6	7 353	2 347	18 513	7.9
Dryopteridaceae	2 115	141	6.7	12 711	6 249	57 858	9.3
Equisetaceae	15	15	100.0	21 293	12 524	29 833	2.9
Gleicheniaceae	157	8	4.5	2 359	1 780	3 110	1.7
Hymenophyllaceae	434	12	2.8	19 857	10 494	31 408	3.0
Hypodematiaceae	22	3	13.6	9 646	8 998	9 995	1.1
Lindsaeaceae	234	6	2.6	9 123	3 472	12 841	3.7
Lomariopsidaceae	69	2	2.9	29 345	17 780	40 910	2.3
Lonchitidaceae	2	1	50.0	7 556	7 556	7 556	1.0
Lygodiaceae	40	9	22.5	10 943	5 438	17 643	3.2
Marattiaceae	111	13	11.7	9 685	4 430	20 548	4.6
Marsileaceae	61	6	9.8	1 224	714	1 878	2.6

续表

Continued table

科 Family	样本总数 Total number of samples	有效 1C 值样本数 Number of samples with valid 1C	有效 1C 值样本占比/% Proportion of samples with valid 1C/%	平均 1C 值/Mb Mean 1C/Mb	最小 1C 值/Mb Min 1C/Mb	最大 1C 值/Mb Max 1C/Mb	1C 值极值比 1C extremum ratio
Nephrolepidaceae	19	3	15.8	8 460	6 684	9 369	1.4
Oleandraceae	15	1	6.7	16 792	16 792	16 792	1.0
Onocleaceae	5	2	40.0	14 210	13 191	15 229	1.2
Ophioglossaceae	112	21	18.8	25 571	2 548	64 239	25.2
Osmundaceae	18	4	22.2	15 661	13 186	20 592	1.6
Plagiogyriaceae	15	10	66.7	14 533	10 514	23 521	2.2
Polypodiaceae	1 652	133	8.1	13 777	3 619	31 560	8.7
Psilotaceae	17	5	29.4	100 822	58 797	156 920	2.7
Pteridaceae	1 211	92	7.6	9 958	2 523	32 088	12.7
Saccolomataceae	18	1	5.6	37 980	37 980	37 980	1.0
Salviniaceae	21	7	33.3	1 502	235	2 513	10.7
Schizaeaceae	35	7	20.0	13 585	6 012	22 985	3.8
Tectariaceae	250	15	6.0	15 924	6 562	29 184	4.4
Thelypteridaceae	1 034	22	2.1	7 918	2 609	18 465	7.1
Woodsiaceae	39	6	15.4	5 977	2 328	8 313	3.6
All	15 521	955	6.2	11 308	72	156 920	2 179.4

2.2 重复序列与转座子

重复序列的大量积累是石松类和蕨类植物基因组大小差异的核心驱动因素之一。重复序列在石松类和蕨类植物基因组中占比很高，如铁线蕨基因组中重复序列占其基因组长度的 85.25%[3]，小叶海金沙(*Lygodium microphyllum*)核基因组中重复序列占比 78.59%[26]。另外，长末端重复序列反转录转座子(LTR-RTs)也普遍被认为是调控基因组大小的核心因素[43]。LTR-RTs 在基因组中的大量富集，不仅显著增加了基因组的大小和结构复杂性，而且可能对基因的表达调控产生重要影响[43]。

重复序列的丰度在石松类和蕨类植物中存在显著差异，同型孢子类群中重复序列占比远高于异型孢子类群[22]。通常情况下，较大的基因组往往伴随着较低的基因密度和更多的基因间区域，为 LTR-RTs 提供了更宽松的插入空间，进而可能影响其在基因组中的丰度[44]。LTR-RTs 的丰度与基因组大小呈正相关关系，基因组较大的同型孢子植物的 LTR-RTs 具有高频转座插入且序列丢失率极低的特点，而基因组较小的异型孢子植物的 LTR-RTs 呈现出转座插入频率低且序列丢失率极高的特征[22]。

转座子的活动对石松类和蕨类植物基因组的结构和功能产生了深远影响。其一，转座子可通过插入基因内部或调控区域，重塑基因转录模式[45]。对铁线蕨基因组的研究发现，转座子插入到茉莉素信号通路相关基因的启动子区域，导致该基因在受到昆虫取食时被快速激活，进而合成有毒次生代谢产物以增强抗虫性[3]。这种插入事件可能引入了新的顺式作用元件，使基因获得更灵活的表达调控能力。其二，转座子的插入还会引发转录起始或终止位点的移位。对美洲水蕨基因组的研究发现，转座子插入到内含子区域后，可能会改变剪接信号从而产生异常 mRNA[9]。转座子插入现象在石松类和蕨类植物中普遍存在，是导致其基因结构异常庞大的原因之一。对美洲水蕨的研究证实，长末端重复序列(LTR)的持续插入导致 LTR-RTs 的大量积累，从而造成美洲水蕨大基因组的形成[46]。不仅如此，LTR-RTs 的插入时间被证实与基因组大小相关。在基因组较小的物种中，LTR-RTs 插入事件平均发生时间更接近当前研究对应的演化时间节点；而在基因组较大的物种

中,这些插入事件发生的时间要比基因组较小物种中LTR-RTs的插入时间早得多[47]。

3 基因组进化及其关键基因的挖掘

石松类和蕨类植物基因组进化是植物进化生物学领域的重要研究方向,其独特的基因组特征与进化模式为解析陆地植物基因组的演变历程提供了关键信息。维管系统的出现是植物适应陆生环境的核心标志,石松类和蕨类植物作为早期演化出维管组织的类群,其基因组中保留了维管发育的原始基因模块,且与基因组结构变异协同进化。传统观点认为,蕨类植物的木质素以愈创木基丙烷(G)型结构单元为主,但近年来研究发现蕨类植物中也广泛存在着紫丁香基丙烷(S)型结构单元。Ali等[48]对*Pleocnemia irregularis*和光叶藤蕨(*Stenochlaena palustris*)茎的横截面进行Mäule染色分析,结果发现了S型木质素结构单元,其合成依赖*CAld5H*基因的表达调控,该基因在蕨类中通过片段重复实现功能分化。但在石松类植物中,基因组进化速率较慢,仍保留了原始的G型木质素结构单元合成通路。不同蕨类植物之间不仅总木质素含量存在显著差异,而且其木质素单体的组成比例也呈现出丰富的多样性,这为理解蕨类植物木质素的进化多样性提供了新的视角[48]。此外,NAC转录因子家族中的*VND*基因在植物维管发育中也起着至关重要的作用。桫椤中2个*VND*基因在木质部中的表达呈现显著上调的特征,这暗示它们可能是桫椤管胞次生壁加厚的重要调控因子[18]。

植物登陆后面临干旱、紫外线辐射、病原菌侵袭等多重胁迫,石松类和蕨类植物通过基因组中抗逆基因的扩张与功能优化实现适应。美洲水蕨存在36个串联重复的气单胞菌溶素蛋白编码基因,所编码的细胞溶解毒素可抵御食草动物与病原菌,体现了基因组动态进化对防御功能的影响[9]。荷叶铁线蕨基因组的特征与其特殊生境的适应性密切相关,该物种基因组中5个钙吸收与运输相关基因家族、3个钾运输相关基因家族及3个盐耐受相关基因家族发生显著扩张,这一特征为其在喀斯特高钙岩石环境中的生存提供了重要支撑[29]。此外,荷叶铁线蕨的抗坏血酸代谢通路及相关活性氧响应基因在京都基因与基因组百科全书(KEGG)富集分析中呈现显著低富集特征,这与该物种所处弱光生境中活性氧产生量低的生态特征相吻合,而高拷贝的miRNA408则可能增强了其对贫瘠岩石生境的抗逆能力[29]。

共生关系也是驱动石松类和蕨类植物基因组进化的关键外力。细叶满江红与固氮蓝细菌(*Nostoc azollae*)的古老共生关系,驱动了其基因组的进化[17]。基因组分析结果显示,满江红属(*Azolla*)不同物种的系统发育树与其共生蓝细菌的系统发育树高度匹配,这证实二者在约1亿年的共生历程中经历了同步分化,使满江红属植物与蓝细菌实现了宿主与共生体的长期稳定共存。与其他植物-微生物共生关系不同,蓝细菌贯穿满江红属植物的整个生命周期,并通过有性繁殖垂直传递给后代[49]。这种稳定的共生模式进一步推动了基因组层面的协同适应。蓝细菌的基因组在进化过程中明显缩减,丢失了多个管家基因或形成假基因,无法独立生长,完全依赖满江红属植物提供碳源和生长环境[50]。这种基因组退化现象反过来迫使满江红属植物进化出更精细的调控机制以维持共生关系[51]。

4 全基因组复制和多倍化

除了转座子插入之外,WGD与多倍化可能共同导致基因组的增加[44]。Ali等[48]通过对22种代表性蕨类构建高质量转录组及分子钟校准的系统发育树发现,蕨类植物中存在大量WGD,约半数基因家族为蕨类所特有。“千种植物转录组”项目也在石松类和蕨类植物中检测到了多次WGD[52]。

石松类和蕨类植物在经历WGD后的“基因组冲击”响应与被子植物存在显著差异,其核心特征表现为以基因层面调控为主导的二倍化,而非像被子植物那样出现快速的基因片段化及去冗余过程[7]。荷叶铁线蕨发生过一次WGD,其9.6%的假基因源于WGD后的基因沉默,部分同源基因通过假基因化丢失,进一步形成了遗传二倍体表型[29]。同时,WGD后的基因组会发生快速重排,仅能识别出44个短共线性区块,这与被子植物多倍体中保留的大共线性区块形成了鲜明对比[29],也解释了早期美洲水蕨遗传图谱的结果——虽然有与WGD相符的共线性统计证据,但是却未检测到大共线性区块[28]。这些研究结果共同勾勒出石松类和蕨类植物独特的基因组演化模式,为理解植物类群的演化与适应性进化提供了重要依据[53]。

多倍体化在植物进化史上的普遍程度远超以往的认知[45]。通过对63个被子植物、10个石松类和蕨类植物构建系统发育树,结果发现在维管植物中,正

在进行的多倍体物种形成事件比目前所估计的更为常见,且蕨类植物中的多倍体水平相对更高[54]。蕨类植物中多数多倍体属于异源多倍体,这一特征与其远缘杂交兼容性高、配子体可独立存活的生物学特性密切相关。小黑桫椤(*Gymnosphaera metteniana*)作为桫椤科罕见的四倍体,其异源多倍体形成机制在群体基因组水平上得到了解析,该结果丰富了多倍体杂交物种形成理论[55]。

铁角蕨属(*Asplenium*)多倍体比例显著高于其他类群,且多倍化后其基因组大小并未像被子植物那样出现显著缩减的现象,反而与支系分化存在密切关联[56],这一现象被称为"多倍体悖论"[57],即高染色体数目与遗传二倍体表型共存。Soltis 等[57]针对这一悖论给出了两种解释:第一种,蕨类植物中的古老多倍体现象与广泛的基因沉默现象同时发生,进而产生遗传二倍体;第二种,假定频繁的染色体分裂导致了高染色体数目。荷叶铁线蕨的基因组分析结果揭示了其基因组特征支持蕨类多倍体的二倍化进程以基因沉默和基因组重组为主,保留大量重复 DNA 的假说[29],印证了"多倍体悖论"中关于古老多倍化伴随基因沉默从而形成遗传二倍体的第一种解释。

5 水平基因转移

水平基因转移(Horizontal Gene Transfer, HGT)是指遗传物质在不同物种之间的传递,它打破了传统的垂直遗传模式,为生物的进化提供了新的遗传物质来源。江南卷柏中的一个关键基因 *DIT1* 起源于真菌,通过水平基因转移的方式进入江南卷柏基因组[58],该基因编码二酪氨酸合成酶,在江南卷柏的根系中呈现高表达特征,且发生了基因复制事件。这种从真菌向石松类植物的水平基因转移事件,可帮助石松类植物更好地适应干旱环境或复杂的土壤条件。美洲水蕨 9 号染色体上存在 36 个串联重复的气单胞菌溶素蛋白编码基因[9],该基因在细菌中的研究较为深入,其编码的产物是一种能够形成孔道的细胞溶解毒素,在生物纳米孔研究领域被广泛应用[59-60]。美洲水蕨 11 号染色体上的酚酸脱羧酶基因家族(PADs)也呈现出串联重复的特征,该基因家族原本为细菌所特有[9]。水平基因转移事件使美洲水蕨获得了原本不属于自身基因组的外源基因,这些基因通过表达模式的分化与功能的特化,赋予了美洲水蕨新的防御能力,为其适应环境和物种延续提供了重要的进化优势。

蕨类植物的 *neochrome* 基因是通过水平基因转移方式从角苔(*Anthoceros punctatus*)中获得的[61]。系统发育分析为这一结论提供了有力支持,即蕨类植物的 *neochrome* 基因嵌套在角苔 *neochrome* 基因的系统发育树中[61]。蕨类植物和角苔的 *neochrome* 基因在两个植物谱系分化至少 4 亿年后,约 1.79 亿年前才发生分化[62],这一时间尺度上的差异暗示了水平基因转移事件的存在。综上可知,通过水平基因转移,石松类和蕨类植物能够快速获取适应环境变化的基因资源,这一现象也为生物进化过程中的基因交流模式以及适应性进化机制研究提供了全新的方向[63]。

6 展望

6.1 T2T 基因组组装在植物研究中的应用

目前石松类和蕨类植物基因组测序以第三代测序技术为主,同时结合了第二代测序技术和其他辅助技术。然而,由于第三代测序技术的通量和深度,基因组大和染色体高度片段化仍是当前制约石松类和蕨类植物全基因组测序顺利推进的主要因素[64]。

近三年来,针对已有参考基因组的物种,其植物基因组研究已逐步转向更高质量的基因组组装[10]。其中,T2T 基因组组装作为一种高质量、完整的组装形式,能够涵盖所有着丝粒及重复区域信息,具备高精度、高连续性和高完整性等显著特征[10,65]。随着测序技术的突破性进展、测序成本的逐步降低以及科学研究需求的日益迫切,T2T 基因组组装将成为石松类和蕨类植物基因组研究的必然趋势。到目前为止,已成功构建了江南卷柏首个染色体级别的 T2T 基因组[13],这项突破性的工作为理解早期维管植物的适应进化提供了一个全面的框架。因此,通过石松类和蕨类植物 T2T 基因组的组装,可以为植物类群的演化历程提供更完整的基因组学证据。

6.2 石松类和蕨类植物关键性状的演化

孢子囊作为蕨类植物有性繁殖的核心器官,其结构和演化在蕨类植物的分类和系统发育研究中具有重要意义,其中,环带的形态特征作为孢子囊演化研究中的关键鉴别性状,具有尤为突出的系统学价值[66]。孢子囊环带分为 7 种类型:无环带、多行环带、横生环带、斜生环带、顶生环带、退化环带和垂直环带。木贼科、松叶蕨科等类群的孢子囊壁由多层细胞组成,没有明显的环带结构,是比较原始的类型。多行环带发育不完全,主要由多列膨大的薄壁细胞组

成,代表类群有紫萁科(Osmundaceae)和合囊蕨科(Marattiaceae)。上述两类均不具备孢子弹射功能,代表环带演化的早期阶段。横生环带和子囊柄不在同一平面,孢子囊开口朝上,有弹射功能,主要类群有里白科(Gleicheniaceae)。膜蕨科等类群的斜生环带与孢子囊的长轴呈一定角度,除极个别种类外,孢子囊都具备弹射功能。特化类型的环带包括顶生环带与退化环带,其中,莎草蕨科(Schizaeaceae)等的顶生环带位于孢子囊顶端,纵向开裂且无弹射功能;退化环带孢子囊壁由单列细胞组成,没有弹射功能,主要类群为水生类群,如蘋科(Marsileaceae)和槐叶蘋科。顶生环带以及退化环带都可能是从斜生环带特化而来[67]。垂直环带在子囊柄处被切断,形成不完全环带,是比较进化的类型,该类型物种的多数种类具有高级的孢子弹射功能,水龙骨目(Polypodiales)是其主要类群[66]。通过对不同环带类型代表类群的基因组解析,可挖掘出与环带发育相关基因的序列变异与表达差异。

植物根、茎、叶的起源和演化一直是科学家高度关注的科学问题。石松类植物的叶起源符合"突出学说",即小型叶并非由分枝系统进化而来,而是由原始陆生植物茎轴表面的简单突起逐步演化形成的。蕨类植物和被子植物的叶起源符合"顶枝学说",即维管植物的器官起源于二叉分枝轴的顶端部分,包含能育顶枝和不育顶枝。顶枝可独立发育或集合成束,演化出茎、叶等结构[2]。目前,Xue 等[68]研究构建了覆盖整个维管植物的单细胞图谱,为植物叶的形成和起源提供了重要参考。然而,植物叶起源演化机制仍未完全清晰。今后,石松类和蕨类植物基因组学研究应更加关注植物关键性状特征的演化机制,以解决植物演化进程中出现的众多基础科学问题。

6.3 关键次生代谢产物的生物合成

石松类和蕨类植物所产生的次生代谢物包括生物碱、萜类、酚类等多种类型,这些化合物是众多药物研发的重要基础,在新药开发及先导化合物发现领域展现出不可估量的价值[69]。传统药物研究依赖于从植物中直接提取分离次生代谢物,效率低且受资源量限制,而基因组测序能通过高质量解析石松类和蕨类植物基因组,定位次生代谢物合成通路的核心基因。从蛇足石杉(*Huperzia serrata*)中发现的次生代谢产物——石杉碱甲,是一种强效、可逆且具有特异性的乙酰胆碱酯酶抑制剂,已用于中轻度阿尔茨海默病患者的临床治疗[70]。在对扁枝石松(*Diphasiastrum complanatum*)的基因组解析中发现了一个新骨架分子 Lycoplanine A,该物质可能是治疗与T型钙离子通道相关疾病如帕金森病的先导化合物[71]。未来,需进一步加强基因组学研究,为石松类和蕨类植物中关键药用成分的生物合成通路解析奠定基础。

6.4 保护应用

石松类和蕨类植物中的大量物种面临濒危风险,但当前保护实践多依赖形态学调查与就地保护,缺乏基因组层面的科学支撑。未来需以基因组数据为核心,推动保护实践从经验驱动向数据驱动转型。基因组数据包含了大量关于物种间遗传隔离程度以及古老或近期基因渐渗事件信息,可以在不同物种概念下的物种界定中发挥重要作用[72]。石松类和蕨类植物因杂交频繁、多倍体化普遍,存在大量分类争议类群,需通过基因组数据来区分不同物种或种下单元,以明确保护单元,避免因分类错误而导致的保护资源浪费[73]。针对当前对蕨类植物濒危的认知多停留在生境破坏、人为过度采挖等宏观层面,缺乏对遗传机制深刻理解的现象,可以通过基因组数据分析濒危物种的有害突变积累情况,从而判断是否有因有效种群过小而导致的遗传负荷无法清除,进而影响种群存活的情况;或通过群体基因组筛选耐热基因等适应性基因,分析这些基因在濒危种群中的频率变化,从而判断是否有因环境剧变导致的适应性基因流失。最终,根据基因组数据结果对保护策略进行优化,从而提供可操作的科学方案,如保护单元精准划定、迁地与就地保护政策优化、种质资源保存与利用等。

参考文献

[1] LIN C T,LIU B,ZHAO M J,et al. Catalogue of life China:towards an index of known species present in China [J]. The Innovation Life,2025,3(3):100140.

[2] 严岳鸿,卫然,舒江平,等. 通过现存蕨类植物多样性透视陆生植物的演化[J]. 生物多样性,2019,27(11):1165-1171.

[3] FANG Y H,QIN X,LIAO Q G,et al. The genome of homosporous maidenhair fern sheds light on the euphyllophyte evolution and defences [J]. Nature Plants,2022,8(9):1024-1037.

[4] BATEMAN R M,DIMICHELE W A. Heterospory:the most iterative key innovation in the evolutionary history of the plant kingdom [J]. Biological Reviews,1994,69(3):345-417.

[5] LI C,WICKELL D,KUO L Y,et al. Extraordinary pres-

ervation of gene collinearity over three hundred million years revealed in homosporous lycophytes [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences,2024,121(4):e2312607121.
[6] BARKER M S,WOLF P G. Unfurling fern biology in the genomics age [J]. BioScience,2010,60(3):177-185.
[7] SZÖVÉNYI P,GUNADI A,LI F W. Charting the genomic landscape of seed-free plants [J]. Nature Plants,2021,7(5):554-565.
[8] SOLTIS P S,MARCHANT D B,VAN DE PEER Y,et al. Polyploidy and genome evolution in plants [J]. Current Opinion in Genetics & Development,2015,35:119-125.
[9] MARCHANT D B,CHEN G,CAI S G,et al. Dynamic genome evolution in a model fern [J]. Nature Plants,2022,8(9):1038-1051.
[10] XIE L J,GONG X J,YANG K,et al. Technology-enabled great leap in deciphering plant genomes [J]. Nature Plants,2024,10(4):551-566.
[11] BANKS J A,NISHIYAMA T,HASEBE M,et al. The *Selaginella* genome identifies genetic changes associated with the evolution of vascular plants [J]. Science,2011,332(6032):960-963.
[12] TAKAMIYA M. Comparative karyomorphology and interrelationships of *Selaginella* in Japan [J]. Journal of Plant Research,1993,106(2):149-166.
[13] XIONG H,YIN C,TANG D,et al. The telomere-to-telomere genome of *Selaginella moellendorffii* provides insights into genome evolution and biflavone biosynthesis [J/OL]. Horticultural Plant Journal,2025:1-17 [2025-08-02]. https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2468014125001268/pdfft?md5=4d161e96449f9b60cbfb96cac9906fb2&pid=1-s2.0-S2468014125001268-main.pdf.
[14] XU Z C,XIN T Y,BARTELS D,et al. Genome analysis of the ancient tracheophyte *Selaginella tamariscina* reveals evolutionary features relevant to the acquisition of desiccation tolerance [J]. Molecular Plant,2018,11(7):983-994.
[15] VANBUREN R,WAI C M,OU S,et al. Extreme haplotype variation in the desiccation-tolerant clubmoss *Selaginella lepidophylla* [J]. Nature Communications,2018,9(1):13.
[16] LIU W,CAI G,ZHAI N,et al. Genome and transcriptome of *Selaginella kraussiana* reveal evolution of root apical meristems in vascular plants [J]. Current Biology,2023,33(19):4085-4097.e5.
[17] LI F W,BROUWER P,CARRETERO-PAULET L,et al. Fern genomes elucidate land plant evolution and cyanobacterial symbioses [J]. Nature Plants,2018,4(7):460-472.
[18] HUANG X,WANG W L,GONG T,et al. The flying spider-monkey tree fern genome provides insights into fern evolution and arborescence [J]. Nature Plants,2022,8(5):500-512.
[19] SHU J P,ZHANG Y X,HUANG T B,et al. The chromosome-level genome assembly of broad-leaf fern (*Dipteris shenzhenensis*) [J]. Scientific Data,2025,12(1):475.
[20] CUI J T,ZHU Y K,DU H,et al. Chromosome-level reference genome of tetraploid *Isoetes sinensis* provides insights into evolution and adaption of lycophytes [J]. GigaScience,2022,12:giad079.
[21] WICKELL D,KUO L Y,YANG H P,et al. Underwater CAM photosynthesis elucidated by *Isoetes* genome [J]. Nature Communications,2021,12(1):6348.
[22] YU J G,TANG J Y,WEI R,et al. The first homosporous lycophyte genome revealed the association between the recent dynamic accumulation of LTR-RTs and genome size variation [J]. Plant Molecular Biology,2023,112(6):325-340.
[23] ALEJO-JACUINDE G,CHÁVEZ MONTES R A,GUTIERREZ REYES C D,et al. Gene family rearrangements and transcriptional priming drive the evolution of vegetative desiccation tolerance in *Selaginella* [J]. The Plant Journal,2025,121(1):e17169.
[24] QIN G L,PAN D L,LONG Y,et al. Chromosome-scale genome of the fern *Cibotium barometz* unveils a genetic resource of medicinal value [J]. Horticulturae,2024,10(11):1191.
[25] WEI Z Y,CHEN H C,FENG C,et al. Resolving the stasis-dynamism paradox: genome evolution in tree ferns [J]. Molecular Biology and Evolution,2025,42(10):msaf247.
[26] PELOSI J A,DAVENPORT R,KUO L Y,et al. The genome of the vining fern *Lygodium microphyllum* highlights genomic and functional differences between life phases of an invasive plant [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences,2025,122(39):e2504773122.
[27] RAHMATPOUR N,KUO L Y,KANG J,et al. Analyses of *Marsilea vestita* genome and transcriptomes do not support widespread intron retention during spermatogenesis [J]. New Phytologist,2023,237(5):1490-

1494.
[28] NAKAZATO T,JUNG M K,HOUSWORTH E A,et al. Genetic map-based analysis of genome structure in the homosporous fern *Ceratopteris richardii*[J]. Genetics,2006,173(3):1585-1597.
[29] ZHONG Y,LIU Y B,WU W,et al. Genomic insights into genetic diploidization in the homosporous fern *Adiantum nelumboides* [J]. Genome Biology and Evolution,2022,14(8):evac127.
[30] HUANG S B,WU J,XU Z J,et al. TeloComp:an efficient toolkit for accurate assembly of the telomeres in T2T genomes [J]. Plant Communications,2025,6(11):101492.
[31] DESHPANDE A S,ULAHANNAN N,PENDLETON M,et al. Identifying synergistic high-order 3D chromatin conformations from genome-scale nanopore concatemer sequencing [J]. Nature Biotechnology,2022,40(10):1488-1499.
[32] PPG Ⅰ. A community-derived classification for extant lycophytes and ferns [J]. Journal of Systematics and Evolution,2016,54(6):563-603.
[33] FERNÁNDEZ P,AMICE R,BRUY D,et al. A 160 Gbp fork fern genome shatters size record for eukaryotes [J]. iScience,2024,27(6):109889.
[34] RICE A,MAYROSE I. The Chromosome Counts Database (CCDB) [M]//GARCIA S,NUALART N. Plant genomic and cytogenetic databases. Methods in Molecular Biology 2703. New York:Humana Press,2023:123-129.
[35] CHANG Y F. Polyploidy and the formation of species diversity in Aspleniaceae [J]. Biodiversity Science,2017,25(6):621-626.
[36] BENNERT W,LUBIENSKI M,KÖRNER S,et al. Triploidy in *Equisetum* subgenus Hippochaete (Equisetaceae,Pteridophyta) [J]. Annals of Botany,2005,95(5):807-815.
[37] JR KLEKOWSKI E J,LLOYD R M. Reproductive biology of the Pteridophyta:1. General considerations and a study of *Onoclea sensibilis* L. [J]. Journal of the Linnean Society of London,Botany,1968,60(383):315-324.
[38] PLAČKOVÁ K,BUREŠ P,LYSAK M A,et al. Centromere drive may propel the evolution of chromosome and genome size in plants [J]. Annals of Botany,2024,134(6):1067-1076.
[39] WANG F G,WANG A H,BAI C K,et al. Genome size evolution of the extant lycophytes and ferns [J]. Plant Diversity,2022,44(2):141-152.
[40] FUJIWARA T,LIU H,MEZA-TORRES E I,et al. Evolution of genome space occupation in ferns:linking genome diversity and species richness [J]. Annals of Botany,2023,131(1):59-70.
[41] HAUFLER C H,SOLTIS D E. Genetic evidence suggests that homosporous ferns with high chromosome numbers are diploid [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences,1986,83(12):4389-4393.
[42] CLARK J,HIDALGO O,PELLICER J,et al. Genome evolution of ferns:evidence for relative stasis of genome size across the fern phylogeny [J]. New Phytologist,2016,210(3):1072-1082.
[43] SUN J,WANG X F,WANG K,et al. Genomic and epigenomic insight into giga-chromosome architecture and adaptive evolution of royal lily (*Lilium regale*) [J]. Nature Communications,2025,16(1):5617.
[44] XU S J,CHEN R Z,ZHANG X Q,et al. The evolutionary tale of lilies:giant genomes derived from transposon insertions and polyploidization [J]. The Innovation,2024,5(6):100726.
[45] WENDEL J F,JACKSON S A,MEYERS B C,et al. Evolution of plant genome architecture [J]. Genome Biology,2016,17:37.
[46] MARCHANT D B,SESSA E B,WOLF P G,et al. The C-fern (*Ceratopteris richardii*) genome:insights into plant genome evolution with the first partial homosporous fern genome assembly [J]. Scientific Reports,2019,9(1):18181.
[47] BANIAGA A E,BARKER M S. Nuclear genome size is positively correlated with median LTR-RT insertion time in fern and lycophyte genomes [J]. American Fern Journal,2019,109(3):248.
[48] ALI Z,TAN Q W,LIM P K,et al. Comparative transcriptomics in ferns reveals key innovations and divergent evolution of the secondary cell walls [J]. Nature Plants,2025,11(5):1028-1048.
[49] ZHENG W,BERGMAN B,CHEN B,et al. Cellular responses in the cyanobacterial symbiont during its vertical transfer between plant generations in the *Azolla microphylla* symbiosis [J]. New Phytologist,2009,181(1):53-61.
[50] COURNOYER J E,DE B C,MEHTA A P. Molecular and biochemical insights from natural and engineered photosynthetic endosymbiotic systems [J]. Current Opinion in Chemical Biology,2025,87:102598.
[51] BROUWER P,BRÄUTIGAM A,BUIJS V A,et al.

Metabolic adaptation, a specialized leaf organ structure and vascular responses to diurnal N_2 fixation by *Nostoc azollae* sustain the astonishing productivity of *Azolla* ferns without nitrogen fertilizer [J]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 442.

[52] One Thousand Plant Transcriptomes Initiative. One thousand plant transcriptomes and the phylogenomics of green plants [J]. Nature, 2019, 574(7780): 679-685.

[53] WOLF P G, BARKER M S. Current status and future prospects for fern and lycophyte genomics: introduction to an American fern journal special issue [J]. American Fern Journal, 2019, 109(3): 177.

[54] WOOD T E, TAKEBAYASHI N, BARKER M S, et al. The frequency of polyploid speciation in vascular plants [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2009, 106(33): 13875-13879.

[55] WANG J, DONG S Y, YANG L H, et al. Allopolyploid speciation accompanied by gene flow in a tree fern [J]. Molecular Biology and Evolution, 2020, 37(9): 2487-2502.

[56] LIU H M, EKRT L, KOUTECKY P, et al. Polyploidy does not control all: lineage-specific average chromosome length constrains genome size evolution in ferns [J]. Journal of Systematics and Evolution, 2019, 57(4): 418-430.

[57] SOLTIS P S, SOLTIS D E. The role of genetic and genomic attributes in the success of polyploids [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2000, 97(13): 7051-7057.

[58] MA J C, WANG S H, ZHU X J, et al. Major episodes of horizontal gene transfer drove the evolution of land plants [J]. Molecular Plant, 2022, 15(5): 857-871.

[59] CAO C, CIRAUQUI N, MARCAIDA M J, et al. Single-molecule sensing of peptides and nucleic acids by engineered aerolysin nanopores [J]. Nature Communications, 2019, 10(1): 4918.

[60] CAO C, LI M Y, CIRAUQUI N, et al. Mapping the sensing spots of aerolysin for single oligonucleotides analysis [J]. Nature Communications, 2018, 9(1): 2823.

[61] LI F W, VILLARREAL J C, KELLY S, et al. Horizontal transfer of an adaptive chimeric photoreceptor from bryophytes to ferns [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2014, 111(18): 6672-6677.

[62] MORRISON D A. The timetree of life [J]. Systematic Biology, 2009, 58(4): 461-462.

[63] SCHNEIDER H, SCHUETTPELZ E, PRYER K M, et al. Ferns diversified in the shadow of angiosperms [J]. Nature, 2004, 428(6982): 553-557.

[64] 王凤攀,仲昭暄,陈利君,等.广义蕨类植物基因功能研究概述[J].植物学报,2024,59(3):495-514.

[65] NURK S, KOREN S, RHIE A, et al. The complete sequence of a human genome [J]. Science, 2022, 376(6588): 44-53.

[66] 周喜乐,严岳鸿.蕨类植物孢子囊的结构、功能和演化[J].生物学通报,2019,54(7):1-3.

[67] SHEN H, JIN D, SHU J P, et al. Large-scale phylogenomic analysis resolves a backbone phylogeny in ferns [J]. GigaScience, 2018, 7(2): gix116.

[68] XUE H C, XU Z G, LIU Y J, et al. A unified cell atlas of vascular plants reveals cell-type foundational genes and accelerates gene discovery [J]. Cell, 2025, 188(22): 6370-6390. e29.

[69] ATANASOV A G, ZOTCHEV S B, DIRSCH V M, et al. Natural products in drug discovery: advances and opportunities [J]. Nature Reviews Drug Discovery, 2021, 20(3): 200-216.

[70] SUVAIV, SINGH K, HASAN S M, et al. Huperzine A: a natural acetylcholinesterase inhibitor with multifunctional neuroprotective effects [J]. Beni-Suef University Journal of Basic and Applied Sciences, 2025, 14(1): 82.

[71] ZHANG Z J, NIAN Y, ZHU Q F, et al. Lycoplanine A, a $C_{16}N$ *Lycopodium* alkaloid with a 6/9/5 tricyclic skeleton from *Lycopodium complanatum* [J]. Organic Letters, 2017, 19(17): 4668-4671.

[72] NIE L Y, FANG Y H, XIA Z Q, et al. Relationships within *Bolbitis sinensis* species complex using RAD sequencing [J]. Plants, 2024, 13(14): 1987.

[73] LIANG S Q, ZHANG X C. Evolutionary relationship and taxonomic revision of the *Asplenium exiguum* complex (Aspleniaceae) based on integrated evidence [J]. TAXON, 2024, 73(5): 1140-1169.

Research Progress in Whole Genome Sequencing for Lycophytes and Ferns

HU Qianfeng[1,2], GU Yufeng[3], WANG Hui[1], HUANG Tengbo[2], ZHANG Yongxia[2**], SHU Jiangping[1**]

(1. Shenzhen Key Laboratory of Southern Subtropical Plant Diversity, Fairy Lake Botanical Garden, Shenzhen & Chinese Academy of Sciences, Shenzhen, Guangdong, 518004, China; 2. Guangdong Key Laboratory of Plant Epigenetics, College of Life Sciences and Oceanography, Shenzhen University, Shenzhen, Guangdong, 518055, China; 3. Key Laboratory of National Forestry and Grassland Administration for Orchid Conservation and Utilization, The Orchid Conservation and Research Center of Shenzhen, Shenzhen, Guangdong, 518114, China)

Abstract: As ancient vascular plant groups, lycophytes and ferns occupy a crucial position in plant evolution, and their genomes possess unique characteristics and significant research value. This article reviews the core features of lycophyte and fern genomes, including the significant correlations between genome sizes and chromosome counts, a high proportion of repetitive sequences, and frequent whole-genome duplication and polyploidization events. Meanwhile, this article sorts out and discusses the mechanisms of genome evolution and expounds on the key findings of genome analysis in aspects such as horizontal gene transfer. In addition, this article makes an outlook on the future research directions and strategies to advance the study of lycophyte and fern genomes, providing references for understanding the evolution of terrestrial plants, promoting the development of related disciplines, and facilitating the utilization of fern resources.

Key words: lycophytes; ferns; genome characteristics; genome evolution; genome duplication

责任编辑:米慧芝