

主要蔬菜作物基因组含量统计与比较分析

程蛟文¹, 吴智明², 崔俊杰¹, 李卫鹏¹, 谭 澍¹, 胡开林^{1,*}

(¹华南农业大学园艺学院, 广州 510640; ²仲恺农业工程学院园艺园林学院, 广州 510225)

摘 要: 基因组含量又称基因组大小或 DNA 1C 值, 是指物种配子染色体组所含 DNA 的量。基因组含量是比较和进化基因组学研究的基础。为掌握蔬菜基因组含量变化规律, 利用植物 DNA 1C 值数据库和相关文献收集整理了主要蔬菜作物的基因组含量信息, 通过统计比较分析得到以下主要结论: (1) 流式细胞术 (Flow Cytometry, FC) 是测定蔬菜基因组含量的最佳方法; (2) 睡莲科的莲藕 (*Nelumbo nucifera*) 是目前已知的基因组含量最小 (0.24 pg) 的蔬菜, 石蒜科的自然四倍体蒜头 (*Allium chinense*) 基因组含量最大 (32.75 pg); (3) 主要蔬菜种类中, 石蒜科 (19.08 pg) 蔬菜平均基因组含量最高, 十字花科 (0.78 pg) 和葫芦科 (0.78 pg) 蔬菜最低; (4) 多年生和单子叶蔬菜平均基因组含量分别极显著高于非多年生蔬菜和双子叶蔬菜。

关键词: 蔬菜; 基因组含量; DNA 1C 值; 比较基因组学

中图分类号: S 63

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2013) 01-0135-10

Statistical and Comparative Analysis of Vegetable Genome Size

CHENG Jiao-wen¹, WU Zhi-ming², CUI Jun-jie¹, LI Wei-peng¹, TAN Shu¹, and HU Kai-lin^{1,*}

(¹College of Horticulture, South China Agriculture University, Guangzhou 510640, China; ²College of Horticulture and Landscape Architecture, Zhongkai University of Agriculture and Engineering, Guangzhou 510225, China)

Abstract: The amount of DNA in an unreplicated gametic chromosome complement is known as the genome size, namely the DNA 1C-value. Information about genome size is of great importance as fundamental reference for research on comparative genomics and genome evolution. To gain a clear understanding on the variation of vegetable genome size, we collected data on genome size from the main vegetables first. Statistical and comparative analysis suggested that flow cytometry (FC) is the best method for genome size estimation; Lotus root (*Nelumbo nucifera*) has the smallest genome size (0.24 pg) in vegetables while the biggest is natural tetraploid *Allium chinense* (32.75 pg); The family with the highest average genome size is Amaryllidaceae (19.08 pg) and the two families with the lowest (both are 0.78 pg) are Brassicaceae and Cucurbitaceae; The vegetable genome size is significantly higher in perennials than that of non-perennials, and the same in monocots than that of dicots.

Key words: vegetable; genome size; DNA 1C-value; comparative genomics

蔬菜是中国农业种植业中的第二大产业, 其总产值占农业总产值的 20% (范双喜和李光晨,

收稿日期: 2012-08-07; 修回日期: 2013-01-07

基金项目: 广东省自然科学基金项目 (S2011030001410); 广东现代农业产业技术体系建设专项资金项目

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: hukailin@scau.edu.cn)

2007)。同时,中国也是世界蔬菜生产大国,2010年蔬菜播种面积达1 900万 hm^2 (中国统计年鉴,2011),总产量约为4.7亿t(<http://faostat.fao.org>),两者都稳居世界第一。

基因组含量又称基因组大小或DNA 1C值,是指某物种配子染色体组所含DNA的量(Bennett & Smith, 1976),一般认为DNA的量1 pg相当于978 Mb(Doležel et al., 2003)。大量研究表明,基因组含量与各个生命层次的表现特征存在关联,主要体现在以下几个方面:(1)基因组含量影响DNA对DNA酶I的敏感性(Olszewska, 1992)、基因组文库克隆数的确定(Bennett & Leitch, 1995)以及SSR和AFLP等分子标记的扩增效率(Garner, 2002; Fay et al., 2005)。(2)植物细胞的很多结构特征(Sparrow & Miksche, 1961; Bennett et al., 1981, 1983; Walker et al., 1991; Trivers et al., 2004)和生长特性(Van'T Hof & Sparrow, 1963; Bennett, 1977)都与基因组含量存在关联。(3)花粉粒直径(Jovtchev et al., 2006)、叶片细胞大小(Beaulieu et al., 2008)、抗寒性(MacGillivray & Grime, 1995)、物种最短世代时间和生活周期(Bennett, 1972)等都被证实与基因组含量呈显著正相关,而植物入侵能力(Chen et al., 2010)和叶片气孔密度(Beaulieu et al., 2008)则与其呈显著负相关。此外,物种的濒危程度,对臭氧层破坏(Vinogradov, 2003)和全球气候变暖(Grime, 1986)的响应也与基因组含量存在某种联系。因此,获取全面而准确的基因组含量信息,将会为蔬菜作物进行各层次的生物学研究提供参考。

自20世纪50年代以来,已经发展了多种测定基因组含量的方法,主要有流式细胞术(Galbraith et al., 1983; Bennett & Leitch, 2011)、Feulgen染色法(Shen, 1967; Ha et al., 2007)、化学分析法(Schmidt & Thannhauser, 1945)、复性动力学法(Hake & Walbot, 1980)和脉冲场凝胶电泳法(刘艳鸣和张奇亚, 2005)。进入21世纪,生物信息学家们又发展了一套基于全基因组测序片段的K-mer深度分布(Havlak et al., 2004)估计物种基因组大小的方法(简称K-mer分析)。

蔬菜作物作为与人类关系最为紧密的植物类群之一,目前有许多种类的基因组含量已被测定,并且国外已经广泛将番茄、萝卜、蚕豆和洋葱等作为流式细胞术(Flow Cytometry, FC)测定的参照物种(Praca-Fontes et al., 2011a, 2011b)。中国是世界蔬菜起源中心之一,拥有丰富的蔬菜种质资源,然而中国蔬菜基因组含量的测定在2011年以前鲜见报道。李蔚等(2011)首次利用FC法测定分析了十字花科中白菜、甘蓝、芥菜和萝卜4种共14个不同变种(亚种)的基因组含量,但未对蔬菜基因组含量进行系统比较。

2010年12月,包含7 058种植物基因组含量(DNA 1C值)信息的数据库(Bennett & Leitch, 2010)由英国皇家园林丘园的Bennett等科学家建立。本试验中主要利用该数据库收集和文献查新获得的56种(类)蔬菜的320条基因组含量记录,对不同蔬菜基因组含量进行了统计和比较分析,旨在探讨蔬菜作物基因组含量变化规律,为蔬菜基因组学研究提供参考。

1 材料与方法

1.1 数据收集

数据主要来源于植物DNA 1C值数据库<http://www.kew.org/cvalues/>(Bennett & Leitch, 2010)检索结果和3篇文献报道(Praca-Fontes et al., 2011a, 2011b; 李蔚等, 2011)。

1.2 数据处理

首先,将染色体数和倍性水平未知或有错误的记录剔除。不同倍性水平的相同物种视为两类,同种的变种、亚种和栽培种视为同一种(类);其次,将同一种蔬菜的记录按测定方法进行分组,组

内每条有效记录作为一次重复, 对流式细胞术 (FC) 和 Feulgen 染色法 (Fe) 测定的结果进行方差分析; 最后, 比较蔬菜作物在各种分类水平上的基因组含量均值差异, 并分析其变化规律。统计软件为 SPSS18.0。

2 结果与分析

2.1 数据检索结果

通过数据库检索, 获得了中国主要的 100 种 (类) 蔬菜 (陈大成 等, 2001; 范双喜和李光晨, 2007) 的基因组含量。综合文献报道发现, 在 100 种蔬菜中, 有 64 种 (类) 蔬菜进行过基因组含量测定, 总共返回 392 条记录, 其中来自数据库和文献记录的分别为 364 条和 28 条。除去染色体条数等信息不完整的 44 条 (8 种蔬菜因此未纳入统计), 以及利用化学分析法或复性动力学法测定 27 条和未知方法测定的 1 条以外, 最终获得涉及 56 种 (类) 蔬菜共 320 条利用流式细胞术 (FC) 或 Feulgen 染色法 (Fe) 测定且信息完整的记录。其余的 36 种 (类) 蔬菜还没有进行过基因组含量测定。

2.2 不同测定方法对蔬菜基因组含量测定结果的影响

由数据检索结果可知, 前人对 64 种 (类) 蔬菜基因组含量测定时使用的方法共涉及流式细胞术 (Flow Cytometry, FC)、Feulgen 染色法 (Fe)、化学分析法 (Chemical extraction, Ch) 和复性动力学法 (Reassociation kinetics, RK) 4 种, 其中 FC 法和 Fe 法测定的记录数占总数的 92.86%。同时, 由表 1 可知, 分别应用 FC 法和 Fe 法测定洋葱、甜菜等 9 种 (类) 蔬菜基因组含量时存在显著性差异 ($P < 0.05$), 占已统计的 56 种蔬菜总数的 16.1%, 说明不同的测定方法对某些种类蔬菜基因组含量测定结果的影响较大。

表 1 FC 法和 Feulgen 法测定蔬菜基因组含量结果比较
Table 1 Effect on vegetable genome size estimation by FC and Feulgen

蔬菜种类 Vegetable species	FC 法测定基因组含量/pg Genome size estimated by FC method				Feulgen 法测定基因组含量/pg Genome size estimated by Feulgen method				F
	记录数	均值	极小值	极大值	记录数	均值	极小值	极大值	
	Records	Mean	Min	Max	Records	Mean	Min	Max	
洋葱 <i>Allium cepa</i>	7	17.39 ± 0.37	16.35	18.77	4	15.72 ± 0.62	14.37	16.81	6.10*
甜菜 <i>Beta vulgaris</i>	3	0.80 ± 0.04	0.75	0.88	2	1.28 ± 0.03	1.25	1.30	76.15**
芥菜 <i>Brassica juncea</i> (4x)	4	1.10 ± 0.03	1.00	1.16	1	1.53	1.53	1.53	30.29*
甘蓝类 <i>Brassica oleracea</i>	9	0.65 ± 0.01	0.63	0.72	2	0.89 ± 0.01	0.88	0.90	106.04**
白菜类 <i>Brassica rapa</i>	3	0.49 ± 0.01	0.48	0.51	1	0.80	0.80	0.80	302.29**
荠菜 <i>Capsella bursa-pastoris</i> (4x)	2	0.41 ± 0.01	0.40	0.41	2	0.70 ± 0.00	0.70	0.70	3481.00**
黄瓜 <i>Cucumis sativus</i>	1	0.38	0.38	0.38	4	0.96 ± 0.04	0.90	1.05	48.26**
胡萝卜 <i>Daucus carota</i>	2	0.55 ± 0.05	0.50	0.60	5	1.43 ± 0.18	1.00	2.00	8.63*
番茄 <i>Lycopersicon esculentum</i>	9	0.97 ± 0.03	0.75	1.10	2	1.49 ± 0.46	1.03	1.95	8.00*

注: * 差异显著 ($P < 0.05$); ** 差异极显著 ($P < 0.01$)。

Note: * significant difference ($P < 0.05$); ** highly significant difference ($P < 0.01$) .

由于黄瓜 (Huang et al., 2009)、白菜 (Wang et al., 2011)、菜豆 (<http://mazorka.langebio.cinvestav.mx/phaseolus/>)、马铃薯 (Xu et al., 2011)、番茄 (Consortium, 2012)、菜用大豆 (Schmutz et al., 2010) 和笋玉米 (Schnable et al., 2009) 的全基因组测序已经完成, 因此将这 7 种 (类) 蔬菜 K-mer 分析法预测的基因组大小与 FC 法和 Fe 法测定的结果进行了对比 (图 1), 结果发现除白菜的 K-mer 分析比 FC 测定结果大 0.01 pg 外, 其他几种蔬菜 K-mer 分析预测的基因组大小均小于 FC 法或 Fe

法测定的结果,这与拟南芥、水稻、毛果杨、番木瓜和高粱等已经完成测序物种的比较结果(Bennett & Leitch, 2011)一致。

从图 1 可知,不论 FC 法测定结果与 Fe 法的差异显著与否,FC 法测定的结果都与 *K*-mer 分析预测的结果较为接近,据此推断,FC 法比 Fe 法测定的结果更为准确,同时 FC 法本身还具有分析检测速度快,获得的信息量大,并且无放射性污染等特点。因此在利用数据库查询基因组含量时,对于同一种蔬菜,如果 FC 法测定与 Fe 法测定结果差异显著,本研究中则用 FC 法测定的均值表示该物种均值;如果 FC 法与 Fe 法测定结果差异不显著,则取两种方法测定的所有记录的平均值表示该物种均值。这样可以获得较为可靠的蔬菜基因组含量参考信息。

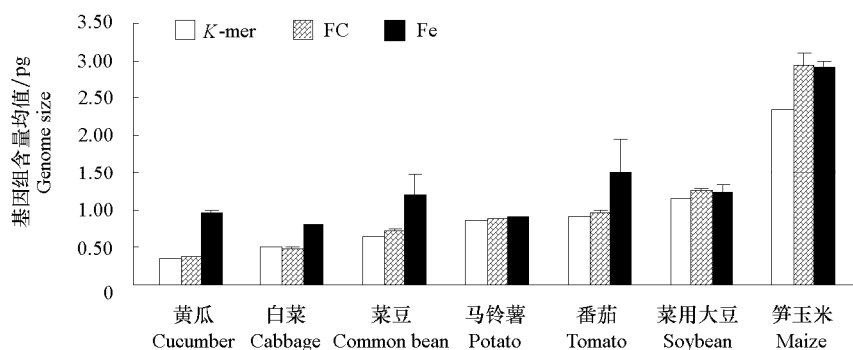


图 1 利用 *K*-mer 分析、FC 法和 Fe 法测定基因组大小结果比较

Fig. 1 Results comparison of *K*-mer analysis, FC and Fe for genome size estimation

2.3 不同蔬菜基因组含量比较

按照上述基因组含量取值标准,选取测定方法为 FC 或 Fe 且信息完整的 320 条记录,对所涉及的 15 个科的 56 种(类)蔬菜的基因组含量进行了统计(表 2)。结果显示,56 种(类)蔬菜基因组含量存在较大变异,平均含量为 5.34 pg(图 2),低于 Chen 等(2010)统计的 3 676 种被子植物的均值 5.98 pg。最大基因组含量是最小基因组含量的 136 倍,基因组含量低于 1 pg 的蔬菜共有 20 种(表 2),约占总数的 36%,主要为叶菜和瓜果类蔬菜。

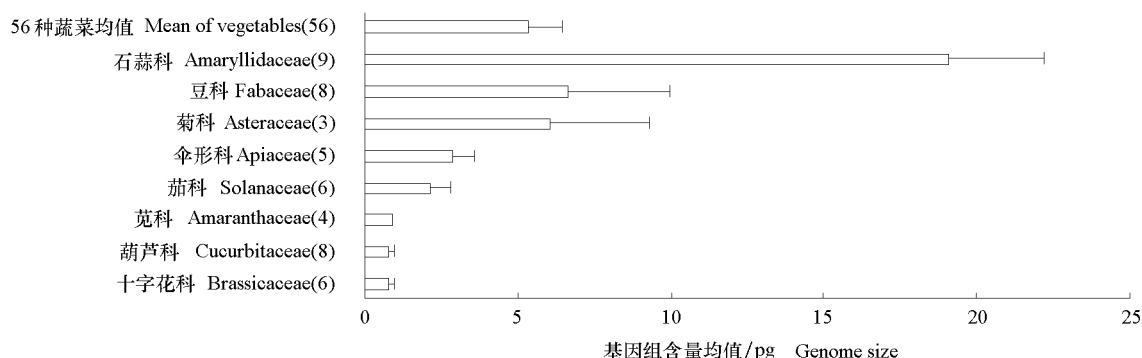


图 2 不同科间蔬菜基因组含量均值比较

括号内数字为统计的物种数。

Fig. 2 Genome size mean comparison of different vegetable family

The number of species whose data were available is given in parentheses.

表 2 主要蔬菜基因组含量统计结果
Table 2 Statistical results of vegetables genome size

蔬菜种类* Vegetable species	染色体数 (2n) Chromosomes	基因组含量/pg Genome size	蔬菜种类 Vegetable species	染色体数 (2n) Chromosomes	基因组含量/pg Genome size
洋葱 <i>Allium cepa</i>	16	17.39 ± 0.37 ^I	苦瓜 <i>Momordica charantia</i>	22	2.05 ^{II}
大葱 <i>Allium fistulosum</i>	16	12.69 ± 0.34 ^{II}	莲藕 <i>Nelumbo nucifera</i>	16	0.24 ^{II}
洋葱 <i>Allium ledebourianum</i>	16	8.90 ^{II}	欧芹 <i>Petroselinum crispum</i>	22	2.84 ± 0.74 ^{III}
大蒜 <i>Allium sativum</i>	16	16.82 ± 0.39 ^{III}	菜豆 <i>Phaseolus vulgaris</i>	22	0.94 ± 0.14 ^{III}
细香葱 <i>Allium schoenoprasum</i>	16	8.45 ± 0.37 ^{III}	豌豆 <i>Pisum sativum</i>	14	4.58 ± 0.15 ^{III}
千穗谷 <i>Amaranthus hypochondriacus</i>	32	0.78 ± 0.23 ^{III}	萝卜 <i>Raphanus sativus</i>	18	0.56 ± 0.02 ^{III}
莧菜 <i>Amaranthus tricolor</i>	32	0.90 ^I	酸模 <i>Rumex acetosa</i>	14	2.58 ± 0.93 ^{III}
茴香 <i>Anethum graveolens</i>	22	2.39 ± 1.19 ^{II}	菜用鼠尾草 <i>Salvia officinalis</i>	14	0.49 ^I
石刁柏 <i>Asparagus officinalis</i>	20	1.73 ± 0.38 ^{III}	茄 <i>Solanum melongena</i>	24	1.14 ± 0.08 ^{III}
冬瓜、节瓜 <i>Benincasa hispida</i>	24	1.05 ^{II}	马铃薯 <i>Solanum tuberosum</i>	24	0.89 ± 0.01 ^{III}
甜菜 <i>Beta vulgaris</i>	18	0.80 ± 0.04 ^I	菠菜 <i>Spinacia oleracea</i>	12	1.03 ± 0.00 ^{III}
甘蓝类 <i>Brassica oleracea</i>	18	0.65 ± 0.01 ^I	婆罗门参 <i>Tragopogon pratensis</i>	12	2.94 ± 0.17 ^{II}
白菜类 <i>Brassica rapa</i>	20	0.49 ± 0.01 ^I	蚕豆 <i>Vicia faba</i>	12	13.24 ± 0.23 ^{III}
辣椒 <i>Capsicum annuum</i>	24	3.62 ± 0.24 ^{III}	绿豆 <i>Vigna radiata</i>	22	0.75 ± 0.15 ^{III}
小米椒 <i>Capsicum frutescens</i>	24	4.46 ± 0.79 ^{III}	豇豆 <i>Vigna unguiculata</i>	22	0.77 ± 0.14 ^{III}
芫荽 <i>Coriandrum sativum</i>	22	3.96 ± 0.51 ^{II}	笋玉米 <i>Zea mays</i>	20	2.93 ± 0.06 ^{III}
黄瓜 <i>Cucumis sativus</i>	14	0.38 ^I	姜 <i>Zingiber officinale</i>	22	5.48 ± 0.55 ^{II}
印度南瓜 <i>Cucurbita maxima</i>	40	0.44 ^I	蒜头 <i>Allium chinense</i> (4x)	32	32.75 ^{II}
中国南瓜 <i>Cucurbita moschata</i>	40	0.35 ^I	韭葱 <i>Allium porrum</i> (4x)	32	28.42 ± 1.26 ^{III}
西葫芦 <i>Cucurbita pepo</i>	40	0.43 ± 0.00 ^I	细香葱 <i>Allium schoenoprasum</i> (4x)	32	14.87 ± 1.49 ^{III}
胡萝卜 <i>Daucus carota</i>	18	0.55 ± 0.05 ^I	韭菜 <i>Allium tuberosum</i> (4x)	32	31.42 ± 0.67 ^{II}
茴香 <i>Foeniculum vulgare</i>	22	4.64 ± 0.09 ^{II}	落花生 <i>Arachis hypogaea</i> (4x)	40	4.37 ± 0.38 ^{III}
菜用大豆 <i>Glycine max</i>	40	1.24 ± 0.03 ^{III}	芥菜 <i>Brassica juncea</i> (4x)	36	1.10 ± 0.03 ^I
蕹菜 <i>Ipomoea aquatica</i>	30	0.95 ^{II}	芥菜 <i>Capsella bursa-pastoris</i> (4x)	32	0.41 ± 0.01 ^I
莴苣 <i>Lactuca sativa</i>	18	2.73 ± 0.03 ^{III}	萝卜 <i>Raphanus sativus</i> (4x)	36	1.45 ^{II}
瓠瓜 <i>Lagenaria siceraria</i>	22	0.37 ± 0.03 ^I	马铃薯 <i>Solanum tuberosum</i> (4x)	48	1.80 ± 0.05 ^{III}
无棱丝瓜 <i>Luffa cylindrica</i>	26	1.18 ± 0.33 ^{II}	蚕豆 <i>Vicia faba</i> (4x)	24	27.40 ^{II}
番茄 <i>Lycopersicon esculentum</i>	24	0.97 ± 0.03 ^I	菊芋 <i>Helianthus tuberosus</i> (6x)	102	12.55 ^{II}

注：* 按学名首写字母排序；I：FC 法和 Fe 法测定差异显著或者没有用 Fe 法测定，所以用 FC 均值表示总均值；II：没有用 FC 法测定，所以用 Fe 均值表示总均值；III：FC 法和 Fe 法测定差异不显著或者无法比较差异性，用所有记录的均值表示总均值。

Note: * sorted by the first letter of scientific name; I: Have remarkable difference between FC mean and Fe mean or not estimated by Fe method, so the total mean equals to the FC mean; II: Not estimated by FC method, so the total mean equals to Fe mean; III: Can not define comparison difference or have no remarkable difference between FC mean and Fe mean, so total mean equals to the mean of all records for the species.

在所有二倍体蔬菜中，基因组最小的（0.24 pg）是水生蔬菜莲藕，最大的（17.39 pg）是石蒜科洋葱，两者相差约 72 倍。在四倍体蔬菜中，以十字花科的芥菜（0.41 pg）最小，石蒜科蒜头（32.75 pg）最大。基因组含量与物种染色体数之间不存在关联（ $R^2 = 0.01$ ， $P > 0.05$ ），如六倍体的菊芋具有数量最多的 102 条染色体，基因组含量为 12.55 pg，单条染色体平均基因组含量（基因组含量/染色体数）为 0.12 pg，而最大的是蚕豆（四倍体）（1.14 pg），最小的是葫芦科南瓜属蔬菜和十字花科的四倍体芥菜（均为 0.01 pg）。但是统计发现 56 种蔬菜单条染色体平均基因组含量（基因组含量/染色体数）与基因组含量存在显著线性相关（ $R^2 = 0.82$ ， $P < 0.01$ ），即基因组较大的蔬菜往往具有较大的染色体。

同科不同（属）种间基因组含量变化也较大，差异最明显的是豆科，如蚕豆（四倍体）（27.40 pg）是绿豆（0.75 pg）的 36.5 倍，苋科蔬菜则变化相对最小（表 2）。伞形科的胡萝卜（0.55 pg）显著

($P < 0.01$) 小于同属一科的茺荑 (3.96 pg) 和茴香 (4.64 pg)。相反, 菊芋 (六倍体) (12.55 pg), 冬瓜 (节瓜) (1.05 pg) 和苦瓜 (2.05 pg), 蚕豆 (13.24 pg) 和蚕豆 (四倍体) (27.40 pg), 辣椒 (3.62 pg) 和小米椒 (4.46 pg) 则分别比所属同科的其他蔬菜明显要大。

2.4 蔬菜不同分类水平的基因组含量比较

通过对蔬菜 8 个科 (≥ 3 种) 间的平均基因组含量统计 (图 2) 发现, 石蒜科 (19.08 pg) 的平均基因组含量显著 ($P < 0.01$) 高于其他科; 十字花科 (0.78 pg)、葫芦科 (0.78 pg) 和苋科 (0.88 pg) 基因组平均含量均低于 1 pg, 茄科 (2.15 pg) 和伞形科 (2.88 pg) 基因组平均含量处于中等水平。同时, 多年生蔬菜基因组含量 (11.22 pg) 显著 ($P < 0.01$) 高于一年生和二年生蔬菜 (2.76 pg); 单子叶蔬菜基因组含量 (15.15 pg) 显著 ($P < 0.01$) 高于双子叶蔬菜 (2.67 pg); 多倍体蔬菜基因组含量 (14.23 pg) 显著 ($P < 0.01$) 高于二倍体蔬菜 (3.17 pg) 且具有更大的变异范围; 不同授粉习性蔬菜的平均基因组含量差异不显著, 但是有如下大小关系: 常异花授粉蔬菜 (8.41 pg) > 异花授粉蔬菜 (4.01 pg) > 自花授粉蔬菜 (1.83 pg) (图 3)。

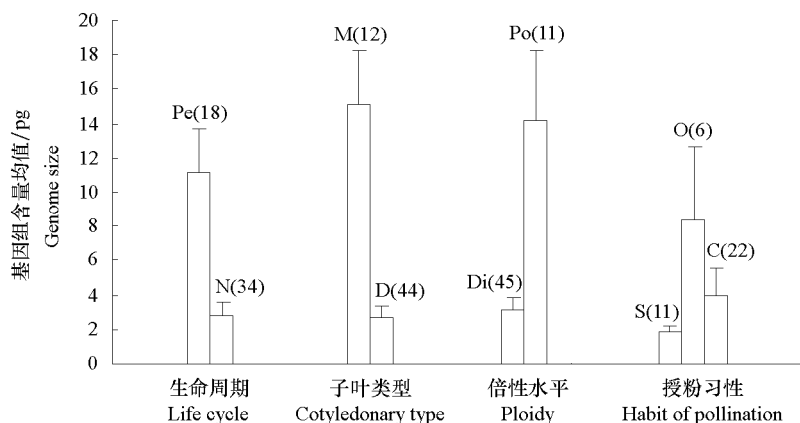


图 3 不同分类蔬菜基因组含量均值比较

括号内数字为统计的物种数。Pe: 多年生; N: 非多年生; M: 单子叶; D: 双子叶;

Di: 二倍体; Po: 多倍体; S: 自花授粉; O: 常异花授粉; C: 异花授粉。

Fig. 3 Genome size mean comparison of different groups of vegetables

The number of species whose data were available is given in parentheses. Pe: Perennial; N: Non-perennial;

M: Monocot; D: Dicot; Di: Diploid; Po: Polyploid; S: Self-pollination;

O: Often cross-pollination; C: Cross-pollination.

3 讨论

3.1 研究蔬菜基因组含量的意义与现状

由于基因组含量与生物分子、细胞、生理生态等各个水平的生命特征存在关联性, 因此, 可以对不同基因组含量物种的某些生物学信息进行预测, 如细胞分裂周期、生长发育速率和辐射诱变效率等 (Bennett, 1998)。另外, Herben 等 (2012) 通过分析 436 种草本植物的基因组大小、植株表型性状和物种局部区域丰富度, 发现基因组大小与叶面积、种子质量 (大小) 和株高呈正相关, 但与种子数量和物种局部区域丰富度呈负相关, 这为植物群体生物学研究提供了新的思路。通过对黄瓜、白菜、马铃薯和番茄等蔬菜作物全基因组的测序, 人们逐渐认识到蔬菜基因组含量信息不仅对

测序工作前期预算具有指导意义（王亚之 等，2010），而且还可以对全基因组序列组装效果（覆盖度）的评价提供不可或缺的基础数据参考（Huang et al., 2009; Wang et al., 2011; Xu et al., 2011; Consortium, 2012）。

然而，通过检索中国 100 种主要蔬菜基因组含量时发现，中国有关基因组含量测定的报道极少，而且很多起源于中国的，如茭白、魔芋、牛蒡、荸荠、山药、黄花菜和中国芹菜等，还有虽不原产于中国但在国内比较常见的如甘薯（番薯）、有棱丝瓜、扁豆和豆薯等迄今尚未测定。此外，竹笋和芋头等几种蔬菜虽已有测定但因材料的倍性或染色体数等信息不全，而无法提供准确的基因组大小。同时，探究基因组含量与生长环境（如水生和陆生）之间的联系有助于了解蔬菜的进化演变，因此，还有待于对更多的水生蔬菜基因组含量进行测定。

3.2 不同方法对基因组含量测定的影响

通过比较一些已经完成全基因组测序蔬菜不同方法测定的基因组含量结果发现，利用 FC 法比 Fe 法测定更准确，同时 FC 法测定流程相对简便，因此认为 FC 法为基因组含量测定的最佳方法。然而，在已统计的 56 种蔬菜中，有莲藕、蕹菜、冬瓜、节瓜、苦瓜和茼蒿等 17 种蔬菜还未见采用 FC 法测定的报道，因此，认为有必要利用 FC 法对这 17 种蔬菜基因组含量进行再次测定，以期获得有价值的基因组含量信息。如本实验室利用 FC 法（PI 染色）测定了两个苦瓜材料基因组含量（未发表），发现与前人（Barow & Meister, 2003）的测定结果（0.72 pg）比较接近，而远低于利用 Fe 法测定的结果（2.05 pg）（Ingle et al., 1975）。

3.3 基因组含量变异特点及原因

不同生物种类之间基因组含量相差较大，如真核生物不同种类间可以相差 80 000 倍（Pagel & Johnstone, 1992），但与生物复杂性不存在关联，即 C 值悖论。目前研究认为，基因组中存在的大量非编码 DNA 是造成差异的主要原因，尤其是转座子序列。而不同生物基因组大小进化主要受基因组多倍化或二倍化、转座子积累或删减两组力量的协调影响（陈建军和王瑛，2009）。如反转座子插入并占到玉米基因组的 85% 以上，被证实是玉米基因组显著大于禾本科其他作物的主要原因（SanMiguel et al., 1996, 1998; Schnable et al., 2009）；与此相似，黄瓜基因组比同科的甜瓜基因组（0.46 pg）小，是因为转座子积累的少的缘故（Garcia-Mas et al., 2012）。同时，Park 等（2011）通过比较茄科作物辣椒和番茄基因组序列发现，辣椒基因组是番茄的 3 倍的原因主要是 Ty3/Gypsy 类逆转座子的积累。其他蔬菜，如胡萝卜、冬瓜（节瓜）和蚕豆基因组大小与同科其他蔬菜的明显差异是否由同样或其他机制引起还有待深入研究。

References

- Barow M, Meister A. 2003. Endopolyploidy in seed plants is differently correlated to systematics, organ, life strategy and genome size. *Plant, Cell and Environment*, (26): 571 – 584.
- Beaulieu J M, Leitch I J, Patel S, Pendharkar A, Knight C A. 2008. Genome size is a strong predictor of cell size and stomatal density in angiosperms. *New Phytologist*, 179 (4): 975 – 986.
- Bennett M D. 1972. Nuclear DNA content and minimum generation time in herbaceous plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 181 (63): 109 – 135.
- Bennett M D. 1977. The time and duration of meiosis. *Philosophical transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 277 (955): 201 – 226.
- Bennett M D. 1998. Plant genome values: How much do we know? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 95 (5): 2011 – 2016.

- Bennett M D, Heslop-Harrison J S, Smith J B, Ward J P. 1983. DNA density in mitotic and meiotic metaphase chromosomes of plants and animals. *Journal of Cell Science*, 63: 173 – 179.
- Bennett M D, Leitch I J. 1995. Nuclear DNA content in angiosperms. *Annals of Botany*, 76: 113 – 176.
- Bennett M D, Leitch I J. 2010. Plant DNA C-values database (release 5.0, Dec. 2010) <http://www.kew.org/cvalues/>
- Bennett M D, Leitch I J. 2011. Nuclear DNA amounts in angiosperms: Targets, trends and tomorrow. *Annals of Botany*, 107 (3): 467 – 590.
- Bennett M D, Smith J B. 1976. Nuclear dna amounts in angiosperms. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 274 (933): 227 – 274.
- Bennett M D, Smith J B, Ward J, Jenkins G. 1981. The relationship between nuclear DNA content and centromere volume in higher plants. *Journal of Cell Science*, 47: 91 – 115.
- 陈大成, 胡桂兵, 林明宝. 2001. 园艺植物育种学. 广州: 华南理工大学出版社: 17 – 19.
- Chen G Q, Guo S L, Yin L P. 2010. Applying DNA C-values to evaluate invasiveness of angiosperms: Validity and limitation. *Biology Invasions*, (12): 1335 – 1348.
- Consortium T T G. 2012. The tomato genome sequence provides insights into fleshy fruit evolution. *Nature*, 485 (7400): 635 – 641.
- Chen Jian-jun, Wang Ying. 2009. Recent progress in plant genome size evolution. *Hereditas*, 31 (5): 464 – 470. (in Chinese)
- 陈建军, 王 瑛. 2009. 植物基因组大小进化的研究进展. *遗传*, 31(5): 464 – 470.
- Doležel J, Bartoš J, Voglmayr H, Greilhuber J. 2003. Nuclear DNA content and genome size of trout and human. *Cytometry Part A*, 51A (2): 127 – 128.
- 范双喜, 李光晨. 2007. 园艺植物栽培学. 第 2 版. 北京: 中国农业大学出版社: 7, 14 – 19.
- Fay M F, Cowan R S, Leitch I J. 2005. The effects of nuclear DNA content (C-value) on the quality and utility of AFLP fingerprints. *Annals of Botany*, 95 (1): 237 – 246.
- Galbraith D W, Harkins K R, Maddox J M, Ayres N M, Sharma D P, Firoozabady E. 1983. Rapid flow cytometric analysis of the cell cycle in intact plant tissues. *Science*, 220 (4601): 1049 – 1051.
- Garcia-Mas J, Benjak A, Sanseverino W, Bourgeois M, Mir G, Gonzalez V M, Henaff E, Camara F, Cozzuto L, Lowy E, Alioto T, Capella-Gutierrez S, Blanca J, Canizares J, Ziarsolo P, Gonzalez-Ibeas D, Rodriguez-Moreno L, Droege M, Du L, Alvarez-Tejado M, Lorente-Galdos B, Mele M, Yang L, Weng Y, Navarro A, Marques-Bonet T, Aranda M A, Nuez F, Pico B, Gabaldon T, Roma G, Guigo R, Casacuberta J M, Arus P, Puigdomenech P. 2012. The genome of melon (*Cucumis melo* L.). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109 (29): 11872 – 11877.
- Garner T W J. 2002. Genome size and microsatellites: The effect of nuclear size on amplification potential. *Genome*, 45 (1): 212 – 215.
- Grime J P. 1986. Predictions of terrestrial vegetation responses to nuclear winter conditions. *International Journal of Environmental Studies*, 28 (1): 11 – 19.
- Ha S H, Kim J B, Park J S, Lee S W, Cho K J. 2007. A comparison of the carotenoid accumulation in *Capsicum* varieties that show different ripening colours: Deletion of the capsanthin-capsorubin synthase gene is not a prerequisite for the formation of a yellow pepper. *Journal of Experimental Botany*, 58 (12): 3135 – 3144.
- Hake S, Walbot V. 1980. The genome of *Zea mays*, its organization and homology to related grasses. *Chromosoma*, 79 (3): 251 – 270.
- Havlak P, Chen R, Durbin K J, Egan A, Ren Y, Song X Z, Weinstock G M, Gibbs R A. 2004. The atlas genome assembly system. *Genome Research*, 14 (4): 721 – 732.
- Herben T, Suda J, Klimesova J, Mihulka S, Riha P, Simova I. 2012. Ecological effects of cell-level processes: Genome size, functional traits and regional abundance of herbaceous plant species. *Annals of Botany*, doi: 10.1093/aob/mcs099.
- Huang S, Li R, Zhang Z, Li L, Gu X, Fan W, Lucas W J, Wang X, Xie B, Ni P, Ren Y, Zhu H, Li J, Lin K, Jin W, Fei Z, Li G, Staub J, Kilian A, van der Vossen E A G, Wu Y, Guo J, He J, Jia Z, Ren Y, Tian G, Lu Y, Ruan J, Qian W, Wang M, Huang Q, Li B, Xuan Z, Cao J, Asan, Wu Z, Zhang J, Cai Q, Bai Y, Zhao B, Han Y, Li Y, Li X, Wang S, Shi Q, Liu S, Cho W K, Kim J Y, Xu Y, Heller-Uszynska K, Miao H, Cheng Z, Zhang S, Wu J, Yang Y, Kang H, Li M, Liang H, Ren X, Shi Z, Wen M, Jian M, Yang H, Zhang G, Yang Z, Chen R, Liu S, Li J, Ma L, Liu H, Zhou Y, Zhao J, Fang X, Li G, Fang L, Li Y, Liu D, Zheng H, Zhang Y, Qin N, Li Z, Yang G, Yang S, Bolund L, Kristiansen K, Zheng H, Li S, Zhang X, Yang H, Wang J, Sun R, Zhang B, Jiang

- S, Wang J, Du Y, Li S. 2009. The genome of the cucumber, *Cucumis sativus* L. *Nature Genetics*, 41 (12): 1275 – 1281.
- Ingle J, Timmis J N, Sinclair J. 1975. The relationship between satellite deoxyribonucleic acid, ribosomal ribonucleic acid gene redundancy, and genome size in plants. *Plant Physiology*, 55 (3): 496 – 501.
- Jovtchev G, Schubert V, Meister A, Barow M, Schubert I. 2006. Nuclear DNA content and nuclear and cell volume are positively correlated in angiosperms. *Cytogenetic and Genome Research*, 114 (1): 77 – 82.
- Li Wei, Liu Li-sha, Li Ren, Guo Yang-dong. 2011. Analysis of genome contents in some cruciferous vegetables. *Journal of Plant Genetic Resources*, 12 (1): 103 – 106. (in Chinese)
- 李 蔚, 刘莉莎, 李 仁, 郭仰东. 2011. 十字花科蔬菜基因组含量的测定与分析. *植物遗传资源学报*, 12 (1): 103 – 106.
- Liu Yan-ming, Zhang Qi-ya. 2005. Detection of the genome size of virioplankton from Donghu Lake by pulsed field gel electrophoresis. *Journal Wuhan University: Natural Science Edition*, 51 (Supplement 2): 238 – 240. (in Chinese)
- 刘艳鸣, 张奇亚. 2005. 利用脉冲场凝胶电泳测定东湖浮游病毒基因组的大小. *武汉大学学报: 理学版*, 51(增刊 2): 238 – 240.
- MacGillivray C W, Grime J P. 1995. Genome size predicts frost resistance in British herbaceous plants: Implications for rates of vegetation response to global warming. *Functional Ecology*, 9 (2): 320 – 325.
- Olszewska M J. 1992. C-value paradox in angiosperm plant species. I. Sensitivity to DNase I in species with different 2C DNA content. *Folia histochemica et cytobiologica / Polish Academy of Sciences, Polish Histochemical and Cytochemical Society*, 30 (2): 41 – 48.
- Pagel M, Johnstone R A. 1992. Variation across species in the size of the nuclear genome supports the junk-DNA explanation for the C-value paradox. *Proceedings Biological sciences / The Royal Society*, 249 (1325): 119 – 124.
- Park M, Jo S, Kwon J K, Park J, Ahn J H, Kim S, Lee Y H, Yang T J, Hur C G, Kang B C, Kim B D, Choi D. 2011. Comparative analysis of pepper and tomato reveals euchromatin expansion of pepper genome caused by differential accumulation of Ty3/Gypsy-like elements. *BMC genomics* 12: 85.
- Praca-Fontes M M, Carvalho C R, Clarindo W R. 2011a. C-value reassessment of plant standards: An image cytometry approach. *Plant Cell Reports*, 30 (12): 2303 – 2312.
- Praca-Fontes M M, Carvalho C R, Clarindo W R, Cruz C D. 2011b. Revisiting the DNA C-values of the genome size-standards used in plant flow cytometry to choose the “best primary standards”. *Plant Cell Reports*, 30 (7): 1183 – 1191.
- SanMiguel P, Gaut B S, Tikhonov A, Nakajima Y, Bennetzen J L. 1998. The paleontology of intergene retrotransposons of maize. *Nature genetics*, 20 (1): 43 – 45.
- SanMiguel P, Tikhonov A, Jin Y K, Motchoulskaia N, Zakharov D, Melake-Berhan A, Springer P S, Edwards K J, Lee M, Avramova Z, Bennetzen J L. 1996. Nested retrotransposons in the intergenic regions of the maize genome. *Science*, 274 (5288): 765 – 768.
- Schmidt G, Thannhauser S J. 1945. A method for the determination of desoxyribonucleic acid, ribonucleic acid, and phosphoproteins in animal tissues. *Journal of Biological Chemistry*, 161 (1): 83 – 89.
- Schmutz J, Cannon S B, Schlueter J, Ma J, Mitros T, Nelson W, Hyten D L, Song Q, Thelen J J, Cheng J, Xu D, Hellsten U, May G D, Yu Y, Sakurai T, Umezawa T, Bhattacharyya M K, Sandhu D, Valliyodan B, Lindquist E, Peto M, Grant D, Shu S, Goodstein D, Barry K, Futrell-Griggs M, Abernathy B, Du J, Tian Z, Zhu L, Gill N, Joshi T, Libault M, Sethuraman A, Zhang X C, Shinozaki K, Nguyen H T, Wing R A, Cregan P, Specht J, Grimwood J, Rokhsar D, Stacey G, Shoemaker R C, Jackson S A. 2010. Genome sequence of the palaeopolyploid soybean. *Nature*, 463 (7278): 178 – 183.
- Schnable P S, Ware D, Fulton R S, Stein J C, Wei F, Pasternak S, Liang C, Zhang J, Fulton L, Graves T A, Minx P, Reily A D, Courtney L, Kruchowski S S, Tomlinson C, Strong C, Delehaunty K, Fronick C, Courtney B, Rock S M, Belter E, Du F, Kim K, Abbott R M, Cotton M, Levy A, Marchetto P, Ochoa K, Jackson S M, Gillam B, Chen W, Yan L, Higginbotham J, Cardenas M, Waligorski J, Applebaum E, Phelps L, Falcone J, Kanchi K, Thane T, Scimone A, Thane N, Henke J, Wang T, Ruppert J, Shah N, Rotter K, Hodges J, Ingenthron E, Cordes M, Kohlberg S, Sgro J, Delgado B, Mead K, Chinwalla A, Leonard S, Crouse K, Collura K, Kudrna D, Currie J, He R, Angelova A, Rajasekar S, Mueller T, Lomeli R, Scara G, Ko A, Delaney K, Wissotski M, Lopez G, Campos D, Braidotti M, Ashley E, Golser W, Kim H, Lee S, Lin J, Dujmic Z, Kim W, Talag J, Zuccolo A, Fan C, Sebastian A, Kramer M, Spiegel L, Nascimento L, Zutavern T, Miller B, Ambroise C, Muller S, Spooner W, Narechania A, Ren L, Wei S, Kumari S, Faga B, Levy M J, McMahan L, Van Buren P, Vaughn M W, Ying K, Yeh C T, Emrich S J, Jia Y, Kalyanaraman A, Hsia A P, Barbazuk W B, Baucum R S, Brutnell

- T P, Carpita N C, Chaparro C, Chia J M, Deragon J M, Estill J C, Fu Y, Jeddeloh J A, Han Y, Lee H, Li P, Lisch D R, Liu S, Liu Z, Nagel D H, McCann M C, SanMiguel P, Myers A M, Nettleton D, Nguyen J, Penning B W, Ponnala L, Schneider K L, Schwartz D C, Sharma A, Soderlund C, Springer N M, Sun Q, Wang H, Waterman M, Westerman R, Wolfgruber T K, Yang L, Yu Y, Zhang L, Zhou S, Zhu Q, Bennetzen J L, Dawe R K, Jiang J, Jiang N, Presting G G, Wessler S R, Aluru S, Martienssen R A, Clifton S W, McCombie W R, Wing R A, Wilson R K. 2009. The B73 maize genome: Complexity, diversity, and dynamics. *Science*, 326 (5956): 1112 - 1115.
- Shen E Y. 1967. Microspectrophotometric analysis of nuclear DNA in *Chara zeylanica*. *The Journal of Cell Biology*, 35 (2): 377 - 384.
- Sparrow A H, Miksche J P. 1961. Correlation of nuclear volume and DNA content with higher plant tolerance to chronic radiation. *Science*, 134 (3474): 282 - 283.
- Trivers R, Burt A, Palestis B G. 2004. B chromosomes and genome size in flowering plants. *Genome*, 47 (1): 1 - 8.
- Van'T Hof J, Sparrow A H. 1963. A relationship between DNA content, nuclear volume, and minimum mitotic cycle time. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 49: 897 - 902.
- Vinogradov A E. 2003. Selfish DNA is maladaptive: Evidence from the plant Red List. *Trends in Genetics*, 19 (11): 609 - 614.
- Walker L I, Spotorno A E, Sans J. 1991. Genome size variation and its phenotypic consequences in Phyllotis rodents. *Hereditas*, 115 (2): 99 - 107.
- Wang X, Wang H, Wang J, Sun R, Wu J, Liu S, Bai Y, Mun J H, Bancroft I, Cheng F, Huang S, Li X, Hua W, Wang J, Wang X, Freeling M, Pires J C, Paterson A H, Chalhoub B, Wang B, Hayward A, Sharpe A G, Park B S, Weissshaar B, Liu B, Li B, Liu B, Tong C, Song C, Duran C, Peng C, Geng C, Koh C, Lin C, Edwards D, Mu D, Shen D, Soumpourou E, Li F, Fraser F, Conant G, Lassalle G, King G J, Bonnema G, Tang H, Wang H, Belcram H, Zhou H, Hirakawa H, Abe H, Guo H, Wang H, Jin H, Parkin I A P, Batley J, Kim J-S, Just J, Li J, Xu J, Deng J, Kim J A, Li J, Yu J, Meng J, Wang J, Min J, Poulain J, Hatakeyama K, Wu K, Wang L, Fang L, Trick M, Links M G, Zhao M, Jin M, Ramchiary N, Drou N, Berkman P J, Cai Q, Huang Q, Li R, Tabata S, Cheng S, Zhang S, Zhang S, Huang S, Sato S, Sun S, Kwon S J, Choi S R, Lee T H, Fan W, Zhao X, Tan X, Xu X, Wang Y, Qiu Y, Yin Y, Li Y, Du Y, Liao Y, Lim Y, Narusaka Y, Wang Y, Wang Z, Li Z, Wang Z, Xiong Z, Zhang Z. 2011. The genome of the mesopolyploid crop species *Brassica rapa*. *Nature Genetics*, 43 (10): 1035 - 1039.
- Wang Ya-zhi, Li Qiu-shi, Chen Shi-lin, Sun Chao, Song Jing-yuan. 2010. Flow cytometric analysis of nuclear DNA content in *Poria cocos*. *World Science and Technology: Modernization of Traditional Chinese Medicine and Materia Medica*, 12 (3): 452 - 456. (in Chinese)
- 王亚之, 李秋实, 陈士林, 孙超, 宋经元. 2010. 基于流式细胞分析技术的茯苓基因组大小测定. *世界科学技术: 中医药现代化*, 12 (3): 452 - 456.
- Xu X, Pan S, Cheng S, Zhang B, Mu D, Ni P, Zhang G, Yang S, Li R, Wang J, Orjeda G, Guzman F, Torres M, Lozano R, Ponce O, Martinez D, De la Cruz G, Chakrabarti S K, Patil V U, Skryabin K G, Kuznetsov B B, Ravin N V, Kolganova T V, Beletsky A V, Mardanov A V, Di Genova A, Bolser D M, Martin D M A, Li G, Yang Y, Kuang H, Hu Q, Xiong X, Bishop G J, Sagredo B, Mejia N, Zagorski W, Gromadka R, Gawor J, Szczesny P, Huang S, Zhang Z, Liang C, He J, Li Y, He Y, Xu J, Zhang Y, Xie B, Du Y, Qu D, Bonierbale M, Ghislain M, del Rosario Herrera M, Giuliano G, Pietrella M, Perrotta G, Facella P, O'Brien K, Feingold S E, Barreiro L E, Massa G A, Diambra L, Whitty B R, Vaillancourt B, Lin H, Massa A, Geoffroy M, Lundback S, DellaPenna D, Buell C R, Sharma S K, Marshall D F, Waugh R, Bryan G J, Destefanis M, Nagy I, Milbourne D, Thomson S J, Fiers M, Jacobs J M E, Nielsen K L, Sonderkaer M, Iovene M, Torres G A, Jiang J, Veilleux R E, Bachem C W B, de Boer J, Borm T, Kloosterman B, van Eck H, Datema E, Hekkert B T L, Govere A, van Ham R C H J, Visser R G F. 2011. Genome sequence and analysis of the tuber crop potato. *Nature*, 475 (7355): 189 - 194.