

· 专题论坛 ·

## 构树：一种新型木本模式植物

彭献军, 沈世华\*

中国科学院植物研究所北方资源植物重点实验室, 北京 100093

**摘要** 构树(*Broussonetia papyrifera*)属于桑科(Moraceae)构属(*Broussonetia*)多年生乔木, 是一种具有重要价值的多功能树种。构树叶可做蛋白饲料, 树皮是造纸的优质原料, 根、茎、叶、果实及种子均可入药。构树具有分布广和适应性强的特性, 其有性繁殖和无性繁殖迅速, 雌雄异株, 严格异交, 世代周期短, 后代种子数量大, 株型多样, 基因组紧凑, 易转化, 表型性状和遗传多样性丰富, 可以作为研究木质素和纤维素合成、黄酮类和氮代谢、异形叶形成、植物性别分化机制以及植物抗性和环境适应性进化等植物学领域重大关键问题的模式材料。该文重点阐述构树作为模式植物的主要依据, 简要介绍构树的研究进展, 并对今后构树的研究框架进行初步设计。

**关键词** 饲用植物, 基因组研究, 模式植物, 构树, 造纸原料

**彭献军, 沈世华** (2018). 构树: 一种新型木本模式植物. *植物学报* 53, 372–381.

模式生物在当今生命科学研究和生物产业发展中发挥至关重要的作用。模式生物是指在研究生命现象的过程中长期、反复被作为研究材料, 人们在对该物种的形态、解剖、生理、生化、细胞及遗传进行全面分析和归纳的基础上, 把它作为典范, 将对其研究中得出的规律推演到相关的生物物种中, 从而加快对其它生物研究的步伐(朱作言, 2006)。模式生物研究体系是实验研究的基础。近年来, 随着基因组学等各种组学的发展以及反向遗传学技术的进步, 大尺度的比较和综合研究成为生物学研究领域的主流。而模式生物具有结构简单、人工繁育便利、基因组小及基因组成少等特点, 可以为科学研究提供一种便利的工具, 同时也可为生命科学研究提供理想的实验系统, 并发展新的研究技术(惠俊爱等, 2002)。建立模式物种是从表型、生理、细胞和分子等水平上探索并了解物种发育与环境适应机制的根本途径。虽然绝大多数同一个分类单元中的生物体有很多相同或相似的生物学特性, 但是当研究特定的生物学性状时, 有些生物就成为理想的研究材料。繁殖快、基因组小的物种, 如大肠杆菌(*Escherichia coli*)、线虫(*Caenorhabditis elegans*)和拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)等, 研究其基因的表达调控就比较容易; 而繁殖慢、基因组复杂

的物种, 如人类(*Homo sapiens*)、小麦(*Triticum aestivum*)或者松属(*Pinus*)植物等, 对其进行研究就比较困难。因此, 模式生物研究对人们研究其它物种有很好的促进作用。模式生物的共同特点包括: (1) 有利于回答研究者关注的问题, 能够代表生物界的某一大类群; (2) 对环境无害, 容易获得并易于在实验室内种植和繁殖; (3) 世代短、子代多、遗传背景清楚; (4) 容易进行实验操作, 特别是遗传和表型分析(朱作言, 2006)。已有的模式生物, 如微生物有大肠杆菌, 动物有果蝇(*Drosophila melanogaster*)、斑马鱼(*Barchydanio rerio*)和小鼠(*Mus musculus*)等。

在植物学研究中, 通常选择系统进化位置重要、形态结构特殊或经济价值明显的代表性物种, 综合利用多学科研究手段, 开展基因组、表达和功能分析, 建立遗传和转化体系甚至突变体库, 以解决植物生长发育和环境适应过程中的若干关键与重要问题, 推动植物学研究水平的提升, 为农业和林业等相关产业的发展奠定理论基础。目前, 已经获得认可的模式植物有莱茵衣藻(*Chlamydomonas reinhardtii*)、小立碗藓(*Physcomitrella patens*)、拟南芥和水稻(*Oryza sativa*)。此外, 还有一些具特别性状的模式植物, 如盐生模式植物盐芥(*Thellungiella salsuginea*) (李妍,

收稿日期: 2017-05-25; 接受日期: 2017-07-24

基金项目: 中国科学院科技扶贫项目(No.KFJ-FP-24)和国家现代农业科技城成果惠民科技示范工程(No.Z151100001015008)

\* 通讯作者。E-mail: shshen@ibcas.ac.cn

2007)、花色模式植物非洲紫罗兰(*Saintpaulia ionantha*) (裴仁济等, 2010)、木本模式植物毛果杨(*Populus trichocarpa*) (张勇等, 2006)、药用模式植物灵芝(*Ganoderma lucidum*) (罗红梅等, 2012)和丹参(*Salvia miltiorrhiza*) (王庆浩等, 2009)等。

构树(*Broussonetia papyrifera*)是桑科(Moraceae)构属(*Broussonetia*)多年生乔木, 又称楮桃树、大构、鹿仔树、葛树、谷桑和毛构树等。构树全株富含乳汁, 叶卵形, 裂片极不规则, 边缘有粗锯齿, 叶片密被柔毛; 其分布于我国绝大部分地区(除东北和西北以外)以及朝鲜半岛、日本、东南亚、太平洋群岛, 欧洲和美洲也有广泛分布。作为一种先驱植物, 构树具有适应性广、抗逆性强和病虫害少等特点, 已广泛应用于造纸、饲料、医药、生态修复和绿化等, 具有全树开发利用的发展前景(黎磊等, 2010)。近年来, 随着对构树研究的不断深入, 我们发现构树可以成为多种性状研究的理想模式植物, 与已有模式植物相比, 其具有多个突出的特点。将构树作为多功能模式材料来研究, 具有深远的科学意义和重要的应用价值。

## 1 构树作为模式植物的依据

模式植物应该具备的条件包括: 重要的研究价值; 研究内容的代表性或典型性; 便于获得且易于在实验室内种植培养; 便于研究, 容易进行实验操作, 特别是遗传学分析。构树完全具备模式植物应有的条件。

### 1.1 生物学特性

根据《中国植物志》的分类系统, 构树属于双子叶植物纲(Dicotyledoneae)、原始花被亚纲(Archichlamydeae)、荨麻目(Urticales)、桑科(Moraceae)、桑亚科(Subfam. Moroideae)、构树族(Trib. Broussonetieae)、构属(*Broussonetia*)、构树组(Sect. *Broussonetia*)。而根据Angiosperm Phylogeny Group III分类系统, 构树被划归为核心真双子叶植物(core Eudicots)、五瓣花类(Pentapetaleae)、蔷薇分支(Rosids)、豆分支(Fabids)、固氮分支(nitrogen-fixing clade)、蔷薇目(Rosales)、桑科(刘冰等, 2015)。

构树叶片具有典型的异形叶性, 单叶互生或对生, 表皮毛由单细胞组成并呈毛钩状, 叶边缘有粗

锯齿, 叶面灰绿色密被长柔毛; 初夏开淡绿色小花, 雌雄异株, 雄花花序为柔荑花序, 长条状下垂, 雌花花序球形头状; 核果聚合成聚花果, 呈圆球状, 肉质, 果肉橙红色, 每个果球中含成熟种子200–500粒。

### 1.2 研究利用价值

构树纤维细长, 含量达43.06%, 与苕麻和棉纤维的化学组成和结构类似, 是一种优良的造纸原料(薛崇昫等, 2006; 牛敏等, 2008)。蔡伦造纸术所使用的原料主要为构树皮。于2006年入选第一批国家级非物质文化遗产名录的纳西族东巴纸以及傣族构皮手工造纸所用的原料都是构树皮(郭风平, 2006; 白淑云等, 2008)。构树全株入药, 并被列入《本草纲目》, 从中鉴定出构树酮等56种黄酮类化合物以及生物碱和香豆素等(冯卫生等, 2008); 构树酮具有抗氧化、抗菌和抗炎活性, 用于乳腺癌、动脉粥样硬化和心血管等疾病的治疗(朱开梅等, 2011; 戚亚伟等, 2014)。构树还可作为退化喀斯特石漠化地区造林的先锋树种(魏媛等, 2014; 王金山等, 2014)。构树不仅耐重金属污染, 也能富集重金属, 是尾矿污染区生态修复与重建的优选树种(栾以玲等, 2008; 董方平等, 2010; Shi et al., 2011; 彭献军等, 2016)。构树叶片较厚、表面粗糙、背面有柔毛等特点使其具有优良的吸收有害气体和吸滞粉尘的能力, 可用于城市降尘防霾(熊佑清, 2004)。中国农村长期以来就用构树叶喂猪。作为传统的粗蛋白饲料原料, 构树叶片中粗蛋白质含量达20%以上, 高于蛋白类饲料紫花苜蓿(*Medicago sativa*), 可作为一种优质的饲料用来喂养畜禽, 其品质优于配合饲料与混合饲料, 能够显著降低饲料成本(夏中生等, 2008)。

构树抗逆性强, 适应性广, 是逆境适应机制研究的理想材料。构树的黄酮类化合物种类多样, 且含量丰富, 作为传统中药, 一直受到广泛关注。构树树干的纤维素含量与杨树相当, 是优良的造纸原料, 是木本植物纤维合成研究的好材料。构树内生和根际共生微生物种类丰富, 非常适宜作为固氮植物与微生物共生机制的研究系统。因此, 构树可以作为研究木质素和纤维素合成、类黄酮和氮代谢、异形叶性形成、植物性别分化机制以及植物抗性和环境适应性进化等植物学研究领域重大关键问题的模式材料。

### 1.3 繁殖和生长特性

#### 1.3.1 分布广, 适应性强, 材料易获得

除了极端低温( $<-35^{\circ}\text{C}$ )的区域之外, 构树在我国乃至全球各地均有分布, 自然分布的最高海拔可达3 500 m(西藏林芝地区的南迦巴瓦峰)。在田间地头、墙角屋边、沟边路旁、铁路和高速公路的沿线、废弃的厂房和矿区等地方均可见到生长旺盛的构树, 在石漠化和盐碱地均可人工种植构树。因此, 构树的适应性强, 植株个体和种子等都非常容易采集。

#### 1.3.2 繁殖力强, 种植方便, 组培和转化体系完善

构树生命力强, 用普通花盆和普通培养基就可进行人工种植与培养, 在室内外种植均可以使用盆栽、扦插和种子繁殖。构树既可以大田种植, 也可以在培养箱和人工气候室内进行培养。中国科学院植物研究所的科研人员已经建立了构树组培快繁体系, 年单芽增殖系数达150万株。另外, 通过完善的构树叶盘法遗传转化技术体系, 已经实现了对构树进行基因编辑和转基因等基因工程操作。

#### 1.3.3 多年生, 世代周期短, 种子数量多

相比其它多年生木本植物, 2年生构树即可开花结果, 其种子小, 百粒重仅为0.15–0.3 g, 种子量大, 单株就可以收获几万甚至十多万粒种子, 遗传变异丰富。

#### 1.3.4 染色体少, 基因组紧凑, 遗传背景简单

构树有13对染色体( $2n=26$ ), 基因组紧凑, 通过二代测序和流式细胞仪估测其基因组为380 Mb(数据未发表)。因此, 易于对其进行基因表达调控检测和分子生物学实验操作, 有利于进行功能基因组研究及遗传学分析。

#### 1.3.5 表型性状丰富

构树的主干明显或不明显, 侧枝发达或主干直立, 枝繁叶茂或枝叶扶疏; 树皮色彩种类丰富, 有纯灰白色, 有花斑和条纹等不同颜色; 茎叶的表皮毛或浓密刚硬或几无毛; 雌雄异株, 罕见雌雄同株或雌雄同花, 雄花为柔荑花序, 雌花为头状花序; 果实为聚合果; 叶片为典型的异形叶性: 在不同的发育时期裂片

数量不同, 幼苗多裂叶, 裂片0–6片, 而成株叶片几乎全为全缘、心形叶。

### 1.4 基因组计划

中科院植物所的科研人员利用最新测序技术, 结合光学图谱和高密度的遗传图谱, 成功构建了高质量的构树全基因组图谱, 达到了准染色体水平的组装, 为进一步改良构树的农艺性状奠定了基础。利用构树的全基因组序列以及转录组数据, 研究人员对构树的进化历史、基因组功能注释和物种间的基因组共线性等进行了解析; 还对构树纤维发育、木质素和黄酮类代谢、氮代谢以及重金属耐受性和抗逆性等相关的重要基因展开了深入研究。同时, 研究人员对来自全国23个省区以及美国、日本和韩国的野生构树资源进行了简化基因组测序及重测序, 探索构树起源和分布规律, 以及温度适应机制等(数据待发表)。

构树基因组图谱的成功构建将对其作为模式生物研究提供重要支撑。后续通过比较不同构树的基因组信息, 可以发现控制构树粗蛋白含量、纤维素、木质素、黄酮类、速生高产、树形高矮及抗逆等重要性状的关键基因, 从而为构树优良品种选育、保护和推广提供强有力的工具。通过探明构树饲用营养的遗传基础, 为构树作为原料的饲料产品的精深开发提供方法、指明方向。通过比较构树自然居群样本的基因组信息, 还可以探索我国各族人民乃至全世界范围开发利用构树自然资源的文明历史。总之, 构树基因组研究将会引领构树产业链上各关键环节的科技创新。

综上, 构树适合作为模式材料来研究异形叶性、表皮毛发育、侧枝发育、株型发育、雌雄性别分化、雌雄花性别的转变以及树皮颜色等植物共有性状的发育调控机制, 满足作为模式植物的条件。

## 2 构树作为模式物种的优势

### 2.1 多年生木本模式植物

与1年生植物相比, 木本植物大多为多年生植物, 一般个体高大且具有复杂的树冠结构。木本植物具有次生木质部, 随季节变换有休眠特性, 同时在生长过程中有幼龄期到成年期的转换(尹佟明等, 2004)。最被普遍认可的木本模式植物为杨树(张勇等, 2006), 其

它常见的并且基因组已经测序的木本植物有苹果 (*Malus x domestica*) (Velasco et al., 2010)、梨 (*Pyrus bretschneideri*) (Wu et al., 2013)、桑树 (*Morus notabilis*) (He et al., 2013)、桃 (*Prunus persica*) (The International Peach Genome Initiative et al., 2013) 和棕榈 (*Phoenix dactylifera*) 等。然而, 与杨树或其它木本植物相比, 构树具有更紧凑的基因组, 构树的世代周期短, 种植第2年即可开花结果, 后代数量多, 生长迅速、韧皮纤维优良, 可以室内栽培, 非常适宜作为模式材料, 适合多年生木本植物的纤维素和木质素等合成代谢机制等的研究。

## 2.2 蔷薇目模式材料

拟南芥已成为双子叶植物的模式材料 (Havukkala, 1996; 祝沛平, 2000); 水稻成为单子叶植物的模式材料。随着生物技术的进步以及测序技术的普及, 完成基因组测序的物种逐渐增多, 人们开始直接针对科学问题来选择植物物种或其近缘种进行研究。尤其是在禾本科内, 水稻不再是禾本科唯一的模式材料, 二穗短柄草 (*Brachypodium distachyon*)、玉米 (*Zea mays*)、高粱 (*Sorghum bicolor*) 和谷子 (*Setaria italica*) 等都被作为模式材料进行研究。由此可见, 随着基因组测序技术的不断发展和植物研究的不断深入, 不同的分类单元需要有更适宜的研究对象作为模式材料来开展更系统具体的研究。

蔷薇目包括蔷薇科 (Rosaceae)、桑科 (Moraceae)、大麻科 (Cannabaceae)、荨麻科 (Urticaceae) 和鼠李科 (Rhamnaceae) 等, 含有常见的果树、花卉和中药材等众多经济植物。其中, 苹果 (Velasco et al., 2010)、梨 (Wu et al., 2013)、草莓 (*Fragaria vesca*) (Shulaev et al., 2010)、桑树 (He et al., 2013)、桃 (The International Peach Genome Initiative et al., 2013)、大麻 (*Cannabis sativa*)、枣树 (*Ziziphus jujuba*) 和梅花 (*Prunus mume*) 等植物的基因组已经得到解析。在这些植物中, 草莓被认为适宜作为蔷薇目的模式材料。然而, 与构树相比, 草莓为草本植物, 不能代表蔷薇目的木本植物的生长特性。相对于构树, 苹果、梨、桃、枣和桑树等植物繁殖困难, 生长速度慢, 对于常规的基因功能验证等实验操作来说, 生长周期长是一个难以逾越的障碍。因此, 构树生长速度快、子代数多等优势使其更适宜作为蔷薇目木本植物研究的

模式材料。

## 2.3 药用模式植物

目前, 已有的药用模式植物有丹参 (王庆浩等, 2009) 和灵芝 (罗红梅等, 2012) 等。作为药用植物, 丹参含有较多的丹参酮。然而, 与构树相比, 丹参是草本植物, 单株种子数量极少, 不利于进行遗传学分析。而灵芝作为菌物类, 不能进行光合作用, 没有根、茎和叶等器官的分化, 因此, 灵芝仅适于作为真菌类药用植物的模式材料。而构树作为传统药用植物, 含有丰富的黄酮类和生物碱等药用成分, 其药效成分研究已经非常深入, 药理药化的研究也非常系统, 而其药效成分在植物体内的合成通路等方面却几乎未见报道。由于构树生长快、易培养、世代周期短且后代种子多, 非常适宜作为药用模式物种来研究黄酮类等药用成分的合成代谢。

## 2.4 饲用模式植物

常用的饲用植物有紫花苜蓿、大豆 (*Glycine max*)、羊草 (*Leymus chinensis*)、高粱和玉米等。除了羊草之外, 其余几个物种均完成了基因组破译。然而, 青储高粱和青储玉米的粗蛋白含量均在10%左右, 作为粗蛋白饲料原料研究价值不大, 仅适用于作为纤维素等糖类研究。苜蓿、玉米、高粱和大豆等为2年或1年生草本植物, 无法进行多年收获性状的研究, 更无法代表众多木本饲料物种的生长特性。此外, 目前有关苜蓿和大豆的研究多集中于固氮机制或油脂代谢等方面。而构树叶的粗蛋白含量高达20%以上, 是优良的木本饲料原料。因此, 将构树作为饲用植物研究的模式材料, 可以系统研究连续多年收割条件下, 木本饲料植物的氮代谢机理、氨基酸合成和运输途径及蛋白质贮藏机制等。

## 2.5 生物质能源植物

根据能源使用方式可将能源植物分为四大类 (周海霞和袁丽红, 2008): 含类似石油成分的能源植物, 如橡胶 (*Hevea brasiliensis*) 和油桐 (*Sindora glabra*) 等; 富含高糖、高淀粉和纤维素等碳水化合物的能源植物, 如木薯 (*Manihot esculenta*)、甜菜 (*Beta vulgaris*)、甘蔗 (*Saccharum officinarum*) 和高粱等; 富含油脂的能源植物, 如麻疯树 (*Jatropha curcas*)、白沙蒿 (*Artem-*

*isia sphaerocephala*)和葡萄藻(*Botryococcus braunii*)等;用于薪炭的能源植物,如加拿大杨(*Populus x canadensis*)、柳枝稷(*Panicum virgatum*)和旱柳(*Salix matsudana*)等。

构树适应性强、分布广,比上述常见的木本能源植物生长速度快。构树的纤维品质优良,干物质中纤维含量高达70%,年产量(干重)可达30 t·hm<sup>-2</sup>,高于柳枝稷等传统草本能源植物,远高于杨树等林木类能源植物。构树既可以用于生产燃料乙醇,也可以直接制作燃料块用于电厂发电。因此,构树作为能源植物开发利用潜力巨大。以构树为研究材料,可以系统深入地开展能源植物产量、能量转化效率以及光合产物转化方面的基础研究。

综上,构树是一种科研、生态和经济价值极高的多功能物种,非常适合作为木本植物、药用植物、饲料和生物质能源植物等研究的理想模式材料。

### 3 构树研究进展

作为一种速生经济树种,构树的研究和利用历史悠久,主要集中在造纸、药用、饲用、生态修复和园林绿化等方面。

#### 3.1 构树造纸

构树纤维是一种优良的造纸原料(薛崇昀等,2006;牛敏等,2008)。四大发明之一——蔡伦造纸术,使用的主要材料是构树皮。于2006年入选第一批国家级非物质文化遗产名录的纳西族东巴纸以及傣族构皮手工造纸、海南黎族的树皮衣所用的原料都是构树皮(郭风平,2006;白淑云等,2008)。现代研究表明,构树韧皮纤维细长,平均长度为7.45 mm,纤维素含量较高,达43.06%,是优质的造纸原料(姜磊等,2007);构树纤维表面光滑,并且与苧麻和棉纤维的化学组成及结构类似,适合造纸与纺纱(郭光振和张同华,2011)。树干韧皮纤维平均含量为44.11%,树枝韧皮纤维平均含量为42.11%,木纤维平均含量为63.71%,远高于造纸对原料纤维含量的要求(≥45%) (王瑋,2006)。

#### 3.2 构树药用

构树全株入药,并被列入《本草纲目》。构树的成熟

果实入药称“楮实子”,中国的著名药典均有收录,为常见中药,具有补肾清肝、明目利尿的功效;用于治疗腰膝酸软、虚劳骨蒸、头昏目昏、目生翳膜、水肿胀满,还可以治疗顽癣、神经性皮炎和湿疹等皮肤病。楮实子不仅具有开发成为治疗老年性疾病新药的潜力,还可以制成美容保健产品。目前,已经从构树中鉴定出构树酮等黄酮类化合物56种以及生物碱、香豆素、木脂素、萜、挥发油、脂肪酸、酯和氨基酸及其它多种化合物(冯卫生等,2008);其中多个成分具有抗血小板聚集、抑制芳香化酶、抗氧化、抗菌、抗炎、抑制蛋白络氨酸磷酸酶1B和细胞中毒等活性(朱开梅等,2011;戚亚伟等,2014),可应用于乳腺癌、动脉粥样硬化和心血管等疾病的治疗。

#### 3.3 构树饲用

中国农村长期以来就用构树叶喂猪。构树叶片中粗蛋白含量是水稻和玉米的3倍,小麦的2倍,仅次于大豆,可作为一种优质的非常规饲料用来喂养畜禽,优于配合饲料与混合饲料,可显著降低饲料成本(杨青春等,2014)。构树叶片干物质占85.85%,营养成分含量为粗蛋白21.15%、粗脂肪3.58%、粗纤维10.07%、无氮浸出物38.76%、灰分12.02%、钙2.23%、磷0.30%。叶片中含有天冬氨酸和赖氨酸等20余种氨基酸;还含有丰富的维生素(维生素B<sub>1</sub>和B<sub>2</sub>)和胡萝卜素(彭超威和程幼学,1992)。用15%的构树叶粉替代豆粕和麦麸,能够显著降低饲料成本。添加15%–20%的构树叶粉可以提高蛋鸡的生蛋率和鸡蛋品质(李艳芝,2011)。构树叶经发酵处理后,粗蛋白含量大幅提高,并且粗纤维含量有所降低。经合理发酵后饲喂,可明显改善猪肉品质和饲喂效果(熊罗英,2010)。而中科院植物所培育的杂交构树,叶表面几乎无毛,木质素含量更低,全株茎叶的粗蛋白含量高达20%,可以实现机械化采收加工。据此,我们提出了“以树代粮,种养循环”的新概念。目前,杂交构树已被列入国家十大精准扶贫工程之一,作为粗蛋白饲料在全国20多个省区进行了示范种植和推广应用。

#### 3.4 生态修复和园林绿化

构树可作为退化喀斯特石漠化地区造林的先锋树种(魏媛等,2014)。构树不仅耐重金属污染,还能富集重金属,是尾矿污染区生态修复与重建的优选树种(栾

以玲等, 2008; 童方平等, 2010; Shi et al., 2011; 贺庭等, 2012; 焦阳等, 2014)。构树叶片较厚、叶表面粗糙、背面有柔毛, 使其具有优良的吸收有害气体和吸滞粉尘的能力(熊佑清, 2004; 王爱霞等, 2009; 赵林峰和高建亮, 2012), 可应用于治理城市雾霾, 是一种非常理想的绿化树种, 在城市园林绿化中具有广阔的应用前景。

构树还具有抗贫瘠和耐盐碱等特性, 是治理石漠化与盐碱地的理想树种。尾矿地区由于土壤中含有较多重金属离子, 因而不适合大多数植物的生长, 但是构树能在尾矿区生长(Shi et al., 2011)。构树对水分亏缺的适应能力较强, 可作为退化喀斯特石漠化地区造林的先锋树种。在我国西南喀斯特地区已经形成了营造构树林的生态经营技术体系(魏媛和喻理飞, 2010)。同时, 构树还被应用于滨海盐碱地和尾矿废弃地等地貌的原土生态绿化, 可大幅度降低生态绿化工程的成本(王金山等, 2014; 彭献军等, 2016)。另外, 构树叶粉可以吸收水溶液中的重金属离子, 具有开发为价格低廉的生物清洁吸收剂的潜能(Nagpal et al., 2011)。

### 3.5 基础生物学研究

构树有26条染色体, 为二倍体, 最长的1对染色体长为2.1–2.2  $\mu\text{m}$ , 其余的在0.7–1.7  $\mu\text{m}$ 之间(Oginuma and Tobe, 1995)。到目前为止, 从分子或基因层面研究构树的报道较少, 现有的文献大多为构树抗逆机制研究。构树幼苗在一定的盐浓度范围和时间内能够主动调节自身生理代谢, 通过合成有机溶质提高适应能力, 在盐胁迫下其自身可诱导抗氧化酶系统以提高适应能力(杨帆等, 2008)。低浓度的盐对构树种子的萌发有促进作用(吴纲等, 2009)。与桑树相比, 在干旱胁迫条件下, 构树具有稳定的碳酸酐酶活力、较高的光能转化效率、电子传递速率以及净光合速率, 可对抗干旱逆境, 能够更好地适应喀斯特地区的干旱环境(吴沿友等, 2011)。

盐胁迫下, 构树根部 $\text{V-H}^+$ -ATPase活性的增强与subunit E的转录物和蛋白水平呈正相关, 提高 $\text{V-H}^+$ -ATPase subunit E的表达水平能增强构树的抗盐能力(Zhang et al., 2012)。在构树幼苗中过表达 $\text{Na}^+/\text{H}^+$ 转运体基因 $\text{AtNHX5}$ 能显著提高其抗盐和抗旱能力(Li et al., 2011)。构树雌雄株间过氧化物同工酶活性相

近, 没有性别间的明显差异, 无法用于性别鉴定(赵云云等, 1994); 而基于序列标签位点(STS)标记鉴别构树性别的扩增序列多态技术(AFLP), 可以在幼苗期用于大规模鉴定性别类型(Wang, 2012)。李岩和李冠(2007)对构树肌动蛋白的基因片段进行了克隆, 并对其序列进行了分析, 为探究外源基因在构树中的表达提供了参照。构树茎叶表面的毛具有钟乳体, 富含硫酸钙, 可能与抗 $\text{SO}_2$ 污染有关(叶明维, 1991)。

本实验室近10年来对构树开展了系统研究, 培育出2个杂交构树新品种。刘志远等(2009)建立了构树DNA提取方法及最佳SRAP-PCR反应体系, 并用SRAP分子标记分析了构树种质资源的遗传多样性。通过对21份材料进行聚类分析, 结果表明, 10个不同地方的构树可以分为日本和大陆2类, 找到1个大连构树特有片段并转换成稳定性更好的SCAR标记。通过对杂交构树的根、茎和叶等进行RNA-seq测序, 获得67 443个基因, 1 337个转录因子, 分属55个基因家族(Peng et al., 2014a); 已鉴定出参与纤维素和木质素合成的候选基因2 474个, 参与黄酮类和生物碱等次生代谢途径基因3 347个(Peng et al., 2014b)。通过差异蛋白组学技术和高通量测序技术, 获得低温胁迫下的差异表达蛋白38个, 鉴定出5 800个响应低温胁迫基因, 结合光合速率等生理指标以及亚细胞显微结构切片的结果, 我们深入研究了低温处理下构树的磷酸化蛋白质组变化, 从而系统解析了构树对低温胁迫的响应机制(Peng et al., 2015a, 2015b; Pi et al., 2017)。孙静文(2006)解析了木质素代谢途径的关键酶BpCCoAOMT和BpF5H在木质素代谢中的作用机制, 还揭示了逆境应答相关基因 $\text{BpDREB2}$ 的功能(Sun et al., 2014)。

### 3.6 新品种培育

王凤英等(2011)通过芽接、枝插、埋根和根蘖等无性繁殖技术成功选育了黄色叶构树, 既保留了原品种适应性广和抗污染能力强的特点, 又具有稳定性、一致性及生长势良好等特点。陈建业等(2012)培育了斑叶构树和金叶构树2个观赏品种。斑叶构树叶表面呈深绿色, 或大部分叶片为金黄色、淡黄色或黄白色, 表面微密被短柔毛。金叶构树新品种幼枝金黄色, 后淡黄白色或黄色, 叶全为金黄色、淡黄色或黄白色, 密被先端弯曲长柔毛。这2个品种生长缓慢, 可用于观赏。

中科院植物所的研究团队以野生构树为父本、同属灌木植物小构树为母本,将现代育种技术与常规技术相结合进行种间杂交,获得原始的杂交构树新品种,并通过神舟飞船系列连续10年的太空搭载,经过宇宙空间微重力、高真空和多辐射线诱变等特殊环境作用,刺激细胞发生地面难以实现的稳定基因变异。通过对变异种苗成长过程的观察,筛选出具有优良性状的植株,最终培育出更适合产业化推广应用的杂交构树新品种,分别命名为中构101号和中构201号。中构101号杂交构树具有速生丰产和粗蛋白含量高优良特性,目前已经广泛应用于饲料生产,并被列入国家十大精准扶贫工程,用于解决贫困地区畜牧业发展面临的粗蛋白饲料短缺的问题。中构201号杂交构树具有更强的抗干旱和抗盐碱等能力,更适合应用于荒山荒坡、沙地及工厂废弃地等的生态修复。

#### 4 构树作为模式物种的研究展望

构树作为模式植物,可以用于探索植物学领域的一系列重大关键问题,如植物的环境适应性进化、植物与微生物的共生关系、异形叶性形成机制、植物抗性机制、多年生木本植物的木质素和纤维素、类黄酮等次生代谢物合成机制、植物性别分化机理、木本植物侧根系和株型发育调控机制等。

目前,对构树的研究和关注主要集中于经济性状和栽培种植方法方面,而基础生物学的研究非常缺乏,需要开展一系列的研究:(1) 构树种质资源的评价及对构树物种的起源与扩散路径进行系统研究;(2) 构树组学解析,包括基因组、转录组、蛋白质组、代谢组,以及表观遗传和染色体结构;(3) 构树功能基因研究,包括与构树纤维素、木质素、类黄酮、生物碱、多酚类和萜类等特异组分产量和品质相关的基因;(4) 构树重要经济价值性状的全基因组关联分析,在充分收集表型数据的基础上,采用高通量测序技术,深入研究构树的粗蛋白含量高、纤维优良和生长迅速等重要经济性状的生物学基础;(5) 以构树为模式材料研究异形叶性、株型发育、雌雄性别分化和树皮颜色等植物共有性状的发育调控机制;(6) 构树共生微生物的分离、鉴定和开发利用;(7) 构树相关数据库建设,以构树基因组数据库为基础,全面建设构树信息资源数据库,涵盖科研和产业推广。

#### 参考文献

- 白淑云, 刘秉铨, 何连芳 (2008). 造纸原料新材种——杂交构树. 湖南造纸 37(4), 7-9, 14.
- 陈建业, 李占红, 范军科, 宁玉霞 (2012). 河南构树两个彩叶新品种及其繁育技术. 北方园艺 (19), 73-74.
- 冯卫生, 李红伟, 郑晓珂 (2008). 构树化学成分的研究进展. 中国新药杂志 17, 272-278.
- 郭风平 (2006). 中国森林文化之我见. 西北农林科技大学学报(社会科学版) 6(5), 90-95.
- 郭光振, 张同华 (2011). 构树纤维微观结构特点及应用前景. 中国纤检 (21), 76-79.
- 贺庭, 刘婕, 朱宇恩, 赵焯 (2012). 重金属污染土壤木本-草本联合修复研究进展. 中国农学通报 28(11), 237-242.
- 惠俊爱, 王绍明, 张霞, 惠俊美, 王庆果 (2002). 模式生物及其研究进展. 生物学通报 37(8), 4-6.
- 姜磊, 廖声熙, 李昆, 杨振寅, 赵一鹤, 张春华, 李立 (2007). 构树皮化学成分、纤维形态与制浆性能分析. 西南林学院学报 27(3), 71-75.
- 焦阳, 贾春云, 范文玉, 姜春阳, 台培东 (2014). 构树对菱镁矿区破损土地的生态适应性. 安徽农业科学 42, 5063-5065, 5138.
- 黎磊, 夏玉芳, 王琿 (2010). 构树生长特性研究. 贵州科学 28, 62-66.
- 李妍 (2007). 耐盐研究模式植物——盐芥. 生物学通报 42(2), 22-23.
- 李岩, 李冠 (2007). 光叶楮肌动蛋白基因片段的克隆及其序列分析. 生物技术 17(4), 1-3.
- 李艳芝 (2011). 构树叶对蛋鸡生产性能、蛋品质、血液生化指标及免疫功能的影响. 硕士论文. 保定: 河北农业大学. pp. 30-39.
- 刘冰, 叶建飞, 刘夙, 汪远, 杨永, 赖阳均, 曾刚, 林秦文 (2015). 中国被子植物科属概览: 依据APG III系统. 生物多样性 23, 225-231.
- 刘志远, 范卫红, 沈世华 (2009). 构树SRAP分子标记. 林业科学 45(12), 54-58.
- 栾以玲, 姜志林, 吴永刚 (2008). 栖霞山矿区植物对重金属元素富集能力的探讨. 南京林业大学学报(自然科学版) 32(6), 69-72.
- 罗红梅, 胡鸢雷, 李春芳, 宋经元, 郭红卫, 陈士林 (2012). 灵芝药用模式物种的形成与展望. 见: 中药与天然药高峰论坛暨第十二届全国中药和天然药物学术研讨会论文集. 海口: 中国药学会. pp. 13-20.

- 牛敏, 高慧, 张丽萍 (2008). 构树木质部的纤维形态、化学组成及制浆性能. *经济林研究* 25(4), 45–49.
- 裴仁济, 陈小强, 孙宁, 张乃楠, 张宁, 张磊 (2010). 花色模式植物——非洲紫罗兰. *北方园艺* (11), 219–222.
- 彭超威, 程幼学 (1992). 构树叶饲喂生长肥育猪试验. *广西农业科学* 23, 136–137.
- 彭献军, 王金山, 沈世华 (2016). 运用杂交构树对尾矿生态修复和矿区绿化. *天津农业科学* 22(12), 92–98.
- 戚亚伟, 李勇, 赵云涛, 刘铀 (2014). 构树叶对营养性肥胖小鼠脂肪代谢与抗氧化机能的影响. *动物医学进展* 35(4), 49–53.
- 孙静文 (2006). 构树DREB转录因子及木质素合成代谢相关基因的克隆及功能分析. 博士论文. 北京: 中国科学院研究生院(植物研究所). pp. 21–76.
- 董方平, 龙应忠, 杨勿享, 李贵, 石文峰, 易雷琴 (2010). 镉矿区构树富集重金属的特性研究. *中国农学通报* 26(14), 328–331.
- 王爱霞, 张敏, 黄利斌, 方炎明, 高彩云 (2009). 南京市14种绿化树种对空气中重金属的累积能力. *植物研究* 29, 368–374.
- 王凤英, 张闯令, 张文卓 (2011). 黄色叶构树的选育及应用. *农业科技通讯* (5), 191–193.
- 王琿 (2006). 构树生长与材性研究. 硕士论文. 贵阳: 贵州大学. pp. 20–45.
- 王金山, 刘金升, 彭献军, 倪正云, 王广军, 沈世华 (2014). 杂交构树在滨海盐碱地生态绿化中的应用. *天津农业科学* 20(2), 95–101.
- 王庆浩, 陈爱华, 张伯礼 (2009). 丹参: 一种中药研究的模式生物. *中医药学报* 37(4), 1–3.
- 魏媛, 吴长勇, 姜丽 (2014). 喀斯特石漠化区构树资源开发利用效益评价. *绿色科技* (9), 60–61.
- 魏媛, 喻理飞 (2010). 西南喀斯特地区构树生态经营技术体系初析. *浙江林业科技* 30(3), 29–33.
- 吴纲, 肖小君, 何开跃, 蒋泽平, 张敏 (2009). NaCl胁迫对构树种子发芽及幼苗生理生化指标的影响. *江苏林业科技* 36(4), 8–12.
- 吴沿友, 梁铮, 邢德科 (2011). 模拟干旱胁迫下构树和桑树的生理特征比较. *广西植物* 31, 92–96.
- 夏中生, 何国英, 廖志超, 黄所含, 唐亮, 刘丹, 周虹 (2008). 构树叶粉用作生长肥育猪饲料的营养价值评价. *粮食与饲料工业* (12), 37–38.
- 熊罗英 (2010). 构树饲料发酵技术及构树饲料营养价值评定. 硕士论文. 湛江: 广东海洋大学. pp. 50–54.
- 熊佑清 (2004). 构树在绿化中的应用研究. *中国园林* 20(8), 72–74.
- 薛崇昀, 贺文明, 张睿玲 (2006). 人工种植构树的材性特点及制浆性能研究. *中国造纸* 25(9), 1–5.
- 杨帆, 丁菲, 杜天真, 郭莹, 邵晓康 (2008). 构树抗氧化酶系统对盐胁迫的响应. *浙江林业科技* 28, 1–4.
- 杨青春, 陈绍红, 刘铀 (2014). 构树叶对育肥猪生产性能、肉质及营养物质表观消化率的影响. *河南农业科学* 43(7), 133–137.
- 叶明维 (1991). 构树钟乳体毛的发育及钟乳体成分研究. *植物学通报* 8(4), 40–42, 47.
- 尹冬明, 朱其慧, 黄敏仁, 王明麻 (2004). 多年生植物模式物种基因组研究的历史及进展. *植物分类学报* 42, 464–479.
- 张勇, 张守攻, 齐力旺, 陈小强, 陈瑞阳, 宋文芹 (2006). 杨树——林木基因组学研究的模式物种. *植物学通报* 23, 286–293.
- 赵林峰, 高建亮 (2012). 构树在衡阳市园林绿化中的应用研究. *安徽农业科学* 40, 8979–8980.
- 赵云云, 田汝岭, 刘捷平 (1994). 构树雌雄株过氧化物酶同工酶的研究. *植物学通报* 11(专辑), 80–80.
- 周海霞, 袁丽红 (2008). 能源植物的开发与利用. *中国科技论文在线* (3), 179–183.
- 朱开梅, 刘建楠, 顾生玖, 赵磊 (2011). 构树药用活性化学成分及药理临床应用研究进展. *中国实验方剂学杂志* 17, 198–201, 204.
- 祝沛平 (2000). 用于基因组分析的模式植物拟南芥. *植物杂志* (6), 35.
- 朱作言 (2006). 模式生物研究. *生命科学* 18, 6.
- Havukkala IJ (1996). Cereal genome analysis using rice as a model. *Curr Opin Genet Dev* 6, 711–714.
- He NJ, Zhang C, Qi XW, Zhao SC, Tao Y, Yang GJ, Lee TH, Wang XY, Cai QL, Li D, Lu MZ, Liao ST, Luo GQ, He RJ, Tan X, Xu YM, Li T, Zhao AC, Jia L, Fu Q, Zeng QW, Gao C, Ma B, Liang JB, Wang XL, Shang JZ, Song PH, Wu HY, Fan L, Wang Q, Shuai Q, Zhu JJ, Wei CJ, Zhu-Salzman K, Jin DC, Wang JP, Liu T, Yu MD, Tang CM, Wang ZJ, Dai FW, Chen JF, Liu Y, Zhao ST, Lin TB, Zhang SG, Wang JY, Wang J, Yang HM, Yang GW, Wang J, Paterson AH, Xia QY, Ji DF, Xiang ZH (2013). Draft genome sequence of the mulberry tree *Morus notabilis*. *Nat Commun* 4, 2445.
- Li MR, Li Y, Li HQ, Wu GJ, Näsholm T (2011). Overexpression of *AtNHX5* improves tolerance to both salt and drought stress in *Broussonetia papyrifera* (L.) Vent. *Tree*



- Physiol* **31**, 349–357.
- Nagpal UMK, Bankar AV, Pawar NJ, Kapadnis BP, Zinjarde SS** (2011). Equilibrium and kinetic studies on biosorption of heavy metals by leaf powder of paper mulberry (*Broussonetia papyrifera*). *Water Air Soil Pollut* **215**, 177–188.
- Oginuma K, Tobe H** (1995). Karyomorphology of some Moraceae and Cecropiaceae (Urticales). *J Plant Res* **108**, 313–326.
- Peng XJ, Teng LH, Wang XM, Wang YC, Shen SH** (2014a). *De Novo* assembly of expressed transcripts and global transcriptomic analysis from seedlings of the paper mulberry (*Broussonetia kazinoki* × *Broussonetia papyrifera*). *PLoS One* **9**, e97487.
- Peng XJ, Teng LH, Yan XQ, Zhao ML, Shen SH** (2015a). The cold responsive mechanism of the paper mulberry: decreased photosynthesis capacity and increased starch accumulation. *BMC Genom* **16**, 898.
- Peng XJ, Wang YC, He RP, Zhao ML, Shen SH** (2014b). Global transcriptomics identification and analysis of transcriptional factors in different tissues of the paper mulberry. *BMC Plant Biol* **14**, 194.
- Peng XJ, Wu QQ, Teng LH, Tang F, Pi Z, Shen SH** (2015b). Transcriptional regulation of the paper mulberry under cold stress as revealed by a comprehensive analysis of transcription factors. *BMC Plant Biol* **15**, 108.
- Pi Z, Zhao ML, Peng XJ, Shen SH** (2017). Phosphoproteomic analysis of paper mulberry reveals phosphorylation functions in chilling tolerance. *J Proteome Res* **16**, 1944–1961.
- Shi X, Zhang XL, Chen GC, Chen YT, Wang L, Shan XQ** (2011). Seedling growth and metal accumulation of selected woody species in copper and lead/zinc mine tailings. *J Environ Sci* **23**, 266–274.
- Shulaev V, Sargent DJ, Crowhurst RN, Mockler TC, Folkerts O, Delcher AL, Jaiswal P, Mockaitis K, Liston A, Mane SP, Burns P, Davis TM, Slovin JP, Bassil N, Hellens RP, Evans C, Harkins T, Kodira C, Desany B, Crasta O, Jensen RV, Allan A, Michael TP, Setubal JC, Celton JM, Rees DJG, Williams KP, Holt SH, Rojas JJR, Chatterjee M, Liu B, Silva H, Meisel L, Adato A, Filichkin SA, Troggio M, Viola R, Ashman TL, Wang H, Dharmawardhana P, Elser J, Raja R, Priest HD, Bryant Jr DW, Fox SE, Givan SA, Wilhelm LJ, Naithani S, Christoffels A, Salama DY, Carter J, Girona EL, Zdepski A, Wang WQ, Kerstetter RA, Schwab W, Korban SS, Davik J, Monfort A, Denoyes-Rothan B, Arus P, Mittler R, Flinn B, Aharoni A, Bennetzen JL, Salzberg SL, Dickerman AW, Velasco R, Borodovsky M, Veilleux RE, Folta KM** (2010). The genome of woodland strawberry (*Fragaria vesca*). *Nat Genet* **43**, 109–116.
- Sun JW, Peng XJ, Fan WH, Tang MJ, Liu J, Shen SH** (2014). Functional analysis of *BpDREB2* gene involved in salt and drought response from a woody plant *Broussonetia papyrifera*. *Gene* **535**, 140–149.
- The International Peach Genome Initiative, Verde I, Abbott AG, Scalabrin S, Jung S, Shu SQ, Marroni F, Zhebentyayeva T, Dettori MT, Grimwood J, Cattonaro F, Zuccolo A, Rossini L, Jenkins J, Vendramin E, Meisel LA, Decroocq V, Sosinski B, Prochnik S, Mitros T, Policriti A, Cipriani G, Dondini L, Ficklin S, Goodstein DM, Xuan PF, Del Fabbro C, Aramini V, Copetti D, Gonzalez S, Horner DS, Falchi R, Lucas S, Mica E, Maldonado J, Lazzari B, Bielenberg D, Pirona R, Miculan M, Barakat A, Testolin R, Stella A, Tartarini S, Tonutti P, Arús P, Orellana A, Wells C, Main D, Vizzotto G, Silva H, Salamini F, Schmutz J, Morgante M, Rokhsar DS** (2013). The high-quality draft genome of peach (*Prunus persica*) identifies unique patterns of genetic diversity, domestication and genome evolution. *Nat Genet* **45**, 487–494.
- Velasco R, Zharkikh A, Affourtit J, Dhingra A, Cestaro A, Kalyanaraman A, Fontana P, Bhatnagar SK, Troggio M, Pruss D, Salvi S, Pindo M, Baldi P, Castelletti S, Cavaiuolo M, Coppola G, Costa F, Cova V, Dal Ri A, Goremykin V, Komjanc M, Longhi S, Magnago P, Malacarne G, Malnoy M, Micheletti D, Moretto M, Perazzolli M, Si-Ammour A, Vezzulli S, Zini E, Eldredge G, Fitzgerald LM, Gutin N, Lanchbury J, Macalma T, Mitchell JT, Reid J, Wardell B, Kodira C, Chen ZT, Desany B, Niazi F, Palmer M, Koepke T, Jiwan D, Schaeffer S, Krishnan V, Wu CJ, Chu VT, King ST, Vick J, Tao QZ, Mraz A, Stormo A, Stormo K, Bogden R, Ederle D, Stella A, Vecchiotti A, Kater M, Masiero S, Lasserre P, Lespinasse Y, Allan AC, Bus V, Chagné D, Crowhurst RN, Gleave A, Lavezzo E, Fawcett JA, Proost S, Rouzé P, Sterck L, Toppo S, Lazzari B, Hellens RP, Durel C, Gutin A, Bumgarner RE, Gardiner SE, Skolnick M, Egholm M, Van de Peer Y, Salamini F, Viola R** (2010). The genome of the domesticated apple (*Malus × domestica* Borkh.). *Nat Genet* **42**, 833–839.
- Wang LJ** (2012). Identification of a male-specific amplified fragment length polymorphism (AFLP) marker in *Broussonetia papyrifera*. *Afr J Biotech* **11**, 8196–8201.

Wu J, Wang ZW, Shi ZB, Zhang S, Ming R, Zhu SL, Khan MA, Tao ST, Korban S, Wang H, Chen NJ, Nishio T, Xu X, Cong L, Qi KJ, Huang XS, Wang YT, Zhao X, Wu JY, Deng C, Gou CY, Zhou WL, Yin H, Qin GH, Sha YH, Tao Y, Chen H, Yang YA, Song Y, Zhan DL, Wang J, Li LT, Dai MS, Gu C, Wang YZ, Shi DH, Wang XW, Zhang HP, Zeng L, Zheng DM, Wang CL, Chen MS, Wang GB, Xie L, Sovero V, Sha SF, Huang WJ, Zhang SJ, Zhang MY,

Sun JM, Xu LL, Li Y, Liu X, Li QS, Shen JH, Wang JY, Paull RE, Bennetzen JL, Wang J, Zhang SL (2013). The genome of the pear (*Pyrus bretschneideri* Rehd.). *Genome Res* 23, 396–408.

Zhang M, Fang YM, Liang ZH, Huang LB (2012). Enhanced expression of vacuolar H<sup>+</sup>-ATPase subunit E in the roots is associated with the adaptation of *Broussonetia papyrifera* to salt stress. *PLoS One* 7, e48183.

## The Paper Mulberry: a Novel Model System for Woody Plant Research

Xianjun Peng, Shihua Shen \*

Key Laboratory of Plant Resources, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

**Abstract** As a perennial tree, the paper mulberry belongs to the genus *Broussonetia* in the family Moraceae. It is a multifunctional tree with important economic values. Its leaves are rich in protein. Its bark fiber is excellent raw material for paper making. Its roots, stems, leaves, fruits, and seeds have been used as Chinese traditional medicine. This species has an extensive distribution and strong adaptive traits. It is dioecious, and has sexual and asexual reproduction. It is also rich in genetic diversity and easily transformed. It displays diverse phenotypes and a compact genome, and it produces a great number of seeds per plant. Therefore, as a model plant, the paper mulberry could be used for exploring the mechanism of fibre and lignin synthesis, nitrogenous and flavonoid metabolism, plant resistance, adaptive evolution at different environmental conditions, heterophylly formation and other key issues in botanical research. This paper lists the key features of paper mulberry as a model material, briefly introduces the research progress on this species, and suggests future research directions.

**Key words** forage plants, genomic research, model plants, paper mulberry, raw materials for paper making

Peng XJ, Shen SH (2018). The paper mulberry: a novel model system for woody plant research. *Chin Bull Bot* 53, 372–381.

---

\* Author for correspondence. E-mail: shshen@ibcas.ac.cn