



DOI:10.14188/j.ajsh.20260307001

草莓短日型和日中型品种全基因组重测序变异比较研究

赵艳侠¹, 梁红敏¹, 王月¹, 崔刚², 徐波², 孔德强³, 孙家波^{1*}

(1. 山东省农业科学院休闲农业研究所/农业农村部华东都市农业重点实验室/生态园艺植物育种山东省工程研究中心, 山东 济南 250100;

2. 山东普朗特农业技术有限公司, 山东 济南 250100;

3. 博兴县农业农村局, 山东 滨州 256599)

摘要: 为解析草莓连续开花能力的分子遗传机制, 并为分子育种提供理论依据, 选取章姬、雪里香、香野3个短日型品种及波特拉、阿尔比、圣安德瑞斯3个日中型品种, 利用Illumina平台重测序并比对森林草莓参考基因组, 进行基因组变异特征比较分析。结果显示, 日中型品种变异总数高于短日型, 4号染色体变异密度尤为突出。小片段插入缺失(InDel)分析表明, 日中型品种的插入缺失总数更多, 编码区37.21%的InDel引发移码突变, 可能影响蛋白功能。结构变异(SV)检测发现, 日中型品种外显子区SV比例达25.46%, 高于短日型。功能富集分析显示, 差异变异基因显著富集于植物激素信号转导、昼夜节律及次生代谢产物生物合成等通路。GO分类显示这些基因多参与代谢过程、催化活性及膜系统功能。研究筛选出18个昼夜节律相关基因(如GIGANTEA、光敏色素B、早花蛋白3等), 其中在日中型品种中存在非同义单核苷酸多态性(SNP)或移码InDel变异, 且在“植物-环境互作”及“生物节律”通路中显著富集。在基因组层面证实, 日中型草莓通过积累关键基因的结构变异, 改变光周期信号传导通路以获得连续开花能力, 为解析草莓开花时间变异的分子机制提供了新视角, 并为分子标记辅助育种提供理论支撑。

关键词: 草莓; 全基因组重测序; 开花习性; 单核苷酸多态性; 小片段插入缺失; 结构变异; 光周期调控

中图分类号: S663.9

文献标志码: A

文章编号: 2096-3491(2026)02-0157-10

Comparative study of genomic variations by wholegenome resequencing in short-day and day-neutral strawberry cultivars

ZHAO Yanxia¹, LIANG Hongmin¹, WANG Yue¹, CUI Gang², XU Bo², KONG Deqiang³, SUN Jiabo^{1*}

(1. Institute of Leisure Agriculture, Shandong Academy of Agricultural Sciences/Key Laboratory of East China Urban Agriculture, Ministry of Agriculture and Rural Affairs/Shandong Engineering Research Center of Ecological Horticultural Plant Breeding, Jinan 250100, Shandong, China;

2. Shandong Plant Agricultural Technology Co., Ltd., Jinan 250100, Shandong, China;

3. Boxing County Agriculture and Rural Affairs Bureau, Binzhou 256599, Shandong, China)

Abstract: To elucidate the molecular genetic mechanisms underlying the continuous-flowering trait in strawberries and provide a theoretical foundation for molecular breeding, a comparative analysis of genomic variations was conducted through wholegenome resequencing to systematically investigate the genetic basis underlying the divergence in flowering

收稿日期: 2026-03-07 修回日期: 2026-03-26 接受日期: 2026-04-15

作者简介: 赵艳侠(1986-), 女, 博士, 现主要从事草莓种质创新与绿色高效生产, E-mail: zhaoyanxia2368@sina.com

* 通信作者: 孙家波(1987-), 男, 博士, 副研究员, 现主要从事农业信息化和都市农业, E-mail: sjbsd@qq.com

基金项目: 山东省农业科学院农业科技创新工程(CXGC2026B30, CXGC2026H22); 中国乡村发展基金会新长城科技小院助力计划(20240606)

引用格式: 赵艳侠, 梁红敏, 王月, 等. 草莓短日型和日中型品种全基因组重测序变异比较研究[J]. 生物资源, 2026, 48(2): 157-166.

Zhao Y X, Liang H M, Wang Y, et al. Comparative study of genomic variations by wholegenome resequencing in short-day and day-neutral strawberry cultivars [J]. Biotic Resources, 2026, 48(2): 157-166.

habits between short-day (seasonal flowering) and day-neutral (perpetual flowering) strawberry (*Fragaria* × *ananassa*) cultivars. Three short-day cultivars (Akihime, Xuelixiang, and Kaorino) and three day-neutral cultivars (Portola, Albion, and San Andreas) were selected for high-throughput sequencing using the Illumina platform. The sequencing reads were aligned to the *Fragaria vesca* reference genome for subsequent genomic analysis. A higher overall number of genetic variants was observed in day-neutral cultivars compared to short-day cultivars, with a notably increased density of polymorphisms detected on chromosome 4. Analysis of insertions and deletions (InDels) revealed that a greater number of InDels were present in day-neutral genotypes, among which 37.21% were identified as frameshift mutations within coding regions, suggesting potential impacts on protein function. Structural variations (SVs) were examined, and a higher prevalence of exonic SVs was found in day-neutral accessions (25.46%) than in short-day accessions. Functional annotation of the variant sets demonstrated significant enrichment of genes associated with phytohormone signal transduction, circadian rhythm, and biosynthesis of secondary metabolites. Gene ontology (GO) classification indicated that these genes were primarily involved in metabolic processes, catalytic activity, and membrane-related functions. Notably, 18 circadian rhythm-associated genes—including *GIGANTEA*, *phy B*, and *EARLY FLOWERING 3*—were identified as carrying nonsynonymous single-nucleotide polymorphisms (SNPs) or frameshift InDels that were specific to day-neutral cultivars. These genes were considered central components of the photoperiodic flowering regulatory network. Significant enrichment of these genes was further validated by KEGG pathway analysis in pathways related to plant-environment interaction and circadian rhythm. This study provides the first genome-scale evidence that continuous flowering in day-neutral strawberries is achieved through the accumulation of structural variants in key regulatory genes, leading to modifications in photoperiodic signaling pathways. These findings offer novel insights into the molecular mechanisms governing flowering time variation in strawberry and establish a foundation for marker-assisted breeding strategies aimed at developing cultivars adapted to diverse photoperiodic conditions.

Key words: strawberry; whole genome resequencing; flowering habit; single nucleotide polymorphism (SNP); insertion-deletion (InDel); structural variation (SV); photoperiod regulation

0 引言

草莓(*Fragaria* × *ananassa*)是全球重要的浆果类水果,其产量和品质在很大程度上取决于开花时间的精准调控。根据开花习性的差异,草莓可分为短日型(季节性开花或6月结果型)和日中型(长日照、连续开花)两大类^[1-4]。短日型草莓通常在秋季经历短日照和低温诱导后进入花芽分化阶段,花芽在越冬后于次年春季集中开花结果,长日照和温暖气候会促进旺盛的营养生长,此时腋芽分化为匍匐茎而非冠部分支。这种开花模式使其在温带地区具有明显的季节性生产特征^[3,5]。与之相反,日中型草莓在长日照条件下(初夏至深秋)能够持续进行花芽分化和开花,实现多季结果^[6,7]。这种分化不仅直接影响草莓的栽培模式和经济效益。

随着高通量测序技术的快速发展,全基因组重测序(whole genome resequencing, WGS)已成为挖掘物种遗传变异、解析重要性状遗传基础的关键技术。在草莓研究领域,高质量的参考基因组组装为比较基因组学研究提供了重要基础^[8-9]。特别是对于八倍体栽培草莓而言,全基因组重测序能够系统鉴定单核苷酸多态性(single nucleotide polymorphism, SNP)、小片段插入缺失(inDel)和结构变异(struc-

tural variation, SV),为揭示开花时间等复杂性状的遗传机制提供了新的技术路径。植物通过光感受器(如光敏色素和隐花色素)感知光周期变化。这些蛋白在光照下发生构象变化,与B-Box转录因子CONSTANS(CO)协同作用,构成光周期感知的第一道关卡^[10-11]。CO以节律性昼夜周期表达,其蛋白在长日照条件下被光激活,进而诱导开花整合子基因FT和SOC1的表达^[1,12]。在森林草莓季节性开花型品种中,日照条件下激活的FvCO-FvFT1-Fv-SOC1模块通过促进开花抑制因子FvTFL1的表达来抑制开花^[1]。然而,在缺乏功能性FvTFL1的森林草莓连续开花型品种中,过表达FvCO会诱导叶片中FvFT1的表达;同时伴随茎尖分生组织内Fv-SOC1及花分生组织特性基因APETALA1(FvAP1)的上调,促进开花^[13-14],这表明TFL1在开花调控网络中处于核心地位。

温度是影响草莓开花的另一个关键环境因子。研究表明,低于约18℃的温度会使FvTFL1基因沉默并诱导花转变,而在低于13℃的温度下FvTFL1则下调表达独立于光周期^[15-16]。TFL1在栽培草莓中均作为开花抑制因子发挥作用,其表达量在红颜草莓品种的花芽形成期会下降^[17-18]。冬季温度是草

莓开花时间适应性的主要驱动因素。*FaTFL1*在短日型八倍体草莓中作为开花抑制因子发挥作用,其敲除能促进开花并诱导多次开花性状^[18]。*FveFT1*编码一种长日照开花激活因子^[15-16]。*FveFT2*编码一种非光周期性的成花素^[19],并与光周期性的抗成花素*FveTFL1*协同作用^[19]。*FveFT2*的过表达赋予植物极早开花表型。在八倍体栽培草莓中,*FaFT3*编码一种开花抑制因子^[20],而*FveFT3*的过表达在*ttl1*二倍体遗传背景下促进植株分枝^[19]。当功能性*FvTFL1*等位基因存在时,*FvFT1*通过促进*FvTFL1*表达来抑制开花;而在缺乏功能性*FvTFL1*的情况下,*FvFT1*则作为成花素激活*FvLFYa*和*FvAP1*的表达从而促进开花^[21]。除了经典的开花基因外,*GI*、*FD*、*TFL1*等基因、赤霉素通路中DEL-*LA*蛋白基因(如*FaRGA*)、淀粉代谢和海藻糖-6-磷酸(T6P)通路基因(如*TPS1*)、木葡聚糖内转糖基酶基因*XTH23*等也在开花启动的早期步骤中发挥了关键作用^[22]。

短日型草莓严格依赖秋季短日照和低温诱导。在短日型弗州草莓中,长日照条件下叶片组织中*FaCO*和*FaFT1*基因的上调与冠部组织中*FaSOC1*和*FaTFL1*基因表达存在相关性^[19],基因沉默试验证实*FaTFL1*在短日型八倍体草莓中作为开花抑制因子发挥作用,其沉默能促进开花并诱导多次开花性状^[18]。日中型草莓能够在长日照条件下持续开花,其分子机制与多个基因的变异有关。Baron Solemacher 野生草莓中抑制因子 SEASONAL FLOWERING LOCUS(*SFL*)的隐性等位基因导致其持续开花习性^[23]。在栽培八倍体草莓中,*FaP-FRU*的主要数量性状位点(QTL)被鉴定为控制“永久开花”与“匍匐茎发生”的平衡中心^[24-25]。

草莓开花时间的调控是一个涉及光周期、温度和激素信号的复杂过程,由多基因构成的精密网络控制。前期研究已定位到一些与日中性相关的QTL及候选基因,但多基于有限的分子标记,目前对不同开花类型草莓在全基因组水平上的遗传变异机制仍缺乏系统解析。特别是日中型草莓中存在的结构变异以及调控元件的变异如何影响开花通路基因的表达网络,尚需深入探索。全基因组重测序技术的发展为系统性解析复杂性状的遗传基础提供了有力工具。本研究选取3个短日型品种和3个日中型品种,通过全基因组重测序分析,检测SNP、InDel和SV,并结合GO与KEGG功能注释,旨在揭示日中型草莓的基因组变异规律,鉴定与开花时间相关的候选基因,解析不同开花类型草莓的遗传分化机

制,为草莓日中型草莓分子标记开发及种质资源创新提供理论支撑。

1 材料与方法

1.1 试验材料

短日型草莓章姬(ZJ)、雪里香(XLX)、香野(XY)定植于山东普朗特农业技术有限公司冬暖大棚内,日中型草莓阿尔比(ARB)、波特拉(BTL)、圣安德瑞斯(SDRS)定植于山东省农业科学院植物工厂中,设置条件为25℃/13℃(昼/夜)、光周期12h/12h、相对湿度50%~60%。

1.2 DNA提取

使用CTAB法提取叶片基因组DNA,经质量检测合格后,构建Illumina测序文库,进行PE150双末端测序。

1.3 数据分析流程

使用Fastp进行原始数据质控,BWA软件将测序读段比对至草莓参考基因组(*F. vesca* v4.0, https://www.rosaceae.org/species/fragaria-vesca/genome_v4.0.a2)^[26],通过GATK、Samtools等工具进行SNP、InDel和SV检测。变异基因通过BLAST与GO、KEGG等数据库进行功能注释^[27-28]。

2 结果与分析

2.1 测序数据质量评估

本次测序共产生61.94 G数据量,过滤后数据为61.61 G,各样本的原始数据在10.12~10.54 G, Q20≥95.70%, Q30≥89.25%, GC含量在39.22%~39.83%,表明数据质量可靠,满足后续分析要求(表1)。

2.2 与参考基因组对比情况统计

所有样本比对率在82.30%~84.74%,平均覆盖深度在32.3×~35.24×,1×覆盖度在92.76%以上,4×覆盖度在87.49%(表2),比对结果良好,覆盖均匀,为变异检测提供了可靠基础。

2.3 基因组变异特征分析

2.3.1 SNP位点检测及注释

6个样品中SNP在全基因组分布密度相差不大,其中阿尔比SNP密度最大,6个样品SNP在基因组中每条染色体上密度分布规律基本一致的,其中在4号染色体上突变概率相对较高,在8号染色体突变概率相对较低。对6个草莓进行SNP检测,SNP总数数量2 468 788~2 588 764个,阿尔比变异数量最多,章姬变异数量最少。样品转换位点的数量是颠换数量的1.531~1.539倍,且大多数SNP是纯合

表1 测序数据质量评估统计
Table1 Statistics of quality evaluation of sequencing data

品种	原始测序读长/bp	过滤后数据/bp	有效率/%	错误率/%	Q20/%	Q30/%	GC 含量/%
章姬(ZJ)	10 401 646 200	10 351 264 200	99.54	0.03	96.21	90.15	39.31
雪里香(XLX)	10 240 098 900	10 194 209 400	99.57	0.03	96.16	90.12	39.34
香野(XY)	10 544 960 700	10 486 811 100	99.47	0.03	96.15	90.12	39.58
阿尔比(ARB)	10 129 766 400	10 079 277 600	99.52	0.03	95.70	89.25	39.22
波特拉(BTL)	10 321 810 200	10 264 629 900	99.47	0.03	95.77	89.28	39.22
圣安德瑞斯(SDRS)	10 298 329 800	10 236 633 900	99.43	0.03	96.34	90.51	39.83

表2 测序深度及覆盖度统计
Table 2 Statistics of sequencing depth and coverage

品种	比对条数	总条数	比对率/%	平均测序深度/×	1×覆盖度/%	4×覆盖度/%
章姬(ZJ)	58 478 736	69 008 428	84.74	35.24	92.85	87.86
雪里香(XLX)	57 428 721	67 961 396	84.50	34.87	92.95	87.98
香野(XY)	58 422 162	69 912 074	83.57	35.06	92.76	88.33
阿尔比(ARB)	55 301 394	67 195 184	82.30	32.30	93.88	88.96
波特拉(BTL)	57 427 309	68 430 866	83.92	34.67	93.23	88.64
圣安德瑞斯(SDRS)	57 164 459	68 244 226	83.76	34.15	93.06	88.48

突变(图1)。6个样品中28.09%的SNP发生在基因间区,发生在编码区的SNP位点数量548 219~563 737,大约占比22.02%;其中50.18%的SNP为同义突变位点,49.18%的为非同义突变位点,阿尔比在基因间区、基因上游、基因下游中SNP数量均为最高,而圣安德瑞斯在外显子、终止密码子获得和缺失这3个类型中SNP数量最高(图2)。

2.3.2 InDel的检测和注释

6个样品与参考基因组比对,检测到样品全基因组数量(图3)。从数量上来看,阿尔比变异数量最多,章姬变异数量最少,总体来说,所有日中型草莓InDel变异总和大于短日型草莓品种变异总和。样品中发生缺失是插入的1.065~1.078倍,且大多数SNP是纯合突变。6个样品与草莓参考基因组的位置信息进行了比对(图4),大约5%的InDel发生

在外显子区域,大约30%发生在内含子区域。在编码区中,约有37.21%的InDel突变造成了移码突变。其中,阿尔比(37.43%)>圣安德瑞斯(37.37%)>雪里香(37.25%)>章姬(37.13%)>波特拉(37.05%)>香野(37.03%)。位于编码区的移码突变同样会对基因的功能产生很大影响。

根据6个不同草莓品种编码区InDel长度分布,在全基因组范围内,大多数类型突变发生在3个碱基中,占总数的30.37%~30.71%,后面依次是1、6、2、9个碱基(图5)。

2.3.3 SV位点检测及注释

6个品种中分别检测到SV的数量和类型(图6),从数量上来看,圣安德瑞斯和香野的SV数量最多,与SNP和InDel数量有所不同。与参考基因组位置进行比对,SV注释发现(图7)约16.91%

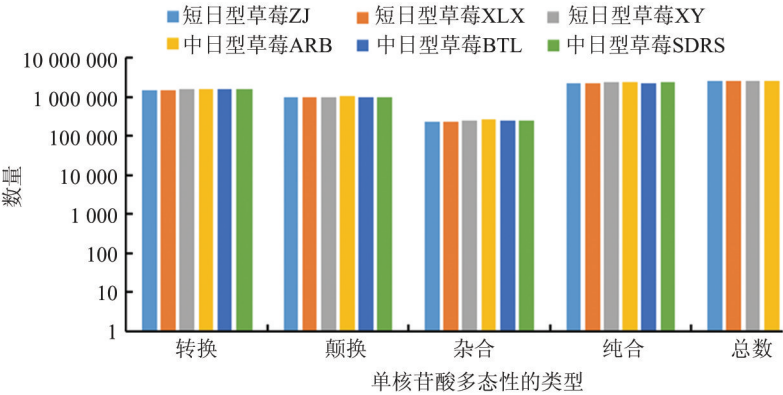


图1 不同草莓品种SNP的类型和数量
Figure 1 Types and quantities of SNPs in different strawberry varieties

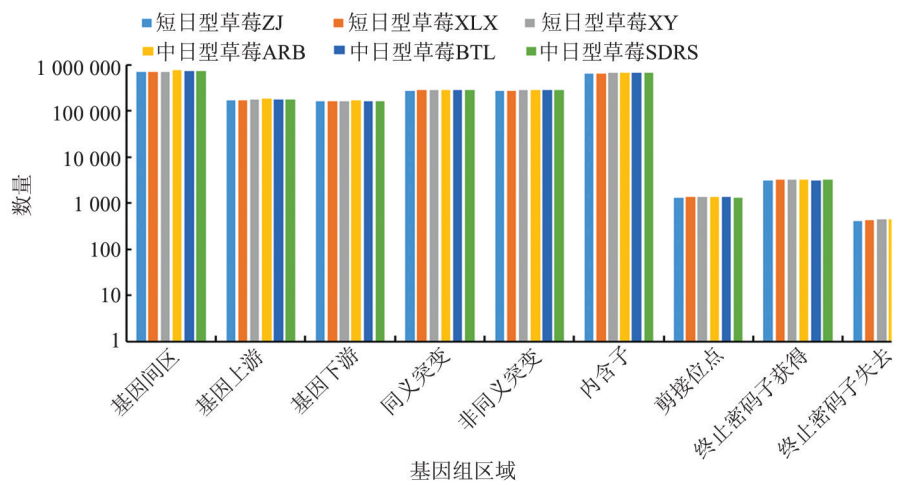


图2 不同品种草莓SNP在基因组各区域的分布

Figure 2 Distribution of SNPs in different strawberry varieties across genomic regions

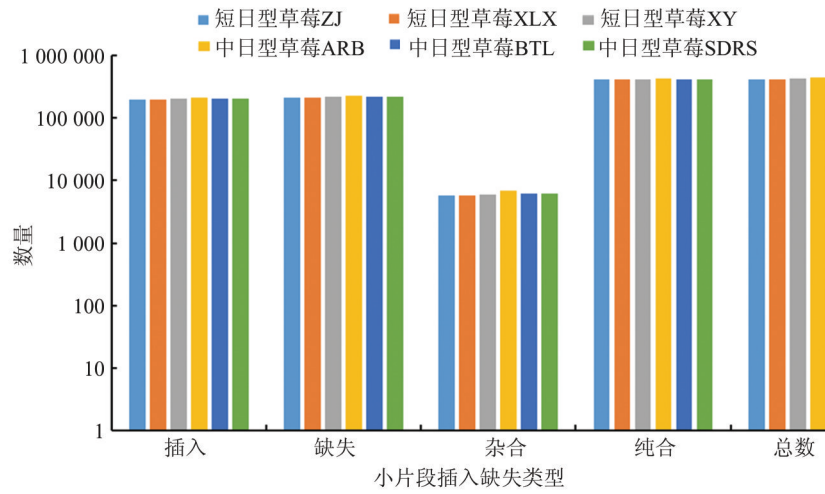


图3 不同草莓品种InDel的类型和数量

Figure 3 Types and quantities of InDels in different strawberry varieties

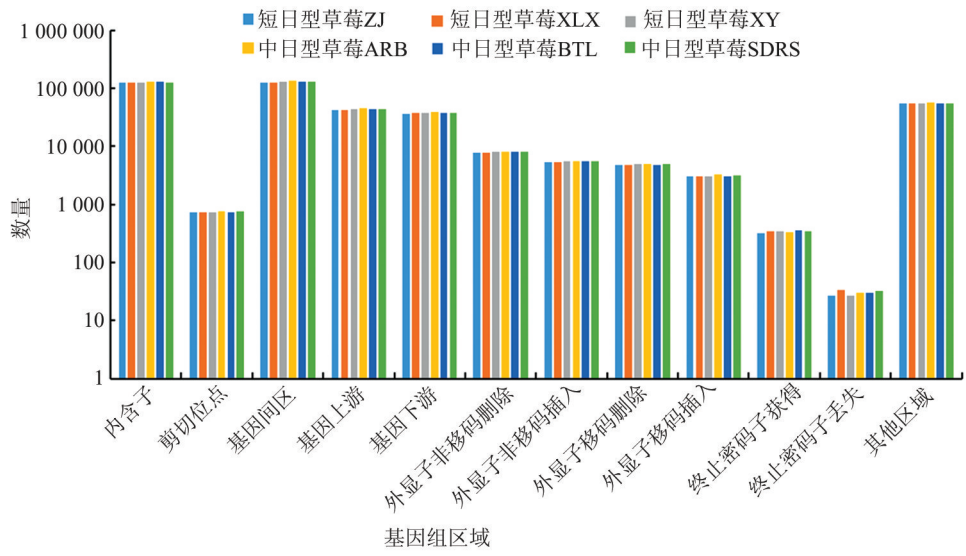


图4 不同品种草莓InDel在基因组各区域的分布

Figure 4 Distribution of InDels in different strawberry varieties across genomic regions

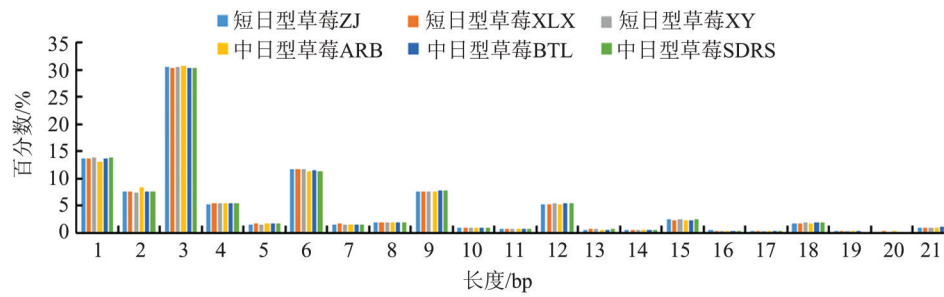


图5 编码区 Indel 长度分布

Figure 5 Length distribution of indels in the coding region

发生在基因间区,约4.47%发生在内含子区域,日中型草莓外显子区域SV突变概率(约25.46%)大于短日型草莓品种(约23.73%)。

2.4 不同结果类型DNA水平变异基因分析

在DNA水平上挖掘短日型草莓品种和日中型草莓品种间可能存在功能变异基因。经过数据分析发现,发生在外显子区域SNP差异突变数量为21 575个,InDel差异变异数量1 093个。利用GO和

KEGG数据库对变异的差异基因进行比对注释。GO数据库共注释到12 049个基因,分为生物过程、细胞组分、分子功能3个大类。生物学过程中生物过程、细胞过程、代谢过程和有机物代谢过程,细胞组分中的膜、细胞、细胞部分及分子功能中的分子功能、结合、催化活性存在较多的变异基因(图8)。

KEGG分析表明(图9),将短日型草莓品种和日中型草莓存在的差异变异基因注释到120个

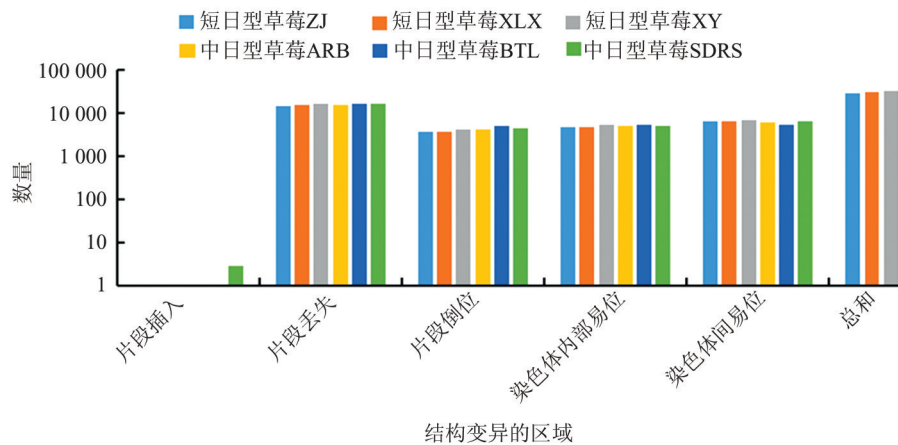


图6 不同草莓品种SV的类型和数量

Figure 6 Types and quantities of SV in different strawberry varieties

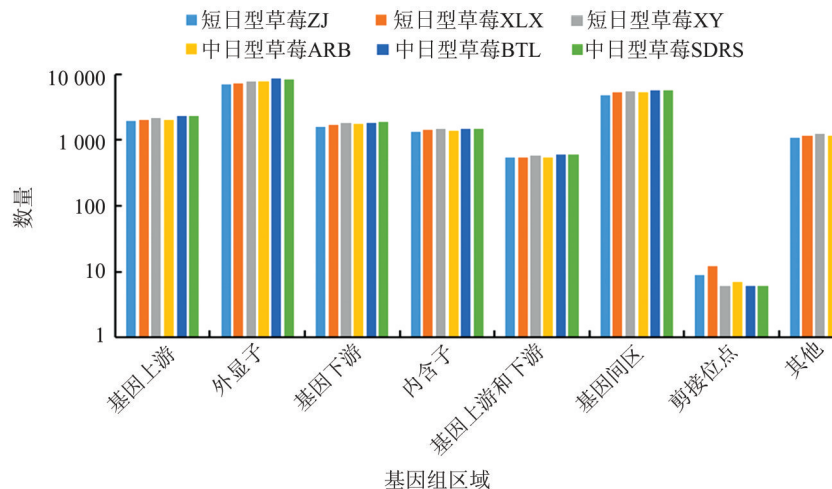


图7 不同品种草莓SV在基因组各区域分布

Figure 7 Distribution of SV in different strawberry varieties across genomic regions

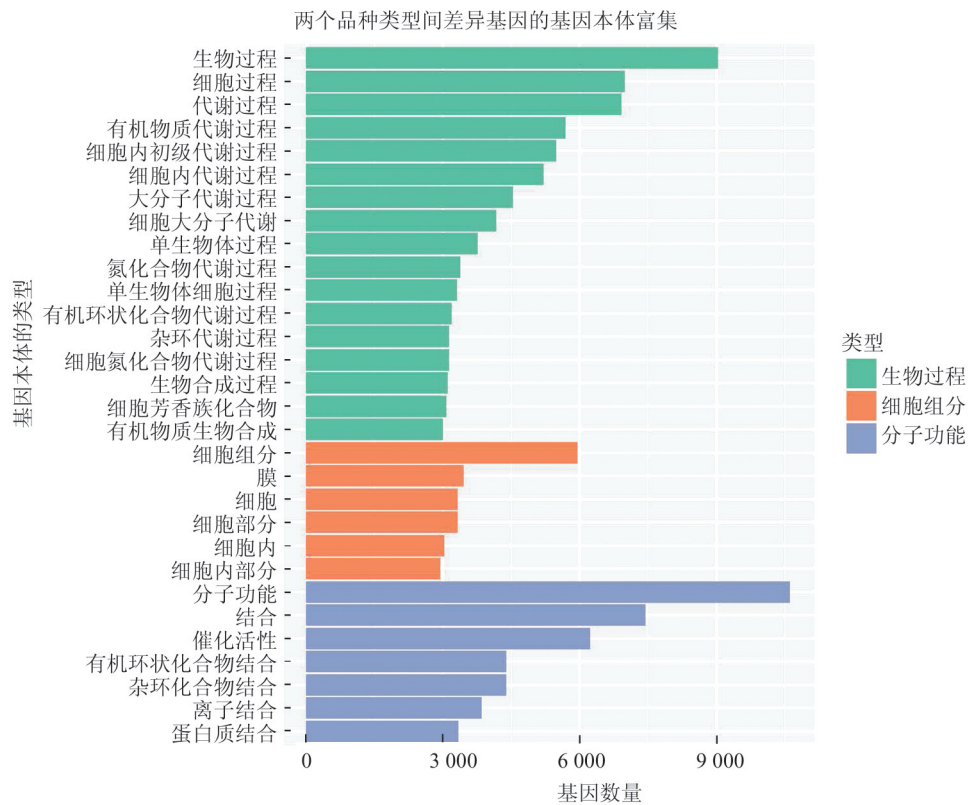


图8 不同结果特性变异GO富集情况

Figure 8 GO enrichment of characteristic variations in different results

KEGG 代谢通路中,有较多差异变异基因参与代谢途径(1 208)、次生代谢产物的生物合成(594)、氨基酸生物合成(151)、植物激素信号转导(148)、淀粉和蔗糖代谢(132)、苯丙烷生物合成(97)和苯丙氨酸代谢(73)等。

进一步筛选出 18 个与昼夜节律相关的基因,如

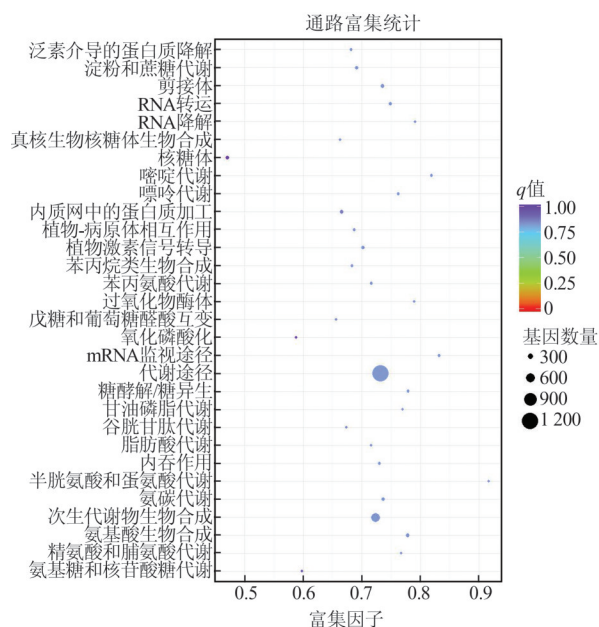


图9 不同结果特性变异KEGG富集情况

Figure 9 KEGG enrichment of characteristic variations in different results

生物节律钟 GIGANTEA、光敏色素 B、早花蛋白 3 等,其编码区存在 SNP 或 InDel 变异,是光周期开花调控网络的关键组件(表 3)。

3 讨论与结论

本研究通过全基因组重测序系统解析短日型与日中型草莓的遗传变异特征。发现日中型草莓在 InDel 总数和外显子区 SV 比例上均高于短日型,提示结构变异可能参与其开花习性的分化。特别是在编码区中,高达 37.21% 的 InDel 导致移码突变,这种类型的变异可能通过改变蛋白质的氨基酸序列和功能结构域,显著影响基因的正常功能。值得注意的是,日中型草莓中 InDel 变异数量普遍高于短日型品种,其中阿尔比的变异数量最多。这一现象与之前研究结果相吻合,发现日中型草莓在进化过程中积累了更多的遗传变异以适应不同光周期条件下的开花需求^[1]。特别值得关注的是,编码区移码突变的比例在不同品种间存在差异,阿尔比(37.43%)>圣安德瑞斯(37.37%),这些突变富集于开花调控基因,提示其可能参与开花时间的遗传调控。日中型品种(如阿尔比)在 SNP 和 InDel 总数上普遍高于短日型品种,尤其是在基因间区和调控区域(图 1~图 4),这可能反映了日中型草莓在适应连续开花习性过程中经历了更丰富的遗传分化或受到的人工选

表 3 昼夜节律相关基因及其变异信息
Table 3 Circadian rhythm-related genes and their variant information

基因 ID	注释	变异信息
gene4661	生物节律钟 GI	Chr.02, 13699435bp, C/A
		Chr.02, 13700447bp, C/A
		Chr.02, 13700640bp, C/T
		Chr.02, 13701088bp, T/G
		Chr.02, 13701314bp, A/G
		Chr.02, 13701773bp, G/A
gene2139	酪蛋白激酶 II 亚基 α	Chr.01, 14199080bp, G/C
gene5491	酪蛋白激酶 II 亚基 α	Chr.02, 19800498bp, A/C
		Chr.02, 19800499bp, A/C
gene5589	早花蛋白 3	Chr.02, 20296910bp, G/A
gene10807	光敏色素 B	Chr.03, 25278080bp, A/T
gene12528	转录因子 HY5	Chr.04, 14860087bp, A/G
		Chr.04, 14860950bp, A/T
gene13239	慢蛋白 3	Chr.04, 19137324bp, A/C
		Chr.04, 19137367bp, A/G
		Chr.04, 19138152bp, G/T
gene14340	光敏色素抑制蛋白 2	Chr.05, 2334850bp, C/T
		Chr.05, 2335070bp, A/C
		Chr.05, 2335083bp, T/C
gene16835	E3 泛素蛋白连接酶	Chr.05, 21165793bp, T/C
gene16982	酪蛋白激酶 II 亚基 β -4	Chr.05, 22597063bp, C/G
gene18461	转录因子 PIF3	Chr.06, 3992561bp, G/A
gene19416	双组分响应调节器 APRR7	Chr.06, 10029893bp, T/C
gene23207	聚酮合成酶 1	Chr.07, 1758375bp, G/A
		Chr.07, 1758531bp, A/G
gene23337	生理时钟调控蛋白	Chr.07, 2711647bp, G/T
		Chr.07, 2712814bp, G/T
		Chr.07, 2712880bp, A/C
gene23346	双组分响应调节器 PRR95	Chr.07, 2761782bp, G/A
		Chr.07, 2762234bp, T/A
		Chr.07, 2763215bp, A/G
		Chr.07, 2764064bp, A/G
gene24636	酪蛋白激酶 II 亚基 β -4	Chr.07, 13301767bp, C/G
gene25901	双组分响应调节器 APRR5	Chr.07, 20756382bp, G/A
gene15202	双组分响应调节器 APRR1	Chr.05, 8059354bp, A/G
		Chr.05, 8059009bp, ATC/ATCCTC

择压力不同,支持其为了适应不同光周期积累了更多遗传变异的观点^[1,19]。值得注意的是,SV 的分布模式与 SNP/InDel 不同,圣安德瑞斯和香野的 SV 数量最多(图 6),且日中型草莓外显子区域 SV 突变概率更高,提示结构变异在草莓亚群分化及性状调控中可能扮演独特角色,值得进一步研究。本研究证实,相比于 SNP,结构变异(特别是 InDel 引起的移码突变)更可能是导致日中型草莓突破季节性限

制、实现持续开花的关键驱动力。

通过 GO 和 KEGG 富集分析,发现大量变异基因富集于植物激素信号转导、昼夜节律等开花相关通路这一结果表明草莓开花时间的调控涉及复杂的网络系统^[2]。在筛选出的 18 个昼夜节律相关基因中,其中,*GIGANTEA*、光敏色素 B、*APRR* 家族基因等已知开花调控因子在日中型草莓中携带较多非同义突变或移码突变,这为解释日中型草莓在长日

照条件下持续开花的分子机制提供了新线索。这些基因的变异可能影响其蛋白质功能或表达水平,从而改变草莓对光信号感知或者生物钟的输出。特别是 *GIGANTEA* 基因,作为光周期途径的关键整合因子,其变异可能直接影响到日中型草莓在长日照条件下的开花能力。

在功能层面,GO 富集分析显示差异变异基因显著富集于“代谢过程”“催化活性”及“膜系统”等相关类别(图 8),这与植物适应性进化中代谢通路可塑性的增强相一致。KEGG 通路分析进一步将差异变异基因关联到“代谢途径”“次生代谢产物生物合成”以及关键的“植物激素信号转导”和“昼夜节律”通路。其中,在“昼夜节律”通路中筛选出的 *GIGANTEA*、光敏色素 B、早花蛋白 3 等 18 个基因编码区存在非同义 SNP 或移码 InDel 变异(表 3),为后续功能验证提供了强力的候选基因集。已知这些基因在拟南芥及蔷薇科作物中核心调控光周期开花途径,其变异很可能通过影响光信号感知、整合或生物钟输出,从而改变草莓的成花诱导模式,最终导致四季开花性状的形成。

日中型草莓中某些代谢通路基因存在显著变异,包括苯丙烷生物合成、淀粉和蔗糖代谢等途径。这些代谢通路的变异可能通过影响植物内源激素的合成与信号转导,间接调控开花时间。例如,苯丙烷代谢途径产生的类黄酮化合物已被证明可以影响生长素的运输和分布,进而调节花芽分化^[15]。特别值得关注的是,植物激素信号转导通路中检测到 148 个差异变异基因,这些基因可能通过调节赤霉素、脱落酸等激素的合成和信号传导,影响草莓的开花时间。这一发现为理解日中型草莓连续开花机制提供了新的视角。本研究发现日中型草莓在外显子区 SV 突变概率(25.46%)显著高于短日型草莓(23.73%),这一差异可能反映了人工选择对日中型草莓开花习性的定向改良。在草莓的驯化过程中,日中型品种可能经历了更强的选择压力,导致与连续开花性状相关的基因区域积累了更多的结构变异。这些结构变异可能通过改变基因的拷贝数、调控序列或染色质空间结构等方式,影响开花相关基因的表达模式。例如, *FvFT1* 基因启动子区的结构变异可能改变其对外界光周期信号的响应特性,从而使日中型草莓在长日照条件下能够持续开花。

本研究通过对 6 个草莓品种的全基因组重测序,全面解析了短日型和日中型草莓的 SNP、InDel 和 SV 分布特征。在基因组变异水平上,日中型草莓表现出比短日型更丰富的遗传多样性,特别是在

InDel 总数和外显子区 SV 比例方面。编码区中高比例的移码突变(37.21%)可能通过影响关键开花调控基因的功能,直接参与开花时间的遗传调控。其次,通过功能富集分析发现,差异变异基因显著富集于植物激素信号转导、昼夜节律、代谢途径等重要生物学过程。其中 18 个昼夜节律相关基因的变异可能是导致草莓开花习性分化的关键遗传因素。本研究筛选出的 18 个昼夜节律基因为通过基因编辑验证开花调控功能提供了优先靶点,为草莓分子育种奠定了理论基础。未来研究可在以下方面继续深入,对筛选出的候选基因进行功能验证,通过基因编辑等技术明确其在开花调控中的具体作用;开展更大规模的群体遗传学研究,揭示草莓开花习性演化的群体遗传学基础;整合多组学数据,构建完整的草莓开花调控网络;开发与开花时间相关的分子标记,加速草莓育种进程。

这些发现从基因组层面揭示了日中型草莓可能通过积累功能变异来适应连续开花需求。特别是 SV 和移码突变在开花相关基因中的富集,为理解多年生作物开花塑性提供了新视角。本研究产生候选基因资源为草莓开花时间的分子育种奠定了理论基础。本研究也存在一定局限,首先,样本量相对较小,未来需扩大群体规模以提升统计效力;其次,鉴定的变异与四季性状的关联仍需通过遗传作图、基因编辑或等位基因互补实验加以验证。

参考文献

- [1] Iwata H, Gaston A, Remay A, et al. The *TFL1* homologue *KSN* is a regulator of continuous flowering in rose and strawberry [J]. *The Plant Journal*, 2012, 69(1): 116-125.
- [2] Gaston A, Perrotte J, Lerceteau-Köhler E, et al. *PFRU*, a single dominant locus regulates the balance between sexual and asexual plant reproduction in cultivated strawberry [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64(7): 1837-1848.
- [3] Heide O M, Stavang J A, Sønsteby A. Physiology and genetics of flowering in cultivated and wild strawberries: a review [J]. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 2013, 88(1): 1-18.
- [4] Hytönen T, Kurokura T. Control of flowering and runnering in strawberry [J]. *The Horticulture Journal*, 2020, 89(2): 96-107.
- [5] Muñoz-Avila J C, Prieto C, Sánchez-Sevilla J F, et al. Role of *FaSOC1* and *FaCO* in the seasonal control of reproductive and vegetative development in the perennial crop *Fragaria* × *ananassa* [J]. *Frontiers in Plant*

- Science, 2022, 13: 971846.
- [6] Sønsteby A, Heide O M. Long-day control of flowering in everbearing strawberries[J]. The Journal of Horticultural Science and Biotechnology, 2007, 82(6): 875-884.
- [7] Castro P, Bushakra J M, Stewart P, et al. Genetic mapping of day-neutrality in cultivated strawberry [J]. Molecular Breeding, 2015, 35(2): 79.
- [8] Edger P P, Poorten T J, VanBuren R, et al. Origin and evolution of the octoploid strawberry genome [J]. Nature Genetics, 2019, 51(3): 541-547.
- [9] Han H, Barbey C R, Fan Z, et al. Telomere-to-telomere and haplotype-phased genome assemblies of the heterozygous octoploid ‘Florida Brilliance’ strawberry (*Fragaria* × *ananassa*) [J]. BioRxiv, 2022: 509768.
- [10] Suárez-López P, Wheatley K, Robson F, et al. *CONSTANS* mediates between the circadian clock and the control of flowering in *Arabidopsis* [J]. Nature, 2001, 410(6832): 1116-1120.
- [11] Valverde F, Mouradov A, Soppe W, et al. Photoreceptor regulation of *CONSTANS* protein in photoperiodic flowering [J]. Science, 2004, 303 (5660): 1003-1006.
- [12] Mouradov A, Cremer F, Coupland G. Control of flowering time: interacting pathways as a basis for diversity [J]. The Plant Cell, 2002, 14 (Suppl): S111-S130.
- [13] Kurokura T, Samad S, Koskela E, et al. *Fragaria vesca* *CONSTANS* controls photoperiodic flowering and vegetative development [J]. Journal of Experimental Botany, 2017, 68(17): 4839-4850.
- [14] Nakajima R, Otagaki S, Yamada K, et al. Molecular cloning and expression analyses of *FaFT*, *FaTFL*, and *FaAP1* genes in cultivated strawberry: their correlation to flower bud formation [J]. Biologia Plantarum, 2014, 58(4): 641-648.
- [15] Koskela E A, Mouhu K, Albani M C, et al. Mutation in *TERMINAL FLOWER1* reverses the photoperiodic requirement for flowering in the wild Strawberry-*Fragaria vesca* [J]. Plant Physiology, 2012, 159(3): 1043-1054.
- [16] Rantanen M, Kurokura T, Jiang P P, et al. Strawberry homologue of *TERMINAL FLOWER1* integrates photoperiod and temperature signals to inhibit flowering [J]. The Plant Journal, 2015, 82(1): 163-173.
- [17] Nakano Y, Higuchi Y, Yoshida Y, et al. Environmental responses of the *FT/TFL1* gene family and their involvement in flower induction in *Fragaria* × *ananassa* [J]. Journal of Plant Physiology, 2015, 177: 60-66.
- [18] Koskela E A, Sønsteby A, Flachowsky H, et al. *TERMINAL FLOWER1* is a breeding target for a novel everbearing trait and tailored flowering responses in cultivated strawberry (*Fragaria* × *Ananassa* Duch.) [J]. Plant Biotechnology Journal, 2016, 14(9): 1852-1861.
- [19] Gaston A, Potier A, Alonso M, et al. The *FveFT2* florigen/*FveTFL1* antiflorigen balance is critical for the control of seasonal flowering in strawberry while *FveFT3* modulates axillary meristem fate and yield [J]. New Phytologist, 2021, 232(1): 372-387.
- [20] Koembuoy K, Hasegawa S, Otagaki S, et al. RNA-seq analysis of meristem cells identifies the *FaFT3* gene as a common floral inducer in Japanese cultivated strawberry [J]. The Horticulture Journal, 2020, 89 (2): 138-146.
- [21] Lembinen S, Koskela E A, Fan G, et al. *FvFT1/FvTFL1* epistasis drives flowering time adaptation in woodland strawberry [J]. bioRxiv, 2025: 2025.06.11.659068.
- [22] Ziegler F M R, Gaston A, Guy K, et al. Molecular mechanisms underlying the early steps of floral initiation in seasonal flowering genotypes of cultivated strawberry [J]. Frontiers in Plant Science, 2025, 16: 1563658.
- [23] Mouhu K, Hytönen T, Foltá K, et al. Identification of flowering genes in strawberry, a perennial SD plant [J]. BMC Plant Biology, 2009, 9(1): 122.
- [24] Perrotte J, Gaston A, Potier A, et al. Narrowing down the single homoeologous *FaPFRU* locus controlling flowering in cultivated octoploid strawberry using a selective mapping strategy [J]. Plant Biotechnology Journal, 2016, 14(11): 2176-2189.
- [25] Cockerton H M, Nellist C F, Hytönen T, et al. Epistatic modifiers influence the expression of continual flowering in strawberry [J]. Plants, People, Planet, 2023, 5(1): 70-81.
- [26] Li Y P, Pi M T, Gao Q, et al. Updated annotation of the wild strawberry *Fragaria vesca* V4 genome [J]. Horticulture Research, 2019, 6: 61.
- [27] McKenna A, Hanna M, Banks E, et al. The genome analysis Toolkit: a MapReduce framework for analyzing next-generation DNA sequencing data [J]. Genome Research, 2010, 20(9): 1297-1303.
- [28] Kanehisa M, Goto S. KEGG Kyoto encyclopedia of genes and genomes [J]. Nucleic Acids Research, 2000, 28(1): 27-30.