

doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2026.03.007

引用格式:余婷,马帅,孟林,等.三份长穗偃麦草种质核型与基因表达特征分析[J].草地学报,2026,34(3):804—816

YU Ting, MA Shuai, MENG Lin, et al. Analysis of Karyotype and Gene Expression Characteristics in Three *Elytrigia elongata* Germplasms[J]. Acta Agrestia Sinica, 2026, 34(3):804—816

三份长穗偃麦草种质核型与基因表达特征分析

余婷^{1,2}, 马帅^{2*}, 孟林², 毛培春², 郑明利², 杨培志¹, 李紫燕^{1*}

(1. 西北农林科技大学草业与草原学院, 陕西 杨凌 712100;

2. 北京市农林科学院草业花卉与景观生态研究所, 北京 100097)

摘要:长穗偃麦草 [*Elytrigia elongata* (Host) Nevski] 作为多年生疏丛型禾草, 具有突出的抗逆性及饲用价值。为探究长穗偃麦草种质染色体数目、核型组成及不同倍性种质的基因表达特性, 以编号 EE030, EE031 和 Ae4x 的三份长穗偃麦草种质为材料, 采用酶解法进行染色体核型分析, 并利用 PacBio 平台全长转录组测序技术, 分析不同倍性种质间基因表达差异。结果表明, 种质 EE031 为二倍体 ($2n=2x=14$), 核型公式为 $K(2n)=2x=10m+4sm$, 属“1A”型; Ae4x 种质为四倍体 ($2n=4x=28$), 核型公式为 $K(2n)=4x=20m+6sm+2st$, 属“2A”型; EE030 为十倍体 ($2n=10x=70$), 核型公式为 $K(2n)=10x=56m+12sm+2st$, 属“2A”型。随着倍性增加, 转录本丰度和功能多样性显著扩展, EE031, Ae4x 和 EE030 差异性表达基因分别富集并注释到 10 条、12 条和 15 条 KEGG 代谢通路, 以及 39 个、38 个和 64 个 GO 功能条目。三种不同倍性长穗偃麦草特异表达基因富集的核心通路和条目分别包括 EE031 中染色体及其结合蛋白、应激响应和信号受体等; Ae4x 中转运蛋白、水解酶等; EE030 中代谢、转运蛋白和转移酶活性等。

关键词:长穗偃麦草; 多倍体; 核型分析; 全长转录组测序; 差异性表达基因

中图分类号: S543.9

文献标识码: A

文章编号: 1007-0435(2026)03-0804-13

Analysis of Karyotype and Gene Expression Characteristics in Three *Elytrigia elongata* Germplasms

YU Ting^{1,2}, MA Shuai^{2*}, MENG Lin², MAO Pei-chun², ZHENG Ming-li², YANG Pei-zhi¹, LI Zi-yan^{1*}

(1. College of Grassland Agriculture, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi Province 712100, China;

2. Institute of Grassland, Flowers, and Ecology, Beijing Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Beijing 100097, China)

Abstract: *Elytrigia elongata* (Host) Nevski, a perennial bunchgrass, possesses outstanding stress tolerance and forage quality. This study aimed to examine the chromosome number, karyotype composition, and gene expression profiles across various ploidy levels within *E. elongata* germplasm. Three accessions, designated EE030, EE031, and Ae4x, were used as experimental materials. Karyotype analysis was conducted via an enzymatic maceration method, and differences in gene expression among accessions with varying ploidy levels were analyzed through full-length transcriptome sequencing on the PacBio platform. The results revealed that accession EE031 is a diploid ($2n=2x=14$) with a karyotype formula of $K(2n)=2x=10m+4sm$, classified as the “1A” type. Accession Ae4x is identified as a tetraploid ($2n=4x=28$) with a karyotype formula of $K(2n)=4x=20m+6sm+2st$, classified as the “2A” type. Accession EE030 is a decaploid ($2n=10x=70$) with a karyotype formula of $K(2n)=10x=56m+12sm+2st$, also categorized as the “2A” type. In parallel, transcriptome analysis revealed that increased ploidy level was associated with an essential expansion in transcript abundance and functional diversity. Differentially expressed genes in EE031, Ae4x, and EE030 were enriched in 10, 12, and 15 KEGG metabolic pathways, as well as in 39, 38, and 64 GO functional terms, respectively. Furthermore, core functional pathways specific to each ploidy level were identified: (1) EE031 (diploid) was

收稿日期: 2025-08-26; 修回日期: 2025-10-22

基金项目: 北京市农林科学院科技创新能力建设专项(KJ CX20251303, KJ CX20230109)资助

作者简介: 余婷(2000-), 女, 汉族, 重庆人, 硕士研究生, 主要从事牧草耐盐性状鉴定与评价研究, E-mail: 13594543503@163.com; *通信作者 Author for correspondence, E-mail: liziyan0161@126.com; mshuai@baafs.net.cn

enriched in proteins related to Chromosomes and Chromosome-binding, Stress response, and Signal receptor activity; (2) Ae4x (tetraploid) was enriched in Transporter and Hydrolase activities; (3) EE030 (decaploid) was associated with Metabolism, Transporter, and Transferase activities.

Key words: *Elytrigia elongata*; Polyploidy; Karyotype analysis; Full-length transcriptome sequencing; Differentially expressed genes

长穗偃麦草 [*Elytrigia elongata* (Host) Nevski] 又名高冰草 (Tall wheatgrass), 属禾本科小麦族偃麦草属 (*Elytrigia*) 疏丛型多年生冷季型牧草。该草种原始生境位于欧洲东南部和小亚细亚海滨以及盐碱草甸^[1], 在长期进化选择中形成了突出的耐盐碱、抗寒及环境适应性^[2-3]。此外, 长穗偃麦草因具有改善土壤质量、增加覆盖度等生态功能, 在草牧业发展、生态恢复和水土保持等方面具有应用潜力^[4], 已成为我国西北地区防风固沙的优选物种^[5]。鉴于其优异的耐盐碱性和高产特性, 李振声院士提出建立以长穗偃麦草为核心的环渤海“滨海草带”构想^[6], 推动了长穗偃麦草细胞生物学、抗逆及优质高产等重要性状的深入研究。

染色体是遗传信息的核心载体, 其数目、长度、臂比值、着丝粒位置及有无随体等核型特征是物种鉴定与进化研究的核心指标, 更是解析其进化历史与环境适应性的物质基础^[7]。染色体核型分析通过鉴定处于分裂中期的细胞染色体的数目、长度、形态和着丝粒位置等关键指标, 成为研究物种演化与分类, 探索染色体结构与功能的重要手段^[8-9]。该技术能直观展示生物完整的染色体特征, 对于深入理解植物的遗传特征、进化历史、种群间的变异及其与环境适应的关系具有重要意义。此外, 通过比较物种间的核型差异, 可追溯植物物种或种群的起源和分化过程, 探究其多倍化形成机制^[10]。根据着丝粒的位置不同, 染色体类型分为正中着丝粒 (M)、中部着丝粒 (m)、近中部着丝粒 (sm)、近端部着丝粒 (st) 和端部着丝粒 (T) 五类^[11]。偃麦草属已报道存在 M, m, sm, st, t 五种染色体形态^[12]。其中, 长穗偃麦草种质倍性水平较丰富, 具有二倍体 ($2n=2x=14$)、四倍体 ($2n=4x=28$) 和十倍体 ($2n=10x=70$), 染色体基数均为 $x=7$ ^[13-14]。然而, 现有研究尚未系统比较不同染色体倍性长穗偃麦草核型特征及演化规律, 限制了对其基因组进化和环境适应性差异的深入理解。

转录组测序技术是研究植物表型与基因表达水平关系的重要工具。第三代测序技术 (Third-generation sequencing, TGS) 凭借其超长读长的优

势, 可精准捕获全长转录组序列, 克服了第二代测序技术在分析复杂基因组 (尤其是缺乏高质量参考基因组的物种) 中的局限性^[15], 使其在阐明基因调控植物生长发育机制及胁迫响应功能基因挖掘等方面发挥越来越重要的作用^[16]。多倍化通过基因组重组、基因剂量效应及表观修饰重塑基因表达模式^[17-18]。研究表明, 新生多倍体植物中基因非加性表达普遍存在^[19-20], 但其影响程度存在物种特异性: 多倍体玉米 (*Zea mays*) 和拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 中仅少数基因发生差异表达^[21-22], 而马铃薯 (*Solanum phureja*) 的同源多倍体中, 约 10% 的基因表达水平发生改变^[23]。尽管如此, 多倍化下的基因差异表达仍影响包括植物形态、酶活性、植物抗逆性及代谢物含量等多种性状^[22, 24]。目前长穗偃麦草转录组分析多聚焦于逆境胁迫下单个或多个抗逆基因的表达差异评价^[25-27]。然而, 对不同遗传背景长穗偃麦草种质进行染色体核型系统比较分析, 以及基于 PacBio 平台全长转录组测序分析的研究均鲜有报道。本研究以三份长穗偃麦草种质为材料, 整合染色体核型分析和全长转录组测序技术, 旨在系统性解析并比较不同长穗偃麦草种质染色体结构特征及进化趋势, 揭示倍性相关长穗偃麦草种质基因表达特征, 为阐明长穗偃麦草倍性进化过程中染色体结构与基因表达的协同演化规律提供理论支撑。

1 材料与方法

1.1 试验材料

长穗偃麦草种质 EE030 (由北京百斯特草业有限公司提供)、EE031 (由山东农业大学孔令让教授惠赠)、Ae4x (由中国科学院遗传与发育生物学研究所韩方普研究员惠赠)。供试种子经表面消毒, 随后用无菌蒸馏水冲洗 3 次。将消毒后的种子置于铺有湿润滤纸的培养皿中, 于 25℃ 黑暗条件下萌发, 待新生胚根生长至 1.0~1.5 cm, 剪取根尖用于染色体核型分析。

1.2 试验方法

1.2.1 染色体制片方法 取发芽期生长旺盛的长穗偃麦草根尖,置入4℃冷水预处理30~32 h,随后,将根尖转移至卡诺固定液(无水乙醇与无水乙酸体积比=3:1)固定24 h。固定后的根尖经蒸馏水漂洗,并在蒸馏水中低渗处理20 min。随后,将其置于50 μL酶解液(含纤维素酶(10 000 U·mL⁻¹)、果胶酶(60 000 U·mL⁻¹)、柠檬酸缓冲液(0.05 mol·L⁻¹, pH 4.2~4.6),体积比=12:7:31)中,34℃恒温酶解90 min。酶解结束后再次浸入蒸馏水低渗处理20 min,然后选取形态完整的根尖置于载玻片上,用镊子将根尖轻轻捣碎烘干后使用龙胆紫溶液染色。借助Imager.Z2荧光显微镜(100倍)观察染色体分散良好、无重叠且染色均匀的细胞,并进行拍照记录。

1.2.2 核型参数计算 每份种质材料选取3个清晰的细胞图像,使用MATO核型分析软件分别测量每条染色体总长度、长臂和短臂长度,并绘制核型模式图。核型分析方法依据染色体长度和长臂、短臂长度、着丝粒位置等参数,参考核型分析标准^[11];核型不对称系数(Karyotype asymmetry coefficient, As. K)参考ARANO^[28]提出的公式计算;染色体类型划分依据已有研究进行分类^[29];平均着丝粒指数(Mean centromeric index, MCI)等数值计算采用Excel 2019软件进行分析,使用Adobe Photoshop 2023软件进行核型图制作。具体计算公式如下:

臂比值(r)=长臂长度/短臂长度;

染色体长度比=最长染色体长度/最短染色体长度;

核型不对称系数=染色体长臂总长/染色体总长×100%;

着丝粒指数=短臂长度/该染色体总长度×100%;

染色体内部不对称指数(A_1)= $1 - [\sum(b/B)/n]$;

染色体间不对称指数(A_2)= s/x

式中, b 表示同源染色体短臂平均值; B 表示同源染色体长臂平均值; n 表示同源染色体对数; s 表示染色体长度标准差; x 表示染色体平均长度。

1.2.3 全长转录组测序分析 采用水培法将长穗偃麦草种质EE031, Ae4x和EE030分别培养至分蘖初期(分蘖数在1~3之间),每个种质采集三份叶片样本作为生物学重复。利用TRIzol试剂提取总RNA,并将质量合格的RNA样本委托北京百迈客生物科技有限公司进行PCR扩增全长cDNA,对全长cDNA进行损伤修复和末端修复,连接单分子

实时(Single molecule real-time, SMRT)测序专用哑铃型接头完成文库构建,然后在PacBio平台进行全长转录组测序。将测序获得的原始数据上传至国家生物信息中心数据库(<https://ngdc.cncb.ac.cn/>),项目编号为PRJCA048389。对获得的高质量全长转录本序列进行去冗余处理,获得非冗余一致性转录本(Unigene)序列。以此为基础,分别在KEGG数据库(Kyoto encyclopedia of genes and genomes)和GO数据库(Gene ontology)进行功能注释和富集分析。进一步利用TBtools-Ⅱ软件^[30]分析不同种质间的差异性表达转录本(Differentially expressed unigene, DEUs)(筛选阈值 $|\log_2(\text{Fold change})| \geq 1$ 且 $P < 0.05$)。对鉴定出的DEUs分别进行KEGG通路富集分析和GO功能富集分析(显著性阈值设定为 $P < 0.05$),进而揭示不同倍性长穗偃麦草在分蘖初期的关键生理代谢途径及潜在生物学意义。

转录本数据统计与分析采用Excel 2019软件;KEGG和GO富集分析结果的可视化通过微信在线生物信息学分析与可视化云平台(<http://www.bioinformatics.com.cn>)完成。

2 结果与分析

2.1 长穗偃麦草种质染色体核型分析

2.1.1 长穗偃麦草种质EE031染色体核型分析 核型分析结果表明,长穗偃麦草种质EE031的染色体数目为 $2n=2x=14$,为二倍体(图1a-c)。染色体平均长度6.66 μm,最长和最短染色体长度分别为7.82 μm和5.54 μm,长度比为1.41;臂比值范围在1.07~1.98之间,平均臂比为1.45,臂比值 >2.0 的染色体所占比例为0,属“1A”类型;平均着丝粒指数为41.60%,染色体内部不对称性指数 $A_1=0.90$,染色体间不对称性指数 $A_2=0.12$,核型不对称系数(As. K)为58.15%,表明该核型为基本对称型。14条染色体中有10条染色体为中着丝粒染色体(m),4条染色体为近中着丝粒染色体(sm),未发现具有随体的染色体。因此,核型公式为 $K(2n)=2x=10m+4sm$ (表1)。

2.1.2 长穗偃麦草种质Ae4x染色体核型分析 长穗偃麦草种质Ae4x的染色体数目为($2n=4x=28$),为四倍体(图2 a-c),染色体平均长度5.37 μm,最长染色体7.19 μm和最短染色体4.15 μm,染色体长度比为1.73;臂比值范围在1.08~3.42之间,平均臂比

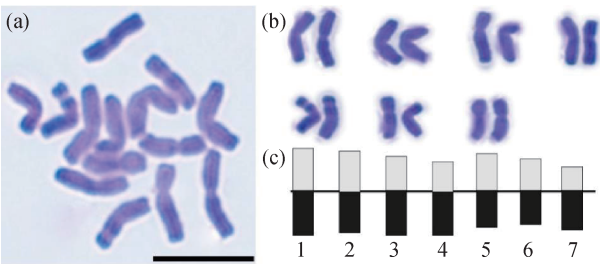


图 1 EE031 的染色体形态与核型模式图

Fig. 1 Chromosome morphology and karyotype pattern of EE031

注:(a)EE031 细胞分裂中期图,标尺=10 μm;(b)核型图;(c)核型模式图

Note:(a)Cell division of EE031 during metaphase, scale bar=10 μm; (b)Diagram of Karyotype; (c)Diagram of Karyotype pattern

为 1.61,臂比值>2.0 的染色体所占比例 7.14%,核型属于“2A”类型;平均着丝粒指数为 39.79%,染色体内部不对称性指数 $A_1=0.32$,染色体间不对称性指数 $A_2=0.07$,核型不对称系数(As. K)为 59.81%,表明该核型为基本对称型。在 28 条染色体中,有 20

条染色体为中着丝粒染色体(m),6 条染色体为近中着丝粒染色体(sm),2 条染色体为近端着丝粒染色体(st),未观察到具有随体的染色体。该种质核型公式为 $K(2n)=4x=20m+6sm+2st$ (表 2)。

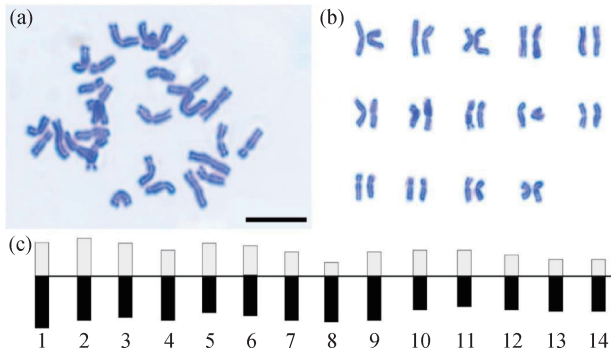


图 2 Ae4x 的染色体形态与核型模式图

Fig. 2 Chromosome morphology and karyotype pattern of Ae4x

注:(a)Ae4x 细胞分裂中期图,标尺=10 μm;(b)核型图;(c)核型模式图

Note:(a)Cell division of Ae4x during metaphase, scale bar=10 μm; (b)Diagram of karyotype; (c)Diagram of karyotype pattern

表 1 EE031 染色体核型特征

Table 1 Chromosome karyotype parameters of EE031

染色体编号 Chromosome number	长臂长度 Length of long arm/μm	短臂长度 Length of short arm/μm	臂长度比值 Arm length ratio	着丝粒指数 Centromere index/%	染色体类型 Chromosome types
1	4.17	3.65	1.14	46.68	m
2	3.87	3.30	1.17	46.03	m
3	4.24	2.65	1.60	38.46	m
4	4.53	2.29	1.98	33.58	sm
5	3.39	3.18	1.07	48.40	m
6	3.31	2.52	1.31	43.22	m
7	3.61	1.93	1.87	34.84	sm

表 2 Ae4x 染色体核型特征

Table 2 Chromosome karyotype parameters of Ae4x

染色体编号 Chromosome number	长臂长度 Length of long arm/μm	短臂长度 Length of short arm/μm	臂长度比值 Arm length ratio	着丝粒指数 Centromere index/%	染色体类型 Chromosome types
1	4.38	2.81	1.56	39.12	m
2	3.64	3.23	1.13	46.99	m
3	3.30	2.95	1.12	47.21	m
4	3.69	2.19	1.68	37.27	m
5	3.08	2.77	1.11	47.36	m
6	3.35	2.45	1.37	42.23	m
7	3.48	1.89	1.84	35.16	sm
8	3.87	1.13	3.42	22.60	st
9	3.07	1.91	1.61	38.32	m
10	2.71	2.02	1.34	42.76	m
11	2.39	2.21	1.08	47.97	m
12	2.50	1.85	1.35	42.55	m
13	2.76	1.42	1.94	33.98	sm
14	2.76	1.39	1.99	33.49	sm

2.1.3 长穗偃麦草种质 EE030 染色体核型分析
长穗偃麦草种质 EE030 的染色体数目为 $2n=10x=70$, 为十倍体(图 3 a-c), 染色体平均长度 $6.40\ \mu\text{m}$, 最长和最短染色体长度分别为 $8.67\ \mu\text{m}$ 和 $4.70\ \mu\text{m}$, 染色体长度比为 1.84; 臂比值范围在 1.02~3.95 之间, 平均臂比为 1.52, 臂比值 >2.0 的染色体所占比例 11.43%, 属“2A”类型; 平均着丝粒指数为 41.04%,

染色体内部不对称性指数 $A_1=0.28$, 染色体间不对称性指数 $A_2=0.15$, 核型不对称系数 (As. K) 为 58.58%, 为基本对称型。在 70 条染色体中, 56 条染色体为中着丝粒染色体 (m), 12 条染色体为近中着丝粒染色体 (sm), 2 条染色体为近端着丝粒染色体 (st), 未观察到具有随体的染色体。该种质的核型公式为 $K(2n)=10x=56m+12sm+2st$ (表 3)。

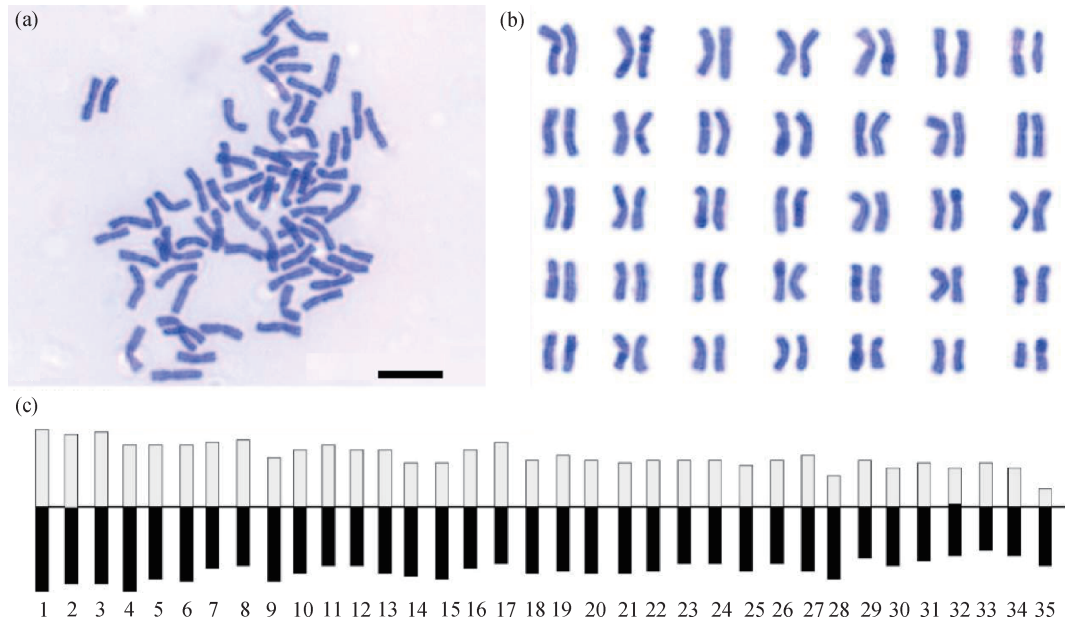


图 3 EE030 的染色体形态与核型模式图

Fig. 3 Chromosome morphology and karyotype pattern of EE030

注: (a) EE030 分裂中期图, 标尺 = $10\ \mu\text{m}$; (b) 核型图; (c) 核型模式图

Note: (a) Cell division of EE030 during metaphase, scale bar = $10\ \mu\text{m}$; (b) Diagram of karyotype; (c) Diagram of karyotype pattern

2.1.4 核型进化趋势 基于平均臂比值 (Mean arm ratio, MAR) 和核型不对称系数 (As. K) 构建二维散点图, 以评估三份长穗偃麦草种质的核型进化趋势 (图 4)。四倍体长穗偃麦草种质 Ae4x 平均臂比值和核型不对称指数均在三份种质中最大, 位于散点图的右上方, 其次是十倍体长穗偃麦草种质 EE030, 二倍体长穗偃麦草种质 EE031 位于散点图左下方。MAR 和 As. K 是衡量核型的不对称性的关键指标, 二者数值愈大, 表明核型愈不对称, 通常被认为进化程度越高^[29]。根据上述结果可以推断, 三份不同倍性长穗偃麦草种质中, 四倍体种质 Ae4x 的核型表现出相对较高的不对称性, 暗示其可能具有相对较高的进化程度, 十倍体种质 EE030 次之, 而二倍体种质 EE031 的核型特征最为对称, 提示其进化程度低于前两者。

2.2 不同倍性长穗偃麦草种质全长转录组分析

2.2.1 全长转录组测序基本信息分析 为探究

不同核型与倍性水平长穗偃麦草种质的转录本特征, 本研究分别对上述已明确核型和倍性特征的长穗偃麦草种质 EE031 ($2x=14$), Ae4x ($4x=28$) 和 EE030 ($10x=70$), 在分蘖初期采集叶片样本, 提取总 RNA 并基于 PacBio 平台开展全长转录组测序, 共获得 31.793Gb 转录本数据。经过冗余处理, EE031, Ae4x 和 EE030 分别获得 82 774 条、89 462 条、178 533 条高质量转录本 (准确度 >0.99), 以及 217 163 条、244 399 条、502 855 条全长非嵌合环状一致性序列 (Circular consensus sequencing, CCS)。随后, 利用 BUSCO 基于 OrthoDB (Orthologous database) 同源数据库构建的近源物种单拷贝基因集, 对去冗余后的转录组进行完整性评估, 通过比对转录本至该参考集, 验证所得转录本的完整性与准确性 (图 5a)。基于上述高质量非冗余转录本, 进一步开展后续分析。

经 KEGG 和 GO 数据库注释, 各样本的非冗余转录本注释结果如图 5(b) 所示: EE031 种质共获得

表 3 EE030 染色体核型特征
Table 3 Chromosome karyotype parameters of EE030

染色体编号 Chromosome number	长臂长度 Length of long arm/ μm	短臂长度 Length of short arm/ μm	臂长度比值 Arm length ratio	着丝粒指数 Centromere index/%	染色体类型 Chromosome types
1	4.84	3.83	1.26	44.18	m
2	4.26	3.72	1.15	46.62	m
3	3.97	3.85	1.03	49.23	m
4	4.86	2.91	1.67	37.45	m
5	4.13	3.37	1.23	44.93	m
6	4.29	3.17	1.35	42.49	m
7	3.83	3.45	1.11	47.39	m
8	3.58	3.51	1.02	49.51	m
9	4.33	2.67	1.62	38.14	m
10	3.93	3.03	1.30	43.53	m
11	3.47	3.40	1.02	49.49	m
12	3.80	3.06	1.24	44.61	m
13	3.66	3.09	1.18	45.78	m
14	4.20	2.52	1.67	37.50	m
15	4.47	2.16	2.07	32.58	sm
16	3.62	2.90	1.25	44.48	m
17	3.35	3.16	1.06	48.54	m
18	4.10	2.33	1.76	36.24	sm
19	3.77	2.62	1.44	41.00	m
20	4.02	2.19	1.84	35.27	sm
21	4.06	1.90	2.14	31.88	sm
22	3.65	2.29	1.59	38.55	m
23	3.50	2.40	1.46	40.68	m
24	3.52	2.32	1.52	39.73	m
25	3.72	2.02	1.84	35.19	sm
26	3.35	2.36	1.42	41.33	m
27	2.87	2.79	1.03	49.29	m
28	4.17	1.47	2.84	26.06	sm
29	3.02	2.48	1.22	45.09	m
30	3.42	2.07	1.65	37.70	m
31	3.12	2.15	1.45	40.80	m
32	2.99	2.19	1.37	42.28	m
33	2.62	2.43	1.08	48.12	m
34	2.89	1.97	1.47	40.53	m
35	3.75	0.95	3.95	20.21	st

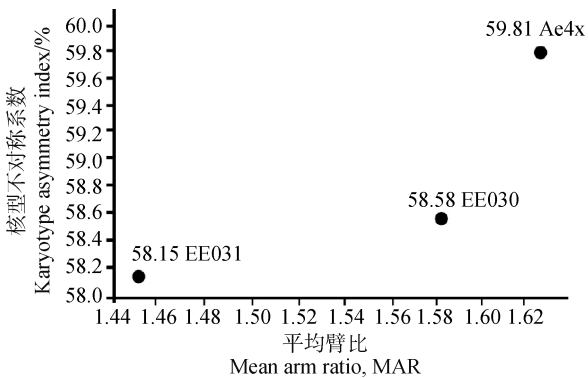


图 4 核型进化趋势散点图
Fig. 4 Scatterplot of karyotype evolution

48 054 个 unigenes, 其中 31 086 个在 KEGG 数据库获得注释, 包括 1584 个转录本长度在 300 至 1000 bp 之间, 29 492 个转录本长度大于 1000 bp; 35 931 个

unigenes 在 GO 数据库获得注释, 其中 2159 个 unigenes 长度在 300 至 1000 bp 之间, 33 757 个 unigenes 长度大于 1000 bp。Ae4x 种质得到 58 878 个转录本, KEGG 数据库注释到 39 961 个转录本, 其中 2084 个转录本长度在 300 至 1000 bp 之间, 37 871 个转录本长度大于 1000 bp, GO 数据库注释到 45 787 个转录本, 2848 个转录本长度在 300 至 1000 bp 之间, 42 925 个转录本长度大于 1000 bp。EE030 种质得到 125 219 个转录本, KEGG 数据库注释到 87 788 个转录本, 4114 个转录本长度在 300 至 1000 bp 之间, 83 658 个转录本长度大于 1000 bp, GO 数据库注释到 100 231 个转录本, 5538 个转录本长度在 300 至 1000 bp 之间, 94 658 个转录本长度大于 1000 bp。

综上, 随着染色体倍性增加, 所获得的

unigenes 总数显著增加,且获得注释的 unigenes 绝大多数长度大于 1000 bp,表明多倍体材料在

转录水平上展现出更高的基因表达丰富性与复杂性。

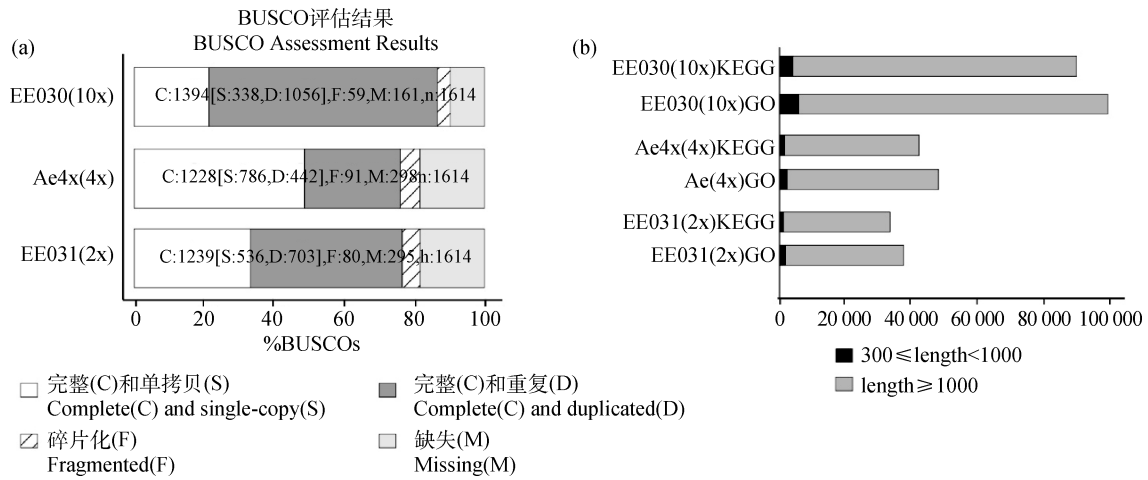


图5 全长转录组数据统计结果

Fig. 5 Statistical results of transcriptome raw data

注:(a)转录本完整性与准确性评估;(b)三份长穗偃麦草种质转录本序列的长度及功能注释结果

Note: (a) Transcript integrity and accuracy assessment results; (b) Comparative analysis of transcript sequence length and functional annotation in three *Elytrigia elongata* germplasms

2.2.2 差异性表达转录本分析 为进一步探究不同倍性长穗偃麦草种质间的基因表达差异和基因功能,本研究将二倍体、四倍体和十倍体长穗偃麦草种质分别测序获得的去冗余 unigenes 序列与二倍体长穗偃麦草基因组序列进行比对^[31]。比对结果如图6所示:二倍体长穗偃麦草 EE031 种质共有 9478 个基因表达,四倍体长穗偃麦草 Ae4x 种质共有 9537 个基因表达,十倍体长穗偃麦草种质 EE030 共有 10 881 个基因表达。进一步发现,EE031, Ae4x 和 EE030 三份种质材料差异性表达基因数量分别为 862 个、737 个

和 1661 个;两两共有表达的基因数量分别为:EE031 与 Ae4x 共有 627 个,EE031 与 EE030 共有 1047 个, Ae4x 与 EE030 共有 1231 个;三者共同表达的基因数量为 6942 个。尽管倍性差异显著,三份种质材料仍存在大量共同表达的基因(6942 个),表明不同倍性长穗偃麦草苗期表达基因具有高度保守性。

2.2.3 差异性表达基因 KEGG 富集分析 为深入解析不同倍性长穗偃麦草种质的基因表达特征及其潜在参与的代谢通路,本研究对三份种质材料中仅在特定倍性种质中表达的基因进行了 KEGG 通路富集分析。对于二倍体种质 EE031 特异性表达的 862 个基因,富集分析结果显示,这些基因显著富集于 10 条代谢通路(图 7a)。其中包括碳水化合物代谢、复制与修复、其他次级代谢物合成、碱基切除修复、细胞色素 P450、DNA 修复与重组蛋白、黄酮类化合物生物合成、核糖体生成、染色体及其结合蛋白和转运蛋白,其中属于染色体及其结合蛋白通路的基因数量最多(40 个)。

四倍体种质 Ae4x 特异表达的 737 个基因富集于 12 条 KEGG 通路(图 7b),涉及的功能包括其他次级代谢物合成、细胞色素 P450、黄酮与黄酮醇生物合成、甘油磷脂代谢、苯并噁唑啉类合成、苯丙氨酸代谢、二萜类生物合成、转运蛋白、复制与修复、苯丙烷类生物合成、甘油酯代谢和脂质合成相关蛋白。其中苯并噁唑啉类合成通路中编码 BX2 和

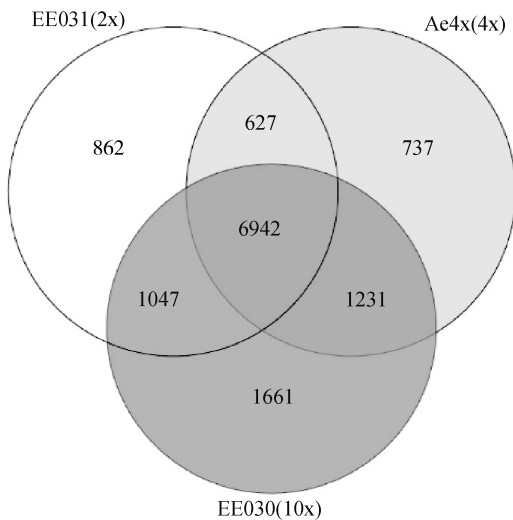


图6 三份长穗偃麦草种质差异性表达基因韦恩图

Fig. 6 Venn diagram of the differentially expressed transcripts among three *Elytrigia elongata* germplasms

BX6两种关键酶的基因在 Ae4x 中表达。

仅在十倍体种质 EE030 中表达的 1661 个基因显著富集于 15 类功能通路(图 7c), 包括其他次级代谢物合成、玉米素生物合成、细胞色素 P450、苯丙烷类生物合成、萜类化合物代谢、类黄酮生物合成、苯并噁唑啉类合成、转运蛋白、同源重组、糖基磷脂酰肌醇(GPI)锚定蛋白、二萜类生物合成、蜡质生物合成、复制与修复、新陈代谢和植物激素信号转导。其中玉米素生物合成通路中编码关键酶 UDP-葡萄糖

糖基转移酶(UGT)的基因在 EE030 中表达。不同通路的基因数量统计分析结果显示,“代谢”通路富集基因最多(307 个),“转运蛋白”次之(100 个)。

综上所述,尽管三份种质材料间倍性水平存在显著差异,并且各自特异表达的基因在功能通路上表现出一定的多样性,但次级代谢物合成、复制与修复、细胞色素 P450 和转运蛋白相关通路在三种材料中均为高频富集项,提示其在染色体多倍化过程中可能发挥核心调控作用。

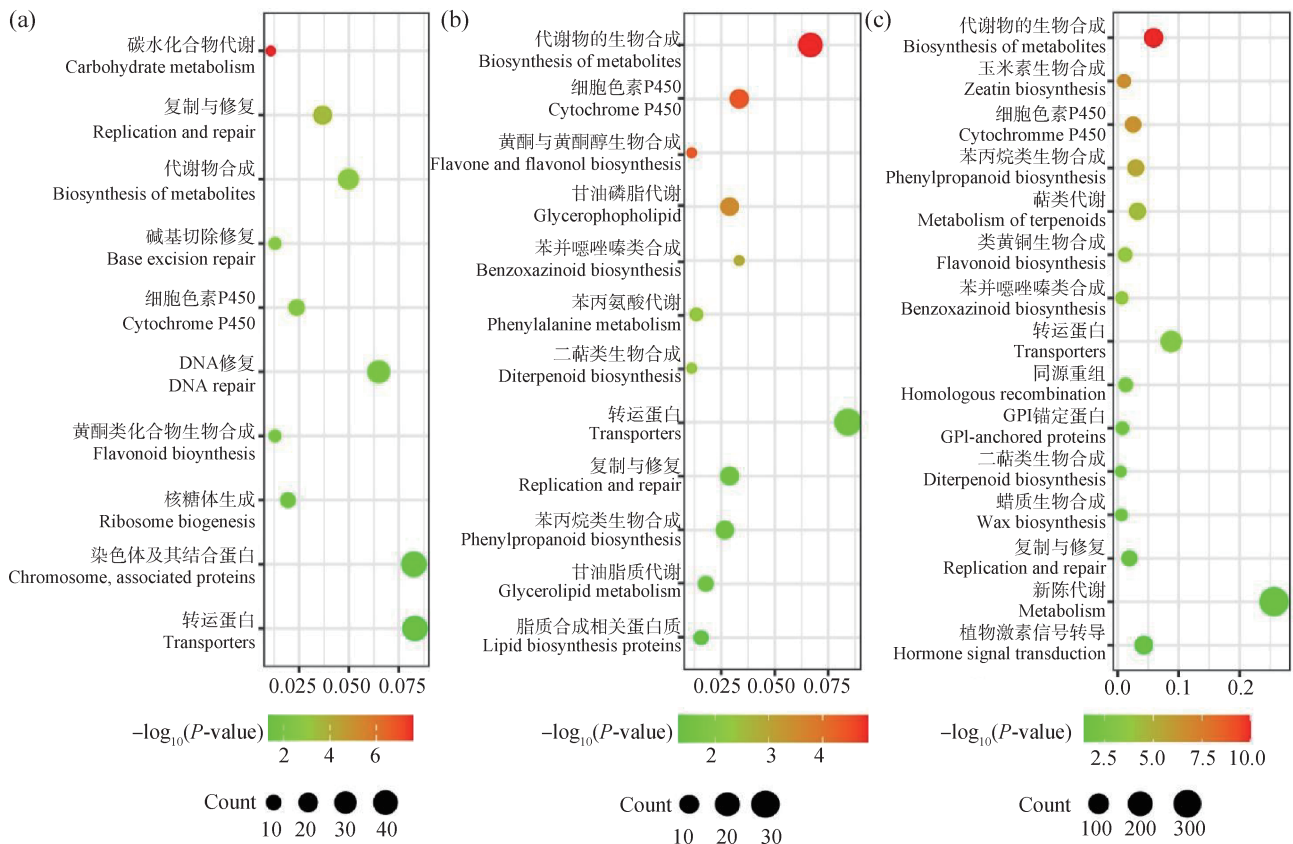


图7 三份长穗偃麦草种质特异性表达基因 KEGG 通路富集分析

Fig. 7 KEGG pathway enrichment analysis of germplasm-specific expressed genes in three different ploidy *Elytrigia elongata* accessions

注:(a)EE031种质特异性表达基因的 KEGG 富集结果;(b)Ae4x种质特异性表达基因的 KEGG 通路富集结果;(c)EE030种质特异性表达基因的通路富集结果

Note: (a) KEGG pathway enrichment results of EE031-specific expressed genes; (b) KEGG pathway enrichment results of Ae4x-specific expressed genes; (c) KEGG pathway enrichment results of EE030-specific expressed genes

2.2.4 差异性表达基因 GO 聚类分析 为明确 EE031, Ae4x 和 EE030 三份长穗偃麦草种质的倍性特异表达基因功能特征, 将其与 GO 数据库比对, 并从生物学过程(Biological process, BP)、细胞组分(Cellular component, CC)和分子功能(Molecular function, MF)三个维度开展 GO 功能富集分析。EE031 种质的特异性表达基因共富集到 39 个 GO

条目(图 8a)。其中, BP 类别主要集中于应激响应等过程, 涉及 66 个基因; CC 类别主要包括染色体(14 个)、转录调控因子和质外体等细胞结构相关条目; MF 类别中主要包含信号受体活性、蛋白质结合和四吡咯结合等功能, 其中信号受体活性条目包含的特异性表达基因数量最多(109 个)。

Ae4x 种质特异性表达基因共富集到 38 个 GO

条目(图 8b)。BP 类别中核酸磷酸水解(12 个基因)、RNA 合成和碱基化合物等条目富集度比较高;细胞组分(CC)部分仅含外囊体、细胞皮层 2 个条目;分子功能(MF)类别中,主要集中于水解酶活性和 ADP 结合等功能,其中水解酶活性富集的基因数量最多(38 个),部分水解酶活性调节相关基因在姐妹染色单体分离过程中发挥关键作用,促进其在细胞分裂的准确后期分离^[32]。

EE030 种质的特异性表达基因共富集到 64 个

GO 条目(图 8c)。BP 类别中,应激响应、细胞壁合成和细胞周期转换等条目中基因数量较多,其中应激响应条目富集数最高(150 个),而线粒体基因表达、细胞周期转换及生物胺代谢等条目中基因数量相对较少。CC 类别仅包含蛋白质-DNA 复合物和细胞膜 2 个条目,其中细胞外区域相关基因数量最多(34 个)。MF 类别中,该种质特异表达基因主要集中于转移酶活性(294 个)和激酶活性(163 个),而 RNA 聚合酶 II 条目涉及基因数量较少。

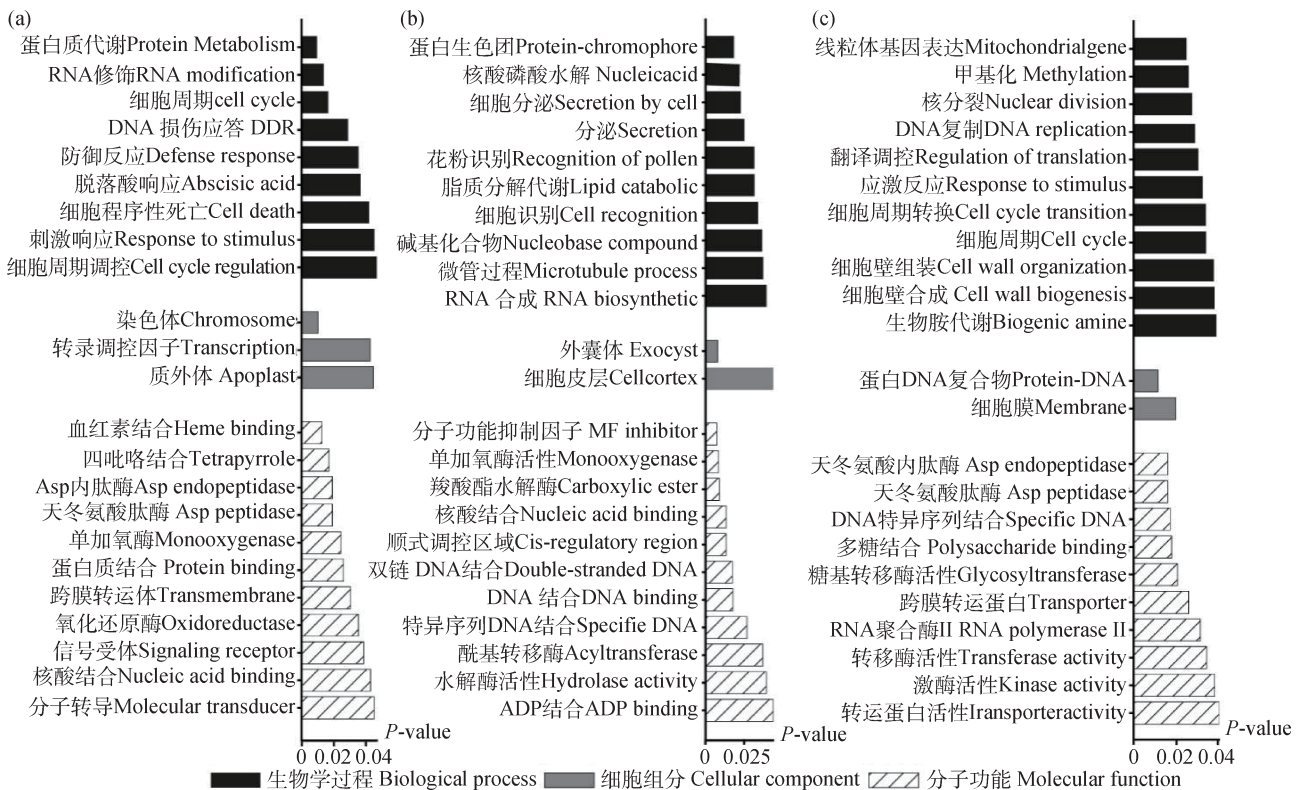


图 8 三份长穗偃麦草种质特异性表达基因的 GO 功能富集分析

Fig. 8 GO functional enrichment analysis of germplasm-specific expressed genes in three different ploidy *Elytrigia elongata* accessions

注:(a)EE031 种质特异性表达基因的 GO 功能富集分析;(b)Ae4x 种质特异表达基因的 GO 功能富集分析;(c)EE030 特异性表达基因的 GO 功能富集分析

Note: (a)GO functional enrichment analysis of EE031-specific expressed genes; (b)GO functional enrichment analysis of Ae4x-specific expressed genes; (c)GO functional enrichment analysis of EE030-specific expressed genes

3 讨论

3.1 长穗偃麦草染色体核型与倍性进化的关系

染色体作为遗传信息的主要载体,其数目、形态是最稳定的细胞生物学特征之一^[33]。对于植物而言,染色体倍性对植物的生长、发育、繁殖以及环境适应性等方面具有重要影响^[34]。核型分析不仅是物种鉴定、起源与进化研究的重要工具,也是探讨植物起源、系统演化及亲缘关系的关键工具^[35-36]。

本研究的结果显示,不同倍性长穗偃麦草种质的核型存在明显差异。其中,十倍体 EE030 的核型与张晓燕等^[36]报道的葡萄牙长穗偃麦草种质(核型公式为 $K(2n)=10x=70=38m+22sm+8st+2t$)及孟林等^[37]描述的中国新疆、德国和葡萄牙的十倍体长穗偃麦草种质(EE001, EE014 和 EE020)核型公式存在差异,推测这种差异源于地理种群间的遗传分化,反映了不同来源种质的遗传背景差异。

根据 Stebbins 的核型进化理论,核型对称性与

物种进化程度密切相关,一般由对称核型向不对称核型方向演化^[29]。在本研究中,三份长穗偃麦草种质不对称程度表现为 Ae4x>EE030>EE031,表明其进化程度依次降低。值得注意的是四倍体种质 Ae4x 出现近端部着丝粒(st)的染色体形态,提示其可能经历了染色体断裂、融合或异染色质重排等结构变异事件。这类变异可能是多倍体基因组维持冗余基因表达和基因组稳定性的一种适应性机制^[38-39]。十倍体种质 EE030 虽具有最高倍性,但核型不对称程度低于四倍体 Ae4x,且含有大量中部着丝粒染色体(56m),说明其可能通过减少染色体臂长差异,降低减数分裂错配概率,从而提高基因组的遗传稳定性。综上,不同倍性长穗偃麦草种质在染色体数目、着丝粒类型及核型对称性等方面表现出的明显差异,不仅反映了其在倍性进化过程中的遗传分化与结构变异特征,还可能通过多倍化伴随的基因剂量效应、染色质构象调整及基因表达模式重塑,影响基因组稳定性与植物对环境胁迫的适应能力。

3.2 不同倍性长穗偃麦草种质转录组特征与植物抗逆性的关系

为初步解析倍性差异对长穗偃麦草抗逆性的分子调控机制,本研究利用第三代测序技术超长读长和高精度的优势,系统分析了二倍体(EE031)、四倍体(Ae4x)和十倍体(EE030)长穗偃麦草种质苗期叶片的转录本表达特征。测序结果显示,三份种质分别获得 48 054 个、58 878 个和 125 219 个高质量非冗余全长转录本(unigenes),且转录本数量随倍性提升呈显著增加趋势;进一步与长穗偃麦草基因组比对发现,三者存在明显的种质特异性基因表达特征——二倍体 EE031 共检测到 9478 个表达基因,其中 862 个为特异性表达基因;四倍体 Ae4x 表达基因总数为 9537 个,含 737 个特异性表达基因;十倍体 EE030 不仅表达基因总数最多(10 881 个),其特异性表达基因数量(1661 个)也远高于另外两份种质。这一结果提示,多倍体可能通过基因冗余效应积累更多特异性表达基因,为其适应复杂环境提供遗传基础^[40]。

KEGG 与 GO 富集分析进一步揭示了不同倍性种质特异性表达基因的功能差异,推测这些差异与抗逆性特征高度关联。对于二倍体 EE031,其特异性表达基因主要富集于刺激响应(GO-BP)、染色体结构(GO-CC)及信号受体活性(GO-MF)相关条

目;KEGG 通路则集中在细胞周期调控、DNA 复制与修复及 RNA 修饰等染色体复制相关过程;结合其核型对称性较高、进化程度相对原始的特征,推测 EE031 在长穗偃麦草倍性进化中可能作为“稳定遗传模板”优先保留维持细胞基础功能与核心代谢的基因,以保障遗传稳定性。

四倍体 Ae4x 的功能富集特征则聚焦于“水解代谢”相关通路:GO 功能分析显示,其特异性表达基因在核酸磷酸水解、羧酸酯水解酶活性及水解酶活性等条目上富集显著,其中羧酸酯水解酶(Carboxylesterase, CXE)可通过调控抗除草剂活性、激活植物激素信号及响应生物胁迫等途径增强抗逆性^[41-42];KEGG 通路富集分析结果进一步验证了这一趋势,其特异基因主要锚定至水解代谢相关通路,聚焦物质降解与抗逆信号激活。此外, Ae4x 的特异基因还能促进苯并噁唑啉类化合物(Benzoxazinoids, BXDs)等次级代谢物的生物合成,进一步增强其抗虫、抗病能力^[43-44];而其较高的核型不对称性,可能通过染色质结构变异开放异染色质区域,促进抗逆相关新基因的产生及胁迫响应基因的快速激活,形成“水解代谢—次生防御—染色质调控”的协同抗逆机制^[45-46]。

十倍体 EE030 则呈现出复杂的代谢网络,这是其强逆境适应能力的核心分子基础:KEGG 富集分析显示,其特异性表达基因同时覆盖线粒体能量代谢(如 ATP 合成通路)、生物胺代谢(腐胺、亚精胺合成通路)及苯并噁唑啉类次生代谢合成通路,这些通路通过“能量供给(线粒体)—信号调控—防御物质合成(苯并噁唑啉类,生物胺)”的协同作用,提示其能够形成相互支撑的代谢网络核心^[47-50];GO 功能注释进一步验证了该网络的功能匹配性,次生代谢过程与能量代谢过程(GO-BP)及转移酶活性和激酶活性(GO-MF)条目富集显著,恰好对应 KEGG 通路的物质转化与能量调控需求,且线粒体相关基因还包含大量信号传递、细胞分化凋亡相关功能,可进一步优化抗逆信号传导效率。

值得注意的是,EE031、Ae4x 与 EE030 三份种质均富集到细胞色素 P450 蛋白相关基因,该蛋白的一个重要功能是参与木质素、植保素等次生代谢物的合成——通过增强细胞壁机械强度、调节细胞渗透压及清除活性氧等方式,为三份种质提供共有的非生物胁迫耐受基础^[26]。综上所述,长穗偃麦草不同倍体种质通过差异化的基因表达形

成了多样的抗逆策略:二倍体EE031以“保留核心功能”保障遗传稳定,四倍体Ae4x以“水解代谢”的应答方式实现针对性防御,而十倍体EE030则通过“多通路协同的复杂代谢网络”,展现出较强的代谢调控能力与逆境适应潜力,这一结果为长穗偃麦草抗逆种质的筛选与倍性育种提供了参考依据。

4 结论

本研究通过对三份不同倍性长穗偃麦草种质的染色体核型分析与基因表达特征解析,明确了其倍性、核型及基因表达的核心差异:EE031为二倍体 $[K(2n)=2x=10m+4sm]$,Ae4x为四倍体 $[K(2n)=4x=20m+6sm+2st]$,EE030为十倍体 $[K(2n)=10x=56m+12sm+2st]$,核型进化程度从高到低依次为Ae4x>EE030>EE031。进一步分析发现,三份种质在分蘖初期的转录本表达呈现显著的种质特异性差异,且转录本总数与特异表达基因数量随种质倍性提升而显著增加。该结果提示长穗偃麦草的多倍化过程可能通过改变染色体结构(如核型变异)或重塑基因表达模式(如调控代谢通路),进而影响其环境适应性;不过,长穗偃麦草多倍化调控环境适应性的具体生物学机制,仍需结合其抗逆性相关表型鉴定进一步验证。

参考文献

- [1] 张然,刘岳含,王思宁,等. 不同基因型长穗偃麦草幼胚诱导再生体系的构建和比较研究[J]. 中国草地学报,2024,46(7):11-17
ZHANG R, LIU Y H, WANG S N, et al. Construction and comparison of induction and regeneration system for immature embryos of different genotypes of *Elytrigia elongata* [J]. Chinese Journal of Grassland, 2024, 46(7): 11-17
- [2] 马小廷. 中间偃麦草、长穗偃麦草及其杂种F1的形态特征和抗逆性研究[D]. 呼和浩特:内蒙古农业大学,2010:15-25
MA X T. Studies on the morphology characters and resistance of *Elytrigia intermedium*, *Elytrigia elongata* and their hybrids [D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2010: 15-25
- [3] 张睿,封晓辉,吴玉洁,等. 长穗偃麦草(*Thinopyrum ponticum*)幼苗对盐旱胁迫的生理响应[J]. 中国生态农业学报(中英文),2022,30(11):1795-1806
ZHANG R, FENG X H, WU Y J, et al. Interactive effects of drought and salt stresses on the growth and physiological characteristics of *Thinopyrum ponticum* [J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2022, 30(11): 1795-1806
- [4] MUSAEV M R, MUSAEVA Z M, MAGOMEDOVA A A. Soil degradation of irrigated plants of dagestan and ways out of the situation [J]. South of Russia: Ecology, Development, 2017, 11(4): 226-230
- [5] 孟林,白史旦,李达旭,等. 偃麦草属植物种质资源研究进展[J]. 草学,2024,280(5):1-7
MENG L, BAI S Q, LI D X, et al. Research progress of plant germplasm resources of *Elytrigia* [J]. Journal of Grassland and Forage Science, 2024, 280(5): 1-7
- [6] 李宏伟,郑琪,王建林,等. 发展长穗偃麦草,建设“滨海草带”[J]. 中国科学院院刊,2023,38(4):622-631
LI H W, ZHENG Q, WANG J L, et al. Developing *Thinopyrum elongatum* to build a “Coastal Grass Belt” [J]. Bulletin of Chinese Academy of Sciences, 2023, 38(4): 622-631
- [7] 丁鸿,邱东萍,陈少雄. 植物染色体标本的制备和染色体核型分析研究进展[J]. 南方农业学报,2012,43(12):1958-1962
DING H, QIU D P, CHEN S X. Research progress in plant chromosome samples preparation and karyotype analysis [J]. Journal of Southern Agriculture, 2012, 43(12): 1958-1962
- [8] 刘永安,冯海生,陈志国,等. 植物染色体核型分析常用方法概述[J]. 贵州农业科学,2006,34(1):98-102
LIU Y A, FENG H S, CHEN Z G, et al. Common methods of karyotype analysis in plant [J]. Guizhou Agricultural Sciences, 2006, 34(1): 98-102
- [9] 李懋学. 植物染色体研究技术[M]. 哈尔滨:东北林业大学出版社,1991:31-149
LI M X. Techniques for plant chromosome research [M]. Harbin: Northeast Forestry University Press, 1991: 31-149
- [10] 邱正明,周洁,符家平. 蔬菜染色体核型研究进展[J]. 湖北农业科学,2018,57(23):11-14,26
QIU Z M, ZHOU J, FU J P. Research progress on chromosome karyotype of vegetables [J]. Hubei Agricultural Sciences, 2018, 57(23): 11-14, 26
- [11] 李懋学,陈瑞阳. 关于植物核型分析的标准化问题[J]. 武汉植物学研究,1985(4):297-302
LI M X, CHEN R Y. A suggestion on the standardization of karyotype analysis in plants [J]. Journal of Wuhan Botanical Research, 1985(4): 297-302
- [12] 贺学礼,张妙娟. 7种绢蒿属植物染色体数目和核型研究[J]. 西北植物学报,2009,29(6):1155-1161
HE X L, ZHANG M J. Chromosome numbers and karyotype of 7 species from *Seriphidium* (Compositae) [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2009, 29(6): 1155-1161
- [13] 李宏伟,郑琪,李滨,等. 一种耐盐碱牧草——长穗偃麦草研究进展[J]. 草业学报,2022,31(5):190-199
LI H W, ZHENG Q, LI B, et al. Progress in research on tall wheatgrass as a salt-alkali tolerant forage grass [J]. Acta Prata-culturae Sinica, 2022, 31(5): 190-199
- [14] 黄帅. 偃麦草属植物分子系统发育及染色体分化研究[D]. 扬州:扬州大学,2017:4-5
HUANG S. Study on molecular phylogeny and chromosome differentiation in wheatgrass genus *Thinopyrum* [D]. Yangzhou: Yangzhou University, 2017: 4-5
- [15] 任毅鹏,张佳庆,孙瑜,等. 基于PacBio平台的全长转录组测

- 序[J]. 科学通报, 2016, 61(11): 1250-1254
- REN Y P, ZHANG J Q, SUN Y, et al. Full-length transcriptome sequencing on PacBio platform [J]. Chinese Science Bulletin, 2016, 61(11): 1250-1254
- [16] 牟丹, 赵啟军, 刘玉英, 等. 高加索三叶草全长转录组测序及Dof转录因子家族分析[J]. 草地学报, 2023, 31(11): 3343-3354
- MU D, ZHAO Q J, LIU Y Y, et al. Full-Length transcriptome sequencing and Dof transcription factor family analysis of caucasian clover [J]. Acta Agrestia Sinica, 2023, 31(11): 3343-3354
- [17] FASANO C, DIRETTO G, AVERSANO R, et al. Transcriptome and metabolome of synthetic *Solanum* autotetraploids reveal key genomic stress events following polyploidization [J]. New Phytologist, 2016, 210(4): 1382-1394
- [18] 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 of the United States of America, 2009, 106(33): 13875-13879
- [19] CHAGUÉ V, JUST J, MESTIRI I, et al. Genome-wide gene expression changes in genetically stable synthetic and natural wheat allohexaploids [J]. New Phytologist, 2010, 187(4): 1181-1194
- [20] QI B, HUANG W, ZHU B, et al. Global transgenerational gene expression dynamics in two newly synthesized allohexaploid wheat (*Triticum aestivum*) lines [J]. BMC Biology, 2012, 10: 3
- [21] RIDDLE N C, JIANG H M, AN L, et al. Gene expression analysis at the intersection of ploidy and hybridity in maize [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2010, 120(2): 341-353
- [22] TAN F Q, TU H, LIANG W J, et al. Comparative metabolic and transcriptional analysis of a doubled diploid and its diploid citrus rootstock (*C. junos* cv. Ziyang xiangcheng) suggests its potential value for stress resistance improvement [J]. BMC Plant Biology, 2015, 15: 89
- [23] STUPAR R M, BHASKAR P B, YANDELL B S, et al. Phenotypic and transcriptomic changes associated with potato autopolyploidization [J]. Genetics, 2007, 176(4): 2055-2067
- [24] TOSSI V E, MARTÍNEZ TOSAR L J, LAINO L E, et al. Impact of polyploidy on plant tolerance to abiotic and biotic stresses [J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 869-423
- [25] SHU Y J, ZHANG J, AO Y, et al. Analysis of the *Thinopyrum elongatum* transcriptome under water deficit stress [J]. International Journal of Genomics, 2015, 2015: 265791
- [26] 葛文扬. 长穗偃麦草抗赤霉病基因 *Fhb7* 的图位克隆及功能解析[D]. 泰安: 山东农业大学, 2021: 53-73
- GE W Y. Map-based cloning and functional characterization of *Fhb7* gene conferring fusarium head blight resistance in *Thinopyrum ponticum* [D]. Taian: Shandong Agricultural University, 2021: 53-73
- [27] 张宴萍, 黄德华, 李鹏, 等. 长穗偃麦草 *ThPLA* 基因的电子克隆和生物信息学分析[J]. 种子, 2024, 43(8): 112-118
- ZHANG Y P, HUANG D H, LI P, et al. Electronic cloning and bioinformatics analysis of *ThPLA* gene in *Thinopyrum elongatum* [J]. Seed, 2024, 43(8): 112-118
- [28] ARANO H. Cytological studies in subfamily *Carduoideae* (*Compositae*) of Japan IX. the karyotype analysis and phylogenetic considerations on *Pertya* and *Ainsliaea* (2) [J]. The Botanical Society of Japan, 1963, 76(895): 32-39
- [29] STEBBINS G L. Chromosomal evolution in higher plants [M]. London: University Park Press, 1971: 30-31
- [30] CHEN C J, WU Y, LI J W, et al. TBtools-II: a "one for all, all for one" bioinformatics platform for biological big-data mining [J]. Molecular Plant, 2023, 16(11): 1733-1742
- [31] WANG H W, SUN S, GE W, et al. Horizontal gene transfer of *Fhb7* from fungus underlies *Fusarium* head blight resistance in wheat [J]. Science, 2020, 368(6493): 5427-5435
- [32] UHLMANN F, LOTTSPREICH F, NASMYTH K. Sister-chromatid separation at anaphase onset is promoted by cleavage of the cohesin subunit Scc1 [J]. Nature, 1999, 400(6739): 37-42
- [33] 肖苏芯, 黄依然, 高丽, 等. 蜀葵根尖染色体制片技术优化和核型分析[J]. 分子植物育种, 2021, 19(17): 5800-5807
- XIAO S X, HUANG Y R, GAO L, et al. Optimization of chromosome tableting technology and karyotype analysis of *Althaea rosea* root tips [J]. Molecular Plant Breeding, 2021, 19(17): 5800-5807
- [34] 李正理. 植物细胞分裂和染色体形态[J]. 细胞生物学杂志, 1979, 1(2): 1-6
- LI Z L. Plant cell division and chromosome morphology [J]. Journal of Cell Biology, 1979, 1(2): 1-6
- [35] 邹冰灿, 王霞, 张轩, 等. 22份狼尾草属材料和1份芦竹属材料染色体数目及遗传多样性分析[J]. 草地学报, 2025, 33(4): 1019-1028
- ZOU B C, WANG X, ZHANG X, et al. Analysis of chromosome number and genetic diversity of 22 *Pennisetum* Materials and 1 *Arundo* Material [J]. Acta Agrestia Sinica, 2025, 33(4): 1019-1028
- [36] 乔永刚, 王立, 宋芸, 等. 两个黄芪亚种染色体数目与核型分析[J]. 草地学报, 2016, 24(3): 699-702
- QIAO Y G, WANG L, SONG Y, et al. The chromosome number and karyotype of two *Astragalus* species [J]. Acta Agrestia Sinica, 2016, 24(3): 699-702
- [37] 张晓燕, 毛培春, 孟林, 等. 中间偃麦草和长穗偃麦草染色体核型分析[J]. 草业科学, 2011, 28(7): 1315-1319
- ZHANG X Y, MAO P C, MENG L, et al. Analysis of chromosome karyotypes of *Elytrigia intermedia* and *Elytrigia elongata* [J]. Pratacultural Science, 2011, 28(7): 1315-1319
- [38] 孟林, 毛培春, 张晓燕, 等. 3份长穗偃麦草种质的体细胞核型分析[J]. 草地学报, 2013, 21(4): 821-827
- MENG L, MAO P C, ZHANG X Y, et al. Somatic cell karyotypes of three *Elytrigia elongata* accessions [J]. Acta Agrestia Sinica, 2013, 21(4): 821-827
- [39] OTTO S P. The evolutionary consequences of polyploidy [J]. Cell, 2007, 131(3): 452-462

- [40] 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
- [41] 薛志飞. 甘蓝型油菜基因转录和表观遗传修饰昼夜节律的研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2023: 40-73
- XUE Z F. Circadian rhythm of gene transcription and epigenetic modification in *Brassica Napus* [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2023: 40-73
- [42] 汪彤, 李哲, 张爽. 4种植物次生物质对黄粉虫解毒酶活性及羧酸酯酶基因表达的影响[J]. *江苏农业学报*, 2025, 41(3): 501-509
- WANG T, LI Z, ZHANG S. Effects of four plant secondary metabolites on the detoxification enzyme activity and expression of carboxylesterase genes of *Tenebrio molitor* [J]. *Jiangsu Journal of Agricultural Sciences*, 2025, 41(3): 501-509
- [43] 刘建光, 赵贵元, 赵俊丽, 等. 植物羧酸酯酶的结构、表达调控及生物功能研究进展[J]. *作物杂志*, 2018, 34(3): 32-36
- LIU J G, ZHAO G Y, ZHAO J L, et al. Progress in the structure, expression and function of plant carboxylesterases [J]. *The Crop Journal*, 2018, 34(3): 32-36
- [44] 张战凤. 小麦苯并噁唑酮类化合物及游离氨基酸在小麦-麦长管蚜互作中的功能研究[D]. 杨陵: 西北农林科技大学, 2025: 45-62
- ZHANG Z F. Function of benzoxazinoids and free aminoAcids in wheat-sitobion avenae interaction [D]. Yangling: Northwest Agriculture and Forestry University, 2025: 45-62
- [45] CAI X, CHANG L C, ZHANG T T, et al. Impacts of allopolyploidization and structural variation on intraspecific diversification in *Brassica rapa* [J]. *Genome Biology*, 2021, 22: 166
- [46] WEISS-SCHNEEWEISS H, SCHNEEWEISS G M, LEITCH I J, GREILHUBER J, DOLEZEL J, et al. Karyotype diversity and evolutionary trends in angiosperms [M]. *Plant Genome Diversity Volume 2*. Vienna: Springer-Verlag Wien, 2013: 209-230
- [47] 苏文英, 刘晓梅, 纪伟, 等. 玉木耳线粒体基因组特征及系统发育分析[J]. *江苏农业科学*, 2025, 53(13): 47-54
- SU W Y, LIU X M, JI W, et al. Mitochondrial genome characteristics and phylogenetic analysis of Yu Muer, an albino mutant strain of *Auricularia cornea* Ehrenb [J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2025, 53(13): 47-54
- [48] 邵辰光, 王荟, 毕玉芬. 高温胁迫下紫花苜蓿多胺含量与耐热性的关系[J]. *草地学报*, 2015, 23(6): 1214-1219
- SHAO C G, WANG H, BI Y F. Relationship between endogenous polyamines and tolerance in *Medicago sativa* L. under heat stress [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2015, 23(6): 1214-1219
- [49] 陈丹丹. 外源多胺对金线莲花芽分化与抗逆性的影响[D]. 杭州: 浙江农林大学, 2021: 43-46
- CHEN D D. Effects of exogenous polyamines on flower bud differentiation and stress resistance of *Anoetochilus roxburghii* [D]. Hangzhou: Zhejiang Agriculture and Forestry University, 2021: 43-46
- [50] 刘南清, 林绍艳, 沈益新. 外源腐胺与亚精胺提高假俭草低温胁迫耐受性的研究[J]. *草地学报*, 2019, 27(3): 603-611
- LIU N Q, LIN S Y, SHEN Y X. Effects of exogenous putrescine and spermidine on cold tolerance of centipede grass [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2019, 27(3): 603-611

(责任编辑 付 宸)