

青稞高原适应性的多组学研究进展与展望

曾兴权,王玉林,原红军,羊海珍,许从萍

(省部共建青稞和牦牛种质资源与遗传改良国家重点实验室/藏区青稞生物学与遗传育种重点实验室/西藏自治区农牧科学院农业研究所,西藏拉萨 850032)

摘要:青稞作为青藏高原地区的重要粮食作物,凭借其独特的耐寒、耐旱、耐盐碱及早熟特性,在高原极端生态环境中展现出卓越的适应性。基于高通量组学技术的突破性进展,系统梳理了青稞生物学研究的最新成果。在基础研究层面,重点解析了其基因组结构特征及起源进化规律;在环境适应机制方面,深入探讨了非生物胁迫(紫外线辐射、干旱和盐碱)和生物胁迫(白粉病)响应的分子调控网络;在品质形成机理层面,阐明了 β -葡聚糖、花青素等特征性功能成分的生物合成途径及其调控机制。提出了未来重点研究方向应包括:构建端粒到端粒(T2T)完整基因组图谱、开展泛基因组研究、推进功能基因组研究与分子标记开发。

关键词:青稞;基因组;非生物胁迫;生物胁迫;品质性状;多组学

中图分类号:Q949.71⁺4.2

文献标识码:A

Progress and Prospects of Multi-Omics on the Plateau Adaptation of Qingke

ZENG Xingquan, WANG Yulin, YUAN Hongjun, YANG Haizhen, XU Congping

(State Key Laboratory of Hulless Barley and Yak Germplasm Resources and Genetic Improvement/Key Laboratory of Barley Biology and Genetic Improvement on Qinghai-Xizang Plateau, Ministry of Agriculture/Research Institute of Agriculture, Xizang Academy of Agriculture and Animal Husbandry Sciences, Lhasa Xizang 850032, China)

Abstract: Qingke is a vital cereal crop in the Qinghai-Xizang Plateau, exhibiting remarkable adaptability to the extreme ecological environment due to its unique traits of cold tolerance, drought resistance, salinity tolerance, and early maturity. This review systematically summarizes the latest achievements in the biology of Qingke, based on the breakthroughs in high-throughput omics technologies. At the fundamental research level, the genomic structure and evolutionary origins of Qingke have been elucidated. In terms of environmental adaptation mechanisms, the molecular regulatory networks in response to abiotic stresses (such as UV radiation, drought and salinity) and biotic stresses (powdery mildew) have been explored in depth. Additionally, the bio-synthetic pathways and regulatory mechanisms of characteristic functional components, such as β -glucan and anthocyanins, have been clarified. This review proposes future research directions, including the construction of telomere-to-telomere (T2T) complete genome maps, pan-genome studies, and the advancement of functional genomics research and molecular marker development.

Key words: Qingke; genome; abiotic stress; biotic stress; quality traits; multi-omics

青稞(*Hordeum vulgare* var. nudum, 2n=14, HH)俗称裸大麦,是一种古老的栽培作物,在世界许多国家和地区均有分布,其分布趋势呈现

由东向西逐渐减少的特征。青藏高原生态类型丰富,农业历史悠久,拥有极为丰富的青稞种质资源,这些种质资源表现出极强的高原环境适应

收稿日期:2025-02-11

基金项目:国家自然科学基金联合基金项目(U20A2026),国家大麦青稞产业技术体系建设专项(CARS-05)。

作者简介:曾兴权(1975—),男,博士,研究员,主要从事青稞遗传育种研究, E-mail: xingquanz_2@taas.org。

性。在我国西藏地区,青稞的种植面积和总产量在全区粮食中占比超过75%,是西藏人民的主要粮食作物。研究表明,青稞起源于东部大麦,经由尼泊尔等东南亚地区进入中国,在西藏地区完成了自然选择和人工驯化^[1-2]。近年来,随着对青稞强适应性、易加工性、高饲料价值、丰富的保健功能和营养价值等优势认识的深入,相关研究不断兴起,为青稞的开发利用注入了新的活力,为开拓更广泛的应用领域奠定了坚实基础。

功能基因组学及其延伸是研究青稞适应性的重要手段,主要包括转录组学、表观遗传学、蛋白组学、代谢组学以及表型组学等多方面。其中,转录组学通过研究RNA水平的调控规律,揭示了生物表型与功能的内在联系;表观遗传学关注在逆境条件下DNA甲基化和组蛋白修饰等调控机制;蛋白组学通过分析基因表达的下游产物差异性,揭示了青稞在环境变化中的蛋白调控机制;代谢组学研究了基因表达与代谢产物的相互作用;表型组学则从不同基因型在不同环境和发育阶段的表型差异入手,为青稞的改良和应用提供了理论支持。近年来,随着高通量测序技术和生物信息学的发展,西藏青稞在基因组学、转录组学、蛋白组学、表观遗传学以及代谢组学等领域的研究取得了显著进展^[1-2]。这些研究为青稞的育种和改良提供了有力的理论支持和实践指导。多组学技术在青稞的生物逆境、非生物逆境以及品质相关性状合成调控等研究中发挥了重要作用,为青稞的生态适应性研究提供了新的研究视角。

本研究以青稞的基因组学、转录组学、表型组学、代谢组学和蛋白组学等组学技术为对象,系统总结了青稞对高原环境的适应性,包括基因组结构、抗紫外线、抗旱、耐盐碱、抗白粉病等多组学研究的最新成果。综述研究发现,青稞在高原环境中的适应性特征与基因组结构密切相关,其抗旱能力、耐盐碱性、抗病性等特征的形成与基因组调控机制密切相关。同时,研究还揭示了青稞在不同环境条件下的代谢调控机制,旨在为青稞的改良和应用提供重要的理论依据,为青稞的生态适应性研究和应用提供重要的理论支持和研究视角。

1 青稞基因组研究进展

近年来,基因组学研究在青稞的适应性研究

中发挥了重要作用。基因组序列的构建为青稞的物种起源和进化提供了重要依据。2012年国际大麦测序联盟(IBSC)构建了一个4.98 Gb的大麦物理图谱,其中超过3.90 Gb锚定在高分辨率遗传图谱上^[3]。在DNA和深度RNA序列数据的支持下,识别了26 159个“高置信度”基因,通过对不同大麦品种的调查测序,发现了广泛的单核苷酸变异。这些成就为深入了解大麦基因组提供了前所未有的洞见。自该基因组草图被公布以来,越来越多大麦青稞物种的基因组序列被测定和组装。Zeng等首次公布了青稞基因组草图,该草图为3.89 Gb,约占整个基因组的87%,通过全基因组范围的深入分析,青稞的物种分化时间较早,表明青稞可能在大麦的驯化过程中形成^[1];Dai等使用包括三代测序平台(PacBio)在内的多种测序数据,从头组装出4.84 Gb的“藏青320”基因组,其中4.59 Gb的序列可以挂载至7条染色体上,基因组注释获得46 787个具有高可信度的基因^[4];Zeng等发布了新版青稞基因组,其scafN50为4 Mb,ctgN50为1.563 Mb,进一步揭示了基因组的结构和功能^[5];Zeng等发布了青稞叶绿体基因组,长度为136 462 bp,包括两个10,528 bp的反向重复区域(IRs),这两个区域由大的单拷贝区(LSC 101 375 bp)和小的单拷贝区(SSC 14 030 bp)分开,叶绿体基因组编码76个蛋白质编码基因、4个rRNA基因和29个tRNA基因^[6];Wang等发布了青稞线粒体基因组,大小为416 675 bp,编码了34个蛋白质编码基因、19个tRNA基因和3个rRNA基因,共有50个正向和反向回文重复序列,编码区的核苷酸序列占总长度的13.60%,GC含量为44.33%^[7]。

2 青稞起源与进化研究进展

近年来研究表明,西藏野生大麦的存在尚不足以证明西藏作为大麦的起源或驯化中心这一假设^[8]。起源于亚欧大陆西部的小麦和大麦进入东亚的路径已经提出,其中,一种主要的起源路径是通过亚洲内陆山麓地带到达青藏高原,进而到达东亚地区^[9-15];另一种主要的起源路径是沿着青藏高原南部向东部传播^[16-18]。然而,考古学证据表明,青稞的起源路径较难确定,且青稞的遗传多样性较低,表明西藏可能无法作为大麦

的起源或驯化中心。从东部驯化大麦到青稞的遗传多样性快速下降,可以推测青稞的起源可能与 4 500 至 3 500 年前的创始人效应有关。大麦的 5 个关键驯化基因的单倍型特征支持西藏野生大麦的野生或杂交起源,并排除了本土西藏野生大麦的假设^[2]。

3 青稞非生物胁迫多组学研究进展

青稞作为适应高原低氧高紫外线环境的重要作物,其驯化过程经历了人工选择和自然选择两种不同的选择机制。近年来研究表明,青稞通过产生抗坏血酸、芥子酸酯和类黄酮等抗氧化剂保护剂,显著提升其抗逆性。Zeng 等基于抗性表型和多组学的青稞全基因组关联研究体系,揭示了苯丙烷途径不同分支代谢物的组成型和诱导型累积模式,以及其共同调控青稞抵御紫外线胁迫的分子机制。此外,青稞中黄酮类化合物的特异转录调控网络,尤其是 MYB 和 MYC 转录因子在调控青稞中黄酮类化合物生物合成中的作用,对青稞在高海拔恶劣环境的适应性具有重要意义^[19];Xu 等通过整合分析 8 种青稞品种在非生物胁迫下的转录组数据,推断了调控元件和基因调控网络。结果表明,这些品种在胁迫下表现出显著的基因表达差异,涉及多个生物学过程和代谢途径,如光合作用、植物激素信号转导、糖酵解、苯丙素生物合成等。研究还揭示了与胁迫响应相关的转录因子(如 *ARR-B*、*AP2*、*GRAS*、*ARF* 等)的富集,这些因子在调控植物激素和胁迫防御中发挥了重要作用^[20]。这些发现为理解青稞在非生物胁迫下的分子调控机制提供了重要依据,并为未来的分子育种研究提供了理论基础。

干旱胁迫对青稞的产量和品质影响显著^[21]。Xu 等通过转录组和代谢组数据关联分析,发现干旱胁迫处理会使青稞的基因和代谢物发生显著变化,包括下调木质素合成途径,增加类黄酮和花青素的生物合成,以提高植物对干旱胁迫的耐受性。此外,诱导合成的黄酮糖苷类物质可参与干旱胁迫应答。基因 *HVUL7H11410* 是一种广谱糖基转移酶,通过调控黄酮的糖基化修饰来增强植物的抗旱性^[22];Yu 等利用全基因组关联分析发现根特异表达的 *CYP84* 基因可能参与了青稞抗旱性的调控。一类碳—糖基类黄

酮作为抗旱型青稞和早敏感型青稞之间稳定差异的代谢物,同时受到 UDP-葡萄糖转移酶基因的调控^[23];Jiabu 等基于青稞干旱胁迫响应过程中全基因组 DNA 甲基化动态变化的研究,证明了在青稞中通过转录因子的甲基化可以用于干旱胁迫进行响应^[24];Wang 等利用 DNA 甲基化动态变化分析,证明了在青稞长期耐旱过程中,通过转录因子 *HOVUSG2784400* 的甲基化,控制基因的差异表达,从而提高了青稞的耐旱能力^[25];Wang 等采用数据独立采集质谱技术进行定量蛋白质组学分析,研究了耐受性(XL)和敏感性(DQ)品种中蛋白质丰度变化,共鉴定和定量了 6 921 个蛋白质,某些激素代谢相关和植物激素脱落酸诱导基因主要受渗透胁迫的影响。增强的反应性氧化物可能促进青稞在渗透胁迫下的耐受性^[26]。

盐胁迫是农业生产中最有害的非生物胁迫之一。Wang 等研究表明,盐碱胁迫的不同阶段,不同的 mRNAs 和 lncRNAs 参与了盐碱响应。脱落酸(ABA)在青稞盐胁迫响应信号传导中的关键作用被广泛研究。通过比较两个品种在盐胁迫下触发的代谢响应,发现耐受盐胁迫的关键策略包括活性氧清除、渗透调节和细胞膜结构重建^[27];王玉林等通过 miRNA 靶基因功能富集分析表明,盐碱胁迫响应 miRNAs 的潜在靶基因与膜系统及离子转运的生物学过程相关,膜系统的形成与离子转运对青稞的盐碱应答发挥着重要的作用^[28];Yu 等通过全基因组分析,揭示了在盐胁迫下,青稞耐盐和盐敏感基因型中组蛋白 H3 第 4 位和第 27 位赖氨酸三甲基化(H3K4me3 和 H3K27me3)的分布模式,结果表明,这两种表观遗传修饰在调控基因表达、抗氧化防御机制以及耐盐性方面发挥了重要作用^[29]。

寒冷胁迫对青稞的适应性同样重要。Yuan 等通过 mRNA 测序,比较了耐寒和敏感型两种青稞基因型(H8 和 T148)的转录组谱,揭示了冷驯化和冷冻处理下基因表达的差异。耐寒基因型 H8 在冷驯化和冷冻处理下表现出更多的差异表达基因(DEGs),且这些基因主要与抗氧化防御机制相关。研究还发现,冷驯化诱导的 DEGs 数量高于冷冻诱导的 DEGs。这些结果为理解青稞的耐寒机制提供了重要资源^[30];Yang 等对西藏青稞在冷胁迫下的差异积累代谢物

(DAMs)进行综合比较,揭示了与冷反应过程有关的代谢物的巨大变化,如黄酮类化合物和多酚。在相同低温下,发现耐寒植株 XL 比不耐寒植株 ZQ 产生更多的 DAMs,这可能解释了 XL 植株的抗寒性。黄酮和苯丙素积累的差异主要体现在 XL 和 ZQ 对冷冻胁迫的代谢响应上。在冷冻胁迫下,XL 和 ZQ 均表现出多种代谢产物的增加,其中大部分与谷胱甘肽代谢和嘧啶代谢有关,表明这些通路在青稞对冷冻胁迫的响应中发挥了突出作用^[31];Xu 等利用转录组和代谢组分析,并确定了脂质代谢途径在冷冻处理中富集,观察到 C-repeat (CRT) binding factor 10A (HvCBF10A) 和 Gly-Asp-Ser-Leu-motif lipase (HvGDSL) 的表达与多种脂质的积累之间存在明显的正相关。功能分析证实,HvCBF10A 直接与 HvGDSL 结合,而沉默 HvCBF10A 会导致 HvGDSL 和脂质水平显著下降,从而影响青稞耐寒能力。总之,HvCBF10A 和 HvGDSL 作为一个功能单元,可以主动调节脂质代谢以提高青稞耐寒能力^[32]。

氮缺乏或过量可以导致显著的表型变化,破坏重要的生物过程,最终限制植物生产力。Wei 等利用比较转录组学方法研究了在 3 个硝酸盐处理下基因表达模式,发现 2 428、1 274 和 1 861 个基因在转录水平上差异显著,青稞可以通过调节多个共同的生物过程和通路(如氮代谢、碳代谢和光合作用)来应对不同的氮应力,发现一些显著受这些应力调节的 NIN-like 蛋白和其它转录因子,表明这些转录因子参与氮应激响应^[33]。

茎秆倒伏是影响世界粮食作物产量的主要问题。Yu 等选取 5 个抗倒伏基因型和 5 个非抗倒伏基因型,研究木质素相关代谢产物浓度的变化及相关基因的表达水平,表明抗倒伏基因型中木质素中间代谢产物含量较高,57% 的表达基因在两组间存在差异表达 (DEG),31 个 DEGs 参与了木质素途径,发现 65% 的 DEGs 在抗倒伏组中表达强烈上调,这表明在该组中木质素合成较高^[34]。

4 青稞生物胁迫多组学研究进展

近年来,青稞对生物胁迫的反应机制研究取得了重要进展,尤其在青稞抗白粉病分子机制研究方面。白粉病是由大麦专化型白粉菌 (*Blume-*

ria graminis f. sp. *hordei*, Bgh) 引起的一种重要病害,严重威胁我国青稞的产量和品质。Yuan 等揭示了基因表达和代谢谱的对应关系,被激活的抗病防御机制使参与植物抗病反应的代谢产物发生改变,包括激素、脂类、黄酮和类黄酮、苯胺类和苯丙素^[35]。Zha 等利用两个青稞品种 (“甘农大 7 号”为高抗白粉病品种,“藏青 13”为高感病品种),对 5 个时间点的样本进行了组蛋白 H3K4 和 H3K27 三甲基化修饰的全基因组分析,通过 ChIP-seq 与转录组数据的整合分析,发现超过 80% 的差异表达基因可能受到差异染色质修饰的调控,这表明表观遗传修饰在青稞白粉病抗性反应中具有重要的调节作用,揭示了青稞抗病反应中的表观遗传调控机制,为未来深入研究抗病反应的分子机制提供了宝贵的数据资源^[36];魏玲玲等对青稞在白粉病菌胁迫下的 lncRNA 全谱进行了解析,发现多个差异表达的 lncRNA 与白粉病抗性相关,研究比较了高抗品种 “甘农大 7 号” 和高感品种 “藏青 13” 的基因表达差异,揭示了 lncRNA 在青稞抗白粉病中的潜在调控作用,为深入理解青稞抗白粉病的分子机制提供了重要依据^[37];Sang 等通过转录组分析和植物激素水平检测发现,白粉病感染诱导了多种植物激素(如脱落酸、细胞分裂素、油菜素内酯等)的显著变化,并激活了一系列与防御相关的基因表达。此外,研究还鉴定出多个差异表达的转录因子(如 WRKY、bZIP 等),这些转录因子在调控青稞抗白粉病过程中发挥重要作用。这些结果也为理解青稞抗白粉病的分子机制提供了重要依据^[38];Xu 等的研究进一步揭示了青稞在白粉菌侵染下的代谢途径变化。该研究发现,青稞中的 HvTBT1 和 HvTBT2 基因在合成芳香族酚胺方面发挥重要作用。在白粉菌侵染后,青稞的代谢途径发生显著变化,尤其是酚胺和类黄酮化合物水平显著上调。值得注意的是,芳香族酚胺在青稞中被强烈诱导,而在大麦中未观察到明显变化,这表明酚胺的积累可能是青稞特有的一种抵御白粉菌胁迫的代谢途径。这些发现为理解青稞抗白粉病的代谢调控机制提供了新的视角,并为青稞抗病育种提供了潜在的靶点^[39]。

5 青稞关键品质性状多组学研究进展

青稞富含多种健康品质成分,如 β -葡聚糖、

黄酮和花青素等,这些成分在预防糖尿病、心血管疾病和高血压等慢性疾病方面具有重要作用,因此青稞被视为典型的药食同源作物^[40-43]。Wang 等对两个青稞品种(“藏青 2000”和“C2”)的谷物营养成分进行了比较分析,通过蛋白质组学分析,鉴定出 326 个差异表达蛋白(DEPs)。该研究发现,“C2”的 β -葡聚糖、蛋白质和支链淀粉含量高于“藏青 2000”,而淀粉和直链淀粉含量较低。这些差异表达蛋白主要涉及多种重要代谢途径的生物过程^[44];Li 等通过 QTL、GWAS 和 BSR 分析,发现直链淀粉合成基因 *Waxy* 是影响青稞 β -葡聚糖含量的关键基因。进一步的多组学分析表明, β -葡聚糖含量的差异与胁迫响应密切相关。研究鉴定出 4 个可与 β -葡聚糖合成关键基因 *CsIF6* 结合的基因,这些基因可能是调控 β -葡聚糖合成的关键因子。此外,脱落酸胁迫成熟蛋白 *ASR1* 基因被发现正向调控 β -葡聚糖的合成^[45];Li 等对糯青稞“藏青 18”与普通青稞“藏青 2000”的比较研究发现,糯青稞的 β -葡聚糖具有更紧凑的显微特征和更高的分子量,该糖显著降低了淀粉的糊化黏度和体外消化程度,这可能是通过抑制颗粒膨胀和破坏阶段的完整性实现的。未发芽的糯青稞糖化后麦汁的过滤速度显著快于普通青稞,这归因于糯青稞中的淀粉和 β -葡聚糖能更快、更彻底地分解,从而在糖化醪中形成更多空隙,有利于过滤。研究表明,淀粉相对于 β -葡聚糖类型对淀粉糊化和加工特性的影响更为显著^[46]。

Xu 等的研究从花青素品质性状的角度阐明了青稞适应高原环境的分子调控机制。研究揭示了 6 个关键酶在花青素合成后修饰途径中的重要作用,这些酶对青稞籽粒中花青素糖苷衍生物的积累具有显著影响。研究发现,包括 *PAL*、*C4H*、*4CL*、*HCT*、*CHS*、*CHI*、*F3H*、*DFR*、*ANS* 和 *UFGT* 在内的基因在青稞籽粒发育过程中控制花青素的生物合成。通过相关性分析,筛选出参与花青素修饰途径的候选基因,如 *HvGT1*、*HvGT2*、*HvGT3*、*HvGT4*、*HvMaT* 和 *HvOMT*,这些基因在籽粒变色或成熟阶段高度表达,对花青素衍生物的积累起到关键作用。此外,研究鉴定出新的转录因子 *HvMYC2*,其与花青素生物合成关键基因的表达相关性显著提高,证实了 *HvMYC2* 在调节花青素积累中发挥关键作用^[47]。

6 展望

尽管青稞基因组研究已取得显著进展,但目前尚未达到端粒到端粒(T2T)级别的完整组装。随着测序技术的不断进步,未来有望获得更完整的青稞基因组组装,这将为深入研究其基因组结构和功能提供更准确的基础。T2T 基因组组装能够更精准地鉴定调控元件、非编码 RNA 等关键组分,从而揭示基因表达调控的复杂机制^[48]。此外,T2T 基因组有助于揭示物种间和物种内的基因组演化过程,例如通过比较不同物种的 T2T 基因组,可以研究基因组的重组、重复序列的扩增和收缩等演化事件。更为重要的是,T2T 基因组为基因组辅助育种提供了更精准的工具,通过无间隙的基因组组装,可以更准确地定位与重要性状相关的基因和数量性状位点(QTL),从而加速优良品种的培育。

泛基因组研究能够全面揭示物种内不同个体或品种之间的基因组多样性。通过比较不同个体的基因组,可以发现核心基因组(core genome)和可变基因组(accessory genome)的组成和变化,从而深入了解物种的进化历程^[49]。泛基因组研究有助于挖掘与特定性状相关的基因,特别是那些在不同环境条件下表现出差异的基因。例如,在青稞的研究中,通过泛基因组分析可以发现与高原适应性相关的基因,从而为培育更适应高原环境的品种提供依据。泛基因组数据为作物育种提供了丰富的遗传资源,通过分析不同品种的基因组,可以发现优良性状相关的基因变异,从而通过分子育种技术将这些优良性状整合到新的品种中。泛基因组研究还可以与生态学研究相结合,研究基因组多样性与生态环境之间的关系,例如通过分析不同生态环境下青稞的泛基因组,可以揭示基因组多样性如何影响植物对环境的适应性。

在基因功能挖掘与验证方面,未来应通过基因组学和转录组学等技术,挖掘更多与高原适应性相关的基因,如耐低氧、抗寒、抗旱等基因,并利用基因编辑技术等对这些基因进行功能验证,明确其在青稞适应高原环境中的具体作用机制;在基因组变异与适应性进化研究方面,应进一步研究青稞基因组在不同高原环境下的变异情况,分析这些变异如何影响青稞的表型和适应性,揭

示青稞适应高原环境的进化路径;在起源与进化研究方面,应结合考古学、遗传学等多学科手段,进一步研究青稞的起源地和驯化过程,明确青稞在高原地区的起源时间和路径,以及其从野生种到栽培种的驯化过程中的关键因素。通过比较不同地区和不同生态环境下的青稞基因组,研究其进化历程,分析青稞在高原环境中的适应性演化机制,包括对高寒、干旱、强紫外线等环境因素的适应性进化。此外,还应研究青稞与其他大麦属作物的进化关系,探讨它们之间的基因流和共同进化机制,为理解作物的进化规律提供参考。

在非生物胁迫研究方面,未来可进一步研究紫外线胁迫代谢通路中关键基因的功能和调控机制,以及如何通过基因工程等手段增强青稞的抗紫外线能力;在抗旱胁迫方面,应挖掘更多与抗旱相关的基因,研究这些基因在青稞中的表达调控机制,以及它们如何通过增强植物的抗氧化能力和水分利用效率来提高抗旱性;在耐盐碱胁迫方面,应研究青稞在盐碱环境下的生理响应和分子机制,鉴定耐盐碱相关基因,开发耐盐碱品种,以应对盐碱地的种植需求;在抗倒伏与耐低氮胁迫方面,应研究青稞的株型和根系结构等与抗倒伏和耐低氮相关的性状,挖掘相关基因,通过分子育种等手段培育抗倒伏、耐低氮的青稞品种;在生物胁迫研究方面,应加强对青稞抗病机制的研究,鉴定抗病相关基因,通过基因编辑等技术提高青稞的抗病能力;在品质性状方面,应研究青稞的营养品质相关基因,培育优质青稞品种。在提高青稞适应性的同时,应注重品质性状的保持和提升,通过多目标育种策略,培育既适应高原环境又具有优良品质的青稞新品种。

青稞作为青藏高原地区的重要粮食作物,其独特的适应性机制和丰富的功能成分使其成为多组学研究的理想对象。近年来,随着基因组学、转录组学、表观组学、代谢组学和蛋白组学等技术的快速发展,青稞在基因组结构、环境适应性机制和品质性状形成等方面的研究取得了显著进展。未来,随着 T2T 基因组、泛基因组研究和功能基因组学技术的进一步应用,青稞的遗传改良和分子设计育种将迎来新的发展机遇,为高原农业的可持续发展提供重要支撑。

参考文献:

- [1] ZENG X, LONG H, WANG Z, et al. The draft genome of Qingke reveals adaptive patterns to the high stressful Tibetan Plateau[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2015, 112(4): 1095-1100.
- [2] ZENG X, GUO Y, XU Q, et al. Origin and evolution of qingke barley in Tibet[J]. *Nature Communications*, 2018, 9(1):5433.
- [3] MAYER K F, WAUGH R, LANGRIDGE W P, et al. A physical, genetic and functional sequence assembly of the barley genome[J]. *Nature*, 2012, 491:711-716.
- [4] DAI F, WANG X, ZHANG X, et al. Assembly and analysis of a qingke reference genome demonstrate its close genetic relation to modern cultivated barley[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2018, 16(3):760-770.
- [5] ZENG X, XU T, LING Z, et al. An improved high-quality genome assembly and annotation of Qingke[J]. *Scientific Data*, 2020, 7(1):139.
- [6] ZENG Q, YUAN J, WANG L, ET AL. The complete chloroplast genome of Qingke[J]. *Mitochondrial DNA part A*, 2017, 28(3):324-325.
- [7] WANG Y, WEI Z, XU Q, et al. The complete mitochondrial genome of Qingke[J]. *Mitochondrial DNA Part B*, 2016, 1(1):430-431.
- [8] VON BOTHMER R, YEN C, YANG J. Does wild, six-rowed barley, *Hordeum agriocrithon* really exist[J]. *Plant Genetic Resources Newsletter*, 1990, 77: 17-19.
- [9] LI X, DODSON J, ZHOU X, et al. Early cultivated wheat and broadening of agriculture in Neolithic China[J]. *Holocene*, 2007, 17: 555-560.
- [10] ZHILUN Z. Eastward spread of wheat into China-New data and new issues[J]. *Chinese Archaeology*, 2009, 9(1):1-9.
- [11] DODSON J R, LI X, ZHOU X, et al. Origin and spread of wheat in China[J]. *Quaternary Science reviews*, 2013, 72:108-111.
- [12] BARTON L, AN C B. An evaluation of competing hypotheses for the early adoption of wheat in East Asia[J]. *World Archaeol*, 2014, 46: 775-798.
- [13] LONG T, LEIPE C, JIN G, et al. The early history of wheat in China from ^{14}C dating and Bayesian chronological modelling[J]. *Nature Plants*, 2018, 4: 272-279.
- [14] WANG J, LIU L, BALL T, et al. Revealing a 5000-

- y-old beer recipe in China[J]. Proceeding of the national academy of sciences, 2016:01465.
- [15] CHEN F H, DONG G, ZHANG D, et al. Agriculture facilitated permanent human occupation of the Tibetan Plateau after 3600 B.P[J]. Science, 2015, 347:248-250.
- [16] ALDENDERFER M, YINONG Z. The prehistory of the Tibetan Plateau to the seventh century AD: perspectives and research from China and the West since 1950[J]. J. World Prehist, 2004, 18:1-55.
- [17] LIU X, LISTER D, ZHAO Z, et al. Journey to the east: diverse routes and variable flowering times for wheat and barley en route to prehistoric China[J]. PLoS One, 2017, 12:0187405.
- [18] FU D X, XU T W, FENG Z Y. The ancient carbonized barley (*Hordeum vulgare* L. var. nudum) kernel discovered in the middle of Yalu Tsanpo river basin in Tibet[J]. Southwest China J. Agric. Sci, 2000, 13: 38-41.
- [19] ZENG X, YUAN H, DONG X, et al. Genome-wide dissection of co-selected UV-B responsive pathways in the UV-B adaptation of qingke[J]. Molecular Plant, 2020, 13(1):112-127.
- [20] XU Q, HUANG S, GUO G, et al. Inferring regulatory element landscapes and gene regulatory networks from integrated analysis in eight hulless barley varieties under abiotic stress[J]. BMC genomics, 2022, 23 (1):843.
- [21] ZENG X, BAI L, WEI Z, et al. Transcriptome analysis revealed the drought-responsive genes in Qingke [J]. BMC Genomics, 2016, 17:386-398.
- [22] XU C, WEI L, HUANG S, et al. Drought resistance in qingke involves a reprogramming of the phenylpropanoid pathway and UDP-glucosyltransferase regulation of abiotic stress tolerance targeting flavonoid biosynthesis[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2021, 69(13): 3992-4005.
- [23] YU K, WEI L, YUAN H, et al. Genetic architecture of inducible and constitutive metabolic profile related to drought resistance in Qingke[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13:1076000.
- [24] JIABU D, YU M, XU Q, et al. Genome-wide DNA methylation dynamics during drought responsiveness in Qingke[J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2023, 42(7):4391-4401.
- [25] WANG Y, LI H, YANG C, et al. Identification of a novel transcription factor under long term drought resistance in highland barley, a DNA affinity purification sequencing based transcriptomic analysis [J]. Chemical and Biological Technologies in Agriculture, 2023, 10(1):1.
- [26] WANG Y, SANG Z, XU S, et al. Comparative proteomics analysis of Tibetan hull-less barley under osmotic stress via data-independent acquisition mass spectrometry[J]. GigaScience, 2020, 9(3):019.
- [27] WANG Y, ZENG X, XU Q, et al. Metabolite profiling in two contrasting Tibetan hulless barley cultivars revealed the core salt-responsive metabolome and key salt-tolerance biomarkers[J]. AoB Plants, 2019, 11 (2):021.
- [28] 王玉林, 原红军, 扎桑, 等. microRNA 调控膜系统及离子转运介导青稞盐碱胁迫的应答[J]. 大麦与谷类科学, 2020, 37(4):7-14.
- [29] YU Z B, SANG Z, MU W, et al. Whole-genome analysis of the trimethylation of histone H3 lysine 4 and lysine 27 in two contrasting Tibetan hulless barley genotypes under salinity stress[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2021, 43(6):89.
- [30] YUAN H, ZENG X, LING Z, et al. Transcriptome profiles reveal cold acclimation and freezing tolerance of susceptible and tolerant hulless barley genotypes [J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2017, 39:275-288.
- [31] YANG C, YANG H, XU Q, et al. Comparative metabolomics analysis of the response to cold stress of resistant and susceptible Qingke (*Hordeum distichon*) [J]. Phytochemistry, 2020, 174:112346.
- [32] XU C, GUI Z, HUANG Y, et al. Integrated transcriptomics and metabolomics analyses provide insights into Qingke in response to cold stress[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2023, 71(47): 18345-18358.
- [33] WEI Z, ZENG X, QIN C, et al. Comparative transcriptome analysis revealed genes commonly responsive to varied nitrate stress in leaves of Qingke [J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 15(4):1067.
- [34] YU M, WANG M, GYALPO T, et al. Stem lodging resistance in hulless barley: Transcriptome and metabolome analysis of lignin biosynthesis pathways in contrasting genotypes [J]. Genomics, 2021, 113 (1):935-943.
- [35] YUAN H, ZENG X, YANG Q, et al. Gene co-expression network analysis combined with metabolomics reveals the resistance responses to powdery mildew in Tibetan hulless barley [J]. Scientific reports, 2018, 8(1):149-158.
- [36] ZHA S, YANG C, ZENG X, et al. Comparative analysis of H3K4 and H3K27 trimethylations in two contrasting Tibetan hulless barley varieties on pow-

- dery mildew infection[J]. Journal of Plant Pathology, 2021, 103(1):117-126.
- [37] 魏玲玲, 王玉林, 原红军, 等. 白粉病菌 (*Blumeria graminis*) 胁迫下西藏青稞 lncRNA 全谱解析[J]. 分子植物育种, 2021, 19(17):5581-5590.
- [38] SANG Z, ZHANG M, MU W, et al. Phytohormonal and transcriptomic response of hulless barley leaf in response to powdery mildew infection[J]. Agronomy, 2021, 11(6):1248.
- [39] XU C, ZHAN C, HUANG S, et al. Resistance to powdery mildew in qingke involves the accumulation of aromatic phenolamides through jasmonate-mediated activation of defense-related genes[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13:900345.
- [40] IZYDORCZYK M, DEXTER J Barley β -glucans and arabinoxylans: Molecular structure, physicochemical properties, and uses in food products-a review[J]. Food Research International, 2008, 41(9):850-868.
- [41] AHMAD A, ANJUM F M, ZAHOOR T, et al. Beta glucan: a valuable functional ingredient in foods[J]. Critical reviews in food science and nutrition, 2012, 52 (3):201-212.
- [42] 王显萍. 青稞 β -葡聚糖含量的基因型差异及优质种质的筛选[J]. 麦类作物学报, 2013, 33 (1): 185-189.
- [43] 胡家坤, 谢文英, 陈升位, 等. 25 个大麦地方品种籽粒总黄酮和花色苷的含量差异[J]. 云南农业大学学报, 2015, 30(4): 522-527.
- [44] WANG Y, YUAN H, ZHA S, et al. Comparative proteomic based analysis of grain nutrients in two hulless barley cultivars[J]. Agronomy Journal, 2021, 113(5):3886-3899.
- [45] LI Q, PAN Z, ZHANG Z, et al. β -Glucan content increase in Waxy-mutated barley is closely associated with positive stress responses and is regulated by ASR1[J]. Carbohydrate Polymers, 2024:122536.
- [46] LI Q, LIU J, PAN Z, et al. Extraction and characterization of waxy and normal barley β -glucans and their effects on waxy and normal barley starch pasting and degradation properties and mash filtration rate[J]. Carbohydrate Polymers, 2022, 8617(22):01310-01318.
- [47] XU C, ABBAS H M K, ZHAN C, et al. Integrative metabolomic and transcriptomic analyses reveal the mechanisms of Qingke grain coloration[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 1038625.
- [48] GARG V, BOHRA A, MASCHER M, et al. Unlocking plant genetics with telomere-to-telomere genome assemblies[J]. Nature Genetics, 2024, 56(9):1788-1799.
- [49] SHI J, TIAN Z, LAI J, et al. Plant pan-genomics and its applications[J]. Mol Plant, 2023, 16(1): 168-186.