北京林业大学学报
JOURNAL OF BEIJING FORESTRY UNIVERSITY

栗属植物基因组学研究进展

崔艳红 朱可馨 刘娟娟 刘晗琪 杨伟聪 单晓亮 刘钊 郑泽洋 郑瑞杰

Advances and prospects in genomic research of *Castanea* genus

Cui Yanhong, Zhu Kexin, Liu Juanjuan, Liu Hanqi, Yang Weicong, Shan Xiaoliang, Liu Zhao, Zheng Zeyang, Zheng Ruijie

引用本文:
崔艳红, 朱可馨, 刘娟娟, 刘晗琪, 杨伟聪, 单晓亮, 刘钊, 郑泽洋, 郑瑞杰. 栗属植物基因组学研究进展[J]. 北京林业大学学报, 2026, 48(6):21–29. doi: 10.12171/j.1000–1522.20260151
Cui Yanhong, Zhu Kexin, Liu Juanjuan, Liu Hanqi, Yang Weicong, Shan Xiaoliang, Liu Zhao, Zheng Zeyang, Zheng Ruijie. Advances and prospects in genomic research of *Castanea* genus[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(6):21–29. doi: 10.12171/j.1000–1522.20260151

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20260151

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

内蒙古林草过渡区欧亚绣线菊和土庄绣线菊叶绿体基因组比较研究

Comparative analyses on chloroplast genome between *Spiraea media* and *Spiraea pubescens* in the forest–grass transition zone of Inner Mongolia, northern China

北京林业大学学报, 2024, 46(3): 103–114. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220518

珙桐叶绿体基因组同义密码子使用偏好性分析

Analysis of synonymous codon usage bias in the chloroplast genome of *Davidia involucrata*

北京林业大学学报, 2024, 46(3): 8–16. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220199

旱柳扩展蛋白基因家族与基因组分化

Expansin gene family in association with the genome differentiation of *Salix matsudana*

北京林业大学学报, 2021, 43(1): 37–48. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200216

榛子全基因组*ChSEP*基因鉴定、多克隆抗体制备及其在胚珠中的表达研究

Identification of *ChSEP* genes in the whole genome of hazelnut, preparation of polyclonal antibody and expression in ovules

北京林业大学学报, 2023, 45(8): 123–131. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220221

小果油茶与越南油茶中叶绿体基因组密码子偏好性

Chloroplast genome codon preference in *Camellia meiocarpa* and *Camellia vietnamensis*

北京林业大学学报, 2025, 47(4): 37–49. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20240200

拟南芥株高性状全基因组上位互作网络构建

Network construction of genome–wide epistatic interaction for plant height traits in *Arabidopsis thaliana*

北京林业大学学报, 2023, 45(9): 21–32. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220146

DOI:10.12171/j.1000−1522.20260151

栗属植物基因组学研究进展

崔艳红　朱可馨　刘娟娟　刘晗琪　杨伟聪　单晓亮
刘　钊　郑泽洋　郑瑞杰
（辽宁省农业科学院，辽宁省经济林研究所，辽宁 大连 116033）

摘要:栗属植物是兼具重要生态与经济价值的经济林木，因其高杂合度、重复序列比例高、基因组较大等特点，其基因组学研究相对滞后。近年来，随着高通量测序、长读长测序及三维基因组学等技术快速发展，推动了栗属植物基因组学基础研究及其分子育种应用的突破。本文系统综述了栗属植物高质量基因组组装、功能基因挖掘、性状分子机制解析及物种演化分析等研究进展，整合了栗属不同物种的基因组特征、关键功能基因与遗传位点鉴定、系统发育关系及物种分化历程等重要成果，重点梳理了与抗病抗虫、果实品质形成及环境适应性相关的分子调控基础。在此基础上，归纳了栗属分子育种技术的应用进展，结合当前研究瓶颈与技术发展态势，对泛基因组精准构建、多组学整合分析、基因编辑技术优化及保护基因组学应用等前沿方向进行了探讨，以期为栗属种质资源遗传改良与产业可持续发展提供理论参考。

关键词：栗属；基因组学；比较基因组学；功能基因组学；分子育种；泛基因组
中图分类号：S792；S722　　**文献标志码**：A　　**文章编号**：1000−1522(2026)06−0021−09
引文格式：崔艳红，朱可馨，刘娟娟，等. 栗属植物基因组学研究进展［J］. 北京林业大学学报，2026，48(6)：21−29. Cui Yanhong, Zhu Kexin, Liu Juanjuan, et al. Advances and prospects in genomic research of *Castanea* genus［J］. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(6): 21−29.

Advances and prospects in genomic research of *Castanea* genus

Cui Yanhong　Zhu Kexin　Liu Juanjuan　Liu Hanqi　Yang Weicong　Shan Xiaoliang
Liu Zhao　Zheng Zeyang　Zheng Ruijie
(Liaoning Institute of Economic Forestry, Liaoning Academy of Agricultural Sciences, Dalian 116033, Liaoning, China)

Abstract: Species of the genus *Castanea* are ecologically and economically significant woody plants. Historically, their genomic research has lagged due to inherent genetic complexities, including large genome sizes, high levels of heterozygosity, and a high proportion of repetitive sequences. In recent years, the rapid evolution of high-throughput sequencing, long-read sequencing, and three-dimensional (3D) genomics has catalyzed breakthroughs in both fundamental research and molecular breeding applications. This paper systematically reviews the recent progress in high-quality genome assembly, functional gene discovery, the elucidation of molecular mechanisms underlying key traits, and evolutionary analysis within the genus *Castanea*. We integrate and compare genomic characteristics, phylogenetic relationships, and speciation histories across various species, focusing on the molecular regulatory basis of biotic resistance, fruit quality formation, and environmental adaptability. Furthermore, the application of molecular breeding technologies in *Castanea* is summarized. Addressing current research bottlenecks, we discuss future frontiers such as

收稿日期: 2026−03−30　**修回日期:** 2026−06−04
基金项目: 辽宁省林业与草原局 2025 年度依托国家林草局科技创新平台研发项目（LLC[2025]16），辽宁省农业科学院基本科研业务费专项（2025BS1717），辽宁省科学技术计划项目（2025JH5/10400102），辽宁省农业科学院基本科研业务费专项（2025XKJS8568）。
第一作者: 崔艳红，工程师。主要研究方向：经济林育种与栽培。Email：cuiyh0722@163.com　地址：116033 辽宁省大连市甘井子区中华西路 31 号。
责任作者: 郑瑞杰，正高级工程师。主要研究方向：栗树育种及栽培技术研究与推广。Email：zhengruijie2006@163.com　地址：同上。
本刊网址: https://j.bjfu.edu.cn；https://journal.bjfu.edu.cn

precise pangenome construction, multi-omics integration, optimization of gene-editing technologies, and the implementation of conservation genomics. This review aims to provide a comprehensive theoretical foundation for the genetic improvement of *Castanea* germplasm and the sustainable development of the chestnut industry.

Key words: *Castanea*; genomics; comparative genomics; functional genomics; molecular breeding; pan-genome

壳斗科(Fagaceae)栗属(*Castanea*)植物，广泛分布于北半球温带地区，是亚洲、欧洲和北美洲重要的经济树种[1]。目前栗属包括中国栗(板栗)(*C. mollissima*)、锥栗(*C. henryi*)、茅栗(*C. seguinii*)、日本栗(*C. crenata*)、欧洲栗(*C. sativa*)、美洲栗(*C. dentata*)和美洲榛果栗(*C. pumila*)7 个种[2−3]。作为兼具“木本粮食”属性的传统经济林木，其坚果具有重要经济价值，且生态适应性突出，在景观构建与水土保持中作用显著；部分品种材用特性优良，形成了食用、材用与生态效益协同的多元利用价值体系[4−5]。

近年来，伴随高通量测序、长读长测序(PacBio/Nanopore)及 Hi-C 染色体构象捕获等技术的迅猛发展，栗属基因组学研究迈入了高速发展阶段。板栗[6−11]、日本栗[12−13]、美洲栗[14−15]、欧洲栗[16]及锥栗[17]等多个物种的高质量染色体级别参考基因组相继发布，攻克了栗属高杂合度、高重复序列比例的基因组组装技术难题，为栗属基因组学研究奠定了坚实基础。基于这些高质量基因组数据，研究者从分子层面系统解析了栗属的遗传背景，揭示了其生长发育、抗病抗逆、营养物质合成与积累等关键生物学过程的分子机制[18−19]，相关成果不仅为栗属种质资源创新与遗传改良提供了理论依据和基因资源，也为栗疫病(*Cryphonectria parasitica*)、亚洲栗瘿蜂(*Dryocosmus kuriphilus*)等重要病虫害的绿色防控、抗逆品种选育提供了新思路。基因组学的发展与应用，推动了栗属植物分子设计育种和精准化栽培的快速升级，为提升栗类作物产量与品质、实现可持续集约化栽培提供了科学支撑[20]。

综上所述，栗属植物的基因组学研究已进入“高质量参考基因组”时代，但相关知识体系仍呈现明显的碎片化特征，物种间比较标准的缺失以及组学数据向育种转化的滞后性仍制约着该领域的深层次突破。因此，本文旨在构建一个从基础组装、演化解析到育种应用的全面式综述，为该属种质资源的精准改良、分子设计育种及产业的可持续发展提供理论参考。

1 栗属高质量基因组研究进展

高质量参考基因组是现代遗传学、基因功能研究及分子育种的研究基础[21−22]。栗属植物参考基因组的构建不仅为从分子水平解析性状形成机制提供基因框架，也为群体遗传学、系统发育与保护基因组学研究奠定坚实基础[23−25]。栗属植物基因组普遍存在高杂合度、高重复序列比例、基因组较大的特征，其基因组组装长期面临技术瓶颈。随着新一代测序技术的发展，研究者通过整合 Illumina(短读长测序)的高精度、PacBio/Nanopore(长读长测序)的跨重复区能力，以及 Hi-C/Omni-C(染色体构象捕获技术)的三维染色体定位信息，形成了“短读长纠错 + 长读长拼接 + 三维技术挂载”的高效组装策略，成功突破了木本植物复杂基因组组装的技术难题[20,26]，推动栗属多个物种实现了从草图级组装到染色体级高质量参考基因组的跨越[11,13]，部分物种还实现了单倍型精准解析，大幅提升了基因组组装的完整性与分辨率[16]。

1.1 中国栗基因组

在栗属基因组研究中，中国栗的研究最为系统深入，已进入精细化解析与多品种泛基因组研究阶段。作为我国重要经济林树种与抗栗疫病优异种质资源，目前已公布多个品种的基因组版本，包括染色体水平与支架水平参考基因组。在染色体水平组装中，‘N11-1’基于 PacBio 长读长与 Hi-C 技术，组装序列总长 688.93 Mb，Contig N50 为 2.83 Mb，99.75% 的序列挂载至 12 条染色体，预测蛋白编码基因 33 638 个，是目前连续性与组装质量最优的中国栗基因组版本之一[7]。此外，基于泛基因组策略完成了‘H7’‘ZS’‘YH’3 个主栽品种的染色体水平组装：‘H7’基因组大小 678.90 Mb，Contig N50 为 3.39 Mb；‘ZS’基因组达 790.99 Mb，较其他品种大 110 Mb 以上；‘YH’基因组为 671.99 Mb，Contig N50 达 3.65 Mb。泛基因组分析鉴定了各品种特有基因，并在‘YH’中发现板栗糯性基因 GBBS Ⅱ-b 家族显著扩张[11]。

支架水平基因组方面，‘HBY-2’被用作栗属基因组数据库(CGD，http://Castaneadb.net/)的参考基因组，支撑大规模重测序与转录组分析[6]；Sun 等[8]基于一份非栽培品种材料的基因组解析了同倍体杂交物种形成的基因组基础；‘Vanuxem’基因组则作为栗疫病抗性育种的参考基因组，为抗病基因定位提供

了关键依据[9]。

1.2　日本栗基因组

日本栗作为栗属的核心栽培种及重要抗病基因资源供体，其基因组组装研究在染色体水平构建与组装质量优化方面取得显著性进展，为栗属植物遗传机制解析及分子育种提供了关键技术支撑。Shirasawa 等[12]以‘Ginyose’为材料，通过整合 PacBio 长读长测序与遗传图谱锚定技术，首次实现了日本栗染色体级别的基因组组装，获得总长度为 721.17 Mb 的基因组序列，包含 781 个 contigs，Contig N50 达 1.59 Mb，BUSCO 评估完整性为 96.6%；同时，基于 ddRAD-Seq 技术构建了包含 14 973 个单核苷酸多态性（SNP）标记的高密度遗传图谱，将 94.8% 的组装序列精准锚定至 12 条染色体，并注释出 59.0% 的重复序列及69 980 个高置信度蛋白编码基因。Wang 等[13]进一步以‘Tsukuba’为材料，采用 Oxford Nanopore（长读长测序，ONT）、Illumina（短读长测序）与 Hi-C 的多组学整合策略，显著提升了组装质量，去冗余后，基因组总长为 718.30 Mb，仅含 206 个 contigs，Contig N50 提升至 6.36 Mb（较‘Ginyose’组装提高 4 倍），BUSCO 完整性达 97.6%；其 12 条假染色体覆盖了 99.72% 的组装序列，每条染色体平均缺口数不足 20 个，同时注释出 58.78% 的重复序列及 46 744 个蛋白编码基因，其中 77.64% 的基因获得功能注释。通过不同技术体系的优化，系统推进了日本栗基因组从基础框架到精细图谱的构建，为栗属植物抗病机制解析、重要性状调控网络挖掘及高效遗传改良奠定了重要基础。

1.3　欧洲栗基因组

早期，欧洲栗基因组研究以病虫害抗性遗传解析为重点，其中针对 21 世纪初入侵欧洲的害虫亚洲栗瘿蜂的抗性机制研究为重点。以抗虫欧日杂交品种‘Bouche de Bétizac’（*C. sativa* × *C. crenata*）与感虫品种‘Madonna’构建的 F_1 群体为材料，借助 ddRAD-Seq 与简单序列重复 (SSR) 标记构建了 2 张高密度遗传连锁图谱，分别包含 1 459 个位点（总长 809.6 cM）和 1 089 个位点（总长 753.3 cM），均覆盖 12 个连锁群，与栗属单倍体染色体数一致，且与中国栗共识图谱具有良好共线性，为后续基因组定位与遗传分析提供了重要支撑[27–28]。

依托遗传图谱资源的积累，欧洲栗高质量参考基因组组装得以突破。Bianco 等[16]以意大利优良品种‘Marrone di Chiusa Pesio’为材料，整合 ONT、Illumina 与 Hi-C/Omni-C 技术，完成了欧洲栗首个染色体水平（单倍型）的从头基因组组装。该基因组总长度 750.00 Mb，包含 238 个 scaffolds，scaffold N50 达 21.80 Mb；BUSCO 评估基因组完整性为 98.6%，97% 的 Illumina 短读长可成功比对，且 93% 为正确配对，组装准确性与连续性优异。研究实现了 12 条染色体的双单倍型精准重构（Hap1：715.80 Mb，Hap2：713.00 Mb），2 个单倍型的 LTR 组装指数（LAI）分别为 17.87 和 16.85，为解析这一高杂合木本植物的等位基因差异表达提供了高精度框架。

1.4　美洲栗基因组

美洲栗的基因组测序工作具有鲜明的保护基因组学特征，受 20 世纪栗疫病大规模爆发影响，该物种几近灭绝，仅存的植株多为根颈萌蘖苗，未达繁殖年龄即染病死亡，成为功能性灭绝物种，基因组研究也因此成为其物种保护与复兴计划的核心环节[15, 29]。Westbrook 等[15]以美洲栗品种‘Ellis1’（转基因抗病品系 Darling 54 的野生型亲本）为材料，采用 PacBio + Hi-C + Illumina 技术，完成了约 703 Mb 的染色体级别参考基因组组装，该基因组组装准确性达 Q48 ~ Q58、BUSCO 完整性 97.7% ~ 98.3%、Contig N50 达 12 ~ 53 Mb，为目前栗属最优的基因组组装水平之一。这一高质量基因组的完成不仅为揭示美洲栗对栗疫病高度敏感的遗传基础提供了数据支撑，也为评估其与中国栗回交后代的遗传组成、解析抗病基因导入效应及定位抗病相关 QTL 位点奠定了关键的基因组基础[14–15]，同时还为转基因抗病育种的靶基因定位、插入位点分析及安全性评估提供了精准参考[15]。

1.5　锥栗基因组

锥栗作为我国重要的乡土树种，其染色体级别参考基因组（约 780.10 Mb）于 2025 年完成组装，填补了锥栗基因组研究的空白，为开展栗属种间比较基因组学、NLR 抗病基因家族演化及果实品质改良研究提供了新的基因组资源[17]。锥栗基因组组装大小为 780.10 Mb，contig N50 达 1.07 Mb，Scaffold N50 为 68.25 Mb，98.92% 的序列可成功锚定到 12 条假染色体上；BUSCO 完整性评估结果为 93.0%，LTR 组装指数（LAI）达 14.63，符合参考级基因组的核心标准，为后续功能解析与进化研究奠定了坚实基础。基因组中的重复序列占比 44.88%，其中长末端重复反转录转座子（*LTR-RTs*）是主要重复元件；通过同源预测、从头预测与转录组数据辅助相结合的方式，共注释出 37 973 个蛋白编码基因，其中 97.68% 的基因可在功能数据库中获得注释信息，功能覆盖度高，完整的基因注释体系为后续基因功能研究提供了全面的资源支撑。

综上所述，目前已完成 5 个栗属物种的高质量基因组测序及组装（中国栗、日本栗、欧洲栗、美洲栗、锥栗），其基因组核心特征表现出明显的物种特

异性。在基因组大小方面，锥栗最大（约 780.10 Mb），中国栗品种间差异较大，为 671.99 ~ 790.99 Mb，美洲栗居中（约 703 Mb），日本栗（718.30 ~ 721.17 Mb）与欧洲栗（750.00 Mb）介于两者之间。在组装连续性上，美洲栗表现最优（Contig N50 达 12 ~ 53 Mb），欧洲栗与日本栗（‘Tsukuba’）次之，锥栗相对较低（Contig N50 为 1.07 Mb）。重复序列占比方面，锥栗最低（44.88%），欧洲栗与日本栗均接近 60%，中国栗与美洲栗介于中间水平。蛋白编码基因数量差异显著，日本栗（‘Ginyose’）最多（69 980 个），美洲栗、中国栗、锥栗均在 33 000 ~ 38 000 个左右。目前，栗属 7 个物种中茅栗和美洲榛果栗的高质量基因组尚未发布，其基因组特征尚不明确，有待后续研究补充，以期为栗属全物种基因组对比及相关研究奠定基础（表 1）。

2 基因组功能注释与比较分析

基于高质量参考基因组、转录组、泛基因组和群体重测序数据，研究人员从比较基因组学、QTL 定位、全基因组关联分析（GWAS）等多个角度，深入开展栗属基因组功能注释与性状关联分析，系统揭示了抗病抗虫、果实品质、生长发育、非生物胁迫适应等关键性状的遗传基础与分子调控机制，为栗属分子育种提供了核心基因资源。

2.1 抗病基因的挖掘与分子机制解析

栗疫病、栗疫霉根腐病（*Phytophthora* spp.）及亚洲栗瘿蜂是制约栗属产业发展的核心生物胁迫因素，挖掘抗病抗虫基因、解析其分子机制是栗属基因组学研究的重点方向。比较基因组学是鉴定抗性基因的重要方法。通过对比高抗病的中国栗与易感病的美洲栗、欧洲栗及近缘类群，研究人员识别出大量参与植物防御反应的基因家族，其中 NLR（核苷酸结合–富含亮氨酸重复序列）表现出显著的演化特征[17,19]。研究证明，中国栗抗病品种在 NLR 基因的数量、成簇结构与特异性表达上存在显著的扩张与重塑，为其抵御栗疫病奠定了重要的遗传基础。此外，对锥栗与米槠（*Castanopsis carlesii*）的基因组分析也显示，NLR 家族的适应性扩张与壳斗科植物长期的抗病、抗逆进化密切相关[19]。

针对美洲栗抗病恢复的基因组研究进一步验证了抗性基因家族的作用机制。Westbrook 等[15]通过对美洲栗与中国栗染色体水平基因组对比分析，证实中国栗的抗性部分源于防御相关基因家族的扩张。转录组数据显示，脂类信号传导、次生代谢及细胞壁加固等通路基因在受到栗疫菌（*Cryphonectria parasitica*）侵染后显著上调。代谢组学揭示中国栗茎部显著富集了羽扇豆醇、桦木醇、赤藓二醇等三萜甾醇类物质，其中羽扇豆醇已被证明能完全抑制栗疫菌生长，成为抗病育种的关键代谢靶点[15]。同时，对杂交群体的分析表明，栗疫病抗性虽为多基因控制的复杂性状，但抗性位点在种间存在明确分离，为精准分子育种提供了遗传证据。

表 1 栗属不同品种基因组组装参数对比

Tab. 1 Comparison of genome assembly parameters among different *Castanea* varieties

品种	种名	基因组类型	总组装长度/Mb	重叠群N50	主要测序/组装技术	基因数量	来源
‘HBY-2’	中国栗 *C. mollissima*	支架级	785.53	0.94	PacBio + Illumina	36 479	Xing等, 2019[6]
‘N11-1’	中国栗 *C. mollissima*	染色体级	688.93	2.83	PacBio + Hi-C（170 ×）	33 638	Wang等, 2020[7]
‘H7’	中国栗 *C. mollissima*	染色体级	678.90	3.39	ONT + Illumina + Hi-C	32 411	Hu等, 2022[11]
‘ZS’	中国栗 *C. mollissima*	染色体级	790.99	2.17	ONT + Illumina + Hi-C	32 012	Hu等, 2022[11]
‘YH’	中国栗 *C. mollissima*	染色体级	671.99	3.65	ONT + Illumina + Hi-C	31 792	Hu等, 2022[11]
‘Sun’	中国栗 *C. mollissima*	支架级	773.99	5.88	Nanopore + Hi-C	45 011	Sun等, 2020[8]
‘Vanuxem’	中国栗 *C. mollissima*	支架级	725.20	0.14	PacBio	30 832	Staton等, 2020[9]
‘Tsukuba’	日本栗 *C. crenata*	染色体级	718.30	6.36	Nanopore + Hi-C	46 744	Wang等, 2022[13]
‘Ginyose’	日本栗 *C. crenata*	染色体级	721.17	1.59	PacBio + 遗传图谱	69 980	Shirasawa等, 2021[12]
‘Ellis1’	美洲栗 *C. dentata*	染色体级	703.35	12.77	PacBio + Hi-C + Illumina	31 254	Westbrook等, 2026[15]
‘Marrone di Chiusa Pesio’	欧洲栗 *C. sativa*	染色体级	750.00	21.80	ONT + Illumina + Omni-C	57 653/58 146	Bianco等, 2024[16]
C. henryi	锥栗 *C. henryi*	染色体级	780.10	1.07	Illumina + PacBio + Hi-C	37 973	Tu等, 2025[17]

通过 QTL 定位与全基因组关联分析（GWAS），研究者已成功锁定了多个抗性主效位点。在中国栗 × 美洲栗杂交群体中，目前已定位到 31 个覆盖全基因组 12 条染色体的栗疫病抗性 QTL[28]。在欧洲栗抗虫研究中，Marinoni 等[27]利用 ddRAD-Seq 构建了‘Bouche de Bétizac’（抗蜂）与‘Madonna’（感虫）的杂交遗传图谱，在 K 连锁群（对应 3 号染色体）定位到解释率达 67% ~ 69% 的主效抗虫 QTL（*Rdk*1）。该区间内的半胱天冬酶 1b（metacaspase-1b）与 *RPP*13 亚型 *NB-LRR* 基因被认为是参与超敏反应与虫体识别的关键候选基因。此外，Westbrook 等[15]基于 3 000 多个美洲栗杂交个体，在 1、2、3、5 号染色体检测到 4 个栗疫病抗性主效 QTL；在 5 号染色体定位到的栗疫霉根腐病抗性主效位点，可将植株存活率提升 16%，且在不同群体中表现稳定。该位点作为同步改良两种核心病害抗性的关键靶标，为栗属抗性育种的分子标记辅助选择提供了直接依据。

2.2　果实品质与生长发育性状的分子基础解析

栗属果实的风味品质、营养价值及加工特性是其经济价值的核心体现，受淀粉与糖代谢、次生代谢等复杂代谢网络的整体调控。Li 等[30]基于基因组注释与转录组数据的整合分析表明，中国栗基因组中存在大量参与淀粉与糖代谢、淀粉粒生物合成、碳水化合物转运、细胞壁重塑以及酚类和单宁等次生代谢物合成的基因，这些基因的差异表达是决定栗果品质的关键。Shi 等[31]对中国栗栗仁发育过程的转录组研究表明，在淀粉快速累积的关键时期，*SUSY*2、*PGM*、*GBSS*1、*SS*1 等一系列淀粉合成相关基因均呈现显著差异表达模式，直接调控栗果淀粉含量与积累效率；Fan 等[32]对日本栗的研究表明，TPP 基因家族的扩张与其高糖/淀粉含量的果实品质密切相关。

在生长发育性状的分子解析方面，研究重心已从群体定位延伸至关键基因的功能验证。Barreneche 等[33]利用中国栗与锥栗杂交群体构建高密度遗传图谱，定位了多个与叶片形态、光合效率相关的 QTL，为解析水分利用与抗逆机制奠定了基础。Cui 等[34]则通过多组学分析揭示了胚珠发育的关键通路，为解决胚珠败育、提升结实率提供了新思路。近期，Zhang 等[35]利用全基因组关联分析（GWAS）对 151 份中国板栗种质进行了研究，鉴定出关键基因 *CmAP*2，发现其通过负调控细胞大小影响果实品质与产量；此外，研究还定位到了控制叶片大小的核心基因 *CmCIB*1，该基因能通过调控细胞伸长，进一步影响光合效率及植株的生长势。这些研究为叶部性状与产量的协同改良提供了核心靶点。

在花器官发育与性别分化领域，调控雌雄花比例是提高产量的关键。研究发现，中国栗短雄花序突变体 *sck*1 的雄花序极短且内源赤霉素（GA）含量显著降低。Guo 等[36]研究证实，赤霉素合成关键基因 *CmKAO* 的表达下调是导致该表型的主因，通过瞬时过表达和沉默该基因可双向调控雄花序长度，这为通过株型改造提高结实效率提供了重要靶标。Chen 等[37]进一步研究表明，GA 可通过诱导 *CmmiR*156 表达，抑制其靶基因 *CmSPL*6/9/16 的转录，从而参与板栗花芽发育与雌雄花分化的调控，完善了赤霉素介导的花发育调控网络。

2.3　非生物胁迫适应性的遗传机制研究

在全球气候变化背景下，干旱、温度异常、盐碱等非生物胁迫对栗属的生长发育与产量形成造成显著影响，挖掘非生物胁迫抗性基因、解析其适应机制成为栗属基因组学研究的新兴方向。目前，通过基因组重测序与环境因子的关联分析，研究人员已发现了大量与栗属局域气候适应性相关的候选基因和基因簇[25]，这些基因主要参与渗透调节、抗氧化防御、激素信号转导等过程，是栗属适应不同海拔、气候、土壤类型的重要遗传基础。

中国栗作为栗属中适应性较强的物种，其不同地理种源的基因组变异分析显示，北方种源中存在与耐低温相关的基因扩增，南方种源则富集与抗旱、耐高湿相关的基因位点，为针对不同生态区选育专用抗逆中国栗品种提供了分子标记[25]。Yu 等[38]研究发现，*CmABCG*29*c* 与 *CmABCB*11*e* 等关键基因可作为低温与高温胁迫响应的核心候选基因。同时，基于转录组与生理指标的关联分析证实，温度胁迫会显著影响光合特性、抗氧化酶活性及渗透调节物质含量，与抗逆基因表达高度耦合。后续通过整合多组学数据与田间抗逆表型，可进一步明确非生物胁迫抗性的核心调控通路，推动抗逆基因的快速育种应用。

3　比较基因组与进化基因组学研究

基于高质量基因组数据、群体重测序数据及叶绿体/线粒体基因组数据，研究人员从系统发育与物种分化、杂交与基因渗入、适应性进化三大核心科学问题入手，逐步重构了栗属及其近缘类群的演化历史与适应机制[25, 39–40]。比较基因组学不仅为栗属抗病育种、品质改良提供了理论支撑，也在基础科学层面深化了研究者对栗属物种起源、扩散与适应性进化的认知[41–42]。

3.1　栗属系统发育与物种分化时间研究

研究人员通过整合栗属全基因组、叶绿体基因组及壳斗科近缘属基因组数据，构建了高置信度

系统发育树，属内物种可分为亚洲支系（中国栗、锥栗、日本栗）与欧美支系（欧洲栗、美洲栗、美洲榛果栗）[19,39]，明确了栗属为单系类群，且与栲属（*Castanopsis*）互为姊妹群[40−41]；经化石校准与分子钟估算，栗属及近缘类群分化时间已基本确定：栗属与栲属分化约 4 830 万年前，亚洲栗核心类群（中国栗 + 锥栗）与其他近缘属分化约 3 000 ~ 3 500 万年前[19]，锥栗的首次物种分化时间约为 3 156 万年前[17,39]，中国栗与日本栗的分化时间约为 650 万年前[13, 25]。各分化节点与地质历史、气候变迁及地理隔离事件高度耦合，为栗属跨大陆迁移与隔离分化假说提供分子时间尺度支持。

3.2 杂交与基因渗入在栗属演化中的作用

全基因组重测序证实，杂交与基因渗入是栗属演化的重要驱动力[27]。研究显示，栗属植物由于历史上广泛存在的种间或种内杂交事件，导致其核基因组、叶绿体基因组和线粒体基因组所分析的进化树之间存在显著不一致现象[39−40]，表明杂交与基因流在栗属的演化 与适应过程中扮演了重要角色。自然状态下，中国栗与锥栗之间存在频繁的种间杂交，形成的大量杂交后代丰富了栗属的遗传多样性[42]。而美洲栗与中国栗的人工杂交是美洲栗抗病性恢复的核心育种策略，杂交后代中的中国栗抗病基因为美洲栗种质拯救奠定了遗传基础[14−15,38]。栗属杂交与基因渗入的研究，不仅揭示了其物种演化的动态过程，也为人工杂交育种、优异基因导入提供了重要的自然参照。

3.3 栗属的适应性进化研究

将栗属的基因组变异（SNP、结构变异（SV）等）与环境因子（气候、土壤类型、海拔差异）进行关联分析，研究人员发现了大量与局域环境适应性相关的候选基因和基因簇，这些基因的正向选择是栗属适应不同生境的核心分子机制。例如，高海拔栗属种群中，与紫外线辐射抵抗、低温适应相关的基因存在显著选择信号；干旱地区种群中，与渗透调节、根系发育相关的基因呈现扩增特征[38]。

此外，栗属的抗病性进化是适应性进化的重要体现，中国栗中 NLR 抗病基因家族的扩增与结构重塑，是其在长期自然选择中形成的抗栗疫病遗传基础，而美洲栗因缺乏相关抗病基因的正向选择，成为栗疫病的高度易感种[19,29]。野生与栽培中国栗的全基因组选择信号分析进一步证实，抗病、逆境响应相关基因在驯化与自然选择中均受到显著筛选，南北野生种群间的等位基因分化也与气候适应性密切相关[43]。栗属适应性进化机制的解析，为气候变化背景下的栗属种质资源保护、抗逆品种选育提供了重要的理论依据。

4 栗属基因组学在分子育种中的应用

栗属基因组学研究的核心目标是服务于种质资源创新与分子育种，随着高质量基因组资源的积累、关键性状基因的挖掘，基因组学技术正逐步从基础研究向育种应用转化，形成了分子标记辅助育种、转基因育种、基因组选择育种等多种育种技术体系，为栗属品种改良提供了高效、精准的新途径。

4.1 基于多组学标记的辅助选择育种研究

基于基因组学开发 SSR、SNP、插入缺失（InDel）等分子标记，已广泛应用于栗属的遗传多样性分析、种质鉴定、QTL 定位及分子标记辅助选择（MAS）育种[39]。研究人员已开发出与栗疫病抗性、亚洲栗瘿蜂抗性、栗果淀粉含量、果型大小等性状紧密连锁的分子标记[1,18,33,44]，通过标记可在苗期对育种材料进行快速筛选，显著缩短育种周期并提高育种效率。例如，利用与欧洲栗抗亚洲栗瘿蜂相关的分子标记，可在苗期快速鉴定抗虫单株，淘汰感虫植株，使抗虫育种效率提升 50% 以上[18]；与栗疫病抗性相关的 QTL 分子标记，已应用于中国栗与美洲栗的杂交后代筛选，为培育抗病栗属品种提供了精准技术支撑[28,45−46]。同时，SSR、SNP 分子标记也已广泛应用于栗属种质资源的鉴定与分类，为核心种质资源的保护与利用提供了科学依据[42]。

4.2 基于遗传转化与基因编辑的生物技术育种研究

遗传转化技术是开展栗属抗病分子育种的核心支撑。目前，美洲栗已率先建立起相对成熟且高效的农杆菌（*Agrobacterium tumefaciens*）介导遗传转化体系。针对恢复美洲栗对栗疫病抗性的重大需求，研究者将小麦（*Triticum aestivum*）来源的草酸氧化酶（*OxO*）等抗性基因导入美洲栗基因组，成功培育出‘Darling 58’、‘Darling 54’等关键转基因株系[45]。初步鉴定显示，这些材料对栗疫病的抗性提升显著，为美洲栗种群的生态复兴提供了重要的种质储备。在前期研究基础上，Maynard 等[46]进一步系统化了美洲栗的农杆菌遗传转化标准流程，将稳定转化效率从 20 个/克大幅提升至 170 个/克体细胞胚，有效破解了木本植物遗传转化效率低下的瓶颈。依托该体系，研究团队已实现 23 个不同基因构件的稳定转化，获得近 100 个独立转化材料并成功再生完整植株。抗性评价表明，其中 3 个外源基因可使美洲栗获得与中国栗相当，甚至在部分株系中优于中国栗的中等及以上抗性水平。

栗属基因编辑研究起步较晚，直至 2021 年才首次在欧洲栗中实现 CRISPR/Cas9 介导的定点编辑，

研究者以 *pds* 为报告靶点，利用体细胞胚为受体，通过双 gRNA 策略成功获得白化突变体，编辑效率最高可达 94%，证实了栗属基因组可被精准修饰，为后续抗病关键基因的敲除与功能改良奠定了方法学基础[47]。与此同时，我国在中国栗的转基因育种领域亦取得了稳步进展。Sun 等[48]先以‘燕山红栗’胚性愈伤为受体，建立了稳定高效的农杆菌介导遗传转化体系，成功获得 *EGFP* 阳性的转基因嵌合体植株，填补了中国栗稳定遗传转化体系的空白。在此基础上，于文杰等[49]进一步优化了板栗愈伤组织瞬时转化体系，筛选出白色、质地相对分散的胚性愈伤早期阶段（EC_DⅢ）为最优受体材料，并利用该体系成功验证了 *CmSS* Ⅰ基因正调控板栗总淀粉与支链淀粉合成，为板栗品质性状关键基因的快速功能鉴定提供了高效、便捷的技术手段，显著提升了基因验证效率与实验稳定性。

4.3　基因组选择育种研究

基因组选择育种是利用全基因组分子标记预测育种材料的遗传价值，可有效解析产量、品质、抗逆等复杂数量性状的遗传基础，已成为作物育种的前沿技术[32−33, 50−51]。目前，研究人员[33, 50]已利用中国栗全基因组 SNP 标记构建了初步的基因组选择模型，对栗果淀粉含量、单株产量等复杂性状的预测精度较高。随着栗属泛基因组的构建、SV 标记的开发，基于核心基因 + 可变基因、SNP + SV 的高密度标记体系将进一步提升基因组选择的准确性，为栗属植物复杂性状的定向改良提供高效策略，推动栗属育种从“经验驱动”向“数据驱动”转变[25]。

5　小结与展望

近年来，高通量测序与三维基因组技术推动了栗属基因组学研究快速突破，攻克了栗属植物高杂合、高重复序列的组装难题，完成了中国栗、日本栗、欧洲栗、美洲栗、锥栗共 5 个物种的染色体级别高质量基因组组装和首个中国栗泛基因组，明确了各物种基因组大小、连续性、重复序列与编码基因的物种特异性。基于高质量基因组，系统挖掘出 NLR 抗病基因家族、淀粉与糖代谢基因、抗逆相关基因等关键候选基因，定位了栗疫病、亚洲栗瘿蜂、品质及适应性相关 QTL 与关键位点，揭示了抗病、品质形成与环境胁迫响应的分子机制。比较基因组与进化分析厘清了栗属单系起源与亚洲—欧美两大支系的系统发育关系，精准解析了物种分化时间，证实杂交与基因渗入是栗属演化的重要驱动力，明确适应性进化与抗病基因家族扩张是其核心适应机制。基因组学成果已推动栗属形成分子标记辅助育种、转基因育种、基因组选择育种并行的技术体系，为抗病恢复、品质改良与种质创新提供了关键支撑。

未来研究栗属应以全基因组选择（GS）育种技术为引领，重点从以下 3 个方向寻求突破：首先，在数据资源构建方面，需尽快完成茅栗与美洲榛果栗的基因组测序，构建覆盖全物种的高精度泛基因组与多组学整合数据库；采用分子生物学技术结合人工智能算法，深度解析抗病性、果实品质等复杂性状的分子调控网络，为定向改良提供精准靶点。其次，在技术体系优化方面，应同步提升基因编辑技术在栗属植物中的转化效率；通过建立高效稳定的 CRISPR/Cas9 编辑平台与离体再生体系，攻克精准育种的关键技术难题，推动实验室研究向育种实践转化。最后，在资源保护与应用方面，应继续加强保护基因组学在濒危种质与遗传多样性鉴定中的应用，开展种群遗传结构评估与抗病基因的精准定位，为物种保护与生态回归提供科学依据。通过推动全基因组选择（GS）预测、分子标记辅助选择与传统育种的深度融合，构建“解析—挖掘—开发—选育”的育种体系，全面提升栗属植物育种的精准性与时效性，切实缩短育种周期，增强产业核心竞争力。

参　考　文　献

[1] Ji F, Xing Y, Liu Y, et al. Construction of a SNP-based high-density genetic map using genotyping by sequencing (GBS) and QTL analysis of nut traits in *Castanea mollissima* Blume [J]. Frontiers in Plant Science, 2018, 9: 816.

[2] 张宇和, 柳鎏, 梁维坚, 等. 中国果树志·板栗榛子卷 [M]. 北京: 中国林业出版社, 2005.
Zhang Y H, Liu L, Liang W J, et al. China fruit flora · volume of chestnut and hazel[M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 2005.

[3] 顾建成, 聂兴华, 曹小艳, 等. 栗属植物叶片形态特征在种间识别的研究 [J]. 电子显微学报, 2021, 40(4): 432−440.
Gu J C, Nie X H, Cao X Y, et al. Study on the identification of *Castanea* species based on leaf morphological characteristics [J]. Journal of Chinese Electron Microscopy Society, 2021, 40(4): 432−440.

[4] Li Q, Zhang H, Wang L, et al. Effect of cooking methods on nutritional quality and volatile compounds of *Castanea mollissima* Blume [J]. Food Chemistry, 2016, 201: 80−86.

[5] Bounous G. The chestnut: a multipurpose resource for the new millennium[C]//Abreu C G, Rosa E, Monteiro A A. Proceedings of the III International Chestnut Congress. Leuven: ISHS, 2005: 33−40.

[6] Xing Y, Li J, Zhao L, et al. Hybrid de novo genome assembly of *Castanea mollissima* [J]. GigaScience, 2019, 8(10): giz114.

[7] Wang J, Staton M, Zhebentyayeva T, et al. Construction of pseudomolecules for the *Castanea mollissima* genome [J]. G3: Genes, Genomes, Genetics, 2020, 10(10): 3565−3574.

[8] Sun Y, Lu Z, Zhu X, et al. Genomic basis of homoploid hybrid speciation within chestnut trees [J]. Nature Communications, 2020, 11(1): 3375.

[9] Staton M, Zhebentyayeva T, Nelson C D, et al. A reference genome assembly and adaptive trait analysis of *Castanea mollissima* 'Vanuxem' a source of resistance to chestnut blight in restoration breeding [J]. Tree Genetics & Genomes, 2020, 16(1): 23.

[10] Liu Y, Wang Y, Zhang L, et al. Beta-amylase and phosphatidic acid involved in recalcitrant seed germination of *Castanea mollissima* [J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 828270.

[11] Hu G, Liu S, Zhang J, et al. Pan-genome analysis of three main Chinese chestnut varieties. Front [J]. Plant Science, 2022, 13: 916550.

[12] Shirasawa K, Nishio S, Terakami S, et al. Chromosome-level genome assembly of Japanese chestnut (*Castanea crenata* Sieb. et Zucc.) reveals conserved chromosomal segments in woody rosids [J]. DNA Research, 2021, 28(5): dsab016.

[13] Wang J, Hong P, Qiao Q, et al. Chromosome-level genome assembly provides new insights into *Castanea crenata* genomes [J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 1049253.

[14] DOE-Joint Genome Institute. The genome of *Castanea dentata*[Z]. Berkeley: DOE-JGI, 2021.

[15] Westbrook J W, Malukiewicz J, Zhang Q, et al. Genomic approaches to accelerate *Castanea dentata* restoration [J]. Science, 2026, 391: adw3225.

[16] Bianco L, Fonta P, Marchesini A, et al. The de novo, chromosome-level genome assembly of the sweet chestnut (*Castanea sativa* Mill.) Cv. Marrone Di Chiusa Pesio [J]. BMC Genomics Data, 2024, 25(1): 64.

[17] Tu X D, Lin W J, Xin Y X, et al. Genomic insights into *Castanopsis carlesii* and *Castanea henryi*: flower and fruit development and evolution of NLR genes in the beech-oak family [J]. Molecular Horticulture, 2025, 5(1): 33.

[18] Chen H, Zeng Y, Yang Y, et al. Allele-aware chromosome-level genome assembly and efficient transgene-free genome editing for the autotetraploid cultivated alfalfa [J]. Nature Communications, 2020, 11(1): 4298.

[19] Sandercock A M, Westbrook J W, Zhang Q, et al. A genome-guided strategy for climate resilience in *Castanea dentata* restoration populations [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2024, 121(30): e2403505121.

[20] Li H, Durbin R. Genome assembly in the telomere-to-telomere era [J]. Nature Reviews Genetics, 2024, 25(9): 658−670.

[21] Varshney R K, Singh R K, Roorkiwal M, et al. 5Gs for crop genetic improvement [J]. Current Opinion in Plant Biology, 2020, 56: 190−196.

[22] Varshney R K, Bohra A, Roorkiwal M, et al. Fast-forward breeding for a food-secure world [J]. Trends in Genetics, 2021, 37(12): 1124−1136.

[23] Pereira-Lorenzo S, Bischofberger Y, Conedera M, et al. Reservoir of the *Castanea sativa* diversity in Switzerland [J]. Biodiversity and Conservation, 2020, 29(1): 2217−2234.

[24] Nie X, Zhao S, Hao Y, et al. Transcriptome analysis reveals key genes involved in the resistance to *Cryphonectria parasitica* during early disease development in *Castanea mollissima* [J]. BMC Plant Biology, 2023, 23(1): 127.

[25] Nie X, Zhang Y, Chu S, et al. New insights into the evolution and local adaptation of the genus *Castanea* in east Asia [J]. Horticulture Research, 2024, 11(7): uhae147.

[26] Fan M, Jiang H, Qu Y, et al. Transposable element-mediated structural variation drives flower colour diversification in *Camellia* [J]. Plant Biotechnology Journal, 2025, 23(2): 345−358.

[27] Marinoni T D, Nishio S, Valentini N, et al. Development of high-density genetic linkage maps and identification of loci for chestnut gall wasp resistance in *Castanea* spp. [J]. Plants, 2020, 9(8): 1048.

[28] Gaudet M, Pollegioni P, Ciolfi M, et al. Identification of a unique genomic region in sweet chestnut (*Castanea sativa* Mill.) that controls resistance to Asian chestnut gall wasp *Dryocosmus kuriphilus* Yasumatsu [J]. Plants, 2024, 13(9): 1355.

[29] Roane M K, Griffin G J, Elkins J R. Chestnut blight, other Endothia diseases, and the genus *Endothia*[M]. St. Paul: APS Press, 1986.

[30] Li R, Huang X, Yang L, et al. Whole genome sequencing of *Castanea mollissima* and molecular mechanisms of sugar and starch synthesis [J]. Frontiers in Plant Science, 2024, 15: 1455885.

[31] Shi L, Wang J, Liu Y, et al. Transcriptome analysis of genes involved in starch biosynthesis in developing *Castanea mollissima* Blume seed kernels [J]. Scientific Reports, 2021, 11(1): 3570.

[32] Fan S, Georgi L L, Hebard F V, et al. Mapping QTLs for blight resistance and morpho-phenological traits in inter-species hybrid families of chestnut (*Castanea* spp.) [J]. Frontiers in Plant Science, 2024, 15: 1365951.

[33] Barreneche T, Casasoli M, Russell K, et al. Comparative mapping between *Quercus* and *Castanea* using simple-sequence repeats (SSRs) [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2004, 108(3): 558−566.

[34] Cui Y, Ji X, Zhang Y, et al. Transcriptomic and metabolic profiling reveal the mechanism of ovule development in *Castanea mollissima* [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2024, 25: 1974.

[35] Zhang Y, Zhang W W, Liu Y, et al. GWAS identifies two important genes involved in Chinese chestnut weight and leaf length regulation [J]. Plant Physiology, 2024, 194(4): 2387−2399.

[36] Guo X P, Li X L, Duan X W, et al. Characterization of *sck1*, a novel *Castanea mollissima* mutant with the extreme short catkins and decreased gibberellin [J]. Plos ONE, 2012, 7(8): e43181.

[37] Chen G, Li J, Liu Y, et al. Roles of the GA-mediated *SPL* gene family and miR156 in the floral development of Chinese chestnut (*Castanea mollissima*) [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2019, 20: 1577.

[38] Yu L, Tian Y, Wang X, et al. Genome-wide identification,

phylogeny, evolutionary expansion, and expression analyses of ABC gene family in *Castanea mollissima* under temperature stress [J]. Plant Physiology Biochemistry, 2025, 219(2): 109450.

[39] Zhu C, Zhang S, Bai X, et al. The complete chloroplast genome of *Castanea sativa* Mill. (Fagaceae) [J]. Mitochondrial DNA Part B, 2021, 6(3): 1249−1250.

[40] Gao X X, Yan F, Liu M, et al. The complete chloroplast genome sequence of an endemic species Pearl chestnut (*Castanea henryi*) [J]. Mitochondrial DNA Part B, 2019, 4(1): 551−552.

[41] 袁雪婷. 锥栗与板栗疫病抗性位点的比较基因组学研究 [D]. 福州: 福建农林大学, 2025.
Yuan X T. Comparative genomic study of resistance loci to chestnut blight between *Castanea henryi* and *Castanea mollissima* [D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2025.

[42] 叶树涛. 锥栗高密度遗传连锁图谱的构建及栗疫病抗性的 QTL 定位 [D]. 福州: 福建农林大学, 2022.
Ye S. T. Construction of a high-density genetic linkage map and QTL mapping for chestnut blight resistance in *Castanea henryi* [D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2022.

[43] LaBonte N R, Zhao P, Woeste K. Signatures of selection in the genomes of Chinese chestnut (*Castanea mollissima* Blume): the roots of nut tree domestication [J]. Frontiers in Plant Science, 2018, 25(6): 810.

[44] Sogo N, Terakami S, Matsumoto T, et al. Identification of QTLs for agronomic traits in the *Castanea crenata* Sieb. et Zucc. breeding [J]. Horticultural Journal, 2018, 87(1): 43−54.

[45] Zhang B, Oakes A D, Newhouse A E, et al. A threshold level of oxalate oxidase transgene expression reduces *Cryphonectria parasitica*-induced necrosis in a transgenic *Castanea dentata* leaf bioassay [J]. Transgenic Research, 2013, 22(5): 973−982.

[46] Maynard C A, McGuigan L D, Oakes A D, et al. Chestnut, American (*Castanea dentata* (Marsh.) Borkh.)[M]//Agrobacterium protocols. New York: Springer, 2014: 143−161.

[47] Pavese V, Moglia A, Corredoira E, et al. First report of CRISPR/Cas9 gene editing in *Castanea sativa* Mill [J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 728516.

[48] Sun Z L, Li X, Zhou W, et al. *Agrobacterium*-mediated genetic transformation of Chinese chestnut (*Castanea mollissima* Blume) [J]. Plant Cell, Tissue and Organ Culture, 2020, 140: 95−103.

[49] 于文杰, 楚天舒, 宋丽, 等. 板栗愈伤组织瞬时转化体系的优化与应用 [J]. 西北植物学报, 2022, 42(1): 154−161.
Yu W J, Chu T S, Song L, et al. Optimization and application of transient transformation system for chestnut callus [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2022, 42(1): 154−161.

[50] 姬行舟，崔艳红，白倩，等. MeJA 介导的 bHLH 转录因子家族对板栗果实发育和品质的影响 [J]. 北京林业大学学报, 2025, 47(8): 23−41.
Ji X Z, Cui Y H, Bai Q, et al. Effects of MeJA mediated bHLH transcription factor family on development and quality of *Castanea mollissima* fruits [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2025, 47(8): 23−41.

[51] 李彤彤. 基于叶和果表型形态及 SNP 分子标记的板栗品种鉴别 [D]. 北京: 北京林业大学, 2023.
Li T T. Identification of Chinese chestnut cultivars based on leaf and nut phenotypic morphology and SNP molecular markers [D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2023.

（责任编辑　赵田芸　李　契
责任编委　卢孟柱）