

DOI: 10.13376/j.cblls/2017039

文章编号: 1004-0374(2017)03-0292-10



贾冠清, 中国农业科学院作物科学研究所副研究员, 国家优秀青年基金获得者。研究方向为谷子基因资源发掘利用。近年来主要围绕谷子模式研究系统建立过程中亟需解决的种质资源深入评价和高效利用问题开展研究, 代表性论文发表在 *Nature Genetics* 等杂志上。目前主持国家自然科学基金项目、北京市自然科学基金项目, 并参加国家科技支撑计划、“863”计划、现代农业产业技术体系等项目。

谷子(*Setaria italica* (L.) P. Beauv.)作为功能基因组研究 模式植物的发展现状及趋势

贾冠清*, 刁现民

(中国农业科学院作物科学研究所, 北京 100081)

摘要: 模式植物对遗传学和分子生物学前沿理论探索和实践研究至关重要。玉米、拟南芥和水稻等主要的模式植物, 在植物遗传学发展的不同时期发挥了不可替代的作用, 但随着研究的深入和细化, 迫切需要更多别具特色的物种成为模式植物。谷子 (*Setaria italica*) 及其野生种青狗尾草 (*S. viridis*) 因具备 C₄ 光合途径和特殊的抗旱耐逆性备受关注, 谷子也因其较小的二倍体基因组、自花授粉、高繁殖系数、较小的株高和易于操作的栽培方法, 以及生育周期短、易于快速繁殖等特点, 非常适合作为分子遗传学研究的模式植物, 近年来作为 C₄ 和抗旱耐逆研究的模式系统越来越受到国际植物遗传学界的关注。谷子是起源于中国的古老农作物, 我国拥有最丰富的遗传资源, 并在遗传育种研究上处于领先。现简述我国谷子的研究基础, 综述近年来谷子和青狗尾草作为模式作物的研究进展, 讨论相关研究存在的问题, 并对谷子遗传研究的发展趋势进行展望。

关键词: 谷子; 青狗尾草; 模式植物; 功能基因组

中图分类号: S515 **文献标志码:** A

Current status and perspectives of researches on foxtail millet (*Setaria italica* (L.) P. Beauv.): A potential model of plant functional genomics studies

JIA Guan-Qing*, DIAO Xian-Min

(Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China)

收稿日期: 2016-05-18

基金项目: 国家自然科学基金项目(31522040, 31301328); 北京市自然科学基金项目(6142019)

*通信作者: E-mail: jiaguanqing@caas.cn

Abstract: Model organisms play a significant role in enabling new scientific discovery and the development of new technologies. Discoveries in early genetic models such as maize (*Zea mays*), *Arabidopsis* and rice (*Oryza sativa*) laid the foundations for modern genetics. Flowering plants are an extremely diverse group of species. Although early model organisms were suitable for answering questions about fundamental mechanisms that are conserved across all plant species, many traits and systems of particular importance to humans are found only in specific plant lineages. Characterizing these lineage-specific systems requires the identification and development of new model species. The biological nature of two species of *Setaria*, domesticated foxtail millet (*S. italica*) and its wild ancestor green foxtail (*S. viridis*), make them ideal models for functional genomics studies of C₄ photosynthesis and abiotic stress tolerance in the panicoid grasses. Both species are diploid and have tractably small genomes, short generation times, self pollinating nature, prolific per plant seed production, small morphological stature and suitable easier cultivation method. Foxtail millet was one of the earliest crop species to be domesticated in China, where efforts to develop improved elite varieties of foxtail millet is centered. In this review, progresses on genetic deciphering of pivotal agronomic traits of this emerging model will be summarized and trends of related studies will be discussed.

Key words: foxtail millet; green foxtail; model species; functional genomics

模式生物是开展分子遗传、系统发育研究, 并进而揭示生物学现象内在机制的基础材料, 是认识、解决相关科学和实践问题的“理想工具”, 在粮食安全、人类健康、环境优化、能源可持续发展等诸多方面发挥了至关重要的作用。现代遗传学经过百年的发展, 已经在原核生物、真核生物、高等植物及高等动物等层面建立起了初具规模的模式生物系统, 包括噬菌体(bacteriophage)、大肠杆菌(*Escherichia coli*)、酵母(*Saccharomyces cerevisiae*)、线虫(*Caenorhabditis elegans*)、果蝇(*Drosophila melanogaster*)、拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)、水稻(*Oryza sativa*)、小鼠(*Mus musculus*)、斑马鱼(*Danio rerio*)等等, 并且随着相关研究的深入, 新的模式生物系统仍在继续涌现, 为遗传学和发育生物学的进一步发展不断提供新的契机。

现代农业的发展对作物品种的高产、节水、营养高效及适应性等提出了更高的要求, 尤其对于禾谷类农作物, 这一要求更加迫切。水稻作为禾谷类作物的模式地位已经确立, 但是其水生性和受C₃作物类型限制的较低光合效率制约了其在耐旱和高光效分子机理研究中发挥作用, 二穗短柄草(*Brachypodium distachyon*)作为近年来新建立的模式植物也存在较低光合效率(C₃)的问题。为了弥补已有模式系统的不足, 需要人们在旱生禾谷类作物中寻找具有耐旱、耐瘠薄和高光效特点的物种开展研究, 并构建相应的模式系统。

谷子(foxtail millet, *Setaria italica* (L.) P. Beauv.), 又称粟, 去壳后为小米, 是世界范围内最古老的作物之一, 在我国的栽培历史可追溯到 11 500 年前^[1]。谷子作为起源于我国黄河流域^[2]的粮饲兼用作物,

为我国农业的起源和发展赋予了丰富的内涵——北方的粟米文化和南方的稻米文化共同构成了我国灿烂的农业文明。“五谷之中, 唯粟耐陈, 可历远年”(出自《农书》)、“兵马未动, 粮草先行”(出自《南皮县志·风土志下·歌谣》)、“齐粟如丘山”(出自《战国策》)等描述形象地说明了粟米在中华民族发展的历史长河中曾占有重要基础地位。直至新中国成立初期, 谷子仍然是我国三大主栽农作物之一。

谷子作为禾本科(Gramineae)作物, 属于黍亚科(Panicoideae)、黍族(Paniceae)、狗尾草亚族(Setatubae)、狗尾草属(*Setaria*)。近年来, 随着基因组测序计划的蓬勃开展和比较遗传学、整合生物学的不断发展, 谷子的抗旱、耐逆及高光效特性逐渐引人关注^[3-4], 谷子作为功能基因组研究模式植物的潜在价值正在显现^[5-8]。鉴于此, 本文将就谷子的基本遗传学特点、相关的研究基础进行总结, 并对存在的问题及未来的发展趋势进行分析和讨论, 以期推动谷子功能基因组相关研究平台的建立及取得更快的发展。

1 谷子的基本遗传学、生理学及品质特点

1.1 基因组学特点

谷子是二倍体, $2n=2X=18$, 基因组大小仅有 500 M, 属于较小基因组, 遗传相对简单, 且为自花授粉作物(天然异交率 3%~5%), 便于开展研究。青狗尾草(*Setaria viridis*)是谷子的近缘野生种^[9], 与谷子可正常杂交, 后代正常可育, 在狗尾草属(*Setaria*)已经鉴定出的基因组中, 谷子和青狗尾草同属 A 基因组^[10-11]。从已有的比较遗传学结果来看^[12], 谷子是禾谷类作物中与水稻共线性最高的旱

作物，而且同高粱、玉米的序列一致性很高 (<http://www.phytozome.net/>)，这也暗示了谷子功能基因在其他禾谷类作物中的潜在应用价值。此外，谷子与多种能源作物如柳枝稷 (*Panicum virgatum*) 等近缘，对能源作物的发展具有很高的借鉴意义^[13]。目前，谷子拥有两套参考基因组序列，测序品种分别为 Yugu1^[14] 和 Zhanggu^[15]，组装的物理图谱覆盖了超过 80% 的基因组序列及 95% 的基因区，初步注释结果表明谷子基因组可能编码近 4 万个基因，与水稻相当，基因组相对稳定简单，具有的转座元件和重复序列的比例远小于玉米、小麦、高粱等较大基因组作物。在已有参考序列的基础上，青狗尾草 A10^[14] 与 N10^[16]，以及谷子不育系 A2^[15]、地方品种大青秸^[16]、十里香^[17] 的基因组重测序也已经完成，为谷子功能基因组研究奠定了良好的基础。

1.2 形态生理及营养品质特点

谷子属于中低矮秆作物，不同种质的株高变化约在 20~215 cm 之间^[18]，便于种植管理。谷子具有广泛的生理适应性，对各种逆境具有较高的耐受力，可塑性强^[19-20]。其近缘野生种青狗尾草更是农业生产中的主要杂草之一，生命力异常顽强，在很多极端严酷的环境中都可以存活。谷子属于 NADP-ME 类型 C₄ 高光效作物，生产单位干物质耗水量仅为 256 g，远远低于禾谷类其他作物^[21]。谷子单穗是一个多级分枝的穗状圆锥花序，由数量众多的各级分支构成的穗码组成，单穗拥有的小花数达到数千甚至上万个，可收获大量的籽粒，繁殖系数高，非常便于开展遗传分析。谷子属于短日作物，通过南繁可一年两代或三代种植，部分早熟品种在光照处理下生育期可控制在 60 d 以内，可一年种植四代或五代。近缘野生种青狗尾草更加普遍早熟，并可实现快速加代，便于进行繁殖。谷子具有一定分蘖分枝特性，受环境、遗传背景影响较大，青狗尾草则普遍分枝分蘖性很强，成熟期自然落粒，种子休眠性极强，可在土壤中存活数十年之久。

在我国，谷子常规品种的产量水平目前为 8 000~9 000 kg/hm²。谷子在水浇地耐肥水，在旱薄地抗旱耐瘠薄，并且谷子杂交种的产量中亲优势 (mid-parent heterosis) 可达 68%^[22]，杂种优势强，具有广泛的应用前景和发展潜力。在品质方面，小米历来以营养价值高而著称，含有多种维生素 (其中维生素 A、B₁、D 和 E 最为丰富)、蛋白质、脂肪、糖类及钙、磷、铁等人体所必需的营养物质，其综合蛋白质品质优于小麦、玉米、水稻等主栽禾谷类作

物^[23]，具有突出的营养保健功能，是传统的药食同源的养生食材，对于功能食品的开发具有很高的借鉴意义。谷子秸秆粗蛋白含量和粗灰分含量与羊草相当，可消化率高，干草产量高，是优异的饲草^[24]，其综合饲喂价值与豆科牧草相当^[25]，对饲料产业的发展及禾谷类饲草品种的培育具有极高的应用价值。

2 谷子的分子遗传学研究现状

2.1 种质资源及其多样性

物种种质资源的保有数量和多样性反映了人们对该物种开发利用的强度，也反映了其在功能基因组研究中的发展潜力。谷子这一古老作物在我国有着悠久的栽培历史，磁山^[2]、裴李岗^[26]、南庄头和东胡林^[1] 等遗址都发现了食用栽培谷子的证据，距今有一万多年的历史。时至今日，谷子仍然在我国的北方地区广泛种植。悠久持续的谷子种植，造就了我国丰富的谷子种质资源。目前，我国国家种质资源库中保存了近 3 万份谷子种质资源，占世界资源保有量的 80%。除中国外，位于印度的国际干旱与半干旱农业研究所、美国国家种质库及日本的国家农业生物科学研究所分别有数千份谷子种质^[3]。Wang 等^[27] 通过采用微卫星分子标记，对我国 1% 的谷子地方品种资源进行遗传分析发现，谷子种质资源具有异常丰富的遗传多样性。在已经报道的相关研究中，其甚至高于我国原产的水稻^[28]、大豆^[29] 等作物，并与异花授粉作物玉米^[30] 的平均遗传多样性相当。Jia 等^[16] 采用基因组重测序的方法，完成了 916 份谷子核心种质资源的多样性分析，发现谷子的序列多样性 ($\pi \approx 0.0010$) 介于籼稻 ($\pi \approx 0.0006$) 和粳稻 ($\pi \approx 0.0016$) 之间，并明确了谷子遗传资源可分为两个亚群，具有清晰的地理分布特征。研究同时发现，谷子的连锁不平衡衰减速率与水稻和高粱相当，约为 100 kb。

青狗尾草种质资源的搜集目前还处于起步阶段，主要集中于抗除草剂种质的搜集和利用。美国、日本、法国、印度等相关国家都保存了百余份的青狗尾草种质，我国近年来也开展了青狗尾草资源的搜集工作，目前已经搜集了约 500 份青狗尾草资源。青狗尾草作为谷子的近缘野生种，具有丰富的遗传多样性，从已有的同工酶^[31]、AFLP 及 SNP^[32] 等分析结果来看，青狗尾草表现出丰富的地域变异性和遗传多样性，并且在青狗尾草驯化成为谷子的过程中，损失了超过 50% 的遗传多样性^[33]，这一点与水稻^[34] 等作物的驯化过程极为相似。暗示了青

狗尾草作为谷子乃至禾谷类作物后备基因源的潜在价值。Jia 等^[35]系统分析了我国青狗尾草遗传资源的多样性和遗传结构, 认为青狗尾草分为南、北两个亚群。采用简化基因组测序手段, Huang 等^[36]分析了美洲大陆的青狗尾草遗传多样性, 认为北美洲青狗尾草来源于世界其他地区, 扩散于后哥伦布时代, 并且发现, 青狗尾草的连锁不平衡衰减速率 (<45 kb) 快于栽培谷子。

2.2 遗传标记与图谱

遗传标记体系的建立是开展正向遗传学研究的基础。谷子重要性状标记的遗传研究最早开始于 20 世纪 30 年代^[37], 随后开展的遗传研究主要使用苗色、钢毛色、籽粒糯性等质量性状^[38]标记, 以及一些同功酶标记^[39]。20 世纪 90 年代, 河北省农林科学院谷子研究所利用豫谷 1 号建立了谷子的首个也是唯一的初级三体系统, 使得一些重要的功能基因定位得以开展^[40-41], 但由于研究投入不够和力量有限, 至今只定位了少数几个质量性状基因, 未能形成一个遗传学图谱。1998 年, 河北省农林科学院谷子研究所同英国的 John Innes Centre 合作, 建立了谷子第一张 RFLP 标记连锁图谱, 并利用构建的三体系统实现了 RFLP 图谱和特定染色体的对接, 在禾谷类作物比较遗传学的诞生中起到了重要作用^[12, 42-43]。之后直至 2004 年, 谷子的 RFLP 标记连锁图谱才得到了进一步的充实补充^[44]。在谷子的第一张 SSR 遗传连锁图谱发表以后^[45], 谷子各类分子标记的开发逐步进入了高潮^[46-53]。目前, 谷子的功能基因组研究已经具备了基本的标记数量 (超过 2 万个), 随着现代高通量测序技术的不断发展, 谷子分子标记数量较少和遗传图谱匮乏的问题将得到根本的解决。

2.3 农艺性状遗传与分子解析

谷子的农艺性状遗传基础研究近年来进展迅速, 实现了 RFLP^[43, 54]、SSR^[45, 53, 55]及 InDel 和 SNP 标记^[14-15]遗传连锁图谱的构建, 以及对谷子分枝分蘖^[44, 56]、穗部性状^[57]、抽穗期^[58-59]、产量^[53]和耐逆^[55]相关性状的 QTLs 定位分析, 并实现了对谷子抗除草剂拿捕净 (Sethoxydim) 基因的定位克隆^[15]。谷子的分蘖基因^[60]、多个抗除草剂基因^[61-64]和抗病基因同源序列^[65]的克隆也于近些年取得了一定的进展, 其抗旱耐逆特性已经引起了国内外多个实验室的重视, 并已在谷子抗旱基因转录组^[66-70]及抗逆基因同源克隆方面开展了大量工作^[71-80]。目前, 基于图位克隆技术体系, 已经有部分谷子矮秆^[81]、

叶色^[82]和耐逆^[83]基因克隆被报道; 此外, 重测序技术的发展及标记开发的加速, 极大推动了关联分析手段在谷子中的应用^[16, 84-85], 目前已经有大量 (超过 900 个) 的控制谷子主要农艺性状的关联基因位点被报道。由于谷子具有 C₄ 高光效特点, 其近缘野生种青狗尾草已经被国际 C₄ 水稻研究项目 (盖茨基金会资助) 和美国冷泉港实验室用作高光效研究模式植物, 相关工作已经在 C₄ 结构生理和代谢调节途径方面取得了阶段性成果^[86]。

2.4 突变体库及其应用

成熟、完整、规范的突变体库是开展功能基因研究的材料基础。同其他物种一样, 谷子和青狗尾草同样存在大量天然突变体, 突变性状涉及株高^[87-88]、育性^[89]、除草剂抗性^[64, 90-92]等多个性状。而且通过人工诱变技术, 如航天诱变^[93]、辐射诱变^[94]、EMS 诱变^[95-97]、物理诱变^[98]、体细胞培养^[99]等手段, 已经获得了大量的突变体, 变异性状涉及产量、株型、穗型、抗病性等多个方面, 并已经开展了相应的诱变效应研究。目前, 由于谷子的遗传转化效率偏低, 还没有发现活跃状态的转座子, 因此, T-DNA 及转座子插入突变体的创制尚未见报道。目前, 中国农业科学院作物科学研究所通过 EMS 诱变谷子、美国康奈尔大学通过 NMU 诱变青狗尾草、菲律宾国际水稻研究所通过 EMS 诱变青狗尾草等, 均已经获得了大量的各类突变体, 并对一些特殊性状的突变体进行了功能基因的标记克隆^[81, 83]。目前, 正在对 C₄ 光合作用途径相关的突变体开展筛选和鉴定工作。

2.5 遗传转化技术

遗传转化体系的完善性与便捷性是开展基因功能研究及进行精准遗传操作的基本前提, 更是模式生物必备的平台技术。目前, 有关谷子遗传转化成功的报道相对较少, 转化手段以基因枪介导和根瘤农杆菌侵染方式为主。董云州等最先采用基因枪轰击谷子花粉的方法获得了谷子的转基因植株^[100-101], 之后刁现民等采用基因枪轰击谷子胚性愈伤组织的方法成功获得了谷子转基因单株, 并建立了相应的转化体系, 但是该方法的转化效率依然偏低^[102]。目前, 在谷子的离体培养和植株再生方面, 胚再生^[103-104]和体细胞再生^[3]途径都已经基本建立起来, 而且部分谷子基因型的再生效率可以达到 95% 以上, 完全可以满足进行遗传操作的需要。在农杆菌介导谷子转化方面, 王永芳等最早报道了根瘤农杆菌介导的谷子遗传转化条件的探索与优化, 并初

步获得了抗性再生植株^[105]；之后刘颖慧等报道了采用农杆菌介导方法成功转化谷子的进展，转化效率为6.6%，并分析了影响谷子转化效率的各种因素^[106-107]。目前，采用农杆菌介导的转化手段，已经初步实现了多个基因的谷子转化^[60, 108]，但转化效率依然普遍偏低。在青狗尾草转化方面，美国康奈尔大学 Boyce Thompson 植物研究所已经建立了青狗尾草 A10 的农杆菌介导遗传转化技术体系^[4]，转化效率接近20%（私人通讯）；Martins 等^[109]报道了通过农杆菌介导的方法，将青狗尾草的遗传转化率提高到了29%。值得注意的是，最近采用蘸花法进行遗传转化在青狗尾草中也获得了成功^[110-111]。可以预见，随着谷子和青狗尾草研究的增多，谷子的遗传转化技术将迎来一个快速发展期。

3 谷子功能基因研究的特色与趋势

3.1 谷子的驯化与选择

作物驯化性状遗传基础的研究，对人们认识作物驯化过程、指导作物改良方向具有极为重要的参考价值。小麦 *Q* 基因^[112]、玉米 *tb1*^[113]、水稻 *Sh4*^[114] 以及番茄 *fw2.2*^[115] 等基因的克隆与分析都极大地丰富了人们对作物驯化及改良过程的认识，高粱落粒性^[116] 和抽穗期^[117] 的研究同时还揭示了不同作物间存在的平行进化的现象。谷子是原产于我国的古老作物^[19]，对谷子的驯化和改良过程贯穿了万余年的中华农耕文明，同其他驯化的农作物^[118] 一样，谷子与青狗尾草在形态及生理方面发生了巨大的变化：分枝分蘖性、株高、落粒性、休眠性、早熟性、种子大小、食用及饲用品质等都经受了长期持久的人为选择。Doust 等^[44] 通过比较遗传学的研究方法，分析了谷子 *tb1* 同源基因对谷子分枝分蘖性形成的影响，结果发现谷子的驯化过程与玉米不同，表现出了物种间的差异性。这一结果暗示了谷子独特的驯化选择过程，对相应的驯化基因位点的研究，不仅能够为其他物种提供借鉴，发现新的作物选择驯化模式，而且对研究谷子的起源以及我国农业文明的发迹过程也具有极为重要的参考意义。

3.2 谷子的开花期与适应性

作物开花期作为与产量形成密切相关的农艺性状，反映了作物对光照、温度、水分、营养等条件的适应性及自身调节能力。在禾本科作物中，麦类作物可以通过春化完成开花过程，但对大多数作物而言，光温条件就成为了调节花期的关键因素。在植物开花期形成的相关研究中，通过对拟南芥和水

稻大量突变体的解析，已经形成了围绕 *CONSTANS* (*CO*) 类和 *FLOWERING LOCUS T* (*FT*) 类等基因调节模块的植物开花调控系统^[119]，并且在研究中证实了这一调节系统在不同植物物种间的保守性。但是，单子叶植物与双子叶植物之间、单子叶不同物种之间，甚至不同的禾本科作物间的花期调控方式仍然存在巨大的差异，表现出丰富的物种特异性^[120]。谷子和青狗尾草广泛分布于多个生态地区，能够在不同的长日和短日等极端条件下种植和存活，表现出了丰富的花期可塑性及环境的适应性^[16]。青狗尾草作为世界范围内分布最为广泛的农业杂草，其强大的生命力更是得益于自身对各种极端环境的耐受力与适应性。通过开展谷子及青狗尾草花期调控的基因研究，不仅可以丰富花期调控基因库，而且可以加深人们对作物环境适应性的调节规律的理解，相关研究成果必然会对未来的作物改良及提高作物品种的广适性提供新的选择和发展契机。

3.3 谷子的植株形态建成与C₄高光效形成的基础

作物植株的形态建成与产量的形成密切相关，通过株型改良优化品种的田间光合条件及群体种植结构，可以有效地提高作物的产量。已有的作物分蘖性^[121]、叶片夹角^[122]、穗发育^[123]、籽粒形成^[124] 和合理株型^[125] 等研究充分说明了形态学改良在提高作物产量育种水平中发挥的潜在作用。谷子的驯化过程本身也伴随着株型的不断优化与改良。由于谷子属于中低秆作物，并具备了多数禾本科作物的共有形态性状，对其株高、分枝分蘖性、叶片大小与夹角、穗型粒形等相关形态性状的解析必然能够进一步提高未来禾本科作物株型育种的能力，相关基因的研究也将丰富人们对相关发育调控过程及其机理的认识。

提高作物的光合效能，不仅可以大幅提高作物的产量，而且能够同时提高作物的水分利用率和氮素转化率。通过基因工程的方法，将水稻、小麦等 C₃ 作物改造成为 C₄ 作物，提高 CO₂ 的利用转化效率，可以有效地保证未来的粮食安全。目前禾本科已知独立的 C₄ 光合起源事件多达 17 次^[126-127]，基于维管束鞘细胞中苹果酸盐脱羧基反应酶的分类，大体分为 NADP-ME、NAD-ME 和 PCK 三类^[128]，禾本科黍亚科作物同时涵盖了这三类 C₄ 光合类型。谷子和青狗尾草属于 NADP-ME，恰巧处在不同 C₄ 光合类型的过渡位置，其 C₄ 高光效形成机制具有较普遍的代表性。同属黍亚科的玉米、高粱虽然也是 NADP-ME C₄ 类型作物，但由于植株高大，遗传转化

难度较大, 较难用于规模开展 C₄ 相关基础研究。谷子和青狗尾草由于植株较小, 便于进行遗传操作^[4], 在植物 C₄ 途径形成机制领域具有得天独厚的研究优势。从已有的研究结果来看, 谷子具备的 C₄ 相关基因在 C₃ 植物中也普遍存在^[14], 推测蛋白结构的变化、酶活性的变异及更多转录调控机制可能在谷子的 C₄ 途径形成机制中发挥了作用。可以预见, 随着相关领域研究平台的不断完善, 以谷子和青狗尾草为研究模式的 C₄ 高光效机理研究必将迎来一个快速发展的时期^[5, 129]。

3.4 谷子特色抗旱、耐逆与营养高效性状的形成

节水、高效农业是解决我国资源与能源紧张问题, 提高边缘旱薄土地利用效率的主要途径。通过培育具有较高的耐旱、耐瘠薄能力的作物新品种, 不仅可以加速旱作农业的发展, 而且可以减少化肥的施用量, 对生态环境的可持续发展具有重要的意义。谷子在我国的干旱、半干旱地区广泛种植, 水分利用率异常突出^[6, 130-131], 较小的叶片面积、较厚的细胞壁以及发达的根系^[21]都赋予了谷子突出的耐受逆境的能力。谷子具有的突出耐旱性已经引起了国内外多个实验室的关注, 转录组学层面的多项研究已经展开^[66-80], 随着新一代测序技术的普遍应用, 谷子特色的耐逆、高效基因将被大量地发掘鉴定, 为旱作农业的可持续发展做出更大的贡献。

3.5 谷子食用及饲喂品质的形成

谷子作为我国传统的粮食作物, 营养全面且均衡, 并富含膳食纤维、多种微量元素和人体必需氨基酸^[132]; 谷草作为我国古代主要的饲草, 在畜牧业发展中发挥了重要作用^[24]。基于谷子基因组较小的特点, 开展谷子的氨基酸、淀粉、维生素、纤维素等营养物质合成与代谢规律研究, 可获得品质形成基因, 并为提高玉米、水稻、小麦等作物的食用和营养品质提供借鉴。开展谷子秸秆木质素、无氮浸出物、氮含量等饲草品质性状研究, 将获得的饲草品质基因用于玉米等作物饲喂品质的改良, 也将极大地促进我国畜牧业的可持续发展。

4 总结与展望

从已经成熟的模式植物的发展轨迹来看, 成功的模式植物应该具备如下几个特点: (1) 基因组较小且构成简单, 重复序列少; (2) 具有完备的标记体系及遗传图谱; (3) 具有完整的物理图谱(参考基因组序列); (4) 便于繁殖和获得大量的群体后代, 繁殖周期短; (5) 遗传转化体系高效、成熟, 便于

开展遗传操作及构建突变体库。谷子作为二倍体自花授粉作物, 基因组较小, 遗传相对简单, 繁殖方便, 并且已经具备了较高质量的参考基因组序列, 在种质资源、遗传标记开发、基因/QTLs 定位分析、突变体库的构建及遗传转化体系的完善等方面都具备了较好的研究基础。谷子作为禾本科潜在模式作物的研究基础正在臻于成熟, 相关技术平台正在趋于完善。

谷子突出的抗旱、耐逆和高光效特点赋予了谷子鲜明的研究特色, 谷子的营养高效基因、C₄ 途径相关基因、株型穗型建成、光周期响应和食用饲喂品质等相关基因研究都将极大地丰富人们对相关遗传发育过程的认知和了解, 进而促进分子生物学、分子育种学、比较遗传学及系统生物学等学科的进一步繁荣和发展。谷子功能基因组研究体系的建立也将极大地促进我国作物育种工作的深入开展, 并最终为保障我国的粮食安全做出贡献。

[参 考 文 献]

- [1] Yang X, Wan Z, Perry L, et al. Early millet use in northern China. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109: 3726-30
- [2] Lu H, Zhang J, Liu KB, et al. Earliest domestication of common millet (*Panicum miliaceum*) in east Asia extended to 10,000 years ago. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106: 7367-72
- [3] Doust AN, Kellogg EA, Devos KM, et al. Foxtail millet: A sequence-driven grass model system. *Plant Physiol*, 2009, 149: 137-41
- [4] Brutnell TP, Wang L, Swartwood K, et al. *Setaria viridis*: A model for C₄ photosynthesis. *Plant Cell*, 2010, 22: 2537-44
- [5] Li P, Brutnell TP. *Setaria viridis* and *Setaria italica*, model genetic systems for the Panicoid grasses. *J Exp Bot*, 2011, 62: 3031-7
- [6] Diao X, Schnable J, Bennetzen JL, et al. Initiation of *Setaria* as a model plant. *Front Agr Sci Eng*, 2014, 1: 16-20
- [7] Muthamilarasan M, Prasad M. Advances in *Setaria* genomics for genetic improvement of cereals and bioenergy grasses. *Theor Appl Genet*, 2015, 128: 1-14
- [8] Brutnell TP, Vogel JP, Bennetzen JL. *Brachypodium distachyon* and *Setaria viridis*: Model genetic systems for the grasses. *Annu Rev Plant Biol*, 2015, 66: 465-85
- [9] Li HW, Li CH, Pao WK. Cytogenetical and genetical studies of the interspecific cross between the cultivated foxtail millet, *Setaria italica* (L.) Beauv. and the green foxtail millet *S. viridis* L. *J Am Soc Agron*, 1944, 9: 32-54
- [10] Li CH, Pao WK, Li HW. Interspecific crosses in *Setaria*. *J Hered*, 1942, 33: 351-5
- [11] Li H W, Li CH, Pao WK. Cytogenetical and genetical studies of the interspecific cross between the cultivated

- foxtail millet, *Setaria italica* (L.) Beauv. and the green foxtail millet *S. viridis* L. J Am Soc Agron, 1945, 37: 32-54
- [12] Gale MD, Devos KM. Comparative genetics in the grasses. Proc Natl Acad Sci USA, 1998, 95: 1971-4
- [13] Liu L, Wu Y, Wang Y, et al. A high-density simple sequence repeat-based genetic linkage map of switchgrass. G3, 2012, 2: 357-70
- [14] Bennetzen JL, Schmutz J, Wang H, et al. Reference genome sequence of the model plant *Setaria*. Nat Biotechnol, 2012, 30: 556-61
- [15] Zhang G, Liu X, Quan Z, et al. Genome sequence of foxtail millet (*Setaria italica*) provides insights into grass evolution and biofuel potential. Nat Biotechnol, 2012, 30: 549-54
- [16] Jia G, Huang X, Zhi H, et al. A haplotype map of genomic variations and genome-wide association studies of agronomic traits in foxtail millet (*Setaria italica*). Nat Genetics, 2013, 45: 957-61
- [17] Bai H, Cao Y, Quan J, et al. Identifying the genome-wide sequence variations and developing new molecular markers for genetics research by re-sequencing a landrace cultivar of foxtail millet. PLoS One, 2013, 8: e73514
- [18] Reddy V, Upadhyaya, Gowda C. Characterization of world's foxtail millet germplasm collections for morphological traits. J SAT Agric Res, 2006, 2: 1-3
- [19] Vavilov NI. Studies on the origin of cultivated plant. Bull Appl Bot, 1926, 16: 1-248
- [20] Dekker J. The foxtail (*Setaria*) species-group. Weed Sci, 2003, 51: 641-56
- [21] 李荫梅. 谷子育种学[M]. 北京: 中国农业出版社, 1997
- [22] Siles MM, Russell WK, Baltensperger DD, et al. Heterosis for grain yield and other agronomic traits in foxtail millet. Crop Sci, 2004, 44: 1960-5
- [23] Li QC, Li Y, Cao YS, et al. Content, composition and quality evaluations of foxtail millet grain protein. J Chn Cereals Oils Assoc, 1994, 9: 6-13
- [24] Zhi H, Niu Z, Jia G, et al. Variation and correlation analysis of hay forage quality traits of foxtail millet [*Setaria italica* (L.) Beauv.]. Acta Agron Sin, 2012, 38: 800-7
- [25] Wu BH, Wang WB, Sun LZ, et al. Composition analysis of stem nutrition in different varieties of spiked millet. Inner Mongolia Agric Sci Technol, 2005, 6: 33-4
- [26] Li Y, Wu SZ. Traditional maintenance and multiplication of foxtail millet (*Setaria italica* (L.) P. Beauv.) landraces in China. Euphytica, 1996, 87: 33-8
- [27] Wang C, Jia G, Zhi H, et al. Genetic diversity and population structure of Chinese foxtail millet [*Setaria italica* (L.) Beauv.] landraces. G3, 2012, 2: 769-77
- [28] Garris AJ, Tai TH, Coburn J, et al. Genetic structure and diversity in *Oryza sativa* L. Genetics, 2005, 169: 1631-8
- [29] Li Y, Guan R, Liu Z, et al. Genetic structure and diversity of cultivated soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) landraces in China. Theor Appl Genet, 2008, 117: 857-71
- [30] Liu K, Goodman M, Muse S, et al. Genetic structure and diversity among maize inbred lines as inferred from DNA microsatellites. Genetics, 2003, 165: 2117-28
- [31] Wang RL, Wendel JF, Dekker JH. Weedy adaptation in *Setaria Spp.1*. isozyme analysis of genetic diversity and population genetic structure in *Setaria viridis*. Am J Bot, 1995, 82: 308-17
- [32] d'Ennequin ML, Panaud O, Toupance B, et al. Assessment of genetic relationships between *Setaria italica* and its wild relative *S. viridis* using AFLP markers. Theor Appl Genet, 2000, 100: 1061-6
- [33] Wang C, Chen J, Zhi H, et al. Population genetics of foxtail millet and its wild ancestor. BMC Genetics, 2010, 11: 90
- [34] Zhu Q, Zheng X, Luo J, et al. Multilocus analysis of nucleotide variation of *Oryza sativa* and its wild relatives: severe bottleneck during domestication of rice. Mol Biol Evol, 2007, 24: 875-88
- [35] Jia G, Shi S, Wang C, et al. Molecular diversity and population structure of Chinese green foxtail (*Setaria viridis* (L.) Beauv.) revealed by microsatellite analysis. J Exp Bot, 2013, 64: 3645-55
- [36] Huang P, Feldman M, Schroder S, et al. Population genetics of *Setaria viridis*, a new model system. Mol Ecol, 2014, 23: 4912-25
- [37] Ayyangar GNR, Narayanan TR. The inheritance of characters in *Setaria italica* (Beauv.) the Italian millet, part I. Grain colours. Ind J Agric Sci, 1931, 1: 586-608
- [38] MacVicar RM, Parnell HR. The inheritance of plant colour and the extent of natural crossing in foxtail millet. Sci Agric, 1941, 22: 80-4
- [39] Jusuf M, Pernes J. Genetic variability of foxtail millet (*Setaria italica* Beauv.), electrophoretic studies of five isozyme systems. Theor Appl Genet, 1985, 71: 385-91
- [40] Wang R, Gao J, Mao L, et al. Chromosome location of the male sterility and yellow seedling gene in line 1066A of foxtail millet. Acta Bot Sin, 2002, 44: 1209-12
- [41] Gao J, Wang R, Mao L, et al. Chromosome locating of dwarf gene in foxtail millet An'ai3. Acta Agron Sin, 2003, 29: 152-4
- [42] Moore G, Devos KM, Wang Z, et al. Cereal genome evolution. Curr Biol, 1995, 5: 737-9
- [43] Wang Z, Devos KM, Liu C, et al. Construction of RFLP-based maps of foxtail millet, *Setaria italica*. Theor Appl Genet, 1998, 96: 31-6
- [44] Doust AN, Devos KM, Gadberry M, et al. Genetic control of branching in the foxtail millet. Proc Natl Acad Sci USA, 2004, 101: 9045-50
- [45] Jia X, Zhang Z, Liu Y, et al. Development and genetic mapping of SSR markers in foxtail millet [*Setaria italica* (L.) P. Beauv.]. Theor Appl Genet, 2009, 118: 821-9
- [46] Gupta S, Kumari K, Das J, et al. Development and utilization of novel intron length polymorphic markers in foxtail millet [*Setaria italica* (L.) P. Beauv.]. Genome, 2011, 54: 586-602
- [47] Gupta S, Kumari K, Sahu PP, et al. Sequence-based novel genomic microsatellite markers for robust genotyping purposes in foxtail millet [*Setaria italica* (L.) P. Beauv.]. Plant Cell Rep, 2012, 31: 323-37

- [48] B VS, Muthamilarasan M, Misra G, et al. FmMdb: a versatile database of foxtail millet markers for millets and bioenergy grasses research. *PLoS One*, 2013, 8: e71418
- [49] Pandey G, Misra G, Kumari K, et al. Genome-wide development and use of microsatellite markers for large-scale genotyping applications in foxtail millet [*Setaria italica* (L.)]. *DNA Res*, 2013, 20: 197-207
- [50] Zhang S, Tang C, Zhao Q, et al. Development of highly polymorphic simple sequence repeat markers using genome-wide microsatellite variant analysis in foxtail millet [*Setaria italica* (L.) P. Beauv]. *BMC Genomics*, 2014, 15: 78
- [51] Muthamilarasan M, Venkata SB, Pandey G, et al. Development of 5123 intron-length polymorphic markers for large-scale genotyping application in foxtail millet. *DNA Res*, 2014, 21: 41-52
- [52] Yadav CB, Bonthala VS, Muthamilarasan M, et al. Genome-wide development of transposable elements-based markers in foxtail millet and construction of an integrated database. *DNA Res*, 2015, 22: 79-90
- [53] Fang X, Dong K, Wang X, et al. A high density genetic map and QTL for agronomic and yield traits in foxtail millet [*Setaria italica* (L.) P. Beauv]. *BMC Genomics*, 2016, 17: 336
- [54] Devos KM, Wang ZM, Beales J, et al. Comparative genetic maps of foxtail millet (*Setaria italica*) and rice (*Oryza sativa*). *Theor Appl Genet*, 1998, 96: 63-8
- [55] Qie L, Jia G, Zhang W, et al. Mapping of quantitative trait locus (QTLs) that contribute to germination and early seedling drought tolerance in the interspecific cross *Setaria italica* × *Setaria viridis*. *PLoS One*, 2014, 9: e101868
- [56] Mauro-Herrera M, Doust AN. Development and genetic control of plant architecture and biomass in the panicoid grass, *Setaria*. *PLoS One*, 2016, 11: e0151346
- [57] Doust AN, Devos KM, Gadberry M, et al. The genetic basis for inflorescence variation between foxtail and green millet (Poaceae). *Genetics*, 2005, 169: 1659-72
- [58] Mauro-Herrera M, Wang X, Barbier H, et al. Genetic control and comparative genomic analysis of flowering time in *Setaria* (Poaceae). *G3*, 2013, 3: 283-95
- [59] Doust AN, Lukens L, Olsen KM, et al. Beyond the single gene: how epistasis and gene-by-environment effects influence crop domestication. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2014, 111: 6178-83
- [60] Liu Y, Feng X, Xu Y, et al. Overexpression of millet ZIP-like gene (SiPf40) affects lateral bud outgrowth in tobacco and millet. *Plant Physiol Biochem*, 2009, 47: 1051-60
- [61] Délye C, Wang T, Darmency H. An isoleucine-leucine substitution in chloroplastic acetyl-CoA carboxylase from green foxtail (*Setaria viridis* L. Beauv.) is responsible for resistance to the cyclohexanedione herbicide sethoxydim. *Planta*, 2002, 214: 421-7
- [62] Délye C, Menchari Y, Michel S, et al. Molecular bases for sensitivity to tubulin-binding herbicides in green foxtail. *Plant Physiol*, 2004, 136: 3920-32
- [63] Jia X, Yuan J, Shi Y, et al. A Ser-Gly substitution in plastid-encoded photosystem II D1 protein is responsible for atrazine resistance in foxtail millet (*Setaria italica*). *Plant Growth Regul*, 2007, 52: 81-9
- [64] Laplante J, Rajcan L, Tardif FJ. Multiple allelic forms of acetohydroxyacid synthase are responsible for herbicide resistance in *Setaria viridis*. *Theor Appl Genet*, 2009, 119: 577-85
- [65] Dong ZP, Li ZY, Ma JF, et al. Cloning and sequencing of disease resistance gene analogs in foxtail millet. *Acta Phytopathol Sin*, 2011, 41: 93-7
- [66] Zhang J, Liu T, Fu J, et al. Construction and application of EST library from *Setaria italica* in response to dehydration stress. *Genomics*, 2007, 90: 121-31
- [67] Lata C, Sahu PP, Prasad M. Comparative transcriptome analysis of differentially expressed genes in foxtail millet (*Setaria italica* L.) during dehydration stress. *Biochem Biophys Res Commun*, 2010, 393: 720-7
- [68] Yi F, Chen J, Yu J. Global analysis of uncapped mRNA changes under drought stress and microRNA-dependent endonucleolytic cleavages in foxtail millet. *BMC Plant Biol*, 2015, 15: 241
- [69] Yadav A, Khan Y, Prasad M. Dehydration-responsive miRNAs in foxtail millet: genome-wide identification, characterization and expression profiling. *Planta*, 2016, 243: 749-66
- [70] Wang Y, Li L, Tang S, et al. Combined small RNA and degradome sequencing to identify miRNAs and their targets in response to drought in foxtail millet. *BMC Genet*, 2016, 17: 57
- [71] Zhang JP, Liu TS, Zheng J, et al. Cloning and characterization of a putative 12-oxophytodienoic acid reductase cDNA induced by osmotic stress in roots of foxtail millet. *DNA Seq*, 2007, 18: 138-44
- [72] Peng Y, Zhang J, Cao G, et al. Overexpression of a PLD α 1 gene from *Setaria italica* enhance the sensitivity of *Arabidopsis* to abscisic acid improves its drought tolerance. *Plant Cell Rep*, 2010, 29: 793-802
- [73] Sreenivasulu N, Miranda M, Prakash HS, et al. Transcriptome changes in foxtail millet genotypes at high salinity: identification and characterization of a PHGPX gene specifically unregulated by NaCl in a salt-tolerant line. *J Plant Physiol*, 2004, 161: 467-77
- [74] Yue J, Li C, Liu Y, et al. A remorin gene SiREM6, the target gene of SiARDP, from foxtail millet (*Setaria italica*) promotes high salt tolerance in transgenic *Arabidopsis*. *PLoS One*, 2014, 9: e100772
- [75] Li C, Yue J, Wu X, et al. An ABA-responsive DRE-binding protein gene from *Setaria italica*, SiARDP, the target gene of SiAREB, plays a critical role under drought stress. *J Exp Bot*, 2014, 65: 5415-27
- [76] Wang M, Li P, Li C, et al. SiLEA14, a novel atypical LEA protein, confers abiotic stress resistance in foxtail millet. *BMC Plant Biol*, 2014, 14: 290
- [77] Lata C, Mishra AK, Muthamilarasan M, et al. Genome-wide investigation and expression profiling of AP2/ERF transcription factor superfamily in foxtail millet (*Setaria italica* L.). *PLoS One*, 2014, 9: e113092

- [78] Muthamilarasan M, Bonthala VS, Khandelwal R, et al. Global analysis of WRKY transcription factor superfamily in *Setaria* identifies potential candidates involved in abiotic stress signaling. *Front Plant Sci*, 2015, 6: 910
- [79] Feng ZJ, He GH, Zheng WJ, et al. Foxtail millet NF-Y families: Genome-wide survey and evolution analyses identified two functional genes important in abiotic stresses. *Front Plant Sci*, 2015, 6: 1142
- [80] Feng ZJ, Xu ZS, Sun J, et al. Investigation of the ASR family in foxtail millet and the role of ASR1 in drought/oxidative stress tolerance. *Plant Cell Rep*, 2016, 35: 115-28
- [81] Xue C, Zhi H, Fang X, et al. Characterization and fine mapping of *SiDWARF2* (*D2*) in foxtail millet. *Crop Sci*, 2016, 56: 95-103
- [82] Li W, Tang S, Zhang S, et al. Gene mapping and functional analysis of the novel leaf color gene *SiYGL1* in foxtail millet [*Setaria italica* (L.) P. Beauv.]. *Physiol Plant*, 2016, 157: 24-37
- [83] Liu X, Tang S, Jia G, et al. The C-terminal motif of SiAGO1b is required for the regulation of growth, development and stress responses in foxtail millet (*Setaria italica* (L.) P. Beauv.). *J Exp Bot*, 2016, 67: 3237-49
- [84] Gupta S, Kumari K, Muthamilarasan M, et al. Population structure and association mapping of yield contributing agronomic traits in foxtail millet. *Plant Cell Rep*, 2014, 33: 881-93
- [85] Jia G, Liu X, James CS, et al. Microsatellite variations of elite *Setaria* varieties released during last six decades in China. *PLoS One*, 2015, 10: e0125688
- [86] Caemmerer SV, Quick WP, Furbank RT. The development of C₄ rice: current progress and future challenges. *Science*, 2012, 29: 1671-2
- [87] Ratnaswamy MC, Dhanaraj L. A non-lodging mutant in Tenai (*Setaria italica* Beauv.) the Italian millet. *Sci Cult*, 1961, 27: 194-5
- [88] Yao ZT, Liang TS. Discovery of dominant dwarfing gene in foxtail millet. *Sci Tech Inner Mongolia Agric*, 1979, 1: 8-10
- [89] Cui WS, Ma HX, Zhang DY. The selection and utilization of "suan xi 28"-a male sterility strain of millet. *Sci Agric Sin*, 1979, 1: 43-6
- [90] Morrison IN, Todd BG, Nawolsky KM. Confirmation of trifluralin-resistant green foxtail (*Setaria viridis*) in Manitoba. *Weed Technol*, 1989, 3: 544-51
- [91] Heap IM, Morrison IN. Resistance to aryloxyphenoxypropionate and cyclohexanedione herbicides in green foxtail (*Setaria viridis*). *Weed Sci*, 1996, 44: 25-30
- [92] Warwick SI. Herbicide resistance in weedy plants: physiology and population biology. *Annu Rev Ecol Syst*, 1991, 22: 95-114
- [93] Zhang L, Tian B, Li Y, et al. Agronomic characters of space mutation progeny in foxtail millet. *J Hebei Agric Sci*, 2009, 13: 57-8
- [94] Yi H, Yu H, Ma J. Study on millet induction effect by irradiation. *Acta Agric Nucleatae Sin*, 1995, 9: 207-11
- [95] Li W, Zhi H, Wang Y, et al. Analysis on the conditions of EMS treatment on foxtail millet. *J Hebei Agric Sci*, 2010, 14: 77-9
- [96] Li W, Zhi H, Wang Y, et al. Discover and genetic analysis on a lesion mutant 09-1115 of foxtail millet. *J Hebei Agric Sci*, 2010, 14: 89-91
- [97] Wang J, Yang H, Yuan F, et al. Identification and analysis of mature plant type mutants of M1 generation of 'changnong35', a foxtail millet variety, treated with EMS mutagenesis. *Chn Agric Sci Bull*, 2011, 27: 84-9
- [98] Ren Y, Niu X, Han M, et al. Mutagenic effect of N⁺ ions implantation on millet. *J Shanxi Agric Univ*, 2006, 26: 7-12
- [99] Diao X, Wang P, Zhi H, et al. Somaclonal variation of foxtail millet and its application in breeding. *Acta Agron Sin*, 2002, 28: 480-5
- [100] Dong Y, Duan S, Zhao L, et al. Production of transgenic millet and maize plants by particle bombardment. *Sci Agric Sin*, 1999, 32: 9-13
- [101] Dong Y, Duan S. Production of transgenic millet plants via particle bombardment. *Acta Bot Boreal Occident Sin*, 2000, 20: 175-8
- [102] Diao X, Chen Z, Duan S, et al. Factors influencing foxtail millet embryogenic calli transformation by particle bombardments. *Acta Agric Boreal Sin*, 1999, 14: 31-6
- [103] Rao AM, Kishor PBK, Reddy LA, et al. Callus induction and high-frequency plant-regeneration on Italian millet (*Setaria-italica*). *Plant Cell Rep*, 1988, 7: 557-9
- [104] Vishnoi RK, Kothari SL. Somatic embryogenesis and efficient plant regeneration in immature inflorescence culture of *Setaria italica* (L.) Beauv. *Cereal Res Commun*, 1996, 24: 291-7
- [105] Wang Y, Li W, Diao X. Genetic transformation of foxtail millet mediated by agrobacterium tumefaciens. *J Hebei Agric Sci*, 2003, 7: 1-6
- [106] Liu Y, Yu J, Zhao Q, et al. Genetic transformation of millet (*Setaria italica*) by agrobacterium-mediated. *Chn J Agric Biotechnol*, 2005, 13: 32-7
- [107] Liu Y, Yu J, Ao G, et al. Factors influencing agrobacterium-mediated transformation of foxtail millet (*Setaria italica*). *Chin J Biochem Mol Biol*, 2007, 23: 531-6
- [108] Qin FF, Zhao Q, Ao GM, et al. Co-suppression of *Si401*, a maize pollen specific *Zm401* homologous gene, results in aberrant anther development in foxtail millet. *Euphytica*, 2008, 163: 103-11
- [109] Martins PK, Ribeiro AP, da Cunha BADB, et al. A simple and highly efficient Agrobacterium-mediated transformation protocol for *Setaria viridis*. *Biotechnol Rep*, 2015, 6: 41-4
- [110] Martins PK, Nakayama TJ, Ribeiro AP, et al. *Setaria viridis* floral-dip: A simple and rapid Agrobacterium-mediated transformation method. *Biotechnol Rep*, 2015, 6: 61-3
- [111] Saha P, Blumwald E. Spike-dip transformation of *Setaria viridis*. *Plant J*, 2016, 86: 89-101
- [112] Simons KJ, Fellers JP, Trick HN, et al. Molecular characterization of the major wheat domestication gene *Q*. *Genetics*, 2006, 172: 547-55

- [113] Doebley J, Stec A, Hubbard L. The evolution of apical dominance in maize. *Nature*, 1997, 386: 485-8
- [114] Li C, Zhou A, Sang T. Rice domestication by reducing shattering. *Science*, 2006, 311: 1936-9
- [115] Frary A, Nesbitt TC, Grandillo S, et al. *fw2.2*: a quantitative trait locus key to the evolution of tomato fruit size. *Science*, 2000, 289: 85-8
- [116] Lin Z, Li X, Shannon L, et al. Parallel domestication of the *Shattering1* genes in cereals. *Nat Genet*, 2012, 44: 720-5
- [117] Liu H, Liu H, Zhou L, et al. Parallel domestication of the *heading date 1* gene in cereals. *Mol Biol Evol*, 2015, 32: 2726-37
- [118] Doebley JF, Gaut BS, Smith BD. The molecular genetics of crop domestication. *Cell*, 2006, 127: 1309-21
- [119] Böhlenius H, Huang T, Charbonnel-Campaa L, et al. *CO/FT* regulatory module controls timing of flowering and seasonal growth cessation in trees. *Science*, 2006, 312: 1040-2
- [120] Andrés F, Coupland G. The genetic basis of flowering responses to seasonal cues. *Nat Rev Genet*, 2012, 13: 627-39
- [121] Li X, Qian Q, Fu Z, et al. Control of tillering in rice. *Nature*, 2003, 422: 618-21
- [122] Tian F, Bradbury PJ, Brown PJ, et al. Genome-wide association study of leaf architecture in the maize nested association mapping population. *Nat Genet*, 2011, 43: 159-62
- [123] Ashikari M, Sakakibara H, Lin S, et al. Cytokinin oxidase regulates rice grain production. *Science*, 2005, 309: 741-5
- [124] Song X, Huang W, Shi M, et al. A QTL for rice grain width and weight encodes a previously unknown RING-type E3 ubiquitin ligase. *Nat Genet*, 2007, 39: 623-30
- [125] Jiao Y, Wang Y, Xue D, et al. Regulation of *OsSPL14* by *OsmiR156* defines ideal plant architecture in rice. *Nat Genet*, 2010, 42: 541-4
- [126] Duvall MR, Saar DE, Grayburn WS, et al. Complex transitions between C₃ and C₄ photosynthesis during the evolution of Paniceae: a phylogenetic case study emphasizing the position of *Steinchisma hians* (Poaceae), a C₃-C₄ intermediate. *Int J Plant Sci*, 2003, 164: 949-58
- [127] Christin PA, Samaritani E, Petitpierre B, et al. Evolutionary insights on C₄ photosynthetic subtypes in grasses from genomics and phylogenetics. *Genome Biol Evol*, 2009, 1: 221-30
- [128] Leegood RC. C₄ photosynthesis: principles of CO₂ concentration and prospects for its introduction into C₃ plants. *J Exp Bot*, 2002, 53: 581-90
- [129] Huang P, Brutnell TP. A synthesis of transcriptomic surveys to dissect the genetic basis of C₄ photosynthesis. *Curr Opin Plant Biol*, 2016, 31: 91-9
- [130] Diao X. Advances in foxtail millet biotechnology and its future directions. *J Hebei Agric Sci*, 2005, 9: 61-8
- [131] Diao X. Foxtail millet production in china and its future development tendency [M]//Chai Y, Wan FS. The industrial development of China special crops. Beijing: Chinese Agricultural Science and Technology Press, 2007: 32-43
- [132] Zhang C, Zhang H, Li J. Advances of millet research on nutrition and application. *J Chn Cereals Oils Assoc*, 2009, 22: 51-5