



流动沙丘先锋植物沙蓬遗传驯化和栽培品系选育进展

赵鹏善^{1,2,3*}, 冉瑞兰^{1,4}, 李晓凤^{1,4}, 孙红^{1,4}, 赵杰才^{1,2}, 赵昕^{1,2}, 陈国雄^{1,2*}

1. 中国科学院西北生态环境资源研究院甘肃省寒区旱区逆境生理与生态重点实验室, 兰州 730000;

2. 中国科学院西北生态环境资源研究院沙坡头沙漠研究试验站, 兰州 730000;

3. 中国科学院西北生态环境资源研究院皋兰生态与农业综合试验站, 兰州 730000;

4. 中国科学院大学, 北京 100049

* 联系人, E-mail: zhaopengshan@lzb.ac.cn; guoxiong@lzb.ac.cn

收稿日期: 2022-04-07; 接受日期: 2022-05-30; 网络版发表日期: 2023-02-09

国家自然科学基金项目(批准号: 31870381、31970352)、中国科学院青年创新促进会(批准号: 2018463)和甘肃省杰出青年基金项目(批准号: 20JR5RA547)资助

摘要 综合利用荒漠植物和沙地资源对我国北方干旱区生态文明建设和粮食安全具有深远意义. 先锋植物沙蓬广泛分布于我国北方干旱半干旱地区的流动沙丘上, 其种子俗称沙米, 营养价值全面均衡, 食用历史悠久. 通过调研沙蓬研究文献和沙米饮食文化, 本团队于2010年开始沙蓬驯化研究, 并从自然群体和人工诱导突变体两个层面入手, 开展沙蓬遗传驯化和品系选育工作, 初步获得了多个农艺性状较好的株系, 为进一步在不同区域栽培评价以及品种申报奠定了材料基础. 同时也发现当前限制沙蓬快速驯化的瓶颈问题主要是沙蓬种质资源表型的系统分析、遗传转化体系的建立和齐苗壮苗株系的获得.

关键词 从头驯化, 沙蓬, 沙米, 沙漠植物

气候变化严重影响主要粮食作物的产量. 预计全球平均气温每上升1℃, 玉米、水稻、小麦和大豆的产量将分别下降7.4%~13.5%, 2.6%~3.2%, 5.6%~6.0%和3.1%~8.8%^[1,2]. 随着未来全球变暖进程加速, 极端天气将会频现, 降雨的时空模式将呈现更多不确定性^[3], 粮食安全形势将日趋严峻^[4]. 过去50年, 全球农作物多样性在持续降低, 而食物的同一化在不断提高, 这一趋势也同样严重影响粮食安全^[5].

粮食安全事关国计民生, 是国家战略的重中之重.

当前我国主要粮食小麦、水稻和玉米的自给率约为95%, 而大豆等其他粮食需求主要依赖进口, 如2019年大豆、大麦和高粱的进口依存度分别为83.1%, 87.8%和43.1%^[6,7], 预计我国在2025~2050年间存在7%~8%的粮食缺口^[8]. 在有限耕地和其他自然资源配置条件下, 如何保障粮食稳定供应, 提升国民生活品质和农业相关产业国际竞争力, 确保在大尺度自然灾害或恶劣国际环境下的及时供给和极限安全, 是当前我国发展战略的重要关切. 目前应对粮食安全问题的主要策

引用格式: 赵鹏善, 冉瑞兰, 李晓凤, 等. 流动沙丘先锋植物沙蓬遗传驯化和栽培品系选育进展. 中国科学: 生命科学, 2023, 53: 505–518
Zhao P S, Ran R L, Li X F, et al. *De novo* domestication and preliminary cultivar development of sand rice (*Agriophyllum squarrosum*), a sand dune pioneer species (in Chinese). *Sci Sin Vitae*, 2023, 53: 505–518, doi: 10.1360/SSV-2022-0006

略有: (1) 改善主要粮食作物的适应性^[9~11]; (2) 提升农业相关资源利用效率, 转变农业发展格局^[12~14]; (3) 驯化新型粮食作物, 增加多样性和均衡营养供给选择^[15~17].

野生植物资源的发掘利用和驯化在人类社会文明进程中发挥着至关重要的作用. 在浩瀚的被子植物(>25万种)中, 约有2500种植物被部分或完全驯化以作为食物来源^[18]. 然而, 当前全球90%的食用能量和蛋白质需求依然是由水稻、小麦和玉米等少数农作物(<30种)承载. 大多数农作物的驯化史以千年计^[19], 驯化新型作物、培育未来作物, 挑战性巨大, 但也是农业科技界必须面对的难题^[20]. 近年来开始驯化的野生植物有 pennycress (*Thlaspi arvense* L.)^[21,22], intermediate wheatgrass (*Thinopyrum Intermedium*)^[23], 醋栗番茄(*Solanum pimpinellifolium*)^[24,25], 地樱桃(groundcherry, *Physalis pruinosa*)^[26], Hairy stork's bill (*Erodium crassifolium* L'Hér)^[27]和异源四倍体野生稻(*Oryza alta*)^[28]等. 多种作物驯化的分子遗传机理研究表明, 尽管不同作物在属性、形态和起源地等方面区别较大, 但一些关键农艺性状如落粒、休眠、繁育、产量等在驯化过程中往往存在趋同进化^[19,29~31]. 驯化基因的鉴定、关键性状控制基因在近缘物种间的信息嫁接以及基因编辑技术的持续进步为野生植物的重新设计与快速驯化提供了全新策略^[15,22,31~33]. 醋栗番茄、地樱桃和异源四倍体水稻的精准驯化则为孤儿作物的快速驯化和野生植物的从头驯化提供了很好的研究范例^[24~26,28].

我国北方沙漠、沙地和潜在沙漠化土地面积约为

200万km², 约占陆地面积的20%^[34]. 发展先锋植物防沙固沙、综合利用荒漠植物和沙地资源对我国北方干旱区生态文明建设具有深远意义. 沙蓬(*Agriophyllum squarrosum*; 2n=18)是一年生石竹目苋科藜亚科植物, 广泛分布于我国北方干旱与半干旱地区流动沙丘上, 逆境适应能力强^[35,36]. 沙蓬种子, 俗称沙米(sand rice), 营养全面, 富含蛋白质、多不饱和脂肪酸和抗氧化物质, 可以和被誉为“Queen of Superfoods”的藜麦(*Chenopodium quinoa*)相媲美^[35,37~40]. 沙米的食用历史悠久, 早在我国唐代就已是一种重要的军需补给, 现如今依然是我国河西走廊和阿拉善地区的名小吃^[36,37,41]. 独特的生境和全面的营养品质使得沙蓬可以作为一种未来粮食作物, 以应对气候变化对我国粮食安全的影响和满足人们日益增长的生活品质需要.

1 沙米和藜麦的营养比较

藜麦是国际食品学界公认的全谷物食品, 富含蛋白质、必需氨基酸、矿质元素、不饱和脂肪酸和酚酸类物质, 营养均衡全面^[42,43]. 如表1所示^[40,44~46], 沙蓬种子沙米中蛋白质平均含量约为22.87%, 显著高于藜麦(14.18%; $P=3.81\times10^{-11}$). 沙米中异亮氨酸和赖氨酸的含量显著高于藜麦($P<0.01$), 而组氨酸的含量低于藜麦($P<0.05$), 其余6种必需氨基酸, 如亮氨酸、甲硫氨酸、苯丙氨酸、苏氨酸、色氨酸和缬氨酸等的含量在沙米和藜麦中无统计学差异^[40]. 研究表明, 种子后期贮藏蛋白LEA家族(late embryogenesis abundant proteins)是藜麦和沙米富含赖氨酸的主要原因之一^[40]. 和

表 1 沙米和藜麦主要营养组成比较

Table 1 Proximate compositions and nutritional contents in sand rice seeds and quinoa grains

营养组成	沙米	藜麦	<i>P</i> 值	检验方法	数据来源
蛋白质 (%)	22.87±3.09	14.18±2.44	3.8×10^{-11}	Student's <i>t</i> test	[40,44~46]
碳水化合物 (%)	53.87±5.69	67.32±7.92	0.035	Student's <i>t</i> test	[40,44]
脂肪 (%)	8.79±1.16	5.99±0.86	1.1×10^{-8}	Wilcoxon test	[40,44~46]
灰分 (%)	4.32±1.42	3.44±0.70	0.073	Wilcoxon test	[40,44,45]
水分 (%)	8.78±0.53	8.95±1.85	0.75	Wilcoxon test	[40,44,45]
组氨酸 (% protein)	1.81±0.35	2.45±0.47	0.028	Wilcoxon test	[40,44]
赖氨酸 (% protein)	7.56±2.82	4.70±0.99	0.0044	Wilcoxon test	[40,44]
异亮氨酸 (% protein)	4.03±0.57	3.10±0.81	0.0018	Student's <i>t</i> test	[40]

藜麦类似, 沙米富含钙、铜、铁、镁、锰、锌、磷等矿质元素, 但钾的含量低于藜麦^[40]. 藜麦脂肪含量约为5.99%, 是一种潜在的油料作物^[47]. 沙米中的脂肪含量(8.79%)显著高于藜麦($P=1.1\times 10^{-8}$), 亚油酸(69.34%)、油酸(16.04%)和亚麻酸(3.97%)等不饱和脂肪酸是沙米脂肪的主要成分, 占比超过89%^[35,40,48,49]. 沙米和藜麦淀粉颗粒较小, 理化性质好^[50-53], 但沙米中碳水化合物总量较低(53.87%, $P=0.035$). 种子代谢组数据表明, 沙米和藜麦在小分子代谢物组成上没有明显差异^[38], 而代谢通路富集分析发现, 沙米和藜麦之间含量差异较大的化合物主要和半乳糖、淀粉与蔗糖代谢途径有关^[40]. 参照主要营养物质和必需氨基酸每日推荐用量, 沙米可较好地满足不同年龄段人群的日常膳食和营养需求^[40,54-56]. 同时, 沙米蛋白质的持油性和发泡性较好, 其淀粉的热稳定性和抗剪切能力等功能属性较高, 具有很好的保健和功能食品开发价值^[40,50-53,57,58]. 此外与藜麦不同, 皂苷含量不是沙米进入餐桌的限制因素^[40].

藜麦和沙蓬均富含抗氧化物质和酚类化合物, 具有较高的药用价值. 在藜麦植株和种子中已经分离出至少46种酚类化合物, 其中阿魏酸和香草醛酸及其衍生物是主要的酚酸类化合物, 而芦丁、槲皮素和山柰酚以及其糖苷类化合物是含量最高的类黄酮化合物^[59-61]. 沙蓬是蒙古族习用的药材, 目前已分离获得了至少59种酚酸和类黄酮以及其衍生物^[62-70], 其中大部分来自沙蓬植株, 富集程度较高的有阿魏酸、香草醛酸、原儿茶酸、芦丁、槲皮素和金丝桃甙等^[40]. 沙米中酚酸和类黄酮主要集中在种皮, 其类黄酮的含量略低于黄豆, 但显著高于大米、小麦、玉米、芝麻、花生等作物种子^[66]. 目前沙米中已报道17种酚类化合物, 其中绿原酸、原儿茶酸、对羟基苯甲酸是主要的酚酸类化合物, 而槲皮素糖苷类化合物(如芦丁)是主要的类黄酮化合物^[66,67,71]. 研究表明沙米种皮提取物可以有效抑制人肝癌细胞系HepG2中活性氧(reactive oxygen species)的积累^[66]. 体外细胞和生化实验表明, 沙米种皮来源的对香豆酸通过抑制Collagen I, α -SMA和p-Smad2/3等蛋白的表达, 拮抗转化生长因子TGF- β 1(transforming growth factor β 1)的激活效应, 进而有效抑制人肝星状细胞(LX2)的增殖和迁徙^[71]. 同时, 对香豆酸负向调控肝纤维化相关基因的表达, 表明该化合物是一个潜在的治疗肝纤维化的先导化合物^[71].

2 沙蓬驯化研究设想的源起

沙蓬是流动沙丘先锋植物, 其群落的建立是流动沙丘植被发育和演替的起点^[72]. 野外调查发现沙蓬在我国塔克拉玛干、古尔班通古特和库木塔格等干旱荒漠地区沙漠, 青海共和、青海湖和柴达木等青藏高原的盆地和湖滨沙漠, 巴丹吉林、腾格里、乌兰布和、库布齐等荒漠草原地带沙漠, 毛乌素、科尔沁、浑善达克和呼伦贝尔等草原地带沙地, 以及西藏“一江两河”地区的沿江沿河沙地和黄淮海平原沙地均有分布(表2). 最新的考古研究表明, 沙米早在我国战国中晚期(475~221 BC)就参与到人类活动中^[73]. 沙米的食用主要集中在沙漠周边区域, 且食用文献记载与历史灾害记录高度耦联, 如中国乾隆年间蒙古东西苏尼特地区的连年干旱和哈萨克斯坦20世纪30年代的大饥荒^[40,41]. 沙米最早的食用记载出现在我国唐代, 饥荒期沙米被大量采集用来补充军粮以及敦煌地区居民的口粮^[35,74]. 此外, 《本草纲目》《本草纲目拾遗》《内蒙古植物药志》和《中华本草蒙医卷》等书籍较为详细地阐述了沙米在强身健体方面的营养功效以及沙蓬的药用价值, 如祛疫、清热、解毒、利尿等^[37,41]. 清《康熙几暇格物编》对沙米的食用方式也有较为清晰的记录^[41]. 然而据本团队调查, 我国现代没有沙蓬生产的记录, 也未见国外有关沙蓬栽培的报道. 那么在历史上我国有无沙蓬栽培? 为了回答这一问题, 本团队开展了沙蓬的文献调研以及沙米的饮食文化调查^[41]. 在历史文献、沙区地方志、诗词、戏曲等作品中均指野生沙蓬, 未见其栽培记载^[41].

基于沙蓬科研文献资料和生态功能, 2010年本团队着手开展沙蓬遗传资源的收集、引种驯化和突变育种工作. 2014年在国际期刊*Genetic Resources and Crop Evolution*上较为全面地分析了沙蓬关键发育性状, 比较了沙米和藜麦主要营养物质含量以及当前产量差异, 并系统阐述了“沙蓬驯化”研究设想和发展前景^[35]. 该文章发表后一个月内, 本研究团队就收到联合国粮农组织等单位资助的Landscape Blog for People, Food and Nature (<http://peoplefoodandnature.org/blog/sand-rice-a-potential-food-crop-for-climate-change-impacted-landscapes/>)的邀请, 在该博客发表了博文: “Sand Rice: A Potential Food Crop for Climate Change Impacted Landscapes?”. 同年本团队根据沙蓬转录组数据, 筛选

表 2 本团队已经收集的71个沙蓬自然群体种子样本

Table 2 Information of the 71 sand rice natural populations that our group has sampled seeds

采样点中文全称	纬度(N)	经度(E)	沙漠/沙地	省份
西藏群体日喀则	29°14'13.56"	88°56'33"	雅鲁藏布江流域	西藏
西藏群体泽当	29°16'21.72"	91°45'23.04"	雅鲁藏布江流域	西藏
西藏群体桑日	29°17'30.84"	92°4'52.32"	雅鲁藏布江流域	西藏
西藏群体达嘎乡	29°19'20.28"	90°42'1.44"	雅鲁藏布江流域	西藏
西藏群体桑耶镇	29°19'30.36"	91°29'56.4"	雅鲁藏布江流域	西藏
西藏群体多吉扎寺	29°19'58.80"	91°7'7.32"	雅鲁藏布江流域	西藏
西藏群体贡嘎机场	29°20'3.12"	90°54'28.80"	雅鲁藏布江流域	西藏
西藏群体协荣	29°22'45.84"	90°54'31.68"	拉萨河流域	西藏
延津群体杨庄	35°16'20.64"	114°10'57.72"	延津沙地	河南
延津群体西杨	35°17'33.72"	114°9'36.36"	延津沙地	河南
延津群体袁庄	35°18'51.48"	114°9'17.64"	延津沙地	河南
铁盖乡	36°10'1.20"	100°34'8.4"	共和盆地沙漠	青海
都兰	36°18'21.60"	98°7'26.40"	共和盆地沙漠	青海
南北疆群体土木	36°34'32.52"	82°16'53.40"	塔克拉玛干沙漠	新疆
南北疆群体于田	36°47'44.16"	81°54'23.04"	塔克拉玛干沙漠	新疆
南北疆群体和田	37°12'19.44"	79°57'59.76"	塔克拉玛干沙漠	新疆
南北疆群体皮山	37°14'19.68"	79°1'2.28"	塔克拉玛干沙漠	新疆
景泰县	37°22'0.12"	104°8'8.16"	腾格里沙漠	甘肃
沙坡头黄河南	37°26'58.56"	104°59'35.16"	腾格里沙漠	宁夏
沙坡头水分场	37°27'54.00"	105°1'1.2"	腾格里沙漠	宁夏
南北疆群体叶城	37°48'33.12"	77°38'38.4"	塔克拉玛干沙漠	新疆
毛乌素苦蒿	37°49'33.24"	106°53'22.2"	毛乌素沙漠	内蒙古
毛乌素小石	38°1'58.80"	106°36'59.04"	毛乌素沙漠	内蒙古
毛乌素芦草	38°3'40.68"	106°34'15.60"	毛乌素沙漠	内蒙古
鄂托克旗	38°10'0.48"	107°31'3.72"	毛乌素沙漠	内蒙古
毛乌素昂敖	38°10'5.52"	107°32'1.68"	毛乌素沙漠	内蒙古
毛乌素敖格	38°11'42.00"	107°37'52.68"	毛乌素沙漠	内蒙古
毛乌素巴嘎	38°16'21"	107°48'57.96"	毛乌素沙漠	内蒙古
毛乌素盐红	38°22'39"	107°35'2.4"	毛乌素沙漠	内蒙古
乌审旗	38°29'5.99"	108°46'1.92"	毛乌素沙漠	内蒙古
民勤上新村	38°45'29.39"	102°59'14.93"	腾格里沙漠	甘肃
毛乌素沙湖	38°47'15.36"	106°20'31.20"	乌兰布和沙漠	宁夏
石嘴山平罗县庙湖	38°52'2.28"	106°46'9.12"	乌兰布和沙漠	宁夏
毛乌素红翔	38°59'2.4"	106°54'12.96"	乌兰布和沙漠	宁夏
阿拉善右旗马山井	39°15'0.36"	101°40'32.16"	巴丹吉林沙漠	内蒙古
临泽治沙站	39°17'16.80"	100°21'3.60"	巴丹吉林沙漠	甘肃
南北疆群体阿瓦	39°41'54.60"	80°59'9.6"	塔克拉玛干沙漠	新疆
敦煌鸣沙山	40°5'42"	94°39'10.80"	库木塔格沙漠	甘肃
敦煌敦煌山庄	40°6'23.67"	94°40'14.69"	库木塔格沙漠	甘肃

(表2续1)

采样点中文全称	纬度(N)	经度(E)	沙漠/沙地	省份
南北疆群体阿拉	40°12'33.84"	81°2'23.28"	塔克拉玛干沙漠	新疆
达拉特旗响沙湾	40°14'4.92"	109°57'7.56"	库布齐沙漠	内蒙古
巴彦淖尔市磴口县	40°22'6.96"	106°59'6.36"	乌兰布和沙漠	内蒙古
杭锦旗赫猫图	40°46'44.4"	108°14'49.20"	库布齐沙漠	内蒙古
科尔沁浑善达克9	42°9'20.52"	116°27'55.08"	浑善达克沙地	内蒙古
科尔沁浑善达克10	42°12'46.08"	116°17'36.24"	浑善达克沙地	内蒙古
科尔沁浑善达克3	42°49'49.8"	116°21'25.20"	浑善达克沙地	内蒙古
科尔沁浑善达克5	42°52'4.8"	122°25'40.80"	科尔沁沙地	内蒙古
科尔沁浑善达克7	42°59'31.92"	119°39'47.16"	科尔沁沙地	内蒙古
科尔沁浑善达克2	43°1'1.2"	120°24'54"	科尔沁沙地	内蒙古
科尔沁浑善达克8	43°6'42.48"	116°3'48.6"	浑善达克沙地	内蒙古
科尔沁浑善达克6	43°10'28.92"	117°34'48"	浑善达克沙地	内蒙古
科尔沁浑善达克1	43°14'6"	118°36'0.00"	科尔沁沙地	内蒙古
科尔沁浑善达克4	43°42'30.6"	122°50'36.30"	科尔沁沙地	内蒙古
北疆群体图开	44°1'3.36"	80°48'28.80"	图开沙漠	新疆
南北疆群体吉木	44°17'48.12"	89°9'54.36"	古尔班通古特沙漠	新疆
南北疆群体红旗	44°21'7.92"	88°54'4.68"	古尔班通古特沙漠	新疆
阜康大沙蒿	44°21'50.4"	87°53'9.60"	古尔班通古特沙漠	新疆
南北疆群体阜康	44°21'51.12"	87°53'8.52"	古尔班通古特沙漠	新疆
阜康梧桐沟	44°23'2.4"	87°52'30"	古尔班通古特沙漠	新疆
南北疆群体福海	46°42'7.92"	87°44'54.24"	古尔班通古特沙漠	新疆
北疆群体吉木乃	47°42'21.96"	85°49'42.96"	额尔齐斯河流域	新疆
北疆群体哈巴河南	47°47'12.12"	86°8'48.12"	额尔齐斯河流域	新疆
东北群体诺门罕	47°50'35.88"	118°51'47.16"	呼伦贝尔沙地	内蒙古
北疆群体白沙湖	48°2'30.84"	85°40'24.24"	额尔齐斯河流域	新疆
东北群体新巴尔虎左旗东南角	48°10'6.24"	118°19'3"	呼伦贝尔沙地	内蒙古
东北群体新巴尔虎左旗西南角	48°13'0.84"	118°11'30.12"	呼伦贝尔沙地	内蒙古
东北群体巴音诺日西	48°19'55.2"	118°30'10.08"	呼伦贝尔沙地	内蒙古
东北群体X303县道群体3	49°6'51.48"	117°47'47.40"	呼伦贝尔沙地	内蒙古
东北群体东乌珠尔苏木	49°15'2.52"	118°56'6.72"	呼伦贝尔沙地	内蒙古
东北群体X303县道群体4	49°15'27.72"	117°49'58.44"	呼伦贝尔沙地	内蒙古
东北群体和日斯特诺日湖北	49°28'51.24"	118°5'51.00"	呼伦贝尔沙地	内蒙古

获得221个单拷贝核基因，系统发育树构建结果表明，沙蓬是一个处于真双子叶较为基部的物种，和甜菜之间存在比较近的亲缘关系，而沙蓬和甜菜所属的石竹目在蔷薇类和菊类植物分化之前就已经形成，这为后期基于比较基因组学和基因共线性关系克隆沙蓬突变体基因奠定了坚实基础^[36,75]。2016年，本团队在《中国

沙漠》期刊上再次对沙蓬生物学特性、沙米食用价值与药用功效以及沙蓬的驯化策略和可行性进行了系统阐释^[37]。同时对沙蓬历史文献资料、沙米食用方式和药用功效等开展了详细的调查^[41]，并利用代谢组技术分析了不同地理来源沙米和藜麦商业产品之间的小分子化合物含量差异^[38]。至此，沙蓬驯化进入实验室和

试验田实施阶段。

沙蓬自然分布区的土壤类型主要有沙土、壤质砂土和砂质壤土等, 年平均温度为 7.56°C ($-2.30\sim 17.24^{\circ}\text{C}$), 年平均降水为 282.50 mm ($25\sim 1176\text{ mm}$), 其中80%以上的沙蓬资源分布在 400 mm 降水线范围内^[40]。沙蓬可以耐受 50°C 高温, 种子萌发和幼苗生长能耐受的盐胁迫和渗透势临界阈值分别为 18 g/kg 和 -0.94 MPa ^[36,76]。沙蓬具有极强的耐风蚀沙埋能力, 在沙埋达到株高266%时仍有部分幼苗可以存活^[77]。近年来, 在沙蓬野生变家种植技术、栽培技术规程以及系统选育等方面取得了较好的进展^[78-80]。2019~2021年, 北京易捷生态公司在乌兰布和沙漠开展规模化沙蓬种植, 每年种植面积约 3000 亩 ($1\text{ 亩}\approx 666.67\text{ m}^2$), 机械采收后的产量为 $30\sim 50\text{ 斤/亩}$ ^[40], 以初产品市场最低价 30 元/斤 计算, 年产值约为 $270\sim 450\text{ 万元}$ 。因此, 沙蓬引种栽培和遗传驯化可以有效利用我国北方干旱和半干旱地区的边际土地与沙漠资源, 具有良好的生态效益和经济社会效益。

3 沙蓬驯化研究技术路线

沙蓬种子是连续萌发, 出苗不齐、幼苗活力弱是沙蓬驯化和育种的主要限制因素。在长期适应流动沙丘过程中, 沙蓬演化形成了多种特异形态结构, 如浓密的表皮毛、长下胚轴、株型结构松散、易倒伏、侧枝优势和落粒等, 这些野生性状严重影响田间管理和后期种子的采集与产量^[40]。因此, 当前沙蓬驯化的主要目标是筛选齐苗壮苗株系, 选育早熟、株型结构紧凑、高产的区域专用品系, 创制单一驯化性状的新型品系。

自然群体丰富的遗传变异是植物引种驯化的源头资源, 而人工诱变可以显著提升突变速率, 已被广泛运用于正向遗传研究和作物育种。本团队拟通过个体(自然)选育和人工诱变两种策略开展沙蓬遗传驯化(图1)。具体为: 根据文献报道、标本馆记录和野外调查, 收集沙蓬自然分布区的野生植物资源; 通过多年多点同质园栽培, 建立关键性状数据库, 选育具有出苗整齐、幼苗健壮、早熟、株型紧凑等优异性状的株系; 采用化学诱变, 构建突变体库, 削弱草本性状如表皮毛、叶尖刺和长下胚轴等, 筛选农艺性状增强株系, 培育单一驯化性状栽培适宜品系。

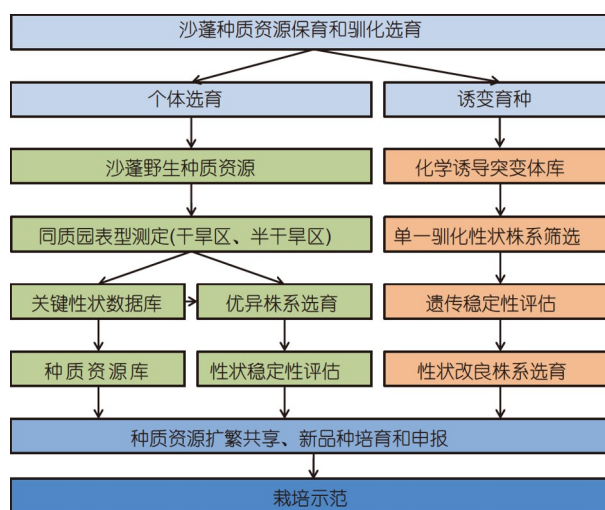


图1 沙蓬驯化技术路线图

Figure 1 Schematic of sand rice domestication

4 沙蓬引种栽培

根据单株平均种子数和千粒重, 自然生境中沙蓬的产量预计在 $2.1\sim 6.6\text{ g/m}^2$ ^[35,37]。基于迄今为止在流动沙丘上发现的单株种子产量最高的数据(82 g)估算, 沙蓬产量可达 128.1 g/m^2 ^[37]。2002年, 常根柱等人^[81]第一次在黄土高原(兰州大洼山)开展沙蓬引种栽培, 产量仅为 3.9 g/m^2 , 这可能跟播种时间较晚、田间水肥使用有关。本团队已经收集71个自然群体种子样本, 基本涵盖了我国北方主要沙漠和沙地的沙蓬种质资源(表2)。沙蓬的繁育方式主要以自交为主, 其植株高度、茎直径、基部侧枝长度、地上生物量、种子大小等表型在群体间均存在较大的差异^[35,82-84]。在干旱区和半干旱区建立同质园, 系统观测整个生育期的表型变异, 可快速筛选优异株系和区域专用品系。本团队连续多年分别在中国科学院沙坡头沙漠研究试验站(沙坡头站)和皋兰生态与农业综合试验站(皋兰站)进行沙蓬野生群体的引种栽培试验。其中, 沙坡头站位于腾格里沙漠东南缘, 处于阿拉善高原荒漠与荒漠草原的过渡带, 是典型的干旱荒漠区, 土壤基质为疏松、贫瘠的流动风沙土, 而皋兰站在地貌上属黄土高原向内陆剥蚀高原过渡区, 本区地带性土壤为灰钙土, 黄土母质。试验结果表明黄土地(图2A和B)和沙地(图2C和3A)种植沙蓬均可获得一定的产量。例如, 2016年皋兰站沙蓬试产结果显示^[85]: 6个株系中, 有4个株系预

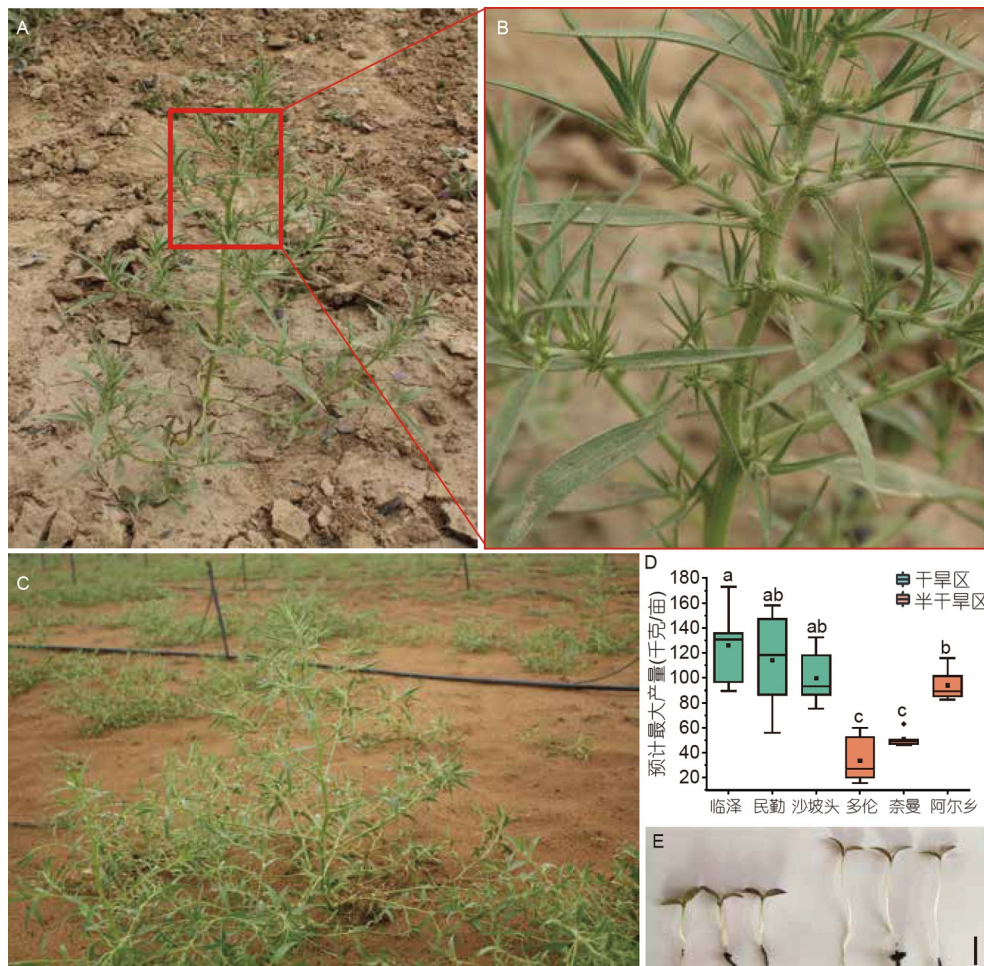


图 2 沙蓬引种栽培。A: 皋兰站黄土地沙蓬植株; B: A图中红框所示部分放大图; C: 沙坡头站沙地沙蓬植株; D: 6个沙蓬株系预计产量潜力(数据来源^[85]), 不同字母表示差异显著($n=6$, $P<0.05$); E: 蓝光对沙蓬苗下胚轴伸长的影响(图片来源^[93])。左边3株为蓝光处理过(LED灯波长470 nm)的沙蓬苗, 右边3株为对照沙蓬苗, 中间标尺为1 cm

Figure 2 Introduction and cultivation of sand rice. A: A sand rice plant in loess soil at Gaolan station; B: a part of shoot within the red rectangle in A is enlarged to show the axillary spikes; C: a sand rice plant in sandy soil at Shapotou station; D: seed yields of six independent sand rice lines ($n=6$), original data were from ref. [85]. Different letters show the significant differences at $P<0.05$. E: The effects of blue light on hypocotyl elongation of sand rice seedlings (image resource is from ref. [93]). The left three seedlings are under blue light treatment (470 nm), and the right three are under white light condition. The scale bar is 1 cm

计亩产潜力可达100 kg左右(图2D)。

5 沙蓬栽培品系选育

本团队选取6个来自半干旱区(多伦、奈曼和阿尔乡)和干旱区(临泽、民勤和沙坡头)的自然群体, 通过3年室内外结合选育后, 于2016年在中国科学院皋兰站开展了田间小区适应性评估工作。各株系收获种子粒径为1.87~2.34 mm, 千粒重为1.15~2.89 g, 单株种子产量为22.74~85.20 g, 收获指数为0.08~0.20, 估计产量

28.54~129.55 g/m²^[85]。其中, 来自干旱区的群体地上生物量较大, 比如植株较高、分枝较多、主茎直径较大、穗数目较多, 而来自半干旱区的群体种子萌发率较高、开花时间较早、生活史较短, 株型紧凑, 种子粒径较大, 收获指数较高^[85]。文献考证表明, 沙蓬当前产量和北美东部史前玉米、早期欧洲小麦(AD 1850~1900)以及向日葵和藜麦的产量(50~100 g/m²)^[86]基本相当。来自东部沙地的阿尔乡株系综合农艺性状最好, 产量最高, 是沙蓬选育的优异株系, 故命名为国雄1号(GX-1)。2021年, 皋兰站栽培试验实测数据表明, GX-1

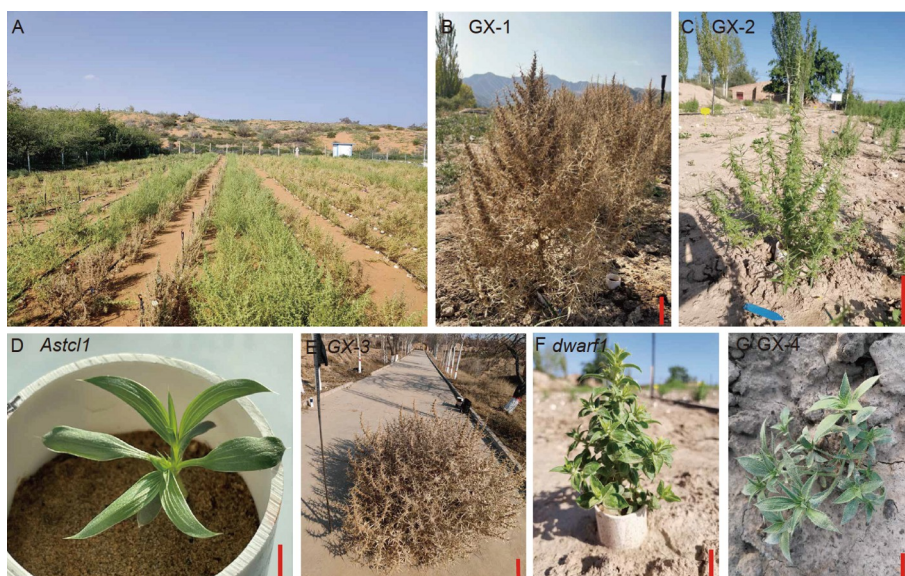


图3 沙蓬栽培品系选育. A: 沙蓬诱变株系沙地筛选; B: GX-1, 标尺为10 cm; C: GX-2, 标尺为5 cm; D: 表皮毛减少株系*Astcl1*, 标尺为0.5 cm; E: GX-3, 标尺为10 cm; F: 矮化株系*dwarf1*, 标尺为2 cm; G: 顶穗株系GX-4, 标尺为1 cm

Figure 3 Cultivar breeding of sand rice. A: Screening of mutant lines in sandy soil; B: GX-1, scale bar is 10 cm; C: GX-2, scale bar is 5 cm; D: *Agriophyllum squarrosum trichomeless1 (Astcl1)*, scale bar is 0.5 cm; E: GX-3, scale bar is 10 cm; F: *dwarf1*, scale bar is 2 cm; G: top spike line GX-4, scale bar is 1 cm

株系的最大单株产量可达209 g(图3B).

现有主要作物(如小麦、水稻和大麦)的驯化历史表明, 种子大小和落粒是早期栽培或者驯化的焦点问题^[19,87-91]. 另一个关键驯化综合征(Domestication syndrome)是萌发抑制的丢失, 这一改变是假谷物(Pseudocereals)藜属(*Chenopodium*)以及一些豆类(Pulses, Fabaceae)作物的重要驯化性状^[30,86,92]. 沙蓬种子呈现连续萌发模式, 出苗整齐度较差且苗期活力较弱. 这一问题在前期自然群体选育和化学诱变的沙坡头株系中都有不同程度的呈现, 当前急需筛选出苗整齐、幼苗活力强的自然株系或人工诱导突变体. 种子大小和幼苗活力存在显著关联, 较大的种子在深耕栽培中具有很强的竞争优势, 利于收获^[30,90]. 2019年本团队在分析71个沙蓬自然群体种子的粒径和千粒重后, 筛选出6个株系. 连续两年的同质园实验结果表明, 来自多伦南的一个株系(GX-2)出苗速度快, 整齐度高, 生育期较短. 2021年, 皋兰站开展田间小区实验, GX-2呈现出苗整齐、侧枝较少, 整体植株结构紧凑, 单株种子产量为90 g(图3C).

本团队前期采用X射线、重离子辐射和甲基磺酸乙酯(ethyl methanesulfonate, EMS)处理沙蓬种子时发现, X射线和重离子辐射诱变的半致死剂量分别为450

和160 Gy, 高于一般植物; EMS诱变的半致死剂量为0.67%, 低于一般植物, 表明沙蓬种子抗辐射能力较强而对EMS诱变较为敏感^[93]. 选取沙坡头、奈曼和多伦南基因型, 采用EMS诱变, 目前已经分别获得1500, 5341和352个EMS诱变的M₂沙蓬株系^[40]. 通过筛选M₂株系, 成功获得20株表皮毛较少的突变体, 其中*Agriophyllum squarrosum trichomeless1 (Astcl1)*, 图3D)株系经M₃和M₄两代培养发现其表型能够稳定遗传, 表型变异是由隐性单基因突变造成的, 说明短期内通过诱导沙蓬突变, 筛选草本性状改良的突变体, 培育单一驯化性状的栽培株系是可行的^[75]. *Astcl1*株系幼苗叶片、成熟植株叶片、茎、穗状花序表面表皮毛密度显著减少, *Astcl1*突变主要影响沙蓬表皮毛发育起始^[75]. *Astcl1*株系种子粒径较大, 种皮颜色和野生型之间也存在差异. 选取M₄突变体和野生型植株, 分别构建2个混池样本进行转录组测序分析(bulked segregant RNA-seq). 结合等位基因频率、测序深度筛选候选SNP, 进一步基于近缘物种基因组共线性作图分析将*Astcl1*定位在甜菜第6染色体(Bv6, 18.97 Mb)和藜麦第14和6染色体(CqA14, 5.56 Mb; CqB06, 2.69 Mb)上端^[75]. 此外, 在*Astcl1*株系的分离群体中, 又筛选获得了一个单株产量可达285 g的优异株系(GX-3, 图3E).

20世纪60年代开启的绿色革命技术显著地提升了全球粮食生产,有效地缓解了全球粮食安全危机^[94].其中,小麦和水稻矮化品种的遗传选育和大规模推广种植是绿色革命的关键技术之一^[94].由于早期下胚轴的可塑性伸长、侧枝优先发育以及松散的株型结构,野生沙蓬植株容易倒伏,所以选育矮化品系也是沙蓬驯化的重要目标.在沙蓬化学诱导突变体库中,本研究团队前期筛选获得了一株矮化突变体*dwarf1*,呈现下胚轴变短、叶形变圆、叶尖刺变短、植株节间变短、植株矮化、茎秆变粗且硬度增加、株型和穗结构紧凑等表型,且可以在代际间稳定遗传(图3F).遗传分析表明,*dwarf1*株系的表型变异是由隐性单基因突变造成的.利用测序定位和图位克隆技术,*dwarf1*被定位到0.81 Mb的物理区间中^[40].目前正在沙坡头站和皋兰站开展*dwarf1*株系的田间适应性评估实验.此外,在乌兰布和沙漠发现了一株自然突变体(GX-4,图3G),其主枝顶端可形成花器官并最终发育成穗,而野生型植株顶端只形成叶片,初步研究发现该性状也可以在代际遗传.因此,GX-4株系应为沙蓬驯化选育的理想材料.

6 沙蓬相关专利

自2016年起,沙蓬和沙米直接相关的专利呈现较快的增长^[40],目前可以查询到的专利数至少有68项(<https://www.cnki.net/>).内容主要涉及:沙蓬浸出物在降血脂、降糖和防止高血压等方面的应用,沙蓬总黄酮的提取、种子休眠破除和萌发促进、种质资源扩繁、大田种植以及驯化等方法的研发,沙米相关食品的专利主要是沙米凉粉、代餐粉、白酒、沙米月饼、沙米馒头、醋等制作方法,还有部分是外观设计.本团队获得授权的沙蓬专利主要有沙米脱粒机的研发(专利号ZL201720637547.1)、一种荒漠植物总DNA的提取方法(专利号CN105713902B)、沙米愈伤组织及其诱导增殖方法(专利号CN106489744B)、用于沙蓬组织培养的培养基、不定芽和不定根的诱导方法(专利号CN112042538B)、炒沙米及其制作方法(专利号CN106616242B)等.需要特别指出的是,沙蓬和沙米相关的药品、食品、保健品研发,以及沙蓬栽培与遗传改良直接相关的研究都远远落后于藜麦.

7 沙蓬遗传驯化急需突破的瓶颈问题

沙米已有1300余年的食用历史,但是沙蓬几乎没有进行过任何的遗传改良.本团队从开始沙蓬驯化研究以来,一直致力于沙蓬遗传转化体系的建立,然而在成苗和生根以及二者的协同诱导效率上进展缓慢.这是利用基因编辑技术快速驯化沙蓬的最关键限制因素.

沙蓬出苗不整齐,苗期活力弱,利用自然选育和人工诱变培育齐苗壮苗优异株系是实现沙蓬驯化的首要问题.

系统全面地分析不同种质资源的表型变异是开展沙蓬自然选育和遗传改良的重要基础,当前急需在不同气候和自然环境条件下全面评价沙蓬全生育期的性状变异.然而,沙蓬的部分极端适应性状是开展表型分析的限制因素.例如,下胚轴的可塑性生长模式是沙蓬应对风蚀沙埋、保障出苗的关键性状,施加夜间蓝光处理,可以抑制下胚轴伸长(图2E)^[93],但不同风沙活动区来源的沙蓬下胚轴长度差异较大,过长的下胚轴严重影响后期的株型结构和表型测定比较.来自东部半干旱区沙地的沙蓬生育期为142~157天,对光周期变化响应迅速,易出现严重早花,而中西部干旱区沙漠的沙蓬生育期为168~178天,很难在东部沙地完成生活史^[82,85].沙蓬自然分布区降水变化异质性较高,不同基因型对水分的适应性有较大差异,比较分析控制实验和不同降水梯度自然环境之间的表型变异也是难点之一.

8 结论和展望

沙蓬广泛分布于沙漠生态系统中,严苛的生境赋予沙蓬极强的逆境适应能力.沙蓬具有生态修复功能,不与主粮竞争耕地且品质优良.因此,大力发展沙蓬作为未来作物,可以充分利用边际土地提高粮食产量和供给多样性,对于我国干旱区粮食安全具有重要战略意义.本团队前期利用自然选育和人工诱变培育了6个优异株系,仍需要不同区域的栽培试验来评估适应性和确认实际产量,并最终申报沙蓬新品种.同时,沙蓬突变株系还有待进一步精细定位和准确克隆突变基因.最近有研究尝试分析不同基因型沙米和藜麦的淀粉理化性质差异^[53],以及沙米淀粉在不同湿热处理条

件下结构和理化性质变化^[51], 然而沙米营养物质和加工相关的理化性质与功能属性研究还较少, 尚需更多的科研人员和社会组织投入来促进沙米在食品加工和产业化方面的应用。

作为一种潜势粮食作物, 挖掘主要性状的遗传决定基础是驯化沙蓬的关键。在驯化过程中关键性状的趋同进化常与一些重要的直系同源基因或者信号通路关联^[29]。沙蓬可以耐受50℃的高温处理, 本团队前期筛选了部分和热激响应相关的基因, 其表达模式和拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)同源基因相类似, 说明这些基因在沙蓬物种演化形成过程中是保守的^[36,82]。此外, 自然群体性状的观测是目前研究的重点和难点。分子

标记的开发和高效等位基因的挖掘可以有效地促进沙蓬的驯化和育种。前期选取了10个沙蓬代表性群体, 分析*DA-Related 1 (DARI)*这一种子大小相关候选基因的变异式样, 发现与表型分化相一致, *DARI*的遗传分化主要发生在东部群体(NM)和其他9个中西部群体之间^[82]。因此, 利用主要粮食作物驯化研究成果, 选取驯化关键基因, 分析其群体变异式样, 开发分子标记, 可有效助力沙蓬遗传驯化和分子育种。

总之, 沙蓬驯化研究工作充分发挥了我国北方干旱区自然和资源优势, 体现了分子遗传学和生理生态学学科交叉与综合的基础前沿研究特点, 将极大地推动我国荒漠植物的基础研究和资源开发。

参考文献

- Hasegawa T, Wakatsuki H, Ju H, et al. A global dataset for the projected impacts of climate change on four major crops. *Sci Data*, 2022, 9: 58
- Zhao C, Liu B, Piao S, et al. Temperature increase reduces global yields of major crops in four independent estimates. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2017, 114: 9326–9331
- Porter J R, Xie L, Challinor A J, et al. Food security and food production systems. In: *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge: Cambridge University Press, 2014. 485–533
- Wheeler T, von Braun J. Climate change impacts on global food security. *Science*, 2013, 341: 508–513
- Khoury C K, Björkman A D, Dempewolf H, et al. Increasing homogeneity in global food supplies and the implications for food security. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2014, 111: 4001–4006
- Cui K, Shoemaker S P. A look at food security in China. *NPJ Sci Food*, 2018, 2: 4
- Chen Y F, Wang J Y. China's food security situation and strategy under the background of opening-up (in Chinese). *J Nat Resour*, 2021, 36: 1616–1630 [陈秧分, 王介勇. 对外开放背景下中国粮食安全形势研判与战略选择. 自然资源学报, 2021, 36: 1616–1630]
- Wang Z, Zheng Y P. Impacts of global change on China's food security (in Chinese). *Geogr Res*, 2001, 20: 282–289 [王铮, 郑一萍. 全球变化对中国粮食安全的影响分析. 地理研究, 2001, 20: 282–289]
- Tester M, Langridge P. Breeding technologies to increase crop production in a changing world. *Science*, 2010, 327: 818–822
- Bevan M W, Uauy C, Wulff B B H, et al. Genomic innovation for crop improvement. *Nature*, 2017, 543: 346–354
- Bailey-Serres J, Parker J E, Ainsworth E A, et al. Genetic strategies for improving crop yields. *Nature*, 2019, 575: 109–118
- Gerten D, Heck V, Jägermeyr J, et al. Feeding ten billion people is possible within four terrestrial planetary boundaries. *Nat Sustain*, 2020, 3: 200–208
- Chang J, Havlík P, Leclère D, et al. Reconciling regional nitrogen boundaries with global food security. *Nat Food*, 2021, 2: 700–711
- Duan J, Ren C C, Wang S, et al. Consolidation of agricultural land can contribute to agricultural sustainability in China. *Nat Food*, 2021, 2: 1014–1022
- Østerberg J T, Xiang W, Olsen L I, et al. Accelerating the domestication of new crops: feasibility and approaches. *Trends Plant Sci*, 2017, 22: 373–384
- Dawson I K, Powell W, Hendre P, et al. The role of genetics in mainstreaming the production of new and orphan crops to diversify food systems and support human nutrition. *New Phytol*, 2019, 224: 37–54
- Fernie A R, Yan J. *de novo* Domestication: an alternative route toward new crops for the future. *Mol Plant*, 2019, 12: 615–631
- Stetter M G, Gates D J, Mei W, et al. How to make a domesticate. *Curr Biol*, 2017, 27: R896–R900
- Doebley J F, Gaut B S, Smith B D. The molecular genetics of crop domestication. *Cell*, 2006, 127: 1309–1321

- 20 Yu H, Li J Y. Breeding future crops to feed the world through *de novo* domestication. *Nat Commun*, 2022, 13: 1171
- 21 Sedbrook J C, Phippen W B, Marks M D. New approaches to facilitate rapid domestication of a wild plant to an oilseed crop: example pennycress (*Thlaspi arvense* L.). *Plant Sci*, 2014, 227: 122–132
- 22 Chopra R, Johnson E B, Emenecker R, et al. Identification and stacking of crucial traits required for the domestication of pennycress. *Nat Food*, 2020, 1: 84–91
- 23 DeHaan L, Larson S, López-Marqués R L, et al. Roadmap for accelerated domestication of an emerging perennial grain crop. *Trends Plant Sci*, 2020, 25: 525–537
- 24 Li T, Yang X, Yu Y, et al. Domestication of wild tomato is accelerated by genome editing. *Nat Biotechnol*, 2018, 36: 1160–1163
- 25 Zsögön A, Čermák T, Naves E R, et al. *de novo* Domestication of wild tomato using genome editing. *Nat Biotechnol*, 2018, 36: 1211–1216
- 26 Lemmon Z H, Reem N T, Dalrymple J, et al. Rapid improvement of domestication traits in an orphan crop by genome editing. *Nat Plants*, 2018, 4: 766–770
- 27 Cohen S, Koltai H, Selvaraj G, et al. Assessment of the nutritional and medicinal potential of tubers from hairy stork's-bill (*Erodium crassifolium* L'Hér), a wild plant species inhabiting arid southeast mediterranean regions. *Plants*, 2020, 9: 1069
- 28 Yu H, Lin T, Meng X, et al. A route to *de novo* domestication of wild allotetraploid rice. *Cell*, 2021, 184: 1156–1170.e14
- 29 Lenser T, Theißen G. Molecular mechanisms involved in convergent crop domestication. *Trends Plant Sci*, 2013, 18: 704–714
- 30 Fuller D Q, Denham T, Arroyo-Kalin M, et al. Convergent evolution and parallelism in plant domestication revealed by an expanding archaeological record. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2014, 111: 6147–6152
- 31 Yang X P, Yu Y, Xu C. *De novo* domestication to create new crops (in Chinese). *Hereditas*, 2019, 41: 827–835 [杨新萍, 于媛, 许操. 重新设计与快速驯化创造新型作物. *遗传*, 2019, 41: 827–835]
- 32 Chen Q, Li W, Tan L, et al. Harnessing knowledge from maize and rice domestication for new crop breeding. *Mol Plant*, 2021, 14: 9–26
- 33 Gaston A, Osorio S, Denoyes B, et al. Applying the solanaceae strategies to strawberry crop improvement. *Trends Plant Sci*, 2020, 25: 130–140
- 34 Lu H Y, Yi S W, Xu Z W, et al. Chinese deserts and sand fields in last glacial maximum and holocene optimum. *Chin Sci Bull*, 2013, 58: 2775–2783
- 35 Chen G X, Zhao J C, Zhao X, et al. A psammophyte *Agriophyllum squarrosum* (L.) Moq.: a potential food crop. *Genet Resour Crop Evol*, 2014, 61: 669–676
- 36 Zhao P S, Capella-Gutiérrez S, Shi Y, et al. Transcriptomic analysis of a psammophyte food crop, sand rice (*Agriophyllum squarrosum*) and identification of candidate genes essential for sand dune adaptation. *BMC Genomics*, 2014, 15: 872
- 37 Zhao J C, Zhao P S, Zhao X, et al. Biological characters, nutrient value and domestication feasibility of *Agriophyllum squarrosum* (in Chinese). *J Desert Res*, 2016, 36: 636–643 [赵杰才, 赵鹏善, 赵昕, 等. 沙米(*Agriophyllum squarrosum*)生物学特性、营养价值及驯化可行性. *中国沙漠*, 2016, 36: 636–643]
- 38 Zhao J C, Ma Y, Zhou Q, et al. Comparative analysis on metabolomics of *Agriophyllum squarrosum* and *Chenopodium quinoa* seeds (in Chinese). *Food Nutrit China*, 2016, 22: 64–68 [赵杰才, 麻彦, 周琴, 等. 沙米和藜麦种子代谢组比较分析. *中国食物与营养*, 2016, 22: 64–68]
- 39 Xu H Y, Feng X H, Zhang J Y, et al. Recent progress in research on *Agriophyllum squarrosum* (L.) Moq. (in Chinese). *Food Sci*, 2020, 41: 346–354 [许海燕, 冯鑫红, 张金玉, 等. 沙蓬的研究进展. *食品科学*, 2020, 41: 346–354]
- 40 Zhao P S, Li X F, Sun H, et al. Healthy values and *de novo* domestication of sand rice (*Agriophyllum squarrosum*), a comparative view against *Chenopodium quinoa*. *Crit Rev Food Sci Nutr*, 2021, doi: 10.1080/10408398.2021.1999202
- 41 Zhao J C, Zhang C F, Chen G X. Investigation of ancient literature and survey of traditional food culture related to sand rice (*Agriophyllum squarrosum*) (in Chinese without English abstract). *Agricul Archaeol*, 2016, 6: 40–43 [赵杰才, 张凤春, 陈国雄. 沙米文献考证及传统饮食文化调查. *农业考古*, 2016, 6: 40–43]
- 42 van der Kamp J W, Poutanen K, Seal C J, et al. The HEALTHGRAIN definition of 'whole grain'. *Food Nutr Res*, 2014, 58: 22100
- 43 Graf B L, Rojas-Silva P, Rojo L E, et al. Innovations in health value and functional food development of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.). *Compr Rev Food Sci Food Saf*, 2015, 14: 431–445
- 44 Shi Z X, Yang X S, Yao Y, et al. Quality characters analysis of the seed of 60 domestic and overseas quinoa accessions (in Chinese). *J Plant Genetic Resour*, 2017, 18: 88–93 [石振兴, 杨修仕, 么杨, 等. 60份国内外藜麦材料子粒的品质性状分析. *植物遗传资源学报*, 2017, 18: 88–93]
- 45 Hu Y B, Yang X S, Lu P, et al. Diversity and correlation of quality traits in quinoa germplasms from North China (in Chinese). *Acta Agronom*

- Sin, 2017, 43: 464–470 [胡一波, 杨修仕, 陆平, 等. 中国北部藜麦品质性状的多样性和相关性分析. 作物学报, 2017, 43: 464–470]
- 46 Liu X, Yang S Y, Gan X Y, et al. Genetic diversity, biological characteristics, and nutrient components of artificially cultivated *Agriophyllum squarrosum* (in Chinese). J Inner Mongolia Agric Univ (Nat Sci Ed), 2022, 43: 53–58 [刘璇, 杨少云, 甘晓燕, 等. 人工种植沙米的遗传多样性、生物学特征及营养成分分析. 内蒙古农业大学学报(自然科学版), 2022, 43: 53–58]
- 47 Kozioł M J. Chemical composition and nutritional evaluation of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.). J Food Compos Anal, 1992, 5: 35–68
- 48 Brad K. Research on fatty acid and amino acid components of *Agriophyllum squarrosum* seeds from Xinjiang. Agric Sci Tech-Hunan, 2011, 12: 789–791
- 49 Meng H C, Xu H Y, Liu H Y, et al. Analysis of triglycerides in the seed of psammophyte *Agriophyllum squarrosum* (in Chinese). J Chin Cereals Oils Assoc, 2017, 32: 87–93 [蒙昊聪, 许海燕, 刘宏义, 等. 沙生植物沙米的油中甘油三酯的结构分析与特点. 中国粮油学报, 2017, 32: 87–93]
- 50 Peng J, Wang Y, Chen G, et al. Morphological and physicochemical properties of very small granules starch from *Agriophyllum squarrosum* (L.) Moq. in comparison with maize starch. Starch-Stärke, 2018, 70: 1700068
- 51 Wu C, Ji G, Gao F, et al. Effect of heat-moisture treatment on the structural and physicochemical characteristics of sand rice (*Agriophyllum squarrosum*) starch. Food Sci Nutr, 2021, 9: 6720–6727
- 52 Ren Y, Guo K, Zhang B, et al. Comparison of physicochemical properties of very small granule starches from endosperms of dicotyledon plants. Int J Biol Macromol, 2020, 154: 818–825
- 53 Han L, Qiu S, Cao S, et al. Molecular characteristics and physicochemical properties of very small granule starch isolated from *Agriophyllum squarrosum* seeds. Carbohydr Polym, 2021, 273: 118583
- 54 World Health Organization/Food and Agriculture Organization/United Nations University. Protein and amino acid requirements in human nutrition report of a joint WHO/FAO/UNU expert consultation. WHO Technical Report Series No. 935. WHO, Geneva. 2007
- 55 Oria M, Harrison M, Stallings V A. Committee to review the dietary reference intakes for sodium and potassium. National Academies of Sciences, Engineering, and Medicine, Health and Medicine Division, Food and Nutrition Board. Washington, DC: National Academies Press (US), 2019, March 5
- 56 Nascimento A C, Mota C, Coelho I, et al. Characterisation of nutrient profile of quinoa (*Chenopodium quinoa*), amaranth (*Amaranthus caudatus*), and purple corn (*Zea mays* L.) consumed in the North of Argentina: proximates, minerals and trace elements. Food Chem, 2014, 148: 420–426
- 57 Peng J, Zhang M Q, Xing M K, et al. Physiochemical and functional properties of protein isolates prepared from bran and perisperm of sand rice seeds (*Agriophyllum squarrosum*) (in Chinese). Food Sci, 2017, 38: 71–76 [彭菁, 章梦琦, 邢梦珂, 等. 沙米麸皮和外胚乳分离蛋白的理化及功能性质. 食品科学, 2017, 38: 71–76]
- 58 Gao F, Ji G Y, Chen K F, et al. Structure and gelatinization properties of *Agriophyllum squarrosum* starch (in Chinese). J Hainan Normal Univ (Nat Sci), 2020, 33: 441–445 [高凡, 纪桂英, 陈凯斐, 等. 沙米淀粉的结构和糊化性质. 海南师范大学学报(自然科学版), 2020, 33: 441–445]
- 59 Tang Y, Li X, Zhang B, et al. Characterisation of phenolics, betanins and antioxidant activities in seeds of three *Chenopodium quinoa* Willd. genotypes. Food Chem, 2015, 166: 380–388
- 60 Hemalatha P, Bomzan D P, Sathyendra Rao B V, et al. Distribution of phenolic antioxidants in whole and milled fractions of quinoa and their inhibitory effects on α -amylase and α -glucosidase activities. Food Chem, 2016, 199: 330–338
- 61 Gómez-Caravaca A M, Iafelice G, Verardo V, et al. Influence of pearling process on phenolic and saponin content in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd). Food Chem, 2014, 157: 174–178
- 62 Eerdengbilige. Research progress of the chemical constituents of Mongolian medicine *Agriophyllum squarrosum* (in Chinese without English abstract). J Med Pharmacy Chin Minorities, 2014, 23: 1–2 [额尔灯毕力格. 蒙药沙蓬的化学成分研究进展. 中国民族医药杂志, 2014, 23: 1–2]
- 63 Yin X Y, Wang W D, Qian C J, et al. Analysis of metabolomics in *Agriophyllum squarrosum* based on UPLC-MS (in Chinese). Chin J Exp Tradit Med Formulae, 2018, 24: 14–19 [尹晓月, 王维东, 钱朝菊, 等. 基于UPLC-MS的沙米代谢组学分析. 中国实验方剂学杂志, 2018, 24: 14–19]
- 64 Kong L Q, Zhang L, Li Y S. Isolation and identification of oleanane type triterpenoid saponins from *Agriophyllum squarrosum* (in Chinese). J Shenyang Pharm Univ, 2018, 35: 443–447 [孔令群, 张岚, 李玉山. 沙蓬齐墩果烷型三萜皂苷的分离与鉴定. 沈阳药科大学学报, 2018, 35: 443–447]
- 65 Jin Y, Li Y H, Hui Y Q, et al. The chemical constituents of total flavonoids from *Agriophyllum squarrosum* (in Chinese). J Shenyang Pharm Univ, 2015, 32: 519–522 [靳阳, 李英华, 回业乾, 等. 沙蓬降糖总黄酮有效部位的化学成分. 沈阳药科大学学报, 2015, 32: 519–522]
- 66 Xu H Y, Zheng H C, Zhang H W, et al. Comparison of antioxidant constituents of *Agriophyllum squarrosum* seed with conventional crop seeds. J

- Food Sci, 2018, 83: 1823–1831
- 67 Wang Q, Shao H, Zhang Z, et al. Phenolic profile and antioxidant properties of sand rice (*Agriophyllum squarrosum*) as affected by cooking and *in vitro* digestion. *J Sci Food Agric*, 2019, 99: 3871–3878
 - 68 Wang Q, Wang A, Yan S S, et al. Phenolic composition, antioxidant capacity and starch digestibility *in vitro* of sand rice (in Chinese). *J Shaanxi Normal Univ (Nat Sci Ed)*, 2020, 48: 42–47 [王琦, 王安, 闫帅帅, 等. 沙蓬籽的酚类组成、抗氧化活性及其淀粉体外消化特性. 陕西师范大学学报(自然科学版), 2020, 48: 42–47]
 - 69 Zhou S, Yang J, Qian C, et al. Organic acid metabolites involved in local adaptation to altitudinal gradient in *Agriophyllum squarrosum*, a desert medicinal plant. *J Plant Res*, 2021, 134: 999–1011
 - 70 Zhou S, Yan X, Yang J, et al. Variations in flavonoid metabolites along altitudinal gradient in a desert medicinal plant *Agriophyllum squarrosum*. *Front Plant Sci*, 2021, 12: 1306
 - 71 Xu H Y. Hepatoprotective effects of the Constituents of *Agriophyllum squarrosum* Seed and *Xanthoceras sorbifolia* Xylem from Inner Mongolia (in Chinese). Dissertation for Doctoral Degree. Hohhot: Inner Mongolia University, 2019. [许海燕. 内蒙古特色植物沙米及文冠木成分的保肝作用研究. 博士学位论文. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2019.]
 - 72 Zhang J Y, Zhao H L, Cui J Y, et al. Biomass of *Agriophyllum squarrosum* community and its function on mobile sand dune in Horqin sandy land (in Chinese). *J Soil Water Conserv*, 2003, 17: 152–154 [张继义, 赵哈林, 崔建垣, 等. 科尔沁沙地流动沙丘沙米群落生物量特征及其防风固沙作用. 水土保持学报, 2003, 17: 152–154]
 - 73 Liu F, Li H, Cui Y, et al. Chronology and plant utilization from the earliest walled settlement in the Hexi Corridor, northwestern China. *Radiocarbon*, 2019, 61: 971–989
 - 74 Gao Q. The “grass seed” is *Agriophyllum squarrosum* in Dunhuang manuscripts. *J Dunhuang Stud*, 2002, 42: 43–44
 - 75 Zhang J W, Zhao P S, Zhao J C, et al. Synteny-based mapping of causal point mutations relevant to sand rice (*Agriophyllum squarrosum*) *trichomeless1* mutant by RNA-sequencing. *J Plant Physiol*, 2018, 231: 86–95
 - 76 Chen W, Ma R J, Wang J H. Effect of salt and drought simulated by PEG on seed germination and seedling growth of *Agriophyllum squarrosum* (in Chinese). *Agric Res Arid Areas*, 2012, 30: 113–119 [陈文, 马瑞君, 王桔红. 盐和PEG模拟干旱胁迫对沙米种子萌发及幼苗生长的影响. 干旱地区农业研究, 2012, 30: 113–119]
 - 77 Zhao H L, Qu H, Zhou R L, et al. Effects of sand burial on growth, survival, photosynthetic and transpiration properties of *Agriophyllum squarrosum* seedlings (in Chinese). *Acta Ecol Sin*, 2013, 33: 5574–5579 [赵哈林, 曲浩, 周瑞莲, 等. 沙埋对沙米幼苗生长、存活及光合蒸腾特性的影响. 生态学报, 2013, 33: 5574–5579]
 - 78 Ma X F, Yan X, Qian C J, et al. *de novo* Domestication of crops: principles, progress and challenges—an example from *Agriophyllum squarrosum* (in Chinese). *J Nantong Univ (Nat Sci Ed)*, 2021, 20: 19–30 [马小飞, 燕霞, 钱朝菊, 等. 作物的从头驯化: 原理、进展及挑战——以野生植物沙米的驯化为例. 南通大学学报(自然科学版), 2021, 20: 19–30]
 - 79 Yang S Y, Gan X Y, Zhang L, et al. Planting technology of *Agriophyllum squarrosum* (Linn.) Moq. from wild planting to home planting (in Chinese). *Ningxia J Agric Forestry Sci Tech*, 2021, 62: 4–6 [杨少云, 甘晓燕, 张丽, 等. 沙米野生变家种植技术探究. 宁夏农林科技, 2021, 62: 4–6]
 - 80 Ma X F, Wang L H, Liu Y S, et al. *Agriophyllum squarrosum* cultivation technology regulation (in Chinese without English version). Local Standards of Gansu Province, DB62/T 4363-2021, 2021-09-04 [马小飞, 汪连海, 刘悦善, 等. 沙蓬栽培技术规程. 甘肃省地方标准, DB62/T 4363-2021, 2021-09-04]
 - 81 Chang G Z, Wang C Y, Wang J G. Studies on experiments of cultivation of introduced *Calligonum mongolicum*, *Artemisia sphaerocephala* and *Agriophyllum squarrosum* in Lanzhou (in Chinese without English abstract). *J Tradit Chin Vet Med*, 2003, S1: 45–47 [常根柱, 王成义, 王建国. 沙拐枣, 白沙蒿, 沙米兰州引种栽培试验研究报告. 中兽医医药杂志, 2003, S1: 45–47]
 - 82 Zhao P S, Zhang J W, Qian C J, et al. SNP discovery and genetic variation of candidate genes relevant to heat tolerance and agronomic traits in natural populations of sand rice (*Agriophyllum squarrosum*). *Front Plant Sci*, 2017, 8: 536
 - 83 Yin C L, Qian C J, Chen G X, et al. The influence of selection of ecological differentiation to the phenotype polymorphism of *Agriophyllum squarrosum* (in Chinese). *J Desert Res*, 2016, 36: 364–373 [尹成亮, 钱朝菊, 陈国雄, 等. 生态分化选择对沙米(*Agriophyllum squarrosum*)表型多样性的影响. 中国沙漠, 2016, 36: 364–373]
 - 84 Yin C L, Zhao J C, Hu J L, et al. Phenotypic variation of a potential food crop, *Agriophyllum squarrosum*, impacted by environmental heterogeneity (in Chinese). *Sci Sin-Vitae*, 2016, 46: 1324–1335 [尹成亮, 赵杰才, 胡进玲, 等. 环境异质性和潜在粮食作物沙米表型变异的影响]

- 响. 中国科学: 生命科学, 2016, 46: 1324–1335]
- 85 Zhang J, Zhao J, Zhou Q, et al. The agronomic performance of sand rice (*Agriophyllum squarrosum*), a potential semi-arid crop species. *Genet Resour Crop Evol*, 2018, 65: 2293–2301
- 86 Smith B D. Origins of agriculture in eastern North America. *Science*, 1989, 246: 1566–1571
- 87 Li C, Zhou A, Sang T. Rice domestication by reducing shattering. *Science*, 2006, 311: 1936–1939
- 88 Konishi S, Izawa T, Lin S Y, et al. An SNP caused loss of seed shattering during rice domestication. *Science*, 2006, 312: 1392–1396
- 89 Simons K J, Fellers J P, Trick H N, et al. Molecular characterization of the major wheat domestication gene *Q*. *Genetics*, 2006, 172: 547–555
- 90 Purugganan M D, Fuller D Q. The nature of selection during plant domestication. *Nature*, 2009, 457: 843–848
- 91 Pourkheirandish M, Hensel G, Kilian B, et al. Evolution of the grain dispersal system in barley. *Cell*, 2015, 162: 527–539
- 92 Fuller D Q. Contrasting patterns in crop domestication and domestication rates: recent archaeobotanical insights from the Old World. *Ann Bot*, 2007, 100: 903–924
- 93 Zhao J C. Preliminary domestication of *Agriophyllum squarrosum* (in Chinese). Dissertation for Doctoral Degree. Beijing: Graduate School of Chinese Academy of Sciences, 2016 [赵杰才. 沙米驯化初步研究. 博士学位论文. 北京: 中国科学院研究生院, 2016]
- 94 Khush G S. Green revolution: the way forward. *Nat Rev Genet*, 2001, 2: 815–822

***De novo* domestication and preliminary cultivar development of sand rice (*Agriophyllum squarrosum*), a sand dune pioneer species**

ZHAO PengShan^{1,2,3}, RAN RuiLan^{1,4}, LI XiaoFeng^{1,4}, SUN Hong^{1,4}, ZHAO JieCai^{1,2},
ZHAO Xin^{1,2} & CHEN GuoXiong^{1,2}

1 Key Laboratory of Stress Physiology and Ecology in Cold and Arid Regions, Gansu Province, Northwest Institute of Eco-Environment and Resources, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China;

2 Shapotou Desert Research and Experiment Station, Northwest Institute of Eco-Environment and Resources, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China;

3 Gaolan Station of Agricultural and Ecological Experiment, Northwest Institute of Eco-Environment and Resources, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China;

4 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

The comprehensive utilization of desert plants and sandy land resources is of far-reaching significance to the eco-civilization progress and food security in the arid region of northern China. The pioneer species *Agriophyllum squarrosum* is broadly distributed on the mobile sand dunes in the arid and semi-arid areas of northern China. Its seed, also called sand rice, has well-balanced nutritional values and has been consumed for more than 1300 years. In 2010, our group first initiated the domestication research of sand rice by investigating the various historical literature and food consuming records of sand rice. Genetic modification and breeding are currently dependent on natural populations and artificial mutagenesis. A few modified lines with better agronomic traits have been initially isolated, laying a material foundation for further cultivation evaluation in different areas and cultivar declaration. However, the speed domestication of sand rice still requires systematically analyzing phenotypic variation among different germplasms, the establishment of a genetic transformation system, and isolating elite lines with a synchronous germination rate and strong seedling vigor.

***de novo* domestication, *Agriophyllum squarrosum*, sand rice, desert plant**

doi: 10.1360/SSV-2022-0006