

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2022.14047

综 述

谷子近缘野生种的亲缘关系及其利用研究

赵美丞^{1,2} 刁现民^{2,*}

¹ 中国科学院遗传与发育生物学研究所农业资源研究中心 / 河北省节水农业重点实验室, 河北石家庄 050021; ² 中国农业科学院作物科学研究所, 北京 100081

摘 要: 谷子在约 1 万年前由青狗尾草驯化而来, 我国是谷子的起源中心。谷子所属的狗尾草属在全世界约有 125 个种, 其中中国有 15 个种, 从二倍体到八倍体均有。目前利用染色体原位杂交技术鉴定出狗尾草属 6 个基因组, 利用分子标记分析发现狗尾草属是多起源的, 与其多样性的基因组一致。系统演化分析发现, 青狗尾草和谷子亲缘关系最近, 其次是法式狗尾草和轮生狗尾草; 基因组比较分析发现, *S. adhaerans* 的 B 基因组和 *S. grisebachii* 的 C 基因组与谷子和青狗尾草的 A 基因组具有相对近的亲缘关系, 而其他基因组和谷子亲缘较远。在野生资源的利用方面, 谷子育种工作者已成功将近缘野生种自然发生的抗除草剂基因转育到谷子中, 培育成功了可化学除草的新品种并在生产上利用。本文对谷子野生种的分类、基因组构成、系统进化关系和遗传育种的研究进展进行了综述, 重点讨论了谷子近缘野生种在谷子起源与驯化、遗传育种中起到的作用, 并对谷子近缘野生种在谷子驯化及育种中的进一步利用做了展望。

关键词: 谷子; 近缘野生种; 系统进化分析; 遗传育种

Phylogeny of wild *Setaria* species and their utilization in foxtail millet breeding

ZHAO Mei-Cheng^{1,2} and DIAO Xian-Min^{2,*}

¹ Center for Agricultural Resources Research, Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences / Hebei Province Key Laboratory for Water-Saving Agriculture, Shijiazhuang 050021, Hebei, China; ² Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China

Abstract: Foxtail millet (*Setaria italica*) was domesticated from the wild ancestor, green foxtail (*S. viridis*), about ten thousand years ago in China. Foxtail millet belongs to *Setaria* genus, which includes about 125 species of panicoid grasses worldwide, and 15 species of them in China varied from diploid to octoploid. Currently, six genomes in the *Setaria* genus have been identified by GISH (genomic in situ hybridization). Molecular phylogenetic analyses show that the *Setaria* genus is polyphyletic, in line with the characteristic of diversified genomes. Phylogeny of *Setaria* genus reveal that foxtail millet is most closely related with green foxtail, and then *S. fabrei* and *S. verticillata*, and that A genome of *S. italica*/*S. viridis* appears to be closer to B genome of *S. adhaeran* and C genome of *S. grisebachii* than the other known genomes. For utilization of wild species resources, foxtail millet breeders have successfully introduced the naturally mutated herbicide-resistant genes from green foxtail into cultivars, resulting in the herbicide-resistant foxtail millet variety. Here, we review the recent advances of wild species of foxtail millet in species classification, genome constitution and phylogenetic relationships, and highlight the utility of the wild species resources for breeding and domestication of foxtail millet. We also discuss the potentials of the wild *Setaria* species in discovery of domestication genes and breeding in foxtail millet in the future.

Keywords: foxtail millet; wild species; phylogenetic analysis; breeding

本研究由国家重点研发计划项目(2019YFD1000700/2019YFD1000701, 2018YFD1000706/2018YFD1000700), 国家现代农业产业技术体系建设专项(CARS-06-13.5-A4), 国家自然科学基金项目(31871634)和河北省自然科学基金项目(C2020503004)资助。

This study was supported by the National Key Research and Development Program of China (2019YFD1000700/2019YFD1000701, 2018YFD1000706/2018YFD1000700), the China Agricultural Research System (CARS-06-13.5-A4), the National Natural Science Foundation of China (31871634), and the Natural Science Foundation of Hebei Province (C2020503004).

* 通信作者(Corresponding author): 刁现民, E-mail: diaoxianmin@caas.cn

第一作者联系方式: E-mail: mczhao@sjziam.ac.cn

Received (收稿日期): 2021-02-02; Accepted (接受日期): 2021-05-17; Published online (网络出版日期): 2021-05-24.

URL: <https://kns.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20210524.1127.002.html>

谷子(*Setaria italica*)是起源于我国的重要粮食作物,其驯化栽培历史可追溯到 16,000 年前,属于人类最早驯化栽培的禾谷类作物^[1]。在漫长的中华农耕文明历史中,谷子和黍稷(糜子)(*Panicum miliaceum*)一直是我国北方旱作农业的主栽作物,可以说谷子和黍稷是中华北方文明的缔造作物。谷子脱壳后的小米,膳食纤维和不饱和脂肪酸含量高,营养丰富,被社会公认为是健康保健食品。谷子抗旱、耐瘠薄、水分利用效率高,至今仍是北方旱作生态农业建设的主体作物,被认为是应对未来日益变暖气候和干旱生态环境的战略储备作物,在目前的种植业结构调整中起着主要作用^[2]。谷子及其野生祖先种青狗尾草(*S. viridis*)自花授粉、单穗结实多、生育期短(60~70 d)、植株矮小适于实验室操作、二倍体重复序列少且基因组小(~430 Mb),很适合功能基因研究,被认为是禾本科黍亚科的模式作物^[3];谷子属于 C₄ 作物,其抗旱耐逆的特性也极为突出,因而也被广泛接受为 C₄ 光合作用和植物耐逆及水分高效利用的模式作物^[4],随着两届国际谷子遗传学会议的召开,谷子和青狗尾草已发展成国际遗传学届高度关注的功能基因研究模式植物。

作物近缘野生种是作物品种资源的重要组成部分,在作物起源进化研究中是不可替代的基础材料,同时在抗病耐逆、产量和品质性状方面蕴藏着丰富的变异类型,对遗传育种的长期稳定发展不可或缺。相对于小麦、水稻等主要农作物的近缘野生资源研究,谷子方面的研究是落后的,20 世纪 50 年代至 80 年代的资源收集均是针对农家品种和育成品种,从来没有对谷子近缘种有过正式组织的收集整理,所有谷子近缘种的搜集和整理均是研究者自己的研究兴趣,因此我国种质库中只保存有很少的谷子近缘野生种资源^[5]。对谷子近缘野生种的研究始于李先闻等^[6]前辈在 20 世纪 40 年代对谷子起源的研究,他们分析了谷子和青狗尾草、法式狗尾草(*S. faberii*)的杂交及后代,确定了青狗尾草是谷子的野生祖先,随后多年对谷子近缘种的研究多集中在近缘种的鉴定、染色体核型组成等方面^[7]。20 世纪 90 年代及以后,随着细胞学技术、分子生物学技术的进步,国内外对谷子近缘种的科学系统研究进入到快速发展阶段,利用细胞学技术确定了多个谷子近缘种的染色体分组和组成^[8-10],利用基因组特定基因序列分析研究了狗尾草属谷子近缘种系统衍生关系^[9-11]。在谷子近缘野生种的研究和育种利用方面,

主要体现在 3 个方面,一是利用近缘种进行谷子的起源和驯化研究,二是利用野生种和谷子杂交并回交的核置换而进行质核互作型雄性不育系的培育,三是利用谷子和抗除草剂的青狗尾草杂交,转育青狗尾草的抗除草剂等基因,培育抗除草剂的谷子品种。本文对谷子野生资源的研究进展进行了系统总结,并分析谷子近缘野生种研究和利用中的问题,对未来的研究也进行了展望。

1 谷子近缘野生种的植物学分类与分布和搜集保存

狗尾草属属于禾本科(Gramineae)、黍亚科(Panicoideae)、黍系(Panicatae)、黍族(Paniceae)。对谷子最早的植物学描述是 1753 年林奈做的分类,将谷子命名为 *Panicum italicum*。1812 年 Beauvois^[1]将谷子归属到狗尾草属(*Setaria*),命名为 *Setaria italica*,以后虽有多篇关于谷子植物学名称的报道,但属于狗尾草属是大家都肯定的。根据美国衣阿华州立大学 Dekker 团队的总结,全世界的狗尾草属有 125 个种左右^[12-13],但确切数目并不清楚,这受到种间及种内形态学变异、基因组倍性变异等多方面的影响。在这 125 个种中,非洲有 74 个种,美洲有 25 个种,其他分布于欧亚大陆^[12-13],由于非洲分布有狗尾草属绝大部分物种(74/125),因此狗尾草属被认为起源于非洲。Rominger^[14]总结,北美洲有 43 个种,并将这 43 个种根据形态学分为 3 个亚属:*Ptychophyllum* 6 个种、*Paurochaetium* 10 个种和 *Setaria* 27 个种,这 43 个种中 25 个属于北美本地种,10 个来源于南美,8 个来源于欧亚大陆。Pensiero^[15]则构建了南美洲的 43 个狗尾草属物种的检索表,并对每个种的植物学特征和地理分布进行了表述。植物学国际权威的 *Systematic Botany Monographs* 在 2014 年发表了 Morrone 等^[16]对美洲以外(旧大陆)地区 66 个狗尾草属种的修订整理,包括了 66 个种的检索表,每个种的植物学性状描述和地理分布特征等。这是目前狗尾草属最新最全面的植物学整理。

美国密苏里大学的 Kellogg 教授团队对单子叶植物及狗尾草属植物分类方面开展了深入细致的工作,根据该团队的最新研究,狗尾草属(*Setaria*)由 99 个种(Species)构成,并认为狗尾草属植物起源于温带地区^[17]。此外,该团队对狗尾草属的主要物种分布地、染色体数目等信息进行了梳理汇总(表 1)。如 *S. sulcata* 和 *S. palmifolia* 主要分布在潮湿的热带雨

林地区, *S. nigrirostris* 和 *S. sphacelata* 主要分布在微湿的草原地区, *S. rara* 和 *S. reflexa* 主要分布在干燥的开放地带。此外, 有相当一部分物种, 如青狗尾草(*S. viridis*)、法氏狗尾草(*S. fabrei*)、轮生狗尾草(*S. verticillata*)、金色狗尾草(*S. glauca*/*S. pumila*)、皱叶狗尾草(*S. plicata*)和棕叶狗尾草(*S. palmifolia*)等作为杂草在人类农业活动的影响下, 已经从原始的栖息地扩散分布至全球多个地区^[16]。根据《中国植物志》等相关文献, 我国有大约有 15 个种、3 个亚种、

5 个变种, 其中列入中国狗尾草属分种检索表的有 9 个种、1 个变种^[18]。国际上关于狗尾草属的研究缺乏合作, 狗尾草属的文献存在同种多名和同名多种的现象, 因此狗尾草属确切的种的数量尚不清楚。

国际上狗尾草属植物的搜集整理, 主要是研究植物分类的植物学者进行的, 以及作为杂草研究的搜集。近年来, 随着青狗尾草和谷子作为功能基因研究模式植物的发展, 国际上才有了专门作为遗传研究材料的搜集和整理。在谷子野生资源保存方面,

表 1 狗尾草属物种的分布与染色体倍性(修改自 Kellogg^[19])
Table 1 Geographical distribution and chromosome number of *Setaria* species (Modified from Kellogg^[19])

物种名称 Species name	起源地 Origin	染色体数目 Chromosome number (2n)
<i>S. adhaerens</i>	亚洲 Asia	18
<i>S. apiculata</i>	澳大利亚 Australia	36
<i>S. barbata</i>	非洲 Africa	54, 56
<i>S. faberi</i>	南美洲 South America	36
<i>S. flavida</i>	澳大利亚 Australia	44, 54
<i>S. geminata</i>	非洲 Africa	ND
<i>S. grisebachii</i>	北美洲和南美洲 North and South America	18
<i>S. homonyma</i>	非洲 Africa	ND
<i>S. italica</i>	亚洲 Asia	18, 36
<i>S. kagerensis</i>	非洲 Africa	18
<i>S. lachnea</i>	南美洲 South America	36
<i>S. leucopilata</i>	美国, 墨西哥, 南美洲 USA, Mexico, and South America	54, 68, 72
<i>S. longiseta</i>	非洲 Africa	36
<i>S. macrostachya</i>	北美洲和南美洲 North and South America	54, 72
<i>S. magna</i>	北美洲和南美洲 North and South America	36
<i>S. nigrirostris</i>	非洲 Africa	18, 36, 54
<i>S. oblongata</i>	阿根廷和玻利维亚 Argentina and Bolivia	ND
<i>S. palmifolia</i>	亚洲和非洲 Asia and Africa	54, 36
<i>S. pampeana</i>	阿根廷 Argentina	50
<i>S. pflanzii</i>	南美洲 South America	36
<i>S. plicata</i>	亚洲 Asia	ND
<i>S. pumila</i>	非洲和亚洲 Africa and Asia	36, 54
<i>S. restioidea</i>	非洲 Africa	ND
<i>S. rosenfurtii</i>	南美洲 South America	ND
<i>S. scabrifolia</i>	南美洲 South America	ND
<i>S. sphacelata</i>	非洲 Africa	18, 36, 54
<i>S. sulcata</i>	北美洲和南美洲 North and South America	18, 32, 36
<i>S. tenacissima</i>	北美洲和南美洲 North and South America	54, 36
<i>S. vaginata</i>	南美洲 South America	18
<i>S. verticillata</i>	欧亚大陆 Eurasia	36, 54
<i>S. viridis</i>	亚洲 Asia	18
<i>S. vulpiseta</i>	北美洲和南美洲 North and South America	36, 54

ND 代表染色体数目未知。ND indicates an undetermined number of chromosomes.

虽然中国、美国、日本等国家的种质库中都保存有狗尾草材料,但数量很少,且多数是青狗尾草。青狗尾草以外的物种,很多材料的命名不一定正确,在应用时一定要重新进行植物学鉴定。

国际上有 3 个实验室在狗尾草属材料搜集整理和研究上有着显著的优势。美国衣阿华州立大学农学院的杂草实验室,长期从事农田杂草控制的相关工作,尤其是狗尾草属的青狗尾草、法式狗尾草、轮生狗尾草和金色狗尾草的搜集整理,从杂草生物学的角度进行了较为系统的研究^[20]。美国密苏里大学 Kellogg 实验室长期从事禾本科植物的系统分类研究,近 20 年来从非洲、欧亚大陆和美洲大陆搜集了狗尾草属近 70 个种的材料,并利用叶绿体基因 *ndhF* 和核基因 *knotted1* 的序列为标记,研究了狗尾草属种间的进化关系,同时也形成了谷子近缘种最多的野生资源库^[16-17,21]。中国农业科学院作物科学研究所谷子基因资源创新研究组刁现民研究员等从 20 世纪 80 年代后期开始,30 多年来坚持搜集整理狗尾草属材料,特别是 2009 年组织国家谷子产业技术体系对我国北方的青狗尾草进行了一次较为系统的搜集^[22],该研究团队目前保有狗尾草属 20 余个种 1530 份材料,并正在对这些材料进行整理、繁种、编目和入库。

2 谷子近缘种的染色体和基因组构成

狗尾草属物种的染色体基数为 $x = 9$ ^[6],已鉴定的二倍体原始种($2n = 2x = 18$)有青狗尾草、谷子、*S. adhaerans* 和 *S. grisebachii*; 四倍体包括轮生狗尾草(*S. verticillata*)、法式狗尾草(*S. faberii*)、金色狗尾草(*S. glauca*/*S. pumila*)、*S. queenslandica* 和皱叶狗尾草(*S. plicata*); 六倍体有金色狗尾草、棕叶狗尾草(*S. palmifolia*)和断穗狗尾草(*S. arenaria*); 八倍体目前只在金色狗尾草中发现^[8-9,23]。染色体多倍化是该属一个很明显的特点,特别是金色狗尾草,这个物种中同时存在四倍体、六倍体和八倍体等,这些不同倍性的物种究竟是该归为一个种,还是应该分开归为不同种,目前尚缺乏深入的研究。

由于青狗尾草是谷子的野生祖先,该种的研究最多最早,它的基因组早在 20 世纪 40 年代就被命名为 A,由于谷子和青狗尾草可相互杂交且后代正常可育,谷子的基因组也被命名为 A。此后很长时间狗尾草属的基因组研究处于停滞状态,直到近 60 年后的 2001 年 Benabdelmouna 等^[10]利用 GISH 技术发现 *S. adhaerans* 的基因组不同于 A,因而被命名

为 B。基于同样的原理, Wang 等^[8]在 2009 年发现二倍体物种 *S. grisebachii* 的基因组既不能和谷子的 A 基因组杂交,也不能和 *S. adhaerans* 的 B 基因组杂交,因而将 *S. grisebachii* 的基因组命名为 C。狗尾草属的 A、B、C 三个基因组均来自于对二倍体物种的基因组鉴定,这种鉴定结果相对简单。利用已知的这 3 个基因组为对照基因组, Zhao 等^[9]对多个多倍体狗尾草属物种金色狗尾草、皱叶狗尾草、棕叶狗尾草和断穗狗尾草的基因组进行鉴定发现,金色狗尾草的基因组为 D,皱叶狗尾草、棕叶狗尾草的基因组为 E,断穗狗尾草的基因组为 F。到目前为止,狗尾草属共发现了这 6 种基因组类型,其中 A、B、C 有二倍体原始种, D、E、F 均来自于多倍体物种,没有相应的二倍体物种。

B 基因组虽然最初是由二倍体种 *S. adhaerans* 命名,以后的研究也发现了其他二倍体材料也可能是具有 B 基因组或者和 B 基因很近似的基因组。青 9 (Qing 9)是在中国河北省石家庄市近郊搜集到的一个狗尾草材料,最初认为是青狗尾草,但细胞学原位杂交发现其基因组和 B 基因组的 *S. adhaerans* 相互杂交的 GISH 信号均匀分布在 9 对染色体上,说明其基因组是 B 基因组,以后的分子标记分析也证明了这一点^[9]。但在植物学形态上,青 9 在叶型、穗部刚毛、刚毛倒刺等多个方面既不同于 A 基因组的青狗尾草,也不同于 B 基因组的 *S. adhaerans*。这些证据表明青 9 不是青狗尾草,而可能是属于 BB 基因组的一个新种。另一种可能是青 9 的基因组虽和 B 很相似,但实际上和 B 有较大的差异,是 B 基因组的一个近缘基因组^[9]。这方面尚缺乏深入的工作,相关的分析对清楚认识青 9 的基因组,以及狗尾草属的基因组演化有重要意义。根据目前的已有结果,基本可以认为青 9 很可能是狗尾草属的一个新种,有必要对该材料进行系统的植物分类学分析确定其是否为一个新种。

狗尾草属很多物种是多倍体,从四倍体到八倍体都有,在基因组构成上,研究相对清楚的是四倍体材料。法式狗尾草和轮生狗尾草最早被鉴定为异源四倍体,它们的基因组均被认为是 AABB^[10]。尽管法式狗尾草和轮生狗尾草基因组相同,但它们之间在植物学性状上差异很大,法式狗尾草和青狗尾草更相近,而轮生狗尾草和 *S. adhaerans* 近似。最明显的区别特征是轮生狗尾草的刚毛上生有倒钩,而法式狗尾草没有。以后的分子标记分析表明,法式

狗尾草的 B 基因组和我们已知的 *S. adhaerans* 的 B 基因组差异很大^[9,24], 也就是说法式狗尾草和轮生狗尾草的 A 基因组均与已知的谷子和青狗尾草的 A 基因组一致, 而轮生狗尾草的 B 基因组来源于 *S. adhaerans*, 法式狗尾草的 B 基因组不是来源现在的 *S. adhaerans*, 而是来源于一个未知的与 *S. adhaerans* 的基因组相对近的二倍体种。Kellogg 团队甚至认为法式狗尾草的 B 基因组根本不是 B, 而是另外一个基因组^[25]。四倍体的 *S. queenslandica* 基因组构成是 AAAA/AAA'A', 它是目前 A 基因组发现的唯一一个同源/部分同源四倍体^[8], 通过形态学的观察发现 *S. queenslandica* 在植物形态和生长发育表现上同谷子基本一致: 分蘖少, 结实正常, 而且籽粒大小与谷子也很接近, 但它仍保持着自然落粒的野生性状^[8]。CC 基因组也含有一个部分同源四倍体 *S. lachea* (CCC'C')^[9]。但含有 CC 基因组的异源多倍体野生种目前还没有报道。

金色狗尾草(*S. glauca*)是除青狗尾草之外分布最为广泛的种, 目前已报道的金色狗尾草均是多倍体, 有四倍体、六倍体和八倍数, 未见二倍体种。Zhao 等^[9]利用 GISH 原位杂交将 A (*S. viridis*)、B (*S. adhaerans*)、C (*S. grisebachii*)基因组作为探针与

金色狗尾草的染色体进行杂交, 均未发现明显杂交信号, 这说明金色狗尾草含有新的基因组构成, 并将之命名为 D。此外, 多个独立的研究利用不同的分子标记构建的系统进化树表明金色狗尾草总是形成一个独立的分支, 也支持了金色狗尾草含有新的 D 基因组^[9,24]。

皱叶狗尾草(*S. plicata*)和棕叶狗尾草(*S. palmifolia*)是 2 个多年生种, 均为多倍体。在基于 *knotted1* 及 5S *rDNA* 的进化分析中, 两者独立于 A/B/C/D 基因组的物种且同属一个分支, 这表明两者的亲缘关系较近, GISH 杂交分析也表明两者的基因组相似度很高。因此这 2 个种中可能存在新的基因组(命名为 E)^[9]。

断穗狗尾草(*S. arenaria*)的研究报道非常少。Zhao 等^[9]对来自中国云南的一个六倍体断穗狗尾草的研究发现, 其亲缘关系与目前已知的狗尾草种较远, 因此推测其也具备新的基因组(命名为 F)。狗尾草属的多基因组特性, 支持了该属为多起源^[21], 即狗尾草属很多种之间不具有近的亲缘关系。根据前人已报道的狗尾草属不同物种的 GISH 结果及系统进化分析, 我们对其基因组构成及系统进化关系进行了总结和梳理(表 2 和图 1)。

表 2 狗尾草已知的基因组构成
Table 2 Published genome constitutions of *Setaria* species

种名 Species name	起源地 Origin	搜集号 Accession number	染色体倍数 Chromosome number	基因组构成 Genome constitutions
<i>S. viridis</i>	中国河北 Hebei, China	N033	2n = 2x = 18	AA
<i>S. viridis</i>	俄罗斯 Russia	09005	2n = 2x = 18	AA
青 9 Qing 9	中国河北 Hebei, China	N011	2n = 2x = 18	BB
<i>S. adhaerans</i>	西班牙 Spain	02448	2n = 2x = 18	BB
<i>S. adhaerans</i>	美国夏威夷 Hawaii, USA	25001	2n = 2x = 18	BB
<i>S. grisebachii</i>	墨西哥 Mexico	03001	2n = 2x = 18	CC
<i>S. queenslandica</i>	澳大利亚 Australia	PI316342	2n = 4x = 36	AAAA
<i>S. lachnea</i>	澳大利亚 Australia	11001	2n = 4x = 36	CCC'C'
<i>S. verticillata</i>	法国 France	08006	2n = 4x = 36	AABB
<i>S. faberi</i>	俄罗斯 Russia	02005	2n = 4x = 36	AABB
<i>S. glauca</i>	美国 USA	04004	2n = 4x = 36	X (DD)
<i>S. glauca</i>	日本 Japan	04002	2n = 8x = 72	X (DD)
<i>S. plicata</i>	中国昆明 Kunming, China	25001	2n = 4x = 36	X (EE)
<i>S. palmifolia</i>	中国昆明 Kunming, China	26001	2n = 6x = 54	X (EE)
<i>S. arenaria</i>	中国昆明 Kunming, China	27001	2n = 6x = 54	X (FF)

X 代表该物种含有一个新的基因组但基因组构成未知。
X indicates that the species contains a novel genome but genome constitution is still undetermined.

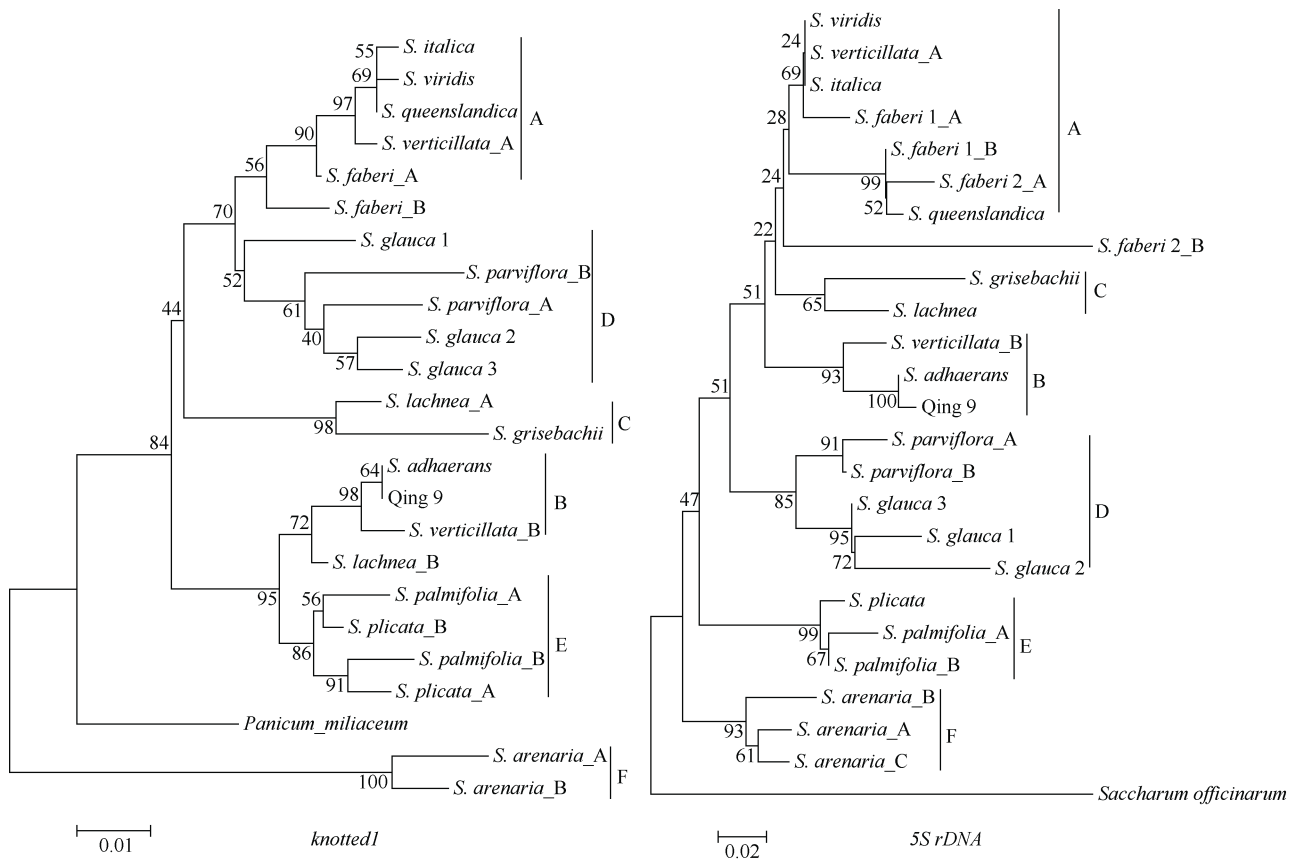


图 1 基于 *knotted1* 和 *5S rDNA* 基因构建的狗尾草属系统进化树

Fig. 1 Phylogenetic tree of *Setaria* species based on the *knotted1* and *5S rDNA* gene

种名后字母代表不同的拷贝, 6 个不同的基因组(A~F)被区分开来。

The capital alphabet following the species name indicates the different copies of each gene in the corresponding species, and six genomes (A~F) are identified and distinguished from each other.

3 谷子近缘种的遗传进化关系

对谷子近缘种遗传进化关系的清楚认识对于其合理利用极为重要。早期的研究多是利用蛋白质标记的同工酶技术开展的, 以后更可靠且具体的结果主要来源细胞学染色体原位杂交和基于分子标记的聚类分析。基于染色体核型和染色体原位杂交的工作已如前节所述, 这方面的工作能够区别不同的基因组, 但在不同基因组之间的系统演化关系上所起的作用很小。目前关于不同狗尾草物种之间的, 或者说不同基因组之间的进化关系的进展, 可靠的结果主要来源于基于 PCR 随机扩增标记和特定基因序列 SNP 标记的聚类分析。

3.1 基于蛋白质标记的研究

吴权明和白君礼^[26]将同工酶技术与细胞遗传学相结合, 对谷子与轮生狗尾草(2x、4x)野生种之间的遗传关系进行了分析。结果表明, 谷子与轮生狗尾草四倍体类型(4x)具有一定的同源性, 而与轮生狗

尾草二倍体类型(2x)的同源性较少。青狗尾草(谷子)和轮生狗尾草二倍体类型(2x)是轮生狗尾草四倍体类型(4x)最可能的 2 个祖先种。轮生狗尾草二倍体类型与四倍体类型尽管在形态上具有一定的相似性, 由于生殖隔离的存在, 将轮生狗尾草二倍体类型命名为 *Setaria verticillata*, 轮生狗尾草四倍体类型命名为 *Setaria verticiformis* 是正确的, 它们分别属于 2 个不同的分类群。黎裕和王雅儒^[27]利用 SDS-PAGE 技术对 36 份来自世界各地的谷子材料和 10 个种的 24 份谷子近缘野生种材料进行蛋白变异分析发现, 狗尾草野生种之间的变异, 远大于谷子种内的变异。

吴权明等^[28-29]采用聚丙烯酰胺凝胶电泳技术, 对谷子及其 8 个狗尾草野生种进行酯酶同工酶分析。结果表明, 谷子及其不同野生种种间同工酶谱差异性主要表现为大多数酶带的差异, 酯酶同工酶的酶带条数与各种间的倍性水平无明显相关关系。谷子栽培品种、西藏野谷子 190 和青狗尾草 3 类材料间的亲缘关系最为密切, 这 3 种材料与法氏狗尾

草、断穗狗尾草表现出较近的亲缘关系, 轮生狗尾草的 2 个种居中, 而金色狗尾草、皱叶狗尾草与上述几个物种的亲缘关系较远。

阎洪波等^[30]用同工酶淀粉凝胶电泳技术分析了在中国北方谷子主产区采集与收集的谷子、谷子近缘野生种青狗尾草(包括谷莠子)和金狗尾草的代表群体, 等位酶分析结果表明青狗尾草同其他以自花授粉为主的一年生植物相比表现更高的遗传变异性, 不同地理来源的青狗尾草同谷子的亲缘关系存在一定的差异, 表现为 2 个种内部由于地理区域造成的遗传差异大于种间的遗传差异。该结果与之前的研究即中国来源谷子与中国青狗尾草关系较近, 而欧洲谷子与欧洲来源的青狗尾草关系更近相一致^[31-32], 这些结果均支持把谷子和青狗尾草划为一个种的观点。

3.2 基于基因组序列变异标记的研究

中国农业科学院品种资源研究所的黎裕等^[33]最早利用 RAPD 标记进行了谷子及其近缘野生种的亲缘关系聚类分析, 结果发现谷子和青狗尾草是交叉融合的, 说明它们之间很近的亲缘关系, 这也支持青狗尾草是谷子野生祖先的结论。所有的供试材料清楚的分为 2 类, 法式狗尾草和轮生狗尾草与谷子、青狗尾草等聚在一起, 说明法式狗尾草和轮生狗尾草与谷子有着近的亲缘关系; 另一类则是 5 份金色狗尾草(*S. glauca*)和 1 份 *S. sphacelata*, 说明金色狗尾草和谷子的亲缘关系较远, 这也和金色狗尾草的基因组划分为 D, 不同于谷子的 A 和 *S. adhaerans* 的 B 一致^[9]。河北省农林科学院谷子研究所刁现民团队的李伟等^[34]利用 ISSR 标记对谷子近缘种的分析所得的结论和黎裕等人利用 RAPD 标记所得的结论很类似, 也把谷子、青狗尾草、法式狗尾草、轮生狗尾草等聚在一起形成一类, 而所有的金色狗尾草和 *S. parviflora* 聚在一起, 单独形成一类。

利用特定基因的 SNP 变异进行物种间亲缘关系分析是进化遗传学所普遍接受的方法。Doust 等^[21]利用叶绿体基因 *ndhF* 和核基因 *knotted1* 两个基因的片段, 对禾本科黍族穗部具有刚毛的几个属的进化关系进行分析, 结果均将供试的狗尾草属物种分成几个不同的组, 其中青狗尾草、谷子和轮生狗尾草是一组; 而金色狗尾草形成一组; 且发现狗尾草属这 2 个组的遗传距离大于部分不同属物种之间的遗传距离, 因而首次提出了狗尾草属多起源的观点。在这个工作的基础上, Kellogg 等^[17]利用叶绿体

基因 *ndhF* 的序列, 对狗尾草属 53 个种进行了遗传进化关系分析, 结果发现这些材料被清楚的分为 12 个组, 这些组之间的遗传差距很大, 甚至大于作为外群体(Out group)的样品。根据这个结果, 他们提出了狗尾草属物种是多起源的, 甚至认为狗尾草属应该细分为 12 个属。他们的结果证明, 只有法式狗尾草和轮生狗尾草和谷子有着较紧密的亲缘关系。这样的结果与 GISH 技术进行基因组类型研究的结果一致^[8-10]。

基于分子标记如叶绿体基因 *ndhF* 和核编码基因 *knotted1* 及 5S *rDNA* 构建的系统进化树, 揭示了谷子近缘野生种可以构成几个独立的分枝, 这与 GISH 基因组构成的结果一致。其中谷子、青狗尾草、轮生狗尾草、法式狗尾草、*S. queenslandica* 形成一个分支, 该结果支持了青狗尾草是谷子的祖先, 且这些种中均含有 AA 基因组构成^[8-9,17,21]。BB 基因组的 *S. adhaerens* 和轮生狗尾草的另外一个拷贝形成一个独立的分枝, 证实了轮生狗尾草的另外一个供体就是 *S. adhaerens*^[9,24]。基于 GISH 结果法式狗尾草曾被认为是基因组构成为 AABB 的异源四倍体^[10], 但 Zhao 等^[9]和 Kim 等^[24]的系统进化分析发现, 法式狗尾草的 A 基因组和青狗尾草的 AA 基因组存在较近的关系, 但其 B 基因组与 *S. adhaerens* 的 B 不相关, 因此四倍体法式狗尾草的 B 基因组来源还有待进一步确认。此外, 在植物形态学上法式狗尾草与青狗尾草具都表现为直刚毛, 而轮生狗尾草与 B 基因组的 *S. adhaerans* 及青 9 具有典型的“倒刺”型刚毛, 这从另外一个角度说明法式狗尾草可能不具有 B 基因组构成^[9]。Zhao 等^[9]进化树分析最先表明四倍体 *S. lachnea* 与 C 基因组的 *S. grisebachii* 聚为一类, 随后 Kim 等^[24]的进化树分析也得到了类似结果。GISH 杂交表明 *S. grisebachii* 的基因组探针能够与 *S. lachnea* 的所有染色体杂交^[9], 这说明 *S. lachnea* 是 C 基因组的同源/部分同源四倍体。目前 C 基因组含有的物种很少, 且与其他基因组/物种的进化关系还不清楚。金色狗尾草与青狗尾草是狗尾草属分布最为广泛的 2 个物种, 在利用多个基因序列的进化分析中, 金色狗尾草均形成独立的分支^[9,21,24], 且在 GISH 分析中其与 A、B、C 基因组均不能杂交成功^[9], 支持了金色狗尾草含有新的 D 基因组构成。皱叶狗尾草和棕叶狗尾草是 2 个多年生多倍体种, 在基于 *knotted1* 及 5S *rDNA* 的进化分析中, 两者同属于一个独立的进化分支(E 基因组)。这 2 个种基因组的同源基因序列多

态性分析显示很近的亲缘关系,暗示它们可能是同源/部分同源多倍体或者由 2 个/多个起源较近的物种杂交形成。此外,它们彼此的 GISH 杂交信号呈阳性,这说明皱叶狗尾草和棕叶狗尾草在进化上关系很近^[9]。这些基于分子标记的进化分析为狗尾草属不同物种多起源观点提供了有力证据。

4 谷子野生近缘种的利用

4.1 青狗尾草在谷子起源和驯化研究中的利用

谷子和青狗尾草可正常杂交并产生可育后代,以及基于 GISH 和分子标记的系统进化分析的结果均表明青狗尾草是谷子野生祖先^[6,9-10]。但关于谷子是单起源还是多起源,谷子起源的确切地点是哪里存在着很大争议,直到近 20 年才有了逐步清晰的认识。河北省农林科学院谷子研究所刁现民团队利用 ISSR 标记的分析,是最早的基于分子标记研究为谷子是单起源学说提供证据的^[34]。日本学者^[35]利用 Transposon display 技术对谷子和青狗尾草的分析表明谷子和青狗尾草清楚的分为 2 类,预示着谷子是单起源的。Jia 等^[36]的 916 份谷子材料重测序单倍型图谱构建结果和 Mamidi 等^[37]的青狗尾草群体结构分析均支持谷子是单起源的。也就是说近 20 年的分子标记分析基本是支持谷子单起源理论,且支持中国是谷子唯一起源中心的理论。Jia 等^[22]利用 SSR 标记对来自中国不同生态区的 288 份青狗尾草进行多态性分析,发现了非常高的变异(每个座位平均有 33.5 个等位基因),其中中国北方生态区的青狗尾草多样性显著高于其他地区。这与中国北方来源的谷子具有最高的遗传多样性相一致,因此从另一个角度证明了中国北方是谷子的起源地。没有青狗尾草资源的系统搜集和整理分析,这些理论结果是不可能得到的。虽然清楚了谷子起源于中国北方,但中国北方地域辽阔,谷子确切起源地的研究还需要更深入细致的工作,特别是将遗传学分析结果和考古学的结果相结合,最终确定谷子在中国的起源地。

除了起源驯化地理位置外,驯化过程农艺性状变化的深入遗传学机制也是研究的重要领域。青狗尾草在向谷子的驯化过程中,植物形态发生了剧烈变化如:种子大小、落粒性、分枝/分蘖、生育期、株高等。为了解析这些生理形态变化的遗传学基础,早在 2004 年 Doust 等^[38]利用 RFLP 标记对青狗尾草(A10)和谷子(B100)一个 F_{2,3} 群体的分枝/分蘖性进行 QTL 定位分析发现,分枝/分蘖性是由独立的不同基

因位点控制,并且玉米中控制分蘖的 *TB1* 基因在青狗尾草向谷子的驯化过程中不起作用或者起很小作用。近期 Mamidi 等^[37]对超过 600 份的青狗尾草进行了重测序分析,并通过全基因组关联分析发现了一个新的调控种子落粒性基因 *Less Shattering1* (*SvLES1*), *SvLES1* 是 MYB 类家族的一个转录因子,其在谷子的等位基因被一个 *Copia* 家族的 LTR 转座子插入,从而造成 *SvLES1* 功能失活及落粒性的降低,这项工作是认知狗尾草向谷子驯化过程的一个重大突破,充分体现了谷子野生种质资源在谷子驯化研究中的重要作用。此外,近期美国 Kellogg 教授实验室对谷子及其禾本科作物落粒性的解剖学和组织特异性基因表达谱的分析表明,谷子克服落粒性的驯化和水稻有着完全不同的机制^[39],对谷子落粒性的深入研究对认识作物驯化的遗传学基础有着重要意义。综合这些方面的结果和认识,可以清楚的看出,谷子的驯化有其特殊性,可以作为禾本科黍亚科的一个代表作物来研究,从而丰富和完善作物驯化的理论。

4.2 近缘种在谷子雄性不育系选育中的利用

通过种间杂交和后代回交完成核代换,已经证明是选育植物雄性不育系的有效途径之一。在谷子雄性不育系选育中也采用了这种远缘杂交后发现雄性不育株进行回交的核代换方法,目前已有的报道完成了谷子和青狗尾草、法式狗尾草的杂交,但这些工作均未选育出能够商业化应用的质核互作型雄性不育系。

谷子和野生种做的最多的远缘杂交是谷子和青狗尾草之间,很多早期的研究者用青狗尾草同谷子杂交,并在后代中发现了雄性不育单株,有的回交高达 9 代,但未育成核质互作型不育系,仅从中获得了 2 个不育材料。谷子和青狗尾草杂交培育不育系的最近报道是智慧等^[40]开展的工作,他们利用野生青狗尾草 N10 为母本,谷子农家品种大青秸为父本,进行种间杂交,杂种在农艺性状上表现为谷子和青狗尾草的中间类型,花器表现了雄性败育,但雌蕊发育正常,能接受外来花粉结实,细胞形态学观察表明,其雄性败育表现为单核小孢子败育。但因回交后代雄性不育单株的不育度低,一直没能培育出可育种利用的雄性不育系。其他单位也未见利用青狗尾草获得可育种利用的不育系的报道。分析其原因,很可能是青狗尾草和谷子亲缘关系太近,它们的质核基因没有差异的分化,同质性高,核代

换的遗传差异不能导致雄性不育的发生。

为获得可育种利用的质核互作不育系,许多育种者尝试了利用青狗尾草以外的野生种和谷子进行远缘杂交,这些种可能和谷子亲缘关系相对较远,有较大的希望培育出质核互作不育系。谷子在狗尾草属中是二倍体种($2n=2x=18$),而其他野生种多已发展到了高倍水平。为解决谷子倍性低和四倍体野生杂交染色体数目不协调造成的不育问题,朱光琴等^[41-42]首先将谷子用秋水素碱加倍成同源四倍体,然后再同狗尾草杂交,在四倍体水平上应用野生狗尾草的细胞质。他们利用加倍形成的四倍体谷子为父本,同轮生狗尾草(*S. verticillata*)、云南狗尾草(*S. yunnanensis*, $2n=4x=36$)和法式狗尾草等四倍体狗尾草杂交成功,除云南狗尾草组合因过晚熟未获种子外,其余都完成了回交加代,BC₂F₁代保持着较高的不育性和四倍体谷子的显著大粒性。以轮生狗尾草四倍体种为母本,与谷子同源四倍体种进行种间杂交后代,再以谷子二倍体种进行多代回交,育成了不育率100%,不育度99%~100%的Ve型异源细胞质不育系,但未能选育出相应的恢复系。现已有的谷子和近缘种的杂交仅涉及青狗尾草、法式狗尾草和轮生狗尾草等3个种,根据最近的狗尾草属进化关系研究,这些种同谷子的亲缘很近,所以未能通过核代换培育出不育系。开展更远范围的种间核代换,有可能是获得成功的关键。另外,20世纪开展这些工作的时候,研究者根本不清楚这些材料和谷子的亲缘关系,今天我们已经清楚了谷子和这些野生种的遗传亲缘关系,根据亲缘关系的远近,重新制定杂交方案,就有较大的可能性培育质核互作的雄性不育系。

4.3 近缘种在培育抗除草剂谷子新品种中的利用

谷子近缘野生种青狗尾草、法式狗尾草和轮生狗尾草等,由于长期在更广泛的自然和人为环境下选择,具有更宽的遗传背景,蕴含了很多重要的有益基因,通过远缘杂交的方法将这些有益基因引入到谷子中,将创造栽培谷子材料不具有的特殊育种材料,促进育种水平的提高。目前,在谷子远缘杂交育种中利用最成功的是抗除草剂育种。

田间杂草是造成作物减产的重要因素之一。谷子苗期与杂草不易区别,因此田间除草难度很大。为此,国内外学者开展了利用谷子野生种自然产生的除草剂抗性培育谷子抗除草剂品种的工作。20世纪80年代开始,由于栽培作物大范围施用除草剂,

选择压力的作用使青狗尾草等谷子近缘野生材料产生了一些抗性变异,包括细胞质抗性和核基因抗性。最早是1981年法国发现抗阿特拉津除草剂的金色狗尾草,1982年法国发现抗阿特拉津的青狗尾草,1988年加拿大发现抗氟乐灵除草剂的青狗尾草等,以后这类发现有很多,涉及青狗尾草、法式狗尾草、轮生狗尾草和金色狗尾草等4种野生种(<http://roadsideweeds.com/Summary/Species.aspx>);涉及的除草剂包括阿特拉津、氟乐灵、拿捕净、咪唑乙烟酸等多种生产上常用的类型(表3)。利用这些天然抗除草剂野生种质资源,法国科学家最早开展了抗除草剂基因转育谷子的研究,育成了一系列具有应用价值的抗除草剂谷子新材料,并对部分抗性材料所携带的抗性基因进行分析^[43-44]。现在已知抗阿特拉津材料为细胞质抗性,抗拿扑净材料为显性核基因抗性。Zhao等^[45]通过同源克隆在抗/感拿捕净谷子材料中克隆了ACC基因,并发现其编码区的1780位点亮氨酸/异亮氨酸的替换是造成抗/感除草剂的原因。法国国家农业科学院的Darmency等^[46]通过谷子和抗除草剂的青狗尾草远缘杂交,将几种抗性基因转移到谷子中,创造了抗除草剂的谷子种质;河北省农林科学院谷子研究所和中国农业科学院作物科学研究所通过合作,引进了这些抗性材料,并进一步同我国的谷子杂交,已培育出抗性表达完全、不同遗传类型、农艺性状好的谷子新种质和新品种,目前抗拿捕净的谷子新品种和杂交种已经在生产上广泛应用,解决了谷子轻简栽培的除草问题。抗咪唑乙烟酸的谷子品种目前也已培育成功,开始在生产上应用^[47]。利用青狗尾草培育抗除草剂谷子体现了近缘野生种极大的育种价值,这为“狗尾草-谷子”遗传改良及育种提供了宝贵经验。除拿捕净抗性基因ACC的生产利用外,我国谷子育种工作者已经将咪唑乙烟酸的抗性基因(ALS)等也转育到谷子中,成功培育出抗咪唑乙烟酸除草剂的谷子新品种。

5 谷子近缘野生种研究的问题与展望

由于谷子只是区域重要性粮食作物,影响力小,谷子的野生资源研究同水稻、小麦、油菜等主要农作物相比,有很大的差距,主要表现在缺乏谷子野生资源的系统收集整理,野生资源的类型和数量限制了很多工作的开展;其次是对野生资源的鉴定和利用研究有限,缺乏对野生资源有益基因的挖掘;三是谷子驯化的生物学基础和起源的研究有待加强。

表 3 已鉴定的自然突变抗除草剂狗尾草
Table 3 Identified naturally mutated herbicide-resistance *Setaria* species

狗尾草种类 Species	发现年份 Year of the first identification	发现地点 Country	种植作物环境 Situation	抗除草剂种类 Active ingredients	除草剂作用位点 Site of action
<i>S. viridis</i>	1988	加拿大(曼尼托巴) Canada (Manitoba)	大麦 Barley 小麦 Wheat	乙丁烯氟灵 Ethalfluralin 氟乐灵 Trifluralin	微管抑制剂 Microtubule assembly inhibitors
<i>S. viridis</i>	1991	加拿大(曼尼托巴) Canada (Manitoba)	大麦 Barley 小麦 Wheat	禾草灵 Diclofop-methyl 拿扑净 Sethoxydim 腈草酮 Tralkoxydim	乙酰辅酶羧化酶抑制剂 Acetyl CoA carboxylase
<i>S. viridis</i>	1992	加拿大(曼尼托巴) Canada (Manitoba)	大麦 Barley 油菜 Canola	禾草灵 Diclofop-methyl 拿扑净 Sethoxydim 腈草酮 Tralkoxydim 氟乐灵 Trifluralin	微管和乙酰辅酶羧化酶抑制剂 Microtubule assembly and acetyl CoA carboxylase inhibitor
<i>S. viridis</i>	2001	加拿大(安大略省) Canada (Ontario)	玉米 Maize 大豆 Soybean	氟酮磺隆 Flucarbazone 咪唑乙烟酸 Imazethapyr 烟嘧磺隆 Nicosulfuron 嘧草硫醚 Pyriithiobac	乙酰乳酸合成酶抑制剂 Acetolactate synthase inhibitor
<i>S. viridis</i>	1982	法国 France	玉米 Maize	阿特拉津 Atrazine	光合作用光系统 II 抑制剂 Photosystem II inhibitor
<i>S. viridis</i>	1987	西班牙 Spain	玉米 Maize	阿特拉津 Atrazine	光合作用光系统 II 抑制剂 Photosystem II inhibitor
<i>S. viridis</i>	1989	美国(北达科他州) USA (North Dakota)	向日葵 Sunflower 小麦 Wheat	氟乐灵 Trifluralin	微管抑制剂 Microtubule assembly inhibitors
<i>S. viridis</i>	1999	美国(威斯康星州) USA (Wisconsin)	玉米 Maize 大豆 Soybean	甲氧咪草烟 Imazamox	乙酰乳酸合成酶抑制剂 Acetolactate synthase inhibitor
<i>S. verticillata</i>	1992	西班牙 Spain	玉米 Maize	阿特拉津 Atrazine	光合作用光系统 II 抑制剂 Photosystem II inhibitor
<i>S. faberi</i>	2003	加拿大(安大略省) Canada (Ontario)	大豆 Soybean	咪唑乙烟酸 Imazethapyr	乙酰乳酸合成酶抑制剂 Acetolactate synthase inhibitor
<i>S. faberi</i>	1987	西班牙 Spain	玉米 Maize	阿特拉津 Atrazine	光合作用光系统 II 抑制剂 Photosystem II inhibitor
<i>S. faberi</i>	1984	美国(马里兰州) USA (Maryland)	玉米 Maize	阿特拉津 Atrazine	光合作用光系统 II 抑制剂 Photosystem II inhibitor
<i>S. faberi</i>	1991	美国(威斯康星州) USA (Wisconsin)	胡萝卜 Carrot 玉米 Maize 洋葱 Onion	氟禾草灵 Fluazifop-butyl 拿扑净 Sethoxydim	乙酰辅酶羧化酶抑制剂 Acetyl CoA carboxylase
<i>S. faberi</i>	1999	美国(威斯康星州) USA (Wisconsin)	玉米 Maize 大豆 Soybean	咪唑乙烟酸 Imazethapyr 烟嘧磺隆 Nicosulfuron	乙酰乳酸合成酶抑制剂 Acetolactate synthase inhibitor
<i>S. glauca</i>	1997	美国(明尼苏达州) USA (Minnesota)	大豆 Soybean	咪唑乙烟酸 Imazethapyr	乙酰乳酸合成酶抑制剂 Acetolactate synthase inhibitor
<i>S. glauca</i>	1981	法国 France	玉米 Maize	阿特拉津 Atrazine	光合作用光系统 II 抑制剂 Photosystem II inhibitor

5.1 开展以作物种质资源为目标的谷子近缘野生种系统收集整理

如前所述，我们从未开展过以种质资源为目的的谷子近缘野生资源的收集和整理，目前国家种质库只有很少的野生资源，这些资源只是研究者凭自己的研究兴趣收集的。即便是这些很少的野生资源，

也缺乏科学系统的鉴定，一些材料的植物学名称是错误的，给研究利用带来很多问题。从国家层面组织谷子品种资源专家、遗传育种专家和植物分类学家，开展系统的以作物资源研究为目标和目的的谷子野生资源收集整理极为必要。而且随着国家工业化的加速，很多野生种在消失，加强这方面的工作

迫在眉睫。我国国家种质库保存的谷子资源在数量占世界总量的 70% 左右, 但这些资源均是谷子, 基本没有谷子的近缘野生种材料。这样的种质资源类型结构是不全面的, 加强谷子近缘野生种资源的收集整理, 补足这方面的短板, 才能构建一个完善的具有国际竞争力的谷子种质资源系统。谷子和青狗尾草正在快速发展成为禾本科和 C_4 光合作用机制研究的模式植物, 系统收集青狗尾草也是建立该体系的需要。

5.2 加强谷子近缘种的系统衍化分析, 发掘和利用野生资源的有益基因

狗尾草属物种数目最新的研究有 99 个种, 但目前已报道的基因组构成及亲缘关系分析主要局限在几个分布较广的种(如青狗尾草、金色狗尾草、轮生狗尾草和法式狗尾草), 绝大部分种的基因组构成及亲缘关系仍然未知, 将来可系统地对 99 个种的倍性、基因组构成及种间亲缘关系做进一步分析来全面了解狗尾草属的系统进化关系, 深度解析狗尾草属的多起源性。二倍体狗尾草原始种的鉴定对于多倍体的基因组构成及起源非常关键, 但目前已鉴定的二倍体种非常有限, 目前仅有青狗尾草、*S. adhaerans*、*S. grisebachii*, 因此发现和鉴定新的二倍体种是将来工作的一个重点, 特别是金色狗尾草的二倍体原始种的搜集鉴定工作。

过去 20 多年谷子近缘野生种取得了很好的研究进展, 特别是中国农业科学院作物科学研究所谷子基因资源团队和美国密苏里大学 Kellogg 团队在不同野生种和谷子亲缘关系的分析方面的多项进展, 使我们清楚了这些种和谷子之间的遗传远近, 今天我们清楚地知道可以从青狗尾草很容易地转育有益基因到谷子中, 甚至可以从轮生狗尾草和法式狗尾草中转育有益基因, 但其他的狗尾草很难和谷子进行基因交流。如果进行核代换培育核互作雄性不育系, 最好是利用基因组为 B 或者 C 的材料为母本和谷子进行杂交, 这样才有较大的可能培育出不育系。从狗尾草中杂交转育抗除草剂基因已经成功培育了抗拿捕净的谷子品种和杂交种在生产上应用并产生了巨大的经济效益。谷子的近缘野生种在抗旱、耐盐碱、养分高效利用、抗病虫等众多方面蕴含着丰富的有益基因, 但目前没有对这些基因进行任何系统的鉴定和发掘, 不能使资源优势转化为生产力。在组织收集谷子近缘种的同时, 开展谷子野生资源有益基因的鉴定挖掘和利用研究, 促进谷子的遗

传育种水平提升, 同时也丰富作物遗传育种理论。

5.3 谷子驯化的遗传机制研究将为理解作物起源的生物学基础打开新的窗口

作物驯化的遗传学机制和起源中心研究一直是作物科学研究的热点。禾本科作物驯化过程中大致都经历了落粒性的克服、分蘖的减少、生育期的延长、株高的增加、籽粒的变大、穗粒重的增加等。这些性状遗传基础在水稻、玉米、小麦、大麦、谷子、高粱、黍稷等作物中可能是相同的, 也可能是有很大差别。从目前积累的研究进展看, 谷子在分蘖性、落粒性、籽粒大小等多个方面可能和水稻有着显著的差别, 认识谷子驯化的分子机制, 不仅可显著促进谷子遗传育种的水平提升, 也对高粱、黍稷、玉米的驯化相关基因发掘有重要参考价值。尽管谷子是人类最早驯化的禾谷类作物之一, 但其驯化的遗传基础及分子机制还知之甚少。我国是谷子的起源地, 拥有丰富的青狗尾草和谷子种质资源, 且已经构建了青狗尾草和谷子的高代重组自交系(recombinant inbred lines, RIL)群体, 将来可对驯化关键性状如分枝、分蘖、落粒性、休眠性等的控制基因/QTL 进行发掘, 从而在分子水平揭示谷子的驯化机制。在作物的驯化过程中, 一些优良等位变异基因可能会丢失。比如玉米的驯化过程中, 来自其祖先的种大刍草的 *Upright Plant Architecture 2* (*UPA2*) 在玉米基因组中丢失, 而 *UPA2* 能够减少油菜素内脂的含量进而使叶夹角变小、株型紧凑, 将 *UPA2* 引入到玉米中能增加玉米叶片紧凑度从而提高密植度和产量^[48], 这项研究提示我们青狗尾草的优良等位基因也可以用于谷子育种改良。

作物的野生近缘种是作物种质资源的重要组成部分, 谷子这方面已有的研究很有限, 和水稻等主要农作物的差距巨大。加强谷子近缘种的收集整理, 系统分析谷子近缘种的衍化关系, 发掘其中蕴含的丰富优异基因, 将完善我国谷子资源的结构内容, 促进谷子遗传育种水平的提升, 特别是在抗旱耐逆和营养高效基因发掘方面, 为所有农作物, 特别是禾谷类作物提供优异的基因资源, 将我国的资源优势转化为科技和生产力。

References

- [1] Diao X M, Jia G Q. Origin and domestication of foxtail millet. In: Doust A, Diao X, eds. Genetics and Genomics of *Setaria*. Berlin: Springer, 2017. pp 61–72.
- [2] 刁现民. 禾谷类杂粮作物耐逆和栽培技术研究新进展. 中国

- 农业科学, 2019, 52: 3943–3949.
- Diao X M. Progresses in stress tolerance and field cultivation studies of orphan cereals in China. *Sci Agric Sin*, 2019, 52: 3943–3949 (in Chinese with English abstract).
- [3] Diao X M, Schnable J, Bennetzen J L, Li J Y. Initiation of *Setaria* as a model plant. *Front Agric Sci Eng*, 2014, 1: 16–20.
- [4] Brutnell T P, Wang L, Swartwood K, Goldschmidt A, Jackson D, Zhu X G, Kellogg E, Eck J V. *Setaria viridis*: a model for C_4 photosynthesis. *Plant Cell*, 2010, 22: 2537–2544.
- [5] Diao X M, Jia G Q. Foxtail millet germplasm and inheritance of morphological characteristics. In: Doust A, Diao X, eds. *Genetics and Genomics of Setaria*. Berlin: Springer, 2017. pp 73–92.
- [6] Li C H, Pao W K, Li H W. Interspecific crosses in *Setaria*: II. Cytological studies of interspecific hybrids involving: 1, *S. faberii* and *S. italica*, and 2, a three way cross, F_2 of *S. italica* $\times$ *S. viridis* and *S. faberii*. *J Heredity*, 1942, 33: 351–355.
- [7] 高俊华, 毛丽萍, 王润奇. 谷子四体的细胞学和形态学研究. 作物学报, 2000, 26: 801–805.
- Gao J H, Mao L P, Wang R Q. A study on the cytology and morphology of the tetrasomics in foxtail millet. *Acta Agron Sin*, 2000, 26: 801–805 (in Chinese with English abstract).
- [8] Wang Y Q, Zhi H, Li W, Li H Q, Wang Y F, Huang Z J, Diao X M. A novel genome of C and the first autotetraploid species in the *Setaria* genus identified by genomic in situ hybridization. *Genet Resour Crop Evol*, 2009, 56: 843–850.
- [9] Zhao M C, Zhi H, Doust A N, Li W, Wang Y F, Li H Q, Jia G Q, Wang Y Q, Zhang N, Diao X M. Novel genomes and genome constitutions identified by GISH and 5S rDNA and knotted1 genomic sequences in the genus *Setaria*. *BMC Genomics*, 2013, 14: 244.
- [10] Benabdelmouna A, Shi Y, Abirached-Darmency M, Darmency H. Genomic in situ hybridization (GISH) discriminates between the A and the B genomes in diploid and tetraploid *Setaria* species. *Genome*, 2001, 44: 685–690.
- [11] Benabdelmouna A, Abirached-Darmency M, Darmency H. Phylogenetic and genomic relationships in *Setaria italica* and its close relatives based on the molecular diversity and chromosomal organization of 5S and 18S-5.8S-25S rDNA genes. *Theor Appl Genet*, 2001, 103: 668–677.
- [12] Hubbard F T. A taxonomic study of *Setaria* and its immediate allies. *Am J Bot*, 1915, 2: 169–198.
- [13] Dekker J. The evolutionary biology of the foxtail (*Setaria*) species-group. In: Inderjit, ed. *Weed Biology and Management*. Dordrecht: Kluwer Academic, 2004. pp 65–113.
- [14] Rominger J M. Taxonomy of *Setaria* (Gramineae) in North America. *Bull Torrey Bot Club*, 1962, 29: 1–132.
- [15] Pensiero J F. Las especies sudamericanas del género *Setaria* (Poaceae, Paniceae). *Darwiniana*, 1999, 37: 37–151 (in Spanish with English abstract).
- [16] Morrone O, Aliscioni S A, Veldkamp J F, Pensiero J, Zuloaga F O, Kellogg E A. A revision of the old world species of *Setaria*. *Syst Bot Monographs*, 2014, 96: 1–160.
- [17] Kellogg E A, Aliscioni S S, Morrone O, Pensiero J, Zuloaga F. A phylogeny of *Setaria* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae) and related genera, based on the chloroplast gene *ndhF*. *Int J Plant Sci*, 2009, 170: 117–131.
- [18] 郑殿升. 中国粮食作物的野生近缘植物及其保存概况. 中国野生植物资源, 2006, 25(5): 5–7.
- Zheng D S. General situation of wild relatives of food crop and their conservation in China. *Chin Wild Plant Resour*, 2006, 25(5): 5–7 (in Chinese with English abstract).
- [19] Kellogg E A. Evolution of *Setaria*. In: Doust A, Diao X, eds. *Genetics and Genomics of Setaria*. Berlin: Springer, 2017. pp 3–27.
- [20] Dekker J. The foxtail (*Setaria*) species-group. *Weed Sci*, 2003, 51: 641–656.
- [21] Doust A N, Penly A M, Jacobs S W L, Kellogg E A. Congruence, conflict, and polyploidization shown by nuclear and chloroplast markers in the monophyletic “bristle clade” (Paniceae, Panicoideae, Poaceae). *Syst Bot*, 2007, 32: 531–544.
- [22] Jia G Q, Shi S K, Wang C F, Niu Z G, Chai Y, Zhi H, Diao X M. Molecular diversity and population structure of Chinese green foxtail [*Setaria viridis* (L.) Beauv.] revealed by microsatellite analysis. *J Exp Bot*, 2013, 64: 3645–3656.
- [23] 王永强, 智慧, 李伟, 李海权, 王永芳, 刁现民. 狗尾草属野生近缘种的染色体鉴定. 植物遗传资源学报, 2007, 8: 159–164.
- Wang Y Q, Zhi H, Li W, Li H Q, Wang Y F, Diao X M. Chromosome number identification of some wild *Setaria* species. *J Plant Genet Resour*, 2007, 8: 159–164 (in Chinese with English abstract).
- [24] Kim S, Kim C S, Lee J, Lee I Y, Chung Y J, Cho M S, Kim S C. Phylogenetic relationships among species of *Setaria* (Paniceae; Panicoideae; Poaceae) in Korea: insights from nuclear (*ITS* and *kn1*) and chloroplast DNA sequence data. *Plant Syst Evol*, 2015, 301: 725–736.
- [25] Layton D J, Kellogg E A. Morphological, phylogenetic, and ecological diversity of the new model species *Setaria viridis* (Poaceae: Paniceae) and its close relatives. *Am J Bot*, 2014, 101: 539–557.
- [26] 吴权明, 白君礼. 谷子与轮生狗尾草(2x、4x)种间的亲缘关系分析. 西北植物学报, 2000, 20: 954–959.
- Wu Q M, Bai J L. Cytogenetic and isoenzymic studies on *Setaria* millet and *S. verticillata* (2x) and *S. verticiformis* (4x). *Acta Bot Boreali-Occident Sin*, 2000, 20: 954–959 (in Chinese with English abstract).
- [27] 黎裕, 王雅儒. 谷子及其近缘种的蛋白质变异. 作物品种资源, 1998, (2): 3–5.
- Li Y, Wang Y R. Protein variation analysis of foxtail millet and related wild species. *China Seed Ind*, 1998, (2): 3–5 (in Chinese with English abstract).
- [28] 吴权明, 陈雪婷, 朱静林. 谷子及其近缘野生种酯酶同工酶分析(I). 西北农业学报, 2000, 9(3): 106–109.
- Wu Q M, Chen X T, Zhu J L. A isozyme study on foxtail millet and some related species (I). *Acta Agric Boreali-Occident Sin*, 2000, 9(3): 106–109 (in Chinese with English abstract).
- [29] 吴权明. 谷子及其近缘野生种酯酶同工酶分析(II). 西北农业学报, 2001, 10(2): 39–44.
- Wu Q M. A isozyme study on foxtail millet and some related species (II). *Acta Agric Boreali-Occident Sin*, 2001, 10(2): 39–44 (in Chinese with English abstract).
- [30] 阎洪波, 黎裕, 王天宇, 石云素, 宋燕春, 马峙英, 周世良. 中国谷子主产区谷子近缘种狗尾草的遗传多样性. 西北植物学

- 报, 2003, 23: 926–932.
- Yan H B, Li Y, Wang T Y, Shi Y S, Song Y C, Ma Z Y, Zhou S L. Genetic diversity of wild relatives of foxtail millet distributed in the major foxtail millet production regions of China. *Acta Bot Boreali-Occident Sin*, 2003, 23: 926–932 (in Chinese with English abstract).
- [31] Jusuf M, Pernes J. Genetic variability of foxtail millet (*Setaria italica* P. Beauv.). *Theor Appl Genet*, 1985, 71: 385–391.
- [32] Le Thierry d'Ennequin M, Panaud O, Toupan B, Sarr A. Assessment of genetic relationships between *Setaria italica* and its wild relative *S. viridis* using AFLP markers. *Theor Appl Genet*, 2000, 100: 1061–1066.
- [33] Li Y, Jia J, Wang Y, Wu S. Intraspecific and interspecific variation in *Setaria* revealed by RAPD analysis. *Genet Resour Crop Evol*, 1998, 45: 279–285.
- [34] Li W, Zhi H, Wang Y F, Li H Q, Diao X M. Assessment of genetic relationship of foxtail millet with its wild ancestor and close relatives by ISSR markers. *J Integr Agric*, 2012, 11: 556–566.
- [35] Hirano R, Naito K, Fukunaga K, Watanabe K N, Ohsawa R, Kawase M. Genetic structure of landraces in foxtail millet (*Setaria italica* (L.) P. Beauv.) revealed with transposon display and interpretation to crop evolution of foxtail millet. *Genome*, 2011, 54: 498–506.
- [36] Jia G Q, Huang X H, Zhi H, Zhao Y, Zhao Q, Li W J, Chai Y, Yang L F, Liu K Y, Lu H Y, Zhu C R, Lu Y Q, Zhou C C, Fan D L, Weng Q J, Guo Y L, Huang T, Zhang L, Lu T T, Feng Q, Hao, H F, Liu H K, Lu P, Zhang N, Li Y H, Guo E H, Wang S J, Wang S Y, Liu J R, Zhang W F, Chen G Q, Zhang B J, Li W, Wang Y F, Li H Q, Zhao B H, Li J Y, Diao X M, Han B. A haplotype map of genomic variations and genome-wide association studies of agronomic traits in foxtail millet (*Setaria italica*). *Nat Genet*, 2013, 45: 957–961.
- [37] Mamidi S, Healey A, Huang P, Grimwood J, Jenkins J, Barry K, Sreedasyam A, Shu S, Lovell J T, Feldman M, Wu J, Yu Y, Chen C, Johnson J, Sakakibara H, Kiba T, Sakurai T, Tavares R, Nusinow D A, Baxter I, Schmutz J, Brutnell T P, Kellogg E A. A genome resource for green millet *Setaria viridis* enables discovery of agronomically valuable loci. *Nat Biotechnol*, 2020, 38: 1203–1210.
- [38] Doust A N, Devos K M, Gadberry M D, Gale M D, Kellogg E A. Genetic control of branching in foxtail millet. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2004, 101: 9045–9050.
- [39] Yu Y, Hu H, Doust A N, Kellogg E A. Divergent gene expression networks underlie morphological diversity of abscission zones in grasses. *New Phytol*, 2002, 225: 1799–1815.
- [40] 智慧, 王永强, 李伟, 王永芳, 李海权, 陆平, 刁现民. 利用野生青狗尾草的细胞质培育谷子质核互作雄性不育材料. 植物遗传资源学报, 2007, 8: 261–264.
- Zhi H, Wang Y Q, Li W, Wang Y F, Li H Q, Lu P, Dian X M. Development of CMS material from intra-species hybridization between green foxtail and foxtail millet. *J Plant Genet Resour*, 2007, 8: 261–264 (in Chinese with English abstract).
- [41] 朱光琴, 李续中, 师公贤, 李亚文. 谷子不育系同源四倍体秋水仙碱引变试验. 陕西农业科学, 1987, (6): 33.
- Zhu G Q, Li J Z, Shi G X, Li Y W. Development of autotetraploid sterile line in foxtail millet by colchicine induction. *Shaanxi J Agric Sci*, 1987, (6): 33 (in Chinese with English abstract).
- [42] 朱光琴, 吴权明, 马云彤. 谷子 Ve 型不育系的选育. 陕西农业科学, 1991, (1): 7.
- Zhu G Q, Wu Q M, Ma Y T. Development of Ve type of sterile line in foxtail millet. *Shaanxi J Agric Sci*, 1991, (1): 7 (in Chinese with English abstract).
- [43] Darmency H, Pernes J. Use of wild *Setaria viridis* (L.) Beauv. to improve triazine resistance in cultivated *S. italica* (L.) by hybridization. *Weed Res*, 2006, 25: 175–179.
- [44] 李志江. 谷子抗除草剂基因的发现及其应用. 基因组学与应用生物学, 2010, 29: 768–774.
- Li Z J. Discovery and application of herbicide resistant gene in foxtail millet. *Genomics Appl Biol*, 2010, 29: 768–774 (in Chinese with English abstract).
- [45] Zhao H J, Wang J H, Gao P, Gu R L, Zhang J Q, Wang T Y. Cloning of plastid AcetylCoA carboxylase cDNA from *Setaria italica* and sequence analysis of graminicide target site. *Acta Bot Sin*, 2004, 46: 751–756.
- [46] Darmency H, Picard J C, Wang T. Fitness costs linked to dinitroaniline resistance mutation in *Setaria*. *Heredity*, 2011, 107: 80–86.
- [47] 王天宇, 石云素, 辛志勇, Darmency H. 抗除草剂谷子新种质的创制、鉴定与利用. 中国农业科技导报, 2000, (5): 62–66.
- Wang T Y, Shi Y S, Xin Z Y, Darmency H. Development and utilization of herbicide-resistant foxtail millet variety. *J Agric Sci Technol*, 2000, (5): 62–66 (in Chinese with English abstract).
- [48] Tian J G, Wang C L, Xia J L, Wu L S, Xu G H, Wu W H, Li D, Qin W C, Han X, Chen Q Y, Jin W W, Tian F. Teosinte ligule allele narrows plant architecture and enhances high-density maize yields. *Science*, 2019, 365: 658–664.