

# 糜子分子遗传研究进展与展望

杨天育

(甘肃省农业科学院, 甘肃 兰州 730070)

**摘要:** 糜子是最古老的驯化栽培作物之一, 具有抗旱、耐瘠、水分利用效率高、营养丰富等特点, 在北方旱作农业区特色粮食生产中占有重要地位。为深入推动糜子农艺、产量及品质相关性状遗传解析, 在介绍国内糜子遗传研究现状基础上, 通过文献分析综述了糜子分子遗传研究进展, 并展望了未来发展趋势。

**关键词:** 糜子; 基因组; 遗传图谱; BSA; 转录组

**中图分类号:** S516

**文献标志码:** A

**文章编号:** 2097-2172(2022)01-0032-05

**doi:** 10.3969/j.issn.2097-2172.2022.01.006

## Research Progress and Prospect on Molecular Genetics of Millet (*Panicum miliaceum* L.)

YANG Tianyu

(Gansu Academy of Agricultural Sciences, Lanzhou Gansu 730070, China)

**Abstract:** Broom corn millet (*Panicum miliaceum* L.) is one of the most ancient crops domestically cultivated in the world, it possesses characters of drought resistance, barren-tolerance, high efficiency in water utilization and dense nutrients which plays an important role in the characteristic grain production in northern dryland zone. To further promote the genetic analysis of correlated characters in agronomy traits, yields and nutrients of broom corn millet, based on the domestic research status of broom corn millet genetics, advances in molecular genetics of broom corn millet were reviewed and prospect was made in this paper.

**Key words:** *Panicum miliaceum* L.; Genome; Genetic map; BSA; Transcriptome

糜子(*Panicum miliaceum* L.)是禾本科黍属的一个异源四倍体种<sup>[1]</sup>, 是最古老的驯化栽培作物之一, 主要分布在欧亚大陆干旱半干旱地区<sup>[2]</sup>。考古证明, 糜子在我国有超过 10 000 年的栽培历史<sup>[3]</sup>, 广泛地分布在我国各个地区, 从北纬 19° 15'(海南)到 49° 18'(新疆), 东经 76°(新疆)到 143°(黑龙江)及海拔 200 m(山东)到 3 000 m(西藏)都有种植<sup>[4]</sup>。据国家谷子高粱产业技术体系统计, 我国糜子播种面积 53.3 万多 hm<sup>2</sup>, 主要分布在山西、陕西、内蒙古、甘肃、河北、宁夏等 6 个省区, 平均产量 1 500 ~ 2 250 kg/hm<sup>2</sup>。由于长期的驯化栽培和广泛的地理分布, 形成了我国丰富的糜子种质资源, 目前我国库存糜子种质资源 8 515 份<sup>[5]</sup>, 保存量世界第 1 位。糜子具有生育期短、水分利用效率高、耐盐碱、养分利用率高、C<sub>4</sub> 光合属性及营养丰富等特点, 是轮作填闲、边缘瘠薄地种

植的先锋作物<sup>[6]</sup>, 也是我国北方传统的制米作物, 在北方旱作农业生产中占有重要地位。

糜子基础研究与产业发展水平与玉米、水稻、小麦等大宗作物相比差距很大, 究其原因主要是糜子基础研究相对落后, 尤其是产量、品质与抗性遗传基础研究不透不深, 无法在关键核心技术上有效支撑产业发展。糜子产量和品质等遗传研究大多集中品种资源遗传差异与多样性等方面<sup>[7-11]</sup>, 关于质量和数量性状位点/基因等分子遗传的深入研究很少。因此, 总结糜子分子遗传学研究进展并进行科学研究问题展望, 有助于深入解析糜子农艺、产量、品质及抗逆性等相关性状的遗传调控机理, 推动糜子应用基础研究和产业技术的发展。

### 1 国内糜子遗传研究现状

据国家谷子高粱产业技术体系科技发展报告显示, 近年来在国家产业技术体系支持下, 国内

收稿日期: 2022-09-30

基金项目: 国家现代农业产业技术体系项目(CARS06-14.5-A8); 甘肃省农业科学院现代生物育种项目(2021GAAS02); 甘肃省拔尖人才项目(2021); 甘肃省青年科技基金计划项目(20JR10RA457)。

作者简介: 杨天育(1968—), 男, 甘肃渭源人, 研究员, 主要从事小杂粮育种与种质资源研究工作。Email: 13519638111@163.com。

从事糜子研究的单位开展了糜子种质资源分子水平遗传多样性研究,全面评价了我国现有糜子地方资源、育成品种和野生材料之间的遗传差异和群体遗传结构;采用 SSR、ITS、简化基因组测序等手段对野生糜子分类地位、栽培糜子的起源、驯化与传播进行了深入研究;开展糜子全基因组测序工作和糜子核心种质的关联分析,基本明确了糜子群体遗传结构,构建了第一张糜子 SSR 标记的遗传图谱,研究了野生糜子起源进化的路径和光周期转录组基因的差异,初步定位了控制糜子雄性不育和株高性状的基因,基因组、转录组学的糜子基础研究为促进分子育种技术开发奠定了基础,也为认识糜子从野生种到栽培种的进化提供了科学依据。

糜子是禾谷类作物中最耐旱的作物,具有 C<sub>4</sub> 植物光合途径的 3 种亚类型<sup>[12]</sup>,不仅具有高的光合效率,还具有水分和养分利用效率高等特点。糜子曾经是我国北方重要栽培作物,但随着农业生产发展逐渐退出主栽作物地位成为区域特色作物,根本的原因是糜子产量没有大的突破,品质没有根本提升,轻简栽培技术无法快速推广,制约了糜子产业的发展。这其中内在的原因,是糜子基础研究薄弱,对产量、品质和抗性的研究不深,重要性状功能基因挖掘不够,遗传调控机理不清,基础研究创新成果的缺乏无法支撑技术的重大进步。因此,了解糜子分子遗传研究进展对深入解析糜子农艺、产量、品质及抗逆性等相关性状的遗传调控机制具有重要意义。

## 2 糜子分子遗传研究进展

### 2.1 糜子基因组学的研究

2019 年,糜子 2 个参考基因组的释放为产量、品质和抗逆性等功能基因挖掘提供了重要研究平台,对于解析糜子重要性状分子机制及育种应用也产生了重要影响<sup>[12-13]</sup>。Shi 等<sup>[13]</sup>以“陇糜 4 号”为材料,联合 PacBio 测序、BioNano 和 Hi-C 作图进行了糜子基因组组装,18 个超级支架覆盖了 95.6% 基因组(约 887.8 Mb),注释了 63 671 个蛋白质编码基因。进化分析显示,约 86.2% 的谷子共线基因在糜子中有 2 个同源拷贝,这表明谷子的近源种糜子在四倍体化后基因很少丢失。系统发育分析表明,谷子和糜子大约在 1 310 万 a 前分化,而糜子的异源四倍体可能在 591 万年内发生。Zou 等<sup>[12]</sup>以 1 个糜子地方品种为材料(国家种质资源库

编号 00000390),联合 short-read 测序、单分子实时测序、Hi-C 和高密度遗传图谱来组装了另一个含有 55 930 个蛋白质编码基因和 339 个 microRNA 基因的高质量、染色体水平糜子参考基因组。系统发育分析显示,糜子异源四倍体的两组同源染色体的合并约发生在 560 万 a,这两组染色体都与玉米、水稻、谷子、高粱等其他禾本科种具有很强的同源性。他们还发现,泛素 E3 连接酶 BTB 亚基的几个亚家族中存在泛素类特异性扩张,表明蛋白质动力学的强化调控可能有助于糜子的进化。此外,还明确碳固定候选基因中均存在 3 个 C<sub>4</sub> 亚型相关基因,这为研究特殊非生物胁迫耐性和 C<sub>4</sub> 生物学奠定了基础。

### 2.2 糜子遗传图谱的构建

遗传图谱(Genetic map)或称为遗传连锁图谱(Genetic linkage map),是通过遗传距离来标识已知的遗传标记或基因在基因组或染色体的相对位置。构建连锁图谱的基础是以同源染色体之间发生重组和交换为基础,染色体片段 / 基因间隔越大,发生重组和交换的概率就越高<sup>[14]</sup>。通常以重组率为遗传距离,即 1 个厘摩(cM)大小相当于百分之一的连锁重组率<sup>[15]</sup>。构建遗传图谱包括 4 个步骤:选择遗传标记、建立作图群体、分析群体间不同品系或植株的标记基因型、确定标记位点与标记间连锁群<sup>[16]</sup>。随着分子标记的发展,连锁图谱构建经历了以形态标记、同工酶标记、细胞学标记、DNA 标记为主的研究过程,目前随着新一代测序技术的发展,以 SNP 为主要 DNA 标记的连锁图得到了普遍应用。在遗传研究中,连锁图谱的构建在比较基因组作图、基因定位与克隆、分子标记辅助育种等方面有着非常重要的应用价值<sup>[17]</sup>。2015 年,王银月等<sup>[18-19]</sup>采用高通量测序与磁珠富集法相结合开发出 1210 对 SSR 引物并在 4 个品种(会宁大黄糜、陇糜 8 号、太原 55 号和会宁野糜子)间筛选出 116 对多态性较好的引物用于糜子遗传图谱的构建。翌年,从 3506 对引物中筛选出 235 对多态性引物,构建了两个 F<sub>2</sub> 群体(♀会宁大黄糜 × ♂陇糜 8 号、♀太原 55 号 × ♂会宁野糜子),分别绘制出覆盖 660.3 cM、251.3 cM,含 13、3 个连锁群的遗传图谱。2016 年,Rajput 等<sup>[20]</sup>以 Huntsman 与 Minsum 2 个糜子品种杂交构建的包含 93 个家系的群体为材料,共用 833 个 GBS-SNP 标记进行了连锁图谱构建,结果 519 个

标记未形成连锁群, 共有 117 个标记分布在 18 个主连锁群上, 连锁群基因组长度 2 137 cM, 标记之间平均距离为 18 cM。18 个主连锁群的标记长度 54.6 ~ 236 cM, 数量为 4 ~ 12。在 14 个连锁群上共检测到 8 个形态农艺性状的 18 个 QTL, 每个 QTL 都可以解释 13.2% ~ 34.7% 表型变异。2019 年, Zou 等<sup>[12]</sup>为验证组装基因组的准确性, 以一个亚洲品种和一个北美品种杂交构建的含 132 个家系的 RIL 群体为材料, 通过全基因组测序, 获得了 221 787 个高质量 SNP 标记并构建了覆盖 18 条染色体的连锁图谱, 其中母本总遗传长度为 2 811 cM, 父本总遗传长度为 3 092 cM。上述研究工作为糜子分子标记开发奠定了良好基础, 但目标性状标记实用性不够, 且此后糜子遗传连锁图谱构建及其相关研究很少报道, 说明尚有待加强糜子分子遗传的研究。

### 2.3 糜子集群分离分析法的应用

集群分离分析法又称为混合分组分析法(BSA), 是一项快速挖掘 QTL 的简易方法, 主要用于快速识别到影响目的性状的遗传位点。Michelmore 等<sup>[21]</sup>首次提出 BSA 法并成功应用在莴苣中, 筛选到 3 个与目标性状相连锁的标记。与传统的 QTL 定位方法相比较, BSA 只需根据目标性状挑选出的极端差异个体来进行测序就能够得到目的性状的关联基因组候选区间, 很大程度上降低了研究成本, 因而广泛应用在水稻、玉米、西瓜、油菜、甜瓜等作物中<sup>[22-26]</sup>, 具有高效、快速、节省成本等特点<sup>[21]</sup>。

近年来, 随着测序成本的降低和测序技术不断发展, BSA-seq 技术成为 QTL 定位更快捷和有效的工具<sup>[27]</sup>, 其在基因定位方面的作用越来越突出。Venuprasad 等<sup>[28]</sup>在水稻重组自交系群体中使用 BSA 技术检测出在干旱胁迫下与产量密切相关的 2 个 SSR 标记, 第 3 号染色体上与 RM 416 连锁的 QTL 解释了 31% 的产量性状遗传变异率, 成为水稻中第一个在有氧环境和干旱中对产量影响较大的 QTL。李丽<sup>[16]</sup>使用 BSA 技术将与花生株型性状相关的 12 个 QTLs 定位到 15 号染色体上。李玉颖等<sup>[29]</sup>通过 BSA 技术第 1 染色体上定位到 1 个与花生籽仁含油量相关的候选区域, 其中的 1 个候选基因 Arah1.55ECQ6, 检测到 50 个注释基因和 309 个 SNP。赵钰涵等<sup>[30]</sup>通过 SNP 芯片与 BSA 相结合, 将控制花生紫色种皮的基因定位到第 10 号染色体上, 并筛选出一个与花生黑种皮性状紧密

连锁的 SSR 标记。陈鹏云<sup>[31]</sup>将 BSA-seq 法和构建连锁图谱的方法结合对棉花的早花性状进行 QTL 定位, 最后将候选区间定位在第 17 染色体的 40.33 ~ 41.40 Mb 和 15.96 ~ 25.68 Mb 区段内, 同源基因进化分析和基因结构分析确定了与开花相关的 3 个候选基因。在糜子中, 目前仅有甘肃省农业科学院小杂粮课题组利用高秆品种“陇糜 12 号”和 EMS 诱变矮秆系“张 778”杂交构建的包含 939 个家系的 F<sub>2</sub> 群体, 采用 BSA-seq 在第 1 染色体分析鉴定到调控糜子株高的关联位点, 进一步开发 InDel 标记构建了连锁图谱, 结合 F<sub>2</sub>、F<sub>2:3</sub> 939 个家系株高表型数据, 将该 QTL 区间缩小到 109 kb, QTL 分析发现该位点是调控糜子株高的一个主效位点, 加性效应达 15 cm, 同时鉴定到 2 个 CDS 区发生单碱基非同义突变和 1 个启动子区发生碱基插入 / 缺失的候选基因, 并利用该区间内的 InDel 标记关联分析了 512 份糜子种质资源, 验证了该 QTL 是一个调控糜子株高的关键位点, 为糜子株高育种及遗传改良提供了分子遗传基础<sup>[32]</sup>, 同时, 甘肃省农业科学院小杂粮课题组基于该群体, 利用 BSA-seq 解析了调控糜子黄、褐粒色的候选基因, 进一步验证了利用 BSA-seq 结合 QTL 定位, 能快速地解析个体间存在极端差异的性状的调控基因(待发表)。

### 2.4 糜子转录组学的研究

转录是指将遗传信息从 DNA 传递到 RNA 的过程, 而转录组是指生物体在某一阶段下, 细胞内所有进行转录的总 RNA, 包括非编码 RNA 和编码 RNA。转录组由 Vekulescu 等<sup>[33]</sup>提出, 不同于基因组, 转录组并不是相对固定的, 基因在表达时会受到生长环境、生育时期等条件的影响, 从而具有明显的空间和时间性<sup>[34]</sup>。转录组学是一个从整体水平上来研究细胞中所有基因的基因结构、功能、转录以及调控规律的一门学科<sup>[35]</sup>。近年来, 随着测序技术的发展, 转录组学被广泛应用到不同作物多种环境下各类组织基因的表达研究中。Zhang 等<sup>[36]</sup>选用干旱敏感材料晋黍 6 号(JS6)和 PEG 诱导水分胁迫下的耐旱材料内糜 5 号(NM5), 转录组测序后发现, 在无 PEG 诱导水分胁迫条件下, JS6 和 NM5 中观察到 1 695 个差异表达基因(DEGs); 2 个品种分别使用 20% PEG-6000 处理 6 h 和 24 h, 在模拟干旱条件下, 分别检测到 833、2 166 个差异表达基因。在 PEG-6000 处理 6 h 和

24 h 下, 晋黍 6 号比内糜 5 号差异表达基因分别高 0.298 和 0.754 倍。此外, 在 NM5 中观察到 ROS 清除系统对模拟干旱处理的转录反应延迟, 而光合作用相关基因的表达相对容易恢复; NM5 的茉莉酸 (JA) 信号转导途径与 JS6 相比也有不同调控策略。Shan 等<sup>[37]</sup>通过转录组分析, 发现 NAC 基因家族在不同干旱胁迫时间内, 表达量在不同组织中存在极大差异。甘肃省农业科学院小杂粮课题研究发现, 在 PEG-6000 模拟干旱胁迫下, 转录组测序结果 YABBY 及 bZIP 基因家族成员均在糜子幼苗期表达量存在显著差异<sup>[38-39]</sup>, 说明了基因家族普遍参与了糜子的抗旱调控。糜子转录组测序技术已经应用到其抗旱性相关基因挖掘, 而利用转录组挖掘糜子其他特性方面的相关基因或分子机制的研究未见报道, 反映出糜子转录组学方面的研究仍相对缺乏。

### 3 糜子分子遗传研究发展趋势

世界生物育种技术发展已经历了原始驯化选育、常规育种、分子育种时代, 正向设计育种或智能化育种时代发展, 而智能化育种将基因编辑、生物育种及人工智能相互融合, 将实现性状的精准定向改良<sup>[40]</sup>。我国糜子育种目前仍处在杂交育种、诱变育种为主要育种方法的常规育种阶段, 糜子杂种优势利用刚刚起步, 分子标记辅助选择育种仅是个例<sup>[38]</sup>, 转基因育种相关技术的报道更少。未来作物育种呼吁更高的技术, 因此糜子育种同样需要紧跟时代要求, 加强常规育种技术与现代生物育种技术的结合, 综合应用功能基因组学、转录组学、全基因组关联分析、基因工程、染色体工程等方法, 推进糜子育种技术不断革新进步, 从而培育高产优质多抗新品种满足市场的不同需求。

糜子具有节水耐旱耐瘠薄的优良特性, 尽管相关研究已经报道了涉及糜子水分利用、耐旱性及土壤养分利用效率的相关基因, 但研究深度远远满足不了分子育种的基本需求, 仍是糜子中亟待研究的两个重要方面。随着我国农业生产组织方式逐渐向种植大户、专业合作社发展, 开展适应机械化管理和收获的作物株型研究成为热点<sup>[41]</sup>, 糜子因生育期水肥条件充足生产上极易出现倒伏现象, 影响机械化收获, 因此要实现抗倒伏、宜机收的糜子品种选育的突破, 抗倒伏相关基因及分子调控网络的解析、株型研究及株型育种同样是未来糜子分子遗传研究的一个重要方向。糜子是 C<sub>4</sub> 作

物, 在 C<sub>4</sub> 反应过程中同时兼具 3 种脱羧途径, 因此光合效率更高。近年来, 糜子近缘种谷子已发展成为解析禾谷类作物 C<sub>4</sub> 光合作用的模式作物<sup>[42]</sup>, 因此, 糜子 C<sub>4</sub> 光合作用研究也将是未来一个重要研究方向。糜子营养价值很高, 微量元素 Fe 及必需氨基酸含量高于其他禾谷类作物<sup>[43]</sup>, 糜子和其他小宗作物一样受市场欢迎, 正是满足了人们吃得好、吃得健康而对谷物营养品质的需要。因此, 解析糜子品质性状的分子遗传机制, 是现代育种必须关注的一个方向。

### 参考文献:

- [1] HUNT HV, BADA KSHI F, ROMANOVA O, et al. Reticulate evolution in Panicum (Poaceae): the origin of tetraploid broomcorn millet, *P. miliaceum* [J]. Journal of Experimental Botany, 2014, 65: 3165-3175.
- [2] FULLER D Q. Agricultural origins and frontiers in South Asia: A working synthesis [J]. Journal of World Prehistory, 2006, 20: 1-86.
- [3] YANG X, WAN Z, PERRY L, et al. Early millet use in northern China [J]. PNAS, 2012, 109(10): 3726-3730.
- [4] WANG R, HUNT HV, QIAO Z, et al. Diversity and Cultivation of Broomcorn Millet (*Panicum miliaceum* L.) in China: A Review [J]. Economic Botany, 2016, 70(3): 332-342.
- [5] 王 纶, 王星玉, 温琪芬, 等. 中国黍稷种质资源研究与利用 [J]. 植物遗传资源学报, 2005, 6(4): 474-477.
- [6] YUE H, WANG M, LIU S, et al. Transcriptome-wide identification and expression profiles of the WRKY transcription factor family in Broomcorn millet (*Panicum miliaceum* L.) [J]. BMC Genomics, 2016, 17: 343.
- [7] HABIYAREMYE C, MATANGUIHAN J B, GUEDES J D, et al. Proso Millet (*Panicum miliaceum* L.) and Its Potential for Cultivation in the Pacific North west, U. S.: A Review [J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 1961.
- [8] GHIMIRE B K, YU C Y, KIM S H, et al. Diversity in Accessions of *Panicum miliaceum* L. Based on Agro-Morphological, Antioxidative, and Genetic Traits [J]. Molecules, 2019, 24: 1012.
- [9] AMADOU I, GOUNGA M E, LE G W. Millets: Nutritional composition, some health benefits and processing - A Review [J]. Emirates Journal of Food and Agriculture, 2013, 25(7): 501-508.
- [10] VETRIVENTHAN M, UPADHYAYA HD. Diversity and trait-specific sources for productivity and nutritional traits in the global proso millet (*Panicum miliaceum* L.) germplasm collection [J]. The Crop Journal, 2018, 6: 451-463.
- [11] MANIMOZHI S V, NIRMALAKUMARI A, SENTHIL N. Genetic Diversity for Zinc, Calcium and Iron Content of Selected Little Millet Genotypes [J]. Nutrition and Food

- Sciences, 2015, 5:6.
- [12] ZOU C, LI L, MIKI D, et al. The genome of broomcorn millet[J]. Nature communications, 2019, 10: 436.
- [13] SHI J, MA X, ZHANG J, et al. Chromosome conformation capture resolved nearcomplete genome assembly of broomcorn millet[J]. Nature communications, 2019, 10: 464.
- [14] 张国栋. 不同磷环境下玉米行粒数的精细定位[D]. 泰安: 山东农业大学, 2012.
- [15] 赵文明. 玉米株型相关性状 QTL 定位与分析[D]. 郑州: 河南农业大学, 2008.
- [16] 李 丽. 利用连锁和全基因组关联分析鉴定花生株型相关性状的 QTLs[D]. 保定: 河北农业大学, 2019.
- [17] 王伟继, 岳志芹, 孔 杰, 等. AFLP 分子标记技术的发展及其在海洋生物中的应用[J]. 海洋水产研究, 2005, 26(1): 80–85.
- [18] 王银月, 刘敏轩, 陆 平, 等. 构建黍稷分子遗传图谱 SSR 引物的筛选[J]. 作物杂志, 2014(4): 32–38.
- [19] 王银月. 黍稷种质遗传资源多样性及遗传图谱构建研究[D]. 长春: 吉林农业大学, 2015.
- [20] RAJPUT S G, SANTRA D K, SCHNABLE J. Mapping QTLs for morpho-agronomic traits in proso millet (*Panicum miliaceum* L.)[J]. Molecular Breeding, 2016, 36: 37.
- [21] MICHELMORE R W, KESSELI I P V. Identification of Markers Linked to Disease-Resistance Genes by Bulk Segregant Analysis: A Rapid Method to Detect Markers in Specific Genomic Regions by Using Segregating Populations[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1991, 88(21): 9828–9832.
- [22] 张云辉, 张所兵, 林 静, 等. 利用 BSA 法检测水稻条纹叶枯病高效抗性位点[J]. 华北农学报, 2014, 29(2): 85–88.
- [23] 吕香玲, 郑克志, 李 元, 等. 利用 BSA 法发掘玉米抗灰斑病主效 QTL[J]. 玉米科学, 2015, 23(5): 16–20.
- [24] DONG W, WU D F, LI G S, et al. Next-generation sequencing from bulked segregant analysis identifies a dwarfism gene in watermelon[J]. Scientific Reports, 2018, 8(1): 2908–2914.
- [25] 张尧锋, 张冬青, 余华胜, 等. 基于极端混合池 (BSA) 全基因组重测序的甘蓝型油菜有限花序基因定位[J]. 中国农业科学, 2018, 51(16): 3029–3039.
- [26] 王学征, 邱 果, 陈克农, 等. 基于 BSA 法开发 CAPS 标记定位甜瓜果面沟相关基因研究[J]. 东北农业大学学报, 2018, 49(5): 20–26.
- [27] ZHENG Y, XU F, LI Q, et al. QTL mapping combined with bulked segregant analysis identify SNP markers linked to leaf shape traits in *Pisum sativum* using SLAF sequencing[J]. Frontiers in Genetics, 2018, 5(9): 615–625.
- [28] VENUPRASAD R, DALID C O, VALLE M D, et al. Identification and characterization of large-effect quantitative trait loci for grain yield under lowland drought stress in rice using bulk-segregant analysis[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2009, 120(1): 177–190.
- [29] 李玉颖, 于海洋, 吕玉英, 等. 基于 BSA 重测序定位花生含油量相关基因位点[J]. 山东农业科学, 2021, 53(1): 1–6.
- [30] 赵钰涵, 周希萌, 赵慧玲, 等. 利用 SNP 芯片结合 BSA 的方法定位花生黑色种皮颜色基因[J]. 分子植物育种, 2021, 19(9): 2977–2984.
- [31] 陈鹏云. 棉花早熟性状相关基因的定位与鉴定[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2017.
- [32] LIU T, LIU X, HE J, et al. Identification and fine-mapping of a major QTL (*PH1.1*) conferring plant height in broomcorn millet (*Panicum miliaceum*) [J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13:1010057.
- [33] VELCULESCU V E, ZHANG L, ZHOU W, et al. Characterization of the yeast transcriptome[J]. Cell, 1997, 88: 243–251.
- [34] 周金龙. 玉米光周期敏感近等基因系的转录组分析[D]. 郑州: 河南农业大学, 2016.
- [35] 高 宁, 刘 博, 杨德强, 等. 转录组学在中药研究中的应用现状[J]. 化学工程师, 2017, 31(6): 50–53.
- [36] ZHANG Y, GAO X, LI J, et al. Comparative analysis of proso millet (*Panicum miliaceum* L.) leaf transcriptomes for insight into drought tolerance mechanisms[J]. BMC Plant Biology, 2019, 19: 397.
- [37] SHAN Z, JIANG Y, LI H, et al. Genome-wide analysis of the NA C transcription factor family in broomcorn millet (*Panicum miliaceum* L.) and expression analysis under drought stress[J]. BMC Genomics, 2020, 21: 96.
- [38] 盘婉向, 刘天鹏, 何继红, 等. 糜子 (*Panicum miliaceum* L.) 全基因组 *YABBY* 基因家族鉴定与高渗透液胁迫下表达特征[J]. 基因组学与应用生物学, 2022, 41(5): 144–155.
- [39] 王 媚, 刘天鹏, 何继红, 等. 糜子 *bZIP* 基因家族鉴定及幼苗期聚乙二醇 6000 处理下的表达特征[J]. 应用与环境生物学报, 2022, 28(4): 1–12.
- [40] 景海春, 田志喜, 种 康, 等. 分子设计育种的科技问题及其展望概论[J]. 中国科学: 生命科学, 2021, 51(10): 1356–1365; 1355.
- [41] 王文广, 王永红. 作物株型与产量研究进展与展望[J]. 中国科学: 生命科学, 2021, 51(10): 1366–1375.
- [42] BRUTNELL T P, WANG L, SWARTWOOD K, et al. *Setariaviridis*: A Model for C<sub>4</sub> Photosynthesis[J]. The Plant Cell, 2010, 22: 2537–2544.
- [43] DAS S, KHOOND R, SANTRA M, et al. Beyond Bird Feed: Proso Millet for Human Health and Environment [J]. Agriculture, 2019, 9: 64.