

高粱重要性状分子基础研究进展与展望

李魁印¹, 周光怡², 丁延庆³, 徐建霞³, 曹宁³, 任明见⁴, 张立异^{3*}

1 安顺学院, 贵州 安顺 561000

2 贵州金沙窖酒酒业有限公司, 贵州 金沙 551800

3 贵州省农业科学院旱粮研究所, 贵州 贵阳 550006

4 贵州大学 农学院, 贵州 贵阳 550025

李魁印, 周光怡, 丁延庆, 徐建霞, 曹宁, 任明见, 张立异. 高粱重要性状分子基础研究进展与展望[J]. 生物工程学报, 2024, 40(10): 3375-3394.

LI Kuiyin, ZHOU Guangyi, DING Yanqing, XU Jianxia, CAO Ning, REN Mingjian, ZHANG Liyi. Progress and prospects in the molecular basic research on important traits in sorghum[J]. Chinese Journal of Biotechnology, 2024, 40(10): 3375-3394.

摘要: 高粱是一种重要的粮食、能源、饲料和工业原料作物, 具有广泛的生长适应性和多样的利用价值。在过去的几十年, 传统育种方法在高粱育种中虽然取得了一定的成果, 但如今仍然面临着系列挑战, 如育种周期长、育种效率低以及遗传背景复杂等。随着分子生物学、遗传学和生物信息学等技术的快速发展, 分子育种技术开辟了提高高粱产量与品质的新途径。本文综述了包括高粱农艺性状和适应性性状等重要性状方面的分子基础研究进展, 包括籽粒产量、籽粒品质、开花期和株高、分蘖特性、胁迫抗逆特性和雄性不育特性等, 并对未来的重点研究方向进行了讨论, 为高粱育种提供了新的思路和方法。

关键词: 高粱; 农艺性状; 适应性性状; 分子育种; 基因

资助项目: 科研机构创新能力建设项目(黔科合服企[2022]007); 安顺市科技计划项目(安顺市科成[2022]1号); 贵州省农科院项目(黔农科种质资源[2023]06号)

This work was supported by the Innovation Capacity Building Project of Scientific Research Institutions (Guizhou Science and Technology Co-service Enterprise [2022] 007), the Anshun Science and Technology Plan Project (Anshun Kecheng [2022] No. 1), and the Project of Guizhou Academy of Agricultural Sciences (Guizhou Agricultural Germplasm Resources [2023] No. 06).

*Corresponding author. E-mail: lyzhang1997@hotmail.com

Received: 2024-01-12; Accepted: 2024-04-29

Progress and prospects in the molecular basic research on important traits in sorghum

LI Kuiyin¹, ZHOU Guangyi², DING Yanqing³, XU Jianxia³, CAO Ning³, REN Mingjian⁴, ZHANG Liyi^{3*}

1 Anshun University, Anshun 561000, Guizhou, China

2 Guizhou Jinsha Winery Co., Ltd., Jinsha 551800, Guizhou, China

3 Institute of Upland Food Crops, Guizhou Academy of Agricultural Sciences, Guiyang 550006, Guizhou, China

4 College of Agriculture, Guizhou University, Guiyang 550025, Guizhou, China

Abstract: Sorghum (*Sorghum bicolor*) is a significant crop serving food, energy, feed, and industrial raw materials, featuring extensive growth adaptability and diverse utility values. Despite the achievements in sorghum breeding in the last decades, conventional breeding methods still confront challenges such as lengthy breeding cycles, low efficiency, and complex genetic backgrounds. With the rapid advancement of molecular biology, genetics, and bioinformatics, molecular breeding has carved new pathways for enhancing sorghum yield and quality. This article reviews the molecular basic research progress in the key agronomic and adaptive traits of sorghum, including grain yield, grain quality, flowering time, plant height, tillering, stress resistance, and male sterility, and discusses future research priorities, offering novel insights and approaches for sorghum breeding.

Keywords: sorghum; agronomic traits; adaptive traits; molecular breeding; genes

高粱(*Sorghum bicolor*)是一种重要的粮食作物,因其广泛的适应性和耐旱性,成为了许多发展中国家的主要粮食来源。此外,高粱在能源、饲料和工业领域也有着广泛的应用^[1]。传统育种法改良高粱性状受限于周期长和复杂的遗传背景^[2]。同时,全球气候变化、人口增长以及高粱用途范围的扩大,对高粱产量和品质提出了更高的要求,需要更有效的育种方法来改进高粱品种^[3]。

在此背景下,高粱分子育种研究成为了一个备受关注的研究领域,应用分子生物学等技术可缩短育种周期并提升效率。近年来,随着测序和表型技术的快速发展,通过全基因组关联研究(genome-wide association study, GWAS)、数量性状位点(quantitative trait loci, QTL)定位

和突变分析等方法,已经确定了一系列控制高粱农艺性状和适应性性状的重要的QTL/基因,包括籽粒产量、籽粒品质、开花期、株高、分蘖特性、可育性以及环境胁迫等。

因此,本研究对近年来在高粱重要性状方面的分子基础研究进行总结和分析,以期对高粱分子基础研究、育种的方向以及行业发展提供参考。

1 高粱农艺性状分子基础研究进展

高粱农艺性状分子基础研究对于提高高粱的产量和品质具有重要的影响。首先,高粱的产量是农业生产关注的重要指标之一。通过对

高粱农艺性状进行分子基础研究,可以深入了解高粱产量形成的分子机制。研究高粱的籽粒大小、穗长、穗粒数等农艺性状与产量之间的关系,可以揭示高粱产量的遗传基础。通过筛选和利用特定基因或基因组区域,可以培育出具有高产潜力的高粱品种。其次,高粱的品质对于消费者和加工企业也至关重要。通过分子基础研究,可以了解高粱品质形成的分子机制。研究高粱的蛋白质含量、淀粉含量和抗营养因子含量等性状与品质之间的关系,可以为培育高品质的高粱品种提供科学依据。同时,通过分子标记辅助选择和遗传改良,可以加快高粱品质改良的进程,提高其经济和营养价值。

1.1 籽粒产量

高粱作为粮食作物对全球粮食安全和农业可持续发展具有重要意义。在不断增长的人口和有限的耕地资源的压力下,提高高粱籽粒产量成为实现粮食自给自足的关键目标。因此,利用分子育种技术加速高粱籽粒产量的改良成为当前高粱育种研究的重点之一(表1)。

粒重、穗粒数和分蘖数是影响产量的3个主要因素。在高粱中,已鉴定出约340个与产量相关的QTL^[13]。特别是*qGW1*基因座对粒重有显著影响,它位于1号染色体的一个101 kb区域内,*Sobic.001G038900*是其候选基因,对育种

和分子标记的开发至关重要^[4]。通过甜高粱‘Rio’与籽粒高粱‘BTx623’杂交得到的重组自交系(recombinant inbred line, RIL)群体研究表明,在1 418.71 cM的遗传连锁图谱上识别出2个与粒重相关的QTL^[14]。同时,Boyles等^[15]在另外的RIL群体中发现了5号染色体上一个新的千粒重QTL,该QTL在一个群体中解释了超过21%的表型变异。尽管GWAS在100 kb范围内未发现显著位点,但通过候选基因的挖掘和表达分析,特别是在发育种子组织中表达的乙烯受体同源物等,为GWAS结果提供了支持^[16]。此外,在一个包含354份样本的高粱群体中,9个与籽粒质量相关的位点被识别出来,涉及265 487个单核苷酸多态性(single nucleotide polymorphism, SNP)。其中,两个候选基因*Sb10g018720*和*Sb06g033060*编码的蛋白与粒径控制相关,其SNP变体影响氨基酸编码,进而可能导致粒径增大^[5]。最近,由837份高粱种质和1 421份回交嵌套关联映射(backcross nested association mapping, BC-NAM)群体组成的大规模GWAS分析了81个与粒径相关的QTL^[17]。

穗粒数是高粱产量的形成的另一重要因子。在对高粱的籽粒产量和生物量相关的植物结构性状进行GWAS的过程中,发现了101个SNP与9个性状中的至少一个相关,位于第6条染色体

表 1 高粱籽粒产量相关性状的主要 QTL/基因

Table 1 Major QTL/genes associated with grain yield in sorghum

QTL/Gene	Gene ID	Phenotype	Encoding protein	References
<i>qGW1</i>	<i>Sobic.001G038900</i>	Grain weight	Expressed protein	[4]
Unknown	<i>Sb10g018720</i>	Grain size	Similar to putative fiber protein Fb34	[5]
<i>KS3</i>	<i>Sb06 g028210</i>	Seed number	Ent-kaurene synthase	[6]
Unknown	<i>Sb06g033060</i>	Grain size	Similar to H0801D08.10 protein	[7]
<i>MSD3</i>	<i>Sobic.001G407600</i>	Grain number per panicle	ω -3 fatty acid desaturase	[8]
<i>MSD2</i>	<i>Sobic.006G095600</i>	Grain number per panicle	Lipoxygenase	[9]
<i>MSD1/SbTCP16</i>	<i>Sobic.007G135700</i>	Grain number per panicle	TCP transcription factor	[10]
<i>Sh1</i>	<i>Sobic.001G152901</i>	Seed shattering	YABBY transcription factor	[11]
<i>SbWRKY</i>	<i>Sobic.001G148000</i>	Seed shattering	WRKY transcription factor	[12]

上重要遗传位点的赤霉素(gibberellin, GA)生物合成基因*KS3*与种子数量相关^[6]。由于谷类作物的农艺性状具有相似的生理基础,对不同谷类作物的进一步比较研究有助于高粱产量遗传基础的研究。影响穗粒数的花序结构对高粱育种至关重要,在生长发育中也容易受到环境影响^[7]。在前期的研究中,发现*MSD1*、*MSD2*和*MSD3*这三个基因与花序发育有关,它们分别编码一种具有TCP (teosinte branched 1, cycloidea, and PCF)结构域、脂氧合酶和 ω -3去饱和脂肪酸酶的植物特异性转录因子,该酶催化亚油酸(18:2)转化为亚麻酸(18:3)^[8-10]。*MSD1*可以结合自身转录起始位点的上游序列和*MSD2*来控制表达。隐性等位基因*msd1*、*msd2*和*msd3*增进了高粱穗中具有花梗的小穗的发育,并实现结实,从而有效地提高了每穗的粒数。这三个基因是茉莉素(jasmonate, JA)合成路径的关键组成部分,它们通过在高粱性器官发育期间调控JA途径来发挥作用,凸显了JA在提升粮食产量中的重要作用。Colasanti等^[18-20]确定了一系列与其他作物同源的候选基因,如*ID1*、*GDD1*和*APO1*,它们分别参与了玉米开花、细胞伸长和水稻营养和生殖发育。在另一项研究中,Zhou等^[21]确定了35个与花序结构相关的独特性状相关SNP (traits association SNP, TAS),以及玉米和水稻候选基因的9个高粱同源物,固定指数(fixation index, Fst)和基因型频率分析结果表明,围绕TASs的染色体区域可能是育种选择的目标。

高粱籽粒的完整性对产量至关重要。控制籽粒破碎的关键基因之一是编码YABBY转录因子的*Sh1*。不易碎的高粱品种拥有3种*Sh1*隐性单倍型,这些单倍型由于启动子和内含子区域的变异引起*Sh1*表达水平降低。包括外显子2和3在内的2.2 kb区域缺失导致*Sh1*截断,而内含子4的GT至GG剪接位点变异导致外显子4缺失^[11]。与*Sh1*相隔仅300 kb的*SpWRKY*是另一克隆基因,它在拟高粱(*Sorghum propinquum*)中引起籽粒破碎;由于起始密码子由ATG变为ATT,*SpWRKY*编码的蛋白比隐性*SbWRKY*多了44个氨基酸残基。尽管组氨酸(H)在136位点被谷氨酰胺(Q)替换,但WRKY结构域的氨基酸序列未发生变化;*Sh1*和*SbWRKY*都可能参与调控种子与花梗连接处的形成脱落区,不过这一假设还需进一步的证据支持^[12]。

高粱的分蘖能力是其产量的关键决定因素之一(表2)。基因Sobic.001G121600作为玉米驯化基因*tb1*的同源基因,编码了一个假定的转录因子,这个转录因子不仅参与调节高粱的分蘖,而且其活动受到光敏色素B (phytochrome B, phyB)的调控^[26]。此外,它可能具体参与了阴影介导的抑制芽生长^[22],但其具体功能和调控机制有待进一步研究。据报道,*tin1*可以控制玉米分蘖的保持,其功能在不同的谷物作物中保持不变^[23]。因此,其1:1直系同源基因(Sobic.002G036500)可能在高粱分蘖中发挥重要作用,值得进一步研究。最近,在埃塞俄比亚收集的304个高粱品种的研究中,利用79 754个

表2 高粱分蘖相关性状的主要 QTL/基因

Table 2 Major QTL/genes associated with tillering in sorghum

QTL/Gene	Gene ID	Phenotype	Encoding protein	References
<i>tb1</i>	Sobic.001G121600	Tillering	Transcription factor	[22]
<i>tin1</i>	Sobic.002G036500	Tillering	C2H2 zinc finger protein	[23]
<i>DRM1</i>	Sobic.001G191200	Tillering	Dormant-associated protein 1	[24]
<i>NAB1</i>	Sobic.006G170300	Tillering	Carotenoid cleavage dioxygenase 7	[25]

SNP标记进行的多焦点全基因组关联研究识别出9个与分蘖数相关的QTNs^[27]。Wang等^[28]利用85 585个SNP标记对在4种环境中评估的245个高粱品种的TN (Tillering Number)进行了关联图谱分析,共得到10个QTNs与高粱分蘖数相关。通过高密度遗传图谱和转录组分析,休眠相关蛋白1 (dormancy associated protein 1, DRM1)基因被确定为调控高粱分蘖生长的关键因子, *DRM1*在休眠和伸长的分蘖芽之间表达有一定差异,并位于高粱分蘖QTL内,这一发现暗示了DRM1在高粱分蘖生长中的重要作用^[24]。在高粱中,非休眠腋芽1 (non-dormant axillary Bud 1, NAB1)基因对分蘖至关重要。它影响产量和植物体型, *NAB1*编码的类胡萝卜素裂解双氧酶7 (carotenoids cleave dioxygenase 7, CCD7)与水稻和拟南芥中的同源基因具有相似性, *nab1*突变体表现出增加的分蘖和较矮的植株高度,这些结果暗示*NAB1*通过与生长素运输的相互作用,在拟雄激素生物合成和调控分蘖中发挥作用^[25]。以上发现为高粱产量改良提供了有价值的分子标记。

1.2 籽粒品质

高粱籽粒品质涉及多个关键性状,包括蛋白质含量、淀粉性质、氨基酸组成、脂肪含量、抗营养因子含量和单宁含量等,这些性状对高粱的食用价值和工业利用具有重要影响。传统育种方法在高粱籽粒品质改良中取得了一些进展,但面临品质性状复杂、遗传背景多样等挑战,导致品质改良效果有限。因此,利用分子育种技术,特别是基因组学和生物技术,成为加速高粱籽粒品质改良的新途径。分子育种技术为高粱籽粒品质改良提供了更精确、高效的方法,使得研究人员能够更深入地了解品质性状背后的遗传基础和分子机制,相关性状的主要QTL/基因见表3。

醇溶蛋白是高粱中的主要籽粒蛋白,可与淀粉颗粒形成紧密的物质,减少高粱醇溶蛋白和淀粉的消化。 α -、 β -、 γ -和 δ -醇溶蛋白是高粱醇溶蛋白的4个亚类, α -醇溶蛋白是由5号染色体上一个含有20个基因的家庭控制的,其中信号肽的单点突变增进了蛋白质的消化率并可能间接提高了赖氨酸含量^[29]。 β -醇溶蛋白、 γ -

表3 高粱籽粒品质相关性状的主要 QTL/基因

Table 3 Major QTL/genes associated with grain quality in sorghum

QTL/Gene	Gene ID	Phenotype	Encoding protein	References
<i>DGAT1</i>	Sobic.010G170000	Crude fat	Diacylglycerol O-acyltransferase 1	[15]
Unknown	Sobic.005G193000	Seed protein	α -Kafirin protein	[29]
Unknown	Sobic.009G001600	Seed protein	β -Kafirin protein	[30]
Unknown	Sobic.002G211700	Seed protein	γ -Kafirin protein	[31]
Unknown	Sb10g013050	Seed protein	δ -Kafirin protein	[32]
<i>Wx</i>	Sobic.010G022600	Endosperm texture	Granule-bound ADP-glucose-glucosyl transferase	[33-34]
<i>AMY3</i>	Sb02g023790	Fat and protein content	Alpha-amylase debranching enzyme	[35]
<i>y1</i>	Sobic.001G398100	Pericarp color	MYB-domain protein	[36]
<i>Tannin1/B1</i>	Sobic.004G172900	Pericarp color	Flavone 3',5'-hydroxylase	[37]
<i>B2</i>	Sobic.002G076600	Pericarp color	Flavone 3'-hydroxylase	[37]
<i>Z</i>	Sobic.002G062500	Pericarp thickness	bHLH gene family protein	[37]
<i>P</i>	Sobic.006G153800	Stems, leaves, ears and glume color	Anthocyanin synthetase	[37]

醇溶蛋白和 δ -醇溶蛋白的合成有单个或低拷贝数的基因座^[30-32]。淀粉是高粱籽粒中的另一种重要成分。与普通淀粉相比,蜡质淀粉含有很少或不含直链淀粉,更易消化。赋予蜡质淀粉的基因 *Wx* 编码一种颗粒结合的二磷酸腺苷 (adenosine diphosphate, ADP) 葡萄糖基转移酶。高粱淀粉的可消化性由 *Wx* 基因上的不同等位基因变异调控,包括第三外显子内的插入 (*wx^a*)、保守结构域中一个氨基酸的错义突变 (*wx^b*),以及点突变 (*wx^c*)^[33-34]。此外,籽粒中的淀粉和蛋白质含量也受其他基因影响,例如 *AMY3* (Sb02g023790) 与淀粉含量的变异相关^[35],而 *Sobic.010G170000* 则涉及脂质的生物合成^[38]。单宁的合成与多个基因相关,包括 *Tan1*^[38],后者通过编码 WD40 重复蛋白控制花青素和原花青素的合成,并可能影响籽粒的营养品质^[39]。WD40 复合物还与籽粒中挥发性含量相关,这可能影响植物对鸟类的防御机制^[40]。通过分析 196 种高粱的多样性群体中谷物质量的自然变化,发现有 14、14、492 个遗传位点分别与高粱中的单宁、淀粉和氨基酸相关^[41]。除了先前已知的与籽粒品质相关的基因,包括 *Tan1*、*Zm1* 和 *TT16* 的直系同源物、蔗糖磷酸合成酶、*opaue1* 和 *opaue2*,还发现了一些新的候选基因座,这些基因座可能对高粱育种有潜在的应用价值。特别是, *Myb* 基因 *y1* 决定着果皮颜色,其非功能等位基因 *y1-ww* 因为一个大片段缺失

而导致果皮中缺乏某些色素^[36]。在使用标记辅助选择的育种计划中, *Guindo* 等^[37] 在两个精英群体中定位了影响籽粒品质特征的 QTL,如果皮厚度和颜色,总共检测到 122 个 QTL。其中,一些 R^2 较高的 QTL 与群体中分离的主效基因相对应,如控制果皮厚度的 *Z* 基因、控制种皮有无的 *B2* 和 *B1* 基因、控制花青素含量的 *P* 基因等。此外, *Ayalew* 等^[42] 运用近红外光谱 (near-infrared spectroscopy, NIR) 技术和 QTL 分析,针对蛋白质、淀粉和直链淀粉含量,发现了多个显示稳定性的 QTL,为标记辅助育种提供了新途径。

1.3 开花特性

高粱开花特性对于高粱作物的生长发育、产量稳定、品种改良以及粮食安全都具有重要的影响和意义,相关性状的主要 QTL/基因见表 4。

高粱的开花时间和光周期敏感性差异很大, *Ma1* 到 *Ma6* 这 6 个基因座负责花期和光周期敏感性,每个基因座上的显性等位基因都有助于长时间开花。 *Gelli* 等^[47] 通过 QTL 定位到了 1 号染色体上的 *Ma3* 和 6 号染色体上的 *Ma1* 基因与花期相关。高粱长日照开花的主要抑制因子 *Ma1* 编码假反应调节蛋白 37 (pseudo-response regulatory protein 37, PRR37)。 *SbPRR37* 的表达受昼夜节律时钟和光照的调节,其方式与外部符合模型一致^[43]。 *Ma3* 编码光敏色素 B,而 *Ma6* 编码 *SbGhd7*,是一种受生物钟和光信号调节的花抑制因子^[44]。在长日照条件下, *Ghd7* (*Ma6*)

表 4 高粱成熟度相关性状的主要 QTL/基因

Table 4 Major QTL/genes associated with maturity in sorghum

QTL/Gene	Gene ID	Phenotype	Encoding protein	References
<i>Ma1/SbPRR37</i>	Sb06g014570	Maturity	Pseudoresponse regulator protein 37	[43]
<i>Ma3</i>	Sobic.001G394400	Maturity	Phytochrome B	[44]
<i>Ma6/Ghd7</i>	Sb06g000570	Maturity	CCT-domain protein	[45]
<i>SbSUC9</i>	Sb06g000520	Maturity	Sugar transporter	[46]
<i>SbMED12</i>	Sb01g050280	Maturity	Flowering regulator	[46]
<i>LD</i>	Sb03g045030	Maturity	Flowering-time protein	[46]

通过抑制花激活剂 *Ehd1* 和 *SbCN8* 的表达, 以协同作用的方式延缓花期转变, 进而促进生物量积累和提高谷物产量^[45]。由于光周期敏感性对作物产量和杂交制种的重要性, 光周期敏感性基因座在高粱育种中得到了广泛的应用。历史上重要的高粱种质, 如‘SM100’和‘BTx406’, 其具有 *Sbghd7* 和 *Sbprp37* 的隐性等位基因, 已在 SCP (Sorghum Conversion Program) 中被利用, 以将开花晚的光周期敏感高粱种质转化为开花早的光周期不敏感高粱种质; 另外, *SbSUC9*、*SbMED12* 和 *LD* 等基因也与成熟度相关^[46]。

1.4 株高特性

高粱植株的高矮对抗风能力、病虫害防治、光合效率、与杂草竞争和机械收获都有很大的影响, 相关性状的主要 QTL/基因见表 5。

已经报道了通过修改节间长度来控制高粱高度的 4 个基因座 *Dw1*、*Dw2*、*Dw3* 和 *Dw4*^[52]。*Dw1* 编码一种功能未知且在植物中具有高度保守功能的假定膜蛋白^[48]。Gelli 等^[47]通过 QTL 定位到了 6 号染色体上的 *Dw2* 基因与株高相关。*Dw2* 编码一种与 AGCVIII 蛋白激酶 KIPK 同源的蛋白激酶^[49]。在高粱育种中, *dw1* 和 *dw2* 等位基因因其能有效缩短植株茎长而被广泛利用。*dw1* 来源于高粱的野生亲本矮黄米洛, 而 *dw2* 在美国的育种及转化计划中, 如‘IS3620c’和‘BTx642’品种中得到了广泛应用。*Dw3* 作为高粱中第一个被克隆的矮化基因, 负责编码生长素外排转运蛋白 ABCB1, 该基因的矮化突变

型 *dw3* 由于外显子 5 中的直接重复序列可能导致不等交换, 这种基因重排有可能使矮化突变型恢复为正常的高秆型 *Dw3*。然而, *dw3-sd1* 突变因破坏 *DW3* 的阅读框而导致的矮化表型较为稳定, 表现出其在育种中的潜在应用价值^[50]。对于 *Dw4*, 虽然取得了一些进展, 但相应的基因还没有被克隆出来。此外, 与植物高度显著相关的是赋予开花时间延迟特性的乙烯响应转录因子(ethylene responsive transcription factor) *RAP2-7*^[51]。Zhao 等^[6]对 9 个与籽粒和生物量相关的植物结构性状进行了全基因组关联研究, 共有 101 个 SNP 代表区域与 9 个性状中的至少 1 个性状相关, 其中 1 个显著标记与 GA 相关的候选基因: *GA2ox5* (*Sb09g028360*) 影响植株高度。利用重组自交系群体, 在已知的辅助素转运体 *Dw3* 基因的基因组区域附近发现了一个独立的株高 QTL (*qHT7.1*), 对不同高度成分的分析表明, *qHT7.1* 对植株的上部和下部都有影响, 而 *Dw3* 只影响旗叶以下的部分^[53]。Upadhyaya 团队^[46]通过开发 14 739 个 SNP 标记, 实现了高粱核心品系的详细基因分型, 关联分析揭示了 6 个影响株高的标记位点, 每个位点至少关联 2 个 SNP, 这些发现指向 *SbLAX4* (一种辅助因子转运体) 作为调控株高的潜在候选基因; 此外, 研究发现一个包含与模型植物拟南芥的 *LD* 基因同源的区块, 该基因影响植株早熟或延迟成熟, 进而可能影响株高。这些发现对于高粱分子育种工具的开发及性状基因的鉴定具有重要意义。

表 5 高粱植株高度相关性状的主要 QTL/基因

Table 5 Major QTL/genes associated with plant height in sorghum

QTL/Gene	Gene ID	Phenotype	Encoding protein	References
<i>Dw1/SbHT9.1</i>	Sobic.009G229800	Plant height	Membrane protein	[48]
<i>Dw2</i>	Sobic.006G067700	Plant height	Protein kinase	[49]
<i>Dw3</i>	Sobic.007G163800	Plant height	Auxin efflux transporter	[50]
<i>RAP2-7</i>	Sobic.009G024600	Plant height	Ethylene responsive transcription factor	[51]

以上研究表明,高粱的产量和品质改良受到了遗传因素的显著影响,其中特定基因和QTL的发现为分子育种提供了新的目标。例如,与粒重、穗粒数和分蘖特性相关的关键基因座已被定位,为高产高粱品种的培育奠定了分子基础。另一方面,籽粒品质,包括蛋白质含量、淀粉性质和单宁含量等,也已被关联到特定的遗传标记,这为提高高粱的营养价值和加工品质开辟了新途径。综上所述,通过分子标记辅助选择和基因克隆,高粱的农艺性状分子基础研究正在加速品种改良的发展。

2 高粱环境适应性分子基础研究进展

高粱的生长受到多种因素的影响,其中非生物胁迫尤为关键(表6)。干旱作为一种主要的非生物胁迫,会导致植株水分亏缺,从而影响其正常的生长和发育。高粱生长同样面临着极端温度的挑战,其中既包括高温也包含低温,这些条件都会对植株的生理代谢及生长发育产生不利影响。盐度的提高和重金属的积累进一步加剧了对高粱植株的损害,影响其正常生长与产量。此外,营养胁迫,如氮、磷和钾等元素的不足或过量,也对高粱的生长发育构成威胁。除了非生物胁迫,生物胁迫也是影响高粱发育的重要因素,主要包括能够干扰高粱生长和最终产量的病虫害。例如,白粉病和纹枯病会使高粱叶片萎蔫,降低光合作用效率,而蚜虫和食叶害虫的侵害则直接损伤植株的叶片和茎部,进而减少产量和降低品质。为了增强高粱的环境适应能力,研究人员正通过分子生物学方法探讨高粱面对非生物和生物胁迫的应对策略。

2.1 非生物胁迫和抗逆

高粱是原产于非洲的作物,在耐旱性方面,

氰苷、热休克蛋白和抗冻蛋白与耐旱性相关^[67-68]。高粱对低温很敏感,提高耐冷性有助于将高粱扩展到寒冷地区种植。据报道,类胡萝卜素、植物激素、硫氧还蛋白、PSI (Photosystem I)成分和抗氧化剂在耐冷性中起着重要作用^[69]。另一项耐寒性研究在染色体SBI-01、-02、-03、-06、-09和-10上确定了与最终出苗率(final emergence rate, FEP)和幼苗存活率(survival rate, SR)相关的8个区域^[70]。耐冷基因座与籽粒单宁和矮秆基因的共定位进一步表明,在早期谷粒高粱育种中选择非单宁和矮秆等位基因无意中导致了低温敏感性^[71]。同样,热应激影响高粱的生长和光合作用。运输蛋白、转录因子和热休克蛋白都与热应激有关^[72-73]。

高粱展示出对盐胁迫的适度耐受性。但是,在高盐浓度条件下,其生长速率、光合能力、离子平衡、渗透压调节以及氧化还原状态都会受到负面影响。高粱通过增强其光合作用、调节离子平衡、进行渗透调节和清除活性氧等生理生化机制来提升对盐胁迫的适应性。然而,这些机制在较高的盐浓度环境下可能无法充分发挥作用,以至于无法保证作物的产量。因此,为了进一步增强高粱的耐盐性,需结合利用传统育种技术、基因工程以及外源调节剂等多种策略^[74]。最近中国科学院通过对高粱进行全基因组关联分析,发现了一个与碱盐敏感性特别相关的主要基因座——耐碱性1(alkaline tolerance 1, AT1),羧基末端截短的AT1等位基因增加了高粱、谷子、水稻和玉米的耐碱性,而AT1基因敲除则增加了高粱、谷子、水稻和玉米的耐碱性。AT1编码一种非典型G蛋白 γ 亚基,它影响水囊蛋白的磷酸化,从而调节过氧化氢(H_2O_2)的分布,设计AT1同源基因的基因敲除或选择其天然无功能等位基因,可以提高盐碱地的作物产量^[75]。

表 6 高粱抗逆相关性状的主要 QTL/基因

Table 6 Major QTL/genes associated with stress resistance in sorghum

QTL/Gene	Gene ID	Phenotype	Encoding protein	References
<i>SbDREB2A</i>	Sobic.003G058200	Salt resistance	AP2-domain proteins.	[54]
<i>SbDREB2B</i>	Sobic.009G101400	Cadmium resistance	AP2-domain proteins	[54]
<i>AltSB</i>	Sobic.003G403000	Aluminum tolerance and P deficiency	Multidrug and toxic compound extrusion (MATE) transporter	[55]
<i>SbMATE</i>	Sb03g043890	Aluminum resistance	Multidrug and toxic compound extrusion (MATE) transporter	[56]
<i>LHT1</i>	Sb03g006190	Low nitrogen tolerance	Lysine-histidine transporter 1	[57]
<i>Unknown</i>	Sobic.05G172300	Anthraxose resistance	F-box domain	[58]
<i>ARG1</i>	XM_002443813.3	Anthrax resistance	NLR immune receptors.	[59]
<i>ARG2</i>	Sobic.005G047700	Anthrax resistance	NLR immune receptors.	[60]
<i>YELLOW SEED1 (Y1)</i>	Sobic.001G398100	Grain mould resistance	Putative R2R3 MYB transcription factor	[61]
<i>YELLOW SEED3 (Y3)</i>	Sobic.001G397900	Grain mould resistance	Putative R2R3 MYB transcription factor	[61]
<i>glossy 15</i>	Sb10g025053	Shoot fly resistance	Similar to Glossy15	[62]
<i>NBS-LRR</i>	Sb10g025283	Shoot fly resistance	NBS-LRR protein	[62]
<i>NAC1</i>	Sb10g027100	Shoot fly resistance	NAC domain protein NAC1	[62]
<i>LGS1</i>	Sobic.005G213600	Striga	Sulphotransferase	[63]
<i>ARS1</i>	Sobic.008G036800	Sorgoleone	Alkylresorcinol synthases	[64]
<i>ARS2</i>	Sobic.005G164200	Sorgoleone	Alkylresorcinol synthases	[64]
<i>SbOMT3</i>	Sobic.006G007900	Sorgoleone	O-methyltransferase	[65]
<i>blmc</i>	Sobic.010G001900	Waxy bloom	Long chain acyl CoA oxidase	[66]

转录因子(transcription factors, TFs)是基因表达的中心调控因子,它们可以调节植物对环境因素和激素的反应、细胞分化和器官发育^[76]。在高粱中,一共鉴定到了2 448个转录因子,其中包括134个WRKY基因、180个NAC基因、145个MYB基因、172个ERF基因、166个bZIP基因^[77]。Kadier等^[78]研究指出,与非生物胁迫相关的7个NAC基因(*SbNAC6*、*SbNAC17*、*SbNAC26*、*SbNAC46*、*SbNAC56*、*SbNAC58*和*SbNAC73*)在不同胁迫(盐度、低温、ABA和脱水)条件下的表达水平随时间变化。在高粱中,MYB转录因子在应对非生物和生物胁迫方面发挥着重要作用。例如,高粱通过产生3-脱氧花青素植物毒素来应对真菌病原体(*Colletotrichum sublineolum*)的侵袭,而这种植物毒素的生物合

成需要黄色种子1 (*yellow seed 1, Y1*) MYB转录因子^[79]。其他研究主要侧重于如木质素之类的MYB调控生物合成途径的研究。Scully等^[80]研究指出,*SbMYB60*的过表达激活了耐旱高粱的木质素生物合成;在盐胁迫和镉胁迫下的高粱基因表达分析表明,*SbDREB2A*和*SbDREB2B*表达上调。此外,在*SbDREB2*基因的靶区还检测到了miRNAs,这表明miRNAs在转录后调控中发挥了作用^[54]。过表达高粱*DREB2*的转基因水稻植株表现出对缺水的耐受性,与野生型相比,转基因水稻的产量有所提高^[81]。两种转录因子*SbWRKY1*和*SbZNF1*可以结合*AltSB*启动子的MITE重复序列来调节其表达,重复的数量与反式激活的*SbWRKY1*和*SbZNF1*以及*AltSB*的表达有关,*SbWRKY1*和*SbZNF1*对Al³⁺毒性表现

出不同的反应, *SbWRKY1*和*SbZNF1*在耐铝系中的表达水平高于铝敏感系^[55]。微调顺反式相互作用将为提高酸性土壤上的植物耐铝性和作物产量铺平道路^[82]。

磷是植物细胞中许多大分子的重要组成部分,它是作物生长所必需的养分,也是作物生产力的主要限制因素。到目前为止,关于高粱磷同化的研究还很有限。*SbMATE*是一个参与铝毒性的重要基因,与磷限制下的粮食产量相关,表明其在铝毒性和磷缺乏中的多效性作用^[56]。另一项研究进一步描述了在低磷和高磷条件下生长的高粱群体($n=194$)的19个与根系结构相关的性状,并确定了染色体SBI-02、SBI-03、SBI-05和SBI-09上控制根系发育的遗传位点列表^[83]。对候选基因的了解可能有助于培育高磷高效高粱新品种。

氮是高粱最重要的养分,对高粱生长、产量和籽粒品质都有决定性的影响。在低氮环境下,编码赖氨酸组氨酸转运体1(*LHT1*)的差异表达基因(differentially expressed genes, DEGs)转录本在‘三尺三’和耐受性重组自交系混池中有大量表达,而编码种子贮藏白蛋白、转录因子TFIIIC和编码多抗药性相关蛋白-9同源物的矮化基因(*DW2*)的DEG转录本在CK60亲本中有大量表达^[57]。通过转录组测序分析发现,在敏感基因型中,氮胁迫增加了与胁迫反应(包括氧化胁迫和刺激)相关的DEG转录本的丰度,耐受性基因型通过产生更大的根量以有效吸收养分来适应氮缺乏;在耐缺氮基因型中,与高亲和性硝酸盐转运体(*NRT2.2*、*NRT2.3*、*NRT2.5*和*NRT2.6*)和组氨酸赖氨酸转运体1(*LHT1*)相关的转录本丰度较高,这可能表明其对无机和有机形式氮的吸收效率有所提高。耐逆基因型中*SEC14*细胞膜因子家族蛋白转录本的丰度较高,这可能会导致膜稳定性和对氮胁

迫的耐受性增强^[84]。

2.2 生物胁迫

在温暖潮湿的条件下,由真菌(*Colletotrichum sublineola*)引起的炭疽病是全球高粱的主要病害。前期已有2个抗病相关基因NB-ARC类*R*基因(*SbCNL1*和*SbCNL2*)和2个超敏反应相关基因(*SbNPR1*和*SbWRKY40*),已在不同的研究中有相应的报道^[58,85,86-87]。最近的研究^[59]在高粱中鉴定出一个关键的抗真菌基因座,核心是一个核苷酸结合的富亮氨酸重复受体基因*ARG1*; *ARG1*位于一个顺式天然反义转录本(natural antisense transcript, NAT)内,这个NAT被称为*ARG1*的CARRIER (*CARG*);易感品种会表达*CARG*和两种*ARG1*的截短转录本,而抗性品种中,因*CARG*转录缺失和倒位重复转座元件的作用,*ARG1*的表达增强,赋予了植株广谱抗性。另一个基因*ARG2*编码核苷酸结合富亮氨酸重复(nucleotide-binding leucine-rich repeat, NLR)蛋白,对某些Cs菌株显示出特异性抗性。*ARG2*的发现源于具有特定Cs菌株抗性的高粱品系SC328C,在不同高粱基因型中,*ARG2*基因簇存在结构和拷贝数的多样性。这些发现对深入理解高粱的抗病机制及分子育种具有重要价值^[60]。

在茎腐病的侵袭下,致病基因包括查尔酮和二苯乙烯合酶、ROP GTP酶、AP2转录因子和含五三肽重复序列的蛋白质,更值得关注的是,抗性位点基因主要富集在高粱*durra*亚群中,这一特征与耐旱性紧密关联,从而揭示了耐旱性与茎腐病抗性之间的密切关系^[88]。在高粱的丝黑穗病抗性上,Girma等^[51]发现了17个重要的SNP,通过对1 425个埃塞俄比亚高粱品系的全基因组关联分析表明,两个R2R3 MYB转录因子,*YELLOW SEED1* (*Y1*)和*YELLOW SEED3* (*Y3*)在谷物抗霉性中起着至关重要的作用^[61]。芽蝇是亚洲、非洲和地中海欧洲最具破坏性的

害虫之一,它主要在苗期危害高粱,最终导致产量降低^[89]。研究表明,候选基因如*glossy15*、*NBS-LRR*抗病基因和*NAC1*与高粱茎蝇抗性密切相关^[62,90]。

在非洲和亚洲,寄生杂草独脚金是制约高粱生产的关键因素。独脚金通过检测独脚金内酯来适时萌发,这是其最有效的触发化学物质。研究表明^[63],*LGS1*基因编码的硫转移酶失活,导致根系分泌物中的独脚金内酯从促进独脚金萌发的5-脱氧三醇转变为立体结构相反的列当醇,后者不促进独脚金萌发;具体来说,在*lgs1-1*、*lgs1-2*和*lgs1-3*突变体中,*LGS1*基因完全缺失,萌发活性降低;*lgs1-4*和*lgs1-5*突变体中,分别删除了第二外显子中的421 bp和其上游18 bp区域中的10 bp序列,这导致蛋白阅读框的移位和缩短。高粱育种科学家可以在该基因内设计分子标记,并将其导入现有品系中,以有效控制独脚金。

高粱产生的高粱油酮使其具有了抵抗许多重要杂草的化感特性。在鉴定高粱油酮生物合成途径相关基因方面已经取得了重大进展。*SbDES2*和*SbDES3*可以催化棕榈烯酸脂肪酰化为十六碳二烯酸脂肪酰基^[91]。利用这种长链脂肪酰基辅酶A起始单元,*ARS1*和*ARS2*可以通过与丙二酰辅酶A的迭代缩合生成5-烷基间苯二酚^[64]。*SbOMT3*能够催化5-十五碳三烯基间苯二酚形成5-十五碳三烯基间苯二酚-3-甲基。*P450*单加氧酶可能催化5-十五碳三烯基间苯二酚-3-甲基转化为二氢高粱油酮,二氢高粱油酮可通过自氧化转化为苯醌高粱油酮,但*P450*单加氧酶的基因尚未被克隆^[65]。此外,高粱可以在其茎秆和叶片上产生表皮蜡和渗透性较差的角质层,这有助于自身抵御非生物胁迫。在10号染色体中,与该表型相关的*BLOOM-CUTICLE* (*BLMC*)基因座已被精细定位至153 000 bp的区域

内;此外,*Sobic.010G001900*基因编码长链酰基辅酶A氧化酶,被认为是调控蜡质合成的关键和引人注目的候选基因,但其具体的生物学作用尚待深入探究^[66]。

高粱在环境适应性方面的研究揭示了抗逆性状如干旱、盐碱和低温的分子机制。关键基因和转录因子的鉴定突出了植物应对非生物胁迫的复杂网络,包括氰苷合成酶、热休克蛋白、转录因子*DREB2*等分子在响应胁迫信号中的作用。生物胁迫方面,抗病基因如*ARG1*和*ARG2*及其与病原体互作的机制为开发新式抗病高粱品种提供了理论依据。这些研究不仅有助于理解高粱的适应性和抗逆能力,也为育种提供了分子工具,以培育环境友好型和资源高效型的新品种。

3 雄性不育特性

在现代作物育种中,高粱的雄性不育性研究具有突出的重要性(表7)。作为实现高效杂交种生产的关键技术之一,高粱细胞质雄性不育(cytoplasmic male sterility, CMS)系统的开发和应用促进了F1杂交种子的大规模生产。特别地,A2 CMS被认为是对A1 CMS缺陷的有效替代,并已成为商业杂交种生产的标准^[92]。此外,Rf1和Rf2可以恢复高粱A1细胞质上的花粉育性恢复能力,Rf6控制高粱A1和A2细胞质上的花粉育性恢复能力;对于Rf基因(如Rf1、Rf2和Rf6)的克隆和功能分析,提供了花粉育性恢复机制的分子视角,为了解这些基因编码的蛋白质如何通过线粒体靶向序列和PPR基序介导的方式影响育性恢复提供了参考^[92-94]。

最近的研究鉴定了高粱的第一个核不育雄性基因(Male-sterile 9, ms9),该基因编码PHD-finger转录因子,对花粉发育至关重要。*ms9*突变体在多环境下稳定表现雄性不育,表

表7 高粱育性相关性状的主要 QTL/基因

Table 7 Major QTL/genes associated with fertility in sorghum

QTL/Gene	Gene ID	Phenotype	Encoding protein	References
<i>Rf6</i>	Sobic.004G004100	Fertility	Pentatricopeptide repeat protein	[92]
<i>Rf2</i>	Sobic.002G057050	Fertility	Pentatricopeptide repeat protein	[93]
<i>Rf1/SbPPR13</i>	Sb08g019750	Fertility	Pentatricopeptide repeat protein	[94]
<i>Ms9</i>	Sobic.002G172800	Fertility	PHD-finger transcription factors.	[95]

型为正常子房、小而淡色花药且无花粉。显微镜观察显示 $ms9$ 小孢子中期发育异常,导致退化^[95]。此外,Choe等^[96]通过韩国高粱品种和CMS-S的完整叶绿体基因组对比,鉴定了区分CMS类型的InDel标记,并确认其准确性,为CMS-S和CMS-N细胞质的分类及其与拟高粱(*S. propinquum*)和苏丹草(*Sorghum sudanense*)的亲缘关系提供了分子依据。这些成果为植物性状稳定性与遗传多样性研究提供了宝贵工具。除此之外,Elkonin等^[97]研究发现环境条件尤其是水分胁迫对雄性不育及其育性恢复的显著影响;研究还发现水分条件能够调控雄性育性恢复基因的表达,并通过甲基敏感扩增多态性技术确定了与雄性不育相关的DNA甲基化差异。另一项研究在高粱单倍体组织培养中发现了一种诱导的不稳定突变,导致了显性的雄性不育(male sterility, MS)基因的形成;与SK-723系杂交可以维持诱导的突变,并通过回交创造了该系的雄性不育系;研究指出,控制雄性不育的遗传模式涉及一个显性基因 $Mstc$,并已经成功识别出若干能够恢复该基因育性的高粱品系,探索了通过花粉介导该基因传递的可能性^[98]。

在应用层面,细胞质雄性不育除了用于杂交种子的生产外,还能够利用A3细胞质雄性不育法将抗甘蔗蚜的高粱品种转化为不育型,从而培育出具有抗虫特性的饲料高粱杂交种。该研究通过自由选择平板试验和生命表统计分析,对不育型与育性型高粱的耐虫性和抗性进行了比较。研究结果证实,该方法能够在不削

弱高粱对甘蔗蚜抗性的同时,维持植株的关键性状和甘蔗蚜的生命表参数,从而为育种策略的优化和新杂交种的培育提供科学依据^[99]。

雄性不育特性的研究是高粱育种中的一个重要组成部分,尤其在杂交优势利用方面。通过对CMS和核不育系统的分析,研究人员已经鉴定利用了如 $Rf6$ 这类特定基因来恢复育性。此外,环境因素对雄性不育性的影响也被证实,例如水分胁迫可以调节育性恢复基因的表达。以 $ms9$ 为代表的新突变体的发现,为揭示不育机制和进一步育种提供了新的思路。雄性不育特性的研究不仅推动了杂交种的开发,也为理解植物生殖生物学提供了深入的洞见。

4 基因编辑在高粱中的研究和应用

在高粱的分子基础研究领域,CRISPR/Cas9基因编辑技术已经引起了广泛关注,它为作物性状的改良以及基因功能研究提供了新的途径。这项技术已经成功在高粱特色品种的创制以及在植物形态和抗逆性状的改良上取得了实质性进展。

在基因编辑工具的研究方面,Meng等^[100]开发的高粱原生质体系统有效促进了瞬时基因表达和CRISPR/Cas9基因编辑,这一体系在细胞水平加快了基因功能的测试,为从实验室到田间的研究提供了有效工具。此外,Liu等^[101]通过生物弹性轰击法提供了一种不依赖农杆菌的基因

编辑途径,拓宽了基因编辑的方法多样性。

在基因编辑效率方面,Aregawi等^[102]通过利用与形态发育相关的基因辅助农杆菌介导的转化系统,提高了高粱中CRISPR/Cas9基因编辑的效率。这一突破性进展标志着在转化效率方面取得了重大的技术飞跃,为基因编辑技术的商业化应用奠定了基础。Che等^[103]则采用*Wuschel2*基因显著提高了CRISPR/Cas9在高粱快速去新分生组织再生中的编辑效率,进一步加速了基因编辑植物的选育过程。同时,Massel等^[104]利用高粱特有的内源U6启动子提升了CRISPR/Cas9系统的编辑效率,为其他谷物作物的基因编辑提供了有益的借鉴;通过将发育调节因子与辅助质粒相结合构建三元载体系统,显著提高了高粱的转化效率并且缩短了转化周期。在此基础上他们建立了高效的高粱CRISPR/Cas9基因编辑工具,并在T₀代获得了两个靶基因的敲除突变体^[105]。

在高粱的改良和创制方面,Hurst等^[106]针对Alpha-Kafirin基因家族的编辑显示了CRISPR/Cas9在改善作物营养属性方面的潜力。使用CRISPR/Cas9基因编辑来靶向*K2G*基因,以创建高粱醇溶蛋白水平降低的新高粱品系,提高高粱蛋白质的消化率^[107]。Zhang等^[108]利用CRISPR/Cas9基因编辑技术在高粱中首次敲除了*SbBADH2*基因,创制了新型香高粱。Ribeiro等^[109]利用CRISPR/Cas9基因编辑技术,在高粱中敲除了*SbMATE*基因,创制了新型耐铝高粱,具有在铝胁迫下正常生长的能力。

基因编辑技术,尤其是CRISPR/Cas9技术在高粱中的应用,已经证实了其在精准改良作物性状方面的巨大潜力。从提高转化效率到成功的基因敲除,该技术正在加速高粱性状改良的步伐。例如,通过基因编辑技术改良的籽粒营养品质和胁迫适应性等研究不仅显著提高

了作物的应用价值,也加深了对高粱生物学的理解。

5 展望

随着高粱重要性状分子基础研究的不断深入,未来的研究主要为提高高粱的产量、品质和适应性。首要任务是进行高效的基因组定位与功能鉴定,通过高通量测序和生物信息学技术揭示关键性状的遗传基础。同时,深入解析基因功能至关重要,利用RNAi或CRISPR/Cas9等技术不仅能够精确编辑基因,也为理解基因如何影响植物生长和发育提供深入见解。

此外,构建基因的互作网络,明确转录因子、信号分子和代谢通路中关键酶的相互作用和应答机制,将有助于开发新的高粱品种更好地应对生物和非生物胁迫。保护和利用高粱的遗传多样性同样重要,尤其是那些未被充分利用的地方品种和野生近缘种,这些资源的整合将拓宽育种的潜力。

推进分子辅助育种与基因编辑技术的融合是下一步育种工作的关键。这种整合不仅需要技术的创新,还需要考虑社会接受度和法律伦理问题,以确保育种进程的顺利和安全。同时,环境友好型育种策略的研究也至关重要,旨在开发出能够减少农业投入品需求、增强土壤健康和植物活力的高粱品种,进而推动农业的可持续发展。

综上所述,未来的高粱分子育种研究需要一个综合而精确的方法,以应对现代农业面临的挑战,并充分挖掘其在全球粮食安全和生态保护中的潜力。

6 结语

高粱重要性状分子基础研究已取得了一系列显著的研究成果。现代高粱育种正处于一个

转折点, 分子生物学、遗传学和生物信息学技术的融合为这一古老作物的改良和品种开发提供了新的动力。通过高通量测序技术和复杂性状的分子标记, 研究人员已经发现和定位了一批控制高粱产量、品质和适应性的关键基因和QTL, 这些成果为精确育种提供了可靠的分子工具。此外, 基因编辑技术的应用为高粱的快速改良提供了前所未有的可能性, 使得在短时间内对作物的特定性状进行精确调控成为现实。

然而, 研究人员也必须清楚认识到高粱的分子育种研究还存在多方面的挑战, 如需进一步提高高粱的产量、品质和环境适应性, 这需要更深层次的基因功能解析、基因互作网络的构建和调控机制的揭示。未来的研究应更加注重高粱遗传多样性的保护与利用, 包括地方品种和野生近缘种中未被充分利用的基因资源。这些资源的整合将有助于培育出新的高粱品种, 以满足不断变化的环境条件和人类需求。

高粱分子基础研究已经达到了一个新的里程碑, 但仍有许多未知领域等待探索。分子育种和基因编辑技术的进一步整合, 将加速高粱性状改良的步伐, 并推动环境友好型育种策略的发展。为了实现这一目标, 需要跨学科的合作、创新思维以及公众和法律机构对新技术的接受和理解。借助这些综合性的努力, 使得全球第五大粮食作物高粱的内在潜力有望被深度挖掘, 进而有效应对未来可能出现的各种挑战。

REFERENCES

- [1] AWIKA JM, ROONEY LW. Sorghum phytochemicals and their potential impact on human health[J]. *Phytochemistry*, 2004, 65(9): 1199-1221.
- [2] 王海凤, 新楠, 吴仙花, 裴忠有. 甜高粱育种的现状、问题与对策[J]. *作物杂志*, 2013(2): 23-26.
WANG HF, XIN N, WU XH, PEI ZY. Current status, problems and countermeasures of sweet sorghum breeding[J]. *Crops*, 2013(2): 23-26 (in Chinese).
- [3] ESHETU Z, GEBRE H, LISANERWORK N. Impacts of climate change on sorghum production in north eastern Ethiopia[J]. *African Journal of Environmental Science and Technology*, 2020, 14(2): 49-63.
- [4] HAN LJ, CHEN J, MACE ES, LIU YS, ZHU MJ, YUYAMA N, JORDAN DR, CAI HW. Fine mapping of *qGW1*, a major QTL for grain weight in sorghum[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2015, 128(9): 1813-1825.
- [5] ZHANG D, LI JP, COMPTON RO, ROBERTSON J, GOFF VH, EPPS E, KONG WQ, KIM C, PATERSON AH. Comparative genetics of seed size traits in divergent cereal lineages represented by sorghum (*Panicoidae*) and rice (*Oryzoidae*)[J]. *G3*, 2015, 5(6): 1117-1128.
- [6] ZHAO J, MANTILLA PEREZ MB, HU JY, SALAS FERNANDEZ MG. Genome-wide association study for nine plant architecture traits in sorghum[J]. *The Plant Genome*, 2016, 9(2): 2015-2016.
- [7] ZHANG D, KONG WQ, ROBERTSON J, GOFF VH, EPPS E, KERR A, MILLS G, CROMWELL J, LUGIN Y, PHILLIPS C, PATERSON AH. Genetic analysis of inflorescence and plant height components in sorghum (*Panicoidae*) and comparative genetics with rice (*Oryzoidae*)[J]. *BMC Plant Biology*, 2015, 15: 107.
- [8] DAMPANABOINA L, JIAO YP, CHEN JP, GLADMAN N, CHOPRA R, BUROW G, HAYES C, CHRISTENSEN SA, BURKE J, WARE D, XIN ZG. Sorghum *MSD3* encodes an ω -3 fatty acid desaturase that increases grain number by reducing jasmonic acid levels[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, 20(21): 5359.
- [9] GLADMAN N, JIAO YP, LEE YK, ZHANG LF, CHOPRA R, REGULSKI M, BUROW G, HAYES C, CHRISTENSEN SA, DAMPANABOINA L, CHEN JP, BURKE J, WARE D, XIN ZG. Fertility of pedicellate spikelets in sorghum is controlled by a jasmonic acid regulatory module[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, 20(19): 4951.
- [10] JIAO YP, LEE YK, GLADMAN N, CHOPRA R, CHRISTENSEN SA, REGULSKI M, BUROW G, HAYES C, BURKE J, WARE D, XIN ZG. *MSD1* regulates pedicellate spikelet fertility in sorghum through the jasmonic acid pathway[J]. *Nature Communications*, 2018, 9: 822.
- [11] LIN ZW, LI XR, SHANNON LM, YEH CT, WANG ML, BAI GH, PENG Z, LI JR, TRICK HN, CLEMENTE TE, DOEBLEY J, SCHNABLE PS,

- TUINSTRAN MR, TESSO TT, WHITE F, YU JM. Parallel domestication of the *Shattering1* genes in cereals[J]. *Nature Genetics*, 2012, 44: 720-724.
- [12] TANG HB, CUEVAS HE, DAS S, SEZEN UU, ZHOU CB, GUO H, GOFF VH, GE ZX, CLEMENTE TE, PATERSON AH. Seed shattering in a wild sorghum is conferred by a locus unrelated to domestication[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2013, 110(39): 15824-15829.
- [13] MACE E, INNES D, HUNT C, WANG XM, TAO YF, BAXTER J, HASSALL M, HATHORN A, JORDAN D. The sorghum QTL atlas: a powerful tool for trait dissection, comparative genomics and crop improvement[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2019, 132(3): 751-766.
- [14] BAI CM, WANG CY, WANG P, ZHU ZX, CONG L, LI D, LIU YF, ZHENG WJ, LU XC. QTL mapping of agronomically important traits in sorghum (*Sorghum bicolor* L.)[J]. *Euphytica*, 2017, 213(12): 285.
- [15] BOYLES RE, PFEIFFER BK, COOPER EA, ZIELINSKI KJ, MYERS MT, ROONEY WL, KRESOVICH S. Quantitative trait loci mapping of agronomic and yield traits in two grain sorghum biparental families[J]. *Crop Science*, 2017, 57(5): 2443-2456.
- [16] BOYLES RE, COOPER EA, MYERS MT, BRENTON Z, RAUH BL, MORRIS GP, KRESOVICH S. Genome-wide association studies of grain yield components in diverse sorghum germplasm[J]. *The Plant Genome*, 2016, 9(2): e2015-e2019.
- [17] TAO YF, ZHAO XR, WANG XM, HATHORN A, HUNT C, CRUICKSHANK AW, van OOSTEROM EJ, GODWIN ID, MACE ES, JORDAN DR. Large-scale GWAS in sorghum reveals common genetic control of grain size among cereals[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2020, 18(4): 1093-1105.
- [18] COLASANTI J, YUAN Z, SUNDARESAN V. The indeterminate gene encodes a zinc finger protein and regulates a leaf-generated signal required for the transition to flowering in maize[J]. *Cell*, 1998, 93(4): 593-603.
- [19] LI J, JIANG JF, QIAN Q, XU YY, ZHANG C, XIAO J, DU C, LUO W, ZOU GX, CHEN ML, HUANG YQ, FENG YQ, CHENG ZK, YUAN M, CHONG K. Mutation of rice *BC12/GDD1*, which encodes a kinesin-like protein that binds to a GA biosynthesis gene promoter, leads to dwarfism with impaired cell elongation[J]. *The Plant Cell*, 2011, 23(2): 628-640.
- [20] IKEDA K, NAGASAWA N, NAGATO Y. ABERRANT PANICLE ORGANIZATION 1 temporally regulates meristem identity in rice[J]. *Developmental Biology*, 2005, 282(2): 349-360.
- [21] ZHOU Y, SRINIVASAN S, MIRNEZAMI SV, KUSMEC A, FU Q, ATTIGALA L, SALAS FERNANDEZ MG, GANAPATHYSUBRAMANIAN B, SCHNABLE PS. Semiautomated feature extraction from RGB images for sorghum panicle architecture GWAS[J]. *Plant Physiology*, 2019, 179(1): 24-37.
- [22] KEBROM TH, BRUTNELL TP, FINLAYSON SA. Suppression of sorghum axillary bud outgrowth by shade, phyB and defoliation signalling pathways[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2010, 33(1): 48-58.
- [23] ZHANG X, LIN ZL, WANG J, LIU HQ, ZHOU LN, ZHONG SY, LI Y, ZHU C, LIU JC, LIN ZW. The *tin1* gene retains the function of promoting tillering in maize[J]. *Nature Communications*, 2019, 10: 5608.
- [24] GOVINDARAJULU R, HOSTETLER AN, XIAO YG, CHALUVADI SR, MAURO-HERRERA M, SIDDOWAY ML, WHIPPLE C, BENNETZEN JL, DEVOS KM, DOUST AN, HAWKINS JS. Integration of high-density genetic mapping with transcriptome analysis uncovers numerous agronomic QTL and reveals candidate genes for the control of tillering in sorghum[J]. *G3: Genes|Genomes|Genetics*, 2021, 11(2): jkab024.
- [25] CHEN J, ZHANG LM, ZHU MJ, HAN LJ, LV Y, LIU YS, LI P, JING HC, CAI HW. *Non-dormant Axillary Bud 1* regulates axillary bud outgrowth in sorghum[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2018, 60(10): 938-955.
- [26] KEBROM TH, BURSON BL, FINLAYSON SA. Phytochrome B represses teosinte *Branched1* expression and induces sorghum axillary bud outgrowth in response to light signals[J]. *Plant Physiology*, 2006, 140(3): 1109-1117.
- [27] WONDIMU Z, DONG HX, PATERSON AH, WORKU W, BANTTE K. Genome-wide association study reveals genomic loci influencing agronomic traits in Ethiopian sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) landraces[J]. *Molecular Breeding*, 2023, 43(5): 32.
- [28] WANG LH, LIU YL, GAO L, YANG XC, ZHANG X, XIE SP, CHEN M, WANG YH, LI JQ, SHEN YX. Identification of candidate forage yield genes in sorghum (*Sorghum bicolor* L.) using integrated genome-wide association studies and RNA-seq[J].

- Frontiers in Plant Science, 2022, 12: 788433.
- [29] WU YR, YUAN LL, GUO XM, HOLDING DR, MESSING J. Mutation in the seed storage protein kafirin creates a high-value food trait in sorghum[J]. Nature Communications, 2013, 4: 2217.
- [30] CHAMBA EB, HALFORD NG, FORSYTH J, WILKINSON M, SHEWRY PR. Molecular cloning of β -kafirin, a methionine-rich protein of sorghum grain[J]. Journal of Cereal Science, 2005, 41(3): 381-383.
- [31] de FREITAS FA, YUNES JA, Da SILVA MJ, ARRUDA P, LEITE A. Structural characterization and promoter activity analysis of the γ -kafirin gene from sorghum[J]. Molecular and General Genetics, 1994, 245(2): 177-186.
- [32] IZQUIERDO L, GODWIN ID. Molecular characterization of a novel methionine-rich δ -kafirin seed storage protein gene in sorghum (*Sorghum bicolor* L.)[J]. Cereal Chemistry, 2005, 82(6): 706-710.
- [33] SATTLER SE, SINGH J, HAAS EJ, GUO LN, SARATH G, PEDERSEN JF. Two distinct waxy alleles impact the granule-bound starch synthase in sorghum[J]. Molecular Breeding, 2009, 24(4): 349-359.
- [34] McINTYRE CL, DRENTH J, GONZALEZ N, HENZELL RG, JORDAN DR. Molecular characterization of the waxy locus in sorghum[J]. Genome, 2008, 51(7): 524-533.
- [35] RHODES DH, HOFFMANN L Jr, ROONEY WL, HERALD TJ, BEAN S, BOYLES R, BRENTON ZW, KRESOVICH S. Genetic architecture of kernel composition in global sorghum germplasm[J]. BMC Genomics, 2017, 18(1): 1-8.
- [36] BODDU J, SVABEK C, IBRAHEEM F, JONES AD, CHOPRA S. Characterization of a deletion allele of a sorghum Myb gene *yellow seed1* showing loss of 3-deoxyflavonoids[J]. Plant Science, 2005, 169(3): 542-552.
- [37] GUINDO D, TEME N, VAKSMANN M, DOUMBIA M, VILMUS I, GUITTON B, SISSOKO A, MESTRES C, DAVRIEUX F, FLIEDEL G, KOURESSY M, COURTOIS B, RAMI JF. Quantitative trait loci for sorghum grain morphology and quality traits: toward breeding for a traditional food preparation of West-Africa[J]. Journal of Cereal Science, 2019, 85: 256-272.
- [38] WU YY, LI XR, XIANG WW, ZHU CS, LIN ZW, WU Y, LI JR, PANDRAVADA S, RIDDER DD, BAI GH, WANG ML, TRICK HN, BEAN SR, TUINSTRAMR, TESSO TT, YU JM. Presence of tannins in sorghum grains is conditioned by different natural alleles of *Tannin1*[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2012, 109(26): 10281-10286.
- [39] de MORAIS CARDOSO L, PINHEIRO SS, MARTINO HSD, PINHEIRO-SANT'ANA HM. Sorghum (*Sorghum bicolor* L.): nutrients, bioactive compounds, and potential impact on human health[J]. Critical Reviews in Food Science and Nutrition, 2017, 57(2): 372-390.
- [40] XIE P, SHI JY, TANG SY, CHEN CX, KHAN A, ZHANG FX, XIONG Y, LI C, HE W, WANG GD, LEI FM, WU YR, XIE Q. Control of bird feeding behavior by Tannin1 through modulating the biosynthesis of polyphenols and fatty acid-derived volatiles in sorghum[J]. Molecular Plant, 2019, 12(10): 1315-1324.
- [41] KIMANI W, ZHANG LM, WU XY, HAO HQ, JING HC. Genome-wide association study reveals that different pathways contribute to grain quality variation in sorghum (*Sorghum bicolor*)[J]. BMC Genomics, 2020, 21(1): 112.
- [42] AYALEW H, PEIRIS S, CHILUWAL A, KUMAR R, TIWARI M, OSTMEYER T, BEAN S, JAGADISH SVK. Stable sorghum grain quality QTL were identified using SC35 \times RTx430 mapping population[J]. The Plant Genome, 2022, 15(3): e20227.
- [43] MURPHY RL, KLEIN RR, MORISHIGE DT, BRADY JA, ROONEY WL, MILLER FR, DUGAS DV, KLEIN PE, MULLETT JE. Coincident light and clock regulation of pseudoresponse regulator protein 37 (*PRR37*) controls photoperiodic flowering in sorghum[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2011, 108(39): 16469-16474.
- [44] CHILDS KL, MILLER FR, CORDONNIER-PRATT MM, PRATT LH, MORGAN PW, MULLETT JE. The sorghum photoperiod sensitivity gene, *Ma3*, encodes a phytochrome B[J]. Plant Physiology, 1997, 113(2): 611-619.
- [45] MURPHY RL, MORISHIGE DT, BRADY JA, ROONEY WL, YANG SS, KLEIN PE, MULLETT JE. *Ghd7* (*Ma6*) represses sorghum flowering in long days: *Ghd7* alleles enhance biomass accumulation and grain production[J]. The Plant Genome, 2014, 7(2): 1-10.
- [46] UPADHYAYA HD, WANG YH, GOWDA CLL, SHARMA S. Association mapping of maturity and plant height using SNP markers with the sorghum mini

- core collection[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2013, 126(8): 2003-2015.
- [47] GELLI M, MITCHELL SE, LIU K, CLEMENTE TE, WEEKS DP, ZHANG C, HOLDING DR, DWEIKAT IM. Mapping QTLs and association of differentially expressed gene transcripts for multiple agronomic traits under different nitrogen levels in sorghum[J]. *BMC Plant Biology*, 2016, 16: 16.
- [48] HILLEY J, TRUONG S, OLSON S, MORISHIGE D, MULLET J. Identification of *Dw1*, a regulator of sorghum stem internode length[J]. *PLoS One*, 2016, 11(3): e0151271.
- [49] HILLEY JL, WEERS BD, TRUONG SK, McCORMICK RF, MATTISON AJ, McKINLEY BA, MORISHIGE DT, MULLET JE. Sorghum *Dw2* encodes a protein kinase regulator of stem internode length[J]. *Scientific Reports*, 2017, 7: 4616.
- [50] MULTANI DS, BRIGGS SP, CHAMBERLIN MA, BLAKESLEE JJ, MURPHY AS, JOHAL GS. Loss of an MDR transporter in compact stalks of maize *Br2* and sorghum *dw3* mutants[J]. *Science*, 2003, 302(5642): 81-84.
- [51] GIRMA G, NIDA H, SEYOUM A, MEKONEN M, NEGA A, LULE D, DESSALEGN K, BEKELE A, GEBREYOHANNES A, ADEYANJU A, TIRFESSA A, AYANA G, TADDESE T, MEKBIB F, BELETE K, TESSO T, EJETA G, MENGISTE T. A large-scale genome-wide association analyses of Ethiopian sorghum landrace collection reveal loci associated with important traits[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 691.
- [52] QUINBY JR, KARPER RE. Inheritance of height in sorghum[J]. *Agronomy Journal*, 1954, 46(5): 211-216.
- [53] LI X, LI XR, FRIDMAN E, TESSO TT, YU JM. Dissecting repulsion linkage in the dwarfing gene *Dw3* region for sorghum plant height provides insights into heterosis[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112(38): 11823-11828.
- [54] AKBUDAK MA, FILIZ E, KONTBAY K. *DREB2*(dehydration-responsive element-binding protein 2) type transcription factor in sorghum (*Sorghum bicolor*): genome-wide identification, characterization and expression profiles under cadmium and salt stresses[J]. *3 Biotech*, 2018, 8(10): 426.
- [55] MAGALHAES JV, LIU JP, GUIMARÃES CT, LANA UGP, ALVES VMC, WANG YH, SCHAFFERT RE, HOEKENGA OA, PIÑEROS MA, SHAFF JE, KLEIN PE, CARNEIRO NP, COELHO CM, TRICK HN, KOCHIAN LV. A gene in the multidrug and toxic compound extrusion (*MATE*) family confers aluminum tolerance in sorghum[J]. *Nature Genetics*, 2007, 39: 1156-1161.
- [56] LEISER WL, RATTUNDE HFW, WELTZIEN E, CISSE N, ABDOU M, DIALLO A, TOURÈ AO, MAGALHAES JV, HAUSSMANN BIG. Two in one sweep: aluminum tolerance and grain yield in P-limited soils are associated to the same genomic region in West African sorghum[J]. *BMC Plant Biology*, 2014, 14: 206.
- [57] GELLI M, KONDA AR, LIU K, ZHANG C, CLEMENTE TE, HOLDING DR, DWEIKAT IM. Validation of QTL mapping and transcriptome profiling for identification of candidate genes associated with nitrogen stress tolerance in sorghum[J]. *BMC Plant Biology*, 2017, 17(1): 123.
- [58] CUEVAS HE, PROM LK, COOPER EA, KNOLL JE, NI XZ. Genome-wide association mapping of anthracnose (*Colletotrichum sublineolum*) resistance in the U.S. sorghum association panel[J]. *The Plant Genome*, 2018, 11(2): 170099.
- [59] SHAHID S. Sorghum anthracnose resistance: one MITE to rule them all[J]. *The Plant Cell*, 2022, 34(5): 1429-1430.
- [60] MEWA DB, LEE SH, LIAO CJ, ADEYANJU A, HELM M, LISCH D, MENGISTE T. *ANTHRACNOSE RESISTANCE GENE2* confers fungal resistance in sorghum[J]. *The Plant Journal: for Cell and Molecular Biology*, 2023, 113(2): 308-326.
- [61] NIDA H, GIRMA G, MEKONEN M, LEE SH, SEYOUM A, DESSALEGN K, TADESSE T, AYANA G, SENBETAY T, TESSO T, EJETA G, MENGISTE T. Identification of sorghum grain mold resistance loci through genome wide association mapping[J]. *Journal of Cereal Science*, 2019, 85: 295-304.
- [62] ARUNA C, BHAGWAT VR, MADHUSUDHANA R, SHARMA V, HUSSAIN T, GHORADE RB, KHANDALKAR HG, AUDILAKSHMI S, SEETHARAMA N. Identification and validation of genomic regions that affect shoot fly resistance in sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench)[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2011, 122(8): 1617-1630.
- [63] GOBENA D, SHIMELS M, RICH PJ, RUYTER-SPIRA C, BOUWMEESTER H, KANUGANTI S, MENGISTE

- T, EJETA G. Mutation in sorghum *LOW GERMINATION STIMULANT 1* alters strigolactones and causes striga resistance[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2017, 114(17): 4471-4476.
- [64] COOK D, RIMANDO AM, CLEMENTE TE, SCHRÖDER J, DAYAN FE, DHAMMIKA NANAYAKKARA NP, PAN ZQ, NOONAN BP, FISHBEIN M, ABE I, DUKE SO, BAERSON SR. Alkylresorcinol synthases expressed in sorghum bicolor root hairs play an essential role in the biosynthesis of the allelopathic benzoquinone sorgoleone[J]. The Plant Cell, 2010, 22(3): 867-887.
- [65] BAERSON SR, DAYAN FE, RIMANDO AM, NANAYAKKARA NP, LIU CJ, SCHRÖDER J, FISHBEIN M, PAN ZQ, KAGAN IA, PRATT LH, CORDONNIER-PRATT MM, DUKE SO. A functional genomics investigation of allelochemical biosynthesis in *Sorghum bicolor* root hairs[J]. The Journal of Biological Chemistry, 2008, 283(6): 3231-3247.
- [66] BUROW GB, FRANKS CD, ACOSTA-MARTINEZ V, XIN ZG. Molecular mapping and characterization of *BLMC*, a locus for profuse wax (bloom) and enhanced cuticular features of sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench.)[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2009, 118(3): 423-431.
- [67] SPINDEL JE, DAHLBERG J, COLGAN M, HOLLINGSWORTH J, SIEVERT J, STAGGENBORG SH, HUTMACHER R, JANSSON C, VOGEL JP. Association mapping by aerial drone reveals 213 genetic associations for *Sorghum bicolor* biomass traits under drought[J]. BMC Genomics, 2018, 19(1): 679.
- [68] HAYES CM, BUROW GB, BROWN PJ, THURBER C, XIN ZG, BURKE JJ. Natural variation in synthesis and catabolism genes influences dhurrin content in sorghum[J]. The Plant Genome, 2015, 8(2): 1-9.
- [69] ORTIZ D, HU JY, SALAS FERNANDEZ MG. Genetic architecture of photosynthesis in *Sorghum bicolor* under non-stress and cold stress conditions[J]. Journal of Experimental Botany, 2017, 68(16): 4545-4557.
- [70] PARRA-LONDONO S, FIEDLER K, KAVKA M, SAMANS B, WIECKHORST S, ZACHARIAS A, UPTMOOR R. Genetic dissection of early-season cold tolerance in sorghum: genome-wide association studies for seedling emergence and survival under field and controlled environment conditions[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2018, 131(3): 581-595.
- [71] MARLA SR, BUROW G, CHOPRA R, HAYES C, OLATOYE MO, FELDERHOFF T, HU ZB, RAYMUNDO R, PERUMAL R, MORRIS GP. Genetic architecture of chilling tolerance in sorghum dissected with a nested association mapping population[J]. G3: Genes|Genomes|Genetics, 2019, 9(12): 4045-4057.
- [72] CHEN JP, CHOPRA R, HAYES C, MORRIS G, MARLA S, BURKE J, XIN ZG, BUROW G. Genome-wide association study of developing leaves' heat tolerance during vegetative growth stages in a sorghum association panel[J]. The Plant Genome, 2017, 10(2): e2016-e2019.
- [73] CHOPRA R, BUROW G, BURKE JJ, GLADMAN N, XIN ZG. Genome-wide association analysis of seedling traits in diverse sorghum germplasm under thermal stress[J]. BMC Plant Biology, 2017, 17(1): 12.
- [74] MANSOUR MMF, EMAM MM, ALI SALAMA KH, MORSY AA. Sorghum under saline conditions: responses, tolerance mechanisms, and management strategies[J]. Planta, 2021, 254(2): 24.
- [75] ZHANG HL, YU FF, XIE P, SUN SY, QIAO XH, TANG SY, CHEN CX, YANG S, MEI C, YANG DK, WU YR, XIA R, LI X, LU J, LIU YX, XIE XW, MA DM, XU X, LIANG ZW, FENG ZH, et al. A Gy protein regulates alkaline sensitivity in crops[J]. Science, 2023, 379(6638): eade8416.
- [76] SUKUMARI NATH V, KUMAR MISHRA A, KUMAR A, MATOUŠEK J, JAKŠE J. Revisiting the role of transcription factors in coordinating the defense response against citrus bark cracking viroid infection in commercial hop (*Humulus lupulus* L.)[J]. Viruses, 2019, 11(5): 419.
- [77] BAILLO EH, KIMOTHO RN, ZHANG ZB, XU P. Transcription factors associated with abiotic and biotic stress tolerance and their potential for crops improvement[J]. Genes, 2019, 10(10): 771.
- [78] KADIER Y, ZU YY, DAI QM, SONG G, LIN SW, SUN QP, PAN JB, LU M. Genome-wide identification, classification and expression analysis of NAC family of genes in sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench)[J]. Plant Growth Regulation, 2017, 83(2): 301-312.
- [79] BALDONI E, GENGA A, COMINELLI E. Plant MYB transcription factors: their role in drought response mechanisms[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2015, 16(7): 15811-15851.
- [80] SCULLY ED, GRIES T, SARATH G, PALMER NA, BAIRD L, SERAPIGLIA MJ, DIEN BS, BOATENG AA, GE ZX, FUNNELL-HARRIS DL, TWIGG P, CLEMENTE TE, SATTLER SE. Overexpression of

- SbMyb60* impacts phenylpropanoid biosynthesis and alters secondary cell wall composition in *Sorghum bicolor*[J]. *The Plant Journal: for Cell and Molecular Biology*, 2016, 85(3): 378-395.
- [81] BIHANI P, CHAR B, BHARGAVA S. Transgenic expression of sorghum *DREB2* in rice improves tolerance and yield under water limitation[J]. *The Journal of Agricultural Science*, 2011, 149(1): 95-101.
- [82] MELO JO, MARTINS LGC, BARROS BA, PIMENTA MR, LANA UGP, DUARTE CEM, PASTINA MM, GUIMARAES CT, SCHAFFERT RE, KOCHIAN LV, FONTES EPB, MAGALHAES JV. Repeat variants for the *SbMATE* transporter protect sorghum roots from aluminum toxicity by transcriptional interplay in *cis* and *trans*[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2019, 116(1): 313-318.
- [83] PARRA-LONDONO S, KAVKA M, SAMANS B, SNOWDON R, WIECKHORST S, UPTMOOR R. Sorghum root-system classification in contrasting P environments reveals three main rooting types and root-architecture-related marker-trait associations[J]. *Annals of Botany*, 2018, 121(2): 267-280.
- [84] GELLI M, DUO YC, KONDA AR, ZHANG C, HOLDING D, DWEIKAT I. Identification of differentially expressed genes between sorghum genotypes with contrasting nitrogen stress tolerance by genome-wide transcriptional profiling[J]. *BMC Genomics*, 2014, 15: 179.
- [85] CUEVAS HE, PROM LK. Evaluation of genetic diversity, agronomic traits, and anthracnose resistance in the NPGS Sudan sorghum core collection[J]. *BMC Genomics*, 2020, 21(1): 88.
- [86] CUEVAS HE, PROM LK, CRUET-BURGOS CM. Genome-wide association mapping of anthracnose (*Colletotrichum sublineolum*) resistance in NPGS Ethiopian sorghum germplasm[J]. *G3: Genes|Genomes|Genetics*, 2019, 9(9): 2879-2885.
- [87] UPADHYAYA HD, WANG YH, SHARMA R, SHARMA S. Identification of genetic markers linked to anthracnose resistance in sorghum using association analysis[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2013, 126(6): 1649-1657.
- [88] ADEYANJU A, LITTLE C, YU JM, TESSO T. Genome-wide association study on resistance to stalk rot diseases in grain sorghum[J]. *G3: Genes|Genomes|Genetics*, 2015, 5(6): 1165-1175.
- [89] DHILLON MK, SHARMA HC, SINGH R, NARESH JS. Mechanisms of resistance to shoot fly, *Atherigona soccata* in sorghum[J]. *Euphytica*, 2005, 144(3): 301-312.
- [90] SATISH K, SRINIVAS G, MADHUSUDHANA R, PADMAJA PG, NAGARAJA REDDY R, MURALI MOHAN S, SEETHARAMA N. Identification of quantitative trait loci for resistance to shoot fly in sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench)[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2009, 119(8): 1425-1439.
- [91] PAN ZQ, RIMANDO AM, BAERSON SR, FISHBEIN M, DUKE SO. Functional characterization of desaturases involved in the formation of the terminal double bond of an unusual 16:3 $\Delta^{9,12,15}$ fatty acid isolated from sorghum bicolor root hairs[J]. *The Journal of Biological Chemistry*, 2007, 282(7): 4326-4335.
- [92] PRAVEEN M, ANURAG UTTAM G, SUNEETHA N, UMAKANTH A, PATIL JV, MADHUSUDHANA R. Inheritance and molecular mapping of *Rf6* locus with pollen fertility restoration ability on A1 and A2 cytoplasm in sorghum[J]. *Plant Science: an International Journal of Experimental Plant Biology*, 2015, 238: 73-80.
- [93] MADUGULA P, UTTAM AG, TONAPI VA, RAGIMASALAWADA M. Fine mapping of *Rf2*, a major locus controlling pollen fertility restoration in sorghum A1 cytoplasm, encodes a *PPR* gene and its validation through expression analysis[J]. *Plant Breeding*, 2018, 137(2): 148-161.
- [94] KLEIN RR, KLEIN PE, MULLET JE, MINX P, ROONEY WL, SCHERTZ KF. Fertility restorer locus *Rf1* of sorghum (*Sorghum bicolor* L.) encodes a pentatricopeptide repeat protein not present in the colinear region of rice chromosome 12[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2005, 111(6): 994-1012.
- [95] CHEN JP, JIAO YP, LAZA H, PAYTON P, WARE D, XIN ZG. Identification of the first nuclear male sterility gene (male-sterile 9) in sorghum[J]. *The Plant Genome*, 2019, 12(3): 190020.
- [96] CHOE ME, KIM JY, SYED NABI RB, HAN SI, CHO KS. Development of InDels markers for the identification of cytoplasmic male sterility in sorghum by complete chloroplast genome sequences analysis[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: 1188149.
- [97] ELKONIN LA, GERASHCHENKOV GA, DOMANINA IV, ROZHNOVA NA. Inheritance of reversions to male fertility in male-sterile sorghum hybrids with 9E

- cytoplasm male sterility induced by environmental conditions[J]. *Genetika*, 2015, 51(3): 312-323.
- [98] ELKONIN LA. Dominant male sterility in sorghum: effect of nuclear background on inheritance of tissue-culture-induced mutation[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2005, 111(7): 1377-1384.
- [99] CAREY C, ARMSTRONG JS, HAYES C, HOBACK WW, ZARRABI A. Evaluation of A3 cytoplasmic male sterile forage sorghum lines for resistance to sugarcane aphid[J]. *Planta*, 2022, 255(2): 38.
- [100] MENG RR, WANG CC, WANG LH, LIU YL, ZHAN QW, ZHENG JC, LI JQ. An efficient sorghum protoplast assay for transient gene expression and gene editing by CRISPR/Cas9[J]. *PeerJ*, 2020, 8: e10077.
- [101] LIU GQ, LI JQ, GODWIN ID. Genome editing by CRISPR/Cas9 in sorghum through biolistic bombardment[J]. *Methods in Molecular Biology*, 2019, 1931: 169-183.
- [102] AREGAWI K, SHEN JQ, PIERROZ G, SHARMA MK, DAHLBERG J, OWITI J, LEMAUX PG. Morphogene-assisted transformation of *Sorghum bicolor* allows more efficient genome editing[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2022, 20(4): 748-760.
- [103] CHE P, WU E, SIMON MK, ANAND A, LOWE K, GAO HR, SIGMUND AL, YANG MZ, ALBERTSEN MC, GORDON-KAMM W, JONES TJ. *Wuschel2* enables highly efficient CRISPR/Cas-targeted genome editing during rapid *de novo* shoot regeneration in sorghum[J]. *Communications Biology*, 2022, 5(1): 344.
- [104] MASSEL K, LAM Y, HINTZSCHE J, LESTER N, BOTELLA JR, GODWIN ID. Endogenous U6 promoters improve CRISPR/Cas9 editing efficiencies in *Sorghum bicolor* and show potential for applications in other cereals[J]. *Plant Cell Reports*, 2022, 41(2): 489-492.
- [105] LI JP, PAN WB, ZHANG S, MA GJ, LI AX, ZHANG HW, LIU LJ. A rapid and highly efficient sorghum transformation strategy using GRF4-GIF1/ternary vector system[J]. *The Plant Journal*, 2024, 117(5): 1604-1613.
- [106] HURST JP, YOBI A, LI AX, SATO S, CLEMENTE TE, ANGELOVICI R, HOLDING DR. Large and stable genome edits at the sorghum alpha kafirin locus result in changes in chromatin accessibility and globally increased expression of genes encoding lysine enrichment[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: 1116886.
- [107] LI XY, LIU WZ, WANG GL, SUN SSM, YUAN L, WANG JX. Improving digestibility of sorghum proteins by CRISPR/Cas9-based genome editing[J]. *Food and Energy Security*, 2024, 13(1): e506.
- [108] ZHANG D, TANG SY, XIE P, YANG DK, WU YR, CHENG SJ, DU K, XIN PY, CHU JF, YU FF, XIE Q. Creation of fragrant sorghum by CRISPR/Cas9[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2022, 64(5): 961-964.
- [109] RIBEIRO AP, VINECKY F, DUARTE KE, SANTIAGO TR, DAS CHAGAS NOQUELI CASARI RA, HELL AF, Da CUNHA BADB, MARTINS PK, Da CRUZ CENTENO D, de OLIVEIRA MOLINARI PA, de ALMEIDA CANÇADO GM, de MAGALHÃES JV, KOBAYASHI AK, de SOUZA WR, MOLINARI HBC. Enhanced aluminum tolerance in sugarcane: evaluation of *SbMATE* overexpression and genome-wide identification of *ALMTs* in *Saccharum* spp.[J]. *BMC Plant Biology*, 2021, 21(1): 300.

(本文责编 陈宏宇)