



糜子黄、黑果皮遗传及转录组学分析

李 强¹, 白 璐¹, 郭世华^{1*}, 高志军²

(1 内蒙古农业大学 农学院, 呼和浩特 010019; 2 鄂尔多斯市农牧业科学研究院, 内蒙古鄂尔多斯 017200)

摘 要: 为了解糜子黑色与黄色果皮的遗传规律以及其形成机理, 利用黄色果皮品种‘黄粒糜 I’和黑色果皮品种‘2016106 I’构建杂种 F₁、F₂ 代, 分析果皮颜色的遗传规律, 利用 F₃ 代籽粒进行转录组测序, 挖掘影响糜子籽粒颜色的关键基因。试验结果表明, 黑色对黄色为显性, 由单基因控制; 根据 GO 和 KEGG 富集分析结果, 共筛选出 13 个与类黄酮合成途径相关的差异基因, 仅有 C2845_PM02G08740、C2845_PM04G29280 和 C2845_PM09G22680 为上调表达基因, 其余 10 个均为下调表达基因, 上述基因编码肉桂醇脱氢酶和肉桂酰 CoA 还原酶等多种酶, 与颜色的形成密切相关。

关键词: 糜子; 转录组测序; 颜色; 差异表达基因

中图分类号: Q943.2

文献标志码: A

Genetic and Transcriptomic Analysis of Yellow and Black Seed Coat Color in Proso Millet

LI Qiang¹, BAI Lu¹, GUO Shihua^{1*}, GAO Zhijun²

(1 College of Agriculture, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010010, China; 2 Ordos Academy of Agricultural and Animal Husbandry Sciences, Ordos, Inner Mongolia 017200, China)

Abstract: In order to understand the genetic pattern of black and yellow seed coat of millets and their formation mechanism, the authors constructed hybrid F₁ and F₂ generations using yellow seed coat variety ‘Huanglimi I’ and black seed coat variety ‘2016106 I’, analyzed the genetic pattern of seed coat color, and F₃ generation seeds were used for transcriptome sequencing to explore the key genes affecting the color of millets seeds. The experimental results showed that black was dominant to yellow and controlled by a single gene; based on the results of GO and KEGG enrichment analysis, a total of 13 differential genes related to the flavonoid synthesis pathway were screened, only C2845_PM02G08740, C2845_PM04G29280 and C2845_PM09G22680 were up-regulated expression genes, and the remaining 10 were all down-regulated expression genes, which encoded various enzymes such as cinnamyl alcohol dehydrogenase and cinnamoyl CoA reductase, and were closely related to color formation.

Key words: proso millet; transcriptome sequencing; seed coat colour; differentially expressed genes

糜子(*Panicum miliaceum* L.)禾本科黍属, 一年生禾谷类作物^[1], 糜子作为短日照 C₄ 植物, 具有水肥利用率高、耐高温、抗盐碱、抗旱等特点^[2]。糜

子起源于中国, 据考古资料显示, 其在中国的栽培历史悠久, 最早可追溯至距今 8 000~10 000 年前^[3-4], 在中国古代的农业体系中具有重要地位, 被称为“五

收稿日期: 2023-02-28; 修改稿收到日期: 2023-05-12

基金项目: 国家自然科学基金项目(32060509); 内蒙古自治区科技计划项目(2021GG0319)

作者简介: 李 强(1994—), 男, 博士研究生, 主要从事寒旱地区特色作物遗传改良研究。E-mail: lqiang0055@163.com

* 通信作者: 郭世华, 教授, 主要从事寒旱地区特色作物遗传改良研究。E-mail: shguo988@163.com

谷之长,百谷之王”^[5-6],是干旱半干旱地区的重要粮食作物,可作为储备作物或赈灾粮,是典型性的环境友好作物^[7]。糜子去壳后为黄米或糜米,富含膳食纤维、蛋白质、多酚、钙、铁、钾等多种营养元素^[8]。

相关研究表明,糜子具有预防心血管、糖尿病和治疗乳糜泻等功效^[9],可预防老年高血压、冠心病、高血脂等疾病^[10],是一种药食同源的作物^[11]。糜子果皮颜色常见有黄色、黑(褐)色、红色、白色、灰色和复色,以黄、白、红、褐4种颜色居多。糜子籽粒外壳皮层中含有的大量天然色素,可作为天然着色剂^[12]。糜子果皮颜色还与营养、加工品质密切相关。

琦明玉等^[13]研究表明,黑色果皮糜子的碳水化合物含量显著高于白色果皮糜子,氨基酸含量显著低于白色籽粒糜子和红色籽粒糜子;柴岩等^[14]研究表明,糜子果皮颜色不同,皮的薄厚有所差异,果皮越厚越不易脱落,导致出米率低粒色深的品果皮厚,果皮不易脱落,出米率低,浅色的品果皮薄,果皮极易脱落,出米率高;臧盛等^[15]研究表明,糜子品种的果皮颜色越深,糜子壳粉中的总黄酮、总酚、结合黄酮、自由黄酮和自由酚含量就越高。黄酮类化合物是造成植物种子、叶、果实和花颜色变化的主要物质^[16]。吕丹^[17]通过测定不同粒色苦荞籽粒中黄酮含量,发现黄色苦荞籽粒的黄酮含量明显低于灰色、褐色和黑色。刘靖崧等^[18]研究表明,绿色籽粒小豆总黄酮含量明显高于红色籽粒,亮色种皮小豆总黄酮含量明显高于暗色。曲存民等^[19]研究表明,基因 *Bn TT3* 和 *Bn TT18* 可能是导致甘蓝型油菜种皮黄黑籽差异的形成原因。Jiang 等^[20]研究表明,转录因子 *TaPpb1* 和 *TaPpm1* 通过形成复合体调节花青素合成,从而影响小麦种皮颜色。蒋宝鑫等^[21]研究表明,DFR 基因与比利时杜鹃花花瓣的颜色有关。

综上所述,果皮颜色对作物的品质密切相关,除此之外,可作为田间杂交育种的重要农艺性状标记,可作为杂种 F_1 代田间真假杂种鉴定的指示性状,极大减少田间工作量,可有效提高育种效率,研究其颜色形成的机理,对田间育种具有重要指导意义。基于此,本研究以黄粒糜 I 和 2016106I 2 个不同颜色的亲本配制遗传群体,利用杂种 F_1 、 F_2 代分析糜子籽粒颜色的遗传规律,以 F_3 代不同果皮颜色糜子籽粒为材料,通过转录组测序挖掘调控糜子籽粒颜色形成的相关基因,为明确糜子果皮颜色形成的机理和糜子新品种的选育提供理论基础。

1 材料和方法

1.1 试验材料

研究所用材料为鄂尔多斯市农牧业科学研究院提供的黄粒糜 I 和 2016106 I (表 1、图 1),杂交后所获得的 F_1 、 F_2 和 F_3 籽粒。

表 1 供试材料
Table 1 Test materials

名称 Name	来源 Origin	种皮颜色 Seed coat color
黄粒糜 I Huanglimi I	鄂尔多斯市农牧业科学研究院 Ordos Academy of Agricultural and Animal Husbandry Sciences	黄色 Yellow
2016106 I	鄂尔多斯市农牧业科学研究院 Ordos Academy of Agricultural and Animal Husbandry Sciences	黑色 Black



图 1 亲本‘黄粒糜 I’和‘2016016 I’果皮颜色
Fig.1 Parent ‘yellow grain of proso millet I’ and ‘2016016’ I kind of seed coat color

1.2 材料种植、取样与指标测定

将课题组前期杂交的糜子组合“黄粒糜 I $\times$ 2016106 I”种植于试验田,试验行长 6 m,行距 0.4 m,株距 0.15 m,在生育后期进行田间真假杂种鉴定,待成熟后,收获真杂种(F_1)。次年将上年收获的真交种和亲本同时播种,待成熟后,共获得 196 个 F_2 单株;第 3 年将第 2 年选择的单株种植成株行,选择与第 2 年颜色一致且果皮颜色未分离的穗行进行标记,黄色果皮和黑色果皮各选 3 个穗行,剥取果皮装入冻存管中,编写对应编号,黄籽标为 Y1、Y2、Y3,黑籽标为 B1、B2、B3,液氮速冻后转移至 $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$ 保存。

使用目测法对 F_1 代和 F_2 代收获的种子进行表型鉴定,观察其果皮颜色并记录。统计 F_2 果皮颜色,并根据孟德尔遗传定律预测相对应的基因型,使用 SPSS 24.0 对各 F_2 果皮颜色表型的实际值和预测值进行卡方检验。 χ^2 公式为:

$$\chi^2 = \sum (|A - T|)^2 / T$$

1.3 文库构建及数据分析

提取 6 个参试样本的总 RNA,构建文库,经转录组测序,将下机数据进行过滤后与参考基因组进行比对(<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genome/?term=Panicum+miliaceum>),根据比对结果进行基因表达水平定量、差异显著性分析、功能富集分析。

1.4 实时荧光定量(qRT-PCR)验证

为验证转录组数据的可靠性,选择 10 个候选基因用于验证糜子籽粒 RNA-seq 数据,用 Primer 6.0 软件设计特异性引物如表 2 所示,用 SYBR GREEN 染料法。两步法荧光定量 PCR 扩增条件的设置:扩增曲线:95 ℃ 5 min,循环 1 次;95 ℃ 10 s,60 ℃ 30 s,循环 40 次,72 ℃ 单点检测信号。溶解曲线:95 ℃ 15 s,60 ℃ 60 s,95 ℃ 15 s,连续检测。以 Actin 为内

参基因,基因相对表达量用 $2^{-\Delta\Delta C_T}$ 计算。

2 结果与分析

2.1 糜子果皮颜色的遗传分析

通过对糜子果皮颜色进行统计分析,F₁ 代糜子杂交种籽粒的果皮颜色均呈现为黑色。F₂ 代群体籽粒的果皮颜色发生明显分离(表 3),黑色果皮糜子与黄色果皮糜子的分离比例约为 3∶1。

2.2 糜子果皮颜色转录组分析

2.2.1 测序数据质控

所有样本经转录组测序后,对原始数据进行质控,结果(表 4)如下:测序共获得 264 240 538 条原始数据的 reads,过滤后最终获得 260 993 226 条 clean reads 和 39.13 G 的 clean bases。

表 2 qRT-PCR 引物
Table 2 qRT-PCR primers

基因名 Gene name	正向引物 Forward primer(5'→3')	反向引物 Reverse primer(5'→3')
C2845_PM06G12530	GACGTCGTCGATTCCATCCA	ACAGCCTGTCCTTCACGAAG
C2845_PM08G08990	TGCTTACCAAGAGCGCTGAA	TGATCCAGTCAGAGGCGAGA
C2845_PM07G05720	TGCTTACCAAGAGCGCTGAA	TGATCCAGTCAGAGGCGAGA
C2845_PM16G22550	ATGAACCTGGACTTCCTGCG	CCCTTGTTGTAGCGGAGGTT
C2845_PM11G22290	CTGCTGGAGCGACTACGAAT	CGTGGTGGTGCTGAAGTTG
C2845_PM15G04300	TGTACAGCCCCATGAAGCAG	TTGTCGGCCTTGAGGTTCTC
C2845_PM02G08740	ACCAATCAAGCAGAGCGACA	GGGAGGAAGCAGAGGAACAC
C2845_PM04G29280	AGGTCTACTTCGACATGCCG	GACCATGTCGTCGGTGTCAA
C2845_PM09G22680	GTTGTGACGCGTCGATCATG	CCGCTCTGGTAGACGGATTC
C2845_PM16G00040	CCGGTCTTGTTGTCTCTGCTT	CGATGTAGTCGTCGGCG TTA

表 3 糜子 F₂ 代籽粒果皮颜色分离表现
Table 3 Seed coat color separation of proso millet F2 generation

杂交组合 Cross combination	F _{1,2} 表型 Phenotype of F _{1,2}	F _{2,3} 表型 1 Phenotype 1 of F _{2,3}	F _{2,3} 表型 2 Phenotype 2 of F _{2,3}	理论分离比 Theoretical segregation ratio	χ ²
黄粒糜 I × 2016106 I	黑色 Black	141(黑色 Black)	51(黄色 Yellow)	3∶1	0.250(P>5%)

表 4 6 个样品的转录组测序情况
Table 4 Transcriptome sequencing of 6 samples

样本 Sample	原始数据 Raw reads	过滤后数据 Clean reads	原始碱基数 Clean bases G	Q ₂₀ /%	Q ₃₀ /%	GC 百分比 GC percent/%
Y1	44 561 456	44 165 106	6.62	97.90	94.22	57.92
Y2	42 459 926	41 963 552	6.29	97.80	94.03	57.81
Y3	46 670 050	46 091 438	6.91	97.92	94.27	57.16
B1	47 594 042	46 601 278	6.99	97.38	93.40	56.83
B2	42 628 970	42 210 564	6.33	97.91	94.15	55.75
B3	40 326 094	39 961 288	5.99	97.83	94.08	57.96

Q_{20} 比例在 97.38%~97.92% 之间, Q_{30} 比例在 93.4%~94.27% 之间,将过滤后的样本与参考基因组的序列进行比对(表 5),结果表明,6 个样本比对率在 94.98%~95.70% 之间,比对率较高。数据整体测序质量合格,可以满足后续转录组分析。

以 $P \leq 0.05$ 且差异基因阈值。差异比较组合差异基因数目统计(图 2)黄粒糜子与黑粒糜子相比,差异基因共有 1 493 个,其中,显著上调的差异基因数为 495 个,显著下调的差异基因数为 998 个。

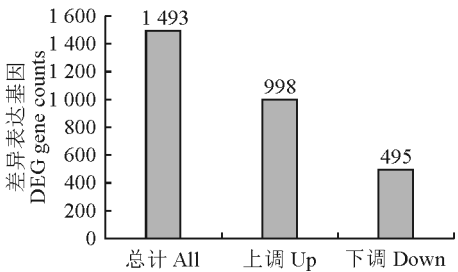


图 2 比较组合差异基因数目统计
Fig. 2 Statistics of the number of differentially expressed genes in comparative combinations

表 5 样品与基因组比对统计

Table 5 Statistical table of sample genome comparison

样本 Sample	总数 Total reads	比对率 Total map/%	单一比对率 Unique map/%	多重比对率 Multi map/%	正向比对率 Positive map/%	反向比对率 Negative map/%
B1	46 601 278	94.98	86.22	8.76	43.11	43.10
B2	42 210 564	95.56	83.97	11.59	42.03	41.94
B3	39 961 288	95.28	84.76	10.52	42.42	42.34
Y1	44 165 106	95.40	83.54	11.86	41.80	41.74
Y2	41 963 552	95.47	86.92	8.56	43.47	43.45
Y3	46 091 438	95.70	85.03	10.67	42.54	42.49

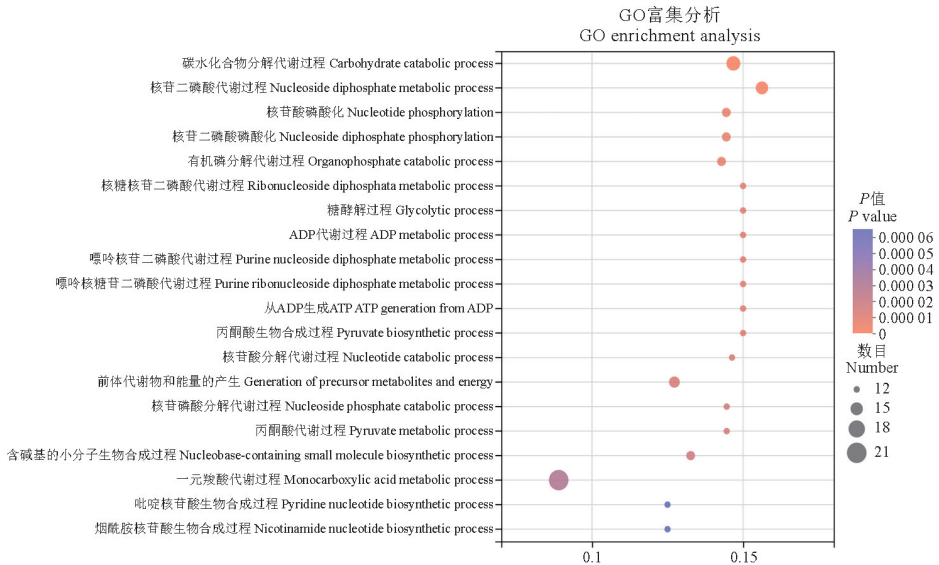


图 3 差异表达基因的 GO 富集分析
Fig. 3 GO enrichment analysis of differentially expressed genes (DEGs)

2.2.2 不同果皮颜色糜子 GO 功能注释和富集分析

以 $P < 0.05$ 为阈值,共筛选出 166 条显著性富集 GO Term,其中差异最显著的为烟酰胺核苷酸生物合成过程、吡啶核苷酸生物合成过程和一元羧酸代谢过程;差异基因最多的功能为一元羧酸代谢过程、水化合物分解代谢过程和核苷二磷酸代谢过程(图 3)。

2.2.3 不同果皮颜色糜子 KEGG 功能富集分析

对差异基因进行 KEGG 富集分析,共富集到 101 条通路,选取显著的前 20 条 KEGG 通路绘制散点(图 4),富集的通路主要为脂肪酸生物合成,糖酵解/糖异生,脂肪酸代谢,光合生物中的碳固定,生物素固定,光合作用一天线蛋白,二萜生物合成,亚油酸代谢,丙酮酸代谢,果糖和甘露糖代谢,氨基酸

的生物合成,甘氨酸、丝氨酸和苏氨酸代谢,磷酸戊糖途径,乙醛酸盐和二羧酸盐代谢,AGE-RAGE 信号通路在糖尿病并发症中的作用,柠檬酸盐循环,脂肪酸降解,嘌呤代谢,吞噬体、精氨酸和脯氨酸代谢。其中差异最显著的代谢通路为脂肪酸降解,嘌呤代谢,吞噬体、精氨酸和脯氨酸代谢;富集到差异基因最多的途径为脂肪酸生物合成、糖酵解/糖异生、脂肪酸代谢、光合生物中的碳固定。

2.2.4 不同果皮颜色糜子差异表达基因筛选与分析

根据 KEGG 分析可知,通路中与类黄酮生物合成相关的代谢途径包括苯丙氨酸、酪氨酸和色氨酸生

物合成,苯丙烷类和类黄酮生物合成等途径中富集到的基因进行筛选,以 $P \leq 0.05$ 且 $|\log_2(\alpha_{FC})| \geq 1$ 为阈值,共筛选到 13 个差异较大可能与糜子果皮颜色有关的差异显著基因(表 6),其中 *C2845_PM02G08740* 等 3 个基因显著上调,*C2845_PM06G12530* 等 10 个基因呈显著下调。

2.2.5 实时荧光定量 PCR 分析

为确认 RNA-seq 结果的可靠性,从筛选出的 13 个差异表达基因中随机选取 10 个进行 qRT-PCR 验证分析。qRT-PCR 结果(表 7)显示,这 10 个基因的表达趋势与测序结果一致,说明 转录组数据真实可靠。

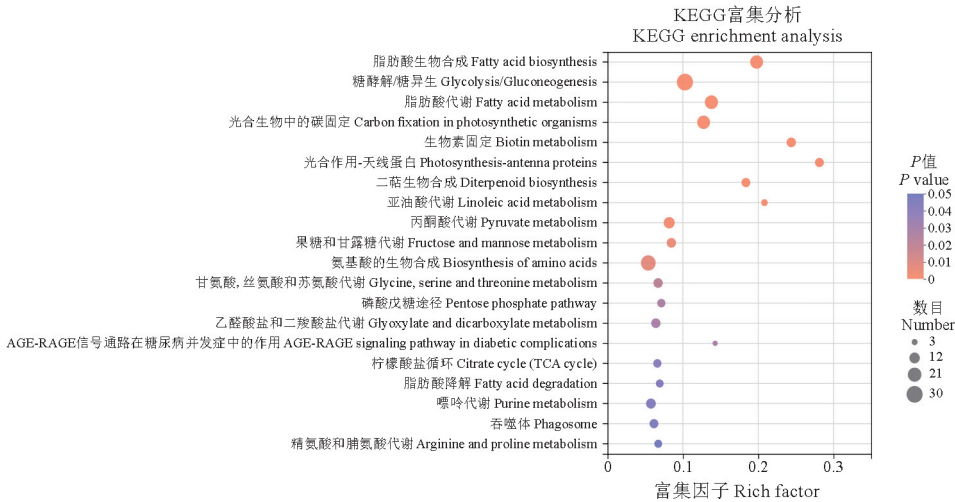


图 4 差异表达基因的 KEGG 富集分析

Fig. 4 KEEG enrichment analysis of differentially expressed genes (DEGs)

表 6 差异表达基因

Table 6 Differentially expressed genes(DEGs)

基因名 Gene name	表达量变化比率 $\log_2 \alpha_{FC}$	表达量变化比率绝对值 $ \log_2 \alpha_{FC} $	P 值 P value	上/下调 Up/down
novel. 1647	-2.849 39	2.849 39	0.015 945	下调 Down
C2845_PM06G12530	-3.931 36	3.931 36	0.034 272	下调 Down
C2845_PM08G08990	-1.794 39	1.794 39	0.000 042	下调 Down
C2845_PM07G05720	-1.474 74	1.474 74	0.000 403	下调 Down
C2845_PM16G22550	-1.545 99	1.545 99	0.007 083	下调 Down
C2845_PM08G21450	-1.904 43	1.904 43	0.008 619	下调 Down
C2845_PM11G22290	-1.000 67	1.000 67	0.018 919	下调 Down
C2845_PM15G04300	-4.880 43	4.880 43	0.015 582	下调 Down
C2845_PM02G08740	1.374 31	1.374 31	0.021 107	上调 Up
C2845_PM04G29280	4.929 72	4.929 72	0.027 628	上调 Up
C2845_PM09G22680	1.370 09	1.370 09	0.013 180	上调 Up
C2845_PM16G00040	-1.974 25	1.974 25	0.033 825	下调 Down
C2845_PM16G20900	-4.889 72	4.889 72	0.017 688	下调 Down

表 7 候选基因的 qRT-PCR 验证

Table 7 qRT-PCR validation of candidate genes

基因编号 Gene ID	基因表达量 Expression level of genes	
	黄色果皮 Yellow peel	黑色果皮 Black peel
C2845_PM06G12530	0.10	0.78
C2845_PM08G08990	0.57	2.22
C2845_PM07G05720	1.73	4.50
C2845_PM16G22550	0.56	1.33
C2845_PM11G22290	1.80	3.89
C2845_PM15G04300	0.08	0.86
C2845_PM02G08740	0.46	0.20
C2845_PM04G29280	1.11	0.29
C2845_PM09G22680	0.78	0.46
C2845_PM16G00040	0.11	0.55

3 讨 论

糜子的果皮颜色繁多,目前,生产上常用的糜子果皮颜色主要以黑色、黄色、红色、白色为主^[22]。本研究以黄色果皮的糜子品种黄粒糜 I 为母本,以黑色果皮的糜子品种 2016106 I 为父本进行杂交,对获得的杂交组合表型进行分析,F₁ 果皮颜色均为黑色,F₂ 代群体中黑色果皮:黄色果皮约为 3:1,说明糜子黑色与黄色果皮受 1 对等位基因控制,黑色相对于黄色为显性性状。

果皮颜色不仅是重要的形态学标记,还与籽粒的营养品质有关。张慧等^[23]研究发现,不同粒色小麦间的可溶性蛋白、氨基酸、微量元素、花青素、叶绿素和黄酮等含量差异显著,彩色小麦相比于普通小麦抗逆性更强、营养价值更高。杨希娟等^[24]研究发现,不同粒色青稞的抗氧化活性和酚类化合物含量与籽粒颜色有关。Tang 等^[25]研究表明,黑色籽粒藜麦中维生素、叶黄酸以及不饱和脂肪酸等含量显著高于其他颜色。本研究以杂交组合黄粒糜 I × 2016106 I 的 F₃ 代中同一时期的黑色果皮和黄色果皮的糜子籽粒作为试验材料,进行转录组测序,通过 GO 和 KEGG 功能富集分析,共筛选到 13 个可能与糜子果皮颜色调控有关的候选基因。

POD 是植物体内参与花青素氧化的候选酶,与花青素代谢密切相关,富含花青素较多的组织中 POD 含量均较高,植物体内花青素主要为天竺葵素-3-葡萄糖苷及其衍生物,合成 POD 的底物阿魏酸、香豆酸和咖啡酸等有机酸在 POD 活性下降时降解

速度也相应减慢,有利于形成酰化天竺葵苷,抑制 POD 可以增加酰化花青苷的积累量,从而调控花青素的合成^[26]。本研究中 C2845_PM06G12530、C2845_PM08G08990、C2845_PM07G05720、C2845_PM16G22550、C2845_PM08G21450、C2845_PM04G29280 和 C2845_PM09G22680 等基因编码过氧化物酶(POD),其中差异表达基因仅有 2 个上调,其他差异表达基因均下调,说明在黄色果皮糜子中编码该酶的差异表达基因低于黑色果皮糜子,即过氧化物酶含量较高的品种,果皮中花青素含量也较高,粒色较深与王丽等^[27]的研究结果基本一致。

C2845_PM11G22290 基因编码肉桂酰 CoA 还原酶(CCR),在植物体内,苯丙烷代谢的中间产物对-香豆酸在 4-香豆酸辅酶 A 连接酶(4CL)的催化下形成对-香豆酸 CoA,经过羟基化可转化为木质素和类黄酮素等前体物质阿魏酰 CoA 和咖啡酰 CoA,在 CCR1 等酶催化作用下形成木质素单体,木质素含量升高,类黄酮素前体物质减少,从而抑制类黄酮素合成。在本研究中基因 C2845_PM11G22290 呈显著下调,导致糜子果皮颜色的差异。C2845_PM15G04300 基因编码肉桂醇脱氢酶(CAD),CAD 作用于黄酮类化合物发生苯丙烷代谢途径之后,是木质素单体形成最后一步,通过氧化还原反应催化香豆醛、芥子醛、松柏醛等 3 种肉桂醛变成相对应的肉桂醇,即木质素单体,由于木质素形成与类黄酮素形成需要共同的前体物质,所以 CAD 活性降低,木质素合成减少,有利于类黄酮素的合成^[28],本研究中该基因在黄色果皮中表达量高于黑色果皮糜子材料,可能间接导致糜子果皮颜色改变。C2845_PM02G08740 基因编码 4-香豆酸辅酶 A 连接酶(4CL),类黄酮生物合成的最初前体苯丙氨酸通过 4CL 催化生成类黄酮前体物质 4-香豆酰 CoA,本研究筛选出的编码 4CL 基因的表达上调有利于类黄酮物质生成,与李文建等^[29]的研究一致。C2845_PM16G00040 基因编码细胞色素 P450(CYP450),CYP450 是一大类位于膜上的血红素蛋白,广泛参与植物中许多天然代谢产物苯丙烷类、脂肪酸及生物碱的生物合成,在植物苯丙烷途径中起着重要作用,CYP450 可通过催化苯丙烷生物合成途径,从而调控类黄酮类化合物的形成^[30-31]。C2845_PM16G20900 基因编码花青素合成酶(ANS),ANS 是原花青素特异合成途径的关键酶,在 NADPH 协助下,可催化花青素如飞燕草素、花葵素和矢车菊素等还原为表没食子儿茶素 EGC 和表儿茶素 EC,推

测由于 ANS 含量的升高,可降低花青素含量^[32]。
综上,本研究分析了糜子颜色的遗传规律,初步

筛选出影响糜子果皮颜色的候选基因,为深入研究糜子果皮颜色奠定理论基础。

参考文献:

[1] 王君杰,王宇楠,王海岗,等. 降雨量与旱地糜子产量的关系[J]. 中国农业大学学报, 2019, **24**(4): 11-15.
WANG J J, WANG Y N, WANG H G, *et al.* Relationship between rainfall and the yield of broomcorn millet in arid region[J]. *Journal of China Agricultural University*, 2019, **24**(4): 11-15.

[2] LÁGLER R, GYULAI G, HUMPHREYS M, *et al.* Morphological and molecular analysis of common millet (*P. miliaceum*) cultivars compared to an aDNA sample from the 15th century (Hungary)[J]. *Euphytica*, 2005, **146**(1): 77-85.

[3] STEPHENS A, LOMBARDI M, COGAN N O I, *et al.* Genetic marker discovery, intraspecific linkage map construction and quantitative trait locus analysis of ascochyta blight resistance in chickpea (*Cicer arietinum* L.)[J]. *Molecular Breeding*, 2014, **33**(2): 297-313.

[4] BARTON L, NEWSOME S D, CHEN F H, *et al.* Agricultural origins and the isotopic identity of domestication in Northern China[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, **106**(14): 5 523-5 528.

[5] 王星玉,王 纶,温琪汾,等. 山西是黍稷的起源和遗传多样性中心[J]. 植物遗传资源学报, 2009, **10**(3): 465-470.
WANG X Y, WANG L, WEN Q F, *et al.* Shanxi Province is the center of the origin and genetic diversity of proso millet[J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2009, **10**(3): 465-470.

[6] 乔治军. 糜子产业发展现状与思路[J]. 作物杂志, 2013(5): 25-27.
QIAO Z J. Present situation and developing thought of broomcorn millet industry[J]. *Crops*, 2013(5): 25-27.

[7] YUAN Y H, LIU L, GAO Y B, *et al.* Comparative analysis of drought-responsive physiological and transcriptome in broomcorn millet (*Panicum miliaceum* L.) genotypes with contrasting drought tolerance[J]. *Industrial Crops and Products*, 2022, **177**: 114 498.

[8] 党 科,吕思明,宫香伟,等. 种植密度对糜子不同生育时期饲料品质的影响[J]. 西北农业学报, 2021, **30**(7): 989-999.
DANG K, LÜ S M, GONG X W, *et al.* Effect of planting densities on feed quality of proso millet at different phenological phase[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 2021, **30**(7): 989-999.

[9] NISHIZAWA N, FUDAMOTO Y. The elevation of plasma concentration of high-density lipoprotein cholesterol in mice fed with protein from proso millet[J]. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry*, 1995, **59**(2): 333-335.

[10] 杨清华,王洪露,冯佰利. 糜子品质研究进展与展望[J]. 植物学报, 2023, **58**(1): 22-33.
YANG Q H, WANG H L, FENG B L. Progress and prospect of research on the quality of broomcorn millet[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2023, **58**(1): 22-33.

[11] 程冀南,李玉露,王宇卓,等. 糜子芽苗期对干旱胁迫的响应及抗旱种质鉴定[J]. 山西农业科学, 2022, **50**(7): 987-995.
CHENG J N, LI Y L, WANG Y Z, *et al.* Response of broomcorn millet to drought stress at bud and seedling stages and identification of drought resistant germplasm[J]. *Journal of Shanxi Agricultural Sciences*, 2022, **50**(7): 987-995.

[12] 郑楠楠,负婷婷,么 杨,等. 不同品种黍子营养成分及功能活性成分差异化分析[J]. 食品工业科技, 2017, **38**(1): 348-353.
ZHENG N N, YUN T T, YAO Y, *et al.* Comparative analysis of nutritional and functional components in different breeds of proso millet[J]. *Science and Technology of Food Industry*, 2017, **38**(1): 348-353.

[13] 琦明玉,张立媛,李志光,等. 糜子粒色、米色与营养指标及脱壳难易程度的相关性分析[J]. 江苏农业科学, 2019, **47**(9): 119-123.
QI M Y, ZHANG L Y, LI Z G, *et al.* Correlation analysis of grain color and beige of millet with nutritional indexes and hardness of shelling[J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2019, **47**(9): 119-123.

[14] 柴 岩,刘荣厚. 陕西省糜黍品种资源研究初报[J]. 作物品种资源, 1985(4): 16-18.
CHAI Y, LIU R H. Preliminary report on the variety resources of millet in Shaanxi Province[J]. *China Seed Industry*, 1985(4): 16-18.

[15] 臧 盛,杨联芝,王 敏,等. 15 种糜子壳粉的多酚类化合物的抗氧化活性[J]. 西北农业学报, 2010, **19**(9): 139-143.
ZANG S, YANG L Z, WANG M, *et al.* Antioxidant activity, phenolic compounds content of fifteen strains of proso millet pericarp[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 2010, **19**(9): 139-143.

[16] 陈思琪,孟 晗,衡 蒙,等. 铁筷子花瓣中花青素苷成分及含量对其呈色的影响[J]. 西北植物学报, 2022, **42**(12): 2 103-2 111.
CHEN S Q, MENG H, HENG M, *et al.* Effect of anthocyanin composition and content in the petals of iron chopsticks on its color[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2022, **42**(12): 2 103-2 111.

[17] 吕 丹. 苦荞种质资源产量性状和籽粒黄酮含量与 SSR 标记的关联分析[D]. 贵阳: 贵州师范大学, 2020.

[18] 刘靖崧, 谢继芳, 杨 凯, 等. 小豆种质资源总黄酮含量测定及其与农艺性状相关分析[J]. 中国粮油学报, 2020, **35**(8): 153-159.
LIU J S, XIE J F, YANG K, *et al.* Assay of total flavonoids content of germplasms and correlation analysis between agronomic traits in adzuki bean[J]. *Journal of the Chinese Cereals and Oils Association*, 2020, **35**(8): 153-159.

[19] 曲存民, 卢 坤, 刘水燕, 等. 黄黑籽甘蓝型油菜类黄酮途径基因 SNP 位点检测分析[J]. 作物学报, 2014, **40**(11): 1 914-1 924.
QU C M, LU K, LIU S Y, *et al.* SNP detection and analysis of genes for flavonoid pathway in yellow- and black-seeded *Brassica napus* L. [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2014, **40**(11): 1 914-1 924.

[20] JIANG W H, LIU T X, NAN W Z, *et al.* Two transcription factors TaPpm1 and TaPpb1 co-regulate anthocyanin biosynthesis in purple pericarps of wheat[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2018, **69**(10): 2 555-2 567.

[21] 蒋宝鑫, 汪庆昊, 杨国霞, 等. 比利时杜鹃花 *RhDFR* 基因克隆及分析[J]. 西北植物学报, 2023, **43**(1): 10-20.
JIANG B X, WANG Q H, YANG G X, *et al.* Cloning and analysis of *RhDFR* gene from rhododendron in Belgium[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2023, **43**(1): 10-20.

[22] 杨清华, 邱 军, 李 海, 等. 糜子育成品种农艺、产量及品质性状综合鉴定与评价[J]. 中国农业科学, 2017, **50**(23): 4 530-4 547.
YANG Q H, QIU J, LI H, *et al.* Comprehensive evaluation of agronomic, yield and quality traits of broomcorn millet (*Panicum miliaceum* L.) cultivars[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2017, **50**(23): 4 530-4 547.

[23] 张 慧, 李 莉, 张朝旭, 等. 彩色小麦籽粒营养成分的差异[J]. 云南农业大学学报(自然科学), 2019, **34**(6): 911-914.
ZHANG H, LI L, ZHANG C X, *et al.* Differences in nutritional functional components of color wheat grains[J]. *Journal of Yunnan Agricultural University (Natural Science)*, 2019, **34**(6): 911-914.

[24] 杨希娟, 党 斌, 徐 菲, 等. 不同粒色青稞酚类化合物含量与抗氧化活性的差异及评价[J]. 中国粮油学报, 2017, **32**(9): 34-42.
YANG X J, DANG B, XU F, *et al.* Difference and evaluation of phenolics contents and antioxidant activity of colored hulless barley[J]. *Journal of the Chinese Cereals and Oils Association*, 2017, **32**(9): 34-42.

[25] TANG Y, LI X H, ZHANG B, *et al.* Characterisation of phenolics, betanins and antioxidant activities in seeds of three *Chenopodium quinoa* Willd. genotypes[J]. *Food Chemistry*, 2015, **166**: 380-388.

[26] 穆 春, 王 丽, 贾晓琳, 等. RNAi 抑制过氧化物酶基因 *Rsprx1* 表达促进萝卜花青素的积累[J]. 中国生物化学与分子生物学报, 2013, **29**(9): 867-872.
MU C, WANG L, JIA X L, *et al.* RNA interference of peroxidase gene *Rsprx1* increased anthocyanidin accumulation in Chinese red radish[J]. *Chinese Journal of Biochemistry and Molecular Biology*, 2013, **29**(9): 867-872.

[27] 王 丽, 王林嵩, 孙向东, 等. 心里美萝卜营养生长期肉质根过氧化物酶同工酶谱及组化分析[J]. 中国生物化学与分子生物学报, 2009, **25**(1): 65-71.
WANG L, WANG L S, SUN X D, *et al.* Isoenzymic and histochemical analysis of peroxidase in root of Chinese red radish during vegetative growth[J]. *Chinese Journal of Biochemistry and Molecular Biology*, 2009, **25**(1): 65-71.

[28] 柴秀伟, 孔 蕊, 李宝军, 等. 一氧化氮对苹果果实愈伤苯丙烷代谢的影响及生理机制分析[J]. 西北植物学报, 2022, **42**(4): 619-627.
CHAI X W, KONG R, LI B J, *et al.* Effect of nitric oxide on phenylpropanoid metabolism in healing of apple fruit and analysis of its physiological mechanism [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2022, **42**(4): 619-627.

[29] 李文建, 冯 景, 贾文庆, 等. 建兰花色形成的分子调控机理研究[J]. 西北植物学报, 2018, **38**(4): 615-623.
LI W J, FENG J, JIA W Q, *et al.* Molecular regulation mechsism of floral color formation in *Cymbidium ensifolium* [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2018, **38**(4): 615-623.

[30] WERCK-REICHHART D. Cytochromes P450 in phenylpropanoid metabolism[J]. *Drug Metabolism and Drug Interactions*, 1995, **12**(3/4): 221-243.

[31] 钟巍然, 柴友荣, 张 凯, 等. 苯丙烷代谢途径中细胞色素 P450 的研究[J]. 安徽农业科学, 2008, **36**(13): 5 285-5 289.
ZHONG W R, CHAI Y R, ZHANG K, *et al.* Study on the cytochrome P450s in phenylpropanoid metabolic pathway[J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2008, **36**(13): 5 285-5 289.

[32] 陈春艳. 甘肃红豆草原花青素合成途径的 2 个关键酶基因的克隆和功能分析[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2016.

(编辑: 韦青侠)