

藜麦的驯化栽培与遗传育种

林春^{1,2}, 刘正杰^{1,2}, 董玉梅², Michel Vales³, 毛自朝^{1,2}

1. 云南农业大学农学与生物技术学院, 昆明 650201

2. 云南农业大学特色小宗作物研究中心, 昆明 650201

3. Facultad de Ciencias Agrícolas (FCA) Universidad Autónoma Gabriel René Moreno (UAGRM) Santa Cruz, Bolivia

摘要: 藜麦(*Chenopodium quinoa* Willd.)起源于南美洲提提喀喀湖区,是苋科(Amaranthaceae)藜属(*Chenopodium*)一年生作物。因其营养全面且对多种非生物逆境胁迫具有抗性,被认为是尚未被充分开发且具有高应用潜力的作物,深受育种学家的关注。近年来,随着人们对健康的关注和高品质生活的追求,对藜麦的需求量急剧增加,加之藜麦能有效缓解全球粮食安全,对其栽培与育种等研究已成为热点。为了加深对藜麦的认识和推动其产业的发展,本文结合本课题组多年来对源于安第斯山藜麦种质资源的收集、评价与利用的实践,从藜麦营养价值与应用、起源与分布、遗传研究、品种选育进展及发展趋势等方面进行了总结,以期为我国藜麦新品种(系)的培育与栽培、产业可持续发展、贫困地区人群增收及新增我国粮食生产途径等方面提供参考信息。

关键词: 藜麦; 驯化; 栽培; 遗传育种

Domesticated cultivation and genetic breeding of *Chenopodium quinoa*

Chun Lin^{1,2}, Zhengjie Liu^{1,2}, Yumei Dong², Michel Vales³, Zichao Mao^{1,2}

1. College of Agriculture and Biotechnology, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China

2. Institute of Improvement and Utilization of Characteristic Resource Plants, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China

3. Facultad de Ciencias Agrícolas (FCA) Universidad Autónoma Gabriel René Moreno (UAGRM) Santa Cruz, Bolivia

Abstract: Quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd., 2n=36) is an annual crop belonging to the genus *Chenopodium* in Amaranthaceae, and originated from the Titicaca lake of the Andes region in the South America. Due to its high nutritional values and adapted tolerance to various abiotic stresses, quinoa was considered a crop with high application potential, but improvement is still needed for the development and utilization of crop. Therefore it attains the attention of biological scientists and breeders. In recent years, with the pursuit of better health and higher quality of life, the consuming of quinoa grains has increased dramatically. Cultivation and breeding of quinoa has received more attention to ensure global food security as well. On the basis of our multiple years of experience in quinoa germplasm collection which were evolution

收稿日期: 2019-06-17; 修回日期: 2019-10-11

基金项目: 昆明市外国专家局项目(编号: KM2018022, KM2019011)资助[Supported by the Foreign Intelligence Introduction Projects of Kunming Foreign Expert Bureau (Nos. KM2018022, KM2019011)]

作者简介: 林春, 博士, 副教授, 研究方向: 藜麦分子生物学。E-mail: linchun136@aliyun.com

通讯作者: 毛自朝, 博士, 教授, 研究方向: 植物分子育种与基因组学。E-mail: mao2010zichao@126.com

DOI: 10.16288/j.ycz.19-177

网络出版时间: 2019/11/8 13:48:58

URI: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.1913.R.20191108.1140.001.html>

from Andes region, the focus of this review is on the nutritional quality and application of quinoa, species origination and evolution, domestication by human, and genetic breeding progress and trends, so that a better understanding of quinoa values can be achieved. We aim to help increase farmers' income in poverty areas and ensure national food security by promoting development of quinoa industry in China.

Keywords: *Chenopodium quinoa*; domestication; cultivation; genetics and breeding

人类历史上曾有 7000 余种植物用来生产食物, 满足人类生活需要。据国际粮农组织不完全统计, 当前全球约有 150 种主栽作物, 其中 30 种作物用于约 95% 的食物来源, 12 种作物用于 75% 的食物生产, 而水稻(*Oryza sativa* L.)、玉米(*Zea mays* L.)、小麦(*Triticum aestivum* L.)和马铃薯(*Solanum tuberosum*) 4 种作物就提供了近 50% 的食物^[1]。这种严重依赖少数作物的现状极大地削弱了全球的粮食安全。因而, 加大对许多古老而又未充分认识、具有高利用潜力作物的研发与利用, 将是解决粮食安全困境的必由之路^[2]。

藜麦(*C. quinoa* Willd, 2n=36)属苋科(Amaranthaceae)藜亚科(Chenopodioideae)藜属(*Chenopodium*)一年生草本植物, 籽粒用作粮食, 是一种假谷类作物^[3]。早在公元前 5000 年左右就被南美提提喀喀湖区土著居民筛选为主粮作物, 被称为“粮食之母”, 养育了印加文明^[4]。16 世纪西班牙等国家在南美的入侵与统治, 强调以小麦作为主粮, 削弱了藜麦的生产并使大量已驯化的种质资源丢失^[5], 导致当地居民健康水平的降低, 人们才重新认识到藜麦优越的营养及保健价值^[6-8]。20 世纪 70 年代, 藜麦被美国航空航天局选作太空主食^[9], 营养学家称其为“营养黄金”、“超级谷物”。目前普遍认为藜麦是一种全营养食物^[10-12], 致使包括南美在内的世界各地大规模种植^[13]。在生物学上, 藜麦具有突出的抗逆性^[14-16], 被公认为是在土壤与气候逆境下还能进行粮食生产的优选作物^[17]。联合国粮农组织将 2013 年定为“国际藜麦年”^[11], 以彰显藜麦的重要性, 促进全球的生产、消费与产业升级^[18-20]。

随着我国人民生活水平的提高和保健意识的增强, 人们对粮食/食品多样化、营养性、安全性和健康性等需求的不断提高, 也促进了对藜麦种植、认识与消费的逐年增加。国内学者在藜麦的引种评价、

栽培技术、生物学与遗传育种研究的基础上, 开展了生产、消费、食品加工等方面的研发。本文系统总结了藜麦的营养价值、起源与分布、驯化与栽培、遗传及品种选育方面的研究进展和趋势, 以期为我国藜麦新品种培育和产业可持续发展提供新的思路。

1 藜麦的营养

1.1 籽粒的营养

藜麦是单一作物能维系生命活动最好的食用性作物^[20-22]。籽粒含有优于水稻和小麦等传统作物的蛋白质和必需氨基酸等营养及维生素、萜类、类黄酮等保健成分^[6], 其中淀粉含量为 58.1%~64.2%, 支链淀粉低(8%~20%)^[23-25]; 蛋白质含量为 12%~23%^[26,27], 因不含致敏的面筋或麸质, 是绝大部分对麸质敏感人群的首选主食。籽粒氨基酸含量丰富、组成均衡, 其赖氨酸、色氨酸、组氨酸、蛋氨酸和苯丙氨酸等人体必需氨基酸的含量高于普通谷类作物^[27], 组氨酸和色氨酸含量甚至高于大豆(*Glycine max* (Linn.) Merr.)^[25]。籽粒中脂类含量约 9.5%, 多为不饱和脂肪酸^[27-29]。另外, 籽粒富含钙、镁、钾、铁、铜、锌和锰等矿质元素^[27,28], 以及丰富的 V_C 、 V_E 、 V_{B1} 、 V_{B2} 、 V_{B3} 、 V_{B6} 和叶酸等维生素^[26,29]; 此外籽粒还含有与黑麦(*Secale cereale* L.)媲美的膳食纤维, 含量约 3.4%, 高于水稻(0.4%)、小麦(2.7%)和玉米(1.7%)。因而, 藜麦能保证人类必需的营养供给, 对人体健康具有促进作用^[30]。

藜麦是除荞麦(*Fagopyrum tataricum* L.)和大麦(*Hordeum vulgare* L.)外含槲皮素、山奈酚、杨梅酮等抗氧化酚酸类化合物的天然食物来源^[31,32], 这些酚酸类化合物主要分布于种皮, 略具苦涩味, 虽然降低了适口性, 然而作为重要的抗氧化成分, 能降

低癌症和心血管疾病的发病率^[12,33]。果皮中还含有皂苷类化合物,具有抗菌、抗炎症、抑制胆固醇吸收、降三高和保肝等功效,对防治动脉硬化、血栓形成等有良好的作用^[34]。

1.2 叶片和茎秆的营养

自藜麦被人类驯化以来,其幼苗和叶与同科的菠菜(*Spinacia oleracea* L.)一样常用作蔬菜,为人类提供了重要的维生素、营养及矿物质元素^[35-37]。藜麦叶片含 2.79%~4.17% 蛋白质^[34](其中赖氨酸含量占氨基酸总量的 5.1%~6.4%)、1.9%~2.3% 的脂类和 3.3% 的灰分,且钾、铁、铜等矿物质含量高于普通蔬菜^[27,37,38], Vc 含量约为 12~23 mg/100 g, V_E 含量为 2.9 mg/100 g,胡萝卜素含量约为 8.2~19.0 mg/100g^[29],总体营养高于普通蔬菜。目前国内用作蔬菜的藜麦品种尚未见报道,选择并培育苗期生长快、口感好的蔬菜品种将是藜麦品种选育的方向之一。藜麦的秸秆也具有较高的营养,可作为饲料中蛋白质、维生素和矿物质的添加物,用于畜牧业^[36,37]。因而筛选或培育用作青储饲料或干饲料、具生物量和蛋白质双高的品种(系)饲草型藜麦,也是藜麦育种的重要方向。

1.3 加工与利用

研究表明,长期食用藜麦可促进产妇的乳汁分泌,满足病人、儿童、学生、中老年和对麸质过敏者等人群的营养需求^[37],因而在我国,推动藜麦种植的同时,可通过深加工等方式延长产业链,开发高附加值的藜麦特色产品,促进消费带动藜麦的产业发展。目前藜麦营养与加工研究领域多集中于藜麦生理活性成分的健康促进作用机制的解析与相关产品的开发^[37,38]。因此,研发多样化的藜麦食品或食品添加产品,如单一或混合的藜麦米、藜麦粉、藜麦面条、藜麦酸奶、藜麦营养粉、藜麦饼干、即食藜麦片、粥、煎饼、蛋糕/面包、爆米花糖、藜麦酒及类似于苦荞茶的藜麦籽粒茶/叶茶,对推动藜麦的消费具有重要作用。鉴于藜麦是维系生命营养最好的单一作物,还可作为战备资源,开发专用特色藜麦产品,用于封闭环境工作人员,如航天员和航母、潜艇及战时军队人员的营养补给。

2 藜麦的起源与分布

2.1 分类

早期分类学将藜麦归属藜科(*Chenopodiaceae*),基于藜科和苋科的植物形态解剖学、生物化学与分子生物学等均具相似特征的研究,后来将藜科归属苋科的藜亚科^[39,40]。结合果实等形态与分子系统发生学研究,确定藜亚科包含 *Chenopodieae*、*Dysphanieae*、*Axyrigeae*、*Spinacieae* 和 *Atripliceae* 等族^[41-43]。藜麦归属藜属(*Chenopodium*)藜组(section *Chenopodium*)下的 *Cellulata* 亚组。而藜组含 *Cellulata*、*Lejosperma*、*Undata* 和 *Grossefoveata* 共 4 个亚组(subsection)^[44,45], *Cellulata* 亚组包括藜麦、美洲种群(如 *C. hircinum*、*C. berlandieri* Moq.、*C. desicatum*、*C. neomexicanum*、*C. pallescens* 和 *C. watsonii*)及欧亚种群(如 *C. suecicum* 和 *C. ficifolium*)。而与 *Cellulata* 更近缘的 *Lejosperma* 亚组主要包括美洲二倍体藜属种群(如 *C. pallidicaule* Aellen、*C. atrovirens* 和 *C. petiolare*)及欧亚不同倍性的种群(如 *C. album* L.、*C. opulifolium* 和 *C. iljinii*)^[44-46]。

2.2 起源与驯化

藜属中栽培种群主要包含起源于南美的藜麦、中美洲的伯兰德氏藜(*C. berlandieri* var. *nuttalliae*, 2n=36)、旧大陆的六倍体杖藜(*C. giganteum*, 2n=54)及安第斯山高原的二倍体苍白茎藜(*C. Pallidicaule* Aellen)^[47]。通过基因组测序及分子标记已确定四倍体的藜麦和原产于北美的 *C. berlandieri* var. *nuttalliae* 亲缘关系近,归属于单一进化支(clade),包含了 A 和 B 亚基因组^[48],预示藜麦起源于异源二倍体间的融合。南美野生近缘种包括 *C. quinoa* ssp. *Melanospermum* Hunz 和 *C. hircinum* Schard 等,主要分布于安第斯山;二倍体包括 *C. petiolare* Kunth 和 *C. insisum* 等,分布于安第斯山峡谷;而来源于旧大陆的 *C. album* 则适应性强、分布较广,已扩散至不同海拔区域^[48,49]。藜麦直接来源的二倍体祖先种现在已无从知晓,但通过比较基因组的研究及相关分子生物学证据推测约 3~5 万年前,藜麦起源于苍白茎藜和 *C. dessicutum* 等 A 基因组祖先二倍体与 *C. suecicum* 和 *C. ficifolium* 或其近缘 B 基因组祖先二倍

体间的融合。在美洲,藜麦现存的起源于美洲野生近缘二倍体均属于 A 基因组物种,尚无现存起源于美洲 B 基因组二倍体物种的报道,预示着四倍体的藜麦及其野生近缘种可能起源于现存的 A 基因组的二倍体的祖先与起源于美洲但已灭绝的二倍体 B 基因组的物种,或是二倍体 A 基因组祖先物种与旧大陆传入的近缘二倍体野生(如 *C. seciucum* 和 *C. ficifolium*)祖先种间融合而形成^[50-52]。Maughan 等^[53]通过对叶绿体和线粒体基因组的测序,确定属 A 基因组的 *C. pallidicaule* 与四倍体藜麦和 *C. berlandieri* 间叶绿体基因组序列相似性更高,预示在藜麦的融合与形成过程中, A 基因组的祖先物种可能作为母本。藜麦及其近缘四倍体和 A 基因组二倍体物种集中分布于安第斯山区,预示安第斯山区可能是藜麦的起源中心,然而对藜麦的起源及起源中心的确证还需要更多的种群形态观测及分子生物学研究。分子标记分析表明,南美野生 *C. hircinum* Schard、*C. quinoa* var. *Melanospermum* 和北美的 *C. berlandieri* 及 *C. berlandieri* var. *zschackei* 等四倍体种与藜麦最为近缘^[53-55],为此也有学者提出,藜麦首先通过北美洲的 *C. neomexicanum* 和 *C. incanum* 祖先二倍体 A 基因组物种与旧大陆的 *C. suecicum* 祖先二倍体 B 基因组种间的融合产生 *C. berlandieri* var. *zschackei*。藜麦是通过人类活动或候鸟迁徙将 *C. berlandieri* var. *zschackei* 传入南美最终驯化形成^[51,52,56]。可见藜麦的形成是由特殊的二倍体祖先 A、B 基因组间的融合产生,同时也导致遗传多样性的降低,为此在育种中筛选和利用现存藜麦的近缘二倍体基因组中保留的遗传多样性进行育种利用将是恢复藜麦品种遗传多样性降低的有效手段。

藜麦的驯化与人类的迁徙及文明发展密切相关。古人类学家结合人类基因组研究表明,人类走出非洲,约 2~2.5 万年前进入北美,而后约 1.5 万年最终到达南美^[57]。与亚洲汉藏人群起源于北方冷凉地区(可能冷凉环境有利于人类对侵染性疾病的控制)相似^[58],最先到达中南美洲,低纬低海拔人群可能因高温高湿环境无法控制疾病,逐渐向高海拔迁移,最终选择了具有丰富水源的提提喀喀湖区为栖息地。为了生存和繁衍,利用野生藜麦作为食物,开始对野生藜麦进行驯化。公元前 5000~3000 年随着印加文明的兴盛与扩展,藜麦也随人类扩散而被传播^[41,59],

逐渐形成从哥伦比亚(北纬 20°)到智利(南纬 42°),或到达更远的波多黎各(南纬 47°),从海拔 4500 米到海平面的各种生态环境中均有分布与种植的区域^[60]。Wilson^[59]、Gandarillas^[60]和 Christensen 等^[61]均认为秘鲁和玻利维亚安第斯山的提提喀喀湖区是藜麦遗传多样性的起源中心,与上述推论一致。据此推定,厄瓜多尔的藜麦可能是从玻利维亚和秘鲁高原传入的,而阿根廷的藜麦可能是从玻利维亚或南智利高原和海岸传入的^[61]。目前,南美是藜麦种植面积最大、栽培及野生近缘种质资源最丰富的地区^[62,63]。人类的驯化与选择也导致了藜麦种质遗传多样性的降低,这与 Zhang 等^[64]认为从安第斯山高原到智利海岸藜麦的多样性呈现下降的趋势相一致。因而,收集、评价并充分利用起源地,特别是安第斯山不同生态类型品种及近缘种质进行育种利用是实现藜麦品种改良的核心。

藜麦及其近缘种质资源的收集与评价可以追溯到 20 世纪 60 年代,玻利维亚巴塔卡玛亚(Patacamaya)实验站的收集,但直到 1998 年才投入使用。为保护藜麦的遗传多样性并用于育种,玻利维亚政府在 20 世纪后期通过资助构建了世界最大的藜麦种质资源库。目前收集了超过 3000 个种质,包括高原(Altiplano)、峡谷(Valley)、盐滩(安第斯山南部高地)、多雨湿润(Yungas)及海岸等 5 种生态类型^[65,66],为藜麦的生物学基础研究和育种奠定了良好的种质基础。

2.3 生产与分布

南美洲原产地安第斯山的藜麦主要包括分布于哥伦比亚、厄瓜多尔和秘鲁等地的峡谷型,分布于秘鲁北部和玻利维亚的高山型,分布于玻利维亚的多雨湿润型,分布于玻利维亚安第斯山南部高地、智利和阿根廷的盐滩型,以及分布于智利中部和南部的海岸型共 5 种生态类型^[13,66-68]。不同生态区采用不同的栽培模式进行藜麦的生产,其中安第斯山中北部地区主要以轮作方式进行生产,藜麦前茬多为马铃薯,后茬多为大麦、燕麦及豆类等饲用作物^[69]。玻利维亚和秘鲁是全球藜麦的主要生产和出口国,2013 年藜麦种植面积分别为 75 000 和 45 000 hm^2 ^[13]。随着全球藜麦的主粮化发展,原产地藜麦已无法满足世界的需求,从 1999 年藜麦规模化种植扩展到北美,2015 年发展到欧洲,种植面积达 5000 hm^2 ^[19],

其中英国、法国、西班牙和波兰等国为主要生产国。2015 年后藜麦的规模化种植扩展到包括埃塞俄比亚在内的非洲各国及中国、印度和日本等亚洲国家^[7,13]。目前世界上超过 95 个国家和地区种植藜麦^[13], 全球藜麦的总产量可达 20 万吨, 消费规模逐年增加, 主要消费国家和地区为美国、加拿大、韩国、日本和中国等^[13,70]。

我国于 1987 年首次由西藏农牧学院和西藏农牧科学院引种试验成功, 并连续多年在西藏各地进行小面积试验示范栽培^[71], 2008 年藜麦才在山西静乐县开始规模化种植, 近年来在陕西、甘肃、青海、新疆、宁夏、内蒙古、吉林、黑龙江、辽宁、河北、河南、山东、安徽、江苏、四川、贵州及云南^[72]等省区产业迅速发展。据不完全统计, 2014 年全国种植面积仅 3333 hm²^[70], 而 2018 年种植面积就发展到 8000 hm²^[73], 2019 年进一步扩大, 全国的藜麦种植面积估计超过 2 万 hm², 总产量可能达到 2~3 万吨^[74]。我国藜麦的种植规模和需求仍有进一步发展扩大的趋势, 预计 2025 年藜麦需求量将达到 10 万吨^[74]。目前甘肃省藜麦种植面积为 4700 hm², 是我国最大种植面积的省份, 其他较大种植面积的省(区)包括内蒙古(4000 hm²)、山西(3400 hm²)、青海(1700 hm²)、河北(1700 hm²)和云南(3000 hm²)等^[74]。经过多年的发展, 我国逐步形成 5 个具有代表性的藜麦种植区^[70~82], 包括: (1)与南美原产地相似的西藏、青海及云南迪庆州等高海拔生态区; (2)新疆、甘肃和山西等干旱少雨区; (3)山东半岛、辽东盐碱区; (4)东北及内蒙冷凉区; (5)西南立体气候区。我国生产的藜麦主要品种中, 根据籽粒的颜色主要分为红色、黑色、白色及黄色籽粒 4 大类型, 总体而言这些品种混杂、品质优劣不均, 严重制约了我国藜麦产业的持续发展。因而, 引进优质种质资源, 筛选与培育上述 5 个特征生态区域的藜麦品种是藜麦引种与育种研究的主要方向。

3 藜麦的遗传研究

3.1 遗传多样性研究

Kawatani 于 1956 年确定了藜属植物的染色体基数^[83], 而藜麦与 *C. berlandier* 染色体数($2n=4x=36$)

的确定, 奠定了藜属植物细胞遗传学研究的基础^[84]。形态特征及遗传多样性研究表明, 藜属中二倍体物种的多倍化在进化和物种形成中起重要作用, 且形成复杂的藜属种群。在分类上, 藜属二倍体物种包括源于美洲的 A 基因组二倍体(*C. desicatum*、*C. neomexicanum* 和 *C. standleyanum* 等)和旧大陆的 B 基因组二倍体(*C. pallidicaele*、*C. suecicum* 和 *C. ficifolium* 等)及南欧由单物种 *C. vulvaria* L. 独立构成的进化支^[83,85~88]。藜麦及其近缘种 *C. berlandieri* Moq. 均是 A 和 B 二倍体基因组异源融合成的四倍体^[88], 而属于六倍体的 *C. album* L. 则源于 B 基因组与未知的四倍体基因组物种(类似于现存欧洲的四倍体 *C. strictum* Roth 或 *C. stratiforme* Murr)的融合^[89~91]。2006 年 Bhargava 等^[7]首次对藜麦核型进行了全面的研究, 确定藜麦和 *C. berlandieri* 的 DNA 序列具有较高的相似性, 均具有近等臂的小染色体。藜属四倍体物种基因组大小为 1.405~1.485 Gb, 属小基因组物种^[7]。进一步分析表明, 藜麦(1C=1.438 Gb)与 *C. berlandieri* ssp. (1C=1.467 Gb)的核型和 DNA 含量均有差异, 而与 *C. hircinum* 的差异较少, 这与观察到的藜麦和 *C. hircinum* 间具有天然种间杂交的现象一致^[84,92], 说明相对于起源北美的 *C. berlandieri*, 藜麦与南美起源的 *C. hircinum* 具有更近的亲缘关系。

RAPD (random amplified polymorphic DNA)、SSR (simple sequence repeats) 和 SNP (single nucleotide polymorphism) 等遗传标记常用于藜麦的种群结构、亲缘关系、遗传变异、多样性鉴定及基因组图谱绘制等的研究^[47,93]。Chrisensen 等^[94]以源于南美的 143 份藜麦材料, 利用 36 个 SSR 标记, 结合种质的形态特征、分布与产量性状等, 将南美藜麦主要分为高山和海岸两个主要类型。目前 RAD-seq (restriction enzyme-assisted sequencing) 技术是进行高密度基因组分子标记开发的有效手段^[95]。Maughan 等^[93]利用 113 份来源于安第斯山高原、山谷和海岸等生态型种质, 筛选出 8 个表型明显差异的藜麦种质用于 RAD-seq 分析, 开发了 14 178 个 SNP 标记, 并基于这些 SNP 标记将上述材料聚类为高山和海岸两个类群, 该结果与 Chrisensen 等^[94]对藜麦种质聚类分析的结果一致; 该研究组通过海岸与高山藜麦品种间杂交, 构建了重组近交系(recombinant inbred lines,

RIL)作图群体,绘制了标记密度为 3.1 cM/SNP、含有 35 个藜麦连锁群,跨越 1024 cM 的基因组遗传图谱,用于遗传分析和基因组测序。基于基因组重测序的策略,Zhang 等^[64]对 129 个藜麦种质资源进行筛选,对来源不同且形态差异明显的 11 个品系进行全基因组重测序,开发了密度为 5.81 kb/SNP 和 0.58 kb/InDel、含有 36 个连锁群的遗传图谱,并进行种质多样性的评价,该研究结果也确定藜麦种质主要分为高山和海岸两大类群,具有丰富的多样性,且从安第斯山高原到智利海岸其遗传多样性呈现下降趋势,再次证明安第斯山高原区是藜麦的起源中心。

3.2 重要性状的基因或 QTL 研究

藜麦具有圆锥型花序,花器官小而多,具有两种大小的雌花、两种大小的两性花和无花被的小花共生的复杂特征^[7]。由于花器官小、人工去雄难等因素,通过杂交构建遗传群体用于作图以及基因和 QTL 定位的研究较困难,导致藜麦的质量与数量性状的遗传学研究远远滞后于其它作物。在质量性状的遗传学研究远远滞后于其它作物。在质量性状方面,Carmen 等^[96]报道了一个单复等位基因控制的叶色变化,该研究还确定了花序的形状是由一对等位基因控制,且控制球形(glomerulate)花序相对于控制苋型(amaranth)花序的等位基因呈显性。Ward 等^[97]描述了一个藜麦核质互作控制的雄性不育性状,其中核不育表型是由纯合的隐性单基因控制。系统地对藜麦进行质量和数量性状研究始于 2000 年摩洛哥引进藜麦种质资源与育种计划,该计划通过高原和海岸型藜麦种质间的杂交,构建 RIL F_{2:6} 群体,开展籽粒颜色、花序颜色、株高、穗型、茎粗以及生物量、产量、抗病性等 21 个农艺性状的研究。该研究发现在 F₂ 分离群体中呈现复杂的遗传变异性,其中花序颜色与粒色、茎色及穗型表现质量性状特征^[98],且穗形性状的遗传调控与 Carmen^[96]报道的结果一致。该研究还首次确定植株高度、成熟度、抗病性、生物量及种子产量为数量控制性状^[98],为藜麦的分子遗传与育种研究奠定了基础。

3.3 分子遗传学研究

藜麦高营养价值的形成及非生物逆境的抗性机制研究一直是被关注的热点领域。Maughan 等^[99]首

次利用同源克隆的方法获得了藜麦与拟南芥抗盐相关的转运体(AtSOS1)同源基因 *CqSOS 1A* 和 *CqSOS 1B*,分析了在不同盐胁迫下的表达变化^[99,84]。2017 年藜麦基因组测序的完成,为藜麦具有较高的非生物抗性和高营养机制的阐明提供了基础^[4,51,52]。ABA 的合成及信号转导是植物非生物抗逆性的核心环节。不同研究组对不同来源的种质进行基因组测序与重测序后,开展 ABA 合成与调控基因的预测与表达分析,确定藜麦 ABA 合成与信号转导相关基因的拷贝数比普通植物(如甜菜、菠菜和拟南芥等)高,预示在进化过程中积累高拷贝 ABA 相关基因是藜麦获得较高非生物抗逆性的可能机制^[52]。Zou 等^[52]对正常和盐胁迫下藜麦表皮泌盐囊细胞(epidermal bladder cells, EBC)的 RNA 进行测序分析,确定液泡膜及质膜上阴离子转运家族基因(如 *SLAH*、*NRT* 等)、阳离子转运家族基因(如 *NHX1*、*HKT1* 等)及囊泡、质膜上的 H⁺-ATPases 均在盐胁迫下高效表达,这些膜定位的离子转运相关基因的盐胁迫诱导表达,将盐离子转运到液泡中,富集浓度可达 1 mol/L,继而分泌到体外,实现对高盐浓度环境的抗性。开展抗逆转录因子家族基因及表达分析也是解析物种抗逆性机制的有效手段之一,基于藜麦全基因组序列,2019 年 Yue 等^[100]分析了藜麦中 92 个 *CqWRKY* 家族基因及其表达,确定其中 25 个基因与器官的发育和渗透胁迫相关。Li 等^[101]也预测了藜麦中的 90 个 *CqNAC* 家族基因,其中 11 个属于组织专一性表达,其表达受盐胁迫的诱导。这些研究均从不同侧面阐述了藜麦的抗盐、抗旱机制。

在营养品质形成机制方面,科研人员也开展了大量的相关研究。Coles 等^[102]利用表达序列标签的方法初步鉴定了 331 个藜麦未成熟籽粒专一表达的 cDNA 序列,Reynolds 等^[103]从含有皂苷的成熟藜麦籽粒中筛选了大量的差异表达 EST,开展了皂苷合成的研究。Jarvis 等^[51]指出天然低皂苷白藜麦品种中皂苷合成和积累较低的原因是由于三萜皂苷合成激活调控因子 1 (triterpene saponin biosynthesis activating regulator like 1, CqTSARL1)转录后选择拼接导致其蛋白合成的提前终止。另外,2019 年 Imamura 等^[104]解析了藜麦的苋色素(amaranthin)合成酶在烟草悬浮细胞中的生产。Zou 等^[52]结合基因

组序列及转录组分析, 预测了藜麦中赖氨酸和叶酸合成的基因, 并进行了表达分析。遗憾的是, 目前尚未建立藜麦的遗传转化体系, 限制了候选基因功能的最终确定。因而, 在尝试建立藜麦遗传转化体系以实现藜麦基因编辑的同时, 基于多数植物的病毒均能导致藜麦局部和系统被侵染^[97,105], 开发基于 VIGS(virus-induced gene silencing) 的基因功能验证体系也可能成为藜麦的分子遗传研究的热点。

4 藜麦的育种研究

4.1 藜麦引种

为了满足人们对藜麦消费需求量的增长, 我国不断从南美原产国引进藜麦种质资源与关键技术在国内进行规模种植。除前述提及的西藏农牧学院和西藏农牧科学院进行藜麦的引种与示范种植外, 中国农业科学院任贵兴团队也较早地从秘鲁、智利和玻利维亚等国引进 200 余份不同生态型及适应能力的藜麦种质资源。近年来东北师范大学藜麦研究团队从智利引进不同光周期特征以及温度耐受、籽粒颜色和抗性等特征的 100 余份种质。本研究组从 2015 年开始就持续从南美洲的玻利维亚等原产国引进不同籽粒颜色、不同生育期(早熟、晚熟)、不同皂苷含量、花序形态、抗逆性的四倍体藜麦栽培种 89 份, 不同颜色和适应性二倍体苍白茎藜栽培种(*C. pallidicaule*) 8 份及藜麦二倍体野生近缘种灰藜(*C. album*)种质 1 份。引种单位均对其获取的种质资源进行了适应性、遗传多样性评价与分析, 并开展了相关配套生产技术、品质分析和单株品种筛选以及杂交尝试及种质创新等基础和应用性的研究^[106~109]。值得一提的是, 我国有较大面积的干旱半干旱土地和盐碱化耕地^[110,111], 在该类地区发展藜麦产业对保障粮食生产具有重要作用。为此, 引进南美不同国家、不同生态区不同类型的多样性藜麦种质资源, 针对性地进行不同生态区域, 特别是盐碱及干旱等恶劣环境生产区进行栽培与育种, 是今后我国引种的一个最重要的方向。

4.2 常规育种

异源多倍体的起源及人类的驯化选择均导致藜

麦遗传多样性的降低, 造成育种瓶颈^[112]。在藜麦基因组的自然融合中, 只有特殊的二倍体才能融合, 导致未融合物种的基因多样性丢失。收集二倍体栽培种 *C. pallidicaule* 和野生近缘 *C. suecicum* 和 *C. denticatum* 等种质, 进行加倍或与驯化的藜麦种质开展杂交育种。同时, 通过组学和分子生物学手段克隆重要性状控制基因或 QTL, 阐明其分子调控网络, 用转基因及基因组辅助选择(genome assisted selection, GAS)等方法用于品质改良和抗性提高, 在藜麦中重获丢失的野生二倍体遗传多样性。另外, 在藜麦驯化中常追求高产、高品质和成熟一致等目标^[113], 这会导致其抗逆性等遗传多样性的降低或丢失, 因而, 起源中心四倍体栽培种及野生近缘种的引种与资源筛选, 进行分子和常规育种相结合的方法来恢复抗逆相关的遗传多样性, 是实现藜麦抗性改良的有效手段。

藜麦具有限生长的圆锥花序, 是典型的两性花和雌花共生的作物, 且顶端两性花出现后分枝发育终止^[21]。藜麦以自交为主, 风媒兼性异交为辅的模式进行繁殖, 其花及花序具向日性, 从而有效改善花内或花序温度, 有利于对低温及高原环境的适应^[114]。这些花的特征导致去雄难, 不利于杂交育种。目前虽有杂交成功的报道^[115], 但总体满足不了藜麦产业发展对新品种的需求。由于藜麦在 1~20 m 的种植范围存在 0.5%~17.36% 不等的异花授粉现象^[21,57], 因此可以尝试利用天然的异交方式进行杂交选育。具体方法是两个或多个待杂交的藜麦亲本进行以小区为单位的种植, 随机选取相邻亲本一定数量和比例的单株后代, 均匀混合后以一定数量的后代混合再种植, 根据双亲表型和标记, 进行杂交后代的筛选与确定。该方法的局限性是杂交后代与亲本必需存在明显的可筛选的表型差异, 或双亲都需要筛选出专一的亲本标记用于杂交后代 MAS (molecular marker-assisted selection) 筛选。

获取藜麦雄性不育系是解决常规杂交困难的有效手段^[116]。虽然有关藜麦细胞核和细胞质雄性不育的现象均有报道^[97], 但筛选获得雄性不育系较难, 且获得后常采取专利保护。为此, 获取藜麦雄性不育种质并用于杂交育种的可行方案包括: (1) 与原产地合作筛选后引进; (2) 通过物理(如中子辐射)和化

学诱变(如 EMS)筛选获得;(3)用分子生物学手段敲除仅影响花粉发育如绒毡层形成的相关基因,创建人工雄性不育系等,也可以满足育种的要求。

由于藜麦引入我国的时间短,对杂交方法、育种方法的研究仍处于探索阶段,尚未在国家层面开展藜麦新品种的审(鉴)定,仅是不同的省份根据省情开展了田间鉴定或田间鉴评工作。目前利用系统育种及栽培驯化相结合的方法,通过优良单株筛选,甘肃省农业科学研究院选育出首个藜麦新品种“陇藜 1 号”^[117]。继而青海、吉林、内蒙、北京、河北等较早开展选育工作的省(市)也已初步选育出适合本省(市)生态环境,包括用于籽粒生产的“青藜 1 号”、“尼鲁”、“蒙藜 1 号”和作为饲用的“中藜 1 号”、“冀藜 1 号”、“贡扎”系列等共 17 个藜麦新品(系)种^[74]。根据不同的生产需要,不同生境种植适应的品种需求,仍迫切需要加强我国藜麦种质创新与优质品种的筛选与培育工作。

4.3 分子育种

藜麦为异源四倍体,比普通作物的基因组复杂,因此绘制其基因组图谱有利于基因组测序及组装成高质量的参考基因组。如 Maughan 等^[93]通过构建不同的作图群体,绘制了遗传与物理图谱。目前,不同的研究组^[51,52]已先后发布了 2 个较好版本的参考基因组:Cq_real_v1.0 和 ASM168347v1 ([https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genome/?term=txid63459\[orgn\]](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genome/?term=txid63459[orgn]))及其具共同祖先的二倍体的参考基因序列(ASM-168700v1, [https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genome/?term=txid882375\[orgn\]](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genome/?term=txid882375[orgn]))和 ASM168702v1 ([https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genome/?term=txid434248\[orgn\]](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genome/?term=txid434248[orgn]))。已公布的藜麦参考基因组注释了 44 776 个基因^[51,52,118]。基于这些参考基因组序列,可通过不同来源个体或群体的基因组重测序和功能组学分析,开发大量标记用于重要农艺控制基因或 QTL 的定位与功能分析^[62,101]。因而,在藜麦育种中引入丰富的栽培种与野生近缘种资源,进行种内(间)杂交,构建遗传群体,进行种群分布和亲缘关系鉴定^[91,114,115,119,120],并结合功能基因组学方法和手段,研发大量与重要农艺性状相关的基因或 QTL 紧密连锁的分子标记,并借鉴拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)、番茄(*Solanum*

lycopersicum)、棉花(*Gossypium hirsutum* L.)等模式植物的研究方法^[121-123],进行藜麦的 MAS (molecular marker-assisted selection)或 GAS (genome assisted selection)选育是分子育种的主流方向。此外,转基因育种具有能克服不相容障碍及避免杂交导致无益供体染色体片段的渗入等优势,是分子育种的主要趋势。遗憾的是,至今尚无藜麦的遗传转化体系成功建立的报道,限制了通过转基因手段进行重要性状基因或 QTL 功能的确定及育种应用的研究。因而,加强藜麦再生体系的研发,借鉴麦类作物进行幼胚转化体系的方法或直接用农杆菌浸花等手段尝试遗传转化,对未来藜麦的分子育种尤为重要。

5 展望

基于藜麦对非生物逆境的强适应力,在我国发展藜麦产业可实现干旱半干旱、盐碱等撂荒地重新利用,使藜麦种植成为主粮生产的有效补充,助力贫困山区人群的增收。我国未来发展藜麦产业应结合健康与养老、旅游、互联网、食品等产业的融合发展,使其成为农业产业发展的新途径。当前,我国藜麦的高产配套栽培技术、遗传研究、育种方法、种质资源创新、不同用途品种培育与加工技术研究均处于初级阶段,今后需加强以下几个方面的研究:(1)综合利用多组学方法,加强藜麦及近缘野生种包括四倍体和二倍体种质的重要性状,如生物量、产量、品质、生态适应性、抗病虫、抗除草剂等控制基因和 QTL 的克隆与功能分析,阐明目标性状的调控网络;(2)通过加强不同转化手段的基础研究,建立藜麦转基因体系,实现分子育种;(3)育种中通过延长或缩短光周期处理(如,短日照的藜麦,可添加 CO₂ 浓度,或延长到 14 h 的暗期处理,而长日照的藜麦则延长到 22 h 光照处理),或者通过胚挽救方式萌发未成熟种子等方式缩短育种中继代周期来加速育种进程^[124];(4)整合常规与分子育种模式,加快粮、菜、饲用和观赏等不同用途藜麦优良品种(系)的培育;(5)加强藜麦病、虫、草害综合防控体系的构建并以精准施肥为主要措施的配套高产栽培技术;(6)加强多样性藜麦产品和食品添加的深加工研发,整体促进我国藜麦产业的升级。

参考文献(References):

- [1] Bermejo JEH, León J. Neglected crops: 1492 from a different perspective. FAO Plant Production and Protection Series No. 26. FAO, Rome, Italy. 1994. [DOI]
- [2] Harriman NA. Promoting the conservation and use of underutilized and neglected crops. *Econ Bot*, 1998, 52(4): 427–427. [DOI]
- [3] Giusti L. Elgenero *Chenopodium* en Argentina 1: Numeros de cromosomas. *Darwiniana*, 1970, 16: 98–105. [DOI]
- [4] Garcia M. Agroclimatic at cudy and drought resistance analysis of quinoa for an inigation strategy in the Bolivian Altiplano [Dissertation]. Faculty of Applied Biological Sciaices, KU, Leuven, Belgium, 2003. [DOI]
- [5] Winkel T, Aguirre MG, Arizio CM, Aschero CA, Babot MDP, Benoit L, Burgarella C, Costa-Tártara S, Dubois MP, Gay L, Hocsman S, Jullien M, López-Campeny SML, Manifesto MM, Navascués M, Oliszewski N, Pintar E, Zenboudji S, Bertero HD, Joffre R. Discontinuities in quinoa biodiversity in the dry Andes: An 18-century perspective based on allelic genotyping. *PLoS One*, 2018, 13(12): e0207519. [DOI]
- [6] Repo-Carrasco R, Espinoza C, Jacobsen SE. Nutritional value and use of the Andean crops quinoa (*Chenopodium quinoa*) and kañiwa (*Chenopodium pallidicaule*). *Food Rev Int*, 2003, 19(12): 179–189. [DOI]
- [7] Bhargava A, Shukla S, Ohri D. *Chenopodium quinoa*-an Indian perspective. *Ind Cros Prod*, 2006, 23(1): 73–87. [DOI]
- [8] Abugoch LE, James LE. Quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.): composition, chemistry, nutritional, and functional properties. *Adv Food Nutr Res*, 2009, 58: 1–31. [DOI]
- [9] Schlick G, Bubenheim DL. Quinoa: candidate crop for NASA's controlled ecological life support systems. In: Janick J. (ed.). *Progress in New Crops*. ASHS Press, Arlington, VA, 1996, 632–640. [DOI]
- [10] Cordeiro LMC, Fátima Reinhardt V, Baggio CH, Paula Werner MF, Burcib LM, Sassakia GL, Iacomina M. Arabinan and arabinan-rich pectic polysaccharides from quinoa (*Chenopodium quinoa*) seeds: structure and gastroprotective activity. *Food Chem*, 2012, 130(4): 937–944. [DOI]
- [11] FAO. Food and Agriculture Organization of the United Nations: 2013 International Year of Quinoa Secretariat. URL. [DOI]
- [12] Tang Y, Li X, Zhang B, Chen PX, Liu R, Tsao R. Characterisation of phenolics, betanins and antioxidant activities in seeds of three *Chenopodium quinoa* Willd. genotypes. *Food Chem*, 2015, 166: 380–388. [DOI]
- [13] Bazile D, Jacobsen SE, Verniau A. The global expansion of quinoa: trends and limits. *Front Plant Sci*, 2016, 9(7): 622. [DOI]
- [14] Jellen EN, Kolano B, Sederberg MC, Bonifacio A, Maughan PJ. *Chenopodium*. In: Kole C, eds. *Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources, Legume Crops and Forages*. Springer, Berlin, Germany, 2011, 35–61. [DOI]
- [15] González JA, Bruno M, Valoy M, Prado FE. Genotypic variation of gas exchange parameters and leaf stable carbon and nitrogen isotopes in ten quinoa cultivars grown under drought. *J Agron Crop Sci*, 2011, 197(2): 81–93. [DOI]
- [16] Adolf VI, Shabala SN, Andersen MN, Razzaghi F, Jacobsen SE. Varietal differences of quinoa's tolerance to saline conditions. *Plant Soil*, 2012, 351(1): 117–129. [DOI]
- [17] Jacobsen SE. The worldwide potential for quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.). *Food Rev Int*, 2003, 19(1–2): 167–177. [DOI]
- [18] Mayes S, Massawe FJ, Alderson PG, Roberts JA, Azam-Ali SN, Hermann M. The potential for underutilized crops to improve security of food production. *J Exp Bot*, 2011, 63(3): 1075–1079. [DOI]
- [19] Jacobsen SE, Stølen O. Quinoa-morphology, phenology and prospects for its production as a new crop in Europe. *Eur J Agron*, 1993, 2(1): 19–29. [DOI]
- [20] FAO Quinoa: An ancient crop to contribute to world food security. Food and Agriculture Organization, Rome, Italy, 2011. [DOI]
- [21] Bhargava A, Shukla S, Ohri D. Genetic variability and interrelationship among various morphological and quality traits in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.). *Field Crop Res*, 2007, 101(1): 104–116. [DOI]
- [22] Vega-Gálvez A, Miranda M, Vergara X, Uribe E, Puente L, Martínez EA. Nutrition facts and functional potential of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.), an ancient Andean grain: a review. *J Sci Food Agri*, 2010, 90(15): 2541–2547. [DOI]
- [23] Wright KH, Pike OA, Fairbanks DJ, Huber CS. Composition of *Atriplex hortensis*, sweet and bitter *Chenopodium quinoa* seeds. *J Food Sci*, 2002, 67(4): 1383–1385. [DOI]
- [24] Tang HJ, Watanabe K, Mitsunaga T. Characterization of

- storage starches from quinoa, barley and adzuki seeds. *Carbohydr Polym*, 2002, 9(1): 13–22. [DOI]
- [25] Abugoch James LE. Quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.): composition, chemistry, nutritional, and functional properties. *Adv Food Nutr Res*, 2009, 58: 1–31. [DOI]
- [26] Koziol MJ. Chemical composition and nutritional value of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.). *J. Food Compos Anal*, 1992, 5: 35–68. [DOI]
- [27] Koziol MJ. Quinoa: a potential new oil crop. In: Janick J, Simon JE, eds. *New Crops*. Wiley, New York, 1993, 328–336. [DOI]
- [28] Oshodi AA, Ogungbenle HN, Oladimeji MO. Chemical composition, nutritionally valuable minerals and functional properties of benniseed (*Sesamum radiatum*), pearl millet (*Pennisetum typhoides*) and quinoa (*Chenopodium quinoa*) flours. *Int J Food Sci Nutr*, 1999, 50(5): 325–331. [DOI]
- [29] Nowak V, Du J, Charrondière UR. Assessment of the nutritional composition of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.). *Food Chem*, 2016, 193: 47–54. [DOI]
- [30] Ruales J, Nair BM. Properties of starch and dietary fibre in raw and processed quinoa (*Chenopodium quinoa*, Willd.) seeds. *Plant Foods Hum Nutr*, 1994, 45(3): 223–246. [DOI]
- [31] Hirose Y, Fujita T, Ishii T, Ueno N. Antioxidative properties and flavonoid composition of *Chenopodium quinoa* seeds cultivated in Japan. *Food Chem*, 2010, 119(4): 1300–1306. [DOI]
- [32] Paśko P, Bartoń H, Zagrodzki P, Gorinstein S, Fołta M, Zachwieja Z. Anthocyanins, total polyphenols and antioxidant activity in amaranth and quinoa seeds and sprouts during their growth. *Food Chem*, 2009, 115(3): 994–998. [DOI]
- [33] Hu YC, Zhao G, Qin PY, Cheng YF, Cao YN, Zou L, Reng GX. Research progress on bioactive components of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.). *Acta Agron Sin*, 2018, 44(11): 1579–1591.
胡一晨, 赵钢, 秦培友, 成颜芬, 曹亚楠, 邹亮, 任贵兴. 藜麦活性成分研究进展. 作物学报, 2018, 44 (11): 1579–1591. [DOI]
- [34] Wei YM, Yang FR, Liu WY, Huang J, Jin Q. Regulation of nutrient accumulation and distribution in quinoa at different growth stages. *Pratacult Sci*, 2018, 35(7): 1720–1727.
魏玉明, 杨发荣, 刘文瑜, 黄杰, 金茜. 藜麦不同生育期营养物质积累与分配规律. 草业科学, 2018, 35(7): 1720–1727. [DOI]
- [35] Bhargava A, Shukla S, Srivastava J, Singh N, Ohri D. Genetic diversity for mineral accumulation in the foliage of *Chenopodium* spp. *Sci Hort*, 2008, 118(4): 338–346. [DOI]
- [36] Liu MG, Yang Q, Yang M, Yang HM. Advances in the studies on feeding potential and adaptability of quinoa. *Pratacult Sci*, 2017, 34(6): 1264–1271.
刘敏国, 杨倩, 杨梅, 杨惠敏. 藜麦的饲用潜力及适应性. 草业科学, 2017, 34 (6): 1264–1271. [DOI]
- [37] Chen G, Sun Y, Wang G, Chen H, Tang SS, Yu XX. Comprehensive utilization and development prospect of whole-plant *Chenopodium quinoa*. *J Jilin Agric Univ*, 2018, 40(1): 1–6.
陈光, 孙旻, 王刚, 陈欢, 唐珊珊, 于潇潇. 藜麦全植株的综合利用及开发前景. 吉林农业大学学报, 2018, 40(1): 1–6. [DOI]
- [38] Tang Y, Tsao R. Phytochemicals in quinoa and amaranth grains and their antioxidant, anti-inflammatory, and potential health beneficial effects: a review. *Mol Nutr Food Res*, 2017, 61(7): 1600767. [DOI]
- [39] APG (2003) An update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Bot J Linn Soc*, 2003, 141: 399–436. [DOI]
- [40] APG (1998) An ordinal classification for the families of flowering plants. *Ann Mo Bot Gard*, 1998, 85: 531–553. [DOI]
- [41] Kadereit G, Borsch T, Weising K, Freitag H. Phylogeny of Amaranthaceae, Chenopodiaceae and the evolution of C4 photosynthesis. *Int J Plant Sci*, 2003, 164(6): 959–986. [DOI]
- [42] Müller KF, Borsch T. Phylogenetics of Amaranthaceae based on mat *K/trn K* sequence data: evidence from parsimony, likelihood, and Bayesian analyses. *Ann Mo Bot Gard*, 2005, 92(1): 66–102. [DOI]
- [43] Fuentes F, Bazile D, Bhargava A, Martinez EA. Implications of farmers 5 seed exchanges for on-farm conservation of quinoa, as revealed by its genetic diversity in Chile. *J Agri Sci*, 2012, 150: 702–716. [DOI]
- [44] Aellen P. *Chenopodium* illustrierte flora von Mitteleuropa, 2nd edn, Vol. 3C. G Hegi, Hanser, Berlin, Germany, 1960, 30: 569–664. [DOI]
- [45] Scott AJ. A review of the classification of *Chenopodium* L. and related genera (Chenopodiaceae). *Botanische Jahrbucher fur Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*, 1978, 100: 205–220. [DOI]
- [46] Wilson HD. and relatives (*Chenopodium* sect.

- Chenopodium* subsect. *Cellulata*). *Econ Bot*, 1990, 44(3): 92–110. [DOI]
- [47] Jarvis EN, Kopp OR, Jellen EN, Mallory MA, Pattee J, Bonifacio A, Coleman CE, Stevens MR, Fairbanks, DJ, Maughan PJ. Simple sequence repeat marker development and genetic mapping in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.). *J Genet*, 2008, 87(1): 39–51. [DOI]
- [48] Devi RJ, Chungoo NK. Evolutionary divergence in *Chenopodium* and validation of SNPs in chloroplast *rbcL* and *matK* genes by allele-specific PCR for development of *Chenopodium quinoa*-specific markers. *Crop J*, 2017, 5(1): 32–42. [DOI]
- [49] Yasui Y, Hirakawa H, Oikawa T, Toyoshima M, Matsuzaki C, Ueno M, Mizuno N, Nagatoshi Y, Imamura T, Miyago M, Tanaka K, Mise K, Tanaka T, Mizukoshi H, Mori M, Fujita Y. Draft genome sequence of an inbred line of *Chenopodium quinoa*, an allotetraploid crop with great environmental adaptability and outstanding nutritional properties. *DNA Res*, 2016, 23(6): 535–546. [DOI]
- [50] Fuentes FF, Martinez EA, Hinrichsen PV, Jellen EN, Maughan PJ. Assessment of genetic diversity patterns in Chilean quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) germplasm using multiplex fluorescent microsatellite markers. *Conserv Genet*, 2009, 10(2): 369–377. [DOI]
- [51] Jarvis DE, Ho YS, Lightfoot DJ, Schmöckel SM, Li B, Borm TJ, Ohyanagi H, Mineta K, Michell CT, Saber N, Kharbatia NM, Rupper RR, Sharp AR, Dally N, Boughton BA, Woo YH, Gao G, Schijlen EG, Guo X, Momin AA, Negrão S, Al-Babili S, Gehring C, Roessner U, Jung C, Murphy K, Arold ST, Gojobori T, Linden CG, van Loo EN, Jellen EN, Maughan PJ, Tester M. The genome of *Chenopodium quinoa*. *Nature*, 2017, 542(7641): 307–327. [DOI]
- [52] Zou C, Chen A, Xiao L, Muller HM, Ache P, Haberer G, Zhang M, Jia W, Deng P, Huang R, Lang D, Li F, Zhan D, Wu X, Zhang H, Bohm J, Liu R, Shabala S, Hedrich R, Zhu JK, Zhang H. A high-quality genome assembly of quinoa provides insights into the molecular basis of salt bladder-based salinity tolerance and the exceptional nutritional value. *Cell Res*, 2017, 27(11): 1327–1340. [DOI]
- [53] Maughan PJ, Chaney L, Lightfoot DJ, Cox BJ, Tester M, Jellen EN, Jarvis DE. Mitochondrial and chloroplast genomes provide insights into the evolutionary origins of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.). *Sci Rep*, 2019, 9(1): 185–196. [DOI]
- [54] Hong SY, Cheon KS, Yoo KO, Lee HO, Cho KS, Suh JT, Kim SJ, Nam JH, Sohn HB, Kim YH. Complete chloroplast genome sequences and comparative analysis of *Chenopodium quinoa* and *C. album*. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 1696. [DOI]
- [55] Fuentes-Bazan S, Mansion G, Borsch T. Towards a species level tree of the globally diverse genus *Chenopodium* (Chenopodiaceae). *Mol Phylogenet Evol*, 2012, 62(1): 359–374. [DOI]
- [56] Sukhorukov AP, Zhang M. Fruit and seed anatomy of *Chenopodium* and related genera (Chenopodioideae, Chenopodiaceae/Amaranthaceae): implications for evolution and taxonomy. *PLoS One*, 2013, 8(4): e61906. [DOI]
- [57] Oppenheimer S. Out of Africa, in the real eve-modern man's journey out of africa. New York : Carrollton and Graf Publishers, An Imprint of Avalon Publishing Group, Inc, 2004. [DOI]
- [58] Zhang MH, Yan S, Pan WY, Jin L. Phylogenetic evidence for Sino-Tibetan origin in northern China in the late Neolithic. *Nature*, 2019, 569: 112–115. [DOI]
- [59] Wilson HD. Quinoa biosystematics I: domesticated populations. *Econ Bot*, 1988, 42(4): 461–477. [DOI]
- [60] Gandarillas H. Botanica quinoa y kaniwa. cultivos andinos. In: Tapia, (ed.) serie librosy materiales educativos. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas. Bogota, Colombia, 1979, 20–44. [DOI]
- [61] Christensen SA, Pratt DB, Pratt C, Nelson PT, Stevens MR, Jellen EN, Coleman CE, Fairbanks DJ, Bonifacio A, Maughan PJ. Assessment of genetic diversity in the USDA and CIP-FAO international nursery collections of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) using microsatellite markers. *Plant Gene Res*, 2007, 5(2): 82–95. [DOI]
- [62] Risi JC, Galwey NW. The *Chenopodium* grains of the Andes: inca crops for modern agriculture. *Adv Appl Biol*, 1984, 10: 145–216. [DOI]
- [63] Ruiz-Carrasco K, Antognoni F, Coulibaly AK, Lizardi S, Covarrubias A, Martínez EA, Molina-Montenegro MA, Biondi S, Zurita-Silvad A. Variation in salinity tolerance of four lowland genotypes of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) as assessed by growth, physiological traits, and sodium transporter gene expression. *Plant Physiol Bioch*, 2011, 49(11): 1333–1341. [DOI]
- [64] Zhang T, Gu M, Liu Y, Lv Y, Zhou L, Lu H, Liang S, Bao H, Zhao H. Development of novel InDel markers and genetic diversity in *Chenopodium quinoa* through whole-genome re-sequencing. *BMC Genomics*, 2017, 18(1): 685–700. [DOI]
- [65] Maliro MF, Guwela VF, Nyaika J, Murphy KM.

- Preliminary studies of the performance of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) genotypes under irrigated and rainfed conditions of central Malawi. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 227. [DOI]
- [66] Rojas W, Soto JL, Catrasco E. Study on the social, environmental and economic impacts of quinoa promotion in Bolivia. Proinpa Foundation, La Paz, Bolivia, 2004. [DOI]
- [67] Ren GX, Ye QB. Quinoa: botany, production and uses. Beijing: Science Press, 2014, 49–50.
任贵兴, 叶全宝. 藜麦生产与应用. 北京: 科学出版社, 2014, 49–50. [DOI]
- [68] Admon AJ, Bazile J, Makungwa H, Chingoli MA, Hirschhorn LR, Peckarsky M, Rigodon J, Herce M, Chingoli F, Malani PN, Hedt-Gauthier BL. Assessing and improving data quality from community health workers: a successful intervention in Neno, Malawi. *Public Health Action*, 2013, 3(1): 56–59. [DOI]
- [69] Peterson A, Murphy K. Tolerance of lowland quinoa cultivars to sodium chloride and sodium sulfate salinity. *Crop Sci*, 2015, 55(1): 331–338. [DOI]
- [70] Ren GX, Yang XS, Mo Y. Current situation of quinoa industry in China. *Crops*, 2015, (5): 1–5.
任贵兴, 杨修仕, 么杨. 中国藜麦产业现状. 作物杂志, 2015, (5): 1–5. [DOI]
- [71] Gong BZX, Wang M. Biological characteristics and cultivation techniques of *Chenopodium*. *Tibet Sci Technol*, 1995(04): 19–22. (in Chinese with English abstract)
贡布扎西, 旺姆. 南美藜生物学特性及栽培技术. 西藏科技, 1995, (04): 19–22. [DOI]
- [72] Wu HL, Yuan JH, Gao L, Yang CX, Yang YY, Li XY, Lin C. Study on the growing development and physiological characteristics of floating seedlings quinoa. *Molecular Plant Breeding*, 2019, 17(07): 2320–2326.
吴慧琳, 袁加红, 高兰, 杨承欣, 杨沅阳, 李小怡, 林春. 漂浮育苗藜麦的生长发育及生理特性探究. 分子植物育种, 2019, 17(07): 2320–2326. [DOI]
- [73] Wei YM, Huang J, Gu X, Jin Q, Liu WY, Yang FR. Current situation and development strategy of quinoa industry in Gansu Province. *Crops*, 2016, (1): 12–15.
魏玉明, 黄杰, 顾娴, 金茜, 刘文瑜, 杨发荣. 甘肃省藜麦产业现状及发展思路. 作物杂志, 2016, (1): 12–15. [DOI]
- [74] 任贵兴. 第四届中国藜麦产业高峰论坛. 张家口, 中国, 2019. [DOI]
- [75] Huang J, Yang FR, Li MQ, Wei YM, Gu X, Qi YH. Preliminary evaluation of adaptability of 13 quinoa varieties in the Linxia arid region of Gansu Province, China. *Acta Pratacult Sin*, 2016, 25(3): 191–201.
黄杰, 杨发荣, 李敏权, 魏玉明, 顾娴, 漆永红. 13 个藜麦材料在甘肃临夏旱作区适应性的初步评价. 草业学报, 2016, 25(3): 191–201. [DOI]
- [76] Deng WY, Zhou JH, Huang Q, Mei L, Guo ZJ, Xu XX, Han MK, Wang ZM. Primary study on the adaptability of quinoa in Beijing. *J Chin Agric Univ*, 2016, 21(12): 12–19.
邓万云, 周继华, 黄琴, 梅丽, 郭自军, 徐学欣, 韩美坤, 王志敏. 藜麦在北京地区适应性的初步研究. 中国农业大学学报, 2016, 21(12): 12–19. [DOI]
- [77] Hu YB, Yang XS, Lu P, Ren GX. Diversity and correlation of quality traits in quinoa germplasms from North China. *Acta Agron Sin*, 2017, 43(3): 464–470.
胡一波, 杨修仕, 陆平, 任贵兴. 中国北部藜麦品质性状的多样性和相关性分析. 作物学报, 2017, 43 (3): 464–470. [DOI]
- [78] Li NN, Ding HF, Hao JJ, Gong YC, Pu YY, Pei RT, Liu BM, Tian Q, Guo XX. The adaptive planting and development prospect of quinoa in China. *Chin Agric Bull*, 2017, 33(10): 31–36.
李娜娜, 丁汉凤, 郝俊杰, 宫永超, 蒲艳艳, 裴艳婷, 刘保民, 田茜, 郭秀秀. 藜麦在中国的适应性种植及发展展望. 中国农学通报, 2017, 33(10): 31–36. [DOI]
- [79] Liu JX, Wen RY, Zhang QW, Zhang YF, Bai J. Detection of adverse circumstances resistance indexes of jingle quinoa seed and seedlings under three kinds of salt stress. *Seed*, 2018, 37(2): 82–85.
刘建霞, 温日宇, 张晴雯, 张永芳, 白静. 3 种盐胁迫下静乐藜麦种子与幼苗抗逆指标的检测. 种子, 2018, 37(2): 82–85. [DOI]
- [80] Song J, Yao YH, Liu Y, Chi DZ, Wang Y. Principal component analysis of agronomic traits of six quinoa varieties (or lines). *Seed*, 2017, 12(6): 6–10.
宋娇, 姚有华, 刘洋, 迟德钊, 王越. 6 个藜麦品种(系)农艺性状的主成分分析. 种子, 2017, 12(6): 6–10. [DOI]
- [81] Wang YQ, Li CH, Lu WJ, Sun DW, Yin GF, Lu P, Wang LH. Genetic diversity analysis of major agronomic traits in 135 foreign quinoa germplasm accessions. *J Plant Genet Resour*, 2018, 19(5): 887–894.
王艳青, 李春花, 卢文洁, 孙道旺, 尹桂芳, 陆平, 王莉花. 135 份国外藜麦种质主要农艺性状的遗传多样性分析. 植物遗传资源学报, 2018, 19(5): 887–894. [DOI]
- [82] Lv SM, Mo QZ, Zou PL, Tang P, Wu D, Lv JL, Yue YG. Adaptability of five *Chenopodium quinoa* varieties

- (Line) in Liupanshui region. *J Guizhou Agri Sci*, 2018, 46(7): 15–17.
- 吕树鸣, 莫庆忠, 邹盘龙, 唐黑, 吴迪, 吕金丽, 岳永贵. 5 个藜麦品种(系)在六盘水地区的适应性. *贵州农业科学*, 2018, 46(7): 15–17. [DOI]
- [83] Kawatani K, Ohno T. Chromosome numbers of genus *Chenopodium*, II. *Jap J Gene*, 1956, 31: 15–17. [DOI]
- [84] Kolano B, Siwinska D, Pando LG, Szymanowska-Pulka J, Maluszynska J. Genome size variation in *Chenopodium quinoa* (Chenopodiaceae). *Plant Syst Evol*, 2012, 298(1): 251–255. [DOI]
- [85] Kolano B, Siwinski D, McCann J, Weiss-Schneeweiss H. The evolution of genome size and rDNA in diploid species of *Chenopodium* s.l. (Amaranthaceae). *Bot J Linn Soc*, 2015, 179(2): 218–235. [DOI]
- [86] Walsh BM, Adhikary D, Maughan PJ, Emshwiller E, Jellen EN. *Chenopodium* polyploidy inferences from Salt Overly Sensitive 1 (SOS1) data. *Am J Bot*, 2015, 102(4): 533–543. [DOI]
- [87] Groom QJ. Piecing together the biogeographic history of *Chenopodium vulvaria* L. using botanical literature and collections. *PeerJ*, 2015, 8(3): e723. [DOI]
- [88] Kolano B, McCann J, Orzechowska M, Siwinska D, Temsch E, Weiss-Schneeweiss H. Molecular and cytogenetic evidence for an allotetraploid origin of *Chenopodium quinoa* and *C. berlandieri* (Amaranthaceae). *Mol Phylogenet Evol*, 2016, 100: 109–123. [DOI]
- [89] Storchová H, Drabešová J, Cháb D, Kolář J, Jellen EN. The introns in *FLOWERING LOCUS T-LIKE* (*FTL*) genes are useful markers for tracking paternity in tetraploid *Chenopodium quinoa* Willd. *Genet Resour Crop Ev*, 2014, 62(6): 913–925. [DOI]
- [90] Krak K, Vít P, Belyayev A, Douda J, Hreusová L, Mandák B. Allopolyploid origin of *Chenopodium album* s. str. (Chenopodiaceae): A molecular and cytogenetic insight. *PLoS One*, 2016, 11(8): e0161063. [DOI]
- [91] Wilson HD, Heiser CB. The origin and evolutionary relationships of ‘Huauzontle’ (*Chenopodium nuttalliae* Safford), domesticated *Chenopod* of Mexico. *Am J Bot*, 1979, 66(2): 198–206. [DOI]
- [92] Rana S, Kumar R, Sultana S, Sharma RK. Radiation-induced biomarkers for the detection and assessment of absorbed radiation doses. *J Pharm Bioallied Sci*, 2010, 2(3): 189–196. [DOI]
- [93] Maughan PJ, Smith SM, Rojas-Beltrán JA, Elzinga D, Raney JA, Jellen EN, Bonifacio A, Udall JA, Fairbanks DJ. Single nucleotide polymorphism identification, characterization, and linkage mapping in quinoa. *Plant Genome*, 2012, 5: 114–125. [DOI]
- [94] Christensen SA, Pratt DB, Pratt C, Nelson PT, Stevens MR, Jellen EN, Coleman CE, Fairbanks DJ, Bonifacio A, Maughan PJ. Assessment of genetic diversity in the USDA and CIP-FAO international nursery collections of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) using microsatellite markers. *Plant Genet Resour*, 2007, 5(2): 82–95. [DOI]
- [95] Wang YK, Hu Y, Zhang TZ. Current status and perspective of RAD-seq in genomic research. *Hereditas (Beijing)*, 2014, 36(1): 41–49.
- 王洋坤, 胡艳, 张天真. RAD-seq 技术在基因组研究中的现状及展望. *遗传*, 2014, 36(1): 41–49. [DOI]
- [96] Carmen DC, Mahy G, Winkel T. La quinoa en Bolivie: une culture ancestrale devenue culture de rente “bio-équitable”. *Biotechnol Agron Soc Environ*, 2008, 12: 421–435. [DOI]
- [97] Ward SM, Johnson DL. Cytoplasmic male sterility in quinoa. *Euphytica*, 1992, 66(3): 217–223. [DOI]
- [98] Benlhabib O, Boujartani N, Maughan PJ, Jacobsen SE, Jellen EN. Elevated genetic diversity in an $F_{2:6}$ population of quinoa (*Chenopodium quinoa*) developed through an inter-ecotype cross. *Front Plant Sci*, 2016, 7: 1222. [DOI]
- [99] Maughan PJ, Turner TB, Coleman CE, Elzinga DB, Jellen EN, Morales JA, Udall JA, Fairbanks DJ, Bonifacio A. Characterization of salt overly sensitive 1 (*SOS1*) gene homoeologs in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.). *Genome*, 2009, 52(7): 647–657. [DOI]
- [100] Yue H, Chang X, Zhi YQ, Wang L, Xing GW, Song WN, Nie XJ. Evolution and identification of the *WRKY* gene family in quinoa (*Chenopodium quinoa*). *Genes*, 2019, 10(2): 131–154. [DOI]
- [101] Li F, Guo XH, Liu JX, Zhou F, Liu WY, Wu J, Zhang HL, Cao HF, Su HZ, Wen RY. Genome-wide identification, characterization, and expression analysis of the NAC transcription factor in *Chenopodium quinoa*. *Genes*, 2019, 10(7): 500. [DOI]
- [102] Coles ND, Coleman CE, Christensen SA, Jellen EN, Steven MR, Bonifacio A, Rojas-Beltrán JA, Fairbanks DJ, Maughan PJ. Development and use of an expressed sequenced tag library in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) for the discovery of single nucleotide polymorphisms. *Plant Sci*, 2005, 168(2): 439–447. [DOI]
- [103] Reynolds DJ. Genetic dissection of triterpenoid saponin production in *Chenopodium quinoa* using microarray analysis. MSc thesis. Brigham Young University, Utah, United States. 2009. [DOI]
- [104] Imamura T, Isozumi N, Higashimura Y, Miyazato A,

- Mizukoshi H, Ohki S, Mori M. Isolation of amaranthin synthetase from *Chenopodium quinoa* and construction of an amaranthin production system using suspension-cultured tobacco BY-2 cells. *Plant Biotech J*, 2019, 17(5): 969–981. [DOI]
- [105] Nerva L, Vigani G, Di Silvestre D, Ciuffo M, Forgia M, Chitarra W, Turina M. Biological and molecular characterization of *Chenopodium quinoa* Mitovirus 1 reveals a distinct sRNA response compared to cytoplasmic RNA viruses. *J Virol*, 2019, 93(7). [DOI]
- [106] Shi ZX, Yang XS, Yao Y, Ren GX. Quality characters analysis of the seed of 60 domestic and overseas quinoa accessions. *J Plant Genet Resour*, 2017, 18(01): 88–93. 石振兴, 杨修仕, 么杨, 任贵兴. 60 份国内外藜麦材料子粒的品质性状分析. *植物遗传资源学报*, 2017, 18(01): 88–93. [DOI]
- [107] Fernie AR, Yan JB. De novo domestication: an alternative route toward new crops for the future. *Mol Plant*, 2019, 12(5): 615–631. [DOI]
- [108] Murphy KM, Bazile D, Kellogg J, Rahmanian, M. Development of a worldwide consortium on evolutionary participatory breeding in quinoa. *Front Plant Sci*, 2016, 7(04): 608. [DOI]
- [109] Sun XY, Yang XS, Xue P, Zhang GZ, Ren GX. Improved antibacterial effects of alkali-transformed saponin from quinoa husks against halitosis-related bacteria. *BMC Complem Altern M*, 2019, 19(1): 46. [DOI]
- [110] 袁隆平. 第二届国际海水稻论坛. 青岛, 中国, 2017. [DOI]
- [111] Shan L, Deng XP, Kang SZ. Current situation and perspective of agricultural water used in semiarid area of China. *J Hydraul Eng*, 2002, 9(9): 28–31. 山仑, 邓西平, 康绍忠. 我国半干旱地区农业用水现状 & 发展方向. *水利学报*, 2002, 9(9): 28–31. [DOI]
- [112] Zurita-Silva A, Fuentes F, Zamora P, Jacobsen SE, Schwember AR. Breeding quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.): potential and perspectives. *Mol Breed*, 2014, 34(1): 13–30. [DOI]
- [113] Limburg H, Mastebroek HD. Breeding high yielding lines of *Chenopodium quinoa* Willd. With saponin free seed. In: Stølen O, Bruhn K, Pithan K, Hill J. (Eds.), Small grain cereals and pseudo-cereals. Proc COST 814 workshop, Copenhagen, Denmark, 1996, 103–114. [DOI]
- [114] Zhang S, Yu WB, Wang H. The sunward movement of Alpine plant flowers and its adaptation significance. *Wuhan Bot Res*, 2008, 26(2): 197–202. 张舒, 郁文彬, 王红. 高山植物花的向日运动及其适应意义. *武汉植物学研究*, 2008, 26(2): 197–202. [DOI]
- [115] Peterson A, Jacobsen SE, Bonifacio A, Murphy K. A crossing method for quinoa. *Sustainability*, 2015, 7: 3230–3243. [DOI]
- [116] Chen L, Liu YG. Male sterility and fertility restoration in crops. *Annu Rev Plant Biol*, 2014, 65: 579–606. [DOI]
- [117] Yang FR. Breeding and application prospect of a new *Chenopodium* variety Longli No.1. *Gansu Agric Sci Technol*, 2015, (12): 1–4, 5. 杨发荣. 藜麦新品种陇藜 1 号的选育及应用前景. *甘肃农业科技*, 2015, (12): 1–4, 5. [DOI]
- [118] Paterson AH, Kolata AL. Genomics: keen insights from quinoa. *Nature*, 2017, 542(7641): 300–302. [DOI]
- [119] Kadereit G, Mavrodiev EV, Zacharias EH, Sukhorukov AP. Molecular phylogeny of Atripliceae (Chenopodioideae, Chenopodiaceae): implications for systematics, biogeography, flower and fruit evolution, and the origin of C4 photosynthesis. *Am J Bot*, 2010, 97(10): 1664–1687. [DOI]
- [120] Zhang TF, Qi WC, Gu MF, Zhang XL, Li T, Zhao H. Exploration and transferability evaluation of EST-SSRs in quinoa. *Acta Agron Sin*, 2016, 42(4): 492–500. 张体付, 戚维聪, 顾闽峰, 张晓林, 李坦, 赵涵. 藜麦 EST-SSR 的开发及通用性分析. *作物学报*, 2016, 42(4): 492–500. [DOI]
- [121] Li N, Wang X, Ma BJ, Du C, Zheng LL, Wang YC. Expression of a Na⁺/H⁺ antiporter RtNHX1 from a recretohalophyte *Reaumuria trigyna* improved salt tolerance of transgenic *Arabidopsis thaliana*. *J Plant Physiol*, 2017, 218(1): 109–120. [DOI]
- [122] Baghour M, Gálvez FJ, Sánchez ME, Aranda MN, Venema K, Rodríguez-Rosales MP. Overexpression of *LeNHX2* and *SISOS2* increases salt tolerance and fruit production in double transgenic tomato plants. *Plant Physiol Bioch*, 2019, 135: 77–86. [DOI]
- [123] Pandeya D, Campbell LM, Nunes E, Lopez-Arredondo DL, Janga MR, Herrera-Estrella L, Rathore KS. *ptxD* gene in combination with phosphite serves as a highly effective selection system to generate transgenic cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *Plant Mol Biol*, 2017, 95(6): 567–577. [DOI]
- [124] Hickey LT, N Hafeez A, Robinson H, Jackson SA, Leal-Bertioli SCM, Tester M, Gao C, Godwin ID, Hayes BJ, Wulff BBH. Breeding crops to feed 10 billion. *Nat Biotechnol*, 2019, 37(7): 744–754. [DOI]