

· 评述 · 饲草生物学专辑

新型饲草开发利用的基础生物学问题

曹丽雯¹, 卢蕊², 范吉标³, 胡龙兴^{2*}, 陈良^{1*}

¹中国科学院武汉植物园, 武汉 430074; ²湖南农业大学农学院草业科学系, 长沙 410128

³扬州大学动物科学与技术学院, 扬州 225009

摘要 饲草是发展草食畜牧业的基石。然而, 现阶段由于饲草品种匮乏以及饲草种植结构单一引起的饲草短缺已成为饲草产业的一大瓶颈问题。因此, 在大力发展传统优质饲草的基础上, 亟须挖掘新型饲草的生产潜力。新型饲草是指在产量、营养品质、适应性和抗逆性等单方面或多方面较传统饲草具有明显优势、近年来饲用价值才被开发利用的饲草。该文以狗牙根(*Cynodon dactylon*)、小黑麦(*xTriticosecale* Wittmack)、藜麦(*Chenopodium quinoa*)、饲用油菜(*Brassica napus*)、籽粒苋、田菁(*Sesbania cannabina*)和野大豆(*Glycine soja*)等为主要对象, 系统梳理了新型饲草的国内外研究现状与发展趋势, 分析了我国在该研究领域的核心竞争力, 探讨了新型饲草育种中存在的重要基础生物学问题, 并提出了推动新型饲草产业健康发展的策略和建议, 以期促进新型饲草的种业创新和饲草产业的可持续发展, 保障国家大粮食安全。

关键词 新型饲草, 分子设计育种, 基础生物学问题, 粮食安全

曹丽雯, 卢蕊, 范吉标, 胡龙兴, 陈良 (2022). 新型饲草开发利用的基础生物学问题. 植物学报 57, 826–836.

饲草产业作为现代农业的重要组成部分, 是调整和优化农业结构的重要着力点。饲草是发展饲草产业的物质基础。然而, 现阶段由于饲草品种匮乏和饲草种植结构单一引起的饲草短缺已成为饲草产业的一大瓶颈问题。当前, 我国商品饲草以紫花苜蓿(*Medicago sativa*)、青贮玉米(*Zea mays*)、燕麦(*Avena sativa*)、羊草(*Leymus chinensis*)、多花黑麦草(*Lolium multiflorum*)和狼尾草(*Pennisetum alopecuroides*)为主, 但产量严重不足, 缺口高达40%–60%, 长期依赖进口。仅苜蓿的进口量就从2008年的 1.90×10^4 t增长至2021年的 1.78×10^6 t, 增长了92.68倍(谢华玲等, 2021; 崔力航等, 2022)。随着居民膳食结构的改变以及对营养健康的要求不断提高, 肉蛋奶在膳食结构中的比例不断增加, 我国对饲料粮的需求与日俱增。为了有效缓解饲草供需矛盾, 实现《“十四五”全国畜牧兽医行业发展规划》提出的优质饲草自给率达到80%以上的目标, 在进一步提升传统牧草产量与品质的同时, 亟须开发或大力推广

区域适应性强、产量高、品质优、抗逆性好和可替代性强的新型饲草作物, 促进饲草的多元化发展, 满足不同类型优质饲草的需求。本文以狗牙根(*Cynodon dactylon*)、小黑麦(*xTriticosecale* Wittmack)、藜麦(*Chenopodium quinoa*)、饲用油菜(*Brassica napus*)、籽粒苋、田菁(*Sesbania cannabina*)以及野大豆(*Glycine soja*)等为主要研究对象, 浅析新型饲草的国内外研究现状与发展趋势、核心竞争力以及重要基础生物学问题, 旨在为新型饲草的发展提供策略与建议。

1 新型饲草国内外研究现状与发展趋势

新型饲草是指在产量、营养品质、适应性和抗逆性等其中一方面或多方面较传统饲草(如苜蓿和青贮玉米)具有明显优势, 近年来饲用价值才被开发利用的饲草。本文所涉及的新型饲草主要包括狗牙根、籽粒苋、藜麦、田菁、饲用油菜和小黑麦(图1)。

起初, 新型饲草一般作为粮食等非饲用作物被

收稿日期: 2022-07-19; 接受日期: 2022-10-24

基金项目: 中国科学院战略性先导科技专项(A类)(No.XDA26050201)、山东省重点研发计划农业良种工程(No.2022LZGC018)和山东省科技型企业创新能力提升工程(No.2021TSGC1227)

* 通讯作者。E-mail: grass@hunau.edu.cn; chenliang888@wbcas.cn

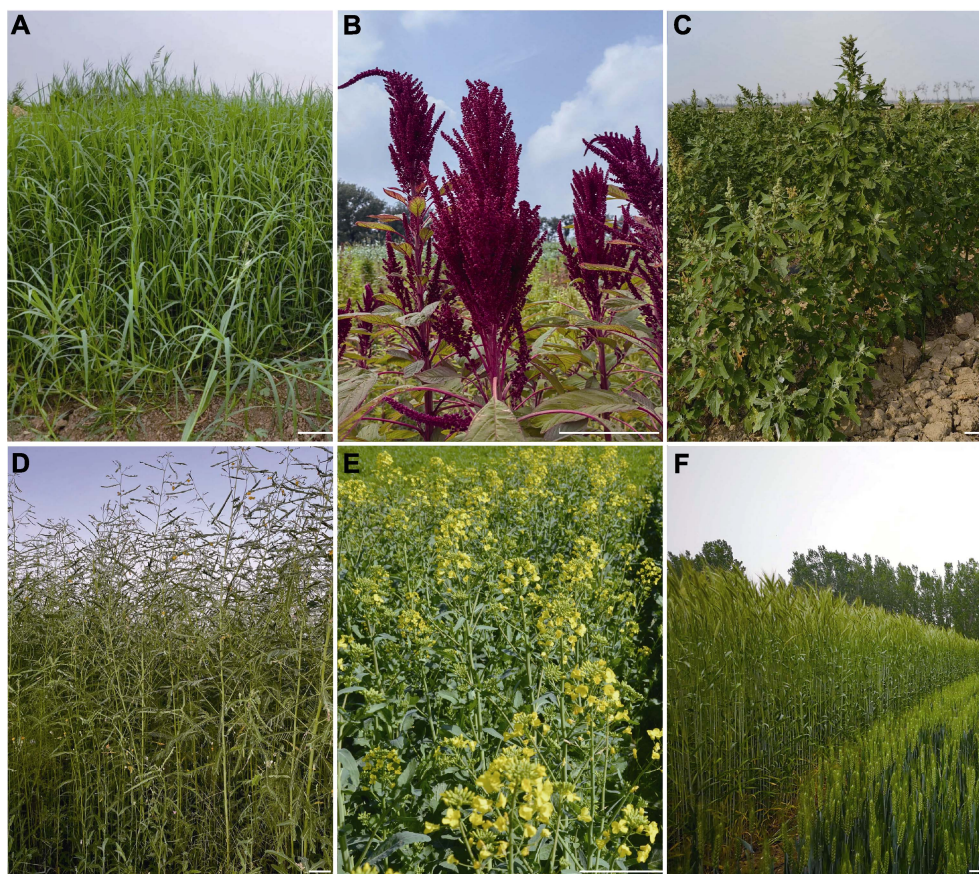


图1 常见新型饲草饲用狗牙根(A)、籽粒苋(B)、藜麦(C)、田菁(D)、饲用油菜(E)和小黑麦(F)

Bars=10 cm

Figure 1 New forage grasses bermudagrass (A), grain amaranth (B), quinoa (C), sesban (D), forage rapeseed (E), and triticale (F)

Bars=10 cm

开发利用。小黑麦是由小麦(*Triticum aestivum*)和黑麦(*Secale cereale*)经属间有性杂交和人工染色体加倍产生的新物种,用于替代小麦,作为粮食作物解决人类温饱问题;公元前三四千年,美洲大陆就已将籽粒苋和藜麦作为粮食作物栽培;狗牙根是世界范围内应用最广泛的暖季型草坪草之一;田菁因其超强的固氮能力被用作绿肥;油菜是三大油料作物之一;野大豆因其具有诸多优良性状,在大豆(*G. max*)育种中被用作优异基因资源的供体。随着社会的进步及居民生活水平的不断提高,肉、蛋、奶等畜禽产品的需求量不断攀升,传统饲草产能不足引起的供需矛盾刺激了新型饲草饲用价值的发掘。

现阶段,国内外对新型饲草的研究和利用主要集中于生产性能、饲用价值(表1)和抗逆性等方面。小黑

麦和狗牙根产量高、抗性强,虽然为新型碳源饲草,但其粗蛋白含量显著高于一般禾本科饲草,饲草品质相当于苜蓿产品分级的2-4级。饲喂小黑麦青贮饲料的奶牛,不但产奶量增加 $1-2 \text{ kg}\cdot\text{d}^{-1}$,且乳质达到特级奶标准。籽粒苋、藜麦、野大豆、饲用油菜和田菁则是富含粗蛋白的氮源饲草。籽粒苋不仅茎叶粗蛋白含量达16%-23%,可与苜蓿媲美,其产量也远高于青贮玉米,有研究显示,其在北方地区产量高达 $130 \text{ t}\cdot\text{hm}^{-2}$ (王艳荣等, 2011; 孙国庆等, 2017)。在饲料粮中添加籽粒苋可替代部分苜蓿和青贮玉米,不仅不会对牛奶质量和生产性能产生不良影响,而且可以提高经济效益(孙国庆等, 2017; 陈幼春和初克森, 2019)。

由于我国牧草育种工作起步较晚,每年约三分之一的牧草种子依赖进口,而新型饲草育种工作则处于

表1 不同新型饲草营养成分和产量统计

Table 1 The summary of forage nutritional composition and yield of new forage grasses

饲草	鲜草产量 (kg·667m ⁻²)	粗蛋白 含量(%)	粗纤维 含量(%)	中性洗涤纤维 含量(%)	酸性洗涤纤维 含量(%)	粗脂肪 含量(%)	年份	产地	参考文献
狗牙根 (岸杂1号)	1675 (1茬)	13.89	32.56	\	\	3.54	2013	广西	彭丽娟等, 2017
籽粒苋 (茎叶)	8667	16.00–23.00	\	\	\	3.40	\	\	王艳荣等, 2011; 孙国庆等, 2017; 程皇座和陈国福, 2019
小黑麦 (中饲828)	2271–3715	15.60–18.10	\	53.50–57.10	31.50–34.30	17.00–18.50	2019	天津	王凤行, 2021
饲用油菜 (饲油1号)	3586	23.46	11.65	\	\	4.03	2005–2006	甘肃	陈其鲜等, 2007; 孟春花等, 2021
藜麦 (中藜1号)	3200	15.60–16.80	\	34.50–35.20	45.20–46.10	\	2014–2017	内蒙古	刘瑞香等, 2022
野大豆	2700 (3茬)	16.90–17.90	27.20–29.30	\	\	\	2013	安徽	周芬等, 2014
田菁	2150–2400	12.20–16.70	\	\	\	\	\	\	李福岭, 1993
苜蓿	514	19	\	35	45	28	2020	全国 平均	王旭, 2022
青贮玉米	1050	8	\	32	54	26	2020	全国 平均	王旭, 2022

刚起步甚至空白阶段。种子是农业的“芯片”，只有解决饲草育种这一“卡脖子”问题，才能保障饲料粮安全。因此，广泛搜集和评价新型饲草种质资源，挖掘优异性状基因，通过分子设计育种耦合控制主要农艺性状的优势基因，从而培育高产、优质、高抗新型饲草新品种是今后发展新型饲草的工作重点。此外，研发新型饲草的配套高效栽培技术并开发其下游产业链可为推动新型饲草产业的健康发展保驾护航。

2 我国在新型饲草研究领域的核心竞争力分析

近年来，我国新型饲草的基础研究发展迅速。在Web of Science数据库中，分别输入bermudagrass、triticale、grain amaranth、*Brassica napus*、*Sesbania cannabina*、*Glycine soja*和quinoa进行“主题”检索，发现近5年来(2018–2022年)，我国发表的除籽粒苋以外的新型饲草论文、专利和专著均排在世界前3位，尤其是油菜、藜麦和田菁，发表数量遥遥领先于其它国家(图2)。值得注意的是，新型饲用油菜、小黑麦的亲本黑麦、非洲狗牙根、普通狗牙根和野大豆的基因组皆由我国科学家解析(Chalhoub et al., 2014; Cui et al., 2021; Zhang et al., 2022; Zhuang et al., 2022)。

以狗牙根为例，我们重点分析我国在狗牙根基础研究方面的核心竞争力。早在1943年，美国科学家Glenn W. Burton培育了Costal饲用狗牙根。1992年又一经典饲用狗牙根Tifton85培育成功(Burton, 2001)。我国对狗牙根的研究起步远落后于美国，但经过我国科学家多年的努力，在狗牙根新品种培育、重要性状遗传机制解析、基因组破译和转化体系建立等方面取得了一定的成果(表2)。在狗牙根新品种培育方面，新疆农业大学实现了国内狗牙根育种“从0到1”的突破，培育出国内第1个坪刈兼用狗牙根品种新农1号。江苏省中国科学院植物研究所及河北农业大学等单位也先后培育出一系列性状优良的狗牙根新品种，如南京狗牙根和保定狗牙根。2001–2022年期间，经国家林业和草原局草品种审定委员会审定的狗牙根新品种共计15个。近2年，非洲狗牙根(*C. transvaalensis*)和普通狗牙根基因组陆续被中国农业大学和扬州大学破译(Cui et al., 2021; Zhang et al., 2022)。在狗牙根复杂生物学性状调控机制方面，中国科学院武汉植物园、华南农业大学和南京农业大学等研究团队长期从事狗牙根抗逆分子机制解析，挖掘鉴定了CdWRKY2、CdWRKY50、CdERF1、CdSMT1、CdtNF-YC1和CtHsfA2b等多个狗牙根抗逆基因，并解析了其调控机制(Chen et al., 2015,

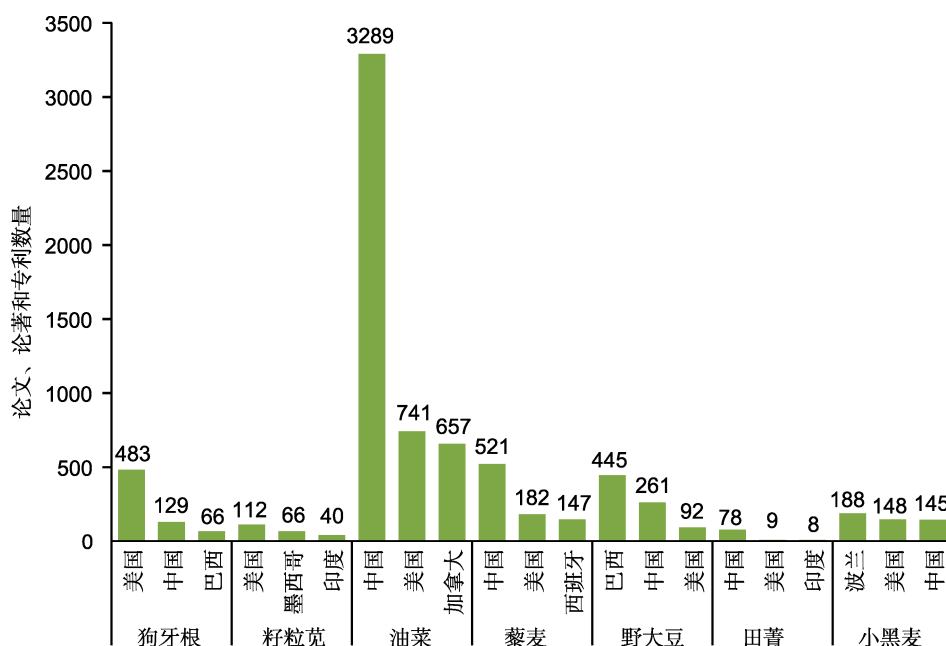


图2 近5年发表常见新型饲草相关文章、专利和论著数量排名前三的国家

Figure 2 Top three countries in the number of published papers, patents, and books about new forage grasses in the past five years

2018; Wang et al., 2016; Hu et al., 2020; Huang et al., 2021, 2022), 可为狗牙根分子设计育种提供分子模块。江苏省中国科学院植物研究所、中国科学院武汉植物园和鲁东大学先后建立了病毒诱导的狗牙根基因沉默体系(Zhang et al., 2016)、发根农杆菌介导的狗牙根毛状根转化体系(Huang et al., 2022)和根癌农杆菌介导的狗牙根遗传转化体系(Xu et al., 2022), 为狗牙根基因功能解析和遗传改良提供了强有力的技术支持。

3 新型饲草育种存在的重要基础生物学问题

3.1 新型饲草基因组学研究落后

目前新型饲草育种尚处于传统育种阶段, 其效率远低于水稻(*Oryza sativa*)等主要作物的分子模块设计育种。实现新型饲草育种技术的跨代升级, 加速饲草新品种培育, 其门槛条件是基因组破译。然而, 由于饲草研究起步较晚, 关注度低, 杂合性高, 加之其基因组普遍庞大且结构复杂, 饲草基因组学研究远落后于水稻等粮食作物, 新型饲草尤甚。油菜因其是全球第

二大油料作物, 早在2014年, 甘蓝型油菜的基因组就被破译(Chalhoub et al., 2014)。随后, Song等(2020)公布了基于9个参考基因组构建的油菜泛基因组。基于油菜基因组信息, 前人主要开展油菜种子含油量等重要性状的研究, 饲用品质性状研究鲜少报道。近年来, 藜麦、小黑麦亲本之一的黑麦、野大豆以及狗牙根的基因组测序才陆续完成(Jarvis et al., 2017; Cui et al., 2021; Li et al., 2021; Zhang et al., 2022; Zhuang et al., 2022)。籽粒苋中仅有千穗谷(*Amaranthus hypochondriacus*)和老鸦谷(*A. cruentus*)的基因组完成了染色体级别的组装(Lightfoot et al., 2017; Ma et al., 2021), 糙果苋(*A. tuberculatus*)、绿穗苋(*A. hybridus*)和长芒苋(*A. palmeri*)仅完成了草图绘制(Montgomery et al., 2020), 而尾穗苋(*A. caudatus*)的基因组测序工作尚未完成。截至目前, 田菁基因组信息尚未见报道。

3.2 遗传转化体系尚不成熟

高效的遗传转化体系是创制高产优质饲草新品种的必备工具。我国饲草研究起步较晚, 仅紫花苜蓿、白车轴草(*Trifolium repens*) (俗名白三叶)和多年生黑麦

表2 中国狗牙根研究团队核心竞争力分析

Table 2 Core competing capability of bermudagrass research groups in China

研究方向	研究单位	研究成果
狗牙根新品种培育	新疆农业大学	新农1号、新农2号、新农3号和喀什狗牙根
	江苏省中国科学院植物研究所	南京狗牙根、阳江狗牙根、苏植2号和关中
	四川农业大学	川南和川西
	河北农业大学	保定狗牙根和邯郸狗牙根
	中国热带农业科学院热带作物品种资源研究所	桂南
	湖北省农业科学院畜牧兽医研究所	鄂引3号
	鲁东大学	鲁滨2号
狗牙根复杂生物学性状调控机制研究、基因组破译、转化体系建立	中国科学院武汉植物园	挖掘鉴定了 <i>CdWRKY2</i> 、 <i>CdWRKY50</i> 和 <i>CdERF1</i> 等多个狗牙根抗寒、耐盐基因; 在狗牙根中建立了发根农杆菌介导的转化体系 (Hu et al., 2020; Huang et al., 2021, 2022); 授权相关专利6项
	华南农业大学	发掘鉴定了 <i>CdSMT1</i> 和 <i>CdtNF-YC1</i> 等多个狗牙根抗旱、耐盐基因 (Chen et al., 2015, 2018); 授权相关专利1项
	南京农业大学	发掘鉴定了 <i>CtHsfA2b</i> 等耐热基因 (Wang et al., 2016); 授权相关专利1项
	中国农业大学	完成非洲狗牙根基因组组装 (Cui et al., 2021)
	扬州大学	完成普通狗牙根基因组组装及全长转录组测序 (Zhang et al., 2018a, 2022)
	鲁东大学	建立了根癌农杆菌介导的狗牙根遗传转化体系 (Xu et al., 2022); 授权相关专利1项
	江苏省中国科学院植物研究所	在狗牙根中建立了病毒诱导的基因沉默体系 (Zhang et al., 2016); 授权相关专利1项
	华中农业大学	测定狗牙根在非生物胁迫下的代谢组、转录组和蛋白质组并进行整合分析 (Ye et al., 2021; Fang et al., 2022; Liu et al., 2022)
湖南农业大学	发现土壤养分影响狗牙根对镉的吸收、转运和耐受性 (Chen et al., 2019)	
四川农业大学	比较鉴定了狗牙根庇荫能力 (Cao et al., 2022), 分析了野生狗牙根的遗传多样性 (刘伟等, 2007)	

品种数据来源于中华人民共和国农业农村部官网(2001–2022年); 文章数据来源于Web of Science所有数据库(截至2022年); 专利数据来源于国家知识产权局(截至2022年有效专利)。

The variety data is from the official website of the Ministry of Agriculture and Rural Affairs of the People's Republic of China (2001–2022); article data comes from all databases of Web of Science (as of 2022); the patent data is from the State Intellectual Property Office (effective patents as of 2022).

草的遗传转化体系相对成熟, 新型饲草的遗传转化技术尚需要进一步开发。Xu等(2022)建立了高效的根癌农杆菌介导的狗牙根遗传转化系统, 通过干燥等优化处理, 浸染效率高达36.8%。该方法利用Wrangler狗牙根的种子诱导愈伤组织进行浸染。然而, 饲草狗牙根大多存在自交不亲和及结实率低的现象, 主要以茎段扩繁。以种子为外植体诱导愈伤组织大大限制了底盘品种的选择。此前, Huang等(2022)以茎段为外植体成功建立了发根农杆菌介导的狗牙根转化体系, 并利用该系统探究了*CdWRKY2*-*CdSPS1*/*CdCBF*模块调控狗牙根应答低温胁迫的分子机制。该团队目前正在研究通过转基因毛状根再生转基因狗牙根植株的

方法。与此类似, 籽粒苋的遗传转化体系也罕见报道。Castellanos-Arévalo等(2020)通过发根农杆菌获得了千穗谷和绿穗苋的转基因毛状根。Munusamy等(2013)利用花序浸染法建立了一套不依赖组织培养的反枝苋(*A. retroflexus*) (俗名苋菜)遗传转化体系, 但转化率仅为1.8%, 且后续未见该方法被使用。截至目前, 藜麦、野大豆、田菁和小黑麦仍未有成熟的遗传转化体系, 极大地限制了藜麦等新型饲草的基因功能研究和高抗优质新种质的创制。

3.3 复杂生物学性状的分子遗传机制不清晰

系统解析饲草的复杂生物学性状调控机制和分子网

络, 可为设计高抗、优质和高产的新型饲草提供分子模块。然而, 由于基因组信息和遗传转化体系的限制, 新型饲草复杂生物学性状分子机制的研究较为落后。

3.3.1 抗逆分子机制

我国现有的 $1.2 \times 10^8 \text{ hm}^2$ 耕地只能基本保障主粮安全, 饲料粮安全问题仍然严峻。探索 $0.78 \times 10^8 \text{ hm}^2$ 边际土地的应用, 对解决我国饲料粮安全问题具有战略意义。盐碱地是我国主要的边际土地类型, 发展耐盐碱作物对守住中国粮仓具有重要作用。我国干旱半干旱地区面积占国土面积的一半以上, 区域内饲草生产力持续下降; 高寒牧区由于其独特的地理位置与气候条件, 常出现饲草短缺现象。传统饲草已不足以支撑边际土地的改良和利用, 而新型饲草是开发利用边际土地的潜力植物, 因此亟须探究其抗逆机制。

植物耐盐、抗旱和耐寒等抗逆性状是受多基因控制的数量性状, 易受环境因素影响。Zhang等(2018b)以甘蓝型油菜耐盐品种2205和盐敏感品种1423为亲本构建了 $F_{2,3}$ 群体, 在A10染色体的15.70–15.82 Mb区间定位到1个主效QTL, 可解释36.0%的表型变异, 并在该区间内筛选到1个耐盐候选基因*Bra009510*。然而, 新型饲草普遍存在多倍体遗传、异花授粉及杂合体等生物学特性, 为QTL群体的创制带来了一定的困难, 全基因组关联分析(genome wide association study, GWAS)为挖掘新型饲草抗逆基因资源提供了一个很好的选择。Jin等(2021)通过GWAS结合表达分析, 发现野大豆*ERD15B (Early Responsive to Dehydration 15B)*启动子区域的7 bp缺失可显著提高大豆的耐盐性。由于新型饲草的基因组测序工作普遍起步较晚, 限制了GWAS在其它新型饲草抗逆基因挖掘中的应用。

此外, 通过反向遗传学手段, 证明了WRKY (GsWRKY20、CdWRKY2和CdWRKY50)、ERF (GsERF7、GsERF71和CdERF1)、MYB (GsMYB15)和NAC (BnNAC5和GsNAC019)等诸多转录因子参与调控油菜、野大豆和狗牙根的耐盐、抗旱和耐寒性(Zhong et al., 2012; Cao et al., 2017; Ning et al., 2017; Yu et al., 2017; Shen et al., 2018; Feng et al., 2020; Hu et al., 2020; Huang et al., 2021, 2022)。然而, 由于大多数新型饲草尚未建立成熟的遗传转化体系, 并且缺乏高质量的基因组参考信息, 阻碍了抗逆

基因功能的研究, 新型饲草的抗逆基因未能形成精确的调控网络。

3.3.2 易倒伏调控机制

近年来, 随着对产量的执着追求, 增加株高和大量施氮肥等内外因素的共同作用导致油菜、籽粒苋、小黑麦和藜麦等新型饲草易发生大面积倒伏, 造成减产并增加了机械化收割成本。倒伏已成为影响新型饲草高产优质的重要限制因素之一。因此, 如何在提高生物产量的基础上, 保持较好的抗倒伏能力是培育新型饲草面临的重要问题。通过挖掘新型饲草抗倒伏关键基因, 进而利用基因编辑等分子育种手段培育高产抗倒伏品种, 是解决新型饲草倒伏问题最有效且最根本的途径。

目前, 对抗倒伏分子机制的研究主要集中于水稻和小麦等禾本科重要粮食作物中。茎秆倒伏与株高密切相关, “绿色革命基因”*SD1*的抗倒伏遗传机制将是长期的研究热点。然而株高的持续降低会造成饲草减产。因此, 茎秆机械强度成为提升饲草抗倒伏能力的重要筛选指标。大量纤维素、木质素和木聚糖合成途径基因被证实通过影响茎秆强度来调控植物的抗倒伏能力。由于油菜基因组信息较早被破译、遗传转化体系较为成熟且遗传群体较易构建, 油菜的抗倒伏遗传机制研究领先于其它新型饲草。Li等(2018)对472份甘蓝型油菜茎秆倒伏相关性状(茎秆抗折力、直径、强度和倒伏系数)进行全基因组关联分析, 结合WGCNA筛选到*ESK1 (ESKIMO1)*、*CESA6 (CELLULOSE SYNTHASE 6)*和*FRA8 (FRAGILE FIBER 8)*等关键候选基因。截至目前, 对藜麦和籽粒苋等其它新型饲草的抗倒伏研究还集中于种植密度、喷施矮壮素和赤霉素等栽培措施。

3.3.3 落粒分子机制

新型饲草的人工驯化历史较短, 许多栽培种仍保留一定的野生性, 种子落粒性普遍存在。落粒性不但严重影响新型饲草种子收获, 而且落粒种子萌发会干扰后茬植物的生长。落粒已成为新型饲草推广应用最主要的限制因子之一。然而, 鲜有关于新型饲草落粒机制的研究。落粒性是由主效基因和多个微效基因共同控制的数量性状。在单子叶植物中, 一系列影响离层发育或降解的落粒基因已从模式植物水稻中挖掘和克

隆, 包括*qSH1*、*OsSh1*、*ObSH3*、*sh4/SHA1*、*SH5*、*SHAT1*、*sh-h*和*OsCPL1*等主效基因(Konishi et al., 2006; Li et al., 2006; Lin et al., 2007, 2012; Ji et al., 2010; Zhou et al., 2012; Yoon et al., 2014; Lv et al., 2018), 以及*OsGRF4/PT2*、*OsNPC1*、*GL4*、*OsLG1*和*SSH1*等多效基因(Lee et al., 2007; Ishii et al., 2013; Cao et al., 2016; Sun et al., 2016; Jiang et al., 2019)。上述研究为小黑麦等禾本科新型饲草落粒分子机制研究提供了一定的理论参考。由于双子叶与单子叶植物种子脱落的物理机制存在差异, 其落粒分子机制也存在特异性。目前, 多个参与调控拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)角果开裂的基因已被鉴定, 如*SHP (SHATTERPROOF)*、*FUL (FRUITFULL)*、*ALC (ALCATRZA)*、*IND (INDEHISCENCE)*、*RPL (REPLUMLESS)* (Liljegren et al., 2000, 2004; Rajani and Sundaresan, 2001; Robles and Pelaz, 2004), 这些基因的挖掘对油菜、藜麦、籽粒苋、野大豆和田菁等新型饲草的落粒分子机制研究具有借鉴意义。

4 发展策略与建议

4.1 资源搜集与评价

饲草种质资源是培育优质、高抗、高产新型饲草的底盘材料和优异基因库, 对保障饲粮安全、促进我国草牧业可持续发展和农业供给侧改革具有战略意义。在现有资源的基础上, 应进一步扩大新型饲草种质资源的收集, 并建立健全中心库、备份库和种质保存圃相结合的国家新型饲草种质资源保存利用体系。同时, 系统开展新型饲草种质资源重要性状表型鉴定工作, 建立新型饲草复杂生物学性状表型数据库, 一方面可直接驯化选育高抗优质新种质, 另一方面为挖掘优异等位变异基因奠定基础。

4.2 分子设计育种

目前, 新型饲草育种还处于原始驯化选育和常规育种阶段。然而, 传统育种存在耗时长、不良基因连锁以及筛选困难等缺陷, 极大地阻碍了新型饲草遗传改良的进程。通过分子设计育种可精准、定向快速培育新品种。目前, 分子设计育种已经在水稻和大豆等主要农作物中取得了丰硕的成果。后续应将水稻分子设计育种模式应用到新型饲草的品种设计中, 健全和完善

新型饲草分子设计育种体系, 相关研究的基础和前提是: (1) 加大对新型饲草基因组测序的投入, 获得高质量的全基因组和泛基因组信息; (2) 解析新型饲草复杂农艺性状的精准调控网络和耦合机制; (3) 建立成熟的新型饲草遗传转化和基因编辑体系。

4.3 多元化发展

在大力发展苜蓿和青贮玉米等传统优质饲草的同时, 因地制宜挖掘新型饲草的生产潜力, 促进饲草产业的多元化发展。(1) 在充分了解新型饲草特性的基础上, 选择优良适宜品种, 利用冬闲田和盐碱地等边际土地资源, 建设新型饲草生产基地, 优化饲草种植结构; (2) 统筹各类饲草资源, 发展新型饲草与传统饲草混播、轮作等模式, 优化饲草种植模式; (3) 饲草产品加工、调制、贮藏和利用的多元化, 针对不同新型饲草原料和畜禽种类, 选择粉碎、挤压、膨化、氨化、碱化、青贮和酶解等不同的物理、化学和生物学方法进行草产品的调制加工以利于贮藏和运输, 提高饲草的利用价值和经济效益。

致谢 感谢中国科学院植物研究所景海春研究员对本论文提供的悉心指导及宝贵建议。

参考文献

- 陈其鲜, 毛万湖, 崔小茹, 孙多鑫 (2007). 饲草油菜新品种饲油1号的特征特性及栽培要点. 农业科技通讯 (8), 56.
- 陈幼春, 初克森 (2019). 发展籽粒苋助力畜牧业可持续发展. 中国畜牧业 (22), 50–51.
- 程皇座, 陈国福 (2019). 籽粒苋的饲用价值及其在猪生产中的应用. 养殖与饲料 (6), 60–62.
- 崔力航, 苏惟真, 宗筱雯, 王亚坤 (2022). 2021年中国乳业贸易发展趋势与未来展望. 乳品与人类 (3), 4–17.
- 李福岭 (1993). 田菁的饲料利用价值及饲喂试验. 饲料研究 (5), 30–31.
- 刘瑞香, 郭占斌, 李进才, 任贵兴, 杨修仕, 秦培友 (2022). 中藜1号藜麦新品种选育及营养价值研究. 干旱区资源与环境 36(3), 166–170.
- 刘伟, 张新全, 李芳, 马啸, 范彦 (2007). 西南区野生狗牙根遗传多样性的ISSR标记与地理来源分析. 草业学报 16(3), 55–61.
- 孟春花, 张建丽, 钱勇, 王飞, 石祖梁, 仲跻峰 (2021). 油菜

- 秸秆饲料化利用的研究进展. 江苏农业科学 49(16), 26–31.
- 彭丽娟, 梁辛, 杨承剑, 韦升菊, 李丽莉, 罗华, 诸葛莹, 李舒露 (2017). 岸杂1号狗牙根牧草引种观察及其营养价值测定. 草学 (1), 45–48.
- 孙国庆, 马健, 都文, 王雅晶, 曹志军, 李胜利, 余雄, 王宇, 雷小英, 马亚宾 (2017). 饲料中添加籽粒苋对泌乳奶牛瘤胃发酵、血液指标和生产性能的影响. 动物营养学报 29, 1652–1660.
- 王凤行 (2021). 两种饲用型小黑麦产量及其营养品质的研究. 中国农技推广 37(6), 38–39.
- 王旭 (2022). 饲草产业发展迎来战略机遇期. 中国畜牧业 (8), 16–23.
- 王艳荣, 王鸿升, 张海棠, 崔艳红 (2011). 优质饲用植物——籽粒苋的研究进展. 北方牧业 (3), 27.
- 谢华玲, 杨艳萍, 董瑜, 王台 (2021). 苜蓿国际发展态势分析. 植物学报 56, 740–750.
- 周芬, 陈胜, 李杨 (2014). 合肥市野生大豆的饲用价值研究. 安徽农业科学 42, 1066–1067, 1070.
- Burton GW (2001). Tifton 85 bermudagrass—early history of its creation, selection, and evaluation. *Crop Sci* 41, 5–6.
- Cao HS, Zhuo L, Su Y, Sun LX, Wang XM (2016). Non-specific phospholipase C1 affects silicon distribution and mechanical strength in stem nodes of rice. *Plant J* 86, 308–321.
- Cao L, Yu Y, Ding XD, Zhu D, Yang F, Liu BD, Sun XL, Duan XB, Yin KD, Zhu YM (2017). The *Glycine soja* NAC transcription factor GsNAC019 mediates the regulation of plant alkaline tolerance and ABA sensitivity. *Plant Mol Biol* 95, 253–268.
- Cao YQ, Yang K, Liu W, Feng GY, Peng Y, Li Z (2022). Adaptive responses of common and hybrid bermudagrasses to shade stress associated with changes in morphology, photosynthesis, and secondary metabolites. *Front Plant Sci* 13, 817105.
- Castellanos-Arévalo AP, Estrada-Luna AA, Cabrera-Ponce JL, Valencia-Lozano E, Herrera-Ubaldo H, de Folter S, Blanco-Labra A, Délano-Frier JP (2020). *Agrobacterium rhizogenes*-mediated transformation of grain (*Amaranthus hypochondriacus*) and leafy (*A. hybridus*) amaranths. *Plant Cell Rep* 39, 1143–1160.
- Chalhoub B, Denoëud F, Liu SY, Parkin IAP, Tang HB, Wang XY, Chiquet J, Belcram H, Tong CB, Samans B, Corrêa M, Da Silva C, Just J, Falentin C, Koh CS, Le Clainche I, Bernard M, Bento P, Noel B, Labadie K, Alberti A, Charles M, Arnaud D, Guo H, Daviaud C, Alamery S, Jabbari K, Zhao MX, Edger PP, Chelaifa H, Tack D, Lassalle G, Mestiri I, Schnell N, Le Paslier MC, Fan GY, Renault V, Bayer PE, Golicz AA, Manoli S, Lee TH, Thi VHD, Chalabi S, Hu Q, Fan CC, Tollenaere R, Lu YH, Battail C, Shen JX, Sidebottom CHD, Wang XF, Canaguier A, Chauveau A, Bérard A, Deniot G, Guan M, Liu ZS, Sun FM, Lim YP, Lyons E, Town CD, Bancroft I, Wang XW, Meng JL, Ma JX, Pires JC, King GJ, Brunel D, Delourme R, Renard M, Aury JM, Adams KL, Batley J, Snowdon RJ, Tost J, Edwards D, Zhou YM, Hua W, Sharpe AG, Paterson AH, Guan CY, Wincker P (2014). Early allopolyploid evolution in the post-Neolithic *Brassica napus* oilseed genome. *Science* 345, 950–953.
- Chen B, Tan SD, Zeng QR, Wang AD, Zheng HB (2019). Soil nutrient heterogeneity affects the accumulation and transfer of cadmium in bermuda grass (*Cynodon dactylon* (L.) pers.). *Chemosphere* 221, 342–348.
- Chen M, Chen JJ, Luo N, Qu RD, Guo ZF, Lu SY (2018). Cholesterol accumulation by suppression of *SMT1* leads to dwarfism and improved drought tolerance in herbaceous plants. *Plant Cell Environ* 41, 1417–1426.
- Chen M, Zhao YJ, Zhuo CL, Lu SY, Guo ZF (2015). Over-expression of a NF-YC transcription factor from bermudagrass confers tolerance to drought and salinity in transgenic rice. *Plant Biotechnol J* 13, 482–491.
- Cui FC, Taier G, Li ML, Dai XX, Hang N, Zhang XZ, Wang XF, Wang KH (2021). The genome of the warm-season turfgrass African bermudagrass (*Cynodon transvaalensis*). *Hortic Res* 8, 93.
- Fang ZF, Liu CL, Ye TT, Huang C, Zhang ZW, Wang YP, Chan ZL (2022). Integrated transcriptome and proteome analyses provide insight into abiotic stress crosstalks in bermudagrass. *Environ Exp Bot* 199, 104864.
- Feng X, Feng P, Yu HL, Yu XY, Sun Q, Liu SY, Minh TN, Chen J, Wang D, Zhang Q, Cao L, Zhou CM, Li Q, Xiao JL, Zhong SH, Wang AX, Wang LJ, Pan HY, Ding XD (2020). GsSnRK1 interplays with transcription factor GsERF7 from wild soybean to regulate soybean stress resistance. *Plant Cell Environ* 43, 1192–1211.
- Hu ZR, Huang XB, Amombo E, Liu A, Fan JB, Bi AY, Ji K, Xin HP, Chen L, Fu JM (2020). The ethylene responsive factor CdERF1 from bermudagrass (*Cynodon dactylon*) positively regulates cold tolerance. *Plant Sci* 294, 110432.
- Huang XB, Ameer M, Chen L (2021). Bermudagrass *Cd-WRKY50* gene negatively regulates plants' response to salt stress. *Environ Exp Bot* 188, 104513.

- Huang XB, Cao LW, Fan JB, Ma GJ, Chen L (2022). CdWRKY2-mediated sucrose biosynthesis and CBF-signaling pathways coordinately contribute to cold tolerance in bermudagrass. *Plant Biotechnol J* **20**, 660–675.
- Ishii T, Numaguchi K, Miura K, Yoshida K, Thanh PT, Htun TM, Yamasaki M, Komeda N, Matsumoto T, Terauchi R, Ishikawa R, Ashikari M (2013). *OsLG1* regulates a closed panicle trait in domesticated rice. *Nat Genet* **45**, 462–465.
- Jarvis DE, Ho YS, Lightfoot DJ, Schmöckel SM, Li B, Borm TJA, Ohyanagi H, Mineta K, Michell CT, Saber N, Kharbatia NM, Rupper RR, Sharp AR, Dally N, Boughton BA, Woo YH, Gao G, Schijlen EGWM, Guo XJ, Momin AA, Negrão S, Al-Babili S, Gehring C, Roessner U, Jung C, Murphy K, Arold ST, Gojobori T, Van Der Linden CG, Van Loo EN, Jellen EN, Maughan PJ, Tester M (2017). The genome of *Chenopodium quinoa*. *Nature* **542**, 307–312.
- Ji H, Kim SR, Kim YH, Kim H, Eun MY, Jin ID, Cha YS, Yun DW, Ahn BO, Lee MC, Lee GS, Yoon UH, Lee JS, Lee YH, Suh SC, Jiang WZ, Yang JI, Jin P, McCouch SR, An G, Koh HJ (2010). Inactivation of the CTD phosphatase-like gene *OsCPL1* enhances the development of the abscission layer and seed shattering in rice. *Plant J* **61**, 96–106.
- Jiang LY, Ma X, Zhao SS, Tang YY, Liu FX, Gu P, Fu YC, Zhu ZF, Cai HW, Sun CQ, Tan LB (2019). The APETALA2-like transcription factor SUPERNUMERARY BRACT controls rice seed shattering and seed size. *Plant Cell* **31**, 17–36.
- Jin T, Sun YY, Shan Z, He JB, Wang N, Gai JY, Li Y (2021). Natural variation in the promoter of *GsERD15B* affects salt tolerance in soybean. *Plant Biotechnol J* **19**, 1155–1169.
- Konishi S, Izawa T, Lin SY, Ebana K, Fukuta Y, Sasaki T, Yano M (2006). An SNP caused loss of seed shattering during rice domestication. *Science* **312**, 1392–1396.
- Lee J, Park JJ, Kim SL, Yim J, An G (2007). Mutations in the rice liguleless gene result in a complete loss of the auricle, ligule, and laminar joint. *Plant Mol Biol* **65**, 487–499.
- Li C, Zhou A, Sang T (2006). Rice domestication by reducing shattering. *Science* **311**, 1936–1939.
- Li GW, Wang LJ, Yang JP, He H, Jin HB, Li XM, Ren TH, Ren ZL, Li F, Han X, Zhao XG, Dong LL, Li YW, Song ZP, Yan ZH, Zheng NN, Shi CL, Wang ZH, Yang SL, Xiong ZJ, Zhang ML, Sun GH, Zheng X, Gou MY, Ji CM, Du JK, Zheng HK, Doležel J, Deng XW, Stein N, Yang QH, Zhang KP, Wang DW (2021). A high-quality genome assembly highlights rye genomic characteristics and agronomically important genes. *Nat Genet* **53**, 574–584.
- Li HG, Cheng X, Zhang LP, Hu JH, Zhang FG, Chen BY, Xu K, Gao GZ, Li H, Li LX, Huang Q, Li ZY, Yan GX, Wu XM (2018). An integration of genome-wide association study and gene co-expression network analysis identifies candidate genes of stem lodging-related traits in *Brassica napus*. *Front Plant Sci* **9**, 796.
- Lightfoot DJ, Jarvis DE, Ramaraj T, Lee R, Jellen EN, Maughan PJ (2017). Single-molecule sequencing and Hi-C-based proximity-guided assembly of amaranth (*Amaranthus hypochondriacus*) chromosomes provide insights into genome evolution. *BMC Biol* **15**, 74.
- Liljegren SJ, Ditta GS, Eshed Y, Savidge B, Bowman JL, Yanofsky MF (2000). SHATTERPROOF MADS-box genes control seed dispersal in *Arabidopsis*. *Nature* **404**, 766–770.
- Liljegren SJ, Roeder AHK, Kempin SA, Gremski K, Østergaard L, Guimil S, Reyes DK, Yanofsky MF (2004). Control of fruit patterning in *Arabidopsis* by INDEHISCENT. *Cell* **116**, 843–853.
- Lin ZW, Griffith ME, Li XR, Zhu ZF, Tan LB, Fu YC, Zhang WX, Wang XK, Xie DX, Sun CQ (2007). Origin of seed shattering in rice (*Oryza sativa* L.). *Planta* **226**, 11–20.
- Lin ZW, Li XR, Shannon LM, Yeh CT, Wang ML, Bai GH, Peng Z, Li JR, Trick HN, Clemente TE, Doebley J, Schnable PS, Tuinstra MR, Tesso TT, White F, Yu JM (2012). Parallel domestication of the *Shattering1* genes in cereals. *Nat Genet* **44**, 720–724.
- Liu MY, Sun TX, Liu CL, Zhang H, Wang WL, Wang YP, Xiang L, Chan ZL (2022). Integrated physiological and transcriptomic analyses of two warm- and cool-season turfgrass species in response to heat stress. *Plant Physiol Biochem* **170**, 275–286.
- Lv SW, Wu WG, Wang MH, Meyer RS, Ndjondjop MN, Tan LB, Zhou HY, Zhang JW, Fu YC, Cai HW, Sun CQ, Wing RA, Zhu ZF (2018). Genetic control of seed shattering during African rice domestication. *Nat Plants* **4**, 331–337.
- Ma X, Vaistij FE, Li Y, Jansen van Rensburg WS, Harvey S, Bairu MW, Venter SL, Mavengahama S, Ning ZM, Graham IA, Van Deynze A, Van De Peer Y, Denby KJ (2021). A chromosome-level *Amaranthus cruentus* genome assembly highlights gene family evolution and biosynthetic gene clusters that may underpin the nutritional

- value of this traditional crop. *Plant J* **107**, 613–628.
- Montgomery JS, Giacomini D, Waithaka B, Lanz C, Murphy BP, Campe R, Lerchl J, Landes A, Gatzmann F, Janssen A** (2020). Draft genomes of *Amaranthus tuberculatus*, *Amaranthus hybridus*, and *Amaranthus palmeri*. *Genome Biol Evol* **12**, 1988–1993.
- Munusamy U, Abdullah SNA, Aziz MA, Khazaai H** (2013). Female reproductive system of *Amaranthus* as the target for *Agrobacterium*-mediated transformation. *Adv Biosci Biotechnol* **4**, 28413.
- Ning WF, Zhai H, Yu JQ, Liang S, Yang X, Xing XY, Huo JL, Pang T, Yang YL, Bai X** (2017). Overexpression of *Glycine soja* *WRKY20* enhances drought tolerance and improves plant yields under drought stress in transgenic soybean. *Mol Breeding* **37**, 19.
- Rajani S, Sundaesan V** (2001). The *Arabidopsis* myc/bHLH gene *ALCATRAZ* enables cell separation in fruit dehiscence. *Curr Biol* **11**, 1914–1922.
- Robles P, Pelaz S** (2004). Flower and fruit development in *Arabidopsis thaliana*. *Int J Dev Biol* **49**, 633–643.
- Shen XJ, Wang YY, Zhang YX, Guo W, Jiao YQ, Zhou XA** (2018). Overexpression of the wild soybean R2R3-MYB transcription factor GsMYB15 enhances resistance to salt stress and *Helicoverpa armigera* in transgenic *Arabidopsis*. *Int J Mol Sci* **19**, 3958.
- Song JM, Guan ZL, Hu JL, Guo CC, Yang ZQ, Wang S, Liu DX, Wang B, Lu SP, Zhou R, Xie WZ, Cheng YF, Zhang YT, Liu KD, Yang QY, Chen LL, Guo L** (2020). Eight high-quality genomes reveal pan-genome architecture and ecotype differentiation of *Brassica napus*. *Nat Plants* **6**, 34–45.
- Sun PY, Zhang WH, Wang YH, He Q, Shu F, Liu H, Wang JM, Wang J, Yuan LP, Deng HF** (2016). *OsGRF4* controls grain shape, panicle length and seed shattering in rice. *J Integr Plant Biol* **58**, 836–847.
- Wang XY, Huang WL, Yang ZM, Liu J, Huang BR** (2016). Transcriptional regulation of heat shock proteins and ascorbate peroxidase by CtHsfA2b from African bermudagrass conferring heat tolerance in *Arabidopsis*. *Sci Rep* **6**, 28021.
- Xu X, Liu WW, Liu XY, Cao YP, Li XN, Wang GY, Fu CX, Fu JM** (2022). Genetic manipulation of bermudagrass photosynthetic biosynthesis using *Agrobacterium*-mediated transformation. *Physiol Plant* **174**, e13710.
- Ye TT, Wang YP, Feng YQ, Chan ZL** (2021). Physiological and metabolomic responses of bermudagrass (*Cynodon dactylon*) to alkali stress. *Physiol Plant* **171**, 22–33.
- Yoon J, Cho LH, Kim SL, Choi H, Koh HJ, An G** (2014). The BEL1-type homeobox gene *SH5* induces seed shattering by enhancing abscission-zone development and inhibiting lignin biosynthesis. *Plant J* **79**, 717–728.
- Yu Y, Duan XB, Ding XD, Chen C, Zhu D, Yin KD, Cao L, Song XW, Zhu PH, Li Q, Nisa Z, Yu JY, Du JY, Song Y, Li HQ, Liu BD, Zhu YM** (2017). A novel AP2/ERF family transcription factor from *Glycine soja*, GsERF71, is a DNA binding protein that positively regulates alkaline stress tolerance in *Arabidopsis*. *Plant Mol Biol* **94**, 509–530.
- Zhang B, Chen S, Liu JX, Yan YB, Chen JB, Li DD, Liu JY** (2022). A high-quality haplotype-resolved genome of common bermudagrass (*Cynodon dactylon* L.) provides insights into polyploid genome stability and prostrate growth. *Front Plant Sci* **13**, 890980.
- Zhang B, Liu JX, Wang XS, Wei ZW** (2018a). Full-length RNA sequencing reveals unique transcriptome composition in bermudagrass. *Plant Physiol Biochem* **132**, 95–103.
- Zhang B, Shi JA, Chen JB, Li DD, Li JJ, Guo HL, Zong JQ, Wang Y, Guo AG, Liu JX** (2016). Efficient virus-induced gene silencing in *Cynodon dactylon* and *Zoysia japonica* using rice tungro bacilliform virus vectors. *Sci Hortic* **207**, 97–103.
- Zhang Y, Xu AX, Lang LN, Wang Y, Liu X, Liang FH, Zhang BB, Qin MF, Dalelhan J, Huang Z** (2018b). Genetic mapping of a lobed-leaf gene associated with salt tolerance in *Brassica napus* L. *Plant Sci* **269**, 75–84.
- Zhong H, Guo QQ, Chen L, Ren F, Wang QQ, Zheng Y, Li XB** (2012). Two *Brassica napus* genes encoding NAC transcription factors are involved in response to high-salinity stress. *Plant Cell Rep* **31**, 1991–2003.
- Zhou Y, Lu DF, Li CY, Luo JH, Zhu BF, Zhu JJ, Shangguan YY, Wang ZX, Sang T, Zhou B, Han B** (2012). Genetic control of seed shattering in rice by the APETALA2 transcription factor SHATTERING ABORTION1. *Plant Cell* **24**, 1034–1048.
- Zhuang YB, Wang XT, Li XC, Hu JM, Fan LC, Landis JB, Cannon SB, Grimwood J, Schmutz J, Jackson SA, Doyle JJ, Zhang XS, Zhang DJ, Ma JX** (2022). Phylogenomics of the genus *Glycine* sheds light on polyploid evolution and life-strategy transition. *Nat Plants* **8**, 233–244.

The Fundamental Biological Problems in the Development and Utilization of New Forage Grass

Liwen Cao¹, Rui Lu², Jibiao Fan³, Longxing Hu^{2*}, Liang Chen^{1*}

¹Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074, China; ²Department of Pratacultural Sciences, College of Agriculture, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China; ³College of Animal Science and Technology, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China

Abstract Forage grass is the cornerstone of animal husbandry. However, the shortage of forage grass caused by the lack of elite varieties and simple planting structure has been a bottleneck for the forage grass industry. Therefore, the productive yield potential of new forage grass species besides developing traditional forage grass should be mined. New forage grasses developed in recent years have great advantages over the traditional forage grasses in their feeding value, including yield, nutritional quality, adaptability, and stress resistance. In this review, we summarized the research progress, development trend, and core competitive value of several new forage grasses, including bermudagrass (*Cynodon dactylon*), triticale (*×Triticosecale* Wittmack), quinoa (*Chenopodium quinoa*), forage rapeseed (*Brassica napus*), grain amaranth, sesban (*Sesbania cannabina*), and wild soybean (*Glycine soja*). We also discussed the basic biological problems in new forage breeding. Finally, we provided suggestions and strategies for innovation of the new forage grass and sustainable development of forage grass industry, ensuring food security.

Key words new forage grass, molecular design breeding, basic biological problems, food security

Cao LW, Lu R, Fan JB, Hu LX, Chen L (2022). The fundamental biological problems in the development and utilization of new forage Grass. *Chin Bull Bot* **57**, 826–836.

* Authors for correspondence. E-mail: grass@hunau.edu.cn; chenliang888@wbcas.cn

(责任编辑: 朱亚娜)