

· 评述 · 饲草生物学专辑

狼尾草属牧草研究进展

侯新村, 滕珂, 郭强, 赵春桥, 高康, 岳跃森*, 范希峰*

北京市农林科学院草业花卉与景观生态研究所, 北京 100097

摘要 狼尾草属(*Pennisetum*)植物是优良的牧草, 全世界约有140种。我国利用常规育种与现代生物育种方法已培育优良品种23个, 为其开发利用奠定了良好的资源基础。该文重点综述了狼尾草属牧草生物生态学、种植与栽培生理学和青贮加工等领域的研究进展, 并对今后需开展的工作, 如狼尾草属牧草高产与抗逆的生物学基础研究、遗传学机制发掘、多抗且高产狼尾草属牧草优良品种培育、繁育与栽培技术及青贮关键技术研究进行了展望, 以促进狼尾草属牧草的产业化应用。

关键词 狼尾草属, 牧草, 品种, 抗逆性, 青贮饲料

侯新村, 滕珂, 郭强, 赵春桥, 高康, 岳跃森, 范希峰 (2022). 狼尾草属牧草研究进展. 植物学报 57, 814–825.

狼尾草属(*Pennisetum*)隶属禾本科(Gramineae)黍亚科(Panicoideae), 为一年生或多年生草本植物。其叶片线形, 扁平或内卷, 圆锥花序紧缩呈穗状圆柱体; 小穗单生或2–3枚簇生, 无柄或具短柄, 具1–2朵小花, 其下托有总苞状刚毛; 刚毛长于或短于小穗, 光滑、粗糙或被长柔毛而呈羽毛状, 随同小穗一起脱落, 其下有或无总梗; 颖片不等长, 第1小花雄性或中性, 外稃与小穗等长或稍短于小穗, 有内稃; 第2小花两性, 外稃厚纸质或革质, 平滑, 等长或短于第1小花外稃, 边缘质薄且平坦, 包裹同质的内稃, 顶端常游离(陈志彤等, 2010)。

全世界约有狼尾草属植物140种, 主要分布于热带和亚热带地区, 少数种类分布于温寒地带, 非洲为其分布中心。多数狼尾草属牧草须根系发达且密集, 茎直立, 产量高、生长期长且适应性广, 喜温暖、湿润, 少病虫害, 不耐低温和霜冻, 是热带和亚热带地区广泛种植的优良牧草(陈志彤等, 2010; 陈卢亮, 2012; 王文强等, 2018)。

由于具有较强的抗逆性、耐贫瘠能力、适度的耐盐碱性、较低的水资源消耗及独特的园林景观利用价值, 狼尾草属植物还可用于水土保持、防风固沙和园林造景, 具有较好的生态修复和景观应用前景(张怀山, 2011; 王丽宏等, 2016)。

1 狼尾草属牧草种质资源

1.1 概述

作为优良牧草, 狼尾草属(*Pennisetum*)植物已在世界各地广泛引种利用。我国人工栽培利用的种主要有多年生象草(*P. purpureum*)、一年生美洲狼尾草(*P. glaucum*, 又称御谷、珍珠粟)及象草与美洲狼尾草的杂交种, 即杂交狼尾草(美洲狼尾草♀ × 象草♂, *P. glaucum* × *P. purpureum*)和热研4号王草(象草♀ × 美洲狼尾草♂, *P. purpureum* × *P. glaucum*) (陈志彤等, 2010)。杂交狼尾草兼有象草的高产和美洲狼尾草的优良品质, 适口性好、适应性强、生长迅速、寿命长且营养丰富, 干物质中含粗蛋白11%, 粗脂肪2.3%, 粗纤维30%, 无氮浸出物45.8%, 粗灰分10.2% (白淑娟等, 1997; 陈志彤等, 2010) (图1)。

在我国东北、华北、华东、中南和西南各省均有狼尾草属野生种及野生近缘种的分布, 《中国植物志》与相关文献记载有象草、御谷、铺地狼尾草(*P. clandestinum*)、牧地狼尾草(*P. setosum*)、陕西狼尾草(*P. shaanxiense*)、西藏狼尾草(*P. lanatum*)、乾宁狼尾草(*P. qianningense*)、狼尾草(*P. alopecuroides*)、四川狼尾草(*P. sichuanense*)、白草(*P. centrasiticum*)、长序狼尾草(*P. longissimum*)、

收稿日期: 2022-08-16; 接受日期: 2022-11-15

基金项目: “草种优良品种选育” 国家林业和草原局应急科技揭榜挂帅项目(No.20220105)和河北省重点研发计划(No.22324002D)

* 通讯作者。E-mail: yysen2008@sina.com; fanxifeng@baafs.net.cn

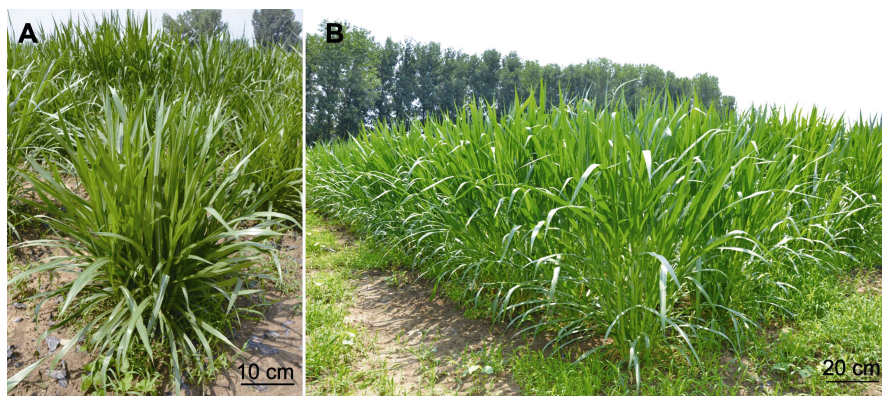


图1 杂交狼尾草单株与株群
(A) 单株; (B) 株群

Figure 1 Individual plant and population of *P. purpureum* × *P. glaucum*
(A) Individual plant; (B) Population

兰平狼尾草(*P. centrasiaticum* var. *lanpingense*)和中型狼尾草(*P. longissimum* var. *intermedium*) 11种2变种(中国科学院中国植物志编辑委员会, 1990; 张怀山, 2011; 王丽宏等, 2016; 王文强等, 2018)。

1.2 主要育种技术及应用

自20世纪80年代初我国引进美洲狼尾草、象草及其杂交种以来, 陆续在狼尾草属牧草引种驯化及选择、杂交和辐射育种等领域开展了大量研究与应用工作(石秀兰等, 2018; 王文强等, 2018), 并取得了明显的经济和生态效益。

武炳超等(2018)研究发现, 秋水仙素处理杂交狼尾草种子的临界剂量浓度为0.3%, 且不同浓度和处理时间组合均对杂交狼尾草种子发芽有不同程度的影响; 此外, 100、500和700 Gy三个剂量的⁶⁰Co-γ射线处理均可促进杂交狼尾草种子发芽, 抑制幼苗初期生长。苏艳等(2019)研究了杂交狼尾草腋芽的离体培养与组培快繁技术, 发现其最佳诱导、增殖和生根培养基分别为MS+2.0 mg·L⁻¹ 6-BA+0.4 mg·L⁻¹ NAA、MS+3.0 mg·L⁻¹ 6-BA+0.3 mg·L⁻¹ NAA和MS+0.5 mg·L⁻¹ IBA。

中山大学与仲恺农业技术学院合作, 通过观察植株形态特征及生产性能指标, 从杂交狼尾草(*P. glaucum* cv. '23 A' × *P. purpureum* cv. 'N51')芽变系中发现了与原品种不同的芽变系, 系统选育出华南1号杂交狼尾草新品系(陈平等, 2004)。2008年冬, 北京市

农林科学院将于北京小汤山实验基地采集的国审品种紫光狼尾草种子, 播种于日光温室内育苗; 2009年春, 移栽至大田, 在田间筛选到1个不同于原品种的变异单株, 经品比试验与系统选育, 于2014年培育出穗形直立、株型紧凑且性状稳定一致的新品系; 2017年开展区域试验, 2021年育成新品种丽秋狼尾草。

中国热带农业科学院从哥伦比亚国际热带农业中心引进象草和美洲狼尾草杂交种, 通过多年田间实验, 发现该杂交种的干物质产量达59 670 kg·hm⁻², 比对照高21.9%, 区域实验结果比对照高11.3%–27.3%, 生产实验结果比对照高13.3%–25.0%, 进而育成热研4号王草(刘国道等, 2002)。广西畜牧研究所所以高产的杂交狼尾草为母本、优质矮象草为父本进行有性杂交, 于1992年获得F₁代, 利用F₁代的杂种优势进行无性繁殖, 1993–1994年单株鉴定筛选, 从中获得综合性状优良的单株7号, 最后育成桂牧1号杂交象草(梁英彩, 1999)。

江苏省农业科学院开展的狼尾草属种间杂交实验结果表明, 父母本花期相遇研究杂交实验中母本Tift23A的开花期与播种期有关; 父本Nsi的开花期则不受移栽期与刈割的影响, 稳定于11月下旬; 在北纬25°以南的闽南和两广地区, 杂交狼尾草亲本的开花期与其生长期积温高低无关(白淑娟等, 1996)。在此基础上, 她们以Tift23DA矮秆美洲狼尾草不育系为母本, 以穗长、粒大、丰产性状好且恢复性强的Bi13B-6为父本配制了种内杂交组合, 通过连续10年的美洲

狼尾草新组合选配、鉴定、品比、区域实验和生产利用, 确认23DA × 3B-6组合的杂交种宁杂4号美洲狼尾草为狼尾草新品种(白淑娟等, 2002)。丁成龙等(2008)对收集的105株象草N51自交种子苗进行长期观测, 发现其在生物学特性、生物产量、营养品质、光周期诱导敏感性及种间杂交不同组合间的再生性上表现出较大差异。

福建省农业科学院专家以美洲狼尾草不育系Tift-23A为母本、象草N51为父本, 配制种间杂交种获得F₁种子, 并加以辐射诱变和田间双重筛选选育, 育成闽牧6号杂交狼尾草(陈钟佃等, 2012)。

1.3 主要育成品种

截至目前, 我国共有23个狼尾草属牧草品种通过国家审定。其中, 17个品种通过全国草品种审定委员会审定, 6个品种通过国家林业局林木品种审定委员会(或国家林业和草原局草品种审定委员会)审定(表1)。

2 狼尾草属牧草基础生物学

基础生物学研究是认识植物生长发育过程和培育优良品种的基础, 国内外学者在狼尾草属牧草基础生物学领域开展了大量研究工作。Muktar等(2019)对收集的105份象草资源进行了测序, 筛选出980个高多态性的SNP分子标记, 用于划分种群结构和分析遗传多样性, 证实了利用这些材料进行分子标记辅助育种的潜力。Zhang等(2016)利用磁珠富集方法开发了15对SSR引物, 检测了9个品种和46份变异株的遗传多样性, 为狼尾草属牧草资源保存、登记和育种提供了参考。Guo等(2022b)利用转录组数据开发了狼尾草属特异性SSR分子标记, 解析了38份资源的遗传多样性, 建立了SSR指纹图谱, 为狼尾草属牧草资源收集和利用奠定了基础。石秀兰等(2018)利用SRAP分子标记对13份狼尾草属优质牧草种质进行了遗传多样性分析, 并构建了DNA指纹图谱, 论证了SRAP标记对狼尾草属不同品种鉴定的可行性。Xu等(2021)对4种狼尾草属牧草进行叶绿体基因组测序分析, 结果表明牧地狼尾草与御谷的亲缘关系更近, 其次是铺地狼尾草和狼尾草。利用牛鞭草属(*Hemarthria*)的EST-SSR引物, Zhou等(2019)分析了35份狼尾草属牧草的系统进化特征和遗传多样性, 结果表明其中

66%的物种具有种群间遗传多样性, 其它34%发生了种内变异。Wang等(2018)对紫象草(*P. purpureum* cv. 'Zise')进行了基因组调研, 发现紫象草的基因组大小为2.01 Gb, 同时开发了83 706个SSR标记, 为研究狼尾草属植物提供了丰富的基因信息。

象草染色体水平基因组的获得为研究其异源四倍体形成和进化历史提供了新见解, A亚基因组主要调控生长发育和光合作用, B亚基因组主要负责转运和抵抗环境胁迫; 同时发现象草纤维素高的特性与其纤维素合成相关基因家族的扩张以及高表达有关(Zhang et al., 2022)。此外, 象草基因组测序的完成, 明确了象草的进化地位, 解析了紫色象草花青素积累及其快速生长的分子机制, 对象草作为优良饲草和潜在能源草的分子改良育种具有重要意义, 同时为该属的系统进化研究及产业化开发利用提供了重要资源(Yan et al., 2021b)。对2种不同株高的象草进行转录组测序, 发现较矮的象草中赤霉素合成通路中的KS和GA2ox基因表达量较低, 导致GA₁含量下降, 进而使株高变矮; 同时赤霉素合成受阻也抑制了木质素的积累, 阻碍细胞壁形成, 进而影响象草的品质和产量(Yan et al., 2021a)。巴西农牧业研究公司的专家对100份象草资源的生物质能潜力进行了系统评估, 发现来自喀麦隆的材料株高更高, 茎秆直径、生物量和热值更大(Rocha et al., 2017); 通过连续6个生长季的产量评价与系统研究, 根据随机回归模型和表型距离建立了评价指标, 证明能够通过育种学方法提高象草的产量(Rocha et al., 2018)。Maksup等(2020)研究了象草纤维素和木质素合成相关基因的表达情况, 结合生理生化指标分析证明NP (Napier Phetchaboon)和NL (Napier Yak Lampang)的耐盐性最强, 最适合用于生产生物乙醇。朱婷等(2019)研究了遮光及复光处理对紫叶狼尾草叶色及生理变化的影响, 结果显示遮光处理抑制新叶花青素的合成, 而复光处理后叶色逐渐转紫, 光照对PPO多酚氧化酶和POD活性无明显影响。

御谷有6类21个LEA基因, 它们随机分布在7条染色体上。Divya等(2021)对PgLEA7的功能进行了研究, 发现其758 bp的启动子序列(*PgLEAPC*)在耐受盐、干旱、热和冷害等非生物胁迫中具有重要作用。Shinde等(2018)对2种耐盐性差异的御谷(耐盐品种(ICMB01222)以及盐敏感品种(ICMB081))在盐胁迫

表1 1987–2021年我国狼尾草属审定品种
Table 1 Approved varieties of *Pennisetum* in China 1987–2021

序号	种名	品种名	拉丁名	登记号/ 品种编号	登记 时间	品种 类别	选育单位
1	美洲狼尾草	宁牧26-2	<i>P. glaucum</i> cv. 'Ningmu No.26-2'	38	1989	育成	江苏省农业科学院土壤肥料研究所
2	杂交狼尾草	杂交狼尾草	<i>P. glaucum</i> × <i>P. purpureum</i>	47	1989	引进	江苏省农业科学院土壤肥料研究所
3	象草	华南	<i>P. purpureum</i> cv. 'Huanan'	66	1990	地方	广西壮族自治区畜牧研究所和华南热带作物研究所
4	矮象草	摩特	<i>P. purpureum</i> cv. 'Mott'	134	1994	引进	广西壮族自治区畜牧研究所
5	美洲狼尾草	宁杂3号	<i>P. glaucum</i> cv. 'Ningza No.3'	195	1998	育成	江苏省农业科学院土壤肥料研究所
6	杂交狼尾草	热研4号	<i>P. purpureum</i> × <i>P. tyhoideum</i> cv. 'Reyan No. 4'	196	1998	引进	中国热带农业科学院热带作物品种资源研究所
7	多穗狼尾草	海南	<i>P. polystachion</i> cv. 'Hainan'	122	1998	野生 栽培	广东省农业科学院畜牧研究所
8	杂交象草	桂牧1号	(<i>P. glaucum</i> × <i>P. purpureum</i>) × <i>P. purpureum</i> cv. 'Guimu No.1'	211	2000	育成	广西壮族自治区畜牧研究所
9	美洲狼尾草	宁杂4号	<i>P. glaucum</i> cv. 'Ningza No.4'	220	2001	育成	江苏省农业科学院草牧业研究开发中心和南京富得草业开发研究所
10	东非狼尾草	威提特	<i>P. cladestinum</i> cv. 'Whittet'	241	2002	引进	云南省肉牛和牧草研究中心
11	杂交狼尾草	邦得1号	<i>P. glaucum</i> × <i>P. purpureum</i> cv. 'Bangde No.1'	315	2005	育成	广西北海绿邦生物景观发展有限公司和南京富得草业开发研究所
12	象草	德宏	<i>P. purpureum</i> cv. 'Dehong'	340	2007	地方	云南省肉牛和牧草研究中心
13	狼尾草	紫光	<i>P. alopecuroides</i> cv. 'Ziguang'	国R-SV-PA-005-2007	2007	育成	北京市农林科学院
14	象草	桂闽引	<i>P. purpureum</i> cv. 'Guiminyin'	396	2010	引进	广西壮族自治区畜牧研究所和福建省畜牧总站
15	象草	苏牧2号	<i>P. purpureum</i> cv. 'Sumu No.2'	397	2010	育成	江苏省农业科学院畜牧研究所和浙江绍兴白云建设有限公司
16	象草	紫色	<i>P. purpureum</i> cv. 'Purple'	468	2014	引进	广西壮族自治区畜牧研究所和福建省畜牧总站
17	狼尾草	长穗	<i>P. alopecuroides</i> cv. 'Changsui'	京S-SC-PA-038-2015	2015	育成	北京市农林科学院
18	狼尾草	矮株	<i>P. alopecuroides</i> cv. 'Aizhu'	京S-SC-PA-039-2015	2015	育成	北京市农林科学院
19	东方狼尾草	雪绒	<i>P. orientale</i> cv. 'Xuerong'	京S-SV-PO-046-2016	2016	育成	北京市农林科学院
20	狼尾草	丽人	<i>P. alopecuroides</i> cv. 'Liren'	京S-SC-PA-024-2017	2017	育成	北京市农林科学院
21	杂交狼尾草	闽牧6号	<i>P. glaucum</i> × <i>P. purpureum</i> cv. 'Minmu No.6'	241	2019	育成	福建省农业科学院农业生态研究所
22	狼尾草	陵山	<i>P. alopecuroides</i> cv. 'Lingshan'	570	2019	野生 栽培	河北农业大学
23	狼尾草	丽秋	<i>P. alopecuroides</i> cv. 'Liquiu'	国S-BV-PA-007-2021	2021	育成	北京市农林科学院

处理后进行转录组测序,筛选出11 627个差异表达基因;耐盐品种ICMB01222中泛素介导的蛋白水解和苯丙素合成途径被激活,而盐敏感品种ICMB081中的糖酵解和核糖体基因被明显抑制,并且*SBP*基因仅在耐盐品种(ICMB01222)中差异表达。御谷荧光定量内参基因筛选,发现*EF-1α*和*UBC-E2*是最佳内参基因,可用于不同胁迫条件下基因的定量分析(Shivhare and Lata, 2016)。在烟草(*Nicotiana tabacum*)中异源表达御谷*PgDREB2A*基因,可增加叶面积、根系数量、根长及鲜重,显著提高烟草对200 mmol·L⁻¹

NaCl以及400 mmol·L⁻¹甘露醇的抗性(Agarwal et al., 2010)。Li等(2015)克隆了杂交狼尾草、象草、红象草(*P. purpureum* cv. 'Red')、台湾象草(*P. purpureum* cv. 'Taiwan')和矮象草(*P. purpureum* cv. 'Mott')的蔗糖磷酸合成酶(*SPS*)基因,发现杂交狼尾草的*SPS*基因有1个核苷酸和4个氨基酸的多态性位点。全基因组关联分析(*GWAS*)发现了御谷抗氧化途径中的18个候选基因,为高抗氧化御谷资源利用以及新品种培育提供了基因资源(Yadav et al., 2021)。

Zhang等(2015)通过对9种狼尾草属牧草进行染

染色体核型分析,揭示了狼尾草属牧草的亲缘关系和染色体进化历史,为其育种提供了理论依据。杂交狼尾草和杂交象草核型分析结果表明,杂交狼尾草和桂牧1号杂交象草均为三倍体,它们的染色体基数为 $x=7$,染色体数目为 $2n=21$ 条,并且桂牧1号杂交象草的进化程度高于杂交狼尾草(罗宗志等, 2016)。Zhu等(2020)利用转录组测序筛选出紫叶狼尾草叶色变化过程中的关键基因,为紫叶狼尾草的叶色改良提供了依据。Liu等(2022)率先利用PacBio全长转录组测序技术完成紫叶狼尾草的全长转录组测序,联合Illumina数据解析了花青素积累的转录调控机制。Li等(2020)通过对巨菌草(*P. giganteum*)全长转录组测序,揭示了C18不饱和脂肪酸合成和代谢途径在巨菌草响应低温胁迫中的作用,为阐明巨菌草低温胁迫响应机制提供了丰富的转录本信息(Li et al., 2020)。

3 狼尾草属牧草的抗逆性

3.1 抗旱性

干旱和半干旱地区约占全球陆地面积的30%,干旱胁迫严重影响植物的生长发育和产量(Sivakumar et al., 2005)。狼尾草属植物珍珠粟能耐受干旱以及高温等恶劣的环境条件(Shivhare and Lata, 2017)。通过转录组学分析确定了参与珍珠粟应激反应的功能基因和通路(Dudhate et al., 2018; Jaiswal et al., 2018; Shinde et al., 2018; Shivhare et al., 2020)。已有研究表明,应激应答基因分为2类,一类是功能性基因,编码胚胎晚期相关蛋白、解毒酶、热休克蛋白和分子伴侣等蛋白质,直接保护植物免受非生物胁迫;另一类是调控性基因,编码蛋白激酶和转录因子等蛋白,参与胁迫信号的感知和转导(Shinozaki et al., 2003)。转录因子NAC可以通过ABA介导的途径正向调控相关胁迫基因的表达,增强植株对干旱胁迫的耐受性(Jiang et al., 2019)。随着珍珠粟($2n=2x=14$, AA)基因组的公布(Varshney et al., 2017),发现其基因组包含151个NAC转录因子,它们分布在7条染色体上,尤其是PgNAC137、PgNAC036、PgNAC007、PgNAC020、PgNAC060、PgNAC142、PgNAC074和PgNAC011的基因表达受到干旱胁迫的强烈诱导和调节,暗示这些基因在珍珠粟抵御干旱胁迫中发挥关键性作用(Dudhate et al., 2021)。值得注意的是,

Yan等(2021a)公布了异源四倍体象草基因组($2n=4x=28$, AABB),发现象草A基因组与同属二倍体珍珠粟的A基因组具有很高的同源性,通过比较基因组和转录组分析显示,一些与花青素和黄酮类化合物生物合成相关的关键酶编码基因家族在叶片中扩张并上调表达,驱动了这些主要花青素化合物的合成,进而促使四倍体象草具有较高的花青素含量;此外,与 C_4 植物光合作用(NAD-ME、NADP-ME和PEPCK)和激素信号转导通路相关的基因的高拷贝数和高转录水平促进了象草的快速生长,并使其具有更高的水分利用效率,能在干燥环境中生存。预示着进一步通过多组学及基因编辑方法重点验证与珍珠粟(或象草)光合作用、激素信号转导通路及关键转录调控因子相关的基因功能,并破解其响应干旱的生物学基础,对狼尾草属植物抗旱分子育种具有极其重要的理论意义和实践价值。

3.2 抗盐性

我国盐碱地面积约有 1.0×10^8 hm²,占国土总面积的10%,主要分布在北方干旱半干旱内陆及滨海地区(朱建峰等, 2018)。多数农作物和优良牧草为盐敏感植物,抗盐遗传潜力有限,一旦土壤中的盐浓度过高便会对其造成渗透胁迫、离子毒害和氧化胁迫等伤害,严重制约了农牧业的可持续发展以及生态环境建设(Guo et al., 2020, 2022a)。耐盐植物在漫长的进化过程中逐渐形成了独特的耐盐机制,蕴藏着丰富的耐盐基因资源,发掘和鉴定优异耐盐基因有助于解决农作物以及优良牧草抗性育种中抗逆基因匮乏的问题(Flowers et al., 2015)。有研究表明,巨菌草的耐盐阈值达500 mmol·L⁻¹,盐渍条件促进巨菌草生长,且其抗氧化活性、脯氨酸含量和K⁺/Na⁺比值均显著高于对照,表明巨菌草对高盐胁迫的耐受能力较强,是盐碱地改良的首选植物(Hayat et al., 2020)。而耐盐性较弱的狼尾草属植物珍珠粟接种内生真菌土曲霉(*Aspergillus terreus*)能显著提高其耐盐性(Khushdil et al., 2019)。此外,胚胎晚期富集蛋白(late embryogenesis abundant, LEA)是增强植株抵抗干旱、低温和盐渍等多种胁迫的重要功能蛋白(Kishor et al., 2020)。Divya等(2021)报道了珍珠粟LEA7蛋白基因受空气饱和和水蒸气压差的显著诱导和调节,且该基因的启动子PgLEAPC含有非生物胁迫特异性顺式作用元件

ABRE、CCAAT、MYBS和LTRE; 在烟草中过表达 *PgLEAPC* 可显著增强转基因植株抵御盐、干旱、高温及低温的能力, 说明 *PgLEA7* 基因的启动子在珍珠粟的非生物抗逆中扮演重要角色。综上, 随着基因组测序的快速发展, 结合多组学和全基因组关联分析及基因编辑技术, 可在狼尾草属植物中发掘更多的可应用于其抗盐生物育种的关键耐盐功能基因。

3.3 抗寒性

温度是影响植物生长发育的主要环境因子, 尤其是低温胁迫会显著限制农作物或优良牧草的产量, 导致其定性和定量损失。来自温带地区的植物可通过暴露在寒冷或者非冰冻温度下以提高其抗冻性, 称为冷驯化 (Miura and Furumoto, 2013)。与 C_3 植物相比, 起源于热带和亚热带的高大 C_4 狼尾草属植物, 如象草、杂交狼尾草和巨菌草, 光合效率及氮素和水分利用效率更高, 并具有更高的生物量、较快的生长速率及良好的饲用品质, 在草牧业和生态环境建设中发挥着举足轻重的作用 (Yan et al., 2021b)。然而, 它们对低温胁迫较为敏感, 缺乏适应低温环境的能力, 严重限制了其在温带地区及海拔较高的冷凉地区推广种植。故研究狼尾草属牧草的抗寒机制已成为目前亟待解决的问题。作为细胞质与细胞外环境之间的一道屏障, 质膜被认为是低温胁迫下损伤的关键部位。植物遭遇低温胁迫时会引发细胞膜脂刚性, 导致细胞活动异常, 但植物在适应低温胁迫过程中会通过重塑膜脂组分来抵御低温环境的影响 (Garba et al., 2017)。富含不饱和脂肪酸的磷脂转变温度常低于含有大量饱和脂肪酸的磷脂, 因而质膜组分中不饱和脂肪酸含量高的植物具有较强的抗寒性 (Murata et al., 1992; Li et al., 2016)。已证明叶绿体脂质中多不饱和脂肪酸高水平的维持有助于植物在低温下生存及冷胁迫下叶绿体膜的正常形成 (Upchurch, 2008)。三烯脂肪酸, 如十六碳烯酸 (16, 3) 和亚麻酸 (18, 3) 是植物膜脂组分中最关键的多不饱和脂肪酸类, 它们在植物抵御低温胁迫中对保护和维持叶绿体的正确生物发生具有重要意义 (Routaboul et al., 2000)。通过气相色谱法对巨菌草的分析发现, 低温胁迫下棕榈酸 (16, 0)、硬脂酸 (18, 0) 和油酸 (18, 1) 含量降低, 而亚油酸 (18, 2) 和 α -亚麻酸 (18, 3) 含量增加, 表明十八碳不饱和脂肪酸在巨菌草抗寒中起重要作用; 进一步利用全长转录组分

析表明, 可变剪接基因参与其 α -亚麻酸的生物合成和代谢通路, 响应低温胁迫 (Li et al., 2020)。可见, 解析巨菌草响应低温胁迫的 $C18$ 不饱和脂肪酸的生物合成和代谢通路是提高其抗寒性的一个重要途径, 可为狼尾草属其它植物的抗寒分子育种提供参考。

4 狼尾草属牧草栽培生理学

温海峰等 (2017) 总结了杂交狼尾草的生物学、遗传和品质特性等方面的研究进展, 认为杂交狼尾草在边际土地和污染农田中具有广阔的应用前景。通过对铺地狼尾草在盐胁迫下的发芽、生长、代谢和根形态指标的综合分析表明, 铺地狼尾草可适应盐碱地, 并且推广种植有助于盐碱地的生态修复 (Muscolo et al., 2013)。林雪婷等 (2022) 通过比较生物炭、黄腐酸和黑曲霉对杂交狼尾草苗期生长和光合特性的影响, 发现叶面喷施黄腐酸可促进光合色素积累及提高叶片光合效率, 进而促进植株生长; 生物炭处理可提高土壤酶活性, 促进光合作用光系统 II (PSII) 物质的积累, 利于根系生长; 而黑曲霉处理的植株生长缓慢。韩卡文等 (2020) 以生长第 2 年的杂交狼尾草新品系 1 号为材料, 研究了其刈割后的再生特性及再生品质, 结果表明该新品系冬季干旱时适当补充水分, 到春季 4 月可收获第 1 茬鲜草, 加强管理, 每次刈割后适当追肥, 与灌溉相结合可促进杂交狼尾草再生。Xu 等 (2018) 报道了弯孢叶斑病菌在中国可导致皇竹草 (*P. hybridum*) 叶斑病的案例, 为深入研究该病菌的生物学基础与防治技术提供了依据。侯新村等 (2011, 2014) 在北京郊区边际土地上开展杂交狼尾草种植实验及生长特性监测分析, 进而提出了狼尾草属牧草的种植管理技术。福建省农业科学院制定了团体标准《林下种植狼尾草养羊技术规程》(T/HXCY 034-2020), 明确了狼尾草属植物作为牧草养羊的具体种植技术要求。

5 狼尾草属牧草青贮利用

青贮是一种使饲料青绿多汁特征和营养成分长期保存的简易方法, 可有效降低饲料的营养损失, 调剂饲料余缺, 提高饲料的利用率, 在生产中得到广泛应用。狼尾草属牧草生长速度快, 生物量高, 鲜草产量

可达 $90\text{--}120\text{ t}\cdot\text{hm}^{-2}$ (黄水珍, 2011)。此外, 其营养十分丰富, 以杂交狼尾草为例, 饱和、不饱和及多不饱和脂肪酸占比分别为16.9%、76%和73% (冯德庆等, 2011)。叶片品质最佳, 粗蛋白和粗脂肪占比分别达21%和 $55\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$, 钙和磷含量分别达0.33%和0.45%, 中性和酸性洗涤纤维含量分别达55%和25%, 还富含各种非必需氨基酸(刘远等, 2018); 且青贮可明显提高狼尾草属牧草降解蛋白的含量及动物对饲料蛋白的利用率(李玲等, 2010)。但由于各生长发育时期的狼尾草属牧草含水量均较高($>70\%$), 青贮发酵后会增加青贮饲料的黏性, 并有霉烂或酒酸味, 直接影响其饲用品质(陈启银等, 2003)。针对这些问题, 国内外专家在狼尾草属牧草的青贮方面开展了大量研究工作。

5.1 青贮方式

狼尾草属牧草的青贮方式主要包括袋贮和窖贮2种。袋贮在杂交狼尾草株高约为3 m时进行, 此时茎叶比约为6:4, 整株收割并切成长度约为2 cm的小段, 装入高1 m、直径50–60 cm、厚8 mm的双层塑料袋中, 压紧压实。每袋可贮鲜草75–80 kg, 边装边压紧封口, 温度高时10–20天即可完成发酵(于千桂, 2014)。窖贮时, 需将其切成1.5–2 cm的小段, 水分含量控制在65%–75%之间, 含水量过低, 发酵过程中产生的热量会导致饲草挥发物流失, 含水量过高则会产生焦化的黑色碳液, 明显降低其饲用品质(于千桂, 2014)。

5.2 添加剂的作用

田间收获的杂交狼尾草水分含量较高($>70\%$) (陈启银等, 2003), 碳水化合物含量相对较低, 发酵进程缓慢, 且发酵过程中容易发热、渗液和霉变, 导致青贮失败。因此, 青贮过程中有必要配合使用某些碳源物质、发酵过程促进剂及抑制有害微生物活动的制剂。国内外研究较多的包括发酵促进剂、发酵抑制剂、乳酸菌制剂、细胞壁降解酶制剂和绿汁发酵液等。发酵促进剂包括一些碳水化合物类物质, 如蔗糖、葡萄糖、谷类、糖蜜和乳清, 添加后能为微生物发酵提供足够的碳源, 从而促进杂交狼尾草的青贮发酵, 提升其饲用品质(李茂等, 2012; 李文杨等, 2016a; 路桂聪等, 2021)。发酵抑制剂主要用来抑制杂菌或不良微

生物的活动, 防止青贮原料腐败变质, 保证青贮发酵成功。例如, 山梨酸、乙醇和丙酸(王雁等, 2012)的添加能提升杂交狼尾草青贮饲料的品质。乳酸菌制剂能显著增加青贮饲料中乳酸、乙酸和丙酸的含量, 防止青贮饲料霉变, 同时还能增加青贮饲料中可溶性碳水化合物的含量, 降低中性和酸性洗涤纤维含量, 提升青贮狼尾草属牧草饲料品质(李小铃等, 2018; 何玮和冉启凡, 2022; 黄小云等, 2022)。细胞壁降解酶类(主要为纤维素降解酶)制剂可显著降低杂交狼尾草青贮饲料中半纤维素、中性和酸性洗涤纤维含量, 提高可溶性碳水化合物和粗蛋白含量, 及降低青贮饲料pH值和氨态氮含量, 提高乳酸的含量, 提升青贮饲料品质(黄勤楼等, 2016; 李文杨等, 2016b)。近年来, 研究人员发现绿汁发酵液也能降低青贮饲料的pH值及氨态氮、总氮、丙酸、丁酸和总挥发性脂肪酸的含量, 抑制有害微生物活性, 促进同质乳酸菌发酵, 提高乳酸菌对发酵底物水溶性碳水化合物的利用率, 提升青贮饲料品质(郑丹等, 2011)。

5.3 混合青贮

混合青贮是在狼尾草属牧草青贮时添加一些富含糖类的物质或添加适当比例的含水量低的秸秆或干草等以提高其青贮的成功率(李振武等, 2017a)。薏苡(*Coix lacryma-jobi*)秸秆与杂交狼尾草以20%和80%的比例混合青贮, 饲料中粗蛋白、水溶性碳水化合物和乳酸在所有比例混合青贮饲料中含量最高且品质最佳(李龙兴等, 2022)。杂交狼尾草(闽牧6号)与花生(*Arachis hypogaea*)秧混合青贮能有效弥补杂交狼尾草粗蛋白含量不高和花生秧可溶性碳水化合物含量较低的不足, 当混合比例为75%和25%或50%和50%时, 饲料的品质最佳, 可达到优良青贮饲料的标准(黄秀声等, 2017)。此外, 杂交狼尾草中添加6.0%柠檬酸渣和糖蜜组合能有效提升青贮饲料的品质(季崇稳, 2019)。苕麻(*Boehmeria nivea*)与杂交狼尾草混合青贮时则不能提升饲料的品质(陈鑫珠等, 2015)。有研究表明, 将稻草秸秆和干草等物质添加到高水分狼尾草属牧草中青贮虽可降低青贮饲料的水分含量, 但对其发酵品质影响不大(李振武等, 2017b)。因此, 实际生产中需因地制宜地开发适合与杂交狼尾草混合青贮发酵的配方比例, 以提升混合青贮饲料的品质, 加大其推广应用。

5.4 收获时间及凋萎青贮

不同管护措施(刈割时间及刈割后的晾晒处理(凋萎处理))下青贮杂交狼尾草的饲料品质也存在较大差别。杂交狼尾草在返青后40–90天之间均可刈割、青贮,但不同刈割时间杂交狼尾草的含水量大不相同,青贮饲料的品质也差异较大(王欣等, 2009)。狼尾草属牧草夏季生长旺盛,水分含量较高(达80%–85%),高水分含量青贮容易形成丁酸型发酵,使青贮失败。一天内不同时间刈割的杂交狼尾草,其青贮饲料品质也大不相同,其中以中午12:00收获的杂交狼尾草青贮后饲料品质最佳。牧草收割后也可经过自然晾晒或人工干燥等方法使其含水量下降到一定水平(即凋萎处理),再进行青贮(巩丽琼等, 2015)。凋萎处理虽可降低杂交狼尾草的水分含量,避免青贮过程中流汁的发生,及抑制丁酸菌活性,避免丁酸型发酵,但也抑制了乳酸菌活性,提高了青贮饲料的pH值,对发酵品质无改善作用(郑丹等, 2011),凋萎处理往往需使用添加剂来改善青贮饲料的品质。

6 总结与展望

到目前为止,国内外研究人员在狼尾草属牧草高产与抗逆生物学基础研究、快速繁育与栽培生理生态学机制和青贮加工利用等方面进行了大量探索与技术研发。为推动狼尾草属牧草资源的产业化利用,以下几方面研究有待进一步加强。

6.1 高产与抗逆生物学基础研究

开展狼尾草属牧草种质资源高通量鉴定与评价,解析其高产与抗逆分子机制及调控因素,挖掘目标性状相关功能基因,揭示狼尾草属牧草高产及适应不同逆境的生理生态机理,发掘其中的遗传规律,创制优异亲本元件,为多抗狼尾草属牧草品种培育提供材料。

6.2 多抗品种培育与繁育栽培技术研究

从全球角度来看,狼尾草属牧草在热带和亚热带地区广泛分布,但多数在温带地区不能正常越冬。我国温带或冷凉地区地域广阔,各类盐渍土广布,蕴藏着巨大的草地畜牧业生产力。今后,基于杂交、驯化和诱变等常规育种方法,结合分子标记辅助育种和基因编辑等现代分子育种技术,创制一批聚合多抗、优质且

高产特征的狼尾草属牧草新种质,定向选育多抗、高产且广适的生态修复兼饲用狼尾草属牧草优良品系,面向温带或冷凉地区选育耐寒新品种,或面向盐碱地区选育耐盐碱新品种,系统集成配套的高效繁育与栽培技术体系,实现生态修复与牧草生产双赢。

6.3 青贮关键技术参数研究

适用于狼尾草属牧草青贮的发酵促进剂、有害微生物抑制剂、乳酸菌制剂和纤维素降解酶制剂仍需进一步筛选和优化。绿汁发酵液对杂交狼尾草青贮品质的影响机制也需深入探索,特别是应明确对其品质有影响的有害微生物类群。此外,化学类发酵抑制剂对牲畜的安全性也需科学评价。目前,尚缺乏狼尾草属牧草青贮饲料的技术规范与评定标准,迫切需要构建狼尾草属牧草青贮饲料技术规程和评定的行业或国家标准。

6.4 名称规范化

目前,国内研究领域狼尾草属牧草种类和品种较多,商品化名称混乱。即使在同一研究领域,不同单位之间使用的狼尾草属植物名称也不尽一致,存在同名异物和同物异名的混乱现象,来源地不清。今后需通过指纹图谱等技术手段,规范科学名称,以便更好地开展交流与应用。

参考文献

- 白淑娟,丁成龙,顾洪如,周卫星 (1997). 美洲狼尾草资源的鉴定与评价. 国外农学-杂粮作物 (4), 26–29.
- 白淑娟,张运昌,陈德新 (1996). 杂交狼尾草亲本花期及其与杂交种产量有关的植物学性状. 江苏农业科学 (4), 61–63.
- 白淑娟,周卫星,钟小仙 (2002). 宁杂4号美洲狼尾草选育研究. 杂粮作物 22, 19–22.
- 陈卢亮 (2012). 我国狼尾草属牧草主栽品种特性介绍. 中国奶牛 (3), 5–8.
- 陈平,吴秀峰,席嘉宾,梁红 (2004). 华南1号杂交狼尾草选育初报. 仲恺农业技术学院学报 17, 56–59.
- 陈启银,张宝良,邱基洪,项云,周永华,吴春金,唐青松 (2003). 不同牧草组合的青贮效果试验. 浙江畜牧兽医 28 (5), 25–26.
- 陈鑫珠,刘远,高承芳,张晓佩,李文杨,董晓宁,翁伯琦

- (2015). 苕麻与杂交狼尾草不同混合比例的青贮效果. 福建农业学报 30, 836–840.
- 陈志彤, 黄勤楼, 潘伟彬, 黄毅斌 (2010). 狼尾草属牧草 rDNA的ITS序列分析. 草业学报 19(4), 135–141.
- 陈钟佃, 黄勤楼, 黄秀声, 冯德庆, 钟珍梅 (2012). “闽牧6号”狼尾草的选育及田间种植技术. 家畜生态学报 33, 53–55.
- 丁成龙, 张建丽, 许能祥, 顾洪如 (2008). 象草种子苗的遗传变异及种间杂交研究. 江苏农业科学 (5), 194–196, 202.
- 冯德庆, 黄勤楼, 李春燕, 黄秀声, 钟珍梅 (2011). 28种牧草的脂肪酸组成分析研究. 草业学报 20(6), 214–218.
- 巩丽琼, 陈智华, 陈仕勇, 李世丹, 龙红 (2015). 多花黑麦草青贮技术研究进展. 草业与畜牧 (3), 5–8.
- 韩卡文, 石秀兰, 韦立台, 杨磊, 张群眺, 韩瑞宏, 陈平, 郭微 (2020). 杂交狼尾草新品系1号的再生特性及品质研究. 仲恺农业工程学院学报 33(4), 1–5.
- 何玮, 冉启凡 (2022). 添加纤维素酶和乳酸菌对“桂牧1号”杂交狼尾草青贮品质的影响. 中国饲料 (3), 129–132.
- 侯新村, 范希峰, 陈龙池, 朱毅, 武菊英, 赵春桥, 李钰莹 (2014). 木质纤维素草本植物边际土地可持续生产模式探究. 中国农业大学学报 19(2), 14–20.
- 侯新村, 范希峰, 武菊英, 张永侠, 左海涛 (2011). 京郊边际土地纤维素类能源草规模化种植与管理技术. 作物杂志 (4), 98–101.
- 黄勤楼, 钟珍梅, 黄秀声, 陈钟佃, 冯德庆, 夏友国 (2016). 纤维素降解菌的筛选及在狼尾草青贮中使用效果评价. 草业学报 25(4), 197–203.
- 黄水珍 (2011). 8种狼尾草属牧草农艺性状和鲜草产量分析及相关性研究. 养殖与饲料 (11), 39–41.
- 黄小云, 陈长福, 黄勤楼, 游小凤, 冯德庆, 黄秀声 (2022). 乳酸菌和纤维素酶对狼尾草和圆叶决明混合青贮品质的影响. 畜牧与兽医 54(2), 36–40.
- 黄秀声, 游小凤, 黄小云, 黄勤楼, 钟珍梅, 冯德庆 (2017). 狼尾草和花生秧混合青贮效果研究. 家畜生态学报 38(10), 58–63.
- 季崇稳 (2019). 添加柠檬酸渣对杂交狼尾草和苜蓿青贮发酵品质的影响. 硕士论文. 南京: 南京农业大学. pp. 40.
- 李玲, 赵秀芬, 赵钢 (2010). 青贮处理对饲料蛋白质组分的影响. 中国草地学报 32(6), 110–112.
- 李龙兴, 龚正发, 周佳佳, 朱欣, 陈秀华, 付浩, 王松 (2022). 薏苡秸秆与杂交狼尾草混合青贮品质的研究. 中国饲料 (5), 143–146.
- 李茂, 字学娟, 周汉林 (2012). 葡萄糖对王草青贮品质的影响. 南方农业学报 43, 1779–1782.
- 李文杨, 陈鑫珠, 刘远, 高承芳, 张晓佩, 翁伯琦 (2016a). 添加剂和混合比例对杂交狼尾草苕麻混合青贮品质的影响. 家畜生态学报 37(8), 50–54, 60.
- 李文杨, 陈鑫珠, 张晓佩, 高承芳, 刘远, 吴贤锋, 董晓宁 (2016b). 不同添加剂对杂交狼尾草青贮品质的影响. 中国草食动物科学 36, 37–40.
- 李小铃, 关皓, 闫艳红, 张新全 (2018). 狼尾草属牧草青贮优良乳酸菌的筛选及生理生化特性研究. 草学 (4), 27–35.
- 李振武, 黄秀声, 林忠宁, 陆丞, 应朝阳, 韩海东 (2017a). 狼尾草属牧草青贮技术研究进展. 现代农业科技 (13), 233–235, 238.
- 李振武, 陆丞, 黄秀声, 林忠宁, 应朝阳, 韩海东 (2017b). 狼尾草中草药型青贮添加剂的筛选及优化. 现代农业科技 (20), 221–223, 230.
- 梁英彩 (1999). 桂牧1号杂交象草选育研究. 中国草地 21, 19–22.
- 林雪婷, 高莉娜, 宋希亮, 陈为峰, 朱奕豪, 苗新, 牛旭昌 (2022). 生物炭、黄腐酸、黑曲霉对狼尾草苗期生长及光合特性的影响. 中国草地学报 44(6), 77–84.
- 刘国道, 白昌军, 王东劲, 易克贤, 韦家少, 何华玄, 周家锁 (2002). 热研4号王草选育. 草地学报 10(2), 92–96.
- 刘远, 吴贤锋, 陈鑫珠, 高承芳, 张晓佩, 李文杨 (2018). 牧草草叶作为饲料原料的营养价值分析. 中国农学通报 34(17), 135–139.
- 路桂聪, 许辉, 王永雄, 蒋曹德 (2021). 不同添加物和密度对杂交狼尾草青贮效果的影响. 草业科学 38, 2191–2199.
- 罗宗志, 林洁荣, 罗虹建, 林志魁, 陈碧成 (2016). 杂交狼尾草和桂牧1号杂交象草的核型分析. 贵州农业科学 44(9), 8–12.
- 石秀兰, 陈平, 于得水, 韩瑞宏, 刘萍 (2018). 狼尾草属优质牧草SRAP遗传多样性分析与指纹图谱构建. 广东农业科学 45(10), 55–60.
- 苏艳, 杨宝明, 黄玉玲, 李永平, 王丽花, 龙媛, 张艺萍 (2019). 杂交狼尾草腋芽的离体培养与组培快繁技术. 山西农业科学 47, 6–8, 33.
- 王丽宏, 李会彬, 孙鑫博, 边秀举 (2016). 狼尾草野生种质资源的评价与分析. 中国农业科技导报 18(3), 134–140.
- 王文强, 周汉林, 唐军 (2018). 狼尾草属牧草研究及利用进展. 热带农业科学 38(6), 49–55, 78.
- 王欣, 王玉培, 曾宪亮, 咸育龙, 王富海, 张晓明 (2009). 刈割时间对杂交狼尾草青贮质量与营养成分含量的影响. 中国奶牛 (7), 8–11.

- 王雁, 张新全, 杨富裕 (2012). 添加丙酸和乳酸菌对杂交狼尾草青贮发酵品质的影响. *草业科学* **29**, 1468–1472.
- 温海峰, 范希峰, 朱毅, 滕文军, 韩壮, 侯新村 (2017). 杂交狼尾草作为能源植物的研究进展. *中国农学通报* **33**(3), 99–104.
- 武炳超, 张欢, 童磊, 杜昭昌, 胡家菱, 陈斌, 张新全, 刘伟, 季杨, 黄琳凯 (2018). 秋水仙素和⁶⁰Co-γ射线处理对杂交狼尾草种子萌发的影响. *黑龙江畜牧兽医* (24), 134–137.
- 于千桂 (2014). 杂交狼尾草的两种青贮方法. *科学种养* (1), 47.
- 张怀山 (2011). 狼尾草属牧草种质资源的开发利用. *中国草食动物* **31**(3), 43–44.
- 郑丹, 下条雅敬, 邵涛 (2011). 凋萎和添加绿汁发酵液对杂交狼尾草青贮发酵品质的影响. *草地学报* **19**, 273–276.
- 中国科学院中国植物志编辑委员会 (1990). 中国植物志, 第十卷第一分册. 北京: 科学出版社. pp. 361–362.
- 朱建峰, 崔振荣, 吴春红, 邓丞, 陈军华, 张华新 (2018). 我国盐碱地绿化研究进展与展望. *世界林业研究* (4), 70–75.
- 朱婷, 章陆杨, 许志敏, 郝亮, 陈琳, 刘燕珍, 丁国昌 (2019). 遮光及复光处理对紫叶狼尾草叶色及生理变化的影响. *草地学报* **27**, 263–268.
- Agarwal P, Agarwal PK, Joshi AJ, Sopory SK, Reddy MK (2010). Overexpression of PgDREB2A transcription factor enhances abiotic stress tolerance and activates downstream stress-responsive genes. *Mol Biol Rep* **37**, 1125–1135.
- Divya K, Palakolanu SR, Kishor PK, Rajesh AS, Vadez V, Sharma KK, Mathur PB (2021). Functional characterization of late embryogenesis abundant genes and promoters in pearl millet (*Pennisetum glaucum* L.) for abiotic stress tolerance. *Physiol Plant* **173**, 1616–1628.
- Dudhate A, Shinde H, Tsugama D, Liu SK, Takano T (2018). Transcriptomic analysis reveals the differentially expressed genes and pathways involved in drought tolerance in pearl millet [*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br]. *PLoS One* **13**, e0195908.
- Dudhate A, Shinde H, Yu P, Tsugama D, Gupta SK, Liu SK, Takano T (2021). Comprehensive analysis of NAC transcription factor family uncovers drought and salinity stress response in pearl millet (*Pennisetum glaucum*). *BMC Genomics* **22**, 70.
- Flowers TJ, Munns R, Colmer TD (2015). Sodium chloride toxicity and the cellular basis of salt tolerance in halophytes. *Ann Bot* **115**, 419–431.
- Garba L, Ali MSM, Oslan SN, Rahman RNZRBA (2017). Review on fatty acid desaturases and their roles in temperature acclimatisation. *J Appl Sci* **17**, 282–295.
- Guo Q, Han JW, Li C, Hou XC, Zhao CQ, Wang QH, Wu JY, Mur LAJ (2022a). Defining key metabolic roles in osmotic adjustment and ROS homeostasis in the recretohalophyte *Karelinia caspia* under salt stress. *Plant Physiol* **174**, e13663.
- Guo Q, Meng L, Han JW, Mao PC, Tian XX, Zheng ML, Mur LAJ (2020). SOS1 is a key systemic regulator of salt secretion and K⁺/Na⁺ homeostasis in the recretohalophyte *Karelinia caspia*. *Environ Exp Bot* **177**, 104098.
- Guo YD, Liu LY, Yue YS, Fan XF, Teng WJ, Zhang H, Gao K, Guan J, Chang ZH, Teng K (2022b). Development of SSR markers based on transcriptome sequencing and verification of their conservation across species of ornamental *Pennisetum* Rich. (Poaceae). *Agronomy* **12**, 1683.
- Hayat K, Zhou YF, Menhas S, Bundschuh J, Hayat S, Ullah A, Wang JC, Chen XF, Zhang D, Zhou P (2020). *Pennisetum giganteum*: an emerging salt accumulating/tolerant non-conventional crop for sustainable saline agriculture and simultaneous phytoremediation. *Environ Pollut* **265**, 114876.
- Jaiswal S, Antala TJ, Mandavia MK, Chopra M, Jasrotia RS, Tomar RS, Kheni J, Angadi UB, Iquebal MA, Golakia BA, Rai A, Kumar D (2018). Transcriptomic signature of drought response in pearl millet (*Pennisetum glaucum* L.) and development of web-genomic resources. *Sci Rep* **8**, 3382.
- Jiang DG, Zhou LY, Chen WT, Ye NH, Xia JX, Zhuang CX (2019). Overexpression of a microRNA-targeted NAC transcription factor improves drought and salt tolerance in rice via ABA-mediated pathways. *Rice* **12**, 76.
- Khushdil F, Jan FG, Jan G, Hamayun M, Iqbal A, Hussain A, Bibi N (2019). Salt stress alleviation in *Pennisetum glaucum* through secondary metabolites modulation by *Aspergillus terreus*. *Plant Physiol Biochem* **144**, 127–134.
- Kishor PBK, Suravajhala R, Rajasheker G, Marka N, Shridhar KK, Dhulala D, Scinthia KP, Divya K, Doma M, Edupuganti S, Suravajhala P, Polavarapu R (2020). Lysine, lysine-rich, serine, and serine-rich proteins: link between metabolism, development, and abiotic stress tolerance and the role of ncRNAs in their regulation. *Front Plant Sci* **11**, 546213.
- Li HC, Lu HB, Yang FY, Liu SJ, Bai CJ, Zhang YW (2015). Cloning and sequence analysis of sucrose phosphate synthase gene from varieties of *Pennisetum* species. *Genet Mol Res* **14**, 2799–2808.

- Li QY, Lei S, Du KB, Li LZ, Pang XF, Wang ZC, Wei M, Fu S, Hu LM, Xu L (2016). RNA-seq based transcriptomic analysis uncovers α -linolenic acid and jasmonic acid biosynthesis pathways respond to cold acclimation in *Camellia japonica*. *Sci Rep* 6, 36463.
- Li QY, Xiang CL, Xu L, Cui JH, Fu S, Chen BL, Yang SK, Wang P, Xie YF, Wei M, Wang ZC (2020). SMRT sequencing of a full-length transcriptome reveals transcript variants involved in C18 unsaturated fatty acid biosynthesis and metabolism pathways at chilling temperature in *Pennisetum giganteum*. *BMC Genomics* 21, 52.
- Liu LY, Teng K, Fan XF, Han C, Zhang H, Wu JY, Chang ZH (2022). Combination analysis of single-molecule long-read and Illumina sequencing provides insights into the anthocyanin accumulation mechanism in an ornamental grass, *Pennisetum setaceum* cv. 'Rubrum'. *Plant Mol Biol* 109, 159–175.
- Maksup S, Sengsai S, Laosuntisuk K, Asayot J, Pongprayoon W (2020). Physiological responses and the expression of cellulose and lignin associated genes in Napier grass hybrids exposed to salt stress. *Acta Physiol Plant* 42, 109.
- Miura K, Furumoto T (2013). Cold signaling and cold response in plants. *Int J Mol Sci* 14, 5312–5337.
- Muktar MS, Teshome A, Hanson J, Negawo AT, Habte E, Entfellner JBD, Lee KW, Jones CS (2019). Genotyping by sequencing provides new insights into the diversity of Napier grass (*Cenchrus purpureus*) and reveals variation in genome-wide LD patterns between collections. *Sci Rep* 9, 6936.
- Murata N, Ishizaki-Nishizawa O, Higashi S, Hayashi H, Tasaka Y, Nishida I (1992). Genetically engineered alteration in the chilling sensitivity of plants. *Nature* 356, 710–713.
- Muscolo A, Panuccio MR, Eshel A (2013). Ecophysiology of *Pennisetum clandestinum*: a valuable salt tolerant grass. *Environ Exp Bot* 92, 55–63.
- Rocha JRDASDC, Machado JC, Carneiro PCS, Carneiro JDC, Resende MDV, Pereira AV, Carneiro JEDS (2017). Elephant grass ecotypes for bioenergy production via direct combustion of biomass. *Ind Crop Prod* 95, 27–32.
- Rocha JRDASDC, Marçal TDS, Salvador FV, da Silva AC, Machado JC, Carneiro PCS (2018). Genetic insights into elephant grass persistence for bioenergy purpose. *PLoS One* 13, e0203818.
- Routaboul JM, Fischer SF, Browse J (2000). Trienoic fatty acids are required to maintain chloroplast function at low temperatures. *Plant Physiol* 124, 1697–1705.
- Shinde H, Tanaka K, Dudhate A, Tsugama D, Mine Y, Kamiya T, Gupta SK, Liu SK, Takano T (2018). Comparative *de novo* transcriptomic profiling of the salinity stress responsiveness in contrasting pearl millet lines. *Environ Exp Bot* 155, 619–627.
- Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K, Seki M (2003). Regulatory network of gene expression in the drought and cold stress responses. *Curr Opin Plant Biol* 6, 410–417.
- Shivhare R, Asif MH, Lata C (2020). Comparative transcriptome analysis reveals the genes and pathways involved in terminal drought tolerance in pearl millet. *Plant Mol Biol* 103, 639–652.
- Shivhare R, Lata C (2016). Selection of suitable reference genes for assessing gene expression in pearl millet under different abiotic stresses and their combinations. *Sci Rep* 6, 23036.
- Shivhare R, Lata C (2017). Exploration of genetic and genomic resources for abiotic and biotic stress tolerance in pearl millet. *Front Plant Sci* 7, 2069.
- Sivakumar MVK, Das HP, Brunini O (2005). Impacts of present and future climate variability and change on agriculture and forestry in the arid and semi-arid tropics. *Clim Change* 70, 31–72.
- Upchurch RG (2008). Fatty acid unsaturation, mobilization, and regulation in the response of plants to stress. *Bio-technol Lett* 30, 967–977.
- Varshney RK, Shi CC, Thudi M, Mariac C, Wallace J, Qi P, Zhang H, Zhao YS, Wang XY, Rathore A, Srivastava RK, Chitikineni A, Fan GY, Bajaj P, Punnuri S, Gupta SK, Wang H, Jiang Y, Couderc M, Katta MAVSK, Paudel DR, Mungra KD, Chen WB, Harris-Shultz KR, Garg V, Desai N, Doddamani D, Kane NA, Conner JA, Ghatak A, Chaturvedi P, Subramaniam S, Yadav OP, Berthouly-Salazar C, Hamidou F, Wang JP, Liang XM, Clotault J, Upadhyaya HD, Cubry P, Rhoné B, Gueye MC, Sunkar R, Dupuy C, Sparvoli F, Cheng SF, Mahala RS, Singh B, Yadav RS, Lyons E, Datta SK, Hash CT, Devos KM, Buckler E, Bennetzen JL, Paterson AH, Ozias-Akins P, Grandt S, Wang J, Mohapatra T, Weckwerth W, Reif JC, Liu X, Vigouroux Y, Xu X (2017). Pearl millet genome sequence provides a resource to improve agronomic traits in arid environments. *Nat Biotechnol* 35, 969–976.
- Wang CR, Yan HD, Li J, Zhou SF, Liu T, Zhang XQ, Huang LK (2018). Genome survey sequencing of purple

- elephant grass (*Pennisetum purpureum* Schum cv. 'Zise') and identification of its SSR markers. *Mol Breed* **38**, 94.
- Xu G, Zheng F, Ma R, Zheng FQ, Zheng L, Ding XF, Xie CP (2018). First report of *Curvularia lunata* causing leaf spot of *Pennisetum hybridum* in China. *Plant Dis* **102**, 2372.
- Xu J, Liu C, Song Y, Li MF (2021). Comparative analysis of the chloroplast genome for four *Pennisetum* species: molecular structure and phylogenetic relationships. *Front Genet* **12**, 687844.
- Yadav CB, Tokas J, Yadav D, Winters A, Singh RB, Yadav R, Gangashetty PI, Srivastava RK, Yadav RS (2021). Identifying anti-oxidant biosynthesis genes in pearl millet [*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.] using genome-wide association analysis. *Front Plant Sci* **12**, 599649.
- Yan Q, Li J, Lu LY, Gao LJ, Lai DW, Yao N, Yi XF, Wu ZY, Lai ZQ, Zhang JY (2021a). Integrated analyses of phenotype, phytohormone, and transcriptome to elucidate the mechanism governing internode elongation in two contrasting elephant grass (*Cenchrus purpureus*) cultivars. *Ind Crop Prod* **170**, 113693.
- Yan Q, Wu F, Xu P, Sun ZY, Li J, Gao LJ, Li LY, Chen DD, Muktar M, Jones C, Yi XF, Zhang JY (2021b). The elephant grass (*Cenchrus purpureus*) genome provides insights into anthocyanidin accumulation and fast growth. *Mol Ecol Resour* **21**, 526–542.
- Zhang SK, Xia ZQ, Li C, Wang XH, Lu XQ, Zhang WQ, Ma HZ, Zhou XC, Zhang WX, Zhu TT, Liu PD, Liu GD, Yang HB, Xia T (2022). Chromosome-scale genome assembly provides insights into speciation of allotetraploid and massive biomass accumulation of elephant grass (*Pennisetum purpureum* Schum.). *Mol Ecol Resour* **22**, 2363–2378.
- Zhang Y, Yuan XH, Teng WJ, Chen C, Liu H, Wu JY (2015). Karyotype diversity analysis and nuclear genome size estimation for *Pennisetum* Rich. (Poaceae) ornamental grasses reveal genetic relationship and chromosomal evolution. *Sci Hortic* **193**, 22–31.
- Zhang Y, Yuan XH, Teng WJ, Chen C, Wu JY (2016). Identification and phylogenetic classification of *Pennisetum* (Poaceae) ornamental grasses based on SSR locus polymorphisms. *Plant Mol Biol Rep* **34**, 1181–1192.
- Zhou SF, Wang CR, Yin GH, Zhang Y, Shen XY, Pennerman KK, Zhang JB, Yan HD, Zhang CL, Zhang XQ, Ren SP, Guo TF, Peng Y, Ma X, Liu W, Yan YH, Huang LK (2019). Phylogenetics and diversity analysis of *Pennisetum* species using *Hemarthria* EST-SSR markers. *Grass Forage Sci* **65**, 13–22.
- Zhu T, Wang X, Xu ZM, Xu J, Li R, Liu N, Ding GC, Sui SZ (2020). Screening of key genes responsible for *Pennisetum setaceum* 'Rubrum' leaf color using transcriptome sequencing. *PLoS One* **15**, e0242618.

Research Advances in Forage *Pennisetum* Resource

Xincun Hou, Ke Teng, Qiang Guo, Chunqiao Zhao, Kang Gao, Yuesen Yue*, Xifeng Fan*

Institute of Grassland, Flowers and Ecology, Beijing Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Beijing 100097, China

Abstract *Pennisetum*, with about 140 species in the world, is a kind of excellent forage. By conventional breeding and modern biology breeding methods, 23 approved varieties have been bred in China for their development and utilization. Here we review the biological and ecological basis of *Pennisetum* as well as recent research advances in cultivation physiology and silage utilization. Future research should continue to study the biological and genetic basis on high yield and stress resistance of *Pennisetum* as well as strengthen the multi-resistance breeding, name standardization of *Pennisetum* varieties, systematically research breeding, cultivation techniques and key technical parameters of silage, to promote the industrial application.

Key words *Pennisetum*, forage, cultivar, stress resistance, silage

Hou XC, Teng K, Guo Q, Zhao CQ, Gao K, Yue YS, Fan XF (2022). Research advances in forage *Pennisetum* resource. *Chin Bull Bot* **57**, 814–825.

* Authors for correspondence. E-mail: yysen2008@sina.com; fanxifeng@baafs.net.cn