

饲草甜高粱分子育种与产业化

景海春^{1,2,3*}, 刘智全^{1,2}, 张丽敏^{1,2}, 吴小园^{1,2}

1. 中国科学院植物研究所北方资源植物重点实验室, 北京 100093;

2. 中国科学院内蒙古草业中心, 北京 100093;

3. 中国科学院大学生命科学学院, 北京 100049

* 联系人, E-mail: hcjing@ibcas.ac.cn

2017-11-09 收稿, 2017-12-26 修回, 2017-12-27 接受, 2018-03-27 网络版发表

中国科学院科技服务网络计划(STS 计划)重点项目(KFJ-STZ-ZDTP-004)、中国科学院重点部署项目(KFZD-SW-101)、国家科技支撑计划(2015BAD15B03)和河北省科技计划(15226415D)资助

摘要 甜高粱(*Sorghum dochna*)是一种高产耐逆的C₄植物. 因其茎秆富含糖分、生物产量高、适口性好等特点, 近年来又被发展为优质饲草作物. 甜高粱主要生物学特性直接或间接地影响饲草的产量和品质, 进而影响其作为饲草作物的发展潜能. 本文综述了甜高粱种质资源筛选与重要性状遗传基础研究的最新进展, 分析了甜高粱饲草产业发展案例, 旨在积极推动甜高粱饲草产业的研究和应用.

关键词 甜高粱, 饲料作物, 分子育种, 产业化

高粱(*Sorghum bicolor* L. Moench)是原产于热带及亚热带地区的一年生单子叶C₄植物, 广泛种植于干旱及半干旱地区^[1]. 甜高粱又称糖高粱或甜秆, 是普通粒用高粱的一个变种. 它不仅生物量高, 且茎秆富含糖分, 糖度在16%~22%; 对不同气候及立地条件具有非常强的适应能力和较高的生物产量^[2], 可以有效利用干旱、盐渍化和瘠薄的边际土地. 因此, 甜高粱作为一种粮食、饲草和能源作物备受关注^[3]. 尤其是目前我国草牧业发展对饲草需求的不断增加, 使得产量高、含糖量高、营养丰富的饲草甜高粱受到越来越多的关注, 它也被广泛认为是具有发展潜力的新型饲草作物. 本文综述了相关研究进展并分析了产业发展的途径与案例, 以期促进甜高粱的研究与应用.

1 甜高粱种质资源评价及品种选育

甜高粱在我国栽培历史悠久. 截至目前, 我国甜高粱种质资源共有1536份, 其中地方品种159份, 育成品种217份, 国外引进品种1152份. 甜高粱分布较

广, 我国从云南到黑龙江, 从上海到新疆均有栽培; 具有较强的适应和抗逆能力, 主要表现在抗旱、耐涝、耐盐碱、耐瘠薄、抗叶病等方面; 遗传多态性丰富, 可作为高效育种的基础材料^[4]. 国外引进品种主要以美国的为主. 美国从20世纪60年代开始先后选育出Keller, Rio, Wray, Cowley, M-81E, Italy等品种, 这些品种具有产量高、含糖量高、抗性好等特点, 被世界各国引进并大面积推广^[5]. 澳大利亚、巴西、印度和欧洲的一些国家也选育出了一些新品种如BR501, BR504, SSV400等, 并在各国推广应用^[6].

我国甜高粱育种研究起步较晚, 始于二十世纪七八十年代陆续开始的国外种质资源引进工作. 中国科学院植物研究所在甜高粱育种研究和开发领域做了大量工作, 先后培育甜高粱品种如“BJ19”“BJ238”“BJ281”“BJ248”等优良品种. 近年来培育的甜高粱品种如科甜1号、科甜2号、科甜3号等“科甜系列”杂交种, 在全国甜高粱品种区域试验中表现优异, 显著优于国外品种, 并在非洲和美洲推广种植.

引用格式: 景海春, 刘智全, 张丽敏, 等. 饲草甜高粱分子育种与产业化. 科学通报, 2018, 63: 1664–1676

Jing H C, Liu Z Q, Zhang L M, et al. Molecular breeding and industrialization of forage sweet sorghum (in Chinese). Chin Sci Bull, 2018, 63: 1664–1676, doi: 10.1360/N972017-01175

国内相关科研院所也相继开展了甜高粱品种的研究工作,选育出了一批适于不同地区、不同用途的高糖、高产、优质甜高粱品种。例如,辽宁省农业科学院、沈阳农业大学、黑龙江省农业科学院、吉林省农业科学院、山西省农业科学院、河北省农业科学院等先后选育出了辽饲杂1号、沈农甜杂1号、龙饲1号、吉甜1号、晋饲杂1号、能饲1号等甜高粱杂交种。这些杂交种在生产上表现出较好的杂种优势,生物产量高、茎秆多糖多汁、抗逆性强、综合利用价值高^[5]。

2 甜高粱基因组学研究

美国能源部联合基因组研究所(United States Department of Energy Joint Genome Institute, DOE JGI)于2009年初主持完成了对籽实高粱BTx623基因组的测序、组装及初步分析^[7],其基因组大小约732.2 Mb,约34000个基因。高粱基因组有其独有的特点和复杂性,虽然自禾本科植物分化后,其基因组未发生全基因组复制事件,但异染色质约为460 Mb,占基因组63%,远高于水稻(*Oryza sativa*)的15%;高粱基因组重复序列含量较高,主要为各类转座子,约占基因组的62%,远高于水稻的39.5%,但低于玉米(*Zea mays*)的82.1%^[8]。

首个高粱基因组测序完成以后,研究人员试图通过比较基因组学手段挖掘甜高粱基因组变异信息及控制甜高粱主要农艺性状的关键遗传位点。我国高粱基因组研究工作走在前列,2011年首次利用二代测序技术开展基因组重测序工作,比较了甜高粱与籽实高粱基因组变异^[9],基因组水平分析了甜高粱与籽实高粱的特征。同时,还利用高粱重测序数据在高粱基因组内挖掘出51个大片段获得与缺失变异(larger-size presence/absence variants, lsPAVs),通过对这些lsPAVs变异的数量、类别以及在基因组上的分布等分析后,发现不同基因组之间lsPAVs存在的遗传多样性与lsPAV影响的基因功能密切相关^[10]。同时还利用在基因上的小片段PAVs (gss PAVs, genic small-size PAVs)变异特征开发了相关分子标记,并构建了首张高粱的PAV标记遗传图谱,并利用此图谱完成了在国内外多个地区种植的高粱群体的重要生物学性状如生育期、秆重、含糖量等的QTLs (quantitative trait locus)定位分析^[11,12]。美国及澳大利亚的研究人员也积极开展高粱基因组的二代测序工作。2013年, Morris等人^[13]利用简化基因组测序技术

(genotyping by sequencing, GBS)和全基因组关联分析方法,对分布于全球并适应不同气候条件的971份高粱品种开展基因组测序分析,鉴定了高粱从起源地传播至亚非不同气候区域的方式,并定位到多个与株高和开花期相关的基因和遗传位点。同年, Mace等人^[14]对来自不同地区的44个高粱品种进行了重测序分析(测序深度16~45×),重点关注了高粱野生种和改良种的变异数据,并通过生物信息学分析识别出大量与高粱驯化和作物改良相关的候选基因。另外, Carrie等人^[15]对多个高粱遗传群体的1160单株进行简化基因组测序,分析了亚群间的基因渗入特征,发现高粱的六号染色体至少含有4个在不同高粱遗传背景下适应温带环境所需的位点。

随着测序技术的发展,高粱基因组数据也在海量增加,如何高效整合和利用这些数据资源,加速重要性状分子标记开发、基因克隆、功能解析成为关键。为此,我国科研人员整合了国内外48个高粱品种的全基因组重测序数据,建立了首个高粱全基因组结构变异数据库(SorGSD, <http://sorgsd.big.ac.cn>)^[16],为数据资源的高效整合及利用提供平台。形势所趋,有必要高效整合各类组学数据、种质资源数据、环境因子数据、精细表型数据,建立数据中心及平台,加强数据的利用效率,保障和加速科学研究与育种改良的顺利开展。

3 甜高粱生物量与饲草品质相关性状的遗传调控

甜高粱作为重要的饲料作物,其生物量和品质的改良尤为重要。株高、茎秆成分、含糖量及分蘖性、叶片形态建成及持绿特性、生育期和抗逆性等重要性状直接或间接地影响其生物量和饲草品质^[17-20]。高效的遗传改良依赖于高粱丰富的遗传多样性、重要性状的遗传力以及对控制农艺性状关键遗传位点的挖掘和调控网络的解析等。由于甜高粱杂交育种的历史比较短,控制生物学性状的关键遗传位点的挖掘较少,且作用机理及调控网络不清晰,很有必要加强甜高粱基础研究及分子设计育种工作,加速甜高粱遗传改良,快速实现根据不同气候带、土地特点及生产需求,选择理想甜高粱品种的育种目标。

3.1 茎秆是甜高粱作为高产饲草作物的关键

甜高粱茎秆粗壮、富含汁液,且汁液含糖分;其

株高3~5 m, 直径2~5 cm. 甜高粱与粒用高粱相比, 籽粒产量低, 但茎秆更粗壮, 植株更高大, 每公顷甜高粱可产茎秆60000~75000 kg. 甜高粱作为重要的饲料作物, 产量和品质均受到茎秆特性的影响, 主要包括株高, 含糖量, 纤维素、半纤维素和木质素含量, 粗蛋白含量及分蘖性等.

株高是影响生物量的重要因素. 赤霉素和油菜素内酯可以促进植物株高和茎秆身长, 它们及其代谢产物作为关键信号分子调控株高^[21]. 高粱中赤霉素合成缺失突变体都表现植株矮小且茎秆弯曲的表型^[22], 已有研究报道定位到多个控制高粱株高和植株整齐度的关键遗传位点, 其中*Dw1*, *Dw2*, *Dw3*和*Dw4* 4个位点被多次定位到^[23~25]并被成功应用到高粱的育种工作中. 目前多数商业化的籽实高粱品种多数整合了*Dw1*, *Dw2*和*Dw4*遗传位点, 这4个关键位点仅*Dw3*被克隆^[26]. *Dw3*编码磷酸糖蛋白(phosphoglycoprotein), 参与生长素运输. 如何高效地克隆关键基因, 有效地整合这些重要的遗传资源, 培育生物量大的甜高粱品种是未来的努力方向.

甜高粱茎秆含糖量高, 与甘蔗(*Saccharum officinarum*)相当. 通过对甜高粱品种(NK 405, Keller和Tracy)茎秆发育过程中茎秆中糖分的积累特性研究, 发现糖代谢酶(蔗糖磷酸合酶和转化酶)的活性直接影响茎秆中糖分的积累^[27]. 其中甜高粱茎秆中蔗糖磷酸合酶基因(*SPS2*和*SPS3*)和液泡转化酶基因(*VIN*)的表达量比在籽实高粱中低. 2个蔗糖转运蛋白*SUT1*和*SUT4*的低表达直接影响甜高粱中糖的积累^[28]. 遗传分析发现, 高粱茎秆中蔗糖含量增加受到加性或显性效应的影响^[29]. 根据甜高粱茎秆中汁液锤度的高低分为甜与不甜, 锤度大于8%的为甜, 小于3%的品系为不甜. 杂交试验表明, 甜与甜品系杂交, F_1 代的含糖量一般都低于双亲的含糖量, 说明甜×甜的杂种一代为超亲负优势; 甜×不甜杂种一代的含糖量为中间型, 汁液含量少; 不甜×甜杂种一代的含糖量高于双亲的低亲含量, 表现出显著的正杂种优势. 甜高粱品种产糖率的高低, 除了与茎秆汁液锤度有关, 还与茎秆产量、出汁率有关. 因此, 在甜×甜的杂种一代中, 含糖量优势不突出, 但茎秆出汁率高, 仍能获得较高的糖产量. 虽然不甜×甜杂交种糖含量优势较大, 但出汁率较低, 因而不能获得较高的糖产量. 所以, 甜×甜的杂交是今后甜高粱品种及三系选育的主要目标. 目前, 已经定位到多个控制茎秆含糖量的遗

传位点, 分别分布在1, 3, 5, 10号染色体上^[30,31].

茎秆成分是影响甜高粱应用的另一个重要因素. 研究表明, 增加茎秆中纤维素含量可以增加植株的总生物量, 同时茎秆组分的改变会影响甜高粱茎秆中糖分的积累和产量^[32]. 遗传分析发现, 控制茎秆纤维素含量和总生物量的性状均受加性效应的影响, 双亲加性效应高的组合表现出更高的加性效应^[33]; 另外, 有研究表明, 在高粱基因组内, 控制细胞壁组分的QTLs与玉米基因组内QTLs共定位, 而且在染色体上呈现簇状分布, 部分位点以一因多效的方式行使功能^[33]. 目前已经克隆多个控制茎秆组分(包括纤维素、半纤维素、木质素等)和生物量(鲜叶重、茎秆干鲜重和茎秆总生物量等)的QTLs^[23]. 整合控制茎秆纤维素含量和生物量的优异等位基因位点, 可以创制用于饲料利用的甜高粱新种质. 另外, 高粱茎秆木质素含量减少的褐色中脉突变体(*bmr*), 大大提高了饲草高粱的适口性和消化率^[34]. 迄今, 发现约29个褐色中脉突变体, 其中与木质素合成相关的突变体有*bmr2*, *bmr6*, *bmr12*和*bmr19*. *bmr6*位于4号染色体, 影响肉桂醇脱氢酶CAD活性, 引起11个木质素合成途径中关键酶上调表达^[35], 进而影响木质素的合成; *Bmr12*位于7号染色体, 编码木质素合成酶COMT^[36], 这两个基因引起木质素组成发生变化, 提高消化效率. 因此, 合理利用这两个基因, 可以增加茎秆的生物产量和转化效率. 通过挖掘新的遗传位点或者已知位点新等位基因有助于整合重要遗传位点培育更多适合生产应用的甜高粱品系.

3.2 高粱分蘖性受环境影响

分蘖性是影响甜高粱作为优质饲草的重要因素之一. 研究表明, 高粱分蘖数与植株干物质总量正相关^[37], 增加分蘖不仅影响植株的结构和总生物量, 而且对糖分积累有积极的影响. 植株分蘖除了受到基因型的影响, 受环境的影响也较大^[38]. 因此, 培育多分蘖的高粱品种, 除了选择合适的基因型, 选择适宜的生长环境也很重要. 在干旱缺水的生长环境下, 植株会减少分蘖数, 以保证开花期水分供应和最终成熟, 但分蘖结实率低, 产量也会下降^[39]. 由于分蘖性受环境影响较大, 因此对该性状的遗传分析比较困难. 此外, 分蘖的角度影响株型, 紧凑的株型不仅可以提高种植密度, 而且可以提高光合作用效率, 提高生物产量. 在水稻中, 独角金内酯生长调节剂抑制

生长素的生物合成,降低局部吲哚乙酸含量,调控水稻分蘖角度^[40],因此在甜高粱的株型遗传改良中,也可以通过调控独角金内酯的表达获得理想株型.水稻中控制分蘖角度和叶夹角的关键基因*TAC1*转化芒草(*Miscanthus sinensis*),可以提高芒草的生物量.目前,已经定位到多个控制高粱分蘖的QTLs,如苗期分蘖數位点*QTina.txs-A1*, *QTina.txs-A*等^[41]和成熟期分蘖數位点*QTina.txs-A2*, *QTina.txs-H*, *QTina.txs-I*等^[30].

3.3 叶片形态建成与持绿特性的遗传调控

叶片的形态建成主要包括叶面积、叶夹角、叶片数、叶片长和宽、叶片形状和叶重等.通过遗传分析已经挖掘出84个QTLs位点调控叶片的生长发育和形态建成^[42].在育种过程中,叶片与茎秆的夹角对种植密度和光合作用的影响尤为突出,研究人员不仅获得多个叶片直立的高粱突变体*erl1*, *erl2*等^[43],并通过遗传分析获得多个控制叶片夹角的关键遗传位点如*QLea.txs-A*, *QLea.txs-E*, *QLea.txs-I*等^[44].

功能性持绿包括推迟衰老的起始和降低衰老速率,而持绿性状因其可以提升高粱的胁迫抗性,已经成为重要的选育指标.由于遗传多样性导致不同的高粱品种具有不同叶片持绿表型,而且叶片的衰老起始时间及衰老速率也不尽相同,因此从分子生物学角度解析叶片持绿的机理具有重要意义^[45,46].Wu等人^[47]利用转录组测序(RNA-seq)技术对高粱叶片正常发育衰老以及黑暗诱导和盐诱导的衰老阶段的转录组进行分析,发现正常发育衰老过程中4293个基因的表达量出现显著性差异,将3396个出现过上调表达的基因定为衰老相关基因,筛选了核心衰老标记基因,为高粱衰老表型研究以及高产育种提供了重要资源.同时国外的研究人员发现,在干旱条件下叶片持绿的高粱,籽粒灌浆能力提升,茎秆碳水化合物含量和籽粒重量也相应提高;利用具有较强持绿特性的非洲高粱品种B35,构建的遗传群体鉴定出了4个主效的持绿QTL位点(*Stg1*, *Stg2*, *Stg3*和*Stg4*)^[48,49].另外一个起源于埃塞俄比亚的高粱品种E36-1,在干旱条件下表现出很好的持绿特性,遗传分析表明,该高粱品种中包含这4个持绿遗传位点中的3个.研究人员还定位到多个控制叶片持绿的其他QTL位点^[50],但是在不同的环境中遗传不稳定.深入解析这些关键的遗传位点,并通过整合多种技术手段获得叶片

持绿的甜高粱品种是后续工作的重点.

3.4 开花时间的遗传调控

高粱是短日照热带作物,对光周期十分敏感,长日照时会延迟开花.在温带地区,可以选择对光周期不敏感基因型的品种进行种植.科研人员已经克隆调控甜高粱成花时间的等位基因*SbPRR37*,分析出高粱长日照成花的主要抑制因子*Ma1*^[18].*SbPRR37*是控制高粱响应光周期调控开花途径中的一个中心抑制基因;长日照条件下,早晨和晚上光诱导*SbPRR37*表达量上升,产生足够的PRR37抑制*FT* (*Flowering Locus T*)和其他的成花基因,抑制开花;短日照条件下,夜晚*SbPRR37*的表达被抑制或消除,诱导开花^[51].通过图位克隆、QTL定位及关联分析手段,在高粱基因组上已经定位到100多个控制开花时间的遗传位点.早期研究发现4个调控开花时间的位点,称为*Ma1*, *Ma2*, *Ma3*和*Ma4*,其中*Ma1*对高粱开花时间影响最大.*Ma1*很早就随着人类的迁移从其发源地非洲的高粱中被人工选择并传播到亚洲.20世纪20年代,美国等地就已利用了*Ma1*的隐性等位基因变异开展育种,使早花高粱品种在温带地区作为粮食作物广泛种植.*Ma3*编码一个光敏色素B蛋白(Phytochrome B, PhyB),通过光信号抑制*TEOSINTE BRANCHED1*基因的表达,调控高粱腋芽分蘖^[52].最近发现另外两个基因*Ma5*和*Ma6*,可以增加光周期敏感性,延长草高粱和甜高粱的营养生长期^[36].这些位点的显性等位基因控制长日照条件下的晚花表型.*Ma6*编码*SbGhd7*蛋白,在长日照条件下,抑制*EARLY HEADING DATE 1*基因表达,延长开花时间,增加生物量的积累和籽实产量^[53].*Ma2*, *Ma4*和*Ma5*均可提高高粱光周期敏感性.由于甜高粱受光周期调控敏感,而开花时间又直接影响甜高粱的地域适应性和生物量的积累,因此深入解析甜高粱开花期的遗传调控机理,对根据种植区域的特点和生产需求,培育适应不同气候条件的甜高粱具有重要的应用价值.

3.5 高粱的生物和非生物胁迫特性

近年来伴随着全球气候的变化,各种非生物胁迫(干旱、盐碱、高温、低温、冻害等)和生物胁迫(虫害和病害)对作物产量的影响日益严重.甜高粱相比玉米,其在抗旱性、抗盐碱能力及抗病性等方面具有

明显的优势。例如,甜高粱耐旱性较强,在高温干旱条件下,柱头和花粉生活力相比玉米维持时间更长。在中度干旱条件下,灌浆期叶片明显的持绿表型可以增加高粱适应干旱的能力。除此之外,当土壤盐浓度在0.5%~0.9%, pH介于5.0~8.5时,甜高粱均可生长。中国科学院植物研究所甜高粱为实验材料在东北松嫩平原内陆盐碱、天津、山东和江苏滨海盐碱地进行耐盐碱种质筛选,发现高粱耐盐的遗传多样性较高,是优异的基因克隆和育种的材料。另外高粱和苏丹草(*Sorghum sudanense* (Piper) Stapf.) F₁代杂交种表现高产及良好的抗寒性,可以作为青贮饲料广泛用于畜牧业^[54]。

目前,高粱基因组中已经定位或克隆到350多个遗传位点或基因参与生物和非生物胁迫^[55],其中90个遗传位点与高粱响应干旱胁迫或叶片持绿表型相关,研究表明高粱抗旱相关的QTLs与叶片衰老持绿相关遗传位点大多一致。目前成功应用到高粱抗旱遗传改良的遗传位点主要是4个主效的持绿QTL位点(*Stg1*, *Stg2*, *Stg3*和*Stg4*),研究人员利用4个遗传位点的不同组合培育出多个抗旱的高粱品系^[38]。高粱耐盐方面,研究人员通过QTL定位克隆到约38个QTLs与高粱萌发期和苗期的抗盐性相关,其中6个QTLs表型贡献率超过10%^[56],这些资源为深入了解种子萌发期和幼苗期耐盐性的遗传机理,提高高粱耐盐性奠定基础。而对高粱基因组中4个*HKT*基因的耐盐机制分析后,发现它们在钠、钾转运中的作用有时空上的不同,显著增加拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)的抗盐能力^[57],未来可以通过生物技术手段应用于高粱的耐盐性改良。高粱抗寒主要包括苗期抗寒和茬割高粱的越冬问题。目前通过QTL定位已经挖掘到苗期抗寒的QTLs约15个^[58],利用BTx623和拟高粱(*Sorghum propinquum*)杂交群体,定位到影响高粱越冬的7个QTLs^[59],这些遗传位点需要深入挖掘和解析,进而用于高粱抗寒改良过程。另外,高粱在耐重金属和抗病虫等方面也具有优异的表现,但是相关的遗传基础研究还不深入,与遗传育种的结合还不充分。因此,在发展与饲草甜高粱相关农艺性状紧密相关分子标记,用于基因挖掘和品种筛选的同时,还需要积极整合控制胁迫响应、生长发育和杂种优势的关键基因和遗传位点^[60],为研究人员通过分子辅助育种培育适应不同农业生态气候、生物特性优良的高粱提供材料。

目前根据高粱的生产育种及种植需求,综合考

虑高粱的基因型背景、生长环境、土壤特点等因素,灵活运用多学科方法,将传统育种与分子育种及生物技术相结合,应时而生,因需所成,有效地整合遗传资源发展甜高粱产业具有重要意义。例如,在热带气候的非洲地区,干旱胁迫问题是关键,另外独脚金寄生菌的生长繁殖也影响了高粱的产量。因此,选育耐旱和抗独脚金寄生的高粱可以满足这一地区的需求。而在中国北方的滩涂盐碱地区,培育抗盐碱能力强、生育期短、生物量大、水肥利用率高的饲草甜高粱品种尤为重要。

4 甜高粱饲草营养价值及青贮饲料加工

甜高粱平均亩产5~6 t,远高于青贮玉米的2.5~3 t,生物量平均比玉米高1倍以上。青贮甜高粱的营养价值只比精饲料降低3%~10%,牲畜使用青贮甜高粱秸秆比使用晒干秸秆增加消化率20%左右。甜高粱青贮饲料其适口性、消化率以及营养价值均优于玉米秸秆青贮。同时甜高粱含有大量的糖分,是畜牧增加脂肪的重要物质。在欧美等地,因为甜高粱优越的生产性能和饲料性能,被当作替代青贮玉米的首选。通过给奶牛、肉牛、羊等饲喂甜高粱饲料,发现其饲料性能和经济效益等于或优于青贮玉米等^[61,62]。

4.1 饲草甜高粱营养成分分析

许多研究发现,饲草甜高粱品种营养成分的遗传变异较大,不同品种间主要营养成分如粗蛋白含量变异范围为5.38%~8.92%,无氮浸出物、中性洗涤纤维(neutral detergent fiber, NDF)、酸性洗涤纤维(acid detergent fiber, ADF)等成分都有显著差异,因此可以培育更高饲料营养价值的饲草高粱品种,来改善动物对其中营养物质的可利用性^[63]。饲草高粱不同品种间干物质产量和粗蛋白含量差异显著^[64],不同品种间青贮饲料的粗蛋白含量和其他主要营养成分也有显著差异^[65,66],因此选择优质高产的饲草甜高粱新品种是获取高质量青贮甜高粱饲料的重要基础。

青贮甜高粱的营养价值受生育期的影响较大,不同生育期的甜高粱植株其营养特性和青贮特性有很大的差别;也有研究发现刈割次数也显著影响高粱饲料中粗蛋白、灰分、中性洗涤纤维、酸性洗涤纤维等^[67]。甜高粱在灌浆期、乳熟期和完熟期收获整株干物质比率差异显著,分别为25.6%, 30.8%和34.7%。

虽然完熟期干物质比率最高,且籽粒产量也很高,但此时茎秆变硬且粗纤维含量增多,适口性差,消化率随之也会下降^[68]。饲草高粱植株开花后全株蛋白含量随着籽粒成熟程度增加而逐渐降低,综合考虑干物质产量和营养成分,最佳收获期应该在乳熟后期至蜡熟前期^[69],此时可获得最高生物量和干物质比率,其干物质消化率在62.5%~67.1%,中性洗涤纤维含量也最高^[65]。收获过早青贮甜高粱的干物质含量偏低,pH偏高,影响青贮甜高粱的营养价值与吸收^[70,71]。

4.2 甜高粱青贮饲料质量的控制

因甜高粱茎秆富含糖分,这为青贮过程中乳酸菌的活动提供充足的能量,也会迅速降低其pH,从而很好地抑制其他杂菌的活动,使得甜高粱在青贮发酵过程中主要营养成分损失少,因此可以获得更好的发酵品质。而且甜高粱经过青贮后与新鲜原料相比,其粗蛋白含量会有提高,尤其是酸性洗涤纤维含量显著提升^[72]。

青贮饲料中使用菌剂和添加剂是提高甜高粱青贮品质的重要手段。董妙音等人^[73]以甜高粱榨汁后的秆渣为原料,发现在添加青贮菌剂后,制成的青贮饲料与未加菌剂相比,其乳酸含量显著提高,pH则显著降低,而中性洗涤纤维含量也会降低,显著提升了秆渣的营养品质。秦立刚等人^[74]研究了乳熟期收获的甜高粱原料中添加2%蔗糖或6 mL/kg甲酸,都能够显著降低甜高粱青贮饲料的pH,提高了饲料中乳酸含量,而可溶性碳水化合物、中性洗涤纤维含量也有明显提高,青贮之后硝酸盐含量则会显著降低。郭艳萍等人^[75]也报道成熟期甜高粱原料中添加甲酸(6 mL/kg)、乙酸(0.3%)、丙酸(0.3%)和尿素(0.5%)等后均能显著提升青贮饲料的营养品质,其中青贮饲料的pH显著降低,而乳酸的含量则显著升高。另外添加甲酸还能显著提升青贮饲料中性洗涤纤维含量,降低其中硝酸盐含量;并且不同饲草高粱品种青贮饲料的发酵质量存在差异,添加剂和品种对青贮的发酵品质有交互作用。柴庆伟^[76]研究也发现在乳熟后期的甜高粱秸秆渣中分别添加乳酸菌、纤维素粗酶、0.5%尿素、0.3%食盐等,其发酵品质可以得到很好的改善;甜高粱渣青贮后有酸香气味,质地更加柔软,粗蛋白含量也比青贮前提升了17%以上;而纤维素成分会显著降低,还原糖的含量则提高了60%以上。李新胜等人^[77]用安特青贮酶(纤维素酶、 β -葡聚

糖酶、蛋白酶)处理的甜高粱青贮饲料饲喂奶牛,结果显示试验组奶牛日平均产奶量极显著高于对照组。将蜡熟期收获的全株甜高粱进行青贮试验,发现微生物添加剂可加快青贮料pH下降速度,乳酸产量增加,且在不影响青贮料灰分和粗蛋白含量的情况下,明显降低了青贮饲料中乙醇、丁酸和丙酸含量^[78]。

饲料加工生产工艺对甜高粱饲料营养价值也有重要影响。研究人员发现,通过厌氧发酵脱汁甜高粱渣、厌氧发酵甜高粱酒糟和直接干燥甜高粱酒糟3种处理方式,获得的干物质、中性洗涤纤维、总糖、灰分含量差异极显著,活体外干物质消化率差异也很显著^[79]。因此,甜高粱整株或甜高粱秆渣作为青贮饲料时,其生产加工方式会显著影响其营养品质,未来需要重点关注。

4.3 甜高粱青贮饲料与玉米青贮饲料的对比分析

甜高粱青贮后质地细软、适口性好,营养成分相当于或好于饲用玉米。甜高粱中糖类、蛋白质、纤维素、氨基酸、矿物质等各项养分含量分析发现,无氮浸出物和粗灰分都比玉米高;同时其含糖量比玉米高2倍以上;甜高粱干物质的质量分也更高^[80]。蜡熟期甜高粱干物质产量是玉米2倍以上,粗蛋白质含量与玉米相近;但可消化干物质产量远高于玉米^[71]。柴庆伟等人^[79]的研究也发现,乳熟后期甜高粱植株中主要营养成分如总糖、粗蛋白、粗脂肪、无氮浸出物等的含量都比全株玉米高,其中总糖含量更是达到全株玉米的两倍以上,无氮浸出物也比玉米高出64.2%;其他研究者也发现,甜高粱的中性洗涤纤维和酸性洗涤纤维含量也比玉米低^[81]。欧洲的研究发现,高粱与玉米相比具有更好的抗性、更高的干物质产量;具有较高的粗蛋白含量(13.7%)和中性洗涤纤维含量62.6%^[82];其木质素含量也更低。在干旱地区低投入水平下,每公顷干物质产量也比玉米更高^[83]。

甜高粱青贮饲料奶牛食用后利用率高,与青贮玉米相比可增加产奶量,具有较高的经济效益^[84]。国内有牧场用青贮甜高粱饲喂奶牛,能增加产奶量,证明了这一结论^[81]。国外有研究表明,饲草高粱青贮比玉米青贮具有更高的干物质瘤胃的可降解程度(dry matter rumen degradability),中性洗涤剂纤维的瘤胃消化率趋于更高,而两者中纤维的有效瘤胃降解性没有差异。同时饲喂奶牛后其产奶量基本相同,但牛奶中的尿素含量显著降低^[82];饲喂肉羊后增重

效果也与青贮玉米相近^[85]. 甜高粱青贮饲料的体外干物质和中性洗涤纤维消化率较高, 同时其较高的可溶性糖水化合物含量促进并改善了青贮饲料的发酵特性, 青贮质量也更好^[86].

国内有研究人员也对青贮甜高粱与青贮玉米饲喂奶牛进行了对比试验分析, 发现从产奶量和成本效益方面看青贮甜高粱饲喂比青贮玉米秸秆饲料成本降低, 产奶量也更高, 其经济效益十分明显^[87,88]. 在奶牛实际生产中, 也有更多的养殖场利用甜高粱作为奶牛的主要饲料来源, 获得了较好的效果^[89]. 柴庆伟等人^[79]以添加复合微生物菌剂甜高粱青贮饲料饲喂育肥牛和奶牛, 结果显示, 饲喂甜高粱青贮饲料的肉牛, 其日粮干物质、粗蛋白、粗灰分、中性洗涤纤维、酸性洗涤纤维消化率均高于饲喂青贮玉米, 肉牛日增重提高了22.78 g/d, 青贮干物质采食量提高了0.04 kg 头⁻¹ 天⁻¹, 日粮干物质采食量提高了10个/天, 奶牛日平均产奶量增加了4.33%、乳脂含量增加了3.34%、乳蛋白含量增加了6.51%、乳糖的含量增加了2.45%, 还提高了奶牛机体的免疫能力. 李春喜等人^[81]在青海用甜高粱青贮饲料进行了奶牛及羊的饲喂研究, 也发现青贮甜高粱日粮饲喂奶牛, 比青贮玉米日产奶量增加2.19 kg/头; 饲喂3~5月龄羊比青贮玉米日多增重2.01 g/只, 2~3岁龄羊日多增重29.27 g/只; 奶品质差异不显著. 张元来和白晶晶^[90]进行了青贮甜高粱与青贮玉米饲喂羊对比试验, 通过日采食量、日增重的测定对比发现, 甜高粱青贮日采食量较青贮玉米提高了20.14%; 日增重相对提高了40.43%, 每增重1 kg体重, 精饲料消耗降低了29.92%; 粗饲料消耗降低了18.77%. 可见青贮甜高粱喂羊增重快、饲料转化利用率高、育肥肉羊效果明显. 赵通和王延飞^[91]的研究也表明, 相对于青贮玉米, 饲喂青贮甜高粱饲料肉牛增重效果明显, 增重量提高了44.37%, 头均日收益分别提高了93.49%和29.64%. 饲用甜高粱用作青贮作物有很大的利用价值, 因此完全可以替代目前常用的玉米青贮原料用于养牛.

4.4 甜高粱青贮饲料的前景

有研究表明, 甜高粱品种青贮pH<4.12, 感官评价为1级优等, 乳酸含量较高, 丁酸含量较低, 显著高于玉米青贮饲料; 甜高粱青贮饲料水溶性碳水化合物(water soluble carbohydrate, WSC)含量均超过了4.5%, 粗脂肪含量为3.3%, 都显著高于青贮玉米; 而

粗纤维、中性洗涤纤维及酸性洗涤纤维含量, 甜高粱与玉米青贮的灰分、钙、磷含量无显著性差异^[66,92]. 国外有研究表明, 甜高粱青贮的干物质产量、蛋白质、乳酸含量高于玉米青贮^[93]. 与玉米青贮相比, 甜高粱青贮木质素的含量低, 甜高粱青贮干物质降解率与中性洗涤纤维在山羊体内消化率更高^[94]. 在欧洲, 杂交饲草高粱与玉米青贮相比, 具有更好的抗性、更高的干物质产量、较高的粗蛋白含量(13.7%), 但木质素含量更低^[83]; 在干旱地区低投入水平下, 每公顷可产干物质10~18.5 t, 粗蛋白1.7~2.8 t^[67,95]. 在干旱条件下由于饲草高粱的干物质产量更高, 但单位干物质生产消耗的水更少, 因此, 在这些区域饲草高粱将是很好的选择^[95]; 而且饲喂饲草高粱不会影响奶牛的产奶量和牛奶的品质^[96].

因此, 在美国、欧洲一些地区, 由于甜高粱优越的生产性能和更高的营养, 成为替代青贮玉米的首选^[97,98]. 综合来看甜高粱青贮饲料营养丰富, 富含糖分, 适口性好, 牲畜更喜欢采食, 而且甜高粱产量高, 其青贮饲料成本会降低, 经济效益更明显^[62].

5 饲草甜高粱产业化示范

甜高粱可以作为生物质能源原料用来发酵生产酒精, 其副产物为酒糟. 内蒙古农业大学的研究人员对甜高粱固体发酵生产酒精后所得酒糟的基本营养成分进行了分析, 发现在接种量为0.25%、菌种活化2 h、发酵5 d所得到的酒糟粗蛋白含量最高, 且其他主要营养成分与牛羊所需的基础饲料营养成分相类似^[99]. 因此, 对甜高粱秸秆酒糟进行一定的改造加工后作为养殖场粗饲料使用, 可以大幅提高秸秆的综合利用率, 增加经济效益. 中国科学院植物研究所甜高粱研究团队与内蒙古生原农牧业开发有限公司合作, 在内蒙古自治区建设了一条甜高粱固体发酵酒精联产高值饲草的加工生产线, 年加工生产酒精200 t, 生产优质饲草2000 t以上. 此外, 还在吉林省西部盐碱地区种植甜高粱, 与企业合作开展甜高粱固液分离糖浆-青贮饲料中试生产, 利用物理压榨浓缩技术分离秸秆糖汁生产46%的糖浆, 并利用秆渣加工生产青贮饲料. 这些产业化示范为综合利用饲草甜高粱打下基础.

6 展望

甜高粱种质资源丰富, 遗传多样性高, 这为种质

创新提供很好的遗传资源。伴随着近年来甜高粱基因组测序工作的深入开展,通过加速整合物理图谱及遗传图谱信息,积极开展重要生物学性状相关遗传位点的深度挖掘,从而加快推进甜高粱分子育种工作,可为未来产业化培育更多的高产优质新品种。目前已经挖掘出与植株形态建成、生育期、生物产量及其他重要经济性状相关的遗传位点约900个,其中154个QTLs位点定位于物理图谱,319个QTLs定位在遗传图谱上^[42]。这些资源都将帮助研究人员通过分子聚合策略设计育种,培育出理想株型的甜高粱品种。

近20年来我国畜牧业每年以9%的速度增长,饲料粮的比重已占到粮食总产量的36%,今后还将会大幅度增长,人畜争粮争地的矛盾日益突出。“九五”期间甜高粱作为新型饲料作物,在全国大部分省份进行了推广种植,但甜高粱青贮产业化发展仍有很多工作亟待开展,尤其是控制甜高粱需要重要的经济性状关键基因及调控机理还没有明晰,饲草甜高

粱高产抗逆育种研究系统性不强,高产优质抗逆甜高粱新种质挖掘不足,甜高粱青贮动物饲喂试验不规范等,因此它作为优质饲草的优势还没有显现,作为优质饲草来大力推行尚存在差距,需要更多的科研单位加入甜高粱新品种培育及应用开发中来;尤其是重点培育更适合我国北方极短生育期和抗旱的新品种,以及高蛋白含量、高消化率的饲草甜高粱新品种等。近年来伴随着全球气候的变化,干旱、病虫害等对作物产量的影响日益严重,而甜高粱相较于玉米,其在抗旱性、抗盐碱能力及抗病性等方面具有明显的优势。我们相信,甜高粱完全可以发展成为干旱地区和盐碱地上最有潜力的作物。我国有数千万公顷的盐碱、沙荒地等边际土地,种植大田农作物产量很低,种植成本高,效益也很低;如果大面积推广甜高粱种植,可大大提高这些边际土地的生产效率,降低畜牧业饲料成本,也可草食畜牧业发展提供新的饲草来源。

参考文献

- 1 Doggett H. Sorghum improvement: National programmes. In: Sorghum. New York: Wiley-Blackwell, 1988
- 2 Parry M A J, Jing H C. Bioenergy plants: Hopes, concerns and perspectives. J Integr Plant Biol, 2011, 53: 94–95
- 3 Rooney W L, Blumenthal J, Bean B, et al. Designing sorghum as a dedicated bioenergy feedstock. Biofuel Bioprod Bior, 2007, 1: 147–157
- 4 Gao S J, Liu X H, Li Y F, et al. Sweet sorghum resources and its utilization in China (in Chinese). Seed, 2005, 26: 46–47 [高士杰, 刘晓辉, 李玉发, 等. 中国甜高粱资源与利用. 种子, 2005, 26: 46–47]
- 5 Wang Y Q, Zhu C Y, Lu F, et al. Development and prospect of sweet sorghum (in Chinese). Horticult Seed, 2004, 24: 55–56 [王艳秋, 朱翠云, 卢峰, 等. 甜高粱的用途及其发展前景. 园艺与种苗, 2004, 24: 55–56]
- 6 Zhu C Y. Sweet sorghum—A promising crop (in Chinese). Horticult Seed, 1999, 1: 29–32 [朱翠云. 甜高粱——大有发展前途的作物. 园艺与种苗, 1999, 1: 29–32]
- 7 Paterson A H, Bowers J E, Bruggmann R, et al. The *Sorghum bicolor* genome and the diversification of grasses. Nature, 2009, 457: 551–556
- 8 Luo H, Zhang L M, Xia Y, et al. An update on genome research of biofuel sorghum (*Sorghum bicolor*). Sci Technol Rev, 2015, 33: 17–26
- 9 Zheng L Y, Guo X S, He B, et al. Genome-wide patterns of genetic variation in sweet and grain sorghum (*Sorghum bicolor*). Genom Biol, 2011, 12: R114
- 10 Zhang L M, Luo H, Liu Z Q, et al. Genome-wide patterns of large-size presence/absence variants in sorghum. J Integr Plant Biol, 2014, 56: 24–37
- 11 Shen X, Liu Z Q, Mocoer A, et al. PAV markers in *Sorghum bicolor*: Genome pattern, affected genes and pathways, and genetic linkage map construction. Theor Appl Genet, 2015, 128: 623–637
- 12 Mocoer A, Zhang Y M, Liu Z Q, et al. Stability and genetic control of morphological, biomass and biofuel traits under temperate maritime and continental conditions in sweet sorghum (*Sorghum bicolor*). Theor Appl Genet, 2015, 128: 1685–1701
- 13 Morris G P, Ramu P, Deshpande S P, et al. Population genomic and genome-wide association studies of agroclimatic traits in sorghum. Proc Natl Acad Sci USA, 2013, 110: 453–458
- 14 Mace E S, Tai S, Gilding E K, et al. Whole-genome sequencing reveals untapped genetic potential in Africa's indigenous cereal crop sorghum. Nat Commun, 2013, 4: 2321–2328

- 15 Carrie S T, Justin M M, Race H H, et al. Retrospective genomic analysis of sorghum adaptation to temperate-zone grain production. *Genom Biol*, 2013, 14: R68
- 16 Luo H, Zhao W, Wang Y, et al. SorGSD: A sorghum genome SNP database. *Biotechnol Biofuels*, 2016, 9: 1–9
- 17 Vermerris W. Survey of genomics approaches to improve bioenergy traits in maize, sorghum and sugarcane. *J Integr Plant Biol*, 2011, 53: 105–119
- 18 Mullet J, Morishige D, McCormick R, et al. Energy sorghum—A genetic model for the design of C₄ grass bioenergy crops. *J Exp Bot*, 2014, 65: 3479–3489
- 19 Calviño M, Messing J. Sweet sorghum as a model system for bioenergy crops. *Curr Opin Biotechnol*, 2012, 23: 323–329
- 20 Prakasham R S, Nagaiah D, Vinutha K S, et al. Sorghum biomass: A novel renewable carbon source for industrial bioproducts. *Biofuels*, 2013, 5: 159–174
- 21 Yamaguchi S. Gibberellin metabolism and its regulation. *Annu Rev Plant Biol*, 2008, 59: 225–251
- 22 Ordonio R L, Ito Y, Hatakeyama A, et al. Gibberellin deficiency pleiotropically induces culm bending in sorghum: An insight into sorghum semi-dwarf breeding. *Sci Rep*, 2014, 4: 5287
- 23 Murray S C, Sharma A, Rooney W L, et al. Genetic improvement of sorghum as a biofuel feedstock: I. QTL for stem sugar and grain nonstructural carbohydrates. *Crop Sci*, 2008, 48: 2165–2179
- 24 Sabadin P K, Malosetti M, Boer M P, et al. Studying the genetic basis of drought tolerance in sorghum by managed stress trials and adjustments for phenological and plant height differences. *Theor Appl Genet*, 2012, 124: 1389–1402
- 25 Upadhyaya H D, Wang Y H, Gowda C L, et al. Association mapping of maturity and plant height using SNP markers with the sorghum mini core collection. *Theor Appl Genet*, 2013, 126: 2003–2015
- 26 Multani D S, Briggs S P, Chamberlin M A, et al. Loss of an MDR transporter in compact stalks of maize *br2* and sorghum *dw3* mutants. *Science*, 2003, 302: 81–84
- 27 Hoffmann-Thoma G, Hinkel K, Nicolay P, et al. Sucrose accumulation in sweet sorghum stem internodes in relation to growth. *Physiol Plant*, 1996, 97: 277–284
- 28 Qazi H A, Paranjpe S, Bhargava S. Stem sugar accumulation in sweet sorghum-activity and expression of sucrose metabolizing enzymes and sucrose transporters. *J Plant Physiol*, 2012, 169: 605–613
- 29 Clark R B, Pier P A, Knudsen D, et al. Effect of trace element deficiencies and excesses on mineral nutrients in sorghum. *J Plant Nutr*, 1981, 3: 357–374
- 30 Shiringani A L, Frisch M, Friedt W. Genetic mapping of QTLs for sugar-related traits in a RIL population of *Sorghum bicolor* L. Moench. *Theor Appl Genet*, 2010, 121: 323–336
- 31 Ritter K B, Jordan D R, Chapman S C, et al. Identification of QTL for sugar-related traits in a sweet×grain sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench) recombinant inbred population. *Mol Breed*, 2008, 22: 367–384
- 32 Wang Y H, Upadhyaya H D, Burrell A M, et al. Genetic structure and linkage disequilibrium in a diverse, representative collection of the C₄ model plant, *Sorghum bicolor*. *G3: Genes Genom Genet*, 2013, 3: 783–793
- 33 Shiringani A L, Friedt W. QTL for fibre-related traits in grain×sweet sorghum as a tool for the enhancement of sorghum as a biomass crop. *Theor Appl Genet*, 2011, 123: 999–1011
- 34 Vermerris W, Saballos A, Ejeta G, et al. Molecular breeding to enhance ethanol production from corn and sorghum stover. *Crop Sci*, 2007, 47 (Suppl_3): S142
- 35 Li J, Wang L, Zhan Q, et al. Sorghum *bmr6* mutant analysis demonstrates that a shared *MYB1* transcription factor binding site in the promoter links the expression of genes in related pathways. *Funct Integr Genom*, 2013, 13: 445–453
- 36 Mace E S, Jordan D R. Location of major effect genes in sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench). *Theor Appl Genet*, 2010, 121: 1339–1356
- 37 Kong W, Guo H, Goff V H, et al. Genetic analysis of vegetative branching in sorghum. *Theor Appl Genet*, 2014, 127: 2387–2403
- 38 Borrell A K, van Oosterom E J, Mullet J E, et al. Stay-green alleles individually enhance grain yield in sorghum under drought by modifying canopy development and water uptake patterns. *New Phytol*, 2014, 203: 817–830
- 39 Kariali E, Mohapatra P K. Hormonal regulation of tiller dynamics in differentially-tillering rice cultivars. *Plant Growth Regul*, 2007, 53: 215–223
- 40 Dajun Sang D C, Liu G F, Liang Y, et al. Strigolactones regulate rice tiller angle by attenuating shoot gravitropism through inhibiting auxin biosynthesis. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2014, 111: 11199–11204
- 41 Lin Y R, Schertz K F, Paterson A H. Comparative analysis of QTLs affecting plant height and maturity across the Poaceae, in reference to an interspecific sorghum population. *Genetics*, 1995, 141: 391–411
- 42 Anami S E, Zhang L M, Xia Y, et al. Sweet sorghum ideotypes: Genetic improvement of the biofuel syndrome. *Food Energy Secur*, 2015, 4: 159–177

- 43 Xin Z, Wang M L, Burow G, et al. An induced sorghum mutant population suitable for bioenergy. *Bioenerg Res*, 2009, 2: 10–16
- 44 Hart G E, Schertz K F, Peng Y, et al. Genetic mapping of *Sorghum bicolor* (L.) Moench QTLs that control variation in tillering and other morphological characters. *Theor Appl Genet*, 2001, 103: 1232–1242
- 45 Wu X Y, Kuai B K, Jia J Z, et al. Regulation of leaf senescence and crop genetic improvement. *J Integr Plant Biol*, 2012, 54: 936–952
- 46 Jing H C, Nam H G. Leaf senescence in plants: From model plants to crops, still so many unknowns. *J Integr Plant Biol*, 2012, 54: 514–515
- 47 Wu X Y, Hu W J, Luo H, et al. Transcriptome profiling of developmental leaf senescence in sorghum (*Sorghum bicolor*). *Plant Mol Biol*, 2016, 92: 1–26
- 48 Subudhi P K, Rosenow D T, Nguyen H T. Quantitative trait loci for the stay green trait in sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench): Consistency across genetic backgrounds and environments. *Theor Appl Genet*, 2000, 101: 733–741
- 49 Harris K, Mullet J. Sorghum stay-green QTL individually reduce post-flowering drought-induced leaf senescence. *J Exp Bot*, 2007, 58: 327–338
- 50 Tao Y Z, Henzell R G, Jordan D R, et al. Identification of genomic regions associated with stay green in sorghum by testing RILs in multiple environments. *Theor Appl Genet*, 2000, 100: 1225–1232
- 51 Bendix C, Marshall C, Harmon F. Circadian clock genes universally control key agricultural traits. *Mol Plant*, 2015, 8: 1135–1152
- 52 Kebrom T H, Finlayson S A. Phytochrome B represses *Teosinte Branched1* expression and induces sorghum axillary bud outgrowth in response to light signals. *Plant Physiol*, 2006, 140: 1109–1117
- 53 Murphy R L, Morishige D T, Brady J A, et al. *Ghd7* (*Ma6*) represses sorghum flowering in long days: *Ghd7* alleles enhance biomass accumulation and grain production. *Plant Genom*, 2014, 7: 1–10
- 54 Han P, Lu X, Mi F, et al. Proteomic analysis of heterosis in the leaves of sorghum-sudangrass hybrids. *Acta Biochim Biophys Sin*, 2016, 48: 161–173
- 55 Anami S E, Zhang L M, Xia Y, et al. Sweet sorghum ideotypes: Genetic improvement of stress tolerance. *Food Energy Secur*, 2015, 4: 3–24
- 56 Wang H, Chen G, Zhang H, et al. Identification of QTLs for salt tolerance at germination and seedling stage of *Sorghum bicolor* L. Moench. *Euphytica*, 2014, 196: 117–127
- 57 Wang T T, Ren Z J, Liu Z Q, et al. *SbHKT1;4*, a member of the high-affinity potassium transporter gene family from *Sorghum bicolor*, functions to maintain optimal Na^+/K^+ balance under Na^+ stress. *J Integr Plant Biol*, 2013, 56: 315–332
- 58 Burow G, Burke J J, Xin Z, et al. Genetic dissection of early-season cold tolerance in sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench). *Mol Breed*, 2011, 28: 391–402
- 59 Jacob D W, Seth C M, Byron L B, et al. Targeted mapping of quantitative trait locus regions for rhizomatousness in chromosome SBI-01 and analysis of overwintering in a *Sorghum bicolor* × *S. propinquum* population. *Mol Breed*, 2013, 31: 153–162
- 60 Yu X, Liu Z H, Zhuo Y, et al. Development of SSR markers linked to low hydrocyanic acid content in sorghum-Sudan grass hybrid based on BSA method. *Protein Peptide Lett*, 2016, 23: 417–423
- 61 Oliver A L, Grant R J, Pedersen J F, et al. Comparison of brown midrib-6 and -18 forage sorghum with conventional sorghum and corn silage in diets of lactating dairy cows. *J Dairy Sci*, 2004, 87: 637–644
- 62 Jabbari H, Tabatabaei S N, Kordnejad E, et al. Effect of dietary corn silage replacement with sorghum silage on performance and feed cost of growing steers. *J Anim Feed Res*, 2011, 1: 14–21
- 63 Mahanta S K, Pachauri V C. Nutritional evaluation of two promising varieties of forage sorghum in sheep fed as silage. *Asian Australasian J Anim Sci*, 2005, 18: 1715–1720
- 64 Carmi A, Umiel N, Hagiladi A, et al. Field performance and nutritive value of a new forage sorghum variety “Pnina” recently developed in Israel. *J Sci Food Agric*, 2006, 85: 2567–2573
- 65 Zhang S J, Chaudhry A S, Ramdani D, et al. Chemical composition and *in vitro* fermentation characteristics of high sugar forage sorghum as an alternative to forage maize for silage making in Tarim Basin, China. *J Integr Agr*, 2016, 15: 175–182
- 66 Zhang S J, Amerj W, Xue X Z, et al. Evaluation the potential of sweet sorghum grown for silage crop (in Chinese). *Acta Pratacult Sin*, 2014, 23: 232–240 [张苏江, 艾买尔江·吾斯曼, 薛兴中, 等. 南疆玉米和不同糖分甜高粱的青贮品质分析. *草业学报*, 2014, 23: 232–240]
- 67 Colombo D, Crovetto G M, Colombini S, et al. Nutritive value of different hybrids of sorghum forage determined *in vitro*. *Ital Anim Sci*, 2010, 6: 289–291
- 68 He Z F, He C G, Wei Y M, et al. Biological characteristics and nutrients of the photoperiod-sensitive sorghum × sudangrass varieties in the arid land of east Gansu (in Chinese). *Acta Pratacult Sin*, 2015, 24: 166–174 [何振富, 贺春贵, 魏玉明, 等. 光敏型高丹草在陇东旱塬的生物学特性和营养成分比较研究. *草业学报*, 2015, 24: 166–174]

- 69 Hamma S, Kirch B, Downey B, et al. Effect of maturity at harvest on yield, composition, and feeding value of hybrids forage sorghum silages. *Cattles*, 1987, 1: 135–143
- 70 Ati's I, Konuskan O, Duru M, et al. Effect of harvesting time on yield, composition and forage quality of some forage sorghum cultivars. *Int J Agr Biol*, 2012, 14: 879–886
- 71 Qu H, Shen Y X. Evaluation the potential of sweet sorghum grown for silage crop (in Chinese). *Acta Agrest Sin*, 2011, 19: 808–812 [渠晖, 沈益新. 甜高粱用作青贮作物的潜力评价. 草地学报, 2011, 19: 808–812]
- 72 Naeini S Z, Emami N K, Rowghani E, et al. Influence of ensiling time on chemical composition, fermentation characteristics, gas production and protein fractions of sweet sorghum silage. *Res Opin Anim Vet Sci*, 2014, 3: 286–293
- 73 Dong M Y, Wang S Y, Jiang B L, et al. The studies of sweet sorghum silage with different silage agents additives (in Chinese). *Feed Ind*, 2016, 1: 28–31 [董妙音, 王曙阳, 姜伯玲, 等. 添加不同的青贮菌剂对甜高粱青贮品质的影响. 饲料工业, 2016, 1: 28–31]
- 74 Qin L G, Xu Q F, Dong K H, et al. The studies of sweet sorghum silage with different additives (in Chinese). *China Anim Husb Vet Med*, 2010, 37: 27–30 [秦立刚, 许庆方, 董宽虎, 等. 不同添加剂对甜高粱青贮品质影响的研究. 中国畜牧兽医, 2010, 37: 27–30]
- 75 Guo Y P, Yu Z, Gu X Y, et al. Effects of different additives on silage quality of sorghum (in Chinese). *Acta Agrest Sin*, 2010, 18: 875–879 [郭艳萍, 玉柱, 顾雪莹, 等. 不同添加剂对高粱青贮质量的影响. 草地学报, 2010, 18: 875–879]
- 76 Chai Q W. Using sweet sorghum dregs after squeeze the sweet sorghum produce tensile substitute corn straw (in Chinese). Doctor Dissertation. Shihezi: Shihezi University, 2010 [柴庆伟. 利用甜高粱秸秆榨汁后的皮渣替代玉米秸秆制取青贮饲料. 博士学位论文. 石河子: 石河子大学, 2010]
- 77 Li X S, Zhang C X, Song Z, et al. Effect of enzymes treated sorghum silage on milk yield of dairy cows (in Chinese). *China Dairy Cattle*, 2001, 1: 26–27 [李新胜, 张春喜, 孙哲, 等. 加酶高粱青贮对奶牛产奶量的影响. 中国奶牛, 2001, 1: 26–27]
- 78 Guan W T, Ashbell G, Hen Y, et al. The effect of microbial inoculants applied at ensiling on sorghum silage characteristics and aerobic stability (in Chinese). *J Integr Agr*, 2002, 35: 1174–1179 [管武太, Ashbell G, Hen Y, 等. 微生物添加剂对青贮高粱发酵品质和稳定性的影响. 中国农业科学, 2002, 35: 1174–1179]
- 79 Chai Q W, Zhao Z Y, Li J X, et al. Effect of ensilaging dejuiced sweet sorghum plant residues on their chemical compositions and digestion characteristics *in vitro* (in Chinese). *Process Agr Prod*, 2010, 2: 79–80 [柴庆伟, 赵志永, 李冀新, 等. 不同出汁率对甜高粱汁和渣中营养成分影响的研究. 农产品加工, 2010, 2: 79–80]
- 80 Ning X B, Ma Z H, Li D. Determination of the components in stem juice of sweet sorghum (in Chinese). *J Shengyang Agric Univer*, 1995, 1: 45–48 [宁喜斌, 马志泓, 李达. 甜高粱茎汁成分的测定. 沈阳农业大学学报, 1995, 1: 45–48]
- 81 Li C X, Feng H S, Li Y R, et al. Comparative of feeding cows and sheep and milk quality of silage sweet sorghum and silage maize (in Chinese). *Sci Technol Qinghai Agr Forestry*, 2014, 2: 8–11 [李春喜, 冯海生, 李永仁, 等. 青贮甜高粱与青贮玉米饲喂奶牛、羊及奶品质的比较研究. 青海农林科技, 2014, 2: 8–11]
- 82 Colombini S, Rapetti L, Colombo D, et al. Brown midrib forage sorghum silage for the dairy cow: Nutritive value and comparison with corn silage in the diet. *Ital J Anim Sci*, 2010, 9: 273–277
- 83 Miron J, Zuckerman E, Adin G, et al. Comparison of two forage sorghum varieties with corn and the effect of feeding their silages on eating behavior and lactation performance of dairy cows. *Anim Feed Sci Technol*, 2007, 139: 23–39
- 84 Song J C, Fan L, Niu Y B, et al. Comparison of productivity and feeding characteristics of two sweet sorghums cultivars (in Chinese). *Pratacult Sci*, 2009, 26: 74–78 [宋金昌, 范莉, 牛一兵, 等. 不同甜高粱品种生产与奶牛饲喂特性比较. 草业科学, 2009, 26: 74–78]
- 85 Miron J, Zuckerman E, Adin G, et al. Field yield, ensiling properties and digestibility by sheep of silages from two forage sorghum varieties. *Anim Feed Sci Technol*, 2007, 136: 203–215
- 86 Amer S, Hassanat F, Berthiaume R, et al. Effects of water soluble carbohydrate content on ensiling characteristics, chemical composition and *in vitro* gas production of forage millet and forage sorghum silages. *Anim Feed Sci Technol*, 2012, 177: 23–29
- 87 Tai F H, Wei Y H, Chen F B, et al. Comparison of the effects of sweet sorghum silage and corn silage on beef cattle (in Chinese). *China Herb Sci*. 2016, 36: 75–76 [邵发红, 魏永红, 陈福斌. 饲用甜高粱与全株玉米青贮饲喂肉牛对比试验. 中国草食动物科学, 2016, 36: 75–76]
- 88 Li J, Dong S C, Chen X J, et al. Study on the silage of sweet sorghum and maize and their feeding effects on dairy cattle (in Chinese). *China Cattle Sci*, 2016, 42: 24–25 [李俊, 董书昌, 陈孝军, 等. 青贮甜高粱与青贮玉米秸秆饲喂奶牛对比试验. 中国牛业科学, 2016, 42: 24–25]
- 89 Lu Z M. Effects of silage sweet sorghum on feeding beef cattle (in Chinese). *Grassland Turf*, 2004, 3: 65–66 [鲁振民. 青贮甜高粱饲喂肉牛效果试验. 草原与草坪, 2004, 3: 65–66]
- 90 Zhang Y L, Bai J J. Effect of sweet sorghum silage and maize straw on feeding beef cattle (in Chinese). *China Cattle Sci*, 2014, 5: 35–36 [张元来, 白晶晶. 青贮甜高粱与玉米秸秆饲喂肉牛效果研究. 中国牛业科学, 2014, 5: 35–36]
- 91 Zhao T, Wang Y F. Comparing the performance of feed cows with sweet sorghum silage (in Chinese). *Gansu Anim Veter Sci*, 2015, 2: 51–52 [赵通, 王延飞. 饲用甜高粱青贮饲喂肉牛的增重效果试验. 甘肃畜牧兽医, 2015, 2: 51–52]

- 92 Felix A, Funso A O. Digestibility and nitrogen balance in lambs fed grain sorghum silage, sweet sorghum silage or fescue hay. *Small Ruminant Res*, 1994, 14: 33–38
- 93 Fazaeli H, Golmohammadi H A, Almoddarres A, et al. Comparing the performance of sorghum silage with maize silage in feed lot calves. *Pakistan J Biol Sci*, 2006, 9: 2450–2455
- 94 Marco O N D, Ressia M A, Arias S, et al. Digestibility of forage silages from grain, sweet and *bmr* sorghum types: Comparison of *in vivo*, *in situ* and *in vitro* data. *Anim Feed Sci Technol*, 2009, 153: 161–168
- 95 Marsalis M A, Angadi S, Contreras-Govea F E, et al. Harvest timing and byproduct addition effects on corn and forage sorghum silage grown under water stress. *Iran J Med Phy*, 2005, 799: 1–16
- 96 Aydin G, Grant R J, O'Rear J. Brown midrib sorghum in diets for lactating dairy cows. *J Dairy Sci*, 1999, 82: 2127–2135
- 97 Jabbari, Tabatabaei, Modaresi M. Utilization of sorghum silage in steer: Using a dietary replacement with corn silage. *J Biol Res*, 2010, 47: 324–326
- 98 Ketterings Q M, Godwin G, Cherney J H, et al. Potassium management for brown midrib sorghum×sudangrass as replacement for corn silage in the north-eastern USA. *J Agron Crop Sci*, 2005, 191: 41–46
- 99 Fu Y, Tian R H, Duan K H, et al. Effect of different fermentation techniques on basic nutritional composition of sweet sorghum straw stillage (in Chinese). *Anim Husb Feed Sci*, 2010, 31: 48–49 [付妍, 田瑞华, 段开红, 等. 不同发酵工艺对甜高粱秸秆酒糟基本营养成分的影响. *畜牧与饲料科学*, 2010, 31: 48–49]

Summary for “饲草甜高粱分子育种与产业化”

Molecular breeding and industrialization of forage sweet sorghum

Haichun Jing^{1,2,3*}, Zhiqian Liu^{1,2}, Limin Zhang^{1,2} & Xiaoyuan Wu^{1,2}

¹ Key Laboratory of Plant Resources, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China;

² Inner Mongolia Research Centre for Practaculture, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China;

³ College of Life Science, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

* Corresponding author, E-mail: hcjing@ibcas.ac.cn

Sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) is the world's fifth major crop and a C₄ model plant. Sweet sorghum is a variant of grain sorghum with implications in biofuel industry and stress biology because of its remarkable traits including high biomass production, high concentration of soluble sugars in its juicy stem, and strong abiotic tolerance. In recent years, there is a new demand to develop sweet sorghum into a forage crop, which requires the tailor-made modification of its major biological characteristics. Compared to silage maize, sweet sorghum possesses higher levels of directly fermentable reducing sugars and the ability to accumulate high biomass under low-input production systems. In addition, it is tolerant to drought and more efficient in utilization of solar radiation and nitrogen-based fertilizers than maize on marginal lands which are not optimal for food production. These traits collectively make sweet sorghum more attractive than silage maize with huge potential as a forage crop. Yet, due to the relatively short history of sweet sorghum breeding, the development of new varieties adapting to various phenological requirements is restricted, and the rapid deployment of sweet sorghum for forage production is limited. Here we summarize the current status of forage sweet sorghum breeding in China. A suit of sweet sorghum traits, such as plant architecture (leave, and stem), flowering time and maturity, leaf senescence and accumulation of juice and sugar as well as drought and salt tolerance are identified, and recent progression in dissecting their genetic basis reviewed. It is suggested that newly developed cutting-edge technologies such as genome editing and whole-genome selection are needed to harness the genetic improvement of sweet sorghum. Feeding experiments with improved varieties showed that sweet sorghum is an important component of the livestock diet for increasing the palatability and nutrient conversion efficiency. The production-scale demonstration project, forming a production pipeline from sweet sorghum hybrid production, cultivation, distillation and feeding of livestock and cycle of manures, showed that forage sweet sorghum based bio-industry sets a model for circular economy in rural areas. Future forage sweet sorghum breeding and approaches to develop its bio-industry are discussed.

sweet sorghum, forage crops, molecular breeding, industrialization

doi: 10.1360/N972017-01175