

褐色中脉 *bmr* 高粱研究与利用进展

张福耀, 平俊爱, 王 瑞

(山西省农业科学院高粱研究所饲草遗传育种重点实验室, 山西 榆次 030600)

摘 要: 在世界许多国家和地区, 高粱作为一种饲草作物受到广泛的重视。由于高粱具有抗旱性强、水分利用效率高的特点, 在干旱地区可成为优势饲草作物。*bmr* 高粱与普通高粱相比木质素含量降低 5% ~ 50%, 可显著提高饲草的适口性, 增加消化率, 因此引起了国内外高粱育种家的广泛关注。有关 *bmr* 基因与饲草产量、品质、饲喂效果等研究已取得长足进展, *bmr* 基因已成功导入普通高粱和苏丹草品种, 并育成高产、优质 BMR 饲草杂交种商品化生产, 表现出广阔的利用前景。

关键词: 高粱; *bmr*; 育种; 品质; 饲喂效果

中图分类号: S514 **文献标识码:** A **文章编号:** 1008-0864(2009)02-0030-04

Progress on Research and Utilization of *bmr* Sorghum

ZHANG Fu-yao, PING Jun-ai, WANG Rui

(Key Laboratory of Forage Genetic Breeding, Sorghum Institute, Shanxi Academy of Agricultural Sciences, Shanxi Yuci 030600, China)

Abstract: Sorghum, as one of forage crops, has won great attention in many countries and regions all over the world. Due to its characteristics of strong drought resistance and high water use efficiency, sorghum has become the most predominant forage crops in arid areas. The lignin content of *bmr* sorghum is 5% ~ 50% lower than that of normal sorghum. Low lignin content can improve palatability and increase digestibility of forage. Therefore, it has aroused extensive attention by sorghum breeders all over the world. Great progress has been made in improving forage production, its quality, feeding efficiency and about the gene of *bmr* sorghum. The *bmr* gene has been successfully transferred into normal sorghum and sudangrass. BMR hybrid forage variety with high yield, superior quality has been released and produced commercially. It has a bright prospect for utilization.

Key words: sorghum; *bmr*; breeding; quality; feeding effect

褐色中脉(brown mid-rib)突变体最早在玉米中报道^[1],之后,在高粱^[2]、苏丹草和珍珠粟中也^[3]先后获得了褐色中脉突变体。褐色中脉突变体(*bmr*)是指植株在生长到5个扩展叶后,与木质化组织相关的叶片中脉和茎髓有褐色的色素沉着,根据其表型命名为褐色中脉突变体。在高粱中褐色中脉特征随着植株成熟逐渐淡化,但茎秆的色素沉着逐步增强,成熟时植株茎秆表皮呈浅褐色,髓呈红褐色。由于褐色中脉突变体的细胞壁总量减少,木质素含量比正常品种降低5%~50%,显著提高了饲草的适口性,增加了消化率^[4,5],因此受到广泛重视,国外已育成 BMR 品

种并商业化开发。目前我国 *bmr* 育种研究刚刚起步,相关研究积累甚少,本文综述了国外 *bmr* 高粱相关研究进展,以供同行参考。

1 *bmr* 突变体

1978年 Porter 等^[2]报道在两个粒用高粱的化学诱变处理中发现了19个 *bmr* 褐色中脉突变体,编号为1~19,他对其中13个作了进一步的利用评价,在两年田间鉴定的基础上认为 *bmr*-6、*bmr*-12 和 *bmr*-18 有进一步利用的价值。随后, Bittinger 等^[6]的研究表明 *bmr*-6 和 *bmr*-12 由不同

收稿日期:2008-11-20;修回日期:2008-12-11

基金项目:山西省国际合作项目“饲草高粱 *bmr* 和 *PS* 基因的分子标记及聚合育种”(2008081010);山西省留学回国人员资助项目“饲草高粱杂种优势利用研究及新品种选育”(2006084)资助。

作者简介:张福耀,研究员,主要从事高粱遗传育种研究。Tel:0354-3963992;E-mail: zfy5607@163.com

的基因控制, *bmr-12* 和 *bmr-18* 可能是等位基因。Porter 等^[2]对这些突变系的品质研究表明, *bmr-6*、*bmr-12* 和 *bmr-18* 突变体显著降低了木质素含量,

饲用品质明显提高, 体外干物质消化率比正常姊妹系提高 16.5 个百分点, 体外细胞壁消化率提高 23.2 个百分点(表 1)^[2]。

表 1 三个 *bmr* 突变体与其姊妹系木质素(%), 体外干物质消化率(%) 率和体外细胞壁消化率(%)

Table 1 Lignin(%), *in vitro* dry matter disappearance(% , IVDMD), and *in vitro* cell wall disappearance(% , IVCWD) of three sorghum *bmr* genotypes and their normal sisters.

品种名称 Variety	木质素 Lignin		体外干物质消化率 IVDMD		体外细胞壁消化率 IVCWD	
	叶片 Leaf	茎秆 Stem	叶片 Leaf	茎秆 Stem	叶片 Leaf	茎秆 Stem
<i>bmr-6</i>	5.02	4.38	63.5	64.0	70.8	61.9
正常系 Normal	6.25	6.12	59.5	57.5	68.4	55.4
<i>bmr-12</i>	4.73	3.64	66.0	74.0	79.0	76.9
正常系 Normal	5.56	5.89	55.8	60.4	64.2	53.7
<i>bmr-18</i>	5.23	3.45	64.3	74.4	72.9	77.3
正常系 Normal	6.84	6.28	56.3	59.9	58.2	64.5

bmr 作为单一位点隐性突变体, 通过回交可引入到其他品系中, Pederson 等^[5]和 Casler 等^[7]把 *bmr* 基因导入粒用高粱和苏丹草中, 研究发现高粱 *bmr* 基因和玉米 *bmr* 基因对农艺性状的影响相似, 在玉米中 *bmr* 品种与正常品种相比, 籽粒产量约减低 20%, 秸秆产量减低 17%, 一些 *bmr* 品系比正常品系的秸秆产量高, 但籽粒产量却降低。在高粱上 *bmr* 表型同样导致了生物产量的减低, *bmr* 品系与正常品系相比, 饲草产量减少 15%。Casler 认为, *bmr* 品系减产原因部分是由于减少分蘖数和再生能力差而引起的, 饲草产量减少不随年份改变, 但随位置和品种而改变, 饲草产量的损失是由于 *bmr* 表现型不是完全受 *bmr* 位点单独调控, 很可能与控制分蘖、植株高度和产量的位点连锁, 他认为从长期的饲草产量改良未获得明显遗传增益这也说明这些位点的连锁是紧密的^[7]。

2 *bmr* 高粱品种选育

在世界许多国家和地区, 高粱作为一种饲草作物被受到广泛的重视, 高粱特有的抗旱性强, 水分利用效率高的特点使其在干旱地区成为优势饲草作物。在饲草高粱育种中饲草的产量和营养价值是育种家追求的重要目标, 另一个重要的性状是饲草干物质(DM) 积累的潜力及与家畜饲养相关的重要性状 - 中性洗涤纤维(NDF) 含量和消化率。许多研究表明, *bmr* 高粱减少木质化而增加了消化率, 但产量水平有所减低^[8~12]。Casler 等^[7]对 *bmr* 苏丹草的饲草质量和饲草产量进行了

评估, *bmr* 品系木质素含量比正常品系低 9.0%, 纤维消化率比正常品系高 7.2%, 第一次收获产量与正常品系基本相同, 但在第二次收获时严重减产, 推测 *bmr* 苏丹草的表现型是由于 *bmr-6* 等位基因的纯合, 其对环境敏感, 尤其在冷凉区产量水平会受到制约。Bean 等^[11]对青贮高粱和青贮玉米品种的农艺性状、水分利用率、产量和营养价值做了比较, 在干旱和少量灌水的条件下, 青贮高粱的产量和青贮玉米的产量相似, 平均所有 6 个年份的数据, *bmr* 高粱品种的产量在绝大多数年份比非 *bmr* 品种减少 10% ~ 12%。6 年中至少有 3 年的试验出现以下情况: 非 *bmr* 饲草高粱品种的青贮饲料平均为 24.1 t/Ac (65% 的湿度), 平均体外消化率为 75.9%; *bmr* 饲草高粱品种的青贮饲料平均为 20.7 t/Ac (65% 的湿度), 平均体外消化率为 81.3%; 非 *bmr* 品种的平均产量和玉米一样, 体外消化率是玉米的 94.2%; *bmr* 品种的产量是玉米的 85.9%, 体外消化率是玉米的 100.4%。Miron 等^[12]考察了 3 个新的饲草高粱品种 Silobuster, Supersile 20 和褐色中脉杂种 BMR-101 的产量, 推广品种 FS-5 被作为对照品种, 在收获时干物质(DM) 含量基本相似(270 ~ 280 g/kg 绿饲草), 干草产量也基本相同(15.3 ~ 16.5 t/hm²)。目前美国已育成 BMR-100、BMR-101 等品种商品化生产, 这些品种的体外干物质消化率比普通饲草高粱提高 40% 左右, 生产中比种植青贮玉米节水 33% 左右, 饲喂奶牛产奶量与青贮玉米相同。有人把 *bmr* 品种的利用称之为 *bmr* 革命, 表现出广阔的推广前景。

3 *bmr* 高粱饲喂研究

自愿采食是动物的典型表现,饲草的细胞壁浓度影响饲草的品质和动物采食量,Oba 等^[13]指出,玉米青贮饲料的中性洗涤纤维体内或体外消化率每提高 1%,奶牛采食量可增加 0.17 kg,牛奶产量可增加 0.25 kg。Cherney 等^[14]研究认为一般木质素降低 10 g/kg 可导致消化率增加 40 g/kg。大量的研究表明,*bmr* 高粱饲草减低了木质素含量,在饲喂效果研究中明显优于普通高粱^[15~18]。Lusk 等^[15]用青贮玉米饲料和青贮 *bmr* 高粱饲料对奶牛做饲喂试验,在为期两个月的试验中,奶牛对两种饲料的采食基本相同,实际奶产量和脂肪校正奶产量在处理间并无差异。Grant 等^[16]用 *bmr* 高粱青贮饲料和苜蓿、玉米、普通高粱青贮饲料做饲喂泌乳中期奶牛试验,日粮由 65% 的青贮饲料和 35% 的精料构成,试验中尽管 *bmr* 高粱青贮饲料和苜蓿、玉米青贮饲料的产奶量相同,但 *bmr* 高粱青贮饲料的基础代谢率(1.04)低于玉米(1.16),4 种饲料相比,普通高粱饲料的产奶量最低、效率最差。

Aydin 等^[19]用 65% 的青贮饲料饲喂泌乳早期奶牛,玉米青贮饲料与 *bmr* 高粱、苜蓿青贮饲料相比产奶量和效率最高,正常高粱青贮饲料的产奶量最低,效率最差。在第二个试验中,他把日粮中的青贮饲料进行了配比调整,以 17.5% 的苜蓿配 35.3% 的玉米或普通高粱或 *bmr* 高粱青贮饲料,结果表明饲喂玉米和 *bmr* 高粱青贮饲料牛奶产量没有差别,饲喂普通高粱青贮饲料牛奶产量明显减低。Oliver 等^[18]的研究也表明,*bmr* 高粱青贮饲料饲喂奶牛明显优于普通高粱,奶牛产奶量与饲喂玉米青贮饲料相同。

4 *bmr* 高粱生化基础和分子生物学研究

玉米的褐色中脉突变体与木质化组织有关,它的叶片中脉和茎髓上有红褐色色素的沉着,这些突变逐步成为玉米和禾本科作物木质化遗传和生化研究的模型。玉米 *bm1*, *bm2*, *bm3*, *bm4* 基因不仅在遗传规律方面研究的非常清楚,而且在每个突变体的木质素含量、阿魏酸和酯酰化阿魏酸代谢途径的生化特殊性等方面的研究也很深入。

根据目前的木质素代谢途径和基于现有的数据和理论, C_3H 和 $CCoAOMT$ 的活动很可能是控制细胞壁木质化(和消化率)的主要枢纽,它也可能在 $CCoAOMT$ 代谢途径中提高了阿魏酸含量。对玉米 *bm3* 突变体中木质素含量和结构的研究表明,细胞壁中的 P-羟基苯乙烯可提高植物秸秆消化率,对木质化影响消化率提供了第一个重要的线索^[9]。此外,*bm3* 玉米和其他高粱和珍珠粟的 *bmr* 突变体对木质素生物合成途径和改善细胞壁消化率也提供重要的信息。

Akin 等^[20]用核磁共振光谱仪分析了 *bmr-12* 突变体叶片组织细胞壁组成,与它相应的正常系 N12 相比 p-香豆酸(p-coumaric acid)含量减低,并减少了大量的二甲氧基苯酚残留物,碱性水解已证实 p-香豆酸的减少。Suzuki 等^[21]用气相色谱仪对高粱 *bmr-18* 和 *bmr-6* 和玉米 *bm3* 以及各自的正常系进行了茎秆细胞壁成分的比较分析,发现在所有突变体细胞壁中 5-羟基邻甲氧苯基残留物比正常系相对增加,*bmr-12* 和 *bmr-18* 突变体细胞壁成分的变化与玉米 *bm3* 突变体相似。玉米 *bm3* 突变已被证明是甲基转移酶(COMT)基因编码的变异^[22,23]。

Bout 等^[24]用候选基因法在高粱上首次克隆了 *bmr* 基因,并等位基因突变体 *bmr-12*, *bmr-18* 和 *bmr-26* 进行了分析,推测这些突变体减少了木质素合成酶二羟基肉桂酸甲基转移酶(COMT)的活动。Northern 分析显示 *COMT* 基因的表达减少是由于 *bmr-12*, *bmr-18* 和 *bmr-26* 均在编码 *COMT* 的等位基因上出现点突变而过早出现了终止密码子。RT-PCR 显示,3 个突变体表达的突变等位基因在相应的野生型中水平很低。*bmr-12*, *bmr-6* 和 *bmr-26* 这 3 个突变基因的标记,将有效促进 *bmr* 高粱的遗传研究和育种研究。

5 展望

改革开放以来,我国的畜牧业得到了前所未有的快速发展,一些省区畜牧业产值占到农业总产值的 60% 以上。然而,近年来生态保护和畜牧业发展的矛盾十分突出,高产、优质饲草短缺已成为制约畜牧业发展的瓶颈,为解决上述问题,我们曾育成饲草高粱晋草 1 号、晋草 2 号、晋草 3 号等品种在全国推广。饲草高粱虽大幅度提高了饲草

产量,但饲草高粱消化率低的问题一直未能得到很好的解决。*bmr* 高粱木质素含量低,消化率高,充分利用这一基因,将极大地促进我国饲草高粱的育种和生产。目前,我们已引进 *bmr-6* 和 *bmr-12* 突变系,并把 *bmr* 基因导入高粱和苏丹草,育成了 *bmr* 饲草高粱,从产比结果看具有很好的商品化生产潜力,具有极大的推广价值,*bmr* 饲草高粱的推广将有效解决我国优质饲草短缺问题,对保障生态环境、改善和促进畜牧业发展意义重大。

饲草高粱是所有饲草作物中产量潜力最大,抗逆性最强的作物之一,在我国适宜种植饲草高粱的区域广大,与其他作物相比受土地和气候条件的制约较小,特别是高粱具有抗旱、耐涝、耐盐碱、耐瘠薄、耐高温和耐冷凉等多重抗逆性,且适应性强,即使在条件恶劣的边际性土地上种植,仍可获得较好的收成。所以,种植饲草高粱可以有效利用盐碱、滩涂等边际农田,有效增加我国土地利用总量,大幅度增加饲草总量,保障食品安全。

参 考 文 献

- [1] Eyster W H. Chromosomes VIII in maize [J]. *Science*, 64 (1644):22.
- [2] Porter K S, Axtell J D, Lechtenberg V L, *et al.* Phenotype, fiber composition, and *in vitro* dry matter disappearance of chemically induced brown midrib (*bmr*) mutants of sorghum [J]. *Crop Sci.*, 1978, 18:205 - 208.
- [3] Cherney J H, Moore K J, Volenec J J, *et al.* Rate and extent of digestion of cell wall components of brown midrib sorghum species [J]. *Crop Sci.*, 1986, 26:1055 - 1059.
- [4] Bucholtz D L, Cantrell R P, Axtell J D, *et al.* Lignin biochemistry of normal and brown midrib mutant sorghum [J]. *J. Agric. Food Chem.*, 1980, 28(6):1239 - 1241.
- [5] Pedersen J F, Vogel K P, Funnell D L. Impact of reduced lignin on plant fitness [J]. *Crop Sci.*, 2005, 45:812 - 819.
- [6] Bittering T S, Cantrell R P, Axtell J D. Allelism tests of the brown midrib mutants of sorghum [J]. *J. Hered.*, 1981, 72:147 - 148.
- [7] Casler M D, Pederson J F, Undersander D J. Forage yield and economic losses associated with the brown midrib trait in sudan-grass [J]. *Crop Sci.*, 2003, 43:782 - 789.
- [8] Cherney J H, Axtell J D, Hassen M M, *et al.* Forage quality characterization of a chemically induced brown-midrib mutant in pearl millet [J]. *Crop Sci.*, 1988, 28:783 - 787.
- [9] Barrière Y, Ralph J, Méchin V, *et al.* Genetic and molecular basis of grass cell wall biosynthesis and degradability II. Lessons from brown-midrib mutants [J]. *C. R. Biol.*, 2004, 327 (9 - 10):847 - 860.
- [10] Oliver A L, Pedersen J F, Grant R J, *et al.* Comparative effects of the sorghum *bmr-6* and *bmr-12* genes. I. Forage sorghum yield and quality [J]. *Crop Sci.*, 2005, 45:2234 - 2239.
- [11] Bean B W, McCollum F T. Forage sorghum silage vs corn silage [A]. In: Proceedings of the Southern Conservation Systems Conference [C]. Amarillo TX, 2006, 113 - 114.
- [12] Miron J, Solomon R, Adin G, *et al.* Effects of harvest stage and re-growth on yield, composition, ensilage and *in vitro* digestibility of new forage sorghum varieties [J]. *J. Sci. Food Agric.*, 2006, 86(1):140 - 147.
- [13] Oba M, Allen M S. Effects of brown midrib 3 mutation in corn silage on productivity of dairy cows fed two concentrations of dietary neutral detergent fiber. 1. Feeding behavior and nutrient utilization [J]. *J. Dairy Sci.*, 2000, 83:1333 - 1341.
- [14] Cherney J H, Cherney D J R, Akin D E, *et al.* Potential of brown-midrib, low-lignin mutants for improving forage quality [J]. *Adv. Agron.*, 1991, 46:157 - 198.
- [15] Lusk J W, Karau P K, Balogu D O, *et al.* Brown midrib sorghum or corn silage for milk production [J]. *J. Dairy Sci.*, 1984, 67:1739 - 1744.
- [16] Grant R J, Haddad S G, Moore K J, *et al.* Brown midrib sorghum silage for midlactation dairy cows [J]. *J. Dairy Sci.*, 1995, 78(9):1970 - 1980.
- [17] Morgan P W, Finlayson S A, Childs K L, *et al.* Rooney. 2002. Opportunities to improve adaptability and yield in grasses: Lessons from sorghum [J]. *Crop Sci.*, 2002, 42:1791 - 1799.
- [18] Oliver A L, Pedersen J F, Grant R J, *et al.* Comparison of brown midrib-6 and -18 forage sorghum with conventional sorghum and corn silage in diets of lactating dairy cows [J]. *J. Dairy Sci.* 2004, 87:637 - 644.
- [19] Aydin G, Grant R J, O'rear J. Brown midrib sorghum in diets for lactating dairy cows [J]. *J. Dairy Sci.*, 1999, 82:2127 - 2135.
- [20] Akin D E, Hanna W W, Rigsby L L. Normal-12 and brown midrib-12 sorghum I. Variations in tissue digestibility [J]. *Agron. J.*, 1986, 78:827 - 832.
- [21] Suzuki S, Lan T B T, Iiyama K. 5-hydroxyguaniacyl nuclei as aromatic constituents of native lignin [J]. *Phytochemistry*, 1997, 46:695 - 700.
- [22] Vignols F, Rigau J, Torres M A, *et al.* The brown midrib3 (*bmr3*) mutation in maize occurs in the gene encoding caffeic acid O-methyltransferase [J]. *The Plant Cell*, 1995, 4:407 - 416.
- [23] Piquemal J, Chamayou S, Nadaud I, *et al.* Down-regulation of caffeic acid O-methyltransferase in maize revisited using a transgenic approach [J]. *Plant Physiol.*, 2002, 130:1675 - 1685.
- [24] Bout S, Vermerris W. A candidate-gene approach to clone the sorghum brown midrib gene encoding caffeic acid O-methyltransferase [J]. *Mol. Gen. Genomics*, 2003, 269:205 - 214.