

农业参考資料(十一)

美、印高粱遺傳育种論文选譯

吉林省农业科学院情报資料室

一九六三·九

前 言

高粱是我国东北、华北地区主要粮食作物之一，栽培历史悠久，地方品种繁多。为了不断地提高单位面积产量，各地农业科学研究单位对地方品种进行了广泛征集和研究，并选出不少良种。目前国内有不少单位正在进行杂交种和雄性不育系杂种优势利用的研究工作。

美国和印度均为世界高粱的主产国。美国在战后高粱面积增长很快，目前全国播种面积已达六百余万公顷，平均公顷产量接近五千斤。印度高粱收获面积1962年为1,743万公顷，超过我国和美国，但生产技术相当落后，单位面积产量很低，平均公顷产量不足一千斤。就育种工作来说，主要的选育目标是提高籽粒和饲草产量。在美国，为了适应机械化收割，矮秆也是重要目标之一。近年来，高粱的栽培面积逐渐扩大到美国北部各州。因此，对早熟性也很重视。其他如抗虫、抗病育种方面，也作了一些工作。近年来他们在遗传育种方面所做的工作，主要有性状遗传、雄性不育系杂种优势利用、人工引变和远缘杂交等几个方面。本资料有七篇是属于性状遗传方面的文章，其中有两篇是株高遗传变异的研究论文，一篇是应用孟德尔的基因分析法，另一篇是采用梅赛尔法研究株高的，内容比较丰富。“高粱遗传变异性的研究”是将判别函数技术用于高粱选种的研究报告，方法和内容都很新颖，对我们的育种工作有很大参考价值。其他三篇文章是有关颖色、粒色和杂种优势的遗传分析方面的研究报告，也可供我们参考。

高粱为杂种优势很强的作物，但由于雌雄同花，去雄困难，以致在生产上无法利用这一有利特性。1954年史特芬斯创造了胞质——核质的雄性不育系，为高粱育种开辟了一条新途径，杂种高粱的选育工作得以迅速发展。目前美国已利用雄性不育系培育出很多杂种，其产量一般比优良品种提高30—40%，并正在很多地区大量推广，1958年统计，至少有50%粒用高粱面积

都是杂种。印度近年来也开始注意了这方面的工作。本资料有六篇是属于这方面的。其中，“杂种高粱种子生产的胞质雄性不育性”一篇，可使读者了解胞质——核质不育系的创造经过和目前正在利用的 msC60 的来源。“粒用高粱中胞质遗传雄性不育性遗传的遗传学”一篇，是应用孟德尔的基因分析法分析了控制不育性的基因对，这对于选育新的不育系有一定参考价值。“胞质雄性不育高粱的柱头受精能力”等两篇，对雄性不育系杂种繁育技术作了介绍。此外，还有两篇有关试验技术方面的文章，也有一定参考价值。

本册由十六篇文章构成，其中一篇系本院作物所谢道宏同志翻译，一篇是从中译本上摘下来的，其他均由我室张戡同志翻译。各篇译文经李公德同志审阅。

目 录

美国的高粱育种研究.....	(1)
印度的高粱育种簡介.....	(9)
高粱株高的遺傳.....	(11)
高粱株高變異的分析.....	(20)
高粱遺傳變異性的研究 I . 某些与产量有关的重要数量性状的表現型 變異及其遺傳成分.....	(27)
高粱遺傳變異性的研究 II . 某些与产量有关的重要数量性状的相关性 和品种选择的某些选择指数的应用.....	(34)
高粱隱性紅顏色的等位基因.....	(42)
高粱的遺傳研究.....	(48)
不同等位基因对高粱杂种生長的效应.....	(50)
杂种高粱种子生产的胞質雄性不育性.....	(55)
粒用高粱中胞質遺傳雄性不育性遺傳的遺傳学.....	(61)
胞質雄性不育高粱的柱头受精能力.....	(66)
胞質雄性不育高粱的柱头受精能力再报.....	(68)
某些印度高粱中胞質遺傳雄性不育性的出現.....	(70)
应用穗干重估算粒用高粱的产量.....	(72)
粒用高粱品种在有边行和沒有边行的小区中的比較.....	(77)
附: 中英品种名对照表.....	(80)

美国的高粱育种研究

H.K.Hayes, F.R.Immer 和 D.C.Smith

高粱是最古老的禾谷类作物之一，曾在印度、中国和非洲栽培许多世纪，在那里类型和品种至为复杂。中国和印度的高粱品种通常被证明是不能适应于美国的，虽然也有一些例外情况。Vinall 等人 (1936) 发表了高粱栽培和发展的早期历史，评述了种的关系和分布。

Sorghum 属通常是用以表示粒用高粱、甜高粱或饲用高粱的品种。苏丹草被认为是独立的饲用类型，并被定为亚种，即 *S. vulgare* var. *sudanensis*。 *S. halepense* 是美国南部各州的普通约翰逊草。高粱主要以粒用和饲用为栽培目的，但也用于制糖浆和扫帚。所有制糖浆的甜高粱品种和粒用品种都可用做饲料。帚高粱则专用制扫帚。

不同类型的高粱，给予综合的名称，如南非高粱 (kafirs)、埃及高粱 (durras)、买罗高粱 (milos)、中非高粱 (feteritas) 和中国高粱 (kaoliang)。这些群内有特殊品种。

种的关系 Garber (1950) 曾发表 *Sorghum* 属及其近缘植物的细胞分类学关系的摘要。共分为 6 个亚属，包括 25 个种。 $2n$ 染色体数目的变异范围为 10 至 60，是 10 的倍数。以后，Garber 和 Snyder 在这一属内又增加了两个种。

在这许多的种内，迄今在作物育种上只有 *Sorghum vulgare* 和 *S. halepense* 被人所重视，决定各种间染色体组关系的研究工作也做得很少。*S. vulgare* 被认为是具有 $2n=20$ 的异源四倍体，而 *S. halepense* 的染色体组的关系还不知道。这两个种杂交是高度不育的。Bennett 和 Hogg (1942) 报导了苏丹草与约翰逊草杂交 F_2 代的广泛分离。许多植株是很健旺的并在密西西比州具有良好的越冬性。在 F_3 世代，能育性提高了。

Sorghum 属的遗传学曾由 Richharia (1945) 和 Myers (1947) 加以评述。虽然进行了很多研究并明确地知道了某些性状，但不是所有的 10 个连锁群都已确定下来。

开花和授粉 Artschwager 和 McGuire (1949) 报导了高粱生殖的细胞学特性。Stephens 和 Quinby (1934) 研究了高粱开花和受精的情况。高粱品种的开花盛期差异很大。在特克斯萨斯州的智利考斯，“黑壳”南非高粱品种的开花期为下午 11 时至早晨 1 时，而“标准黄”买罗品种则在早晨 5—6 时之间。风和人工的震动似乎可以刺激开花。花粉如在开花后 5 小时或更久的时间才加以应用，已无结实的功能，开花后花粉即迅速败坏。授粉后 6—12 小时，观察到授精作用。大约在开花前两天，柱头就有接受花粉的能力，并在以后几天仍保持这种能力。根据 Karper 和 Quinby (1947)，高粱在清早开花。

Hogg 和 Ahlgren (1943) 报导在威斯康辛州的馬迪遜观察苏丹草的开花习性。当晴朗而温暖的气候, 开花往往在早晨 8 时完成。阴凉多云的日子则开花延迟。以后的观察指出, 某些高粱品种的开花可以在热天的傍晚进行。花粉的生活力大约在五小时以后即丧失, 这证实了 Stephens 和 Quinby (1934) 的结果。

有人曾报导, 高粱及其不同类型的異花傳粉量變異很大。有些科学工作者发现隣行間所发生的杂交率高达 50%。也有的观察到杂交率低至 0.6%。多数工作者发现最高的杂交率由 10% 至 20%。

在 Hogg 和 Ahlgren (1943) 的試驗中, 报导苏丹草在威斯康辛州的馬迪遜, 異花傳粉率約为 7%。

Garber 和 Atwood (1945) 报导了在宾夕法尼亞州学院进行 3 年的苏丹草品系間天然杂交的研究。紅色和黄褐色的品系間行种植, 相距 12—30 吋, 天然杂交率是由黄褐色隐性植株中分离出紅色植株的比例来决定的。連續 3 年 (1941—1943) 的天然杂交百分率各为 76.4、18.2 和 34.4。这些作者所引証的特克薩斯試驗站 Karper 和 Quinby 的资料指出, “列奧特” 苏丹草杂种的天然杂交率的变異范围为 7—47%, 平均为 46%。

高粱育种的前人研究 根据 Karper 和 Quinby (1947), 目前高粱育种的目标包括适当的成熟期、种子能忍受气候的影响、便于机械收获的矮生性、抗虫性、抗病性、改进的飼料品質、籽粒較为可口和具有蜡質淀粉的胚乳。植株的黄褐色排除了种皮上不良的色素。蜡質胚乳、白色种子和黄褐色植株, 都是受單一隱性的一些基因所控制。

籽粒的高产、松散的穗型、抗落粒和抗倒伏也是很重要的。在海拔較高和較北的地区, 早熟性和抗旱性是絕對必要的性狀。即使对于矮生类型, 抵抗倒伏也还是重要的。飼用类型, 包括苏丹草, 要求配糖类含量較低。在密西西比州的美利第安, 有一个專为发展制造糖漿和可能作为糖源的蘆粟的专业試驗站。

成熟期 成熟期是以温度和光周期为轉移的。高粱通常是在短日照下开花, 虽然某些类型, 如帚高粱, 对于日照长度似乎是比较不敏感的。某些品种又比另外一些品种对于光周期较为敏感。根据 Quinby 和 Karper (1945、1946、1948), 曾經发现了定名为 Ma_1 、 Ma_2 、 Ma_3 的一系列基因, 决定买罗高粱由播种到开花的日子数。这些基因的关系和作用如下表所示。(表 1)

表 1 各种純合和杂合的买罗高粱基因型由播种至开花的日子数
(Quinby 和 Karper, 1946)

表 現 型	基 因 型			由播种至开花的日子数
早 熟	$ma_1 ma_1$	$ma_2 ma_2$	$ma_3 ma_3$	50
中間性	$Ma_1 Ma_1$	$ma_2 ma_2$	$ma_3 ma_3$	70
中間性杂合	$Ma_1 ma_1$	$ma_2 ma_2$	$ma_3 ma_3$	82
晚 熟	$Ma_1 Ma_1$	$ma_2 ma_2$	$Ma_3 Ma_3$	82
晚熟杂合	$Ma_1 ma_1$	$ma_2 ma_2$	$Ma_3 Ma_3$	92
极晚熟	$Ma_1 Ma_1$	$Ma_2 Ma_2$	$ma_3 ma_3$	98
极晚熟杂合	$Ma_1 ma_1$	$Ma_2 Ma_2$	$ma_3 ma_3$	94
极晚熟 2	$Ma_1 Ma_1$	$Ma_2 Ma_2$	$Ma_3 Ma_3$	98
极晚熟 2 杂合	$Ma_1 ma_1$	$Ma_2 Ma_2$	$Ma_3 Ma_3$	94

根据 Quinby 和 Karper, 晚熟对早熟为显性, 而隐性 ma 对显性的 Ma_2 和 Ma_3 为上位, Ma_2 对 Ma_3 为上位。由于这些关系, 当这些品系生长在14小时以上的日照下, 便产生了成熟期的8种基因型和4种表现型的结果。当生长在10小时的日照下, 这4种类型是区分不开的。因为成熟期与所达到生长体积之间具有相关性, 故这些基因与生长势有关系。

Quinby 和 Karper (1947) 研究了19个高粱品种和21个杂种对短光期(10小时)的反应, 发现品种间对短日照的敏感性有所不同。在杂种材料中, 如果有一个或两个亲本是敏感的, 则所有的 F_1 植株也都是敏感的, 并且敏感性似乎是一个显性性状。

“特克斯”买罗高粱和“快熟”买罗高粱、“希格里”和“早熟希格里”、“卡罗”和“早熟卡罗”各对高粱品种, 只是在控制成熟期的特定基因上有所不同(Quinby 和 Karper, 1947)。当这些品种与第三个品种杂交时, 他们发现, 如果生长期不同, 这些成对的品种在籽粒和稻稈产量上就有差异。在某些杂交中, 成熟期没有多大差异, 但在籽粒产量上存在着显著差异。成对的 F_1 后代, 只是一个等位基因的不同, 但具有相同的成熟期, 其籽粒产量的差异竟高到25%。他们断言, 在这些例子中, 等位基因在配合力上是有所不同的, 即使在成熟期上不存在着差异。

高度 为粒用目的而栽培的高粱品种, 差不多全部是二重矮生类型。这些为饲料或双重目的而栽培的高粱多半具有标准的或正常的高度, 用康拜因收获的高粱不能超过40吋高, 而以20—36吋的高度为最合适。

在带高粱也曾记载过一些矮生类型的出现。约在1855年一个矮生类型在俄亥俄州出现; 在1863年在纽约州发现另一矮生类型。1910年在俄克拉何马州发现一个有价值的矮生类型。后者产生长而光滑的分枝, 只在接近顶端处分开。“黄”买罗高粱的矮生类型早在1906年或更早的时期起就为人所知道。这一矮生性状的起源不详。估计在1924年“矮生黄”买罗高粱已栽培到1,625,000英亩。二重矮生性状被认为是起源于“矮生黄”买罗高粱, 由于高度基因再次起变化的结果。为了康拜因收获的第二个二重矮生的品种“海獭”买罗高粱, 是在1928年开始推广的。

头两个矮生基因定名为 Dw_1 和 Dw_2 。在隐性状态下, 这些基因引起了节间的缩短, $dw_1 dw_2$ 类型是二重矮生的。其他类型则是标准的或高秆的, $Dw_1 Dw_2$; 半矮生的, $Dw_1 dw_2$ 和矮生的 $dw_1 Dw_2$ 。

现已发现由于存在三个矮生基因的三重矮生的高粱品系。但是, 康拜因用的品系只具有两个矮生基因。

化学成分 对于高粱籽粒的化学成分曾经做过一些研究。Barham 等人 (1946) 发现其所研究的14个高粱品种间在淀粉性质上存在着差异。淡红色南非高粱品种的淀粉在调制食品上具有最好的特性。“史洛克”糯高粱品种的淀粉在烹饪特性上最接近于木薯根的淀粉。在化学成分与淀粉品质之间并没有找到相关现象。各品种在丹宁含量百分数上变异很大。

象其他谷物一样, 高粱也含有蜡质的或非蜡质的淀粉。“蜡质康拜因”南非高粱、“蜡质康拜因”买罗高粱和“卡蒂”品种, 主要是为了满足生产蜡质淀粉以代替木薯根淀粉或其他特殊用途而加以培育的类型。蜡质淀粉这一性状是1930年在特克斯萨斯州栽培

的一个引进品系中发现的。以后，也发现其他高粱品种，如“列奥特”和“史洛克”具有蜡质基因。

Tanner 等人 (1949) 在“西地”×“卡蒂”的杂种后代中观察到抗癞皮病维生素 (Vitamin niacin) 含量的越亲分离。这一事实的发现是有价值的。“西地”的抗癞皮病维生素含量范围是43.0至49.1微克，而“卡蒂”的含量范围是66.9至72.9微克。由F₁植株产生的籽粒含46.3微克，而在F₂，含量范围为37.8至103.6微克。一个F₃植株含有124微克。抗癞皮病维生素含量与植株的任何其他性状似乎没有联系。因为抗癞皮病维生素是动物营养所必需的维生素之一，提高抗癞皮病维生素含量育种的可能性是很明显的。

抗病性 Leukel 等人 (1944) 叙述了高粱的病害，Dickson (1947) 提供了关于高粱属 16 种病害的有价值的资料。他们指出了不同的品种反应和抵抗某些病原菌的遗传本质。虽然品种抗病性的差异已被认识，但是对于各有关基因的遗传方式则知道得较少。对下列各种病害已经知道有抗病品种存在：

细菌性条纹病	<i>Pseudomonas andropogoni</i>
细菌性条斑病	<i>Xanthomonas holcicola</i>
细菌性叶斑病	<i>Pseudomonas syringae</i>
粗斑病	<i>Ascochyta sorghina</i>
炭疽病	<i>Colletotrichum graminicolum</i>
叶斑病	<i>Helminthosporium turcicum</i>
锈病	<i>Puccinia purpurea</i>
坚黑穗病	<i>Sphacelotheca sorghi</i>
散黑穗病	<i>Sphacelotheca cruenta</i>
丝黑穗病	<i>Sphacelotheca reiliana</i>
腐霉根腐病 (绵腐病)	<i>Pythium arrhenomanes</i>
黑腐病	<i>Sclerotium bataticola</i>

“列奥特”甜高粱品种对细菌性叶斑病是高度抵抗的。LeBeau和Coleman(1950)在研究高粱种后代在田间和温室条件下对于炭疽病的反应之后断言：抗病性是由于单一显性基因的作用。他们所用的5个亲本品系在病害反应上的变异，是由非常感染的到高度抗病的。

Snyder (1950) 研究了高粱对叶斑病反应的基因，在高度感染的“威系109”、中度抗病的“甜苏丹”与“蒂福特”品种杂交中的遗传本质。感染性在F₁世代是显性的。在F₂代中，指出了一对基因的遗传，虽然分离组的划分是交叉的。Drolsom (1953) 在一些相同的亲本品系的杂交研究中获得了相同的结果。但是F₂的次数分布曲线是趋向于单峰的，并且假定几对基因控制这一遗传性。在某些抗病类型的杂交中，发生了感染性的越亲分离。

对于散黑穗病和坚黑穗病曾经鉴定一些专化的生理小种，并且知道品种的抵抗性是存在的。根据Melchers (1940)，“矩形”中非高粱品种是抵抗两种黑穗病的。许多类型和品种具有对丝黑穗病的抵抗力。

高粱綿腐病 (milo disease) 是一种毁灭性病害，它特别为害买罗型和达索型高粱。Bowman等人 (1937) 在温室条件下应用染过病的土壤研究了12个杂种后代。感染性似乎是不完全显性的，它的反应主要是由一对基因所决定。基因型反应的不同是十分明显的。抗病性的基因被认为是由最近发生的突变而来的。

“馬丁康拜因”买罗高粱是在“麦地”品种的地里进行單株选择的結果。后者受高粱綿腐病的为害是很严重的。这一新品系是抗病、早熟而丰产的。“特克薩斯”买罗高粱是在“矮生黃”买罗高粱品种内选择抗高粱綿腐病而得到的結果。

抗虫性 Dahms (1943) 和Painter (1951) 評述了高粱的抗虫性。后一作者列举8种昆虫，并且报导了品种对于这些昆虫抵抗性的差異。它們包括蚱蜢类 (grasshoppers)、長椿象类 (chinch bugs)、玉米蚜 (corn leaf aphid)、玉米鑽心虫 (corn carworm) 和玉米螟 (European corn borer)。由于仅对長椿象掌握了相当数量的資料，故將这方面予以簡要的評述。

高粱品系对于長椿象的反应曾被广泛的研究过。这一昆虫在中部和南部密西西比河流域分布甚广，并能为害玉米、小谷类作物，禾本科草类和高粱。長椿象在高粱生长期中任何时期都能为害，成株似乎能更好地抵抗它的为害。長椿象的損害可能是由于这种昆虫吸取植株养料而引起的直接損失，或由于吸食时的渗出物將花柱鞘的殘余物堵塞了輸导組織以及病原菌通过伤口侵入植物体的副作用。产量的降低可能大于表面上所能估計出来的損失，并且由于昆虫的嗜食也可能发生毒害作用。

根据 Snelling 和 Dahms (1937)，播种期和相对成熟度大大影响長椿象的为害程度。“海刺”买罗高粱品种是高度感染的，不論早期或晚期播种的都是100%的植株被摧毁。“李德”南非高粱品种如在早期或中期播种是高度抵抗的；如在晚期播种则是高度感染的。

Painter (1951) 所引用的文献包括許多不同品种反应的参考資料。买罗高粱和南非高粱类型被认为是比較感染的；南非高粱和甜高粱类型則是比較抵抗的。不是所有的甜高粱品种都能抵抗長椿象。“亞特拉斯”甜高粱是高度抵抗的。

从买罗高粱与南非高粱类型的杂交中可能分离出抗長椿象的品系。“平原人”和“卡普罗克”都是由这种来源育成的品种。俄克拉何馬州試驗站育成的“康拜因”冬性南非高粱和“南非高粱811”，曾表現对長椿象的良好抗性 (Painter, 1951)。“蜜”高粱是从俄克拉何馬州被長椿象侵害的田間經單株选种而来的抗長椿象的制糖漿用的品系。这个品系比亲本品种早熟10天。

Snelling 和 Dahms (1937) 发现，沒有进行过抗長椿象选择的高粱品种，当它遭受人工侵害时，在这种性状上总是表現異質性的。品种对長椿象的反应似乎与其他的植株性状沒有直接的联系，虽然晚熟类型一般总是比早熟类型較易受害。Snelling 等人 (1937) 強調指出了自然选择在分离抗長椿象类型的重要性。

在某些高粱杂种中曾經有过对長椿象抵抗性表現为越亲分离的报导。Parker (1931) 在“矮生黃”买罗高粱 (感染的) × “堪薩斯橙色”甜高粱 (抵抗的) 的杂交中发现某些分离品系比任何一亲本都具有較强的抗虫性。

Snelling 等人 (1937) 发表了高粱对長椿象抵抗性的广泛研究的摘要。在“沙倫”

南非高粱（抵抗的）×“矮生黄”买罗高粱（感染的）的杂种后代中，抗虫性似乎是显性的或不完全显性的， F_2 分离接近于 3:1 的比例。但是，杂种优势被認為影响着 F_1 和以后的表现，而且越亲分离的存在是与簡單遺傳性不相調和的。作者断言：这一遺傳性不是由于一对基因的作用。其他杂交的 F_1 表现說明抗虫性不完全是一种杂种优势的功効。

育种方法 粒用的买罗高粱在美国栽培的发展曾經由 Karper 和 Quinby (1946) 加以評述。这篇文献可以說明早期采用的育种方法的一般情况。根据这些作者，买罗高粱約于 1885 年作为一个單一品种引入美国。目前所存在的多样性是由七个已知的突变，可能还有其他的突变，以及以后的杂交和性状的重新組合的結果。买罗高粱品种的发展历史如下表所示。（表 2）

表 2 在美国栽培的买罗高粱农艺品种的說明（Karper 和 Quinby, 1949）

品 种 名 称	年 份	基 因 型		表 现 型	株 高 (吋)	对 Pythium 的抵抗力	栽培程度
		成 熟 期	株 高 和 种 子 色				
巨人	1885	MaMa ₂ Ma ₃	Dw ₁ Dw ₂ R	极晚熟、高、黄粒	90	感 染	經 迹
标准黄（买罗）	1900	Mama ₂ ma ₃	Dw ₁ Dw ₂ R	中熟、高、黄粒	80	感 染	几乎絕迹
矮生黄（买罗）	1905	Mama ₂ ma ₃	dw ₁ Dw ₂ R	中熟、矮、黄粒	46	感 染	几乎絕迹
标准白（买罗）	1909	Mama ₂ ma ₃	Dw ₁ Dw ₂ r	中熟、高、白粒	80	感 染	几乎絕迹
早熟白（买罗）	1911	maMa ₂ Ma ₃	Dw ₁ Dw ₂ r	早熟、高、白粒	56	感 染	几乎絕迹
矮生白（买罗）	1914	Mama ₂ ma ₃	dw ₁ Dw ₂ r	中熟、矮、白粒	46	感 染	几乎絕迹
二重矮生黄（买罗）	1918	Mama ₂ ma ₃	dw ₁ dw ₂ R	中熟、重矮、黄粒	32	感 染	几乎絕迹
二重矮生白（买罗）	1925	Mama ₂ ma ₃	dw ₁ dw ₂ r	中熟、重矮、白粒	32	感 染	几乎絕迹
快熟（买罗）	1930	maMa ₂ ma ₃	dw ₁ Dw ₂ R	早熟、矮、黄粒	26	感 染	几乎絕迹
特克斯斯	1937	Mama ₂ ma ₃	dw ₁ Dw ₂ R	中熟、矮、黄粒	46	抵 抗	广泛栽培
菲尼	1937	Mama ₂ ma ₃	dw ₁ Dw ₂ R	中熟、矮、黄粒	46	抵 抗	广泛栽培
快熟种 8 号	1939	maMa ₂ ma ₃	dw ₁ Dw ₂ R	早熟、矮、黄粒	36	抵 抗	广泛栽培
二重矮生黄（买罗）	1939	Mama ₂ ma ₃	dw ₁ dw ₂ R	中熟、重矮、黄粒	32	抵 抗	广泛栽培
二重矮生白（买罗）	1940	Mama ₂ ma ₃	dw ₁ dw ₂ r	中熟、重矮、白粒	32	抵 抗	少量栽培
二重矮生快熟（买罗）	1945	maMa ₂ ma ₃	dw ₁ dw ₂ R	早熟、重矮、黄粒	24	抵 抗	少量栽培
二重矮生白快熟（买罗）	1945	maMa ₂ ma ₃	dw ₁ dw ₂ r	早熟、重矮、白粒	24	抵 抗	少量栽培

* 量到旗叶（1943 年在智利考斯）。

Karper 和 Quinby (1946) 將买罗高粱的存在和发展归功于隱性突变的发生及其利用。“矮生白”买罗高粱是“矮生黄”买罗高粱突变的結果。如果說在当代育种家已知的經驗中，晚近发生的突变在任何大田作物的品种改良工作中，起着与在高粱的品种改良工作中同样大的作用，那是很值得怀疑的。如果必要的話，在世界上其他高粱产区生長的許多品种进行广泛的淘汰选，可以找到一些比較有經濟价值的基因。

与突变同时，高粱也和棉花一样，比較高的異花傳粉頻率毫無疑問地促进了創造新的遺傳組合，因而給农民和育种家提供了有效的选种材料。

約自1920年开始应用人工杂交以改良高粱品种。这种方法在保証合意的性狀的新組合，特别是把矮生、成熟期、抗病性和粒色这些突变基因合并在其他合意的类型上，是很有效的。毫无疑问，对于杂交和回交將給予愈来愈多的重視。

抗病和抗虫育种工作的进展，主要是由于將杂种和其他后代栽培在能够表現这些遺傳性差異的天然条件下取得的結果。利用特殊的感染和接种技术，往往是不需要的。

杂种优势的利用 高粱的显著杂种优势的存在，曾引起許多研究者的注意，并且对杂种优势的利用发生兴趣。Conner 和 Karper (1927) 的研究工作是高粱杂种优势的早期研究之一。在株高上具有显著差異的买罗高粱和中非高粱品种，即所謂“特种矮生”、“矮生”和“标准型”之間进行了杂交。在利用三个亲本所做的三对杂交中， F_1 代有66%的植株高于最高的亲本。其相应的 F_2 有40%高于最高的亲本。虽然在高粱上并不認為有可能象玉米一样来利用杂种优势，但已認識到在杂种后代中，有选出丰产的分离品系的机会。同时也看到这些杂交在叶面积、叶綠素的发育和谷粒产量上表現了杂种优势，并且显著地延迟了成熟期。

影响籽粒品質、矮生性、粒色和生長期的这許多合乎需要的基因，都是隱性的。Karper 和 Quinby (1947) 認為这些隱性基因对于总的生長势可能成为一种“抑制基因”，并达到有害的程度。前面曾經提到 Ma 基因与生長势和成熟期的关系。

Stephens 和 Quinby (1952) 在6—8年期间內，采用两种播种期，將由“特克薩斯黑壳”南非高粱×“白日”高粱人工杂交的种子所長成的 F_1 杂种植株与标准品种进行比较时，发现杂种品系是較高产的。产量超过最好的品种10—20%，超过11个对照品种的平均27—44%。作者断言：虽然杂种的产量表現是优越的，可是在培育高粱杂种的亲本品系时还需要作一番努力。作者們認為也有可能利用中选的品系以产生能够表現优势的早熟型的杂种，这一性狀在許多高粱产区是迫切需要的。

Stephens 等人 (1952) 报导了在粒用品种“白日”高粱上发现有雄性不育的性狀存在。不完全不育的原始植株产生完全雄性不育和雌性能育的植株。当雄性不育×其他品种的 F_1 植株与第三个品种杂交时，其后代因父本品种的不同，可能是雄性不育的或不完全雄性不育的或完全能育的。因此，选用适当的第三亲本，可以产生高粱的三系杂种。雄性不育性狀的遺傳本質还没有得到明确的認識，虽然認為在隔离的情况下維持这种品系是可能的。

建議生产高粱杂种种子的計劃如下：

对于每一个杂种來說需要保持三个品系或原种，并且需要两个隔离的杂交園。原种 A——大約按 1:1 的比例分离出正常的和雄性不育的植株——可以每年在隔离園內只从雄性不育的植株上采收种子而予以保持。將这一品系在杂交園 1 內做为采种行播种，开花前必須拔除正常的植株。原种 B 在表現型上是正常的，并且可以在隔离或穗部套袋的条件下予以保持。当这一品系的花粉被利用于对雄性不育的“白日”高粱品种受精时，下一代的所有植株在理論上都是雄性不育的。所以，原种 B 將用于播种杂种杂交園 1 的授粉行。A×B 的單交种子將杂交園 2 的采种行上播种。原种 C 是另一正常的品系，它也可以在隔离或穗部套袋的条件下予以保持。当这一品系被用作“白日”高粱品种或 F_1 雄性不育植株的父本时，后代产生正常的花并全部結实。这一品系將作为杂交

圖 2 的授粉親本。由雜交圖 2 採收的種子——那是 $(A \times B) \times C$ 三系雜交的結果——將作為高粱的雜種種子而賣給農民。

在田間試驗中證明，相隔 12 行還可以得到有效的風力傳粉，那麼雜種種子的生產似乎是切合實用的。利用標記基因可以使去偽工作方便地進行，並在分離材料中把不完全能育的植株予以淘汰。

Stephens 和 Holland (1954) 在買羅高粱和南非高粱品種的一個雜交後代中找到一種雄性不育的類型。 F_1 是能育的，但在 F_2 產生不完全雄性不育性。將南非高粱回交于買羅高粱 $\times$ 南非高粱的 F_1 和 F_2 植株，結果使不育性提高到 99%。用買羅高粱品種做回交則可以恢復能育性。作者認為不育性是由于買羅高粱的細胞質和南非高粱的核內基因相互作用的結果。可以認為這種形式的不育性為雜種高粱大量生產提供了實用的機制。

(摘自“植物育種學*”第二版 251—260 頁，農業出版社，1962)

* 本書由庄巧生等根據美國麥格羅黑書局出版的 1955 年紐約、倫敦、溫太華英文版本譯出；本篇名是編者加的。

印度的高粱育种簡介

V.M.Chavan 和 P.Y.Shendge

(印度浦那农学院)

高粱在印度的栽培面积很大，栽培历史也較久。Graham (1916) 研究了中央印度的高粱授粉和杂交受精作用，报导了高粱花的雌蕊先熟的特性，这些花是被同一圓錐花序上部的花授粉，风和昆虫（主要是蜜蜂）也可以傳粉。圓錐花序上的花，按一定順序开放，大量的花是在清晨 2—4 时开放。圓錐花序紧密的穗子，其偶发杂交約为 0.6%，而圓錐花序松散的穗子，其偶发杂交約为 6%。有一个品种，其偶发杂交为 20%。Rangaswamy Ayyangar (1931) 观察了高粱圓錐花序的开花順序是从頂部到基部，大約一星期开完。从午夜到清晨 2 时开始开花，連續开到午前 8 时，甚至可能延至午前 10 时。早晨 7—8 时采集的花粉发芽好。柱头受精能力可以保持到 48 小时。在科音巴托测定自然杂交的限度为 7%。而在貝拉利 Ramnathan (1924) 估計自然杂交的限度为 1—35%。Kottur 和 Chavan (1928) 研究孟买的印度高粱 (jowars)，观察到紧穗的品种在午前 6—11 时大量开花，而穗松散的品种，多数花是在午夜到早晨 6 时开放。偶发杂交的幅度为 2—12%，紧穗的品种不容易杂交授粉。Patel (1926) 报告称，在苏拉特，杂交授粉的限度是 25%。許多科学工作者报告了偶发杂交的幅度，在純系种子的育种和生产中，都必须保持这一作物的純度，保护圓錐花序不与其他品系杂交。Kottur 和 Kulkarni (1922) 推荐用里面有鉄絲环的布袋，套在印度高粱的圓錐花序上，使其自花授粉。

許多科学工作者，从很早以前，就对許多高粱品种进行了分类工作。但是这些工作没有一个是把全部品种都包括在內的。Graham (1916) 把中央省和貝尔生長的印度高粱进行过分类，Kottur (1929)，把孟买——卡納塔克的印度高粱进行了分类和描述，分类的根据是穗、籽粒和穎的性狀。最新和最完全的分类方法是根据 Snowden (1936) 在英国 Kew 所做的高粱栽培宗系 (races) 的分类方法。將高粱分为两个亞屬 (section)，称为 *Para-sorghums* 和 *Eu-sorghums*。*Para sorghums* 具有有芒的鞘节 (bearded sheath nodes)，和單圓錐花序初生枝，总狀花序簡單。品种的染色体数目是 $2n=10$ 。这个組比較培高粱具有更多的染色体。根据 Snowden 的分类，这一組不包括在栽培品种內。*Eu-sorghums* 具有被短柔毛而沒有芒的无毛的鞘节。圓錐花序的初生枝分裂片，总狀花序側生和頂生。这一組包括两个分亞屬 (Sub section)，称为 *Arundinacea* 和 *Halepencea*，后者仅包括一个已知种，就是 *Sorghum halepense*，一般都称为約翰遜草。*Arundinacea* 分为两个系，即 *Spontanea* 和 *Sativa*，前者包括了野

生高粱的重要品种，从这些品种中，可以推断也包括了一些栽培的品种。所有的栽培高粱品种都包括在 *Sativa* 中。Rangaswami Ayyangar (1942) 研究了高粱的变异性，并规定了描述植物质量和数量性状的一览表，列出基因及其符号，影响的性状和其遗传方式。从美国和非洲引入的外国品种的试验，已证明在当地直接引用引入的品种是不适应的。

高粱育种的主要目标是籽粒和饲草高产。多数改良的品系，是在 *Kharif*、*rabi* 和热气候的季节，从当地主要品种中，用纯系选择出来的。虽然许多品系已经满足了籽粒和饲草兼用的目的，但也通过选择，选出少数饲草专用的类型。孟买和马德里斯，也培育出抗根寄生 (*root parasite*)、抗 *Striga*，和抗旱的品系。印度现在的育种工作，已经进入了杂交育种阶段。

Rangaswami Ayyangar 和 Ponnaiya (1937) 研究了高粱空花药囊的出现和遗传。这是在印度高粱中第一次观察到的雄性不育性。Kajjari 和 Chavan (1953) 在“锡尼格”品种中，发现一株雄性不育的植物。雄性不育性的发现，为杂种优势的利用开辟了广阔的天地。美国已开始利用胞质雄性不育系，大规模生产杂种高粱。印度也有必要进行类似工作。

Kottur 和 Chavan (1928)、Kolhe (1951) 分别对卡纳塔克和塔第士的印度高粱，做了相关性的研究，发现单株产量与株高、节数、穗长、穗粗和穗重以及茎粗呈正相关，而单株产量与穗柄长呈负相关。这些研究给予育种工作者以帮助。印度的科学工作者在高粱抗病和抗虫育种方面，也做了一些工作。Metha (1953) 在塔浦尔已培育出抗黑穗病的印度高粱品种。Gorindrao (1955) 报告称，在安得拉、浦拉第士，有抗短黑穗病 (*Short smut*) 和抗叶斑病 (*leaf spot*) 的品种。Safeeulla 和 Thirumalachar (1955) 报告称，在买索尔有四个高粱品种抗 *S. sorghi*。Ponnaiya (1937) 在科音巴托研究了抗蝇害 (*Atherigona, indica M.*)，并找到 15 个抗虫品种。

Naik 和 Abhyankar (1955) 及 Chitre (1955) 对改良品系的高粱籽粒进行了分析，测定其营养价值。美国 Tanner (1949) 已指出培育抗糙皮病维生素 (*niacin*) 含量高的品种的可能性。同样地也指出在俄克拉何马州，把胡萝卜素因子合并到甜高粱中，以改良青贮品质的可能性。

参考文献 (略)

(摘译自印度 “The Indian Journal of Genetics and Plant Breeding”
1957 年 17 卷 2 期 156—173 页)

高粱株高的遺傳

J.R.Quinby 和 R.E.Karper

(美国特克薩斯州农业試驗站)

高粱株高变化幅度是从2至15呎，世界上多数高粱产区，高秆品种占优势，因为高粱莖秆常用做饲料或建筑材料，而饲料产量又和株高成正比。故除美国和澳大利亚外，即使是粒用品种，一般也不认为矮生的有利。南非高粱、埃及高粱、“希格里”、中国高粱和帚高粱的矮生品种，已从非洲、亚洲或欧洲引入美国，且出现了八个矮生突变种。现在，美国为生产籽粒而栽培的粒用高粱，有95%是用康拜因收割的短莖秆的品种。这些矮生品种，除“二重矮生”买罗高粱38外，都是由一个以上来源的联合矮生性所引起的。

本文详述了有关高粱株高的遺傳，并列出了美国栽培品种的株高遺傳因子，或已用做生产新品种的亲本。现在，有关品种株高因子的知識更加重要，因为有可能生产杂种高粱，而育种工作需要得到能产生适于康拜因收获的矮生杂种的亲本品系。

交 献 綜 述

Vinall 等人⁽¹⁾在美国农业部农业技术通报中，叙述了美国1936年以前的高粱品种的栽培情况。十九世纪开始，在买罗高粱品种中已出现两个矮生突变种。农民为增加矮生植物，创造出“黄”买罗高粱的“矮生”和“二重矮生”品种。在美国，用同样方法又创造出具有不同矮生因子的帚高粱的两个矮生品种。现在仍然广泛栽培的“希格里”品种，从埃及、苏丹引入时，就是矮生的，“黑壳”南非高粱从南非引入以后，被确定为品种时，也是矮生品种。

Karper⁽⁵⁾报告称，买罗高粱中有两个矮生基因。Sieglinger⁽¹⁰⁾认为在帚高粱中也是一样。Karper⁽⁵⁾报告称，南非高粱的株高基因是简单遺傳，是不稳定的。根据Martin⁽⁶⁾的研究和Ayyangar的报告，在“沙鲁”和埃及高粱中的矮生是由简单基因所引起的。Laubscher⁽⁷⁾研究了按株高和成熟期分开的高粱群体，并从F₂試驗資料中得出结论，认为株高遺傳是复杂的。

Ayyangar 等人⁽¹⁾报告了矮生与早熟的連鎖情况，但有各种可能，即在这种情况下，仅有节間数的分离，而没有影响节間伸長基因的分离。Quinby 和 Karper⁽⁹⁾报告在买罗高粱中，株高基因和成熟期基因 Ma₁ 之間有連鎖。

一些論文⁽¹⁾⁽⁹⁾⁽¹²⁾表明，節間數和節間長度都同樣影響株高。影響花芽分化時期和節間數目的基因，更正確的分類為成熟期基因。在這個有關株高遺傳的報告中，僅把影響節間伸長的基因，認為是株高基因。

文獻中沒有指出高粱株高是由於細胞質的遺傳所致。

材 料 和 方 法

本文報導的包括在本研究中的株高基因顯然對生長無影響，與抑制節間的伸長不同。前人報導了一些不正常的矮生種，例如 Ayyangar 和 Nambiar⁽³⁾ 的“小孩”(tiny)，Quinby 和 Karper⁽¹³⁾ 的“侏儒”(midget)。這些不正常的矮生基因和其他一些相類似的基因，在本研究中沒有包括在內。

在特克薩斯州的拉布克站和智利考斯站已經進行了許多年的高粱株高遺傳的研究，並在幾年以前已了解到在某些組合中，包括有兩個以上的基因。1946 年以後，在這些試驗站進行了適當的雜交，已栽種出 F_1 、 F_2 和 F_3 世代。所有栽種的種子，都是來自套袋的自花授粉穗。分離群體的植株，拴上初花期的標籤，以測定成熟時期對植株高度的任何影響。在智利考斯地區栽種的 1949 年的 F_2 世代，和 1951 年或 1953 年的 F_3 世代的群體里，提供了最好的資料。高粱株高的變化，在很大程度上是因水分供給情況和播種日期而定。智利考斯地區，常在 6 月份播種，因為在 6 月播種，每年的成熟期和株高的變異最小。

成熟期的差異，是在分離群體中，鑑定株高各組的一個混亂的來源。幸好某些在遺傳成分不同的親本組合，無助於晚成熟期的互補因子。應用隱性 ma_1 成熟期因子的品種沒有困難。為確定 F_2 節間長度分類而栽種的全部 F_3 群體，除包含有“沙魯”品種的以外，全是隱性 ma_1 。

如果已知每一組中的少數代表品種的遺傳鑑定，就可能對高粱品種株高構成有充分的了解。在本研究中應用的品種是“甌形”中非高粱；“特克薩斯黑亮”南非高粱；“二重矮生”、“矮生”和“高快熟”買羅高粱和同樣的普通買羅高粱；“希格里”和“包尼塔”；日本矮生和“斯卡巴勞矮生”帶高粱；“沙魯”；“蘇麥克”和埃及高粱 PI54484。具有買羅高粱親本的群體中，栽培的 F_3 群體在其親本中總是有“快熟”買羅高粱，而沒有普通買羅高粱，以便排除 Ma_1 基因的顯性狀態。同樣道理，包含有“希格里”株高的 F_3 群體在其親本中，總是有“包尼塔”而沒有“希格里”，因為“包尼塔”和“希格里”都具有相同的株高遺傳構成。通常是用 F_3 行的分類來測定在 F_2 群體中分離的株高基因數。

株高是指地面到最上面的葉子而言，調查時是以 10 厘米為單位進行記載的。很久以來有人就指出花梗和圓錐花序長度的基因與控制節間長度的基因無關。矮生品種常具有比花梗基部以下的莖部還要長的花梗，因此，植株的總高度不是莖高的正確的測定。莖高最精確的測量是達到最上面的一個節的高度，但是很難做這樣的測量，因為最上面的一節常常是被三、四個葉鞘包著。最上面的葉子或是旗葉的頸 (collar) 的高度是容易測量的，也是相當精確的。Conner 和 Karper⁽¹⁴⁾ 以及 Ayyangar 等人⁽²⁾ 研究了節間和葉

鞘的長度表明，葉鞘的長度是比較不變的性狀，不受節間伸長的影響。在智利考斯地區所做的觀察表明，除最晚熟品種以外的全部葉鞘和葉片，在任何一个節間開始伸長以前，已完全充分發育。而且，“二重矮生”“矮生”和“高”品種的“快熟”買羅高粱，除株高不同外，都具有同樣大小的葉子。

試驗結果

株高遺傳：

在本研究開始時已知在高粱中高生性是不完全顯性，矮生性有兩個以上的基因。從“二重矮生快熟”買羅高粱和“特克薩斯黑壳”南非高粱的雜交中分離出來的一個比“二重矮生快熟”買羅高粱還矮的株高組。這表明，除已知在“二重矮生快熟”買羅高粱中存在的兩個基因外，還有另外一個矮生性的基因存在。是否在其他品種中存在有另外的矮生基因，是否已經報導的在帶高粱中的兩個基因是 dw_1, dw_2, dw_3 ，還是另外一些基因，這些都尚待測定。

在一些品種間做了雜交，雜交的種子于1948年4月在智利考斯地區播種，從每一個雜交中得到1—4株 F_1 植物。這些植物的株高沒有提出來，因為在為數很少的植物群體中間株高變異很大。在1949年栽種第二代群體。1949年的生長季節適合高粱的正常發育，栽培了48個 F_2 群體植物，自花授粉，標記了開花時間，在收穫時期測量株高。 F_2 的試驗資料也沒有提出來，因為 F_3 後代需要在群體中分離的基因數能被測定以前種植。1950年由於 F_3 植株在九月的暴風雨中倒伏很嚴重，不能進行測量或分類，故也沒有得到很好的結果。1952年由於干旱生長不良，株高分類也不可靠。1951年栽種了13個 F_3 群體，並對株高進行測量和分類。在1953年又栽培了另外3個群體並進行株高分類。

從 F_3 的試驗資料中，測定16個 F_2 群體的每一個群體中的分離的基因數。 F_3 後代是按照每一群體中最高的組進行分類。表1所示的數值是 F_2 群體植株表現型的分類。假定比值如表1所示， P 值表明，每個群體各組中的次數是在機率的預期之中。定名 dw_1 和 dw_2 ，是指 Karper 已報導過的在買羅高粱中的兩個矮生基因，而 dw_3 是指南非高粱中的矮生基因。不是買羅高粱和“特克薩斯黑壳”南非高粱的品種的同一性，這可以用觀察在各種雜交中的 F_2 群體中有多少個基因分離的方法獲得。在 Sieglinger⁽¹⁰⁾ 報告中，帶高粱的隱性株高基因，被發現是 dw_1 和 dw_2 。雖然“斯卡巴勞矮生”帶高粱和“日本矮生”帶高粱是包括在與買羅高粱品系和“特克薩斯黑壳”南非高粱的雜交中，但是 F_1 植株是高的，並且在 F_2 和 F_3 群體中，也出現有高的組。從這些結果，可以得出結論，即帶高粱品系第四株高基因是顯性，而其他親本的第四株高基因是隱性。用 dw_4 來表示這個第四基因。