

# 国外杂种高粱育种

黑龙江省农业科学院

段 維 生

杂种优势的利用开辟了现代育种工作的新纪元,是本世纪育种工作突出的成就之一。生产上应用杂种优势,已成为农业增产的重要手段。高粱的杂种第一代亦具有强烈的杂种优势现象,由于高粱为完全花,人工去雄配制大量杂种是难以实施的。许多学者试图利用温差(水热、光热、气热、电热等)集体去雄,并相应创造了一些杀雄器械,亦因技术难以掌握未能在生产上应用。在高粱抽穗后以化学药物杀雄,虽初步得到了较好的结果,但目前还处在试验阶段。苏联的育种工作者曾借高粱品种间接受花粉具有选择性的特点,选用天然杂交率较高的品种进行人工辅助授粉以获得杂种(亦称经济杂交),但此杂种纯度不高,因而也不能普遍推广。史蒂芬斯(Stephens)等人,1947年曾以核质遗传的雄性不育类型“白日”进行三系杂交制种,因手续较繁杂,不符合经济效益而被放弃。直至培育出胞质—核质雄性不育系后,方给高粱杂种优势利用奠定了切实可行的基础。美国利用杂种高粱种子进行生产,产量成倍增加,1946—1955年平均每公顷产子实12.1公担,到1960年增至25.3公担,单产提高109%;到1961年应用杂种高粱种子生产的面积,占高粱面积的90%。印度、苏联、意大利、法国、罗马尼亚和保加利亚等国也相继开展了有关的研究工作,都取得了一定的成果。

## 一、高粱雄性不育系的发现及其培育方法

1929年史蒂芬斯首先在苏丹草中发现花药内无花粉粒的不正常现象。1937年印度欧阳格(Ayyangar)研究了高粱空花药的出现和遗传( $mS_1$ )。同年史蒂芬斯又在“德克萨斯黑壳南非高粱”中观察到雄性不育( $mS_2$ )的情况。接着苏联哈夫诺夫(Хавнов М. И.)报导了高粱品种间杂交种中出现了雄性不育植株。1943年开肯达尔(Kuykendall)于“白日”品种内找到完全被基因控制的雄性不育性。1953年印度卡加里(Kajjari)在“扬尼格”品种中也发现了雄性不育植株。

门德尔(Maunder)等人分析,高粱雄性不育性大体可分为四类:(1)由于外界环境条件的影响或生理原因造成的,子代不能遗传;(2)细胞质中遗传因子的作用,此类雄性不育类型在与另一能育的品种杂交时,一般其杂种第一代植株均呈现雄性不育的特性,不宜用于生产;(3)雄性不育性的遗传是受细胞核内遗传因子控制的,其杂种第一代完全正常散粉, $F_2$ 育性分离,一部分植株为雄性不育,另一部分为能育的,故保持雄性不育性较为困难,不能累代制种,成本亦较高;(4)细胞质和细胞核遗传因子共同作用产生的雄性不育性(简称胞质—核质雄性不育性)。此种雄性不育类型在与其保持系杂交,子代仍为雄性不育,而与恢复系杂交

时杂种第一代則正常散粉，因而适于配制杂种高粱。

1954年史蒂芬斯等人报导，以南非高粱（德克薩斯黑壳）和米罗高粱（双重矮生黄快熟）与雄性不育的“白日”杂交，在米罗和“白日”为母本的 $F_2$ 中出現一些雄性不育植株；当以南非高粱与其回交后，不育植株的比率迅速增加，继续回交一次，不育株率达99%以上。与此相反，用米罗回交时，后代全部结实。基于这些发现，作者断言，此类雄性不育性是由米罗的細胞质和南非高粱的細胞核遗传因子間共同作用的结果；并认为随米罗的細胞核內的南非高粱染色体比例的增加，雄性不育性的程度亦随之提高，当南非高粱的染色体全部置換了米罗的染色体时，便可能得到完全的雄性不育性。

据卡拉斯尼克 (Калашник Н. С. 1963) 等人介绍，选育雄性不育系的方法有如下几种：(1) 在高粱抽穗后至开花前，于田间采用官能鉴定的方法留心寻觅雄性不育植株，授以邻近的本品种、品系的能育植株的花粉，在其后代中继续选择不育植株回交，以稳定雄性不育。(2) 人工引变方法（射线、秋水仙碱等）处理种子或幼苗，发现不育植株后用上述同样的方法进行回交。(3) 不同品种类型間正反交（特别是用已知一些細胞质具有雄性不育特性的品种为母本），在其后代中查寻雄性不育植株，授以原父本的花粉进行回交。(4) 以現有的胞质——核质雄性不育系与适于本地栽培的品种和品系测交，将雄性不育程度高的后代进行輪回回交培育新型雄性不育系。

上述(1)(2)两方法成功的例子不多。第三种方法較有成效。例如美国的德克薩斯黑壳南非高粱、康拜因南非高粱60、馬尔金和中国高粱等較易获得雄性不育特性。但此法較为被动。故現多采用第四种方法培育适于本地栽培的雄性不育类型。

## 二、輪回回交培育雄性不育系

实践証明，这一方法是較經濟而有效的。苏联、印度等国先后由美国引入康拜因南非高粱60（以下簡称  $MsC_{60}$ ）和 SCH 等胞质——核质雄性不育系，分別与适于本地栽培的品种、品系，按表 1 的方案进行育性測驗和輪回回交，得到了較为滿意的結果。

表 1

回 交 与 自交年代	杂 交 組 合	父本 自交
第 一 年	$A_c \times B$	$IB_1$
第 二 年	$(A_c \times B) \times IB_1$	$IB_2$
第 三 年	$[(A_c \times B) \times IB_1] \times IB_2$	$IB_3$
第 四 年	$\{[(A_c \times B) \times IB_1] \times IB_2\} \times IB_3 = B_c$	$IB_4$
繁 殖	$B_c \times B_3$	$B_3$

注  $A_c$ ——雄性不育系， $B$ ——創造不育系相似体(新型雄性不育系)的亲本， $IB_{1(2,3,4)}$ —— $B$ 的自交各代， $B_c$ ——不育系相似体， $B_3$ ——不育系相似体的保持系。

全苏植物栽培研究所庫班試驗站(1962)以  $MsC_{60}$  为母本，选用了一批适于当地栽培的品种为父本，进行育性測驗，38个組合中  $F_1$  有 18 个組合（全部糖用高粱和絕大部分南非高粱）表現为稳定的雄性不育，17个組合为恢复的，3个組合为半不育的。莫尔达維亞大田作物育种栽培研究所(1963)以  $MsC_{60}$  为母本，测交出“維尔 2”“維尔 10”、“維尔 12”三个粒用高粱和糖用高粱 28/435 及由“阿特拉斯”品种分离出的一些品系， $F_1$  全部或几乎全部植株为稳定的雄性不育。馬利諾夫斯基 (Малиновский Б. Н. 1963) 报导，育性測驗的 90 份材料中， $F_1$  有 41 份为完全恢复的，39 份为稳定雄性不育的。而 22 份南非高粱中有 18 份，18 份糖用高粱中有 13 份为稳定雄性不育的。所有雄性不育均为德克薩斯不育类型。印度波卡姆区域研究分中心(1962)以  $MsC_{60}$  与大部分本地高粱和部門引入品种测交証明，多数后代几乎全部植株

都是雄性不育的。卡拉斯尼克(1963)指出,使雄性不育植株接近父本的性状是容易培育的,采用轮回回交的方法完全有可能在3—5年内培育出不育系相似体(新型雄性不育系)及其保持系,例如庫班試驗站用白粒1553經三次飽和回交便育成不育系相似体。具体的培育程序是:

### 1. 育性測驗(測交) 如将引入的 $M_6C_{60}$

(原雄性不育系)做母本,与选定的父本相邻种植,父本中有开花期与母本不一致的,可借分期播种或对母本进行溫床育苗、浸种催芽等措施以調节花期。当父母本抽穗后,各选一定数量的典型植株套袋,并把它成对标志。开花后按对授粉。一般在开花期内授粉二至五次。成熟后将父母本成对收获,分別脫粒,成对保存,次年将母本所結的杂种种子和原父本仍相邻种植,有的組合仍需采取調节花期的措施。抽穗后检查母本植株的育性情况,以确定是雄性不育还是恢复結实的。

2. 輪回回交 經育性測驗表現为雄性不育的后代,选其不育质量高的和原父本典型植株进行回交,逐代回交至回交母本全部或几乎全部植株不育质量合乎要求,不育性状稳定,植株外型与回交父本相似,物候期(特别是开花期)相近时即告成功,可以用以进行配合力与組合力測定。

### 3. 培育过程中应注意的几个問題

(一) 測交前对父本应加以选择,最好选当地的优良品种作育性測驗的父本,以使其配制的杂种第一代符合选种目标的要求。

(二) 对測交和回交所用的父本品种应是高純度的,最理想的是培育自交系做父本。苏、美等国的某些育种单位之所以采用部分現有的品种进行边回交边自交的方法培育新型雄性不育系,是因为在其高粱育种过程中,原始材料和选种圃各代当选的单株,历年都在开花期套袋隔离自交,所选育出的

品种和杂交种都是經過多年单穗自交,其种子繁育也是在較严格的隔离条件下进行的,因此品种純度很高。即使如此,仍有个别的測交后代育性表現不一致,許多研究者认为主要是父本不純造成的。为保証測交和回交后代育性表現整齐,最好以自交系做父本。据康乃(Conner 1919)等人的試驗,高粱自交5—7代对其产量、株高等主要性状并无影响,且可分离出与原品种差异很大的亚品种。在測交和回交过程中父本亦应严格的套袋自交。馬利諾夫斯基(1962)提出回交时可将相邻种植的父母本同套在一个袋內,这样既可使母本授粉,又可使父本自交。

(三) 杂交授粉方法。在父母本开花后,将父本穗部弯向紙袋內,急剧抖动,使花粉落入紙袋,取下紙袋(立即用另一紙袋仍将父本套袋)与母本进行授粉,母本授粉前后都需套上紙袋,防止接受异花粉。在操作过程中,每給一母本授粉后均需以酒精将两手“消毒”。杂交授粉时间应在每日上午十时前进行。据罗宾斯(Robbins)等人观察,不同品种类型間每日盛花期差异較大,但多数品种为早晨1—6时。又依史蒂芬斯等人測定,高粱花粉生活力仅五小时左右,而以开花后二小时内生活力最强。由此推算,上午十时以后授粉,大部分花粉已丧失了生活力,結实率低。高粱的柱头在开花前两天就有接受花粉的能力,开花后柱头生命力可持續很長時間。勞斯(Ross, 1957—1959)以  $M_6C_{60}$  等雄性不育系为試材,測定柱头生命力的結果看出,开花結束后七至十天柱头仍有受精結实能力,五天內的結实率很高,品种、地区、年际間柱头生命力长短略有差异。因此过早摘袋会影响杂交效果。一般自套袋后,至少需經十四日后方能摘袋。为避免套袋过程中穗部发霉等現象,可采取經常更动紙袋位置或其它措施。

### 三、高粱雄性不育性表现和机制

鉴定雄性不育性目前多采用目测方法，于植株抽穗后用手挤压护颖，使花药外露进行观察。

1. 雄性不育的花药为浅白色几乎是透明的，内不含花粉粒。开花后以手摇动穗部不扬花粉。套袋隔离后不结实。这样的即可选做回交母本，稳定后便可成为雄性不育系。

2. 花药内虽含少量花粉，但花药不裂开，不能自花授粉；另一种是花药暗紫色，花药内的花粉似已腐败，故称败育型雄性不育（类似玉米的莫里塔维亚雄性不育类型——編譯者）。上两种类型开花后以手摇动穗部均无花粉散出，套袋隔离后亦不结实，是否可用做回交或杂交制种的母本，其后代不育性有无变化尚待研究。

3. 全穗大部或少部分花药内无花粉粒，开花后以手摇动穗部可见大量或少量花粉散出，套袋隔离后大部分或少部分结实，称半不育类型，不宜利用。

4. 花药鲜黄饱满的便是能育的，开花后以手摇动穗部有大量花粉散出，套袋隔离后完全结实。

此外，利用碘化钾溶液着色反应也可鉴别花粉。雄性不育的花粉不着色；半不育的呈深红色或不着色；能育的皆呈深红色反应。

史蒂芬斯(1945)认为不育基因( $ms_2$ )与有芒基因( $AV_{10}$ )是一个连锁群。而門德尔(Maunder 1959)提出的試驗資料証明， $ms_2$ 和有芒基因之間无关，因此依据芒的有无确定不育性是不一定准确的。

生理生化的研究表明，正常系和不育系的花药提取液均含谷氨酸、丙氨酸、絲氨酸、苏氨酸、天门冬氨酸等，但含量有所不同，前者的含量较高。克渥(Khoo 1957)和布劳克斯(Brooks 1960)发现不育系的花药

提取液内含少量脯氨酸和天门冬酰胺，而正常系则没有。育性与氨基酸間无明显关系。碘化钾染色反应看出，不育系花药内几乎不含淀粉。

据细胞学和胚胎学的观察，正常系和不育系的花粉母细胞减数分裂各期发育正常，但在小孢子四分体发生后，不育系的花粉粒皱缩、变小，不能产生正常的配子。貝格里(Buggee 1956)等发现，双胞形成阶段原生质浓缩，不育系的花粉雄配子体发育只达到二核花粉阶段为止，不再分裂，从而丧失凝聚淀粉的能力。不育系花药的变形是花粉粒将形成时，花粉粒体积明显小于正常系，胚囊(卵细胞、助细胞、反足细胞)的体积亦较小，并且细胞壁出现皱缩，中间层解体，全部被再次吸收。细胞核退化，细胞质被破坏无内含物，缺少颗粒体，仅存较纤薄的外壁。在小孢子母细胞进入减数分裂之前绒毡层细胞分裂，后期正常系的花药绒毡层开始退化，绒毡层细胞两核结成一核。而不育系的花药绒毡层细胞两核继续进行有丝分裂，细胞呈多核状态，在小孢子应发育成花粉粒时，绒毡层尚不退化，使花粉母细胞和小孢子所需要的重要营养物质供应受到破坏而导致花粉粒退化。鏡检可见，正常系的花药外膜表面是光滑的，不育系的则是网状的。小孢子是单细胞。

欧阳格所报导雄性不育类型的不育性基因为 $ms_1$ ；史蒂芬斯所发现的为 $ms_2$ ；馬蒂尔(1959)以 $MsC_{60}$ 测交所得能育和不育植株比值为1:1，而杂种自花授粉后代比值是3:1，所以他认为不育性似乎是依靠一对隐性单因子与不育的细胞质相互作用产生的，并建议此类不育性基因定名为 $ms_c$ 。现在雄性不育性的产生是由胞质和核质共同作用的学说得到了较广泛的承认。粒用高粱被认为是异源四倍体，考虑到交替假说的可能性，假定能育系和不育系都具有不育性的第二隐性基

因, 两者都是雄性不育的表现型所需要的, 则可能包括一个重复因子。这样, 能育系可能是  $Ms_{c1} Ms_{c1} ms_{c2} ms_{c2}$  或  $ms_{c1} ms_{c1} Ms_{c2} Ms_{c2}$ , 而不育系则为  $ms_{c1} ms_{c1}, ms_{c2} ms_{c2}$ 。控制不育性的基因有时易发生突变。

#### 四、恢复系的选育

門德尔(1960)以  $MsC_{60}$  和 104 个品种测交, 不同父本的杂种第一代结实率是有差异的。粒用高粱黑人高粱和苏丹草的恢复能力强, 而飼用高粱和食飼兼用品种則弱。控制育性恢复程度是与二个上位基因和三个修饰因子有关。

恢复系的选育可通过如下几个途径:

1. 以現有雄性不育系与大量原始材料进行育性測驗, 测交后代中表现完全恢复结实的組合, 此父本便可选做培育恢复系的材料。

2. 将表现高度組合力的材料与具有恢复能力的恢复系杂交和回交, 使其获得恢复结实性状, 即类似玉米創造恢复系相似体的方法培育恢复系。

3. 从以具有恢复能力的品种(例如粒用及黑人高粱和埃及高粱类型的)为母本的品种間杂交后代或杂种中选择。

并非所有具有恢复能力的品种或品系都可做为恢复系, 选育的恢复系除应具有恢复能力外, 还需考虑到高度的組合力和所配杂种的用途(粒用、飼用、青貯或青飼等)。应参照所用雄性不育系的性状特点, 結合高粱杂种一代的性状遗传規律进行选择, 以使杂种第一代具有所期望的产量和良好的經濟性状。

全苏植物栽培研究所庫班試驗站从大量材料中仅选出四个做为  $MsC_{60}$  的較好恢复系, 即庫班紅 1677、矮生埃及高粱 185、矮生庫班 198 和銀白南非高粱 195。这几个品种在与另一雄性不育系 SCH 测交时, 亦表现了良好的恢复能力。在培育新型雄性不育系回交过

程中, 可将有希望的品系进行早代(回交 4—5 代)配合力和組合力測定, 以求尽早选育出适宜的恢复系来。

恢复系和雄性不育系之間的开花期最好一致或恢复系稍迟些, 否則会給制种带来困难。恢复系亦需累代严格进行自交, 以防止杂种第一代性状不一致而影响杂种质量。

#### 五、杂种的配制

配制杂种高粱需要两个隔离地块。

1. 胞质——核质雄性不育系种子繁育田。此地块上間隔种植雄性不育系和保持系, 比例为 1:1。保持系本身所得种子继续留用, 雄性不育系所結种子一部分继续留做增殖用, 大部分供杂交制种用。

2. 杂交制种田。此地块种植雄性不育系和恢复系, 比例現多采用 4:2 (恢复系), 亦有 12:4 的。恢复系所得种子继续留供繁殖种子作为杂交父本, 雄性不育系所得种子即为杂种第一代, 供生产田播种。

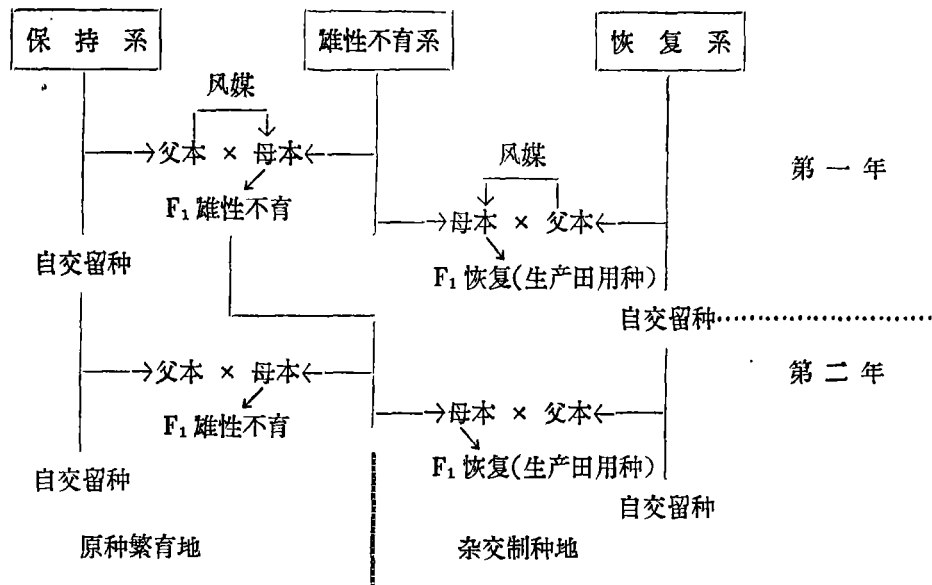
由于杂种第二代有分离現象, 其增产效果如何, 能否利用, 需待进一步研究。所以杂种高粱亦需每年制种, 其程序如图一。

杂种高粱制种需在隔离条件下进行, 否則难以保証杂种純度。隔离地四周与其它高粱地距离, 紧穗品种須在 300 米以上, 散穗品种須在 500 米以上。

抽穗前須拔除雄性不育系中有花粉的植株, 保持系和恢复系也应进行去杂去劣。

#### 六、杂种优势及其理論

杂种高粱的增产效果显著, 許多文献报导了杂种高粱的子实或飼料产量显著超过区域化良种的实例, 不再贅述。高粱的杂种优势产生的原因迄今尚未十分明确。形态和解剖学的观察看出, 杂种第一代的分蘖性、穗长、单穗粒重、千粒重等均优于亲本; 生育繁茂, 株高、茎粗、叶面积等皆相应增大。



图一 杂种高粱制种程序示意图

生物化学方面的研究表明,亲本間生物化学的异质性,有性細胞的差异,影响着合子細胞内含物的生物化学成分的变化和改善,进而使杂种种子的各呼吸酶的活性增强,促进了光合作用机能,叶綠素含量增加。亲本間配合力高者,其子代植株內在的生物学矛盾亦大,新陈代谢过程合成更完整、更平衡的生理活性物质系統,物质积累自然增多。特别是具有生物学活性的各种磷化合物的含量增高,从而提高了生活力,并使組成器官的細胞数增多,植株各器官体积增大。

細胞遗传学的解释是:①显性或有利因子的聚合与集中,隐性因子被控制。②复等位基因的相互作用。有害的隐性基因在杂交后被另一亲本的显性同位性状所掩盖,即基因互补。③不等位基因相互作用。昆貝(Quinby 1946)等人指出,杂种所表现的晚熟和植株高大及分蘖性是基因综合作用的結果;影响子实品质的矮生性、粒色和生育期等基因都是隐性的,这些隐性基因可能抑制了总的生长势和成熟期,经过杂交,某些隐

性基因便可以发生作用。卡柏尔(Karper 1946)等研究了单一基因的杂合性使杂种表现出杂种优势的現象,結果証明,不同等位基因对高粱杂种生长的影响是不同的。一个等位基因对一个品种的配合也能产生很大的作用。

生长势和产量及一些有經濟价值的性状多是数量遗传的,为許多基因所控制,它們的关系較复杂,目前尚难得出較完善的結論。

### 主要参考文献

- [1] Емельянов И. Е.: «Гибридное Сорго», Сельхоздат, 1962, 3—207
- [2] Калашник Н. С.: Цитоплазматическая мужская стерильность в селекция и семеноводстве сорго, «селекция и семеноводство», 1963, № 3
- [3] Малиновский В. Н.: Селекция Гибридов сорго, «селекция и семеноводство», 1963, № 5
- [4] 吉林省农业科学院 情报資料室: 美、印高粱遗传論文选譯, 1963。