

我国能源甜高粱育种现状及应用前景

张丽敏^{1,2} 刘智全¹ 陈冰嬬³ 郝东云^{1,2,3} 高士杰³ 景海春^{1*}

(1. 中国科学院 植物研究所, 北京 100093; 2. 吉林大学 生命科学学院, 长春 130012;
3. 吉林省农业科学院 作物所, 吉林 公主岭 130124)

摘要 简要介绍了高粱及甜高粱的生物学特性、起源分类与在农业产业中的作用, 同时对高粱杂交育种历史进行回顾。并对杂交体系中的遗传资源与种质资源角度进行阐述。探讨目前甜高粱杂交的种质资源与育种体系存在的问题, 以及今后发展能源甜高粱的育种目标和设计思路, 并希望引起各界对甜高粱育种与能源产业的重视。

关键词 甜高粱; 能源作物; 分子育种; 杂交种; 雄性不育

中图分类号 S 566.5

文章编号 1007-4333(2012)06-0076-07

文献标志码 A

Current status and application prospects of Sweet sorghum breeding in China

ZHANG Li-min^{1,2}, LIU Zhi-quan¹, CHEN Bin-xu³,
HAO Dong-yun^{1,2,3}, GAO Shi-jie³, JING Hai-chun^{1*}

(1. Key Laboratory of Plant Resources, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China;
2. College of Life Science, Jilin University, Changchun 130012, China;
3. Institute of Crop, Jilin Academy of Agricultural Sciences, Gongzhuling 136100, China)

Abstract Sweet sorghum (*Sorghum bicolor*) is a natural variant of grain sorghum and has a remarkable ability to accumulate sugars in its juicy stems and to produce high biomass in low-input agricultural systems. China is committed to develop sweet sorghum into a dedicated biofuel crop and has set clear milestones for sweet sorghum breeding. In this review we briefly described the origins, cultivation history and germplasm collection of sweet sorghum and devoted much of the text to discuss the problem of the hybrid and molecular breeding of sweet sorghum in China. We argue that sweet sorghum breeding is still in its infancy and primarily adopts the grain sorghum system. The goals of and approaches to speed up the biofuel sweet sorghum breeding have been discussed.

Key words sweet sorghum (*Sorghum bicolor*); biofuel crops; molecular breeding; hybrids; male sterility

高粱(*Sorghum bicolor*)是世界第五大作物, 是干旱及半干旱地区的主要粮食作物(FAO统计数据, stats.fao.org)。高粱是C₄作物, 光合作用效率高, 生物产量和经济产量大; 另外高粱具有强的抗逆性和适应性, 素有‘作物中的骆驼(The camel amongst crops)’之称, 具有抗旱、抗涝、耐盐碱、耐瘠薄、耐高温、耐寒冷等诸多特性。甜高粱同普通高粱一样, 每公顷可产籽实2 250~7 500 kg, 但它的

显著特点在于每公顷能生产6 000~75 000 kg的富含糖分的茎秆。高粱基因组全序列已知^[1], 基因组相对较小, 逐渐成为C₄植物模式, 为主要作物的遗传改良提供重要基因资源。甜高粱的这些显著特性使得其成为土地贫瘠、投入低下的农田生态系统中成功种植的重要能源和粮食作物, 为全球生物能源产业的发展发挥作用, 对多数国力不足的发展中的非洲和亚洲国家的粮食安全与农村发展起着重要

作用。

1 高粱与甜高粱的起源与在我国农业产业中的作用

在世界主要作物中,高粱是唯一起源于非洲的作物,因此在作物起源进化和家驯化研究中有着重要地位^[2]。研究表明,苏丹和尼日利亚之间的南撒哈拉(Sub-Saharan Africa)是高粱最初的起源地和种植区^[3-4]。栽培高粱于公元前3 000 年以前从这个地区扩散进入非洲西部热带地区,干旱的东北地区和非洲东南地区,此后高粱又经地中海传入印度、中国等地^[5]。高粱是我国最早栽培的禾谷类作物之一,有着千年历史。上世纪初,高粱已在中国普遍种植,曾经是主要粮食作物,遍布全国,主栽区在东北、华北、西北和黄淮流域的温带地区。

目前高粱分 *bicolor*, *drummondii* 和 *arundinaceum* 3 个亚种。栽培高粱来源于 *bicolor* 亚种,含 5 个地方宗(local races)和 10 个中间型(hybrid races)。5 个地方宗分别是 *bicolor*、*kafir*、*caudatum*、*durra* 和 *guinea*,它们都在不同程度上被用作育种的种质资源和基因库。甜高粱是普通籽实高粱的变种,又称二代甘蔗、糖高粱、甜秆等。前人研究表明,甜高粱在 5 个地方宗中均能被发现,因而,目前普遍认为甜高粱是多起源的(Polyphylogenetic)^[6],这方面的研究尚需深入。

高粱产品用途广泛,经济价值高,是食品、饲料和加工业的重要原料,对解决我国的粮食问题起过重要作用。高粱与我国现行经济、生产和人民生活的需求密切相关。除食用外,高粱产品大部分应用于酿造、饲用、食品加工、能源、造纸、制板材、帚用、提取色素等工业^[7]。发展高粱生产的经济意义和国家需求主要体现在如下几个方面^[8]:1) 杂粮食品。随着生活水平提高,食品多元化需要用多种谷物籽实来源。高粱籽粒是我国的传统食品,种类不下几十种。目前新工艺的出现可以高粱为原料生产面包、甜点、早餐食品及膨化食品。2) 酿酒工业。中国名酒多以高粱为主料或做辅料配制而成。高粱籽粒含有单宁(tannin),可抑制发酵过程中的有害微生物,提高出酒率。其衍生物丁香酸和丁香醛等芳香物质,又能增加白酒的风味。近年来,酿酒工业发展迅速,对高粱原料的需求量日益增多。3) 饲料工业。高粱籽粒饲用价值与玉米相近,可作为家畜和家禽的饲料。饲草高粱的发展也显示了巨大的发展潜力。

力,茎叶连同籽粒可作青饲和青贮饲料。同时,由于高粱中含有单宁(tannin)等抗菌成分,可代替会减少抗生素的使用,从而高粱在我国饲料行业的应用日益加大。4) 色素工业。高粱品种籽粒壳颜色丰富,色素含量变异大。从高粱壳中提取天然色素技术已经应用于大规模生产,研制出多种色素产品,并应用于许多行业中。此外,以高粱为原材料的其它应用还包括制糖、制醋、制板材、造纸、加工成麦芽制品、日用品、编织品、制饴糖、做药材、做蜡粉等。

2 甜高粱作为一种新的能源植物

低碳经济时代的到来要求发展替代石油和原煤的清洁再生能源,生物质能源的研究和利用已经受到世界各国的广泛关注^[9]。从长远考虑,结合国内外发展趋势和我国国情,我们认为用于生产新一代生物质液体燃料的作物必须具备如下特点:1) 较强的抗胁迫性,可种植于非农业用地包括边际土壤和盐碱荒地,避免“与粮争地,与人争粮”;2) 广适应性,可在大范围不同生态气候环境下形成规模生产;3) 高产能及蓄能性,以提高单位面积能源生产效率,尤其是在极限土壤和恶劣生态气候环境下继续保持高的产能蓄能;4) 高效液体燃料转化率,以减少加工步骤并降低生物质加工成本;5) 生态友好型,高水肥利用率,适合免耕,低投入和水土保护型种植模式系统;6) 易于遗传改良,利用现代分子遗传育种和基因工程等手段筛选和定向改良高效可持续能源植物。我国已颁布了《可再生能源中长期发展规划》,燃料乙醇作为再生能源成为了政府重点推广的新型能源,并明确提出到 2020 年,生物燃料乙醇年利用量达到 1 000 万 t,重点发展以甜高粱等为主要原料的燃料乙醇技术,目前,中兴新能源已经在内蒙古五元建成年产 4 万 t 的甜高粱乙醇生产线。

甜高粱作为生产燃料乙醇的原材料,主要有以下特点:第一、甜高粱茎秆中含有的大量可溶性糖,可直接榨汁用于发酵生产成酒精;第二、籽粒的主要成分是淀粉,也是良好的酒精原料;第三、甜高粱有着高的生物量,其秸秆纤维含量高,是发展纤维素乙醇的重要原料;因此,甜高粱作为一种新型可再生的高效能源作物,被公认为是重要的基于糖、淀粉发酵生产乙醇的第一代能源植物和基于纤维素发酵生产乙醇的第二代能源植物。有研究表明甜高粱的生物量、碳水化合物和乙醇产量受环境、收获时间和品种的影响较大,环境和基因型互作显著的影响了乙醇

总产量,因此建议在甜高粱开花 20 d 后就开始收获甜高粱,收获时期可以持续 2 个月以上,有益于中国北方甜高粱工业化生产乙醇^[10]。因此发展能源植物甜高粱是解决我国生物质能源供需的最佳途径之一^[11-13]。

3 甜高粱的引种与选育

甜高粱在中国的种植起源与传播目前尚无详尽的研究。有记载表明,我国崇明岛在 18 世纪有大面积甜高粱种植,其中的一个名为‘琥珀’的甜高粱品种曾被传教士带入美国^[7]。目前可以肯定的是大规模、有计划的甜高粱引种、示范栽培工作始于 20 世纪 70 年代。当时,由于中苏关系紧张,原本从古巴得到的充足糖供应受到了限制,中国科学院植物研究所黎大爵先生有感于甘蔗仅限于中国南方,努力寻找适宜北方种植的糖料作物。美国甜高粱育成的品种较多,资源丰富。因而,引进工作以美国品种为主,系统开展了甜高粱品种评价、筛选和育种。目前我国广泛种植和应用于育种的几十个主要的甜高粱均来自黎大爵先生等人的工作^[7]。正是这一系列的开创工作,极大促进了我国甜高粱的引种与选育。我国的甜高粱产量比北欧高 1/3 至 1/2。中国已收集到 70 余个地方品种,多数属于早熟种,株高一般为 250 cm 左右,高的 300 cm 以上,锤度 5%~17%,个别品种达 20% 以上,也有一些晚熟品种,如紫花芦穄是中国上海等地的地方品种,晚熟,在北京不抽穗,株高 300 cm 以上,生物产量高,锤度达 22% 左右。

中国科学院植物研究所的上述工作受到国内外的高度重视和支持。“九五”期间,在甜高粱研发领域承担了 1 项国家重点推广项目和 2 项中国科学院择优支持项目,完成了国际植物遗传资源委员会和 FAO 的 12 项国际合作研究项目;“十五”期间,承担了中国科学院重点项目“甜高粱可持续农业系统研究”,承担了 FAO 重大项目“在干旱、盐碱地区种植甜高粱,生产粮食、食品、饲料、纤维和附加值副产品”,在陕西华阴建立了甜高粱种植育种基地和甜高粱汁液发酵生产酒精的小型加工生产线。近年来,通过院地合作的形式与国内不少大的能源公司如中石油、中粮集团、中兴能源、武汉凯迪等在河北、山东、内蒙、吉林、甘肃等全国大部分地区开展了甜高粱区域种植和示范试验,并初步建立了甜高粱乙醇中试生产车间,取得了明显的经济和社会效益。

4 甜高粱的育种现状

甜高粱杂交育种是近年才开展起来的,历史较短,主要借鉴籽实高粱杂交育种体系。高粱最早在生产上利用雄性不育系生产商品化杂交种的作物之一。高粱杂种优势早在 1927 就有报道^[14],但是直到发现稳定遗传的核质互作型雄性不育系之后才广泛应用于商业生产^[15]。自 20 世纪 60 年代到 90 年代,杂交育种工作为我国增加了 47% 的谷物产量 (FAO, 1960~1996 年)。因为杂交品种有更广泛的适应性^[16],目前在美国、澳大利亚和中国的高粱种植地区超过 95% 种植的是杂交品种。

我国高粱育种工作历经半个多世纪取得了丰硕的成果。自新中国成立以来,我国高粱育种大体经历了农家(地方)品种整理、系统选育、杂交育种和杂种优势利用 4 个发展阶段^[8]。我国高粱杂种优势利用可以追溯到 1956 年,中国留美学者徐冠仁先生回国时,将美国新育成的高粱不育系、保持系 Tx3197A、B 引到国内,从此开始了中国高粱杂种优势的研究利用。目前生产中应用的除部分糯性高粱是常规品种外,其他粒用高粱基本都是杂交种^[17],而甜高粱杂种优势利用始于 1984 年。

目前全球已被确认的不同类型雄性不育细胞质有 7 种,即 A₁、A₂、A₃、A₄、A₅、A₆ 和 9E^[18]。我国先后引进了这 7 种不育系,但是当前生产上应用的主要有 A₁ 和 A₂ 两种细胞质类型^[19],目前, A₃ 细胞质已经在甜高粱育种中广泛应用,有单位已经育成了以 A₃ 细胞质为母本的 4 个甜高粱品种。我国高粱不育系的研究与利用经过了直接利用外引不育系、转育不育系和杂交选育不育系 3 个阶段,核质互作雄性不育系也相应出现了不同的细胞核体系。主要有南非或倾南非高粱细胞核体系、中国高粱细胞核体系、印度高粱细胞核体系等。南非或倾南非高粱细胞核体系主要是 Tx3197A,因其细胞核来自南非高粱品种黑壳卡佛尔,其引入我国后与中国高粱测配杂交种,培育杂交种有 60 多个,代表性的有晋杂 5 号、忻杂 52、沈农 447 和铁杂 6 号等,这些杂交种一般增产 20%~30%,高的达 60% 以上,为我国高粱产量的提高发挥了重要作用。1979 年又引进了 Tx622A、Tx623A、Tx624A 等不育系,配制了辽杂 1、2 号,沈杂 5 号,铁杂 7 号等一批高产、优质、高抗丝黑穗病的杂交种,一般产量均在 7 500 kg/hm²,至 2005 年累计推广 400 万 hm² 以上^[20]。在

甜高粱杂交种选育中也是直接利用国外粒用高粱不育系。沈阳农业大学利用 Tx623A 与罗马(Roma)育成沈农甜杂 2 号(沈农 2 号)。辽宁省农科院利用 Tx622A 培育出饲用高粱杂交种辽饲杂一号。中国高粱细胞核的雄性不育系是利用 Tx3197A 和当地早熟地方品种回交转育而成的适应该地区种植的不育系。相继育成了矬 1A、矬 2A、红棒子 A、护 2A 等具有中国高粱细胞核的雄性不育系^[21],继而配制出吉杂 11、吉杂 22、吉杂 707 等一批杂交高粱用于生产。以后又转育出许多中国高粱类型的不育系,其中有代表性的是吉林省农业科学院转育的吉 2731A^[22],并用它组配出的吉杂 26、吉杂 27、四杂 4 号等优良杂交种在生产中大面积推广,2011 年中国科学院植物所将此不育系进行了基因组测序,比较分析了粒用高粱和甜高粱基因组序列与结构的差异^[23]。吉林市农科院用地方品种甜秆转育成不育系九甜 1A,并组配出九甜杂 1 号甜高粱杂交种。印度高粱细胞核体系主要是从 ICRISAT 引进的高粱材料经鉴定后直接用于生产的不育系,其中以 421A(原编号 SPL132A)最为著名,该不育系育性稳定,配合力高,农艺性状,抗高粱丝黑穗病 1、2、3 号生理小种^[24]。用它组配出了辽杂 4 号、辽杂 6 号、锦杂 94、辽杂 7 号等品种通过审定推广,表现产量高,增产潜力大,抗病抗倒伏,稳产性好^[25]。1986 年辽宁省农科院以 421B 为母本,以 TAM428B 为父本杂交,经多代选拔回交转育成 7050A₁ 和 7050A₂,组配出辽杂 10、辽甜 3 号等高产杂交种。山西省农业科学院高粱研究所利用印度高粱群体材料转育成 A₂V4A 并组配成我国第一个用于生产的 A₂ 细胞质的杂交种晋杂 12。其他高粱育种工作者引进了不育系 A₂V4A,通过驯化和转育后,培育出 A₂ 型不育系,利用新型不育系配制出,如吉杂 80、吉杂 83、四杂 25、吉杂 96、吉杂 97 和吉杂 99 等一批 A₂ 型杂交种^[26]。之后又利用 871300B(A₂V4B)采用杂交方法选育新的不育系,如 2002 年以 314B 作为母本,871300B 为父本,选育出 2055A,目前此不育系有 A₁、A₂ 两种胞质类型^[27],用该不育系配制出吉杂 118、吉杂 124、吉杂 210、吉杂 127 等高产杂交种是当前我国高粱早熟区主推品种。

杂种优势利用初期,直接从中国高粱地方品种中测交筛选恢复系,对农家品种和当地推广品种进行了成百上千的测交筛选,从中筛选出许多优良恢复系,其中生产中应用最广、面积最大的是用三尺三

组配成的晋杂 5 号。同时通过其他技术手段选育出含南非高粱亲缘的恢复系如山西省吕梁地区农科所于 1969 年用⁶⁰Co-(辐照晋杂 5 号种子,从后代中选出晋辐 1 号恢复系,后来其他单位以晋辐一号为亲本培育出许多恢复系,如沈 4003、铁恢 6、沈农 447 等等。另外为培育杂交优势强的恢复系,利用中国高粱与亨加利高粱或含亨加利高粱亲缘品系杂交,培育出了一批优良恢复系。如吉林省农业科学院以“3814”为母本,护 4 号为父本杂交选育成恢复系吉 R7384。用该恢复系组配的杂交种吉杂 513、同杂 2 号和九杂 1 号在吉林、黑龙江、山西等省大面积推广。同时以吉 R7384 为亲本杂交选育出许多恢复系,如 9720、7333 等;高粱早熟区选育的哲恢系列、哈恢系列和赤恢系列的恢复系,大都是吉 R7384 的衍生系。吉林省农科院利用含有亨加利高粱亲缘的忻粱 52 为母本,以自选恢复系 IV494 为父本育成了强势恢复系南 133,并用该恢复系配制了四杂 25、吉杂 96、吉杂 97、凤杂 4 号等杂交种,其中四杂 25 是当前春播早熟区的主栽品种之一^[28]。1990 年从辽宁省农科院高粱研究所引进具有亨加利高粱亲缘的低代材料 304-4、319-4 等等,与具有国外亲缘的材料 R132 进行人工去雄杂交,1997 年选拔出了具有亨加利高粱亲缘的长穗型恢复系吉 R105、吉 R107^[29-30]。

根据我国不同时期推广的杂交高粱大体可划分为南非高粱×中国高粱杂种优势利用模式、中国高粱×中国高粱杂种优势利用模式、倾南非高粱×倾中国高粱杂种优势利用模式、印度高粱×倾中国高粱杂种优势利用模式这 4 种杂种优势利用模式。利用 3197A 与当地高粱品种组配出晋杂号和原杂号第一批杂交高粱。这批杂交种由于植株太高,倒伏不稳产,限制了推广应用。20 世纪 70 年代初期开始了中矮秆杂交种选育,利用中国矮秆品种三尺三作恢复系与 3197A 组配成晋杂 5 号为代表的晋杂号和忻杂号应用于生产,使中国杂交高粱生产迈上一个新台阶。后来又陆续从美国引进 Tx622A、Tx623A 等不育系,经鉴定证明这几个不育系一般配合力高于 3197A,育性稳定,抗性好。各单位利用其组配出了一批高产、优质、抗病性强的杂交种,如辽杂 1 号、铁杂 7 等。甜杂 1 号以 7504A 与丽欧配制的杂交种。杂种优势很强,株高 3 m 以上,籽粒产量高达 6 000 kg/hm² 左右。锤度 15%,鲜秆产 60 t/hm² 左右。由于 3197A 生育期长不能直接利

用,利用中国高粱保持类型材料转育不育系再与中国高粱杂交选配杂交种。并用这些新转育成的不育系组配出如吉杂11、吉杂709等一批杂交高粱。由于利用中国高粱品种转育的不育系与中国高粱恢复系组配杂交种优势不强,产量不突出,所以育种家开始尝试采取杂交选育新不育系和恢复系。不育系选育主要以3197B和622B为亲本,与其他类型材料杂交选择倾南非高粱类型的不育系,如熊岳21A、营4A、TL169系列不育系等。利用这些不育系再与杂交选育的倾中国高粱类型的恢复系杂交育成熊杂2号、铁杂10等。辽宁省农业科学院引进印度高粱材料后,全国对印度高粱的研究利用越来越多。如辽宁省农业科学院首先用421A与矮四杂交育成辽杂4号,山西省农业科学院用印度高粱群体材料转育成A₂V4A,以其为母本育成晋杂12。吉林省农业科学院以其为母本育成吉杂80、吉杂83。原四平市农科所用TAM428A组配成的四杂25。辽宁省农业科学院高粱所以421B为母本、以428B为父本杂交选育出7050A和352A,选育成辽杂10。当前在生产中推广的杂交高粱大多是印度高粱×倾中国高粱杂优利用模式。

5 甜高粱的分子设计育种

分子育种始于20世纪80年代DNA分子技术的发展,人们认识到农艺性状的差异同基因组序列与结构变异相关,育种则由原初建立起基因型(种植资源)与表型(农艺性状)关系转变成现在确立基因(DNA标记)与表型(农艺性状)的关系,促进了基于表型分析筛选的经典育种转变为基于DNA序列分析的分子育种。自2000年以来,分子育种工作在发达国家和跨国公司广泛开展,分子标记辅助育种和转基因育种成为育种的新概念和新思路。目前,分子育种已进入后基因组时代,人们在不同的层次利用现代分子遗传学、基因组学和表型组学的理论和技术开展育种创新^[31]。

虽然同其它作物相比,高粱的分子育种起步较晚,但在诸多方面已有长足的发展。高粱有高密度的分子标记连锁图谱^[32-35]。新近发展的DArT分子标记技术也应用到高粱中^[36]。研究表明高粱种质资源丰富、遗传多样性高。如在高粱起源的苏丹的一个村落的研究表明,每个农户种植的地方小种(landrace)均有较大的差异^[37-39]。这为新种质创新提供很好的种质资源和基因资源。高粱中诸多重要

农艺性状调控的基因和QTL得到标记和克隆。如控制midge抗性^[40]、延缓干旱诱导叶片衰老^[41]及控制花序结构^[42]的QTL等、高粱雄性不育恢复基因Rf1^[43]和耐铝毒害基因AltSB^[44],这些为主要农作物遗传育种提供重要的基因资源。同时,关联遗传学已用于高粱控制淀粉代谢和其他性状的基因位点的关联定位^[45-46],这些研究显示高粱LD(Linkage disequilibrium)程度较高,只需不多的分子标记就能进行相应的关联遗传学研究^[47]。目前我们课题组正在致力于发展基于已知序列的InDel的分子标记(未发表)。

此外,一个籽实高粱BTx623的基因组序列已初步由DOE-JGI完成并对公众开放^[1]。这极大促进了高粱重要基因挖掘和定向遗传改良研究。本课题组近年开展了甜高粱基因组的重测序比较研究,利用新一代测序技术对2个甜高粱和1个籽实高粱品系进行了基因组重测序。参考已有的1个籽实高粱序列,比较发现甜高粱和籽实高粱间近1500个基因存在差异,这些基因参与糖与淀粉代谢、木质素和香豆素合成、核酸代谢、胁迫应答和DNA修复等活动。此外,还发掘出1057018个SNPs,99948个1~10 bp小片段缺失,16487个大片段PAV。这些结果将为深入研究基因组变异如何影响生物学性状,建立基因—性状关联和开展高粱分子育种提供依据^[23]。

6 展望

遗传育种对作物增产贡献很大。遗传资源和育种理论技术是决定遗传育种水平高低的重要因素。由于历史原因,我国大宗作物受到欧美发达国家优势品种的大力冲击。例如,我国大豆产业由于美国大豆的冲击,已经完全消失;玉米同样面临着巨大挑战。如美国先锋公司的“先玉335”品种已占东北吉林种植面积的70%以上。可以预见,高粱方面也会受到同样冲击。我国虽然有很长的高粱栽培和种植,也有一定的育种历史,但甜高粱资源仅有上世纪六、七十年代自美国引进的有限的几十个品种,遗传多样性低,所能利用的遗传增效有限。

发展液体生物燃料产业的最大瓶颈是原料供应不足。甜高粱是世界公认的发展第一、二代液体生物燃料的最佳作物,是我国北方能源植物的主力军。在盐碱地规模化种植甜高粱将直接服务于高效、可持续的生物质能源的原材料供应。但是目前甜高粱

作为产业化的能源植物还有如下不足：1)甜高粱资源多样性利用不够充分；2)适应不同区域的高光效的甜高粱种质资源不足；3)甜高粱抗逆性有待进一步提高，尤其是苗期抗寒性不足，抗蚜虫的能力不足；4)目前较好的不育系亲本较少，杂种优势不能充分发挥。这些将是甜高粱未来育种的目标。

甜高粱和高粱均来自高粱3个亚种的 *bicolor*，其他2个亚种 *drummondii* 和 *arundinaceum* 及与高粱近缘的野生种如 *S. halpense*, *S. propinquum* 很少被利用。这些亚种与野生近缘种和 *S. bicolor* spp *bicolor* 间无生殖隔离，可通过杂交进行新种质创制。此外，在世界范围内，有许多高粱资源有待于挖掘利用。因此，中国甜高粱育种还有很大的提升空间。

参 考 文 献

- [1] Paterson A H, Bowers J E, Bruggmann R, et al. The *Sorghum bicolor* genome and the diversification of grasses[J]. *Nature*, 2009, 457: 551-556
- [2] Doebley J F, Gaut B S, Smith B D. The molecular genetics of crop domestication[J]. *Cell*, 2006, 127: 1309-1321
- [3] Doggett H. *Sorghum* [M]. Longman Scientific & Technical, 1988
- [4] Mann J, Kimber C, Miller F. The origin and early cultivation of sorghums in Africa [EB/OL]. Texas Agricultural Experiment Station Available electronically from <http://hdl.handle.net/1969/1983>, 1:128074
- [5] De Wet J. Systematics and evolution of *Sorghum* sect. *Sorghum* (Gramineae) [J]. *American Journal of Botany*, 1978, 477-484
- [6] Ritter K B, McIntyre C L, Godwin I D, et al. An assessment of the genetic relationship between sweet and grain sorghums, within *Sorghum bicolor* ssp *bicolor* (L) Moench, using AFLP markers[J]. *Euphytica*, 2007, 157: 161-176
- [7] 廖馥荪. 甜高粱及其利用[M]//黎大爵. 农业. 北京: 科学出版社, 1992
- [8] 卢庆善. 甜高粱[M]. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2008
- [9] Demirbas A. Bioenergy, global warming, and environmental impacts[J]. *Energy sources*, 2004, 26: 225-236
- [10] Zhao Y L, Dolat A, Steinberger Y, et al. Biomass yield and changes in chemical composition of sweet sorghum cultivars grown for biofuel[J]. *Field Crops Research*, 2009, 111: 55-64
- [11] 刘公社, 周庆源, 宋松泉, 等. 能源植物甜高粱种质资源和分子生物学研究进展[J]. *植物学报*, 2009, 44: 253-261
- [12] 邹桂花, 陶跃之. 能源甜高粱遗传改良研究进展[J]. *中国农学通报*, 2008, 12
- [13] Tang S, Xi Z, Xie Q. 甜高粱在生物能源产业发展中的前景 [J]. 生物技术进展, 2012, 2: 81-86
- [14] Conner A B, Karper R. Hybrid vigor in sorghum [J]. Texas Agricultural Experiment Station, 1927
- [15] Stephens J, Holland R. Cytoplasmic male sterility for hybrid sorghum seed production[J]. *Agron J*, 1954, 46: 20-23
- [16] Mushonga J, Gupta S, House L. Combining ability and heterosis for diastatic activity in grain sorghum [J]. *African Crop Science Journal*, 1997(5): 99-106
- [17] 高士杰, 刘晓辉, 李继洪. 中国杂交高粱育种研究进展[J]. *中国农业信息*, 2008(1): 15-19
- [18] 程庆军, 张福耀, 平俊爱, 等. 高粱异胞质雄性不育研究进展与展望[J]. *杂粮作物*, 2005, 25: 14-18
- [19] 刘晓辉, 高士杰, 李伟, 等. 吉林省杂交高粱雄性不育系的种质基础[J]. *杂粮作物*, 2003, 23: 326-327
- [20] 魏保权, 徐景梅. 高粱杂交育种思路探讨[J]. *杂粮作物*, 2001, 21: 16-17
- [21] 李公德. 高粱育种四十年[M]. 长春: 吉林省农科院四十年, 1988: 36-43
- [22] 高士杰, 刘晓辉, 李伟, 等. 吉林省高粱杂交种的利用及亲本改良[J]. *吉林农业科学*, 2004, 29: 15-18
- [23] Zheng L Y, Guo X S, He B, et al. Genome-wide patterns of genetic variation in sweet and grain sorghum (*Sorghum bicolor*) [J]. *Genome Biology*, 2011, 12: R114
- [24] 卢庆善, 孙毅. 农作物杂种优势[M]. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2001
- [25] 裴淑华. 辽宁省农作物品种志[M]. 沈阳: 辽宁科学技术出版社, 1999
- [26] 李继洪, 高士杰, 檀辉. 高粱A2胞质在吉林省高粱生产中的应用[J]. *吉林农业科学*, 2008, 33: 16-18
- [27] 李继洪, 陈冰娟, 高士杰. 高粱不育系吉2055A特征特性与应用潜力分析[J]. *安徽农业科学*, 2011, 39: 17192-17194
- [28] 马忠良, 张淑君, 周紫阳, 等. 优良高粱恢复系南133的选育与利用[J]. *杂粮作物*, 2006, 26: 178-179
- [29] 高士杰, 李继洪, 李伟. 高粱优良恢复系吉R105的选育与利用[J]. *种子*, 2009, 107-108
- [30] 陈冰娟, 李继洪, 高士杰, 等. 高粱长穗型恢复系吉R107的选育与应用[J]. *现代农业科技*, 2011(24): 107-108
- [31] Tester M, Langridge P. Breeding technologies to increase crop production in a changing world[J]. *Science*, 2010, 327: 818-822
- [32] Peng Y, Schertz K F, Cartinhour S, et al. Comparative genome mapping of *Sorghum bicolor* (L) Moench using an RFLP map constructed in a population of recombinant inbred lines[J]. *Plant Breeding*, 1999, 118: 225-235
- [33] Bhatramakkki D, Dong J M, Chhabra A K, et al. An integrated SSR and RFLP linkage map of *Sorghum bicolor* (L) Moench [J]. *Genome*, 2000, 43: 988-1002
- [34] Kong L, Dong J, Hart G E. Characteristics, linkage-map positions, and allelic differentiation of *Sorghum bicolor* (L) Moench DNA simple-sequence repeats (SSRs) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2000, 101: 438-448
- [35] Menz M A, Klein R R, Unruh N C, et al. Genetic diversity of

- public inbreds of sorghum determined by mapped AFLP and SSR markers[J]. *Crop Science*, 2004, 44: 1236-1244
- [36] Mace E S, Xia L, Jordan D R, et al. DArT markers: diversity analyses and mapping in *Sorghum bicolor*[J]. *Bmc Genomics*, 2008, 9
- [37] Barnaud A, Lacombe T, Doligez A. Linkage disequilibrium in cultivated grapevine, *Vitis vinifera* L [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, 112: 708-716
- [38] Barnaud A, Joly H I, McKey D, et al. Management of sorghum (*Sorghum bicolor*) genetic resources among Duupa farmers (northern Cameroon) [J]. *Cahiers Agriculures*, 2008, 17: 178-182
- [39] Deu M, Sagnard F, Chantereau J, et al. Niger-wide assessment of *in situ* sorghum genetic diversity with microsatellite markers [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2008, 116: 903-913
- [40] Tao Y Z, Hardy A, Drenth J, et al. Identifications of two different mechanisms for sorghum midge resistance through QTL mapping [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2003, 107: 116-122
- [41] Harris D. Development and testing of "on-farm" seed priming [J]. *Advances in Agronomy*, 2006, 90: 129-178
- [42] Brown P J, Klein P E, Bortiri E, et al. Inheritance of inflorescence architecture in sorghum [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, 113: 931-942
- [43] Klein P E, Klein R R, Vrebalov J, et al. Sequence-based alignment of sorghum chromosome 3 and rice chromosome 1 reveals extensive conservation of gene order and one major chromosomal rearrangement[J]. *Plant Journal*, 2003, 34: 605-621
- [44] Caniato F F, Guimaraes C T, Schaffert R E, et al. Genetic diversity for aluminum tolerance in sorghum[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2007, 114: 863-876
- [45] Hamblin M T, Fernandez M G S, Tunistrat M R, et al. Sequence variation at candidate loci in the starch metabolism pathway in sorghum: Prospects for linkage disequilibrium mapping [J]. *Crop Science*, 2007, 47: S125-S134
- [46] Casa A M, Pressoir G, Brown P J, et al. Community resources and strategies for association mapping in sorghum[J]. *Crop Science*, 2008, 48: 30-40
- [47] Hamblin M T, Fernandez M G S, Casa A M, et al. Equilibrium processes cannot explain high levels of short- and medium-range linkage disequilibrium in the domesticated grass *Sorghum bicolor*[J]. *Genetics*, 2005, 171: 1247-1256

责任编辑：袁文业