

玉米野生近缘属—摩擦禾属的研究和利用

赵艳丽¹, 温小冬¹, 孙汝龙^{1,2}, Muhammad Zafar Iqbal¹,
严旭^{1,3}, 鲜凤君^{1,4}, 李华雄^{1,5}, 蒋维明^{1,6}, 李晓锋¹,
张萍¹, 杨春燕^{1,7}, 荣廷昭¹, 唐祈林¹

(1. 四川农业大学玉米研究所, 四川 温江 611130; 2. 成都大美种业有限责任公司, 四川 锦江 610000; 3. 四川省农业科学院蚕业研究所, 四川 南充 637000; 4. 四川农业大学农学院, 四川 温江 611130; 5. 四川省内江市农业科学院林果所, 四川 内江 641000; 6. 成都农业科技职业学院, 成都 611130; 7. 贵州省草业研究所, 贵阳 550006)

摘要: 摩擦禾属于禾本科玉蜀黍族摩擦禾属, 起源于美洲, 与玉米、大刍草具有共同祖先, 其在玉米的起源与进化过程中可能扮演着重要角色。摩擦禾是一种多年生暖季型丛生 C4 禾草, 常用于优质饲草料生产、控制土壤侵蚀和生物质能源。其作为玉米的近缘属材料, 保存有栽培玉米不具有的优质、抗病、抗寒、耐涝、耐盐和多年生等多种优良基因, 是拓展玉米遗传基础的重要种质。本文从摩擦禾属的习性和分布、摩擦禾属的分类、摩擦禾属的种间可杂交性、摩擦禾属与玉蜀黍属杂交性、摩擦禾属的优良特性和摩擦禾基因向玉米转移的途径等方面进行综述, 为摩擦禾属的研究和利用提供参考。

关键词: 玉米; 摩擦禾属; 杂交性; 饲草; 基因转移; 无融合生殖

中图分类号: S513.021

文献标识码: A

Research and Utilization of Maize's Wild Relative the Genus *Tripsacum*

ZHAO Yan-li¹, WEN Xiao-dong¹, SUN Ru-long^{1,2}, Muhammad Zafar Iqbal¹, YAN Xu^{1,3},

XIAN Feng-jun^{1,4}, LI Hua-xiong^{1,5}, JIANG Wei-ming^{1,6}, LI Xiao-feng¹,

ZHANG Ping¹, YANG Chun-yan^{1,7}, RONG Ting-zhao¹, TANG Qi-lin¹

(1. Maize Research Institute, Sichuan Agricultural University, Wenjiang 611130; 2. Chengdu Damei Seed Industry Co., Ltd., Jinjiang, Sichuan 610000; 3. Sericultural Research Institute, Sichuan Academy of Agricultural Sciences, Nanchong 637000; 4. College of Agronomy, Sichuan Agricultural University, Wenjiang 611130; 5. Institute of Forestry and Pomology, Neijiang Academy of Agricultural Sciences, Neijiang 641000; 6. Chengdu Agricultural College, Wenjiang 611130; 7. Guizhou Institute of Pratacultural, Guiyang 550006, China)

Abstract: The genus *Tripsacum* belongs to the Gramineae Maydeae Family. *Tripsacum* L., which originated from the Americas and has a common ancestor with maize and toesinte, may play an important role in the origin and evolution of maize. *Tripsacum* grass is a perennial warm-season C4 type of grass, which is often used for the production of high-quality forage, control of soil erosion and also biomass energy. As a related material of maize, it conserves high quality and disease resistance ability that cultivated maize does not have. It also contains some variety of excellent genes such as cold resistance, salt tolerance and perennial, which are important germplasm for expanding the genetic basis of maize. This paper examines the habit, classification and distribution of *Tripsacum* L., the inter-specific hybridization of *Tripsacum* L., the hybridization of *Tripsacum* L. and *Zea* L., the exceptional properties of *Tripsacum* L., and the transfer of *Tripsacum* genes to maize the pathways. In order to provide a reference for the research and utilization of *Tripsacum* L.

Key words: Maize; *Tripsacum* L.; Hybridization; Forage; Gene transfer; Apomixis

录用日期: 2019-03-19

基金项目: “973”项目(2014CB138705)、四川省重大科技专项(2018NZDZX0001)、国家自然科学基金项目(31371640)、四川省饲草育种攻关项目(2016NZ0098-1103)

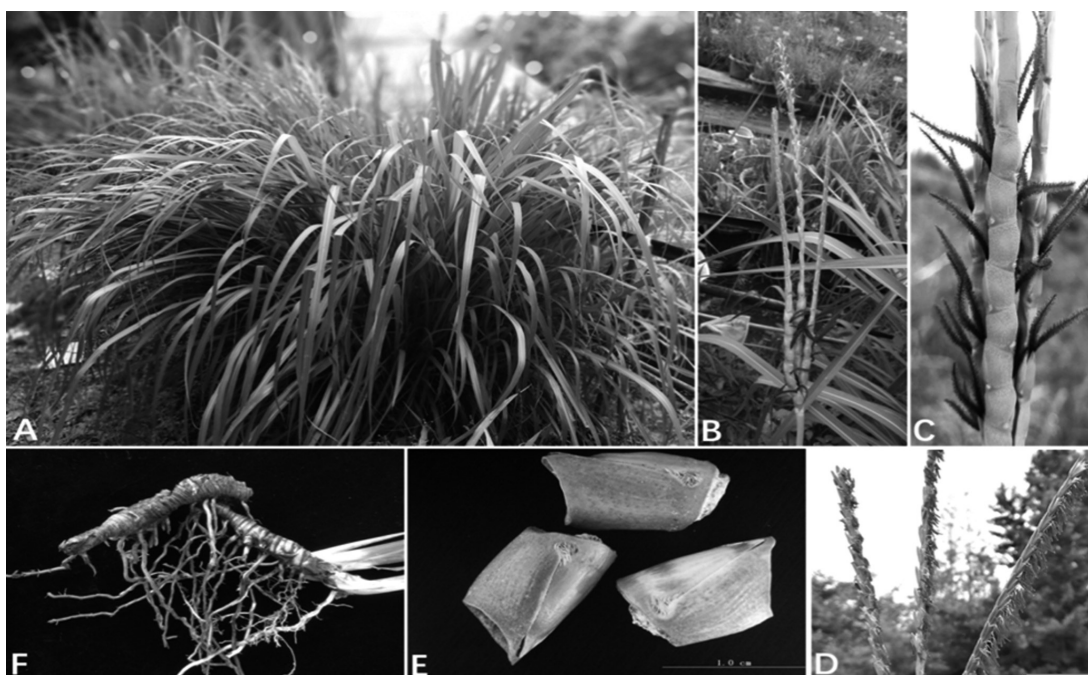
作者简介: 赵艳丽(1992-), 女, 甘肃岷县人, 在读硕士, 主要从事作物遗传育种研究。E-mail: 1601958310@qq.com

唐祈林为本文通讯作者。E-mail: tangqilin71@163.com

摩擦禾起源于美洲,在分类学上,摩擦禾属于禾本科(*Gramineae*)玉蜀黍族(*Maydeae*)摩擦禾属(*Tripsacum* L.)。玉蜀黍族共有7个属,包括起源于西半球的玉蜀黍属(*Zea* L.)和摩擦禾属,起源于东半球的薏苡属(*Coix* L.)、流苏果属(*Chionachne* R. Br.)、硬皮果属(*Shlerachne* R. Br.)、三裂果属(*Trilobachne* Henr.)和多裔黍属(*Polytoca* R. Br.)^[1]。摩擦禾是多年生暖季型丛生C4禾草,常用于优质饲草料生产、控制土壤侵蚀和生物质能源饲草。摩擦禾属与玉蜀黍属的亲缘关系最近,摩擦禾与玉米、大刍草具有共同祖先,

在玉米的起源与进化过程中可能扮演过重要角色^[2]。摩擦禾作为玉米的近缘属材料,保存有栽培玉米不具有的抗病、抗寒、耐涝、耐盐和多年生等多种优良基因,是拓展玉米遗传基础的重要种质。本文从摩擦禾属的习性和分布、摩擦禾属的分类、摩擦禾属的种间可杂交性、摩擦禾属与玉蜀黍属杂交性、摩擦禾属的优良特性和摩擦禾基因向玉米转移的途径等方面进行综述。

1 摩擦禾属的习性和分布



注:A为植株;B为花序;C为雌小穗;D为雄小穗;E为种子;F为根茎。

Note: A, plant; B, inflorescence; C, pistillate spikelet; D, staminate spikelet; E, seed, F, rhizome.

图1 摩擦禾属指状摩擦禾(TZ07)形态

Fig.1 Morphology of *Tripsacum dactyloides*(Accession: TZ07)

摩擦禾为多年生暖季型丛生C4禾草(图1),雌雄同花,茎的顶端花序和侧生花序都是两性花序,每个总状花序分枝的下部节段着生雌小穗,上部节段着生雄小穗。雌小穗单生,在花序轴上互生排列,形成两列雌小穗。花序轴着生雌小穗的节段演化为壳斗,与革质的外颖一起形成果盒。果盒包围住单生的雌小穗,每个雌小穗只有上部的小花能结实,最终发育成种子。雄小穗是成对的,排列在花序轴的上部节段^[3]。种子由颖果和包围颖果的种壳组成,沿花序轴自上而下成熟、易脱落。摩擦禾根系发达,形似竹鞭,可伸入深层土壤,具有较强的耐旱能力,摩擦禾属内的大多数种可通过根茎无性繁殖。

摩擦禾起源于美洲,具有两个变异中心,即墨西哥高原西部、南美科迪勒拉山东部的中海拔地区变

异中心和美国南部变异中心。其中,分布在南美和美国的种生长在干旱较少的环境;而分布在墨西哥的摩擦禾种较耐干旱,适应于生长在季节性干旱、夏季多雨、海拔1 500 m左右的石灰岩土壤上^[4]。

2 摩擦禾属的分类

摩擦禾属于玉蜀黍族摩擦禾属,该属目前发现有16个种,其染色体基数 $x=18$,形成 $2n=36$ 、54、72、90、108整倍性序列种。然而,在摩擦禾属中由于种内、种间以及属间杂交出现了一些不规则多倍体,给分类提出了难度。例如在委内瑞拉、哥伦比亚和秘鲁等山区的*T. andersonii*(也称危地马拉草) $2n=64$, Levings^[5]等研究认为,*T. andersonii*可能有两个来源:一是将二倍体*Tripsacum*($2n=36$)和玉米($2n=20$)杂交,

获得染色体为46条($2n=46=36\text{ Tr}+10\text{ Mz}$,其中Tr表示摩擦禾染色体,Mz表示玉米染色体,下同)的材料,然后二倍体 *Tripsacum*($2n=36$)与其回交获得的后代;二是以玉米为母本,以五倍体或六倍体的 *Tripsacum*($2n=90$ 或 $2n=108$)为父本杂交获得的后代。*T. cundinamarce* 是一个二倍体种($2n=36$),然而在委内瑞拉收藏的种质中发现有染色体数为82条的材料,它可能是玉米与四倍体 *Tripsacum*($2n=72$)之间的天然杂种^[6]。

目前,摩擦禾属的分类普遍采用Brink和de Wet

的分类法。Brink和de Wet^[7-9]根据花序形态将摩擦禾属16个种分为*Tripsacum*亚属和*Fasciculata*亚属,其中*Tripsacum*亚属11个种,*Fasciculata*亚属5个种,其亚属及其各个种的倍性与分布描述见表1。Larson和Doebley^[10]利用cpDNA未能将摩擦禾属分为*Tripsacum*和*Fasciculata*两个亚属。Li Y G等^[11]利用RAPD技术将摩擦禾属分为北美摩擦禾种、南美摩擦禾种、墨西哥*T. zopilotense*与*T. latifolium*种和*Mesoamerican Tripsacum*种。

表1 摩擦禾属的分类及其分布
Table 1 Classification and distribution of genus *Tripsacum*

<i>Tripsacum</i> 亚属			<i>Fasciculata</i> 亚属		
亚属名	染色体数	分布区域	亚属名	染色体数	分布区域
Subgenus name	Chromosome number	Distribution area	Subgenus name	Chromosome number	Distribution area
<i>T.andersonni</i>	$2n=64$	热带美洲	<i>T.Lanceolatum</i>	$2n=72$	南亚利桑那至杜兰戈(墨西哥)
<i>T.australe</i>	$2n=36$	南美洲	<i>T.jalapense</i>	$2n=72$	哈利斯科(墨西哥)至洪都拉斯
<i>T.dactyloides</i>	$2n=36,54,72$	广泛分布于拉丁美洲,西印度群岛,美国东部	<i>T.Laxum</i>	$2n=36$	韦拉克鲁斯(墨西哥)
<i>T.cundinamarce</i>	$2n=36$	南美洲	<i>T.pilosum</i>	$2n=36,72$	中美洲
<i>T.peruvianum</i>	$2n=72,90,108$	南美洲	<i>T.maizar</i>	$2n=36,72$	中美洲
<i>T.zopilotense</i>	$2n=36,72$	半干旱生境中的中美洲			
<i>T.floridanum</i>	$2n=36$	美国佛罗里达州南部和古巴			
<i>T.bravum</i>	$2n=36,72$	墨西哥中西部			
<i>T.latifolium</i>	$2n=36$	热带中美洲			
<i>T.intermedium</i>	$2n=72$	中美洲			
<i>T.manisurioides</i>	$2n=36$	墨西哥恰帕斯州			

3 摩擦禾属内种间可杂交性研究

3.1 *Tripsacum*亚属内种间杂交

在*Tripsacum*亚属的11个种中,指状摩擦禾(*T. dactyloides*)是形态最丰富、分布最广泛、最具研究价值的一个种,其与*Tripsacum*亚属内其他几个种杂交最为频繁,也最易成功。*T. dactyloides*与*T. zopilotense*可杂交且杂种可育。在佛罗里达州和古巴,*T. dactyloides*与*T. Floridanum*($2n=36$)的分布区域相同,二者之间易杂交,但是杂种部分不育^[12]。在自然界中,*T. dactyloides*与*T. australe*存在地理隔离,但是在实验条件下可以将*T. dactyloides* var. *meridonale*($2n=36$)与*T.australe*的两个变种(*T.australe* var. *australe*和*T. australe* var. *hirsutum*)杂交成功,且产生的杂种部分可育。

3.2 *Fasciculata*亚属内种间杂交

*Fasciculata*亚属的5个种中,*T.pilosum*与其他几个种的杂交最易成功。*T. pilosum*与*T. jalapense*的

生长习性相似,将*T. pilosum*的两个变种(*T. pilosum* var. *Guatemalense*和*T. pilosum* var. *Pilosum*)分别与*T. jalapense*杂交,前者杂交失败,而后者能获得可育杂种。*T. pilosum*与*T. maizar*栖息地相同,在自然界中偶尔会发生杂交现象,在实验条件下杂交容易成功,可产生三倍体和四倍体杂种后代;三倍体杂种完全不育或很少以无融合生殖进行繁殖;四倍体杂种也不育,但可通过无融合生殖产生种子。*Fasciculata*亚属内除*T. pilosum*之外,其他几个种间的杂交不易成功。该亚属中的*T. jalapense*和*T. lanceolatum*在果穗形态等方面非常相似,但是二者间的杂交尚难成功。

3.3 *Tripsacum*亚属与*Fasciculata*亚属间种间杂交

*Tripsacum*亚属与*Fasciculata*亚属间杂交研究较少,但它们之间部分种可以进行杂交。*Tripsacum*亚属中的*T. dactyloides* var.($2n=72$)与*Fasciculata*亚属中的*T. lanceolatum. hispidum*($2n=72$)表型十分相似,

人工杂交可获得杂种,但杂种不育。

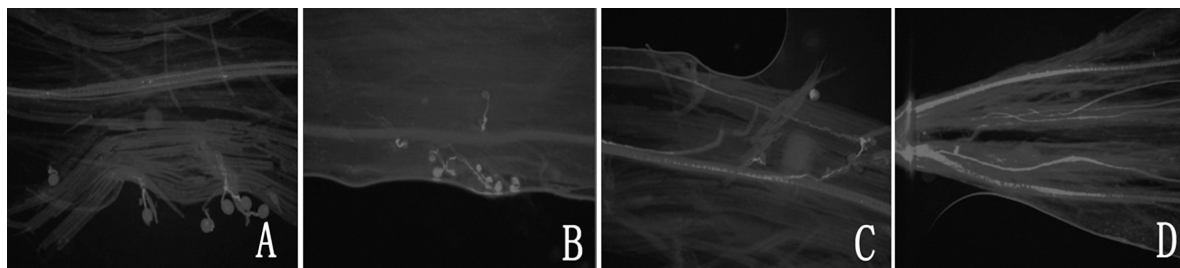
4 摩擦禾属与玉蜀黍属可杂交性研究

4.1 摩擦禾属与大刍草的可杂交性

摩擦禾属与大刍草之间在生殖上是隔离的,杂交极不易成功。1916年,Collins和Kempton以指状摩擦禾为母本,墨西哥大刍草为父本进行杂交,经过数千次杂交,获得了4粒杂交种子,杂种 F_1 植株性状偏向父本,推测其由雄配子孤雄生殖而来。1995年,Eubanks^[13]将二倍体多年生大刍草(*Zea diploperennis*)与指状摩擦禾(*T. dactyloides*)杂交,获得6株高度可育的杂交材料。然而,她的成果一经报道,立即招致众多世界著名遗传与进化研究学者的质疑^[14]。质疑原因如下:第一,她报道的二倍体多年生大刍草($2n=20$)与指状摩擦禾($2n=36,72$)杂种 F_1 染色体数目为 $2n=20$,不符合远缘杂交的遗传常理,根据两物种染色体基数,杂种 F_1 染色体数目应为 $2n=28$ 或 46 ;第二,该报道提出二倍体多年生大刍草和指状摩擦禾杂种具有较高的育性,这极有可能是玉米与二倍体多年生大刍草的杂种,并且给出的杂种植株和果穗图案与玉米和大刍草杂种十分相似;第三,实验鉴定仅给出RFLP遗传证据不能令人信服,缺乏染色体的直接证据。因此,诸多学者认为该杂种极有可能是玉米与二倍体多年生大刍草的杂种。除此之外,摩擦禾属与大刍草间杂交成功的例子鲜有报道。

4.2 摩擦禾属与玉米的可杂交性

摩擦禾属与玉米远缘杂交存在严重的生殖隔离,在自然条件下摩擦禾属与玉米杂交极少成功,但人工杂交可以获得成功。目前,已经报道摩擦禾属内的*T. dactyloides*、*T. floridanum*、*T. lanceolatum*和*T. pilosum* 4个种可与玉米进行杂交^[15],其中指状摩擦禾(*T. dactyloides*)与玉米杂交研究最多^[16-22]。最早进行摩擦禾与玉米杂交研究是Mangelsdorf和Reeves^[23],其分别以二倍体指状摩擦禾和四倍体指状摩擦禾为父本,与不同品系的玉米为母本进行了杂交,授粉前去除母本果穗苞叶并剪短玉米花丝,用玉米与摩擦禾的混合花粉多次重复授粉(目的是使同一果穗受精结实的玉米种子促进临近远缘杂交杂种种子的发育)。其中,以二倍体指状摩擦禾为父本的杂交中,授粉382个玉米果穗,仅获得84粒种子,且获得的种子大小、饱满度参差不齐,发芽率较低;以四倍体指状摩擦禾为父本的杂交中,授粉数百个玉米果穗,获得15粒成熟种子,仅1粒种子发芽,且种子发芽须胚培养才能正常成苗;二倍体指状摩擦禾和四倍体指状摩擦禾与玉米的杂种 F_1 植株雄穗完全不育,雌穗部分可育。此后,其他研究人员相继对摩擦禾属与玉米可杂交性展开研究。Randolph在墨西哥和危地马拉连续4年选用本土44个玉米材料与20个不同类型的四倍体指状摩擦禾组配了65组合,共授粉132 010个玉米小花,仅获得少量未成熟胚,运用胚拯救技术获得了2株苗,然而这2株植株均未获得可育的种子^[24]。



注:A、B、C分别为授粉后0.5、3及24 h,摩擦禾花粉管在玉米花柱中的生长情况;D为摩擦禾花粉管到达玉米花柱基部。

Note: A, B, C: growth of pollen tubes of *Tripsacum* L. in maize style at 0.5, 3.0, and 24.0 h after pollination, respectively; D: pollen tubes of *Tripsacum* L. reached the base of maize style.

图2 玉米与摩擦禾杂交中花粉管生长情况(图引自段桃利等)

Fig.2 Growth of pollen tubes of maize pollinated by *Tripsacum*(Image cited from Duan T L, et al.)

属种间远缘杂交成功所需要的技术和方法很大程度上取决于对杂交障碍实质的了解。为了探明摩擦禾属与玉米间杂交障碍产生的原因,deWet和Harlan^[25]利用不同品系玉米与*T. dactyloides*($2n=36,72$)、*T. floridanum*($2n=36$)、*T. pilosum*($2n=72$)和*T. lanceolatum*($2n=72$)进行正反杂交,试验表明,摩擦

禾与玉米之间的杂交障碍主要为胚囊不亲和,但不亲和特性受配子体性状和正反交影响较大,如果筛选到合适的玉米亲本杂交,可以获得玉米与摩擦禾的杂种。段桃利等^[26]分别以*T. pilosum*和*T. dactyloides*为父本,玉米自交系48-2为母本,通过花粉管可视化解剖观察,对摩擦禾与玉米杂交障碍进行了系

统研究,发现摩擦禾花粉粒在玉米柱头上均能萌发,萌发后的摩擦禾花粉管能迅速伸入玉米花柱,授精后0.5 h有49%以上的花粉管伸入玉米花柱(图2),3 h达68%以上,24 h达79%以上;花粉管在柱头中伸长到花柱基部,并将雄配子送入胚囊内,杂交的玉米果穗顶端有受精结实痕迹,表明摩擦禾属与玉米间杂交障碍不是花柱障碍和受精过程障碍,而是部分受精后未能发育成可育子粒,其主要原因是受精后胚囊不亲和或受精后杂种发育过程中衰亡,可以通过将受精胚胎从夭亡的种子取出,进行离体拯救培养,以便获得摩擦禾与玉米的杂种。

4.3 摩擦禾属、大刍草与玉米三物种间的可杂交性

摩擦禾属、大刍草与玉米三物种间的杂交研究较少。2000年,García等^[27]将四倍体玉米($2n=40$)与指状摩擦禾(*T. dactyloides*, $2n=72$)杂交,获得的杂种 $F_1(2n=56)$ 花粉完全不育,用栽培玉米(*Zea mays ssp. mays*, $2n=20$ 或40)、二倍体多年生大刍草(*Z. diploperennis*, $2n=20$)和四倍体多年生大刍草(*Zea Perennis*, $2n=40$)的花粉分别对杂种 F_1 授粉,所得后代染色体数均为56条,经等位酶分析后发现,它们是玉米-摩擦禾杂种 F_1 无融合生殖产生的。该研究结果表明,摩擦禾无融合生殖基因可以在玉米的细胞质中完全表达,通过属间杂交可以把无融合生殖基因转入到玉米中。

2006年,Eubanks^[28,29]以指状摩擦禾(*T. dactyloides*)为母本,以二倍体多年生大刍草(*Z. diploperennis*)为父本进行杂交,获得完全可育的杂种,接着以玉米为父本与该杂种杂交,得到三元杂种(*T. dactyloides* × *Z. diploperennis*) × Maize,并以该三元杂种为桥梁材料,用玉米连续多代回交,成功地将摩擦禾的优良基因渐渗到玉米中,获得抗食根虫、抗旱、耐酸性土壤等的优良玉米自交系。由于Eubanks获得的*T. dactyloides* × *Z. diploperennis*杂种的真实性招致众多著名遗传与进化研究学者的质疑,因此,Eubanks以*T. dactyloides* × *Z. diploperennis*杂种为基础材料获得的三元杂种以及抗食根虫、抗旱、耐酸性土壤等优良玉米自交系也存在质疑。

2006年,苏月贵等^[30]以四倍体玉米($2n=40$)与四倍体指状摩擦禾($2n=72$)的杂种 $F_1(2n=56)$ 为母本,以四倍体多年生大刍草($2n=40$)为父本,杂交获得一个同时杂合有玉米、四倍体多年生大刍草和指状摩擦禾全套基因组的异源六倍体MTF-1,其染色体数目为76条,其中20条染色体来源于玉米,20条染色体来源于四倍体多年生大刍草,36条染色体来源于指状摩擦禾(后期因为杂种MTF-1中指状摩擦禾的染

色体丢失2条,所以该杂种更名为MTP,其染色体为 $2n=74$)。该杂种分蘖能力强、生长繁茂、具有抗寒、抗病虫和多年生等特性,且与玉米杂交可结实,可作为多年生饲草选育及常规玉米遗传育种等宝贵的种质资源。王红林^[31]以MTP为桥梁材料,通过与玉米多代回交,在 BC_3 中获得玉米—大刍草单体附加系材料。李华雄^[32]等人以MTP为核心种质,在天然后代中筛选出一个生长繁茂、分蘖和再生能力强的多年生饲草材料—玉草5号(原名为玉淇淋58),其染色体数为58条,其中11条染色体来自玉米,28条染色体来自四倍体多年生大刍草,17条染色体来自指状摩擦禾,2条染色体来自玉米与四倍体多年生大刍草之间的易位。该饲草聚合了玉米、四倍体多年生大刍草和指状摩擦禾的优良特性,植株根系发达、生长繁茂、分蘖和抗寒性强,生产性能优,可通过无性繁殖保持杂种优势,在西南“种草养畜”地区种植具有极大的生产潜力与广阔的推广前景。

5 摩擦禾的优良特性及其利用

5.1 摩擦禾作为优质饲草

摩擦禾属中的指状摩擦禾(*T. dactyloides*, 也称 Eastern gamagrass)是一种多年生暖季丛生禾草,属于C4植物,主要分布在马萨诸塞到巴拉圭的温带地区,最早在爱荷华和美国西南部种植,现几乎遍布整个美国,在南美洲、巴拉圭和巴西也发现了它的踪迹^[33]。指状摩擦禾最适生长环境为湿地,如沿河的冲积平原等地区。指状摩擦禾具有十分发达的根系,能伸入深层土壤吸取水分与养分,并具有一定的抗旱、耐盐能力,是改良土壤和水土保护的优良植物^[34]。

摩擦禾属中的指状摩擦禾是一种优质饲草料生产、控制土壤侵蚀和生物质能源的饲草,相比其他暖季型牧草如柳枝稷(*Panicum virgatum*)和大须芒草(*Andropogon gerardi*)返青早,整个生长季节从四月中旬一直延伸至九月中旬,而且指状摩擦禾比须芒草(*Bothriochloa bladhii*)和狗牙根(*Cynodon dactylon*)产量稳定;在冷季型牧草尚处于休眠期时,指状摩擦禾可以为动物提供很好的饲草来源^[35]。指状摩擦禾的饲草产量每年达到11.2 ~ 24.33 t/hm²,且适口性好,易消化,可用作干草,青贮饲料和集中管理的牧场等^[36,37]。正是由于指状摩擦禾具有适口性好、消化率高且干草产量突出等优点,受到当地农场主及牧民的青睐,赋予它如“饲草女王”、“饲草中的凯迪拉卡”和“冰淇淋草”等名字。

指状摩擦禾生产过程中存在的种子产量低、种

子质量差以及种子休眠引起的建植困难等一系列问题,限制了指状摩擦禾在生产上大面积推广种植^[38,39]。为了破除摩擦禾种子休眠,许多学者对摩擦禾种子休眠的机理进行探究,认为种皮是影响摩擦禾种子休眠和阻碍种子萌发的最关键因素,为此提出多种可以有效破除种子休眠并提高种子质量的技术与方法。冷湿层积法^[40],用麻布袋装半满的指状摩擦禾种子在水中浸泡10~12 h(为了防止储藏过程中出现霉菌繁殖现象,可在浸泡溶液中加入杀菌剂),接着将装有种子的麻布袋沥干放入另一塑料袋内,将处理的种子置于1℃~7℃恒温种子储藏室中储藏6~10周解除休眠;机械处理法^[41~43],利用种子加工设备如吸气式气流清选机、重力清选机和种子鼓风机等提高指状摩擦禾种子质量和发芽率;理化处理法^[44,45],利用脱落酸、赤霉素、乙烯、油菜素甾醇、生长素和细胞分裂素等植物激素在种子休眠和萌发的调控作用破除其种子休眠,也可通过使用过氧化氢溶液浸泡种子或浸湿发芽基质来促进指状摩擦禾种子萌发。通常单一的处理方法很难完全破除指状摩擦禾种子的休眠,因此破解种子休眠需两种或多种处理方法相结合。

5.2 摩擦禾无融合生殖的研究与转移利用

四倍体指状摩擦禾具有无融合生殖特性。无融合生殖(apomixis)是指不经过雌雄配子融合,直接从配子体或孢子体的一个或一群细胞发育为子代新个体的一种特殊生殖方式^[46]。无融合生殖不但可以固定杂种优势,育成不分离的杂交种,而且可以减轻或避免某些杂交种由于遗传上的不协调而导致的结实不良问题,还可以简化杂交种的制种程序和方法^[47]。根据无融合生殖发生的完全程度,可分为专性无融合生殖和兼性无融合生殖^[48]。

Sherman^[49]等研究表明,指状摩擦禾(*T. dactyloides*)具有兼性无融合生殖特性,若将摩擦禾无融合生殖特性转移到玉米中,将会获得无融合生殖玉米。Petrov^[50]将四倍体玉米与四倍体指状摩擦禾杂交,成功创制出具有无融合生殖特性的中间材料,该材料有39条染色体,其中30条染色体来自玉米,9条染色体来自摩擦禾,然而,其中任何一条摩擦禾染色体丢失都会导致无融合生殖失效。Petrov提出四倍体摩擦禾的无融合生殖受2对连锁的显性基因控制,1对控制未减数胚囊的形成,另1对控制未受精卵的发育(孤雌生殖)。Kindiger^[51]等将四倍体玉米与指状摩擦禾(2n=72)杂交,获得的杂种F₁(2n=56)表现为部分无融合生殖特性。Kindiger以杂种F₁(2n=56)为母本,以二倍体玉米为父本进行杂交和回交,创制出

具有无融合生殖特性的材料,该材料也含有39条染色体,其中30条染色体来自玉米,9条染色体来自摩擦禾。Sokolov和Khatypova^[52]将四倍体玉米(2n=40)与指状摩擦禾(2n=72)杂交,获得的杂种F₁(2n=56=36 Tr+20 Mz)雄性不育,植株表现为无融合生殖特性。Sokolov以杂种F₁为母本,分别以二倍体玉米(2n=20)和四倍体玉米(2n=40)为轮回亲本进行多代回交,得到了2n=39(9Tr+30Mz)和2n=49(9Tr+40Mz)的无融合生殖系。经过多年的筛选,一些无融合生殖系的果穗大小和穗行数与玉米非常相似。该无融合生殖系花粉败育、结实率低,不具备在生产上大量应用的可能性。

上述研究表明,通过远缘杂交和回交等方法可将摩擦禾无融合生殖特性转移到玉米中,然而,杂种后代中要保持无融合生殖特性必须要求摩擦禾染色体数目不少于9条,其中任何一条摩擦禾染色体丢失都会导致无融合生殖特性失效^[53]。

5.3 摩擦禾属优良性状改良玉米的潜力

玉米野生近缘属—摩擦禾属在严酷的生存竞争和自然选择条件下形成了许多优良特性,特别是在抗逆性、抗病虫害、品质等方面尤为突出,可作为玉米的种质资源加以利用。Shavrukov和Sokolov^[54]对同源四倍体玉米V182与指状摩擦禾的两个杂种进行盐度敏感性试验,以V182和2种饲用高粱品种为对照,用不同的盐浓度进行处理,结果表明摩擦禾可提高玉米的耐盐能力,可作为玉米耐盐种质资源加以利用。

为了充分挖掘摩擦禾属的优良特性,并将其用于玉米的遗传改良。Jatimlinsky等^[55]在实验条件下对四倍体玉米(N107B)、指状摩擦禾和它们的杂种F₁进行苗期耐寒性响应研究。将四倍体玉米(N107B)、指状摩擦禾和它们的杂种F₁在10℃处理1 d,在5℃连续低温处理3 d,结果显示,低温处理对玉米(N107B)和指状摩擦禾幼苗产生不可逆转的伤害,杂种F₁受低温影响低于亲本,说明杂种F₁与两个亲本(四倍体玉米和指状摩擦禾)相比表现出更强的耐低温(2℃)能力;在25℃低温恢复3 d后仅杂种F₁(胚拯救获得的玉米×指状摩擦禾)叶绿素含量与25℃恒温培养无差异,且低温胁迫后F₁具有更高的PSII原初光能转化效率(Fv/Fm),即低温处理后,杂种比亲本具有更强的冷害恢复能力。García^[56]等在田间也观察到玉米与*T. dactyloides*杂种与其亲本玉米相比,表现出更强的耐寒能力,这说明摩擦禾有助于提升玉米的抗寒能力,可以作为玉米抗寒种质资源。

20世纪末,有成功利用摩擦禾属提高玉米抗病

虫方面的报道。Hooker^[57]将 *T. floridanum* 与玉米杂交,成功地把 *T. floridanum* 的抗病基因转入到栽培玉米中,获得抗北方玉米枯叶病的优良材料。Bergquist^[58]等研究发现,指状摩擦禾可抗玉米锈病、大斑病、炭疽病、茎腐病和细菌性枯萎病等多种病虫害,并将其成功的转移到玉米中。近年来,Prischmann^[59]等以10个玉米与摩擦禾的渐渗系种质和2个易感根虫玉米自交系为研究材料,从根系伤害等级和根虫侵染后产量的变化等方面评估其对玉米根虫的敏感性。试验结果表明,两个玉米渐渗系种质的平均根系伤害等级显著低于敏感自交系;与易感根虫自交系相比,两个渐渗系种质在两年的根虫侵染试验中均表现出产量的增加,对根虫具有一定的耐受性。这说明摩擦禾可提高对玉米根虫的耐受性。摩擦禾属具有的耐盐、耐冷、抗虫、抗病等优良特性,其在改良玉米方面的潜力日益凸显,因此充分挖掘摩擦禾属的优良特性,对于玉米遗传改良具有重大意义。

6 摩擦禾基因向玉米转移途径及其利用

美国伊利诺斯大学 Harlan 和 Wet^[60]等对摩擦禾染色体(基因)向玉米转移途径及其利用做了较为系统和全面的研究。

6.1 转移途径

Harlan 和 Wet 通过对摩擦禾基因转移到玉米中的途径及其利用做了近20年的研究,总结出3条摩擦禾基因向玉米转移的主要途径:即28→38→20途径、46→56→38→20途径和不规则途径(图3)。

28→38→20途径。该途径是目前已知摩擦禾与玉米杂交最早的途径。首先将二倍体玉米($2n=20$)与二倍体摩擦禾($2n=36$)杂交获得杂种 $F_1(2n=28=18Tr+10Mz)$,减数分裂形成21.04个单价体,只有2.94个二价体和极少的三价体、四价体,杂种雄穗不育,雌穗部分可育;其次,以玉米为父本进行回交,获得杂种染色体为38条($20Mz+18Tr$),此为典型的 $2n+n$ 型生殖方式;随之,继续用玉米进行回交,产生的杂种染色体数目在20~37条范围内,其中玉米染色体为20条,偶尔出现非整倍体的现象,摩擦禾染色体为1~17条,随着回交代数的增加,摩擦禾染色体逐渐消失,最终恢复为玉米($2n=20$)。该途径产生的杂种($2n=38$)在随后的一次回交中,摩擦禾染色体丢失较快,大多数植株仅保留1~2条摩擦禾染色体^[61]。Maguire^[62]研究表明,该途径中玉米与摩擦禾基因组间的某些染色体偶尔存在多价关联现象,可

使摩擦禾的染色体片段转移到玉米中,然而,这种机率非常渺小。许多研究者发现,摩擦禾与玉米杂交后均会经历28→38→20途径^[63-65]。多代回交后摩擦禾染色体完全丢失,最终恢复为玉米。通过该途径将摩擦禾基因转入玉米是非常困难的^[66]。

46→56→38→20途径。De Wet^[67]等将四倍体摩擦禾($2n=72$)与玉米杂交获得杂种 $F_1(2n=46)$,该杂种雄穗完全不育,雌穗部分可育。以玉米为父本进行回交,获得的杂种染色体数目为56条($2n=20Mz+36Tr$),该杂种中2套染色体组在减数分裂时能很好地配对;继续用玉米回交,获得的杂种染色体数为38条($2n=20Mz+18Tr$),当用玉米多代回交后,恢复为玉米($2n=20$)。Chaganti 研究发现,该途径产生的杂种($2n=38$)在随后一次与玉米回交时,摩擦禾染色体丢失速度较慢(通常含有4~7条摩擦禾染色体)。多代回交后,该后代中染色体数主要为23条($20Mz+3Tr$),当用玉米多代回交后,恢复为玉米,染色体为 $2n=20$,通过该途径将摩擦禾基因转入到玉米种质的可能性较大。

不规则途径。不规则途径是指玉米与摩擦禾杂种中染色体数目稳定为46条的杂种衍生出的途径。该途径中玉米和摩擦禾染色体数目出现了丰富多变的组合,将其按照两物种染色体组是否完全可以分为3类,完全的玉米染色体组和摩擦禾染色体组;完全的摩擦禾染色体组和不完全的玉米染色体组;完全的玉米染色体组和不完全的摩擦禾染色体组。De Wet^[67]等研究发现,该途径与其他两个途径(28→38→20途径和46→56→38→20途径)相比,更有希望将摩擦禾的基因转移到玉米种质中。

摩擦禾遗传物质导入玉米种质的过程较为繁杂,上述摩擦禾基因向玉米转移过程为摩擦禾基因渗入到玉米提供了有效的桥梁,其间可获得大量玉米与摩擦禾异附加系、代换系、易位系以及渗入系等遗传材料^[68-73],这些合成材料在玉米遗传育种中具有巨大的利用价值。

6.2 摩擦禾基因在玉米中的表达

Harlan 和 Wet 将摩擦禾与玉米杂交产生的杂种,用玉米作为轮回亲本进行连续多代回交。在开始回交的几代中,后代染色体数目起伏不定,但是随着回交代数增加,后代材料摩擦禾染色体逐渐消除,后代材料染色体趋于稳定,当回交8~10代时,后代群体中摩擦禾染色体完全消失,植株完全恢复为玉米的20条染色体。这些高代回交群体植株表型呈现出普通栽培玉米不具有的性状,主要表现为穗轴变短,穗行距变宽,可结穗的茎节数目增多,有的植

株果穗数高达16个(部分雌穗不结实,只是一种潜在的果穗),其机制值得深入探索。

Harlan和Wet试图通过定向筛选使其性状趋于稳定,但是通过多代选择后,该群体性状仍极其多变,其遗传方式符合孟德尔遗传定律。该高代回交群体出现的特异表型,极有可能是由于摩擦禾与玉米染色体发生了交叉和配对。若外源染色体发生交叉和配对,在细胞学上通常会有两种表现,一是外源染色体发生交叉和配对时,细胞学上将会有环状或未配对的区域出现,特别是会出现未配对的染色体末端。Harlan和Wet仔细观察这些高代回交群体的粗线期细胞,并未观察到任何明显的染色体交叉和配对现象。二是外源染色体发生交叉和配对时,摩擦禾染色体将会整合到玉米染色体中,这会导致染色体上遗传连锁标记间的交换距离发生改变。Stalker等在这些高代回交群体的2,4,7和9号染色体上测量了6对连锁标记,结果显示,该高代回交群体的遗传连锁标记交换距离出现增加或减小的现象,这说明这些高代回交群体中摩擦禾与玉米染色

体片段发生了插入或删除,其机制还不清楚。

Harlan和Wet提出另外一种假设,认为摩擦禾遗传物质转移到玉米中后存在两种形式,一种是摩擦禾与玉米的部分染色体会发生交叉和配对,进行基因重组交换;另一种是不配对染色体产生一些游离的重复DNA序列,这些游离的重复DNA序列在基因组间发生迁移进行插入,从而改变某些基因功能的调控位点影响性状表达。与基因重组交换相比,游离重复DNA的迁移插入引起基因调控会给植株形态带来更迅速、更剧烈的变化,这种方式导致的基因变化与调控极有可能是加速遗传改良与物种进化最有力的工具。因此,他们预测提出基因调控系统研究极有可能成为下一个在植物或动物育种中重要的领域,他们获得的玉米与摩擦禾杂交衍生物(高代回交后代,其染色体恢复为20条)可能是研究基因调控的优良材料,若是因其性状捉摸不定和对其机制的不了解就放弃对该衍生物继续加以研究和利用,那么该衍生物对玉米的遗传改良及其在进化上的作用就埋没了。

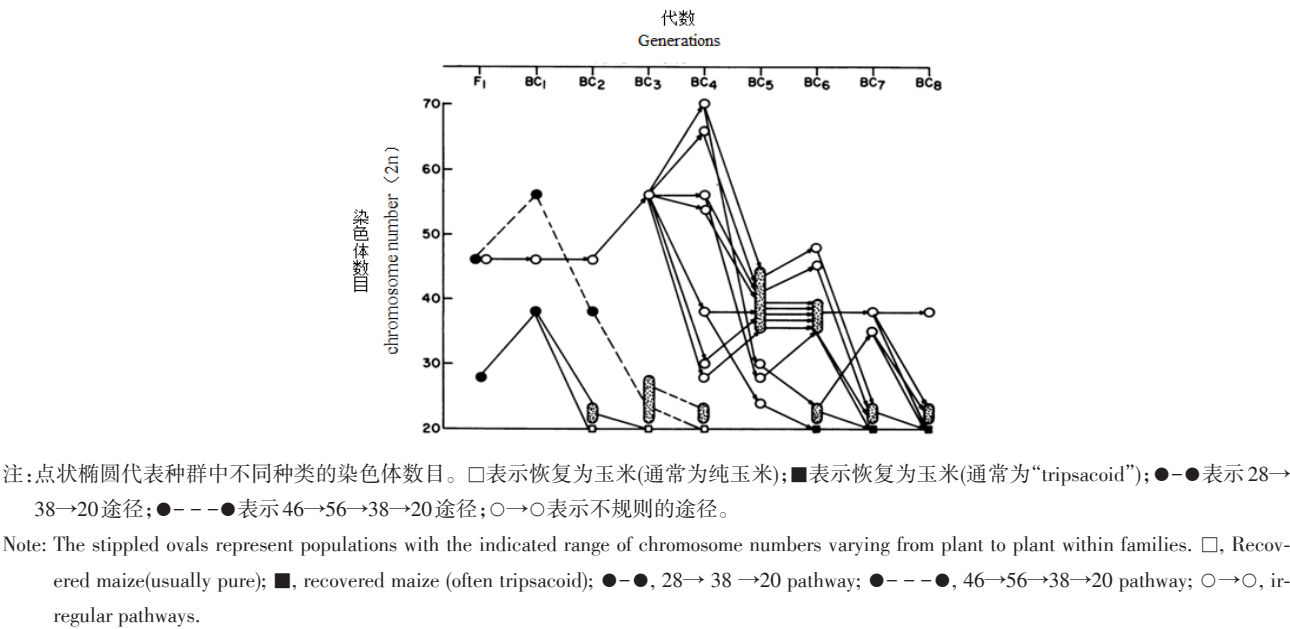


图3 摩擦禾基因向玉米转移途径简图(图引自 Harlan 和 Wet)

Fig.3 Simplified diagram of some of the pathways to recovered maize from *Zea* × *Tripsacum* hybrids(Image cited from Harlan and Wet)

7 结 论

摩擦禾起源于美洲,种类资源丰富,目前普遍采用的是Brink和deWet的分类法,分两亚属共16个种,属内各种间可发生一定的杂交现象,部分种的分类不能给出明确界限。摩擦禾属中的指状摩擦禾可以通过驯化和杂交选育作为优质饲草料生产、控制

土壤侵蚀和生物质能源饲草加以利用。摩擦禾属与玉蜀黍属亲缘关系最近,其与玉米、大刍草具有共同祖先,它在玉米的起源与进化过程中可能扮演过重要角色。摩擦禾属具有玉蜀黍属资源不具有的耐寒、耐盐、抗病、无融合生殖等优良性状,前人已经通过远缘杂交和回交等手段将其基因成功的转移到玉米中,并在玉米遗传改良方面取得了一定的成就。

但摩擦禾属与玉米染色体组同源性低,摩擦禾遗传物质直接转移到玉米中仍是非常困难,随着现代系统生物学研究技术突飞猛进的发展和对其遗传机制的了解,摩擦禾属将成为改良栽培玉米种质优良的重要种质资源。

参考文献:

- [1] 刘纪麟. 玉米育种学[A]. 摩擦禾的利用[M]. 北京:农业出版社, 1991:23-24.
- [2] 唐祈林, 苏月贵, 荣廷昭, 等. 玉米及其野生近缘材料的分类[J]. 玉米科学, 2009, 17(1): 1-5.
Tang Q L, Su Y G, Rong T Z, et al. Maize and the taxonomy of its wild relatives materials[J]. Journal of Maize Sciences, 2009, 17(1): 1-5. (in Chinese)
- [3] Blakey C A, Costich D, Sokolov V, et al. *Tripsacum* genetics: From observations along a river to molecular genomics[J]. Maydica, 2007, 52(1): 81-99.
- [4] Collins G N, Kempton J H. Patrogenesis: A form of inheritance with the characters of the female parent completely excluded—a cross between two genera of grasses, *Tripsacum* and *Euchlaena*[J]. Journal of Heredity, 1916(3).
- [5] Levings C S, Timothy D H, Hu W L. Cytological characteristics and nuclear dna bouyant densities of corn, teosinte, *tripsacum*, and corn-tripsacum hybrids I[J]. Crop Science, 1976, 16(1): 63-66.
- [6] De Wet J M J, Timothy D H, Hilu K W, et al. Systematics of south American *Tripsacum*(gramineae) [J]. American Journal of Botany, 1981, 68(2): 269-276.
- [7] Brink D, Wet J M J D. Supraspecific groups in *Tripsacum*(Gramineae)[J]. Systematic Botany, 1983, 8(3): 243-249.
- [8] Dewet J M J, Harlan J R, Brink D E. Systematics of *Tripsacum* dactyloides(Gramineae) [J]. American Journal of Botany, 1982, 69(8): 1251-1257.
- [9] Wet J M J D. Systematics of *Tripsacum* section fasciculata(Gramineae)[J]. American Journal of Botany, 1983, 70(8): 1139-1146.
- [10] Larson S R, Doebley J. Restriction site variation in the chloroplast genome of *Tripsacum*(Poaceae): phylogeny and rates of sequence evolution[J]. Systematic Botany, 1994, 19(1): 21-34.
- [11] Li Y G, Dewald C L, Sims P L. Genetic relationships within *tripsacum* as detected by RAPD Variation[J]. Annals of Botany, 1999, 84(6): 695-702.
- [12] Tantravahi R V. Cytology and crossability relationships of *Tripsacum*[J]. Bussey Inst Harvard Univ., 1968.
- [13] Eubanks M. A cross between two maize relatives: *Tripsacum* dactyloides and *Zea diploperennis*(Poaceae)[J]. Economic Botany, 1995, 49(2): 172-182.
- [14] Jeff B, Edward B, Vicki C, et al. Genetic evidence and the origin of maize[J]. Latin American Antiquity, 2001, 12(1): 84-86.
- [15] Galinat W C. *Tripsacum floridanum* crosses readily with corn[J]. MNL, 1961, 36: 18-19.
- [16] Maguire M P. Divergence in *Tripsacum* and *Zea* Chromosomes[J]. Evolution, 1961, 15(4): 394-400.
- [17] Maguire M P. Common loci in corn and *tripsacum*[J]. Journal of Heredity, 1962, 53(2).
- [18] Reeves R G, Bockholt A J. Modification and improvement of a maize inbred by crossing it with *Tripsacum* I[J]. Crop Science, 1964, 4(1): 439-452.
- [19] James J. New maize X *tripsacum* hybrids for maize improvement[J]. Euphytica, 1979, 28(2): 239-247.
- [20] Kindiger B. Popcorn germplasm as a parental source for maize x *Tripsacum* dactyloides hybridization[J]. Maydica, 1992, 37: 245-249.
- [21] Langridge P. Interspecific hybrid, *Zea Mays* L. X *Tripsacum* dactyloides[J]. Cirql Pty Ltd, 2012.
- [22] Kindiger B. Maize & *Tripsacum*: Experiments in interspecific hybridization and the transfer of Apomixis[J]. A Historical Review, 2006.
- [23] Mangelsdorf P C, Reeves R G, Mangelsdorf P C, et al. Hybridization of maize, *tripsacum*, and *euchlaena*[J]. Journal of Heredity, 1931, 22(11): 329-343.
- [24] Randolph L P. Crossability of corn and *Tripsacum* and the evolutionary history of the American *Maydeae*[J]. Maize Genetics Cooperation Newsletter, 1949, 23: 23-27.
- [25] de Wet J M, Harlan J R. *Tripsacum*-maize interaction: a novel cytogenetic system[J]. Genetics, 1974, 78(1): 493-502.
- [26] 段桃利, 牟锦毅, 唐祈林, 等. 玉米与摩擦禾、薏苡的杂交不亲和性[J]. 作物学报, 2008, 34(9): 1656-1661.
Duan T L, Mou J Y, Tang Q L, et al. Sexual incompatibility between maize and its wild relatives *Tripsacum* L. and *Coix* L[J]. Acta Agronomica Sinica, 2008, 34(9): 1656-1661. (in Chinese)
- [27] García M D, Bonamico N, Renzo M A D, et al. Genetic variation in the progeny of maize/*Tripsacum* hybrids[J]. Maize Genetics Cooperation Newsletter, 2000.
- [28] Eubanks M W. A genetic bridge to utilize *Tripsacum* germplasm in maize improvement[J]. Maydica, 2006, 51(2): 315-327.
- [29] Eubanks M W. Method and materials for conferring *Tripsacum* genes in maize[J]. 1998, US.
- [30] 苏月贵. 玉米、摩擦禾、四倍体多年生类玉米三元杂种的分子细胞遗传学研究[D]. 四川农业大学, 2009.
- [31] 王红林. 玉米、大刍草和摩擦禾异源多倍体为桥梁种质创制玉米-大刍草附加系的研究[D]. 四川农业大学, 2016.
- [32] 李华雄, 程明军, 苏月贵, 等. 新型饲草玉淇淋 58 的性状、遗传及饲草潜力[J]. 草业学报, 2015, 24(4): 157-163.
Li H X, Cheng M J, Su Y G, et al. Chromosomal composition and forage production potential of Yuqilin 58[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2015, 24(4): 157-163. (in Chinese)
- [33] Antman K. Eastern gamagrass[M]. Countryside & Small Stock Journal, 1991.
- [34] Gilker R E, Weil R R, Krizek D T, et al. Eastern gamagrass root penetration in adverse subsoil conditions[J]. Soil Science Society of America Journal, 2002, 66(3): 931-938.
- [35] Roberts C A, Kallenbach R L. Eastern gamagrass[J]. Journal of Hebei Normal University of Science & Technology, 1999, 33(5): 88-96.
- [36] Salon P R, Cherney D J R. Eastern gamagrass forage quality as influenced by harvest management[J]. Grass and Forage Science, 1987(42): 49-58.
- [37] Faix J J, Kaiser C J, Hinds F C. Quality, yield, and survival of Asi-

- atic bluestems and an Eastern gamagrass in Southern Illinois[J]. Journal of Range Management, 1980, 33(5): 388.
- [38] Carmen M M D, Dina G M. Influence of ploidy levels on phenotypic and cytogenetic traits in maize and *Zea perennis* hybrids[J]. Cytologia, 1999, 64(1): 101–109.
- [39] Lemke B M, Gibson L R, Knapp A D, et al. Maximizing seed production in eastern gamagrass[J]. Agronomy Journal, 2003, 95(4): 863–869.
- [40] 黄文城. 鸭茅状摩擦禾种子质量提升的工艺与技术研究[D]. 中国农业大学, 2016.
- [41] Douglas J L, Grabowski J M, Keith B C. A comparison of seed cleaning techniques for improving quality of eastern gamagrass seed [J]. Seed Science & Technology, 2000, 28(1): 163–167.
- [42] Finneseth C H, Geneve R L. Physical enhancement improves seed-lot quality in eastern gamagrass(*Tripsacum dactyloides*) [J]. Acta Horticulturae, 2012, 938(938): 69–75.
- [43] Huarte R, Staltari S, Chorzempa S E, et al. *Tripsacum dactyloides* (L.) L. caryopses water uptake dynamics and germination responses to gibberellic acid, fluctuating temperatures and pericarp scarification[J]. Seed Science & Technology, 2007, 35(2): 255–265.
- [44] Kindiger B. A method to enhance germination of Eastern gamagrass *Tripsacum dactyloides* L.[J]. Maydica, 1994, 39(1): 53–56.
- [45] Kucera B, Cohn M A, Leubnermetzger G. Plant hormone interactions during seed dormancy release and germination[J]. Seed Science Research, 2005, 15(4): 281–307.
- [46] 张义贤. 无融合生殖[J]. 生物学通报, 1989(12): 14–15.
Zhang Y X. Apomixis[J]. Bulletin of Biology, 1989(12): 14–15. (in Chinese)
- [47] 袁隆平. 利用无融合生殖改良作物的潜力[J]. 杂交水稻, 1988(4).
Yuan L P. Potential for crop improvement using apomixis[J]. Hybrid Rice, 1988(4). (in Chinese)
- [48] 庄南生, 王英. 细胞遗传学教程(A). 无融合生殖的类型[M]. 北京: 中国农业出版社, 2008: 416–422.
- [49] Sherman R A, Voigt P W, Burson B L, et al. Apomixis in diploid × triploid *Tripsacum dactyloides* hybrids[J]. Genome, 1991, 34(4): 528–532.
- [50] Petrov D F. The significance of apomixis for fixation of heterosis[J]. Proc. Acad. Sci.(Russia), 1957, 5(112): 954–957.
- [51] Kindiger B, Dewald C. A system for genetic change in apomictic eastern gamagrass[J]. Crop Science, 1996, 36(2): 250–255.
- [52] Sokolov V A, Khatypova I V. The development of apomictic maize: update, problems and perspective[J]. Genetika, (32): 331–353.
- [53] Carman J G. Asynchronous expression of duplicate genes in angiosperms may cause apomixis, bispority, tetraspority, and polyembryony [J]. Biological Journal of the Linnean Society, 2008, 51–94.
- [54] Shavrukov Y, Sokolov V. Maize–gamagrass interspecific hybrid, *Zea mays* × *Tripsacum dactyloides*, shows better salinity tolerance and higher Na⁺ exclusion than maize and sorghum[J]. International Journal of Latest Research in Science & Technology, 2015(1): 128–133.
- [55] Jatimlinsky J R, García M D, Molina M C. Response to chilling of *Zea mays*, *Tripsacum dactyloides* and their hybrid[J]. Biologia Plantarum, 2004, 48(4): 561–567.
- [56] García M D, Molina M D C, Pesqueira J. Genotype and embryo age affect plant regeneration from maize/*Tripsacum* hybrids[J]. Maize Genetics Cooperation Newsletter, 2000: 41–42.
- [57] Hooker A L. Resistance to *Helminthosporium turcicum* from *Tripsacum floridanum* incorporated into corn[J]. Maize Genetics Cooperation News Letter, 1981, 55: 87–88.
- [58] Bergquist R R. Transfer from *Tripsacum dactyloides* to corn of a major gene locus conditioning resistance to puccinia sorghi common rust, breeding for disease resistance[J]. Phytopathology, 1981, 71(5): 518–520.
- [59] Prischmann D A, Dashiell K E S D J, Eubanks M W. Evaluating *Tripsacum*–introgressed maize germplasm after infestation with western corn rootworms(Coleoptera: Chrysomelidae)[J]. Journal of Applied Entomology, 2009, 133(1): 10–20.
- [60] Harlan J R, Wet J M J D. Pathways of genetic transfer from *Tripsacum* to *Zea mays*[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1977, 74(8): 3494–3497.
- [61] Chaganti R S K. Cytogenetic studies of maize–*Tripsacum* hybrids and their derivatives[J]. 1965.
- [62] Maguire M P. A study of homology between a terminal portion of *Zea* chromosome 2 and a segment derived from *Tripsacum*[J]. Genetics, 1960, 45(2): 195–209.
- [63] Galinat W C, Iltis H H. The origin of maize[J]. Annual Review of Genetics, 1984, 5(4667): 447–478.
- [64] Mangelsdorff P C, Reeves R G. The origin of Indian corn and its relatives[J]. 1939.
- [65] Maguire M P. Cytogenetic Studies of *Zea* Hyperploid for a chromosome derived from *Tripsacum*[J]. Genetics, 1957, 42(4): 473.
- [66] Harlan J R, Wet J M J D. Pathways of genetic transfer from *Tripsacum* to *Zea Mays*[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1977, 74(8): 3494–3497.
- [67] De Wet J M J, Lambert R J, Harlan J R, et al. Stable triploid hybrids among *Zea*–*Tripsacum*–*Zea* back–cross populations[J]. Caryologia, 1970.
- [68] Maguire M P. High transmission frequency of a *Tripsacum* chromosome in corn[J]. Genetics, 1963, 48(9): 1185.
- [69] Johnston G S. Manifestations of teosinte and “*Tripsacum*” introgression in corn belt maize[J]. 1966.
- [70] Stalker H T, Harlan J R, Wet J M J D. Genetics of maize–*Tripsacum* introgression[J]. Caryologia, 1978, 31(3): 271–282.
- [71] Eun J S, Fellner V, Burns J C, et al. Eastern gamagrass evaluated as hay or silage for lactating dairy cows[J]. The Professional Animal Scientist, 2003, 19(5): 362–369.
- [72] Jasonj G, Timl S. Agronomic performance of eastern gamagrass cultivars and experimental germplasm grown on the southern plains[J]. Native Plants Journal, 2011, 12(5): 100–105.
- [73] Coblenz W K, Hoffman P C, Jokela W E, et al. Unique dairy applications of eastern gamagrass forages in Central Wisconsin: I. Yield potential[J]. Agronomy Journal, 2010, 102(6): 1710.

(责任编辑: 栾天宇)