

CN 0100954

INSTITUT NATIONAL DE RECHERCHES
DOCUMENT N. 83/83
Juillet 1963

*HETEROSIS ET HETEROBELTIOSIS
CHEZ QUELQUES CULTIVARS DE SORGHO GRAIN*

par

M. GALIBA

Ingénieur de Recherches ISRA/INRA Bombay

I - INTRODUCTION

L'exploitation de la vigueur hybride est aussi vieille que le monde. Le mulet demeure l'un des plus anciens exemples de l'effet bénéfique résultant de croisements interspécifiques. Chez les plantes, bien avant la démonstration de Bruce (1910) de la théorie mendélienne de l'hérédité et de l'augmentation de vigueur, beaucoup d'articles ont fait état de ce phénomène. Souvent synonyme de vigueur hybride considérée comme la supériorité développée chez les hybrides, l'hétérosis serait plutôt le mécanisme par lequel cette supériorité est développée.

Le sorgho, malgré son appartenance aux plantes autogames, a toujours donné d'excellents résultats concernant les croisements inter ou intraspécifiques. De nombreuses publications font état de la manifestation de la vigueur hybride chez le sorgho et montrent son influence sur toute une génération de sélectionneurs tournés vers la création de variétés hybrides (Nagur et Murty 1970, Rao et Murty 1970, Liang et al 1972, Rao et Venkateswarlu 1971, Chauhan et Singh 1973, Goud et Sastry 1973, Kamal et Gasim 1976, Rana et Murty 1975).

II - L'HETEROSIS

Dans les diverses tentatives d'explications du mécanisme de la vigueur hybride les trois types proposés par Dobzhansky pourraient être considérés,

L'hétérosis mutationnel résulterait de la protection des mutants recossifs délétères par leurs allèles dominants adaptativement supérieurs, donc l'existence à l'état hétérozygote de gènes qui seraient défavorables à l'état homozygote. L'hétérosis d'équilibre serait illustré par la supériorité d'un hétérozygote sur les deux homozygotes parentaux dans un sens ou dans l'autre. La luxuriance s'exprimerait par une croissance plus rapide, une vigueur supérieure, etc... chez des hybrides issus d'espèces autogames. Elle serait du point de vue évolutif une condition accidentelle due à l'action complémentaire des gènes dans le stock parental. Si les deux premiers types entraînent nécessairement le caractère hétérotique de l'hybride pour le caractère considéré il n'en est pas de même pour la luxuriance,

Cependant devant les f-formes multiples du phénomène, il serait malaisé de prétendre à un mécanisme unique expliquant l'expression de la première génération issue de croisements entre deux inbreds. A travers les nombreuses hypothèses émises il en sera retenu quelques unes.

Jones (1917) propose l'hypothèse de la dominance. Théoriquement les individus homozygotes pour des facteurs de croissance favorables devraient donc être aussi vigoureux que les hétérozygotes pour les mêmes facteurs, Or l'expérience montre la quasi impossibilité d'obtenir des individus homozygotes pour tous les facteurs dominants et identiques en vigueur à la F₁. La Fréquence de retrouver un géno type hoinozygote aussi vigoureux que la F₁ pour un caractère gouverné par 5 allèles est de $(\frac{1}{4})^5$. Considérant N loci dans le cas de caractères métriques comme le rendement, il serait nécessaire de semer une surface 2000 fois celle de la terre afin d'obtenir un plan F₂ homozygote égal à la F₁, en assurant la dominance à tous les loci (n=30). D'autre part si l'hétérosis était seulement due à la dominance des facteurs indépendants la courbe de distribution de la F₂ devrait être biaisée (skewness) et non symétrique comme observée puisque les phénotypes dominants et récessifs seraient distribués selon le développement du binôme $(\frac{3}{4} + \frac{1}{4})^n$. Ainsi à ces objections fondamentales, la théorie de dominance va s'ajouter d'un élément : le concept de linkage. Beaucoup de gènes affecteraient la croissance et chaque chromosome contiendrait plusieurs de ces gènes. Un seul groupe de linkage, incluerait ainsi des dominants favorables et des récessifs délétères. D'autre part l'assymétrie théorique est considérablement réduite par les effets environnementaux, aussi bien que la dominance incomplète, et l'augmentation du nombre de gènes. En somme, l'hypothèse de la dominance des gènes liés établit que la vigueur hybride résulterait de l'action et de l'interaction des facteurs de croissance dominants et souvent liés. L'hétérozygosité n'est pas considérée comme essentielle à la pleine expression de l'hétérosis.

L'interaction non-allélique et spécialement celle des gènes complémentaires est prise en grande considération dans la contribution à la vigueur hybride. Si les allèles dominants A_1 et B_1 sont nécessaires à l'accomplissement d'une réaction métabolique particulière, les homozygotes $AA_0B_1B_1$ et $A_1A_1B_0B_0$ échouent dans l'accomplissement de la réaction. La capacité des hybrides entre ces homozygotes pour effectuer la réaction pourrait être considérée comme une forme d'hétérosis. Ainsi le concept du goulot d'étranglement de l'interaction des gènes non-alléliques a été introduit (Bottleneck concept) : l'excellence d'un génotype pareille à une chaîne ne dépend que du maillon le plus faible. L'accent est mis non seulement sur la supériorité de l'hybride, mais aussi sur l'infériorité de ses parents. Un bottleneck réfère ici aux allèles ou génotypes inadéquats dans l'accomplissement d'une tâche attendue d'eux, de telle sorte qu'ils jouent le rôle de facteurs limitants pour l'action d'autres gènes. Par exemple la variété de tomate Red Currant est stimulée grandement par l'addition de pyridoxine en milieu de culture ; par contre Johannesburg une autre variété, ne montre de réponse qu'en présence de nicotinamide. L'approvisionnement naturel de nicotinamide était limité chez la seconde variété par un Locus goulot d'étranglement" (bottleneck locus). Un hybride entre ces deux variétés a poussé plus vigoureusement que les deux parents dans tous les milieux de culture ; il était capable de produire les deux vitamines car ayant les allèles actifs qui neutralisent les goulots d'étranglement.. Ce type d'hétérosis résultant de l'action simultanée d'allèles actifs de différents loci n'implique pas nécessairement la dominance (action intra-allélique) ; il suffit simplement que A_0A_0 soit moins efficace que A_0A_1 et A_1A_1 et ainsi de suite pour les autres allèles.

Une seconde grande hypothèse a été également soutenue : celle de la surdominance. Elle établit qu'il y aurait un stimulus physiologique au développement augmentant avec la diversité des gamètes qui s'unissent. Il existerait des loci auxquels l'hétérozygote est supérieur à n'importe quel homozygote ; la vigueur serait proportionnelle à l'hétérozygote qui devient une condition

sine qua non, On n'en déduit pas que les facteurs de croissance dominants liés ne contribuent pas à l'hétérosis, mais la théorie établit que seuls il ne peuvent être pris en considération pour son entière expression.

Beaucoup d'exemples illustrent la surdominance surtout; quand le caractère en jeu est gouverné par un petit nombre de gènes. Les séries alléliques dont la divergence de fonction augmente graduellement (East 1936) sont venues renforcer la théorie; l'hétérozygote deviendrait d'autant plus efficient que les allèles divergeraient de plus en plus dans leurs fonctions. Flor (1954) a montré que de multiples allèles conféraient la résistance à plusieurs biotypes de rouille du lin. Chaque allèle assure la résistance à un pathotype. Dans une population naturelle de lin attaquée par deux races physiologiques, seuls les hétérozygotes (pour les deux allèles) survivront contrairement aux homozygotes. L'effet d'un tel mécanisme génétique sur la capacité reproductrice, sur la survie, et l'adaptation résulterait en un avantage hautement sélectif pour les hétérozygotes dans les populations naturelles. Ce type d'hétérosis avec sa capacité de sauvegarder le phylum serait l'euhétérosis de Dobzhansky, difficilement comparable à la luxuriance qui n'est pas toujours synonyme de capacité reproductrice et d'adaptation. L'effet de l'environnement joue également un rôle non négligeable dans le comportement de certains individus. Des allèles fonctionneront mieux pendant les jours froids, d'autres les jours chauds. L'hybride hétérotique œuvre indifféremment de la température journalière. Les analyses de variance montrent souvent la faible variance environnementale des hybrides comparés à leurs parents inbreeds. Cette capacité génotypique de tamponner les changements de l'environnement est souvent assimilée à l'homéostasie. L'hétérozygote peut encore s'exprimer par la capacité de produire une substance à un niveau optimum contrairement aux inbreeds parentaux qui en produisent peu ou trop; il peut également synthétiser une substance différente de celle produite par les parents. Ces substances hybrides ont été proposées pour expliquer les composantes de l'unique antigène trouvé dans les cellules de: hybrides de colombes.

A travers l'abondante littérature sur l'hétérosis, il est à reconnaître la non-étanchéité des différentes hypothèses. Différents liens les ont souvent unies et cela sur des bases génétiques parfois bien simples. L'expression phénotypique des hybrides a toujours attiré l'attention des améliorateurs beaucoup plus que les mécanismes sous-jacents. Ainsi les plus importantes manifestations de cette expression phénotypique sont l'augmentation de la hauteur, la surface foliaire, l'accumulation de matière sèche et un rendement élevé. Sinha et Khanna (1975) analysant chez le sorgho la hauteur par ses constituants primaires, montrent que le nombre de nœuds et la longueur des entrenœuds sont des caractères indépendants. L'hybride hérite des deux caractères dominants et l'action multiplicative des gènes conduit à l'hétérosis pour la hauteur. Ainsi la surdominance de la taille des hybrides de sorgho est expliquée sur la simple base de la dominance des caractères.

Aujourd'hui une conception moderne pourrait classer l'hétérosis selon sa direction, sa fonction et sa transmissibilité à travers la génération sexuelle suivante. Mather et Jinks (1949), sur un modèle additif-dominance, distinguent l'hétérosis négative et l'hétérosis positive quant à sa direction. Sa fonction peut s'exercer au niveau de la luxuriance, de l'adaptation, de la sélectivité et de la reproduction. Quant à sa transmissibilité, elle peut être labile (hétérosis hétérozygotique ou hétérocaryotique) ou fixée (hétérosis homoologue). Dans le mécanisme sous-jacent trois classes sont considérées : hétérosis génomique, hétérosis plasmatique et hétérosis maternelle non héréditable. Deux types sont considérés au niveau de l'hétérosis génomique : le type non allélique et le type allélique. L'hétérosis allélique a son système régulateur plutôt à l'intérieur qu'entre les loci individuels. Si les raisons d'une séparation sont claires, elle est ennuyeuse dans la pratique, vu l'impossibilité d'un tel regroupement strict dans les travaux expérimentaux à cause du linkage. Les interactions alléliques ou non sont virtuellement de la même sorte ; on peut les décrire comme protégeant, inhibant, stimulant, complétant ou régulant une fonction. L'hétérosis n'étant

pas seulement un phénomène sous la dépendance du génome, le "plasmon" pourrait être impliqué particulièrement à travers une interaction entre les gènes nucléaires et cytoplasmiques. A part les systèmes régulatoires génomiques et cytoplasmiques, l'hétérosis pourrait dépendre d'effets généralement non considérés comme composantes vraies, mais souvent incluses dans la mesure. De tels effets sont les influences maternelles sur la progéniture opérant sinon qu'à travers la transmission des constituants héréditaires.

II - MATERIEL ET METHODES

Un système de croisements multiples a été choisi (poly-cross mating system). Huit hybrides, quatre lignées restauratrices, et deux lignées mâles stériles composaient le matériel végétal. Les lignées restauratrices de fertilité sont issues du programme national de sélection. Ce matériel végétal a été placé dans un dispositif en blocs randomisés à trois répétitions. Les principaux caractères agronomiques ont fait l'objet d'analyses (hauteur, diamètre de la tige, surface foliaire, circonférence paniculaire, poids paniculaire, poids grain, cycle). Le pourcentage d'hétérosis (h) a été calculé par la formule de Liang et al (1972), elle exprime la déviation par rapport à la moyenne des parents. Le pourcentage d'hétérobeltiosis (H) exprime la déviation par rapport au meilleur parent.

IV - RESULTATS

La 7410. 185. 385. se distingue des lignées mâles stériles employées par la plupart des variables observées. Elle est haute et tardive contrairement aux lignées A, naines et précoces. Les hybrides obtenus suivent pour certains caractères le parent mâle et pour d'autres le parent femelle. Aucune valeur de l'hybride pour aucun caractère n'a égalé le parent moyen. L'hétérosis est observée pour tous les caractères en jeu, variant de 11% pour la surface foliaire à 375 % pour le poids grain. L'hétérobeltiosis suit le même processus avec des gains de 10 à 206 % pour les mêmes caractères. Cependant considérant la surface foliaire et le cycle,

des cas d'hétérosis et d'hétérobeltiosis négatives sont enregistrées. Pour la surface foliaire, l'analyse de variance ne montre aucune différence significative entre l'hybride et le meilleur parent, de telle sorte que la valeur de 7 % pour l'hétérobeltiosis ne pourrait avoir une explication statistique. Par contre dans le cas du cycle, l'hybride se rapproche plus du moins du parent moyen et les valeurs de l'hétérobeltiosis sont au moins égales à 11%.

La lignée 7410.55033 2 77 également haute et tardive s'éloignent nettement des lignées impliquées. Les hybrides se rangent au moins dans le sens du meilleur parent. Un cas d'hétérobeltiosis nulle est à signaler pour le diamètre de la tige avec la lignée 22 19 A ; l'hybride équivaut au meilleur parent. Des déviations négatives sont illustrées dans le cas du poids paniculaire avec AT 3197F577 et du cycle.

Les résultats obtenus avec 7607 397 A 16-1 suivent le même schéma que précédemment. L'expression de la vigueur hybride se retrouve pour tous les caractères. Les valeurs de l'hétérosis sont plus fortes pour le poids grain (111 %) et celles de l'hétérobeltiosis pour le diamètre paniculaire (45%). La direction négative de l'hétérobeltiosis se retrouve pour la surface foliaire et le cycle; il est à noter cependant qu'aucune différence significative à 5% n'est révélée pour la surface foliaire. Une hétérosis nulle a été trouvée pour Xc cycle avec la lignée 22 19 A.

Tableau 1 : MOYENNES DES GENERATIONS UTILISEES ET MESURES
DE L'HETEROSIS

Caractères		P1	P M	P2	F1	h%	H%
Hauteur (cm)	1	74	143	223	266	79	19
	2	Y2	157	223	312	98	37
Ø tige (cm)	1	6,10	5,45	4,80	6,80	24	11
	2	5,90	5,35	4,80	7,00	37	19
Surface foliaire (cm ²)	1	641,50	616,56	391,61	705,62	14	10
	2	574,94	483,21	391,61	534,58	11	7
Ø panicule (cm)	1	10,30	11,95	13,60	21,50	80	56
	2	10,20	11,40	13,60	17,40	53	38
Poids paniculaire (kg/ha)	1	717	1283	1850	52no	305	181
	2	1067	1458	1850	3533	142	91
Poids Grain (kg/Ha)	1	367	817	1267	3883	375	206
	2	567	917	1267	2717	196	114
Cycle (j)	1	53	62	71	58	6	17
	2	53	62	71	63	2	11

P1
 1 : 2279 A
 2 : AT 3197F577

P2
 7410 135395

P M : moyenne des parents

Tableau 2 : MOYENNES DES GENERATIONS UTILISEES ET MESURES DE L'HETEROSIS.

Caractères		P1	PM	P2	F1	h%	H%
Hauteur (cm)	1	74	134	194	249	85	28
	2	92	143	194	290	103	43
Ø tige (cm)	1	6,10	5,80	5,50	6,10	5	0
	2	5,90	5,70	5,50	8,10	42	37
Surface foliaire (cm ²)	1	641,50	567,08	492,67	665,08	17	4
	2	574,94	533,8	492,67	746,75	30	4
Ø panicule (cm)	1	10,30	12,1	13,90	19,40	60	40
	2	10,20	12,05	13,90	19,10	58	37
Poids pan- culaire (kg/Ha)	1	717	1683	2650	0000	256	126
	2	1067	1858	2650	2450	32	7
Poids grain (kg/Ha)	1	367	1192	2017	4567	283	126
	2	567	1292	2017	2100	63	4
Cycle (j)	1	53	63	72	61	3	16
	2	53	63	72	67	6	7

P1
 1 2213 A
 2 AT 3197 7577

P2
 7410 SS033 277

PM : moyenne des parents

Tableau 3 : MOYENNE DES GENERATIONS UTILISEES ET MESURES
DE L'HETEROSIS

Caractères		P1	PM	P2	F1	h %	H%
Hauteur (cm)	1	74	166	257	259	56	36
	2	92	175	257	275	57	7
Ø tige (cm)	1	6,10	4,85	6,00	6,50	34	6
	2	5,90	4,75	6,00	7,50	58	25
Surface foliaire (cm ²)	1	641,50	575,55	509,60	633,24	10	1
	2	574,94	542,28	509,60	613,23	13	7
Ø Panicule (cm)	1	10,30	10,65	11,00	16	50	45
	2	10,20	10,60	11,00	15,50	46	41
Poids Paniculaire (kg/Ha)	1	717	1733	2750	3350	93	22
	2	1067	1908	2750	3300	73	20
Poids grain (kg/Ha)	1	367	1150	1933	2433	111	26
	2	561	1250	1933	2333	86	21
Cycle (j)	1	53	63	73	63	0	14
	2	53	63	73	68	0	7

1 P1
 2217 A
 2 AT 3 197 F577

P2
 7607397 A16-1

P M : moyenne des parents

Tableau 4 : MOYENNES DES GENERATIONS UTILISEES ET MESURES
CE L'HETEROSIS

Caractères		P1	PM	P2	FI	h %	H %
Hauteur (cm)	1	74	140	207	264	88	27
	2	92	150	207	326	118	57
Ø tige (cm)	1	6,10	6,05	6,10	7,40	22	21
	2	5,90	6	6,10	7,70	28	26
Surface foliaire (cm ²)	1	641,50	593,23	544,95	724,90	22	13
	2	574,94	559,94	544,95	735,78	31	30
Ø Panicule (cm)	1	10,30	13,65	17,00	20,40	49	20
	2	10,20	13,60	17,00	17,80	31	5
Poids Paniculaire (Kg/Ha)	1	717	1908	3100	4300	125	39
	2	1067	2083	3100	2033	36	9
Poids Grain (Kg/Ha)	1	367	1375	2303	3353	146	42
	2	567	1475	2383	2100	42	12
Cycle (j)	1	53	51	69	75	23	9
	2	53	613	69	65	7	6

P1
1 2213 A
2 AT 3197F577

P2
7410 128-2-1-4

PM : moyenne des parents

Avec la lignée 7410 128-2-1-4, l'hétérosis est positive pour tous les caractères quelque soit la lignée A prise en considération. Les valeurs vont de 7 % pour le cycle à 146 % pour le rendement en grain. Quant à l'hétérobeliosis, trois valeurs sont négatives et mettent en jeu la lignée mâle-stérile AT 3197F577. Les caractères n'ayant pas montré une supériorité sur le meilleur parents sont le poids paniculaire, le poids grain et le cycle,

V - DISCUSSION

Quatre gènes brachytiques, non liés, gouvernent la hauteur chez le sorgho. Considérant les hauteurs des deux lignées mâles stériles, elles seraient récessives à deux loci ; par contre les lignées restauratrices auraient au plus un gène récessif, sinon elles seraient dominantes pour tous les quatre loci impliqués donnant le génotype suivant $Dw1-Dw2-Dw3-Dw4$. Sur ces hypothèses 13^e génération F1 présente alors une dominance à tous les loci, expliquant les hauteurs supérieures à 2,50 m enregistrées. Bien que la littérature rapporte une dominance partielle pour la hauteur, les résultats trouvés se rangent du côté de la surdominance avec supériorité de l'hybride sur le meilleur parent. Les gènes de la hauteur gouvernent également le contrôle hormonal de la croissance surtout après que l'inflorescence en développement soit devenue assez grosse. Cette inflorescence synthétise ainsi des quantités appréciables d'hormones de croissance permettant ainsi un développement supérieur à celui des parents par la présence des allèles dominants $Dw3$ $Dw4$ responsables de la forte synthèse de gibberelline. L'effet de cette hormone se révèle sur les caractères liés à la luxuriance tels que le diamètre de la tige, la surface foliaire, le diamètre paniculaire. D'ailleurs Liang (1967) cité par Quinby (1974) a trouvé que les panicules des hybrides sont plus énormes comparées aux parents et présentent une plus grande surface foliaire.

Quatre gènes non liés régulent la maturité chez le sorgho. Responsables du nombre de feuilles, ils rythment la croissance et contrôlent le temps de l'initiation florale. La direction de l'hétérosis n'est pas toujours évidente pour le cycle ; certains travaux montrent la dominance de la tardivité en F1 tandis que d'autres remarquent plutôt la précocité. La nature des loci mis en jeu permettrait d'expliquer ce comportement. Les lignées mâles stériles

mises en jeu seraient au moins recessives pour le locus 1, soit ma_1 , vu leur cycle et leur origine. Ainsi les cas d'hétérosis et d'hétérobeliosis positives observées (23 % et 9 %), soit une F_1 plus tardive que n'importe lequel des homozygotes s'expliquerait par une condition hétérozygote au locus 1 et une condition recessive homozygote au locus 2 soit ($Ma_1 ma_1, ma_2 ma_2$). Par contre l'hétérozygote au locus 1, doublée de la condition homozygote dominante au locus 2 ($Ma_1 ma_1, Ma_1 Ma_2$) rangerait la F_1 moins tardive que le meilleur parent. Dans les résultats obtenus aucune F_1 n'a été plus précoce que le parent le plus précoce. Cependant les gains de précocité obtenus par rapport au parent moyen pour certaines F_1 ou par rapport au meilleur parent s'expliquerait par l'état hétérozygote au locus 1 et peut-être au locus 3. Cependant une autre structure génique parentale aurait permis un hybride plus précoce, comme le cas de l'hybride entre Texas Blackhull Kafir et Kalo. L'important est de mettre l'accent sur l'effet de l'hétérozygote 3 au moins un des loci de maturité et également l'effet épistasique résultant en un rondement plus important. Les plus fortes valeurs d'hétérosis ont été mesurées pour les caractères du rendement. L'hétérozygote produirait des quantités d'hormones différentes de celle de l'homozygote ; ces quantités d'hormones seraient plus favorables (pas nécessairement supérieures) comparées à celles produites par n'importe quelle combinaison homozygote. Mais des différences existent entre les niveaux optimaux de production, expliquant les différences de rendements d'où des hybrides productifs et d'autres peu productifs.

Les variétés mises en jeu ont permis de mettre en évidence leur comportement vis à vis des lignées mâles stériles introduites. Les gains énormes de rendement obtenus surtout avec la 22 19 A sont bons signes dans l'optique d'une augmentation de production. Concernant le cycle, les différentes directions présentées surtout par l'hétérobeliosis sont intéressantes pour la création de variétés précoces ; pour la zone sud où des variétés de 120 jours sont attendus, la direction positive de l'hétérosis pourrait permettre d'obtenir de bons résultats dans les générations ultérieures possédant ce caractère. La création d'hybrides tardifs à grande productivité n'est pas une impossibilité, et pourrait être envisagée dans les prochaines années.

BIBLIOGRAPHIE

- BRUCE, A.B. 1910
Mendelian theory of herodity and the augmentation of vigor Science 32 : 627-628
- CHAUHAN, B.P.S., et S.P. SINGH 1973
Heterosis in F₁ hybrida of interspecific crosses in sorghum
Agia University journal of Research Vol XXIII 1-10
- DOBZ HANSKY, Th. 1952
Nature and origin of heterosis
Heterosis - Edited by J. Gowen, ISCP : 218-223
- EAST, E.U 1936
Heterosis
Genetics 21 : 375-391
- FLOR, H.H. 1947
Inheritance of reaction to rust in flax
J. Agr. Res. 74 : 241-262.
- GOUD, J.V., et K.S.K. SASTRY 1974
Heterosis for vegetative and grain yield components in sorghum
Indian J. Agric. 44(5) : 253-256.
- JONES, D.F., 1917 .
Dominance of linked factors as a meake of accounting for heterosis
Genetics 2 : 466-479
- KAMBAL, A.E., et H.A. GASIM 1976
Manifestntions of heterosis in grain sorghum
Expl. Agric. 12 : 33-42.
- LIANG, G.W., C.R. REDDY, et A.D. DAYTON 1972
Heterosis, inbreeding depression, and heri tability estimates in a systematic series of grain sorghum genotypes,
Crop Sci, 12 : 409-411.
- NATHER, K. et J.L. JINKs 1949
Biometrical Genetics
Chapman and Hall Ltd,

NAGUR, T. et K.N. MURTHY 1970

Diallel analysis of heterosis and combining ability
in some indian sorghums
Indien J, Genet, 30(1) : 26-35

QUINBY, J.R. 1974

The genetic control of flowering and growth in sorghum
Advances in agronomy 25 : 125-162.

RANA, B. S. , et B.R. MURTY 1975

Heterosis and components of genetic variation for protein
and lysine content in some grain sorghums.
Theoret. Appl. Genetics 45(6) : 225-230

RAO, N.G.P., et B.R. MURTY 1970

Components of heterosis in two sorghum hybrids
Indian J. Genet. 30(1) : 230-236

RAO, N.G.P. et J. VENKATESWARLU 1971

Heterosis in relation to dry matter production and nutrient
uptake
Indian J. Genet. 31(1) : 156-176

SINHA, S.K, et R. KHANNA 1975

Physiological, biochemical and genetic basis of heterosis
Advances in Agronomy 27 : 123-174