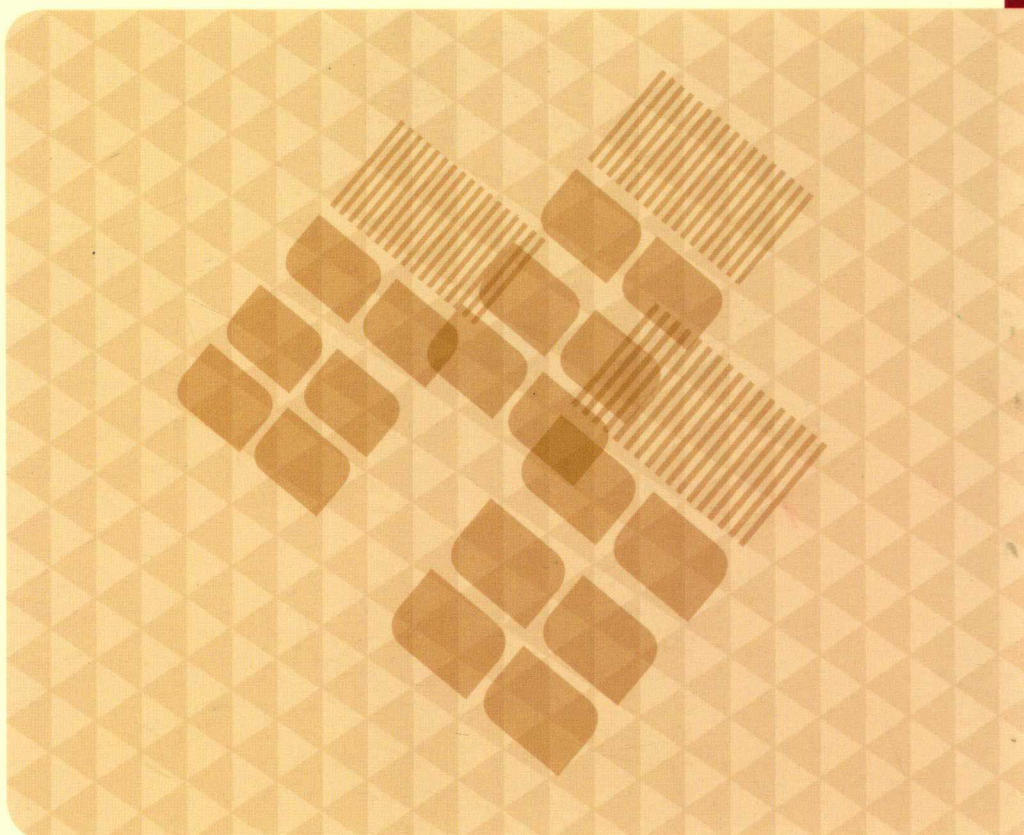




全国农业推广专业学位研究生教育指导委员会推荐教材

植物杂种优势 原理与利用

主编 肖层林 张海清 麻 浩



高等教育出版社



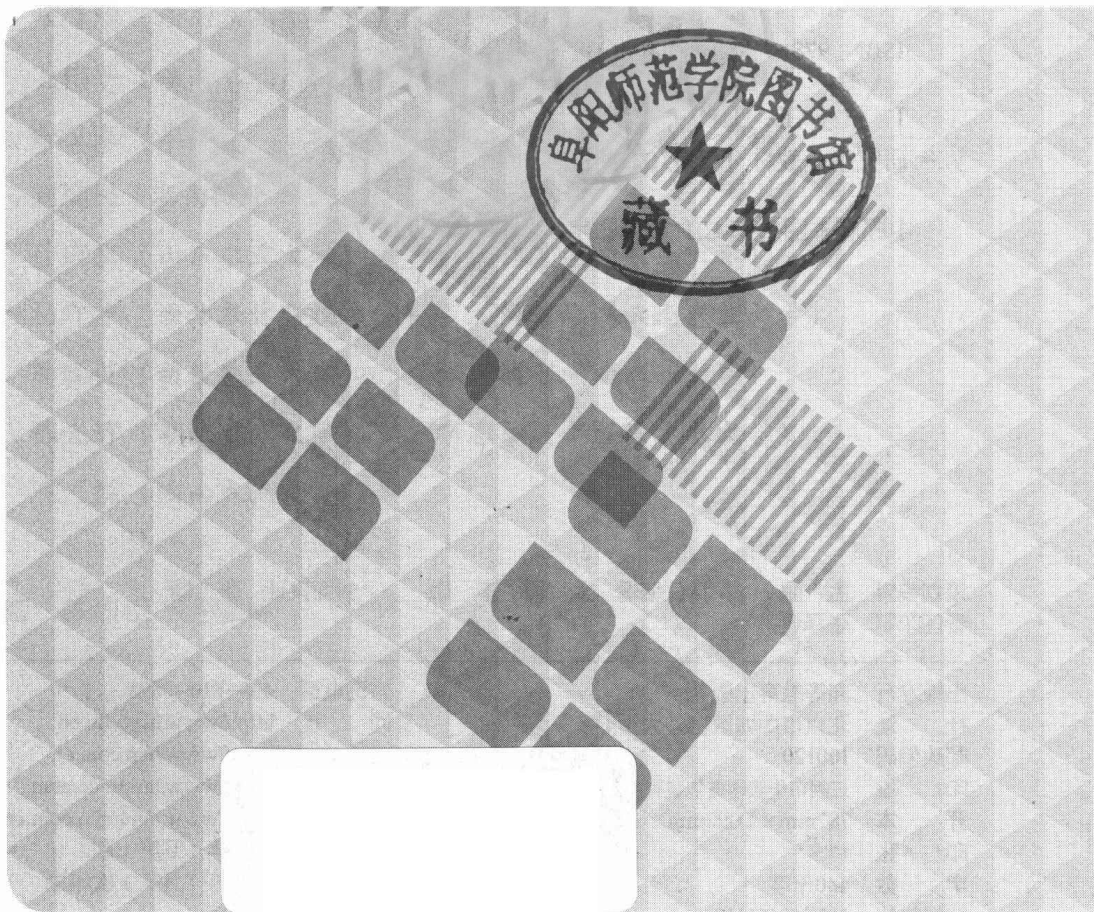
全国农业推广专业学位研究生教育指导委员会推荐教材

S334.5
10

ZHIWU ZAZHONG YOUSHI YUANLI
YU LIYONG

植物杂种优势 原理与利用

主编 肖层林 张海清 麻 浩



高等教育出版社·北京

内容简介

本教材主要阐述植物杂种优势的研究和利用概况、杂种优势的遗传学和生理学基础、植物雄性不育的基础和利用以及相关方法、生物技术在杂种优势中的利用等。本教材是农业推广硕士专业学位研究生必修课教材，也适用于遗传育种、种子科学和技术等全日制学术型研究生相关课程的教材，还可作为从事植物杂种优势利用的相关研究人员和种子企业的相关技术人员的参考书。

图书在版编目(CIP)数据

植物杂种优势原理与利用 / 肖层林, 张海清, 麻浩
主编. -- 北京: 高等教育出版社, 2015.1

ISBN 978-7-04-041594-0

I. 植… II. ①肖… ②张… ③麻… III. ①杂种优势-研究生-教材 IV. ①S334.1

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2014) 第 292777 号

策划编辑 孟 丽 责任编辑 孟 丽 李 融 封面设计 张 楠
责任印制 张泽业

出版发行	高等教育出版社	咨询电话	400-810-0598
社 址	北京市西城区德外大街4号	网 址	http://www.hep.edu.cn
邮政编码	100120		http://www.hep.com.cn
印 刷	三河市华骏印务包装有限公司	网上订购	http://www.landrace.com
开 本	787mm×1 092mm 1/16		http://www.landrace.com.cn
印 张	17.5	版 次	2015年 1月第 1 版
字 数	440千字	印 次	2015年 1月第 1 次印刷
购书热线	010-58581118	定 价	38.00元

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题, 请到所购图书销售部门联系调换
版权所有 侵权必究
物 料 号 41594-00

编 审 人 员

主 编 肖层林 张海清 麻 浩
副主编 马守才 陈烈臣 曾汉来 曲延英

编 者

- 第一章 肖层林（湖南农业大学） 王伟平（湖南杂交水稻研究中心）
第二章 麻 浩（南京农业大学） 张海清（湖南农业大学）
第三章 张海清（湖南农业大学） 陈烈臣（湖南农业大学）
第四章 王伟平（湖南杂交水稻研究中心） 肖层林（湖南农业大学）
第五章 曾汉来（华中农业大学） 肖层林（湖南农业大学）
 刘爱民（湖南隆平种业有限公司）
第六章 孙庆泉（山东农业大学） 肖层林（湖南农业大学）
第七章 马守才（西北农林科技大学） 何丽萍（云南农业大学）
第八章 曲延英（新疆农业大学） 张海清（湖南农业大学）
第九章 陈光辉（湖南农业大学） 李志军（新疆塔里木大学）
 王 悦（湖南农业大学）

统稿审稿 陈烈臣 肖层林

杂种优势是生物界普遍存在的现象，人类在生产生活实践中逐步发现了这一现象。早在1400多年前的北魏时期，贾思勰的《齐民要术》中就有关于马与驴杂交，其后代骡表现杂种优势的记载。植物杂种优势利用的研究始于欧洲，18世纪60年代德国发现烟草杂种优势，建议在烟草生产上利用杂交一代。孟德尔通过豌豆杂交试验研究了杂种优势，首次提出了“杂种活力”的概念。至20世纪50年代，美国普遍推广了玉米杂交种，并创建了生产销售玉米杂交种子的种子企业，促进了玉米杂种优势的研究与利用。随后美国推广了杂交高粱，开创了常异交作物杂种优势利用的范例。水稻是典型的自花授粉作物，对杂种优势的发现、认识、研究、利用均迟于玉米、高粱。袁隆平在20世纪60年代发现水稻有较强的杂种优势。以袁隆平为首的科研团队，坚持不懈广泛深入开展水稻杂种优势利用研究，于1973年实现了籼型水稻“三系”配套，籼型杂交水稻领先于世界育成。棉花的杂种优势利用研究起始于20世纪初期。1908年Balls报道了陆地棉与埃及棉杂种一代在株高、开花期、纤维长度、种子大小等性状上表现有杂种优势。20世纪30年代对陆地棉品种间的杂种优势有了较系统研究。随后，研究者们又相继报道了海岛棉与陆地棉杂种一代有明显优势。1964年浙江农业大学配制了14个陆海间杂交棉组合， F_1 的籽棉产量平均为陆地棉亲本的121.9%，为海岛棉亲本的225.9%，纤维绒长和细度均超过陆地棉亲本，且具有早熟优势。20世纪70年代后，中国开展了油菜杂种优势研究。1986年李殿荣发现并育成油菜雄性不育系陕2A，接着选配了油菜第一个有生产应用价值的“三系”法杂交组合——秦油2号。该组合较常规油菜品种增产20%~30%。20世纪90年代以来，中国实现了“三系”配套法、化学杀雄制种法并结合低芥酸、低硫代葡萄糖苷育种目标的油菜杂种优势利用，均居世界前列。在主要农作物杂种优势研究与利用的带动下，国内外许多小作物和蔬菜作物的杂种优势利用研究也相继取得了巨大成果，在生产上已广泛大面积推广了杂交蔬菜。

杂种优势的广泛利用，为农作物种业的发展带来机遇。从原始农业发展到古代农业的漫长历史阶段，农民种地自选自产自留自用的种子，都是作物常规品种的常规种子。杂种优势的利用，杂交种子生产途径和生产技术改变了传统的选种产种留种方式，农民种地不能留种，种子变成了商品化的农业生产资料。种子的商品化生产与加工、质量检验、市场营销的专业化要求，促进了种业的发展。随着杂种优势研究与利用的广泛而深入的展开，种业的迅速发展，又促进了种子科学与技术的发展。我国于2000年颁布了《种子法》，种

业体制改革，种子市场放开，种业法律法规逐步完善，使中国种业得到了更快的发展。

2000年以来，种子科学与技术成为作物科学的二级学科。国内农业高等院校为了适应种业人才需求，加快培养种业人才，相继设置种子科学与技术专业，并逐步形成了专科、本科、硕士、博士各层次人才培养体系。2011年以来，种业领域人才培养规模扩大，尤其在硕士研究生培养层次上，专业技术研究与推广应用型研究生招生规模扩大。为了搞好种业领域研究生培养，全面提高培养质量，由全国农业推广硕士种业领域协作组申请立项编写《植物杂种优势原理与利用》。本教材由湖南农业大学主持编写，南京农业大学、华中农业大学、西北农林科技大学、山东农业大学、新疆农业大学、云南农业大学、新疆塔里木大学、湖南杂交水稻研究中心、湖南隆平种业有限公司参加了编写。在编写设计和编写过程中，得到了中国农业大学李健强教授、王建华教授、解超杰教授，山东农业大学张春庆教授，沈阳农业大学王玺教授，浙江大学胡晋教授，河西学院吕彪教授等支持与指导，在此表示衷心谢意！同时，在编写本教材过程中，为了力争内容系统、全面、深入，参阅了相关教材与大量文献资料，在此对相关教材与文献的作者一并致谢！

本教材为农业推广硕士专业学位种业领域研究生培养而编写，使该领域硕士研究生系统学习植物杂种优势利用的基础理论、杂种优势利用途径的原理与技术。同时该教材也适宜作为遗传育种、种子科学与技术学科全日制学术型研究生相关课程教材或参考教材，也可作为从事植物杂种优势利用研究的科技人员、种子企业相关专业技术人员参考书。

但是，由于植物杂种优势利用研究发展较快，编者的认识与知识所限，难免存在不妥甚至错误之处，恳请使用与参阅本教材的师生、专家谅解，并给予指正，以便再版时更新与提高，本教材所有编者向您致谢。

编者

2014年6月

第一章 绪 论

第一节 植物杂种优势研究与利用概况 1

第二节 杂种优势表现及评价方法 4

 1 杂种优势的表现 4

 2 杂种优势的评价方法 5

第三节 杂种优势利用的基本原则与主要途径 6

 1 确定杂交组合选育目标 6

 2 提高杂交亲本基因纯合性 6

 3 选用配合力高的亲本 7

 4 采用可行的杂交制种途径 9

第四节 杂交组合竞争优势鉴定 10

 1 杂交组合观察试验 10

 2 杂交组合品比试验 11

 3 杂交组合区域试验 11

 4 杂交组合抗性鉴定 13

 5 杂交组合品质分析 13

 6 杂交组合生产试验与示范 13

第五节 杂种优势研究与利用展望 14

 1 深入研究杂种优势利用基础理论 14

 2 扩展杂种优势利用新途径与新方法 15

 3 发掘与创新杂种优势利用的资源 15

第二章 杂种优势的遗传学与生理学基础

第一节 植物繁殖方式及遗传学特性 18

 1 有性繁殖方式 18

 2 无性繁殖方式 22

第二节 杂种优势的遗传学基础 22

1 杂种优势遗传机理的经典假说	23
2 杂种优势的分子机理	29
第三节 杂种优势的生理学基础	32
1 光合作用与杂种优势	32
2 营养吸收与杂种优势	38
3 抗逆性与杂种优势	39

第三章 植物雄性不育性的基础

第一节 植物雄性不育的形态学与细胞学基础	44
1 植物雄性不育的类型、表现型及鉴定方法	44
2 植物雄性不育的细胞学研究	46
第二节 植物雄性不育的生理生化基础	50
1 植物激素与雄性育性表达调控	51
2 活性氧、膜脂过氧化与雄性不育	54
3 物质代谢与雄性不育	55
4 能量代谢与雄性不育	59
5 生态因素调节雄性育性表达的生理生化过程	62
第三节 雄性不育的遗传学基础	62
1 细胞核雄性不育的遗传学基础	62
2 质核互作雄性不育的遗传学基础	63
3 光温敏核雄性不育的遗传学基础	68

第四章 雄性不育性三系法杂种优势利用

第一节 质核互作雄性不育材料的发现与创制	71
1 自然突变	71
2 人工创制	72
第二节 质核互作雄性不育系与保持系的选育	77
1 雄性不育系的选育	77
2 雄性不育系育性与其他性状选择鉴定	79
3 雄性不育保持系的选育	82
第三节 三系法恢复系的选育及杂交组合选配	84
1 雄性不育恢复系的选育	84
2 三系法杂交组合选育	90
第四节 三系法杂交水稻研究与应用	93
1 三系法杂交水稻研究与应用动态	93
2 三系法杂交水稻存在问题与发展趋势	102
第五节 三系法杂交水稻种子生产原理与技术	103

1	三系杂交水稻制种技术的发展	103
2	三系亲本种子生产技术	105
3	三系杂交水稻制种技术	108

第五章 雄性不育性两系法杂种优势利用

第一节	光温敏核不育材料的发现与创制	130
1	光敏核不育水稻的发现	130
2	温敏核不育水稻的发现	130
3	其他类型生态敏感核不育水稻的发现	130
4	其他作物光温敏核不育材料的发现	131
5	光温敏感雄性不育材料产生的途径	131
第二节	光温敏核不育系的选育	133
1	对光温敏核不育性的认识与不育系选育标准的制定	133
2	光温敏核不育系的选育	135
3	光温敏核不育系选育方法与程序	137
4	光温敏雄性不育系的鉴定程序与方法	140
第三节	两系法杂交组合的选配	145
1	两系法杂交组合选配的理论基础	145
2	两系法杂交组合父本选育	146
3	两系杂交组合选配程序	147
4	水稻两系法籼粳亚种间杂种优势利用的途径	147
第四节	两系法杂种优势研究应用与发展	148
1	基本明确光温敏核不育系的育性转换特性	148
2	育成了丰富的光温敏不育系	148
3	两系法杂交组合得到大规模生产应用	149
4	两系法杂种优势利用中的问题	152
第五节	两系法杂交水稻种子生产原理与技术	153
1	两系杂交水稻制种技术的发展	153
2	光温敏不育系原种生产技术	154
3	光温敏核不育系繁殖技术	156
4	两系法杂交水稻制种风险及其控制技术	158

第六章 人工去雄制种法杂种优势利用

第一节	亲本自交系的选育	163
1	亲本自交系的概念	163
2	亲本自交系的选育方法	163
第二节	玉米人工去雄杂种优势利用	166

1 玉米人工去雄杂种优势利用的研究动态	166
2 玉米自交系的选育和组合选配	167
3 玉米种子生产原理与技术	168
第三节 棉花人工去雄杂种优势利用	174
1 棉花杂种优势表现	174
2 国内外棉花杂种优势利用概况	175
3 棉花人工去雄杂交制种原理与技术	175
第四节 番茄人工去雄制种杂种优势利用	180
1 番茄的植物学特征特性	181
2 番茄的育种目标	182
3 番茄的育种方法	182
4 人工去雄杂交制种	183
第五节 辣椒人工去雄制种杂种优势利用	184
1 辣椒杂种优势利用概况	184
2 辣椒种子生产的植物学特征特性	185
3 辣椒开花结果与环境条件	186
4 辣椒人工去雄杂交制种程序与技术	187
第六节 西瓜人工去雄制种杂种优势利用	189
1 西瓜的植物学特征特性	189
2 西瓜人工去雄杂交制种	191
第七节 黄瓜人工去雄制种杂种优势利用	194
1 黄瓜的植物学特征特性	194
2 黄瓜的育种目标	194
3 黄瓜的杂种优势利用	195
4 人工去雄杂交制种	195

第七章 化学杀雄制种法杂种优势利用

第一节 化学杀雄原理	197
1 化学杀雄的细胞学机理	197
2 化学杀雄的生理生化机理	198
3 化学杀雄的分子生物学	200
第二节 化学杀雄剂选择与应用	201
1 化学杀雄剂的种类	201
2 化学杀雄剂的特点	202
3 化学杀雄剂的应用	202
第三节 化学杀雄杂交组合的选配	204
1 根据双亲性状配合力与互补性选配杂交组合	204
2 根据双亲亲缘关系选配杂交组合	205

3 选择产量较高且便于繁殖制种的亲本配组	205
第四节 油菜化学杀雄杂种优势利用	206
1 油菜化学杀雄剂的研究	206
2 油菜化学杀雄技术研究	207
3 采用化学杀雄剂解决三系和两系杂交制种出现的微粉问题	208
4 化学杀雄效果鉴定	208
5 化学杀雄杂交组合选配模式	210

第八章 杂种优势利用的其他途径

第一节 标记性状在杂种优势利用中的应用	214
1 标记性状的概念及其特点	214
2 标记性状的遗传特性	215
3 标记性状杂交亲本的选育	216
4 杂交组合的选配	218
5 标记性状的来源	219
6 标记性状在杂种优势利用中的实例及发展前景	220
第二节 自交不亲和性杂种优势利用途径	224
1 自交不亲和特性的概念及其表现	224
2 自交不亲和性类型	224
3 自交不亲和性的生理机制	226
4 自交不亲和性的遗传特性	226
5 自交不亲和性的分子机理	229
6 自交不亲和系亲本选育与鉴定	230
7 自交不亲和系的鉴定和杂交制种及其种子鉴定	231
8 自交不亲和特性杂种优势利用的实例	233
第三节 杂种优势无融合生殖利用	235
1 无融合生殖的概念	235
2 无融合生殖的类型	236
3 无融合生殖的遗传学	237
4 无融合生殖在作物中的应用	237
第四节 杂种优势无性繁殖利用	238
1 无性繁殖的概念	238
2 无性繁殖的遗传特点	238
3 无性繁殖在杂种优势上的利用	238

第九章 生物技术在作物杂种优势利用上的应用

第一节 外源 DNA 导入技术的应用	241
--------------------------	-----

1	外源 DNA 导入技术的主要特点	242
2	外源 DNA 导入技术	243
3	DNA 导入技术的分子验证	244
第二节	基因工程技术的应用	245
1	作物转基因方法	246
2	转基因技术在作物改良中的应用	246
3	基因工程技术与作物杂种优势利用	248
第三节	分子标记技术的应用	252
1	常用的分子标记方法	252
2	DNA 标记在改良作物亲本材料中的应用	254
3	作物基因聚合分子育种	256
4	分子设计育种	257
5	作物育种对 DNA 分子标记应用的展望	259
第四节	植物细胞工程技术的应用	259
1	花药培养与单倍体育种	260
2	体细胞遗传变异的利用	260
3	原生质体融合与体细胞杂交	260
4	细胞工程技术在作物品种改良中的应用	261

由两个具有遗传性差异的亲本杂交所产生的杂交种，第一代 (F_1) 在生活力、生长势、抗逆性、适应性以及产量、品质等方面超过其双亲的现象，称为杂种优势。杂种优势是生物界普遍存在的一种现象。人类在生产生活实践中逐步发现了杂种优势现象。中国在 1400 多年前的北魏时期，在贾思勰的著作《齐民要术》中已有马与驴杂交的后代骡，表现体大健壮，较双亲马和驴生命力强，更耐粗食和服强役，杂种优势很明显的描述。17 世纪中国出版的《天工开物》一书中也有桑蚕品种间杂交种表现杂种优势的记载。人类发现了生物界的杂种优势，从而开始研究与应用杂种优势。至今，杂种优势利用已成为大幅度提高农作物产量和改良农产品品质的主要途径之一，是现代农业科学技术进步的突出成就。同时，植物杂种优势的广泛应用，促进了农作物种子产业的发展，产生了巨大的经济效益和社会效益。

第一节 植物杂种优势研究与利用概况

植物杂种优势利用的研究最早开始于欧洲。18 世纪 60 年代，德国学者 Kölreuter 曾利用早熟普通烟草 (*N. tabacum*) 与迟熟心叶烟烟草 (*N. glutinosa*) 进行种间杂交，育成了早熟优质的烟草种间杂交种，并建议在烟草生产上利用杂交一代。1865 年孟德尔在豌豆杂交试验中也研究了杂种优势，并首次提出了“杂种活力 (hybrid vigor)”的概念。达尔文在 1866—1876 年观察了植物界异花受精和自花受精后代的变异，研究了植物 30 个科 52 个属 57 个物种及其许多变种与其杂交第一代和繁殖后代在种子发芽率、株高、生活力、结实率等方面的差异，提出了“异花受精对后代有利，自花受精对后代有害”的论断。因此，达尔文是杂种优势理论的奠基人。

在达尔文理论影响下，学者们对玉米杂种优势利用开展研究，使玉米成为第一种在生产上大规模利用杂种优势的作物。19 世纪 70 年代，Beal 开始研究玉米品种间杂交，高产杂交组合较亲本的平均值增产达 50%。随后，Sanborn (1890) 和 Mc - Clure (1892) 均证实了 Beal 关于玉米品种间杂交种优势超过双亲平均值的报道，进一步证实了玉米品种间杂种优势的普遍性。1893 年，Morrow 和 Gardner 指出地理远缘的品种间杂交种优势大于同地区亲本类型间杂交种，并制定了玉米杂交种子的生产程序。此后，Shamel、Shull、East 和 Collins 等在 20 世纪初期先后进行了玉米自交系选育的研究，并且指出，玉米自交后代表现性状衰退，而自交系间杂种一代的生长优势较一般品种间杂种一代强，因而从遗传理论上和育种模式上为玉米自交系间的杂种优势利用奠定了基础。但是，由于当时的玉米自交系产量低，使杂交种子生产成本高，玉米自交系间单交种未能应用于生产。1918 年

Jones 提出了玉米利用双交种的建议,使玉米自交系的杂种优势得以应用于生产上。随后在玉米生产上相继利用双交种、三交种、顶交种和综合种。至 20 世纪 50 年代,美国普遍推广了玉米杂交种,并创建了生产销售玉米杂交种子的种子企业,获得丰厚的利润后,又促进了玉米杂种优势的研究与利用。

高粱是雌雄同株同花的常异花授粉作物,其杂种优势现象几乎与玉米同期被发现。但是高粱不能采用人工去雄方法生产杂交种子,直至在高粱上发现了细胞质雄性不育材料,杂种优势利用才得以实现。1948 年,Stephens 在美国得克萨斯州柯斯农业试验站用“矮生黄迈罗”与“得克萨斯黑壳卡佛尔”进行正反交,在后代中发现并育成了细胞质雄性不育系,也称细胞核质互作型雄性不育系。由此,高粱杂种优势利用研究迅速开展,至 20 世纪 50 年代后期,美国推广了“三系法”杂交高粱,开创了常异交作物杂种优势利用范例。

水稻是典型的自花授粉作物,对杂种优势的发现、认识、研究、利用均迟于玉米、高粱。1964 年袁隆平在栽培稻大田中发现了雄性不育材料,1966 年发表了关于水稻雄性不育性的论文。同期,日本胜尾清和新成长友也进行了水稻雄性不育性研究,育成藤坂 5 号雄性不育系和 BT 型台中 65 雄性不育系,但因未能育成强优势杂交组合而未能得到应用。中国以袁隆平为首的科研团队,坚持不懈广泛深入开展水稻杂种优势利用研究。1970 年李必湖在普通野生稻中发现了雄性不育株(简称“野败”),通过与各地各种类型栽培稻品种的测交、转育、筛选,1973 年实现了雄性不育系、雄性不育保持系、雄性不育恢复系,即籼型水稻“三系”配套,并选配出强优势杂交组合。随后粳型“三系”杂交水稻也在中国转育成功。与此同时,“三系法”杂交水稻繁殖、制种技术也基本成功。从 20 世纪 70 年代中期起,杂交水稻迅速在中国推广应用,其面积达到了水稻种植面积的 60% 以上,杂交水稻较常规水稻增产 20% 左右,为粮食生产做出了巨大贡献。

关于水稻杂种优势利用途径,在进行“三系法”研究的同期,中国湖南、广东、江西曾开展了化学杀雄制种研究。由于化学杀雄制种配组自由,曾选配了一些化学杀雄制种的杂交组合在生产上应用,如赣化 2 号、赣化 6 号等组合,表现出强的杂种优势。但由于化学杀雄不彻底,杀雄技术不易操作,此后停止了该项研究。同期,中国安徽开展了利用指示性状区别不育系自交种与杂交种的研究。当不育系在制种时雄性不育性表现不彻底,收获的种子中存在自交种与杂交种,在秧苗期利用指示性状,除去自交种苗,保留杂交种苗,成功利用了杂种优势。后因水稻“三系”法配套成功,也停止了相应的研究。

1973 年,中国湖北的石明松在粳稻品种农垦 58 中发现光敏雄性核不育材料,1981 年首次发表论文,介绍了对该材料的研究进展。1986 年以来,在全国范围内开展以光敏雄性核不育材料为基础的“两系法”水稻杂种优势利用研究。1988 年,湖南邓华凤在水稻育种后代中发现籼型温敏雄性核不育材料“安农 S-1”,随后各地也相继发现了其他类型光、温敏雄性核不育材料,由此“两系法”杂交水稻的研究掀起热潮。此时,袁隆平提出了水稻杂种优势利用由“三系法→两系法→一系法”的战略设想。至 1995 年,光、温敏雄性核不育性的“两系法”杂交水稻研究成功,并应用于生产。由于“两系法”较“三系法”配组自由,能利用水稻种质资源中广泛存在的杂交优势,因此“两系法”已成为水稻杂种优势利用的另一重要途径。

自花授粉作物小麦的杂种优势利用研究始于 20 世纪 50 年代。1951 年日本木原均将普通小麦的细胞核与尾形山羊草(*Ae. caudata*)的细胞质结合,后代产生了雄性不育性。

1962 年,以提莫非维小麦 (*T. timopheevii*) 为母本与普通小麦 Bison 杂交,再以 Bison 为轮回亲本进行连续回交,获得了 T 型细胞质雄性不育系和 Bison 雄性不育保持系。与此同期,利用提莫非维的恢复基因育成了普通小麦 Marquis 恢复系,实现了核质互作型雄性不育性的“三系”配套。美国在 20 世纪 70 年代推广 T 型杂交小麦,但推广面积只有小麦种植面积的 1%,且后来杂交小麦种植面积未明显增加。在研究 T 型杂交小麦的同期,各国对普通小麦的亲缘关系均作过研究,并发现了 20 种以上的雄性不育细胞质。中国在 20 世纪 70 年代开展小麦雄性不育性研究,1972 年在小麦大田发现雄性不育材料,后经鉴定表明,其不育性受显性核不育单基因控制,即为“太谷核不育小麦 (Tai)”。此外,中国利用 T 型雄性不育性材料导入显性矮秆基因,育成 T 型矮秆雄性不育材料;还育成了一批 K. V 型等新型雄性不育材料。20 世纪 90 年代初期,湖南发现了小麦光温敏核不育材料,拓宽了小麦杂种优势利用途径。至今,人们正在深入研究小麦三系法、两系法、化学杀雄制种法等多种杂种优势利用途径。

棉花的杂种优势利用研究起始于 20 世纪初期。1908 年, Balls 报道陆地棉与埃及棉杂种一代在株高、开花期、纤维长度、种子大小等性状上表现杂种优势。20 世纪 30 年代对陆地棉品种间的杂种优势有了较系统的研究。随后,研究者们又相继报道了海岛棉与陆地棉的杂种一代优势明显。Loden 和 Richmond (1951) 在总结前 50 年棉花杂种优势利用研究时指出,海、陆棉杂种一代,在产量和品质方面均有明显杂种优势,而陆地棉品种间的杂种优势表现不规律。1964 年浙江农业大学配制了 14 个陆海间杂交组合, F_1 的籽棉产量平均为陆地棉亲本的 121.9%, 为海岛棉亲本的 225.9%, 纤维绒长和细度均超过陆地棉亲本,且具有早熟优势。Davis (1979) 对两个海陆杂交种的测定表明,籽棉产量分别较陆地棉亲本高 48% 和 42%, 皮棉产量分别高 33% 和 26%。中国从 20 世纪 70 年代以来对陆地棉品种间杂种优势进行了广泛研究,在生产上一般较常规品种可增产 15% 以上。河南 (1976)、四川 (1980) 的试验结果表明,杂交种较常规种增产 30.9% 和近一倍。

关于棉花杂种优势利用的途径已有较多研究。棉花是常异花授粉方式的作物,花器大,较易手工去雄,一花多种,单位面积用种量较小。因此,人工去雄杂交制种仍为棉花杂种优势利用的主要途径。以苗期具有隐性性状的品种为母本,与具有相对显性性状的父本品种杂交,杂种一代根据苗期显性性状的有无,识别真假杂交种苗,这种方法具有一定的可行性。前人也曾试验化学杀雄制种,但由于化学药物去雄效果不够稳定,用药量与用药时期不易掌握,受自然条件影响较大,迄今棉花化学杀雄制种未能应用。棉花的二系法制种在生产上已有应用。四川选育的“洞 A”核雄性不育系的不育性受一对隐性核基因控制,表现整株不育,以正常可育姊妹株与其杂交,杂种一代分离出可育株与不育株各半,可一系两用。以不育株与正常可育品种杂交,生产杂交种子供大田生产应用。棉花杂种优势利用也可采用“三系法”途径。美国 Meyer (1975) 育成了具有二倍体棉种哈克尼西棉细胞质的质核互作雄性不育系 DES—HAMS277 和 DES—HAMS16,育性稳定,农艺性状较好,但其恢复系的恢复程度变幅较大,应提高恢复系的恢复能力。此外,利用“三系法”制种还应研究传粉媒介问题。

中国对油菜的杂种优势利用研究较早。1943 年浙江大学孙逢吉首次报道了油菜杂种优势利用的研究进展,所配制的 42 个油菜品种间和种间杂交种,以芥菜型和白菜型品种间杂种优势最显著。1949 年后国内一些科研单位相继开展了甘蓝型油菜品种间杂种优势利用的研究,均获得杂交种优势明显的结果,较常规品种增产 20% ~ 30%。20 世纪 70 年代

后，中国开展了甘蓝型油菜自交不亲和系和细胞质雄性不育系的选育。1972 年华中农学院傅廷栋从甘蓝型油菜波里玛品种中发现了天然雄性不育株，1976 年湖南省农科院首次利用该不育材料实现了“三系”配套。随后，中国其他科研单位也发现了其他雄性不育材料。1986 年李殿荣发现并育成雄性不育系陕 2A，接着选配了油菜第一个有生产应用价值的“三系”杂交组合—秦油 2 号，较常规油菜品种增产 20% ~ 30%。20 世纪 90 年代以来，中国又开展了油菜细胞核雄性不育性、化学杀雄研究，将杂种优势利用与品质改良相结合，实现了“三系”配套法、化学杀雄制种法并结合低芥酸、低硫代葡萄糖苷育种目标的杂种优势利用。中国在油菜杂种优势利用研究领域，无论是各类雄性不育系选育，还是“三系法”、化学杀雄法杂交组合的实际应用，均居世界前列。

20 世纪 60 年代，我国对粟的杂种优势利用开展研究，成功选育了第一个核质互作型雄性不育系——“延型”不育系。1969 年开始利用指示性状选育核型高度雄性不育系与恢复系配套的两系法杂种优势应用应用。尔后，国内一些科研单位相继开展该项研究，通过种间远缘杂交、种内生态类型间杂交，获得了成功。如 1986 年崔文生等利用澳大利亚谷、吐鲁番谷等品种类型间杂交，选育出雄性不育系。1989 年崔文生发现了粟的光温敏雄性不育性，光 A_1 在北方不育率为 83.5%，在海南为 5.8%，光 292 在北方不育率为 99% 以上，在海南表现育性正常。我国对粟的杂种优势利用研究较早，但至今尚未在生产上大面积推广应用。

在主要农作物杂种优势研究与利用的带动下，国内外许多小作物和蔬菜作物的杂种优势利用研究也取得了巨大成果，在生产上已大面积推广了杂交蔬菜，瓜菜类、豆菜类、茄菜类、椒菜类、薯菜类、葱蒜类，以及菠菜、甘蓝、萝卜、白菜、芹菜等等，均已成功利用了杂种优势。

第二节 杂种优势表现及评价方法

1 杂种优势的表现

杂种优势是杂交种第一代 (F_1) 的生长能力强于双亲的现象。Mendel (1865) 和 Shull (1914) 分别将该现象定义为杂种活力 (hybrid vigor) 和杂种优势 (hetrosis)。杂交种的生长能力表现在对环境的适应性、生长速度和生长量上，可以在其生长发育过程中被观测，并予以量化。因此，具有杂种优势的杂交种第一代 (F_1)，对环境条件的适应性强，生长速度和物质积累超过双亲，最终表现较双亲增产。由于杂种优势受双亲基因互作和环境条件互作的影响，导致杂种优势的表现具有复杂多样性。

人们从育种学的角度出发，主要追求生产期望收获物的产量性状。以收获营养器官为生产目标的作物，则注重营养体的生长优势，如收获茎、叶的蔬菜，重视茎、叶生长优势的表现。以收获果实或籽粒为生产目标的作物，则注重果实与籽粒产量的优势，但营养体优势是果实或籽粒优势（即生殖生长优势）的基础，如水稻、玉米、油菜等作物则利用籽粒产量优势，杂交种第一代 (F_1) 营养体生长优势表现出苗迅速，根系发达，植株生长势强，枝叶茂盛，茎秆粗壮，植株不早衰。杂交水稻、杂交玉米突出表现根系发达，需肥量大，生长迅速，茎秆粗壮，穗大粒多。杂交棉花、杂交油菜表现植株生长迅速，分枝多，

植株高大，铃大铃多和荚多粒多。生殖生长优势表现生殖器官发达，着果率结实率提高，果实或籽粒产量增加。

杂交种除具有营养生长和生殖生长优势外，在产品的品质性状方面也能表现优势。不过品质性状优势表现较营养生长优势和生殖生长优势复杂，不仅人们对不同作物品质性状要求不同，而且不同杂交组合表现较大差异，产量性状与品质性状往往难以协调统一。从杂交水稻育成以来，高产甚至超高产（如超级杂交水稻）组合层出不穷，但尚未育成高档优质杂交组合。据前人研究表明，玉米籽粒的淀粉含量和油分含量，绝大多数杂交组合均表现不同程度的杂种优势，而绝大多数杂交组合的蛋白质含量则表现不同程度的负向杂种优势，籽粒中赖氨酸含量变幅更大，多数杂交组合表现接近双亲中间性，少数组合表现超高优势或超低优势，超亲优势率为81.4%~95.7%。杂交种植株生长发育迅速，收获物成熟度一致，产品外观品质和整齐度提高，某些成分含量增加。

杂种优势在生理功能方面表现对环境条件的适应性增强，对不良环境条件的耐性增强，如耐高温、耐低温、耐涝、耐旱等特性增强；由于生长健壮，对病虫产生抗性或耐性。

2 杂种优势的评价方法

杂种优势的种种表现既有区别，又相互联系，人们根据作物生产目标利用有价值的杂种优势。为了便于研究与利用杂种优势，通常对杂种优势进行度量与评价。

2.1 中亲优势 (mid-parent heterosis)

也称为平均优势，即杂交种第一代 (F_1) 的产量或某一数量性状的平均值与双亲 (P_1 、 P_2) 同一性状的平均值之差值的比率。计算公式如下：

$$\text{中亲优势} = \{F_1 - [(P_1 + P_2) \div 2]\} \div [(P_1 + P_2) \div 2] \times 100\%$$

2.2 超亲优势 (over-parent heterosis)

即杂交种第一代 (F_1) 的产量或某一数量性状的平均值与高值亲本 (HP) 同一性状的平均值之差值的比率。计算公式如下：

$$\text{超亲优势} = [F_1 - (HP)] \div HP \times 100\%$$

杂交种第一代 (F_1) 某些性状的数值低于双亲的低值亲本 (LP) 的现象，即称为负向超亲优势。计算公式如下：

$$\text{负向超亲优势} = [F_1 - (LP)] \div LP \times 100\%$$

2.3 超标优势 (over-standard heterosis)

也称对照优势或竞争优势，即杂交种第一代 (F_1) 的产量或某一数量性状的平均值与当地推广品种 (CK) 同一性状的平均值之差值的比率。计算公式如下：

$$\text{超标优势} = [F_1 - (CK)] \div CK \times 100\%$$

2.4 杂种优势指数 (index of heterosis)

即杂交种第一代 (F_1) 的产量或某一数量性状的平均值与双亲同一性状的平均值的比