

农科情003

关于农作物杂种 优势利用的几个问题

安徽省农业科学院科技情报研究所

一九八〇年八月

目 录

一、杂种优势利用 简史·····	
二、杂种优势的 计算 方法·····	
三、杂种优势的 表 现·····	(5)
四、杂种优势产生的 原 因·····	(11)
五、杂种优势的 预 测·····	(17)
六、获得杂种一代的 方 法·····	(22)
七、杂种优势的 固 定·····	(25)
八、杂种优势利用的现状与 展 望·····	(28)

关于农作物杂种优势利用的几个问题

两种不同遗传类型的动植物的种或品种进行杂交,所获得的第一代(F_1)叫杂交种。杂种往往表现出比双亲具有较强的生长势、适应性、抗逆性、抗病性等,从而使产量增加。人们把杂种第一代这种超亲现象称为杂种优势。

利用杂种优势是提高农作物产量和改进品质的重要手段之一,为了更好地利用农作物杂种优势,各国科学工作者都在积极进行研究。现将有关的几个问题综述如后:

一、杂种优势利用简史

杂种优势现象在动物界、植物界都普遍存在,我国劳动人民在农牧业生产上利用杂种优势有着悠久的历史。早在二千一百多年前的秦朝,就有人以母马和公驴交配,生下来的骡子,生长快,适应性强,挽力大,能耐粗饲,而且寿命比马和驴都要长。后魏贾思勰所著的《齐民要术》一书,就对马和驴交配产生骡子作了详尽的记述,提到杂交亲本与杂种一代的遗传关系。认识到母本选择七、八龄,骨骼正,肌肉大的容易受胎,父本选择体形壮大的,杂种一代更强壮。在蚕桑方面的杂种优势利用,1637年也有了记载,那时蚕农将早雄蚕配晚雌蚕,获得新的优良品种。至于植物杂种优势,到了十八世纪中叶,已经引起了植物遗传育种家们的广泛注意。1760年德国学者科尔鲁特(Kolreuter)以早熟的普通烟草(*Nicotiana tabacum*)和比较晚熟的心叶烟烟草(*Nicotiana glutinosa*)进行种间杂交,获得早熟、品质优良的烟草杂种,据此,他曾建议生产上利用杂交一代。

达尔文是杂种优势理论的奠基人,他用整整十年(1866~1876)的时间,广泛搜集了植物异花受精和自花受精的变异情况。第一个指出了玉米杂种优势现象,对比研究了包括30个科、52个属、57个种和许多变种品系在内的不同植物亲本与其杂种后代(包括第一代)。在种子发芽率、植株高度、重量、结实率和能育性等方面的差异,得出了“异花受精一般对后代是有益的,而自花受精时常对后代是有害的”结论。同时,达尔文把杂

交的有益性归结为“亲本因素某种程度的分化”，并认定杂种优势是不同成份的有机体杂交以后的结果，从而为生产实践上利用杂种优势指出了途径。此后，苏联植物育种家，也为杂种优势的研究和利用作出了贡献。

在达尔文研究工作的影响下，尤其是在1900年孟德尔遗传规律重新被发现后，使得生物学界的注意力集中于遗传性问题上。而杂种优势作为数量性状遗传研究的一个重要方面，不断引起人们的重视。值得注意的是比尔（Beal）、莫罗和加德纳（Morrow与Gardner）等人的工作。比尔从1862年起，研究玉米杂交效应，强调检验玉米花粉来源对改良玉米的意义，指出生产上可利用品种间杂种第一代。莫罗和加德纳进而概述了利用品种间杂交，产生杂种一代的方法。他们列举地理远缘的品种间杂交种，比同一地区亲本类型间杂交种产量大大增加的事实。肖尔（Shull）和伊斯特（East）几乎同时在研究玉米自交与杂交的作用，他们先后指出：玉米自交数代后，植株整齐度随自交代数增加逐渐变得整齐一致，但生长势却降低了。自交系间杂交产生的杂种一代，生长优势比一般品种大得多。基于上述事实，1909年肖尔建议生产上利用单交种。但由于单交种种子是从母本自交系上获得的，这样生产单交种的种子成本费太高，因而未能在生产上应用。1914年他首次提出“杂种优势”（Heterosis）的术语代替当时科学上流行的所谓“杂合性的刺激”、“杂合子刺激作用”等词汇，用以统指杂种一代较其亲本具有异常强大的生长势这类现象，这对于推动杂种优势的研究起着重要的作用。1917年琼斯（Jones）研究玉米双杂交法，建议玉米大田生产应用自交系间杂交种，接着生产上相继采用双交种、综合种、顶交种、三交种。二十世纪五十年代末期，由于自交系生产力得到提高，使肖尔1909年关于生产上应用单交种的建议得以实现。

1954年美国斯蒂芬斯报道，用西非高粱和南非高粱杂交得到了高粱不育系。另在“莱特巴英60号”等高粱品种中选得恢复系。1956年利用“三系”配制杂交高粱的推广面积约300万亩，占高粱栽培面积的15%；两年以后杂交高粱推广面积约占50%；1959年推广面积迅速发展，占高粱栽培面积的90%；1960年以后，基本上达到普及，约为1亿亩。近年来在墨西哥、澳大利亚、西班牙、法国、罗马尼亚、印度、意大利和苏联等国家也开始广泛种植。由于杂交高粱能在干旱条件下获得高产稳产，因而已成为许多国家在干旱地区发展饲料谷物生产的一种重要作物。

1951年日本的木原均等人在探讨小麦起源的研究中，曾用核置换的方法获得了雄性不育系小麦，从而创造和奠定了小麦雄性不育研究的基础。1962年美国人威尔逊和罗斯

用提莫非维小麦作母本，用普通小麦品种比松作父本进行杂交，再用比松品种进行回交，从回交后代中选育出具有提莫非维细胞质的普通小麦雄性不育系，这就是T型不育系。同时以提莫非维小麦为母本，普通小麦“马奎斯”为轮回亲本进行回交和自交分离，育成了马奎斯恢复系，从而基本实现了小麦杂种优势利用的“三系”配套。在应用方面，近年来美国进展较快，据报道，美国堪萨斯州已选育出4个硬质红皮冬小麦杂交种（HR900、HR925、HR975、HR976）并已在三个州普及推广，平均亩产770斤，较当地推广良种增产20%左右。在南方的得克萨斯等三个州，1974年也发放了7个小麦杂交种，增产幅度为20—25%。美国小麦试验人员认为杂交小麦的大规模推广已指日可待。除美国外，日本、苏联、加拿大、墨西哥、法国和印度等国也在积极开展试验。由于T型细胞质其恢复源过于狭隘，特别是在普通小麦中难以找到理想的恢复系，所以为了弥补这个缺点，近年来许多国家都在积极探索新的细胞质源，选育小麦不同细胞质的新不育系，扩大恢复源，创造核质杂种，开展小麦染色体不育新体制和理化诱变新的不育系，以及选育强优势的杂交组合的研究。

日本的杂交水稻自1958年开始研究，到1968年，据报道，其结实率已接近100%，增产20—50%以上。

此外，杂种优势亦被广泛应用于糖用甜菜、油料作物和蔬菜作物的生产。苏联推广甜菜多倍体杂种后，使块根单产每公顷增加9.75~69.8公担（每亩130—930斤），产糖量每公顷增加1.35—12公担（每亩18—160斤）。苏联和罗马尼亚都已育成含油率高达50~52%的向日葵一代杂种。美国248个蔬菜品种中，一代杂种占34.7%，其中黄瓜占85.7%，洋葱占87.5%，菠菜为100%。日本220个蔬菜品种中，一代杂种占71.3%，其中白菜、甘蓝、番茄占90%以上，黄瓜为100%。保加利亚的中、晚熟番茄品种全部是一代杂种，早熟番茄应用杂种一代的约占40%，而且目前已开始利用雄性不育系进行制种。

我国对玉米杂种优势的研究也开始较早，最早是在山东解放区内进行的。选育出“坊杂二号”（小粒红×金皇后），曾在山东省大量推广。全国解放以后，各大田作物杂种优势的研究蓬勃开展，玉米综合种、顶交种和三交种先后投入生产。1959—1964年间又相继育成单交种和三交种，并应用于生产，起到显著的增产作用。我国高粱杂交种的选育研究始于1958年，利用从国外引进的高粱雄性不育系（3197A）配制高粱杂交种，在以后的三年间选出十几个优良杂交组合，1962年开始在生产上试用，增产效果显

著。水稻杂种优势的利用是我国近年来在育种上的一个重大突破，1970年湖南袁隆平、李必湖等人在海南岛发现野生稻不育株（野败），1972年转育成不育系。在这以后，对杂交稻的研究便列入全国重点科研课题，组织十几个省、市协力攻关，1973年实现三系配套。1974年，全国只有32斤第一代杂交种子，到1979年种植面积约达7,000多万亩。我省在水稻杂种优势利用上，创造了独特的两系法，即只有雄性不育系和恢复系，没有保持系。它的不育系传代靠自己很少的自交结实种子，绝大部分的雄性不育花靠紫色标记的恢复系花粉受精结实，成为杂交种子。一代杂交种在秧田和不育系“混居”，栽秧时凭紫色标记把二者分开另种，目前已配制出几个较好的杂交组合在生产应用。此外，像小麦、油菜、棉花、谷子、向日葵和芝麻等作物的杂种优势利用研究工作，在国外和我国许多研究单位也都在积极开展。

二、杂种优势的计算方法

杂种优势所涉及的性状大多数为数量性状，故可以通过具体的数值来衡量和表明杂种优势的表现程度。就某一性状而言，通常以下列几种方式来表示优势程度。

- 1、杂种优势率：即 F_1 超过双亲平均数的百分率。

$$\text{杂种优势}\% = \frac{F_1 - MP}{MP} \times 100$$

F_1 表示杂种一代平均值

MP 表示双亲平均值 即 $\frac{P_1 + P_2}{2}$

- 2、超亲优势率：即 F_1 超过高亲的百分率

$$\text{超亲优势}\% = \frac{F_1 - HP}{HP} \times 100$$

HP 表示高产亲本或较好亲本的平均值

- 3、竞争优势率：即 F_1 超过当地推广品种的百分率

$$\text{竞争优势}\% = \frac{F_1 - CK}{CK} \times 100$$

CK 表示对照品种平均值

- 4、相对优势：以下列公式表示优势程度

$$\text{相对优势 } h_p = \frac{F_1 - M\bar{P}}{\frac{1}{2}(P_1 - P_2)}$$

当 $h_p = 0$ 时, 为无显性 (无优势)

$h_p = \pm 1$ 时, 为正负向完全显性

$h_p > 1$ 时, 为正向超亲优势

$h_p < 1$ 时, 为负向超亲优势

$1 > h_p > 0$ 时, 为正向部分显性

$-1 < h_p < 0$ 时, 为负向部分显性

5、优势指数

$$\alpha_1 = \frac{F_1}{P_1}, \quad \alpha_2 = \frac{F_1}{P_2}$$

α_1 和 α_2 分别代表某一性状两个亲本的优势指数, P_1 和 P_2 分别是双亲该性状的平均值, F_1 为杂种该性状的平均值。优势指数值高, 说明杂种与双亲的差异大, 即该性状的杂种优势大。

6、相对遗传力

$$\alpha_1 = \frac{F_1 - P_2}{P_1 - P_2}, \quad \alpha_2 = \frac{P_1 - F_1}{P_1 - P_2}$$

α_1 为大值亲本的相对遗传力, α_2 为小值亲本的相对遗传力, P_1 和 P_2 分别代表大值亲本和小值亲本该性状的平均值, F_1 为杂种一代该性状的平均值, 在亲本遗传差异大, 相对遗传力成“互补”关系时, 就会出现较大的杂种优势。

三、杂种优势的表现

杂种优势是杂种一代在一切可测定性状方面超过亲本的现象。它主要表现在产量、器官体积、生长速度、成熟时期以及抗逆性能与适应能力等方面, 但也表现在化学成份 (蛋白质、脂肪、糖分的质与量)、特殊化学物质 (激素、维生素、色素、核酸等)、生理生化过程强度、代谢活动水平以及酶体系活性等内部特性方面。一般在农业上都以外表现作为判断标准, 也就是根据产量和生长发育等表现, 来判断杂种优势。

(一) 杂种优势在产量上的表现

高产是杂种优势的一个重要表现。实践证明, 一些主要农作物杂交种的增产幅度是

很大的。玉米自交系间杂交种，通常其籽粒产量可超过其亲本自交系两倍，在生产上一般可增产20~30%。据辽宁丹东市农科所（1977年）对全省19年杂种玉米区域试验分析，在226个点的2530次的试验中，供试杂种比对照平均增产19.4%；杂交高粱一般比常规品种增产30~50%，高的可成倍或几倍的增产。杂交水稻我国1977年推广了3,300万亩，1979年约为7,000万亩，据广西、广东、湖南、湖北、四川、江西和我省的统计，比常规品种增产20~30%。湖南省1976年种植杂交稻123.5万亩，比常规品种增产40%以上；其中衡阳地区50.2万亩，比该区历史最高产量增产70%。杂交小麦，1977年我国推广2,000亩，增产15%；棉花的杂种优势不论是在陆地棉内还是在棉种之间，一般都能增产25~35%；油菜杂交种，一般可增产30~80%。

关于产量的构成因素，玉米是由每株穗数、每穗粒数和粒重所组成，而每穗粒数又由每穗行数和每行粒数所组成。据江苏农学院1976年研究，杂种一代与亲本相比，每株穗数没有杂种优势，每行粒数优势指数平均达到173.1%，粒重达到127.8%，而每穗行数变化则较小。虽然每穗行数的优势较小，但遗传能力却较强，因此，选配杂种玉米在考虑其他性状的同时，应当选每穗行数较多的亲本。高粱产量的构成因素，是由每株粒数和粒重组成的，也有人认为每穗的小穗与分枝数也可作为一种成份来考虑。布卢姆（Blum）等研究结果表明，高粱杂种一代粒数增加是增产的主要原因，生产实践也证明，杂交高粱穗大粒多，同时千粒重也较高。水稻产量的构成因素，由每株穗数、每穗粒数和粒重所组成，杂交水稻分蘖力强，单株穗数要超过亲本1—2倍，一般每穗150粒左右，主茎穗高的可达300粒，千粒重较亲本也有所提高。

（二）杂种优势在生长发育上的表现

杂种一代在生长发育上的优势，主要表现在以下几个方面：

1、幼苗的生长发育：杂种优势的一个重要表现，就是种子发芽率高，发芽快，幼苗生长快，初生根数目多，体积大，干物质积累较快等。有人认为，杂种幼苗生长旺盛是由于种子体积大、胚发育良好、含贮藏物质多的缘故。有人甚至提出，胚的大小可作为预测杂种优势的指标。有时重种子长出的幼苗，在体积上和重量上都比亲本种子好，但有时杂种种子不一定具有大胚。因此有人认为，种子内部酶的活性有重要作用，很多杂种种子的活性比较高，能将贮藏物质迅速分解，及时供应幼苗生长的需要，保证了生长优势。大量资料证明，种子贮藏物质的利用强度、幼苗生长势与最后产量之间成正比的相关。杂种幼苗的细胞分化也比亲本开始早。杂种玉米的幼茎发育粗大，木质部导管的

直径和数目都大于自交系。杂交幼苗在短期内发育成体积大的植株，形成较大的同化面积，从而为高产奠定了良好的基础。

2、根系的生长与营养吸收：杂种一代根系生长有明显的优势。杂交水稻根多，根长，根粗，发根力强，分布广，扎得深。由于根系强大，活力旺盛，吸收能力强，地下部分的吸收与地上部分的生长比较协调，因而茎秆粗壮，耐旱抗倒，再生力也较强。上海植物生理研究所等单位研究表明，在后季稻移栽时，将秧苗的根系全部剪去，然后水培5天，观察幼苗的发根能力。结果是：杂交稻南优三号每株平均发根22.8条，其亲本二九南1号为15.3条，国际611为11.4条，推广良种广陆矮4号只10.3条。其根系的干重也显著地超过亲本和推广种。由于杂交水稻发根力强，根系在数量上远远超过亲本品种和推广种，所以，其根系的活力和吸收能力就表现出明显的优势。上海植物生理所等单位的研究还发现，剪去根系的秧苗，待水培发出新根后，置于含 P^{32} 同位素水溶液中，两天后无机磷的吸收量以杂交种最高。又如在移栽后的分蘖期，对植株进行伤流量测定。结果表明：南优三号的伤流量显著大于父本国际611。杂交高粱和杂交玉米的根系较其亲本自交系显著地增多。杂交小麦的情况也是如此。山西省运城地区农科所调查表明：杂交小麦的单株次生根为41.7条，比对照种增加9.9条。还有研究资料指出，杂种一代的根系在单位时间内，单株根系吸收和运转的磷和钾数量分别为一般品种的4—5倍。

3、植株高度：植株高度的杂种优势是杂交一代的共同特征。玉米高粱杂种一代的植株高度超过两个亲本中的任何一个，杂交水稻和杂交小麦的株高大多介于双亲之间或倾向于高秆的亲本。杂种一代的植株生长速度也较快，生长快的原因不是细胞体积的增大，而是由于细胞数目增多的结果。杂种植物的分生组织特别活跃，有丝分裂的周期缩短，分裂频率增高，分生细胞能长时间地保持分裂能力，故能长得快，植株也较高。

植株高度这个性状，对不同的作物来说，利弊各不相同。对以植株为直接收获对象的如黄麻和甘蔗等，植株增高可以获得较高的产量；而对于水稻、小麦、玉米和高粱等禾谷类作物，较高的茎秆，往往会造成倒伏，以致减产。所以，对这些作物来说，选择矮秆的亲本来配制组合是十分必要的。

4、早熟性：早熟是一种重要的农艺性状。由于复种指数的提高和一些自然灾害的影响，各种作物都要求早熟高产的品种。杂交高粱、杂交玉米和杂交小麦，其生育期基本上介于两亲本之间，或略偏早。河北师大生物系对杂交小麦熟期的研究表明：在123个

组合中，抽穗期早于双亲的占34.95%，介于双亲之间并倾向于早熟亲本的占35.77%，晚于双亲的仅13.82%；其他的研究也得出相似的结论。因此，只要利用早熟的亲本，选配早熟的杂交组合可能性是很大的。但是，也有一些作物或品种的生育期遗传比较特殊，如高粱康拜因60、大八叉和永55（萨拉）等配成的杂交种，生育期变化很大。如3197 A不育系高粱和康拜因60配成的杂交一代，在山西北部其生育期介于双亲之间，在河南、山东等地其生育期大于双亲本。永55（萨拉）生育期长达150多天，它与中国高粱进行杂交，杂种一代较亲本早熟，其原因可能是品种遗传性与新的特殊外界条件作用有关。一般高粱品种均是短日照作物，日照越短，生育期越短；日照越长，生育期越长。而康拜60等品种，日照越长，生育期变得越短，相反在日照越短的地方，生育期变得越长。所以，在杂交种选育过程中，对于这些例外的情况应加以注意。

5、分蘖力：杂交水稻的分蘖力具有明显的杂种优势。杂交水稻在秧田期就表现出分蘖早、分蘖快的特点。上海植物生理研究所等单位观察表明：南优三号、南优六号等杂交种作单晚栽培时，杂交种在播种后12天开始分蘖，四叶期出现两个分蘖，七叶期可达5个以上分蘖，而且秧田分蘖移栽后多数都能成活。杂交水稻移栽后，在本田期表现返青快、分蘖开始期比父本提早4天左右，单株分蘖数比父本增加5—6个，单株成穗数也优于亲本品种。杂交小麦的分蘖与成穗情况，据河北师大生物系植物生理组和遗传育种组研究，杂种的分蘖力明显地倾向于分蘖力较强的亲本，在拔节后，分蘖在两极分化过程中，杂种分化大蘖较多，成穗率也较高，表现超亲遗传。

（三）杂种优势在抗逆性能上的表现

杂交种对外界不良环境条件的抵抗力显著增强，杂交高粱尤为突出。观察表明：杂交高粱的根系比普通高粱发达，而且入土较深，可达1米以上。所以，对于干旱的抵抗力较强，在久旱的情况下，普通高粱显著减产，杂交高粱仍能获得较好的收成。杂交高粱不但抗旱而且耐涝，河北省乐亭县农场1964年种植的杂交高粱，从定苗后第10天到收获一直浸在水中，不但没有涝死，而且较对照高粱增产70~98%。因此，群众称它为“北方的水稻”。杂交高粱还耐盐碱，在重碱地上普通高粱不能立苗或者大量缺苗断垄，杂交高粱却能全苗满垄，生长良好。河北省沧州地区农科所试验资料表明：播种时耕层（0~15厘米）含盐量达0.382%时，杂交高粱出苗仍不受影响；中期（孕穗以前）耕层含盐量达0.541%时，仍能正常生长，并获得一定的产量，比普通高粱增产57.7~64.1%。由于杂交高粱高度耐盐碱，在盐碱地区群众称它是“碱地之花”。此外，杂交高粱对黑穗

病和各种叶部病害，均有较强的抵抗力。

国外大量的研究资料也表明，作物对不良环境条件抵抗力的增强，也是杂种优势的一种表现。波祖克等研究证明，杂种玉米在低温下的发芽率高于亲本，幼苗生长也较快。他们将二至三叶期的玉米幼苗分别在 -1°C 和 -2°C 的小室内冷冻12小时，然后取出放于露天下3~4天。受害情况是：在 -1°C 下差不多所有植株都存活下来，在 -2°C 下存活数目就大为减少，但所有杂种玉米幼苗存活率都超过亲本。由于低温对色素的影响最大，他们在冷冻试验的前后，测定了植株的色素含量，结果杂种植株的色素含量在各个生长时期都是最高的。杂种植株对高温的忍受力也较强。萨哈巴佐夫用短时间热处理（ $48\sim 53^{\circ}\text{C}$ ，10~20分钟）鉴定有机体对热的忍受力。结果发现杂种植株的半致死温度比亲本高 $2\sim 3^{\circ}\text{C}$ ，并有明显的规律性。此外，杂种植株对紫外光、高频电磁波等极端条件的抵抗力也比自交系高。他们认为杂合性细胞处于特殊的生物物理状态，从而改变了它们对环境物理因子的反应力。

杂种抗逆性能增强和适应性的提高是分不开的。一般杂种的自我调节作用比较强，表现型的稳定性比较大，因而在环境条件发生变化时，它们受到的影响比较小。例如杂种番茄在 $18\sim 19^{\circ}\text{C}$ 、600~400呎烛光下，或在 $14\sim 15^{\circ}\text{C}$ 、200呎烛光下都能开花结果，而亲本在上述两种条件下却不能开花结果。杂种番茄当由 $14\sim 15^{\circ}\text{C}$ 与高光度下移到 $18\sim 19^{\circ}\text{C}$ 低光度下生长时，它的生长速度仍然不变，而亲本植物当环境条件发生同样的改变时，生长速度却受到抑制，4~5天后才能恢复到原来速度。可见杂种植物对环境的变化，感受性比较小，适应能力强。

杂种植物的表现型稳定性在很大程度上与生理功能的特性有关。鲁勃佐娃发现杂种玉米的父本，在干燥多阳光的气候下光合作用进行旺盛，这正是生长季节末期与始期的气候条件；母本在潮湿多雨的生长中期光合作用最盛。二者杂种兼有父母双方的特性，在整个生长期中光合作用都能旺盛地进行。

杂种植物对环境条件的较强适应性，还与它的生化上的多面性分不开。杂交以后由于遗传体系有差异的两亲本互相补充的结果，杂种就具有产生多种生化体系的能力，有些体系对环境中的光、温、养分、水分等条件具有不同的反应能力。当环境条件改变时，有机体内部的生化体系也发生相应的更替，保证植物在变化多样的环境下正常的生长发育。

（四）杂种优势在光合作用上的表现

植物生产力的高低，是在具体环境条件下光合活动的总结果。杂种植物产量增加的原因，主要是由于光合面积、光合时间或光合强度增加的结果。

1、光合面积与光合势：杂种植物一般具有较大的光合面积。杂交水稻由于分蘖多，分蘖快，长势旺盛，繁茂性好，叶面积系数最高能达到9，成熟期仍有4.5，而常规稻一般最高是7~8，成熟时下降到2.5。有关资料表明，杂种玉米的光合面积在各个发育时期都超过亲本。在开花期，杂种单株平均叶面积为3207平方厘米，而亲本只有2522平方厘米，杂种叶面积保持的时间也比较长。约翰逊（Johnson）发现玉米叶面积指数具有杂种优势现象。杂种一代的产量与叶面积指数及株高之间有显著相关，植株高大者，叶面积也大。植株中部的叶面积指数对穗的作用最大而且稳定，但植株顶端与基部的叶面积对产量差异的影响却最大。河北师大生物系也发现优势杂种玉米的光合面积超过自交系。杂种在前期叶面积增长快，后期衰老较慢，长时期保持绿叶状态，因而提高了光合势。杂种玉米的光合势为亲本的181.7~200%。杂种高粱主茎上叶片数、叶面积与工作面积都超过亲本，光合势为亲本的两倍。在冬小麦上情况也与玉米相同。可见光合势的提高，是优势杂种产量提高的原因之一。

2、光合强度：在很多情况下，优势杂种植物的光合强度也提高了。研究表明，杂交水稻南优三号抽穗期光合强度为16.7毫克 CO_2 /厘米²/小时，比国际611的16.4毫克，增加0.3毫克；而南优二号抽穗时的光合强度为17.5毫克 CO_2 /厘米²/小时，比父本国际24的16.9毫克，增加0.6毫克。河北师大发现杂种玉米光合强度为其亲本107.6~128.5%，特别是在苗期与灌浆末期差异更显著。同时强优势杂种又超过弱优势杂种。在棉花上，种间杂种的光合强度高于亲本，但品种间杂种的光合强度仅居于两亲本的中间，可见杂种光合强度的提高与亲本的差异程度有关。在高粱、向日葵与番茄上都发现类似的情况，这种差异是受遗传控制的。高粱杂种田间植株净光合生产率比亲本低，其原因是由于杂种叶面积大，彼此遮荫，造成不利于光合作用的缘故，而不是由于遗传原因所引起的。但伊色尔与华莱士（Izhar与Wallace）发现菜豆品种间杂种的光合率低于亲本平均值。大豆品种间产量的差异不是由于光合速率的不同所造成。可见光合强度与杂种优势的关系，在不同植物上情况是不同的。

3、同化产物的分配与灌浆过程：优势杂种在籽粒产量或干物质产量方面都超过亲本，这是光合面积、光合时间、光合强度与呼吸强度的综合结果。同时杂种的经济系数也高于亲本，这表明有较多的物质流入籽粒。杂交稻具有二氧化碳补偿点低的特点。据

测定，抽穗扬花期南优三号二氧化碳补偿点为765 P P M，比父本国际661低4 P P M，比母本二九南一号低12 P P M。具备这一特点，杂交稻就能在常规稻不能积累产物的二氧化碳条件下积累有机物；同时，它的养分运转功能也较优越，制造出来的有机物有较多的部分流入籽粒，使它的谷草比率高于常规稻。河北师大试验表明，杂种玉米在抽丝到成熟期间，干物质积累总量比亲本大4~6倍。杂种植株在生长后期光合性能良好，灌浆期长，灌浆强度高，因此，同化产物分配到籽粒中的比较多。由开花期到开花后三周是灌浆高峰期，这时杂交玉米的灌浆强度显著地高于亲本，以后灌浆强度逐渐降低，但杂种强度仍在亲本之上。特别是强优势杂种表现突出，在灌浆末期又出现一次高峰。这些变化说明优势杂种经济系数所以提高的原因。国外也有人证明，玉米杂种种子每天干物质增长量超过亲本，授粉后5——6周达最高峰。杂种子粒产量高主要决定于种子后期发育。

4、叶绿素含量：杂交水稻叶色浓绿，叶片中叶绿素含量较高。据测定，南优三号的叶绿素含量比父本国际661高0.2~0.5毫米/克鲜重。苏里金证明，杂种玉米叶绿素a+b的含量高于自交系。叶绿素杂种优势与生长发育上的杂种优势相平行，因此，叶绿素含量可作为玉米杂种优势的一个生理指标。欧百曼与勃勃娃发现玉米叶绿素a含量比亲本提高很多、黄体素与胡萝卜素也有所提高。生长旺、产量高的杂种色素含量也最高，只有叶黄素下降了。棉花种间杂种叶绿素总量超过亲本31.7~33.4%。叶绿素含量与产量成正相关，产量在F₂、F₃代中逐渐下降时，叶绿素含量也相应下降。弗莱明与帕尔默（Fleming与Palmer）证实了叶绿素含量的杂种优势现象，但叶绿素含量与产量之间没有关系。可见叶绿素含量不是产量的限制因子，叶绿素含量提高只是杂种优势的一种表现。

四、杂种优势产生的原因

杂种为什么会有优势，优势从何而来？早在1763年柯路得（Koelreuter）就开始对杂种优势现象进行了研究，但由于当时对遗传学尚属无知，故不能提出什么比较合理的解释。后来孟德尔（1866年）通过对豌豆杂交的研究，虽然奠定了遗传学上的一些基本规律，并对豌豆的杂种优势现象也作了一些观察记载。同时首次提出了“杂种活力”（Hybrid Vigor）这个名词，并加以说明，但仍然没有作出明确的解释。直到达尔

文(1876年)对这个问题进行了广泛的研究,开始揭露这一现象的本质,在他的名著《植物异花授粉与自花授粉的效果》一书中,对这一现象作出了较明确的解释。认为杂种优势是由于“两性因素具有某种程度的分化所致”。

然而,由于当时学术交流上的局限性,孟德尔和达尔文彼此都没有看到对方的著作。因此,达尔文不可能进一步用孟德尔的遗传因子学说来解释杂种优势现象。直到二十世纪初,孟德尔学说重新被发现以后,对杂种优势现象作为数量遗传研究的一个方面,才引起了重视。并由伊斯脱和肖尔在1910年前后,对玉米进行了杂种优势利用的具体研究以后,才从遗传学上提出了一些解释。后来由肖尔(1914年)创造了“杂种优势”这个词,以区别孟德尔所指出的“杂种活力”的概念。当然,现在这两个名词实际上已成为同义语。

当时,对杂种优势产生的原因,曾提出两种不同的解释,以后便形成了两种不同的学说和两个不同的学派。

(一) 有利显性因子说

达文波特(Davenport)1908年提出一种看法,认为生物体由于通过了自然选择和适应过程,在大多数情况下,显性性状往往是有利的。在这个理论基础上,白鲁斯(Brue)1910年提出显性学说,认为杂种优势是由于杂种一代综合了原来分别存在于两个亲本中的有利显性因子或部分显性因子,而掩盖了相对的隐性不利因子的结果。这个学说,以后又为琼斯等人于1917年所发展,并增加了连锁的概念。

这个学说认为,对生产有利的数量性状是由许多显性基因所控制,它们的相对隐性基因对生长不利。自交促使这两类基因变成纯合状态,隐性基因纯合后,就引起生长势减弱。一个自交系既具有许多显性基因,又有一些不利于生长的隐性基因,它们还有一定的连锁关系。所以,自交系的生长势,往往是比较衰弱的。不同自交系的基因型各不相同,当它们进行杂交后,杂种植株内,在许多不同位点上都有显性基因抑制着它们相应的隐性基因,达到取长补短的作用。在这种情况下,具有显性基因的位点就会增加,杂交种就能发挥出超过亲本自交系的强大生长势。也就是说,杂交种任何位点上只有显性有利等位基因在产生优势中发生作用。这样,当有利显性等位基因的位点存在越多时,所表现的杂种优势就越强。

例如,让两个不同自交系进行杂交,它们的遗传组成假定有5个基因点的不同,而它们之间又有连锁关系,杂交后所产生的杂种第一代可用下列图解表示:

$$\begin{array}{c}
 p \quad (\text{自交系甲}) \quad \begin{array}{c} aBCdE \\ aBCdE \end{array} \times \begin{array}{c} AbCDe \\ AbCDe \end{array} \quad (\text{自交系乙}) \\
 \downarrow \\
 F_1 \quad \begin{array}{c} AbCDe \\ aBCdE \end{array}
 \end{array}$$

这里，可看到两个亲本都各有 3 个基因点具有显性基因，两者除 C 点外各不相同。在 F_1 由于显性基因的互补，在 5 个基因点上都有显性原因存在，由于不同位点上显性基因抑制着它们相应的隐性基因，隐性基因的不利作用不能表现出来。于是， F_1 就出现了最强的杂种优势。同时，由于 F_1 的基因型是一致的，当它们在田间生长时，就显得分外整齐。所以，这一学说的基本观点是：杂种优势的产生正是由于有利显性基因的相互补助。

玉米自交系间杂交种在生产上应用，其理论基础可以说是“显性说”。如玉米自交系育种中的聚合改良法，可以用来改良一个杂交种的两个自交系，而又使这些自交系不失其原有配合力，其理论依据便是显性说。在运用此法时，是用单交种 $A \times B$ 与其每个亲本回交，得到新的自交系 $A' (AB)$ 和 $B' (BA)$ 。这样，每个自交系各带有第二个亲本的很多基因，由于每个亲本的一些有利显性基因可以得到聚合、积累，因而在杂种的杂合性减低的同时，其产量应当能增加。即此时 $A' \times B'$ 的优势要大于 $A \times B$ ，实践证明也确实是如此。

诚然，应用显性说能够解释一些杂种优势现象，而且在杂种优势的利用中也有一定的指导意义。但是，它对另一些杂种优势现象的解释就比较困难，这说明这个学说还存在着一定的片面性。例如，有时往往一个双交种的产量并不比好的单交种差，而显性说对这样一个实际问题就难以回答。

（二）杂合说

杂合说也称超显性说。这种学说的前身是由伊斯脱和肖尔（1908年）提出的所谓刺激说，即认为杂种优势的现象是由不完全属于孟德尔式的杂合性刺激作用所造成的。后来伊斯脱（1936年）又发表了稍为改变的看法，采用了孟德尔式的概念来解释杂种优势现象。

这一学说承认基因型的杂合性是产生杂种优势的根本原因。杂合说这一基本观点，在含义上与达尔文的杂交有益的原因在于亲本配子的分化（异质性或者说是差异）的观点是很近似的。

这一学说的看法是，两个自交系的基因型差别越大，它们的杂种优势就越明显。当然，显性说也是承认这点的。分歧点是杂合说认为这种差别只是发生在同一基因点上，一个等位基因点不是只有显性、隐性两种变异，而是可以分化为不同结构和生理功能的多种形式。例如，由 a 可以分化为 a_1 、 a_2 、 a_3 ……等。如以基因型 a_1a_1 的一个自交系和另一个 a_2a_2 的自交系杂交， F_1 应具有 a_1a_2 的杂合状态。由 a_1 和 a_2 间发生的相互作用，杂交种产生的某种反应物，将比纯合型 a_1a_1 或 a_2a_2 亲本所产生的单独效果大，从而导致杂种优势。这里 a_1 和 a_2 并无显隐性关系，它们之间的共同作用都能显示超出显性之上的效应，所以，杂合性也叫超显性。超显性这个词，是由黑尔（Hull）在1945年提出来的，他的观点与伊斯脱基本一致。

这个学说刚提出时，还缺乏直接证明杂合体的优势比纯合体高的真实性实验材料。因此，这个学说在提出的初期还未受到应有的重视。值得提出的，这一学说的产生和显性说一样，都有一定的实践基础，它们都是联系杂交玉米育种的实际任务的解决，经过研究而提出来的一种学说。当然，它们还需要经过各方面的实践检验。

经过一段时期，由于各方面的实践研究，觉得有些不能为显性说所解释的优势现象，有时却往往又能用杂合说来解释，于是杂合说也就逐渐引起了人们的注意，并相继提出了一些支持杂合说的试验根据。

比如，显性说不能说明的玉米双交杂种优势，就可以用杂合说来解释。

玉米双交种，一般是由四个非亲缘自交系杂交配合而成的。如果用显性等位基因抑制隐性有害基因的作用来说明的话，那么，当两个杂交种进行杂交时，由于配子分离和成对基因重新组合的结果，就应当形成更多的纯合或杂合的有害隐性基因。这样，它们在生长势方面，就应当无疑的比单交种差，而实际上，有时并不是如此。这种实际情况，与杂合说的理论倒是非常符合的。当每个位点有等位基因群存在时，那么双交种的杂合程度，就可以与单交种一样，双交种的优势，就不一定比单交种差。

例如：自交系 $a_1a_1 \times a_2a_2$ $a_3a_3 \times a_4a_4$

↓ ↓

单交种 a_1a_2 × a_3a_4

↓

双交种 a_1a_3 a_1a_4 a_2a_3 a_2a_4

从上例可见，双交种的基因型杂合程度和单交种一样。所以说，双交种的优势并不

比单交种差。这里杂合说不仅圆满地解释了这个为显性说所不能解答的问题，而且对我们配制玉米双交种，还提出了积极的启示。这就是在选配杂交组合时，应该考虑到亲本的亲缘关系，如果用来自同一个品种的四个自交系来配制双交种，它们的杂种优势是很难得到的。因此，应该选用在多数位点上带有不同等位基因非亲缘纯合自交系来配制双交种。

但是，杂合说也并不是完整的。例如，它对前面曾提到过的聚合改良法就不能解释。因为用聚合改良法育成的自交系所得的杂合性减少，与根据杂合说所予期的丰产性的降低，并不相伴发生；相反，某些杂交种的产量反而经常要高一些。

以上所介绍的显性说和杂合说，是本世纪初以来，对于杂种优势现象最主要的两种理论解释。他们虽然在论点上有区别，但有时也并不是完全相互排斥的。例如，有人曾用番茄进行试验，品种甲缺乏合成维生素B₆的能力，品种乙缺乏合成烟草酸的能力，把这两个品种杂交，结果F₁既能合成维生素B₆，又能合成烟草酸，这证明显性说是对的。而且F₁产生这两种维生素的能力又超过了亲本，这又证明杂合说又是有一定道理的。除了这两种学说以外，还有几种稍有不同的理论学说，现简述如下：

（三）相乘效应说

这种学说实际上是第一种学说的扩大，是由鲍威斯（Powers, 1944）首先提出来的。他根据对番茄杂种属于多因子的一些产量性状的研究，认为在一些构成产量因素的性状之间，存在着一定的相乘效应。因为在各个产量构成因素，对于总产量所起的作用并不是简单的相加，而是有机的相乘。以后威廉士和季尔伯脱等人同样也认为，象产量这种复杂性状，是不可忽视其构成要素表型之间相乘效应的。这种学说主要是对多因子产量性状，是从表型上进行解释的。

（四）核质刺激说

首先也是由肖尔于1912年提出来的。他认为杂种优势是由于一个改变了的核在相对未改变的细胞质中发生了一种刺激所引起的。肖尔这种学说，实际上是对他先前提出的杂合（核）刺激说的一种补充，即除了考虑到由核内杂合性所引起的刺激以外，还考虑到由核质之间的杂合性所引起的刺激作用。

肖尔的这种补充解释，以后在学术界并没有受到多大的重视。但到了五十年代，却有不少学者，如米凯利斯（Milhaelis, 1951）、塔夫萨夫（Tavsav, 1953）以及希洛伯（Hirobe, 1956）等又重新提出，认为核质之间的相互作用也是产生杂种优势原因