

植物育种的杂种优势

[匈] A. 杨诺西

[英] F.G.H. 勒普顿 编

北京农业大学农学系 译

农业出版社

植物育种的杂种优势

(匈) A. 杨诺西 (英) F.G.H. 勒普顿编

北京农业大学农学系译

农业出版社

期 限 表

HETEROSIS IN PLANT BREEDING
Proceedings of the Seventh Congress of EUCARPIA
Budapest 24—29 June 1974
A. Janossy and F.G.H. Lupton
ELSEVIER SCIENTIFIC PUBLISHING COMPANY
AMSTERDAM-OXFORD-NEW-YORK

植物育种的杂种优势

(匈) A. 杨诺西 (英) F.G.H. 勒普顿编
北京农业大学农学系译

农业出版社出版 (北京朝内大街130号)
新华书店北京发行所发行 农业出版社印刷厂印刷

850×1168 毫米 32 开本 12.75 印张 336 千字
1981 年 3 月第 1 版 1981 年 3 月北京第 1 次印刷
印数 1—5,500 册
统一书号 16144·2051 定价 1.60 元

265229

目 录

杂种优势的遗传原理

- 杂种优势的遗传原理和进化原理 J. 麦克·基(3)
- 关于保持杂种优势群体遗传学的问题 J. 斯瓦勃(30)
- 近亲繁殖的一些理论问题 A. 巴林特(37)
- 小麦异源多倍体部分同源分子体系的表现
..... F. 加次亚-奥尔米道等(50)
- 在番茄选种中有关杂种优势的新问题 D. D. 布列日涅夫(59)
- 草莓杂种的杂种优势的新型式 R. 鲍尔(65)

杂种优势的生理

- 小麦杂种优势的生理基础 F. G. H. 勒普顿(75)
- 对杂种优势的生理和生物化学问题的看法 ... V. G. 康纳列夫(86)
- 普通小麦 (*Triticum aestivum* L.) 中的杂种优势、配合力和
光合作用 G. 普兰洪(105)
- 在提莫非维小麦 (*Triticum timopheevi*) 细胞质基础上不同
恢复源 (Rf-sources) 恢复育性的能力 J. 米劳尼克等(114)
- 乙烯利诱导小麦 (*Triticum aestivum* L.) 雄性不育
..... W. G. 胡海斯(120)
- 在试验室和苗圃条件下杂种优势效应的比较研究
..... F. 赛吉等(126)

杂种优势育种的方法

- 小麦中恢复性与环境的相互作用 G. C. M. 塞奇(135)

花卉中杂种 F_1 的选育	R. 赖曼-菲利普 (152)
多样性选择后的杂种优势	P. M. A. 泰格尔斯泰特 (168)
提莫菲维细胞质—基因互作的雄性不育性—能育性恢复体系在 恢复力育种上的某些进展	W. 奥登巴赫 (177)
奥地利有关冬小麦杂种优势的小试验	R. 罗恩 (186)
生产杂种 F_1 饲用牧草的可能方法	F. J. W. 英格兰 (195)
从亲本的信息预测杂种优势水平	R. L. 托马斯 (200)

异花授粉植物的杂种优势

异花授粉植物的杂种优势	Y. 德马雷 (215)
几种异花授粉作物的 F_1 杂种	C. 多尔斯曼 (231)
玉米单交、三交和双交水平上的奥派克-2 和正常同型杂交组合 在耐寒性上的杂种优势	D. 古普塔等 (248)
关于利用由细胞质雄性不育系配制的苜蓿杂交种的杂种优势的 可能性	Z. 伯伊德什 (253)
关于西葫芦 (<i>Cucurbita pepo</i> L.) 杂种优势的估价	B. 博克等 (261)
有关牧草杂种优势育种的评论	J. 罗特 (271)

自花授粉作物的杂种优势

自花授粉作物 (特指大麦) 的杂种优势	J. D. 海斯等 (285)
杂种小麦的问题及其解决的一些步骤——杂种小麦的现实性	Z. 巴拉巴斯 (311)
育性恢复之后的小麦杂种优势	E. 辛切斯-曼吉等 (328)
小麦杂交组合在某些产量因素方面的杂种优势和配合力	M. 克拉杰维克-巴拉里克等 (331)
苏联非黑钙土带普通冬小麦 (<i>T. aestivum</i> L.) 的杂种优势	E. T. 瓦连尼札等 (343)

在卡通瓦沙对杂种小麦的研究	厄娜·拉吉克等 (349)
小麦的杂种优势及其遗传因子	M. A. 费定 (352)
杂种优势在番茄上应用的新动向和新成果	
.....	CHR. 达斯卡洛夫等 (366)
水稻杂合性的遗传	V. A. 德尤巴 (369)

提交大会的论文摘要

部分异花受精种中的杂种优势	J. I. 古别罗-塞麦隆 (377)
综合品种的亲本选择和生长势的预测在鸭茅草 (<i>Dactylis</i> <i>glomerata</i> L.) 上的应用	A. 加勒斯 (383)
小麦花粉育性恢复能力与某些花的特性之间的相关性	M. 约斯特等 (386)
在小麦双列杂交中的配合力和杂种优势的表现	I. 米哈尔节夫 (389)
某些烟草品种间杂种上的杂种优势效应的研究	P. P. 诺索娃 (394)
在拟南芥菜 (<i>Arabidopsis thaliana</i> L.) 上杂种优势的数量研 究	H. EL 阿司赫米等 (398)

杂种优势的遗传原理



杂种优势的遗传原理和进化原理

J. 麦克·基 (J. MAC KEY)

瑞典 乌普萨拉瑞典农学院遗传和作物育种系

摘 要

根据广义的现代概念, 有正的或负的杂种优势; 有繁茂的、适应的、选择的或繁殖的杂种优势; 还有不稳定的或稳定的杂种优势。它们都可能被等位的、非等位的、原生质的以及母体的互作所控制; 这种相互作用可以说是具有遮盖的、抑制的、刺激的、互补的以及是剂量上调节的各种功能。等位的杂种优势取决于显性或超显性, 而非等位的杂种优势则具有超亲的、重组的和上位的成分。不同机制的相对重要性取决于繁殖体系和进化发展的时期以及方向。由于显性和非等位基因的杂种优势类型不如超显性那样能当作进化或育种的最终目标, 因此这种调节即使不是最适宜的, 也可称是恰当的。

在群体中, 杂种优势创造一个遗传良种要付出一个分离的遗传负荷。从考虑总生产率受损失出发, 可以把杂种优势看作一个微效体系, 而这种体系的贡献主要是保持了可塑性。如果一种调节是允许的话, 那么, 杂种优势的表现, 不是通过某种杂合平衡或纯合平衡, 就是通过单二体生物的繁殖而保持。杂合平衡是通过较小或

较大的基因区段进行的，纯合平衡则是通过等位基因变化前后的复制来进行的。两种方法对于保持基因型完整都是起作用的。在自花受精的二体的多倍性生物中，部分同源的杂种优势是一个非常有效的体系。

在现代农业和园艺方面，一致性比可塑性更为受人欢迎，凡是精心设计的保持杂种优势的方法都应予以仔细考虑。由于要在保持变异性的条件下促进永久性的重新组合，轮回选择和轮回杂交就成为重要的开端。

杂种优势定义

给杂种优势下定义是遗传学术语中一个比较棘手和有争论的问题，在过去一段时间里，这个概念的演变并非是没有意义的。既然大会已选择了杂种优势作为大会的议题，那么，现在将我们所要讨论的内容确定下来显然是适当的。

对于杂合性给予“有机体的细胞分裂、生长和其他生理活动”的特殊刺激作用，沙尔 (Shull, 1914) 采用了“杂种优势”(heterosis) 这个术语，其后 (1948) 他提出这一术语“应该不受一切假说拘束”(free from every hypothesis)，还提出“此后任何学者均可自由地给予他自己的解释，而不致被迫放弃“heterosis”这个词。

这个大胆的建议被热烈地接受了，其结果是使原始的概念有了重大的改变。沙尔关于“杂种优势就是大小、产量、生活力等之增加”的说法被进化论者所扩大，杂种优势也包括生存的优越性，即适应、选择和繁殖的优越性。对于这种增加上去的含义，杜布赞斯基 (Dobzhansky, 1950) 甚至建议用真杂种优势 (euheterosis) 这一术语来代替杂种优势。正如哈格伯格 (Hagberg, 1952) 所说的，一个术语一旦被一个科学家下了定义，以后简直

就不能清楚地用来包括不同的概念和给以新的定义,此外,对它作为原义的使用他不能加以批评。当鲍尔斯(Powers, 1944)和斯特恩(Stern, 1948)扩大了这个概念,用它也包括劣势时,沙尔(1948)显然是忽略了这种运用,但表示了他的不满。鲍尔斯(1944)关于番茄室数的例子就足以说明对负杂种优势的理论(表1)。

表1 番茄负杂种优势的例子 (Powers, 1944)

亲本品系或杂种	每个果实平均室数
P ₁ : 4110.....	9.6 ± 0.328
F ₁ : 4110 × 4101.....	7.3 ± 0.249
P ₂ : 4101 ...	11.7 ± 0.499

从进化的观点看,人们期望负杂种优势就是正杂种优势的逆转。由于同一个杂种在一种情况下可以表现出相对的优势,而在另一种情况下却可以表现出相对的劣势,或者对某一杂种优势的表现可能从完全相反的两方向予以评价,因此,试图找到一个完全新的术语是没有理由的。

有几个说明这一观点的实例可能还是恰当的。埃姆斯韦勒(Emsweller)等人(1962)认为百合杂交(*Lilium speciosum* × *L. auratum*)的一些杂种幼苗含有比两个亲本浓度更高的阿魏酸,这是一种正杂种优势的实例。通常这种酚化合物是被糖苷化所解毒。在杂种中这一过程至少肯定是部分地已经坏掉了,因而产生了恶性和一种显著的负杂种优势。

当扁鱼 [*Xiphophorus (Platyopocilus) maculatus*] 与剑尾鱼(*X. helleri*)杂交,一些杂种也长出赘生物——一种侵入的黑瘤(Gordon and Gordon, 1957)。这似乎可以证明只有负杂种优势。但是,具有快速生长黑瘤特性的鱼却比没有赘生物的个体比较能够抵抗不良的环境条件(如渗透压等)(Anders等, 1962)。

可以用来说明杂种优势的优点是不稳定的第三个例子是，在法尤米 (Fayoumi) 小鸡育种中，人们发现小鸡羽毛颜色和式样的单因子杂合子因“啄斗力强弱不同”(peck order)而有所差异，如果这些个体为集中饲养，则在群居中表现劣势，但如果为分开饲养，则成熟时在群居中表现优势 (Crauford and Smyth, 1964)。

从正杂种优势变动到负杂种优势可认为是一种机能，能使基因频率进行周期性调节以适应经常发生的环境变化。上述情况将适应于，比如说，一年中产生几个世代的物种。杜比宁和蒂尼可夫 (Dubinin and Tiniakov, 1945, 1946) 发现果蝇 (*Drosophila funebris*) 的不同染色体倒位频率的季节性周期，并且在夏季当繁殖和群体扩大到最高点时，杂合倒位体达最高峰。曼维尔和贝克 (Manwell and Baker, 1970) 指出，当群体的密度产生了选择压力即所谓马尔萨斯式的选择时，一个类似的机制在起作用。诸如在蝗虫、旅鼠、田鼠和鹌鹑等有周期性冲动的物种中，这样的过程是很重要的。

当相异的配子结合形成杂种时，沙尔 (1948) 把杂种优势解释成为“掩盖了真正的、可见的现象”。在这种意义上说，杂种优势是杂种活力 (hybrid vigour) 的同义语。他还把杂种优势说成“杂结合的刺激”。但是活力也可以通过同点等位基因 (homoalleles)，非等位基因作用和原生质作用来形成。在这里他的说法显然是前后不一致的。

对杂种优势只产生于杂合性这种提法应该极其认真地对待，因为他“分明还打算把下列情况包括在内，即相结合的配子之间的有效差异可能是由孟德尔基因以外的东西引起，正象这种差异也可由这样的孟德尔基因引起一样，即使后一种差异并不象孟德尔基因那样可以逐个进行分析”。他还提到异核体的活力 (heterocaryotic vigour) (Dodge, 1942) 是杂种优势的一个实例。

显然，杂合性不可能成为识别表型表现是杂种优势所必需的

条件。正如杂合性本身 (*per se*) 不授与杂种优势一样; 纯合性本身 (*per se*) 也不应排除杂种优势。这种对概念放宽的观点与事实也是相符的, 事实上以杂种优势为依据的遗传机制常常可以固定于纯结合中而不丧失表型的表现。而且, 一般测定杂种优势的方法并不把杂结合的因素和纯结合的因素彼此分开。

这样, 杂种优势至少可以从三个不同的方面来划分(表 2)。

表 2 现代杂种优势概念的详细划分

- A) 方向
 - 1. 正的杂种优势
 - 2. 负的杂种优势
- B) 功能
 - 1. 繁茂的杂种优势
 - 2. 适应的杂种优势
 - 3. 选择的杂种优势
 - 4. 繁殖的杂种优势
- C) 通过有性时期的遗传传递
 - 1. 不稳定的杂种优势
 - i 不稳定的杂合性的杂种优势
 - ii 异核的杂种优势
 - 2. 稳定的杂种优势
 - i 稳定的杂合性的杂种优势
 - ii 部分同源的杂种优势

有累加效应的等位基因位点的真正纯合性有助于测定杂种优势表型的反应, 但不理解就是杂种优势的遗传机制。

就其方向而论, 可以是正的, 也可以是负的。从表现而论, 可以是繁茂的 (大小、产量等方面的优势)、适应的、在它的有利性或不利性中的选择的和 (或者) 繁殖的优势。就对于下一代有性世代的遗传传递而论, 它可以是不稳定的, 因这与杂合性的自由分离有关, 或者是稳定, 因它不是在平衡的杂合状态中就是在纯合的状态中固定不变。所有这些方面都将被包括在广义的 (*sensu lato*) 杂种优势之中。育种工作者倾向于支持沙尔原来的定义, 并笼统地解释杂种优势是杂种与亲本相比, 杂种所显示的繁茂性和不稳定的优越性。这后一种概念可以说是狭义的 (*sensu stricto*) 杂种优势。

从以上定义出发, 无疑杂种优势可能以非常不同的、往往是

矛盾的方式表现出来。如果它反映了相对的优势，同样也反映了相对的劣势，这当然是明显的。但其它矛盾的情况也会发生。一个繁茂的、适应的或者选择的杂种优势可能与不育性相结合，因而无繁殖能力。一个繁茂的杂种优势也许兼带对于旱的敏感性或者发育过晚而有受霜冻导致不育的危险等等，因而在适应力、选择力或繁殖力三方面该是劣势。一个选择的杂种优势可能是在营养时期而不是在生殖等等时期呈现优势。还应该记住不同类型是重复的，而且可能更是要根据观察者所需要的那种分类方法来确定。

在不同表现型中，繁茂的杂种优势常常是限于对一个或少数几个性状的估价。同一个基因型甚至可以表现为对一个性状来说是正的繁茂杂种优势，而对另一个性状来说则表现为负的繁茂杂种优势。适应的、选择的和繁殖的杂种优势的概念是作为一个整体，总是评价个体表型的反应，而不是评价性状。对野生种来说，如果它不兼有一个或所有其它杂种优势表型，这种差别就使繁茂的杂种优势获得的价值有限。在人工驯化下，即竞争和选择常常是缓和了或者被置于人工控制之下，纯粹的繁茂性就应有更高的价值 (Dobzhansky, 1952)。

从以上所讲的来看，显然杂种优势是一种可以包括也可以不包括竞争能力的尺度。繁茂的、适应的和繁殖的杂种优势可以根据单作或者混合群体中的宽行距个体进行评价。然而选择的杂种优势却反映竞争能力，因此仅仅限于群体的研究。

因为探讨途径不同，所以至今还没有一个被广泛接受的测定杂种优势的方法，即证明杂种优势存在的方法。一个进化论者把杂种优势看作是保持遗传的可塑性和影响基因频率的一种方法。从这方面出发来比较杂种和亲本的平均数好象是合乎逻辑的，但是育种工作者对于不能超越双亲的杂种简直是不感兴趣的。这两种测定杂种优势的标准通常都是可以接受的，但是在不同的环境之下。那些从事研究自花授粉作物的植物育种工作者或许连第三

个标准都应该考虑，也就是杂种的优越性要超过所能获得的分离出来的最好纯合的个体。

杂种优势的存在，常常用确定群体中杂合子的数目并将它与随机交配下哈迪-温伯格 (Hardy-Weinberg) 平衡假说预期的杂合子数目相比较的方法来测定。但是这样一种测定并不是没有误差的。曼维尔和贝克 (1970) 指出，如果没有与两性间基因频率差异有关的正杂种优势，杂合子过量是可能的。如果样本是一个基因频率有差异的二个或更多的近亲繁殖的群体组成的混合体，如果发生同型交配或者多形性的性连锁，那末没有负杂种优势的杂合子缺乏是可能的。

杂种优势的机制

杂种优势包括纯粹重组的因素 (Williams, 1959)。这个事实可用鲍尔斯 (1944) 关于番茄果实产量的杂种优势这一经典例子加以说明 (表 3)。例子是，一个果实数多而个小的系与一个果实数少而个大的系杂交，全部收获果实的数量和大小都大大有所增

表 3 说明仅由于果实的数目和大小的重组而获得产量上超亲的杂种优势的三个番茄杂交组合 (Powers, 1944)

亲本品系或杂种	果 实 数	成熟株上果实的平均大小 (克)	果 实 产 量 (克)
P ₁ 4109	118.3 ± 12.91	12 ± 0.50	1364 ± 151
F ₁ 4109 × 4110	183.2 ± 13.32	16 ± 0.68	2876 ± 177
P ₂ 4110	109.3 ± 11.34	17 ± 0.58	1868 ± 149
P ₁ 4101	4.3 ± 0.32	119 ± 6.49	513 ± 39
F ₁ 4101 × 4103	20.5 ± 2.27	89 ± 3.66	1827 ± 196
P ₂ 4103	19.5 ± 2.94	55 ± 2.74	1066 ± 159
P ₁ 4102	4.4 ± 0.69	138 ± 12.81	607 ± 86
F ₁ 4102 × 4110	44.5 ± 2.52	55 ± 2.93	2428 ± 150
P ₂ 4110	109.1 ± 11.34	17 ± 0.58	1868 ± 149

长。这种杂种优势的型式可能基于遗传体系的完全独立的单位，而这种遗传体系本身与亲本相比可能只是中间型的反应（参看表 3 最后一例）。但是作为组成部分，这些单位仅仅由于它们作用的总和就能产生具有更高级的一种复杂性状的杂种优势。

有上述遗传背景的杂种优势通常称为非等位基因的杂种优势，它不但包括某种多基因性状的相互作用，而且也包括个别位点的相互作用。如果使用上位性一词的现代修正了的涵义，它被理解为非等位基因的表现型抑制（参看 Hollander, 1955），那么，上位性杂种优势就常被用作非等位基因杂种优势的同义词，但是含义的范围应该更狭窄一些。上位性杂种优势应被认为只是非等位基因杂种优势的一部分，这种非等位基因杂种优势也包括超亲的（相加的，累加的）和重组的（互补）杂种优势（表 4）。

表 4 作为调节体系的杂种优势的详细划分

- A) 染色体组的杂种优势
 - 1. 非等位基因的杂种优势
 - i 超亲杂种优势
 - ii 重组杂种优势
 - iii 上位性杂种优势
 - 2. 等位基因的杂种优势
 - i 显性杂种优势
 - ii 超显性杂种优势
- B) 原生质杂种优势
- C) 不遗传的母体的杂种优势

在一般讨论中，非等位杂种优势的这些不同型式，与调节体系在个别位点之内而不在个别位点之间的等位基因杂种优势清楚地区别开来。这样一种分类的理由是清楚的，但是理论家比实践的育种家总该感到更多的为难，因为在实验工作中由于连锁而使得非等位基因互作和等位基因互作之间如此严格地进行分类是不可能的。

然而幸运的是，由连锁程度决定的差别正好与理论上所讲的不同，这是因为在非等位基因水平上的互作和在等位基因水平上

的互作两者实际上是同一性质的。两种情形都能说成是遮盖的、抑制的、刺激的、互补的或者剂量上的调节。

等位基因互作的遮盖和抑制的效应，支持了杂种优势的显性假说或连锁基因的显性假说 (Bruce, 1910; Jones, 1917)，根据这一假说，有害的隐性基因在它们各自的显性等位基因存在的条件下就不能发挥它们的负作用。等位基因以刺激的、互补的或者剂量上调节的方式参与合作，这一点符合超显性假说 (Shull, 1908, 1911; East, 1908; Hull, 1945)，根据超显性假说，任何一个纯合体都不如杂合体好 ($AA < Aa > aa$)。

人们曾多次指出，杂种优势并不仅仅是一种由染色体组所控制的现象。细胞质基因也应包括在内，特别是由于核基因与细胞质之间的相互作用。关于这类机制的论据，直到汉森 (Hanson, 1960) 等报告杂种玉米幼苗的线粒体的活性与杂种优势的程度有关时，始终是非常稀少的 (参看 Jones, 1952)。这一重要的意见近来已由麦克丹尼尔和沙尔吉善 (McDaniel and Sarkissian, 1966, 1968)、沙尔吉善和斯里瓦斯塔瓦 (Sarkissian and Srivastava, 1969)、霍布逊 (Hobson, 1971) 以及麦克丹尼尔 (1972, 1973, 1974) 在植物方面做了广泛的研究，这里提出的只是少数几个研究成果。

业已证明在玉米、高粱、小麦、黑麦、小黑麦、豌豆和棉花中存在线粒体的多形性和互补作用。杂种有机体细胞中混合的线粒体的发生及其与杂种优势的关系不仅在昆虫和高等动物中发现 (Raicu等, 1970; Mukherjee 等, 1970; McDaniel and Greenwood, 1971)，而且也在微生物中发现 (Avers等, 1965; Wagner, 1969)。

线粒体是细胞质的细胞器，通常以三磷酸腺苷 (ATP) 的形式为合成和其它需要能量的过程提供能量。它们是可遗传的实体，能自我繁殖，包含 DNA，但是部分为核所控制。人们已经发现在