

种子基因库中种质资源的更新和繁殖：
科学依据

Regeneration and multiplication of
germplasm resources
in seed genebank:
the scientific background

E. L. BREESE

国际植物遗传资源委员会

IBPGR



种子基因库中种质资源的更新和繁殖：
科学依据

E. L. BREESE 著
佟大香 周明德 译
孟宪学 审校

国际植物遗传资源委员会(International Board for Plant Genetic Resources—IBPGR)是国际农业研究磋商小组(CGIAR)下属的自主的国际科学组织,成立于1974年。国际植物遗传资源委员会的主要职责是促进和协调国际的遗传资源中心的协作网,加强植物遗传资源的收集、保存、资料汇编、评价和利用,从而提高世界人民的生活水平。国际植物遗传资源委员会的经费由澳大利亚、奥地利、比利时、加拿大、中国、丹麦、德国、法国、印度、意大利、日本、荷兰、挪威、西班牙、瑞典、瑞士、英国、美国、联合国发展署及世界银行等国家和机构提供。

引文:

Regeneration and Multiplication of Germplasm Resources in Seed Genebank; the Scientific Background. 1989. Breese, E. L. International Board for Plant Genetic Resources, Rome.

编译者的话

本书是作者 E. L. BREESE 博士为国际植物遗传资源委员会写的种子更新繁殖方法科学可靠性的综合研究报告,1989 年由国际植物遗传资源委员会出版,书名为种子基因库中种质资源的更新和繁殖:科学依据。书中从繁育体系的生物学规则、繁殖生物学以及生活周期等方面讨论了种质库中种子更新繁殖的原则、策略、技术、更新过程中的主要问题和克服的途径,为恰当有效地更新繁殖提供了科学依据。

中国作物品种资源的收集和保存发展很快,目前已有 33 万份资源保存在国家种质库。种质库中种子的更新繁殖是资源保存项目的重要组成部分。随着时间的推移,中国国家种质库、各省农科院及有关专业所的中期库都将面临种子更新繁殖的问题。如何在更新繁殖过程中避免因基因丢失引起的遗传漂变和因无意识的自然选择因素造成的遗传漂移,从而保证繁殖材料的遗传完整性是基因库管理人员将要面临的重要课题。国际植物遗传资源研究所东亚办事处组织翻译了本书,供作物种质资源工作者和农业高等院校参考。

本书由佟大香、周明德翻译,由孟宪学承担了全书的审校工作。因时间仓促,水平所限,译文中不妥之处,望读者批评指正。

国际植物遗传资源研究所

东亚办事处

1996. 3.

前 言

农业科学家对种质资源保存重要性认识提高的速度是 15 年前国际植物遗传资源委员会 (IBPGR) 成立时所始料不及的。十五年来,为了保存而收集的种子数量以及为保存它们而建立的基因库的数量都在急剧地增加。

国际遗传资源委员会很重视根据现有的科学知识编纂指导手册,以便于基因库种子管理,因此十分需要有力的科学依据,以确保保存足够数量的材料以及它们所包含的遗传多样性。

样品更新是基因库管理中最关键的程序之一,在样品需要繁殖更新的时候,也是样品多样性最容易丢失的时候。现在更新实践的理论基础至少说是不可靠的,而且更新的费用是很高的,因此,在实践上常常使用折衷的办法。

曾在威尔士植物育种站工作的 Les Breese 博士参与了数量遗传研究以及数量遗传在牧草品种改良中的应用。受国际植物遗传资源委员会委托,他承担了关于评价实际应用的更新繁殖方法科学可靠性的综合研究,并提出了改进标准的建议。他参阅了大量的文献,写出了报告并提出了很多重要的科学问题。

国际植物遗传资源委员会出版 Les Breese 博士的报告,并建议每个种子库的管理员都应仔细研究这份报告。本书不是一本实用手册,也并不意味国际植物遗传资源委员会对所讨论问题的态度。确切地说,这是一本科学文献的评述,是 Les Breese 博士本人原来的一些中肯意见的精辟分析和提高。

我相信,这篇报告将会达到有关种质资源更新的科学讨论的预定目的。从长远看,将会形成更完善的管理措施。

Alison McCusker

国际植物遗传资源委员会研究部主任

致 谢

在该项研究过程中,我得到了贝尔茨维尔美国农业部 A. Stone 博士和他的同事们的帮助;在与埃姆斯、衣阿华、普尔门和华盛顿等地植物引种站的 R. L. Clark 博士、S. Dietz 博士及其同事进行的讨论中,他们对一些实践问题和费用提出了看法,我非常感谢他们的帮助和支持。我十分感谢国际植物遗传资源委员会的员工对此项工作的关心和支持,尤其感谢 Trevor Williams 博士的指导,感谢 Chris Chapman 博士的合作,以及 John Holden 博士与我进行有益的讨论并给予我的建议和鼓励。当然该报告陈述的观点由我本人负责。

E. L. Breese
Walse, 1989.

目 录

编译者的话

前言

致谢

第一章 研究的背景和范围	1
1.1 背景	1
1.2 策略:目标种,目的和态度	2
1.3 技术:繁殖程序	4
1.4 研究的范围及相关的科学技术领域	4
第二章 策略:基本的遗传原则和突出的问题	6
2.1 生态适应和群体差异	6
2.2 选择类型和群体结构	7
2.3 群体间和群体内变异的重要性以及取样策略	9
2.4 群体结构和繁育体系	11
2.5 生活周期、繁殖方式和繁育体系	11
2.6 混合式或大群源的利用	14
2.7 分子生物学的影响	15
第三章 技术:在种子繁殖过程中保持杂合和异质群体完整性所涉及的因素	17
3.1 引言	17
3.2 常异交物种	17
3.3 种子增殖世代数	18
第四章 异交作物的主要问题和克服的途径	20
4.1 突变	20
4.2 通过有效隔离避免花粉混杂	20
4.3 群体大小和遗传漂变	21
4.4 保持有效群体大小	23
4.4.1 概念和有关的因素	23

4.4.2	在世代繁殖中采用最大限度控制配对杂交的方法	24
4.4.3	控制的多系天然杂交:用混合花粉随机给母本进行人工授粉	25
4.4.4	用自然花粉进行多系天然杂交,从每个基因型中取出同样数量的种子	26
4.4.5	混合收获、自然授粉的多系天然杂交	27
4.5	避免自然选择造成的遗传漂移	28
4.5.1	概述	28
4.5.2	选择压力的变化	30
4.5.3	繁殖地点	30
4.5.4	种子休眠、种子老化和种子发芽	32
4.5.5	竞争和植株密度	33
4.5.6	繁殖发育、诱导(春化)和开花	34
4.5.7	授粉、结实率和收获	34
4.6	遗传漂变对遗传漂移的相对重要性	35
第五章	多倍体群体和多体遗传	37
第六章	兼性和常自交种以及无融体	39
6.1	近交和远交平衡	39
6.2	差异和群体结构	39
6.3	原始群体的取样	40
6.4	繁殖更新的方法和群体大小	40
6.5	无融合生殖	42
第七章	实际应用和标准的建立	43
参考文献		46

第一章 研究的背景和范围

1.1 背景

为了保证“将来的植物育种家们拥有现在的遗传资源并用于他们的育种项目”(IBPGR, 1985), 种质资源的更新是资源保存项目的重要组成部分。假定品种资源更新工作是遗传资源中心的责任的话, 就需要分配足够的经费, 周密地做好收集、保存、评价、鉴定和资料汇编的整体计划。正如大家所认可的那样, 在计划执行的过程中需要评估长期库、中期库及工作库的相对作用。

目前, 世界上主要种质资源收集品的大部分材料都是以种子的形式进行保存。这是保存大量登记材料并分发这些材料的最有效的方式。因此, 本研究针对通过有性繁殖更新和繁殖种子过程中所采用的策略技术与保持原始样品群体遗传结构的问题展开讨论。尽管我们应该注意到最新发展的无性繁殖作物离体试管保存技术(Withers, 1984)最终可能为那些生产种子有特殊问题(有时能生产种子)的无性繁殖材料提供另外一种保存策略(de Langhe, 1984), 但我们这里并不专门涉及无性繁殖材料的更新繁殖问题。在无性繁殖作物方面, Burton 和 Davies(1984)已经提到在保存一些多年生牧草时, 用无性系繁殖比用种子更能保存其遗传完整性。

Singh 和 Williams(1984)强调了必须考虑更新的策略和技术, 他们引用了一些实例, 在这些例子中, 原收集品中有 50% 的种质资源样品丢失了, 而其它样品中的相当一部分, 其遗传完整性也存在问题。这就提出了更新频率和更新方法两个问题。

要求更新的频率主要取决于原始样品的大小、需求量以及在贮藏条件下种子寿命长短等因素。近年来由于种子保存技术和保存设施的改进, 有些作物种保存的年限可能达到 100 年, 某些种甚至达到 100 年以上(Roberts 和 Ellis, 1984)。这对于减少长期库中种子频繁更新所需的费用和带来的问题是很重要的。但是, 这并不能减少中期库为评价鉴定、为向研究者或育种者提供材料而进行的种子繁殖(尤其是需要的种子量特别高时)所带来的问题, 也不能解决因收集的样品数量少不能直接入库和分发而需要繁殖所涉及的问题。考虑到补充种子供应的后勤问题, 有必要区别长期库种子的繁殖更新与中期库及短期库为分发利用而进行的种子繁殖, 这样使我们在种子生产中有可能采用不同的频率和标准。

当然, 繁殖问题的大小是由收集品样品大小决定的。Frankel 和 Brown(1984)以及其他学者已经指出, 过去 20 年来成功地开展了植物遗传资源的收

集。然而在有些情况下,这些收集活动使收集品的规模很大而且分散,这样给利用带来了困难,而不是促进了利用。这样多的材料就出现了很大的问题,不仅是鉴定和评价的问题,还有更新和繁殖的问题(Holden,1984)。因此,具有某些优越性的研究体系,如 Frankel 和 Brown(1984)提出的核心收集品的概念,就很自然地提到了品种资源的研究日程,以便进行有效的评价鉴定和更新繁殖。同时,在异生境(*ex situ*)繁殖出现特殊问题时,也要考虑采用原生境(*in situ*)保存的途径,比如某些野生种的保存(Plucknett 等,1987;Ingram 和 Williams,1984)。

1.2 策略:目标种,目的和态度

国际植物遗传资源委员会的活动是以现在和将来不可缺少的农业和园艺作物为主要对象,现在的重点已扩大到包括所有的粮食作物、饲草和重要的经济作物(IBPGR,1985)。保存种质资源的目的在于获得和保存现有的遗传多样性,并且通过先进的育种方法加以利用,特别需要保存和利用以下的材料:1)地方种和原始栽培种,2)遗传上的近缘野生种和杂草种,3)淘汰了的栽培品种和遗传亲本材料(Frankel,1984;Hawkes,1985)。因为改良品种的推广和土地利用的变化而带来的遗传丢失的威胁(Frankel 和 Bennett,1970),在收集策略上第一、二类资源显得特别重要(Plucknett 等,1987;Timothy 和 Goodman,1979;Harlan,1984;等)。

尽管这些种质资源包含广泛的生活周期、繁殖方式、繁育体系,而且具有不同的染色体或基因体系(Frankel 和 Bennett, *loc. cit.*),但在说明基因分布和遗传组成方面是有相关关系的,这些都是适应特殊生态环境和生命周期的产物(Mather,1973;Stebbins,1950),它们也是决定如何保持这些材料的因素,使其遗传多样性能得以保存。

在这些收集品中,预计什么样的种质资源能提供给现在和将来的育种者?这首先取决于这个作物的进化发展。开发程度不高的作物可能直接利用自然生态型(Furnbull 和 Griffin,1986;Breese,1983);在不发达的地区,地方种可能是将来育种的基础(Frankel 和 Brown,1984)。但是对于大多数粮食作物和经济作物而言,很明显,收集品的登记材料的产量和表现都不如目前特别先进农业体系中使用的优异种质资源。事实上,植物遗传资源收集和保存的必要性,部分原因是由于地方种和原始栽培品种被“高级”种质资源所代替了。就是对一些相对说来未充分开发的作物,如育种和选择的历史都很短的某些饲草,要发现一些比目前已经利用的种质资源还好的新材料的机会也是日渐稀少了(Burton,1979;Breese,1983)。因此,我们希望得到的主要是那些可以以特定的方式用于改良现有栽培品种和杂交种的基因或基因组合。

对于这些作物来说,遗传资源收集品的价值在于提供育种项目所需的特殊

性状新的遗传变异,尤其是作物对不良生物、气候和土壤诸因素的适应性和抵御能力。尽管不能确切地预见将来需要什么样的种质资源,但从目前迫切和可预见的需要来看,有如下几个方面(参见 Chang, 1985; Harlan, 1984; Plucknett, 等 1987; Frankel 和 Brown, 1984):

- 1)抗病、虫;
- 2)耐环境胁迫,比如极端温度、干旱、水涝、不良的土壤因素和污染;
- 3)改进物理的或营养的品质;
- 4)在特定的环境条件下提高干物质和籽粒生产的生理效应。

植物考察和收集的方法是基于这样一种概念,即在主要的环境限制因素下(气候、土壤、病害及人为管理等),植物已适应这些条件得以生存,保存基因型和群体的方法也基于此。这些适应性强的材料可以提供抗病虫害、耐环境胁迫因素和适应特殊生长条件的基因甚至等位基因。因此,收集的方法基本上是种群遗传生态学的方法。

但是,适应群体基本性状的遗传模式是一个必须要考虑的重要问题。在上面列出的目标性状中,除了某些抗病、抗虫性以外,很少能把遗传控制归于一个甚至几个主效基因。相反地,这些性状是数量性状,受环境因素的影响很大,并且取决于多个基因的共同作用,表现出复杂的遗传模式(广义上的多基因体系)。对这些数量性状而言,在一定环境条件下其表现型的表现取决于特殊等位基因总体(相互适应的基因综合体)的作用和它们间的相互作用,因此保存这些表现型的性状就是和保持特殊等位基因一样保存基因型平衡的问题。从这个意义上讲,基因型从概念上讲比基因更重要,至少在我们通过生理、生化和遗传方面详细研究,能更好地了解多基因体系内每个组成因素的作用以前,基因型的概念似乎是更重要的。

种群遗传生态学的方法把重点放在捕获和保存群体间表现出的多样性,而不是群体内的多样性,这样就可以利用由不同的自然和半自然选择而得到变异的不同模式。正像后面要讨论的那样,强调的是那些共同的等位基因(当地的),而不是那些在每个群体中很少的稀有等位基因(Marshall 和 Brown, 1975 和 1983)。等位基因的多样性可以通过具有不同等位基因系列的群体而得到。

这些考虑使国际植物遗传资源委员会(IBPGR)的收集策略越来越多地受到生态地理分布原则的影响,保证在收集品中有更广泛的适应基因型材料(Holden, 1984; Frankel 和 Brown, 1984)。这样收集的重点是适应的基因综合体,而不是单个等位基因。如果我们不否认这一点,那么,设计的繁殖程序必须尽可能地保存收集品的遗传完整性,这里的遗传完整性指的是该群体的基因和基因型的组成。

但是,这种方法的应用将取决于我们所说的收集样品(登记材料)群体的含

义,也就是取决于我们对那些决定地理分布、差异性质以及控制遗传组成和结构的遗传系统因素的了解。这些问题和它们对保存策略的影响方式早已受到重视(参见 Frankel 和 Bennett, 1970; Frankel 和 Howkes, 1975),从那时以来,在收集策略上一直有着很大的争论(Allard, 1970; Marshall 和 Brown Loc. cit)。目前,在进一步考察这些问题之前,我们需要概述一下影响繁殖策略的一些遗传参数。

1.3 技术:繁殖程序

假设种质库里的登记材料代表着一个经过适当抽样而得到的独特群体,携带某些具潜在价值的遗传特性,那么我们的目的就在于保证在不断繁殖的过程中尽可能保持这些遗传特性。

保持完整性的主要问题早已为人们所了解,简单地归纳如下:

a)由下列因素造成的混杂:

- 1)在受精的过程中掺杂了外来的花粉;
- 2)在收获、脱粒和包装的过程中造成的种子混杂;
- 3)基因突变。

b)由下列因素造成的遗传丢失:

- 1)等位基因的随机丢失造成的遗传漂变,尤其是小群体中容易发生这种漂变;
- 2)无意识的自然选择造成的遗传漂移。

对于第一方面的问题主要看种子是无性繁殖(无融合生殖)的还是有性繁殖的,如果是有性繁殖的,则要看繁殖体系是近交繁殖还是远交繁殖。繁殖体系不仅决定远交的危险,也决定群体的结构。完全的自花授粉和完全的异花受精是两个极端。绝对的无融合生殖(无融合结籽)或完全的自花受精在自然条件或半自然情况下是极少的。像我们将要讨论的那样,在大多数情况下,地方种尤其是近交作物的野生近缘种,通常存在一定程度的远交,这就导致群体的杂合性和异质性。因此,我们应该注意引起混杂中的与远交有关的那些问题。

1.4 研究的范围及相关的科学技术领域

在收集和采样中应注意生态学和遗传学之间的相互关系(种群遗传生态学),而制定保存群体遗传完整性原则时,必须对群体遗传结构以及随后的动态(群体遗传学)有深入的了解。这两方面都不可避免地需要考虑变异的性质,无论对数量性状还是质量性状,变异的性质在适应和进化方面都是很重要的。从这些主要的问题可以看到收集、保存及其方法的重要性。

在考虑生态、群体和数量遗传方面,主要问题是在繁殖过程中保持遗传完整性的原则和方法。但是,因为原始群体的采样应和这些样品登记材料的繁殖

程序一致,因此正确的收集策略也是必须的。

制定繁殖的指导原则是由遗传方面推理确定的。但是在实践中,最终的決定因素主要是该物种和群体的生物学特性,尤其是繁殖生理、种子生产潜力、授粉方法和传粉媒介等方面的作用。这些因素将决定其实用性,以及获得足够种子量与有效时间、劳力和设备等方面的费用。从这个意义上讲,必须分别考虑每个种,并根据下列因素考虑可接受的限度:a)隔离要求及方法,b)种子处理技术,c)有效群体大小和 d)生长条件,这样就可以尽量减少无意识的自然选择和遗传漂移。在考虑这诸多因素时,还必须建立一些不需在控制环境设施方面大量投资的地区进行种子的繁殖。

第二章 策略:基本的遗传原则和突出的问题

2.1 生态适应性和群体差异

在植物遗传资源收集和保存中采纳生态途径的方法是依据现在已经十分清楚的生态型间或农业生态型间的遗传变异现象。通过自然选择的作用使适应的基因型的形态适应它们所处的环境条件,这就形成了不同的生态型,或农业生态型之间遗传不同的现象。在这个意义上讲,生态型的定义就是由很多个个体组成的独特群体,群体内至少有少量的相互杂交,但这些个体拥有共同的基因源。这个定义似乎也适用于野生生态型和地方种,因为野生生态型的异交是普遍的(Frankel Galum, 1977),无论是野生生态型,还是地方种,近交或无融合生殖也很少是绝对的(Allard 等, 1968; Martin Adams, 1987)。繁育体系及它们控制变异特性的重要性将在后面详细讨论。

一些作者根据遗传生态学的基础综述了野生种群种内适应性的模式(比如 Frankel 和 Soule, 1981; Heslop-Harrison, 1964; Elkington, 1986; Breese 和 Tyler, 1986)。适应模式的差异明显地和环境变化的模式吻合。与光照、温度等气候变化有关的变异显著地呈片状或线状分布的趋势,但是在直线分布中也出现了由于土壤和生物因素影响带来的局部环境明显不连续而形成的差异。因此某群体的整体适应性取决于其对相互作用的环境综合条件,包括气候、土壤和生物因素的反应和适应。

但是在特殊的条件下,这些环境因素中的任何一个都有可能变成主要的限制因素,这样就强化了该群体特殊适应性的要求。这尤其与一些胁迫因素有关,包括抗病害、虫害、耐极高温和极低温、耐旱或耐涝、或耐其它不良的环境因素。因此这样的生态型是农作物抵御不良条件的遗传变异来源的原始材料。正如 Frankel 和 Brown (1984)所指出的那样,这些适应性中的某些是简单遗传的(比如某些抗病的类型),或者是多基因遗传的,但遗传力很强,在适当的条件下容易鉴别和测量。这些特性比较容易转移到优异的品种资源中,因此在育种项目中常有这种情况。

对其它胁迫因素的反应可能更复杂一些(Milthorpe, 1983)。比如,草的抗寒性取决于在临界光照和温度条件下的预寒锻炼,各群体之间这种预寒锻炼所要求的光温条件不同(Loenzetti 等, 1971; Fuller 和 Eagles, 1981)。小种专化抗病性可能是单基因遗传的,非小种专化抗病性(持久抗性)可能是数量性状,由多基因控制(参看 Parleriet, 1981; Plucknett 等, 1987)。因此生态上重要特性的变化是

复杂的,主要是多基因控制,同时受环境条件变化的影响。

这样的数量性状造成了操纵和转移的困难(MatherJinks,1982)。但是现在可以根据异型酶和限制性片段长度多态性(RFLPs)遗传标记做出详细的连锁图,这样就可以对数量性状进行更精确的遗传分析,这种方法已不断应用在一些作物种中(Paterson 等,1982;Stuber 等,1987;Allard,1988)。这样就可以用相似于Mather 和他同事们在40年代和50年代所采用的测定果蝇位点的方法,测量单个数量性状位点(参看Breese 和Mather,1957;Mather 和Jinks,1982),从而可以更准确地操作,最终更好地对该性状进行生物化学和分子分析。

一般说来,适应性很少是对单个环境因素的反应,或者只带来一个形态特性或生理特性的变化。对牧场多年生黑麦草(*lolium*)群体的研究就说明了这一点。该研究表明,植株在欧洲北部高纬度严冬地区的存活,与在南部高海拔地区的存活不同,不只是抗寒性的问题,还涉及到生长和繁殖发育过程中的一些机制(Breese 和Tyler,1986)。同样的,生长在废矿区的植株,不仅要具有耐重金属的特性,而且要适应营养低、干旱等限制因素(Humphreys 和Bradshaw,1976)。这些事实强调了在一个特定生态环境中的适应性,取决于在其环境条件的综合影响下植株正常生长和繁殖周期中一些生理过程的协调(Dobzhansky,1956)。也就是说一个群体的适应性将取决于整体表现型,就是整体基因型对环境条件以及环境选择作用的反应(Mather,1973)。因此不同群体之间的显著差异主要是数量性状而不是质量性状,这取决于很多基因及基因群(多基因系统)的精细调节,从而产生平衡的基因型。

这些群体之间遗传和生态的区别为从生理和遗传角度研究生态适应性的组成成分以及它们在特殊环境条件下的相互关系提供了可资利用的材料(Frankel 和Brown,1984)。这样,遗传和生态的区别有助于分析农业系统中生产的生理要素,以及在坚实的遗传基础上建立准确的生理选择指数(Cooper,1981;Wilson,1981;1984)。这些研究要求尽可能在保存的过程中保持这些群体的表现型特征以及基因型结构。细胞质分子的突变型(比如质体DNA)现在已为更多的人所认识(Plucknett 等,1987),但是现在还不十分清楚不同群体的质型之间的差异程度(参看Hayward 和Breese,1968)。因为细胞质来自母本,尽管胞质型也受选择变化的影响,但在保存过程中质型比基因型的问题要少很多。

2.2 选择类型和群体结构

Mather(1973)根据选择是否定向的、稳定的或间断的而将选择对持续变异的影响进行了分类。通过定向选择,使那些控制对主要环境限制因素产生适应性的基因或基因系统的正等位基因增加,诱发群体适应性发生变化,但这种变化与其它控制生长和发育的基因系统之间的协调平衡和连续平衡是合理的,从

而形成适应的表现型。对自然的或半自然的群体而言,定向的和稳定的选择都要持续足够的时间,才能对主要的环境胁迫力达到遗传平衡。对某些复杂性状而言,平衡基因组合(Mather, 1973)或相互适应的基因群(Dobzhansky, 1950),或协同的多位点群(Allard, 1988)是建立在它们本身以及与控制其它性状的基因有关的变化的连锁关系上的。对任何一个特征性状进行选择时,这些连锁与基因作用的多效性一起形成相似的相关反应。

Mather (1973) 引用一些证据表明每一种选择类型都有它自己的作用,不仅对等位基因的频率以及连锁关系有影响,而且对基因作用的模式也有影响,当然这种作用取决于繁育体系。对于常异交作物种而言,选择对杂合体起作用,定向选择导致一些表现出单向显性和重复型上位性的性状,这样保证在连续异交的群体中适应表现型的比例较高。但是在多基因系统中两个或更多位点的正基因(+)和负基因(-)在相斥期连锁在一起时,定向优势就会导致杂合优势(如果是紧密连锁,就成假超显性)。这个系统一般会导致近交衰退(或导致自交系之间的杂交优势)。相反,朝中心最适宜方向的稳定选择会得到一些主要由加性基因作用控制的性状(显性或双向显性基因作用较小)。

通过增加平衡连锁组合中等位基因的频率,且基因作用方式适宜,会导致异交群体有性世代的表现型更趋于一致,同时还能保持其遗传变异性。相反,常自交作物通过纯合条件下适应基因(和基因型)的固定而达到群体内一致。有关繁育体系间所有重要的差异将在后面的章节中详细介绍。

但是在自然和半自然的群体中,可能存在间断的(或不稳的)选择,对这种群体进行遗传鉴定要困难些。这个问题很复杂,可能涉及几个有关的过程,但有一点是明确的,即导致群体内产生差异,而不是趋于一致,常常涉及到基因型或基因之间频率依赖和密度依赖的相互关系(Mather, 1973; Antonovics, 1978; Bradshaw, 1984 和 Allard, 1988)。从植物育种的观点看,寄生菌或病害有关的频率依赖的相互作用是非常重要的。对以色列野生燕麦(*Avena sterilis*)的田间研究表明抗病性的多样性十分丰富,由不同形式的遗传抗性(多基因的或单基因的)综合相互作用使植株得到了保护(Browning, 1979; Dinooor, 1974; 由 Harlan, 1984 年引用)。例如有证据表明,如果一个群体有三分之一的植株抗锈病的一种致死小种,那末整个群体就得到保护。当然这种生态保护一直是植物育种和农艺学的目标(Wolfe, 1981; Watkin-Williams, 1985)。这种复杂的生态状况有力地说明,有必要在可能的地方进行原生境(*in situ*)的保存。特别注意的是这种原生境保存可以保持寄主植株和虫害或病原菌之间动态的相互作用,这样就可能进化成新的抗性基因。但是,现有的抗性基因的频率是很高的,应该很容易从收集材料中获得并保存它们。

其它重要的频率依赖的多态性包括在自交不亲和种中不亲和的等位基因

以及在雌雄异株种中的性决定。Bradshaw(1984)讨论了其它形式的不连续选择,其中小生境的多样性似乎是普遍的,这方面的资料已进行了整理。这样就得到了稳定的、有不同要求的基因型间的混合群体,就可以避开竞争灭绝。这在近交物种中是很容易鉴定的(Allard 和 Adams,1969)。这样对常自交物种,Allard 和他的合作者的研究(比如 Allard 等,1968)表明,涉及到高水平的基因型间的竞争的密度依赖和频率依赖的相互作用,可以导致群体内很大的变异性,这是由于偶然的异花授粉、杂交优势以及相互适应的基因型的相互依赖等因素造成的。显然由 Allard 和 Adams(1969)所定义的生态配合力可以保持农家种的变异性(Simmonds,1979),而这又可能进一步由于有意或无意的基因型混合的影响而增加其变异性(Martin 和 Adams,1987a、b 以及后面将要谈到的参考文献)。对异交物种而言,情况又不一样。典型的例子是多年生的牧草,它们可以通过无性繁殖(营养体)个体产生相互适应的丛群(参看 Antonovics,1979 和 Lements 等,1983)。这些单个的基因型不能通过有性世代进行保存,但可以作为种子群体遗传异质性的补充(Breese,1983)。

小生境多样性可以和不断增大规模的空间或时间等环境条件的变异相结合,这样不连续选择在完全不同的生境中就变成双向的定向选择。正如 Bradshaw(1984)和 Elkington(1986)所讨论的那样,尽管邻近地区之间存在基因流动,但如果选择的力量足以影响几个世代,在一个相当短的距离内就可能发生差异(Thoday,1972;Jain 和 Brandshaw,1966;Slatkin,1987)。

在变异大的地点,生境范围的划分,取决于收集人员对生态的评估。因此为保存材料而收集时,取样的最适宜的群体是由收集人员对生态差异的敏锐感觉决定的(Reid 和 Strickland,1983;Tyler 和 Chorlton,1976)。显然这样鉴定出的生境是随地区、地形、状况以及植物群丛等因素变化。因此群体大小和异质性取决于作物种、繁育体系、遗传变异的类型以及选择的力度等。因此对于不同的种和群体而言(比如异交作物与近交作物,一年生与多年生),需要分别考虑群体内的差异和变异性的程度。

2.3 群体间和群体内变异的重要性以及取样策略

从上面谈到的可以看到,自然的或半自然的群体(包括农家种)的遗传结构是由几种因素决定的,但是主要因素是繁育体系通过它对杂合性程度的影响以及对后代分离的影响。像所预料的那样,近交种比异交种表现出更大的差异,但群体内的差异较小(Brown,1978;Allard,1988)。相反,异交群体保持较高的变异,这种变异可以通过短期或长期选择加以利用(参看 Cooper 和 Breese,1973)。对于大多数育种者而言,收集到的材料的价值主要看已经由自然选择所带来的差异以及不同特性的表现,这样通过适宜的遗传手段就可以把这些优良的性状