

專題譯文集

雜種優勢論文選

(第一輯)

辽宁科学技术文献編譯委员会
中国农业科学院辽宁分院
沈 阳 农 学 院

43
17

杂种优势论文选

(第一册)

編譯者：沈阳农学院遗传教研组

出版者：辽宁科学技术情报研究所

发行者：辽宁科学技术情报研究所

印刷者：沈阳农学院印刷厂

印刷份数 1——2,000 (内部发行)

编 号 64——1 成本费 0.80元

緒 言

利用杂种优势以增加农业生产，虽古已有之，但近年来由于科学的发展，利用的面更为广濶，效果也大大提高。不仅在家养动物如家畜家禽方面广为利用，就在大田作物如玉米、高粱、棉花、薯类等作物，和果树、蔬菜以至于森林树木，也都广泛利用，增产效果是十分明显的。即以玉米为例，双交种比一般品种至少增产20%，甚至可达50%以上，所以世界各国莫不争相利用。

充分利用杂种优势，确是农业生产上增产的有效途径。

为了有效的利用杂种优势，必需对杂种优势的理论包括发生杂种优势的原因，机制，以及它生理生化等作用方面，要有充分的认识，同时对利用杂种优势的方式方法，以及如何应用在生产上效果最大，要有充分的了解。这方面国外已有大量文献加以叙述。兹将各国近年来有关杂种优势的主要文献，分批译成中文，以供国内教学、科研及农业工作者的参考。

第一辑内容包括译自英文五篇，俄文六篇及日文二篇，其中理论方面八篇，应用方面五篇，包括农作物、蔬菜及动物、家蚕等各个方面，以后将续译二、三、四辑。

我们尽力做到真实，畅达，但由于水平限制，错误之处，恐所难免，尚希读者指正。

沈阳农学院遗传育种教研组启

1963·10·1

杂种优势论文选

第一輯

目 录

绪 言

杂种优势概念的发展.....	1
杂种优势理论的进展.....	13
杂种优势的遗传基础.....	18
杂种优势和遗传平衡.....	23
杂种优势的生理本质问题.....	39
显性和超显性.....	45
杂种优势和自交退化的原因.....	55
关于作物配合力育种的原则和方法.....	63
玉米产量优势中基因作用的方式.....	90
玉米的一倍体.....	96
杂种优势在保加利亚几种蔬菜生产上的利用.....	103
提高动物生产力的某些遗传学前提.....	105
关于养蚕方面杂交优势的利用.....	114

杂种优势概念的发展

H·K·海 斯

1763年(伊斯脱 East 和海斯 Hayes 1912)寇劳特(Koelreuter)第一个研究植物人工杂种的杂种优势。1900孟德尔定律重新被发现后,生物界注意力集中在遗传学问题上,并且对杂种优势作为数量遗传的一个方面也重新引起兴趣。

现在大家都承认植物、动物和人类的性状是无数基因的作用、反作用和相互作用的结果。但是所遗传的不是性状而是在一定环境条件下反应的方式。这时,当变异性作为遗传变量加环境变量而表现时,我们可以说遗传变量是由于基因型而引起变异性的表现。当研究诸纯结合品系以及它们的子一代杂种的变量而加以估计时,遗传变量是排除了环境变量之后遗留下来的总变量的一部分。

本世纪初伊斯脱在康纳克铁苛脱(Connecticut)农业试验站,G·H·舒尔(G·H·Shull)在冷泉港(Cold Spring Harbor)开始了对玉米杂交和自交效应的研究,作者对伊斯脱这方面的工作有直接的了解,因为在1909年七月,作者是伊斯脱的助手,并和伊斯脱一起工作直到1914年。在1909年,伊斯脱叙述了玉米自交和异交效应的研究是由于这类知识对正确的玉米育种方法很重要这一观点出发的。在研究正常的异花授粉作物玉米时,还进行了菸草种间和种间杂交的研究,这就有机会来研究自花授粉作物的自花授粉和异花授粉的效果。1912年伊斯脱和海斯发表的材料有如下的叙述:

自然异花授粉物种由于自交而降低活力,自然自花授粉物种由于杂交而增加活力是同一现象的不同表现,这种现象就是异质性。亲本植株的所有性状都不相同时,杂交就产生异质性。近亲繁殖倾向于自发地产生纯质性。

在这个报告中,有些照片有一些意义,其中一张两个玉米自交系和它们的子一代杂种图,是最早发表的玉米自交系杂交得来的杂种活力田间观察图之一。伊斯脱告诉我如果这种材料曾经生长在玉米地带,那末这种杂种活力的证明,将能引起注意。

菸草的种间和亚种间的一些杂种一代,活力有大量增长。有些种间杂种是不孕的,有些种内品种间的杂交很少或没有增加活力,而另一些杂种的平均高度比它们亲本的平均高度增加25%。少数远缘种间杂交的活力很低,在*Nicotiana tabacum*和*N. glauca grandiflora*之间杂交是不孕的并且生长很弱。亲本和杂种的照片显露了这一事实,即在少数情况下缺乏活力已知是随杂结合情况而出现的。当然,这种不需要的组合,不论对植物育种家或是作为进化的基础,都是不重要的。

1910年,G·H·舒尔用清楚、简洁、明确的方式概述了玉米近亲繁殖和杂交育种的效应。在早期的遗传学研究者中,很少有遗传的复杂性概念。杂种活力在很多情况下是不清楚的孟德尔法则。杂种优势(Heterosis)的这个名词是舒尔所创,并在1914年第一次提出来。他用这个名词以避免这种混淆,即杂种活力(Hybrid vigor)在本质上完全是孟德尔式的,并且提供了一个方便的名词,以代替“异质性的刺激”这一措辞。

在这时候常常这样说：杂种增加的活力是由于基因型的杂结合状态刺激了细胞分裂的加速。1912年，A·F·舒尔把活力归因于“改变了的细胞核和未改变（相对地）的细胞质相互影响”所致。

这一章的目的是讨论从1910年起杂种优势概念发展的几个阶段。兹将介绍三个主要题目，包括利用、育种方法及遗传概念，特别涉及实际应用和遗传解释。

生产者对杂种优势的利用

1912年伊斯脱和海斯的文章强调了杂种优势可能的实际价值。对玉米试验也有许多评论。在讨论舒尔的利用自交系简单杂交的计划（1909）时，说明了在理论上适合的程序，在实行时是有困难的。在当时，良好的玉米自交系看来如此缺乏活力，以致认为玉米自交系间杂交的第一代作为商品作物来利用似乎是不实际的。舒尔和伊斯脱都相信在玉米中直接利用杂种优势的一些方法是可以找到的。

人们有趋于忘记目前玉米自交系一般都显著优于1910年自交系的倾向。琼斯（Jones）大约在1917年发现了产生玉米杂种种子的双杂交法，而许多研究者后来证明可以获得与自交系间杂交的子一代活力很接近的双杂交种，因而提供了大田玉米杂种活力利用的基础。但是，甜玉米自交系间杂交的子一代，目前作为商品作物利用得非常广泛。

伊斯脱和海斯强调了杂种第一代可能对一些容易杂交的蔬菜作物有生产价值。茄子、蕃茄、美国南瓜和印度南瓜被认为对这种活力的实际应用提供了希望。作者们也提到异质性已经用于无性繁殖作物这一事实，虽然不是有意的，并且在森林方面的实际应用似乎是可行的。

在动植物的实际改良工作中，杂种优势的利用已经增大，并且胜过早期预言。如表一：

表1 作物和家畜杂种优势的利用

大田作物：玉米、甜菜、高粱、饲料作物和牧草。

园艺作物：蕃茄、南瓜、黄瓜、茄子、洋葱、一年生观赏植物。

家蚕

家畜：猪、家禽、肉用和食用牛。

营养繁殖植物。

在美国的玉米地带，所有玉米几乎100%是杂种，杂种玉米在世界的其他国家也在迅速发展，同时也是现代遗传学实际运用上很好的实例之一；很多证据使之得到杂种优势可以在大田作物中广泛应用的结论，这包括很不相同的作物如甜菜、高粱、菸草、饲料作物和牧草。

对于园艺作物，植株个体是有较大的价值的，有计划地产生杂种优势已经证明是有价值的。蕃茄、洋葱、茄子、黄瓜和南瓜的第一代杂种的价值已经证明了，并且为业余园艺家和蔬菜园艺家广泛地种植，在一些一年生观赏植物中，杂种优势也有类似的利用。

杂种优势已经成为动物育种家的重要工具了。家蚕育种上的利用是众所周知的。杂种优势的实际利用已经在猪和家禽中应用了，并且在肉用牛、奶牛、绵羊中研究其应用问题。育种家对近亲繁殖和杂交的效应的进一步了解，有助于在家禽中的应用。象在植物中那样，自交可以便于控制选择，而控制杂交则可以用来利用有利的基因组合。

杂种优势的育种方法

一般说来，自花授粉作物亲本性状的性状和它们第一代杂种的性状之间的关系比异花授粉作物自交系的性状和它们的第一代杂种性状之间的关系更密切。

自花授粉植物亲本和子一代杂种的性状

卡纳亨 (Carnahan 1947) 最近对正常自花授粉的亚麻的研究可以作为例子。选出亚麻的四个品种以代表优良的亲本品种，各和其他四个与第一群有不同遗传来源的品种（作为测验者）进行杂交。对第一代和第二代生产了足够的种子，这样所有后代可以重复播种，八呎行长，每行播200粒种子。以子一代和子二代与亲本的种子产量、每一蒴果的种子数、千粒重、盛花期以及株高等性状进行比较，以研究它们的组合能力。

表2 亲本和杂种一代产量(英斗/英亩)*

亲本品种		测验品种			
		5	6	7	8
		16	14	17	13
1	19	31	25	22	19
2	18	24	26	19	20
3	13	26	24	20	18
4	17	22	21	20	19

* 方框外为亲本产量，方框中为杂种一代产量。

如表2所示，每一个子一代杂种的产量比高产亲本高，虽然其中有一个杂种的差异只稍好一些。所有杂交的子一代平均产量比亲本的平均产量高40%，子二代高出26%。最低产的3×8是由两个低产亲本杂交得来的。但是，最高产量的1×5，只能从实际试验中选出来。它是从最高产的选择品种和次高产的测验亲本杂交得来的。

亲本和它们的杂种第一代性状的平均表现，在所研究的每一个性状上，大体上都有高度的一致性。卡纳亨因之作出结论认为：对每一个研究过的性状，可以看出亲本的表现和它们的杂种第一代的平均表现之间有着良好的关系。在这一研究中，亲本性状的亲本组合力的良好或最好标准，一如从四个杂交的平均组合力的研究中得来的一样。

包威斯 (Powers 1945) 在蕃茄中十个亲本品种的产量以及十个品种之间所有可能杂交的子一代产量中也得到了比较良好的一致性（见表3）。

莫尔 (Moore) 和克伦斯 (Currence) (1950) 在蕃茄方面做了和卡纳亨在亚麻方面类似的研究。他们用两个三系杂种作为对27个品种组合力预先鉴定的测验者，在这基础上选出八个品种，它们对包括早期产量和总产量在内的一些性状具有平均组合力的广泛幅度。这些品种

表3 蕃茄成熟果产量克数 (录自包威斯)

品 种 或 自 交 系	成 熟 果 的 产 量 (每株)	
	品种或自交系克数	九个杂交的克数 (平均)
<i>L. esculentum</i>		
Bounty 4101	513±39	1280±53
4102	607±86	1267±46
4105	332±64	1081±33
4106	828±108	1236±45
<i>Es. × L. pim.</i>		
4103	1066±159	1597±54
4104	808±114	1340±44
4107	801±111	1181±47
4108	857±108	1192±41
4109	1364±151	1968±46
4110	1868±149	2231±52

的全部组合进行了杂交,并且进行了品种和子一代杂种的产量试验,对于组合力的早期试验和子一代杂种的平均产量之间有比较好的一致性。但是这种关系似乎并不比按品种的表现来预测杂交组合力的方法更好。在卡纳亨、莫尔、克伦斯和包威斯的研究中,选择最好的子一代杂种的唯一方法是通过实际试验。

玉米自交系及其杂交子一代的性状

玉米自交系和它们杂种一代性状之间的关系已经做了很多的研究。在自交系和它们的子一代杂种的很多性状之间经常有显著相关的现象。但是,当研究个别性状或很复杂的性状如子粒产量时,在很多情况下这种关系并不很大或并不很重要。许多工作者 (见史普莱格 Sprague 1946 b) 已经对这些问题作过评述了。

海斯和强生 (Johnson 1939) 在明尼苏达研究了110个玉米自交系的性状和它们的测交表现之间的关系。在自交系重复产量试验中所研究的性状如表四:

表4 和自交系——品种生产能力相关的110个玉米自交系的性状

- | | |
|-----------|----------|
| 1. 抽絲期 | 7. 茎粗 |
| 2. 株高 | 8. 气根总数 |
| 3. 果穗着生高度 | 9. 雄穗指数 |
| 4. 叶面积 | 10. 花粉量 |
| 5. 抗拉性 | 11. 子粒产量 |
| 6. 根的体积 | 12. 穗长 |

自交系的各个性状之间以及各个性状与测交子粒产量之间进行了各种可能的相关研究,一般说来,这些性状是作为鑑定自交系发育生长势之用的。

性状之间总的相关摘如表5。除了穗长和自交系的其他性状之间的相关外，很多性状是表5 110个自交系的性状(1—12)和自交系——品种杂种(15)的生产力之间的总相关

	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	15
1	0.51	0.61	0.48	0.65	0.62	0.55	0.38	0.37	0.22	0.07	-0.06	0.47
2		0.76	0.44	0.48	0.43	0.40	0.26	0.19	0.36	0.25	0.08	0.27
3			0.43	0.54	0.50	0.41	0.35	0.33	0.22	0.15	-0.01	0.41
4				0.50	0.44	0.48	0.40	0.29	0.18	0.20	0.08	0.29
5					0.76	0.51	0.60	0.41	0.21	0.15	0.04	0.45
6						0.55	0.74	0.39	0.29	0.19	0.03	0.54
7							0.54	0.24	0.27	0.21	0.15	0.41
8								0.26	0.22	0.21	0.07	0.45
9									0.20	-0.00	0.03	0.19
10	自交系——品种产量和自交系的12个									0.35	0.32	0.26
11	性状的复相关系数=0.67										0.64	0.25
12												0.28
P=0.05时的 r 显著值=0.19						P=0.01时的 r 显著值=0.25						

达到5%或1%的显著平准的。除了自交系的抽雄指数是在5%显著值以外，其他自交系的性状包括子粒产量在内，与测交种产量之间的所有关系都达到1%的显著平准。复相关系数为0.67，这说明在试验条件下大约有45%的自交系——品种产量的变异性与自交系性状有直接关系。亲本和它们子一代之间的这些关系，较其他玉米研究者所得的结果要大些。然而比起自花授粉作物的类似研究所得的关系要小得多。

里启 (Richey 1945 b)把金肯斯 (Jenkins) 和勃伦生 (Brunson) 所得资料的自交系亲本在 S_3 和 S_4 自交世代的产量和它们的单交种平均产量进行了比较。在测交产量和单交的平均产量之间也进行了类似的比较 (见表6)。

表6 自交系亲本或测交的产量和单交种平均产量的相关系数*

杂种与下列材料的相关	自 交 代 数			
	S_3^+		S_4	
自 交 系 亲 本	0.25	0.64	0.67	0.41
测 交	0.53			0.45
				0.53

* 摘自里启取用的金肯斯和勃伦生资料。

S_3^+ = 三年自交，余类推。

虽然由于各种原因 r 值不能精确地比较,但是自交系的产量和它们的单交种平均产量的高度相关,一如测交产量和单交平均产量的相关那样。

自花授粉植物和異花授粉植物利用杂种优势方法的比較

在自花授粉植物中,利用杂种优势的第一步可能是在选择适合的亲本品种,这种亲本品种本身能产生最好的性状组合。从相对纯结合的品种中得来的最好基因组合的继续选择看来也是重要的。当杂种种子可以很经济地生产,或是能够找到更容易杂交的新方法时,则杂种优势可以用来从杂种中得到比纯种提高一步的生产力。

在异花授粉作物中,两种获得杂种优势普通方法正在广泛地利用着。一种如玉米,是在自交系内或自交系间选择,并用单交、三交、或双交生产商品种子。第二种常用的方法是对多年生作物选择或选育合适的无性繁殖系。这些可以用多交法或其他类似的方法来鑑定组合力,再以适合的无性繁殖系来生产子一代杂种,双杂种或综合品种。

玉米改良时,关于应用的选择程序似乎有不同的看法。一种意见主张选育自交系类似自花授粉植物的选择方法,其观点认为控制选择,有可能在自交系中分离出杂种所需要性状的基因。显然,当自交系本身得到改良时,自交系和它们子一代杂种性状之间的关系将会增加。另一种极端的观点(赫尔Hull 1945 a)是:杂种活力的大部分是由于等位基因的相互作用达如此程度,以致仅从表现来选择可能是有害的;所以在一个轮迴选择程序中,赫尔不提倡对活力的选择,虽然他也说明表现虫害和气候伤害的植株应该避免。

在这两种所谓学派之间的不同可能被夸大了些;二者都认为杂种组合中组合力的实际试验是必要的。育种程序中做这种试验的阶段,决定于所用的材料以及育种程序的本质。无论在异花授粉和自花授粉植物中,要决定杂种优势卓越的组合,应该通过实际试验。

对能够营养繁殖的无性繁殖系,梯斯道尔(Tysdal)、凯色尔拜奇(Kisseiback)和威斯托佛(Westover 1942)提出了苜蓿杂种优势用多杂交试验的选择方法;这方法目前对正常异花授粉的多年生饲料作物应用很广。作者也用黑麦早代自交系研究这一方法。对多年生作物,组合力的选择是在杂结合亲本的无性繁殖系中进行的。如果抗病害、虫害或越冬性是重要的,则也许主要应保证用于多杂交试验的无性繁殖系在这些性状方面是优良的。选出的无性繁殖系在隔离的情况下随机地种植在一起,并在开放授粉的条件下来产生多杂交种子。

梯斯道尔和克兰达尔(Grandall 1948)以八个无性繁殖系后代进行研究,每一个无性繁殖系在隔离条件下和Arizona普通苜蓿种在一起,与测交种子来比较,进而从多交种子中决定产量(见表7)。在这两个试验中,组合力是相当一致的。

早期对苜蓿杂种优势利用的建议是:用无性繁殖系间单交的双杂交法,没有完全控制异花授粉。综合品种也被建议为杂种优势部分利用的一种方法。饲草中四个高组合力无性繁殖系的综合组合的后代,比起四个低生产力无性繁殖系类似的组合增产11%。梯斯道尔和克兰达尔根据八个综合品种最近的比较得出结论是:第一和第二个综合种子后代的饲草产量大致相似,在这一比较中,高产的综合品种,其杂种优势继续到第二代种子世代。

表7 与相同无性繁殖系的测交相比较的多杂交饲料产量*

无性繁殖系号	以Grimm 为100的相对产量	
	多 杂 交	Arizona测交
1	121	130
2	111	122
3	101	117
4	99	103
5	97	105
6	96	101
7	89	101
8	76	101

* 录自梯斯道尔和克兰达尔。

玉米的其他研究

许多研究者已经指出杂种组合中有增产能力的组合力是一个能遗传的性状（海斯和强生 1939）（柯文Cowan 1943）（格林Green 1948），选育高的组合力像选育其他数量性状一样，似乎是能够做到的。为了改良的自交系的生产而进行的育种程序中，应该选择具有高组合力的自交系作为杂交亲本，加上对其他需要的性状进行选择，常常是可能的。但是为了得到杂种优势而育种时，血统间遗传上的分歧和组合力，看来显然是一样重要的（见海斯和伊默尔 Immer 1942，史普拉格1946 b）。

所有相对同质的玉米自交系，比起较好的子一代杂种，生长势弱得多。显然，杂种优势在玉米自交系间杂种中是很重要的。

性状不合要求的自交系，可以用某些育种方法中的任何一个方法较容易地加以改良。育种家可以针对每一个问题选用对它似乎最合适的某一个或某一些方法。在自交系选育中，选择具有补充性状的亲本是当然的第一步，这些性状总括起来是改良了的自交系中所需要的。其后的育种方法，可按育种家的观点及要解决的特殊问题而定。

结合力是一个遗传的性状，看来特别有趣的是：在高×高的单交组合中，一般说来产量并不比高×低特别好。但是两者的生产力清楚地都比低×低杂交好（见强生和海斯 1940）（柯文 1943）（格林 1948）。强生和海斯的说明（见表8）指出所得结果的种类。这些杂交是在同样成熟期的推广双杂交种的比较下按生产力而分类的。

明尼苏达的两个最近的研究，可用来说明另一个育种问题。强生（1950）作了子四代系统组合力的进一步研究，培尼（Payne）和海斯（1949）曾研究过它的早期世代的组合力。双杂交种Min 608（A344×A340）（A357×A392）的产量关系说明如表9。

在这些研究中，常用的预测双交组合力的方法，在预测和实际双交产量之间很一致。

培尼和强生在L317×A116的子二代到子四代系统的早期和后期试验中进行了性能的研究，当时它们是与A357（A334×A340）比较下，和（A334×A340）杂交。在不同世代所

表8 以推广的双杂交种作为0和同样成熟期的单交产量比较的次数分配

杂交方式	-1到 -2, +1到 +2等乘差异标准误的组中点										总数	平 均
	- 7 - 8	- 5 - 6	- 3 - 4	- 1 - 2	0	+ 1 + 2	+ 3 + 4	+ 5 + 6	+ 7 + 8			
低×低		1	1	2	4	4				12	-0.5±0.7	
低×高	1	3		11	6	16	9	5	1	52	1.1±0.4	
高×高		1	5	12	8	33	20	4		83	1.1±0.2	

表9 Min 608 (A344×A340)(A357×A392) 的产量关系

	水分 %	产量 (英斗)
A334×A357和A392	19.6	66.8
A340×A357和A392	18.5	62.4
平 均	19.0	64.6
A357×A334和A340	19.5	66.0
A392×A334和A340	18.6	63.2
平 均	19.0	64.6
Min 608	19.0	64.0

用的比较组合力的方法，由作者安排并对所作的结论负责。各系统首先以 +1 -1 等×5% 的低标准差为准，以A357 (A334×A340) 的表现为0。对每一个系统表现的分类，是把一个系统的产量组，加到它的改变标帜的含水组中去。

子二代和子三代杂种在同年种植，子三代和子四代生长在不同年份里，子四代和测交在同一一年种植 (分别见表10、11、12)。

表10 (L317×A116) 的子二代和子三代系统和(A334×A340)杂交下的组合力关系，在1947年种在同一试验圃中。

第三代杂种									总数
	+2	1	2	1	1				
0		2		2	1	1			6
-1		1		2	1	1			5
-2					1	2	3		6
-3	1		1		1	3	1		7
-4					2	2			4
-5							2		2
-7							2		2
	+2	+1	0	-1	-2	-3	-4	-5	33
第二代杂种，表现组									

表11 (L317×A116)的子三代和子四代系统与(A334×A340)杂交的组合力关系,子三代在1947年种植,子四代在1949年种。 总数

第三代杂种	+ 2			1						1
	0	1		2		2	1			6
	- 1					5				5
	- 2			1	1	3	1			6
	- 3		1	1		2	3			7
	- 4			1		1	2			4
	- 5						1		1	2
	- 7							1	1	2
										33
第四代杂种, 表现组										
2 1 0 -1 -2 -3 -4 -5										

表12 (L313×A116) 子四代系统和 (A334×A340) 及 Golden King 杂交的组合力关系 在1949年种植 总数

在A334×A340的杂交中	+ 2			1						1
	+ 1			1						1
	0	1	3	1	1					6
	- 1					1				1
	- 2		9		1	3				13
	- 3				3	4	1			8
	- 4							1		1
	- 5					1	1			2
										33
在Golden King杂交中										
+ 1 0 -1 -2 -3 -4 -5										

在这些研究中,看来没有比A357和(A334×A340)组合力显著优越的新系统了。当A357的组合力更显著时,这结果可能没有这样惊人。在子三代和子四代系统及子四代和测交之间的组合力,较之子二代和子三代之间的组合力关系大得多。

在一篇未发表的具有不同的,但是高度合适的双杂交的配子选择研究中,指出了低产的自交系可以用配子选择法来改良 (斯坦德勒Stadler 1944)。这研究是从改良Min 406的育种程序的一个方面得来的。在单交种的平均产量中,自交系的产量关系如表13。

表13 在改良 Min 杂种406 (A25×A334)(A37×A375) 中的配子选择法

	杂 种 的 平 均	
	含水量%	英 斗
A 25×A73, A375	24.6	76.2
A334×A73, A375	24.7	79.4
A 73×A25, A334	24.6	74.8
A375×A25, A334	24.7	80.8

对改良A25 和 A73的建议: A25×G.King 的配子 A73×Murdock的配子

A25×Golden King 大约有60个子一代植株进行自交, 并和A73×A357测交, 其中选出最适合的32株在产量试验中加以研究。在这一试验中, 产量和含水量分成+1, +2等×5%平准的低标准差, 而以A25×测验种的平均数为零, 其结果(见表14)指出: 从Golden King 来的配子是 A73×A375 杂交中改良 A25 的合适来源。

表14 A25×Golden King 和 A73×A375 杂交的32株 S₀的含水量%和产量分布, 按A25×测验种平均数的5%低标准差分类

果穗含水量%	+2	1		2	
	+1	3		2	
	-1	2	8	5	
	-2	3	5	3	
		-2	-1	+1	+2

↓
产量 (A25×测验种的平均)

→ A25×测验种的平均

从第一个试验中选出三个高产的和三个低产的系统, 并把自交的后代种植S₁。在三个S₁高组合系和三个低组合系中的每一个里选择植株, 再自交并和 A73×A375 进行测交, S₀和S₁系统的结合力很好 (见表15)。这表明配子选择对于早代选择材料来改良已知自交系的特殊组合力是很好的育种方法。

表15 从A25×G.King得来的 S₀ 和 S₁ 系统和A73×A375 测验种杂交并和A25×测验种比较时的表现指数

配子号码	S ₀		S ₁	S ₁ 的株数
	1947	1949	1949	
19高	+11	+19	+25	5
20高	+14	+9	+14	7
36高	+9	+16	+11	7
5低	-11	-3	+5	7
29低	-11	-1	-0	1
46低	-5	-1	+2	7

杂种优势的一些遗传学概念

作者认为杂种优势, 即杂种一代增加了的活力超过亲本的平均或较好的亲本的活力, 不论用哪一种定义来说, 显然不是由于任何单纯的遗传缘故。用来解释杂种优势的各种理论的简明摘要, 放在以后讨论似乎是合适的。勃茹斯 (Bruce 1910) 是以有利显性或部分显性因子的综合作用来解释杂种优势的, 这种解释如里启 (1945 a) 所强调的那样, 是建立在数学推算的基础上的。

基勃尔 (Keeble) 和庇柳 (Pellew) (1910) 用类似的假设二对基因杂种的基础上来解

释豌豆的杂种优势。伊斯脱和G·H·舒尔 (1910—1914) 认为活力取决于杂结合性, 在这基础上杂种性的刺激不完全是孟德尔式的。A·F·舒尔 (1912) 採用了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所导致的刺激之故来解释。琼斯 (1917) 重申勃茹斯的见解, 并加添了连锁的概念。

科林斯 (Collins 1921) 和里启 (1945) 已经指出, 在有大量因子对包括在里面时, 就很难在子二代或以后的分离世代中把全部基因恢复在有利状态下。但是当包有多基因时, 连锁必然使基因的重组更为困难。伊斯脱 (1936) 发表了在同一位点上等位基因的相互作用的孟德尔式概念来解释杂种优势, 其中特殊基因对的两个等位基因各发展出不同的生理作用。作者相信他也继续採用前面的解释, 即杂种优势决定于显性或部分显性连锁基因的积累作用。

古斯塔夫生 (Gustafsson 1947), 赫尔 (1945 a), 琼斯 (1945), 卡斯特尔 (Cartle 1946) 及其他研究者已经强调了等位基因相互作用对杂种优势的重要性。卡斯特尔也指出一对基因的相互作用的效应 “和桑纳本 (Sonneborn) 的致死者突变相似, 除非是在显性基因里被它的敏感隱性基因所诱导, 在这种情况下不是有害的而是有利的。”

在某些情况下, 同质隱性基因对可以完全改变纯结合或杂结合生物体的正常表现。同质矮生玉米决定了这样的结果。但是, 两个不同的矮生玉米的杂交却解除了每一个矮生玉米的抑制作用并导致显著的杂种优势。两个矮生材料杂交时两者的显性因子, 显出对正常发育是必需的。在这种情况下, 两个基因对的显性状态竟起了正常生长的互补因子作用。

显然, 基因的表现很大程度地受到内部与外部条件差异的影响。雄性不孕的细胞质遗传可以作为说明。例如甜菜和洋葱雄性不孕的一些情况, 已知是由于母本细胞质遗传, 它的表现可以被一对或一对以上因子的显性或隱性性能所改变。

最近徐 (Hsu 1950) 在明尼苏达研究了玉米两对矮生因子在同质结合的显性或隱性条件下的效果, 也研究了当杂结合在接近纯合的 (isogenic), 同质结合, 和高度杂结合的背景里的效果。

在自交系 A188 接近纯合的背景中进行了一对因子 D_1d_1 的研究, D_xd_x 是在接近纯合的 A95—344 的背景中研究的, 而这两个因子对则在 A188 × A95 杂交中进行了研究。特别注意在田间条件下不同时期所产生的总干物质重以及在有控制的实验条件下芽鞘和中胚轴的生长长度。

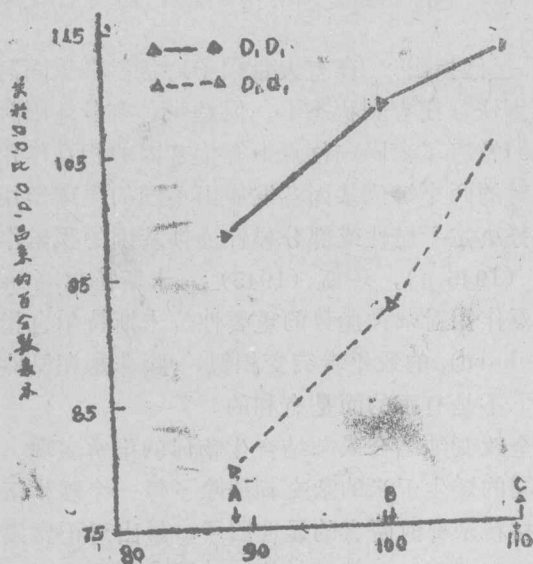
在三个不同的接近结合背景的 D_1D_1 和 D_1d_1 中, 对12天里中胚轴生长的一个比较将被考虑: 即接近纯合背景的背景的 A188, 和高度杂结合背景, 各存在有 D_xD_x 和 D_xd_x 的 A188 × A95。这里 D_1 决定中胚轴长度的生长大于 d_1 , D_x 决定中胚轴长度的发育小于 d_x 。

包括三个不同背景上的 D_1D_1 和 D_1d_1 相比较的六个品系的中胚轴长度作为100, 其比较归纳如表16和图一。

表16 玉米六个品系中胚轴的比较长度

背 景	中胚轴长度差异百分数 D_1D_1 减去 D_1d_1	背景的表现百分数
A188	19	89
A188 × A95 D_xD_x	16	101
A188 × A95 D_xd_x	4	110

显然，中胚轴长度方面 D_1D_1 超过 D_1d_1 的优势，在高度杂结合的背景里变得比 A188 的同质背景里低。这可以在图 1 的图解中更清楚地看到。



背景的百分数表示

图1 在各种背景上：(A, A188; B, A188 × A95-344带有 D_xD_x ; C, A188 × A95-344带有 D_xd_x) 有关中胚轴最后长度的 D_1D_1 比 D_1d_1 的相对表示。

这看来有些趣味，在高度异质背景上 D_1D_1 和 D_1d_1 之间的差异小于同质背景的，并且 D_xd_x 的存在时，其差异远低于 D_xD_x 存在时的差异。这可能使人想起 d_x 比 D_x 决定了更长的中胚轴长度。

托塞尔 (Torsell 1948) 引证昔藉自交不同代数茎的青重和长度降低的材料可以作为说明。它的自交第一代降低不是最大的。他提出这是在自交早代杂结合情况下活力基因过剩之故。所以活力的大量降低一直要到 I_3 左右，那时，自交把必要的基因减少到生物体所需的程度。下面引用的话可以加强这一观点：即基因控制杂种优势的相对重要性是为生物体的其他因子大大地影响着的。

无论如何，遗传性状的积累作用能够使之发育，这就是说青重的发育不和所涉及的显性基因对数成算术比

例，由此也就是说的基因数目可以在一定限度内减少，而对青重没有可觉察的或任何大的影响。如果超过了这一限度，就有可观的退化。

作者认为当有关基因是处于高度杂结合情况下，杂种优势是复杂性状的正常表现。当多数正常的性状是无数基因作用、反作用和相互作用的结果时，并且当基因突变虽然比较少见但不断发生时，要得到全部必要基因都是在最有利的同质结合情况下是不可能的。经过对最好同质结合的选择之后，由于因子的异质结合，将可得到进一步的活力。显性或部分显性作为杂种优势的解看来是很重要的。在某些情况下，可能具有特殊活力是和等位基因对的杂结合情况有关的。等位因子之间和等位因子之内相互作用的反应方式，无疑的是决定于内部和外部的两种环境。

(章祥官译自 Heterosis p.49—65)

作者：H.K.Hayes, 原题：Development of the Heterosis Concept)

杂种优势理論的进展

中村直彦 (兵庫农科大学)

I. 緒 言

关于杂种优势的理论,总的来说可分为两派。一派是从遗传因子的作用着眼的遗传因子学说,另一派是从细胞质的作用或从细胞质和核的共同作用着眼的生理学说。遗传因子学说又可分为超显性学说和显性学说两派,在最近10年当中,杂种优势理论的发展,主要是以遗传因子学说当中的两派为主流而进行的。

II. 超显性学說和显性学說

克劳 (Crow, J. F. 1952) 氏认为杂种优势是由于等位因子内部互相作用结果所产生的超显性所引起的,而且若用琼斯 (Jones, D. F. 1917) 氏所倡导的以显性因子连锁说为代表的显性学说是不能说明得了的。也就是说,假设对于生活有利的遗传因子都是显性,同时杂种优势的现象又都是与显性因子有关的话,那么现在以因子的位点数为 n , 以平均突变率为 $n\bar{u}$, 则在平衡群体内部由于显性因子占有了全部因子位点所得到的增加就等于 $n\bar{u}$, 这个增加亦即等于通过杂交所获得的增加。根据克劳 (1948) 氏计算的结果 $n\bar{u} = 0.05$, 5% 就是通过杂交所获得的增加的最大值。由于出现了这样很高的杂种优势,从这一事实来看,他认为不可能以显性学说来说明这一问题的。罗宾生 (Robinson, A. F.) 科姆斯脱克 (Comstock, R. E.) 和哈佛 (Harvey, P. H. 1954) 以及罗宾生, 哈利尔 (Khalil, A.), 科姆斯脱克, 和科刻尔哈姆 (Cockerham, C. C. 1958) 等氏反駁了克劳氏的学说,他们认为品种间杂种能超过两亲平均的20%, 这种现象可以用部分显性因子或用完全显性因子累加的效果加以说明。

杂种优势的原因,究竟是超显性因子重要,还是完全显性因子或部分显性因子重要,为了阐明这个问题,除上述各种说法以外,还有许多有关试验,其主要的试验研究如下:

- 1) 常数亲本回归法 (Constant parent regression)
- 2) 二面杂交分析法
- 3) 循环选拔法及聚合育种法
- 4) 平均显性度法
- 5) 单一遗传因子位点杂种优势法
- 6) 杂交优势的固定法
- 1) 常数亲本回归 (c.p.r.) 法:

格利芬 (Griffing, B. 1950) 氏从 n 个系统所能组合起来的 (n_2) 个 F_1 和以 i 系统为共通的亲本所获得的 $(n-1)F_1$ 的产量里求出与其余亲本系统的产量相比的回归系数,把这个回归系数作为 bp 时就可以得到 n 个的 bp , 然后再求出与 n 个 bp 相对应的亲本系统的产量相对