

现代蔬菜科学丛书

李曙轩 曹寿椿 主编



蔬菜杂种优势的利用

谭其猛 编著

上海科学技术出版社

现代蔬菜科学丛书

李曙轩 曹寿椿 主编



蔬菜杂种优势的利用

谭其猛 编著

上海科学技术出版社

蔬菜科学

· 现代蔬菜科学丛书 ·

李曙轩 曹寿椿 主编

蔬菜杂种优势的利用

谭 其 猛 编著

上海科学技术出版社出版

(上海瑞金二路450号)

新华书店上海发行所发行 无锡县人民印刷厂印刷

开本 787×1092 1/32 印张 5.5 字数 117,000

1982年1月第1版 1982年1月第1次印刷

印数: 1—11,200

统一书号: 16119·743 定价: (科四) 0.53元

《现代蔬菜科学丛书》书 目

中国蔬菜分类与品种资源	刘 红
蔬菜杂种优势的利用	谭其猛
蔬菜现代育种技术	陈世儒
蔬菜组织培养	中国农科院蔬菜研究所单倍体组
蔬菜现代采种技术	陶国华·徐家炳
蔬菜现代育苗技术	王 化
蔬菜营养及其诊断	解淑贞
植物激素与蔬菜生产	李曙轩
现代化蔬菜温室	师惠芬
蔬菜塑料大棚的结构与性能	刘步洲·聂和民·张福墁
蔬菜塑料大棚栽培技术	蒋毓隆
蔬菜塑料大棚栽培的生理障害	郑光华
蔬菜现代贮藏技术	李志澄·刘 斌
蔬菜贮藏生理及气调技术	李 钰·盛其潮·张素梅·蒙盛华

这部丛书现分 14 册,1982 年起陆续出版,全国各地新华书店经售。

内 容 提 要

本书内容分二部分。前一部分介绍优势育种的一般原理和方法,包括优势育种与组合育种的差别,自交衰退与杂种优势的关系,优势的遗传学假说,复合性状构成组分的生理生化杂种优势分析,优势强度的度量法,优势的预测和固定,亲本的纯化和选配,几种配合力测算法等。后一部分结合各种主要蔬菜介绍各种一代杂种制种途径的有关性状遗传规律和方法,包括圆葱等利用雄性不育系,大白菜等利用自交不亲和系,菠菜等利用雌株系,黄瓜等利用化学去雄剂等。

本书是《现代蔬菜科学丛书》之一,可供从事蔬菜及一般作物育种的科技和教学工作参考。

《现代蔬菜科学丛书》

序 言

蔬菜是人民生活中重要食品之一,含有丰富的维生素、矿物质、碳水化合物、蛋白质、脂肪、有机酸、纤维以及芳香物质等,是农业生产中的一个主要组成部分。

我国是世界上最古老的蔬菜起源中心之一。目前栽培的蔬菜有一百多种,普遍栽培的也有五六十种,每一种又有许多变种,以及成千上万的栽培品种。原产于我国的如白菜、萝卜、冬瓜、丝瓜、大豆、豇豆、葱、韭、芋、山药、草石蚕、百合、金针菜、竹笋,以及许多水生蔬菜和绿叶蔬菜。无论从哪一个角度来衡量,这些种类在世界蔬菜资源宝库中,都占有重要的地位。

此外,在我国与国外交往的漫长历史过程中,也引进了不少世界各地的蔬菜种类。如目前普遍栽培的甘蓝、洋葱、番茄、马铃薯、花椰菜、四季豆等等,栽培历史虽然远不及我国原产的悠久,但更加充实了我国的蔬菜资源,并具有很大的经济意义。

我国不仅有丰富的蔬菜品种资源,而且有宝贵的生产经验。从播种、育苗、施肥、灌溉到间作、套种、植株调整以及保护地栽培、贮藏保鲜技术,都有许多独特之处。

但是,从现代农业科学的标准来看,我国蔬菜的生产力较低,抵抗自然灾害的能力较弱,品种混杂,商品率低,重数量而

轻质量。这些问题,都需要我们通过大量的研究加以解决。

利用现代的自然科学理论,尤其是生理学、遗传学、生物化学,来选育优良品种,改进栽培技术,提高工效,增加产量及改进品质,是我国农业现代化中急待解决的问题。

本着这个目的,我们请国内从事教学及科学研究工作多年的有关专家,编写了这套《现代蔬菜科学丛书》。在编写过程中,既收集了近年来国内外的新颖资料,同时也编入了作者自己多年的研究心得及成果。这套丛书不是生产经验的总结,也不是单纯理论的叙述,而是以现代农业科学的理论及技术为基础,深入浅出,结合我国实际情况,论述我国蔬菜科学中的主要问题,包括遗传育种、栽培技术、贮藏生理、施肥、灌溉新技术、保护地栽培及植物激素应用等。

我们希望这套丛书的出版,能对我国蔬菜生产的发展及蔬菜科学的现代化,起到积极的促进作用;并为高等农业院校蔬菜专业的教师和高年级学生,以及从事蔬菜科学研究和技术工作者提供参考书籍。

上海科学技术出版社是这套丛书的组织者及出版者。没有出版社同志们的努力,这套丛书的出版是不可能的。当然,如果没有参加编写单位及作者的辛勤劳动,这套丛书的出版也是不可能的。

在编辑过程中,我们对丛书的组织及协调工作做得不够,希望读者对丛书的各个方面,多多提出宝贵意见,以利再版时作出改进。

李曙轩 曹寿椿

1981年5月

编写说明

本书的意图是，结合蔬菜主要种类的特点把利用杂种优势有关的育种知识介绍给蔬菜育种工作者，但并不准备写成一本包括各种蔬菜利用杂种优势的专著，因此在编写体系方面不分总论和各论，只分育种和制种二部分。在前七章育种部分内，关于各种蔬菜利用杂种优势的历史、现况、成就和动态等，以及与常规杂交育种相似的方法技术一概从略，而把重点放在利用杂种优势的一般原理和方法方面。在后四章制种部分则以较适于应用某一种制种法的种类为例，作一些较具体的说明，这当然并不意味着某种制种法只适用于所举种类，或某种蔬菜只能用这一种制种法。读者可以根据各种制种法的优缺点结合各种蔬菜的花朵性型和授粉结实习性以及有关遗传规律，选择较适用的制种法。本书所用参考文献从略。

作者水平所限，谬误之处在所难免，请读者指正。

谭其猛

1980年12月

目 录

序言

编写说明

第 一 章 引言	1
一、组合育种和优势育种	1
二、自交衰退和杂种优势	3
第 二 章 杂种优势的遗传学假说	6
一、显性假说	6
二、超显性假说	8
三、对上述二种假说的综合评论	12
第 三 章 杂种优势强弱的简单度量	15
一、超中优势	16
二、超亲优势	17
三、超标优势	18
四、离中优势	19
五、关于相对遗传力度量法	20
第 四 章 亲本系统的纯化和选择改进	26
一、几种交配法的纯化速度比较	26
二、利用单倍体加速纯化	29
三、亲本系统的选择改进	32
第 五 章 配合力测算法	36
一、一般配合力和特殊配合力	36
二、同一亲配测法	38
三、自然多系杂交配测法	39

四、无定规配测法	41
五、格子方配测法	45
六、轮配法	50
第六章 复合性状构成组分的杂种优势分析	56
一、栽培性状分析	56
二、生理性状分析	59
三、生化性状分析	63
第七章 杂种优势的预测和固定	68
一、杂种优势的预测	68
二、杂种优势的固定	71
第八章 利用雄性不育系制种	75
一、雄性不育的表型类型	75
二、雄性不育的遗传类型	78
三、利用 CMS 的制种法	84
四、利用 NMS 的制种法	89
五、圆葱利用 CMS 的制种法	94
六、胡萝卜利用 CMS 的制种法	96
第九章 利用自交不亲和系制种	100
一、自交不亲和性的遗传规律	100
二、自交不亲和性的生理机制	107
三、自交不亲和系的选育	112
四、利用自交不亲和系的制种法	123
第十章 利用雌株系制种	133
一、黄瓜利用雌株系制种	133
二、菠菜利用雌株系制种	143
第十一章 其他制种法	157
一、利用标记性状制种	157
二、人工交配制种	158
三、利用除雄剂制种	161

第一章 引 言

一、组合育种和优势育种

当前在个体水平上的杂交育种可分为二条途径,即组合育种和优势育种。这二条途径虽然都采用杂交和自交(或近亲繁殖)以及选择等手段,也都是把分别存在于各亲本的优良性状组合到同一个体上,但在为了实现育种目的而利用的性状遗传组分方面是有显著区别的。性状在不涉及环境作用,仅就其基因作用与表型的关系来讲,可分为加性效应、显性效应和非等位基因间相互作用效应(通常简称为上位性效应)。加性效应是通过自交能稳定遗传给后代的基因作用;显性效应是通过自交由于等位基因的纯合化而不能遗传给后代的基因作用;非等位基因间相互作用效应中只有一小部分能通过自交稳定遗传给后代。一种性状可能主要是加性基因作用控制的,也可能主要是显性基因作用控制的,也可能是上位性效应起较大作用,也可能三种效应各占一部分。

组合育种有人称为常规杂交育种,这一途径所能利用的基因作用是能稳定遗传给后代的部分,即以加性效应为主的部分。这一途径进行杂交的目的在于,通过亲本基因的分离和重组,选出具有双亲优良性状的后代个体;它进行自交的目的在于,选出具有这种优良性状组合的纯合后代,成为超过双亲并超过对照品种的定型品种(或称纯育品种)。因此,这一途径的育种步骤是先杂后纯。

优势育种又称为一代杂种育种，这一途径所能利用的基因作用包括能稳定遗传的和不能稳定遗传的二部分，即包括加性、显性和上位性效应。由于这一途径要利用不能稳定遗传的显性效应和一部分上位效应，因而是以杂种第一代作为生产用品种的。这一途径进行杂交的目的在于获得杂种优势，并通过各杂交组合的 F_1 群体间相互比较，选出优于亲本系统和对照品种的杂交组合（一代杂种），然后年年复制生产这一组合的杂交种子供生产栽培之用。这一途径进行自交的目的是使亲本在配组之前纯化，并在自交纯化过程中分离淘汰不良自交系，选出优良自交系。因此，这一途径的育种步骤是先纯后杂。

优势育种与组合育种相比有如下的优缺点：

1) 由于能利用多种基因效应，从而较易育成在数量性状方面超过定型品种的一代杂种。尤其是对那些主要经济性状的加性遗传变量较小，而非加性遗传变量很大的育种材料来讲，更为适用。

2) 当某些显性有利基因和另一些隐性不利基因连锁存在于亲本时，组合育种只能期待发生互换，才能育成集合双亲有利基因于一体的品种；而优势育种就不受这限制。但是另一方面，当显性不利基因和隐性有利基因连锁存在于亲本时，组合育种还能期望从互换分离出集合双亲有利基因于一体的品种；而优势育种则不能，即属于隐性基因控制的有利性状不能期望通过优势育种超过亲本。

3) 用同样的亲本作育种材料时，优势育种不能产生组合育种中没有出现的基因型；并且就个体来比较时，可能最优自交系组合中的个体比不上组合育种过程中曾出现过的最优个体。可是在组合育种中出现的最优基因型一般只占群体中的

极少数，而且大多不能复制重现。优势育种则不仅能使整个群体内每一个体都具有基本一致的优良基因型，而且能代代复制重现；即如果某些基因的杂合体优于纯合体，那末只有采取优势育种这一途径，通过自交系间杂交才能产生 100% 都是杂合体的群体。

4) 优势育种这一途径的主要缺点是，由于必须用杂种第一代作为生产用品种，从而需要代代配制杂交种。这不仅有制种技术问题需要研究解决和使种子生产成本提高，并且使每花结子数少的自花授粉作物，例如豆科作物，难于采用这一途径。

二、自交衰退和杂种优势

在优势育种过程中为了获得性状稳定不再分离，个体间基因型基本相同的亲本系统，而进行连续多代自交时，总是伴随着发生生理机能的衰退，表现为生长势、适应性的减弱和经济性状的退化。这种自交衰退现象和通过杂交产生优势的现象对一般的品种间或品种内交配来讲，实际是同一种遗传效应的二种相反方向的表现。自交和杂交在没有选择等其他因素影响的情况下，是不会导致群体的基因频率产生差异的，可是会造成群体内各种基因型比率的改变。自交增加群体内纯合体的比率，减少杂合体的比率，而杂交则相反。由此可见自交衰退和杂种优势二者都是与群体内纯合体和杂合体的比例变化有关，都是由于纯合体和杂合体的基因互作效应值不同造成的。这种纯合和杂交基因效应值的差异通常称为显性程度。一般来讲，如果不存在显性，就不会有自交衰退，也不会有杂种优势。即当 Aa 的基因型值等于 $1/2(AA + aa)$ 时，一

个由于连续自交而成为 50% AA 和 50% aa 的纯合体组成群体的平均值, 是不会与自交前的 100% Aa 群体的平均值有什么差异的。当存在显性的情况下, 设基因值为:

$$AA = +a \text{ (这里的 } a \text{ 不是隐性基因)}$$

$$Aa = d \text{ (} d \neq 0 \text{)}$$

$$aa = -a$$

则由于自交而引起的衰退值应等于 $2d\bar{p}\bar{q}F$, 即当近交前的群体平均值为 U_0 时, 经近交后的群体平均值为:

$$U_F = U_0 - 2d\bar{p}\bar{q}F$$

式中的 $\bar{p}$ 和 $\bar{q}$ 分别代表 A 和 a 的基因频率, F 是近交系数。当 $F=0$ 时, 即未行近交时 $U_F = U_0$, 群体平均值没有减退。当 $F=1$ 时, 即连续自交后基因型已达到完全纯合, 则 $U_F = U_0 - 2d\bar{p}\bar{q}$; 由于 F 值不可能超过 1, 因此 $U_1 = U_0 - 2d\bar{p}\bar{q}$ 是自交衰退的极限。这说明为什么自交许多代后, 包括许多株系的群体的平均值就不再衰减, 因为 U_0 群体内 ($U_0 = a(\bar{p} - \bar{q}) + 2d\bar{p}\bar{q}$) 产生显性效应的部分, 即杂合体 $2d\bar{p}\bar{q}$, 已完全消失了。

另一方面, 由杂交而产生的杂种优势也等于 $2d\bar{p}\bar{q}F$ ① 由此可见近交衰退和杂种优势都是因为有显性的存在, 即 $d \neq 0$ 而产生的, 它们的方向相反而数值相等。

衰退值和优势值虽然在理论上是相等的, 但由于不同基因型的繁殖率不同, 自然选择和人工选择或强或弱总是在起作用, 从而基因频率或多或少总是有改变的, 因此二者的数值实际上往往是不等的。在自交纯化亲本的过程中, 那些隐性的致死和半致死基因经纯合表现出来而被淘汰, 使自交后包含许多自交系的群体内的基因频率, 与自交前群体内的基因

① 公式的推导可参考 W. B. 马瑟尔著、梁中宇译:《数量遗传学原理》148~150 页, 1979 年。

频率相比，已发生了很大的改变。因此即使让这些自交系间随机杂交，由此所得的杂种群体平均值也将超过自交前群体的平均值。例如设一个平衡群体的基因型比例是 25% AA + 50% Aa + 25% aa，即基因频率为 $A=a=0.5$ ；设基因型值为 $AA=10$, $aa=2$, $Aa=8$ ，即 $d=2$ ，那末这个群体的平均值应为：

$$U = 0.25 \times 10 + 0.5 \times 8 + 0.25 \times 2 = 7$$

如果经过自交选择淘汰后的基因频率变为 $A=0.8$, $a=0.2$ ，则这些自交系间再随机交配产生的平衡群体的基因型比例将是 64% AA + 32% Aa + 4% aa，这时的群体平均值就变为：

$$U' = 0.64 \times 10 + 0.32 \times 8 + 0.04 \times 2 = 9.04$$

所以优势育种通过自交育成许多自交系，用这些自交系配成许多杂交组合，从中选出最优的组合，就能获得远超过自交衰退值的杂种优势，而使育成的一代杂种大大超过亲本品种和对照品种。这就是优势育种在数量遗传学方面的理论根据，也是优势育种需要先进行自交系的分离选择的理由之一。

产生杂种优势的原因相当复杂，似乎并不完全决定于核基因的互作效应。因此即使不存在显性，是否就一定不会有杂种优势，看来还不能作为定论，这将在下面再讨论。

第二章 杂种优势的遗传学假说

关于产生杂种优势的遗传基础虽有多种假说，一般都认为主要就是显性和超显性二种，其他假说只是这二种的不同提法或稍作修改补充而已。

一、显性假说

显性假说是 Bruce, A. B. 等(1910)提出，经 Jones, D. F. (1917)和其后一些人的补充发展而成的。它的基本理论是优势来源于等位基因间的显性效应，和非等位基因间这些显性效应的累积作用。这种假说认为显性基因对生长有利或较高效，隐性基因有害或较低效。杂交使母本的某些有利显性基因掩盖了等位的父本的不利隐性基因，父本另一些显性有利基因也掩盖了等位的母本不利基因，从而使杂种获得了多于任何一个亲本的有利显性基因，因而就表现杂种优势。就一对基因来讲，显性可能是完全的，即 $d/a=1$ ；也可能是不完全的，即 $d/a<1$ ；如果 $d=0$ ，就是不存在显性。如果控制该性状的各对基因都是 $d=0$ ，则 F_1 等于双亲的平均值，即无杂种优势。但是某一性状没有杂种优势并不一定就是无显性，因为控制某一性状的多基因可能有些位点的显性向一个方向，另一些位点的显性向另一方向，它们相互抵消而不表现杂种优势。就控制某种性状的各非等位基因间的相互关系来讲，它们的效应可能是相加的、相减的、互补的或互制的；其中

对优势最重要的是互补作用。例如有人用一个节间长的豌豆品种与一个节数多的品种杂交，结果 F_1 比任何一亲本都高。Powers 根据番茄的一个多果小果亲本与一个大果少果亲本杂交， F_1 的果重和果数都在双亲之间，但产量超过双亲，从而提出非等位基因间的相乘效应假说。关于杂种优势的非等位基因互作还有 Mangelsdorf, A. J. 提出的瓶颈效应假说。这假说认为基因型的优劣象一条链，不依赖于它的最强环节，而取决于它的最弱环节；最弱环节（或瓶颈）决定整条链的强度，即某些基因的作用成为其他基因作用的限制因素。Robbins, W. J. 提供的番茄离体根在培养基中的生长率可作为这一假说的一个例子。红醋栗品种不能合成维生素 B_6 ，需要在培养基中加维生素 B_6 才能正常生长；另一约翰尼斯福品种不能合成烟酰胺，基本培养基内需加入这种维生素才能正常生长，即二个品种各有其瓶颈位点。这二个品种的杂种离体根则在不加上述二种维生素的基本培养基上能正常生长，这说明它们的隐性限制基因被来自另一亲本的显性基因所掩盖而克服了营养缺陷，从而表现了杂种优势。

显性假说对于等位基因间的关系着重在基因本身的效应值和相对表现力，只要 A 的效应值高并对 a 有压倒的表现力，则 Aa 就等于或接近于 AA。所以认为等位基因的杂合，或杂合性本身，对优势的表现并不重要，杂交主要是为了使 F_1 在较多位点上获得显性基因而已。

对显性假说的异议主要有二：一是按照显性假说应该能从杂种后代内分离出各位点都是显性纯合基因的个体，从而能固定杂种优势，可是实际却很难得到；二是由于显性的存在， F_2 群体内具有不同数量值个体的频率理论上应成偏态分布，可是实际大多成对称的正态分布。显性假说对这些疑问的