

对杂种优势理论的讨论

罗 耀 武

(河北农业大学)

一、杂种优势及其理论

杂种优势现象是人们早已熟悉的,远在1400多年前我国“齐民要术”一书已有马和驴杂交繁殖骡子的记载。目前杂种优势已在动植物生产中广泛应用,杂交玉米、杂交高粱、杂种猪、杂种鸡都已在生产上发挥了显著增产作用。近年来杂交水稻在我国也首先得到广泛应用,其它作物如小麦、谷子、棉花等杂种优势的利用也都在研究之中。

关于对杂种优势现象的认识,达尔文在19世纪60年代便提出了“异花授精一般对后代是有益的,自花授精时常对后代是有害的”结论。

1910年布鲁斯(Bruce, A. B)提出基因互补说解释杂种优势,以后琼斯(Tones, D. F 1917)把它又进一步补充为显性基因假说,这一学说认为二个纯合的品系杂交,由于各自显性基因位点不同,在杂种中由于显性基因的互补,显性位点增加了,因而杂种一代表现了优势,该假说还解释了所以在后代中一般不会出现象杂种一代那样高优势的个体,是由于涉及杂种优势的基因较多,而且很多有利的显性基因和不利的隐性基因连锁在一起。

1936年伊斯特(East, E. M)提出超显性假说解释杂种优势,超显性学说认为在不同品系中可能存在着很多复等位基因 $a_1a_2a_3\cdots$ 等,用二个不同的品系杂交,一些处于杂结合状态的基因位点可能比任一纯结合状态时更为有利(如 $\frac{a_1}{a_1} < \frac{a_1}{a_2} > \frac{a_2}{a_2}$),由此杂种表现了优势。

此外,杜尔宾(1964年)等人提出基因平衡假说,认为杂种优势不是由于部分基因决定的,而是由多方面的原因综合作用的结果。基因平衡假说认为异花授粉作物自交系发育不良是由于它失去了基因平衡,而经过严格选择的自交系杂交后能使杂种形成一种遗传平衡的异质结合系统,因而表现了杂种优势。

19世纪30年代苏联一些学者提出了生活力学说来解释杂种优势。生活力学说认为双亲性细胞的差异是导致杂种生活力提高形成杂种优势的原因,并认为双亲细胞的差异最终是由于同化了不同的外界环境条件造成的。

对于以上有关杂种优势的解释,一般认为生活力学说以及基因平衡假说谈的比较笼统,解释不够具体,很难加以应用。显性和超显性假说为多数学者所接受,但一般仍认为解释不够全面,实际情况要更复杂得多。

二、对杂种优势理论的几点认识

杂种优势是一个复杂的遗传现象。根据前人的研究,以及一些学者对杂种优势问题

的论述,结合杂种优势的育种实践,我们对杂种优势提出以下几点粗浅认识加以讨论:

1、在一个杂种个体中,杂种优势不会是单由显性或单由超显性造成,而是一个综合作用的结果。遗传学的研究证明在一个高等生物中基因有成千上万,涉及杂种优势的基因也很多,单就涉及杂种优势的等位基因之间的相互关系来说也是多种多样的。如有的表现为超显性,有的表现为显性,有的表现为部分显性,有的表现为无显性,有的甚至杂结合表现为劣势(这种情况较少)。如以图1为例,A、B两个纯合的自交系杂交,假定在杂种中a位点具有显性作用,b、c位点超显性,d位点部分显性,e位点无显性(累加作用),f位点杂结合具有劣势。再假定a、b、c、d、e作用类似的位点各有10个,f位点只有一个,则综合各点的共同作用结果A亲本的值应为 $10(2)+10(2)+10(1)+10(2)+10(2)+1(2)=92$,B亲本的值应为 $10(1)+10(2)+10(1)+10(1)+10(2)+1(2)=72$,杂种的值为 $10(2)+10(3)+10(2)+10(1.7)+10(2)+1(1)=108$,在这些等位基因的相互关系中,可以看出只有超显性、显性以及部分显性才能对杂种优势产生有利的作用。

	$a_1 \cdots b_1 \cdots c_1 \cdots d_1 \cdots e_1 \cdots f_1$							$a_2 \cdots b_2 \cdots c_2 \cdots d_2 \cdots e_2 \cdots f_2$					
P	2	2	1	2	2	2		1	2	1	1	2	2
	$a_1 \cdots b_1 \cdots c_1 \cdots d_1 \cdots e_1 \cdots f_1$						×	$a_2 \cdots b_2 \cdots c_2 \cdots d_2 \cdots e_2 \cdots f_2$					
							↓						
								$a_1 \cdots b_1 \cdots c_1 \cdots d_1 \cdots e_1 \cdots f_1$					
F ₁	2	3	2	1.7	2	1		$a_2 \cdots b_2 \cdots c_2 \cdots d_2 \cdots e_2 \cdots f_2$					

图1 表示不同位点等位基因之间的相互关系

除等位基因间由超显性、显性、部分显性作用所造成的优势外,不同等位基因的互作(如上位性等)也一定会对杂种优势产生作用。

2、不同染色体组之间互作产生的优势。远缘杂交中,马和驴杂交产生的骡子,小麦和黑麦杂交产生的小黑麦杂种一代以及小黑麦双二倍体都具有明显的杂种优势。这些远缘杂种一代中只有一套来自父本以及另一套来自母本的不配对的染色体组,在双二倍体中等位基因也相同,配对的也只是完全相同的染色体,这里不存在等位基因间互作产生显性或超显性的问题。这种优势,只能归结为不同染色体组之间的互作或者说是不同染色体组之间基因的互作的结果。不同染色体组之间互作产生杂种优势不仅表现在上述马和驴、小麦和黑麦的远缘杂交中,在一些物种的进化过程中如小麦由原始种进化到现有种的过程是由于几次远缘杂交和自然加倍达到的,它实际上也已多次固定了杂种优势,因而使得现有种的生长势和产量都远远超过了原始类型。

3、核质之间互作造成的优势。亲缘关系较远的一定的核质结合是否会产生优势是需要讨论的一个问题。在通常的情况下,当两个自交系杂交时多数组合正反交是没有差别的。但是也有的组合有明显差别,这种现象常可以在玉米自交系间杂交时看到。对于这种现象一般可解释为多数自交系间细胞质没有明显差异,所以正反交差别不大,少数

细胞质间有差异的自交系（这种情况在亲缘关系较远的更易出现）杂交正反交便会出现差别。这是因为在杂种一代中双亲的细胞核共处在母本的细胞质中改变了原有的核质关系，在这种情况下，正反交便会有差别。如果这种差别对生物的生长和结实表现为有利，则核质互作也应该被认为是造成优势的原因之一。实践表明核质杂种有的表现为优势，有的表现为劣势，核质互作虽然不是造成优势的主要原因，但是它也是会造成优势的原因之一。

4、杂种优势的根本原因是遗传物质的互补作用：现代遗传学的研究证明，基因是一段起特定作用的DNA片断，一定的DNA片断通过“转录”与“翻译”指导合成特定的酶，通过酶控制生化过程。杂种优势的显性作用可以理解为不同等位基因之间的互补作用，显性基因控制着一定的酶的合成过程。在杂合体中由于显性位点的增加，酶的成合种类和活性增加了，从而促进了生物体内的代谢过程，表现了杂种优势。

对于导致杂种优势的超显性作用可以做如下理解，基因（作用子）并不是不可分割的。一个基因可能含有上千个核苷酸对，由于基因内部不同部分核苷酸对的改变，一个基因可以突变成很多复等位基因。复等位基因间的关系有多种多样，如果两个复等位基因结合在一个等位点上，起了互补作用的效果（超过了纯合等位基因的作用）则表现了超显性，因此超显性也可理解为同一等位基因之间的互补作用，一定的杂合等位基因有可能指导合成更多种类的酶或增强酶的活性，从而促进了代谢过程使超显性表现为优势。

不同染色体组之间互作产生优势可以理解为不同染色体组之间的互补作用，由于不同染色体组之间基因的不同增加了基因的差别性，这种差别可以导致产生更多的酶，增加了酶的种类和活性，从而造成优势。

核质互作产生的优势可理解为核质之间的互补作用，一定的细胞质为一定酶的合成提供了有利的场所。