

文章编号: 1003-8701(2007)02-0003-05

农作物杂种优势的遗传基础及其预测研究概述

王曙明^{*1,2}, 张宝石¹, 王跃强², 孙 寰²,
赵丽梅², 程砚喜², 彭 宝²

(1.沈阳农业大学农学院, 沈阳 110161; 2.吉林省农业科学院大豆研究中心, 长春 130124)

摘 要: 植物杂种优势的利用是大幅度提高农作物产量最主要的措施之一, 在几种主要农作物上获得了极大成功。有关杂种优势遗传理论的探讨从未间断, 特别是近年来分子生物学在植物遗传领域的广泛应用, 使人们对杂种优势的遗传本质有了更加深入的了解。本文综述了杂种优势遗传机理研究、杂种优势的分子生物学基础及其预测研究的进展情况。

关键词: 农作物; 杂种优势; 遗传基础

中图分类号: S334.5

文献标识码: A

杂种优势是生物界的一种普遍现象。Mendel(1865)通过豌豆杂交试验, 观察到了杂种优势现象, 并最先提出了杂种活力 (hybrid vigor) 术语。Shull(1914)通过对玉米自交和杂交的研究首次提出了杂种优势 (heterosis) 的术语。杂种优势的概念有广义和狭义之分。广义的杂种优势是指杂种 (包括第一代及以后各代) 在生长势、结实性、生活力、抗逆性、适应性及产量、品质等方面对其近亲繁殖亲本的优越性。狭义的杂种优势仅指杂种一代 (F₁) 对其亲本 (品种、品系、自交系等) 生长势的平均值或者对生长势较强的亲本的优势。而且这里指的生长势的优越性主要就生物学上的有利性状而言的。

玉米是第一个在生产上大规模利用杂种优势并获极大成功的农作物。随后, 由于作物雄性不育系的发现与利用, 高粱、水稻、油菜、向日葵等主要农作物杂种优势的利用获得了飞跃性发展。可以说, 农作物杂种优势的利用对 20 世纪世界粮食的增长起到了决定性的作用。近来, 大豆杂种优势的研究与利用实现了重大突破^[1,2]。吉林省农业科学院等单位育成了大豆细胞质雄性不育系并实现了“三系”配套, 大豆杂交种杂交豆 1 号和杂交豆 2 号已通过审定获准推广^[3], 这标志着大豆杂种优势的利用进入了一个崭新阶段, 为大幅度提高大豆单产水平展现了美好的前景。

尽管作物杂种优势的利用在实践上取得了巨大成功, 但有关植物杂种优势的遗传机理至今未有一个能够被公认的理论。杂种优势是一个非常复杂的生物学现象, 对其机理的研究与认识, 随着遗传学及分子生物学等现代科学理论的发展而不断深入。

1 杂种优势的遗传机理研究

在过去的百年中, 人们对植物杂种优势现象做了大量研究, 并对其遗传机理进行了广泛探讨, 提出了各种学说与假设, 试图从理论上阐释杂种优势的遗传基础。

1.1 异质结合假说

1910 年, Shull 等受 Darwin“异花受精对后代有利和自花受精对后代有害”学术观点的影响, 提出了异质结合理论。他认为玉米自交促进遗传同质结合, 而自交系间杂交导致遗传异质结合, 由于异质性配子的结合在生理上的刺激作用产生强大的杂种优势。配子的异质性程度愈大, 产生的优势亦愈

收稿日期: 2006-06-25

基金项目: 国家科技部“863”计划项目资助(2004AA241063)

作者简介: 王曙明(1963-), 男, 硕士, 研究员, 主要从事大豆遗传育种研究。

强。这只是从生理学的角度解释杂种优势现象。后来 Shull 把异质性具体到了杂合子上,认为杂种优势是“一个改变了的细胞核和一个相对未改变的细胞质彼此相互作用的结果”。

1.2 显性假说

显性因子假说是 Bruce(1910)提出的,用显性或部分显性的有利遗传因子(基因)的互补作用来解释杂种优势。该假说的基本观点是,有利的显性基因抑制隐性基因的不利作用,通过基因间的互补,杂种一代就表现出强大的生长势。该假说得到了 Keeble 和 Pelew(1910)发表的豌豆品种杂交试验中关于节数与节间长短结果的有力支持。后来, Jones(1917)根据自己的工作和当时的资料,给 Bruce 的显性理论补充了连锁遗传的概念。认为杂交种中的各种优良性状,是受多因子连锁组(一对同源染色体)中的显性因子控制的,不利的隐性因子的作用能为有利的显性因子所掩盖。

关于显性有利基因的作用表现在 3 个方面:一是它们对不利隐性基因的抑制作用;二是有利显性基因的累加效应,由于两亲本带有多个显性等位基因,结果使杂交种获得更多数目的显性基因,亦即加性效应;三是分布在不同位点上的显性基因的互作效应,即上位性效应。上位性效应正愈来愈多地得到有关实验证据的支持。

1.3 超显性假说

超显性假说是 Shull 于 1908 年提出的,得到了 East 和 Hull 的支持,又称单基因生长优势假说。该假说的基本观点是,基因型杂合位点的贡献要大于基因型纯合位点基因的贡献。East(1936)认为,产生杂种优势的根本原因是亲本的异质性。两个自交系的基因型差别越大,杂种优势就越强。这种差别发生于同一基因位点上,在同一基因位点上可以分化出许多微效基因,它们具有不同的结构和生理功能,微效基因之间无显隐性关系,但它们的共同作用却能显示出超过显性的效果。超显性理论也得到了一些试验证据的直接支持。

1.4 遗传平衡假说

Mather(1942, 1955)根据自己的研究结果和当时的科学资料提出过基因平衡假说,后来经 Tulbin(1964, 1967, 1971)发展为遗传平衡假说。他们注意到杂种优势形成原因的复杂性,考虑到遗传基因的互作,细胞核与细胞质的相互作用、个体发育与系统发育的联系、环境条件对性状发育的影响等因素之后,才提出来的新假说。该假说的核心观点是彼此不同的基因型相互作用,改变了基因组的遗传平衡。认为杂交产生的杂交群体,是经选择创造出来的一种遗传平衡得很好的异质结合系统,因而表现出杂种优势。

1.5 基因网络系统与杂种优势的形成

基因网络系统的概念是由鲍文奎根据小黑麦远缘杂交获得的研究结果而提出来的。该系统认为,不同的生物其基因组都有一套保证个体正常生长与发育的遗传信息,包括全部的编码基因、控制基因表达的控制序列,以及协调不同基因之间相互作用的组分。基因组将这些看不见的信息编码在 DNA 上,组成了一个使基因有序表达的网络,通过遗传程序将各种基因的活动联系在一起,如果某些基因发生了突变,则会影响到网络中的其他成员,并通过网络系统进一步扩大其影响进一步发展成为可见变异。该系统还认为,在不同物种,不同生态型到同一生态型的不同个体之间存在许多执行同一功能的基因,他们在基因网络系统中处在相同的工作位置,但其功能或工作效率会有稍微的差别。在一个杂合的基因型中,就某个指定的基因而言,只要一个稍次的等位基因成员的表达代替最佳成员,就可能影响网络系统的工作效率。杂种一代是两个不同基因群组合在一起形成一个新的网络系统,在整个新组建的网络系统中,等位基因成员处在最好的工作状态,使整个遗传体系发挥最佳效率时,即可实现杂种优势。基因网络系统是从整个基因组出发分析杂种优势的产生,因此很难设计出一个具体的实验方案进行分析和验证^[4]。

1.6 杂种优势的其它学说

除了经典的显性与超显性假说以外,国内外学者还提出了一些新的学说,包括活性基因效应假说(钟金城, 1994)、杂种自组织理论(向道权等, 1999)^[5]、杂合酶协同效应假说(谭远德, 1998)^[6]、遗传振动合成学说(王得元, 1999)^[7]等。总之,杂种优势是极其复杂的生物学现象,欲对其遗传机理完全解释清楚

尚有很长的路要走。

2 杂种优势的分子生物学基础及其预测研究

以上假说是从经典遗传学以及植物生长发育的角度对作物杂种优势的遗传机理进行的解释。随着分子生物学技术以及分子数量遗传学的发展, 人们对杂种优势的认识更多的是从分子水平加以阐释并验证, 并提出了一些新的理论。

2.1 显性假说与超显性假说的分子实验证据

近年来, 随着分子标记技术在植物育种中的广泛应用, 人们开始从分子水平上探讨杂种优势的遗传机理。Stuber 等(1992)^[8]报道了应用 RFLP 标记进行玉米杂种优势的研究, 通过 QTL 定位分析, 得出以下结论: 凡是影响产量的 QTL 位点, 杂种优势的表现与基因组杂合性呈正相关; 决定产量性状的染色体位置大致相同; 大多数数量性状在杂合子中表现超显性。庄杰云等(2000)^[9]通过对水稻杂交组合 F₂ 代的 QTL 分析, 认为超显性效应是水稻杂种优势的重要基础之一。Xiao 等(1995)^[10]利用一个粳粳杂交组合的重组自交系 F₇ 分别与双亲杂交, 得到相应的两个回交群体, 用 141 个分子标记对粳粳杂种优势的遗传基础进行了研究, 通过 QTL 位点分析, 他们认为显性效应是该组合优势的主要遗传基础。由于不同研究者所采用的试验材料和群体不同, 所得结果并不一致。

2.2 上位性对杂种优势的重要性

由于表现杂种优势的许多农艺性状都是数量性状, 是许多 QTLs 共同作用的结果。而以上两种假说都是基于遗传学单基因理论, 很难解释非等位基因之间的互作效应。因此, 基因间的上位性(epistasis)近年来愈来愈受重视。Yu 等(1997)^[11]利用两类分子标记 RFLP 和 SSR 进行亲本多型性筛选, 用汕优 63 分离群体定位分析了影响产量及其构成因子的 QTLs 和上位性效应, 两年共定位了 32 个 QTLs 控制产量及其构成性状, 其中 12 个 QTLs 在两年间均被检测到, 而另外 20 个 QTLs 只在一年里被发现。10 个产量 QTLs 中有 6 个表现出超显性效应, 而其它性状只有部分 QTLs 表现为超显性。但双向方差分析表明, 大多数 QTLs 均与其它至少一个位点显著互作; 这些由单位点分析所检测到的 QTL 上的显性或超显性的表现受制于与其互作的位点上的基因型。因此, 他们认为上位性效应是影响产量性状表现和杂种优势形成的重要遗传基础。Li 等(1997)^[12]对粳粳亚种间杂交后代产量构成因子的分析也得到了相似的结论, 杂种优势的形成在于双亲基因的协调, 基因的互作显著影响水稻产量及产量构成因素等复杂的性状。Luo 等(2001)^[13]认为, 上位性和超显性是水稻子粒产量和生物量杂种优势与自交衰退的主要遗传基础。

由此看来, 作物杂种优势形成的遗传机理较之基于单基因理论的显性假说或超显性假说要复杂得多, 要全面揭示杂种优势形成的遗传机理还需对其进行更加深入地研究。

2.3 杂合性与杂种优势的预测

显性和超显性两种假说都认为杂种优势来源于遗传物质的杂合性, 是等位基因间相互作用的结果。杂合性产生于亲本间的遗传差异性, 而遗传差异是由亲本在同一基因位点上等位基因的频率不同引起的。通常人们用遗传距离表示亲本间的遗传差异性, 以探测杂合性与杂种优势的关系。

早期许多研究发现亲本间酶谱的差异, 以及 F₁ 酶谱如杂种酶谱带、互补带的出现和酶活性的提高与杂种优势存在一定的关系, 但综合结果表明, 应用这些有限的同工酶标记难以有效预测作物的杂种优势。在玉米中, Smith 等(1989)运用近 30 个同工酶对 37 个自交系约 100 个杂种 F₁ 的分析显示, 产量与等位基因多样性的相关不明显; 在水稻中(Peng 等, 1988)^[14], 用 6 个同工酶基因位点分析 75 个 F₁ 子粒产量与遗传差异的关系, 结果相关不明显。

近年来, 应用分子标记技术研究亲本遗传差异性与杂种优势表现的相关性报道日渐增多, 但大量研究表明其相关性并无一致的结果。Smith 等(1990)^[15]用 230 个 RFLP 标记分析了 37 个玉米自交系间的异质性, 表明杂合程度与杂种优势高度相关。Stuber 等(1992)也报道了玉米杂种表现与亲本遗传距离间(基因型杂合程度)存在的高度相关性。Diers 等(1996)^[16]对油菜的研究表明, 尽管亲本的遗传距离与杂种产量显著相关, 但其估计值并不能一致鉴定出最好组合。Cerna 等(1997)^[17]通过对大豆子粒产量

与分子标记杂合性的研究表明,基于 RFLP 标记的遗传距离与子粒产量杂种优势没有关系,认为此法预测杂种优势是不可行的。Godshalk 等(1990)^[18]和 Dudley 等(1991)^[19]的研究显示遗传距离与产量优势间相关性较低。Martin 等 (1995)^[20] 在小麦中发现分子标记估计的遗传距离与杂种产量相关性较低。Melchinger 等(1990)^[21]应用 81 个多态型探针分析了近 20 个玉米自交系,结果表明其相关性随研究材料的不同而有差异。在同一优势群中的自交系,其杂种优势表现与亲本的遗传距离存在较高的相关性,而在不同杂种优势群间,其遗传距离与杂种优势不相关。吴敏生等 (2000)^[22] 对玉米的研究表明,基于 AFLP 计算的遗传距离与杂种产量、产量杂种优势的相关系数均达显著水平,但决定系数都很小。当亲本材料改变时,它们的相关性也随着改变,尤其当亲本自交系亲缘关系较远时,二者完全不相关。

Zhang 等 (1995)^[23] 在水稻杂种优势预测研究中提出用一般杂合性和特殊杂合性度量基因型杂合性,亲本间一般杂合性与 F_1 表现和杂种优势相关程度低,而特殊杂合性与产量和生物量等性状的中亲优势显著相关。但在随后进一步扩大材料范围的研究中发现,基因型杂合性与杂种表现及杂种优势的关系取决于供试材料、水稻资源的多样性和杂种优势遗传基础的复杂性,全基因组总体杂合性并不能解释杂种优势形成的遗传基础。袁力行等(2000)^[24]研究结果表明,分子标记遗传距离与 F_1 产量、分子标记特殊遗传距离与特殊配合力之间都呈显著正相关,但相关程度还不足以预测杂种优势。他们认为使用与杂种优势相关的 QTL 连锁的分子标记位点可能提高杂种优势的预测能力。Liu 等(1999)^[25]用 54 个 RAPD 标记分析了 20 个小麦自交系间异质性,发现基于 RAPD 的遗传距离可以用于小麦优势群的划分,但不能用来预测杂种表现与杂种优势。

孙传清等(2000)^[26]对水稻杂种优势与遗传分化关系的研究表明,超亲优势与双亲的籼粳分化关系明显,且 DNA 上的差异与超亲优势的相关系数明显大于形态指数的差异与超亲优势间的相关系数,说明以双亲在基因组上的差异来研究或预测杂种优势要优于表型性状。

综上所述,虽然 DNA 分子标记技术可用于杂种优势群的划分,其标记的遗传距离与杂种优势的表现具有一定的相关性,但欲真正预测杂种优势还有很大距离。因为杂种优势是十分复杂的,其表现易受环境条件的影响,同时,基因表达也与杂种优势有很大的关系。

2.4 基因表达与杂种优势

杂种优势的形成机理非常复杂,从基因组到外部表现,基因表达和调控起了重要的作用。研究杂种与其亲本的基因表达差异,从而在基因表达调控水平上解释杂种优势形成的机理显得更为直接和科学。

程宁辉等(1996, 1997)^[27, 28]用 mRNA 差异显示技术分别对玉米杂种、水稻杂种和二者的亲本幼苗进行了基因表达差异分析,发现杂种和亲本的 mRNA 在量和质上存在差异,这种差异主要表现在表达水平的差异,其中有些属于转录因子基因。亲本与杂种基因表达的差异主要有以下几种类型:特异表达; 超亲表达; 减弱表达; 沉默表达。Xiong 等(1999)利用 DDRT-PCR 技术研究水稻发现,亲本和杂种在表达上有差异,在剑叶中,杂种相对于亲本的基因差异表达以抑制为主,并表现出对杂种优势有利;在苗期叶片中,则以基因表达增强为主。在小麦中, Sun 等(1999)发现小麦杂交种和亲本间存在明显的基因表达差异。孟凡荣等(2002)^[30]采用 mRNA 差异显示技术分析了 MADS-box 和 Ser/Thr 蛋白激酶两个基因家族在不同优势组合的杂交和自交种子发育前期的基因表达差异,发现所有 6 个时期杂交种和自交种子之间存在明显的基因表达差异,强优势组合差异表达比例较弱优势组合高。

近年来,应用 DNA 芯片技术研究杂种一代和亲本之间基因的时空表达差异,从基因表达调控水平上探讨基因差异表达与杂种优势的关系,分离和鉴定控制某些重要农艺性状杂种优势的基因或基因群,揭示杂种优势相关基因的表达模式,推测杂种优势形成的分子机理,这方面的工作正在进行之中。

参考文献:

- [1] Sun H, et al. Studies on cytoplasmic-nuclear male sterile soybean[J]. Chin Sci Bull, 1994, 39(2): 175-176.
- [2] 王曙明,等. 大豆杂种优势及其高优势组合选配的研究 I. F_1 代子粒产量的杂种优势与高优势组合选配[J]. 大豆科学, 2002, 21(3): 161-167.

- [3] 赵丽梅, 等. 大豆杂交种杂交豆 1 号选育报告[J]. 中国油料作物学报, 2004, 26(3): 15-17.
- [4] 李竟雄, 等. 作物雄性不育及杂种优势研究进展(I)[M]. 北京: 中国农业出版社, 1996, 1-12.
- [5] 明道绪, 等. 作物杂种优势遗传基础的研究进展[J]. 四川农业大学学报, 2002, 20(2): 177-181.
- [6] 谭远德. 杂种优势的一种可能的分子机理 - 杂合酶的协同效应[J]. 南京师大学报(自然科学版), 1998, 21(3): 80-87.
- [7] 王得元, 等. 作物杂种优势的分子生物学研究进展[J]. 西北农业大学学报, 1999, 27(1): 94-99.
- [8] Stuber C W, et al. Identification of genetic actors contributing to heterosis in a hybrid from two elite maize inbred lines using molecular markers[J]. *Genetics*, 1992, 132: 823-839.
- [9] 庄杰云, 等. 杂交水稻中超显性效应的分析[J]. 遗传, 2000, 22(4): 205-208.
- [10] Xiao J, et al. Dominance is the major genetic basis in rice as revealed by QTL analysis molecular markers[J]. *Genetics*, 1995, 140: 745-754.
- [11] Yu S B, et al. Importance of epistasis as the genetic basis of heterosis in an elite rice hybrid [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1997, 94: 9226-9231.
- [12] Li Z K, et al. Epistasis for three grain yield components in rice(*Oryza Sativa* L.) [J]. *Genetics*, 1997, 145: 453-465.
- [13] Luo L J, et al. Overdominant epistatic loci are the primary genetic basis of inbreeding depression and heterosis in rice.II. Grain yield components[J]. *Genetics*, 2001, 158: 1755-1771.
- [14] Peng J Y, et al. Heterosis and isozyme divergence in indica rice[J]. *Crop Sci*, 1988, 28: 741-745.
- [15] Smith O S, et al. Similarities among a group of elite maize as measured by pedigree: F₁ grain yield, grain yield heterosis and RFLPs [J]. *Theor Appl Genet*, 1990, 80: 833-840.
- [16] Diers B W, et al. Relationship between heterosis and genetic distance based on restriction fragment length polymorphisms markers in oilseed rape(*Brassica napus* L.) [J]. *Crop Sci*, 1996, 36: 79-83.
- [17] Cerna F J, et al. Relationship between seed yield heterosis and molecular heterozygosity in soybean[J]. *Theor Appl Genet*, 1997, 95: 460-467.
- [18] Godshalk E B, et al. Relationship of restriction fragment length polymorphisms to single-cross hybrid performance of maize [J]. *Theor Appl Genet*, 1990, 80: 273-280.
- [19] Dudley J W, et al. Molecular markers and grouping of parents in maize breeding programs[J]. *Crop Sci*, 1991, 31: 718-723.
- [20] Martin J M, et al. Hybrid performance in wheat as related to parental diversity[J]. *Crop Sci*, 1995, 35: 104-108.
- [21] Melchinger A E, et al. Genetic diversity for restriction fragment length polymorphisms relation to estimated genetic effect in maize inbreds [J]. *Crop Sci*, 1990, 30: 1033-1040.
- [22] 吴敏生, 等. AFLP 标记与玉米杂种产量、产量杂种优势的预测[J]. 植物学报, 2000, 42(6): 600-604.
- [23] Zhang Q, et al. Molecular divergence and hybrid performance in rice[J]. *Mol Breeding*, 1995, 1: 133-142.
- [24] 袁力行, 等. 利用分子标记预测玉米杂种优势的研究[J]. 中国农业科学, 2000, 33(6): 6-12.
- [25] Liu Z Q, et al. Relationship between hybrid performance and genetic diversity based on RADP markers in wheat, *Triticum aestivum* L.[J]. *Plant Breeding*, 1999, 118(2): 119-123.
- [26] 孙传清, 等. 水稻杂种优势与遗传分化关系的研究[J]. 作物学报, 2000, 26(6): 641-649.
- [27] 程宁辉, 等. 玉米杂种一代与亲本基因表达差异的初步研究[J]. 科学通报, 1996, 41: 451-454.
- [28] 程宁辉, 等. 水稻杂种一代与亲本幼苗基因表达差异的分析[J]. 植物学报, 1997, 39(4): 379-382.
- [29] 孟凡荣, 等. 小麦杂交和自交种子发育前期 MADS-box 和 Ser/Thr 两类家族基因差异表达与杂种优势[J]. 农业生物技术学报, 2002, 10(3): 220-226.

A Review on the Genetic Basis and Prediction of Crop Heterosis

WANG Shu-ming^{1,2}, ZHANG Bao-shi¹, WANG Yue-qiang², SUN Huan², ZHAO Li-mei², et al.

(1. College of Agronomy, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110161, Liaoning China;

2. Jilin Academy of Agricultural Sciences, Gongzhuling 136100, China)

Abstract: Exploitation of plant heterosis is one of the main measures to increase crop yield on a large scale. At several major crops, exploitation of heterosis has acquired great success. The genetic theory of heterosis has been explored for a long time. Accompanying extensive application of molecular biology in area of plant genetics recently, genetics of heterosis has been further understood essentially. Progress in studies on genetic mechanism, molecular basis and prediction of crop heterosis was reviewed in this paper.

Key words: Crop; Heterosis; Genetic basis