

杂种优势的数量遗传学理论及其在玉米育种中的应用

陈泽辉, 吴 迅, 祝云芳, 王安贵, 郭向阳, 刘鹏飞

(贵州省农业科学院旱粮研究所, 贵阳 550006)

摘 要: 杂种优势现象已经被广泛应用在商业化育种实践中, 不同群体(系)之间杂交第一代往往表现出杂种优势, 这是生物界的一种普遍现象。杂种优势形成的遗传基础仍然停留在假说阶段, 主要包括显性假说、超显性假说以及上位性、杂种优势基因、等位基因特异性表达等理论解释。在综述不同杂种优势假说的基础上, 结合多年的玉米自交系和杂交种选育实践, 阐述 $H_F = \Sigma dy^2$ 的实用性, 讨论并探讨杂种优势形成的双亲基因频率差异互补理论, 提出玉米自交系、杂交种选育的群间选系组配观点。此外, 还讨论了一些改良和创新杂种优势类群的玉米育种实践。

关键词: 玉米; 杂种优势; 数量遗传; 育种

中图分类号: S513.035.1

文献标识码: A

Quantitative Genetics Theory of Heterosis and Related Application in Maize Breeding

CHEN Ze-hui, WU Xun, ZHU Yun-fang, WANG An-gui, GUO Xiang-yang, LIU Peng-fei

(Upland Crops Institute, Guizhou Academy of Agricultural Sciences, Guiyang 550006, China)

Abstract: Heterosis is a common phenomenon in biology, which has been widely used in commercial breeding practice. It often shows the difference of heterosis among individuals derived from the first generation of a cross between pair-populations(lines). However, the genetic basis of heterosis' formation is still in the stage of hypothesis, mainly including dominant hypothesis over-dominant hypothesis, epistasis heterosis gene, allele specific expression and other theoretical explanations. In this paper, different reviews of heterosis hypotheses were summarized, and the utilization of the practicability of $H_F = \Sigma dy^2$ was clarified, when combined reported heterosis hypotheses with current maize inbred line and hybrid breeding practice. Based on this, the complementary theory of parental gene frequency difference in the formation of heterosis was discussed. One viewpoint about inbred selection and hybrids crossed between groups was proposed. In addition, some breeding practices of maize improving and innovating for heterosis groups were also discussed.

Key words: Maize; Heterosis; Quantitative genetics theory; Breeding

杂种优势作为生物界的一种普遍现象, 是指杂交组合 F_1 在产量、生物量、耐逆性和繁殖力等一系列性状上优于亲本的现象^[1]。不同品系(品种)甚至不同种属间进行杂交所得到的杂种一代往往比它的双

亲表现出更强的生长速率和代谢功能, 从而导致器官发达、体型增大、产量提高, 或者表现出抗病力、抗虫、抗逆力、成活力、生殖力、生存力等的提高。玉米作为植物应用杂种优势的典型作物之一, 在社会发展和人们生活中发挥着重要作用, 杂种优势现象已经被广泛应用在商业化育种实践中。对于杂种优势表现明显, 尤其是那些利用杂种优势所获收益超出杂交制种成本的作物, 杂交种的商业化应用已经被大规模推广和应用^[2]。在玉米品种的使用上经历了农家种、改良群体、双交种、单交种阶段, 杂种优势越

录用日期: 2020-02-25

基金项目: 国家“七大作物育种”专项(2016YFD0101206-4)、贵州省高层次创新型人才项目([2018]5629)

作者简介: 陈泽辉(1962-), 贵州瓮安人, 研究员, 博士, 主要从事玉米遗传育种。E-mail: chenzh907@sina.com

来越强,产量也越来越高,单交种成为目前玉米生产上使用的主要品种类型。

过去 100 多年对于杂种优势的研究较多,提出了一系列的理论假说,但对于杂种优势基本理论和作用机制的认识仍然存在着较大的局限性,杂种优势的遗传基础也仅仅还停留在假说阶段^[3]。本文在综述前人提出的杂种优势理论,特别是在加性-显性模型下推导出的中亲优势,结合玉米自交系和杂交种的育种实践进行讨论,探讨杂种优势的可能理论基础及杂种优势指导下玉米自交系的选育和杂交种的组配方式。

1 杂种优势遗传基础的理论假说

1.1 显性假说

显性假说首先是由 Davenport^[4]提出,后来为 Jones^[5-7]及 Collins^[8]所发展,其主要论点认为具有显性基因越多,在生活力等方面越为有利,杂交后一些隐性基因被掩盖,从而表现出杂种优势。Xiao, et al^[9]对粳稻 197 个 F_2 重组自交系与双亲回交的两个回交群体进行杂种优势机理的研究,认为显性效应是水稻杂种优势形成的主要遗传基础。Hull^[10]认为,部分至完全显性效应比超显性效应更加符合轮回选择研究结果。由于杂种优势的复杂性,显性学说仍遇到了一些不可克服的困难。

1.2 超显性假说

Shull^[11]最早提出超显性假说,该理论认为,杂合性本身就是杂种优势的原因。East 和 Hayes^[12]以及 Shull^[13]支持这一理论。Sprague^[14]所给出的模型与 Hull 提出的超显性概念相似。庄杰云等^[15]利用衍生于汕优 10 的群体研究得出,单株产量和单株穗数表现出明显的 F_1 超亲优势和 F_2 自交衰退,检测到 15 个单株产量 QTL 和 13 个单株穗数 QTL,其中大多数表现超显性。Zhou 等^[16]在杂交水稻中发现,超显性是产量、穗粒数和粒重的杂种优势形成的主要原因。Stuber 等^[17]利用 RFLP 标记的 QTL 分析方法,对 Mo17×B73 的 264 个 F_3 家系分别与双亲进行回交,对构建的两个回交群体进行杂种优势机理研究,分别找到 6 个和 8 个对子粒产量贡献率为 60% 的 QTL,杂合状态的 QTL 表型值高于该位点纯合子的表型值。为此认为超显性效应是玉米杂种优势形成的主要遗传基础。

1.3 其他解释杂种优势的一些研究结果

上位性:在一些特定的自交系杂交组合中显示了上位性效应的存在,一些基因的独特结合对杂种优势表现有贡献^[18,19]。余四斌等^[20]利用珍汕 97×明恢 63

的 $F_{2:3}$ 群体定位了影响产量性状的 32 个 QTL,并认为上位性是水稻杂种优势形成的主要遗传基础。

杂种优势基因:Wang 等^[21]利用 GradedPool-Seq 方法直接从表型差异大的双亲 F_2 后代中精确定位基因,在多套杂交稻群体中定位到杂种优势相关基因,并且在广两优 676 F_2 群体中定位到与千粒重相关的杂种优势基因 *GW3p6*,该基因剪切方式的改变造成粒重与产量的增加。同时 *GW3p6* 与另一个分蘖相关杂种优势基因 *PN3q23* 聚合,进一步提高了水稻产量。这一结果证明了在自交系中聚合优良的纯合型杂种优势基因,同样能够获得杂种优势。

等位基因特异表达:在杂交种中来自两个亲本的等位基因的表达水平往往不相等,即等位基因特异表达(ASE)。Shao 等^[22]以汕优 63 及其亲本珍汕 97 和明恢 63 的苗期叶片、抽穗期剑叶和穗为研究材料,区分了杂交种中来源于两个亲本的转录本序列,进而获得了 3 270 个表现出等位基因特异表达的基因。等位基因特异性表达被认为是导致杂种优势的一种机制,即针对特定位点上的基因,来自母本的等位基因可能在某时空条件下较来自父本的等位基因有益,而在另一时空条件下则来自父本的等位基因有益,杂交种能在特定时空条件下选择性地表达有益等位基因,从而表现出优势。

种内基因顺序和基因结构变异:Sun 等^[23]利用 PacBio 单分子测序技术和 BioNano 映射技术组装了高质量的玉米 Mo17 基因组。通过比较 B73 与 Mo17 两个基因组,发现在染色体的基因排列顺序上至少有 10% 的基因存在非共线性现象,同时基因组结构变异上至少 20% 的基因存在有可能导致蛋白编码功能改变的重要序列突变。玉米不同自交系基因组间存在的遗传变异相比其他物种内部的遗传变异更为突出,这些种内基因顺序和基因结构的变异对杂种优势和基因组进化有重要影响。该研究结果在基因组学层面对玉米自交系间能够形成特别显著的杂种优势提供了一个新的诠释。

2 杂种优势的数量遗传学

根据数量性状的遗传分析,杂种优势的遗传实质在于显性效应、加性效应以及上位性等各种基因互作效应的综合作用。不同的育种材料可能具有不同的基因作用方式来决定某种程度的杂种优势,玉米杂交群体中一般以加性效应和显性效应最明显。

2.1 加性-显性模型下的中亲优势

从具有两个等位基因 A 和 a 的单个位点来看,考虑两个随机交配群体,两个群体杂交产生 F_1 ,种植

F_1 产生杂种优势。首先考虑一个群体,等位基因A和a的频率分别是 p 和 q ;在另一个群体中的同一位点上,具有频率为 p' 和 q' 的两等位基因。设在两群体间同一位点同一等位基因频率之差为 y ,使 $y=p-p'=q'-q$ 。把 p' 和 q' 写作 $(p-y)$ 和 $(q+y)$ 。按基因型尺度,基因型AA、Aa和aa的基因型值分别为 a 、 d 和 $-a$ 。先求出每个群体的平均值,再求出两个群体的中亲值,然后求出两群体杂交 F_1 的平均数^[24-26]。

第一个群体的平均值: $M_{p_1} = a(p-q) + 2dpq$;

第二个群体的平均值: $M_{p_2} = a(p-q-2y) + 2d[pq + y(p-q) - y^2]$;

于是两群体的中亲值: $M_p = a(p-q-y) + d[2pq + y(p-q) - y^2]$ 。

当把两个群体杂交产生 F_1 时,从一个群体随机得来的个体,与从另一个群体随机得到的个体交配, F_1 的平均基因型值为:

$$M_{F_1} = a(p-q-y) + d[2pq + y(p-q)];$$

中亲优势值的度量,表示在 F_1 与中亲值之间的差数,则:

$$H_{F_1} = M_{F_1} - M_p = dy^2;$$

式中, d 为显性效应,如果该位点没有显性,也就没有杂种优势; y 表示两群体该位点基因频率之差,如果两群体间基因频率无差异,则不会产生杂种优势。考虑两群体与研究性状有关的所有位点的联合效应,不考虑位点间的上位效应,即,在加性-显性模型下, F_1 总的中亲优势为:

$$H_{F_1} = \Sigma dy^2。$$

2.2 上位性的影响

中亲优势的数学表达式 $H_{F_1} = \Sigma dy^2$ 在加性-显性模型条件下是无偏的,但上位性也可能对杂种优势表现有所贡献。若位点间存在上位性互作,则 $H_{F_1} \neq \Sigma dy^2$ 。当上位性互作为正时,优势会大于 Σdy^2 ;当上位性互作为负时,优势会小于 Σdy^2 。

上位性效应在杂种优势表现中的潜在作用是存在的^[27]。但是上位性互作效应只能够解释玉米群体中微不足道的遗传变异,而加性和显性方差能够解释除此之外所有的遗传变异。上位性似乎并不是遗传变异的主要成分,上位性应该表现在由优良自交系组成的特定杂交种中,因此,上位性的相互作用似乎在特定的,而不是在杂交组合间普遍存在。

Hallauer利用从玉米群体BSSS中获得的一系列随机自交系进行研究,以获得加性(a)、显性(d)组分和3种上位性组分(aa)、(ad)和(dd)的方差。研究结果

是加性组分占总产量遗传方差的93%。当包括显性时,这两部分占了99%。因此,根据遗传分析结果,上位性对产量的遗传变异是次要的贡献因素^[28]。

因此,考虑到上位性对杂种优势可能存在的影 响,杂种优势的数学表达式应为 $H_{F_1} = \Sigma dy^2$ 。除基因频率之差外,还要考虑双亲互补性,在此基础上形成了中亲优势的基因频率差异互补的理论观点,可用于指导玉米育种实践。

3 加性-显性模型下的中亲优势理论在玉米育种上应用

3.1 在玉米育种上应用的可行性

自从杂种优势的理论假设被提出和讨论,数量遗传理论就取得了快速的发展。产量作为一个性状,由于遗传模式非常复杂以及杂种优势显著,其研究已经受到早期和现代研究人员的高度重视。产量是对繁殖能力的一种度量,几乎总是被视为一个数量性状。

然而,即使杂种优势发生的确切遗传机制仍然未知,玉米杂种优势一直在广泛利用。但更为重要的是,理解何种基因作用方式对于设计高效可行的持续性育种方案最为关键。Lamkey等^[29]提出,杂种优势应剖分成两个组成部分,即基础杂种优势和功能杂种优势。基础杂种优势是在自交系(纯合条件下)中能找到的哪些遗传机制导致的,是对近交衰退的恢复;功能杂种优势(或增值)是在自交系中找不到而在杂交种中广泛存在的那种机制。该理论突破了关于杂种优势只是近交衰退逆过程的简单概念,这是一个能够解释育种实践中关于杂种优势遗传结构的新认识,事实上它强调了提高一般配合力和特殊配合力的重要性。

Duvick^[30,31]对过去70多年美国培育的玉米杂交种做过系统研究发现,随着自交系的改良和一般配合力的持续提高,杂交种的产量提高了好几倍,但并未因此而改善自交系间的杂种优势,亲本间特殊配合力所占的份额呈下降趋势。Hallauer等汇总了对玉米产量方差成分的研究结果指出,在大多数玉米群体中,加性遗传方差通常是显性方差的2~4倍,显性方差虽然重要,但比加性方差小得多。由此看来,加性遗传方差效应是玉米子粒产量的最主要效应。

越来越多的证据表明,杂种优势是由加性基因主导的。要想获得杂种优势,必须选择具有不同遗传背景的双亲相互杂交。产生杂种优势的双亲必须具有不同的加性基因,这与表达式 $H_{F_1} \approx \Sigma dy^2$ 的结果

一致。按这一理论,并从实践角度看,无论自花授粉作物还是异花授粉作物,杂种优势的利用是永恒的。因为靠植物自身遗传系统,将众多优良加性基因累积到单一个体是极其困难的,通过简单相互杂交,将这些不同基因集中到 F_1 代中并直接利用就容易得多了。

从前面的分析,基因的显性效应不但存在,并且效应也比较大。另外,上位性是存在的,但总的上位性效应所占比例较小。因此,式 $H_{F_1} \approx \Sigma dy^2$ 在玉米育种上有重要意义。

只有具备以下条件时,杂种优势才将得以表达:第一,存在一定程度的显性;第二,双亲间基因频率的相对差异决定杂交中杂种优势表达的高低。首先,基因显性效应大,杂种优势大;其次,双亲基因频率之差大,杂种优势强。目前玉米生产上所使用的几乎都是单交种,这样,单个基因频率只是0或是1两种情况,如果在一个亲本相关性状具有重要位点的一个基因,另一个亲本就没有这个基因,本位点基因频率之差最大,该位点的杂种优势最大。

考虑控制重要性状的位点间的上位性效应小,控制重要性状的基因分别在两个不同的亲本上,这样,两亲本杂交后 F_1 的杂种优势最大。如控制某一性状的基因位点有10个,每个位点的基因分别是a1、a2、a3、a4、a5、a6、a7、a8、a9、a10,其中,基因a1、a2、a3、a4、a5在亲本1,基因a6、a7、a8、a9、a10在亲本2,这样亲本1与亲本2的杂交 F_1 的优势最强。

控制重要性状的位点是否有存在主效基因,是否可能存在1~2个基因就对该性状提供了50%甚至更多的贡献。如果存在,仍然能够适合该杂种优势的数学表达式。

3.2 玉米育种实践证据

按式 $H_{F_1} \approx \Sigma dy^2$,能很好解释玉米杂种优势模式,那就是优势群之间基因频率差别大,并能够互补。

为了最大限度地提高自交系组配杂交种的杂种优势表现,育种家通常只在有明确杂种优势模式的群体间选系进行组配。美国的玉米主要杂种优势模式为Reid×Lancaster,目前又增加了Reid×Iodent;欧洲的玉米杂种优势模式为Reid×欧洲硬粒;热带地区的杂种优势模式为Tuxpeño×ETO(Suwan 1)。

我国的玉米杂种优势群和杂种优势模式,根据系谱关系、配合力和杂种优势等,我国玉米主要种质划分为5大杂种优势群、9个亚群,即改良Reid、Lancaster(Mo17和自330两个亚群)、塘四平头、旅大红骨和其他(Suwan、外杂选、综合种选和其他

低纬度种质4个亚群)杂种优势群。总结探索出10种主体杂交优势利用模式、16种子模式,其中,4种子模式应用较多,即改良Reid×塘四平头、改良Reid×旅大红骨、Mo17亚群×塘四平头群、Mo17亚群×自330亚群^[33]。随着热带种质的应用,到2001年,前5位的主要杂种优势模式是Reid×温热I、Reid×自330、Reid×塘四平头、自330×温热I和Lancaster×塘四平头。2001年,Reid×温热I和自330×温热I已分别成为全国第一和第四大主要的杂种优势模式^[34]。近10年来的改良Reid×黄改系、美杂选×黄旅系又成为主要模式。

已经育成的玉米优良杂交种的主要特点是双亲自交系均值高,双亲自交系间差异都较大,并且双亲互补性强。这些差异大多体现在株型上的紧凑与披散、株高和穗位高上的高秆与矮秆、生育期上的长与短、粒型上的硬粒与马齿、穗型上的锥型与筒型、生态类型的温带种质与热带种质等。世界上推广面积最大的杂交种B73×Mo17,我国育成的中单2号(Mo17×自330)、丹玉13(Mo17×E28)、掖单13(掖478×丹340)、农大108(黄C×X178)、郑单958(郑58×昌7-2)等,以及在西南地区普遍采用温带种质×热带种质育成的雅玉2号(铁7922×S37)、五谷3861(PH6WC×WG646)、华兴单7号(PH6WC×QR273)等,都是双亲均值高、差异大、互补性好的杂交种。

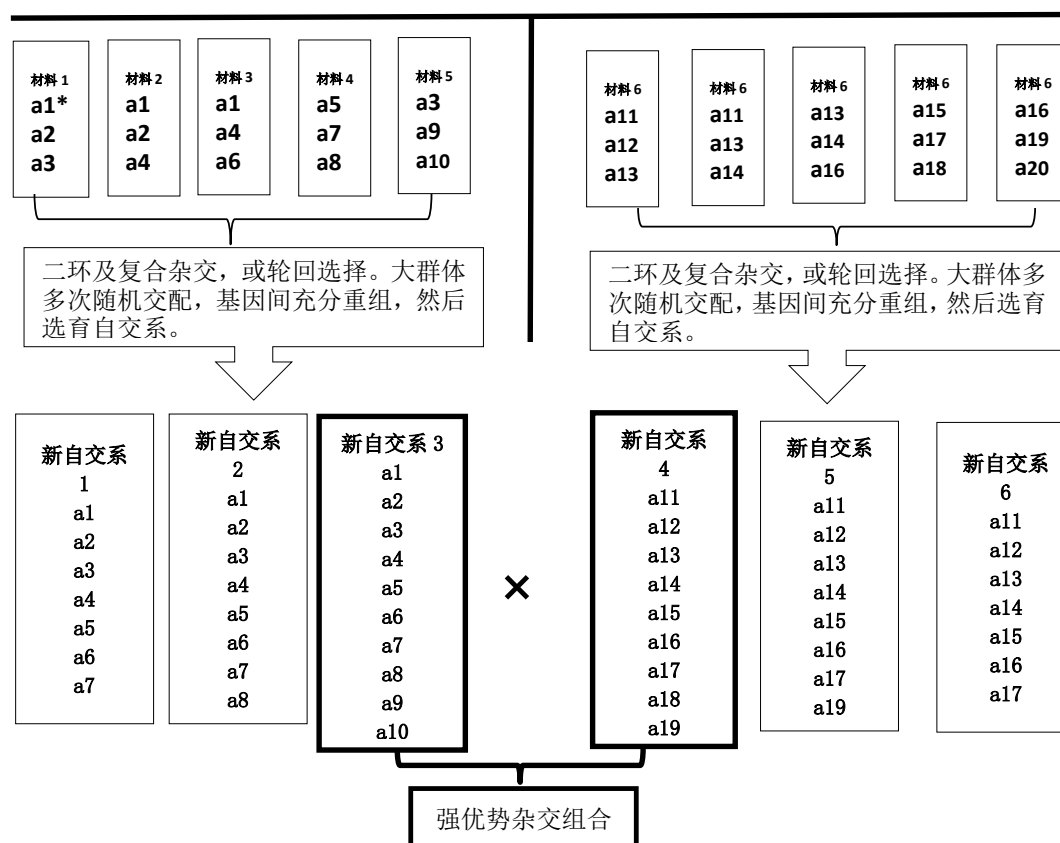
按式 $H_{F_1} \approx \Sigma dy^2$,优势强的杂交组合,自交后代才可能选出含双亲优良基因的新自交系,只是要注意自交系选成后,选择哪类自交系作杂交种的组配对象。按这种方式选择自交系,要求群体必须大,并且在大群体中多次随机交配,便于基因间的充分重组后,才可能获得优良基因多的自交系。从美国杂交种成功选育出不少优良自交系就是最好的证明。如铁7922选自美国杂交种3382;丹599、9490、18599等选自美国杂交种PN78599。目前,用得较多的黄旅系选自杂种优势强的黄改系×旅系。在西南地区的骨干自交系7854选自强优势组合掖478×78599。本课题组育出的优良自交系QB506和QB446分别选自强杂种优势组合辽单933(丹9046×9195)和Suwan1×Mo17。

3.3 利用杂种优势模式选育自交系组合配杂交种

利用杂种优势模式选育自交系组合配杂交种,就是利用杂种优势的数学式 $H_{F_1} \approx \Sigma dy^2$ 指导玉米自交系和杂交种的选育的最好育种实践,减少了盲目性。首先,把已有的育种材料按系谱、杂种优势大小、分子标记结果等,特别是按杂种优势大小分类。按式 $H_{F_1} \approx \Sigma dy^2$,一方面考虑育出自交系后,自交系

间组配的优势最大化,另一方面也要考虑自交系间在性状上的互补性;其次,利用复合杂交的方式积累不同自交系间更多的优良基因,也可按杂种优势分类分别组成母本群和父本群进行相互轮回选择,不断增加双亲在基因频率上的差异,从双亲群体选育的自交系间杂交,杂种优势会得以增加;第三,玉米共有 10 对染色体,约 3.2 万个基因,23 亿个碱基。随

着全基因组鉴定技术的成熟,通过全基因组关联分析(GWAS)、全基因组选择和遗传效应预测,找出控制产量相关性状的基因,将来可对基础材料筛选、分群和改良。用全基因组选择(GS),选择出聚合多个优良基因的亲本。用基因差异大、互补性好的自交系组配强优势杂交种,将是今后的发展方向。



注: *a1, a2, …… a20 表示控制同一性状在不同位点的基因。下图同。

Note: *a1, a2, …… a20 represent alleles at different locus. The same below.

图 1 利用杂种优势模式选育自交系和组配杂交种示意图

Fig.1 The schematic diagram of inbred lines selection and hybrid combinations by using heterosis model

3.4 群间选系组配方法的利用

根据中亲优势的数学表达式,结合玉米育种实践认为,具有杂种优势的不同类群间杂交,在加大群体规模多次重组的情况下进行自交选系,可以把双亲中更多的优良基因集中在一个自交系中。只要找到可测配的互补自交系或类群,就有可能组配出杂种优势更强的杂交组合。因此,采用不同类群间选系,然后与其他类群间选系组配杂交组合,形成的群间选系组配的方法,可以用于玉米育种实践。

具有杂种优势的类群或亚群间进行杂交选系,就是改良或创新杂种优势类群。目前较为可行群间选系包括 Reid(BSSS)×Lancaster 选系,育成了 X 群选

系、M03、QB1013 等很多自交系;黄改×旅系(P),育成了 S121 等自交系;Reid(BSSS)×P 群,育成了 QB506、7854 等自交系;Reid(BSSS)×旅系,育成了郑 58 等自交系;Suwan1×Lancaster,育成了 QB446、WG646 等自交系;黄改×欧洲硬粒,育成了京 2416 等自交系;Suwan1×Tuxpeño,育成了 QB516 等自交系;Suwan1×墨黄 9,育成了 GML906 等自交系;Suwan1×Iodent,育成了 QB1290、QB5749 等自交系;Tuxpeño×Reid (BSSS),育成了 QB4557 等自交系。

群间选系后,难点是寻找可组配形成优势杂交组合的类群,或改良创新的类群。当然,在不同的生态类型区,改良创新的类群和组配模式可能会有所

变化。目前较为成功的群间选系组配创新模式包括 [Reid(BSSS) × Lancaster] × [黄改 × 旅系 (P)]; [Reid(BSSS) × Lancaster] × [黄改 × 欧洲硬粒]; [Reid(BSSS) × Lancaster] × Suwan1; (墨白 × 郑58) × (古巴硬粒 × 昌7-2);

[Reid(BSSS) × 旅系] × [P群 × Suwan1]; [Reid(BSSS) × Lancaster] × [Suwan1 × Lancaster]; [Reid(BSSS) × Lancaster] × [Suwan1 × Iodent]; [Tuxpeño × Reid(BSSS)] × [Suwan1 × Lancaster]等。

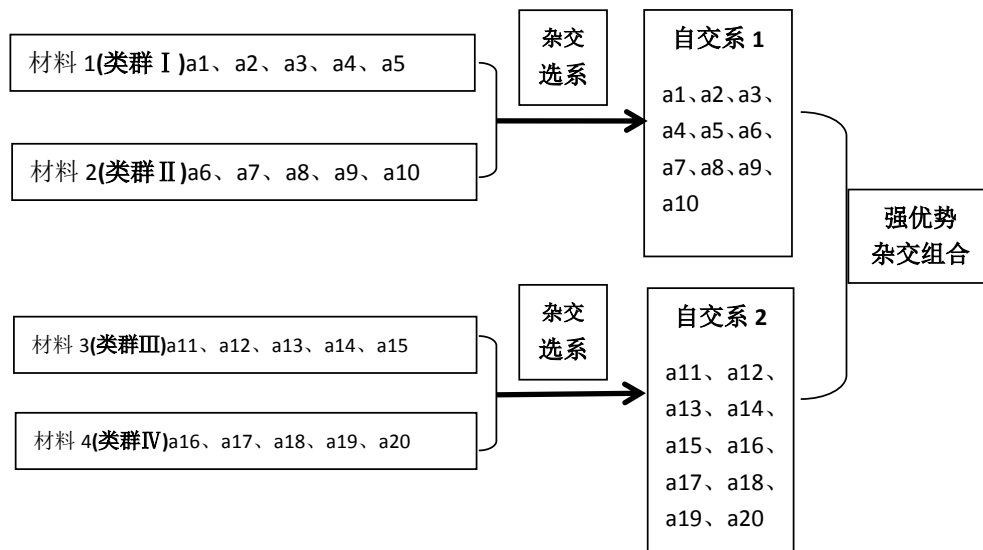


图2 利用群间选系组配方法选育优良自交系和强优势杂交组合的图示

Fig.2 The diagram about method of selecting excellent lines and crossers with strong superiority among groups

4 结论与讨论

对杂种优势形成的机理研究已经进行了100多年,提出了各种假说,包括显性、超显性、上位性、加性等。根据近期的研究结果,又提出了杂种优势基因、等位基因特异表达、种内基因顺序和基因结构变异、基因甲基化等对杂种优势形成机理的解释。提出的这些假说或是对杂种优势的理论解释,都有一定的证据或实验证据支撑,但都不能很好地解释整个杂种优势形成机理。Hua, et al通过对由水稻杂交种汕优63产生的240个重组近交系进行遗传分析,发现所有的遗传效应,包括部分显性、完全显性和超显性在单位点水平对杂种优势有贡献,位点间3种形式的上位性(加性×加性、加性×显性和显性×显性)对杂种优势也有贡献,表明这些遗传成分在杂种优势形成的遗传基础上不是相互排斥的^[35]。

随着对杂种优势研究的深入,对杂种优势的理解越来越复杂,很难根据研究结果应用于育种实践。通过对前人研究结果的分析,对杂种优势的形成,基因的加性效应、显性效应和位点间基因的上位性都有作用,这是可以肯定的,只是材料遗传背景不同、不同的位点、不同的基因在这3个方面基因作用方式上存在着差异。基因的加性效应和显性效应普遍存在,而位点间的上位性因特定的材料和位点才

显著存在,并不是普遍现象,或者是与加性效应和显性效应相比,效应相对较低,大多数情况下似乎可以忽略不计。此外,大量的育种实际也证明了这一点。因此,为了便于指定育种实践,对杂种优势的理解应该尽可能的简单化,这样,中亲优势 $H_{F1} \approx \sum dy^2$ 可以直接用于指导玉米育种实践。

双亲的加性基因对双亲的平均值起作决定作用,一个玉米群体或自交系的一般配合力主要是由基因的加性相应决定的。所以在玉米育种中通过测定一般配合力来确定该材料(群体、自交系等)具有加性基因及其效应的多少。要提高一个自交系的一般配合力,就需要用优势强的二环选系、复合杂交选系和轮回选择后选系等方法来提高优良基因数量及其效应,也就是在一个自交系中集中更多的加性基因,来提高亲本自交系的平均值。玉米杂交种的表现包含双亲的平均值加上中亲优势值,优良杂交种应该具有双亲平均值高、杂种优势强、双亲主要性状互补的特点。

参考文献:

- [1] Huang Y, Zhang L D, Zhang J W, et al. Heterosis and polymorphisms of the gene expression in an elite rice hybrid as revealed by a microarray analysis of 9198 unique ESTs[J]. Plant Mol Biol. Doi10.1007/s11103-006-9040-z.
- [2] Hallauer A R, Marcelo J C, Miranda Filho J B. Quantative genetics in maize breeding[M]. Springer Science+Business Media, LLC 2010.

- [3] Coors J G, Pandey S. Genetics and Exploitation of Heterosis in Crops [J]. ASA, CSSA, SSSA, Madison, WI, 1999.
- [4] Davenport C B. Degeneration, albinism and inbreeding[J]. Science, 1908(28): 454–455.
- [5] Jones D F. Dominance of linked factors as a means of accounting for heterosis[J]. Genetics, 1917, 2: 466–79.
- [6] Jones D F. Heterosis resulting from degenerative changes[J]. Genetics, 1945, 30: 527–42.
- [7] Jones D F. Heterosis and homeostasis in evolution and in applied genetics[J]. Am. Nat., 1958, 92: 321–28.
- [8] Collins G N. Dominance and the vigor of first generation hybrids. Am. Nat., 1921, 55: 116–33.
- [9] Xiao J H, Li J M, Yuan L P, et al. Dominance is the major genetic basis of heterosis in rice as released by QTL analysis using molecule markers[J]. Genetic, 1995, 140: 740–754.
- [10] Hull F H. Recurrent selection for specific combining ability[J]. J. Am. Soc. Agron, 1945, 37: 134–45.
- [11] Shull G H. The composition of a field of maize[J]. Rep Am Breeders Assoc, 1908, 4: 296–301.
- [12] East E M, Hayes H K. Heterozygosis in evolution and in plant breeding[J]. USDA Bur. Plant Ind. Bull, 1912, 243: 58pp.
- [13] Shull, A. F. The influence of inbreeding on vigor in Hydatina senta [J]. Biol. Bull, 1912, 24: 1–13.
- [14] Sprague G F. Heterosis. In growth and differentiation in plants[J]. W. E. Loomis(ed.), 1953: 113–136.
- [15] 庄杰云, 樊叶杨, 吴建利. 超显性效应对水稻杂种优势的重要作用[J]. 中国科学(C辑: 生命科学), 2001(2): 106–113.
Zhuang J Y, Fan Y Y, Wu J L, et al. The important role of over-dominant effect on Heterosis of rice[J]. Science of China: Life Science, 2001(2): 106–113. (in Chinese)
- [16] Zhou G, Chen Y, Yao W, et al. Genetic composition of yield heterosis in an elite rice hybrid[J]. PNAS, 2012(39): 15847–15852.
- [17] Stuber C W, Lincoln S E, Wolff D W, et al. Identification of genetic factors contributing heterosis in a hybrid from two elite maize inbred lines using molecular markers[J]. Genetics, 1992, 132: 823–839.
- [18] Moreno-Gonzalez J, Dudley J W. Epistasis in related and unrelated maize hybrids determined by three methods[J]. Crop Sci., 1981, 21: 644 – 651.
- [19] Dudley J W, Johnson G R. Epistatic models improve prediction performance in corn[J]. Crop Sci., 2009, 49: 763–70.
- [20] 余四斌, 李建雄, 徐才国, 等. 上位性效应是水稻杂种优势的重要遗传基础[J]. 中国科学C辑, 1998, 28(4): 333–342.
Yu S B, Li J X, Xu C G, et a. Epistatic effect is an important genetic basis of rice heterosis[J]. Chinese Science C, 1998, 28(4): 333–342. (in Chinese)
- [21] Wang C S, Tang S C, Zhan Q L, et al. Dissecting a heterotic gene through GradedPool- Seq mapping informs a rice- improvement strategy[J]. Nature Communications, 2019(10): 2982.
- [22] Shao L, Xing F, Xu C H, et al. Patterns of genome-wide allele-specific expression in hybrid rice and the implications on the genetic basis of heterosis[J]. PNAS, www.pnas.org/content/early/2019/02/28/1820513116.
- [23] Sun S L, Zhou Y S, Chen J, et al. Extensive intraspecific gene order and gene structural variations between Mo17 and other maize genomes[J]. Nature Genetic, 2018, 50: 1282–1288.
- [24] Falconer D S. Introduction to quantitative genetics[M]. First Edition, Ronald Press Co. N.Y., 1960.
- [25] Falconer D S. Introduction to quantitative genetics[M]. Second Edition, Longman Scientific and Technical, 1982.
- [26] Falconer D S, Mackay, T F C. Introduction to quantitative genetics [M]. 4th Edition, Pearson Education Ltd, Essex, 1996.
- [27] Melchinger A E, Utz H F, Schon C C, et al. The role of epistasis in the manifestation of heterosis: A systems-oriented approach[J]. Genetics 2007, 177: 1815–1825.
- [28] Sprague G F, Lamkey K R. Quantitative genetics integrated into corn breeding[M]. Maize Genetics and Breeding in the 20th Century, World Scientific Publishing Co. Pte. Ltd., 1999.
- [29] Lamkey K R, Edwards J W. Quantitative genetics of heterosis[J]. The Genetics and Exploitation of Heterosis in Crops, 1991: 31–49.
- [30] Duvick D N. Genetic rates of gain in hybrid maize during the last 40 years[J]. Maydica, 1981, 22: 187–196.
- [31] Duvick D N. Heterosis: Feeding people and protecting natural resources[J]. Genetics and Exploitation of Heterosis in Crops, 1999: 19–29.
- [32] Hallauer A R, Russell W A, Lamkey K R. Corn Breeding[J]. Corn and Corn Improvement, 1988: 463–564.
- [33] 王懿波, 王振华, 陆利行, 等. 中国玉米种质基础、杂种优势群划分与杂优模式研究[J]. 玉米科学, 1998, 6(1): 9–13, 28.
Wang Y B, Wang Z H, Lu L X, et al. Study on germplasm basis, heterosis group division and heterosis patterns of maize in China[J]. Journal of Maize Sciences, 1998, 6(1): 9–13, 28. (in Chinese)
- [34] 滕文涛, 曹靖生, 陈彦惠, 等. 十年来中国玉米杂种优势群及其模式变化的分析[J]. 中国农业科学, 2004, 37(12): 1804–1811.
Teng W T, Cao J S, Chen Y H, et al. Analysis of maize heterosis group and its pattern change in China in the past decade[J]. China Agricultural Science, 2004, 37(12): 1804–1811. (in Chinese)
- [35] Hua J P, Xing Y Z, Wei W R et al. Single-locus heterotic effects and dominance by dominance interactions can adequately explain the genetic basis of heterosis in an elite rice hybrid[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 2003, 100: 2574–2579.

(责任编辑: 朴红梅)