

作物杂种优势基础研究的进展

刘冬成

张爱民*

(中国农业大学 北京 100094)

(遗传与发育生物学研究所 北京 100101)

摘要 利用作物杂种优势提高产量是 20 世纪农业科学的重大创举。相对于作物杂种优势的利用来说,杂种优势遗传基础的研究进展缓慢。回顾了杂种优势遗传基础研究的现状与进展,从遗传差异、基因效应、基因表达等几个方面分析杂种优势的遗传基础,并对深入开展杂种优势的基础研究提出了意见和建议。

关键词 作物, 杂种优势, 遗传基础



杂种优势的利用是作物增产的重要途径。以水稻为例,杂交水稻一般比常规稻增产 20% 左右,我国杂交水稻自 1976 年大面积推广以来,到 2000 年已累计推广 37 亿亩,增产稻谷 3 500 亿公斤,年增稻谷可养活

6 000 万人口。正是由于杂种优势对人类生产足够食物和保证食物安全的重要作用,杂种优势的基础研究一直受到高度重视。然而,由于杂种优势形成机理的复杂性,人们对于杂种优势遗传机理的认识基本停留在本世纪初提出的“显性假说”和“超显性假说”等不同假说的水平上。近十年来发展的分子标记技术及构建的高密度遗传图谱,为阐明杂种优势的遗传基础提供了有力的工具,研究从不同角度在分子水平上证实了基因的显性、超显性和上位互作在杂种优势的形成中有重要作用^[1,2,3]。

随着杂种优势的应用,科学家提出了不同的对

杂种优势现象的遗传解释。这些解释对促进人们认识和利用杂种优势起了积极的推动作用,但至今仍作为一种理论模型,难以概括和解释复杂的杂种优势现象。文中对杂种优势的形成及其遗传的基础研究概况及成果进行回顾,旨在对杂种优势研究有一个相对全面的了解,探讨今后杂种优势利用基础研究可能的突破口。

1 遗传差异与杂种优势的关系

自从开始研究杂种优势以来,人们就已普遍认识到:要想获得杂种优势,杂交种在遗传上应该是杂合的,即杂交种的亲本之间必须存在遗传差异^[4]。人们通常以遗传距离为指标来表示亲本间的遗传差异性。

在过去的半个世纪中,人们利用系谱法、数量性状以及同工酶谱差异等方法测定遗传距离,并研究其与杂种优势的关系。结果表明:采用不同的方法及不同的材料,所得到的结果不尽一致。多数研究指出,杂种优势和遗传差异的关系应为一种二次曲线型相关:在一定范围内,杂种优势随着亲本间遗传距离的增大而增加,但超过这个范围,随着亲

* 遗传与发育生物学研究所研究员,博士生导师
修改稿收到日期:2001 年 8 月 24 日

本间遗传距离的增大, 杂种优势又呈现降低的趋势^[4]。一般说来, 在系谱相近(或同一杂种优势群内)的亲本组合中, 亲本的遗传距离和 F1 (杂种一代) 的表现呈高度相关; 而在那些系谱关系(不同杂种优势群之间)较远的组合中, 未发现显著的相关性。不相关的原因可能主要在于: (1) 因研究的性状(包括标记的数目)较少, 有些性状对杂种优势的形成无贡献或标记与对杂种优势有贡献的因子间无连锁关系。(2) 对于同工酶等标记, 由于数目有限, 覆盖基因组程度不高, 检测遗传背景只能代表很小一部分基因型, 由此得出的遗传差异并不能完整地代表亲本间的差异。(3) 一些数量性状的表现受环境的影响较大, 不同环境(包括同一地点不同年份)的结果都不一致, 影响了亲本间遗传差异估计的准确度; 另外有些性状之间复杂的相关性, 也造成了遗传距离和杂种优势相关关系的复杂化。

随着分子生物学的发展, 用分子标记(特别是 RFLP, 即限制性内切酶片段长度多态性)对亲本遗传差异与杂种优势的表现进行了大量研究^[5,6]。用优良玉米自交系研究发现杂种优势表现与杂合性、亲本遗传距离存在较强的相关性^[1,5]; 但也有研究结果表明遗传距离与产量优势间相关性较低, 因此杂种优势与遗传距离的相关性因研究材料的不同而不同。玉米同一杂种优势群中的自交系间杂种优势表现与亲本的遗传距离具有较高的相关性, 而在不同杂种优势群间的组合中遗传距离与杂种优势无相关性^[6]。RFLP 和 AFLP(扩增片段长度多态性)计算的遗传距离与 F1 的表现呈显著正相关, 但相关性较低, 而特殊遗传距离和 SCA(特殊配合力)之间的相关程度较高, 对于杂种优势的预测具有较大的意义(尤其是应用 AFLP 标记^[7])。但同其它研究一样, 优势最强组合的并非是遗传距离最大的组合。因此要想准确可靠地预测杂种优势, 必须找到与控制产量性状基因紧密连锁的标记及对产量和杂种优势形成贡献较大的染色体区段^[7]。对水稻杂合性与杂种优势相关性的研究结果表明, 基因杂合程度, 特别是根据阳性标记计算的杂合性与杂种表现和杂种优势(中亲优势)高度相关; 但这种相关性也依赖于所研究的材料(包括改良品种, 地方

品种, 籼稻和粳稻等): 未经过选择的亲本的 F1 表现与其基因型杂合程度相关不显著, 而经改良的亲本(优良亲本)间 F1 表现出较高的相关性。另外, 用增加探针标记数目来提高相关性的程度也因材料的不同而有差异^[8]。用基于 PCR(聚合酶链式反应)的分子标记分析杂交水稻的结果也显示, 遗传距离与杂种表现和杂种优势的相关取决于所研究的杂种类型。水稻中分子标记遗传距离与杂种优势存在极显著相关($r = 0.79^{**}$)^[9]; 在小麦上, 这种相关性较低^[10,11], 分子标记的遗传距离同数量性状、同工酶遗传距离之间没有相关性^[11]。在油菜中也有相似的结果^[12]。

从大量研究结果可以看出, 分子标记遗传距离与杂种优势的相关性因研究材料不同而有不同的结果。增加分子标记的数目以提高其覆盖面并不能提高杂合性与杂种优势的相关性^[5,8], 从而预示着杂种优势遗传基础的复杂性。利用分子标记杂合性与杂种优势的关系来预测杂种优势的表现, 首要的还是需要搞清楚杂种优势的贡献因子及其遗传基础, 也就是先对产量因素及其贡献因子的优势形成的分子机理进行研究, 进而解析产量这个复杂性状的优势形成基础; 其次, 要研究与杂种优势形成有关的分子标记, 在此基础上增加标记的数目, 才有利于应用分子标记遗传差异来预测杂种优势的大小。

2 基因效应与杂种优势的关系

性状的表现是由基因决定的, 性状的表现程度决定于基因效应的大小和方向以及效应间的相互作用。研究杂种优势形成的基因效应对于了解其遗传基础和基因调控, 最大限度地开发和利用杂种优势是有重要意义的。

杂种优势的数量遗传学曾对基因效应与杂种优势的关系进行了大量的研究。利用 QTL(数量性状位点)效应研究杂种优势首先分析的是一个优良的玉米单交种(Mo17 × B73)。通过 67 个 RFLP 标记和 9 个同工酶标记对单交种衍生的 F3 分别与双亲回交得到的相应回交群体进行 QTL 定位。在与 B73 的回交群体中发现了 6 个 QTLs 影响籽粒产量, 这 6 个 QTLs 共解释约 60% 产量表型变异; 在与 Mo17 的

回交群体中发现了 8 个 QTLs, 共解释近 60% 产量表型变异, 而且发现上述绝大多数 QTL (除 1 个例外) 的杂合子表型值均高于纯合子。因此认为, 这些 QTL 及其超显性是产生杂种优势的主要遗传基础^[1]。对拟南芥、山杨树和番茄的研究支持超显性的结果^[14, 15]。但对组合 Mo17 × B73 用 North Carolina ④试验设计进行分析时, 发现有利基因显性效应的积累和多个基因的加性效应相互抵消更能解释杂种优势^[13]。而用 QTL 进行精细作图后发现, 第 5 染色体上表现为超显性的主效 QTL 实际上是由至少两个微效 QTLs 组成, 这两个分别来自于 B73 和 Mo17 的 QTL 均表现为显性基因作用, 因此这个表现为超显性的位点实际上被分解成两个显性基因效应位点。而在水稻上, 用一个籼粳杂交组合的重组自交系 F7 与双亲回交所得的回交群体为材料, 在 141 个 RFLP 标记中检测到 37 个 QTLs 影响 12 个农艺性状, 其中 27 个只在一个回交群体中被检测出; 在这 27 个 QTLs 中约 82% QTL 的杂合子比其纯合子具有更高表型值, 另 10 个 QTLs 能在两个回交群体中同时被检测到, 其杂合子表型介于两纯合子之间, 因而认为显性效应是该组合产生杂种优势的主要遗传基础。在研究环境条件对杂种优势的影响时发现, 大多数影响产量的 QTLs 表现为显性或超显性。最为重要的是, 在研究位点间的互作关系时发现, 有几个不连锁的 QTLs 显著地影响两个回交群体的产量, 表明上位性在产量杂种优势中起着很重要的作用。另外, 水稻优良亲本双列杂交分析表明, 至少有 16 个 QTL 位点对产量及其构成因素有显著作用, 基因的乘积效应可能是产生产量优势的基础。

运用分子标记技术分析单个 QTL 效应, 进而检验杂种优势的基因理论已成为可能。与此同时也提出了一些值得深入研究的问题: 首先, 不同研究由于采用的试验群体、设计方法不同, 结果并不一致, 而且发现有些单基因位点的超显性效应可能来源于紧密互斥连锁的有利等位基因的互作^[1], 即所谓拟超显性 (pseudoverdominance)。同时所用群体如回交或重组自交系会影响对基因效应 (特别是基因上位性) 的检测能力^[16], 所有这些都预示着杂种

优势遗传基础的复杂性。其次, 检测到有限数量的 QTLs 与许多经济性状受微效多基因控制的遗传特点不相符合, 而且所有这些 QTLs 只能解释目标性状的部分遗传变异。另外, 诸如产量、生活力之类的性状均是一系列生长、发育过程的最终产物, 是许多基因共同作用的结果, 仅用单位点基因的显性和超显性效应以及某个阶段的表达基因效应来解释其杂种优势产生的遗传机制显然是值得探讨的。因此, 深入研究杂种优势的基因效应需在不同的作物中建立标准统一的研究群体。这个群体为 F2 群体是最适宜的, 只有在 F2 群体中各种基因效应才能得以完全的表达, 任何其它群体都可能掩盖其中部分或某种基因效应的表现, 而且这种 F2 群体最好为永久性群体 (已有科学家提出组建永久 F2 群体设想及组建方法)。其次应针对不同发育阶段、不同产量因素形成的决定阶段开展研究, 避免发育的顺序效应和性状间复杂关系掩盖基因效应的作用。

3 基因表达调控与杂种优势的关系

3.1 在 mRNA 水平上探讨基因表达与杂种优势

杂种 F1 的基因及其互作对杂种优势表现起决定性作用, 从基因作用途径分析, 必须通过 DNA → mRNA → 蛋白质才能对最终性状起作用。因此, 除了在 DNA 水平探讨位点杂合性及基因互作与杂种优势的关系, 有必要从 mRNA 水平上和基因表达调控角度来分析研究杂种优势的形成。

对玉米杂交种 (B73 × Mo17) 研究结果表明, 在 F1 和两个亲本中, mRNA 的表达水平有较大差异。从 F1 的 cDNA 文库中筛选到的 3 个克隆中, 1 个克隆在 F1 的表达介于双亲之间, 另外 2 个克隆在 F1 的表达接近高效表达亲本^[17]。同时玉米杂交种与亲本之间所表达的基因数目基本上没有差异, 但 mRNA 含量却存在着明显的差异, 在强优势组合中 mRNA 含量平均值高于双亲和弱优势组合, 意味着强优势组合中超亲表达的基因数目多于弱优势杂种, 这可能是产生杂种优势的原因。用差异显示反转录 PCR 技术检测玉米和水稻杂种一代与亲本之间的 mRNA 差异表达, 结果显示共有 7 种类型的带: (1) 只在 F1 特异表达的带; (2) 在 F1 表达, 在亲

本之一也表达; (3) F1 超亲表达; (4) 父本中弱势表达基因在 F1 保持弱势, 母本强势表达基因在 F1 受抑制; (5) 父本中强势表达基因在 F1 中强势表达; (6) 双亲中强势表达基因在 F1 部分受抑制而不表达; (7) 双亲中强势表达基因在 F1 部分受抑制, 成为弱势表达。这说明杂种一代与亲本基因表达产物的差异主要表现在转录水平上。对水稻 8 个自交系及其组配的 28 个杂种进行 mRNA 差异显示研究, mRNA 差异扩增带同上面玉米的类型类似, 但发现仅在一个亲本出现, 在 F1 和另一亲本均不出现的差异表达带与 F1 杂种优势和杂合性呈正相关。与此相反, F1 出现但双亲均不出现的差异表达带与杂种优势和杂合性呈负相关, 其它差异表达带则与杂种优势和杂合性不相关。结果说明, 杂种优势与显性类型的基因表达无关而与基因表达在 F1 中的抑制有关^[18], 结果更进一步表明了杂种优势的复杂性, 同时对传统的显性效应理论提出了挑战。F1 中表达变化的基因涉及到生物的基础代谢过程, 必然会影响杂种性状的表现和其它基因表达的改变^[19]。但应当注意到, 表现优势的杂交种和亲本基因差异表达的结果是复杂的, 杂交种的表达出现各种亲本的表达组合类型。玉米中的结果似乎表明杂交种中基因的表达增强是杂种优势形成的原因, 水稻的结果则相反, 杂种优势与基因表达在 F1 中的抑制有关。

是自花授粉作物与异花授粉作物杂种优势形成的机制不同? 是自花授粉作物中一些基因表达有负的作用? 杂种优势的形成是不是这些差异表达基因作用的结果? 没有人给出肯定或否定的回答, 因此, 研究基因的表达是有一定意义的, 研究方法及其取样时期等问题应进一步讨论。但能否通过基因表达来达到了解杂种优势形成的遗传基础和调控杂种优势的目的仍值得商榷。

3.2 基因外改变与杂种优势

基因外改变是指遗传信息未变化但遗传性质发生了改变, 即本质上只影响表型而不影响基因型的改变。DNA 胞嘧啶甲基化现象就是一种基因外改变, 它是一种调节基因表达量的机制。在许多高等生物中, DNA 甲基化的程度及分布被认为和许多

基因的表达及表达量有密切关联^[20]。近几年来人们开始了从 DNA 甲基化和转录水平的调控去研究杂种优势产生的遗传机制。

检测玉米杂交种及其双亲中甲基化胞嘧啶的比例, 发现杂交种的甲基化程度低于双亲(亲本甲基化程度为 31.4% 和 28.3%, 杂交种为 27.4%), 而且基因表达活性与 DNA 甲基化存在显著的负相关, 似乎表明杂交使基因表达得到了增强, 从而导致杂种优势的形成^[21, 22]。但对水稻杂交种及其双亲的 DNA 甲基化的研究却发现杂交稻籼优 63 的亲本“珍汕 97”和“明恢 63”甲基化程度均为 16.3%, 而其杂交种高达 18%^[18]。由于 68% 的甲基化多态性位点表现为显性, 双亲甲基化的位点中, 大概有 7% 的在杂交种中表现为超甲基化(两个胞嘧啶均甲基化)或去甲基化; 同时发现幼苗期的甲基化程度要比其旗叶期的高。基因外改变的研究结果似乎和基因表达的研究结果有某种程度上的一致性, 但也不清楚这些甲基化或未甲基化或去甲基化的位点是否一定和杂种优势形成有关。

虽然在基因表达调控方面的研究历程比较短, 所用的材料比较集中, 但不难看出, 不同时期、不同材料的调控因子及调控方式是不一样的; 杂种优势表现是一个过程性的结果, 是受到遗传物质及植物生长过程中一系列因子的调控而形成的, 应该从全局的观点去研究其形成过程。更重要的是先检测和杂种优势形成真正有关的位点或基因, 进而再来研究这些基因在亲本和杂种中表达的区别。

杂种优势是一个重要的研究领域。杂种优势的基础研究从现象描述到以数量遗传学为基础建立杂种优势的基本理论和假说再到应用分子遗传学研究验证杂种优势的假说, 已走过了几个阶段, 但真正的杂种优势形成遗传理论的完全建立仍需要科学家的不断努力。1997 年在墨西哥召开的国际植物杂种优势利用与研究开发学术讨论会总结了近一个世纪以来杂种优势研究的进展, 也提出了以后研究的目标。我们建议, 杂种优势的基础研究应侧重以下几个方面: (1) 应考虑如何利用种质资源最大限度的开发和利用杂种优势。(2) 深入杂种优势群的研究, 特别是自花授粉作物水稻、小麦、大

豆等杂种优势群的研究,在分子水平上构建鉴定杂种优势群。(3)产量因素杂种优势形成的分子生物学特别是与杂种优势有关的 QTL 的筛选。(4)研究杂种优势的适宜遗传群体和新方法的设计。

参考文献

- 1 Stuber C W et al. Genetics, 1992, 132: 823– 839.
- 2 Xiao J et al. Genetics, 1995, 140: 745– 754.
- 3 Yu S B. Proc. Natl. Acad. Sci., 1997, 94: 9 226– 9 231.
- 4 张爱民. 北京农业大学学报, 1985, 11(4): 135– 142.
- 5 Lee M et al. Crop Sci., 1989, 29: 1 067– 1 071.
- 6 Melchinger A E et al. Crop Sci., 1990, 30: 1 033– 1 040.
- 7 Ajmone Marsan P et al. Theor. Appl. Genet., 1998, 96: 219– 227.
- 8 Zhang Q et al. Theor. Appl. Genet., 1995, 89: 189– 192.
- 9 Saghai Maroof M A et al. Crop Sci., 1997, 37: 145– 150.
- 10 Martin J M et al. Crop Sci., 1995, 35: 104– 108.
- 11 Liu D C et al. In Proceedings of first international workshop on hybrid wheat. CAU Press, 1998, 106– 110.
- 12 Diers B W et al. Crop Sci., 1996, 36: 79– 83.
- 13 Cockerhaam C C et al. Genetics, 1996, 143: 1 437– 1 456.
- 14 Li B et al. Theor. Appl. Genet., 1996, 93: 380– 391.
- 15 DeVicente M C et al. Genetics, 1993, 134: 585– 596.
- 16 徐云碧, 朱立煌. 分子数量遗传学. 北京: 中国农业出版社, 1994.
- 17 Romagnoli S et al. Theor. Appl. Genet., 1990, 80: 769– 775.
- 18 Xiong L et al. Mol. Breeding, 1998, 4: 129– 136.
- 19 胡建广等. 遗传, 1999, 21(2): 47– 50.
- 20 Tsaftaris S A et al. The Genetics and Exploitation of Heterosis in Crops. 1999, 195– 203.
- 21 Tsaftaris S A et al. Physiol. Plant., 1995, 94: 362– 370.
- 22 Tsaftaris S A et al. Crop Production, 1998, 1: 95– 111.

Advances on Genetics of Heterosis in Crops

Liu Dongcheng Zhang Aimin

(China Agricultural University, 100094 Beijing)

(Institute of Genetics and Developmental Biology, CAS, 100101 Beijing)

Exploitation of heterosis in crops to increase yield is a pioneer work in crop production in 20th century. But the research progress on genetic mechanisms of crop heterosis falls behind the utilization of heterosis in crops. This article reviews the advances of genetic study of heterosis, the relationships between genetic diversity, gene effects, gene expression and heterosis. And some suggestions on the fundamental research of crop heterosis are provided.

刘冬成 中国农业大学博士研究生。1974 年出生。1997 年毕业于中国农业大学。主要从事小麦杂种优势的遗传基础、小麦化学杀雄剂的作用机理及矮秆基因方面的研究,已发表论文 10 篇。