

栽培稻杂种不育性的遗传基础

张桂权 卢永根

(农学系)

提要

本文综述了栽培稻杂种不育性的四种不同的基因模式: 1. 重复配子致死; 2. 单位点孢子体——配子体互作; 3. 单位点孢子体不育性; 4. 互补孢子体不育性。讨论了利用广亲和基因和特异亲和基因克服栽培稻杂种不育性的可能性。

关键词: 栽培稻; 杂种不育性; 遗传基础

水稻杂种优势的利用, 显著地提高了我国的水稻产量。但是, 近年来, 杂交水稻的产量已徘徊在一定的水平上。为了使水稻产量再一次飞跃, 近来国内外有些学者提出利用籼、粳亚种间的杂种优势^{[4][5]}。

利用籼粳杂种优势的前景是诱人的。可是, 粳粳杂种一代普遍存在不育性, 一般结实率很低^{[2][10]}。因此, 利用籼粳杂种优势首先得克服杂种的不育性。了解杂种不育性的遗传基础, 对于克服杂种不育性无疑具有重大的实践意义。

水稻杂种的不育性, 一般出现在亲缘关系疏远的类型之间的杂交组合中, 所以分析其遗传基础困难^[3]。虽然有些研究者发现水稻杂种的不育性与减数分裂时染色体的配对和分离有关, 并认为是由于染色体的隐微结构差异 (cryptic structural differences) 所引起^[10], 但正如Nayar^[10]在他的综述中所指出的那样, 不同研究者已发表的研究结果很不一致, 且互相矛盾。在另一方面, 有些研究者^{[12][18]}指出, 染色体隐微结构差异和基因差异的表现一样。因此, 本文主要综述栽培稻杂种不育性的基因分析。

一、栽培稻品种间杂种不育性的遗传分析

亚洲栽培稻 (*Oryza sativa* L.) 品种间 (包括亚种间, 下同) 的杂种不育现象是众所周知的。可是, 关于杂种不育性的遗传基础, 国内研究甚少, 国外的报道也不多。日本水稻遗传学家Oka和他的合作者们从四十年代末起, 对水稻品种间的杂种不育性做了大量的遗传研究, 初步揭示了杂种不育性的遗传基础。根据他们的研究, 水稻品种间的杂种不育性可以分为配子体不育 (gametophytic sterility) 和孢子体不育 (sporophytic sterility) 两种类型。

(一) 配子体不育的研究

关于配子体不育的遗传基础, Oka主要通过两种方式进行研究。

1987年2月16日收稿

首先，通过三品种组合 $(A \times B) \times C$ 的杂交方式，以考察杂种的不育性表现^[11]。这三品种中，A品种与B品种的亲缘关系较近，彼此杂交可育。但它们与C品种的亲缘关系较远，其杂种产生不同的育性。A、B品种中，一品种与C杂交产生可育的杂种，另一品种与C杂交产生半不育的杂种。他假设配子的发育是由重复的配子发育基因 (genetic development genes，简称G、D基因) 控制的。当基因型为 $x_1 x_1 x_2 x_2$ 的品种与基因型为 $x_1 x_1 x_2 x_2$ 的品种杂交， F_1 是携带双隐性组合 ($x_1 x_2$) 的配子败育，因此， F_1 的育性只有75%。品种间杂种出现的各种程度的不育性，可以假设由这些G、D基因组的数目来解释。例如，在 $563 \times (219 \times 221)$ 组合中，219和221是原产菲律宾的籼稻，563是原产日本的粳稻。 219×221 和 $563 \times 221 F_1$ 的育性接近正常，而 $563 \times 219 F_1$ 的花粉育性却只有65%。通过分析 219×221 的 F_1 和 F_2 与 563 的杂交后代的育性表现，以及它们与糯性基因 gl 的关系，认定这个组合的不育性是由两组G、D基因控制的。另外，在 $(108 \times 143) \times 563$ 组合中，杂种的不育性也是由两组G、D基因控制的，而在 $(143 \times 160) \times 563$ 组合中，杂种的不育性由五组G、D基因控制。为此，OKa^[12] 认为，总的来说，*sativa* 的不育性可能涉及到许多组G、D基因。具有 k 组杂合G、D基因的杂种，其育性可期望为 0.75^k 。

以后，通过培育等基因 F_1 不育系 (isogenic F_1 sterile line)，对配子体雄性不育性作了进一步的研究^[13]。他利用原产台湾省的粳稻品种台中65作母本，与5个籼稻品种即：108 (Peh-ku, 来自台湾省)、144 (O-luen-chung, 来自台湾省)、435 (Pachchai-perumal, 来自印度)、706 (He-nan-tsao, 来自中国大陆)、727 (Chintsao, 来自中国大陆) 分别杂交，并用台中65作轮回亲本回交。在回交世代中，从各品系中选择一些花粉育性在40~75%范围的植株 (称半不育株) 继续回交。从 B_1 至 B_5 以半不育株为母本， B_5 以后以半不育株作父本，回交世代一直至 B_{15} 。在这个过程中，以各个品系 B_5 中的几个半不育株自交，在大量育性分离的 $B_5 F_1$ 中选择育性正常的植株。以这些可育株的后代 ($B_5 F_2$) 与台中65测交。当测交的全部 F_1 植株出现半不育时，其亲本的种子便作为台中65的等基因 F_1 不育系。通过同样的方法，在 $B_{15} F_2$ 中获得了遗传基础更纯的等基因系。从5个不同的组合中，共获得45个带有不育基因的等基因系。等基因系自交完全可育，但它们与台中65测交的 F_1 杂种出现部分花粉不育。它们在抽穗期、株高和其它度量性状与台中65没有差异。

为了比较这些品系的不育基因 (s) 的位点，OKa^[13] 把 $B_5 F_2$ 中分离出来的7个等基因 F_1 不育系和台中65一起做了双列杂交 (8×8) 试验。7个等基因系中，2个 (A_1 和 A_2) 带有来自435 (A家系) 的s基因，3个 (B_1 、 B_2 和 B_3) 带有来自144 (B家系) 的s基因，2个 (C_1 和 C_2) 带有来自727 (C家系) 的s基因。这些属于同一家系的等基因系是从 B_5 的不同植株中衍生出来的。双列杂交的结果表明，同一家系内的所有组合均产生可育的 F_1 杂种，而不同家系间的组合均产生半不育的 F_1 杂种。不同家系间 F_1 植株的花粉育性低达20~35%，表明受两组s基因的影响。从 $B_{15} F_2$ 中获得的5个等基因系，它们带有的一组s基因分别来自不同的父本108、144、435、706和727。它们之间的双列杂交，除了从108和706获得的品系似乎有相同的s位点外，再一次证实了上述的关系。

通过这些试验, Oka假设从相同父本获得的品系具有的一组基因的位点相同, 而从不同父本获得的品系, 在大多数情况下带有的一组基因的位点不同。因此, 台中65至少具有4组不同位点的s基因。台中65的基因型可以写成 $(s_1 s_1 + s_2 + s_2)_A$ 、 $(s_1 s_1 + s_2 + s_2)_B$ ……。来自不同家系的等基因 F_1 不育系以及它们的供体亲本的基因型分别为 $(+_1 +_1 s_2 s_2)_A$ 、 $(+_1 +_1 s_2 s_2)_B$ ……。这里的A、B、……, 代表基因组的不同位点, 杂种中带有 $s_1 s_2$ 的配子败育。Oka把这些不育基因称为重复配子致死基因 (duplicate gametic lethals)。这与他早期^[11] 提出的重复配子发育基因是一致的。

(二) 孢子体不育的研究

Oka和Doida^[15]分析了许多品种间杂交组合的 F_1 和 F_2 的育性关系, 发现在许多组合中, F_1 和 F_2 之间的不育性并没有联系。许多在 F_1 表现高度可育的组合, 在 F_2 却出现程度不同的育性分离。他们认为 F_1 的不育性与 F_2 的不育性有着不同的遗传基础。

在 1×719 组合中, 亲本1和719分别是来自越南和来自华南的籼稻, 它们 F_1 杂种的花粉和种子均是完全可育的, 可是在 F_2 却分离出半不育株。在 563×104 组合中, 亲本563是来自日本的粳稻品种, 104是来自台湾省的籼稻品种, 虽然 F_1 杂种表现为高度可育, 但 F_2 出现大量的半不育株, 并从中选出了半不育系S37和S107。他们根据试验结果作出如下的假设: 亲本的基因型分别是 $A_1 A_1 a_2 a_2$ 和 $a_1 a_1 A_2 A_2$, 纯半不育系的基因型是 $a_1 a_1 a_2 a_2$, 亲本间的 F_1 ($A_1 a_1 A_2 a_2$) 可育, 回交一代 ($A_1 a_1 a_2 a_2$ 或 $a_1 a_1 A_2 a_2$) 部分不育。正常的育性至少需要2个显性基因 ($A_1 A_1$, $A_2 A_2$ 或 $A_1 A_2$)。因为这些基因具有重复位点, 彼此可以互补, 故把这些基因称为重复育性基因。

Oka^[14]还对上述材料的花粉不育性进行了遗传研究, 发现半不育系S37同它的亲本(104和563)杂交的 F_1 表现为花粉和种子的部分不育, F_2 群体出现连续的育性分离。花粉育性的变异类型与Oka和Doida^[15]观察的种子育性变异类型十分相似, 表明根据种子育性建立起来的基因模式也适合于花粉育性的资料。由于重复育性基因的隐性重组, 在孢子体组织中对配子的发育产生不利的影响, 因此把这种不育性称为孢子体不育。

Oka^[14]在分析 F_2 的不育性组成时还发现, 许多组合 F_2 植株的不育性至少涉及两种不同的成分。一种是 F_1 植株传递下来的配子体不育, 它是配子体不育基因在杂合状态下表现出来的; 另一种是孢子体不育, 它是孢子体不育基因在纯合状态下表现出来的。因此, Oka^[14]推断, 水稻品种间杂种的不育性, 包含由配子体和孢子体不育基因组合的复合体。

二、栽培稻种间杂种不育性的遗传分析

亚洲栽培稻种 (*O. sativa* L.) 和非洲栽培稻种 (*O. glaberrima* Steud.) 虽然起源不同, 地理分布亦异, 但它们具有相同的染色体组AA和相同的染色体数目 ($2n = 24$)。它们杂交的 F_1 杂种生长正常, 染色体配对也正常, 但花粉却高度败育^[6],

胚囊部分不育^[8]^[18]或完全不育^[18]^[17]。

Sano等对两个栽培稻种间杂种不育性的遗传基础进行了研究，已经发现4个不育基因位点。

1965年开始，Sano等^[18]采用Oka^[18]的回交程序来培育等基因F₁不育系。他们以*sativa*（以来自台湾省的籼稻品种Peiku为代表，编号108）和*glaberrima*（以来自几内亚的一个品种为代表，编号W025）为亲本材料，分别称为S和G。S×G和G×S的F₁都具有高度的花粉不育，以后分别用S和G为轮回亲本连续回交直到B₆世代。从B₆、F₂中获得具有轮回亲本相同遗传背景和细胞质的等基因系，分别记为SGS⁸和GSG⁸。

在回交过程中，B₆以及以后世代的回交F₁一般表现为半不育，而它们的F₂植株却完全可育。无论是*sativa*遗传背景还是*glaberrima*遗传背景，都获得同样的结果。36个*sativa*遗传背景的B₆、F₂植株与S测交，7个*glaberrima*遗传背景的B₆、F₂植株与G测交，F₁植株的花粉和种子均为半不育，表明不育基因既影响花粉粒的发育也影响胚囊的发育。同一遗传背景的不同B₆、F₂植株之间的测交，F₁植株均为可育，和它们的自交世代一样，这表明具有相同遗传背景的所有等基因系均具有相同的不育基因位点。

他们根据等基因F₁不育系在B₆、F₁表现半不育，B₆、F₂表现育性正常的现象，提出用单位点孢子体——配子体互作模式（one locus sporo-gametophytic interaction model）来解释。根据这个模式，当母体组织存在S基因时，S⁸配子在发育的某个时期败育。当S/S品系与S⁸/S⁸品系杂交时，F₁杂种（S/S⁸）仅产生S配子，表现为50%不育。当S/S⁸自交时，仅仅产生可育的植株（S/S）。根据试验结果，他们假设*sativa*亲本的基因型是S₁⁸/S₁、S₂⁸/S₂，而*glaberrima*的基因型是S₁⁸/S₁、S₂⁸/S₂。S₁与S₁⁸，S₂与S₂⁸相互作用产生半不育性，这两个位点是独立的。具*sativa*和*glaberrima*遗传背景的等基因F₁不育系都具有S₁⁸/S₁、S₂⁸/S₂基因型。由于S₁⁸和S₂⁸对雄配子和雌配子都能产生不利的影响，因此，Sano^[17]称这两个基因为配子淘汰子（gamete eliminators）。

1975年开始，Sano^[18]再次采用Oka^[18]的回交程序进行了另外一项培育等基因F₁不育系的试验。他以台湾省粳稻品种台中65（代表*sativa*）和几内亚的W025（代表*glaberrima*）作亲本进行杂交。W025×台中65的F₁表现出高度的花粉不育，但雌性可育。以后，以台中65为轮回亲本连续回交。在回交世代中，随机地选择几个半不育株作母本回交。在B₆、F₂中分离出等基因F₁不育系。等基因F₁不育系自交可育，但与台中65测交产生半不育的植株。他认为，这种等基因F₁不育系的育性表现同样可以用孢子体——配子体互作模式来解释。他假设台中65和W025分别具有S₃⁸/S₃和S₃⁸/S₃。在杂合状态S₃⁸/S₃下，带有S₃⁸的雄配子败育，而所有的雌配子均为可育。因此部分花粉不育的植株可以结实正常。由于S₃⁸仅仅对雄配子产生不利的影响，因此，Sano^[17]称S₃⁸为花粉灭杀子（pollen killer）。

此外，Sano^[17]还报道了另一位点的不育基因。在W065×台中65的B₆、F₂中分离出带有S₁的台中65近等基因系（near-isogenic line）。为了提纯S₁基因，继续进行回交直至B₁₂。在这过程中，从B₆、F₂植株中发现了一个奇怪的现象：如果不育基因是S₁，则与S₁紧密连锁的糯性（wx）和非糯性（+）基因应发生分离偏差，但花粉分析

表明，它们的分离比例符合 $1:1$ 。半不育株的自交后代总是出现 1 可育 : 1 半不育的比例。他认为，这个结果只能用单位点孢子体不育模式 (one locus sporophytic sterility model) 来解释。并认为是植物不育性采用这种模式来解释的第一个例子。这个位点的基因称为 S_4 。按照这个模式，半不育株 ($S_4 S_4^*$) 将出现 $1:2:1$ 的 $S_4 S_4$ (可育) : $S_4 S_4^*$ (半不育) : $S_4^* S_4^*$ (可育) 的分离。测交表明，在 30 个 F_2 可育株中， 14 株具 $S_4 S_4$ ， 16 株具 $S_4^* S_4^*$ ，结果与假设相符。

三、广亲和基因的研究

虽然籼、粳稻亚种间的杂种通常出现不育现象，但是，有些品种与籼型品种和粳型品种杂交其 F_1 均能产生相当高的育性。Morinaga 和 Kuriyama^[8] 观察了亚洲栽培稻 5 个生态类型 (印度次大陆的 aus 型和 aman 型，印度尼西亚的 bulu 型和 tjereh 型以及日本型) 之间杂种一代的育性。其中 aman 和 tjereh 品种属于籼型，日本品种属于粳型。他们发现，aus 和 bulu 品种与 aman、tjereh 和日本品种都具有很高的亲和性。因此得出结论：aus 和 bulu 品种既不属于籼型，也不属于粳型，而是这两种类型的中间型。

为了系统地筛选出对籼、粳品种都具有亲和性的品种，Ikehashi 和 Araki^[7] 从 1979 年起选用了 74 个预期对籼、粳型品种都具有较高亲和性的品种，通过与籼型和粳型测验种测交，根据杂种一代的育性表现来筛选广亲和品种 (wide-compatibility variety，缩写成 WCV)。74 个品种中，24 个是属于 bulu 型的印度尼西亚陆稻品种，27 个是 aus 品种，15 个被鉴定为耐碱、耐旱或耐泥炭土的品种。籼型测验种为 IR36 和 IR50，低脚乌尖参加了部分试验。粳型测验种为 Nihonmasari 和 Akihikari，Akihikari 的后代 Tohoku 127 参加了部分试验。试验结果表明，74 个品种中，只筛选出 6 个品种作为广亲和品种。其中，属于 aus 型的 Aus373 和 Dular 还需进一步验证；美国品种 CPSL017 和印度尼西亚的 ketan Nangka 前人已经注意到为广亲和品种，只有菲律宾品种 Calotoc 和印度尼西亚品种 Padi Bujang Pendek 是新筛选出的广亲和品种。根据前人的研究，预期 bulu 型存在着许多广亲和品种，可是在该试验中，24 个 bulu 品种中只筛选出一个广亲和品种，出乎意料之外。

24 个 bulu 型品种归属爪哇型 (javanica)。根据它们与籼型和粳型测验种的杂种育性表现，爪哇型品种可以分为三个品种组^[7]：

Ketan Nangka 组：与籼型和粳型测验种都具有正常的育性。

Banten 组：与粳型测验种产生正常的花粉和小穗育性，与籼型测验种产生正常的花粉育性，但小穗不育。

Penuh Baru 组：与籼型和粳型测验种均表现部分不育。

为了分析不育性的遗传基础，Ikehashi 和 Araki^[8] 采用 Oka^[11] 的杂交方式，利用筛选出的广亲和品种与籼型和粳型品种杂交，配成三品种组合：籼/WCV//粳和粳/WCV//籼。这些广亲和品种都带有标记基因。在所研究的组合中，小穗育性与标记基因 C (色原基因) 紧密连锁。通过利用标记基因，发现在籼/粳 F_1 杂种中，带有粳型亲本

基因位点的雌性配子败育。花粉育性与小穗育性无关，并且与被测标记基因不发生连锁。根据 F_1 的育性表现，他们用单位点孢子体——配子体互作模式来解释。由于 Sano 等^[10-13]已经报道了 S_1 、 S_2 、 S_3 和 S_4 基因位点，他们把该试验的不育基因位点暂定为 S_5 。在 S_5 位点中，鉴定出一组复等位基因：WCV具 S_5^1 ，籼型品种具 S_5^2 ，梗型品种具 S_5^3 。在 S_5^1/S_5^1 基因型中，由于 S_5^1 与 S_5^1 相互作用，使携带 S_5^1 的配子部分败育。但 S_5^1/S_5^2 和 S_5^2/S_5^1 的基因型是可育的。 S_5 位点定位于C基因与wx（糯性胚乳）基因之间。

四、杂种不育性的遗传特点

从上述列举的例子来看，栽培稻杂种的不育性及其遗传基础是相当复杂的。不同研究者在不同的研究材料中揭示出不同的遗传机理。但是，这些遗传机理并不是互相排斥和无规律可循的，它们可以归纳为Oka^[14]提出的四种基因模式：1. 重复配子致死；2. 单位点孢子体——配子体互作；3. 单位点孢子体不育性；4. 互补孢子体不育性。

Sano等^[15]把Oka提出的这四种基因模式的遗传特点概括为表1。

表1 F_1 不育性基因模式的比较 (Sano等, 1979)

模 式	回交世代基因组合	基因效应 作用对象	分离, $F_1 \times S^1$ ^①			固定的半 不育系	$B_n F_2$, ^② 测 交 $FF_1 \times$ $S^3 S$ ^③
			母本 回交	父本 回交	自交		
1. 重复							
配子致死	$S_1 +_1 + S_1 +_2 \times$	仅雄 ^④	1 : 1	2 : 1	7 : 5	无	4 : 2 : 1
	$S_1 S_1 +_2 +_2$		2 : 1	2 : 1	7 : 2	无	4 : 2 : 1
$S_1 S_1 +_2 +_2$	$S_1 S_1 + S_1 +_2 \times$	雄 ^⑤	1 : 1	1 : 0	1 : 1	无	1 : 0 : 0
$+_1 +_1 S_2 S_2$	$S_1 S_1 +_2 +_2$						
2. 单位点孢子体							
一配子体互作	$SS^a \times S^a S^a$	雄	1 : 1	0 : 1	1 : 1	无	0 : 0 : 1
$SS^a S^a S^a$		雌和雄	0 : 1	0 : 1	1 : 0	无	0 : 0 : 1
3. 单位点							
孢子体不育性	$S^1 S^1 \times S^1 S^1$	雄	1 : 1	1 : 1	1 : 1	无	1 : 0 : 1
$S^1 S^1 S^2 S^2$	$S^1 S^1 \times S^2 S^2$	雄或 雌和雄					
4. 互补							
孢子体不育性	$S_1 +_1 S_2 +_2 \times$	雄	1 : 1	1 : 1	7 : 9	有	4 : 2 : 1
	$S_1 S_1 +_2 +_2$						
$S_1 S_1 +_2 +_2$	$S_1 S_1 S_2 +_2 \times$	雄	1 : 1	1 : 1	1 : 3	有	1 : 0 : 0
$+_1 +_1 S_2 S_2$	$S_1 S_1 +_2 +_2$	雌和雄					

• ①F——可育，S——不育。② $B_n F_2$ 的可育株用轮回亲本测交；③分离出可育和不育或半不育植株的 F_1 株系；④雄——雄配子；⑤雌——雌配子。

虽然这些假设还需要进一步验证，杂种不育性的遗传基础可能比已知的还要复杂，但是，至少对栽培稻的杂种不育性的遗传基础已经有了初步的认识。从现有的报道来看，栽培稻的杂种不育性可能具有以下的遗传特点：

(一) 稻植物分化充分，品种繁多，分布广泛。从总体来说，栽培稻的杂种不育性是相当复杂的。杂种不育性可能具有多种基因模式，每种模式可能具有多个基因位点，每个位点可能具有多个等位基因。因此，不同杂交组合的不育性可能受不同的基因控制，这种专化的亲和基因，本文称为特异亲和基因。

(二) 栽培稻品种的分化是连续的，在籼、粳型之间存在着一些中间类型，这些中间类型的品种可能带有广亲和基因。广亲和基因对籼、粳型品种都具有一定的亲和性。

(三) 单一组合的杂种不育性的遗传基础可能并不十分复杂。在许多组合中，不育性的遗传性比较简单，可能仅仅由少数几对基因控制。

(四) 在大多数品种间杂交组合中，杂种不育性与细胞质无关^{[10][11]}，杂种的不育性可能是由于染色体重组后某些基因型不平衡的结果^[11]。为了区别于质核互作不育性，这种杂种不育性被称为核核互作不育性^{[11][17]}。在已知的四种基因模式中，引起杂种不育性的基因互作方式可以分为两类：一是不同基因位点之间的互作（模式1、4），另一是同一位点上不同等位基因之间的互作（模式2、3）。

(五) 控制杂种不育性的基因是可以转移的。通过连续回交，可以培育等基因 F_1 不育系，或在自交后代中，可以分离出纯合的半不育系。

五、杂种不育性克服的研究和讨论

Araki等^[5]在筛选广亲和品种和研究广亲和基因的同时，对利用广亲和基因克服杂种的不育性进行了研究。他们用广亲和品种Ketan Nangka与日本的粳稻品种Nihonmasari杂交，在Nihonmasari/Ketan Nangka的 F_1 群体中获得了几个粳型品系，其中一个称为NK-4。用NK-4与另一粳稻品种Akihikari杂交，从Akihikari/NK-4的后代中培育了一系列的品系。以Akihikari回交，从Akihikari//Akihikari/NK-4的后代中又培育了另一系列品系。虽然这些品系形态上是粳型，但它们与某些籼型品种杂交的杂种一代是可育的。另外，他们用Ketan Nangka与一些籼稻品种杂交，选出了几个品系。IR50//IR36//Ketan Nangka的后代植株表现出籼稻株型，但以之与粳型测验种杂交， F_1 表现出很高的育性。因此，他们认为，从某些广亲和品种中导入 S_5 等位基因，证明是克服籼粳杂种不育性的好方法。为了更广泛地利用 S_5 基因，他们还提出把 S_5 基因应用到杂交水稻的育种中，以利用籼粳杂种优势。

筛选和利用广亲和基因，已引起了我国研究者的重视，甚至把它作为籼粳杂种优势利用中提高籼粳杂种一代结实率的主要途径^[4]。

作者认为，栽培稻广亲和基因的研究和利用是值得重视的。但是，从目前广亲和基因的研究来看，有几个问题似值得引起注意。

(一) 广亲和基因的基因模式是仅根据 F_1 小穗育性与标记基因之间的连锁关系来

推断配子的败育而建立的^[8]。因此，似乎有进一步验证的必要。

(二) 在关于广亲和性研究的几篇论文中^{[5][7][8]}，都只是采用少数几个籼、粳型品种作为测验种。因此，广亲和性的广度有待进一步确定。

(三) S_b 是雌性广亲和基因，与雄性没有关系。因此，具有 S_b 的籼粳杂种虽然结实率较高，但花粉仍然可能是半不育的。如果与质核互作配子体不育基因结合在一起，则花粉育性更低，对结实率将会有明显的影响^[6]。

(四) S_b 基因的假设尚难以解释籼×籼和粳×粳中出现的不育性和杂种出现的高不育甚至是完全不育的现象。

正如Araki等^[8]所指出的那样，“ S_b 等位基因不能解决水稻广泛杂交中各类杂种的半不育性”。纵观已有的研究，广亲和基因的单位点孢子体——配子体互作模式，只是栽培稻已知的四种杂种不育基因模式中的一种， S_b 位点也只不过是这种基因模式中已报道的几个位点中的一个。况且， S_b 基因只与雌性育性有关，而与雄性育性无关。因此，我们在寻找克服杂种不育性的途径时，不应仅仅局限于广亲和基因的利用。

根据栽培稻杂种不育性的遗传特点，作者认为，克服杂种不育性除了可以考虑利用广亲和基因外，还可以考虑利用特异亲和基因。广亲和基因是广谱性的，可能具有亲和谱较广和亲和力较弱的特点。而特异亲和基因是专化性的，可能具有亲和谱较狭和亲和力较强的特点。因此，对广亲和基因和特异亲和基因均应加强研究和开拓利用。

如上所述，栽培稻的杂种不育性都是由于细胞核基因相互作用的结果，只不过是作用的方式不同而已。因此，只要解决基因互作的问题，杂种的不育性就有可能克服。

设以 S_1S_1 表示甲品种控制杂种不育性的基因型， S_2S_2 表示乙品种相应的基因型。甲与乙品种杂交，甲(S_1S_1)×乙(S_2S_2)，由于 S_1S_1 与 S_2S_2 相互作用，使 F_1 杂种出现不育性。通过基因转移，培育等基因系或相应的品系，用甲品种的 S_1S_1 代换乙品种的 S_2S_2 ，培育具有 S_1S_1 基因型的乙品种等基因系。或用乙品种的 S_2S_2 代换甲品种的 S_1S_1 ，培育具有 S_2S_2 基因型的甲品种等基因系。然后，用甲品种与乙品种等基因系杂交，即甲(S_1S_1)×乙(S_1S_1)，或用甲品种等基因系与乙品种杂交，即甲(S_2S_2)×乙(S_2S_2)，就可获得可育的 F_1 杂种(图1)。四种基因模式的特异亲和基因都有可能通过这个途径得以利用。

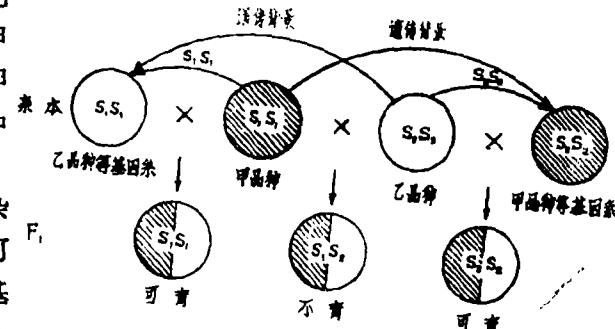


图1 特异亲和基因的利用

引用文献

- [1] 张桂权、卢永根, 水稻 (*Oryza sativa* L.) 不同类型杂种的雄性不育性及其遗传组成, 《华南农业大学学报》, 7 (1) 1986: 29-34。
- [2] 杨守仁, 桂红稻杂交育种研究——二十年来的经验体会提要, 《遗传学通讯》, (2) 1973: 34-38。
- [3] 冈彦一: 《水稻进化遗传学》(徐云碧译、游修龄校), 123-129, 中国水稻研究所, 1985年。
- [4] 湖南杂交水稻研究中心超高产育种课题组, 杂交水稻超高产育种的设想, 《杂交水稻》, (2) 1986: 3-4。
- [5] Araki, H., K. Toya, and H. Ikehashi, Role of wide compatibility-genes in hybrid rice breeding. Proceedings of the International Symposium on Hybrid Rice, Changsha, Hunan, China 6-10 October 1986.
- [6] Chu, Y.E., H. Morishima, and H.I. Oka, 1969, Reproductive barriers distributed in cultivated rice species and their wild relatives. Japan. J. Genetics, 44: 207-223.
- [7] Ikehashi, H., and H. Araki, 1984, Varietal screening of compatibility types revealed in F_1 fertility of distant crosses in rice. Japan. J. Breed., 34: 304-318.
- [8] Ikehashi, H. and H. Araki, 1986, Genetics of F_1 sterility in remote crosses of rice. pp. 119-130, in Rice Genetics, IRRI.
- [9] Morinaga T. and Kurivama, 1958, Intermediate type of rice in the subcontinent of India and Java. Jap. J. Breed., 7: 253-259.
- [10] Nayar, N.M., 1973, Origin and cytogenetics of rice. Advance in Genetics, 17: 1 53-292.
- [11] Oka, H.I., 1957, Genic analysis for the sterility of hybrids between distantly related varieties of cultivated rice. Genet. 55: 397-409.
- [12] —, 1964, Considerations on the genetic basis of intervarietal sterility in *Oryza sativa*. pp. 158-174, in Rice Genetics and Cytogenetics, Elsevier, Amsterdam.
- [13] —, 1974, Analysis of genes controlling F_1 sterility in rice by the use of isogenic lines. Genetics, 77: 521-534.
- [14] —, 1978, Phylogenetic differentiation of cultivated rice, $\times \times 1$. The sporophytic pollen sterility: its genetic basis and intervarietal relationships as shown by F_2 sterility. Japan. J. Genetics, 53(6): 397-410.
- [15] Oka, H.I. and Y. Doida, 1962, Phylogenetic differentiation of cultivated rice, $\times \times$. Analysis of the genetic basis of hybrid breakdown in rice. Japan. J. Genetics, 37: 24-35.
- [16] Sano, Y., 1983, A new gene controlling sterility in F_1 hybrids of two cultivated rice species, its association with photoperiod sensitivity. J. of Heredity, 74: 435-439.
- [17] —, 1986, Sterility barriers between *Oryza sativa* and *O. glaberrima*. pp. 109-118, in Rice Genetics, IRRI.

- [18] Sano, Y., Y. E. Chu, and H. I. Oka, 1979, Genetic studies of speciation in cultivated rice, I. Genic analysis for the F_1 sterility between *O. sativa* L. and *O. glaberrima* Stendl. Japan. J. Genet., 54: 121-132.
- [19] Stebbins, G.L., 1958, The inviability, weakness, and sterility of interspecific-hybrids. Advances in Genetics, 9: 147-216.
- [20] Yao, S.Y., M.T. Henderson, and N.E. Jodon, 1958, Gynoecic structural hybridity as a probable cause of sterility in intervarietal hybrids of cultivated rice, *O. sativa*. Cytologia, 23: 46-55.

THE GENETIC BASIS OF HYBRID STERILITY IN CULTIVATED RICE

Zhang Guiquan Lu Yonggen

(Department of Agronomy)

ABSTRACT

Four genetic models controlling hybrid sterility in cultivated rice are reviewed in the present paper: (1) duplicate gametophytic lethal, (2) one locus sporo-gametophytic interaction, (3) one locus sporophytic sterility, and (4) complementary sporophytic sterility. The possibility of overcoming the hybrid sterility in cultivated rice by the use of wide-compatibility gene(s) and specific-compatibility genes is discussed.

Key words: cultivated rice, hybrid sterility, genetic basis