

浅议水稻亚种间杂种不育性的遗传基础

梁国华, 顾铭洪

(江苏省扬州大学农学院, 225009)

摘要 水稻亚种间杂种不育性是一个普遍现象,但其遗传基础复杂。本文对这种亚种间杂种不育性的类型和表现,特别是前人推导两种解释杂种 F_1 不育性遗传模型的研究方法、优越性及局限性进行了综述与分析,从中可以看出在水稻亚种间杂种 F_1 不育性遗传研究上已经取得了较大的进展,在一些问题上已取得了一定的共识,如这种不育性的表现、细胞质的影响、杂交 F_1 的染色体配对行为等,而在雌雄配子败育的作用大小、不育基因位点数目及不同不育基因位点的遗传特点等方面尚不完全一致,因而水稻亚种间杂种 F_1 不育性的遗传有待进一步的研究。

关键词 水稻, 杂种不育性, 双位点重复致死模型, 单位点孢子体-配子体互作模型。

中图分类号: Q943.S511 文献标识码: A 文章编号: 0253-977X(2001)02-0177-05

A Discussion on the Genetic Basis of the Sterility in the Hybrid between Rice Subspecies, *Indica* and *Japonica*

LIANG Guo-hua, GU Ming-hong

(Agriculture College, Yangzhou University, Yangzhou, Jiangsu 225009, China)

Abstract Hybrid sterility in the F_1 populations of wide crosses in rice is a common phenomenon but the inheritance of the sterility is complex. This paper summarized the type and expression of the hybrid sterility, analyzed the experimental ideas, inference methods and advantage as well as disadvantages of two main genetic models used to explain the hybrid sterility, and concluded that there remains a lot to be investigated on the genetics of the hybrid sterility, for example, the number and effects of male and female sterility genes, although much advance has been made.

Key words rice (*Oryza Sativa* L.), hybrid sterility, duplicative gametophytic lethal model, one-locus sporo-gametophytic interaction model

栽培水稻 (*Oryza sativa* L.) 籼粳稻间杂种优势的利用有可能显著地提高水稻的产量,进而推动水稻遗传育种工作的发展,因而已引起广泛的重视。可是,籼粳稻杂种普遍存在着不育性,即一般籼粳稻杂种的小穗育性较低。如何克服籼粳稻杂种的不育性是籼粳稻杂种优势利用的关键问题之一。研究栽培水稻杂种不育现象的遗传机理,对于了解籼粳稻的起源和生态类型的分化,特别是籼粳杂种优势利用具有重要的理论和实践意义。

在生物远缘种杂种中常常存在着不亲和性,这种不亲和性表现有不可交配性 (crossing barrier)、杂种不活性 (inviability)、衰弱性 (weakness) 以及杂种不育性 (sterility)。在亚洲栽

培稻 (*Oryza sativa* L.) 中,籼粳稻亚种杂种一般不存在不可交配性和杂种不活性,杂种 F_1 和 F_2 的衰弱性有报道但不常见,杂种不育性较为常见而报道也较多^[1]。

水稻籼粳稻杂种不育性可分为两种^[1],一是单倍体不育 (haplontic sterility),这种不育性出现在水稻籼粳稻杂种 F_1 ,它是由于杂种 F_1 的配子基因型不平衡引起的败育,又称配子体不育 (简称 F_1 不育);二是双倍体不育 (diplontic sterility),这种不育性出现在水稻籼粳稻杂种 F_2 及其高世代,它是由产生这些配子的植株基因型所决定的,又称孢子体不育 (简称 F_2 不育)。自从 Kat (1928, 1930) 等发现亚洲栽培水稻籼粳杂种不育的障碍以来,有关水稻籼粳亚种间不

收稿日期: 2000-01-13; 修回日期: 2000-05-10

基金项目: 国家 863 计划资助项目 (编号 Z16-02-03-3)

作者简介: 梁国华 (1965-), 男, 江苏盱眙人, 博士, 副研究员, 专业方向: 水稻遗传。电话: 0514-7979304, E-mail: ricegh@yzu.edu.cn

育的遗传机理研究已有不少的报道。在籼粳稻杂种不育性的表现、雌雄配子败育特点、杂种不育的基因模式及籼粳稻广亲和性等方面进行了广泛的研究,积累了大量的资料。但由于籼粳稻杂种不育性是一个十分复杂的问题,不同研究者所采用的试验材料、试验设计、育性指标的选择和统计分析方法等不同,所得的结论尚不完全一致,有些研究结论甚至完全相反。

相对而言,对水稻籼粳稻杂种 F_2 不育的研究报道较少。在雄性不育方面, Oka 等认为这种不育性是受一组隐性互补基因控制的^[1~4], 带有一个显性基因或不带有显性基因的植株表现为育性显著降低,并且在所研究的四个组合中,有两个组合 F_2 的花粉育性和小穗育性显著相关。在雌性不育方面, Yokoo 也报道这种雌性不育性是受一组隐性互补基因控制的^[5], 携带一个显性基因的植株表现为部分不育, 隐性纯合体表现为近乎全不育。P. Wu 等对水稻籼粳稻杂种 F_2 不育的基因定位研究表明有两套基因与 F_2 代不育的育性分离有关^[6], 第一套基因是位于第 1 和第 12 染色体上, 第二套基因是位于第 7 和第 12 染色体上。而 Z. Li 等的研究则表明这种不育性是由于重组导致协调的籼和(或)粳稻基因复合体(可称为互补基因系统, complementary gene system)的破坏而引起的^[7]。

水稻籼粳稻杂种 F_1 不育是一个普遍现象, 研究报道也较多, 同时不同研究者的争议也较多。首先, 已报道的导致水稻籼粳稻杂种 F_1 不育的原因有: 雄配子败育^[8~14]、雌配子败育^[15~24]、花粉在柱头上萌发障碍^[25]、配子发育受阻^[26]、胚乳发育受阻或不正常^[8, 27]、花药不开裂^[27]和环境条件的影响^[26]等。一般认为, 在这些因素中, 以雄配子败育和雌配子败育为主。但亚种间杂种不育(小穗育性低)主要是由雄配子败育还是由雌配子败育造成的, 或由两者的共同作用造成的? 目前看法尚不完全一致。其次, 在水稻籼粳稻杂种 F_1 不育的遗传机理方面, 已报道的遗传因素有: (1) 细胞质效应, 即亚种间杂种核质不协调造成亚种间杂种 F_1 败育。有一些报道认为水稻籼粳稻杂交 F_1 育性存在正反交差异。黄厚哲等^[13]认为异源细胞质的作用是亚种间杂种孢子发育产生波动的决定因素。但俞履圻等观测到绝大部分栽培水稻正反交组合的的不实率差异不大^[28]。在正常花粉所占的百分率上, 籼粳正反交差异也不大。Oka 和 N. M. 纳耶在总结已有的研究后认为对于栽培稻的一些特定组合, 细胞质对于 F_1 败育的效应是存在的, 而对绝大多数组合而言, 细胞质对 F_1 败育的效应是不明显的^[1, 29]。(2) 染色体的结构差异导致 F_1 的不育。由于染色体结构差异引起染色体行为异常, 导致配子发育受阻而发生败育。早期由于条件和技术的限制, 一些研究者在籼粳杂种 F_1 的不育是由染色体的结构差异还是由基因的作用引起的争论较大。在水稻粗线期染色体分析技术发展起来后, 在这个问题上多数研究者的看法比较一致, 认为籼粳杂种 F_1 的不育主要是基因的作用。(3) 某些基

因的作用。

生物远缘种杂种的不育性常常涉及到较多的基因, 因而这种不育性往往表现为一种数量性状, 一般不能通过生物统计的方法鉴定出单个基因的作用。水稻亚种间的杂种不育性则可能是一个例外。在水稻亚种间杂种的分离世代中花粉育性和小穗育性一般表现为连续分布, 同时也有较明显的峰的存在, 但一般来讲不易根据这种分布推断出控制水稻亚种间杂种不育性的基因数目和互作方式。M. T. Henderson 在研究一个籼稻 CI6008 和粳稻 Zenith 选系杂交组合的不育性遗传时发现, 在这个组合的 F_2 代中可染花粉率的分布是一个明显的连续分布, 但有明显的三个峰, 第一峰出现在 1% ~ 10% 可染花粉率的范围内, 第二个峰出现在 40% ~ 60% 可染花粉率的范围内, 第三个峰出现在 91% ~ 100% 可染花粉率的范围内^[30]。然而这种分布的各个峰范围内的植株数比例不符合一个质量性状的各种可能的分离比例, 无法推断出控制这种不育性的基因数目和作用方式。这是一种比较典型而常见的水稻亚种间杂种分离世代的育性分离情况。为此, 有些研究者从数量性状的角度对水稻亚种间杂种 F_1 的不育进行了研究, 认为水稻亚种间杂种 F_1 不育是一种数量性状^[31~33]。实际上, 从水稻亚种间杂种分离世代的育性分布来看, 水稻亚种间杂种 F_1 不育是一种质量-数量性状。从水稻亚种间杂种分离世代的育性分布出现相当明显的峰来看, 主基因(质量性状基因)的作用是存在的, 张启发等利用分子标记对籼粳杂交组合不育性的研究表明它是一个质量性状而不是一个数量性状, 双亲的遗传距离决定杂种的育性^[34]。同时由于这种不育又表现出数量性状的特征, 因而一般不易直接从水稻亚种间杂种分离世代的育性分布推出基因作用模式。为了明确水稻亚种间杂种 F_1 不育的基因模式, 一般情况下需要通过选育近等基因系或借助于标记基因进行研究。关于亚种间杂种 F_1 是质量性状的观点, 不同研究者提出了几种遗传模型, 其中重复隐性基因配子致死模型和单位点孢子体-配子体互作模型是比较公认的理论。但它们都尚不能完满地解释水稻籼粳稻杂种 F_1 不育的现象。籼粳稻杂种 F_1 不育的遗传机理到底如何? 目前尚不完全清楚。

这里笔者试图从明确水稻籼粳稻杂种 F_1 不育的遗传机理的角度, 对提出这两种模型的试验方法、推论结果和局限性等进行分析, 以期能对这一问题的明确起到一定的促进作用。

1 重复隐性基因配子致死模型

重复隐性基因配子致死模型是由 Oka 提出的^[1~4]。他推导出这种模型的试验方法有两个。一是通过配制三交组合 $[A \times B] \times C$, 对这种三交组合进行育性调查, 根据育性分离的特点, 推断出 $A \times B F_1$ 的半不育是一对重复致死配子(称为配子发育基因, gametic-development genes, 简称 G. D. 基

因)控制的。在这两个位点上,A的基因型是 $+_1 +_1 s_2 s_2$,B的基因型是 $s_1 s_1 +_2 +_2$ 。类似的组合有几个,在不同的组合中控制杂种不育性的基因数目有所不同。并且在其中一个组合中,B和C均携带 wx 基因,而A在这个位点上为 Wx 。进而通过在三交组合和测交组合中育性分离和糯性分离之间的关系,验证了这个模型,并估计出其中一个育性位点与 wx 基因座之间的交换值为21%。

二是通过回交选育不育基因的近等基因系,研究了水稻粳籼杂种不育性,并对重复隐性基因配子致死模型进行验证。他以粳稻品种台中65作为轮回亲本,5个籼稻品种108、144、435、706和727作为供体亲本选育出45个近等基因系,这些等基因系自交是完全可育的,而与台中65杂交,其 F_1 的出现部分花粉不育。根据回交后代与轮回亲本之间的正反交的育性分离推断这种育性分离是符合重复隐性基因配子致死模型,并根据 BC_7F_2 中可育株与轮回亲本的测交后代育性表现和回交 F_2 、 F_3 和 F_4 的育性表现推断出控制这些等基因系不育基因不符合其它三种模型。他还选用5个来自不同亲本的等基因系进行双列杂交试验,结果表明同一家系内的所有组合均产生可育的 F_1 杂种,不同家系间组合产生半不育 F_1 植株(与 8×8 双列杂交结果一致),并且来自亲本108和706的等基因系可能是等位的。对于上述的结果,也有不同意见。Ikehashi等认为对于推断重复隐性基因配子致死模型的三交试验结果同样可以用单位点孢子体-配子体互作模型来解释^[23],为验证粳籼亚种不育性是符合重复隐性基因配子致死模型还是单位点孢子体-配子体互作模型必须配制两种三交组合并借助标记基因进行鉴定。张桂权等用Oka提供的近等基因系,配制了等基因系和轮回亲本台中65的杂交 F_1 、 F_2 及回交后代等对这些等基因系与轮回亲本之间的不育性进行了研究^[11,12],结果表明这种不育性遗传不符合重复隐性基因配子致死模型,而符合单位点孢子体-配子体互作模型。因此,在水稻中存不存在重复隐性致死配子基因控制着亚种间杂种不育性尚有待于进一步验证。

2 单位点孢子体-配子体互作模型

单位点孢子体-配子体互作模型首先是由Kitamura提出的^[14],Kitamura对粳籼稻杂交 F_1 不育性进行了较为系统的研究并且他可能是最早通过选育近等基因系对这种不育性进行研究的。他发现由核基因控制的粳籼稻杂交 F_1 不育性有三种,即花粉半不育、胚囊半不育和配子发育障碍基因控制的不育。(1)在Te-tep(粳稻)和农林8号(籼稻)的杂交 F_1 存在花粉不育,进而以农林8号为轮回亲本选育花粉不育近等基因系。对 BC_5F_1 中的不育株及其高世代进行的遗传分析表明,这种花粉不育是由一对等位基因控制的。(2)在以Te-tep(粳稻)供体亲本,农林6号(籼稻)为轮回亲本的 BC_5F_1 中,发现有由雌配子败育引起的不育株,对这些 BC_5F_1 不育株及其高世代进行的遗传分析表明,这种不育也是由一对等位

基因控制的。(3)在以Te-tep为供体亲本,农林8号为轮回亲本的 BC_5F_1 中,发现有一些不育株的不育性是由配子发育障碍基因 s^t 和其抑制基因 I_{st} 共同控制的。在 s^t 基因座上, $++$ 的植株为正常可育, $+s^t$ 的植株为半不育, $s^t s^t$ 的植株为几乎全不育。在 I_{st} 基因座上, $I_{st} I_{st}$ 的抑制作用最强, $i_{st} i_{st}$ 的抑制作用最弱。 I_{st} 和 s^t 基因座是独立的。

Ikehashi等研究了有广亲和品种(指一类与籼稻和粳稻品种杂交的杂种 F_1 育性都表现正常的品种,Wide Compatibility Variety,WCV)参加的三交组合WCV/A(粳稻)/B(籼稻)和WCV/B//A的育性分离与标记基因的关系^[21~25],试验结果验证了单位点孢子体-配子体互作模型。并发现在第6染色体上有一个与标记基因C和 wx 连锁的不育位点,定名为S-5,并且根据这两种三交组合中标记基因的不同基因型之间的小穗育性差异显著,而花粉育性差异不显著初步证明了S-5是一个雌性不育位点。进而通过粳稻/籼稻//籼稻的 BC_1F_1 中标记基因和育性分离之间的关系进一步证明S-5是雌性不育位点。根据这些试验结果,Ikehashi等认为水稻粳籼稻杂交 F_1 的不育性主要是由S-5基因座上一组复等位基因所控制的,普通籼稻的基因型为 $S-5^i S-5^i$,普通粳稻为 $S-5^j S-5^j$,广亲和品种为 $S-5^n S-5^n$ 。在杂交后代中基因型为 $S-5^n S-5^i$, $S-5^n S-5^j$ 和 $S-5^n S-5^n$ 的植株产生的配子都是可育,而基因型为 $S-5^i S-5^j$ 植株产生的带有 $S-5^j$ 的雌配子是部分败育。以后众多研究者的试验^[35~42]都证明S-5基因座的存在,并且不同来源的广亲和品种大多携带有 $S-5^n$ 。利用类似的分析方法,另外6个位点也被鉴定出^[25],即S-7,S-8,S-9,S-15,S-16和S-17(1)。在这些位点上,都与S-5基因座类似分别有一组复等位基因,但不同位点的复等位基因数目不同。这些位点作用方式也与S-5基因座相似,存在等位基因互作导致雌配子部分败育。

3 讨论和结论

水稻亚种间杂交 F_1 的不育性遗传是十分复杂的。因为水稻亚种间杂交 F_1 不育性的遗传特点,不育基因近等基因系选育和标记基因的应用是两种相当有效的方法,但这两种方法都有一定的局限性。在不育基因近等基因系选育研究方面,Oka的工作最为系统。他从事亚种间杂种不育性研究有几十年,其中选育亚种间杂种不育等基因系可能至少有十年以上的时间,选育的等基因系在亚种间杂种不育性研究特别是在这些等基因系所涉及到的不育位点研究上是十分宝贵的材料。但从研究水稻粳籼稻杂种 F_1 不育的遗传机理的角度,这种选育近等基因系的方法有待商榷。(1)在这套近等基因系选育中,从 BC_1 到 BC_5 是杂交 F_1 作为母本,轮回亲本作为父本。假如在粳籼亚种间杂交 F_1 存在雌配子部分败育,通过这样的选育过程,这些雌配子不育基因也将不断回交过程中丢失。Oka本人也认为在台中65与5个籼稻的杂

交组合 F_1 中可能存在同时控制小孢子和大孢子发育的不育基因,但由于在回交过程中仅选用花粉不育株用于回交,因而这些基因可能在等基因系选育中已丢失(Oka, 1974, p526)。(2)在回交过程中,在每一个世代仅有少量的花粉育性在 40% - 75% 的植株用于回交,并且在整个等基因系选育过程中缺少系统研究,因而不可避免可能丢失大量的不育(花粉不育和胚囊不育)基因。再从最终的选育结果来看,在 5 个杂交组合的后代共选育出 45 个等基因系,仅对其中 5 个系进行了等位性分析,这 5 个系可能又仅涉及到 3 个位点。水稻亚种间杂种 F_1 的不育性涉及的基因位点是较多的,因而仍有许多不育位点尚未进行分析。原因可能有两个,一是在另外尚未进行等位性分析的 40 个系还有与这三个位点不等位的不育基因;二是在等基因系选育中有不少的不育基因已丢失。(3)从已进行遗传分析的三个等基因系(E2, E4, E5)来看,台中 65(E1) × E4 和 E1 × E5 的 F_1 可育花粉率分别为 63.3% 和 53.2%,而它们的种子结实率分别为 86.1% 和 91.9%,这说明 E4 和 E5 基因座的花粉不育对小穗育性没有影响;E1 × E2 的 F_1 可育花粉率虽然仅为 33.0%,而它的小穗育性达到 68.4%,这说明 E2 基因座的花粉不育对小穗育性有影响,但影响不大^[11, 12]。

同样,Kitamura 利用选育的近等基因系对亚种间杂种的花粉半不育,胚囊半不育育性的研究表明控制这两种不育的基因作用方式符合单位点孢子体-配子体互作模型。试验的结果是可信的,但与 Oka 用近等基因系研究花粉不育一样,这些等基因系在研究它们所涉及到的不育位点时是十分宝贵的材料,但在利用这些等基因系系统研究水稻亚种间杂种 F_1 的不育是有一定的局限性。

在标记基因的应用方面,利用标记基因对与之连锁的基因进行分析是十分有效的,结果是可信的。Ikehashi 等利用标记基因对与之连锁的育性基因进行分析,结果表明 S-5 基因座是雌性部分不育位点,这个位点的基因作用方式符合单位点孢子体-配子体互作模型,因此对 S-5 基因座的研究结果是可靠的,但据此推断出一般亚种间杂种 F_1 的不育就由这个 S-5 基因座及其相似的位点控制也是值得商榷的。(1)根据标记基因对与之连锁的育性基因进行分析推断出一般亚种间杂种 F_1 的不育主要由 S-5 基因座控制有两个必不可少的前提条件,一是在所研究的三交组合中,育性分离必须分界明显且可育株与半不育的比例符合 1:1,即籼粳稻杂种的不育性就是由一个基因控制的,二是标记基因的不同基因型之间的育性差异显著。在亚种间杂种组合的分离世代育性的表现一般是连续性分布,Ikehashi 等的试验也表明在大多数三交组合育性表现为连续性分布^[23],即使他们用来进行 S-5 分子定位的三交群体也看不出有育性 1:1 的分离^[42]。少数组合是表现有育性 1:1 的分离,这对于研究 S-5 的作用是相当有用的,但根据少数组合的结果推论到一般情况是没有根据的。同时根据一些组合在 70% 或 75%

可以明显分成可育与半不育,在另外一些组合就用 70% 或 75% 来分界,在遗传分析上也是没有道理的。(2)在三交组合中涉及到三种亲本,即广亲和品种,粳稻和籼稻品种。一般粳稻和籼稻品种杂交 F_1 的育性变化范围是相当大的,如俞履圻等观察到中国籼稻品种和中国粳稻品种杂交 F_1 的结实率为 1.30 - 80.31% (原文为不实率 19.69% - 98.70%)^[28],很难说育性变化范围如此之大粳稻和籼稻杂交 F_1 均是由一个位点的等位基因互作控制的。在三交组合研究中必须考虑到粳稻和籼稻杂交 F_1 的育性不同。(3)已有的研究表明无论是在籼粳稻杂交的组合间还是组合内,都可以观察到花粉育性和小穗育性之间的显著相关。黄厚哲等对 11 对籼粳稻杂种的花粉育性和小穗育性的相关性分析表明它们之间呈直线相关^[13]。张桂权对 271 个杂交组合 F_1 的可育花粉率与种子结实率之间的回归分析表明它们之间有显著相关^[11]。M.T. Henderson 对一个籼粳稻杂种 F_2 代中随机抽取的 100 个单株的分析表明它们的花粉育性和小穗育性之间的相关系数是 0.68,91 个 F_3 株系的平均花粉育性和平均小穗育性之间的相关系数是 0.77^[30]。这些结果表明在籼粳稻杂种中存在的花粉败育影响小穗育性。已报道的涉及亚种间不育的 7 个 S 位点均是雌性不育位点,在这些研究所涉及的三交组合中是否有雄性不育位点的作用?实际上,Ikehashi 等采用的方法是无法排除雄配子的作用的。如在分析 S-5 是雌配子不育时是根据 C 和 wx 基因等与小穗育性有相关,而与花粉育性无显著相关来推断的。这对分析 S-5 无疑是可以这样推断的,但无法否定其它染色体可能存在的雄配子不育基因。这是因为用形态标记和同功酶标记进行分析时,由于标记基因的数目有限,不可能进行全基因组搜索,因而无法在分析一个分离群体时根据与育性连锁的标记基因数目及染色体分布来确定育性基因的数目。在用分子标记进行广亲和性分析时,就可以发现除 S-5 基因座以外,尚有其它位点的存在^[36-38]。这说明在一个分离群体中控制育性表现的基因数目往往不止一个。

综上所述,经过众多科学家近一个世纪的研究,在亚种间杂种不育性的研究方面已经取得了较大的进展,在一些问题上已取得了一定的共识。如对这种不育性的表现,细胞质的影响,杂交 F_1 的染色体配对行为,不育位点的作用方式等等。但因水稻亚种间杂种 F_1 不育性遗传的复杂性以及不育基因近等基因系选育和标记基因应用两种方法的局限性,从而造成在雌雄配子败育的作用大小,不育基因位点数目等方面的认识尚不完全一致。

参考文献 (References):

- [1] Oka H I. Origin of Cultivated Rice [M]. Japan Scientific Societies Press, Elsevier, 1988, 181 ~ 209.
- [2] Oka H I. Consideration on the genetic basis of intervarietal sterility in *Oryza sativa* [A]. Rice Genetics and Cytogenetics [C]. IRRRI, Elsevi-

- er, Amsterdam, 1964, 158 ~ 174.
- [3] Oka H I. Genetic analysis for the sterility of hybrids between distantly related varieties of cultivated rice [J]. Japan J Genet, 1957 (55) 3 : 397 ~ 409.
- [4] Oka H I. Analysis of genes controlling F₁ sterility in rice by the use of isogenic lines [J]. Genetics, 1974, 77 : 521 ~ 534.
- [5] Yokoo E. Female sterility in an indica - japonic cross of rice [J]. Japan J Breed, 1984, 34 : 219 ~ 227.
- [6] Wu P, Zhang G, Huang N, et al. Non - allelic interaction conditioning spikelet sterility in an F₂ population of indica, japonica cross in rice [J]. Theor Appl Genet, 1995, 91 : 825 ~ 829.
- [7] Li S, Pinson R M, Paterson A H, et al. Genetics of hybrid sterility and hybrid breakdown in an interspecific rice (*Oryza sativa* L.) population [A]. Rice Genetics [V] C. IRRI, 1995 : 408 ~ 417.
- [8] 朱英国, 余金洪, 杨代常, 等. 水稻亚种间杂交 F₁ 亲和性的遗传及广亲和性选育 [J]. 湖北农业科学 [增刊], 1996, 28 : 32.
- [9] 何光华, 郝家奎, 阴国大, 等. 水稻亚种间杂种配子育性的研究 [J]. 中国水稻科学, 1994, 8 (3) : 177 ~ 180.
- [10] 卢永根, 张桂权. 特异亲和性基因及其在杂交水稻育种中利用的设想 [J]. 福建稻麦科技, 1992, 10 (1) : 1 ~ 4.
- [11] 张桂权. 栽培稻 (*Oryza sativa*) 杂种不育性的遗传研究 [D]. 博士学位论文, 1991. 华南农业大学.
- [12] 张桂权, 卢永根. 栽培稻杂种不育性的遗传研究 II . F₁ 花粉不育性的基因模式 [J]. 遗传学报, 1993, 20 (3) : 222 ~ 228.
- [13] 黄厚哲, 楼士林, 王侯聪, 等. 籼粳稻杂种不育及其遗传基础的探讨 [J]. 厦门大学学报 (自然科学版), 1982, 21 (2) : 189 ~ 199.
- [14] Kitamura E. Genetic studies on sterility observed in hybrids between related varieties of cultivated rice [J]. Bull Chgoku Agr Exp Stat, 1962, Series A 8 : 141 ~ 205.
- [15] 李新奇. 利用广亲和基因提高籼粳杂种育性研究 [J]. 杂交水稻, 1988 (3) : 31 ~ 33.
- [16] 刘永胜, 周开达, 阴国大, 等. 水稻籼粳杂种雌性不育的细胞学初步观察 [J]. 实验生物学报, 1993, 20 (1) : 95 ~ 99.
- [17] 刘永胜, 朱立煌, 孙敬三等. 水稻籼粳杂交配囊败育的遗传分析和基因定位 [J]. 中国科学 (C 辑), 1997, 27 (5) : 421 ~ 425.
- [18] 朱晓红, 曹显祖, 朱庆森. 水稻籼粳亚种间杂种小穗不孕的细胞学研究 [J]. 中国水稻科学, 1996, 10 (2) : 71 ~ 78.
- [19] Zhu Xiaohong, Cao Xianzu, Zhu Qinsen. Investigation on gametophytic sterility and its contribution to spikelet sterility of F₁ plants of indica × japonic in rice [J]. Acta Agronomica Sinica, 1998, 24 (4) : 421 ~ 430.
- [20] 顾铭洪. 水稻广亲和基因的遗传和利用 [J]. 江苏农学院学报, 1988, 9 (2) : 19 ~ 26.
- [21] Ikehashi H, Araki H. Varietal screening of compatibility types revealed in F₁ fertility of distant crosses in rice [J]. Japan J Breed, 1984, 34 : 304 ~ 312.
- [22] Ikehashi H, Araki H. Genetics of F₁ sterility in remote crosses of rice [A]. Rice Genetics [C]. IRRI, 1986, 119 ~ 130.
- [23] Ikehashi H, Araki H. Screening and genetic analysis of wide compatibility in F₁ hybrids of distant crosses in rice, *Oryza sativa* L. [M]. Tech Bull Trop Agr Res Center Japan, 1987, No. 23.
- [24] Ikehashi H, Araki H. Multiple alleles controlling F₁ sterility in remote crosses of rice [*Oryza sativa* L.] [J]. 1988, 38 : 283 ~ 291.
- [25] Ikehashi H, Wan J. Differentiation of alleles at seven loci for hybrid sterility in cultivated rice (*Oryza sativa* L.) [A]. Rice Genetics [V] C, IRRI, 1995 : 404 ~ 407.
- [26] 高 勇. 水稻亚种间杂种不育性的研究 [J]. 水稻文摘, 1993, 12 (1) : 1 ~ 5.
- [27] Maeka M, Inuka T, Shinbashi N. Spikelet sterility in F₁ hybrids between rice varieties Silewah and Hayakogane [J]. Japan J Breed, 1991, 41 : 359 ~ 363.
- [28] 俞履圻, 林 权. 中国栽培稻种亲缘的研究 [J]. 作物学报, 1962, 1 (3) : 233 ~ 260.
- [29] N. M. 纳 取 (顾铭洪译). 水稻的起源和细胞遗传 [M]. 北京 : 农业出版社, 1981.
- [30] Henderson M T. Cytoplasmic studies at the Louisiana Agricultural Experiment Station on the nature of intervarietal hybrid sterility in *Oryza sativa* [A]. Rice Genetics and Cytogenetics [C]. IRRI, 1964, 147 ~ 157.
- [31] 申宗坦, 徐云碧. 水稻亚种间杂种不育性的遗传分析 [J]. 中国水稻科学, 1992, 6 (3) : 105 ~ 112.
- [32] 杨守仁, 沈锡英, 顾慰连, 等. 籼粳稻杂种交配研究 [J]. 作物学报, 1962, 1 (2) : 97 ~ 102.
- [33] 徐云碧, 王建军, 申宗坦. 水稻亚种间的亲和性研究 [J]. 中国水稻科学, 1989, 3 (3) : 113 ~ 118.
- [34] Zhang Qifa, Liu KD, Yang GP, et al. Molecular marker diversity and hybrid sterility in indica - japonic rice crosses [J]. Theor Appl Genet, 1997, 95 : 112 ~ 118.
- [35] 严长杰, 陆驹飞, 梁国华, 等. 云南稻品种窝矮嘎的广亲和性初步分析 [J]. 扬州大学学报, 1999, 2 (1) : 38 ~ 41.
- [36] 严长杰, 梁国华, 朱立煌, 等. 秋稻品种 Dular 广亲和基因的 RFLP 分析 [J]. 遗传学报, 2000, 27 (5) : 409 ~ 417.
- [37] Wang J, Liu KD, Xu CG, et al. Theor Appl Genet, 1998, 97 : 407 ~ 412.
- [38] Liu K, Wang J, Li H, Liu A, Li X, Zhnag Q. A genome - wide analysis of wide compatibility in rice and precise location of the S5 locus in the molecular map [J]. Theor Appl Genet, 1997, 95 : 275 ~ 280.
- [39] 陆驹飞, 严长杰, 汤述嘉, 等. 云南水稻品种花糯广亲和性的遗传分析 [J]. 扬州大学学报, 1998, 1 (4) : 31 ~ 35.
- [40] 潘学彪, 顾铭洪, 陈宗祥, 等. 水稻品种 02428 广亲和特性遗传的初步研究 [A]. 凌启鸿等主编. 稻麦研究新进展 [D]. 南京 : 东南大学出版社, 1995, 328 ~ 336.
- [41] 顾兴友, 顾铭洪, 潘学彪. 水稻品种轮回 422 的广亲和基因定位研究 [J]. 江苏农学院学报, 1993, 14 (4) : 7 ~ 14.
- [42] Yangihara S, Ikehashi H, Kato H, et al. Molecular analysis of the inheritance the S - 5 locus, conferring wide compatibility in indica hybrids of rice (*O. sativa* L.) [J]. Theor Appl Genet, 1995, 182 ~ 188.