

杂交水稻在国外的发展历程与展望

谢放鸣^{①*}, 彭少兵^②

① 袁隆平农业高科技股份有限公司, 长沙 410000;

② 华中农业大学植物科学技术学院, 武汉 430070

* 联系人, E-mail: xfm@lpht.com.cn

2016-09-12 收稿, 2016-09-13 修回, 2016-09-13 接受, 2016-10-19 网络版发表

摘要 杂交水稻的培育和推广为世界粮食安全做出了重要的贡献. 本文概述了杂交水稻技术在孟加拉国、巴基斯坦、印度、印度尼西亚、菲律宾、缅甸、越南和美国等主要杂交水稻生产国家的发展历程, 并重点分析了各地区杂交水稻研究的典型特征和限制杂交水稻进一步推广应用的主要问题. 分析认为, 杂交水稻在以上不同国家的推广应用基本上都经历了从引种到本地化育种以及性状改良等发展阶段, 杂交水稻技术在这些地区的成功应用主要得益于新品种培育、制种技术的突破和农艺性状的改良. 但是, 当前杂交水稻在国外的的发展仍然面临以下问题: 杂交水稻亲本的遗传同质化程度高导致热带杂交水稻的产量优势不如温带杂交水稻; 杂交水稻种子来源不稳定; 杂交水稻制种产量低和种子质量难以保证; 杂交水稻的抗性和米质等一些主要性状不适应现代农业生产和市场经济的要求; 科技推广服务体系和科研人才培养机制不健全, 缺乏相应的知识产权保护政策和科技成果转化机制等. 因此利用现代分子育种新技术来扩大杂交水稻亲本间的遗传差异, 利用杂种优势群组, 精细育种等科学理论来指导热带地区杂交水稻的培育, 并紧密加强公益机构和种业的合作, 创建互补双赢的科研和商业化结合的机制, 对于促进杂交水稻的可持续发展有重要的意义. 另外, 国际水稻研究所组织成立的全球杂交水稻协作网有望为热带杂交水稻的进一步发展提供帮助.

关键词 杂交水稻, 育种, 产量, 杂种优势, 水稻生产

水稻是亚洲地区最重要的粮食作物之一, 也是亚洲人民最主要的食物来源. 亚洲各国, 特别是水稻主产国, 都将提高水稻产量放在发展农业和提高人民生活水平基本国策的首要位置. 杂交水稻技术于20世纪70年代在中国大面积应用于生产, 然后相继推广到亚洲各水稻主产国^[1]. 实践证明, 杂交水稻是一项行之有效的粮食增产技术, 为保障亚洲和全球的粮食安全起了巨大的作用. 尽管亚洲水稻总产量占全球水稻总产量的比例从20世纪60年代的92%下降到2014年的88%^[2]. 但对于亚洲水稻主产国而言, 发展杂交水稻仍然是促进水稻生产, 改变水稻产量长期停滞不前的现状, 增加农民收入和鼓励农业投

资的一种有效手段.

1 杂交水稻在国外的历程和概况

中国科学家于1964年开始杂交水稻的研究, 并于1976年成功应用于大面积水稻生产^[3]. 受中国杂交水稻培育与推广成功的鼓励, 国际水稻研究所(IRRI)于1977年启动了杂交水稻研究项目^[4], 由联合国粮农组织、联合国工业发展组织、世界银行和亚洲发展银行提供研究资金, 由中国提供技术、专家和基本遗传材料. 经过10余年的研究, IRRI于1989年育成了第一批杂交水稻亲本和杂交水稻品种, 并在国际组织和中国的帮助下, 向亚洲水稻主产国实施了技术和材

引用格式: 谢放鸣, 彭少兵. 杂交水稻在国外的历程与展望. 科学通报, 2016, 61: 3858–3868

Xie F M, Peng S B. History and prospects of hybrid rice development outside of China (in Chinese). Chin Sci Bull, 2016, 61: 3858–3868, doi: 10.1360/N972016-01018

料转移,帮助他们发展杂交水稻。这些国家从20世纪90年代开始陆续成功地将杂交水稻应用于大面积生产。2014年,杂交水稻的种植面积在中国以外的国家已达636万公顷(图1)。其中,亚洲占591万公顷,南美和北美占45万公顷。种植杂交水稻的国家有孟加拉国、巴基斯坦、印度、印度尼西亚、菲律宾、缅甸、越南、斯里兰卡、伊朗、美国、巴西、阿根廷和乌拉圭,其中印度、孟加拉国、巴基斯坦、印度尼西亚、菲律宾、缅甸、越南和美国为中国以外的杂交水稻主要种植国家(图2)。

在亚洲水稻主产国,杂交水稻的研究都起始于20世纪80年代末期。由于各国的水稻生产环境、气候条件、国家政策、市场要求和农民的接受程度都不一样,杂交水稻在各国的发展程度、过程和模式也不尽相同。

1.1 南亚

南亚商业化种植杂交水稻的国家有孟加拉国、印

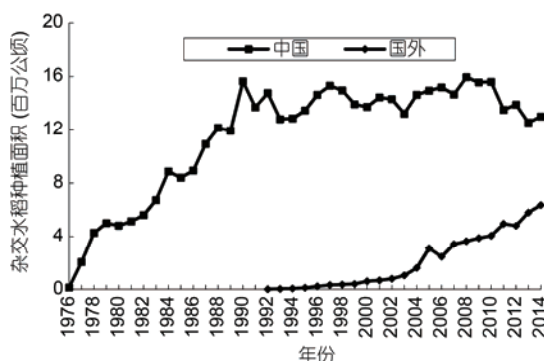


图1 全球杂交水稻种植面积

Figure 1 Planting area of hybrid rice in the world

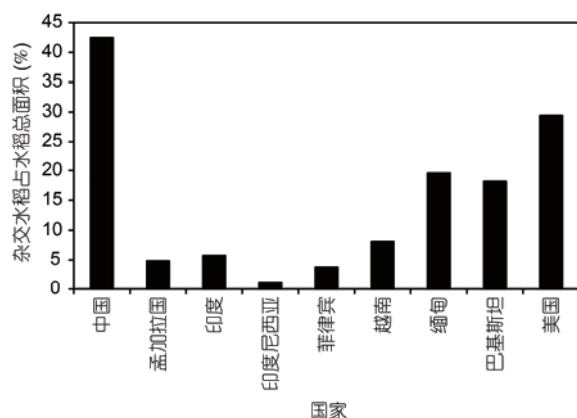


图2 2014年各国杂交水稻面积占水稻种植总面积比例

Figure 2 The percentages of hybrid rice planting area to total rice planting area in different countries in 2014

度和巴基斯坦(图3)。斯里兰卡虽然进行了多年的杂交水稻研究,并且成功育成了品种,但由于制种、品种抗性和种植效益等方面的原因,一直没有应用于大面积生产。伊朗也进行了多年的杂交水稻研究,在21世纪10年代初期杂交水稻年均种植面积曾达千余公顷,但近几年已基本没有种植杂交水稻。

印度是除中国之外杂交水稻种植面积最大的国家,2014年种植面积达250万公顷,占该国水稻种植总面积的5.76%。印度的杂交水稻主要集中种植在北回归线附近的几个州,如Jharkhand, Bihar, Uttar Pradesh和Chhattisgarh等。近几年,种植范围开始向其他地区扩散,如Madhya Pradesh, Assam, Punjab和Haryana等。

印度的杂交水稻研究由其国家水稻研究所于1989年在IRRI和中国的帮助下启动。其发展经历了4个阶段^[5]: (1) 1989~1995年,主要是研究杂交水稻的基础技术和性状遗传,如不育系的质源和遗传、恢复系的筛选和遗传等。科研工作完全集中在少数几个国家研究所和大学,与生产脱节,也无任何商业化品种面世。(2) 从1995年起,第一个商业化杂交水稻品种和一批品种相继面世,并开始应用于生产。但这些初期品种存在着许多明显的缺陷,如米质差、抗病性差,加上制种困难等因素的制约,到2002年,杂交水稻一直无法大面积推广。但是,这一时期许多种子公司开始启动杂交水稻研发工作。(3) 2002~2012年,在初期品种的基础上改良的杂交水稻新品种开始应用于生产。同时,国家研究机构和种业合作,逐步完善商业化机制,使印度的杂交水稻进入了一个快速的发展期。全国杂交水稻种植面积逐年增加,在10年内,由20万公顷上升到250万公顷。(4) 从2012年开

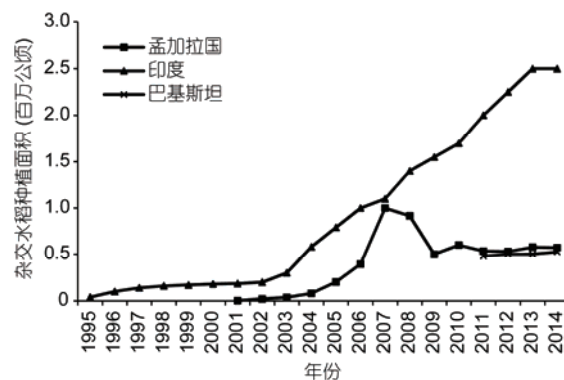


图3 南亚杂交水稻主要种植国家的种植面积

Figure 3 Hybrid rice planting area of three countries in South Asia

始, 杂交水稻发展遇到新的瓶颈. 老的品种缺陷没有得到根本性的解决, 如制种产量低, 种子质量以及米质差等问题依然存在, 导致杂交水稻种植面积停滞不前. 与此同时, 在杂交水稻生产过程中也出现了一些新的问题, 如耕作方式的改变和气候变化对作物产量的影响, 另外常规水稻品种产量的提高也降低了农民种植杂交稻的积极性, 以上因素对杂交水稻的进一步推广形成了巨大的压力. 此外, 一个重要的变化是印度国家科研机构 and 大学基本上已退出杂交水稻育种方面的研究, 本国种业和跨国种业已成为印度杂交水稻品种研发的中坚力量. 目前, 具备杂交水稻自主研发能力的公司有30家左右, 而从事杂交水稻种子生产和销售的公司有200多家.

孟加拉国的杂交水稻发展模式与印度截然相反. 该国政府对农业研发投资比较少, 而且孟加拉国国家水稻研究所的常规水稻育种有较强的优势, 所以公益性研究机构对杂交水稻的研发一直没有得到政府的足够重视和支持. 杂交水稻的推广主要是由一些民营企业 and 非政府组织主导, 且主要是通过与中国和其他国家的种子贸易, 进口大量的杂交水稻种子, 或通过 with 国外种子公司的合作, 在孟加拉国生产国外种子公司的杂交水稻种子来满足国内种子需求. 这种途径有其独特的优势, 如不承担制种的风险. 但同时存在着许多潜在问题, 如品种没有自主知识产权, 品种数量有限, 种子供应量和杂交水稻种植面积无法控制. 另外, 该国进口的杂交水稻种子主要是出口国市场上接近或已经淘汰的组合, 而且非本地化品种普遍存在着适应性差、抗性低和米质差的缺陷, 所以孟加拉国杂交水稻一直得不到稳定的发展. 近几年, 孟加拉国种业和印度的一些种子公司已开始合作进行杂交水稻本地化的研发.

巴基斯坦的杂交水稻发展模式与孟加拉国基本相同. 巴基斯坦政府对杂交水稻的研发投入很少, 杂交水稻的生产完全是依靠与国外种业的种子贸易进口来满足国内的杂交稻种植需求. 公益性研究机构虽然从事多年杂交水稻研究, 但一直没有品种投入市场.

1.2 东南亚

东南亚种植杂交稻的主要国家有印度尼西亚、菲律宾、越南和缅甸(图4).

印度尼西亚是传统的稻米进口国, 该国水稻生

产量一直满足不了国内的稻米需求, 每年都是从国际市场进口大量粮食, 因此印度尼西亚的历届政府都比较重视农业新技术的引进和投资以增加粮食产量. 印度尼西亚的杂交水稻研究起步较早, 始于1983年, 由印度尼西亚国家水稻研究所承担杂交水稻的研发任务^[6]. 初期主要是从IRRI和中国引进杂交水稻品种和亲本并评估其在本地的表现. 杂交水稻在亚洲其他国家的成功应用, 促使印度尼西亚从1999年起加大了对杂交水稻的研发投入, 并开始了本地化育种、制种和栽培研究. 利用从IRRI引进的三系不育系和本地选育的恢复系, 印度尼西亚国家水稻研究所育成了一批适合当地生态环境和生产条件的杂交水稻品种, 并相继投入水稻生产, 成为印度尼西亚的主栽杂交水稻品种. 但由于这些品种在抗逆性和米质等方面存在一定的缺陷, 杂交水稻的种植面积一直很少. 由于粮食供给的压力, 印度尼西亚政府于21世纪初期出台了一系列财政补贴政策以促进杂交水稻的种植和杂交水稻种子的进口. 这些措施极大地促进了印度尼西亚杂交水稻的发展, 该国杂交水稻种植面积由2005年的1.3万公顷迅速增加到2009年的66万公顷(占全国水稻种植总面积的5%). 杂交水稻主要种植在爪哇岛灌溉设施良好并且农民对新技术接受能力强的高产地区. 在这些地区, 杂交稻一般能比常规水稻平均增产14%左右(约1.2 t/ha). 但是政府的种子补贴政策无法长久维持下去, 再加上大部分进口的杂交水稻品种不抗白叶枯病和褐飞虱(印度尼西亚水稻生产的最主要病、虫害), 杂交水稻种植面积迅速下降. 到2013年, 全国杂交水稻面积已只有5万公顷. 2016年, 印度尼西亚新政府又重新制定了提高水稻产量的五年计划, 其中, 发展杂交水稻是一个重要的目标和任务.

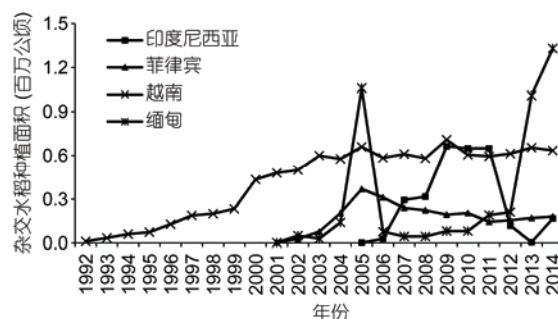


图4 东南亚地区杂交水稻种植面积

Figure 4 Planting area of hybrid rice in South-east Asia

菲律宾的杂交水稻研究始于20世纪70年代末期,但主要是IRRI在进行相关的研发工作。在联合国粮农组织和IRRI的支持和帮助下,菲律宾于1988年启动了本国的杂交水稻研究,其目标是:(1) 增加水稻总产量,减少进口,争取实现稻米自给;(2) 提高水稻单产;(3) 提高农民收入,创造就业岗位,提高农民就业机会。研发任务由菲律宾国家水稻所承担,该研究所首先与中国云南省农科院合作,后来又增加了与江西和广西农业科学院的合作,主要工作是引进和评估中国杂交水稻资源在菲律宾的表现。IRRI于1994年推出了菲律宾的第一个杂交水稻品种PSBRC26H,由于其米质好,该品种在菲律宾迅速得到推广。至2016年,该品种每年在菲律宾仍然还有较大的生产面积。杂交水稻在菲律宾的发展可以分为4个阶段^[7]:(1) 1988~1997年,主要是引进杂交水稻资源并评估其在当地的表现。(2) 1998~2005年,开始了杂交水稻本地化育种,并且逐步实现杂交水稻品种商业化生产。其中,由中国政府援助,于2000年成立的中菲农业技术中心对菲律宾的杂交水稻的发展起了很大的促进作用。在此期间,菲律宾政府对杂交水稻种子生产给予补贴,使得杂交水稻种植面积迅速增加。至2005年,杂交水稻种植面积达到历史最高的37万公顷,占全国水稻种植总面积的9.1%;(3) 2006~2010年,政府减少了种子补贴,但加大了对杂交水稻研发和推广的投入,加强了育种工作,加快了杂交水稻在高产地区的推广。同时,民营种业和国际种业相继进入菲律宾杂交水稻市场。(4) 2011~2016年,在继续推进三系杂交水稻育种和栽培工作的同时逐步加强两系杂交水稻的研究,菲律宾国家水稻所在这一时期育成并推广了该国第一个两系杂交稻品种,产量和杂种优势都表现良好,已作为菲律宾杂交水稻国家区试的标准对照种。另一方面,一大批种业和公益机构选育的,适合当地生态环境的品种陆续推出。虽然此时期杂交水稻种植面积与2005年相比有所下降,但有了更多的杂交水稻品种可供农民选择,这样更有利于杂交水稻的可持续性发展。杂交水稻在菲律宾一般比常规水稻品种增产1.2~2.4 t/ha。据菲律宾农业部统计,2014年,杂交水稻的种植面积为18万公顷,占全国水稻种植总面积的3.8%,但杂交水稻对全国水稻总产量的贡献却达8.0%。目前杂交水稻的研究主要集中在两个方面,第一是充分利用常规水稻育种成果,结合优良性状和资源,包括扩

大资源多样性,利用分子标记技术,改良杂交水稻亲本;第二是改进杂交水稻制种技术,提高制种产量,降低种子生产成本。另外,科研人员也在通过遗传改良和优化栽培管理技术扩大杂交水稻在非灌溉地区的种植。

越南于1980年引进IRRI杂交水稻资源,开始杂交水稻研究,但选择了一条与其他亚洲国家发展杂交水稻不同的道路。越南杂交水稻研发首先注重于学习和研究中国和其他国家杂交水稻的制种经验和技能,同时在全国寻找最佳制种基地,而将本地化育种研究放在次要位置。制种技术的突破使其制种产量在所有东南亚国家中处于领先地位,全国平均制种产量达到2.2~2.5 t/ha。同时,政府和种子企业联合投资,在越南中部的Daklak地区建立了全国杂交水稻制种基地,由于Daklak良好的气候、土壤条件和栽培水平,该制种基地杂交水稻的制种产量远高于全国平均水平,一般可达3~5 t/ha。政府不仅对制种基地进行基本建设投资,同时也制定了相关政策对入驻制种基地的种子企业重点扶植并给予其他优惠政策。尽管越南制种产量已经很高,但其种子生产总量还是不能满足本国的需求。由于越南与中国接壤的特殊地理位置,加上中国杂交水稻种子具有很强的价格竞争优势,越南每年都从中国进口大量种子,这些进口杂交水稻的种植面积约占全国杂交水稻总种植面积的50%。从中国进口种子的优势是价廉且不承担制种风险,但弊病是供应不稳定,而且阻碍和延缓了本地新品种的应用。从2003年到现在,越南年均杂交水稻种植面积为60~70万公顷,占全国水稻种植总面积的8%~9%。杂交水稻平均单产约为7 t/ha,比常规水稻增产20%左右。杂交水稻主要集中在红河三角洲地区和北部地区。受水稻种植方式(撒播)和种子成本因素的影响,杂交水稻在越南南部种植较少。越南杂交水稻面积一直没有较大突破主要由于以下几个原因:第一,种子供应不稳定,极易受到与中国种子贸易波动的影响。第二,受近年常规水稻产量的提高和新型耕作制度对水稻生育期要求的影响。由于全国水稻生产总量供过于求导致米价较低,农民从种植单纯追求产量的杂交稻改变为种植产量一般但米质好的常规水稻,或选择生育期短的品种从而利用两季水稻的空闲时间种植蔬菜或其他高产值经济作物以提高单位土地面积的收入。第三,由于从中国进口的杂交水稻品种大多数是中国20世纪

80~90年代选育的,其抗逆性和米质差,已不符合当地水稻生产和市场的要求。由于越南特殊的地理位置和历史渊源,该国的杂交水稻发展一直受到中国的影响。越南杂交水稻本地化育种始于1992年,主要是引进中国的杂交水稻亲本进行直接选配和育种改造,中国南方的主要籼型杂交水稻亲本在越南几乎都可找到。从2005年开始,越南的杂交水稻研究重点从三系转向两系,将从中国引进的生育期短和从IRRI引进的米质好的三系不育保持系转育成两系不育系,同时选育广亲和籼粳中间型恢复系从而改良米质,并广泛利用分子标记技术加快育种进程。

缅甸在20世纪40年代是全球第一大稻米出口国,水稻年种植面积为680万公顷,灌溉稻年种植面积约为200万公顷。2014年,全国水稻平均产量为3.89 t/ha。缅甸从1991年开始研发杂交水稻,但通过与中国的边贸交易,中国的杂交水稻品种在缅北已种植多年。到1998年,杂交水稻已在缅甸全境种植,但主要种植的是从中国引进的杂交水稻品种。杂交稻主要种植在灌溉设施好的稻区,比当地常规水稻品种一般增产13%~17%。由于大批量进口中国杂交稻种子,2005年杂交水稻种植面积达到历史最高,约100万公顷。然而,进口的杂交水稻品种在环境适应性方面存在一定的问题,而且这些品种的稻米品质不符合缅甸稻米市场的要求,杂交水稻种植面积在2006年急剧下降到7万公顷左右。缅甸杂交水稻发展的大起大落主要是受种子贸易的影响,而本国的杂交水稻研发力量很薄弱,完全没有自主研发的品种。从2013年来,缅甸加强了与IRRI和中国在杂交水稻研发领域合作,开始选育和推广适合本地种植的杂交水稻新品种。同时,中国杂交水稻稻米品质的改善促进了中国杂交稻在缅甸的推广,杂交水稻在缅甸的种植面积于2014年已回升至130万公顷。

1.3 美国和南美洲

美国西方石油公司于20世纪80年代初购买了美国杂交水稻的专利,并在美国得克萨斯州组建了圆环种子子公司进行杂交水稻研发。但该公司长期没有解决机械化制种、杂交水稻抗倒伏和米质等问题,故一直没有商业化品种投入生产。20世纪80年代末期,西方石油公司重组,圆环种子子公司的杂交水稻资源转让给美国水稻技术公司。美国水稻技术公司加强了与中国的合作,在中国科学家的帮助下,相继解决

了杂交水稻在机械化生产条件下制种和生产、杂种优势组群利用和米质等问题,使得杂交水稻在美国得到大面积推广应用。从2000年推出第一个商业化品种后,杂交水稻种植面积逐年上升。美国的杂交水稻只在南方稻区种植,主要是阿肯色州。由于加利福尼亚是粳稻区,目前还没有商业化粳型杂交稻。目前,南方稻区杂交水稻年种植面积约为35万公顷,占该稻区年水稻总种植面积的40%。美国杂交水稻利用了籼爪交杂种优势,其产量比常规水稻高35%以上^[8]。杂交水稻在美国的培育和应用成功极大地促进了杂交水稻技术的发展,特别是杂交水稻机械化制种和栽培的经验,很值得其他国家借鉴。美国水稻技术公司的杂交水稻品种和技术正在向南美和印度推广。

2 杂交水稻在国外存在的主要问题

2.1 杂种优势水平和稳产

在中国,三系杂交水稻的产量一般比常规水稻高15%以上^[9],而两系杂交水稻的产量优势更高。农民选择种植杂交水稻的前提是在相同栽培条件下,杂交稻产量要高于常规稻,而且增产15%是选择种植杂交稻的基本标准。多年的数据表明,在南亚和东南亚国家大面积栽培的杂交水稻一般比当地推广的常规水稻品种的产量高9%~12%,增产约1.0~1.2 t/ha^[10]。菲律宾国家杂交水稻资料也显示(图5),杂交水稻相对于常规水稻的产量优势不超过10%。杂交水稻在热带地区的增产幅度低于温带地区,加上较高的种子价格和热带地区气候条件的不稳定性,使得贫困地区的农民不愿意也不敢投资于杂交水稻,这也是杂交水稻一般在有灌溉设施保障和比较富裕的地区推广得比较好的原因。遗传资源单一化可能是热带杂交水稻产量优势不高的主要原因之一。IRRI在20世纪60年代的“绿色革命”之后,培育和推广了大量的半矮秆水稻品种和育种材料。这些品种和材料在南亚和东南亚国家的水稻研发和生产中得到广泛的应用,对促进亚洲各国的水稻生产和提高单产起到了决定性的作用。但也正是由于亚洲各国都同时从IRRI引进了遗传背景相同或相似的种质资源,不可避免地降低了亚洲各国家间或各国家内的水稻资源遗传多样化程度。据估计,目前南亚和东南亚种植的80%的杂交水稻都是用来自IRRI的材料,且其母本主要是IR58025A和IR68897A等几个不育系,而恢复

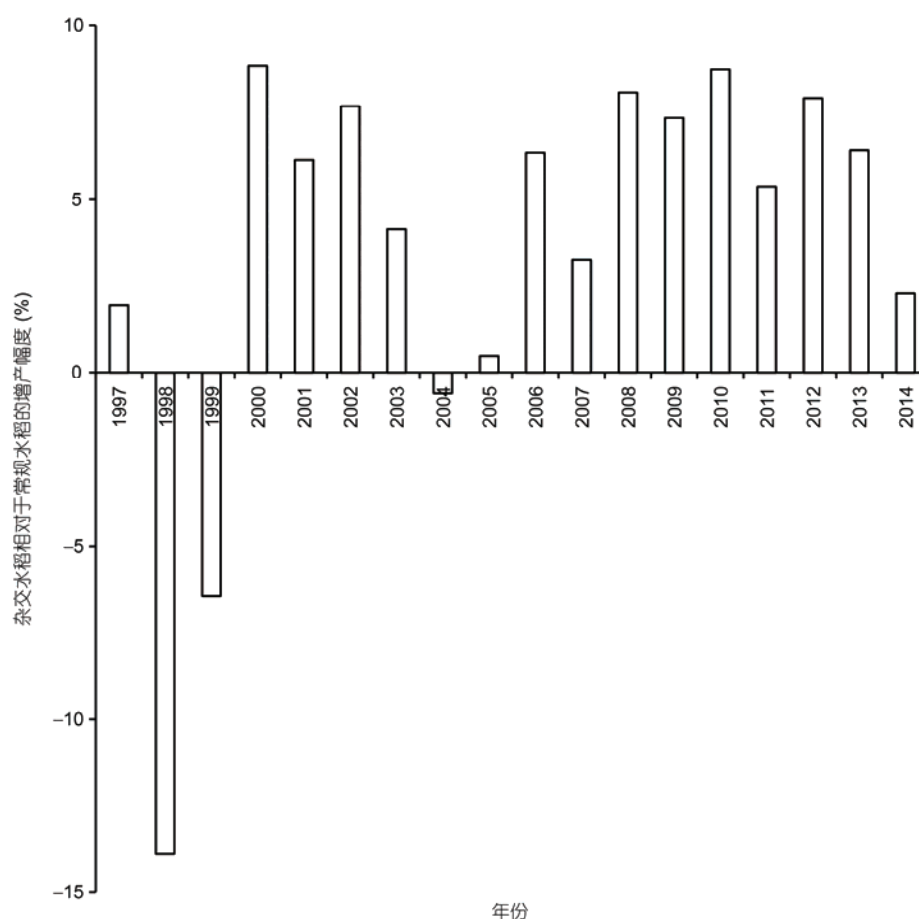


图5 杂交稻相对于常规稻的增产幅度(资料来源: 菲律宾杂交水稻国家区试)

Figure 5 The percentage of yield increase in hybrid rice relative conventional rice (Source: National Hybrid Rice Yield trials of the Philippines)

系几乎全部来自于IRRI的品种、品系或其衍生系。这些地区杂交水稻母本与父本都来自于同一生态型, 遗传背景相似, 同质化程度高, 使得杂种优势达不到预期的水平。而中国的三系杂交稻是利用了长江中、下游地区的早籼和IRRI的中、晚籼优势群组, 两系杂交稻是利用了籼粳稻的遗传差异, 美国的杂交水稻则是利用了籼爪间的杂种优势, 因此这两个国家的杂交水稻完全避免了双亲遗传同质化的问题。另一个造成热带杂交水稻产量优势低的原因是热带地区的气候和生产环境多变, 各国的水稻栽培生态条件都有其独特之处。但由于各国普遍采用IRRI的亲本材料, 而这些材料都是在菲律宾育成的, 这些材料被引入热带其他地区之后, 就出现了生态、土壤和栽培方式的适应性等方面的问题。而这些问题在引入地没有得到很好的解决, 也就是没有协调好良种、良法和良态的关系。

2.2 种子生产和种子质量

杂交水稻种子生产一直是热带地区发展杂交水稻面临的主要挑战。除越南的杂交水稻制种产量比较高以外, 热带杂交水稻制种产量一般在1.5 t/ha以下。造成制种产量低的原因主要有2个: 第一, 不育系异交率低。由于热带杂交水稻可用的不育系数量有限, 基本上是IRRI于20世纪80和90年代育成的几个不育系, 如IR58025A, IR68897A和IR80559A等, 这些不育系一般配合力比较好, 容易配成优势较强和米质好的组合, 但都存在着柱头小、外露率低和异交差的缺陷, 导致制种难以高产。第二, 气候问题。热带地区雨季高温多雨, 不适宜制种, 所以制种一般都是在旱季进行。但旱季的气候也不稳定, 可预测性差, 常常造成低产。另外, 气候多变造成收获不及时或者收获时遇上不良气候, 还会降低杂交种子的质量。

2.3 米质

国外的杂交水稻都不同程度的存在米质差的问题,主要表现在两个方面(图6):第一,垩白高和整粒精米率低.杂交水稻具有多穗、大穗和大粒的杂种优势,各穗、粒之间灌浆和成熟程度差异较大,所以收获时籽粒的垩白较高,也导致整粒精米率降低^[11].一般而言,旱季杂交水稻的垩白率和垩白度与常规水稻的差异不大,但在雨季这一差异就很明显.一般而言,杂交水稻的垩白率比常规水稻高3%~5%,整粒精米率比常规水稻低3%~5%.这种差异导致在有些国家,特别是印度和孟加拉国,杂交水稻的稻谷收购价格比当地常规水稻的稻谷收购价格低,这就造成了农民增产不增收,增加了推广杂交水稻的困难程度.第二,直链淀粉含量和胶稠度的问题.南亚和东南亚国家传统的稻米消费习惯是高直链淀粉含量(>24%)和中等胶稠度(碱消值为3~4).市场一般不收购或低价收购不符合传统稻米品质标准的水稻,这些因素限制了育种材料的应用和杂交水稻的推广,也加剧了杂交水稻亲本遗传单一性.同时,不同国家或者同一国家内不同地区间,稻米的饮食习惯也很不相同,致使各

国很难育成一个或几个能在不同国家或同一国家不同地区大面积推广的品种.近年来,许多种业参与了杂交水稻品种研发并根据市场对米质需求调整了杂交水稻育种导向.这些工作已经极大地提高了杂交水稻的稻米品质.近年杂交水稻碾米品质与常规稻的差异正在逐渐减小(图6),也在一定程度上扭转了民众认为杂交水稻米质不好的观念.杂交水稻的品质问题已经不再是农民选择是否种植杂交稻的关键因素.

2.4 抗性

热带地区温度高雨量充足,一年四季都能种植水稻,但这也给水稻病、虫提供了全年流行的环境条件.热带杂交水稻的主要虫害是褐飞虱,其次是螟虫.印度尼西亚在过去的10年内,褐飞虱已经对该国杂交水稻造成了几次毁灭性的危害,致使一些农民已将杂交水稻和褐飞虱危害自然地联系在一起.白叶枯是杂交水稻的主要病害,特别是在雨季,台风和暴雨经常造成白叶枯病大面积爆发.在杂交水稻推广初期,由于白叶枯病的流行,各国政府甚至推荐农民不要在雨季种植杂交水稻.近年来,各国从IRRI引

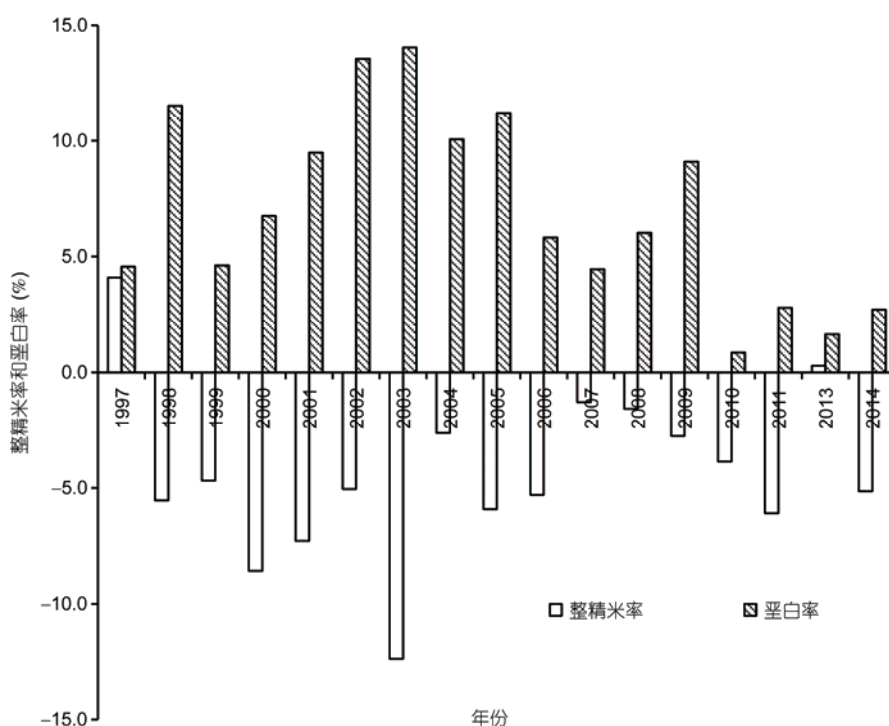


图6 杂交稻和常规稻稻米品质的差异(杂交稻对应数值-常规稻对应数值. 资料来源: 菲律宾杂交水稻国家区试)

Figure 6 The differences in grain quality between hybrid rice and conventional rice (values of hybrid rice-values of conventional rice. Source: National Hybrid Rice Yield trials of the Philippines)

进了抗白叶枯的育种材料和亲本,并广泛应用于杂交水稻选育,培育并推广了一批商业化的抗病品种。因此,在雨季杂交水稻的种植面积也逐渐扩大,但由于IRRI提供的抗白叶枯资源为近等基因系,这也同时加剧了亲本遗传单一化趋势。

2.5 其他问题

热带地区杂交水稻的发展还存在一些其他的问题。(1)栽培技术问题。热带地区杂交水稻栽培技术的研究远远落后于遗传育种的研究,长期以来栽培技术的研究没有得到农业技术推广部门的重视。(2)科研人才问题。东南亚国家普遍存在着杂交水稻科研人员青黄不接的问题,这一现象在国家公益科研机构 and 大学十分明显。在20世纪80年代培养的杂交水稻科研人员已退休或接近退休,而年轻一代的科研人员没有培养起来。另外加上种业对人才的竞争,公益科研机构和大学特别缺乏杂交水稻科研人员,严重限制了杂交水稻的基础研究。(3)品种和技术知识产权问题。南亚和东南亚国家在农作物品种和农业生产技术知识产权保护的法律和措施方面普遍存在着较大的问题,这也使得种业不愿投资于研发新技术。(4)成果转化问题。热带地区各国的公益性研究机构都没有建立起有效的商业化机制来促进杂交水稻成果的转化。近几年来,许多国家特别是越南都开始借鉴中国的经验,加强了公益性研究机构和种业的合作,从而促进研发成果的推广应用。(5)转基因技术的应用问题。杂交水稻面临的一个新的重要挑战是转基因技术的使用和研究成果的管理。一些公益机构和种业正在将转基因技术应用于杂交水稻研发,如新的不育系统和性状的创新等,但是各国都还没有完善的法律和相应政策管理转基因技术在杂交水稻研发工作中的应用。

3 IRRI的杂交水稻研究

IRRI是热带地区进行杂交水稻研发的主要机构。自1977年以来,完成了许多热带杂交水稻的基础研究,直接或间接地在南亚和东南亚各国培育并推广了大量的杂交水稻新品种。IRRI培育的杂交水稻亲本及育种材料一直是全球杂交水稻界共享的骨干种质资源。特别是在2008年,IRRI成立了全球杂交水稻协作网,这一平台有效地整合了各国公益性研究机构和种子企业的研发力量,在基础和应用研究方面针对

在杂交水稻发展过程中遇到的挑战做了大量的工作。

3.1 热带杂交水稻优势群组的研究

热带杂交水稻一直没有像杂交玉米一样充分利用杂种优势群组的理论和实践,所有亲本的选育和组合的选配都是根据育种材料的表现型而定,尤其是在分子标记技术在作物育种中还没有普遍应用的年代。这使得杂交水稻父母本间的遗传距离减小,双亲有可能出现在同一或相似的组群中^[12]。IRRI利用分子标记技术,对所有热带杂交水稻的亲本和重要的籼稻品种做了遗传分型分析,并且研究了各组间和组内的杂种优势表现,提出了热带杂交水稻最佳配组的可能模式^[13,14]。同时利用分子标记技术开展了杂交水稻群组育种,有目的地扩大了群组 and 亲本间的遗传差异,为提高热带杂交水稻优势率提供了参考。另外,IRRI也启动两系杂交水稻研究,希望从根本上解决三系杂交水稻资源贫乏的问题。

3.2 高异交率

为解决杂交水稻母本异交率低的问题,IRRI广泛筛选种质资源,包括从野生稻中寻找可利用的高异交性状,并利用全基因组关联技术研究影响不育系异交率的基因位点。通过几年的研究和选育,已经有效地提高了不育系的异交率 and 不育系群体的异交率(图7)。这些高异交率的三系不育系已经育成,并已投入杂种配组。

3.3 抗白叶枯病亲本和品种的选育

IRRI利用分子标记技术辅助杂交水稻选育,已

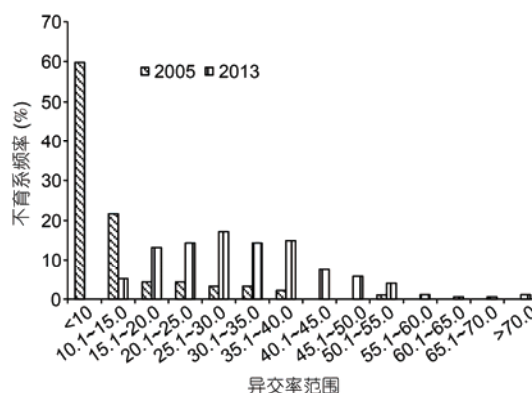


图7 国际水稻研究所不育系异交率的改良结果

Figure 7 The improved outcrossing rate of new sterile lines developed by the International Rice Research Institute

经成功将抗白叶枯病不同生理小种的基因转入到重要的杂交水稻亲本中. IRRI同时也与合作伙伴分享了这些杂交水稻亲本.

3.4 与公益研究机构和种业的合作

杂交水稻协作网(以下简称协作网)采用会员制,所有公益机构都可免费入会,而种业则通过缴费方式为协作网提供支持,所有会员共享协作网的科研成果.这种合作方式充分结合了公益机构的基础研究优势和种业的品种研发优势,为杂交水稻长期发展提供了支持.协作网的成员由2008年成立时的38家单位发展到2015年的74家单位(图8),基本包括了全球所有从事杂交水稻研发的重要公益机构和种子公司.在8年时间内,IRRI通过协作网培育出许多杂交水稻亲本材料,并与协作网成员分享了27832份杂交水稻亲本和育种材料(图9).协作网与江西省农业科学院合作,举办了5期杂交水稻培训班,为培养下一代杂交水稻专家做出了贡献.同时,IRRI还与协作网成员合作在亚洲热带地区组织开展了杂交水稻多点实验,为协作网成员筛选和鉴定适合不同生态区的品种.

4 小结与展望

总之,40年的水稻生产实践证明杂交水稻是一项先进的农业生产技术,已经在很多地区大幅度地增加了水稻产量并有效地提高了农民收入^[15].但是一项先进农业技术的推广和应用不仅需要先进的科学技术,还需要正确的实施方案和积极的政策引导,以及各方面的投资与合作.目前,尽管杂交水稻在各地的发展都不同程度地遇到了一些新的挑战,但各国的科学家正在努力寻找解决问题的方式.公益机构和种业的合作机制逐渐完善,许多基础研究由公益性研究机构完成,而种业则更侧重于适时适地的

利用基础研究的成果来解决杂交水稻应用研究和生产中的问题.此外,利用现代分子技术加强杂交水稻的杂种优势研究有望促进杂交水稻的进一步发展,为全球粮食安全做出巨大贡献.

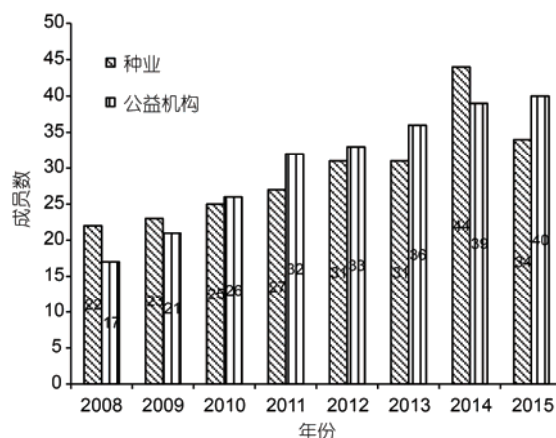


图8 全球杂交水稻协作网成员数量

Figure 8 Number of members in the Global Hybrid Rice Collaboration Network

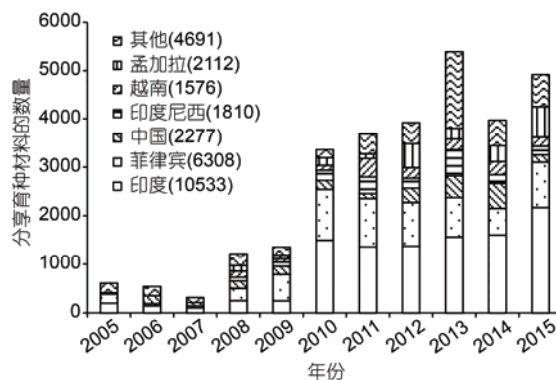


图9 国际水稻研究所与全球杂交水稻协作网成员共享育种材料的数量(括号里的数字代表11年的总数)

Figure 9 The number of shared breeding lines between the International Rice Research Institute and the members in Global Hybrid Rice Collaboration Network from 2005 to 2015. Numbers in parenthesis represent the accumulated number in the 11 years

参考文献

- Mao C X, Wan Y Z, Ma G H, et al. Current status analysis of hybrid rice development in China (in Chinese). Hybrid Rice, 2006, 21: 1-5 [毛昌祥, 万宜珍, 马国辉, 等. 中国杂交水稻发展现状分析. 杂交水稻, 2006, 21: 1-5]
- Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). Statistical databases. <http://faostat3.fao.org/home/E>. Accessed 30 July 2016
- Yuan L P, Virmani S S. Status of hybrid rice research and development. Hybrid Rice: Proceedings of the International Symposium on Hybrid Rice. International Rice Research Institute, 1988. 7-24
- Virmani S S. Prospects of hybrid rice in the tropics and subtropics. In: Virmani S S, ed. Hybrid Rice Technology: New Developments

- and Future Prospects. Philippines: International Rice Research Institute, 1994. 7–38
- 5 Spielman D J, Kolady D E, Ward P S. The prospects for hybrid rice in India. *Food Security*, 2013, 5: 651–665
 - 6 Suprihatno B, Sutaryo B, Silitonga T S. Hybrid rice research in Indonesia. In: Virmani S S, ed. *Hybrid Rice Technology: New Developments and Future Prospects*. Philippines: International Rice Research Institute, 1994. 195206
 - 7 Redoña E D, Malabanan F M, Gaspar M G, et al. Hybrid rice development and use in the Philippines, 1998–2001. *Hybrid Rice for Food Security, Poverty Alleviation and Environmental Protection*. Proceedings of the, International Symposium on Hybrid Rice, Hanoi, Vietnam, 2003. 441–445
 - 8 Lyman N, Nalley L L. Economic analysis of hybrid rice performance in Arkansas. *Agron J*, 2013, 105: 977–988
 - 9 Lin J Y, Pingali P L. Economic assessment of the potential for hybrid rice in tropical Asia: Lessons from the Chinese experience. In: Virmani S S, ed. *Hybrid Rice Technology: New Developments and Future Prospects*. Philippines: International Rice Research Institute, 1994. 131–141
 - 10 Ibrahim M, Peng S B, Tang Q Y, et al. Comparisons of yield and growth behaviors of hybrid rice under different nitrogen management methods in tropical and subtropical environments. *J Integr Agric*, 2013, 12: 621–629
 - 11 Yang S H, Cheng B Y, Shen W F, et al. Progress of application and breeding on two-line hybrid rice in China (in Chinese). *Hybrid Rice*, 2009, 24: 5–9 [杨仕华, 程本义, 沈伟峰, 等. 中国两系杂交水稻选育与应用进展. *杂交水稻*, 2009, 24: 5–9]
 - 12 He Z, Xie F, Chen L, et al. Genetic diversity of tropical hybrid rice germplasm measured by molecular markers. *Rice Sci*, 2012, 19: 193–201
 - 13 Xie F, He Z, Esguerra M, et al. Determination of heterotic groups for tropical indica hybrid rice germplasm. *Theor Appl Genet*, 2014, 127: 407–417
 - 14 Wang K, Qiu F, Dela Paz M A, et al. Genetic diversity and structure of improved indica rice germplasm. *Plant Genet Resour*, 2014, 12: 248–254
 - 15 Peng S. Dilemma and way-out of hybrid rice during the transition period in China (in Chinese). *Acta Agron Sin*, 2016, 42: 313–319 [彭少兵. 转型时期杂交水稻的困境与出路. *作物学报*, 2016, 42: 313–319]

History and prospects of hybrid rice development outside of China

XIE FangMing¹ & PENG ShaoBing²

¹ Yuan Longping High-Tech Agriculture Co., Ltd, Changsha 410000, China;

² College of Plant Science and Technology, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China

Increasing rice production has always been a top priority in Asian countries. The research and development of hybrid rice has contributed significantly to global food security since the 1970s. Inspired by China's success, many countries, specifically the South and South-East Asian countries, have started hybrid rice programs through introduction, adoption, and localization from the 1980s. Currently, about 20 million hectares of hybrid rice are being produced annually in the world, including 6.4 million hectares outside of China, mostly in the South and South-East Asian countries. The United States of America also became an important hybrid rice growing country since the 2000s. Different countries used various approaches and patterns of technology development and adoption. Planting areas of hybrid rice fluctuated yearly depending on technical adoption, seed supply, weather, and government policies. Adoption rates of hybrid rice in the major rice-producing countries are still low, which leaves great potential for further development. The main constraints for hybrid rice adoption in the tropics are low levels of hybrid heterosis, high price and lower quality of seeds, poor milling gain quality associated with high chalkiness and low head rice yield, low resistance to major pests, and poor education to farmers and unstable government policies. Recent progress of grain quality improvement made hybrid rice more acceptable by farmers and rice consumers. International Rice Research Institute has been playing a significant role in the development of tropical hybrid rice including extensive research, variety breeding and releasing, training and technology extension. Application of semi-dwarf rice varieties, so called the green revolution, has significantly increased rice production in Asia. Unfortunately, the common adaption of semi-dwarf germplasm originated from one source-germplasm homogenesis—might have also contributed to the reduction of germplasm diversity which makes less hybrid vigor and could be one of the main causes for low yield heterosis compared to the hybrid rice in the temperate regions. The concept and practice of heterotic grouping used in hybrid corn have not been applied to hybrid rice development. Recent progress made from the association of public institutes and seed industry has been beneficial to both investors and will support for the sustainable growth of hybrid rice in the future. New challenges such as cultural practices, climate change, market demand, management of intellectual property, and the application of gene transformation technologies require a close collaboration among scientists, farmers, policy-makers, public institutes, and the seed industry.

hybrid rice, breeding, yield, heterosis, rice production

doi: 10.1360/N972016-01018