

三系杂交水稻育种研究的回顾与展望

任光俊^{①*}, 颜龙安^{②*}, 谢华安^{③*}

① 四川省农业科学院, 成都 610066;

② 江西省农业科学院, 南昌 330200;

③ 福建省农业科学院, 福州 350003

* 联系人, E-mail: guangjun61@sina.com; yanla1937@126.com; huaanxie@163.com

2016-10-08 收稿, 2016-10-09 修回, 2016-10-09 接受, 2016-11-14 网络版发表

摘要 我国首创的籼型杂交水稻技术开辟了大幅度提高水稻产量的新途径, 为粮食安全做出了巨大贡献. 本文回顾了野败型雄性不育的发现与不育系、保持系和恢复系(简称三系)配套及发展的历程. 水稻核质互作型雄性不育系在我国大面积生产应用, 除野败型外, 还有岗型、D型、印水型、矮败型、红莲型、K型不育胞质. 其中红莲型的恢、保关系与野败型不同, 其他都与野败型相似. 杂交水稻不育胞质的多样性解决了胞质单一可能带来的生产风险. 在骨干亲本的选育方面, 本文介绍了优良不育系珍汕97A, V20A, II-32A, 金23A等, 以及优良恢复系IR24, 明恢63, 蜀恢527等的选育和应用情况. 目前, 我国三系杂交水稻主推品种已经由过去的高产品种, 转变为优质、高产、抗病兼顾的新品种为主. 但是, 三系杂交水稻面临产量潜力提升较慢、优良保持系创制效率较低、杂交稻种子生产成本较高, 以及不完全适应轻简化栽培等诸多问题. 为了应对这些挑战, 建议以培育优质、高产、安全、高效的绿色杂交水稻新品种为目标, 以分子技术在杂交水稻育种中的应用为手段, 以选育适合杂交水稻机械化制种的三系亲本为方向, 全面提升杂交水稻的科技竞争力.

关键词 细胞质雄性不育, 不育系, 保持系, 恢复系, 杂种优势

我国是世界上第一个推广杂交水稻的国家. 1964年袁隆平开始水稻雄性不育的研究^[1], 1971年全国开展杂交水稻研究大协作, 1973年实现水稻雄性不育系、保持系和恢复系“三系配套”, 1974年育成强优势组合, 1975年建立了较完善的制种技术体系, 1976年杂交水稻开始推广应用^[2]. 三系杂交水稻突破了自花授粉作物杂种优势利用的技术瓶颈, 开辟了大幅度提高水稻产量的新途径. 这一开创性成果, 不仅是育种上的重大技术突破, 而且促进了栽培技术的创新和水稻产业的发展^[2,3]. 据统计, 自20世纪90年代以来, 我国年种植杂交水稻面积为1470万公顷左右, 占水稻总播种面积的50%~55%, 单产水平比主要常规良种提高了20%左右^[4]. 因此, 三系杂交水稻的研究

和利用, 为保障我国粮食安全做出了重大的贡献.

1 水稻雄性不育的发现与杂种优势利用

日本最早开展粳型水稻雄性不育研究. 1958年, 胜尾清用中国红芒野生稻与粳稻腾坂5号杂交, 并通过多代回交, 育成腾坂5号不育系; 1966年, 新城长友用印度春籼“钦苏拉包罗II”与中国粳稻台中5号杂交, 经过连续回交, 育成台中5号不育系, 并实现三系配套^[5]. 但迄今未能在生产上应用.

1.1 自然雄性不育现象与杂种优势利用的构想

1964~1965年, 为了获得水稻不育材料, 袁隆平在湖南安江农业学校实习农场及附近生产队的田里,

引用格式: 任光俊, 颜龙安, 谢华安. 三系杂交水稻育种研究的回顾与展望. 科学通报, 2016, 61: 3748~3760

Ren G J, Yan L A, Xie H A. Retrospective and perspective on *indica* three-line hybrid rice breeding research in China (in Chinese). Chin Sci Bull, 2016, 61: 3748~3760, doi: 10.1360/N972016-01109

从水稻品种胜利籼和洞庭早籼中找到了雄性不育材料,根据自然飞花结实的 F_1 育性分离情况,发现了可遗传的雄性不育植株,进而设想通过培育水稻雄性不育系、保持系、恢复系的三系法途径,实现水稻杂种优势的利用^[1]。但后来研究表明,这些雄性不育性均受隐性核基因的控制。通过大量测交筛选及其他育种方法,始终未能获得理想的保持系^[2,6]。为此,1970年开始将寻找自然雄性不育株改为远缘杂交创制新的雄性不育类型,将核不育改为核质互作雄性不育育种研究^[2]。

1.2 野败型雄性不育性与三系配套

1.2.1 野败型雄性不育的发现与不育系培育

1970年10月,湖南安江农业学校李必湖和三亚农业局冯克珊在海南省三亚市南红农场发现1株普通野生稻(*O. sativa spontanea* L.)花粉败育,后定名为野败^[2]。其花粉败育始于单核期,以典败为主,属于孢子体雄性不育类型。

1971年,杂交水稻课题被列为全国协作项目,野败材料被分发到国内水稻科研单位^[2],并组织开展大量杂交和回交,以培育野败型不育系和保持系。1973年,袁隆平育成了二九南1号A,颜龙安育成了二九矮4号A和珍汕97A(选育过程见表1),周坤炉育成了V20A,福建农业科学院育成了V41A^[6]。

珍汕97A和V20A具有不育性稳定、可恢复性好、

产量配合力强、繁殖制种产量较高等突出优点,在生产上应用长达30余年。有的不育系,如朝阳1号A,广陆银A, V41由于其可恢复性差和抗性差而没有大面积推广应用^[7]。

1.2.2 野败型雄性不育恢复系的筛选与三系配套

1973年春,颜龙安等利用二九矮4号、珍汕97与野败回交的 $BC_4 F_1$ 不育株,与593个国内外水稻品种测交,根据杂种 F_1 的结实率表现,分析发现了野败育性恢复基因分布的基本规律(表2),即强恢复系主要来自低纬度的东南亚国家及我国华南稻区。有关研究结果以论文《利用野败选育水稻“三系的进展情况”》在1973年10月由中国农业科学院在苏州召开的全国水稻科研生产现场会上交流。

1973年,我国杂交水稻研究协作组从来自东南亚和国际水稻所的品种中测交筛选出优良恢复系泰引1号, IR24, IR665, 古154, 桂选7号, IR26和IR36, 分别命名为1, 2, 3, 4, 5, 6, 7号恢复系,并配制出南优2号、汕优2号、威优6号等强优势组合^[7]。这标志着我国三系杂交水稻配套成功。

1.2.3 珍汕97A和V20A应用情况

珍汕97A和V20A是20世纪80~90年代我国杂交水稻生产应用最广泛的不育系。汕优2号是颜龙安利用珍汕97A选育的我国第一代强优势杂交水稻。据不完全统计,1972~2003年,全国累计种植汕优2号2000多万公顷,增产粮食300亿公斤。同时,全国育种单

表1 二九矮4号A和珍汕97A回交后代育性表现^{a)}

Table 1 Expression of sterility of CMS lines Erjiuai 4A and Zhenshan 97A in different backcrossing generations

品种	世代	母本总株数	育性情况				实验地点
			完全不育株	占比(%)	高度不育株	占比(%)	
二九矮4号	F_1	19	9	90	1	10	萍乡
	BC_1F_1	96	94	97.9	2	2.1	海南
	BC_2F_1	565	557	99.5	3	0.5	萍乡
	BC_3F_1	3169	3056	96.4	113	3.6	海南
	BC_4F_1	4543	4384	96.5	159	3.5	海南
	BC_5F_1	5565	5554	99.5	11	0.5	萍乡
珍汕97	F_1	4	1	100	0	0	萍乡
	BC_1F_1	16	15	93.5	1	6.2	海南
	BC_2F_1	123	123	100	0	0	萍乡
	BC_3F_1	144	141	97.9	3	2.1	海南
	BC_4F_1	985	957	97.2	32	2.8	海南
	BC_5F_1	1422	1398	98.3	24	1.7	萍乡

a) 根据颜龙安等, 1973年资料

表 2 野败恢复系的地理分布^{a)}

Table 2 Geographical distribution of wild abortive CMS restorer lines

品种来源	测交品 种个数	类型		有恢复力的品种				恢复程度			
		籼(个)	粳(个)	籼(个)	粳(个)	合计(个)	占测交 品种(%)	全恢(个)	占测交 品种(%)	半恢(个)	占测交 品种(%)
东南亚国家	128	121	7	27	1	28	21.8	27	21	1	0.8
苏联	3	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0
美国	5	2	3	1	0	1	20	1	20	0	0
朝鲜	4	3	1	0	0	0	0	0	0	0	0
中国南部	395	392	3	75	0	75	19	33	8.4	42	10.6
中国北部	35	0	35	0	0	0	0	0	0	0	0
日本和中国 台湾地区	23	1	22	1	2	3	13.1	1	4.3	2	8.7
合计	593	519	74	104	3	107	18.1	62	10.5	45	7.6

a) 根据颜龙安等, 1973年资料

位用珍汕97A选配出了100多个杂交水稻新组合, 包括第二代杂交水稻主推品种汕优63和汕优10号等. 1982~2003年, 汕优系列品种累计推广1.2亿公顷, 占同期全国杂交水稻总面积47.6%, 增产稻谷1874.4亿公斤^[7]. 因此, 珍汕97A是我国应用时间最长、配制组合最多、适应性最广、推广面积最大的不育系.

用V20A育成的威优6号、威优64和威优10号等系列高产杂交水稻在我国南方稻区大面积推广. 据统计, 仅1991~2005年, 威优系列品种累计推广面积为2072万公顷左右^[3].

1.3 新不育胞质的发掘与利用

我国水稻育种家采用野生稻与栽培稻、地理远缘杂交等途径, 创制出不同细胞质来源的质核互作雄性不育系. 这些不育系及其衍生系的生产应用, 解决了因野败不育胞质单一可能造成的潜在风险. 这里仅介绍在生产上大面积应用的几种新质源不育系.

1.3.1 冈型、D型不育系

周开达等从1972年用西非水稻品种冈比亚卡与朝阳1号、雅安早等品种杂交、回交, 育成了冈12朝阳1号A和冈22雅安早A^[8]. 后来育成早熟、大穗、高配合力的冈型不育系冈46A. 同时, 周开达等人(1972)从(Dissi D52/37//矮脚南特) F₇的一个早熟、大粒株系中发现一个花粉败育株, 用意大利B杂交并连续回交, 育成意大利A, 但该不育系的育性表现受温度的影响较大. 此后, 从珍汕97B中选出1个穗型较大, 生育期偏长的变异株, 与D型不育胞质意大利A杂交、回交, 转育成不育性稳定的D汕A^[9]. 冈、D型

不育系的花粉败育特点及恢、保关系与野败型相似. 他们在创制新保持系的基础上又相继育成米质较好的D297A, D702A等D型新不育系. 四川农业大学用D汕A, D297A, D62A, 冈46A分别与原福建省三明地区农业科学研究所选育的优良恢复系明恢63, 自育的高配合力恢复系蜀恢527, 原四川内江地区农业科学研究所选育的抗病恢复系多系1号配组, 育成D优63, D优527, D优68 (D62A/多系1号), 冈优12 (冈46A/明恢63), 冈优527等新品种; 四川省农业科学院作物研究所用自育抗病恢复系CDR22与冈46A配组, 育成高产、广适性杂交水稻新品种冈优22; 原绵阳市农业科学研究所用自育恢复系绵恢725与冈46A配组, 育成优良杂交水稻品种冈优725. 全国育种单位先后育成100多个冈、D型杂交水稻新品种通过省级或国家级品种审定, 其中D优63, D优527, D优68, 冈优12, 冈优22, 冈优725, 冈优527等曾是我国中籼稻区的主体品种, 仅1991~2005年, 这些品种的推广面积达1921.09万公顷^[3].

1.3.2 印尼水田谷型不育系的选育与应用

湖南省农业科学院用地理远距离品种间杂交组合[(印尼水田谷6号/广陆矮8号) BC₂F₁/温选10号] BC₂F₁/II -32B中的不育株, 与II -32连续多代回交, 育成II -32A^[6]. 以后育成稻米外观品质较好的同型早熟不育系优I A^[10], 中9A. 印水型不育系的丰产性状和异交习性良好, 繁殖、制种产量高. 原四川省原子核应用技术研究所用自育优良恢复系辐恢838与II -32A配组, 育成广适性高产组合II 优838; 原四川绵阳地区农业科学研究所用自育的优良恢复系绵恢

501和绵恢725, 配制出高产品种Ⅱ优501及Ⅱ优725; 四川省农业科学院水稻高粱研究所用自育优良恢复系泸恢17育成超级稻品种Ⅱ优7号; 原江苏省丘陵地区镇江农业科学研究所用自育恢复系镇恢084与Ⅱ-32A组配成高产品种Ⅱ优084. 据统计, 全国利用印水型不育系育成并通过审定的杂交水稻新品种有100多个, 其中主体品种有Ⅱ优63, Ⅱ优501, Ⅱ优838, Ⅱ优725, Ⅱ优084, Ⅱ优7号等, 1991~2005年全国推广面积为2913.0万公顷^[3].

印水型不育系花粉败育特点及恢、保关系与野败型相同.

1.3.3 矮败型不育系的选育与应用

1970年秋, 安徽省广德县农业科学研究所从江西省引进的矮秆野生稻中发现一个雄性不育株, 定名为“矮败”. 通过复合杂交(矮败/军协)/协珍1号的F₁不育株再与协青早杂交^[6], 并经过多代连续核置换, 于1982年育成矮败型不育系协青早A, 其花粉以典败为主, 恢、保关系与野败型相同. 国内有关科研单位先后育成协优63, 协优527, 协优77等优质、高产新品种, 1991~2005年累计推广1303.3万公顷^[3].

1.3.4 红莲型不育系的选育与应用

1972年, 武汉大学朱英国等人^[11]用红芒野生稻做母本与莲塘早杂交, 在后代中发现雄性不育植株, 再用莲塘早连续回交, 于1974年育成红莲型细胞质雄性不育系及其保持系, 并筛选出恢复系, 实现三系配套, 育成红莲型杂交水稻. 红莲型雄性不育系花粉败育始于二核期, 以圆败为主, 为配子体不育类型, 其花粉败育特点及恢、保关系与野败型不同. 在开展红莲型新不育系创制和优良组合育种研究方面, 先后育成米质优良、异交率高的不育系粤泰A, 早熟、优质不育系络红3A^[12], 抗飞虱不育系络红4A^[13]等; 测交筛选出杨稻6号、特青等红莲型强恢复系; 先后育成红莲优6号、络优8号等20多个品种通过省级或国家审定. 红莲型杂交水稻在国内外累计种植面积700万公顷以上^[11].

1.3.5 K型不育系的选育与应用

四川省农业科学院水稻高粱研究所于1986年从云南粳稻材料K52的复交组合“K52/泸红早1号//新珍黏2号”的F₂群体中, 发现花药瘦小, 花粉典败株, 随后用红突5号等品种测交和回交选育^[14], 先后育成了粳稻不育胞质的K青A, K19A, K17A等, 其花粉败育特点及恢、保关系与野败型相同. 先后组配出K优3号、K优047等优质高产组合. 1994~2005年, K型杂交

稻的应用面积为76.2万公顷^[3].

1.3.6 其他不育胞质

广西农业科学院水稻杂优组从1971年开始进行人工创制不同质源的雄性不育系. 前后共育成15个不同胞质来源的新不育系, 其中12种不育胞质与野败型的恢保关系一致, 其余3种不同^[15]. 但大多数未生产应用. 1984年, 朱英国等人^[16]在农家品种马尾黏中发现花粉败育株, 继而用协青早杂交并采用连续核置换的方法, 育成马协型雄性不育系及强优势杂交水稻新品种马协63 (马协A/明恢63). 该品种通过了湖北省和国家品种审定并大面积推广. 游年顺等人^[17]用来自泰国的光身稻品种Khav Vay与珍汕97等品种杂交, 从其后代中选择到不育株, 再用V41B测交和回交, 育成KV型核质互作雄性不育系V41A. 与同核异质的野败型不育系比较, KV型不育胞质对杂种F₁的每穗粒数及结实率有显著的正效应. 1979年, 蔡善信用华南晚籼农家品种夜公(yegong)与建梅早等杂交, 在其F₂代中选择早熟、不育程度高的植株与建梅早回交3次, 以后再用其他材料测交、回交, 育成Y四A及其保持系Y四B^[18]. 全国水稻育种家迄今创制出60多种不同细胞质来源的不育系, 但多数不育胞质的恢保关系与野败型相似. 因篇幅有限, 本文不再述及.

1.4 新优良保持系及其不育系的选育

全国创制的籼稻新优良保持系, 从遗传系谱分析, 主体亲源有珍汕97B, V20B, 协青早B等^[3], 同时外引优质、抗病资源或华南、云南稻区的优质稻, 以及地方抗病资源. 在研究内容方面, 主要开展优质、高配合力、抗稻瘟病、高异交性的新不育系的遗传改良. 四川农业大学从二九矮7号/V41/V20/雅矮早的复交后代中育成抗倒、穗大、叶厚挺立的早稻品种46B, 并转育成冈46A^[19], 培育的主推品种及其应用情况前已述及. 湖南常德市农业科学研究所黄金3号/云南软米品种M//菲改B的后代为选择群体, 育成外观品质明显优于V20B的早熟保持系金23B及其野败型不育系金23A^[20]. 该不育系广泛用于配制华中、华南双季早、晚稻和长江流域一季中稻组合, 代表品种有金优402, 金优207, 金优桂99, 金优725等. 1994~2005年, 累计应用1611.1万公顷, 其中2001~2007年, 以金23A选育的杂交水稻新品种, 连续6年的年度总面积均居全国首位^[3]. 广西博白县农业科学研究所选育出早稻保持系博B及其衍生系博

II B, 博III B, 通过回交转育的野败型不育系博A, 博II A^[21], 博III A, 与恢复系配制的F₁有感光性, 主要用于配制华南弱感光型晚稻品种, 其中博II A应用面积较大, 如博II 优15等, 1991年以来, 累计推广300多万公顷^[3]. 利用抗稻瘟病种质特普、谷优13和IR64做抗源, 育成中抗稻瘟病, 配合力强的野败型不育系龙特甫A. 该不育系主要在华南稻区应用^[3]. 在高异交率, 优质不育系选育方面, 国内先后育成了优I A^[10], K17A^[14], 川香29A^[22]等, 这些不育系的制种产量可达250 kg/667 m²以上. 1980年以来, 全国选育的新不育系达500份以上.

2 新恢复系的创制

我国第一代恢复系是通过从国外引进材料或从现有品种中测交筛选而来. 1976~1988年, 由于第一代杂交水稻当家品种汕优2号、威优6号种植较单一, 造成稻瘟病流行, 急需品种更新换代.

2.1 第二代优良恢复系的选育及应用

谢华安等人^[23]于1978年采用恢×恢的技术路线, 配制IR30/圭630. 1979年在沙县、永安稻瘟病田种植F3株系, 选择株型优良、抗稻瘟病的单株23个, 以后通过测交, 选杂种F₁高结实的父本株系进行病圃鉴定. 采用综合育种技术, 于1981年育成抗病性强、产量配合力高、米质优良、适应性广的新恢复系明恢63. 配制的汕优63当时在国家、省级区试中, 比汕优2号增产10%以上, 且抗稻瘟病、中抗白叶枯病、中抗稻飞虱、耐低磷、低钾、耐高低温, 米质较好, 再生能力强, 适应性广^[24]. 截至2010年, 全国配制的63系列品种, 有34个通过省级或国家级审定. 据统计, 1984~2009年, 明恢63系列品种的累计应用面积为8414.4万公顷, 占我国杂交稻面积的24.5%, 其中汕优63的面积最大, 累计推广6287.7万公顷^[24], 是全国第二代杂交水稻的当家品种, 以及国家、省级区试的对照品种.

湖南安江农校唐显岩选用早稻恢复系制3-1-6与高抗、强恢、米质优良的材料IR2035杂交, 采用系谱法和测交筛选方法于1986年育成抗稻瘟病的早熟优良恢复系R402^[25], 并组配出优良杂交早稻威优402、金优402等在长江中下游早稻区大面积种植, 1994~2005年累计面积达381.88万公顷. 这些早熟品种的推广应用促进了我国杂交早稻的发展.

湖南杂交水稻研究中心、中国水稻研究所从外引材料中分别测交筛选出中熟优良恢复系测64^[26]、密阳46^[27], 更换了第一代晚稻恢复系IR26. 组配出的抗病、强优势组合威优64, 汕优64, 威优46和汕优10号, 是20世纪90年代晚稻的当家品种. 1991~2005年, 恢复系测64和密阳46所配组合的累计应用面积分别为1601.13, 1255.33公顷^[3]. 湖南杂交水稻研究中心采用籼粳杂交方法, 在R432/轮回422的后代中, 育成抗稻瘟病、米质较优、产量配合力高的新恢复系先恢207^[28], 以及岳阳地区农科所选育的岳恢9113^[29], 都是2001年以来长江中下游地区晚稻的主要恢复系, 代表品种有金优207, 岳优9113等, 其中先恢207所配组合于1999~2005年累计种植380.04万公顷^[3].

在华南双季稻区, 广西农业科学院水稻研究所从地方资源与IR系统的复合交后代中, 成功选育出抗稻瘟病、一般配合力好的新恢复系桂33, 桂99^[30]. 这些恢复系是1991~2005年华南稻区的主要恢复系之一.

2.2 第三代抗病恢复系的培育

由于明恢63综合性状优良, 形成了我国南方稻区恢复系相对单一的局面. 20世纪90年代, 因稻瘟病菌优势小种的改变, 致63系列品种抗瘟性逐渐丧失. 为此, 全国很多单位都以明恢63为高配合力、广适性亲本与抗病材料杂交, 选育出一批新的抗病恢复系. 据统计, 明恢63衍生系有600多个, 其中, 用543个恢复系配制的922个组合通过了省级以上品种审定, 包括167个品种通过国家审定^[24]. 育成的抗病、高配合力骨干恢复系有CDR22^[31]、多系1号、辐恢838^[32]、绵恢725^[33]、明恢77^[34]、晚3等. 据统计, 1990~2009年, 明恢63衍生系配制的杂交稻累计推广8101.3万公顷, 占全国杂交水稻同期面积的28.2%, 其中CDR22, 辐恢838, 明恢77, 绵恢725等4个恢复系分别累计推广666.7万公顷以上, 多系1号, 晚3, 广恢998, 绵恢501, 盐恢559, 明恢86, R80, 恩恢58, 镇恢084, R288, 广恢128, 宜恢1577和蜀恢162等14个恢复系所配组合的累计面积分别超过66.7万公顷^[24]. 这些恢复系逐步取代了明恢63, 形成品种集团当家, 因而至今没有在杂交水稻上发生稻瘟病大流行的情况.

2.3 超级稻恢复系的培育

颜龙安等人^[7]于20世纪80年代初吸收杨守仁先生理想株型的思路, 提出选育大穗或大粒型三系亲

本, 实现双亲性状互补, 扩大杂交水稻库容的技术路线, 以选育超级稻品种. 他们在广恢998中选出一个大穗型变异株, 具有多穗和大穗协调性好的特点, 定名为R225, 配制出系列新组合, 其中吉优225、荣优225被认定为超级稻品种. 在超级早稻恢复系选育方面, 探索“早恢/晚恢”和“晚恢/晚恢”的技术路线. 在IR58/桂朝13的F₄株系中, 选到1个早熟优异株, 经多代测交筛选, 于1996年育成超级早稻恢复系R458. 该恢复系具有株型集散适中、剑叶短挺、千粒重大、恢复力强、米质优等特点, 配制的金优458先后通过江西和国家品种审定, 2009年被农业部认定为超级稻^[7].

周开达等人^[35]于1995年提出培育亚种间重穗型超高品种的技术路线, 认为重点解决亚种间杂种F₁普遍存在的大穗与低结实率, 粒多与籽粒不饱满的矛盾, 其核心指标是大穗、高结实率和高充实度, 每穗粒重在4.5 g以上^[36]. 在这一技术路线指导下, 四川农业大学水稻研究所采用籼粳复合杂交、轮回选择等方法, 先后育成了千粒重34 g、高配合力、耐高温的恢复系蜀恢527和千粒重32 g、秆粗抗倒的优良恢复系蜀恢498, 配制出国家农业部认定的超级稻冈优527, F优498等. 冈优527在四川作中稻栽培, 有效穗210~240万/公顷, 平均每穗粒数160~180粒, 结实率85%以上, 千粒重29.5~30.0 g, 单穗重4.5 g左右. 这些超级稻的育成, 实践了亚种间重穗型超高育种理论.

谢华安等人^[24]采取籼粳亚种间复合杂交的技术路线, 以粗秆、大穗、大粒为基本形态特征. 从P18(IR54/明恢63//IR60/圭630)/GK148(粳187/IR30)的后代中育成超级稻强恢复系明恢86. 该恢复系与不同胞质的三系不育系, 以及Y585等两用核不育系配组均表现丰产性好、米质优良、再生力强. 截至2010年, 全国用明恢86配组育成了15个组合通过省级以上品种审定, 累计推广221.1万公顷. Ⅱ优明86是国家农业部2005年首批向全国推荐种植的超级稻组合之一^[24].

中国水稻研究所通过籼粳杂交方法, 育成优良恢复系中恢9308, 选配出的协优9308是国家农业部认定的首批超级稻品种之一. 该组合累计推广面积66.7万公顷以上^[37]. 四川省农业科学院作物研究所利用美国光身稻Lemont与绵恢502杂交, 育成优质、收获指数高、含持久抗稻瘟病基因*Pi-km*的恢复系成

恢177, 后用该恢复系与蜀恢527杂交, 于2008年育成抗病、高配合力、强恢复力的超级稻恢复系成恢727. 该院水稻高粱研究所用成恢727组配的德优4727, 2015年四川汉源百亩连片示范, 平均单产1047.23 kg/666.7 m², 已被农业部认定为超级稻. 此外, 四川农业大学、四川省农业科学院水稻高粱研究所用成恢727育成的蜀优217, 泸优727在长江上游国家水稻区试中, 两年平均产量比Ⅱ优838分别增产8.0%, 8.9%, 均达到广适性超级稻的产量指标.

3 三系法杂交水稻育种与生产现状

3.1 优质杂交水稻育种研究与推广

随着我国经济的快速发展, 人民生活水平的提高, 广大群众的膳食结构发生了很大的变化, 即肉、蛋、奶、菜、果的消费量大幅度增加, 而传统主食稻米的人均消费量显著减少, 市场迫切需要食味良好的稻米. 我国水稻育种工作者从1995年以来调整了水稻雄性不育系的研究方向, 即以中等直链淀粉含量、软胶稠度、低垩白粒率为重点, 创制优质保持系, 进而培育优质不育系及优质、高产并重的杂交水稻. 广东省农业科学院水稻研究所育成优质野败型不育系五丰A, 泰丰A, 广8A^[38]等, 组配出天优华黏、五优308、五优华黏、泰优39、广8优169等优质高产组合, 其稻米主要指标都达到国标1或2级标准, 主要在华南作双季稻、长江中下游作双季晚稻或中稻栽培. 中国水稻研究所从引进的印度材料Ps-21中选出变异株, 进而培育出株叶型优良、稻米品质好的野败型不育系中浙A^[39], 组配出优质高产品中浙优1号、中浙优8号等新品种, 这些品种主要在浙江、福建、江西、湖南、广西等省(区)作中稻栽培. 宜宾市农业科学院在黏糯杂交后代中, 育成早熟、大粒、优质保持系宜香1B及其D型不育胞质宜香1A^[40]. 原绵阳市农业科学研究所用自育恢复系绵恢3724、福建省农业科学院用自育恢复系福恢673、四川农业大学用自育恢复系雅恢2115分别与宜香1A配组, 先后育成米质达国标2级以上的优质高产杂交水稻新品种宜香优3724, 宜优673和宜香优2115等. 四川省农业科学院作物研究所, 采用“优/优”配组模式, 以泰国长粒型品种KDML105的稻米品质为参照指标, 培育长粒型高品质杂交稻. 在宜香1B/IR58025B后代中经过多年多代选优, 育成了超长粒型保持系川106B及D型不育胞质川106A^[41],

表 3 水稻雄性不育系川 106A 的稻米品质及与冈 46A, 中 9A 比较^{a)}

Table 3 Quality traits of CMS line Chuan-106A compared with G46A and Zhong9A

不育系	出糙率 (%)	精米率 (%)	整精米率 (%)	粒长 (mm)	长/宽	垩白粒率 (%)	垩白度 (%)	直链淀粉 (%)	胶稠度 (mm)	碱消值级	透明度级
106A	79.1	68.6	62.2	7.5	4.7	2	0.1	16.4	83	6.5	1
岗46A	80.2	71.2	61.9	5.6	2.2	100	18.0	21.2	56	3.0	4
中9A	78.8	68.0	64.5	6.3	3.2	34	3.4	24.2	50	4.0	2

a) 根据四川省农业科学院作物研究所2010年资料

主要米质指标达到国标1级(表3). 选配的长粒型优质高产杂交稻川优6203已在四川及重庆、贵州、湖北、云南、陕西等省推广. 目前, 很多稻米加工企业采用该品种开发中高端稻米市场.

根据国家农业部农技推广中心的统计资料, 2015 年三系杂交水稻推广面积在9.0万公顷以上的品种有 11 个, 其中五优308和天优华黏的种植面积都达到 23.7万公顷, 川优6203和冈优188都超过14.0万公顷. 在这11个三系杂交稻品种中, 除冈优188的米质较差以外, 其余10个品种都实现了米质和产量的协同改良目标. 这些品种的主要米质性性状测定值和推广面积见表4.

从表4可见, 通过遗传改良可以大幅度提高杂交水稻的整精米率, 如欣荣优华黏达到72.7%, 超过一般的粳稻品种; 有的品种的垩白粒率低于10%, 如五优308和天优华黏; 多数品种的直链淀粉含量在18% 以下, 胶稠度在70 mm以上, 食味品质符合市场需要. 今后, 要进一步优化保持系和恢复系的米质性性状组配,

育成米质综合性状赶超粳稻和泰国香稻KDML105的 籼型杂交水稻.

3.2 三系杂交稻存在的主要问题

3.2.1 种植面积下降

据国家农业部农技推广中心的数据表明, 2005年 我国南方稻区种植1.33万公顷以上(下同)杂交水稻品 种的累计面积为1331.7万公顷, 其中三系杂交水稻推 广面积为1196.9万公顷, 占89.9%; 主要推广品种为 Ⅱ优838 (51.9万公顷)、冈优725 (50.7万公顷)、金优 207 (50.1万公顷)、金优402 (38.3万公顷)等高产品种. 2015年种植1.33万公顷以上杂交稻品种的累计面积 为883万公顷, 比2005年净减少448.7万公顷, 减幅达 33.7%; 其中三系杂交水稻种植面积为487.5万公顷, 净减少709.3万公顷, 减幅达59.3%. 但两系杂交水稻 同期面积由2005年134.8万公顷, 增加到395.5万公顷, 增长近3倍. 长江中下游的中稻区以两系杂交稻为主 体, 并向华南、西南稻区扩展, 而三系杂交水稻主要

表 4 2015 年全国三系杂交水稻主推品种的稻米品质和种植面积^{a)}

Table 4 Quality traits and production area of elite three-line hybrid rice varieties in 2015

品种	米质性性状					种植面积(万公顷)
	整精米率(%)	长/宽	垩白粒率(%)	直链淀粉含量(%)	胶稠度(mm)	
五优308	59.1	2.9	6.0	20.6	58.0	23.7
天优华黏	68.5	2.9	9.0	21.8	76.0	23.7
川优6203	54.4	3.6	28.0	17.5	75.0	14.3
冈优188	63.3	2.3	68.0	25.7	46.0	14.1
五优华黏	66.9	2.8	10.0	13.4	81.0	11.2
宜香优2115	56.7	2.9	16.0	16.6	74.0	10.9
中浙优8号	56.6	3.2	16.3	14.3	69.5	10.7
中浙优1号	66.7	3.2	12.0	13.9	75.0	9.8
欣荣优华黏	72.7	3.0	16.0	15.1	90.0	9.6
岳优9113	59.8	3.6	20.0	22.4	48.0	9.3
荣优225	63.6	3.2	19.0	22.5	60.0	9.0

a) 表中米质性性状值来自品种审定公告

分布在西南、华南稻区和长江中下游的双季晚稻和部分早稻区。杂交水稻总面积减少的主要因素包括: (1) “北粳南移”政策的推动, 使长江中下游稻区的江苏、安徽、浙江等省的粳稻面积持续增加^[42], 而杂交中稻面积下降, 如江苏省2015年1.33万公顷以上的杂交稻品种面积只有10.9万公顷, 说明90%以上稻田以栽种常规粳稻为主。 (2) 优质、抗倒常规籼稻的推广使杂交中稻和晚稻面积减少。如广东省农业科学院水稻研究所育成的黄华黏等品种, 在优良株型、高产的基础上, 改良了稻米品质, 受到稻米消费市场的欢迎。 (3) 常规早稻品种推广势头迅猛。中国水稻研究所育成的超级早稻品种中早35、中嘉早17等, 在长江中下游地区大面积种植, 使杂交早稻的面积锐减。 (4) 常规稻顺应了当前轻简高效直播技术的兴起。在人工直播条件下, 用种量较大, 而杂交稻种子价格较高, 不适应规模化生产人工直播对低成本种子的需求。

3.2.2 产量水平增幅较慢

受优势群和恢保关系的限制, 三系杂交稻的产量优势水平近10年没有显著提升, 尽管部分恢复系导入粳稻血缘, 但粳稻所占的遗传份额较少, 仍以籼亚种内生态型品种间杂种优势利用为主。

3.2.3 优良保持系选育效率较低

从第一代不育系珍汕97A的系谱分析表明, 优良常规稻品种是不育系产量配合力和广泛适应性的遗传基础, 完全保持雄性不育特性是不育系选育成功的关键。在现代早、中熟高产品种中, 很难测交到完全保持雄性不育的材料。原因是常规稻品种渗入了低纬度地区的优质、抗病、抗虫基因, 同时也带来主效和微效恢复基因。改良早籼稻保持系的外观和食味品质, 多数育种者以低纬度地区的优质水稻种质为供体, 这就可能导致两个方面的问题: (1) 在保持系中可能带来低纬度地区种质中的恢复系优势群的遗传基础, 从而降低杂种优势水平。 (2) 排除主效和微效恢复基因, 不得不淘汰优良株型和丰产性好的育种材料。另外, 在保持系和恢复系间还存在杂种不育位点, 对杂种育性有一定影响(张启发在2016年9月绿色超级稻会议学术报告中提及)。这些问题在保持系选育过程中遗传信息不精准, 盲目性大, 育种效率较低。

4 展望

目前, 我国南方稻区三系杂交水稻、两系杂交水

稻和常规水稻品种(包括籼稻和粳稻品种)呈三足鼎立之势。要稳定和恢复杂交水稻面积, 首先必须选育和推广优质、高产兼顾的杂交水稻新品种, 以适应消费市场对优良稻米品质的需求和规模化生产条件下稻谷高商品率的必然要求; 其次要进一步提高杂交水稻产量优势水平。袁隆平曾提出从亚种内品种间杂交到亚种间杂种优势利用的超级稻育种战略^[43]。实践证明, 这个方向是正确的。宁波市农业科学院采用“粳不(不育系)籼恢(恢复系)”配组模式, 育成的强优势杂交粳稻新品种甬优538-在浙江省水稻区试中, 两年平均产量达718.4 kg, 比对照嘉优2号增产26.3%^[44]。

我国人均耕地和淡水资源占有量少, 如何节水、节地、节肥, 保护资源与环境, 实现水稻产业可持续发展, 是我们面临的重要课题。张启发于2006年提出了培育绿色超级稻的构想^[45], 主要目标是少施化肥、少打农药、节水抗旱、优质高产。通过近10年的努力, 全国同行已育成一批具有绿色性状的杂交水稻良种。本文就今后一个时期三系杂交水稻的研究方向和技术策略提出如下建议, 仅供参考。

4.1 培育优质高产、绿色高效的杂交水稻新品种

4.1.1 建立优质高产并重、绿色高效生产的新理念

由于农村劳动力的转移, 在平原区小农户种植水稻有明显减少的趋势, 而规模化种植的面积越来越大。在规模化生产条件下, 主要的技术要求: (1) 稻米品质较优、稻谷商品率高, 即市场销售好; (2) 抗倒性强, 生育期较短(多熟制地区), 适于机播、机收等全程机械化生产; (3) 少打农药、少施化肥、少灌溉水、种子价格低, 生产性投入少; (4) 杂交水稻种子纯度高, 开花期对高低温较钝感、结实率高, 抗病性强, 生产风险小; (5) 单产水平高, 综合效益好。因此, 要着力培育少投入、多产出、优质高产高效的绿色超级稻新品种。

4.1.2 构建理想株型

1996年, 杨守仁等人^[46]对水稻超高产育种的理论和方法做了进一步阐述, 再次强调理想株型和杂种优势利用结合, 以及注意性状组配是培育超级稻的基本理论, 这一学术思想已被广泛采用。水稻雄性不育系、保持系、恢复系是三系杂交水稻育种的基础。由于产量、品质、生物和非生物抗性主要受细胞核遗传控制, 因此, 改良保持系和恢复系是提升三系杂交

水稻技术竞争力的主要方向。

株叶形态优：要求亲本及其杂交种根系发达、发根快、发根多、扎根较深；苗期早发性好、无效分蘖少，能较快建成穗数；分蘖集散适中，叶量较少，叶片内凹，剑叶挺立，光合速率高，后期转色好。

稻米品质好：由于长粒、低直链淀粉含量、长的米胶、香味、高整精米率等都属于隐性或不完全隐性性状，要求双亲都必须具有优良的等位基因型。要优化双亲的稻米品质性状，使杂交水稻的米质赶超优质常规水稻（粳稻和籼稻）。具体指标：整精米率60%~65%（比国家籼稻一级米标准提高5~10个百分点，与常规稻相当），长宽比2.8以上（高档米为3.6左右），垩白粒率20%以下，直链淀粉含量14%~18%，胶稠度70 mm以上，糊化温度中等，对重金属镉等低积累，有香味更好。

杂种优势强：亲本的丰产性是配制强优势杂交水稻的产量基础。多数优良杂交水稻的亲本之一是高产品种或者具有大穗、或多穗、或高千粒重等突出的产量性状，实现了双亲性状互补。要着力培育粳型或粳型广亲和系，实现籼粳亚种间杂种优势利用。在创制出综合性状优良的亲本的基础上，通过产量配合力育种程序，选育穗大粒多、结实率高、增产幅度大的新组合。一般栽培条件下，大面积产量比现有品种增产25~50 kg/667 m²。

4.1.3 优化绿色性状

抗多种病虫害：双亲之一，要抗水稻主要病虫害，如稻瘟病、稻曲病、白叶枯病和稻飞虱等。由于多数抗性存在显性基因可以利用，因此保持系和恢复系只要双亲抗病虫性互补即可，以提高育种效率。另外，育种实践证明，双亲稻曲病轻，杂种F₁的稻曲病发生就少，反之，发病很重。

高效利用养分资源：主要是对氮肥、水的需求量不高。具体指标参照绿色超级稻选育标准。

耐多种不良逆境：特别是在杂交水稻抽穗扬花期，筛选对高温、低温钝感的保持系、恢复系及其杂交种。

4.1.4 适于轻简栽培

种子发芽率高：不育系内外颖闭合较好，籽粒充实度好、种子生活力强，发芽率稳定达到85%以上，与常规稻种子接近。

生育期适宜：冬闲田，迟熟品种可以大面积用于直播；多熟制地区，要求水稻品种生育期较短，以适应直播或机插秧条件下的茬口衔接。

抗倒伏能力较强：现在多数稻田都是机械化收获，抗倒品种是生产过程的基本要求。保持系、恢复系及杂交种的茎基节间较短、茎壁较厚，茎干韧性较好、抗折断力强，不易倒伏。

不易落粒：由于机械收获，一般籼稻品种的落粒损失在1%~2%，且落地谷危害次年水稻直播。要求杂交水稻不易落粒，为连作直播杂交稻创造条件。

4.2 促进分子技术在杂交水稻育种中的应用

迄今，国内外科学家已克隆了一批控制水稻重要性状的基因。随着第三代测序技术的应用和功能基因的深入研究，将会有更多的水稻功能基因被解析。同时，基因芯片及基因编辑技术等已开始应用于品种改良。近年来，国内一些单位在水稻抗病虫和优质三系亲本的分子改良方面已取得明显成效^[47~49]。这说明功能基因组学和分子技术的新进展及育种应用将有力促进基因型和表现型选择的有机结合，加快绿色超级稻的培育进程。

在籼粳亚种间杂种优势利用的分子基础和育种研究方面，张启发团队克隆了水稻广亲和基因*S-5'*并解析其遗传功能^[50,51]；他们发现在*S5*位点存在由3个紧密连锁基因(*ORF3*, *ORF4*, *ORF5*)形成的致死-保护系统调控籼粳杂种F₁的育性及其后代的偏分离^[51]。这项研究工作对于采用理想的基因组合模式，培育强广亲和系具有重大的指导意义。万建民团队^[52]先后发现9个籼粳交雌配子不育位点和6个雄配子不育位点，以及这些位点的广亲和基因，育成包含*S5'*, *S7'*, *S8'*, *S9'*, *S15'*, *S16'*和*S17'*广亲和基因的新品系。张桂权团队认为籼粳亚种间杂种雄性不育主要受*Sb*, *Sc*, *Sd*, *Se*位点控制，而*S5*位点影响雌性不育；采用分子标记选择技术，将籼稻的*Sb*、*Sc*、*Sd*、*Se*位点的*Si*等位基因和*S5*位点的广亲和基因*S5'*聚合到粳稻遗传背景中，育成亲籼的粳稻广亲和系(*ICJLs*)；*ICJLs*与粳稻测验种杂交，F₁花粉不育，但与籼稻杂交，F₁的雄性和雌性育性正常，结实良好，从而克服籼粳亚种间杂种F₁的不育性^[53]。这项研究作为选育亲籼粳稻广亲和系探索了新的方法。总之，我们期待分子技术在培育水稻广亲和系、利用籼粳亚种间杂种优势等方面取得实质性突破。

4.3 培育适合杂交水稻机械化制种的三系亲本

美国是世界上率先实现杂交水稻机械化制种的

国家。由于规模化生产杂交种子, 劳动生产率高, 加之销售环节少, 美国水稻技术公司让农户支付的种子费用低于我国现行种子价格^[54]。因此, 急需研发杂交水稻机械化制种技术体系。从技术需求分析, 应选育适合机械化制种的保持系、不育系和恢复系。主要特性包括: (1) 不育系、恢复系生育期相近, 差距以7~10 d以内为宜; (2) 抗倒伏能力强, 经得起赶花粉机械或航空器的“折腾”; (3) 不育系纯度高, 无

须去杂; (4) 双亲异交习性好。不育系柱头外露率70%以上, 且生活力强; 花时较早, 且在中午12点以前开花数占当天开花的60%以上(这里是指籼稻不育系与粳型恢复系制种。如果是粳稻恢复系, 则要求不同); 保持系和恢复系花药较大、花粉量多、散粉受温湿度影响较小。一般异交结实可达60%左右甚至更高; 不育系成熟时裂颖较少, 籽粒饱满, 抗穗发芽。

参考文献

- 1 Yuan L P. Male sterility in rice. *Chin Sci Bull*, 1966, 11: 322 [袁隆平. 水稻的雄性不孕性. 科学通报, 1966, 17: 185-188]
- 2 Yuan L P. Hybrid rice in China (in Chinese). *Chin J Rice Sci*, 1986, 1: 8-18 [袁隆平. 中国的杂交水稻. 中国水稻科学, 1986, 1: 8-18]
- 3 Ren G J, Lu X J. Three-line hybrid rice varieties in *indica* and the pedigree of their parents (in Chinese). In: Wan J M, ed. *Chinese Rice Genetics and Breeding as Well as the Pedigree of Rice Varieties (1986-2005)*. Beijing: Chinese Agricultural Press, 2010. 473-547 [任光俊, 陆贤军. 三系杂交籼稻及其亲本系谱. 见: 万建民, 编. 中国水稻遗传育种与品种系谱(1986-2005). 北京: 中国农业出版社, 2010. 473-547]
- 4 Yuan L P, Tang C D. Retrospective and current and perspective on hybrid rice breeding (in Chinese). *China Rice*, 1999, 1: 3-6 [袁隆平, 唐传道. 杂交水稻选育的回顾、现状与展望. 中国稻米, 1999, 5: 3-6]
- 5 Li Z B, Xiao Y H, Zhu Y G, et al. Study and Practice of Hybrid Rice (in Chinese). Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 1981. 2-3 [李泽炳, 肖翊华, 朱英国, 等. 杂交水稻的研究与实践. 上海: 上海科学技术出版社, 1981. 2-3]
- 6 Zhou K L. Breeding of CMS lines in *indica* hybrid rice (in Chinese). *Hybrid Rice*, 1994, 9: 22-26 [周坤炉. 籼型杂交水稻三系不育系选育. 杂交水稻, 1994, 9: 22-26]
- 7 Yan L A, Cai Y H, Xie H W. Breeding and thinking on *indica* three-line hybrid rice (in Chinese). In: Zhu Y G, ed. *Development Strategy on Hybrid Rice in Yangzhe River*. Wuhan: Hubei Science and Technology Press, 2016. 33-40 [颜龙安, 蔡耀辉, 谢红卫. 籼型三系杂交水稻的选育与思考. 见: 朱英国, 编. 杂交水稻发展战略研究. 武汉: 湖北科学技术出版社, 2016. 33-40]
- 8 Rice Research Division, Agronomy Department of Sichuan Agricultural College. The development and utilization of hybrid rice based on Gang-type CMS (in Chinese). In: Sichuan Academy of Agricultural Sciences, ed. *Rice in Sichuan*. Chengdu: Sichuan Science and Technology Press, 1991. 234-236 [四川农学院农学系水稻研究室. 冈型杂交水稻的选育和利用. 见: 四川省农业科学院, 编. 四川稻作. 成都: 四川科学技术出版社, 1991. 234-236]
- 9 Zhou K D, Li H Y, Li R D. The development and utilization of hybrid rice based on Di-type CMS (in Chinese). *Hybrid Rice*, 1987, 2: 11-15 [周开达, 黎汉云, 李仁端. D型杂交水稻的选育和利用. 杂交水稻, 1987, 2: 11-15]
- 10 Zhang H L, Deng Y D. Breeding and utilization of the good quality and high outcrossing rate CMS line You I A (in Chinese). *Hybrid Rice*, 1996, 11: 4-6 [张慧廉, 邓应德. 高异交率优质不育系优 I A 的选育及应用. 杂交水稻, 1996, 11: 4-6]
- 11 Zhu Y G. Development and studies on Honglian type hybrid rice (in Chinese). In: Zhu Y G, ed. *Development Strategy on in Yangzhe River*. Wuhan: Hubei Science and Technology Press, 2016. 41-48 [朱英国. 红莲型杂交水稻的研究与发展. 见: 朱英国, 编. 杂交水稻发展战略研究. 武汉: 湖北科学技术出版社, 2016. 41-48]
- 12 Zhu R S, Liu W J, Li S Q, et al. Breeding and application of Honglian type hybrid rice Luoyou 8 and sterile line Luohong 3A (in Chinese). *J Wuhan Univ (Nat Sci Ed)*, 2013, 59: 29-32 [朱仁山, 刘文军, 李绍清, 等. 红莲型杂交稻不育系络红 3A 及其组合络优 8 号的选育与利用. 武汉大学学报(理学版), 2013, 59: 29-32]
- 13 Zhu R S, Huang W C, Hu J, et al. Breeding of the new sterile line Luohong 4A of Honglian type hybrid rice (in Chinese). *J Wuhan Univ (Nat Sci Ed)*, 2013, 59: 33-36 [朱仁山, 黄文超, 胡骏, 等. 红莲型杂交稻新不育系络红 4A 的选育. 武汉大学学报(理学版), 2013, 59: 33-36]
- 14 Wang W M, Wen H C. Breeding and studies on K-type hybrid rice (in Chinese). *Hybrid Rice*, 1996, 11: 11-16 [王文明, 文宏灿. K型杂交水稻的选育与研究. 杂交水稻, 1996, 11: 11-16]
- 15 Research Group of Hybrid Rice, Guangxi Academy of Agricultural Sciences. Breeding of different cytoplasmic male sterile lines in rice (in Chinese). *Sci Agric Sin*, 1985, 18: 28-33 [广西农科院水稻杂优组. 水稻新质源雄性不育系的选育. 中国农业科学, 1985, 18: 28-33]
- 16 Zhu Y G, Yu J H, Xu S H, et al. Studies on Ma Xie sterile line of Ma Wei Zhan CMS in native rice variety of China (in Chinese). *J Wuhan Univ (Nat Sci Ed)*, 1993, 39: 111-115 [朱英国, 余金洪, 徐树华, 等. 中国水稻农家品种马尾黏败育株细胞质雄性不育系(马协 A)研究. 武汉大学学报(自然科学版), 1993, 39: 111-115]

- 17 You N S, Lei J C, Huang L X, et al. Breeding of a new CMS line with KV cytoplasm in rice and studies on its cytoplasmic effects (in Chinese). *Hybrid Rice*, 1993, 8: 1–4 [游年顺, 雷捷成, 黄利兴, 等. 水稻 KV 型细胞质雄性不育系的选育及其胞质效应研究初报. 杂交水稻, 1993, 8: 1–4]
- 18 Cai S X. Breeding of CMS line Y Huanong A with Y-type cytoplasm in rice (in Chinese). *Hybrid Rice*, 2001, 16: 9–10 [蔡善信. 水稻 Y 型细胞质雄性不育系 Y 华农 A 的选育. 杂交水稻, 2001, 16: 9–10]
- 19 Li S G, Li H Y, Zhou K D, et al. Studies on selection and utilization of a new CMS line Gang 46 A in hybrid rice (in Chinese). *J Sichuan Agri Univ*, 1995, 13: 432–436 [李仕贵, 黎汉云, 周开达, 等. 水稻优良不育系冈 46A 的选育及应用研究. 四川农业大学学报, 1995, 13: 432–436]
- 20 Xia S P, Li Y L, Jia X Y, et al. Breeding of a new CMS line Jin23A with good quality in *indica* rice (in Chinese). *Hybrid Rice*, 1992, 7: 29–31 [夏胜平, 李伊良, 贾先勇, 等. 籼型优质米不育系金 23A 的选育. 杂交水稻, 1992, 7: 29–31]
- 21 Cheng P, Huang Z H, Liu W, et al. Breeding of the new *indica* CMS line Bo- II A in rice (in Chinese). *Hybrid Rice*, 2002, 17: 9–10 [陈平, 黄宗宏, 刘伟, 等. 籼稻不育系博 II A 的选育. 杂交水稻, 2002, 17: 9–10]
- 22 Ren G J, Gao F Y, Lu X J, et al. Development of high-quality cytoplasmic male sterile lines in rice. In: Xie F M, Hardy B, eds. *Accelerating Hybrid Rice Development*. Los Baños (Philippines): International Rice Research Institute, 2009. 117–129
- 23 Xie H A, Zheng J T, Zhang S G. Breeding studies on *indica* hybrid rice Shan You63 and its restorer line Minghui63 (in Chinese). *J Fujian Acad Agric Sci*, 1987, 2: 1–6 [谢华安, 郑家团, 张受刚. 籼型杂交水稻汕优 63 及其恢复系明恢 63 的选育研究. 福建省农业学报, 1987, 2: 1–6]
- 24 Wu F X, Zhang J F, Xie H A. Development and application of new restorer line in *indica* hybrid rice (in Chinese). In: Zhu Y G, ed. *Development Strategy on Hybrid Rice*. Wuhan: Hubei Science and Technology Press, 2016. 8–32 [吴方喜, 张建福, 谢华安. 籼型杂交水稻恢复系的创制与应用. 见: 朱英国, 编. 杂交水稻发展战略研究. 武汉: 湖北科学技术出版社, 2016. 8–32]
- 25 Tang X Y. The development and application of early hybrid rice variety Weiyu 402 (in Chinese). *Hybrid Rice*, 1992, 7: 32–33 [唐显岩. 杂交早稻威优 402 的选育及应用. 杂交水稻, 1992, 7: 32–33]
- 26 Yuan L P, Shun M Y. New hybrid rice variety Weiyu 64 (in Chinese). *Bull Agric Sci Tech*, 1984, (5): 1–2 [袁隆平, 孙梅元. 杂交水稻新组合威优 64. 农业科技通讯, 1984, (5): 1–2]
- 27 Ye F C. Miyang46, a new promising restorer (in Chinese). *Chin J Rice Sci*, 1987, 1: 100 [叶福初. 密阳 46——一个较理想的新恢复系. 中国水稻科学, 1987, 1: 100]
- 28 Xu K, Wang S L. Breeding and application of restorer line 207 (in Chinese). *Hunan Agric Sci*, 1997, (3): 15–16 [许可, 王三良. 恢复系 207 的选育和利用. 湖南农业科学, 1997, (3): 15–16]
- 29 Jiang X Y, Guo A J, Jiang X P, et al. Breeding and application of medium-maturing late season *indica* hybrid rice combination Xinyou 9113 with good grain quality (in Chinese). *Hybrid Rice*, 2013, 18: 18–20 [蒋小勇, 郭爱军, 蒋逊平, 等. 优质中熟杂交晚籼新组合鑫优 9113 的选育与应用. 杂交水稻, 2013, 18: 18–20]
- 30 Qin X Y, Wei S B, Huang Y M, et al. Breeding and utilization of hybrid rice restorer line Gui 99 (in Chinese). *Hybrid Rice*, 1994, 9: 1–3 [覃惜阴, 韦仕邦, 黄英美, 等. 杂交水稻恢复系桂 99 的选育与应用. 杂交水稻, 1994, 9: 1–3]
- 31 Peng X F, Zeng X P. Breeding and utilization of new rice restorer CDR22 with strong restoring ability and high combining ability (in Chinese). *Southwest China J Agri Sci*, 1999, 12: 20–25 [彭兴富, 曾宪平. 强恢高配合力优良恢复系 CDR22 的选育与应用. 西南农业学报, 1999, 12: 20–25]
- 32 Deng D S, Guang H R, Deng W M. Breeding and utilization of new restorer line Fuhui 838 in hybrid rice (in Chinese). *Hybrid Rice*, 1996, 11: 10–11 [邓达胜, 广华蓉, 邓文敏. 杂交水稻恢复系辐恢 838 的选育和利用. 杂交水稻, 1996, 11: 10–11]
- 33 Huang T Y, Hu Y G, Wang Z, et al. Study on genetic relationship of Mianhui 725 and its parents and relatives by ISSR markers (in Chinese). *J Southwest Univ Sci Tech*, 2008, 23: 87–90 [黄廷友, 胡运高, 王志, 等. 绵恢 725 及其相关亲本的 ISSR 分析. 西南科技大学学报, 2008, 23: 87–90]
- 34 Wu F X, Zheng J T, Xie H A. Application of *indica* hybrid rice restorer line Minghui77 (in Chinese). *J Fujian Agric*, 2012, 27: 773–779 [吴方喜, 郑家团, 谢华安. 籼型杂交水稻恢复系明恢 77 的应用. 福建农业学报, 2012, 27: 773–779]
- 35 Zhou K D, Ma Y Q, Liu T Q, et al. The breeding of subspecific heavy ear hybrid rice—Exploitation about super-high yield breeding of hybrid rice (in Chinese). *J Sichuan Agric Univ*, 1995, 13: 403–407 [周开达, 马玉清, 刘太清, 等. 杂交水稻亚种间重穗型组合选育——杂交水稻超高产育种的理论与实践. 四川农业大学学报, 1995, 13: 403–407]
- 36 Zhou K D, Wang X D, Li S G, et al. The study on heavy panicle type of inter-subspecific hybrid rice (in Chinese). *Sci Agric Sin*, 1997, 30: 91–93 [周开达, 汪旭东, 李仕贵, 等. 亚种间重穗型杂交稻研究. 中国农业科学, 1997, 30: 91–93]
- 37 Shen X H, Chen S G, Cao L Y, et al. Construction of genetic linkage map based on a RIL population derived from super hybrid rice, XY9308 (in Chinese). *Mol Plant Breed*, 2008, 6: 861–866 [沈希宏, 陈深广, 曹立勇, 等. 超级杂交稻协优 9308 重组自交系的分子图谱构建. 分子植物育种, 2008, 6: 861–866]

- 38 Liang S H, Li C G, Li R, et al. Breeding of Zengcheng simiao type fine quality CMS line Guang 8A in rice (in Chinese). *Hybrid Rice*, 2010, 25: 6–8 [梁世胡, 李传国, 李锐, 等. 增城丝苗型水稻优质不育系广 8A 的选育. *杂交水稻*, 2010, 25: 8–10]
- 39 Zhang S Q, Tong H J, Tong H H. Breeding and utilization of good grain quality CMS line Zhongzhe A in *indica* rice (in Chinese). *Hybrid Rice*, 2004, 19: 11–13 [张善庆, 童海军, 童汉华. 优质籼稻不育系中浙 A 的选育及利用. *杂交水稻*, 2004, 19: 11–13]
- 40 Bao L F, Lin G, Zhao D M, et al. Characteristics of CMS line Yixiang 1A with good quality in *indica* rice (in Chinese). *J Plant Genet Res*, 2007, 8: 86–90 [包灵丰, 林纲, 赵德明, 等. 水稻籼型优质不育系宜香 1A 特性研究. *植物遗传资源学报*, 2007, 8: 86–90]
- 41 Lu X J, Ren G J, Gao F Y, et al. Chuan you 6203, a new aromatic hybrid rice combination with fine quality and high yield (in Chinese). *Hybrid Rice*, 2011, 26: 89–90 [陆贤军, 任光俊, 高方远, 等. 优质高产香型杂交水稻新组合川优 6203. *杂交水稻*, 2011, 26: 89–90]
- 42 Cheng S H. Development strategy on hybrid rice in Yangzhe River (in Chinese). In: Zhu Y G, ed. *Development Strategy on Hybrid Rice*. Wuhan: Hubei Science and Technology Press, 2016. 58–67 [程式华. 长江流域稻区杂交水稻发展战略. 见: 朱英国, 编. *杂交水稻发展战略研究*. 武汉: 湖北科学技术出版社, 2016. 58–67]
- 43 Yuan L P. Strategy of hybrid rice breeding (in Chinese). *Hybrid Rice*, 1987, 2: 1–3 [袁隆平. 杂交水稻的育种战略设想. *杂交水稻*, 1987, 2: 1–3]
- 44 Zhang Z Y, Zhang J Q, Yang W X, et al. Agronomic traits and cultivation technology of *indica-japonica* hybrid rice Yongyou 538 (in Chinese). *Zhejiang Agric Sci*, 2013, 54: 1251–1252 [章志远, 张继群, 杨文祥, 等. 籼粳杂交稻甬优 538 种植表现及栽培要点. *浙江农业科学*, 2013, 54: 1251–1252]
- 45 Zhang Q F. Strategies for developing green super rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104: 16402–16409
- 46 Yang S R, Zhang L B, Chen W F, et al. Theories and methods of rice breeding for maximum yield (in Chinese). *Chin J Rice Sci*, 1996, 2: 115–120 [杨守仁, 张龙步, 陈温福, 等. 水稻超高产育种的理论和方法. *中国水稻科学*, 1996, 2: 115–120]
- 47 Hu J, Li X, Wu C J, et al. Pyramiding and evaluation of the brown planthopper resistance genes *Bph14* and *Bph15* in hybrid rice. *Mol Breed*, 2012, 29: 61–69
- 48 Jiang H C, Feng Y T, Bao L, et al. Improving blast resistance of Jin23B and its hybrid rice by marker-assisted gene. *Mol Breed*, 2012, 30: 1679–1688
- 49 Xie K. Improvement of quality traits of elite maintainer II-32B in hybrid rice using molecular marker-assisted selection (in Chinese). Master Thesis. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2015 [谢坤. 杂交水稻骨干保持系 II-32B 品质性状的分子改良. 硕士学位论文. 武汉: 华中农业大学, 2015]
- 50 Chen J J, Ding J H, Ouyang Y D, et al. A triallelic system of S5 is a major regulator of the reproductive barrier and compatibility of *indica-japonica* hybrid rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105: 11436–11441
- 51 Yang J Y, Zhao X B, Cheng K, et al. A killer-protector system regulates both hybrid sterility and segregation distortion in rice. *Science*, 2012, 337: 1336–1340
- 52 Wan J M. Strategy on the heterosis utilization of inter-subspecies between *indica* and *japonica* (in Chinese). In: Zhu Y G, ed. *Development Strategy on Hybrid Rice*. Wuhan: Hubei Science and Technology Press, 2016. 49–57 [万建民. 水稻籼粳交杂种优势利用的研究战略. 见: 朱英国, 编. *杂交水稻发展战略研究*. 武汉: 湖北科学技术出版社, 2016. 49–57]
- 53 Guo J, Xu X M, Tao W, et al. Overcoming inter-subspecific hybrid sterility in rice by developing *indica-compatible japonica* lines. *Sci Rep*, 2016, 6: 26878
- 54 Peng S B. 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]

Retrospective and perspective on *indica* three-line hybrid rice breeding research in China

REN GuangJun¹, YAN LongAn² & XIE HuaAn³

¹ Sichuan Academy of Agricultural Sciences, Chengdu 610066, China;

² Jiangxi Academy of Agricultural Sciences, Nanchang 330200, China;

³ Fujian Academy of Agricultural Sciences, Fuzhou 350003, China

China's first *indica* hybrid rice technology has opened up new methods to substantially increase rice yield, tremendously contributing to China's food security. In this article, we review the discovery of wild abortive male sterility in rice and the history of the development and combination of the male sterile line, maintainer line and restorer line (the "three-line"). With regards to China's large-scale application of cytoplasmic-nuclear male-sterile (CMS) lines, in addition to the wild-abortive CMS line, there are also Gang, D, Yinshui, dwarf-abortive, Honglian and K types, of which, only the Honglian type exhibits a different restoring and maintaining relationship from that of the wild-abortive line. The diversity of cytoplasmic sterile lines of hybrid rice solves the potential risk in production caused by the use of a single cytoplasmic line. With respect to the breeding of elite parents, the breeding and application of fine male sterile lines, such as Zhenshan 97A, V20A, II-32A and Jin 23A, and fine restorer lines, such as IR24, Minghui 63 and Shuhui 527, were introduced. Currently, the major varieties of China's three-line hybrid rice have transformed from the high-yielding varieties in the past into the current high-quality, high-yield and disease-resistant varieties. However, three-line hybrid rice faces several problems, such as slow increases of yield potential, low efficiency in genetic improvement of maintainers, the high cost of hybrid rice seed production and the lack of adaptability to the simplified cultivation method. To meet these challenges, it is recommended to establish objectives of breeding new hybrid rice varieties with high quality, high yield, high safety and high efficiency by applying molecular tools to hybrid rice breeding and developing "three-line" hybrid rice parents suitable for mechanized seed production. These would significantly enhance the technological competitiveness of hybrid rice.

cytoplasmic male sterility, sterile lines, maintainer lines, restorer lines, heterosis

doi: 10.1360/N972016-01109