

杂交稻与绿色超级稻

余四斌^{①*}, 熊银^①, 肖景华^①, 罗利军^②, 张启发^{①*}

① 华中农业大学作物遗传改良国家重点实验室, 武汉 430070;

② 上海市农业生物基因中心, 上海 201106

* 联系人, E-mail: ysb@mail.hzau.edu.cn; qifazh@mail.hzau.edu.cn

2016-09-30 收稿, 2016-10-08 修回, 2016-10-08 接受, 2016-10-20 网络版发表

国家高技术研究发展计划(2014AA10A600)和国家自然科学基金(31271695, 31261140369)资助

摘要 水稻是我国乃至世界上最重要的粮食作物之一。水稻增产对保障粮食安全和人民生活水平具有极其重要的作用。近60年来, 我国水稻育种目标和技术的发展, 特别是重要基因的发现以及杂种优势技术的创新与利用, 极大地提高了水稻的产量水平, 影响着水稻的生产方式。当前, 农业生产与资源环境的矛盾日益突出, 超高产的育种目标和生产方式需要改变。培育和大面积应用抗病虫、肥水高效吸收利用、抗旱性和抗逆性的绿色超级稻, 成为水稻育种与利用的新方向。绿色超级稻的构想与实践对作物育种目标、作物生产方式以及农业可持续发展已经产生重大影响。本文简要介绍我国杂交稻的发展以及绿色超级稻的研究现状。

关键词 杂交稻, 杂种优势, 超级稻, 绿色超级稻, 分子育种

水稻(*Oryza Sativa* L.)是广泛种植的粮食作物, 提供了全球近50%人口的食物来源。到2050年, 全球人口预期将超过9亿, 要求粮食增长70%才能满足人口增长的需求(Food and Agriculture Organization, 2013; <http://faostat.fao.org/>)。中国是世界上最大的水稻生产国和稻米消费国^[1]。因此, 水稻增产对保障我国乃至世界的粮食安全和人民生活水平具有极其重要的作用。回顾过去60年的水稻育种和生产发展史, 水稻单产有两次大幅度的增加。这种增加很大程度归功于两次重大突破: 第一次是在20世纪60年代矮秆品种的培育和应用, 不仅提高了作物收获指数, 而且增加了抗倒伏和耐肥性, 产量潜力大幅增加, 引起了“第一次绿色革命”; 第二次是20世纪70年代开始的杂交稻的培育与应用, 使水稻生产上了一个新的台阶^[2]。此外, 农田水利基础设施的建设, 灌溉面积的增加, 农药、化肥的增加, 在水稻增产中均发挥了重大作用。

当前, 农业生产与资源环境矛盾比较突出。在耕地面积减少、水资源匮乏, 自然灾害、生物灾害多发频发等严峻形势下, 如何保障粮食安全和农业可持续发展成为全球关注的重大战略问题。加快转变农业生产方式, 形成资源节约型、环境友好型(两型农业)农业生产体系, 是解决这一问题的必然选择。“两型农业”对作物新品种和生产方式提出了新的要求。为此, 我国科学家提出绿色超级稻培育的目标, 即新品种要在高产优质的基础上同时兼有多种病虫害的抗性, 肥、水的高效吸收利用、以及较强的抗旱性和抗逆性^[3]。绿色超级稻培育的理念及实践对调整我国作物育种目标、优化作物生产技术、推动我国绿色种业及农业可持续发展具有深远的影响。本文将简要介绍杂交稻的发展、绿色超级稻理念及绿色超级稻研究的进展。

1 杂种优势利用与杂交稻

近60年来, 水稻生产和产量水平呈现逐年提升

引用格式: 余四斌, 熊银, 肖景华, 等. 杂交稻与绿色超级稻. 科学通报, 2016, 61: 3797–3803

Yu S B, Xiong Y, Xiao J H, et al. Hybrid rice and Green Super Rice (in Chinese). Chin Sci Bull, 2016, 61: 3797–3803, doi: 10.1360/N972016-01092

的发展态势,这得益于一批重要种质的发掘和利用,以及育种技术和方法的创新与应用.在我国,水稻育种方法经历了常规育种、杂交育种和杂种优势育种及基因组育种等几个发展阶段(图1).在20世纪50年代前,主要采用常规品种育种方法对地方高秆品种进行筛选,择优进行繁殖推广;从20世纪50年代后期开始,随着科学技术的迅速发展,出现了以杂交育种为主的多种育种技术并进的局面,当时选育的目标性状主要是矮秆、高产和早熟;到20世纪70~80年代,诱变育种被广泛使用,同时花培育种研究也开始进行,其主要目的是提高选育效率和加速育种进程.随着杂交育种的广泛应用,杂交选育的品种推广面积逐渐增大^[2].同时,杂种优势利用技术的研究以及杂交水稻的推广应用,极大地改变了水稻的生产方式,显著地提高了水稻产量水平.中国成为世界上第一个在水稻生产上利用杂种优势的国家.

杂种优势是指两个遗传基础不同的亲本杂交产生的杂种一代(F_1)在生活力、适应性和产量等方面的表现优于双亲的现象.采用特定的技术和方法使两个亲本杂交产生 F_1 ,并利用其优势生产出更多的稻谷,这种杂交产生的水稻品种(杂交组合)称为杂交水稻.1964年,袁隆平提出利用水稻杂种优势的设想并开展相关研究^[4];1970年发现水稻野败细胞质雄性不育株.1973年,三系(不育系、保持系和恢复系)杂交稻配套成功,一系列保持系和恢复系被成功地选育并在全国大面积推广,使中国成为世界上第一个在水

稻生产上利用杂种优势的国家.袁隆平等率先培育出以野败不育为基础的三系杂交籼稻,是水稻育种史上的一次飞跃,为自花授粉作物利用杂种优势开辟了新的途径.随后,我国科学家还研究出红莲型、冈型、滇型、印水型等杂交水稻^[2,5],形成了水稻核质互作型三系杂交稻的多样化格局.在中国育成的杂交稻中,推广面积最大和使用时间较长的杂交组合有汕优63、两优培九和冈优725等^[6],其中,籼稻杂交组合“汕优63”累积种植面积高达6130万公顷^[7],创下了杂交组合推广应用面积最大的典范.目前,中国杂交水稻年种植面积维持在1618万公顷左右,占我国水稻种植总面积的53%^[8],产量约占水稻总产量的58%.杂交水稻在东南亚等国家,如越南、印度、孟加拉国、和菲律宾等,均有大面积的生产应用,并取得显著的增产效果.水稻杂种优势利用与杂交稻技术对保障我国和世界粮食安全做出了巨大的贡献.

1973年,育种家石明松在湖北农垦58大田发现水稻光敏核不育株,并育成首个粳稻光温敏核不育系农垦58S^[9],对水稻育种技术的发展产生了巨大的影响.水稻光温敏核不育系具有在长日高温条件下表现雄性不育,在短日平温条件下雄性可育的特性.因此,可以利用这种育性转换的特点,发展新的杂交水稻生产技术.例如,在夏季长日照条件下,可用不育系与恢复系制种(获得杂交种),在秋季或在海南春季可以繁殖不育系自身,不需要像“三系”杂交稻借助保持系来繁殖不育系,从而开创了利用光温敏核不

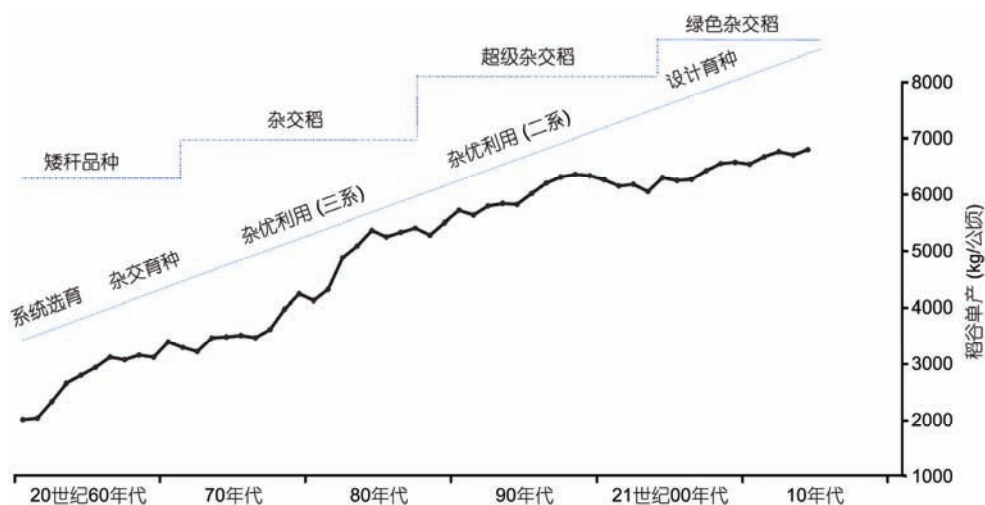


图1 近60年中国水稻品种目标、育种技术及水稻产量的变化(产量数据引自国家统计局: <http://www.stats.gov.cn/tjsj/ndsj/>)

Figure 1 Advances of breeding targets and technologies for increased rice grain yield over the past 60 years

育系开展“两系”杂交稻生产技术研究的新阶段。另外,光温敏核不育系与恢复系配组不受不育细胞质的影响,与“三系”杂交稻相比,杂交配组更自由。水稻光温敏核不育系的发现为培育新型杂交稻、开辟杂种优势利用的新途径创造了基础条件。

2 超高产育种与超级杂交稻

由于人口增长的持续压力以及粮食安全等问题,水稻的高产和稳产历来受到各国政府和科学工作者的高度重视。20世纪80年代中后期,水稻产量出现过一个徘徊不前的阶段,并有下降的趋势(图1)。因此,世界各产稻国及国际研究机构纷纷提出水稻超高产育种计划。例如,国际水稻研究所1989年提出了“超级稻”(super rice)的概念并启动了“超级稻”育种计划^[10],要求育成品种的产量比当时最高品种高20%~25%。与此同时,沈阳农业大学在籼粳稻杂交选育理想株型的研究基础上,开始从理论方法上探讨“籼粳搭桥”培育水稻超高产品种等问题^[6]。1987年,袁隆平提出杂交稻的发展战略^[11],认为杂交稻的发展可分品种间杂种优势利用、亚种间杂种优势利用和远缘杂种优势利用3个阶段,并指出杂种优势利用与形态改良相结合的技术路线是培育我国超级杂交稻的重要方向。1996年,我国农业部组织实施了“中国超级稻研究”项目,开展株型改良和杂种优势利用相结合的超级杂交稻研究^[12]。

超级稻育种的主要目标就是培育超高产品种,即在抗性和米质与现有水稻品种(组合)相仿的基础上,在产量上大幅度提高的新品种(组合)。经过近20年的联合攻关,中国超级稻,尤其是超级杂交稻育种取得了重大进展。同时,中国科学家在杂种优势的遗传基础研究^[13,14]、水稻细胞质不育基因、恢复基因^[15]、广亲和基因^[16]以及光温敏核不育基因^[17]的克隆和分子机理等研究方面,也取得了突破性成果。这些应用基础研究为充分利用和发掘水稻杂种优势潜力,特别是籼粳亚种间的杂种优势奠定了扎实的理论和实践基础。育种家们通过创新育种技术、拓宽遗传基础,配置强优势杂交组合,育成一批超级稻新品种,达到不同阶段的高产目标。从1995年水稻单产突破400 kg之后,超级杂交稻百亩示范的单产水平不断获得突破,先后达到700 (2000年)、800 (2004年)、900 (2011年)和1000 kg (2014年)的高产目标(<http://news.sciencenet.cn/htmlnews/>)。截至2015年,我国农业部冠名的超级

杂交稻示范推广品种80多个,如天优华占、协优9308、II优明86等三系超级杂交稻,陵两优268、两优培九、淮两优527等两系超级杂交稻,以及沈农265、楚粳28号等超级常规稻新品种^[2,6]。其中,“二系”杂交水稻在1993~2015年期间,种植面积逐年扩大,目前已占整个杂交稻种植面积的1/3以上(<http://www.ricedata.cn/>)。超级稻新品种大面积示范试验单产一般能达到9 t/hm²(600 kg/亩),比普通品种增产750 kg/hm²(50 kg/亩)。我国水稻杂种优势利用研究继续保持世界领先水平。

不过,从近20年来的数据来看,我国水稻生产在大面积水平上的产量增幅比较缓慢,平均亩产徘徊在420 kg左右(图1)^[3],与超级稻所显示的高产潜力还有较大差距。这主要是因为,超级稻高产攻关是一个系统工程,需要配套相应的高产栽培技术,比普通的水稻生产投入更大。另外,我国70%以上的中低产田难以满足目前超高产品种对“足水高肥”与精耕细作的要求。而且长期形成的“高投入、高消耗、高污染、低效益”的生产方式,已经不符合当前“两型农业”以及农业可持续发展的要求,迫切需要改变。

3 绿色超级稻的理念

如前所述,作物矮秆品种和杂交稻的培育与应用,使我国粮食产量实现了两次飞跃。但随着大量半矮秆、耐肥高产作物品种的培育和大面积推广应用,引发的化肥、农药、水资源以及劳动力的投入激增,导致农业生产面临着越来越严峻的挑战,其中水稻生产与资源环境的矛盾尤为突出^[18],具体表现有以下几点。

第一,病虫害造成的产量损失严重。水稻的主要病虫害,如稻瘟病、白叶枯病、稻飞虱和螟虫等危害造成的产量损失一般在15%~30%。目前我国病虫害治理以药剂防治为主,近20年来,我国农药用量呈逐年递增趋势。喷施大量农药对生态环境和人类健康会产生一系列的负效应,同时也增加了生产投入成本。第二,施肥的增产效果已不再明显。我国水稻生产中氮肥用量较世界其他水稻主产国高出约75%,但利用率很低^[19]。在我国很多地区,稻田的肥料用量已经超过了土地的承受能力。过量施肥也产生了一系列的负效应,如土壤退化、江河湖海的富营养化等。第三,水资源的制约。我国农业耗水约占全国总耗水量的70%,而水稻的用水约占整个农业耗水的

70%, 水资源利用效率不高. 同时由于全球气候的变化, 不同生态稻区的雨量分布以及水资源丰缺不均衡, 导致旱涝等自然灾害频繁发生. 另外, 近年来, 农村劳动力结构发生改变, 劳动力短缺. 而且生产成本增长过快, 主要农业生产资料如种子、化肥的价格不断上涨、水稻生产的收益收窄, 严重影响农民种粮的积极性. 降低劳动强度和劳动力投入成本成为水稻生产的一个要求. 通过大量肥水、大量农药和劳动力投入来提高作物产量的方法已不太可能^[20]. 因此, 要保证水稻乃至整个农业生产的可持续发展, 水稻生产必须是在高产、优质的基础之上, 注重资源节约, 保护生态环境.

为了改变“第一次绿色革命”所带来的负效应, 实现真正意义上的高效生产、生态安全的“绿色革命”, 通过具有优良性状的新品种培育和新技术的推广, 减少化肥、农药、水及劳动力的投入, 实现农业生产方式的根本转变. 2001年, 农业部重大专项“参与全球水稻分子育种计划研究”正式启动. 其主要内容是, 将来自世界上各水稻主产国的丰富多样的品种资源, 通过与当地优良的推广品种大规模杂交、回交, 结合分子标记辅助选择, 将这些品种资源的基因组片段导入到优良品种中去, 实现优良基因资源在分子水平上的大规模交流, 培育出大量的近等基因导入系; 从而从丰富多样的种质资源中发掘更多的有利基因, 进行新品种(或组合)选育^[21]. 在项目实施过程中, 培育抗病、抗虫、抗逆、营养高效、高产、优质等性状于一体的“绿色超级稻”的思想初具雏形. 张启发撰文提出“绿色超级稻”(green super rice, GSR)的理念^[22,23], 指出水稻育种的目标除要求高产、优质外, 还应致力于减少农药、化肥和水的用量, 使水稻生产实现“少打农药、少施化肥、节水抗旱、优质高产”的目标.

绿色超级稻理念得到了国内外同行的响应和实践, 绿色超级稻已成为水稻育种的新目标. 2008年, “为非洲和亚洲资源贫瘠地区培育绿色超级稻”得到了比尔和梅琳达·盖茨基金会项目资助. 我国科技部将“绿色超级稻新品种选育”作为现代农业技术领域的重点(大)项目进行了连续资助(2010~2018). 目前, 国内30多家水稻育种和科研院所承担了绿色超级稻的研究, 并形成了覆盖国内所有的生态稻作区的分子育种合作网络; 同样, 在国际上也形成了非洲和亚洲13个国家水稻科研单位和国际机构如国际水稻研

究所等组成的水稻分子育种协作网络. 绿色超级稻的培育已经取得系列进展和成果(<http://www.nstrs.cn/>).

4 绿色超级稻的培育

围绕“少打农药、少施化肥、节水抗旱、优质高产”的战略目标, 张启发等人^[18,22]2007年提出绿色超级稻培育的基本思路, 即以目前最优良的品种为起点, 综合应用品种资源研究和功能基因组研究的新成果, 充分利用水稻和非水稻来源的各种基因资源, 有机整合分子标记技术、转基因技术、杂交等育种手段与技术, 从基因组水平上优化组合各种有利基因, 培育“绿色超级稻”. 根据当时的情况, 制定了绿色超级稻培育的分阶段的实践策略: 培育的新品种, 除要求高产和优质外, 首先要求具备对多种主要病虫害的抗性, 实现生产上基本不打农药. 其次, 实现对水资源和氮磷肥料的较高利用效率和吸收效率, 进而减少化肥的使用量. 然后, 通过生物技术, 如分子标记选择和基因组选择等多种技术, 培育出抗旱性明显增强的水稻新品种, 实现抗旱节水的目标. 随着功能基因组学研究的快速发展以及绿色超级稻的育种实践, 水稻新品种有望近期能够在生产上达到以下3个30%的要求, 即在高产稳产的基础上, 与正常条件下相比, 减少农药施用量30%, 减少氮磷肥施用量30%, 在具备灌溉条件的地区种植, 节约灌溉用水至少30%.

近10年来, 国内外水稻功能基因组研究十分活跃^[24,25]. 针对农业生产的需求, 科学家在重要农艺性状基因鉴定分析上取得了系列进展和重大成果^[26]. 分离鉴定出一批包括控制抗病虫、抗旱、氮磷高效利用、耐盐、品质、产量相关性状、雄性不育及恢复等具有重要应用价值的基因^[27~31]. 开发出基于测序技术的高通量基因型鉴定方法和不同通量的育种芯片, 搭建起水稻全基因组选择的技术平台^[32,33], 开启了基因组育种或分子设计育种的年代, 为绿色超级稻培育与应用奠定了扎实的理论和技術支撑.

目前, 育种学家利用水稻核心种质和野生稻资源完成构建不同生态区优良品种或杂交稻亲本的回交导入系材料, 开展了大规模鉴定和筛选, 获得一大批具抗病虫、氮磷高效、抗旱、高产优质等绿色性状的导入系. 定位了大量与目标性状相关的遗传位点(基因), 开发出大量重要性状基因的分子标记. 通过分子标记辅助选择或全基因组选择实现不同优良基

因向高产品种的转移和聚合,创制出系列育种材料.培育出初步具有绿色性状(如抗多种主要病虫害、或节水抗旱、或氮磷高效利用,优质高产)的水稻新品种(组合)40余个,已筛选出适应不同水稻种植区域的具有绿色性状的优良品系近70个.例如,广东省农科院等单位对水稻新品种黄华占进行溯源及衍生品种的全基因组重测序及系谱分析^[34],开展了以黄华占为骨干亲本的水稻全基因组分子育种,培育出黄广莉占等优质、高抗稻瘟病、中抗白叶枯的水稻新品种.上海农业基因中心选育的系列节水抗旱水稻新品种,近年在安徽沿淮、湖北、江西、上海等地实验推广(<http://www.sagc.org.cn/centernews>),取得了良好的经济和社会效益.另外,一批具有绿色性状的超级杂交稻和品种已在全国不同生态区域展开实验示范.实验表明,绿色超级稻新品种结合高效栽培模式可以减少农药和化肥的施用量,降低播种、插秧等用工投入,节约灌溉用水等^[35].近3年来,绿色超级稻推广应用面积累计达400多万公顷,生态效益和经济效益明显.

5 展望

由于杂交稻存在产量潜力和环境适应性等优势,

而且具有对多位点或单位点上有利基因的设计组配的灵活性,可以预期杂交稻技术将在粮食生产上发挥更大的作用.随着全基因组测序技术以及功能基因组研究的快速发展,国内外科学家正在展开水稻品种资源的基因组变异和功能多样性的分析以及杂种优势利用等有利位点(或基因)的鉴定等研究^[36,37].研究成果将加深了解杂种优势的分子遗传基础,为创新利用水稻杂种优势群和籼粳亚种杂种优势潜力、开展绿色杂交稻培育提供新的视角和策略.同时,基因组学技术如基因组编辑技术和全基因组选择技术等,为创制水稻新资源和优异杂交稻亲本、发掘与利用绿色性状基因、高效培育绿色超级稻新品种奠定了基础.当然,绿色超级稻培育涉及到众多的学科,绿色超级稻的实践与应用是一个长期的目标.绿色超级稻不仅是培育具有绿色性状的一类品种,而且代表“高产高效、生态安全”的生产模式和“资源节约、环境友好”的绿色发展理念.绿色超级稻的理念正在引领作物育种目标和农业生产方式的发展方向.但是,绿色超级稻的培育、配套高产栽培技术体系、绿色超级稻新品种的推广及效益评估等方面还充满挑战^[3].绿色超级稻要想充分发挥其预期效果,还需要政策、经济、社会等方面的建设与支撑.

参考文献

- 1 Elert E. Rice by the numbers: A good grain. *Nature*, 2014, 514: S50–S51
- 2 Wan J M. Chinese Rice Genetics and Breeding and Variety Pedigree (in Chinese). Beijing: Chinese Agricultural Press, 2009. 1–22 [万建民. 中国水稻遗传育种与品种系谱. 北京: 中国农业出版社, 2009. 1–22]
- 3 Zhang Q F. Theory and Practice of Resource Conservation and Environment Friendly Agricultural Production System (in Chinese). Beijing: Science Press, 2015. 326–352 [张启发. 资源节约型、环境友好型农业生产体系的理论与实践. 北京: 科学出版社, 2015. 326–352]
- 4 Yuan L P. A preliminary report on male sterility in rice, *Oryza sativa* L. *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]
- 5 Cheng S H, Zhuang J Y, Fan Y Y, et al. Progress in research and development on hybrid rice: A super-domesticated in China. *Ann Bot*, 2007, 100: 959–966
- 6 Chen W F, Xu Z J, Tang L. Advances and prospects in research on super rice breeding (in Chinese). *J Shenyang Agric Univ*, 2012, 43: 643–649 [陈温福, 徐正进, 唐亮. 中国超级稻育种研究进展与前景. 沈阳农业大学学报, 2012, 43: 643–649]
- 7 Xie H A, Zheng J T, Zhang S G, et al. Breeding theory and practice of “Shanyou 63”, the variety with the largest cultivated area in China (in Chinese). *Fujian Acad Agric Sci*, 1996, 11: 1–6 [谢华安, 郑家团, 张受刚, 等. 中国种植面积最大的水稻良种“汕优 63”培育的理论与实践. 福建省农科院学报, 1996, 11: 1–6]
- 8 Hu Z X, Tian Y, Xu Q S. Review of extension and analysis on current status of hybrid rice in China (in Chinese). *Hybrid Rice*, 2016, 31: 1–8 [胡忠孝, 田妍, 徐秋生. 中国杂交水稻推广历程及现状分析. 杂交水稻, 2016, 31: 1–8]
- 9 Shi M S, Deng J Y. The discovery, determination and utilization of the Hubei Photosensitive Genic Male-sterile Rice (*Oryza sativa* subsp. *japonica*) (in Chinese). *Acta Genet Sin*, 1986, 13: 107–112 [石明松, 邓景扬. 湖北光感核不育水稻的发现、鉴定及其利用途径. 遗传学报, 1986, 13: 107–112]
- 10 Khush G S. Green revolution: The way forward. *Nat Rev Genet*, 2001, 2: 815–822

- 11 Yuan L P. Strategies of hybrid rice breeding (in Chinese). *Hybrid Rice*, 1987, 1: 1–3 [袁隆平. 杂交稻的育种战略设想. 杂交水稻, 1987, 1: 1–3]
- 12 Cheng S H, Liao X Y, Min S K. The background, object and reflect on some issue of Chinese super rice study (in Chinese). *Chin Rice*, 1998, 1: 3–5 [程式华, 廖西元, 闵绍楷. 中国超级稻研究: 背景、目标和有关问题的思考. 中国稻米, 1998, 1: 3–5]
- 13 Yu S B, Li J X, Xu C G, et al. Importance of epistasis as the genetic basis of heterosis in an elite rice hybrid. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1997, 94: 9226–9231
- 14 Zhou G, Chen Y, Yao W, et al. Genetic composition of yield heterosis in an elite rice hybrid. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109: 15847–15852
- 15 Huang J, E Z G, Zhang H L, et al. Workable male sterility systems for hybrid rice: Genetics, biochemistry, molecular biology, and utilization. *Rice*, 2014, 7: 13
- 16 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
- 17 Ding J H, Lu Q, Ouyang Y D, et al. A long noncoding RNA regulates photoperiod-sensitive male sterility, an essential component of hybrid rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109: 2654–2659
- 18 Zhang Q F. Strategies and Practice for Developing Green Super Rice (in Chinese). Beijing: Science Press, 2009. 1–5 [张启发. 绿色超级稻的构想与实践. 北京: 科学出版社, 2009. 1–5]
- 19 Peng S B, Huang J L, Zhong X H, et al. Research strategy in improving fertilizer-nitrogen use efficiency of irrigated rice in China (in Chinese). *Chin Agric Sci*, 2002, 35: 1095–1103 [彭少兵, 黄见良, 钟旭华, 等. 提高中国稻田氮肥利用率的研究策略. 中国农业科学, 2002, 35: 1095–1103]
- 20 Peng S B. Reflection on China's rice production strategies during the transition period (in Chinese). *Sci Sin Vitae*, 2014, 44: 845–850 [彭少兵. 对转型时期水稻生产的战略思考. 中国科学: 生命科学, 2014, 44: 845–850]
- 21 Xiao J H, Luo L J. Molecular breeding for Green Super Rice (in Chinese). *Mol Plant Breed*, 2010, 8: 1054–1058 [肖景华, 罗利军. 水稻分子育种与绿色超级稻. 分子植物育种, 2010, 8: 1054–1058]
- 22 Zhang Q F. Strategies for developing Green Super Rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104: 16402–16409
- 23 Zhang Q F. Strategies for developing Green Super Rice (in Chinese). *Mol Plant Breed*, 2005, 3: 601–602 [张启发. 绿色超级稻培育的设想. 分子植物育种, 2005, 3: 601–602]
- 24 Zhang Q F, Li J Y, Xue Y B, et al. Rice 2020: A call for an international coordinated effort in rice functional genomics. *Mol Plant*, 2008, 1: 715–719
- 25 Jiang Y H, Cai Z C, Xie W B, et al. Rice functional genomics research: Progress and implications for crop genetic improvement. *Biotech Adv*, 2012, 30: 1059–1070
- 26 Zuo J R, Li J Y. Molecular dissection of complex agronomic traits of rice: A team effort by Chinese scientists in recent years. *Nat Sci Rev*, 2014, 1: 253–276
- 27 Du B, Zhang W L, Liu B F, et al. Identification and characterization of Bph14, a gene conferring resistance to brown planthopper in rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106: 22163–22168
- 28 Gamuyao R, Chin J H, Pariasca-Tanaka J, et al. The protein kinase Pstol1 from traditional rice confers tolerance of phosphorus deficiency. *Nature*, 2012, 488: 535–539
- 29 Hu B, Wang W, Ou S J, et al. Variation in *NRT1.1B* contributes to nitrate-use divergence between rice subspecies. *Nat Genet*, 2015, 47: 834–829
- 30 Liu YQ, Wu H, Chen H, et al. A gene cluster encoding lectin receptor kinases confers broad-spectrum and durable insect resistance in rice. *Nat Biotech*, 2015, 33: 301–305
- 31 Hu J, Wang K, Huang W C, et al. The rice pentatricopeptide repeat protein RF5 restores fertility in Hong-Lian cytoplasmic male-sterile lines via a complex with the glycine-rich protein GRP162. *Plant Cell*, 2012, 24: 109–122
- 32 Chen H D, Xie W B, He H, et al. A high-density SNP genotyping array for rice biology and molecular breeding. *Mol Plant*, 2014, 7: 541–553
- 33 Yu H H, Xie W B, Li J, et al. A whole-genome SNP array (RICE6K) for genomic breeding in rice. *Plant Biotech J*, 2014, 12: 28–37
- 34 Zhou D G, Chen W, Lin Z C, et al. Pedigree-based analysis of derivation of genome segments of an elite rice reveals key regions during its breeding. *Plant Biotech J*, 2016, 14: 638–648
- 35 Peng S B. Dilemma and way-out of hybrid rice during the transition period in China (in Chinese). *Acta Agric 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]
- 36 Xie W B, Wang G W, Yuan M, et al. Breeding signatures of rice improvement revealed by a genomic variation map from a large germplasm collection. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2015, 112: E5411–E5419
- 37 Huang X H, Yang S H, Gong J Y, et al. Genomic architecture of heterosis for yield traits in rice. *Nature*, 2016, doi: 10.1038/nature19760

Hybrid rice and Green Super Rice

YU SiBin¹, XIONG Yin¹, XIAO JingHua¹, LUO LiJun² & ZHANG QiFa¹

¹National Key Laboratory of Crop Genetic Improvement, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China;

²Shanghai Agrobiological Gene Center, Shanghai 201106, China

Rice is the most important staple food that feeds more than half of the world's population, particularly in Asia where 90% of rice is consumed. Increasing rice production is essential to meet the demands of a growing human population, with its rising living standards. To address the demand, rice breeders seek new sources of genetic variation and strategies for efficient breeding to enhance the productivity, sustainability and resilience of rice varieties. Over the past sixty years, rice yield has undergone two big leaps, mainly due to the widespread utilization of semidwarf varieties and the exploitation of heterosis by developing hybrid rice. The increase of rice production has made great contributions to global food security. To further increase the yield potential, several approaches such as modification of plant architecture and exploitation of hybrid vigor between the subspecies indica and japonica have been successfully used in development of high-yielding varieties of rice. However, the increased food production with high-yield cultivars requires high-inputs of nutrient, water and labor. Excessive uses of fertilizers, insecticides, and water have resulted in severe problems such as the deterioration of soil, water and environment, as well as the decline of crop productivity. There is a massive challenge as increasing crop production must be achieved in a sustainable manner from less land and reduced inputs. To achieve continuous enhancement of crop production in a sustainable manner, "Green Super Rice" (GSR) with "less input, more production and better environment" was proposed as a new goal for rice breeding and rice production. The concept of GSR focuses on promoting resource saving and environment friendly rice production, while still achieving yield increase and quality improvement. Thus, the new rice varieties should possess the following characteristic: resistances to major insects and diseases in various rice producing regions, improved nutrient-use efficiency, and resistances to drought and other stresses in areas needed. Furthermore, GSR is not only a kind of varieties with the above desirable traits, but also advocates an efficient and environment-friendly crop management. Recently, tremendous achievements have been made in developing and adoption of the GSR cultivars by integrating gene resources, molecular and genomic tools, traditional and molecular breeding strategies, and combined with the application of improved agronomic practices, such as the mechanization and simplification of crop management. The GSR strategies and practices have influenced the prioritization of agricultural research direction and breeding targets, and the policy change for agricultural sustainability in China.

hybrid rice, heterosis, super rice, Green Super Rice, molecular breeding

doi: 10.1360/N972016-01092