

# 水稻籼粳亚种间杂种优势利用研究进展与展望

宋昕蔚, 林建荣, 吴明国\*

中国水稻研究所, 杭州 310006

\* 联系人, E-mail: mingguowu@aliyun.com

2016-09-18 收稿, 2016-09-19 修回, 2016-09-19 接受, 2016-10-17 网络版发表

中国农业科学院科技创新工程、中国农业科学院重点实验室业务费、浙江省常规晚粳稻品种选育、中国水稻研究所基本科研业务费(2014RG001-4)和浙江省自然科学基金(LY13C30005)资助

**摘要** 水稻籼粳亚种间的杂种优势利用对于提高我国水稻产量有着重要的意义. 本文简述了籼粳亚种间杂种优势利用研究的发展历史, 广亲和基因的发现为亚种间杂交水稻选育奠定了理论基础, 国内科研机构相继选育出了以两优培九、协优9308为代表的利用部分籼粳亚种间杂种优势的杂交稻组合, 杂种优势明显. 21世纪以来, 浙江省宁波市农业科学院、中国水稻研究所等科研机构, 利用粳稻不育系与籼粳中间型广亲和恢复系配组, 选育出了“甬优6号”、“甬优12”、“春优58”、“春优84”等典型的籼粳亚种间杂交稻, 杂种优势更加明显, 为水稻籼粳亚种间杂种优势利用开辟了新途径. 本文还总结了籼粳亚种间杂种优势利用研究的现状, 并针对籼粳亚种间杂种优势利用中存在的主要问题, 对未来籼粳亚种间杂种优势利用研究进行了展望, 以期水稻籼粳亚种间杂种优势利用研究提供一点有益的借鉴.

**关键词** 水稻, 籼粳亚种间杂交稻, 杂种优势

袁隆平按水稻杂种优势的利用水平, 提出了把杂交水稻育种分为品种间、亚种间和远缘杂种优势利用3个发展阶段战略设想<sup>[1]</sup>. 水稻品种间杂种优势利用自从20世纪70年代应用于生产以来, 已取得了举世瞩目的成就. 水稻亚种间杂种优势利用, 由于受到籼、粳两个亚种杂交不亲和的影响, 虽然籼粳杂种一代具有比品种间杂种更强大的优势, 但长期以来一直没有在生产上很好地应用<sup>[2]</sup>. 1982年日本学者Ikehashi和Araki<sup>[3]</sup>发现了广亲和基因, 为亚种间杂交水稻选育奠定了理论基础, 国内科研机构相继选育出了以两优培九、协优9308为代表的利用部分籼粳亚种间杂种优势的杂交稻组合<sup>[4,5]</sup>, 杂种优势明显. 21世纪以来, 浙江省宁波市农业科学院、中国水稻研究所等科研机构, 利用粳稻不育系与籼粳中间型广亲和

恢复系配组, 选育出了“甬优6号”、“甬优12”、“春优58”、“春优84”等典型的籼粳亚种间杂交稻<sup>[6~9]</sup>, 杂种优势更加明显, 为水稻籼粳亚种间杂种优势利用开辟了新途径. 根据籼粳交亲本籼粳成分的多少或双亲遗传距离的大小, 我们把水稻籼粳亚种间杂种优势利用分为部分籼粳亚种间杂种优势利用、典型籼粳亚种间杂种优势利用和完全籼粳亚种间杂种优势利用等3个阶段. 可以相信, 在不久的将来, 通过育种家们的不断努力, 一定可以实现籼稻与粳稻自由配组, 利用完全的籼粳亚种间杂种优势. 本文就水稻籼粳亚种间杂种优势利用研究的发展历史、研究现状、存在问题及未来展望作一简要的综述, 以期为我国现阶段以及未来的水稻籼粳亚种间杂种优势利用研究提供一点有益的借鉴.

**引用格式:** 宋昕蔚, 林建荣, 吴明国. 水稻籼粳亚种间杂种优势利用研究进展与展望. 科学通报, 2016, 61: 3778–3786

Song X W, Lin J R, Wu M G. Review and prospect on utilization of heterosis between *indica-japonica* rice subspecies (in Chinese). Chin Sci Bull, 2016, 61: 3778–3786, doi: 10.1360/N972016-01039

## 1 籼粳亚种间杂种优势利用的历史回顾

水稻杂种优势很早就被人们发现,在1926年美国学者Jones首先揭示了水稻杂种优势现象.1930年丁颖<sup>[10]</sup>用早银黏与印度野生稻杂交,培育出每穗达1400粒的巨型水稻.20世纪50年代,杨守仁<sup>[11]</sup>开始从事籼粳杂交稻育种的基础研究工作,阐述了籼粳杂交后代结实率低、性状不易稳定、籼粳稻优点能否结合和杂种优势能否保持与利用等籼粳稻杂交育种的核心问题.20世纪60年代,朱立宏等人<sup>[12]</sup>指出,籼粳稻杂交种具有较强的杂种优势,主要表现为植株高大、茎粗抗倒、根系发达、穗大粒多、发芽势分蘖势强、再生力抗逆力强等特点.20世纪70年代,杨守仁<sup>[13]</sup>提出了部分利用籼粳杂种优势的观点;杨振玉<sup>[14]</sup>也提出“籼粳架桥”亲和、有利基因交换、差异适度的协调发展观点,并通过“籼粳架桥”制恢技术,培育出有部分籼稻亲缘的恢恢系C57,实现了籼粳亚种杂种优势的部分利用.

20世纪80年代以来,随着水稻广亲和基因理论的提出<sup>[3]</sup>以及光温敏核不育水稻材料的发现<sup>[15]</sup>,我国籼粳亚种间杂种优势利用开始摆脱恢保关系及籼粳杂种 $F_1$ 不育的制约,逐步走向籼粳配组自由、利用籼粳杂种优势的阶段.袁隆平指出,利用强大的籼粳杂种优势是两系法杂交水稻育种的战略重点,应用广亲和基因与两系光温敏不育系可以实现籼粳亚种间杂种优势的直接利用<sup>[16]</sup>.经过多年努力,湖南杂交水稻研究中心采用广亲和基因与光温敏核不育基因相结合的方法,成功培育出广亲和两系不育系培矮64S<sup>[17]</sup>,为实现两系法籼粳自由配组和亚种间杂种优势直接利用提供了契机,随后江苏省农业科学院吕川根和邹江石<sup>[14]</sup>用培矮64S培育出最具代表性的部分籼粳亚种间两系杂交稻组合两优培九,在生产上得到大面积推广应用.此外,中国水稻研究所在三系法籼粳亚种间杂种优势利用研究方面,培育出协优9308等部分籼粳亚种间杂交稻强优势组合<sup>[5]</sup>.

21世纪初,浙江省部分科研机构率先在粳不籼恢亚种间杂种优势利用研究方面取得重要突破.如浙江省宁波市农业科学院通过滇型粳型不育系与籼粳中间型广亲和恢系配组,培育出甬优6号<sup>[6]</sup>等典型的粳不籼恢亚种间杂交稻组合,无论在产量上还是在株型上都较以往的杂交粳稻有很大的改进和提高,为水稻籼粳亚种间杂种优势利用开辟了一条新途径.

## 2 籼粳亚种间杂种优势利用的现状

### 2.1 基础理论研究

(i) 广亲和基因及其利用价值. 籼粳亚种间杂种优势利用的最大障碍,是籼粳杂种 $F_1$ 的不亲和性.1982年, Ikehashi和Araki<sup>[3]</sup>确定了广亲和性的遗传育种价值,首次提出“水稻广亲和现象”,发现一些中间型水稻材料与籼、粳稻杂交的 $F_1$ 代都能正常结实,并将这些中间型品种称之为广亲和品种.随后通过广亲和性遗传特性的研究, Ikehashi和Araki<sup>[18]</sup>提出了一个遗传模型来解释广亲和现象,即控制广亲和的基因座 $S_5$ 有3个等位基因,分别是中性等位基因 $S_5^n$ 、籼性等位基因 $S_5^i$ 和粳性等位基因 $S_5^j$ ,而 $S_5^n$ 的存在使得籼粳杂交组合出现亲和作用;不少学者利用形态学标记证明 $S_5$ 位于6号染色体<sup>[19,20]</sup>.2008年,Chen等人<sup>[21]</sup>克隆了控制水稻杂种雌配子育性基因座位上的广亲和基因 $S_5$ ,提出 $S_5$ 基因座上三等位基因系统模式: $S_5$ 编码的1个天冬氨酰蛋白酶,通过控制雌配子的育性来影响水稻结实率; $S_5$ 在籼粳稻中的等位基因 $S_5^i$ 和 $S_5^j$ 之间仅有2个碱基的差别,导致相应蛋白质中2个氨基酸的替换,造成其杂交不育;广亲和品种的 $S_5^n$ 则在其编码蛋白的N末端有一个大片段序列的缺失,造成蛋白亚细胞定位的改变,进而导致部分功能的丧失,因此,无论与籼稻或者粳稻杂交,都不会影响杂种 $F_1$ 的育性.杨杰等人<sup>[22]</sup>根据水稻广亲和 $S_5$ 等位基因序列存在136 bp缺失的特征,设计了InDel标记S5136,筛选到了13份具有广亲和基因的材料,说明该标记可用于 $S_5^n$ 基因资源的筛选、分子标记辅助选择育种.

广亲和基因经常规杂交转育后,其性状可遗传,因而能够在育种中广泛应用.如广亲和基因与矮秆基因相结合,可克服亚种间杂种株高超亲的问题;广亲和基因可与光温敏核不育基因重组,选育出两系光温敏核广亲和不育系;广亲和基因与恢系基因重组,为三系法利用籼粳亚种间杂种优势提供了可能<sup>[23]</sup>.国家杂交水稻工程技术研究中心等单位,通过广亲和材料与籼型或粳型恢系杂交,使广亲和基因与恢系基因重组在同一个体内,相继育成一批对野败细胞质具有较好恢复力的广亲和恢系,如以爪哇型品种为供体育成的轮回422,培311等<sup>[24]</sup>.近年来,林建荣等人<sup>[23]</sup>通过籼粳杂交、广亲和特性鉴定以及育性恢复能力测定等手段,选育出多个籼粳中间型广亲和恢系,这些恢系均具有良好的广

亲和性,且都能恢复溲型、BT型、矮败型等粳稻不育系以及野败型、印水型等籼稻不育系的育性,恢复谱广,在三系法籼粳亚种间杂种优势利用中具有良好的应用前景。

(ii) 双亲遗传距离与杂种优势的关系. 水稻杂种优势的大小与双亲的亲缘距离关系密切,大量研究表明,杂种优势的大小存在着籼粳交>籼爪交>梗爪交>籼籼交>梗梗交的趋势<sup>[25]</sup>. 我国在20世纪70~80年代广泛开展了水稻杂种优势与双亲亲缘相关性的研究,结果表明遗传距离的大小与杂种优势的强弱存在极显著的正相关( $r=0.5814$ ),用它进行杂种优势预报,符合率达80%<sup>[26]</sup>. 杨振玉和刘万友<sup>[27]</sup>利用不同的籼粳亲本做杂交,研究双亲遗传距离与杂种优势的关系,结果表明,双亲程氏指数差值与亚种间杂种 $F_1$ 全株干物质重呈极显著正相关( $r=0.87$ ),当双亲程氏指数差值大于14时,亚种间杂种 $F_1$ 的生物优势极强;当双亲程氏指数差值介于6~13之间时,生物优势和结实率均较高,经济优势较强. 赵小燕等人<sup>[28]</sup>利用21对InDel1引物,分析亲本的InDel遗传距离与杂种优势的相关性,结果表明,InDel遗传距离与每穗总粒数、每穗实粒数、单株产量呈极显著正相关,与单株有效穗数呈显著正相关,与结实率、千粒重的相关性不显著. 而于亚辉等以籼粳重组自交系和梗型光温敏核不育系及其杂交 $F_1$ 为材料,利用程氏指数法和分子标记法分析亲本的籼粳成分与杂种优势的关系及遗传基础,结果表明,Chr.8、Chr.11和Chr.12的籼粳成分与 $F_1$ 产量及杂种优势关系密切,但双亲的遗传距离与 $F_1$ 产量和相关性状及杂种优势没有明显的关系<sup>[29]</sup>.

(iii) 籼粳亚种间杂种优势预测研究. 亲本间的遗传差异是产生杂种优势的根本原因,而亲本间的遗传差异可用遗传距离来衡量,因此只要能够正确地度量亲本间的遗传差异,就可一定程度上预测杂种优势. 以DNA结构多态性为基础的分子标记技术的发展为杂种优势研究提供了新手段,可通过分子标记研究亲本间遗传差异与杂种优势的关系,进而预测杂种优势. 桂君梅等人<sup>[30]</sup>征集浙江省多家育种单位培育的24个籼粳杂交组合和梗梗杂交组合,选用18对InDel分子标记引物,检测水稻样品在InDel位点上的梗型基因频率,准确判别出所有参试材料的籼粳属性,研究结果表明籼粳杂交稻品种的2年小区籽粒产量分别比梗梗杂交稻品种增产12.47%和14.89%,表现十分明显的产量竞争优势,表明可利

用InDel标记进行籼粳属性鉴定,进而预测籼粳亚种间杂交稻的杂种优势.

## 2.2 籼粳亚种间杂种优势利用研究进展

(i) 三系法杂种优势利用. 通过三系法利用水稻籼粳亚种间的杂种优势,主要有籼不粳恢(籼型不育系/梗型恢复系)与粳不籼恢(梗型不育系/籼型恢复系)两条途径. 马荣荣等人<sup>[31]</sup>认为,近年来随着超级稻育种技术不断提升,籼粳杂种优势利用途径正从“籼不粳恢”向“粳不籼恢”发展. 程式华<sup>[32]</sup>指出,大量的测交结果表明,用籼粳中间型恢复系作亲本能最大程度协调杂种产量潜力的提高与株型理想配置的统一. 近年来,浙江省利用梗型不育系与籼粳中间型广亲和恢复系配组,选育出以甬优系列、春优系列、浙优系列为代表的典型粳不籼恢亚种间杂交稻组合<sup>[6~9,33,34]</sup>,在生产上显示出良好的发展势头,表现出杂种优势强、产量潜力大等优点.

浙江省近年来选育的典型粳不籼恢亚种间杂交稻组合的产量和主要经济性状表现见表1(数据来源于国家水稻数据中心,中国水稻品种及其系谱数据库等, <http://www.ricedata.cn/variety/>),其中甬优12、甬优538、春优84和浙优18已先后被国家农业部确认为籼粳亚种间超级杂交稻. 这些杂交稻组合的区试增产幅度在5.7%~26.9%之间,最高的春优658增幅达到26.9%,以籼粳亚种间杂交稻组合甬优9号为对照的3个组合比对照的增产幅度也在10%左右,杂种优势非常明显. 近年来,甬优系列和春优系列粳不籼恢亚种间杂交稻在浙江省生产上也屡创高产纪录,2012年位于浙江省宁波市鄞州区的甬优12超级稻百亩示范方,平均产量达14.45 t/hm<sup>2</sup>; 2015年在浙江省宁波市宁海县的春优927百亩示范方,达到了15.23 t/hm<sup>2</sup>,平均亩产超千公斤,这充分说明了粳不籼恢亚种间杂交稻组合的超高产特性. 在主要经济性状方面,粳不籼恢亚种间杂交稻组合均表现为株型高大、有效穗中等或较少、穗型特大、全生育期较长、结实率较高等共性. 粳不籼恢亚种间杂交稻与以往杂交粳稻相比,在前期就表现出生长快、苗高大、营养生长旺盛、繁茂性更好(图1(a)); 粳不籼恢亚种间杂交稻与杂交籼稻相比,营养生长期繁茂性更好,茎秆更为粗壮(图1(b)),这为后期的生殖生长奠定了良好的基础.

粳不籼恢亚种间杂交稻的杂种优势来源于双亲的亲缘关系较远,产量优势主要体现在大穗、较高结

表 1 粳不籼恢亚种间杂交稻组合的浙江省区试表现

Table 1 The regional test performance of japonica-indica hybrid rice combination in Zhejiang Province

| 组合     | 参试年份      | 对照品种 | 产量<br>(t/hm) | 比对照CK<br>(%) | 生育期<br>(d) | 株高<br>(cm) | 有效穗<br>( $\times 10^4 \text{ hm}^{-2}$ ) | 每穗<br>粒数 | 结实率<br>(%) | 千粒重<br>(g) |
|--------|-----------|------|--------------|--------------|------------|------------|------------------------------------------|----------|------------|------------|
| 甬优9号   | 2004~2005 | 秀水63 | 8.95         | 16.2         | 155.5      | 121.3      | 255.0                                    | 195.4    | 77.4       | 26.4       |
| 甬优12号  | 2007~2008 | 秀水09 | 8.48         | 16.2         | 154.1      | 120.9      | 184.5                                    | 327.0    | 72.4       | 22.5       |
| 甬优538  | 2011~2012 | 嘉优2号 | 10.78        | 26.3         | 153.5      | 114.0      | 210.0                                    | 289.2    | 84.9       | 22.5       |
| 甬优1540 | 2011~2012 | 甬优9号 | 10.13        | 5.7          | 146.5      | 117.5      | 196.5                                    | 255.3    | 85.6       | 23.3       |
| 浙优18   | 2010~2011 | 甬优9号 | 9.93         | 7.9          | 153.6      | 122.0      | 195.0                                    | 306.1    | 76.3       | 23.2       |
| 春优58   | 2005~2006 | 秀水63 | 9.28         | 25.1         | 150.6      | 124.4      | 261.0                                    | 208.4    | 83.4       | 23.9       |
| 春优658  | 2007~2008 | 秀水09 | 9.26         | 26.9         | 148.5      | 121.2      | 234.0                                    | 208.4    | 83.0       | 23.8       |
| 春优84   | 2010~2011 | 嘉优2号 | 10.29        | 22.9         | 156.7      | 120.0      | 210.0                                    | 244.9    | 83.6       | 25.2       |
| 春优927  | 2014~2015 | 甬优9号 | 10.24        | 18.1         | 159.5      | 119.1      | 172.5                                    | 305.5    | 84.9       | 24.1       |

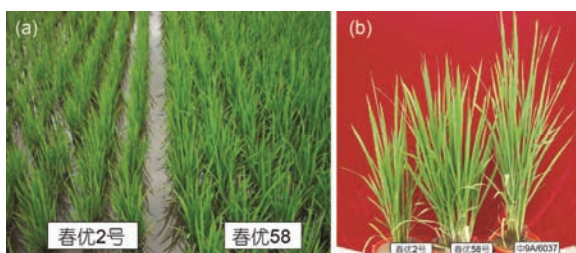


图 1 粳不籼恢亚种间杂交稻与杂交粳稻、杂交籼稻生长优势对比。(a) 春优 2 号: 杂交粳稻, 春优 58: 粳不籼恢亚种间杂交稻; (b) 春优 2 号: 杂交粳稻, 春优 58: 粳不籼恢亚种间杂交稻中 9A/6037: 杂交籼稻

Figure 1 Growth advantage comparison between indica-japonica hybrid rice and Japonica hybrid rice, indica hybrid rice. (a) Chunyou 2: Indica-japonica hybrid rice, Chunyou 58: Japonica hybrid rice, (b) Chunyou 2: Indica-japonica hybrid rice, Chunyou 58: Japonica hybrid rice, Zhong 9 A/6037: indica hybrid rice

实率等方面; 恢复系具有广亲和特性以及杂种一代茎秆粗壮、抗倒性好是营养优势转化为产量优势的保证。韦还和等人<sup>[35]</sup>利用常规高产品种与甬优系列进行了高产生理形态特征的比较研究, 表明甬优系列籼粳杂交稻每穗粒数多、库容大, 光合物质生产能力强且同化物输出能力强, 根系生物量大、根系活力强且后期不早衰, 上部3叶大且直挺、植株较高大且茎秆抗倒性强。

籼粳中间型广亲和恢复系在粳不籼恢亚种间杂种优势利用中的价值已被实践所证明, 由于其恢复谱广, 可以进一步在籼不梗恢亚种间杂种优势利用中发挥这些材料的作用, 实现“一系两用”<sup>[44]</sup>。以大柱头、高外露率的籼稻不育系与籼粳中间型广亲和恢复系配组, 有利于授粉, 提高杂交水稻种子产量, 如中

国水稻研究所利用优质籼型不育系五丰A与籼粳中间型广亲和恢复系C84配组, 还成功选育出籼不梗恢亚种间杂交稻五优84, 并通过广东省品种审定<sup>[36]</sup>。

(ii) 两系法杂种优势利用。通过两系法利用水稻籼粳亚种间的杂种优势, 目前主要是通过利用携带广亲和基因、具有一定梗型亲缘的籼型两系不育系与粼型或偏粼型材料配组。如湖南杂交水稻研究中心利用具有部分梗型血缘的籼型两系不育系Y58S与9311、远恢2号等籼稻材料配组, 选育出杂种优势强的两系超级稻组合Y两优1号和Y两优2号, 均具有超高产、株叶形态优良、丰产性好、米质优良、抗逆性强、适应性广等特点<sup>[37~39]</sup>, 其中Y两优2号被袁隆平确定为第三期超级杂交水稻攻关首选苗头品种, 突破了超级杂交稻第三期亩产900 kg大关。第四期超级杂交稻重点苗头组合Y两优900是以Y58S为母本、籼粳交选育的感光型强优恢复系R900为父本配组育成的籼粳亚种间杂交稻, 采用了广亲和光温敏不育系与籼粳中间型恢复系配组的途径, 杂种优势强, 2014年首次实现了超级稻百亩片过千公斤的目标<sup>[40]</sup>。湖南杂交水稻研究中心还利用两系不育系广湘24S与籼粳交选育的强优恢复系R900配组, 选育成产量潜力更高的强优势杂交稻组合超优1000, 该品种产量分别较Y两优1号、9311增产25.5%和39.3%, 库容量大和生物量高是其具超高产潜力的关键原因<sup>[41]</sup>。此外, 上海市浦东新区农业技术推广中心利用光温敏晚粳不育系矮粳15S和籼粳中间型恢复系T22组配选育了较典型的籼粳亚种间两系杂交稻浦优22, 具有株型优良、熟期早、产量高、适种范围广、食味品质较好

等优点<sup>[42]</sup>。

### 3 籼粳亚种间杂种优势利用研究存在的问题与未来展望

#### 3.1 扩大亲缘关系, 增强杂种优势

水稻杂种优势的大小往往取决于双亲的遗传差异以及性状互补等因素, 因此杂交稻双亲之间的亲缘距离是杂种一代产生杂种优势的遗传基础。籼粳亚种间杂种优势利用研究的历史与现状表明, 籼粳亚种间杂交稻的杂种优势大小与其双亲间的遗传距离同样关系密切。在籼粳亚种间杂种优势利用的起步阶段, 育种家通过遗传改良手段, 利用籼稻与掺入部分粳稻血缘的籼稻配组, 或者粳稻与掺入部分籼稻血缘的粳稻配组, 适当扩大双亲的亲缘关系, 培育出具有部分籼粳亚种间杂种优势的杂交稻组合, 已在水稻增产增收方面发挥了很大的作用<sup>[43]</sup>。近年来, 浙江的育种工作者利用籼稻不育系或粳稻不育系与籼粳中间型广亲和恢复系配组, 双亲的亲缘距离进一步扩大, 所选育出的三系法典型籼粳亚种间杂交稻, 杂种优势更加明显, 目前已形成了甬优、春优、浙优、嘉优等系列强优势籼粳亚种间杂交稻组合<sup>[6-9,33,34]</sup>, 应用范围逐年扩大, 在我国南方稻区的影响力也逐年提升。因此, 未来籼粳亚种间杂交稻杂种优势的进一步增强必须通过继续扩大亲本间的亲缘关系来实现, 在广亲和基因的参与下, 籼稻与粳稻实现自由配组, 利用真正意义上的完全籼粳亚种间杂种优势, 杂种优势有望在现有三系法典型籼粳亚种间杂交稻的基础上进一步大幅度提升。

在两系法籼粳亚种间杂种优势利用研究方面, 湖南杂交水稻研究中心利用带有一定粳稻成分的广适性光温敏不育系培矮64S<sup>[17]</sup>、Y58S<sup>[37]</sup>等材料, 与籼型或偏籼型恢复系配组, 选育出两优培九、Y两优1号、Y两优2号、Y两优900、超优1000等强优势部分籼粳亚种间杂交稻组合<sup>[4,38-41]</sup>, 均表现出较大的产量优势。然而, 目前两系法籼粳亚种间杂交稻只是利用了部分籼粳亚种间的杂种优势, 与三系法籼粳亚种间杂交稻相比, 较典型的籼粳亚种间杂交稻组合还很少, 其产量潜力还有较大的提升空间。因此, 未来两系法籼粳亚种间杂种优势利用研究, 应侧重于进一步扩大双亲的亲缘关系, 具体来讲, 可以从以下几方面着手: (1) 利用现有籼稻两系不育系与籼粳中间

型广亲和恢复系配组; (2) 利用中粳型两系不育系与籼粳中间型广亲和恢复系配组; (3) 选育籼粳中间型广亲和两系不育系, 再与丰产性好的早熟晚粳或中粳材料配组; (4) 以广亲和基因为桥梁, 利用籼稻与粳稻直接配组, 选育两系法籼粳亚种间杂交稻<sup>[43]</sup>。通过这4种方法, 有望在目前两系法部分籼粳亚种间杂种优势的基础上, 选育出更加典型的籼粳亚种间杂交稻, 以达到进一步增强杂种优势、提高产量潜力的目的。

#### 3.2 优化亲本特性, 提升制种产量

目前生产上利用粳稻不育系与籼粳中间型广亲和恢复系配组的“粳不粼恢”亚种间杂交稻, 由于粳稻不育系一般柱头不外露或外露率较低, 而且花时较迟, 而籼粳中间型广亲和恢复系往往花时较早, 两者的花时差在1 h左右, 所以目前生产上利用的粳不粼恢亚种间杂交稻组合制种产量还较低, 造成杂交稻种子生产量偏小, 种子成本较高, 影响了在生产上的大面积推广应用<sup>[44]</sup>。

根据现阶段籼粳交配组所采用的亲本均为掺籼或掺粳的形式, 可以设想在选配粳不粼恢型杂交稻组合时, 选育具有部分籼型基因的偏粳型不育系或者具有部分粳型基因的偏籼型恢复系进行配组, 使不育系开花提前或者恢复系开花延后, 进而缩小两者开花时差, 可提高制种产量<sup>[23,45]</sup>。另外, 林建荣等人<sup>[45]</sup>研究认为, 粳稻不育系改良在保持早花时的前提下, 重点改造其柱头外露率, 培育高柱头外露率和早花时的粳稻不育系, 可以明显提升制种产量, 这对解决粳不粼恢亚种间杂交稻制种产量低的技术障碍具有重要作用。因此, 要解决“粳不粼恢”亚种间杂交稻制种产量偏低问题比较有效的办法, 就是从粳型不育系和籼粳中间型广亲和恢复系的开花制种特性改良方面着手, 通过籼粳杂交从籼稻材料中导入柱头外露率和早花时基因, 同时选育籼稻成分适当、花时相对较迟、花药大、花粉量足、花粉抗风性好的籼粳中间型广亲和恢复系, 以缩小父母本的花时差, 提高异交结实率, 降低种子生产成本<sup>[43]</sup>。

在两系法的亲本开花制种特性改良方面, 重点可以改良不育系的花时和柱头外露率这两个性状。一方面通过选育或利用早花时、高柱头外露率的籼稻两系不育系或中粳型两系不育系, 与籼粳中间型广亲和恢复系配组, 提高制种产量; 另一方面可以利用偏籼型两系不育系与籼粳中间型广亲和恢复系杂交,

选育大穗型的高异交结实率籼粳中间型广亲和两系不育系, 再与丰产性好的早熟晚粳或中粳材料配组<sup>[43]</sup>。通过这两条途径, 可以另辟蹊径, 选育出杂种优势强、制种产量高的两系法籼粳亚种间杂交稻, 以解决目前“粳不籼恢”亚种间杂交稻制种产量偏低的问题。

### 3.3 利用现代技术, 提高育种效率

随着水稻全基因组序列的公布<sup>[46]</sup>, 相关研究已经步入基因组学及后基因组学时代, 相信未来会有更多的基因被定位和克隆, 利用分子设计育种来培育超高产籼粳亚种间杂交稻将成为现实。此外, 张启发等人<sup>[47]</sup>提出了“绿色超级稻”的概念, 其基本思路是将品种资源研究、基因组研究和分子技术育种紧密结合, 加强水稻重要性状生物学基础的研究和基因发掘, 培育抗病、抗虫、抗逆、营养高效、高产、优质的新品种。因此, 未来水稻籼粳亚种间杂种优势利用研究, 除了水稻产量性状外, 还应更多地考虑环境友好、绿色高效等方面的内容。在籼粳亚种间杂交稻育种材料改良方面, 育种亲本的选择必须考虑广亲和性、籼粳属性、恢复能力、花时、生育期、农艺性状等诸多优良不育系和恢复系必备的性状, 在材料创制和杂交后代的筛选过程中, 也要利用转基因技术、分子标记辅助选择技术、籼粳成分分子标记鉴定等现代分子技术手段, 对诸多农艺性状和目标基因进行定向改良和有效鉴定, 才能选育出符合现代育种目标的籼粳亚种间杂交稻育种材料。

长期以来, 通过杂交育种实现作物优良基因的重组, 是作物遗传改良和材料创制的重要手段, 但由

于通过杂交育种实现基因重组往往具有随机性, 育种的定向性较欠缺, 而且选育周期长, 育种效率较低, 已难以满足现代育种在定向改良和快速改良方面提出的更高要求。近年来发展起来的基因组编辑技术(CRISPR/Cas9系统)具有简单易行、突变效率高、成本低、多靶点同时突变等优越性<sup>[48~50]</sup>, 利用基因组编辑技术可以定点敲除不利基因, 从而实现目标性状的精准改良, 无疑会大大提高作物定向遗传改良效率。更为重要的是, 由于包含表达位点特异核酸酶的T-DNA插入位点与靶位点的独立性, 精准改良的转基因植株通过自交或者回交的手段, 可以分离出只含有靶位点编辑而不含转基因片段的精准遗传改良株系。基因组编辑技术在水稻的定向改良方面, Huang等人<sup>[51]</sup>通过对显性基因 $Xa5$ 进行定点敲除, 使隐性基因 $xa5$ 发挥其抗性; Shan等人<sup>[52,53]</sup>利用基因组编辑技术, 对包括香味基因 $OsBADH2$ 、直立密穗基因 $OsDEP1$ 、大穗基因 $OsCKX2$ 、半矮化基因 $OsSD1$ 等进行了定向改良; Feng等人<sup>[54]</sup>对水稻 $ROC5$ ,  $OsWaxy$ 基因进行突变, 可用于水稻卷叶育种及糯性育种。预计未来基因组编辑技术将广泛应用于水稻等作物的精准遗传改良, 尤其是籼粳亚种间杂种优势利用研究的不育系、恢复系等育种亲本材料的定向改良方面, 如光(温)敏核不育材料的定向创制、花时和柱头外露性状的改良、籼粳成分的调节、抗性基因的定向改良、穗型和粒型基因的改良、米质性状的定向育种、生育期基因的改造以及株型的定向塑造等, 都可以尝试通过基因组编辑技术, 进行快速定向改良, 以高效创制出符合现代育种目标的优异亲本材料, 加快水稻籼粳亚种间杂种优势利用研究的发展进程。

### 参考文献

- 1 Yuan L P. A tentative plan for the breeding of hybrid rice (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, 2: 1-3]
- 2 Yang Z Y, Gao Y, Zhao Y X, et al. Progress in research on utilization of vigor in hybrids between *indica* and *japonica* rice subspecies (in Chinese). *Acta Agron Sin*, 1996, 22: 422-429 [杨振玉, 高勇, 赵迎喜, 等. 水稻籼粳亚种间杂种优势利用研究进展. *作物学报*, 1996, 22: 422-429]
- 3 Ikehashi H, Araki H. Variety screening of compatibility types revealed in  $F_1$  fertility of distant cross in rice. *Jpn J Breed*, 1984, 34: 304-313
- 4 Lü C G, Zou J S. Theory and practice on breeding of two-line hybrid rice, *Liangyoupeijiu* (in Chinese). *Sci Agric Sin*, 2016, 49: 1635-1645 [吕川根, 邹江石. 两系法杂交稻两优培九育种的理论与实践. *中国农业科学*, 2016, 49: 1635-1645]
- 5 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 重组自交系的分子遗传图谱构建. *分子植物育种*, 2008, 6: 861-866]

- 6 Xu D H, Wang X Y, Ma R R, et al. Analysis on physiological properties of the heavy panicle type of *indica-japonica* inter-subspecific hybrid rice Yongyou 6 (in Chinese). *Sci Agric Sin*, 2010, 43: 4796–4804 [许德海, 王晓燕, 马荣荣, 等. 重穗型籼粳杂交稻甬优 6 号超高产生理特性. *中国农业科学*, 2010, 43: 4796–4804]
- 7 Wei H H, Li C, Zhang H C, et al. Plant-type characteristics in populations with different yield of Yongyou 12 (in Chinese). *Acta Agron Sin*, 2014, 40: 2160–2168 [韦还和, 李超, 张洪程, 等. 水稻甬优 12 不同产量群体的株型特征. *作物学报*, 2014, 40: 2160–2168]
- 8 Wu M G, Lin J R, Song X W, et al. Breeding of *indica-japonica* hybrid rice combination Chunyou 58 with super high yield (in Chinese). *Hybrid Rice*, 2007, 22: 17–19 [吴明国, 林建荣, 宋昕蔚, 等. 籼粳亚种间超高产杂交水稻新组合春优 58 的选育. *杂交水稻*, 2007, 22: 17–19]
- 9 Wu M G, Lin J R, Song X W, et al. Breeding of new *japonica-indica* hybrid rice combination Chunyou 84 (in Chinese). *Hybrid Rice*, 2014, 29: 19–21 [吴明国, 林建荣, 宋昕蔚, 等. 籼粳亚种间杂交水稻新组合春优 84 的选育. *杂交水稻*, 2014, 29: 19–21]
- 10 Ding Y. Guangdong wild rice and a new species from the field of wild rice (in Chinese). *J Agric Assoc China*, 1933, (114): 205–217 [丁颖. 广东野生稻及由野稻育成之新种. *中华农学会报*, 1933, (114): 205–217]
- 11 Yang S R. Study on the problem of *indica-japonica* hybrid (in Chinese). *Agric J*, 1959, 10: 256–268 [杨守仁. 籼粳杂交问题之研究. *农业学报*, 1959, 10: 256–268]
- 12 Zhu L H, Zhou Y Z, Tao S C. Study on the cross breeding of *japonica* rice (in Chinese). *Acta Agronom Sin*, 1964, 3: 69–86 [朱立宏, 周毓珍, 陶世昌. 粳稻杂交育种研究. *作物学报*, 1964, 3: 69–86]
- 13 Yang S R. Study on breeding of *indica-japonica* acrobatics (in Chinese). *Genet Commun*, 1973, (2): 34–38 [杨守仁. 籼粳杂育种研究. *遗传学通讯*, 1973, (2): 34–38]
- 14 Yang Z Y. Progresses in the breeding of *japonica* hybrid rice (in Chinese). *Hybrid Rice*, 1994, 19: 46–49 [杨振玉. 粳型杂交水稻育种的进展. *杂交水稻*, 1994, 19: 46–49]
- 15 Shi M S. The discovery and study of the photosensitive recessive male-sterile rice (in Chinese). *Sci Agric Sin*, 1985, 5: 44–48 [石明松. 对光照长度敏感的隐性雄性不育水稻的发现与初步研究. *中国农业科学*, 1985, 5: 44–48]
- 16 Yuan L P. Progress of two-line system hybrid rice breeding (in Chinese). *Sci Agric Sin*, 1990, 23: 1–6 [袁隆平. 两系法杂交水稻研究的进展. *中国农业科学*, 1990, 23: 1–6]
- 17 Luo X H, Qiu Z Z, Li R H. Pei-Ai64S—a dual-purpose sterile line whose sterility is induced by low critical temperature (in Chinese). *Hybrid Rice*, 1992, 7: 27–29 [罗孝和, 邱趾忠, 李任华. 导致不育临界温度低的两用不育系培矮 64S. *杂交水稻*, 1992, 7: 27–29]
- 18 Ikehashi H, Araki H. Genetics of  $F_1$  sterility in remote crosses of rice. In: IRRI, ed. *Rice Genetics*. Manila: IRRI, 1986. 119–130
- 19 Li H B, Tang L H, Zou J S. Marker-based analysis of wide compatibility in rice (in Chinese). *Hybrid Rice*, 1991, 6: 22–24 [李和标, 汤陵华, 邹江石. 水稻广亲和性的标记性状分析. *杂交水稻*, 1991, 6: 22–24]
- 20 Yanagihara S, McCouch S R, Ikehashi H, et al. Molecular analysis of the inheritance hybrids of rice. *Theor Appl Genet*, 1995, 90: 182–188
- 21 Chen J J, Ding J H, Yao J L, et al. A triallelic system of S5 is a major regulator of the reproductive barrier and compatibility of *indica-japonica* hybrids in rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105: 11436–11441
- 22 Yang J, Wang J, Zhong W G, et al. Development and application of a functional marker for wide compatibility gene  $S_{5-n}$  of rice (in Chinese). *Acta Agron Sin*, 2009, 35: 2000–2007 [杨杰, 王军, 钟维功, 等. 水稻广亲和基因  $S_{5-n}$  的功能标记开发及其应用. *作物学报*, 2009, 35: 2000–2007]
- 23 Lin J R, Song X W, Wu M G. Biological characteristics and heterosis utilization of four *indica-japonica* intermediate type restorer lines with wide compatibility (in Chinese). *Chin J Rice Sci*, 2012, 26: 656–662 [林建荣, 宋昕蔚, 吴明国. 4 份籼粳中间型广亲和恢复系的生物学特性及其杂种优势利用. *中国水稻科学*, 2012, 26: 656–662]
- 24 Zhang H L, Deng Y D. Selection of new wide compatibility R lines by using Lun-hui 422 and performance of their combinations (in Chinese). *Hybrid Rice*, 1991, 6: 29–33 [张慧廉, 邓应德. 利用轮回 422 杂交选育广亲和恢复系及其测配表现. *杂交水稻*, 1991, 6: 29–33]
- 25 Yuan L P. Study development on breeding of super hybrid rice. *China Rice*, 2008, (1): 1–3 [袁隆平. 超级杂交水稻育种研究的进展. *中国稻米*, 2008, (1): 1–3]
- 26 Yuan L P, Chen H X. Breeding and Cultivation of Hybrid Rice (in Chinese). Changsha: Hunan Publishing House of Science and Technology, 1988. 25–26, 120–125 [袁隆平, 陈洪新. 杂交水稻育种栽培学. 长沙: 湖南科学技术出版社, 1988. 25–26, 120–125]
- 27 Yang Z Y, Liu W Y. Classification of the *Flinter*-subspecific hybrids between *indica* and *japonica* and its relation to the  $F_1$  hybrid vigor (in Chinese). *Chin J Rice Sci*, 1991, 5: 151–156 [杨振立, 刘万友. 籼粳亚种  $F_1$  的分类及其杂种优势关系的研究. *中国水稻科学*, 1991, 5: 151–156]
- 28 Zhao X Y, Ye S H, Li X H, et al. Identification of *indica-japonica* attribute and prediction of heterosis using InDel markers in rice (in Chinese). *Acta Agric Zhejiang*, 2015, 27: 1309–1316 [赵小燕, 叶胜海, 李小华, 等. InDel 标记鉴定水稻籼粳属性及预测杂种优势. *浙江农业学报*, 2015, 27: 1309–1316]
- 29 Yu Y H, Liu Y, Li Z Y, et al. Relationship between *indica-japonica* index of parents and heterosis of hybrid and its genetic basis in *japonica* two line hybrid rice (in Chinese). *Acta Agron Sin*, 2016, 42: 648–657 [于亚辉, 刘郁, 李振宇, 等. 亲本籼粳成分与两系杂交粳稻杂种优势的关系及遗传基础. *作物学报*, 2016, 42: 648–657]

- 30 Gui J M, Wang Y L, Fan X J, et al. Comparison the heterosis of *indica-japonica* hybrids and *japonica-japonica* hybrids using InDel markers (in Chinese). *Sci Agric Sin*, 2016, 49: 219–231 [桂君梅, 王友林, 范小娟, 等. 基于 InDel 分子标记的籼粳杂交稻与粳粳杂交稻的杂种优势比较研究. *中国农业科学*, 2016, 49: 219–231]
- 31 Ma R R, Xu D H, Wang X Y, et al. Heterosis on plant morphology of Yongyou 6, an *indica-japonica* inter-subspecific super high yielding hybrid rice (in Chinese). *Chin J Rice Sci*, 2007, 21: 281–286 [马荣荣, 许德海, 王晓燕, 等. 籼粳亚种间杂交稻甬优 6 号超高产株形特征与竞争优势分析. *中国水稻科学*, 2007, 21: 281–286]
- 32 Cheng S H. Breeding technique innovation and application of China's super rice (in Chinese). *Sci Agric Sin*, 2016, 49: 205–206 [程式华. 中国超级稻育种技术创新与应用. *中国农业科学*, 2016, 49: 205–206]
- 33 Wang Y L, Wang J J, Zhang L X, et al. Characteristics and cultivation techniques of hybrid rice, Zheyong 18 (in Chinese). *Acta Agric Zhejiang*, 2013, (4): 364–366 [王林友, 王建军, 张礼霞, 等. 杂交稻浙优 18 特征特性及栽培技术. *浙江农业科学*, 2013, (4): 364–366]
- 34 Lin J R, Wu M G, Song X W, et al. Chunyou 658, a new inter-subspecific hybrid rice combination with high yield (in Chinese). *Hybrid Rice*, 2009, 24: 84–85 [林建荣, 吴明国, 宋昕蔚, 等. 籼粳亚种间高产杂交水稻新组合春优 658. *杂交水稻*, 2009, 24: 84–85]
- 35 Wei H H, Li C, Meng T Y, et al. Research advances in physiological characteristics and high-yielding cultivation of Yongyou *japonica/indica* hybrid rice (in Chinese). *J Yangzhou Univ (Agric Life Sci Ed)*, 2015, 36: 79–84 [韦还和, 李超, 孟天瑶, 等. 甬优系列籼粳杂交稻高产栽培与生理特性研究进展. *扬州大学学报(农业与生命科学版)*, 2015, 36: 79–84]
- 36 Wu M G, Lin J R, Song X W. Breeding of new *japonica-indica* hybrid rice combination Chunyou 84 (in Chinese). *Hybrid Rice*, 2015, 30: 83–84 [吴明国, 林建荣, 宋昕蔚. 籼粳亚种间杂交水稻新组合五优 84. *杂交水稻*, 2015, 30: 83–84]
- 37 Deng Q Y. Breeding of the PTGMS line Y58S with wide adaptability in rice (in Chinese). *Hybrid Rice*, 2005, 20: 15–18 [邓启云. 广适性水稻光温敏不育系 Y58S 的选育. *杂交水稻*, 2005, 20: 15–18]
- 38 Yang J J, Liu Z J, Tan P F. Characteristics and high-yielding cultural techniques of hybrid rice, Y Liangyou 1 (in Chinese). *South China Agric*, 2013, 7: 75–76 [杨建君, 刘志坚, 谭鹏飞. 杂交水稻 Y 两优 1 号特征特性及高产栽培技术. *南方农业*, 2013, 7: 75–76]
- 39 Li J W, Deng Q Y, Wu J, et al. Characteristics and high-yielding cultural techniques of new super hybrid rice combination Y Liangyou 2 (in Chinese). *Hybrid Rice*, 2013, 18: 49–51 [李建武, 邓启云, 吴俊, 等. 超级杂交稻新组合 Y 两优 2 号特征特性及高产栽培技术. *杂交水稻*, 2013, 18: 49–51]
- 40 Zhou X H. Characteristics and high-yielding cultural techniques of hybrid rice, Y Liangyou 900 (in Chinese). *Crop Res*, 2015, 29: 204–205 [周先红. 杂交水稻 Y 两优 900 特征特性及高产栽培技术. *作物研究*, 2015, 29: 204–205]
- 41 Wei Z W, Ma G H. Biological characteristics and lodging resistance of super high yielding hybrid rice Chaoyou 1000 (in Chinese). *Hybrid Rice*, 2015, 30: 58–63 [魏中伟, 马国辉. 超高产杂交水稻超优 1000 的生物学特性及抗倒性研究. *杂交水稻*, 2015, 30: 58–63]
- 42 Chen T M, Wang D Y, Dai G Z, et al. The breeding and application of a super high-yield kenghsien cross combination Puyou 22 (in Chinese). *Acta Agric Shanghai*, 2014, 30: 108–111 [陈天明, 王冬翼, 戴国忠, 等. 粳籼交超高产组合浦优 22 的选育与应用. *上海农业学报*, 2014, 30: 108–111]
- 43 Lin J R, Song X W, Wu M G, et al. Breeding technology innovation of *indica-japonica* super hybrid rice and varietal breeding (in Chinese). *Sci Agric Sin*, 2016, 49: 207–218 [林建荣, 宋昕蔚, 吴明国, 等. 籼粳超级杂交稻育种技术创新与品种培育. *中国农业科学*, 2016, 49: 207–218]
- 44 Lin J R, Wu M G, Song X W. Relationship between flowering behavior and outcrossing rate of CMS lines in japonica hybrid rice (in Chinese). *Hybrid Rice*, 2006, 21: 69–72 [林建荣, 吴明国, 宋昕蔚. 三系粳稻不育系开花习性与异交结实率的关系. *杂交水稻*, 2006, 21: 69–72]
- 45 Song X Q, Lin J R, Wu M G. Genetic improvement and biological characteristic analysis of dwarf abortive type *japonica* cytoplasmic male sterile line with wide compatibility (in Chinese). *Chin J Rice Sci*, 2010, 24: 595–600 [宋昕蔚, 林建荣, 吴明国. 矮败型广亲和粳稻不育系的遗传改良及生物学特性研究. *中国水稻科学*, 2010, 24: 595–600]
- 46 Di J, Hu S N. Genome sequence of *Oryza Sativa* ssp. *indica* (in Chinese). *Chin Sci Bull*, 2001, 46: 1937–1941 [地军, 胡松年. 籼稻全基因组框架序列. *科学通报*, 2001, 46: 1937–1941]
- 47 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]
- 48 Jing R C, Lu H. The development of CRISPR/Cas9 system and its application in crop genome editing (in Chinese). *Sci Agric Sin*, 2016, 49: 1219–1229 [景润春, 卢洪. CRISPR/Cas9 基因组定向编辑技术的发展与在作物遗传育种中的应用. *中国农业科学*, 2016, 49: 1219–1229]
- 49 Shan Q W, Wang Y P, Li J, et al. Targeted genome modification of crop plants using a CRISPR-Cas system. *Nat Biotechnol*, 2013, 31: 686–688
- 50 Shan Q W, Wang Y P, Li J. Genome editing in rice and wheat using the CRISPR/Cas system. *Nat Protocols*, 2014, 9: 2395–2410
- 51 Huang S, Antonny G, Li T. The broadly effective recessive resistance gene *xa5* of rice is a virulence effector-dependent quantitative trait for bacterial blight. *Plant J*, 2016, 86: 186–194
- 52 Shan Q W, Gao C X. Research progress of genome editing and derivative technologies in plants (in Chinese). *Hereditas*, 2015, 37: 953–973 [单奇伟, 高彩霞. 植物基因组编辑及衍生技术最新研究进展. *遗传*, 2015, 37: 953–973]
- 53 Shan Q W, Zhang Y, Chen K L, et al. Creation of fragrant rice by targeted knockout of the *OsBADH2* gene using TALEN technology. *Plant Biotechnol J*, 2015, 13: 791–800
- 54 Feng Z Y, Zhang B T, Ding W N, et al. Efficient genome editing in plants using a CRISPR/Cas system. *Cell Res*, 2013, 23: 1229–1232

## Review and prospect on utilization of heterosis between *indica-japonica* rice subspecies

SONG XinWei, LIN JianRong & WU MingGuo

China National Rice Research Institute, Hangzhou 310006, China

The utilization of heterosis between *indica-japonica* rice subspecies is important for the improvement of rice yield in China. This paper reviewed the historical development of the utilization of heterosis between *indica-japonica* rice subspecies. Since the discovery of wide compatibility gene in 1982, it has laid a theoretical foundation for the breeding of inter subspecies hybrid rice. In 1980s scientific research institutions bred the part of utilization of heterosis between *indica-japonica* hybrid rice combinations, Liangyoupeiijiu and Xieyou 9308, which the heterosis was high. In 21st century, many scientific research institutions in Zhejiang Province bred the typical *indica-japonica* hybrid rice combinations, Yongyou 6, Yongyou 12, Chunyou 58 and Chunyou 84, by breeding the *japonica* CMS lines and the *indica-japonica* wide compatibility restorer lines, which the heterosis was more obvious. They opened a new way for the using of heterosis between *indica-japonica*. This paper summarized the present situation of utilization of heterosis between *indica-japonica* from two aspects of basic theory research and research progress of utilization of heterosis between *indica-japonica*, and looked forward for the future utilization of heterosis between *indica-japonica* rice subspecies on the main problems existing in the utilization, and presented the solutions such as expanding the genetic relationship to enhance the heterosis, optimizing parental characteristics to enhance the yield of hybrid seed production, using the modern technology to improve the breeding efficiency, in order to provide a useful reference for the research on the utilization of heterosis between *indica-japonica* rice subspecies. According to the components of parents or the genetic distance between *indica-japonica*, we divided the hybrid between *indica-japonica* heterosis utilization into three stages: the part of utilization of heterosis between *indica-japonica*, the typical utilization of heterosis between *indica-japonica* and the complete utilization of heterosis between *indica-japonica*. We can believe that in the near future, the free combination of *indica-japonica* rice subspecies will be realized and the heterosis between *indica-japonica* rice subspecies can be completely used through the continuous efforts of breeders.

**rice, *indica-japonica* hybrid rice, heterosis**

doi: 10.1360/N972016-01039