

杂交水稻研究 50 年

朱英国

杂交水稻国家重点实验室, 农业部籼稻杂种优势研究与利用重点实验室, 教育部植物生物技术与遗传资源利用工程研究中心, 武汉大学生命科学学院, 武汉 430072

E-mail: zhuyg@whu.edu.cn

2016-09-18 收稿, 2016-09-19 修回, 2016-09-19 接受, 2016-10-27 网络版发表

摘要 自从1964年袁隆平在洞庭早籼南特号中发现水稻雄性不育株以来, 杂交水稻研究在中国已经经历了半个世纪的光辉历程. 50年来, 中国科学家在杂交水稻领域不断进行科技创新, 成为世界杂交水稻研究的强国, 为解决我国乃至世界的粮食安全做出了卓越贡献. 本文回顾了我国杂交水稻50年研究历程中所取得的成就及其成功经验, 为我国未来科技尤其是农业科技进步提供借鉴.

关键词 杂交水稻, 三系法, 两系法, 发展历程, 回顾与展望

袁隆平1964年在洞庭早籼南特号中发现水稻雄性不育株^[1]及其1966年发表在《科学通报》上的“水稻的雄性不孕性”论文标志着我国杂交水稻征程的开端. 50年来, 中国科学家在杂交水稻领域不断进行科技创新, 使我国成为世界杂交水稻强国. 杂交水稻自1976年大面积推广以来, 已累计推广80亿亩, 累计增产稻谷6000亿公斤以上, 为中国和世界粮食安全作出了重要贡献. 杂交水稻已被世界粮农组织列为解决世界上粮食短缺国家的首选技术, 至今已有东南亚、南亚、南美、北美等40多个国家和地区研究和试种; 2012年, 杂交水稻在世界其他地区的种植面积达7800万亩, 增产效益十分明显, 被誉为“第二次绿色革命”.

本人于20世纪70年代初参加杂交水稻研究. 作为杂交水稻发展的实践者和见证者, 回顾杂交水稻的研究历史, 总结杂交水稻发展经验, 推动杂交水稻持续发展, 对于确保杂交水稻走向世界, 促进国家一带一路战略发展具有重要意义.

1 杂交水稻研究发展历史

杂交水稻的发展史是一部中国农业科技协同创

新、不断攀登科学高峰的历史. 杂交水稻发展的意义不仅限于其对我国水稻科学水平和水稻产量的提升, 更重要的是它推动了我国整个农业科技创新及主要农作物的杂交优势利用.

1.1 自然不育株发现与研究

1964~1965年, 袁隆平在洞庭早籼、南特号、胜利籼、早粳4号中检查14000穗发现6株雄性不育株. 观察发现, 这些不育株根据花粉特征可分为两大类: 无花粉型, 其花药小而瘦瘪、白色、不开裂, 内不含花粉; 花粉败育型, 其花药细小、黄白色、不开裂, 花粉形状不规则、I₂-KI不染色^[1]; 其研究结果发表于1966年《科学通报》. 1968年国家科委九局赵石英局长发现了袁隆平在《科学通报》上的这篇文章, 指示湖南省科委将袁隆平从煤矿召回学校, 进行杂交水稻研究, 并配备助手; 同时由中国农业科学院、湖南省农业科学院牵头组织全国大协作研究, 采用人工制保等多种手段选育保持系, 均未成功, 后来研究证明袁隆平发现的水稻雄性不育株均为核不育株, 难以找到保持系.

引用格式: 朱英国. 杂交水稻研究 50 年. 科学通报, 2016, 61: 3740–3747

Zhu Y G. Fifty years of hybrid rice research in China (in Chinese). Chin Sci Bull, 2016, 61: 3740–3747, doi: 10.1360/N972016-01043

1.2 三系杂交水稻研究

(i) 野败不育株发现为三系杂交水稻研究打开突破口。1970年冬,在海南三亚南红农场沟边,袁隆平助手李必湖和南红农场技术员冯克珊在普通野生稻中发现花粉败育型雄性不育株,即野败不育株。随后,把它搬至荔枝沟车站分蘖繁殖,湖南、江西、福建等省用不同类型品种测交,其中珍汕97、二九南1号、V20、V41保持不育性好,经过回交,于1972年育成野败珍汕97、二九南1号、V20、V41等不育系和保持系。至此,三系杂交稻雄性不育系的选育获得成功。野败型不育系的花粉为单核后期败育,败育的花粉形状不规则, I₂-KI不染色,长江流域早籼品种保持不育,遗传学上属孢子体不育类型(表1)。

1972年野败型不育系珍汕97A、B,二九南1号A、B,V20A、B,V41A、B选育成功之后,全国科研人员开展大协作,利用不育系广泛测交,寻找恢复系。广西农业科学院张先程等研究人员首先从IR系统品种中找到恢复好、优势强的恢复系,于1973年实现野败型不育系、保持系和恢复系三系配套。并配组一批野败型杂交水稻组合如南优2号,汕优2号,汕优6号。为便于利用,1975年,全国统一命名第一批发现的6个恢复系,即:1号——泰引1号、2号——IR24、3号——IR661、4号——古154、5号——古155、6号——IR26。从1973年开始试种,杂交稻在大面积种植中表现出强大的产量优势,随着制种技术和栽培技术的逐渐成熟,推广面积迅速扩大,1976年达到208万亩。

杂交水稻生产上的成功,促进了杂交水稻恢复系的选育,1978年福建三明地区农业科学研究所谢华

安等人开始利用IR30与圭630杂交,F₂代在稻瘟病区进行多点鉴定,至1981年成功选育出优良恢复系明恢63。明恢63恢复力强、恢复谱广、配合力好、综合性优良、抗稻瘟病、制种产量高,与珍汕97A配组的汕优63,累计推广面积5267万公顷^[2]。以明恢63为骨干亲本选育新的恢复系17个通过省级鉴定,明恢63恢复系在我国应用30余年,至今仍还是一个优良恢复系。

(ii) 红莲型不育系选育丰富了细胞质遗传多样性。1972年,武汉大学以海南红芒野生稻为母本与江西地方品种莲塘早杂交,F₂代出现不育株,用莲塘早回交,1974年育成红莲型不育系和保持系^[3]。经过对不育系不断创新,育成一系列的红莲型不育系,如华矮15A和B,粤泰A和B,路红3A和B,路红4A和B。红莲型不育系细胞质来源于红芒野生稻,不育系花粉二核期败育,败育花粉呈现出中空圆形,为圆败型花粉,I₂-KI不染色,细胞学观察显示其花药绒毡层细胞未见异常,其败育由配子体的基因型决定,遗传学上属配子体不育类型^[4]。在细胞学特征和恢保关系上与典败型明显不同,属于一种新的细胞质类型(表1)。

20世纪70年代中期红莲型不育系和红莲华矮15不育系选育出来之后,开始广泛测交恢复系,其中野败型恢复系泰引1号、广东地方品种雪谷早保持性好,而IR24和IR661半恢半保,长江流域籼稻品种恢复性好,但强恢复系品种不多。20世纪90年代中期武汉大学对红莲型粤泰A和B进行大量提纯测恢,发现扬稻6号、9311、E32、特青恢复性好,组合优势强;尤其是扬稻6号配组的红莲优6,结实率普遍在90%以上,不仅优势强,而且抗性好、米质优,2001年通过湖北

表1 我国生产上大面积推广的三系不育系主要特征

Table 1 Characters of typical CMS lines used in hybrid rice production

不育系类型	细胞质来源	花粉败育特征	遗传分类	恢保关系
野败型	海南普通野生稻	碘败型花粉单核期败育	孢子体不育	长江流域品种保持,东南亚IR系统品种恢复
红莲型	海南红芒野生稻	圆败型花粉二核期败育	配子体不育	泰引1号、雪谷早保持,长江流域品种如珍汕97恢复
冈型、D型	西非冈比亚卡	花粉单核期败育	孢子体不育	恢保关系大致同野败
K型	籼粳交后代	花粉单核期败育	孢子体不育	恢保关系与野败相似
印尼水田谷	印尼水田谷	花粉单核期败育	孢子体不育	与野败不育类似
马协型	鄂西农家种马尾黏败育株	花粉单核后期败育	孢子体不育	恢保关系与野败不育系相似
滇一型	云南高原籼稻峨山大白谷	花粉三核期败育碘化钾染色	配子体不育	恢保关系与包台型相同
包台型	缅甸春籼辛索拉-包罗II	花粉三核期败育碘化钾染色	配子体不育	恢保关系与滇一型相同

省破格审定。

通过对19355株F₂大群体遗传分析发现,红莲优6具有两对恢复基因,即Rf5和Rf6,分别位于第10和第8号染色体上,研究人员建立了分子标记选育体系,开创了红莲型杂交稻恢复系的双恢复基因选育模式^[5]。红莲型超级稻珞优8号的恢复系8108就是利用9311与E32杂交通过分子标记选育的携带有Rf5和Rf6两对恢复基因的强恢复系。1996年以优质米恢复系E32为母本与9311杂交,随后在武汉和海南利用分子标记交替筛选大群体,选择农艺性状优良、携带Rf5和Rf6的单株。1998年武汉正季鉴定F₄,1999年选育出编号8108的株系,其花粉量大、好制种,配合力好、恢复能力强。配组的F₁花粉和自然结实率在90%以上,抗性好、产量高、米质优^[6]。

(iii) 冈、D型不育系选育开创了地理远缘籼稻品种间杂交选育不育系新途径。四川农业大学利用西非马里的冈比亚卡(Gambiaka kokum)、Dissi分别与矮脚南特杂交,其后代花药瘦小、畸形、花粉碘败型败育;分别选育出冈型不育系(编号为冈11)和D型不育系。1972年从冈11与69-841杂交的后代中选育出冈12,进一步测交和回交选育出冈12朝阳1号和冈46A、二九矮7号等不育系。以后,在冈比亚卡与矮脚南特杂交的F₈代株系中又选育出冈20、冈21、冈22等不育系^[7]。目前生产上推广的以冈型朝阳1号和冈46A居多,大量测交表明冈型不育系恢保关系与野败相同(表1)。

冈型朝阳1号不育系选育成功之后,开始进行测交选育恢复系。野败型不育系的恢复系IR24, IR661, 泰引1号, IR26对冈型不育系恢复,并选育出冈朝24, 冈朝223, 冈矮1号等冈型杂交稻。

采用恢×恢杂交选育的重穗型恢复系蜀恢527是冈型杂交稻中的代表性恢复系。1992年以亲缘关系较远的1381与88-R336杂交, F₂代在稻瘟病疫区鉴定淘汰感瘟单株,选择农艺性状优良的抗性单株,进而以冈46A进行大量测交,从而选择出抗性好、米质优的株系527。蜀恢527不仅恢复冈型,也恢复D型、野败型、印水型和K型^[7]。

(iv) 滇型与包台型不育系选育开启粳型杂交稻研究。1965年,云南农业大学李铮友在高原粳稻红帽樱中发现自然不育株,用红帽樱杂交与回交育成滇一型红帽樱不育系,其花粉三核期败育,花药不开裂, I₂-KI染色。后来,用高原稻种峨山大白谷为母本与红帽樱杂交,育成滇Ⅲ型不育系。滇Ⅰ型、滇Ⅲ型不育

系的细胞质和恢保关系与日本包台型大致相同(表1)。

1972年中国农业科学院和辽宁农业科学院引进日本包台型三系(表1), 辽宁农业科学院杨振玉利用包台不育系转育中粳黎明, 育成黎明A和B, 并与恢复系C57杂交, 选育出包台型杂交稻黎优57, 在生产中推广。

早期代表性三系粳杂恢复系主要是辽宁农业科学院杨振玉选育的粳恢C57和C418。粳型恢复系C57是以国际稻8号为母本与科情3号杂交, 后代再次与京引35复交选育而成。C57对包台型、滇Ⅰ型, 里德型等不育系均恢复, 其恢复基因来自籼稻品种国际稻8号, C57株型紧凑, 穗大粒多, 花粉量大, 功能叶面积大厚实, 寿命长, 不早衰, 根系发达, 叶色浓, 与包台型不育系黎明A配组黎优57, 推广面积100余万亩, 1994获国家发明三等奖。

粳型恢复系C418是基于“籼粳架桥选育粳型恢复系的思路”, 选用广亲和材料轮恢422与密阳23杂交, F₈代定型, 命名为C418。C418在沈阳全生育期165~170 d, 主茎16~17叶, 株高102 cm, 茎秆粗壮, 抗倒能力强, 感光好, 花粉量大, 花时较一般粳稻早0.5 h, 花期长, 抗稻瘟病, 米质优, 口感好, 配合力强。中国农业大学分子鉴定C418 TD值13/41, 籼稻成分占1/3, 粳稻成分占2/3。

1.3 两系杂交稻研究

1973年石明松在一季晚粳农垦58田中发现雄性不育株, 开启了两系杂交稻的研究。1983年湖北省农业厅和湖北省科委组织湖北省协作组, 开始进行系统研究。1985年农垦58不育水稻通过农业部主持的鉴定, 命名为湖北光周期敏感核不育水稻, 即农垦58S, 并相继列入国家自然科学基金重点和重大项目。1986年列入国家“863”计划, 组织全国优势单位研究。1988年W6154S, N5047S, 3111S和WD1S通过“863”专家组鉴定。近年来两系杂交水稻研究取得了重要进展, 育成了生产上实用的一系列籼稻和粳稻不育系, 有40多个通过鉴定, 如培矮64S, 广占63S, 株1S, 准S, Y58S, Bph68S, N5088S等, 并选育出一大批两系杂交稻新品种在生产上大面积推广。2013年“两系杂交稻技术与应用”获国家科学技术进步特等奖。

1.4 超级杂交稻研究

20世纪90年代初, 国际水稻研究所率先提出超

级稻计划,引起中国专家重视.1996年,农业部开始组织超级稻研究,要求到2000年一期目标百亩连片平均亩产达到700 kg,2005年二期目标平均亩产达800 kg,2015年三期目标平均亩产达900 kg.与此同时,2005年张启发提出绿色超级稻概念,将绿色、环境友好的发展理念融入杂交稻研究.2013年,湖南隆回、浙江宁波等地实现超级稻亩产超过900 kg,标志着第三期超级稻目标基本实现.2014年湖南溆浦百亩方产量达1026.7 kg/亩,达到第四期超级稻指标.

1.5 杂交水稻国际化

杂交水稻已被联合国粮农组织列为解决世界粮食短缺国家的首选技术.全世界种植水稻的国家有110多个,广布五大洲.除中国外,全球每年种植水稻面积有1.1亿公顷,主要集中在亚洲、非洲和美洲等国家.

1980年3月,美国圆环种子公司总经理威尔逊访问中国,引进了三个杂交水稻组合试种,结果较美国水稻良种产量高165.4%~180.3%,美国人惊呼其为“东方魔稻”,美国西方石油公司购买了我国杂交水稻专利,美国水稻技术公司经过20余年研究,将机械化自动化技术应用于杂交水稻种植,杂交水稻面积约占全美水稻种植面积的51%.

亚洲是世界水稻主产区,是杂交水稻国际化的重点地区.1998年,东南亚国家从中国引入粳泰A/9311R,先后在菲律宾、印度尼西亚、巴基斯坦、柬埔寨、马来西亚、尼日利亚、索马里、喀麦隆等亚洲和非洲国家进行试种,大获成功.从此,红莲型杂交水稻组合粳泰A/9311及红莲优6和珞优8号在东南亚国家得到大面积推广^[8].

1.6 杂交水稻基础研究

20世纪70~80年代,我国多个单位选育出多种细胞质雄性不育系.大量的细胞学特征表明细胞质雄性不育系花粉败育时期分为单核后期、二核花粉期和三核花粉期, I₂-KI染色表现为碘败、圆败和染败.根据败育受控的组织,分为孢子体不育和配子体不育两类.综合比较恢保关系、遗传学和花粉败育特点,将三系不育系分为野败型、红莲型和包台型三大类型.

随着分子生物学的发展,野败型和红莲型水稻细胞质雄性不育和育性恢复机理研究取得了较好进展.2013年,华南农业大学刘耀光研究组^[9]克隆了野

败型水稻细胞质雄性不育基因*orf352*,它是在野生稻进化过程中产生的线粒体嵌合基因,ORF352蛋白只在花药特定时期(花粉母细胞时期)的绒毡层特异积累,与线粒体蛋白COX II进行互作,导致花药绒毡层线粒体活性氧爆发和细胞色素 c 释放,提前启动PCD,使绒毡层降解,导致花粉败育.当恢复基因 $Rf3$ 、 $Rf4$ 存在时,可降解*orf352*转录本,使育性恢复.

红莲型是典型的配子体不育类型,受不育基因*orfH79*控制;嵌合基因*orfH79*与线粒体*atp6*共转录.它通过影响线粒体电子传递链复合体Ⅲ和Ⅴ的活性,从而导致雄性不育^[10].其育性恢复受2对独立的恢复基因 $Rf5$ 和 $Rf6$ 控制^[5]. $Rf5$ 和 $Rf6$ 分别位于第10和第8号染色体,二者都属于PPR家族的P亚家族成员.研究发现,RF5和RF6蛋白都不能直接与线粒体不育基因*atp6-orfH79*的转录本结合,而是通过与其他蛋白互作形成恢复蛋白复合体的形式剪切不育基因*orfH79*的转录本,从而恢复育性.研究表明, $Rf5$ 与 $Rf1a$ 属于同一个基因,而 $Rf6$ 的结构比较特殊,它由20个PPR单元串联而成,其中PPR单元3~5发生了2次重复.在线粒体中,RF6与己糖激酶6发生物理结合,进而加工不育基因转录本*atp6-orfH79*,从而恢复育性^[11,12].

水稻光(温)敏核不育的两系杂交稻在我国发展很快.光(温)敏核不育基因克隆取得了重要进展,2012年1月张启发研究组^[13]利用农垦58S,率先克隆了光敏核不育基因 $pms3$,研究发现, $pms3$ 是一个受光调控的长链非编码RNA.同年,庄楚雄等^[14]利用培矮64S成功克隆了水稻温敏核不育基因 $p/tms12-1$,是一个非编码RNA基因,同样位于第12号染色体.2年后,庄楚雄研究组^[14,15]再次克隆了来自安农S的温敏基因 $tms5$,它编码一个核糖核酸酶,这些结果表明非编码RNA基因在调控水稻光温敏核不育中的特殊作用.

2 中国杂交水稻发展的经验总结

2.1 科技创新是杂交水稻发展的原动力

(i) 种质创新. 水稻雄性不育株,尤其是野败不育株的发现和创制是我国杂交水稻发展的基础.纵观我国杂交水稻的研究与发展历程,从大量寻找不育株到野败不育株和光温敏不育株的发现、三系配套和两系配套,先后发现了多种类型的雄性不育细胞质如冈型、滇型、马协型等,极大地丰富了我国杂

交水稻的类型. 尤其是野败、红莲等细胞质雄性不育及光(温)核不育等种质的发现及其不育系的选育, 为我国杂交水稻的研究与发展起了决定性作用. 与此相呼应的是, 不论野败还是红莲型细胞质雄性不育都发现了多个不同的恢复基因, 选育出了一系列的强优势恢复系. 同时充分吸收国内外常规育种的科研成果, 充分发挥不同生态型品种间的杂种优势, 将恢复系选育与杂种优势相结合, 形成不同优势群, 推动杂交水稻产量的不断增长. 种质创新的百花齐放使我国杂交水稻在国际上独领风骚.

杂交水稻长期研究实践表明, 中国杂交水稻多年来的稳定发展, 是因为中国科学家在不育系、恢复系选育方面不断创新, 实现了不育系、恢复系的遗传多样性.

(ii) 突破传统遗传学束缚的理论创新. 传统遗传学认为, 水稻、小麦等自花授粉作物品种自交不衰退, 杂交没有明显优势. 中国科学家在杂交水稻方面的大量科学实践证明不论籼稻还是粳稻, 水稻品种间具有明显的杂种优势. 并且其优势呈现出籼稻 $\times$ 粳稻 $>$ 籼稻 $\times$ 籼稻 $>$ 粳稻 $\times$ 粳稻的趋势. 这一发现不仅打破了传统的遗传假说, 还丰富了杂交水稻理论.

(iii) 杂交水稻技术创新. 我国杂交水稻由三系发展到两系再到超级杂交水稻, 在育种和生产技术上不断创新, 认真总结杂交水稻的技术创新成果, 对今后杂交水稻的发展具有重要指导意义.

以三系野败型为例: 在李必湖发现野生稻雄性不育株后, 迅速开展全国大协作, 颜龙安第一个培育出野败不育系和保持系珍汕97, 张先程第一个选育出生产上利用的恢复系IR24和IR661. 随着野败型杂交水稻大面积推广, 部分杂交组合如南优2号、汕优2号等出现米质和抗性问题的, 因此改良稻米品质、提高杂交稻品种的抗性备受重视. 20世纪80年代初福建三明农业科学研究所谢华安等利用IR30与圭630杂交, 杂交后在稻瘟病疫区进行多点选择, 选育出抗稻瘟病配合力强的明恢63, 用明恢63与珍汕97A 配组汕优63, 很快在全国推广, 汕优63在我国推广20余年, 表现优异. 这又带动了我国杂交水稻的研究和发展. 20世纪70~80年代我国广大的育种研究者采用野生稻与栽培稻、籼籼品种间和籼粳亚种间杂交, 育成红莲型、冈型、D型、印水型、K型、滇一型和包台型等多种类型细胞质雄性不育系, 大大丰富了细胞质的遗传多样性. 同时, 育种的进步也持续推动杂交水稻

制种、繁种技术和栽培技术等方面不断创新.

两系法杂交水稻技术创新, 自石明松1973年在一季晚粳农垦58大田中发现不育株开始研究, 到2013年“两系法杂交水稻技术与利用”获得国家科技进步特等奖, 整整40年, 广大水稻科技人员在湖北省和国家“863”的大力支持下, 通过协作攻关, 在两系法杂交稻理论与技术上获得了一系列突破. 阐明了光(温)敏核不育系育性转换的光温模式; 探明了光温敏的敏感期为幼穗发育的二次枝梗颖花分化期到花粉母细胞形成期, 其敏感部位为幼穗; 提出了不育起点温度低是实用光温敏不育系关键技术指标, 建立了实用光温敏不育系选育与鉴定技术程序; 采用计算机模拟技术研制了低纬度海南冬繁, 常温加冷水灌溉夏秋繁殖和高海拔自然低温春季繁殖技术和我国两系法制种安全地区; 建立了系统的两系杂交水稻育种理论体系. 袁隆平在三系和两系杂交水稻研究的基础上, 总结大家的研究成果, 于1986年提出我国杂交水稻育种发展战略: 三系法-两系法-一系法, 以及杂种优势水平利用的技术策略: 品种间-亚种间-远缘杂种优势利用. 为我国杂交水稻的可持续发展指明了方向.

2.2 大协作是我国杂交水稻快速发展的关键

1970年野败不育株发现之后, 中国科学家进行全国大协作, 成立全国和各省协作组, 每年在海南岛和内地进行现场展示, 开展育种思想育种材料交流, 制定相关规则, 相互促进, 互相鼓舞, 创造了不育系、恢复系和杂交组合的遗传多样性, 保障了杂交水稻的可持续发展, 培养了一代代杂交水稻人才, 形成了杂交水稻精神, 即吃苦耐劳的奉献精神、不畏艰险的乐观精神、坚持不懈的奋斗精神、不断进取的创新精神、通力合作的团结精神、实事求是的科学精神、敬业忠心的爱国精神、心系天下的博爱精神, 这些精神鼓舞着广大科研人员和育种者不断前行.

为保障国家粮食安全, 数十年来从中央到地方一直重视杂交水稻研究与推广, 20世纪70年代华国锋就亲自出席杂交水稻协作会议. 野败型杂交稻南优2号选育成功后, 时任湖南省农业厅厅长陈洪新就曾遍察湖南省各地(市)、县的杂交水稻的生产与推广情况, 逐一落实; 自20世纪80年代以来, 历届中央领导和国务院总理都去看望袁隆平, 并给予大力支持. 充分体现了社会主义集中力量办大事的制度优越性.

3 中国杂交水稻发展展望

杂交水稻发展走过了50年,中国科学家为解决中国粮食安全,创造了人间奇迹。在新的经济环境下,杂交水稻还将继续发展,成为国家科技创新体系的重要内容。一是杂交水稻的理论与技术需要继续完善;二是杂交水稻要进一步适应现代化农业技术发展,尤其是轻简栽培和全程机械化技术发展;三是杂交水稻要走向世界,成为国家一带一路战略发展的重要内容,促进一带一路经济发展;四是中国科学家要继续发挥杂交水稻精神,攻破杂交水稻发展的新难题,如籼粳杂种优势利用、水稻高光效、水稻固氮等,为人类发展做贡献。

3.1 继续加强杂交水稻研究

(i) 培育适应不同生态环境的杂交水稻新品种,增加遗传多样性。过去数十年中我国杂交水稻实现了细胞质、不育系、恢复系和杂交组合的遗传多样性,增强了对病虫和逆境的抵御能力,减少了杂交水稻遗传脆弱性的潜在危险。但一些不育胞质资源和恢复系资源,已在生产上长期应用,而恢复系大多数携带明恢63, 9311, IR64等少数强恢复系的血缘,同质化严重,难以在产量、米质和抗性上实现进一步突破。两系杂交稻受光温等生态因子影响大,育性的稳定性还需加强研究,种子生产技术有待进一步提高。因此,急需发掘新的不育胞质和新的光温敏核不育资源,增加供体亲本的遗传多样性,提高优良等位基因的杂合性。

(ii) 促进杂交水稻高产、优质、广适、高效协调发展。我国杂交水稻高产潜力已达到亩产1000 kg以上,而水稻平均单产仍在450 kg左右徘徊,远低于国际上平均产量应为高产潜力80%的普遍标准,暴露出高产潜力品种其稳产性和适应性较差的特点。因此,培育高产、优质、广适和高效等性状协调发展的品种,更有利于我国杂交水稻的可持续发展。

(iii) 选育适合轻简、机械化栽培和农业现代化的品种。随着我国城镇化和工业化加速,农村劳动力大量转移,传统的精耕细作逐渐被直播、机插等轻简化栽培方式所取代。培育适合直播、机械化轻简栽培,适合机械化制种、生产高效的杂交水稻新组合,将有力促进新形势下杂交水稻的发展。

(iv) 创造突破性的新种质。种质创新是杂交水

稻发展的关键,多年来杂交水稻的产量、品质处在徘徊之中,缺乏突破性的新种质。采用分子育种技术与常规育种技术相结合,充分利用水稻功能基因组的研究成果,加强优良等位基因变异的利用,将理想株型与杂种优势完美结合,创造光合能力强,呼吸强度低,收获指数高,后期脱水成熟快,抗稻瘟病、抗褐飞虱,耐高温,节氮节磷的新种质,促进杂交水稻发展。

3.2 加速推进杂交水稻国际化

杂交水稻是我国处于国际领先的科研成果,被联合国粮农组织列为解决世界粮食短缺国家的首选技术,中国外交部、农业部把杂交水稻列为国家一带一路战略的主要内容,加速杂交水稻国际化已成为必然趋势。

目前,国际上种植杂交水稻的国家有40余个。其中美国于20世纪80年代引进中国杂交水稻,将杂交水稻研究、生产与机械化相结合,迅速实现本土化,形成了一套完整系统的杂交水稻机械化生产体系,实现杂交水稻商业化的高效研发和生产。目前美国杂交水稻已占水稻生产总面积的51%,一旦其优势技术与东南亚市场和劳动力优势结合起来,我国传统的育种优势很快将有被超越的危险。

东南亚国家水稻的种植面积超过我国的2倍以上,而其单产几乎与我国20世纪80年代相当,杂交水稻的高产高效特点已得到广大农民的广泛认可和接受。利用国家一带一路战略,紧密与当地政府和科研机构相结合,加强杂交水稻的研究与推广的国际化,有计划有目标占领东南亚市场,它将是我国杂交水稻保持国际领先,促进我国种业健康成长、做强做大的重要途径。

3.3 发扬杂交水稻精神,加强杂交水稻人才培养

人才是杂交水稻发展的关键因素,杂交水稻发展中锻炼出一批科学家,以袁隆平为代表的老一辈科学家为中国杂交水稻研究与推广起了关键作用,他们几十年的奋斗与坚持,才有中国杂交水稻的今天。当前杂交水稻人才断层现象严重,理论与应用、基础研究与育种研究脱节,科研评价体系的简单化以及缺乏必要的公益研究等,制约了杂交水稻的发展。

杂交水稻发展,首先,需要培养大师级的领军人物,把握国家杂交水稻研究方向,组织国家级的研发

团队,完成国家级杂交水稻攻关任务,促进杂交水稻国际化发展,引领国际潮流;第二,培养杂交水稻发展的学科带头人,能掌握杂交水稻发展规律和丰富的育种经验,具有广博知识,集成遗传学、农学、植物生理生态、分子生物学、基因组学、生物信息、功

能基因组技术与常规育种技术,参与组织和承担国家重大项目的能力;第三,需要杂交水稻研究和推广的技术人才,要求热爱杂交水稻事业,掌握杂交水稻发展有关的理论和技术,能潜心投入杂交水稻研究与推广,熟练处理杂交水稻发展中的有关技术问题。

参考文献

- 1 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]
- 2 Wu F X, Cai Q H, Zhu Y S, et al. Application of indica restorer line Minghui 63 for rice hybridization (in Chinese). Fujian J Agric Sci, 2011, 26: 1101–1112 [吴方喜, 蔡秋华, 朱永生, 等. 籼型杂交稻恢复系明恢 63 的利用与创新. 福建农业学报, 2011, 26: 1101–1112]
- 3 Zhu Y G. Biology of Rice Male Sterility (in Chinese). Wuhan: Wuhan University Press, 2000. 14–40 [朱英国. 水稻雄性不育生物学. 武汉: 武汉大学出版社, 2000. 14–40]
- 4 Huang W C, Hu J, Zhu R S, et al. Research and development of the HL-type cytoplasmic male sterility rice (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2012, 42: 689–698 [黄文超, 胡骏, 朱仁山, 等. 红莲型杂交水稻的研究与发展. 中国科学: 生命科学 2012, 42: 689–698]
- 5 Huang W C, Hu J, Yu C C, et al. Two non-allelic nuclear genes restore fertility in a gametophytic pattern and enhance abiotic stress tolerance in the hybrid rice plant. Theor Appl Genet, 2012, 124: 799–807
- 6 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珞红 3A 及其组合珞优 8 号的选育与利用. 武汉大学学报(理学版), 2013, 59: 29–32]
- 7 Wang Y P, Li S G, Li H Y, et al. Breeding and utilization of restorer line Shuhui 527 with good grain quality and high combining ability in grain yield (in Chinese). Hybrid Rice, 2004, 19: 12–14 [王玉平, 李仕贵, 黎汉云, 等. 高配合力优质水稻恢复系蜀恢 527 的选育与利用. 杂交水稻, 2004, 19: 12–14]
- 8 Xu W J. Status and perspective of Honglian hybrid rice production and popularization in major rice production regions of Southeast Asia (in Chinese). J Wuhan Univ (Nat Sci Ed), 2013, 59: 37–41 [许为军. 红莲型杂交水稻在东南亚主要稻作区推广种植的现状与展望. 武汉大学学报(理学版), 2013, 59: 037–041]
- 9 Luo D, Xu H, Liu Z, et al. A detrimental mitochondrial-nuclear interaction causes cytoplasmic male sterility in rice. Nat Genet, 2013, 45: 573–577
- 10 Wang K, Gao F, Ji Y X, et al. ORFH79 impairs mitochondrial function via interaction with a subunit of electron transport chain complex III in Honglian cytoplasmic male sterile rice. New Phytol, 2013, 198: 408–418
- 11 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
- 12 Huang W C, Yu C C, Hu J, et al. Pentatricopeptide-repeat family protein RF6 functions with hexokinase 6 to rescue rice cytoplasmic male sterility. Proc Natl Acad Sci USA, 2015, 112: 14984–14989
- 13 Ding J, Lu Q, Ouyang Y P, 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
- 14 Zhou H, Liu Q, Li J, et al. Photoperiod- and thermo-sensitive genic male sterility in rice are caused by a point mutation in a novel noncoding RNA that produces a small RNA. Cell Res, 2012, 22: 649–60
- 15 Zhou H, Zhou M, Yang Y, et al. RNase ZS1 processes Ubl40 mRNAs and controls thermosensitive genic male sterility in rice. Nat Commun, 2014, 5: 4884

Fifty years of hybrid rice research in China

ZHU YingGuo

State Key Laboratory of Hybrid Rice; Key Laboratory for Research and Utilization of Heterosis in Indica Rice of Ministry of Agriculture; Engineering Research Center for Plant Biotechnology and Germplasm Utilization of Ministry of Education; College of Life Sciences, Wuhan University, Wuhan 430072, China

It has been over a half century on the hybrid rice research in China since the first time discovery of male sterile rice by Yuan LongPing in the *indica* cultivar Dong-Ting-Zao-Xian in 1964. In the last 50 years, hybrid rice contributes substantially on the security for food supply in China, and which makes China take a leading role on hybrid rice around the world. Here, in this context, the trajectory of hybrid rice development in China was reviewed, and strategies for the production and development of hybrid rice in the industrilization era were discussed.

In the 1970, the discovery of natural male sterile line named “Wild Abortive” by Li Bihu, assistant of Yuan LongPing, in wild rice *Oryza rufipogon* in Sanya, Hainan Island, marked a great breakthrough to the hybrid rice development. Two years latter, the first commercial cytoplasmic male sterile line Zhenshan 97A was developed by consecutive backcross of Zhenshan 97 as male parent to the “Wild Abortive” male sterile line, which established a foundation for the three-line hybrid rice. In 1976, the hybrid rice combinations were released for commercial production after a series of elite fertility restorer lines including IR6 and IR64 etc. being discovered. The successful breeding of WA-type hybrid rice inspired people to create new CMS by wide crossing, then, a great many of CMS types including Honglian, Dian I/II, Gang and D-types, and their corresponding restorer lines were developed from a variety of wild rice or landraces by different research groups in 1970s–1980s. These researches greatly enriched the diversity of hybrid rice.

As the development of three line hybrid rice, a new genic male sterile line which showed reversible transition between male sterility and fertility under different temperature and photoperiod environments was discovered by Shi MingSong in 1973. This discovery brought the dream to breed two-line hybrid rice into truth in 1990s after tremendous efforts.

In order to resolve the problems for hybrid rice development in breeding practice, some questions such as ideal plant architecture, heterosis and combining ability, CMS and fertility restoring genes etc. were raised. These questions drive us to deepen understanding the essentiality of heterosis and rice yield, and lead to a trend that a great many agronomic important genes were cloned in the last two decades, which greatly promotes the application of molecular technologies in hybrid rice development.

After half-a-century development, hybrid rice has been spread over forty countries in Southeastern Asia, Africa and Southern American apart from China. It also has been recommended by Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO) as one of the most efficient way to safeguard food security of the world.

hybrid rice, cytoplasmic male sterility, photoperiod and temperature sensitive male sterility

doi: 10.1360/N972016-01043