

中国杂交粳稻发展与展望

杨振玉^①, 李志彬^③, 东丽^②, 朱崑^③, 蔡卓^②, 曲丽君^②, 华泽田^{②*}

① 辽宁省农业科学研究院水稻研究所, 沈阳 110161;

② 国家粳稻工程技术研究中心, 天津 300457;

③ 农业部杂交粳稻遗传育种重点实验室, 天津 300457

* 联系人, E-mail: lplp@263.net

2016-10-11 收稿, 2016-10-12 修回, 2016-10-12 接受, 2016-11-18 网络版发表

摘要 本文回顾了我国杂交粳稻育种发展历程, 包括滇型、BT型不育系的发现、利用以及“籼粳架桥”方法选育配合力强的C57, C418等杂交粳稻恢复系的过程. 同时, 针对近年来杂交粳稻制种产量提高以及杂种优势利用等关键性技术研究进展做了以下总结: (1) 提高柱头外露率、柱头活力, 提升制种产量. 柱头外露率同颖花长宽比、柱头长度以及柱头张角呈显著相关性, 针对柱头外露率的遗传学研究以及分子标记辅助选择已取得一定进展. (2) 开展粳稻优势群及配组模式研究促进杂交粳稻优势利用. 在粳稻亲本材料划分为不同优势组群的基础上, 提出了籼粳互补、感温与感光互作及穗粒结构互补的优势配组模式, 其注重运用籼粳亚种间优势利用、广亲和基因与恢复基因利用、叶片和根系抗衰性的利用以及大穗灌浆特性和抗倒伏特性的运用. 本文为进一步促进杂交粳稻选育和应用推广提供了技术性建议和策略.

关键词 杂交粳稻, 育种, 杂种优势群, 配组模式

1 杂交粳稻不育系的创制与选育

中国杂交粳稻研究最早开始于1965年. 当时, 云南农业大学李铮友在云南高海拔籼稻和粳稻“台北8号”田中发现天然杂交不育株, 用粳稻红帽缨为父本对该不育株进行核置换, 于1969年育成滇一型红帽缨粳稻不育系, 这是中国最早选育的粳型细胞质雄性不育系^[1]. 滇型不育系中滇一型不育系尽管在生产上应用较迟, 但发现最早、影响最大, 主要应用于中国西南、西北和东部省份粳稻区. 近几年滇一型不育系转育成滇型不育系所选配一系列三系杂交粳稻组合成了云南传统稻区粳稻生产区独具特色的高原杂交粳稻组合. 随后云南农业大学李铮友用峨山大白谷为母本与科情3号杂交, 然后再用红帽缨粳稻杂交, 经多代选择和回交育成滇三型红帽缨粳稻不育系;

1970年以后, 云南农业大学利用粳稻细胞质育成滇二、四、六、八型不育系; 用华南晚籼包胎矮、印度春籼190为母本, 粳稻红帽缨为父本进行核置换分别育成滇五、滇七型红帽缨粳稻不育系. 通过近几十年的研究, 滇型杂交水稻的研究取得了重大进展, 育成了一批稳定的不育系和优势强的恢复系. 其配制的杂交组合不仅种子纯度高、杂种优势强, 而且对云南省最严重的稻瘟病具有很好的抗性.

BT型不育系是中国杂交粳稻应用最广最重要的粳稻三系不育系的细胞质供体. 目前从中国的杂交粳稻生态区看, 无论是北方的杂交早粳稻, 还是南方长江流域的杂交中、晚粳稻, 其不育系细胞质类型绝大部分都是BT型, 细胞质源均来自BT型台中65不育系^[2]. 1972年辽宁省农业科学研究所、中国农业科学院从日本引进BT型台中65不育系. 1973年开始, 依托

引用格式: 杨振玉, 李志彬, 东丽, 等. 中国杂交粳稻发展与展望. 科学通报, 2016, 61: 3770–3777

Yang Z Y, Li Z B, Dong L, et al. Development and prospect of hybrid japonica rice in China (in Chinese). Chin Sci Bull, 2016, 61: 3770–3777, doi: 10.1360/N972016-01132

北方发达的常规稻,用生产潜力高、株型好、生产上主栽的常规品种对该不育系资源的大量改造和转育,先后转育成一大批BT型粳稻不育系^[3]。据不完全统计,中国以BT型细胞质转育的不育系达100个以上。BT型不育系在早期经广泛测恢,均未能找到理想的粳稻恢复系,其恢复基因极其匮乏,当时认为粳稻中没有可供利用的恢复基因。因此,粳型恢复系的选育便成为了粳型三系配套的关键。

2 杂交粳稻恢复系的创制与应用

2.1 粳型恢复系C57的育成为我国杂交粳稻发展奠定了基础

杂交粳稻恢复系的创制研究起步于1970年,辽宁省农业科学研究所组织营口、盘锦、沈阳、铁岭、抚顺等市、地农业科学研究所的11名水稻科技人员去湖南省农业科学院学习杂交水稻育种技术,在袁隆平的指导下跟班学习。1972年春,杨振玉在海南省三亚市海螺农场,采用“籼粳架桥”制恢方法,以IR8号为母本,科情3号为父本杂交,当年夏天在熊岳实验地以其子一代与当地推广品种京引35(日本原名三良,即农林131)复交,为粳型恢复系C57选育奠定了基础。1974年春,在(IR8×科情3号) F_1 ×京引35的复交三代中选出C98、C97等C编号恢复系,并与包台型不育系测恢,1974年夏发现具有恢复基因,并从C98中选出C57等品系与黎明A测配。1975年春鉴定育性恢复良好,优势强。1975年夏在沈阳、营口、长沙三地同时验证黎明A×C57优势明显。至此,宣告能大面积应用的粳型杂交稻三系配套成功。C57的育成拉开了我国粳型杂交水稻育种与生产的序幕^[4]。

C57的育成,极大地推动了杂交粳稻在我国北方和南方的研究和应用。利用C57及其衍生材料育成了一系列新的恢复系和配制新组合并广泛应用于生产。从20世纪70年代到21世纪初,多数新育成的粳型恢复系中都含有C57的血缘。同时“籼粳架桥”技术为解决籼粳两大基因组生态、遗传差异而引起的杂种 F_1 的不亲和性并为间接部分利用籼粳亚种间的杂种优势提供了有效途径。辽宁杂交粳稻的研究和应用促进了杂交粳稻的发展^[4]。

随后,北京、安徽、浙江、江苏、河北、天津等省市利用C57及其衍生材料,育成一批新恢复系及其组合投入生产应用,据不完全统计,迄今南、北方培

育的粳型恢复系多达35个,其中60%含有C57及其衍生系的亲缘。杂交粳稻大面积推广以后,辽宁和宁夏的水稻单产上了一个台阶,京、津、冀、鲁、豫的水稻旱种得到进一步发展,促进了水稻产量的提高。

2.2 C418的育成和亚种间杂种优势利用

1987年,杨振玉团队参加国家“863”北方杂交稻育种攻关课题,开始三系、两系杂交粳稻育种的并列研究。相继引进具有外源基因广亲和系晚轮422、02428、DT713与Dular,及籼、粳恢复系密阳23、密阳46、湘晴及培矮64s等新材料。由于加强了籼稻有利基因优势生态群品种的利用,通过“籼粳架桥”技术,育成了形态倾籼的特异亲和粳型恢复系C418。研究发现,C418的籼粳成分比为13:28,籼粳属性(TDj)值为0.54,形态指数17,表现对籼弱亲和、对粳特殊亲和,杂种一代结实率达90%以上,使亚种间杂种优势利用在三系、两系两个方面同时开展。杨振玉团队培育的屈A/C418,培矮64s/C418,秀A/C418,3A/C418,5216A/C418,151A/C418等组合,在辽宁及京、津、豫、鲁、苏等地区试种及生产示范。上述组合的区试及示范分别比当地高产品种增产10.8%~31.8%^[5]。

C418的育成,加快了北方杂交粳稻生产发展的步伐。与此同时,辽宁省农业科学院稻作研究所和淮阴市农业科学研究所合作培育的泗优418,与徐州市农业科学研究所合作培育的9优418,与天津市农业科学院水稻研究所培育的3优18等杂交粳稻组合相继通过了品种审定。

3 高异交特性不育系培育

杂交粳稻在20世纪80年代的发展高峰之后,一直在低谷中徘徊,其中制种产量低是制约杂交粳稻发展的重要因素之一。提高不育系的异交结实率是实现杂交制种高产的关键环节,而不育系的柱头外露率是影响异交结实率的主要因素。在杂交制种特别是杂交粳稻制种过程中,一般母本不育系的开花较晚且分散,而父本恢复系的花时早而集中,因花时差造成开花当日授粉的几率降低,影响结实率和产量,且实践证明花时这个性状是较难改变的。研究发现,在常温条件下,柱头活性一般可保持3~4 d,甚至高达7 d,开花后外露柱头活性逐日递减,开花后第二天外露柱头中仍有65%以上的受精能力。柱头外露不仅有利于开花当天接受花粉,而且增加了在

开花后柱头授粉的机会. 这样不育系的柱头外露对由于父母本的花时差造成的授粉障碍是一种弥补^[6]. 据调查, 柱头外露颖花结实率平均为64%, 一般达70%以上, 高的甚至达到90%; 而非外露颖花结实率平均仅为15.7%^[7]. 柱头外露颖花的结实率占制种异交结实率的70%~80%, 是构成产量的主体^[8]. 据代贵金等人^[9]研究表明, 柱头外露率和制种产量成极显著正相关. 在自然条件下, 不育系柱头外露率每提高1%, 结实率提高0.74~0.92个百分点, 每公顷至少可增产47~68 kg. 因此, 一个优良的不育系, 除应具备良好的配合力和稳定的不育性外, 还必须具有较高的柱头外露率. 提高母本柱头外露率是提高异交结实率、高产稳产的主要途径. 目前关于提高柱头外露性状的研究受到普遍的重视, 并取得了一定进展.

近年作者从花器性状、柱头活力、分子标记三方面对水稻高柱头外露率性状进行了系统的性状相关性分析研究. 在花器性状研究方面, 发现柱头外露率同颖花长宽比、柱头长度相关性显著, 与柱头张角相关性极显著. 吴爽等^[10]研究也发现, 颖花长、柱头长、花柱长对柱头外露率产生的作用比较大. 邓应德等人^[11]通过对水稻花器性状和柱头外露特性及其相关性的研究发现, 颖花长、颖花长宽比、柱头跨度和子房长度这些花器性状与柱头外露率关系最密切, 其中颖花长宽比作用最大, 所以选育高柱头外露率的不育系时, 颖花的长度及长宽比是需要重点考虑的性状之一. 在柱头活力方面, 开展了生理活性物质对梗稻柱头活力的影响研究, 研究表明喷施“920”能有效提高柱头外露率. 抽穗后每天用15 g/hm² “920”可提高外露柱头的活力^[12]. 此外, 施加KH₂PO₄及硼砂也有利于提高母本的柱头外露率和结实率^[13]. 目前影响柱头活力的理化物质尚未完全明确, 需要通过柱头理化物质的分析, 揭示影响柱头活力的物质成分, 为下一步通过外源喷施提高柱头活力提供依据.

分子标记辅助选择是提高选育高柱头外露率、品系效率的有效手段. 在柱头外露性状分子标记研究方面, 研究人员根据F₂群体表型和基因型分析结果, 进行连锁图谱的构建和QTL的检测. 共检测到4个QTL, 除一个控制双边柱头外露率的微效QTL *qPDES-3b*外, 其余3个分别控制柱头单边外露率、柱头双边外露率和柱头总外露率的QTL在同一区间, LOD值大于25, 解释的表型变异(贡献率)在20%左右,

加性效应起主要作用, 其增效等位基因皆来自于高柱头外露率的亲本DS, 单边柱头外露率的显性效应较明显. 该主效QTL精细定位至RM15206~GS09间约2.8 cM的区段内, 推测这3个性状是由同一基因控制或3个基因紧密连锁. 将该区间的两个边界引物用于分子标记辅助选择, 一致性较好(结果未发表).

在高柱头外露率亲本选育方面, 国家粳稻工程技术研究中心、中国水稻研究所、江苏省农业科学院粮食作物研究所近年来育成了一批高异交结实率不育系. 国家粳稻工程技术研究中心选育的光温敏不育系DS、BT型L6A都已通过省级鉴定, 其中DS不育起点温度低、柱头大、活力强、单边柱头外露率为30%, 双边外露率为57%, 总外露率为87%, 可广泛用于北方稻区两系不育系的亲本选育. L6A开颖角度大, 柱头大且外露率高, 闭颖柱头外露率为83%左右, 制繁种异交结实率57%. 江苏省农业科学院粮食作物研究所育成的95122A不育性稳定, 异交结实率高. 中国水稻研究所也育成了“春江99A、春江95A”等系列优良高异交不育系, 具有育性稳定、柱头外露率高、花时特早和广亲和性好等优势(结果未发表).

4 优势群与配组模式研究, 育成强优势杂交种

杂种优势群和杂种优势配组模式研究在杂交粳稻育种中具有特别重要的作用, 对基础育种材料进行杂种优势群的划分和杂种优势模式的构建可以为育种家有针对性地选配组合提供重要信息.

利用表型聚类分群法、分子标记聚类分群法、配合力分群法相结合, 我们认为, 优势组群和配组模式可以从3个方面划分: 一是遗传背景的粳粳互作优势群; 二是生态反应的感温与感光互作优势群; 三是产量构成因素、形态结构穗粒组成互作优势群. 基于RAD-seq技术, 对202份水稻样本进行测序, 检测群体间变异位点, 获取标记数据, 并对其进行群体结构、进化树、PCA等群体遗传学分析. 作者以202份水稻样本作为分析材料, 对其进行简化基因组方式测序, 经过严格的数据处理过程, 最终获得了57090个SNP标记, 基于此SNP数据集, 并结合分析材料的表型和配合力数据, 对200余份材料划分为9个群. 其中2、3群为北方稻区母本群, 表现为粳型背景、温光钝感、小穗多穗型. 第5群为黄淮稻区的母本群, 表现为粳型背景、感光或中等感光、小穗多穗型(结果未

发表). 第10群为父本群, 表现为偏粳背景、感温型、大穗型。

长江中下游等南方稻区采用粳粳互补的方式育成了一批超高产强优势杂交粳稻组合, 主要采用耐热型偏粳型不育系与粳型恢复系配组或粳不粳恢配组模式, 已选育出甬优、春优等系列粳粳交超高产杂交粳稻新组合, 其产量均达到超级稻水平。宁波市农业科学研究院以早熟粳型不育系甬粳3号A为母本, 早熟中粳恢复系F7538为父本, 育成了高产稳产型新组合甬优538, 该组合在2012年省生产试验平均产量11325 kg/公顷, 比对照增产29.6%。春优84是中国水稻研究所和浙江农科种业用早花时矮秆早熟感光晚粳不育系春江16A与粳粳中间型广亲和恢复系C84配置的超高产粳粳亚种间杂交稻, 区试平均产量10288.5 kg/公顷, 比对照增产22.9% (结果未发表)。

我国中部黄淮稻区通过光温互补的方式即“感光的本地粳稻不育系与感温性强的外缘系配组途径”选育了系列强优势杂交粳稻, 如国家粳稻工程技术研究中心育成的高产杂交粳稻18优75于2013年通过河南省审定, 其具有产量高、品质优、抗性强、适应性广等特性。2013年在河南省超高产示范田间现场测产, 平均产量达12798 kg/公顷(结果未发表)。

国家粳稻工程技术研究中心和天津天隆种业科技有限公司联合育成的“天隆优619”是利用多穗型不育系与大穗型恢复系配组模式的组合, 该组合于2016年通过国家审定。2014年参加国家区域试验平均产量11180.25 kg/公顷, 比对照增产10.97%, 达极显著水平(结果未发表)。天隆优619为长粒香型米, 经农业部稻米及制品质量监督检验测试中心(杭州)测定, 米质达国标优质1级, 2015年荣获全国优良食味粳稻品评一等奖。该组合适应性广, 在吉林南部、沈阳、天津、宁夏、江苏、海南均试种成功。

5 杂交粳稻育种应用基础研究

5.1 粳粳亚种间杂种优势的利用

粳粳亚种在长期自然选择和人工驯化后形成了差异较大的遗传背景, 通过粳粳亚种间杂交, 形成了超强的有利基因互补和重组, 这种亚种间杂种优势利用是提高杂交稻综合性状的重要途径^[14]。对不同粳粳亚种间杂种F₁可利用和非可利用优势的评

价与利用进行研究, 结果表明, 在亚种间杂种优势利用上, 既不能一味追求高的营养优势, 也不能单纯强调经济优势, 两者应有一个适宜的比值^[15]。为了充分利用亚种间杂种优势, 且避免粳粳杂交的结实率及早衰问题, 杨振玉等人^[16]提出“粳粳架桥”的概念是以粳粳基因适宜搭配协调, 交换重组, 生态选择, 培育偏粳或偏粳的骨干亲本^[17]。以粳粳中间亲本为桥梁, 实现水稻粳粳基因的交换重组。

5.2 广亲和基因与恢复基因的利用

粳粳亚种间杂种优势利用的一个重要途径就是广亲和基因与恢复基因的聚合。关于广亲和基因与恢复基因的关系, 前人已经做过一些研究, 研究发现广亲和性与恢复性是不同的^[18], 而且广亲和基因与恢复基因之间无连锁关系^[19], 通过杂交可使两种特性基因重组, 以选育广亲和恢复系, 在充分利用粳粳亚种间杂种优势的前提下, 解决杂交结实率的问题。

5.3 水稻叶片和根系抗衰性的利用

杂交水稻在我国取得了很大的进展, 但许多组合在后期叶片易早衰, 影响籽粒灌浆、稻米品质和结实率。李志彬等人^[20]对北方杂交粳稻的早衰性状遗传进行研究, 结果表明, 杂交粳稻是否早衰与其母本的早衰呈正相关; 叶片早衰与根系活性有一定关系, 根系的生理活性, 会影响水分和养分的吸收及激素类物质的合成, 其生理活性的变化与叶片衰老和籽粒灌浆密切相关。王彦荣等人^[21]对粳稻根系与叶片早衰的关系及其对籽粒灌浆的影响进行研究, 以衰老程度不同的品种为试材, 深入研究根系与叶片衰老的生理机制及二者间的关系对籽粒灌浆结实的影响, 为获得超高产提供依据。

5.4 大穗型杂交粳稻灌浆特性研究

水稻穗部结构主要包括长度、形态、穗粒数、着生支梗配比关系, 育种家在育种过程中对穗部结构的要求不尽相同, IRRI首席育种家Khush^[22]提出, 提高水稻单产的途径是培育大穗型超级杂交稻, 又称为“新株型”。华泽田等人^[23]对北方大穗型超级杂交粳稻进行了产量结构和灌浆特性的研究。结果表明, 在产量结构上表现出了较强的杂交优势, 在灌浆上的特点为穗上、中、下各部间干物质充实及灌浆速率差异较小, 穗下部灌浆启动早, 后期灌浆速率大, 整

穗表现出较强的持续灌浆能力。

5.5 大穗型杂交粳稻抗倒性研究

通过增加株高来实现杂交稻产量的突破,必须克服因株高过高而引起倒伏的问题。徐正进等人^[24]研究穗型与抗倒伏性的关系,结果表明,同等产量水平条件下直立穗型比散穗型更抗倒伏;杨惠杰等人^[25]针对茎秆与抗倒性间的关系进行研究,结果表明,培育粗秆有利于孕育大穗,但要增强抗倒伏能力,关键在于适当控制株高、培育秆壁厚实的品种、增加茎秆的干物质积累量、促进茎秆机械组织的发育和充实。因此在育种过程中可以筛选茎秆粗壮、茎秆硬度强、株高较矮、偏直立穗型的材料作为骨干亲本,为选育矮秆大穗杂交粳稻提供更多可能。

6 杂交粳稻发展存在问题及展望

在各杂交粳稻育种单位的共同努力下,尽管我国杂交粳稻发展取得了一些进步,但目前一些限制杂交粳稻发展的问题还是比较突出的,仍需各协作单位联合攻关,共同促进其快速发展。

6.1 开展杂交粳稻优势利用核心种质与有利基因挖掘,解决杂交粳稻资源及亲本材料单一的问题

杂交粳稻制种产量虽有所提升,但与籼型杂交稻相比,仍有一定差距,因此还需加快高柱头外露率、大柱头、柱头活力强的资源材料及其控制基因的挖掘;为了配合当前直播方式的推广应用,亟需开展适合直播的耐低温、耐水淹、耐旱、强苗势、灌浆快材料、除草剂敏感性材料与基因的挖掘;另外为了加速寒地杂交粳稻组合的应用,还应快速推进耐低温资源材料的挖掘与应用。

6.2 继续加强籼粳亚种间优势利用及杂交粳稻配组模式研究,解决杂交粳稻优势问题

虽然“粳不籼恢”亚种间杂交稻杂种优势突出,但存在着植株偏高、生育期偏长、结实率稳定性较差、制种产量较低等问题。针对这些问题,应选育花时早、柱头外露率高的高异交率粳型不育系,提高“粳不籼恢”亚种间杂交稻的制种产量;目前应用于生产上的籼粳杂种基本都属于重穗型品种,而重穗型籼

粳杂种 F_1 必然要求有强大的源即生物产量作支撑,表现为植株茎秆粗壮坚硬,株高适中,叶面积指数大。所以选育穗型大、茎秆粗壮、广亲和性好、恢复谱广、配合力好的籼粳中间型广亲和恢复系,以“粳不籼恢”的方式配组,在一定范围内适当扩大父母本间的亲缘关系,增强杂种优势。另外采用光不温恢配组模式,即选育感光性强的不育系与感温性强的恢复系配组,光温感应特性的不同表明其遗传背景存在差异,经过多年的配组试验和田间观察,认为光温感应特性不同是产生杂种优势的位点之一。选择感温性强的作为父本,一方面能够提高组合的适应范围,另一方面使制种操作和调节更简易。此外,利用分子育种与常规育种相结合的手段,系统分析我国粳稻主产区及其他粳稻国家优势主栽组合的亲本和优势常规稻的亲缘关系,获得粳稻不同杂种优势群也可加快强优势杂交粳稻组合的选育进程^[26]。

6.3 加强红莲型细胞质利用,解决杂交粳稻不育系育性稳定问题

北方杂交粳稻应用最广的粳稻三系不育系均属于BT型不育系,而BT型不育系高温容易自交结实,从而影响制种纯度。国家粳稻工程技术研究中心与武汉大学合作开展了红莲型不育系选育工作,研究认为“红莲型三系不育系”与“BT型三系不育系”恢保关系相同,但其稳定性高于BT型不育系,高温未发现自交结实现象,因此以红莲型不育系代替BT型不育系使三系杂交粳稻制种纯度更有保障,目前已初步选育出一批对红莲型不育系具有较高恢复力的材料。

6.4 多途径利用水稻杂种优势,解决杂交粳稻用种量问题

尽管杂交粳稻制种产量有所突破,但由于机插、直播用种量大,杂交粳稻推广也会受到很大影响。通过多基因型品种 F_2 优势利用技术则可解决杂交种生产困难这个重要难题。水稻杂种 F_2 代利用在理论上是可行的,水稻产量的构成因素是多因子调控的数量遗传,其遗传机制远比单因子的质量性状复杂,不受单基因的分离规律支配。从遗传分离上看,当性状分别受2, 3, 4对等位基因支配时, F_2 代该性状的杂合型个体与纯合型个体数之比是14:2, 62:2或254:2等。杂交粳稻在生产上利用杂种二代是可能的,这取决

于BT型、红莲型核质互作配子体不育系的应用以及核不育两系不育系的应用,因为这种不育系配组的杂交种 F_2 不会分离出不育株。但不是任一组合的 F_2 都能在生产上利用,这与亲本的差异性、 F_1 杂种优势表

现是密切相关的。因此,选用株高、株型、生育期基因型等位,但其他遗传位点基础复杂,综合性状好,且配合力高的材料作亲本, F_2 代仍然可以保持较高的杂种优势和整齐度,有希望达到预期的效果。

参考文献

- Li Z Y. Heterosis in Hybrid Rice (in Chinese). Beijing: Agriculture Press, 1977. 29–44 [李铮友. 水稻杂种优势利用. 北京: 农业出版社, 1977. 29–44]
- Yang Z Y. Hybrid Rice Breeding in North China (in Chinese). Beijing: China Agriculture Sciencetech Press, 1999. 21–27 [杨振玉. 北方杂交粳稻育种研究. 北京: 中国农业科技出版社, 1999. 21–27]
- Yang Z Y, Chen Q B, Chen R F, et al. The breeding of *japonica* rice restorer C57 (in Chinese). J Crop Sci, 1981, 3: 38–42 [杨振玉, 陈秋柏, 陈荣芳, 等. 水稻粳型恢复系 C57 的选育. 作物学报, 1981, 3: 38–42]
- Wang C L, Tang Y G. Status and prospects of hybrid rice (*Oryza sativa* L. Ssp. *sinica*) breeding in China (in Chinese). Sci Agric Sin, 1989, 22: 8–13 [王才林, 汤玉庚. 我国杂交粳稻育种的现状与展望. 中国农业科学, 1989, 22: 8–13]
- Zhang Z X, Ma X Q, Li Q Y, et al. Super *japonica* hybrid rice breeding in North China (in Chinese). J Shenyang Agric Univ, 2012, 43: 667–672 [张忠旭, 马兴全, 李全英, 等. 北方超级杂交粳稻育种研究. 沈阳农业大学学报, 2012, 43: 667–672]
- Li Z Y, Chen G H, Wang Z X, et al. Aim character disquisition on close-general the seed set of outcrossing sterile line (in Chinese). Re-claim Rice Cultiv, 2004, (3): 7–10 [李振宇, 陈广红, 王志兴, 等. 近常异交水稻不育系目标性状研究. 垦殖与稻作, 2004, (3): 7–10]
- Tian D C, Zhang S Y, Qin C L. Improve the stigma exposure rate is the key of the hybrid rice seed production output measures (in Chinese). Sichuan Agric Sci Technol, 1990, (2): 16–18 [田大成, 张素英, 秦春林. 提高柱头外露率是杂交稻制种稳产高产的关键措施. 四川农业科技, 1990, (2): 16–18]
- Li Q R. Environmental variation of stigma exposure rate and its effect on the differentiation and fruiting of stigma (in Chinese). Seed Sci Technol, 1995, (2): 32–33 [李庆荣. 柱头外露率的环境变异及其在异交结实中的作用. 种子科技, 1995, (2): 32–33]
- Dai G J, Hua Z T, Cai W, et al. Application of plant growth substances in the seed production of *japonica* hybrid rice (in Chinese). Hybrid Rice, 1999, 14(S1): 15–20 [代贵金, 华泽田, 蔡伟, 等. 激素在杂交粳稻制种中的应用研究. 杂交水稻, 1999, 14(S1): 15–20]
- Wu S, Li C Q, Wang S H, et al. Heritable and correlation analysis of several restore Line's floral character (in Chinese). Anhui Agric Sci, 2003, 31: 171–172, 174 [吴爽, 李成荃, 王守海, 等. 几种优良品种花器性状的遗传及相关分析. 安徽农业科学, 2003, 31: 171–172, 174]
- Deng Y D, He L W, Xiao C L, et al. Study on and correlation analysis of rice floral and stigma exertion characters (in Chinese). J Hunan Agric, 2009, 35: 588–592 [邓应德, 贺立伟, 肖层林, 等. 水稻花器性状和柱头外露特性及其相关性. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2009, 35: 588–592]
- Hong N Q, Li X. The technological measures for raising stigma exertion rate of the female parent in seed production of hybrid rice (in Chinese). Guizhou Agric Sci, 2008, 36: 60–63 [洪乃桥, 李旭. 提高杂交水稻制种母本柱头外露率的技术措施. 贵州农业科学, 2008, 36: 60–63]
- Lü K, Wei F J, Wu Y H, et al. Influence of fertilization and hormone application on out-chapter rate and seed-setting rate (in Chinese). J Anhui Agric Sci, 2003, 31: 641–642 [吕凯, 魏凤娟, 吴永辉, 等. 施肥和激素对水稻不育系柱头外露率和结实率的影响. 安徽农业科学, 2003, 31: 641–642]
- Xu W D, Cai J Y, Yang Y C, et al. Research progress and prospect on utilization of heterosis between *indica-japonica* rice subspecies (in Chinese). China Rice, 2016, 22: 1–7 [徐伟东, 蔡金洋, 杨尧城, 等. 水稻籼粳亚种间杂种优势利用研究现状与展望. 中国稻米, 2016, 22: 1–7]
- Hua Z T. Study on breeding technology of Japonica Hybrid Rice (in Chinese). Doctoral Dissertation. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2005 [华泽田. 北方粳型杂交稻育种技术的研究. 博士学位论文. 沈阳: 沈阳农业大学, 2005]
- Yang Z Y, Gao Y, Zhao Y C, et al. Progerss 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, 赵迎春, 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]
- Yang Z Y, Zhang Z X, Luo Z H, et al. Breeding core parents for building a bridge between *indica* and *japonica* subspecies in hybrid rice and utilization of heterotic groups (in Chinese). In: the First Conference of Chinese Hybrid Rice, 2010. 64–67 [杨振玉, 张忠旭, 罗治华, 等. 杂交水稻“籼粳架桥”骨干亲本的培育与杂种优势生态群的利用. 见: 第 1 届中国杂交水稻大会论文集, 2010. 64–67]

- 18 Hong D L, Ma Y H, Tang Y G. A preliminary study on the wide compatibility characteristics of rice varieties (in Chinese). *Hybrid Rice*, 1988, (5): 22–25 [洪德林, 马育华, 汤玉庚. 水稻品种广亲和特性的初步研究. 杂交水稻, 1988, (5): 22–25]
- 19 Zhu Y G. *Japonica* wide compatibility hybrids between *indica* and *japonica* cultivars and genetic material generation fertility and advantage analysis (in Chinese). *J Wuhan Univ*, 1987, (7): 128–134 [朱英国. 粳稻广亲和基因材料与籼粳品种杂交杂种一代育性和优势分析. 武汉大学学报, 1987, (7): 128–134]
- 20 Li Z B, Chen A G, Yu H L, et al. Relationship of senescence characteristics between F_1 hybrids and their parents in northern *japonica* rice (in Chinese). *Hybrid Rice*, 2010, 25: 70–75 [李志彬, 陈爱国, 于洪兰, 等. 北方粳稻杂种 F_1 抗衰老特性与其亲本关系的初步研究. 杂交水稻, 2010, 25: 70–75]
- 21 Wang Y R, Hua Z T, Chen W F, et al. Relationship between root and leaf senescence and their effects on grain-filling in *japonica* rice (in Chinese). *Acta Agron Sin*, 2003, (11): 892–898 [王彦荣, 华泽田, 陈温福, 等. 粳稻根系与叶片早衰的关系及其对籽粒灌浆的影响. 作物学报, 2003, (11): 892–898]
- 22 Khush G S. Modern varieties—their real contribution to food supply and equity. *Geo J*, 1995, 35: 275–284
- 23 Hua Z T, Hao X B, Zhang Z X, et al. Yield components and grain-filling characters of northern large-panicle type super *japonica* hybrid rice Liaoyou3072 (in Chinese). *J Shenyang Agric Univ*, 2003, 34: 369–372 [华泽田, 郝宪彬, 张忠旭, 等. 大穗型超级杂交粳稻辽优 3072 产量结构及灌浆特性研究. 沈阳农业大学学报, 2003, 34: 369–372]
- 24 Xu Z J, Zhang S L, Zhou S Q, et al. Primary analysis of relationship between rice panicle type and lodging resistance (in Chinese). *Plant Physiol Comm*, 2004, 40: 561–563 [徐正进, 张树林, 周淑清, 等. 水稻穗型与抗倒性关系的初步分析. 植物生理学报, 2004, 40: 561–563]
- 25 Yang H J, Yang R C, Li Y Z, et al. Relationship between culm traits and lodging resistance of rice cultivars (in Chinese). *Fujian J Agric Sci*, 2000, 15: 1–7 [杨惠杰, 杨仁崔, 李义珍, 等. 水稻茎秆性状与抗倒性的关系. 福建农业学报, 2000, 15: 1–7]
- 26 Xu W D, Cai J Y, Yang Y C. Research progress and prospect on utilization of heterosis between *indica-japonica* rice subspecies (in Chinese). *China Rice*, 2016, 22: 1–7 [徐伟东, 蔡金洋, 杨尧城. 水稻籼粳亚种间杂种优势利用研究现状与展望. 中国稻米, 2016, 22: 1–7]

Development and prospect of hybrid *japonica* rice in China

YANG ZhenYu¹, LI ZhiBin³, DONG Li², ZHU Wei³, CAI Zhuo², QU LiJun² & HUA ZeTian²

¹ Rice Research Institute, Liaoning Academy of Agriculture Sciences, Shenyang 110161, China;

² China National Japonica Rice R&D Center, Tianjin 300457, China;

³ Key Laboratory of Genetics and Breeding of Hybrid Japonica Rice, Tianjin 300457, China

The extension of hybrid *japonica* rice is of great significance to increase rice production and ensure grain security in China. The low productivity of parental materials and the narrow genetic distance between parents resulted in the insufficient superiority of hybrid *japonica* rice in China, and the yield of *japonica* rice cannot be improved significantly compared with that of conventional *japonica* rice. The low yield of hybrid seed production and few super *japonica* hybrid combinations directly limited the widely extension of hybrid *japonica* rice. In this paper, the history of development of *japonica* hybrid rice breeding in China was reviewed, including the discovery and utilization of sterile lines such as Dian type and BT type, as well as the breeding of hybrid *japonica* restorer lines (C57 and C418) with high combining ability via “*indica-japonica* bridge” method. In addition, the key technology advances of increasing hybrid seed production of *japonica* rice and utilization of heterosis were summarized as following: (1) The increase of stigma exertion rate and enhancement of stigma viability lead to high probability of successful fertilization, thus resulting in the increase of hybrid rice seed production. Significant correlations were showed between stigma exertion rate and the ratio of floret length and width, stigma exertion rate and column length, stigma exertion rate and angle. Great progresses on stigma exertion have been achieved from the studies on the genetic and molecular level (i.e marker-assisted selection). (2) To further increase the utilization of heterosis in hybrid *japonica* rice, the studies on heterotic groups and patterns for making hybrid combinations from the selection of superior parents in *japonica* rice were conducted. Based on the different heterotic groups of parental lines of *japonica* rice, several models for making hybrid combinations were proposed, including the model of heterosis complementation of indica and *japonica* rice, the model of the interactions of thermo-sensitive and photo-period-sensitive genes, and the model of grain structure complementation. These models emphasize comprehensive characteristics in rice breeding, including the utilization of *indica-japonica* intersubspecific heterosis, the applications of wide compatibility genes and restorer genes in rice, the anti-senility of leaves and roots, the applications of plant type such as large panicles and good grain-filling characteristics, and resistance for abiotic stress such as lodging resistance. Therefore, this study provides technical suggestions and strategies for further breeding and application of *japonica* hybrid rice.

hybrid *japonica* rice, breeding, heterosis groups, distribution model

doi: 10.1360/N972016-01132