科学通报 2016 年 第 61 卷 第 35 期: 3787 ~ 3796
专辑: 杂交水稻的辉煌50年 评 述
《中国科学》杂志社
SCIENCE CHINA PRESS

超级杂交稻研究进展

吴俊, 邓启云*, 袁定阳, 齐绍武

湖南杂交水稻研究中心, 杂交水稻国家重点实验室, 长沙 410125
* 联系人, E-mail: dqy100@163.com

2016-09-12 收稿, 2016-09-13 修回, 2016-09-13 接受, 2016-11-03 网络版发表

摘要 1996年农业部正式立项中国超级稻育种计划, 以期为满足我国日益增长的粮食需求目标服务. 其中, 一季中稻相继设置了4期产量目标: 10.5, 12.0, 13.5和15.0 t/hm^2. 1997年, 袁隆平提出"形态改良与杂种优势利用相结合"的杂交水稻超高产育种技术路线, 成为中国超级杂交稻育种的灵魂思想. 在该技术路线指引下, 各个时期的超级杂交稻育种目标陆续实现. 其中, 先锋品种两优培九于2000年实现第1期超级杂交稻产量目标, 累计推广超过700万公顷; 第2期超级杂交稻产量目标于2004年实现, 其代表品种Y两优1号自2010年以来即成为我国年推广面积最大的杂交水稻品种, 累计推广已达400万公顷; 2011年, Y两优2号百亩连片平均亩产达926.6 kg (13.9 t/hm^2), 实现了第3期超级杂交稻单产13.5 t/hm^{2}的目标; 2014年, 第4期超级杂交稻代表品种Y两优900创造百亩连片平均亩产1026.7 kg (15.4 t/hm^2)的高产新纪录, 两倍于中国水稻的平均产量. 迄今为止, 国家农业部已认定了125个超级稻品种, 累计推广面积达7000万公顷. 然而, 随着人口不断增加、耕地面积显著减少以及环境的持续恶化, 进一步提高水稻产量潜力以及在不同生态环境下的多抗性和适应性仍然是超级杂交稻育种的主要挑战. 我们认为, 形态改良与杂种优势利用相结合并辅以分子设计育种技术, 将是下一阶段超级杂交稻育种寻求突破的最有效途径.

关键词 超级杂交稻, 形态改良, 杂种优势, 育种

水稻是我国乃至全世界最主要的粮食作物之一. 依靠科技进步继续大幅度提高水稻单产, 是解决全球粮食安全问题的重要选择. 近几十年来, 不同国家纷纷提出了以提高水稻产量潜力为主要目标的育种计划. 我国也于1996年启动了超级稻育种计划并后来居上, 取得一系列国际领先成果. 本文对我国超级杂交稻育种成功经验进行了分析和总结, 结合笔者多年来的育种实践与思考, 对下一阶段超高产育种技术思路进行了探讨, 旨在为推动超级杂交稻的进一步发展提供参考.

1 超级稻概况

1.1 超级稻研究背景

超级稻育种前身为"水稻超高产育种"、"新株型稻育种". 日本于1981年开始实施"超高产水稻开发及栽培技术确立"的大型合作研究项目(简称"逆7.5.3"计划), 目标是育成单产10 t/hm^2(糙米)或比对照品种秋光增加50%的超高产水稻品种. 1989年国际水稻研究所启动了旨在大幅提高产量潜力的水稻"新株型育种"项目, 目标是到2005年育成的"新株型稻"产量潜力达到13~15 t/hm^2, 较当时推广品种增产20%~30%. 1994年国际水稻研究所在国际农业研究磋商小组召开的会议上, 通报了育成的"新株型稻", 其产量潜力在热带旱季小区实验中可望达到12.5 t/hm^2. 国际水稻研究所育成的新株型稻, 新闻媒体用"超级稻"(Super Rice)一词进行宣传报道, 超级稻因此而得名[1,2].

引用格式: 吴俊, 邓启云, 袁定阳, 等. 超级杂交稻研究进展. 科学通报, 2016, 61: 3787–3796
Wu J, Deng Q Y, Yuan D Y, et al. Progress of super hybrid rice research in China (in Chinese). Chin Sci Bull, 2016, 61: 3787–3796, doi: 10.1360/N972016-01013

© 2016《中国科学》杂志社

1.2 中国超级稻

我国农业部1996年启动“中国超级稻育种与栽培技术体系研究”重大科技计划，并制订了全国各生态区相应的产量指标(表1). 该计划初始目标分为两期，内容涵盖了育种、栽培等不同学科，以及三系、两系杂交早、中、晚稻和常规籼、粳稻. 以长江流域一季中稻(杂交单季稻)为例，第1，2期目标分别为：在2000和2005年分别育成连续两年百亩连片种植平均单产超过10.5和12.0 t/hm^{2}的超高产品种.

1997年，袁隆平在剖析、总结超级杂交稻模式组合“培矮64S/E32”的遗传组成、株型特点基础上，发表了“杂交水稻超高产育种”论文，提出以“形态改良与杂种优势利用相结合”的水稻超高产育种技术路线和设想[3]. 1998年，袁隆平向国务院提交《开展杂交水稻超高产育种计划建议书》，国家农业部和科学技术部相继启动了“超级杂交稻育种研究计划”. 随后，中国超级杂交稻育种迅速步入快车道，相继取得了一系列国际领先成果，尤以长江中下游一季中籼超级杂交稻最为硕果累累. 第1期单产10.5 t/hm^{2}目标、第2期单产12.0 t/hm^{2}目标相继于2000年和2004年实现，育成品种在生产上迅速大面积推广应用[4]. 2005年国家“863”计划启动了第3期超级杂交稻研究，目标是到2015年育成单产达13.5 t/hm^{2}的超级杂交稻新品种. 2011年9月18日，经国家农业部专家组现场测产验收，在湖南省隆回县羊古坳乡种植的百亩连片“Y两优2号”平均单产达到13.9 t/hm^2，标志着我国第3期超级杂交稻育种比原计划提前4年获得重大突破[5]，被评为“2011年度中国十大科技进展”.

1.3 超级杂交稻育种技术路线概略

20世纪70年代，在水稻超高产育种理论与方法的研究上，日本的松岛省三提出从水稻高产栽培方面如何培育“理想稻”，认为理想稻要“多穗、矮秆、短穗”，而上部2~3片叶则要“短、厚、直”，并以抽穗后叶色退淡缓慢而绿叶较多为好[6]. 国际水稻研究所在Donald关于小麦理想株型理论基础上提出了水稻“新株型”(New Plant Type)育种理论，其最显著特点是少蘖大穗、茎秆坚韧、叶片浓绿、高收获指数[7]. 然而，由于存在灌浆结实差、抗性低和品质不佳等问题，按此株型理论育成的品系并没有实现生产应用. 我国育种家们吸取国外超级稻育种的经验教训，并根据各生态区的特点分别提出“直立大穗型”[8]、“稀植重穗型”[9]、“丛生快长型”[10]、“后期功能型”[11]等超级稻理想株型模式，丰富了中国超级稻株型育种理论，并指导选育出代表性的超级稻品种.

表 1 中国超级稻育种目标(农业部, 1996)

Table 1 Yield standards (t/hm^2) for super rice breeding in China (Ministry of Agriculture of China, 1996)

生态类型	产量目标(t/hm^2)	
	第一阶段 (1996~2000)	第二阶段 (2001~2005)
常规早籼稻	9.00	10.50
南方常规单季稻	9.75	11.25
北方常规单季稻	10.50	12.00
杂交早籼稻	9.75	11.25
杂交单季稻	10.50	12.00
杂交晚稻	9.75	11.25

1997年，袁隆平总结40年育种经验后指出：迄今为止，通过育种提高作物产量只有两条有效途径：一是形态改良，二是杂种优势利用. 单纯的形态改良，潜力有限；杂种优势不与形态改良相结合，效果必差；认为“形态改良结合杂种优势利用”的方法是提高作物产量、实现水稻超高产目标的最有效途径[3]. 针对杂种优势利用，袁隆平提出由低到高3个阶段的技术路线，即品种间、亚种间、远缘杂种优势利用. 同时，他还提出选育方法从三系法到两系法再到一系法的发展战略[12]. 针对超级杂交稻理想株型模式，基于对两系亚种间杂交组合培矮64S/E32的形态发现，袁隆平提出了超级杂交稻的产量指标、技术路线以及理想形态模式的具体参数，即超级杂交稻理想株型模式，认为超级杂交稻必须是上3叶长、直、窄、凹、厚，高冠层、矮穗层、中大穗的“叶里藏金”稻[3]. 这一超高产形态模式很好地解决了在高库容和耐肥抗倒的基础上如何进一步地增加有效“源”的问题. 将“库”、“源”矛盾协调在高水平的群体光合生产基础之上，这是对超高产水稻育种理论的重大发展. 在该技术路线的指导下，各阶段超级杂交稻育种目标相继实现，并育成了一大批超级杂交稻组合应用于大面积生产[13].

1.4 中国超级稻应用状况

自国家农业部于1996年立项启动“中国超级稻育种计划”、2005年实施“超级稻新品种选育与示范推

广”项目以来，中国超级稻研究在超级稻育种理论、育种材料创制和新品种选育与推广方面取得了长足进展. 截至2016年，经国家农业部认定的超级稻品种(组合)共有156个，经确认后由于推广面积下降而被取消冠名的超级稻品种(组合)有31个(表2). 在现存125个有效认定的超级稻品种(组合)中，有100个为超级杂交稻品种. 这些超级稻品种在全国各水稻主产省份广泛应用，累计推广面积达7000多万公顷，目前年推广面积在800多万公顷以上，为实现全国粮食生产“十二连增”和保障国家粮食安全做出了巨大贡献.

2 超级杂交稻育种现状与技术分析

2.1 从高产杂交稻到第1期超级杂交稻(汕优63~两优培九)

两优培九是由江苏省农业科学院粮食作物研究所邹江石等采用两系法途径，以湖南杂交水稻研究中心选育的培矮64S作母本、扬稻6号作父本配组育成的籼型超级杂交稻先锋组合[14]，于2000年经专家组现场测产验收，单产达到10.5 t/hm^{2}的第1期超级杂交稻产量目标. 大面积推广应用，两优培九的平均单产可达9.0 t/hm^2，比汕优63增产10%左右；在云南永胜特殊生态区种植单产达17.09 t/hm^2 (图1). 其技术创新主要有以下3个方面：一是育种方法的革新. 两优培九作为两系法杂交稻的成果，相对三系法品种具有一定的优势. 两系法由于配组自由，亲本遗传背景来源广泛，比三系法杂交水稻一般增产5%~10%. 作为两优培九的父本扬稻6号本身就是一个优良的常规稻品种，已配组育成多个十分出色的两系法杂交稻品种；但经典的三系法途径由于恢保关系制约而无法直接利用扬稻6号的杂种优势. 二是杂种优势利用水平的提高. 由于母本培矮64S具有一定的粳稻血缘

表 2 中国超级稻品种汇总(2005~2016)

Table 2 Super rice varieties in China (2005—2016)

时间	认定品种	取消冠名品种
2005年	协优9308, 国稻1号, 国稻3号, 中浙优1号, 丰优299, 金优299, Ⅱ优明86, Ⅱ优航1号, 特优航1号, D优527, 协优527, Ⅱ优162, Ⅱ优7号, Ⅱ优602, 天优998, Ⅱ优084, Ⅱ优7954, 两优培九, 准两优527, 辽优5218, 辽优1052, Ⅲ优98, 胜泰1号, 沈农265, 沈农606, 沈农016, 吉粳88, 吉粳83	
2006年	天优122, 一丰8号, 金优527, D优202, Q优6号, 黔两优2058, Y两优1号, 株两优819, 两优287, 培杂泰丰, 新两优6号, 甬优6号, 中早22, 桂农占, 武粳15, 铁粳7号, 吉粳102号, 松粳9号, 龙粳5号, 龙粳14号, 垦稻11	
2007年	宁粳1号, 淮稻9号, 千重浪2号, 辽星1号, 楚粳27, 龙粳18, 玉香油占, 新两优6380, 丰两优四号, 内2优6号(国稻6号), 淦鑫688, Ⅱ优航2号	
2008年		沈农016, 黔两优2058
2009年	龙粳21, 淮稻11号, 中嘉早32号, 扬两优6号, 陆两优819, 丰两优香一号, 洛优8号, 荣优3号, 金优458, 春光1号	
2010年	新稻18号, 扬粳4038, 宁粳3号, 南粳44, 中嘉早17, 合美占, 桂两优2号, 培两优3076, 五优308, 五丰优T025, 新丰优22, 天优3301	辽优1052
2011年	沈农9816, 武运粳24号, 南粳45, 甬优12, 陵两优268, 淮两优1141, 徽两优6号, 03优66, 特优582	辽优5218, Ⅲ优98, 胜泰1号, 沈农606, 龙粳14号, 龙粳18
2012年	楚粳28号, 连粳7号, 中早35, 金农丝苗, 淮两优608, 深两优5814(Y58S/丙4114), 广两优香66, 金优785, 德香4103, Q优8号, 天优华占, 宜优673, 深优9516	
2013年	龙粳31, 松粳15, 镇稻11, 扬粳4227, 宁粳4号, 中早39, Y两优087, 天优3618, 天优华占, 中9优8012, H优518, 甬优15	中早22, 铁粳7号, 吉粳102号, 垦稻11, 淮稻11号, 中嘉早32号, 春光1号
2014年	龙粳39, 莲稻1号, 长白25, 南粳5055, 南粳49, 武运粳27号, Y两优2号, Y两优5867, 两优038, C两优华占, 广两优272, 两优6号, 两优616, 五丰优615, 盛泰优722, 内5优8015, 荣优225, F优498	协优9308, 武粳15, 龙粳5号, 宁粳1号, 新稻18号, 培两优3076, 新丰优22, 淮两优1141,
2015年	扬育粳2号, 南粳9108, 镇稻18号, 华航31号, H两优991, N两优2号, 宜香优2115, 深优1029, 甬优538, 春优84, 浙优18	沈农265, 吉粳83, 淮稻9号, 03优66
2016年	吉粳511, 南粳52, 徽两优996, 深两优870, 德优4727, 丰田优553, 五优662, 吉优225, 五丰优286, 五优航1573	南粳44, 南粳45, Q优8号

图 1 (网络版彩色)两优培九在云南永胜的田间丰产长相

Figure 1 (Color online) Performance of Liangyoupeijiu in Yunnan demonstration base

渗透, 两优培九利用了部分籼粳亚种间杂种优势, 相较三系法杂交稻汕优63具有更大的库容量和更高的生物学产量. 三是群体冠层株叶形态优化. 相较汕优63, 两优培九上三叶更直立, 卷叶指数较高, 比叶重较大, 叶片更厚, 光合面积更大, 因而具有比较明显的增产优势[15]. 两优培九是21世纪初我国年种植面积最大的杂交水稻品种之一, 累计种植面积已经超过700万公顷.

2.2 从第1期超级杂交稻到第2期超级杂交稻(两优培九~Y两优1号)

第1期超级杂交稻育种目标的实现给予中国科学家极大鼓舞, 促使第2期超级杂交稻育种攻关加速. 在第1期目标实现4年后的2004年, 第2期超级杂交稻育种目标比原计划提前1年实现[4]. 随后, 以Y两优1号等为代表的一批第2期超级杂交稻品种走向大面积生产应用. 分析得知, Y两优1号与两优培九是“同父异母”的两个组合, 其父本都是优良恢复系扬稻6号, Y两优1号的母本则是广适性光温敏不育系Y58S. 因此, Y两优1号相较于两优培九的技术创新主要体现在母本的改良. Y58S是以安农S-1为不育基因供体, 通过与常菲22B、美国稻Lemont杂交、双交, 聚合优质、高光效、抗病、抗逆等优良性状, 再通过与培矮64S复交导入优良株叶形态和高配合力, 实现有利多基因累加选育而成[16]. 从其选育流程可以看出, Y58S在继承了培矮64S优良株叶形态基础上, 注重抗逆抗病性的增强, 并进一步提高光合效率. 具体表现为如下几个方面: 一是杂种优势利用水平进一步提高. Y两优1号在两优培九基础上, 进一步引入了热带粳稻(爪哇稻)Lemont的血缘, 亚种间杂种优势利用水平更高. 二是株叶形态进一步优化、群体光能利用率提高. Y两优1号全生育期表现为动态理想株型, 其营养生长期株叶形态与汕优63非常相似, 叶片披展而斜伸, 披垂角稍大. 因为前期苗架较小, 大田漏光损失是群体光能利用最主要的矛盾, 这种株叶形态能尽量舒展枝叶扩大光合面积以充分提高水稻生长前期的光能吸收. 进入孕穗期叶面积指数增大, 群体密度增加, 遮光损失上升为群体光能利用的主要矛盾, Y两优1号的株型逐渐变得紧凑, 叶片直立、内卷, 全株叶片呈现“长、直、窄、凹、厚”的理想株型特征, 有利于群体光能利用率的提高[17]. 三是“源”、“库”、“流”进一步协调改良. Y两优1号穗粒数和千粒重比两优培九无多大变化, 但成穗率更高, 且由于光合效率的显著提升, 结实率提高5%以上. 四是生态适应性显著提高: Y两优1号的生态适应性不仅表现在对稻瘟病、稻曲病、白叶枯病等生物胁迫的较强抗性, 同时也表现在对高温、低温、干旱等非生物胁迫具有较强的抗(耐)性, 还表现在其母本Y58S具有安全的育性转换临界温度以及很强的柱头活力、抗高温能力, 使之亲本繁殖和杂交制种具有更稳定的产量和更高效率. Y两优1号相继于2006、2008、2013年通过长江中下游、华南早稻、长江上游等南方籼稻3个生态区国家审定. 室内人控条件实验表明, Y两优1号的抗高温耐低温以及耐旱能力都显著优于两优培九[18]. 2004年同步参加湖南省超级稻组(高肥组)和中稻山丘区迟熟组(中低肥组)两个区试, Y两优1号的产量均排名第一, 分别比对照两优培九和Ⅱ优58增产11.2%和9.04%, 可见其对土壤肥力条件亦具有很强的适应性. Y两优1号自2010年起成为我国年推广面积最大的杂交水稻品种, 连续6年被农业部认定为长江流域中稻主推品种, 迄今累计推广面积已达400万公顷且仍在持续增长, 其成熟期长相被摄制成“瀑布稻”照片(图2).

2.3 从第2期超级杂交稻到第3期超级杂交稻(Y两优1号~Y两优2号)

2011年9月18日, 经国家农业部专家组验收, 湖南隆回Y两优2号百亩超级杂交稻实验田平均亩产达926.6 kg, 首次成功实现第3期超级杂交稻育种目标[5]. 随后, Y两优2号、深两优5814(Y58S/丙4114)、甬优12等一批第3期超级杂交稻品种走向生产应用.

Y两优2号在“源”、“库”、“流”关系上有如下协调改良(图3): 一是增“库”, Y两优2号每穗总粒数从Y两优1号的200粒左右提高到230粒左右, 增长15%. 二是扩“源”, Y两优2号冠层株叶形态更优化, 上三叶叶片在保持“长、直、窄、凹、厚”特点的基础上又进一步提升, 其上三叶叶片总长度比Y两优1号提高近30 cm, 其中剑叶叶长平均增长10 cm以上. 叶宽也显著大于Y两优1号, 由于叶片厚度和卷叶指数也随之提升, 因此其直立叶形并不受影响. 叶长和叶宽的增加导致光合面积的有效提升, 提高了群体光能利用率. 三是畅“流”, Y两优2号基部茎秆增粗、茎壁增厚提高了干物质量, 为容纳更大或更多的维管束创造了条件, 保证了通畅的物质运输, 同时也增强了抗倒性. “源”、“库”、“流”协调改良后反映在株型上为: 冠层

图 2 (网络版彩色) Y两优 1 号“瀑布稻”成熟期(王建平摄)

Figure 2 (Color online) “Waterfall Rice” YLY1 (photographed by Wang Jianping)

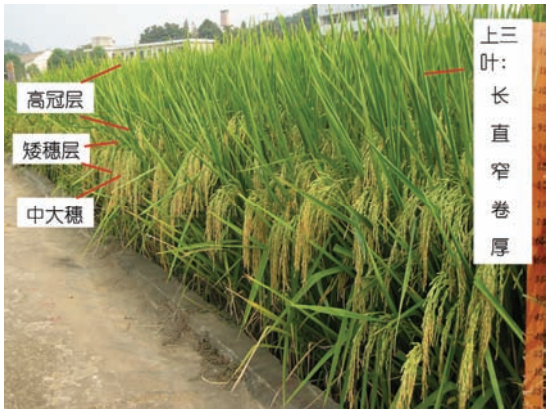


图 3 (网络版彩色) Y两优 2 号成熟期冠层形态

Figure 3 (Color online) Canopy morphology structure of YLY2 at maturation stage

图 4 (网络版彩色) 超高产攻关片现场Y两优 900 成熟期

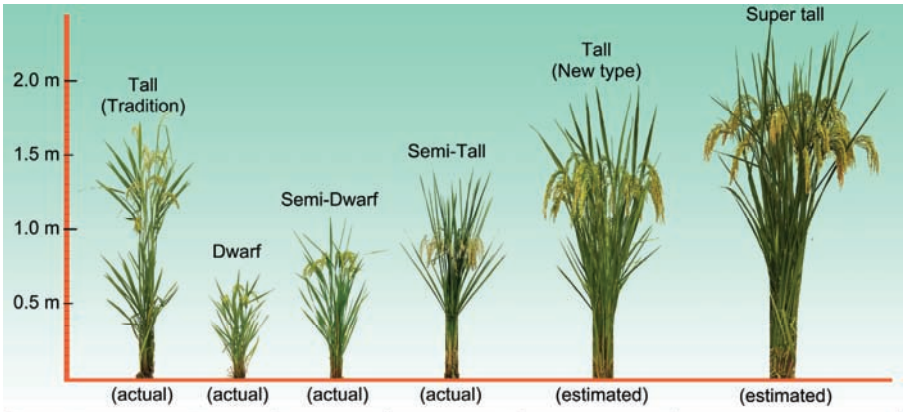
Figure 4 (Color online) Maturation stage of YLY900 in super high yielding demonstrate base

增高, Y两优2号的冠层高度比Y两优1号高近10 cm; 穗层增厚, Y两优2号的穗粒数增加, 但其穗位高度并没有抬高, 而是穗层厚度较Y两优1号增加约5 cm; 茎秆增粗, 基部节间茎秆直径较Y两优1号增加14.5%. Y两优2号成熟期黄丝亮秆、“叶里藏金”, 是对袁隆平理想株型模式的完美实践[19]. Y两优2号既保留了Y两优1号的优点, 又在产量潜力上进一步提升, 并且米质也提高到国标3级优质米标准.

2.4 超级杂交稻新进展及技术突破

2013年春, 国家农业部立项启动了第4期超级杂交稻攻关计划, 目标是到2020年百亩连片平均单产达到15.0 t/hm^2. 我国科学家以前3期超级杂交稻技术路线为基础, 通过进一步提高生物学产量继续挖掘水稻产量潜力. 成功选育的创新性品种“Y两优900”在湖南溆浦百亩连片种植, 实现了第4期超级杂交稻15 t/hm^{2}的育种目标[20]. “Y两优900”是通过进一步塑造理想株型和扩大利用籼粳亚种间杂种优势而育成的迟熟型超级杂交中稻组合(图4). 该组合母本仍为广适性光温敏不育系Y58S, 父本为籼粳中间型恢复系R900. Y两优900具有冠层叶面积更大、叶色浓绿、叶片厚、光合功能期长、单叶净光合速率高、冠层结构优、株高适中(122cm)、基部节间短而粗、穗下节间长等诸多特点[21].

在育种技术上, Y两优900实现了3个突破: 一是大幅度提高了籼粳亚种间杂种优势利用水平. 父本R900是经多个籼型强优恢复系和广亲和粳稻杂交、多交选育而成, 渗透了更多的粳稻血缘, 使其组合叶色浓绿、生物量大、杂种优势强, 具有显著的籼粳杂交



HI	≈0.3	>0.5	>0.5	>0.5	>0.5	>0.5
Yield level	3–5 t/ha	6–8 t/ha	8–12 t/ha	12–18 t/ha	18–20 t/ha	>20 t/ha

图 5 (网络版彩色)水稻的株型发展模式[19]

Figure 5 (Color online) The developing model of plant types for rice[19]

稻特征. 二是突破了超级杂交稻超大穗与高结实率难以协调的技术瓶颈, Y两优900灌浆期的绿叶数量多、叶面积大、叶片厚、光合速率高、冠层结构优及生理优势强, 真正实现了超级杂交稻超大穗(穗粒数比汕优63多37.35%~53.40%)的同时, 又保持了高结实率(结实率比汕优63高2.5%~16.99%). 三是Y两优900具有卓越的节间配置, 其基部伸长节间短、上部节间长, 既改善了冠层受光姿态, 又显著增强了植株抗倒伏能力, 实现了超高产与强抗倒伏的有机结合[21]. 2014年9月24日和10月10日, 分别由中国科学院谢华安院士任组长的专家组和中国水稻研究所程式华研究员任组长的国家农业部专家组, 在湖南省隆回县牛形村和湖南省溆浦县红星村Y两优900百亩连片种植现场测产验收, 平均亩产分别达到1006.1和1026.7 kg, 成功实现第4期超级杂交稻育种目标, 创造了一项里程碑式的世界纪录. 2015年2月, “超级杂交稻百亩片亩产首破1000 kg”被评选为“2014年度中国十大科技进展新闻”.

2.5 超级杂交稻技术进步对粮食安全的贡献

根据国家农业部有关规定, 超级杂交稻育种产量指标是指在同一生态区两个点连续两年百亩示范片实现的平均单产, 目的是在比较好的种植环境和比较高的栽培技术管理水平下测试品种的产量潜力(专家产量). 这种在比较特殊条件下实现的超高产指标, 在大面积市场推广的农民种植条件下(农民产量)很难实现. 但超级杂交稻育种通过一系列技术创新, 使培育的新品种不断取得产量潜力的提升, 在大面积推广过程中对农民增产增收和国家粮食安全仍然做出了突出贡献.

为更好地理解超级杂交稻产量构成因素的变化趋势以及在大面积农民种植中的产量贡献, 我们于2014年在长沙国家杂交水稻工程技术研究中心实验田(一般生态条件), 对具有不同产量潜力的各个时代代表性品种进行了产量对比实验. 按照每公顷施纯氮210 kg, N∶P_2O_5∶K_2O=1∶0.6∶1.1的一般肥力水平, 以及与当地农民一般栽培水平相同的田间管理和病虫防治方式, 对比研究了汕优63(CK)、两优培九、Y两优1号、Y两优2号、Y两优900等各时期代表品种的穗粒结构与产量构成后发现, 超级杂交稻从第1期到第4期有效穗呈下降趋势, 但平均每穗总粒数大幅增加, 致使各期超级杂交稻的单位面积总颖花数依次提高10%左右(表3). 尽管“农民产量”/“专家产量”(即大面积推广实际产量/产量潜力)的折扣率从第1期超级杂交稻的90.7%逐步降低到第4期超级杂交稻的78.7%, 但单位面积绝对产量始终保持了8%~10%的增长幅度, 表明超级杂交稻不但在超高产条件下具有更高的产量潜力, 在一般生态和普通栽培条件下也具有明显的增产作用. 近年来, 年推广面积最大的杂交水稻品种, 都是超级杂交稻品种, 这种市场选择的结果, 充分说明了超级杂交稻的优良特性. 超级杂交稻的大面积推广, 已经为我国水稻生产连年增产

表 3　各期超级杂交稻代表性组合穗粒结构及产量构成分析

Table 3　Contrastive analysis of the grain yield and yield components of different stage super hybrids

组合	有效穗数 (10^4/667 m^2)	穗粒数 (粒)	总颖花数 (10^4/667 m^2)	实际产量 (kg/667 m^2)	产量潜力 (kg/667 m^2)	折扣率 (%)	相对增产幅度 (%)
汕优63 (CK)	17.3	146.1	2527.5	573.3	600	95.6	0.0
两优培九	17.0	179.0	3043.0	634.8	700	90.7	10.7
Y两优1号	18.2	182.8	3327.0	680.6	800	85.1	18.7
Y两优2号	15.4	237.5	3657.5	740.0	900	82.2	29.1
Y两优900	14.1	288.7	4070.7	786.7	1000	78.7	37.2

发挥了极其重要的作用. 在将来, 我国人口仍将继续增长, 即使耕地面积能保持稳定, 但由于种粮效益低, 导致经济作物面积占比提高, 粮食播种面积不可能再扩大, 只可能有所下降. 因此, 继续研究发展超级杂交稻以持续提高水稻单产是确保我国中长期粮食安全的必然选择.

3　展望

总结超级杂交稻各个时期代表性品种的技术途径和育种实践表明, “形态改良与杂种优势利用相结合”始终是杂交水稻超高产育种的灵魂思想, 是贯穿各阶段超级杂交稻育种研究的核心策略, 并且该策略的应用目前仍有较大潜力可挖, 是未来持续突破超级杂交稻新目标的主要途径.

3.1　形态改良的现状与潜力

水稻生产的实质是群体光合产物的积累与分配. 水稻形态改良的意义就在于通过塑造优良的个体株型和内部生理机能的改良来进一步扩大光合产物的生产, 满足超高产对“源”的需求. 水稻生产是群体形式, 因此水稻形态改良必须实现个体与群体平衡协调, 达到群体光能利用率最大化. 澳大利亚学者Donald[22]曾提出, “理想型”的作物品种应具备充分利用自己的有限环境而不侵占邻株的环境, 具有个体间竞争强度最小的特点. 袁隆平超级杂交稻理想株型模式在保持较高的收获指数前提下, 进一步提高群体光合面积, 从而为大幅度提高群体光能利用率提供了形态学基础. 水稻叶片为“两面叶”, 上3叶叶片的“直”立有利于水稻冠层叶片两面受光, 提高光合效率, 同时还可以避免单面受光造成叶面高温损伤和光饱和现象的出现, 有利于提高群体光能利用率. 叶“凹”即卷叶性, 叶片适当内卷有助于实现了“长”和“直”的结合, 增加了群体光合面积. 叶“厚”(比叶重)与叶绿素含量、光合速率及单株产量呈显著正相关, 同时, 也对长叶的直化有一定帮助. 叶“窄”则是由于卷叶造成的相对概念, 实际上叶片平展后并不窄. 该株型的模式组合培矮64S/E32通过上3叶“长、直、窄、凹、厚”的塑造, 剑叶和倒二叶比叶重都显著或极显著大于三系高产杂交稻汕优63, 其群体能容纳更大的有效叶面积指数, 最适叶面积指数可达9以上, 比汕优63高66.2%[23]. 对比研究第1, 2, 3期超级杂交稻代表品种两优培九、Y两优1号、Y两优2号以及三系高产杂交稻汕优63发现, 在上3叶叶面积指数相当的情况下, 超级杂交稻的比叶重、卷叶指数显著高于对照, 表现为叶片更厚、更卷; 而叶基角、披垂角极显著小于对照, 表现为更为直立, 这使得超级杂交稻群体具有较高的基部透光率, 从而更能发挥下层叶片的光合功能, 提高群体光能利用率, 同时也能容纳更高的有效叶面积指数[24]. 研究表明, 袁隆平的超级杂交稻理想株型模式具有形态学原理上的完美性. 笔者认为通过进一步的形态改良, 在现有株型基础上再适当提高生物学产量以实现单产潜力的突破是完全可能的[17,23].

3.2　杂种优势利用现状与魅力

利用杂种优势可提高水稻个体生理机能, 提高单叶净光合速率和植株机能活力, 促进源、库、流协调发展, 达到增加光合产物积累和提高收获指数的目的. 理论上来说, 杂种优势取决于双亲遗传距离. 因此, 亚种间杂种优势要大于品种间杂种优势. 袁隆平针对籼粳亚种间杂交稻选配提出了24字方针: 矮中求高、显超兼顾、穗求中大、高粒叶比、以饱攻饱、爪中求质[25]. 杂种优势的利用水平由于两系法体系的完善以及广亲和基因的应用, 得以从第一阶段品

种间优势推进到第二阶段亚种间杂种优势. 其中两系法的配组自由、没有细胞质负效应等优点为亚种间杂种优势利用提供了机遇和自由; 而广亲和基因解决了亚种间杂交结实率低的问题. 在当前的水稻育种中, 籼粳交已成为水稻育种的常规手段, 籼粳交所产生的丰富株型变异、较大的营养优势和生物产量提升, 为形态改良和杂种优势利用相结合提供了更多的选择, 育种实践对籼粳杂种优势的初步应用就往往能取得显著的效果. 然而, 按育种系谱分析, 目前的超级杂交稻品种仅利用了部分(约1/16~1/8)的籼粳(爪)亚种间杂种优势, 而且在育种计划中, 如何更有效、更充分地利用部分籼粳亚种间杂种优势仍然具有很大的盲目性, 遗传机理还远没有搞清楚, 其育种利用水平仍处于初级阶段. 因此, 亚种间杂种优势的利用还蕴含着无穷魅力.

3.3 进一步提高生物量培育新型超级杂交稻

事物的发展总是呈螺旋式上升的, 水稻育种技术的发展也是一样. 在水稻高产育种实践中, 株高的增加是提高生物学产量最简单有效的途径, 但由于抗倒力与株高的平方成反比[26], 株高太高又非常容易导致倒伏. 从20世纪50年代的高秆水稻到矮秆育种, 再到杂交水稻的半矮秆育种, 以及当前超级杂交稻的半高秆育种, 每一次都在成功解决了抗倒力的同时逐步增加了植株高度, 以达到提高生物学产量的目的. 可见, 水稻株高育种的变化也是呈现螺旋式上升的. 袁隆平据此推测, 半高秆育种潜力挖掘殆尽后, 还可以在继续保持稳定收获指数的同时, 通过“新高秆”、“超高秆”育种进一步大幅度提高水稻生物学产量, 从而进一步提升产量潜力(图5)[19]. 当然, 这一新理论需要较长时间的技术积累以及育种材料创新突破才有可能实现.

3.4 协调改良米质和适应性, 选育“三高”超级杂交稻

高产、高质、高抗是水稻等农作物育种永远追求的目标. 超级杂交稻在追求超高产的同时, 也从未放弃对优质、多抗和广适性的追求. 目前, 超级杂交稻除了产量高, 其食味品质和外观品质都比普通杂交水稻有了较大提升, 超高产和优质并不矛盾. 我国育成的100个超级杂交稻品种中, 达到国家三等以上优质米标准的品种占一半左右.

随着全球气候变暖, 极端气候事件频发, 部分区域性灾害强度大、损失重, 同时异常天气也造成病虫害日趋严重, 威胁我国水稻生产. 超级杂交稻超高产潜力的发挥, 受到病虫害与自然灾害的严重制约, 因此, 需要培育多抗、高抗和广适性强的超级杂交稻品种来解决这一问题. 以广适性光温敏不育系Y58S为母本, 配组选育的Y两优超级杂交稻品种对生物与非生物胁迫具有较好的抗(耐)性, 生态适应能力强, 室内鉴定以及生产上大面积推广都表明, Y两优1号、Y两优2号和Y两优900等几个代表性品种均具有良好的耐高温、耐低温和抗旱性[18]. 但在病虫害抗性上, 现有超级杂交稻品种还存在很多不足. 通过分子生物学技术与常规育种方法相结合, 在综合表现优良的超级杂交稻亲本基础上, 导入单个或聚合多个病虫害抗性基因, 针对性改良现有超级杂交稻抗性和生态适应性, 培育高产、高档优质、高生物与非生物胁迫抗性的“三高”超级杂交稻新品种, 将是未来超级杂交稻的重要发展方向.

致谢 本研究承蒙袁隆平院士的长期指导; 本文部分实验数据由杂交水稻国家重点实验室常硕其副研究员、李建武助理研究员提供, 在此一并致谢!

参考文献

1 Yuan L P. Progress in Super hybrid rice breeding (in Chinese). 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]

2 Fei Z J, Dong H L, Wu X Z, et al. Theories and practices of breeding super rice in China (in Chinese). Hubei Agric Sci, 2014, 53: 5633–5636 [费震江, 董华林, 武晓智, 等. 超级稻育种的理论与实践. 湖北农业科学, 2014, 53: 5633–5636]

3 Yuan L P. Super high yield hybrid rice breeding (in Chinese). Hybrid Rice, 1997, 12: 1–3 [袁隆平. 杂交水稻超高产育种. 杂交水稻, 1997, 12: 1–3]

4 Liao F M. The phase II super hybrids were successfully developed 1 year ahead of plan (in Chinese). Hybrid Rice, 2004, 19: 50 [廖伏明.

中国超级稻单季稻第 2 期目标提前一年实现. 杂交水稻, 2004, 19: 50]
5 Wu J, Deng Q Y, Zhuang W, et al. Breeding and application of the pioneer phase III super hybrid rice combination Y Liangyou 2 (in Chinese). Hybrid Rice, 2015, 30: 14–16 [吴俊, 邓启云, 庄文, 等. 第 3 期超级杂交稻先锋组合 Y 两优 2 号的选育与应用. 杂交水稻, 2015, 30: 14–16]
6 Matsushima S. Xiao L C, trans. Technology for improving rice cultivation (in Chinese). Changchun: Jilin People's Publishing House, 1978 [松岛省三. 肖连成, 译. 水稻栽培新技术. 长春: 吉林人民出版社, 1978]
7 Khush G S. Breaking the yield frontier of rice. Geo J, 1995, 35: 329–332
8 Xu Z J, Chen W F, Zhou H F, et al. Physiological and ecological characteristics of rice with erect panicle and prospects of their utilization (in Chinese). Chin Sci Bull, 1996, 41: 1122–l126 [徐正进, 陈温福, 周洪飞, 等. 直立穗型水稻群体生理生态特性及其利用前景. 科学通报, 1996, 41: 1122–l126]
9 Zhou K D, Ma Y Q, Liu T Q, et al. The breeding of subspecific heavy ear hybrid rice—Explotation 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]
10 Huang Y X. Ecological breeding engineering for maximum yield, super high quality of China super-rice with semi-dwarf and 'early growth and deep root' (in Chinese). Guangdong Agric Sci, 2001, (3): 2–6 [黄耀祥. 半矮秆、早长根深、超高产、特优质中国超级稻生态育种工程. 广东农业科学, 2001, (3): 2–6]
11 Cheng S H, Cao L Y, Chen S G, et al. Conception of late-stage vigor super hybrid rice and its biological significance (in Chinese). Rice Sci, 2005, 19: 280–284 [程式华, 曹立勇, 陈深广, 等. 后期功能型超级杂交稻的概念及生物学意义. 中国水稻科学, 2005, 19: 280–284]
12 Yuan L P. Strategy prospect of breeding on hybrid rice (in Chinese). Hybrid Rice, 1987, (1): 1–3 [袁隆平. 杂交水稻的育种战略设想. 杂交水稻, 1987, 2: 1–3]
13 Yuan L P. Developing super hybrid rice for ensuring the country's food security (in Chinese). Science and Technology Daily, 2015-04-30(3) [袁隆平. 发展超级杂交水稻, 保障国家粮食安全. 科技日报, 2015 年 4 月 30 日第 3 版]
14 Lü C G, Zou J S. Breeding and utilization of two-line intersubspecific hybrid rice Liangyou Peijiu. Hybrid Rice, 2000, 15: 4–5 [吕川根, 邹江石. 两系法亚种间杂交稻两优培九的选育与应用. 杂交水稻, 2000, 15: 4–5]
15 Zou J S, Yao K M, Lü C G, et al. Study on individual plant type character of Liangyoupeijiu rice (in Chinese). Acta Agron Sin, 2003, 29: 652–657 [邹江石, 姚克敏, 吕川根, 等. 水稻两优培九株型特征研究. 作物学报, 2003, 29: 652–657]
16 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]
17 Deng Q Y, Yuan L P, Cai Y D, et al. Photosynthetic advantages of model plant-type in super hybrid rice (in Chinese). Acta Agron Sin, 2006, 32: 1287–1293 [邓启云, 袁隆平, 蔡义东, 等. 超级杂交稻模式株型的光合优势. 作物学报, 2006, 32: 1287–1293]
18 Chang S Q, Deng Q Y, Luo Y, et al. Studies on cold tolerance of super hybrid rice and its parents (in Chinese). Hybrid Rice, 2015, 30: 51–57 [常硕其, 邓启云, 罗祎, 等. 超级杂交稻及其亲本的耐冷性研究. 杂交水稻, 2015, 30: 51–57]
19 Yuan L P. Conceiving of breeding further super-high-yield hybrid rice (in Chinese). Hybrid Rice, 2012, 27: 1–2 [袁隆平. 选育超高产杂交水稻的进一步设想. 杂交水稻, 2012, 27: 1–2]
20 Li J W, Zhang Y Z, Wu J, et al. Studies on matching technology of "four elite factors" for super hybrid rice with yield 15.0 t/hm^2 (in Chinese). China Rice, 2015, 21: 1–6 [李建武, 张玉烛, 吴俊, 等. 单产 15.0 t/hm^2 的超级稻"四良"配套技术体系研究. 中国稻米, 2015, 21: 1–6]
21 Chang S Q, Chang T G, Song Q F, et al. Photosynthetic and agronomic traits of an elite hybrid rice Y-Liang-You 900 with a record-high yield. Field Crops Res, 2016, 187: 49–57
22 Donald C M. The breeding of crop ideotypes. Euphytica, 1968, 17: 385–403
23 Deng Q Y, Yuan L P, Cai Y D, et al. Morphological advantages of model plant type in super hybrid rice (in Chinese). Southwest China J Agric Sci, 2005, 18: 514–517 [邓启云, 袁隆平, 蔡义东, 等. 超级杂交稻模式组合的形态学优势分析. 西南农业学报, 2005, 18: 514–517]
24 Zhuang W, Li C, Chang S Q, et al. Studies on canopy structure and dry matter production of super hybrid rice (in Chinese). Hybrid Rice, 2016, 31: 67–70 [庄文, 李诚, 常硕其, 等. 超级杂交稻冠层形态结构与干物质生产特性研究. 杂交水稻, 2016, 31: 67–70]
25 Yuan L P. Breeding strategies for development of intersubspecific hybrid rice (in Chinese). Hybrid Rice, 1996, 11: 1–3 [袁隆平. 选育水稻亚种间杂交组合的策略. 杂交水稻, 1996, 11: 1–3]
26 Yang S R, Zhang L B, Wang J M. A preliminary discussion on the theory and method of ideal plant type breeding of rice (in Chinese). Sci Agric Sin, 1984, 17: 6–12 [杨守仁, 张龙步, 王进民. 水稻理想株型育种的理论和方法初论. 中国农业科学, 1984, 17: 6–12]

Progress of super hybrid rice research in China

WU Jun, DENG QiYun, YUAN DingYang & QI ShaoWu

Hunan Hybrid Rice Research Center/State Key Laboratory of Hybrid Rice, Changsha 410125, China

To meet the growing food demands in China, a program of super rice breeding was set up by the Chinese Ministry of Agriculture in 1996. The goals of this program is to achieve rice yield targets to 10.5, 12.0, 13.5, and 15.0 t/ha in single season rice growing area through four research phases. A proposed model of combining morphological improvement with the utilization of inter-subspecific (*indica*/*japonica*) heterosis, by Prof. Yuan LongPing in 1997, played a leading contribution for the program of super hybrid rice breeding. Until now, all yield targets of four phases have been achieved. The pioneer super hybrid rice variety, Liangyoupeijiu, met the Phase I yield target in 2000. The Phase II super hybrids were successfully developed in 2004. Y Liangyou No.1 (YLY1), the typical Phase II super hybrid rice variety, has a largest annual planting area among all hybrid rice varieties in China since 2010 and has been extended to more than 4 million hectare so far. Y Liangyou No.2 (YLY2) met the standard of phase III super rice with a yield record of 926.6 kg/mu (13.9 t/ha) in 2011. The breeding target of Phase IV super hybrid was achieved in 2014. The new variety, Y Liangyou 900 (YLY900), created a new yield record of 15.4 t/ha, which doubled the average rice yield in China. Up to now, 125 super rice varieties have been certificated by the Ministry of Agriculture with a total planting area of approximate 80 million hectare in China. However, how to further break the yield ceiling and realize the yield potential of elite varieties in diverse range of target environments remains to be the major challenges for super hybrid rice breeding. Herein, we proposed that utilization of ideotype and inter-subspecific heterosis, assisted with molecular design breeding, is still being the vital way to increase yield ceiling.

super hybrid rice, morphological improvement, heterosis utilization, breeding

doi: 10.1360/N972016-01013