

## 第 3 代杂交水稻育种技术策略探讨

李新奇<sup>1</sup>, 黄群策<sup>2\*</sup>

(1. 国家杂交水稻工程技术研究中心, 湖南长沙 410125; 2. 郑州大学 离子束生物工程重点实验室, 河南郑州 450052)

**摘要:** 总结和评述了中国稻属植物遗传改良的主要成果及其技术上所存在的局限性。主张利用现代生物技术在更高层次上进一步挖掘水稻的产量潜力。提出了通过深入研究第 3 代杂交水稻的特征特性及其潜在价值进一步挖掘水稻杂种优势效应的技术策略, 通过立足 1 个研究主题, 确定 2 个研究目标, 寻找 3 类基因资源, 关注 4 个研究层次的遗传学问题和培育 5 种第 3 代杂交水稻新组合, 力争进一步开创水稻遗传改良新局面。

**关键词:** 杂交水稻; 第 3 代; 杂种优势; 产量潜力; 技术策略

**中图分类号:** S511.03; S339 **文献标识码:** A **文章编号:** 1005-3956(2020)01-0001-05

**DOI:** 10.16267/j.cnki.1005-3956.20190514.123

通过现代生物技术建立利用水稻杂种优势效应的技术体系, 将有助于不断挖掘稻属植物的潜在价值。稻属植物是禾本科植物中非常重要的植物种群, 其中包含有 23 个物种 (即 2 个栽培种和 21 个野生种), 其进化和演变的历程与人类社会的发展密切相关。起源于南亚和东南亚地区的亚洲栽培稻 (*O. sativa* L.) 为全球近一半的人口提供了粮食, 而起源于西非地区的非洲栽培稻 (*O. glaberrima* Steud.) 也对非洲的社会文明起到了积极的推动作用。水稻杂种优势现象首先于 1926 年被美国学者琼斯发现, 随后引起了一大批研究者的关注。关于挖掘水稻杂种优势效应和稻属植物潜在价值的技术路线, 前人已经有过大量的研究和探讨<sup>[1]</sup>。自从 20 世纪 50 年代以来, 研究者不断寻找利用水稻杂种优势的技术途径, 其成效振奋人心。“三系法”杂交水稻 (即第 1 代杂交水稻) 和“两系法”杂交水稻 (即第 2 代杂交水稻) 的相继成功已经产生了巨大的社会效益和经济效益。然而, 进一步挖掘稻属植物潜在利用价值的研究将为水稻育种者提出新的研究主题和研究方向, 即研究和建立第 3 代杂交水稻的技术体系将有助于进一步提高稻属植物遗传改良的技术水平, 促进水稻育种和生产发生新的革命性巨变。所谓第 3 代杂交水稻是指以遗传工程普通隐性核雄性不育系为母本, 以常规品种 (系) 为父本配制而成的新型杂交水稻<sup>[2]</sup>。

### 1 水稻杂种优势利用技术的启示

美国学者琼斯在 1926 年就已经证实, 水稻这种自花授粉作物客观上存在着杂种优势现象。

随后, 全球的水稻育种者先后利用不同的技术途径和研究方法从不同的技术层面研究了水稻杂种优势利用的技术路线, 期望通过利用杂种优势效应不断挖掘水稻增产潜力的可能性。在 20 世纪中国水稻遗传改良领域内, 已经产生过 2 次引人瞩目的育种技术性变革, 即矮化育种 (以改良水稻农家品种的植株高度为育种目标) 和杂交水稻育种 (以利用杂种优势效应为育种目标), 由此促使水稻遗传改良水平和水稻增产潜力得到了根本性提升<sup>[1]</sup>。

#### 1.1 从中国杂交水稻育种中所获得的技术启示

从中国杂交水稻育种的研究历程和生产实践来看, 在技术上有如下 2 点启示值得研究者关注。

其一是稻属植物的产量潜力有待进一步挖掘。水稻产量潜力的概念涉及在单位面积上水稻群体在最优化条件下的生产水平, 即有可能获得的理论性高产值。在研究水稻的产量潜力问题时, 研究者往往会涉及生物学产量、经济产量和经济系数等技术性概念。从光能利用率的角度来看, 水稻的光能利用率可以达到 3.0% 以上<sup>[3]</sup>。根据一些水稻育种家在水稻光合生理上的研究结果, 当水稻单位面积的生物学产量分别为 15.0、

收稿日期: 2019-05-14 网络出版日期: 2020-01-16

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31872882); 湖南省农业科技创新资金项目 (2018ZD08); 武汉多倍体生物科技公司开放课题项目 (20170022A)

作者简介: 李新奇 (1963-), 男, 湖南长沙人, 研究员, 博士。电话: 13787105618; E-mail: xinqili@126.com。

\* 通讯作者。电话: 15981921741; E-mail: hqc19580528@163.com。

27.0、30.0 和 60.0 t/hm<sup>2</sup> 时, 或其单位面积的稻谷产量分别为 7.5、13.5、15.0 和 30.0 t/hm<sup>2</sup> 时(假设其经济系数为 0.5), 其相应的光能利用率分别为 0.86、1.52、1.70 和 3.38%<sup>[4]</sup>。第 1 代和第 2 代杂交水稻<sup>[2]</sup>的某些杂交组合的光能利用率超过 1.52% (如中国第 3 期超级杂交稻组合 Y 两优 2 号的产量潜力为 13.5 t/hm<sup>2</sup> 左右)。水稻遗传改良的前景还相当广阔, 值得探索和挖掘的水稻产量潜力还相当大<sup>[5-7]</sup>。

其二是利用水稻杂种优势的技术方法和理论基础相当明确<sup>[8-9]</sup>。20 世纪 80 年代中期, 袁隆平首先提出了杂交水稻育种的战略设想<sup>[8]</sup>, 即从育种方法上来看, 杂交水稻育种从三系法到两系法, 再到一系法, 由此使杂交水稻的育种方法由复杂到简单, 育种效率不断得到提高; 从利用杂种优势效应来看, 杂交水稻育种首先立足于利用品种间杂种优势效应, 进而利用亚种间杂种优势效应, 最后利用物种间杂种优势效应, 由此使杂交水稻的育种效果由小到大, 水稻的产量潜力得到不断挖掘。关于水稻杂种优势效应, 袁隆平作了科学概括, 即品种间杂种优势效应 < 亚种间杂种优势效应 < 物种间杂种优势效应。在普通栽培稻内, 籼粳亚种间杂种优势效应最强, 其次是籼爪亚种间杂种优势效应, 再次是粳爪亚种间杂种优势效应, 之后是籼籼品种间杂种优势效应, 而粳粳品种间杂种优势效应最小。袁隆平所提出的关于杂交水稻育种的战略设想为人类通过利用水稻杂种优势效应不断挖掘水稻的产量潜力奠定了技术框架, 这已经成为利用水稻杂种优势的技术策略和育种指南。

中国水稻杂种优势的利用研究长达数十年之久。在此过程中, 已经从最初的试图利用水稻普通核不育材料为基础配制杂交组合, 发展到利用核质互作型雄性不育系为基础配制杂交组合, 再进入到以利用光温敏核雄性不育系为基础建立两系法水稻杂种优势利用的技术程序。在 20 世纪 90 年代中期之前中国所研究和利用的杂交水稻为第 1 代杂交水稻, 其生产的重要性目前依然很明显。20 世纪 90 年代中期之后中国所研究和利用的第 2 代杂交水稻已经成为水稻杂种优势利用领域内的重要组成部分, 目前仍然具有较大的发展前景。

### 1.2 在水稻杂种优势利用技术上的局限性

尽管中国杂交水稻的研究已经达到相当高的技术水平, 其社会效益和经济效益十分明显, 但其研究工作仍然存在着一一定的局限性, 值得进一

步探讨, 水稻的杂种优势效应和产量潜力还有待进一步挖掘, 其技术上的难题还有待解决。在水稻杂种优势利用中, 技术上的局限性主要表现在如下 2 个方面。

其一是中国的第 1 代杂交水稻是以核质互作雄性不育系、保持系和恢复系为遗传工具配制的“三系法”杂交水稻, 程序复杂且资源利用率较低。中国第 1 代杂交水稻的研究始于 1964 年, 1976 年开始在生产上大面积推广种植, 产生了巨大的社会效益和经济效益。然而, 在“三系法”杂交水稻育种中, 由于受到遗传上恢保关系的严格限制, 育种家选育出具有多样性的适合三系配套的骨干亲本的难度很大, 而且可以利用的稻种资源有限, 育种程序比较复杂, 选育的周期比较长。

其二是中国的第 2 代杂交水稻是以光温敏核雄性不育系及其配组父本为遗传工具所创制的“两系法”杂交水稻, 种子生产安全性较低。第 2 代杂交水稻的研究始于 1973 年, 1995 年获得成功, 目前已经成为水稻杂种优势利用的重要组成部分。“两系法”杂交水稻打破了恢保关系制约, 亲本在遗传上表现出明显的多样性, 选育优良杂交稻组合的育种速度明显加快。然而, 通过“两系法”杂交水稻的育种程序仍然不能充分挖掘杂交水稻的增产潜力。除此之外, 在杂交制种中, 水稻光温敏核雄性不育系的种子生产安全性问题一直是制约“两系法”杂交水稻大面积推广的主要因素。

为了保障国家粮食安全, 实现杂交水稻超高产育种目标, 进一步提升水稻杂种优势利用水平, 迫切需要开辟一条亲本资源丰富和制种风险低的利用水稻杂种优势的新途径。当前, 已经有一大批研究者正在探索和研究第 3 代杂交水稻的技术程序及其潜在价值。第 3 代杂交水稻的技术特点就是以生物工程技术为手段, 挖掘水稻普通核不育系的潜在价值, 由此配制出具有更大产量潜力和更低制种风险的新型杂交水稻。深入研究第 3 代杂交水稻的技术程序及其潜在价值将为稻属植物遗传改良寻找到新的研究平台和发展方向。

## 2 第 3 代杂交水稻的研究进展

### 2.1 技术原理

在自然界普通隐性核雄性不育性现象比较普遍, 与光温敏核雄性不育水稻比较, 普通隐性核雄性不育材料在水稻能正常生长的任何时期都表现为雄性不育, 其雄性育性不因环境条件的改变而改变。它雄性败育彻底且遗传方式简单, 是水

稻杂种优势利用的理想遗传工具，可以满足育种家对水稻最佳雄性不育系选育的要求，为新型杂交水稻组合的选育开辟一条新途径。

**普通隐性核雄性不育水稻材料具有优越的利用潜力：**①雄性不育性一般仅由1对隐性基因控制，由于不受遗传背景限制，所以育种家能够比较容易地将其雄性不育基因转移到任何水稻品系中，进而使其成为普通隐性核雄性不育系；②任何常规水稻品系都具有等位的可育基因，能够作为普通核雄性不育系的恢复系；③雄性不育性稳定，不像光温敏雄性不育系在育性表达时受环境条件影响，普通隐性核雄性不育材料在水稻能正常生长的生态条件下都表现出雄性不育特性，环境条件的改变对其不育性的表达不产生根本性的影响。然而，普通隐性核不育水稻材料不能自交繁殖，也难以通过杂交等方式实现雄性不育系种子的商业化生产。采用雄性不育株（*msms*）与杂合体可育株（*MSms*）杂交的方式只能获得50%雄性不育株的杂交后代，无法获得100%雄性不育株率的水稻普通核雄性不育系，由此限制了其实用价值。

1993年，比利时PLANT GENETIC SYSTEM公司提出了一项PCT（Patent cooperation treaty，有关专利的国际条约）专利申请<sup>[10]</sup>，现在称之为SPT（Seed production technology）技术，即在**隐性雄性不育植株中直接导入连锁表达的3套元件，即育性恢复基因、花粉致死基因和报告基因（如荧光蛋白基因），由此可以获得该雄性不育植株的保持系。保持系通过自交就可以实现不育系和保持系的繁殖。随后，Perez-Prat等（2002）认为，可以通过在纯合的雄性不育植株中导入连锁表达的2套元件，即育性恢复基因和报告基因，由此获得该雄性不育植株的保持系；保持系与不育株杂交即可繁殖雄性不育系和保持系<sup>[11]</sup>。学者们认为，这2种方法都能解决隐性核雄性不育材料的自身繁殖问题，这为杂交水稻育种研究提供了新思路和新的技术路线<sup>[12-14]</sup>。**

## 2.2 技术路线

随着现代生物技术的发展，基因工程为解决普通隐性核雄性不育材料的繁殖问题提供了有效途径。基于SPT技术的特点，中国学者在21世纪初明确提出了深入研究第3代杂交水稻的基本设想<sup>[12-14]</sup>。李新奇等以水稻花粉育性基因*EAT1*以及相应的水稻核雄性不育突变体为研究材料，参照SPT技术操作程序，构建了育性基因、红色荧光蛋白基因和花粉致死基因连锁表达的三元载

体，经过多年的艰苦探索，在上万株水稻阳性转化植株群体内筛选到1株育性恢复正常，一半种子红色、一半种子无色的转基因植株，于2015年成功创制出符合水稻雄性不育系标准的普通核雄性不育系Gt1s和繁殖系Gt1S，并配制出第3代杂交水稻的苗头组合。

通过遗传工程方法获得的可以大规模商业化繁殖的水稻普通隐性核雄性不育系可简称为“普通核不育系”，而能使普通隐性核雄性不育突变体的育性恢复正常的转基因株系则可称为“普通核不育繁殖系”，该繁殖系由于导入了育性恢复基因、花粉致死基因和红色荧光蛋白基因，其可自交繁殖，且在其稻穗上所结实的种子中有一半为红色种子（含转基因的种子），而另一半为无色种子（不含转基因的种子）。无色种子即为不育系，具有100%不育株率和100%不育度，保持着雄性不育特性，可将其用于杂交水稻制种。由于不育系是非转基因种子，以其为母本进行杂交制种后所获得的杂交水稻种子也是非转基因种子。红色种子即繁殖系，具有可育特性，在其自交后的下一代群体内会分离出各一半的红色种子（繁殖系）和无色种子（不育系），利用色选机可将两者分开，从而实现“普通核不育系”的大规模商业化繁殖。图1展示了目前正在开展的第3代杂交水稻的技术体系研究框架。

## 2.3 阶段性研究成果

李新奇等自1998年开始探索利用水稻普通核不育材料的可能性，现已获得阶段性研究成果。已经选育出G3-1s、G3-3s和Gt1s等一批具有实用价值的普通核不育系、普通核不育繁殖系及其配组的第3代杂交水稻组合，主要的技术框架已经形成，其中Gt1s于2017年成为第1个通过技术成果鉴定的普通核不育系。另外，还培育出*cat1*等优良籼稻不育系、粳稻不育系、耐盐碱不育系和优质不育系及其杂交组合。第3代杂交水稻2016—2017年连续2a入选“湖南省十大科技新闻”，2018年获得湖南省技术发明一等奖。刚起步的第3代杂交水稻育种已经初显锋芒<sup>[2]</sup>，2019年10月湖南省农学会组织中国农业科学院、中国水稻研究所、福建省农业科学院等单位专家对第3代杂交水稻新组合进行现场测产验收，其表现出株型优良、茎秆粗壮、耐肥抗倒，分蘖力强、穗大粒多、结实率高、籽粒充实饱满，后期转色好、不早衰等特点，在湖南省衡南县云集镇作双季晚稻示范的新组合G3-1s/亲19单产达到15.69 t/hm<sup>2</sup><sup>[15]</sup>。第3代杂交水稻展示出良好的增产潜力。

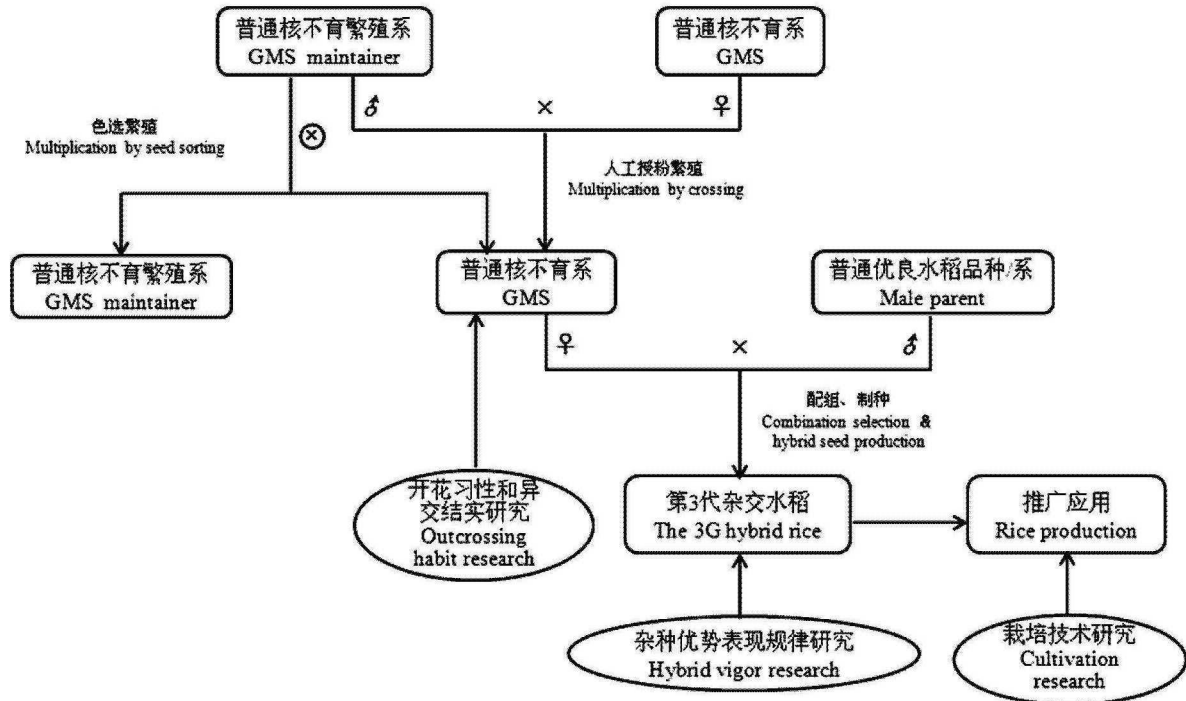


图 1 第 3 代杂交水稻技术研究体系

Fig. 1 Research system of the 3G hybrid rice technology

### 3 第 3 代杂交水稻的技术策略值得深入探讨

以普通核雄性不育系为遗传工具的第 3 代杂交水稻被认为不仅对中国粮食战略安全具有重大的战略意义, 还将使全球的水稻种植和稻属植物的遗传改良发生巨大的变革。然而, 为了加快第 3 代杂交水稻育种的技术进程和开创水稻遗传改良的新局面, 根据现有的研究局面和研究结果, 笔者认为需要深入研究第 3 代杂交水稻的技术思路, 即立足 1 个研究主题, 确定 2 个研究目标, 寻找 3 类基因资源, 关注 4 个研究层次的遗传学问题和培育 5 种第 3 代杂交水稻新组合。

需要立足的 1 个研究主题就是要建立完备的第 3 代杂交水稻育种技术体系, 其中包括建立高效创制新型普通核雄性不育系新种质的技术体系、普通核雄性不育系的繁殖体系、第 3 代杂交水稻的高产制种体系及其安全评价体系。在第 3 代杂交水稻育种的技术体系中, 需要证实第 3 代杂交水稻是否比第 1 代和第 2 代杂交水稻具有更大的实用价值, 即明确第 3 代杂交水稻的生长发育特性及其产量潜力; 迫切需要研究第 3 代杂交水稻的杂种优势表现及其规律以及在不同生态条件下的应用价值。

需要确定的 2 个研究目标就是杂交制种的安

全性和生产应用的安全性。关于杂交制种的安全性问题, 需要深入研究新型普通核雄性不育系的繁殖特点、异交习性及其遗传规律, 需要阐明其开花时间、开花集中度、开颖率、柱头活力和柱头外露率等性状的遗传规律以及高异交结实率的规律, 确定第 3 代杂交水稻的生产利用价值和经济价值。关于生产应用的安全性问题, 除了要研究第 3 代杂交水稻普通核雄性不育系 100% 不含转基因的繁殖技术之外, 迫切需要深入研究第 3 代杂交水稻目标组合在不同生态条件下的生态适应性、产量潜力和经济价值。

需要寻找的 3 类基因资源就是优良的新型普通核雄性不育的恢复基因、花粉致死基因和报告基因。在第 3 代杂交水稻育种的技术体系中其理论依据就是借助于 SPT 技术深入挖掘新型普通核雄性不育水稻新种质的潜在价值, 进而有效完成普通核雄性不育系的繁殖和杂交制种, 由此达到在新的技术平台上利用杂种优势效应和增产增收的目的。因此, 不断筛选出优良的新型普通核雄性不育的恢复基因、花粉致死基因和报告基因, 创制具有自主知识产权和实用性的新型普通核雄性不育系和普通核雄性不育繁殖系新种质, 将有助于不断优化第 3 代杂交水稻育种的技术体系, 促使水稻杂种优势的利用水平不断提升。

需要关注的4个研究层次的遗传学问题就是第3代杂交水稻在生物学4个研究层次上的遗传特点及其规律，即在分子水平、细胞水平、个体水平和群体水平的遗传特点和规律。在分子水平上需要研究新型普通核雄性不育系连锁表达的3套元件（即育性恢复基因、花粉致死基因和报告基因）的遗传稳定性及其适时表达、100%非转基因普通核雄性不育系的安全繁殖和第3代杂交水稻杂种优势形成的分子机理。在细胞水平上需要研究第3代杂交水稻及其亲本雌雄配子（体）的发育机理、关键性酶系统的代谢机理和高光能利用率的产生机理。在个体水平上需要研究第3代杂交水稻在不同生态条件下营养生长和生殖生长的发育特点和规律、产量构成因素的特点和规律、光合产物的产生、运输和物质积累的特点和规律。在群体水平上需要研究第3代杂交水稻在不同生态条件下杂种优势效应的表现特点及其规律、产量潜力和经济效益。

需要培育的5种第3代杂交水稻新组合就是高光能利用率的杂交水稻新组合（有助于进一步挖掘其产量潜力）、耐盐碱杂交水稻新组合（有助于充分挖掘盐碱地的潜在利用价值和增加可耕地面积）、抗除草剂杂交水稻新组合（有助于节省生产成本和增加经济效益）、强再生力杂交水稻新组合（有助于挖掘其产量潜力和节省生产成本）和多倍体杂交水稻新组合。这将有助于在更高的技术层次上研究稻属植物的潜在价值，挖掘杂种优势效应和染色体组多倍化效应所导致的双重优势效应，进而提高水稻产量潜力和建立稻属植物遗传改良的新技术体系<sup>[16-17]</sup>。

#### 参考文献：

- [1] 黄群策. 稻属植物及其潜在价值 [M]. 郑州: 郑州大学出版社, 2011.
- [2] 袁隆平. 杂交水稻发展战略 [J]. 杂交水稻, 2018,33(5):1-2.
- [3] 黄群策, 李新奇, 张培娟. 稻属植物种质创新的前景研究 [M]. 郑州: 郑州大学出版社, 2019.
- [4] 陈温福, 徐正进. 水稻超高产育种理论与方法 [M]. 北京: 科学出版社, 2007.
- [5] 蔡得田, 袁隆平, 卢兴桂. 二十一世纪水稻育种新战略 II: 利用远缘杂交和多倍体双重优势进行超级稻育种 [J]. 作物学报, 2001,27(1):110-116.
- [6] 黄群策, 李新奇, 李玉锋. 同源四倍体籼粳亚种间第一代的产量潜力研究 [J]. 中国稻米, 2011,17(2):6-8.
- [7] 阮华强, 黄群策. 同源四倍体的光合特性初步研究 [J]. 杂交水稻, 2016,31(2):72-75.
- [8] 袁隆平. 袁隆平论文集 [M]. 北京: 科学出版社, 2010.
- [9] 程式华. 中国超级稻育种 [M]. 北京: 科学出版社, 2010.
- [10] WILLIAMS M, LEEMANS J. Maintenance of male-sterile plants: WO93/25695[P]. 1993.
- [11] PEREZ-PRAT E, VAN LOOKERENCAMPAGNE M M. Hybrid seed production and the challenge of propagating male-sterile plants[J]. Trends in plant science, 2002(7):199-203.
- [12] 李新奇, 袁隆平, 邓启云. 在杂交作物分子育种中利用普通核不育性的几个可能途径 [J]. 植物学通报, 2003,20(5):625-631.
- [13] 李新奇, 袁隆平, 肖金华, 等. 植物细胞质雌性不育种的反向核置换技术分析 [J]. 植物学通报, 2004,21(3):257-262.
- [14] LI X Q, YUAN L P, XIAO J H, *et al.* Molecular strategies to utilize nuclear male sterility in plant hybrid breeding[J]. IRRN, 2004,29(2):7-10.
- [15] 孙超. 第三代杂交晚稻亩产突破 1000 公斤 [N/OL]. 人民日报, 2019-10-22. <https://wap.peopleapp.com/article/4716146/4600708>.
- [16] 黄群策, 李新奇. 稻属植物染色体组多倍化的潜在价值 [J]. 杂交水稻, 2008,23(6):1-6.
- [17] 黄群策, 李新奇, 李玉锋. 同源四倍体籼粳亚种间第一代的产量潜力研究 [J]. 中国稻米, 2011,17(2):6-8.

## Discussion on Technical Strategy of the Third Generation Hybrid Rice Breeding

LI Xin-qi<sup>1</sup>, HUANG Qun-ce<sup>2\*</sup>

(1. China National Hybrid Rice Research and Development Center, Changsha, Hunan 410125, China; 2. Henan Provincial Key Laboratory of Ion Beam Bio-engineering, Zhengzhou University, Zhengzhou, Henan 450052, China)

**Abstract:** The major achievements and technical limitations of genetic improvement in *Oryza* in China were reviewed. The authors advocated that the rice production yield potential could be further excavated and obtained by means of modern biotechnology, and put up a technical strategy to further excavate rice heterosis through deepening the research on the third generation (3G) hybrid rice. The strategy is outlined by relying on one research theme, fixing two research targets, searching for three kinds of gene resources, following closely four layers of genetic issues and breeding five kinds of 3G hybrid rice. It is believed that the new phase of rice genetic improvement would arrive after setting up the technical system of 3G hybrid rice.

**Key words:** hybrid rice; the third generation; heterosis; yield potential; technical strategy