



水稻籼粳亚种间杂种优势利用研究进展与展望

周亮[†], 胡时开^{†*}, 胡培松^{*}

中国水稻研究所, 国家水稻改良中心/水稻生物育种全国重点实验室, 杭州 311401

[†] 同等贡献

* 联系人, E-mail: hupeisong@caas.cn; hushikai@caas.cn

2026-03-16 收稿, 2026-04-25 修回, 2026-06-01 接受, 2026-06-02 网络版发表

国家自然科学基金基础科学中心项目(32188102)、中央级公益性科研院所基本科研业务费专项(Y2025YC98)和中国农业科学院科技创新工程(CAAS-ZDRW202401)资助

摘要 籼稻与粳稻作为亚洲栽培稻(*Oryza sativa*)的两个重要亚种, 在形态特征、生理特性和生态适应性上存在显著差异, 其亚种间杂种优势的利用是水稻大面积单产提升、保障国家粮食安全的重要途径. 本文回顾了我国水稻籼粳杂种优势利用从早期探索、突破到规模化应用的发展历程, 进而聚焦生殖隔离、株型建成与生育期调控等关键性状的遗传机制进展. 系统总结了我国的籼粳杂交稻育种成就, 并针对当前籼粳杂种优势利用过程中存在的主要问题, 结合新时代粮食安全需求展望了未来发展方向, 旨在为相关育种研究与实践提供参考.

关键词 水稻, 籼粳杂交, 杂种优势, 粮食安全

自20世纪初杂种优势概念提出以来, 我国在利用杂种优势提高水稻等农作物产量方面取得了举世瞩目的成就. 以袁隆平院士和石明松先生为代表的水稻育种家分别建立了三系和两系杂交稻生产体系, 并推动其大规模应用, 实现了绿色革命后水稻产量的第二次飞跃^[1,2]. 然而, 随着当前水稻配组品种间亲缘关系日益接近、遗传基础日趋狭窄, 可利用的杂种优势逐渐收窄, 水稻单产提升正面临瓶颈. 据国家统计局(<https://www.stats.gov.cn/>)数据显示, 自2011年开始, 我国稻谷总产量虽连续15年稳定在2亿吨以上, 但单产已连续6年徘徊在470 kg左右. 2025年全国水稻平均单产达到480.4 kg/亩, 但与美国576 kg左右的亩产仍存在明显差距. 在耕地资源约束日益加剧的背景下, 未来我国对粮食需求压力将进一步扩大. 籼粳杂交F₁代不仅表现出显著的杂种优势, 且其衍生分离群体中常表现出超亲分离(超越优亲的重组类型), 培育高产优质籼粳杂交稻并推广应用, 已成为我国水稻单产提升的新增长点 and

保障粮食安全的重要方向.

1 籼粳亚种遗传分化与杂种优势基础

栽培稻包含亚洲栽培稻、非洲栽培稻(*Oryza glaberrima*)两个种, 亚洲栽培稻又可进一步分为籼、粳为核心的6个亚群. 其中籼型亚群包括籼稻(*indica*)和*aus*, 粳型亚群包括温带粳稻(*temperate japonica*)、热带粳稻(*tropical japonica*)、*basmati*和*rayada*(深水稻)^[3]. 我国水稻资源核心亚群为籼稻亚群与温带粳稻亚群, 分别广泛分布于南方籼稻区与北方粳稻区, 构成我国水稻生产的主体. 热带粳稻亚群可能存在零星分布, 而*aus*、*basmati*、*rayada*三个亚群因生态适应性差异, 在我国无规模化种植. 这一资源格局使得我国籼粳杂种优势利用以籼稻×温带粳稻亚群间杂交为主, 同时逐步向其他亚群拓展遗传资源^[4].

籼粳亚种在全基因组尺度上具有显著的遗传分化, 其杂种优势强于品种间优势, 本质在于适度的遗传距

引用格式: 周亮, 胡时开, 胡培松. 水稻籼粳亚种间杂种优势利用研究进展与展望. 科学通报, 2026, 71: 4682–4693

Zhou L, Hu S, Hu P. Research progress and prospect of heterosis utilization in *indica-japonica* inter-subspecific rice (in Chinese). Chin Sci Bull, 2026, 71: 4682–4693, doi: 10.1360/CSB-2026-0326

离带来了更丰富的等位基因差异。通过显性互补、超显性及上位性互作(不同基因位点间的相互调控)的多层次遗传机制,在生理发育层面转化为更强的杂种优势表现^[5,6]。当前,品种间遗传改良的边际效益持续递减,而籼粳亚种间仍蕴藏着大量未被利用的优异等位变异。因此,突破籼粳亚种间生殖隔离等关键育种障碍,充分释放亚种间杂种优势潜力,具有重要的应用价值。

2 籼粳杂种优势利用研究历史

我国籼粳杂种优势利用研究可追溯至20世纪50年代。经历了初步杂交探索,到杂种优势的理论的引入与应用,再到当代分子育种技术推动的精准改良等重要阶段。本节主要回顾我国在籼粳杂种优势利用方面的重要研究历程。

2.1 早期探索阶段(20世纪50年代~70年代初)

1951年,杨守仁先生率先开展籼粳稻杂交育种研究,并于1953年系统探索籼粳稻杂交的三大关键问题——即提高杂种后代结实率、实现亚种优良性状聚合以及利用亚种间杂种优势^[7]。1962年,杨守仁先生发表《籼粳稻杂交育种研究》,总结该阶段的核心任务在于克服籼粳稻杂交后代结实率低、性状不易稳定等难题,并从学术上确立了籼粳稻杂交作为水稻育种的重要方法^[8]。同期,国内外虽有相关研究探索,但均未能实现生产应用。1967年,杨守仁先生提出利用籼粳杂交后代的巨大变异研究水稻理想株型,并与籼粳杂种优势利用相结合,育成株型优良的籼粳杂交后代沈农513(千重浪)。该品种是我国通过籼粳杂交育种最早选育出的株型改良粳稻品种,为后续育种实践奠定了重要基础^[9]。

2.2 杂种优势利用突破阶段(20世纪70年代中期~21世纪初)

20世纪70年代至80年代,我国杂交水稻研究体系逐步建立,水稻品种配组开始涉及籼粳亚种间关系。杨振玉等开创了籼粳杂交回交技术,即“籼粳架桥”策略,通过“籼中掺粳”或“粳中掺籼”的方式实现籼粳遗传背景的渐渗。利用IR8/科情3号/京引35组合,选育出我国首个具有强配合力的人工制恢粳稻恢复系C57^[10],使我国成为全球率先实现杂交粳稻生产应用的国家。

1970年,花粉败育型普通野生稻(*Oryza rufipogon*,简称“野败”)的发现为三系不育系培育及配套研究打开

突破口,推动了品种间杂种优势利用^[11]。1973年,袁隆平宣告中国籼型杂交稻“三系”配套成功。1976年,籼型杂交稻在全国大面积推广,我国成为世界上首个实现水稻杂种优势商品化利用的国家。1986年,国家“863”计划启动两系法杂交水稻全国育种攻关,经过20余年协作,建立了光温敏不育系的两系法杂种优势利用新途径,突破了三系法恢保关系的限制。

20世纪80年代末,中国水稻研究所在浙江省“8812”项目支持下,重点开展籼粳杂种优势利用基础理论研究^[12]。1996年,袁隆平先生提出在广亲和材料基础上,选育亚种间杂交组合的八项策略,即“矮中求高、远中求近、显超兼顾、穗求中大、高粒叶比、以饱攻饱、爪中求质和生态适应”,为籼粳亚种间杂种优势利用明确了方向^[13]。同年,农业部启动“中国超级稻研究”项目,由中国水稻研究所牵头组织国内优势单位协同攻关,选育出一批具有超高产潜力的籼粳杂交品系,如中国水稻研究所选育的S11等,较IRRI超级稻S3表现出显著产量优势^[14]。

2.3 规模化应用阶段(21世纪初至今)

进入21世纪,我国籼粳杂交稻育种进入规模化应用阶段。2005年,浙江省宁波市农业科学院马荣荣团队利用优良晚粳型核质互作雄性不育系与强恢复力的中籼型恢复系配组,选育出“甬优6号”通过浙江及国家审定^[15],是我国首个通过审定的籼粳杂交稻品种。省级验收最高产量达843.03 kg/亩,连作晚稻最高产量702.6kg/亩,2006年被认定为超级稻品种,开启了“粳不籼恢”亚种间杂交稻组合的规模化生产应用。

2.4 国外籼粳杂种优势利用育种探索

从国外来看,日本是较早开展籼粳杂种优势利用探索的国家之一,早期在籼粳杂种不育机制与广亲和材料利用方面作出了重要成果^[16],但后续育种路线主要围绕本土优质粳稻(如越光),通过导入籼稻优异等位基因,实现品质改良为主,其对杂种优势利用有限。韩国在20世纪70~80年代,曾推广过Tongil型籼粳杂交品种,在韩国实现主食自给自足方面发挥了关键作用^[17]。然而随着韩国人均稻米消费量下降、种植面积持续下滑且籼粳杂交稻食味品质不符合韩国消费者偏好等多重因素影响下,相关发展基本停滞。国际水稻研究所(international rice research institute, IRRI)则致力于基础理论探索与技术推广服务,重点开展广亲和基因相

关理论研究及籼粳分化鉴定技术的构建^[18,19]。在品种选育方面,IRRI的超级稻育种策略主要为籼稻与热带粳稻的亚群间杂种优势利用,并引入沈阳农业大学育成的籼/温带粳中间型矮秆材料作为关键亲本资源。但由于技术瓶颈与产量优势不足等问题,相关成果的应用有限。尽管如此,其思路与经验对我国籼粳杂种优势利用及杂交育种研究仍具有参考借鉴意义。

相较于其他各国的探索,我国科研人员系统阐明了籼粳杂种优势利用的核心策略,建立了高效育种体系,成功实现了分子精准育种的关键突破。目前,中国是全球范围内同时实现籼粳杂交稻品种规模化与商业化应用的国家,在该领域处于国际领先地位。

3 籼粳杂种优势利用关键性状遗传机理解析

当典型籼稻与粳稻直接杂交时,两套长期分化、高度协调的调控网络被重组于同一基因组中,常引发配子竞争、基因表达失衡及发育节律冲突,导致杂种后代结实率下降或不育、熟期紊乱、性状剧烈分离等问题^[7,20-22],严重制约了籼粳杂种优势的利用。近年来,随着分子遗传学等学科发展,科研团队在籼粳杂交关键性状的遗传机制解析方面取得了一系列突破性进展,为破解亚种间生殖隔离、推动籼粳杂种优势利用提供了重要理论支撑。

3.1 杂种不亲和和遗传机制解析

籼粳杂种不育主要源于雌、雄配子的选择性败育。其遗传研究经历了从经典模型到分子机制的深化过程。早期Kitamura^[23]和Oka^[24]分别提出单位点孢子体-配子体互作模型(one locus sporogametophytic interaction)和重复隐性配子致死模型(duplicate recessive gametic lethal)。前者则认为杂种不育由单个基因座控制,但该位点存在复等位基因,如籼型纯合基因型*S-i/S-i*,粳型纯合基因型*S-j/S-j*,而籼粳亚种间杂合型*S-i/S-j*会引发不亲和互作。后者认为,籼粳亚种间杂种不育受两个独立的遗传位点(如*A/a*、*B/b*)控制, F_1 基因型为*AaBb*,同时携带*ab*的配子致死,该模型在解释多基因座叠加形成的籼粳连续性分化中具有重要作用。群体遗传学研究表明,已克隆的杂种不育位点可能是存在于稻属共同祖先中的垂直同源位点,其编码的等位基因互作机制在种间与亚种间高度保守,暗示种内与种间不育在分子本质上属于同一遗传体系的不同表现形式^[25]。

3.2 籼粳亚种间杂种不亲和遗传位点解析

目前从籼粳亚种间杂交群体中克隆得到的主要不育位点有6个,包括*Sa*、*Sc*、*Se/RHS12/pf12*、*DPL1/DPL2*、*S5*和*S7*,根据其细分的6个亚群的具体分类如下。

3.2.1 籼稻×温带粳稻间杂种不育位点

目前我国籼粳杂交仍以籼稻×温带粳稻为主,其中*S5*(控制雌配子不育)为主效位点,*Se/RHS12/pf12*为次要位点。*S5*位点不亲和时结实率约50%,亲和时可达80%。*S5+Se*与*Sa*、*Sb*、*Sc*、*Sd*任意两个纯合位点可能是实现育性亲和的基本遗传位点模式^[26]。

*S5*位点由张启发院士团队于2008年成功克隆,后续进一步揭示其由*ORF3*、*ORF4*和*ORF5*三个紧密连锁基因协同作用,构成“杀手-保镖”系统。其中*ORF5*(编码天冬氨酸蛋白酶)和*ORF4*(编码跨膜蛋白)协同诱导内质网应激,导致雌配子败育;保镖基因*ORF3*(编码热激蛋白Hsp70)则通过缓解内质网应激发挥保护作用,保护胚囊正常发育。其中*S5*位点中存在广亲和基因型(*S5-n*)使杀手系统失效^[27-29]。近些年来的研究进一步表明*S5*位点的广亲和效应存在多种等位变异与分子调控方式,为克服籼粳杂种不育提供了关键遗传资源^[30]。

RHS12、*Se*、*pf12*位点为同一基因座,分别由万建民院士团队、刘自强团队、欧阳亦聘团队独立解析^[31-33]。万建民院士团队发现*RHS12*上包含*DUYAO*和*JIEYAO* 2个基因,*DUYAO*通过干扰OsCOX11(cytochrome c oxidase assembly protein)的同源二聚化,引发线粒体功能障碍和能量代谢紊乱,导致花粉败育;而*JIEYAO*与*DUYAO*形成复合体,阻止*DUYAO*与OsCOX11的相互作用,促进*DUYAO*降解,从而发挥解毒作用。研究还发现,*DUYAO-JIEYAO*因子表现出天然的基因驱动效应,通过孢子体毒性-配子体解毒机制选择性杀死不携带该因子的花粉,导致其在现代粳稻品种选育过程中,被优先传递并固定。

*Sa*位点最初被发现包含两个紧密连锁的基因*SaM*(small ubiquitin-like modifier E3 ligase-like protein)和*SaF*(F-box protein)^[34,35]。近期,刘耀光团队进一步鉴定到与*SaF*、*SaM*相邻的新基因*SaFL*(F-box-like protein)。研究发现,籼稻中的*SaFL*⁺具有花粉保护功能,其产物通过竞争性结合*SaM*,干扰杀手复合体的形成,从而保护携带该单倍型的花粉正常发育;而粳稻中的*SaFL*对温度敏感,低温下保护功能丧失导致不育,高温下功能部分恢复。该机制为开发基于温度控制的新型两系杂

交制种技术提供了潜在路径^[36]。Sc位点杂种不育程度受重复拷贝数的影响,揭示了一种基于等位基因剂量效应驱动的杂种不育新机制^[37]。

3.2.2 Aus稻×热带粳稻/籼稻间杂种不育位点

S7是导致aus亚群与热带粳稻/籼稻亚群杂交后代雌配子不育的关键位点。热带粳稻品种Cpslo17携带S7(cp)等位基因,籼稻品种IR36携带S7(i)等位基因,二者分别与aus品种Ingra携带的S7(ai)等位基因组合时引发雌配子败育(F₁育性表现49.2%~59.6%),而携带中性等位基因S7(n)(如aus亚群品种N22、Dular)则表现雌配子发育正常(F₁育性表现87.1%~91.9%)^[38]。因此,携带S7-n的aus种质(如Dular、N22)可作为桥梁亲本,克服aus稻与热带粳稻/籼稻亚群间的雌配子不育障碍。

3.2.3 温带粳稻×Aus稻/籼稻间杂种不育位点

DPL1/DPL2是介导温带粳稻与aus/籼稻亚群间的杂种不育位点。温带粳稻群体(Nipponbare为代表)携带DPL2-N功能缺失等位基因,而aus类型(Kasalath为代表)及部分籼稻携带DPL1-K缺失等位基因,杂交F₁中约25%花粉因同时携带双缺陷等位基因而萌发失败^[39](表1)。育种利用上,携带双功能型的品种可作为广亲和桥梁亲本。此外通过分子标记辅助选择将功能型等位基因导入不育系或恢复系,或利用CRISPR编辑技术修复任一亲本的功能缺失,均可打破该生殖屏障。

总之,籼粳亚种细分的6个亚群彼此间存在一定程度的生殖隔离,在每个亚群中识别更多杂交不育位点,克服生殖障碍,实现目标遗传变异的有效渗入,将有助于利用籼粳亚种之间的杂交潜力。

3.3 种间杂种不亲和遗传位点解析

此外,在破解远缘种间杂种不亲和问题方面,科研人员从不同野生稻或非洲栽培稻与亚洲栽培稻杂交后代中,克隆出S1、S22、S44、S13、DGS1/DGS2、qHMS7、qHMS1、S27/S28和ESAI等一系列位点(表2)。为打破种间生殖隔离、拓宽栽培稻遗传基础提供了重要理论依据和基因资源。

3.3.1 亚洲栽培稻与非洲栽培稻种间不育

S1位点是导致亚洲栽培稻与非洲栽培稻种间杂种不育的关键遗传因子。携带亚洲稻型等位基因(S1-s)的雌雄配子会选择性败育,而非洲稻型等位基因则受到保护,从而造成杂种后代的配子偏分离^[40]。

3.3.2 亚洲栽培稻与不同野生稻种间杂种不育

S44位点控制长雄野生稻(*O. longistaminata*)与亚

洲栽培稻种间杂种不育,通过基因编辑敲除RID,可恢复长雄野生稻与短舌野生稻(*O. barthii*)、非洲栽培稻等多个AA基因组稻种间杂种的花粉育性^[42]。DGS1/DGS2是导致栽培稻与尼瓦拉野生稻(*O. nivara*)种间杂交后代花粉不育的关键因子。在杂种F₁代中,携带*O. nivara*来源DGS1等位基因(DGS1-nivaras)和*O. sativa*来源DGS2等位基因(DGS2-T65s)的雄配子选择性败育^[44]。万建民院士团队从南方野生稻(*O. meridionalis*)和普通野生稻中分别克隆了qHMS7和qHMS1,发现qHMS7其可通过驱动配子偏分离在群体中快速扩散。进一步研究表明,qHMS1与qHMS7之间存在显著的遗传累加效应,二者叠加可加剧种间的杂种不育程度^[45,46]。S27/S28为亚洲栽培稻与美洲野生稻(*O. glumaepatula*)F₁代杂种花粉不育位点^[47]。ESAI位点来源于籼稻品种特青与普通野生稻杂交后代的不育定位,后代配子表现为半不育^[48]。

3.4 籼粳杂种优势利用重要农艺性状遗传机制

籼粳杂交除杂种不育外,株型建成、生育期调控、灌浆效率等关键农艺性状的遗传基础解析,对于实现籼粳亚种间杂种优势的高效利用同样至关重要。现代育种将上述性状视为可组合的遗传模块,通过分子标记辅助选择与回交转育,将优良等位基因定向聚合,使不同调控网络协调运行。其中,绿色革命基因Sd1^[49,50]与理想株型基因IPAI(*ideal plant architecture*)^[51,52]的优异等位变异,为破解籼粳杂交株高偏高、分蘖与穗重平衡难题、优化株型结构提供了关键基因资源。何祖华和李家洋院士团队从甬粳12的原始品系中鉴定到IPAI的新等位变异qWS8/ipa1-2D,其基因组结构变异导致IPAI启动子区甲基化水平降低、基因表达量上升,进而赋予植株“理想株型”表型^[53]。进一步研究表明,IPAI具有广泛的多效性,参与调控穗粒数^[54-56]、稻米品质^[57]、抗病性^[58,59]、穗发芽^[60]、根系发育^[61]和非生物胁迫^[62-64]等多个信号通路,凸显其在籼粳杂种优势利用中的核心地位。

抽穗期(生育期)是籼粳杂交组合选配的另一关键性状。籼粳稻之间抽穗期相关基因存在丰富的等位变异^[65]。刘耀光院士团队研究发现,杂交组合亲本中,恢复系主要携带功能型Ghd7(*grains.height.date* 7)和PRR37,而不育系主要以功能型Hd1(*heading date* 1)为主。当不育系携带Hd1-DTH8组合、恢复系携带Ghd7-DTH8-PRR37组合时,其杂交后代易聚合四个功能型基因(Hd1、Ghd7、DTH8和PRR37),表现出强感光性,在

表 1 已克隆的籼粳亚种间杂种不亲和基因座

Table 1 Cloned loci for hybrid incompatibility between *indica* and *japonica* subspecies in rice

已克隆的籼粳亚种间杂种不亲和基因座	杂种表型	作用基因	遗传机制
<i>SS</i> ^[27-29]	雌配子败育 (籼稻×温带粳稻)	<i>ORF3</i> ⁺ / <i>ORF3</i> ⁻ <i>ORF4</i> ⁺ / <i>ORF4</i> ⁻ <i>ORF5</i> ⁺ / <i>ORF5</i> ⁻ / <i>ORF5n</i>	<i>ORF5</i> ⁺ 杀手和 <i>ORF4</i> ⁺ 帮凶协同作用杀死携带 <i>ORF3</i> ⁻ 的粳型配子, 而 <i>ORF5n</i> 无杀伤功能
<i>Se/RHS12/pf12</i> ^[31-33]	雄配子败育 (籼稻×温带粳稻)	<i>ORF3</i> / <i>ORF4</i> <i>DOYAO/JIEYAO</i> <i>pf12A</i>	<i>ORF3</i> 为花粉杀手, <i>ORF4</i> 促进 <i>ORF3</i> 降解保护花粉
<i>Sa</i> ^[34-36]	雄配子败育 (籼稻×温带粳稻)	<i>SaF</i> / <i>SaM</i> / <i>SaFL</i>	<i>SaM</i> ⁺ 、 <i>SaF</i> ⁺ 作用导致携带 <i>SaM</i> ⁺ 的花粉败育, <i>SaFL</i> 为保护基因
<i>Sc</i> ^[37]	雄配子选择性败育 (籼稻×温带粳稻)	<i>Sc-i</i> / <i>Sc-j</i>	<i>Sc-j</i> 表达受 <i>Sc-i</i> 重复拷贝数抑制, 雄配子选择性败育
<i>S7</i> ^[38]	雌配子败育 (<i>aus</i> ×热带粳稻/籼稻)	<i>S7cp</i> / <i>S7i</i> / <i>S7(n)</i>	籼型等位基因 <i>S7i</i> 或粳型等位基因 <i>S7cp</i> 的雌配子败育, <i>S7(n)</i> 的雌配子正常
<i>DPL1/DPL2</i> ^[39]	花粉萌发异常 (温带粳稻× <i>aus</i> /籼稻)	<i>DPL1-N</i> ⁺ / <i>DPL1-K</i> ⁻ <i>DPL2-K</i> ⁺ / <i>DPL2-N</i> ⁻	同时携带缺陷等位基因型 <i>DPL1-K</i> ⁻ 和 <i>DPL2-N</i> ⁻ 的花粉萌发异常

表 2 已克隆的种间杂种不亲和基因座

Table 2 Cloned loci for interspecific hybrid incompatibility in rice

已克隆的种间杂种不亲和基因座	杂种表型	作用基因	遗传机制
<i>SI</i> ^[40]	花粉和胚囊均败育(非洲栽培稻与亚洲栽培稻)	<i>SITPR/SIA4/SIA6</i>	亚洲栽培稻中 <i>SITPR</i> 基因变异, 遇非洲栽培稻配子选择性败育
<i>S22</i> ^[41]	花粉败育(南美野生稻与亚洲栽培稻)	<i>S22A/S22B</i>	携带 <i>S22A</i> 或 <i>S22B</i> 基因独立诱导花粉粒不育
<i>S44</i> ^[42]	花粉败育(长雄野生稻与亚洲栽培稻)	<i>RID/RIR/RIA/RIS</i>	<i>RID</i> 主动触发栽培稻花粉败育, <i>RIR</i> 选择性保护野生稻配子
<i>SI3</i> ^[43]	花粉败育(长雄野生稻与亚洲栽培稻)	<i>SI3I/SI3s/SI3n</i>	选择性杀死亚洲栽培稻等位基因 <i>SI3s</i> 的花粉
<i>DGS1/DGS2</i> ^[44]	花粉败育(尼瓦拉野生稻与亚洲栽培稻)	<i>DGS1-nivaras</i> <i>/DGS2-T65s</i>	携带 <i>DGS1-nivaras</i> 和 <i>DGS2-T65s</i> 的花粉败育
<i>qHMS7</i> ^[45]	花粉败育(南方野生稻与亚洲栽培稻)	<i>ORF1/ORF2/ORF3</i>	<i>ORF2</i> 为毒性蛋白, <i>ORF3</i> 为解毒蛋白. 无 <i>ORF3</i> 保护的花粉败育
<i>qHMS1</i> ^[46]	花粉败育(南方野生稻与亚洲栽培稻)	<i>ORF3/ORF5</i>	<i>ORF3</i> 与 <i>ORF5</i> 分别发挥毒药与解药功能, 选择性败育亚洲栽培稻基因型的花粉
<i>S27/S28</i> ^[47]	雄配子败育(美洲野生稻与亚洲栽培稻)	<i>S27-T65/S28-glum</i>	携带双隐性 <i>S27-glum</i> / <i>S28-T65</i> 的雄配子败育
<i>ESA1</i> ^[48]	胚囊败育(普通野生稻与亚洲栽培稻)	<i>ESA1/esa1</i>	<i>ESA1</i> 蛋白结构差异影响了有丝分裂期早期雌配子败育

长日照条件下抽穗期超亲晚熟^[66]. 针对这一问题, 研究人员通过基因编辑或标记辅助选择创制*Hd1*无功能型亲本, 保留*Ghd7*等功能型, 可实现“感光性弱化+高产性状协同”的育种改良^[67]. 对甬优系列代表性籼粳杂交稻三个F₂群体的遗传解析进一步证实, 约25%的杂种基因组为纯合籼型或者粳型区段, 这些区段富集了包括*Sd1* (株高)、*NALI* (叶片角度和光合效率)、*Ghd7* (抽穗期与穗粒数)等优异等位基因, 同时杂合区段也保留了*DTH2* (抽穗期)、*Gn1a* (穗粒数)和*IPAI* (理想株型)等功能位点^[68].

花时调控与柱头外露率机制研究近年来也取得了较好进展. 确保父母本的花时一致是提高杂交稻制种产量的重要条件之一, 目前已报道多个通过茉莉酸信

号途径调控浆片发育的基因, 如*OsMYB8*、*OsAIM1*等, 将籼稻的*OsMYB8*等位基因引入粳稻品种ZH11, 可使其开花时间比亲本提早0.5 h^[69,70]. 此外, 柱头外露率是制约异交率的关键农艺性状. 四川农业大学团队通过EMS诱变结合定向筛选, 获得柱头外露率显著提高的突变体*her1*, 将*her1*突变基因导入三系不育系II-32A, 创制出高柱头外露率不育系*herA*. 田间制种试验表明, *herA*的异交率从40.80%提升至50.37%^[71].

综上, 重要农艺性状遗传机制的深入解析, 为籼粳杂种优势利用从经验选择走向分子设计提供了理论支撑, 推动了籼粳杂交稻产业的持续技术升级, 为充分发挥亚种间杂种优势奠定了坚实基础.

4 籼粳杂交稻育种应用成就

我国籼粳杂种优势利用历经多年发展,已进入规模化应用阶段,在品种审定、突破性品种培育和推广面积等方面取得显著成就。

4.1 品种审定与育种格局

国家水稻数据中心(<https://www.ricedata.cn/>,截至2025年12月)显示,我国通过省级以上审定的杂交稻品种中,籼型三系杂交稻品种7011个、籼型两系杂交稻3981个、粳型三系杂交稻458个、粳型两系杂交稻48个。对籼粳杂交稻进行不完全统计,目前“粳不粳恢”型三系品种占主流,有190个(按单个品种计1次审定),其中超过56个品种通过2个及以上省级审定。利用“籼不粳恢”配组方式的三系/两系品种较少,仅10个通过省级以上审定。相较于“籼不粳恢”,“粳不粳恢”配组模式的成功主要是利用了粳型细胞质(BT-CMS/D1-CMS)的温带适应性优势(耐寒、早发、灌浆充实),加上籼型恢复

系的高遗传多样性(籼稻遗传多样性远高于粳稻)与强营养生长优势(大穗、多粒、高生物量),实现了“核质互作优势”与“亚种间杂种优势”的协同放大,产量优势更为明显^[72,73]。

从2005~2025年籼粳杂交稻品种的审定数量变化来看,我国籼粳杂交稻品种发展呈现明显的阶段性:第一阶段(2005~2014年)为低速发展期,年审定数均未超过4个,品种以甬优系列为主;第二阶段(2016~2025年)为稳步推进期,年均审定籼粳杂交稻新品种数量超过15个,其中2021年审定数高达34个(图1(a))。

在籼粳杂交稻育种主体方面,截至目前全国已有超过40家育种单位推出籼粳杂交组合。其中,籼粳杂交新品种选育数目排名前十的第一单位均位于浙江,占当前培育籼粳杂交品种总数的85%以上,形成了以浙江为核心的籼粳杂交稻育种优势区域(图1(b))。

4.2 突破性品种与应用成效

在籼粳杂交稻发展进程中,持续涌现出一批具有

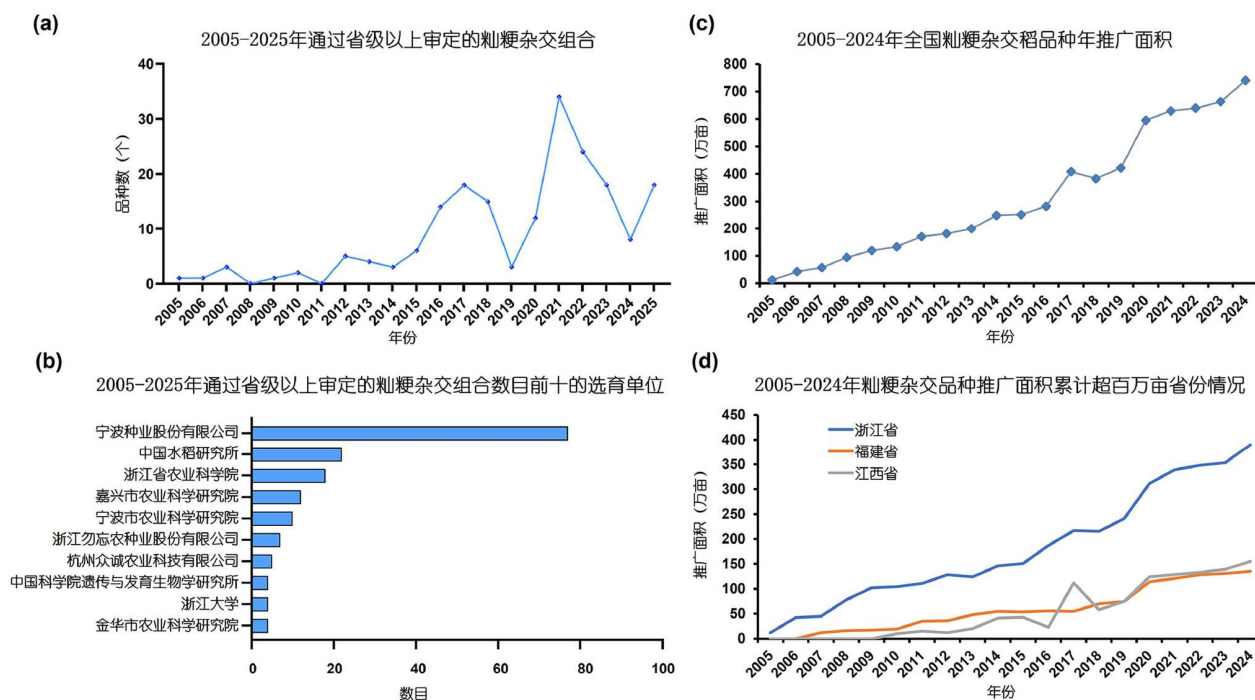


图1 “粳不粳恢”亚种间杂交稻品种数目与推广面积。(a) 2005~2025年通过省级以上审定的籼粳杂交组合。(b) 2005~2025年通过省级以上审定的籼粳杂交组合数目前十的选育单位。(c) 2005~2024年全国籼粳杂交稻品种年推广面积。(d) 2005~2024年籼粳杂交品种推广面积累计超百万亩省份情况。数据更新时间截至2025年12月

Figure 1 Number of varieties and extension area for inter-subspecific hybrid rice utilizing the *japonica* sterile/*indica* restorer model. (a) Registered *indica-japonica* hybrid combinations at or above the provincial level from 2005 to 2025. (b) Top ten breeding institutions by the number of registered *indica-japonica* hybrid combinations at or above the provincial level from 2005 to 2025. (c) Annual extension area of *indica-japonica* hybrid rice varieties nationwide from 2005 to 2024. (d) Provinces with a cumulative extension area of over one million mu for *indica-japonica* hybrid varieties from 2005 to 2024. The data were updated as of December 2025

突破性的代表性品种。宁波种业股份有限公司推出的甬优系列是我国籼粳杂交稻的代表性品种,此外还有中国水稻研究所、嘉兴市农业科学研究院、浙江勿忘农种业等单位育成的春优、嘉禾优、中禾优、浙梗优等系列组合同样表现优异。

甬优9号是目前全国累计推广面积最大的籼粳杂交稻品种,达1400万亩左右,该品种于2007年通过浙江审定,2008年通过国家审定,米质达国家优质稻谷二级标准。甬优1540是近几年推广面积最大、全国累计推广面积第二的籼粳杂交稻品种,2023年全国推广面积196万亩,其中浙江省推广133万亩,在全国17个省(区、市)种植,成为目前全国适应范围最广的籼粳杂交品种,在多地米质达部标二级^[74]。

春优系列同样表现突出。春优83(春江88A×T27)米质达到农业行业《食用稻品种品质》(NY/T93)标准二级,2022~2025年连续四届荣获浙江-长江下游水稻新品种大会推荐品种,2024年被农业农村部确认为超级稻品种,两年区域试验平均亩产683.3 kg,比对照增产10.4%。春优927(春江16A×C927)2015年百亩示范方平均亩产率先突破籼粳杂交稻亩产1000 kg大关,连续多年被列为浙江省主导品种,两年区域试验平均亩产682.8 kg,比对照增产18.1%。

中国水稻研究所胡培松院士团队培育的中恢575等系列高产优质长粒恢复系,是籼粳杂交稻亲本培育的重大突破。通过创制强优势籼粳杂交恢复系中恢575,培育出嘉禾优175、嘉禾优575等组合。嘉禾优575(嘉禾212A×中恢575)在抗病性方面表现突出,对稻瘟病抗性等级为抗、生产中白叶枯病表现优异。区域试验平均亩产654.6 kg,比对照甬优1540增产最高达4.8%,米质达部颁优质二等标准。嘉禾优175(嘉禾112A×中恢575)米质优、食味好,2024年荣获第五届全国优质稻品种食味品质鉴评金奖,成为国内首个获全国食味值金奖的籼粳杂交品种。两年区域试验平均亩产723.7 kg,比对照增产16.2%。此外,该团队还培育出籼粳杂交不育系中香907A、恢复系中恢283、中恢346等,配组选育了耐热、抗倒、具香味的优质早熟型籼粳杂交组合,为籼粳杂交品种的广泛推广奠定了重要基础。

4.3 推广面积与区域分布

籼粳杂交稻的推广面积呈逐年扩大趋势,2005~2024年累计推广6000万亩以上,2023年推广面积超过

650万亩(其中浙江约350万亩),2024年、2025年推广面积进一步扩大(图1(c))。从推广区域来看,浙江、福建、江西居前三位,其中浙江省累计推广面积占比58.9%。目前,籼粳杂交稻的推广范围已覆盖长江流域、黄淮海稻区和华南稻区,在我国水稻生产中占据了越来越重要的地位(图1(d))。

5 籼粳杂交稻面临的挑战与发展思路

随着籼粳杂交稻逐步进入规模化应用阶段,其在生产实践中面临的问题和挑战也日益凸显,成为制约籼粳杂交品种进一步推广与产业持续发展的关键瓶颈。

5.1 存在的主要问题

一是品种感光性强,熟期偏迟,广适性差。现有籼粳杂交稻组合普遍光周期敏感,在长日照条件下抽穗期延迟现象明显,导致品种在不同生态区域的适应性狭窄,难以实现跨稻区的大范围推广,限制了其生产潜力的充分发挥。二是灌浆特性不佳,籽粒充实度差。部分籼粳杂交组合存在典型的“两段灌浆”现象,基部籽粒灌浆启动慢、速率低、转色差,不仅造成籽粒饱满度不均,还直接影响到稻米的外观品质和加工整精米率,制约了优质化生产。三是粒型结构单一,市场需求匹配度低。当前籼粳杂交稻品种多以团粒型为主,粒型同质化现象突出,缺乏市场日益青睐的长粒型、香型等多元化优质品种。特别是在南方籼米消费区,圆粒米接受度偏低,成为籼粳杂交稻向长江以南拓展市场的重要障碍。四是穗部结构不合理,病害风险增加。部分品种因密穗、着粒密度过高,导致田间通风透光性差,极易诱发稻曲病等穗部病害,严重影响产量稳定性、稻米商品性和安全性。五是制种产量低,生产成本低。制种环节面临多重技术瓶颈:父母本花时相遇难度大、母本柱头外露率偏低、异交结实率不稳定等,导致杂交种子产量偏低、价格偏高。部分地区甚至因种子供应不足而制约了品种的大面积推广,削弱了市场竞争力。六是耐逆境能力不足,稳产性有待提升。现有籼粳杂交稻组合在抽穗灌浆期对高温胁迫较为敏感,高温导致结实率下降、品质劣变的现象时有发生。此外,相比常规稻和其他杂交稻类型,籼粳杂交稻更易发生穗发芽,增加了收获期的风险,影响了生产的安全性。上述问题相互交织,共同构成了当前籼粳杂交稻育种研究与生产应用亟需攻克的技术瓶颈,亟需通过遗传改良、技术集成与模式创新,实现从“有”到“优”、从“局

部突破”到“系统升级”的格局转变。

5.2 发展思路与对策

针对当前籼粳杂交稻面临的感光性强、灌浆不佳、病害易发、制种产量低、耐逆性差等突出问题,未来籼粳杂交稻育种应聚焦以下方向。

一是继续强化关键基因的挖掘与利用^[75]。继续深入解析籼粳杂交成熟期和开花时间、灌浆、抗病性等关键性状的遗传机制,挖掘更多优异基因资源,尤其是抗稻曲病、花时等关键性状调控基因,为精准育种提供靶点。同时,充分挖掘和利用已克隆的关键基因优异等位变异,应用于籼粳杂交恢复系和不育系改良。如调控穗发芽抗性且具有籼粳休眠分化的关键基因 $qSDR3.1$ ^[76]、 $OsSD7$ ^[77],水稻耐高温基因 $TT1$ ^[78,79]、 $MdPDE1$ ^[80]和 $QT12$ ^[81],水稻抗纹枯病基因 $SBRR1-R$ ^[82]等。

二是创新育种技术体系,推动精准设计与定向改良。整合分子标记辅助育种、全基因组选择等现代生物技术,建立籼粳杂种优势利用相关育种的“模块化”设计体系。通过解析基因互作调控网络与优异单倍型组合,实现熟期、粒型、灌浆、抗病等关键性状的协同改良。此外,利用大数据驱动的基因组辅助育种可以有效提高育种效率。例如,利用RiceNavi导航系统定向改良荃9311A性状,精准选择了恢复系YR0822^[83]。

三是突破制种技术瓶颈,降低生产成本。针对籼粳杂交稻父母本花时不遇、不抗高温等制种难题,需从遗传改良和栽培调控两方面协同攻关。通过克隆和利用调控花时差异的关键基因(如 $OsAIM1$ 、 $OsMYB8$ 等),定向改良亲本花时特性,提高花时相遇度;利用柱头外露率关键基因(如 $HER1$ 、 $qSE4$ ^[84]等),选育柱头外露率高、异交结实性好的不育系,以及适合机械化制种的小粒型不育系,推动籼粳杂交稻全程机械化制种^[85]。

四是丰富品种类型,拓展应用场景。针对市场多元化需求,加强长粒型、香型等籼粳杂交稻品种的培育,

打破品种同质化局面。同时,立足不同生态区域,选育再生稻专用型、耐逆境胁迫型等特色品种。例如,中恢575等系列高产优质长粒型籼粳杂交稻恢复系,满足了市场对长粒型优质食味籼粳杂交品种的需求。甬优4949低位腋芽萌发能力强、耐压损,适合长江中下游“一季有余、两季不足”稻区作为再生稻种植。此外,持续开展两系法籼粳杂交稻研究以及“籼不粳恢”型育种,对挖掘籼粳杂交潜力、丰富品种类型具有重要作用。

五是加强适应性研究与区域化布局。结合生态大数据分析、基因型-环境互作研究,创制广适性品种,不断拓展籼粳杂交稻的适宜种植边界。加强跨生态区域的系统鉴定与区域化试验,建立多环境联合评价体系,推动籼粳杂交稻在不同稻区的规模化应用。

6 结论与展望

籼粳杂交稻的研究始于20世纪50年代,经过七十余年不懈探索,在遗传机制解析、育种技术创新、品种培育与推广应用等方面取得了系统性突破,已成为我国水稻单产提升和保障粮食安全的重要支撑。当前,面向新一轮千亿斤粮食产能提升行动(2024~2030年),籼粳杂交稻的发展布局需要实现从品种突破到产业壮大的跨越。随着生物技术与智能设计育种等领域的持续进步,未来应突破传统杂交重组的局限,实现广亲和、高配合力、抗逆等优异等位基因的高效聚合与精准导入。其次,需要推动种业全产业链的协同升级,例如籼粳杂交稻制种效率提升、机械化制种与轻简化栽培技术的配套。特别是在政策引导下,要建立面向不同生态区的品种精准布局与动态调整机制,使籼粳杂交稻的单产优势真正转化为区域增产创收^[86,87]。总之,籼粳杂交稻已具备支撑新一轮粮食产能提升的遗传基础与技术储备,未来将在保障国家粮食安全、促进农业高质量发展中作出更大贡献。

参考文献

- 1 Tester M, Langridge P. Breeding technologies to increase crop production in a changing world. *Science*, 2010, 327: 818–822
- 2 Yuan L P. Strategic assumption of hybrid rice breeding (in Chinese). *Hybrid Rice*, 1987, 2: 1–3 [袁隆平. 杂交水稻的育种战略设想. 杂交水稻, 1987, 2: 1–3]
- 3 Jing C Y, Zhang F M, Wang X H, et al. Multiple domestications of Asian rice. *Nat Plants*, 2023, 9: 1221–1235
- 4 Zhou J, Li J, Zhang Y, et al. Introgression among subgroups is an important driving force for genetic improvement and evolution of the Asian cultivated rice *Oryza sativa* L. *Front Plant Sci*, 2025, 16: 1535880
- 5 Wei X, Chen M, Zhang Q, et al. Genomic investigation of 18,421 lines reveals the genetic architecture of rice. *Science*, 2024, 385: eadm8762

- 6 Huang X, Yang S, Gong J, et al. Genomic analysis of hybrid rice varieties reveals numerous superior alleles that contribute to heterosis. *Nat Commun*, 2015, 6: 6258
- 7 Yang S R, Zhao J S. Studies on the crossing of *indica-japonica* rice (in Chinese). *Acta Agron Sin*, 1959, 10: 256–268 [杨守仁, 赵纪书. 籼粳稻杂交问题之研究. *农业学报*, 1959, 10: 256–268]
- 8 Yang S R, Shen X Y, Gu W L, et al. Studies on the crossing of *indica-japonica* breeding research (second report) (in Chinese). *Acta Agron Sin*, 1962, 1: 97–102 [杨守仁, 沈锡英, 顾慰连, 等. 籼粳稻杂交育种研究(第二报). *作物学报*, 1962, 1: 97–102]
- 9 Yang S R, Zhang L B, Wang J M. A preliminary study on the theory and method of ideal plant type breeding in rice (in Chinese). *Sci Agric Sin*, 1984, 17: 6–13 [杨守仁, 张龙步, 王进民. 水稻理想株形育种的理论和方法初论. *中国农业科学*, 1984, 17: 6–13]
- 10 Yang Z Y, Chen Q B, Chen R F, et al. On the breeding of *japonica* restorer line C57 for hybrid rice (in Chinese). *Acta Agron Sin*, 1981, 7: 153–156 [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, 7: 153–156]
- 11 Yuan L P. The practice and theory of hybrid rice breeding (in Chinese). *Sci Agric Sin*, 1977, 10: 27–31 [袁隆平. 杂交水稻培育的实践和理论. *中国农业科学*, 1977, 10: 27–31]
- 12 Hu P S. Performance and analysis of heterosis between *indica* and *japonica* subspecies (in Chinese). Master Dissertation. Hangzhou: China National Rice Research Institute, 1991 [胡培松. 籼粳亚种间杂种优势的表现与分析. 硕士学位论文. 杭州: 中国水稻研究所, 1991]
- 13 Yuan L P. The strategy for breeding inter-subspecific hybrid rice combinations (in Chinese). *Hybrid Rice*, 1996, (2): 1–3 [袁隆平. 选育水稻亚种间杂交组合的策略. *杂交水稻*, 1996, (2): 1–3]
- 14 Cheng S H, Liao X Y, Min S K. Research on super rice in China: background, objectives, and reflections on related issues (in Chinese). *China Rice*, 1998, (1): 3–5 [程德华, 廖西元, 闵绍楷. 中国超级稻研究: 背景、目标和有关问题的思考. *中国稻米*, 1998, (1): 3–5]
- 15 Ma R R, Xu D H, Wang X Y, et al. Plant type characteristics and competitive advantage of *indica-japonica* subspecies rice Yongyou 6 for super high yield (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]
- 16 Ikehashi H, Araki H. Varietal screening of compatibility types revealed in F_1 fertility of distant crosses in rice. *Ikushugaku Zasshi*, 1984, 34: 304–313
- 17 Kim B, Kim D G, Lee G, et al. Defining the genome structure of ‘Tongil’ rice, an important cultivar in the Korean “Green Revolution”. *Rice*, 2014, 7: 22
- 18 Glaszmann J C. Isozymes and classification of Asian rice varieties. *Theoret Appl Genet*, 1987, 74: 21–30
- 19 Garriss A J, Tai T H, Coburn J, et al. Genetic structure and diversity in *Oryza sativa* L. *Genetics*, 2005, 169: 1631–1638
- 20 Ouyang Y, Zhang Q. Understanding reproductive isolation based on the rice model. *Annu Rev Plant Biol*, 2013, 64: 111–135
- 21 Guo D, Li Y, Lu H, et al. A pangenome reference of wild and cultivated rice. *Nature*, 2025, 642: 662–671
- 22 Huang X, Wei X, Sang T, et al. Genome-wide association studies of 14 agronomic traits in rice landraces. *Nat Genet*, 2010, 42: 961–967
- 23 Kitamura E. Genetic studies on sterility observed in hybrids between distantly related varieties of rice, *Oryza sativa* L. *Bull Chugoku Agric Exp Stn*, 1962, 8: 141–205
- 24 Oka H I. Analysis of genes controlling F_1 sterility in rice by the use of isogenic lines. *Genetics*, 1974, 77: 521–534
- 25 Li J, Zhou J, Zhang Y, et al. New insights into the nature of interspecific hybrid sterility in rice. *Front Plant Sci*, 2020, 11: 555572
- 26 Chen M L, Zeng X H, Shen Y M, et al. Typing of inter-subspecific fertility loci and fertility locus pattern of *indica-japonica* hybrid rice (in Chinese). *Chin J Rice Sci*, 2024, 38: 386–396 [陈明亮, 曾细华, 沈雨民, 等. 籼粳亚种间育性位点分型及籼粳杂交稻育性位点模式研究. *中国水稻科学*, 2024, 38: 386–396]
- 27 Ikehashi H, Araki H. Genetics of F_1 sterility in remote crosses of rice. In: IRRI, ed. *Rice Genetics*. Manila, Philippines: IRRI, 1986. 119–130
- 28 Chen J, Ding J, Ouyang Y, 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
- 29 Yang J, Zhao X, Cheng K, et al. A killer-protector system regulates both hybrid sterility and segregation distortion in rice. *Science*, 2012, 337: 1336–1340
- 30 Guo J, Zhou X, Chen K, et al. Genetic analysis of *S5* regulating the hybrid sterility between *indica* and *japonica* subspecies in rice. *Agronomy*, 2023, 13: 1094
- 31 Zhou P, Wang Z, Zhu X, et al. A minimal genome design to maximally guarantee fertile inter-subspecific hybrid rice. *Mol Plant*, 2023, 16: 726–738
- 32 Wang C, Wang J, Lu J, et al. A natural gene drive system confers reproductive isolation in rice. *Cell*, 2023, 186: 3577–3592.e18
- 33 Wang D, Wang H, Xu X, et al. Two complementary genes in a presence-absence variation contribute to *indica-japonica* reproductive isolation in rice. *Nat Commun*, 2023, 14: 4531
- 34 Zhuang C X, Zhang G Q, Mei M T, et al. Molecular mapping of the *S-a* locus for F_1 pollen sterility in cultivated rice (*Oryza sativa* L.). *Acta Genet Sin*, 1999, 26: 213–218

- 35 Long Y, Zhao L, Niu B, et al. Hybrid male sterility in rice controlled by interaction between divergent alleles of two adjacent genes. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105: 18871–18876
- 36 Li G, Zhang Y, Yu H, et al. A tripartite pollen killer-protector system confers temperature-sensitive inter-subspecific reproductive isolation in rice. *Mol Plant*, 2026, 19: 295–312
- 37 Shen R, Wang L, Liu X, et al. Genomic structural variation-mediated allelic suppression causes hybrid male sterility in rice. *Nat Commun*, 2017, 8: 1310
- 38 Yu Y, Zhao Z, Shi Y, et al. Hybrid sterility in rice (*Oryza sativa* L.) involves the tetratricopeptide repeat domain containing protein. *Genetics*, 2016, 203: 1439–1451
- 39 Mizuta Y, Harushima Y, Kurata N. Rice pollen hybrid incompatibility caused by reciprocal gene loss of duplicated genes. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, 107: 20417–20422
- 40 Xie Y, Xu P, Huang J, et al. Interspecific hybrid sterility in rice is mediated by OgTPR1 at the S1 locus encoding a peptidase-like protein. *Mol Plant*, 2017, 10: 1137–1140
- 41 Sakata M, Yamagata Y, Doi K, et al. Two linked genes on rice chromosome 2 for F₁ pollen sterility in a hybrid between *Oryza sativa* and *O. glumaepatula*. *Breed Sci*, 2014, 64: 309–320
- 42 Zhang Y, Yang Y, Shi C, et al. A distorter-restorer system drives quantitative reproductive isolation in rice. *Nat Plants*, 2026, 12: 583–599
- 43 Myint Z M, Koide Y, Takanishi W, et al. OICHR, encoding a chromatin remodeling factor, is a killer causing hybrid sterility between rice species *Oryza sativa* and *O. longistaminata*. *iScience*, 2024, 27: 109761
- 44 Nguyen G N, Yamagata Y, Shigematsu Y, et al. Duplication and loss of function of genes encoding RNA polymerase III subunit C₄ causes hybrid incompatibility in rice. *G3(Bethesda)*, 2017, 7: 2565–2575
- 45 Yu X, Zhao Z, Zheng X, et al. A selfish genetic element confers non-Mendelian inheritance in rice. *Science*, 2018, 360: 1130–1132
- 46 You S, Zhao Z, Yu X, et al. A toxin-antidote system contributes to interspecific reproductive isolation in rice. *Nat Commun*, 2023, 14: 7528
- 47 Yamagata Y, Yamamoto E, Aya K, et al. Mitochondrial gene in the nuclear genome induces reproductive barrier in rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, 107: 1494–1499
- 48 Hou J, Cao C, Ruan Y, et al. *ESAI* is involved in embryo sac abortion in interspecific hybrid progeny of rice. *Plant Physiol*, 2019, 180: 356–366
- 49 Sasaki A, Ashikari M, Ueguchi-Tanaka M, et al. A mutant gibberellin-synthesis gene in rice. *Nature*, 2002, 416: 701–702
- 50 Spielmeier W, Ellis M H, Chandler P M. Semidwarf (*sd-1*), “green revolution” rice, contains a defective gibberellin 20-oxidase gene. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2002, 99: 9043–9048
- 51 Jiao Y, Wang Y, Xue D, et al. Regulation of OsSPL14 by OsmiR156 defines ideal plant architecture in rice. *Nat Genet*, 2010, 42: 541–544
- 52 Miura K, Ikeda M, Matsubara A, et al. OsSPL14 promotes panicle branching and higher grain productivity in rice. *Nat Genet*, 2010, 42: 545–549
- 53 Zhang L, Yu H, Ma B, et al. A natural tandem array alleviates epigenetic repression of IPA1 and leads to superior yielding rice. *Nat Commun*, 2017, 8: 14789
- 54 Chen H, Yu Z, Wang X, et al. NITRATE TRANSPORTER1/PEPTIDE TRANSPORTER FAMILY4 interacts with DENSE AND ERECT PANICLE1 and regulates grain number in rice. *Plant Physiol*, 2025, 198: kiaz210
- 55 Wang Y, Lv Y, Wen Y, et al. GS2 cooperates with IPA1 to control panicle architecture. *New Phytol*, 2025, 245: 2726–2743
- 56 Chun Y, Fang J, Savelieva E M, et al. The cytokinin receptor OHK4/OsHK4 regulates inflorescence architecture in rice via an IDEAL PLANT ARCHITECTURE1/WEALTHY FARMER’s PANICLE-mediated positive feedback circuit. *Plant Cell*, 2023, 36: 40–64
- 57 Li Y, Guo X, Song J, et al. OsSPL14 and OsNF-YB9/YC8-12 subunits cooperate to enhance grain appearance quality by promoting Waxy and PDIL1-1 expression in rice. *Plant Commun*, 2025, 6: 101348
- 58 Wang J, Zhou L, Shi H, et al. A single transcription factor promotes both yield and immunity in rice. *Science*, 2018, 361: 1026–1028
- 59 Shi H, Yin J, Zhao Z, et al. Fine-tuning of IPA1 transactivation activity by E3 ligase IPI7-mediated non-proteolytic K29-ubiquitination during *Magnaporthe oryzae* infection. *Nat Commun*, 2024, 15: 7608
- 60 Shen J, Zhang L, Wang H, et al. The phosphatidylethanolamine-binding proteins OsMFT1 and OsMFT2 regulate seed dormancy in rice. *Plant Cell*, 2024, 36: 3857–3874
- 61 Feng M, Luo W, Luo S, et al. Strigolactones regulate sugar allocation to control rice tillering and root development via the *OsSPL14-OsSHR1-OsSWEET16* pathway. *Plant Biotechnol J*, 2026, 24: 678–697
- 62 Jia M, Meng X, Song X, et al. Chilling-induced phosphorylation of IPA1 by OsSAPK6 activates chilling tolerance responses in rice. *Cell Discov*, 2022, 8: 71
- 63 Xu L, Yang L, Li A, et al. An AP2/ERF transcription factor confers chilling tolerance in rice. *Sci Adv*, 2024, 10: eado4788
- 64 Jia M, Luo N, Meng X, et al. OsMPK4 promotes phosphorylation and degradation of IPA1 in response to salt stress to confer salt tolerance in rice. *J Genet Genomics*, 2022, 49: 766–775
- 65 Zong W, Guo X, Zhang K, et al. Photoperiod and temperature synergistically regulate heading date and regional adaptation in rice. *J Exp Bot*,

- 2024, 75: 3762–3777
- 66 Zong W, Song Y, Xiao D, et al. Dominance complementation of parental heading date alleles of *Hd1*, *Ghd7*, *DTH8*, and *PRR37* confers transgressive late maturation in hybrid rice. *Plant J*, 2024, 118: 2108–2123
- 67 Zhou X, Nong C, Wu B, et al. Combinations of *Ghd7*, *Ghd8*, and *Hd1* determine strong heterosis of commercial rice hybrids in diverse ecological regions. *J Exp Bot*, 2021, 72: 6963–6976
- 68 Wang P, Qi F, Yao H, et al. Fixation of hybrid sterility genes and favorable alleles of key yield-related genes with dominance contribute to the high yield of the Yongyou series of intersubspecific hybrid rice. *J Genet Genomics*, 2022, 49: 448–457
- 69 Gou Y, Heng Y, Ding W, et al. Natural variation in OsMYB8 confers diurnal floret opening time divergence between *indica* and *japonica* subspecies. *Nat Commun*, 2024, 15: 2262
- 70 Hu Y, Li H, Hou H, et al. The multifunctional protein OsAIM1 regulates floret opening and closure timing via jasmonic acid-mediated lodicule dynamics in rice. *Plant Physiol*, 2026, 200: kiae690
- 71 Guo D, Du K, Xu P, et al. Mutation in HER1 enhances stigma exertion and hybrid seed production in rice. *Nat Commun*, 2026, 17: 2364
- 72 Lin J R, Song X W, Wu M G, et al. Innovations in breeding techniques and variety development for *indica-japonica* super hybrid rice (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]
- 73 Shi Y F, Liu X, Hua Y F, et al. Research progress and prospects of *japonica*-cytoplasmic male sterility and *indica*-restorer line inter-subspecific hybrid rice in China (in Chinese). *China Rice*, 2022, 28: 49–56 [施勇烽, 刘鑫, 华宇峰, 等. 我国粳不粘恢亚种间杂交稻的研究进展与展望. 中国稻米, 2022, 28: 49–56]
- 74 Cai K F, Ma R R, Wang X Y, et al. Breeding and application of wide adaptability hybrid *indica-japonica* rice Yongyou 1540 (in Chinese). *China Rice*, 2018, 24: 118–119, 121 [蔡克锋, 马荣荣, 王晓燕, 等. 广适性籼粳杂交水稻甬优1540的选育与应用. 中国稻米, 2018, 24: 118–119, 121]
- 75 Yu J M, Zhou W, Shao G N, et al. Gene discovery and breeding utilization for important agronomic traits in rice (in Chinese). *Chin Sci Bull*, 2025, 70: 3126–3148 [余钧明, 周蔚, 邵高能, 等. 水稻重要农艺性状基因挖掘及育种利用. 科学通报, 2025, 70: 3126–3148]
- 76 Guo N, Tang S, Wang Y, et al. A mediator of OsZIP46 deactivation and degradation negatively regulates seed dormancy in rice. *Nat Commun*, 2024, 15: 1134
- 77 Chen W, Hu S, Wang W, et al. Natural variation in OsSD7 confers pre-harvest sprouting resistance in rice via ABA-mediated seed dormancy. *Sci Bull*, 2026, doi: 10.1016/j.scib.2026.04.062
- 78 Li X M, Chao D Y, Wu Y, et al. Natural alleles of a proteasome $\alpha 2$ subunit gene contribute to thermotolerance and adaptation of African rice. *Nat Genet*, 2015, 47: 827–833
- 79 Yu H X, Cao Y J, Yang Y B, et al. A TT1–SCE1 module integrates ubiquitination and SUMOylation to regulate heat tolerance in rice. *Mol Plant*, 2024, 17: 1899–1918
- 80 Kan Y, Mu X R, Qu F, et al. A stepwise decoding mechanism for heat sensing in plants connects lipid remodeling to a nuclear signaling cascade. *Cell*, 2025, 188: 7378–7396.e23
- 81 Li W, Yang K, Hu C, et al. A natural gene on-off system confers field thermotolerance for grain quality and yield in rice. *Cell*, 2025, 188: 3661–3678.e21
- 82 Feng Z, Gao P, Wang G, et al. Natural variation in SBRR1 shows high potential for sheath blight resistance breeding in rice. *Nat Genet*, 2025, 57: 2004–2016
- 83 Fang Y, Li Q, Feng Q, et al. Genome-assisted breeding of an elite sterile line from restorer line for hybrid rice. *Plant Biotechnol J*, 2026, 24: 523–525
- 84 Guo N, Wang Y, Chen W, et al. Fine mapping and target gene identification of qSE4, a QTL for stigma exertion rate in rice (*Oryza sativa* L.). *Front Plant Sci*, 2022, 13: 959859
- 85 Tang W B, Chen X J, Zhang G L, et al. Current status and technological breakthroughs in mechanized seed production of hybrid rice (in Chinese). *China Rice*, 2022, 28: 20–27 [唐文帮, 陈晓军, 张桂莲, 等. 杂交水稻机械化制种现状与技术突破. 中国稻米, 2022, 28: 20–27]
- 86 Chen R, Deng Y, Ding Y, et al. Rice functional genomics: decades' efforts and roads ahead. *Sci China Life Sci*, 2022, 65: 33–92
- 87 Yu H, Xu Y, Gu Z, et al. Rice2035: a decadal vision for rice research and breeding. *Mol Plant*, 2026, 19: 456–469

Summary for “水稻籼粳亚种间杂种优势利用研究进展与展望”

Research progress and prospect of heterosis utilization in *indica-japonica* inter-subspecific rice

Liang Zhou[†], Shikai Hu^{*†} & Peisong Hu^{*}

China National Rice Research Institute, National Rice Improvement Center/State Key Laboratory of Rice Biology Breeding, Hangzhou 311401, China

[†] Equally contributed to this work

^{*} Corresponding authors, E-mail: hupeisong@caas.cn; hushikai@caas.cn

Indica and *japonica* are two important subspecies of Asian cultivated rice (*Oryza sativa* L.), exhibiting significant differences in morphology, physiological traits, and ecological adaptability. The utilization of inter-subspecific heterosis is a pivotal strategy for enhancing large-scale yield and ensuring national food security in China. Over the past seventy years, Chinese rice breeders have systematically advanced the development of *indica-japonica* hybrid breeding, progressing from theoretical exploration and technological breakthroughs to large-scale commercial application. From Professor Shouren Yang's foundational research on *indica-japonica* hybridization in the 1950s, through Professor Longping Yuan's refinement of heterosis utilization strategies, to the incorporation of modern molecular breeding technologies in the 21st century, *indica-japonica* hybrid breeding has transformed from empirical selection to precision-oriented innovation. The elucidation of genetic mechanisms underlying inter-subspecific reproductive isolation, regulation of plant architecture, growth duration, and flowering time-related traits has provided a robust theoretical framework for overcoming hybridization barriers and enhancing breeding practices. Regarding reproductive isolation, six major sterility loci have been cloned from *indica-japonica* hybrid populations, including Sa, Sc, Se/RHS12/pf12, DPL1/DPL2, S5, and S7. Additionally, to tackle cross-incompatibility in distant interspecific hybridization, researchers have successfully cloned a series of loci-such as S1, S22, S44, S13, DGS1/DGS2, qHMS7, qHMS1, S27/S28 and ESA1 from progeny derived from crosses between various wild rice species or African cultivated rice and Asian cultivated rice. These findings provide important theoretical bases and genetic resources for breaking interspecific reproductive barriers and expanding the genetic diversity of cultivated rice. Furthermore, key genes regulating plant architecture and yield have been continuously identified, including sd1 (semi-dwarf 1) and IPA1 (ideal plant architecture 1), which play central roles in balancing plant height, tillering, and panicle development. In terms of breeding practice, China has achieved remarkable progress. Since the introduction of the first nationally approved *indica-japonica* hybrid rice variety 'Yongyou 6' in 2005, nearly 200 varieties have been registered. The Yongyou, Chunyou, and Zhonghui 575 series have become representative varieties, positioning Zhejiang Province as the core advantageous region for *indica-japonica* hybrid rice breeding. Despite these achievements, several critical challenges remain: strong photoperiod sensitivity resulting in delayed maturity; poor grain filling and low head rice yield; homogeneous grain types; high disease susceptibility; low seed production efficiency; and inadequate stress tolerance. These bottlenecks constrain further expansion of planting area and yield potential. To address these challenges, future strategies will focus on: (1) identifying and integrating elite genes for stress tolerance, grain quality, and flowering time; (2) developing modular molecular breeding systems; (3) optimizing seed production technologies; (4) diversifying grain types and developing ecologically adapted varieties; (5) strengthening research on regional adaptability. By integrating modern biotechnology with conventional breeding, *indica-japonica* hybrid rice will continue to evolve, providing sustained support for national food security and high-quality agricultural development.

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

doi: [10.1360/CSB-2026-0326](https://doi.org/10.1360/CSB-2026-0326)