

Engineering Achievements

杂交水稻

何强[#], 邓华凤[#], 孙平勇[#], 张武汉, 舒服, 邢俊杰, 彭志荣

State Key Laboratory of Hybrid Rice, Hunan Hybrid Rice Research Center, Hunan Academy of Agricultural Sciences, Changsha 410125, China

1. 引言

杂交水稻是现代农业科技的重大成就之一。1964年, 袁隆平受一株具有显著杂种优势的天然杂交水稻的启发, 率先在籼稻中开展雄性不育的研究, 并于1966年首次报道“水稻的雄性不育性”, 提出雄性不育系、保持系和恢复系“三系”配套利用水稻杂种优势的育种设想, 开启了中国杂交水稻研究的序幕[1]。之后, 相继研究成功了三系法和两系法杂交水稻并大面积推广应用, 不仅为我国粮食安全作出了重大贡献, 而且为水稻等自花授粉作物具有杂种优势提供了有力佐证。

中国杂交水稻经过50多年的创新发展, 成为了世界农业发展史上一道靓丽的风景线。本文客观、系统、全面地回顾并解读了杂交水稻发展历程中的重大事件, 可作為一部杂交水稻发展简史呈现给读者。

2. 杂交水稻概述

杂交水稻分为三系法、两系法和一系法三个战略发展阶段, 朝着应用方法由繁到简、效率越来越高、优势水平由品种间到亚种间, 甚至远缘杂种优势越来越强的方向发展[2]。

三系法是通过细胞核质互作雄性不育系、雄性不育保持系和雄性不育恢复系的“三系”配套实现杂种优势利用的方法。雄性不育系为生产大量杂交种子提供物质

基础, 保持系用于繁殖不育系, 恢复系用于给不育系授粉来生产雄性恢复且有杂种优势的杂交水稻种子[图1(a)] [2-4]。中国三系法杂交水稻于1973年成功实现“三系”配套, 是水稻杂种优势利用的经典方法。“三系法籼型杂交水稻”于1981年获中国国家技术发明奖特等奖。

两系法是指只需不育系和恢复系进行杂种优势利用的方法, 最为成功的方法首推光温敏核雄性不育 (photo-thermo-sensitive genic male-sterile, PTGMS) 系。光温敏核雄性不育系在长日照高温下表现雄性不育, 在短日照低温下表现可育, 在不育期内制种, 在可育期内自交繁殖不育系, 同时不需要保持系[图1(b)] [3,4]。两系法杂交水稻是中国独创的农业科技成果, 于1995年研究成功, 当前年种植面积占杂交水稻品种的50%以上。“两系法杂交水稻技术研究与应用”获2013年中国国家科学技术进步奖特等奖。第三代杂交水稻, 从某种意义上讲也可认为是两系法, 它是通过遗传工程技术自交繁殖普通隐性核雄性不育系而实现杂种优势利用的方法, 目前育成的品种已进入生产试验示范阶段。

一系法杂交水稻是培育杂种优势固定不分离的杂种一代, 不需每年进行杂交种子生产[2]。目前该技术还处于探索阶段。

国际上, 日本科学家于20世纪50年代初开始粳型杂交水稻的研究。至60年代中后期, 育成了“藤坂5号”不育系等一批粳稻雄性不育系, 其中“台中65号”不育

[#] These authors contributed equally to this work.

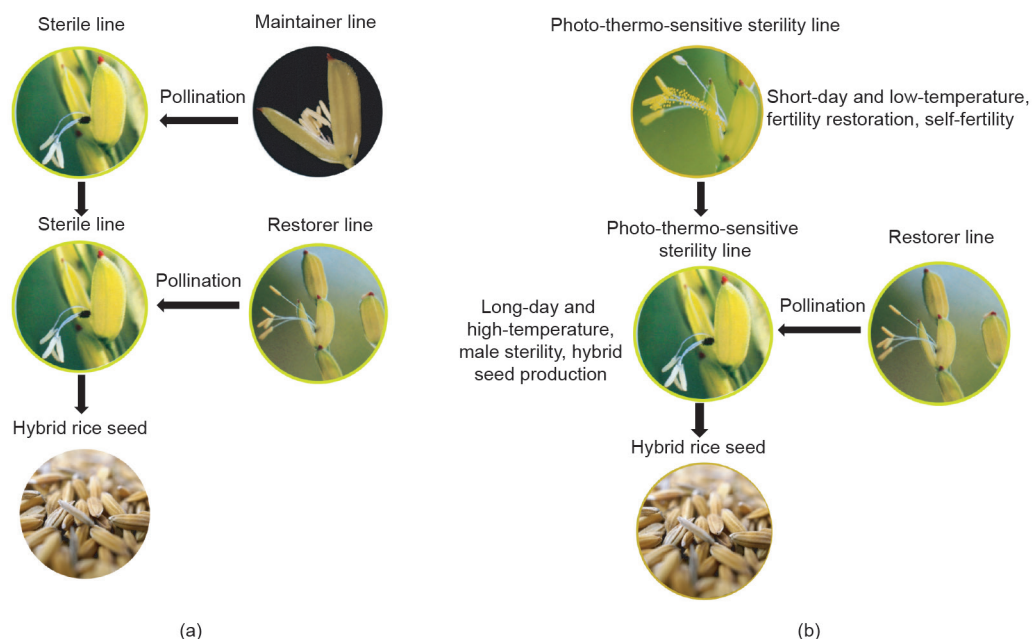


图1. 三系法 (a) 和两系法 (b) 杂交水稻示意图。

系找到少数同质恢复系配组，实现了杂交粳稻“三系”配套。但是，由于亲缘关系太近而没有杂种优势，或者种子生产等方面的问题没有解决，国外粳型杂交水稻研究没有取得实质性突破，生产上无法利用，目前基本处于停滞阶段[5]。中国科学家于1961年开始水稻杂种优势利用研究。首创的籼型杂交水稻于1973年实现“三系”配套，独创的两系法杂交水稻于1995年研究成功[4]。中国成为世界上第一个成功应用水稻杂种优势的国家，截至2019年，中国育成各类型杂交水稻品种超过7000个，累计种植面积约 $6 \times 10^8 \text{ hm}^2$ ，增产粮食近 $9 \times 10^8 \text{ t}$ ，累计多养活 2.3×10^9 人，为保障中国粮食安全做出了突出贡献，强有力地回答了25年前西方学者提出的“21世纪谁来养活中国人？”的疑问。

1979年美国引种了中国种子提供的3个籼型杂交水稻品种，这些品种比当地良种增产165%以上，被称为“东方魔稻”(Oriental Magic Rice)，引起了世界极大的关注。自1980年籼型杂交水稻走出国门至今，中国一直是世界上杂交水稻技术的输出国。杂交水稻技术被联合国粮食及农业组织列为增产粮食、解决发展中国家粮食短缺问题的首选技术[4]。美国、日本、印度等国家，国际水稻研究所、国际热带农业研究中心等国际组织，以及德国拜耳公司、美国杜邦先锋公司、美国孟山都公司、美国水稻技术公司等跨国种业公司均派高级专家到中国学习与交流，这些国家利用中国籼型杂交水稻育种技术和引种中国杂交水稻种质资源，开展本土化杂

交水稻研究，并且已取得了一定进展，但由于技术起步晚、人才缺乏和资源有限等原因，水稻杂种优势利用综合技术水平远落后于中国。目前，中国杂交水稻已在印度、孟加拉国、越南、菲律宾、巴基斯坦、美国、印度尼西亚、缅甸、巴西、马达加斯加等60多个国家成功试种或推广，年种植面积超 $6 \times 10^6 \text{ hm}^2$ ，为解决全球粮食短缺问题提供了中国方案和中国智慧[6]。

20世纪80年代以来，超高产育种成为国内外水稻育种研究的重点、热点和难点。日本和国际水稻研究所按照设定技术路线均未能实现所制定的超级稻研究目标。中国于1998年启动了“超级杂交水稻育种研究计划”，中国科学家采取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[7]，分别于2000年、2004年、2012年和2014年先后实现了中国超级稻育种计划第一期单产 $10.5 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ 、第二期 $12.0 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ （图2）、第三期 $13.5 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ 、第四期 $15.0 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ 的育种目标。中国超级杂交水稻于2017年在中国河北省邯郸市百亩（1亩 = 6.67 hm^2 ）示范片中验收的平均单产达到 $17.23 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ ，创造了世界高纬度稻区的水稻最高单产纪录。2018年又在中国云南省个旧市百亩示范片中验收的平均单产达到 $17.28 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ ，刷新了世界水稻大面积种植产量的最高纪录。超级杂交水稻先后实现的中国四期超级稻研究计划育种目标，被中国科学院和中国工程院两院评为2000年度、2003年度、2011年度、2014年度中国十大科技进展。中国至今育成的132个超级稻品种中，超级杂交

水稻占75%，且米质也显著提升。三等以上优质品种由“十五”规划期间的32.0%提高到“十三五”规划期间的51.4%。推广面积目前已占全国水稻种植面积的30%以上，使中国成为了世界上唯一一个大面积成功应用超级稻的国家[8]。

3. 三系法杂交水稻

中国三系法杂交水稻细胞质雄性不育资源有野败(WA)型、冈型、D型、印尼水田谷型、矮败(DA)型、红莲(HL)型、K型、马协型、包台(BT)型、滇型等60多种，统归为野败型、红莲型和包台型三种类型[2,4]。无论哪种类型，从研究到应用依次要克服三大难关：雄性不育保持系培育关、雄性不育恢复系选育关和杂交种子生产(俗称“制种”)关。

3.1. 雄性不育保持系的培育

中国科学家于1961年从天然杂交水稻获得灵感：自然界存在天然雄性不育株，并开始寻找天然雄性不育株。终于在1964年从“洞庭早粳”“南特号”“胜利粳”等粳稻品种中发现概率仅为1/50 000的无花粉、花药退化或者花粉败育型的自然雄性不育株。然后，由全国多家水稻育种单位协作，通过大范围测量保持系和人工培育保持系等多种手段，历时6年与成千上万个水稻品种测交并筛选其雄性不育保持系，结果均达不到100%的保持不育，最终以失败告终。后来研究证明，这些水稻雄性不育株均为普通核雄性不育株，难以找到保持系。面对失败，中国科学家仍坚信当初的“三系”配套方案一定能实现(图3)，并改变策略，从亲缘关系较远的野生稻中寻找或通过远缘杂交创造雄性不育材料。直



图2. 第二期超级杂交水稻新品种“Y两优1号”(被誉为“瀑布稻”)的株型图。

到1970年冬，在海南南红农场沼泽地的普通野生稻群中发现一株花药瘦小、黄色、不开裂，内含典型花粉败育型雄性不育株，定名“野败”。随后全国陆续有19个省份的研究人员加入协作攻关，对“野败”进行大量的测交，发现“二九南1号”“珍汕97”等长江流域早粳种质能保持“野败”雄性不育。研究人员采取“南繁北育”(south-reproduction and north-selection)加速育种，经过两年的多代回交转育，于1972年成功培育出“二九南1号A”“珍汕97A”等系列野败型雄性不育系及其保持系“二九南1号B”“珍汕97B”，至此才突破雄性不育保持系培育的难关。因此，科学界认为“野败”的发现为中国杂交水稻研究打开了突破口[2]。

1972年中国科学家在海南红芒野生稻同江西地方籼稻品种“莲塘早”杂交后代中发现雄性不育株，这是一种有别于野败型孢子体不育(典型败育花粉，花粉败育发生在单核后期)[图4(a)]的新类型。雄性败育类型属于配子体不育(圆败型花粉，花粉败育发生在二核期)[图4(b)]。后来，用“莲塘早”连续回交，于1974年成功培育出红莲型细胞质雄性不育系红莲A及其保持系[4]。

1966年日本学者利用印度籼稻“钦苏拉包罗II”为母本同中国台湾粳稻“台中5号”杂交育成包台型雄性不育，也称BT型雄性不育，属于配子体不育类型(染败型花粉，花粉败育发生在三核期)[图4(c)] [9]。

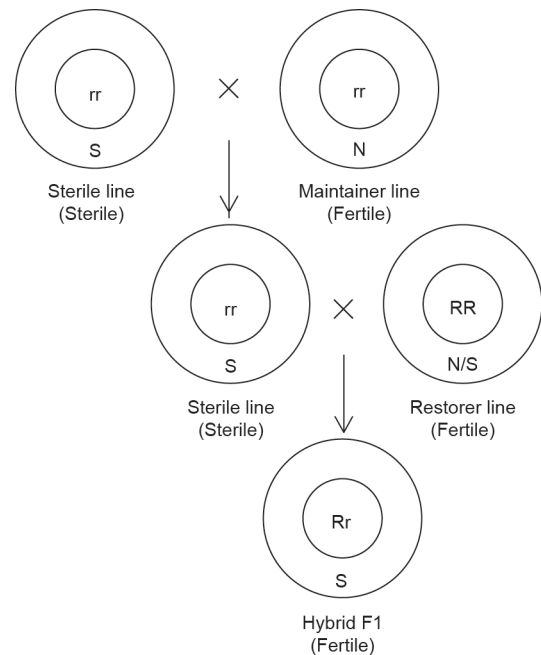


图3. “三系”配套原理图。S: 细胞质雄性不育因子; N: 细胞质雄性可育因子; R: 雄性育性恢复显性基因; r: 雄性育性恢复隐性基因。

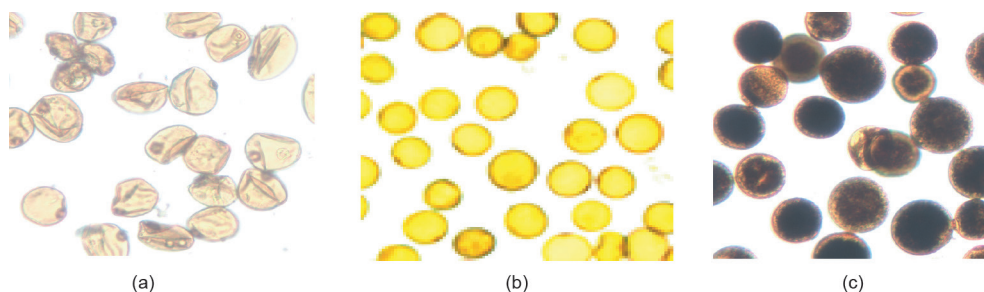


图4. 三大类细胞质雄性不育败育花粉。(a) 野败型败育花粉(孢子体不育);(b) 红莲型败育花粉(配子体不育);(c) 包台型败育花粉(配子体不育)。经Science China Press许可, 转载自参考文献[9], © 2012。

1972年中国科学家引进该雄性不育资源, 该品种是中国三系杂交粳稻应用最广的细胞质雄性不育资源。测交发现, 绝大多数粳稻品种对该品种具有保持能力。第一个粳稻包台型细胞质雄性不育系黎明A于1975年育成[4]。

3.2. 雄性不育恢复系的选育

在克服种种困难育成雄性不育系、保持系后, 寻找恢复系也大费周折。一般而言, 恢复系的选育与不育系的选育是同时起步的, 但当时有学者认为“野败”与栽培稻一旦完成核置换后, 杂交后代将不会结实, 或者找不到恢复系, 抑或没有优势等。在这个关键时刻, 中国将“杂交水稻研究”列入国家重点研究项目进行全国协作攻关。从1972年冬天开始, “三系”选育主要集中在恢复系选育上。全国10多个省份的研究人员利用各类稻种资源进行了大量的测交恢复系试验, 发现“野败”细胞质雄性不育的恢复基因主要分布在血缘较近的低纬度热带稻种资源中, 并从国际水稻研究所的IR系统品种中找到对“野败”雄性不育恢复较好的“泰引1号”“IR24”“IR661”“古154”等种质, 并于1973年实现野败型雄性不育系、保持系和恢复系“三系”配套, 育成“南优2号”“汕优2号”等第一批野败型杂交水稻组合[2]。1976年中国开始大面积推广应用杂交水稻, 并成为世界上第一个成功利用水稻杂种优势进行水稻生产的国家。

自1978年开始, 野败型恢复系的培育已由从国外引进水稻种质筛选走上了自主创制的道路, 利用恢复系×恢复系、恢复系×优异种质、轮回选择与分子标记辅助选择结合等方法创制的恢复系改变了外引恢复系遗传基础单一性的风险, 极大推动了野败型杂交水稻品种的更新换代。例如, 采取恢复系×恢复系技术于1981年育成抗病性强、优势强、适应性广的高配合力恢复系“明恢63”, 其育成组合达34个, 推广面积超

过 $8 \times 10^7 \text{ hm}^2$ [4]。

红莲型恢复系与保持系的关系明显不同于野败型。大多数野败型恢复系对红莲型雄性不育有保持作用或半恢半保作用, 而长江流域为数不多的常规籼稻品种, 如“扬稻6号”“特青”“E32”等对红莲型雄性不育有强恢复性。红莲型杂交籼稻“三系”配套直到20世纪90年代后期才成功实现。

中国科学家研究发现, 来自中国长江流域的籼稻含有能恢复包台型细胞质雄性不育的恢复基因, 并于1975年通过“籼粳架桥”人工制恢技术将籼稻恢复基因转育到粳稻中, 成功解决了包台型雄性不育系恢复基因资源匮乏的问题, 育成的“C57”标志着中国成功实现了包台型杂交粳稻的“三系”配套。1990年第一个大面积应用的包台型三系杂交粳稻组合品种“黎优57”被成功育成[4]。

3.3. 制种

杂交水稻实现“三系”配套后, 要使杂交水稻实现大面积生产应用, 还存在一个制种的难题。由于杂种优势只表现在杂种第一代上, 需要每年制种生产杂种第一代种子。杂交水稻制种技术的研究由探索到成熟大致经历了三个发展阶段[2]。

制种开始之初, 由于缺乏经验, 恢复系花粉量不足被认为是导致制种产量低的主要原因。于是通过多次制种试验, 采取多插父本、母本紧靠父本种植等增加花粉量的相关措施, 以增加单位面积花粉量, 从而使母本能接受较多花粉, 达到提高制种产量的目的。后续的研究表明, 上述措施使单位面积(即 1 cm^2)的散落花粉数达到约450粒, 完全可满足异花授粉需要, 但试验效果并没有达到预期。1973年小面积制种产量不到 $0.09 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ 。

通过制种经验的积累, 发现影响制种产量的因素并

不是花粉量不足，而是如何让父本花粉均匀散落在母本柱头上，因而，父母本花期相遇是制种产量的关键。根据这一认识重新设计试验方案并采取系列针对性措施，初步形成了一整套制种技术，使得1975年小面积制种产量达到 $0.45 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ 。

由于推广面积不断扩大，杂交水稻增产效果又非常显著，因此，1976年全国各地对杂交水稻种子的需求量剧增，制种规模达60 000亩（ 4000 hm^2 ）。科研人员从制种几公顷，一下扩大到制种 4000 hm^2 ，压力非常大。在以父母本花期相遇为核心的制种技术的研究过程中，从制种地选择、父母本育苗移栽、父母本群体构建、父母本花期预测、花期调整与花时调控、赤霉素喷施技术、辅助授粉（图5）到隔离除杂等每个关键环节都进行反复摸索实践。到20世纪80年代中后期，终于形成了一套完整、成熟、高效的三系法杂交水稻制种技术体系，大面积制种产量突破 $3 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ ，对促进中国杂交水稻快速稳定发展提供了坚实的技术支撑。

4. 两系法杂交水稻

两系法杂交水稻育性只受细胞核控制。根据光照和温度对核雄性不育育性影响的主次，可将两用核雄性不育育性分为光敏型和温敏型。由于不育系没有恢复系和保持系关系，而且配组自由，稻种资源利用率高，

因此两系法更易于选育出高产、优质、多抗的杂交水稻，是比三系法更为先进的方法。

4.1. 光敏和温敏核雄性不育资源的发现与应用

1973年，中国科学家在一季晚粳品种“农垦58”中发现3株自然雄性不育株，经过10多年的研究育成了光敏不育系“农垦58S”，建立了在长日照高温条件下进行杂交制种、短日照低温条件下自交繁殖不育系的光敏型两系法杂种优势利用技术体系[2]。“农垦58S”不育性遗传行为复杂，控制其雄性育性的光敏核不育基因有*pms1*、*pms2*和*pms3*。其中，*pms3*是位于第12号染色体上的一个非编码RNA基因的单碱基突变，该基因使长日照特异雄性育性关联RNA（long-day-specific male-fertility-associated RNA, LDMAR）在长日照条件下转录量降低，并造成“农垦58S”花药程序化死亡提



图5. 大面积杂交水稻制种人工辅助授粉。

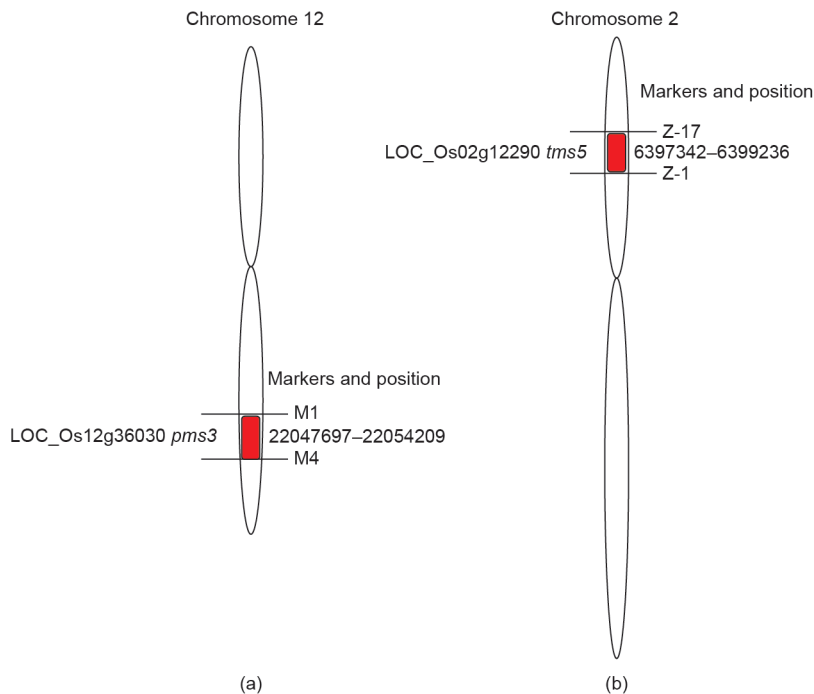


图6. 控制光敏型核 (a) 和温敏型核 (b) 不育的基因。

前, 导致雄性不育。*pms3*是粳型光温敏核不育系的最重要不育基因源[图6 (a)] [10]。1991年, 研究人员将“农垦58S”光敏核不育基因转育到籼稻中, 育成第一个籼型光温敏核不育系“培矮64S”。1994年, 研究人员又育成第一个两系法杂交中籼组合, 两系法杂交水稻第一代骨干亲本“培矮64S”的培育获得2001年中国科技进步奖一等奖。

1987年, 中国科学家从籼稻中发现1株在高温条件下表现雄性不育、低温条件下表现雄性可育的天然雄性不育株, 继而育成籼型温敏不育系“安农S-1”, 利用其温敏特性建立了在高温条件下进行杂交制种、低温条件下自交繁殖不育系的温敏型两系法杂种优势利用技术体系[11]。“安农S-1”温敏核不育受第2号染色体上的隐性单基因*tms5*的调控[图6 (b)]。*tms5*编码一个RNA酶Z^{S1}, 它的第71位C→A的突变导致高温核雄性不育[12]。该基因遗传行为简单, 是目前中国两系法杂交水稻应用面积最大的遗传资源, 已占两系法杂交水稻的80%以上。

4.2. 理论创新

自发现光敏和温敏核雄性不育资源后, 国家于1987年将两系法杂交水稻研究列为“863”计划专项, 并组织全国16家单位协作攻关。在两系法杂交水稻的早期攻关研究中, 由于受到研究材料和试验条件的局限性, 研究的深度和广度不够, 特别是对光照、温度条件导致光温敏核不育系育性转换的规律认识不全面, 认为其育性受日照长度控制, 育性转换与温度无关。因基础理论研究的不足, 导致早期所育成的两用核不育系

绝大多数没有实用价值, 例如, 在1989年盛夏, 中国长江中下游地区连续3天出现温度低于23.5℃的天气, 使所有光温敏核不育系育性恢复, 导致两系法杂交水稻研究遭到严重挫折, 甚至出现否定两系法杂交水稻研究的倾向。在此严峻时刻, 中国科学家经过冷静分析, 认识到问题的症结: 要考虑育性对温度的反应, 关键要揭示光温敏核不育系育性转换与光照和温度之间的关系的基本规律。

20世纪90年代初, 中国科学家对“农垦58S”和“安农S-1”的育性转换开展深入研究, 发现光照和温度对育性转换的作用有主次之分, 通过设置不同的光照长度和温度条件, 对光温敏核不育系育性转换进行了系统研究, 建立了光敏型和温敏型不育水稻育性转换的光温作用模式, 理顺了育性转换与光照和温度变化的关系, 为选育实用的光温敏不育系提供了理论指导(图7)[2,3]。

通过对“农垦58S”和“安农S-1”不同生态条件和人工光温条件下的不育系育性转换特性的多年多点研究, 发现无论是光敏型还是温敏型, 温度都对育性转换有较大影响。科学家发现了光温敏核不育基因在不同遗传背景下的育性变化规律, 并结合不同生态区域的气象资料, 提出了选育不育起点温度较低的实用光温敏不育系关键技术指标的选育理论。例如, 长江中游稻区的不育起点温度低于23.5℃, 这个温度就是科学家根据长江中下游稻区的50年的夏季气象资料分析, 并从实用安全性考虑, 通过多年反复试验和实践提出并证明的, 是两系法杂交水稻育种成功的关键。

光温敏核不育系繁殖若干代后, 不育起点温度显著升高, 致使不育系种子完全不能用于制种。例如, 中国

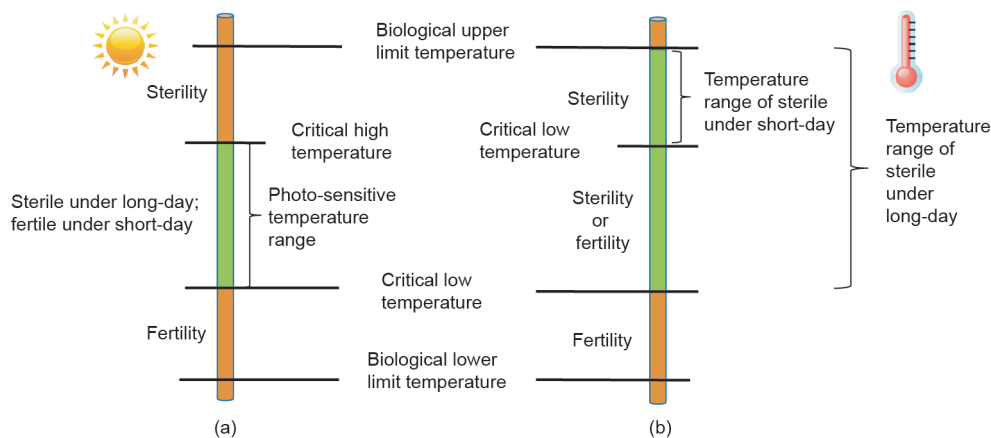


图7. 光敏型核 (a) 和温敏型核 (b) 不育水稻育性转换的光温作用模式。

两系法杂交水稻生产中应用最广泛的光温敏核不育系“培矮64S”育性转换的临界温度，在1991年通过省级鉴定时为23.3℃，在按常规良种繁育程序和方法选种留种后，不育系的育性转换温度逐代升高，1993年已上升到24.2℃，1994年有些地方更高，达26℃。科学家把这种现象称为起点温度的“遗传漂变”(genetic drift)[4]。光温敏不育系育性遗传的稳定性和变异性的研究，揭示了光温敏不育系随着繁殖世代增加、群体不育临界温度逐渐升高的“遗传漂变”规律，阐明了光温敏不育起点温度“遗传漂变”的机理，即育性转换特性属质量性状，不育的起点温度属数量性状，为不育系原种生产提供了理论支撑。这些研究发现，育性转换对温度敏感的部位是幼穗，敏感期为花粉母细胞形成期至减数分裂期；对光照敏感的部位是叶片，敏感期为第二次枝梗原基分化期至减数分裂期。这些研究成果为两系法杂交水稻种子生产提供了理论依据[3]。

4.3. 技术创新

针对早期选育的光温敏不育系因不育临界温度高而难以应用的弊端，开展了多年多点不同生态条件下和人工光温条件下的不育系育性转换特性研究，创立了实用的光温敏不育系选育与鉴定技术，奠定了两系法杂交水稻应用基础。根据不育系育性转换特性和中国不同生态地区过去50年的气候资料，建立了两系法杂交水稻制种气象分析决策系统及基于母本育性安全期、抽穗扬花安全期和成熟安全期的“三个安全期”核心技术指标的两系法杂交水稻制种安全高产制种技术体系，为两系法杂交水稻大面积推广提供了技术支撑。另外，研究和创制了低纬度海南冬季繁殖、常温加冷水灌溉夏秋两季繁殖、高海拔自然低温夏季繁殖等技术，为规模化种子生产奠定了基础。

针对光温敏不育系在种子生产中群体不育临界温度不一致的问题，为了使不育系育性转换温度相对稳定，科学家精心设计了一套光温敏不育系核心种子和原种生产程序(图8)。程序的关键是每年用23.5℃的临界温度条件鉴定筛选光温敏核不育系，从而获得不育系核心种子，然后由核心种子生产原种，再繁殖原种。这种循环方式有效地保证了不育起点温度的相对稳定，防止了不育系育性起点温度的漂变，为两系法杂交水稻安全制种提供了技术保障[2,3]。

5. 结语

中国杂交水稻成功的经验，一是中国科学家在杂交水稻研究的不同阶段敢于创新、善于创新、不断创新的创新精神；二是在杂交水稻研究的关键时期组织全国性联合攻关的协作精神，如“野败”发现后成立全国杂交水稻研究协作组，“农垦58S”和“安农S-1”发现后又成立了全国两系法杂交水稻“863”专项协作攻关组等。

杂交水稻的大面积推广应用是世界作物科学与技术的重大突破，丰富了作物杂种优势的理论和种子繁育学内容，促进了作物遗传育种学科的发展，不仅为其他作物杂种优势的利用提供了新方法，而且为中国乃至世界粮食安全提供了重要技术保障。未来在杂交水稻研究方面，应加强对种质资源的发掘和育种技术的创新，重点研究方向为水稻杂种优势固定，超高产品种培育，以及适应性广、适于轻简高效种植的品种创制。

致谢

本研究得到湖南省科技计划项目(2017RS3053)、湖南省重大专项(2018NK1020-1)、湖南省自然科学基

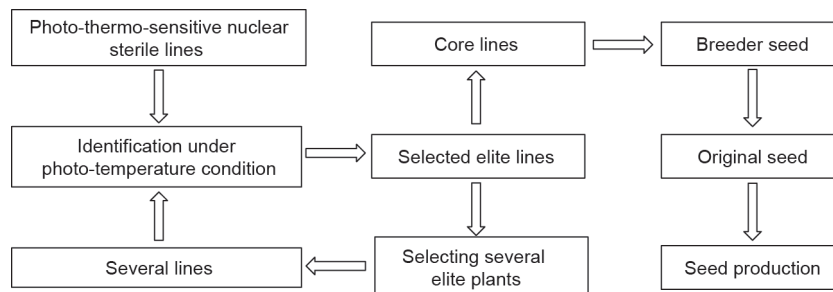


图8. 光温敏不育系核心种子和原种生产程序。

金(2019JJ50427)和湖南农业科技创新资金(2020CX08、2019TD06)资助。

References

- [1] Yuan L. Male sterility of rice. *Chin Sci Bull* 1966; 17:185–88. Chinese.
- [2] Yuan L. Hybrid rice science. Beijing: China Agriculture Press; 2002. Chinese.
- [3] Yuan L. Yuan Longping's collection works. Beijing: Science Press; 2010. Chinese.
- [4] Deng H. Knowledge base of hybrid rice. Beijing: China Science and Technology Press; 2014. Chinese.
- [5] Deng H. Japonica hybrid rice in China. Beijing: China Agriculture Press; 2008. Chinese.
- [6] Yang Y, Hu J. International practices on development and extension of hybrid rice. Beijing: China Agriculture Press; 2019. Chinese.
- [7] Yuan L. The breeding of super-high-yield hybrid rice. *Hybrid Rice* 1997;12:1–3. Chinese.
- [8] Deng H, He Q. Study on the plant type model of wide adaptive super hybrid rice in the Yangtze River basin. Beijing: China Agriculture Press; 2013. China.
- [9] Huang WC, Hu J, Zhu RS, Li SQ, Wang K, Yu JH, et al. Research and development of the HL-type cytoplasmic male sterility rice. *Scientia Sinica Vitae* 2012;42(9):689–98. Chinese.
- [10] Ding J, Lu Q, Ouyang Y, Mao H, Zhang P, Yao J, et al. A long noncoding RNA regulates photoperiod-sensitive male sterility, an essential component of hybrid rice. *Proc Natl Acad Sci USA* 2012;109:2654–9.
- [11] Deng H. China rice varieties—Hunan hybrid rice. Beijing: China Agriculture Press; 2018. Chinese.
- [12] Zhou H, Zhou M, Yang Y, Li J, Zhu L, Jiang D, et al. RNase ZS1 processes Ubl40 mRNAs and controls thermosensitive genic male sterility in rice. *Nat Commun* 2014;5:4884.