



# 玉米野生近缘种属研究利用进展

李影正<sup>1</sup>, 严旭<sup>2</sup>, 李晓锋<sup>1</sup>, 程榆林<sup>1</sup>, 李万松<sup>1</sup>, 徐璐璐<sup>1</sup>, 何建美<sup>1</sup>, 荣廷昭<sup>1</sup>, 唐祈林<sup>1\*</sup>

1. 四川农业大学玉米研究所, 成都 611130;

2. 四川省农业科学院蚕业研究所, 南充 637000

\* 联系人, E-mail: [tangqilin71@163.com](mailto:tangqilin71@163.com)

2022-06-16 收稿, 2022-08-04 修回, 2022-08-04 接受, 2022-08-05 网络版发表

国家自然科学基金(32272035)、四川省科技计划(2022NSFSC0167, 2021NZZJ0009)、四川省“十四五”农作物及畜禽育种攻关项目(2021YFYZ0013-3)和国家现代农业产业技术体系四川玉米创新团队(sccxttd-2020-02)资助

**摘要** 作物的近缘野生种质遗传多样性是作物遗传育种家应对气候变化、虫害和病害等胁迫的不可或缺资源. 玉米(*Zea mays*)的野生近缘种属主要指玉蜀黍属中的大刍草种和摩擦禾属(*Tripsacum* L.), 它们蕴涵着栽培玉米不具有的耐盐、耐冷和抗病虫等优良特性, 对扩大玉米种质的遗传基础和改进目前生产运用的玉米杂交种的特异性状具有重大意义. 本文对大刍草和摩擦禾种质资源的系统分化、植物生态地理学属性、可杂交性和居群间的基因流动、基因组学数据、重要性状的基因定位克隆及育种应用进行了系统论述, 并对未来如何高效保存与利用这些遗传资源、发掘新基因和高效种质创新利用进行了展望, 旨在为玉米近缘野生资源多样性的了解和利用远缘杂交进行玉米遗传改良提供参考.

**关键词** 作物野生近缘种属, 遗传多样性, 玉米, 大刍草, 摩擦禾

玉米(*Zea mays*)是世界上最重要的三大农作物之一<sup>[1]</sup>. 玉米起源于墨西哥南部, 约9000年前首次被驯化<sup>[2]</sup>, 它对印第安文明的意义类似于亚洲的水稻和中东的小麦. 玉米是人类驯化的“高级”产物, 因为玉米果穗落粒性这一自然繁衍后代的基本特性在对祖先的驯化选择过程中丢失了, 即成熟玉米种子无法从玉米果穗上自动分离, 现代栽培玉米只能在人类干预下繁殖<sup>[3]</sup>. “谁是玉米的祖先”及其野生近缘材料的寻找与分类用了近一个世纪的时间, 玉米的祖先可能是来源于玉蜀黍属中的小颖大刍草(*Z. mays* ssp. *parviglumis*)<sup>[4]</sup>, 早期研究认为, 摩擦禾属的摩擦禾(*Tripsacum* L.)也与玉米起源驯化有关<sup>[5]</sup>. 玉米野生近缘种属主要为玉蜀黍属的7个大刍草种<sup>[6]</sup>和摩擦禾属的16个摩擦禾种<sup>[7]</sup>, 它们蕴涵着丰富的遗传变异, 拥有栽培玉米不具有的耐盐、耐冷、耐涝和抗病虫等优良特征特性, 是玉米遗

传育种发掘外源优良基因资源的宝库<sup>[8,9]</sup>.

作物遗传基础狭窄是作物改良工作的主要瓶颈, 如营养含量、抗病、耐盐碱等作物育种亟需的特性离不开野生资源的贡献. 众所周知, 现代作物均是经过漫长的时间驯化而来, 驯化过程对作物来说, 意味着一些优异基因资源逐渐丢失和遗传多样性丧失, 而作物的野生材料保存有丰富的遗传多样性, 将作物野生资源的抗逆、抗病等重要基因导入作物进行遗传改良可能是最有希望的办法. 另外, 对作物起源驯化及其野生资源多样性的了解, 可为我们提供对作物改良目标性状的遗传进化和结构变异的辨别, 对作物及其野生近缘物种基因组信息的剖析是作物改良利用有利遗传资源的重要基础. 在我们前期对玉米起源驯化和分类作系统综述的基础上<sup>[10]</sup>, 本文对玉米及其野生近缘种属系统分化、可杂交性、基因组学数据和利用野生材

引用格式: 李影正, 严旭, 李晓锋, 等. 玉米野生近缘种属研究利用进展. 科学通报, 2022, 67: 4370–4387

Li Y Z, Yan X, Li X F, et al. Advances in research and utilization of maize wild relatives (in Chinese). Chin Sci Bull, 2022, 67: 4370–4387, doi: [10.1360/TB-2022-0669](https://doi.org/10.1360/TB-2022-0669)

料遗传多样性改良玉米等研究进展进行论述,并对玉米野生近缘种属研究利用的潜力和前景进行展望,旨在为玉米近缘野生资源多样性的了解和利用其野生材料的遗传改良提供参考。

## 1 玉米及其近缘野生种属的系统分化

在分类学上,玉米属于玉蜀黍族(Maydeae)中的玉蜀黍属(*Zea*)。在玉蜀黍属中,除栽培玉米亚种以外,其余种均称为类玉米种或大刍草,玉蜀黍属分为玉蜀黍亚属(*Zea* section)和繁茂亚属(*Luxuriantes* section)<sup>[11~17]</sup>(图1(p))。玉蜀黍亚属包括栽培玉米亚种(*Z. mays* ssp. *mays*)、墨西哥大刍草(*Z. mays* ssp. *mexicana*)、委委特南戈大刍草(*Z. mays* ssp. *huehuetenangensis*)和小颖大刍草(*Z. mays* ssp. *parviglumis*)。研究表明,现代栽培玉米在8000~10000年前由小颖大刍草驯化而来<sup>[18,19]</sup>。繁茂亚属包括繁茂大刍草(*Z. luxurians*)、尼加拉瓜大刍草(*Z. nicaraguensis*)、二倍体多年生大刍草(*Z. diploperennis*)及四倍体多年生大刍草(*Z. perennis*)。在玉蜀黍属中,*Z. perennis*是唯一的四倍体种,也是该属最古老的物种,其余种均为二倍体;*Z. perennis*和*Z. diploperennis*为多年生种,其余为一年生种。近来,Sánchez等人<sup>[20]</sup>在墨西哥的瓦哈卡州(Oaxaca)、纳亚里特州(Nayarit)和米却肯州(Michoacan)分别发现了二倍体一年生大刍草、二倍体多年生大刍草和四倍体多年生大刍草新种,经鉴定3个新种均属于繁茂亚属。Gómez-Laurito<sup>[21]</sup>发现并命名了一个名为*Z. vespertilio*的新大刍草种。*Z. vespertilio*是一个非常小的种群,目前只在哥斯达黎加的3个省有分布,表型和分子地理学证据表明*Z. vespertilio*属于繁茂亚属,与其他大刍草种的系统发育关系还有待进一步研究<sup>[6]</sup>。

摩擦禾属(*Tripsacum* L.)是与玉蜀黍属亲缘关系最近的姐妹属(图1(p)),该姐妹属在500~2600万年前共享一个全基因组加倍事件<sup>[22]</sup>,具有一个含20条染色体的共同祖先在<120万年前通过染色体断裂和融合分化出以10条染色体为基数的玉蜀黍属和以18条染色体为基数的摩擦禾属<sup>[23]</sup>。此后,摩擦禾属与玉蜀黍属独立演化。最近基于重测序的数据证实,摩擦禾属与玉蜀黍属的分化时间可能在更早的50万年前<sup>[17]</sup>,摩擦禾与玉米的亲缘关系较所有大刍草更远<sup>[17,24,25]</sup>。摩擦禾属包含二倍体( $2n=2x=36$ )、三倍体( $2n=3x=54$ )、四倍体( $2n=4x=72$ )、五倍体( $2n=5x=90$ )、六倍体( $2n=6x=108$ )多种倍性<sup>[26]</sup>。根据花序形态,摩擦禾属可分为*Tripsacum*

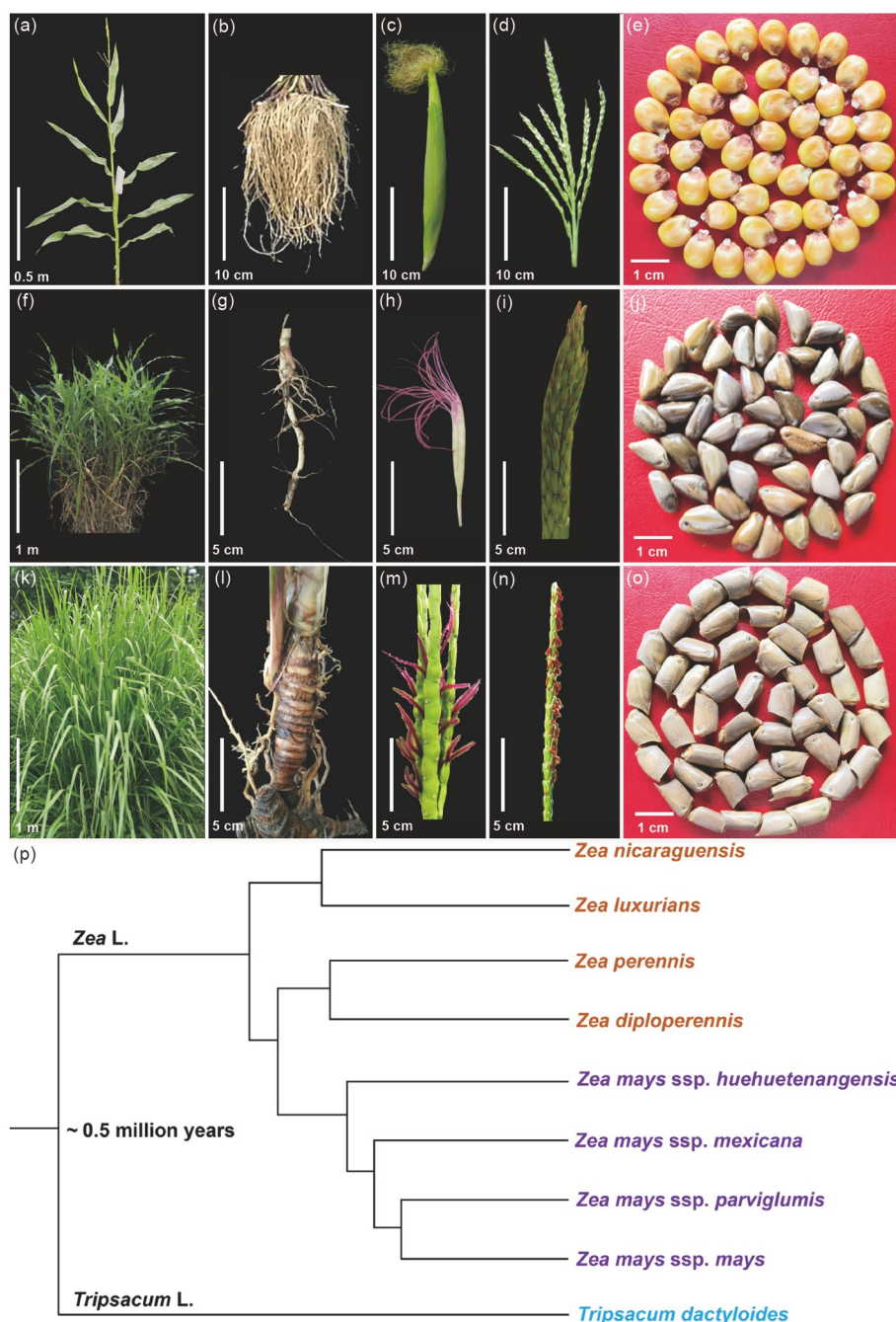
亚属和*Fasciculata*亚属,其中*Tripsacum*亚属中的指状摩擦禾(*T. dactyloides*)是表型最丰富、分布最广泛及研究最多的种<sup>[7]</sup>。

## 2 玉米及其近缘种属的植物学与生态地理学属性

玉蜀黍属的7个大刍草均起源于美洲及中美洲地区,具有广泛的环境适应性及表型可塑性<sup>[6,7,16]</sup>(表1)。其中,小颖大刍草可能是玉米的直接祖先<sup>[18,19]</sup>,主要分布于墨西哥南部的中低海拔地区。墨西哥大刍草主要分布在墨西哥寒冷的高原地区。研究表明,来自于墨西哥大刍草的HPC1等位基因通过渐渗进入栽培玉米,赋予栽培玉米高原适应性,促进了玉米传播至北美及欧洲<sup>[36]</sup>。委委特南戈大刍草主要分布在危地马拉西部海拔900~1650 m地区。繁茂大刍草分布在危地马拉东南部、洪都拉斯、萨尔瓦多和墨西哥南部海拔约1100 m地区。尼加拉瓜大刍草是一个在地理上孤立的种群,主要分布在尼加拉瓜低海拔地区,根系具有良好的通气组织,在水分胁迫下能长出不定根,是一种强耐涝种质资源<sup>[6,37,38]</sup>。二倍体多年生大刍草根系有发达的根状茎(rhizomes),导致其具备再生能力和无性繁殖能力,是选育多年生玉米的重要近缘材料<sup>[39,40]</sup>。四倍体多年生大刍草长期生长在墨西哥高寒潮湿地区,保留了抗寒、抗病、耐涝等优良特性,也具有发达的根状茎,分蘖性强,单株分蘖可达数百个<sup>[41,42]</sup>。上述大刍草都有由众多分蘖形成的庞大株丛,具有刈割后再生形成新植株的能力<sup>[41]</sup>,也是选育饲草玉米新品种的重要种质资源<sup>[43]</sup>。

摩擦禾属起源于美洲及中美洲地区,主要分布在美国得克萨斯州中部、内布拉斯加州东南部、艾奥瓦州东部地区及墨西哥等广大范围<sup>[44]</sup>。摩擦禾具有抗玉米根虫、玉米锈病、大斑病、炭疽病、茎腐病和细菌性枯萎病等多种病虫害的优良抗生物与非生物胁迫特性<sup>[45,46]</sup>,通常被视为玉米的三级基因库<sup>[47]</sup>。摩擦禾还是一种广泛种植的多年生暖季型牧草,在孕穗期和开花期,全株粗蛋白质含量通常超过12.5%,适口性好,消化率高。

大刍草和摩擦禾均是典型的短日照作物,在长日照条件下,生殖生长受阻导致抽雄期推迟或不抽雄开花,难与栽培玉米花期相遇,常规杂交授粉工作变得困难,但可以通过设计短日照处理使其与玉米花期相遇<sup>[48]</sup>。如,我国研究者通过遮光处理成功诱导大刍草在



**图 1** 玉米及其野生近缘种属大刍草和摩擦禾的表型特征及系统进化。(a) 玉米自交系Mo17全株;(b) 玉米根系;(c) 玉米雌穗;(d) 玉米雄穗;(e) 玉米种子;(f) 四倍体多年生大刍草全株;(g) 四倍体多年生大刍草的根状茎;(h) 四倍体多年生大刍草雌穗;(i) 四倍体多年生大刍草雄穗;(j) 四倍体多年生大刍草种子;(k) 四倍体指状摩擦禾全株;(l) 四倍体指状摩擦禾根系;(m) 四倍体指状摩擦禾雌穗;(n) 四倍体指状摩擦禾雄穗;(o) 四倍体指状摩擦禾种子;(p) 基于多物种溯祖模型评估Zea与Tripsacum系统分化时间(改自文献[17]), 橙色、紫色及蓝色文字分别表示玉蜀黍属中的繁茂亚属、玉蜀黍亚属及指状摩擦禾

**Figure 1** Morphology and phylogeny of maize wild relatives. (a) The whole plant architecture of *Z. mays* ssp. *mays* (accession: Mo17); (b) the root system of *Z. mays* ssp. *mays*; (c) the ear of *Z. mays* ssp. *mays*; (d) the tassel of *Z. mays* ssp. *mays*; (e) the seed morphological characteristics of *Z. mays* ssp. *mays*; (f) the whole plant architecture of *Z. perennis* (accession: 9475); (g) the representative rhizome of *Z. perennis*; (h) the ear of *Z. perennis*; (i) the tassel of *Z. perennis*; (j) the seed morphological characteristics of *Z. perennis*; (k) the whole plant architecture of *T. dactyloides* (accession: TZ07); (l) the root system of *T. dactyloides*; (m) the ear of *T. dactyloides*; (n) the tassel of *T. dactyloides*; (o) the seed morphological characteristics of *T. dactyloides*; (p) the divergence times estimated based on the multispecies coalescent (MSC) model (modified from Ref. [17]). Orange, purple, and blue words indicate the *Luxuriantes* section, *Zea* section and *T. dactyloides*, respectively



表 1 玉米及其野生近缘种属植物学和基因组学特性<sup>a)</sup>

Table 1 Botanical and genomics characteristics of maize and its wild relatives

| 物种                                                       | 染色体      | 基因组大小(MB/1C) | 基因组组装水平    | 转座原件比例     | 平均Knob数量      | 45S rDNA数目 | 5S rDNA数目 | 生活习性  | 平均海拔(m)   | 平均温度(°C)   |
|----------------------------------------------------------|----------|--------------|------------|------------|---------------|------------|-----------|-------|-----------|------------|
| 栽培玉米( <i>Z. mays</i> ssp. <i>mays</i> )                  | 2n=2x=20 | 2300         | 染色体水平      | 79.7%      | 4             | 2          | 2         | 一年生   | 1328±1106 | 18.04±5.93 |
| 小颖大刍草( <i>Z. mays</i> ssp. <i>parviglumis</i> )          | 2n=2x=20 | 2875         | 基因组草图      | N/A        | 8.4           | N/A        | 2         | 一年生   | 1203±387  | 22.84±2.49 |
| 墨西哥大刍草( <i>Z. mays</i> ssp. <i>mexicana</i> )            | 2n=2x=20 | 2523         | 基因组草图      | 72.8%      | 8.5           | 2          | 2         | 一年生   | 2179±325  | 16.38±2.16 |
| 委委特南戈大刍草( <i>Z. mays</i> ssp. <i>huehuetenangensis</i> ) | 2n=2x=20 | N/A          | N/A        | N/A        | 11.5          | N/A        | 2         | 一年生   | 1181±0.3  | 21.22±1.06 |
| 繁茂大刍草( <i>Z. luxurians</i> )                             | 2n=2x=20 | 4435         | N/A        | 86%        | 10            | N/A        | 2         | 一年生   | 858±327   | 22.88±1.17 |
| 尼加拉瓜大刍草( <i>Z. nicaraguensis</i> )                       | 2n=2x=20 | N/A          | N/A        | N/A        | 12            | N/A        | 2         | 一年生   | 24±0.1    | 27.91±0.1  |
| 二倍体多年生大刍草( <i>Z. diploperennis</i> )                     | 2n=2x=20 | 2592         | N/A        | N/A        | 7             | 2          | 2         | 多年生   | 1779±152  | 17.94±0.92 |
| 四倍体多年生大刍草( <i>Z. perennis</i> )                          | 2n=4x=40 | 5164         | N/A        | N/A        | 21            | 4          | 4         | 多年生   | 1949±329  | 16.82±1.98 |
| <i>Z. vesperilio</i>                                     | 2n=2x=20 | N/A          | N/A        | N/A        | N/A           | N/A        | N/A       | 一年生   | 3         | 22.6       |
| 二倍体指状摩擦禾( <i>T. dactyloides</i> )                        | 2n=2x=36 | 3814         | N/A        | 59.2%      | N/A           | 2          | 2~4       | 多年生   | N/A       | N/A        |
| 四倍体指状摩擦禾( <i>T. dactyloides</i> )                        | 2n=4x=72 | 6892         | N/A        | 61.6%      | 64            | 4          | 8         | 多年生   | N/A       | N/A        |
| 参考文献                                                     | N/A      | [24,27~30]   | [27,31,32] | [24,28,31] | [16,24,33,34] | [24,35]    | [33,34]   | [6,7] | [6,16]    | [6,16]     |

a) N/A表示此项无数据,下同

安徽、武汉及重庆地区开花结实<sup>[49~51]</sup>。经过多年玉米与其野生材料远缘杂交实践,我们总结出提升玉米远缘杂交成功率的措施:(1)玉米野生材料种子具有坚硬外壳,播种前用水浸种后育苗移栽提升发芽率;(2)利用设施遮光处理或冬季南繁等方式对野生材料进行短日照处理,另外分期播种玉米以保证与野生材料花期相遇;(3)在进行杂交时应尽量剪短玉米花丝或剥开苞叶授粉<sup>[52]</sup>。

### 3 玉米与其近缘种属天然杂交和人工辅助杂交的基因渐渗

玉米和大刍草均是雌雄同株的异花授粉植物。在墨西哥和危地马拉等玉米起源地,玉米和大刍草地缘生境分布相似。在自然状态下,除四倍体多年生大刍草外,其余大刍草均能与玉米杂交渐渗<sup>[53]</sup>,其中墨西哥大刍草和小颖大刍草最容易与玉米天然杂交产生杂种<sup>[54,55]</sup>。物种间基因交流一般是双向的(reciprocal introgression)<sup>[53,56]</sup>,但是,自然状态下玉米和大刍草基因流动主要表现为单向渐渗,即主要是大刍草向玉米的单向基因渐渗,而玉米向大刍草的基因渐渗频率较低,甚

至没有直接的玉米向大刍草的基因渐渗<sup>[55,57]</sup>。导致这种不对称基因渐渗的原因可能是大刍草中*Tcbl*控制的类似于爆裂玉米配子体不育的杂交不亲和系统<sup>[58]</sup>,这也可能是在广泛种植玉米的美洲地区现存大刍草物种仍能保留独立遗传结构的最大成因。

玉米与所有大刍草人工杂交都能成功结实,而不同大刍草的杂交结实率和杂种种子形态有较大差别。玉米与墨西哥大刍草及小颖大刍草的杂交结实率可达50%以上,玉米与二倍体多年生大刍草的杂交结实率约为20%,而玉米与四倍体多年生大刍草的杂交结实率只有5%~8%。同时,玉米与小颖大刍草、墨西哥大刍草及二倍体多年生大刍草的杂种种子发芽率高,而与四倍体多年生大刍草的杂种种子发芽率较低<sup>[59]</sup>。通过重新创建作物与野生材料的异源多倍体作为中间桥梁,是克服远缘杂交障碍和作物引入新的外源基因最直接的途径<sup>[60]</sup>。为了解决玉米与四倍体多年生大刍草杂交成功率低的问题,唐祈林等人<sup>[61]</sup>探索创建玉米-四倍体多年生大刍草代换系和附加系材料作为中间桥梁,克服其远缘杂交障碍和引入外源基因新途径,合成了一个玉米型且与四倍体多年生大刍草结实率高的中间材料

——玉米-四倍体多年生大刍草代换系MZ1202(称为“068”)。该代换系材料与普通玉米有相同的染色体数目,表型性状也恢复到普通玉米的特征,该代换系与四倍体多年生大刍草的杂交结实率可以达到80%以上<sup>[42]</sup>。

摩擦禾与玉米和大刍草不同属,有关玉米与摩擦禾的亲缘关系及其杂交渐渗,赵艳丽等人<sup>[7]</sup>已做了系统综述。自然状态下,摩擦禾与玉米杂交很难成功<sup>[62]</sup>,其杂交障碍主要表现为胚囊不亲和<sup>[63]</sup>。但通过人工重复授粉结合胚拯救方法,可获得玉米-摩擦禾杂种种子<sup>[64-66]</sup>。无融合生殖(apomixis)被认为是固定植物杂种优势的理想途径<sup>[67,68]</sup>,摩擦禾三倍体、四倍体、六倍体等多倍体类型均具有无融合生殖现象<sup>[69]</sup>。Petdov<sup>[70]</sup>以四倍体玉米与四倍体指状摩擦禾杂交开展研究,成功创制出一个有无融合生殖特性的玉米,该材料含有39条染色体,包括30条玉米染色体和9条指状摩擦禾染色体。研究推测,可以通过杂交将摩擦禾无融合生殖基因导入玉米,这将有助于未来玉米杂种优势的固定。近来,我们利用远缘杂交和 $2n+n$ 无融合生殖等方法,创制了聚合玉米、四倍体多年生大刍草和指状摩擦禾三物种基因组于一体的玉米-大刍草-摩擦禾异源六倍体MTP<sup>[71]</sup>,该材料保持了四倍体大刍草和摩擦禾的多年生、耐冷及耐盐等优异性状,而且MTP能与玉米进行杂交、回交产生可育后代,突破了玉米与摩擦禾之间的远缘杂交障碍<sup>[72]</sup>。

#### 4 玉米近缘种属的基因组学进展

自2009年第一个玉米参考基因组公布以来<sup>[27]</sup>,玉米的功能基因组学和分子育种实现了快速发展。近年来更多不同生态型玉米基因组的组装比较研究使得玉米基因组研究进入泛基因组时代(pan-genome)<sup>[73]</sup>。大刍草和摩擦禾因其与玉米的密切进化关系及与植物驯化研究的相关性而备受关注,它们本身也代表了一个特别有吸引力的生态和进化基因组学研究系统<sup>[16,74]</sup>。与其他模式植物相比,玉蜀黍属和摩擦禾属基因组更大、重复序列原件(rDNA、Knob等)含量更高,使其更具有开花植物的代表性<sup>[16]</sup>。

大刍草属于玉米的次级基因库。由于玉米本身遗传资源丰富,其野生资源利用相较于水稻、小麦较少,因此作为玉米次级基因库的大刍草基因组及转录组学的建库测序、组装与功能注释相对于玉米较为缓慢。随着对玉米野生材料的抗逆、抗病等重要基因资源利用的深入认识,玉米野生近缘物种基因组信息的剖析

越来越重要。Yang等人<sup>[31]</sup>借助HiSeq2000和PacBio技术平台,通过元组装方法(meta-assembly)构建了墨西哥大刍草的参考基因组序列,然而由于测序覆盖率较低,只有约1.2 Gb的墨西哥大刍草基因组序列被组装。Li等人<sup>[32]</sup>通过纳米孔测序平台(Oxford Nanopore Technologies),成功组装了约1.29 Gb的小颖大刍草基因组序列,其中N50为112 kb, contigs平均长度为77.7 kb,最长为948 kb。基于覆盖度预测,小颖大刍草基因组大小为2.08 Gb。小颖大刍草和B73基因共线性分析表明,基因间区因转座子插入而发生了大量改变。同时他们也通过PacBio单分子实时测序技术构建了包括小颖大刍草根、茎、叶和花多组织的三代全长转录组序列。Huang等人<sup>[75]</sup>通过Illumina平台对3个小颖大刍草和3个墨西哥大刍草进行双末端转录组测序,并从头组装了包括98431个平均长度为770 bp unigenes的高质量大刍草参考转录组,其中62989个unigenes获得了详细的功能注释信息。此外,众多研究者还报道了胁迫条件下的大刍草转录组序列。如Lu等人<sup>[76]</sup>对干旱及低温胁迫下的墨西哥大刍草幼苗进行转录组测序,并从头组装了包括184280个平均长度为923 bp unigenes的参考转录组,其中68177个unigenes获得了功能注释。Jiang等人<sup>[77]</sup>收集了水淹胁迫下和对照条件下尼加拉瓜大刍草的根系样品,进行转录组测序,组装了5261个平均长度为1826 bp的unigenes并进行了功能注释。这些遗传和基因信息对大刍草相关抗性基因的定位挖掘和改良栽培玉米具有重要意义。代谢组是联系基因组、转录组到表型的桥梁,生物体的表型性状是由代谢物的积累直接体现的。越来越多的证据表明,作物进化和驯化过程中的显著表型变化往往伴随着代谢物的协调变化<sup>[78,79]</sup>。随着技术的进步及成本的降低,对单一物种或物种间代谢物的大规模检测及定量已得到广泛的应用<sup>[80,81]</sup>。最近,Xu等人<sup>[82]</sup>首次运用非靶向液相色谱-高分辨质谱联用技术(liquid chromatography-high resolution mass spectrometry, LC-HRMS)定量了16份小颖大刍草、12份热带玉米及15份温带玉米幼苗的代谢物水平,并分析了玉米与大刍草的代谢物分化差异。这项研究不仅提供了大刍草代谢物数据,也从代谢物差异角度为玉米驯化与适应过程提供了全新的见解。

摩擦禾作为玉米的三级基因库,其饲用价值和对于玉米改良的潜力已得到证实<sup>[47,71,72,83]</sup>。但由于基因组巨大(二倍体约为3.8 Gb,四倍体约为6.9 Gb)<sup>[24]</sup>、重复序列及转座原件丰富<sup>[84]</sup>,导致从头组装摩擦禾基因组较

为困难。Chia等人<sup>[29]</sup>通过二代测序技术,首次获得了~8×覆盖度的二倍体摩擦禾基因组序列。序列分析表明,大量转座原件的扩张可能是导致二倍体摩擦禾基因组是玉米近1.5倍的原因。Zhu等人<sup>[24]</sup>通过Hiseq 2000平台对两个二倍体摩擦禾和一个四倍体摩擦禾进行了低覆盖度测序,生物信息学分析显示,3种摩擦禾重复序列占基因组的比例约为60%以上,其中反转座子比例达到40%以上,进一步说明摩擦禾基因组的复杂性。Gault等人<sup>[22]</sup>通过Illumina平台对2个摩擦禾*T. dactyloides*和*T. floridanum*进行双末端转录组测序并从头组装,分别获得了50411和64422个unigenes,平均长度分别为1230和1233 bp。功能分析显示,玉米蛋白编码基因在摩擦禾中的同源基因通常具有更高的鸟嘌呤-胞嘧啶(guanine-cytosine, GC)含量和基因表达水平,玉米非蛋白编码基因与其摩擦禾同源基因的表达更加保守。Yan等人<sup>[85]</sup>利用PacBio长读长测序技术组装了摩擦禾全长转录本序列,获得了24616个全长transcripts,平均长度达到2354 bp,并阐述了摩擦禾与玉米对温度适应性的平行进化机制。这些高质量基因组及转录组资源将有助于进一步挖掘摩擦禾优良基因用于改良玉米。未来随着测序技术的进一步发展和复杂基因组组装技术的优化,摩擦禾基因组的从头组装将成功实现。

## 5 玉米近缘种属优良种质及基因资源挖掘与利用

群体基因组研究表明,对很小比例的基因进行人工选择造成了作物种质遗传基础日益狭窄,遗传多样性降低<sup>[16]</sup>。作物育种改良过程中以产量和品质的育种目标导致代谢资源分配朝向加速生长和繁殖,而使作物对生物和非生物胁迫的耐受性降低<sup>[9]</sup>。传统观点认为抗性与产量负相关,然而最近的研究发现,在不影响作物产量的情况下,可以同时实现抗性的提升<sup>[86]</sup>。玉米野生近缘种属如大刍草、摩擦禾含有大量玉米驯化和选择过程中丢失的耐盐碱、耐高低温和抗病虫等有利等位变异,拥有栽培玉米不具有的抗生物与非生物胁迫特征特性(表2),是玉米遗传育种发掘外源优良基因资源的宝库<sup>[8,9]</sup>。重拾这些有利等位变异将是未来玉米遗传改良的重要方向。目前,已经利用玉米野生近缘种属成功克隆得到许多重要基因或数量性状基因座(quantitative trait loci, QTL),相关重要基因或QTL见表3。

### 5.1 玉米近缘种属对玉米产量相关性状的改良潜力

大刍草作为玉米的次级基因库,具有丰富的遗传多样性<sup>[120]</sup>。Wang等人<sup>[121]</sup>以玉米自交系RP125、郑58分别与尼加拉瓜大刍草和二倍体多年生大刍草杂交构建了两套重组自交系(recombinant inbred lines, RILs)群体,通过测交试验鉴定了42个产量优势组合。这些优势组合在穗长、行粒数以及每株穗数相比于对照品种都有一定程度的增加。叶夹角是决定玉米株型的主要性状,株型紧凑有助于密植增产。Tian等人<sup>[110]</sup>利用玉米自交系W22与小颖大刍草杂交创制了一个BC<sub>2</sub>S<sub>3</sub>重组自交系群体并定位了12个与叶夹角有关的QTLs,对位于1、2号染色体的两个遗传效应最大的QTLs-UPA1(*Upright Plant Architecture1*)和UPA2进行了精细定位和图位克隆,发现UPA1是参与油菜素内酯(brassinosteroid, BR)合成途径的基因*brd1*,UPA2的功能来源于2个碱基的插入/缺失,顺式调控下游9.5 kb的B3结构域转录因子*ZmRAVL1*的表达。功能分析发现,顺式调控元件UPA2与DRI结合,直接抑制LG1。LG1与*ZmRAVL1*的启动子结合并诱导其表达。*ZmRAVL1*与UPA1的启动子结合,导致内源BR水平降低,最终导致玉米叶夹角减小,株型趋于紧凑。进一步将UPA2等位基因导入玉米杂交种农大108中,高密度栽培条件下获得了显著增产。有趣的是,UPA2等位基因仅存在于4.4%的大刍草种群中,在栽培玉米中已经完全丢失,表明这个优良等位基因在玉米驯化过程中并没有被选择<sup>[110]</sup>。这项研究证实,野生大刍草种群中可能存在大量玉米育种选择过程中被丢失的有利等位变异,未来玉米遗传改良过程中重拾这些有利等位变异将尤为重要<sup>[122]</sup>。穗行数(kernel row number, KRN)是玉米产量的主要构成因素,而栽培玉米种质的KRN变异有限,利用栽培玉米种质资源鉴定控制KRN的主效QTL相对困难<sup>[123]</sup>。最近,研究者在利用墨西哥大刍草和玉米杂交创制穗行数为6的特异材料MT-6的基础上<sup>[123]</sup>,以MT-6与玉米自交系B73杂交创制了一套重组自交系群体,在2号染色体短臂上初定位到1个控制KRN的主效QTL位点*qKRN2*(*kernel row number2*)。进一步利用9个标记和7000多个单株最终将该QTL精细定位在仅包含1个基因*Zm00001d002641*的区间,并将该基因命名为*KRN2*<sup>[111]</sup>。分析表明,*KRN2*基因上游启动子、5'UTR及编码区受到了明显的选择,在玉米花序分生组织发育早期,来源于B73的*KRN2*表达量低于大刍草型的*KRN2*,进而增加了玉米的穗行数和



表 2 大刍草和摩擦禾对生物和非生物胁迫的抗性

Table 2 Resistance of teosinte and *Tripsacum* to biotic and abiotic stresses

| 物种                                      | 抗性       | 参考文献            |
|-----------------------------------------|----------|-----------------|
| 小颖大刍草( <i>Z. parviglumis</i> )          | 抗黏虫      | [87]            |
| 小颖大刍草( <i>Z. parviglumis</i> )          | 耐低氮      | [88]            |
| 小颖大刍草( <i>Z. parviglumis</i> )          | 抗杂草      | [89]            |
| 小颖大刍草( <i>Z. parviglumis</i> )          | 抗草地贪夜蛾   | [90]            |
| 小颖大刍草( <i>Z. parviglumis</i> )          | 抗玉米螟     | [91,92]         |
| 小颖大刍草( <i>Z. parviglumis</i> )          | 抗玉米根虫    | [93]            |
| 小颖大刍草( <i>Z. parviglumis</i> )          | 抗玉米锈病    | [94]            |
| 墨西哥大刍草( <i>Z. mexicana</i> )            | 抗玉米螟     | [95]            |
| 墨西哥大刍草( <i>Z. mexicana</i> )            | 抗霜霉病     | [47,96]         |
| 墨西哥大刍草( <i>Z. mexicana</i> )            | 抗叶枯病     | [97]            |
| 墨西哥大刍草( <i>Z. mexicana</i> )            | 抗灰斑病     | [97]            |
| 墨西哥大刍草( <i>Z. mexicana</i> )            | 抗锈病      | [97]            |
| 委委特南戈大刍草( <i>Z. huehuetenangensis</i> ) | 抗涝       | [98]            |
| 繁茂大刍草( <i>Z. luxurians</i> )            | 抗玉米黑穗病   | [99]            |
| 尼加拉瓜大刍草( <i>Z. nicaraguensis</i> )      | 抗涝       | [39,40,100,101] |
| 二倍体多年生大刍草( <i>Z. diploperennis</i> )    | 抗草地贪夜蛾   | [90,102]        |
| 二倍体多年生大刍草( <i>Z. diploperennis</i> )    | 抗玉米螟     | [91,92]         |
| 二倍体多年生大刍草( <i>Z. diploperennis</i> )    | 耐低氮      | [88]            |
| 二倍体多年生大刍草( <i>Z. diploperennis</i> )    | 抗玉米黑穗病   | [99]            |
| 二倍体多年生大刍草( <i>Z. diploperennis</i> )    | 抗玉米叶枯病   | [103]           |
| 二倍体多年生大刍草( <i>Z. diploperennis</i> )    | 玉米大斑病    | [9]             |
| 二倍体多年生大刍草( <i>Z. diploperennis</i> )    | 玉米褪绿矮缩病毒 | [104]           |
| 四倍体多年生大刍草( <i>Z. perennis</i> )         | 抗玉米斑点螟虫  | [98]            |
| 指状摩擦禾( <i>T. dactyloides</i> )          | 抗玉米根虫    | [46]            |
| 指状摩擦禾( <i>T. dactyloides</i> )          | 抗盐碱      | [105]           |
| 指状摩擦禾( <i>T. dactyloides</i> )          | 抗寒       | [106]           |
| 指状摩擦禾( <i>T. dactyloides</i> )          | 抗旱       | [107,108]       |
| 指状摩擦禾( <i>T. dactyloides</i> )          | 抗玉米锈病    | [45]            |
| 佛罗里达摩擦禾( <i>T. floridanum</i> )         | 抗玉米大斑病   | [109]           |

穗粒数, 导致产量增加. 有趣的是, 水稻中也存在与玉米 *KRN2* 同源的基因 *OsKRN2*, 该基因控制水稻的穗粒数, 最终影响产量. 功能分析表明, *KRN2/OsKRN2* 编码 1 个定位于细胞质的 WD40 蛋白, 它与功能未知蛋白 *DUF1644* 互作, 通过一条保守的途径调控玉米穗行数与水稻穗粒数. 此外, 在全基因组水平上对玉米和水稻的趋同选择进行了分析, 发现有 490 对同源基因经历了趋同选择<sup>[111]</sup>. 这项研究结果对加速利用作物野生资源的育种改良和对优异野生植物快速从头驯化创制新型作物提供了有价值的信息<sup>[124]</sup>.

## 5.2 玉米近缘种属对玉米品质的改良潜力

长期以产量为目标的驯化及育种选择导致与营养价值相关的基因被丢失, 但在野生亲缘种中仍然存在. Swarup 等人<sup>[125]</sup>研究表明, 在玉米野生种群中籽粒蛋氨酸含量丰富, 而在自交系中蛋氨酸含量较低. Wang 等人<sup>[126]</sup>通过玉米自交系掖 515 与墨西哥大刍草杂交创制了系列渐渗系, 发现墨西哥大刍草的基因渐渗导致渐渗系籽粒蛋白质、赖氨酸及蛋氨酸含量均显著提高. 研究证实, 小颖大刍草种子蛋白质含量是玉米地方品

表 3 目前成功利用玉米野生近缘种属克隆得到的重要基因或QTL

Table 3 Important genes or QTLs currently cloned from maize wild relatives

| 基因/QTL         | 表型         | 功能注释              | 定位群体                                       | 参考文献      |
|----------------|------------|-------------------|--------------------------------------------|-----------|
| <i>ZmMM1</i>   | 叶枯病、灰斑病及锈病 | MYB转录抑制因子         | 玉米×墨西哥大刍草BC <sub>2</sub> F <sub>7</sub>    | [97]      |
| <i>qEH8-2</i>  | 穗位高        | N/A               | 玉米×二倍体多年生大刍草BC <sub>2</sub> F <sub>7</sub> | [98]      |
| <i>ZmRAVL1</i> | 叶夹角        | B3结构域蛋白           | 玉米×小颖大刍草BC <sub>2</sub> S <sub>3</sub>     | [110]     |
| <i>brd1</i>    | 叶夹角        | 油菜素内酯C-6氧化酶       | 玉米×小颖大刍草BC <sub>2</sub> S <sub>3</sub>     | [110]     |
| <i>KRN2</i>    | 穗行数        | WD40蛋白            | 玉米×墨西哥大刍草                                  | [111]     |
| <i>ZCN8</i>    | 花期适应       | FT蛋白              | 玉米×小颖大刍草BC <sub>2</sub> S <sub>3</sub>     | [112]     |
| <i>ZmCCT9</i>  | 花期适应       | CCT转录因子           | 玉米×小颖大刍草BC <sub>2</sub> S <sub>3</sub>     | [113]     |
| <i>DGAT1-2</i> | 籽粒油分       | 二酰基甘油酰基转移酶        | 玉米×墨西哥大刍草                                  | [114]     |
| <i>DXS2</i>    | 籽粒油分       | 1-脱氧-D-木酮糖-5-磷酸合酶 | 玉米×墨西哥大刍草BC <sub>2</sub> S <sub>5</sub>    | [115]     |
| <i>Qgls8</i>   | 抗灰斑病       | N/A               | 玉米×小颖大刍草BC <sub>4</sub> S <sub>2</sub>     | [116,117] |
| <i>reg1</i>    | 多年生性       | N/A               | 玉米×二倍体多年生大刍草F <sub>2</sub>                 | [118]     |
| <i>reg2</i>    | 多年生性       | N/A               | 玉米×二倍体多年生大刍草F <sub>2</sub>                 | [118]     |
| <i>reg3</i>    | 多年生性       | N/A               | 玉米×二倍体多年生大刍草F <sub>2</sub>                 | [40]      |
| <i>tb1</i>     | 株型         | TCP转录因子           | 玉米×小颖大刍草                                   | [119]     |

种和自交系的2倍,而且小颖大刍草中含有许多新的醇溶蛋白<sup>[127]</sup>。油分和类胡萝卜素作为玉米籽粒重要的品质组分,在过去的一个世纪中经历了持续的人工选择<sup>[128-130]</sup>。研究发现,一个影响玉米籽粒油脂和油酸含量的二酰基甘油酰基转移酶(*DGAT1-2*)基因第469位苯丙氨酸插入(F469)是导致油酸和油脂含量增加的原因,分析表明,带有F469的*DGAT1-2*等位基因来源于大刍草,在常规玉米育种过程中丢失,在高油玉米育种过程中被重新选择<sup>[114,131]</sup>。最近,中国农业大学杨小红课题组<sup>[31,132]</sup>基于前人通过Mo17与墨西哥大刍草杂交回交构建的BC<sub>2</sub>F<sub>3</sub>群体,借助高密度单核苷酸多态性(single nucleotide polymorphism, SNP)遗传图谱,发现了多个影响玉米油分与类胡萝卜素含量的单个和上位性QTLs。分析表明,许多被鉴定的单个QTLs的大刍草等位基因可以增加玉米籽粒的油分和类胡萝卜素含量<sup>[115]</sup>。上述研究证实,玉米野生材料有诸多玉米需要的控制籽粒品质性状的有利等位变异,将其引入玉米种质中建立重要营养素的生物强化玉米,可能是解决欠发达地区微量营养素缺乏最经济有效的手段之一。

### 5.3 玉米近缘种属抗非生物胁迫种质及基因资源挖掘

玉米近缘种属如大刍草和摩擦禾长期生存在高原、低温、干旱、水淹及养分亏缺等逆境中,在与逆

境的长期博弈中保留了玉米在驯化中丢失的抗逆基因,利用这些优良野生资源是玉米抗逆育种改良的重要方向<sup>[9,16]</sup>。蔡云婷<sup>[133]</sup>对墨西哥大刍草和玉米的耐旱性进行比较研究,发现墨西哥大刍草根系发达,耐旱性较强。汪青军<sup>[98]</sup>对玉米与二倍体多年生大刍草杂交构建的215份重组自交系群体进行苗期和成株期耐旱性鉴定,分别在苗期和成株期筛选出206和39份自交系比B73更耐旱,其中有38份自交系在苗期和成株期均表现出较好的耐旱性。长期生长在尼加拉瓜沿海低洼地区的尼加拉瓜大刍草,具有良好的根系通气组织<sup>[37]</sup>和泌氧屏障<sup>[101]</sup>。Mano和Omori<sup>[38]</sup>通过玉米与尼加拉瓜大刍草杂交、回交及自交筛选出5个耐涝玉米渐渗系,鉴定出1个渐渗系对水淹的耐受性最强。遗传分析表明,在4号染色体长臂上含有一个尼加拉瓜大刍草染色体片段,说明该区域存在一个控制耐涝的主效QTL位点。Watanabe等人<sup>[100]</sup>研究表明,尼加拉瓜大刍草的3号染色体短臂也存在一个控制不定根中泌氧屏障形成的主要位点。培育营养高效型新品种是实现农业可持续发展的重要途径<sup>[134]</sup>。Han等人<sup>[88]</sup>对郑单958、B73、掖478、Wu315、小颖大刍草及二倍体多年生大刍草在氮限制条件下的生理响应进行研究,发现郑单958氮效率最低,而小颖大刍草和二倍体多年生大刍草对氮素限制不敏感。摩擦禾是玉米的三级基因库,具有良好的耐盐性<sup>[105]</sup>、耐寒性<sup>[106]</sup>及抗旱性<sup>[107,108]</sup>。Huang等人<sup>[135]</sup>发现,



B73与Mo17基因组间存在一个3.2 Mb大小的变异片段(命名为RegionA), 该片段在自然群体中以完全存在或完全缺失的形式存在. 有趣的是, 该片段序列内部存在摩擦禾特异的长末端重复序列反转座子, 暗示摩擦禾对玉米基因组该区域的形成与演化有贡献. 功能分析表明, RegionA与温度响应和海拔高度等有关. 该研究对玉米和摩擦禾基因组进化过程中的“化石”结构变异功能的解析, 为玉米基因组进化及利用摩擦禾改良玉米的潜在应用价值提供了新的思路.

#### 5.4 玉米近缘种属抗生物胁迫种质及基因资源挖掘

相对于野生材料, 栽培玉米更容易受到生物胁迫的影响<sup>[91,136]</sup>. 一方面可能是由于在驯化过程中植物结构的简化导致生长型的可塑性降低<sup>[91]</sup>; 其次, 长期育种选择导致防御性次级代谢物的合成减少, 以降低毒性和提高适口性<sup>[137]</sup>; 根据资源配置假说, 生长和防御性的权衡导致更容易受到生物胁迫的影响<sup>[138]</sup>. 研究者对玉米、二倍体多年生大刍草和小颖大刍草进行了玉米螟(*Diatraea grandiosella*)取食实验, 发现二倍体多年生大刍草耐受性最强, 其次是小颖大刍草, 推测是由于野生材料较多的分蘖和叶片导致发育可塑性较强<sup>[91,92]</sup>. 植物中丁布类化合物(Dimboa-Glc)在抵御有害生物过程中发挥着重要作用. Niazi等人<sup>[95]</sup>研究表明, 与玉米品种相比, 墨西哥大刍草具有高浓度的丁布类化合物, 对玉米斑点螟虫(*Chilo partellus* Swinhoe Pyralidae)有较好的抗性. 草地贪夜蛾(*Spodoptera frugiperda*)是一种入侵型害虫, 2019年进入我国以来, 对我国玉米及其他作物生产造成了严重损失. Szczepaniec等人<sup>[90]</sup>研究表明, 草地贪夜蛾取食野生大刍草时, 其幼虫比取食玉米小15%~20%, 发育速度慢20%, 取食小颖大刍草时仅22%的幼虫能化蛹, 对玉米损伤诱导蛋白基因(*wip1*)、蛋白酶抑制基因(*mpi*)及病程相关蛋白基因(*PR-1*)的表达水平检测发现, 野生材料表达水平显著高于玉米, 其中小颖大刍草在取食诱导后*wip1*表达量增加了29倍. 此外, 也有证据表明, 小颖大刍草对黏虫(*Mythimna separata*)也有较好的抗性<sup>[87]</sup>. 玉米根虫(*Diabrotica virgifera*)是玉米的主要害虫之一, Fontes-Puebla等人<sup>[93]</sup>将大刍草、墨西哥地方玉米种、美国地方玉米种及美国栽培玉米对根虫的主动防御和诱导防御特性进行表征, 结果表明, 随着玉米驯化、传播及育种选择, 玉米从依赖大刍草的诱导型防御转向依赖玉米本身的组成型防御. 摩擦禾被证明对玉米根虫具有很好的抗性<sup>[46]</sup>, 可以作为玉

米抗虫的供体加以利用.

玉米每年因多种病害造成严重的产量损失<sup>[139]</sup>. 研究证实, 大刍草和摩擦禾对多种病原菌引起的病害具有较好的抗性<sup>[140]</sup>. Findley等人<sup>[104]</sup>证实, 二倍体多年生大刍草对玉米褪绿矮病毒具有抗性, 并可以通过杂交和回交的方法将二倍体多年生大刍草的玉米褪绿矮病毒抗性渐渗到玉米中. Ramirez<sup>[96]</sup>通过杂交将二倍体多年生大刍草和墨西哥大刍草霜霉病抗性成功导入玉米中. Chavan和Smith<sup>[99]</sup>通过注射接种病原菌鉴定证实, 二倍体多年生大刍草和繁茂大刍草对玉米黑穗病具有抗性, 通过杂交创制的玉米-大刍草近等基因系(near-isogenic lines, NILs)也具有黑穗病抗性. Wei等人<sup>[103]</sup>发现, 二倍体多年生大刍草对玉米大斑病、小斑病和叶斑病具有良好抗性. 研究人员一直在寻找具有控制多重抗病性的天然等位基因, Lennon等人<sup>[94]</sup>通过利用10份不同小颖大刍草种质与玉米自交系B73杂交获得的774个BC<sub>4</sub>S<sub>2</sub>近等基因系个体, 定位了4个与抗玉米南方锈病显著相关的QTL, 其中的一个QTL位点对玉米灰斑病也具有抗性, 进一步通过分离群体将一个抗灰斑病QTL-*Qgls8*定位在8号染色体130 kb区间范围内, 并在这个QTL上发现交替的小颖大刍草等位基因增加了对灰斑病的抗性<sup>[116,117]</sup>. Wang等人<sup>[97]</sup>在前人通过墨西哥大刍草与Mo17杂交回交构建的BC<sub>2</sub>F<sub>7</sub>群体<sup>[31]</sup>中发现了一个类病斑表型材料C117, 将C117与Mo17杂交构建了F<sub>2</sub>群体, 通过分离群体分组分析(bulked segregant analysis, BSA)和图位克隆, 克隆了一个来源于墨西哥大刍草的抗病等位基因*ZmMML1*, 该基因对玉米叶枯病、灰斑病和玉米南方锈病均具有抗性, 利用野生材料建立玉米广谱和持久的抗病性具有重要意义.

#### 5.5 利用玉米近缘种属培育多年生玉米

纵观人类历史, 高产优质粮食作物都是通过驯化获得的一年生植物. 集约化的粮食生产促进了产量的持续增加, 然而化肥、农药和劳动力的持续大量投入, 造成严重的土壤和环境扰动以及生物多样性水平下降<sup>[141]</sup>. 如果将粮食作物的生命周期从一年生转变为多年生, 将开启一个更环保、更能适应气候变化、更高生物固碳效率的农业新时代<sup>[142]</sup>. Murray和Jessup<sup>[143]</sup>认为, 不衰老和根状茎特性是多年生玉米育种的关键性状, 玉蜀黍属中二倍体多年生大刍草和四倍体多年生大刍草的根系有发达的根状茎, 分蘖性强, 导致其具备再生能力和无性繁殖能力, 是挖掘多年生性状基因位

点和选育多年生玉米的重要材料<sup>[16]</sup>。Emerson和Beadle<sup>[144]</sup>第一次尝试将玉米与四倍体多年生大刍草杂交。Shaver<sup>[145]</sup>是研究培育多年生玉米可能性的先驱,在Emerson和Beadle<sup>[144]</sup>创制的杂交群体基础上,Shaver<sup>[145]</sup>将玉米经秋水仙素加倍为四倍体后,与四倍体多年生大刍草杂交形成多年生四倍体 $F_1$ ,然而作为对比,分离得到的二倍体 $F_1$ 几乎失去了多年生表型,这说明多年生表型可能需要复杂的基因/等位基因组合。20世纪80年代,二倍体多年生大刍草的发现更加激发了研究者对多年生玉米探索的热情<sup>[146]</sup>。研究者将小颖大刍草与二倍体多年生大刍草杂交构建了一个分离群体,通过复合区间作图法定位了38与8个多年生性状相关的QTL,主要集中在2号和6号染色体。然而,这些QTL遗传效应较小,可能是所用遗传标记较少或群体较小所致<sup>[39]</sup>。最近, Ma等人<sup>[118]</sup>以B73、Mo17与二倍体多年生大刍草正反交构建遗传分离群体,基于简化基因组测序(genotyping-by-sequencing, GBS)的方法对与多年生紧密相关的再生性(regrowth)性状进行定位,分别在2号和7号染色体中发现两个主效位点 $regrowth\ 1(reg1)$ 和 $regrowth\ 2(reg2)$ 。Swentowsky等人<sup>[40]</sup>利用二倍体多年生大刍草与玉米自交系P39和Hp301构建了分离群体,通过QTL-seq结合传统QTL定位方法进一步证实了2号染色体上存在一个控制多年生再生性的主效QTL- $reg1$ ,同时在8号染色体上发现了一个新的控制再生性的QTL- $reg3$ ,分析表明, $reg1$ 和 $reg3$ 与已知的控制分蘖数QTL均不重叠,暗示玉米的多年生再生性是由相对较少的主效QTL控制的<sup>[40]</sup>。

## 5.6 利用玉米近缘种属培育饲草玉米

玉米近缘种属材料大刍草和摩擦禾具有生长繁茂、抗生物与非生物胁迫特性及多年生特性,利用远缘杂交和多倍化转移、聚合玉米及其近缘种属基因或染色体,培育具有高产、优质和高抗的饲草新品种具有重要意义。研究表明,玉米与大刍草杂种 $F_1$ 表现出较强的种间营养体杂种优势<sup>[147]</sup>,但杂交低结实率是关键限制因素<sup>[59]</sup>。Tang等人<sup>[42]</sup>通过玉米和四倍体多年生大刍草杂交,合成了一个玉米型且与大刍草杂交结实率高的中间材料——玉米-四倍体多年生大刍草代换系068。以068作为母本,不同类型大刍草作为父本,育成饲草玉米新品种4个:以068作为亲本与四倍体多年生大刍草杂交培育出玉草1号<sup>[148]</sup>,以墨西哥大刍草为父本杂交育成玉草2号<sup>[147]</sup>;以繁茂大刍草为父本杂交育

成玉草3号<sup>[43]</sup>;以尼加拉瓜大刍草为父本杂交育成耐涝饲草玉米玉草4号<sup>[43]</sup>。其中,玉草1号为育成的首个多年生饲草玉米新品种,该品种为异源三倍体( $2n=30$ ),具有产量高、品质优及多抗广适等优良特性<sup>[148,149]</sup>。

摩擦禾属中的指状摩擦禾是一种多年生丛生优质牧草<sup>[9]</sup>,赵艳丽等人<sup>[7]</sup>对摩擦禾作为牧草和摩擦禾与玉米杂交相关的研究已做了系统综述。栽培玉米的茎秆粗壮直立,四倍体多年生大刍草的抗性强、品质优,摩擦禾的抗性与适应性强,如果将三者的优良性状进行聚合,有助于培育草产量更高、耐刈割、耐寒性更强及适应性更广的多年生饲草。唐祈林课题组以四倍体多年生大刍草为父本与玉米-摩擦禾异源四倍体<sup>[150]</sup>杂交,利用单向 $2n$ 配子无融合生殖合成了异源六倍体MTP<sup>[71,72]</sup>,以MTP为核心亲本,通过染色体工程技术选育了系列生物量杂种优势明显的玉草5号、玉草6号等新型多年生饲草玉米新品种应用于生产实践<sup>[43,83,151]</sup>。

## 6 研究展望

最近的模拟研究指出,如果气候变化按照目前的趋势持续到21世纪末,全球玉米的平均产量可能会下降24%,产量的降低主要是由于气温上升、降雨模式的变化以及温室气体排放,导致热带地区种植玉米将变得更加困难<sup>[152]</sup>。尽管气候变化和带来的确定性后果目前并无法精确预测,但持续的育种改良是作物适应气候变化以养活持续增加人口的核心支柱之一<sup>[153,154]</sup>。利用作物近缘野生材料的种质创新和育种改良研究一直是热点领域,现代玉米品种面临严重的生物和非生物抗性等遗传基础狭窄的难题,迫切需要创新玉米遗传材料和育种理论与技术突破。玉米的野生资源如大刍草和摩擦禾保存有玉米不具有的优良生物和非生物抗性基因,结合常规育种与分子技术导入这些新基因或引入新的等位变异,可为玉米育种改良研究遇到的瓶颈提供跨越式发展机遇。如何将加强玉米野生资源的收集保护与鉴定、组装野生材料基因组和泛基因组、高质量遗传群体的建立与重要基因定位克隆以及野生材料从头驯化等方面有机结合起来,提高资源保护的安全性、基础研究的目的性和改良利用的高效性,将是未来玉米野生种质资源研究与利用的重点任务。

### 6.1 加强玉米野生资源的收集保护

野生种质资源被证明在作物遗传育种改良方面发

挥着重要作用<sup>[110,115]</sup>，高效利用这些优良野生资源应用于遗传改良，一方面取决于研究者掌握这些种质资源的多少，另一方面改良的潜力和效率取决于遗传资源的利用程度和遗传重组的操控程度<sup>[155]</sup>。近年来，我国植物遗传资源的收集保护工作得到了一系列政策支持，然而，玉米野生资源的收集保护还未得到充分的重视和探索。与水稻、小麦等在我国具有丰富的近缘野生材料不同，玉米及其野生种质资源大刍草和摩擦禾均主要源于墨西哥、美国等美洲地区，但近年来诸如干旱、城市化建设、杂交玉米的引进及除草剂的大量使用等人类活动导致大刍草野生种群在墨西哥等地面临灭绝的风险<sup>[6,156]</sup>。目前国内少数研究玉米的高校和研究院所已从国际小麦玉米改良中心(Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo, CIMMYT)和美国农业部(United States Department of Agriculture, USDA)等引进、收集了丰富的大刍草和摩擦禾种质资源，十分珍贵。下一步，需要全面了解我国玉米野生种质资源的“家底”，充分利用不同单位的地理条件和资源优势加强种质资源保护、纯化保存和系统评价。在此基础上，联合各单位科学制定收集保存策略，建立地方和国家玉米野生种质资源保护圃，建立资源共享服务平台，以保护来之不易的玉米野生种质资源并便于国内交流利用。

## 6.2 野生材料基因组及泛基因组的建立

突破性作物驯化和改良遗传研究依赖于高质量参考基因组序列的建立。得益于测序技术和基因组分析相关算法的快速发展，在过去的20年中，已有数以千计的植物参考基因组被成功组装<sup>[157]</sup>。自第一个玉米基因组公布以来<sup>[27]</sup>，玉米的功能基因组学和分子育种实现了快速发展，更多不同生态型玉米基因组的组装比较研究使得玉米基因组研究进入泛基因组时代<sup>[73]</sup>。然而，大刍草和摩擦禾的高质量基因组组装和功能基因组学进展缓慢。目前，已报道的只有墨西哥大刍草和小颖大刍草基因组序列，但由于测序覆盖率较低导致组装不完整<sup>[31,32]</sup>。究其原因，一方面可能是大刍草和摩擦禾基因组更大、重复序列原件(rDNA、Knob等)以及转座子含量更高导致组装困难。另一方面，大刍草和摩擦禾长期在自然环境中生存，缺少人工选择导致其种群杂合性高，选择哪些种群进行基因组组装将更具代表性是可能需要考虑的因素。随着高通量测序技术的不断发展、基因组组装技术的进步及测序成本的下降，不

同生态型、不同亚种及不同倍性大刍草和摩擦禾高质量基因组及泛基因组的获取将成为可能。同时，由于大刍草和摩擦禾具有丰富的种群多样性，大刍草和摩擦禾泛基因组的建立和重测序数据的获取将可以更深入地研究这些类群的进化史。

## 6.3 高质量遗传群体的建立和高通量表型鉴定

对于大刍草，建立经典F<sub>2</sub>、回交群体、染色体片段代换系、重组自交系等玉米-大刍草遗传定位群体，以高质量参考基因组和分子标记为基础，构建连锁图谱，通过图位克隆或全基因组关联分析(genome-wide association study, GWAS)定位挖掘相关功能基因将变得更加高效<sup>[158,159]</sup>。然而，摩擦禾在自然状态下极难与玉米杂交，目前可借助于远缘杂交创制多倍体中间桥梁材料(如玉米-大刍草-摩擦禾异源六倍体MTP)突破转移渐渗摩擦禾基因进入玉米的难题<sup>[72]</sup>。目前，通过MTP与玉米回交已成功创制了系列具有耐盐、耐低温及抗虫特性的优良渐渗系(未发表)。另外，表型被认为是制约育种效率的关键瓶颈，在获得高质量遗传群体和优良渐渗系材料的基础上，如何低成本、高精度获取表型数据将是定位挖掘相关功能基因的关键<sup>[155,160]</sup>。随着高通量表型组学的快速发展，诸如热成像、光谱辐射及三原色(red-green-blue, RGB)传感器结合无人机的大量应用，使得对表型数据高精度、多时段、高通量及低成本的获取成为可能。在获取海量表型数据后，基于深度学习、机器学习、决策树模型等人工智能技术从海量表型数据和多组学数据中洞察变化规律将是必要的创新之路<sup>[155,161,162]</sup>。

## 6.4 野生材料的从头驯化

自然驯化是一个漫长的过程，人工选择驯化需要超过20代才能改变野生材料的表型<sup>[158]</sup>。但随着基因组学、基因编辑技术等快速发展，通过同时操作少数驯化基因可以把野生作物快速驯化为人类需要的理想作物<sup>[163]</sup>。最近，利用功能基因组学和基因编辑等技术体系实现了四倍体野生稻<sup>[164]</sup>和野生番茄<sup>[165]</sup>的从头驯化，这为利用玉米野生材料加速玉米育种提供了思路。目前基于基因编辑的作物从头驯化依赖于遗传转化体系，由于基因型的限制和玉米遗传转化效率的低下，使玉米的遗传分析比拟南芥和水稻慢得多<sup>[158]</sup>。最近，Zobrist等人<sup>[166]</sup>以小颖大刍草成熟的种子叶为外植体，成功建立了一个健壮的愈伤组织培养和再生体系，这



项工作为通过基因编辑和遗传修饰从头驯化玉米野生材料奠定了良好的技术基础。总之,未来随着基因编辑技术、基因组学、生物信息学的进一步发展,从头驯化玉米野生材料将成为可能。

**致谢** 感谢华中农业大学植物科学技术学院严建兵教授提供的宝贵意见和建议。

## 参考文献

- Shiferaw B, Prasanna B M, Hellin J, et al. Crops that feed the world 6. Past successes and future challenges to the role played by maize in global food security. *Food Sec*, 2011, 3: 307–327
- van Heerwaarden J, Doebley J, Briggs W H, et al. Genetic signals of origin, spread, and introgression in a large sample of maize landraces. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108: 1088–1092
- Lin Z, Li X, Shannon L M, et al. Parallel domestication of the *Shattering1* genes in cereals. *Nat Genet*, 2012, 44: 720–724
- Benz B F. Archaeological evidence of teosinte domestication from Guilá Naquitz, Oaxaca. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2001, 98: 2104–2106
- Beadle G W. The mystery of maize. *Field Mus Nat Hist Bull*, 1972, 43: 1–11
- González J J S, Corral J A R, García G M, et al. Ecogeography of teosinte. *PLoS One*, 2018, 13: e0192676
- Zhao Y L, Wen X D, Sun R L, et al. Research and utilization of maize's wild relative the genus *Tripsacum* (in Chinese). *J Maize Sci*, 2020, 28: 1–10 [赵艳丽, 温小冬, 孙汝龙, 等. 玉米野生近缘属——摩擦禾属的研究和利用. *玉米科学*, 2020, 28: 1–10]
- Warburton M L, Rauf S, Marek L, et al. The use of crop wild relatives in maize and sunflower breeding. *Crop Sci*, 2017, 57: 1227–1240
- Mammadov J, Buyyarapu R, Guttikonda S K, et al. Wild relatives of maize, rice, cotton, and soybean: Treasure troves for tolerance to biotic and abiotic stresses. *Front Plant Sci*, 2018, 9: 886
- Tang Q L, Rong T Z. Maize origin and domestication (in Chinese). *J Maize Sci*, 2007, 15: 1–5 [唐祈林, 荣廷昭. 玉米的起源与演化. *玉米科学*, 2007, 15: 1–5]
- Doebley J F, Iltis H H. Taxonomy of *Zea* (Gramineae). I. A subgeneric classification with key to taxa. *Am J Bot*, 1980, 67: 982–993
- Doebley J, Renfroe W, Blanton A. Restriction site variation in the *Zea* chloroplast genome. *Genetics*, 1987, 117: 139–147
- Doebley J. Molecular systematics of *Zea* (Gramineae). *Maydica*, 1990, 35: 143–150
- Iltis H H, Doebley J F. Taxonomy of *Zea* (Gramineae). II. Subspecific categories in the *Zea mays* complex and a generic synopsis. *Am J Bot*, 1980, 67: 994–1004
- Wang P, Lu Y, Zheng M, et al. RAPD and internal transcribed spacer sequence analyses reveal *Zea nicaraguensis* as a section *Luxuriantes* species close to *Zea luxurians*. *PLoS One*, 2011, 6: e16728
- Hufford M B, Bilinski P, Pyhäjärvi T, et al. Teosinte as a model system for population and ecological genomics. *Trends Genet*, 2012, 28: 606–615
- Chen L, Luo J Y, Jin M L, et al. Portrait of a genus: The genetic diversity of *Zea*. *bioRxiv*, 2021, doi: 10.1101/2021.04.07.438828
- Matsuoka Y, Vigouroux Y, Goodman M M, et al. A single domestication for maize shown by multilocus microsatellite genotyping. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2002, 99: 6080–6084
- Piperno D R, Ranere A J, Holst I, et al. Starch grain and phytolith evidence for early ninth millennium B.P. maize from the Central Balsas River Valley, Mexico. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106: 5019–5024
- Sánchez G J J, De La Cruz L L, Vidal M V A, et al. Three new teosintes (*Zea* spp., Poaceae) from México. *Am J Bot*, 2011, 98: 1537–1548
- Gómez-Laurito J. A new species of *Zea* (Poaceae) from the Murcielago islands, Santa Elena Peninsula, Guanacaste, Costa Rica. *Brenesia*, 2013, 80: 36–39
- Gault C M, Kremling K A, Buckler E S. *Tripsacum de novo* transcriptome assemblies reveal parallel gene evolution with maize after ancient polyploidy. *Plant Genome*, 2018, 11: 180012
- Ross-Ibarra J, Tenaillon M, Gaut B S. Historical divergence and gene flow in the genus *Zea*. *Genetics*, 2009, 181: 1399–1413
- Zhu Q, Cai Z, Tang Q, et al. Repetitive sequence analysis and karyotyping reveal different genome evolution and speciation of diploid and tetraploid *Tripsacum dactyloides*. *Crop J*, 2016, 4: 247–255
- Xu G, Zhang X, Chen W, et al. Population genomics of *Zea* species identifies selection signatures during maize domestication and adaptation. *BMC Plant Biol*, 2022, 22: 72
- Farquharson L I. Apoximis and polyembryony in *Tripsacum dactyloides*. *Am J Bot*, 1995, 42: 737–743
- Schnable P S, Ware D, Fulton R S, et al. The B73 maize genome: Complexity, diversity, and dynamics. *Science*, 2009, 326: 1112–1115
- Tenaillon M I, Hufford M B, Gaut B S, et al. Genome size and transposable element content as determined by high-throughput sequencing in maize and *Zea luxurians*. *Genome Biol Evol*, 2011, 3: 219–229

- 29 Chia J M, Song C, Bradbury P J, et al. Maize HapMap2 identifies extant variation from a genome in flux. *Nat Genet*, 2012, 44: 803–807
- 30 Pellicer J, Leitch I J. The plant DNA C-values database (release 7.1): An updated online repository of plant genome size data for comparative studies. *New Phytol*, 2020, 226: 301–305
- 31 Yang N, Xu X W, Wang R R, et al. Contributions of *Zea mays* subspecies *mexicana* haplotypes to modern maize. *Nat Commun*, 2017, 8: 1874
- 32 Li Z, Han L, Luo Z, et al. Single-molecule long-read sequencing reveals extensive genomic and transcriptomic variation between maize and its wild relative teosinte (*Zea mays* ssp. *parviglumis*). *Mol Ecol Resour*, 2022, 22: 272–282
- 33 Albert P S, Gao Z, Danilova T V, et al. Diversity of chromosomal karyotypes in maize and its relatives. *Cytogenet Genome Res*, 2010, 129: 6–16
- 34 Cheng M J. Genetics research of polyploid hybrid synthesized by maize and related species (in Chinese). Doctor Dissertation. Chengdu: Sichuan Agricultural University, 2016 [程明军. 玉米与其近缘种属间多倍体杂种的合成和遗传学研究. 博士学位论文. 成都: 四川农业大学, 2016]
- 35 Han Y H, Liu J H, Jin W W. Identification of 45S rDNA sites in maize and teosintes by CPD banding (in Chinese). *J Chin Agric Univ*, 2008, 13: 19–22 [韩永华, 刘金花, 金危危. 玉米和类玉米中45S rDNA位点的CPD显带识别. 中国农业大学学报, 2008, 13: 19–22]
- 36 Barnes A C, Rodríguez-Zapata F, Juárez-Núñez K A, et al. An adaptive teosinte *mexicana* introgression modulates phosphatidylcholine levels and is associated with maize flowering time. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2022, 119: e2100036119
- 37 Abiko T, Kotula L, Shiono K, et al. Enhanced formation of aerenchyma and induction of a barrier to radial oxygen loss in adventitious roots of *Zea nicaraguensis* contribute to its waterlogging tolerance as compared with maize (*Zea mays* ssp. *mays*). *Plant Cell Environ*, 2012, 35: 1618–1630
- 38 Mano Y, Omori F. Flooding tolerance in interspecific introgression lines containing chromosome segments from teosinte (*Zea nicaraguensis*) in maize (*Zea mays* subsp. *mays*). *Ann Bot*, 2013, 112: 1125–1139
- 39 Westerbergh A, Doebley J. Quantitative trait loci controlling phenotypes related to the perennial versus annual habit in wild relatives of maize. *Theor Appl Genet*, 2004, 109: 1544–1553
- 40 Swentowsky K W, Bell H S, Wills D M, et al. QTL map of early- and late-stage perennial regrowth in *Zea diploperennis*. *Front Plant Sci*, 2021, 12: 707839
- 41 Li D Y, Guo L Q, Zhang Z, et al. Research and utilization of maize wild relatives (in Chinese). *J Maize Sci*, 2001, 2: 11–13 [李冬郁, 郭乐群, 张忠, 等. 玉米野生近缘种类玉米的研究和利用. 玉米科学, 2001, 2: 11–13]
- 42 Tang Q, Rong T, Song Y, et al. Introgression of perennial teosinte genome into maize and identification of genomic *in situ* hybridization and microsatellite markers. *Crop Sci*, 2005, 45: 717–721
- 43 Li Y Z, Yan X, Wu Z Z, et al. Forage maize type and growth stage effects on biomass yield and silage quality (in Chinese). *Acta Pratac Sin*, 2019, 28: 82–91 [李影正, 严旭, 吴子周, 等. 饲草玉米不同生育期的产量、品质和青贮利用研究. 草业学报, 2019, 28: 82–91]
- 44 Rechenstien C A. Range grasses in the Southwest: Eastern gamagrass, Texas cupgrass, Pan American balsamgrass, smooth cordgrass. *Cattleman*, 1951, 38: 110–112
- 45 Bergquist R R. Transfer from *Tripsacum dactyloides* to corn of a major gene locus conditioning resistance to *Puccinia sorghi*. *Phytopathology*, 1981, 71: 518–520
- 46 Prischmann D A, Dashiell K E, Schneider D J, et al. Evaluating *Tripsacum*-introgressed maize germplasm after infestation with western corn rootworms (Coleoptera: Chrysomelidae). *J Appl Entomol*, 2009, 133: 10–20
- 47 Abdoul-Raouf S M, Ju Q, Jianyu M, et al. Utilization of wild relatives for maize (*Zea mays* L.) improvement. *Afr J Plant Sci*, 2017, 11: 105–113
- 48 Qiu B, Luo H B, Liu W H. The research advances of hybridization between corn and teosinte (in Chinese). *Crop Res*, 2016, 30: 221–225 [邱博, 罗红兵, 刘伟华. 玉米与大刍草杂交研究进展. 作物研究, 2016, 30: 221–225]
- 49 Yu Z J, Feng Y C, Huo S P, et al. Effects of short-day treatment on the growth and development of *Zea mexicana* (in Chinese). *Crops*, 2012, 4: 16–19 [余志江, 冯云超, 霍仕平, 等. 短日照对墨西哥大刍草生长发育的影响. 作物杂志, 2012, 4: 16–19]
- 50 Zhan Q W, Long X D. Effect of different dark treatments on flowering habit, yield and quality in *Zea mexicana* schrad (in Chinese). *Chin Agric Sci Bull*, 2002, 18: 28–30 [詹秋文, 龙晓娣. 不同暗处理对墨西哥玉米开花习性、产量及品质的影响. 中国农学通报, 2002, 18: 28–30]
- 51 Yu Y L. A preliminary study on photoperiodic characteristics of *Zea mexicana* (in Chinese). *Hubei Agric Sci*, 1989, 6: 12–14 [喻玉林. 墨西哥玉米光周期特性的初步研究. 湖北农业科学, 1989, 6: 12–14]
- 52 Tang Q L, Rong T Z, Pan G T, et al. The gene flow among or within *Zea* species for improving the biodiversity of germplasm in maize breeding (in Chinese). *Sci Agric Sin*, 2000, 33(Suppl): 62–66 [唐祈林, 荣廷昭, 潘光堂, 等. 用玉米近缘材料创造玉米新种质. 中国农业科学, 2000, 33(增刊): 62–66]
- 53 Doebley J. Molecular evidence for gene flow among *Zea* species. *Bioscience*, 1990, 40: 443–448
- 54 Ellstrand N C, Garner L C, Hegde S, et al. Spontaneous hybridization between maize and teosinte. *J Hered*, 2007, 98: 183–187
- 55 Hufford M B, Lubinsky P, Pyhäjärvi T, et al. The genomic signature of crop-wild introgression in maize. *PLoS Genet*, 2013, 9: e1003477
- 56 Wilkes H G. Hybridization of maize and teosinte, in Mexico and Guatemala and the improvement of maize. *Econ Bot*, 1977, 31: 254–293
- 57 Baltazar B M, de Jesús Sánchez-Gonzalez J, de la Cruz-Larios L, et al. Pollination between maize and teosinte: An important determinant of gene

- flow in Mexico. *Theor Appl Genet*, 2005, 110: 519–526
- 58 Evans M M S, Kermicle J L. *Teosinte crossing barrier1*, a locus governing hybridization of teosinte with maize. *Theor Appl Genet*, 2001, 103: 259–265
- 59 Tang Q L, Yang K C, Zheng Z P, et al. Cross-compatibility between maize and maize relatives (in Chinese). *Acta Agron Sin*, 2006, 32: 144–146 [唐祈林, 杨克诚, 郑祖平, 等. 玉米与玉米近缘种可杂交性研究. *作物学报*, 2006, 32: 144–146]
- 60 Hickey L T, Hafeez A N, Robinson H, et al. Breeding crops to feed 10 billion. *Nat Biotechnol*, 2019, 37: 744–754
- 61 Tang Q L, Li W C, Song Y C, et al. The production and multi-color genomic *in situ* hybridization identification of maize-*Z. perennis* substituted material (in Chinese). *Acta Genet Sin*, 2004, 31: 340–344 [唐祈林, 李晚忱, 宋运淳, 等. 玉米与四倍体多年生玉米代换种质的选育及其基因组原位杂交鉴定. *遗传学报*, 2004, 31: 340–344]
- 62 Lee M S, Anderson E K, Stojšin D, et al. Assessment of the potential for gene flow from transgenic maize (*Zea mays* L.) to eastern gamagrass (*Tripsacum dactyloides* L.). *Transgenic Res*, 2017, 26: 501–514
- 63 Duan T L, Mu J Y, Tang Q L, et al. Sexual incompatibility between maize and its wild relatives *Tripsacum* L. and *Coix* L. (in Chinese). *Acta Agron Sin*, 2008, 34: 1656–1661 [段桃利, 牟锦毅, 唐祈林, 等. 玉米与摩捺禾、薏苡的杂交不亲和性. *作物学报*, 2008, 34: 1656–1661]
- 64 Mangelsdorf P C, Reeves R G. Hybridization of maize, *Tripsacum*, and *Euchlaena*. *J Hered*, 1931, 22: 329–343
- 65 de Wet J M J, Harlan J R. *Tripsacum*-maize interaction: A novel cytogenetic system. *Genetics*, 1974, 78: 493–502
- 66 Kindiger B, Beckett J B. Popcorn germplasm as a parental source for maize  $\times$  *Tripsacum dactyloides* hybridization. *Maydica*, 1992, 37: 245–249
- 67 Wang C, Liu Q, Shen Y, et al. Clonal seeds from hybrid rice by simultaneous genome engineering of meiosis and fertilization genes. *Nat Biotechnol*, 2019, 37: 283–286
- 68 Underwood C J, Vijverberg K, Rigola D, et al. A PARTHENOGENESIS allele from apomictic dandelion can induce egg cell division without fertilization in lettuce. *Nat Genet*, 2022, 54: 84–93
- 69 Springer T L, Dewald C L. Eastern gamagrass and other *Tripsacum* species. In: Moser L E, Burson B L, Sollenberger L E, eds. Warm-Season (C4) Grasses. Madison: The American Society of Agronomy, Inc., Crop Science Society of America, Inc., Soil Science Society of America, Inc., 2004. 955–973
- 70 Petdov D F. The significance of apomixis for fixation of heterosis. *Proc Acad Sci (Russia)*, 1957, 5: 954–957
- 71 Yan X, Cheng M, Li Y, et al. *Tripsazea*, a novel trihybrid of *Zea mays*, *Tripsacum dactyloides*, and *Zea perennis*. *G3-Genes Genom Genet*, 2020, 10: 839–848
- 72 Iqbal M Z, Cheng M, Su Y, et al. Allopolyploidization facilitates gene flow and speciation among corn, *Zea perennis* and *Tripsacum dactyloides*. *Planta*, 2019, 249: 1949–1962
- 73 Hufford M B, Seetharam A S, Woodhouse M R, et al. *De novo* assembly, annotation, and comparative analysis of 26 diverse maize genomes. *Science*, 2021, 373: 655–662
- 74 Anderson J T, Willis J H, Mitchell-Olds T. Evolutionary genetics of plant adaptation. *Trends Genet*, 2011, 27: 258–266
- 75 Huang J, Gao Y, Jia H, et al. Characterization of the teosinte transcriptome reveals adaptive sequence divergence during maize domestication. *Mol Ecol Resour*, 2016, 16: 1465–1477
- 76 Lu X, Zhou X, Cao Y, et al. RNA-seq analysis of cold and drought responsive transcriptomes of *Zea mays* ssp. *mexicana* L. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 136
- 77 Jiang W, Liu H, Wu Y, et al. *De novo* assembly of *Zea nicaraguensis* root transcriptome identified 5261 full-length transcripts. *J Integr Agric*, 2015, 15: 1207–1217
- 78 Zhou Y, Ma Y, Zeng J, et al. Convergence and divergence of bitterness biosynthesis and regulation in Cucurbitaceae. *Nat Plants*, 2016, 2: 16183
- 79 Zhu G, Wang S, Huang Z, et al. Rewiring of the fruit metabolome in tomato breeding. *Cell*, 2018, 172: 249–261.e12
- 80 Luo J. Metabolite-based genome-wide association studies in plants. *Curr Opin Plant Biol*, 2015, 24: 31–38
- 81 Zhan C, Shen S, Yang C, et al. Plant metabolic gene clusters in the multi-omics era. *Trends Plant Sci*, 2022, 27: 981–1001
- 82 Xu G, Cao J, Wang X, et al. Evolutionary metabolomics identifies substantial metabolic divergence between maize and its wild ancestor, teosinte. *Plant Cell*, 2019, 31: 1990–2009
- 83 Yan X, Li Y, Wu Z, et al. Analysis of the genitor origin of an intergeneric hybrid clone between *Zea* and *Tripsacum* for forage production by McGISH. *Breed Sci*, 2020, 70: 241–245
- 84 Ramachandran D, McKain M R, Kellogg E A, et al. Dynamics of transposable elements following a shared polyploidization event in the tribe Andropogoneae. *G3-Genes Genom Genet*, 2020, 10: 4387–4398
- 85 Yan L, Kenchanmane Raju S K, Lai X, et al. Parallels between natural selection in the cold-adapted crop-wild relative *Tripsacum dactyloides* and artificial selection in temperate adapted maize. *Plant J*, 2019, 99: 965–977
- 86 Wang J, Zhou L, Shi H, et al. A single transcription factor promotes both yield and immunity in rice. *Science*, 2018, 361: 1026–1028
- 87 Yang L, Gao J, Zhang Y, et al. RNA-Seq identification of candidate defense genes by analyzing *Mythimna separata* feeding-damage induced



- systemic resistance in balsas teosinte. *Pest Manag Sci*, 2020, 76: 333–342
- 88 Han J, Wang L, Zheng H, et al. ZD958 is a low-nitrogen-efficient maize hybrid at the seedling stage among five maize and two teosinte lines. *Planta*, 2015, 242: 935–949
  - 89 Bruggeman S A, Horvath D P, Fennell A Y, et al. Teosinte (*Zea mays* ssp *parviglumis*) growth and transcriptomic response to weed stress identifies similarities and differences between varieties and with modern maize varieties. *PLoS One*, 2020, 15: e0237715
  - 90 Szczepaniec A, Widney S E, Bernal J S, et al. Higher expression of induced defenses in teosintes (*Zea* spp.) is correlated with greater resistance to fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*. *Entomol Exp Appl*, 2012, 146: 242–251
  - 91 Rosenthal J P, Dirzo R. Effects of life history, domestication and agronomic selection on plant defence against insects: Evidence from maize and wild relatives. *Evolary Ecol*, 1997, 11: 337–355
  - 92 Rosenthal J P, Welter S C. Tolerance to herbivory by a stem-boring caterpillar in architecturally distinct maize and wild relatives. *Oecologia*, 1995, 102: 146–155
  - 93 Fontes-Puebla A A, Borrego E J, Kolomiets M V, et al. Maize biochemistry in response to root herbivory was mediated by domestication, spread, and breeding. *Planta*, 2021, 254: 70
  - 94 Lennon J R, Krakowsky M, Goodman M, et al. Identification of teosinte alleles for resistance to southern leaf blight in near isogenic maize lines. *Crop Sci*, 2017, 57: 1973–1983
  - 95 Niazi I A K, Rafique A, Rauf S, et al. Simultaneous selection for stem borer resistance and forage related traits in maize (*Zea mays* ssp. *mays* L.) × teosinte (*Zea mays* ssp. *mexicana* L.) derived populations. *Crop Protect*, 2014, 57: 27–34
  - 96 Ramirez D A. Gene introgression in maize (*Zea mays* ssp *mays* L.). *Philipp J Crop Sci*, 1997, 22: 51–63
  - 97 Wang H, Hou J, Ye P, et al. A teosinte-derived allele of a MYB transcription repressor confers multiple disease resistance in maize. *Mol Plant*, 2021, 14: 1846–1863
  - 98 Wang Q J. Evaluation of breeding potential and dissection of genetic basis of stress related traits for maize-teosinte distant hybridization populations (in Chinese). Doctor Dissertation. Chengdu: Sichuan Agricultural University, 2019 [汪青军. 玉米与大刍草远缘杂交群体育种潜力评估及抗逆性状遗传基础解析. 博士学位论文. 成都: 四川农业大学, 2019]
  - 99 Chavan S, Smith S M. A rapid and efficient method for assessing pathogenicity of *Ustilago maydis* on maize and teosinte lines. *J Vis Exp*, 2014, 83: e50712
  - 100 Watanabe K, Takahashi H, Sato S, et al. A major locus involved in the formation of the radial oxygen loss barrier in adventitious roots of teosinte *Zea nicaraguensis* is located on the short-arm of chromosome 3. *Plant Cell Environ*, 2017, 40: 304–316
  - 101 Pedersen O, Nakayama Y, Yasue H, et al. Lateral roots, in addition to adventitious roots, form a barrier to radial oxygen loss in *Zea nicaraguensis* and a chromosome segment introgression line in maize. *New Phytol*, 2020, 229: 94–105
  - 102 Farias-Rivera L A, Hernandez-Mendoza J L, Molina-Ochoa J, et al. Effect of leaf extracts of teosinte, *Zea diploperennis* L., and a Mexican maize variety, criollo ‘uruapeño’, on the growth and survival of the fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae). *Florida Entomol*, 2003, 86: 239–243
  - 103 Wei W H, Qin R, Song Y C, et al. Location and analysis of introgressed segments in the parthenogenetic progenies of *Zea mays* × *Z. diploperennis* by GISH. *J Integr Plant Biol*, 2002, 44: 373–376
  - 104 Findley W R, Nault L R, Styer W E, et al. Inheritance of maize chlorotic dwarf virus resistance in maize × *Zea diploperennis* backcrosses. *Maize News Lett*, 1982, 56: 165–166
  - 105 Shavrukov Y, Sokolov V. Maize-gamagrass interspecific hybrid, *Zea mays* × *Tripsacum dactyloides*, shows better salinity tolerance and higher Na<sup>+</sup> exclusion than maize and sorghum. *Int J Res Sci Technol*, 2015, 4: 128–133
  - 106 Jatimlansky J R, García M D, Molina M C. Response to chilling of *Zea mays*, *Tripsacum dactyloides* and their hybrid. *Biol Plant*, 2004, 48: 561–567
  - 107 Eubanks M. A genetic bridge to utilize *Tripsacum* germplasm in maize improvement. *Maydica*, 2006, 51: 315–327
  - 108 Gitz III D C, Baker J T, Stout J E, et al. Suitability of eastern gamagrass for *in situ* precipitation catchment forage production in playas. *Agron J*, 2013, 105: 907–914
  - 109 Hooker A L. Resistance to *Helminthosporium turcicum* from *Tripsacum floridanum* incorporated into corn. *Maize Genet Coop News Lett*, 1981, 55: 87–88
  - 110 Tian J, Wang C, Xia J, et al. Teosinte ligule allele narrows plant architecture and enhances high-density maize yields. *Science*, 2019, 365: 658–664
  - 111 Chen W, Chen L, Zhang X, et al. Convergent selection of a WD40 protein that enhances grain yield in maize and rice. *Science*, 2022, 375: eabg7985
  - 112 Guo L, Wang X, Zhao M, et al. Stepwise cis-regulatory changes in *ZCN8* contribute to maize flowering-time adaptation. *Curr Biol*, 2018, 28: 3005–3015.e4
  - 113 Huang C, Sun H, Xu D, et al. *ZmCCT9* enhances maize adaptation to higher latitudes. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2018, 115: E334–E341
  - 114 Zheng P, Allen W B, Roesler K, et al. A phenylalanine in *DGAT* is a key determinant of oil content and composition in maize. *Nat Genet*, 2008,

40: 367–372

- 115 Fang H, Fu X, Wang Y, et al. Genetic basis of kernel nutritional traits during maize domestication and improvement. *Plant J*, 2020, 101: 278–292
- 116 Lennon J R, Krakowsky M, Goodman M, et al. Identification of alleles conferring resistance to gray leaf spot in maize derived from its wild progenitor species teosinte. *Crop Sci*, 2016, 56: 209–218
- 117 Zhang X, Yang Q, Rucker E, et al. Fine mapping of a quantitative resistance gene for gray leaf spot of maize (*Zea mays* L.) derived from teosinte (*Z. mays* ssp. *parviglumis*). *Theor Appl Genet*, 2017, 130: 1285–1295
- 118 Ma A, Qiu Y, Raihan T, et al. The genetics and genome-wide screening of regrowth loci, a key component of perennialism in *Zea diploperennis*. *G3-Genes Genom Genet*, 2019, 9: 1393–1403
- 119 Doebley J, Stec A, Gustus C. *Teosinte branched1* and the origin of maize: Evidence for epistasis and the evolution of dominance. *Genetics*, 1995, 141: 333–346
- 120 Hufford M B, Xu X, van Heerwaarden J, et al. Comparative population genomics of maize domestication and improvement. *Nat Genet*, 2012, 44: 808–811
- 121 Wang Q, Jiang Y, Liao Z, et al. Evaluation of the contribution of teosinte to the improvement of agronomic, grain quality and yield traits in maize (*Zea mays*). *Plant Breed*, 2019, 139: 589–599
- 122 Liu J, Yan J B. A teosinte rare allele increases maize plant density and yield (in Chinese). *Chin Bull Bot*, 2019, 54: 554–557 [刘杰, 严建兵. 大刍草稀有等位基因促进玉米密植高产. *植物学报*, 2019, 54: 554–557]
- 123 Cai L, Li K, Yang X, et al. Identification of large-effect QTL for kernel row number has potential for maize yield improvement. *Mol Breed*, 2014, 34: 1087–1096
- 124 Yu H, Li J Y. The gold will glitter wherever it is: Convergent selection in maize and rice (in Chinese). *Chin Bull Bot*, 2022, 57: 1–4 [余泓, 李家洋. 是金子无论在何处都发光: 玉米和水稻驯化中的趋同选择. *植物学报*, 2022, 57: 1–4]
- 125 Swarup S, Timmermans M C P, Chaudhuri S, et al. Determinants of the high-methionine trait in wild and exotic germplasm may have escaped selection during early cultivation of maize. *Plant J*, 1995, 8: 359–368
- 126 Wang L, Xu C, Qu M, et al. Kernel amino acid composition and protein content of introgression lines from *Zea mays* ssp. *mexicana* into cultivated maize. *J Cereal Sci*, 2008, 48: 387–393
- 127 Flint-Garcia S A, Bodnar A L, Scott M P. Wide variability in kernel composition, seed characteristics, and zein profiles among diverse maize inbreds, landraces, and teosinte. *Theor Appl Genet*, 2009, 119: 1129–1142
- 128 Hopkins C G. Improvement in the chemical composition of the corn kernel. *J Am Chem Soc*, 1899, 21: 1039–1057
- 129 Dudley J W, Lambert R J. 100 generations of selection for oil and protein in corn. *Plant Breed Rev*, 2004, 24: 79–110
- 130 Yang X H, Li J S. High-oil maize genomics. In: Bennetzen J, Flint-Garcia S, Hirsch C, et al., eds. *The Maize Genome*. Cham: Springer, 2018. 305–317
- 131 Chai Y, Hao X, Yang X, et al. Validation of *DGAT1-2* polymorphisms associated with oil content and development of functional markers for molecular breeding of high-oil maize. *Mol Breed*, 2012, 29: 939–949
- 132 Pan Q, Li L, Yang X, et al. Genome-wide recombination dynamics are associated with phenotypic variation in maize. *New Phytol*, 2016, 210: 1083–1094
- 133 Cai Y T. Cloning and functional study of *DROs* from maize and Mexico teosinte (in Chinese). Master Dissertation. Chengdu: Sichuan Agricultural University, 2019 [蔡云婷. 玉米与墨西哥大刍草中*DROs*克隆及功能研究. 硕士学位论文. 成都: 四川农业大学, 2019]
- 134 Chu C C, Wang Y, Wang E T. Improving the utilization efficiency of nitrogen, phosphorus and potassium: current situation and future perspectives (in Chinese). *Sci Sin Vitae*, 2021, 51: 1415–1423 [储成才, 王毅, 王二涛. 植物氮磷钾养分高效利用研究现状与展望. *中国科学: 生命科学*, 2021, 51: 1415–1423]
- 135 Huang Y, Huang W, Meng Z, et al. Megabase-scale presence-absence variation with *Tripsacum* origin was under selection during maize domestication and adaptation. *Genome Biol*, 2021, 22: 237
- 136 Maag D, Erb M, Bernal J S, et al. Maize domestication and anti-herbivore defences: Leaf-specific dynamics during early ontogeny of maize and its wild ancestors. *PLoS One*, 2015, 10: e0135722
- 137 Heaney R K, Fenwick G R, Mithen R F, et al. Glucosinolates of wild and cultivated *Brassica* species. *Phytochemistry*, 1987, 26: 1969–1973
- 138 Coley P D, Bryant J P, Chapin Iii F S. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*, 1985, 230: 895–899
- 139 Mueller D S, Wise K A, Sisson A J, et al. Corn yield loss estimates due to diseases in the United States and Ontario, Canada from 2012 to 2015. *Plant Health Prog*, 2016, 17: 211–222
- 140 Gadag R N, Bhat J S, Mukri G, et al. Resistance to biotic stress: Theory and applications in maize breeding. In: Kole C, eds. *Genomic Designing for Biotic Stress Resistant Cereal Crops*. Cham: Springer, 2021. 129–175
- 141 Soto-Gómez D, Pérez-Rodríguez P. Sustainable agriculture through perennial grains: Wheat, rice, maize, and other species. A review. *Agric Ecosyst Environ*, 2022, 325: 107747

- 142 DeHaan L, Larson S, López-Marqués R L, et al. Roadmap for accelerated domestication of an emerging perennial grain crop. *Trends Plant Sci*, 2020, 25: 525–537
- 143 Murray S C, Jessup R W. Breeding and genetics of perennial maize: Progress, opportunities and challenges. In: Batello C, Wade L, Cox S, eds. *Perennial Crops for Food Security*. Rome: Proceedings of the FAO Expert Workshop, 2013. 103–111
- 144 Emerson R A, Beadle G W. A fertile tetraploid hybrid between *Euchlaena perennis* and *Zea mays*. *Am Natist*, 1930, 64: 190–192
- 145 Shaver D L. Perennialism in *Zea*. *Genetics*, 1964, 50: 393–406
- 146 Iltis H H, Doebley J F, Guzman M. R, et al. *Zea diploperennis* (Gramineae): A new teosinte from Mexico. *Science*, 1979, 203: 186–188
- 147 Feng Y C, Tang Q L, Rong T Z. Comparisons on forage yield and feeding value between *Zea mexicana*, Yucao2 and Chuandan14-*Zea mexicana* hybrid (in Chinese). *J Maize Sci*, 2011, 19: 68–72 [冯云超, 唐祈林, 荣廷昭. 玉草2号、川单14×墨西哥大刍草和墨西哥大刍草产量和饲用价值比较. *玉米科学*, 2011, 19: 68–72]
- 148 Rong T Z, Tang Q L. Breeding and utilization of SAUMZ 1, a new forage maize variety with good quality and higher yield (in Chinese). *Guizhou Agric Sci*, 2007, 35: 7–9 [荣廷昭, 唐祈林. 优质高产新型饲草玉米SAUMZ 1号的选育与利用. *贵州农业科学*, 2007, 35: 7–9]
- 149 Ren Y, Tang Q L, Cao M J, et al. Studies on forage nutritive value of forage maize (in Chinese). *J Plant Genet Resour*, 2005, 6: 444–447 [任勇, 唐祈林, 曹墨菊, 等. 新选育饲草玉米品系饲用营养价值初步研究. *植物遗传资源学报*, 2005, 6: 444–447]
- 150 Kindiger B, Sokolov V, Dewald C. A comparison of apomictic reproduction in eastern gamagrass (*Tripsacum dactyloides* (L.) L.) and maize-*Tripsacum* hybrids. *Genetica*, 1996, 97: 103–110
- 151 Li H X, Cheng M J, Su Y G, et al. Chromosomal composition and forage production potential of Yuqilin 58 (in Chinese). *Acta Pratac Sin*, 2015, 24: 157–163 [李华雄, 程明军, 苏月贵, 等. 新型饲草玉淇淋58的性状、遗传及饲草潜力. *草业学报*, 2015, 24: 157–163]
- 152 Jägermeyr J, Müller C, Ruane A C, et al. Climate impacts on global agriculture emerge earlier in new generation of climate and crop models. *Nat Food*, 2021, 2: 873–885
- 153 Araus J L, Kefauver S C. Breeding to adapt agriculture to climate change: Affordable phenotyping solutions. *Curr Opin Plant Biol*, 2018, 45: 237–247
- 154 Zsögön A, Peres L E P, Xiao Y, et al. Enhancing crop diversity for food security in the face of climate uncertainty. *Plant J*, 2022, 109: 402–414
- 155 Huang X, Huang S, Han B, et al. The integrated genomics of crop domestication and breeding. *Cell*, 2022, 185: 2828–2839
- 156 de Lange E S, Balmer D, Mauch-Mani B, et al. Insect and pathogen attack and resistance in maize and its wild ancestors, the teosintes. *New Phytol*, 2014, 204: 329–341
- 157 Sun Y, Shang L, Zhu Q H, et al. Twenty years of plant genome sequencing: Achievements and challenges. *Trends Plant Sci*, 2022, 27: 391–401
- 158 Liu J, Fernie A R, Yan J. The past, present, and future of maize improvement: Domestication, genomics, and functional genomic routes toward crop enhancement. *Plant Commun*, 2020, 1: 100010
- 159 Liang Y, Liu H J, Yan J, et al. Natural variation in crops: Realized understanding, continuing promise. *Annu Rev Plant Biol*, 2021, 72: 357–385
- 160 Araus J L, Cairns J E. Field high-throughput phenotyping: The new crop breeding frontier. *Trends Plant Sci*, 2014, 19: 52–61
- 161 Fernie A R, Alseekh S, Liu J, et al. Using precision phenotyping to inform *de novo* domestication. *Plant Physiol*, 2021, 186: 1397–1411
- 162 Yan J, Xu Y, Cheng Q, et al. LightGBM: Accelerated genomically designed crop breeding through ensemble learning. *Genome Biol*, 2021, 22: 271
- 163 Yu H, Li J. Breeding future crops to feed the world through *de novo* domestication. *Nat Commun*, 2022, 13: 1171
- 164 Yu H, Lin T, Meng X, et al. A route to *de novo* domestication of wild allotetraploid rice. *Cell*, 2021, 184: 1156–1170.e14
- 165 Li T, Yang X, Yu Y, et al. Domestication of wild tomato is accelerated by genome editing. *Nat Biotechnol*, 2018, 36: 1160–1163
- 166 Zobrist J D, Martin-Ortigosa S, Lee K, et al. Transformation of teosinte (*Zea mays* ssp. *parviglumis*) via biolistic bombardment of seedling-derived callus tissues. *Front Plant Sci*, 2021, 12: 773419



Summary for “玉米野生近缘种属研究利用进展”

## Advances in research and utilization of maize wild relatives

Yingzheng Li<sup>1</sup>, Xu Yan<sup>2</sup>, Xiaofeng Li<sup>1</sup>, Yulin Cheng<sup>1</sup>, Wansong Li<sup>1</sup>, Lulu Xu<sup>1</sup>, Jianmei He<sup>1</sup>, Tingzhao Rong<sup>1</sup> & Qilin Tang<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup> Maize Research Institute, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China;

<sup>2</sup> Sericulture Research Institute, Sichuan Academy of Agricultural Sciences, Nanchong 637000, China

\* Corresponding author, E-mail: [tangqilin71@163.com](mailto:tangqilin71@163.com)

Maize (*Zea mays* ssp. *mays*,  $2n=2x=20$ ), which belongs to the *Zea* genera of the Maydeae tribe of the Gramineae family, is an important crop in guaranteeing national food security due to its high grain yield, forage yield and nutritive value for human food and animal feed as well as its use as an industrial material. The development and application of hybrid breeding, generous use of pesticides and fertilizers, and continuous improvement of cultivation techniques have greatly improved the yield of maize in the past several decades. However, this growth in yield has been declining. Meanwhile, the occurrence of recent extreme weather events threatens maize production. In addition, due to prevailing crop breeding practices, yield-related traits have been focused on by plant breeders, which led to narrowing genetic diversity of maize germplasm, severe cultivar homogeneity, and poor resistance to biotic and abiotic stress. Therefore, it is of the utmost importance to cultivate newer maize varieties that are highly adaptable to unfavorable environments, along with high yielding and excellent quality. Crop wild relatives (CWRs) appear promising in enhancing the genetic diversity of cultivated crops. The wild relatives of maize, such as teosinte and *Tripsacum* L., contain abundant genetic variation and excellent resistance to salt, cold, disease, and insect. They are a treasure for maize breeding and mining excellent exogenous gene resources. In this review, we will first discuss the phylogeny and cross-compatibility of maize and its wild relatives. Although previous studies have investigated the phylogeny and cross-compatibility of maize, teosinte and *Tripsacum* L. in detail, the phylogeny and cross-compatibility of maize and its wild relatives have recently been further clarified based on phenotypic, molecular geographic, and genomic evidence. Secondly, we will describe the advances in genomics of maize and its wild relatives. Over the past decade, reference genome or transcriptome sequences have been obtained for numerous crops. However, genomic studies of CWRs have trailed behind those of domesticated and other model plants. The opportunities afforded by CWRs reference genomes are only now beginning to be realized thanks to diminishing cost of next-generation sequencing technologies making population-scale data feasible. Thirdly, we will systematically cover the recent successful utilization of maize wild relatives in maize breeding for improvements in yield and quality, biotic and abiotic stress resistance, perennial maize, and forage maize. These success examples demonstrate that maize wild relatives are effective and valuable to feed back into the improvement of maize. Lastly, we will discuss the future development and research direction of maize wild relatives. It is urgent to strengthen the collection, protection and genome sequencing of maize wild relatives, and establish maize-teosinte mapping populations, including classic F<sub>2</sub>, backcross, chromosome segment substitution line, and recombinant inbred line (RIL). Molecular markers based on the genome and transcriptome of maize and its wild relatives will be utilized to construct linkage maps and to map QTLs or genes. The cross between maize and *Tripsacum* is extremely difficult under the natural state, but the polyploid as bridge material (such as MTP, a maize-*T. dactyloides*-*Z. perennis* allohexaploid) can transfer *T. dactyloides* genes introgressed into maize. *De novo* domestication of maize wild relatives via gene editing technology, functional genomics and bioinformatics will accelerate maize improvement. This review aims to provide important insights into how maize wild relatives can be utilized as a powerful gene pool for improving maize varieties and guaranteeing national food security.

**crop wild relatives (CWRs), genetic diversity, maize, teosinte, *Tripsacum***

doi: [10.1360/TB-2022-0669](https://doi.org/10.1360/TB-2022-0669)