



生物育种技术助力作物杂种优势利用

魏珣^{1,2†}, 李紫文^{1,2†}, 祝蕾¹, 董振营¹, 张娟^{1,2}, 田甜¹, 吴锁伟^{1,2}, 龙艳^{1,2}, 安学丽^{1,2}, 万向元^{1,2*}

1. 北京科技大学生物农业研究院, 玉米生物育种北京市重点实验室, 主要作物生物育种北京市工程实验室, 北京 100083

2. 北京中智生物农业国际研究院, 北京 100192

† 同等贡献

* 联系人, E-mail: wanxiangyuan@ustb.edu.cn

2025-02-28 收稿, 2025-04-24 修回, 2025-05-08 接受, 2025-05-08 网络版发表

国家重点研发计划(2022YFF1003501, 2022YFF1002400, 2023YFF1002300)和北京市科技新星计划(20240484605)资助

摘要 杂种优势是现代作物改良的重要理论与技术基础, 其利用推动了农业生产力的显著提升. 生物技术与育种技术的快速发展和融合, 极大地丰富了杂种优势的研究手段与应用深度. 本研究以“第一届全国作物杂种优势与生物育种学术大会”报告为基础, 系统综述了作物杂种优势与生物育种的研究进展, 回顾了作物杂种优势机理解析、杂种优势利用技术的发展历史, 探讨了作物生殖发育与雄性不育机制研究及其在杂种优势利用中的作用. 重点总结了决定作物产量、生产效率以及调控胁迫条件下作物生长发育等重要性状的关键基因. 分析了基因组解析在生物育种中的应用实践, 以及基因编辑、合成生物学等现代生物育种技术的集成化与应用推广对提升育种效率的深远影响. 此外, 本文还阐明了通过提高种子质量、提高育种区域特异性以及提高育种主体水平等方面发展作物种业新质生产力的路径. 最后, 提出解析杂种优势形成的分子机制、释放基因编辑技术应用潜力、利用人工智能和大数据技术优化生物育种范式、关注环境适应性气候变化对育种工作的影响等是未来作物杂种优势与生物育种研究的发展方向, 以期为保障粮食安全、农业可持续发展提供理论研究与技术应用的参考.

关键词 作物, 杂种优势, 生物育种, 生殖发育, 雄性不育, 种业新质生产力

随着全球人口增长与气候变化等多重因素的影响, 粮食安全问题日益严峻, 作物杂种优势的研究和生物育种技术的融合成为推动现代农业可持续发展的重要途径之一^[1]. 杂种优势利用不仅可提高作物产量和抗逆性, 还可优化资源利用效率和降低农业生产的环境影响, 为保障国家粮食安全和农业绿色发展提供理论基础和技术支撑^[2]. 作物杂种优势的形成机理涉及复杂的遗传调控网络、发育过程以及作物与环境的相互作用, 而生物育种技术为解析这些复杂机制提供了新工具^[3]. 近年来, 针对作物生殖发育及雄性不育机制的深入研究, 不仅进一步揭示了育性调控的分子基础, 还推动了杂种优势利用模式的创新和效率提升^[4]. 此外, 结

合基因组解析与关键功能基因挖掘方面的研究成果, 生物育种技术正通过精准的性状改良手段, 加速作物遗传多样性扩展与优异种质创新^[5]. 基因编辑、全基因组选择和合成生物学等技术的整合, 使作物能够在更短时间内实现更高效的遗传改良和环境适应性优化, 从而显著提高粮食生产的系统韧性^[6].

本文以“第一届全国作物杂种优势与生物育种学术大会”的精彩报告为基础, 按照大会学术版块设计的思路(图1), 分别总结了“十四五”重点研发计划“农作物育性与生殖发育分子调控机制”项目交流报告、作物关键基因挖掘与基因组解析、作物生物育种与新质生产力发展三大方向六大板块的56个报告内容(报告视

引用格式: 魏珣, 李紫文, 祝蕾, 等. 生物育种技术助力作物杂种优势利用. 科学通报, 2025, 70: 3017–3034

Wei X, Li Z, Zhu L, et al. Harnessing biotechnology to promote the utilization of crop heterosis (in Chinese). Chin Sci Bull, 2025, 70: 3017–3034, doi: 10.1360/TB-2025-0218

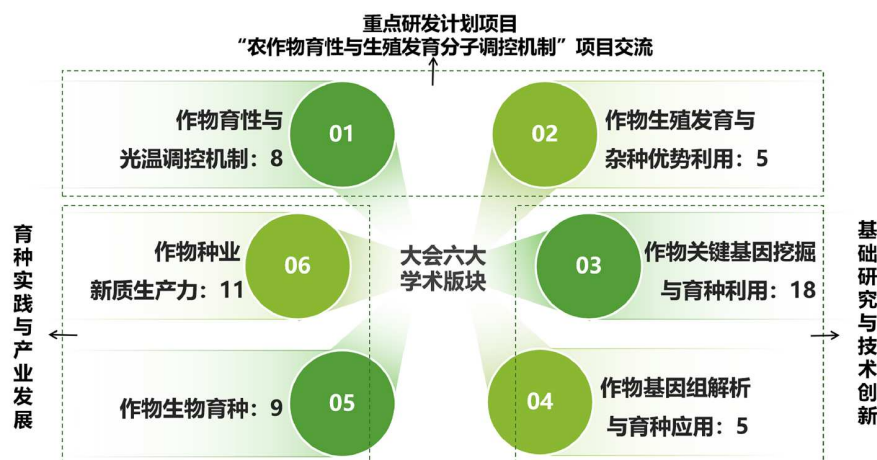


图 1 第一届全国作物杂种优势与生物育种学术大会学术版块与各版块报告数量

Figure 1 Academic sections and the number of presentations in each section at the First National Conference on Crop Heterosis and Bio-breeding of China

频可登录大会官方网站回访问看, <https://hycbb.ustb.edu.cn/sphy/sphf/index.htm>). 据此综述了作物杂种优势的形成机理及其生物育种应用的研究进展, 特别强调了基因组技术、生物育种技术集成与应用对现代农业高质量发展的推动作用, 以期通过对大会专家报告的总结凝练, 反映本领域最新研究进展, 为国家粮食安全和全球农业食物系统可持续发展提供科学参考。

1 作物杂种优势形成机理

杂种优势形成机理非常复杂, 解释其机理的经典假说很早就被提出, 如“显性假说”“超显性假说”和“上位性假说”^[7]; 随着新技术和新方法的采用, 杂种优势形成机理研究取得了显著进展, 推动了杂种优势在不同作物中的应用(图2)。水稻和玉米是较早利用杂种优势的两大作物。我国在杂交水稻研究和应用领域一直保持世界领先水平。从1926年开始, 丁颖进行了栽培稻及野生稻间以及栽培稻种间杂交试验工作, 并先后育成了一批水稻新品种, 开启了我国水稻杂交育种历程。水稻雄性不育材料的发现和应用极大地推动了杂种优势的育种应用。1966年, 袁隆平首次提出了水稻具有杂种优势; 随后, 以袁隆平为代表的中国科学家在1973年实现了杂交水稻三系配套; 1981年, 石明松提出两用不育系概念, 开启了我国两系法杂交水稻育种技术的新纪元。玉米中, 美国于1926年开始双交种的商业化推广, 并于1963年开始单交种的推广。我国于1963年育成并开始推广玉米单交种新单1号, 实现了玉米单交种生

产应用与美国同步。随后, 分子标记辅助选择等技术促进了杂交种的选育和改良。在基因组学时代, 马铃薯杂种“优薯1号”^[8]的育成表明基因组设计和基因编辑技术可极大促进作物杂种优势的利用(图2)。

玉米和水稻是杂种优势最强、杂交育种应用最成功的两大作物, 也是杂种优势机理研究最多的两大作物。近年来, 随着基因组学、大数据和人工智能的迅速发展, 杂种优势机理解析研究呈现出多组学贯通、多数据融合、多学科交叉的特点, 取得了一些重要进展。

通过基因组测序等基因组学方法解析强杂种优势双亲或代表性优势群的遗传信息, 以及通过全基因组关联分析(genome wide association study, GWAS)发掘重要性状关联位点, 为基因组水平上解析和利用作物杂种优势提供了重要参考。在玉米中, 北京市农林科学院赵久然团队通过系统研究黄早四四种质的基因组信息, 明确了黄早四来源于塘四平头与黄四平头天然杂交后又回交了一次塘四平头再经人工自交选育的历程, 破解了黄早四自交系的来源之谜^[9]; 华南农业大学王海洋团队采用基因组学方法, 解析了不同年代玉米育种材料中母本群和父本群的演化规律、有利等位基因频率演变、杂优模式与遗传距离关系等问题, 揭示了玉米杂种优势群的演化规律和杂种优势的基因组学规律, 并挖掘出新的杂种优势位点^[10]。在水稻中, 中国科学院上海生命科学研究院韩斌团队通过对一千余份杂交稻品种和17套代表性遗传群体进行田间产量性状测定和分析, 系统鉴定出控制水稻杂种优势的主要基因位点,

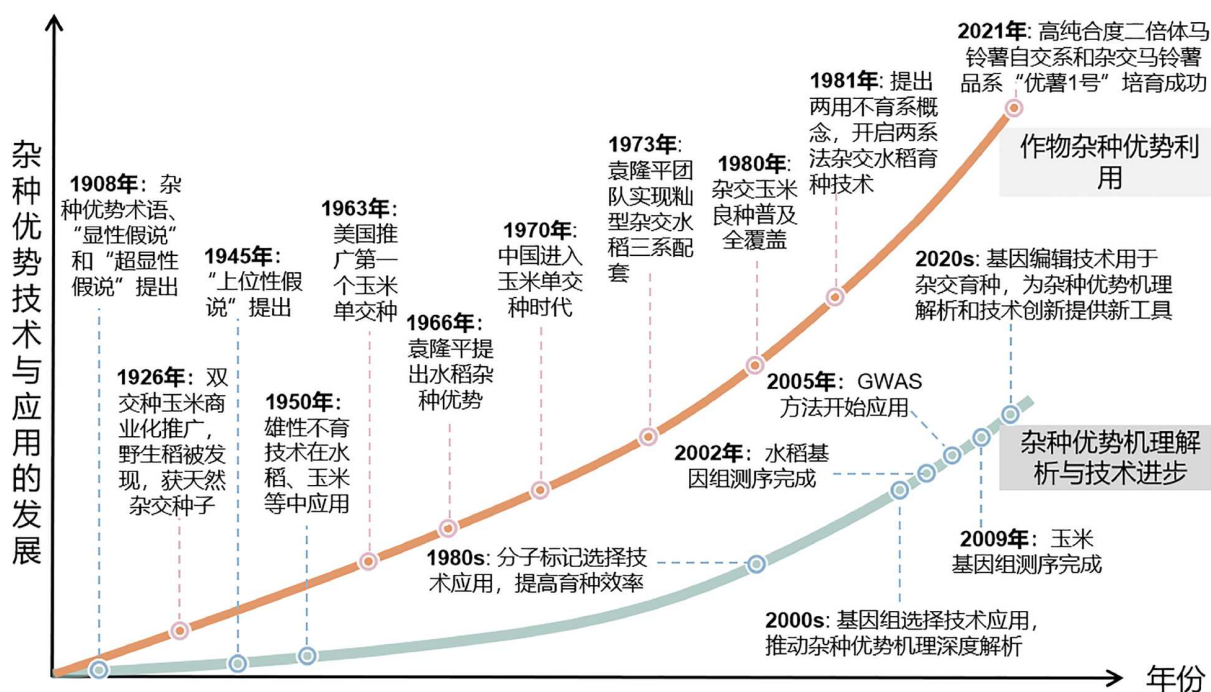


图2 作物杂种优势利用技术与应用的发展历史

Figure 2 History of technologies and applications in crop heterosis utilization

发现水稻产量杂种优势主要源于不完全显性效应^[11]。

通过基因组和转录组等多组学大数据融合分析进一步推动了杂种优势机理研究中创新成果的产生。在玉米中,中国农业科学院李新海团队通过转录组水平研究,发现杂交种中存在基因表达互补模式,可促进杂种优势形成^[12],为在基因表达层面理解杂种优势形成提供了新证据;华中农业大学严建兵团队通过大规模测配试验产生四万多个杂交种,之后通过传统表型测定和机器学习结合的方法获得表型数据,再通过全基因组关联分析方法,发现杂交种中基因的显性互补作用可以解除亲本中基因间的抑制性互作,从而产生杂种优势^[13],显示了机器学习等人工智能技术对作物杂种优势研究的推动作用。在水稻中,华中农业大学张启发团队通过分析杂交稻4个条件下3种组织的转录组数据,发现杂交种能在特定的时空条件下选择性地表达有益的等位基因,从而表现出杂种优势,进而提出“方向变换的等位基因特异表达假说”^[14];湖南杂交水稻研究中心袁定阳团队通过基因组和转录组分析相结合,通过分析水稻配组规律、亲本变异差异频率、重要基因单倍型组合和等位基因特异表达等,解析了水稻杂种优势形成的机理^[15];中国农业大学李自超和张洪亮

团队通过杂交种数量性状位点(quantitative trait locus, QTL)分析、转录组分析、模拟计算及实验验证等方法,基于水稻杂种优势的遗传基础,发现杂交种中非加性效应是由于亲本中纯合等位基因功能不能完全发挥,但杂交种中某一个等位基因功能可以充分发挥,从而表现出部分显性、显性甚至超显性效应,进而提出了解释杂种优势发生的“不充分背景下纯合子功能不足模型”^[16]。在拟南芥中,北京大学邓兴旺团队以Col-0生态型为母本配置200个杂交组合,通过对生物量的基因组关联分析和代表性杂交组合的转录组分析,发现杂种优势相关候选基因显著富集于胁迫响应相关通路,且这些基因的表达在强优势组合中被显著抑制,在弱优势组合中则保持稳定,据此提出“生长与抗性平衡”影响拟南芥生物量杂种优势,为理解作物杂种优势提供了可贵参考。

杂种优势基因挖掘和鉴定是在单基因水平上深入解析杂种优势形成机理的重要证据,也是分子设计育种时代高效利用杂种优势的遗传基础。在玉米中,河南农业大学汤继华团队通过定位克隆研究,发现了一个调控玉米穗粗的杂种优势位点 $hlEW2b$ ^[17],是玉米产量杂种优势基因挖掘和应用的重要成果。在水稻中,湖南

农业大学段美娟团队发现杂交稻CY1000同时具有父本来源的耐盐基因*OsAAT30P*, 又有母本来源的耐盐基因*OsWRKY72M*, 并通过*OsWRKY72-OsAAT30/OsG-STU26*模块的调控, 使得杂交稻的耐盐性表现出超显性效应^[18]. 在拟南芥中, 北京大学邓兴旺团队发现杂交种中一个水杨酸通路相关基因*CCA1*可于病原菌入侵后节律性的超高亲表达和超低亲表达, 导致积累水杨酸和促进光合作用并举, 从而产生抗病和生长的双向杂种优势, 为作物杂种优势基因利用提供了新思路^[19]. 此外, 杂种优势相关基因和位点挖掘新方法是杂种优势机理解析的重要技术. 华中农业大学章元明团队通过对关联分析中主效位点探测、环境互作和上位性检测时过多的方差组分进行压缩, 开发出3VmrMLM关联分析新方法, 提高了关联位点检测的准确性和敏感性, 为杂种优势位点检测提供了一个新的“利器”^[20].

总之, 作物杂种优势利用历史久远, 对作物杂种优势的机理解析研究正不断深入, 作物杂种优势基因挖掘成果层出不穷. 在研究内容上, 杂种优势新机制发现、新的重要基因挖掘以及对更深更根本层次规律的探索研究, 仍然是杂种优势机理解析的重要命题; 在研究方法上, 杂种优势机理解析已进入多组学、大数据和人工智能技术相结合的新时代, 并进一步通过这些技术的利用促进作物杂种优势机理和基因的育种应用.

2 作物生殖发育、雄性不育与杂种优势利用

杂种优势利用的前提是有效阻碍相同基因型亲本植株间自交, 或者克服亚种间甚至物种间的生殖隔离, 以产生杂合体 F_1 代. 这些问题的解决需要深入研究植物有性生殖的两个重要阶段——配子体发育和传粉受精. 雄性不育突变体的发现及其机理研究, 可用于创制不育系, 免除去雄步骤、极大简化杂交制种流程; 自交/异交不亲和机理研究和应用, 可在免除去雄步骤的同时节省大田隔离空间; 受精作用机制研究则有助于更强的物种间杂交种的创制和利用(图3).

2.1 作物雄性不育研究与杂种优势利用

植物雄性不育是指雄性器官不能产生功能正常的雄配子, 而营养器官和雌性器官发育和功能正常的现象. 导致雄性不育的因素包括基因突变等遗传因素和高温等逆境条件. 其中, 可遗传的植物雄性不育包括细胞质雄性不育(也称质核互作雄性不育)和细胞核雄性不育, 后者还包括环境稳定型核不育和环境敏感型核

不育等, 相关研究的理论创新可以带动雄性不育应用的技术突破, 提高作物杂种优势利用效率(图3). 另外, 高温导致的不可遗传的雄性不育对粮食安全造成巨大威胁, 需要通过抗逆育种克服其不利影响.

近年来, 在作物核不育、环境敏感型不育和细胞质不育的理论和应用研究方面, 我国科学家取得了一系列重要成果. 北京科技大学万向元团队通过正、反向遗传学策略, 批量挖掘玉米核雄性不育新基因42个, 并系统解析了其中部分关键基因的分子机理, 如*ZmMs7*^[21,22]、*ZmMs30*^[23]、*ZmMs33*^[24,25]、*ZmMs1*^[26]、*ZmMYB84*、*ZmPKSB*、*ZmTKPRI-1/-2*^[27,28]、*ZmENRI*^[29]、*ZmACSN2/3*^[29]等, 初步构建了玉米花药/花粉发育的分子调控网络^[26,30,31], 为基于调控网络的玉米核不育系智能分子设计提供了理论支撑. 中国农业大学/天津农学院金危危团队通过研究高温胁迫下茎尖分生组织的完整性和减数分裂细胞的抗逆性, 解析了玉米温敏无雄穗突变体*tml1-R*的分子作用机理^[32]. 上海师范大学杨仲南团队构建了拟南芥花药和花粉发育的调控通路DYT1-TDF1-AMS1-MS188-MS1; 提出缓慢发育是光温敏不育系育性恢复的共性机制, 鉴定了水稻和玉米光温敏雄性不育系, 并利用*tms15*成功将三系水稻转为两系^[33~35]. 中国科学院植物研究所漆小泉团队系统研究了生物合成萜类的关键酶2,3-环氧鲨烯环化酶, 其中*OsOSC12*功能缺失导致一种新型的湿度敏感型核雄性不育^[36]; 同时创建了小麦和玉米湿度敏感型核雄性不育材料, 为作物两系法制种提供了基因和种质资源^[37]. 南京农业大学杨守萍团队发现大豆细胞质雄性不育基因*ORF178*和*ORF261*影响线粒体基因组重排, 并克隆了育性恢复基因*PPR576*, 为大豆三系法杂交育种技术体系的建立奠定了基础^[38], 也是对早期水稻三系法杂交制种技术的继承和发展^[39].

在作物雄性不育取得理论突破的基础上, 雄性不育技术创新也取得了系列重要进展. 万向元团队创建了玉米新型工程不育技术体系——多控不育(multi-control sterility, MCS)^[22,23,40]和显性不育(dominant genic male sterility, DGMS)技术体系^[21], 对提高玉米等作物的杂交育种、制种和杂种优势利用效率具有巨大的推动作用. 玉米多控不育技术引入两个花粉失活基因和一个抗除草剂基因, 相对于国外同类的玉米SPT(seed production technology)核不育制种技术^[41], 转基因花粉传递率更低, 更加安全高效. 显性不育技术不受背景基因型限制, 可广泛用于玉米自交系改良; 显性不育杂交

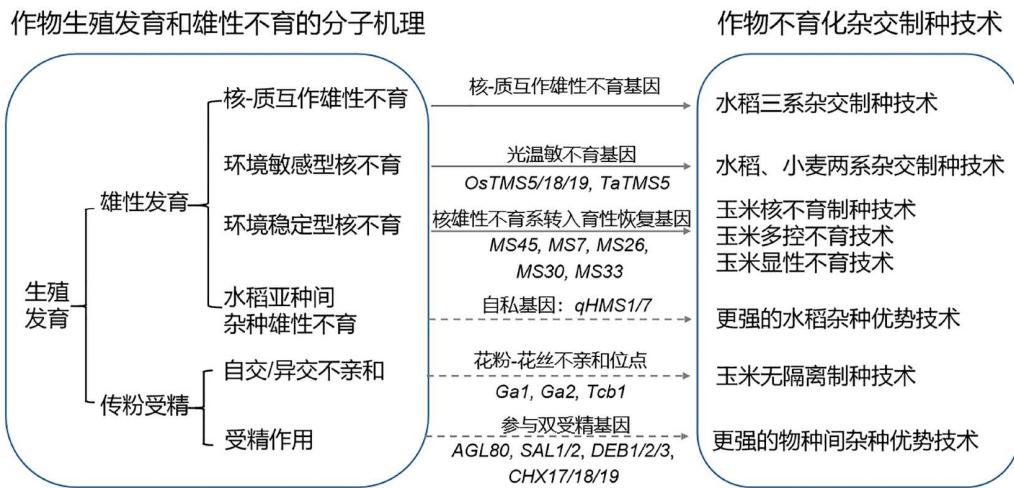


图3 作物生殖发育、雄性不育和异交不亲和基因及杂交制种技术与应用

Figure 3 Genes for crop reproductive development, male sterility, and cross-incompatibility, and their applications in hybrid seed production technologies

种与正常杂交种混种, 由于雄穗不育可以节约物质和能量, 使玉米籽粒增产15%~28%^[42]。同时, 该技术打破植物物种界限, 可用于水稻、小麦等不同作物显性核不育系的创制, 极大提高作物杂种优势利用效率。北京市农林科学院赵昌平团队基于BS型光温敏不育小麦, 成功创建了两系杂交小麦技术体系^[43,44]。南京农业大学管荣展团队开展了油菜低温不育系在杂种优势利用中的探索, 建立了油菜两系法杂交制种技术体系^[45,46]。

此外, 全球气候变暖加速, 高温败育导致的减产严重影响棉花、玉米等产业安全^[47]。华中农业大学张献龙/闵玲团队鉴定到*GhHRK*等13个参与高温下棉花花药发育及高温响应的基因并解析其分子调控网络^[48], 建立了分子育种体系, 应用于耐高温棉花种质改良和新品种选育。中国科学院植物研究所张梅团队解析了玉米核心耐热模块ZmHSF20-ZmHSF4-ZmCesA2通过调控纤维素合成进而调节耐热性的分子机制^[49]。这些研究为开展作物耐高温育种、提高杂种优势利用效率提供了重要参考。

2.2 作物传粉受精机制研究与杂种优势利用

被子植物的成功受精不仅是物种繁衍的基础, 也是作物产量形成的基础, 受到精细的调控。在模式植物拟南芥中, 中国科学院遗传与发育生物学研究所李红菊团队发现MADS-box蛋白AGL80通过转录抑制机制, 决定中央细胞的命运, 保障胚乳细胞的发生, 同时介导花粉管吸引^[50]。此外, 还发现了新的花粉管吸引机制,

在助细胞系统失活受精失败后, 中央细胞可作为后备机制保障受精^[51]。花粉管类受体激酶DEB1/2/3通过Ca²⁺信号调控花粉管爆破释放精细胞^[52,53], K⁺转运蛋白CHX17/18/19调控精细胞的渗透势, 维持精细胞形态, 保障被释放的精细胞不会吸水涨破, 从而确保双受精完成^[54]。植物受精机制的解析为革新作物制种技术、打破生殖隔离扩展远缘杂交范围等提供了理论支撑(图3)。

水稻是我国重要的口粮作物, 打破种间、亚种间的生殖隔离, 提高杂种优势利用效率, 对保障我国粮食安全具有重要意义。南京农业大学万建民/余晓文团队以亚洲栽培稻、近缘野生种南方野生稻为材料构建分离群体, 鉴定到四个调控杂交种花粉育性的主效位点; 完成了其中两个主效位点*qHMS7*和*qHMS1*的基因克隆和机制解析, 阐明了水稻“自私基因”的遗传机制和F₁中配子选择性致死的机理^[55]。同时, 结合广亲和等位基因挖掘和基因编辑技术进行了水稻广亲和材料的创制, 为克服水稻籼粳亚种间杂种不育、实现杂种优势充分利用提供了重要的理论指导和材料基础。

玉米单向杂交不亲和性是一种限制玉米与大刍草之间以及玉米群体之间基因流动的合子前生殖屏障。中国科学院遗传与发育生物学研究所陈化榜团队确定了单向杂交不亲和性的三个遗传位点*Ga1*、*Ga2*和*Tcb1*的雄性和雌性决定因子, 并揭示了每个位点上单个雌性和多个雄性决定因子共同调节玉米单向杂交不亲和性的分子机制, 据此开发了玉米无隔离制种技

术^[56],可在杂交制种时免除“隔离区”设置,显著提高了土地利用效率 and 经济效益.

3 作物关键基因挖掘与生物育种利用

虽然目前已完成功能解析的基因还只是少数,但其应用也有效解决了生产中的部分难题,比如雄性不育基因对杂交制种和杂种优势利用的巨大促进作用。然而,在实际的生产过程中,还有许多决定作物产量(例如,籽粒发育)和影响生产效率(例如,生育期、养分利用)以及胁迫环境下调控作物生长发育(抗逆、抗病)的相关基因亟待挖掘和解析。目前,研究者从作物基因组中陆续挖掘到了调控这些性状的基因,并进行了相关的功能解析,部分基因已通过新种质的创制和新技术的利用,成功应用到作物育种中(图4)。

3.1 作物抗逆、养分高效及抗病基因挖掘及解析

目前,我国多个研究团队在作物抗逆、养分高效及抗病等性状的基因挖掘和功能解析方面取得了显著

进展, 这些基因参与调控活性氧自由基信号、激素信号、代谢平衡、免疫信号等途径, 这些研究成果为作物关键性状遗传改良提供了重要的理论依据和基因资源。

3.1.1 耐盐碱相关基因

盐胁迫是限制作物生长和产量的主要环境因素之一, 目前全球超过十亿公顷的盐渍化土壤不能被有效利用^[57], 在耕地有限的情况下, 充分挖掘盐碱地生产潜力具有重要现实意义。耐盐碱基因的挖掘与功能解析, 为培育耐盐碱作物品种、提高盐碱地农业生产力提供了关键突破口。

中国农业大学蒋才富团队围绕 Na^+ 吸收转运、跨膜 H^+ 梯度维持及渗透压平衡维持等耐盐碱调控的分子机制开展研究, 克隆一系列关键耐盐基因, 如 *ZmNC2*^[58]、*ZmESBL*^[59]和*ZmRR1*^[60], 并解析了玉米盐胁迫超敏感途径的组成及其耐盐功能^[61]。中国科学院遗传与发育生物学研究所谢旗团队通过GWAS定位克隆到一个控制禾本科作物负调控耐盐碱的关键因子

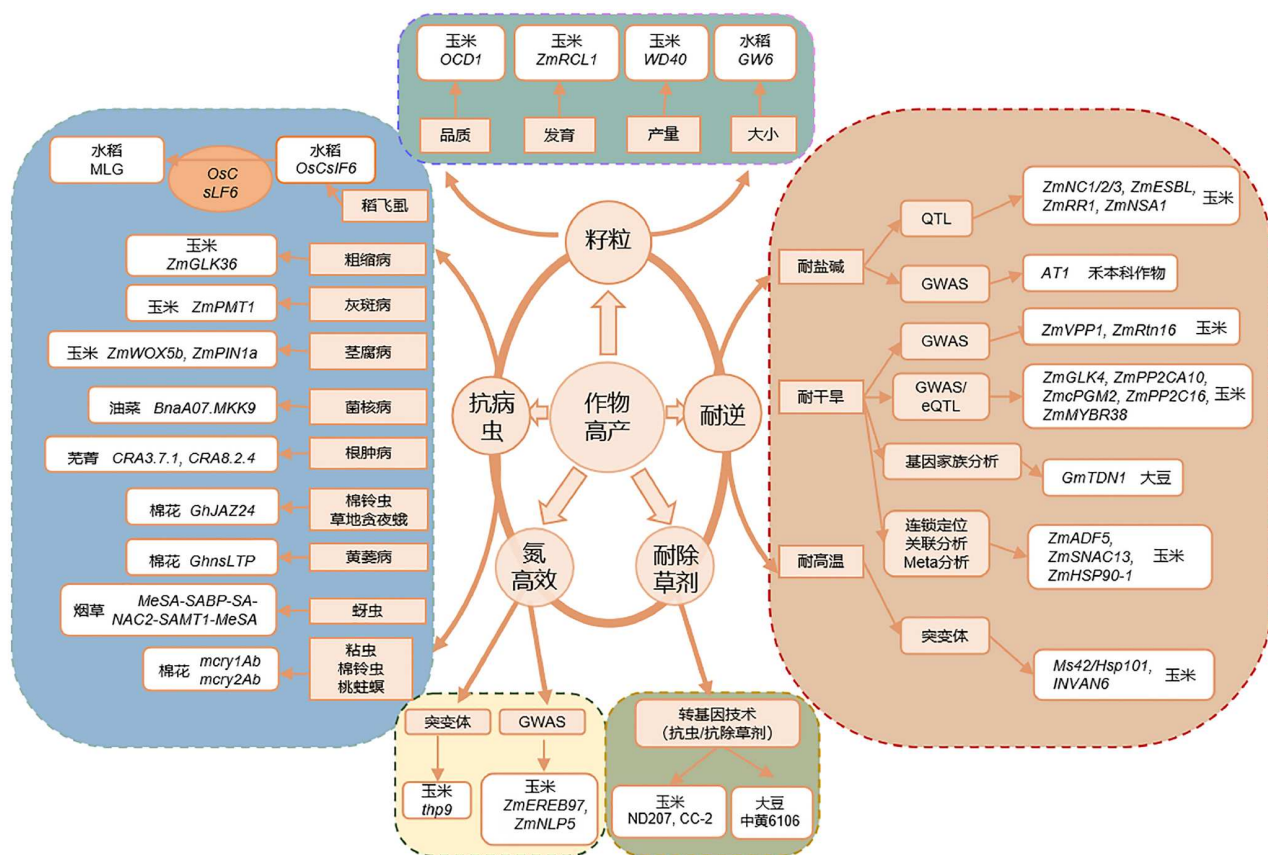


图 4 作物关键功能基因挖掘与生物育种利用

Figure 4 Identification of key functional genes in crops and their applications in biotechnology breeding

AT1, 并揭示了它通过影响水通道蛋白PIP2磷酸化来调节细胞中活性氧水平, 进而参与碱胁迫响应的分子机理^[62], 该成果被评为“2023年度中国科学十大进展”之一。

3.1.2 耐干旱相关基因

干旱是影响农业生产的主要灾害, 作为三大作物之一的玉米对干旱最为敏感。据统计, 干旱每年导致中国玉米产量平均减少25%^[63]。挖掘干旱相关新基因是培育玉米和其他作物新品种的重要方向。

中国农业大学秦峰团队通过GWAS鉴定出83个苗期耐旱性相关遗传位点, 其中*ZmVPP1*的5'非编码区一个SNP位点与耐旱性显著相关^[64]。此外, 分析了抗旱性优异的热带玉米种质资源材料CIMBL55基因组, 发现基因组包含*ZmABF4*等基因的耐旱性有益变异^[65], 为玉米抗旱性的遗传改良和分子设计育种提供了重要的靶点。华中农业大学代明球团队基于玉米自然群体, 利用正向遗传学的方法全面揭示了玉米响应干旱胁迫的内在(基因表达、sRNA积累、代谢积累等性状)和外在(RGB、HSI、CT等图像性状)应答反应及其在群体范围内的变异, 克隆了*ZmGLK44*^[66]、*ZmPP2CA10*^[67]、*ZmcPGM2*^[68]、*ZmMYBR38*^[69]等一批耐旱基因, 并开发了优良耐旱基因变异的分子标记。中国农业科学院李新海团队克隆了3个玉米耐旱基因*ZmHSP90-1*、*ZmADF5*和*ZmSNAC13*^[70], 并利用分子标记聚合的方法创制耐旱新种质。

除玉米外, 小麦耐旱基因挖掘也取得了进展。中国农业科学院作物科学研究所马有志团队解析了BES/BZR家族转录因子在小麦干旱响应中的作用机制, 并解析了BZR2调控小麦耐旱性和抗病性的分子途径^[71,72]。此外, 该团队将转录因子基因*GmTDN1*引入两个现代冬小麦品种中, 培育出了耐旱性和氮利用功效显著提升的小麦种质^[73]。

3.1.3 高温胁迫相关基因

选育耐高温作物种质可有效抵御高温可能造成的作物减产甚至死亡。当前已被克隆的玉米耐高温基因主要有*ZmVAMP726*、*ZmHsf01*、*ZmWRKY106*等, 它们参与调控植物生长发育、胁迫响应、ABA信号通路与植物抗氧化系统等途径。

了解温度依赖性生殖过程的遗传和分子机制对于提高作物对气候变化的适应性至关重要, 可为制定减轻高温胁迫对作物产量影响的策略提供新的途径。中国农业大学/天津农学院金危危团队先后发现了调控玉

米减数分裂耐热性的关键因子*Ms42/Hsp101*以及*IN-VAN6*, 揭示了雄性减数分裂细胞适应高温的遗传基础^[74,75]。

3.1.4 氮养分高效利用关键基因

氮肥是促进作物生长及提高作物产量的主要因素之一, 但是氮肥的持续高投入并未带来玉米产量的持续增长, 反而造成经济效益和生态效益下降。挖掘并利用氮高效基因可在减少氮肥投入的同时, 提高作物产量, 促进农业可持续发展。当前已被克隆的养分高效利用相关基因主要有*GRF4*、*NGR5*、*NRT1.1*、*MYB61*等, 它们参与调控赤霉素信号转导、硝酸盐信号等途径。

中国科学院分子植物科学卓越创新中心巫永睿团队从野生玉米中克隆了控制玉米高蛋白品质形成和氮素高效利用的关键基因*thp9*, 可提高玉米的氮同化效率, 大幅提升蛋白质含量^[76], 展示了通过引入野生祖先的遗传变异培育优质作物的巨大潜力。江苏省农业科学院种质资源与生物技术研究赵涵团队解析了氮调控相关基因*ZmEREB97*等在玉米根部硝酸盐吸收和氮供应方面的响应作用机制^[77], 并通过GWAS等手段对玉米氮响应基因和基因调控网络进行了分析和功能预测^[78]。

北京科技大学万向元团队基于多组学和大数据联合分析挖掘玉米等作物氮高效利用基因资源^[79,80], 最终筛选了345个氮高效利用候选基因/位点, 为深入研究玉米等作物氮高效利用分子机理和选育氮高效品种提供了重要基因资源。

3.1.5 抗病虫关键基因

病虫害可导致作物产量降低、品质下降, 甚至威胁食品安全, 解析病原生物与作物的互作机制对发展有效的防治策略意义重大。当前已被克隆的玉米抗病相关基因主要有*ZmWAKL*、*ZmAuxRPI*、*ZmCCoAOMT2*和*ZmGA2ox7.3*等, 它们参与调控活性氧爆发、生长素合成与积累、苯丙素途径和木质素积累、赤霉素合成与积累等途径。

清华大学刘玉乐团队鉴定了识别气态MeSA的植物受体, 发现MeSA能激活MeSA-SABP-SA-NAC2-SAMT1-MeSA通路, 揭示了MeSA介导的植物气传性免疫的分子机制及植物病毒的反防御机制^[81]。这一结果揭示了植物气传免疫的分子机制及病毒的反防御机制、揭示了一种全新的蚜虫与病毒间共进化的互惠方式。

在水稻中, 中山大学肖仕团队发现JA信号转录因

子OsMYC2通过直接激活OsCsLF6基因的表达,促进茉莉酸修饰的赖氨酸残基积累,进而提升水稻对稻飞虱的抗性^[82]。

在玉米中,北京科技大学万向元团队揭示根尖细胞响应真菌入侵的转录调控网络,并发现改变IAA浓度能促进根系伸长来保护根尖分生组织免受轮枝镰孢菌侵染^[83]。中国农业科学院李新海团队克隆了抗玉米粗缩病基因ZmGLK36和抗灰斑病基因ZmPMT1,精细定位了抗南方锈病位点qSCR6.01和抗丝黑穗病位点qSH2.09,并成功进行了抗病分子育种^[70]。

在油菜中,扬州大学王幼平团队通过GWAS分析定位和克隆了一个抗菌核病关键基因BnaA07.MKK9,可提高菌核病抗性30%左右^[84]。华中农业大学张椿雨团队组装了欧洲抗根肿病芜菁ECD04的基因组,并鉴定出两个抗性候选基因CRA3.7.1和CRA8.2.4^[85,86]。

在棉花中,中国农业科学院棉花研究所李付广团队发现棉花天然蛋白GhJAZ24对棉铃虫和草地贪夜蛾均表现出显著抗虫性,提示了GhJAZ24对鳞翅目害虫可能具有广谱杀虫性,对其他靶位点高度保守的昆虫也可能具有抗虫性^[87]。河北农业大学马峙英团队与中国农业科学院棉花研究所杜雄明团队利用GWAS鉴定出一个与黄萎病抗性显著相关位点,阐明了GhnsLTP的新功能及由GhnsLTPsA10平衡的抗病性和抗虫性间的分子关联,从表观遗传水平揭示了叶绿体蛋白调控作物高产与抗病性平衡的机制^[88]。中国农业大学巩志忠团队致力于植物抗逆分子机理研究,发现了一种新型植物免疫启动蛋白VDAL,其可与PUBs竞争性结合释放MYB6,从而引起植物对黄萎菌的免疫反应;提出VDAL作为生物刺激剂,性状稳定、兼容性好、应用范围广,在预防植物病毒病、增加作物产量、提高作物品质、增强作物抗病抗逆能力方面效果显著^[89]。

3.2 作物生长发育的关键基因挖掘及解析

作物生长发育状态和多个性状相关。水稻、棉花、玉米等作物在生育期、籽粒发育等性状的基因挖掘和功能解析方面取得了显著进展。

在水稻中,中国科学院遗传与发育生物学研究所李云海团队克隆了一个编码乙酰基转移酶GSE3的基因,其通过和GS2互作来招募组蛋白修饰酶,从而共同调控籽粒大小^[90,91]。该基因可用于改良现有优良杂交水稻亲本,实现杂交水稻机械化制种,并为其他作物的机械化杂交制种提供了新视角。湖南杂交水稻研究中

心袁定阳研究团队联合多家单位从分子遗传学角度证实了三系杂交稻亲本线粒体基因组差异的重要性;三系和两系强优势组合具有不同杂种优势位点,三系组合中发现了98个位点,两系组合中发现了36个位点^[92];组装并获得了Y900双亲Y58S和R900的高质量参考基因组,借助基因组变异和转录组数据分析揭示了Y900超高产杂种优势的遗传基础^[15]。

在玉米中,中国农业大学李建生和杨小红团队联合华中农业大学严建兵团队通过基础材料创制、穗行数QTL定位,基因定位和克隆挖掘到一个调控玉米穗行数的基因KRN2^[93],并将基因编辑系和不同遗传背景骨干系进行回交,发现该基因在多年多点环境下均能提高玉米产量。安徽农业大学杨俊团队鉴定了一批影响籽粒发育的基因,如调控蛋白体形成的O2-Pbf-Ohp模块^[94]、编码草酰辅酶A脱羧酶的OCD1基因和编码草酰辅酶A合成酶的O7基因^[95],以及编码RNA末端环化酶类似蛋白的ZmRCLI基因^[96]。在小麦中,河南农业大学王道文团队联合中国农业科学院作物科学研究所与河南科技学院针对小麦春化基因Vrn1,发现了一个控制产量性状的优良多倍体位点单倍型,其在大田条件下比现代品种群体较优势单倍型增产16%^[97]。

3.3 在生物育种中已加以利用的代表性基因

在众多已被解析的作物基因中,一些关键基因的成功利用标志着生物育种技术的重要突破。这些代表性基因的开发利用,不仅显著提升了作物的产量、品质和抗逆性,更为现代农业的可持续发展提供了强有力的科技支撑。

中国科学院遗传与发育生物学研究所谢旗团队克隆的耐盐碱基因AT1,已通过基因编辑技术成功应用于耐盐碱作物培育。通过敲除该基因,开发出耐盐碱甜高粱、水稻(如“鸿香稻93”和“中科发5号”)及玉米等改良品种,在宁夏、吉林等地盐碱地推广种植超50万亩,平均增产20%~30%^[62]。在水稻中,中山大学肖仕团队克隆的抗病基因OsCsLF6启动子SNP8和SNP9位点优异等位变异已在育种中得到应用,且其优异等位变异主要存在籼稻中^[82]。在玉米中,中国农业科学院李新海团队在玉米自交系Qi319中鉴定到了抗玉米粗缩病基因ZmGLK36优异等位变异,利用该自交系作为育种骨干亲本,已育成多个大面积推广品种^[70]。中国农业大学赖锦盛团队利用具有自主知识产权的启动子和抗虫基因转化玉米,获得了抗多种虫害转基因玉米ND207并已

获得转基因生物安全证书^[98],并进入育种应用;在耐除草剂玉米方面,CC-2转化体也获批转基因生物安全证书^[99]。在大豆中,中国农业科学院作物科学研究所邱丽娟团队利用具有自主知识产权的*g2-epsps*和*gat*基因构建双价表达载体转化大豆,创制了各类耐除草剂大豆转化体^[100]。

4 作物基因组解析与生物育种应用

基因组信息是功能基因组学和群体遗传学研究的基础,也是作物现代生物育种应用的重要基础。高通量测序技术尤其是长读长测序技术的发展促进了复杂作物基因组组装质量的跃升,提升了鉴定复杂变异的能力。近年来,我国科学家绘制了玉米、小麦、棉花、谷子等多个主要农作物的高质量基因组蓝图,为杂种优势育种、多倍体优势育种、全基因组选择育种等生物育种技术应用,以及高产、优质、多抗等重要农艺性状的分子设计育种提供了重要的基因组资源。

玉米基因组遗传变异较大,单一品系的参考基因组不能满足日益增长的玉米基因组功能研究和分子育种应用需求,解析玉米优异种质资源的基因组信息将促进玉米优良品种的分子设计育种应用。中国农业大学秦峰团队在玉米自然群体中发现了一个抗旱性强的热带玉米材料CIMBL55,针对该材料进行了基因组测序组装,通过与干旱敏感材料B73的基因组进行系统比较,发现抗旱基因主要集中在玉米进化中成对保留的基因集中。在先前研究鉴定的108个抗旱候选基因中,CIMBL55基因组含有至少65个基因的抗旱优异等位基因型,构成了CIMBL55优良抗旱性的遗传基础^[65]。

世界上约70%的作物为多倍体,多倍体作物比二倍体具有更大的增产潜力。在小麦中,河南农业大学王道文团队联合中国科学院分子植物科学卓越创新中心、中国农业科学院、河南科技学院等单位合作解析了六倍体小麦品种矮抗58的基因组,发现现代品种中亚基因组同源基因表达差异化促进了多倍体优势。为了提高多倍体优势位点的检测效率,开发了通过基于同源位点的全基因组关联分析,比传统GWAS有更高的变异检测效率和更高的变异解释率,为探究小麦优异性状的分子机理奠定了基础^[97]。

我国是世界上最大的产棉国,也是最大的棉花消费国。浙江大学张天真团队于2015年完成了棉花品种TM-1的初代基因组组装,是棉花功能基因组研究的主要参考基因组^[101],目前二倍体棉花和主要栽培品种相

继完成了高质量的基因组组装。此外,选择16个生产上的优势棉花品种为亲本,构建了包含920个重组自交系的MAGIC群体;利用关联分析鉴定到55个与高产、优质、早熟、抗病等性状相关的基因。在此基础上提出了以新疆主推品种为底盘品种的定向改造和突破性新品种创制的精准设计育种策略^[102]。河北农业大学马峙英团队完成了陆地棉农大棉8号和海岛棉Pima90的基因组组装和比较基因组分析,揭示了大量的变异信息;结合GWAS分析和遗传验证,鉴定到调控棉花产量和品质性状的新基因^[103,104]。

中国是谷子的起源地,具有丰富的种质资源。中国农业科学院作物科学研究所刁现民团队首先对1844份谷子和狗尾草样本的基因组进行分析,重新定义了谷子的群体结构,发现谷子单一起源于中国。随后筛选110份核心代表品种,完成了高质量基因组组装并构建泛基因组和图基因组。将基因组变异和表型数据关联,实现了谷子重要性状关联位点的大规模挖掘,鉴定出一个调控产量的关键基因*SiGW3*^[105,106]。

5 作物生物育种技术集成与育种应用

基因组信息是现代作物育种的重要基础,尤其是高通量测序技术的进步极大提升了基因组组装的质量,为复杂作物基因组的全面解析奠定了基础。通过精确的基因组组装,科学家能够更好地鉴定复杂的遗传变异,从而推动功能基因组学和群体遗传学的发展。伴随基因组资源的完善,种质资源的深入鉴定使得对作物的遗传多样性及有益性状的挖掘更加高效。此外,基因功能的识别为作物性状的分子设计育种提供了关键依据,而基因组辅助育种通过利用基因组信息加速作物品种的选育,提高了育种的精度与效率。在此基础上,基因工程技术,特别是基因编辑技术的应用,能够精准地修改或优化作物基因,显著缩短育种周期。最后,快速加代育种技术通过加速作物的世代更替,进一步提高了品种改良的速度和效率,推动了智能育种时代的到来。结合这些技术的应用,现代生物育种不仅能够提升作物的产量和品质,还能有效应对环境压力,是实现农业可持续发展的关键手段(图5)。

作为生物育种领域的革命性工具,CRISPR/Cas9技术在作物改良中展现出多维度应用潜力。首先以水稻杂种优势研究为例,通过编辑水稻中的*PAIR1*、*REC8*、*OSDI*等关键基因,研究人员成功诱导了孤雌生殖,并生成了克隆种子,避免了传统杂交育种中的遗传重组

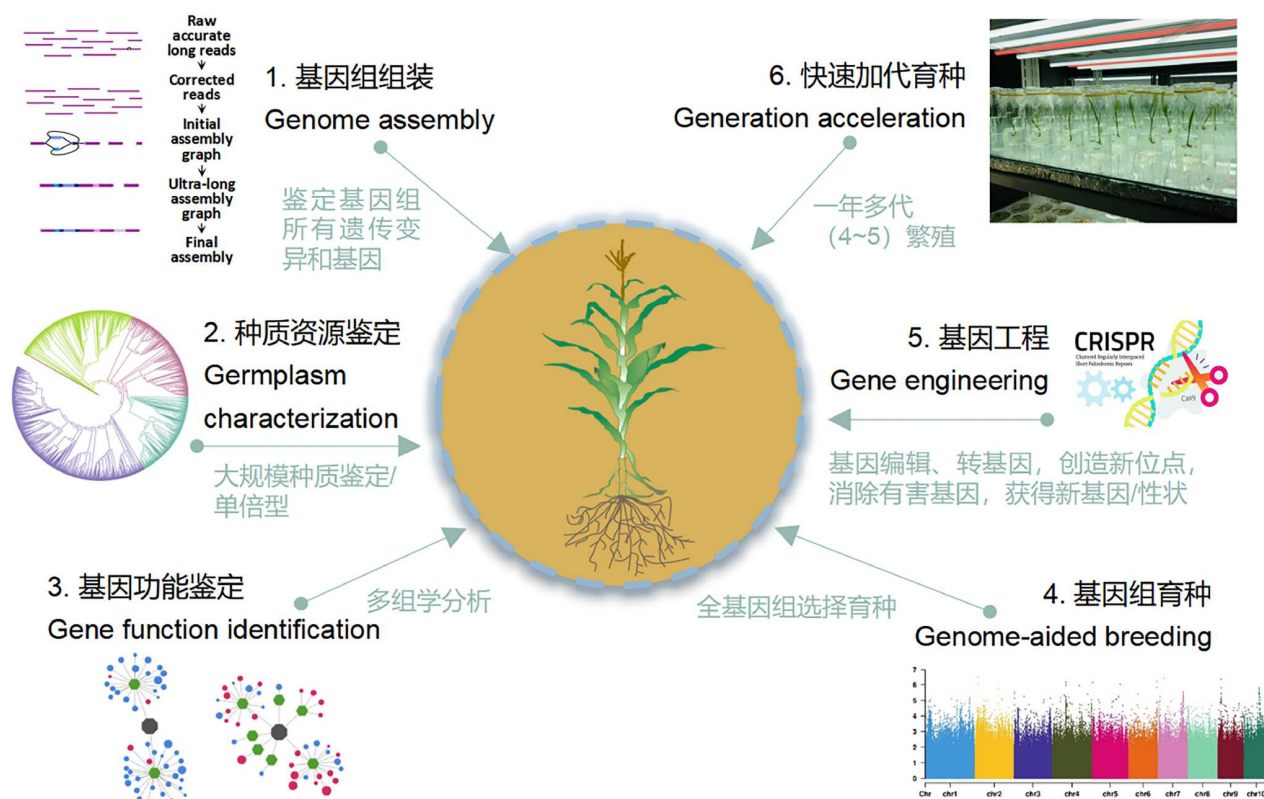


图 5 作物生物育种6G技术集成与应用

Figure 5 Integration and applications of 6G technologies in crop biotechnology breeding

和性状分离问题^[107,108]。此外，这一技术在籼粳杂交稻等作物中也取得了显著成效，能够生成基因型固定的株系，保持杂种优势性状。然而，该方法仍存在结实率下降和非整倍体现象等缺陷。尽管如此，CRISPR/Cas9技术通过特定基因的编辑和组合，已成功实现无融合生殖，提供了稳定的杂种优势遗传材料，为未来的作物育种开辟了新的可能性。

此外，中国农业科学院作物科学研究所谢传晓团队进一步优化了HI-EDIT/IMGE技术，提高了单倍体诱导率及体系的稳定性^[109]。我国是杂粮生产大国，杂粮作物种质资源十分丰富，加强杂粮作物种质资源挖掘与利用，将传统优质种质资源与现代育种技术相结合，能够显著提升作物产量和品质。山西农业大学孔照胜团队通过基因编辑技术研究了未折叠反应蛋白(unfolded protein response, UPR)在根瘤共生中的作用。团队编辑了UPR相关关键基因*MtIRE1B*和*MtZIP60*，成功获得了多个UPR功能缺陷的突变体株系，发现这些突变体的根瘤发育迟缓，且固氮功能受到影响。研究表明，UPR缺陷导致内质网扩张受限，进而影响了

共生体与植物的互作和固氮能力。这一发现为通过基因编辑优化根瘤菌内共生并提升固氮效率提供了新的思路，同时为豆科植物的分子育种提供了理论支持^[110]。

华中农业大学金双侠团队通过棉花遗传转化和基因组编辑连续再生适应(SRA)技术获得了高遗传转化效率材料Jin668^[111]，并对体细胞胚胎发生的调控模型Wox5、AGL15和WIND1在通过体细胞胚发生的棉花植株再生过程中的关键作用进行研究^[112]；同时，开发了一系列基因编辑技术，包括Cas12中LB^[113]、Aac^[114]、Mb、CBE^[115]以及ABE^[116]等，Cas13中的靶向RNA切割，以及Cpf1介导的棉花基因敲入等，这些技术为探究棉花优异性状的分子机理奠定了基础。

合成生物学是植物研究领域的颠覆性技术，能够通过工程化手段改造已有的生物系统或设计新的生物系统乃至合成全新生命体，来创制“无与伦比”的理想型农业植物，以实现高效生产的目标。目前，农业合成生物学已经在生物育种领域发挥了重要作用，为我国现代农业发展提供了科技支撑。河南大学农学院林敏

团队在构建类胡萝卜素骨架模块CSM和紫罗酮环修饰模块IRM的基础上^[117],提出未来农业育种的技术突破要点在于人工智能技术、合成生物技术、细胞工厂技术以及先进智造技术的深入融合^[118]。

与传统育种技术(如杂交育种和基因组选择)相比,基因编辑技术和AI驱动的育种方法在精准性和效率上展现了明显的优势。例如,某些数字农业系统通过计算机视觉、人工智能和云计算,实时分析农田数据,监测作物生长并优化灌溉、施肥、授粉和收获时机,同时及时预警作物疾病。该系统在估算收获产量方面的准确率高达95%,并可提高生产力30%^[119]。然而,这些系统主要适用于温室和大规模作物场景,存在一定局限性。

此外,谢旗团队通过全基因组关联分析,在高粱中定位并克隆了一个与耐盐碱性显著相关的主效位点 ATI 。该基因编码异源三聚体G蛋白 γ 亚基,与水稻粒形调控基因GS3同源。通过基因编辑技术,研究发现 ATI 在高盐胁迫中起负调控作用,且该基因在多种禾本科作物中功能高度保守。进一步的大田实验显示,敲除 ATI 基因能显著提高作物的耐盐碱性,并使作物在盐碱地上的产量和生物量提高了20%~30%^[120,121]。这一研究为通过基因编辑提升盐碱地作物的产量、抗性及其生存能力提供了新的思路,为解决全球粮食安全问题及高效利用盐碱土地提供了理论支持。

基于CAPE系统的基因编辑技术能够精准调控植物启动子区域,特定调节目标基因的表达,避免外源基因的引入,从而提高育种效率^[122]。同时,AI驱动的多因子分析和智能预测算法通过整合多个组学数据,为编辑提供优化方案,显著提升了成功率。例如,CAPE系统成功提高了水稻 $OsGBSSI$ 和 $OsGS3$ 基因启动子的编辑成功率,获得了具有育种价值的材料,并且对 $OsD18$ 基因启动子的编辑也展现了稳定的农艺性状和抗倒伏能力。

总体而言,基因编辑技术和AI驱动的育种方法在提高精准性、加速育种进程方面优于传统技术,具有显著的育种潜力。

6 作物种业新质生产力与国家粮食安全

作物种业新质生产力是指可提高种植业综合生产率的先进生产力。育种技术革命性突破、生产要素创新性配置和种业产业深度转型升级是推动形成作物种业新质生产力的重要驱动力量。因此,需要深度探索不

同地区、不同主体作物种质创新与新品种选育策略,并及时将科技创新成果推广应用到具体产业和产业链上。

从种子特征来看,种子出苗率、出苗速度、种子均匀度等对作物产量具有显著影响,高活力种子具有较大推广应用价值。中国农业大学王建华团队利用GC-IMS技术发现种子耐贮性新型特征产物,构建了耐贮性预测模型,基于人工老化种子样本数据预测自然老化种子活力变化,优化了种子活力检测方法^[123]。研究提出依据种子活力测算最佳收获期的高活力收获方式,依据粒型参数设计玉米种子精选分级筛的规格与代码,优化提升种子均匀度的分级技术^[124]。

从区域特征来看,不同地区的气候和水土资源等差异较大,明确地区育种目标并培育适应性品种对推动各地区种业发展至关重要。吉林省通化市农业科学研究院姜立雁团队基于自交系沈3336等的改良与应用,从资源收集方式创新、资源特征改良及组配方向探索等方面总结了东北骨干自交系的改良创新策略与新品种培育及应用^[125]。东北农业大学王振华团队研究提出未来东华北早熟区玉米育种应具备早熟、耐密、抗倒伏、脱水快、制种产量高等核心特征,兼顾增量、提质、增效三重目标。新疆农垦科学院作物研究所陈树宾团队剖析了新疆籽粒玉米、青贮玉米和鲜食玉米的育种目标、种质类型及其杂优模式,并通过杂交育种、双单倍体诱导和全基因组选择等技术培育出XL1822等不同生育期的籽粒玉米品种,WT507U8等青贮玉米品种,以及新糯玉5号等鲜食玉米品种^[126,127]。四川农业大学兰海团队通过多年研究实践,结合全基因组选择技术,通过增加“路标品种”的技术方案,针对西南玉米区域,预测出新的玉米骨干亲本,构建了新的杂优模式($Reid^+ \times Suwan^+$),并以该技术成功选育出了突破性玉米杂交品种“优迪899”等^[128]。

从育种主体来看,除公共科研机构外,种业企业也是作物育种的主力军。大型种业企业先正达集团中国具有“四站两中心”(“四站”指东北春玉米育种站、黄淮海夏玉米育种站、西北春玉米育种站和西南热带亚热带育种站;“两中心”指杨凌技术中心和三亚南繁中心)。研发平台创新体系,以及对标全球、国内领先的规模化标准化测试评价体系,可以稳定支持作物品种产品开发,推动作物育种商业化发展。梅文倩所在的先正达集团中国育种团队选育出三价复合抗虫玉米品种先达901,具有双作用机制、广谱杀虫的特点,可以在保证

产量的同时极大提高果穗质量^[129]。相比于大型种企,中小型种企面临着研发组织框架落后、材料资源匮乏、育种技术落后等更为严峻的挑战。孙志伟所在的中地种业实现了玉米工厂化育种,建成了完善的科研基地和高通量分子试验室,将育种过程流程化、分段化、规模化,形成了以单双倍体技术为核心的工厂化研发体系。

7 作物杂种优势与生物育种未来发展方向

作物杂种优势与生物育种技术的融合正在从理论探索走向实践应用,但其未来发展仍面临诸多挑战与机遇。首先,解析杂种优势形成的分子机制仍是未来研究的核心方向。随着单细胞组学、空间转录组学和多组学整合技术的快速发展,对杂种优势关键基因、表观遗传调控网络及其动态变化的精准解析将为其高效利用提供更深层的科学依据^[130]。未来研究还需特别关注杂种优势中非编码RNA、表观遗传重编程及代谢调控网络的作用,这些分子机制可能是遗传增效的潜在关键点^[131]。深入了解这些调控机制,将有助于突破杂种优势利用的理论瓶颈,推动其全面应用于更广泛的作物杂交育种中。

其次,基因编辑技术在杂种优势利用中的应用潜力巨大。例如,CRISPR/Cas系统的不断优化,如精确编辑与基因驱动技术,将进一步提高对育性调控基因和杂种优势相关基因的编辑效率,并推动雄性不育系的创制和杂交种改良^[132]。此外,新兴的碱基编辑和原位调控技术,为杂种优势相关基因的精准编辑开辟了新路径,显著提升了复杂性状改良的效率和可靠性^[133]。未来,这些技术的产业化应用需要进一步降低成本并提升田间稳定性,以满足利用杂种优势大规模提高农业生产效率的实际需求。

再次,人工智能和大数据技术正在深刻改变生物育种的范式。基于深度学习的性状预测和育种设计模型,结合基因组选择技术,可以显著提高杂种优势的识别效率和育种方案的决策水平^[134]。此外,遥感技术与高通量表型分析平台的结合,能够生成多维度精准表

型数据,为AI驱动的育种优化提供更丰富的输入变量^[135]。这种基于大数据驱动的生物育种模式将进一步缩短作物改良的迭代周期,并提高作物应对未来环境变化的适应能力。

最后,环境适应性和气候变化对作物杂种优势利用提出了新的要求。在考虑环境适应性和气候变化的背景下,未来杂种优势作物的核心特性需围绕抗逆性与适应性增强^[136]、资源利用效率优化展开,通过智能设计、合成生物技术及跨区域协作,可构建动态适应气候变化的育种体系^[137],保障粮食安全与农业可持续发展。具体来说,对于干旱与半干旱地区,重点选育耐旱、耐盐碱作物,如玉米和大豆的节水品种;湿热多雨地区,强化抗涝、抗高温特性,例如水稻的耐淹品种;寒温带地区,推广早熟品种以适应积温上升趋势,如黑龙江玉米种植带北移依赖早熟基因的筛选。在技术上,可以结合人工智能和大数据分析,预测基因组合效果,减少田间试验依赖;整合基因组学、微生物组学(如根际微生物调控)和表型组学,提升育种效率;利用合成生物技术改造作物光周期响应机制,通过人工设计代谢路径(如光呼吸替代路径)提升作物适应性等。

此外,从产业化视角看,杂种优势与生物育种技术的整合需要突破技术壁垒与成本约束。多种生物育种技术的联合应用,如基因组选择与基因编辑、表观遗传改良与合成生物学等,可能形成新的育种技术体系,推动作物种业向高效、精准和智能化方向发展^[138]。同时,政策支持与技术监管也将在推动生物育种技术落地和市场化过程中扮演重要角色。加强国际合作,建立更加开放的技术共享平台,将有助于实现全球粮食安全目标和农业的可持续发展。

总之,作物杂种优势与生物育种技术在未来农业中的地位将更加突出,其发展需要多学科协同创新和持续的技术迭代升级。通过整合遗传学、基因组学、基因编辑和合成生物学等领域的最新研究成果,作物杂种优势的研究与高效应用将为粮食生产和可持续发展作出更大贡献,同时推动农业系统在复杂环境中实现更高效的资源利用和更强的韧性。

参考文献

- 1 Duveck D N. Heterosis: feeding people and protecting natural resources. In: Coors J G, Pandey S, eds. Genetics and Exploitation of Heterosis in Crops. Hoboken: John Wiley & Sons Inc, 1999. 19–29
- 2 Birchler J A, Yao H, Chudalayandi S, et al. Heterosis. *Plant Cell*, 2010, 22: 2105–2112

- 3 Hochholdinger F, Baldauf J A. Heterosis in plants. *Curr Biol*, 2018, 28: R1089–R1092
- 4 Zhu H, Li C, Gao C. Author correction: applications of CRISPR–Cas in agriculture and plant biotechnology. *Nat Rev Mol Cell Biol*, 2020, 21: 782
- 5 Springer N M, Stupar R M. Allelic variation and heterosis in maize: how do two halves make more than a whole? *Genome Res*, 2007, 17: 264–275
- 6 Alemu A, Åstrand J, Montesinos-López O A, et al. Genomic selection in plant breeding: key factors shaping two decades of progress. *Mol Plant*, 2024, 17: 552–578
- 7 Chen Z J. Genomic and epigenetic insights into the molecular bases of heterosis. *Nat Rev Genet*, 2013, 14: 471–482
- 8 Zhang C, Yang Z, Tang D, et al. Genome design of hybrid potato. *Cell*, 2021, 184: 3873–3883.e12
- 9 Li C, Song W, Luo Y, et al. The HuangZaoSi maize genome provides insights into genomic variation and improvement history of maize. *Mol Plant*, 2019, 12: 402–409
- 10 Wang B, Lin Z, Li X, et al. Genome-wide selection and genetic improvement during modern maize breeding. *Nat Genet*, 2020, 52: 565–571
- 11 Huang X, Yang S, Gong J, et al. Genomic architecture of heterosis for yield traits in rice. *Nature*, 2016, 537: 629–633
- 12 Wu J Z, Sun D Q, Zhao Q, et al. Transcriptome reveals allele contribution to heterosis in maize. *Front Plant Sci*, 2021, 12: 739072
- 13 Xiao Y, Jiang S, Cheng Q, et al. The genetic mechanism of heterosis utilization in maize improvement. *Genome Biol*, 2021, 22: 148
- 14 Shao L, Xing F, Xu C, et al. Patterns of genome-wide allele-specific expression in hybrid rice and the implications on the genetic basis of heterosis. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2019, 116: 5653–5658
- 15 Sun Z, Peng J, Lv Q, et al. Dissecting the genetic basis of heterosis in elite super-hybrid rice. *Plant Physiol*, 2023, 192: 307–325
- 16 Xie J, Wang W, Yang T, et al. Large-scale genomic and transcriptomic profiles of rice hybrids reveal a core mechanism underlying heterosis. *Genome Biol*, 2022, 23: 264
- 17 Shi X, Li W, Guo Z, et al. Comparative transcriptomic analysis of maize ear heterosis during the inflorescence meristem differentiation stage. *BMC Plant Biol*, 2022, 22: 348
- 18 Liu C, Mao B, Zhang Y, et al. The OsWRKY72–OsAAT30/OsGSTU26 module mediates reactive oxygen species scavenging to drive heterosis for salt tolerance in hybrid rice. *J Integr Plant Biol*, 2024, 66: 709–730
- 19 Yang L, Liu P, Wang X, et al. A central circadian oscillator confers defense heterosis in hybrids without growth vigor costs. *Nat Commun*, 2021, 12: 2317
- 20 Li M, Zhang Y W, Zhang Z C, et al. A compressed variance component mixed model for detecting QTNs and QTN-by-environment and QTN-by-QTN interactions in genome-wide association studies. *Mol Plant*, 2022, 15: 630–650
- 21 An X, Ma B, Duan M, et al. Molecular regulation of *ZmMs7* required for maize male fertility and development of a dominant male-sterility system in multiple species. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2020, 117: 23499–23509
- 22 Zhang D, Wu S, An X, et al. Construction of a multicontrol sterility system for a maize male-sterile line and hybrid seed production based on the *ZmMs7* gene encoding a PHD-finger transcription factor. *Plant Biotechnol J*, 2018, 16: 459–471
- 23 An X, Dong Z, Tian Y, et al. *ZmMs30* encoding a novel GDGL lipase is essential for male fertility and valuable for hybrid breeding in maize. *Mol Plant*, 2019, 12: 343–359
- 24 Xie K, Wu S, Li Z, et al. Map-based cloning and characterization of *Zea mays* male sterility33 (*ZmMs33*) gene, encoding a glycerol-3-phosphate acyltransferase. *Theor Appl Genet*, 2018, 131: 1363–1378
- 25 Zhu T, Li Z, An X, et al. Normal structure and function of endothecium chloroplasts maintained by *ZmMs33*-mediated lipid biosynthesis in tapetal cells are critical for anther development in maize. *Mol Plant*, 2020, 13: 1624–1643
- 26 Hou Q, An X, Ma B, et al. *ZmMS1/ZmLBD30*-orchestrated transcriptional regulatory networks precisely control pollen exine development. *Mol Plant*, 2023, 16: 1321–1338
- 27 An X, Zhang S, Jiang Y, et al. CRISPR/Cas9-based genome editing of 14 lipid metabolic genes reveals a sporopollenin metabolon *ZmPKSB-ZmTKPR1-1/-2* required for pollen exine formation in maize. *Plant Biotechnol J*, 2024, 22: 216–232
- 28 Liu X, Jiang Y, Wu S, et al. The *ZmMYB84-ZmPKSB* regulatory module controls male fertility through modulating anther cuticle—pollen exine trade-off in maize anthers. *Plant Biotechnol J*, 2022, 20: 2342–2356
- 29 An X, Fang C, Zhang S, et al. *ZmMS1*-orchestrated feedback repression loop regulates *ZmACSN2/3*—*PKSB*—*TKPR1-1/-2* complex to ensure maize pollen development. *Sci Bull*, 2025, doi: 10.1016/j.scib.2025.03.059
- 30 Jiang Y, An X, Li Z, et al. CRISPR/Cas9-based discovery of maize transcription factors regulating male sterility and their functional conservation in plants. *Plant Biotechnol J*, 2021, 19: 1769–1784
- 31 Li Z, Zhu T, Liu S, et al. Genome-wide analyses on transcription factors and their potential microRNA regulators involved in maize male fertility. *Crop J*, 2021, 9: 1248–1262
- 32 Xie S, Luo H, Huang Y, et al. A Missense mutation in a large subunit of ribonucleotide reductase confers temperature-gated tassel formation.

- [Plant Physiol](#), 2020, 184: 1979–1997
- 33 Yao X, Hu W, Yang Z-N. The contributions of sporophytic tapetum to pollen formation. *Seed Biol*, 2022, 1: 5
 - 34 Han Y, Jiang S, Zhong X, et al. Low temperature compensates for defective tapetum initiation to restore the fertility of the novel TGMS line *ostms15*. *Plant Biotechnol J*, 2023, 21: 1659–1670
 - 35 Zhou L, Mao Y, Yang Y, et al. Temperature and light reverse the fertility of rice P/TGMS line *ostms19* via reactive oxygen species homeostasis. *Plant Biotechnol J*, 2024, 22: 2020–2032
 - 36 Xue Z, Xu X, Zhou Y, et al. Deficiency of a triterpene pathway results in humidity-sensitive genic male sterility in rice. *Nat Commun*, 2018, 9: 604
 - 37 Qiao Y, Hou B, Qi X. Biosynthesis and transport of pollen coat precursors in angiosperms. *Nat Plants*, 2023, 9: 864–876
 - 38 Wang T, He T, Ding X, et al. Confirmation of *GmPPR576* as a fertility restorer gene of cytoplasmic male sterility in soybean. *J Exp Bot*, 2021, 72: 7729–7742
 - 39 Li C G, Liang S H, Fu F H, et al. A three-line hybrid seed production method for rice (in Chinese). PRC Patent, CN1659954A, 2005-08-31 [李传国, 梁世胡, 符福鸿, 等. 一种水稻三系杂交制种方法. 中国专利, CN1659954A, 2005-08-31]
 - 40 Zhu T, Wu S, Zhang D, et al. Genome-wide analysis of maize *GPAT* gene family and cytological characterization and breeding application of *ZmMs33/ZmGPAT6* gene. *Theor Appl Genet*, 2019, 132: 2137–2154
 - 41 Wu Y, Fox T W, Trimmell M R, et al. Development of a novel recessive genetic male sterility system for hybrid seed production in maize and other cross-pollinating crops. *Plant Biotechnol J*, 2016, 14: 1046–1054
 - 42 Wan X, Wu S, Li X. Breeding with dominant genic male-sterility genes to boost crop grain yield in the post-heterosis utilization era. *Mol Plant*, 2021, 14: 531–534
 - 43 Yang W B, Gao J G, Hou Q L, et al. A method for improving the outcrossing seedsetting rate in two-line hybrid wheat seed production (in Chinese). China Patent, CN118923525A, 2024-11-12 [杨卫兵, 高建刚, 侯起岭, 等. 一种提高二系杂交小麦制种异交结实数的方法. 中国专利, CN118923525A, 2024-11-12]
 - 44 Niu F, Liu Z, Liu Y, et al. Comparative transcriptome analysis reveals the impact of daily temperature difference on male sterility in photo-thermo-sensitive male sterile wheat. *BMC Genomics*, 2024, 25: 740
 - 45 Guan R Z, Yang M, Qin Z P, et al. A genetic improvement method for the maintainer line of *Brassica napus* (rapeseed) (in Chinese). PRC Patent, CN116064504A, 2023-05-05 [管荣展, 杨茂, 秦宗平, 等. 一种甘蓝型油菜保持系的遗传特性改良方法. 中国专利, CN116064504A, 2023-05-05]
 - 46 Chen J, Guan R, Chang S, et al. Substoichiometrically different mitotypes coexist in mitochondrial genomes of *Brassica napus* L. *PLoS One*, 2011, 6: e17662
 - 47 Khan A H, Min L, Ma Y, et al. High-temperature stress in crops: male sterility, yield loss and potential remedy approaches. *Plant Biotechnol J*, 2023, 21: 680–697
 - 48 Li Y, Li Y, Su Q, et al. High temperature induces male sterility via MYB66–MYB4–Casein kinase I signaling in cotton. *Plant Physiol*, 2022, 189: 2091–2109
 - 49 Li Z, Li Z, Ji Y, et al. The heat shock factor 20-HSF4-cellulose synthase A2 module regulates heat stress tolerance in maize. *Plant Cell*, 2024, 36: 2652–2667
 - 50 Zhang M X, Zhu S S, Xu Y C, et al. Transcriptional repression specifies the central cell for double fertilization. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2020, 117: 6231–6236
 - 51 Meng J G, Xu Y J, Wang W Q, et al. Central-cell-produced attractants control fertilization recovery. *Cell*, 2023, 186: 3593–3605.e12
 - 52 Meng J G, Liang L, Jia P F, et al. Integration of ovular signals and exocytosis of a Ca^{2+} channel by MLOs in pollen tube guidance. *Nat Plants*, 2020, 6: 143–153
 - 53 Xu Y J, Luo T, Zhou P M, et al. Pollen-expressed RLCKs control pollen tube burst. *Plant Commun*, 2024, 5: 100934
 - 54 Chen S Y, Wang L, Jia P F, et al. Osmoregulation determines sperm cell geometry and integrity for double fertilization in flowering plants. *Mol Plant*, 2022, 15: 1488–1496
 - 55 You S, Zhao Z, Yu X, et al. A toxin-antidote system contributes to interspecific reproductive isolation in rice. *Nat Commun*, 2023, 14: 7528
 - 56 Chen Z, Zhang Z, Zhang H, et al. A pair of non-Mendelian genes at the *Ga2* locus confer unilateral cross-incompatibility in maize. *Nat Commun*, 2022, 13: 1993
 - 57 Hernández J A. Salinity tolerance in plants: trends and perspectives. *Int J Mol Sci*, 2019, 20: 2408
 - 58 Zhang M, Liang X, Wang L, et al. A HAK family Na^+ transporter confers natural variation of salt tolerance in maize. *Nat Plants*, 2019, 5: 1297–1308
 - 59 Wang Y, Cao Y, Liang X, et al. A dirigent family protein confers variation of *Casparian strip* thickness and salt tolerance in maize. *Nat Commun*, 2022, 13: 2222

- 60 Cao Y, Zhang M, Liang X, et al. Natural variation of an EF-hand Ca^{2+} -binding-protein coding gene confers saline-alkaline tolerance in maize. *Nat Commun*, 2020, 11: 186
- 61 Zhou X, Li J, Wang Y, et al. The classical SOS pathway confers natural variation of salt tolerance in maize. *New Phytol*, 2022, 236: 479–494
- 62 Sun W, Zhang H, Yang S, et al. Genetic modification of Gγ subunit AT1 enhances salt-alkali tolerance in main graminaceous crops. *Natl Sci Rev*, 2023, 10: nwad075
- 63 Mondal S, K. Mishra A, Leung R, et al. Global droughts connected by linkages between drought hubs. *Nat Commun*, 2023, 14: 144
- 64 Wang X, Wang H, Liu S, et al. Genetic variation in ZmVPP1 contributes to drought tolerance in maize seedlings. *Nat Genet*, 2016, 48: 1233–1241
- 65 Tian T, Wang S, Yang S, et al. Genome assembly and genetic dissection of a prominent drought-resistant maize germplasm. *Nat Genet*, 2023, 55: 496–506
- 66 Zhang F, Wu J, Sade N, et al. Genomic basis underlying the metabolome-mediated drought adaptation of maize. *Genome Biol*, 2021, 22: 260
- 67 Xiang Y, Sun X, Gao S, et al. Deletion of an endoplasmic reticulum stress response element in a ZmPP2C-A gene facilitates drought tolerance of maize seedlings. *Mol Plant*, 2017, 10: 456–469
- 68 Wu X, Feng H, Wu D, et al. Using high-throughput multiple optical phenotyping to decipher the genetic architecture of maize drought tolerance. *Genome Biol*, 2021, 22: 185
- 69 Sun X, Xiang Y, Dou N, et al. The role of transposon inverted repeats in balancing drought tolerance and yield-related traits in maize. *Nat Biotechnol*, 2023, 41: 120–127
- 70 Luo P, Chen Y, Rong K, et al. *ZmSNAC13*, a maize NAC transcription factor conferring enhanced resistance to multiple abiotic stresses in transgenic *Arabidopsis*. *Plant Physiol Biochem*, 2022, 170: 160–170
- 71 Cui X Y, Gao Y, Guo J, et al. BES/BZR transcription factor TaBZR2 positively regulates drought responses by activation of *TaGST1*. *Plant Physiol*, 2019, 180: 605–620
- 72 Bai X, Zhan G, Tian S, et al. Transcription factor BZR2 activates chitinase *Chit20.2* transcription to confer resistance to wheat stripe rust. *Plant Physiol*, 2021, 187: 2749–2762
- 73 Zhou Y, Liu J, Guo J, et al. *GmTDN1* improves wheat yields by inducing dual tolerance to both drought and low-N stress. *Plant Biotechnol J*, 2022, 20: 1606–1621
- 74 Li Y, Huang Y, Sun H, et al. Heat shock protein 101 contributes to the thermotolerance of male meiosis in maize. *Plant Cell*, 2022, 34: 3702–3717
- 75 Huang W, Li Y, Du Y, et al. Maize cytosolic invertase INVAN6 ensures faithful meiotic progression under heat stress. *New Phytol*, 2022, 236: 2172–2188
- 76 Huang Y, Wang H, Zhu Y, et al. THP9 enhances seed protein content and nitrogen-use efficiency in maize. *Nature*, 2022, 612: 292–300
- 77 Wu Q, Xu J, Zhao Y, et al. Transcription factor ZmEREB97 regulates nitrate uptake in maize (*Zea mays*) roots. *Plant Physiol*, 2024, 196: 535–550
- 78 Jiang L, Ball G, Hodgman C, et al. Analysis of gene regulatory networks of maize in response to nitrogen. *Genes*, 2018, 9: 151
- 79 Xing J, Cao X, Zhang M, et al. Plant nitrogen availability and crosstalk with phytohormones signalling and their biotechnology breeding application in crops. *Plant Biotechnol J*, 2023, 21: 1320–1342
- 80 Xing J, Zhang J, Wang Y, et al. Mining genic resources regulating nitrogen-use efficiency based on integrative biological analyses and their breeding applications in maize and other crops. *Plant J*, 2024, 117: 1148–1164
- 81 Gong Q, Wang Y, He L, et al. Molecular basis of methyl-salicylate-mediated plant airborne defence. *Nature*, 2023, 622: 139–148
- 82 Dai Y, Liu D, Guo W, et al. *Poaceae*-specific β-1,3;1,4-d-glucans link jasmonate signalling to OsLecRK1-mediated defence response during rice-brown planthopper interactions. *Plant Biotechnol J*, 2023, 21: 1286–1300
- 83 Cao Y, Ma J, Han S, et al. Single-cell RNA sequencing profiles reveal cell type-specific transcriptional regulation networks conditioning fungal invasion in maize roots. *Plant Biotechnol J*, 2023, 21: 1839–1859
- 84 Lin L, Zhang X, Fan J, et al. Natural variation in *BnaA07.MKK9* confers resistance to Sclerotinia stem rot in oilseed rape. *Nat Commun*, 2024, 15: 5059
- 85 Mo H, Chang H, Zhao G, et al. iJAZ-based approach to engineer lepidopteran pest resistance in multiple crop species. *Nat Plants*, 2024, 10: 771–784
- 86 Yang Z, Jiang Y, Gong J, et al. R gene triplication confers European fodder turnip with improved clubroot resistance. *Plant Biotechnol J*, 2022, 20: 1502–1517
- 87 Chen B, Zhang Y, Sun Z, et al. Tissue-specific expression of *GhnsLTPs* identified via GWAS sophisticatedly coordinates disease and insect resistance by regulating metabolic flux redirection in cotton. *Plant J*, 2021, 107: 831–846
- 88 Chen B, Wang Z, Jiao M, et al. Lysine 2-hydroxyisobutyrylation- and succinylation-based pathways act inside chloroplasts to modulate plant photosynthesis and immunity. *Adv Sci*, 2023, 10: 2301803
- 89 Ma A, Zhang D, Wang G, et al. *Verticillium dahliae* effector VDAL protects MYB6 from degradation by interacting with PUB25 and PUB26 E3 ligases to enhance *Verticillium* wilt resistance. *Plant Cell*, 2021, 33: 3675–3699

- 90 Duan P, Ni S, Wang J, et al. Regulation of *OsGRF4* by OsmiR396 controls grain size and yield in rice. *Nat Plants*, 2016, 2: 15203
- 91 Huang K, Wang Y, Li Y, et al. Modulation of histone acetylation enables fully mechanized hybrid rice breeding. *Nat Plants*, 2024, 10: 954–970
- 92 Lv Q, Li W, Sun Z, et al. Resequencing of 1,143 indica rice accessions reveals important genetic variations and different heterosis patterns. *Nat Commun*, 2020, 11: 4778
- 93 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
- 94 Zhang Z, Yang J, Wu Y. Transcriptional regulation of zein gene expression in maize through the additive and synergistic action of opaque2, prolamine-box binding factor, and O2 heterodimerizing proteins. *Plant Cell*, 2015, 27: 1162–1172
- 95 Yang J, Fu M, Ji C, et al. Maize oxalyl-coA decarboxylase1 degrades oxalate and affects the seed metabolome and nutritional quality. *Plant Cell*, 2018, 30: 2447–2462
- 96 Wang T, Chang Y, Zhao K, et al. Maize RNA 3'-terminal phosphate cyclase-like protein promotes 18S pre-rRNA cleavage and is important for kernel development. *Plant Cell*, 2022, 34: 1957–1979
- 97 Jia J, Zhao G, Li D, et al. Genome resources for the elite bread wheat cultivar Aikang 58 and mining of elite homeologous haplotypes for accelerating wheat improvement. *Mol Plant*, 2023, 16: 1893–1910
- 98 Lai J S, Zhao H M, Song W B. Artificially synthesized *bt* insecticidal gene *mcry1ab* for transgenic insect-resistant plants (in Chinese). PRC Patent, CN107383177B, 2020-08-14 [赖锦盛, 赵海铭, 宋伟彬. 人工合成用于转基因抗虫植物的*bt*杀虫基因*mcry1ab*. 中国专利, CN107383177B, 2020-08-14]
- 99 Lai J S, Zhao H M, Song W B, et al. Lateral sequences of the *maroacc* gene for herbicide-resistant maize CC-2 and its application (in Chinese). PRC Patent, CN105331725B, 2018-04-24 [赖锦盛, 赵海铭, 宋伟彬, 等. 转*maroacc*基因抗除草剂玉米CC-2的侧翼序列及其应用. 中国专利, CN105331725B, 2018-04-24]
- 100 Guo B, Guo Y, Hong H, et al. Co-expression of G2-EPSPS and glyphosate acetyltransferase GAT genes conferring high tolerance to glyphosate in soybean. *Front Plant Sci*, 2015, 6: 847
- 101 Zhang T, Hu Y, Jiang W, et al. Sequencing of allotetraploid cotton (*Gossypium hirsutum* L. acc. TM-1) provides a resource for fiber improvement. *Nat Biotechnol*, 2015, 33: 531–537
- 102 Li Y, Si Z, Wang G, et al. Genomic insights into the genetic basis of cotton breeding in China. *Mol Plant*, 2023, 16: 662–677
- 103 Ma Z, Zhang Y, Wu L, et al. High-quality genome assembly and resequencing of modern cotton cultivars provide resources for crop improvement. *Nat Genet*, 2021, 53: 1385–1391
- 104 Ma Z, He S, Wang X, et al. Resequencing a core collection of upland cotton identifies genomic variation and loci influencing fiber quality and yield. *Nat Genet*, 2018, 50: 803–813
- 105 Jia G, Huang X, Zhi H, et al. A haplotype map of genomic variations and genome-wide association studies of agronomic traits in foxtail millet (*Setaria italica*). *Nat Genet*, 2013, 45: 957–961
- 106 He Q, Tang S, Zhi H, et al. A graph-based genome and pan-genome variation of the model plant *Setaria*. *Nat Genet*, 2023, 55: 1232–1242
- 107 Khanday I, Skinner D, Yang B, et al. A male-expressed rice embryogenic trigger redirected for asexual propagation through seeds. *Nature*, 2019, 565: 91–95
- 108 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
- 109 Li L, Fu X, Qi X, et al. Harnessing haploid-inducer mediated genome editing for accelerated maize variety development. *Plant Biotechnol J*, 2025, 23: 1604–1614
- 110 Ren J, Wang Q, Zhang X, et al. Control of rhizobia endosymbiosis by coupling ER expansion with enhanced UPR. *Adv Sci*, 2025, 12: 2414519
- 111 Li J, Wang M, Li Y, et al. Multi-omics analyses reveal epigenomics basis for cotton somatic embryogenesis through successive regeneration acclimation process. *Plant Biotechnol J*, 2019, 17: 435–450
- 112 Zhu X, Xu Z, Wang G, et al. Author Correction: single-cell resolution analysis reveals the preparation for reprogramming the fate of stem cell niche in cotton lateral meristem. *Genome Biol*, 2023, 24: 210
- 113 Li B, Rui H, Li Y, et al. Robust CRISPR/Cpf1 (Cas12a)-mediated genome editing in allotetraploid cotton (*Gossypium hirsutum*). *Plant Biotechnol J*, 2019, 17: 1862–1864
- 114 Wang Q, Alariqi M, Wang F, et al. The application of a heat-inducible CRISPR/Cas12b (C2c1) genome editing system in tetraploid cotton (*G. hirsutum*) plants. *Plant Biotechnol J*, 2020, 18: 2436–2443
- 115 Qin L, Li J, Wang Q, et al. High-efficient and precise base editing of C•G to T•A in the allotetraploid cotton (*Gossypium hirsutum*) genome using a modified CRISPR/Cas9 system. *Plant Biotechnol J*, 2020, 18: 45–56
- 116 Wang G, Xu Z, Wang F, et al. Development of an efficient and precise adenine base editor (ABE) with expanded target range in allotetraploid cotton (*Gossypium hirsutum*). *BMC Biol*, 2022, 20: 45

- 117 Lin M, Zhou Z F, Zhang W, et al. An artificial non-coding RNA molecule csix for regulating the synthesis yield of carotenoid compounds and its application (in Chinese). China Patent, CN114921464B, 2023-12-01 [林敏, 周正富, 张维, 等. 一种调控胡萝卜素类化合物合成产量的人工非编码RNA分子csix及其应用. 中国专利, CN114921464B, 2023-12-01]
- 118 Lin M. The development history of agricultural biotechnology breeding technologies and industrialization strategies (in Chinese). *Biotechnol Prog*, 2021, 11: 405–417 [林敏. 农业生物育种技术的发展历程及产业化对策. *生物技术进展*, 2021, 11: 405–417]
- 119 Zhai Z, Martínez J F, Beltran V, et al. Decision support systems for agriculture 4.0: survey and challenges. *Comput Electron Agr*, 2020, 170: 105256
- 120 Zhang H, Yu F, Xie P, et al. A Gy protein regulates alkaline sensitivity in crops. *Science*, 2023, 379: eade8416
- 121 Ma X, Xie Q. New mechanism of crop alkali tolerance, might promote crop production in solic land (in Chinese). *Chin Sci Bull*, 2024, 69: 4166–4168 [马晓薇, 谢旗. 作物耐碱新机制, 碱地粮仓新希望. *科学通报*, 2024, 69: 4166–4168]
- 122 Zhou J, Liu G, Zhao Y, et al. An efficient CRISPR–Cas12a promoter editing system for crop improvement. *Nat Plants*, 2023, 9: 588–604
- 123 Zhang T, Ayed C, Fisk I D, et al. Evaluation of volatile metabolites as potential markers to predict naturally-aged seed vigour by coupling rapid analytical profiling techniques with chemometrics. *Food Chem*, 2022, 367: 130760
- 124 Li L, Hu R, Li L, et al. Physical character-based grading of maize seeds. *Seed Sci Tech*, 2019, 47: 281–299
- 125 Han J, Wu Z X, Zhang Y H, et al. Development and application of the elite maize inbred line tie 7922 (in Chinese). *Bull Agric Sci Technol*, 2019, 10: 229–231 [韩军, 武子茜, 张艳辉, 等. 玉米优良自交系7922发展及应用. *农业科技通讯*, 2019, 10: 229–231]
- 126 Wang T. Silage corn variety WT507U8 (in Chinese). Xinjiang Academy of Agricultural Reclamation Sciences, 2022-09-22 [王婷. 青贮玉米品种 WT507U8. 新疆农垦科学院, 2022-09-22]
- 127 Qian F, Zhang Z Q, Chen S B, et al. Genome-wide association analysis of plant height and ear height in maize (in Chinese). *J Maize Sci*, 2024, 32: 65–73, 81 [钱甫, 张占琴, 陈树宾, 等. 玉米株高和穗位高的全基因组关联分析. *玉米科学*, 2024, 32: 65–73, 81]
- 128 Xiang Y, Xia C, Li L, et al. Genomic prediction of yield-related traits and genome-based establishment of heterotic pattern in maize hybrid breeding of Southwest China. *Front Plant Sci*, 2024, 15: 1441555
- 129 Lei J, Lu J H, Li J Y, et al. 2017 Yunnan provincial regional trials of common maize varieties (in Chinese). *Yunnan Agric*, 2020, (5): 70–74 [雷杰, 鲁金华, 李进有, 等. 2017年云南省普通玉米品种区域试验. *云南农业*, 2020, (5): 70–74]
- 130 Li D, Geng Z, Xia S, et al. Integrative multi-omics analysis reveals genetic and heterotic contributions to male fertility and yield in potato. *Nat Commun*, 2024, 15: 8652
- 131 Chen L, Zhu Q H, Kaufmann K. Long non-coding RNAs in plants: emerging modulators of gene activity in development and stress responses. *Planta*, 2020, 252: 92
- 132 Pacesa M, Pelea O, Jinek M. Past, present, and future of CRISPR genome editing technologies. *Cell*, 2024, 187: 1076–1100
- 133 Anzalone A V, Randolph P B, Davis J R, et al. Search-and-replace genome editing without double-strand breaks or donor DNA. *Nature*, 2019, 576: 149–157
- 134 Crossa J, Pérez-Rodríguez P, Cuevas J, et al. Genomic selection in plant breeding: methods, models, and perspectives. *Trends Plant Sci*, 2017, 22: 961–975
- 135 Araus J L, Cairns J E. Field high-throughput phenotyping: the new crop breeding frontier. *Trends Plant Sci*, 2014, 19: 52–61
- 136 Atkinson N J, Urwin P E. The interaction of plant biotic and abiotic stresses: from genes to the field. *J Exp Bot*, 2012, 63: 3523–3543
- 137 Gao C. Genome engineering for crop improvement and future agriculture. *Cell*, 2021, 184: 1621–1635
- 138 Hickey L T, N. Hafeez A, Robinson H, et al. Breeding crops to feed 10 billion. *Nat Biotechnol*, 2019, 37: 744–754

Summary for “生物育种技术助力作物杂种优势利用”

Harnessing biotechnology to promote the utilization of crop heterosis

Xun Wei^{1,2†}, Ziwen Li^{1,2†}, Lei Zhu¹, Zhenying Dong¹, Juan Zhang^{1,2}, Tian Tian¹, Suowei Wu^{1,2}, Yan Long^{1,2}, Xueli An^{1,2} & Xiangyuan Wan^{1,2*}¹ Research Institute of Biology and Agriculture, University of Science and Technology Beijing, Beijing Key Laboratory of Maize Bio-Breeding, Beijing Engineering Laboratory of Main Crop Bio-Tech Breeding, Beijing 100083, China² Zhongzhi International Institute of Agricultural Biosciences, Beijing 100192, China

† Equally contributed to this work

* Corresponding author, E-mail: wanxiangyuan@ustb.edu.cn

Heterosis (hybrid vigor) serves as a foundational theory and technical basis for modern crop improvement, driving significant advancements in agricultural productivity. With the rapid development of biotechnology, its integration with breeding technologies has profoundly enriched the methodologies and applications of heterosis research. Based on the reports at the 1st Crop Heterosis and Bio-Breeding Conference of China, this review provides a comprehensive review of recent advances in crop heterosis and biological breeding, revisiting the historical development of heterosis mechanisms and its utilization technologies. Notably, breakthroughs in maize and rice hybrids, such as the commercialization of “You Shu 1” in potatoes and the molecular design of male-sterile lines using *ZmMs7* in maize, exemplify the transformative power of genomic tools in hybrid breeding systems.

Key discussions include research on reproductive development and male sterility mechanisms, and their roles in heterosis exploitation. For instance, the discovery of environment-sensitive nuclear male sterility genes (e.g., *OsTMS15* in rice) and the development of multi-control sterility (MCS) systems in maize have revolutionized hybrid seed production by eliminating manual emasculation and improving field efficiency by up to 30%. Besides, the review highlights key genes that determine traits critical to crop yield, production efficiency, and stress-regulated growth and development. Recent studies identified *ATI*, a conserved Gγ subunit gene in cereals, as a negative regulator of saline-alkaline tolerance; its knockout via CRISPR-Cas9 enhanced crop yields by 20%–30% in salt-affected soils, demonstrating the practical impact of gene editing in stress resilience breeding.

The review further examines the application of genomic analysis in biological breeding, as well as the transformative impact of integrated and scalable breeding technologies such as gene editing and synthetic biology on breeding efficiency. For example, the integration of genome-wide association studies (GWAS) and machine learning has enabled the identification of heterosis-related loci in hybrid rice, such as *qHMS7* and *qHMS1*, which regulate gamete viability and hybrid sterility. Moreover, the adoption of artificial intelligence(AI)-driven phenotyping platforms, achieving 95% accuracy in yield prediction, has accelerated the selection of drought-tolerant maize varieties like CIMBL55, which harbors 65 stress-adaptive alleles.

Additionally, it outlines pathways for developing new quality-based productivity in the crop seed industry through improved seed quality, enhanced regional specificity in breeding, and elevated breeding entity capacities. Case studies from Xinjiang’s seed industry illustrate region-specific breeding strategies: XL1822 for grain maize, WT507U8 for silage, and Xianyu 5 for fresh consumption, all tailored to local agroecological conditions. Innovations in seed vigor testing, such as GC-IMS-based predictive models for natural aging, have optimized seed storage and planting schedules, boosting germination rates by 15% in high-value hybrids.

Finally, the review identifies future research directions, including elucidating the molecular mechanisms underlying heterosis, unlocking the application potential of gene editing technologies, optimizing biological breeding paradigms through AI and big data, and addressing the impact of climate change on breeding. Emerging tools like single-cell multi-omics and spatial transcriptomics are poised to unravel spatiotemporal gene expression dynamics in hybrids, while synthetic biology platforms, such as carotenoid metabolic modules engineered in cotton, offer novel pathways for trait stacking. Policy frameworks promoting public-private partnerships are critical for scaling these technologies and ensuring equitable access. These insights aim to provide theoretical and technological references for ensuring food security and promoting sustainable agricultural development. By bridging cutting-edge science with scalable solutions, this synthesis charts a roadmap for next-generation breeding systems capable of meeting the dual challenges of population growth and climate volatility.

crops, heterosis, biotechnology breeding, reproductive development, male sterility, new quality productive forces in the seed industry

doi: [10.1360/TB-2025-0218](https://doi.org/10.1360/TB-2025-0218)