



我国玉米品种更新换代、杂优模式变迁及功能基因组研究进展

李春辉[†], 李志勇[†], 杨扬, 张如养, 肖森林, 苏爱国, 王夏青, 赵衍鑫, 王帅, 孙轩, 宋伟*, 赵久然*

北京市农林科学院玉米研究所/玉米DNA指纹及分子育种北京市重点实验室, 北京 100097

[†] 同等贡献

* 联系人, E-mail: songwei1007@126.com; maizezhao@126.com

2025-01-22 收稿, 2025-04-23 修回, 2025-05-13 接受, 2025-05-26 网络版发表

北京市农林科学院科技创新能力建设项目(KJCX20240408)、北京学者计划(BSP041)和北京市农林科学院青年科研基金(QNJ202407)资助

摘要 玉米是我国目前种植面积最广、总产量最高、种业市值最大的农作物,它在确保粮食安全和种源安全方面起着至关重要的作用.我国对于玉米种质资源的研究和利用起步较晚,但经过几代人的不懈努力,品种的更新换代从未停止.以时间线为顺序,中华人民共和国成立后至今共有7次大的品种更新换代,从20世纪五六十年代开始大力推广杂交种,70年代进入单交种时代,80年代实现杂交良种普及全覆盖,目前已进入外引与自育品种“百花齐放”时代,玉米产量也得到了稳步提升,平均亩产从初期的75 kg (1960年)提升到现在的439 kg (2024年).玉米结构基因组、功能基因组、杂种优势机理以及基因组育种等相关领域快速发展,发布了数十个高质量玉米基因组;在重要性状的功能基因组研究中克隆了大量基因;杂种优势机理研究越来越深入,越来越多的关键产量杂种优势基因被挖掘;全基因组选择育种相关研究逐步开展并取得初步应用.这将进一步促进玉米育种技术的变革,为玉米品种的更新换代提供了强有力的技术支撑,使中国玉米育种逐步迈向育种4.0时代.

关键词 玉米, 育种, 杂优模式, 基因组解析

玉米(*Zea mays* L.)作为世界上最主要的粮食作物之一,同时也是目前世界上总产量最高的粮食作物.因此,它在确保国家的粮食安全和推动经济增长方面扮演着举足轻重的角色.玉米也是我国当前种植面积最广、总产量最高、种业市值最大的作物,随着玉米种植面积的增加和总产值的逐年增加,其种植面积已经超过了6.6亿亩、总产量超过了2.9亿吨、种业市值超过300亿元^[1].玉米在我国的粮食贡献率超过60%,在保障粮食安全、饲料保障及种源安全方面发挥着重要作用.

杂种优势利用技术是20世纪全球农业最重要发明之一,也是大幅提高作物单产、改良作物品质、提高作物抗逆性、增加作物适应性的重要途径.玉米是应用杂种优势技术最早、最普及、最成功的作物之一,

美国自20世纪初开始研发玉米杂种优势利用技术,1926年华莱士成立Hi-Bred玉米公司,率先商业化推广种植琼斯研发的双交种杂交玉米种子.到20世纪30年代美国已进入玉米杂交种时代,此时以双交种为主,使玉米单产实现质的增长;1960年开始从双交种向单交种时代转变.而我国玉米育种发展相对较晚,从20世纪初期到中华人民共和国成立期间,我国近代玉米育种处于启蒙阶段,主要集中在进行地方品种改良、自交系和杂交种的选育工作上,20世纪五六十年代开始大力推广杂交种,70年代进入单交种时代,80年代已实现杂交良种普及全覆盖.

20世纪90年代开始,分子育种技术的应用越来越广泛.2009年,第一个玉米自交系B73基因组序列公布,

引用格式: 李春辉, 李志勇, 杨扬, 等. 我国玉米品种更新换代、杂优模式变迁及功能基因组研究进展. 科学通报

Li C, Li Z, Yang Y, et al. Research progress of maize varieties updating and upgrading, heterosis pattern, and genome analysis in China (in Chinese). Chin Sci Bull, doi: [10.1360/TB-2025-0021](https://doi.org/10.1360/TB-2025-0021)

标志着玉米基因组研究工作开启了新篇章^[2]。B73基因组序列在玉米基因功能验证和图位克隆,基因组和转录组测序分析以及全基因组关联分析(genome-wide association study, GWAS)等研究中得到了广泛的运用,这些研究为玉米智慧设计育种提供了有力支撑。智慧育种是发展现代农业的重要着力点,根据《农业农村部关于大力发展智慧农业的指导意见》,我国力争到2030年,智慧育种发展取得重要进展,关键核心技术取得重大突破。这就需以基因组研究为基础的相关研究取得显著进步。国际上把育种分为四个阶段^[3],对标国外的育种技术,国际上已经逐渐步入育种的4.0时代,而我国仍处于2.0~3.0的阶段,仍有大量的关键核心技术亟待突破。育种4.0“设计育种”是指在作物参考基因组的建立、主效基因的克隆鉴定、自然群体变异解析的基础上,阐明重要农艺性状形成的分子机制,设计优异基因的理想组合,高效指导育种亲本选择和杂交后代全基因组选择的育种过程^[4]。但目前我国在育种4.0的发展中仍有诸多困难,有大量的关键核心技术亟待突破。其中最重要的就是以玉米基因组解析为基础的玉米结构基因组、功能基因组、杂种优势机理及智能育种为代表的相关研究的发展。纵观玉米育种发展历程,基因组学研究极大地助力了玉米育种的发展,玉米基因组的解析对玉米的遗传研究与育种改良具有重要意义,未来将进一步促进玉米育种的技术变革。随着技术的不断进步,未来玉米育种将更加精准、高效,使中国玉米育种迈向4.0时代。

1 我国玉米品种更新换代与杂优模式变迁

我国玉米种质资源研究起步较晚,导致缺乏突破性种质,育种进展缓慢,这与玉米传入时间短、种质资源有限密切相关。但我国玉米育种的发展经过几代人的不懈努力,品种的更新换代从未停止。以时间线为顺序,1950年至今共分为7次大的品种更新换代(图1)。

1.1 普遍种植农家种时代(1950~1960年)

20世纪50年代,全国广泛开展筛选优良农家种,就地推广。筛选和推广的主要农家种品种包括白马牙、金皇后、英粒子等在生产上大面积推广的优良农家种^[5]。同时也开展了研发和示范推广品种间杂交种和顶交种等,这期间也开始了双交种培育和示范工作。其中最早大面积应用于生产的品种间杂交种是陈启文在山东主持育成的坊杂2号,1952年在山东省推广面积200

多万亩,比当地农家品种增产20%~30%^[6]。1960年我国玉米平均亩产达到75 kg。

1.2 大力推广应用双交种时代(1960~1970年)

在玉米育种中,通过两个自交系杂交而成的品种称为单交种,而通过两个单交种杂交而成的品种称为双交种。在20世纪60年代,我国大力推广双交种,同时开始试验示范单交种。在此期间,一批双交种如新双1号、双跃3号、双跃4号等在生产中大面积种植,特别是双跃3号在70年代推广面积达到3000万亩以上^[7,8]。在这个时期,同步开展了玉米单交种的选育和示范推广工作,选育出新单1号、白单4号等单交种。其中新单1号是我国育成并大面积推广应用的第一个单交种,其母本矮金525(硬粒型)、父本混517(马齿型)分别选自河南农学院(河南农业大学农学院)提供的品种间杂交种(武陟矮玉米×金皇后)和混选一号综合种(75个优良单交组合构建)。新单一号较对照新双一号双交种增产29.7%,更是创造了亩产608 kg的记录。几乎同期,美国迪卡种子公司生产第一个杂交种XL45并迅速推广(1963年),取代了大部分双交种,成为生产上利用的主要类型。中国玉米单交种的选育和示范推广,使我国的单交种推广应用在时间上和美国几乎同时代,实现了跨越式追赶。到1970年,全国玉米平均产量达到139 kg/亩。

1.3 全面进入单交种时代(1970~1980年)

1970年以后,全面进入单交种时代。在此时期,我国从国外引进了玉米骨干自交系Mo17等,并自主选育了黄早四、自330等骨干系。其中黄早四不仅适应性强、配合力高、株型紧凑、生育期短而且灌浆速度快,许多方面都表现出良好的特性,从育成至今由其直接组配的杂交种有近百个。利用自330玉米自交系组配并经审定的优良杂交种推广面积在15万亩以上的有60多个。利用这些自交系进一步组配育成了中单2号(Mo17×自330)、黄417、烟单14(Mo17×黄早四)等优良单交种并大面积推广。到1978年,我国的杂交玉米种植面积接近2.2亿亩,这占玉米总种植面积的71.8%,而其中超过一半是单交种品种。在此时期,杂优模式主要为“兰卡斯特群×塘四平头群”或“兰卡斯特群×自330亚群”。中单2号杂交种,以及自主选育的骨干自交系自330、黄早四均获得了国家科技一等奖。到1980年,我国玉米平均亩产达到208 kg。

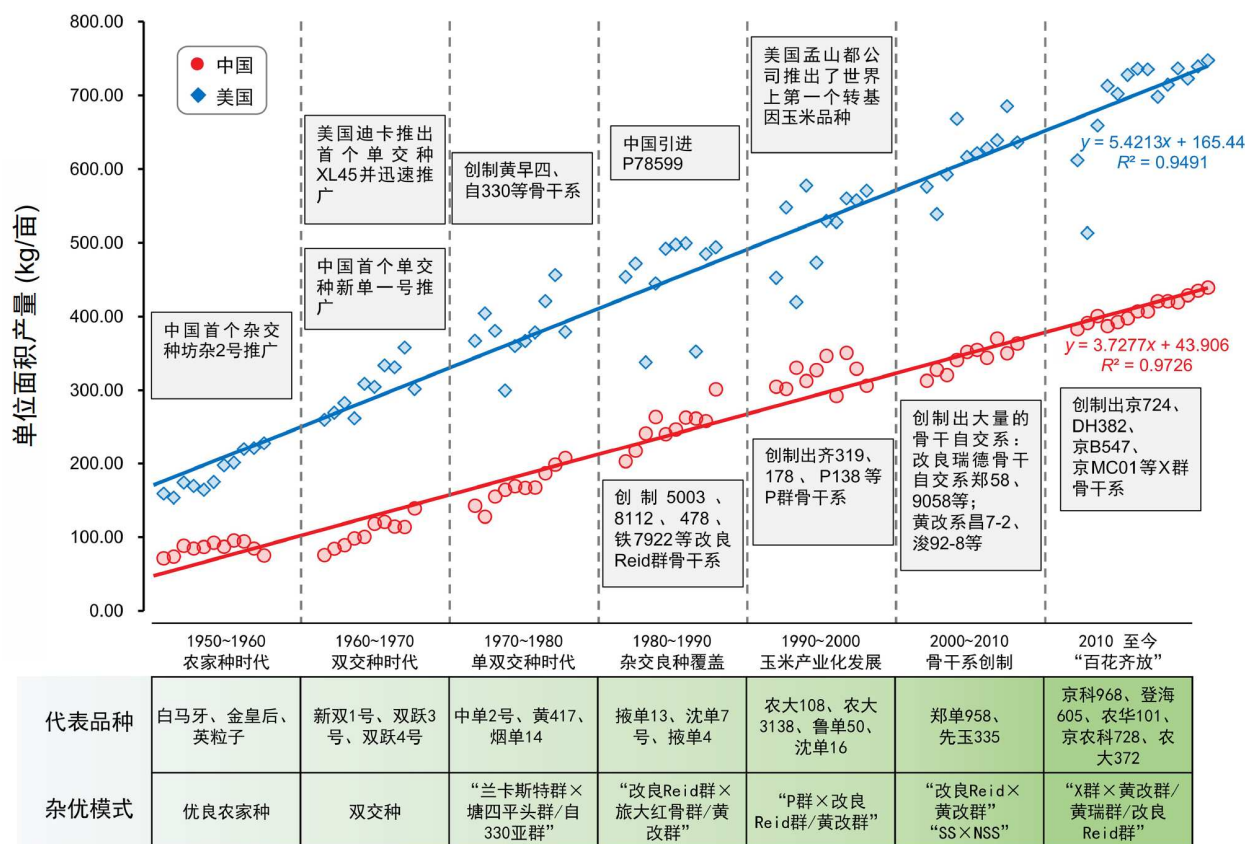


图1 (网络版彩色)1950年以来中国玉米品种更新与杂优模式变迁及中美单产提升对比

Figure 1 (Color online) Evolution of Chinese maize variety improvement and heterotic patterns since 1950: a comparative analysis with U.S. yield advancements

1.4 杂交良种全覆盖时代(1980~1990年)

20世纪80年代,中国玉米进入了产业发展的新阶段,基本上普及了单交种,实现了杂交良种全覆盖。利用从美国引进的3147、3382等玉米杂交种作为基础材料创制育成5003、8112、478、铁7922等一批骨干自交系(均属于改良Reid类群)。通过培育和推广掖单13、沈单7号、掖单4等优良杂交种,玉米的单产和总产持续增长。其中,掖单系列品种的选育推动了中国玉米的育种目标向着耐密的方向进行转变。该时期的主要杂优模式为“改良Reid×旅大红骨”或“改良Reid×黄改群”。同时我国也从国外引进杂交种生产种植,最有代表性的是1984年我国从南斯拉夫引进的单交种SC704(实际组合为: B73×Mo17)在新疆作为主栽品种大面积推广应用20多年。1990年我国玉米平均亩产达到302 kg。

1.5 玉米产业化发展时代(1990~2000年)

20世纪90年代,为了拓宽种质遗传基础,丰富育种

材料,我国继续从国外引进杂交种,并从中选育自交系。其中最具有代表性的是引进P78599等带有部分热带种质的国外杂交种,选育出齐319、178、P138等P群骨干自交系,育成农大108、农大3138、鲁单50、沈单16等杂交种并大面积推广应用^[9]。该时期的杂优模式主要为“P群×改良瑞德群”或“P群×黄改群”等^[10,11]。20世纪90年代以来,由于单交种普及率不断提高,促使玉米种子产业在中国崛起和繁荣,中国玉米开始进入了产业化时代。而此时期,美国开始了转基因玉米的商业化推广。1996年,美国孟山都公司推出了世界上第一个转基因玉米品种,从此全球转基因玉米种植面积直线增长。1999年我国玉米平均亩产达到329 kg。

1.6 优良骨干系集中创制时代(2000~2010年)

进入21世纪后,中国玉米品种进入了第六次更新换代。该时期创制出大量的骨干自交系,包括改良瑞德骨干自交系郑58、9058等,以及新一轮黄改系昌7-2、

浚92-8等.在此基础上育成许多优良品种并投入大面积推广,如郑单958(郑58×昌7-2)、浚单20(9058×浚92-8)等,杂优模式为“改良Reid×黄改群”并带有一定比例的热带种质等血缘^[11,12].同时期国际种业巨头先锋公司在我国成功推出了先玉335(PH6WC×PH4CV)等杂交种,为纯国外血缘,其杂优模式为“SS×NSS”^[13].2010年我国玉米平均亩产达到364 kg.

1.7 引进与自育品种“百花齐放”时代(2010年至今)

近十几年来,自育品种和引进品种同时大放光彩,也进入了中国玉米品种的第七次更新换代.利用引进的新种质X1132x等杂交种构建基础材料,创制选育出X群骨干系京724、DH382、京B547、京MC01等,并在此基础上利用X系与黄改系的强杂种优势培育出了京科968、登海605、农华101、京农科728、农大372等新一代杂交种^[14],其杂优模式主要为“X群×黄改群/黄瑞/改良瑞德”,此时期的杂优模式不同于之前已有,显示出很好的应用潜力,正在成为主导杂优模式^[15,16].杂优模式的更新成为此时期品种更新的主要驱动力.其中“京科968”是我国年种植面积超越千万亩的玉米主导品种之一,并已经累计成功推广了近2亿亩的种植面积.与此同时,国外引进玉米品种也得到了大面积推广.其中东北地区的德美亚系列品种的推广,扩大了我国高纬度地区玉米种植面积,让我国玉米种植带向北纵深延长了4个纬度,改变了黑龙江省高寒地区无玉米品种可种的历史.除此之外,新疆地区的KWS系列玉米品种、西南玉米区的正大系列玉米品种和迪卡系列玉米品种等也在生产上大面积应用,同时也大量引入利用Suwan、CIMMYT、南美等热带种质,拓宽了我国玉米种质资源的应用类型^[17~22].2024年我国玉米平均亩产达到439 kg.

2 基因组解析助力玉米育种发展

2.1 玉米结构基因组学研究进展

20世纪90年代末,伴随着测序技术的进步和人工染色体技术的日益完善,玉米基因组的研究迈出了重要步伐. Edwards等人^[23]首次使用玉米自交系UE95构建了一个酵母人工染色体(yeast artificial chromosome, YAC)文库.2001年, Sullivan等人^[24]构建了86858个克隆的玉米中的细菌人工染色体(bacterial artificial chromosome, BAC)文库, BAC克隆平均长度90 kb.利用BAC文

库,诸多研究者克隆了玉米基因组序列,并且对其特征进行了研究^[25~30],这为玉米自交系B73物理图谱的构建以及基因组组装打下了重要基础.2009年, *Science*发表了由美国爱荷华州立大学冷泉港实验室基于BAC手段和Sanger测序技术,完成了玉米自交系B73的基因组从头组装,这项工作破解了完整的玉米基因组序列,且标志着玉米基因组研究工作进入新的阶段^[2].该基因组序列在玉米的基因功能、图位克隆、GWAS等多个领域广泛应用(表1).与此同时,墨西哥研究机构也发布了墨西哥高地玉米Palomero基因组^[31], Palomero是最早驯化的玉米品种之一,将其与B73比较后发现了多个受驯化影响的位点,为玉米驯化过程中的遗传变化提供了宝贵的线索.

随着二代测序(next-generation sequencing, NGS)技术的普及,因具有通量高、周期短及成本低等特点,极大地提高了玉米基因组的组装效率.多个研究机构基于二代测序技术获得了高质量的玉米基因组. PH207是Iodent类群代表系,和B73一样两者都对温带商业玉米生产做出了重大贡献.2016年美国明尼苏达大学完成了PH207基因组组装,同时揭示了玉米基因组和转录组广泛的多样性,并解释了基因组和转录组变异如何促进高产杂交种的产生^[32]. W22是重要的玉米遗传学材料,由其建立的转座子插入资源库UniformMu是玉米功能基因组研究的重要资源.2018年,美国明尼苏达大学完成了玉米自交系W22基因组组装工作^[36]. W22与B73基因组相比存在多个尺度的结构异质性,包括转座子组成、拷贝数变异及单核苷酸多样性,并揭示了W22基因组中转座子插入偏好性.2019年,由北京市农林科学院玉米研究中心公布了我国玉米重要核心种质“黄早四”的全基因组序列,揭示了玉米基因组变异和黄改系(以黄早四为基础选育衍生的众多自交系)的形成的遗传改良历史,这是全球范围内首次对来自中国的玉米骨干自交系完成的denovo测序和基因组解析^[37].

单分子测序技术又称第三代测序技术,与前两代测序技术相比,其最大的特点就是测序过程无须进行PCR扩增,实现了对每一条DNA分子的单独测序^[33].随着具有超长测序读长的单分子测序技术、BioNano光学图谱技术和染色质构象捕获测序技术(Hi-C)在基因组组装上的应用^[43],进一步推动了玉米基因组的研究.2017年6月, *Nature*发表了由冷泉港实验室完成的B73_v4版本基因组^[33],该研究报道了利用新一代测序

表 1 玉米已发表基因组统计

Table 1 Statistics of published maize genomes

时间	项目	大小/Gb	测序技术	contig N50/Mb	Scaffold N50/Mb	BUSCO/%	基因数	文献
2009	B73 v1	2.05	Sanger	0.04	0.08	—	32540	[2]
2009	Palomero	1.79	Sanger	—	—	—	—	[31]
2016	PH207	2.1	NGS	—	0.65	—	40557	[32]
2017	B73 v4	2.1	PacBio + BioNano	1.19	9.73	—	39324	[33]
2017	mexicana, Mo17	1.2, 2.04	NGS + PacBio	0.03, 0.06	0.11, 3	86.00, 93.00	31387, 40003	[34]
2018	Mo17	2.18	NGS + PacBio + BioNano	1.48	10.2	97.20	38620	[35]
2018	W22	2.13	NGS + BioNano	0.07	35.52	90.00	40789	[36]
2019	HuangZaoSi	2.2	NGS	0.08	223.9	96.00	40893	[37]
2019	SK	2.16	NGS + BioNano + PacBio	15.78	73.24	96.40	42271	[38]
2020	K0326Y	2.16	NGS + PacBio + BioNano	7.77	22.78	95.80	38238	[39]
2020	B73–Ab10	2.16	NGS + PacBio + Nanopore	162	—	95.80	46311	[40]
2020	EP1, F7, DK105, PE0075	2.20 – 2.46	NGS	0.08~0.10	6.13~10.39	95.20~95.80	46697~48068	[41]
2020	NC358	2.13	NGS + PacBio + BioNano	4.24	99.4	96.70	39578	[42]
2021	RP125	2.19	NGS + Nanopore + Hi–C	15.43	220.55	96.80	43098	[43]
2021	Ia453	2.29	NGS + PacBio + BioNano + Hi–C	0.39	222.2	94.60	38384	[44]
2021	NAM 26 lines	2.13 – 2.31	NGS + PacBio + BioNano	6.26~52.36	92.05~160.85	95.42~96.67	平均40621	[45]
2021	A188	2.25	NGS + Nanopore	5.99	103.4	97.25	40747	[46]
2021	A188	2.21	PacBio+BioNano	1.06	11.61	95.30	—	[47]
2022	Ames 21814	2.44	NGS + PacBio + Hi–C	62.29	245.33	96.80	46473	[48]
2022	Dan340	2.35	NGS + PacBio HiFi + HiC	45.11	222.77	95.97	39733	[49]
2023	CIMBL55	2.16	NGS + PacBio + BioNano + Hi–C	14.3	223.6	98.00	38439	[50]
2023	Mo17	2.18	NGS + Nanopore + PacBio HiFi	0.1	—	—	42580	[51]
2023	12 inbred lines	2.18~2.31	NGS + PacBio + BioNano	0.27~2.07	4.36~15.34	94.20~98.60	42111~46320	[52]

技术对玉米自交系B73测序, 得到了更详尽的玉米参考基因组. 同年华中农业大学创新性地通过遗传设计把复杂的玉米和类蜀黍的基因组分成100多个小的区段, 从而大大降低了基因组复杂性, 组装出了质量较高的玉米和墨西哥大刍草基因组^[34], 该研究表明有超过10%的现代栽培玉米和墨西哥大刍草之间存在着基因渗透现象. 2018年, 中国农业大学利用三代测序和光学图谱技术, 成功的组装了兰卡斯特代表的自交系Mo17基因组^[35]. 经过深入的比较, 发现Mo17与B73基因组之间存在显著的遗传差异. 在染色体上, 至少有10%的基因显示出非共线性的排列, 而在基因组的结构变异中, 超过20%的基因显示出可能导致蛋白功能的关键突变^[35]. 在2019年, 华中农业大学公布了热带玉米自交系的SK基因组, 并首次公开了一个包含521份玉米自交系深度重测序数据的玉米结构变异图谱, 结合这些信息首次克隆到影响籽粒重量自然变异的关键基因^[38]. 2020年, 上海交通大学农业与生物学院等组装了优质

蛋白玉米K0326Y基因组, 该研究挖掘了K0326Y品系玉米潜在的硬粒胚乳修饰因子^[39]. 同年, 美国佐治亚大学遗传学系发表了玉米自交系B73–Ab10基因组, 首次完成了玉米3号和9号染色体端粒到端粒的无间隙组装, 揭示了七个着丝粒和五个异染色质组的内部结构^[40]. 2021年, 美国佛罗里达大学完成了首个甜玉米自交系Ia453基因组, 通过与6个大田玉米基因组比较揭示了单核苷酸多态性、结构变异和转座子组成的差异, 通过对5381份玉米和大刍草的分析揭示了甜玉米的进化和起源, 并确定了甜玉米基因组选择区域及多种性状的候选基因^[44]. 同年, 美国堪萨斯州立大学对玉米重要自交系A188基因组进行了组装, 深入解析了玉米愈伤组织的基因表达和DNA甲基化特征, 并利用比较基因组方法揭示了基因组结构变异对玉米性状的重要影响^[46]. 几乎同期, 四川农业大学也构建了自交系A188的高质量基因组图谱, 并鉴定出与胚愈伤组织诱导率相关的两个候选基因^[47]. 同年, 山东农业大学组装了我国

西南玉米产区骨干自交系RP125的高质量参考基因组^[43],并在该背景下创制了一个EMS突变体库.2022年,中国科学院分子植物科学卓越创新中心研究团队破解了高度复杂的野生玉米-大刍草基因组^[48],并从大刍草Ames21814中成功克隆到野生玉米高蛋白的关键主效基因*THP9*,该基因可使玉米蛋白质含量和氮利用效率显著提升,使种子的蛋白含量能够提升大约35%,根中的氮含量约增加54%^[48].2023年,中国农业大学的秦峰教授团队^[50]采用三代PacBio长读长测序技术、HiC技术和光学图谱,成功地完成了优异抗旱种质资源CIMBL55基因组的组装和注释工作.该研究发现,在前期利用GWAS和干旱应答基因表达的数量性状位点解析(expression quantitative trait locus, eQTL)确定的108个可能的抗旱基因中,玉米CIMBL55基因组中至少包含了其中的65个,暗示这可能是使其具有出色抗旱性的遗传基础^[50].同年,中国农业大学国家玉米改良中心赖锦盛教授团队^[51]发表了Mo17全基因组所有染色体端粒到端粒完整无间隙组装结果,揭示该基因组中所有重复区域的结构特征,包括几个超长的连续的胸腺嘧啶-腺嘌呤-鸟嘌呤(TAG)三核苷酸简单序列重复区,最长的长达235 kb;特别是对于着丝粒区域和核仁组织区的组装达到了前所未有的程度. Mo17基因组是复杂动植物基因组中第一个实现真正意义上的全基因组完整无间隙组装的基因组,该研究是基因组学研究的一个重要里程碑.

在高质量参考基因组的相继公布、大规模重测序以及群体遗传学分析的普遍开展的背景下,研究者们发现利用单个个体的参考基因组远远无法覆盖该物种全部的遗传序列,构建一个涵盖多个个体的泛基因组可以较好地弥补这一不足.2020年,德国慕尼黑佐治亚大学完成了4个欧洲硬粒玉米自交系F7、EP1、DK105及PE0075的从头组装^[41],通过与美国两个马齿玉米的比较基因组发现了马齿和硬粒玉米种质之间的基因组差异.进一步通过核心和非必需基因组的全基因组比对,以及异染色质区和长末端重复序列(long terminal repeated, LTR)反转录转座子的比较,揭示了玉米基因组的动态演变.这是玉米泛基因组研究的第一次尝试,多个硬粒型玉米基因组的发布补充了玉米泛基因组数据库.之后的几次玉米泛基因组发布使玉米基因组多样性更上了一个台阶.2021年,美国佐治亚大学完成26个不同玉米基因组的从头组装、注释和比较分析,包含了13个热带玉米、9个温带玉米、2个甜玉米和1个

爆裂玉米^[53].在这个玉米泛基因组中发现了超过10万个基因,其中大约三分之一在所有的基因组中都有发现,并且证明了将结构变异与单核苷酸多态性相结合可以提高数量性状定位研究的功效.2022年,华中农业大学利用721份玉蜀黍属材料的基因组数据,构建了首个玉蜀黍属“超级泛基因组”图谱^[54],得到了总计6.71 Gb的玉蜀黍属泛基因组,是玉米基因组的3倍,其中有约37%的序列是玉米基因组所没有的.2023年,华南农业大学联合中国农业科学院生物技术研究所、北京农林科学院玉米研究所等多个单位,使用三代测序等技术,成功组装了12个世界范围内广泛使用的骨干自交系亲本的高质量基因组,结合已发表的玉米基因组,成功构建出温带玉米核心育种种质的泛基因组,这一泛基因组几乎涵盖了目前生产应用中的所有玉米的杂种优势群.通过深入分析,发现这些玉米自交系间广泛存在着遗传变异,其中玉米的杂种优势强度与双亲基因组间结构变异数量呈现出显著的正相关关系,通过结合遗传学和分子生物学证据,成功鉴定了2个关键的产量杂种优势位点^[52].

玉米结构基因组的研究不断取得突破性进展,高质量参考基因组的发布和泛基因组的构建为玉米育种提供了丰富的遗传资源,揭示了玉米基因组的结构多样性、功能变异和进化历史.随着技术的不断发展,未来玉米基因组学将在育种、遗传改良及功能研究方面发挥更大的作用.

2.2 玉米功能基因组研究进展

随着基因组测序和分析技术的进步,玉米结构基因组学研究取得了显著进展,也促进了玉米功能基因组研究的发展.在株型、产量、抗病、抗逆等重要性状的功能基因组研究中,国内外科学家通过正向和反向遗传学克隆大量基因,涉及不同的细胞学、生理生化过程和代谢途径,而这些成果的育种应用也进一步促进了玉米育种的发展.

紧凑株型是玉米适应高密度种植的前提,以改良玉米株型、增强耐密性、提高群体光合效率为目标的株型育种,是实现玉米高产的重要途径.深入研究玉米株型相关性状的分子遗传机理,对于推动耐密型高产育种的研究具有重要意义.玉米叶夹角作为决定株型的关键因素,对种植密度有显著影响,至今为止已成功克隆出几十个调控该性状的基因^[55-57],其中大多是转录因子或关键酶,如*lg1(liguleless1)*^[58]、*lg2*^[59]、

ZmTAC1^[60]、*ZmCLA4*^[61]、*na2(nana plant2)*^[62]、*drl1*^[63]、*drl2*^[63]、*bHLH30*^[64]、*CT3*^[65]、*ZmBZR1*^[66]、*ZmIBH1-1*^[67]、*ZmIL11*^[68]、*ZmRAVL1*^[69]和*lac1*^[70]等。SBP结构域的蛋白编码基因*lg1*，其突变体展现出叶舌与叶耳缺失及叶片直立的特征，开展无叶舌性状*lg1*基因分子标记辅助选择，通过创制有育种价值的无叶舌育种新材料，可以快速优化品种株型。例如，利用其创制育成的“Y京科968”株型得到了优化，穗上叶夹角明显缩小，整体株型更紧凑，使玉米品种京科968穗上叶夹角由原来约30度，变为约20度的紧凑型。近几年，在提高玉米耐密性方面又取的了多项新突破。中国农业大学田丰课题组于2019年成功自玉米野生祖先种大刍草中克隆出了影响玉米株型紧凑程度和密植条件下增加产量的关键基因*ZmRAVL1*，并在此基础之上构建了玉米紧凑株型的分子调控网络，田间实验表明，*ZmRAVL1*基因敲除材料在密植情况下具有显著的增产效应^[69]。2020年4月，华南农业大学王海洋教授团队^[70]开展了国内外现代玉米选育过程中的“育种选择指纹”研究，发现现代玉米育种的过程中，中美两国玉米育种都向着更紧凑的叶夹角、更低的穗位、更早的开花期和更少的雄穗分枝数方向趋同选择，表明玉米的耐密性提高是现代玉米育种的主要选择方向，进一步证明了两个在现代玉米育种过程中受到选择的基因*ZmPIF3.3*和*TSH4*，在调控玉米株高/穗位高和雄穗分枝数方面分布发挥了重要作用。2024年6月，中国农业大学在玉米“智慧株型”研究方面取得新进展，首次在玉米中鉴定到“智慧株型”基因*lac1*，揭示了光信号动态调控*lac1*促使玉米适应密植的分子机制，建立了“一步成系”的单倍体诱导编辑技术体系^[71]。

株高是密植抗倒增产的关键。玉米的矮秆突变体研究始于1912年^[72]，20世纪40年代，受“绿色革命”浪潮的影响，墨西哥率先着手于玉米矮化育种工作，并且培育成超矮的玉米品种。相比之下我国的玉米矮化育种探索起步于20世纪50年代，虽稍晚于欧美等国，但仍然取得了一定的成果，然而此时国内外培育的矮秆玉米品种一般会与其他不良性状连锁紧密，导致它们最终未能被广泛应用到实际生产。随着功能基因组的发展和基因编辑等新技术的应用，国际种业巨头拜耳公司于2022年上海进口博览会期间高调宣称将推出矮秆玉米作为未来主导产品，2023年又正式发布育成的株高≤7英尺(213.4 cm)的矮秆玉米产品，较之前常规株高9~12英尺(275~366 cm)平均降低了1/3，成为2023年度

的玉米种业重大新闻热点。美国科迪华、斯泰等国际种业巨头也已将矮秆玉米研究放在重要位置，计划陆续推出系列矮秆玉米品种。国内紧跟国际的步伐也在研发矮秆玉米新品种，目前主要通过常规育种(杂交、回交+分子辅助)培育，未来进一步也将使用转基因和基因编辑等技术进行研发。

玉米产量与多种因素相关，而且玉米产量是一个极为复杂的数量性状。在玉米产量构成的众多因素中，百粒重、穗行数以及行粒数的多少，是决定玉米产量高低的关键因素。其中穗行数是指果穗的籽粒行数，作为玉米产量性状最重要的构成因子之一，与产量呈显著正相关。2022年3月，中国农业大学杨小红/李建生课题组和华中农业大学严建兵课题组联合研究发现，玉米中的*KRN2*基因与水稻中的*OsKRN2*基因经历了趋同选择，它们通过类似的调节途径来控制玉米与水稻的产量。将*KRN2*和*OsKRN2*基因编辑材料进行多年多点的测产实验，所有实验结果均表明，*KRN2*和*OsKRN2*的功能丧失之后，与对照相比能够通过增加穗行数或穗粒数，分别提高大约10%的玉米产量和8%的水稻产量，并且在生育期和株型等其他农艺性状上无明显变化^[73]。

除此之外，其他重要性状的功能基因组研究也得到了发展。玉米成熟籽粒的含水量是决定籽粒机械化收获的关键因素。2021年1月，华中农业大学严建兵团队^[74]揭示玉米籽粒含水量动态变化的遗传结构，解析了含水量时空变异特征，首次克隆了一个影响玉米籽粒脱水的主效基因*GAR2*。2024年11月，该团队又在玉米籽粒脱水领域取得了突破，研究人员成功鉴定了一个名为microRPG1的新型小肽，该小肽含有31个氨基酸，特定存在于玉米及其近缘种中。它通过精确调节乙烯信号传导途径中的核心基因表达来调控籽粒的脱水过程。经过连续多年、多环境的试验证明，microRPG1的敲除能够使收获期的籽粒含水量下降2%~17%，平均降幅7%，而与此同时，其他重要的农艺表现未出现显著变化^[75]。

在玉米抗病功能基因组研究方面，也取得了诸多进展。2020年11月，北京市农林科学院分子育种团队精细定位了一个对玉米南方锈病高抗的主效基因*RppM*^[76]。利用分子育种技术，创制出高抗南方锈病同型系“京2416K”，其具有京2416全部优良性状且DNA指纹基本一致，实现几十个系列品种高抗锈病优种提升；在锈病暴发的2021、2023年均表现“一尘不染”免疫型高抗锈病，据两年54个试验点结果显示，20个抗锈品种

平均比感锈品种郑单958增产28.7%。2021年7月,华中农业大学赖志兵团队从大刍草中成功克隆了对大斑病、南方锈病和灰斑病表现广谱抗病性的新基因*ZmMM1*,并鉴定到了一个能够增强*ZmMM1*蛋白翻译水平的调控序列*qLMchr7C117*^[77]。

随着全球气候变暖,气候变化愈加剧烈。干旱、盐碱、高温、冻害等非生物逆境胁迫严重影响玉米产量和品质。例如,2012年美国的大旱使美国的玉米产量降低了26%,2022年欧洲的干旱,使法国等国家玉米产量下降25%。近年来,玉米抗逆分子机制研究取得重要进展,揭示了多种调控网络和关键基因的作用。中国农业大学和华中农业大学等多个研究团队的系列研究已经取得了突破性进展。内源脱落酸(abscisic acid, ABA)积累在协调缺水响应中起着至关重要的作用。*ZmOST1*基因会影响ABA调节的气孔运动和抗性,*ZmPP2C-A10*通过与*SnRK2s*和*ZmPYL*的ABA受体相互作用参与干旱条件下的ABA信号传导^[78]。*AtSLAC1*的同源基因, S型阴离子通道基因*ZmSLAC1*在玉米干旱响应过程中介导气孔关闭^[79]。*ZmGCT1*磷酸化*ZmSLAC1*倒数第二位Thr,抑制*ZmSLAC1*的离子通道活性,同时*ZmGCT1*磷酸化并抑制*ZmSnRK2s*的激酶活性。在干旱条件下,ABA激活的*ZmSnRK2s*磷酸化*ZmGCT1*,降低了*ZmGCT1*在质膜定位,促使气孔关闭,以此响应干旱胁迫^[80]。定位于质膜(plasma membrane, PM)的Ca²⁺依赖性蛋白激酶*ZmCPK35*和*ZmCPK37*,与*ZmSLAC1*相互作用并激活,从而诱导气孔关闭,以响应ABA和Ca²⁺信号,定位于PM的*AtRBOHF*同源物*ZmRBOHC*促进保卫细胞内ROS积累,从而诱导气孔关闭^[81]。丝裂原活化蛋白激酶(mitogen-activated protein kinase, MAPK)在干旱响应中发挥重要作用,MAPK信号传导的调节因子*ZmPP2C26*可以去磷酸化*ZmMAPK3*和*ZmMAPK7*,负调控抗旱性^[82]。中国农业大学通过挖掘有效的自然变异对玉米耐冷性的分子机制进行研究,揭示了玉米热休克转录因子HSF21正调控玉米耐冷性的分子机制,发现该基因在调控玉米低温下脂代谢稳态的关键作用及其自然变异对玉米耐冷性差异的重要贡献^[83]。华中农业大学利用多组学和基因编辑策略,对8号染色体上干旱相关环境特异性超级eQTL热点(DRESH8)和DRESH8和衍生的小干扰RNA靶点*ZmMYBR38*的转基因和分子研究揭示了转座元件介导的反向重复序列衍生的sRNA和基因调控网络,平衡了植物的干旱耐受性和产量相关性^[84]。除了对耐旱性的研究,在其他非生

物胁迫领域的研究也取得了重要进展。例如中国农业大学杨淑华团队通过全基因组关联分析发现了一个bHLH转录因子COOL1是玉米耐寒性的重要调节因子,该研究确定了一条以前未知的途径,通过这条途径,以COOL1为中心的模块调节玉米对高纬度适应性的耐寒性^[85]。

2.3 玉米杂种优势研究进展

杂种优势通常指遗传背景不同的双亲杂交后,其后代在生物量、发育速度、体型、生育力、逆境抗性等多方面表现出优于双亲的现象,且广泛存在于动植物中,一直以来都是遗传学的重要研究对象。杂种优势的发现和应用极大地推动了农业生产的进步,成为现代农业技术不可或缺的一部分,并在近几十年,引领了农业生产的经济革命。1920年,第一个商业玉米杂交种选育并取得了大面积推广^[86]。到目前为止,基于杂种优势育成的玉米杂交种品种在市场上占比超过97%,也让玉米成为了世界上利用杂种优势最为彻底的作物之一。数据显示,过去30年间,美国玉米的单位面积产量与总产量之所以能实现增长,除了大面积机械化作业及品种耐密能力的提升外,约40%~50%的增产都得益于杂交种的大面积推广应用^[87]。虽然杂种优势带来的效益显著,但关于其背后的基础原理尚未完全明确。

随着研究的不断深入,玉米杂种优势的机制得到了一定的理解。在杂种优势数量性状位点(quantitative trait locus, QTL)鉴定方面,利用一些经典的杂合遗传群体,例如F₁、F₂、永久F₂、染色体片段置换系等群体揭示杂种优势分子机制成为常规手段。很多研究者通过这种方式进行了研究,例如Stuber等在1992年就通过研究玉米自交系B73与Mo17杂交得到的单交种,发现多数QTL在杂合时的性状表现超过纯合,意味着这些QTL展现出来的超显性特征是驱动杂种优势的主要因素^[88]。Li等人^[89]则基于玉米杂交品种郑单958的遗传群体对控制穗重的杂种优势QTL进行定位,发现控制穗重杂种优势的QTL在不同环境条件下均由超显性效应主导^[90]。Yi等人^[91~93]利用重组自交系及对应的永久F₂群体进行QTL定位和杂种优势效应分析,在玉米中定位了9个与产量紧密相关的QTL,并对这些产量性状的中亲杂种优势进行了剖析;通过研究以玉米优良杂交种豫玉22为基础的玉米永久F₂群体,发现玉米杂种优势是显性、超显性及上位效应共同作用的结果,其中显性效应占据主导地位。

近年来, 结合新的研究视角和更大规模的杂合群体研究手段, 杂种优势机理研究取得了新的进展. 2021年, 华中农业大学利用玉米CUBIC群体的1428个自交系与30个不同血缘的优良自交系形成的杂交种群体进行分析, 发现上位性抑制效应解除是杂种优势的遗传成因. 其中杂种优势越强的性状(如穗重), 上位性抑制效应解除越显著, 其杂合状态能够释放原本无法表达的基因, 从而使有益等位基因得以表达^[94]. 2022年, 中国农业科学院作物科学研究所研究人员利用1604份不同杂种优势群的玉米自交系深入研究, 揭示了现代玉米育种过程中父本与母本杂种优势群选择的遗传学机理及其基因组的差异特征, 鉴定了基因*ZmKOB1*在杂种优势中的重要作用^[95]. 2023年, 华南农业大学研究人员发现广泛的遗传变异存在于玉米自交系之间, 且玉米杂种优势强度与其双亲基因组间结构变异的数量高度相关, 这预示着亲本间的DNA大片段差异越大, 杂交后代的杂种优势表现也随之增强, 这一发现证明了双亲遗传互补为玉米杂种优势形成的关键因素. 此外, 该研究还完成了重要的产量杂种优势基因*ZmACO2*和*AR-GOS1*的鉴定, 成功验证了其通过超显性效应发挥作用的机制^[52]. 此外, 上海师范大学和山东农业大学合作, 利用3个玉米杂交种F₂群体的5360个后代, 从全基因组水平上系统分析了玉米杂种优势基因组位点, 发现了一个影响玉米穗分枝数和每穗产量的杂种优势的主效基因*ub3*, 其启动子区的变异导致的表达差异导致了杂交种的杂种优势形成^[96].

2.4 玉米全基因组选择育种的研究进展

对玉米基因组的深入解析开辟了新的育种途径, 为基因组设计育种策略提供了丰富的分子标记信息和功能基因资源. 标记辅助选择(marker-assisted selection, MAS)和全基因组选择(genomic selection, GS), 是两种主要的基于标记的辅助育种技术. 然而, 在玉米的众多性状中, 仅有少数如种皮颜色等性状受单基因控制, 而大部分性状则由数十乃至上百个基因或QTL共同决定, 每个基因的贡献相对较小. 在这种情况下, MAS的作用相对有限, 而GS技术对于这类复杂性状的预测提供了更为有力的解决方案.

2001年, Meuwissen等人^[97]首次提出了GS的概念. 该技术通过测定对全基因组的大量分子标记, 估算不同染色体片段或单个标记效应值, 将这些效应值进行累积, 得出基因组的预估育种值(genomic estimated

breeding value, GEBV), 实现对个体的早期预测和选择, 从而缩短世代间隔, 加速育种进程. GS技术首先在奶牛育种领域得到应用^[98]. 对于以杂交品种为主的玉米而言, 其植株高大且生育期长, GS技术理论上能够快速准确地获取待测杂种后代的育种值, 从而加快育种进程并增大遗传收益^[99].

玉米育种领域的国际权威机构——国际玉米小麦改良中心(CIMMYT), 发布了一种创新的育种策略, 即结合基因组选择技术的多亲本群体快速轮回策略, 该策略在确保遗传多样性得以维持的基础上, 能够在相对较短的时间内达成显著的遗传增益提升^[100]. 在发达国家比如美国, 玉米商业化育种起步相对较早, 一些大型的跨国种业公司的育种流程中已广泛应用GS技术, 并取得了显著成效^[101].

近年来, 中国在玉米GS方面也取得长足的进步. 2021年, 中国农业大学团队开发了CropGBM工具箱, 实现基因型到表型(genotype-to-phenotype, G2P)预测, 并通过自交和杂交玉米品系的大型数据集验证了该工具箱在基因组选择辅助育种中的有效性^[102]. 2022年, 华中农业大学玉米团队基于一个包含5820份杂交种的非完全双列杂交群体, 开发了一套基于理想目标材料识别的机器学习算法: 目标导向的优选技术(target-oriented prioritization, TOP)^[103]. 该算法能够整合组学数据, 实现多个性状的协同选择, 在保证育种目标整体一致的基础上, 针对特定性状进行优化, 为作物智能设计育种提供了有力的技术支撑^[103]. 近期, 该团队又开发了一种融合门控机制MLP与线性注意力机制的玉米基因型与环境互作的基因组预测方法GEFormer, 此方法在GS中考虑基因型与环境的相互作用, 进一步提高了玉米农艺性状预测的准确性^[104]. 机器学习中的深度学习(deep learning, DL)在植物育种领域中的应用正在成为研究热点. 2023年中国农业科学院作物科学研究所李慧慧团队发布了基于深度学习的全基因组选择方法DNNGP, 该方法可以利用植物多组学数据预测各种数量性状, 在植物全基因组选择育种体系中展现出广泛的应用潜力^[105].

在玉米产量的预测方面, 通过综合分析多个产量相关性状, 显著提高了产量预测的准确性. 例如, 针对适应中国西北地区的杂交玉米种群, Li等人^[106]在2020年对籽粒产量、植株高度、穗位高度等十个农艺性状进行了全基因组预测, 不同性状和模型的预测能力介于0.386~0.794. 在6328个潜在杂交品种的产量预测中,

选择前44个杂交种的平均产量相比郑单958提高了6%,为高产玉米品种的筛选提供了有力支持. 四川农业大学玉米研究所利用自主研发的HEBLP|A算法对360份自交系产生的所有组合进行了产量性状的预测,构建了西南玉米区新的杂优模式(Reid $\times$ Suwan+),并成功选育出玉米新品种“优迪899”^[107]. 中国农业科学院作物科学研究所的研究团队收集了2430份优良商业杂交种所选育的自交系和503份自然群体自交系,利用深度学习基因组预测算法构建了8个株型和产量相关性状的基因组预测模型,实现了对目标性状的精准预测^[108]. 此外,GS在提高玉米抗逆性和品质改良方面也发挥了重要作用^[109,110].

然而,GS技术在玉米育种中也面临一些挑战. 如基因型鉴定成本高、数据管理复杂、性状复杂性与环境互作的解析困难以及模型优化与选择的不确定性等. 未来,随着生物技术的不断进步,预计GS技术的成本将逐渐降低,数据分析方法将不断改进. 同时,多组学融合和人工智能技术的应用将推动玉米育种技术的革新,实现更精准、高效的育种^[105,111,112].

3 总结与展望

目前国内玉米生产上与国际先进水平相比仍存在品种种类单一、品种质量较低、生产成本高等不足. 例如,由于中国人工成本上升速度较快,中国玉米生产成本于2010年开始超过美国,虽然近年来机械普及率的提升使得我国和其他国家之间的玉米成本差距有所减少,但依然差距明显. 同时,中国玉米在国际上面临激烈的竞争. 中国玉米的国际市场占有率较小,竞争力较为薄弱;相较于国外,中国玉米贸易竞争力指数接近-1,表明其处于国际竞争的不利地位,中国玉米的显示比较优势系数也不具优势,并且均呈下降趋势^[101].

尽管经过几代人的不懈努力,我国玉米单产水平稳步提高,但单产水平的差距仍是制约我国玉米产业发展的核心瓶颈. 因此,如何提高玉米质量与提升单产水平是关键. 统计数据显示,2024年我国玉米单产为439 kg/亩,与美国还存在较大差距,只有美国的60%不到(748 kg/亩),并且差距在逐年增加(图1). 虽然在种质资源、地理环境、气候条件等方面存在有一定的客观条件制约,如玉米传入时间短、种质资源有限,气候条件和土壤条件的差异等. 但与国外更大的差距是育种技术创新能力和科研水平的差异. 与国外相比较,我国玉米育种仍以常规技术为主,仍然处于育种2.0~3.0的阶段. 以基因编辑技术、全基因组选择育种以及智能设计育种体系等为代表的先进玉米育种技术,在我国仍主要处于理论研究或研发阶段,而以美国为代表的发达国家已步入或正筹备进入这些技术的产业化应用阶段,标志着它们正迈向育种4.0新纪元. 因此,我国亟需深化玉米育种的基础研究工作,力求在玉米育种的关键核心技术上取得突破,以培育出新一代具有突破性的玉米品种.

目前我国在结构基因组学、功能基因组学、杂种优势机理解析以及基因组育种等领域持续发力,并已取得阶段性成果^[37,51,71,76,85,96,105,113]. 展望未来,需进一步攻克玉米育种关键核心技术,加强生物技术与大数据挖掘、人工智能等信息技术的深度融合与应用集成,以构建全面的玉米智能化育种技术体系,从而提高育种效率,推动传统育种在技术更新换代. 基因组解析技术在玉米育种中的应用,不仅提升了玉米育种基础研究水平,更为玉米品种的更新换代和杂优模式的变迁提供了强有力的技术支撑. 随着技术的不断进步,未来玉米育种将更加精准、高效,育成的品种有望实现产量与品质的同步提升.

参考文献

- 1 National Bureau of Statistics. China Statistical Yearbook 2024 (in Chinese). Beijing: China Statistics Press, 2024 [国家统计局. 中国统计年鉴 2024. 北京: 中国统计出版社, 2024]
- 2 Schnable P S, Ware D, Fulton R S, et al. The B73 maize genome: complexity, diversity, and dynamics. *Science*, 2009, 326: 1112–1115
- 3 Wallace J G, Rodgers-Melnick E, Buckler E S. On the road to breeding 4.0: unraveling the good, the bad, and the boring of crop quantitative genomics. *Annu Rev Genet*, 2018, 52: 421–444
- 4 Yu H, Bai S, Li J. Towards breeding 5.0: smart variety by intelligent breeding (in Chinese). *Chin Sci Bull*, 2024, 69: 4687–4690 [余泓, 白世伟, 李家洋. 迈向育种5.0: 智能品种的智能培育. 科学通报, 2024, 69: 4687–4690]
- 5 Guo R H, Liu Z Z, Cai Y L, et al. Evaluation of phenotypic diversity for two maize landrace populations having historical importance in China (in Chinese). *J Maize Sci*, 2009, 17: 24–28 [郭荣华, 刘志斋, 蔡一林, 等. 两个历史上重要的玉米地方品种群体的表型多样性评价. 玉米科学,

- 2009, 17: 24–28]
- 6 Tong Y P. The course and the achievement of corn variety improving in the 20th century in China (in Chinese). *Chin J Hist Sci Technol*, 2001, (2): 18–32 [佟屏亚. 20世纪中国玉米品种改良的历程和成就. *中国科技史料*, 2001, (2): 18–32]
 - 7 Zhu R, Yan S T, Wang G H. *Crop Cultivation in Contemporary China* (in Chinese). Beijing: China Social Sciences Press, 1988 [朱荣, 颜士庭, 王甘杭. 当代中国的农作物业. 北京: 中国社会科学出版社, 1988]
 - 8 Dai J R, E L Z. From the past centennial progress to more brilliant achievements in the future: the history and prospects of maize industrialization in China (in Chinese). *J Agric*, 2018, 8: 74–79 [戴景瑞, 鄂立柱. 百年玉米, 再铸辉煌——中国玉米产业百年回顾与展望. *农学报*, 2018, 8: 74–79]
 - 9 Wang Y L, Wu J, Wu F Y. Application of maize inbred line Qi319 in germplasm improvement (in Chinese). *Bull Agric Sci Technol*, 2013, (8): 87–89 [王艳丽, 吴坚, 吴芳勇. 玉米自交系齐319在种质改良中的应用. *农业科技通讯*, 2013, (8): 87–89]
 - 10 Gao X, Wang J, Peng Z H, et al. Preliminary study on heterosisutilization model of foreign germplasm of P78599 in maize (in Chinese). *Crops*, 2004, (6): 46–50 [高翔, 王进, 彭忠华, 等. 国外玉米种质P78599的杂种优势利用模式初探. *作物杂志*, 2004, (6): 46–50]
 - 11 Duan M X, Some advice on corn breeding obtained from the elite varieties of Nongda 108 and Zhengdan 958 (in Chinese). *J Maize Sci*, 2005, 13: 49–52 [段民孝. 从农大108和郑单958中得到的玉米育种启示. *玉米科学*, 2005, 13: 49–52]
 - 12 Du C X, Cao C J, Cao Q, et al. The breeding and application of maize hybrid zhengdan 958 (in Chinese). *J Maize Sci*, 2006: 43–5, 9 [堵纯信, 曹春景, 曹青, 等. 玉米杂交种郑单958的选育与应用. *玉米科学*, 2006: 43–5, 9]
 - 13 Li Z N, Wang K W, Wang Y, et al. Genetic analysis on pedigree and agronomic characters of maize variety Xianyu335 (in Chinese). *J Maize Sci*, 2018, 26: 32–39 [李忠南, 王克伟, 王越人, 等. 玉米品种先玉335的血缘系谱及主要农艺性状遗传分析. *玉米科学*, 2018, 26: 32–39]
 - 14 Li Z, Li C, Zhang R, et al. Genomic analysis of a new heterotic maize group reveals key loci for pedigree breeding. *Front Plant Sci*, 2023, 14: 1213675
 - 15 Zhao J R, Li C H, Song W, et al. Elaboration of heterotic pattern in a series of maize varieties by SSR markers (in Chinese). *J Maize Sci*, 2017, 25: 1–8 [赵久然, 李春辉, 宋伟, 等. 利用SSR标记解析京科968等系列玉米品种的杂优模式. *玉米科学*, 2017, 25: 1–8]
 - 16 Zhao J R, Li C H, Song W, et al. Genetic diversity and population structure of important Chinese maize breeding germplasm revealed by SNP-Chips (in Chinese). *Sci Agric Sin*, 2018, 51: 626–644 [赵久然, 李春辉, 宋伟, 等. 基于SNP芯片揭示中国玉米育种种质的遗传多样性与群体遗传结构. *中国农业科学*, 2018, 51: 626–644]
 - 17 Huang A H, Wei X X, Wu Y S, et al. Analysis of combining ability between suwan inbred lines and temperate tester (in Chinese). *Southwest China J Agric Sci*, 2013, 26: 1757–1763 [黄爱花, 韦新兴, 吴永升, 等. Suwan系列玉米自交系与温带玉米自交系的配合力分析. *西南农业学报*, 2013, 26: 1757–1763]
 - 18 Ning Y, An Y H, Zhang Z H. Cultivation techniques of Demeiya series corn varieties (in Chinese). *Seed World*, 2016, (9): 46–47 [宁毅, 安英辉, 张志辉. 德美亚系列玉米品种栽培技术. *种子世界*, 2016, (9): 46–47]
 - 19 Sang Z Q, Chen S B, Duan Z Y, et al. Analysis of combining ability and heterotic groups among mid-maturation maize inbred lines in Xinjiang (in Chinese). *Acta Agric Boreali-occident Sin*, 2014, 23: 31–35 [新疆中熟玉米自交系配合力分析和杂种优势群研究. *西北农业学报*, 2014, 23: 31–35]
 - 20 Wang K R, Li S K, Wang Y B, et al. Screening maize varieties suitable for mechanical harvesting grain in the central Liaoning Province (in Chinese). *Crops*, 2018, (3): 97–102 [王克如, 李少昆, 王延波, 等. 辽宁中部适宜机械粒收玉米品种的筛选. *作物杂志*, 2018, (3): 97–102]
 - 21 Xiang Y, Wei D B, Fei Y H, et al. Research on suitable planting density of maize with different genotypes (in Chinese). *J Guangxi Agric*, 2016, 31: 4–8 [向英, 韦德斌, 费永红, 等. 不同基因型玉米品种适宜种植密度的研究. *广西农学报*, 2016, 31: 4–8]
 - 22 Yang W P, Guan Q, Yang L Q, et al. Genetic diversity and heterotic group of 70 maize inbred lines in Guizhou by SSR marker (in Chinese). *J Plant Genet Resour*, 2011, 12: 241–248 [杨文鹏, 关琦, 杨留启, 等. 贵州70份玉米自交系的SSR标记遗传多样性及其杂种优势群分析. *植物遗传资源学报*, 2011, 12: 241–248]
 - 23 Edwards K J, Thompson H, Edwards D, et al. Construction and characterisation of a yeast artificial chromosome library containing three haploid maize genome equivalents. *Plant Mol Biol*, 1992, 19: 299–308
 - 24 O'sullivan D M, Ripoll P J, Rodgers M, et al. A maize bacterial artificial chromosome (BAC) library from the European flint inbred line F2. *Theor Appl Genet*, 2001, 103: 425–432
 - 25 Meyers B C, Tingey S V, Morgante M. Abundance, distribution, and transcriptional activity of repetitive elements in the maize genome. *Genome Res*, 2001, 11: 1660–1676
 - 26 Song R, Llaca V, Linton E, et al. Sequence, regulation, and evolution of the maize 22-kD α zein gene family. *Genome Res*, 2001, 11: 1817–1825
 - 27 Fu H, Park W, Yan X, et al. The highly recombinogenic *bz* locus lies in an unusually gene-rich region of the maize genome. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2001, 98: 8903–8908
 - 28 Tomkins J P, Davis G, Main D, et al. Construction and characterization of a deep-coverage bacterial artificial chromosome library for maize. *Crop Sci*, 2002, 42: 928–933

- 29 Yim Y S, Davis G L, Duru N A, et al. Characterization of three maize bacterial artificial chromosome libraries toward anchoring of the physical map to the genetic map using high-density bacterial artificial chromosome filter hybridization. *Plant Physiol*, 2002, 130: 1686–1696
- 30 Messing J, Bharti A K, Karlowski W M, et al. Sequence composition and genome organization of maize. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2004, 101: 14349–14354
- 31 Vielle-Calzada J P, Martínez de la Vega O, Hernández-Guzmán G, et al. The palomero genome suggests metal effects on domestication. *Science*, 2009, 326: 1078
- 32 Hirsch C N, Hirsch C D, Brohammer A B, et al. Draft assembly of elite inbred line PH207 provides insights into genomic and transcriptome diversity in maize. *Plant Cell*, 2016, 28: 2700–2714
- 33 Jiao Y, Peluso P, Shi J, et al. Improved maize reference genome with single-molecule technologies. *Nature*, 2017, 546: 524–527
- 34 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
- 35 Sun S, Zhou Y, Chen J, et al. Extensive intraspecific gene order and gene structural variations between Mo17 and other maize genomes. *Nat Genet*, 2018, 50: 1289–1295
- 36 Springer N M, Anderson S N, Andorf C M, et al. The maize W22 genome provides a foundation for functional genomics and transposon biology. *Nat Genet*, 2018, 50: 1282–1288
- 37 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
- 38 Yang N, Liu J, Gao Q, et al. Genome assembly of a tropical maize inbred line provides insights into structural variation and crop improvement. *Nat Genet*, 2019, 51: 1052–1059
- 39 Li C, Xiang X, Huang Y, et al. Long-read sequencing reveals genomic structural variations that underlie creation of quality protein maize. *Nat Commun*, 2020, 11: 17
- 40 Liu J, Seetharam A S, Chougule K, et al. Gapless assembly of maize chromosomes using long-read technologies. *Genome Biol*, 2020, 21: 121
- 41 Haberer G, Kamal N, Bauer E, et al. European maize genomes highlight intraspecies variation in repeat and gene content. *Nat Genet*, 2020, 52: 950–957
- 42 Ou S, Liu J, Chougule K M, et al. Effect of sequence depth and length in long-read assembly of the maize inbred NC358. *Nat Commun*, 2020, 11: 2288
- 43 Nie S, Wang B, Ding H, et al. Genome assembly of the Chinese maize elite inbred line RP125 and its EMS mutant collection provide new resources for maize genetics research and crop improvement. *Plant J*, 2021, 108: 40–54
- 44 Hu Y, Colantonio V, Müller B S F, et al. Genome assembly and population genomic analysis provide insights into the evolution of modern sweet corn. *Nat Commun*, 2021, 12: 1227
- 45 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
- 46 Lin G, He C, Zheng J, et al. Chromosome-level genome assembly of a regenerable maize inbred line A188. *Genome Biol*, 2021, 22: 175
- 47 Ge F, Qu J, Liu P, et al. Genome assembly of the maize inbred line A188 provides a new reference genome for functional genomics. *Crop J*, 2022, 10: 47–55
- 48 Huang Y, Wang H, Zhu Y, et al. THP9 enhances seed protein content and nitrogen-use efficiency in maize. *Nature*, 2022, 612: 292–300
- 49 Zhao Y, Wang Y, Ma D, et al. A chromosome-level genome assembly and annotation of the maize elite breeding line Dan340. *Gigabyte*, 2022, 2022: 1–8
- 50 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
- 51 Chen J, Wang Z, Tan K, et al. A complete telomere-to-telomere assembly of the maize genome. *Nat Genet*, 2023, 55: 1221–1231
- 52 Wang B, Hou M, Shi J, et al. *De novo* genome assembly and analyses of 12 founder inbred lines provide insights into maize heterosis. *Nat Genet*, 2023, 55: 312–323
- 53 McMullen M D, Kresovich S, Villeda H S, et al. Genetic properties of the maize nested association mapping population. *Science*, 2009, 325: 737–740
- 54 Gui S, Wei W, Jiang C, et al. A pan-Zea genome map for enhancing maize improvement. *Genome Biol*, 2022, 23: 178
- 55 Qin W X, Liu X, Long Y, et al. Progress on genetic analysis and molecular dissection on maize leaf angle traits (in Chinese). *China Biotechnol*, 2021, 41: 74–87 [秦文萱, 刘鑫, 龙艳, 等. 玉米叶夹角形成的遗传基础与分子机制解析. *中国生物工程杂志*, 2021, 41: 74–87]
- 56 Cao Y, Zhong Z, Wang H, et al. Leaf angle: a target of genetic improvement in cereal crops tailored for high-density planting. *Plant Biotechnol J*, 2022, 20: 426–436
- 57 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
- 58 Moreno M A, Harper L C, Krueger R W, et al. *liguleless1* encodes a nuclear-localized protein required for induction of ligules and auricles during

- maize leaf organogenesis. *Genes Dev*, 1997, 11: 616–628
- 59 Walsh J, Waters C A, Freeling M. The maize gene *liguleless2* encodes a basic leucine zipper protein involved in the establishment of the leaf blade–sheath boundary. *Genes Dev*, 1998, 12: 208–218
- 60 Ku L, Wei X, Zhang S, et al. Cloning and characterization of a putative TAC1 ortholog associated with leaf angle in maize (*Zea mays* L.) *PLoS One*, 2011, 6: e20621
- 61 Zhang J, Ku L X, Han Z P, et al. The ZmCLA4 gene in the qLA4-1 QTL controls leaf angle in maize (*Zea mays* L.) *J Exp Bot*, 2014, 65: 5063–5076
- 62 Best N B, Hartwig T, Budka J, et al. *nana plant2* encodes a maize ortholog of the arabidopsis brassinosteroid biosynthesis gene *DWARF1*, identifying developmental interactions between brassinosteroids and gibberellins. *Plant Physiol*, 2016, 171: 2633–2647
- 63 Strable J, Wallace J G, Unger-Wallace E, et al. Maize *YABBY* genes *drooping leaf1* and *drooping leaf2* regulate plant architecture. *Plant Cell*, 2017, 29: 1622–1641
- 64 Wang Q, Guo Q, Shi Q, et al. Histological and single-nucleus transcriptome analyses reveal the specialized functions of ligular sclerenchyma cells and key regulators of leaf angle in maize. *Mol Plant*, 2024, 17: 920–934
- 65 Sheng H, Zhang H, Deng H, et al. Maize COMPACT PLANT 3 regulates plant architecture and facilitates high-density planting. *Plant Cell*, 2025, 37: koaf029
- 66 Wang X, Wang X, Sun S, et al. Characterization of regulatory modules controlling leaf angle in maize. *Plant Physiol*, 2022, 190: 500–515
- 67 Cao Y, Zeng H, Ku L, et al. ZmIBH1-1 regulates plant architecture in maize. *J Exp Bot*, 2020, 71: 2943–2955
- 68 Ren Z, Wu L, Ku L, et al. *ZmILL1* regulates leaf angle by directly affecting *liguleless1* expression in maize. *Plant Biotechnol J*, 2019, 18: 881–883
- 69 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
- 70 Wang B, Lin Z, Li X, et al. Genome-wide selection and genetic improvement during modern maize breeding. *Nat Genet*, 2020, 52: 565–571
- 71 Tian J, Wang C, Chen F, et al. Maize smart-canopy architecture enhances yield at high densities. *Nature*, 2024, 632: 576–584
- 72 Emerson R A. The inheritance of certain “abnormalities” in maize. *J Heredity*, 1912, os-8: 385–399
- 73 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
- 74 Li W, Yu Y, Wang L, et al. The genetic architecture of the dynamic changes in grain moisture in maize. *Plant Biotechnol J*, 2021, 19: 1195–1205
- 75 Yu Y, Li W, Liu Y, et al. A Zea genus-specific micropeptide controls kernel dehydration in maize. *Cell*, 2025, 188: 44–59.e21
- 76 Wang S, Zhang R, Shi Z, et al. Identification and fine mapping of RppM, a southern corn rust resistance gene in maize. *Front Plant Sci*, 2020, 11: 1057
- 77 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
- 78 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
- 79 Li X, Gao Y, Wu W, et al. Two calcium-dependent protein kinases enhance maize drought tolerance by activating anion channel ZmSLAC1 in guard cells. *Plant Biotechnol J*, 2022, 20: 143–157
- 80 Feng Z, Li H, Sun Z, et al. ZmGCT1/2 negatively regulate drought tolerance in maize by inhibiting ZmSLAC1 to maintain guard cell turgor. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2025, 122: e2423037122
- 81 Gao H, Cui J, Liu S, et al. Natural variations of ZmSRO1d modulate the trade-off between drought resistance and yield by affecting ZmRBOHC-mediated stomatal ROS production in maize. *Mol Plant*, 2022, 15: 1558–1574
- 82 Lu F, Wang K, Yan L, et al. Isolation and characterization of maize ZmPP2C26 gene promoter in drought-response. *Physiol Mol Biol Plants*, 2020, 26: 2189–2197
- 83 Gao L, Pan L, Shi Y, et al. Genetic variation in a heat shock transcription factor modulates cold tolerance in maize. *Mol Plant*, 2024, 17: 1423–1438
- 84 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
- 85 Zeng R, Shi Y, Guo L, et al. A natural variant of *COOL1* gene enhances cold tolerance for high-latitude adaptation in maize. *Cell*, 2025, 188: 1315–1329.e13
- 86 Duvick D N, Cassman K G. Post–green revolution trends in yield potential of temperate maize in the north-central United States. *Crop Sci*, 1999, 39: 1622–1630
- 87 Li C X, Analysis on hybridizing model and the composition maize hybrids (in Chinese). *J Maize Sci*, 2002, 10: 26–28 [李春霞. 玉米杂种优势利用模式及品种情况分析. 玉米科学, 2002, 10: 26–28]
- 88 Stuber C W, Lincoln S E, Wolff D W, et al. Identification of genetic factors contributing to heterosis in a hybrid from two elite maize inbred lines

- using molecular markers. *Genetics*, 1992, 132: 823–839
- 89 Yi Q, Liu Y, Hou X, et al. Genetic dissection of yield-related traits and mid-parent heterosis for those traits in maize (*Zea mays* L.) *BMC Plant Biol*, 2019, 19: 392
- 90 Li H, Yang Q, Gao L, et al. Identification of heterosis-associated stable QTLs for ear-weight-related traits in an elite maize hybrid Zhengdan 958 by Design III. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 561
- 91 Tang J, Yan J, Ma X, et al. Dissection of the genetic basis of heterosis in an elite maize hybrid by QTL mapping in an immortalized F2 population. *Theor Appl Genet*, 2010, 120: 333–340
- 92 Guo T, Yang N, Tong H, et al. Genetic basis of grain yield heterosis in an “immortalized F2” maize population. *Theor Appl Genet*, 2014, 127: 2149–2158
- 93 Liu J, Huang X H. Advances and perspectives in crop heterosis (in Chinese). *Sci Sin Vitae*, 2021, 51: 1396–1404 [刘杰, 黄学辉. 作物杂种优势研究现状与展望. *中国科学: 生命科学*, 2021, 51: 1396–1404]
- 94 Xiao Y, Jiang S, Cheng Q, et al. The genetic mechanism of heterosis utilization in maize improvement. *Genome Biol*, 2021, 22: 148
- 95 Li C, Guan H, Jing X, et al. Genomic insights into historical improvement of heterotic groups during modern hybrid maize breeding. *Nat Plants*, 2022, 8: 750–763
- 96 Liu H, Wang Q, Chen M, et al. Genome-wide identification and analysis of heterotic loci in three maize hybrids. *Plant Biotechnol J*, 2020, 18: 185–194
- 97 Meuwissen T H E, Hayes B J, Goddard M E. Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps. *Genetics*, 2001, 157: 1819–1829
- 98 VanRaden P M, Van Tassell C P, Wiggans G R, et al. Invited review: reliability of genomic predictions for north American holstein bulls. *J Dairy Sci*, 2009, 92: 16–24
- 99 Zhang A, Guan Y, Zhang X C, et al. Research progress in genomic selection breeding of maize (in Chinese). *Acta Agric Shanghai*, 2023, 39: 13–18 [张敖, 关媛, 张学才, 等. 玉米全基因组选择育种研究进展. *上海农业学报*, 2023, 39: 13–18]
- 100 Zhang X, Pérez-Rodríguez P, Burgueño J, et al. Rapid cycling genomic selection in a multiparental tropical maize population. *G3 Genes|Genomes|Genet*, 2017, 7: 2315–2326
- 101 Li Y, Xu C W, Qin F, et al. Maize breeding: advances and prospects (in Chinese). *China Basic Sci*, 2022, 24: 18–28 [黎裕, 徐辰武, 秦峰, 等. 玉米生物育种: 现状与展望. *中国基础科学*, 2022, 24: 18–28]
- 102 Yan J, Xu Y, Cheng Q, et al. LightGBM: accelerated genomically designed crop breeding through ensemble learning. *Genome Biol*, 2021, 22: 271
- 103 Yang W, Guo T, Luo J, et al. Target-oriented prioritization: targeted selection strategy by integrating organismal and molecular traits through predictive analytics in breeding. *Genome Biol*, 2022, 23: 80
- 104 Yao Z, Yao M, Wang C, et al. GEFormer: a genotype-environment interaction-based genomic prediction method that integrates the gating multilayer perceptron and linear attention mechanisms. *Mol Plant*, 2025, 18: 527–549
- 105 Wang K, Abid M A, Rasheed A, et al. DNNGP, a deep neural network-based method for genomic prediction using multi-omics data in plants. *Mol Plant*, 2023, 16: 279–293
- 106 Li G, Dong Y, Zhao Y, et al. Genome-wide prediction in a hybrid maize population adapted to Northwest China. *Crop J*, 2020, 8: 830–842
- 107 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
- 108 Fan K, Ali M, He K, et al. Genomic analysis of modern maize inbred lines reveals diversity and selective breeding effects. *Sci China Life Sci*, 2025, 68: 578–581
- 109 Shikha M, Kanika A, Rao A R, et al. Genomic selection for drought tolerance using genome-wide SNPs in maize. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 550
- 110 Mageto E K, Crossa J, Pérez-Rodríguez P, et al. Genomic prediction with genotype by environment interaction analysis for kernel zinc concentration in tropical maize germplasm. *G3 Genes|Genomes|Genet*, 2020, 10: 2629–2639
- 111 Farooq M A, Gao S, Hassan M A, et al. Artificial intelligence in plant breeding. *Trends Genet*, 2024, 40: 891–908
- 112 Li H, Li X, Zhang P, et al. Smart breeding platform: a web-based tool for high-throughput population genetics, phenomics, and genomic selection. *Mol Plant*, 2024, 17: 677–681
- 113 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

Summary for “我国玉米品种更新换代、杂优模式变迁及功能基因组研究进展”

Research progress of maize varieties updating and upgrading, heterosis pattern, and genome analysis in China

Chunhui Li[†], Zhiyong Li[†], Yang Yang, Ruyang Zhang, Senlin Xiao, Aiguo Su, Xiaqing Wang, Yanxin Zhao, Shuai Wang, Xuan Sun, Wei Song^{*} & Jiuran Zhao^{*}

Maize Research Institute, Beijing Academy of Agriculture & Forestry Sciences/Beijing Key Laboratory of Maize DNA Fingerprinting and Molecular Breeding, Beijing 100097, China

[†] Equally contributed to this work

^{*} Corresponding authors, E-mail: songwei1007@126.com; maizezhao@126.com

Maize, as the crop with the largest planting area, the highest total yield, and the largest seed industry market value in China, plays a crucial role in ensuring food and germplasm security. Although China's research and utilization of maize germplasm resources started relatively late, the unremitting efforts of several generations have never ceased in the continuous updating and upgrading of maize varieties. Chronologically, there have been seven major updates and upgrades of maize varieties since the founding of the People's Republic of China. In the 1950s, high-yielding local landraces were extensively adopted in agricultural extension programs. Starting from the 1960s, hybrid varieties were vigorously promoted. The 1970s marked the entry into the era of single-cross hybrids, and the 1980s achieved full coverage of excellent hybrid popularization. Since the 1990s, the increasing adoption of single-cross hybrids has propelled the emergence and prosperity of China's corn seed industry, marking the country's entry into an era of industrialized corn production. In the early 21st century, China's corn varieties underwent their sixth-generation renewal. During this period, a large number of elite inbred lines were developed. Currently, we have entered an era where both imported varieties and domestic varieties are flourishing, and maize yield has steadily increased. The average yield per mu has risen from 75 kg in 1960 to 439 kg in 2024. This represents a nearly sixfold increase. Following the public release of the B73 genome in 2009, the fields of maize structural genome, functional genome, heterosis mechanism, and genome breeding are developing rapidly. Dozens of high-quality maize genomes have been published. Numerous genes have been cloned through functional genome studies of key agricultural traits, including genes such as *lg1* and *ZmRAV1*, which optimize maize plant architecture. Notably, *KRN2* gene editing has demonstrated a 10% yield enhancement. Furthermore, high-resistance gene *RppM* (conferring resistance to southern corn rust) and broad-spectrum disease-resistance gene *ZmMM1* have been characterized, enabling the development of high-performance varieties such as the immune-enhanced “Jing 2416K”, which demonstrated a 28.7% increase in field yield. Additionally, molecular mechanisms underlying stress tolerance have been elucidated through studies of the drought-responsive gene *ZmSLAC1* and cold-regulatory gene *COOL1*, collectively improving crop adaptability to adverse environments. The research on the heterosis mechanism has become increasingly in-depth, and more key yield-related heterosis genes have been discovered. In the field of genomic selection (GS) breeding, China has developed machine-learning-based algorithms such as CropGBM, GEFormer, and DNNGP, significantly enhancing phenotypic prediction accuracy. Studies on GS breeding have been gradually carried out, with preliminary applications achieved. In 2022, Sichuan Agricultural University utilized GS technology to predict hybrid combinations, resulting in the development of the new variety “Youdi 899”, which showed a 6% yield increase compared to major cultivated varieties. These advancements will further promote the reform of maize breeding technology, provide strong technical support for the renewal of maize varieties, and make China's maize breeding gradually move towards the era of breeding 4.0.

maize, breeding, heterosis pattern, genome analysis

doi: [10.1360/TB-2025-0021](https://doi.org/10.1360/TB-2025-0021)