

# 作物种业发展态势分析

刘忠松,陈烈臣,段美娟

湖南农业大学农学院,长沙 410128

**摘要** 种业作为国家的战略性、基础性核心产业,当前面临着多方面的严峻挑战。从种质资源、育种技术和种业体系3个方面简要回顾了种业的发展历程,分析了作物种业的发展现状及当前存在的问题,展望了中国作物种业的发展方向。

**关键词** 种业;种质资源;生物育种;种业制度

种业包括育种、制种以及种子的推广销售等。种业处于农业整个产业链的源头,是建设现代农业的标志性、先导性工程,是国家战略性、基础性核心产业。

种业已经历了3个发展阶段(图1)。种业的每一次发展,除了自身的进步外,还吸收、运用了相关学科的新方法、新技术,如孟德尔遗传学指导下的作物杂交育种时代,统计学、品质化学和检测仪器、

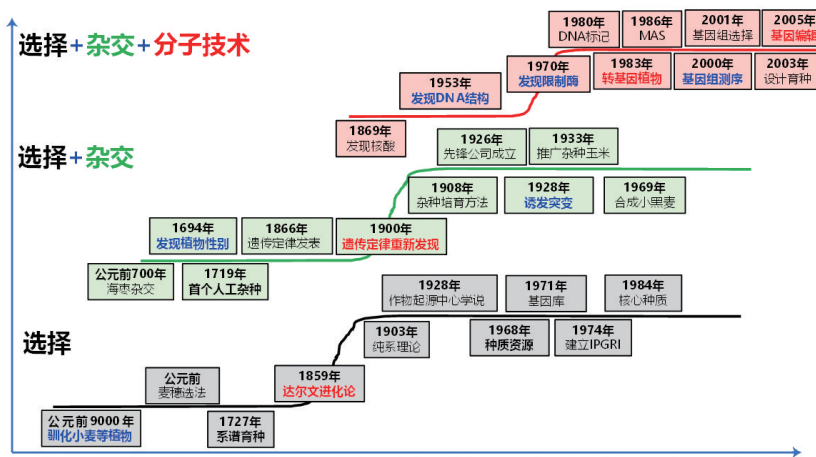


图1 育种技术发展历程

收稿日期:2022-05-20;修回日期:2022-06-07

基金项目:国家油菜产业技术体系岗位科学家项目(CARS-12);湖南省重大科技项目(2021NK1004)

作者简介:刘忠松,教授,研究方向为作物分子育种,电子信箱:zslu48@hunau.net

引用格式:刘忠松,陈烈臣,段美娟.作物种业发展态势分析[J].科技导报,2022,40(11):15-23;doi:10.3981/j.issn.1000-7857.2022.11.002

农业机械在品种选育评价、种子生产检验上的应用就是一个典范。新时代组学指导下的种业发展,需要叠加测序、生物计算、网络、人工智能等多学科的方法和技术,才能打好种业翻身仗<sup>[1-2]</sup>。

当前作物种业面临人口剧增、耕地锐减、气候变暖、环境恶化4个方面的严峻挑战<sup>[3-5]</sup>,如何通过优异种质发掘、育种技术创新和优良品种广泛应用在保障食品安全、改善生态环境和增加农民收入上做出更大贡献,是值得深入探讨的问题。本研究从种质资源、育种技术和种业体系3个方面对作物种业发展态势进行分析。

## 1 作物种质资源及优异基因发掘

种质资源是育种的物质基础。每一次育种新突破都依赖新种质的发现或创制<sup>[6]</sup>。种质资源工作包括收集、保存、鉴定评价、创新和利用。

### 1.1 种质收集和保存

现在全球已经建立了约1750个种质资源库,收集和保存了约740万份种质资源,其中美国国家种质库保存的种质资源超过60万份,国际农业磋商组织在其分布于全球主要国家的研究机构保存了大量的主要作物的种质资源,如国际水稻研究所保存有12.8万份水稻种质资源<sup>[7]</sup>。中国已收集、保存种质资源52万余份,仅次于美国。以往的种质资源收集集中于自然变异材料,现在人工创制的新型种质如突变体库、渐渗系、近等基因系等遗传材料也在收集保存范围内。

### 1.2 种质精确鉴定

#### 1.2.1 基因型精确鉴定

自从2000年底报道模式植物拟南芥、2002年报道栽培植物水稻的全基因组测序结果以来,现在已有约800种植物完成全基因组测序<sup>[8]</sup>,大多数作物的“天书”(遗传密码)已经解密,水稻等作物不仅有了无缝组装的基因组<sup>[9]</sup>,而且用上百个品种组装出包含物种几乎全部基因的泛基因组<sup>[10]</sup>。数十种作物开展了重测序,少则数百份材料,多则数千份乃至上万份材料(如水稻、小麦),甚至基因库保存的所有种质都重测序(如大麦)<sup>[11]</sup>,基因组无缝组

装、泛基因组的构建和大规模种质重测序,建立全部种质材料的DNA指纹数据库,在DNA碱基水平上筛选鉴定种质异同,有利于种质资源的科学管理(如剔除重复、鉴定冒牌),而且为种质资源分类、群体结构和起源驯化分析、核心种质构建、基因快速定位克隆、单体型分析、芯片开发乃至设计育种提供了基础<sup>[7,12]</sup>。水稻<sup>[13]</sup>、油菜<sup>[14]</sup>等越来越多的作物已经建立基因组变异数字化数据库,用户可通过网络查询、调用。

#### 1.2.2 表型精确鉴定

对收集的种质资源,一般会从形态性状、产量抗性和品质等农艺性状方面进行考察,种质的这些表型数据很多已经储存在种质数据库,用户可在网上查询<sup>[15]</sup>。表型性状鉴定正在从单一环境、低通量、粗放型鉴定转变为多年多环境、重点性状、高通量精准型鉴定。多年多点的鉴定可以准确观察鉴定性状的变异水平或表达稳定性。从基因到性状,涉及基因表达、代谢过程和激素调控,代谢组、激素组是深层次生理表型的体现。从细胞或生理水平运用多组学(表观组、转录组、蛋白组、代谢组、激素组等)方法可以进行深层次的精确鉴定<sup>[15-18]</sup>。

### 1.3 优异基因挖掘

在有了参考基因组、新一代测序方法的基础上,基因定位克隆速度大大加快,新的快速定位克隆方法层出不穷,如用于突变体的MutMap方法、用于数量遗传性状的BSA-seq方法、用于关联分析的K-mer方法<sup>[19-21]</sup>。利用重测序、泛基因组数据,通过反向遗传学方法定位克隆基因更是一条捷径。如能将种质精准鉴定的基因组变异数据与表型数据整合,种质鉴定与基因挖掘将合二为一<sup>[22]</sup>。

基因定位克隆和功能研究是当前研究的主流,水稻已经定位克隆出IPA1、Gn1a、GW5、Pi2、Pi9、Bph3等4021个基因<sup>[23]</sup>,约占水稻总基因的10%,其他作物也有一大批有重要育种价值的关键基因被挖掘,如玉米控制单倍体诱导、叶角和穗行数的基因<sup>[24-26]</sup>、小麦控制赤霉病抗性和穗结构的基因<sup>[27-28]</sup>、油菜控制种子颜色的转录因子TT8基因<sup>[29]</sup>以及开花期<sup>[30]</sup>、无融合生殖<sup>[31]</sup>、营养高效<sup>[32-33]</sup>、雄性不育<sup>[34]</sup>等重要性状的基因。优异基因挖掘的难点在于表型

的精确鉴定。

在此基础上,结合重测序、泛基因组数据,开展单倍型分析,鉴定基因的等位变异,挖掘最佳等位基因,如水稻控制籽粒直链淀粉含量的 *Wx* 基因<sup>[35]</sup>、芥菜型油菜控制种子颜色的 *TT8* 基因<sup>[36]</sup>,发现在自然群体中存在大量的等位变异,各等位变异的效应存在显著差异。

#### 1.4 野生近缘种的利用和新作物驯化

除了荞麦、藜麦、籽粒苋等小杂粮作物<sup>[5]</sup>近年来受到消费者青睐外,作物野生近缘种甚至野生植物的育种利用或者开发为新作物日渐受到重视<sup>[37-38]</sup>,一株野草可能价值连城。利用野生近缘种与作物优良品种杂交培育渐渗系、多亲高代互交作图群体定位克隆新基因或新的优良等位基因,培育具有突出性状的育种中间材料(预育种),已广泛应用在小麦、棉花和油菜等异源多倍体作物上并取得显著成绩。由于气候、环境的变化,驯化野生植物为新作物受到关注,建立了用于驯化的野生植物选择原则,菰(禾本科)、蒺藜(芸薹科)等野生植物正通过传统方法驯化为新作物<sup>[39-40]</sup>,野生番茄、白花水稻等通过基因编辑快速驯化<sup>[41-43]</sup>。

## 2 作物育种技术的进步

育种的中心法则是创造具有适当遗传变异的群体,并将其有利变异有效选择出来。围绕着这2个环节,开展育种技术创新,并取得了显著进步。

### 2.1 变异创制技术的进步

杂交是实现有利基因重组、聚合的方法<sup>[44]</sup>。近年来通过对减数分裂遗传交换的深入研究,发现了重组热点和减数分裂的调控基因<sup>[45-46]</sup>,建立了反向育种<sup>[47]</sup>、无性种子繁殖<sup>[48]</sup>等新育种方法。反向育种不仅能固定杂种基因型和杂种优势,而且能通过对亲本的改良而改良杂种。理化诱变育种能扩大变异谱,产生新的等位变异,诱发染色体结构变异<sup>[49-51]</sup>,自1950年以来230多种植物育成3300多个突变体品种(<http://mvd.iaea.org>)。近年来在传统诱变方法的基础上,开辟了重离子束诱变等新途径<sup>[51-52]</sup>,并从DNA水平对诱变后代进行鉴定、筛

选<sup>[53-54]</sup>。

植物转基因在1983年取得成功,从1996年第一个转基因番茄品种在生产上应用以来,44个国家和地区开展了植物转基因研究,32种植物实现了转基因育种,转化事件525个<sup>[55-57]</sup>,主要是抗虫抗病、抗除草剂性状转基因,也有品质性状和抗逆性状,如改变油籽的脂肪酸组成、玉米的抗旱性等的转基因(<https://www.isaaa.org/gmapprovaldatabase/default.asp>)。近年来,在同源转基因、多基因同时转化、叶绿体基因工程等方面取得了突破,最多可同时转化12个基因<sup>[58]</sup>;20多种植物能通过基因枪转化获得叶绿体转基因植株,叶绿体转基因可批量生产高值蛋白、疫苗<sup>[59-61]</sup>。转化时组织培养对再生能力的要求限制了转基因技术的应用范围,而不需要组培、基因型不依赖的转化方法的建立可望突破这一限制<sup>[3]</sup>。利用植物干细胞发育关键基因 *Bbm* 和 *Wus2* 的时空表达提高了玉米等农作物的遗传转化效率<sup>[62-63]</sup>,转基因的时空表达调控从利用不同类型的启动子到利用光遗传技术,基因表达的时空操控更加多样、方便。携带不同转基因的植株通过杂交、回交,可实现转基因聚合到优良品种中,从而培育优良基因不断叠加的新品种。

人类现在不仅已解码生物遗传密码“天书”,而且可对“天书”进行编辑、改写<sup>[64-65]</sup>。从2005年基因组编辑技术出现以来,已开发出锌指核酸酶(ZFN)、类转录激活因子效应物核酸酶(TALEN)和成簇规律间隔短回文重复与Cas蛋白(CRISPR/Cas)3种基因(组)编辑技术,尤其是CRISPR/Cas技术以其操作简便、高通量等优点,后来居上<sup>[66]</sup>。不到10年时间,已有40多种作物采用了基因编辑技术<sup>[67]</sup>,应用于作物性状改良、新作物驯化和单倍体诱导系培育等诸多方面。基因编辑的富含 $\gamma$ -氨基丁酸或维生素D的番茄、高油酸大豆、高产糯玉米、淀粉变性马铃薯、抗白粉病小麦等已应用于生产。通过编辑基因编码区改变基因的功能,编辑基因启动子区和进行表观遗传修饰改变基因的表达水平,从而实现对基因的精准调控<sup>[68]</sup>。与此同时,单碱基精准编辑、多基因同时编辑等基因编辑技术迅速发展,编辑靶点的智能辅助设计提升了基因编

辑效率,不需转化的基因编辑技术正在成为新的研究方向<sup>[69-70]</sup>。值得一提的是细胞器基因编辑的成功<sup>[71-73]</sup>,线粒体基因编辑为培育细胞质雄性不育系提供了新途径<sup>[74]</sup>。

作物的许多性状受到表观遗传的调控,作物尤其是营养繁殖作物的表观遗传改良日益受到重视。

## 2.2 变异鉴定选择技术进步

育种群体大,一个世代用于选择的时间短,要求性状鉴定方法简便、快捷。随着仪器设备的进步,育种性状尤其是品质性状的表型鉴定选择已逐渐进入微量、无损、高通量、自动化的时代。

1980年代建立的DNA标记辅助选择(MAS)方法,是间接选择,基于分子杂交、PCR扩增、测序/芯片的不同类型标记开发,尤其是SNP标记或芯片的应用,使得标记与性状之间的连锁十分紧密,无论是质量遗传性状还是主效数量性状位点都可以进行MAS,对控制同一性状的基因甚至等位基因可进行选择,多个性状/基因通过一次标记分析可进行选择,而且克服了环境条件、发育时期等方面的影响,成本日益降低,在作物育种上的应用日益广泛<sup>[75-76]</sup>。对于已克隆基因,通过等位变异分析鉴定功能位点,开发基因标记或者功能标记,MAS的准确性、预测性将大大提高<sup>[77]</sup>。

2001年提出了全基因组选择的概念。全基因组选择是利用训导群体的基因型数据和表型数据建立预测模型,并对育种群体进行基因型分析,根据基因型分析结果计算育种值,决定入选后代。基因组选择要用到大量的标记,关键是建立预测模型,模型的预测效果取决于标记与性状间的关系<sup>[78-80]</sup>。尽管基因组选择在奶牛上成功应用,但在作物上基因组选择预测准确性并不高,原因在于没有涉及基因、不清楚标记与性状之间的遗传关系,以及训导群体与育种群体遗传相关度低<sup>[81]</sup>。未来可通过机器学习、人工智能模拟等方法,明确标记对性状的贡献及效应大小,优化标记的选用和建模方法,建立预测准确性高的模型<sup>[82-84]</sup>。

## 2.3 设计育种、智慧育种和精确育种

美国科学院院士Buckler曾在2018年提出“育种4.0”概念,而中国科学院院士张启发等也提出作

物育种已进入5G时代。无论如何,现在作物育种比过去任何时候都更加依赖科技,更加需要知识。育种的产品是品种,品种有特异性、一致性和稳定性(DUS)、经济利用价值(VCU)等要求,因而设计好品种目标是育种的前提条件。但是,在基因组时代之前,只能根据性状设计品种目标。随着对于基因组认识的加深和越来越多基因的功能解析,现在可以基于基因、单倍型或者基因组区块进行理想基因型(基因组)设计育种。设计育种(breeding by design)于2003年最先提出,之后又提出智慧育种(smart 或 knowledge-driven breeding)、精确育种(precision breeding)。它们的核心在于对基因、单倍型或者基因组区块功能的深刻认识,通过基因、单倍型或者基因组区块智能模拟计算<sup>[85-86]</sup>,选择理想材料进行杂交,通过(功能)标记辅助选择聚合最佳(等位)基因,育成具有理想基因型的新品种<sup>[87]</sup>,影响因素是基因之间及基因与环境之间的互作。设计育种的可贵之处在于,不只是对育种方法、技术路线进行设计,更重要的是对育种目标进行有预见的科学设计、思路创新。

## 2.4 双单倍体育种技术与快速育种

育种的进展和效率与花费的时间成反比。为了加快育种进展、提高育种效率,前人采用异地异季加代、人工气候室加代等方法<sup>[88]</sup>。1960年花药培养取得突破,花药培养、小孢子培养在包括水稻、小麦、油菜等主要农作物在内的250多种植物上得到应用,诱导产生双单倍体,加快了基因型纯合速度,减小了育种群体<sup>[89]</sup>。但花药、小孢子培养诱导双单倍体技术存在基因型依赖性,豆科、锦葵科作物通过花药、小孢子培养几乎不能获得单倍体,新的诱导双单倍体的方法应运而生<sup>[90-92]</sup>。玉米利用诱导系不仅可以获得母系单倍体,而且可以获得父系单倍体<sup>[93]</sup>。诱导系能诱导单倍体产生是由一种磷脂酶基因控制,催化一种特殊脂类物质形成,通过编辑该基因的同源基因,在油菜、烟草等多种作物上也培育出单倍体诱导系,通过喷施特殊的脂类物质在玉米上模拟了诱导系的作用<sup>[94]</sup>。2008年通过长光照、低温处理,实现了小麦、油菜一年能种植4~7代,大大缩短了世代时间,称之为快速育种<sup>[2, 95]</sup>。通

过适当光温处理,不仅低温长日照作物能一年繁殖多代,高温短日照的水稻、大豆也能一年繁殖多代,现在已有20多种作物建立了快速育种程序<sup>[96-97]</sup>。

### 3 作物种业体系的发展与演变

#### 3.1 种业组织结构

早在1727年,法国就有私营的Vilmorin育种和种子公司;1806年,英国有了Sutton种子公司;1860年,美国建立了许多种子公司,1862年通过赠地法案设立农业大学开展科学研究,1890年建立农业试验站<sup>[9]</sup>。20世纪初,英国的育种产业基本形成,育种产业在国民经济中的价值逐渐被认识到;20世纪80年代,英国政府将育种机构进行了私有化改革,大多数公立育种机构变成私有<sup>[98]</sup>。不营利的常规品种选育、基础研究由公立机构承担,营利的杂交作物、转基因作物由私立机构承担育种。20世纪末以来跨国种业公司经过兼并重组,形成了“两超、四强”种业巨头,在市场占有率、研发投入、技术创新和集成、资本运作上占据了优势地位<sup>[99]</sup>,整合了育种设计、亲本选择选配、双单倍体产生、基因型分析等诸环节,高度组织化的一体运行,流水线式智能控制育种工厂将成为育种的主场地,新品种育成后才在大生态区组织开展多环境下DUS和VCU检验。

#### 3.2 品种繁殖与制种

品种育成后到生产应用前,需要进行种子种苗扩繁、杂交作物的制种。这涉及到种子种苗生产基地建设、生产技术和检验检测技术研发。生产基地稳定、规模适度,交通便利,气候、土壤适宜种子生产,生产技术简便易行,操作机械化、标准化,种子产量高质量好,对种子纯度、发芽率、水分含量等质量指标在包装时进行规范化、自动化检测,通过分子标记、识别码实现种子真实性鉴别和溯源。

#### 3.3 种业体系制度

种子立法有利于保护育种者、生产者、经营者等各方的合法权益,从而有利于推动种业创新和发展。早在1930年美国就通过《植物专利法》保护育种创新<sup>[9]</sup>。1961年有了第1部《国际植物新品种保

护公约(UPOV)》,经过1978年、1991年2次修改,对实质派生品种有了更严格的要求,但仅有数十个国家签署了这一公约,而且不同国家执行的版本并不一致,中国签署了《国际植物新品种保护公约(UPOV)》1978年版本,将其在2022年3月1日实施的新《种子法》中充分体现,扩大了植物新品种权的保护范围、扩展保护环节,建立了实质性派生品种制度等<sup>[100]</sup>。基因、转基因技术、基因编辑技术在许多国家可通过申请专利进行保护,但很少国家能对种质能进行专利保护。美洲大面积推广转基因作物。中国转基因作物品种处在“积极研究、慎重推广”阶段,2022年颁布的《转基因玉米、大豆品种审定标准》为转基因品种推广应用提供了通行证。基因编辑作物在美国为不受管制的品种,欧洲视同转基因,但国内尚无明确立法<sup>[99]</sup>。

### 4 结论

中国是文明古国,农业历史悠久,农耕文化深厚,对外交往源远流长,本土作物与外来作物各占一半。中国古代就有作物新品种的选育,但真正意义上的种业可以说始于杂交水稻推广之后建立的种子公司。中国种业经历几十年的发展,创新能力增强,品种井喷、公司林立,正在由大变强转向专业化、市场化、现代化发展新阶段<sup>[100-101]</sup>。站在基因组学指导的育种新时代,为了打好种业翻身仗,未来中国种业发展应该重点关注以下4个方面。

#### 4.1 种业体系创新

创新离不开人才,也需要资本支持和法律保护。中国育种研发和品种选育主体目前主要是公立学术机构,规模小,技术、资金、人才与市场整合不到位,科研、产业“两张皮”,竞争力弱。需要加强种业创新顶层设计,在稳定支持、充分发挥公立机构基础研究、技术创新作用的同时,创新体制机制,加强种业知识产权保护,建立种业创新联合体,促进创新链与产业链协同、产学研融合、育-繁-推一体化,积极鼓励企业参与作物商业化育种<sup>[99-101]</sup>,加强培育领军企业,并为种企发展创造有利条件,如研究投入的税费扣除、土地出租出让有费用减免、

人员聘用享受同等优惠待遇、项目申报的平等对待等。

#### 4.2 种质资源收集、引进和保存

种质是育种的基石、农业的芯片。中国有丰富的种质资源,国家种质资源库已收集、保存的农作物种质资源超过52万份,全国第3次种质资源普查正在各地开展,将收集一大批新的珍贵种质资源。但是由于植物分布具有地域性,中国的植物资源只占全球植物资源的很少一部分,收集保存的国外种质资源占比少<sup>[99]</sup>。引进外国特有作物、作物近缘种甚至野生种,丰富中国种质资源库,以适应未来可能发生的不利气候、极端环境对作物生产的影响十分必要。同时,需要进一步加强基因资源和重要性状的有利基因挖掘。

#### 4.3 强化育种技术原始创新

生物育种与智能技术结合是时代大潮。科技创新是种业发展的第一动力。中国在作物基因组(重)测序、基因编辑和双单倍体育种上取得了长足发展,但在基因组选择、智慧育种以及大数据技术、人工智能技术等方面面临“卡脖子”,生物技术的应用整体落后于先进国家,数据技术、人工智能技术应用于作物育种尚待探索。应以研发基地、重大项目为抓手,通过学科交叉融合,突破“卡脖子”的育种共性技术,充分发挥优势技术在实际育种中的作用,抢占科技制高点,带动经济增长。

#### 4.4 种质和数据共享

共享能节约资源、节省时间。种质及其表型数据、基因型数据现在分散在不同机构、不同网站,将这些数据分作物用统一、可兼容的格式整合到一个数据库<sup>[102]</sup>,鼓励用户上传、分享新数据,通过收益分成实现数据共享,为种质评价、基因挖掘与智慧设计育种一体完成提供基础。

#### 参考文献(References)

- [1] Goodman R M, Hauptli H, Crossway A, et al. Gene transfer in crop improvement[J]. *Science*, 1987, 236(4797): 48–54.
- [2] Hickey L T, Hafeez A N, Robinson H, et al. Breeding crops to feed 10 billion[J]. *Nature Biotechnology*, 2019, 37(7): 744–754.
- [3] Tian Z X, Wang J W, Li J Y, et al. Designing future crops: Challenges and strategies for sustainable agriculture[J]. *The Plant Journal*, 105(5): 1165–1178.
- [4] Cushman J C, Denby K, Mittler R. Plant responses and adaptations to a changing climate[J]. *The Plant Journal: For Cell and Molecular Biology*, 2022, 109(2): 319–322.
- [5] Zsogon A, Peres L E P, Xiao Y, et al. Enhancing crop diversity for food security in the face of climate uncertainty[J]. *The Plant Journal: For Cell and Molecular Biology*, 2022, 109(2): 402–414.
- [6] Kloppenburg J R Jr. *First the seed: the political economy of plant biotechnology, 1492–2000*[M]. 2nd ed. Madison: University of Wisconsin Press, 2004.
- [7] Purugganan M D, Jackson S A. Advancing crop genomics from lab to field[J]. *Nature Genetics*, 2021, 53(5): 595–601.
- [8] Daszkowska-Golec A. The landscape of plant genomics after 20 years[J]. *Trends in Genetics*, 2022, 38(4): 310–311.
- [9] Song J M, Xie W Z, Wang S, et al. Two gap-free reference genomes and a global view of the centromere architecture in rice[J]. *Molecular Plant*, 2021, 14(10): 1757–1767.
- [10] Zhang F, Xue H Z, Dong X R, et al. Long-read sequencing of 111 rice genomes reveals significantly larger pan-genomes[J]. *Genome Research*, 2022, 32(5): 853–863.
- [11] Sansaloni C, Franco J, Santos B, et al. Diversity analysis of 80000 wheat accessions reveals consequences and opportunities of selection footprints[J]. *Nature Communications*, 2020, 11: 4572.
- [12] Huang X H, Huang S W, Li J, et al. The integrated genomics of crop domestication and breeding[J]. *Cell*, 2022, doi:10.1016/j.cell.2022.04.036.
- [13] Wing R A, Purugganan M D, Zhang Q. The rice genome revolution: From an ancient grain to Green Super Rice[J]. *Nature Reviews Genetics*, 2018, 19(8): 505–517.
- [14] Yang Z Q, Liang C Y, Wei L L, et al. BnVIR: Bridging the genotype-phenotype gap to accelerate mining of candidate variations underlying agronomic traits in *Brassica napus*[J]. *Molecular Plant*, 2022, 15(5): 779–782.
- [15] 王晓鸣, 邱丽娟, 景蕊莲, 等. 作物种质资源表型性状鉴定评价: 现状与趋势[J]. *植物遗传资源学报*, 2022, 23(1): 12–20.
- [16] Reynolds M, Chapman S, Crespo-Herrera L, et al. Breeder friendly phenotyping[J]. *Plant Science*, 2020, 295:110396.
- [17] Scossa F, Alseikh S, Fernie A R. Integrating multi-omics data for crop improvement [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2021, 257: 153352.
- [18] Hirayama T, Mochida K. Plant hormonomics: A key tool

- for deep physiological phenotyping to improve crop productivity[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2022, doi: 10.1093/pcp/pcac067.
- [19] Nguyen K L, Grondin A, Courtois B, et al. Next-generation sequencing accelerates crop gene discovery[J]. *Trends in Plant Science*, 2019, 24(3): 263–274.
- [20] Li Z Q, Xu Y H. Bulk segregation analysis in the NGS era: A review of its teenage years[J]. *The Plant Journal: For Cell and Molecular Biology*, 2022, 109(6): 1355–1374.
- [21] Gupta P K. Quantitative genetics: Pan-genomes, SVs, and k-mers for GWAS[J]. *Trends in Genetics*, 2021, 37(10): 868–871.
- [22] Thudi M, Palakurthi R, Schnable J C, et al. Genomic resources in plant breeding for sustainable agriculture[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2021, 257: 153351.
- [23] Huang F F, Jiang Y R, Chen T T, et al. New data and new features of the FunRiceGenes (functionally characterized rice genes) database: 2021 update[J]. *Rice*, 2022, 15(1): 23.
- [24] Jacquier N M A, Widiez T. Absent daddy, but important father[J]. *Nature Plants*, 2021, 7(12): 1544–1545.
- [25] Tian J G, Wang C L, Xia J L, et al. Teosinte ligule allele narrows plant architecture and enhances high-density maize yields[J]. *Science*, 2019, 365(6454): 658–664.
- [26] Chen W K, Chen L, Zhang X, et al. Convergent selection of a WD40 protein that enhances grain yield in maize and rice[J]. *Science*, 2022, 375(6587): eabg7985.
- [27] Wang H W, Sun S L, Ge W Y, et al. Horizontal gene transfer of Fhb7 from fungus underlies Fusarium head blight resistance in wheat[J]. *Science*, 2020, 368(6493): eaba5435.
- [28] Zhang X Y, Jia H Y, Li T, et al. TaCol-B5 modifies spike architecture and enhances grain yield in wheat[J]. *Science*, 2022, 376(6589): 180–183.
- [29] Kang L, Qian L W, Zheng M, et al. Genomic insights into the origin, domestication and diversification of Brassica juncea[J]. *Nature Genetics*, 2021, 53(9): 1392–1402.
- [30] Fudge J B. Flowering time: soybean adapts to the tropics[J]. *Current Biology*, 2022, 32(8): R360–R362.
- [31] Underwood C J, Vijverberg K, Rigola D, et al. A PAR-THENOGENESIS allele from apomictic dandelion can induce egg cell division without fertilization in lettuce[J]. *Nature Genetics*, 2022, 54(1): 84–93.
- [32] Liu Q, Wu K, Harberd N P, et al. Green Revolution DEL-LAs: From translational reinitiation to future sustainable agriculture[J]. *Molecular Plant*, 2021, 14(4): 547–549.
- [33] Liu Q, Wu K, Wu Y Z, et al. Beyond the Green Revolution: Improving crop productivity and sustainability by modulating plant growth-metabolic coordination[J]. *Molecular Plant*, 2022, 15(4): 573–576.
- [34] Wan X Y, Wu S W, Li X. Breeding with dominant genic male-sterility genes to boost crop grain yield in the post-heterosis utilization era[J]. *Molecular Plant*, 2021, 14(4): 531–534.
- [35] Huang L C, Sreenivasulu N, Liu Q Q. Waxy editing: Old meets new[J]. *Trends in Plant Science*, 2020, 25(10): 963–966.
- [36] 张钰坤, 陆赢, 崔看, 等. 芥菜种子颜色调控基因 TT8 的等位变异及其地理分布分析[J]. *作物学报*, 2022, 48(6): 1325–1332.
- [37] Hunter D, Borelli T, Beltrame D M O, et al. The potential of neglected and underutilized species for improving diets and nutrition[J]. *Planta*, 2019, 250(3): 709–729.
- [38] Bohra A, Kilian B, Sivasankar S, et al. Reap the crop wild relatives for breeding future crops[J]. *Trends in Biotechnology*, 2022, 40(4): 412–431.
- [39] Dehaan L R, Van Tassel D L, Anderson J A, et al. A pipeline strategy for grain crop domestication[J]. *Crop Science*, 2016, 56(3): 917–930.
- [40] Dempewolf H, Baute G, Anderson J, et al. Past and future use of wild relatives in crop breeding[J]. *Crop Science*, 2017, 57(3): 1070–1082.
- [41] Xie X R, Liu Y G. De novo domestication towards new crops[J]. *National Science Review*, 2021, 8(4): nwab033.
- [42] Gutaker R M, Chater C C C, Brinton J, et al. Scaling up neodomestication for climate-ready crops[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2022, 66: 102169.
- [43] Xie Y, Zhang T H, Huang X Z, et al. A two-in-one breeding strategy boosts rapid utilization of wild species and elite cultivars[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2022, 20(5): 800–802.
- [44] Kingsbury N. *Hybrid: The history and science of plant breeding*[M]. Chicago: University of Chicago Press, 2009.
- [45] Lawrence E J, Griffin C H, Henderson I R. Modification of meiotic recombination by natural variation in plants[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2017, 68(20): 5471–5483.
- [46] Fayos I, Frouin J, Meynard D, et al. Manipulation of meiotic recombination to hasten crop improvement[J]. *Biology*, 2022, 11(3): 369.
- [47] Dirks R, Van Dun K, De Snoo C B, et al. Reverse breeding: a novel breeding approach based on engineered meiosis[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2009, 7(9): 837–845.
- [48] Underwood C J, Mercier R. Engineering apomixis: Clonal seeds approaching the fields[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2022, 73: 201–225.
- [49] Curry H A. Evolution made to order: Plant breeding and technological innovation in twentieth-century America

- [M]. Chicago: University of Chicago Press, 2016.
- [50] Ahloowalia B S, Maluszynski M. Induced mutations: A new paradigm in plant breeding[J]. *Euphytica*, 2001, 118(2): 167–173.
- [51] Oladosu Y, Rafii M Y, AbdullaH N, et al. Principle and application of plant mutagenesis in crop improvement: A review[J]. *Biotechnology & Biotechnological Equipment*, 2016, 30(1): 1–16.
- [52] 刘瑞媛, 金文杰, 曲颖, 等. 重离子束辐射诱变技术在植物育种中的应用[J]. *广西科学*, 2020, 27(1): 20–26.
- [53] Oono Y, Ichida H, Morita R, et al. Genome sequencing of ion-beam-induced mutants facilitates detection of candidate genes responsible for phenotypes of mutants in rice[J]. *Mutation Research/Fundamental and Molecular Mechanisms of Mutagenesis*, 2020, 821: 111691.
- [54] Zheng Y C, Li S, Huang J Z, et al. Mutagenic effect of three ion beams on rice and identification of heritable mutations by whole genome sequencing[J]. *Plants (Basel, Switzerland)*, 2020, 9(5): 551.
- [55] Dan C. *Lord of the Harvest*[M]. New York: Basic Books, 2008.
- [56] Kumar K, Gambhir G, Dass A, et al. Genetically modified crops: current status and future prospects[J]. *Planta*, 2020, 251(4): 91.
- [57] Anjanappa R B, Gruissem W. Current progress and challenges in crop genetic transformation[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2021, 261: 153411.
- [58] Zhu Q L, Wang B, Tan J T, et al. Plant synthetic metabolic engineering for enhancing crop nutritional quality [J]. *Plant Communications*, 2020, 1(1): 100017.
- [59] Verma D, Samson N P, Koya V, et al. A protocol for expression of foreign genes in chloroplasts[J]. *Nature Protocols*, 2008, 3(4): 739–758.
- [60] Daniell H, Jin S X, Zhu X G, et al. Green giant—a tiny chloroplast genome with mighty power to produce high-value proteins: history and phylogeny[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2021, 19(3): 430–447.
- [61] Bock R. Transplastomic approaches for metabolic engineering[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2022, 66: 102185.
- [62] Ji X, Yang B, Wang D W. Achieving plant genome editing while bypassing tissue culture[J]. *Trends in Plant Science*, 2020, 25(5): 427–429.
- [63] Simmons C R, Lafitte H R, Reimann K S, et al. Successes and insights of an industry biotech program to enhance maize agronomic traits[J]. *Plant Science*, 2021, 307: 110899.
- [64] Wang K J, Zhou H B, Qian Q. The rice codebook: from reading to editing[J]. *Molecular Plant*, 2022, 15(4): 569–572.
- [65] Gao C X. Genome engineering for crop improvement and future agriculture[J]. *Cell*, 2021, 184(6): 1621–1635.
- [66] Van Vu T, Das S, Hensel G, et al. Genome editing and beyond: what does it Mean for the future of plant breeding? [J]. *Planta*, 2022, 255(6): 130.
- [67] Pixley K V, Falck-Zepeda J B, Paarlberg R L, et al. Genome-edited crops for improved food security of small-holder farmers[J]. *Nature Genetics*, 2022, 54(4): 364–367.
- [68] Crisp P A, Bhatnagar-Mathur P, Hundleby P, et al. Beyond the gene: epigenetic and cis-regulatory targets offer new breeding potential for the future[J]. *Current Opinion in Biotechnology*, 2022, 73: 88–94.
- [69] Kim S G. CRISPR innovations in plant breeding[J]. *Plant Cell Reports*, 2021, 40(6): 913–914.
- [70] Puchta H, Jiang J M, Wang K, et al. Updates on gene editing and its applications[J]. *Plant Physiology*, 2022, 188(4): 1725–1730.
- [71] Kang B C, Bae S J, Lee S, et al. Chloroplast and mitochondrial DNA editing in plants[J]. *Nature Plants*, 2021, 7(7): 899–905.
- [72] Lee H, Hong C, Hwang J, et al. Go green with plant organelle genome editing[J]. *Molecular Plant*, 2021, 14(9): 1415–1417.
- [73] Former J, Kleinschmidt D, Meyer E H, et al. Targeted introduction of heritable point mutations into the plant mitochondrial genome[J]. *Nature Plants*, 2022, 8(3): 245–256.
- [74] Omukai S, Arimura S I, Toriyama K, et al. Disruption of mitochondrial open reading frame 352 partially restores pollen development in cytoplasmic male sterile rice[J]. *Plant Physiology*, 2021, 187(1): 236–246.
- [75] Cobb J N, Biswas P S, Platten J D. Back to the future: revisiting MAS as a tool for modern plant breeding[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2019, 132(3): 647–667.
- [76] Hasan N, Choudhary S, Naaz N, et al. Recent advancements in molecular marker-assisted selection and applications in plant breeding programmes[J]. *Journal of Genetic Engineering and Biotechnology*, 2021, 19(1): 128.
- [77] Salgotra R K, Stewart C N Jr. Functional markers for precision plant breeding[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2020, 21(13): 4792.
- [78] Lorenz A J, Chao S, Asoro F G, et al. Genomic selection in plant breeding[M]//*Advances in Agronomy*. Amsterdam: Elsevier, 2011: 77–123.
- [79] Crossa J, Pérez-Rodríguez P, Cuevas J, et al. Genomic selection in plant breeding: Methods, models, and perspectives[J]. *Trends in Plant Science*, 2017, 22(11): 961–975.

- [80] Xu Y B, Liu X G, Fu J J, et al. Enhancing genetic gain through genomic selection: From livestock to plants[J]. *Plant Communications*, 2020, 1(1): 100005.
- [81] Budhlakoti N, Kushwaha A K, Rai A, et al. Genomic selection: A tool for accelerating the efficiency of molecular breeding for development of climate-resilient crops [J]. *Frontiers in Genetics*, 2022, 13: 832153.
- [82] Washburn J D, Cimen E, Ramstein G, et al. Predicting phenotypes from genetic, environment, management, and historical data using CNNs[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2021, 134(12): 3997-4011.
- [83] Liu Y H, Zhang M P, Scheuring C F, et al. Accurate prediction of complex traits for individuals and offspring from parents using a simple, rapid, and efficient method for gene-based breeding in cotton and maize[J]. *Plant Science*, 2022, 316: 111153.
- [84] Yan J, Xu Y T, Cheng Q, et al. LightGBM: Accelerated genomically designed crop breeding through ensemble learning[J]. *Genome Biology*, 2021, 22(1): 271.
- [85] Bevan M W, Uauy C, Wulff B B H, et al. Genomic innovation for crop improvement[J]. *Nature*, 2017, 543(7645): 346-354.
- [86] Chen Q Y, Tian F. Towards knowledge-driven breeding [J]. *Nature Plants*, 2021, 7(3): 242-243.
- [87] Wei X, Qiu J, Yong K C, et al. A quantitative genomics map of rice provides genetic insights and guides breeding[J]. *Nature Genetics*, 2021, 53(2): 243-253.
- [88] 房裕东, 韩天富. 作物快速育种技术研究进展[J]. *作物杂志*, 2019(2): 1-7.
- [89] Hale B, Ferrie A M R, Chellamma S, et al. Androgenesis-based doubled haploidy: Past, present, and future perspectives[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 12: 751230.
- [90] Kalinowska K, Chamas S, Unkel K, et al. State-of-the-art and novel developments of in vivo haploid technologies[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2019, 132(3): 593-605.
- [91] Jacquier N M A, Gilles L M, Pyott D E, et al. Puzzling out plant reproduction by haploid induction for innovations in plant breeding[J]. *Nature Plants*, 2020, 6(6): 610-619.
- [92] Gao X P, Guo H H, Wu J F, et al. Haploid bio-induction in plant through mock sexual reproduction[J]. *iScience*, 2020, 23(7): 101279.
- [93] Weber D F. Today's use of haploids in corn plant breeding[M]//*Advances in Agronomy*. Amsterdam: Elsevier, 2014: 123-144.
- [94] Ruban A, Houben A. Highly reactive chemicals meet haploidization[J]. *Molecular Plant*, 2022, 15(6): 937-939.
- [95] Watson A, Ghosh S, Williams M J, et al. Speed breeding is a powerful tool to accelerate crop research and breeding[J]. *Nature Plants*, 2018, 4(1): 23-29.
- [96] Wang M A, Shimelis H, Mashilo J, et al. Opportunities and challenges of speed breeding: A review[J]. *Plant Breeding*, 2021, 140(2): 185-194.
- [97] Pandey S, Singh A, Parida S K, et al. Combining speed breeding with traditional and genomics-assisted breeding for crop improvement[J]. *Plant Breeding*, 2022, 141(3): 301-313.
- [98] Murphy D. *Plant breeding and biotechnology: Societal context and the future of agriculture*[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2007.
- [99] 郑怀国, 赵静娟, 秦晓婧, 等. 全球作物种业发展概况及对我国种业发展的战略思考[J]. *中国工程科学*, 2021, 23(4): 45-55.
- [100] 邓超, 唐浩. 对我国农作物种业发展的几点思考[J]. *中国种业*, 2022(6): 1-5.
- [101] 解沛, 宋子涵, 熊明民. 中国种业发展现状与对策建议[J]. *农业科技管理*, 2022, 41(1): 9-12.
- [102] Morales N, Ogonna A C, Ellerbrock B J, et al. Breedbase: A digital ecosystem for modern plant breeding[J]. *G3 (Bethesda)*, 2022, doi: 10.1093/g3journal/jkac078.

## Current status and future perspective of crop seed industry

LIU Zhongsong, CHEN Liechen, DUAN Meijuan

College of Agronomy, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China

**Abstract** As a national strategic and basic core industry, seed industry is facing severe challenges from many aspects. In this paper we first briefly review the development course and comprehensively analyze the current situation of seed industry from three aspects: germplasm resources, breeding technology, and seed industry system. Then we discuss the existing problems, and finally we propose the future direction of crop seed industry in China. These may provide a scientific basis for the formulation of seed industry development policy.

**Keywords** seed industry; germplasm; crop breeding; seed industry system ●



(责任编辑 刘志远)