

特色专题

水稻育种前沿技术及种质创新

车怡帆¹, 王克剑², 饶玉春^{1*}, 黄勇^{2*}

摘要 随着全球人口的快速增长和气候变化带来的挑战,水稻育种面临前所未有的压力。综述了传统育种技术与前沿育种技术在水稻种质创新中的应用,分析了各自的优劣势。传统育种技术如诱变育种、转基因育种和杂交育种,在遗传多样性拓展方面发挥了重要作用,但效率较低,难以满足当前对水稻新品种的需求。相对而言,前沿技术如分子标记辅助选择、基因编辑、分子设计育种和双单倍体育种,在提高育种效率和精准度方面具有巨大潜力,但高成本和法规限制仍是主要障碍。提出了应综合运用多种育种技术,强化基因组学研究,优化基因编辑工具,并加强国际合作,以推动水稻育种的持续创新和发展。融合传统与前沿技术,尤其是现代科技手段,将大幅提升水稻育种效率,并为应对全球粮食安全挑战提供更强支持。

关键词 水稻育种;传统育种技术;前沿育种技术;种质创新

水稻(*Oryza sativa* L.)作为全球最重要的粮食作物之一,养育了世界上超过 1/2 的人口,尤其在亚洲地区更是主食的核心来源。其产量和品质直接关系到全球粮食安全和人类生存发展。然而,随着全球人口的迅速增长,预计到 2050 年,全球人口将超过 90 亿,对粮食的需求将进一步攀升^[1]。与此同时,气候变化导致的极端天气频发、耕地资源的持续减少、病虫害的日益猖獗,以及对高品质和功能性水稻产品的市场需求不断提升,给水稻生产带来了前所未有的挑战。传统育种技术,如杂交育种、诱变育种和转基因育种,在过去的几十年中为水稻的品种改良做出了巨大贡献,培育出了一系列高产、优质、抗逆的水稻品种。

然而,这些传统技术在应对当前和未来的挑战时,逐渐显现出自身的局限性。首先,传统育种周期长,通常需要多个世代的选择和回交,才能获得稳定的优良品种^[2]。其次,传统育种的效率较低,主要依赖于表型选择,容易受到环境因素的干扰,难以实现对复杂数量性状的精准改良^[3]。此外,传统育种手段在遗传多样性的创造上受限,难以快速引入新的有益基因,满足对逆境性、品质和产量等多方面的改良需求。为应对上述挑战,探索和应用前沿育种技术已成为水稻育种领域的必然选择。近年来,随着分子生物学、基因组学和生物信息学等学科的迅猛发展,一系列新兴的前沿育种技术应运而生,如分子标记辅助选择(molecular marker assisted selection, MAS)、基因编辑(如 CRISPR/Cas9)、分子设计育种(breeding by design)及双单倍体育种(doubled haploid breeding)等。这些前沿技术为水稻育种提供了更加精准、高效

1. 浙江师范大学生命科学学院, 金华 321004

2. 中国水稻研究所, 水稻生物育种全国重点实验室, 杭州 310006

收稿日期: 2024-12-04; 修回日期: 2025-02-21

基金项目: 国家自然科学基金项目(32101721); 中国农业科学院创新工程项目(CAAS-ASTIP-2021-CNRR1); 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项(CPSIBRF-CNRR1-202409)

作者简介: 车怡帆, 硕士研究生, 研究方向为水稻无融合生殖潜在基因的挖掘, 电子信箱: 15936993287@163.com; 饶玉春(通信作者), 教授, 研究方向为植物早衰的发生机制及其育种应用, 电子信箱: ryc@zjnu.cn; 黄勇(共同通信作者), 助理研究员, 研究方向为无融合生殖固定杂种优势研究, 电子信箱: huangyong@caas.cn

引用格式: 车怡帆, 王克剑, 饶玉春, 等. 水稻育种前沿技术及种质创新[J]. 科技导报, 2025, 43(10): 31-43; doi:10.3981/j.issn.1000-7857.2025.03.00106

的手段,有望突破传统育种的瓶颈,显著提升育种效率和精准度。

种质资源是作物育种的基石,丰富多样的种质资源为育种提供了广泛的遗传变异来源。然而,传统育种在种质资源的挖掘和创新方面存在一定的局限性,特别是在快速引入新的有益基因方面。传统技术多依赖于表型选择和自然变异,这使得其在创造新的遗传变异和利用现有遗传资源的速度和精度上较为滞后。相比之下,前沿育种技术为种质资源的创新和利用提供了新的契机。例如,基因编辑技术可以精确地修改目标基因,创造新的遗传变异;分子标记辅助选

择可以有效地聚合有利基因,提升育种效率;而双单倍体育种技术则能够快速获得纯合新品系,缩短育种周期。通过这些前沿技术综合运用,可以显著丰富水稻的种质资源库,并加速新品种培育。因此,本文旨在系统梳理传统育种技术和前沿育种技术在水稻种质创新中的应用(图 1),分析各自的特点、优势和局限,探讨如何通过技术整合提高育种效率,推动水稻种质资源的创新与利用。通过这一分析,期望为水稻育种领域的科研工作者提供新的思路,推动水稻育种技术的持续发展与创新,以更好地应对未来粮食安全和高品质水稻产品的需求。

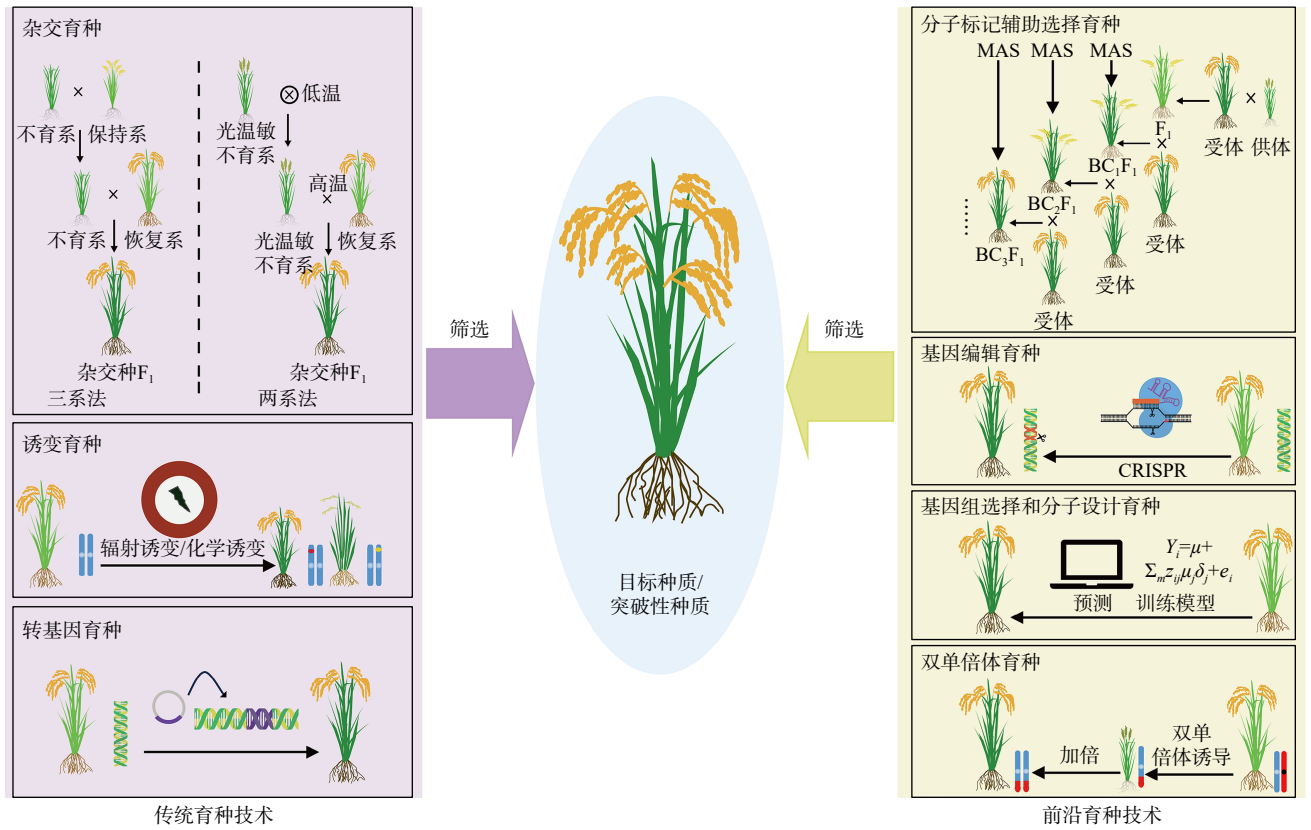


图 1 水稻传统育种技术与前沿育种技术的比较

1 传统育种技术

1.1 诱变育种

诱变育种通过物理、化学或生物手段诱导植物基因发生突变,从而获得新的性状。常用的诱变育种方法包括辐射诱变和化学诱变。通过辐射诱变,作物能够产生大量的遗传变异,这些突变类型成为新的种质资源,可供育种利用。辐射诱变技术能够快速建立起庞大的突变体库,对水稻的新品种培育和基础研究有

着极大的促进作用。在水稻育种中,辐射诱变广泛应用于提高水稻对环境和生物胁迫的抗性。例如,利用 γ 射线进行辐射诱变,开发出一系列抗病水稻品种。这些品种表现出对稻瘟病的显著抗性,通过诱变获得的新基因组合,丰富了原有种质库中没有的基因类型^[4]。化学诱变则通过化学诱变剂来进行基因的突变,在水稻育种中,最常用的化学诱变剂是甲基磺酸乙酯(ethyl methane sulfonate, EMS)。化学物质能够引起高频率的点突变,从而改变植物的遗传特性。化

学诱变的优势在于可以简单、高效地诱导基因变异,而且还能生成丰富的变异类型。尤其是在水稻中,化学诱变技术被应用于开发耐盐、耐旱等抗逆性状的新品种^[4]。

尽管诱变育种在作物改良中表现出显著的优势,但诱发的变异具有随机性和非定向性,目标性状的获得具有不确定性。此外,诱变育种可能会引入不利的突变,因此需要进行大量的后代筛选工作,导致育种周期较长。

1.2 转基因育种

转基因技术是利用分子生物学手段,将克隆或改造的外源基因通过载体精确导入受体生物的基因组中,并使其在受体生物体内稳定表达,从而改变生物性状的技术。作物转基因育种就是根据育种目标,从供体中克隆目的基因,经遗传转化导入受体作物中,经过筛选获得稳定表达的个体,并通过田间试验育成转基因新品种或种质资源。通过转基因育种培育出的农作物品种称为转基因作物。转基因技术可以打破遗传物质在分类上的界限,实现基因的界间转移,从而拓宽作物的遗传基础,为品种改良开辟了崭新的途径^[5]。

20 世纪 80 年代,“863 计划”启动以来,中国的转基因育种研究迅速发展。目前,应用于水稻中的转基因技术主要包括基因枪介导法和农杆菌介导法,一些实验室也采用花粉管通道法、电击法、聚乙二醇 (polyethylene glycol, PEG) 介导法等。常用的农杆菌介导转化法利用根癌农杆菌或发根农杆菌将目的基因传递到水稻细胞中,涉及构建转化载体、准备受体材料、共培养、筛选转化细胞、再生植株以及分子检测等步骤。这种方法因简单、高效、遗传稳定而被广泛应用于水稻遗传转化,但仍需解决籼稻转化效率低和周期长等问题^[6-7]。目前,在水稻中应用的转基因性状主要集中于抗虫、抗病、抗除草剂、耐盐耐旱以及品质提升等。其中,华中农业大学研发的转基因抗虫水稻“华恢 1 号”已获得安全认证。该品种以“明恢 63”为受体,转入人工合成的 *Bt* 杀虫基因 (*cry1Ab/cry1Ac*)。通过与“珍汕 97A”杂交,培育出了“Bt 汕优 63”,其对主要鳞翅目害虫抗性超过 80%,能减少农药使用、降低成本和环境影响,同时保持生态平衡。食用安全检测显示其与非转基因水稻同等安全,营养

成分分析表明其营养价值与普通水稻相同^[8]。

转基因技术在水稻改良中的应用开辟了全新的育种途径,不仅能够培育出高产、优质的新品种,还能增强作物的抗性,如抗虫害和抗病能力。这种技术允许科学家进行目标性状的精确改良,通过定向的基因变异和选择,实现对水稻特定性状的精确调控。此外,它还打破了物种界限,使得跨物种的基因利用成为可能,拓宽了遗传资源的选择范围,丰富了种质资源,为水稻引入其他物种的有利基因。然而,由于公众对转基因生物和食品存在风险的关切,使得转基因水稻在生产应用中发展缓慢^[9]。

1.3 传统杂交育种

杂交育种是指用不同品种进行有性杂交,对杂种后代进行鉴定选择,育成符合生产要求的新品种的方法。传统杂交育种是最常用且应用最广泛的育种方法^[10]。杂交水稻通过利用不同亲本之间的遗传差异,重新组合基因,创造新的遗传变异,从而培育出高产、优质、抗病虫的新品种。这种育种方法的核心是通过在亲本之间产生遗传差异,使后代充分利用杂种优势,表现出更优的生长势和抗逆性。因此,杂交育种在丰富水稻种质资源方面具有重要作用。然而,水稻杂交育种也面临一些挑战,例如,受限于亲本的遗传背景,难以突破已有的遗传多样性;此外,育种周期长,且效率受限于表型选择的准确性。

1964 年,袁隆平发现了一株天然雄性不育的水稻植株,这标志着中国杂交水稻研究的开始^[11]。经过多年的研究,20 世纪 70 年代,中国成功开发并应用了三系法杂交水稻技术,率先实现了杂交水稻的商业化种植,显著提高了水稻的产量。1973 年,石明松首次发现光敏感雄性核不育水稻农垦 58S,为两系法杂交水稻的研究奠定了基础^[12]。此后,中国科学家成功实现了从三系法到两系法的转变,简化了育种流程,提高了育种效率。2000 年后,两系法杂交水稻技术在全国范围内得到广泛应用,成为中国杂交水稻育种的重要技术之一^[13]。通过株型改良与杂种优势相结合的策略,培育出超级杂交稻品种,显著提高了水稻的产量^[14]。据报道,杂交水稻相对于常规自交系品种具有约 20%~30% 的产量优势,这种增产效应主要归功于杂种优势^[15]。

2 前沿育种技术

2.1 分子标记辅助选择育种

选择是育种的必要环节,传统育种中的选择是通过表型选基因型,受环境因素的影响较大。现代育种通过分子标记直接选择基因型,即分子标记辅助选择。分子标记是继形态标记、细胞标记、生化标记之后的一种新的遗传标记方法,主要包括限制性片段长度多态性(RFLP)、随机扩增多态性 DNA(RAPD)、简单重复序列(SSR)、单核苷酸多态性(SNP)等^[16]。MAS 是一种高效的育种策略,利用与目标基因紧密连锁的分子标记,对具有理想基因型的个体进行选择^[17]。通过将 MAS 与传统育种技术相结合,可以培育出优良品种。该方法建立在数量性状基因座(QTL)作图和基因定位的基础上,已成功应用于改良水稻的产量、品质和抗性性状^[17]。如在抗病虫方面,利用 MAS 将 *Pi1*^[18]、*Xa21*^[19]、*Bt*^[20]等抗性基因导入水稻品种中,分别增强了对稻瘟病、白叶枯病和螟虫的抗性。此外,还选育出了对稻飞虱具有抗性的水稻品种^[21]。

与传统育种方法相比,MAS 在成本方面具有显著优势。首先,MAS 能显著缩短育种周期,通过在幼苗期对目标性状进行早期选择,减少长期投资和维护成本^[22];其次,分子标记可在作物生长的各个阶段进行检测,提高了整体育种效率^[23];此外,基于分子标记的选择不受外界环境因素的影响,提升了选择的准确性^[24]。随着高通量基因组测序技术的发展,分子育种的成本正在降低,使得大规模应用成为可能^[25-26]。

通过远缘杂交引入外源遗传物质是扩大遗传资源的重要途径,但这可能会同时引入不利的基因^[27]。利用分子标记进行检测,可以辅助选育含有目标基因且剔除不利基因的新种质资源,减少不利基因的导入,实现目标新种质的开发^[28-29]。因此,分子标记辅助选择在远缘杂交渐渗育种中起到了关键作用,有助于加速优良品种的培育。

2.2 基因编辑育种

基因编辑是一种能够精确修改生物体内特定基因序列的技术。该技术利用特定的核酸内切酶在目标脱氧核糖核酸(DNA)序列处切断双链,激活细胞的 DNA 修复机制,引入新的基因序列或修改现有的序列,实现对基因组、基因的精确编辑^[30]。目前,发展

迅速且使用广泛的基因编辑系统是 CRISPR/Cas 系统。由于其高效、简便和多功能性,CRISPR/Cas 系统已成为基因编辑育种的主流工具,在水稻中得到广泛应用^[31-32]。例如,Wang 等^[33]通过 CRISPR/Cas9 技术成功地在水稻中引入了 *OsERF922* 基因的突变,显著减少了稻瘟病斑的数量。另一个例子是,Zhang 等^[34]利用 CRISPR/Cas9 基因编辑技术对水稻的 *OsRR22* 基因进行定向编辑,提高了水稻的抗逆性。

CRISPR/Cas9 技术作为一种突破性的基因编辑工具,为水稻育种提供了强大的技术支持。该技术可以精确定位并编辑基因组的特定区域,快速实现基因敲除、插入或替换,在改良水稻上发挥了重要作用^[35]。育种家可通过基因编辑育种快速培育出具有特定性状的新品种,聚合多种优良性状,使水稻的产量、品质和抗性同步提升。基因编辑育种能够高效、精准地修改目标基因,无须引入外源 DNA,极大地丰富了水稻种质资源^[36]。

2.3 基因组选择和分子设计育种

分子设计育种是一种前沿的作物改良策略,综合运用基因组学、分子生物学、生物信息学和基因组编辑技术,有目的地设计和改良作物品种^[37]。随着基因组学的快速发展,主要作物的基因组研究取得了较大进步,基因定位和重要农艺性状 QTL 的定位为分子设计育种奠定了良好的基础^[38]。这一过程首先需要明确育种目标,识别和分析控制这些性状的关键基因和分子标记,利用计算机模拟预测不同亲本组合的后代表现型,基于模拟结果设计出最佳的育种方案^[39]。随后,通过基因编辑技术进行精确的基因修改。在分子标记辅助选择下,筛选携带目标基因的优良个体,最终培育出符合预期的水稻新品种。这种方法将传统的经验育种转化为精确育种,显著提高了育种效率和效果。利用分子设计育种,可以直接获得携带目标基因的优良个体,为种质创新提供了可预见的新基因^[40]。此外,基于基因组选择的分子设计育种还能加速育种进程,缩短育种周期,降低育种成本^[41]。

2.4 双单倍体育种

双单倍体技术(doubled haploid, DH)是一种植物育种技术,通过特定的方法产生纯合的单倍体植株,然后将其染色体数量加倍,得到纯合的二倍体植株^[42]。这些纯合的二倍体植株被称为双单倍体。双单

倍体技术通常包括单倍体诱导、染色体加倍以及筛选和鉴定等步骤,其中单倍体诱导和随后的染色体加倍是关键^[43]。

在自然环境中,植物产生单倍体的概率通常很低,需要人工诱导^[44]。人工诱导分为体外诱导和体内诱导2种途径。体外诱导技术通过在实验室条件下对植物的配子体,如花药和胚珠,进行组织培养来诱导单倍体。尽管这种方法能够克服自然条件的限制,但培养效率低,受基因型影响大,且愈伤组织分化成完整植株的比率不高^[45]。体内诱导技术则主要利用单倍体诱导系进行杂交,在受精过程中或受精后促使某一亲本的染色体组发生丢失,以产生单倍体^[46]。利用单倍体诱导系获得单倍体的方法可以不受基因型限制,诱导效率高且效果稳定,是当前单倍体研究的前沿领域^[47]。

染色体加倍是实现稳定双单倍体的关键环节。染色体加倍通常通过化学方法实现,秋水仙素是广泛使用的化学诱导剂。它通过干扰细胞分裂过程中的微管组织,促使染色体数目加倍。然而,这种化学方法有一些缺陷,包括潜在的对人类健康和环境的危害、操作过程复杂以及相对较高的成本^[48]。因此,深入研究染色体自然加倍的遗传机制,对于提高自然染色体加倍的频率、减少对化学方法的依赖具有重要的

意义^[49]。

随着对单倍体诱导机制的深入研究,科学家结合优异单倍体诱导系和光温敏雄性不育系,开发了高效水稻单倍体大规模生产方法^[50],有望实现双单倍体技术在水稻育种中的规模化应用。

双单倍体技术能够在1~2代内迅速产生完全纯合的株系^[49],相较于传统育种需要6~10个世代的自交或回交,显著缩短了育种时间,提高了遗传纯合度。这不仅增强了育种效率,而且加速了种质资源的更新换代。双单倍体技术的应用,使得育种过程更加高效,为培育高产、优质、抗病虫害的水稻新品种提供了有力支撑^[51]。

3 传统与前沿育种技术在种质资源创新方面的比较

传统育种技术与前沿育种技术在水稻种质资源创新中的应用各具特点。为了深入理解两者在种质资源创新方面的差异,从遗传多样性的创造与利用、育种效率和周期、精确性和可控性、遗传资源的利用和丰富性以及技术应用的限制5个方面进行比较分析(表1)。

表1 水稻传统育种技术与前沿育种技术的优缺点及应用实例

育种技术	优点	缺点	应用实例
诱变育种	快速生成遗传变异,可创建新种质资源,丰富基因库	变异随机且非定向,目标性状获取有不确定性,育种周期长,可能引入不利突变	使用 γ 射线诱变开发抗稻瘟病水稻品种
转基因育种	突破物种间的基因屏障,能够引入外源基因	技术成本高,公众接受度较低,法规限制	转基因抗虫水稻“华恢1号”
杂交育种	方法成熟,成本低	育种周期长,受限于遗传背景,受环境因素影响较大,精度较低	杂交水稻品种“汕优63”
分子标记辅助选择育种	减少环境影响,提高精准度,增强目标基因的聚合	依赖分子标记的准确性,可能存在标记不稳定、杂合性问题,且费用较高	选育了抗病、优质的“南粳0051”
基因编辑育种	精准、定向修改目标基因,不引入外源DNA,增强精准性	技术门槛高,操作复杂,潜在生物安全问题	编辑OsERF922基因,提高稻瘟病的抗性
分子设计育种	设计目标基因组合,缩短育种周期,降低成本	需要先进的实验设备,技术门槛高,初期投入大	“中科发”系列水稻,提高了产量和抗性
双单倍体育种	快速获得纯合体新品系,显著缩短育种周期	需要特定的诱导系和加倍技术,技术要求高	利用高效单倍体诱导系“Hi-285”实现两系不育系单倍体的大规模生产

3.1 遗传多样性的拓宽与利用

传统育种技术主要依赖于自然界已有的遗传变

异和种质资源,通过杂交、诱变等手段,组合和筛选优良性状^[22]。然而,这些方法在创造新的遗传多样性方

面存在一定的局限性。诱变育种虽然可以通过物理、化学等方法引入新的突变,但突变的产生具有随机性,难以定向获取所需的性状^[52]。同时,诱变可能会引入大量的有害突变,需要经过多代筛选和纯化,效率较低。相反,前沿育种技术如基因编辑,能够精确创造新的遗传变异。基因编辑技术(如 CRISPR/Cas9)可在基因组的特定位点引入突变、插入或删除,从而实现目标基因的定向改良^[53]。这不仅提高了遗传变异的创造效率,而且可以避免引入不必要的有害突变。分子设计育种利用基因组信息和生物信息学工具,设计出符合育种目标的基因型组合,实现遗传多样性的定向创造^[23]。因此,前沿育种技术在遗传多样性的创造与利用方面,具有更高效率和精准度。

3.2 育种效率和周期

传统育种技术通常需要多个世代的杂交、回交、自交和选择,育种周期长,效率较低。例如,杂交育种需要经过 F_1 、 F_2 及后续世代的连续选择,才能获得稳定的优良品种,整个过程可能需要 10 代以上。诱变育种由于突变的随机性,需要对大量的突变体进行筛选,周期更长^[54]。前沿育种技术则显著提高了育种效率,缩短了育种周期。分子标记辅助选择可以在幼苗阶段通过分子标记直接筛选携带目标基因的植株,避免了对大田表型的长期观察^[22]。双单倍体育种技术能够在一个世代内获得纯合的新品系,大大缩短了育种时间。基因编辑技术则可以直接在现有的优良品种中定向改良目标性状^[31],尽管如此,基因编辑后代仍然需要进行进一步选择,例如,检测编辑是否成功,确保目标基因已被正确修改,并确认转基因元件是否被成功删除等。因此,前沿育种技术在育种效率和周期方面具有明显的优势,同时也要求对基因编辑植株进行精细筛选和验证。

3.3 精确性和可控性

传统育种主要依赖于表型选择,受环境因素影响较大,难以精准控制遗传改良的方向^[55]。尤其是对隐性性状或受多基因控制的数量性状,传统育种的选择难度较大,精确性较低^[56]。前沿育种技术利用分子水平的信息进行选择和改良,精确性和可控性大大提高。分子标记辅助选择可以直接针对目标基因或 QTL 进行筛选,避免了环境因素的干扰^[17]。基因编辑技术可以精确地修改目标基因,具有高度的可控性^[57]。

分子设计育种通过对基因型的设计和组合,实现对复杂性状的精准改良^[58]。因此,前沿育种技术在精确性和可控性方面远优于传统育种技术。

3.4 遗传资源的利用和丰富性

在遗传资源的利用上,传统育种主要局限于水稻自身的品种和近缘野生种,通过杂交等手段进行基因的重组和组合^[59]。然而,这种方式受限于物种间的生殖隔离和基因流动,难以引入远缘物种的优良基因^[60]。虽然转基因育种可以将其他物种的优良基因导入水稻,实现基因的跨物种转移^[61],但其应用受到法规和公众接受度的限制。前沿育种技术如基因编辑技术,则可以直接在水稻基因组内创造新的遗传变异^[32],进一步丰富遗传多样性。因此,前沿育种技术在遗传资源的利用和丰富性方面具有更大的潜力。

3.5 技术应用的限制

传统育种技术的操作相对简单,成本较低,所需的技术和设备要求不高,适合大规模推广应用。然而,其在突破性创新和精准育种方面存在明显不足。前沿育种技术虽然在效率和精确性上具有优势,但其应用也受到一定的限制。首先,这些技术需要先进的实验室设备和高水平的技术人员,初期投入较高^[62]。其次,部分前沿技术如基因编辑技术,可能涉及生物安全问题,受到法规和公众接受度的影响^[63]。此外,知识产权和技术壁垒也可能限制这些技术的广泛应用^[64]。因此,前沿育种技术的推广需要政策支持、技术培训和公众科普等多方面的努力。

综上所述,传统育种技术和前沿育种技术在水稻种质资源创新方面各有优势和不足。传统育种技术具有操作简单、成本低的特点,适合在资源有限的条件下应用。而前沿育种技术在遗传多样性的创造、育种效率、精确性和遗传资源的利用方面具有显著优势,但也面临技术门槛高、成本高和法规限制等挑战。通过将两者有机结合,取长补短,能够最大限度地提升水稻种质资源的创新能力,满足现代农业对高效、精准育种的需求^[40]。

4 国内外育种技术比较

4.1 传统育种技术

水稻诱变育种技术在全球范围内已取得显著进

展,但各国的研究重点和方法应用有所不同。自 20 世纪 50 年代中期以来,中国便开始了水稻诱变育种的研究,初期主要采用 X 射线和 γ 射线等辐射源进行诱变。随着技术的发展,离子束辐射和高能重离子束辐射等新型方法被引入水稻育种中。例如,研究者通过高能 C 离子束辐射对水稻进行诱变,成功筛选出耐盐碱的东稻系列品种,为新品种的培育提供了新的途径^[65]。此外,中国还积极开展航天育种研究,1987 年首次将水稻种子搭载卫星返回地球,经过多年的研究,已培育出多种优质高产的水稻新品种^[66]。

在国际上,水稻诱变育种也取得了丰硕成果。日本研究者通过化学诱变剂 EMS 处理水稻品种“金南风”,成功培育了巨胚稻品种“Haiminori”,该品种的胚乳中胚的比例显著提高,营养价值更高^[67]。此外,国际原子能机构(IAEA)与联合国粮食及农业组织(FAO)联合发起了植物突变育种网络,旨在提高亚洲及太平洋地区作物突变育种的效率。截至 2019 年,已有 826 个水稻品种通过诱变技术培育成功,其中 699 个来自亚洲及太平洋地区^[68]。未来,随着分子生物学技术的发展,水稻诱变育种将更加精准和高效。

水稻转基因育种技术也在全球范围内取得了显著进展。中国自 20 世纪 80 年代中期起开展水稻转基因研究,取得了诸多成果。2009 年,农业农村部批准了“华恢 1 号”和“Bt 汕优 63”2 种转基因水稻的安全证书,标志着中国在转基因水稻育种方面迈出了重要步伐。在国际上,水稻转基因育种主要集中在提高产量、抗病虫害和改善品质等方面。例如,黄金水稻通过基因工程使稻米的胚乳含有维生素 A 的前体- β -胡萝卜素,从而有效缓解维生素 A 缺乏症^[69]。尽管如此,在商业化应用方面,中国和国际上均面临政策和公众接受度的障碍。

杂交育种技术已在全球广泛应用,极大地推动了农业生产力的提升。中国在水稻杂交育种领域处于世界领先地位。特别是在三系法和两系法的应用上,为水稻的高产和抗病性提供了重要支持。例如,福建省三明市农业科学研究所于 1986 年培育的籼型三系杂交水稻“汕优 63”,自 1986—2001 年间,成为中国种植面积最大的水稻品种之一^[70]。此外,第三代杂交水稻的研发也取得了突破,2019 年,湖南省衡南县的青竹村试验田里,第三代杂交水稻首次亩产超过

1000 公斤,创下新纪录^[71]。国际水稻研究所(IRRI)在推动杂交水稻技术方面也取得了显著进展,1989 年培育了第一批杂交水稻亲本和品种,并将技术转移至亚洲的主要水稻生产国,促进了杂交水稻技术的全球应用^[72]。

4.2 前沿育种技术

水稻分子标记辅助选择育种技术在全球范围内得到了广泛应用,极大提高了育种效率和精度。中国在 MAS 技术领域取得了显著进展,特别是在抗病性和品质改良方面。例如,利用 MAS 技术成功选育了“南粳 0051”,该品种聚合了稻瘟病抗性基因 *Pi-ta* 和 *Pi-b* 以及低直链淀粉含量基因 *Wx-mq*,具有优良的抗病性和品质^[73]。在国际上,MAS 技术同样应用于抗病性、品质改良、高产性等方面,如印度水稻品种 MTU1010 的改良,通过 MAS 技术引入了抗性基因 *Pi54*、*Xa21* 和 *Xa13*,显著提高了抗病性和品质^[74]。

水稻基因编辑技术近年来取得了快速发展,中国在该领域处于领先地位。例如,通过 CRISPR/Cas9 基因编辑技术,在粳稻品种宁粳 1 号和籼稻品种黄华占中成功创制了新 *BADH2* 等位基因。接着,研究者将编辑后的 2 个黄华占株系与不育系桃农 1A 杂交,培育出了籽粒香气增强的三系杂交种 B-桃优香占^[75]。在国际上,基因编辑技术的应用同样取得了显著进展,例如,利用 CRISPR/Cas9 编辑水稻的 *OsCPR5.1* 基因,成功赋予了水稻品种 Kitaake 抗黄斑病毒(RYMV)的能力^[76]。随着基因编辑技术的不断发展,水稻育种的精准性和效率将进一步提升。

水稻基因组选择和分子设计育种是现代育种领域的关键技术手段。中国在这一领域取得了显著进展。例如,李家洋团队与合作伙伴结合“水稻高产优质性状形成分子机理及品种设计”理论,成功培育出了高产、优质、高抗的“中科发”系列和“嘉优中科”系列等新品种。这些成果不仅推动了水稻精准高效育种,也为其他农作物的分子设计育种提供了重要示范和引领作用。与此同时,国际上也在加速基因组选择和分子设计育种的研究进展。美国科学院在其 2018 年发布的《2030 年推进粮食与农业研究的科学突破》中明确提出,未来 10 年,美国的科学突破将聚焦于基因组学和精准育种。美国农业部的《美国农业部科学蓝图:2020—2025 年科学路线图》也指出,基因

组设计是未来农业创新的重要领域。

水稻双单倍体育种技术是通过快速获得纯合双单倍体植株来加速育种的技术。尽管在水稻领域的发展起步较晚,但近年来中国在单倍体诱导系的开发上取得了突破。例如,中国水稻研究所的王克剑团队成功开发了单倍体诱导率达到 12.4% 的水稻单倍体诱导系 Hi-285^[50],这为水稻双单倍体育种的加速发展奠定了基础。与此相应,国际上也面临着相似的技术挑战,尤其是在单倍体诱导率低的问题上,导致水稻双单倍体育种的进展相对缓慢。未来,随着单倍体诱导效率和加倍技术的突破,水稻双单倍体育种有望成为提升育种效率的关键技术。

水稻育种技术在全球范围内取得了显著进展,尤其是在传统育种、转基因、杂交育种及前沿技术方面。中国在水稻育种技术的研发和应用上处于世界领先地位,尤其是在杂交水稻和基因编辑技术领域,取得了众多突破。而在水稻双单倍体育种方面,尽管技术突破还在进行,但随着单倍体诱导效率的提高和加倍技术的突破,水稻育种的效率和速度有望进一步提升。国际间的技术交流和合作,将加速水稻育种技术的全球应用,为解决粮食安全问题提供更多创新方案。

5 建议

在水稻育种领域,提高育种效率和种质资源的创新能力是满足未来粮食安全和农业可持续发展的关键。基于上述对传统与前沿育种技术的比较分析,提出以下策略和建议。

5.1 提高育种效率和种质资源创新的策略

1) 综合运用多种技术。单一的育种技术往往难以满足复杂的育种需求,因此,综合运用传统育种技术与前沿育种技术,并通过人工智能(AI)技术的融合,发挥各自的优势,是提高育种效率的重要途径。例如,在传统杂交育种中引入分子标记辅助选择,可以在早期世代通过分子标记快速筛选携带目标基因的个体,加速目标性状的聚合与稳定,减少育种周期^[22]。同时,AI 可以辅助优化标记筛选过程,通过大数据分析和机器学习算法,提高标记选择的精准性和效率,进一步缩短育种周期。此外,将基因编辑技术

与双单倍体育种相结合,可以在短时间内创制出遗传背景纯合且携带目标性状的优良新品系^[77]。AI 在这一过程中也发挥着重要作用,例如,通过 AI 技术优化基因编辑目标的选择,精准识别和预测目标基因的功能,提高编辑精度。AI 还可以通过模拟和预测基因编辑结果,优化实验设计,减少试验次数,进一步提升育种效率。这种技术整合的方式,既利用了传统育种的基础,还借助前沿技术的高效性与 AI 的精准分析,实现育种效率的最大化。随着 AI 技术的不断进步,未来的育种工作将更加智能化、精准化,进一步推动农业的可持续发展。

2) 加强基因组学研究。基因组学的发展为育种提供了强大的工具和资源。深入挖掘水稻基因组信息,识别与重要农艺性状相关的功能基因和 QTL,对于实现精准育种至关重要。通过全基因组关联分析和基因组选择,可以对复杂性状进行有效的预测和选择^[78]。同时,基因组学研究还可以揭示水稻的遗传多样性和进化历史,为种质资源的创新提供新的思路。例如,通过对野生稻的基因组测序,发现并利用其有利基因,提高栽培稻的抗逆性和适应性^[79]。

3) 开发更高效的基因编辑工具。CRISPR/Cas 系统的快速发展显著扩展了基因编辑的应用范围。为了克服植物基因组功能冗余带来的挑战,研究者们开发了 Multi-Knock 技术。这一技术工具箱能够实现多靶向基因组规模的编辑,支持同时编辑多个基因位点,为复杂性状的多基因改良提供了有效手段^[80]。在提高基因插入效率方面,研究者们利用转座因子(TE)的自然转移能力,通过共表达水稻 Pong DNA 转座子系统与 Cas9/Cas12a,开发出了 TATSI 系统。这一系统在模式植物拟南芥和农作物大豆中实现了高效靶向整合,显著提升了植物基因组编辑的效率和准确度^[81]。精准定点插入工具 PrimeRoot,采用引导编辑工具和位点特异性重组酶系统,能够在植物中实现大片段 DNA 的高效、精确插入^[82]。此外,研究者创新性地利用 AI 辅助的大规模蛋白结构预测,建立了全新的基于三级结构的高通量蛋白聚类方法。这一方法成功挖掘了脱氨酶的功能结构,并鉴定出了与已知脱氨工具酶完全不同的全新底盘元件,从而开发出一系列具有自主知识产权的新型碱基编辑工具^[83]。然而,尽管这些技术在理论和实验上取得了显著进展,目前

在水稻中的应用仍然有限。特别是 Multi-Knock 技术、TATSI 技术以及基于 AI 开发的新型碱基编辑工具尚未广泛应用于水稻育种中。此外, PrimeRoot 技术采用粒子轰击进行供体传递, 导致编辑效率较低。因此, 未来的研究需要进一步开发和优化新的基因编辑系统, 提高编辑的精确性和效率, 特别是在大片段基因插入和替换方面的应用。这些技术的进步, 将为水稻育种提供更加多样化和高效的手段。

5.2 种质资源的保存与利用

1) 无融合生殖技术的应用。无融合生殖技术能够保持母本的基因型, 避免因有性繁殖导致的基因重组和性状分离, 实现优良种质的长期稳定保存^[84]。通过无融合生殖技术, 能够在大规模种植中保持优良品种的遗传一致性, 提高产量和品质的稳定性。同时, 无融合生殖技术还可以加快新品种的推广速度, 减少育种成本。

2) 建立种质资源库。种质资源库的建立和完善是育种工作的基础。应加大对水稻种质资源的收集、评价和保存力度, 特别是对野生稻和地方品种的保护^[85]。通过对种质资源的系统评价, 筛选出具有重要育种价值的材料, 为育种提供丰富的遗传多样性。此外, 建立种质资源信息共享平台, 促进资源的交流和利用, 避免重复劳动, 提升育种效率^[86-87]。

3) 加强国际合作。水稻是全球性的粮食作物, 其育种工作需要全球范围的合作。加强与国际组织和科研机构合作, 积极参与全球种质资源的收集、共享和利用, 是促进水稻育种多样性与创新的重要手段。通过国际合作, 可以引进国外优良的种质资源和先进的育种技术, 拓宽育种的视野和思路。同时, 参与国际合作项目, 有助于提升中国水稻育种的国际竞争力和影响力。

5.3 其他方面的考虑

1) 环境友好型育种。在全球气候变化和环境污染日益严重的背景下, 育种工作应注重环境友好型品种的选育。选育适应气候变化、耐旱耐盐碱、养分高效利用的水稻品种, 可以减少农业生产对环境的负面影响, 促进农业的可持续发展^[88]。此外, 育种工作还应关注生物多样性的保护, 避免对生态系统造成破坏。

2) 法规考量。转基因育种和基因编辑育种涉及生物安全和法规等问题, 在公众中存在一定的争议,

影响了其在农业生产中的推广^[89]。具体政策建议包括, 制定明确的生物安全法规和国际标准; 各国应根据本国的农业需求和生物安全标准, 完善转基因和基因编辑产品的审评和监管体系, 并加强国际协作, 推动统一的全球法规框架。建立透明化的评估机制: 通过第三方独立评估机构进行基因编辑和转基因技术的科学性和安全性评估, 定期公开技术研究进展, 回应社会关切。鼓励公众参与决策过程: 通过政策咨询、公开听证会等方式, 增强公众对新技术的理解和支持, 减少不必要的社会恐慌和对立。推动生态友好型农业技术研发: 通过政策引导和财政支持, 鼓励开发和应用绿色环保型转基因品种, 降低化学品使用, 提高农业可持续发展水平。加强国际合作与援助: 通过全球技术合作, 特别是发展中国家的技术援助, 推动农业科技成果在全球范围内的共享与应用, 为全球粮食安全和可持续发展提供更大的保障。

3) 人才培养与技术推广。育种工作的推进离不开高素质的人才和技术团队。应加强育种学科的人才培养, 提升科研人员的专业水平和创新能力。同时, 加大对新技术的培训和推广力度, 使更多的育种工作者掌握前沿技术, 推动技术的普及应用。通过人才和技术的双重提升, 全面推进水稻育种的现代化进程。

综上所述, 提高水稻育种效率和种质资源创新能力, 需要综合运用多种育种技术, 强化基因组学研究, 优化基因编辑工具, 完善种质资源的保存与利用, 注重环境和社会因素的影响, 并加强人才培养和国际合作。多管齐下, 才能全面提升水稻育种水平, 满足未来粮食安全和农业可持续发展的需求。

6 结论

传统育种技术在水稻改良中发挥了重要作用, 为现代水稻育种奠定了基础, 但其效率较低, 难以满足当下对水稻新品种的迫切需求。前沿育种技术的兴起, 为水稻种质资源创新和新品种培育提供了新的机遇。通过结合传统育种和前沿育种技术, 并进一步融入 AI 等现代工具, 不仅可以显著提高育种效率, 还能推动种质资源的保存与创新, 从而更好地满足未来全球粮食安全的需求。未来, 应进一步推动基因组学研究、基因编辑工具的开发与优化以及多种育种技术的

整合应用,以全面提升水稻育种水平,确保农业的可持续发展和粮食的长期安全供应。

参考文献 (References)

- [1] Nations U. World population prospects 2019: Highlights[M]. New York: United Nations, 2019.
- [2] Ahmar S, Gill R A, Jung K H, et al. Conventional and molecular techniques from simple breeding to speed breeding in crop plants: Recent advances and future outlook[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2020, 21(7): 2590.
- [3] Resende R T, Piepho H P, Rosa G J M, et al. Enviromics in breeding: Applications and perspectives on envirotypic-assisted selection[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2021, 134(1): 95–112.
- [4] Bhoi A, Yadu B, Chandra J, et al. Mutagenesis: A coherent technique to develop biotic stress resistant plants[J]. Plant Stress, 2022, 3: 100053.
- [5] Steinwand M A, Ronald P C. Crop biotechnology and the future of food[J]. Nature Food, 2020, 1(5): 273–283.
- [6] Tie W W, Zhou F, Wang L, et al. Reasons for lower transformation efficiency in indica rice using *Agrobacterium tumefaciens*-mediated transformation: Lessons from transformation assays and genome-wide expression profiling[J]. Plant Molecular Biology, 2012, 78(1/2): 1–18.
- [7] Sahoo K K, Tripathi A K, Pareek A, et al. An improved protocol for efficient transformation and regeneration of diverse indica rice cultivars[J]. Plant Methods, 2011, 7(1): 49.
- [8] Li Y H, Hallerman E M, Liu Q S, et al. The development and status of *bt* rice in China[J]. Plant Biotechnology Journal, 2016, 14(3): 839–848.
- [9] Chen M, Shelton A, Ye G Y. Insect-resistant genetically modified rice in China: From research to commercialization[J]. Annual Review of Entomology, 2011, 56: 81–101.
- [10] Bai S W, Yu H, Wang B, et al. Retrospective and perspective of rice breeding in China[J]. Journal of Genetics and Genomics, 2018, 45(11): 603–612.
- [11] Yuan L P. A preliminary report on male sterility in rice, *Oryza sativa* L[J]. Chinese Science Bulletin, 1966, 11(7): 322–322.
- [12] 石明松. 对光照长度敏感的隐性雄性不育水稻的发现与初步研究[J]. 中国农业科学, 1985, 18(2): 44–48.
- [13] 杨仕华, 程本义, 沈伟峰, 等. 中国两系杂交水稻选育与应用进展[J]. 杂交水稻, 2009, 24(1): 5–9.
- [14] Wang F, Peng S B. Yield potential and nitrogen use efficiency of China's super rice[J]. Journal of Integrative Agriculture, 2017, 16(5): 1000–1008.
- [15] Cheng S H, Zhuang J Y, Fan Y Y, et al. Progress in research and development on hybrid rice: A super-domesticated in China[J]. Annals of Botany, 2007, 100(5): 959–966.
- [16] Grover A, Sharma P C. Development and use of molecular markers: Past and present[J]. Critical Reviews in Biotechnology, 2016, 36(2): 290–302.
- [17] Collard B C Y, MacKill D J. Marker-assisted selection: An approach for precision plant breeding in the twenty-first century[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences, 2008, 363(1491): 557–572.
- [18] Hittalmani S, Parco A, Mew T V, et al. Fine mapping and DNA marker-assisted pyramiding of the three major genes for blast resistance in rice[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2000, 100(7): 1121–1128.
- [19] Song W Y, Wang G L, Chen L L, et al. A receptor kinase-like protein encoded by the rice disease resistance gene, *Xa21*[J]. Science, 1995, 270(5243): 1804–1806.
- [20] Tu J, Zhang G, Datta K, et al. Field performance of transgenic elite commercial hybrid rice expressing *Bacillus thuringiensis* delta-endotoxin[J]. Nature Biotechnology, 2000, 18(10): 1101–1104.
- [21] Cheng X Y, Zhou G H, Chen W, et al. Current status of molecular rice breeding for durable and broad-spectrum resistance to major diseases and insect pests[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2024, 137(10): 219.
- [22] Xu Y B, Crouch J H. Marker-assisted selection in plant breeding: From publications to practice[J]. Crop Science, 2008, 48(2): 391–407.
- [23] Moose S P, Mumm R H. Molecular plant breeding as the foundation for 21st century crop improvement[J]. Plant Physiology, 2008, 147(3): 969–977.
- [24] Ribaut J M, Hoisington D. Marker-assisted selection: New tools and strategies[J]. Trends in Plant Science, 1998, 3(6): 236–239.
- [25] Varshney R K, Graner A, Sorrells M E. Genic microsatellite markers in plants: Features and applications[J]. Trends in Biotechnology, 2005, 23(1): 48–55.
- [26] Edwards D, Batley J, Snowdon R J. Accessing complex crop genomes with next-generation sequencing[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2013, 126(1): 1–11.
- [27] Jiang J, Gill B S. Nonisotopic *in situ* hybridization and plant genome mapping: The first 10 years[J]. Genome, 1994, 37(5): 717–725.
- [28] Frisch M, Melchinger A E. Marker-assisted backcrossing for introgression of a recessive gene[J]. Crop Science, 2001, 41(5): 1485–1494.
- [29] Hospital F. Selection in backcross programmes[J]. Philo-

- sophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences, 2005, 360(1459): 1503–1511.
- [30] Jinek M, Chylinski K, Fonfara I, et al. A programmable dual-RNA-guided DNA endonuclease in adaptive bacterial immunity[J]. Science, 2012, 337(6096): 816–821.
- [31] Chen K L, Wang Y P, Zhang R, et al. CRISPR/cas genome editing and precision plant breeding in agriculture[J]. Annual Review of Plant Biology, 2019, 70: 667–697.
- [32] Zhang H, Zhang J S, Wei P L, et al. The CRISPR/Cas9 system produces specific and homozygous targeted gene editing in rice in one generation[J]. Plant Biotechnology Journal, 2014, 12(6): 797–807.
- [33] Wang F J, Wang C L, Liu P Q, et al. Enhanced rice blast resistance by CRISPR/Cas9-targeted mutagenesis of the *ERF* transcription factor gene *OsERF922*[J]. PLoS One, 2016, 11(4): e0154027.
- [34] Zhang A N, Liu Y, Wang F M, et al. Enhanced rice salinity tolerance via CRISPR/Cas9-targeted mutagenesis of the *OsRR22* gene[J]. Molecular Breeding, 2019, 39: 47.
- [35] Li M R, Li X X, Zhou Z J, et al. Reassessment of the four yield-related genes *Gn1a*, *DEP1*, *GS3* and *IPA1* in rice using a CRISPR/Cas9 system[J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 377.
- [36] Huang Y, Dong H R, Shang M Q, et al. CRISPR/Cas systems: The link between functional genes and genetic improvement[J]. The Crop Journal, 2021, 9(3): 678–687.
- [37] Xiao N, Pan C H, Li Y H, et al. Genomic insight into balancing high yield, good quality, and blast resistance of Japonica rice[J]. Genome Biology, 2021, 22(1): 283.
- [38] Wei X, Chen M J, Zhang Q, et al. Genomic investigation of 18, 421 lines reveals the genetic architecture of rice[J]. Science, 2024, 385(6704): eadm8762.
- [39] Hammer G, Cooper M, Tardieu F, et al. Models for navigating biological complexity in breeding improved crop plants[J]. Trends in Plant Science, 2006, 11(12): 587–593.
- [40] Tester M, Langridge P. Breeding technologies to increase crop production in a changing world[J]. Science, 2010, 327(5967): 818–822.
- [41] Meuwissen T H, Hayes B J, Goddard M E. Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps[J]. Genetics, 2001, 157(4): 1819–1829.
- [42] Forster B P, Heberle-Bors E, Kasha K J, et al. The resurgence of haploids in higher plants[J]. Trends in Plant Science, 2007, 12(8): 368–375.
- [43] Maqbool M A, Beshir A, Khokhar E S. Doubled haploids in maize: Development, deployment, and challenges[J]. Crop Science, 2020, 60(6): 2815–2840.
- [44] Dunwell J M. Haploids in flowering plants: Origins and exploitation[J]. Plant Biotechnology Journal, 2010, 8(4): 377–424.
- [45] Lantos C, Jancsó M, Székely Á, et al. Improvement of anther culture to integrate doubled haploid technology in temperate rice (*Oryza sativa* L.) breeding[J]. Plants, 2022, 11(24): 3446.
- [46] Dwivedi S L, Britt A B, Tripathi L, et al. Haploids: Constraints and opportunities in plant breeding[J]. Biotechnology Advances, 2015, 33(6): 812–829.
- [47] Liu C X, Li X, Meng D X, et al. A 4-bp insertion at *ZmPLA1* encoding a putative phospholipase A generates haploid induction in maize[J]. Molecular Plant, 2017, 10(3): 520–522.
- [48] Hansen A L, Plever C, Pedersen H C, et al. Efficient *in vitro* chromosome doubling during beta vulgaris ovule culture[J]. Plant Breeding, 1994, 112(2): 89–95.
- [49] 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.
- [50] Liu C L, Yan S, Mao F M, et al. Large-scale production of rice haploids by combining superior haploid inducer with PTGMS lines[J]. Plant Communications, 2024, 5(12): 101067.
- [51] Thomas W T B, Forster B P, Gertsson B. Doubled haploids in breeding[M]//Doubled Haploid Production in Crop Plants. Dordrecht: Springer Netherlands, 2003: 337–349.
- [52] Ahloowalia B S, Maluszynski M, Nichterlein K. Global impact of mutation-derived varieties[J]. Euphytica, 2004, 135(2): 187–204.
- [53] Gao C X. Genome engineering for crop improvement and future agriculture[J]. Cell, 2021, 184(6): 1621–1635.
- [54] Wang T L, Uauy C, Robson F, et al. TILLING in extremis[J]. Plant Biotechnology Journal, 2012, 10(7): 761–772.
- [55] Bernardo R. Molecular markers and selection for complex traits in plants: Learning from the last 20 years[J]. Crop Science, 2008, 48(5): 1649–1664.
- [56] Holland J B. Genetic architecture of complex traits in plants[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2007, 10(2): 156–161.
- [57] Scheben A, Wolter F, Batley J, et al. Towards CRISPR/Cas crops—bringing together genomics and genome editing[J]. New Phytologist, 2017, 216(3): 682–698.
- [58] Xu Y B, Lu Y L, Xie C X, et al. Whole-genome strategies for marker-assisted plant breeding[J]. Molecular Breeding, 2012, 29(4): 833–854.

- [59] McCouch S. Diversifying selection in plant breeding[J]. PLoS Biology, 2004, 2(10): e347.
- [60] Chen L J, Lee D S, Song Z P, et al. Gene flow from cultivated rice (*Oryza sativa*) to its weedy and wild relatives[J]. Annals of Botany, 2004, 93(1): 67–73.
- [61] Giri C C, Vijaya Laxmi G. Production of transgenic rice with agronomically useful genes: An assessment[J]. Biotechnology Advances, 2000, 18(8): 653–683.
- [62] Schouten H J, Krens F A, Jacobsen E. Cisgenic plants are similar to traditionally bred plants: International regulations for genetically modified organisms should be altered to exempt cisgenesis[J]. EMBO Reports, 2006, 7(8): 750–753.
- [63] Ishii T, Araki M. Consumer acceptance of food crops developed by genome editing[J]. Plant Cell Reports, 2016, 35(7): 1507–1518.
- [64] Smyth S J. Canadian regulatory perspectives on genome engineered crops[J]. GM Crops & Food, 2017, 8(1): 35–43.
- [65] 温晓婷, 张鑫, 李景鹏, 等. 高能重离子束辐射水稻诱变育种研究进展[J]. 土壤与作物, 2022, 11(2): 179–191.
- [66] 陈志强, 周丹华, 郭涛, 等. 水稻航天生物育种研究进展[J]. 华南农业大学学报, 2019, 40(5): 195–202.
- [67] 陈浩. 功能性水稻研究思路 and 前景分析[J]. 生命科学, 2016, 28(10): 1279–1286.
- [68] Laura G. 原子能机构启动亚洲及太平洋地区植物突变育种网[EB/OL]. (2019–08–16) [2025–02–19]. <https://www.iaea.org/zh/newscenter/news/jia-kuai-sheng-chang-yuan-zi-neng-ji-gou-qi-dong-ya-zhou-ji-tai-ping-yang-di-qu-zhi-wu-tu-bian-yu-chong-wang>.
- [69] Paine J A, Shipton C A, Chaggar S, et al. Improving the nutritional value of Golden Rice through increased pro-vitamin A content[J]. Nature Biotechnology, 2005, 23(4): 482–487.
- [70] 谢华安. 汕优63选育理论与实践[M]. 北京: 中国农业出版社, 2005: 78–79.
- [71] 第三代杂交水稻首次公开测产[EB/OL]. (2019–10–22) [2025–02–19]. https://www.gov.cn/xinwen/2019-10/22/content_5443674.htm.
- [72] 谢放鸣, 彭少兵. 杂交水稻在国外的发展历程与展望[J]. 科学通报, 2016, 61(35): 3858–3868.
- [73] 姚姝, 陈涛, 张亚东, 等. 利用分子标记辅助选择聚合水稻 *Pi-ta*、*Pi-b*和 *Wx-mq* 基因[J]. 作物学报, 2017, 43(11): 1622–1631.
- [74] Arunakumari K, Durgarani C V, Satturu V, et al. Marker-assisted pyramiding of genes conferring resistance against bacterial blight and blast diseases into Indian rice variety MTU1010[J]. Rice Science, 2016, 23(6): 306–316.
- [75] Hui S Z, Li H J, Mawia A M, et al. Production of aromatic three-line hybrid rice using novel alleles of *BADH2*[J]. Plant Biotechnology Journal, 2022, 20(1): 59–74.
- [76] Arra Y, Auguy F, Stiebner M, et al. Rice Yellow Mottle Virus resistance by genome editing of the *Oryza sativa* L. ssp. Japonica nucleoporin gene *OsCPR5.1* but not *OsCPR5.2*[J]. Plant Biotechnology Journal, 2024, 22(5): 1299–1311.
- [77] Li H Y, Li J Y, Chen J L, et al. Precise modifications of both exogenous and endogenous genes in rice by prime editing[J]. Molecular Plant, 2020, 13(5): 671–674.
- [78] Parveen R, Kumar M, Swapnil, et al. Understanding the genomic selection for crop improvement: Current progress and future prospects[J]. Molecular Genetics and Genomics, 2023, 298(4): 813–821.
- [79] Stein J C, Yu Y, Copetti D, et al. Genomes of 13 domesticated and wild rice relatives highlight genetic conservation, turnover and innovation across the genus *Oryza*[J]. Nature Genetics, 2018, 50(2): 285–296.
- [80] Hu Y J, Patra P, Pisanty O, et al. Multi-Knock-a multi-targeted genome-scale CRISPR toolbox to overcome functional redundancy in plants[J]. Nature Plants, 2023, 9(4): 572–587.
- [81] Liu P, Panda K, Edwards S A, et al. Transposase-assisted target-site integration for efficient plant genome engineering[J]. Nature, 2024, 631(8021): 593–600.
- [82] Sun C, Lei Y, Li B S, et al. Precise integration of large DNA sequences in plant genomes using PrimeRoot editors[J]. Nature Biotechnology, 2024, 42(2): 316–327.
- [83] Huang J Y, Lin Q P, Fei H Y, et al. Discovery of deaminase functions by structure-based protein clustering[J]. Cell, 2023, 186(15): 3182–3195. e14.
- [84] Zou J P, Huang Y, Gao C X, et al. Unlocking crop diversity: Enhancing variations through genome editing[J]. Science Bulletin, 2024, 69(3): 281–284.
- [85] McCouch S R, McNally K L, Wang W, et al. Genomics of gene banks: A case study in rice[J]. American Journal of Botany, 2012, 99(2): 407–423.
- [86] Qi K J, Wu X, Gu C, et al. BreedingEIS: An efficient evaluation information system for crop breeding[J]. Plant Phenomics, 2023, 5: 0029.
- [87] Li H H, Li X, Zhang P, et al. Smart Breeding Platform: A web-based tool for high-throughput population genetics, phenomics, and genomic selection[J]. Molecular Plant, 2024, 17(5): 677–681.
- [88] Wassmann R, Jagadish S V K, Sumfleth K, et al. Chapter 3 regional vulnerability of climate change impacts on Asian rice production and scope for adaptation[M]//Advances in

Agronomy. Amsterdam: Elsevier, 2009: 91–133.
[89] Hartung F, Schiemann J. Precise plant breeding using new

genome editing techniques: Opportunities, safety and regulation in the EU[J]. The Plant Journal, 2014, 78(5): 742–752.

Advanced techniques in rice breeding and germplasm innovation

CHE Yifan¹, WANG Kejian², RAO Yuchun^{1*}, HUANG Yong^{2*}

1. College of Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua 321004, China

2. China National Rice Research Institute, National Key Laboratory of Rice Biological Breeding, Hangzhou 310006, China

Abstract With the rapid growth of the global population and the challenges posed by climate change, rice breeding faces unprecedented pressures. This review explores the applications of both traditional and advanced breeding technologies in rice germplasm innovation, analyzing their respective strengths and limitations. Traditional breeding methods, such as mutagenesis, transgenic breeding, and hybrid breeding, have played a crucial role in expanding genetic diversity but are less efficient and struggle to meet the urgent demand for new rice varieties. In contrast, advanced technologies like molecular marker-assisted selection, gene editing, molecular design breeding, and doubled haploid breeding hold great potential for improving breeding efficiency and precision, though high costs and regulatory constraints remain major obstacles. This review suggests that a comprehensive approach combining various breeding techniques, strengthening genomic research, optimizing gene editing tools, and fostering international collaboration will accelerate the innovation and development of rice breeding. The conclusion emphasizes that integrating traditional and advanced technologies, especially through modern scientific tools, will significantly enhance rice breeding efficiency and provide stronger support for addressing global food security challenges.

Keywords rice breeding; traditional breeding techniques; advanced breeding technologies; germplasm innovation ●



(责任编辑 徐丽娇)