

水稻分子设计育种研究进展

童毅¹ 钱前^{1,2,*} 高振宇^{1,*}

(¹ 中国水稻研究所 水稻生物育种全国重点实验室, 杭州 310006; ² 崖州湾国家种子实验室, 海南 三亚 572024; *通信联系人, email: qianqian188@hotmail.com; gaozhenyu@caas.cn)

Research Progress of Rice Breeding by Molecular Design

TONG Yi¹, QIAN Qian^{1,2,*}, GAO Zhenyu^{1,*}

(¹State Key Laboratory of Rice Biology and Breeding, China National Rice Research Institute, Hangzhou 310006, China; ²Hainan Yazhou Bay Seed Laboratory, Sanya 572024, China; *Corresponding authors, email: qianqian188@hotmail.com; gaozhenyu@caas.cn)

Abstract: To date, crop breeding has gone through four main stages: domestication breeding, conventional breeding, molecular breeding, and breeding by molecular design. In recent years, with the cloning of important functional genes in rice and the development of gene editing technologies, breeding by molecular design has shown its advantages. This manuscript reviews the progress of breeding technologies and breeding by molecular design in rice, summarizes its theoretical basis and achievements, discusses some issues and makes prospects, aiming to provide an outlook for rice breeding and molecular design breeding in other crops in the future.

Keywords: rice; breeding by molecular design; smart breeding; gene editing; functional genomics

摘 要: 至今, 作物育种领域经历了四个阶段: 驯化育种、常规育种、分子育种和分子设计育种。随着近年来水稻重要功能基因的克隆以及基因编辑等技术的发展, 水稻分子设计育种显现优势。本文回顾了水稻育种技术的发展和水稻分子设计育种的进程, 总结了其理论基础和取得的重大成果, 并就目前存在的问题进行了讨论和展望, 以为未来水稻育种及其他作物的分子设计育种提供参考。

关键词: 水稻; 分子设计育种; 智能育种; 基因编辑; 功能基因组学

水稻是重要的粮食作物和模式植物, 供养了世界约 40 亿人口^[1]。水稻作为典型的短日喜温作物, 广泛种植于亚洲和非洲。目前, 全球超过 120 个国家种植水稻, 年种植面积约 1.56 亿 hm², 稻谷总产达 6.5 亿 t。亚洲拥有最大的水稻种植面积, 高达全球总面积的 89.74%^[2]。2050 年全球人口将达到 100 亿^[3]。为养活未来更多的人口, 每年农作物产量增长率要求达到 2.4%, 但目前平均产量每年仅提高 0.9%~1.6%^[4,5]。近几十年, 随着全球气候变化, 极端天气频发, 高温、干燥、寒冷和潮湿天气造成了全球农业减产^[6]。从 1987 年至 2021 年, 全球人口从 49.72 亿上升到 78.70 亿, 增长了 58.3%, 而耕地面积仅增加 2.8%。2021 年, 全球人均耕地面积已不足 0.002 hm², 与 1987 年相比下降了 35.1%^[7]。

因此, 全球粮食安全依然面临严峻挑战。

中国的稻作历史悠久, 尽管有关水稻驯化的争论颇多^[8,9], 但水稻作为我国漫长农耕文明中的重要组成部分, 不仅为人们提供了宝贵的粮食, 同时也形成了独特的稻作文化。至今, 我国依然有 60% 的人口以稻米为主食^[10]。我国地域辽阔, 包括六大水稻种植区: 华南双季稻稻作区、华中单双季稻稻作区、西南单双季稻稻作区、华北单季稻稻作区、西北干燥区单季稻稻作区、东北早熟单季稻稻作区。这些种植区的自然环境迥异, 所遇到的实际生产问题不同, 导致育种目标也不尽相同。此外, 随着人民生活水平的提高, 水稻育种的目标性状已不再是单一的产量提高, 如何有效合理地快速培育出高产优质多抗品种是现今育种家所面对的重大现

收稿日期: 2025-10-21; 修改稿收到日期: 2026-05-28。

基金项目: 浙江省自然科学基金重大项目(LD25C130001); 内蒙古自治区科技“突围”工程“揭榜挂帅”项目(2025KJTW0029); 农业生物育种国家科技重大专项(2023ZD04072); 中国农业科学院科技创新工程资助项目(CAAS-CSNCB-202301, CAAS-ZDRW202501)。

实问题。

1 育种技术发展

纵观人类历史的发展，育种技术的每一次更新对粮食生产和人类社会都会产生深刻影响。育种技术发展可分为驯化育种(1.0)、常规育种(2.0)、分子育种(3.0)、分子设计育种(4.0)^[11]以及近期提出的智能育种(5.0)(图 1)。

早期育种技术为驯化育种，该阶段人们主要采用经验筛选具有目的性状的野生种，如减少落粒，由匍匐生长转变为直立生长等，不断优中选优选育出优良水稻品种。早期驯化育种培育的品种称为农家种或地方品种，因其地域适应性和抗逆性成为现代育种重要的水稻供体基因来源。20 世纪初，随着孟德尔遗传学的重新发现，育种进入采用诱变育种和杂交育种等育种方法的常规育种阶段。此阶段的育种者开始有意识地利用遗传学规律合理配组，使得双亲的优势性状在子代中得以体现。杂交育种方面，育种家选择半矮秆品种低脚乌尖与多分蘖皮泰育成矮秆抗倒且多分蘖的奇迹稻 IR8^[12]。我国育种家谢华安院士利用恢复系明恢 63 与不育系珍汕

97A 配组，育成了优良三系杂交稻汕优 63。该杂交种具有高产、优质、抗病、广适等特点，从 1986 年至 2001 年连续 16 年保持我国种植面积最大，扩大了杂交水稻的推广面积，保障了我国口粮安全^[13]。自 1953 年发现 DNA 双螺旋结构以来，分子育种随着分子生物学的兴起而逐渐发展起来，包括分子标记辅助选择(marker assisted selection, MAS)育种和转基因育种。MAS 育种是在鉴定出功能基因位点后，开发相应分子标记对目的性状进行针对性筛选鉴定，缩短育种进程。南亚与东南亚地区降水量大，水稻在苗期极易受到水淹胁迫，据估计，每年导致 10 亿美元的损失。Xu 等^[14]利用耐淹籼稻品种 FR13A 和水淹敏感粳稻品种 M-202 所构建的作图群体，将水淹敏感数量性状位点(quantitative trait locus, QTL)定位于 *Sub1* 基因位点，并将其有利等位型通过 MAS 导入印度品种 Swarna，使其耐淹特性显著提高。转基因育种将外源基因连入工程质粒并传递至水稻等作物中，使其拥有育种所需表型。2000 年，科学家将水仙花的八氢番茄红素合成酶基因、番茄红素 β 环化酶基因和欧文氏菌的八氢番茄红素脱氢酶基因导入水稻，使原本不能合成 β-胡萝卜素的水稻胚乳中出现了 β-胡萝卜素，稻谷呈现金



图 1 作物育种技术发展历程
Fig. 1. Development history of crop breeding technology

色而被称为黄金大米。黄金大米的创制,为解决发展中国家维生素 A 缺乏的隐性饥饿提供了有效的种质资源^[15]。

前三个育种阶段极大促进了水稻的增产提质。然而,为满足中国乃至世界人民对水稻的需求,面向 2035 年“两增两减”(增产、增质;减投、减损)育种核心目标^[16],亟待新的育种理念和育种范式^[17]。

2003 年, Peleman 和 Van der Voot 正式提出了设计育种(breeding by design)的概念,即通过对重要农艺性状的遗传基础和调控重要农艺性状位点的等位基因变异的了解,育种者能够通过“计算模拟”设计出优良的基因组合^[18]。其后,随着基因组重测序成本的下降、基因编辑技术的优化、表型组学的进步、机器学习的发展^[11, 19],分子设计育种的内涵不断丰富。目前认为,分子设计育种是基于对控制作物重要性状的关键基因及其调控网络的解析,利用基因组学、表型组学等多组学数据进行生物信息学解析、整合、筛选和优化,从而获取最佳基因型,最终高效精准培育出目标新品种^[11, 20]。分子设计育种的标志是相较之前的阶段,可用的育种方法得以提升,可以更加合理、快速、准确地培育出所需品种,极大缩短育种周期。需要指出的是,各育种阶段并非独立和互相排斥,在分子设计育种阶段依然包含之前育种阶段的技术。比如,在分子设计育种与分子育种实践中,育种家都使用 MAS 技术来加快品种选育速率。但与分子育种相比,分子设计育种不仅掌握控制性状的基因,更了解整个分子互作网络,可以按照“图纸”定向设计所需品种的基因型并有效聚合基因。目前,在水稻分子设计育种实践中运用最多的技术是 MAS,其次是基因编辑。

2 水稻分子设计育种的理论基础和育种实例

2.1 水稻分子设计育种的理论基础

实现水稻分子设计育种的前提是重要农艺性状基因的克隆及其通路解析,目前我国在该层面已完成从跟跑到领跑的身份转变^[21]。

在基因组测序与组装方面,自 2005 年粳稻日本晴基因组草图发布后^[22],水稻进入了基因组研究时代,但受限于当时的测序技术和组装算法,在基因组上留下了大量空缺。之后随着三代测序技术的迅猛发展,中国农业科学院深圳农业基因组研究所商连光课题组发表了日本晴端粒至端粒(telomere-to-telomere, T2T)的完整基因组组装^[23]。在育种选

育过程中,往往会丢失一些抗病、抗虫和耐逆基因,泛基因组的构建为重新利用这些基因创造了条件^[24]。泛基因组整合了物种内大量品系的基因组信息,包含了核心基因和可变基因。至今,已有多家研究机构构建了水稻泛基因组^[25-27]。黎志康团队以代表全球水稻种质 95%多样性的 3010 份亚洲稻群体为研究对象,采用基于参考基因组的从头组装策略构建了泛基因组,共鉴定出 2,900 万个单核苷酸多态性(single nucleotide polymorphism, SNP)、240 万个插入缺失(insertion and deletion, InDel)和超过 90,000 个结构变异(structural variation, SV)^[27]。高质量完整的水稻基因组信息为水稻功能基因的克隆及水稻分子设计育种打下了坚实的理论基础。

随着近三十年水稻功能基因组学的发展,基于正向遗传学和反向遗传学克隆了一些涉及产量、品质、逆境、育性、养分高效的明星基因并研究了其信号通路。理想株型代表性特征为适当分蘖、较多穗粒数、茎秆强壮、根系发达。2010 年,中国科学院遗传发育研究所李家洋课题组与日本学者芦莉基行(Motoyuki Ashikari)同时报道了理想株型基因 *IPA1*,该基因被誉为新绿色革命基因,广泛应用于育种实践,推动了水稻育种进程^[28, 29]。独脚金内酯在水稻分蘖芽伸长过程中发挥核心作用。2013 年,李家洋课题组和南京农业大学万建民课题组背靠背发表文章,揭示了 D53 蛋白是独脚金内酯信号通路的关键调控因子^[30, 31]。进一步研究还表明,独脚金内酯在低氮条件下对抑制分蘖起着核心作用^[32]。低氮可以通过上调独脚金内酯合成基因 *D17* 和 *D10* 的表达,磷酸化 D14 的 NTD 结构域,增强 D14 的稳定性,抑制赤霉素信号通路中 *NGR5* 的表达等使水稻在低氮条件下分蘖数减少^[33]。华中农业大学张启发课题组发现编码 G 蛋白 γ 亚基的 *GS3* 基因的第 2 外显子中编码第 55 位半胱氨酸的密码子 TGC 突变成终止密码子 TGA,造成蛋白翻译提前终止,引起明恢 63 的大粒表型^[34]。近期研究结果表明 *GS3* 还可通过抑制水通道蛋白 *PIP2;1* 的磷酸化调控 H_2O_2 外排,进而负向调控耐碱性^[35]。*Ghd7* 是控制水稻每穗粒数、株高和抽穗期的主效 QTL,长日照条件下, *Ghd7* 的表达增加使抽穗推迟,株高和每穗粒数增加^[36]。低氮和高氮均延迟水稻开花,而中氮则促进开花,但其分子机制一直不清楚。南京农业大学徐国华团队发现低氮诱导 *Ghd7* 表达, *Ghd7* 直接结合 *Nhd1* 启动子的 EEL 基序抑制其转录,导致 *Nhd1* 对 *Hd3a* 基因的激活作用减弱,使开花延迟;氮素过量条件下,谷氨酰胺(Gln)诱导 *Nhd1* 表

达上调, *Nhd1* 结合 *Ghd7* 启动子的 NBS 基序激活其转录, 上调的 *Ghd7* 通过抑制 *Hd3a* 表达延迟开花^[37]。

全基因组关联分析 (genome-wide association study, GWAS) 以连锁不平衡为理论基础, 利用具有广泛代表性的自然群体进行基因的快速定位^[38]。作为图位克隆方法的有效补充, 全基因组关联分析促进了水稻功能基因的克隆。2010年, 中国科学院植物生理生态研究所韩斌课题组对 517 份水稻品种进行了重测序并开展全基因组关联分析, 发现 6 个 SNP 位点的峰值信号分别与先前报道的 *OsCl*、*Rc*、*ALK*、*Waxy*、*qSW5*、*GS3* 基因密切相关^[39]。其后, 众多基于全基因组关联分析进行 QTL 定位和基因克隆的研究不断涌现。不同氮利用效率的品种在低氮和高氮条件下, 决定其产量高低的重要限制因素是有效分蘖数。中国科学院遗传与发育生物学研究所储成才团队以分蘖氮响应为指标进行 GWAS 定位, 发现 *OsTCP19* 是决定不同氮条件下分蘖数的关键基因, 并且其有利单倍型在高氮育种过程中被选择性丢失^[40]。中国农业大学李自超团队利用 GWAS 鉴定出 *qGNP1* 和 *qGNP4a* 两个控制穗粒数的核心 QTL 位点, 其候选基因分别为 *GNP2* (编码保守的 GSK3 类激酶) 和 *GNP5* (编码 bZIP 转录因子), 二者存在上位性效应。*GNP5* 可特异性结合 *GNP2* 启动子的 G-box 基序, 直接激活 *GNP2* 的转录表达, 且对 *GNP2* 优异单倍型的激活能力更强^[41]。一般而言, 由于群体结构的原因, 全基因组关联分析易产生假阳性位点。中国农业科学院深圳农业基因组研究所商连光课题组整合 7,765 份水稻种质的基因型和表型数据, 开展基于泛基因组的大规模 GWAS 荟萃分析, 鉴定出 156 个农艺性状相关 QTL, 其中 116 个为新发现的 QTL, 并通过基因敲除技术验证了 *GW10.2* 和 *GL11* 这两个调控水稻籽粒大小的新基因。研究首次在水稻中规模化验证了泛基因组结合 GWAS 荟萃分析的基因挖掘策略, 突破了传统 GWAS 的技术局限^[42]。这些功能基因鉴定和分子模块搭建, 为理性设计品种提供了蓝图。

CRISPR/Cas9 系统作为第三代基因编辑技术具有简单、高效、准确等特点, 受到了大量育种科学家的青睐^[43]。突变体是进行功能基因组学研究的重要材料^[44]。由于 CRISPR/Cas9 系统具有易识别因果变异基因、高特异性及可克服遗传冗余等优点, 已成为创建植物突变体库的有效工具^[45]。目前已有多个课题组开发了基于 CRISPR/Cas9 的突变体库^[46-48], 并在此基础上克隆了 *OsERF52*^[49]、

OsHHLH004^[50]、*OsHHLH002*^[51]、*OsERF103*^[52]、*OsMYBR57*^[53]等重要农艺性状调控基因。育种是一个创造变异与选择变异的过程。以往育种都是寻找自然变异或者通过理化诱变方式创造随机突变, 而 CRISPR/Cas9 系统可以定向创造变异。*IPA1* 作为典型的一因多效基因, 在穗粒数增加的同时分蘖数却减少。通过在 *IPA1* 的启动子区设计多个向导 RNA (gRNA) 发现, 当缺失 54 bp 的顺式作用元件时, 水稻分蘖数和穗粒数可同时增加, 显著提升了产量^[54]。

表型组学方法是水稻分子设计育种的关键支撑, 通过高通量、精准、无损获取全生育期表型数据, 可弥补传统表型鉴定效率低、误差大、难以规模化的短板, 打通基因型-表型-环境的关联链路, 为精准设计育种提供数据基础与决策依据^[55]。依托高光谱成像、三维激光扫描、无人机遥感、AI 图像识别等技术, 可快速获取水稻株高、分蘖数、穗型、粒形、垩白度、抗逆性等关键性状数据, 实现从器官、植株到群体的多尺度表型解析^[56]。在基因定位与功能验证中, 表型组学与 GWAS、图位克隆深度融合, 可高效挖掘产量、品质、抗逆等性状的调控基因, 精准解析基因与表型的关联机制^[57-59]。在育种筛选环节中, 高通量表型平台可对大量育种材料进行早期快速鉴定, 缩短了育种周期, 提升了选择精度, 支撑多基因聚合和基因编辑材料的表型评价^[60]。

此外, 近年来人工智能和大数据的发展, 丰富了分子设计育种理念的内涵, 推动了分子设计育种的发展。蛋白结构解析程序 AlphaFold 深刻改变了植物科学研究, 蛋白结构预测可加快分子互作网络体系的构建、催化酶关键残基的识别优化、靶向病虫害关键蛋白的生物制剂设计等^[61, 62]。中国科学院分子植物科学卓越创新中心赵杨课题组借助 AlphaFold 结构模型和已解析的晶体结构, 阐明 BIK1 通过酪氨酸磷酸化修饰 SnRK2.6, 改变其与 PP2C 的结合界面并引发构象变化, 产生空间位阻与静电排斥, 从而在渗透胁迫下解除 PP2C 对 SnRK2.6 的抑制并激活下游信号通路^[63]。华南师范大学唐晓艳团队发现 LENG 作为质膜定位的 LRR 受体类假激酶, 正向调控水稻耐冷性。通过 AlphaFold3 结构预测与体外磷酸化实验共同证实: LENG 与激酶 OsCRPK1 互作可减少 OsCRPK1 对 OsGF14d 的磷酸化, 解除 OsCRPK1 对水稻耐寒信号通路的抑制作用^[64]。“丰登·水稻”是全球首个为水稻生物育种打造的大语言模型, 整合了全球超过 140 万篇与水稻相关的中英文文献和大规模组学数

据, 其性能远超 GPT-4、DeepSeek 等通用模型, 可高效辅助基因功能解析与水稻分子设计育种^[65]。

2.2 水稻分子设计育种实例

2.2.1 单一性状改良

提高产量是水稻育种家的重要目标, 可从源、库、流三方面入手, 高产需要源足、库大、流畅。籼稻与粳稻的主要表型区别之一是粒型, 粳稻的短圆粒型在一定程度上限制了其产量的提高。万建民团队选用粳稻 Asominori 为轮回亲本、籼稻 IR24 为供体亲本构建了染色体片段代换系, 以此为材料开展了粒长和粒宽的 QTL 定位。在计算机模拟的基础上, 团队于 2008 年选育出含籼稻 4 个染色体片段的大粒粳稻品种^[66, 67], 实现了大库目标。分蘖数、穗粒数和千粒重是水稻产量的三要素, 三者的巧妙组合可提升水稻产量。中国水稻研究所钱前团队利用日本晴和 9311 为亲本的重组自交系定位了 6 个分蘖数 QTL 及 8 个已克隆的分蘖基因, 在此基础上构建了日本晴为背景的 14 个分蘖 QTL / 基因的导入系和染色体单片段代换系。将这些单片段代换系相互杂交, 组合含不同分蘖 QTL/基因数(最多已达 9 个)的系列片段代换系, 并初步建立了分蘖基因型-表型数据库。通过合理配组基因型, 根据育种目标可筛选出所需水稻品种^[68]。分别将 *Gnla*-type 3 和 *OsSPL14*^{WFP} 优异等位基因导入 4 个籼稻品种, 产量性状对比发现, *Gnla* 的两个等位基因在穗粒数上并无显著差异, 表明 *Gnla*-type 3 在籼稻中不起作用; 而 *OsSPL14*^{WFP} 在四个遗传背景中均能稳定增加穗粒数, 增比达 10.6%~59.3%, 大田产量提升 28.4%~83.5%^[69]。中国科学院遗传与发育生物学研究所傅向东团队研究表明, 将碳氮同化正调控因子 *GRF4* 和分蘖调控基因 *NGR5* 组合, 可进一步提高水稻氮利用效率, 有望推动新一轮绿色革命^[70]。

稻米品质包含碾磨品质、外观品质、蒸煮食味品质和营养品质。前期研究已表明 *Wx* 基因和 *ALK* 基因分别控制稻米直链淀粉含量和糊化温度, 进而调控蒸煮食味品质, 但二者的组合效应却鲜有研究。华中农业大学李旭团队以黄华占为轮回亲本, 导入 6 个 *Wx* 等位基因和 5 个 *ALK* 等位基因, 构建了 30 种组合的近等基因系。结果发现, *Wx* 基因可同时影响水稻产量与品质, *ALK* 基因不影响产量, 而通过调控支链淀粉结构影响稻米食味品质, 在此基础上提出了适合不同用途的等位基因组合方案^[71]。

逆境包含生物逆境和非生物逆境。江苏沿海地区农业科学研究所刘凯团队以中熟粳稻品种盐稻 8 号为母本、迟熟粳稻品种武运粳 8 号为父本杂交配

组, 从 F₂ 代起对单株进行抗病基因 *Pita* 和 *Pib* 的基因型筛选, 结合田间表型鉴定选育出高产稳产、品质优良、熟期适中、适应性广和抗病性强的中科盐 1 号^[72]。印度品种 Mushk Budji 的品质好且富含香味, 然而对稻瘟病高度敏感限制了这一品种的种植推广。将 *Pil*、*Pi54* 和 *Pita3* 个抗病基因导入 Mushk Budji, 改良株系的田间稻瘟病抗性显著提高, 有望成为新的推广品种^[73]。玮两优 2268 是以籼型两系不育系华玮 338S 与含有抗稻飞虱基因 *Bph6*、*Bph9* 的恢复系华恢 2268 配组而成的两系杂交稻, 稻飞虱抗性达到 3 级^[74], 在 2025 年湖南超级稻验收中平均每亩干谷产量达 1,174.5 kg, 刷新长江中下游水稻单季高产纪录。国际水稻研究所 Arvind Kumar 团队将 *qDTY3.1*、*qDTY2.2* 和 *qDTY12.1* 三个抗旱 QTL 通过分子标记设计育种导入品种 MR219 中, 在生殖生长期干旱胁迫下显著提高其产量; 同时还发现两个 QTL 位点的组合(*qDTY3.1*+*qDTY2.2* 和 *qDTY3.1*+*qDTY12.1*)的田间表现优于三个 QTL 位点的组合^[75]。*qDTY2.2*、*qDTY4.1*、*qDTY9.1* 和 *qDTY10.1* 是 4 个主效抗旱 QTL, 将这些位点导入到 IR64 中可显著提升其抗旱性^[76]。

2.2.2 多性状协同改良

在水稻多性状协同改良方面, 至今也取得了不少科研成果。水稻产量与品质之间往往表现为负相关, 这一直困扰着水稻育种家。水稻产量和品质相关基因的克隆为解决这一难题创造了有利条件。特青是我国的超高产籼稻品种, 用其配组的杂交种两优特青的产量高达 17.1 t/hm²。但由于米质问题, 自 20 世纪 90 年代以来它的种植面积不断萎缩。钱前课题组选择品质优良的日本晴和 9311 为供体亲本、以高产品种特青为受体亲本, 采用分子标记设计育种将品质基因 *GS3*、*qSW5*、*Wx* 和 *ALK* 的优良等位型导入特青, 最终培育出 3 份新种质 RD1、RD2 和 RD3。外观品质方面, 这 3 份种质与 9311 相似, 即与特青和日本晴相比, 粒长更长、长宽比增大、垩白率降低。蒸煮食味品质方面, 3 份种质的直链淀粉含量、胶稠度和糊化温度与日本晴相当。在稻米品质提升的同时, 3 份种质依然保留了特青的高产特性。因此, 合理设计育种路线、聚合各种有利基因可以加快育种进程, 快速达到育种目标^[77]。浙江大学包劲松团队通过分子设计育种将 Yixiang B 中的 *Wx*-(CT)₁₇、*SSIIa-TT* 和 *fgr* 基因导入待改良品种 II-32B, 改良后的品种稻米的直链淀粉含量(AAC)和糊化温度(GT)均降低且带有香味^[78]。武汉大学李绍清等^[79]将 4 个品种的 7 个优异基因导入 9311 背

景, 包括穗形基因 *Gn8.1*, 粒型基因 *GW7*, 食味基因 *SBE3*、*SSIII* 和 *SSIV-2*, 褐飞虱抗性基因 *Bph6* 和 *Bph9*, 加上 9311 原有的产量基因 *AP01*、*Ghd7*、*Ghd8* 和 *Gn1a*, 粒型基因 *GS3* 和 *qSW5*, 食味基因 *Wx* 和 *ALK* 共计 15 个基因, 获得了 3 个设计育种系 MD1、MD2 和 MD3, 其中 MD3 包含所有 15 个目标基因的优异等位型, 而 MD1 和 MD2 则缺少 *SBE3* 优异等位。这些新培育的品系表现出更高产量潜力、更优稻米品质(低直链淀粉含量、高胶稠度和碱消值)和更强褐飞虱抗性。傅向东团队发现双基因组合与多模块理性组装能协同增效, 最优组合为聚合日本晴的 *GW5^{NIP}*、*GW8^{NIP}* 与 9311 的 *GS3⁹³¹¹*、*GW7⁹³¹¹*、*OsMADS1⁹³¹¹*, 可同步提升粒重、长宽比并降低垩白率, 实现产量和品质的双重改良^[80]。

双季稻是指一年内连续种植两季的水稻, 即先种双季早稻、收割后再种双季晚稻。但近 20 年来, 由于双季早稻在生产上存在品质欠佳、穗发芽严重等问题, 种植面积不断下滑。为此, 李家洋课题组创新性地提出用双季早粳稻替代双季早籼稻。在明确育种核心性状目标的基础上, 他们挑选出含目标基因的骨干亲本材料空育 131(含抽穗期基因 *Hd1*、*Hd6*)、南方长粒粳(含粒型基因 *GS3*)和吉粳 88(含稻瘟病抗性基因 *Pib*、*Pita*), 在杂交和自交基础上运用分子标记设计育种, 培育出中科发早粳 1 号。该品种产量高, 平均亩产在 500 kg 以上; 品质优, 垩白度、胶稠度和直链淀粉含量达粳稻品种优质一级指标; 苗期耐寒性强; 种子休眠期长, 耐穗发芽。这一新品种的创制克服了双季早粳稻育种中长期存在的稻米品质差、苗期耐寒性弱、经济效益低的瓶颈^[81]。

广西农业科学院邓国富团队在明确外观品质相关基因(*gs3*、*GW7^{TF4}*、*gw8* 和 *chalk5*)、食味品质相关基因(*Wx^b* 和 *ALK^{TT}*)以及香味基因 *fgr* 的功能基础上, 改良了 6 个不育系和 7 个恢复系, 相关的配组杂交种品质得到了显著提升^[82]。王凯等^[83]以沪香粳 106 和松早香 1 号进行杂交, 运用田间观察和分子标记的方式, 合理培育出聚合低直链淀粉含量基因 *Wx^{mp}*、粒型基因 *GW5* 和抗稻瘟病基因 *Pita* 和 *Pia* 的早熟粳稻新品种沪早粳 193。稻瘟病、白叶枯病和螟虫是水稻主要病虫害, 可造成水稻大面积减产。培育相应的抗病虫材料是保障水稻生产的有效方法。湖南农业大学段美娟团队以优良恢复系 R900 为受体亲本, 以抗螟虫转基因材料 mfb-MH86 和 R9001(携带稻瘟病抗性基因 *Pi9* 和白叶枯病抗性基因 *Xa23*)为供体亲本, 选育出 YA19-1、YA48-1、

YA50-1、YA103-3、YA108-8 和 YA109-8 等综合性状优良的新材料^[84]。广东作为华南重要的双季稻区, 高温高湿的气候特点使稻瘟病和白叶枯病易发。以含稻瘟病抗性基因 *Pi1* 和 *Pi2*、白叶枯病抗性基因 *Xa23* 和直链淀粉含量基因 *Wx* 的中间材料 Z1103 为供体亲本, 强恢复系粤恢 826 为受体亲本, 采用分子设计育种和系谱选育, 有效聚合这 4 个基因, 获得了抗稻瘟病、高抗白叶枯病且具软米品质的新恢复系粤恢 88^[85]。李家洋院士团队育成的中科 804 以吉粳 88 为受体品种, 耦合粒型 *GS3* 模块、稻瘟病抗性 *Pi5* 模块, 其整精米率比稻花香 2 号提高 8% 左右, 适合东北地区第一积温带稻区种植, 于 2017 年通过国家品种审定。中科 902 以空育 131 为底盘品种, 将抗稻瘟病模块 *Pizt*、*Pi35*、*Pi1*、*Pi21* 以及香味模块 *Badh2* 导入育成, 在保留空育 131 耐寒、优质、多分蘖等优良性状的同时, 其稻瘟病抗性增强、米饭清香、米粒延展性好、食味品质优^[86]。通过聚合 *ipal-2D* 及稻瘟病抗性模块 *PiZ*、*Pi5* 等育成了高产且抗稻瘟病的嘉优中科 1 号、2 号、3 号系列杂交粳稻新组合^[86]。

2.2.3 基因编辑创制新种质

基因编辑技术不同于转基因技术, 它不引入外源基因, 可通过设计向导 RNA 实现内源基因的定点敲除、单碱基插入或替换^[87]。由于基因编辑的效率高、操作简便, 目前已成为分子设计育种的重要手段之一。

直链淀粉含量是决定稻米食味品质的重要因素, 中国科学院分子植物科学卓越创新中心朱健康团队利用基因编辑技术敲除粳稻品种秀水 134 和武运粳 7 号的直链淀粉基因 *Waxy*, 在不影响其他农艺性状基础上降低了稻米直链淀粉含量, 创制了糯稻新种质^[88]。华南农业大学刘耀光团队和扬州大学刘巧泉团队通过编辑 *Waxy* 基因的启动子, 获得稻米直链淀粉含量下降程度不同的株系, 实现了食味品质的精准调控^[89, 90]。其后, 朱健康团队又使用单碱基编辑器(腺嘌呤碱基编辑器 ABE 和胞嘧啶碱基编辑器 CBE)对 *Waxy* 基因进行碱基替换, 共获得 15 个突变类型和 18 个 *Wx* 基因新等位, 获得稻米直链淀粉含量为 0.3%~29.43% 的新种质(野生型秀水 134 的直链淀粉含量为 19.87%)^[91]。2-乙酰基-1-吡咯啉(2-AP)是决定稻米香味的重要化学物质^[92]。中国水稻研究所胡培松团队利用 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遗传背景下, 创制出香味基因 *OsBADH2* 的新等位基因, 可在不影响糊化温度和胶稠度的情况下增加稻米

香味。具有香味的黄华占 *OsBADH2* 敲除材料与不育系桃农 1A 杂交, 得到改良的三系杂交稻 B-桃优香占, 其香味和胶稠度相较于对照桃优香占显著提升^[93]。Zheng 等^[94]将 *OsGRF4* 基因的微型反向重复转座子(MITE)删除, 可提高 *OsGRF4* 的蛋白水平, 改善与产量相关的农艺性状; 而将 430 bp 的 MITE 插入耐盐基因 *OsSNAC1* 的上游非翻译区可提高 *OsSNAC1* 的表达水平, 提高水稻耐盐性。安徽农业大学魏鹏程团队基于先导编辑文库的饱和诱变 (PLSM) 方法, 对水稻乙酰辅酶 A 羧化酶 1 基因 (*OsACCI*) 进行功能突变筛选, 成功鉴定出多种具有芳氧苯氧丙酸类 (APPs) 除草剂抗性的突变位点, 提供了抗除草剂的有效基因资源^[95]。

水稻驯化性状包括籽粒颜色^[96]、落粒性^[97]、分蘖角度^[98]、芒长^[99]、种子休眠^[100]、穗形^[101]等。野生稻丰富的基因资源为打破现有品种的遗传瓶颈狭窄、实质性派生品种缺乏的问题提供了原料。李家洋课题组选择易于转化的野生稻材料 PPR1 (转化效率达 80%、再生效率达 40%) 进行基因组组装, 构建了 12 条染色体完整基因组, 进行基因注释并分析野生稻基因组的特征。同时, 他们通过同源比对方法发现 7 个重要的驯化基因 (*qSH1*、*An-1*、*An-2*、*Bh4*、*Rc*、*OsLGI*、*GW5*), 控制落粒性、芒长、粒色、株型、粒型等性状。通过基因编辑落粒性和芒长基因 (*qSH1* 和 *An-1*), 证明可通过编辑驯化相关基因来实现野生稻的快速驯化。随后, 又通过基因编辑方法改造重要农艺性状基因 (包括绿色革命基因 *SD1*、粒长基因 *GS3*、理想株型基因 *IPA1*、生育期基因 *Ghd7*), 结果表明通过靶向编辑重要农艺性状调控基因, 可以改良野生稻的农艺性状^[102, 103]。

2.3 育种工具开发

除上述育种实例外, 系列方法学育种工具近些年也不断被开发运用。上海师范大学黄学辉团队开发的水稻育种导航系统 RiceNavi 包含了 225 个已报道的水稻 QTL/基因, 构建了含 348 个变异位点和 562 个等位基因的分子图谱。团队借助该系统预测的育种路线, 利用供体亲本 Basmati 与恢复系黄华占杂交, 将 3 个有利等位基因 *badh2*、*TAC1* 和 *OsSOC1* 导入黄华占, 最终培育出具有香味、株型紧凑、抽穗期提前的增产新种质, 育种过程用时仅 2.5 年, 远低于常规育种所需时间 8~10 年^[104]。荃 9311A 是优良的不育系, 截至 2024 年 12 月, 利用该品种已累计测配出 183 个杂交组合, 其中荃优 822 等多个组合已成为当前长江上中下游和华南稻区的主推品种^[105]。但在稻瘟病抗性、米质和株型方

面仍需进一步改良。上海中科荃银分子育种技术有限公司张从合团队与浙江大学樊龙江团队合作, 利用 RiceNavi 对荃 9311A 进行数量性状核苷酸 (quantitative trait nucleotides, QTN) 解析后, 采用 YR0822 为供体亲本, 结合关键 QTN 分子标记、低覆盖测序下的全基因组背景选择、多基因靶向捕获测序与表型筛选, 创制出新型不育系沪科 1A, 在不育系中导入了所需稻瘟病抗性基因 *Pi2* 和米质基因 *GS5*。以沪科 1A 和荃 9311A 为母本, 分别与恢复系五山丝苗开展杂交配组试验。结果表明杂交稻新组合科优丝苗 (沪科 1A/五山丝苗) 与荃优丝苗 (荃 9311A/五山丝苗) 相比, 在稻瘟病抗性、品质、产量等方面均表现出优势^[106]。

3 讨论与展望

随着水稻参考基因组的完善和泛基因组的构建, 水稻功能基因组学研究迅猛发展, 为水稻分子设计育种打下了坚实基础 (表 1)。然而, 水稻育种实践中依然存在诸多问题需要解决。首先, 分子设计育种需考虑选择合适的背景材料。中国水稻研究所王克剑团队^[107]运用基因编辑技术在南粳 9108、武运粳 27、扬粳 4227、浙粳 22、浙粳 88 等多个材料中敲除 *GS3* 基因和 *Gn1a* 基因, 共获得 10 个单突变体和双突变体材料。尽管 *gs3* 或 *gs3gn1a* 在所有背景下敲除后均表现出粒长变长或粒长变长且穗粒数增多, 但单株产量表现却不同: 南粳 9108-*gs3*、浙粳 22-*gs3* 和浙粳 22-*gs3gn1a* 相对野生型增产, 其余突变体因分蘖减少而减产。其次, 分子设计育种需注意各基因的聚合效应, 即位点聚合并非多多益善, 更要综合考虑育种目标和基因间的上位性效应。扬州大学殷跃军等^[108]研究发现, 聚合 3 个抗纹枯病 QTL 的水稻株系, 其抗性并非显著高于某些聚合 2 个纹枯病抗性 QTL 的株系, 有的甚至表现出负效应。中国农业科学院作物科学研究所王文生团队发现, *OsMYB2* 可直接结合 *OsGH18* 和 *OsCAD3* 的启动子并激活二者表达; *OsGH18* 与 *OsCAD3* 又直接互作并介导 *OsCAD3* 的糖基水解, 释放活性 *OsCAD3*, 促进木质素合成和细胞壁加厚, 减少水分流失、增强水分运输, 最终增强抗旱性。遗传分析表明, 3 个基因位点的特定等位基因组合产生的抗旱表型效应远大于各基因主效应与双基因互作效应的简单加和, 呈现出非加性遗传互作特征^[109]。此外, 加强水稻重要农艺性状基因的克隆有助于分子设计育种。尽管水稻功能基因的克隆呈

表 1 水稻分子设计育种的重要历史事件

Table 1. Important historical events in rice molecular design breeding

事件 Event	时间 Time	参考文献 Reference
分子设计育种概念提出 Proposition of the concept of molecular design breeding	2003	[18]
<i>MOC1</i> 基因克隆 Cloning of <i>MOC1</i> gene	2003	[120]
水稻参考基因组公布 (日本晴) Release of the reference genome of rice (Nipponbare)	2005	[22]
全基因组关联分析在水稻研究中应用 Application of genome-wide association study in rice research	2010	[39]
中国科学院启动战略性先导科技专项 (A 类) “分子模块设计育种创新体系” Initiation of the Strategic Pioneering Science and Technology Project (Category A) entitled “Molecular Module-Based Designer Breeding Systems” by Chinese Academy of Sciences	2013	[86]
“水稻高产优质性状形成的分子机理及品种设计”荣获国家自然科学基金一等奖 The First Prize of the National Natural Science Award for “The Molecular Mechanism of the Formation of High-yield and High-quality Traits in Rice and the Design of Rice Varieties”	2017	[121]
3010 份亚洲稻群体重测序 Resequencing of 3010 samples of Asian rice population	2018	[27]
育种 4.0 提出 Proposition of the concept of Breeding 4.0	2018	[11]
CRISPR/Cas 系统获诺贝尔化学奖 The Nobel Prize in Chemistry for CRISPR/Cas system	2020	[87]
水稻育种导航系统 RiceNavi 开发 Development of the rice breeding navigation system RiceNavi	2021	[104]
水稻完整参考基因组公布 (日本晴) Release of complete reference genome of rice (Nipponbare)	2023	[23]

几何数级增长,然而真正用于育种的基因却寥寥无几,究其原因可能来自基因的一因多效(基因在引入有利表型的同时带来不利表型),缺乏田间育种价值评估和过分夸大单一基因效应等^[110]。

全基因组选择(genomic selection, GS)是利用全基因组中的分子标记,结合来自多样化样本的表型数据构建预测模型,对育种后代表型进行预测评估^[111]。与传统的 MAS 只关注较大遗传效应相比,GS 利用全基因组标记对微效位点、多基因控制、遗传力偏低的数量性状具有更高的预测准确度,有助于优良个体早期选择,从而大幅度缩短育种周期^[112]。华中农业大学张启发团队通过从 210 份重组自交系亲本产生的 21,945 份杂交后代中随机选取 278 份材料进行表型鉴定,并利用 GBLUP 模型将这些材料作为训练样本,对所有样本的产量相关性状进行预测,发现 100 个预测产量最高的潜在杂交种的产量比平均产量提高 16%^[113]。目前在动物育种中已广泛使用 GS 育种方法,然而在水稻分子设计育种中应用较少^[114]。如何降低基因分型成本和改进统计方法是未来 GS 应用于水稻育种的关键^[115, 116]。

2025 年中央一号文件明确提出促进人工智能(artificial intelligence, AI)与农业发展相结合,拓展无人机、物联网、机器人等应用场景。不可否认,目前水稻分子设计育种的智能化程度不够,更多的还是靠经验选择辅以分子手段。中国科学院遗传与发育生物学研究所许操团队提出作物与机器人交互式工作模型,一方面通过基因编辑技术创制机器人友好的柱头外露型雄性不育系,另一方面运用深

度学习和人工智能研制杂交授粉育种机器人“吉儿”。该模型成功实现了机器人杂交授粉,是生物基因+人工智能融合的典范^[117],将智能机器人应用于农业生产领域的各个环节,是应对人口老龄化的重要解决方案。

随着大数据时代的来临,生物技术与信息技术(biotechnology+information technology, BT+IT)不断融合,科学家提出了智能育种的概念(育种 5.0)。这一概念包含两层含义:其一为智能品种,其可根据环境变化启动相应的分子通路,使作物能够主动适应环境,在各阶段实现能量利用的最大效率;其二为智能培育,即运用组学手段、BT+IT 深度融合,实现对作物表型的精准预测,并主动利用各种手段实现育种目标,快速培育所需品种^[118]。

育种技术的每次迭代都极大提高了育种效率和选育精度^[119]。未来,随着各种组学技术的进步,分子设计育种将有望培育出更多适应气候变化、满足人类需求的优质高产多抗水稻品种,为保障中国和全球粮食安全做出更大贡献。

参考文献:

[1] Sasaki T, Burr B. International Rice Genome Sequencing Project: The effort to completely sequence the rice genome[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2000, 3(2): 138-142.

[2] 周锡跃, 徐春春, 李凤博, 方福平. 世界水稻产业发展现状、趋势及对我国的启示[J]. *农业现代化研究*, 2010, 31(5): 525-528.

Zhou X Y, Xu C C, Li F B, Fang F P. Status quo and

- trends of world's rice industry development and its enlightenment to China[J]. *Research of Agricultural Modernization*, 2010, 31(5): 525-528. (in Chinese with English abstract)
- [3] Hickey L T, N Hafeez A, Robinson H, Jackson S A, Leal-Bertioli S C M, Tester M, Gao C, Godwin I D, Hayes B J, Wulff B B H. Breeding crops to feed 10 billion[J]. *Nature Biotechnology*, 2019, 37(7): 744-754.
- [4] Ray D K, Mueller N D, West P C, Foley J A. Yield trends are insufficient to double global crop production by 2050[J]. *PLoS One*, 2013, 8(6): e66428.
- [5] Ray D K, Ramankutty N, Mueller N D, West P C, Foley J A. Recent patterns of crop yield growth and stagnation[J]. *Nature Communications*, 2012, 3: 1293.
- [6] Heino M, Kinnunen P, Anderson W, Ray D K, Puma M J, Varis O, Siebert S, Kumm M. Increased probability of hot and dry weather extremes during the growing season threatens global crop yields[J]. *Scientific Reports*, 2023, 13: 3583.
- [7] 马永欢, 王楠, 侯怡爽, 祝培甜. 全球耕地与粮食产量的时空演变及空间格局研究[J]. 北京师范大学学报: 自然科学版, 2025, 61(4): 522-529.
- Ma Y H, Wang N, Hou Y S, Zhu P T. Spatiotemporal evolution and spatial pattern of global cultivated land and grain yield[J]. *Journal of Beijing Normal University: Natural Science*, 2025, 61(4): 522-529. (in Chinese with English abstract).
- [8] Jing C Y, Zhang F M, Wang X H, Wang M X, Zhou L, Cai Z, Han J D, Geng M F, Yu W H, Jiao Z H, Huang L, Liu R, Zheng X M, Meng Q L, Ren N N, Zhang H X, Du Y S, Wang X, Qiang C G, Zou X H, Gaut B S, Ge S. Multiple domestications of Asian rice[J]. *Nature Plants*, 2023, 9(8): 1221-1235.
- [9] Guo D L, Li Y, Lu H Y, Zhao Y, Kurata N, Wei X H, Wang A, Wang Y C, Zhan Q L, Fan D L, Zhou C C, Lu Y Q, Tian Q L, Weng Q J, Feng Q, Huang T, Zhang L, Gu Z L, Wang C S, Wang Z Q, Wang Z X, Huang X H, Zhao Q, Han B. A pangenome reference of wild and cultivated rice[J]. *Nature*, 2025, 642(8068): 662-671.
- [10] Chen R Z, Deng Y W, Ding Y L, Guo J X, Qiu J, Wang B, Wang C S, Xie Y Y, Zhang Z H, Chen J X, Chen L T, Chu C C, He G C, He Z H, Huang X H, Xing Y Z, Yang S H, Xie D X, Liu Y G, Li J Y. Rice functional genomics: Decades' efforts and roads ahead[J]. *Science China Life Sciences*, 2022, 65(1): 33-92.
- [11] 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[J]. *Annual Review of Genetics*, 2018, 52: 421-444.
- [12] Wang Y X, Shang L G, Yu H, Zeng L J, Hu J, Ni S, Rao Y C, Li S F, Chu J F, Meng X B, Wang L, Hu P, Yan J J, Kang S J, Qu M H, Lin H, Wang T, Wang Q, Hu X M, Chen H Q, Wang B, Gao Z Y, Guo L B, Zeng D L, Zhu X D, Xiong G S, Li J Y, Qian Q. A strigolactone biosynthesis gene contributed to the green revolution in rice[J]. *Molecular Plant*, 2020, 13(6): 923-932.
- [13] Song J M, Xie W Z, Wang S, Guo Y X, Koo D H, Kudrna D, Gong C B, Huang Y C, Feng J W, Zhang W H, Zhou Y, Zuccolo A, Long E, Lee S, Talag J, Zhou R, Zhu X T, Yuan D J, Udall J S, Xie W B, Wing R, Zhang Q F, Poland J, Zhang J W, Chen L L. Two gap-free reference genomes and a global view of the centromere architecture in rice[J]. *Molecular Plant*, 2021, 14(10): 1757-1767.
- [14] Xu K, Xu X, Fukao T, Canlas P, Maghirang-Rodriguez R, Heuer S, Ismail A M, Bailey-Serres J, Ronald P C, Mackill D J. *Sub1A* is an ethylene-response-factor-like gene that confers submergence tolerance to rice[J]. *Nature*, 2006, 442(7103): 705-708.
- [15] 王玉光, 蔡金阳, 马彩云, 胡瑞法. 转基因“黄金大米”: 发展与挑战[J]. 中国生物工程杂志, 2016, 36(11): 116-121.
- Wang Y G, Cai J Y, Ma C Y, Hu R F. Genetically modified “golden rice”: Development and challenge[J]. *China Biotechnology*, 2016, 36(11): 116-121. (in Chinese with English abstract).
- [16] Yu H, Xu Y X, Gu Z L, Wang K J, Zhang T, Qian Q, Li J Y. Rice2035: A decadal vision for rice research and breeding[J]. *Molecular Plant*, 2026, 19(3): 456-469.
- [17] Yu H, Li J Y. Short- and long-term challenges in crop breeding[J]. *National Science Review*, 2021, 8(2): nwab002.
- [18] Peleman J D, van der Voort J R. Breeding by design[J]. *Trends in Plant Science*, 2003, 8(7): 330-334.
- [19] Jiang S Q, Cheng Q, Yan J, Fu R, Wang X F. Genome optimization for improvement of maize breeding[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2020, 133(5): 1491-1502.
- [20] 种康, 李家洋. 植物科学发展催生新一轮育种技术革命[J]. 中国科学: 生命科学, 2021, 51(10): 1353-1355.
- Chong K, Li J Y. The development of plant science has brought about a new revolution in breeding technology[J]. *Scientia Sinica (Vita)*, 2021, 51(10): 1353-1355. (in Chinese with English abstract)
- [21] A Chinese renaissance[J]. *Nature Plants*, 2017, 3: 17006.
- [22] Matsumoto T, Wu J Z, Kanamori H, Katayose Y, Fujisawa M, Namiki N, Mizuno H, Yamamoto K, Antonio B A, Baba T, Sakata K, Nagamura Y, Aoki H, Arikawa K, Arita K, Bito T, Chiden Y, Fujitsuka N, Fukunaka R, Hamada M, Harada C, Hayashi A, Hijishita S, Honda M, Hosokawa S, Ichikawa Y, Idonuma A, Iijima M, Ikeda M, Ikeno M, Ito K, Ito S, Ito T, Ito Y, Iwabuchi A, Kamiya K, Karasawa W, Kurita K, Katagiri S, Kikuta A, Kobayashi H, Kobayashi N, Machita K, Maehara T, Masukawa M, Mizubayashi T, Mukai Y, Nagasaki H, Nagata Y, Naito S, Nakashima M, Nakama Y, Nakamichi Y, Nakamura M, Meguro A, Negishi M, Ohta I, Ohta T, Okamoto M, Ono N, Saji S,

- Sakaguchi M, Sakai K, Shibata M, Shimokawa T, Song J Y, Takazaki Y, Terasawa K, Tsugane M, Tsuji K, Ueda S, Waki K, Yamagata H, Yamamoto M, Yamamoto S, Yamane H, Yoshiki S, Yoshihara R, Yukawa K, Zhong H S, Yano M, Sasaki T, Yuan Q P, Shu O T, Liu J, Jones K M, Gansberger K, Moffat K, Hill J, Bera J, Fadrosch D, Jin S H, Johri S, Kim M, Overton L, Reardon M, Tsitrin T, Vuong H, Weaver B, Ciecko A, Tallon L, Jackson J, Pai G, Van Aken S, Utterback T, Reidmuller S, Feldblyum T, Hsiao J, Zismann V, Iobst S, De Vazeille A R, Buell C R, Ying K, Li Y, Lu T T, Huang Y C, Zhao Q, Feng Q, Zhang L, Zhu J J, Weng Q J, Mu J, Lu Y Q, Fan D L, Liu Y L, Guan J P, Zhang Y J, Yu S L, Liu X H, Zhang Y, Hong G F, Han B, Choise N, Demange N, Orjeda G, Samain S, Cattolico L, Pelletier E, Couloux A, Segurens B, Wincker P, D'hont A, Scarpelli C, Weissenbach J, Salanoubat M, Quetier F, Yu Y, Kim H R, Rambo T, Currie J, Collura K, Luo M Z, Yang T J, Ammiraju J S S, Engler F, Soderlund C, Wing R A, Palmer L E, De La Bastide M, Spiegel L, Nascimento L, Zutavern T, O'shaughnessy A, Dike S, Dedhia N, Preston R, Balija V, Mccombie W R, Chow T Y, Chen H H, Chung M C, Chen C S, Shaw J F, Wu H P, Hsiao K J, Chao Y T, Chu M K, Cheng C H, Hour A L, Lee P F, Lin S J, Lin Y C, Liou J Y, Liu S M, Hsing Y I, Raghuvanshi S, Mohanty A, Bharti A K, Gaur A, Gupta V, Kumar D, Ravi V, Vij S, Kapur A, Khurana P, Khurana P, Khurana J P, Tyagi A K, Gaikwad K, Singh A, Dalal V, Srivastava S, Dixit A, Pal A K, Ghazi I A, Yadav M, Pandit A, Bhargava A, Sureshbabu K, Batra K, Sharma T R, Mohapatra T, Singh N K, Messing J, Nelson A B, Fuks G, Kavchok S, Keizer G, Llaca E L V, Song R T, Tanyolac B, Young S, Il K H, Hahn J H, Sangsakoo G, Vanavichit A, De Mattos L A T, Zimmer P D, Malone G, Dellagostin O, De Oliveira A C, Bevan M, Bancroft I, Minx P, Cordum H, Wilson R, Cheng Z K, Jin W W, Jiang J M, Leong S A, Iwama H, Gojobori T, Itoh T, Niimura Y, Fujii Y, Habara T, Sakai H, Sato Y, Wilson G, Kumar K, Mccouch S, Juretic N, Hoen D, Wright S, Bruskiewich R, Bureau T, Miyao A, Hirochika H, Nishikawa T, Kadowaki K, Sugiura M, Project I R G S. The map-based sequence of the rice genome[J]. *Nature*, 2005, 436(7052): 793-800.
- [23] Shang L G, He W C, Wang T Y, Yang Y X, Xu Q, Zhao X J, Yang L B, Zhang H, Li X X, Lv Y, Chen W, Cao S, Wang X M, Zhang B, Liu X P, Yu X M, He H Y, Wei H, Leng Y, Shi C L, Guo M L, Zhang Z P, Zhang B T, Yuan Q L, Qian H G, Cao X L, Cui Y, Zhang Q Q, Dai X F, Liu C C, Guo L B, Zhou Y F, Zheng X M, Ruan J, Cheng Z K, Pan W H, Qian Q. A complete assembly of the rice Nipponbare reference genome[J]. *Molecular Plant*, 2023, 16(8): 1232-1236.
- [24] Bayer P E, Golicz A A, Scheben A, Batley J, Edwards D. Plant pan-genomes are the new reference[J]. *Nature Plants*, 2020, 6(8): 914-920.
- [25] Shang L G, Li X X, He H Y, Yuan Q L, Song Y N, Wei Z R, Lin H, Hu M, Zhao F L, Zhang C, Li Y H, Gao H S, Wang T Y, Liu X P, Zhang H, Zhang Y, Cao S M, Yu X M, Zhang B T, Zhang Y, Tan Y Q, Qin M, Ai C, Yang Y X, Zhang B, Hu Z Q, Wang H R, Lv Y, Wang Y X, Ma J, Wang Q, Lu H W, Wu Z, Liu S L, Sun Z Y, Zhang H L, Guo L B, Li Z C, Zhou Y F, Li J Y, Zhu Z F, Xiong G S, Ruan J, Qian Q. A super pan-genomic landscape of rice[J]. *Cell Research*, 2022, 32(10): 878-896.
- [26] Qin P, Lu H W, Du H L, Wang H, Chen W L, Chen Z, He Q, Ou S J, Zhang H Y, Li X Z, Li X X, Li Y, Liao Y, Gao Q, Tu B, Yuan H, Ma B T, Wang Y P, Qian Y W, Fan S J, Li W T, Wang J, He M, Yin J J, Li T, Jiang N, Chen X W, Liang C Z, Li S G. Pan-genome analysis of 33 genetically diverse rice accessions reveals hidden genomic variations[J]. *Cell*, 2021, 184(13): 3542-3558.e16.
- [27] Wang W S, Mauleon R, Hu Z Q, Chebotarov D, Tai S S, Wu Z C, Li M, Zheng T Q, Fuentes R R, Zhang F, Mansueto L, Copetti D, Sanciangco M, Palis K C, Xu J L, Sun C, Fu B Y, Zhang H L, Gao Y M, Zhao X Q, Shen F, Cui X, Yu H, Li Z C, Chen M L, Detras J, Zhou Y L, Zhang X Y, Zhao Y, Kudrna D, Wang C C, Li R, Jia B, Lu J Y, He X C, Dong Z T, Xu J B, Li Y H, Wang M, Shi J X, Li J, Zhang D B, Lee S, Hu W S, Poliakov A, Dubchak I, Ulat V J, Borja F N, Mendoza J R, Ali J, Li J, Gao Q, Niu Y C, Yue Z, Naredo M E B, Talag J, Wang X Q, Li J J, Fang X D, Yin Y, Glaszmann J C, Zhang J W, Li J Y, Hamilton R S, Wing R A, Ruan J, Zhang G Y, Wei C C, Alexandrov N, McNally K L, Li Z K, Leung H. Genomic variation in 3, 010 diverse accessions of Asian cultivated rice[J]. *Nature*, 2018, 557(7703): 43-49.
- [28] Jiao Y Q, Wang Y H, Xue D W, Wang J, Yan M X, Liu G F, Dong G J, Zeng D L, Lu Z F, Zhu X D, Qian Q, Li J Y. Regulation of OsSPL14 by OsmiR156 defines ideal plant architecture[J]. *Nature Genetics*, 2010, 42(6): 541-544.
- [29] Miura K, Ikeda M, Matsubara A, Song X J, Ito M, Asano K, Matsuoka M, Kitano H, Ashikari M. OsSPL14 promotes panicle branching and higher grain productivity in rice[J]. *Nature Genetics*, 2010, 42(6): 545-549.
- [30] Jiang L, Liu X, Xiong G S, Liu H H, Chen F L, Wang L, Meng X B, Liu G F, Yu H, Yuan Y D, Yi W, Zhao L H, Ma H L, He Y Z, Wu Z S, Melcher K, Qian Q, Xu H E, Wang Y H, Li J Y. DWARF 53 acts as a repressor of strigolactone signalling in rice[J]. *Nature*, 2013, 504(7480): 401-405.
- [31] Zhou F, Lin Q B, Zhu L H, Ren Y L, Zhou K N, Shabek N, Wu F Q, Mao H B, Dong W, Gan L, Ma W W, Gao H, Chen J, Yang C, Wang D, Tan J J, Zhang X, Guo X P, Wang J L, Jiang L, Liu X, Chen W Q, Chu J F, Yan C Y, Ueno K, Ito S, Asami T, Cheng Z J, Wang J, Lei C L, Zhai H Q, Wu C Y, Wang H Y, Zheng N, Wan J M. D14-SCFD3-dependent degradation of D53 regulates

- strigolactone signalling[J]. *Nature*, 2013, 504(7480): 406-410.
- [32] Hu Q L, Liu H H, He Y J, Hao Y R, Yan J J, Liu S M, Huang X H, Yan Z Y, Zhang D H, Ban X W, Zhang H, Li Q Q, Zhang J K, Xin P Y, Jing Y H, Kou L Q, Sang D J, Wang Y H, Wang Y C, Meng X B, Fu X D, Chu J F, Wang B, Li J Y. Regulatory mechanisms of strigolactone perception in rice[J]. *Cell*, 2024, 187(26): 7551-7567. e17.
- [33] Hu Q L, Li J Y, Wang B. Strigolactone perception: A key hub in nutrient responses of higher plants[J]. *New Phytologist*, 2026, 249(4): 1659-1665.
- [34] Fan C H, Xing Y Z, Mao H L, Lu T T, Han B, Xu C G, Li X H, Zhang Q F. GS3, a major QTL for grain length and weight and minor QTL for grain width and thickness in rice, encodes a putative transmembrane protein[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, 112(6): 1164-1171.
- [35] Zhang H L, Yu F F, Xie P, Sun S Y, Qiao X H, Tang S Y, Chen C X, Yang S, Mei C, Yang D, Wu Y R, Xia R, Li X, Lu J, Liu Y X, Xie X W, Ma D M, Xu X, Liang Z W, Feng Z H, Huang X H, Yu H, Liu G F, Wang Y C, Li J Y, Zhang Q F, Chen C, Ouyang Y D, Xie Q. A Gγ protein regulates alkaline sensitivity in crops[J]. *Science*, 2023, 379(6638): eade8416.
- [36] Xue W Y, Xing Y Z, Weng X Y, Zhao Y, Tang W J, Wang L, Zhou H J, Yu S B, Xu C G, Li X H, Zhang Q F. Natural variation in Ghd7 is an important regulator of heading date and yield potential in rice[J]. *Nature Genetics*, 2008, 40(6): 761-767.
- [37] Zhang S N, Shou G Z, Li X P, Song X M, Li X S, Guo J J, Lu J Q, Jin Y, Qu H Y, Yan M, Ding W, Liu Y, Xu G H. U-shaped response of flowering time to low and high nitrogen via a transcription feedback loop in rice[J]. *Advanced Science*, 2026, 13(4): e08498.
- [38] 侯青青, 司丽珍, 黄学辉, 韩斌. 水稻复杂性状研究的新途径: 水稻重要农艺性状全基因组关联分析[J]. *生命科学*, 2016, 28(10): 1250-1257.
Hou Q Q, Si L Z, Huang X H, Han B. Progress on genome-wide association study of important agronomic traits in rice[J]. *Chinese Bulletin of Life Sciences*, 2016, 28(10): 1250-1257. (in Chinese with English abstract).
- [39] Huang X H, Wei X H, Sang T, Zhao Q A, Feng Q, Zhao Y, Li C Y, Zhu C R, Lu T T, Zhang Z W, Li M, Fan D L, Guo Y L, Wang A, Wang L, Deng L W, Li W J, Lu Y Q, Weng Q J, Liu K Y, Huang T, Zhou T Y, Jing Y F, Li W, Lin Z, Buckler E S, Qian Q A, Zhang Q F, Li J Y, Han B. Genome-wide association studies of 14 agronomic traits in rice landraces[J]. *Nature Genetics*, 2010, 42(11): 961-967.
- [40] Liu Y Q, Wang H R, Jiang Z M, Wang W, Xu R N, Wang Q H, Zhang Z H, Li A F, Liang Y, Ou S J, Liu X J, Cao S Y, Tong H N, Wang Y H, Zhou F, Liao H, Hu B, Chu C C. Genomic basis of geographical adaptation to soil nitrogen in rice[J]. *Nature*, 2021, 590(7847): 600-605.
- [41] Hu Q F, Zhao Z K, Ma L L, Xia H J, Ma Z Q, Xu P H, Wang X P, Zhu R, Zhao Y, Guo H F, Zhu X Y, Zeng Y W, Pan Y H, Li D T, Sun X M, Li J J, Zhang H L, Li Z C, Zhang Z Y. Natural variation of GNP2 enhances grain number to benefit rice yield[J]. *Nature Communications*, 2025, 16: 8848.
- [42] Yang L B, He W C, Zhu Y W, Lv Y, Li Y L, Zhang Q Q, Liu Y F, Zhang Z Y, Wang T Y, Wei H, Cao X L, Cui Y, Zhang B, Chen W, He H Y, Wang X M, Chen D D, Liu C C, Shi C L, Liu X P, Xu Q, Yuan Q L, Yu X M, Qian H G, Li X X, Zhang B T, Zhang H, Leng Y, Zhang Z P, Dai X F, Guo M L, Jia J Q, Qian Q, Shang L G. GWAS meta-analysis using a graph-based pan-genome enhanced gene mining efficiency for agronomic traits in rice[J]. *Nature Communications*, 2025, 16: 3171.
- [43] 雷源, 高彩霞. 作物基因组编辑技术研究及应用进展[J]. *中国农业科技导报(中英文)*, 2025, 27(12): 22-31.
Lei Y, Gao C X. Advances in research and application of crop genome editing technology[J]. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 2025, 27(12): 22-31. (in Chinese with English abstract)
- [44] 赵冬生, 刘金钰, 刘巧泉. 水稻突变体库构建方法的新发展: CRISPR/Cas9 系统[J]. *扬州大学学报: 农业与生命科学版*, 2021, 42(4): 71-77.
Zhao D S, Liu J Y, Liu Q Q. New development of construction methods of mutant library in rice: CRISPR/Cas9 system[J]. *Journal of Yangzhou University: Agricultural and Life Science Edition*, 2021, 42(4): 71-77. (in Chinese with English abstract)
- [45] Gaillochet C, Develtere W, Jacobs T B. CRISPR screens in plants: Approaches, guidelines, and future prospects[J]. *The Plant Cell*, 2021, 33(4): 794-813.
- [46] Lu Y M, Ye X, Guo R M, Huang J, Wang W, Tang J Y, Tan L T, Zhu J K, Chu C C, Qian Y W. Genome-wide targeted mutagenesis in rice using the CRISPR/Cas9 system[J]. *Molecular Plant*, 2017, 10(9): 1242-1245.
- [47] Meng X B, Yu H, Zhang Y, Zhuang F F, Song X G, Gao S S, Gao C X, Li J Y. Construction of a genome-wide mutant library in rice using CRISPR/Cas9[J]. *Molecular Plant*, 2017, 10(9): 1238-1241.
- [48] Chen K Y, Ke R N, Du M M, Yi Y Q, Chen Y C, Wang X C, Yao L, Liu H, Hou X, Xiong L Z, Yang Y N, Xie K B. A FLASH pipeline for arrayed CRISPR library construction and the gene function discovery of rice receptor-like kinases[J]. *Molecular Plant*, 2022, 15(2): 243-257.
- [49] Xu L, Yang L J, Li A P, Guo J Z, Wang H Y, Qi H Y, Li M, Yang P F, Song S Y. An AP2/ERF transcription factor confers chilling tolerance in rice[J]. *Science Advances*, 2024, 10(35): eado4788.
- [50] Shen J, Zhang L, Wang H Y, Guo J Z, Li Y C, Tan Y Y, Shu Q Y, Qian Q, Yu H, Chen Y, Song S Y. The phosphatidylethanolamine-binding proteins OsMFT1 and

- OsMFT2 regulate seed dormancy in rice[J]. *The Plant Cell*, 2024, 36(9): 3857-3874.
- [51] Chen Y, Qi H Y, Yang L J, Xu L, Wang J X, Guo J Z, Zhang L, Tan Y Y, Pan R H, Shu Q Y, Qian Q, Song S Y. The OsbHLH002/OsICE1-OSH1 module orchestrates secondary cell wall formation in rice[J]. *Cell Reports*, 2023, 42(7): 112702.
- [52] Yang L J, Xu L, Guo J Z, Li A P, Qi H D, Wang J X, Song S Y. *SNAC1-OsERF103-OsSDG705* module mediates drought response in rice[J]. *New Phytologist*, 2024, 241(6): 2480-2494.
- [53] Yang L J, Chen Y, Xu L, Wang J X, Qi H Y, Guo J Z, Zhang L, Shen J, Wang H Y, Zhang F, Xie L J, Zhu W J, Lü P T, Qian Q, Yu H, Song S Y. The *OsFTIP6-OsHB22-OsMYBR57* module regulates drought response in rice[J]. *Molecular Plant*, 2022, 15(7): 1227-1242.
- [54] Song X G, Meng X B, Guo H Y, Cheng Q, Jing Y H, Chen M J, Liu G F, Wang B, Wang Y H, Li J Y, Yu H. Targeting a gene regulatory element enhances rice grain yield by decoupling panicle number and size[J]. *Nature Biotechnology*, 2022, 40(9): 1403-1411.
- [55] Yang W N, Feng H, Zhang X H, Zhang J, Doonan J H, Batchelor W D, Xiong L Z, Yan J B. Crop phenomics and high-throughput phenotyping: Past decades, current challenges, and future perspectives[J]. *Molecular Plant*, 2020, 13(2): 187-214.
- [56] Murphy K M, Ludwig E, Gutierrez J, Gehan M A. Deep learning in image-based plant phenotyping[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2024, 75: 771-795.
- [57] Feng H, Li Y F, Dai G X, Yang Z, Song J Y, Lu B J, Gao Y, Chen Y Q, Shi J W, Mur L A J, Yu L, Luo J, Yang W N. Integrative phenomics, metabolomics and genomics analysis provides new insights for deciphering the genetic basis of metabolism in polished rice[J]. *Genome Biology*, 2025, 26(1): 55.
- [58] Duc N T, Raju D, Kumar S, Pandey R, Ellur R K, Gopala Krishnan S, Vishwakarma C, Allimuthu E, Singh B, Rajendran A, Sahoo R N, Chinnusamy V. Phenomics assisted trait dissection and genotype selection for improved nitrogen use efficiency in rice[J]. *Plant Stress*, 2025, 17: 100909.
- [59] Lou Q J, Chen Y Y, Wang X, Zhang Y L, Gao T T, Shi J W, Yan M, Feng F J, Xu K, Lin F, Xie S Y, Xi X Y, Li W K, Nie Y Y, Gao H, Xia H, Wang L, Li T M, Chen S J, Zhu Y, Zhang J W, Mei H W, Chen L, Yang W N, Luo L J. Phenomics-assisted genetic dissection and molecular design of drought resistance in rice[J]. *Plant Communications*, 2025, 6(3): 101218.
- [60] Zhang X T, Li S C, Wang M, Wang T, Zhou L, Shi C Q, Tang J L, Wang J J, Xiong G S, Zhang Y, Jin S C, Ding Y F, Wu Y F. Early screening of salt-tolerant and high-yielding rice varieties via cost-effective UAV data[J]. *Plant Phenomics*, 2026, 8(2): 100196.
- [61] Ceasar S A, Ebeed H T. The present state and impact of AI-driven computational tools for predicting plant protein structures[J]. *Protein & Peptide Letters*, 2024, 31(10): 749-758.
- [62] Fu R, Jiang S, Wu T H, Yin C, Yan J, Wang X F. AI-driven protein engineering: A new paradigm for plant trait design[J]. *Molecular Plant*, 2026, 19(6): 1172-1190.
- [63] Li G J, Chen K, Sun S, Zhao Y. Osmotic signaling releases PP2C-mediated inhibition of *Arabidopsis* SnRK2s via the receptor-like cytoplasmic kinase BIK1[J]. *The EMBO Journal*, 2024, 43(23): 6076-6103.
- [64] Yuan S T, Xu C J, Wang X, Yan W, Hua X J, Zhuang Y, Wang C F, Wang C J, Gong Y H, Wu J X, Chen L T, Tang X Y, Pan W B. The receptor-like pseudokinase LENG stimulates chilling tolerance in rice by inhibiting the activity of the OsCRPK1-OsGF14d module[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2026, 68(5): 1333-1348.
- [65] Yang F, Kong H J, Ying J, Chen Z H, Luo T, Jiang W L, Yuan Z H, Wang Z F, Ma Z N, Wang S K, Ma W F, Wang X Y, Li X Y, Hu Z Y, Ma X D, Liu M G, Wang X Q, Chen F, Dong N Q. SeedLLM·Rice: A large language model integrated with rice biological knowledge graph[J]. *Molecular Plant*, 2025, 18(7): 1118-1129.
- [66] 王健康, 李慧慧, 张学才, 尹长斌, 黎裕, 马有志, 李新海, 邱丽娟, 万建民. 中国作物分子设计育种[J]. 作物学报, 2011, 37(2): 191-201.
Wang J K, Li H H, Zhang X C, Yin C B, Li Y, Ma Y Z, Li X H, Qiu L J, Wan J M. Molecular design breeding in crops in China[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2011, 37(2): 191-201. (in Chinese with English abstract)
- [67] 万建民. 作物分子设计育种[J]. 作物学报, 2006, 32(3): 455-462.
Wan J M. Perspectives of molecular design breeding in crops[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2006, 32(3): 455-462. (in Chinese with English abstract)
- [68] 郭龙彪, 程式华, 钱前. 水稻基因设计育种的研究进展与展望[J]. 中国水稻科学, 2008, 22(6): 650-657.
Guo L B, Cheng S H, Qian Q. Progress and prospects of breeding by gene design in rice[J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2008, 22(6): 650-657. (in Chinese with English abstract)
- [69] Kim S R, Ramos J M, Hizon R J M, Ashikari M, Virk P S, Torres E A, Nissila E, Jena K K. Introgression of a functional epigenetic OsSPL14WFP allele into elite indica rice genomes greatly improved panicle traits and grain yield[J]. *Scientific Reports*, 2018, 8: 3833.
- [70] Wu K, Wang S S, Song W Z, Zhang J Q, Wang Y, Liu Q, Yu J P, Ye Y F, Li S, Chen J F, Zhao Y, Wang J, Wu X K, Wang M Y, Zhang Y J, Liu B M, Wu Y J, Harberd N P, Fu X D. Enhanced sustainable green revolution yield via nitrogen-responsive chromatin modulation in rice[J]. *Science*, 2020, 367(6478): eaaz2046.
- [71] Cai Y K, Zhang Q L, Ouyang Y D, Xiao J H, He Y Q, Zhang Q F, Li X. Rational design for rice eating and

- cooking quality *via* combination of the *Waxy* and *ALK* haplotypes[J]. *Journal of Genetics and Genomics*, 2026, 53(6): 1074-1085.
- [72] 刘凯, 唐红生, 严国红, 王爱民, 朱国永, 邹海祥, 宛柏杰, 赵绍路, 施伟, 孙一标, 张桂云, 朱静雯, 代金英, 孙明法. 国审中粳稻新品种中科盐 1 号的选育及应用[J]. 大麦与谷类科学, 2019, 36(5): 58-60.
Liu K, Tang H S, Yan G M, Wang A M, Zhu G Y, Zou H X, Wan B J, Zhao S L, Shi W, Sun Y B, Zhang G Y, Zhu J W, Dai J Y, Sun M F. Breeding and application of the new medium-maturity japonica rice variety Zhongkeyan 1[J]. *Barley and Cereal Sciences*, 2019, 36(5): 58-60. (in Chinese with English abstract).
- [73] Khan G H, Shikari A B, Vaishnavi R, Najeeb S, Padder B A, Bhat Z A, Parray G A, Bhat M A, Kumar R, Singh N K. Marker-assisted introgression of three dominant blast resistance genes into an aromatic rice cultivar Mushk Budji[J]. *Scientific Reports*, 2018, 8: 4091.
- [74] 许梦一, 陈德文, 罗娟, 高平, 黄国胜. 高产抗病杂交水稻玮两优 2268 特征特性及高产栽培技术[J]. 中外食品工业, 2025(17): 130-132.
Xu M Y, Chen D W, Luo J, Gao P, Huang G S. Characteristics and high-yield cultivation techniques of high-yield and disease-resistant hybrid rice Weiliangyou 2268[J]. *Global Food Industry*, 2025(17): 130-132. (in Chinese with English abstract)
- [75] Shamsudin N A A, Mallikarjuna Swamy B P, Ratnam W, Sta Cruz M T, Raman A, Kumar A. Marker assisted pyramiding of drought yield QTLs into a popular Malaysian rice cultivar, MR219[J]. *BMC Genetics*, 2016, 17(1): 30.
- [76] Swamy B P M, Ahmed H U, Henry A, Mauleon R, Dixit S, Vikram P, Tilatto R, Verulkar S B, Perraju P, Mandal N P, Variar M, Robin S, Chandrababu R, Singh O N, Dwivedi J L, Das S P, Mishra K K, Yadaw R B, Aditya T L, Karmakar B, Satoh K, Moumeni A, Kikuchi S, Leung H, Kumar A. Genetic, physiological, and gene expression analyses reveal that multiple QTL enhance yield of rice mega-variety IR64 under drought[J]. *PLoS One*, 2013, 8(5): e62795.
- [77] Zeng D L, Tian Z X, Rao Y C, Dong G J, Yang Y L, Huang L C, Leng Y J, Xu J, Sun C, Zhang G H, Hu J, Zhu L, Gao Z Y, Hu X M, Guo L B, Xiong G S, Wang Y H, Li J Y, Qian Q. Rational design of high-yield and superior-quality rice[J]. *Nature Plants*, 2017, 3: 17031.
- [78] Jin L, Lu Y, Shao Y F, Zhang G, Xiao P, Shen S Q, Corke H, Bao J S. Molecular marker assisted selection for improvement of the eating, cooking and sensory quality of rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Journal of Cereal Science*, 2010, 51(1): 159-164.
- [79] Liu M M, Fan F F, He S H, Guo Y, Chen G L, Li N N, Li N W, Yuan H R, Si F F, Yang F, Li S Q. Creation of elite rice with high-yield, superior-quality and high resistance to brown planthopper based on molecular design[J]. *Rice*, 2022, 15(1): 17.
- [80] Wu K, Xu X P, Zhong N, Huang H X, Yu J P, Ye Y F, Wu Y J, Fu X D. The rational design of multiple molecular module-based assemblies for simultaneously improving rice yield and grain quality[J]. *Journal of Genetics and Genomics*, 2018, 45(6): 337-341.
- [81] 陈明江, 刘贵富, 肖叶青, 余泓, 李家洋. 中科发早粳 1 号分子设计育种[J]. 遗传, 2023, 45(9): 829-834.
Chen M J, Liu G F, Xiao Y Q, Yu H, Li J Y. Breeding of ZhongKeFaZaoGeng1 by molecular design[J]. *Hereditas (Beijing)*, 2023, 45(9): 829-834. (in Chinese with English abstract)
- [82] Gao J, Gao L J, Chen W W, Huang J, Qing D J, Pan Y H, Ma C L, Wu H, Zhou W Y, Li J C, Yang X H, Dai G X, Deng G F. Genetic effects of grain quality enhancement in indica hybrid rice: Insights for molecular design breeding[J]. *Rice*, 2024, 17(1): 39.
- [83] 王凯, 赵志鹏, 张美英, 闫影, 张丽霞, 胡泽军, 叶俊华, 杨航, 吴书俊. 利用分子标记辅助培育优质早熟粳稻新品种 ‘沪早粳 193’ [J/OL]. 分子植物育种. <https://link.cnki.net/urlid/46.1068.S.20241017.1442.008>.
Wang K, Zhao Z P, Zhang M Y, Yan Y, Zhang L X, Hu Z J, Ye J H, Yang H, Wu S J. Breeding of a new high-quality early-maturing japonica rice variety 'Huzaogeng 193' using molecular marker-assisted selection[J/OL]. *Molecular Plant Breeding*. <https://link.cnki.net/urlid/46.1068.S.20241017.1442.008>. (in Chinese with English abstract)
- [84] 丁佳, 陈思扬, 孙志忠, 彭克帆, 刘玲, 袁定阳, 段美娟. 多基因聚合抗病虫水稻恢复系的创制及鉴定[J]. 杂交水稻, 2024, 39(5): 25-33.
Ding J, Chen S Y, Sun Z Z, Peng K F, Liu L, Yuan D Y, Duan M J. Creation and identification of multi-gene pyramiding rice restorer lines with insect and disease resistance[J]. *Hybrid Rice*, 2024, 39(5): 25-33. (in Chinese with English abstract)
- [85] 刘维, 何秀英, 廖耀平, 程永盛, 卢东柏, 陆展华, 陈钊明, 陈粤汉. 利用分子标记辅助选择育种(MAS)技术改良水稻恢复系粤恢 826[J]. 南方农业学报, 2017, 48(10): 1748-1754.
Liu W, He X Y, Liao Y P, Cheng Y S, Lu D B, Lu Z H, Chen Z M, Chen Y H. Improving rice restorer line Yuehui 826 by marker-assisted selection(MSA)breeding technology[J]. *Journal of Southern Agriculture*, 2017, 48(10): 1748-1754. (in Chinese with English abstract)
- [86] 薛勇彪, 韩斌, 种康, 王台, 何祖华, 傅向东, 储成才, 程祝宽, 徐云远, 李明. 水稻分子模块设计研究成果与展望[J]. 中国科学院院刊, 2018, 33(9): 900-908.
Xue Y B, Han B, Chong K, Wang T, He Z H, Fu X D, Chu C C, Cheng Z K, Xu Y Y, Li M. Achievements and prospect of designer breeding by molecular modules in rice[J]. *Bulletin of Chinese Academy of Sciences*, 2018, 33(9): 900-908. (in Chinese with English abstract)
- [87] Gilbertson L, Puchta H, Slotkin R K. The future of

- genome editing in plants[J]. *Nature Plants*, 2025, 11(4): 680-685.
- [88] Zhang J S, Zhang H, Botella J R, Zhu J K. Generation of new glutinous rice by CRISPR/Cas9-targeted mutagenesis of the *Waxy* gene in elite rice varieties[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2018, 60(5): 369-375.
- [89] Zeng D C, Liu T L, Ma X L, Wang B, Zheng Z Y, Zhang Y L, Xie X R, Yang B W, Zhao Z, Zhu Q L, Liu Y G. Quantitative regulation of *Waxy* expression by CRISPR/Cas9-based promoter and 5'UTR-intron editing improves grain quality in rice[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2020, 18(12): 2385-2387.
- [90] Huang L C, Li Q F, Zhang C Q, Chu R, Gu Z W, Tan H Y, Zhao D S, Fan X L, Liu Q Q. Creating novel Wx alleles with fine-tuned amylose levels and improved grain quality in rice by promoter editing using CRISPR/Cas9 system[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2020, 18(11): 2164-2166.
- [91] Huang X R, Su F, Huang S, Mei F T, Niu X M, Ma C L, Zhang H, Zhu X G, Zhu J K, Zhang J S. Novel Wx alleles generated by base editing for improvement of rice grain quality[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2021, 63(9): 1632-1638.
- [92] Chen S H, Yang Y, Shi W W, Ji Q, He F, Zhang Z D, Cheng Z K, Liu X N, Xu M L. *Badh2*, encoding betaine aldehyde dehydrogenase, inhibits the biosynthesis of 2-acetyl-1-pyrroline, a major component in rice fragrance[J]. *The Plant Cell*, 2008, 20(7): 1850-1861.
- [93] Hui S Z, Li H J, Mawia A M, Zhou L, Cai J Y, Ahmad S, Lai C K, Wang J X, Jiao G A, Xie L H, Shao G N, Sheng Z H, Tang S Q, Wang J L, Wei X J, Hu S K, Hu P S. Production of aromatic three-line hybrid rice using novel alleles of BADH2[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2022, 20(1): 59-74.
- [94] Zheng Y N, Chen M J, Xiong D P, Meng X B, Yu H, Wang H W, Li J Y. Generation of *OsGRF4* and *OsSNAC1* alleles for improving rice agronomic traits by CRISPR/Cas9-mediated manipulation of transposable elements[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2024, 22(12): 3453-3455.
- [95] Xu R F, Liu X S, Li J, Qin R Y, Wei P C. Identification of herbicide resistance *OsACCI* mutations via in planta prime-editing-library screening in rice[J]. *Nature Plants*, 2021, 7(7): 888-892.
- [96] Zhu B F, Si L Z, Wang Z X, Zhou Y, Zhu J J, Shangguan Y Y, Lu D F, Fan D L, Li C Y, Lin H X, Qian Q A, Sang T, Zhou B, Minobe Y Z, Han B. Genetic control of a transition from black to straw-white seed hull in rice domestication[J]. *Plant Physiology*, 2011, 155(3): 1301-1311.
- [97] Li C B, Zhou A L, Sang T. Rice domestication by reducing shattering[J]. *Science*, 2006, 311(5769): 1936-1939.
- [98] Jin J, Huang W, Gao J P, Yang J, Shi M, Zhu M Z, Luo D, Lin H X. Genetic control of rice plant architecture under domestication[J]. *Nature Genetics*, 2008, 40(11): 1365-1369.
- [99] Luo J H, Liu H, Zhou T Y, Gu B G, Huang X H, Shangguan Y Y, Zhu J J, Li Y, Zhao Y, Wang Y C, Zhao Q, Wang A H, Wang Z Q, Sang T, Wang Z X, Han B. *An-1* encodes a basic helix-loop-helix protein that regulates awn development, grain size, and grain number in rice[J]. *The Plant Cell*, 2013, 25(9): 3360-3376.
- [100] Sugimoto K, Takeuchi Y, Ebana K, Miyao A, Hirochika H, Hara N, Ishiyama K, Kobayashi M, Ban Y, Hattori T, Yano M. Molecular cloning of *Sdr4*, a regulator involved in seed dormancy and domestication of rice[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107(13): 5792-5797.
- [101] Zhu Z F, Tan L B, Fu Y C, Liu F X, Cai H W, Xie D X, Wu F, Wu J Z, Matsumoto T, Sun C Q. Genetic control of inflorescence architecture during rice domestication[J]. *Nature Communications*, 2013, 4: 2200.
- [102] Yu H, Lin T, Meng X B, Du H L, Zhang J K, Liu G F, Chen M J, Jing Y H, Kou L Q, Li X X, Gao Q, Liang Y, Liu X D, Fan Z L, Liang Y T, Cheng Z K, Chen M S, Tian Z X, Wang Y H, Chu C C, Zuo J R, Wan J M, Qian Q, Han B, Zuccolo A, Wing R, Gao C X, Liang C Z, Li J Y. A route to *de novo* domestication of wild allotetraploid rice[J]. *Cell*, 2021, 184(5): 1156-1170.e14.
- [103] 张静昆, 曾鹏, 余泓, 孟祥兵, 李家洋. 多倍体水稻从头驯化: 育种策略与展望[J]. *中国科学: 生命科学*, 2021, 51(10): 1467-1476.
- Zhang J K, Zeng P, Yu H, Meng X B, Li J Y. *De novo* domestication of polyploid rice: A novel breeding strategy and future prospects[J]. *Scientia Sinica (Vita)*, 2021, 51(10): 1467-1476. (in Chinese with English abstract)
- [104] Wei X, Qiu J, Yong K C, Fan J J, Zhang Q, Hua H, Liu J, Wang Q, Olsen K M, Han B, Huang X H. A quantitative genomics map of rice provides genetic insights and guides breeding[J]. *Nature Genetics*, 2021, 53(2): 243-253.
- [105] 倪金龙, 马常凯, 宋少杰, 杨剑波. 安徽水稻种质(品种)创新的回顾与展望[J]. *安徽农学通报*, 2025, 31(15): 1-5.
- Ni J L, Ma C K, Song S J, Yang J B. Review and prospect of Anhui rice germplasm(variety) innovation[J]. *Anhui Agricultural Science Bulletin*, 2025, 31(15): 1-5. (in Chinese with English abstract).
- [106] Fang Y, Li Q L, Feng Q, Wang A, Wang H, Zhang Y H, Zheng G L, Kang Y H, Liu D L, Xie H J, Zhou G X, Yang J, Zhang C H, Fan L J. Genome-assisted breeding of an elite sterile line from restorer line for hybrid rice[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2026, 24(2): 523-525.
- [107] Shen L, Wang C, Fu Y P, Wang J J, Liu Q, Zhang X M, Yan C J, Qian Q, Wang K J. QTL editing confers

- opposing yield performance in different rice varieties[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2018, 60(2): 89-93.
- [108] 殷跃军, 左示敏, 王辉, 陈宗祥, 马玉银, 张亚芳, 顾世梁, 潘学彪. 利用近等基因系研究 3 个抗水稻纹枯病 QTL 的聚合效应[J]. *中国水稻科学*, 2008, 22(4): 340-346.
- Yin Y J, Zuo S M, Wang H, Chen Z X, Ma Y Y, Zhang Y F, Gu S L, Pan X B. Pyramiding effects of three quantitative trait loci for resistance to sheath blight using near-isogenic lines of rice[J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2008, 22(4): 340-346. (in Chinese with English abstract)
- [109] Huo M Y, Wang S W, Zhang F, Li M, Yin M, Lei Y X, Wang Y F, Chen Y J, Liu D P, Zhao X Q, Fu B Y, Hu F Y, Xu J L, Li Z K, Wang W S. Strong tri-genic epistasis among natural alleles of the *OsMYB2-OsGH18-OsCAD3* module enhances drought tolerance in rice[J]. *Molecular Plant*, 2026, 19(4): 804-825.
- [110] Rethinking field trials[J]. *Nature Plants*, 2025, 11(5): 935-936.
- [111] Alemu A, Åstrand J, Montesinos-López O A, Isidro y Sánchez J, Fernández-González J, Tadesse W, Vetukuri R R, Carlsson A S, Ceplitis A, Crossa J, Ortiz R, Chawade A. Genomic selection in plant breeding: Key factors shaping two decades of progress[J]. *Molecular Plant*, 2024, 17(4): 552-578.
- [112] Desta Z A, Ortiz R. Genomic selection: Genome-wide prediction in plant improvement[J]. *Trends in Plant Science*, 2014, 19(9): 592-601.
- [113] Xu S H, Zhu D, Zhang Q F. Predicting hybrid performance in rice using genomic best linear unbiased prediction[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111(34): 12456-12461.
- [114] 梁楚炎, 巫明明, 黄凤明, 翟荣荣, 叶靖, 朱国富, 俞法明, 张小明, 叶胜海. 基因编辑及全基因组选择技术在水稻育种中的应用展望[J]. *中国水稻科学*, 2024, 38(1): 1-12.
- Liang C Y, Wu M M, Huang F M, Zhai R R, Ye J, Zhu G F, Yu F M, Zhang X M, Ye S H. Prospects for the application of gene editing and genomic selection in rice breeding[J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2024, 38(1): 1-12. (in Chinese with English abstract)
- [115] Xu Y, Ma K X, Zhao Y, Wang X, Zhou K, Yu G N, Li C, Li P C, Yang Z F, Xu C W, Xu S Z. Genomic selection: A breakthrough technology in rice breeding[J]. *The Crop Journal*, 2021, 9(3): 669-677.
- [116] 王欣, 徐一亿, 徐扬, 徐辰武. 作物全基因组选择育种技术研究进展[J]. *生物技术通报*, 2024, 40(3): 1-13.
- Wang X, Xu Y Y, Xu Y, Xu C W. Research progress in genomic selection breeding technology for crops[J]. *Biotechnology Bulletin*, 2024, 40(3): 1-13. (in Chinese with English abstract)
- [117] Xie Y, Zhang T H, Yang M H, Lyu H C, Zou Y P, Sun Y C, Xiao J, Lian W Z, Tao J H, Han H, Xu C. Engineering crop flower morphology facilitates robotization of cross-pollination and speed breeding[J]. *Cell*, 2025, 188(21): 5809-5830.e27.
- [118] 余泓, 白世伟, 李家洋. 迈向育种 5.0: 智能品种的智能培育[J]. *科学通报*, 2024, 69(32): 4687-4690.
- Yu H, Bai S W, Li J Y. Towards Breeding 5.0: Smart variety by intelligent breeding[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2024, 69(32): 4687-4690. (in Chinese with English abstract)
- [119] Fu J Y, Zheng S Z, Fan L J, Zheng X M, Qian Q. Breeding 5.0: Artificial intelligence (AI)-decoded germplasm for accelerated crop innovation[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2025: jipb.70008.
- [120] Li X Y, Qian Q, Fu Z M, Wang Y H, Xiong G S, Zeng D L, Wang X Q, Liu X F, Teng S, Hiroshi F, Yuan M, Luo D, Han B, Li J Y. Control of tillering in rice[J]. *Nature*, 2003, 422(6932): 618-621.
- [121] 郭韬, 余泓, 邱杰, 李家洋, 韩斌, 林鸿宣. 中国水稻遗传学研究进展与分子设计育种[J]. *中国科学: 生命科学*, 2019, 49(10): 1185-1212.
- Guo T, Yu H, Qiu J, Li J Y, Han B, Lin H X. Advances in rice genetics and breeding by molecular design in China[J]. *Scientia Sinica: Vitae*, 2019, 49(10): 1185-1212. (in Chinese with English abstract)