

张之奇,曹文福,任端阳,等. 分子技术驱动下的玉米遗传改良[J]. 江苏农业科学,2026,54(3):1-10.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2026.03.001

分子技术驱动下的玉米遗传改良

张之奇,曹文福,任端阳,王兴涛,王建军

(山西农业大学生态农牧研究所,山西朔州 036001)

摘要:全球人口增长和气候变化给粮食安全带来了严峻挑战,预计到 2030 年,全球的粮食需求将增至 116 亿 t,而传统的育种方式难以满足粮食需求。玉米是全球产量最高的粮食作物,对玉米进行遗传改良非常重要。本文描述了分子育种技术体系的演进历程,分析了分子标记辅助选择、基因组编辑、全基因组关联分析和多组学整合等技术的原理、优势和局限性。通过综述现有的研究成果,系统梳理了上述技术在玉米抗旱、耐盐、抗病及品质改良中的关键作用,并且提出了今后的优化途径,比如开发高保真 Cas9 变体、构建跨组学知识图谱、整合无人机表型数据优化基因×环境互作模型等。泛基因组解析、单细胞多组学技术及人工智能驱动的数字化育种平台,通过模块化设计与动态环境适配,实现复杂性状的精准调控将是未来玉米遗传改良的方向。本研究为玉米分子育种提供了理论框架与技术路径,对推动作物遗传改良进入可预测设计新阶段具有参考价值。

关键词:分子技术;玉米遗传改良;气候变化适应性基因;可持续增产;多组学;智能育种技术

中图分类号:S513.03 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2026)03-0001-10

根据联合国粮农组织(FAO)数据预测,至 2030 年,世界人口将增长至 85 亿人,每年的粮食需求量达 116 亿 t^[1],届时遭受饥饿的人数将达到 6.7 亿人^[2]。只有将现有作物的产量提高 60%~100% 才能缓解粮食危机^[3]。但气候变化、土地退化、水资源短缺以及政治地缘冲突都会给这一目标带来巨大的挑战^[4]。

玉米(*Zea mays* L.)是世界上产量最高的作物,约占全球谷物总产量的 35.7%^[5],是人类食物、牲畜饲料和工业材料的主要来源^[6]。为缓解粮食危机,玉米产量必须翻番^[2],传统育种难以增加玉米的遗传多样性,但分子技术却可以增加玉米的遗传多样性,也可以增加玉米的耐密性、产量、抗病性、抗逆性和适应性^[7],现代育种模式主要以组建多领域合作团队为主^[8],分子育种技术使传统育种得到了优化。目前,分子技术已迈入合成生物学与多组学融合的时代,AI 智慧育种时代也将快速到来。

1 分子技术概述

分子育种技术体系的演进经历了从经验积累到智能设计的模式转变,其发展历程可分为 4 个关键阶段。第 1 阶段:原始育种阶段(约公元前 9000 年至 18 世纪)基于人工选择与表型观察,实现了野生植物的初步驯化^[9];第 2 阶段:传统杂交育种阶段(19 世纪至 20 世纪中叶)依托孟德尔遗传定律,通过杂交重组改良作物性状,但受限于长周期和低效表型选择^[10-11];第 3 阶段:20 世纪 80 年代分子标记技术[限制性片段长度多态性(RFLP)、简单序列重复(SSR)、单核苷酸多态性(SNPs)]的兴起,使育种进入基因型选择阶段,显著缩短了抗病基因导入周期^[12]。21 世纪初转基因技术突破种间遗传壁垒,推动抗虫棉等商业化品种发展,但外源基因插入不稳定性 and 伦理争议限制了该应用发展。2012 年后,CRISPR-Cas9 基因组编辑技术实现了精准基因修饰^[13],结合全基因组关联分析(GWAS)和全基因组选择(GS)技术,将多基因性状预测精度提升至 0.6~0.8,育种周期压缩 40%~60%;第 4 阶段:合成生物学与多组学融合阶段,将形成“基因发掘-模块组装-智能设计”全链条智能育种技术体系^[14]。

分子技术可以对特定性状进行精准改良从而加快传统育种进程^[15],该技术在抗逆、抗病、高微量元素和高营养玉米育种上有着广泛应用。以下是

收稿日期:2025-03-15

基金项目:国家重点研发计划(编号:2024YFD1201305);国家联合攻关项目子课题(编号:NK202307020403);山西农业大学科研项目计划(编号:CXGC202449)。

作者简介:张之奇(1990—),男,山西朔州人,硕士,助理研究员,主要从事玉米遗传育种研究。E-mail:465715272@qq.com。

通信作者:王建军,博士,研究员,主要从事玉米抗病育种研究。E-mail:mlddym@163.com。

一些关键分子技术的介绍。

1.1 分子标记辅助选择(MAS)

分子标记辅助选择是一种用于识别与目标性状相关的基因或基因组区域的可以快速筛选出携带目标性状植株的技术^[16]。常用的分子标记技术有 RFLP、随机扩增多态性 DNA (RAPD)、扩增片段长度多态性 (AFLP)、序列标签位点 (STS)、序列特征扩增区域 (SCARs)、SSR、简单序列重复间区 (ISSR)、转座子、SNPs 和 QTL 定位^[17]。

1.2 全基因组关联研究(GWAS)

全基因组关联研究是一种研究 SNPs 与表型性状之间关系的方法^[14]。GWAS 与其他分子技术 (例如 MAS、GS) 可以有效识别与复杂性状 (如耐旱性、抗病性等) 相关的基因位点, 为分子育种提供重要的遗传信息。

1.3 基因组选择(GS)

GS 是一种通过全基因组标记数据来预测个体育种值的方法, GS 能在考虑多个性状的前提下快速筛选出优良植株, 可以有效缩短育种周期并降低育种成本, 同时它还可以与其他分子技术相结合, 提高玉米目标性状育种的效率, GS 是改善复杂性状的强大工具^[18-19]。

1.4 基因编辑技术(CRISPR/Cas9)

CRISPR/Cas9 是一种革命性的基因编辑工具, 具有划时代的意义。它能够直接编辑目标基因, 也可对基因组进行精确的插入、删除或替换, 改变目标性状^[20-21]。

1.5 多组学整合分析

多组学整合分析可以系统整合基因组、转录组、蛋白质组、代谢组等不同分子层面的数据, 帮助科研人员探索生物系统复杂的调控机制^[22]。特点是它突破了单一组学的局限性, 能够多层次、多维度地解析生物过程, 发现分子间的互作效应, 转录组学和代谢组学技术还可以帮助科研人员全面了解在不同环境条件下作物的基因表达模式和代谢途径变化。

1.6 各分子技术间的优势、存在的不足以及优化策略

传统的育种方法包括杂交育种、诱变育种, 这些方法耗时、费力, 且非定向的育种计划无法满足日益增长的全球粮食需求。而利用分子技术育种能够提供快速、靶向的突变并识别特定的分子机制对玉米进行品种改良。以下是一些分子技术的优势、存在不足及优化策略(表 1)。

表 1 分子技术的优势、存在不足及优化策略

序号	分子技术	优势	不足	优化策略
1	分子辅助标记	操作简单、成本低, 适合大规模标记筛选; 缩短育种周期	依赖已知分子标记; 无法检测微效基因; 标记与性状连锁可能断裂	开发共显性 SNP 标记; 结合单倍型图谱提高标记稳定性; 与 GS 技术联用提升覆盖度
2	QTL 定位	可以解析主效 QTL; 指导标记开发	微效 QTL 漏检; 定位区间大 (平均 5 ~ 10 cm) ^[23] ; 环境互作影响稳定性	采用 MAGIC 群体 (8 亲本) 提升分辨率 ^[24] ; 整合多环境表型数据分析 (META 分析) ^[25]
3	全基因组关联研究	全基因组扫描; 可解析复杂性状遗传结构 (如定位玉米耐旱 QTL)	GWAS 需群体内个体同时具备基因型与表型数据, 且样本量需满足统计学效力; 需大样本量; 群体结构导致假阳性; 分辨率受 LD 限制 (10 kb)	采用 MLM 混合线性模型校正亲缘关系 ^[26] ; 通过深度神经网络基因组预测模型可以有效预测相关性状, 发现稀有和有利等位变异 ^[27] ; 整合转录组数据 (eQTL) 提升功能验证效率 ^[28]
4	基因编辑技术	过程简单, 具有成本低廉、规模化、高通量、编辑效率高、实验要求低等特点 ^[29]	脱靶效应是该技术的主要挑战 ^[30]	构建光控 Split-Cas9; 开发高保真 Cas9 变体 (SpCas9-HF1) ^[31]
5	多组学整合分析	突破单一组学的局限性, 从多层次、多维度解析生物过程, 构建分子间的调控网络与因果关系 ^[32] ; 发现跨组学生物标志物, 提升机制解析深度 ^[33]	面临数据异质性、算法局限性和跨学科协作三大挑战 ^[34] ; 计算复杂度高 (PB 级数据处理)	构建知识图谱 (如 PlantKG) 实现跨物种数据迁移学习; 开发张量分解算法降维 ^[34] ; 开发新型标准化算法来满足不同组学数据的测量尺度与噪声水平差异, 如基于深度学习的特征融合技术 ^[35-36] 。未来发展趋势将聚焦于动态多组学整合、单细胞分辨率分析以及人工智能驱动的数据解析技术 ^[37-39]
6	基因组选择	GS 可充分利用系谱数据、表型数据和基因型数据, 通过一步法 (Single-Step) 扩展数据利用率 ^[40] ; 全基因组标记覆盖且预测精度高	高密度芯片价高, 需高密度基因型数据 (> 50 K SNP); 模型对非加性效应捕捉不足 ^[41]	开发靶向测序分型技术; 开发加权 GBLUP 模型 (BayesAlphas); 结合无人机型数据优化 G × E (基因 × 环境) 互作模型 ^[42-43]

2 分子技术在玉米遗传改良中的应用

2.1 分子技术在玉米抗旱遗传改良中的应用

干旱胁迫通过多维度生理干扰机制诱发玉米代谢紊乱,严重影响着玉米生产,对全球食物供应构成严重威胁^[44]。在干旱条件下,增强玉米的耐旱性以保持稳定产量已成为农业科学研究的核心任务,分子技术可以加速选育耐旱品种进程。在玉米抗旱育种过程中,分子育种技术的整合应用为抗逆性改良提供了系统化解方案^[14]。基于 SNP、SSR 和插入/缺失 (InDel) 等分子标记的 MAS 技术^[45],可构建玉米种质资源鉴定体系,结合田间表型数据筛选抗逆性状相关标记位点^[46],显著提升种质筛选效率。通过基因编辑技术 CRISPR/Cas9 系统对候选基因进行定点修饰,经逆境胁迫实验验证基因功能^[47],为性状改良提供精准靶点。全基因组关联分析 (GWAS) 整合大规模重测序数据,可挖掘抗逆相关遗传变异并构建预测模型,结合表型组学与传感器技术实现植株生长状态的高通量监测^[19],有效缩短性状筛选周期。通过标记辅助回交育种 (MABC) 与全基因组选择 (GS) 的协同应用,形成多技术融合的育种策略,系统性提升玉米耐旱性状改良效率。

Pace 等通过 MAS 与 GWAS 整合策略,在 268 个 SNP 位点中解析出根系性状的遗传多样性^[48]; Zaidi 等则聚焦生殖阶段耐旱性,鉴定出 117 个与根功能及结构特性相关的 SNP^[49]; Guo 等进一步在 209 份种质中锁定 7 个调控初生根发育的候选基因^[50]; Ma 等通过 CRISPR/Cas9 系统证实 *ZmDREB1A* 基因在 3 号和 5 号染色体上的 SNP 位点具有干旱响应功能,其调控网络涉及乙烯与茉莉酸信号通路的交叉调控^[51]; Liu 等在多亲本重组自交系群体中发现, *umc1351*、*bin 2.02* 等主效 QTL,并通过 *ZmMADS16* 基因功能验证阐明其对耐旱性的核心作用^[52]; Zhang 等研究发现,在干旱胁迫下 *ZmP5CR*、*ZmNCED3*、*ZmABA8OX* 等基因形成协同调控轴,驱动脯氨酸积累与 ABA 信号激活^[53]; Castiglioni 等则系统解析了 *GBI* 基因在甘氨酸甜菜碱合成通路中的分子机制^[54]; Xie 等通过多组学技术验证了 *ZmP5CSI* 基因在干旱适应中的核心地位^[55]; 而 Xiao 等揭示了 HD-ZIP 转录因子家族在根叶组织中的特异性表达模式及其抗旱功能,为靶向基因调控提供了新依据^[56]; 刘松涛等通过基因克隆、生物学分析,证明 *ZmPOD* 基因过表达增强了对

干旱胁迫的承受力^[57]。

2.2 分子技术在玉米耐盐遗传改良中的应用

含有过量 Na^+ 的盐渍土壤在全球范围内广泛存在,并严重影响了地球上 8 亿 hm^2 耕地的农业生产^[58]。由于不适当的农业实践、工业污染和全球气候变化,农业地区的土壤盐分正在增加^[59],土壤盐渍化是限制全球玉米生产的重大非生物胁迫之一^[60]。玉米是食品、饲料、能源和牧草的重要来源,为满足世界粮食需求,耐盐玉米育种已成为科研工作者的任务,利用分子技术能够加快耐盐玉米育种的进程。

在玉米耐盐性状的遗传解析研究中,多项分子生物学研究揭示了关键基因的调控机制。Wang 等基于 CIMBL45 与 3H-2 自交系构建的 F_2 代群体,通过多维度研究体系(表型观察、遗传分析、基因定位克隆、亚细胞定位及功能验证),证实 *ZmSTL1* 基因在盐胁迫应答中具有核心调控功能^[61]; Zhang 等通过 GWAS 和 QTL 定位技术,发现 *ZmHKT1;2* 基因存在显著功能多态性,其等位基因型的功能差异通过电生理实验系统验证,并构建嵌合体蛋白阐明该基因的离子转运机制^[62]; Liang 等采用代谢组学技术绘制了玉米盐胁迫下的代谢图谱,结合 GWAS 与 QTL 定位鉴定出脯氨酸合成通路关键基因 (*ZmP5CSI*、*ZmP5CR*) 及 *ZmSOS1* 基因。通过转基因植株验证,揭示这些基因形成的协同调控网络:在盐胁迫下, *ZmSOS1* 介导的 Na^+/H^+ 逆向转运系统与脯氨酸合成通路共同作用,实现胞内离子稳态与渗透调节物质积累^[63]; Zhou 等通过进一步 B73 EMS 突变体筛选获得 *zmsos1-1* 和 *zmsos1-2* 突变体,其盐敏感表型证实了 *ZmSOS1* 在植物耐盐机制中的枢纽地位^[64]; 赵志雄等通过基因克隆,研究蛋白的结构和分析模式,揭示了 *ZmDIR11* 参与了耐盐胁迫的调控模式^[65]。这些都为玉米抗旱育种提供了重要的基因靶点和技术参考。

2.3 分子技术在玉米耐低氮遗传改良中的应用

玉米在生长过程中对氮的需求很高。过量施用氮肥除增加生产成本外,也造成了环境污染问题。提高玉米在低氮环境下的适应性(耐低氮能力)是育种者的重要目标^[66]。低氮耐受性是一种复杂的性状,受到遗传因素、环境因素以及基因型与环境互作的影响^[67]。

Luo 等在低氮条件下利用 MAS 技术发现了 21 个显著诱导低氮耐受性的 QTL,并鉴定出约 30 个候

选基因^[68];He等基于150个重组自交系(RILs)的表型与基因型数据,在高氮(HN)和低氮(LN)环境下分别定位到38个和35个QTL,其中13个QTL在2种氮水平下重叠,表明这些位点可能在不同环境中协同调控相同性状^[69];Noel等通过对410个基因型进行GWAS分析,在低氮条件下筛选出42个与蛋白质含量、淀粉含量、油含量及产量显著相关的SNP,并确定51个候选基因,在CML550/CML504双亲群体中,低氮胁迫下检测到2个籽粒产量相关QTL^[70];Ertiro等利用411份热带玉米自交系与CML539杂交群体,在低氮条件下通过GWAS鉴定出45个显著SNP,其中6个与籽粒产量相关的SNP分布在1号、2号、5号、7号染色体上,共关联到136个候选基因,其中7个SNP与*FIE1*等4个已知基因的功能相关^[71];Belay等整合转录组数据与Meta分析,筛选出耐低氮候选基因,并通过RNA-Seq验证其在氮响应中的表达模式^[72]。进一步利用CRISPR/Cas9基因编辑技术对关键基因进行功能验证,明确其参与耐低氮调控的分子机制,最终通过田间试验评估基因编辑材料在低氮环境中的生长表现与产量性状,证实相关基因的实际应用潜力。

2.4 分子技术在玉米抗病遗传改良中的应用

植物病害是制约作物生长发育及产量形成的主要因素,全球范围内因病害导致的粮食与经济作物产量损失率超过20%。玉米作为重要粮食作物,其病害防控长期依赖化学药剂,但化学防治因环境污染、病原体耐药性增强等问题受到限制,提升作物自身抗性是很好的解决途径,培育抗病品种是当前的主流策略^[73]。传统遗传改良方法因多数农艺性状呈数量遗传特征,难以实现基因型持续优化。为此,现代分子育种技术体系(包括分子标记辅助筛选、回交育种、轮回选择及全基因组选择)结合基因组编辑工具(如CRISPR/Cas9)和全基因组关联分析,已成为抗病玉米品种创制的核心手段。通过筛选与抗性基因紧密连锁的分子标记,可高效实现目标基因的间接选择,显著提高育种效率并产生显著经济价值。

Song等通过对CML、DTMA和CombinedPOP这3个群体共计562个自交系的GWAS分析,鉴定出15个与茎腐病抗性显著关联的SNP位点,其中S1_250295975、S1_251041463和S1_250092554位于稳定遗传区域^[74];Zhang等利用RIL群体结合多环境表型评估,在2号染色体上定位到稳定抗茎腐病

QTL位点qMrdd2^[75];Zhang等通过CRISPR/Cas9技术编辑*CmWAK*基因,显著增强玉米对穗腐病的抗性,同时证实三螺旋转录因子ZmGT-3b通过激活细胞壁增殖相关基因提高抗病性^[76];Zhu等从抗病自交系Y32中克隆主效QTLqRgls2,发现钙依赖性蛋白激酶ZmCPK39通过互作调控下游基因,在灰斑病、北方叶枯病和南方叶枯病的广谱抗性中起核心作用^[77];Du等通过分子MAS鉴定出灰斑病抗性相关QTLqGLS10和qGLS16^[78];Guo等利用高抗与感病亲本构建的RIL群体,定位到赤霉病抗性QTLqFER1和qFER3,并建立基因组选择模型用于抗性预测^[79];Zhao等通过F₂代群体分析鉴定出11个与纹枯病相关QTL,其中2号、6号和10号染色体上的4个QTL表现出环境稳定性^[80];Nair等通过MAS技术将NAI116中的抗霜霉病QTL导入CM139遗传背景,开发出抗病品系,验证了位于第6染色体的一个主效QTL^[81];Tao等揭示*ZmWAKL-ZmWIK-ZmBLK1-ZmRBOH4*模块通过调控活性氧(ROS)信号传导增强抗病性^[82];Zhu等通过叠加9个抗病基因创制高抗材料^[83];Zong等利用CRISPR/Cas9编辑*ZmFR1*及多基因叠加策略实现抗性综合提升^[84];Technow等基于基因组选择(GS)模型显著提高硬质和硬粒玉米品系的抗病性预测精度^[85]。

2.5 分子技术在高淀粉玉米遗传改良中的应用

淀粉是玉米籽粒的主要成分,大约占籽粒重量的70%,是为人类提供充足食物、饲养动物的主要能量来源^[86],通过分子技术了解与玉米淀粉合成相关的生物学过程,对育种过程中提高玉米的淀粉含量有很重要的意义,是提高玉米产量和品质的有力手段^[87]。

近年来,玉米籽粒淀粉相关性状的遗传调控机制研究在多位点解析和分子互作网络层面取得系列进展。Kyu等基于SSR和SNP标记的联合分析,鉴定出6个与直链淀粉含量显著相关的QTL位点(qAmy1-1、qAmy2-1、qAmy3-1、qAmy4-1、qAmy5-1、qAmy7-1),揭示了直链淀粉含量的多基因协同调控特征^[88];Wan等通过GWAS在天然玉米种群中发现SNP位点GRMZM2G085849(M23),它通过直接互作GRMZM2G053764(M2)和间接关联GRMZM2G127632(M4)的分子机制参与淀粉合成通路,成为调控籽粒淀粉积累的关键位点^[89];Zhang等利用重组自交系群体开展多环境QTL定位,鉴定出qSC-1-1、qSC-4-3等主效

QTL,并证实 *Sus1*、*Sus2* 等基因在淀粉合成中的核心作用^[90];Hu 等在多亲本群体中通过联合分析鉴定出 50 个 QTL(含 18 个新位点),其中 qSTA4-2 对应的 *ZmTPS9* 基因通过海藻糖代谢通路调控淀粉含量,敲除该基因可使籽粒淀粉含量和重量同步提升^[91];Liu 等通过 GWAS 在 1、2 号染色体定位到 RMZM2G082816、GRMZM2G450163 和 GRMZM2G128149 共 3 个 SNP 位点,揭示了淀粉合成相关酶活性的多通路协同调控机制^[92];Liu 等的后续研究进一步在 300 个自然群体的玉米自交系中鉴定出 12 个与淀粉颗粒大小显著相关的 QTL 及其候选基因,完善了淀粉品质形成的遗传网络^[93]。

2.6 分子技术在优质蛋白玉米遗传改良中的应用

玉米是牲畜饲料和人类消费的主要谷类作物,玉米胚乳中的赖氨酸和色氨酸含量被认为是决定食品和饲料营养价值的最重要性状之一^[94]。然而,普通玉米由于缺乏这 2 种必需氨基酸,导致其蛋白质含量较低^[95],这极大地限制了必需氨基酸在人类和牲畜中的营养价值,通过用高赖氨酸玉米替代普通玉米,可以在同等重量的基础上维持人和牲畜适当的氨基酸平衡^[96]。

许多人员都在致力于对控制玉米籽粒中氨基酸含量的基因进行研究,其中突变体 Opaque-2 (o2) 相较于正常基因型,其籽粒胚乳中的赖氨酸含量翻倍^[94]。然而,o2 也有其弊端,它会导致玉米籽粒虫害易感性而降低谷物的价值^[97],控制 o2 的等位基因被称为 o2 修饰因子,这种改良的 o2 玉米突变体被称为优质蛋白玉米 QPM^[98],发现更多优势基因并增强对培育优质蛋白玉米品种至关重要^[99];Zhang 等通过对 4 个 DH 群体的遗传分析,成功鉴定出 3 个效应较大的 QTL(qLys1.1、qLys2.1 和 qLys3.1),同时发现多个与赖氨酸合成和代谢途径相关的候选基因,为高赖氨酸玉米育种提供了重要的分子标记^[100];Lemi 通过传统育种方法,结合 Opaque-2 基因和修饰基因,成功开发出硬质籽粒且营养价值高的 QPM 品种,同时通过 QTL 定位与 GWAS 分析显著缩短育种周期,另外分别用普通玉米和 QPM 作为饲料对鸡和猪做了投喂试验,结果表明,使用 QPM 饲料的鸡体重增长速度提高 15%,猪的饲料转化率提高 20%^[101];寻找更多高赖氨酸玉米的新突变一直是科研人员研究热点,直到 Yang 等发现一个隐性突变不透明 16(o16)^[102]。Sarika 等对野生型和 o16 供体系组群进行研究,结果表明,携带 o16o16

的基因型赖氨酸含量和色氨酸含量是普通玉米的近 2 倍^[103];Zhang 等在糯质背景下叠加 o2 和 o16,结果表明,叠加系的赖氨酸含量高于 o2o2 分离个体^[104];Liu 等开发了与胚乳修饰相关的功能性标记 qg27,为 QPM 育种提供了重要的技术支持^[105];倪雪梅等通过对 526 份大胚超高油玉米蛋白测定和 GWAS 分析,找到了多个与高蛋白含量相关的 QTL 位点^[106]。利用分子技术可以明显加快培育优质蛋白玉米品种的育种周期,对玉米育种至关重要。

2.7 分子技术在多维生素和微量元素玉米遗传改良中的应用

玉米在全球范围内参与了牲畜的生产周期^[107]。玉米中富含诸如酚类、类胡萝卜素、花青素、黄酮类化合物等微量元素和植物化学物质,这些成分对人类和畜禽的健康有益^[108]。虽然普通玉米微量元素含量不足,但玉米具有很大的遗传变异性,利用分子技术可以有效地培育出特用的品种^[109],科研人员一直致力于开发富含维生素 A、类胡萝卜素的橙色玉米以及高锌强化玉米的优良品种^[110-111]。分子技术是将多个基因的有利等位基因结合到玉米育种计划中的理想方法,以开发更多杂交种^[112]。

Das 等通过 MAS 成功开发了富含维生素 A、C、E 的玉米品系。研究表明,通过固定 *vte4* (α -生育酚甲基转移酶)、*o2* (不透明 2)、*crtRB1* (β -胡萝卜素羟化酶) (β -胡萝卜素羟化酶) 和 *lcyE* (番茄红素 ϵ 环化酶) 基因的有利等位基因,可以显著提高玉米中的 α -生育酚和 β -胡萝卜素含量,同时保持轮回亲本的优良农艺性状^[113];Prasanna 等成功育成带有 *crtRB1* 和 *lcyE* 基因的富含 proA 的玉米杂交种,使维生素 A 含量提高 2~10 倍^[114];Li 等已鉴定出携带 *vte4* 基因(α -生育酚甲基转移酶)有利等位基因的玉米突变体,其维生素 E 含量比普通玉米高 2~3 倍^[115];Hou 等通过对玉米潜在基因资源的系统挖掘,发现并验证了多个与维生素、酚类化合物和花青素等重要性状相关的基因(*CSN6* 在维生素合成、*HRZ* 在酚类化合物合成、*ZIP8* 在调控玉米酚类化合物积累、*Ant1* 在调控花青素积累中都起到重要作用)^[108];Hindu 等对 923 个热带/亚热带玉米自交系进行了表型鉴定,高密度基因分型技术 (GBS) 进行基因组扫描和 GWAS 分析,共鉴定出 20 个与籽粒锌浓度显著相关的 SNP,例如位于 5、7、9 号染色体上的特定 SNP 对锌浓度的影响尤为显著^[116];

Lung'aho 等通过使用数量性状位点 (QTL) 分析方法和 MAS, 鉴定出玉米籽粒中 3 个与铁浓度 (FeGC) 相关 QTL 和与生物利用率 (FeGB) 相关的 10 个 QTL, 且二者之间无显著相关性^[117]; Xu 等通过整合转录组与代谢组数据, 系统揭示了玉米响应低磷胁迫的分子网络^[22]。这些发现均为玉米强化育种提供了重要的遗传信息, 未来可通过结合传统育种技术和分子标记辅助选择, 开发出具有高生物利用率的维生素和微量元素的玉米品种。

3 未来展望

在遗传基础解析方面, 基于泛基因组学的结构变异分析突破了单一参考基因组的局限, 科研人员尝试将热带和耐旱种质资源进行基因组组装, 成功鉴定了 QTL 的 8.9 kb 功能性 InDel 及抗旱相关的 H⁺ 泵新等位基因^[118-119]。第三代测序技术构建的端粒到端粒完整基因组揭示了超过 1 000 个新基因, 为解析基因组复杂区域的功能元件提供了关键工具^[120], 这些技术的突破推动了遗传定位从单一 SNP 分析向单倍型关联研究的进化, 显著提升了性状预测模型的准确性^[121], 研究模式正在从单基因功能解析向多层级网络构建转变。氮胁迫条件下根生物量调控模块的发现^[122] 以及 CLAVATA - WUSCHEL 信号回路对穗部性状的调控机制^[123], 证实了模块化研究在复杂性状解析中的有效性; 单细胞多组学技术实现了组织异质性的精细解析, 通过构建根尖发育轨迹和胚乳调控网络^[124-125], 揭示了遗传效应在细胞特异性的时空表达模式; GWAS 与单细胞转录组联用技术^[126] 为建立基因型 - 表型关联提供了细胞分辨率的新维度; CRISPR/Cas 系统通过双生病毒载体递送技术实现了多重编辑效率提升^[127], 而 Prime 编辑技术在不引发双链断裂的情况下完成了精准碱基替换^[128]; 合成生物学元件如正交调控系统^[129] 和可编程 CRISPRi 平台^[130] 的建立, 使代谢通路重构和抗逆响应元件的理性设计成为可能; 深度学习驱动的蛋白质从头设计技术^[131] 为光合效率提升等复杂性状改良开辟了新路径, 智能育种体系正通过多源数据融合实现模式升级; 自动化表型平台结合无人机遥感与 3D 点云分析^[132], 实现了田间性状的高通量采集; 基于 ImageNet 级标准化数据集训练的机器学习模型^[133], 可精准预测杂交组合的产量潜力; 微生物组研究揭示了根系微生物群通过外多糖合成和抗氧化机制增强抗盐性的

新机制^[134], 而 mGWAS 鉴定的氮胁迫响应基因^[135], 为整体基因组育种提供了分子靶点。

笔者认为, 未来研究需实现一下突破: 建立跨物种趋同选择基因库, 借鉴玉米 - 水稻 WD40 蛋白的趋同选择机制^[136], 发掘多作物普适性调控模块; 开发时空特异性基因组编辑系统, 利用单细胞图谱精准定位发育阶段特异性的编辑靶点, 构建多组学整合的数字化育种平台, 通过环境响应元件 (ERE) 与表型预测模型的耦合优化, 实现品种特性的智能适配。这些技术突破与系统研究的深度融合, 将推动玉米遗传改良进入可预测设计的新时代。

参考文献:

- [1] Ahmad S, Tang L Q, Shahzad R, et al. CRISPR - based crop improvements: a way forward to achieve zero hunger [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2021, 69(30): 8307 - 8323.
- [2] FAO, UNICEF, WFP and WHO. The state of food security and nutrition in the world 2022: Repurposing food and agricultural policies to make healthy diets more affordable [EB/OL]. (2022 - 07 - 06) [2025 - 03 - 01]. <https://www.who.int/publications/m/item/the-state-of-food-security-and-nutrition-in-the-world-2022>.
- [3] Li H H, Rasheed A, Hickey L T, et al. Fast - forwarding genetic gain [J]. *Trends in Plant Science*, 2018, 23(3): 184 - 186.
- [4] Lau S E, Pua T L, Saidi N B, et al. Combined proteomics and physiological analyses reveal drought and recovery response mechanisms in banana leaves [J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2023, 42(12): 7624 - 7648.
- [5] Li C H, Guan H H, Jing X, et al. Genomic insights into historical improvement of heterotic groups during modern hybrid maize breeding [J]. *Nature Plants*, 2022, 8(7): 750 - 763.
- [6] Tian J G, Wang C L, Chen F Y, et al. Maize smart - canopy architecture enhances yield at high densities [J]. *Nature*, 2024, 632(8025): 576 - 584.
- [7] Luo N, Meng Q F, Feng P Y, et al. China can be self - sufficient in maize production by 2030 with optimal crop management [J]. *Nature Communications*, 2023, 14(1): 2637.
- [8] Kondi'c - špika A, Kobiljski B. Biotechnology in modern breeding and agriculture. In proceedings of the international conference on bioScience: biotechnology and biodiversity - step in the future [C]// The Fourth Joint UNS - PSU Conference, Novi Sad, Serbia, 18 - 20 June 2012.
- [9] 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.
- [10] Tester M, Langridge P. Breeding technologies to increase crop production in a changing world [J]. *Science*, 2010, 327(5967): 818 - 822.
- [11] Collins F S, Green E D, Guttmacher, et al. A vision for the future of

- genomics research[J]. *Nature*,2003,422:835–847.
- [12] Dreher K, Morris M, Khairallah M, et al. Is marker – assisted selection cost – effective compared with conventional plant breeding methods? The case of quality protein maize[M]//Economic and social issues in agricultural biotechnology. UK: CABI Publishing, 2002:203–236.
- [13] 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.
- [14] Wendwessen, T. Advances in molecular techniques for developing drought – tolerant maize(*Zea mays* L.) [J]. *European Journal of Theoretical and Applied Sciences*,2023,1(4):814–822.
- [15] Barman M, Kundu S. Molecular markers and a new vista in plant breeding: a review [J]. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*,2019,8(12):1921–1929.
- [16] Ramlah. Molecular technology in maize(*Zea mays* L.) breeding to be applied the agroforestry system[J]. *Baselang*,2023,3(1):77–82.
- [17] 关淑艳, 费建博, 刘智博, 等. 分子标记辅助选择(MAS) 在玉米抗逆育种中的应用 [J]. *吉林农业大学学报*,2018,40(4):399–407.
- [18] 许加波, 张昕航, 任子龙, 等. 基于 $F_{2,3}$ 的单倍体群体对玉米株高进行 QTL 定位及 GS 选择 [J]. *玉米科学*,2024,32(7):7–13.
- [19] Bankole F, Menkir A, Olaoye G, et al. Genetic gains in yield and yield related traits under drought stress and favorable environments in a maize population improved using marker assisted recurrent selection [J]. *Frontiers in Plant Science*,2017,8:808.
- [20] Zhang N, Zhang B Q, Zuo W L, et al. Cytological and molecular characterization of ZmWAK – mediated head – smut resistance in maize [J]. *Molecular Plant – Microbe Interactions*,2017,30(6):455–465.
- [21] Hamdan M F, Tan B C. Genetic modification techniques in plant breeding: a comparative review of CRISPR/Cas and GM technologies [J]. *Horticultural Plant Journal*,2025,11(5):1807–1829.
- [22] Xu C, Zhang H W, Sun J H, et al. Genome – wide association study dissects yield components associated with low – phosphorus stress tolerance in maize [J]. *Theoretical and Applied Genetics*,2018,131(8):1699–1714.
- [23] Wang J B, Zhou Z K, Zhang Z, et al. Expanding the BLUP alphabet for genomic prediction adaptable to the genetic architectures of complex traits [J]. *Heredity*,2018,121(6):648–662.
- [24] Emma Huang B, Verbyla K L, Verbyla A P, et al. MAGIC populations in crops: current status and future prospects [J]. *Theoretical and Applied Genetics*,2015,128(6):999–1017.
- [25] Sperling E L, Khoury B, Sutton A, et al. Enhancing rigor in quantitative meta – analyses for mindfulness research: a comprehensive guide [J]. *Mindfulness*,2025,16(2):315–331.
- [26] Zhang Z W, Ersoz E, Lai C Q, et al. Mixed linear model approach adapted for genome – wide association studies [J]. *Nature Genetics*,2010,42(4):355–360.
- [27] Fan K J, Ali M, He K H, et al. Genomic analysis of modern maize inbred lines reveals diversity and selective breeding effects [J]. *Science China Life Sciences*,2025,68(2):578–581.
- [28] Nica A C, Dermitzakis E T. Expression quantitative trait loci: present and future [J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London (Series B: Biological Sciences)*, 2013, 368(1620):20120362.
- [29] Gasiunas G, Siksnys V. RNA – dependent DNA endonuclease Cas9 of the CRISPR system: holy grail of genome editing [J]. *Trends in Microbiology*,2013,21(11):562–567.
- [30] Pacesa M, Lin C H, Cléry A, et al. Structural basis for Cas9 off – target activity [J]. *Cell*,2022,185(22):4067–4081. e21.
- [31] Zetsche B, Volz S E, Zhang F. A split – Cas9 architecture for inducible genome editing and transcription modulation [J]. *Nature Biotechnology*,2015,33:139–142.
- [32] Wang P P, Lehti – Shiu M D, Lotreck S, et al. Prediction of plant complex traits via integration of multi – omics data [J]. *Nature Communications*,2024,15(1):6856.
- [33] Vasupalli N, Bhat J A, Jain P, et al. Omics big data for crop improvement: opportunities and challenges [J]. *The Crop Journal*, 2024,12(6):1517–1532.
- [34] Li X T, Ng M K, Cong G, et al. MR – NTD: manifold regularization nonnegative tucker decomposition for tensor data dimension reduction and representation [J]. *IEEE Transactions on Neural Networks and Learning Systems*,2017,28(8):1787–1800.
- [35] Sun Y Y, Li P, Jiang Z H, et al. Feature fusion and clustering for key frame extraction [J]. *Mathematical Biosciences and Engineering*,2021,18(6):9294–9311.
- [36] Han L Q, Zhong W S, Qian J, et al. A multi – omics integrative network map of maize [J]. *Nature Genetics*,2023,55(1):144–153.
- [37] Schuster V, Dann E, Krogh A, et al. multiDGD: a versatile deep generative model for multi – omics data [J]. *Nature Communications*, 2024,15(1):10031.
- [38] Marand A P, Chen Z L, Gallavotti A, et al. A Cis – regulatory atlas in maize at single – cell resolution [J]. *Cell*, 2021, 184(11):3041–3055. e21.
- [39] Chang Y B, Jeremy L, Mark L, et al. A data – driven crop model for maize yield prediction [J]. *Communications Biology*,2023,6:439.
- [40] Kelliher T, Starr D, Su X J, et al. One – step genome editing of elite crop germplasm during haploid induction [J]. *Nature Biotechnology*, 2019,37(3):287–292.
- [41] Varona L, Legarra A, Toro M A, et al. Non – additive effects in genomic selection [J]. *Frontiers in Genetics*,2018,9:78.
- [42] Wang B B, Liu H, Liu Z P, et al. Identification of minor effect QTLs for plant architecture related traits using super high density genotyping and large recombinant inbred population in maize (*Zea mays*) [J]. *BMC Plant Biology*,2018,18(1):17.
- [43] Tang Z, Parajuli A, Chen C J, et al. Validation of UAV – based alfalfa biomass predictability using photogrammetry with fully automatic plot segmentation [J]. *Scientific Reports*, 2021, 11:3336.

- [44] 郑亚妮, 杨婧宇, 李柔柔, 等. 番茄非生物胁迫响应基因研究现状[J]. 江苏农业科学, 2025, 53(4): 1-7.
- [45] Luciana L, Benchimol R. Molecular markers in plant breeding [J]. Journal of Agricultural Science, 2023, 15(3): 1916-19752.
- [46] Manavalan L P, Guttikonda S K, Phan T L S. Unraveling the genetic architecture of abiotic stress tolerance in maize [M]//Hasanuzzaman M, Hakeem K R, Nahar K, et al. Plant abiotic stress tolerance. Berlin: Springer, 2017: 231-255.
- [47] Zhao S, Sun Y, Liu J. Efficient and heritable targeted mutagenesis in maize using the CRISPR/Cas9 system [J]. Plant Biotechnology Journal, 2019, 17(2): 317-321.
- [48] Pace J, Gardner C, Romay C, et al. Genome-wide association analysis of seedling root development in maize (*Zea mays* L.) [J]. BMC Genomics, 2015, 16(1): 47.
- [49] Zaidi P H, Seetharam K, Krishna G, et al. Genomic regions associated with root traits under drought stress in tropical maize (*Zea mays* L.) [J]. PLoS One, 2016, 11(10): e0164340.
- [50] Guo J, Li C H, Zhang X Q, et al. Transcriptome and GWAS analyses reveal candidate gene for seminal root length of maize seedlings under drought stress [J]. Plant Science, 2020, 292: 110380.
- [51] Ma C Y, Zhan W M, Li W L, et al. The analysis of functional genes in maize molecular breeding [J]. Molecular Breeding, 2019, 39(2): 30.
- [52] Liu S X, Qin F. Genetic dissection of maize drought tolerance for trait improvement [J]. Molecular Breeding, 2021, 41(2): 8.
- [53] Zhang F, Wu J F, Sade N, et al. Genomic basis underlying the metabolome-mediated drought adaptation of maize [J]. Genome Biology, 2021, 22(1): 260.
- [54] Castiglioni P, Bell E, Lund A, et al. Identification of *GBI*, a gene whose constitutive overexpression increases glycinebetaine content in maize and soybean [J]. Plant Direct, 2018, 2(2): e00040.
- [55] Xie T Y, Zhang Z Y. Construction of large-scale maize drought resistance gene networks based on multiomics integration and identification of key regulatory factors [J]. Advances in Resources Research, 2025, 5(1): 203-234.
- [56] Xiao Q, Wang G R, Salah Fatouh Abou-Elwafa, et al. Genome-wide identification of HD-ZIP transcription factors in maize and their regulatory roles in promoting drought tolerance [J]. Physiol Mol Biol Plants, 2022, 28(2): 425-437.
- [57] 刘松涛, 蒋超, 史涵博, 等. 玉米 *ZmPOD* 基因克隆、生物信息学分析及功能验证 [J]. 作物杂志, 2025(6): 37-44.
- [58] Hasegawa P M. Sodium (Na^+) homeostasis and salt tolerance of plants [J]. Environmental and Experimental Botany, 2013, 92: 19-31.
- [59] Horie T, Hauser F, Schroeder J I. HKT transporter-mediated salinity resistance mechanisms in *Arabidopsis* and monocot crop plants [J]. Trends in Plant Science, 2009, 14(12): 660-668.
- [60] Schnable J C. Genome evolution in maize: from genomes back to genes [J]. Annual Review of Plant Biology, 2015, 66: 329-343.
- [61] Wang Y Y, Cao Y B, Liang X Y, et al. A dirigent family protein confers variation of Casparian strip thickness and salt tolerance in maize [J]. Nature Communications, 2022, 13(1): 2222.
- [62] Zhang M, Li Y D, Liang X Y, et al. A teosinte-derived allele of an HKT1 family sodium transporter improves salt tolerance in maize [J]. Plant Biotechnology Journal, 2023, 21: 97-108.
- [63] Liang X Y, Liu S Y, Wang T, et al. Metabolomics-driven gene mining and genetic improvement of tolerance to salt-induced osmotic stress in maize [J]. The New Phytologist, 2021, 230(6): 2355-2370.
- [64] Zhou X Y, Li J F, Wang Y Q, et al. The classical SOS pathway confers natural variation of salt tolerance in maize [J]. New Phytologist, 2022, 236: 479-494.
- [65] 赵志雄, 关媛, 王慧, 等. *ZmDIR11* 调控玉米抗盐胁迫机制研究 [J]. 华中农业大学学报, 2025, 44(2): 158-169.
- [66] Noëlle M A H, Richard K, Vernon G, et al. Combining ability and gene action of tropical maize (*Zea mays* L.) inbred lines under low and high nitrogen conditions [J]. Journal of Agricultural Science, 2017, 9(4): 222.
- [67] Mandolino C I, D'Andrea K E, Olmos S, et al. Maize nitrogen use efficiency: QTL mapping in a U.S. dent × Argentine-Caribbean flint RILs population [J]. Maydica, 2018, 63: 17.
- [68] Luo B W, Tang H T, Liu H L, et al. Mining for low-nitrogen tolerance genes by integrating meta-analysis and large-scale gene expression data from maize [J]. Euphytica, 2015, 206(1): 117-131.
- [69] He K H, Chang L G, Dong Y, et al. Identification of quantitative trait loci for agronomic and physiological traits in maize (*Zea mays* L.) under high-nitrogen and low-nitrogen conditions [J]. Euphytica, 2017, 214(1): 15.
- [70] Ndlovu N, Spillane C, McKeown P C, et al. Genome-wide association studies of grain yield and quality traits under optimum and low-nitrogen stress in tropical maize (*Zea mays* L.) [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2022, 135(12): 4351-4370.
- [71] Ertiro B T, Labuschagne M, Olsen M, et al. Genetic dissection of nitrogen use efficiency in tropical maize through genome-wide association and genomic prediction [J]. Frontiers in Plant Science, 2020, 11: 474.
- [72] Belay G, Sinatyehu A, Temesgen C. Review on genetic and breeding for low-N tolerance in maize [J]. Journal of Natural Sciences Research, 2021: 2224-3186.
- [73] 张军刚, 郭海斌, 许海涛, 等. 玉米南方锈病抗性机制及抗病育种研究进展 [J]. 江苏农业科学, 2023, 51(7): 7-14.
- [74] Song J Q, Liu Y B, Guo R, et al. Exploiting genomic tools for genetic dissection and improving the resistance to *Fusarium* stalk rot in tropical maize [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2024, 137(5): 109.
- [75] Zhang W X, Deng S N, Zhao Y, et al. *qMrdd2*, a novel quantitative resistance locus for maize rough dwarf disease [J]. BMC Plant Biology, 2021, 21(1): 307.
- [76] Zhang Q Q, Zhong T, Lizhu E, et al. GT factor *ZmGT-3b* is associated with regulation of photosynthesis and defense response to *Fusarium graminearum* infection in maize seedling [J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 724133.

- [77] Zhu M, Zhong T, Xu L, et al. The *ZmCPK39 - ZmDi9 - ZmPR10* immune module regulates quantitative resistance to multiple foliar diseases in maize [J]. *Nature Genetics*, 2024, 56 (12): 2815 - 2826.
- [78] Du L, Yu F, Zhang H, et al. Genetic mapping of quantitative trait loci and a major locus for resistance to grey leaf spot in maize [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2020, 133 (8): 2521 - 2533.
- [79] Guo Z F, Wang S H, Li W X, et al. QTL mapping and genomic selection for *Fusarium* ear rot resistance using two $F_{2,3}$ populations in maize [J]. *Euphytica*, 2022, 218: 131.
- [80] Zhao M J, Zhang Z M, Zhang S H, et al. Quantitative trait loci for resistance to banded leaf and sheath blight in maize [J]. *Crop Science*, 2006, 46 (3): 1039 - 1045.
- [81] Nair S K, Prasanna B M, Garg A, et al. Identification and validation of QTLs conferring resistance to *Sorghum* downy mildew (*Peronosclerospora sorghi*) and Rajasthan downy mildew (*P. heteropogoni*) in maize [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2005, 110 (8): 1384 - 1392.
- [82] Tao Z, Zhu M, Zhang Q Q, et al. The *ZmWAKL - ZmWIK - ZmBLK1 - ZmRBOH4* module provides quantitative resistance to grey leaf spot in maize [J]. *nature genetics*, 2023, 56 (2): 1 - 12.
- [83] Zhu X, Zhao J F, Abbas H M K, et al. Pyramiding of nine transgenes in maize generates high - level resistance against necrotrophic maize pathogens [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2018, 131 (10): 2145 - 2156.
- [84] Zong Y, Wang Y P, Li C, et al. Precise base editing in rice, wheat and maize with a Cas9 - cytidine deaminase fusion [J]. *Nature Biotechnology*, 2017, 35 (5): 438 - 440.
- [85] Technow F, Bürger A, Melchinger A E. Genomic prediction of northern corn leaf blight resistance in maize with combined or separated training sets for heterotic groups [J]. *Genes Genomics*, 2013, 3: 197 - 203.
- [86] Balter M. Plant science: starch reveals crop identities [J]. *Science*, 2007, 316 (5833): 1834.
- [87] Jeon J S, Ryoo N, Hahn T R, et al. Starch biosynthesis in cereal endosperm [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2010, 48 (6): 383 - 392.
- [88] Kyu J S, Hyeon P, So J J, et al. Association mapping of amylose content in maize RIL population using SSR and SNP markers [J]. *Plants*, 2023, 12 (2): 239.
- [89] Wan W T, Wu Y, Hu D, et al. Genome wide association analysis of kernel nutritional quality in two natural maize populations [J]. *Molecular Breeding*, 2023, 43: 18.
- [90] Zhang X L, Wang M, Zhang C Z, et al. Genetic dissection of QTLs for starch content in four maize DH populations [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 950664.
- [91] Hu S T, Wang M, Zhang X, et al. Genetic basis of kernel starch content decoded in a maize multi - parent population [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2021, 19 (11): 2192 - 2205.
- [92] Liu N, Xue Y D, Guo Z Y, et al. Genome - wide association study identifies candidate genes for starch content regulation in maize kernels [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 1046.
- [93] Liu N, Zhang Z H, Xue Y D, et al. Identification of quantitative trait loci and candidate genes for maize starch granule size through association mapping [J]. *Scientific Reports*, 2018, 8 (1): 14236.
- [94] Planta J, Messing J. Quality protein maize based on reducing sulfur in leaf cells [J]. *Genetics*, 2017, 207 (4): 1687 - 1697.
- [95] Jompuk, C, Cheuchart, P, Jompuk, et al. Improved tryptophan content in maize with opaque - 2 gene using marker assisted selection (MAS) in backcross and selfing generations [J]. *Kasetsart Journal (Natural Science)*, 2011, 45 (4): 666 - 674.
- [96] Tulu D, Azmach G, Tesso B. Perse performance and heterosis of quality protein maize (*Zea mays* L.) inbred lines adapted to mid - altitude sub - humid agro - ecology of ethiopia [J]. *Agricultural and Food Sciences*, 2018, 5: 14 - 26.
- [97] Holding D R, Hunter B G, Klingler J P, et al. Characterization of opaque2 modifier QTLs and candidate genes in recombinant inbred lines derived from the K0326Y quality protein maize inbred [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2011, 122 (4): 783 - 794.
- [98] Wu Y R, Messing J. Proteome balancing of the maize seed for higher nutritional value [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2014, 5: 240.
- [99] Deng M, Li D Q, Luo J Y, et al. The genetic architecture of amino acids dissection by association and linkage analysis in maize [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2017, 15 (10): 1250 - 1263.
- [100] Zhang X L, Wen H T, Wang J, et al. Genetic analysis of QTLs for lysine content in four maize DH populations [J]. *BMC Genomics*, 2024, 25 (1): 852.
- [101] Lemi Y. Review on maize (*Zea mays* L.) breeding methods for improving quality protein and others nutritional traits lemi yadesa [J]. *Journal of Biology, Agriculture and Healthcare*, 2021: 2224 - 3208.
- [102] Yang W P, Zheng Y L, Zheng W T, et al. Molecular genetic mapping of a high - lysine mutant gene (opaque - 16) and the double recessive effect with opaque - 2 in maize [J]. *Molecular Breeding*, 2005, 15 (3): 257 - 269.
- [103] Sarika K, Hossain F, Muthusamy V, et al. Exploration of novel opaque16 mutation as a source for high lysine and tryptophan in maize endosperm [J]. *Indian Journal of Genetics and Plant Breeding (the)*, 2017, 77 (1): 59.
- [104] Zhang W L, Yang W P, Wang M C, et al. Increasing lysine content of waxy maize through introgression of opaque - 2 and opaque - 16 genes using molecular assisted and biochemical development [J]. *PLoS One*, 2013, 8 (2): 1 - 10.
- [105] Liu H J, Shi J P, Sun C L, et al. Gene duplication confers enhanced expression of 27 - kDa γ - zein for endosperm modification in quality protein maize [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2016, 113 (18): 4964 - 4969.
- [106] 倪雪梅, 胡玉兰, 李旭, 等. 大胚高油玉米籽粒蛋白质含量相关 QTLs 定位研究 [J]. *分子植物育种*, 2024: 1 - 6 (2024 - 03 - 07) [2025 - 03 - 01]. <https://link.cnki.net/urlid/46.1068.S.20240305.1751.018>.

- [107] Tanumihardjo S A, McCulley L, Roh R, et al. Maize agro – food systems to ensure food and nutrition security in reference to the Sustainable Development Goals[J]. *Global Food Security*, 2020, 25:100327.
- [108] Hou Q C, Zhang T Y, Sun K T, et al. Mining of potential gene resources for breeding nutritionally improved maize [J]. *Plants*, 2022, 11(5):627.
- [109] Reynolds M, Borrell A, Braun H, et al. Translational research for climate resilient, higher yielding crops [J]. *Crop Breeding, Genetics and Genomics*, 2019, 1(2):e190016.
- [110] Pixley, K, Natalia P R, Raman Babu, et al. Biofortification of maize with provitamin A carotenoids[M]//Carotenoids in human health. Totowa; Humana Press, 2012:271 – 292.
- [111] Andersson M S, Saltzman A, Virk P S, et al. Progress update: crop development of biofortified staple food crops under Harvestplus [J]. *African Journal of Food, Agriculture, Nutrition and Development*, 2017, 17(2):11905 – 11935.
- [112] Yadava D K, Hossain F, Mohapatra T. Nutritional security through crop biofortification in India: status & future prospects [J]. *The Indian Journal of Medical Research*, 2018, 148(5):621 – 631.
- [113] Das A K, Gowda M M, Muthusamy V, et al. Development of maize hybrids with enhanced vitamin – E, vitamin – A, lysine, and tryptophan through molecular breeding [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12:659381.
- [114] Prasanna B M, Palacios – Rojas N, Hossain F, et al. Molecular breeding for nutritionally enriched maize: status and prospects [J]. *Frontiers in Genetics*, 2020, 10:1392.
- [115] Li Q, Yang X H, Xu S T, et al. Genome – wide association studies identified three independent polymorphisms associated with α – tocopherol content in maize kernels [J]. *PLoS One*, 2012, 7(5):e36807.
- [116] Hindu V, Palacios – Rojas N, Babu R, et al. Identification and validation of genomic regions influencing kernel zinc and iron in maize [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2018, 131(7):1443 – 1457.
- [117] Lung'aho M G, Mwaniki A M, Szalma S J, et al. Genetic and physiological analysis of iron biofortification in maize kernels [J]. *PLoS One*, 2011, 6(6):e20429.
- [118] Yang N, Liu J, Gao Q, et al. Genome assembly of a tropical maize inbred line provides insights into structural variation and crop improvement [J]. *Nature Genetics*, 2019, 51(6):1052 – 1059.
- [119] 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.
- [120] Chen J, Wang Z J, Tan K W, et al. A complete telomere – to – telomere assembly of the maize genome [J]. *Nature Genetics*, 2023, 55(7):1221 – 1231.
- [121] Hufford M B, Seetharam A S, Woodhouse M R, et al. De novo assembly, annotation, and comparative analysis of 26 diverse maize genomes [J]. *Science*, 2021, 373(6555):655 – 662.
- [122] Wang R F, Zhong Y T, Han J N, et al. NIN – LIKE PROTEIN3.2 inhibits repressor Aux/IAA14 expression and enhances root biomass in maize seedlings under low nitrogen [J]. *The Plant Cell*, 2024, 36(10):4388 – 4403.
- [123] Liu L, Gallagher J, Arevalo E D, et al. Enhancing grain – yield – related traits by CRISPR – Cas9 promoter editing of maize CLE genes [J]. *Nature Plants*, 2021, 7(3):287 – 294.
- [124] Ortiz – Ramfrez C, Guillotin B, Xu X S, et al. Ground tissue circuitry regulates organ complexity in maize and *Setaria* [J]. *Science*, 2021, 374(6572):1247 – 1252.
- [125] Yuan Y, Huo Q, Zhang Z R, et al. Decoding the gene regulatory network of endosperm differentiation in maize [J]. *Nature Communications*, 2024, 15(1):34.
- [126] Marand A P, Jiang L G, Gomez – Cano F, et al. The genetic architecture of cell type – specific cis – regulation in maize [J]. *Science*, 2025, 388(6744):eads6601.
- [127] Lorenzo C D, Kevin D, Denia H, et al. BREEDIT: a multiplex genome editing strategy to improve complex quantitative traits in maize [J]. *Plant Cell*, 2023, 35:218 – 238.
- [128] Qiao D X, Wang J Y, Hu M H, et al. Optimized prime editing efficiently generates heritable mutations in maize [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2023, 65(4):900 – 906.
- [129] Belcher M S, Vuu K M, Zhou A, et al. Design of orthogonal regulatory systems for modulating gene expression in plants [J]. *Nature Chemical Biology*, 2020, 16(8):857 – 865.
- [130] Khan M A, Herring G, Zhu J Y, et al. CRISPRi – based circuits to control gene expression in plants [J]. *Nature Biotechnology*, 2025, 43:416 – 430.
- [131] Kortemme T. *De novo* protein design: From new structures to programmable functions [J]. *Cell*, 2024, 187(3):526 – 544.
- [132] Wang B T, Yang C H, Zhang J, et al. IHUP: an integrated high – throughput universal phenotyping software platform to accelerate unmanned – aerial – vehicle – based field plant phenotypic data extraction and analysis [J]. *Plant Phenomics*, 2024, 6:164.
- [133] Deng J, Dong W, Socher R, et al. ImageNet: a large – scale hierarchical image database [C]//2009 IEEE Conference on Computer Vision and Pattern Recognition. June 20 – 25, 2009, Miami, FL, USA. IEEE, 2009:248 – 255.
- [134] Ali B, Hafeez A, Afridi M S, et al. Bacterial – mediated salinity stress tolerance in maize (*Zea mays* L.): a fortunate way toward sustainable agriculture [J]. *ACS Omega*, 2023, 8(23):20471 – 20487.
- [135] He X M, Wang D N, Jiang Y, et al. Heritable microbiome variation is correlated with source environment in locally adapted maize varieties [J]. *Nature Plants*, 2024, 10(4):598 – 617.
- [136] 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.