

# 从头驯化：作物品种设计与培育的新方向

简六梅<sup>1,2</sup>, 肖英杰<sup>1,2</sup>, 严建兵<sup>1,2</sup>

1. 华中农业大学, 作物遗传改良全国重点实验室, 武汉 430070
2. 湖北洪山实验室, 武汉 430070

**摘要:** 全球气候变化对农业生产带来了巨大挑战。在农业投入减少的前提下如何保障粮食生产持续稳步增长, 满足人们吃饱、吃好的需求是亟需考虑的问题。培育高产、稳产、绿色、营养的新型作物品种仍然是解决该挑战的有效措施之一。作物新品种的培育高度依赖育种材料遗传多样性的拓宽和育种技术的创新。从头驯化是一种作物品种创新的全新育种策略, 以具有某些优异性状的未驯化、半驯化植物作为底盘物种, 通过农艺性状重新设计和驯化基因导入实现野生植物快速驯化, 从而满足人类多样化需求。本文回顾了作物驯化、遗传改良历程, 阐明了丰富作物多样性的必要性, 强调野生植物丰富的遗传多样性对于拓展作物重新设计空间的重要价值, 提出育种策略革新是加速作物育种的关键, 探讨了通过从头驯化快速培育新型作物品种的可行性和发展前景。

**关键词:** 从头驯化; 野生资源; 作物多样性; 新型作物

## *De novo* domestication: a new way for crop design and breeding

Liumei Jian<sup>1,2</sup>, Yingjie Xiao<sup>1,2</sup>, Jianbing Yan<sup>1,2</sup>

1. National Key Laboratory of Crop Genetic Improvement, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China
2. Hubei Hongshan Laboratory, Wuhan 430070, China

**Abstract:** The impending global climate change presents significant challenges to agricultural production. It is imperative to find approaches to ensure sustained growth in food production while reducing agricultural input, in order to meet the needs of worldwide people for nutritious food supply. One of the effective strategies to address this challenge is still the development of new crop varieties with high yield, stable yield, environmental friendliness and rich nutrition. The creation of new crop cultivars depends largely on the expansion of genetic resources and the innovation of breeding techniques. *De novo* domestication is an innovative breeding strategy for developing new crop varieties. It involves utilizing undomesticated or semi-domesticated plants with desirable traits as founder species for breeding. The process involves rapid domestication of wild plants through the redesign of agronomic traits and the introduction of domestication genes to meet diverse human needs. In this review, we overview the history of crop domestication and genetic improvement, clarify the necessity of enriching crop diversity, and emphasize the significance of wild plants' genetic diversity in expanding the scope for crop redesign. Breeding strategy innovation is the key to accelerate crop breeding. We also discuss the feasibility

收稿日期: 2023-07-19; 修回日期: 2023-08-30; 网络发布日期: 2023-09-04

基金项目: 国家重点研发计划资助项目(编号: 2022YFF1003400)资助[Supported by the National Key R&D Program of China (No. 2022YFF1003400)]

作者简介: 简六梅, 博士研究生, 专业方向: 作物遗传育种。E-mail: liumjian@webmail.hzau.edu.cn

通讯作者: 严建兵, 博士, 教授, 研究方向: 玉米基因组学和分子育种。E-mail: yjianbing@mail.hzau.edu.cn

DOI: 10.16288/j.ycz.23-194

and prospects of rapid developing new crops through *de novo* domestication.

**Keywords:** *de novo* domestication; wild resources; crop diversity; novel crop varieties

《汉书·酈食其传》有云：“王者以民为天，而民以食为天”。粮食供给直接决定人类社会的发展进程。距今约 20 万年前，现代人类在非洲起源，依赖渔猎和采集的方式实现粮食供给。这种生产模式能养活的人口十分有限，不超过 500 万<sup>[1]</sup>。约 1 万年前，世界粮食生产开始向农耕模式过渡。这期间全球人口增长了 800 倍以上，且人口增长曲线上的每一个拐点都与农业文明革新换代的时间点高度重合<sup>[1-3]</sup>。到 2022 年，现代农业满足了世界超过 80 亿人口的生存(<https://www.worldometers.info/>)。良种是农业发展的核心，人类最早的品种创新可以追溯到作物驯化。距今约 12,000 年前，人类开始有意识的驯化作物和驯养动物。距今约 10,000~5000 年前是作物驯化的黄金时期，人类先祖驯化了目前主要粮食作物、豆类作物和根茎类作物<sup>[1]</sup>。距今约 4000 年前这些主要作物基本都完成了驯化<sup>[4,5]</sup>。由于对野生谷物有意识地种植和驯化(domestication)活动，人类正式进入原始农业时代<sup>[5,6]</sup>。

植物驯化指人类通过改造野生植物，创造一种新的植物形态以满足自身需求的过程<sup>[4]</sup>。野生植物的驯化发生之前需要经历采集、食用和栽培阶段<sup>[7]</sup>。在进入农业社会之前，早期智人采集和食用的植物物种约有 7000 个<sup>[8,9]</sup>。野生植物在被驯化的过程中逐步发生不同程度的、多样化的表型变异，转变为半驯化(semi-domesticated)和完全驯化的(fully domesticated)植物<sup>[4,7]</sup>。后者相比于其野生祖先种在遗传和形态结构上产生明显的不同，不再适应非人工栽培环境。目前约 2500 个可食用植物物种经历了某种程度的驯化，其中只有约 250 种被完全驯化<sup>[8,10]</sup>，15 个主要物种提供了全球 70% 的卡路里供给<sup>[11]</sup>。这表明极少数主要作物物种养活了全球大多数人口。据报道，近 50 年来，全球粮食供应越来越集中于水稻(*Oryza sativa* L.)、玉米(*Zea mays* L.)和小麦(*Triticum aestivum* L.)等少数作物，粮食物种相似度增加了 35.7%<sup>[12]</sup>。作物多样性的匮乏以及全球粮食供给的物种集中化、单一化导致农业生产对病虫害等生物胁迫和冷热旱涝等非生物胁迫的耐受力 and 适应性降

低，是威胁世界粮食安全的重大隐患之一<sup>[12,13]</sup>。因此，扩充作物群体的多样性是未来作物育种重要方向之一<sup>[13,14]</sup>。

作物驯化是一个漫长的过程。考古学证据表明，驯化表型在作物中产生并固定需要经历长达上千年<sup>[5,15]</sup>。例如一粒小麦(*Triticum monococcum* L.)的小穗不落粒比率从约 22% 增长至约 95% 用了 3000 年以上，水稻不落粒表型的固定也用了超过 2500 年<sup>[16]</sup>。理论上超过 20 代即可实现特定性状形态从野生种到栽培种的转变<sup>[11,17]</sup>。而目前报道的驯化表型产生和固定所耗费的实际时间远远超过了理论值。究其原因，作物驯化是一个受到野生植物本身、农业生态环境和人类活动等多方因素共同调控的复杂过程<sup>[5,15]</sup>。作物驯化也是一个人工选择和自然选择共同调控的过程，其间所经受的人工选择并非都是经过深思熟虑的、强烈的选择。尤其是那些新石器时代的早期栽培物种，它们更多地受到自然选择(natural selection)或者早期智人无意识的选择(unconscious selection)<sup>[15]</sup>。完成驯化之所以需要长达几千年的时间是因为局限于农业理论、育种技术的发展。驯化进程缓慢更多归因于认识的局限性，而非是有限的驯化基因间的上位性互作或单个位点效应过低等遗传因素<sup>[18]</sup>。作物也并非一直按照从野生种向栽培种转变的方向进化。近年来水稻、大麦(*Hordeum vulgare* L.)和小麦中的基因组学研究证实了作物栽培种也会发生去驯化(de-domestication)，即重新野化(feralization)，变为野生种，并且去驯化可能伴随驯化过程同时发生<sup>[19]</sup>。这为作物驯化时间远超理论值提供了另一种解释，也暗示了通过提升人工选择的精准度提升作物驯化效率的可能性。

根据育种底盘材料的不同可将作物育种历程分为驯化和改良 2 个阶段<sup>[20-22]</sup>，两者的底盘材料分别是未驯化、半驯化的野生植物群体和现代栽培作物群体<sup>[3,23]</sup>。这也代表了作物品种创新的 2 个主要方向：即通过遗传改良提高原有作物栽培群体的生产力或通过驯化新的作物增加作物多样性。近年来，扩充作物多样性的重要性在逐步提升<sup>[24]</sup>。未来作物需要

适应更加可持续的生产方式、更加多变的气候环境, 需要更高、更稳定的产量, 需要更加丰富、多样化的营养。这显然难以通过常规育种手段在短时间内实现, 因此需要发展新的育种策略。近年来, 重新设计和快速驯化野生植物已成为新型作物品种培育的新兴策略, 是讨论的热点方向。作物快速驯化也可根据底盘物种的不同细分为已有作物栽培种野生近缘种的再驯化(re-domestication)和其他野生植物的从头驯化(*de novo domestication*)<sup>[2,3,25~30]</sup>(图 1A)。作物快速驯化的意义是在保留野生品种耐逆、抗病等优异性状的同时精准改良产量、品质等性状, 快速创制新作物品种<sup>[31~33]</sup>(图 1B)。

本文综述了未来农业面临的挑战, 阐明了培育新型作物、提高作物多样性的紧迫性, 回顾了作物育种历程及其对农业发展的贡献, 强调创新育种策略必要性。从头驯化作为一种全新的育种策略, 在作物品种创新方面具有不容忽视的价值。本文分析了作物快速驯化案例, 探讨了从头驯化途径的可行性、技术瓶颈以及未来的发展前景。

## 1 未来农业亟需新型作物品种

直到今天, 全球“零饥饿”仍未实现, 世界粮食生产仍存在着地域性、阶段性的供给不足。2050 年全球人口预测将高达 96 亿<sup>[34]</sup>, 随着人均每日食物需求量的增长<sup>[2]</sup>, 世界粮食总需求量将达到历史新高。这对未来半个世纪内的农业生产提出了新挑战。世界粮食生产主要依靠 3 个源动力维持增长: (1)耕地面积的持续扩张; (2)化肥、农药等化工产品的使用, 农业机械化等栽培技术体系的持续革新; (3)作物品种的持续改良。

要保障未来农业用地, 可以另辟蹊径利用边际土地。边际土地指那些地形、土壤条件差, 水、热等资源局限的土地, 这些土地因为存在酸、盐、碱、贫瘠或者干旱等非生物胁迫限制作物生长导致农业产能低下<sup>[35]</sup>。以我国为例, 若能开发利用 11.7 亿亩边际土地, 将有效填补当前的耕地缺口<sup>[35]</sup>。另一个“扩充耕地”的途径是发展室内农业, 即利用垂直室内农场和温室进行农业生产活动<sup>[36~38]</sup>。室内农业

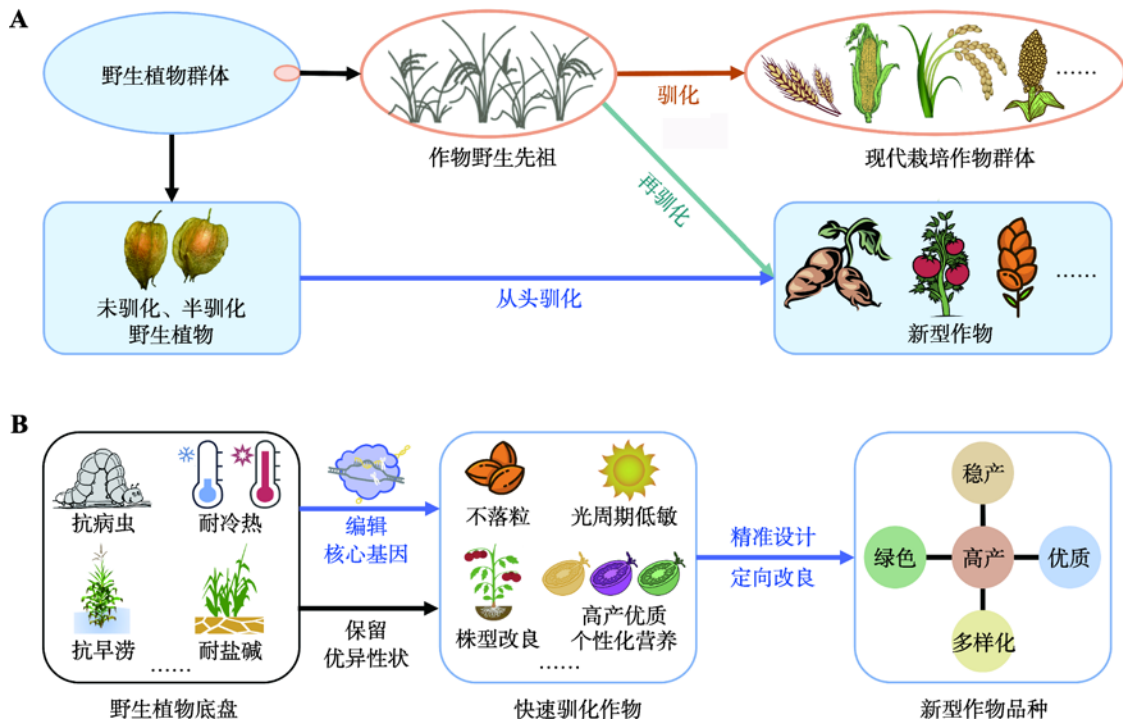


图 1 从头驯化创制新型作物模式图

Fig. 1 Schematic diagram of *de novo domestication* to create new crops

A: 现代栽培作物群体由野生植物驯化而来, 将其野生祖先和其他野生植物直接作为育种底盘进行重新设计、快速驯化的过程分别称为“再驯化”和“从头驯化”; B: 从头驯化路径。

可以在城市内楼房中运行,能拓宽农业用地的边界,提升单位面积土地的产能。不过相比于传统农业,室内农业有严格的空间限制,目前只适合种植部分蔬菜和草本植物<sup>[38]</sup>。为了解决耕地总量不足的问题,未来新型作物品种需要能够适应高强度土壤逆境胁迫或者局限的室内栽培环境。

自第一次绿色革命开始以来,世界粮食总量的增长高度依赖水、肥和农药等农业资源的投入。1950~1984 年的数据显示,全球粮食总量在 30 年间增加了 2.5 倍。代价是农业资源的投入增加了约 50 倍<sup>[39]</sup>。过去几十年,农业资源投入持续增加:氮肥、磷肥和钾肥用量在过去 60 多年里分别增长了 8 倍、3 倍和 1.25 倍以上,农药用量在过去 30 年里翻了一番。尽管如此,全球粮食总产的增长仍然变缓<sup>[2]</sup>。过去化肥、农药等化工产品的滥用给地球生态环境带来了巨大的负担。全球变暖导致降雨分布不均,水涝、干旱、破坏性的热浪等极端灾害随之发生,造成作物大面积减产<sup>[40,41]</sup>。极端天气的发生频率仍在增加,干旱的爆发速度在过去 64 年间显著增加,伴随高温热浪的“骤旱”灾难正在扩展至全球绝大多数陆地区域<sup>[42]</sup>。此外,未来农业还必须应对自然资源短缺的挑战。以淡水为例,预计可用水资源到 2050 年将会减少 40%<sup>[43]</sup>。为了应对这些挑战,未来作物品种需要具备资源节约、绿色环保、气候适应的基础特征,并能够在减少农业资源投入的情况下保障粮食产量。

随着生活水平提高,饮食结构整体由传统谷物、蔬菜为主的素食型结构转变为更多精制脂肪、肉类、油类的杂食型结构<sup>[44]</sup>。一方面,更多蛋白质需求意味着更大的农业生产压力。这是因为目前蛋氨酸、赖氨酸、色氨酸等必需氨基酸主要从动物中获取<sup>[45,46]</sup>,而动物蛋白的转化效率很低,只有约 3%~17%<sup>[47]</sup>。另一方面,人们对于农产品安全、外观、风味以及营养等方面的需求逐渐向多元化和个性化发展<sup>[13,44]</sup>。因此,未来作物品种也需要包含更优异、更多元的营养、风味和品质。综上所述,世界粮食总产的成倍增长离不开农业生产方式的革新,离不开作物品种的更新换代。未来的新型作物品种需要同时满足高产、优质、绿色、高效以及多样化的需求,这就需要整合利用农业大数据、生物技术和智能装备等技术的新育种策略。

## 2 野生植物是提升作物品种创新潜力的重要资源

目前世界粮食生产主要依赖少数农作物的少数高产品种<sup>[48,49]</sup>。在第一次绿色革命前,印度种植了约 3000 个水稻品种,现在广泛种植的品种只有 10 个<sup>[50]</sup>。主栽品种单一化导致农业生产极易受气候变化和植物病虫害爆发的影响,造成作物减产和绝收的风险飙升<sup>[8,40]</sup>。

现代作物栽培群体在驯化、改良过程中因遗传瓶颈效应丢失了大量的遗传多样性<sup>[4,17,51,52]</sup>。据估计,现代作物栽培群体只有野生物种基因库中遗传多样性的约 6%<sup>[53]</sup>。不同物种中遗传多样性下降的趋势相似,下降的程度却大不相同<sup>[54]</sup>。以种群核苷酸多样性  $\pi$  值为表征来看:与野生祖先相比,玉米、黄瓜 (*Cucumis sativus* L.)、大豆 (*Glycine max* L.) 和番茄 (*Solanum lycopersicum* L.) 的遗传多样性分别下降了约 17%<sup>[55]</sup>、60%<sup>[56]</sup>、64%<sup>[57]</sup> 和 70%<sup>[58]</sup> 不等。同一物种的不同亚种之间  $\pi$  值的下降程度也不同<sup>[51]</sup>:与野生祖先相比,粳稻、籼稻两个亚洲栽培稻亚种分别丧失了约 80%、47% 的遗传多样性<sup>[59]</sup>,非洲稻则下降了约 46%<sup>[60]</sup>。在全基因组层面中性基因 (neutral genes) 的核苷酸多样性因遗传瓶颈效应而整体降低,在受选择的区段遗传结构多样性的降低更为剧烈<sup>[4,17,51,52]</sup>。不同作物物种受到自然选择和人工选择的程度各有不同。玉米和水稻基因组中受选择的区段分别占比约 3.3% 和约 15%,其间包含受选择的基因数目分别为 3163 个和 18,755 个<sup>[61]</sup>。另一个限制现有作物育种潜力的因素是连锁累赘<sup>[62]</sup> 导致的有害变异的富集<sup>[63]</sup>。大多数栽培作物比其野生祖先包含更多的有害变异,且不同物种中有害变异积累的程度不同。玉米基因组中比其野生祖先多积累了 10%~30% 的有害变异,水稻中这一比值只有 3%~4%<sup>[51]</sup>。总括而言,遗传多样性的下降和有害变异的富集是现有作物群体遗传改良和新品种培育的两大限制因子<sup>[8]</sup>。

野生植物具备丰富的遗传变异,能显著扩大未来作物品种的设计空间<sup>[13,64,65]</sup>。首先,野生植物具备被培育为气候适应型作物的天然优势<sup>[66]</sup>。现有作物群体在长期适应人工辅助栽培环境的过程中丢失

了大量抗逆性相关的基因<sup>[67]</sup>。野生植物群体则依靠个体适应性和群体内部的遗传多样性在复杂的自然环境中生存, 保留了丰富的适应性, 包括对于冷热、干旱等环境胁迫的耐逆性, 对病原菌等生物胁迫的抗性以及高效的水分利用效率等<sup>[68]</sup>。这使得野生植物具备特殊的育种潜力, 例如那些被忽视的豆科植物或固氮植物可能被培育成新型耐逆品种<sup>[69]</sup>, 在贫瘠的边际土地上实现高效产能<sup>[35,70]</sup>。同时, 野生植物往往保留了作物在长期育种过程中丢失掉的品质相关的基因<sup>[71]</sup>, 如颜色、香味、口感、风味等性状<sup>[72]</sup>; 或者蛋白、油份含量等营养性状相关的基因<sup>[53,73,74]</sup>。此外, 很多半驯化、未驯化的野生植物已经适应了当地的生态位, 有望被快速驯化成为本土作物服务于当地农业的发展<sup>[8,24]</sup>。总之, 野生植物可以作为现有作物匮乏的重要补充, 提升作物品种创新潜力。

### 3 从头驯化: 直接驯化野生植物, 培育新型作物品种

#### 3.1 从头驯化是加速野生植物利用的新策略

早在 20 世纪, 野生植物就被指出能够提升作物育种潜力, 扩大作物品种设计空间<sup>[75]</sup>。传统利用野生植物的方法是渗入育种, 即通过杂交将野生植物基因或染色体区段导入作物基因组实现目标性状的渗入。该策略已成功应用于作物产量、抗性和其他适应性性状的改良, 根据杂交亲本不同可被分为 4 类<sup>[64,67,76]</sup>: (1)同一物种不同亚种之间的渗入, 例如通过将籼稻的 *Gn1* 位点和 *sd1* 基因聚合渗入原有粳稻品种创制矮秆高产的新粳稻品种<sup>[77]</sup>; (2)从农家种向栽培种的渗入, 例如通过将水稻农家种的耐涝位点 *SUB1* 导入其栽培种培育耐淹品种<sup>[78]</sup>; (3)从野生种向栽培种的渗入, 例如通过导入野生番茄的 *Brix9-2-5* 区段提升其栽培种的产糖量<sup>[79]</sup>以及通过野生马铃薯抗病基因的渗入创制马铃薯晚疫病抗病品种<sup>[80]</sup>; (4)从野生植物向栽培作物的渗入, 例如通过导入大赖草 (*Leymus racemosus*) 的染色体臂 T3BL.3Ns<sup>b</sup>S 实现栽培小麦低氮适应性的获得<sup>[81]</sup>。渗入育种存在 2 个主要瓶颈<sup>[67,75]</sup>: 一是杂交困难, 栽培作物与野生植物的物种隔离或与野生近缘种的杂

交不亲和(包括但不限于杂种 F<sub>1</sub> 不育, 分离后代不育等)都会阻碍渗入育种的展开; 二是重组困难, 物种间有限的染色体重组增加了打破非目标或者有害性状与目标性状紧密连锁的难度。总之传统方法对野生植物优异基因资源的利用十分有限, 且只能由野生植物向栽培作物单向渗入。此外, 野生资源的利用也受到基因组匮乏、功能基因组解析不足以及遗传操作困难等因素的限制<sup>[82]</sup>。

从头驯化是一种全新的育种策略, 创新性地将野生植物直接作为育种底盘, 通过驯化基因的直接导入快速创制新作物<sup>[11,31]</sup> (图 1)。从头驯化的优越性体现在 2 个方面。首先, 能够提升作物品种创新潜力, 野生植物能够弥补现有作物的不足, 直接被作为底盘材料在保留原有耐逆、抗病、营养、风味等优异性状的同时改良其他性状, 发展新品种。其次, 能够加速育种进程, 通过先验知识驱动, 充分利用已明确功能的驯化基因及其调控网络, 提高作物驯化设计的精确度和表型的可预测性; 同时, 应用以基因编辑、合成生物学等高效的遗传操作技术, 能够在规避杂交或重组瓶颈的同时提高基因操作的靶向性, 进一步缩短育种周期。从头驯化的 3 个必要技术条件是具备优异性状的野生种质, 已知功能的驯化基因和精准、高效的遗传操作手段<sup>[25]</sup>。目前相关技术还存在局限性, 应用仍处于初步阶段, 突破技术瓶颈是未来实现从头驯化的关键要素<sup>[83]</sup>。从头驯化候选物种的筛选标准包括有无优异性状、基因组大小、是否组装以及遗传转化的难易等, 据此已提名了超过 30 个半野生、野生植物<sup>[8,11,70]</sup>和超过 200 个现有作物的野生近缘种<sup>[11]</sup>。过去 30 年, 基因组、转录组、代谢组等多种组学技术的发展加速了对作物高产、优质等重要农业性状的解析, 克隆了一批作物驯化、重要农艺性状改良相关的基因, 并初步解析相关分子调控网络<sup>[21,51]</sup>。这些明确功能的基因是作物性状重新设计的重要靶点。现有作物快速驯化案例均是对功能明确的基因在目标物种中同源基因的靶向编辑<sup>[84-88]</sup>, 这依赖高效的遗传转化<sup>[89]</sup>和基因编辑<sup>[90]</sup>技术。未来对现有作物的改良或者从头驯化野生植物都需要实现无基因型限制的、高效的遗传转化和基因编辑<sup>[20,89]</sup>。将精准的遗传操控技术与分子标记辅助育种、高通量表型组以及快速育种等技术

的有机结合是加速新型作物培育的关键<sup>[20,21]</sup>。

### 3.2 从头驯化的实现亟需对新兴育种手段的应用

作物育种策略的革新集中在 3 个主要方面: 扩大可供选择的基因池大小, 提升操作基因或 DNA 的精度以及增加人工选择的通量、速度。由此可大致将作物育种历史人为分成 4 个阶段<sup>[11,91]</sup>。作物育种初期经历了相当长一段时间的经验选择或者说表型选择阶段(约 10,000 年前~至今): 此阶段人工选择主要依据株型, 籽粒大小、颜色等肉眼可见的表型; 因为可供选择的遗传变异主要是自然变异, 所以育种潜力受限于可供选择的物种数量和种内遗传多样性<sup>[11,91,92]</sup>。第二阶段是杂交育种阶段(约 1760 年~至今): 随着遗传学和育种理论的发展, 杂种优势和遗传重组规律开始被应用于作物育种。将不同亲本的交配组合设计与表型筛选相结合可以实现双亲有利表型的针对性组合。例如引领了第一次绿色革命的矮秆高产品种是通过将 *sd1* 和 *rht1* 的特定变异分别导入水稻和小麦的优良品系中创制而来<sup>[48]</sup>。受益于杂种优势的利用, 玉米产量在 100 年间增长了 3 倍以上<sup>[92]</sup>。第三阶段是分子育种阶段(1980~至今): 标志性技术是分子标记辅助育种、基因组选择、诱变育种和转基因育种等<sup>[21,91,92]</sup>。随着对基因型与表型间调控关系认知的深入, 基因组数据和分子标记开始广泛应用于辅助表型选择。DNA 诱变和转基因技术使可供育种选择的遗传变异更加丰富, 使育种摆脱了对于自然变异的依赖。DNA 诱变技术通过物理、化学诱变在全基因组范围内产生大量的随机突变, 供育种筛选利用<sup>[93]</sup>。转基因技术可以突破物种间的生殖隔离, 定向导入目标基因, 提升了优良性状改良的针对性和效率<sup>[94]</sup>。不过, 随机诱变往往不利突变较多, 且外源 DNA 片段在受体基因组中的整合仍然随机。第四阶段是设计育种阶段(2010~至今): 以未来农业的需求为导向对目标性状进行重新设计, 通过基因编辑、合成生物学等精准高效的遗传操作手段实现新型作物品种的快速培育<sup>[25,39]</sup>。此外, 缩短每一个世代的生长周期也是缩短育种周期的有效方式。例如通过人工控制光照、温度等条件加速植物光合作用和开花, 缩短生长周期, 称之为快速育种策略<sup>[23]</sup>。这种策略的优势在于并无基因型限制且

可以和上述的杂交、诱变、转基因以及基因编辑育种中的任意一种策略叠加, 进一步加速育种进程。

从头驯化并不局限于某一种技术, 其核心是直接利用野生植物的优异性状。虽然野生植物初步驯化是通过基因编辑等技术直接将目标性状导入野生植物中快速实现的, 但是这些驯化材料离真正的新型作物品种仍有距离<sup>[84-88]</sup>。因此, 还需要辅以传统的杂交、诱变、转基因、分子标记辅助育种、基因组选择以及快速育种等技术进行进一步改良<sup>[3,11,30,39,95]</sup>(图 1B)。

### 3.3 从头驯化的快速实现需要对核心基因的靶向编辑

虽然野生植物本身的形态千差万别且各自的驯化过程独立发生, 但是不同作物的驯化表型存在共性。整体上偏向于保留那些对人类有利的性状: 例如去除种子的落粒性、休眠性, 转变为直立的、更紧凑强壮的株型, 以便更适应统一的栽培收获; 或者增加种子、果实的大小以增加产量等。这些表型被统称为驯化综合表征或驯化综合征(domestication syndrome)<sup>[4,96]</sup>。严格来说, 驯化综合征特指栽培作物野生祖先或现存野生近缘种与地方农家种之间的表型差异<sup>[16,17]</sup>。这种表型差异一般具有非连续性, 且两个群体间的性状遗传差异显著大于地方品种内部的差异<sup>[54,97]</sup>。物种特异性的驯化表型也同时存在<sup>[54]</sup>: 例如同样是增加产量, 谷类作物水稻更侧重籽粒数目的增加<sup>[98]</sup>, 而果蔬类作物番茄则主要是靠果实尺寸的增大<sup>[99]</sup>。

驯化综合征被证实由少数甚至单个主效基因位点调控<sup>[4,70]</sup>, 这些调控野生植物到作物关键形态转变的基因被定义为驯化基因<sup>[51]</sup>。驯化基因具备 3 个主要特征<sup>[17,25]</sup>: (1)与驯化性状之间存在明确相关性, 且调控的表型转变足以将作物与其野生祖先区分开; (2)在驯化过程中受到强烈的正向选择; (3)在一个独立的驯化事件中, 特定驯化基因至少有一个“因果变异”(causative mutation)被固定或者接近被固定, 最终表现为该基因在一个群体演化形成的不同种群中几乎不存在多态性。目前已报道了超过 50 个驯化基因<sup>[11,21,92]</sup>, 参与调控植物生长发育、结实和种子成熟等不同生理过程。

不同物种中直系同源的驯化基因存在一定的功

能相似性。1922年,尼古拉·伊万诺维奇·瓦维洛夫(Nikolai Ivanovich Vavilov)提出平行选择(parallel selection),揭示了近缘物种间同源基因或同源序列变异被同时选择,调控物种间相似表型驯化的规律<sup>[100]</sup>。平行选择在不同作物中普遍存在,调控多种不同的性状:(1)种植相关的性状,如种子休眠性的丧失受到持绿基因*G*调控,*G*基因在大豆、水稻和番茄等3个不同分类科的物种中受到平行选择<sup>[101]</sup>;(2)收获相关的性状,如种子落粒性的解除<sup>[102]</sup>,*Sh1*在水稻(*OsSh1*)、谷子(*SiSh1*)、玉米(*ZmSh1-1*;*ZmSh1-5.1+ZmSh1-5.2*)和高粱(*SbSh1*)中受到平行选择<sup>[103,104]</sup>,又如*Btr1*在小麦和大麦中受到平行选择<sup>[105,106]</sup>;(3)产量相关性状,如*KRN2*在玉米和水稻中受到平行选择,通过增加籽粒数目增加玉米和水稻的产量<sup>[61]</sup>;(4)品质相关性状,如*Waxy*在水稻、谷子、糜子、高粱、玉米、小麦和大麦等谷类作物中受到平行选择,调控糯性的产生<sup>[54]</sup>;又如己糖转运基因*SWEET4*在玉米和水稻中受到平行选择,调控籽粒灌浆<sup>[107]</sup>。除了这些单基因案例之外,最近在玉米和水稻中的研究展示了平行选择在全基因组层面的占比:两者基因组中同时受到选择的同源基因对有490对,分别占各自受选择基因数量的15.5%(490/3163)和2.6%(490/18,755)<sup>[61]</sup>。考虑到受选择基因鉴定手段的局限性以及玉米和水稻同源基因对多达21,528个<sup>[108]</sup>,两个物种中受平行选择基因对的比例可能被低估。

相似的表型选择并不都由同源基因调控<sup>[109]</sup>:相似表型选择在亲缘关系较近的物种中倾向受同源基因调控,称为平行进化(parallel evolution);在亲缘关系较远的物种中则倾向受非同源基因调控,称为趋同进化(convergent evolution)。玉米、水稻、大麦、小麦、大豆和番茄等六大作物中均验证了驯化综合征受同源、非同源基因的共同调控<sup>[3,21,51,54]</sup>。驯化相关同源基因功能的物种间差异性还表现为:(1)驯化基因并非都有直系同源基因,一部分驯化基因是物种特异的<sup>[51]</sup>,如玉米花序分枝抑制子*ral*在水稻中并无同源基因,而水稻的穗型调控基因*DEP1*在玉米中也没有同源基因;(2)不同物种中的同源基因也可能调控不同性状或者不同方向的驯化,称为趋异选择(divergent selection)<sup>[21]</sup>,如*gt1*在玉米中负调控雌穗数目,其直系同源基因在大麦(*Vrs1*)和小麦

(*GNI*)中分别负调控小穗和小花数目。

上述平行、趋同以及趋异选择只讨论了单个基因在不同物种驯化过程中受选择的情况。如果加入考量基因间的互作以及多基因网络等因素,情况将变得复杂的多。不同作物的驯化在遗传层面的趋同程度可能和性状本身分子调控网络的复杂程度呈正相关<sup>[3,51]</sup>。不同物种同源基因对之间调控的上下游关系可能不同,例如*tb1*和*IPA1*在玉米和水稻中都有功能,但*tb1*在玉米中直接调控*ZmUB3(IPA1)*的直系同源的表达,*OsTBI*则在水稻中受到*IPA1*的调控<sup>[51]</sup>。驯化调控网络中的特定驯化基因也可能在作物驯化过程中不只一次被独立选择<sup>[21,51]</sup>:例如水稻的绿色革命基因*sd1*、抽穗期调控基因*DTH2*、花序分枝调控基因*FZP*,玉米开花基因*ZCN8*、*ZmCCT9*、*ZmCCT10*和*ZmRap2.7*等。这都增加了驯化选择的复杂程度。此外,选择的强度或精确度本身也影响不同作物的驯化在遗传层面的趋同程度。作物驯化历程中大部分时间以经验和肉眼可见的表型选择为主,分子标记、转基因等遗传操作等技术介导的DNA水平的选择不过200多年的历史<sup>[23,91,92]</sup>。这部分解释了驯化选择在表型、遗传层面趋同和趋异性共同存在的特征。

综上所述,通过靶向编辑少数关键基因的同源基因快速实现从头驯化的依据是<sup>[25,110]</sup>:(1)驯化早期的关键形态转变只受单个或少数驯化基因的调控且不受遗传背景和环境的影响,暗示了野生植物的初步驯化可能通过调控少数关键驯化基因实现;(2)驯化基因的平行选择在不同作物物种中普遍存在,因此已验证功能的驯化基因可以作为先验知识指导目标野生植物的性状设计和改良。

## 4 从头驯化的案例分析

目前,野生植物快速驯化案例的实现都是通过基因编辑等遗传操作手段精准编辑其基因组中已知驯化基因的同源基因<sup>[31]</sup>。野生醋栗番茄(*Solanum pimpinellifolium*)的再驯化是作物快速驯化的首例,由中国<sup>[85]</sup>和德国、美国、巴西等国家<sup>[87]</sup>的研究团队同期发表。前者提供了一种培育耐逆抗病作物品种的新思路<sup>[85]</sup>:以天然耐盐碱、抗细菌疮痂病的品系作为底盘材料,通过对调控株型和光周期敏感性的

SP 和 SP5G、调控果实大小的 *SICLV3* 和 *SIWUS* 以及调控以维生素 C 含量为代表的营养品质的 *SIGGPI* 等 5 个已知基因在目标基因组中同源基因的同时编辑, 成功在保留野生番茄对细菌疮痂病和盐碱的天然高抗性的情况下实现了其株型、熟性、产量和营养品质性状的精准改良。后者则提供了一种同时改良作物产量、营养和外观品质性状的参考<sup>[87]</sup>: 除 SP 和 *CLV3* 之外, 另外选择了调控果实形状的 *O* 基因、大小的 *FAS* 和 *FW2.2* 基因、数量的 *MULT* 基因以及番茄红素含量的 *CycB* 基因。通过敲除这 6 个基因的同源基因实现了 *Solanum pimpinellifolium* 的快速驯化, 驯化系的株型更紧凑、果实大小、数量和番茄红素含量相比于野生型分别提高了 3 倍、10 倍和 5 倍。除了上述农艺性状之外, 生殖相关性状的快速驯化在野生二倍体马铃薯 (*Solanum tuberosum*) 中被报道<sup>[86]</sup>: 通过基因编辑技术定点敲除 *S-RNase* 基因打破了二倍体马铃薯的自交不亲和性, 为二倍体马铃薯其他性状的快速驯化和改良奠定了基础。此外, 四倍体野生水稻 (*Oryza alta*) 的再驯化为快速创制新多倍体作物提供了详细思路<sup>[88]</sup>: (1) 选择底盘物种, 标准是具备一定的优异性状且能够进行遗传转化, 例如从 28 个四倍体野生稻中以愈伤诱导和再生效率作为标准选出的相对易转化品种 PPR1 (polyploid rice 1), 生物量大且具备高抗病、抗逆性; (2) 搭建遗传转化和基因编辑平台, 针对 PPR1 进行流程优化, 提升其转化效率; (3) 创制基础数据集, 组装 PPR1 的高质量基因组并进行功能注释; (4) 进行驯化设计, 以二倍体栽培稻中已知的功能基因及其分子调控网络作为参考对 PPR1 中的同源基因进行基因编辑, 从而实现 PPR1 的快速驯化。基于此, 在 PPR1 中对落粒性 (*qSH1*)、芒长 (*An-1*)、粒型 (*GS3*)、株高 (*sd1*)、株型 (*IPA1*) 和抽穗期 (*Ghd7*; *DTH7*) 等性状分别进行了驯化, 初步验证了表型。不过这些性状是否能稳定遗传还需要进一步验证, 且 PPR1 要真正成为新型四倍体粮食作物仍需要通过传统的分子标记辅助育种等方式进一步改良。四倍体野生稻的再驯化不仅为多倍体作物的创制提供了范例, 也为主粮作物的品种创新提供了新方向<sup>[32,33]</sup>。

半驯化野生植物灯笼果 (*Physalis pruinosa*) 的快速驯化提供了一个从头驯化的范例<sup>[84]</sup>。灯笼果与番茄同为茄科, 其快速驯化的路径和基因均参考了野

生番茄的再驯化: 通过基因编辑突变同源基因 *Ppr-sp*、*Ppr-sp5g* 和 *Ppr-clv1*, 使其基因编辑材料的株型更紧凑、开花期缩短, 同时果实增大, 产量得以提升。这种基于基因编辑快速驯化灯笼果园艺性状和食用品质的策略为其他茄科半驯化植物的品种改良提供了新思路。更重要的是, 灯笼果代表了那些分布在有限的地区仅被当地人食用的小宗作物 (orphan crop), 其快速驯化也为这些与主要栽培作物群体亲缘关系相对较远的小宗作物提供了新的利用方向。

本文基于现有案例提出了从头驯化路线: (1) 大数据驱动现有作物驯化和改良关键基因的功能网络鉴定, 提出关键候选基因或者关键通路; (2) 根据需求筛选野生物种, 一般选取综合性状优良或者有特殊价值的材料; (3) 针对目标物种进行初期数据集的获取, 包括基因组、转录组、代谢组以及蛋白组等大数据收集, 进行多维数据分析; (4) 技术平台搭建: 针对候选物种搭建高效的遗传转化和基因编辑技术平台; (5) 育种设计: 以先验知识和大数据为基础, 通过基因编辑精准实现优良性状的组合, 创制适应多种农业场景的新型品种。需要强调的是, 快速驯化的靶标基因并不局限于那些确实受到选择的驯化基因<sup>[11,29,111]</sup>, 只要是目标性状相关的、功能相对保守的主效基因<sup>[21,51]</sup>都可作为作物快速驯化的靶标基因。

## 5 结语与展望

未来作物育种的两大方向是改良原有品种提高生产力和从头驯化野生植物创制新作物<sup>[2,39,40,71]</sup>。前者是保障粮食安全的基石, 后者的重要性随着农业生产方式变革逐步提升<sup>[13,24,112]</sup>。从头驯化是一种直接驯化野生植物, 重新设计创制新型作物的新策略, 仍处于初步应用阶段。未来的发展方向将集中在具备优异野生种质的筛选、驯化基因的功能解析和精准高效基因操控技术的开发等 3 个方面<sup>[3,30,95]</sup>。为了从头驯化的快速实现, 目前验证或提名的候选材料是直接选择现有物种的野生近缘种, 或者基因组小、易组装、操作, 又或遗传转化相对容易的野生物种<sup>[11,70]</sup>。但未来不必局限于此, 全球可食用植物中包含大量未开发的野生种质资源, 它们或具备独特的风味、



营养, 或已经适应了不同的极端气候, 或能够在盐碱、贫瘠等逆境胁迫土壤中生长良好<sup>[8,14]</sup>。随着技术的发展, 这些优异种质的从头驯化都可能实现。建立目标物种基因组、转录等基本组学数据集的难度在降低。如今任何一个物种多组学数据的生成都可以在合理成本内完成<sup>[113]</sup>。不管是对现有栽培作物群体还是野生植物而言, 突破植物遗传转化的基因型限制、建立高效的遗传转化和基因编辑平台都是加速作物品种培育的关键<sup>[89,90]</sup>。前者需要打破转化的基因型限制并进一步提升转化效率<sup>[89]</sup>, 后者则包括但不限于基因编辑的效率提升、类型拓展以及可同时编辑的基因数目提升等<sup>[83,90,114]</sup>。目前快速驯化表型的获取大多是靠对单个或者少数基因的敲除, 这只适用于功能缺失型的功能基因。复杂性状的调控则需要更精细的编辑工具, 例如那些调控植物代谢时序的驯化基因可能更需要创制弱等位突变而不是功能缺失型突变<sup>[22]</sup>。从头驯化的靶标基因首选功能明确且在物种间相对保守的驯化基因, 其次是那些已经被克隆并充分研究的功能位点, 如玉米、水稻等六大作物中已报道的 364 个与驯化、适应性、产量、抗逆性等多个性状相关的位点<sup>[21]</sup>。目前对于驯化基因或者其他重要农艺性状的解析大多局限于单基因或者少数基因的层面, 玉米和水稻的比较基因组学研究初步揭示了驯化基因调控网络的复杂性和物种间的差异性<sup>[51]</sup>。未来多种驯化性状之间组配设计仍需依赖驯化性状分子调控网络的深度解析。此外, 现有通过调控少数基因得到的基因编辑新材料只是野生植物初步驯化的产物。这些初始驯化材料要形成优良的栽培品种, 还需辅助传统杂交、分子标记辅助育种或基因组选择等手段进一步选择和改良<sup>[11,20,110]</sup>。

## 参考文献(References):

- [1] Taiz L. Agriculture, plant physiology, and human population growth: past, present, and future. *Theor Exp Plant Physiol*, 2013, 25(3): 167–181. [DOI]
- [2] Tian ZX, Wang JW, Li JY, Han B. Designing future crops: challenges and strategies for sustainable agriculture. *Plant J*, 2021, 105(5): 1165–1178. [DOI]
- [3] Jian LM, Yan JB, Liu J. *De novo* domestication in the multi-omics era. *Plant Cell Physiol*, 2022, 63(11): 1592–1606. [DOI]
- [4] Doebley JF, Gaut BS, Smith BD. The molecular genetics of crop domestication. *Cell*, 2006, 127(7): 1309–1321. [DOI]
- [5] Larson G, Piperno DR, Allaby RG, Purugganan MD, Andersson L, Arroyo-Kalin M, Barton L, Climer Vigueira C, Denham T, Dobney K, Doust AN, Gepts P, Gilbert MTP, Gremillion KJ, Lucas L, Lukens L, Marshall FB, Olsen KM, Pires JC, Richerson PJ, Rubio de Casas R, Sanjur OI, Thomas MG, Fuller DQ. Current perspectives and the future of domestication studies. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2014, 111(17): 6139–6146. [DOI]
- [6] Diamond J. Evolution, consequences and future of plant and animal domestication. *Nature*, 2002, 418(6898): 700–707. [DOI]
- [7] Meyer RS, DuVal AE, Jensen HR. Patterns and processes in crop domestication: an historical review and quantitative analysis of 203 global food crops. *New Phytol*, 2012, 196(1): 29–48. [DOI]
- [8] Smýkal P, Nelson MN, Berger JD, Von Wettberg EJB. The impact of genetic changes during crop domestication. *Agronomy*, 2018, 8(7): 119. [DOI]
- [9] Khoshbakht K, Hammer K. How many plant species are cultivated? *Genet Resour Crop Evol*, 2008, 55: 925–928. [DOI]
- [10] Duarte CM, Marba N, Holmer M. Rapid domestication of marine species. *Science*, 2007, 316(5823): 382–383. [DOI]
- [11] Fernie AR, Yan JB. *De novo* domestication: an alternative route toward new crops for the future. *Mol Plant*, 2019, 12(5): 615–631. [DOI]
- [12] Khoury CK, Bjorkman AD, Dempewolf H, Ramirez-Villegas J, Guarino L, Jarvis A, Rieseberg LH, Struik PC. Increasing homogeneity in global food supplies and the implications for food security. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2014, 111(11): 4001–4006. [DOI]
- [13] Hossain A, Islam MT, Maitra S, Majumder D, Garai S, Mondal M, Ahmed A, Roy A, Skalicky M, Brestic M, Islam T. Neglected and underutilized crop species: are they future smart crops in fighting poverty, hunger and malnutrition under changing climate? *Front Nutr*, 2021: 1–50. [DOI]
- [14] Hufford MB, Berny Mier YTJC, Gepts P. Crop biodiversity: an unfinished magnum opus of nature. *Annu Rev Plant Biol*, 2019, 70: 727–751. [DOI]
- [15] Purugganan MD. Evolutionary insights into the nature of plant domestication. *Curr Biol*, 2019, 29(14): R705–R714. [DOI]
- [16] Purugganan MD, Fuller DQ. Archaeological data reveal slow rates of evolution during plant domestication.

- Evolution*, 2011, 65(1): 171–183. [DOI]
- [17] Meyer RS, Purugganan MD. Evolution of crop species: genetics of domestication and diversification. *Nat Rev Genet*, 2013, 14(12): 840–852. [DOI]
- [18] Doust AN, Lukens L, Olsen KM, Mauro-Herrera M, Meyer A, Rogers K. Beyond the single gene: how epistasis and gene-by-environment effects influence crop domestication. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2014, 111(17): 6178–6183. [DOI]
- [19] Wu DY, Lao ST, Fan LG. De-domestication: an extension of crop evolution. *Trends Plant Sci*, 2021, 26(6): 560–574. [DOI]
- [20] Bartlett ME, Moyers BT, Man J, Subramaniam B, Makunga NP. The power and perils of *de novo* domestication using genome editing. *Annu Rev Plant Biol*, 2022, 74: 727–750. [DOI]
- [21] Liang YM, Liu HJ, Yan JB, Tian F. Natural variation in crops: realized understanding, continuing promise. *Annu Rev Plant Biol*, 2021, 72: 357–385. [DOI]
- [22] Siqueira JA, Batista-Silva W, Zsögön A, Fernie AR, Araújo WL, Nunes-Nesi A. Plant domestication: setting biological clocks. *Trends Plant Sci*, 2023, 28(5): 597–608. [DOI]
- [23] Hickey LT, Hafeez AN, Robinson H, Jackson SA, Leal-Bertioli SCM, Tester M, Gao CX, Godwin ID, Hayes BJ, Wulff BBH. Breeding crops to feed 10 billion. *Nat Biotechnol*, 2019, 37(7): 744–754. [DOI]
- [24] Shelef O, Weisberg PJ, Provenza FD. The value of native plants and local production in an era of global agriculture. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 2069. [DOI]
- [25] Yang XP, Yu Y, Xu C. *De novo* domestication to create new crops. *Hereditas (Beijing)*, 2019, 41(9): 827–835. 杨新萍, 于媛, 许操. 重新设计与快速驯化创造新型作物. *遗传*, 2019, 41(9): 827–835. [DOI]
- [26] DeHaan L, Larson S, López-Marqués RL, Wenkel S, Gao CX, Palmgren M. Roadmap for accelerated domestication of an emerging perennial grain crop. *Trends Plant Sci*, 2020, 25(6): 525–537. [DOI]
- [27] Van Tassel DL, Tesdell O, Schlautman B, Rubin MJ, DeHaan LR, Crews TE, Streit Krug A. New food crop domestication in the age of gene editing: genetic, agronomic and cultural change remain co-evolutionarily entangled. *Front Plant Sci*, 2020, 11: 789. [DOI]
- [28] Fernie AR, Alseekh S, Liu J, Yan J. Using precision phenotyping to inform *de novo* domestication. *Plant Physiol*, 2021, 186(3): 1397–1411. [DOI]
- [29] Kumar R, Sharma V, Suresh S, Ramrao DP, Veershetty A, Kumar S, Priscilla K, Hangargi B, Narasanna R, Pandey MK, Naik GR, Thomas S, Kumar A. Understanding omics driven plant improvement and *de novo* crop domestication: some examples. *Front Genet*, 2021, 12: 637141. [DOI]
- [30] Teng YB, Su MK, Liu LL, Chen S, Liu XY. Creating and *de novo* improvement of new allopolyploid crops for future agriculture. *Crit Rev Plant Sci*, 2023, 42(2): 1–12. [DOI]
- [31] Khan MZ, Zaidi SSEA, Amin I, Mansoor S. A CRISPR way for fast-forward crop domestication. *Trends Plant Sci*, 2019, 24(4): 293–296. [DOI]
- [32] Xie XR, Liu YG. *De novo* domestication towards new crops. *Natl Sci Rev*, 2021, 8(4): nwab033. [DOI]
- [33] Zhu XG, Zhu JK. Precision genome editing heralds rapid *de novo* domestication for new crops. *Cell*, 2021, 184(5): 1133–1134. [DOI]
- [34] Gerland P, Raftery AE, Sevcíková H, Li N, Gu DN, Spoorenberg T, Alkema L, Fosdick BK, Chunn J, Lalic N, Bay G, Buettner T, Heilig GK, Wilmoth J. World population stabilization unlikely this century. *Science*, 2014, 346(6206): 234–237. [DOI]
- [35] 曹晓风, 孙波, 陈化榜, 周俭民, 宋显伟, 刘小京, 邓向东, 李秀军, 赵玉国, 张佳宝, 李家洋. 我国边际土地产能扩增和生态效益提升的途径与研究进展. *战略与决策研究*, 2021, 36(3): 336–348. [DOI]
- [36] Fernie AR, Yan JB. Targeting key genes to tailor old and new crops for a greener agriculture. *Mol Plant*, 2020, 13(3): 354–356. [DOI]
- [37] Kwon CT, Heo J, Lemmon ZH, Capua Y, Hutton SF, Van Eck J, Park SJ, Lippman ZB. Rapid customization of Solanaceae fruit crops for urban agriculture. *Nat Biotechnol*, 2020, 38(2): 182–188. [DOI]
- [38] O'Sullivan CA, McIntyre CL, Dry IB, Hani SM, Hochman Z, Bonnett GD. Vertical farms bear fruit. *Nat Biotechnol*, 2020, 38(2): 160–162. [DOI]
- [39] Yu H, Li JY. Breeding future crops to feed the world through *de novo* domestication. *Nat Commun*, 2022, 13(1): 1171. [DOI]
- [40] Bailey-Serres J, Parker JE, Ainsworth EA, Oldroyd GED, Schroeder JI. Genetic strategies for improving crop yields. *Nature*, 2019, 575(7781): 109–118. [DOI]
- [41] Cai WJ, Ng B, Geng T, Wu LX, Santoso A, McPhaden MJ. Butterfly effect and a self-modulating El Niño response to global warming. *Nature*, 2020, 585(7823): 68–73. [DOI]
- [42] Yuan X, Wang YM, Ji P, Wu PL, Sheffield J, Otkin JA. A global transition to flash droughts under climate change. *Science*, 2023, 380(6641): 187–191. [DOI]
- [43] Hassan Mu, Wen X, Xu JL, Zhong JH, Li XX. Development and challenges of green food in China. *Front Agr Sci Eng*, 2020, 7(1): 56–66. [DOI]
- [44] Tilman D, Clark M. Global diets link environmental sustainability and human health. *Nature*, 2014, 515(7528): 518–522. [DOI]
- [45] Galili G, Amir R, Fernie AR. The regulation of essential amino acid synthesis and accumulation in plants. *Annu*

- Rev Plant Biol*, 2016, 67: 153–178. [DOI]
- [46] Le DT, Chu HD, Le NQ. Improving nutritional quality of plant proteins through genetic engineering. *Curr Genomics*, 2016, 17(3): 220–229. [DOI]
- [47] Shepon A, Eshel G, Noor E, Milo R. Energy and protein feed-to-food conversion efficiencies in the US and potential food security gains from dietary changes. *Environ Res Lett*, 2016, 11(10): 105002. [DOI]
- [48] Khush GS. Green revolution: the way forward. *Nat Rev Genet*, 2001, 2(10): 815–822. [DOI]
- [49] Pingali PL. Green revolution: impacts, limits, and the path ahead. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109(31): 12302–12308. [DOI]
- [50] Sumberg J, Keeney D, Dempsey B. Public agronomy: norman borlaug as ‘Brand Hero’ for the green revolution. *J Dev Stud*, 2012, 48(11): 1587–1600. [DOI]
- [51] Chen QY, Li WY, Tan LB, Tian F. Harnessing knowledge from maize and rice domestication for new crop breeding. *Mol Plant*, 2021, 14(1): 9–26. [DOI]
- [52] Olsen KM, Wendel JF. A bountiful harvest: genomic insights into crop domestication phenotypes. *Annu Rev Plant Biol*, 2013, 64: 47–70. [DOI]
- [53] Alseekh S, Scossa F, Wen WW, Luo J, Yan JB, Beleggia R, Klee HJ, Huang SW, Papa R, Fernie AR. Domestication of crop metabolomes: desired and unintended consequences. *Trends Plant Sci*, 2021, 26(6): 650–661. [DOI]
- [54] Jia GQ, Meng Q, Tang S, Zhang RL. Current advances and future perspectives on crop domestication. *J Plant Genet Res*, 2019, 20(6): 1355–1371. 贾冠清, 孟强, 汤沙, 张仁梁. 主要农作物驯化研究进展与展望. *植物遗传资源学报*, 2019, 20(6): 1355–1371. [DOI]
- [55] Hufford MB, Xu X, van Heerwaarden J, Pyhäjärvi T, Chia JM, Cartwright RA, Elshire RJ, Glaubitz JC, Guill KE, Kaeppeler SM, Lai JS, Morrell PL, Shannon LM, Song C, Springer NM, Swanson-Wagner RA, Tiffin P, Wang J, Zhang GY, Doebley J, McMullen MD, Ware D, Buckler ES, Yang S, Ross-Ibarra J. Comparative population genomics of maize domestication and improvement. *Nat Genet*, 2012, 44(7): 808–811. [DOI]
- [56] Qi JJ, Liu X, Shen D, Miao H, Xie BY, Li XX, Zeng P, Wang SH, Shang Y, Gu XF, Du YC, Li Y, Lin T, Yuan JH, Yang XY, Chen JF, Chen HM, Xiong XY, Huang K, Fei ZJ, Mao LY, Tian L, Städler T, Renner SS, Kamoun S, Lucas WJ, Zhang ZH, Huang SW. A genomic variation map provides insights into the genetic basis of cucumber domestication and diversity. *Nat Genet*, 2013, 45(12): 1510–1515. [DOI]
- [57] Zhou ZK, Jiang Y, Wang Z, Gou ZH, Lyu J, Li WY, Yu YJ, Shu LP, Zhao YJ, Ma YM, Fang C, Shen YT, Liu TF, Li CC, Li Q, Wu M, Wang M, Wu YS, Dong Y, Wan WT, Wang X, Ding ZL, Gao YD, Xiang H, Zhu BG, Lee SH, Wang W, Tian ZX. Resequencing 302 wild and cultivated accessions identifies genes related to domestication and improvement in soybean. *Nat Biotechnol*, 2015, 33(4): 408–414. [DOI]
- [58] Lin T, Zhu GT, Zhang JH, Xu XY, Yu QH, Zheng Z, Zhang ZH, Lun YY, Li S, Wang XX, Huang ZJ, Li JM, Zhang CZ, Wang TT, Zhang YY, Wang AX, Zhang YC, Lin K, Li CY, Xiong GS, Xue YB, Mazzucato A, Causse M, Fei ZJ, Giovannoni JJ, Chetelat RT, Zamir D, Städler T, Li JF, Ye ZB, Du YC, Huang SW. Genomic analyses provide insights into the history of tomato breeding. *Nat Genet*, 2014, 46(11): 1220–1226. [DOI]
- [59] Huang XH, Kurata N, Wei XH, Wang ZX, Wang AH, Zhao Q, Zhao Y, Liu KY, Lu HY, Li WJ, Guo YL, Lu YQ, Zhou CC, Fan DL, Weng QJ, Zhu CR, Huang T, Zhang L, Wang YC, Feng L, Furuumi H, Kubo T, Miyabayashi T, Yuan XP, Xu Q, Dong GJ, Zhan QL, Li CY, Fujiyama A, Toyoda A, Lu TT, Feng Q, Qian Q, Li JY, Han B. A map of rice genome variation reveals the origin of cultivated rice. *Nature*, 2012, 490(7421): 497–501. [DOI]
- [60] Cubry P, Tranchant-Dubreuil C, Thuillet AC, Monat C, Ndjiondjop MN, Labadie K, Cruaud C, Engelen S, Scarcelli N, Rhoné B, Burgarella C, Dupuy C, Larmande P, Wincker P, François O, Sabot F, Vigouroux Y. The rise and fall of african rice cultivation revealed by analysis of 246 new genomes. *Curr Biol*, 2018, 28(14): 2274–2282.e6. [DOI]
- [61] Chen WK, Chen L, Zhang X, Yang N, Guo JH, Wang M, Ji SH, Zhao XY, Yin PF, Cai LC, Xu J, Zhang LL, Han YJ, Xiao YN, Xu G, Wang YB, Wang SH, Wu S, Yang F, Jackson D, Cheng JK, Chen SH, Sun CQ, Qin F, Tian F, Fernie AR, Li JS, Yan JB, Yang XH. Convergent selection of a WD40 protein that enhances grain yield in maize and rice. *Science*, 2022, 375(6587): eabg7985. [DOI]
- [62] Zamir D. Improving plant breeding with exotic genetic libraries. *Nat Rev Genet*, 2001, 2(12): 983–989. [DOI]
- [63] Moyers BT, Morrell PL, McKay JK. Genetic costs of domestication and improvement. *J Hered*, 2018, 109(2): 103–116. [DOI]
- [64] Zhang FN, Batley J. Exploring the application of wild species for crop improvement in a changing climate. *Curr Opin Plant Biol*, 2020, 56: 218–222. [DOI]
- [65] Cortes AJ, Barnaby JY. Harnessing genebanks: high-throughput phenotyping and genotyping of crop wild relatives and landraces. *Front Plant Sci*, 2023, 14: 1149469. [DOI]
- [66] Shelake RM, Kadam US, Kumar R, Pramanik D, Singh AK, Kim JY. Engineering drought and salinity tolerance traits in crops through CRISPR-mediated genome

- editing: targets, tools, challenges, and perspectives. *Plant Commun*, 2022, 3(6): 100417. [DOI]
- [67] Burgarella C, Barnaud A, Kane NA, Jankowski F, Scarcelli N, Billot C, Vigouroux Y, Berthouly-Salazar C. Adaptive introgression: an untapped evolutionary mechanism for crop adaptation. *Front Plant Sci*, 2019, 10: 4. [DOI]
- [68] Cortés AJ, López-Hernández F. Harnessing crop wild diversity for climate change adaptation. *Genes (Basel)*, 2021, 12(5): 783. [DOI]
- [69] Belamkar V, Farmer AD, Weeks NT, Kalberer SR, Blackmon WJ, Cannon SB. Genomics-assisted characterization of a breeding collection of *Apios americana*, an edible tuberous legume. *Sci Rep*, 2016, 6: 34908. [DOI]
- [70] Osterberg JT, Xiang W, Olsen LI, Edenbrandt AK, Vedel SE, Christiansen A, Landes X, Andersen MM, Pagh P, Sandøe P, Nielsen J, Christensen SB, Thorsen BJ, Kappel K, Gamborg C, Palmgren M. Accelerating the domestication of new crops: feasibility and approaches. *Trends Plant Sci*, 2017, 22(5): 373–384. [DOI]
- [71] Yu H, Li JY. Short- and long-term challenges in crop breeding. *Nat Sci Rev*, 2021, 8(2): nwab002. [DOI]
- [72] Folta KM, Klee HJ. Sensory sacrifices when we mass-produce mass produce. *Hortic Res*, 2016, 3: 16032. [DOI]
- [73] Hebelstrup KH. Differences in nutritional quality between wild and domesticated forms of barley and emmer wheat. *Plant Sci*, 2017, 256: 1–4. [DOI]
- [74] Morris CE, Sands DC. The breeder's dilemma--yield or nutrition? *Nat Biotechnol*, 2006, 24(9):1078–1080. [DOI]
- [75] Fernie AR, Tadmor Y, Zamir D. Natural genetic variation for improving crop quality. *Curr Opin Plant Biol*, 2006, 9(2): 196–202. [DOI]
- [76] Nelson R, Wiesner-Hanks T, Wissner R, Balint-Kurti P. Navigating complexity to breed disease-resistant crops. *Nat Rev Genet*, 2018, 19(1): 21–33. [DOI]
- [77] Ashikari M, Sakakibara H, Lin SY, Yamamoto T, Takashi T, Nishimura A, Angeles ER, Qian Q, Kitano H, Matsuoka M. Cytokinin oxidase regulates rice grain production. *Science*, 2005, 309(5735): 741–745. [DOI]
- [78] Bailey-Serres J, Fukao T, Ronald P, Ismail A, Heuer S, Mackill D. Submergence tolerant rice: *SUB1*'s journey from landrace to modern cultivar. *Rice*, 2010, 3(3): 138–147. [DOI]
- [79] Fridman E, Carrari F, Liu YS, Fernie AR, Zamir D. Zooming in on a quantitative trait for tomato yield using interspecific introgressions. *Science*, 2004, 305(5691): 1786–1789. [DOI]
- [80] Haverkort AJ, Boonekamp PM, Hutten R, Jacobsen E, Lotz LAP, Kessel GJT, Vossen JH, Visser RGF. Durable late blight resistance in potato through dynamic varieties obtained by cisgenesis: scientific and societal advances in the DuRPh project. *Potato Res*, 2016, 59(1): 35–66. [DOI]
- [81] Subbarao GV, Kishii M, Bozal-Leorri A, Ortiz-Monasterio I, Gao X, Ibba MI, Karwat H, Gonzalez-Moro MB, Gonzalez-Murua C, Yoshihashi T, Tobita S, Kommerell V, Braun HJ, Iwanaga M. Enlisting wild grass genes to combat nitrification in wheat farming: a nature-based solution. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2021, 118(35): e2106595118. [DOI]
- [82] Dempewolf H, Baute G, Anderson J, Kilian B, Smith C, Guarino L. Past and future use of wild relatives in crop breeding. *Crop Sci*, 2017, 57(3): 1070–1082. [DOI]
- [83] Atkins PA, Voytas DF. Overcoming bottlenecks in plant gene editing. *Curr Opin Plant Biol*, 2020, 54: 79–84. [DOI]
- [84] Lemmon ZH, Reem NT, Dalrymple J, Soyk S, Swartwood KE, Rodriguez-Leal D, Van Eck J, Lippman ZB. Rapid improvement of domestication traits in an orphan crop by genome editing. *Nat Plants*, 2018, 4(10): 766–770. [DOI]
- [85] Li TD, Yang XP, Yu Y, Si XM, Zhai XW, Zhang HW, Dong WX, Gao CX, Xu C. Domestication of wild tomato is accelerated by genome editing. *Nat Biotechnol*, 2018, 36: 1160–1163. [DOI]
- [86] Ye MW, Peng Z, Tang D, Yang ZM, Li DW, Xu YM, Zhang CZ, Huang SW. Generation of self-compatible diploid potato by knockout of *S-RNase*. *Nat Plants*, 2018, 4(9): 651–654. [DOI]
- [87] Zsögön A, Čermák T, Naves ER, Notini MM, Edel KH, Weigl S, Freschi L, Voytas DF, Kudla J, Peres LEP. *De novo* domestication of wild tomato using genome editing. *Nat Biotechnol*, 2018, 36: 1211–1216. [DOI]
- [88] Yu H, Lin T, Meng XB, Du HL, Zhang JK, Liu GF, Chen MJ, Jing YH, Kou LQ, Li XX, Gao Q, Liang Y, Liu XD, Fan ZL, Liang YT, Cheng ZK, Chen MS, Tian ZX, Wang YH, Chu CC, Zuo JR, Wan JM, Qian Q, Han B, Zuccolo A, Wing RA, Gao CX, Liang CZ, Li JY. A route to *de novo* domestication of wild allotetraploid rice. *Cell*, 2021, 184(5): 1156–1170.e14. [DOI]
- [89] Chen ZL, Debernardi JM, Dubcovsky J, Gallavotti A. Recent advances in crop transformation technologies. *Nat Plants*, 2022, 8(12): 1343–1351. [DOI]
- [90] Gao CX. Genome engineering for crop improvement and future agriculture. *Cell*, 2021, 184(6): 1621–1635. [DOI]
- [91] Wallace JG, Rodgers-Melnick E, Buckler ES. On the road to breeding 4.0: unraveling the good, the bad, and the boring of crop quantitative genomics. *Annu Rev Genet*, 2018, 52: 421–444. [DOI]
- [92] Liu J, Fernie AR, Yan JB. Crop breeding - from

- experience-based selection to precision design. *J Plant Physiol*, 2021, 256: 153313. [DOI]
- [93] Holme IB, Gregersen PL, Brinch-Pedersen H. Induced genetic variation in crop plants by random or targeted mutagenesis: convergence and differences. *Front Plant Sci*, 2019, 10: 1468. [DOI]
- [94] Raman R. The impact of Genetically Modified (GM) crops in modern agriculture: a review. *GM Crops Food*, 2017, 8(4): 195–208. [DOI]
- [95] Curtin S, Qi YP, Peres LEP, Fernie AR, Zsögön A. Pathways to *de novo* domestication of crop wild relatives. *Plant Physiol*, 2022, 188(4): 1746–1756. [DOI]
- [96] Hammer K. Das Domestikationssyndrom. *Die Kulturpflanze*, 1984, 32(1): 11–34. [DOI]
- [97] Abbo S, Pinhasi van-Oss R, Gopher A, Saranga Y, Ofner I, Peleg Z. Plant domestication versus crop evolution: a conceptual framework for cereals and grain legumes. *Trends Plant Sci*, 2014, 19(6): 351–360. [DOI]
- [98] Si LZ, Chen JY, Huang XH, Gong H, Luo JH, Hou QQ, Zhou TY, Lu TT, Zhu JJ, Shangguan YY, Chen EW, Gong CX, Zhao Q, Jing YF, Zhao Y, Li Y, Cui LL, Fan DL, Lu YQ, Weng QJ, Wang YC, Zhan QL, Liu KY, Wei XH, An K, An G, Han B. *OsSPL13* controls grain size in cultivated rice. *Nat Genet*, 2016, 48(4): 447–456. [DOI]
- [99] Zhu GT, Wang SC, Huang ZJ, Zhang SB, Liao QG, Zhang CZ, Lin T, Qin M, Peng M, Yang CK, Cao X, Han X, Wang XX, van der Knaap E, Zhang ZH, Cui X, Klee H, Fernie AR, Luo J, Huang SW. Rewiring of the fruit metabolome in tomato breeding. *Cell*, 2018, 172(1–2): 249–261.e12. [DOI]
- [100] Nanjundiah V, Geeta R, Suslov VV. Revisiting N.I. Vavilov’s “The Law of Homologous Series in Variation” (1922). *Biol Theory*, 2022, 17(4): 253–262. [DOI]
- [101] Wang M, Li WZ, Fang C, Xu F, Liu YC, Wang Z, Yang R, Zhang M, Liu SL, Lu SJ, Lin T, Tang JY, Wang YQ, Wang HR, Lin H, Zhu BG, Chen MS, Kong FJ, Liu BH, Zeng DL, Jackson SA, Chu CC, Tian ZX. Parallel selection on a dormancy gene during domestication of crops from multiple families. *Nat Genet*, 2018, 50(10): 1435–1441. [DOI]
- [102] McSteen P, Kellogg EA. Molecular, cellular, and developmental foundations of grass diversity. *Science*, 2022, 377(6606): 599–602. [DOI]
- [103] Liu HQ, Fang XJ, Zhou LN, Li Y, Zhu C, Liu JC, Song Y, Jian X, Xu M, Dong L, Lin ZW. Transposon insertion drove the loss of natural seed shattering during foxtail millet domestication. *Mol Biol Evol*, 2022, 39(6): msac078. [DOI]
- [104] Lin ZW, Li XR, Shannon LM, Yeh CT, Wang ML, Bai GH, Peng Z, Li JR, Trick HN, Clemente TE, Doebley J, Schnable PS, Tuinstra MR, Tesso TT, White F, Yu JM. Parallel domestication of the *Shattering1* genes in cereals. *Nat Genet*, 2012, 44(6): 720–724. [DOI]
- [105] Pourkheirandish M, Hensel G, Kilian B, Senthil N, Chen GX, Sameri M, Azhaguvel P, Sakuma S, Dhanagond S, Sharma R, Mascher M, Himmelbach A, Gottwald S, Nair SK, Tagiri A, Yukuhiro F, Nagamura Y, Kanamori H, Matsumoto T, Willcox G, Middleton CP, Wicker T, Walther A, Waugh R, Fincher GB, Stein N, Kumlöhn J, Sato K, Komatsuda T. Evolution of the grain dispersal system in barley. *Cell*, 2015, 162(3): 527–539. [DOI]
- [106] Zhao Y, Xie P, Guan P, Wang Y, Li Y, Yu K, Xin M, Hu Z, Yao Y, Ni Z, Sun Q, Xie C, Peng H. *Btr1-A* induces grain shattering and affects spike morphology and yield-related traits in wheat. *Plant Cell Physiol*, 2019, 60(6): 1342–1353. [DOI]
- [107] Sosso D, Luo DP, Li QB, Sasse J, Yang JL, Gendrot G, Suzuki M, Koch KE, McCarty DR, Chourey PS, Rogowsky PM, Ross-Ibarra J, Yang B, Frommer WB. Seed filling in domesticated maize and rice depends on SWEET-mediated hexose transport. *Nat Genet*, 2015, 47(12): 1489–1493. [DOI]
- [108] Gaut BS. Evolution is an experiment: assessing parallelism in crop domestication and experimental evolution: (Nei Lecture, SMBE 2014, Puerto Rico). *Mol Biol Evol*, 2015, 32(7): 1661–1671. [DOI]
- [109] Pickersgill B. Parallel vs. convergent evolution in domestication and diversification of crops in the Americas. *Front Ecol Evol*, 2018, 6. [DOI]
- [110] Gasparini K, Moreira JDR, Peres LEP, Zsögön A. *De novo* domestication of wild species to create crops with increased resilience and nutritional value. *Curr Opin Plant Biol*, 2021, 60: 102006. [DOI]
- [111] Hasan S, Furtado A, Henry R. Analysis of domestication loci in wild rice populations. *Plants (Basel)*, 2023, 12(3): 489. [DOI]
- [112] Massawe F, Mayes S, Cheng A. Crop diversity: an unexploited treasure trove for food security. *Trends Plant Sci*, 2016, 21(5): 365–368. [DOI]
- [113] Li Q, Yan JB. Sustainable agriculture in the era of omics: knowledge-driven crop breeding. *Genome Biol*, 2020, 21(1): 154. [DOI]
- [114] Anzalone AV, Koblan LW, Liu DR. Genome editing with CRISPR-Cas nucleases, base editors, transposases and prime editors. *Nat Biotechnol*, 2020, 38(7): 824–844. [DOI]