

· 热点评 ·

中国科学家在F₁杂种克隆繁殖研究领域取得突破性进展

薛治慧, 种康*

中国科学院植物研究所, 植物分子生理学重点实验室, 北京 100093

摘要 杂种优势在提高作物产量和适应性方面已得到广泛应用。然而, 由于杂交种后代存在遗传分离, 每年均需利用不育系和恢复系亲本配置杂交种子。因此制种成本高, 费时费力, 限制了杂种优势的应用。近期, 中国科学家通过对减数分裂和受精作用相关基因进行编辑, 获得了杂交稻的克隆种子, 在F₁杂种克隆繁殖研究领域取得突破性进展。

关键词 水稻, 杂种优势, 无融合生殖, 减数分裂

薛治慧, 种康 (2019). 中国科学家在F₁杂种克隆繁殖研究领域取得突破性进展. 植物学报 54, 1–3.

水稻(*Oryza sativa*)是重要的粮食作物。水稻育种家一直致力于提升水稻产量和稻米品质。杂种优势(heterosis)是指第1代杂种在生物量、发育速度、产量和抗性等方面胜过亲本的现象。第1代杂交稻是袁隆平等以细胞质雄性不育(cytoplasmic male sterility)系为遗传工具, 通过三系法创制的“三系”杂交稻, “三系”杂交稻比普通良种平均增产20%左右, 是水稻育种历史上的重大突破, 为保障我国粮食安全发挥了重要作用。第2代杂交稻是以光温敏雄性不育(photo-thermo-sensitive male sterility)系为遗传工具, 通过两系法创制的“两系”杂交水稻, 两系法获得优良组合的几率高于三系法。一系法即利用无融合生殖(apomixis)固定水稻杂种优势, 是水稻发展的最高阶段(Yuan, 2018)。

无融合生殖是指不通过受精作用而产生种子的生殖方式, 可以用于生产和亲本基因型一致的后代。目前, 已报道400多种被子植物(angiosperm)具有无融合生殖现象, 然而大部分重要作物尚无无融合生殖现象的研究(Koltunow and Grossniklaus, 2003)。科学家通过对自然界中存在无融合生殖的物种进行遗传分析, 获得了诱导无融合生殖的一些遗传位点以及调控无融合生殖的部分候选基因, 然而, 相关分子机制并不清楚(Ozias-Akins and van Dijk, 2007; Barcaccia and Albertini, 2013)。研究者尝试将调控无融合生殖的染色体片段导入相应的栽培系中, 但未获得成功(Barcaccia and Albertini, 2013)。在作物中, 可以通

过对有性生殖(sexual reproduction)过程进行编辑创制无融合生殖。减数分裂(meiosis)是真核生物(eukaryote)有性生殖过程中发生的核心事件, 对有性生殖有着极其重要的意义。减数分裂过程中同源染色体非姊妹染色单体间发生交叉互换, 使得杂交后代产生遗传多样性。Raphaël Mercier研究组分别在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)和水稻中同时突变3个重要的减数分裂相关基因, 获得名为MiMe (Mitosis instead of Meiosis)的突变体。MiMe的减数分裂被有丝分裂(mitosis)取代, 不发生同源染色体的交叉互换, 可产生克隆二倍体(diploid)雄性和雌性配子(Marimuthu et al., 2011; Mieulet et al., 2016)。然而, MiMe植株的自交导致后代倍性增加, 通过将拟南芥MiMe植株和CenH3-介导的染色体去除系进行杂交, 可以获得克隆二倍体后代。然而, 此系统仍然涉及费时的杂交事件, 至今尚未成功应用于主要栽培作物。

中国水稻研究所王克剑研究组通过多重CRISPR-Cas9基因编辑技术, 对杂交水稻春优84中PAIR1、REC8和OSD1这3个减数分裂基因进行编辑, 成功获得MiMe材料。MiMe在性细胞形成过程中不发生同源染色体重组(homologous recombination)事件, 产生与亲本基因型一致的二倍体配子(Wang et al., 2019)。玉米(*Zea mays*)MTL (MATRILINEAL)基因可以诱导产生单倍体(haploid)植物(Gilles et al., 2017; Kelliher et al., 2017; Liu et al., 2017)。与拟南芥中通过CenH3诱导孤雌生殖(parthenogenesis)相比, 其优点是MTL

收稿日期: 2019-01-09; 接受日期: 2019-01-10

* 通讯作者。E-mail: chongk@ibcas.ac.cn

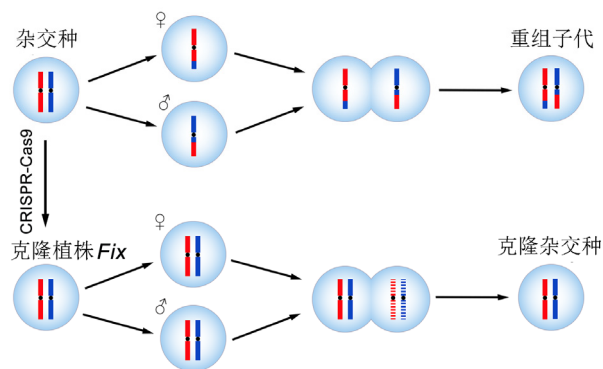


图1 利用基因编辑获得克隆杂交种的模式图(改自Wang et al., 2019)

常规有性生殖过程(上图)中, 通过重组的单倍体配子融合产生重组的二倍体后代。克隆繁殖策略(下图)基于两点: 一是通过基因编辑获得的*MiMe*材料可以产生克隆二倍体配子; 二是通过敲除*MTL*基因使细胞进行单性生殖。克隆植株(*Fix*)产生的克隆杂交种与杂交种亲本基因型一致。

Figure 1 A model for fixation of heterozygosity of the hybrid by genome editing (modified from Wang et al., 2019)

In natural sexual reproduction (up), recombined diploid progeny are produced by fusion of recombined haploid gametes. The clonal reproduction strategy (bottom) is based on two events: *MiMe* leads to the formation of clonal diploid gametes, and parthenogenesis of the diploid by knocking out the *MTL* gene. The clonal plant (*Fix*) produces clonal progeny that are genetically identical to the hybrid parent.

的突变体植株通过自交即可获得孤雌生殖单倍体后代, 不需要繁琐的杂交步骤。水稻中存在玉米*MTL*的同源基因, 且生物学功能与玉米*MTL*相同(Yao et al., 2018)。王克剑研究组还通过CRISPR-Cas9系统验证了该基因的功能, 并成功诱导出单倍体植株。在此基础上, 该研究组同时对杂交种春优84中*PAIR1*、*REC8*、*OSD1*和*MTL*基因进行编辑, 获得可以进行无融合生殖的*Fix* (*Fixation of hybrids*)材料(图1), 从而获得与杂交稻基因型一致的克隆种子。对二倍体后代进行基因组重测序分析显示, 克隆繁殖的二倍体植株与杂交种春优84基因型一致, 说明杂合背景的基因型被成功固定且传递。

Wang等(2019)的研究工作证明了利用无融合生殖固定水稻杂种优势的可行性, 为实现一系法育种提供了可行的技术路径。更为重要的是, 该方法为固定

任何优异性状杂种基因型奠定了理论基础, 将极大地减轻育种工作量, 缩短育种年限, 打破了传统育种工作的局限性。

参考文献

- Barcaccia G, Albertini E (2013). Apomixis in plant reproduction: a novel perspective on an old dilemma. *Plant Rep* 26, 159–179.
- Gilles LM, Khaled A, Laffaire JB, Chaignon S, Gendrot G, Laplaige J, Berges H, Beydon G, Bayle V, Barret P, Comadran J, Martinant JP, Rogowsky PM, Widiez T (2017). Loss of pollen-specific phospholipase NOT LIKE DAD triggers gynogenesis in maize. *EMBO J* 36, 707–717.
- Kelliher T, Starr D, Richbourg L, Chintamanani S, Delzer B, Nuccio ML, Green J, Chen Z, McCuiston J, Wang W, Liebler T, Bullock P, Martin B (2017). MATRILINEAL, a sperm-specific phospholipase, triggers maize haploid induction. *Nature* 542, 105–109.
- Koltunow AM, Grossniklaus U (2003). Apomixis: a developmental perspective. *Ann Rev Plant Biol* 54, 547–574.
- Liu C, Li X, Meng D, Zhong Y, Chen C, Dong X, Xu X, Chen B, Li W, Li L, Tian X, Zhao H, Song W, Luo H, Zhang Q, Lai J, Jin W, Yan J, Chen S (2017). A 4 bp insertion at *ZmPLA1* encoding a putative phospholipase A generates haploid induction in maize. *Mol Plant* 10, 520–522.
- Marimuthu MP, Jolivet S, Ravi M, Pereira L, Davda JN, Cromer L, Wang L, Nogue F, Chan SW, Siddiqi I, Mercier R (2011). Synthetic clonal reproduction through seeds. *Science* 331, 876.
- Mieulet D, Jolivet S, Rivard M, Cromer L, Vernet A, Mayonove P, Pereira L, Droc G, Courtois B, Guiderdoni E, Mercier R (2016). Turning rice meiosis into mitosis. *Cell Res* 26, 1242–1254.
- Ozias-Akins P, van Dijk PJ (2007). Mendelian genetics of apomixis in plants. *Ann Rev Genet* 41, 509–537.
- Wang C, Liu Q, Shen Y, Hua Y, Wang J, Lin J, Wu M, Sun T, Cheng Z, Mercier R, Wang K (2019). Clonal seeds from hybrid rice by simultaneous genome engineering of meiosis and fertilization genes. *Nat Biotechnol* doi: <http://doi.org/10.1038/S41587-018-0003-0>.
- Yao L, Zhang Y, Liu C, Liu Y, Wang Y, Liang D, Liu J, Sahoo G, Kelliher T (2018). OsMATL mutation induces haploid seed formation in *indica* rice. *Nat Plants* 4, 530–533.
- Yuan I (2018). The strategy for hybrid rice development. *Hybrid Rice* 33, 1–2.

Chinese Scientists Make Groundbreaking Discoveries in Clonal Propagation of F₁ Hybrids

Zhihui Xue, Kang Chong*

Key Laboratory of Plant Molecular Physiology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

Abstract Heterosis has been widely applied to improve the productivity and adaptability of crops. However, progeny of hybrid exhibits genetic segregation, hybrid seed need to be produced using male sterile and restorer lines each year. Hybrid seed production is prohibitively expensive and time-consuming, that prevents its large adoption. Recently, Chinese scientists obtained clonal seeds from hybrid rice by genome editing of meiosis and fertilization genes. They have made groundbreaking discoveries in clonal propagation of F₁ hybrids.

Key words rice, heterosis, apomixes, meiosis

Xue ZH, Chong K (2019). Chinese scientists make groundbreaking discoveries in clonal propagation of F₁ hybrids. *Chin Bull Bot* **54**, 1–3.

* Author for correspondence. E-mail: chongk@ibcas.ac.cn

(责任编辑: 白羽红)