

· 热点评 ·

组学技术揭示水稻杂种优势遗传机制

汪鸿儒, 储成才*

中国科学院遗传与发育生物学研究所植物基因组学国家重点实验室, 北京 100101

摘要 杂种优势是杂交后代在生长或生殖性状上表现出优于亲本的现象。虽然杂种优势在农业生产上已广为应用, 但其分子机理仍不清楚。最近, 中国科学家通过分析17个代表性杂交稻(*Oryza sativa*)品种, 共10 074个F₂个体的全基因组序列和表型, 对水稻产量杂种优势相关位点进行了系统定位和解析。此外, 中国另一个科研小组通过整合杂交稻亲本和杂交种的表型组、转录组及基因组等多层次数据, 深入研究了超级杂交稻两优培九产量的杂种优势基础。这些研究不仅为杂种优势理论的建立提供了新数据, 也为水稻育种实践提供了有益的指导。

关键词 水稻, 杂种优势, 基因组学, 全基因组关联分析

汪鸿儒, 储成才 (2017). 组学技术揭示水稻杂种优势遗传机制. 植物学报 52, 4–9.

杂种优势(heterosis或hybrid vigor)是指杂交后代的表现型比亲本优越的现象。与杂种优势相对应的是自交衰退(inbreeding depression), 因此, 杂种优势和自交衰退现象就像是一枚硬币的正反两面(Schnable and Springer, 2013)。尽管早在19世纪末, 达尔文就对杂种优势进行过系统地描述和研究(Darwin, 1876), 但人类有意识地利用杂种优势却可以追溯到更早(Troyer, 2006)。由于杂种优势现象不符合人们的直觉预期, 有研究者甚至将其称为一种“魔法”(Lippman and Zamir, 2007)。为此, 研究者进行了大量相关研究, 试图寻找到杂种优势的分子遗传基础。

20世纪30年代杂种优势开始应用到玉米(*Zea mays*)育种中, 使玉米产量持续线性增长(Duvick, 2001)。1976年, 杂交水稻(*Oryza sativa*)开始在我国推广应用, 如今杂交水稻种植面积已占我国水稻总面积的60% (胡忠孝等, 2016), 对我国乃至世界粮食增产和安全作出了巨大贡献。

对杂种优势的研究, 以前的思路通常是通过对杂交群体进行遗传分析, 初步定位群体中的杂种优势相关基因, 以揭示其遗传基础, 或者针对特定群体进行QTL定位, 通过高精度作图克隆杂种优势基因, 进而研究其分子基础(Charlesworth and Willis, 2009)。随着二代测序技术的发展, 廉价、高通量获取几乎任意

生命有机体全基因组的分子标记成为可能。基于全基因组测序技术, 我国科学家在水稻杂种优势机制研究中作出了很多先驱性工作, 无论是从广度、定位精度还是从多层面知识的整合上都有了全面提升(Huang et al., 2015, 2016; Li et al., 2016)。2015年, 中国科学院上海生命科学研究院植物生理生态研究所国家基因研究中心的韩斌研究组采用之前开发的基因分型技术(Huang et al., 2009), 通过对1 495个优良杂交水稻品种(F₁)进行全基因组测序, 高效重构出杂交水稻全基因组基因型。进一步测量38个与杂种优势相关的产量、品质及抗病性状, 并进行关联分析, 鉴定了大量关联位点或基因(Huang et al., 2015)。为了更好地估算每个杂种优势相关基因位点不同基因型的杂种优势效应, Huang等(2016)将这一研究延伸到F₂群体。他们选取来自3种杂交育种系统(籼稻-籼稻三系法、籼稻-籼稻两系法和粳稻-籼稻杂交系统)的17个代表性杂交组合, 通过对这些组合10 074个F₂后代的全基因组重测序及7个产量性状相关农艺性状的遗传分析, 发现不同杂交系统有着不同的杂种优势遗传结构。定位到的QTL位点在杂合状态时大多表现出正向的不完全显性, 通过杂交产生了全新的基因型组合, 从而在杂交种中实现了对水稻花期、株型及产量各要素的理想组合, 形成产量杂种优势。另外, 中国科学院遗传与发育生物学研究所朱立煌研究组与国家杂

收稿日期: 2016-11-15; 接受日期: 2016-12-10

基金项目: 中国科学院战略性先导专项(No.XDA08010400)和科技部973项目(No.2015CB150106)

* 通讯作者。E-mail: ccchu@genetics.ac.cn

交水稻研究中心袁隆平院士等研究组合作, 通过整合表型、转录组及基因组等多层次数据, 深入解析了超级杂交水稻两优培九产量的杂种优势基础。对产量相关性状的细致分析表明, 两优培九产量杂种优势效应主要来自优势亲本穗粒数和父本有效穗数的贡献。同时, Li等(2016)还精细定位到1个贡献产量杂种优势的基因*DTH8/Ghd8/LHD1*。这些最新研究更加清晰地揭示了水稻杂种优势的遗传和分子基础, 不仅对优化亲本配组, 培育高产、优质和多抗新品种具有重要的指导意义, 而且从另一方面为我们提供了检验杂种优势相关假说的良好机会。

一个多世纪以来, 研究者提出了各种解释杂种优势现象的假说。目前, 广为众人接受的是显性互补(dominance 或者 complementation)假说(Jones, 1917; Charlesworth and Willis, 2009)。该假说认为, 杂种优势来自于对纯合亲本基因组轻微有害(这里指对生命有机体生长或生殖等性状有负面影响)等位基因的互补。假设有两个控制水稻产量性状的位点, 而在每一位点上有两个等位基因A/a和B/b, 每个位点上有害等位是隐性的, 也就是说携带aa或者bb会造成产量降低。如两纯合亲本分别携带AAbb和aaBB基因型, F₁代就会通过显性互补规避这两个位点对产量的负效应, 从而表现出优于亲本的表型(即产量高于亲本)。这一假说有几个重要的前提, 其一是有有害突变应该是隐性或半隐性, 这已有大量的实验数据支持(Charlesworth and Charlesworth, 2010)。另一个是轻微有害突变在基因组中广泛存在。水稻群体基因组上平均每1 000个碱基对区域有20多个SNP(单核苷酸多态性)位点(The 3 000 Rice Genome Project, 2014; Wang et al., 2016)。大部分多态性对适应性并无影响, 少数多态性位点的不同等位基因对适应性或产量会有不同效应。如果1个位点的其中1个等位有较大的有害效应, 它就会在育种中被强烈的人工选择所剔除, 而有利等位则会被固定下来, 如水稻中控制落粒性的*sh4*基因和控制分蘖角度的*PROG1*基因(Lin et al., 2007; Jin et al., 2008; Tan et al., 2008)。然而, 由于选择和重组效率的限制, 一些轻微有害突变难以被完全清除; 如果轻微有害突变与非常有利的突变强连锁, 就会导致这一突变几乎无法清除(Charlesworth and Willis, 2009)。进一步对杂交稻品种中全基因组关联分析定位的大量位点进行分析, 发现纯合亲

本中优势等位个数较少, 而杂交种中较多; 且在杂交种中, 优势性状与这些位点的优势等位个数呈很强的正相关(Huang et al., 2015), 这一结果很好地支持了显性互补假说。如果1个位点的两个等位A和a, 在杂合体中的表现型是两个亲本表现型的平均值, 那么这一位点的两个等位之间是加性效应(additive); 如高于平均值而低于显性纯合亲本, 则被认为是正显性(positive dominance); 如果低于平均值则是负显性(negative dominance)(Birchler, 2016)。在对F₂个体的全基因组关联分析研究中, 研究者发现大部分杂种优势相关基因组位点都是正显性, 而负显性位点数量很少(Huang et al., 2016), 这一结果也与显性互补假说高度吻合。而在性状层面, 多个产量相关要素的优势组合贡献了产量的杂种优势。显性互补假说的一个重要推论是, 给予足够的选择和重组(如不断的选择育种), 理论上可以培育出基因组中不含有有害突变的“完美”纯合品种, 导致“杂种优势”逐渐消失(Schnable and Springer, 2013)。随着基因编辑技术的发展和应用(Shan et al., 2013), 这一目标更可能会实现, 因为即使是选择和重组无法清除的有害突变, 也可通过基因编辑技术消除。近年来, 常规水稻品种与杂交稻间产量差距的逐步缩小也是显性互补假说的一个有力佐证, 为水稻育种指明了新的方向(图1)。

另一个用以解释杂种优势的假说是超显性(overdominance), 该假说认为在一个基因位点, 杂合基因型的表现型要比两种纯合基因型都优越(Shull, 1908)。目前, 关于单基因位点表现出超显性的报道极少。Krieger等(2010)通过分子和遗传证据证明, 番茄(*Lycopersicon esculentum*)开花素基因*SFT*是1个贡献产量杂种优势的超显性位点。进一步研究揭示, *SFT*通过开花通路中的剂量反应“一因多效”优化了株型, 最终表现出产量增加(Jiang et al., 2013)。在确定1个超显性位点前, 需要排除伪超显性(pseudo-overdominance)的可能(Charlesworth and Willis, 2009), 也就是2个紧密连锁的位点可能通过显性互补导致杂交种表现比亲本优越。在定位精度较低时, 这2个位点往往容易被认为是1个位点, 从而误认为是单一位点的超显性。因此, 目前定位到的杂种优势超显性位点(Li et al., 2001; Luo et al., 2001; Garcia et al., 2008)大多仍需进一步研究, 以排除伪



图1 通过聚合优良等位基因位点致使常规品种(A)与杂交稻品种(B)间产量差距不断缩小

Figure 1 The yield gap between current high-yielding inbred rice varieties (A) and hybrid rice (B) is significantly narrowed since the application of pyrimiding functional genetic loci

超显性(Zhou et al., 2012)。

用显性互补和超显性遗传机制解释杂种优势是否已经足够? 这一问题仍存在很大争议(Hua et al., 2003; Charlesworth and Willis, 2009; Zhou et al., 2012; Birchler, 2015)。很多研究者认为, 基因组杂合度本身也对杂种优势有贡献, 因此, 可能存在一种区别于标准数量遗传学模型的新机制(Kaepler, 2011)。这一思路最重要的证据来源于一系列多倍体的杂交实验。在多倍体中, 存在“渐进杂种优势(progressive heterosis)”现象, 即杂种优势随着基因组杂合度的升高而增加(Birchler et al., 2010)。而且按照显性互补模型预测, 在多倍体杂交种的自交群体中, 后代显示的自交衰退速率应远低于二倍体杂交种的衰退速率。但对苜蓿(*Medicago sativa*)和玉米的实验结果显示, 两者的衰退速率相似(Groose et al.,

1989; Sockness and Dudley, 1989; Birchler, 2015)。为了解释这些新的实验证据, Birchler和Veitia (2007)进一步发展了基因平衡假说(gene balance hypothesis), 认为维持细胞内对剂量敏感的细胞成分平衡很重要, 杂种相较于其自交亲本有不同的基因组, 因而能更好地维持平衡。发展这一假说最初是为了解释染色体的非整倍性(aneuploidy)及其症状。而Goff (2011)认为, 杂种基因组中的很多位点有2个不同等位, 其中一个编码相对不稳定的低效蛋白, 另一个编码相对稳定的高效蛋白。在杂种的细胞内部可以选择性地转录和翻译较为稳定的高效蛋白, 从而实现更高的代谢效率。而那些纯合亲本在合成稳定的高效蛋白的同时也会不断合成不稳定的低效蛋白, 从而造成能量浪费。这一假说从代谢效率的角度解释了杂合基因组贡献杂种优势的机制。

目前, 我们对杂种优势机制的认识还非常有限, 这些杂交优势假说很可能分别从不同方面阐释了杂交优势的复杂分子生化机制, 它们相互之间并不排斥(Schnable and Springer, 2013)。此外, 有一现象非常值得关注, 即利用不同的方法和手段在不同杂交组合甚至不同物种中, 都发现开花相关基因与杂种优势相关。Xue等(2008)研究发现, *Ghd7*基因贡献了超级杂交稻汕优63的产量杂种优势; 而*Ghd8*是两优培九产量杂种优势的主效基因(Li et al., 2016); Huang等(2016)则进一步发现, *Ghd8*是大多数两系法籼稻-籼稻杂交水稻系统的杂种优势主效基因。在三系法籼稻-籼稻杂交水稻系统中, 水稻的开花素基因*Hd3a*被认为是主效基因(Huang et al., 2016)。而番茄开花素基因*SFT*贡献了番茄产量的杂种优势(Krieger et al., 2010)。这些通过不同的方法手段, 并在不同的系统中产生的一致性结果, 使人难免要问: 植物开花调控基因如何通过分子网络调控作物的产量, 并导致了杂种优势? 组学技术无疑为我们进一步解析杂种优势的复杂遗传调控网络指明了方向。

也许根本不存在解释所有杂种优势现象的统一性理论(Kaepler, 2012)。不同物种(Jiang et al., 2013), 甚至同一物种的不同杂交组合都有特异的分子生化机制产生杂种优势。Huang等(2016)研究发现, 不同杂交水稻系统有不同的主效位点调控杂种优势; 相同杂交组合中, 不同性状的杂种优势的遗传结构也不相同(Zhou et al., 2012)。此外, 目前杂种优势的研

究大多集中在少数产量性状上, 鉴于杂种优势可以表现在生命有机体发育的各个阶段, 对杂种优势表型的研究应进一步细化。总之, 更深入地解析杂种优势的分子调控机制, 进而完整地建立杂种优势表型与分子机制间的联系尤为重要。CRISPR/CAS9等基因编辑技术的出现, 使得对特定杂种优势基因进行编辑进而系统比较不同等位基因在相同背景下的杂种优势效应成为可能。基因组、转录组及代谢组等各种组学技术以及整合生物学的发展(Wei et al., 2009; Li et al., 2016)也为我们展示杂种优势更加全面的图景提供了技术支持。

水稻杂种优势全基因组关联分析研究, 不仅为系统解析杂种优势的分子遗传机制奠定了基础, 而且为生产实践中品种改良提供了很好的起点。大量杂种优势相关位点的定位, 可以指导育种实践中对优异等位基因的聚合, 实现更好的品种培育。但值得注意的是, 杂种优势的遗传基础中, 基因-基因互作扮演着非常重要的角色(Yu et al., 1997; Hua et al., 2003; Zhou et al., 2012)。不同优异等位之间可能存在非加性互作, 故需要我们进一步鉴定关联基因组位点的基因和突变, 深入研究其分子机制, 从分子层面理解互作基础后, 才能建立更好的模型以指导优异等位的聚合育种。水稻作为最重要的粮食作物之一, 同时又是良好的分子生物学研究模式植物(Zhang et al., 2008)。水稻中杂种优势的利用极大地促进了水稻产量的提升, 因此, 水稻无疑也是杂种优势研究的良好模式材料。只有更多的杂种优势相关基因被克隆, 并完整建立起与表型间的关系, 才能获得对杂种优势的更深入理解, 进而更好地评估甚至修正杂种优势相关假说。这些研究也无疑为育种带来了新的契机, 人们可以通过基因的修饰, 实现人为精准操控杂种优势, 培育出更加优异的作物品种。

参考文献

- 胡忠孝, 田妍, 徐秋生 (2016). 中国杂交水稻推广历程及现状分析. *杂交水稻* **2**, 1–8.
- Birchler JA (2015). Heterosis: the genetic basis of hybrid vigour. *Nat Plants* **1**, 15020.
- Birchler JA (2016). Hybrid vigour characterized. *Nature* **537**, 620–621.
- Birchler JA, Veitia RA (2007). The gene balance hypothesis: from classical genetics to modern genomics. *Plant Cell* **19**, 395–402.
- Birchler JA, Yao H, Chudalayandi S, Vaiman D, Veitia RA (2010). Heterosis. *Plant Cell* **22**, 2105–2112.
- Charlesworth B, Charlesworth D (2010). Elements of Evolutionary Genetics. Greenwood Village, Colorado: Roberts and Company. pp.182.
- Charlesworth D, Willis JH (2009). The genetics of inbreeding depression. *Nat Rev Genet* **10**, 783–796.
- Darwin CR (1876). The Effects of Cross- and Self-fertilization in the Vegetable Kingdom. London: John Murray.
- Duvick DN (2001). Biotechnology in the 1930s: the development of hybrid maize. *Nat Rev Genet* **2**, 69–74.
- Garcia AAF, Wang S, Melchinger AE, Zeng ZB (2008). Quantitative trait loci mapping and the genetic basis of heterosis in maize and rice. *Genetics* **180**, 1707–1724.
- Goff SA (2011). A unifying theory for general multigenic heterosis: energy efficiency, protein metabolism, and implications for molecular breeding. *New Phytol* **189**, 923–937.
- Goose R, Talbert L, Kojis W, Bingham E (1989). Progressive heterosis in autotetraploid alfalfa: studies using two types of inbreds. *Crop Sci* **29**, 1173–1177.
- Hua J, Xing Y, Wu W, Xu C, Sun X, Yu S, Zhang Q (2003). Single-locus heterotic effects and dominance by dominance interactions can adequately explain the genetic basis of heterosis in an elite rice hybrid. *Proc Natl Acad Sci USA* **100**, 2574–2579.
- Huang X, Feng Q, Qian Q, Zhao Q, Wang L, Wang A, Guan J, Fan D, Weng Q, Huang T, Dong G, Sang T, Han B (2009). High-throughput genotyping by whole-genome resequencing. *Genome Res* **19**, 1068–1076.
- Huang X, Yang S, Gong J, Zhao Q, Feng Q, Zhan Q, Zhao Y, Li W, Cheng B, Xia J, Chen N, Huang T, Zhang L, Fan D, Chen J, Zhou C, Lu Y, Weng Q, Han B (2016). Genomic architecture of heterosis for yield traits in rice. *Nature* **537**, 629–633.
- Huang X, Yang S, Gong J, Zhao Y, Feng Q, Gong H, Li W, Zhan Q, Cheng B, Xia J, Chen N, Hao Z, Liu K, Zhu C, Huang T, Zhao Q, Zhang L, Fan D, Zhou C, Lu Y, Weng Q, Wang Z, Li J, Han B (2015). Genomic analysis of hybrid rice varieties reveals numerous superior alleles that contribute to heterosis. *Nat Commun* **6**, 6258.
- Jiang K, Liberatore KL, Park SJ, Alvarez JP, Lippman ZB (2013). Tomato yield heterosis is triggered by a dosage sensitivity of the florigen pathway that fine-tunes shoot architecture. *PLoS Genet* **9**, e1004043.
- Jin J, Huang W, Gao JP, Yang J, Shi M, Zhu MZ, Luo D,

- Lin HX** (2008). Genetic control of rice plant architecture under domestication. *Nat Genet* **40**, 1365–1369.
- Jones DF** (1917). Dominance of linked factors as a means of accounting for heterosis. *Proc Natl Acad Sci USA* **3**, 310–312.
- Kaeppler S** (2011). Heterosis: one boat at a time, or a rising tide? *New Phytol* **189**, 900–902.
- Kaeppler S** (2012). Heterosis: many genes, many mechanisms—end the search for an undiscovered unifying theory. *ISRN Botany* **2012**, 682824.
- Krieger U, Lippman ZB, Zamir D** (2010). The flowering gene *SINGLE FLOWER TRUSS* drives heterosis for yield in tomato. *Nat Genet* **42**, 459–463.
- Li D, Huang Z, Song S, Xin Y, Mao D, Lv Q, Zhou M, Tian D, Tang M, Wu Q, Liu X, Chen T, Song X, Fu X, Zhao B, Liang C, Li A, Liu G, Li S, Hu S, Cao X, Yu J, Yuan L, Chen C, Zhu L** (2016). Integrated analysis of phenome, genome, and transcriptome of hybrid rice uncovered multiple heterosis-related loci for yield increase. *Proc Natl Acad Sci USA* **113**, E6026–E6035.
- Li ZK, Luo L, Mei H, Wang D, Shu Q, Tabien R, Zhong D, Ying C, Stansel J, Khush G, Paterson A** (2001). Overdominant epistatic loci are the primary genetic basis of inbreeding depression and heterosis in rice. I. Biomass and grain yield. *Genetics* **158**, 1737–1753.
- Lin Z, Griffith ME, Li X, Zhu Z, Tan L, Fu Y, Zhang W, Wang X, Xie D, Sun C** (2007). Origin of seed shattering in rice (*Oryza sativa* L.). *Planta* **226**, 11–20.
- Lippman ZB, Zamir D** (2007). Heterosis: revisiting the magic. *Trends Genet* **23**, 60–66.
- Luo L, Li ZK, Mei H, Shu Q, Tabien R, Zhong D, Ying C, Stansel J, Khush G, Paterson A** (2001). Overdominant epistatic loci are the primary genetic basis of inbreeding depression and heterosis in rice. II. Grain yield components. *Genetics* **158**, 1755–1771.
- Schnable PS, Springer NM** (2013). Progress toward understanding heterosis in crop plants. *Annu Rev Plant Biol* **64**, 71–88.
- Shan Q, Wang Y, Li J, Zhang Y, Chen K, Liang Z, Zhang K, Liu J, Xi JJ, Qiu JL, Cao XF** (2013). Targeted genome modification of crop plants using a CRISPR-Cas system. *Nat Biotechnol* **31**, 686–688.
- Shull GH** (1908). The composition of a field of maize. *J Hered* **4**, 296–301.
- Sockness BA, Dudley J** (1989). Performance of single and double cross autotetraploid maize hybrids with different levels of inbreeding. *Crop Sci* **29**, 875–879.
- Tan L, Li X, Liu F, Sun X, Li C, Zhu Z, Fu Y, Cai H, Wang X, Xie D, Sun C** (2008). Control of a key transition from prostrate to erect growth in rice domestication. *Nat Genet* **40**, 1360–1364.
- The 3000 Rice Genome Project** (2014). The 3 000 rice genomes project. *Giga Sci* **3**, 7.
- Troyer AF** (2006). Adaptedness and heterosis in corn and mule hybrids. *Crop Sci* **46**, 528–543.
- Wang H, Xu X, Vieira FG, Xiao Y, Li Z, Wang J, Nielsen R, Chu C** (2016). The power of inbreeding: NGS based GWAS of rice reveals convergent evolution during rice domestication. *Mol Plant* **9**, 975–985.
- Wei G, Tao Y, Liu G, Chen C, Luo R, Xia H, Gan Q, Zeng H, Lu Z, Han Y, Li X, Song G, Zhai H, Peng Y, Li D, Xu H, Wei X, Cao M, Deng H, Xin Y, Fu X, Yuan L, Yu J, Zhu Z, Zhu L** (2009). A transcriptomic analysis of super-hybrid rice *LYP9* and its parents. *Proc Natl Acad Sci USA* **106**, 7695–7701.
- Xue W, Xing Y, Weng X, Zhao Y, Tang W, Wang L, Zhou H, Yu S, Xu C, Li X, Zhang Q** (2008). Natural variation in *Ghd7* is an important regulator of heading date and yield potential in rice. *Nat Genet* **40**, 761–767.
- Yu S, Li J, Xu C, Tan Y, Gao Y, Li X, Zhang Q, Maroof MS** (1997). Importance of epistasis as the genetic basis of heterosis in an elite rice hybrid. *Proc Natl Acad Sci USA* **94**, 9226–9231.
- Zhang Q, Li J, Xue Y, Han B, Deng XW** (2008). Rice 2020: a call for an international coordinated effort in rice functional genomics. *Mol Plant* **1**, 715–719.
- Zhou G, Chen Y, Yao W, Zhang C, Xie W, Hua J, Xing Y, Xiao J, Zhang Q** (2012). Genetic composition of yield heterosis in an elite rice hybrid. *Proc Natl Acad Sci USA* **109**, 15847–15852.

Underlying Mechanism of Heterosis Unveiled by -Omics

Hongru Wang, Chengcai Chu*

*The State Key Laboratory of Plant Genomics, Institute of Genetics and Developmental Biology,
Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China*

Abstract Heterosis, or hybrid vigor, is the phenomenon that hybrid displays growth or fertility superiority over its parents. Though widely exploited in agriculture, the underlying molecular mechanism of heterosis remains one of the lasting mysteries in biology. Recently, Chinese scientists leveraged genomics tools and systemically characterized the genetic architecture of rice heterosis using 10 074 F₂ individuals resulting from 17 representative elite rice hybrid cultivars. Another Chinese team focused on the super hybrid cultivar LYP9 and studied its yield heterosis by integrating phenomic, genomic and transcriptomic data. The comprehensive mapping and analysis of heterosis QTLs with multi-omics tools provide valuable data for both testing heterosis hypothesis and purposely manipulating heterosis for breeding new cultivars.

Key words rice, heterosis, genomics, genome-wide association study

Wang HR, Chu CC (2017). Underlying mechanism of heterosis unveiled by -omics. *Chin Bull Bot* **52**, 4–9.

* Author for correspondence. E-mail: ccchu@genetics.ac.cn

(责任编辑: 孙冬花)