

· 热点评 ·

中国科学家在杂种F₁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, 由于杂交种后代不能稳定遗传, 每年均需利用不育系和恢复系亲本配置杂交种子, 不仅制种成本高, 而且存在制种纯度问题, 限制了杂种优势利用的推广范围。近期, 中国科学家通过对减数分裂和受精过程关键基因进行编辑, 获得了杂种F₁的克隆种子, 为进一步固定杂种优势、实现“一系法”水稻杂种优势利用带来了曙光。

关键词 水稻, 杂种优势, 无融合生殖, 减数分裂

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

杂种优势(heterosis)是指遗传基础不同的亲本, 其杂交子一代在生物量、产量和抗性等方面优于双亲的遗传现象。自20世纪发现杂种优势以来, 已在玉米(*Zea mays*)、高粱(*Sorghum vulgare*)、水稻(*Oryza sativa*)、油菜(*Brassica campestris*)及向日葵(*Helianthus annuus*)等主要农作物中得到广泛应用, 对于提高世界范围内粮食单产发挥了重要作用, 为解决粮食安全问题做出了重要贡献。

杂交稻是杂种优势利用最为成功的作物之一, 自20世纪70年代成功研制以来, 已经历一系列质的飞跃。第一代杂交稻是袁隆平等以质核互作型雄性不育系(cytoplasmic male sterility)为遗传工具, 创制的“三系法”杂交水稻, 其单产比常规水稻品种增产20%左右, 是水稻育种历史上的一次重要突破, 为保障我国粮食安全发挥了重要作用。第二代杂交稻是以光温敏雄性不育系(photothermo-sensitive male sterility)为遗传材料, 创制的“两系法”杂交水稻。由于“两系法”杂交稻不存在不育基因与恢复基因间恢保关系的限制, 育成优良组合的概率要远高于“三系法”杂交稻。“一系法”则是通过无融合生殖(apomixis)来固定杂种优势, 理论上水稻杂种优势利用的最佳途径(Yuan, 2018)。

由于无融合生殖没有经过受精过程, 直接产生种子, 因而其后代与亲本基因型完全一致。目前, 已报道有400多种被子植物(angiosperm)具有无融合生殖现

象, 但是在主要农作物中尚未发现有无融合生殖现象(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, 获得了无融合生殖现象的遗传模式及其调控位点(Ozias-Akins and van Dijk, 2007; Barcaccia and Albertini, 2013)。然而, 研究者曾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, 但并未获得成功(Barcaccia and Albertini, 2013)。此外, 研究者也尝试通过对控制有性生殖(sexual reproduction)过程的基因进行突变, 从头创制无融合生殖生物(Spillane et al., 2004)。

减数分裂(meiosis)是真核生物(eukaryote)有性生殖过程中发生的核心生物学事件, 对于有性生殖过程的正常进行有着极其重要的意义。在减数分裂过程中, 同源染色体的非姊妹染色单体间发生交换, 是杂交后代遗传多样性形成的生物学基础。Raphaël Mercier研究组分别在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)和水稻中同时突变3个调控减数分裂过程的基因, 获得了名为MiMe (*Mitosis instead of Meiosis*)的突变体。MiMe孢母细胞的减数分裂过程被类似的有丝分裂(mitosis)过程所取代, 不发生同源染色体交换, 因而产生克隆二倍体(diploid)的雄性与雌性配子(Marimuthu et al., 2011; Mieulet et al., 2016)。由于MiMe植株的自交后代染色体自发加倍, 进一步将拟南芥MiMe植株和CenH3-介导的染色体消除系进行

收稿日期: 2019-01-09; 接受日期: 2019-01-10

* 通讯作者。E-mail: chongk@ibcas.ac.cn

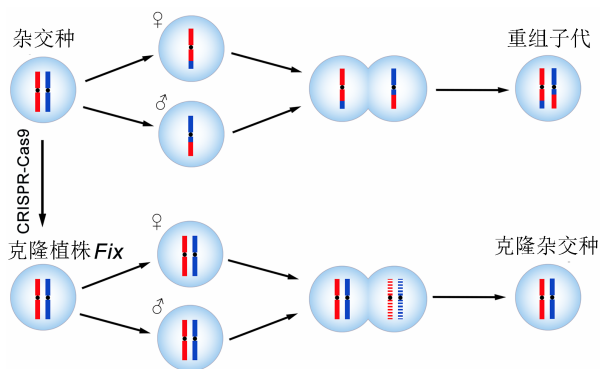


图1 利用基因编辑获得克隆杂交种的模式图(改编自Wang et al., 2019)

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*基因使性细胞进行单性生殖。克隆植株(*Fix*)产生的克隆杂交种与杂交亲本基因型一致。

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.

杂交,成功获得克隆的二倍体后代。

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,对杂交稻组合春优84中*PAIR1*、*REC8*和*OSD1*这3个减数分裂相关基因进行编辑,成功获得了*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),产生与亲本基因型一致的二倍体配子(Wang et al., 2019)。已有研究表明,玉米*MTL* (*MATRILINEAL*)基因可以诱导产生单倍体(haploid)植株(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*突变体植株自交可直接获得孤雌生殖单倍体后代。水稻中存在玉米*MTL*的同源基因,且其生物学功能与玉米*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,他

们同时对春优84的*PAIR1*、*REC8*、*OSD1*和*MTL*基因进行编辑,成功获得具有无融合生殖现象的*Fix* (*Fixation of hybrids*)材料(图1),并获得与杂交亲本基因型一致的克隆种子。对其二倍体后代进行基因组重测序分析表明,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能在不同有性世代间传递。

Wang等(2019)的研究工作证实了通过无融合生殖固定水稻杂种优势的可能性,为实现“一系法”杂种优势利用探索出一种可能的技术路径。未来通过对该技术的进一步完善与推广,可望极大地减少农作物育种的工作量,缩短良种培育周期,为农作物杂种优势的高效利用带来光明前景。

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.

Spillane C, Curtis MD, Grossniklaus U (2004). Apomixis technology development—virgin births in farmers' fields? *Nat Biotechnol* **22**, 687–691.

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 segregation, hybrid seed need to be produced using male sterile and restorer lines each year. Hybrid seed production is prohibitively expensive and the purity of hybrid seed is uncertain, that limit the extension of its large adoption. Recently, Chinese scientists obtained clonal F₁ seeds from hybrid rice by genome editing of some meiosis and fertilization related genes. Their work shed light on utilization and fixation of the heterosis by 'one line' method.

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)