

百合单倍体育种策略及发展趋势

赵志珩^{1,2}, 梁文汇¹, 王伟娟³, 陆雅宁², 刘欢², 陈玉珍^{2,*}, 卢存福^{2,*}

¹广西壮族自治区林业科学研究院, 广西特色经济林重点实验室, 南宁530002

²北京林业大学生物科学与技术学院, 林木育种国家工程实验室, 教育部林木花卉遗传育种重点实验室, 北京100083

³北京市科学技术委员会农村发展中心, 北京100195

摘要: 百合是一种集药用、食用和观赏为一体的单子叶植物。百合遗传多样性丰富, 市场新品种大多是通过杂交选育而成。百合具有基因组大、杂合度高、品种倍性复杂等特点, 常常出现杂交育种障碍, 致使百合育种进展缓慢。单倍体育种技术已成为常规杂交育种的重要补充, 大大提高了现代植物育种效率。本文综述了百合单倍体诱导策略以及单倍体的保持与加倍, 尤其介绍了基于基因组编辑技术的单倍体诱导新技术, 为百合采用现代分子育种研究策略与综合开发利用提供重要参考资料。

关键词: 百合; 单倍体; 应用价值; 诱导策略; 保持与加倍

农林产业的良性发展主要依赖于高产且优质的新品种(Wang等2019)。百合为单子叶多年生草本植物, 兼具药用、食用和观赏价值为一体(韩秀丽等2010; 赵志珩等2019)。百合性状改良和新品种选育长期以来一直依赖于杂交选育, 针对优良性状的遗传改良, 需要将亲本杂交后再经过6~8代回交和筛选鉴定, 导致育种周期长、费时费力、成本高等难以克服的诸多难题(袁素霞等2015)。同时, 百合基因组大, 杂合度高, 自然界中百合品种众多, 倍性复杂, 仅仅依赖杂交育种常常产生杂交障碍, 致使百合育种进展缓慢(Yan等2019)。

单倍体(haploid)是体细胞染色体数为配子染色体数(n)的个体、组织或细胞。经加倍后的双单倍体(doubled haploid, DH)为100%纯合。单倍体育种技术可提高育种效率(Wang等2019)、基因功能注释和基因组测序的精准性等等。小孢子、单倍体原生质体/胚/植株是基因工程遗传转化的理想受体, 已成为非常有价值的遗传材料。

目前, 单倍体育种技术已成为植物科学领域的一大研究热点问题, 单倍体玉米育种已成为AgReliant和孟山都等国际著名种业公司的常规育种方法。百合自交亲和力低, 自花授粉结实率低, 因此获得纯合的后代主要依靠杂交育种。近年, 百合单倍体诱导和分子育种取得很大进展, 本文进行了系统整理, 希望为百合育种提供借鉴。

1 百合单倍体诱导策略

自然界通过自发形成单倍体的频率只有0.002%~0.02%, 目前未有百合天然单倍体的报道。随着模式植物单倍体研究的不断深入, 百合单倍体研究也取得很大进展。

1.1 基于组织培养的单倍体诱导

1.1.1 花药(花粉)诱导单倍体

人工诱导单倍体最早为Guha等(1964)利用曼陀罗花药培养出的单倍体植株。目前百合主要依靠花药(小孢子)获得单倍体。Sharp等(1971)采用麝香百合(*Lilium longiflorum*)花药获得了单倍体; 谷祝平和郑国锴(1982)培养兰州百合(*L. davidii* var. *willmottiae*)花药, 诱导出单倍体植株; Han等(1997)利用杂种系亚洲百合(*L. asiatica*)花药为材料获得单倍体; 韩秀丽等(2010)以新铁炮百合(*L. × formolongi*)的杂种系列花药也诱导出单倍体植株, 表明以百合花药为材料可诱导出单倍体, 但诱导条件受到基因型限制。Lichter (1982)采用甘蓝型油菜(*Brassica napus*)游离小孢子作为外植体, 首次

收稿 2020-01-11 修定 2020-09-30

资助 广西省特色经济林培育与利用重点实验室开放课题(19-B-01-02)、广西省创新驱动发展专项子课题(桂科AA17204058-03)和国家自然科学基金(31270737)。

* 共同通信作者: 陈玉珍(chenyuzhen@bjfu.edu.cn)、卢存福(lucunfu@bjfu.edu.cn)。

成功获得单倍体植株。但利用百合游离小孢子成功诱导单倍体的报道则较少,这可能与百合小孢子对体外环境适应能力较差有关(Han等1997)。

小孢子胚胎发生过程极其复杂,涉及到花粉未成熟细胞向胚胎发生方向的重新编程,受到一系列相关基因和蛋白的共同调控(Zur等2014)。Sánchez-Díaz等(2013)发现有14个基因(*TaTPD1-like*、*TAA1b*、*GSTF2*、*GSTA2*、*TaNF-YA*、*TaAGL14*、*TaFLA26*、*CHI3*、*XIP-R*、*Tad1*、*WALI6*、*TaEXPB4*、*TaAGP31-LIKE*和*TaME1*)与小麦小孢子胚胎发生的早期、中期和晚期胚分化高度相关。在胚胎高度发生的小黑麦DH28系中,所有基因在离体培养前8 d表达上调;而在胚胎不发生的小黑麦DH50系中,大多数基因表达水平较低或完全不表达(Zur等2014)。但百合花药是如何受到内外综合因素影响而诱导出单倍体的具体分子调控机制目前还不明确。

1.1.2 未授精子房(胚珠)诱导单倍体

雌配子体诱导单倍体主要通过诱导子房或胚珠(大孢子)获得单倍体植株。Tulecke (1964)首次报道采用White培养基诱导未经授粉的银杏(*Ginkgo biloba*)子房获得了单倍体愈伤组织,但未能分化形成植株;谷祝平和郑国锴(1983)诱导兰州百合子房成功获得单倍体植株。

一个花药中含有丰富的雄配子体,而每个胚珠中只有一个配子体,与花药培养相比,未受精胚珠(子房)诱导百合单倍体再生植株的报道还较少,同时具体调控机制还不清楚。研究发现,玉米体内配子体发育单倍体诱导能力涉及到一些主要的数量性状位点(quantitative trait locus, QTL)和几个小效应QTL修饰。玉米1号染色体上的原位雌蕊发生位点(*ggi1*为雌核发育诱导子)对诱导率有显著影响(Barret等2008),一个QTL占总遗传变异的66%,1号和3号染色体上的QTL *qmhir1*和*qmhir2*可以解释14.7%和8.4%的表型变异(Wu等2014)。

1.1.3 多种因素影响离体单倍体诱导

(1)供体植株的基因型。遗传背景不同,即基因型不同,即使同一品种的不同株系间,单倍体诱导的成功率也存在很大差异。袁素霞等(2015)在7个百合供试材料中有5个基因型未授粉子房离体

培养成功,产生146个再生植株,包括单倍体(26.09%)、二倍体(43.48%)、四倍体(4.34%)和非整倍体(26.09%)。兰州百合和亚洲百合等只有少数几个基因型获得了花药愈伤组织和少量再生植株(韩秀丽等2010)。上述研究表明,离体诱导百合单倍体受到基因型的严重影响。

(2)供体植株的取样时期。雌雄配子体只有在特定发育阶段才能在离体胁迫环境下改变其发育途径,由配子体发育转向产生孢子体,形成愈伤组织或胚状体。子房发育(即大孢子母细胞)时期影响了未授精子房的离体培养效果,谷祝平和郑国锴(1983)用12~18 mm兰州百合花蕾的子房离体培养获得了单倍体植株,并认为再生的单倍体植株是来源于大孢子四分体,而不是卵细胞。袁素霞等(2015)认为,开花前1 d的花蕾最适于未授粉子房的培养。研究发现,早期和中期单核小孢子比晚期易产生愈伤组织,而百合品种因不同基因型导致处于单核期的花蕾长度差别较大,‘罗宾娜’的小孢子单核期花蕾长度为36~38 mm(韩秀丽等2010),台湾百合(*L. formosanum*)花蕾有40~50 mm长(Han和Niimi 2005),而新铁炮百合‘雷山1号’此时花蕾长度为24~26 mm,亚洲杂交百合花蕾长20~30 mm(Han等1997)。此外,提供花粉植株的健康程度以及花药壁的厚度,均影响了小孢子的胚胎发生。

(3)离体培养的培养基。小孢子离体培养对培养基的要求具有种特异性和基因型特异性,目前还没有一种单一的培养基适合于不同作物的单倍体诱导系统,主要培养基如MS、N6、改良MS和B5等,生长素的种类和浓度也决定了小孢子的发展途径(袁素霞等2015)。

褚云霞等(2001)发现,6个不同基因型的百合花药离体培养时,其适宜诱导的培养基各不相同。在兰州百合子房体外诱导单倍体时,改良MS培养基(VB1浓度从0.1 mg·L⁻¹增加到4.0 mg·L⁻¹)的诱导率高于N6培养基(谷祝平和郑国锴1982, 1983)。袁素霞等(2015)在诱导百合子房单倍体时,BDS培养基优于CBM和MS,认为BDS中特有的脯氨酸和高浓度的肌醇可促进百合雌核单倍体胚胎的发生。Han等(1997)针对亚洲杂交百合开发了一套花药培养单倍体植株的系统,利用MS与2.0 mg·L⁻¹毒莠定

和 $2.0\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 玉米素(zeatin)配比组合, 单倍体诱导率达到17.6%。诱导新铁炮百合‘雷山1号’花药愈伤组织的最佳培养基则为改良MS, 添加 $0.5\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 2,4-D、 $4.0\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ KT和 $30\sim 90\text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$ 蔗糖, 诱导率可达44% (Qu等1988)。因此, 培养基的类型与植物生长调节剂(激素)种类、水平和不同配比对诱导单倍体均是至关重要的影响因素。

1.2 基于分子育种的单倍体诱导策略

1.2.1 百合分子育种

(1)基因克隆。近年关于百合分子育种研究进展较快, 分离并克隆到一系列相关基因: 与百合花器官发育相关基因, 如雄蕊和花瓣发育相关*LMA-DSI*基因(Tzeng和Yang 2001)、胚珠相关*LMADS2*基因、受精作用相关*LGCI*基因(Winter和Bhalla 2003)、花期相关*LFMADS*基因(Liao等2018)等; 与百合花色相关基因, 如花色素苷合成的早期关键基因查尔酮合成酶*LCHS2*基因(化占勇2010)、正调控花青素合成的*LhMYB6*和*LhMYB12*转录因子基因(Yamagishi等2010); 与百合减数分裂相关基因, 如*LIM15*基因(Hotta等1995)和*LISCL*基因(Morohashi等2003); 同时还克隆到与百合抗寒相关*LLA23*基因等一系列目标基因(Hsu等2011)。

(2)组织再生体系及遗传转化方法。由于百合再生体系具有强烈的基因型依赖性、转化效率低、遗传稳定性差和转化后受体再生较为困难等诸多难题, 成为百合高效的基因工程和分子育种主要障碍, 大多数基因的功能验证主要依靠拟南芥、烟草等模式植物进行。近年, 百合组织再生体系取得很大进展, 发现百合不定芽再生系统以鳞片和小叶作为外植体, 再生时间短、直接分化率比较高, 适合作为百合遗传转化良好的受体材料, 但还存在嵌合体 and 不同基因型间再生频率差异较大等问题(Wang等2012; Liu等2014)。体细胞胚具有遗传稳定性好、突变率低、再生率高和低嵌合率等优点。Cohen等(2004)发现, 百合悬浮培养的松散胚性愈伤组织接受外源基因的能力是普通愈伤组织的50~70倍。近年来, 利用胚性愈伤组织作为受体材料已成为基因工程研究的热点。

1.2.2 基因编辑策略

百合的基因编辑技术取得进展。Yan等(2019)

通过体细胞胚胎发生和不定芽再生, 建立了2种百合属植物的遗传转化体系, 优化后细叶百合(*L. pumilum*)和麝香百合的遗传转化效率可达29.17%和4.00%。更重要的是, Yan等(2019)首次尝试在百合中应用CRISPR/Cas9技术敲除2种百合*LpPDS* (编码类胡萝卜素合成关键酶——八氢番茄红素脱氢酶)基因, 再生植株表现为完全白化病、淡黄色和白化病绿色嵌合突变体; 同时转基因株系的序列分析显示出多种突变模式, 包括碱基插入、删除和替代, 这个研究首次验证了在百合中利用CRISPR/Cas9技术对基因进行编辑和成功应用的可行性。

2019年, 王海洋教授的科研团队报道一种基于单倍体介导的基因组编辑技术(haploid inducer-mediated genome editing, IMGE)的育种策略, 先将一个经过改良的目标农艺性状的CRISPR/Cas9载体遗传转化到商业化玉米品种中, 然后通过杂交、抗性筛选及特异性分子标记的检测(含有单倍体诱导基因*Matil*标记), 用培育出携带CRISPR/Cas9载体的玉米单倍体诱导系作为父本与不同商业化自交系母本进行杂交, 在 F_1 代中挑选出带有特异标记的候选单倍体植株, 再利用染色体加倍成为双单倍体株系(DH), 从而在短短两个世代内创制出性状改良的商业化玉米品种的编辑双单倍体(edited-DH)株系(Wang等2019)。

美国先正达公司的科研人员在同时期报道了名为HI-Edit (CENH3 haploid induction editing)的单倍体育种策略, 他们同样采用CRISPR-Cas9技术在玉米杂交后代植株中筛选到3.16%不含来自父本遗传物质的玉米单倍体株系(Kelliher等2019)。

IMGE和HI-Edit育种技术为单倍体诱导策略的可靠性提供了佐证, 同时弥补了现有基因编辑体系受物种和基因型依赖的限制, 并创制出不含转基因(CRISPR载体)的纯系, 为实现作物商业化品种目的基因的高效精准改良奠定了基础, 也为百合单倍体育种的发展提供了良好的策略。

2 单倍体保持与加倍

2.1 单倍体植株的特点

单倍体拥有一整套遗传代谢体系, 与二倍体植株的性状不同: 单倍体的显/隐性基因都可直接

显现, 表现为植株矮小、纤弱; 同时染色体的奇数特性导致减数分裂时常常发生联会紊乱, 不能产生性细胞, 导致植株高度不育(Han和Niimi 2005)。

2.2 单倍体愈伤组织的长期维护

植物在离体条件下, 通过抑制生长的方法, 使组织培养物能长期保存, 并保持其生活力。Han等(2000)研究发现, 亚洲杂交百合花药愈伤组织在MS培养基中添加4 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 毒莠定、3%蔗糖和0.25%植物凝胶, 25°C黑暗环境中继代培养60周, 90%细胞为单倍体, 将其中一个细胞系保存了2年, 80%以上细胞保持在单倍体水平。在此基础上, Han和Niimi (2005)将台湾百合花药诱导的愈伤组织转移到MS培养基并添加1 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 毒莠定、3%蔗糖、0.25%植物凝胶中, 25°C黑暗下继代培养4年以上, 发现5个细胞系中有2个细胞系在单倍体水平上长期维持; 2个细胞系自发转化为二倍体; 1个细胞系为单倍体、二倍体和三倍体细胞混合二倍体, 这些长期保存的花药诱导的愈伤组织中可再生单倍体、二倍体和混倍体植株, 说明经过诱导获得的单倍体需要长期维护, 以保持单倍体水平。

2.3 单倍体加倍

人工染色体加倍常采用化学试剂诱导单倍体成为双二倍体, 除了广泛使用的秋水仙素外, 吡唑乙酸、藜芦碱等生物碱、苯及其衍生物、有机汞等都有成功报道。

Han和Niimi (2005)在百合单倍体愈伤组织的液体增殖培养基中添加0.5 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 秋水仙素, 在25°C、100 $\text{r}\cdot\text{min}^{-1}$ 、黑暗的旋转摇床上培养72 h, 再生百合双单倍体植株的花和叶与二倍体相似, 但花粉粒不育。Veken等(2019)采用菊苣(*Cichorium intybus*)和高山岩参(*Cicerbita alpina*)属间杂交, 再生出18个单倍体株系, 并采用0.05 $\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ 黄草消处理1周, 不同基因型中有12%~23%单倍体变为双二倍体, 植株生长发育正常, 这为百合双单倍体的研究提供了借鉴资料。

3 展望

单倍体诱导具有巨大商业育种价值, 由于双单倍体自交系能够直接稳定单倍体所携带的遗传

变异, 大大加速育种进程, 已经成为常规杂交育种的重要补充(Wang等2019)。

百合科百合属植物具有重要观赏、食用和药用价值, 目前推广的新品种主要以杂交种为主(赵志珩等2019)。与常规育种相比, 百合与其他物种一样, 利用单倍体诱导技术育成的品种很少, 还存在许多局限性: 大多数重要的种质不能通过诱导花药(小孢子)或子房(胚珠)高频率地获得单倍体, 严重受种质类型和基因型影响(Wang等2012); 加倍试剂对材料和环境有毒性, 不同加倍系重复性差, 可能得到不同倍性的混倍体和嵌合体; 同时还存在单倍体诱导及再生植株形成的分子遗传机制和细胞学进程研究较少等系列问题。

随着百合遗传转化体系和CRISPR/Cas9基因编辑等技术的发展(Yan等2019; Wang等2012, 2019), 为百合属植物基因功能研究和种质改良奠定了重要基础。百合单倍体育种应与传统杂交育种、诱变育种、基因编辑等技术相结合, 实现多性状同时改良及杂种优势的快速固定, 从而加快现代化百合育种技术的进程和效率。

参考文献

- Barret P, Brinkmann M, Beckert M (2008). A major locus expressed in the male gametophyte with incomplete penetrance is responsible for in situ gynogenesis in maize. *Theor Appl Genet*, 117: 581–594
- Chu YX, Chen LQ, Huang YW, et al (2001). Studies on anther culture of lily. *Acta Hort Sin*, 28: 472–474 (in Chinese with English abstract) [褚云霞, 陈龙清, 黄燕文等(2001). 百合的花药培养研究. *园艺学报*, 28: 472–474]
- Cohen A, Lipsky A, Arazi T, et al (2004). Efficient genetic transformation of *Lilium longiflorum* and *Ornithogalum dubium* by particle acceleration followed by prolonged selection in liquid medium. *Acta Hort*, 651: 131–138
- Gu Z, Zheng GC (1982). Studies on induction of pollen plantlets from the anther cultures of lily. *Acta Bot Sin*, 24: 28–32 (in Chinese with English abstract) [谷祝平, 郑国锜(1982). 从百合花药诱导花粉植株的研究. *植物学报*, 24: 28–32]
- Gu Z, Zheng GC (1983). *In vitro* induction of haploid plantlets from unpollinated young ovaries of lily and its embryological observations. *Acta Bot Sin*, 25 (1): 24–28 (in Chinese with English abstract) [谷祝平, 郑国锜(1983). 百合未授粉子房的培养及其胚胎学观察. *植物学报*, 25: 24–28]
- Guha S, Mahesewari SC (1964). *In vitro* production of embryos from anthers of *Datura*. *Nature*, 204: 497–498

- Han DS, Niimi Y (2005). Production of haploid and doubled haploid plants from anther-derived callus of *Lilium formosanum*. *Acta Horti*, 673: 389–393
- Han DS, Niimi Y, Nakano M (1997). Regeneration of haploid plants from anther cultures of the asiatic hybrid lily ‘Connecticut King’. *Plant Cell Tiss Org Cult*, 47: 153–158
- Han DS, Niimi Y, Nakano M (2000). Long term maintenance of an anther-derived haploid callus line of the Asiatic hybrid lily ‘Connecticut King’. *Plant Cell Tiss Org Cult*, 61: 215–219
- Han XL, Tian XM, Jia GX (2010). Induction of Haploid Plantlets for *Lilium × formolongi*. *Acta Horti Sin*, 37: 263–268 (in Chinese with English abstract) [韩秀丽, 田晓明, 贾桂霞(2010). 新铁炮百合单倍体植株的诱导. *园艺学报*, 37: 263–268]
- Hotta Y, Furukawa K, Tabata S (1995). Meiosis specific transcription and functional proteins. *Adv Biophy*, 31: 101–115
- Hsu YF, Yu SC, Yang CY, et al (2011). Lily ASR protein-conferred cold and freezing resistance in *Arabidopsis*. *Plant Physiol Biochem*, 49 (9): 937–945
- Hua ZY (2010). Research on regulation and effects of *CHS* gene from lily on pigmentation of flowers (disertation). Yangling, Shaanxi: Northwest A&F University (in Chinese with English abstract) [化占勇(2010). 百合查尔酮合成酶(*CHS*)基因对花色调控影响的研究(学位论文). 陕西杨凌: 西北农林科技大学]
- Kelliher T, Starr D, Su X, et al (2019). One-step genome editing of elite crop germplasm during haploid induction. *Nat Biotechnol*, 37: 287–292
- Liao WY, Lin LF, Lin MD, et al (2018). Overexpression of *Lilium formosanum MADS-box (LFMADS)* causing floral defects while promoting flowering in *Arabidopsis thaliana*, whereas only affecting floral transition time in *Nicotiana tabacum*. *Int J Mol Sci*, 19: 2217
- Lichter R (1982). Induction of haploid plants from isolated pollen of *Brassica napus*. *Zeitschrift Für Pflanzenphysiol*, 105: 427–434
- Liu X, Gu J, Wang J, et al (2014). Lily breeding by using molecular tools and transformation systems. *Mol Biol Rep*, 41: 6899–6908
- Morohashi K, Minami M, Takase H, et al (2003). Isolation and characterization of a novel GRAS gene that regulates meiosis-associated gene expression. *J Biol Chem*, 278: 20865–20873
- Qu Y, Mok MC, Mok DS, et al (1988). Phenotypic and cytological variation among plants derived from anther cultures of *Lilium longiflorum*. *In Vitro Cell Dev Biol*, 24: 471–476
- Sánchez-Díaz RA, Castillo AM, Vallés MP (2013). Microspore embryogenesis in wheat: new marker genes for early, middle and late stages of embryo development. *Sex Plant Rep*, 26: 287–296
- Singh M, Bhalla PL, Xu H, et al (2003). Isolation and characterization of a flowering plant male gametic cell-specific promoter. *FEBS Lett*, 542: 47–52
- Sharp WR, Rashin RS, Sommer HE (1971). Haploid in lily. *Phytomorphology*, 21: 334–335
- Tulecke W (1964). A haploid tissue culture from the female gametophyte of *Ginkgo biloba* L.. *Nature*, 203: 94–95
- Tzeng TY, Yang CH (2001). A MADS-box gene from lily (*Lilium longiflorum*) is sufficient to generate dominant negative mutation by interacting with PISTILLATA (PI) in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol*, 42: 1156–1168
- Veken JVD, Eeckhaut T, Baert J, et al (2019). *Cichorium intybus* L.×*Cicerbita alpina* Walbr.: doubled haploid chicory induction and CENH3 characterization. *Euphytica*, 215: 134
- Wang B, Zhu L, Zhao B (2019). Development of a haploid-inducer mediated genome editing system for accelerating maize breeding. *Mol Plant*, 12: 597–602
- Wang Y, Kronenburg B, Menzel T, et al (2012). Regeneration and agrobacterium-mediated transformation of multiple lily cultivars. *Plant Cell Tiss Org Cult*, 111: 113–122
- Winter KU, Bhalla PL (2003). Isolation and characterization of a flowering plant male gametic cell-specific promoter. *FEBS Lett*, 542: 47–52
- Wu P, Li H, Ren J, et al (2014). Mapping of maternal QTLs for *in vivo* haploid induction rate in maize (*Zea mays* L.). *Euphytica*, 196: 413–421
- Yamagishi M, Shimoyamada Y, Nakatsuka T, et al (2010). Two *R2R3-MYB* genes, homologs of petunia *AN2*, regulate anthocyanin biosyntheses in flower tepals, tepal spots and leaves of Asiatic hybrid lily. *Plant Cell Physiol*, 51: 463–474
- Yan R, Wang ZP, Ren Y, et al (2019). Establishment of efficient genetic transformation systems and application of CRISPR/Cas9 genome editing technology in *Lilium pumilum* DC. Fisch. and *Lilium longiflorum* White Heaven. *Int J Mol Sci*, 20: 2920
- Yuan SX, Li J, Ming J, et al (2015). Embryogenesis and plant regeneration from unpollinated ovary culture of lily. *Acta Bot Sin*, 50: 378–387 (in Chinese with English abstract) [袁素霞, 李佳, 明军等(2015). 百合未授粉子房离体培养胚胎形成及植株再生. *植物学报*, 50: 378–387]
- Zhao ZH, Mao JL, Li KX (2019). A method to fastly break dormancy for lily, ZL 2016 1 1102101.5 (in Chinese) [赵志珩, 马锦林, 李开祥等(2019). 一种提前打破大百合休眠的方法[专利], ZL 2016 1 1102101.5]
- Zur I, Dubas E, Krzewska M, et al (2014). Changes in gene expression patterns associated with microspore embryogenesis in hexaploid triticale (*Triticosecale* Wittm.). *Plant Cell Tiss Org Cult*, 116: 261–267

Strategy and development trend of lily haploid breeding

ZHAO Zhiheng^{1,2}, LIANG Wenhui¹, WANG Weijuan³, LU Yaning², LIU Huan², CHEN Yuzhen^{2,*}, LU Cunfu^{2,*}

¹Guangxi Zhuang Autonomous Region Forestry Research Institute/Guangxi Key Laboratory for Cultivation and Utilization of Special Non-Timber Forest Crops, Nanning 530002, China

²College of Biological Sciences and Technology, Beijing Forestry University/National Engineering Laboratory for Tree Breeding/Key Laboratory of Genetics and Breeding in Forest Tree and Ornamental Plants of Education Ministry, Beijing 100083, China

³Rural Development Center of Beijing Municipal Commission of Science and Technology, Beijing 100195, China

Abstract: Lily is a monocotyledonous plant which is used for medicinal, edible and ornamental purposes. Lily is also genetic diversity with large genome, high heterozygosity and complex ploidy. Most of the new lily varieties in the flower market are the products of hybridization breeding. Haploid breeding has become an important supplement to conventional crossbreeding and is a fast and effective method among modern plant breeding technologies. In this review, we summarized the induction strategy, doubling, and maintaining of haploids. Furthermore, haploid inducer-mediated genome editing (IMGE) techniques were summarized. This review will provide a reference for modern molecular breeding research and use of lily.

Key words: lily; the haploid; application value; induction strategy; maintaining and doubling

Received 2020-01-11 Accepted 2020-09-30

This work was supported by the Open Subject of Guangxi Key Laboratory for Cultivation and Utilization of Guangxi Special Non-Timber Forest Crops (19-B-01-02), Guangxi Special Sub-Topic of Innovation-Driven Development (Guike AA17204058-03) and National Natural Science Foundation of China (31270737).

*Co-corresponding authors: Chen YZ (chenyuzhen@bjfu.edu.cn), Lu CF (lucunfu@bjfu.edu.cn).