



作物杂种优势研究现状与展望

刘杰, 黄学辉*

上海师范大学生命科学学院, 上海植物分子科学重点实验室, 上海 200234

* 联系人, E-mail: xhhuang@shnu.edu.cn

收稿日期: 2021-05-28; 接受日期: 2021-07-21; 网络版发表日期: 2021-09-27

国家自然科学基金委员会-中国科学院联合项目(批准号: L192400064, XK2019SMC008)和上海市教育委员会科研创新项目(批准号: 2017-01-07-00-02-E00039)资助

摘要 杂种优势是指 F_1 杂交后代在产量、适应性等方面的表现优于双亲的现象. 该现象广泛存在于植物中, 也被较多地应用于作物育种. 尽管杂种优势的提出和应用已经超过一个世纪, 但其具体的分子机理仍不够清晰. 为解释杂种优势的遗传基础, 目前存在三个被广泛接受的假说, 即显性互补假说、超显性假说以及上位效应. 此外, 杂种优势位点的鉴定以及杂种优势相关基因和表观调控的研究为阐明其分子机理积累了丰富的数据和线索. 随着各种组学、基因编辑技术以及大数据分析、机器学习等的快速发展, 杂种优势的基础研究及应用将有望获得实质性的进展. 本文对杂种优势的研究进展进行了综述和展望, 并针对我国杂种优势研究和应用面临的瓶颈给出了相应的对策, 同时对我国杂交作物育种研究进行了短期及中长期的战略布局.

关键词 作物, 杂种优势, 杂交育种

早在1876年, 达尔文就描述了植物杂交后代在高度、重量和育性等性状比其亲本表现更好的现象^[1]. 这种 F_1 杂交后代在产量、适应性等方面的表现优于双亲的现象在动植物中普遍存在, 称为杂种优势. 杂种优势在玉米、水稻等作物育种上的大规模应用使得粮食产量在20世纪有了大幅提高^[2,3], 保障了全球的粮食安全. 杂交育种也成为作物增产最为有效的手段之一^[4]. 尽管目前已有一些杂种优势遗传基础和基因调控的解析, 其具体的分子网络和机制还不甚清晰. 我国是一个人口大国, 农业生产对于我国粮食安全至关重要. 目前, 在杂交育种方面我国还存在着一些杂种优势理论研究和应用等方面的瓶颈, 需要做出一些前瞻的战略布局以在未来十几年获得更加稳健的

发展.

1 杂种优势国内外研究现状

1.1 杂种优势的遗传基础

杂交育种的提出和应用已经长达一个多世纪, 在这个过程中关于杂种优势遗传基础的理论假说也不断地被提出和修正. 目前, 显性互补假说(dominance complementation)、超显性假说(overdominance)以及上位效应(epistasis)这三个假说被广泛接受和认可, 能够解释绝大部分作物杂种优势的遗传基础^[5].

显性互补假说^[6,7]认为植物中存在少量不利于生长发育的有害隐性基因. 当两个自交系亲本杂交时, 来

引用格式: 刘杰, 黄学辉. 作物杂种优势研究现状与展望. 中国科学: 生命科学, 2021, 51: 1396-1404

Liu J, Huang X H. Advances and perspectives in crop heterosis (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2021, 51: 1396-1404, doi: 10.1360/SSV-2021-0171

自一个亲本的显性基因可以将另一个亲本的有害隐性基因掩盖, 因而杂交个体整体表现优于双亲. 而当杂交个体不断自交后, 隐性基因纯合的概率增加, 因而容易暴露出隐性基因所控制的有害性状, 造成自交衰退. 显性互补假说假定两个位点之间并不存在相互作用, 其遗传效应为两个基因的叠加效应. 这一假说在作物杂种优势的研究中得到了较好的印证^[8,9], 对于优势位点的聚合也起到了一定的指导作用.

超显性假说最先由Shull提出, 该假说认为植物不同等位基因的杂合状态会产生刺激生长发育的效应^[10]. 目前已经有多例报道证明超显性的存在: 拟南芥*FT*基因编码成花因子, 参与拟南芥开花时间的调控. 其在水稻中的同源基因*Hd3a*^[11]以及番茄中同源基因*SFT*^[12]均在产量杂种优势中表现出较强的超显性效应. 此外, 控制水稻株型的*IPA1*基因在杂交水稻每株粒重、单位面积产量性状上表现超显性^[11]. 目前尚不明确单位点超显性具体的分子机制, 推测可能是其调控多个与产量相关性状综合呈现的结果. 值得注意的是, 两个连锁的优势等位基因可能会造成假超显性(pseudo-overdominance)的产生. 比如早期在玉米中发现的一个产量杂种优势相关超显性位点^[13]最后被证明是由于互斥连锁的两个QTL各自的显性效应导致的^[14].

上位效应是指两个位点的基因之间可能存在相互作用, 因此在两自交系亲本杂交后, 两基因不同等位的相互作用使得杂交后代表现更加优异的性状^[15,16]. 目前在水稻^[8,17]和玉米^[18]中已有多篇报道表明上位效应在不同性状的杂种优势调控过程中起重要的作用.

1.2 杂种优势QTL的鉴定及基因调控

为揭示杂种优势的分子机制和调控网络, 研究人员通过F₁、F₂、永久F₂、染色体片段置换系(chromosome segment substitution lines, CSSL)、剩余杂合系(residual heterozygous line, RHL)等多种遗传群体的构建, 并利用分子标记或全基因组测序, 或者利用转录组学技术对杂种优势相关QTL及基因网络进行鉴定和挖掘.

杂种优势通常在杂交F₁代表现明显, 而在其自交后代中逐渐减弱. 但由于F₁代缺乏基因分离很难进行杂种优势位点的定位, 因此对于F₁代多采用转录组学、蛋白组学等手段以揭示杂种优势的分子调控网络. 不同生态型拟南芥之间杂交F₁代的转录组差异表

达基因分析表明拟南芥生物量杂种优势与抗逆基因表达下调相关, 降低非生物胁迫基因的表达可以显著提高F₁子代的杂种优势^[19,20]. 通过两优培九与其两亲本转录组、表型组和基因组的分析, Li等人^[21]鉴定到多个产量杂种优势相关的位点. 研究者对玉米自交系及杂交F₁代的转录组进行分析后发现自交系亲本间的顺式转录调控差异能够导致F₁杂交后代的加性表达模式^[22], 而顺式调节的加性表达有可能通过将基因表达微调至合适水平而控制玉米雌穗的杂种优势^[23]. 两个玉米优良杂交种及其亲本比较蛋白组学的分析揭示了ZD808和ZD909玉米杂交种的杂种优势分别与抗逆性和光合作用相关途径有关^[24]. 此外, 对1495份杂交稻种质资源的全基因组关联分析使得水稻产量及品质等相关性状的杂种优势位点得以鉴定^[25].

F₂群体存在基因分离, 同时包含亲本及杂合类型, 在杂种优势位点的定位及杂交优势效应的评估等方面优于F₁群体. 通过大规模两系、三系及籼粳杂交稻F₂群体基因型图谱的构建及表型观察, 很多产量和开花时间等相关的关键杂种优势位点得以发掘, 结果表明两系、三系及籼粳杂交稻的杂种优势均主要由几个关键位点决定^[11]. 另外, 利用3个玉米杂交F₂群体共5360个个体的表型考察和全基因组测序分析, 研究人员利用较短的时间便定位到了多个玉米产量性状相关的杂种优势位点^[26].

永久F₂群体在杂种优势QTL定位方面的应用比F₂群体更加广泛. F₂群体仅能用于一次表型鉴定, 群体不能保存延续. 而永久F₂群体可以保存, 并可用于多次的表型考察. 通过两系杂交稻两优培九(LYP9)构建的永久F₂群体, 研究者定位到较多抽穗期及产量相关的主效数量性状位点^[21,27]. 而利用水稻保持系珍汕97B(Zhenshan97B)与恢复系明恢63(Minghui63)杂交构建的永久F₂群体, Hua等人^[28]在全基因组水平上对水稻杂种优势中显性、超显性和上位效应等效应进行了评估. 在玉米杂种优势研究中, Yi等人^[29]利用重组自交系及相应的永久F₂群体进行QTL定位及杂种优势效应的分析, 在玉米中定位到9个与产量相关的QTL, 并对相应产量表型的中亲杂种优势进行了细致分析. 以玉米优良杂交种豫玉22为材料构建玉米永久F₂群体, 并利用序列多态性标记构建基因型图谱及QTL定位, 结果表明玉米杂种优势表现为显性、超显性及上位效应的综合效应, 而显性效应为主要贡献^[30,31].

相较于其他群体类型, 染色体片段置换系回交群体背景较为单一且没有其他位点的干扰, 因而数量性状位点的遗传效应能够得到更加准确地评估. 利用由玉米自交系郑58(Zheng58)与浚9058(Xun9058)构建的CSSL群体, 在郑58和浚9058回交群体中分别鉴定到63和57个与玉米粒形粒重等相关的杂种优势位点^[32]. RHL群体仅在目标位点存在杂合状态, 而其他位点表现为纯合, 相当于一对仅在目标位点存在不同等位的近等基因系(near iso-genic lines, NIL)的杂交F₁代. RHL最早被运用于大豆QTL的精细定位^[33,34], 现在在水稻、玉米等作物研究工作中均有运用, 除用于QTL的精细定位外, 也常用于评估目标位点的杂种优势效应.

1.3 杂种优势的表现遗传调控

表观遗传调控包括DNA甲基化、组蛋白修饰、小RNA等, 在杂种优势的调控中具有重要作用^[35]. DNA甲基化是其中重要的表观调控, 在异染色质区域重复序列及转座子沉默和常染色质区域基因的转录抑制等方面均发挥着重要的作用, 参与植物生长发育以及环境适应等各个方面^[36]. 拟南芥全基因组水平DNA甲基化的分析表明, 两亲本间DNA甲基化差异位点在F₁杂交后代中存在非叠加的效应, 暗示DNA甲基化参与了杂种优势的调控^[37,38]. Dapp等人^[39]利用拟南芥表观遗传自交系(epiRILs), 确定了DNA甲基化等表观遗传修饰及其对转录的调控在杂种优势及自交衰退中具有重要作用. 在杂交水稻及玉米中, 部分亲本间存在遗传差异的24-nt小RNA在F₁代中的表达水平降低, 推测其可能通过介导DNA甲基化调控靶标基因表达进而影响F₁代杂种优势^[40-42]. 此外, 杂交F₁代中组蛋白修饰也存在一定的调控模式, 可能与杂种优势基因的表达调控相关^[40,43]. He等人^[40]利用两个水稻亚种及其杂交后代, 构建了包括DNA甲基化修饰、组蛋白修饰在内的表观组及小RNA、mRNA转录组, 为杂种优势表观遗传调控网络的解析提供了较为详尽的数据和线索.

2 未来发展趋势

2.1 组学分析及机器学习精准预测杂种优势

伴随转录组学、基因组学、蛋白组学、代谢组

学、表观遗传组学等的快速发展和成本的降低, 利用多组学结合的手段解析作物杂种优势的分子机制将会是未来杂种优势基础研究的发展趋势. 基于对杂种优势分子机制更加清晰的认识, 在已有组学数据及表型分析的基础上, 可以开发工具指导杂交育种过程如何选择合适的杂交组配以及如何快速高效地将各优势等位进行有效聚合, 以求更大化地利用杂种优势. 近日, 魏鑫等人^[44]通过总结水稻中已知QTL的突变位点构建QTN图谱, 开发了水稻分子育种导航方法(RiceNavi), 使得水稻杂交育种能够精准且快速地进行.

然而, 杂种优势是由全基因组上较多的主效及微效QTL之间及其与环境之间的互作所决定的一个复杂的表现. 杂交个体在不同性状的表现上可能存在差异, 在不同环境下的表现也呈现一定差异. 因此, 杂种优势并不是能够用一个单一或通用的机制来解释或预测的. 杂交组配和优势等位的聚合还需考虑到基因与基因之间的互作, 以及基因与环境的互作. 近年来, 随着各种组学的发展, 关于作物杂种优势数据的积累也越来越多. 基于这些数据进行大数据分析, 利用机器学习分析其杂种优势位点之间以及杂种优势位点与环境的互作效应, 可能会为杂种优势复杂分子机制的解析以及精确预测提供一些解决方案. 其中, 全基因组选择作为一种作物选育的有效工具, 近年来在玉米、水稻等作物杂交育种中得以应用^[29,45], 但其准确度尚待提高. 徐士忠教授团队系统比较了全基因组选择的模型和软件^[46], 并通过整合亲本数据构建多组学模型, 提高了杂交水稻产量性状预测的准确性^[47].

2.2 “一系”杂交制种技术

虽然杂种优势的利用可以极大地提高作物的产量及适应性等, 但由于杂交制种比较耗时费力, 很大程度上限制了杂种优势的利用. 为克服制种的困难, 研究者发展了日趋简化的雄性不育技术及相应的杂交制种手段. 例如, 我国水稻育种工作人员开发的依赖于胞质雄性不育系的三系杂交稻系统以及依赖于环境敏感雄性不育系的两系杂交稻系统^[3]. 目前, 对于控制水稻中胞质不育及环境敏感的核质不育的关键基因及其分子机制已经得到了较好的解析^[48-52].

然而, 目前杂交作物“三系法”有严格的恢复系限制, 而“两系法”依赖于光温等不可控环境因子, 在实际应用中有诸多束缚, 时间和人力成本较高. 近期, 研

究人员利用CRISPR/Cas9技术创制了可调控的核质雄性不育系统,使得不育系和恢复系可以快速高效地获得^[53]。此外,操作简单且稳定的“一系”杂交作物成为杂交制种实现新突破的研究方向。近年的两项研究通过敲除减数分裂调控基因*REC8*, *PAIR1*和*OSD1*,将有丝分裂替代减数分裂(MiMe)从而产生克隆二倍体配子,然后分别通过敲除*MTL*或在卵细胞中异位表达*BBMI*,成功实现了双单倍体种子的诱导^[54,55]。这样避免了F₁杂交种子后代产生分离的现象,使得F₁的杂种优势可以通过种子繁殖而保持。目前多代繁殖的结果表明,后代中克隆种子占比还较低,需要更多的研究优化和提高此项技术或开发其他“一系”杂交手段以达到应用生产的要求。

2.3 作物抗逆性杂种优势研究

此外,随着全球环境的恶化及土壤盐碱化,作物生产面临的洪涝、干旱、高温、冷害和高盐碱等非生物胁迫越来越频繁和严重,这些危害粮食安全的问题亟待解决。作物抗逆性杂种优势(包括作物抗旱耐涝、耐盐碱、抗冷耐热等)的有效利用以及产量杂种优势相关位点与逆境互作效应的解析等成为作物杂种优势研究的一个重要方向。

3 我国杂交优势研究与应用的瓶颈与对策

改革开放以来,我国已经在杂交水稻、玉米、油菜等重要农作物的雄性不育制种体系建立和强优势品种组合培育上取得了一系列关键突破和重要成果。面对保障我国粮食产量、加快推进农业现代化的战略任务,主要粮食作物的杂种优势利用上依然存在若干瓶颈问题需要破解。

3.1 缺乏稳产、广适的籼粳杂交水稻品种

籼稻和粳稻是栽培水稻的两大亚种,两者间存在大量的遗传变异。由于存在一定程度的生殖隔离,两大亚种间的基因资源尚未充分交流。籼-粳杂交水稻品种的杂种优势很明显,可以提高15%~30%的单产,并且在米质、抗寒等性状上也比传统籼-籼杂交水稻有所提高。因此,籼-粳间杂种优势的充分利用,有望将杂交水稻育种水平带上了一个全新的高度。广亲和基因*S5-n*的发现和利用^[56]为籼粳杂交提供了希望。甬优系

列等一批籼粳杂交水稻品种的培育也不断刷新高产纪录。然而,籼粳亚种在花时、花期、育性、适应性等很多特性上存在差别,在稳产、广适、制种效率方面与传统籼-籼杂交水稻相比还有不少差距,需要克服的困难还很多。目前,与籼粳杂交育种相关性状的功能基因还有待挖掘,籼-粳分化性状的分子遗传学研究还需要进一步加强。在基础研究取得突破的基础上通过分子设计育种打破籼粳间大量存在的遗传累赘,将精准地创制花时、育性等均符合需要的目标材料,有望实现籼粳基因资源的充分利用。

3.2 杂交水稻制种成本居高不下

栽培水稻在驯化过程,柱头外露率大大降低,自然情况下异交结实率也随之降低,变成了一种严格自花授粉的植物。野败型、红莲型等三系不育系杂交制种体系和两系光温敏不育系杂交制种体系使得水稻杂种优势的大规模应用成为可能^[3]。但是,不育系的培育过程周期较长,制种成本偏高,依然长期困扰着杂交水稻产业。三系保持系和不育系的核基因组一致,细胞质基因组不同,因此不育系的培育过程需要多次的回交形成配套的保持系,周期漫长;同时,与之配套的*Rf3*, *Rf4*等恢复基因在不育系和恢复系中必须有固定的等位形式,也在一定程度上限制了三系育种材料的筛选配组。两系制种则对温度(或临界日长)非常敏感,温敏不育系在临界温度以下可育(自交),在临界温度以上不育(异交);然而,异常低温天气时常会给两系法杂交水稻带来一定的制种风险。籼粳杂交制种则可能面临包括花时不遇、柱头外露率不高、育性不稳定等在内的更多困难,制种产量低。可以预见,只有水稻育性基础的分子生物学研究、不育体系的革新、基因编辑技术的应用、一系法水稻(如无融合生殖)的研发上取得更多更大的成果,杂交水稻制种的瓶颈问题才能取得突破。

3.3 杂交品种的遗传多样性偏窄

我国杂交玉米同质性现象严重。杂交玉米有两个非常经典的品种——郑单958和先玉335。自2000年起,郑单958通过审定并快速推广,很快成为我国种植面积最大的玉米品种。郑单958是由郑58和昌7-2配制而成,表现出很强的杂种优势,适应性广、耐密植、抗病性强,尤其适合我国黄淮海地区的种植。先玉335是美国

先锋公司以自选系PH6WC为母本、PH4CV为父本组配而成,表现出极强的杂种优势,早熟抗倒,在我国东北等地区占领了大量的市场份额。包括郑单958、先玉335及其他少量玉米品种,覆盖了我国绝大多数玉米种植区。三系及两系杂交水稻也存在类似的问题,常见不育系材料的谱系来源相对单一,亟需选育遗传距离较远的谱系组合。杂交品种的遗传多样性偏窄造成我国主粮作物的遗传多样性较低、地区适应性不强、对新发病虫害抗性不高,对我国粮食安全构成一定威胁。针对这一问题,下一步有必要加强外来引种、地方品种、近缘野生种等材料资源的鉴定纯化,加快创制以这些资源作为供体、骨干亲本作为受体的渐渗系群体材料,综合数量遗传学、分子生物学、基因组学等技术方法充分发掘新的等位基因,通过分子设计育种的精准导入(如新抗性来源的小片段替换)在不影响杂种优势形成的前提下扩大亲本的遗传多样性。近期发表的栽培稻及野生稻泛基因组研究^[57-59]揭示了栽培稻及栽培稻与野生稻之间的遗传多样性,为水稻栽培种及野生种等种质资源的鉴定纯化以及片段导入提供了大量数据及线索。尤其是高质量基因组的组装使得水稻泛基因组结构变异及基因拷贝数变异等变异类型的分析成为可能,对以单核苷酸多态性为主的变异分析是一个极大的补充,能够更加全面地解释基因型对表型的贡献,对水稻杂交组配选育具有重要参考及应用价值。

3.4 杂种优势的基础研究长期滞后杂交作物育种应用

很多时候,一个等位基因已经被广泛应用于育种时,基础研究才跟上——基因被定位克隆和功能验证。玉米和水稻的杂种优势利用开展得很早,但其基础研究却发展缓慢,目前其杂种优势分子机制尚不清晰。我国是大豆的原产国,但现在也是世界上最大的大豆进口国。对进口大豆的依赖威胁着我国的粮食安全,因此提高我国大豆的产量迫在眉睫。大豆产量的杂种优势可达10%~20%^[60],我国大豆质核互作雄性不育三系研制的成功使得杂交大豆品种选育成为可能,迄今已有2个大豆杂交种品种在吉林和安徽通过审定。但我国大豆的雄性不育及杂交配组基础研究还处在起步阶段,杂种优势机制的研究则更为少见。目前在我国已经大面积推广的杂交高粱其杂种优势研究也较为落

后。近两年大豆及高粱泛基因组的发表^[61,62]或将为大豆和高粱的杂交育种配置及杂种优势分子机制的研究提供一些支撑。此外,杂种优势在生产上遇到的大量实际问题,基础研究没能充分介入,这也导致杂交育种效率低、周期长。因此,围绕几大主要杂交作物在几大主要农业生态区育种生产上出现的实际问题,建议育种团队与基础科研团队开展联合攻关,材料和技术互补,以全面提升保障国家粮食安全的能力。

4 面向2035年的战略布局

在过去的几十年里,大量高产优质的杂交水稻、杂交玉米品种的培育和种植为我国粮食丰产作出了重要贡献。未来,杂种优势进一步的高效挖掘和利用对提高我国粮食单产依然有着重大的意义。面向2035年,围绕杂种优势的应用基础研究,我们从大数据分析、基因编辑技术、杂交水稻制种、玉米杂种优势基因快速聚合4个方面提出亟须的战略布局。

4.1 大数据分析精准指导杂交组配

长期以来,杂交作物的组配大多是依赖谱系和经验。因此,很多强优势经典组合的出现存在一定的偶然性。基于杂种优势遗传基础的分子设计育种,更有望可重复地、大批量地培育出更多优秀、多样化的杂交品种。但是,如何预测两个自交系品种杂交子一代的田间表现,长期以来都是农业遗传学领域的重大科学问题。建议布局若干科研项目群,立足于我国现有的水稻、玉米等自交系材料资源,创制合适的遗传大群体,借助目前成熟的高通量基因分型技术和大数据分析技术,解析杂种优势遗传基础。这其中包括杂种优势群的鉴定、基因组选择、杂种优势相关基因位点的挖掘等众多研究课题。通过杂种优势群的鉴定,将有望对常见骨干自交系建立精准的电子图谱,搞清楚每个自交系所属的杂种优势类群,从而更有目的地开展组配(如玉米Stiff Stalk, Non-Stiff Stalk两类群之间)、避免同一杂种优势类群内部的大量配种测试。通过遗传群体的优化设计、群体规模的扩大和数量遗传学分析技术的改进,实现更精准的基因组选择。一旦基因组选择的准确率提升,杂种作物的配组效率也将随之大幅提升,即通过更少的组配就可以获得目标的强优势组合。此外,通过遗传定位,越来越多的杂

种优势相关基因位点有望被挖掘并获得实验验证, 这些功能基因的信息也将大大助力杂交农作物的分子设计育种。

4.2 基因编辑技术引领杂种优势利用变革

在短期的研究过程中, 随着众多作物遗传学研究的深入及功能基因组学技术的进一步发展, 对杂种优势有着重要贡献的基因有望陆续被定位、验证。与此同时, 基因编辑(包括长片段敲入及任意区段替换)、合成生物学(功能元件的模块化设计和长片段的人工合成)等技术将逐步成熟, 基因组上任意目标碱基片段的删除、插入和替换都将成为可能, 主要粮食作物常见亲本品种中遗传转化体系也有望变得更为高效。在此基础(杂优基因、编辑技术和转化体系)之上, 建议围绕杂种优势基因的编辑和生产应用布局若干科研项目, 即对主要杂交作物中杂种优势相关的等位基因进行精准、快速地编辑, 从而创造出更强的杂种优势。例如, 对于玉米基因组中大量存在的有害突变(显性互补实现的杂种优势), 通过基因编辑技术可以快速地修复自交系材料中的有害突变, 从而创制出更强的自交系(更多的杂交组配选择)而不必通过合适的组配来消除有害突变的影响。对于存在超显性效应的基因位点(如三种基因型下的产量表现为 $Aa > AA > aa$), 通过基因编辑技术对这类基因进行快速、精准的编辑, 创制出目标位点的互补等位(将A等位敲除, 编辑成a), 通过靶向配对组合(基因编辑创制的aa与野生型AA的特定配组)实现超显性效应。此外, 利用基因编辑技术, 作物中各类不育系的创制、单倍体诱导技术也更为快捷, 也将大大拓展制种组配, 加快目标株系的选育。

4.3 杂交水稻中的“杂种优势固定”

由于水稻本身就是一种自花授粉的植物, 与杂交水稻配种相比, 一旦培育出高产、优质、多抗的纯合株系固定杂种优势, 就可以彻底摆脱杂交配组、制种的制约。因此, 水稻杂种优势研究的一个长期目标是, 能否使得纯合的自交系材料(即常规稻)也能匹敌杂交水稻在产量、抗性上的强杂种优势。由于大部分抗性基因在杂种优势上可能是以显性互补的方式起作用(例如, 不育系携带某种抗稻瘟病等位基因*Pigm*, 恢复系携带另一种抗白叶枯等位基因*Xa7*), 充分借助基因组信息和分子设计育种技术, 现阶段就已经可以将这些抗性

基因聚合到同一套材料上, 实现抗性的提升。相比之下, 通过分子设计育种创制纯系来维持产量上的杂种优势(杂交稻比常规稻在单位面积产量上有着10%~30%的稳定提升)现阶段来看非常困难。但可以预计, 在2030年之前, 杂交水稻中控制产量的杂种优势基因及其分子调控网络已经基本阐明, 通过聚合育种、基因编辑、合成生物学、多倍体化等方式, 有望通过纯合形式来固定杂种优势。因此, 有必要围绕水稻杂种优势的纯合固定设置多个科研项目, 为全新一代杂交水稻(基因型不分离, 杂种优势永久固定, 不再需要年年制种)的理论创新、技术方法研发和材料创制提供支撑。

具体来说, 基于对不同等位基因遗传效应、不同基因位点间遗传互作、遗传-环境互作的深入了解, 通过分子设计和聚合育种可以将不同水稻类群中(尤其是籼稻和粳稻之间)的优异等位组合精准地导入到同一背景下; 基于对杂种优势关键基因的深入了解, 通过基因编辑, 筛选出优异的纯合等位, 替代甚至超越具有超显性的杂合基因型; 通过对产量形成的分子调控网络深入了解, 通过合成生物学转入串联基因簇, 将优异的复等位基因或高度连锁但相位相反的基因对进行全新改造, 转入水稻基因组进行永久固定; 基于对多倍体基因组中表达调控的深入了解, 通过多倍体化创制出具有杂种优势的、可多年生的多倍体水稻。

4.4 玉米不同类群杂种优势基因的快速聚合

玉米属于雌雄同株异花的植物, 植株上部开雄花, 下部开雌花, 天然杂交率一般都在九成以上。近些年来, 玉米自交系本身的产量在逐步提高, 杂交玉米的产量也随之提升。长期来看, 玉米杂种优势利用的关键是引入更丰富的种质资源材料, 培育优良自交系。由于玉米遗传多样性非常丰富(优异等位分散在大量、多样的基础材料中), 而且大多数基因的单个效应较弱(表型的差异来自于大量QTL基因的累积效应、而非少数主效基因), 玉米中优良自交系的培育是一个长期、系统的工程, 更依赖于多学科的交叉。建议在生物技术方面设置科研项目进行技术改进, 通过“speed breeding”技术(节能的LED来进行补光, 缩短作物生长周期)和单倍体诱导技术(人工诱导亲本产生单倍体植株, 再通过自然或化学加倍获得二倍体纯合自交系), 来提高玉米育种的速度。在分子遗传学方面设置科研项目, 通过植物中大量基因功能的研究、调控区变异

的精准解读、大规模遗传数据的分析, 系统了解各类群玉米中重要的等位变异, 结合机器学习等统计遗传学工具, 从而有望更精确、高效地实现玉米中优良自交系的分子设计育种。

参考文献

- 1 Darwin C. The Effects of Cross and Self Fertilisation in the Vegetable Kingdom. London: John Murray, 1876
- 2 Duvick D N. Biotechnology in the 1930s: the development of hybrid maize. [Nat Rev Genet](#), 2001, 2: 69–74
- 3 Cheng S H, Zhuang J Y, Fan Y Y, et al. Progress in research and development on hybrid rice: a super-domesticated in China. [Ann Bot](#), 2007, 100: 959–966
- 4 Schnable P S, Springer N M. Progress toward understanding heterosis in crop plants. [Annu Rev Plant Biol](#), 2013, 64: 71–88
- 5 Liu J, Li M, Zhang Q, et al. Exploring the molecular basis of heterosis for plant breeding. [J Integr Plant Biol](#), 2020, 62: 287–298
- 6 Bruce A B. The mendelian theory of heredity and the augmentation of vigor. [Science](#), 1910, 32: 627–628
- 7 Jones D F. Dominance of linked factors as a means of accounting for heterosis. [Proc Natl Acad Sci USA](#), 1917, 3: 310–312
- 8 Li L, Lu K, Chen Z, et al. Dominance, overdominance and epistasis condition the heterosis in two heterotic rice hybrids. [Genetics](#), 2008, 180: 1725–1742
- 9 Xiao J, Li J, Yuan L, et al. Dominance is the major genetic basis of heterosis in rice as revealed by QTL analysis using molecular markers. [Genetics](#), 1995, 140: 745–754
- 10 Shull G H. The composition of a field of maize. [J Heredity](#), 1908, 9: 296–301
- 11 Huang X, Yang S, Gong J, et al. Genomic architecture of heterosis for yield traits in rice. [Nature](#), 2016, 537: 629–633
- 12 Krieger U, Lippman Z B, Zamir D. The flowering gene *SINGLE FLOWER TRUSS* drives heterosis for yield in tomato. [Nat Genet](#), 2010, 42: 459–463
- 13 Stuber C W, Lincoln S E, Wolff D W, et al. Identification of genetic factors contributing to heterosis in a hybrid from two elite maize inbred lines using molecular markers. [Genetics](#), 1992, 132: 823–839
- 14 Graham G I, Wolff D W, Stuber C W. Characterization of a yield quantitative trait locus on chromosome five of maize by fine mapping. [Crop Sci](#), 1997, 37: 1601–1610
- 15 Minvielle F. Dominance is not necessary for heterosis: a two-locus model. [Genet Res](#), 1987, 49: 245–247
- 16 Schnell F W, Cockerham C C. Multiplicative vs. arbitrary gene action in heterosis. [Genetics](#), 1992, 131: 461–469
- 17 Yu S B, Li J X, Xu C G, et al. Importance of epistasis as the genetic basis of heterosis in an elite rice hybrid. [Proc Natl Acad Sci USA](#), 1997, 94: 9226–9231
- 18 Wolf D P, Hallauer A R. Triple testcross analysis to detect epistasis in maize. [Crop Sci](#), 1997, 37: 763–770
- 19 Groszmann M, Gonzalez-Bayon R, Lyons R L, et al. Hormone-regulated defense and stress response networks contribute to heterosis in *Arabidopsis* F1 hybrids. [Proc Natl Acad Sci USA](#), 2015, 112: E6397–E6406
- 20 Miller M, Song Q, Shi X, et al. Natural variation in timing of stress-responsive gene expression predicts heterosis in intraspecific hybrids of *Arabidopsis*. [Nat Commun](#), 2015, 6: 7453
- 21 Li D, Huang Z, Song S, et al. Integrated analysis of phenome, genome, and transcriptome of hybrid rice uncovered multiple heterosis-related loci for yield increase. [Proc Natl Acad Sci USA](#), 2016, 113: E6026–E6035
- 22 Stupar R M, Springer N M. *Cis*-transcriptional variation in maize inbred lines B73 and Mo17 leads to additive expression patterns in the F1 hybrid. [Genetics](#), 2006, 173: 2199–2210
- 23 Hu X, Wang H, Diao X, et al. Transcriptome profiling and comparison of maize ear heterosis during the spikelet and floret differentiation stages. [BMC Genom](#), 2016, 17: 959
- 24 Wang D, Mu Y, Hu X, et al. Comparative proteomic analysis reveals that the heterosis of two maize hybrids is related to enhancement of stress response and photosynthesis respectively. [BMC Plant Biol](#), 2021, 21: 34
- 25 Huang X, Yang S, Gong J, et al. Genomic analysis of hybrid rice varieties reveals numerous superior alleles that contribute to heterosis. [Nat Commun](#), 2015, 6: 6258
- 26 Liu H, Wang Q, Chen M, et al. Genome-wide identification and analysis of heterotic loci in three maize hybrids. [Plant Biotechnol J](#), 2020, 18: 185–194

- 27 Gao Z Y, Zhao S C, He W M, et al. Dissecting yield-associated loci in super hybrid rice by resequencing recombinant inbred lines and improving parental genome sequences. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, 110: 14492–14497
- 28 Hua J, Xing Y, Wu W, et al. 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*, 2003, 100: 2574–2579
- 29 Yi Q, Liu Y, Hou X, et al. Genetic dissection of yield-related traits and mid-parent heterosis for those traits in maize (*Zea mays L.*). *BMC Plant Biol*, 2019, 19: 392
- 30 Tang J, Yan J, Ma X, et al. Dissection of the genetic basis of heterosis in an elite maize hybrid by QTL mapping in an immortalized F₂ population. *Theor Appl Genet*, 2010, 120: 333–340
- 31 Guo T, Yang N, Tong H, et al. Genetic basis of grain yield heterosis in an “immortalized F₂” maize population. *Theor Appl Genet*, 2014, 127: 2149–2158
- 32 Wang Y, Zhang X, Shi X, et al. Heterotic loci identified for maize kernel traits in two chromosome segment substitution line test populations. *Sci Rep*, 2018, 8: 11101
- 33 Yamanaka N, Ninomiya S, Hoshi M, et al. An informative linkage map of soybean reveals QTLs for flowering time, leaflet morphology and regions of segregation distortion. *DNA Res*, 2001, 8: 61–72
- 34 Watanabe S, Xia Z, Hideshima R, et al. A map-based cloning strategy employing a residual heterozygous line reveals that the *GIGANTEA* gene is involved in soybean maturity and flowering. *Genetics*, 2011, 188: 395–407
- 35 Groszmann M, Greaves I K, Fujimoto R, et al. The role of epigenetics in hybrid vigour. *Trends Genet*, 2013, 29: 684–690
- 36 Zhang H, Lang Z, Zhu J K. Dynamics and function of DNA methylation in plants. *Nat Rev Mol Cell Biol*, 2018, 19: 489–506
- 37 Greaves I K, Groszmann M, Ying H, et al. Trans chromosomal methylation in *Arabidopsis* hybrids. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109: 3570–3575
- 38 Shen H, He H, Li J, et al. Genome-wide analysis of DNA methylation and gene expression changes in two *Arabidopsis* ecotypes and their reciprocal hybrids. *Plant Cell*, 2012, 24: 875–892
- 39 Dapp M, Reinders J, Bédier A, et al. Heterosis and inbreeding depression of epigenetic *Arabidopsis* hybrids. *Nat Plants*, 2015, 1: 15092
- 40 He G, Zhu X, Elling A A, et al. Global epigenetic and transcriptional trends among two rice subspecies and their reciprocal hybrids. *Plant Cell*, 2010, 22: 17–33
- 41 Barber W T, Zhang W, Win H, et al. Repeat associated small RNAs vary among parents and following hybridization in maize. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109: 10444–10449
- 42 Groszmann M, Greaves I K, Albertyn Z I, et al. Changes in 24-nt siRNA levels in *Arabidopsis* hybrids suggest an epigenetic contribution to hybrid vigor. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108: 2617–2622
- 43 Ni Z, Kim E D, Ha M, et al. Altered circadian rhythms regulate growth vigour in hybrids and allopolyploids. *Nature*, 2009, 457: 327–331
- 44 Wei X, Qiu J, Yong K, et al. A quantitative genomics map of rice provides genetic insights and guides breeding. *Nat Genet*, 2021, 53: 243–253
- 45 Wang X, Li L, Yang Z, et al. Predicting rice hybrid performance using univariate and multivariate GBLUP models based on North Carolina mating design II. *Heredity*, 2017, 118: 302–310
- 46 Xu Y, Ma K, Zhao Y, et al. Genomic selection: a breakthrough technology in rice breeding. *Crop J*, 2021, 9: 669–677
- 47 Xu Y, Zhao Y, Wang X, et al. Incorporation of parental phenotypic data into multi-omic models improves prediction of yield-related traits in hybrid rice. *Plant Biotechnol J*, 2021, 19: 261–272
- 48 Fujii S, Toriyama K. Suppressed expression of *RETROGRADE-REGULATED MALE STERILITY* restores pollen fertility in cytoplasmic male sterile rice plants. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106: 9513–9518
- 49 Ding J, Lu Q, Ouyang Y, et al. A long noncoding RNA regulates photoperiod-sensitive male sterility, an essential component of hybrid rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109: 2654–2659
- 50 Luo D, Xu H, Liu Z, et al. A detrimental mitochondrial-nuclear interaction causes cytoplasmic male sterility in rice. *Nat Genet*, 2013, 45: 573–577
- 51 Zhou H, Zhou M, Yang Y, et al. RNase Z^{S1} processes *Ubl40* mRNAs and controls thermosensitive genic male sterility in rice. *Nat Commun*, 2014, 5: 4884
- 52 Fan Y, Yang J, Mathioni S M, et al. *PMSIT*, producing phased small-interfering RNAs, regulates photoperiod-sensitive male sterility in rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2016, 113: 15144–15149

- 53 Qi X, Zhang C, Zhu J, et al. Genome editing enables next-generation hybrid seed production technology. *Mol Plant*, 2020, 13: 1262–1269
- 54 Khanday I, Skinner D, Yang B, et al. A male-expressed rice embryogenic trigger redirected for asexual propagation through seeds. *Nature*, 2019, 565: 91–95
- 55 Wang C, Liu Q, Shen Y, et al. Clonal seeds from hybrid rice by simultaneous genome engineering of meiosis and fertilization genes. *Nat Biotechnol*, 2019, 37: 283–286
- 56 Chen J, Ding J, Ouyang Y, et al. A triallelic system of S5 is a major regulator of the reproductive barrier and compatibility of indica-japonica hybrids in rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105: 11436–11441
- 57 Qin P, Lu H, Du H, et al. Pan-genome analysis of 33 genetically diverse rice accessions reveals hidden genomic variations. *Cell*, 2021, 184: 3542–3558.e16
- 58 Wang W, Mauleon R, Hu Z, et al. Genomic variation in 3,010 diverse accessions of Asian cultivated rice. *Nature*, 2018, 557: 43–49
- 59 Zhao Q, Feng Q, Lu H, et al. Pan-genome analysis highlights the extent of genomic variation in cultivated and wild rice. *Nat Genet*, 2018, 50: 278–284
- 60 Palmer R G, Gai J, Sun H, et al. Production and evaluation of hybrid soybean. In: Janick J, ed. *Plant Breed Review*. Hoboken: John Wiley & Sons, 2001. 263–307
- 61 Liu Y, Du H, Li P, et al. Pan-genome of wild and cultivated soybeans. *Cell*, 2020, 182: 162–176.e13
- 62 Tao Y, Luo H, Xu J, et al. Extensive variation within the pan-genome of cultivated and wild sorghum. *Nat Plants*, 2021, 7: 766–773

Advances and perspectives in crop heterosis

LIU Jie & HUANG XueHui

Shanghai Key Laboratory of Plant Molecular Sciences, College of Life Sciences, Shanghai Normal University, Shanghai 200234, China

Heterosis, or hybrid vigor, refers to the phenomenon that F_1 hybrids show superior performance over their parents on traits like yield, adaptation, etc. This common phenomenon in plants has gained a wide range of applications in hybrid breeding. Although heterosis has been proposed and utilized for more than a century, the molecular network and underlying mechanism of it remain unclear. There are three major hypotheses which explain the genetic basis of heterosis: dominance complementation, over-dominance and epistasis. The identification of heterotic loci and the elucidation of the gene network and epigenetic regulation lead to a better understanding of heterosis. With the fast growth of multiple omics, genome editing, big data analytics and machine learning, the research on heterosis may gain substantial progress in future. Here we review the recent advances in heterosis and aim to shed light on future research. We also provide potential solutions to overcome the bottlenecks in heterosis research and application, as well as the strategies of hybrid breeding in China in the short, medium, and long term.

crops, heterosis, hybrid breeding

doi: [10.1360/SSV-2021-0171](https://doi.org/10.1360/SSV-2021-0171)