



植物减数分裂同源染色体重组的分子机理

李亚非, 程祝宽*

中国科学院遗传与发育生物学研究所, 北京 100101

* 联系人, E-mail: zkcheng@genetics.ac.cn

收稿日期: 2015-03-05; 接受日期: 2015-04-16; 网络版发表日期: 2015-05-29

国家自然科学基金(批准号: 31230038)和国家重大科学研究计划(批准号: 2011CB944602)资助项目

doi: 10.1360/N052015-00075

摘要 减数分裂是真核生物有性生殖过程中性母细胞成熟时所进行的特殊细胞分裂方式。在减数分裂过程中, 同源染色体间需发生一系列有规律的重要事件, 包括同源染色体配对、联会、重组、分离等, 这些事件被证明是由许多遗传网络精密调控的。尽管许多调控减数分裂过程的基因已经被克隆, 但减数分裂同源重组的分子机理仍不太清楚。植物是进行减数分裂研究的理想材料, 近年来随着多种模式植物基因组序列测定的完成, 大大加速了植物减数分裂相关基因的鉴定与功能研究。本文以拟南芥和水稻为主要对象, 综述了植物减数分裂同源重组分子机理研究取得的一些重要进展, 着重分析已鉴定同源重组相关蛋白的生物学功能。

关键词

减数分裂
同源重组
拟南芥
水稻

减数分裂是真核生物有性生殖过程中的核心事件, 不但保证了物种染色体数目的恒定, 也是遗传多样性产生的重要源泉。对于减数分裂分子机制的研究一直成为遗传学领域的核心科学问题, 受到世界范围内的广泛关注。其中, 以单细胞酵母(*Yeast*)为对象的研究, 对于减数分裂分子机制的认识发挥了重要作用。近年来, 随着拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)、水稻(*Oryza sativa*)、玉米(*Zea mays*)等植物基因组测序的完成, 以及这些物种功能基因组研究的深入, 加之植物在有性生殖过程中的特殊地位, 植物减数分裂调控分子机制的研究近年来取得了举世瞩目的成绩。本文主要以拟南芥和水稻为对象, 综述近年来植物减数分裂同源染色体重组研究的重要进展。

1 DNA 双链断裂的形成与修复

减数分裂同源重组起始于 DNA 双链主动且程序

化的断裂, 而这些断裂双链(double strand break, DSB)的修复过程, 不仅促成了同源染色体的配对和联会, 还导致了同源染色体间遗传物质的广泛重组^[1]。

1.1 DSB 的产生

减数分裂同源重组起始于 II 型拓扑异构酶 SPO11(sporulation 11)切割染色体双链 DNA, 产生 DSB 的过程。在酵母中, DSB 形成除 SPO11 的作用外, 还需其他 9 个蛋白的参与, 即 MEI4(meiosis-specific 4), MER2(meiotic recombination 2), REC102(recombination-deficient 102), REC104(recombination-deficient 104), REC114(recombination-deficient 114), SKI8(superkiller 8), MRE11(meiotic recombination 11), RAD50(radiation-sensitive 50)和 XRS2(X-ray sensitive 2)^[2]。与酵母中只含有 1 个 *SPO11* 基因不同的是, 植物中大部分都含有多个 *SPO11* 同源基因。通过同源序列搜索, 发现拟南芥基因组有 3 个 *SPO11* 同源基因,

引用格式: 李亚非, 程祝宽. 植物减数分裂同源染色体重组的分子机理. 中国科学: 生命科学, 2015, 45: 537-543

Li Y F, Cheng Z K. Molecular mechanism of meiotic recombination in plants. SCIENTIA SINICA Vitae, 2015, 45: 537-543, doi: 10.1360/N052015-00075

而水稻中有 4 个. 在对拟南芥 *spo11* 突变体以及水稻 *SPO11* 基因的 RNAi 植株研究发现, 它们同源染色体配对和联会均不能正常进行, 终变期及中期 I 可以观察到大量单价体的存在^[3-5]. 除 *SPO11* 外, 参与酵母 DSB 形成的其他 9 个成员蛋白序列保守性很低, 在植物中要么找不到其对应的同源基因, 要么在不同物种中发生了功能分化. 在拟南芥和水稻中, *PRD1*(putative recombination initiation defect 1), *PRD2*(putative recombination initiation defect 2), *PRD3*(putative recombination initiation defect 3)和 *DFO*(DSB forming)等基因也参与了 DSB 的形成^[6-8], 这些基因的突变体与 *spo11* 一样, 均表现为同源染色体不配对、联会复合体不能正常形成、只形成单价体等. 并且在拟南芥 *prdl/rad51* 以及 *dfo/mre11* 等的双突变体中, 观察不到染色体碎片的产生. 此外, *PRD1* 与 *SPO11-1* 在酵母体内存在相互作用也间接证明它们参与了 DSB 的形成. 通过对 *PRD1*, *PRD2*, *PRD3* 和 *DFO* 序列的同源搜索发现, 这些基因在植物以外的物种中找不到对应的同源基因, 表明它们参与 DSB 的形成很可能是植物所特有的.

1.2 DSBs 的加工和修复

在芽殖酵母中, *Spo11* 切割 DNA 双链产生 DSB 后, *Spo11* 蛋白本身仍然结合在 DSB 的 5'末端, 然后在单链核酸内切酶 *Com1/Sae2*(completion of meiotic recombination 1/sporulation in the absence of *spo eleven*)以及 *MRX*(*MRE11*, *RAD50* 和 *XRS2*)复合体的作用下从 5'末端移除. 芽殖酵母 *com1/sae2* 以及 *rad50* 突变体均表现为 DSB 形成正常, 但 *Spo11* 仍结合在 5'末端不能被移除^[9,10]. 植物中, *SPO11* 从 DNA 链的 5'末端移除这一过程很难在突变体内观察到, 但是水稻以及拟南芥 *com1*, *mre11*, *rad50* 等功能缺失突变体均表现为同源染色体不配对, 且在中期 I 观察到大量染色体的缠绕和多价体的产生^[11-15].

随着 *SPO11* 的移除, DNA 单链内切酶会继续切割 5'末端, 直至产生 3'单链尾巴 DNA(ssDNA). 随后 *RECA*(recombinase A)的同源蛋白 *RAD51*(radiation-sensitive 51)和 *DMC1*(DNA meiotic recombinase 1)会结合到 ssDNA 上, 启动同源搜索和单链入侵. *RAD51* 能同时促进同源染色体以及姊妹染色单体之间的链交换, 表明其在减数分裂以及有丝分裂中都扮演重要角色. 而 *DMC1* 仅促进同源染色体间的单链入侵,

暗示其只在减数分裂过程中发挥作用. 研究发现, 拟南芥 *rad51* 突变体在减数分裂过程中, 同源染色体不能配对, 后期 I 伴有染色体碎片的产生. 拟南芥 *DMC1* 基因突变会导致染色体不联会, 染色体均以单价体形式存在, 但观察不到碎片的产生, 表明突变体中的 DSB 可能以其他途径得以修复^[16,17]. 通过对拟南芥 *RAD51* 和 *DMC1* 免疫荧光染色发现, *RAD51* 和 *DMC1* 最初均以点状信号出现在细线期, 偶线期增至最多, 在 250 个左右, 粗线期迅速减少至 50 个左右. *Kurzbauer* 等人^[18]研究发现 *RAD51* 和 *DMC1* 分别定位在 DSB 的两端, 暗示这 2 个蛋白在 DSB 修复过程中承担着不同的生物学功能.

此外, 植物中 *RAD51* 家族的其他成员, 如 *RAD51C* 和 *XRCC3*(X-ray repair cross-complementing 3), 以及 *RAD51* 家族以外的 *RPA*(replication protein A), *BRCA2*(breast cancer 2), *MND1*(meiotic nuclear divisions 1), *HOP2*(homologous pairing 2)等也被证实参与了植物 DSB 的修复过程^[19-22].

2 同源染色体交叉

RAD51 和 *DMC1* 结合到 ssDNA 上, 启动同源搜索和单链入侵, 形成类似 D-loop 以及 double Holliday-junction(dHJ)结构的中间体. 这些形成的重组中间体中, 只有一小部分被加工成同源染色体交叉(crossover, CO), 而绝大部分则被修复成非交叉(non-crossover, NCO). 交叉不仅是遗传多样性产生的源泉, 它的存在还确保了同源染色体能够以二价体形式在中期 I 平衡地排列在赤道板上, 从而保证了后期 I 同源染色体间的正确分离. 减数分裂过程中, 同源染色体间形成的交叉数目是被严格控制的. 每对同源染色体间至少会有一个交叉的产生, 这种现象被称为“交叉保障”. 同时在大部分物种中, 一个位置交叉的形成会抑制其相邻位置另一个交叉的产生, 最终导致交叉在染色体上是偏离随机分布的, 这种现象被称为交叉干涉. 交叉干涉决定了交叉在染色体上的最终分布模式. 为方便表述, 具有干涉特性的交叉又被称为第一类交叉, 而与此对应不具备干涉特性的交叉(即随机分布的交叉)也被称为第二类交叉. 两类交叉广泛存在于芽殖酵母、脊椎动物以及植物中. 在这些物种中, 第一类交叉约占交叉总数的 75%~80%. 基因组上往往存在交叉形成频率很高的

区域, 这一区域被称为“重组热点”(hot spots). 研究表明, 这些“重组热点”的产生与基因间的基序(motif), 基因启动子区域核小体密度, 以及组蛋白修饰密切相关^[23-25].

2.1 干涉敏感型交叉

在芽殖酵母中, Zip1(zipper1), Zip2(zipper2), Zip3(zipper3), Zip4(zipper4), Msh4(MutS homolog 4), Msh5(MutS homolog 5)和 Mer3(meiotic recombination 3) 7 个蛋白参与了干涉敏感型交叉的形成, 这些蛋白统称为 ZMM 复合体^[26]. 在酵母中研究发现, 所有 *zmm* 的单突变体以及多突变体均具有相似的表型, 即突变体中交叉的数目显著减少, 并伴有大量单价体的出现以及联会复合体的形成缺陷, 表明所有 ZMM 蛋白均在同一个遗传网络中发挥作用.

一些 ZMM 类的同源蛋白在植物中也相继被鉴定出来, 暗示 ZMM 蛋白在不同物种中具有保守性, 可能具有相似的功能. 其中, MER3, MSH4 和 MSH5 蛋白与芽殖酵母中高度同源, 并且功能相似. 而 ZIP 类等蛋白与芽殖酵母序列相似性较低, 不易用同源比对方法进行鉴定, 但类似的同源蛋白还是在植物中得以发现. 其中拟南芥 ZYP1 和水稻 ZEP1 被证明是酵母 ZIP1 的同源蛋白, 拟南芥的 SHOC1(shortage in chiasmata 1)被认为是 ZIP2 的同源蛋白, 拟南芥和水稻的 HEI10(human enhancer of invasion 10)与酵母的 ZIP3 同源, 而推测的 ZIP4 蛋白亦在拟南芥和水稻中发现. 此外, PTD(parting dancers)是植物特有的, 且在第一类交叉形成中发挥重要作用.

拟南芥中, *zmm* 单突变以及双突变体交叉减少了 75%~80%, 表明 ZMM 蛋白可能参与了拟南芥 80% 左右交叉的形成. 在水稻中, 尽管 *mer3* 及 *zip4* 单突变

体交叉仅减少了 70%, 但在它们的双突变体以及 *msh5* 单突变体中则减少了近 90%, 表明水稻中 ZMM 蛋白可能参与了 90% 左右交叉形成. 拟南芥和水稻中 ZIP1 同源基因, 其突变表型与其他 *zmm* 突变体明显不同. 拟南芥 ZIP1 的同源基因有 2 个, 即 ZYP1A 和 ZYP1B. 在 ZYP1 的 RANi 干扰株系内, 交叉只减少了 20%, 但是非同源染色体间有二价体和多价体的产生, 表明拟南芥 ZYP1 在促进同源重组中发挥了重要作用^[27]. 在水稻中, ZIP1 的同源基因仅 ZEP1 一个拷贝, ZEP1 蛋白在减数分裂粗线期染色体定位信号见图 1A. *zep1* 突变体中, 同源染色体间交叉有增加的趋势, 表明 ZEP1 很可能抑制了水稻中过多交叉的形成^[28]. 然而在 *zep1/mer3* 和 *zep1/zip4* 双突变体中, 剩余交叉的数目显著低于相应的 *mer3* 和 *zip4* 单突变体, 表明 ZEP1 在促进第一类交叉的形成过程中也扮演了重要角色^[29].

在芽殖酵母中, 免疫荧光染色发现所有的 ZMM 蛋白均共定位, 然而植物中 ZMM 同源蛋白似乎并不完全如此. 在拟南芥中, MSH4 和 MSH5 蛋白表现出共定位, 其点状信号从细线期开始出现一直持续到粗线期, 而且研究表明 MSH4 和 MSH5 在染色体上的定位相互依赖. 在水稻中, MER3 和 ZIP4 也以点状信号共定位在染色体上, 图 1B 为 ZIP4 蛋白在减数分裂偶线期染色体定位信号. 然而与其他 ZMM 蛋白明显不同, 水稻和拟南芥 ZIP3 同源蛋白 HEI10 在染色体上的免疫荧光信号则呈现出动态变化. 在减数分裂前期 I 早期, HEI10 蛋白信号首先以大量点状信号分布在染色体上, 且与 MER3 共定位; 随着减数分裂的进行, 到晚粗线期以及双线期只有少量的大点分布在染色体上(图 1C), 这些大点均对应于第一类交叉. HEI10 蛋白在染色体上的动态分布, 表明其

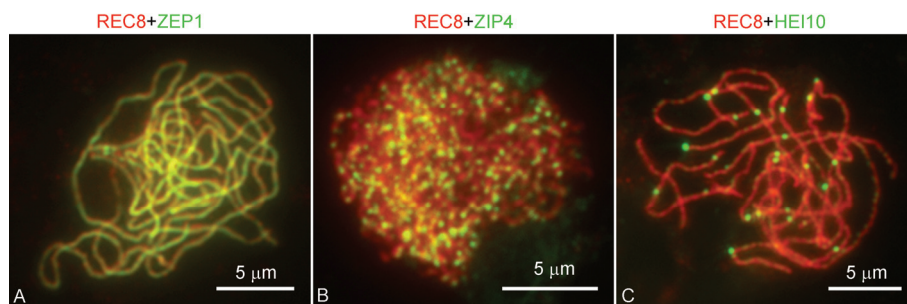


图 1 几个重组相关蛋白在水稻减数分裂前期 I 染色体上的定位

A: REC8(红色)与 ZEP1(绿色)的粗线期共定位; B: REC8(红色)与 ZIP4(绿色)的偶线期共定位; C: REC8(红色)与 HEI10(绿色)的粗线期共定位

参与了从早期重组中间体到最终交叉形成的转变过程^[30,31].

在芽殖酵母中, 由于 ZMM 蛋白参与了联会的起始, 又被称为联会起始复合体, 同时 *zmm* 突变体表现为联会复合体组装以及交叉形成 2 方面缺陷. 与芽殖酵母明显不同, 植物 *zmm* 单突变体中, 联会复合体形成没有明显缺陷, 而在 *zip4/mer3* 等双突变体中, 联会复合体形成才受到部分抑制. 此外, 植物中联会起始于 ZMM 蛋白标识的早期重组结, 但联会起始本身并不依赖 ZMM 蛋白. 除 ZMM 蛋白外, 拟南芥 MLH1(mutL homolog 1)和 MLH3(mutL homolog 3)蛋白也参与了第一类交叉的形成, MLH1 和 MLH3 的点状信号最早在粗线期出现, 并且相互共定位. 尽管 MLH1 和 MLH3 免疫荧光信号指示了第一类交叉, 但在 *mlh3* 突变体中, 交叉只减少了 60%, 暗示 MLH3 功能丧失并非导致所有第一类交叉形成的失败^[32].

2.2 干涉不敏感型交叉

芽殖酵母中, 只有 15%~20% 的交叉属于干涉不敏感交叉, 它们的形成依赖于 Mus81-Mms4 (mutagenesis sensitive 81-Methyl methanesulfonate sensitivity 4)途径. 拟南芥中, 15%~30% 的交叉属于干涉不敏感类型. 拟南芥 MUS81 蛋白参与了体细胞的修复过程, 而且 *mus81* 突变体并未表现明显的减数分裂缺陷表型. 但是在 *msh4/mus81* 双突变体中, 剩余交叉平均只有 0.85 个, 显著低于 *msh4* 单突变体的 1.25 个^[33]. 此外, 借助分子标记的杂交后代群体遗传分析, 发现 *mus81* 突变体重组频率也略有降低, 表明 MUS81 亦参与了植物干涉不敏感交叉的形成^[34].

最近在拟南芥中克隆了哺乳动物 FANCM (Fanconi anemia complementation group M)的同源基因, 拟南芥 FANCM 基因突变后重组频率显著提高, 并且在 *fancm/zmm* 双突变体中恢复了 *zmm* 单突变体的育性. 由于增加的交叉不能被特异指示第一类交叉的 MLH1 蛋白所标记, 表明这些增加的交叉并非来自 ZMM 蛋白所依赖的干涉敏感型途径^[35]. 此外, *fancm/mus81* 双突变体也表现出严重的减数分裂缺陷表型, 因此推断 FANCM 参与了减数分裂过程中重组中间体向非交叉途径的转变. 在缺乏 FANCM 时, 这些重组中间体被依赖 MUS81 的第二类交叉形成途径所修复, 从而提高了重组频率. 除 FANCM 外, 线虫 (*Caenorhabditis Elegans*)中 RTEL1(regulator of telo-

mere length 1) 以及芽殖酵母 Sgs1(small growth suppressor 1)蛋白也都表现出抑制交叉形成的作用. 鉴于目前已经克隆的 FANCM, RTEL1 和 SGS1 3 个蛋白均为 DNA 解旋酶, 推测在不同物种中抑制过多交叉的形成是由 DNA 解旋酶来完成的.

3 基因转换

与交叉的产生伴随着同源染色体链交换不同, 绝大部分减数分裂起始产生的 DSB 以非交叉途径修复了, 即没有发生链交换. 根据 DNA 双链断裂修复模型, 这些非交叉的产生是由 DNA 合成型依赖性退火反应(synthesis-dependent strand annealing, SDSA)形成的. SDSA 途径认为: 单链 DNA 的 3'末端也会从已形成的重组中间体(D-loop)中游离出来, 经过 DNA 重新合成和链的连接与双链断裂的另一端形成完整的 DNA 双链. 在经非交叉途径修复 DSB 过程中, 若新合成的链与对应的姊妹染色单体之间存在多态性, 则非交叉途径修复过程可以通过基因转换来检测. 理论上, 如果某位点的等位基因频率在形成的配子中由 2:2 变为 3:1, 则说明在该位点附近发生了一次基因转换, 即发生了一次非交叉修复. 当然在经交叉途径修复 DSB 过程中, 也会伴随着基因转换的发生. 但由于同源染色体间只存在有限的 DNA 序列多态性, 即使发生了基因转换也很难被鉴定出来. 此外, 花粉母细胞产生的 4 个配子一旦形成则很快被分开, 即使发生了基因转换, 实际检测到的等位基因的频率也往往偏离理论上的 3:1.

拟南芥的 *qrt*(quartet)突变体, 由于一次减数分裂产生的 4 个小孢子不分开, 仍然聚集在一起, 其常被作为功能花粉粒用于减数分裂重组交换研究. Sun 等人^[36]构建了 *qrt*-GFP 报告体系, 来研究拟南芥的基因转换频率. 通过对若干个基因组区域基因转换频率的分析发现, 拟南芥每一次减数分裂平均每个遗传位点基因转换发生的频率为 3.5×10^{-4} . 此外, Lu 等人^[37]构建了 *qrt* 背景下拟南芥 2 种生态型(Columbia/Landsberg, Col/Ler)的 F₁ 代, 通过对 2 次独立减数分裂事件产生的 8 个雄配子的基因组重测序研究发现, 这 2 次独立减数分裂事件共有 18 个交换产生, 这与人研究的每次减数分裂平均产生 10 个左右的交叉相符. 在这 18 个交换中, 检测到有 6 个交换事件伴随着基因转换的发生(多态位点的等位基因频率 3:1),

另外 12 次交换由于同源染色体间相应位点缺乏多态性, 所以没有检测到基因转换. 此外, 还检测到 4 个经非交叉途径形成的基因转换.

DMC1 或 RAD51 免疫荧光点状信号数目可以间接指示产生的 DSB 数目. 采用此方法, 拟南芥每次减数分裂平均会产生 150~220 个 DSBs, 但是最终只有 9~11 个交叉的形成, 表明大量的 DSBs 以非交叉的途径修复了. 而 Lu 等人^[37]通过测序分析只检测到 4 个经非交叉途径形成的基因转换, 检测到如此低的基因转换数目说明参与拟南芥中非交叉途径修复的 DNA 区域可能小于 100 bp (拟南芥中至少有 80% 的区域单核苷酸多态性的分布密度大于 100 bp), 或者大部分 DSB 以姊妹染色单体为模板修复了.

4 展望

对植物减数分裂同源染色体重组机制的深入研究, 能够帮助人们更好地认识重组频率和重组位置决定的遗传基础, 从而有可能通过基因工程手段实现对同源染色体重组频率和重组位置的遗传调控. 例如, 通过增加重组频率, 能够使育种家相对容易地打破遗传累赘, 缩短聚合优良性状所需的育种周期, 提高育种效率. 虽然植物减数分裂同源重组机制的

研究近年来已取得长足进展(图 2), 但对于同源重组关键环节的认识还很不清楚, 例如, DSB 是如何是被选择, 最终通过第 1 类交叉、第 2 类交叉或者是基因转换的方式得以修复的? 植物中直接作用于第 1 类交叉重组中间体 Holliday-junction 结构的核酸酶至今还未见报道, 是否存在第 3 类交叉途径? 随着大规模减数分裂突变体的筛选与鉴定, 尤其是对减数分裂相关蛋白生化功能的详细研究, 以及超高分辨率显微技术、活体成像技术、单细胞测序技术等新手段的成功应用, 植物减数分裂同源重组的分子机制一定会被逐步解析.

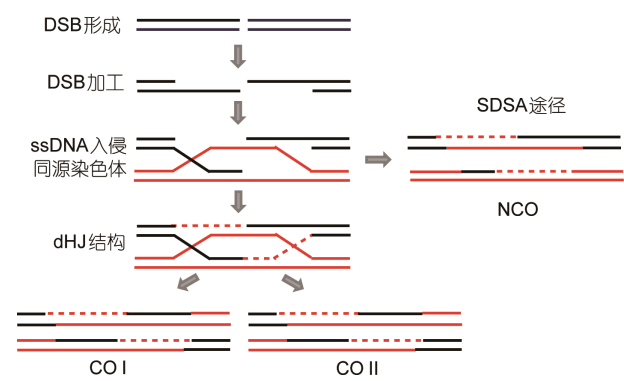


图 2 DNA 双链断裂修复模型

参考文献

- Longhese M P, Bonetti D, Guerini I, et al. DNA double-strand breaks in meiosis: checking their formation, processing and repair. *DNA Repair*, 2009, 8: 1127–1138
- Keeney S. Mechanism and control of meiotic recombination initiation. *Curr Top Dev Biol*, 2001, 52: 1–53
- An X J, Deng Z Y, Wang T. OsSpo11-4, a rice homologue of the archaeal TopVIA protein, mediates double-strand DNA cleavage and interacts with OsTopVIB. *PLoS One*, 2011, 6: e20327
- Stacey N J, Kuromori T, Azumi Y, et al. *Arabidopsis* SPO11-2 functions with SPO11-1 in meiotic recombination. *Plant J*, 2006, 48: 206–216
- Yu H X, Wang M, Tang D, et al. *OsSPO11-1* is essential for both homologous chromosome pairing and crossover formation in rice. *Chromosoma*, 2010, 119: 625–636
- De Muyt A, Pereira L, Vezon D, et al. A high throughput genetic screen identifies new early meiotic recombination functions in *Arabidopsis thaliana*. *PLoS Genet*, 2009, 5: e1000654
- Nonomura K L, Nakano M, Fukuda T, et al. The novel gene *HOMOLOGOUS PAIRING ABERRATION IN RICE MEIOSIS1* of rice encodes a putative coiled-coil protein required for homologous chromosome pairing in meiosis. *Plant Cell*, 2004, 16: 1008–1020
- Zhang C, Song Y, Cheng Z H, et al. The *Arabidopsis thaliana* DSB formation (*AtDFO*) gene is required for meiotic double-strand break formation. *Plant J*, 2012, 72: 271–281
- Manfrini N, Guerini I, Citterio A, et al. Processing of meiotic DNA double strand breaks requires cyclin-dependent kinase and multiple nucleases. *J Biol Chem*, 2010, 285: 11628–11637
- Usui T, Ohta T, Oshiumi H, et al. Complex formation and functional versatility of MRE11 of budding yeast in recombination. *Cell*, 1998, 95: 705–716

- 11 Bleuyard J Y, Gallego M E, White C I. Meiotic defects in the *Arabidopsis rad50* mutant point to conservation of the MRX complex function in early stages of meiotic recombination. *Chromosoma*, 2004, 113: 197–203
- 12 Ji J H, Tang D, Wang K J, et al. The role of *OsCOM1* in homologous chromosome synapsis and recombination in rice meiosis. *Plant J*, 2012, 72: 18–30
- 13 Ji J H, Tang D, Wang M, et al. *MRE11* is required for homologous synapsis and DSB processing in rice meiosis. *Chromosoma*, 2013, 122: 363–376
- 14 Samanic I, Simunic J, Riha K, et al. Evidence for distinct functions of MRE11 in *Arabidopsis* meiosis. *PLoS One*, 2013, 8: e78760
- 15 Uanschou C, Siwiec T, Pedrosa-Harand A, et al. A novel plant gene essential for meiosis is related to the human *CtIP* and the yeast *COM1/SAE2* gene. *EMBO J*, 2007, 26: 5061–5070.
- 16 Couteau F, Belzile F, Horlow C, et al. Random chromosome segregation without meiotic arrest in both male and female meiocytes of a *dmc1* mutant of *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 1999, 11: 1623–1634
- 17 Deng Z Y, Wang T. *OsDMC1* is required for homologous pairing in *Oryza sativa*. *Plant Mol Biol*, 2007, 65: 31–42
- 18 Kurzbauer M T, Uanschou C, Chen D, et al. The recombinases DMC1 and RAD51 are functionally and spatially separated during meiosis in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2012, 24: 2058–2070
- 19 Bleuyard J Y, White C I. The *Arabidopsis* homologue of XRCC3 plays an essential role in meiosis. *EMBO J*, 2004, 23: 439–449
- 20 Pradillo M, Varas J, Oliver C, et al. On the role of *AtDMC1*, *AtRAD51* and its paralogs during *Arabidopsis* meiosis. *Front Plant Sci*, 2014, 5: 23
- 21 Seeliger K, Dukowic-Schulze S, Wurz-Wildersinn R, et al. BRCA2 is a mediator of RAD51- and DMC1-facilitated homologous recombination in *Arabidopsis thaliana*. *New Phytol*, 2012, 193: 364–375
- 22 Uanschou C, Ronceret A, Von Harder M, et al. Sufficient amounts of functional HOP2/MND1 complex promote interhomolog DNA repair but are dispensable for intersister DNA repair during meiosis in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2013, 25: 4924–4940
- 23 Yamada S, Ohta K, Yamada T. Acetylated Histone H3K9 is associated with meiotic recombination hotspots, and plays a role in recombination redundantly with other factors including the H3K4 methylase Set1 in fission yeast. *Nucleic Acids Res*, 2013, 41:3504–3517
- 24 Choi K, Zhao X H, Kelly K A, et al. *Arabidopsis* meiotic crossover hot spots overlap with H2A.Z nucleosomes at gene promoters. *Nature Genet*, 2013, 45: 1327–1336
- 25 Zeng J, Yi S V. Specific modifications of histone tails, but not DNA methylation, mirror the temporal variation of mammalian recombination hotspots. *Genome Biol Evol*, 2014, 6: 2918–2929
- 26 Borner G V, Kleckner N, Hunter N. Crossover/noncrossover differentiation, synaptonemal complex formation, and regulatory surveillance at the leptotene/zygotene transition of meiosis. *Cell*, 2004, 117: 29–45
- 27 Osman K, Sanchez-Moran E, Higgins J D, et al. Chromosome synapsis in *Arabidopsis*: analysis of the transverse filament protein ZYP1 reveals novel functions for the synaptonemal complex. *Chromosoma*, 2006, 115: 212–219
- 28 Wang M, Wang K J, Tang D, et al. The central element protein ZEP1 of the synaptonemal complex regulates the number of crossovers during meiosis in rice. *Plant Cell*, 2010, 22: 417–430
- 29 Shen Y, Tang D, Wang K J, et al. *ZIP4* in homologous chromosome synapsis and crossover formation in rice meiosis. *J Cell Sci*, 2012, 125: 2581–2591
- 30 Wang K J, Wang M, Tang D, et al. The role of rice *HEI10* in the formation of meiotic crossovers. *PLoS Genet*, 2012, 8: e1002809
- 31 Chelysheva L, Vezon D, Chambon A, et al. The *Arabidopsis* HEI10 is a new ZMM protein related to Zip3. *PLoS Genet*, 2012, 8: e1002799
- 32 Jackson N, Sanchez-Moran E, Buckling E, et al. Reduced meiotic crossovers and delayed prophase I progression in *AtMLH3*-deficient *Arabidopsis*. *EMBO J*, 2006, 25: 1315–1323
- 33 Macaisne N, Vignard J, Mercier R. SHOC1 and PTD form an XPF-ERCC1-like complex that is required for formation of class I crossovers. *J Cell Sci*, 2011, 124: 2687–2691
- 34 Berchowitz L E, Francis K E, Bey A L, et al. The role of *AtMUS81* in interference-insensitive crossovers in *A. thaliana*. *PLoS Genet*, 2007, 3: e132
- 35 Crismani W, Girard C, Froger N, et al. *FANCM* limits meiotic crossovers. *Science*, 2012, 336: 1588–1590
- 36 Sun Y, Ambrose J H, Haughey B S, et al. Deep genome-wide measurement of meiotic gene conversion using tetrad analysis in *Arabidopsis thaliana*. *PLoS Genet*, 2012, 8: e1002968
- 37 Lu P, Han X, Qi J, et al. Analysis of *Arabidopsis* genome-wide variations before and after meiosis and meiotic recombination by resequencing Landsberg *erecta* and all four products of a single meiosis. *Genome Res*, 2012, 22: 508–518

Molecular Mechanism of Meiotic Recombination in Plants

LI YaFei & CHENG ZhuKuan

Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

Meiosis is the crucial process in eukaryotic sexual reproduction in which one diploid germ cell divides to produce four haploid gametes. Several key events, including homologous chromosomes pairing, synapsis, recombination, and segregation occur sequentially during this process. However, although all these events are widely conserved in species, and they are controlled by both genetic and epigenetic factors, the detailed molecular mechanisms remain obscure up to now. As the major classical genetic materials, plants also have inherent advantages in meiotic studies. Furthermore, the genomes of several model plants have been sequenced which could greatly accelerate meiotic research using molecular tools. In this review, we give an overview of the discovery of meiotic genes mainly in *Arabidopsis* and rice, with a particular focus on their functions in homologous recombination.

meiosis, recombination, *Arabidopsis*, rice

doi: 10.1360/N052015-00075