

· 研究进展 ·

“主要农作物产量性状的遗传网络解析” 重大研究计划中期综述

罗 晶^{1*} 赖锦盛² 高铭宇² 赵海铭² 冯雪莲^{1*}

(1. 国家自然科学基金委员会 生命科学部, 北京 100085; 2. 中国农业大学, 北京 100193)

[摘要] 国家自然科学基金重大研究计划“主要农作物产量性状的遗传网络解析”历时5年于2018年顺利完成中期评估。本文概述了该计划实施5年来的阶段性进展,特别是在调控株型发育和籽粒形成新基因挖掘、遗传调控网络解析,创建复杂农艺性状遗传网络的新方法,建立分子设计育种新体系等方面取得了一系列突破性研究成果。这些成果不但产生了重要的学术影响,而且为主要农作物分子设计育种理论奠定了坚实的基础。结合前期研究进展和管理实践,本着集成升华和跨越发展的思路,本文还介绍了未来项目集成的初步设想。

[关键词] 重大研究计划;主要农作物;产量性状;遗传网络解析;中期进展

我国人口在未来20年仍将继续增长,对粮食的需求持续增加,但我国耕地面积却在不断减少,因此提高主要农作物单产是实现粮食总产量增加的根本途径,未来10年单产必须提高15%以上才能确保我国的粮食安全。在近代育种历史上,矮化育种和杂种优势利用曾使作物单产水平产生过两次大的飞跃。要在现有基础上实现单产水平的进一步突破,必须对主要产量性状的复杂遗传网络进行解析,发现和利用产量相关的关键基因,挖掘作物产量遗传潜力,从而提出突破产量潜力的新育种途径和方法。按照作物产量性状遗传改良的实践,实现产量潜力的突破必须在保证粒重的同时,在株型上有新的突破,即通过改良穗部形态、分蘖性状和叶夹角等,提高品种的田间种植密度、每穗粒数及单粒重,进而提升光能利用率,增加作物产量。因此,株型发育和籽粒形成是当前及未来作物高产育种的关键性状,而遗传调控网络的解析是这些性状改良的重要基础。

为推进我国在主要农作物产量性状研究领域实现跨越式发展并对其他作物研究起到引领作用,国家自然科学基金委员会(以下简称“自然科学基金委”)生命科学部通过反复论证,于2013年启动了“主要农作物产量性状的遗传网络解析”重大研究计

划。本计划的科学目标是针对我国粮食安全的重大需求和生命科学的前沿领域,解析主要农作物株型发育(分蘖、株高、茎叶夹角、穗型等)和籽粒形成(花/穗建成、籽粒发育等)这两个影响作物产量性状且密切相关的重要生物学过程的分子遗传及生理生化调控网络,提出主要农作物产量性状分子设计育种理论,为我国主要农作物高产品种培育提供支撑。

1 中期总体进展

该计划自组织实施以来,遵循“有限目标、稳定支持、集成升华、跨越发展”的总体思路。指导专家组加强顶层设计,围绕科学前沿积极促进学科交叉,管理工作组依据《国家自然科学基金重大研究计划管理办法》开展科学管理,结合承担项目科学家的努力,该计划取得了丰硕的研究成果。在该计划的资助下,共发表论文320篇,SCI收录286篇,IF>5的论文129篇,其中包括*Nature* 2篇,*Nature Genetics* 5篇,*Annual Review of Plant Biology* 1篇,*Cell Research* 3篇,*Genome Biology* 1篇,*Nature Communications* 7篇,*Trends in Plant Science* 1篇,*Nucleic Acids Research* 1篇,*Nature Plants* 5篇,*Molecular Biology and Evolution* 1篇,*Genome*

收稿日期:2019-06-27;修回日期:2019-07-02

* 通信作者,Email: fengxl@nsfc.gov.cn, luoj@nsfc.gov.cn

Research 1 篇, *Annual Review of Genetics* 1 篇, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 5 篇, *National Science Review* 1 篇, *Molecular Plant* 19 篇, *Chemical Science* 1 篇, *Plant Cell* 16 篇, *New Phytologist* 8 篇, *Current Opinion in Plant Biology* 4 篇, *Molecular Ecology Resources* 1 篇, *Plant Biotechnology Journal* 4 篇, *Protein & Cell* 1 篇, *Plant Physiology* 12 篇, *Plant Journal* 12 篇, *BMC Biology* 1 篇, *PLoS Genetics* 3 篇, *Bioinformatics* 2 篇, *Plant, Cell & Environment* 1 篇, *Journal of Experimental Botany* 9 篇。申请专利 41 项, 9 项已获得授权, 荣获国家自然科学基金一等奖 1 项, 国家自然科学基金二等奖 1 项, 省部级一等奖 2 项。

人才培养成效显著, 通过本计划实施, 为我国主要农作物产量相关性状研究培养了一批优秀人才。其中中国科学院院士 1 名, 国家杰出青年科学基金获得者 3 名, 国家优秀青年科学基金获得者 5 名, 培养博士后 34 名, 博士研究生 113 名, 硕士研究生 85 名。

该计划的实施极大地提升了中国学者在主要农作物产量性状遗传网络解析领域乃至整个生命科学领域的国际影响力。主要表现在以下几个方面: 研究成果不仅发表在 *Nature*、*Nature Genetics* 等顶级学术期刊上, 而且在 *Cell Research*、*Nature Plants*、*Genome Research*、*Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*、*Molecular Plant*、*Plant Cell* 等主流期刊发表论文百余篇, 被引次数达 3 000 余次; 应邀在 *Annual Review of Plant Biology*、*Trends in Plant Science*、*Annual Review of Genetics*、*Current Opinion in Plant Biology* 等重要学术期刊多次发表综述; 有 12 位项目承担人担任 *Cell Research*、*Molecular Plant*、*Plant Cell* 等 SCI 杂志编委职务; 项目承担人在国际学术会议做特邀报告 60 余人次; 2017 年第 19 届“国际植物学大会”(6 年 1 次) 首次在中国召开, 国家主席习近平向大会发来贺信, 国务院总理李克强作出批示, 指导专家组组长武维华等人主持开幕式; 2014 年第 56 届“玉米遗传学大会”首次在亚洲(北京)召开, 指导专家组学术秘书、大会委员赖锦盛等人主持开幕式; 2018 年中国科学院科技战略咨询研究院发布十大研究前沿, “作物产量相关性状的遗传网络分析”位列农业领域第一位, 该领

域全球发表的 18 篇核心论文中中国发表 12 篇, 全球领跑。

2 重要研究进展及其影响

2.1 克隆了一批调控水稻、玉米株型发育和籽粒形成的新基因, 为作物育种提供了重要基因资源

2.1.1 克隆了控制水稻分蘖数关键基因 *IPI1*

水稻分蘖数是决定水稻产量的主要因素之一, 也是决定耐密性、抗倒性的主要农艺性状, 水稻理想株型的塑造是提高水稻产量的重要途径。研究人员前期发现控制水稻理想株型的主效基因 *IPA1* (*Ideal Plant Architecture 1*) 编码一个含 SBP-box 的转录因子, 参与调控多个生长发育过程。我国近些年培育的很多超级稻品种都具备理想株型特征, 然而其分子遗传调控机制一直没有得到挖掘。

通过对 *IPA1* 的互作蛋白 *IPI1* 的系统深入研究, 表明 *IPI1* 编码一个 RING-finger E3 ligase, 能够和 *IPA1* 在细胞核内发生互作, 并泛素化 *IPA1* 蛋白。*IPI1* 功能丧失突变体的 *IPA1* 蛋白水平在茎基部降低, 但在穗部升高, 相应地植株表现出分蘖数增加、穗子变大和每穗粒数增加的表型。进一步生化分析揭示, *IPI1* 对 *IPA1* 的泛素化具有组织特异性, 从而精细调控不同组织 *IPA1* 蛋白水平。该研究为进一步解析水稻株型调控遗传调控网络和水稻品种设计奠定了基础。不同 *IPI1* 基因的自然等位组合能够创造不同的 *IPA1* 基因表达水平, 从而对分蘖数产生剂量化影响, 合理平衡分蘖数, 从而达到最高产量潜力, 育种家可以创造出符合不同种植环境和遗传背景的株型特征, 提高育种的可操作性^[1]。

中国农业科学院王海洋研究员在 *Molecular Plant* 杂志对该基因评价认为: *IPI1* 功能缺失时可以使分蘖数增加、穗子变大, 进而提高产量。该基因有望应用于通过增加分蘖数提高产量的品种改良中^[2]。Reynante L Ordonio 和 Makoto Matsuoka 在 *Cell Research* 发文评价认为 *IPI1* 是一个既不牺牲分蘖数又能提高穗粒数的具有增产潜力的候选基因^[3]。

2.1.2 克隆了控制水稻穗型关键基因 *NOG1*

亚洲栽培稻(*Oryza sativa* L.) 是从普通野生稻(*O. rufipogon* Griff.) 驯化而来, 在驯化和改良的过程中, 增加穗粒数、提高产量是重要目标之一。为了揭示产量提高的遗传机理, 研究人员鉴定出一个影响水稻穗粒数和产量的基因 *NOG1* (*NUMBER OF GRAINS 1*)。该基因位于第 1 染色体长臂, 编码脂

肪酸 β -氧化途径中烯酰辅酶A水合酶,其启动子区域的一个12bp转录因子结合位点发生了拷贝数变异,在野生稻和低产品种中存在一个12bp的功能序列,而在高产品种中存在两个紧密连接的12bp片段。12bp的插入能够增加基因的表达水平,降低植物体内脂肪酸和茉莉酸的水平,增加穗粒数,提高产量。将*NOG1*导入不含此基因的品种“中花17”中可以使产量提高25.8%,在携带该基因的高产品种“特青”中过表达*NOG1*能够增产近20%,并且不影响株高、抽穗期、穗数、粒重等性状。*NOG1*的克隆不仅为培育高产水稻品种提供了一个重要新基因,也为揭示水稻产量性状调控的分子机制提供了新线索^[4]。

2.1.3 克隆了控制水稻粒型关键基因*GW7*

水稻粒型是决定籽粒重量进而影响水稻产量和品质的重要性状。研究人员从优质杂交水稻不育系泰丰A中成功分离并克隆了一个控制水稻粒形和提升稻米品质的重要基因*GW7*。该基因通过改变细胞分裂模式,使稻米变得更为细长,有效地减少垩白率和垩白面积,从而提高稻米外观、口感等方面的品质。

在前期研究中发现来自优质的巴基斯坦Basmati水稻的*GW8*基因的一个等位变异,使籽粒变为细长型,可明显提高稻米品质,但导致水稻产量损失14%。进一步研究发现*GW8*能够直接结合到*GW7*基因的启动子并调控其表达,来自热带粳稻的*GW7*基因的一个等位变异使其基因表达水平不受*GW8*的调控,在保证产量不减的基础上可显著提升稻米品质。研究还表明将*GW7*和*GS3*基因的优异等位变异聚合并应用到我国高产籼稻中,可明显提高稻米品质,同时还可提高产量^[5]。

该项研究为水稻高产优质分子模块设计育种直接提供了具有重要应用价值的新基因,也为揭示水稻品质和产量协同遗传改良的分子奥秘提供了新线索。*Nature*杂志在对此项成果的新闻报道中引用了康奈尔大学Susan McCouch教授的评价,认为目前还没有人在水稻育种的高产与优质方面同时兼顾,“这将是一个影响巨大的研究成果”。

2.1.4 克隆了控制玉米穗行数关键基因*KRN4*

玉米的单株产量可由玉米的每穗籽粒数目以及粒重共同决定。研究人员针对控制玉米籽粒数目的主效遗传位点*KRN4*,利用全基因组关联分析、图位克隆等手段,证实了*KRN4*位于控制玉米雌穗发育重要基因*Unbranched3(UB3)*下游60 kb,包含一个

1.2 kb的转座子片段的插入缺失,为*UB3*的顺式调控因子,通过远距离调节*UB3*基因的表达量,控制玉米穗行数的数量变异。*KRN4*位点优良单倍型可以提高2行穗行数,增加20%的每穗籽粒数目,因此可以显著提升玉米产量。研究者同时发现,*KRN4*位点可以通过和*UB3*基因内的功能性SNP变异发生遗传互作,进一步提高玉米籽粒产量。现代玉米是由大刍草(teosinte)驯化和改良而来,现代玉米栽培种具有较高的籽粒产量,研究者发现*KRN4*在玉米的驯化和改良过程中受到强烈的选择,通过对*KRN4*优良单倍型的强烈选择,使*KRN4*位点的优良单倍型频率在现代玉米中显著提高。研究者进一步利用来自两个不同玉米材料的*KRN4*优良单倍型,利用分子标记辅助选择的手段,成功的对两个穗行数较低的玉米自交系进行遗传改良,将它们的穗行数提高了将近18%。该研究对认识玉米产量形成的分子机理具有重要意义,同时提供了通过遗传改良提高玉米产量的重要靶点^[6]。

2.2 建立了水稻、玉米株型发育遗传调控网络,引领了国际作物功能基因组研究的发展

2.2.1 水稻分蘖角度的分子调控网络解析

合适的分蘖角度对于水稻植株的生长及群体产量的形成至关重要。本计划鉴定了多个控制水稻分蘖角度新基因,解析了水稻株型调控网络。重力反应是影响分蘖角度形成的重要因素之一,通过对水稻茎重力反应的动态发育过程进行研究,结合RNA-Seq技术获得动态转录组数据,在全基因组水平上构建了水稻分蘖角度动态调控的分子网络,并挖掘到调控水稻分蘖角度形成的重要节点基因*HSFA2D*、*LA1*、*WOX6*和*WOX11*。其中,*LA1*是已经发表的调控分蘖角度的经典基因,*HSFA2D*、*WOX6*和*WOX11*则是新的调控基因,在此基础上建立了以*LA1*为核心介导的水稻分蘖角度调控途径,*HSFA2D*位于*LA1*介导的生长素途径上游,是该途径的正调控因子,即*HSFA2D*可以诱导*LA1*的表达,引起生长素的不平衡分布。生长素可以引起*WOX6*和*WOX11*两个基因的不对称性表达,引起分蘖角度的变化^[7]。*Plant Cell*杂志发表专文评论,充分强调了利用聚集的时间点阐释动态转录组的有效性,并高度评价该策略可以应用于其他复杂农艺性状的解析中。该研究探索出了一条挖掘水稻分蘖角度调控基因以及调控通路的有效途径,为该领域的研究提供了新思路。

以往的研究证实*LA1*通过调节生长素极性运

输,控制水稻地上部的向重性,最终控制分蘖角的大小。进一步研究表明独角金内酯参与控制了水稻地上部的向重性。并揭示独角金内酯主要通过减少局部的 IAA 含量抑制了生长素生物合成,降低了水稻地上部的向重性。研究人员证实尽管独角金内酯和 LA1 都是水稻生长素极性运输的负调控因子,独角金内酯没有改变茎基部的生长素横向运输,而 LA1 则是水稻生长素横向运输的正调控因子。遗传证据证实,独角金内酯和 LA1 在几种不同的遗传信号通路中参与调控了地上部向重性和分蘖角度^[8]。

生长素的极性运输在控制水稻分蘖角度中起着重要作用。利用图位克隆技术,克隆了控制株型和产量的新基因 *PAY1*,发现 *PAY1* 基因的突变改变了其对生长素的吸收以及极性运输能力,进而改变了体内生长素的极性分布,这是 *PAY1* 分蘖角度发生改变的重要原因。*PAY1* 具有多效性,其过量表达能够使分蘖角度变小,分蘖数减少,株高增加,茎秆变粗,穗粒数增多,产量提高^[9]。通过对影响分蘖角度基因的深入研究,本计划建立了以生长素为核心的水稻分蘖角度的分子调控网络。

2.2.2 水稻穗型的分子调控网络解析

每穗粒数、穗数和千粒重三个因素决定了水稻单亩产量,增加每穗粒数是增加产量的有效途径,而穗型与穗粒数密切相关。研究人员利用穗型差异显著的亲本川 7 和豪博卡构建的群体通过图位克隆,在川 7 亲本的 *FZP* 上游 5.3kb 处,发现一个 18bp 片段的转录沉默子发生复制,造成拷贝数变异,名为 CNV-18bp,使得川 7 里有两个 18bp 片段串联在一起。穗发育基因 *FZP* 在自然界中发生变异,可显著增加水稻每穗的粒数和轻微降低每粒的粒重,使水稻产量增加 15%,*FZP* 具有阻止腋芽分生组织形成并建立花分生组织的作用,水稻的产量和其密切相关,*FZP* 是一个很重要的发育基因,其编码蛋白是不能改变的,若改变则水稻就无法结实,但是,可以通过控制 *FZP* 的表达量来控制水稻的产量。进一步的研究发现,转录抑制子 *OsBZR1* 结合 CNV-18bp 中的 CGTG 基因序列,从而抑制了 *FZP* 的表达。有两个 18bp 片段的 *FZP* 表达量比单个拷贝的要低,使得穗分枝时间更长,产生更多的种子,种子略微变小。通过研究发现,有两个 18bp 片段的水稻千粒重大概减少了 10%左右,每穗粒数增加 40%~50%,穗数并无显著性差异,但水稻产量要比只有一个 18bp 片段的高 15%。*FZP* 的功能强,水稻籽粒就变大,籽粒数变少;*FZP* 功能弱,水稻籽粒就变

小,籽粒数就变多^[10]。进一步通过功能分析表明,类胰蛋白酶(丝氨酸和半胱氨酸蛋白酶)NARROW LEAF 1(*NAL1*),与 *FZP* 相互作用并促进 *FZP* 降解。在栽培品种中花 17 号中降低 *FZP* 的表达或是提高 *NAL1* 的表达,都会增加二级枝梗的数量及穗粒数,进而提高水稻籽粒产量。此外,值得注意的是,*FZP* 一方面可负调控枝梗分生组织的形成,降低其表达可增加花序二级枝梗;然而,另一方面 *FZP* 是花发育不可或缺的。敲除或是严重敲低 *FZP* 会大量增加二级枝梗的数量,但会严重影响籽粒形成。因此,维持适当水平的 *FZP* 对于水稻籽粒发育和产量形成是必需的^[11]。*FZP* 的表达量变化恰好同时调控每穗粒数和千粒重的变化,如何优化 *FZP* 的表达量从而使二者关系最优化,从而使水稻产量最大化,值得进一步研究。

2.2.3 开花信号调控玉米株高的遗传网络解析

株高、穗位高是决定玉米株型的关键性状,植株的高矮与抗倒性高度相关,适当降低株高、穗位高(尤其是密植条件下),可以有效增强群体的抗倒伏性。株高由节数和节间长度共同决定,参与激素途径的基因主要通过调控节间长度影响株高,而开花信号主要影响节数(即叶片数)。开花较早的品系一般具有更少的节数,更低的株高。研究人员克隆了影响玉米花期和株高的关键新基因 *ZmCCT9*^[12] 和 *ZmMADS69*^[13],并构建了开花信号调控株高的遗传调控网络。*ZmCCT9* 参与玉米光周期途径,是一个开花抑制因子。长日照条件下 *ZmCCT9* 负向调控成花素基因 *ZCN8* 表达,从而导致开花延迟,叶片数(即节数)增多,株高增加。*ZmMADS69* 参与玉米自主开花途径,是一个开花促进因子。提高 *ZmMADS69* 表达,开花提早,节数减少,株高降低。*ZmMADS69* 负向调控 *ZmRap2.7* 表达,而 *ZmRap2.7* 抑制 *ZCN8* 表达。这个遗传调控网络的构建为通过调控开花信号从而调控株高提供了理论基础。

2.3 解析了水稻、玉米籽粒形成遗传调控网络,为解决高产与优质的矛盾开辟了新途径

2.3.1 *GRF4* 调控水稻粒重的新机制

水稻籽粒大小是重要的农艺性状,也是决定水稻产量的三要素之一。在水稻育种中,粒重的改良对水稻产量的提高发挥了重要作用。BR 信号通路参与了水稻籽粒大小的调控,粒重基因 *GL2/GS2* 编码生长调节因子 *OsGRF4*,它促进细胞分裂和扩张,从而调节粒长和粒宽。研究发现 *GL2/GS2* 与 BR

信号转导通路的负调控因子 GSK2 直接互作,其转录激活活性受 GSK2 抑制^[14]。同时发现水稻 *microRNA396* (*OsmiR396*) 能够切割 *GS2* mRNA,但是不能切割 *GS2* AA 等位变异的 mRNA,因此 *GS2* AA 等位变异能够增加籽粒大小,进一步研究表明 *GS2/OsGRF4* 与转录调控因子 *OsGIFs* (*GRF-Interacting Factors*) 在体内和体外直接相互作用,共同调控水稻籽粒大小。因此,该研究揭示了 *OsmiR396-GS2/OsGRF4-OsGIFs* 途径调控水稻籽粒大小的新机制,有望利用该调控途径创制新的高产水稻品种^[15]。

2.3.2 MAPK 信号途径调控籽粒形成的遗传网络解析

目前已经克隆了一些控制水稻种子大小的重要基因,但水稻种子大小调控的分子机理仍不完善。本计划揭示了一个 MAPK 级联信号通路在水稻种子大小调控上起重要作用,对提高作物产量有潜在的应用价值。研究鉴定了 *OsMKK4* 的功能获得突变体 *largel1-1D*,产生大的种子。同时也鉴定了与 *smg1* 表型相似的突变体 *smg2*, *SMG2* 编码了水稻 *OsMKKK10*,过表达持续激活的 *OsMKKK10* 可以使种子变大。生化分析显示 *OsMKKK10* 可以依次激活 *OsMKK4* 和一个 MAPK (*OsMAPK6*)。进一步分析显示 *OsMAPK6* 的活性增强会导致水稻种子变大,而活性减弱会导致种子变小。遗传分析显示 *OsMKKK10*, *OsMKK4* 和 *OsMAPK6* 作用在相同的遗传途径调控种子大小。因此,这些研究揭示了 *OsMKKK10*, *OsMKK4* 和 *OsMAPK6* 作为一个级联信号通路来调控水稻种子大小的分子遗传机理^[16]。*OsMKP1* 丢失功能形成大的籽粒,而过表达 *OsMKP1* 导致籽粒变小。进一步分析显示 *OsMKP1* 能够同 *OsMAPK6* 相互作用,去磷酸化 *OsMAPK6*,使其失活。因此,这些研究揭示了 *OsMKP1* 通过抑制 MAPK 信号途径,决定籽粒大小的重要机制^[17]。两项研究建立了 MAPK 信号途径调控籽粒形成的遗传网络。

2.3.3 发现了玉米胚乳发育和储藏物合成的核心基因调控网络

玉米种子为典型的胚乳型种子,胚乳为主要的贮藏组织,在成熟的种子中占绝大部分,并储藏了大量的淀粉和贮藏蛋白。胚乳细胞发育直接决定了玉米籽粒大小,淀粉合成直接影响玉米产量,储藏蛋白合成和玉米蛋白质品质密切相关。玉米胚乳发育、产量和品质的形成,是怎样的协同调控关系? 长期以

来,由于缺乏直接的研究证据,因此胚乳细胞发育、淀粉合成,以及储藏蛋白合成被作为相对独立的内容进行研究。在本计划资助下,研究人员发现玉米储藏蛋白(醇溶蛋白)的关键转录调控因子 *Opaque2* (*O2*) 和 *PBF1*,直接调控了淀粉合成复合物中的 *SSIII* 和 *cyPPDK*,从而影响了淀粉合成和籽粒产量^[18]。玉米胚乳的发育和营养储藏是受到由转录因子构成的复杂而又精细的网络所控制的。虽然一些重要的转录因子已被克隆和研究,例如 *NKD5*、*Opaque2*,但到目前为止还未能将这些重要转录因子关联在一起,也未能在胚乳中构建一个整合的调控发育与储藏物代谢的网络。研究人员以玉米经典籽粒突变体 *opaque11* (*o11*) 为研究对象,该突变体同时影响了籽粒的发育和储藏物的积累,通过图位克隆,发现 *O11* 编码了胚乳特异的 bHLH 转录因子。通过转录组 (RNA-Seq) 与染色质免疫共沉淀 (ChIP-Seq) 分析,全面解析了 *O11* 的下游调控网络。发现 *O11* 不仅调控胚乳发育的关键转录因子(如 *NKD2* 和 *ZmDof3*),还直接调控了多个关键的储藏物代谢关键转录因子(如 *O2* 和 *PBF*)。该研究还筛选和鉴定到多个与 *O11* 直接互作的蛋白,其中包括与冷胁迫应答相关的关键转录因子 *ZmICE1*。*O11* 和 *ZmICE1* 协同调控冷胁迫应答相关的基因以及植物发育中重要开关基因 *ZmYODA*。*O11* 作为关键调控因子,协调了胚乳细胞发育、储藏物代谢和逆境响应等生物学过程,是胚乳整体基因调控网络的核心调控节点^[19]。

2.3.4 PPR 蛋白调控玉米胚乳发育的遗传网络

PPR 蛋白对单链 RNA 具有序列特异性识别模式,与 RNA 的转录、剪切、编辑、和稳定性等过程都密切相关。PPR 蛋白在玉米的胚乳线粒体中正常行使功能,是确保胚乳正常发育的重要条件。本计划通过图位克隆的方法,克隆了 11 个编码 PPR 蛋白的基因,其中 *Emp16*、*Dek37* 和 *Emp10* 三个基因的突变均导致线粒体基因 *nad2* 的内含子不能被正常剪切,影响线粒体复合体的组装^[20,21,22]。*Dek2* 和 *Emp11* 影响线粒体基因 *nad1* 内含子的剪切,*nad1* 是线粒体复合体 1 的中心组分,两个基因的突变均会使得线粒体复合体 1 不能正常组装^[23,24],*Dek35* 主要通过 *nad4* 来调控 RNA 的剪接,其突变将影响线粒体 *nad4* 第 1 个内含子的剪接^[25]。*Emp8* 突变影响线粒体氧化磷酸化基因 *nad4* 第 1 个内含子,*nad2* 第 1 个内含子的顺式剪接和 *nad1* 第 4 个内含子的反式剪接。这种剪接缺陷直接导致 *nad1*, *nad2*

和 *nad4* 的转录水平下降,造成线粒体氧化磷酸化复合物 I 组装失败^[26]。*Emp18* 的无效突变可阻止玉米胚胎和胚乳发育,导致胚胎致死,突变体在 *atp6-635* 和 *cox2-449* 处缺乏胞苷(C)-尿苷(U)编辑,其分别将 Leu 转化为 Pro,将 Met 转化为 Thr^[27]。*Dek10* 通过 *cox2* 和 *nad3* 调控 RNA 编辑^[28],*Dek39* 和 *Emp7* 分别通过 *nad3* 和 *cmmFN* 调控 RNA 编辑^[29,30],*Emp9* 通过 *cmbB* 和 *rps4* 调控 RNA 编辑^[31]。这些方面的深入研究具有很强的创新性和系统性,有望揭示籽粒发育调控的全新分子机制和调控网络。

2.4 与计算生物学的深度融合,为复杂农艺性状遗传网络的解析提供了新方法,令国际同行瞩目

2.4.1 栽培稻和野生稻基因组变异解析

栽培稻(*O. sativa*)和野生稻(*O. rufipogon*)在株型和籽粒形态方面具有非常大的差异,了解栽培稻和野生稻基因组水平的差异,对挖掘控制水稻株型和籽粒发育的新基因具有重要意义,同时,在水稻育种中,其丰富的遗传多样性是水稻育种的主要来源。研究人员结合生物信息学利用泛基因组方法分析栽培和野生稻基因组变异的程度,为了发现水稻的等位基因变异,已经进行了大规模的重新测序,但许多遗传变异的信息往往是通过直接映射到梗稻(*O. sativa ssp. japonica*)的参考基因组而导致丢失。研究人员通过对 66 个不同品种的深度测序和重新组装,构建了 *O. sativa-O. rufipogon* 复合体的泛基因组数据集。基因组比较确定了水稻基因组中的 2 300 万个序列变异。这一系列的序列变异包括许多已知的数量性状,将有助于找出构成复杂性状的新的因果变异。最重要的是,该研究利用这个泛基因组数据对整套编码基因进行分析,结果揭示了不同水稻中大量变异的存在。这一泛基因组资源将进一步促进水稻株型和籽粒发育的进化和功能研究^[32]。

2.4.2 玉米杂种优势群代表性自交系 Mo17 和 B73 全基因组变异解析

以 Mo17 自交系为代表的父本群和以 B73 自交系为代表的母本群是世界上最经典也是最著名的两个玉米杂种优势群。由 B73 和 Mo17 杂交产生的后代曾经在全球范围内广泛种植,同时 Mo17 和 B73 自交系之间存在着广泛的株型和籽粒发育的遗传变异,2009 年 B73 基因组完成初步组装^[33],并在 2017 年通过三代测序进行了更新^[34],了解 Mo17 与 B73 基因组水平的差异,对解析玉米株型和籽粒发育的

遗传变异将奠定坚实的基础。研究人员利用第三代测序技术(PacBio 单分子测序技术),结合 Bionano 光学图谱技术及 Illumina 高通量测序,并充分利用生物学与信息学交叉对玉米 Mo17 基因组进行组装。将大小为 2.18Gb 的 Mo17 基因组的大约 97% 序列锚定到 10 条染色体上,达到目前已完成的玉米或其他复杂基因组组装中少有的最好水平之一。Mo17 基因组共注释到 38 620 个高质量的蛋白编码基因。通过比较分析,发现 Mo17 与 B73 两个基因组间存在大量遗传差异,其中比较特殊的是,在染色体上的基因排列顺序上至少有 10% 的基因存在非共线性现象,同时基因组结构变异上至少 20% 的基因存在有可能导致蛋白编码功能改变的重要序列突变^[35]。

2.5 建立了分子设计育种新体系,为高产、优质品种培育提供支撑

2.5.1 培育“理想株型”和“籼稻产量、粳稻品质”品种

水稻是世界上最重要的粮食作物之一,在我国农业生产中具有举足轻重的地位。面对提高水稻产量和品质的双重挑战,研究人员综合运用遗传学、基因组学、分子生物学、生物化学、细胞生物学、作物育种学等方法对水稻产量与品质相关的重要农艺性状的调控机理进行了系统深入的研究,并将取得的基础研究成果应用于水稻高产优质的分子育种。水稻产量由有效穗数、每穗粒数、结实率和粒重等要素决定。其中,水稻株型由植株高度、分蘖(分枝)数目和分蘖角度等因素构成。水稻的株型直接影响植株的光合作用效率与土地利用效率,进而影响有效穗数和穗粒数,是决定水稻产量的关键因素。水稻的“理想株型”是现代育种理论和技术中孜孜追求的一个梦想,研究人员利用基础理论研究的优势和成果,建立了水稻分子设计育种的理论框架与技术体系,培育了同时具有“理想株型”和“籼稻产量、粳稻品质”特征的一系列品种,并已经在长江流域进行推广,为我国水稻分子设计育种与生产的跨越式发展奠定了开创性的基础,相关成果荣获国家自然科学基金一等奖。国际著名作物遗传学家、国家最高科学技术奖获得者、中国科学院院士李振声高度评价“这一重大成果是继‘绿色革命’和杂交水稻后的第三次重大突破,标志着‘新绿色革命’的起点”。

2.5.2 多基因聚合分子设计出高产、优质水稻新组合。

利用建立的产量性状基因网络开展分子设计育

种对提升作物产量和品质具有重要意义。研究人员利用日本晴和9311作为优良目标基因供体,对28个优良目标基因主动设计,涉及水稻产量、稻米外观品质、蒸煮食味品质和生态适应性等。以食用品质较差的超高产品种“特青”作为优良基因的受体,经过多年的杂交、回交和聚合选择,结合分子标记定向选择获得了若干份优异的后代材料。这些材料充分保留了特青的遗传背景及高产特性,而稻米外观品质、蒸煮食味品质、口感和风味等均显著改良,所组配的杂交稻稻米品质也显著调高。该研究结果将极大推动作物传统育种向高效、精准、定向的分子设计育种转变^[36]。另外,还利用已克隆的系列产量基因,研究了多基因(*GHD10-GS2-DEP1-IPA1*)聚合效应并设计了高产基因的聚合育种模型。该模型阐述了基于籼粳亚种间杂种优势利用的分子育种学理论并奠定了未来超级杂交稻设计的理论基础,为水稻生产的第三次产量飞跃提供了指导性思路^[37]。

3 今后项目集成的思考及布局

依据资助项目的进展情况,分析主要农作物产量性状领域的前沿科学问题和发展趋势,指导专家组与管理工作组在前期五大资助方向的基础上,考虑到小麦也是重要粮食作物,我国已具有较好的研究基础,结合中期评估时综合专家评估组建议,将小麦纳入该计划研究范畴。集成阶段将进一步凝练科学目标,探讨可能取得的重要突破点。以科学问题为导向,对取得较好进展的项目进行整合,确立集成方向,实现重大需求与知识体系统一相融、基础理论与应用研究贯通的学科布局,从而达到“集成升华”的目的。确立了以下5个集成方向:(1)主要农作物产量特有共性性状调控网络解析。以玉米、水稻和小麦为主要研究对象,重点开展调控产量等重要性状共性关键基因及其遗传调控网络的研究,解析它们的功能和遗传网络调控机制,为深入了解禾本科作物复杂性状的遗传结构演化机制奠定理论基础。(2)水稻产量与品质协同调控的遗传机制。解析水稻产量(株型发育和籽粒形成)和品质(淀粉合成和籽粒外观品质)性状的多基因遗传调控网络,阐明控制产量和品质性状的主要基因之间的互作调控关系。通过对水稻群体的遗传分析,开发高通量的计算生物学方法,揭示水稻产量和品质性状QTL的精细遗传效应及遗传互作关系,构建水稻产量和品质性状形成的分子调控网络,为作物高产育种的分子设计提供理论基础。(3)玉米产量与品质关键性

状遗传网络构建。通过农学、遗传学、信息学等多学科交叉的综合手段,围绕玉米产量和品质关键性状遗传网络开展系统深入研究。在利用全基因组关联分析、图位克隆等手段鉴定调控玉米籽粒性状和重要株型性状关键基因的基础上,构建遗传调控网络,研究玉米产量和品质的协同关系,为玉米分子设计育种提供强有力的理论支撑。(4)小麦产量与品质性状遗传网络解析。综合应用生物学、农学、遗传学和信息学等多学科交叉的手段,以小麦产量和品质等性状为研究对象,在关键基因图位克隆、功能鉴定及调控机理解析的基础上,构建遗传调控网络,阐明产量与品质性状协同形成与改良的遗传与分子基础,为小麦分子设计育种提供重要理论依据。(5)主要农作物分子设计育种。以玉米、水稻和小麦为研究对象,针对已有功能基因和调控网络,开发并利用具有应用价值的分子标记,建立高通量、低成本的基因型检测体系,通过多基因聚合和全基因组选择等技术手段,创建玉米、水稻和小麦的优异育种新材料,鉴定产量突出、品质优良的新组合/品种。

参 考 文 献

- [1] Wang J, Yu H, Xiong G, et al. Tissue-specific ubiquitination by IPA1 INTERACTING PROTEIN1 modulates IPA1 protein levels to regulate plant architecture in rice. *Plant Cell*, 2017, 29(4): 697—707.
- [2] Wang BB, Wang HY. IPA1: a new “green revolution” gene?. *Molecular Plant*, 2017, 10(6): 779—781.
- [3] Ordonio RL, Matsuoka M. New path towards a better rice architecture. *Cell Research*, 2017, 27(10): 1189—1190.
- [4] Huo X, Wu S, Zhu ZF, et al. NOG1 Increases Grain Production in Rice. *Nature Communications*, 2017, 8(1): 1497.
- [5] Wang SK, Li S, Liu Q, et al. The OsSPL16-GW7 regulatory module determines grain shape and simultaneously improves rice yield and grain quality. *Nature Genetics*, 2015, 47(8): 949—954.
- [6] Liu L, Du YF, Shen XM, et al. KRN4 controls quantitative variation in maize kernel row number. *PLoS Genetics*, 2015, 11(11): e1005670.
- [7] Zhang N, Yu H, Yu H, et al. A core regulatory pathway controlling rice tiller angle mediated by the LAZY1-dependent asymmetric distribution of auxin. *Plant Cell*, 2018, 30(7): 1461—1475.
- [8] Sang DJ, Chen DQ, Liu GF, et al. Strigolactones regulate rice tiller angle by attenuating shoot gravitropism through inhibiting auxin biosynthesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U S A*, 2014, 111(30): 11199—11204.

- [9] Zhao L, Tan LB, Zhu ZF, et al. PAY1 improves plant architecture and enhances grain yield in rice. *Plant Journal*, 2015, 83(3): 528—536.
- [10] Bai XF, Huang Y, Hu Y, et al. Duplication of an upstream silencer of FZP increases grain yield in rice. *Nature Plants*, 2017, 3(11): 885—893.
- [11] Huang YY, Zhao SS, Fu YC, et al. Variation in FZP regulatory region causes increases of inflorescence secondary branches and grain yield in rice domestication. *Plant Journal*, 2018, 96(4): 716—733.
- [12] Huang C, Sun HY, Xu DY, et al. ZmCCT9 enhances maize adaptation to higher latitudes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U S A*, 2018, 115(2): E334—E341.
- [13] Liang YM, Liu Q, Wang XF, et al. ZmMADS69 functions as a flowering activator through the ZmRap2.7-ZCN8 regulatory module and contributes to maize flowering time adaptation. *New Phytologist*, 2019, 221(4): 2335—2347.
- [14] Che RH, Tong HN, Shi BH, et al. Control of grain size and rice yield by GL2-mediated brassinosteroid responses. *Nature Plants*, 2015, 2: 15195.
- [15] Duan PG, Ni S, Wang JM, et al. Regulation of OsGRF4 by OsmiR396 controls grain size and yield in rice. *Nature Plants*, 2016, 2(1): 15203.
- [16] Xu R, Duan PG, Yu HY, et al. Control of grain size and weight by the OsMKKK10-OsMKK4-OsMAPK6 signaling pathway in rice. *Molecular Plant*, 2018, 11(6): 860—873.
- [17] Xu R, Yu HY, Wang JM, et al. A mitogen-activated protein kinase phosphatase influences grain size and weight in rice. *Plant Journal*, 2018, 95(6): 937—946.
- [18] Zhang ZY, Zheng XX, Yang J, et al. Maize endosperm-specific transcription factors O2 and PBF network the regulation of protein and starch synthesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U S A*, 2016, 113(39): 10842—10847.
- [19] Feng F, Qi WW, Lv YD, et al. Opaque11 is a central hub of the regulatory network for maize endosperm development and nutrient metabolism. *Plant Cell*, 2018, 30(2): 375—396.
- [20] Xiu ZH, Sun F, Shen Y, et al. EMPTY PERICARP16 is required for mitochondrial nad2 Intron 4 cis-splicing, complex I assembly and seed development in maize. *Plant Journal*, 2016, 85(4): 507—519.
- [21] Dai DW, Luan SC, Chen XZ, et al. Maize Dek37 encodes a P-type PPR protein that affects cis-splicing of mitochondrial nad2 Intron 1 and seed development. *Genetics*, 2018, 208(3): 1069—1082.
- [22] Cai MJ, Li SZ, Sun F, et al. Emp10 encodes a mitochondrial PPR protein that affects the cis-splicing of nad2 Intron 1 and seed development in maize. *Plant Journal*, 2017, 91(1): 132—144.
- [23] Qi WW, Yang Y, Feng XZ, et al. mitochondrial function and maize kernel development requires Dek2, a pentatricopeptide repeat protein involved in nad1 mRNA splicing. *Genetics*, 2017, 205(1): 239—249.
- [24] Ren XM, Pan ZY, Zhao HL, et al. EMPTY PERICARP11 serves as a factor for splicing of mitochondrial nad1 intron and is required to ensure proper seed development in maize. *Journal of Experimental Botany*, 2017, 68(16): 4571—4581.
- [25] Chen XZ, Feng F, Qi WW, et al. Dek35 encodes a PPR protein that affects cis-splicing of mitochondrial nad4 Intron 1 and seed development in maize. *Molecular Plant*, 2017, 10(3): 427—441.
- [26] Sun F, Zhang XY, Shen Y, et al. The pentatricopeptide repeat protein EMPTY PERICARP8 is required for the splicing of three mitochondrial introns and seed development in maize. *Plant Journal*, 2018, 95(5): 919—932.
- [27] Li XL, Huang WL, Yang HH, et al. EMP18 functions in mitochondrial atp6 and cox2 transcript editing and is essential to seed development in maize. *New Phytologist*, 2019, 221(2): 896—907.
- [28] Qi WW, Tian ZR, Lu L, et al. Editing of mitochondrial transcripts nad3 and cox2 by Dek10 is essential for mitochondrial function and maize plant development. *Genetics*, 2017, 205(4): 1489—1501.
- [29] Li XJ, Gu W, Sun SL, et al. Defective Kernel 39 encodes a PPR protein required for seed development in maize. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2018, 60(1): 45—64.
- [30] Sun F, Wang XM, Bonnard G, et al. Empty Pericarp7 encodes a mitochondrial E-subgroup pentatricopeptide repeat protein that is required for ccmFN editing, mitochondrial function and seed development in maize. *Plant Journal*, 2015, 84(2): 283—295.
- [31] Yang YZ, Ding S, Wang HC, et al. The Pentatricopeptide repeat protein EMP9 is required for mitochondrial ccmB and rps4 transcript editing, mitochondrial complex biogenesis and seed development in maize. *New Phytologist*, 2017, 214(2): 782—795.
- [32] Zhao Q, Feng Q, Lu HY, et al. Pan-genome analysis highlights the extent of genomic variation in cultivated and wild rice. *Nature Genetics*, 2018, 50(8): 1196.
- [33] Schnable PS, Ware D, Fulton RS, et al. The B73 maize genome: complexity, diversity, and dynamics. *Science*, 2009, 326(5956): 1112—1115.
- [34] Jiao YP, Peluso P, Shi JH, et al. Improved maize reference genome with single-molecule technologies. *Nature*, 2017, 546(7659): 524—527.
- [35] Sun SL, Zhou YS, Chen J, et al. Extensive intraspecific gene order and gene structural variations between Mo17 and other maize genomes. *Nature Genetics*, 2018, 50(9): 1289—1295.
- [36] Zeng DL, Tian ZX, Rao YC, et al. Rational design of high-yield and superior-quality rice. *Nature Plants*, 2017, 3(4): 17031.
- [37] Qian Q, Guo LB, Smith SM, et al. Breeding high-yield superior quality hybrid super rice by rational design. *National Science Review*, 2016, 3(3): 283—294.

Mid-term progress of the Major Research Plan “Dissection of Genetic Networks Controlling Yield Traits in Major Crops”

Luo Jing¹ Lai Jinsheng² Gao Mingyu² Zhao Haiming² Feng Xuelian^{1*}

(1. Department of Life Sciences, National Nature Science Foundation of China, Beijing 100085;

2. China Agricultural University, Beijing 100193)

Abstract The year of 2018 is the mid-term progress of the major research plan “dissection of genetic networks controlling yield traits in major crops” of the National Nature Science Foundation. This article outlines the phased progress in the past five years of the plan. A series of breakthroughs have been made, including gene cloning and genetic networks dissect of plant architecture and grain formation; establishment of new genetic networks for complex agronomic traits, and new system for molecular design breeding. These achievements not only have an important academic impact, but also lay a solid foundation for the molecular design breeding. Combined with previous research progress and management practices, this article assumed the ideas of integration for the projects.

Key words Major Research Plan; major crops; yield traits; dissection of genetic networks; mid-term progress

欢迎订阅 2020 年度《中国科学基金》(中文刊)

《中国科学基金》(中文刊)创刊于 1987 年,是由国家自然科学基金委员会主管、主办的综合性期刊,已被北大核心、CSCI、CSCD 等国内各主要检索系统及日本《科学技术文献速报》等国外部分重要检索系统收录。

《中国科学基金》主要报道和介绍国家自然科学基金委员重要资助政策、项目研究进展、优秀成果以及科学基金管理经验,为科学家、科研机构及决策部门提供指导与参考。本刊是国家自然科学基金委员会联系广大基金项目申请者、承担者、管理者和依托单位的桥梁与纽带,也是向海内外宣传展示我国科学基金事业发展和基础研究成果的窗口。

《中国科学基金》全年 6 期,每期约 120 页,全年定价 ¥180 元。订刊截止日为 2020 年 1 月 20 日。

通信地址:北京市海淀区双清路 83 号

国家自然科学基金委员会 科学基金杂志社(100085)

联系人:赵迪

联系电话:010-62326880,010-62326921(传真)

电子邮箱:zhaodi@nsfc.gov.cn

银行户名:国家自然科学基金委员会科学基金杂志社

开户银行:中国工商银行北京北太平庄支行

帐号:0200010009200062483