

DOI: 10.3724/SP.J.1005.2012.01379

亚洲栽培稻主要驯化性状研究进展

区树俊^{1,2}, 汪鸿儒², 储成才²

1. 华南理工大学生物科学与工程学院, 广州 510006;
2. 中国科学院遗传与发育生物学研究所植物基因组学国家重点实验室, 北京 100101

摘要: 水稻是研究谷类作物驯化的良好材料, 其中种子落粒性消失、休眠性减弱和株型上的变化是水稻驯化过程中的 3 个关键事件, 造就了高产、发芽整齐及可密植的现代水稻。落粒性丧失一直被认为是野生稻驯化形态学上的最直接证据, 而控制落粒的主要基因 *Sh4* 和 *qSH1* 分别暗示不同的水稻驯化历史。种子休眠性的减弱适应了现代农业生产上同步发芽的需求, *Sdr4*、*qSD7-1* 和 *qSD12* 基因是目前已知的调控种子休眠性的 3 个关键点。野生稻匍匐生长等特点与其长期所在的易变生境有关, 而栽培稻的直立生长形态则适应了农业上密植生产的需要, 受 *PROG1* 等基因控制。野生稻的异交特性促进了驯化基因在群体间传播, 而自花授粉则使驯化基因得以稳定遗传, 从而加快人工选择的累积。目前的水稻驯化研究侧重于单基因或一些中性标记, 而对控制驯化性状的网络化通路的进化研究却相对缺乏。随着功能基因组研究的深入, 驯化性状的分子机理将会被全面揭示, 而基于此的网络化通路研究必将更加真实地反应水稻驯化过程。文章综述了水稻关键驯化性状分子机理的研究进展, 为驯化基因网络的研究提供参考, 也为水稻分子设计改良提供新的思路。

关键词: 水稻驯化性状; 落粒性; 种子休眠; 株型; 功能基因组

Major domestication traits in Asian rice

OU Shu-Jun^{1,2}, WANG Hong-Ru², CHU Cheng-Cai²

1. School of Bioscience & Bioengineering, South China University of Technology, Guangzhou 510006, China;
2. State Key Laboratory of Plant Genomics, Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

Abstract: Rice (*Oryza sativa* L.) is an excellent model plant in elucidation of cereal domestication. Loss of seed shattering, weakened dormancy, and changes in plant architecture were thought to be three key events in the rice domestication and creating the high-yield, uniform-germinating, and densely-planting modern rice. Loss of shattering is considered to be the direct morphological evidence for identifying domesticated rice. Two major shattering QTLs, *Sh4* and *qSH1*, have displayed different domestication histories. Weakened seed dormancy is essential for synchronous germination in agricultural production. Genes *Sdr4*, *qSD7-1*, and *qSD12* impose a global and complementary adaptation strategies in controlling seed dormancy. The prostrate growth habit of wild rice is an adaptation to disturbed habitats, while the erect growth habit of rice

收稿日期: 2012-04-17; 修回日期: 2012-07-06

基金项目: 国家自然科学基金项目(编号: 31170715, 30825029 和 30621001)资助

作者简介: 区树俊, 学士, 专业方向: 水稻功能基因组进化。E-mail: ou.sj@mail.scut.edu.cn

通讯作者: 储成才, 博士, 研究员, 博士生导师, 研究方向: 植物分子遗传学。E-mail: ccchu@genetics.ac.cn

网络出版时间: 2012-7-31 04:17:00

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1913.R.20120731.1617.002.html>

cultivars meet the needs of compact planting, and such a plant architecture is mainly controlled by *PROG1*. The outcrossing habit of wild rice promotes propagation of domestication genes among different populations, while the self-pollinating habit of cultivated rice facilitates fixation of domestication genes. Currently, the researches on rice domestication mainly focus on individual genes or multiple neutral markers, and much less attention has been paid to the evolution of network controlling domestication traits. With the progress in functional genomics research, the molecular mechanism of domestication traits is emerging. Rice domestication researches based on network will be more comprehensive and better reflect rice domestication process. Here, we reviewed most progresses in molecular mechanisms of rice domestication traits, in order to provide the new insights for rice domestication and molecular breeding.

Keywords: rice domestication trait; shattering; dormancy; plant architecture; functional genomics

谷类粮食作物的驯化反映着新石器时代早期 (Early neolithic) 人类社会由狩猎-采集经济向农业-畜牧经济转型的程度, 印证着人类文明的发展^[1]。约 10 000 年前, 人类开始种植和储存野生作物, 并从中选择优良性状, 无意中促进了作物向有利于生产的形态进化, 这就是达尔文提出的“驯化”过程^[2]。

大部分种子作物 (Seed crop) 受到驯化后在落粒、种子休眠性和植株形态等方面都出现了相似的变化, 1975 年 Harlan^[3] 提出了驯化综合特征 (Domestication syndrome) 的概念来归纳这种变化: 更紧凑的株型特点, 花序变大且数目增多, 种子变大, 落粒性减弱, 和种子休眠性降低等^[4, 5]。

水稻是研究谷类作物驯化的良好模式生物。稻属包含 2 种栽培稻, 分别为亚洲栽培稻 (*Oryza sativa* L.) 和非洲栽培稻 (*O. glaberrima* Steud.)。亚洲栽培稻遍布全世界, 特别集中在亚洲, 非洲栽培稻则主要分布在西非。亚洲栽培稻包含两个主要亚种, 粳稻 (*O. sativa* L. ssp. *japonica*) 和籼稻 (*O. sativa* L. ssp. *indica*) (http://www.gramene.org/species/oryza/rice_intro.html)^[6]。粳稻主要分布于东亚亚热带地区、东南亚高原和南亚高地; 而籼稻则主要集中在亚洲热带地区^[7]。稻属包含 22 种近缘野生种, 分布在上不同的地域范围内^[6, 8]。稻属广泛的地域分布和丰富的近缘种, 对确定现代栽培稻的驯化地域有非常大的帮助。另外, 水稻基因组较小, 加上已有高质量的精细图谱^[9], 正逐步完善的基因注释^[10]和成熟高效的遗传转化系统^[11], 都为水稻研究提供了其他作物无可比拟的优势。

随着高通量重测序技术的发展^[12, 13], 迅速加深人们对现代水稻的祖先及其驯化地域的理解^[14-16]。克

隆驯化相关基因并了解其作用机理, 将有助于人们从分子角度了解水稻驯化过程。驯化性状一般都受到众多的遗传因素控制, 并跟复杂的生化途径和调控通路相互作用^[17]。如水稻至少存在 5 个与落粒相关位点, 6 个休眠相关位点和多达 31 个涉及由异交向自交转变的数量性状位点^[17]。另外, 科学家还发现了大量驯化基因区域聚集现象, 如第 6 染色体 RM275~RM30 片段中聚集了包括籽粒产量、有效分蘖数、穗粒数和穗长等驯化性状相关位点^[18], 第 7 染色体短臂上存在一个包含 6 个 QTLs 的影响株型的基因群^[19]。无论是同一性状存在多个效应基因, 还是小片段染色体中存在多个不同驯化基因, 都反映了古代农民在驯化水稻过程中基于表型的选择行为, 因此, 控制该表型的所有生化途径和调控通路也会在一定的选择压力下进化。虽然主效 QTL 仍是目前研究数量性状的重点, 但随着单基因研究的深入和水稻基因组注释的完善^[10], 人们开始逐步开展对农艺性状和生化过程的进化研究, 进而研究整个生物系统^[20]。

目前为止, 科学家已克隆众多与水稻驯化性状相关的基因^[14, 21-27], 为揭示谷类驯化过程提供了重要线索^[15, 16, 28]。然而, 目前侧重于单基因或中性标记的研究具有片段化特性, 其对整个网络其他位点进化的潜在影响的认知却较为缺乏^[29]。我们知道, 大部分细胞过程所影响的表型都是由代谢通路及其级联调节 (Regulatory cascades) 所决定。因此, 为了回答表型差异及适应性的根本问题, 人们需要先探究控制表型的代谢通路进化, 从而全面了解驯化性状的进化过程。Yu 等^[29]以水稻全基因组 STS 数据作为中性参照, 通过检测胚乳淀粉合成通路中 6 个关键

基因在普通野生稻和 5 个水稻生态群(*aus*, *indica*, *tropical japonica*, *temperate japonica*, *aromatic*)中的进化情况, 发现 *AGPL2* 基因在普通野生稻中受到净化选择(Purifying selection), 而 *GBSSI* 基因在温带粳稻(*temperate japonica*)、热带粳稻(*tropical japonica*)和香稻(*aromatic*)生态群中受到正选择(Positive selection), 另外 *SBEIIb* 基因在香稻生态群中也受到正选择, 很好地反映了水稻胚乳淀粉合成通路中关键基因在亚洲栽培稻和普通野生稻中的核苷酸变异模式, 为还原水稻驯化过程提供了一个较宽广的图景, 这是单基因研究所不能比拟的。

2008 年, 数位中国著名水稻研究者联名提出“Rice 2020”计划^[30], 其中一个重要目标就是到 2020 年, 探明水稻基因组中每一基因的功能, 包括系统鉴定水稻基因突变体表型和系统鉴定各种基因家族^[20,30,31]。可以预见, 越来越多研究将会着力于控制表型的整个途径或调控通路的进化, 进而从更宏观的角度挖掘水稻驯化过程。本文立足于水稻关键驯化性状的研究现状, 力图总结控制这些表型的相关基因, 为以后对水稻驯化性状代谢通路的研究提供相关参考。

1 水稻驯化性状及其驯化相关基因

野生稻种群遗传变异较水稻大。在栽培过程中, 野生稻逐渐失去了多年生、落粒性、长芒、匍匐生

长、部分异交、籽粒小和产量低等特征, 并逐渐依赖人工种植。通过亚种间及栽培稻与野生稻间的杂交, 并利用多种分子标记进行数量性状分析, 人们已鉴定出大量驯化基因(表 1)。由于落粒性^[32~34]、种子休眠^[35~37]和株型^[25, 38, 39]的改变能够显著改变水稻祖先的野草特征, 因此, 也被认为是水稻驯化的第一步, 也是最重要一步^[40]。另外, 由于抽穗期^[41, 42]和耐低温特性^[43, 44]等与地域特点相关, 种皮颜色、糯性和香味等与文化偏好有关, 这些基因上也存在一定驯化性行为, 但此类驯化不具有(或暂时没发现)普遍性, 因此这里暂不作讨论。

1.1 落粒性

落粒性丧失是水稻驯化过程中最关键的事件, 被认为是鉴定野生稻被驯化的直接形态学证据^[55, 56]。野生稻的护颖和花梗间的接合处一般会形成离层(Abscission layer, AL), 当中间薄壁细胞细胞壁发生降解时^[57~59], 成熟籽粒就会自由脱落, 以保证种群繁殖。而栽培稻中离层不完全形成^[14, 21], 籽粒成熟后不会脱落, 因而成熟种子得到有效收获。

目前, 人们已经发现的控制落粒性QTL位点有 *qSH1*、*qSH3* 和 *Sh4*(*qSH4* 或者 *SHA1*)。其中 *Sh4* 和 *qSH1* 是控制水稻落粒的主要基因^[15], 分别解释了 *O. sativa* × *O. rufipogon* F₂ 代 69% 和 ‘Nipponbare’ × ‘Kasalath’ F₂ 代 68.6% 的表型差异(Phenotypic vari-

表 1 水稻驯化性状相关基因

基因	表型	编码蛋白	基因效应	参考文献
<i>Sh4</i>	落粒性	Myb3 转录因子	SNP 导致分离层无法形成	[14]
<i>qSH1</i>	落粒性	BEL1 型同源盒基因	SNP 导致分离层无法形成	[21]
<i>qSD12</i>	种子休眠	PIL5 和 bHLH 转录因子	促进种子发育早期 ABA 的积累	[22]
<i>qSD7-1/qPC7</i>	种子休眠/种皮颜色	bHLH 转录因子	促进种子发育早期 ABA 的积累, 并激活类黄酮生物合成网络	[23]
<i>Sdr4</i>	种子休眠	新的单链蛋白	种子休眠特异性调控因子	[24]
<i>qTA-9</i>	分蘖角度	新型小基因家族成员	<i>TAC13</i> 3'UTR 上的 SNP 导致 mRNA 减少	[45]
<i>MOC1</i>	分蘖数	GRAS 家族转录因子	在腋芽表达并促进腋芽的发生	[46]
<i>DLT</i>	分蘖角和分蘖数	GRAS 家族转录因子	通过油菜素内酯途径影响分蘖	[47]
<i>PROG1</i>	分蘖角和分蘖数	C2H2 锌指转录因子	SNP 导致直立株型, 分蘖数增加	[25, 26]
<i>EUI1</i>	株高	细胞色素 P450 单加氧酶	控制水稻穗颈节间延长	[48, 49]
<i>Sd1</i>	株高	GA20 合成酶	SNP 使 GA ₁ 的合成显著减少	[27]
<i>LAX1</i>	穗型	bHLH 转录因子	促进腋芽的发生和发育	[50]
<i>DEP1/qPE9-1</i>	穗型	功能获得型突变	SNP 活化分生组织, 导致稻穗分节变短和每穗粒数增加	[39, 51, 52]
<i>IPA1 (WFP)</i>	株型	编码 <i>OsSPL14</i> 基因	SNP 导致分蘖数减少, 抗倒伏增强和籽粒产量提高	[53, 54]

ance)^[14,21]。在 $qSH3$ 和 $Sh4$ 基因存在时, $qSH1$ 的非落粒突变显著地把落粒表型转化成非落粒,说明 $qSH1$ 具有更强的基因效应^[60]。 $Sh4$ 基因存在于所有栽培稻中,相对于普通野生稻,其基因多态性显著降低^[15]。系统重建显示,粳稻和籼稻 $Sh4$ 基因位于同一进化支上,其基因多态性显著降低,同时中性检验(Neutrality test)和溯祖测验(Coalescent simulation)也证明, $Sh4$ 基因是通过一次驯化保留到基因组上,这被认为是水稻单次起源或者水稻驯化后出现籼粳分化的最有力证据^[12,34]。而在籼稻中 $qSH1$ 受到的选择并不明显,在粳稻中也并不清晰^[15]。系统发生分析表明,两亚种的 $qSH1$ 基因分布在不同分支中,说明了 $qSH1$ 在两个亚种中具有不同的驯化历史^[60]。Konishi等^[21]发现, $qSH1$ 基因编码一个BEL1型同源盒基因,同时证明粳稻品种日本晴中 $qSH1$ 基因5'-调控区上的一个SNP(Single nucleotide polymorphism)可导致离层无法形成,进而导致其落粒性丧失。水稻驯化过程中,人为选择可能导致水稻落粒减少,但并没有使离层完全消失,从而在保证产量的同时,不至于造成脱粒困难^[14]。同样,种子上的长芒有助于种子传播,栽培稻的短芒使得种子脱落不易受风的影响,可最大限度保证稻穗上的籽粒数^[6]。

1.2 种子休眠

休眠是指有生命力的种子由于内在原因,在适宜环境条件下仍不能萌发的现象^[61]。野生稻种子的休眠程度相对较高,可以几年不发芽,从而保护其度过不利的生长季节。而栽培稻种子休眠时间显著缩短,以适应生产上同步发芽需要^[6]。种子休眠性是基因与环境相互作用的结果。人为选择发芽同步的种子,以及驯化过程中所处的长期温暖潮湿的环境,都会使种子休眠期缩短。稻谷上颖壳和种皮的某些理化因子可以降低过氧化物酶活性,同时提高淀粉酶和脱氢酶活性,从而降低种子休眠性^[6,35]。实际上,颖壳对休眠的影响比种皮更强、更长^[35]。

目前已发现的控制水稻种子休眠的QTL位点有 $qSD4$ 、 $qSD7-1$ 、 $qSD7-2$ 、 $qSD8$ 、 $qSD12$ 和 $Sdr4$ 、 $Sdr6$ 、 $Sdr9$ 、 $Sdr10$ ^[24,61,62],其中 $qSD12$ 位点的效应最强^[62]。 $qSD12$ 基因在子代组织(包括胚和胚乳)中表达,导致种子发育早期脱落酸(ABA)的积累,而ABA的累积是诱导种子休眠的关键^[22]。 $qSD7-1$ 可能通过母体

组织(包括颖壳、果皮和种皮)来控制种子休眠^[36]。很早以前人们就发现,禾谷类种子的休眠与红色种皮有很强的相关性^[63]。科学家在杂草稻(Weedy rice)中发现这与基因簇 $qSD7-1/qPC7$ 相关^[23]。这个基因簇在种子发育早期表达,通过促进ABA的合成而发挥作用^[23]。但是,Gianinetti和Vernieri^[64]利用杂草稻种子进行一系列萌发实验,对ABA的绝对含量在种子休眠中的作用提出了质疑。他们发现经过后熟作用的脱壳杂草稻种子,无论在干燥还是吸涨状态下,种子内ABA含量与休眠程度不存在正相关,暗示ABA含量只需要达到某个最低阈值就可以维持种子休眠^[64],种子内ABA含量对种子休眠起“开关”作用。我们的工作也发现,影响种子休眠和萌发最重要的不是种子中ABA的绝对含量,而种子中ABA/GA(赤霉素, Gibberellic acid)的比例可能对休眠起着关键作用^[65]。最近发现,种子内ABA的合成和积累,能够激活一个保守的、由8个基因控制的类黄酮生物合成网络,从而在种皮表层细胞中合成色素,并增加种子的重量^[23]。可见ABA在整合休眠特异性发育信号以及控制生长过程中都起关键作用(图1)。

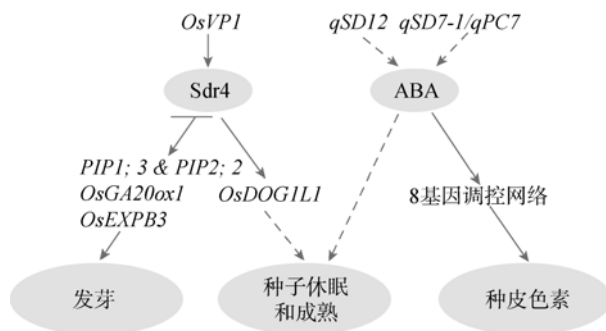


图1 $Sdr4$ 调控网络和 ABA 作用网络对种子休眠的影响

另外, Sugimoto等^[24]发现了一个独立于ABA调控网络之外的休眠基因 $Sdr4$, $Sdr4$ 编码一种未知蛋白,是一个种子休眠特异性调控因子,调控 $OsDOG1L-1$ (Delay of germination1 like-1)表达。对‘日本晴’和‘Kasalath’的 $Sdr4$ 基因研究表明, $Sdr4$ 的转录受 $OsVP1$ 调控,在 $OsVP1$ 突变株中, $Sdr4$ 表达量显著降低^[24],从而导致 $OsGA20ox1$ (编码赤霉素合成基因)、 $PIP1;3$ 和 $PIP2;2$ (编码水通道蛋白基因)和 $OsEXPB3$ (编码Expansin合成基因)的表达不受控制,

引起胚胎早熟或穗发芽^[24]。由此可见, Sdr4 对某些种子休眠调控因子具有正调控作用, 并且抑制萌发后期基因(Postgerminative genes)的表达, 暗示了 Sdr4 在种子成熟过程中起关键作用^[24]。

以上研究表明, 在水稻生命周期的早期和晚期阶段, 在其子代组织和母体组织中, 水稻都能表达相关控制休眠的基因, 甚至在全局范围内调控种子休眠(图 1), 为水稻的驯化提供了互补性适应战略。

1.3 株型

野生稻的多分蘖、扩散型分蘖和匍匐生长等特性与其长期所在的易变生境有关, 随着史前人类对野生稻栽培和人为选择的加强, 这些不利于生产的特点逐渐得到改良, 表现为分蘖数减少、分蘖角变小、由匍匐生长变为直立生长、抗倒伏、单位面积稻穗增多和籽粒增重等^[25, 26, 66], 株型获得优化, 产量得以提高。水稻的株型主要由分蘖数、分蘖角、株高和穗型决定^[67]。

1.4 分蘖数和分蘖角

水稻的营养分枝叫分蘖, 由各个叶腋中形成的分蘖芽生长而成。分蘖与穗数直接相关, 因此是决定水稻产量最重要因素之一。在野生稻中, 匍匐生长对扩张领地、抑制野草生长、减少因密集高湿而引起的病害等有很大帮助。但在水稻驯化过程中, 野生稻的这种特点会大量耗费土地, 不利于密植, 且匍匐生长的水稻叶子彼此遮盖, 不利对太阳光的捕获, 导致其产量不高, 因此, 直立生长表型受到了人为选择^[67]。

Li等^[46]通过图位克隆方法从水稻中克隆了一个重要的控制水稻分蘖的基因——*MONOCULM 1(MOCI)*, 其突变体导致水稻无法形成分蘖芽, 只有一个没有任何分蘖的主茎。*MOCI* 编码植物特异性的GRAS家族转录因子, 其主要在腋芽表达, 并促进腋芽的发生和生长^[68]。我们实验室通过大规模筛选水稻突变体, 获得一影响水稻高度和分蘖数的突变体*dlt*, 并克隆了*DLT*基因, 该基因也编码GRAS家族转录因子, 通过油菜素内酯(Brassinosteroid, BR)途径影响水稻分蘖^[47], 暗示植物特异性的GRAS家族转录因子可能在控制水稻分蘖上起重要作用。

科学家在水稻籼粳亚种组合‘Asominori’×‘IR24’

重组自交系(RIL)群体中发现了控制水稻分蘖角的 5 个主效QTL和 3 对上位性双位点互作基因座, 其中 *qTA-9* 的贡献率为 28.6%, 在粳稻品种‘Asominori’的遗传背景中能增加分蘖角度约 15°^[69]。进一步研究发现, *qTA-9* 位点上的*TAC1* 基因可能是一个新的小基因家族成员之一, 专门调节禾本科植物的分蘖角度^[45]。

另外, Jin等^[25]和Tan等^[26]利用普通野生稻的渐渗系, 克隆了控制野生稻株型基因*PROSTRATE GROWTH 1(PROG1)*, 包括对分蘖角度和分蘖数的控制。这个基因位于第 7 染色体上, 编码具有转录活性的锌指蛋白类转录因子, 在叶腋分生组织(分蘖芽的形成部位)、芽茎尖分生组织(SAM)和幼叶中高表达^[25]。转基因实验表明, 人为替换*PROG1* 蛋白中的一个氨基酸, 就可使水稻的株型由野生型转变成驯化型^[25]。

最近, Liu等^[70]利用控制分蘖数的 12 个主效QTLs, 在‘Hua-Jing-Xian 74’(‘HJX74’)上构建单片段替换系(Single segment substitution lines, SSSLs), 发现水稻分蘖数与种植季节、种植密度存在一种动态调节关系。研究表明, 大部分QTLs与种植季节和种植密度存在重要相互作用。其中QTL *Tn3-1* 和 *Tn3-2* 存在加性效应, QTL *Tn7* 和 *Tn8* 的显性效应和 14 对QTLs的上位性效应在不同种植季节里都是稳定的, 而QTL *Tn3-3* 的显性效应和QTL对 *Tn2-1/Tn6-2*, *Tn2-1/Tn9* 和 *Tn3-3/Tn6-3* 的上位性效应在不同种植密度中几乎都是稳定的。

1.5 株高

株高不仅仅是株型的决定性因素, 而且与水稻的潜在产量直接相关。植株高度由茎节数和每一茎节长度决定^[66]。水稻通常有 4~6 个长茎节, 受多个QTL基因及位点控制, 且受环境因素影响^[71]。

对大量相关突变体的研究表明, 茎节伸长主要有两种作用方式: 控制茎节伸长的基因在所有茎节表达; 或者仅作用于第 1~2 个茎节^[66]。而GA和BR是两个最主要的调控因子^[41, 66, 72-74]。通过研究GA生物合成通路中 7 个关键基因在 8 个稻属近缘种中的进化率和代谢通路基因模式, 发现GA通路中基因进化率的差异主要归因于不同时期的环境选择压, 而非正选择^[75]。从而支持了通路通量理论(Pathway flux

theory), 认为自然选择主要针对代谢流持最大控制的酶^[75]。GA 合成通路中控制GA₁ 和GA₄ 合成的GA20-氧化酶(GA20ox)和催化多个步骤的贝壳杉烯氧化酶(*Ent-kaurene oxidase*), 贝壳杉烯酸氧化酶(*Ent-kaurenoic acid oxidase*)和GA3-氧化酶(GA3ox)在经受高强度的净化选择之后, 在整个通路中变得非常保守^[75]。此外, 科学家还发现了特异性控制水稻穗颈节间和基部节间伸长的基因*EU11*(Elongated uppermost internode)和*Ebi*(Elongated basal internode)^[46, 74]。研究表明, *eu11* 突变体中的穗颈特异性伸长主要是由于细胞色素P450 单加氧酶的失活, 从而导致活性赤霉素形式GA₁ 和GA₄ 在特定部位的积累^[48, 49]。然而, 大多数这些基因的失活都会导致水稻不育, 从而很难应用于生产实践^[66]。

矮秆/半矮秆性状在自然界中不是一个具有竞争力的表型, 但在农业生产中, 因其收获指数高、抗倒伏以及对高氮肥的耐受性等特点, 一直受到农民的欢迎^[76, 77]。自 20 世纪 70 年代科学家把矮秆基因*Sd1*(*Semi-dwarf 1*)导入谷类作物后, 引发了“绿色革命”^[73]。最近, 通过对粳稻的研究发现, “绿色革命”基因*Sd1* 在水稻驯化过程中就已受到史前人类的选择^[78]。在‘日本晴’×‘Kasalath’的近等基因系中, 科学家发现了QTL位点*qCL1*, 可以解释群体中 20.9%的茎秆长度表型变异, 并发现*qCL1* 位点中的一个基因*Sd1*, 编码关键的GA20 氧化酶(GA20ox), 其无效等位基因*sd1* 使GA₁ 的合成显著减少^[27, 78]。相对于普通野生稻, 粳稻中*Sd1* 序列的遗传多样性减少了 98%, 低于随机片段所能发生突变的 1/10(不考虑瓶颈效应), 暗示了进化中*Sd1* 序列是非常保守的^[77], 因此, 很可能是因为*Sd1* 的突变引起生殖障碍。但Paterson和Li认为这也有可能是半矮秆的*sd1* 突变株对干旱、淹没、贫瘠和生境中其他非生物胁迫不适应的结果^[77]。

1.6 穗型

稻穗的发育包括 3 个阶段: 穗轴分生, 侧小穗分生和终端小穗分生^[79]。水稻的穗型已经从野生祖先的开放型转变成了密集型, 其具有更多的二级分支, 并能支持更多的种子, 因而穗型也是影响水稻产量的一个重要因素^[6]。

目前人们并不十分清楚稻穗发育的调控机制,

但已经发现了一些关键的调控基因。*LAX*和*SPA*是稻穗分枝的关键调节因子, 控制所有腋生分生组织(Axillary meristem, AM)的形成^[79]。*LAX*和*SPA*在AM 发生过程中作用有所不同, 又相互协同。*LAX*位点的强突变体*lax-2* 和*lax-3*, 会导致小穗发生完全受到抑制, 而其弱突变*lax-1*、*lax-4* 和*lax-5* 则仅抑制侧生小穗的发生。*spa*突变体可导致稻穗数量和小穗数减少, 而不会完全抑制侧生小穗的发生^[80]。*LAX1* 编码一个包含bHLH(Basic helix-loop-helix)结构域的转录因子, 主要在叶原基形成P4 间隔期(Plastochron 4)表达, 在正在发育的AM中短暂累积, 其后发生转移^[50, 81], 这是新AM发生的决定性步骤。由于拟南芥没有*LAX1* 的同源序列, 因此*LAX1* 被认为是禾本科特有的bHLH家族转录因子^[80]。

另外, 科学家克隆了控制直立密穗型QTL位点*DEP1/qPE9-1*^[39, 82]。直立穗型是粳稻中一个较好的株型, 通常表现为短、直立茎叶, 有利于通风和透光。但当*DEP1/qPE9-1* 被替换成*dep1/qpe9-1* 后, 其穗长、株高、千粒重和分蘖数都显著下降, 导致水稻产量下降 30%^[51]。这个悖论暗示了在水稻驯化过程中, 相对于株型的优化, 人们更青睐能提高产量的表型。

基因的多效性更能从多方面改变植株形态。如Jiao等^[53]和Miura等^[54]发现的半显性QTL 位点*IPA1*(*Ideal plant architecture 1*, 也叫WFP, wealthy farmer's panicle), 其编码的*OsSPL14*(*Souamsoa promoter binding protein-like 14*)受到OsmiR156 调控, 但*OsSPL14* 上发生的单点突变可使OsmiR156 的调控失效, 从而产生一种水稻的理想株型: 分蘖数减少, 茎秆粗壮, 抗倒伏增强并伴随籽粒数增加。

2 繁殖习性的影响

不同水稻之间的繁殖习性也不尽相同。统计数据表明, 普通野生稻和*O. barthii*存在 10%~50%异交率, 而亚洲栽培稻和非洲栽培稻几乎全都是自花授粉^[6]。自花授粉的繁殖方式, 使水稻驯化过程中任何突变都可以稳定地遗传到下一代, 促进了人工选择的积累。Zhao等^[83]通过对 375 个亚洲栽培稻品种的基因渗入分析, 认为粳稻和籼稻之间迥异的表型和驯化基因遗传单一性这个悖论, 可以解释为古代农民育种技术交流的结果。而Xia等^[84]通过对杂草稻(*O.*

sativa f. *spontanea*)的SSR标记分析,发现杂草稻群体的杂合性与其异交率显著相关,异花授粉可促进驯化基因在群体间传播。

3 展 望

水稻是禾本科作物研究的重要模式作物。水稻全基因组测序的完成^[9, 85],和大量水稻种质资源重测序数据的积累^[13, 16, 86],为系统研究水稻基因功能和还原水稻真实的驯化进程提供了空前的数据量。随着对水稻驯化基因研究的深入,人们对谷类驯化性状的理解将从单基因上升到网络化层面,并从更宏观的角度还原水稻驯化的过程。驯化基因一般都相对保守,因此,水稻驯化基因的研究成果不仅能应用于水稻遗传改良,也可能应用到其他禾本科作物的改良中。人们已经开发了很多高通量工具,集成了大量的cDNA资源^[87, 88]、FSTs(Flanking sequence tags)库^[89, 90]、RFLP/SSR分子标记^[91]和水稻基因组注释数据^[10, 92]等,在比较基因组研究和功能基因组研究方面为用户提供了一个更高效利用的基因组信息平台。国内和国际上的广泛合作更加速了水稻基因的挖掘及其数据共享。无疑,随着水稻研究中横向功能基因的挖掘和纵向网络通路进化过程的揭示,水稻驯化过程将变得越来越明晰。驯化性状通路的网络化整合应用也将为“绿色超级稻”^[93]的构建提供可能。

参考文献(References):

- [1] Wasylkova K, Dahlberg J. Sorghum in the economy of the Early Neolithic Nomadic Tribes at Nabta Playa, Southern Egypt. In: Van der Veen M, ed. The exploitation of plant resources in ancient Africa. New York: Kluwer/Plenum, 1999: 11–32.
- [2] Darwin C. The variation of animals and plants under domestication. Cambridge: Cambridge University Press, 2010. DOI
- [3] Harlan JR. Crops & man. Madison, Wis: American Society of Agronomy, 1975. DOI
- [4] Hammer K. Das Domestikationssyndrom. *Genet Resour Crop Evol*, 1984, 32(1): 11–34. DOI
- [5] Harlan JR. Crops & man (2nd ed). Madison, Wis: American Society of Agronomy, 1992. DOI
- [6] Sweeney M, McCouch S. The complex history of the domestication of rice. *Ann Bot*, 2007, 100(5): 951–957. DOI
- [7] Vaughan DA, Lu BR, Tomooka N. Was asian rice (*Oryza sativa*) domesticated more than once? *Rice*, 2008, 1(1): 16–24. DOI
- [8] Vaughan DA, Morishima H, Kadowaki K. Diversity in the *Oryza* genus. *Curr Opin Plant Biol*, 2003, 6(2): 139–146. DOI
- [9] Project IRGS. The map-based sequence of the rice genome. *Nature*, 2005, 436(7052): 793–800. DOI
- [10] Ouyang S, Zhu W, Hamilton J, Lin HN, Campbell M, Childs K, Thibaud-Nissen F, Malek RL, Lee Y, Zheng L, Orvis J, Haas B, Wortman J, Buell CR. The TIGR Rice Genome Annotation Resource: improvements and new features. *Nucleic Acids Res*, 2007, 35(Database issue): D883–D887. DOI
- [11] Li YN, Uhm T, Ren CW, Wu CC, Santos TS, Lee MK, Yan B, Santos F, Zhang AM, Scheuring C, Sanchez A, Millena AC, Nguyen HT, Kou HD, Liu DQ, Zhang HB. A plant-transformation-competent BIBAC/BAC-based map of rice for functional analysis and genetic engineering of its genomic sequence. *Genome*, 2007, 50(3): 278–288. DOI
- [12] Molina J, Sikora M, Garud N, Flowers JM, Rubinstein S, Reynolds A, Huang P, Jackson S, Schaal BA, Bustamante CD, Boyko AR, Purugganan MD. Molecular evidence for a single evolutionary origin of domesticated rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108(20): 8351–8356. DOI
- [13] Xu X, Liu X, Ge S, Jensen JD, Hu FY, Li X, Dong Y, Gutenkunst RN, Fang L, Huang L, Li JX, He WM, Zhang GJ, Zheng XM, Zhang FM, Li YR, Yu C, Kristiansen K, Zhang XQ, Wang J, Wright M, McCouch S, Nielsen R, Wang J, Wang W. Resequencing 50 accessions of cultivated and wild rice yields markers for identifying agronomically important genes. *Nat Biotechnol*, 2011, 30(1): 105–111. DOI
- [14] Li CB, Zhou AL, Sang T. Rice domestication by reducing shattering. *Science*, 2006, 311(5769): 1936–1939. DOI
- [15] Zhang LB, Zhu QH, Wu ZQ, Ross-Ibarra J, Gaut BS, Ge S, Sang T. Selection on grain shattering genes and rates of rice domestication. *New Phytol*, 2009, 184(3): 708–720. DOI
- [16] He ZW, Zhai WW, Wen HJ, Tang T, Wang Y, Lu XM, Greenberg AJ, Hudson RR, Wu CI, Shi SH. Two evolutionary histories in the genome of rice: the roles of domestication genes. *PLoS Genet*, 2011, 7(6): e1002100. DOI
- [17] Kovach MJ, Sweeney MT, McCouch SR. New insights into the history of rice domestication. *Trends Genet*, 2007, 23(11): 578–587. DOI
- [18] 姜恭好, 徐才国, 李香花, 何予卿. 利用双单倍体群体

- 剖析水稻产量及其相关性状的遗传基础. 遗传学报, 2004, 31(1): 63–72. [DOI](#)
- [19] Onishi K, Horiuchi Y, Ishigoh-Oka N, Takagi K, Ichikawa N, Maruoka M, Sano Y. A QTL cluster for plant architecture and its ecological significance in asian wild rice. *Breed Sci*, 2007, 57(1): 7–16. [DOI](#)
- [20] Jiang YH, Cai ZX, Xie WB, Long T, Yu HH, Zhang QF. Rice functional genomics research: Progress and implications for crop genetic improvement. *Biotechnol Adv*, 2012, 30(5): 1059–1070. [DOI](#)
- [21] Konishi S, Izawa T, Lin SY, Ebana K, Fukuta Y, Sasaki T, Yano M. An SNP caused loss of seed shattering during rice domestication. *Science*, 2006, 312(5778): 1392–1396. [DOI](#)
- [22] Gu XY, Liu T, Feng J, Suttle JC, Gibbons J. The *qSD12* underlying gene promotes abscisic acid accumulation in early developing seeds to induce primary dormancy in rice. *Plant Mol Biol*, 2010, 73(1-2): 97–104. [DOI](#)
- [23] Gu XY, Foley ME, Horvath DP, Anderson JV, Feng JH, Zhang LH, Mowry CR, Ye H, Suttle JC, Kadowaki K, Chen ZX. Association between seed dormancy and pericarp color is controlled by a pleiotropic gene that regulates abscisic acid and flavonoid synthesis in weedy red rice. *Genetics*, 2011, 189(4): 1515–1524. [DOI](#)
- [24] Sugimoto K, Takeuchi Y, Ebana K, Miyao A, Hirochika H, Hara N, Ishiyama K, Kobayashi M, Ban Y, Hattori T, Yano M. Molecular cloning of *Sdr4*, a regulator involved in seed dormancy and domestication of rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, 107(13): 5792–5797. [DOI](#)
- [25] Jin J, Huang W, Gao JP, Yang J, Shi M, Zhu MZ, Luo D, Lin HX. Genetic control of rice plant architecture under domestication. *Nat Genet*, 2008, 40(11): 1365–1369. [DOI](#)
- [26] Tan LB, Li XR, Liu FX, Sun XY, Li CG, Zhu ZF, Fu CY, Cai HW, Wang XK, Xie DX, Sun CQ. Control of a key transition from prostrate to erect growth in rice domestication. *Nat Genet*, 2008, 40(11): 1360–1364. [DOI](#)
- [27] Spielmeier W, Ellis MH, Chandler PM. Semidwarf (*sd-1*), "green revolution" rice, contains a defective gibberellin 20-oxidase gene. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2002, 99(13): 9043–9048. [DOI](#)
- [28] Wang ET, Wang JJ, Zhu XD, Hao W, Wang LY, Li Q, Zhang LX, He W, Lu BR, Lin HX, Ma H, Zhang GQ, He ZH. Control of rice grain-filling and yield by a gene with a potential signature of domestication. *Nat Genet*, 2008, 40(11): 1370–1374. [DOI](#)
- [29] Yu GQ, Olsen KM, Schaal BA. Molecular evolution of the endosperm starch synthesis pathway genes in rice (*Oryza sativa* L.) and its wild ancestor, *O. rufipogon* L. *Mol Biol Evol*, 2011, 28(1): 659–671. [DOI](#)
- [30] Zhang QF, Li JY, Xue YB, Han B, Deng XW. Rice 2020: a call for an international coordinated effort in rice functional genomics. *Mol Plant*, 2008, 1(5): 715–719. [DOI](#)
- [31] Han B, Xue YB, Li JY, Deng XW, Zhang QF. Rice functional genomics research in China. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 2007, 362(1482): 1009–1021. [DOI](#)
- [32] Fuller DQ. Contrasting patterns in crop domestication and domestication rates: recent archaeobotanical insights from the Old World. *Ann Bot*, 2007, 100(5): 903–924. [DOI](#)
- [33] Fuller DQ, Qin L, Zheng YF, Zhao ZJ, Chen XG, Hosoya LA, Sun GP. The domestication process and domestication rate in rice: spikelet bases from the Lower Yangtze. *Science*, 2009, 323(5921): 1607–1610. [DOI](#)
- [34] Lin ZW, Griffith ME, Li XR, Zhu ZF, Tan LB, Fu YC, Zhang WX, Wang XK, Xie DX, Sun CQ. Origin of seed shattering in rice (*Oryza sativa* L.). *Planta*, 2007, 226(1): 11–20. [DOI](#)
- [35] Seshu DV, Dadlani M. Mechanism of seed dormancy in rice. *Seed Sci Res*, 1991, 1(3): 187–194. [DOI](#)
- [36] Gu XY, Turnipseed EB, Foley ME. The *qSD12* locus controls offspring tissue-imposed seed dormancy in rice. *Genetics*, 2008, 179(4): 2263–2273. [DOI](#)
- [37] Li CB, Zhou AL, Sang T. Genetic analysis of rice domestication syndrome with the wild annual species, *Oryza nivara*. *New Phytol*, 2006, 170(1): 185–193. [DOI](#)
- [38] Gao ZY, Qian Q, Liu XH, Yan MX, Feng Q, Dong GJ, Liu J, Han B. *Dwarf 88*, a novel putative esterase gene affecting architecture of rice plant. *Plant Mol Biol*, 2009, 71(3): 265–276. [DOI](#)
- [39] Zhou Y, Zhu JY, Li ZY, Yi CD, Liu J, Zhang HG, Tang SZ, Gu MH, Liang GH. Deletion in a quantitative trait gene *qPE9-1* associated with panicle erectness improves plant architecture during rice domestication. *Genetics*, 2009, 183(1): 315–324. [DOI](#)
- [40] Sakuma S, Salomon B, Komatsuda T. The domestication syndrome genes responsible for the major changes in plant form in the triticeae crops. *Plant Cell Physiol*, 2011, 52(5): 738–749. [DOI](#)
- [41] Yan WH, Wang P, Chen HX, Zhou HJ, Li QP, Wang CR, Ding ZH, Zhang YS, Yu SB, Xing YZ, Zhang QF. A major QTL, *Ghd8*, plays pleiotropic roles in regulating grain productivity, plant height, and heading date in rice. *Mol Plant*, 2011, 4(2): 319–330. [DOI](#)
- [42] Xue WY, Xing YZ, Weng XY, Zhao Y, Tang WJ, Wang L, Zhou HJ, Yu SB, Xu CG, Li XH, Zhang QF. Natural variation in *Ghd7* is an important regulator of heading date

- and yield potential in rice. *Nat Genet*, 2008, 40(6): 761–767. [DOI](#)
- [43] Oh CS, Choi YH, Lee SJ, Yoon DB, Moon PH, Ahn SN. Mapping of quantitative trait loci for cold tolerance in weedy rice. *Breeding Sci*, 2004, 54(4): 373–380. [DOI](#)
- [44] Shimono H, Kanda E. Does regional temperature difference before the panicle initiation affect the tolerance for low temperature-induced sterility in rice? *Plant Prod Sci*, 2008, 11(4): 430–433. [DOI](#)
- [45] Yu BS, Lin ZW, Li HX, Li XJ, Li JY, Wang YH, Zhang X, Zhu ZF, Zhai WX, Wang XK, Xie DX, Sun CQ. *TAC1*, a major quantitative trait locus controlling tiller angle in rice. *Plant J*, 2007, 52(5): 891–898. [DOI](#)
- [46] Li XY, Qian Q, Fu ZM, Wang YH, Xiong GS, Zeng DL, Wang XQ, Liu XF, Teng S, Hiroshi F, Yuan M, Luo D, Han B, Li JY. Control of tillering in rice. *Nature*, 2003, 422(6932): 618–621. [DOI](#)
- [47] Tong HN, Jin Y, Liu WB, Li F, Fang J, Yin YH, Qian Q, Zhu LH, Chu CC. DWARF AND LOW-TILLERING, a new member of the GRAS family, plays positive roles in brassinosteroid signaling in rice. *Plant J*, 2009, 58(5): 803–816. [DOI](#)
- [48] Luo AD, Qian Q, Yin HF, Liu XQ, Yin CX, Lan Y, Tang JY, Tang ZS, Cao SY, Wang XJ, Xia K, Fu XD, Luo D, Chu CC. *EUI1*, encoding a putative cytochrome P450 monooxygenase, regulates internode elongation by modulating gibberellin responses in rice. *Plant Cell Physiol*, 2006, 47(2): 181–191. [DOI](#)
- [49] Zhu YY, Nomura T, Xu YH, Zhang YY, Peng Y, Mao BZ, Hanada A, Zhou HC, Wang RX, Li PJ, Zhu XD, Mander LN, Kamiya Y, Yamaguchi S, He ZH. *ELONGATED UPPERMOST INTERNODE* encodes a cytochrome P450 monooxygenase that epoxidizes gibberellins in a novel deactivation reaction in rice. *Plant Cell*, 2006, 18(2): 442–456. [DOI](#)
- [50] Oikawa T, Kyozuka J. Two-step regulation of *LAX PANICLE1* protein accumulation in axillary meristem formation in rice. *Plant Cell*, 2009, 21(4): 1095–1108. [DOI](#)
- [51] Yi XH, Zhang ZJ, Zeng SY, Tian CY, Peng JC, Li M, Lu Y, Meng QC, Gu MH, Yan CJ. Introgression of *qPE9-1* allele, conferring the panicle erectness, leads to the decrease of grain yield per plant in *japonica* rice (*Oryza sativa* L.). *J Genet Genomics*, 2011, 38(5): 217–223. [DOI](#)
- [52] Huang XZ, Qian Q, Liu ZB, Sun HY, He SY, Luo D, Xia GM, Chu CC, Li JY, Fu XD. Natural variation at the *DEP1* locus enhances grain yield in rice. *Nat Genet*, 2009, 41(4): 494–497. [DOI](#)
- [53] Jiao YQ, Wang YH, Xue DW, Wang J, Yan MX, Liu GF, Dong GJ, Zeng DL, Lu ZF, Zhu XD, Qian Q, Li JY. Regulation of *OsSPL14* by OsmiR156 defines ideal plant architecture in rice. *Nat Genet*, 2010, 42(6): 541–544. [DOI](#)
- [54] Miura K, Ikeda M, Matsubara A, Song XJ, Ito M, Asano K, Matsuoka M, Kitano H, Ashikari M. *OsSPL14* promotes panicle branching and higher grain productivity in rice. *Nat Genet*, 2010, 42(6): 545–549. [DOI](#)
- [55] Jones MK, Liu XY. Archaeology. Origins of agriculture in East Asia. *Science*, 2009, 324(5928): 730–731. [DOI](#)
- [56] 郑云飞, 蒋乐平. 上山遗址出土的古稻遗存及其意义. *考古*, 2007, (9): 19–25. [DOI](#)
- [57] Roberts JA, Elliott KA, Gonzalez-Carranza ZH. Abscission, dehiscence, and other cell separation processes. *Annu Rev Plant Biol*, 2002, 53: 131–158. [DOI](#)
- [58] Patterson SE. Cutting loose. Abscission and dehiscence in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2001, 126(2): 494–500. [DOI](#)
- [59] 罗汝叶, 巩鹏涛. 植物落粒性状研究进展. *豆科基因组学与遗传学*, 2010, 2: 1–13. [DOI](#)
- [60] Onishi K, Takagi K, Kontani M, Tanaka T, Sano Y. Different patterns of genealogical relationships found in the two major QTLs causing reduction of seed shattering during rice domestication. *Genome*, 2007, 50(8): 757–766. [DOI](#)
- [61] Marzougui S, Sugimoto K, Yamanouchi U, Shimono M, Hoshino T, Hori K, Kobayashi M, Ishiyama K, Yano M. Mapping and characterization of seed dormancy QTLs using chromosome segment substitution lines in rice. *Theor Appl Genet*, 2011, 124(5): 893–902. [DOI](#)
- [62] Gu XY, Kianian SF, Foley ME. Multiple loci and epistases control genetic variation for seed dormancy in weedy rice (*Oryza sativa*). *Genetics*, 2004, 166(3): 1503–1516. [DOI](#)
- [63] Cohn MA, Butera DL, Hughes JA. Seed dormancy in red rice: III. Response to nitrite, nitrate, and ammonium ions. *Plant Physiol*, 1983, 73(2): 381–384. [DOI](#)
- [64] Gianinetti A, Vernieri P. On the role of abscisic acid in seed dormancy of red rice. *J Exp Bot*, 2007, 58(12): 3449–3462. [DOI](#)
- [65] Fang J, Chai CL, Qian Q, Li CL, Tang JY, Sun L, Huang ZJ, Guo XL, Sun CH, Liu M, Zhang Y, Lu QT, Wang YQ, Lu CM, Han B, Chen F, Cheng ZK, Chu CC. Mutations of genes in synthesis of the carotenoid precursors of ABA lead to pre-harvest sprouting and photo-oxidation in rice. *Plant J*, 2008, 54(2): 177–189. [DOI](#)
- [66] Yang XC, Hwa CM. Genetic modification of plant architecture and variety improvement in rice. *Heredity (Edinb)*,

- 2008, 101(5): 396–404. [DOI](#)
- [67] Wang YH, Li JY. The plant architecture of rice (*Oryza sativa*). *Plant Mol Biol*, 2005, 59(1): 75–84. [DOI](#)
- [68] Bolle C. The role of GRAS proteins in plant signal transduction and development. *Planta*, 2004, 218(5): 683–692. [DOI](#)
- [69] 余传元, 刘裕强, 江玲, 王春明, 翟虎渠, 万建民. 水稻分蘖角度的QTL定位和主效基因的遗传分析. *遗传学报*, 2005, 32(9): 948–954. [DOI](#)
- [70] Liu GF, Zhu HT, Zhang GQ, Li LH, Ye GY. Dynamic analysis of QTLs on tiller number in rice (*Oryza sativa* L.) with single segment substitution lines. *Theor Appl Genet*, 2012, 125(1): 143–153. [DOI](#)
- [71] Yan JQ, Zhu J, He CX, Benmoussa M, Wu P. Molecular dissection of developmental behavior of plant height in rice (*Oryza sativa* L.). *Genetics*, 1998, 150(3): 1257–1265. [DOI](#)
- [72] 钱前, 何平, 滕胜, 曾大力, 朱立煌. 水稻分蘖角度的QTLs分析. *遗传学报*, 2001, 28(1): 29–32. [DOI](#)
- [73] Sasaki A, Ashikari M, Ueguchi-Tanaka M, Itoh H, Nishimura A, Swapan D, Ishiyama K, Saito T, Kobayashi M, Khush GS, Kitano H, Matsuoka M. Green revolution: a mutant gibberellin-synthesis gene in rice. *Nature*, 2002, 416(6882): 701–702. [DOI](#)
- [74] Zhang YY, Zhu YY, Peng Y, Yan DW, Li Q, Wang JJ, Wang LY, He ZH. Gibberellin homeostasis and plant height control by *EUI* and a role for gibberellin in root gravity responses in rice. *Cell Res*, 2008, 18(3): 412–421. [DOI](#)
- [75] Yang YH, Zhang FM, Ge S. Evolutionary rate patterns of the Gibberellin pathway genes. *BMC Evol Biol*, 2009, 9: 206. [DOI](#)
- [76] Jennings PR. The evolution of plant type in *Oryza sativa*. *Economic Bot*, 1966, 20(4): 396–402. [DOI](#)
- [77] Paterson AH, Li ZK. Paleo-Green Revolution for rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108(27): 10931–10932. [DOI](#)
- [78] Asano K, Yamasaki M, Takuno S, Miura K, Katagiri S, Ito T, Doi K, Wu JZ, Ebana K, Matsumoto T, Innan H, Kitano H, Ashikari M, Matsuoka M. Artificial selection for a green revolution gene during *japonica* rice domestication. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108(27): 11034–11039. [DOI](#)
- [79] Komatsu M, Maekawa M, Shimamoto K, Kyojuka J. The *LAX1* and *FRIZZY PANICLE 2* genes determine the inflorescence architecture of rice by controlling rachis-branch and spikelet development. *Dev Biol*, 2001, 231(2): 364–373. [DOI](#)
- [80] Komatsu K, Maekawa M, Ujiie S, Satake Y, Furutani I, Okamoto H, Shimamoto K, Kyojuka J. *LAX* and *SPA*: major regulators of shoot branching in rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2003, 100(20): 11765–11770. [DOI](#)
- [81] Mach J. Rice axillary meristem formation requires directional movement of *LAX PANICLE1* protein. *Plant Cell*, 2009, 21(4): 1027. [DOI](#)
- [82] Huang J, Sun SJ, Xu DQ, Yang X, Bao YM, Wang ZF, Tang HJ, Zhang HS. Increased tolerance of rice to cold, drought and oxidative stresses mediated by the overexpression of a gene that encodes the zinc finger protein ZFP245. *Biochem Biophys Res Commun*, 2009, 389(3): 556–561. [DOI](#)
- [83] Zhao KY, Wright M, Kimball J, Eizenga G, McClung A, Kovach M, Tyagi W, Ali ML, Tung CW, Reynolds A, Bustamante CD, McCouch SR. Genomic diversity and introgression in *O. sativa* reveal the impact of domestication and breeding on the rice genome. *PLoS One*, 2010, 5(5): e10780. [DOI](#)
- [84] Xia HB, Wang W, Xia H, Zhao W, Lu BR. Conspecific crop-weed introgression influences evolution of weedy rice (*Oryza sativa* f. *spontanea*) across a geographical range. *PLoS One*, 2011, 6(1): e16189. [DOI](#)
- [85] Yu J, Hu SN, Wang J, Wong GKS, Li SG, Liu B, Deng YJ, Dai L, Zhou Y, Zhang XQ, Cao ML, Liu J, Sun JD, Tang JB, Chen YJ, Huang XB, Lin W, Ye C, Tong W, Cong LJ, Geng JN, Han YJ, Li L, Li W, Hu GQ, Huang XG, Li WJ, Li J, Liu ZW, Li L, Liu JP, Qi QH, Liu JS, Li L, Li T, Wang XG, Lu H, Wu TT, Zhu M, Ni PX, Han H, Dong W, Ren XY, Feng XL, Cui P, Li XR, Wang H, Xu X, Zhai WX, Xu Z, Zhang JS, He SJ, Zhang JG, Xu JC, Zhang KL, Zheng XW, Dong JH, Zeng WY, Tao L, Ye J, Tan J, Ren XD, Chen XW, He J, Liu DF, Tian W, Tian CG, Xia HG, Bao QY, Li G, Gao H, Cao T, Wang J, Zhao WM, Li P, Chen W, Zhang XD, Zhang Y, Hu JF, Wang J, Liu S, Yang J, Zhang GY, Xiong YQ, Li ZJ, Mao L, Zhou CS, Zhu Z, Chen RS, Hao BL, Zheng WM, Chen SY, Guo W, Li GJ, Liu SQ, Tao M, Wang J, Zhu LH, Yuan LP, Yang HM. A draft sequence of the rice genome (*Oryza sativa* L. ssp. *indica*). *Science*, 2002, 296(5565): 79–92. [DOI](#)
- [86] Huang XH, Zhao Y, Wei XH, Li CY, Wang AH, Zhao Q, Li WJ, Guo YL, Deng LW, Zhu CR, Fan DL, Lu YQ, Weng QJ, Liu KY, Zhou TY, Jing YF, Si LZ, Dong GJ, Huang T, Lu TT, Feng Q, Qian Q, Li JY, Han B. Genome-wide association study of flowering time and grain yield traits in a worldwide collection of rice germplasm. *Nat Genet*,

- 2012, 44(1): 32–39. [DOI](#)
- [87] Lu TT, Huang XH, Zhu CR, Huang T, Zhao Q, Xie KB, Xiong LZ, Zhang QF, Han B. RICD: a rice indica cDNA database resource for rice functional genomics. *BMC Plant Biol*, 2008, 8: 118. [DOI](#)
- [88] Yazaki J, Kojima K, Suzuki K, Kishimoto N, Kikuchi S. The Rice PIPELINE: a unification tool for plant functional genomics. *Nucleic Acids Res*, 2004, 32(Database issue): D383–D387. [DOI](#)
- [89] Droc G, Périn C, Fromentin S, Larmande P. OryGenesDB 2008 update: database interoperability for functional genomics of rice. *Nucleic Acids Res*, 2009, 37(Database issue): D992–D995. [DOI](#)
- [90] van Enkevort LJ, Droc G, Piffanelli P, Greco R, Gagneur C, Weber C, González VM, Cabot P, Fornara F, Berri S, Miro B, Lan P, Rafel M, Capell T, Puigdomènech P, Ouwerkerk PB, Meijer AH, Pe E, Colombo L, Christou P, Guiderdoni E, Pereira A. EU-OSTID: a collection of transposon insertional mutants for functional genomics in rice. *Plant Mol Biol*, 2005, 59(1): 99–110. [DOI](#)
- [91] Nagamura Y, Antonio BA, Sato Y, Miyao A, Namiki N, Yonemaru JI, Minami H, Kamatsuki K, Shimura K, Shimizu Y, Hirochika H. Rice TOGO Browser: A platform to retrieve integrated information on rice functional and applied genomics. *Plant Cell Physiol*, 2011, 52(2): 230–237. [DOI](#)
- [92] Ware DH, Jaiswal P, Ni J, Yap IV, Pan X, Clark KY, Teytelman L, Schmidt SC, Zhao W, Chang K, Cartinhour S, Stein LD, McCouch SR. Gramene, a tool for grass genomics. *Plant Physiol*, 2002, 130(4): 1606–1613. [DOI](#)
- [93] Zhang QF. Strategies for developing green super rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104(42): 16402–16409. [DOI](#)

• 综合信息 •

2012 年第 11 期《遗传》封面说明

作物的驯化是人类从开始种植和储存的野生作物中选择优良性状, 使之形态特征适应于农业生产方向进化的过程, 因此, 大部分种子作物驯化后在落粒性、种子休眠和植株形态等方面都出现了相似的变化。水稻是研究谷类作物驯化的良好模式生物。稻属包含两种栽培稻, 分别为亚洲栽培稻(*Oryza sativa* L.)和非洲栽培稻(*O. glaberrima* Steud.), 其中亚洲栽培稻遍布全世界, 包含两个主要亚种, 粳稻亚种(*O. sativa* L. ssp. *japonica*)和籼稻亚种(*O. sativa* L. ssp. *indica*)。稻属丰富的近缘种和广泛的地域分布非常有利于研究确定现代栽培稻的驯化地域。此外, 水稻基因组较小、具高质量精细图谱, 加上功能基因研究上的进展, 也为深入开展水稻驯化进程研究奠定了基础。区树俊、汪鸿儒、储成才“亚洲栽培稻主要驯化性状研究进展”一文, 对水稻关键驯化性状研究进行了比较全面的综述(详见本期第 1379~1389 页)。

封面图中央是选取 23 株 AA 基因组的亚洲栽培稻及其近缘野生稻, 利用水稻驯化过程中受到选择的控制稻壳颜色基因 *Bh4* 上下游各 50 kb 中的 SNP 位点所构建的进化树; 图外从左下至右下沿顺时针方向, 反映的是水稻驯化过程中稻壳颜色、谷粒形状、穗型的变化趋势。

区树俊, 汪鸿儒, 储成才(绘图: 区树俊, 张帅)