

## 野生稻并不“野”

汪鸿儒, 储成才



汪鸿儒 博士

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

普通野生稻(*Oryza rufipogon*)一直被认为是亚洲栽培稻的祖先, 同时也作为重要的遗传资源被广泛用于现代水稻育种。普通野生稻主要生长于亚洲和大洋洲的热带和亚热带的大部分地区, 比较依赖于水, 时常见于池塘、沼泽或沟渠。在我国, 普通野生稻主要分布于江西东乡以南的地区。

普通野生稻被认为是水稻改良第一基因库的重要组成部分, 水稻育种过程中很多关键基因即来源于此。袁隆平院士创制的“三系法”杂交水稻, 其关键的雄性不育基因——“野败”就是来自于一株我国海南的普通野生稻。普通野生稻也是抗虫和抗病基因的优良供体。迄今为止, 从普通野生稻中发掘并利用的抗性位点已经覆盖了包括白叶枯病、褐飞虱、水稻草状矮化病、水稻东格鲁病等病虫害。在普通野生稻中也发现了耐受水淹、酸性土壤等逆境的遗传位点, 为培育成更加高效和耐逆的水稻提供了宝贵的资源, 也为水稻的高产、稳产提供了遗传资源的保障。

普通野生稻也是水稻驯化研究的重要依据之一。根据普通野生稻的遗传多样性及其地理分布, 研究者们试图确定水稻驯化起源的中心或者起源的次数, 但迄今为止没能得到一致性的结论。“一次起源”假说的支持者认为水稻单次起源于中国, 而“多次起源”的证据则指向水稻分别在中国、印度等多个地点独立驯化。之所以产生这些看似矛盾的遗传证据, 其主要原因是栽培稻和野生稻之间并没有完全的生殖隔离, 它们之间有着大量的基因交流。研究栽培稻和野生稻之间的遗传交流, 很可能是最终解决水稻起源问题的关键。但之前的研究很少关注野生稻的起源和历史, 也没有系统评估过栽培稻和野生稻之间的基因交流对野生稻遗传成分的塑造。

本研究团队通过整合已经发表的 203 个栽培稻和 435 个野生稻的基因组数据, 通过群体基因组分析, 试图解析野生稻的遗传成分。通过 STRUCTURE 分析, 在野生稻群体中发现了类似栽培稻的成分。通过进一步分析, 在野生稻群体中也发现了大量的栽培型的 *sh4* 和 *PROG1* 基因等位。*sh4* 控制水稻的落粒性, 野生稻是落粒的, 而栽培稻落粒性大大减弱。栽培型的 *sh4* 导致落粒性减弱, 这对野生稻是不利的, 因为这会增加野生稻的种子被捕食者捕食的风险。*PROG1* 基因控制水稻的株型, 栽培型的 *PROG1* 使得水稻直立生长, 但这不利于水稻在野生环境下抢占更多的生长空间, 也会增加野生稻被捕食者发现的风险。因此, 在野生稻群体中, 栽培型的 *sh4* 和 *PROG1* 基因等位应倾向于被自然选择所清除。综合这些因素, 在野生稻群体中发现了大量 *sh4* 和 *PROG1* 等位这一结果, 应被理解为野生稻接受了大量的栽培稻的基因流, 而非野生稻群体现有的遗传变异(standing natural variation)。最为有趣的是, 在含有栽培稻 *sh4/PROG1* 的野生稻中的这一基因组区域检测出选择的痕迹, 而这一痕迹和栽培稻中的痕迹有着高度吻合, 因此证实这一选择是水稻驯化过程中产生的人为选择信号(图 1)。这一结果也为栽培稻向野生稻的基因流提供了很强的证据。通过分析野生稻的叶绿体基因组, 研究发现了与栽培稻叶绿体类似的基因组, 这也进一步证实栽培稻向野生稻的基因流不仅通过花粉也通过种子的方式参与(因为叶绿体只能通过种子逃逸的方式进入野生稻群体)。通过对基因流全球分布的分析发现, 梗稻的基因流局限于少量的地区, 如中国、缅甸、越南等, 而籼稻的基因流则广泛分布于全球野生稻的栖息

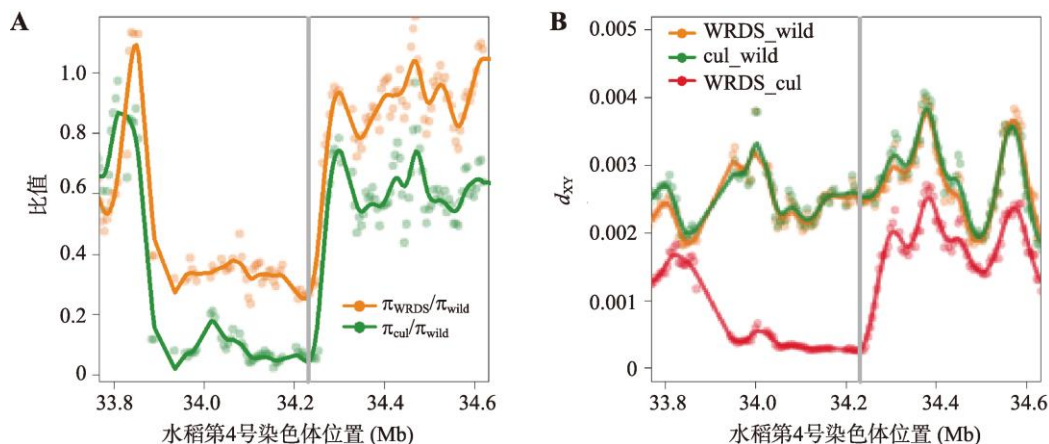


图1 含有栽培型 *sh4* 的野生稻群体(WRDS)在 *sh4* 位点显示出人工选择的痕迹

**Fig. 1 Selective sweep at *sh4* locus in wild rice with domesticated *sh4* allele (WRDS)**

A: WRDS(橙色)在 *sh4* 区域有一个很大的选择性清除(selective sweep), 而且选择性清除的痕迹和栽培稻(cul, 绿色)中的高度吻合;

B: WRDS 和栽培稻在 *sh4* 区域的遗传距离(用  $d_{xy}$  衡量)很近, 和其他野生稻(wild)遗传距离很远。

地。这一结果正好分别和粳稻、籼稻的种植范围吻合, 因而很好地解释了水稻不同亚种基因流的分布特征。

此外, 本研究团队得到的其他几个研究结果也值得关注。第一, 野生稻群体中含有 50% 和 100% 栽培稻成分的野生稻有着大量的富集, 这暗示着近期的栽培稻基因流更加频繁; 第二, 野生稻基因组上粳稻的成分比籼稻的更加古老, 这暗示着粳稻有着更古老的驯化和传播; 第三, 全基因组扫描分析发现, 开花基因通路, 特别是 *Hdl* 基因和可能参与了栽培稻野化的过程。

该项研究结果提供了一个全新的视角去审视亚洲野生稻的遗传结构和群体历史。研究指出, 野生稻应该被视为一个杂种群, 而非一个独立物种, 它与栽培稻被大量的基因交流连接在一起, 也随着栽培稻的驯化而共同演化(图 2)。该项研究结果于 2017

年 4 月 6 日在线发表于 *Genome Research* (Doi: 10.1101/gr.204800.116)。

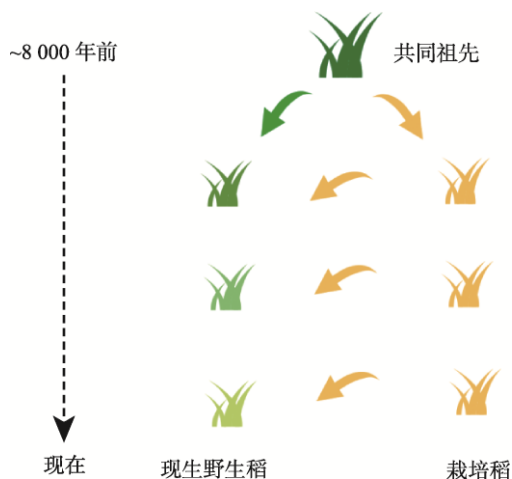


图2 野生稻受到栽培稻(黄色)的不断遗传侵蚀

**Fig. 2 Asian wild rice is heavily admixed with domesticated rice through both pollen and seed-mediated gene flow**