

水稻的起源与驯化 ——来自基因组学的证据

景春艳, 张富民, 葛颂

中国科学院植物研究所; 系统与进化植物学国家重点实验室, 北京 100093

摘要 水稻是世界上最重要的粮食作物, 约1万年前开始被驯化。由于水稻与其祖先野生种存在一定的遗传分化, 水稻的起源和驯化问题长期存在争议。本文综述了水稻起源和驯化方面的研究成果, 特别是近年来基因组学方面的证据, 认为水稻2个亚种独立起源于野生祖先种内很早就分化的不同类群, 但一些驯化基因——控制重要农艺性状的基因, 可能首先在一个亚种中被驯化, 然后通过基因渐渗, 扩散到另一个亚种中。因此, 水稻驯化的关键是研究驯化基因的起源和扩散方式。随着大规模基因组测序技术的发展和相应数据分析方法的建立, 在全基因组水平对水稻及其祖先进行大规模分析, 已成为揭示水稻起源与驯化之谜的必由之路。

关键词 水稻起源; 植物驯化; 基因组

中图分类号 S511, Q349

文献标志码 A

doi 10.3981/j.issn.1000-7857.2015.16.003

Genomic evidence of the origin and domestication of Asian cultivated rice (*Oryza sativa* L.)

JING Chunyan, ZHANG Fumin, GE Song

State Key Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany; Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

Abstract Rice (*Oryza sativa* L.) was domesticated about 10000 years ago and has been one of the most important food crops in the world. Owing to the genetic differentiations within and between rice and its wild ancestral species, the origin and domestication of rice have been controversial for a long time. Many previous investigations, especially recent genomic evidence suggested that two subspecies of rice originated independently from early differentiation populations of the wild ancestral species while quite a few domesticated genes associated with important agricultural traits might occur only in one subspecies at first and spread into the other one by introgression. Therefore, the origin and spreading mode of domesticated genes is crucial to understanding of the domestication of rice. Fortunately, the recent development of high-throughput genomic sequencing technologies and related approaches of population genomics offer us an opportunity to research population genetic differentiations within and between rice and its wild ancestral species at the genome scale, which has been the key to reveal the mystery of rice origin and domestication.

Keywords the origin of rice; plant domestication; genome

植物驯化是指从野生植物中选育出栽培作物的过程。三大粮食作物水稻、小麦和玉米, 都是植物驯化的产物。13000年来, 植物驯化解决了人类食物稳定供应的基本问题, 为人类社会和文明的发展奠定了坚实的基础^[1]。随着世界人

口的增加, 如何在日益减少的耕地上、日益恶化的气候条件下通过改良现有作物以提高粮食的产量和质量成为亟需解决的问题^[2]。地球上拥有丰富的植物资源, 其中许多有潜在食用或经济价值的物种还未被人类驯化, 对这些物种进行驯化

收稿日期: 2015-04-01; 修回日期: 2015-07-21

基金项目: 国家重点基础研究发展计划(973计划)项目(2013CB835201); 国家自然科学基金项目(91231201)

作者简介: 景春艳, 博士研究生, 研究方向为植物进化基因组学, 电子邮箱: jingcy@ibcas.ac.cn; 张富民(通信作者), 副研究员, 研究方向为群体遗传学和进化基因组学, 电子邮箱: zhangfm@ibcas.ac.cn

引用格式: 景春艳, 张富民, 葛颂. 水稻的起源与驯化——来自基因组学的证据[J]. 科技导报, 2015, 33(16): 27-32.

对人类社会的发展具有重要的促进作用^[3]。因此,通过研究栽培作物的驯化过程,从而认识植物驯化的机制,对现代农作物的遗传改良、新作物的驯化以及揭示植物的进化机制都具有非常重要的意义^[4-6]。

在三大粮食作物中,水稻通常特指原产于亚洲的栽培稻(*Oryza sativa* L.),已被种植在除南极洲外的所有大陆,为世界三分之一以上人口提供主要食物,是目前世界上最重要的粮食作物^[7]。迄今,虽然针对这一重要作物的起源和驯化已开展了大量研究,但是水稻的起源和驯化过程中仍有许多待解之谜^[3,8]。本文介绍最近十几年水稻起源与驯化的研究进展,阐述关于水稻起源与驯化研究中存在的问题,展望大规模基因组测序技术兴起后水稻起源和驯化研究的前景。

1 水稻及其野生祖先

水稻,又称亚洲栽培稻,属于禾本科稻属植物。稻属包含21个野生种以及2个栽培种,分别属于10个基因组类型,包括6个(A、B、C、E、F和G)二倍体类型($2n=24$)和4个(BC、CD、HJ和HK)四倍体类型($2n=48$)^[9,10]。水稻和非洲栽培稻(*Oryza glaberrima* Steud.),以及它们的野生祖先都属于A基因组类型。目前,所有的研究都认同水稻的野生祖先为稻属A基因组的*O. rufipogon* Griff.,但是*O. rufipogon*存在1年生和多年生两种生态型,哪一类是水稻的直接祖先是一个长期存在争议的问题^[3]。这2种类型在分类学上是处理为不同物种还是同一个物种不同生态型也一直存在争议。一些学者认为多年生和1年生都隶属一个物种:普通野生稻(*O. rufipogon*);而另一些学者则将1年生类型处理为一个独立的物种:1年生野生稻(*O. nivara*)^[3]。近年来,将这2个类型作为独立物种的处理被普遍接受,因为二者在生境、形态结构和繁殖方式等方面均有很大的区别。*O. rufipogon*主要生长在深水的沼泽、湖泊和沟渠,是多年生的物种,光周期敏感,植株较高,异交为主,通常为营养繁殖;而*O. nivara*多生长在季节性干旱的沼泽,是1年生生物种,光周期不敏感,植株较矮,自交为主,通常为种子繁殖^[11,12]。*O. rufipogon*的分布范围较广,在东亚、西亚、东南亚、甚至大洋洲的巴布亚新几内亚均有分布,而*O. nivara*仅分布于东南亚和南亚,分布在*O. rufipogon*的分布区内^[13]。

导致水稻起源存在争议的另一个原因是水稻种内也有一定的遗传分化。早在中国的汉代,人们就将水稻分为粳稻和籼稻两类。1928年,Kato等也证明*O. sativa*存在2个主要的变异类型,被命名为2个亚种:*O. sativa* ssp. *japonica*和*O. sativa* ssp. *indica*,分别与粳稻和籼稻对应^[14]。*indica*和*japonica*适应不同的气候、生态环境和文化背景,有不同的形态生理特征。历史上,*indica*主要广泛分布在热带的低地地区,而*japonica*除在东南亚的热带高地地区生长外,还生长在气候更为寒冷的亚洲东北部。虽然*indica*和*japonica*在很多性状上有差别,如谷粒形状、苯酚反应、直链淀粉的含量和分蘖能力等^[15],但根据这些性状的变异并不能明确地将2个亚种区

分开来。相比之下,分子标记分析却发现这2个亚种之间存在强烈的遗传分化^[16-18],而且2亚种之间还存在繁育障碍^[19-21]。

经过长期的驯化,水稻和它的野生祖先在一些表型、生理特征和生殖性状上都有了很大的不同。例如,在表型上,野生稻有较长的芒而水稻的芒较短或无;野生稻谷粒的果皮和种皮有红色素的沉积,表现为红色,而水稻的种子通常为白色;野生稻的谷粒较小而水稻的谷粒大小有较大的变化范围;野生稻和栽培稻的穗形也发生了变化,野生稻的穗完全开散,有较少的二级分枝和较少的谷粒,而栽培稻的穗比较紧密,比野生稻能孕育更多的谷粒。在生理特征方面,野生稻种子成熟后大多落粒,而水稻种子成熟后几乎不落粒,使得人们更容易收割;野生稻的种子休眠性很强,种子在萌发前通常能休眠数年,而栽培稻种子休眠能力较弱,种子一般能同时萌发。在生殖性状上,水稻和野生稻的交配系统也有不同,野生稻为部分异交,异交率为10%~50%,而水稻为完全自交。其中,种子落粒性的改变是水稻驯化的关键性状之一,由种子成熟后落粒变为不落粒使得栽培者能更多更有效地收集到种子^[13]。

2 关于水稻驯化历史的研究

迄今,考古学和遗传学领域的许多学者对水稻的起源和驯化进行了研究,希望了解水稻的起源地和驯化次数,并试图解释水稻种内2个亚种形成的原因。目前,关于水稻种内2个亚种*indica*和*japonica*起源的假说主要有两种。一种是单起源假说,认为*O. sativa*是从单一的野生祖先起源,然后为适应不同的生态和地理环境分化为*indica*和*japonica*2个亚种;另一种是多起源假说,认为*indica*和*japonica*独立起源于不同的野生祖先类群^[8]。

2.1 水稻驯化的考古学证据

中国是世界农业的起源中心之一。考古发现最早出现水稻遗存的遗址包括江西省的仙人洞遗址和吊桶环遗址以及浙江省的上山遗址,这些遗址距今约1万年^[22,23]。根据遗存稻粒的谷粒大小和形态特征,考古学者认为上山遗址的水稻遗存属于水稻驯化的早期阶段^[23]。距今8000年左右是中国农业起源的关键时期,很多当时的新石器时代遗址中都发现了早期稻作农业的特征。这些遗址包括湖南省的彭头山遗址和八十挡遗址、浙江省的跨湖桥遗址和小黄山遗址及河南省的贾湖遗址。贾湖遗址距今9000~7800年,在该遗址挖掘的125份土样中通过浮选得到数百粒的水稻谷粒。Zhao等^[24]根据这些稻粒的大小、形状等表型,认定这些水稻为驯化水稻,表明水稻驯化和稻作农业的形成开始于8000年前。但是,在贾湖遗址中还发现了大量的其他食物来源,说明水稻在这一时期还未成为主要的粮食作物。发现于1973年的河姆渡遗址同样属于新石器时代遗址,在这一遗址中出土了大量的植物遗骸,其中最引人注意的即为水稻的遗存。一些学者认为,河姆渡时期的祖先可能利用水稻已经建立了成熟的农业经济^[25]。落粒性的缺失是驯化的谷类作物与其野生祖先

的一个重要区别。田螺山遗址发掘于2004年,距河姆渡遗址仅7 km,形成年代距今约7000~5500年,属于河姆渡文化类型。Fuller等^[26]对该遗址中稻粒残存的小穗轴基盘进行统计,发现这一遗址中仍存在较多的较大比例的落粒性水稻,说明水稻的驯化过程在河姆渡时期仍然没有完全完成。总结这些研究,Gross等^[27]得出结论,水稻最早起源于中国扬子江流域,尽管水稻在8000年前就在该地区有种植,但是水稻驯化(非落粒性的固定)却是在随后的1000年或者更长的时间内才得以完成。印度亚大陆也是农业起源的中心之一。水稻的野生祖先*O. rufipogon*和*O. nivara*可能从更新世时期就存在并广泛分布在印度^[28]。Fuller^[29]指出,在恒河流域发现的新石器时期(距今7000~5000年前)的考古点中,发现了人类消费水稻的证据;最近的考古研究认为*indica*可能是在恒河平原独立起源,但它的驯化可能是在4000年前*japonica*从中国传播到印度并与之发生杂交后才完成的^[30]。

2.2 水稻起源和驯化的遗传学证据

在遗传学范畴内关于水稻驯化历史的研究,主要是利用不同的样本、不同的遗传标记,采用系统学、谱系地理学以及群体遗传学等方法分析水稻驯化过程中保留在基因组中的信息,从而推测水稻的起源地和驯化历史。

目前有很多工作利用中性标记来研究水稻及其野生近缘的系统发育关系以及水稻驯化历史。尽管有个别研究得到了单次起源的结论^[31,32],但大量研究表明,*indica*和*japonica*是独立起源的。系统发育研究发现,*O. rufipogon*和*O. nivara*都不能各自组成一个单系,而*japonica*和*indica*各自都为单系;*japonica*和*indica*有不同的叶绿体单倍型且这些单倍型有不同的祖先;并且*japonica*和*indica*与它们各自的野生祖先之间的遗传距离比它们二者之间的遗传距离更小一些,这些结果都说明*japonica*和*indica*可能起源于不同的野生祖先^[33-38]。分子钟分析显示,各种分子标记都将*indica*和*japonica*的分化时间定于0.4~0.2个百万年之前,这一时间早于水稻的驯化时间,说明*indica*和*japonica*独立起源于很早分化的野生稻类群^[33,39,40]。关于水稻的起源地,早期利用40个等位酶位点的研究认为*japonica*起源于中国而*indica*在亚洲其他一些地区被驯化。Londo等^[41]选取203个*O. sativa*栽培品种和159个*O. rufipogon*群体以及2个外类群*O. granulate*和*O. officinalis*为对象,利用1个叶绿体片段(*atpB-rbcL*)和2个核基因片段(*SAM*和*p-VATPase*)序列进行深入的谱系地理学研究,结合遗传学和地理学的数据,说明水稻经历了多次驯化,*japonica*和*indica*是从不同的野生稻祖先独立被驯化而来,*japonica*可能从中国南部驯化,而*indica*在印度或印度支那被驯化。Wei等^[42]利用211个水稻和6个基因片段分析水稻和其中国野生祖先之间的关系,证明*indica*和*japonica*起源于不同的野生稻群体,中国南部为*O. rufipogon*的多样化中心,而珠江流域为水稻在中国的起源地。

一些关于驯化基因的研究,是水稻为单次起源这一假说的主要证据。种子落粒性的改变是水稻驯化过程中的一个

重要事件。控制水稻落粒性的一个基因为4号染色体上的*sh4*,这一基因解释了落粒性这一表型70%的变异^[43]。在*indica*和*japonica*中,控制种子不落粒的*sh4*有相同的变异,这一现象由偶然导致的几率很小,说明这一基因为单系起源。大多数的栽培稻都有白色或浅褐色的果皮,而野生稻的果皮为红色。控制果皮颜色这一性状的基因为*Rc*,这个基因序列中有一个14 bp的缺失,是水稻中广泛存在的一个使谷粒颜色由红变白的功能性突变(FNP)。栽培稻中97.9%的白色果皮样本是由这一FNP导致,这一突变在*japonica*中产生,然后渐渗到*indica*中^[44]。在水稻驯化过程中,植株的形态也发生了一些改变,野生稻匍匐生长而水稻直立生长。*PROG1*控制水稻以及野生稻的这一性状,2个不同的研究找到了*PROG1*中使得水稻直立生长的FNP,尽管这2个研究找到的FNP不同,但这些FNP在*indica*和*japonica*中都被固定下来,说明这些突变在水稻中为单次起源^[45,46]。通过总结前人对一些驯化基因的研究,一些综述认为控制某些驯化性状的基因可能是单次起源的,有些基因在一个类群中起源后,渐渗到其他类群中,并最终在整个栽培稻中固定下来,但也有一些基因在一个类群中起源后并没有扩散到其他类群中^[3,8,47,48]。

通过这些研究可以发现,水稻的起源和驯化历史到目前还不很清楚。造成这一现象的原因主要是栽培稻之间以及栽培稻与野生稻之间持续不断的基因流和渐渗、野生稻模糊不清的分类以及水稻种质资源鉴定中存在的一些错误^[3,4,13]。尽管一次起源和两次起源假说都有证据支持,但大部分研究观点认为:*indica*和*japonica*独立起源于不同的祖先,*japonica*起源于中国地区的*O. rufipogon*,而*indica*起源于东南亚、南亚地区的*O. rufipogon*(或*O. nivara*);但是在驯化过程中伴随着不断的基因渐渗和基因流,一些基因片段特别是一些与重要的农艺性状相关的基因可能是在水稻的一个类群中被驯化,然后又通过基因流渐渗到水稻的其他品种群中^[49,50]。

3 二代测序技术在水稻起源和驯化研究中的应用

水稻2个品种(*indica* 93-11和*japonica* Nipponbare)全基因组序列的释放以及随后利用这些序列进行的研究,大大加深了对水稻基因组的了解,近些年发展的二代高通量基因组测序技术更是开启了水稻基因组研究的新纪元^[51]。目前已经有一些利用全基因组数据在基因组范围内对水稻起源和驯化的研究。Molina等^[52]从野生稻和水稻的自然分布范围内选取20份*O. rufipogon*、20份*indica*以及16份*japonica*样本,对这些样本第8号、10号和12号染色体上的630个基因片段进行了重测序,根据单核苷酸多态(SNP)建立的群体动态模型强烈地支持水稻的一次起源。尽管这一研究支持水稻起源于扬子江流域,与考古学的证据相符,但由于未考虑野生祖先种的遗传结构,将所有的野生种样本作为一个整体进行模型设计并检验,可能使研究结果有一定的偏差^[53]。几乎在相同的时间,He等^[50]利用相同的采样策略选取*O. rufipogon*、*indica*和*japonica*样本各22份,进行了重测序,通过溯祖方法

发现 *indica* 和 *japonica* 在基因组的大部分区域都是独立起源,但在一些多态性较低的区域是单次起源。因此作者认为 *indica* 和 *japonica* 是由不同的野生稻群体驯化,但在驯化过程中伴随着驯化基因在水稻这 2 个亚种之间的渐渗。

Molina 和 He 的研究都利用了大量的遗传数据但选用了较少的实验样本。与这 2 个研究相反, Huang 等^[54] 选用 42 个基因组范围内的序列标签位点(STS)以及 180 个样本(其中 108 个样本为取自自然分布区的 *O. rufipogon*) 研究 *O. rufipogon* 的谱系地理。通过贝叶斯聚类、主成分分析和 AMOVA 分析发现, *O. rufipogon* 内部有强烈的群体结构,可以明显地分成 2 个组分 Ruf-I 和 Ruf-II,这 2 个组分呈现出从东北到西南渐变的变异模式。Ruf-I 主要分布在中国和印度支那半岛,和水稻中的 *indica* 有较近的亲缘关系, Ruf-II 主要分布在南亚和印度支那半岛,和水稻的 2 个亚种都没有比较近的亲缘关系。而 *japonica* 和 *O. rufipogon* 的 2 个组分都没有较近的关系,这一结果在之前的研究中都未曾得到,一定程度上说明选择不同的 *O. rufipogon* 样本可能会得到截然不同的结果,反映了慎重选材的重要性。同年的另一个研究实现了大数据量和大样本的结合,对 446 个 *O. rufipogon* 和 1083 个 *indica* 和 *japonica* 样本进行了重测序^[55]。利用基因组范围内的遗传变异,作者发现 *japonica* 和中国南部的 *O. rufipogon* 有较近的亲缘关系,而 *indica* 和印度东部的 *O. rufipogon* 有较近的亲缘关系。作者对基因组中 55 个可能由于驯化而受到选择性清除的区域进行系统学的分析,发现 *indica* 和 *japonica* 都和珠江流域的野生稻群体有较近的亲缘关系。因此,作者得出结论:*japonica* 起源于中国的南部, *indica* 随后由 *japonica* 和野生祖先杂交产生并扩散到亚洲南部和东南部^[55]。

以上这些基因组范围的研究在对野生稻进行取样时都未区分 *O. rufipogon* 和 *O. nivara*, 所以尽管它们中大部分都支持水稻的多次起源,但这些研究都不能确定是否 *O. rufipogon* 和 *O. nivara* 都参与了水稻的驯化。Xu 等^[37] 对 40 个栽培稻和 10 个野生稻(包括 *O. rufipogon* 和 *O. nivara*) 样本进行了重测序,利用 Nipponbare 的基因组序列做参考序列,在考查全基因组变异时得到 650 万个高质量的 SNP。利用这些 SNP 数据,作者发现有数千个基因区域在栽培稻中有较低的遗传多样性而在野生稻中其遗传多样性却没有明显的降低,说明这些区域在驯化过程中可能受到了选择的作用。尽管分析这 50 个样本的系统发育关系时,作者发现 *indica* 和 *O. nivara* 有较近的亲缘关系,而 *japonica* 和 *O. rufipogon* 有较近的亲缘关系,但作者并没有分析 *indica* 和 *japonica* 中遗传多样性较低的区域和 *O. rufipogon* 以及 *O. nivara* 的关系。

综上所述,基因组范围内对水稻进化历史研究同样可以证明水稻的基因组背景起源于不同的野生稻,但仍没有清晰地解释基因组中和驯化相关的区域如何起源。为解释水稻复杂的驯化历史,科学家提出了不同的假说和模型,但核心都离不开驯化基因的起源与扩散机制^[3,8,13]。Sang 等^[3] 提出 2 个理论模型,第一种模型认为驯化基因是单次起源的,也被称

为滚雪球模型。根据这个模型,驯化从一个较小的野生群体开始,并经历了较长的时间,在早期的栽培稻中,一些控制驯化性状的等位基因就已经被固定。随后,这些已经拥有驯化性状的早期栽培稻扩散到亚洲的各个区域,并和当地的野生稻 *O. nivara* 和 *O. rufipogon* 进行杂交。为适应当地的自然条件和气候,含有当地野生稻背景的栽培稻可能被选择而保存下来,这样就可能产生一些基因组背景不同,但控制驯化性状的等位基因完全相同的品种。第二种模型认为,驯化基因是多次起源的,水稻的驯化从不同的野生稻中开始。在早期不同的栽培品种中,控制相同性状的等位基因可能不同,但在它们之间不断的杂交过程中,控制驯化性状的等位基因进行不断的组合,最终产生基因组背景不同但控制驯化性状的等位基因一致的现代栽培品种。根据这 2 个模型,研究水稻起源和驯化历史的关键是研究驯化基因的起源和扩散的过程,弄清驯化基因起源的次数和渐渗的方向,对准确地推测水稻的起源和驯化历史至关重要。

因此,研究水稻及其野生祖先在基因组水平上的渐渗模式、确定驯化基因的起源和渐渗方向是理清水稻驯化历史这一谜团的关键。水稻作为重要的粮食作物和模式植物,2 个亚种都已有全基因组序列^[17,56],为在水稻及野生祖先种开展全基因组重测序以及在基因组范围内研究二者之间的杂交渐渗打下了良好的基础。在水稻中利用基因组数据开展杂交和渐渗的研究还很少,分析方法也比较初步。McNally 等^[57] 利用重测序的 microarray 数据得到 160000 个 SNP,利用这些 SNP 研究 20 个本地品种和现代品种之间的渐渗模式,发现一些控制重要农艺性状的染色体区域可以从一个品种渐渗到另一个品种,指出可以利用从一个品种渐渗到另一个品种的染色体片段研究水稻的育种历史。Zhao^[58] 对 *O. sativa* 品种群之间的渐渗模式进行研究,发现大部分水稻样本都包含一定程度的混杂成分,且由于人工选择的作用,群体内的许多个体之间都有相同的渐渗片段,控制直链淀粉含量的基因以及和谷粒长度有关的基因就位于这些基因片段中。这 2 个研究都是针对栽培稻品种群进行渐渗模式的研究,只考虑了人工选择作用对基因渐渗的驱动,并没有研究在自然选择作用下渐渗的强度和模式,故不能很好地推测水稻的驯化历史。

迄今,很多研究都利用分子工具分析物种间的杂交和渐渗,期望用覆盖度高、能在染色体上均匀分布的分子标记来准确地鉴定染色体上的渐渗区域。然而,除了研究背景很好的模式生物,其他物种很难找到这样的分子标记^[59]。二代测序技术能够获得大量的核苷酸序列数据,为基因组水平研究植物间的杂交和渐渗提供了充足并且准确的数据^[60]。目前,不少利用二代测序数据研究不同群体之间杂交和渐渗的软件和方法已经成型。主成分分析(PCA)、Admixture、Structure 等软件可以用来检测个体的混杂程度^[61-63]; TreeMix、MixMapper 等软件可以用来描述有渐渗的群体的谱系关系以及这些群体之间的渐渗历史^[64,65]。Patterson 等^[66] 于 2012 年发布包含 3-population test、D-statistics、F₄ ratio estimation、admixture

graph fitting 及 rolloff 5 种方法在内的软件包 Admixtools, 可以用来研究渐渗群体的历史。在人类进化研究领域, 关于现代人的起源是一个长期存在争论的问题。为解决这一问题, 不同的研究者构建了不同的参数或者公式, 可以很好地检测现代人群中祖先混杂的信号^[67-69]。由于人类基因组计划完成较早, 研究也比较深入, 因此, 在人类研究中开发的渐渗方法, 也逐渐应用在别的模式生物中。例如, 应用基于 HMM 模型的比较基因组方法, 检测小鼠 7 号染色体的渐渗情况^[70]。因此, 利用大样本、大规模的基因组数据, 结合近期发表的研究方法, 研究水稻中驯化基因的起源次数和渐渗方向, 是研究水稻起源和驯化历史的发展方向之一。

4 展望

水稻及其野生祖先复杂的群体结构导致水稻的驯化历史迄今还不清楚。而栽培稻群体间的渐渗以及栽培稻和野生祖先之间, 甚至和稻属其他种之间的基因流是导致水稻驯化历史研究不清的关键原因之一。因此, 准确地描述水稻及其野生祖先之间的渐渗模式, 发现一些处于渐渗区域内控制农艺性状的基因进而分析它们的起源, 不仅能够为水稻驯化历史的研究提供证据, 也有助于水稻的遗传改良。伴随二代测序的兴起, 加上水稻作为模式物种, 其基因组序列已经被完全测序并具备高质量的注释信息, 使得在全基因组水平大规模研究水稻驯化基因的起源和扩散成为可能。利用最近开发的基因组渐渗分析方法, 水稻及其野生祖先的渐渗模式将能够被准确地揭示, 从而解开水稻起源与驯化的谜题。

参考文献 (References)

- [1] Evolution D J. Consequences and future of plant and animal domestication [J]. *Nature*, 2002, 418(6898): 700-707.
- [2] Godfray H C J, Beddington J R, Crute I R, et al. Food security: The challenge of feeding 9 billion people[J]. *Science*, 2010, 327(5967): 812-818.
- [3] Sang T, Ge S. The puzzle of rice domestication[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2007, 49(6): 760-768.
- [4] Sang T, Ge S. Genetics and phylogenetics of rice domestication[J]. *Current Opinion in Genetics & Development*, 2007, 17(6): 533-538.
- [5] Konishi S, Ebana K, Izawa T. Inference of the *japonica* rice domestication process from the distribution of six functional nucleotide polymorphisms of domestication-related genes in various landraces and modern cultivars[J]. *Plant & Cell Physiology*, 2008, 49(9): 1283-1293.
- [6] Tang H, Sezen U, Paterson A H. Domestication and plant genomes[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2010, 13(2): 160-166.
- [7] Khush G S. Origin, dispersal, cultivation and variation of rice[J]. *Plant Molecular Biology*, 1997, 35(1-2): 25-34.
- [8] Kovach M J, Sweeney M T, McCouch S R. New insights into the history of rice domestication[J]. *Trends in Genetics*, 2007, 23(11): 578-587.
- [9] Ge S, Sang T, Lu B R, et al. Phylogeny of rice genomes with emphasis on origins of allotetraploid species[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1999, 96(25): 14400-14405.
- [10] Vaughan D A, Morishima H, Kadowaki K. Diversity in the *Oryza* genus [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2003, 6(2): 139-146.
- [11] Wang Y P, Bounphanousay C, Kanyavong K, et al. Population structural analysis of an *in-situ* conservation site for wild rice in Laos[J]. *Genes & Genetic Systems*, 2012, 87(5): 311-322.
- [12] Grillo M A, Li C, Fowlkes A M, et al. Genetic architecture for the adaptive origin of annual wild rice, *Oryza nivara*[J]. *Evolution*, 2009, 63(4): 870-883.
- [13] Vaughan D A, Lu B R, Tomooka N. The evolving story of rice evolution[J]. *Plant Science*, 2008, 174(4): 394-408.
- [14] Glaszmann J. Isozymes and classification of Asian rice varieties[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1987, 74(1): 21-30.
- [15] Oka H. Phylogenetic differentiation of the cultivated rice plant. I: Variation of various characters and character combinations among rice varieties[J]. *Japanese Journal of Breeding*, 1953, 3(2): 33-43.
- [16] Zhang Q, Maroof M A S, Lu T Y, et al. Genetic diversity and differentiation of indica and *japonica* rice detected by RFLP analysis [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1992, 83(4): 495-499.
- [17] Sequencing Project International Rice G. The map-based sequence of the rice genome[J]. *Nature*, 2005, 436(7052): 793-800.
- [18] Garris A J, Tai T H, Coburn J, et al. Genetic structure and diversity in *Oryza sativa* L.[J]. *Genetics*, 2005, 169(3): 1631-1638.
- [19] Mizuta Y, Harushima Y, Kurata N. Rice pollen hybrid incompatibility caused by reciprocal gene loss of duplicated genes[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2010, 107(47): 20417-20422.
- [20] Ouyang Y, Liu Y G, Zhang Q. Hybrid sterility in plant: Stories from rice[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2010, 13(2): 186-192.
- [21] Yang J, Zhao X, Cheng K, et al. A killer-protector system regulates both hybrid sterility and segregation distortion in rice[J]. *Science*, 2012, 337(6100): 1336-1340.
- [22] Zhao Z J. The Middle Yangtze region in China is one place where rice was domesticated: Phytolith evidence from the Diaotonghuan Cave, Northern Jiangxi[J]. *Antiquity*, 1998, 72(278): 885-297.
- [23] Jiang L, Liu L. New evidence for the origins of sedentism and rice domestication in the Lower Yangzi River, China[L]. *Antiquity*, 2006, 80(308): 355-361.
- [24] Zhao Z, Zhang J. The report of flotation work at the Jiahu site[J]. *Kaogu (Archaeology)*, 2009, 8: 84-93.
- [25] Ellis J R, Pashley C H, Burke J M, et al. High genetic diversity in a rare and endangered sunflower as compared to a common congener[J]. *Molecular Ecology*, 2006, 15(9): 2345-2355.
- [26] Fuller D Q, Qin L, Zheng Y, et al. The domestication process and domestication rate in rice: Spikelet bases from the Lower Yangtze[J]. *Science*, 2009, 323(5921): 1607-1610.
- [27] Gross B L, Zhao Z. Archaeological and genetic insights into the origins of domesticated rice[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2014, 111(17): 6190-6197.
- [28] Fuller D Q, Allaby R G, Stevens C. Domestication as innovation: the entanglement of techniques, technology and chance in the domestication of cereal crops[J]. *World Archaeology*, 2010, 42(1): 13-28.
- [29] Fuller D Q. Agricultural origins and frontiers in south Asia: A working synthesis[J]. *Journal of World Prehistory*, 2006, 20(1): 1-86.
- [30] Fuller D Q. Finding plant domestication in the Indian subcontinent[J]. *Current Anthropology*, 2011, 52(S4): S347-S362.
- [31] Lu B R, Zheng K L, Qian H R, et al. Genetic differentiation of wild relatives of rice as assessed by RFLP analysis[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2002, 106(1): 101-106.
- [32] Gao L Z, Innan H. Nonindependent domestication of the two rice

- subspecies, *Oryza sativa* ssp. *indica* and ssp. *japonica*, demonstrated by multilocus microsatellites[J]. *Genetics*, 2008, 179(2): 965–976.
- [33] Zhu Q, Ge S. Phylogenetic relationships among A-genome species of the genus *Oryza* revealed by intron sequences of four nuclear genes[J]. *New Phytologist*, 2005, 167(1): 249–265.
- [34] Kawakami S-I, Ebana K, Nishikawa T, et al. Genetic variation in the chloroplast genome suggests multiple domestication of cultivated Asian rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Genome*, 2007, 50(2): 180–187.
- [35] Wang Z Y, Second G, Tanksley S D. Polymorphism and phylogenetic relationships among species in the genus *Oryza* as determined by analysis of nuclear RFLPs[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1992, 83(5): 565–581.
- [36] Zhao X, Yang L, Zheng Y, et al. Subspecies-specific intron length polymorphism markers reveal clear genetic differentiation in common wild rice (*Oryza rufipogon* L.) in relation to the domestication of cultivated rice (*O. sativa* L.)[J]. *Journal of Genetics and Genomics*, 2009, 36(7): 435–442.
- [37] Xu X, Liu X, Ge S, et al. Resequencing 50 accessions of cultivated and wild rice yields markers for identifying agronomically important genes[J]. *Nature Biotechnology*, 2012, 30(1): 105–111.
- [38] Sun Q, Wang K, Yoshimura A, et al. Genetic differentiation for nuclear, mitochondrial and chloroplast genomes in common wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.) and cultivated rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2002, 104(8): 1335–1345.
- [39] Ma J, Bennetzen J L. Rapid recent growth and divergence of rice nuclear genomes[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2004, 101(34): 12404–12410.
- [40] Vitte C, Ishii T, Lamy F, et al. Genomic paleontology provides evidence for two distinct origins of Asian rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Molecular Genetics and Genomics*, 2004, 272(5): 504–511.
- [41] Londo J P, Chiang Y C, Hung K H, et al. Phylogeography of Asian wild rice, *Oryza rufipogon*, reveals multiple independent domestications of cultivated rice, *Oryza sativa*[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2006, 103(25): 9578–9583.
- [42] Wei X, Qiao W H, Chen Y T, et al. Domestication and geographic origin of *Oryza sativa* in China: Insights from multilocus analysis of nucleotide variation of *O. sativa* and *O. rufipogon*[J]. *Molecular Ecology*, 2012, 21(20): 5073–5087.
- [43] Li C, Zhou A, Sang T. Rice domestication by reducing shattering[J]. *Science*, 2006, 311(5769): 1936–1939.
- [44] Sweeney M T, Thomson M J, Cho Y G, et al. Global dissemination of a single mutation conferring white pericarp in rice[J]. *PLoS Genetics*, 2007, 3(8): e133.
- [45] Jin J, Huang W, Gao J P, et al. Genetic control of rice plant architecture under domestication[J]. *Nature Genetics*, 2008, 40(11): 1365–1369.
- [46] Tan L, Li X, Liu F, et al. Control of a key transition from prostrate to erect growth in rice domestication[J]. *Nature Genetics*, 2008, 40(11): 1360–1364.
- [47] Izawa T, Konishi S, Shomura A, et al. DNA changes tell us about rice domestication[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2009, 12(2): 185–192.
- [48] Sweeney M, McCouch S. The complex history of the domestication of rice[J]. *Annals of Botany*, 2007, 100(5): 951–957.
- [49] Yang C C, Kawahara Y, Mizuno H, et al. Independent domestication of Asian rice followed by gene flow from *japonica* to *indica*[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2012, 29(5): 1471–1479.
- [50] He Z, Zhai W, Wen H, et al. Two evolutionary histories in the genome of rice: The roles of domestication genes[J]. *PLoS Genetics*, 2011, 7(6): e1002100.
- [51] Huang X, Lu T, Han B. Resequencing rice genomes: An emerging new era of rice genomics[J]. *Trends in Genetics*, 2013, 29(4): 225–232.
- [52] Molina J, Sikora M, Garud N, et al. Molecular evidence for a single evolutionary origin of domesticated rice[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2011, 108(20): 8351–8356.
- [53] Ge S, Sang T. Inappropriate model rejects independent domestications of *indica* and *japonica* rice[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2011, 108(39): e755.
- [54] Huang P, Molina J, Flowers J M, et al. Phylogeography of Asian wild rice, *Oryza rufipogon*: A genome-wide view[J]. *Molecular Ecology*, 2012, 21(18): 4593–4604.
- [55] Huang X, Kurata N, Wei X, et al. A map of rice genome variation reveals the origin of cultivated rice[J]. *Nature*, 2012, 490(7421): 497–501.
- [56] Yu J, Hu S, Wang J, et al. A draft sequence of the rice genome (*Oryza sativa* L. ssp. *indica*) [J]. *Science*, 2002, 296(5565): 79–92.
- [57] McNally K L, Childs K L, Bohnert R, et al. Genomewide SNP variation reveals relationships among landraces and modern varieties of rice[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2009, 106(30): 12273–12278.
- [58] Zhao K, Wright M, Kimball J, et al. Genomic diversity and introgression in *O. sativa* reveal the impact of domestication and breeding on the rice genome[J]. *PLoS One*, 2010, 5(5): e10780.
- [59] Twyford A D, Ennos R A. Next-generation hybridization and introgression[J]. *Heredity*, 2012, 108(3): 179–189.
- [60] Metzker M L. Sequencing technologies—The next generation[J]. *Nature Reviews Genetics*, 2010, 11(1): 31–46.
- [61] Patterson N, Price A L, Reich D. Population structure and eigenanalysis [J]. *PLoS Genetics*, 2006, 2(12): e190.
- [62] Falush D, Stephens M, Pritchard J K. Inference of population structure using multilocus genotype data: Linked loci and correlated allele frequencies[J]. *Genetics*, 2003, 164(4): 1567–1587.
- [63] Alexander D H, Novembre J, Lange K. Fast model-based estimation of ancestry in unrelated individuals[J]. *Genome Research*, 2009, 19(9): 1655–1664.
- [64] Pickrell J K, Pritchard J K. Inference of population splits and mixtures from genome-wide allele frequency data[J]. *PLoS Genetics*, 2012, 8(11): e1002967.
- [65] Lipson M, Loh P R, Patterson N, et al. Reconstructing Austronesian population history in Island Southeast Asia[J]. *Nature Communications*, 2014, 5: 4689.
- [66] Patterson N J, Moorjani P, Luo Y, et al. Ancient admixture in human history[J]. *Genetics*, 2012, 192: 1065–1093.
- [67] Sankararaman S, Mallick S, Dannemann M, et al. The genomic landscape of Neanderthal ancestry in present-day humans[J]. *Nature*, 2014, 507(7492): 354–357.
- [68] Plagnol V, Wall J D. Possible ancestral structure in human populations [J]. *PLoS Genetics*, 2006, 2(7): e105.
- [69] Vernot B, Akey J M. Resurrecting surviving neandertal lineages from modern human genomes[J]. *Science*, 2014, 343(6174): 1017–1021.
- [70] Liu K J, Dai J, Truong K, et al. An HMM-based comparative genomic framework for detecting introgression in eukaryotes[J]. *PLOS Computational Biology*, 2014, 10(6): e1003649.

(责任编辑 王媛媛)