



四倍体野生稻快速驯化：启动人类新农业文明

谭禄宾^{1,3}, 孙传清^{2,3*}

¹中国农业大学农业生物技术国家重点实验室, 北京 100193; ²中国农业大学植物生理学与生物化学国家重点实验室, 北京 100193; ³中国农业大学农学院, 北京 100193

摘要 通过人工选择优良遗传变异, 将野生植物驯化为栽培作物, 以满足人类对食物的需求, 是人类发展历史中的重要事件, 推动了人类文明的持续发展。随着世界人口持续增加, 耕地面积不断减少, 灾害性天气频发, 全球粮食安全问题日趋严峻。基于作物驯化的分子机理及重要农艺性状的遗传基础, 结合高通量基因组测序和高效基因组编辑技术, 从头驯化野生植物, 创造新型作物, 将是应对这一挑战的有效策略之一。近日, 中国科学院遗传与发育生物学研究所李家洋团队联合国内外多家单位, 通过组装异源四倍体高秆野生稻(*Oryza alta*)基因组, 优化遗传转化体系, 利用基因组编辑技术, 使其落粒性、芒性、株型、籽粒大小及抽穗期等决定作物驯化成功与否的重要性状发生改变, 成功实现了异源四倍体高秆野生稻的从定向驯化。该突破性研究成果证明了通过从头驯化将异源四倍体野生稻培育成未来的主粮作物, 是确保粮食安全的可行策略, 同时也为从头驯化野生和半野生植物、创制新型作物提供了重要参考。

关键词 野生稻, 异源四倍体, 基因组, 基因组编辑, 从头驯化

谭禄宾, 孙传清 (2021). 四倍体野生稻快速驯化: 启动人类新农业文明. 植物学报 56, 134–137.

大约在1万年前, 新石器时代的古人类开始驯化野生植物, 以满足当时人类社会对粮食的需求。大约在4 000年前, 人类就已经完成了主要作物的驯化。与此同时, 人类社会也完成了由采集渔猎型向农业型转变(Doebley et al., 2006)。由此可见, 作物驯化在推动人类文明的发展中发挥了至关重要的作用。我国是粟(谷子(*Setaria italica*))、黍(稷(*Panicum miliaecum*))、水稻(*Oryza sativa*)、荞麦(*Fagopyrum esculentum*)及大豆(*Glycine max*)等多种作物的起源地, 农耕历史悠久, 形成了灿烂的中华农业文明。

将野生植物驯化为人类赖以生存的栽培作物, 需要使其发生一系列形态性状和生理特性的改变。例如, 由普通野生稻(*O. rufipogon*)驯化成为栽培稻, 不仅在株型、穗型、落粒性、芒性和丰产性上发生改变, 而且其光周期反应及适应性也发生重要改变, 即由普通野生稻的匍匐生长、散穗、极易落粒、长芒、低产、抽穗期晚和适应性窄, 转变为栽培稻的直立生长、紧穗、不易落粒、短芒或无芒、高产、抽穗提前和适应

性广。这些性状的改变经历了漫长的历史进程, 利用现代生物技术, 模仿驯化过程, 既有望快速培育现代栽培品种, 又可获得基因库中未发现和利用的新基因与优异特性(Chen et al., 2021)。

随着世界人口持续增加, 耕地面积不断减少, 加之灾害性天气频发, 粮食生产仍难以满足日益增长的需求。预计到2050年粮食单产需要提高50%才能满足全球粮食需求。常规育种技术为保障粮食安全做出了巨大贡献, 但是, 目前的技术推动产量增加的速度难以满足未来快速增长的粮食需求。面对这一严峻挑战, 无论育种家还是植物学家都在积极探索改良现有作物以及开发新作物的途径和方法, 以破解全球粮食安全问题(Tian et al., 2021; Yu and Li, 2021)。

多倍体植物由于基因组多倍化, 与二倍体植物相比, 在生物量、耐逆性、抗病虫性和适应性等方面均具有优势, 多倍化是作物驯化与改良的重要方向(Fang and Morrell, 2016)。现存植物中有超过70%的物种以多倍体形式存在, 小麦(*Triticum aestivum*)、油

收稿日期: 2021-01-27; 接受日期: 2021-02-01

基金项目: 国家自然科学基金(No.31830065)

* 通讯作者。E-mail: suncq@cau.edu.cn

菜(*Brassica campestris*)及花生(*Arachis hypogaea*)是典型的异源多倍体作物,甘薯(*Ipomoea batatas*)和马铃薯(*Solanum tuberosum*)是同源多倍体作物。世界三大粮食作物之一的水稻为二倍体,但是稻属还包含约25个野生种,其中有5类异源四倍体,分别为BBCC、CCDD、HHJJ、HHKK和JJKK基因组(Wing et al., 2018)。通过快速驯化技术,将水稻的多倍体近缘种进行定向驯化,创制出新型多倍体水稻是值得探索的课题。

近日,中国科学院遗传与发育生物学研究所李家洋团队联合国内外多家单位,成功实现了从头驯化异源四倍体野生稻(Yu et al., 2021)。该团队首先选择3种来源于美洲的异源四倍体CCDD基因组野生稻,包括高秆野生稻(*O. alta*)、重颖野生稻(*O. grandiglumis*)和阔叶野生稻(*O. latifolia*),开展遗传转化效率评价,仅发现1份高秆野生稻具有较好的愈伤组织诱导和再生能力,并将其命名为PPR1 (polyploid rice 1)。高秆野生稻植株高大(>2.7 m),叶片宽大(>5 cm),稻穗长(>48 cm),着粒稀,籽粒小(千粒重约为8.79 g),籽粒上具长芒,耐逆且抗病虫能力较强(图1)。为实现高效的基因组编辑,他们进一步优化遗传转化系统,将PPR1的转化效率和再生率分别提高到约80%和40%,为利用基因编辑技术开展高秆野生稻的从头驯化奠定了基础。

李家洋团队综合利用多种高通量基因组测序技术,成功组装了PPR1的基因组序列,总长度约为894.6 Mb,全基因组注释蛋白编码基因99 312个。通过BAC末端序列比对,将24条染色体划分为Ct和Dt两个亚基因组,分别包含52 861和46 388个蛋白质编码基因。通过与栽培稻AA基因组比较,发现高秆野生稻基因组携带更多抗性相关基因。同时他们还发现,高秆野生稻基因组比亚洲栽培稻及其野生近缘种具有更高的遗传多样性,携带大量未在栽培稻中利用的基因资源。

为了利用基因组编辑技术实现对PPR1的快速驯化,李家洋团队首先基于PPR1基因组信息,分析了10个已知亚洲栽培稻驯化相关基因在高秆野生稻基因组中的同源基因,发现落粒性基因*qSH1*、芒性基因*An-1*和*LABA1/An-2*、壳色基因*Bh4*、种皮颜色基因*Rc*、穗型基因*OsLG1*以及粒型基因*GW5*七个基因序

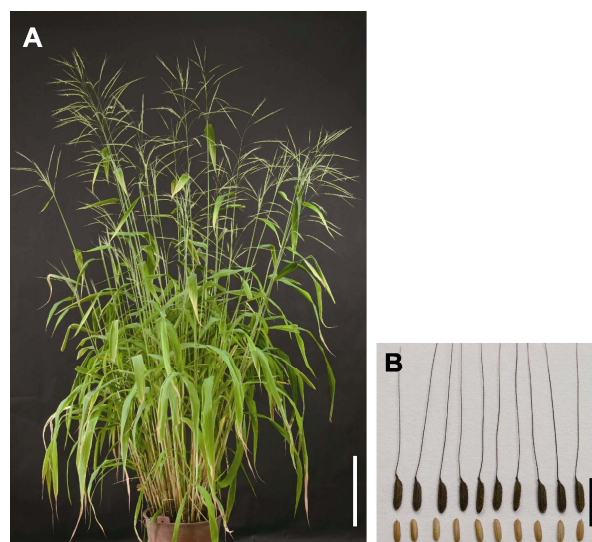


图1 异源四倍体高秆野生稻的植株和种子(图片由范芝兰提供)

(A) 高秆野生稻植株(bar=30 cm); (B) 高秆野生稻种子(bar=1 cm)

Figure 1 The plant and seeds of wild allotetraploid rice *Oryza alta* (These pictures were provided by Zhilan Fan)

(A) The plant of *O. alta* (bar=30 cm); (B) The seeds of *O. alta* (bar=1 cm)

列在高秆野生稻与亚洲栽培稻中具有较高的一致性,未发现株型驯化基因*PROG1*的同源基因,控制落粒性基因*Sh4*和芒性基因*GAD1/RAE2*在高秆野生稻基因组中发生了亚基因组间易位,*OaSh4*基因编码区发生了截短变异。基于以上信息,利用CRISPR/Cas9基因组编辑技术,李家洋团队对高秆野生稻中CC和DD基因组落粒性基因*qSH1*和芒性基因*An-1*进行编辑,并达到了改变离层发育和缩短芒长的效果(图2)。由于落粒性减弱或丧失使其容易收获是作物驯化初步成功的标志之一,因此,这一研究成果为异源四倍体野生稻的快速驯化奠定了重要基础。

该团队进一步分析了113个在亚洲栽培稻中控制重要农艺性状的基因在PPR1中的同源基因,发现控制不同性状的基因在亚洲栽培稻与PPR1之间相似性水平存在差异,其中育性和生物胁迫抗性相关基因的相似性非常低(<40%),而非生物胁迫抗性相关基因的相似性较高。需要指出的是,绝大多数与产量、品质和养分利用相关的基因在二者间均较为保守。该团队通过编辑绿色革命基因*sd1*和粒型基因*GS3*,获得了株高降低、籽粒变大的异源四倍体材料,证明了二

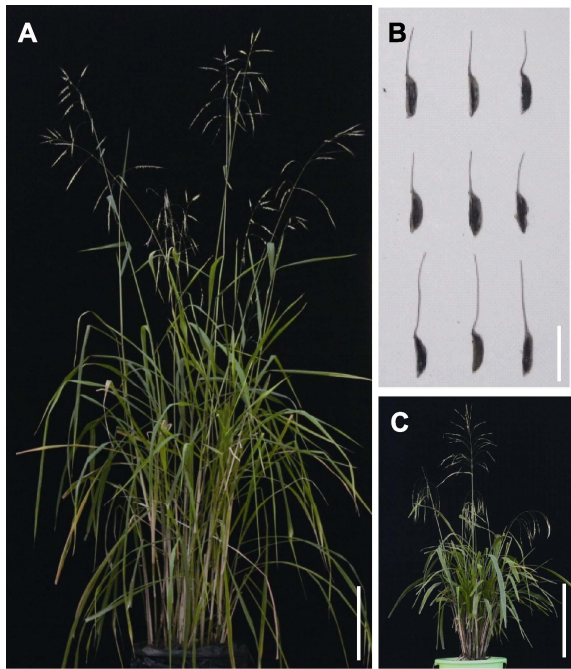


图2 异源四倍体高秆野生稻(PPR1)及其基因编辑材料(图片由余泓提供)

(A) PPR1 植株 (bar=30 cm); **(B)** 对 PPR1 *OaAn1-CC* 和 *OaAn1-DD* 基因进行编辑, 可缩短芒长(部分籽粒) (bar=1 cm); **(C)** 对 PPR1 *OaSD1-CC* 和 *OaSD1-DD* 基因进行编辑, 可降低株高, 改良株型 (bar=30 cm)

Figure 2 The wild allotetraploid rice polyploid rice 1 (PPR1) and the corresponding gene-edited lines (These pictures were provided by Hong Yu)

(A) The plant of PPR1 (bar=30 cm); **(B)** The gene-edited line with the mutations of both *OaAn1-CC* and *OaAn1-DD* showing shortened awns (part of the grains) (bar=1 cm); **(C)** The gene-edited line with the mutations of both *OaSD1-CC* and *OaSD1-DD* showing a significant decrease of plant height and an improved plant architecture (bar=30 cm)

倍体水稻的遗传信息可直接应用于四倍体野生稻的改良(图2)。由于高秆野生稻为直立生长, 驯化时不需要经历从匍匐到直立生长的转变, 株高降低使其不易倒伏, 籽粒变大使产量提高。株高降低和籽粒变大对高秆野生稻快速驯化意义重大, 为其能够成为栽培作物奠定了重要基础。

IPA1 (*Ideal Plant Architecture 1*) 是新的绿色革命基因之一, 该基因 *OsmiR156* 识别位点发生点突变可改变基因的表达水平, 增加茎秆粗度, 增强抗倒伏性, 增大稻穗, 进而显著提高产量 (Jiao et al., 2010)。李家洋团队发现高秆野生稻中 *OamiR156-DD* 与 *OsmiR156* 一致, 且与 *OaIPA1-DD* 识别位点匹配,

而 *OamiR156-CC* 虽然存在单碱基变异, 但与 *OaIPA1-CC* 识别位点匹配。因此, 该团队通过单碱基编辑器获得了1个 *OaIPA1-DD* *microRNA* 识别位点存在点突变但 *OaIPA1-CC* 序列未发生变异的突变体 *ipa1^{CR}-1*。该突变体 *OaIPA1-DD* 基因的表达量提高了约10倍, 而 *OaIPA1-CC* 基因的表达未发生改变, 其茎秆粗度较 PPR1 显著增加, 表明单碱基替换编辑器可扩展 PPR1 的基因改良策略。茎秆变粗不仅使其抗倒性增强, 还具有增产潜力。

由于 PPR1 来源于南美洲热带地区, 具有很强的长日照敏感性, 在高纬度地区难以正常抽穗结实。该团队尝试利用多重基因组编辑技术同时编辑抽穗期基因 *OaGhd7-CC*、*OaGhd7-DD*、*OaDTH7-CC* 和 *OaDTH7-DD*, 获得上述4个基因均发生变异的株系, 其生育期显著缩短, 在北京种植能正常结实。生育期变短对高秆野生稻的再驯化十分重要, 通过生育期变短, 在更多的生态区能够正常抽穗成熟, 适应范围扩大, 才能真正成为新型的栽培作物。该团队还开发了可以利用1个载体同时编辑8或16个基因的高效多重基因组编辑系统, 为快速驯化野生植物提供了重要技术基础。

据统计, 地球现存植物40多万种, 仅少量植物被驯化, 而作为人类主要食物来源的作物也不过十几种 (Fernie and Yan, 2019)。李家洋团队这一突破性成果不仅充分证明了通过快速从头驯化, 将异源四倍体野生稻培育成为未来的主粮作物以确保粮食安全是行之有效的策略, 而且为利用现有作物驯化分子机理及重要农艺性状遗传基础进行知识驱动的头驯化野生和半野生植物, 最终创制满足人类未来需求的新型作物提供了重要参考。

致谢 承蒙广东省农业科学院水稻研究所范芝兰研究员和中国科学院遗传与发育生物学研究所余泓副研究员提供图片, 在此表示诚挚的谢意。

参考文献

- Chen QY, Li WY, Tan LB, Tian F (2021). Harnessing knowledge from maize and rice domestication for new crop breeding. *Mol Plant* **14**, 9–26.
- Doebley JF, Gaut BS, Smith BD (2006). The molecular genetics of crop domestication. *Cell* **127**, 1309–1321.

- Fang Z, Morrell PL** (2016). Domestication: polyploidy boosts domestication. *Nat Plants* **2**, 16116.
- Fernie AR, Yan JB** (2019). *De novo* domestication: an alternative route toward new crops for the future. *Mol Plant* **12**, 615–631.
- Jiao Y, Wang Y, Xue D, Wang J, Yan M, Liu G, Dong G, Zeng D, Lu Z, Zhu X, Qian Q, Li J** (2010). Regulation of *OsSPL14* by *OsmiR156* defines ideal plant architecture in rice. *Nat Genet* **42**, 541–544.
- Tian ZX, Wang JW, Li JY, Han B** (2021). Designing future crops: challenges and strategies for sustainable agriculture. *Plant J* doi: 10.1111/tpj.15107.
- Wing RA, Purugganan MD, Zhang QF** (2018). The rice genome revolution: from an ancient grain to Green Super Rice. *Nat Rev Genet* **19**, 505–517.
- Yu H, Li JY** (2021). Short and long term challenges in crop breeding. *Natl Sci Rev* doi: 10.1093/nsr/nwab002.
- Yu H, Lin T, Meng X, Du H, Zhang J, Liu G, Chen M, Jing Y, Kou L, Li X, Gao Q, Liang Y, Liu X, Fan Z, Liang Y, Chen Z, Chen M, Tian Z, Wang Y, Chu C, Zuo J, Wan J, Qian Q, Han B, Zuccolo A, Wing RA, Gao C, Liang C, Li J** (2021). A route to *de novo* domestication of wild allotetraploid rice. *Cell* doi: 10.1016/j.cell.2021.01.013.

Rapid Domestication of Wild Allotetraploid Rice: Starting a New Era of Human Agricultural Civilization

Lubin Tan^{1,3}, Chuanqing Sun^{2,3*}

¹State Key Laboratory of Agrobiotechnology, China Agricultural University, Beijing 100193, China; ²State Key Laboratory of Plant Physiology and Biochemistry, China Agricultural University, Beijing 100193, China; ³College of Agronomy and Biotechnology, China Agricultural University, Beijing 100193, China

Abstract It is an important event in the human history to domesticate wild plants into cultivated crops through selection of favorable genetic variations. Domesticated crops provide food to meet human needs and thereby promote the sustainable development of human civilization. At present, the global food security is becoming a serious challenge owing to the booming human population, the decrease of arable land, and the frequent occurrence of extreme weather. Based on the understanding of molecular mechanism underlying the domestication and important agronomic traits in crops, *de novo* domesticating wild plants into new crops, an approach combined with high-throughput genome sequencing and genome editing technology, will be one of effective strategies to face this challenge. Recently a team led by Prof. Jiayang Li in Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences, successfully *de novo* domesticated wild allotetraploid rice by optimizing the genetic transformation system, *de novo* assembling the wild allotetraploid rice (*Oryza alta*) genome, and editing several genes that control key domestication-related and agronomical traits, including seed shattering, awn, plant architecture, seed size, and heading date. This is a breakthrough study that not only demonstrated the possibility of rapid *de novo* domestication of wild allotetraploid rice into a staple cereal to strength global food security, but also provided new insights into the utilization of new ideocrops originating from *de novo* domestication of wild or semi-wild plants in the future.

Key words wild rice, allotetraploid, genome, genome editing, *de novo* domestication

Tan LB, Sun CQ (2021). Rapid domestication of wild allotetraploid rice: starting a new era of human agricultural civilization. *Chin Bull Bot* **56**, 134–137.

* Author for correspondence. E-mail: suncq@cau.edu.cn

(责任编辑: 白羽红)