

· 热点评述 ·

是金子无论在何处都发光：玉米和水稻驯化中的趋同选择

余泓^{1,2}, 李家洋^{1,2*}

¹中国科学院种子创新研究院, 遗传与发育生物学研究所, 植物基因组学国家重点实验室,
国家植物基因研究中心, 北京 100101; ²中国科学院大学, 北京 100049

摘要 野生植物的驯化是人类定居与文明起源奠定了重要基础。在世界范围内不同地区生活的古人类分别对当地不同的野生植物进行了驯化, 而经过驯化的作物常常表现出相似的驯化综合性状。在基因组层面上对趋同选择规律的解析, 可为作物育种提供重要信息与遗传资源。近日, 中国农业大学杨小红/李建生和华中农业大学严建兵领衔的团队从单基因和全基因组2个层次系统解析了玉米(*Zea mays*)和水稻(*Oryza sativa*)趋同选择的遗传基础, 发现玉米*KRN2*与水稻*OsKRN2*受到了趋同选择, 并通过相似的途径调控玉米与水稻的粒数与产量。此外, 他们还发现玉米与水稻在全基因组范围内存在大量趋同选择同源基因对(gene pair), 这些基因在淀粉代谢、糖及辅酶合成等途径特异富集。该研究不仅克隆了在玉米与水稻中均具有重要育种价值的趋同选择同源基因对*KRN2/OsKRN2*, 而且在全基因组水平上揭示了玉米与水稻趋同选择的规律, 为进一步解析驯化综合性状形成的分子机理及其在育种中的应用奠定了重要理论基础。

关键词 趋同选择, 驯化, 水稻, 玉米, 穗粒数

余泓, 李家洋 (2022). 是金子无论在何处都发光: 玉米和水稻驯化中的趋同选择. 植物学报 57, 1–4.

约1万年前, 新石器时代古人类开始对野生动植物进行驯化, 使得人类祖先的生活方式发生了由狩猎采集向农耕养殖的转变, 亦被认为是人类文明起源的里程碑事件(Meyer and Purugganan, 2013)。在全球文明的起始阶段, 驯化事件在世界范围内的多个地点均有发生, 如中东和新月沃土、中国、中美洲、安第斯山脉、大洋洲附近、撒哈拉以南的非洲及北美东部, 各地古人类分别对当地的不同野生植物进行了驯化。据统计, 约有2 500个物种受到过驯化, 而大约有250个物种被认为进行了完全驯化(Meyer and Purugganan, 2013)。在这些驯化的植物中, 水稻(*Oryza sativa*)、小麦(*Triticum aestivum*)和玉米(*Zea mays*)等谷物类成为世界主粮作物, 为全球人类提供了50%以上的能量。在作物的驯化过程中, 虽然进行驯化的物种、地点和人类文明并不相同, 但研究发现, 人类有意识或无意地对不同作物的许多性状进行了趋同选择(convergent selection), 产生了被称为“驯化综合症”的形态生理方面的显著变化, 如顶端优势的

增强、株型直立紧凑、落粒性丧失、休眠性降低、开花时间趋于一致以及种子颜色的改变(Doebley et al., 2006; Olsen and Wendel, 2013)。

不同作物驯化过程中, 虽然在农艺性状上表现出部分相同的变化趋势, 但在基因组和分子层面上是否具有一般性规律? 早期, 科学家利用分子标记发现水稻、玉米和高粱(*Sorghum bicolor*)中控制大籽粒、落粒性丧失和开花适应性等驯化综合性状的数量性状位点(quantitative trait locus, QTL)具有共线性, 暗示其在独立驯化过程中经历了趋同选择(Paterson et al., 1995)。在基因层面上, 前期研究已发现, 不同作物的驯化中存在一些受到趋同选择的关键同源基因。例如, 在高粱、水稻和玉米中控制落粒性的*Sh1* (Lin et al., 2012), 在玉米和水稻中控制籽粒灌浆的*Sweet4* (Sosso et al., 2015), 在大豆(*Glycine max*)和水稻中控制种子休眠的*G*基因(Wang et al., 2018), 它们不仅在不同作物的独立驯化过程中发挥关键作用, 而且受到趋同选择。虽然单个基因上的趋同选择

收稿日期: 2022-03-19; 接受日期: 2022-03-21

基金项目: 国家自然科学基金(No.31788103)

* 通讯作者。E-mail: jyli@genetics.ac.cn

现象确实存在,但在全基因组水平上是否普遍存在,仍处于争论阶段。Chen等(2021)全面总结了玉米和水稻驯化的分子遗传基础,发现水稻和玉米的选择基因虽然具有不同的偏向性,但可能利用不同的遗传策略最终实现了趋同选择。

玉米和水稻是全球重要的粮食作物,两个物种大约在5 000万年前分化,在基因组大小和基因数目上均存在很大差异(Gaut, 2002)。近日,中国农业大学杨小红/李建生和华中农业大学严建兵领衔的团队从单基因和全基因组2个层次系统解析了玉米和水稻趋同选择的遗传基础,在全基因组水平上揭示了玉米和水稻趋同选择的秘密(Chen et al., 2022)。该团队首先从玉米和水稻重要的共有产量构成因子穗粒数出发,利用具有玉米野生祖先大刍草(*teosinte*)血缘且穗行数为6的MT-6材料与穗行数为16的现代栽培玉米自交系B73进行杂交,构建了一套重组自交系群体,并利用该群体在2号染色体上初定位到1个控制穗行数的主效QTL位点*qKRN2* (*kernel row number 2*)。该团队进一步通过图位克隆方法,利用7 056个单株最终将该QTL锚定在1个5 799 bp且仅包含1个基因*Zm00001d002641*的区间,并将该基因命名为*KRN2*。*KRN2*基因在B73和大刍草中的启动子区、5'UTR以及编码区存在许多突变。研究发现*KRN2*的5'UTR区域在玉米的驯化过程中受到了选择,且B73型的*KRN2*上游非编码区(包含5'UTR区域)降低了该基因的表达量,最终导致B73玉米穗行数增加。

*KRN2*编码1个定位于细胞质的WD40蛋白。为了揭示*KRN2*蛋白的功能,Chen等(2022)通过酵母双杂交筛选,鉴定到*KRN2*的互作蛋白DUF1644。他们进一步通过基因组编辑技术创制了*KRN2*与DUF1644的单突变体与双突变体材料,发现*krm2*单突变体的花序分生组织变大,穗行数增加(图1A)。同时还发现,虽然*duf1644*单突变体的花序分生组织大小和穗行数并未发生明显变化,但*krm2/duf1644*双突变体能够使花序分生组织和穗行数在*krm2*单突变体的基础上进一步增加。

随后,他们还发现*KRN2*基因在水稻中的同源基因*OsKRN2*位于1个水稻驯化选择区域内,该区域存在1个控制水稻穗粒数的QTL,且与玉米*KRN2*所在区域具有共线性。进一步的进化分析表明,*OsKRN2*基因的上游启动子区在栽培水稻中的核苷酸多样性

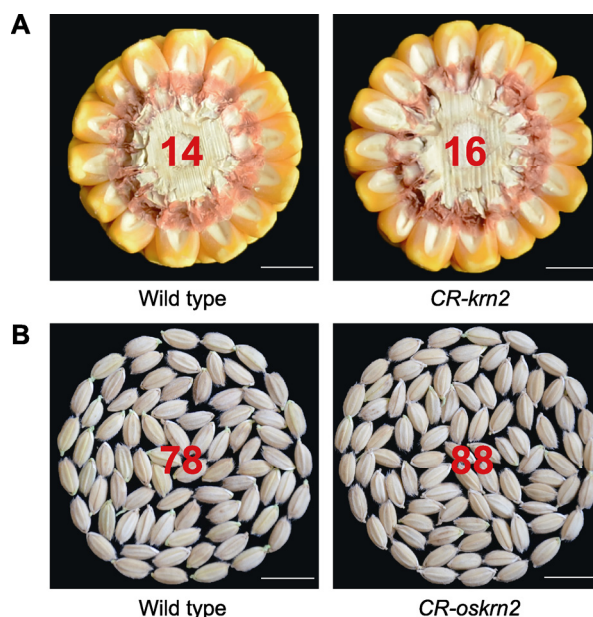


图1 玉米与水稻中趋同选择同源基因对*KRN2/OsKRN2* (图片由杨小红教授提供)

(A) 玉米野生型与CRISPR/Cas9突变体*CR-km2*的穗行数表型; (B) 水稻野生型与CRISPR/Cas9突变体*CR-oskrm2*的单穗粒数表型。Bars=1 cm

Figure 1 *KRN2/OsKRN2* convergently selected orthologous gene pairs in maize and rice (photos are provided by Prof. Xiaohong Yang)

(A) Kernel row number of wild type and CRISPR/Cas9 mutant *CR-km2* in maize; (B) Single panicle grains of wild type and CRISPR/Cas9 mutant *CR-oskrm2* in rice. Bars=1 cm

明显下降,且利用启动子区单核苷酸多态性(single nucleotide polymorphism, SNP)构建的单倍体型能够明显区分野生稻与栽培稻。该研究还发现水稻*OsKRN2*具有与玉米*KRN2*类似的在花序原基中高表达的模式,且*OsKRN2*也能够与*OsDUF1644*发生蛋白相互作用。更为有趣的是,通过CRISPR/Cas9创制的*oskrm2*突变体表现出二级枝梗数与穗粒数增加的表型(图1B),而在*OsKRN2*过表达材料中出现了相反的表型,表明*KRN2*可能在水稻和玉米中通过一条保守的途径调控穗行数与穗粒数。

为了系统地验证玉米*KRN2*和水稻*OsKRN2*的育种应用价值,Chen等(2022)对*KRN2*和*OsKRN2*基因编辑材料进行了多年多地的测产试验,所有实验结果均表明,*KRN2*和*OsKRN2*的功能丧失之后,与对照相比能够通过增加穗行数或穗粒数分别提高大约10%的玉米产量和8%的水稻产量,同时在生育期和

株型等其它农艺性状上无明显变化。该结果表明, 玉米 *KRN2* 和水稻 *OsKRN2* 在未来培育高产品中具有重要的应用价值。

此外, 该研究进一步对玉米和水稻全基因组水平趋同选择的范围和机制进行了解析, 并利用507份玉米自交系和70份大刍草以及461份栽培稻和257份野生稻的测序结果进行全基因组水平的选择分析, 分别在玉米和水稻中鉴定到3 163和18 755个受选择的基因。在2个物种的受选择基因中, 共存在490对物种间的同源基因, 且其中67.8%的基因位于水稻与玉米的共线性区间内, 而且同源基因出现的比例显著高于随机发生的概率, 最终证明趋同选择的确在全基因组水平上存在规律。除了穗粒数基因 *KRN2*、落粒性基因 *Sh1* 以及灌浆基因 *Sweet4* 以外, 还发现了 *KN1/OSH1* 和 *SBE1* 等已知基因, 表明通过对全基因组范围内趋同选择基因对的进一步研究, 有可能挖掘出更多具有育种价值的新基因。

Chen等(2022)对这490个趋同选择基因对进行通路富集分析, 发现它们在玉米和水稻特定的代谢途径中显著富集, 特别是淀粉和蔗糖代谢途径以及辅助因子合成途径。淀粉是谷物类植物在种子中存储能量的主要成分, 也是水稻和玉米能够被驯化成主要粮食作物的重要原因, 是影响籽粒产量的重要因素。在驯化过程中, 水稻和玉米的淀粉合成效率可能受到了强化。为进一步探明淀粉代谢途径的趋同选择, 该研究团队对已经报道的淀粉合成代谢途径中25个玉米基因和93个水稻基因进行分析, 发现有11个基因对发生了趋同选择。但同时也发现部分基因的同源基因数量在2个物种中存在较大分化, 即部分同源基因在玉米和水稻中选择了不同的旁系同源基因, 或者部分基因只在特定物种中受到选择。

经过漫长历史完成的植物驯化, 不仅为我们提供了重要的各类作物, 也为研究作物重要农艺性状形成的分子机制提供了宝贵的遗传资源。中国农业大学杨小红/李建生和华中农业大学严建兵团队的这一研究成果, 不仅揭示了玉米 *KRN2* 与水稻 *OsKRN2* 趋同进化从而增加玉米与水稻产量的机制, 为育种提供了宝贵的遗传资源, 而且在全基因组层面阐明了趋同进化的规律。随着分子设计育种以及作物从头驯化策略的发展(Yu and Li, 2022), 未来对不同作物间趋同选择基因对的深入解析, 将为农艺性状关键控制基因的解

析与育种应用, 以及对其它优异野生植物进行快速再驯化或从头驯化奠定重要理论基础。

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.
- Chen WK, Chen L, Zhang X, Yang N, Guo JH, Wang M, Ji SH, Zhao XY, Yin PF, Cai LC, Xu J, Zhang LL, Han YJ, Xiao YN, Xu G, Wang YB, Wang SH, Wu S, Yang F, Jackson D, Cheng JK, Chen SH, Sun CQ, Qin F, Tian F, Fernie AR, Li JS, Yan JB, Yang XH (2022). Convergent selection of a WD40 protein that enhances grain yield in maize and rice. *Science* doi:10.1126/science.abg-7985
- Doebley JF, Gaut BS, Smith BD (2006). The molecular genetics of crop domestication. *Cell* **127**, 1309–1321.
- Gaut BS (2002). Evolutionary dynamics of grass genomes. *New Phytol* **154**, 15–28.
- Lin ZW, Li XR, Shannon LM, Yeh CT, Wang ML, Bai GH, Peng Z, Li JR, Trick HN, Clemente TE, Doebley J, Schnable PS, Tuinstra MR, Tesso TT, White F, Yu JM (2012). Parallel domestication of the *Shattering 1* genes in cereals. *Nat Genet* **44**, 720–724.
- Meyer RS, Purugganan MD (2013). Evolution of crop species: genetics of domestication and diversification. *Nat Rev Genet* **14**, 840–852.
- Olsen KM, Wendel JF (2013). A bountiful harvest: genomic insights into crop domestication phenotypes. *Annu Rev Plant Biol* **64**, 47–70.
- Paterson AH, Lin YR, Li ZK, Schertz KF, Doebley JF, Pinson SRM, Liu SC, Stansel JW, Irvine JE (1995). Convergent domestication of cereal crops by independent mutations at corresponding genetic loci. *Science* **269**, 1714–1718.
- Sosso D, Luo DP, Li QB, Sasse J, Yang JL, Gendrot G, Suzuki M, Koch KE, McCarty DR, Chourey PS, Rogowsky PM, Ross-Ibarra J, Yang B, Frommer WB (2015). Seed filling in domesticated maize and rice depends on SWEET-mediated hexose transport. *Nat Genet* **47**, 1489–1493.
- Wang M, Li WZ, Fang C, Xu F, Liu YC, Wang Z, Yang R, Zhang M, Liu SL, Lu SJ, Lin T, Tang JY, Wang YQ, Wang HR, Lin H, Zhu BG, Chen MS, Kong FJ, Liu BH, Zeng DL, Jackson SA, Chu CC, Tian ZX (2018). Parallel

selection on a dormancy gene during domestication of crops from multiple families. *Nat Genet* **50**, 1435–1441.

Yu H, Li JY (2022). Breeding future crops to feed the world through de novo domestication. *Nat Commun* **13**, 1171.

The Gold Will Glitter Wherever it is: Convergent Selection in Maize and Rice

Hong Yu^{1,2}, Jiayang Li^{1,2*}

¹State Key Laboratory of Plant Genomics, and National Center for Plant Gene Research, Institute of Genetics and Developmental Biology, Innovation Academy for Seed Design, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract Domestication of wild plants was crucial for human settlement and the development of civilization, which arose independently in many different geographic areas on different wild species. However, these crops underwent variant domestication process displaying the ‘domestication syndrome’ with a common suite of traits. The systematical analysis of convergent selection at genome level may provide important information and genetic resources for crop breeding. Recently, a team led by Prof. Xiaohong Yang and Prof. Jiansheng Li from Chinese Agricultural University and Prof. Jianbing Yan from Huazhong Agricultural University reported the genetic basis of convergent selection between maize and rice at both single gene and whole genome levels. Particularly, they found the maize *KRN2* and rice *OsKRN2* genes experienced convergent selection and regulated grain number and yield in a similar pathway. Moreover, they identified a large number of orthologous gene pairs that underwent convergent selection during maize and rice evolution, which were enriched in certain pathways including starch metabolism, sugar and coenzyme synthesis. This significant work not only cloned *KRN2/OsKRN2* orthologous gene pairs with great value in maize and rice breeding, but also revealed the convergent selection between maize and rice at the genome level, providing critical foundations for studying the molecular basis of domestication syndrome and their applications in breeding practices.

Key words convergent selection, domestication, *Oryza sativa*, *Zea mays*, grain number

Yu H, Li JY (2022). The gold will glitter wherever it is: convergent selection in maize and rice. *Chin Bull Bot* **57**, 1–4.

* Author for correspondence. E-mail: jyli@genetics.ac.cn