

· 热点评述 ·

现代玉米起源新见解——两类大刍草的混血

于熙婷, 黄学辉*

上海师范大学生命科学学院, 上海 200234

摘要 农作物驯化推动了农业文明的出现和繁荣, 是人类历史上的重大事件。玉米(*Zea mays*)作为全球范围内的主要粮食作物, 其驯化起源一直备受生物学和历史学界的关注。之前, 现代玉米起源于小颖大刍草亚种(*Z. mays* subsp. *parviflora*)的观点一直占主流地位。近期, 严建兵与其合作团队系统收集并梳理了玉米各种类型野生种和栽培种资源, 综合运用基因组学、群体遗传学和数量遗传学方法及考古学成果, 发现现代玉米也存在墨西哥高原亚种(*Z. mays* subsp. *mexicana*)的杂交渐渗, 并影响了诸多农艺性状, 进而提出现代玉米起源的新模型。

关键词 玉米, 大刍草, 基因组, 驯化, 渐渗

于熙婷, 黄学辉 (2023). 现代玉米起源新见解——两类大刍草的混血. 植物学报 58, 857–860.

人类祖先在几千年前从狩猎采集进入农耕社会。农耕文明的出现是人类历史上划时代的重大事件。与狩猎采集相比, 农耕方式使得食物来源更为稳定, 人类开始定居生活, 人口大幅增长并聚集, 文明由此迈入一个新阶段。在此过程中, 水稻(*Oryza sativa*)、小麦(*Triticum aestivum*)、玉米(*Zea mays*)和谷子(*Setaria italica*)等农作物的驯化起到非常关键的作用, 是人类历史上最伟大的发明之一。

农作物驯化通俗说法是人类祖先对野生植物长期且定向的筛选改良。在漫长的人工栽培过程中, 人类喜好的野生植物的性状被不断选择并保留下来。近年来, 分子生物学研究揭示了驯化过程中个别重要基因的功能变异产生了人类期望的表型变化(Huang et al., 2022a)。例如, 水稻 $sh4$ 基因编码区1个单碱基的变异(对应氨基酸从赖氨酸变成天冬酰胺)使籽粒成熟后由落粒变成不落粒(Li et al., 2006); 玉米 $tga1$ 基因编码区1个碱基的变异(对应氨基酸同样是从赖氨酸变成天冬酰胺)使籽粒由硬壳变成无壳(Wang et al., 2015)。这些适合人类耕种的遗传变异逐渐被保留下来继续传代。历经几千年, 数十个(或者更多)优异等位基因被筛选出来并聚合, 使得野生植物慢慢演变为栽培作物。

一般而言, 重要农作物的起源地即是农耕文明的起源地。上文提到的水稻、谷子、小麦和玉米分别源自中国南方和北方、西亚两河流域(伊拉克等国家)及墨西哥地区(Doebley et al., 2006), 这些地方均为古文明所在地。一般认为现代玉米的祖先是小颖大刍草亚种(*Z. mays* subsp. *parviflora*)。长期的驯化改良使两者在农艺性状上有一定差异, 但依然可自由杂交。从全基因组水平上看, 小颖大刍草亚种是现代玉米最近缘的祖先, 显示出单次起源的特征(Matsuoka et al., 2002)。但近年来的研究也发现, 现代玉米的某些等位基因与墨西哥高原亚种(*Z. mays* subsp. *mexicana*)相近(Hufford et al., 2013; Calfee et al., 2021)。以上分子研究结果结合一些考古证据, 暗示现代玉米可能并不只源于小颖大刍草亚种。

近日, 华中农业大学严建兵团队联合美国加州大学戴维斯分校等多家单位, 基于基因组学和群体遗传学方法, 系统梳理了小颖大刍草亚种和墨西哥高原亚种在现代玉米演化过程中的作用, 提出玉米驯化起源的新模型(Yang et al., 2023)。该研究选用多种类型玉米, 包括90份墨西哥高原亚种、75份小颖大刍草亚种、338份玉米农家品种以及507份现代玉米自交系, 绘制了它们的全基因组遗传变异图谱, 并结合地理分

收稿日期: 2023-10-10; 接受日期: 2023-10-17

基金项目: 国家杰出青年基金(No.31825015)

* 通讯作者。E-mail: xhhuang@shnu.edu.cn

布对各类型群体进行了详细比较。通过群体遗传学分析,研究人员鉴定出现代玉米基因组中约有18%来自墨西哥高原亚种祖先。同时,他们还开展了常见农艺性状的全基因组关联分析和候选基因鉴定,发现墨西哥高原亚种的杂交渐渗影响现代玉米的很多表型特征,如开花时间及类胡萝卜素和油分含量。

综合以上信息,研究人员提出玉米最早单起源自墨西哥平原地区的小颖大刍草亚种,而后与墨西哥高原地区的墨西哥高原亚种发生了亚种间杂交和基因渐渗事件,“混血”后的玉米进一步扩散到整个美洲大陆(图1)。该模型深入阐明了玉米的驯化过程和遗传多样性,对了解古代农业文明和推动玉米的遗传改良具有重要意义。该研究还将群体遗传学与数量遗传学相结合,鉴定了墨西哥高原亚种杂交渐渗位点和相关农艺性状,为后续这些基因的系统化定位克隆和功能研究提供了重要线索。

玉米的驯化历程些许类似于现代人类的演化。近年的研究表明,走出非洲后,人类的祖先与尼安德特人(Neandertal)和丹尼索瓦人(Denisovan)可能存在一定程度的混血。如今,除非洲以外的其它各洲人群的基因组中约有1%–3%的尼安德特人基因,大洋洲的原住民人群则含有5%的丹尼索瓦人基因(Pääbo,

2015)。同样,水稻的驯化也经历多次复杂的“混血”事件(Huang et al., 2012; Jing et al., 2023)。通过长期的驯化选择,中国南方地区的多年生普通野生稻演变成粳稻亚种,在扩散到东南亚和南亚的过程中其与当地的一年生普通野生稻(或半驯化状态的水稻)发生杂交。很多驯化基因通过这种方式从粳稻基因组中杂交渐渗到一年生普通野生稻中,逐渐形成多样性更为丰富的籼稻亚种。

这些现象也引发了我们对物种微进化过程的更多思考。尤其是在栽培植物或家养动物驯化过程中,为什么会频繁出现杂交渐渗?其中可能既有偶然性,亦有必然性。同一物种不同类群(甚至近缘物种)之间只要无地理和生殖隔离,就天然存在一定频率的基因交流。古人类的迁徙更是极大地增加了驯化种与不同地区近缘类群(或近缘种)间杂交的可能。从种群生存角度上看,基因池也需要尽可能保持丰富的遗传多样性,以便在空间上适应不同地区的自然环境及在时间上直面可能出现的各类气候变化。正如原文讨论中所述,来自墨西哥高原亚种的杂交渐渗可能是古人类不同部落交流时不经意间碰撞出的火花,混血后的新玉米也许具备某些优势而被保留下来(Yang et al., 2023)。对于前者,美洲地区的考古研究和古DNA测

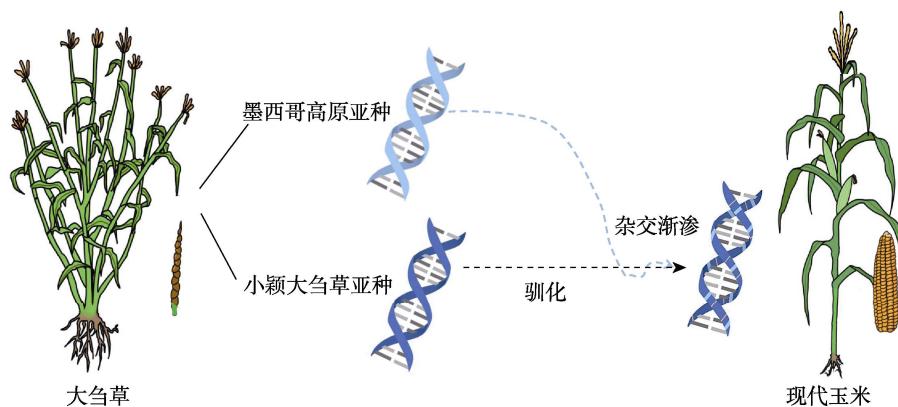


图1 现代玉米起源过程简图

研究人员推测,现代玉米(*Zea mays*)首先起源于墨西哥平原地区的小颖大刍草亚种(*Z. mays* subsp. *parviflumis*),而后与墨西哥高原地区的墨西哥高原亚种(*Z. mays* subsp. *mexicana*)发生杂交渐渗。DNA双螺旋中深蓝、浅蓝和橙色分别示意小颖大刍草亚种单倍型、墨西哥高原亚种单倍型和驯化改良产生的新变异。

Figure 1 A simplified diagram of the origin process of modern maize

Researchers speculate that modern maize first originated from the *parviflumis* type of teosinte in the Mexican lowlands, and then introgression with the *mexicana* type of teosinte in the Mexican highlands occurred. The deep blue, light blue, and orange colors in the DNA double helix represent the haplotypes of *parviflumis*-type teosinte, *mexicana*-type teosinte, and new allelic variation during domestication, respectively.

序(如果有的话)可能会提供更多线索; 对于后者, 由于不同类型大刍草与现代玉米间可创制人工群体, 能较为方便地开展各类型状的遗传定位和基因功能研究, 故不久的将来这一谜团也许会被揭晓。

“往事越千年, 魏武挥鞭, 东临碣石有遗篇。萧瑟秋风今又是, 换了人间。”从粮食作物驯化开始, 农业文明已历经几千年。而今迈入21世纪, 全球人口增长、淡水资源缺乏和气候环境变化给农业生产带来前所未有的挑战。可持续发展的理念、各领域科技的进一步融合及资源信息的交流共享为应对这些挑战带来了希望。在农作物的遗传改良上, 几千年前人类祖先驯化农作物的经验也在提示我们, 要充分利用好物种的遗传多样性。如今, 亚种间或种间的杂交选育仍是创制植物新品种的重要手段。尽管人工诱变技术可在短时间内实现大量突变的创制, 但很难替代大自然千万年的累积和冲刷。包括野生近缘种在内的各类种质资源的收集利用(Huang et al., 2012; Jing et al., 2023; Yang et al., 2023)、性状解析(Li et al., 2006; Huang et al., 2022b)和精准设计(Yu et al., 2021)有望为作物改良开辟新路径。

参考文献

- Calfee E, Gates D, Lorant A, Perkins MT, Coop G, Ross-Ibarra J (2021).** Selective sorting of ancestral introgression in maize and teosinte along an elevational cline. *PLoS Genet* **17**, e1009810.
- Doebley JF, Gaut BS, Smith BD (2006).** The molecular genetics of crop domestication. *Cell* **127**, 1309–1321.
- Huang XH, Huang SW, Han B, Li JY (2022a).** The integrated genomics of crop domestication and breeding. *Cell* **185**, 2828–2839.
- Huang XH, Kurata N, Wei XH, Wang ZX, Wang AH, Zhao Q, Zhao Y, Liu KY, Lu HY, Li WJ, Guo YL, Lu YQ, Zhou CC, Fan DL, Weng QJ, Zhu CR, Huang T, Zhang L, Wang YC, Feng L, Furumi H, Kubo T, Miyabayashi T, Yuan XP, Xu Q, Dong GJ, Zhan QL, Li CY, Fujiyama A, Toyoda A, Lu TT, Feng Q, Qian Q, Li JY, Han B (2012).** A map of rice genome variation reveals the origin of cultivated rice. *Nature* **490**, 497–501.
- Huang YC, Wang HH, Zhu YD, Huang X, Li S, Wu XG, Zhao Y, Bao ZG, Qin L, Jin YB, Cui YH, Ma GJ, Xiao Q, Wang Q, Wang JC, Yang XR, Liu HJ, Lu XD, Larkins BA, Wang WQ, Wu YR (2022b).** *THP9 enhances seed protein content and nitrogen-use efficiency in maize*. *Nature* **612**, 292–300.
- Hufford MB, Lubinsky P, Pyhäjärvi T, Devengenzo MT, Ellstrand NC, Ross-Ibarra J (2013).** The genomic signature of crop-wild introgression in maize. *PLoS Genet* **9**, e1003477.
- Jing CY, Zhang FM, Wang XH, Wang MX, Zhou L, Cai Z, Han JD, Geng MF, Yu WH, Jiao ZH, Huang L, Liu R, Zheng XM, Meng QL, Ren NN, Zhang HX, Du YS, Wang X, Qiang CG, Zou XH, Gaut BS, Ge S (2023).** Multiple domestications of Asian rice. *Nat Plants* **9**, 1221–1235.
- Li CB, Zhou AL, Sang T (2006).** Rice domestication by reducing shattering. *Science* **311**, 1936–1939.
- Matsuoka Y, Vigouroux Y, Goodman MM, Sanchez GJ, Buckler E, Doebley J (2002).** A single domestication for maize shown by multilocus microsatellite genotyping. *Proc Natl Acad Sci USA* **99**, 6080–6084.
- Pääbo S (2015).** The diverse origins of the human gene pool. *Nat Rev Genet* **16**, 313–314.
- Wang H, Studer AJ, Zhao Q, Meeley R, Doebley JF (2015).** Evidence that the origin of naked kernels during maize domestication was caused by a single amino acid substitution in *tga1*. *Genetics* **200**, 965–974.
- Yang N, Wang YB, Liu XG, Jin ML, Vallebueno-Estrada M, Calfee E, Chen L, Dilkes BP, Gui ST, Fan XM, Harper TK, Kennett DJ, Li WQ, Lu YL, Luo JY, Mambakkam S, Menon M, Snodgrass S, Veller C, Wu SS, Wu SY, Xiao YJ, Yang XH, Stitzer MC, Runcie D, Yan JB, Ross-Ibarra J (2023).** Two teosintes made modern maize. *Science* doi: 10.1126/science.adg8940
- Yu H, Lin T, Meng XB, Du HL, Zhang JK, Liu GF, Chen ML, Jing YH, Kou LQ, Li XX, Gao Q, Liang Y, Liu XD, Fan ZL, Liang YT, Cheng ZK, Chen MS, Tian ZX, Wang YH, Chu CC, Zuo JR, Wan JM, Qian Q, Han B, Zuccolo A, Wing RA, Gao CX, Liang CZ, Li JY (2021).** A route to *de novo* domestication of wild allotetraploid rice. *Cell* **184**, 1156–1170.

New Insights Into the Origin of Modern Maize-hybridization of Two Teosintes

Xiting Yu, Xuehui Huang^{*}

College of Life Sciences, Shanghai Normal University, Shanghai 200234, China

Abstract The domestication of crops was a significant event in human history, which led to the emergence and prosperity of agricultural civilization. Maize is an important global food crop, and its domestication origin has long attracted the attention of both the biological and historical communities. The mainstream view in the past was that modern maize originated from the *parviflumis* type of teosinte. Recently, Yan Jianbing and his collaborators systematically collected and sorted various types of wild and cultivated maize resources, and comprehensively applied genomics, population genetics, and quantitative genetics methods, along with the use of archaeological findings. They found that modern maize also has the gene introgression of the *mexicana* type of teosinte, which has influenced many agronomic traits. A new model for the origin of modern maize has been proposed based on these findings.

Key words maize, teosinte, genome, domestication, introgression

Yu XT, Huang XH (2023). New insights into the origin of modern maize-hybridization of two teosintes. Chin Bull Bot **58**, 857–860.

* Author for correspondence. E-mail: xhhuang@shnu.edu.cn

(责任编辑: 孙冬花)