综述

标题内容

作物驯化是能利用野生作物创造出具有新形态的作物来替代原有的野生作物从而更好满足人类的需求的基因修饰(Doebley et al., 2006)。。Plant domestication is the genetic modification of a wild species to create a new form of a plant altered to meet human needs。

作物驯化是人类历史上最重要的进程之一，标志着人类从狩猎采集的中石器时代杂食动物转变为作物生产经济的新石器时代农民(Zong et al., 2007)。The adoption of cereal cultivation was one of the most important cultural processes in history, marking the transition from hunting and gathering by Mesolithic foragers to the food-producing economy of Neolithic farmers1

作物驯化在今天仍然为人类提供了绝大多数的食物，也成为了人类文明兴起的先决条件。由于作物驯化提供的食物，人类得以更长距离的迁徙并且增强抵抗自然灾害风险的能力，改变了人类文明的分布结构，形成了如今世界文明的地理格局。(Diamond, 2002)

It provides most of our food today, it was

prerequisite to the rise of civilization, and it transformed

global demography.

作物驯化可能是由于中石器时代全新世早期环境的变化和人口增长的压力形成的结果(Rindos, 1989)。随着人类狩猎水平的不断提高，作为主要猎物的大型哺乳动物数量在这一时期迅速下降并且濒临灭绝，狩猎与采集获得的食物供给逐渐与人口不断增长背景下的需求产生差距，为了拓展食物来源并且实现稳定可靠的食物供给，人类开始驯养动物和驯化作物(Hayden, 1995)。

作物驯化的过程中，人类的栽培行为不断发展，从原始的采集、贮藏和播种逐渐出现对野生作物群体的选择。在野生作物群体中那些有利于生产的变异方向被保留下来，其中包括减少种子传播、增大种子体积、同步发育阶段和收获形态改造等方向。这些选择提升了人类从作物中获得的收益，人口数量也随之增加，相互促进的循环加快了作物驯化的速度并最终在各种变异的积累下产生与野生作物有明显差异的新作物(Fuller, 2007)。

如今，人类已被作物驯化完全改变，作物驯化也因为人类面对的人口增长的传统因素和耕地面积减少和自然灾害增加的新因素而变得更加迫切。通过对作物驯化的不断探索，在分子生物学和基因组学发展的今天，有助于我们深刻了解驯化性状的分子调控机制，对作物驯化的方向的选择也将更有针对性和效率。

1水稻驯化的研究进展

水稻亦是如化稻属中的主要栽培稻种均由野生种驯化而来。

在自然选择和人工驯化的作用下,非洲栽培稻增强了对西非地区干早、±壌酸度等逆境承受力,但仅适应在当地种植(BrarandKhush,1997;Sanchez,2013),其在非洲外地区种植时,往往被亚洲栽培稻所取代(Carney,2001)。

亚洲栽培稻具有高产、优质等持点,己广泛种植于世界多地,主产区为中国、东南亚、南亚等,人们通常所提的水稻即为亚洲栽培稻。在人类馴化与自然因素的选择压力下,亚洲栽培稻发生了明显的遗传分化,因而存在数量庞大的品种(王象坤等,1997)。

针对亚洲栽培稻的分类,研究者们进行了大量的研究,多数观点认为主要分为籼稻 (0.S加Vassp.航;a)和梗稻(0.MrtVa巧p.ya/wnz’ca)两个亚种(MorishimaH,1992;Oka,1988)。下文主要从亚洲栽培稻的祖先种、起源地和亚种起源等方面总结其驯化研究进展。

1.1亚洲栽培稻驯化过程

祖先种

鉴定亚洲栽培稻的祖先种是研究亚洲栽培稻驯化的首要问题,祖先种确定后,将能进一步探明其驯化过程。目前亚洲栽培稻的祖先种主要是普通野生稻和一年生野生稻(又名尼瓦拉野生稻)(Nomile,巧97)。目前,多数研究者认为普通野生稻是亚洲栽培稻的祖先种,但对于一年生野生稚是否为亚洲栽培稻祖先种仍存在争议。

一年生野生稻通常被认为是普通野生稻的姊妹种,或者是适应亚热带季风气候的一年生生态

型(GeWa/.,1999b;VaughanWa/.,2008a)。进化分析结果表明一年生野生稻是由类似普通野生稻

的多年生祖先种进化而来(ZhuandGe,200洗)。有研究者根据RFLP等分子标记分析结果,认为

应把两者划分为一个种(Lu幻加,2002;Ren幻加,2003),但Joshi等利用ISS民标记进行分析的

结果却显示两者存在明显差异(JoshiWa/.,2000)。因两者都具有落粒性,在野外临近生境中可能

1

1.1.2起源地

亚洲栽培稻是亚洲最重要的食物资源,同时被认为是人类文明的象征,各国都W能成为它的

起源地为荣耀,度也一直是考古学、生物学、人类学等学科的研究热点。早期研究者们对亚洲栽

培稻起源地有多种假说,分别是:华南(了颖,1957),长江流域(严文明,1989),长江中游一

淮河下游区域(王象坤等,1998),喜马拉雅山南麓稻种资源区(Chang,197化),印度(Highamand

Lu,1998),东南亚沿海湿地(出班am,1995)等。我国历史悠久,地域江阔,境内具有丰富的野

生稻和栽培稻资源,是全球己发现古代賴作遗存最多的国家。考古研究者已在国内发现众多与亚

洲栽培稻起源相关的历史遗迹,目前多数考古学者认为中国长江流域是亚洲栽培稻最初的起源地

(Nakamura,201化WeissandZohary,2011;Zhao,2011)。

虽然遗传学对亚洲栽培稻的起源地研究起步晚于考古学,但随着分子遗传学、基因组学等学

科发展,特别是测序技术的进步,遗传学研究取得了显著进展。2011年美国科学家Molina等用

分子钟(molecularclock)对亚洲栽培稻起源进行研究,当采用核昔酸替换率计算时,栽培稻与

野生稻的分化时间约在距今8200年前,与我国长江流域发现的稻作遗迹年代高度吻合(Fullerand

Qin,2010);当采用分子钟统计染色体扫描数据计算时,栽培稻与野生稻的分化时间约在距今

13500年前,处在长江流域出±水稻植物化石(phytoK出)考古年代测定的上限范围内(Lief<

2007),因此认为亚洲栽培稻可能起源于我国长江流域,时间在8200—13500年前(MolinaWa/.,

2011),这些发现与田螺山遗址考古发现相吻合(Fullerwa/.,2009)。但2012我国一项关于水稻

全基因组高精度遗传变异图谱的研究提出不同观点,其认为亚洲栽培稻起源地可能位于我国广西

壮族自治区的珠江水系流域(Huangefa/.,201化)。广西是中国野生稻遗传多样性中也之一(余

萍等,2004),境内具有丰富的野生稻资源且呈连续分布(王美兴等,2008),但未发现年代比长

江流域更久远的稻谷遗存,缺乏足够的考古证据支持。亚洲栽培稽起源地的确定还需要遗传学、

考古学、农学、生物学等多学科研究者们提供更多证据并进行综合分析。

1.2主要亚种驯化过程

亚洲栽培箱两个主要亚种梗亚种和釉亚种的起源问题是当今考古学和遗传学研究的活跃课题。该两个亚种间存在部分生殖隔离,并且存在一系列形态学和生理学的差异(Liefa/.,1997)。

例如釉稻多叶毛,易脱粒,稻粒细长,不耐寒,酪反应明显;賴稻的叶片少毛或无毛,稻粒短圆,不易脱粒,耐寒性强(徐海等,2012),目前主要通过程式指数法、分子标记等鉴别送两个亚种。

尽管考古研究现已探明巧稻起源于中国,但对于便稻和釉稻栽培的起始时间,W及驯化过程持续时间等仍存在争议(GrossandZhao,2014)。

为揭示亚洲栽培猜主要亚种的来源,遗传学家们亦致力于研究其起源和驯化过程。目前对于这两个亚种起源和驯化过程的解释主要有两种假说:多起源假说和单起源假说。多起源假说认为釉稻和搜稻是由不同的野生稻种驯化而来,而单起源假说则认为釉稻和梗稻是由同一野生稻种驯化而来,随后受人工选择等影响形成形态和基因组上差异明显的两个亚种(Vau曲anefa/.,200化)。

20世纪后期,随着分子标记开始应用于梗稻和釉稻驯化过程的研究中,多起源学说逐渐获得较多

证据支持,例如Second等通过40个同工酶标记检测拙稻、賴稻W及野生稻材料,认为釉稻和稷

稚由普通野生稻驯化而来,馈稻起源于中国,釉稻则是在东南亚或南亚等亚洲热带地区起源的

(Second,1982)。随后,研究者们利用RFLP标记、叶绿体和线粒体基因组的标记等对一系列栽

培稻和野生稻材料进行分析(Sunefa/.,2002;Wangef加,1992),发现拙J稻和賴稻基因組间存在明显差异,这些差异远大于它们与各自野生种的差异,并据此推断梗稻和捆稻是多起源的。

但是Lu等通过对58份野生稻和栽培稻材料进行RFLP分析认为栽培稻是单起源的,祉稻由其野生稻祖先种驯化而来,而梗稻则是由釉稻驯化来的(Luefa/.,2002)。

随着水稻全基因组测序的完成,研究者们开始利用序列分析研究亚洲栽培稻的起源和驯化,对于釉稻和梗稻是多起源还是单起源的争论更加激烈(Izawa,2008;SangandGe,2007b)。

Londo等通过对203份栽培稻和129份野生稻材料中H个基因(一个叶绿体基因,两个核基因)的序列进行系统地理法(phylogeographicapproach)分析,结果显示化稻和梗稽是多起源的,釉稻起源于喜马拉雅山脉南部的某个区域(印度东部、细甸、泰国等),賴稻则起源于中国南部(Londoa/.,2006)。

之后,Caicedo等分析了72份栽培稻和21份野生稻材料中随机选取的111个基因片段的序列变异,所得出的系统进化树结果显示釉稻和设稻都与野生稻独立的某个子集更接近(Caicedoefa/.,2007),该结果支持多起源学说。同年,Rakshit等利用分布于1、2、3、4号水稻染色体上的22个位点序列进行了类似研究,同样得出了釉稻和梗稽独立起源的结论(Rakshiteffl/.2007)。

但上述两项研究所选用巧生稻样品过少,不能完全代表致生稻的多样性,同时无法对轴稍和賴稻的起源地进行研究。此外,也有研究者从基因组古生物学等角度对軸稻和巧稻起源进行研究(Vitteefa/.,2004;Zhu抑dGe,2005a),结果均支持多起源学说。

然而,有研究者通过对92份栽培稻和野生稻材料中60个微卫星(microsateUites)位点分析,认为与釉稻相化,梗稻存在更强烈的遗传瓶颈(bottleneck),导致卽I化过程中遗传多样性发生更显著的减少。

此外,釉稻和搜稻材料中的这些位点比对显示出明显的遗传多样性减少,说明两者有可能起源于同一祖先种(Gao and liman,2008)〇

随着落粒性调控基因sW等水稻驯化基因的克隆,上述基于中性标记(neutralmarkers)和中

性位点等证据支持的多起源学说遭遇空前挑战。研究表明加4导致栽培稻落粒性下降(Li知幻/.,

2006b;Linefa/.,2007b),其在釉稻和梗稻具有相同的SNP(singlenucleotidepolyraorphism),说

明它们可能具有共同的驯化经历,进一步研究发现该突变最先出现在精稻的祖先种中,后来通过

杂交导入釉稻(ZhangWa/.,2009)。为解释中性标记和sW等驯化基因之间存在的明显矛盾,研

究者提出两种关于栽培稽驯化的模型:雪球模型(Thesnowballingmodel)用于解释单起源学说,

其假设最早出现的栽培种中固定了一系列包括sW的关键驯化基因,当它传播到其他地区时,与

当地野生稻群体(遗传背景存在差异)杂交引起基因渗入(introgression),从而导致同样的关键

测化基因在不同遗传背景的稻种中被固定。组合模型(combinationmodel)用于解释多起源学说,

其假设釉稻和搜稻由不同的野生种群体驯化,当其对早期农民具有利用价值时,人们将这些未完

全动I化的栽培稻互相杂交,从而在不同遗传背景中固定一系列关键驯化基因(SangandGe,2007a)。

这两种模型都认为杂交和基因渗入在塑造釉稻和賴稻的基因组结构中起到重要作用(KovachW

a/.,2007)。尽管古人对野生稻的栽培和驯化是基于表型的选择,但这种选择在无意中成为对有利

驯化基因的强烈人工选择,能够使远些基因打破釉稻、梗賴及野生种的基因姐界线,从而在该地

区栽培稻中得到固定,并可能通过人口迁徙等方式传播到其他地区。

随着新一代测序技术的兴起(Service,2006;VarshneyWa/.,2009),对于釉稻和摄稻起源的研

究开始进入基因姐大数据(bigdata)阶段(Henry,2012)。Molina等通过对化份热带裡稻、20

份釉稻、20份普通野生稻等材料中位于8、10、12染色体上的630个基因片段进行测序来研究亚

洲栽培稻起源,研究者们采用人口统计学建模(demographicmodeling)等方法对所得SNP信息

进行分析,结果盈示亚州栽培稻是单起源。研究者们还检测到20个疑似的选择性清除(selective

swe巧)区就排除这些区段再次分析的结果依然支持单起源(Molinaefa/.,2011)。但是这项研

究分析SNPs的数据模型可能因假设野生稻中不存在群体结构而存在争议(GeandSang,2011)。

同年,He等通过对22份梗稻、22份釉稻和22份普通野生稻材料进行全基因组测序来追溯栽培

稻的驯化史,结果显示釉賴和搜稻是多起源,但是发现存在一些低多态性区域(选择性清除的标

志)表现出单起源,作者认为可能是由于人为选择及随后的基因渗入引起的(化efa/.,2011)。

但一项专注于全基因组序列标签位点(sequencetaggedsites)在if生稻和栽培稻间序列变化的研

究则得出不同结论,其根据群体结构将野生稻划分为Ruf-I和Ruf-II两组,其中Ruf-I中来自我

国华南地区的普通野生巧与釉稻具有高度遗传相似性,这个位置通常被认为是硬稻起源地(Huang

ef加,2012a)。更令人惊异的是梗稻与两組野生稻均不存在高度遗传相似性,该结论引发了釉稻

和硬稻起源的更多争论(Gross,2012)。

我国科学家也在利用基因组重测序探究釉稻和梗稻起源和驯化方面取得重要进展。研究者们通过对446份普通野生稻W及1083份硬稻和釉稻材料进行重测序,绘制出高密度水稻遗传变异图谱。进一步将爵生稻划分为3个群并与搜稻和釉稻的数据结合,鉴定出55个驯化选择性清除区间。由于它们在梗稻和釉稻中区间相同,为单起源学说提供了支持。基于这些区间的系统发育分析表明釉稻巧巧稻都与来自广西境内珠江水系的野生稻相关,推测賴稻最早起源于此地,随后

传播到印度并与当地野生稻杂交,从而使来自巧稻的驯化基因渗入,最终形成了釉稻(Huang201化)。

这一研究结果为单起源雪球模型提供了有力支持,并与釉稻起源的考古学证据吻合(Fuller,2011),但是目前广西境内并未发现足够的古代稻谷遗存证据。

随着技术进步,人们对梗稻和釉稻起源和驯化的研究经历了从少量中性标记到驯化基因再到全基因组的跨越,样本数和样本的遗传多样性不再是研究的限制。但釉稻和賴稻差异明显的基因组背景中存在一系列相同的驯化基因,这使得研究其起源和驯化更为复杂。现在已经证明自然选择和人王选择引起的基因渗入是送一复杂局面的成因(Kellogg,2009)。

推测来自巧稻的驯化基因渗入原始釉稻栽培种并最终形成驯化的釉稻,这种杂交式驯化方式获得越来越多动植物的驯化证据支持(LarsonandBurger,2013),同时也与殺稻和釉稻在中性位点具有明显差异,但在控制关键驯化性状的位点不存在差异相吻合。

综合目前研究结果,关于栽培稻的多起源假说与单起源假说哪一种更接近釉稻和梗稻真实的起源与驯化仍待研究。如果能从考古遗迹发现的谷粒遗存中获得较长DNA片段甚至整个基因组,这将使关键驯化基因出现的时间和地点得W确定,Fuller等正在开展对来自中国、印度等地古代水稻DNA测序的研究可能为探明水稻驯化过程带来新的曙光(Callaway,2014)。通过多学科综合研究,人类终将解开釉稻和梗稻驯化的谜团。

1.3栽培稻群体结构

亚洲栽培稻具有深刻的群体结构,它们在植株形态、粒型以及光周期敏感

性、耐旱性、耐冷性、耐水淹特性等方面存在丰富的表型变异。早在一千多年前,中国人就根据

形态和生理性状将亚洲栽培稻分为籼稻(indica)和粳稻(japonica)两个类型。籼稻株高较高,

莲杆虽粗但柔软,抗倒性差,叶片颜色较淡,叶毛多,叶片长而宽,剑叶夹角小;种子发芽快,

分蘖力较强,株型松散,成熟时较易脱粒,稻粒细长,米胀性大粘性小;耐肥性较差,不耐冷,

但较耐高温、耐湿和强光,主要分布于低讳度地区。粳稻的莲秆细而坚韧,抗倒性强,种子发芽

较慢,分蘖力较弱;叶片窄,叶色浓绿,叶毛少,剑叶夹角大;谷粒短圆,难脱粒,米胀性小粘

性大;耐肥、耐冷性强和耐弱光,主要种植于高讳度地区。近二十多年来,随着分子生物学的发

展,利用中性分子标记对大量亚洲栽培稻的分析进一步将亚洲栽培稻细分为六个生态群,包括

籼稻、血5、梗稻、a^s/m如a深水稻、深水稻和香稻群。除了传统的籼梗群外,其他亚群都

非常有特点,反映了栽培稻稻对不同生态和文化环境的适应,例如21?群包含孟加拉国附近的一

些早熟抗旱的品种;热带粳稻包含印度尼西亚如/?和gWK///水稻品种具有分蘖少,穗子长而有芒

的特点;香稻群则包含具有香气,米质好的印度的品种;ashwim深水稻是缺少光周期敏感性的

早熟品种,而而则为晚熟深水稻,这两种深水稻反应了栽培稻对深水环境的适应,主要分布

在恒河三角洲地区(Glaszmaim,1987; Gams et al., 2005)。

**2水稻驯化的遗传调控**

在长期的自然和人工选择作用下,栽培稻存在一系列与其祖先暦生稻差异明显的性状,即驯

化综合特征(domesticationsyndrome)(Do纯leyeta/.,2006),例如株型、落粒性、芒性、颖壳颜

色、粒型等(庞汉华等,1995)。随着玉米中关键却化基因化7的克隆,"一个基因,一个性状"

假说获得支持(Doebley,2001),为验证这一假说能否用于解释栽培稻驯化性状改变的分子机理,

研究者们通过辛勤工作,成功克隆了一系列调控关键驯化性状的基因,发现这一假说同样适用于

水稻落粒性、株型等一些关键驯化性状。随着水稻驯化相关基因越来越多被克隆,人们对于訓化

综合特征形成的分子机理W及栽培稻的起源和驯化过程会有更全面更深刻的认识。

2.1基因与性状之间的关系

2.2几种驯化基因

1.3.1 水稻落粒性的遗传调控

野生植物的果实、种子成熟后通常容易从母体上脱落,这有利于种子的传播;而作物通常

不易落粒从而使种子、果实保留在植株上,以便于人类的釆集和收获,这是人类作物大规模栽培

的前提条件,所以落粒性的减弱或丧失被人们看作作物驯化的里程碑事件(Lietal., 2006)。现

代育种中,落粒性依然是一个非常重要的农艺性状,因为它涉及了作物的打谷难易程度以及是否

适合机械收获等农业生产活动(Konishi et al.,2006)。作物的落粒性分子调控机制一直是人们

研究的热点。栽培稻的野生祖先种普通野生稻极易落粒,而栽培稻的落粒性大大降低。shatter4

是一个解释野生稻和栽培稻落粒性差异的主效QTL。该基因编码一个MYB3类转录因子,

该蛋白DNA结合结构域的一个氨基酸的变化是导致野生稻极易落粒到栽培稻不易落粒转变的原

因;该基因在栽培稻的转录水平的下降也是一个重要的原因。另外值得注意的是,该基因在栽培

稻中的功能并未完全丧失,仍然保留了一部分离层的发育,从而具有一定的落粒性,有利于脱粒

(Lietal., 2006)。

￠5?是解释籼粳亚种间落粒性差异的主效QTL,它编码一个Homeobox转录因子,在其启

动子区顺式作用元件的一个核苷酸的变异使该基因在离层的表达大大下降,离层不能形成,从而

导致落粒性完全丧失,这个突变只存在于部分温带粮稻中(Konishi et al., 2006)。落粒性完全

丧失虽然能够减少因落粒导致的产量损失,但却使这些温带艘稻难于脱粒,只有配套了更先进的

脱粒技术和工具,该等位基因才能够被保留和进一步扩散。SH4与SHAT1 (一个APETALA2转

录因子)在花发育早期阶段的持续而集中地表达是离层原基母细胞形成所必需的。SHAT1的表达

受到的正向调控,位于以上两个基因的下游,它通过维持和m477的表达,从而

促进离层的分化(Zhouetal.,2012)。

1.3.2 水稻株型的遗传调控

作物的株型是?个非常重要的农艺性状,包括侧枝的数目及角度、穗型、叶型、根系和株

高等,作物的株型在驯化过程中都发生了巨大的改变,例如玉米的野生祖先种大会草(Teosinte)

的主莲上具有很多长的分枝,每个分枝顶端长有雄穗,莲节处长有很多小雌穗,每个雌穗只有10

~ 12个籽粒;与之相比,玉米只有1~ 2个短分枝,顶端长有一个巨大的雌穗,具有300甚至更

多的籽粒,在玉米驯化过程中发生了明显的顶端优势的增强(Doebley,2004)。野生稻具有匍

匍生长习性(分蘖角度大),分蘖数多,穗粒数少;而栽培稻直立生长(分蘖角度小),分蘖少,

穗粒数多。从野生稻的匍葡生长到栽培稻的直立生长的转变是由P及{PROSTRATEGROWTH

/)控制的,该基因编码C2H2锌指转录因子,可能参与莲基部近地面与远地面细胞的对称生长。

该基因调控区域和编码区的变异可能会降低该基因表达和改变蛋白功能,从而导致了栽培稻的直

立株型;另外,该基因的突变也会导致穗粒数的增多和产量的增加。与相同,该基因在所有

栽培稻中具有相同的单倍型,表明/jragY是单起源的(Tanetal.,2008)。水稻的分蘖角度与种

植密度有关,紧凑的株型有利于提高种植密度,提高光合效率最终提高产量。籼稻通常具有松散

的株型,而粳稻的株型紧凑,这个差异是由一个主效QTLrja控制的,该基因编码一个禾本科

特异的新蛋白。该基因3’非翻译区的一个内含子剪切识别位点的突变降低了该基因的表达,导致

分蘖角度减少;而这个功能变异位点只出现粳稻中,而籼稻和野生稻中都包含野生型TAC1,说

明该基因参与了粳稻的驯化,为軸稻的株型改良提供了一个很好的工具(Yuetal.,2007; Jianget

al\_,2012)。

穗型不仅是一个驯化性状而且是一个重要的产量性状。野生稻表现为散穗,穗分枝(一次

支梗)与穗轴夹角大,这可能有利于散粉和种子的散播;而栽培稻表现为紧稿,一次支梗紧贴穗

轴,紧凑的穗型不仅能够在长芒的帮助下减少种子的自然落粒,而且能够承载更多的籽粒产量。

野生稻的散穗性状由水稻叶舌发育基因OsZG/控制,该基因编码SBP结构域转录因子,栽培稻

中该基因上游llkb处的一个SNP降低了该基因在穗节处的表达,从而使穗型变紧凑;然而却不

影响该基因在叶舌处的表达,故而栽培稻的叶舌可以正常发育(2311161&1.,2013;18^丨6101.,2013)。

二十世纪六十年代初,以Noiman Borlaug为首的农业科学家利用自然群体中的矮杆品种培

育了一批抗倒伏、耐氮肥、抗病虫和高产的矮杆、半矮杆的水稻和小麦品种,这些品种的推广使

当时世界粮食产量几乎翻番,解决了很多发展中国家的粮食问题。例如奇迹稻IR8利用了中国的

矮杆水稻“低脚乌尖”的矮杆基因,小麦品种“索诺拉64”则利用了日本的矮杆小麦“农林10

号”中的矮杆基因(Sasaki et al., 2002; Spielmeyer et al.; 2002)。虽然矮杆、半矮杆表型在现

代育种中受到青睐,然而矮杆基因其实在作物的驯化的早期就受到了选择。水稻中曾为“绿色革

命”做出重要贡献的矮杆基因sdl,编码赤奪素合成酶,该基因编码区的两个氦基酸的变异破坏

了该基因的功能,降低了赤霉素水平,从而产生矮杆表型。这两个变异特异地出现在粳稻农家种

中,并且在粳稻中该位点核苷酸多态性极低,表明scU在梗稻驯化过程中受到了选择(Asano etal.,

2011)。

1.3.3 种子休眠性的遗传调控

与落粒性相似,种子的休眠性对粮食生产是一把双刃剑:较弱的休眠性能够使种子萌发一

致,但成熟期遇到高温高湿气候条件容易出现穗发芽,降低粮食品质和发芽力;较强的休眠性虽

然能够抑制穗发芽,但是却抑制正常的萌发。所以,目前控制种子的休眠性仍然是水稻和其它禾

谷类作物的一个重要育种目标(Sugimotoetal.,2010)。

是在杂草稻中克隆的一个主效QTL,编码一个bHLH蛋白。该基因在种子发育早期

促进ABA积累,提高的ABA含量诱导了种子休眠性。另外,Gu发现种子休眠性和红色种皮具

有很强的关联性,证明了种子休眠性增强与红色种皮是同一个基因的不同效应。该基因在种子发

育的早期表达,它不仅能够促进ABA生物合成相关基因的表达,增加休眠诱导激素ABA的积累;

而且又能够在种皮内表皮细胞中激活一个类黄酮(flavonoid)生物合成相关基因的表达,产生色

素使种皮呈红色(Guetal.,2011)。所以该基因又解释了野生稻栽培稻在种皮颜色上的差异(红

色种皮在野生稻普遍存在,而栽培稻均为白色种皮),栽培稻中该基因(即位点)第6个外

显子14-bp缺失导致移码,破坏了 bHLH结构域,使种皮颜色由红色变为白色。该突变广泛分布

于约98%白色种皮的栽培稻中。单倍型分析表明14-bp缺失的突变起源于古代梗稻,并且克服了

地理和生殖的隔离最终扩散到绝大部分籼稻之中,这表明亚种间基因交流在水稻驯化中扮演了重

要角色(Sweeneyetal.,2006; Sweeneyetal., 2007)。

Sdr4是解释水稻籼梗亚种的休眠性差异的主效QTL,某些梗稻品种由于休眠性太弱而容易

出现穗发芽;而籼稻则很少发生这种现象。<5办4编码一个细胞核定位的功能未知蛋白。该基因的

表达受到OsVPl的正向调控,并调控OsDOGLl基因的表达,可能在种子的成熟过程中起重要作

用,而且它是一个种子休眠特异的调控因子,没有其他多效性,这为在其他作物中利用该基因调

节种子休眠性提供了可能。粳稻只含有一种单倍型,这种存在三个氨基酸替换可能破坏了该基因

的功能,降低了休眠性(Sugimotoetal.,2010)。

1.3.4 籽粒形态的遗传调控

种子是野生植物世代传承的载体,易受到自然选择的影响而表现一些适应性特征。如玉米

种子被坚硬的外壳包裹,保证种子的传播和不被动物吃掉和消化(Doebley,2004; Wang et al.,

2005)。野生稻种子具有籽粒小、黑壳、长芒等特征,有利于种子散播保护不被动物取食。作物

籽粒是人类最重要的食物来源,籽粒形态影响作物产量和品质,是重要的农艺性状,在作物驯化

过程中,籽粒形态发生了很大改变。

黑壳是区分野生稻和栽培稻的重要特征之一,栽培稻成熟时表现黄色颖壳。在水稻成熟后,

黄色颖壳因为与莲秆叶片颜色相同,与黑色颖壳相比,不容易被食谷鸟类发现,黄色颖壳可能因

此在水稻驯化过程中保留下来。野生稻的黑壳是方W基因控制的,该基因编码一个氨基酸转运蛋

白,位于该基因第3个外显子上的22-bp缺失导致移码,破坏了蛋白功能,影响了颖壳色素的形

成,最终导致黄色颖壳的表型,绝大部分栽培稻都携带该功能变异位点。栽培稻在该位点处遗传

多样性发生了严重下降,并检测到强烈人工选择的信号(Zhuetal.,2011)。

作物的驯化都伴随籽粒的增大,这个改变可能是作物为了适应人类种植和增加的土壤埋藏

深度而产生的,因为更大的籽粒更容易萌发和产生健壮的幼苗(Westoby,1996)。籽粒的大小

或粒重是由籽粒的长度、宽度和厚度共同决定的。GS3是一个影响粒长的主效QTL,编码一个植

物特异蛋白,该蛋白由植物特异器官大小调控(OSR)结构域、跨膜结构域和一个肿瘤坏死因子

/神经生长因子受体(TNFR/NGFR)三个功能结构域组成。该基因在幼穗中表达,是籽粒长度的

负向调控因子。关联分析表明第2个外显子的一个C165A的变异能够引起粒长增加。野生稻绝

大部分都是C类型的GS3,并表现较短粒。A类型的在热带梗稻和籼稻中分布最为广泛。通

过分析栽培稻GS3基因的单倍型,A类型的单倍型与粳稻单倍型最为接近,说明C165A变

异起源于粳稻。栽培稻在位点遗传多样性仅为0.0002 (31),远低于野生稻的0.00462,而且

栽培稻不同亚种在该位点LD衰减速率均出现不同程度的下降,这些证据表明起源于梗稻并

通过杂交渗入到籼稻中的增加粒长的有利等位基因(Fanetal.,2006; Takano-Kai et al., 2009;

Maoetal.,2010)。

GW2是一个控制水稻粒宽的主效QTL,该位点在籼粳杂交群体中被克隆。该基因编码一个

具有E3泛素连接酶活性RING-type蛋白,可能参与泛素-蛋G酶体降解途径。该蛋白是粒宽和粒

重的负向调控因子。在粳稻WY3中该基因第4个外显子的一个A的缺失导致移码和蛋白的提前

终止,导致蛋白功能丧失,籽粒宽度增加、灌楽速率增加,最终导致粒重和产量增加。在

野生型植株中,Gfr2通过蛋白酶解途径降低某种底物,从而免向调控细胞分裂(Song etal.,2007)。

qSW5是一个解释日本晴(yapo?/ca)与Kasalath(z>K&;a)粒宽38.5%表型差异的的主效QTL,

来自日本晴的等位基因的1212-bp的缺失,破坏了基因的功能,该基因功能的丧失能够通过增加

细胞数目从而增加粒宽。该缺失与栽培稻的增加粒宽显著相关,单倍型分析表明该缺失在粳稻中

广泛存在,说明可能因为增加粒重和产量而在粳稻中受到人工选择。因为籼稻中该基因都

是野生型,为籼稻粒型和产量的改良提供了一个工具(Shomuraetal.,2008)。

以上控制籽粒大小的基因都为负调控因子,GS5是一个从Zhenshan97

中克隆的增大

籽粒和产量的正调控因子。该基因编码一个丝氨酸羧肽酶,在两个定位亲本之间,该基因在基因

调控区和编码区都存在大量遗传变异。该基因在大粒的Zhenshan 97中的表达要明显高于小粒的

H94;利用大粒的Zhenshan 97的启动子驱动小粒的H94的CDS,同样能够增加籽粒大小,表明该

基因调控区域非编码区的序列变异通过降低基因表达,引起籽粒变小。因为Zhenshan 97的内外颖

的细胞数目和细胞大小均显著高于H94,推测GS5是通过促进细胞分裂活性来正向调控籽粒大小

的(Lietal.,2011)。

籽粒形态不仅是产量性状,也是一个重要品质性状,籼稻Basmati拥有一个极为细长的籽粒(长

宽比S)和优良的蒸煮品质。细长籽粒的Basmati385与较短宽籽粒的HJX74的遗传分析表明,这

种表型主要是由控制粒长的主效QTL 与控制粒宽的GJTS控制的。GfFS编码SBP转录因子

iOsSPLie),它在幼穗中高度表达,但是在NIL-gwS中,表达显著地下降。通过促进细胞

分裂来增加水平方向的生长,通过抑制细胞伸长而抑制纵向方向的生长。不仅增加籽粒长宽

比,而且使谷粒的至白率降低,胚乳淀粉粒排列紧密,提髙了谷粒品质。Basmati虽然品质好,但

是产量很低,通过QTL聚合的方法,Basmati的和同时聚合到高产品种HJX74中,得到了一

个具有高产和优良品质的新品种Huabaol (Wangetal., 2012)。

灌奖速率和持续时间,决定最终粒重的另一重要因素。GIF1 ( GRAIN INCOMPLETE FILLING

n是一个控制灌浆速率从而影响粒重的位点。该基因编码一个细胞壁整合酶,影响灌菜早期碳

水化合物的分配,是一个灌浆速率的负向调控因子。栽培稻的基因调控区域的变异可能是表

型差异的原因,因为在灌装早期G/F7的表达受到严格的限制。通过比较野生稻栽培稻核苷酸多样

性,暗示G/Fi是一个重要的驯化基因(Wangetal.,2008)。

1.3.5 水稻抽穗期的遗传调控

水稻是短日植物,种植跨越北玮45°N到南讳35°S,籼稻分布于热带、亚热带地区,梗稻

则广泛分布于热带、温带、亚热带区域。籼稻和梗稻具有不同的光周期反应,在亚热带地区,晚

熟可以增加产量,早熟可以增加每年种植季的数目,最高可以实现一年三季;而在温带地区,晚

熟则可能会在生育后期遭遇低温而导致产量损失。(Hd3a^是一个可移动

的开花信号,它是短日条件下抽穗的最主要的正调控因子,该基因的表达水平与栽培稻抽穗期紧

密相关,的表达主要受到两个独立开花途径基因Hdl和Ehdl的调控。在低讳度地区Hdl

和EM1均能促进幵花,随着韩度的提高Hdl转变为对开花的抑制。热带亚热带的籼稻的Hdl等

位基因编码区具有很多独立起源的移码和提前终止突变而破坏HD1蛋白的功能,使籼稻晚熟,

这可能是因为晚熟可以提高产量而受到选择;而热带的梗稻具有正常功能的Hdl从而表现早熟,

这可能是对一年多季种植制度的一种适应。温带粳稻中高水平的■对Hci3a的诱导超过了 Hdl

对Hd3a的抑制,可能是引起温带粳稻早熟的原因(Izawa,2007; Takahashi et al., 2009; Wu et al.,

2012)。

1.3.6 稻米食味的遗传调控

淀粉是谷物关键质量构成因子,是作物驯化和分化/改良过程中重要的选择目标。水稻胚乳的

淀粉有支链淀粉和直链淀粉两种,前者占籽粒淀粉的70 ~ 90%,后者占0~30%。籼稻、热带粳

稻和野生稻具有很高的直链淀粉含量(20 ~ 30%),所以蒸煮的米饭松散、不粘;低直链淀粉(10%)

是温带粳稻的显著特色,蒸煮的米饭软糯,较粘,被亚洲东北部的人类所喜爱。另外,还有一种

几乎不含有直链淀粉(<1%)的稻米被称为“精米”或“截米”,老挺和泰国北部的人们用这种

稻米来制作节日食品和点心。孺米是基因发生突变引起的直链淀粉合成发生显著的下降产

生的,基因编码颗粒结合型淀粉合成酶(Granule-bound Starch Synthase, GBSS),糯米在

该基因第1个内含子处包含一个G-T的突变,使mRNA前体的转录后加工不能完成,从而使该

基因的成熟mRNA的丧失(Yamanakaetal.,2004)。该突变位点不仅是儒稻产生的原因,也是

很多温带梗稻直链淀粉含量低的原因,因为mRNA的可变剪接能恢复少量的直链淀粉的合

成。该剪接突变位点在亚洲东北部的低直链淀粉的温带粳稻品种中受到选择,同时,对该突变位

点的强烈选择引起位点附近~250-kb基因组核苷酸多样性的显著下降(Olsenetal.,2006)。

稻米的香气不仅是重要的品质性状,而且决定了稻米的市场价格。稻米的香气包含100多种

化合物,其中最主要的成分为2-Acetyl-l-Pyrroline (2-AP)。香米是一个编码Betaine Aldehyde

Dehydrogenase 2 (BADH2、的基因突变导致的。该基因在除根外的所有组织器官表达,但以幼嫩

的叶片最高。该基因具有多种剪接模式,但是只有完整的全长转录本是具有功能的。该基因编码

的蛋白能够催化和消耗2-AP的前体AB-ald从而抑制2-AP的合成(Chenetal.,2008)。在栽培

稻中,具有8种不同的功能丧失突变,它们在地理和遗传上各自具有独立的起源,badk2.I

等位基因是现在食用的香米中最主要的位点,该等位基因在外显子上的一个8-bp的缺失,破坏的

蛋白功能。在绝大部分香稻中,该位点的核苷酸多样性发生剧烈下降,而连锁不平衡程度提高。

Basmati水稻在该位点周围5.3-Mb的区域内的核苷酸单倍型与粳稻的单倍型完全一致,这说明

源于粳稻,然后通过杂交渗入到籼稻中(Kovachetal.,2009)。

3芒的研究进展

3.1生物学意义

对人类而言,禾本科植物是最重要的植物,因为人类赖以生存的粮食作物几乎都是禾本科植

物。禾本科又是地球上分布最广的植物类型,一方面取决于其强大的营养繁殖能力,另外那些为

了适应种子自然传播所进化出来的性状也非常重要,如芒,刚毛和柔毛,它们与种子构成了繁殖

体以帮助种子的传播(0stergaard,2010) ?其中芒是着生于颖或内、外稃顶端的针状结构,芒

的形状(弯曲或直)、着生数量、长度在不同的物种间存在丰富的变异,通常根据芒的功能将芒

分为为吸湿芒和刚性芒两类(Peart, 1979)。

由于吸湿芒在帮助种子自埋中的适应性意义,一直受到人们的关注。很多禾本科植物具有这

种芒,如针茅、三芒草、野生高粱等。在干燥的条件下,吸湿芒通常具有至少一个膝曲,膝曲到

种子的部分呈螺旋扭转状,膝曲到芒的末端为笔直的尾部,表面布满刚毛。芒的螺旋部分对湿度

的变化敏感,湿度大时会打开螺旋,干燥时会形成螺旋,人们把这种周期性的湿度变化所引起的

螺旋和解螺旋的循环称为"吸湿运动”,芒的尾部不会发生扭转,而是与螺旋部保持一定的夹角

(青秀玲等,2007)。Peart首次用实验证明了禾本科6个种的吸湿芒能帮助种子钻入土壤,这种

自我掩埋的行为有利于种子的萌发和子代的成活(Peart,1979)。Gamier等在西非草原上发现

种子埋藏深度与芒的长度呈正相关,埋入土壤中的种子因能躲避一年一度的火烧而存活(Gamier,

2001)。野燕麦芒的研究表明芒内外相邻细胞群的木质素含量和纤维素排列方向具有显著差异,

揭示了芒吸湿运动的细胞学基础。

与吸湿芒相比,刚性芒坚硬、笔直而没有膝曲、不因湿度变化而发生形变(Stinsonetal, 1979)。

对具有刚性芒的未本科植物的研究表明,在种子从母体脱落并下落的过程中,刚性芒能平衡种子

使其种子的一端先着地并埋入土壤,因为胚处于种子尖端的位置,所以胚被埋入土壤中,有利于

胚的萌发;另外种子上的表皮毛还能锚住土壤,为根穿透土壤提供了反作用力,因此有利于幼苗

的成活(Peart, 1981; Peart, 1984; Peart, 1987)。近年来,某些刚性芒也被发现具有吸湿运动,

Elabaum发1受到昼夜干湿交替的影响,野生四倍体小麦的成对长芒不断地打开和闭合,芒表

面众多刚毛能错住土壤并使种子只能向一个方向滑动,类似“蛙泳”的原理,一点一点将自己埋

入土壤。对芒的细胞结构的研究表明,引起这种吸湿运动是芒基部不对称的细胞群的细胞壁中的

纤维素微丝排列的差异所致(Elabaumetal.,2007)。所以,具有吸湿能力的芒是植物对干旱、

半干旱环境长期适应的结果,虽然它们在形态和对湿度变化的响应不同,但它们的功能都需要芒

表面的刚毛(芒刺)的结构,因为芒刺能在种子自埋的过程中铺住土壤,防止种子从土壤中退出,

所以芒刺是芒发挥生物学功能所必须的结构,然而前人对芒刺的研究很少。

最近,Kulic等以控制实验的手段对狐尾草(Foxtail Grass,即野生大麦Bonieum murinum)

芒刺的物理学性质和形变的环境对传播体的作用机制做了详细研究:芒的表面被高度各向异性的

锋利的微刚毛覆盖,这些刚毛冲向一个方向并与水平方向有约35度夹角,平均长度50微米。当

一个柔软、多孔的介质与芒的-?部分发生接触并试图向芒基部的方向移动时,芒刺首先会铺定(勾

住)在介质上,具有弹性的芒不断积累朝向底物方向上的弯曲度而增加了芒刺受压的数量,进一

步增大了摩擦力,从而减少了制动失败的可能性。另外,除了在水平方向的摩擦力外,芒剌还提

供了垂直方向的粘附力。这两种作用力使狐尾草只能向一个方向移动,并有效地抑制了向反方向

的运动。对芒在惯性主导的和不断形变的环境中的运动模式的研究表明芒刺能够固定于任何柔软

多孔的介质(如土壤、动物皮毛等)上,并能把外部环境作用于芒的各个方向的力转化为指向芒

基部的单一方向的运动,另外,芒长度的增加带来更多的芒刺而放大芒刺的效应并能传播的更远。

这项研究奠定了芒刺在动物传播和种子自埋过程中的物理学基础(Kulic et al.,2009)。末本科

繁殖体利用芒表面的几何形状使其在正反两个方向产生截然不同的摩擦力,从而能够利用环境的

波动,做出定向移动,是植物长期进化出来的巧妙的生存策略。然而这种非均衡表面结构并不是

禾本科芒的专利,蛇与赃顿腹部皮肤的刚毛使其在向前和向后两个方向上存在显著不同的摩擦力,

能够提高移动效率,只不过姬顿和蛇利用了来自自身的动力(Hazeletal.,1999)。

人们在一个世纪前就己经注意到大麦、小麦的芒能够提高产量。它们的芒具有相似的解剖结

构,它们都具有一个三角形的横截面,包含两个绿色细胞的区域和三个维管束,芒表面具有气孔

(You et al., 2012)。前人的研究表明芒是一个高光合效率和低蒸腾的器官,芒位于冠层顶端,

有利于光合作用和气体交换,而且芒与籽粒距离最近,有利于光合同化物就近转运到籽粒中。芒

的总表面积可达旗叶的1/3 ~ 1/2,穗部的50% ~ 70%,芒的叶绿素含量和光合作用相关酶活性也

高于颖壳和旗叶,但芒的蒸腾作用只占穗部的10%~ 20%,具有很高的水分利用效率。有人推测

大麦和小麦的长芒是它们对千旱环境条件的适应,长芒的存在有利于水分和光合同化物向籽粒的

运输(Blum, 1985)。在大麦中的研究表明具芒大麦相对于无芒大麦具有显著的产量优势,芒对

产量的贡献可达10% (Grundbacher, 1963; Qualset et al.,1965)。相反,水稻的芒由于具有单

一的维管束、内部没有绿色细胞的组织,所以不能进行光合作用(Toriba et al.,2010)。这也是为

什么在驯化过程中大麦和小麦保留了一定长度的芒,而水稻的芒则显著减少。

3.2遗传分析及进展

禾本科作物(如水稻、小麦、大麦等)在芒的有无、长短和分布特性上都存在很大变异,而

且芒的有无和长短受到光周期、温度和非生物胁迫(如干旱)等环境条件的影响。前人的研究表

明,芒是一个多基因控制的复杂性状。在水稻中,控制芒性状的基因在水稻12条染色体上都有分

布(Shigetoshi etal., 1996; Xiongetal.,1999; Cai and Morishima, 2002; Thomson et al., 2003;

GuetaL, 2005),大部分控制芒的有无与芒的长短和分布比例的QTL分布在相同的染色体区域

(肖河等,2008)。在这些QTL中,位于第4染色体上的乂和位于第8染色体上的Xwn-柏不同

定位群体中检出频率较髙,说明这两个位点是水稻驯化的重要位点。

大麦中控制芒的有无和长短有关的基因在除1H和6H的染色体上都有分布,其中位于2HL的

和7HL的是大麦最主要的的两个自然变异。LsAJ为显性无芒基因,主要分布在/fortfeiOT

inerme^WEngleawnless, M:2为隐性短芒基因,广泛分布在东亚(如中国、日本、韩国和印度)的

大麦品种中,可能是大麦对东亚潮湿气候条件的一种适应(Youetal., 2012)。

Watkins和Enerton认为小麦存在5个决定芒发育的基因:B1’ B2, B3, A, Hd,除了 为

促进芒生长的基因外,其他均为芒抑制基因,57、52和册分别位于5A、6B和4B染色体上(Sears,

1954; Rao, 1981)。通过单体研究,发现了更多与芒发育有关的基因位于2A、3A、4A、IB、

2B、3B、5B、2D、3D、6D 和 7D 染色体上(Bozzini et al., 1971)。

关于芒刺的遗传学研究仅在大麦中报道了位于5H染色体长臂上两个隐性光滑芒的基因

或携带当它们单独存在时,具有变短和减少的芒剌,当同时存在时,大麦芒非常光滑几乎

不产生芒刺。它们都存在于欧洲和西亚的一些大麦品种中,这两个基因能够提高青!t词料的适口

性而受到人工选择(Takahashi, 1995)。

3.3分子水平调控

禾本科中第一个被克隆的芒长基因为大麦的Lks2。Lks2编码一个SHI家族转录因子,而且

的突变不仅使芒长变短,而且雌蓉柱头线毛也会变稀疏,说明具有多效性。Lks2在芒

和雌藏中特异表达。组织学研究表明短芒是由于细胞数目的减少所致,因此可能与芒细胞

的增殖有关。对大麦品种的该基因的自然变异的研究发现,的变异主要分为3种类型,他们

都具有引起IGGH结构域Proline到Leucine改变的SNP,它们的芒长减少为长芒品种的一半,具

有正常种子育性。在携带的大麦品种中,和分布在中国东部、韩国和日本地

区,/)b2.W在序列上与前两种类型差异较大,可能具有独立起源,携带这种等位基因的品种主要

分布在喜马拉雅地区(包括印度、尼泊尔和西藏)。/ib2的突变只发生在部分大麦品种中,所以

该突变是驯化后产生的变异。东亚的大麦品种具有相当高比例的短芒品种,可能与东亚多雨的气

候有关,短芒品种可能因为有利于减少倒伏而受到人工选择(Youetal.,2012)。

最近,Luo et al. (2013)从普通野生稻中分离了一个控制芒长的主效QTL ^4?-/编码

bHLH转录因子,在芒原基表达量最高。基因互补验证表面野生稻^-7具有增加芒长和粒长,减

少穗粒数的功能进而降低产量。An-1能够通过促进细胞的增殖促进芒原基的形成和籽粒的伸长,

在支梗原基中通过抑制细胞分裂素直接激活酶LOG的表达,抑制分生组织活性,从而使穗粒数

下降。群体遗传学表明栽培稻在An-J位点的遗传多样性发生显著下降,说明该位点是水稻驯化

中人工选择的重要位点,对an-7的选择不仅能够使芒消失,而且还能够增加单株产量。

水稻突变体的研究也发现了一些与芒的发育相关的基因,\_DROOPINGLEAF WD,

SHOOTLESS2、SHL2、, SHOOT ORGANIZATION 1 (SHOl) , SH02, TONGARI-BOUSHIl (TOBl)

等。这些基因的突变体都在某种程度上不能维持分生组织活性或者建立近-远轴极性,它们为芒的

发育调控机制提供了重要的线索。

DROOPING LEAF (DZ)编码一个YABBY蛋白,控制心皮的分化和叶片叶脉的形成。该基

因突变由于叶脉形成缺陷而导致披叶表型。在长芒的Kasalath遗传背景下,抑制Di基因的表达除

了披叶表型外,还能够显著减少芒长和有芒籽粒所占比例,并具有剂量效应。RNAi分析表明芒

的形成与DZ基因的表达水平有关。ZXL基因只在芒原基下方的外颖中脉维管束周围细胞特异表达,

在芒原基没有表达,表明m在调控芒的形成过程具有非细胞自主性。因为能够通过促进叶片

原基中心的细胞增殖而影响叶片中脉的形成,所以芒的形成可能是Z)Z促进芒原基下方维管束周围

的细胞增殖导致的(Toribaetal.,2014)。

SHL2基因编码一个RNA依赖的RNA聚合酶,在无芒的粳稻Nipponbare背景下该基因会导致花

器官和外颖的近轴面丢失,外颖呈棒状,并且棒状外颖顶端形成长芒。该结果表明5HL2是一个抑

制芒发育的基因。的功能是合成反式作用RNA(ta-siRNA),其祀标为生长素响应因子

(?五7T/iV2(Qs￡Tr2)基因,所以该基因的突变会导致基因的增强和异位表达,表明Os￡rT2

是促进芒形成的基因。通过在淑2突变体和长芒的Kasalath植株中降低QsiTT前表达量,结果转基

因植株的芒显著减少,证实了上述猜测。0述m在Kasalath芒原基表皮第一、二层细胞、维管束

和心皮原基表达,在Nipponbare和T65的芒原基无表达但在维管束与心皮原基正常表达,表明

as￡:7T2表达部位与芒原基形成紧密相关(Toribaetal.,2014)。

Kasalath背景的突变体中,QsiTn能够正常表达;在Kasalath中干扰as￡Tr2的表达能够抑

制芒的形成,并且没有披叶的表型产生,表明的表达是不依赖(?五7T2的,而且单独的

的表达对芒的形成是不够的,说明和(?五m在调控芒的形成中处于独立的路径(Toribaetal.,

2014)。水稻的芒呈福射对称,as￡7T2特异地在芒原基的第一、二层细胞中表达,突变体sM-ro!2

中0沾7T2的增强和异位表达,导致了芒的形成和远轴化的棒状外颖,在的表达与形态上,

芒都与远轴化的棒状外颖极为相似,表明同时影响了芒原基的远轴化(abaxializing)和伸长。

但是其他禾本科作物如小麦、大麦的芒具有近-远轴极性的分化,这有可能是因为在水稻的进化过

程中,水稻的芒丢失了其近轴面特性,因此水稻的芒在近-远轴极性调控方面具有一套独特的机制。

TOB1 (OsYABBYS)编码一个YABBY转录因子,该基因突变导致水稻颖花多种形态的改变,

如形成圆锥形器官而非内外颖,花分生组织的提前终止和内外颖的缺失等,这些表型表明花分生

组织不能正常保持和分化。但是只在已分化器官原基中表达(护颖、颖荀和内外颖),不

在分生组织中表达,所以推测在后生器官与分生组织直接的联系过程中具有重要作用,能

够非细胞自主性地调控花分生组织活性。另外在toW突变体中,所有外颖顶端产生一个长芒,因

此rosy是一个芒的抑制因子(Tanakaetal., 2012)。

3.4水稻芒的研究进展

与落粒性类似,目前已克隆的水稻芒性基因(表1-3)可分为两种:一种是受到过人工选择

的驯化基因。主要利用野生稻、有芒栽培稻与无芒栽培稻构建群体,采用图位克隆技术得到,例

如v4n-J、LAR47等。一种是无驯化相关证据支持通过诱变得到的,例如DKOOiWVG此AFO)王),

TONGARI-BOUSHI1iTOBl)等。

韩斌实验室W无芒釉稻广陆矮4号为轮回亲本,普通野生稻W1943为供体亲本构建染色

体片段代换系,通过初步定位得到和^心2两个与芒性相关的QTLs,利用10500株群体将

精细定位在四号染色体长臂70kb区间内。通过互补、RNAi、进表达转基因从区间的两个预

测基因中确定如-八它编码一个具有bHLH(basicHelix-Loop-Helix)结构域的转录因子。其在

栽培稻中主要有两种亚型——a-7(Tn+)和an-7(G-)。其中an-7(Tn+)是无芒材料基因启动

子区域存在4.4忱转座子插入等一系列变异,引起表达下调,导致芒原基不能正常分裂发育

成苦。an-/(G-)则是由于单碱基缺失导致翻译提前终止。进一步分析转基因植株发现如正向

调控芒长和粒长,负向调控穗粒数(Luoefa/.,2013)。定位于四号染色体长臂下端56kb区

间内,编码的化L0化6蛋白具有催化细胞分裂素合成的功能。在釉稻广陆矮4号中,由于该基

因第一个外显子单碱基缺失造成移码,导致蛋白失活而不具芒。通过转基因验证发现能够

増加细胞分裂促进芒伸长,但减少穗粒数和分葉数导致产量降低。基因表达模式分析显示,

调控芒原基的形成,而促进芒的伸长。与野生稻相比,栽培稻中^和位点核巧酸多

样性显著降低,表明这两个基因受到过人工选择(Guefa/.,2015)。

Hua等利用元江普通野生稻和釉稻%11构建的6655株F2分离群体,将调控普通野生稽芒长

和芒刺的基因巳化定位在四号染色体长臂34.6此区域内,RNAi及互补验证表明

L0CJ9地哈yWO为目的基因。该基因编码一个细胞分裂素激活酶,在9311中乂因单碱基

缺失移码,导致转录提前终止,降低芒原基中的细胞分裂素的浓度,破坏了芒則形成和芒的伸长。

该基因亚细胞定位于细胞质和细胞核,主要在发育的穗中表达。单倍型分析表明该基因起源于梗

稻亚种,通过基因渗入(introgression)整合到釉稻遗传背景中,并在早期驯化中经历过人工选择

(Huaetah,2015)〇

化4位是新近克隆的芒性调控基因,研究者们利用无芒非洲稻和无芒賴稻Koshihikari构建染

色体片段代换系的8000株分离群体将化佔2定位于8号染色体长臂80化区间内,通过互补验证

确定目的基因。化4拉编码一个表皮构型因子类蛋白垃>化厶属于EPF/EPFL家族,是植物特异

的分泌化段,具有一个保守的富含半脫氨酸的区域,其前体被加工酶基因化W特异剪切,成熟

的肤段能够诱导芒的伸长。时空表法分析显示化4捉在在幼穗中表达量比其它组织高10倍。基因

序列分析表明其存在一个高度变异的高GC区域,该区域包含多种引起编码蛋白功能破坏的突变,

从而导致部分亚洲栽培稻的无芒表型,但在无芒非洲栽培稻中却存在具有功能的化

(Bessho-Ueharaefa/.,2016)。此外,一项利用全基因组测序快速鉴定水稻农艺性状基因的GWAS

研究也发现了该基因,研究者们使用MLM模型,分别做了基于SNPs和基因的关联分析,通过

置换检验确定了全基因组显著性的阀值,然后通过单倍型分析筛选出了芒性调控基因

扣7890,通过将功能性单倍型和丧失功能单倍型基因转入日本晴,验证了该基因功能

(Yanoetah^2016)〇

分离自突变体的基因和化脚TCV2(0泌7T2)在有芒釉稽Kasalath中参与芒的调控。公王

编码具有YABBY结构域的蛋白,调控水稻中脉、也皮(Yamaguchiefa/.,2004)和花分生组织

(LiWa/.,2011)的形成与发育,0泌7了2是一种生长素响应因子(Wange/a/.,2007)。通过对突

变体遗传分析和RNAi实验证明芒的形成与OL表达水平有关,而降低化￡777的表达会抑制芒

形成。但两个基因单独存在时却不能调控芒发育。此外0S公乃2在釉稻芒原基表达,在搜稻中无

表达,而￡)王在釉稻和硬箱中均有表达(1'〇1化3311<11111〇11〇,2014)。因此研究者认为猎稽中化左712

的功能丧失可能与賴稻中芒性丧失有关。但这一假说需要更多证据,该实验仅用Kasala出、日本

晴W及台中65=份材料,不足W代表整个釉稻和硬稻。类似通过突变体分离出的芒性基因还有

7D公7和5/2^(57/00化￡说2),7D及7编码一个YABBY转录因子,它突变导致水箱小穗芒的伸

长和花器官发育(TanakaWa/.,2012)。5/比2编码-个RNA依赖性的RNA聚合酶,参与反式作

用干扰小RNA(ta-siRNA)的形成,其突变会导致芒的伸长(Toribaefa/.,2010)这些基因可能与栽培稻驯化无关。

通过对与驯化相关的芒性基因硏究,可W使我们更清晰了解栽培稻驯化的分子机理;而研究从突变体鉴定出的芒性基因,可W巧宽我们对水稽芒性调控途径的认知。尽管目前已有水稻芒性基因被克隆,但考虑到能够影响芒原基分裂的基因都可能对芒性具有调控作用,该调控途径可能涉及相当多基因。而且根据定位结果(表1-2),除了4号和8号染色体外的其他染色体上还有更多芒性基因等待发掘克隆和解析功能。

3.5立题意义