摘要

第一部分：绪论

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)。

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)。

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)

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、土壤酸度等逆境承受力,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。

通过多年以来大量研究者的工作，粳稻和籼稻被认为是亚洲栽培稻的最主要两个亚种，(MorishimaH,1992;Oka,1988)。对于这两种亚洲栽培稻的驯化研究，将通过祖先种、起源地和亚洲起源几个方向进行归纳。

0402

1.1亚洲栽培稻驯化过程

1.1.1祖先种

祖先种：

在亚洲栽培稻的驯化研究的过程中的，在探究驯化具体过程之前要先确定其祖先种。目前研究表明，普通野生稻（拉丁名）和一年生野生稻（拉丁名）是亚洲栽培稻的两个主要的祖先种。

普通野生稻：

一年生野生稻：

一年生野生稻通常被认为是由于适应亚洲的亚热带季风气候而逐渐形成的有别于普通野生稻的生态型(GeWa/.,1999b;VaughanWa/.,2008a)。通过进化分析可以得知，一年生野生稻也可能来自于普通野生稻不断进化而来(ZhuandGe,200洗)。通过RFLP等分子标记分析可以得知，一年野生稻和普通野生稻可以划分为一个种(Lu幻加,2002;Ren幻加,2003)。Joshi等学者利用ISSR标记进行分析发现一年野生稻和普通野生稻存在明显差异。两种野生稻都存在很多原始水稻性状如长芒、落粒等原始性状，所以在野生环境下种子通常交叉散布难以准确区分(Onishiefa/.,2007;Zhaoefa/.,2010)。

在相对隔离的空间分布下，一年野生稻和普通野生稻的生理形态和生活习性上差异非常明显。一年生野生稻适应亚热带季风气候环境的旱季雨季分明的环境而获得的习性包括一年生、自花授粉、光周期不敏感和有性繁殖等，普通野生稻适应环境获得的习性包括多年生、异花授粉、光周期敏感、进行无性繁殖等(ZhengandGe,2010) (Grillowa/.,2009)。由此可以看出，通过一年生野生稻的驯化过程性状变化更少，从能可能驯化过程比普通野生稻的驯化过程所需要的时间更短(SangandGe,2013)。Li等学者通过杂交构建作图群体使用的亲本材料为一年生野生稻和籼稻时候发现两种材料之间没有其他材料杂交时候体现出来的生殖隔离，由此判断籼稻的祖先种可能是一年生野生稻(LiWa/.,2006a)。

综上研究所述，研究者认为亚洲栽培稻的祖先种更可能是普通野生稻而非一年生野生稻。

1.1.2起源地

在亚洲，亚洲栽培稻与人类文明的起源时间高度一致，也一直以来都是最主要的人类食物来源。因此亚洲国家一直是考古学、生物学、人类学的研究热点并且各国以能够发现和成为亚洲栽培稻起源地为荣。

关于亚洲栽培稻的起源地的假说可以被归纳为以下几种：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。

在考古学领域，我国作为亚洲最古老的文明国家，拥有悠久的历史和辽阔的疆域，也包含丰富的种质资源其中包含各种野生稻和栽培稻。考古学者已经在我国发现相当数量的耕作遗迹，其中大量与亚洲栽培稻的起源历史遗迹相关。目前多数考古学者研究表明，中国长江流域是亚洲栽培稻的最初起源地(Nakamura,201WeissandZohary,2011;Zhao,2011)。

在遗传学领域，基于分子遗传学、基因组学和测序技术的不断发展，关于水稻起源的研究进展不断出现。2011年美国Molina等科学家利用分子钟技术研究亚洲栽培稻，通过核苷酸的替换率计算野生稻与栽培稻的分化时间，据推测亚洲栽培稻起源于距今8200年。该研究与我国已有的水稻耕作遗迹年代相吻合(FullerandQin,2010)。当研究员统计染色体扫描数据时计算出来的分化时间距今13500年，据推测亚洲栽培稻起源于距今13500年前。该研究与考古学推测的上限范围与我国长江中下游水稻植物化石测定时间相吻合(Lief<2007)，也与田螺山考古发现吻合(Fullerwa/.,2009)。由此综合得到亚洲栽培稻的起源时间应该在距今8200到13500年之间。

Huang等研究员在2012年通过水稻全基因组高精度遗传变异图谱的测定认为，亚洲栽培稻起源地位于我国广西珠江流域。在收集了395份野生稻材料后，发现野生稻与栽培稻差异最大的品种是来自于广西珠江流域的野生稻材料。

综上研究所属，亚洲栽培稻的起源地并未被证据明确证实，有待于考古学、遗传学、农学、生物学提供更多的发现证据。

1.2主要亚种驯化过程

在遗传学方向上，作为亚洲栽培稻的两个主要亚种，粳稻和籼稻是主要的驯化过程研究对象，两个亚种之间形态和生理存在明显差异，并且具有一定程度上的生殖隔离。(Liefa/.,1997)目前，通过分子标记和测序等方法来鉴别两个亚种是对栽培稻起源研究的主要方法(徐海等,2012)。

遗传学通过研究粳籼两个主要亚种的起源和驯化过程来推测其背景差异的原因和亚种的主要来源，从而形成了两种关于粳籼两个亚种起源的假说：单起源假说和多起源假说。

单起源假说认为粳稻和籼稻拥有共同的野生稻祖先，两者的形态和基因组差异来源于不断的自然选择和人工选择。多起源假说认为粳稻和籼稻的野生稻祖先不同，分别经由不同的驯化路径形成了现在的形态和基因组差异。(Vau曲anefa/.,200化)

随着分子标记的大规模应用，多起源假说逐渐被较多研究人员接受。

Second等利用同工酶标记粳稻、籼稻和野生稻材料认为

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。