

主要农作物驯化研究进展与展望

贾冠清, 孟强, 汤沙, 张仁梁
(中国农业科学院作物科学研究所, 北京 100081)

摘要: 农作物的驯化过程与农耕文明的发端密切相关, 是作物种质资源遗传基础不断丰富衍化, 利用价值不断完善的主要途径之一。本文重点从作物驯化的主要性状、基因组遗传区段、重要驯化基因的克隆、作物驯化后的传播与基因渗透、作物驯化理论与研究方法以及作物驯化研究的新趋势等方面评述近年来取得的主要研究进展, 讨论研究存在的主要问题并对深入开展作物驯化研究进行展望。

关键词: 作物驯化; 形态学性状位点; 数量性状; 基因克隆

Current Advances and Future Perspectives on Crop Domestication

JIA Guan-qing, MENG Qiang, TANG Sha, ZHANG Ren-liang
(Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081)

Abstract: Crop domestication has laid the fundamental basis of agricultural initiation and human civilization. Taking advantage of recent achievements on studies of crop domestication, this article reviewed the characterization of major domesticated-associated morphological traits, identification of important genomic segments, and isolation of domestication genes as well as the global spreading of cultivated crops post domestication. Furthermore, the advances on theoretical principals and fundamental methodologies as well current research focuses have been reviewed, and the future perspectives have been proposed.

Key words: crop domestication; morphological traits; QTL; gene cloning

人类文明的发展进步经历了直立行走、工具的使用、狩猎采摘以及种养农业等发展阶段。大约距今 1 万多年前, 人类社会经历了从游动性的猎取采摘到相对定居性的种养农业的生产生活方式的转变^[1], 这一转变过程最突出的特征便是大量作物被驯化栽培。已有的考古及作物多样性研究证据表明, 主要农作物的驯化存在多个起源中心^[2,4]: 中东新月沃地区起源了多种麦类作物(大麦、小麦、燕麦等), 中国起源了大量的粮食作物(谷子、糜子、水稻、大豆等), 北美墨西哥地区起源了玉米, 南美起源了甘薯、马铃薯和花生等作物, 非洲中部起源了高粱等作物。这些古老作物的驯化极大丰富了人类的膳食结构, 为人类文明的繁衍发展提供了食物安全保障。

然而, 在作物的驯化过程中, 究竟发生了什么? 作物是如何从野生状态(野生近缘种)逐渐演变成栽培状态(地方品种)并被人类选择利用的? 这些科学问题至今仍然没有得到确切的答案。近年来, 围绕作物的驯化过程, 一些遗传学研究已经深入展开, 为解开农作物驯化之谜提供了大量实验线索和判定依据。

1 作物驯化性状的解析

1.1 驯化综合表征

驯化综合表征是指作物由野生状态驯化为栽培状态后, 表型性状的综合改变^[5]。一般情况下, 野生种经过人为的选择和驯化后, 往往表现为落粒性的丢失^[6]、分支分蘖性的减少^[7-8]、果实增大^[9]、种

收稿日期: 2019-08-22 修回日期: 2019-09-20 网络出版日期: 2019-09-09

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20190822001>

第一作者研究方向为谷子基因资源发掘, E-mail: jiaguanqing@caas.cn

基金项目: 国家重点研发计划(2018YFD1000706, 2018YFD1000700); 国家自然科学基金(31871630, 31522040); 国家谷子高粱产业技术体系(CARS-06-13.5-A4)

Foundation project: National Key R&D Program of China(2018YFD1000706, 2018YFD1000700), National Natural Science Foundation(31871630, 31522040), China Agriculture Research System(CARS-06-13.5-A4)

子休眠性的丧失^[10]、株型的直立与强壮^[11-12]、籽粒灌浆增加^[13-14]等综合的改变,在自然和人工选择压力下,驯化综合表征特指现存的野生近缘种与地方品种间的表型差异,该差异一般显著大于野生近缘种与地方品种群体内部的性状遗传差异^[15],并表现出在野生近缘种和地方品种间非连续变异的特征。已有的遗传研究表明,多数驯化综合表征性状是由单基因或少数主效基因位点控制的,并且遗传效应不受遗传背景和环境因素的影响^[16]。

1.2 作物特色驯化性状

除了上述提到的性状外,驯化综合表征在不同作物驯化过程中的表现并不完全相同。例如在水稻中,野生稻驯化为栽培稻往往经历了由匍匐生长向直立生长的转变^[11-12]、芒长的变短^[17]、穗型结构^[18]的变化、籽实灌浆能力^[13]的变化等过程;在玉米中,主要经历了株型^[19]、穗型及行粒数的改变^[20],籽粒外稃消失^[21],颖壳硬度降低^[22]等过程;小麦中经历了穗粒数与易收获性的改变^[23];大豆经历了种皮透水性增强^[24],无限生长习性的克服^[25]的过程;谷子则经历了抽穗期的延迟、穗粒数的增多、刚毛变短等过程^[26];高粱则表现了茎秆持汁性增强^[27]的变化等。可以说,不同作物的驯化性状具有鲜明的特性,提示我们不同作物可能经历了完全不同的驯化过程(表1)。

表1 主要作物驯化相关性状

Table 1 Domestication-related traits of important crop species

	粒用作物 Seed crop	根及块茎作物 Root and tuber	果实作物 Fruit
驯化性状 Traits	种子大小	风味改变	风味改变
	养分调配	养分调配	养分调配
	种皮厚度,柔软度	淀粉含量	种子大小
	穗型、穗数	适种性	果实大小
	产量	分支数量	繁殖周期
	休眠性		果实硬度
	落粒性		
	有限生长习性		

修改自参考文献^[28]

Modified from reference^[28]

2 作物驯化基因研究

2.1 驯化相关基因组位点研究进展

目前,对作物驯化基因组区段的解析研究主要通过基于基因组重测序的群体遗传学分析途径和基于连锁遗传理论的数量性状位点研究手段开展,近年来取得的突破性进展主要集中在水稻、玉米、大

豆、菜豆等作物中(表2)。其中,二代基因组测序技术结合核心种质群体的群体遗传分析已经成为主流,代表性的进展如:Huang等^[29]采用二代基因组重测序手段,通过系统解析野生稻群体与栽培稻群体的全基因组核酸多样性的变异情况,解析出了55个水稻受到驯化选择的基因组区段,并且通过分析发现,水稻已知驯化相关基因如*BH4*(种皮色)、*SH4*(落粒性)、*PROG1*(匍匐生长习性)、*qSW5*(种子宽度)、*O_sCI*(叶鞘颜色)等均位于这些驯化相关基因组区段内,该研究从侧面证实了采用群体遗传分析手段解析作物驯化相关遗传区段的准确性、有效性和必要性;Hufford等^[30]采用二代基因组重测序技术,解析出了484个与玉米驯化紧密相关的基因组区段,这些基因组区段占到玉米基因组的7.6%,平均长度为322 kb,平均涵盖3.4个注释基因,结果显示,玉米驯化过程中,存在除了*TB1*(分支分蘖性)、*TGAI*(坚硬外稃)等已知基因之外的更多的基因,有待进行深入的解析和研究,为深入认识和分析玉米的驯化过程提供了候选基因组区段;Zhou等^[31]采用二代基因组重测序技术,使用XP-CLR算法,分析出了121个与大豆驯化直接相关的基因组位点,并且发现这些驯化基因组位点与多个已知驯化基因位置重合,得到的驯化区段定位精度远远超过传统QTL分析方法,具有更高的解析效率。该研究同时采用了全基因组关联分析的手段,发现了多个控制大豆籽粒油分含量,籽粒重量及茎秆建成紧密相关的信号位点受到了驯化选择,为认识大豆的驯化过程提供了候选基因组区段;Schmutz等^[32]采用二代基因组重测序技术对菜豆种质资源开展研究,利用滑框分析方法,获得了930个在野生种及栽培种间基因组多样性参数及选择分化系数显著差异的基因组区段,累积影响了超过74 Mb的菜豆基因组,约占整个菜豆基因组的八分之一。此外,还发现了209个驯化区段的平均长度超过100 kb,系统解析了普通菜豆两个独立驯化亚群的驯化区段相似度,提出了菜豆两次独立驯化的遗传证据;Li等^[33]采用二代基因组测序技术对桃种质资源开展测序,采用滑框分析方法,鉴定出了142个在野生种及栽培种间基因组多样性参数极显著差异的基因组区段,累积影响了超过42.4 Mb的桃基因组,约占整个桃基因组的18.6%。通过全基因组关联分析,鉴定出了多个与桃果实大小和风味相关的遗传位点受到了驯化选择。这一研究为认识桃的驯化起源过程提供了新的遗传证据。

表 2 主要作物驯化基因组位点的定位与鉴定

Table 2 Identification of genomic segments associated with crop domestication

作物 Crops	种质(群体)数量 Amount of accessions(families)	种质(群体)类型 Type of accessions (families)	驯化区段或 QTLs Number of QTLs	鉴定手段 Methods	分析内容 Analysis performed	参考文献 Reference
水稻 Rice	1529	野生种(446), 地方品种(1083)	55 个	二代基因组重测序, 测序深度: 野生种(平均 2×), 地方品种(平均 1×)	SNP 鉴定, F_{ST} , 全基因组关联分析, 进化树, 主成分分析, 遗传多样性(π), 选择性鉴定(π_w/π_c), 遗传距离	[29]
	66	野生种(22), 地方品种(44)	399 个	二代基因组重测序, 测序深度: 野生种(平均 1.5×), 地方品种(平均 1.5×)	SNP 鉴定, 遗传多样性(θ), F_{ST} , LDRs,	[34]
玉米 Maize	75	野生种(17), 地方品种(23), 育成品种(35)	484 个	二代基因组重测序, 测序深度: 野生种(平均 5×), 地方品种(平均 5×), 育成品种(平均 5×)	SNP 鉴定, F_{ST} , 进化树, 连锁不平衡, XP-CLR, 遗传多样性(π)	[30]
	866	野生种×栽培种, BC ₂ S ₃ RILs	72 个 QTLs	SNP 标记	QTL 定位, 比较遗传分析	[35]
大豆 Soybean	302	野生种(62), 地方品种(130), 育成品种(110)	121 个	二代基因组重测序, 测序深度: 野生种(平均 11×), 地方品种(平均 11×), 育成品种(平均 11×)	SNP 鉴定, F_{ST} , 主成分分析, 进化树, 遗传多样性(π), CNV, 连锁不平衡, XP-CLR, 全基因组关联分析, 选择性鉴定	[31]
	512	野生种(72), 地方品种(36), 育成品种(404)	140 个	SLAF 基因组重测序, 测序深度: 野生种(平均 6.14×), 地方品种(平均 6.14×), 育成品种(平均 6.14×)	SNP 鉴定, 进化树, 群体结构, 遗传多样性(π), Fu and Li's D*, Fu and Li's F*, 主成分分析, F_{ST} , 连锁不平衡, 基因流动, 全基因组关联分析, 选择性鉴定	[36]
	25	野生种(8), 地方品种(8), 育成品种(9)	394 个	二代基因组重测序, 测序深度: 野生种(平均 5×), 地方品种(平均 5×), 育成品种(平均 5×)	SNP 鉴定, 群体结构, 进化树, F_{ST} , 遗传多样性(π), 主成分分析, 选择性鉴定(π_w/π_c)	[37]
	16	野生种(6), 地方品种(4), 育成品种(6)	206 个	二代基因组重测序, 测序深度: 野生种(平均 17×), 地方品种(平均 17×), 育成品种(平均 17×)	SNP 鉴定, F_{ST} , 进化树, 遗传多样性(π), 选择性鉴定(π_w/π_c)	[38]
菜豆 Common bean	160	野生种(60), 地方品种(100)	930 个	二代基因组重测序, 测序深度: 野生种(平均 4×), 地方品种(平均 4×)	SNP 鉴定, CNV, 遗传多样性(π), 全基因组关联分析, 选择性鉴定, 连锁不平衡	[32]

表2(续)

作物 Crops	种质(群体)数量 Amount of accessions(families)	种质(群体)类型 Type of accessions (families)	驯化区段或 QTLs Number of QTLs	鉴定手段 Methods	分析内容 Analysis performed	参考文献 Reference
桃 Peach	480	野生种(52),地方品种(213),育成品种(215)	142个	二代基因组重测序,测序深度:野生种(平均 $6.4\times$),地方品种(平均 $6.4\times$),育成品种(平均 $6.4\times$)	SNP鉴定,主成分分析,进化树, F_{ST} ,遗传多样性(π),连锁不平衡,全基因组关联分析,选择性鉴定(π_w/π_c),CLR	[33]
梨 Pear	113	野生种(57),地方品种(56)	1082个 (候选基因)	二代基因组重测序,测序深度:野生种(平均 $11\times$),地方品种(平均 $11\times$)	SNP鉴定,主成分分析,进化树, F_{ST} ,遗传多样性(π),连锁不平衡,基因漂流,ROD,群体结构,IBD	[39]
柑橘 Orange	104	野生种(13),地方品种(91)	1600个	二代基因组重测序,测序深度:野生种(平均 $35\times$),地方品种(平均 $35\times$)	主成分分析,进化树, F_{ST} ,遗传多样性(π),SNP鉴定,XP-CLR,基因漂流	[40]
棉花 Cotton	143	野生种(5),地方品种(43),育成品种(95)	109个	二代基因组重测序,测序深度:野生种(平均 $5.17\times$),地方品种(平均 $5.17\times$),育成品种(平均 $5.17\times$)	SNP鉴定,主成分分析,进化树,群体结构, F_{ST} ,遗传多样性(π),选择性鉴定($\pi_{racc}/\pi_{cultivar}$)	[41]
大麦 Barley	433	野生种(344),地方品种(89)	137个	Illumina enrichment resequencing	SNP鉴定,主成分分析,群体结构,CLR,遗传多样性(π),选择性鉴定(π_w/π_c)	[42]
小麦 Wheat	701	野生种(188),地方品种(84),育成品种(429)	7984个	SNP芯片	SNP鉴定, F_{ST} ,lnRH,进化树	[43]
	152	野生种 \times 栽培种,RILs	27个QTLs	SSR及DArT	QTL定位,比较遗传分析	[44]
谷子 Foxtail millet	182	野生种 \times 栽培种,RILs	10个QTLs	SNP,SSR及RFLPs	QTL定位,上位性效应,环境互作效应	[16]
饭豆 Rice bean	198	野生种 \times 栽培种, BC_1F_1	73个QTLs	SSR及AFLP	QTL定位,比较遗传分析	[45]
长豇豆 Yardlong bean	188(F_2)/190(BC_1F_1)	野生种 \times 栽培种, F_2 及 BC_1F_1	153个QTLs	SSR	QTL定位,比较遗传分析	[46]
花生 Peanut	142(87 BC_3F_1 and 55 BC_2F_2)	野生种 \times 栽培种,44 BC_2F_1 后代	95个QTLs	SSR	QTL定位,比较遗传分析	[47]
红花 Safflower	276	野生种 \times 栽培种, F_2	61个QTLs	Illumina GoldenGate, SNP	QTL定位,比较遗传分析	[48]

除群体遗传学研究手段外, 连锁遗传分析作为经典的遗传分析手段, 仍然在驯化基因组区段解析研究中发挥着基础性作用, 如: Xu 等^[35]对玉米远缘杂交衍生 BC₂S₃ 群体开展了雄穗建成驯化性状的 QTLs 定位, 明确了玉米雄穗驯化的关键控制位点候选基因及其遗传与表型效应, 为深入开展关键驯化基因的克隆奠定了基础; Doust 等^[16]采用连锁分析的方法, 通过对一个谷子及其近缘野生种青狗尾草远缘杂交群体的精细鉴定, 获得了 2 个控制落粒性的主效 QTL 位点以及 8 个控制抽穗期的主效 QTL 位点, 并对位点间的上位性互作效应进行了解析, 研究发现环境效应及上位性互作效应对表型的

实际贡献很低, 研究结果认为, 作物的驯化过程之所以相对漫长, 不是由于有限的驯化基因间的上位性互作导致的, 也不是由于驯化基因位点过多, 或单个位点效应过低导致的, 而是可能与人类历史及文化发展紧密相关。这一研究结果, 使我们对作物驯化过程相对漫长的历史原因有了更加清晰的认识。

2.2 驯化相关基因克隆进展

近年来, 作物驯化相关基因克隆研究进展迅速, 主要研究手段包括 QTL 克隆、全基因组关联分析及候选基因鉴定等(表 3), 其中 QTL 定位技术作为主流研究手段被广泛应用, 在主要驯化性状关键基因的克隆方面取得的代表性进展如下。

表 3 主要作物驯化基因克隆与功能分析

Table 3 Cloning and characterization of functional genes on crop domestication

作物 Crops	基因 Genes	基因类别 Annotation	性状 Traits	变异类型 Types of variations	是否存在 平行驯化 Parallel domestication	鉴定手段 Methods	选择证据 Evidence on selection	参考文献 References
水稻 Rice	<i>SHAT1</i>	转录因子	落粒性	蛋白移码突变	未明确	QTL 定位	未明确	[49]
	<i>LHD1</i>	转录因子	抽穗期	氨基酸变化	未明确	QTL 定位	未明确	[50]
	<i>OsLGI</i>	转录因子	穗型	顺式调控元件	未明确	QTL 定位	未明确	[18]
	<i>LABA1</i>	细胞分裂素 活化酶	芒长	蛋白移码突变	未明确	QTL 定位	有	[17]
	<i>GL4</i>	转录因子	落粒性	蛋白移码突变	未明确	QTL 定位	未明确	[51]
	<i>OsCIN1</i>	细胞壁蔗糖酶	灌浆	氨基酸变化	未明确	同源性分析	有	[52]
	<i>qPE9-1</i>	膜蛋白	株型穗型	蛋白移码突变	未明确	QTL 定位	未明确	[53]
	<i>OsGSK2</i>	蛋白激酶	中胚轴 伸长	氨基酸变化	未明确	全基因组关联 分析	有	[54]
	<i>PROG7</i>	转录因子	匍匐性	顺式调控	未明确	QTL 定位	有	[55]
	<i>Sdr4</i>	核蛋白	休眠性	氨基酸变化	未明确	QTL 定位	有	[56]
	<i>Bh4</i>	转运蛋白	种皮色	蛋白移码突变	未明确	QTL 定位	有	[57]
	<i>PROG1</i>	转录因子	株型	氨基酸改变 (功能丧失)	未明确	QTL 定位	有	[11-12]
玉米 Maize	<i>ZmSWEET4c</i>	己糖跨膜 转运蛋白	灌浆	未明确	是	转录组结合 选择区段定位	有	[14]
	<i>UPA2</i>	转录因子	株型	顺式调控	未明确	QTL 定位	有	[58]
	<i>tb1</i>	转录因子	株型	顺式调控	是	QTL 定位	有	[19, 59]
	<i>tgal</i>	转录因子	种子 裸露性	氨基酸改变	未明确	QTL 定位	有	[21]
	<i>ral</i>	转录因子	花序结构	不明确(很可能是 顺式调控)	未明确	候选基因	有	[60]

表 3 (续)

作物 Crops	基因 Genes	基因类别 Annotation	性状 Traits	变异类型 Types of variations	是否存在 平行驯化 Parallel domestication	鉴定手段 Methods	选择证据 Evidence on selection	参考文献 References
小麦 Wheat	<i>Q</i>	转录因子	落粒性和 其他性状	顺式调控及 氨基酸改变	未明确	QTL 定位	未明确	[61-62]
	<i>Vrn1</i>	转录因子	春化	顺式调控	是	QTL 定位	未明确	[63-64]
	<i>Vrn2</i>	转录因子	春化	氨基酸改变及 基因缺失	是	QTL 定位	未明确	[65-66]
大豆 Soybean	<i>GmHs1-1</i>	跨膜蛋白	种皮 渗透性	氨基酸变化	未明确	QTL 定位	有	[24]
	<i>G</i>	蛋白酶	休眠性	可变剪切	是	全基因组关联 分析	有	[10]
	<i>GIGANTEAa</i>	核蛋白	抽穗期	蛋白移码及 提前终止	未明确	同源性分析	有	[67]
	<i>SHAT1-5</i>	转录因子	裂荚性	顺式调控	未明确	同源性分析	有	[68]
	<i>Dt1</i>	转录因子	生长习性	氨基酸变化	是	候选基因	未明确	[25]
高粱 Sorghum	<i>Sh1</i>	转录因子	落粒性	顺式调控、蛋白 终止与可变剪切	是	QTL 定位	未明确	[69]
	<i>HD1</i>	锌指和 CCT 蛋白	抽穗期	蛋白移码突变	是	QTL 定位	未明确	[70]
	<i>Dry</i>	转录因子	持汁性	蛋白缺失	未明确	全基因组关联 分析	有	[27]
大麦 Barley	<i>INT-C</i>	转录因子	穗发育	蛋白移码及 提前终止	是	全基因组关联 分析	未明确	[71]
	<i>Btr1</i>	跨膜蛋白	落粒性	蛋白移码突变	未明确	QTL 定位	有	[72]
	<i>Btr2</i>	CAR 和 PIP 结构域蛋白	落粒性	蛋白移码突变	未明确	QTL 定位	有	[72]
	<i>Vrs1</i>	转录因子	棱形	提前终止 (插入 / 缺失或改变氨基酸)	未明确	QTL 定位	有	[73]
	<i>Nud</i>	转录因子	籽粒 裸露性	染色体缺失	未明确	QTL 定位	有	[74]
番茄 Tomato	<i>EID1</i>	F-box 蛋白	生物节律	氨基酸变化	未明确	QTL 定位	有	[75]
	<i>SIKLUH</i> (<i>fw3.2</i>)	P450 蛋白	果实大小	顺式调控	是	QTL 定位	有	[76]
	<i>fas</i>	转录因子	果实大小	顺式调控	未明确	QTL 定位	有	[77]
黄瓜 Cucumber	<i>Bt</i>	转录因子	果实苦味	顺式调控	未明确	选择区段定位	有	[78]
向日葵 Sunflower	<i>HaFT1</i>	转录因子	花期	蛋白移码突变	未明确	候选基因, QTL 定位	有	[79]

2.2.1 落粒性 在水稻中, Zhou 等^[49]利用一个野生稻染色体片段渗入系 SL4, 采用 ⁶⁰Co γ -射线处理, 获得了落粒渗入系的不落粒突变体 *shat1*, 经过图位克隆分析, 发现突变基因 *SHAT1* 编码一个 AP2 家族蛋白, 该基因的第 1 个外显子区 41~42 位碱基处发生的单碱基缺失导致了移码突变和蛋白翻译的提前终止。由于 *SHAT1* 可特异地维持水稻穗部小花枝梗离层的形成, 突变体无法产生离层, 从而克服了落粒性的产生。进一步的研究发现, *SHAT1* 的表达受到 *SH4* 的调控, 并且 *SHAT1* 和 *SH4* 作用于 *qSH1* 的上游, 共同影响水稻离层的分化形成; Wu 等^[51]以非洲栽培稻为研究对象, 通过构建非洲野生稻的染色体片段渗入系, 对一个控制落粒性的 QTL 位点进行了图位克隆, 分离得到了一个水稻新的落粒基因 *GL4*, 该基因编码一个 MYB 家族转录因子, 基因编码区的一个单碱基突变导致了栽培稻中编码蛋白的提前终止, 穗部小花枝梗离层无法形成, 从而克服了落粒性的产生。这一研究结果为深入认识非洲栽培稻的驯化过程提供了基础数据。

在高粱中, Lin 等^[69]构建了一个远缘杂交群体, 采用图位克隆技术手段, 克隆了高粱落粒性控制基因 *Sh1*, 编码一个 YABBY 家族转录因子, 在栽培高粱中, 共检测到了 3 种不同的功能弱化变异, 包括启动子区出现的碱基变异导致表达量的降低, 编码区 2.2 kb 片段的缺失导致产生截断的蛋白, 以及内含子区的一个“GT-to-GG”变异导致的可变剪切。*Sh1* 单倍型分析结果提示高粱可能具有 3 次独立的起源。深入的研究分析发现, 水稻中的同源基因 *OsSh1* 和玉米中的同源基因 *ZmSh1-1* 和 *ZmSh1-5.1+ZmSh1-5.2* 具有相同的功能。这一研究结果支持在高粱、水稻和玉米中存在落粒基因位点的平行驯化选择的推论。

在大麦中, Pourkheirandish 等^[72]通过利用野生大麦与栽培大麦的远缘杂交群体, 采用图位克隆的方法, 克隆了大麦落粒基因 *Btr1* 和 *Btr2*。其中基因 *Btr1* 编码一个跨膜蛋白, *Btr2* 编码了一个具有 CAR 和 PIP 结构域的可溶性蛋白。研究发现在 *Btr1* 和 *Btr2* 中分别发生了 1 bp 和 11 bp 的碱基缺失, 导致翻译蛋白不完整, 从而使栽培大麦获得了不落粒的特性。形态解剖观察结果表明, 大麦的落粒性是由于小穗轴部细胞的细胞壁过薄导致穗轴过脆, 从而产生的落粒现象, 与水稻中由于离层的产生导致的落粒机制完全不同, 这也从侧面揭示了在不同作物

中, 相同性状的驯化机制可能是完全不同的。

2.2.2 株型穗型 在水稻中, Zhu 等^[18]以特青为受体亲本, 利用野生稻染色体片段渗入系 YIL31 构建的重组分离群体, 采用图位克隆的技术手段, 克隆了控制水稻松散穗型基因 *OsLGI*, 该基因编码一个 SBP-domain 家族转录因子蛋白。研究发现, 在野生稻和栽培稻群体间, *OsLGI* 上游调控区存在的一个单碱基替换导致了水稻穗型由野生稻的松散型驯化为栽培水稻的紧凑型, 揭示了人类对作物驯化基因的选择完全可以发生在顺式调控元件区域, 并且这样的选择类型非常高效; Hua 等^[17]以 93-11 为受体亲本, 创制鉴定野生稻染色体片段渗入系 9YIL304, 具有芒长增加的表型, 图位克隆了控制基因 *LABAI*, 发现该基因编码一个细胞分裂素活化酶, 在栽培水稻中, 由于该基因发生的一个移码突变, 导致细胞分裂素含量在芒生长原基中的含量减低, 从而使栽培水稻芒长变短。序列分析结果表明, *LABAI* 附近存在一个 800 kb 的核酸序列多样性选择清除区域, 单倍型溯源分析结果表明, *LABAI* 最先在粳稻中被驯化选择, 之后扩散渗入到籼稻中, 提示该基因在水稻驯化的早期受到了人工选择。

在玉米中, Studer 等^[59]对玉米驯化基因 *TBI* 的遗传机制进行了深入的研究, 通过远缘杂交手段, 获得了 18 个 *TBI* 基因组区段的玉米—大刍草基因区段重组单株, 并获得了这 18 个重组基因组区段的近等基因系, 通过遗传效应分析, 结合多样性变异, 发现一个 Hopscotch 转座元件插入到了 *TBI* 基因的上游, 并且通过影响 *TBI* 的表达量控制分支分蘖性的改变。单倍型分析结果证实了在栽培玉米中几乎都含有这一 Hopscotch 转座元件, 而野生种大刍草中却几乎没有这一转座元件。分子时钟分析结果表明, Hopscotch 转座元件的插入时间至少距今 1 万年, 远在玉米驯化之前。研究结果证实了正是由于人类对这一转座元件插入事件的选择, 推动了玉米的驯化进程, 结果也再次验证了转座元件是物种基因组进化的主要动力; Tian 等^[58]采用图位克隆技术, 定位克隆了控制玉米叶片夹角的关键驯化基因 *UPA2*, 并证实了这一主效位点在玉米的驯化过程中被选择丢失了, 该位点变异发生在 *ZmRAVLI* 基因的上游调控区, 是一个 2 bp 的碱基插入, 可以导致玉米叶夹角变小, 并通过研究发现, 该驯化基因的育种应用可以显著提高玉米在密植条件下的产量水平; Bommert 等^[20]利用 TILLING 技术, 验证了玉米控制果穗行粒数的驯化基因 *FASCIATED*

EAR2 (*FEA2*) 的功能, 研究发现 *FEA2* 编码一个 CLAVATA 受体蛋白, 在玉米的驯化过程中, 通过增加小穗顶端分生组织的大小, 可以增加果穗的穗行数, 从而推动玉米的驯化。该研究为认识玉米穗行数的产生和驯化过程提供了宝贵的实验证据。

在大麦中, Ramsay 等^[71]采用全基因组关联分析的方法, 分析了大麦中控制侧翼小花育性的遗传位点, 克隆了控制基因 *INTERMEDIUM-C* (*INT-C*), 分析发现野生二棱大麦驯化成为六棱栽培大麦的过程中, 该基因发挥了重要作用。研究同时发现, *INT-C* 为玉米 *TBI* 基因的同源基因, 在控制穗部侧翼小花的育性及分蘖性中具有关键性的调控功能。这一研究结果为深入认识作物的平行驯化选择过程提供了新的遗传学证据。

2.2.3 抽穗期与产量 在水稻中, Dai 等^[50]以特青为受体亲本, 利用野生稻染色体片段渗入系 YIL79, 通过图位克隆技术克隆了控制水稻抽穗期的驯化基因 *LHD1*, 研究发现该基因编码了已知抽穗期基因 *DTH8/Ghd8* 的一个新的等位变异, 编码一个具有 CCAAT-box 结合特性的转录因子蛋白, 亚细胞定位在细胞核, 可以导致栽培水稻相比野生稻晚抽穗, 进一步的研究发现, *LHD1* 可以在长日照条件下抑制 *Ehd1*、*Hd3a* 和 *RFT1* 的表达, 从而导致栽培水稻在长日条件下抽穗期的延迟。

在玉米中, Sosso 等^[14]通过分析玉米籽粒转录组数据结合玉米全基因组驯化区段数据, 得到了控制玉米籽粒灌浆的基因 *ZmSWEET4c*, 该基因编码一个己糖跨膜转运蛋白, 介导了营养物质从胚乳基部转运层进入种子的过程。通过转座子插入突变体筛选鉴定的方法, 确定了该基因表达量的减低可以严重影响籽粒灌浆过程, 进而影响籽粒的大小和粒重。研究同时发现, 水稻中的同源基因 *OsSWEET4* 突变后, 也会出现灌浆减弱、籽粒变小变轻的表型。研究结果表明, 玉米和水稻的籽粒灌浆的驯化可能经历了平行选择。

在高粱中, Liu 等^[70]利用一个远缘杂交群体, 通过 QTL 精细定位的方法, 克隆了高粱抽穗期驯化基因 *HDI*, 分析发现该基因具有锌指和 CCT 蛋白结构域, 是 CONSTANS 基因家族蛋白。在栽培高粱中, 由于发生了 5 bp 的碱基缺失, 引起蛋白翻译发生移码, 最终导致晚抽穗表型的出现。研究同时发现, 该基因的同源基因在水稻及谷子中具有类似的功能, 揭示了农作物抽穗期驯化过程中可能普遍具有的平行进化现象; Zhang 等^[27]通过采用全基因

组关联分析手段鉴定出了控制高粱茎秆持汁性的主效基因位点, 并通过图位克隆技术手段克隆了高粱驯化相关基因 *Dry*。研究发现 *Dry* 编码一个 NAC1 转录因子家族蛋白, 该基因控制细胞壁的合成过程, 在栽培高粱中发生了功能缺失突变, 由此导致了栽培高粱茎秆持汁性的提高。通过采用 XP-CLR 算法和核苷酸多样性分析发现, 该基因在高粱驯化过程中受到了强烈选择。这一研究结果为认识高粱的驯化与起源提供了新的遗传数据。

2.2.4 籽粒与果实发育 在大豆中, Sun 等^[24]通过构建远缘杂交群体, 图位克隆了控制大豆种皮可渗透性的驯化关键基因 *GmHs1-1*, 该基因编码一个钙依赖磷酸酶跨膜蛋白, 在种皮中特异表达, 并且与钙离子含量紧密相关。研究发现, 栽培大豆中由于 *GmHs1-1* 发生了一个单碱基的突变, 导致种皮渗透性增加。在大豆种质资源中进行性状分析发现, 除了 *GmHs1-1* 突变之外, 部分栽培大豆的种皮透水性提高还可通过增加种皮的破裂度实现。通过单倍型分析证实, *GmHs1-1* 在大豆中是单起源的, 但由于群体结构和基因流动性的影响, 推测 *GmHs1-1* 可能在大豆中经历了二次选择。这一研究为认识大豆的驯化过程提供了实验依据; Wang 等^[10]采用全基因组关联分析手段, 克隆了大豆种皮持绿 G 基因, 该基因编码一个 CAAX 氨基酸残基蛋白酶。研究发现该基因可以影响大豆种子休眠性, 并且通过群体遗传学 XP-CLR 及核酸多样性分析发现, 该基因在大豆的驯化过程中受到了选择。进一步在水稻及番茄的群体选择数据中, 发现 G 基因的同源基因在驯化过程中也受到了选择。通过功能分析发现, G 基因及其在水稻和拟南芥中的同源基因具有相同的功能, G 蛋白可以与 NCED3 和 PSY 互作, 通过调控 ABA 合成影响种子的休眠性。这一研究为认识种子休眠特性及其平行驯化过程提供了实验证据, 提示在大豆、水稻、番茄和拟南芥中种子休眠特性存在平行驯化的现象。

在番茄中, Chakrabarti 等^[76]采用远缘杂交群体, 克隆了控制果实大小的驯化相关基因 *fw3.2* (*SIKLUH*), 该基因编码一个细胞色素 P450 蛋白, 该基因顺式调控区一个单碱基的变异导致了该基因在栽培番茄中的表达量升高, 并使番茄果实变大。研究同时发现, 该基因在辣椒中的同源基因 *CaKLUH* 与果实重量调控密切相关, 研究结果支持果实大小基因存在平行驯化选择的可能。

在黄瓜中, Shang 等^[78]采用驯化选择区段定位

分析的方法, 鉴定出了黄瓜果实苦味控制基因 *Bt*, 该基因的顺式调控区发生了多处变异, 并在随后的驯化过程中受到了选择。该基因表达量的降低引起苦味物质积累的降低, 从而使栽培黄瓜的食味品质得到了改善。

3 作物驯化后的扩散

3.1 作物驯化后的传播与多样性中心

农作物的进化传播过程一般认为经历了 4 个主要阶段^[28]: 在第 1 阶段, 作物完成驯化, 主要表现为拥有驯化综合表征的栽培品种出现; 第 2 阶段, 最原始的驯化品种通过不断积累有益的等位变异, 成为更加适合栽培的品种; 第 3 阶段, 最适合栽培的品种向其他地域扩散, 不断地适应新的环境, 积累更多新的等位变异, 产生各类地方品种; 第 4 阶段, 在不同生态区域, 由于人为的育种活动, 产生了大量适应特定生态区域的优良栽培品种。这一过程中, 由于起源中心变异时间最为悠久, 往往积累了大量的遗传变异, 从而形成了我们熟知的农作物多样性中心^[1]。

最新的研究发现, 农作物驯化后的扩散过程与抽穗期的适应性紧密相关, 如水稻中 *DTH7*^[80] 的自然变异决定了品种对多个纬度条件的适应性; 玉米中调控 *ZmCCT10* 基因的 CACTA-like 转座子和调控 *ZmCCT9* 基因的 Harbinger-like 转座子先后出现在玉米起始驯化之后, 并在玉米适应高纬度地区的过程中受到强烈选择^[81]; 大豆中发现长童期 *J* 基因自然变异是大豆适应低纬度环境种植的重要遗传基础^[82]; 谷子群体遗传学研究表明^[83], 春谷与夏谷间的遗传分化位点区域存在抽穗期相关基因。可以说, 抽穗期相关基因的自然变异导致的环境适应性在农作物扩散及形成次级多样性中心的过程中发挥了重要的作用。这一系列研究为我们认识作物驯化后的扩散过程提供了新的思考依据。

3.2 驯化作物与野生种间的基因交流

农作物完成驯化后, 不可避免的与野生近缘种存在天然杂交现象, 近年来, 多个研究团队围绕驯化作物与野生种间的基因交流渗透规律开展了大量研究工作, 取得了部分研究进展: 在水稻中, Huang 等^[29] 在开展野生稻与栽培水稻大量测序研究的基础上, 发现部分基因组区段在野生稻和栽培稻间存在基因组相互嵌入, 证实了栽培水稻在完成驯化后, 仍然与野生稻存在基因组互渗现象。在玉米中, 利用芯片杂交技术, Hufford 等^[84] 对墨西哥栽培玉米

与野生大刍草间的基因交流规律进行了详细分析, 结果发现栽培玉米和野生大刍草间存在广泛的相互基因渗透, 来自野生大刍草的等位基因对栽培玉米适应高海拔地区的生态环境作出了重要贡献, 而栽培玉米的等位基因对野生大刍草的生态适应性贡献甚微。研究发现: (1) 野生种与栽培种间的基因流动是以不平衡不对称的形式不间断地持续发生的; (2) 从野生种流向栽培种的基因流发生的更早, 从栽培种流向野生种的基因流发生的更晚; (3) 野生种等位基因渗入栽培玉米事件发生后, 栽培玉米的种植区域才开始出现扩散; (4) 驯化相关基因组区段在野生种向栽培种的基因流动过程中受到了限制, 但适应性相关基因组区段在这一过程中得到了富集; (5) 来自野生种的基因流在栽培玉米中产生了广泛的影响, 并已经得到了非意识性的育种应用。这一研究首次在农作物中揭示了栽培种与野生种间的基因流动规律。在大豆中, Wang 等^[85] 利用大豆野生种与栽培种的重测序数据, 系统研究了野生大豆与栽培大豆间基因流的发生原因、主要类型和遗传结果。分析发现了野生大豆与栽培大豆间不仅广泛存在基因流动, 而且在驯化选择相关基因组区段, 基因流动受到了排除性的抑制。在重组发生较少的着丝粒区域, 一些基因流动事件往往被保留了下来, 研究认为基因组的重组特性在清除基因流渗透痕迹的过程中可能发挥了重要的作用。研究同时发现, 大豆野生种和栽培种间天然发生的基因流动对于栽培大豆遗传多样性的产生和维持, 以及大豆细胞核基因组与细胞质基因组不对称的进化起到了关键的推动作用。在谷子中, Jia 等^[86] 采用 SSR 分子标记的方法, 对谷子及其野生种青狗尾草间的基因流动情况进行了扫描, 结果证实在谷子和青狗尾草间存在广泛的基因组交流, 并且发现, 青狗尾草内部的基因交流平均强度大于栽培谷子内部的基因交流强度, 青狗尾草与谷子间的基因交流强度最小。研究同时发现, 尽管青狗尾草与谷子间的基因交流平均强度小, 但存在基因组位点被稳定渗入保留的现象, 这也在一定程度上证实了 Shi 等^[87] 报道的抗除草剂基因在谷子及青狗尾草间能够通过基因流动的形式得以保留的推断。

4 作物驯化理论与研究方法

4.1 平行选择理论

平行选择是指不同作物的同源基因在进化过程中同时受到选择的现象, 其理论基础是主要农艺性

状的趋同进化现象。近年来,这一理论得到了更多实验数据的支持,如:Lin等^[69]通过研究作物落粒性,发现高粱的落粒性控制基因 *Sh1* (*Shattering 1*) 与水稻中的同源基因 *OsSh1*、以及玉米中的同源基因 *ZmSh1-1* 和 *ZmSh1-5.1+ZmSh1-5.2* 具有相同的功能,暗示了高粱、水稻和玉米中存在落粒基因位点的平行驯化选择;Wang等^[10]克隆了大豆种皮持绿 G 基因,可以影响大豆种子休眠性,该基因在大豆的驯化过程中受到了选择,通过功能分析发现, G 基因及其在水稻和拟南芥中的同源基因具有相同的功能, G 蛋白可以与 NCED3 和 PSY 互作,通过调控 ABA 合成影响种子的休眠性,研究结论支持大豆、水稻、番茄和拟南芥中种子休眠特性存在平行驯化的现象;对主要作物 Waxy 糯性基因的功能的分析发现,在水稻、小麦、玉米、谷子、大麦、高粱和糜子等作物中^[88-93],糯性的产生都与 Waxy 基因的变异有关,证实了作物糯性基因的平行进化现象。

尽管平行选择理论得到了更多的实验验证,但仍有部分研究表明,平行选择理论无法解释所有的驯化现象,例如:Lai等^[94]通过系统分析高粱和玉米驯化过程中的关键驯化基因和位点,发现虽然主效的共线性驯化基因在不同作物中受到了重复选择,但是更多的非共线基因依然解释了同样效应的性状变异;在谷子中^[95]对玉米驯化基因 *TB1* 的遗传效应分析表明:谷子的分支分蘖性的主效控制基因并不是 *TB1* 的同源基因, *TB1* 对谷子分支分蘖性的遗传贡献非常微弱,同样的,在珍珠粟中^[96]发现了 *TB1* 对分支分蘖性的微弱而非主效的控制效应;Pourkheirandish等^[72]克隆了大麦落粒基因 *Btr1* 和 *Btr2*,研究发现大麦的落粒性是由于小穗轴部细胞的细胞壁过薄导致穗轴过脆,从而产生的落粒现象,与水稻、高粱中由于离层的产生导致的落粒机制完全不同。此外,对谷子落粒机制的研究^[97]也发现谷子小花基部的离层无法正常形成,这也从侧面揭示了在不同的作物中,相同性状的驯化机制可能是完全不同的。

可以说,近年来,平行驯化与个性驯化理论都得到了深入的发展,提示我们作物驯化整体上是一个平行选择和个性选择交织互动的过程,两者共同构成了作物驯化的全貌。

4.2 平衡选择理论

平衡选择作为自然选择的一种形式,主要表现为基因位点呈现多态性,且一直保持平衡。在作物驯化研究中,近年来也发现了平衡选择的例子:以甘

蔗为研究对象,通过转录组测序的手段,Arro等^[98]对甘蔗的野生近缘种和栽培种的叶片及茎秆进行分析,发现栽培甘蔗的基因多样性高于野生甘蔗,而且没有检测到栽培种与野生种基因池间的遗传分化,研究还同时发现栽培甘蔗具有和野生甘蔗近似的基因杂合度,而且进一步的研究表明,平衡选择的基因主要集中在蔗糖和淀粉代谢途径中;Wu等^[39]通过重测序手段分析了梨的驯化过程,发现 *S-RNase* 在梨的驯化过程中经历了平衡选择,并强化了梨的自交不亲和特性。这些研究结果提示我们,平衡选择效应在作物的驯化过程中发挥着重要作用。

4.3 群体遗传统计规律

农作物的驯化过程往往伴随着群体统计参量的变化,如有效群体的减少,多样性的降低,新变异位点的出现等。近年来,有多个研究揭示了这一规律:Huang等^[29]采用二代基因组重测序的手段,对 446 份世界各地来源的野生稻 (*Oryza rufipogon*) 进行了平均 2 倍覆盖的基因组测序研究,同时完成了对 1083 份栽培水稻平均 1 倍覆盖的基因组重测序,通过系统解析野生稻群体与栽培稻群体的全基因组核酸多样性的变异情况,发现野生稻的多样性 (π) 为 0.003,栽培稻多样性 (π) 为 0.0024,下降了 20%;Hufford等^[30]采用二代基因组重测序技术,完成了对 35 份玉米育成品种、23 份玉米地方品种和 17 份玉米近缘野生种平均 5 倍覆盖的基因组测序研究,发现玉米野生种的多样性 (π) 为 0.0059,栽培玉米的多样性 (π) 为 0.0048,下降了 16%;黄瓜中的数据^[99]表明,野生黄瓜在驯化为栽培黄瓜的过程中,多样性 (π) 由 0.0048 降为 0.0015,下降了 60%;番茄驯化过程^[100]也表现类似的趋势,多样性 (π) 由 0.0032 降为 0.0012,下降了 70%。

此外,驯化的过程往往引起有害等位变异的累积^[101],导致驯化作物适应性下降。如Renaut等^[102]在向日葵中发现栽培种与野生种相比,积累了更多的共有及特异的有害等位变异;在水稻中^[103]的研究结果也表明驯化的籼稻和粳稻中都积累了更多的有害等位变异。这一现象的出现,有可能与驯化选择基因片段的搭车效应^[104]有关,同时由于天然重组几率的降低^[105]和有效群体大小的缩减,势必会加快这一趋势。

目前,基于对已有作物驯化过程的认识^[28],从群体统计角度存在如下统计模型(图1):(1)野生种中的部分个体由于一次驯化的作用,通过早期的选择瓶颈,形成了最初的栽培品种,之后栽培品种经

过了有效群体增加的过程,形成了如今的栽培种群体,由于驯化栽培种与野生种间存在生殖隔离,基因流仅发生在栽培种群体内部(图 1A);(2)在模型 1 的基础上,驯化栽培种与野生种间不存在生殖隔离,基因流动在栽培种群体内部以及栽培种与野生种间频繁发生(图 1B);(3)在模型 2 的基础上,野生种中存在两次及以上的独立驯化事件,两次独立驯化的栽培种共同组成了现在栽培种群体,并且基因流动在现代栽培种群体内部以及栽培种与野生种间频繁发生(图 1C);(4)驯化事件发生于种间杂交种,并且驯化后经历了长时间的无性繁殖过程,最终形成了现在栽培种群体(图 1D),这一情形多见于园艺作物和林木。

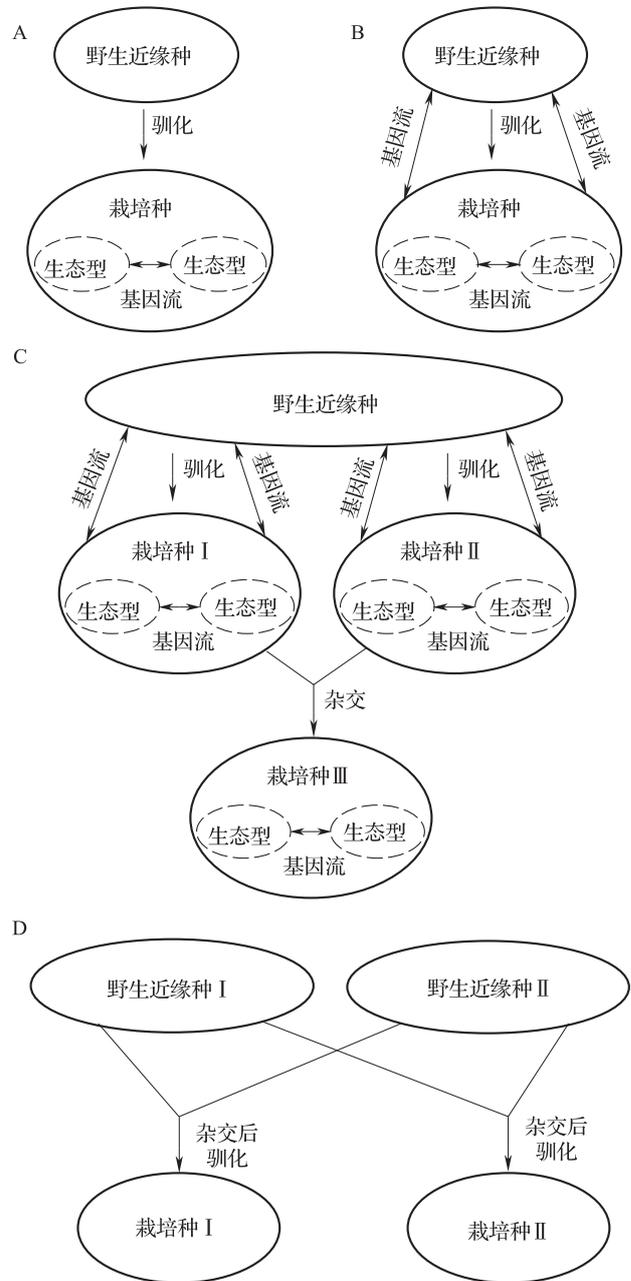
4.4 驯化对基因组的影响

近年来,随着研究的不断深入,更多的作物驯化相关遗传位点被鉴定和解析,间接表明作物驯化过程影响的基因组区段或可达到作物基因组的十分之一以上,如玉米^[30]中约 7.6% 的基因组受到了驯化选择,菜豆^[32]基因组约 25% 与驯化紧密相关,桃^[33]基因组约有 18.6% 的区段与驯化直接相关。近年来的研究表明,作物驯化的过程,可以理解为对作物的基因组结构^[106]、基因表达量及可变剪切^[107-109]以及代谢组^[110-111]的剧烈改变,选择的过程既可以发生在基因内^[24],也可以发生在顺式调控区域^[112],甚至可以通过表观修饰^[113]的选择实现作物的驯化。MicroRNA^[114-115]和转座元件^[59]在作物驯化过程中的作用也被发现,作物驯化的遗传机制认识极大丰富。

4.5 驯化的历史过程

近年来,随着考古学及遗传学手段的不断进步,人们对作物驯化起源过程有了很多新的认识,如 Huang 等^[29]采用二代基因组重测序的手段,对水稻的起源过程进行了遗传学解释和起源地的推断,提出了水稻单起源于我国广西珠江流域的新论断;采用考古学技术, Yang 等^[116]通过对东胡林考古遗址出土磨盘淀粉粒的深入分析,提出了我国北方的粟作文明史可以前推至距今 11500 年前,极大丰富了对我国原产作物驯化历史的认识。

随着研究的逐渐深入,我们对驯化综合征的表现形式有了更加全面的认识,认识到了籽粒灌浆^[14]及种子休眠性^[10]等性状在作物驯化过程中的普遍重要性,同时认识到,虽然部分农作物驯化性状的遗传由单基因或少数主效基因位点控制,遗传效应也不受遗传背景和环境因素的影响,但是人类文化活动和环境因素往往导致了作物驯化过程的相对漫长^[16]。



A: 经过一次驯化形成的作物,驯化后野生种与栽培种间存在生殖隔离; B: 经过一次驯化形成的作物,驯化后不存在生殖隔离; C: 存在多次驯化事件的作物,驯化后部分存在生殖隔离; D: 作物从种间杂交种后代驯化而来。实线圈代表不同种或群体,虚线圈代表同一种或群体内的亚种或亚群

A: Single domestication event and reproductive isolations between crops and their wild progenitors were identified during domesticating process, B: Single domestication event and gene flows between crops and their wild progenitors were identified during domesticating process, C: Multiple domestication event and partial reproductive isolations between crops and their wild progenitors were identified during domesticating process, D: Interspecific hybridization derived crop domestication, Solid circle means different type of species, dashed circle means sub-species or sub-ecological groups

图 1 作物驯化过程的统计学模型

Fig.1 Demographic model for crop domestication

此外,近年来的研究使我们对作物半驯化状态有了更新的认识^[117],明确了半驯化状态与地域扩散几乎同步存在,作物驯化后的环境适应性选择与抽穗期的适应性选择紧密相关。尤其在基因渗透理论方面进步较大^[84],认识到了驯化后的栽培种与野生种间的基因渗透是栽培种适应特定生态环境的主要捷径,而且对于栽培种遗传多样性的产生和维持发挥了重要作用。

5 作物驯化研究的新趋势

5.1 基因组编辑技术加速作物驯化

以 CRISPR/Cas9 技术为代表的基因组编辑技术自诞生以来,已经被广泛用于农作物特定基因的编辑,目前,这一技术已经被用于定向改良作物的野生近缘种,实现野生近缘种的加速驯化。

2018年10月1日,中国和巴西两个研发团队同时报道了成功实现野生番茄的人工快速驯化的案例。来自中国的研究团队^[118]采用多元 CRISPR-Cas9 编辑技术,对具有抗病、耐盐特性的两个野生番茄材料进行基因组编辑,通过对 *SELF PRUNING*、*SELF-PRUNING 5G*、*CLAVATA3*、*WUSCHEL* 和 *SIGGPI* 共 5 个基因的编辑,实现了对野生番茄株型、熟性、果实大小和维生素 C 含量的改良,在保留野生番茄突出的抗逆特性的同时,实现了快速的人工驯化;来自巴西的研究人员^[119]采用 CRISPR-Cas9 编辑技术,对野生番茄的 *SELF PRUNING*、*OVATE*、*MULTIFLORA*、*FASCIATED*、*LYCOPENE BETA-CYCLASE* 和 *CLAVATA3* 共 6 个基因进行了基因编辑,完成了野生番茄到栽培番茄的从头驯化。经过人工基因组编辑的野生番茄,株型得到优化,果实的大小增加了 3 倍,果实数量增加了 10 倍,果实番茄红素含量增加了 5 倍,具备了栽培番茄的基本特征。

随着大量作物驯化基因的克隆及基因组编辑技术的进步,对具有发展潜力的野生植物进行基因组编辑,实现作物的快速从头人工驯化的时代已经到来,这一技术策略必将会在极大丰富目前已有作物种类的同时,为保证人类粮食安全和膳食健康与多样性作出巨大贡献。

5.2 作物驯化基因的育种应用

随着研究的不断深入,越来越多的驯化相关基因表现出了较高的育种利用价值,例如: Tian 等^[58]克隆了来自玉米野生种中特有的控制叶夹角的等位基因 *UPA2*,该基因在玉米的驯化过程中被选择丢

失,重新导入栽培玉米中,可以实现在高密度种植条件下的显著增产,具有广阔的育种利用价值; Jin 等^[120]以 93-11 为受体亲本,通过构建野生稻染色体片段渗入系 OIL31,图位克隆了控制水稻穗粒数、籽粒长度及芒长度的控制基因 *GADI*,该基因编码一个富含半胱氨酸的小信号肽,该基因在栽培水稻中发生了一个移码插入,导致编码蛋白的半胱氨酸残基功能破坏,使栽培稻穗粒数增加、籽粒变短、芒长变小,是一个典型的一因多效的基因,在增加水稻穗粒数方面具有较高的育种利用价值。

可以预见,随着更多作物驯化相关基因的克隆及其单倍型遗传效应的解析完成,育种家将有更多的机会获得并聚合利用优异的驯化基因等位变异,推动育种工作持续深入开展。

5.3 高通量组学研究技术的广泛应用

近年来,基因组学技术被广泛的应用于作物驯化机制研究^[121],基于高密度 SNP 标记的数量遗传参数如 diversity (π) 和 Tajima's D,以及似然比值 (CLR),扩展单倍型纯合度 (EHH) 等被普遍用于选择分析,多样性显著减低参数 ($\pi_{wild}/\pi_{cultivar}$),群体分化系数 F_{st} ,以及跨群体的完全似然比值 (XP-CLR) 算法得以发展,并被广泛应用于群体间选择性清除区域的检测。基于高通量测序鉴定手段的转录组、表观组及代谢组技术得以在作物驯化研究中应用^[110],成功解析了番茄驯化过程中风味物质的变异及其调控规律,展示出了巨大的发展潜力和广阔应用前景。可以预见,高通量组学技术的不断进步必将推动作物驯化研究快速发展。

6 作物驯化研究的问题与展望

6.1 存在的问题

近年来,尽管大量的作物驯化基因及基因组区段得到了克隆和遗传解析,为认识作物的驯化过程提供了前所未有的观察视角和实验证据,但目前对作物的驯化规律认识仍然十分有限,亟待解决的主要问题包括:(1)已经克隆的作物驯化基因数量仍然非常有限,群体遗传学显示的大量的驯化选择区段还缺乏深入的解析研究;(2)对克隆的驯化基因遗传分析较深入,但分子调控机制及网络调控途径分析普遍薄弱,研究有待进一步深入;(3)目前对作物驯化过程的认识仍然主要来自水稻、玉米、大豆等作物研究,对谷子、糜子、荞麦、高粱等古老作物的驯化研究还有待进一步深入;(4)围绕作物驯化过程开展的研究多注重解决理论认识问题,对相关

基因的育种利用途径探索普遍欠缺,还需要开展相关的研究。

6.2 国内外比较分析

近年来,国内外多家研究机构围绕作物的驯化过程及相关基因克隆开展了大量研究工作,我国在本土起源的作物驯化相关研究中处于整体领先地位,在水稻^[17-18, 29, 49-51]、大豆^[31, 40]等作物中的研究工作具有突出的材料、方法及技术优势,对于非我国起源的农作物如小麦^[23]、玉米^[14, 20, 58-59]、大麦^[71-72]等作物的驯化研究国外研究机构整体仍然具有很大的研究优势。从研究技术水平进行比较,国内多个研究团队均已经掌握了本领域的最新研究方法和技术,与国外同领域研究团队间已经没有显著差别,国内外相关人员的整体科研素质已经基本接近一致,部分国内团队的相关研究甚至已经达到了国际一流水平。

6.3 发展方向与重点

6.3.1 加强我国原产农作物的驯化遗传研究 从已经完成克隆的驯化基因来看,虽然部分驯化基因具有平行进化的特征,但是已有研究表明,部分作物的驯化过程具有鲜明的物种特异性^[72, 95],已有作物的驯化基因研究结果还无法简单解释所有作物的驯化规律。因此,今后需要在更多的我国起源的古老农作物中如谷子、糜子、荞麦、小豆和绿豆等作物中优先开展驯化基因克隆研究,同时针对尚未开展近缘野生种和栽培种基因组重测序的作物积极推动重测序研究,争取在我国起源的特色优势作物的驯化和起源研究中建立研究优势。

6.3.2 高度重视近缘野生种的扩大搜集和鉴定评价研究,建立核心材料优势 近缘野生种在作物驯化遗传研究及其育种应用方面扮演着不可或缺的角色,对近缘野生种资源的掌握程度,直接决定了该物种的驯化过程研究与应用的水平。从已有的研究认识来看,作物驯化过程导致的遗传基础变窄、有害等位基因频率的增加、基因组重组率的下降等问题,都可以通过远缘杂交手段加以解决,因此,加强近缘野生种的系统搜集和鉴定评价,围绕近缘野生种开展作物驯化与演变规律的基础研究,是未来重要的发展方向。

6.3.3 积极开展作物从头驯化理论与实践研究,将基因组编辑技术引入驯化与改良应用过程以及新农作物类型的创制过程 基因组编辑技术近年来进展迅速,从基因的敲除到基因的敲入,从有限靶点的编辑到几乎全基因组的单碱基编辑,展现出广泛的应

用前景。在充分掌握作物驯化遗传规律的基础上,通过基因组编辑手段加快近缘野生植物的驯化过程,创制新的农作物类型正在逐渐变为现实。可以预见,不久的将来会有更多的作物类型被人为创制出来,为保障人类的膳食安全和多样性提供更多的保障。

参考文献

- [1] Doebley J F, Gaut B S, Smith B D. The molecular genetics of crop domestication. *Cell*, 2006, 127: 1309-1321
- [2] Vavilov N I. Studies on the origin of cultivated plants. Leningrad: Publication of the Bureau of Applied Botany, 1926: 1-248
- [3] Purugganan M D, Fuller D Q. The nature of selection during plant domestication. *Nature*, 2009, 457 (7231): 843-848
- [4] Glémin S, Bataillon T. A comparative view of the evolution of grasses under domestication. *New Phytologist*, 2009, 183 (2): 273-290
- [5] Hammer K. Das domestikationssyndrom. *Kulturpflanze*, 1984, 32: 11-34
- [6] Li C, Zhou A, Sang T. Rice domestication by reducing shattering. *Science*, 2006, 311: 1936-1939
- [7] Doebley J, Stec A, Hubbard L. The evolution of apical dominance in maize. *Nature*, 1997, 386: 485-488
- [8] Doebley J. The genetics of maize evolution. *Annual Review of Genetics*, 2004, 38: 37-59
- [9] Frary A, Nesbitt T C, Grandillo S, Knaap E, Cong B, Liu J, Meller J, Elber R, Alpert K B, Tanksley S D. *fw2.2*: a quantitative trait locus key to the evolution of tomato fruit size. *Science*, 2000, 289: 85-88
- [10] Wang M, Li W, Fang C, Xu F, Liu Y, Wang Z, Yang R, Zhang M, Liu S, Lu S, Lin T, Tang J, Wang Y, Wang H, Lin H, Zhu B, Chen M, Kong F, Liu B, Zeng D, Jackson S A, Chu C, Tian Z. Parallel selection on a dormancy gene during domestication of crops from multiple families. *Nature Genetics*, 2018, 50: 1435-1441
- [11] Jin J, Huang W, Gao J, Yang J, Shi M, Zhu M, Luo D, Lin H. Genetics control of rice plant architecture under domestication. *Nature Genetics*, 2008, 40: 1365-1369
- [12] Tan L, Li X, Liu F, Sun X, Li C, Zhu Z, Fu Y, Cai H, Wang X, Xie D, Sun C. Control of a key transition from prostrate to erect growth in rice domestication. *Nature Genetics*, 2008, 40: 1360-1364
- [13] Wang E, Wang J, Zhu X, Hao W, Wang L, Li Q, Zhang L, He W, Lu B, Lin H, Ma H, Zhang G, He Z. Control of rice grain-filling and yield by a gene with a potential signature of domestication. *Nature Genetics*, 2008, 40: 1370-1374
- [14] Sosso D, Luo D, Li Q B, Sasse J, Yang J, Gendrot G, Suzuki M, Koch K E, McCarty D R, Chourey P S, Rogowsky P M, Ross-Ibarra J, Yang B, Frommer W B. Seed filling in domesticated maize and rice depends on SWEET-mediated hexose transport. *Nature Genetics*, 2015, 47: 1489-1493
- [15] Abbo S, van-Oss R P, Gopher A, Saranga Y, Ofner I, Peleg Z. Plant domestication versus crop evolution: a conceptual framework for cereals and grain legumes. *Trends in Plant Science*, 2014, 19: 351-359

- [16] Doust A N, Lukens L, Olsen K M, Mauro-Herrera M, Meyer A, Rogers K. Beyond the single gene: How epistasis and gene-by-environment effects influence crop domestication. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2014, 111: 6178-6183
- [17] Hua L, Wang D R, Tan L, Fu Y, Liu F, Xiao L, Zhu Z, Fu Q, Sun X, Gu P, Cai H, McCouch S R, Sun C. *LAB1*, a domestication gene associated with long, barbed awns in wild rice. *The Plant Cell*, 2015, 27: 1875-1888
- [18] Zhu Z, Tan L, Fu Y, Liu F, Cai H, Xie D, Wu F, Wu J, Matsumoto T, Sun C. Genetic control of inflorescence architecture during rice domestication. *Nature Communication*, 2013, 4: 2200
- [19] Wang R L, Stec A, Hey J, Lukens L, Doebley J. The limits of selection during maize domestication. *Nature*, 1999, 398 (6724): 236-239
- [20] Bommert P, Nagasawa N S, Jackson D. Quantitative variation in maize kernel row number is controlled by the *FASCIATED EAR2* locus. *Nature Genetics*, 2013, 45: 334-337
- [21] Wang H, Nussbaum-Wagler T, Li B, Zhao Q, Vigouroux Y, Faller M, Bomblies K, Lukens L, Doebley J. The origin of the naked grains of maize. *Nature*, 2005, 436 (7051): 714-719
- [22] Dong Z, Alexander M, Chuck G. Understanding grass domestication through maize mutants. *Trends in Genetics*, 2019, 35: 118-128
- [23] Xie G, Li N, Yang Y, Lv Y, Yao H, Wei R, Sparkes D L, Ma Z. Pleiotropic effects of the wheat domestication gene *Q* on yield and grain morphology. *Planta*, 2018, 247: 1089-1098
- [24] Sun L, Miao Z, Cai C, Zhang D, Zhao M, Wu Y, Zhang X, Swarm S A, Zhou L, Zhang Z J, Nelson R L, Ma J. *GmHsl-1*, encoding a calcineurin-like protein, controls hard-seededness in soybean. *Nature Genetics*, 2015, 47: 939-943
- [25] Tian Z, Wang X, Lee R, Li Y, Specht J E, Nelson R L, McClean P E, Qiu L, Ma J. Artificial selection for determinate growth habit in soybean. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2010, 107: 8563-8568
- [26] Hu H, Mauro-Herrera M, Doust A N. Domestication and improvement in the model C4 grass, *Setaria*. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 719
- [27] Zhang L M, Leng C Y, Luo H, Wu X Y, Liu Z Q, Zhang Y M, Zhang H, Xia Y, Shang L, Liu C M, Hao D Y, Zhou Y H, Chu C C, Cai H W, Jing H C. Sweet sorghum originated through selection of dry, a plant-specific NAC transcription factor gene. *The Plant Cell*, 2018, 30: 2286-2307
- [28] Meyer R S, Purugganan M D. Evolution of crop species: genetics of domestication and diversification. *Nature Reviews Genetics*, 2013, 14: 840-852
- [29] Huang X, Kurata N, Wei X, Wang Z X, Wang A, Zhao Q, Zhao Y, Liu K, Lu H, Li W, Guo Y, Lu Y, Zhou C, Fan D, Weng Q, Zhu C, Huang T, Zhang L, Wang Y, Feng L, Furuumi H, Kubo T, Miyabayashi T, Yuan X, Xu Q, Dong G, Zhan Q, Li C, Fujiyama A, Toyoda A, Lu T, Feng Q, Qian Q, Li J, Han B. A map of rice genome variation reveals the origin of cultivated rice. *Nature*, 2012, 490: 497-501
- [30] Hufford M B, Xu X, van Heerwaarden J, Pyhäjärvi T, Chia J M, Cartwright R A, Elshire R J, Glaubitz J C, Guill K E, Kaepler S M, Lai J, Morrell P L, Shannon L M, Song C, Springer N M, Swanson-Wagner R A, Tiffin P, Wang J, Zhang G, Doebley J, McMullen M D, Ware D, Buckler E S, Yang S, Ross-Ibarra J. Comparative population genomics of maize domestication and improvement. *Nature Genetics*, 2012, 44: 808-811
- [31] Zhou Z, Jiang Y, Wang Z, Gou Z, Lyu J, Li W, Yu Y, Shu L, Zhao Y, Ma Y, Fang C, Shen Y, Liu T, Li C, Li Q, Wu M, Wang M, Wu Y, Dong Y, Wan W, Wang X, Ding Z, Gao Y, Xiang H, Zhu B, Lee S H, Wang W, Tian Z. Resequencing 302 wild and cultivated accessions identifies genes related to domestication and improvement in soybean. *Nature Biotechnology*, 2015, 33: 408-414
- [32] Schmutz J, McClean P E, Mamidi S, Wu G A, Cannon S B, Grimwood J, Jenkins J, Shu S, Song Q, Chavarro C, Torres-Torres M, Geffroy V, Moghaddam S M, Gao D, Abernathy B, Barry K, Blair M, Brick M A, Chovatia M, Gepts P, Goodstein D M, Gonzales M, Hellsten U, Hyten D L, Jia G, Kelly J D, Kudrna D, Lee R, Richard M M, Miklas P N, Osorno J M, Rodrigues J, Thareau V, Urrea C A, Wang M, Yu Y, Zhang M, Wing R A, Cregan P B, Rokhsar D S, Jackson S A. A reference genome for common bean and genome-wide analysis of dual domestications. *Nature Genetics*, 2014, 46: 707-713
- [33] Li Y, Cao K, Zhu G, Fang W, Chen C, Wang X, Zhao P, Guo J, Ding T, Guan L, Zhang Q, Guo W, Fei Z, Wang L. Genomic analyses of an extensive collection of wild and cultivated accessions provide new insights into peach breeding history. *Genome Biology*, 2019, 20: 36
- [34] He Z, Zhai W, Wen H, Tang T, Wang Y, Lu X, Greenberg A J, Hudson R R, Wu C I, Shi S. Two evolutionary histories in the genome of rice: the roles of domestication genes. *PLoS Genetics*, 2011, 7 (6): e1002100
- [35] Xu G, Wang X, Huang C, Xu D, Li D, Tian J, Chen Q, Wang C, Liang Y, Wu Y, Yang X, Tian F. Complex genetic architecture underlies maize tassel domestication. *New Phytologist*, 2017, 214 (2): 852-864
- [36] Han Y, Zhao X, Liu D, Li Y, Lightfoot D A, Yang Z, Zhao L, Zhou G, Wang Z, Huang L, Zhang Z, Qiu L, Zheng H, Li W. Domestication footprints anchor genomic regions of agronomic importance in soybeans. *New Phytologist*, 2016, 209 (2): 871-884
- [37] Li Y, Zhao S, Ma J, Li D, Yan L, Li J, Qi X T, Guo X S, Zhang L, He W M, Chang R Z, Liang Q S, Guo Y, Ye C, Wang X B, Tao Y, Guan R X, Wang J Y, Liu Y L, Jin L G, Zhang X Q, Liu Z X, Zhang L J, Chen J, Wang K J, Nielsen R, Li R Q, Chen P Y, Li W B, Reif J C, Purugganan M, Wang J, Zhang M C, Wang J, Qiu L J. Molecular footprints of domestication and improvement in soybean revealed by whole genome re-sequencing. *BMC Genomics*, 2013, 14 (1): 579
- [38] Chung W H, Jeong N, Kim J, Lee W K, Lee Y G, Lee S H, Yoon W, Kim J H, Choi I Y, Choi H K, Moon J K, Kim N, Jeong S C. Population structure and domestication revealed by high-depth resequencing of Korean cultivated and wild soybean genomes. *DNA Research*, 2014, 21 (2): 153-167
- [39] Wu J, Wang Y, Xu J, Korban S S, Fei Z, Tao S, Ming R, Tai S, Khan A M, Postman J D, Gu C, Yin H, Zheng D, Qi K, Li Y, Wang R, Deng C H, Kumar S, Chagné D, Li X, Wu J, Huang X, Zhang H, Xie Z, Li X, Zhang M, Li Y, Yue Z, Fang X, Li J, Li L, Jin C, Qin M, Zhang J, Wu X, Ke Y, Wang J, Yang H, Zhang S. Diversification and independent domestication of Asian

- and European pears. *Genome Biology*, 2018, 19 (1): 77
- [40] Wang L, He F, Huang Y, He J, Yang S, Zeng J, Deng C, Jiang X, Fang Y, Wen S, Xu R, Yu H, Yang X, Zhong G, Chen C, Yan X, Zhou C, Zhang H, Xie Z, Larkin R M, Deng X, Xu Q. Genome of wild mandarin and domestication history of mandarin. *Molecular Plant*, 2018, 11 (8): 1024-1037
- [41] Fang L, Gong H, Hu Y, Liu C, Zhou B, Huang T, Wang Y, Chen S, Fang D D, Du X, Chen H, Chen J, Wang S, Wang Q, Wan Q, Liu B, Pan M, Chang L, Wu H, Mei G, Xiang D, Li X, Cai C, Zhu X, Chen Z J, Han B, Chen X, Guo W, Zhang T, Huang X. Genomic insights into divergence and dual domestication of cultivated allotetraploid cottons. *Genome Biology*, 2017, 18 (1): 33
- [42] Pankin A, Altmüller J, Becker C, von Korff M. Targeted resequencing reveals genomic signatures of barley domestication. *New Phytologist*, 2018, 218 (3): 1247-1259
- [43] Gao L, Zhao G, Huang D, Jia J. Candidate loci involved in domestication and improvement detected by a published 90K wheat SNP array. *Scientific Reports*, 2017, 7: 44530
- [44] Peleg Z, Fahima T, Korol A B, Abbo S, Saranga Y. Genetic analysis of wheat domestication and evolution under domestication. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62 (14): 5051-5061
- [45] Isemura T, Kaga A, Tomooka N, Shimizu T, Vaughan D A. The genetics of domestication of rice bean, *Vigna umbellata*. *Annals of Botany*, 2010, 106 (6): 927-944
- [46] Kongjaimun A, Kaga A, Tomooka N, Somta P, Vaughan D A, Srinives P. The genetics of domestication of yardlong bean, *Vigna unguiculata* (L.) Walp. ssp. *unguiculata* cv. *gr. sesquipedalis*. *Annals of Botany*, 2012, 109 (6): 1185-1200
- [47] Fonceca D, Tossim H A, Rivallan R, Vignes H, Faye I, Ndoye O, Moretzsohn M C, Bertioli D J, Glaszmann J C, Courtois B, Rami J F. Fostered and left behind alleles in peanut: interspecific QTL mapping reveals footprints of domestication and useful natural variation for breeding. *BMC Plant Biology*, 2012, 12 (1): 26
- [48] Pearl S A, Bowers J E, Reyes-Chin-Wo S, Michelmore R W, Burke J M. Genetic analysis of safflower domestication. *BMC Plant Biology*, 2014, 14 (1): 43
- [49] Zhou Y, Lu D, Li C, Luo J, Zhu B F, Zhu J, Shangguan Y, Wang Z, Sang T, Zhou B, Han B. Genetic control of seed shattering in rice by the APETALA2 transcription factor *SHATTERING ABORTION1*. *The Plant Cell*, 2012, 24: 1034-1048
- [50] Dai X, Ding Y, Tan L, Fu Y, Liu F, Zhu Z, Sun X, Sun X, Gu P, Cai H, Sun C. *LHD1*, an allele of *DTH8/Ghd8*, controls late heading date in common wild rice (*Oryza rufipogon*). *Journal of Integrative Plant Biology*, 2012, 54: 790-799
- [51] Wu W, Liu X, Wang M, Meyer R S, Luo X, Ndjiondjop M N, Tan L, Zhang J, Wu J, Cai H, Sun C, Wang X, Wing R A, Zhu Z. A single-nucleotide polymorphism causes smaller grain size and loss of seed shattering during African rice domestication. *Nature Plants*, 2017, 3: 17064
- [52] Wang E, Xu X, Zhang L, Zhang H, Lin L, Wang Q, Li Q, Ge S, Lu B R, Wang W, He Z. Duplication and independent selection of cell-wall invertase genes *GIF1* and *OsCIN1* during rice evolution and domestication. *BMC Evolutionary Biology*, 2010, 10 (1): 108
- [53] Zhou Y, Zhu J, Li Z, Yi C, Liu J, Zhang H, Tang S, Gu M, Liang G. Deletion in a quantitative trait gene *qPE9-1* associated with panicle erectness improves plant architecture during rice domestication. *Genetics*, 2009, 183 (1): 315-324
- [54] Sun S, Wang T, Wang L, Li X, Jia Y, Liu C, Huang X, Xie W, Wang X. Natural selection of a GSK3 determines rice mesocotyl domestication by coordinating strigolactone and brassinosteroid signaling. *Nature Communications*, 2018, 9 (1): 2523
- [55] Hu M, Lv S, Wu W, Fu Y, Liu F, Wang B, Li W, Gu P, Cai H, Sun C, Zhu Z. The domestication of plant architecture in African rice. *The Plant Journal*, 2018, 94 (4): 661-669
- [56] Sugimoto K, Takeuchi Y, Ebana K, Miyao A, Hirochika H, Hara N, Ishiyama K, Kobayashi M, Ban Y, Hattori T, Yano M. Molecular cloning of Sdr4, a regulator involved in seed dormancy and domestication of rice. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2010, 107 (13): 5792-5797
- [57] Zhu B F, Si L, Wang Z, Zhou Y, Zhu J, Shangguan Y, Lu D, Fan D, Li C, Lin H, Qian Q, Sang T, Zhou B, Minobe Y, Han B. Genetic control of a transition from black to straw-white seed hull in rice domestication. *Plant Physiology*, 2011, 155 (3): 1301-1311
- [58] Tian J, Wang C, Xia J, Wu L, Xu G, Wu W, Li D, Qin W, Han X, Chen Q, Jin W, Tian F. Teosinte ligule allele narrows plant architecture and enhances high-density maize yields. *Science*, 2019, 365: 658-664
- [59] Studer A, Zhao Q, Ross-Ibarra J, Doebley J. Identification of a functional transposon insertion in the maize domestication gene *tb1*. *Nature Genetics*, 2011, 43: 1160-1163
- [60] Sigmon B, Vollbrecht E. Evidence of selection at the ramosal locus during maize domestication. *Molecular Ecology*, 2010, 19 (7): 1296-1311
- [61] Simons K J, Fellers J P, Trick H N, Zhang Z, Tai Y S, Gill B S, Faris J D. Molecular characterization of the major wheat domestication gene *Q*. *Genetics*, 2006, 172 (1): 547-555
- [62] Zhang Z, Belcram H, Gornicki P, Charles M, Just J, Huneau C, Magdelenat G, Couloux A, Samain S, Gill B S, Rasmussen J B, Barbe V, Faris J D, Chalhou B. Duplication and partitioning in evolution and function of homoeologous Q loci governing domestication characters in polyploid wheat. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2011, 108 (46): 18737-18742
- [63] Yan L, Helguera M, Kato K, Fukuyama S, Sherman J, Dubcovsky J. Allelic variation at the VRN-1 promoter region in polyploid wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2004, 109 (8): 1677-1686
- [64] Golovnina K A, Kondratenko E Y, Blinov A G, Goncharov N P. Molecular characterization of vernalization loci VRN1 in wild and cultivated wheats. *BMC Plant Biology*, 2010, 10 (1): 168
- [65] Yan L, Loukoianov A, Blechl A, Tranquilli G, Ramakrishna W, SanMiguel P, Bennetzen J L, Echenique V, Dubcovsky J. The wheat *VRN2* gene is a flowering repressor down-regulated by vernalization. *Science*, 2004, 303 (5664): 1640-1644
- [66] Distelfeld A, Tranquilli G, Li C, Yan L, Dubcovsky J. Genetic and molecular characterization of the VRN2 loci in tetraploid wheat. *Plant Physiology*, 2009, 149 (1): 245-257
- [67] Wang Y, Gu Y, Gao H, Qiu L, Chang R, Chen S, He C. Molecular and geographic evolutionary support for the essential role of GIGANTEA in soybean domestication of

- flowering time. *BMC Evolutionary Biology*, 2016, 16(1): 79
- [68] Dong Y, Yang X, Liu J, Wang B H, Liu B L, Wang Y Z. Pod shattering resistance associated with domestication is mediated by a *NAC* gene in soybean. *Nature Communications*, 2014, 5: 3352
- [69] Lin Z, Li X, Shannon L M, Yeh C T, Wang M L, Bai G, Peng Z, Li J, Trick H N, Clemente T E, Doebley J, Schnable P S, Tuinstra M R, Tesso T T, White F, Yu J. Parallel domestication of the *Shattering1* genes in cereals. *Nature Genetics*, 2012, 44: 720-724
- [70] Liu H, Liu H, Zhou L, Zhang Z, Zhang X, Wang M, Li H, Lin Z. Parallel domestication of the heading date 1 gene in cereals. *Molecular Biology and Evolution*, 2015, 32(10): 2726-2737
- [71] Ramsay L, Comadran J, Druka A, Marshall D F, Thomas W T, Macaulay M, MacKenzie K, Simpson C, Fuller J, Bonar N, Hayes P M, Lundqvist U, Franckowiak J D, Close T J, Muehlbauer G J, Waugh R. *INTERMEDIUM-C*, a modifier of lateral spikelet fertility in barley, is an ortholog of the maize domestication gene *TEOSINTE BRANCHED 1*. *Nature Genetics*, 2011, 43: 169-172
- [72] Pourkheirandish M, Hensel G, Kilian B, Senthil N, Chen G, Sameri M, Azhaguvel P, Sakuma S, Dhanagond S, Sharma R, Mascher M, Himmelbach A, Gottwald S, Nair S K, Tagiri A, Yukuhiro F, Nagamura Y, Kanamori H, Matsumoto T, Willcox G, Middleton C P, Wicker T, Walther A, Waugh R, Finche G B, Stein N, Kumlehn J, Sato K, Komatsuda T. Evolution of the grain dispersal system in barley. *Cell*, 2015, 162: 527-539
- [73] Komatsuda T, Pourkheirandish M, He C, Azhaguvel P, Kanamori H, Perovic D, Stein N, Graner A, Wicker T, Tagiri A, Lundqvist U, Fujimura T, Matsuoka M, Matsumoto T, Yano M. Six-rowed barley originated from a mutation in a homeodomain-leucine zipper I-class homeobox gene. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2007, 104(4): 1424-1429
- [74] Taketa S, Amano S, Tsujino Y, Sato T, Saisho D, Kakeda K, Nomura M, Suzuki T, Matsumoto T, Sato K, Kanamori H, Kawasaki S, Takeda K. Barley grain with adhering hulls is controlled by an ERF family transcription factor gene regulating a lipid biosynthesis pathway. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2008, 105(10): 4062-4067
- [75] Müller N A, Wijnen C L, Srinivasan A, Rynagjillo M, Ofner I, Lin T, Ranjan A, West D, Maloof J N, Sinha N R, Huang S, Zamir D, Jiménez-Gómez J M. Domestication selected for deceleration of the circadian clock in cultivated tomato. *Nature Genetics*, 2016, 48(1): 89-93
- [76] Chakrabarti M, Zhang N A, Sauvage C, Muñoz S, Blanca J, Cañizares J, Diez M J, Schneider R, Mazourek M, McClelland J, Causse M, van der D. A cytochrome P450 regulates a domestication trait in cultivated tomato. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2013, 110(42): 17125-17130
- [77] Cong B, Barrero L S, Tanksley S D. Regulatory change in YABBY-like transcription factor led to evolution of extreme fruit size during tomato domestication. *Nature Genetics*, 2008, 40(6): 800-804
- [78] Shang Y, Ma Y, Zhou Y, Zhang H, Duan L, Chen H, Zeng J, Zhou Q, Wang S, Gu W, Liu M, Ren J, Gu X, Zhang S, Wang Y, Yasukawa K, Bouwmeester H J, Qi X, Zhang Z, Lucas W J, Huang S. Biosynthesis, regulation, and domestication of bitterness in cucumber. *Science*, 2014, 346(6213): 1084-1088
- [79] Blackman B K, Strasburg J L, Raduski A R, Michaels S D, Rieseberg L H. The role of recently derived FT paralogs in sunflower domestication. *Current Biology*, 2010, 20(7): 629-635
- [80] Gao H, Jin M, Zheng X, Chen J, Yuan D, Xin Y, Wang M, Huang D, Zhang Z, Zhou K, Sheng P, Ma J, Ma W, Deng H, Jiang L, Liu S, Wang H, Wu C, Yuan L, Wan J. *Days to heading 7*, a major quantitative locus determining photoperiod sensitivity and regional adaptation in rice. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2014, 111: 16337-16342
- [81] Huang C, Sun H, Xu D, Chen Q, Liang Y, Wang X, Xu G, Tian J, Wang C, Li D, Wu L, Yang X, Jin W, Doebley J F, Tian F. *ZmCCT9* enhances maize adaptation to higher latitudes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2017, 115: E334-E341
- [82] Lu S, Zhao X, Hu Y, Liu S, Nan H, Li X, Fang C, Cao D, Shi X, Kong L, Su T, Zhang F, Li S, Wang Z, Yuan X, Cober E R, Weller J L, Liu B, Hou X, Tian Z, Kong F. Natural variation at the soybean *J* locus improves adaptation to the tropics and enhances yield. *Nature Genetics*, 2017, 49: 773-779
- [83] Jia G, Huang X, Zhi H, Zhao Y, Zhao Q, Li W, Chai Y, Yang L, Liu K, Lu H, Zhu C, Lu Y, Zhou C, Fan D, Weng Q, Guo Y, Huang T, Zhang L, Lu T, Feng Q, Hao H, Liu H, Lu P, Zhang N, Li Y, Guo E, Wang S, Wang S, Liu J, Zhang W, Chen G, Zhang B, Li W, Wang Y, Li H, Zhao B, Li J, Diao X, Han B. A haplotype map of genomic variations and genome-wide association studies of agronomic traits in foxtail millet (*Setaria italica*). *Nature Genetics*, 2013, 45: 957-961
- [84] Hufford M B, Lubinsky P, Pyhäjärvi T, Devengenzo M T, Ellstrand N C, Ross-Ibarra J. The genomic signature of crop-wild introgression in maize. *PLoS Genetics*, 2013, 9: e1003477
- [85] Wang X, Chen L, Ma J. Genomic introgression through interspecific hybridization counteracts genetic bottleneck during soybean domestication. *Genome Biology*, 2019, 20: 22
- [86] Jia G, Shi S, Wang C, Niu Z, Chai Y, Zhi H, Diao X. Molecular diversity and population structure of Chinese green foxtail (*Setaria viridis* (L.) Beauv.) revealed by microsatellite analysis. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64: 3645-3655
- [87] Shi Y, Wang T, Li Y, Darmency H. Impact of transgene inheritance on the mitigation of gene flow between crops and their wild relatives: the example of foxtail millet. *Genetics*, 2008, 180: 969-975
- [88] Jeon J S, Ryoo N, Hahn T R, Walia H, Nakamura Y. Starch biosynthesis in cereal endosperm. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2010, 48(6): 383-392
- [89] Fan L, Quan L, Leng X, Guo X, Hu W, Ruan S, Ma H, Zeng M. Molecular evidence for post-domestication selection in the *Waxy* gene of Chinese waxy maize. *Molecular Breeding*, 2008, 22(3): 329
- [90] Kawahigashi H, Oshima M, Nishikawa T, Okuizumi H, Kasuga S, Yonemaru J. A novel waxy allele in sorghum landraces in East Asia. *Plant Breeding*, 2013, 132(3): 305-310
- [91] Kawase M, Fukunaga K, Kato K. Diverse origins of waxy foxtail millet crops in East and Southeast Asia mediated by multiple transposable element insertions. *Molecular Genetics and Genomics*, 2005, 274(2): 131-140
- [92] Hunt H V, Badakshi F, Romanova O, Howe C J, Jones M K, Heslop-Harrison J S. Reticulate evolution in *Panicum* (Poaceae): the origin of tetraploid broomcorn millet, *P. miliaceum*. *Journal of Experimental Botany*, 2014, 65(12): 3165-3175

- [93] Park Y J, Nishikawa T, Tomooka N, Nemoto K. The molecular basis of mutations at the Waxy locus from *Amaranthus caudatus* L.: evolution of the waxy phenotype in three species of grain amaranth. *Molecular Breeding*, 2012, 30 (1): 511-520
- [94] Lai X, Yan L, Lu Y, Schnable J C. Largely unlinked gene sets targeted by selection for domestication syndrome phenotypes in maize and sorghum. *The Plant Journal*, 2018, 93 (5): 843-855
- [95] Doust A N, Devos K M, Gadberry M, Gale M D, Kellogg E A. Genetic control of branching in the foxtail millet. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2004, 101: 9045-9050
- [96] Remigereau M S, Lakis G, Rekima S, Leveugle M, Fontaine M C, Langin T, Sarr A, Robert T. Cereal domestication and evolution of branching: evidence for soft selection in the Tbl orthologue of pearl millet (*Pennisetum glaucum* [L.] R.Br.). *PLoS One*, 2011, 6 (7): e22404
- [97] Hodge J G, Kellogg E A. Abscission zone development in *Setaria viridis* and its domesticated relative, *Setaria italica*. *American Journal of Botany*, 2016, 103 (6): 998-1005
- [98] Arro J, Park J W, Wai C M, VanBuren R, Pan Y, Nagai C, Silva J, Ming R. Balancing selection contributed to domestication of autopolyploid sugarcane (*Saccharum officinarum* L.). *Euphytica*, 2016, 209 (2): 477-493
- [99] Qi J, Liu X, Shen D, Miao H, Xie B, Li X, Zeng P, Wang S, Shang Y, Gu X, Du Y, Li Y, Lin T, Yuan J, Yang X, Chen J, Chen H, Xiong X, Huang K, Fei Z, Mao L, Tian L, Städler T, Renner S S, Kamoun S, Lucas W J, Zhang Z, Huang S. A genomic variation map provides insights into the genetic basis of cucumber domestication and diversity. *Nature Genetics*, 2013, 45 (12): 1510-1515
- [100] Lin T, Zhu G, Zhang J, Xu X, Yu Q, Zheng Z, Zhang Z, Lun Y, Li S, Wang X, Huang Z, Li J, Zhang C, Wang T, Zhang Y, Wang A, Zhang Y, Lin K, Li C, Xiong G, Xue Y, Mazzucato A, Causse M, Fei Z, Giovannoni J J, Chetelat R T, Zamir D, Städler T, Li J, Ye Z, Du Y, Huang S. Genomic analyses provide insights into the history of tomato breeding. *Nature Genetics*, 2014, 46 (11): 1220-1226
- [101] Moyers B T, Morrell P L, McKay J K. Genetic costs of domestication and improvement. *Journal of Heredity*, 2017, 109 (2): 103-116
- [102] Renault S, Rieseberg L H. The accumulation of deleterious mutations as a consequence of domestication and improvement in sunflowers and other compositae crops. *Molecular Biology and Evolution*, 2015, 32 (9): 2273-2283
- [103] Liu Q, Zhou Y, Morrell P L, Gaut B S. Deleterious variants in Asian rice and the potential cost of domestication. *Molecular Biology and Evolution*, 2017, 34 (4): 908-924
- [104] Tian F, Stevens N M, Buckler E S. Tracking footprints of maize domestication and evidence for a massive selective sweep on chromosome 10. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2009, 106 (S1): 9979-9986
- [105] Dempewolf H, Hodgins K A, Rummell S E, Ellstrand N C, Rieseberg L H. Reproductive isolation during domestication. *The Plant Cell*, 2012, 24 (7): 2710-2717
- [106] Berkman P J, Visendi P, Lee H C, Stiller J, Manoli S, Lorenc M T, Lai K, Batley J, Fleury D, Simková H, Kubaláková M, Weining S, Doležel J, Edwards D. Dispersion and domestication shaped the genome of bread wheat. *Plant Biotechnology Journal*, 2013, 11 (5): 564-571
- [107] Swanson-Wagner R, Briskine R, Schaefer R, Hufford M B, Ross-Ibarra J, Myers C L, Tiffin P, Springer N M. Reshaping of the maize transcriptome by domestication. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2012, 109 (29): 11878-11883
- [108] Wang X, Chen Q, Wu Y, Lemmon Z H, Xu G, Huang C, Liang Y, Xu D, Li D, Doebley J F, Tian F. Genome-wide analysis of transcriptional variability in a large maize-teosinte population. *Molecular Plant*, 2018, 11 (3): 443-459
- [109] Smith C C R, Tittes S, Mendieta J P, Collier-Zans E, Rowe H C, Rieseberg L H, Kane N C. Genetics of alternative splicing evolution during sunflower domestication. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2018, 115 (26): 6768-6773
- [110] Zhu G, Wang S, Huang Z, Zhang S, Liao Q, Zhang C, Lin T, Qin M, Peng M, Yang C, Cao X, Han X, Wang X, van der K, Zhang Z, Cui X, Klee H, Fernie A R, Luo J, Huang S. Rewiring of the fruit metabolome in tomato breeding. *Cell*, 2018, 172 (1-2): 249-261
- [111] Xu G, Cao J, Wang X, Chen Q, Jin W, Li Z, Tian F. Evolutionary metabolomics identifies substantial metabolic divergence between maize and its wild ancestor, teosinte. *The Plant Cell*, 2019, 31 (9): 1990-2009
- [112] Wills D M, Whipple C J, Takuno S, Kursel L E, Shannon L M, Ross-Ibarra J, Doebley J. From many, one: genetic control of prolificacy during maize domestication. *PLoS Genetics*, 2013, 9 (6): e1003604
- [113] Li M R, Shi F X, Zhou Y X, Li Y L, Wang X F, Zhang C, Wang X T, Liu B, Xiao H X, Li L F. Genetic and epigenetic diversities shed light on domestication of cultivated ginseng (*Panax ginseng*). *Molecular Plant*, 2015, 8 (11): 1612-1622
- [114] Swetha C, Basu D, Pachamuthu K, Tirumalai V, Nair A, Prasad M, Shivaprasad P V. Major domestication-related phenotypes in indica rice are due to loss of miRNA-mediated laccase silencing. *The Plant Cell*, 2018, 30 (11): 2649-2662
- [115] Wang Y, Bai X, Yan C, Gui Y, Wei X, Zhu Q H, Guo L, Fan L. Genomic dissection of small RNAs in wild rice (*Oryza rufipogon*): lessons for rice domestication. *New Phytologist*, 2012, 196 (3): 914-925
- [116] Yang X, Wan Z, Perry L, Lu H, Wang Q, Zhao C, Li J, Xie F, Yu J, Cui T, Wang T, Li M, Ge Q. Early millet use in northern China. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2012, 109 (10): 3726-3730
- [117] Zeder M A. Did maize dispersal precede domestication? *Science*, 2018, 362 (6420): 1246-1247
- [118] Li T, Yang X, Yu Y, Si X, Zhai X, Zhang H, Dong W, Gao C, Xu C. Domestication of wild tomato is accelerated by genome editing. *Nature Biotechnology*, 2018, 36: 1160-1163
- [119] Zsögön A, Čermák T, Naves E R, Notini M M, Edel K H, Weinl S, Freschi L, Voytas D, Kudla J, Peres L E P. *De novo* domestication of wild tomato using genome editing. *Nature Biotechnology*, 2018, 36: 1211-1216
- [120] Jin J, Hua L, Zhu Z, Tan L, Zhao X, Zhang W, Liu F, Fu Y, Cai H, Sun X, Gu P, Xie D, Sun C. *GAD1* encodes a secreted peptide that regulates grain number, grain length, and awn development in rice domestication. *The Plant Cell*, 2016, 28: 2453-2463
- [121] Shi J, Lai J. Patterns of genomic changes with crop domestication and breeding. *Current Opinion in Plant Biology*, 2015, 24: 47-53