



多倍化和驯化研究进展与展望

杨学勇^{1†}, 苏汉东^{2†}, 张梦卓^{1,3,4}, 祝光涛⁵, 程时锋³, 韩方普^{2*}, 黄三文^{3*}

1. 中国农业科学院蔬菜花卉研究所, 北京 100081;

2. 中国科学院遗传与发育生物学研究所, 植物细胞与染色体工程国家重点实验室, 种子创新研究院, 北京 100101;

3. 中国农业科学院农业基因组研究所, 深圳 440307;

4. 郑州大学农学院, 郑州 450001;

5. 云南师范大学马铃薯科学研究院, 昆明 650500

† 同等贡献

* 联系人, E-mail: fphan@genetics.ac.cn; huangsanwen@caas.cn

收稿日期: 2021-06-24; 接受日期: 2021-07-29; 网络版发表日期: 2021-10-18

国家自然科学基金委员会-中国科学院联合项目(批准号: L192400064, XK2019SMC008)、国家自然科学基金重大项目(批准号: 31991180)、

国家自然科学基金优秀青年科学基金项目(批准号: 31922076)、中国农业科学院科技创新工程项目(批准号: CAAS-ASTIP-IVFCAAS)、深圳

市科技计划(批准号: KQTD20180411143628272)和深圳市杰出人才培养经费资助

摘要 作物驯化是将野生植物驯化繁殖为栽培作物, 本质是通过人工选择有目的地保留基因组的遗传变异信息。驯化在人类农耕文明的起源和演变过程中发挥了重要作用, 推动了人类文明的持续发展和社会的快速进步, 其中多倍化是作物驯化和改良的重要方向。相较于二倍体祖先物种而言, 多倍体作物往往具有明显的表型优势, 生物量与经济产量会相对较高, 具有更强的抗性和更广的环境适应性。小麦(*Triticum aestivum* L.)、棉花(*Gossypium* spp.)、甘蓝型油菜(*Brassica napus* L.)和马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)等重要农作物经历了漫长的进化历程, 是多倍化和驯化的综合产物。多倍体作物的进化、驯化历程以及重要农艺性状形成的分子机制一直是作物遗传育种领域关注的重大科学问题, 对作物的分子设计育种和农业可持续发展具有重要意义。

关键词 多倍化, 驯化, 育种, 改良, 人工选择

随着高通量测序技术和生物信息学的快速发展, 复杂多倍体作物的基因组陆续完成了测序和组装, 揭示了多倍体基因组起源、亚基因组的不对称性进化及表观遗传调控模式。另一方面, 综合正向遗传学和大规模群体重测序等手段, 对驯化和育种过程中基因组的受选择区域进行深度挖掘, 定位驯化的关键QTL位点并图位克隆基因, 不仅揭示了人工选择作用下生物遗传变异的规律以及物种形成的机制, 加深了人们对特定生物性状起源、变异和进化的认识, 还促进了功能

基因组的研究。近年来, 在作物产量、品质、养分利用、耐逆、抗病等重要农艺性状的解析上取得了一系列重要研究成果, 为进一步开发新的种质资源、有效地改良品种提供了理论基础。现代生物技术的发展使作物驯化、育种及基因组学的相关基础研究达到了一个前所未有的新阶段。此外, 传统的作物驯化和遗传改良导致全基因组范围的遗传多样性显著降低, 严重影响作物的生产效率、产量和品质, 影响全球粮食安全和食物质量。因此, 亟需利用多学科交叉理论提出育

引用格式: 杨学勇, 苏汉东, 张梦卓, 等. 多倍化和驯化研究进展与展望. 中国科学: 生命科学, 2021, 51: 1457–1466

Yang X Y, Su H D, Zhang M Z, et al. Polyploidization and domestication (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2021, 51: 1457–1466, doi: [10.1360/SSV-2021-0220](https://doi.org/10.1360/SSV-2021-0220)

种新策略。

随着现代分子生物学、遗传学与基因组学研究的快速发展, 利用基因编辑技术、染色体工程、合成生物学等方法对野生资源进行从头驯化、定向进化, 为新型作物的定向驯化和新品种培育提供了可行性。我国科学家结合多倍体的优势, 在异源四倍体野生水稻品种分子设计与快速从头驯化方面取得了突破性进展, 为未来创制新型多倍体作物, 提高作物多样性、增加环境变化适应性提供了新策略。本文系统综述了作物多倍化(polyploidization)和驯化(domestication)的历史, 揭示了作物多组学研究、多倍体作物驯化的遗传和基因组基础, 并展望了作物驯化和多倍化的未来研究方向以及对作物育种创新带来的推动和变革, 最后结合我国农业发展遇到的瓶颈提出了新的应对策略, 为促进农业可持续生产提供了参考。

1 国内外研究进展

多倍化是指物种通过全基因组复制或杂交加倍, 使多套染色体在同一细胞核内稳定遗传的现象, 对物种的形成和生物多样性具有关键作用。驯化是物种适应农业生态(agro-ecological)环境的人工选择(artificial selection)的过程。多倍体作物在长期驯化过程中表现出强烈的适应性优势, 生物量大、抗逆性强、水肥利用效率高, 例如小麦、棉花、油菜等重要的粮、棉、油作物都是典型的多倍体, 因此作物多倍化和驯化的基础研究具有重要的农业应用价值。

1.1 重要作物多倍化和驯化的历史

多倍化事件广泛存在于生物界的进化过程中, 已有的研究显示, 几乎所有开花植物都经历了至少一次多倍化事件, 主要的多倍体作物包括小麦、棉花、油菜、马铃薯、甘蔗等^[1]。例如, 普通小麦(*T. aestivum*, $2n=6x=42$)属于异源六倍体, 历经两次杂交多倍化事件。约50万年前, A基因组供体乌拉尔图小麦(*T. urartu*, $2n=2x=14$)与一个和拟斯卑尔脱山羊草(*Aegilops speltoides*, $2n=2x=14$)密切相关但未知的B基因组二倍体物种杂交, 加倍形成四倍体小麦($2n=4x=28$), 驯化形成栽培四倍体小麦类型。大约8000~10000年前, 栽培四倍体小麦与D基因组的供体节节麦(*Aegilops tauschii*, $2n=2x=14$)再次发生杂交加倍, 形成六倍体, 并最终驯

化为普通小麦^[2]。之后, 小麦从起源地出发向西扩散到欧洲^[3], 向东扩散到亚洲, 约公元前2600年进一步传播到中国。得益于多倍体较强的环境适应性, 六倍体普通小麦迅速适应不同的气候环境, 成为全世界最主要的粮食作物之一。马铃薯按照倍性可分为二倍体($2n=2x=24$)、三倍体($2n=3x=36$)、四倍体($2n=4x=48$)、五倍体($2n=5x=60$)、六倍体($2n=6x=72$); 按照来源可分为野生种和栽培种。约在8000年前, 在南美洲的秘鲁和玻利维亚边界的喀喀湖(Titicaca), 马铃薯近缘野生种(*Solanum candolleanum*)被驯化出栽培种^[4]。16世纪, 驯化完成的四倍体马铃薯传播到了欧洲和北美洲。现代的马铃薯栽培种多为同源四倍体($2n=4x=48$), 表现出典型的同源四倍体植物遗传特征。甘蓝型油菜(*B. napus*, $2n=4x=38$)的祖先起源于欧洲南部地中海一带的温暖地区, 在约5000年前由芸薹属的二倍体白菜型油菜(*Brassica rapa* L., $2n=2x=20$)和甘蓝(*Brassica oleracea* L., $2n=2x=18$)杂交后自然加倍而来, 随后经过驯化和改良, 逐渐形成了适应不同种植区域和生态地理环境的油菜栽培种^[5]。

作物驯化是农业发展中重要的事件之一。现代常见的作物都是通过野生种中特定的性状进行长期定向选择和淘汰而产生。与野生种相比, 栽培种往往更利于收获、具有更高的产量。栽培种通常具有分枝减少、顶端优势增强, 开花期和成熟期趋于一致, 产品器官变大, 不落粒、休眠期变短等特征, 但随之也会导致抗病和抗逆能力变弱等性状, 这被称为“驯化综合征”^[6,7]。例如, 与野生一粒小麦相比, 栽培一粒小麦在驯化后穗轴更有韧性; 野生二粒小麦成熟后易断裂, 籽粒散落在地, 驯化后的栽培二粒小麦成熟后不脱粒, 易收割; 相对于硬粒小麦, 普通小麦生物量更高, 具有更强、更广的环境适应性。番茄由只有1~2 g的祖先种醋栗番茄(*Solanum pimpinellifolium*), 首先驯化为10 g左右的樱桃番茄, 最后驯化为大果栽培番茄, 并且在形状、颜色上也产生了丰富的变异。

然而, 作物在驯化过程中虽然满足了粮食生产需求, 但本身的基因组、群体结构也发生了重要变化。与野生种相比, 栽培种的遗传变异急剧减少, 群体内部性状趋于单一化, 导致全基因组范围遗传多样性降低, 即所谓的“驯化瓶颈”^[8]。另外, 对控制某一特定目标性状基因区域的选择, 使该区域和其相邻区间的遗传多样性显著降低, 出现“选择性清除”(selective

sweep)现象。“驯化瓶颈”和“选择性清除”是导致栽培品种遗传多样性显著降低的两个重要原因。不同作物受影响的程度也有所不同。例如,同野生种大刍草相比,早期驯化的玉米有大约1200个基因受到驯化选择,而现代栽培种玉米的遗传多样性只占野生群体的57%^[9];栽培番茄的遗传多样性只占野生群体的50%^[10];甘蓝型油菜只有其二倍体亲本白菜和甘蓝的一半^[11]。遗传多样性的丧失导致现代栽培品种遗传基础狭窄,驯化区域固定,限制了作物的进一步改良和品种的创新。

1.2 多倍体作物的基因组发展

近十多年来,高通量短读测序(Illumina)、单分子长读测序(Oxford Nanopore, PacBio SMRT)、基因组光学图谱(Bionano)、染色体构象捕获(high-through chromosome conformation capture, Hi-C)、10×Genomics以及DeNovoMagic(NRGene)组装等技术飞速发展,测序成本大幅下降、数据通量急剧增加,多倍体作物基因组的组装取得了突破性进展。国际小麦基因组测序联盟(International Wheat Genome Sequencing Consortium, IWGSC)历时13年完成中国春普通小麦染色体水平的基因组组装和注释^[12]。与此同时,小麦A基因组供体乌拉尔图小麦、D基因组供体节节麦、野生二粒小麦、栽培硬粒小麦以及普通小麦10+泛基因组(pan-genome)精细图谱也陆续公布^[13~17]。这些进展给小麦基础研究及分子设计育种工作带来颠覆性革命。国际马铃薯基因组测序协助组在2011年发布了第一个单倍体马铃薯的参考基因组^[18]。2019年,中国农业科学院黄三文团队^[19]采用最新的测序技术和组装算法,成功实现了杂合二倍体马铃薯的基因组组装。目前,同源四倍体马铃薯的基因组组装仍是未来需要重点突破的研究方向。这些研究为理解多倍体作物起源、驯化、人工选择过程中基因组的动态变化提供了重要的理论指导,也为将来把基因组学更好地应用于育种工作中打下了良好的基础。

1.3 多倍体亚基因组的不对称性进化

物种多倍化过程伴随大量基因的丢失或多拷贝基因的亚功能化、新功能化,使多倍体具有更强的遗传多样性和可塑性,并且与亚基因组层面协同进化,共同影响作物驯化和重要农艺性状的培育^[20,21]。同时,多倍

体还表现出亚基因组不对称性,表现为有偏向性的基因表达和基因丢失。例如,普通小麦基因组中大约30%的基因表现出亚基因组的不对称性,来自不同亚基因组的部分同源基因在表达和功能上存在分化^[22]。对四倍体小麦的研究表明,亚基因组不对称性在多倍体形成时即产生,并随进化和驯化进一步加强^[23]。普通小麦的形态特性,更像其A基因组供体物种,这种现象称为A基因组显性。相应地,在普通小麦定位发掘的株型、穗型等产量相关QTL中,来自A基因组的位点更多,控制穗数、穗粒数、千粒重的QTL位点优先分布在A基因组。在不同倍性、不同地域小麦属品种中,长期的人工选择在全基因组水平上产生了趋同进化的特征,部分同源基因反复经历独立的人工选择,成为不同环境下小麦塑造重要农艺性状、保持产量稳定的关键^[24]。亚基因组不对称性可能与转座子甲基化、siRNA等表观遗传元件相关^[25]。例如,小麦亚基因组间表观调控元件的差异决定靶基因组织特异性表达的差异。在应对环境刺激过程中,调控元件表观修饰的变化与靶基因的表达模式密切相关^[26]。在种间杂交、基因组加倍以及多倍化后自然选择和人工驯化等过程中的表观遗传修饰可以为多倍体作物的遗传育种提供靶点。

1.4 多倍体作物驯化的遗传和基因组基础

研究人员在以往的研究中致力于鉴定控制多倍体作物驯化的相关基因,在不同的作物中已经鉴定出近百个与植物株型发育、产量、开花时间和抗逆性等相关的基因,为多倍体作物驯化的遗传和基因组的研究奠定了基础。例如,在小麦中,*Q*基因被鉴定为AP2家族的一员,该家族调控一系列特征丰富的性状,如花序结构(颖片形状和韧性)和开花时间(穗出苗时间)^[27]。*Q*等位基因中含有一种突变,引起氨基酸突变,使小麦在广泛栽培中具有自由脱粒的特性。在马铃薯驯化过程中,可食用器官中甾体糖生物碱(steroidal alkaloids and their glycosylated forms, SGAs)被清除或减少,野生马铃薯中的SGAs含量高于栽培马铃薯,调控SGAs含量的基因是马铃薯的关键驯化基因之一^[28]。

近年来,分子生物学和基因组学等学科快速发展,为解析多倍体作物驯化的基因组学基础以及重要农艺性状的遗传机制提供了强有力的工具。对来自全世界的93份野生小麦、六倍体农家小麦和主栽培种进行全基因组重测序分析,建立全面的小麦变异组信息,

发现六倍体普通小麦的遗传多样性来源于野生小麦和远缘野草频繁的基因渗入。其中某些渗入片段在群体中出现的频率随着驯化和改良显著增加; 从野生到农家种的驯化阶段和从农家种到栽培种的现代育种阶段分别鉴定出574和438个选择信号, 这两个选择阶段的基因分别富集到昼夜节律和光合作用碳固定的通路上^[29]。对马铃薯的重测序分析也揭示了基因组上驯化选择和遗传改良的选择区间。在野生到栽培马铃薯的驯化过程中, 鉴定出几千个高度分化基因和609个驯化基因, 其中包括马铃薯苦味和块茎形成相关的基因, 它们在驯化过程中受到强烈选择, 表现出低遗传多样性。另外, 还发现野生马铃薯中含有丰富的抗性基因, 其*R*基因的多态性比栽培种高^[30]。这些多倍体作物基因组驯化和分化的研究, 为理解作物的进化历程和遗传多样性, 深度解析重要农艺性状形成的遗传基础, 克服遗传资源同质化提供了重要的数据和理论支撑, 同时也为分子设计育种提供了大量分子标记。

综上所述, 基因组学、表观遗传学和群体遗传学的快速发展, 为理解多倍体作物驯化和人工选择过程中重要农艺性状的形成机制奠定了理论基础, 对进一步挖掘多倍体作物优异的基因资源, 保障我国粮食安全和农业可持续发展具有重大意义。为了更好地利用已有的农作物资源, 需要对作物多倍化和驯化的遗传基础进行更深入的探索, 来指导作物的育种工作, 丰富作物的种类, 从而满足人类社会的不断发展。

2 未来发展趋势

在全球气候变化加剧、资源环境的逐渐恶化和极端自然灾害频发的大背景下, 作物的生产效率、产量和品质受到严重威胁, 影响全球粮食安全和食物质量, 亟需育种新策略。随着分子生物学、遗传学特别是基因组学研究的快速发展, 利用基因编辑技术、染色体工程、合成生物学等方法对野生资源进行从头驯化、定向进化, 创制新型多倍体作物, 从而提高作物多样性、增加环境变化适应性, 更好地提升产量品质、实现精准改良, 是未来发展的必然趋势。

2.1 染色体工程技术克服生殖隔离、聚合野生优异资源

野生资源的高效利用, 是未来作物种业创新的重

要途径之一。染色体工程技术可以在一定程度上突破种间杂交的生殖隔离, 实现多个外源优良基因或染色体区段的同时渗入, 还可诱导全基因组水平新的遗传和表观遗传变异, 对拓宽作物遗传基础、改良关键农艺性状、改善农产品供求平衡具有重要意义, 该技术在利用野生资源改良作物过程中, 具有不可替代的作用和独特的优势。例如, 20世纪, 李振声院士利用小麦与长穗偃麦草远缘杂交, 通过染色体工程的方法创制具有相对持久的抗病性、高产、稳产、优质的小麦新品种“小偃6号”, 累计推广面积超过1.2亿亩。此外, 具有抗病、高品质、黄籽和广适应性的优良油菜新品种也是由油菜栽培种与野生近缘种后代利用染色体工程技术培育而来。然而在远缘杂交过程中往往表现出杂交不亲和、杂种不育以及后代疯狂分离等现象, 获得稳定遗传的材料耗时较长。因此, 急需在远缘杂交、多倍体合成和进化理论的研究上实现新的突破, 以便在育种实践中可以在更大范围内克服种间隔离, 实现种质资源更广泛、更高效的利用。

2.2 作物重新设计与快速驯化

作物重新设计与快速驯化是指综合运用基因组学和基因编辑等方法, 对野生或者半野生植物资源进行重新设计, 在保持原有优异农艺性状的基础上, 进行快速驯化, 获得新型作物的全新育种策略^[31]。例如, 利用基因编辑技术对四种野生番茄基因编码区和调控区进行精确靶向, 将产量和营养性状精准导入野生资源, 快速驯化出兼具天然抗性、优良产量和营养性状的新作物^[31-33]。最近, 中国科学院遗传与发育生物学研究所李家洋院士团队^[34]突破高质量参考基因组、高效遗传转化和基因组编辑体系等技术瓶颈, 实现从头快速驯化异源四倍体野生稻, 将驯化时间从成千上万年缩短到几年或十几年。利用异源四倍体野生稻具有生物量大、自带杂种优势、环境适应能力强等优势最终有望培育出产量高、环境适应能力强的新型四倍体水稻作物。

2.3 定向进化

定向进化是指通过随机突变和重组, 创制目标基因的饱和突变文库, 根据特定需求和目的施加选择压力, 快速筛选出具有期望的突变体。我国科学家利用两种单碱基编辑技术在植物中构建了新型饱和靶向内

源诱变编辑器(saturated targeted endogenous mutagenesis editors, STEME), 实现了基因的定向进化和功能筛选^[34,35]. 同时, 利用单碱基编辑技术(base-editing-mediated gene evolution, BEMGE)介导的植物内源基因定向进化技术在水稻中模拟自然界长期进化过程, 短时间内创制成千上万个靶基因的新等位基因材料, 开发出具有除草剂抗性的水稻新种质, 助力农作物精准分子育种^[35,36]. 植物中原位基因饱和突变和功能筛选的定向进化新策略将有助于加快作物育种和重要功能基因研究的进程, 为创制新型多倍体作物提供了前所未有的能力和条件.

2.4 合成生物学

合成生物学是基于工程学的设计理念, 对生物体进行有目标的设计、改造, 甚至是重新合成. 作为现代生命科学最富前景的研究领域, 合成生物学根据人类需求定向改造生物系统, 实现基础研究成果转化为社会实际的生产力^[37]. 近年来合成生物学在农业领域取得长足的发展. 例如, 美国科学家人工设计、改造烟草的光呼吸路径, 使得烟草生长更快、更高、茎部更粗大, 比对照多产出40%的生物量^[38]. 我国科学家同期利用多基因组组装和转化系统在水稻叶绿体中成功构建新的光呼吸旁路, 显著改善水稻植株的光合作用效率, 生物产量和氮含量显著增加^[39]. 因此, 利用合成生物学重新设计作物的光合作用场所和改善光呼吸等途径培育更高产的水稻和小麦等作物是未来发展的趋势(图1).

3 我国面临的瓶颈与对策

作物在长期的驯化过程中, 大量优良基因丢失, 遗传多样性急剧降低, 不同品种间遗传资源同质化严重, 完全基于栽培种的育种受到了极大的限制. 我国作为农业大国, 多倍体作物的研究具有得天独厚的优势. 为了进一步提高品种的优良性状, 应该加强对野生资源的利用. 例如, 将野生水稻与栽培水稻杂交, 向栽培种中导入具有优良性状的QTL^[40]; 将野生大刍草与玉米优良自交系进行杂交并且反复回交得到在开花期、行粒数和粒重等性状上具有良好品质的近等基因系^[41]; 油菜育种过程中也曾和二倍体白菜、甘蓝和黑芥等近缘种杂交, 改良油菜的生育期、开花时间、菌

核病和根肿病抗性等^[42-44]. 然而, 基因组学的研究已经证实, 在导入目标基因的同时, 也会渐渗大量野生材料“不良性状”的基因. 这样不仅导致连锁累赘, 同时也限制了该区域的进一步改良^[45].

关键的瓶颈及解决的对策主要包括以下三点.

(1) 理论瓶颈. 问题: 缺乏对多倍化、驯化和可控重组基础理论的详细解析, 严重制约了多倍体作物的开发利用与多倍体育种进程.

对策: (i) 以基因组功能解析为基础, 对多倍体形成、多倍体基因组稳定的机制、多倍体作物驯化、杂种优势形成以及多倍体二倍化的调控机制等进行详细解析. (ii) 研究DNA序列和表观遗传特征, 理解重组机器工作模型从而确定基因组中的重组热点和机制, 进一步实现人工操纵重组. 在酵母细胞中, 已经能够精确靶向有丝分裂的重组^[46]. 理解重组机器的工作模式, 开发和改造重组机器用于在目标区域有效地控制作物的减数分裂重组, 将为快速导入优良基因资源的同时解决连锁累赘提供有力的工具.

(2) 资源瓶颈. 问题: 由于“选择性清除”和“连锁效应”导致栽培材料中大量基因组空间被固定, 很难导入新的基因和性状来培育高产、优质、多抗的作物新品种.

对策: (i) 借助基因组学分析, 准确筛选出这些“固定”的区域, 然后利用分子生物学对该区域内基因的功能进行研究, 明确有利基因、有害基因, 最后通过大规模群体中的重组或基因组编辑技术保留需要的基因, 淘汰控制不良性状的基因. (ii) 充分发掘和利用野生资源, 丰富种质遗传多样性. 受限于地理分布与气候环境, 我国野生种质资源总归是有限. 因此加大对海外, 特别是物种起源地的种质资源的采集与引进将是重要的努力方向. 在此基础上, 完成高通量的表型与基因型鉴定, 构建多位一体的种质资源基因型和表型数据库, 实现种质资源的高效共享与利用. (iii) 加强种间的杂交技术研究, 使用常规杂交或染色体工程技术通过野生种来丰富多倍体遗传多样性从而进行品种改良. 例如, 20世纪利用普通小麦与黑麦杂交形成的1BL.1RS易位系, 将黑麦1RS染色体上携带的多种抗病基因(小麦叶锈病、秆锈病、条锈病和白粉病)转移到普通小麦遗传背景中, 含有1BL/1RS的种质资源在全世界小麦育种中得到了非常广泛的应用. 利用普通小麦和黑麦培育的八倍体小黑麦表现出

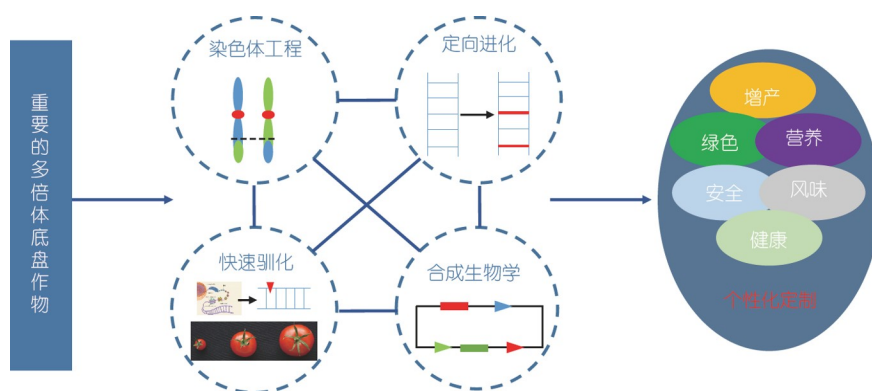


图1 未来生物学技术的发展趋势

Figure 1 The development trend of future biological technology

小麦高产优质以及黑麦的抗逆性和高赖氨酸含量等特点, 具有广泛的适应性, 可用于粮食作物、饲料和生物能源。

(3) 技术瓶颈。问题: 基因组编辑技术CRISPR/Cas9可以定点敲除不良基因, 是一个高效且操作简单的技术, 并且已经成功应用于多种作物的遗传改良^[47-49]。但生物技术与育种发展进程不同步, 如何使用现代生物技术在全基因组水平上做到精准育种是目前亟待解决的问题。

对策: 加强相关基础领域的协同攻关和研究进展的快速应用, 实现植物基因组的自由编辑, 定点敲除不良基因, 精确敲入有利基因, 或对基因调控位点进行定点改造, 打破常规育种的局限性。制定基因编辑作物的管理条例, 有序推进基因编辑作物的应用, 并加强市场化引导。

总之, 面对机遇与挑战, 我国应该抓住时机, 尽快对重大基础理论进行解析, 创制突破性种质资源, 将先进生物技术与现代育种相结合, 从而加速我国相关农业基础研究和作物生产育种的进程。

4 面向2035年的战略布局

(1) 全球作物种质和基因组地图计划。长期定向选择使作物群体遗传多样性降低, 同质化严重。要从根本上改善这个问题, 必须加强种质资源的收集、利用, 扩大作物的基因库, 打破现有品种遗传瓶颈, 实现品种更新。近一个世纪以来, 不断地收集种质资源(特别是野生种质资源)对食物多样化和增加作物遗传多样性

至关重要。因此种质资源是育种改良的重要物质前提, 也是世界各国都极为重视的研究领域, 每年在种质的获取和保存上花费数百万美元。但是目前对这些种质的利用极不充分, 尤其在作物产量、营养、质量等复杂性状方面。近年来, 高通量测序技术发展迅猛, 产生了大量的群体基因组数据, 结合高密度的分子图谱极大提高了作图和定位的精确性, 为快速定位和挖掘重要农艺性状的基因提供了强有力的支撑。全基因组关联分析(genome-wide association study, GWAS)借助基因组学数据, 已经成为解析遗传性状的有效工具, 在作物研究中应用广泛。因此, 未来将对约3000种可食用植物进行测序和重测序^[50], 从而能够更清楚地理解生物遗传多样性产生的原因。利用多维组学的研究工具, 系统理解重要农艺性状涉及的基因和途径, 鉴定更多驯化和作物产量、品质以及抗逆抗病相关的基因资源, 为多倍体作物重新设计和快速驯化提供更多靶基因和底盘材料, 为全基因组分子设计育种奠定基础, 从而进行可持续性和粮食安全的需求研究, 做到科学界数据共享(图2)。

(2) 前沿基因组理论与技术。虽然人工合成多倍体已广泛应用于多倍体基础研究和多倍体作物的育种实践, 但是总体潜力还没有得到充分挖掘, 其中一个主要原因是多倍体形成和进化的理论基础研究还相对薄弱, 因此人工合成多倍体后代的表型和遗传特点具有较大的不确定性。另一方面, 虽然远缘杂交在多倍体作物的育种中发挥了重要的作用, 但在许多物种中, 远缘杂交还存在一定困难, 这也在很大程度上限制了对优良野生资源的利用, 而且新产生的多倍体植物可

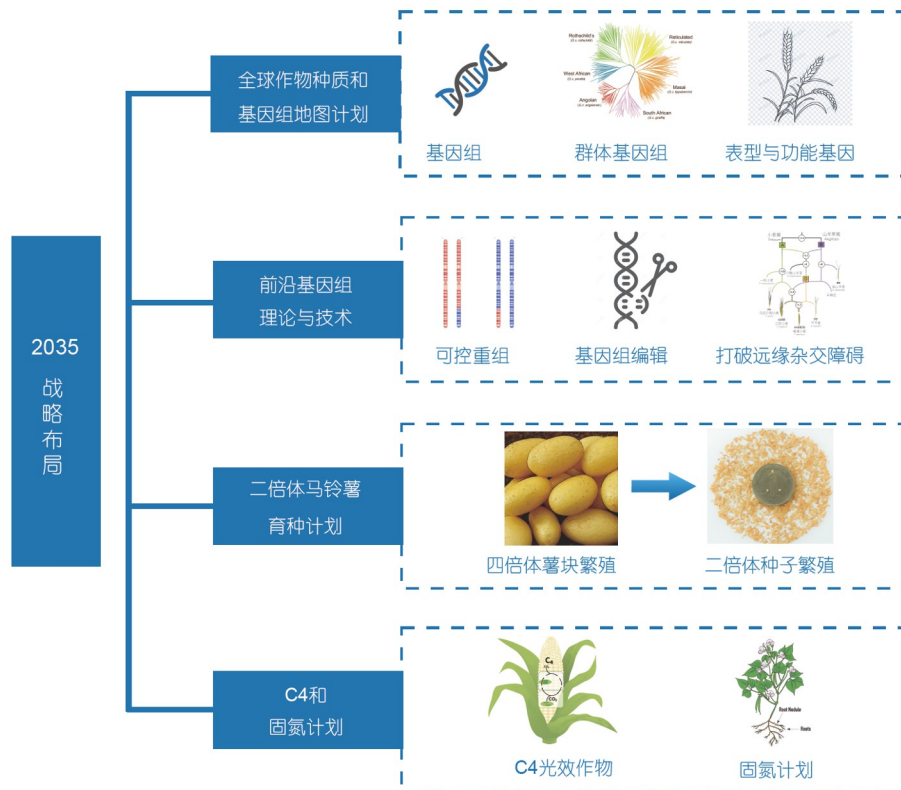


图 2 面向2035年战略布局的研究计划

Figure 2 The strategic planning for 2035

以观察到非常普遍的染色体数目和结构变异的现象,表现出遗传不稳定性问题,是影响多倍体作物重头驯化并实际应用的关键障碍之一。因此,未来需要综合应用多维组学、人工智能、单细胞生物学、细胞与染色体工程等工具深度解析远缘杂交和多倍体基因组形成、演化以及多倍体二倍化机制,对多倍体合成和进化理论进行深入研究,最终打破远缘杂交障碍,在育种实践中实现完全解除种间隔离,并对遗传重组的机制和基因组编辑的理论进行深入研究,从而实现更广泛、更高效地利用种质资源。

(3) 二倍体马铃薯育种计划。多倍体的基因组高度重复、自交衰退、自交不亲和等特点,使其基础研究、育种极具挑战性。驯化的四倍体马铃薯是重要的块茎类粮食作物,并且其生产和育种都是在四倍体的水平进行,所以马铃薯产业面临两个结构性障碍。第一,四倍体的遗传复杂,导致育种周期长,品种更新慢;第二,块茎繁殖存在繁殖系数低、储运成本高、易携带病虫害等缺陷。对马铃薯四倍体基因组分析发现,

四等位基因并非都有功能,并且该基因组携带大量有害突变,这些研究基础为二倍体设计育种提供了有力的理论支撑。四倍体马铃薯是世界五大主粮之一,所以对马铃薯的再驯化,即用二倍体替代四倍体,杂交种子替代薯块,是实现马铃薯产业的“绿色革命”的有效途径,具有深远的意义。最近通过基因组编辑技术,为二倍体马铃薯自交不亲和的问题提供了重要的解决方案^[51],下一步将利用基因组学工具深入解析自交衰退的遗传机制和控制位点并清除有害突变,培育自交系,实现二倍体杂交马铃薯计划,同时建立二倍体育种和四倍体育种间衔接的理论和体系。为了加快马铃薯的遗传改良,Upotato计划被启动,旨在利用现代农业技术将四倍体马铃薯重塑成种子作物^[52]。计划在2035年前完成Upotato计划的技术革新,以及整个马铃薯产业链的全面转型,这也将为多倍体作物的育种树立一个典范。

(4) C4和固氮计划。传统的植物生物技术更侧重于个体成分的调控,但改善复杂的多基因性状需要合

理和系统的工程策略. 合成生物学采用生物系统的现代工程原理, 以模块化遗传元件为基础, 通过数学模型指导设计和表征单个元件的定量功能, 组装构建合成生物系统, 便是符合这一策略需求的技术. 此外, 通过基因工程改造植物以提高其生长和产量或将也是问题的潜在解决方案. 在C4高光效作物和人工结瘤固氮

的合成育种研究上, 利用系统生物学、组学大数据结合遗传分析, 大规模解析重要的复杂性状的分子模块, 鉴定关键基因和元件, 最终选择高效的元器件和途径在受体作物中重新设计或组建整个遗传通路. 将合成生物学的技术理念应用于作物育种, 将对未来人类农业生产产生巨大影响.

参考文献

- 1 Van de Peer Y, Mizrahi E, Marchal K. The evolutionary significance of polyploidy. *Nat Rev Genet*, 2017, 18: 411–424
- 2 Dvorak J, Luo M C, Yang Z L, et al. The structure of the *Aegilops tauschii* genepool and the evolution of hexaploid wheat. *Theor Appl Genet*, 1998, 97: 657–670
- 3 Olive S, Clement G, Denayer J, et al. Flora and fauna from a new Famennian (Upper Devonian) locality at Becco, eastern Belgium. *Geol Belg*, 2015, 18: 92–101
- 4 Spooner D M, McLean K, Ramsay G, et al. A single domestication for potato based on multilocus amplified fragment length polymorphism genotyping. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2005, 102: 14694–14699
- 5 Chen X, Tong C, Zhang X, et al. A high-quality *Brassica napus* genome reveals expansion of transposable elements, subgenome evolution and disease resistance. *Plant Biotechnol J*, 2021, 19: 615–630
- 6 Doebley J F, Gaut B S, Smith B D. The molecular genetics of crop domestication. *Cell*, 2006, 127: 1309–1321
- 7 Olsen K M, Wendel J F. A bountiful harvest: genomic insights into crop domestication phenotypes. *Annu Rev Plant Biol*, 2013, 64: 47–70
- 8 Tang H, Sezen U, Paterson A H. Domestication and plant genomes. *Curr Opin Plant Biol*, 2010, 13: 160–166
- 9 Wright S I, Bi I V, Schroeder S G, et al. The effects of artificial selection on the maize genome. *Science*, 2005, 308: 1310–1314
- 10 Miller J C, Tanksley S D. Effect of different restriction enzymes, probe source, and probe length on detecting restriction fragment length polymorphism in tomato. *Theoret Appl Genet*, 1990, 80: 385–389
- 11 Schmutzer T, Samans B, Dyrszka E, et al. Species-wide genome sequence and nucleotide polymorphisms from the model allopolyploid plant *Brassica napus*. *Sci Data*, 2015, 2: 2052–4463
- 12 Appels R, Eversole K, Feuillet C, et al. Shifting the limits in wheat research and breeding using a fully annotated reference genome. *Science*, 2018, 361: eaar7191
- 13 Avni R, Nave M, Barad O, et al. Wild emmer genome architecture and diversity elucidate wheat evolution and domestication. *Science*, 2017, 357: 93–97
- 14 Ling H Q, Ma B, Shi X, et al. Genome sequence of the progenitor of wheat A subgenome *Triticum urartu*. *Nature*, 2018, 557: 424–428
- 15 Luo M C, Gu Y Q, Puiu D, et al. Genome sequence of the progenitor of the wheat D genome *Aegilops tauschii*. *Nature*, 2017, 551: 498–502
- 16 Maccaferri M, Harris N S, Twardziok S O, et al. Durum wheat genome highlights past domestication signatures and future improvement targets. *Nat Genet*, 2019, 51: 885–895
- 17 Walkowiak S, Gao L, Monat C, et al. Multiple wheat genomes reveal global variation in modern breeding. *Nature*, 2020, 588: 277–283
- 18 Xu X, Pan S, Cheng S, et al. Genome sequence and analysis of the tuber crop potato. *Nature*, 2011, 475: 189–195
- 19 Zhou Q, Tang D, Huang W, et al. Haplotype-resolved genome analyses of a heterozygous diploid potato. *Nat Genet*, 2020, 52: 1018–1023
- 20 Wendel J F, Jackson S A, Meyers B C, et al. Evolution of plant genome architecture. *Genome Biol*, 2016, 17: 1474
- 21 Zhang K, Wang X, Cheng F. Plant polyploidy: origin, evolution, and its influence on crop domestication. *Hortic Plant J*, 2019, 5: 231–239
- 22 Ramírez-González R H, Borrill P, Lang D, et al. The transcriptional landscape of polyploid wheat. *Science*, 2018, 361: eaar6089
- 23 Wang X, Zhang H, Li Y, et al. Transcriptome asymmetry in synthetic and natural allotetraploid wheats, revealed by RNA-sequencing. *New Phytol*, 2016, 209: 1264–1277
- 24 Zhou Y, Zhao X, Li Y, et al. *Triticum* population sequencing provides insights into wheat adaptation. *Nat Genet*, 2020, 52: 1412–1422
- 25 Diez C M, Roessler K, Gaut B S. Epigenetics and plant genome evolution. *Curr Opin Plant Biol*, 2014, 18: 1–8
- 26 Wang M, Li Z, Zhang Y, et al. An atlas of wheat epigenetic regulatory elements reveals subgenome divergence in the regulation of development

- and stress responses. *Plant Cell*, 2021, 33: 865–881
- 27 Simons K J, Fellers J P, Trick H N, et al. Molecular characterization of the major wheat domestication gene *Q*. *Genetics*, 2006, 172: 547–555
 - 28 Hardigan M A, Laimbeer F P E, Newton L, et al. Genome diversity of tuber-bearing *Solanum* uncovers complex evolutionary history and targets of domestication in the cultivated potato. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2017, 114: E9999–E10008
 - 29 Cheng H, Liu J, Wen J, et al. Frequent intra- and inter-species introgression shapes the landscape of genetic variation in bread wheat. *Genome Biol*, 2019, 20: 136
 - 30 Li Y, Colleoni C, Zhang J, et al. Genomic analyses yield markers for identifying agronomically important genes in potato. *Mol Plant*, 2018, 11: 473–484
 - 31 Fernie A R, Yan J. *De novo* domestication: an alternative route toward new crops for the future. *Mol Plant*, 2019, 12: 615–631
 - 32 Li T, Yang X, Yu Y, et al. Domestication of wild tomato is accelerated by genome editing. *Nat Biotechnol*, 2018, 36: 1160–1163
 - 33 Zsögön A, Čermák T, Naves E R, et al. *De novo* domestication of wild tomato using genome editing. *Nat Biotechnol*, 2018, 36: 1211–1216
 - 34 Yu H, Lin T, Meng X, et al. A route to *de novo* domestication of wild allotetraploid rice. *Cell*, 2021, 184: 1156–1170.e14
 - 35 Li C, Zhang R, Meng X, et al. Targeted, random mutagenesis of plant genes with dual cytosine and adenine base editors. *Nat Biotechnol*, 2020, 38: 875–882
 - 36 Kuang Y, Li S, Ren B, et al. Base-editing-mediated artificial evolution of *OsALSI* in planta to develop novel herbicide-tolerant rice germplasm. *Mol Plant*, 2020, 13: 565–572
 - 37 Roell M S, Zurbruggen M D. The impact of synthetic biology for future agriculture and nutrition. *Curr Opin Biotech*, 2020, 61: 102–109
 - 38 South P F, Cavanagh A P, Liu H W, et al. Synthetic glycolate metabolism pathways stimulate crop growth and productivity in the field. *Science*, 2019, 363: eaat9077
 - 39 Shen B R, Wang L M, Lin X L, et al. Engineering a new chloroplastic photorespiratory bypass to increase photosynthetic efficiency and productivity in rice. *Mol Plant*, 2019, 12: 199–214
 - 40 McCouch S R, Sweeney M, Li J, et al. Through the genetic bottleneck: *O. rufipogon* as a source of trait-enhancing alleles for *O. sativa*. *Euphytica*, 2007, 154: 317–339
 - 41 Liu Z, Cook J, Melia-Hancock S, et al. Expanding maize genetic resources with predomestication alleles: Maize-teosinte introgression populations. *Plant Genome*, 2016, 9
 - 42 Wei Z, Wang M, Chang S, et al. Introgressing subgenome components from *Brassica rapa* and *B. carinata* to *B. juncea* for broadening its genetic base and exploring intersubgenomic heterosis. *Front Plant Sci*, 2016, 7: 1677
 - 43 Chatterjee D, Banga S, Gupta M, et al. Resynthesis of *Brassica napus* through hybridization between *B. juncea* and *B. carinata*. *Theor Appl Genet*, 2016, 129: 977–990
 - 44 Zhan Z, Nwafor C C, Hou Z, et al. Cytological and morphological analysis of hybrids between *Brassicoraphanus*, and *Brassica napus* for introgression of clubroot resistant trait into *Brassica napus* L. *PLoS ONE*, 2017, 12: e0177470
 - 45 Lin T, Zhu G, Zhang J, et al. Genomic analyses provide insights into the history of tomato breeding. *Nat Genet*, 2014, 46: 1220–1226
 - 46 Sadhu M J, Bloom J S, Day L, et al. CRISPR-directed mitotic recombination enables genetic mapping without crosses. *Science*, 2016, 352: 1113–1116
 - 47 Yang Y, Zhu K, Li H, et al. Precise editing of *CLAVATA* genes in *Brassica napus* L. regulates multilocular silique development. *Plant Biotechnol J*, 2018, 16: 1322–1335
 - 48 Belhaj K, Chaparro-Garcia A, Kamoun S, et al. Editing plant genomes with CRISPR/Cas9. *Curr Opin Biotech*, 2015, 32: 76–84
 - 49 Gao C. Genome engineering for crop improvement and future agriculture. *Cell*, 2021, 184: 1621–1635
 - 50 Borlaug N E. Contributions of conventional plant breeding to food production. *Science*, 1983, 219: 689–693
 - 51 Ye M, Peng Z, Tang D, et al. Generation of self-compatible diploid potato by knockout of *S-RNase*. *Nat Plants*, 2018, 4: 651–654
 - 52 Li Y, Li G, Li C, et al. Prospects of diploid hybrid breeding in potato. *Chin Potato*, 2013, 27: 96–99

Polyploidization and domestication

YANG XueYong¹, SU HanDong², ZHANG MengZhuo^{1,3,4}, ZHU GuangTao⁵, CHENG ShiFeng³,
HAN FangPu² & HUANG SanWen³

1 Key Laboratory of Biology and Genetic Improvement of Horticultural Crops of Ministry of Agriculture, Sino-Dutch Joint Lab of Horticultural Genomics, Institute of Vegetables and Flowers, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China;

2 State Key Laboratory of Plant Cell and Chromosome Engineering, Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China;

3 Agricultural Genomics Institute at Shenzhen, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Shenzhen 440307, China;

4 School of Agricultural Sciences, Zhengzhou University, Zhengzhou 450001, China;

5 The CAAS-YNNU Joint Academy of Potato Sciences, Yunnan Normal University, Kunming 650500, China

Crop domestication is the process to domesticate and propagate wild plants into cultivated crops, and its essence is to purposefully preserve the genetic variation information on the genome through artificial selection. Domestication has played an important role in the origin and evolution of human farming civilization, and promoted the sustainable development of human civilization and the rapid progress of society, in which polyploidization is an important direction of crop domestication and improvement. Compared with the diploid ancestor species, polyploid crops often have obvious phenotypic advantages, relatively high biomass and economic yield, stronger resistance, as well as wider environmental adaptability. Important crops such as wheat (*Triticum aestivum* L.), cotton (*Gossypium* spp.), rape (*Brassica napus* L.) and potato (*Solanum tuberosum* L.) have experienced a long evolutionary process, and are comprehensive products of polyploidization and domestication. The evolution and domestication of polyploid crops and the molecular mechanism of important agronomic traits have always been important scientific issues in the field of crop genetics and breeding, which is of great significance for the molecular design and breeding of crops and sustainable development of agriculture.

polyploidization, domestication, breeding, improvement, artificial selection

doi: [10.1360/SSV-2021-0220](https://doi.org/10.1360/SSV-2021-0220)