

· 专题论坛 ·

# 水稻产量相关性状驯化研究进展

刘玉良, 郑术芝\*

河北师范大学生命科学学院, 河北省分子细胞生物学重点实验室, 石家庄 050024

**摘要** 水稻具有悠久的栽培历史, 是重要的粮食作物, 养育了1/3的世界人口。现代栽培稻(*Oryza sativa*)由野生稻(*O. rufipogon*)驯化而来, 产量是驯化筛选的关键性状之一。株型、穗型和种子大小是决定水稻产量的重要性状, 这些性状在水稻栽培过程中均受到了定向筛选。该文以水稻产量性状为核心, 综述了株型、穗型和种子大小等性状的驯化分子机理研究进展, 讨论了水稻产量驯化研究中存在的问题, 展望了驯化性状和相关基因的研究前景, 以期为水稻产量相关性状的驯化机理研究和水稻育种工作提供有价值的线索。

**关键词** 水稻, 驯化, 产量性状

刘玉良, 郑术芝 (2017). 水稻产量相关性状驯化研究进展. 植物学报 52, 113–121.

自古以来水稻(*Oryza sativa*)就是重要的粮食作物, 世界1/3的人口以水稻为主粮(Khush, 1997)。水稻驯化是指根据人们的需求, 从遗传性状出发, 对野生稻进行栽培和定向筛选的过程(Doebley et al., 2006; He et al., 2011)。水稻是被驯化的农作物中最古老的, 亚洲栽培稻(*O. sativa*)驯化起源于9 000年前, 由普通野生稻(*O. rufipogon*)驯化而来(Molina et al., 2011; Huang et al., 2012; Gross and Zhao, 2014)。虽然现代栽培稻的栽培历史相对较短, 但其生长发育形态和生理特点与普通野生稻相比发生了巨大变化(Kovach et al., 2007)。野生稻具有适于野外生长环境的性状和生理特点, 如匍匐生长、散穗、易脱粒以及稻芒较长等。这些性状特点对其加强光合作用、避免病原菌感染和协助种子散播等生长繁育过程具有重要作用。然而在栽培过程中, 野生稻的这些性状无法满足人们增加产量、简化种植和收割操作等栽培要求(Sweeney and McCouch, 2007)。因此在种植过程中, 人们围绕提高产量、农业操作简单、烹饪容易以及口感提升等性状进行筛选, 不断保留有利基因突变, 摒弃不利突变, 最终驯化得到稳定高产的栽培品种(Khush, 1997; Doebley et al., 2006; Londo et al., 2006; Xu et al., 2012)。现代栽培稻与野生稻基因组具有良好的对应性和一致性, 有利于在基因组水平比较栽培稻和野生稻的差异, 以及研究栽培稻的起

源、驯化和进化的分子机理(Tian et al., 2006a; Meyer and Purugganan, 2013)。

综上所述, 水稻是研究作物驯化的良好材料。水稻驯化机理研究不仅能够加深人们对驯化和进化的理解, 而且在农业生产上也具有重要的应用价值(Callaway, 2014; Civan et al., 2015)。产量是水稻栽培和驯化过程中最核心的性状。株型、穗型、种子大小以及营养元素的利用效率等性状是驯化过程中进行定向筛选的重要方向与指标(Shomura et al., 2008)。本文将分别对水稻株型、穗型和种子大小等性状的驯化分子机理研究进展进行综述及讨论。

## 1 株型驯化相关基因

与野生稻分蘖角度大、匍匐生长以及分蘖多等形态特点相反, 现代栽培稻分蘖角度小, 直立生长且分蘖数少。现代栽培稻直立生长经历了驯化过程和定向筛选, 更有利于农业种植和产量提高。虽然目前已经报道了一些重要的调控基因, 如*IPA1*、*LAZY1*、*MOC1*以及*EUI1*等, 但已被证实经历过驯化筛选的基因还相对较少(Li et al., 2003, 2007; Luo et al., 2006; Zhu et al., 2006; Jiao et al., 2010; Miura et al., 2010)。

*PROG1*是调控水稻分蘖角度和数量的关键基因, 该基因编码含锌指结构域的转录因子, 在野生稻与栽

收稿日期: 2016-07-10; 接受日期: 2016-11-16

基金项目: 河北省教育厅自然科学基金项目(No.QN2015254, No.QN2015190)

\* 通讯作者。E-mail: szzheng@hebtu.edu.cn

培稻中*PROG1*附近有6个主要的多态性位点。通过比较13个水稻品种(包括3个野生稻)的基因多态性,发现位于*PROG1*基因内的M6位点在栽培稻中遗传变异性下降,由此推测M6是*PROG1*驯化过程中定向选择的靶点(Jin et al., 2008)。另有关于*PROG1*的研究表明,来自17个国家的182个栽培品种都携带相同的*PROG1*突变,推测*PROG1*突变可能是在驯化过程中被固定下来的(Tan et al., 2008)。

*SD1*基因编码赤霉素合成酶,通过调控水稻茎秆细胞长度影响株高(Ashikari et al., 2005)。Asano等(2011)利用16个粳稻栽培稻品种和16个野生稻品种,通过比较栽培稻和野生稻中*SD1*基因附近4 kb的区域,发现*SD1*基因差异性在粳稻栽培稻中显著降低,表明*SD1*区段在驯化过程中被筛选固定,而且*SD1*不仅在绿色革命时期受到筛选,甚至在栽培稻驯化早期阶段就开始经历定向筛选。

*TAC1*是控制水稻分蘖角度的1个主要数量性状位点(Yu et al., 2007)。Jiang等(2012)通过比较113份栽培稻和48份野生稻材料中*TAC1*的遗传多态性,发现在栽培稻和野生稻进化过程中,*TAC1*编码区具有较低的自然变异率,即*TAC1*基因在水稻驯化过程中具有较高的保守性。中性检验(neutrality test)发现,粳稻中*TAC1*编码区的3'端受到强烈的定向选择。然而,籼稻和粳稻中*TAC1*的驯化过程是独立进行的,在籼稻中该基因没有被选择。

## 2 穗相关表型驯化分子机理

水稻穗(panicle)相关性状是保证产量的重要基础,是决定产量的关键性状,也是驯化定向筛选的重要指标(Tian et al., 2006b),主要包括穗形态和脱粒性(Wu et al., 2013)。

### 2.1 穗形态驯化

野生稻的散穗性状在种子和花粉传播、异花授粉以及降低穗部病原体感染等过程中具有重要作用(Zhu et al., 2013)。而现代栽培稻则具有直立紧密的穗结构,直立穗型可以承受更多的枝梗和小穗,进而提高单位面积的产量。人们经过持续定向筛选野生稻散穗性状,驯化出了具有直立穗性状的水稻后代。随着基因组学研究技术的进步,越来越多的调控现代栽培稻直立穗

性状的基因被证实在栽培稻中经历了驯化筛选过程。例如,研究人员通过分析栽培稻和野生稻杂交群体的QTLs,发现野生稻的疏散穗型受到1个显性基因*OsLG1*的调控。*OsLG1*编码1个具有SBP (SQUAMOSA promoter-binding protein)结构域的转录因子,该基因内部存在多个单核苷酸多态性位点(SNPs),其中SNP-6位点影响密穗性状,表明*OsLG1*经历了明显的驯化筛选过程(Ishii et al., 2013; Zhu et al., 2013)。*DEP1*基因编码植物G蛋白 $\gamma$ 亚基,具有促进细胞分裂、增加水稻穗密度、枝梗数以及每穗籽粒数的功能,对中国超级稻的增产具有关键作用。遗传多样性分析结果表明,*DEP1*在粳稻驯化过程中经历了定向筛选(Huang et al., 2009; Sun et al., 2014)。典型的野生稻穗分支数和小穗数量均显著少于现代栽培稻,是野生稻驯化为栽培稻过程中的重要驯化农艺性状。小穗数是多基因调控的数量性状。例如*GPA7*的QTL控制着二级枝梗数量和每穗粒数,它同样经历了驯化过程并受到了筛选(Tian et al., 2006b)。

### 2.2 脱粒性驯化

脱粒性状虽然不会直接导致产量下降,但在种子成熟后由于收获不及时或收获过程中容易脱落,从而间接造成产量下降。在进化过程中脱粒性状也受到了定向筛选。脱粒性状是由多位点控制的数量性状。例如,桑涛实验室利用现代栽培稻和野生稻构建F<sub>2</sub>群体,发现了3个脱粒相关QTLs,分别是*sh3*、*sh4*和*sh8*,其中*sh4*是主效QTL,能解释69%的表型变异(Li et al., 2006)。2009年该实验室又通过选取栽培稻代表性品种以及野生稻祖先,对控制水稻落粒的2个位点*sh4*和*qSH1*的变异进行了研究,发现控制不落粒性状的*sh4*基因的等位基因在所有栽培稻基因组中均被固定下来,多态性极低。进一步的系统发育和群体遗传分析表明,*sh4*等位基因为单次起源,在水稻驯化过程中通过人工选择而得以固定(Zhang et al., 2009)。*qSH1*也是控制脱粒的重要QTL,其主效基因是1个*BEL1*类同源框基因,5'端调控区的1个单碱基突变(SNP)正好位于RY重复序列,该序列是ABI3型转录因子的结合位点,卡萨拉斯(*kasalath*)和日本晴(*japonica*)在该位点上的差异可能影响了转录因子与RY重复序列的结合,造成*qSH1*表达部位的差异,从而影响离层(abscission layer)形成而使种子丧失脱粒性

(Konishi et al., 2006)。这一突变是在粳稻早期的筛选驯化过程中被逐渐保留下来而非天然存在。有趣的是, 高粱(*Sorghum bicolor*)和玉米(*Zea mays*)中的*Sh1*同源基因也都同样经历了驯化过程, 使得这些栽培品种的脱粒性降低(Lin et al., 2012), 表明*Sh1*在禾本科作物脱粒性方面具有重要作用。但是, 由于驯化过程是在性状水平上开展的, 并不是所有控制脱粒性的基因都会经历驯化过程。例如, *SHAT1*也参与了水稻离层带(abscission zone)的发育。*SHAT1*编码1个APET-ALA2转录因子。*qSH1*可以调控*SHAT1*和*SH4*的表达, 但是通过比较栽培稻和野生稻*SHAT1*位点的遗传多样性, 发现二者基因组DNA中虽然存在SNPs, 但是相应的蛋白序列并没有发生改变, 表明*SHAT1*并没有参与驯化筛选过程(Zhou et al., 2012)。

### 3 种子大小相关表型驯化分子机理

决定粒重的主要因素为粒宽和粒长。在水稻驯化过程中, 以粒长和粒宽为筛选指标对粒重进行了筛选驯化(Xing and Zhang, 2010)。

*qSW5*是控制种子宽度的重要QTL, 通过调控颖壳细胞数量影响种子的宽度。研究者通过收集不同国家的粳稻品种研究了水稻驯化相关基因*qSW5*的驯化历程, 证实*qSW5*经历了驯化过程(Shomura et al., 2008)。同年另有报道指出, *GW5* (即*qSW5*)是1个控制种子宽度和重量的QTL, 编码1个144个氨基酸的核蛋白, *GW5*与多聚泛素相互作用, 可能参与泛素蛋白酶途径以调节种子发育过程中的细胞分裂, 并且在驯化过程中经历了定向筛选(Weng et al., 2008)。*GS3*编码1个跨膜蛋白, 负调控细胞分裂, 从而控制颖壳的大小。对亚洲栽培稻和普通野生稻的*GS3*区域进行单倍型变异(haplotype variation)分析, 发现该基因可能起源于粳稻或粳稻近缘种, 并且在驯化过程中渗入籼稻遗传基因库中(Fan et al., 2009; Takano-Kai et al., 2009)。Li等(2011)利用142个种质资源对粒形基因*GW2*、*GS3*、*qSW5*和*GS5*进行序列变异度及连锁不平衡分析, 结果表明*GW2*、*GS3*和*qSW5*存在强烈的人工选择。虽然*GS5*编码1个丝氨酸羧肽酶, 通过调控粒宽、灌浆和粒重影响种子大小(Li et al., 2011), 但*GS5*并没有经历较明显的人为驯化过程(Lu et al., 2013)。

*GS6*基因编码1个GRAS结构域蛋白, 参与调控水稻种子的发育过程。通过比较76个栽培稻品种(包括粳稻和籼稻)和14个野生稻*GS6*的编码序列(coding sequence, CDS)及启动子区域的遗传多样性, 发现*GS6*经历了强烈的人工筛选过程, 尤其是粳稻中*GS6*位点的遗传变异性明显降低(Sun et al., 2013)。

### 4 其它产量相关性状的驯化

包括开花时间、灌浆效率、结实率、种子休眠以及营养元素利用等在内的多种性状直接或间接参与调控水稻产量。开花期的适时性和一致性能够提高水稻的授粉率、结实率及灌浆率, 增加对环境的适应性且降低收获难度, 进而提高种植效率。在水稻种植和驯化过程中, 调控开花时间的信号通路很有可能经历了定向筛选。*DTH2*编码1个CONSTANS-Like蛋白, 通过诱导水稻*FT*基因表达而促进开花(Wu et al., 2013)。*Hd1*、*Ehd1*和*Ghd7*在开花时间的自然变异过程中发挥重要功能, 能够调控成花素的表达水平从而影响开花时间(Tsuji et al., 2013)。*ZmCCT*是玉米*Ghd7*的同源基因, 参与调控开花时间。通过GWAS分析表明, *ZmCCT*经历驯化筛选后, 广泛分布于玉米栽培品种中(Hung et al., 2012)。

水稻*OsSWEET4*与玉米*ZmSWEET4c*是同源基因, 该基因能够介导已糖穿过基底胚乳转移层进入种子, 从而参与种子灌浆过程。通过在基因组水平大规模比较不同水稻品种间该基因的多态性, 发现*OsSWEET4*基因在驯化过程中经历了定向筛选(Huang et al., 2012; Sosso et al., 2015)。*GIF1*编码1个细胞壁转化酶, 调控特定组织中的糖分水平, 影响细胞分裂与生长, 最终影响水稻灌浆和种子大小。相比野生稻, *GIF1*基因在现代栽培稻中具有严格的组织表达特异性, 这种组织特异性更有利于籽粒灌浆, 从而提高水稻产量。通过比较栽培稻和野生稻*GIF1*基因的多态性, 发现*GIF1*是潜在的驯化相关基因(Wang et al., 2008)。

野生稻颖芒较长, 因此种子可以通过颖芒黏附动物皮毛进行传播, 或牢固地固定在土壤中以及阻止动物进食(Elbaum et al., 2007; Toriba and Hirano, 2014)。但过长的颖芒并不利于农业生产和收获操作, 会间接导致产量降低。与普通野生稻相比, 现代栽培

表1 已报道的水稻产量性状驯化相关基因

Table 1 Reported genes of domestication traits of yield in rice

| 性状   | 基因/QTL            | 编码蛋白                | 表型描述             | 参考文献                                       |
|------|-------------------|---------------------|------------------|--------------------------------------------|
| 种子大小 | <i>GW5 (qSW5)</i> | 编码1个核蛋白, 参与泛素蛋白酶体途径 | 种子宽度             | Shomura et al., 2008; Weng et al., 2008    |
|      | <i>GS3</i>        | 跨膜蛋白                | 控制颖壳大小           | Fan et al., 2009; Takano-Kai et al., 2009  |
|      | <i>GS6</i>        | GRAS结构域蛋白           | 种子大小             | Sun et al., 2013                           |
| 脱粒性  | <i>Sh1</i>        | YABBY类转录因子          | 脱粒               | Lin et al., 2012                           |
|      | <i>qSH1</i>       | BEL1类同源框基因          | 脱粒               | Konishi et al., 2006                       |
|      | <i>sh4</i>        | 功能未知的转录因子           | 离区发育             | Zhang et al., 2009                         |
|      | <i>SHAT1</i>      | APETALA2转录因子        | 参与离层发育           | Zhou et al., 2012                          |
| 颖芒   | <i>LABA1</i>      | 细胞分裂素激活酶            | 芒的伸长和芒刺形成        | Hua et al., 2015                           |
|      | <i>An-1</i>       | bHLH转录调控因子          | 籽粒长度、每穗粒数以及稻芒形成  | Luo et al., 2013                           |
|      | <i>An-2</i>       | 细胞分裂素合成酶            | 调控芒长及产量          | Gu et al., 2015                            |
|      | <i>Rc</i>         | HLH蛋白基因             | 颖壳颜色             | Sweeney et al., 2006; Konishi et al., 2008 |
| 颖壳颜色 | <i>Bh4</i>        | 氨基酸转运蛋白             | 颖壳颜色             | Zhu et al., 2011                           |
| 结实率  | <i>PTB1</i>       | RING-FINGER结构域蛋白    | 花粉管生长            | Li et al., 2013                            |
| 灌浆   | <i>OsSWEET4</i>   | 己糖转运蛋白              | 糖类转运和灌浆过程        | Huang et al., 2012; Sosso et al., 2015     |
|      | <i>GIF1</i>       | 细胞壁转化酶              | 水稻灌浆和种子大小        | Wang et al., 2008                          |
| 休眠   | <i>Sdr4</i>       | 未知蛋白                | 种子休眠             | Sugimoto et al., 2010                      |
| 抽穗   | <i>Hd1</i>        | 锌指蛋白                | 抽穗时期             | Yano et al., 2000; Wei et al., 2016        |
|      | <i>Ehd1</i>       | B型反应调节因子            | 抽穗时期             | Doi et al., 2004; Wei et al., 2016         |
| 穗性状  | <i>OsLG1</i>      | SBP结构域的转录因子         | 密穗性状             | Ishii et al., 2013; Zhu et al., 2013       |
|      | <i>DEP1</i>       | G蛋白γ亚基              | 水稻穗密度、枝梗数以及每穗籽粒数 | Huang et al., 2009                         |
|      | <i>gpa7</i>       | 未知                  | 二级枝梗数量和每穗粒数      | Tian et al., 2006b                         |
|      | <i>PROG1</i>      | 锌指结构转录因子            | 调控水稻分蘖角度和数量      | Jin et al., 2008; Tan et al., 2008         |
| 株型   | <i>SD1</i>        | 赤霉素合成酶              | 水稻茎秆细胞长度、株高      | Asano et al., 2011                         |
|      | <i>TAC1</i>       | 禾本科特异性蛋白            | 水稻分蘖角度           | Jiang et al., 2012                         |
|      | <i>WAXY1</i>      | 颗粒结合淀粉合成酶           | 胚乳直链淀粉含量         | Hirano et al., 1998; Yamanaka et al., 2004 |
| 籽粒品质 | <i>Sslla</i>      | 淀粉合酶                | 种子淀粉含量           | Yu et al., 2011                            |

稻颖芒较短, 无疑这一表型也在栽培过程中受到了定向筛选。颖芒长度是1个多基因调控的数量性状, 目前已经报道了十几个与颖芒长度相关的QTLs。*LABA1*基因是调控颖芒发育的重要驯化基因, 通过单体型分析, 发现*LABA1*的驯化过程最早发生在粳稻中, 随后通过基因渗入转移到籼稻基因组中, 这说明*LABA1*位点的定向筛选始于驯化早期(Hua et al., 2015)。另外, 朱冰实验室的研究表明, *An-1*和*An-2*是2个控制稻芒的重要基因。在基因组水平分析栽培稻和野生稻中*An-1*和*An-2*基因位点的遗传多样性,

发现栽培稻中这2个位点的序列变异度显著降低, 说明这2个基因经历了人工驯化筛选过程(Luo et al., 2013; Gu et al., 2015)。

除上述开花、灌浆和颖芒发育等驯化表型间接影响产量外, 还有其它一些产量驯化表型也陆续被报道, 如结实率(Li et al., 2013)、种子休眠(Sugimoto et al., 2010)、种皮颜色(Sweeney et al., 2006)以及籽粒品质(Hirano et al., 1998; Yamanaka et al., 2004)等。详细统计数据见表1。这些驯化相关表型对农业生产具有重要作用, 也是未来育种工作中重要的候

选性状。

## 5 展望

驯化是基因组变异和性状定向筛选相结合的复杂过程。获得利于农业生产的良好性状的物质基础是自然突变, 这种突变的保留和扩散明显地渗入了人工选择的痕迹(Huang et al., 2012)。最初的自然突变是随机单一的, 对应的性状也是单一的。减数分裂重组能够产生遗传多样性, 对基因组进化和驯化过程具有重要作用(Si et al., 2015)。随着人工筛选产生作用, 诸如直立生长、合适的分蘖数、良好的穗形态以及种子大小等多种有利性状逐渐积累和汇聚到栽培稻中。

目前发现的驯化相关基因只有几十个, 在整个基因组水平所占比例很低, 但正是这些基因很大程度上塑造了现代栽培稻的独特轮廓(Huang et al., 2012; Huang and Han, 2015)。随着大规模基因组关联分析的应用, 相信会有更多的驯化相关基因被发现。人们对水稻的驯化筛选是基于性状水平进行的, 而非根据基因组差异筛选。水稻性状是由基因组水平、细胞水平和生理水平等共同调控的。在基因组水平进行性状遗传研究时, 面临的主要问题是许多性状都是数量性状, 由若干QTLs共同调控, 很多微效QTLs对性状贡献率较小, 造成筛选压力较小, 因此并没有得到有效的保留和扩散。

值得注意的是, 并不是所有控制水稻产量性状的基因都会经历有效的定向筛选, 如控制种子大小的GS5基因并没有参与驯化(Lu et al., 2013)。这些控制水稻重要农艺性状的基因没有经历驯化的可能原因包括2方面。(1) 该基因在基因组水平发生扩增, 产生功能冗余, 导致其调控重要性状通路的必要性降低, 压力选择减小, GS5基因即是如此(Lu et al., 2013)。(2) 由于地域限制的原因, 某些突变基因没有得到有效扩散进入驯化过程。水稻首先起源于扬子江下游区域(Gross and Zhao, 2014), 早期种植区域比较集中, 驯化基因的扩散相对容易。随着稻种栽培面积的逐渐扩大, 基因的扩散难度不断增加。另外, 随着水稻栽培历史的延长, 水稻品系数量显著增加, 遗传多样性也逐渐增加, 有利突变的积累也逐渐呈区域化, 扩散需要更长的时间跨度。因此, 研究驯化过程需要以历史眼光和动态的方法分析相关基因的筛选过程, 可将

水稻品系进行区域划分然后再进行基因组大规模分析和遗传变异分析。

研究驯化对人们深入了解进化机理和育种改良有重要作用。从基因组水平进行大规模分析并结合水稻资源库是发现控制农艺性状相关基因的快速有效方法(Yano et al., 2016)。我国科学家在收集重要水稻资源及构建资源库方面做了很多细致的工作(Huang et al., 2012)。构建的资源库一方面提供了大量可研究的样本, 另一方面也为水稻品种改良提供了物质基础, 具有理论研究和实际应用双重作用。早期驯化机理研究主要围绕单一性状开展, 缺乏网络化通路研究。随着基因组研究技术的发展, 人们对驯化机理的研究进入了新阶段。

## 参考文献

- Asano K, Yamasaki M, Takuno S, Miura K, Katagiri S, Ito T, Doi K, Wu J, Ebana K, Matsumoto T, Innan H, Kitano H, Ashikari M, Matsuoka M (2011). Artificial selection for a green revolution gene during japonica rice domestication. *Proc Natl Acad Sci USA* 108, 11034–11039.
- Ashikari M, Sakakibara H, Lin S, Yamamoto T, Takashi T, Nishimura A, Angeles ER, Qian Q, Kitano H, Matsuoka M (2005). Cytokinin oxidase regulates rice grain production. *Science* 309, 741–745.
- Callaway E (2014). Domestication: the birth of rice. *Nature* 514, S58–S59.
- Civan P, Craig H, Cox CJ, Brown TA (2015). Three geographically separate domestications of Asian rice. *Nat Plants* 1, 15164.
- Doebley JF, Gaut BS, Smith BD (2006). The molecular genetics of crop domestication. *Cell* 127, 1309–1321.
- Doi K, Izawa T, Fuse T, Yamanouchi U, Kubo T, Shimatani Z, Yano M, Yoshimura A (2004). *Ehd1*, a B-type response regulator in rice, confers short-day promotion of flowering and controls *FT-like* gene expression independently of *Hd1*. *Genes Dev* 18, 926–936.
- Elbaum R, Zaltzman L, Burgert I, Fratzl P (2007). The role of wheat awns in the seed dispersal unit. *Science* 316, 884–886.
- Fan C, Yu S, Wang C, Xing Y (2009). A causal C-A mutation in the second exon of GS3 highly associated with rice grain length and validated as a functional marker. *Theor Appl Genet* 118, 465–472.
- Gross BL, Zhao Z (2014). Archaeological and genetic

- insights into the origins of domesticated rice. *Proc Natl Acad Sci USA* **111**, 6190–6197.
- Gu B, Zhou T, Luo J, Liu H, Wang Y, Shangguan Y, Zhu J, Li Y, Sang T, Wang Z, Han B (2015). *An-2* encodes a cytokinin synthesis enzyme that regulates awn length and grain production in rice. *Mol Plant* **8**, 1635–1650.
- He Z, Zhai W, Wen H, Tang T, Wang Y, Lu X, Greenberg AJ, Hudson RR, Wu CI, Shi S (2011). Two evolutionary histories in the genome of rice: the roles of domestication genes. *PLoS Genet* **7**, e1002100.
- Hirano HY, Eiguchi M, Sano Y (1998). A single base change altered the regulation of the *Waxy* gene at the post-transcriptional level during the domestication of rice. *Mol Biol Evol* **15**, 978–987.
- Hua L, Wang DR, Tan L, Fu Y, Liu F, Xiao L, Zhu Z, Fu Q, Sun X, Gu P, Cai H, McCouch SR, Sun C (2015). *LABA1*, a domestication gene associated with long, barbed awns in wild rice. *Plant Cell* **27**, 1875–1888.
- Huang X, Han B (2015). Rice domestication occurred through single origin and multiple introgressions. *Nat Plants* **2**, 15207.
- Huang X, Kurata N, Wei X, Wang ZX, 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 (2012). A map of rice genome variation reveals the origin of cultivated rice. *Nature* **490**, 497–501.
- Huang X, Qian Q, Liu Z, Sun H, He S, Luo D, Xia G, Chu C, Li J, Fu X (2009). Natural variation at the *DEP1* locus enhances grain yield in rice. *Nat Genet* **41**, 494–497.
- Hung HY, Shannon LM, Tian F, Bradbury PJ, Chen C, Flint-Garcia SA, McMullen MD, Ware D, Buckler ES, Doebley JF, Holland JB (2012). *ZmCCT* and the genetic basis of day-length adaptation underlying the postdomestication spread of maize. *Proc Natl Acad Sci USA* **109**, E1913–E1921.
- Ishii T, Numaguchi K, Miura K, Yoshida K, Thanh PT, Htun TM, Yamasaki M, Komeda N, Matsumoto T, Terauchi R, Ishikawa R, Ashikari M (2013). *OsLG1* regulates a closed panicle trait in domesticated rice. *Nat Genet* **45**, 462–465.
- Jiang J, Tan L, Zhu Z, Fu Y, Liu F, Cai H, Sun C (2012). Molecular evolution of the *TAC1* gene from rice (*Oryza sativa* L.). *J Genet Genomics* **39**, 551–560.
- Jiao Y, Wang Y, Xue D, Wang J, Yan M, Liu G, Dong G, Zeng D, Lu Z, Zhu X, Qian Q, Li J (2010). Regulation of *OsSPL14* by *OsmiR156* defines ideal plant architecture in rice. *Nat Genet* **42**, 541–544.
- Jin J, Huang W, Gao JP, Yang J, Shi M, Zhu MZ, Luo D, Lin HX (2008). Genetic control of rice plant architecture under domestication. *Nat Genet* **40**, 1365–1369.
- Khush GS (1997). Origin, dispersal, cultivation and variation of rice. *Plant Mol Biol* **35**, 25–34.
- Konishi S, Ebana K, Izawa T (2008). Inference of the *japonica* rice domestication process from the distribution of six functional nucleotide polymorphisms of domestication-related genes in various landraces and modern cultivars. *Plant Cell Physiol* **49**, 1283–1293.
- Konishi S, Izawa T, Lin SY, Ebana K, Fukuta Y, Sasaki T, Yano M (2006). An SNP caused loss of seed shattering during rice domestication. *Science* **312**, 1392–1396.
- Kovach MJ, Sweeney MT, McCouch SR (2007). New insights into the history of rice domestication. *Trends Genet* **23**, 578–587.
- Li C, Zhou A, Sang T (2006). Rice domestication by reducing shattering. *Science* **311**, 1936–1939.
- Li P, Wang Y, Qian Q, Fu Z, Wang M, Zeng D, Li B, Wang X, Li J (2007). *LAZY1* controls rice shoot gravitropism through regulating polar auxin transport. *Cell Res* **17**, 402–410.
- Li S, Li W, Huang B, Cao X, Zhou X, Ye S, Li C, Gao F, Zou T, Xie K, Ren Y, Ai P, Tang Y, Li X, Deng Q, Wang S, Zheng A, Zhu J, Liu H, Wang L, Li P (2013). Natural variation in *PTB1* regulates rice seed setting rate by controlling pollen tube growth. *Nat Commun* **4**, 2793.
- Li X, Qian Q, Fu Z, Wang Y, Xiong G, Zeng D, Wang X, Liu X, Teng S, Hiroshi F, Yuan M, Luo D, Han B, Li J (2003). Control of tillering in rice. *Nature* **422**, 618–621.
- Li Y, Fan C, Xing Y, Jiang Y, Luo L, Sun L, Shao D, Xu C, Li X, Xiao J, He Y, Zhang Q (2011). Natural variation in *GS5* plays an important role in regulating grain size and yield in rice. *Nat Genet* **43**, 1266–1269.
- Lin Z, Li X, Shannon LM, Yeh CT, Wang ML, Bai G, Peng Z, Li J, Trick HN, Clemente TE, Doebley J, Schnable PS, Tuinstra MR, Tesso TT, White F, Yu J (2012). Parallel domestication of the *Shattering1* genes in cereals. *Nat Genet* **44**, 720–724.
- Londo JP, Chiang YC, Hung KH, Chiang TY, Schaal BA (2006). Phylogeography of Asian wild rice, *Oryza rufipogon*, reveals multiple independent domestications of cultivated rice, *Oryza sativa*. *Proc Natl Acad Sci USA* **103**, 9578–9583.
- Lu L, Shao D, Qiu X, Sun L, Yan W, Zhou X, Yang L, He Y,

- Yu S, Xing Y (2013). Natural variation and artificial selection in four genes determine grain shape in rice. *New Phytol* **200**, 1269–1280.
- Luo A, Qian Q, Yin H, Liu X, Yin C, Lan Y, Tang J, Tang Z, Cao S, Wang X, Xia K, Fu X, Luo D, Chu C (2006). *EUI1*, encoding a putative cytochrome P450 monooxygenase, regulates internode elongation by modulating gibberellin responses in rice. *Plant Cell Physiol* **47**, 181–191.
- Luo J, Liu H, Zhou T, Gu B, Huang X, Shangguan Y, Zhu J, Li Y, Zhao Y, Wang Y, Zhao Q, Wang A, Wang Z, Sang T, Wang Z, Han B (2013). *An-1* encodes a basic helix-loop-helix protein that regulates awn development, grain size, and grain number in rice. *Plant Cell* **25**, 3360–3376.
- Meyer RS, Purugganan MD (2013). Evolution of crop species: genetics of domestication and diversification. *Nat Rev Genet* **14**, 840–852.
- Miura K, Ikeda M, Matsubara A, Song XJ, Ito M, Asano K, Matsuoka M, Kitano H, Ashikari M (2010). *OsSPL14* promotes panicle branching and higher grain productivity in rice. *Nat Genet* **42**, 545–549.
- Molina J, Sikora M, Garud N, Flowers JM, Rubinstein S, Reynolds A, Huang P, Jackson S, Schaal BA, Bustamante CD, Boyko AR, Purugganan MD (2011). Molecular evidence for a single evolutionary origin of domesticated rice. *Proc Natl Acad Sci USA* **108**, 8351–8356.
- Shomura A, Izawa T, Ebana K, Ebitani T, Kanegae H, Konishi S, Yano M (2008). Deletion in a gene associated with grain size increased yields during rice domestication. *Nat Genet* **40**, 1023–1028.
- Si W, Yuan Y, Huang J, Zhang X, Zhang Y, Zhang Y, Tian D, Wang C, Yang Y, Yang S (2015). Widely distributed hot and cold spots in meiotic recombination as shown by the sequencing of rice F<sub>2</sub> plants. *New Phytol* **206**, 1491–1502.
- Sosso D, Luo D, Li QB, Sasse J, Yang J, Gendrot G, Suzuki M, Koch KE, McCarty DR, Chourey PS, Rogowsky PM, Ross-Ibarra J, Yang B, Frommer WB (2015). Seed filling in domesticated maize and rice depends on SWEET-mediated hexose transport. *Nat Genet* **47**, 1489–1493.
- Sugimoto K, Takeuchi Y, Ebana K, Miyao A, Hirochika H, Hara N, Ishiyama K, Kobayashi M, Ban Y, Hattori T, Yano M (2010). Molecular cloning of *Sdr4*, a regulator involved in seed dormancy and domestication of rice. *Proc Natl Acad Sci USA* **107**, 5792–5797.
- Sun H, Qian Q, Wu K, Luo J, Wang S, Zhang C, Ma Y, Liu Q, Huang X, Yuan Q, Han R, Zhao M, Dong G, Guo L, Zhu X, Gou Z, Wang W, Wu Y, Lin H, Fu X (2014). Heterotrimeric G proteins regulate nitrogen-use efficiency in rice. *Nat Genet* **46**, 652–656.
- Sun L, Li X, Fu Y, Zhu Z, Tan L, Liu F, Sun X, Sun X, Sun C (2013). GS6, a member of the GRAS gene family, negatively regulates grain size in rice. *J Integr Plant Biol* **55**, 938–949.
- Sweeney M, McCouch S (2007). The complex history of the domestication of rice. *Ann Bot* **100**, 951–957.
- Sweeney MT, Thomson MJ, Pfeil BE, McCouch S (2006). Caught red-handed: *Rc* encodes a basic helix-loop-helix protein conditioning red pericarp in rice. *Plant Cell* **18**, 283–294.
- Takano-Kai N, Jiang H, Kubo T, Sweeney M, Matsumoto T, Kanamori H, Padhukasahasram B, Bustamante C, Yoshimura A, Doi K, McCouch S (2009). Evolutionary history of GS3, a gene conferring grain length in rice. *Genetics* **182**, 1323–1334.
- Tan L, Li X, Liu F, Sun X, Li C, Zhu Z, Fu Y, Cai H, Wang X, Xie D, Sun C (2008). Control of a key transition from prostrate to erect growth in rice domestication. *Nat Genet* **40**, 1360–1364.
- Tian F, Li DJ, Fu Q, Zhu ZF, Fu YC, Wang XK, Sun CQ (2006a). Construction of introgression lines carrying wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.) segments in cultivated rice (*Oryza sativa* L.) background and characterization of introgressed segments associated with yield-related traits. *Theor Appl Genet* **112**, 570–580.
- Tian F, Zhu Z, Zhang B, Tan L, Fu Y, Wang X, Sun CQ (2006b). Fine mapping of a quantitative trait locus for grain number per panicle from wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.). *Theor Appl Genet* **113**, 619–629.
- Toriba T, Hirano HY (2014). The *DROOPING LEAF* and *OsETTIN2* genes promote awn development in rice. *Plant J* **77**, 616–626.
- Tsuji H, Taoka K, Shimamoto K (2013). Florigen in rice: complex gene network for florigen transcription, florigen activation complex, and multiple functions. *Curr Opin Plant Biol* **16**, 228–235.
- 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 (2008). Control of rice grain-filling and yield by a gene with a potential signature of domestication. *Nat Genet* **40**, 1370–1374.
- Wei FJ, Tsai YC, Wu HP, Huang LT, Chen YC, Chen YF, Wu CC, Tseng YT, Hsing YI (2016). Both *Hd1* and *Ehd1* are important for artificial selection of flowering time in cultivated rice. *Plant Sci* **242**, 187–194.
- Weng J, Gu S, Wan X, Gao H, Guo T, Su N, Lei C, Zhang X,

- Cheng Z, Guo X, Wang J, Jiang L, Zhai H, Wan J** (2008). Isolation and initial characterization of *GW5*, a major QTL associated with rice grain width and weight. *Cell Res* **18**, 1199–1209.
- Wu W, Zheng XM, Lu G, Zhong Z, Gao H, Chen L, Wu C, Wang HJ, Wang Q, Zhou K, Wang JL, Wu F, Zhang X, Guo X, Cheng Z, Lei C, Lin Q, Jiang L, Wang H, Ge S, Wan J** (2013). Association of functional nucleotide polymorphisms at *DTH2* with the northward expansion of rice cultivation in Asia. *Proc Natl Acad Sci USA* **110**, 2775–2780.
- Xing Y, Zhang Q** (2010). Genetic and molecular bases of rice yield. *Annu Rev Plant Biol* **61**, 421–442.
- Xu X, Liu X, Ge S, Jensen JD, Hu F, Li X, Dong Y, Gutenkunst RN, Fang L, Huang L, Li J, He W, Zhang G, Zheng X, Zhang F, Li Y, Yu C, Kristiansen K, Zhang X, Wang J, Wright M, McCouch S, Nielsen R, Wang J, Wang W** (2012). Resequencing 50 accessions of cultivated and wild rice yields markers for identifying agronomically important genes. *Nat Biotechnol* **30**, 105–111.
- Yamanaka S, Nakamura I, Watanabe KN, Sato Y** (2004). Identification of SNPs in the *waxy* gene among glutinous rice cultivars and their evolutionary significance during the domestication process of rice. *Theor Appl Genet* **108**, 1200–1204.
- Yano K, Yamamoto E, Aya K, Takeuchi H, Lo PC, Hu L, Yamasaki M, Yoshida S, Kitano H, Hirano K, Matsuoka M** (2016). Genome-wide association study using whole-genome sequencing rapidly identifies new genes influencing agronomic traits in rice. *Nat Genet* **48**, 927–934.
- Yano M, Katayose Y, Ashikari M, Yamanouchi U, Monna L, Fuse T, Baba T, Yamamoto K, Umehara Y, Nagamura Y, Sasaki T** (2000). *Hd1*, a major photoperiod sensitivity quantitative trait locus in rice, is closely related to the Arabidopsis flowering time gene *CONSTANS*. *Plant Cell* **12**, 2473–2484.
- Yu B, Lin Z, Li H, Li X, Li J, Wang Y, Zhang X, Zhu Z, Zhai W, Wang X, Xie D, Sun C** (2007). *TAC1*, a major quantitative trait locus controlling tiller angle in rice. *Plant J* **52**, 891–898.
- Yu G, Olsen KM, Schaal BA** (2011). Association between nonsynonymous mutations of starch synthase IIa and starch quality in rice (*Oryza sativa*). *New Phytol* **189**, 593–601.
- Zhang LB, Zhu Q, Wu ZQ, Ross-Ibarra J, Gaut BS, Ge S, Sang T** (2009). Selection on grain shattering genes and rates of rice domestication. *New Phytol* **184**, 708–720.
- Zhou Y, Lu D, Li C, Luo J, Zhu BF, Zhu J, Shangguan Y, Wang Z, Sang T, Zhou B, Han B** (2012). Genetic control of seed shattering in rice by the *APETALA2* transcription factor *SHATTERING ABORTION1*. *Plant Cell* **24**, 1034–1048.
- Zhu BF, 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** (2011). Genetic control of a transition from black to straw-white seed hull in rice domestication. *Plant Physiol* **155**, 1301–1311.
- Zhu Y, Nomura T, Xu Y, Zhang Y, Peng Y, Mao B, Hanada A, Zhou H, Wang R, Li P, Zhu X, Mander LN, Kamiya Y, Yamaguchi S, He Z** (2006). *ELONGATED UPPERMOST INTERNODE* encodes a cytochrome P450 monooxygenase that epoxidizes gibberellins in a novel deactivation reaction in rice. *Plant Cell* **18**, 442–456.
- Zhu Z, Tan L, Fu Y, Liu F, Cai H, Xie D, Wu F, Wu J, Matsumoto T, Sun C** (2013). Genetic control of inflorescence architecture during rice domestication. *Nat Commun* **4**, 2200.



## Major Domestication Traits of Yield in Rice

Yuliang Liu, Shuzhi Zheng<sup>\*</sup>

Hebei Key Laboratory of Molecular and Cellular Biology, College of Life Sciences, Hebei Normal University,  
Shijiazhuang 050024, China

**Abstract** Rice (*Oryza sativa*), cultivated in one-third of the world, is one of the most important crops with a long culture history. Cultivated rice is domesticated from wild rice (*O. rufipogon*). Rice yield is an important domesticated phenotype. Rice yield is controlled by three morphologic features, including tiller characteristics, panicle structure and seed size. These phenotypes were selected from the wild type during domestication and increased yield. In this review, we summarize the molecular mechanism of yield domestication and discuss problems and prospects of rice culture to provide new insights for rice domestication and molecular breeding.

**Key words** rice, domestication, yield traits

Liu YL, Zheng SZ (2017). Major domestication traits of yield in rice. *Chin Bull Bot* **52**, 113–121.

---

<sup>\*</sup> Author for correspondence. E-mail: szzheng@hebtu.edu.cn