

稻属植物的基因组进化

刘铁燕 陈明生*

(中国科学院遗传与发育生物学研究所植物基因组学国家重点实验室, 北京 100101)

摘要: 水稻所在的稻属(*Oryza*)共有24个左右的物种。由于野生稻含有大量的优良农艺性状基因, 在水稻遗传学研究中日益受到重视。随着国际稻属基因组计划的开展, 越来越多的稻属基因组序列被测定, 稻属成为进行比较、功能和进化基因组学研究的模式系统。近期开展的一系列研究对稻属不同基因组区段以及全基因组序列的比较分析, 揭示了稻属在基因组大小、基因移动、多倍体进化、常染色质到异染色质的转化以及着丝粒区域的进化等方面的分子机制。转座子的活性以及转座子因非均等重组或非法重组而造成的删除, 对稻属基因组的扩增和收缩具有重要作用。DNA双链断裂修复介导的基因移动, 特别是非同源末端连接, 是稻属基因组非共线性基因形成的主要来源。稻属基因组从常染色质到异染色质的转换过程, 伴随着转座子的大量扩增、基因片段的区段性和串联重复以及从基因组其他位置不断捕获异染色质基因。对稻属不同物种间基因拷贝数、特异基因和重要农艺性状基因的进化等研究, 可揭示稻属不同物种间表型和适应性差异的分子基础, 将加速水稻的育种和改良。

关键词: 稻属, 比较基因组学, 基因组进化, 功能基因组学

Genome evolution of *Oryza*

Tieyan Liu, Mingsheng Chen*

State Key Laboratory of Plant Genomics, Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101

Abstract: The genus *Oryza* is composed of approximately 24 species. Wild species of *Oryza* contain a largely untapped resource of agronomically important genes. As an increasing number of genomes of wild rice species have been or will be sequenced, *Oryza* is becoming a model system for plant comparative, functional and evolutionary genomics studies. Comparative analyses of large genomic regions and whole-genome sequences have revealed molecular mechanisms involved in genome size variation, gene movement, genome evolution of polyploids, transition of euchromatin to heterochromatin and centromere evolution in the genus *Oryza*. Transposon activity and removal of transposable elements by unequal recombination or illegitimate recombination are two important factors contributing to expansion or contraction of *Oryza* genomes. Double-strand break repair mediated gene movement, especially non-homologous end joining, is an important source of non-colinear genes. Transition of euchromatin to heterochromatin is accompanied by transposable element amplification, segmental and tandem duplication of genic segments, and acquisition of heterochromatic genes from other genomic locations. Comparative analyses of multiple genomes dramatically improve the precision and sensitivity of evolutionary inference than single-genome analyses can provide. Further investigations on the impact of structural variation, lineage-specific genes and evolution of agriculturally important genes on phenotype diversity and adaptation in the genus *Oryza* should facilitate molecular breeding and genetic improvement of rice.

Key words: *Oryza*, comparative genomics, genome evolution, functional genomics

水稻(*Oryza sativa*)是世界上最重要的粮食作物, 全球有超过一半的人口以水稻作为主要食物来

源。未来几十年世界人口预计将达90亿, 而耕地、水源却逐渐减少, 土壤更加贫瘠。水稻育种者面临

收稿日期: 2013-07-19; 接受日期: 2013-10-14

基金项目: 国家自然科学基金(30770143, 31171231)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: mschen@genetics.ac.cn

着巨大的挑战, 他们要育成抗逆性高并且产量相当于现在两倍的品种才能满足人口不断增长的需要。为了达到这个目标, 科学家们一方面大力开展水稻基因组和功能基因组学研究, 另一方面不断开发新的育种方法, 逐步整合有利基因, 希望培育出抗逆高产的品种(Goicoechea *et al.*, 2010)。在这种形势下, 野生稻因为含有丰富的基因资源, 在水稻遗传学研究中日益受到重视。随着多种野生稻基因组测序完成, 比较基因组学已经成为开展水稻基因组和功能基因组学研究的重要方法。

1 稻属的遗传多样性

稻属隶属于禾本科的稻亚科, 包括约24个种, 广泛分布于全球的热带和亚热带地区(Lu *et al.*, 1999)。其中包括2个栽培种(*O. sativa* 和 *O. glaberrima*)和22个野生种(表1)。自1753年林奈划定稻属以来, 稻属的物种归属以及分类经历了多次修改。Khush (1997)认为稻属包括22个种, 其中2个种比较特殊: 一个是普通野生稻, 虽然被单独称为尼瓦拉野生稻(*O. nivara*), 但是在分类学上还是与 *O. rufipogon* 划分为同一物种; 另一个是非洲斑点野生稻(*O. punctata*), 种内具有一年生二倍体和多年生四倍体两种生态型, 它们在形态特征和基因组类型上存在较大差异。Vaughan等(2003)发表的稻属分类表中加入1个四倍体种 *O. malapuzhaensis*。Ge等(1999)根据系统进化树分析, 又将 *O. coarctata* 加入分类表, 成为稻属第24个种。目前稻属被界定为包含24个物种(Zou *et al.*, 2008)。但是以后可能还会有新的稻属物种被发现。

自20世纪30年代, 科学家们就开始了稻属各个物种基因组分类工作。到目前为止, 通过形态学、细胞学以及分子标记等研究, 稻属24个种的基因组被划分为10个类型, 包括6个二倍体类型(AA、BB、CC、EE、FF和GG)以及4个异源四倍体类型(BBCC、CCDD、HHJJ和KKLL)(表1)(Ge *et al.*, 1999; Zou *et al.*, 2008; Lu *et al.*, 2009)。最初人们认为KKLL基因组类型为HHKK型, 但是在Lu等(2009)的数据比较中发现HHKK中的HH基因组不同于HHJJ中的HH基因组, 因此将原来的HHKK基因组改为KKLL基因组。此外, 育种学家根据各个物种间的生殖隔离以及杂交育性, 将稻属划分成不同的复合群, 包括 *O. sativa*、*O. officinalis*、*O. meyeri-*

*ana*和 *O. ridleyi*等(Harland & De-Wet, 1971)。处于 *O. sativa* 复合群中的稻种均属于AA基因组类型, 它们和栽培稻之间可以通过传统方式进行杂交; 而 *O. sativa* 和 *O. officinalis* 复合群的物种之间必须依靠胚胎拯救的方法才可以进行杂交(Jena & Khush, 1990; Multani *et al.*, 1994); *O. sativa* 和其他复合群的稻种之间即使使用胚胎拯救的方法, 也极难形成杂种(Khush, 1997)。近期染色体片段替换系(chromosome segment substitution lines, CSSLs)和回交重组自交系(backcross inbred lines, BILs)成为鉴定野生稻中优良基因以及将其转化到栽培稻中的有利工具(Ali *et al.*, 2010)。目前科学家们已经获得了几十个含有野生稻染色体片段的替换系, 其中有几个非AA基因组物种的替换系, 包括BBCC、CCDD、EE和FF基因组类型(Ahn *et al.*, 2002; Fu *et al.*, 2008; Ram *et al.*, 2010a, b)。这些替换系对水稻育种及品种改良具有重要意义。

野生稻地理分布极其广泛, 其所处的生存环境非常复杂, 在自然选择过程中孕育了非常丰富的遗传多样性, 因而成为丰富水稻基因库的理想资源。稻属各个基因组拥有对各种环境的适应性, 特别是野生稻中含有的大量控制品质、抗虫、抗病害和抗逆等优良农艺性状的基因, 对于改良现有栽培稻具有无限的潜力。更重要的是, 在栽培稻驯化过程中, 很多优秀的产量性状等位基因在人工选择过程中丢失, 而在野生稻基因组中被保留下来, 成为水稻品种改良的重要遗传资源库(Doebley *et al.*, 2006; Panaud, 2009)。几乎所有野生稻均具有一些优良农艺性状(表1), 可以作为重要的遗传资源加以利用。

2 稻属的系统发育及分子进化

清晰明确的系统进化关系对于合理有效地利用稻属野生稻资源是至关重要的, 同时它也是稻属基因组进化研究的基础(Tanksley & McCouch, 1997)。稻属各物种之间的亲缘关系一直是植物分类学家所关心的问题。自20世纪60年代以来, 研究人员根据形态特征、杂交育性实验(Harland & De-Wet, 1971)、同工酶分析、RFLP分析(Dally & Second, 1990; Sarkar & Raina, 1992; Wang *et al.*, 1992)等技术将稻属划分成不同的复合群。但是上述分类的准确性欠佳, 尤其是对群内的四倍体物种的分辨能力较差, 其进化关系仍不清楚(Ge *et al.*, 1999)。

Ge等(1999)通过对稻属所有代表性物种的两个核基因*Adh1*和*Adh2*以及一个叶绿体基因*matK*的部分片段进行扩增、测序以及构建系统进化树,完成了从DNA序列水平对稻属进化关系的分析,比较清晰和系统地阐述了稻属各物种以及基因组类型之间的进化关系。同时他们根据系统进化分析的结果,将*Porteresia coarctata*更名为*Oryza coarctata*,使其成为稻属的第24个种,并对四倍体物种的起源进行了论述。虽然该研究中大部分物种的进化关系比较明晰,但是仍存在一些遗留问题:一个是BB和CC基因组类型的位置,它们与AA基因组的关系到底哪个更近,尚不清楚;还有对于FF基因组的位置存在争议,在*Adh1*和*matK*基因序列构建的进化树中,FF处于EE和HH之间;而在*Adh2*构建的进化树中,FF则位于GG和JJ之间。葛颂研究组针对稻属系统进化中这些遗留问题,进一步通过对142个分离位点的单拷贝基因的序列分析,揭示出稻属植物在进化过程中存在两次快速物种分化过程:一次是AA、BB和CC基因组的分化,AA和BB基因组处于较近的分支;另一次是FF与GG基因组的分化,这次分化过程比较复杂,虽然GG基因组位于稻属系统进化的最基部,但是由于FF基因组的快速进化,使得FF和GG与稻属其他分支的关系较为接近。这一研究最终确定了BB与CC基因组、FF与GG基因组在稻属系统进化树中的位置(Zhu & Ge, 2005; Zou *et al.*, 2008) (图1)。目前上述关于稻属二倍体种基因组类型进化关系的观点得到了学术界的一致认可,为以后的稻属基因组学研究奠定了良好的基础。之后,葛颂研究组又通过20个叶绿体基因片段的分子系统分析对稻族的系统进化和物种分化时间进行探讨(Tang *et al.*, 2010),进一步确认了稻属内部各物种间的系统进化关系。

3 国际稻属基因组计划

2005年美国亚利桑那大学启动了“稻属基因组计划”项目(*Oryza* Map Alignment Project, OMAP) (Wing *et al.*, 2005; Ammiraju *et al.*, 2006)。该计划的目的是通过对选择的11个野生稻种及非洲栽培稻*O. glaberrima*基因组分别构建BAC文库、末端测序和酶切构建指纹图谱,从而建立一个研究稻属进化、发育、基因组结构、驯化和基因调控网络的系统。

OMAP计划的具体目标为: (1)对11个野生稻和1个非洲栽培稻构建BAC文库; (2)对12个BAC文库进行末端测序,构建酶切指纹图谱; (3)将12个种的物理图谱与国际水稻基因组测序计划(International Rice Genome Sequencing Project, IRGSP) (International Rice Genome Sequencing Project, 2005)发布的日本晴(*Oryza sativa* L. ssp. *japonica* cv. Nipponbare)序列对位; (4)对这12个物种的1、3和10号染色体进行精细重构,并进行比较基因组学分析。在随后的几年里,科学家完成了18个种的基因组文库构建,并通过流式细胞仪对各个基因组大小进行了重新计算,利用野生稻物理图谱中大量的BAC末端序列成功地将物理图谱重叠群(contig)对位到*japonica*基因组序列上。结果显示,野生稻与日本晴基因组呈现出高度的共线性(Kim *et al.*, 2008)。同时开发了SyMAP软件(Soderlund *et al.*, 2006),可以在线查询稻属各物种之间以及稻属和玉米、高粱等基因组序列的共线性。这些工作为稻属的比较基因组学研究提供了平台(<http://www.omap.org>)。

在OMAP计划取得丰硕成果的同时,科学家们也意识到单个位点的研究不足以解答稻属基因组的组成和结构变化等问题,而基于全基因组序列的分析才能提供更加全面而准确的结果。于是2009年,基于OMAP计划的国际稻属基因组计划(International *Oryza* Map Alignment Project, I-OMAP)启动。该计划在构建稻属基因组序列的同时,更着重于如何利用野生稻基因组来全面研究水稻基因组,如何利用野生稻资源来培育优良的水稻品种以解决未来的粮食危机。I-OMAP计划具体目标如下: (1)测定8个AA基因组物种以及9个AA以外的其他基因组类型代表性物种的基因组序列; (2)测定上述17个物种的转录组和小RNA序列; (3)构建AA基因组物种的渗入回交系(backcross introgression line)和染色体片段置换系(chromosome segment substitution lines, CSSLs),以便研究稻属的基因功能和水稻的育种应用; (4)收集用于多态性研究和进化分析的野生稻自然群体(Goicoechea *et al.*, 2010)。目前,各基因组测序工作正在进行, *O. rufipogon*、*O. glaberrima*、*O. barthii*、*O. punctata*、*O. brachyantha*以及外类群*Leersia perrieri*已经基本完成全基因组测序工作,其中*O. brachyantha*的全基因组序列已发表

表1 稻属各物种染色体数、基因组类型、分布以及有利的农艺性状(Khush, 1997; Vaughan *et al.*, 2003; Ali *et al.*, 2010)
Table 1 Chromosome number, genome type, distribution and potential useful traits of *Oryza* species

物种 Species	2n	基因组 Genome	分布 Distribution	栽培种 Cultigen	有利的农艺性状 Agronomic traits	参考文献 References
亚洲栽培稻 <i>O. sativa</i>	24	AA	世界各地 Worldwide	栽培种 Cultigen		
尼瓦拉野生稻* <i>O. nivara</i> *	24	AA	亚洲热带和亚热带地区 Tropical and subtropical Asia	抗水稻草从矮缩病、稻瘟病纹枯病、螟虫和非岛稻水蝇以及耐旱、胞质雄性不育、杂种衰败、花粉不育 Resistance to grassy stunt virus, blast, sheath blight, stem borer and whorl maggot; drought avoidance, cytoplasmic male sterility (CMS), hybrid breakdown locus, pollen sterility locus.	Heinrichs <i>et al.</i> , 1985; Chaudhary & Khush, 1990; Brar & Khush, 1997; Hoan <i>et al.</i> , 1997; Nanda & Sharma, 2003; Miura <i>et al.</i> , 2008; Prasad & Eizenga, 2008; Win <i>et al.</i> , 2009	
普通野生稻* <i>O. rufipogon</i> *	24	AA	亚洲热带和亚热带地区 Tropical and subtropical Asia	抗白叶枯病、茎腐病、东格鲁病、稻瘟病、螟虫和白背飞虱以及节间伸长能力 力强、耐酸壤、高铝和高盐、胞质雄性不育、增产、育性恢复能力 Resistance to bacterial blight (BB), stem rot, tungro virus, blast, stem borer and white-backed planthopper (WBPH); elongation ability, tolerance to aluminum and soil acidity, source of CMS, improved yield, salinity tolerance, fertility restoration ability.	Chaudhary & Khush, 1990; Kobayashi <i>et al.</i> , 1993, 1994; Brar & Khush, 1997; Hoan <i>et al.</i> , 1997; Li <i>et al.</i> , 2002; Nanda & Sharma, 2003; Ram <i>et al.</i> , 2005; Chen <i>et al.</i> , 2006, 2008, 2010; McCouch <i>et al.</i> , 2007; Fu <i>et al.</i> , 2010	
非洲栽培稻 <i>O. glaberrima</i>	24	AA	非洲西部 West Africa	栽培种、抗黄斑病、水稻条纹坏死病和线虫以及耐酸壤、高铝和铁中毒、耐旱、胞质雄性不育 Cultigen, resistance to yellow mottle virus, rice stripe necrosis virus and nematodes; tolerance to aluminum, soil acidity and iron toxicity; drought avoidance, source of CMS.	Sakamoto <i>et al.</i> , 1990; Furuya <i>et al.</i> , 1994; Nanda & Sharma, 2003; Heuer & Miézan, 2003; Gutiérrez <i>et al.</i> , 2010	
短舌野生稻 <i>O. barthii</i>	24	AA	非洲 Africa	抗白叶枯病、细菌性条纹病、稻瘟病、褐斑病、纹枯病和黑尾叶蝉以及耐旱、胞质雄性不育 Resistance to BB, bacterial leaf streak (BLS), blast, brown spot, sheath blight and green leafhopper (GLH); drought avoidance, source of CMS.	Nayar, 1968; Chu & Oka, 1970a, b; Devadath, 1983; Brar & Khush, 1997; Nanda & Sharma, 2003	
长雄蕊野生稻 <i>O. longistaminata</i>	24	AA	非洲 Africa	抗白叶枯病、稻瘟病、褐飞虱、线虫和黄螟虫以及耐旱、花粉或小穗育性 Resistance to BB, blast, brown planthopper (BPH), nematodes and yellow stem-borer; drought avoidance, pollen/spikelet fertility.	Brar & Khush, 1997; Nanda & Sharma, 2003; Chen <i>et al.</i> , 2009	
南方野生稻 <i>O. meridionalis</i>	24	AA	澳洲热带地区 Tropical Australia	抗纹枯病以及耐旱、节间伸长能力强 Elongation ability, drought avoidance, sheath blight	Brar & Khush, 1997; Prasad & Eizenga, 2008	
展颖野生稻 <i>O. glumaepatula</i>	24	AA	美洲中部及南部地区 South and Central America	胞质雄性不育和节间伸长能力强 Elongation ability, source of CMS.	Brar & Khush 1997; Nanda & Sharma, 2003	
斑点野生稻 <i>O. punctata</i>	24 48	BB BBCC	非洲 Africa	抗褐飞虱和电光叶蝉 Resistance to BPH and zigzag leafhopper	Nanda, 2000	
马隆普野生稻 <i>O. malapuzhaensis</i>	48	BBCC			Vaughan <i>et al.</i> , 2003	
小粒野生稻 <i>O. minuta</i>	48	BBCC	菲律宾和巴布亚新几内亚 Philippine and Papua New Guinea	抗纹枯病、稻瘟病、白叶枯病、褐飞虱和黑尾叶蝉以及谷粒大小、芒长、抽穗时间、穗及小穗数量 Resistance to sheath blight, blast, BB, BPH and GLH; grain size, awn length, heading date, panicle number, spikelet number	Amante-Bordeos <i>et al.</i> , 1992; Nanda, 2000; Liu <i>et al.</i> , 2002; Jin <i>et al.</i> , 2004; Linh <i>et al.</i> , 2006; Rahman <i>et al.</i> , 2007	

药用野生稻 <i>O. officinalis</i>	24	CC	亚洲热带和亚热带以及澳洲 热带地区 Tropical and subtropical Asia, tropical Australia	抗蓟马、褐飞虱、黑尾叶蝉和白背飞虱 Resistance to thrips, BPH, GLH and WBPH	Nanda, 2000
根状茎野生稻 <i>O. rhizomatis</i>	24	CC	斯里兰卡 Sri Lanka	耐旱和根状茎 Drought avoidance and rhizomatous	Nanda, 2000
紧穗野生稻 <i>O. eichingeri</i>	24	CC	亚洲南部和非洲东部 South Asia and East Africa	抗黄斑病、褐飞虱、白背飞虱和黑尾叶蝉 Resistance to yellow mottle virus, BPH, WBPH and GLH	Nanda, 2000
宽叶野生稻 <i>O. latifolia</i>	48	CCDD	美洲中部和南部 South and Central America	抗褐飞虱、白背飞虱和黑尾叶蝉 Resistance to BPH, WBPH, GLH	Nanda, 2000
高秆野生稻 <i>O. alta</i>	48	CCDD	美洲中部和南部 South and Central America	抗条纹螟虫以及高生物量 Resistance to striped stemborer, high biomass production	Nanda, 2000
大护颖野生稻 <i>O. grandiglumis</i>	48	CCDD	美洲中部和南部 South and Central America	高生物量 High biomass production	Nanda, 2000
澳洲野生稻 <i>O. australiensis</i>	24	EE	澳洲热带地区 Tropical Australia	抗稻瘟病和褐飞虱以及耐旱 Drought avoidance, resistance to blast, BPH	Nanda, 2000; Suh <i>et al.</i> , 2009
长护颖野生稻 <i>O. longiglumis</i>	48	HHJJ	伊里安扎亚、印度尼西亚和 巴布亚新几内亚 Irian Jaya, Indonesia and Papua New Guinea	抗稻瘟病和白叶枯病 Resistance to blast, BB	Nanda, 2000
马来野生稻 <i>O. ridleyi</i>	48	HHJJ	亚洲南部 South Asia	抗螟虫、菲岛稻水蝇、稻瘟病和白叶枯病 Resistance to stemborer, whorl maggot, blast, BB	Nanda, 2000
颗粒野生稻 <i>O. granulata</i>	24	GG	亚洲南部及东南部 South and Southeast Asia	耐荫蔽以及有氧土壤适应性 Shade tolerance, adaptation to aerobic soil	Nanda, 2000
疣粒野生稻 <i>O. meyeriana</i>	24	GG	亚洲东南部 Southeast Asia	耐荫蔽以及有氧土壤适应性 Shade tolerance, adaptation to aerobic soil	Nanda, 2000
短花药野生稻 <i>O. brachyantha</i>	24	FF	非洲 Africa	抗黄螟虫、稻纵卷叶螟、菲岛稻水蝇和白叶枯病以及耐砖红壤 Resistance to yellow stemborer, leaf-folder, whorl maggot and BB; tolerance to laterite soil	Nanda, 2000; Ram <i>et al.</i> , 2010a
极短粒野生稻 <i>O. schlechteri</i>	48	?	巴布亚新几内亚 Papua New Guinea	匍匐茎 Stoloniferous	Ge <i>et al.</i> , 1999; Vaughan <i>et al.</i> , 2003
<i>O. coarctata</i>	48	KKLL	印度和缅甸 India and Burma		Ge <i>et al.</i> , 1999

*标记的尼瓦拉野生稻和普通野生稻在分类学上为同一物种(Khush, 1997) *O. nivara* and *O. rufipogon* belong to the same species

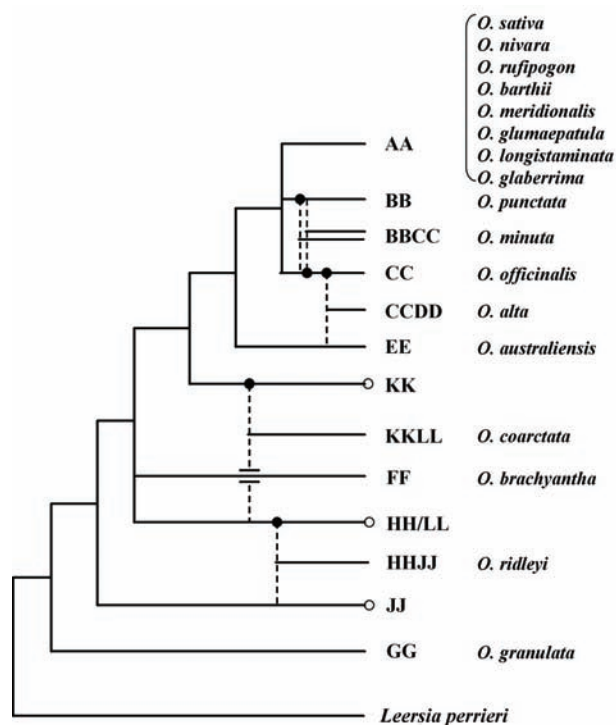


图1 稻属系统进化树(参照Goicoechea *et al.*, 2010)。图中虚线表示四倍体种可能的二倍体父母本。黑色圆点为母本, 空心圆点为不确定的二倍体物种基因组。*Leersia perrieri*为外类群。17个国际稻属基因组计划(OMAP)中用于基因组研究的代表性物种列在图右侧。

Fig. 1 Phylogenetic tree of *Oryza*. Dashed lines indicate putative diploid parents involved in the formation of polyploids. Filled in circles indicate maternal parent, and unfilled circles indicate unidentified diploid genome. *Leersia perrieri* represents the outgroup. Seventeen representative *Oryza* species that are currently subjected to genomic investigation as part of the International *Oryza* Map Alignment Project (OMAP) are indicated next to respective phylogenetic branches.

(Chen *et al.*, 2013)。

4 稻属基因组多个区段的比较基因组学研究

随着OMAP计划的开展, 稻属基因组进化的研究发展迅速, BAC文库的构建以及指纹图谱的完成使稻属各基因组间大片段比较分析成为可能。通过国际合作, 我们先后选取了水稻 *Monoculm1* (*MOC1*)、*Adh1*和*Heading date 1* (*Hd1*)3个基因区域, 对稻属代表不同基因组类型的物种进行了序列比较分析, 使我们对于稻属的基因组构成、基因排列、系统发育和分歧时间等方面有了一定的了解 (Ammiraju *et al.*, 2008, 2010; Lu *et al.*, 2009; Sanyal *et al.*, 2010)。3个区段在基因组结构和基因共线性上

呈现不同的状态: 在*MOC1*和*Hd1*区域, 基因共线性以及基因结构均非常保守, 只是*MOC1*区域在AA基因组中存在一些特有的基因, 这些基因可能是通过一种从头合成方式形成的新基因; *Adh1*区域则保守性较差, *Adh1*基因在*O. glaberrima*基因组中缺失, 在物种*O. rufipogon*和*O. punctata*中突变形成假基因, 同时该区域存在大量串联重复基因。该区段还存在一些基因和片段在不同物种中特异性的获得或者缺失, 特别是在*O. australiensis*中发生的1个350 kb的倒位和*O. granulata*中1个219 kb的大片段缺失, 均在一定程度上破坏了该区域的基因共线性特征。

从3个基因区域的比较分析结果来看, 稻属中基因所在区域在基因序列、排列顺序和转录方向等方面保守性很强, 随着物种分化时间的增加, 保守性稍有下降。处于进化树底部的*O. brachyantha*和*O. granulata*与日本晴相比外显子非常保守, 内含子区域则基本上没有相似性; 而基因间区域则变异巨大, 这些变异主要是由于转座子造成的。由于转座子活动频繁, 只是在分化时间小于60万年的AA基因组之间具有明显的保守性, 随着分化时间的增加, 保守性呈现出急剧下降的趋势。转座子的扩增是基因组膨胀的主要动力, 转座子的迅速变化是造成基因间区域巨大变异的主要原因。

上述选择的几个基因区域均位于高重组率的常染色质区域, 并没有包含异染色质区域, 因而不能反映稻属基因组进化的全貌。通过荧光原位杂交 (fluorescence *in situ* hybridization, FISH)技术我们发现, *Ghd7*基因位于水稻7号染色体异染色质区域 (Yang *et al.*, 2012), 对*Ghd7*区段的比较基因组学研究将有助于对植物异染色质区域进化过程以及异染色质基因表达调控机制的了解。我们将来自于稻属8个二倍体种与已完成测序的2个亚洲栽培稻亚种、二穗短柄草 (*Brachypodium distachyon*)、高粱和玉米基因组的*Ghd7*同源区段序列进行了区段比较分析, 结果显示该区域基因密度很低, 转座子含量很高, 并且同源区段的长度变化十分明显。由于大量转座子的插入和重组, 该区域假基因和基因转移出现的频率很高。*Ghd7*基因只在稻属同源区段中存在, 在二穗短柄草、高粱和玉米的同源区段中缺失。系统进化分析显示, 二穗短柄草、高粱和玉米中均存在*Ghd7*的直系同源基因, 但是它在不同亚科中

所在的染色体位置发生了变化。在二穗短柄草基因组中, *Ghd7*的直系同源基因Bradi3g10010 可能是由于转座子介导的非法重组而发生位置的改变。通过分析*Ghd7*基因区域, 并与基因密度较高的常染色质区域比较, 我们认为大量LTR类转座子的插入和重组可能对异染色质区域形成具有重要影响, *Ghd7*基因在二穗短柄草中的转移机制暗示转座子等重复序列在基因及基因组进化中起到重要作用(Yang *et al.*, 2012)。

多倍体在植物界中普遍存在, 是植物进化的主要动力之一。多倍体形成之后会随即发生染色体重排、基因表达模式改变以及二倍体化等一系列变化, 以缓解基因组加倍对物种的冲击。最初对日本晴进行基因组序列分析时, 国际上多个实验室发现水稻曾经历过一次全基因组加倍, 这次多倍化事件发生在禾本科分化之前, 即约5–7千万年前, 还有一次是约5百万年前发生的位于11、12号染色体短臂间的区段性加倍(Paterson *et al.*, 2004; Tian *et al.*, 2005; Wang *et al.*, 2005; Yu *et al.*, 2005)。近期研究显示, 11号和12号染色体短臂加倍事件在高粱和二穗短柄草基因组中也存在(Jacquemin *et al.*, 2009; Paterson *et al.*, 2009), 暗示该区段可能是禾本科二倍体化过程中留下的加倍区段, Jacquemin等(2011)在对日本晴、*O. glaberrima*和*O. brachyantha*的加倍区段比较分析发现, 同一物种的加倍区段之间无论是基因还是基因间区都表现出了很高的保守性, 尤其是在*O. brachyantha*中这个特点更为明显。进化分析表明这种保守性是由于非交互重组(nonreciprocal recombination)即基因转换(gene conversion)造成的, 暗示了基因转换在禾本科基因组进化中起着重要的作用。另外, 在基因组的不同位置, 基因转换发生的频率也并不相同, 一般情况下近端粒区的转换频率高于其他染色体区域(Wang *et al.*, 2009), 说明染色质环境是影响二倍体化过程中重复基因进化的重要因素。

在植物多倍体化历程中, 重复基因的进化一直以来是人们关注的焦点。稻属是从事比较基因组学研究的理想模式系统, 也是研究多倍体的理想材料。在进行*MOC1*和*Adh1*区段研究时, 我们发现在重复基因进化方面, 稻属四倍体在*MOC1*区域的重复基因对的假基因化现象非常普遍, 通常是由于大片段的缺失、移码突变或者无义突变而形成(Lu *et*

al., 2009); 而在*Adh1*区段, 四倍体与其二倍体祖先在基因组进化模式上没有明显差异, 异源四倍体重复基因也没有明显的加速进化现象(Hass-Jacobus *et al.*, 2006)。稻属包含了4种类型的异源多倍体(BBCC、CCDD、HHJJ和KKLL), 只有*O. minuta*(BBCC)进化关系清楚, 有已知的父本(*O. officinalis*, CC)和母本(*O. punctata*, BB)。为了进一步研究稻属异源四倍体基因组中重复基因对的进化问题, 我们选择*Shattering4* (*Sh4*)基因区域, 对*O. minuta*及其二倍体假定祖先种*O. punctata*与*O. officinalis*基因组的组成、结构、重复基因表达分化、甲基化修饰等进行了研究(实验室未发表数据)。结果显示, 整个*Sh4*区域在异源四倍体BBCC中重复基因的结构与其二倍体祖先种相比仍旧保持着非常高的保守性; 在变异区, 我们在BB与BBCC基因组内观察到多倍体形成之前与之后*Pack-Mules*携带基因移动的现象, 同时发现了1个由*Mutator*介导的重组事件而使BBCC_CC亚基因组内产生50 kb片段的倒位。这些变异说明: 转座子在BBCC基因组的结构变异与进化上起到了决定性的作用; 异源四倍体中的重复基因对保持着独立且均等的进化模式, 从长期的进化历程上来看, 表观遗传修饰可能是控制重复基因对表达分化的主要机制之一。

5 基于全基因组序列的稻属比较基因组学

区段比较基因组学分析虽然有助于我们对稻属基因组进化的理解, 但是因为各个区段在基因组结构和保守性上呈现不同的状态, 单一区段并不能代表全基因组的进化过程, 因此必须进行基于全基因组序列的稻属比较基因组学分析。*O. brachyantha*是稻属中与水稻亲缘关系较远的一类野生稻, 具有对多种水稻病原菌和一些非生物胁迫的抗性(Ali *et al.*, 2010); 同时, *O. brachyantha*具有稻属最小的基因组, 结合其在进化树中的特殊位置, 它可能保持着较为接近稻属祖先基因组的状态。因此通过对*O. brachyantha*、水稻和其他野生稻的基因组进行比较, 将获取更多稻属在进化过程中发生变异的信息, 从而更为准确地理解稻属基因组的结构和进化过程。Chen等(2013)主要利用二代高通量测序技术完成了261 Mb *O. brachyantha*全基因组测序, 并与水稻基因组的序列进行了比较, 得到以下结果。

(1)*O. brachyantha*基因组中约有29.2%的序列

由转座子组成,这一比例接近或者低于禾本科的其他代表性物种,如水稻(34.8%)(International Rice Genome Sequencing Project, 2005)、高粱(62.0%)(Paterson *et al.*, 2009)和玉米(84.2%)(Schnable *et al.* 2009)。尤其是LTR反转座子在*O. brachyantha*基因组中活性较低,而且现有的LTR之间还不断地发生不均等重组或者非常规重组,LTR反转座子进而从基因组中被删除,导致*O. brachyantha*基因组维持在较小乃至收缩的状态。

(2)在*O. brachyantha*基因组中,我们共预测得到了32,038个蛋白质编码基因。*O. brachyantha*基因组中约有95%的基因家族在水稻基因组中存在同源的基因家族,然而一些与抗逆相关的基因家族在水稻基因组中有着明显的扩增现象。通过对两个与抗逆相关的基因家族NBS-LRR和RLK-LRR比较分析,我们发现这些家族成员基因拷贝数变化剧烈,其基因拷贝既通过局部基因串联重复或者转座的形式增加,同时又通过假基因的形式丢失。此外,我们发现仅有69%的*O. brachyantha*基因与水稻基因保持共线性关系,其中约13%的共线性基因位点存在局部串联重复。大量的非共线性基因存在于*O. brachyantha*和水稻之间,而且基因共线性的保守性在重组率较低的异染色质区域下降较快。我们发现很多非共线性基因是通过基因重复形成的。除了反转座子和转座子介导的基因重复外,DNA双链断裂修复在基因重复中也起着重要的作用。

(3)基因组的扩张和收缩在异染色质区域也表现得较为突出,我们发现串联重复和区域性重复在基因组异染色质区域的扩张过程中也起着重要作用。通过全基因组序列比较分析,我们发现稻属各物种间在基因组大小、基因家族、基因共线性以及染色质分布等方面均存在很大的变异,这些变异很有可能就是导致稻属物种分化或者种间表型差异的原因。未来稻属将会有更多的代表性物种基因组序列公布,这将使稻属成为一个从事植物功能和进化基因组学研究的更好的系统。

异染色质区域通常指染色较深、结构高度固缩、重组交换和基因表达均受到抑制的区域(Heitz, 1928; Huisinga *et al.*, 2006)。异染色质区域一般位于染色体上重复序列富集的区域,如着丝粒(centromere)、端粒(telomere)及异染色质结(knob)等位置(Martens *et al.*, 2005)。重复序列的富集使异染

色质区域序列很难获得,但是随着越来越多的全基因组测序完成,异染色质区域的比较分析更加深入。目前稻属异染色质区域的研究主要集中在着丝粒区域。

早期通过荧光原位杂交技术发现水稻着丝粒区域的基因组序列比较复杂,主要包括CentO串联重复序列以及CRR反转座子(centromere-specific retrotransposon)(Cheng *et al.*, 2002)。在12条染色体中只有8号染色体着丝粒区的CentO串联重复序列较少,并且已经获得了该区域的全长序列(Nagaki *et al.*, 2004; Wu *et al.*, 2004),因此水稻8号染色体成为研究水稻着丝粒区域基因组结构、进化以及着丝粒功能的模型。研究发现该着丝粒区域不仅含有特异的CentO串联重复序列和CRR反转座子,还含有少量转录活跃的基因(Nagaki *et al.*, 2004, 2005; Wu *et al.*, 2004)。异染色质区由于大量转座子插入引起基因组巨大的结构变异,一般为重组抑制区。这些区域由于缺乏自然选择,容易加速有害突变的积累,进一步造成基因功能的丧失以及染色体的退化(Haddrill *et al.*, 2007)。但是对水稻与*O. glaberrima*和*O. brachyantha*在8号染色体着丝粒区域的比较分析却发现了7个保守的基因,并且这些基因均受到纯化选择(purifying selection),同时这些基因的序列在不同物种间的差异要明显小于常染色质基因,说明可能存在某种机制来维持稻属着丝粒区域内基因的保守性以防止功能丧失(Fan *et al.*, 2011)。

为了进一步探讨这一机制,Nagaki等(2004)对8号染色体着丝粒区基因的表现修饰模式进行了分析,发现它与8号染色体常染色质区域基因相同,二者均由活化基因转录的组蛋白修饰。Wu等(2011)根据对稻属8号染色体着丝粒区的基因转录活性区域与CentO/CRR重复序列区域的排列方式、表现修饰模式以及其他真核生物着丝粒的研究,提出了“three-dimensional structure”模型,解释了着丝粒区域功能实现的途径。有关水稻8号染色体着丝粒区域的研究目前已经比较清楚,其他着丝粒区域的研究也在继续进行,进一步的稻属异染色质比较基因组学分析还有待开展。

细胞学实验表明,水稻基因组内除了着丝粒和端粒区域为异染色质结构外,还分布着大量的异染色质,尤其是水稻4号和10号染色体,在减数分裂粗线期着丝粒附近和整条短臂均呈现异染色质状

态(Cheng *et al.*, 2001; Jiao *et al.*, 2005)。我们对位于4号染色体短臂的H1区域(1.95–4.25 Mb)进行细胞学观察, 结果显示H1区域在稻属3种基因组类型(*O. glaberrima* [AA], *O. punctata* [BB]和*O. brachyantha* [FF])中呈现不同的异染色质状态: 在AA、BB基因组中为异染色质状态, 而在FF基因组中则呈现常染色质状态(Chen *et al.*, 2013)。我们对稻属5个基因组(*O. japonica*, *O. glaberrima*, *O. nivara*, *O. punctata*和*O. brachyantha*)中H1同源区域进行了比较和进化基因组学分析(实验室未发表数据)。序列比较发现, 稻属不同物种中H1同源区域呈现极大变异, 与保持常染色质状态的*O. brachyantha*基因组区域相比, 水稻该基因组区域扩大了3倍之多, 这种现象主要是由于转座子, 特别是LTR类型的转座子累积引起的。H1区域基因存在特殊的进化方式: 一方面通过高频率的基因重复(包括串联重复以及区段性重复两种方式)不断地扩大现有的基因家族, 而基因重复后功能的冗余进一步介导H1区域大量转座子的积累; 另一方面, 不断通过“复制-粘贴”方式从基因组其他位置上获得外来基因, 而这些外来基因的募集主要以转座子以及DNA双链断裂修复中发生的非法重组所介导。

除此以外, 为了了解位于异染色质区域的基因的最终进化命运, 我们将水稻中H1区域的单拷贝基因以及位于FF基因组常染色质的同源基因进行转录水平的比较, 发现二者并没有明显差异, 暗示这些基因的表达调控并不受染色质环境的影响。随着未来稻属更多的代表性物种基因组序列公布, 异染色质的进化过程将越来越清晰。

6 稻属基因组转座子的研究

近年来基因组学研究的快速发展使我们认识到转座子在基因组中的重要性。转座子不仅对基因组大小具有重要影响, 而且通过插入和删除突变影响基因表达调控, 甚至可以通过介导新基因形成来影响物种的多样性, 因此已作为功能基因组的研究手段得以广泛应用(Feschotte *et al.*, 2002)。

在已经完成测序的植物基因组中, 占基因组比例最高的转座子一般都是RNA类型的LTR逆转座子(long terminal repeat retrotransposons)。在玉米(2,300 Mb)、高粱(730 Mb)和水稻(398 Mb)基因组中, LTR转座子分别约占基因组的75%、54%和23%

(International Rice Genome Sequencing Project, 2005; Paterson *et al.*, 2009; Schnable *et al.*, 2009)。LTR转座子含量和基因组大小的正相关性暗示该类型转座子在基因组大小变化中起着重要作用。近期对稻属基因组研究表明(Bennetzen & Kellogg, 1997; Ma *et al.*, 2004; Piegu *et al.*, 2006; Ammiraju *et al.*, 2007; Tian *et al.*, 2009), 不同家族的LTR逆转座子的扩增会导致基因组的剧烈膨胀, 这为上述观点提供了直接证据。

在野生稻*O. australiensis*中存在3个拷贝数非常高的LTR逆转座子家族, 序列分析显示该家族成员在近三百万年内发生了大量扩增, 总量约占整个基因组的60%以上, 这直接导致了野生稻*O. australiensis*基因组大小的倍增(Piegu *et al.*, 2006)。这3个家族成员是稻属中比较保守的转座子, 普遍存在于稻属各个基因组中, 但是只在*O. australiensis*基因组中才具有高活性, 从而引起基因组的剧烈扩增。随后, 在野生稻*O. granulata*基因组中也发现了一个高丰度LTR逆转座子家族(Gran3), 在*O. granulata*与稻属其他物种分化之后, 该转座子的扩增导致*O. granulata*基因组大小增加了约1/4(Ammiraju *et al.*, 2007)。基因组中LTR逆转座子除了扩增外, 也通过重组不断地被删除, 这种扩增与删除的制衡可能对基因组的大小具有决定性作用(Bennetzen & Kellogg, 1997)。

通过对水稻基因组中LTR逆转座子分布进行分析, 发现其密度与重组率和基因密度成反比。高重组区域的LTR趋向于以较小片段和solo LTR形式存在, 说明高重组率加速了LTR的重组删除; 而低重组率区域的LTR则不易被删除, 从而大量累积下来(Tian *et al.*, 2009)。在水稻基因组中, LTR逆转座子的删除一般通过不均等同源重组和非常规重组来完成, 这两种重组方式在维持水稻基因组大小过程中均起到重要作用(Ma *et al.*, 2004)。

7 总结与展望

综上所述, 通过稻属不同基因组区段以及全基因组序列的比较分析, 我们对稻属在基因组大小、基因移动、多倍体进化、着丝粒区域的进化等方面有了比较全面的了解。特别是对常染色质到异染色质的转化区域的研究, 初步揭示了染色质转换的机理, 使人们对植物基因组的进化机制研究更为全

面。但是目前的测序和拼接技术成本高、读长短,对于基因组的从头组装和结构变异分析是巨大的挑战,这在一定程度上影响了比较基因组学研究的开展。近期发展起来的纳米通道芯片(Nanochannel Arrays)技术(Lam *et al.*, 2012; Hastie *et al.*, 2013)以及三代单分子实时DNA测序(single molecule real time (SMRT™) DNA Sequencing)技术(Flusberg *et al.*, 2010),将极大地提高复杂物种基因组从头测序和基因组拼接的精确度,解决基因组结构变异分析必须依赖其他物种间或者物种内部参考序列的难题,进而促进稻属多物种的从头测序以及水稻多品系的重测序工作。

每个新物种的测序完成,都会提供一次了解和比较基因组信息的机会。随着稻属更多物种的基因组被测序,人们将有能力开展更多关于基因组进化问题的研究。

首先,我们可以利用稻属其他基因组的序列保守性对水稻基因组进行重新注释。通过稻属不同物种间和物种内部基因组的序列比对,筛选保守区域,再根据编码基因和非编码调控序列特征以及cDNA、EST、转录组和表观修饰等数据,对水稻进行系统的功能注释,更为精确地鉴定各种功能元件,提高我们对水稻基因组的认识,加速水稻功能基因组研究的发展(Roy *et al.*, 2010; Rhind *et al.*, 2011)。

其次,通过水稻与*O. brachyantha*全基因组比对,我们已经发现有一些基因位点的基因拷贝数存在差异,特别是NBS-LRR和RLK-LRR等几个与抗病相关的基因家族的基因拷贝数存在明显差异(Chen *et al.*, 2013),对更多物种的比较分析将揭示植物基因组中基因拷贝数变化对稻属不同物种的适应性以及表型变化可能具有的作用。

第三,近年来水稻基因组中大量重要农艺性状基因被克隆并进行功能研究(Wang & Li, 2006, 2008; Xing & Zhang, 2010),特别是利用基因组学方法对野生稻资源进行挖掘,发展遗传标记,并且找到一些物种中的特异基因,将有助于我们理解稻属种间差异以及杂种优势产生的机理(Springer & Stupar, 2007; Xu *et al.*, 2011),加速水稻育种和遗传改良工作,同时也将其他农作物的驯化栽培、利用创新和遗传改良工作奠定良好基础。

最后,野生稻含有丰富的抗性基因,将远缘杂

交与胚胎拯救、组织培养和原生质等技术相结合,可以产生种间杂种,再通过连续的回交与自交,就可以获得基因渗入系(introgression lines)。这些基因渗入系将不同基因组的序列结合在一起,对育种和基因组研究都有利用价值(Fridman *et al.*, 2000; Zamir, 2001)。随着大量基因渗入系品系的重测序和比较基因组学研究的开展,我们将会了解渗入基因片段的特征,从而对渐渗现象的机理进行探讨,加速野生稻基因组资源的利用,改良和培养出高产抗逆的水稻新品种。

致谢 感谢本实验室的宋成丽、隋毅、李博等提供未发表的数据。

参考文献

- Ahn SN, Kwon SJ, Suh JP, Kang KH, Kim HJ, Hwang HG (2002) Introgressions of *Oryza grandiglumis* chromatin into rice affect plant height and grain length. *Rice Genetics Newsletter*, **19**, 12–13.
- Ali ML, Sanchez PL, Yu SB, Lorieux M, Eizenga GC (2010) Chromosome segment substitution lines: a powerful tool for the introgression of valuable genes from *Oryza* wild species into cultivated rice (*O. sativa*). *Rice*, **3**, 218–234.
- Amante-Bordeos A, Sitch LA, Nelson R, Dalmacio RD, Oliva NP, Aswidinnoor H, Leung H (1992) Transfer of bacterial blight and blast resistance from the tetraploid wild rice *Oryza minuta* to cultivated rice, *Oryza sativa*. *Theoretical and Applied Genetics*, **84**, 345–354.
- Ammiraju JS, Fan CZ, Yu Y, Song X, Cranston KA, Pontaroli AC, Lu F, Sanyal A, Jiang N, Rambo T, Currie J, Collura K, Talag J, Bennetzen JL, Chen MS, Jackson S, Wing RA (2010) Spatio-temporal patterns of genome evolution in allotetraploid species of the genus *Oryza*. *The Plant Journal*, **63**, 430–442.
- Ammiraju JS, Lu F, Sanyal A, Yu Y, Song X, Jiang N, Pontaroli AC, Rambo T, Currie J, Collura K, Talag J, Fan C, Goicoechea JL, Zuccolo A, Chen J, Bennetzen JL, Chen M, Jackson S, Wing RA (2008) Dynamic evolution of *Oryza* genomes is revealed by comparative genomic analysis of a genus-wide vertical data set. *The Plant Cell*, **20**, 3191–3209.
- Ammiraju JS, Luo M, Goicoechea JL, Wang W, Kudrna D, Mueller C, Talag J, Kim H, Sisneros NB, Blackmon B, Fang E, Tomkins JB, Brar D, MacKill D, McCouch S, Kurata N, Lambert G, Galbraith DW, Arumuganathan K, Rao K, Walling JG, Gill N, Yu Y, SanMiguel P, Soderlund C, Jackson S, Wing RA (2006) The *Oryza* bacterial artificial chromosome library resource: construction and analysis of 12 deep-coverage large-insert BAC libraries that represent the 10 genome types of the genus *Oryza*. *Genome Research*, **16**, 140–147.
- Ammiraju JS, Zuccolo A, Yu Y, Song X, Piegu B, Chevalier F,

- Walling JG, Ma J, Talag J, Brar DS, SanMiguel PJ, Jiang N, Jackson SA, Panaud O, Wing RA (2007) Evolutionary dynamics of an ancient retrotransposon family provides insights into evolution of genome size in the genus *Oryza*. *The Plant Journal*, **52**, 342–351.
- Bennetzen JL, Kellogg EA (1997) Do plants have a one-way ticket to genomic obesity? *The Plant Cell*, **9**, 1509–1514.
- Brar DS, Khush GS (1997) Alien introgression in rice. *Plant Molecular Biology*, **35**, 35–47.
- Chaudhary RC, Khush GS (1990) Breeding rice varieties for resistance against *Chilo* spp. of stem borers in Asia and Africa. *International Journal of Tropical Insect Science*, **11**, 659–669.
- Chen J, Bughio H, Chen DZ, Liu GJ, Zhang KL, Zhang JY (2006) Development of chromosomal segment substitution lines from a backcross recombinant inbred population of interspecific rice cross. *Rice Science*, **13**, 15–21.
- Chen J, Huang DR, Wang L, Liu GJ, Zhuang JY (2010) Identification of quantitative trait loci for resistance to white-backed planthopper, *Sogatella furcifera*, from an interspecific cross *Oryza sativa* × *O. rufipogon*. *Breed Science*, **60**, 153–159.
- Chen JF, Huang QF, Gao DY, Wang JY, Lang YS, Liu TY, Li B, Bai ZT, Luis Goicoechea J, Liang CZ, Chen CB, Zhang WL, Sun SH, Liao Y, Zhang XM, Yang L, Song CL, Wang MJ, Shi JF, Liu G, Liu JJ, Zhou HL, Zhou WL, Yu QL, An N, Chen Y, Cai QL, Wang B, Liu BH, Min JM, Huang Y, Wu HL, Li ZY, Zhang YQ, Yin Y, Song WQ, Jiang JM, Jackson SA, Wing RA, Wang J, Chen MS (2013) Whole-genome sequencing of *Oryza brachyantha* reveals mechanisms underlying *Oryza* genome evolution. *Nature Communications*, **4**, doi:10.1038/ncomms2596
- Chen XR, Yang KS, Fu JR, Zhu CI, Peng XS, He XP, He HH (2008) Identification and genetic analysis of fertility restoration ability in Dongxiang wild rice (*Oryza rufipogon*). *Rice Science*, **15**, 21–28.
- Chen ZW, Hu FY, Xu P, Li J, Deng XN, Zhou JW, Li F, Chan SN, Tao DY (2009) QTL analysis for hybrid sterility and plant height in interspecific populations derived from a wild rice relative, *Oryza longistaminata*. *Breed Science*, **59**, 441–445.
- Cheng ZK, Buell CR, Wing RA, Gu MH, Jiang JM (2001) Toward a cytological characterization of the rice genome. *Genome Research*, **11**, 2133–2141.
- Cheng ZK, Dong FG, Langdon T, Ouyang S, Buell CR, Gu MH, Blattner FR, Jiang JM (2002) Functional rice centromeres are marked by a satellite repeat and a centromere-specific retrotransposon. *The Plant Cell*, **14**, 1691–1704.
- Chu YE, Oka HI (1970a) The genetic basis of crossing barriers between *Oryza perennis* subsp. *barthii* and its related taxa. *Evolution*, **24**, 135–144.
- Chu YE, Oka HI (1970b) Introgression across isolating barriers in wild and cultivated *Oryza* species. *Evolution*, **24**, 344–355.
- Dally AM, Second G (1990) Chloroplast DNA diversity in wild and cultivated species of rice (Genus *Oryza*, section *Oryza*). Cladistic-mutation and genetic-distance analysis. *Theoretical and Applied Genetics*, **80**, 209–222.
- Devadath S (1983) A strain of *Oryza barthii*, an African wild rice immune to bacterial blight of rice. *Current Science*, **52**, 27–28.
- Doebley JF, Gaut BS, Smith BD (2006) The molecular genetics of crop domestication. *Cell*, **127**, 1309–1321.
- Fan CZ, Walling JG, Zhang JW, Hirsch CD, Jiang JM, Wing RA (2011) Conservation and purifying selection of transcribed genes located in a rice centromere. *The Plant Cell*, **23**, 2821–2830.
- Feschotte C, Jiang N, Wessler SR (2002) Plant transposable elements: where genetics meets genomics. *Nature Reviews Genetics*, **3**, 329–341.
- Flusberg BA, Webster DR, Lee JH, Travers KJ, Olivares EC, Clark TA, Korlach J, Turner SW (2010) Direct detection of DNA methylation during single-molecule, real-time sequencing. *Nature Methods*, **7**, 461–465.
- Fridman E, Pleban T, Zamir D (2000) A recombination hotspot delimits a wild-species quantitative trait locus for tomato sugar content to 484 bp within an invertase gene. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **97**, 4718–4723.
- Fu Q, Zhang PJ, Tan LB, Zhu ZF, Ma D, Fu YC, Zhan XC, Cai HW, Sun CQ (2010) Analysis of QTLs for yield-related traits in Yuanjiang common wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.). *Journal of Genetics and Genomics*, **37**, 147–157.
- Fu XL, Lu YG, Liu XD, Li JQ (2008) Progress on transferring elite genes from non-AA genome wild rice into *Oryza sativa* through interspecific hybridization. *Rice Science*, **15**, 79–87.
- Furuya A, Itoh R, Ishii R (1994) Mechanisms of different responses of leaf photosynthesis in African rice (*Oryza glaberrima* Steud.) and rice (*Oryza sativa* L.) to low leaf water potential. *Japanese Journal of Crop Science*, **63**, 625–631.
- Ge S, Sang T, Lu BR, Hong DY (1999) Phylogeny of rice genomes with emphasis on origins of allotetraploid species. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **96**, 14400–14405.
- Goicoechea JL, Ammiraju JSS, Marri PR, Chen MS, Jackson S, Yu Y, Rounsley S, Wing RA (2010) The future of rice genomics: sequencing the collective *Oryza* genome. *Rice*, **3**, 89–97.
- Gutiérrez AG, Carabali SJ, Giraldo OX, Martinez CP, Correa F, Prado G, Tohme J, Lorieux M (2010) Identification of a rice stripe necrosis virus resistance locus and yield component QTLs using *Oryza sativa* × *O. glaberrima* introgression lines. *BMC Plant Biology*, **10**, 6.
- Haddrill PR, Halligan DL, Tomaras D, Charlesworth B (2007) Reduced efficacy of selection in regions of the *Drosophila* genome that lack crossing over. *Genome Biology*, **8**, R18.
- Harland JR, De-Wet MJ (1971) Toward a rational classification of cultivated plants. *Taxon*, **20**, 509–517.
- Hass-Jacobus BL, Futrell-Griggs M, Abernathy B, Westerman R, Goicoechea JL, Stein J, Klein P, Hurwitz B, Zhou B, Rakhshan F, Sanyal A, Gill N, Lin JY, Walling JG, Luo

- MZ, Ammiraju JS, Kudrna D, Kim HR, Ware D, Wing RA, San Miguel P, Jackson SA (2006) Integration of hybridization-based markers (overgos) into physical maps for comparative and evolutionary explorations in the genus *Oryza* and in *Sorghum*. *BMC Genomics*, **7**, 199.
- Hastie AR, Dong L, Smith A, Finklestein J, Lam ET, Huo N, Cao H, Kwok PY, Deal KR, Dvorak J, Luo MC, Gu Y, Xiao M (2013) Rapid genome mapping in nanochannel arrays for highly complete and accurate de novo sequence assembly of the complex *Aegilops tauschii* genome. *PLoS ONE*, **8**, e55864.
- Heinrichs EA, Viajante VD, Romena AM (1985) Resistance of wild rices, *Oryza* spp. to the whorl maggot *Hydrellia-Philippina Ferino* (Diptera, Ephydriidae). *Environmental Entomology*, **14**, 404–407.
- Heitz E (1928) *Das Heterochromatin der Moose*, pp. 762–818. Jahrb Wiss Botanik. Publishers, Bornträger.
- Heuer S, Miézan KM (2003) Assessing hybrid sterility in *Oryza glaberrima* × *O. sativa* hybrid progenies by PCR marker analysis and crossing with wide compatibility varieties. *Theoretical and Applied Genetics*, **107**, 902–909.
- Hoan NT, Sarma NP, Siddiq EA (1997) Identification and characterization of new sources of cytoplasmic male sterility in rice. *Plant Breeding*, **116**, 547–551.
- Huisinga KL, Brower-Toland B, Elgin SCR (2006) The contradictory definitions of heterochromatin: transcription and silencing. *Chromosoma*, **115**, 110–122.
- International Rice Genome Sequencing Project (2005) The map-based sequence of the rice genome. *Nature*, **436**, 793–800.
- Jacquemin J, Chaparro C, Laudie M, Berger A, Gavory F, Goicoechea JL, Wing RA, Cooke R (2011) Long-range and targeted ectopic recombination between the two homeologous chromosomes 11 and 12 in *Oryza* species. *Molecular Biology and Evolution*, **28**, 3139–3150.
- Jacquemin J, Laudie M, Cooke R (2009) A recent duplication revisited: phylogenetic analysis reveals an ancestral duplication highly-conserved throughout the *Oryza* genus and beyond. *BMC Plant Biology*, **9**, 146.
- Jena KK, Khush GS (1990) Introgression of genes from *Oryza officinalis* Well ex Watt to cultivated rice, *O. sativa* L. *Theoretical and Applied Genetics*, **80**, 737–745.
- Jiao YL, Jia PX, Wang XF, Su N, Yu SL, Zhang DF, Ma LG, Feng Q, Jin ZQ, Li L, Xue YB, Cheng ZK, Zhao HY, Han B, Deng XW (2005) A tiling microarray expression analysis of rice chromosome 4 suggests a chromosome-level regulation of transcription. *The Plant Cell*, **17**, 1641–1657.
- Jin FX, Kwon SJ, Kang KH, Jeong OY, Le LH, Yon DB, Ahn SN (2004) Introgression for grain traits from *Oryza minuta* into rice, *O. sativa*. *Rice Genetics Newsletter*, **21**, 15.
- Khush GS (1997) Origin, dispersal, cultivation and variation of rice. *Plant Molecular Biology*, **35**, 25–34.
- Kim H, Hurwitz B, Yu Y, Collura K, Gill N, SanMiguel P, Mullikin JC, Maher C, Nelson W, Wissotski M, Braidotti M, Kudrna D, Goicoechea JL, Stein L, Ware D, Jackson SA, Soderlund C, Wing RA (2008) Construction, alignment and analysis of twelve framework physical maps that represent the ten genome types of the genus *Oryza*. *Genome Biology*, **9**, R45.
- Kobayashi N, Ikeda R, Domingo IT, Vaughan DA (1993) Resistance to infection of rice tungro viruses and vector resistance in wild species of rice (*Oryza* spp.). *Japanese Journal of Breeding*, **43**, 377–387.
- Kobayashi N, Ikeda R, Vaughan DA (1994) Screening wild species of rice (*Oryza* spp.) for resistance to rice tungro disease. *Japan Agricultural Research Quarterly*, **28**, 230–236.
- Lam ET, Hastie A, Lin C, Ehrlich D, Das SK, Austin MD, Deshpande P, Cao H, Nagarajan N, Xiao M, Kwok PY (2012) Genome mapping on nanochannel arrays for structural variation analysis and sequence assembly. *Nature Biotechnology*, **30**, 771–776.
- Li DJ, Sun CQ, Fu YC, Li C, Zhu ZF, Chen L, Cai HW, Wang XK (2002) Identification and mapping of genes for improving yield from Chinese common wild rice (*O. rufipogon* Griff.) using advanced backcross QTL analysis. *Chinese Science Bulletin*, **47**, 1533–1537.
- Linh LH, Jin FS, Kang KH, Lee YT, Kwon SJ, Ahn SN (2006) Mapping quantitative trait loci for heading date and awn length using an advanced backcross line from a cross between *Oryza sativa* and *O. minuta*. *Breeding Science*, **56**, 341–349.
- Liu G, Lu G, Zeng L, Wang GL (2002) Two broad-spectrum blast resistance genes, *Pi9(t)* and *Pi2(t)*, are physically linked on rice chromosome 6. *Molecular Genetics and Genomics*, **267**, 472–480.
- Lu BR, Sharma SD, Shastry SVS (1999) Taxonomy of the genus *Oryza* (Poaceae): historical perspective and current status. *International Rice Research Newsletter*, **24**, 4–8.
- Lu F, Ammiraju JSS, Sanyal A, Zhang SL, Song RT, Chen JF, Li GS, Sui Y, Song X, Cheng ZK, de Oliveira AC, Bennetzen JL, Jackson SA, Wing RA, Chen MS (2009) Comparative sequence analysis of *MONOCULM1*-orthologous regions in 14 *Oryza* genomes. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **106**, 2071–2076.
- Ma JX, Devos KM, Bennetzen JL (2004) Analyses of LTR-retrotransposon structures reveal recent and rapid genomic DNA loss in rice. *Genome Research*, **14**, 860–869.
- Martens JHA, O'Sullivan RJ, Braunschweig U, Opravil S, Radolf M, Steinlein P, Jenuwein T (2005) The profile of repeat-associated histone lysine methylation states in the mouse epigenome. *The EMBO Journal*, **24**, 800–812.
- McCouch SR, Sweeney M, Li JM, Jiang H, Thomson M, Septiningsih E, Edwards J, Moncada P, Xiao JH, Garris A, Tai T, Martinez C, Tohme J, Sugiono M, McClung A, Yuan LP, Ahn SN (2007) Through the genetic bottleneck: *O. rufipogon* as a source of trait-enhancing alleles for *O. sativa*. *Euphytica*, **154**, 317–339.
- Miura K, Yamamoto E, Morinaka Y, Takashi T, Kitano H, Matsuoka M, Ashikari M (2008) The hybrid breakdown *1(t)* locus induces interspecific hybrid breakdown between rice *Oryza sativa* cv. Koshihikari and its wild relative *O. nivara*. *Breeding Science*, **58**, 99–105.

- Multani DS, Jena KK, Brar DS, de los Reyes BG, Angeles ER, Khush GS (1994) Development of monosomic alien addition lines and introgression of genes from *Oryza australiensis* Domin. to cultivated rice *O. sativa* L. *Theoretical and Applied Genetics*, **88**, 102–109.
- Nagaki K, Cheng ZK, Ouyang S, Talbert PB, Kim M, Jones KM, Henikoff S, Buell CR, Jiang JM (2004) Sequencing of a rice centromere uncovers active genes. *Nature Genetics*, **36**, 138–145.
- Nagaki K, Neumann P, Zhang DF, Ouyang S, Buell CR, Cheng ZK, Jiang JM (2005) Structure, divergence, and distribution of the CRR centromeric retrotransposon family in rice. *Molecular Biology and Evolution*, **22**, 845–855.
- Nanda JS (2000) *Rice Breeding and Genetics: Research Priorities and Challenges*. Science Publishers, Enfield.
- Nanda JS, Sharma SD (2003) *Monograph on Genus Oryza*. Science Publishers, U.S.
- Nayar NM (1968) Prevalence of self-incompatibility in *Oryza barthii* Cheval: its bearing on the evolution of rice and related taxa. *Genetica*, **38**, 521–527.
- Panaud O (2009) The molecular bases of cereal domestication and the history of rice. *Comptes Rendus Biologies*, **332**, 267–272.
- Paterson AH, Bowers JE, Chapman BA (2004) Ancient polyploidization predating divergence of the cereals, and its consequences for comparative genomics. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **101**, 9903–9908.
- Paterson AH, Bowers JE, Bruggmann R, Dubchak I, Grimwood J, Gundlach H, Haberer G, Hellsten U, Mitros T, Poliakov A, Schmutz J, Spannagl M, Tang HB, Wang XY, Wicker T, Bharti AK, Chapman J, Feltus FA, Gowik U, Grigoriev IV, Lyons E, Maher CA, Martis M, Narechania A, Otillar RP, Penning BW, Salamov AA, Wang Y, Zhang LF, Carpita NC, Freeling M, Gingle AR, Hash CT, Keller B, Klein P, Kresovich S, McCann MC, Ming R, Peterson DG, Mehboob-ur-Rahman R, Ware D, Westhoff P, Mayer KF, Messing J, Rokhsar DS (2009) The *Sorghum bicolor* genome and the diversification of grasses. *Nature*, **457**, 551–556.
- Piegu B, Guyot R, Picault N, Roulin A, Sanyal A, Kim H, Colura K, Brar DS, Jackson S, Wing RA, Panaud O (2006) Doubling genome size without polyploidization: dynamics of retrotransposition-driven genomic expansions in *Oryza australiensis*, a wild relative of rice. *Genome Research*, **16**, 1262–1269.
- Prasad B, Eizenga GC (2008) Rice sheath blight disease resistance identified in *Oryza* spp. accessions. *Plant Disease*, **92**, 1503–1509.
- Rahman ML, Chu SH, Choi MS, Qiao YL, Jiang WZ, Piao RH, Khanam S, Cho YI, Jeung JU, Jena K, Koh HJ (2007) Identification of QTLs for some agronomic traits in rice using an introgression line from *Oryza minuta*. *Molecules and Cells*, **24**, 16–26.
- Ram T, Deen R, Gautam SK, Ramesh K, Rao YK, Brar DS (2010a) Identification of new genes for brown planthopper resistance in rice introgressed from *O. glaberrima* and *O. minuta*. *Rice Genetics Newsletter*, **25**, 67.
- Ram T, Laha GS, Gautam SK, Deen R, Madhav MS, Brar DS, Viraktamath BC (2010b) Identification of a new gene introgressed from *Oryza brachyantha* with broad-spectrum resistance to bacterial blight of rice in India. *Rice Genetics Newsletter*, **25**, 57.
- Ram T, Majumder ND, Padmavathi G, Mishra B (2005) Improving rice for broad-spectrum resistance to blast and salinity tolerance by introgressing genes from *O. rufipogon*. *International Rice Research Notes*, **30**, 17–19.
- Rhind N, Chen Z, Yassour M, Thompson DA, Haas BJ, Habib N, Wapinski I, Roy S, Lin MF, Heiman DI, Young SK, Furuya K, Guo Y, Pidoux A, Chen HM, Robbertse B, Goldberg JM, Aoki K, Bayne EH, Berlin AM, Desjardins CA, Dobbs E, Dukaj L, Fan L, FitzGerald MG, French C, Gujja S, Hansen K, Keifenheim D, Levin JZ, Mosher RA, Muller CA, Pfiffner J, Priest M, Russ C, Smialowska A, Swoboda P, Sykes SM, Vaughn M, Vengrova S, Yoder R, Zeng Q, Allshire R, Baulcombe D, Birren BW, Brown W, Ekwall K, Kellis M, Leatherwood J, Levin H, Margalit H, Martienssen R, Nieduszynski CA, Spatafora JW, Friedman N, Dalgaard JZ, Baumann P, Niki H, Regev A, Nusbaum C (2011) Comparative functional genomics of the fission yeasts. *Science*, **332**, 930–936.
- Roy S, Ernst J, Kharchenko PV, Kheradpour P, Negre N, Eaton ML, Landolin JM, Bristow CA, Ma LJ, Lin MF, Washietl S, Arshinoff BI, Ay F, Meyer PE, Robine N, Washington NL, Di Stefano L, Berezikov E, Brown CD, Candeias R, Carlson JW, Carr A, Jungreis I, Marbach D, Sealfon R, Tolstorukov MY, Will S, Alekseyenko AA, Artieri C, Booth BW, Brooks AN, Dai Q, Davis CA, Duff MO, Feng X, Gorchakov AA, Gu T, Henikoff JG, Kapranov P, Li R, MacAlpine HK, Malone J, Minoda A, Nordman J, Okamura K, Perry M, Powell SK, Riddle NC, Sakai A, Samsonova A, Sandler JE, Schwartz YB, Sher N, Spokony R, Sturgill D, van Baren M, Wan KH, Yang L, Yu C, Feingold E, Good P, Guyer M, Lowdon R, Ahmad K, Andrews J, Berger B, Brenner SE, Brent MR, Cherbas L, Elgin SC, Gingeras TR, Grossman R, Hoskins RA, Kaufman TC, Kent W, Kuroda MI, Orr-Weaver T, Perrimon N, Pirrotta V, Posakony JW, Ren B, Russell S, Cherbas P, Graveley BR, Lewis S, Micklem G, Oliver B, Park PJ, Celniker SE, Henikoff S, Karpen GH, Lai EC, MacAlpine DM, Stein LD, White KP, Kellis M (2010) Identification of functional elements and regulatory circuits by *Drosophila* modENCODE. *Science*, **330**, 1787–1797.
- Sakamoto W, Kadowaki K, Tano S, Yabuno T (1990) Analysis of mitochondrial DNAs from *Oryza glaberrima* and its cytoplasmic substituted line for *Oryza sativa* associated with cytoplasmic male sterility. *Japanese Journal of Genetics*, **65**, 1–6.
- Sanyal A, Ammiraju JS, Lu F, Yu Y, Rambo T, Currie J, Colura K, Kim HR, Chen JF, Ma XJ, San Miguel P, Chen MS, Wing RA, Jackson SA (2010) Orthologous comparisons of the *Hd1* region across genera reveal *Hd1* gene lability within diploid *Oryza* species and disruptions to microsynteny in *Sorghum*. *Molecular Biology and Evolution*, **27**, 2487–2506.

- Sarkar R, Raina SN (1992) Assessment of genome relationships in the genus *Oryza* L. based on seed-protein profile analysis. *Theoretical and Applied Genetics*, **85**, 127–132.
- Schnable PS, Ware D, Fulton RS, Stein JC, Wei FS, Pasternak S, Liang CZ, Zhang JW, Fulton L, Graves TA, Minx P, Reily AD, Courtney L, Kruchowski SS, Tomlinson C, Strong C, Delehaunty K, Fronick C, Courtney B, Rock SM, Belter E, Du FY, Kim K, Abbott RM, Cotton M, Levy A, Marchetto P, Ochoa K, Jackson SM, Gillam B, Chen WZ, Yan L, Higginbotham J, Cardenas M, Waligorski J, Applebaum E, Phelps L, Falcone J, Kanchi K, Thane T, Scimone A, Thane N, Henke J, Wang T, Ruppert J, Shah N, Rotter K, Hodges J, Ingenthron E, Cordes M, Kohlberg S, Sgro J, Delgado B, Mead K, Chinwalla A, Leonard S, Crouse K, Collura K, Kudrna D, Currie J, He R, Angelova A, Rajasekar S, Mueller T, Lomeli R, Scara G, Ko A, Delaney K, Wissotski M, Lopez G, Campos D, Braidotti M, Ashley E, Golser W, Kim H, Lee S, Lin J, Dujmic Z, Kim W, Talag J, Zuccolo A, Fan C, Sebastian A, Kramer M, Spiegel L, Nascimento L, Zutavern T, Miller B, Ambroise C, Muller S, Spooner W, Narechania A, Ren L, Wei S, Kumari S, Faga B, Levy MJ, McMahan L, Van Buren P, Vaughn MW, Ying K, Yeh CT, Emrich SJ, Jia Y, Kalyanaraman A, Hsia AP, Barbazuk WB, Baucom RS, Brutnell TP, Carpita NC, Chaparro C, Chia JM, Deragon JM, Estill JC, Fu Y, Jeddeloh JA, Han Y, Lee H, Li P, Lisch DR, Liu S, Liu Z, Nagel DH, McCann MC, SanMiguel P, Myers AM, Nettleton D, Nguyen J, Penning BW, Ponnala L, Schneider KL, Schwartz DC, Sharma A, Soderlund C, Springer NM, Sun Q, Wang H, Waterman M, Westerman R, Wolfgruber TK, Yang LX, Yu Y, Zhang LF, Zhou SG, Zhu QH, Bennetzen JL, Dawe RK, Jiang JM, Jiang N, Presting GG, Wessler SR, Aluru S, Martienssen RA, Clifton SW, McCombie WR, Wing RA, Wilson RK (2009) The B73 maize genome: complexity, diversity, and dynamics. *Science*, **326**, 1112–1115.
- Soderlund C, Nelson W, Shoemaker A, Paterson A (2006) SyMAP: a system for discovering and viewing syntenic regions of FPC maps. *Genome Research*, **16**, 1159–1168.
- Springer NM, Stupar RM (2007) Allelic variation and heterosis in maize: how do two halves make more than a whole? *Genome Research*, **17**, 264–275.
- Suh JP, Roh JH, Cho YC, Han SS, Kim YG, Jena KK (2009) The *pi40* gene for durable resistance to rice blast and molecular analysis of *pi40*-advanced backcross breeding lines. *Phytopathology*, **99**, 243–250.
- Tang L, Zou XH, Achoundong G, Potgieter C, Second G, Zhang DY, Ge S (2010) Phylogeny and biogeography of the rice tribe (Oryzae): evidence from combined analysis of 20 chloroplast fragments. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **54**, 266–277.
- Tanksley SD, McCouch SR (1997) Seed banks and molecular maps: unlocking genetic potential from the wild. *Science*, **277**, 1063–1066.
- Tian CC, Xiong YQ, Liu TY, Sun SH, Chen LB, Chen MS (2005) Evidence for an ancient whole-genome duplication event in rice and other cereals. *Acta Genetica Sinica*, **32**, 519–527.
- Tian ZX, Rizzon C, Du JC, Zhu LC, Bennetzen JL, Jackson SA, Gaut BS, Ma JX (2009) Do genetic recombination and gene density shape the pattern of DNA elimination in rice long terminal repeat retrotransposons? *Genome Research*, **19**, 2221–2230.
- Vales M (1985) Study of complete to *Pyricularia oryzae* Cav. of *Oryza sativa* × *Oryza longistaminata* hybrids and their *Oryza longistaminata* parent. *Agronomie Tropicale*, **40**, 148–156.
- Vaughan DA, Morishima H, Kadowaki K (2003) Diversity in the *Oryza* genus. *Current Opinion in Plant Biology*, **6**, 139–146.
- Wang XY, Shi XL, Hao BL, Ge S, Luo JC (2005) Duplication and DNA segmental loss in the rice genome: implications for diploidization. *New Phytologist*, **165**, 937–946.
- Wang XY, Tang HB, Bowers JE, Paterson AH (2009) Comparative inference of illegitimate recombination between rice and sorghum duplicated genes produced by polyploidization. *Genome Research*, **19**, 1026–1032.
- Wang YH, Li JY (2006) Genes controlling plant architecture. *Current Opinion in Biotechnology*, **17**, 123–129.
- Wang YH, Li JY (2008) Molecular basis of plant architecture. *Annual Review of Plant Biology*, **59**, 253–279.
- Wang ZY, Second G, Tanksley SD (1992) Polymorphism and phylogenetic relationships among species in the genus *Oryza* as determined by analysis of nuclear RFLPs. *Theoretical and Applied Genetics*, **83**, 565–581.
- Win KT, Kubo T, Miyazaki Y, Doi K, Yamagata Y, Yoshimura A (2009) Identification of two loci causing F₁ pollen sterility in inter- and intraspecific crosses of rice. *Breeding Science*, **59**, 411–418.
- Wing RA, Ammiraju JS, Luo MZ, Kim H, Yu Y, Kudrna D, Goicoechea JL, Wang WM, Nelson W, Rao K, Brar D, Mackill DJ, Han B, Soderlund C, Stein L, SanMiguel P, Jackson S (2005) The *Oryza* map alignment project: the golden path to unlocking the genetic potential of wild rice species. *Plant Molecular Biology*, **59**, 53–62.
- Wu JZ, Yamagata H, Hayashi-Tsugane M, Hijishita S, Fujisawa M, Shibata M, Ito Y, Nakamura M, Sakaguchi M, Yoshihara R, Kobayashi H, Ito K, Karasawa W, Yamamoto M, Saji S, Katagiri S, Kanamori H, Namiki N, Katayose Y, Matsumoto T, Sasaki T (2004) Composition and structure of the centromeric region of rice chromosome 8. *The Plant Cell*, **16**, 967–976.
- Wu YF, Kikuchi S, Yan HH, Zhang WL, Rosenbaum H, Iniguez AL, Jiang JM (2011) Euchromatic subdomains in rice centromeres are associated with genes and transcription. *The Plant Cell*, **23**, 4054–4064.
- Xing YZ, Zhang QF (2010) Genetic and molecular bases of rice yield. *Annual Review of Plant Biology*, **61**, 421–442.
- Xu X, Liu X, Ge S, Jensen JD, Hu FY, Li X, Dong Y, Gutenkunst RN, Fang L, Huang L, Li JX, He WM, Zhang GJ, Zheng XM, Zhang FM, Li YR, Yu C, Kristiansen K, Zhang XQ, Wang J, Wright M, McCouch S, Nielsen R, Wang J, Wang W (2011) Resequencing 50 accessions of

- cultivated and wild rice yields markers for identifying agronomically important genes. *Nature Biotechnology*, **30**, 105–111.
- Yang L, Liu TY, Li B, Sui Y, Chen JF, Shi JF, Wing RA, Chen MS (2012) Comparative sequence analysis of the *Ghd7* orthologous regions revealed movement of *Ghd7* in the grass genomes. *PLoS ONE*, **7**, e50236.
- Yu J, Wang J, Lin W, Li SG, Li H, Zhou J, Ni PX, Dong W, Hu SN, Zeng CQ, Zhang JG, Zhang Y, Li RQ, Xu ZY, Li XQ, Zheng HK, Cong LJ, Lin L, Yin JN, Geng JN, Li GY, Shi JP, Liu J, Lv H, Li J, Deng YJ, Ran LH, Shi XL, Wang XY, Wu QF, Li CF, Ren XY, Wang JQ, Wang XL, Li DW, Liu DY, Zhang XW, Ji ZD, Zhao WM, Sun YQ, Zhang ZP, Bao JY, Han YJ, Dong LL, Ji J, Chen P, Wu SM, Liu JS, Xiao Y, Bu DB, Tan JL, Yang L, Ye C, Zhang JF, Xu JY, Zhou Y, Yu YP, Zhang B, Zhuang SL, Wei HB, Liu B, Lei M, Yu H, Li YZ, Xu H, Wei SL, He XM, Fang LJ, Zhang ZJ, Zhang YZ, Huang XG, Su ZX, Tong W, Tong ZZ, Li SL, Ye J, Wang LS, Fang L, Lei TT, Chen C, Chen H, Xu Z, Li HH, Huang H, Zhang F, Xu HY, Li N, Zhao CF, Li ST, Dong LJ, Huang YQ, Li L, Xi Y, Qi QH, Li WJ, Hu W, Zhang YL, Tian XJ, Jiao YZ, Liang XH, Jin J, Gao L, Zheng WM, Hao BL, Liu SQ, Wang W, Yuan LP, Cao ML, McDermott J, Samudrala R, Wang J, Wong GK, Yang HM (2005) The genomes of *Oryza sativa*: a history of duplications. *PLoS Biology*, **3**, e38.
- Zamir D (2001) Improving plant breeding with exotic genetic libraries. *Nature Reviews Genetics*, **2**, 983–989.
- Zhu QH, Ge S (2005) Phylogenetic relationships among A-genome species of the genus *Oryza* revealed by intron sequences of four nuclear genes. *New Phytologist*, **167**, 249–265.
- Zou XH, Zhang FM, Zhang JG, Zang LL, Tang L, Wang J, Sang T, Ge S (2008) Analysis of 142 genes resolves the rapid diversification of the rice genus. *Genome Biology*, **9**, R49.

(责任编辑: 孙传清 责任编辑: 时意专)

生物多样性和生态系统服务政府间科学— 政策平台第二次全体会议在土耳其召开

2013年12月9–14日, 生物多样性和生态系统服务政府间科学—政策平台(Intergovernmental Science–Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, IPBES)第二次全体会议在土耳其安塔利亚召开。来自各成员国、联合国机构、联合国环境公约和非政府组织的1,000余名代表参加了会议。我国派出了由环境保护部、外交部等部门代表组成的政府代表团。IPBES是一个类似于气候变化专门委员会(IPCC)的政府间机构, 2012年4月在巴拿马正式成立, 秘书处设在德国波恩, 目前有成员国115个。经国务院批准, 我国于2012年正式加入IPBES, 成为其成员国之一。

本次会议通过了2014–2018年的工作方案, 在工作方案中确定要开展全球、区域/次区域生物多样性与生态系统服务评估, 另外还要启动一个快速评估(传粉与食品生产)、三个专题评估(土地退化与修复、外来入侵物种、可持续利用与保护生物多样性)、两个方法学工具研究(生物多样性与生态系统服务情景模型、生物多样性与自然的经济学)。会议通过了IPBES的概念框架(Conceptual Framework), 确定了评估要素及其之间的关系。会议还通过了2014–2015年的预算安排、修正后的程序规则等重要文件。会议决定成立三个工作组: 能力建设工作组, 知识和数据工作组, 土著和地方知识工作组, 以支持工作方案的实施。

本次会议是一次里程碑式的会议, 标志着IPBES进入实质性的运作阶段, 可以预见其未来将会对全球生物多样性和生态系统服务领域的科学研究和政策走向产生引领性的作用。

(环境保护部南京环境科学研究所 吴军 崔鹏)