



•综述• 纪念第19届国际植物学大会召开5周年专题

中国植物系统和进化生物学研究进展

葛颂^{1,2*}

1. 中国科学院植物研究所系统与进化植物学国家重点实验室, 北京 100093; 2. 中国科学院大学, 北京 100049

摘要: 植物系统和进化生物学旨在探讨植物物种多样性的起源、多样化及其进化的机制, 是综合性越来越强的研究领域。2017年在深圳召开的第19届国际植物学大会(IBC 2017)为中国学者提供了一次难得的展示自身实力的机会和舞台, 同时也极大地推动了中国植物系统与进化生物学领域的研究。值此大会召开5周年之际, 本文拟就中国系统和进化生物学领域近年来取得的主要进展和突破做一简要回顾, 以帮助读者了解中国植物系统和进化研究的发展态势, 并在此基础上展望未来该领域的发展趋势以及面临的机遇和挑战。在过去5年中, 中国学者在植物系统与进化生物学领域的各个方面均取得了令人鼓舞的成绩和突破, 涉及植物起源和物种多样性格局的演变、植物分类和系统发生重建、物种形成和适应性进化、种间互作和协同进化、新性状的起源及其进化发育机制、植物多倍化的机制和多倍体进化、物种濒危机制和物种保护以及栽培植物的起源和驯化等等。这些研究成果不仅在数量上而且在质量上有显著提升, 受到国际学界的广泛关注, 意味着中国学者已经成为国际该领域研究的重要力量, 并将在国际植物系统和进化研究领域发挥更大的作用。

关键词: 中国; 系统与进化生物学; 研究进展; 植物

葛颂 (2022) 中国植物系统和进化生物学研究进展. 生物多样性, 30, 22385. doi: 10.17520/biods.2022385.

Ge S (2022) A review of recent studies of plant systematics and evolution in China. Biodiversity Science, 30, 22385. doi: 10.17520/biods.2022385.

A review of recent studies of plant systematics and evolution in China

Song Ge^{1,2*}

1 State Key Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093
2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

ABSTRACT

Aims: Studies on plant systematics and evolution aim to elucidate the origin and diversification of plants and to elucidate the factors that affect the patterns of plant diversity temporally and spatially. As the largest and most highly attended conference on plant sciences, the International Botanical Congress (IBC) came to China in 2017 (IBC 2017) and attracted nearly 7,000 participants from around the globe. The success of holding IBC 2017 in China has profound influence on plant sciences in China both because it was an important forum to demonstrate the achievements and progresses of Chinese scientists and because it strengthened the link and collaboration of scientists between China and abroad.

Progresses: On the occasion of the fifth anniversary of IBC 2017, I reviewed the achievements and breakthroughs in the field of plant systematics and evolution in China, including the origin and diversification of early plants, taxonomy and phylogenetic reconstruction of major plant lineages, plant speciation and adaptive evolution, species interaction and concerted evolution, origin and underlying mechanisms of innovation characters, plant polyploidy and polyploid evolution, species endangerment and protection, as well as origin and domestication of cultivated plants. All the progresses highlighted here have contributed greatly to our better understanding of plant biodiversity across the world, which embodies the growing impacts of Chinese scientists on global research and development in plant sciences.

Prospect: I pointed out the opportunities and challenges that plant scientists have faced, including fast development of genome sequencing and ‘-omic’ studies, the interdisciplinary and multi-level investigations and cooperation, management

收稿日期: 2022-07-08; 接受日期: 2022-07-19

基金项目: 国家自然科学基金(32130008)、中国科学院战略性先导科技专项子课题(XDB31000000)和国家重点研发计划(2021YFD1200101-02)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: gesong@ibcas.ac.cn

of big data, and the practical applications of plant systematics and evolutionary studies in resource utilization, species conservation, agriculture and horticulture, medicine and plant trade, etc.

Key words: China; systematics and evolution; achievements; plants

2017年盛夏,以“绿色创造未来”为主题的第19届国际植物学大会(XIX International Botanical Congress, 简称IBC 2017)在深圳召开。这一具有百年历史的国际盛会第一次在发展中国家成功举办,不仅全面提升全球植物科学研究水平、促进各国植物科学工作者的交流和合作;同时展现了中国在全球植物科学界的地位与担当,加强了中国与世界的交流,有力地推动了中国植物科学的发展,对世界对中国均具有重要的意义(葛颂等, 2018; 武维华等, 2018)。

国际植物学大会(International Botanical Congress, IBC)是从传统植物学科起家的。当第一届(1900年)大会在巴黎召开时,植物科学还处在以植物分类和形态学为主体的博物学时代。尽管经历了一百多年的演变,IBC逐渐成为涵盖植物科学所有分支领域的综合性大会,但包括植物分类学、植物起源和系统发生重建、适应性进化和物种形成等研究在内的传统宏观学科一直是历届国际植物学大会的主体,通常占到大会议题的一半以上,该领域权威的《国际藻类、菌物和植物命名法规》会议一直以来都作为IBC的卫星会议同期召开(葛颂等, 2018)。IBC也是系统与进化植物学最重要的国际学术交流的舞台和体现该领域最新研究进展和突破的窗口。因此,IBC 2017在中国召开对推动我国植物系统与进化研究起到了非常积极的作用。

近5年来,伴随着中国整体科研水平的不断提升,中国系统和进化生物学研究领域同样取得了显著的进步和前所未有的成就,标志着中国该领域研究已从全方位的“追赶”进入到诸多领域“并行”甚或“领跑”的阶段。值此大会召开5周年之际,本文拟就中国系统和进化生物学领域近年来取得的主要进展和成绩做一简要回顾,特别关注中国学者具有代表性、在国内外具有一定影响力的研究成果。并在此基础上展望未来该领域的发展趋势以及面临的机遇和挑战,以期更好地推动中国植物系统和进化领域的研究和学科发展。需要说明的是,受作者学识和时间所限,加之近年来中国学者在本领域取得

的进步十分突出,不太可能在一篇文章中进行全面的介绍,挂一漏万在所难免;对一些成果的解读也纯属个人观点,不妥或错误之处还望读者不吝指出。

1 植物起源和物种多样性格局的演变

植物的起源和生命起源与多样化密不可分。当前学界普遍认为,绿色植物的直接祖先是绿藻,是通过细胞内的多次内共生事件(吞噬细菌)而形成的(Futuyma, 2017)。绿色植物长久以来被认为是由链形植物类(含轮藻门和全部有胚植物)和绿藻门两大类构成。最近,华大基因研究院与德国、丹麦和比利时等研究机构合作研究发现,绿色植物的起源还涉及到第3个门类“华藻门(Prasinodermophyta)”,改变了绿色植物的分类构架,并将现存植物界的14个门类增修为15个(Li et al, 2020)。该研究在揭示绿色植物演化关键节点的同时,还探讨了早期绿色植物进化的可能机制,为全面揭示绿色植物的起源提供了重要证据。

作为植物演化过程中的重大事件,登陆是植物适应新环境并快速多样化的关键一步,同时也改变了我们整个地球的生物圈(Cheng et al, 2019)。包括藓类、苔类以及维管植物在内的陆地植物被认为是一个单系类群。尽管陆地植物起源于绿藻并与轮藻类拥有最近共同祖先的观点已被普遍接受,但陆地植物的直接祖先是谁?在登陆过程中发生了什么样的性状(特征)演变以及登陆后的多样化机制仍所知甚少。2019年,中国农业科学院基因组研究所的科研团队与国内外多家机构合作完成了双星藻科2个物种(*Spirogloea muscicola* 和 *Mesotaenium endlicherianum*)的完整基因组测序,结合其他陆生植物的基因组数据进行了各种生物信息和进化生物学分析,在探讨植物成功登陆的进化机制方面取得了重要进展(Cheng et al, 2019)。该研究发现,双星藻科这2个物种与所有陆生植物共享一个最近的共同祖先,其生境与最早登陆的苔藓植物非常相似。而且,这些藻类植物中存在原以为是陆生植物

特有的一些逆境响应因子。进一步研究发现, 其中有2个基因(GRAS和PYL)来自土壤细菌基因的水平转移, 其发生的时间与植物的登陆相吻合, 增进了人们对早期植物如何适应由水生到陆生这一巨大的认识(Cheng et al, 2019)。随后, 华大基因研究院与德国和加拿大相关机构合作对2个轮藻类物种(*Mesostigma viride*和*Chlorokybus atmophyticus*)进行了全基因组测序和比较基因组学研究, 证实这2个物种代表了链形植物最早分化的谱系, 发现了很多遗传和代谢方面的改变, 涉及与植物纤维素合成相关的酶类和与陆生植物共享的光敏色素以及出现了新的能够响应陆地逆境的转录因子(Wang SB et al, 2020)。上述两项工作揭示了从藻类到陆生植物演化过程中的重要环节和可能的机制, 对认识整个陆生植物起源具有重要意义。

通常根据各大类群在不同地质时期的繁盛期, 把植物的演化历史分为菌藻时代、裸蕨植物时代、裸子植物时代和被子植物时代。作为陆地植物早期分化的类群, 苔藓植物代表了从水生到陆生的过渡类型, 包括苔类、藓类和角苔类三大分支(Futuyma, 2017)。其中角苔类具有独特的形态和生活习性, 其系统位置也一直存在争议(Zhang J et al, 2020)。中国科学院植物研究所与多家国内外机构合作, 克服了苔藓类基因组测序和组装中的多个难点, 完成了芽胞角苔(*Anthoceros angustus*)的高质量完整基因组测序, 并结合已发表的基因组数据进行了系统发生基因组学分析, 确定了苔藓植物的单系性, 并支持角苔类位于苔藓类的最基部(Zhang J et al, 2020)。该研究证实角苔未发生全基因组加倍, 与其低冗余的基因组与简单的形态结构相匹配; 推测一些基因家族的扩张与响应干旱和紫外线等环境胁迫有关。该研究还在角苔基因组中发现了来自细菌和真菌的与胁迫响应相关的基因, 推断从土壤细菌和真菌中通过水平转移获得基因, 可能是早期植物登陆和适应陆地环境的有效手段。

如何解决古老且快速辐射分化类群之间的进化关系是生命之树重建中的难点。尽管系统发生基因组学为重建这些类群的进化关系提供了有力手段, 但其发展受制于如何快速、低成本的获得大量的基因组数据。尤其是藓类这一起源于距今约4亿年前泥盆纪的古老类群, 其形态特征简单、缺少化

石记录, 加之进化过程中经历过多次快速辐射事件, 造成其大尺度的系统发生关系至今没有得到很好的解决(Futuyma, 2017; Liu et al, 2019)。为此, 深圳仙湖植物园与美国康涅狄克大学合作采用基因捕获技术获得了藓类植物线粒体、叶绿体、核3套基因组数据, 成功地在目级水平上重建了藓类的系统(Liu et al, 2019)。该研究选取了142种藓类, 代表了124属64科, 覆盖了藓类目前所接受的30个目的29个目, 构建了可靠的藓类目级系统框架, 解决了一些疑难类群的系统地位, 成立了藓类植物1新目孔雀藓目(Hypopterygiales); 同时, 该研究首次使用基因捕获技术获得陆地植物大类群的3套基因组数据, 构建了置信度较高的系统发生树, 不仅促进了藓类植物的系统与进化研究, 而且对其他植物大类群生命之树的重建也具有借鉴意义。

在被子植物起源和多样化过程中一个备受关注的议题就是被子植物化石的最早年龄与分子钟估算时间存在很大差异, 给被子植物的起源和多样化研究带来许多不确定因素。中国科学院昆明植物研究所与国内外机构合作, 利用2,881个质体基因组共享的80个基因片段, 重建了迄今为止科级水平取样最全的被子植物质体基因组系统发生树, 结合62个化石标定点估算了科级以上主要分支的分化时间(Li et al, 2019)。结果表明, 被子植物起源于三叠纪晚期的瑞替期(约209 Ma), 明显早于确切的被子植物冠群最早化石年龄, 提出了被子植物化石记录与分子钟推算时间之间存在“侏罗纪空缺(Jurassic gap)”这一观点。该研究为今后被子植物起源和演化研究提供了更可靠的系统发生框架。

众所周知, 对生物大类群起源的推断以及系统发生重建的结果是无法复制或通过实验加以验证的, 因此基于化石证据对性状和特征加以分析和比较是进化生物学研究的重要手段(Futuyma, 2017)。近年来, 中国科学家在化石证据的发掘和研究方面取得了一系列重要进展(Fu et al, 2018; Liu & Manchester, 2019; Shi et al, 2022)。来自中国科学院南京地质古生物研究所的研究团队在内蒙古发现了1个特异埋藏的早白垩世植物化石群, 通过对保存完好的硅化植物标本进行研究并构建系统发生树, 发现具有相似弯曲托斗的灭绝种子植物是被子植物的近亲, 很可能包括被子植物的直接祖先。进

一步分析表明，这一大类灭绝种子植物的化石可追溯至晚二叠纪，意味着被子植物的祖先类群早在距今约2.5亿年前就已存在，而非在白垩纪“突然出现”(Shi et al, 2021)。此外，该研究还证实裸子植物与被子植物是远亲，揭开了被子植物种子保护层的起源之谜，为进一步深入探讨种子植物的起源和多样化过程奠定了重要基础。

最近，青岛科技大学研究团队与国内外多家机构学者合作，在发掘于缅甸北部的琥珀中发现了最古老的完整花朵，即起源于中生代鼠李科植物具原位花粉的完整花朵化石(Shi et al, 2022)。值得注意的是，现存的该类植物*Phyllica*仅出现于南非开普植物区，因此推测这一生物群在印度板块与冈瓦纳古陆带尚未完全分离前即已形成，其祖先通过印度板块传播到缅甸北部，其后裔一直在南非的开普植物区生存繁衍。随着气候条件的剧烈改变，该类群在如今南非开普植物区系以外的姐妹群逐渐灭绝，只有它们的后裔在非洲最南端生存繁衍了一亿多年，并成为该区系的重要成分。这一发现表明，缅甸北部的植物区系与非洲大陆最南端的植物区系存在某种联系，为东南亚地区早期有花植物演化与板块运动关系的研究提供了重要的化石证据。更为有趣的是，该研究发现的植物化石呈现出对频繁野火的高度适应性，如细长且紧紧聚缩在一起的叶片、被叶片紧紧裹护着的花朵、表面密实的毛被等。这些疑似被火烧过的植物残骸，佐证了在白垩纪中期火灾的频繁发生(Shi et al, 2022)。据此，作者提出白垩纪中期频繁发生的火灾可能是被子植物演化的一个重要驱动力，为理解被子植物的起源和扩散提供了一个新的视角。

植物的进化历程不仅仅体现在时间尺度上，也同样反映在空间维度上。由于特殊的地质历史和环境条件，中国是许多植物类群起源和分化的舞台，是物种分化的热点地区，包括大量植物类群的避难所以及新物种产生的发源地(López-Pujol et al, 2011; Lu et al, 2018b; Mi et al, 2021)。然而，中国地域辽阔，山川纵横，地跨热带、亚热带至寒温带，拥有约3万多种高等植物，植物多样性丰富程度位居世界前列。中国植物多样性具有什么样的地理分布格局以及中国丰富的物种多样性是来自近期物种的快速适应性辐射，还是起因于古老物种长期稳定的保存

等问题还远未澄清。为此，中国科学院植物研究所研究团队与来自美国、澳大利亚的学者合作对中国被子植物物种多样性的时空格局进行了深入的探讨(Lu et al, 2018b)。该研究利用5个DNA片段通过模拟构建了包括中国90%的被子植物属的生命之树，结合分化时间和分布数据发现，中国约66%的被子植物属出现在中新世以后；在过去3,000万年中草本植物经历了比木本植物更快速的分化；中国东部和西部植物的分化存在显著差异，东部的属平均分化时间较早、系统发生关系较远、多样性较高，而西部的属正好相反。通过进一步对比分析草本和木本属的分化格局后发现，中国西部草本属分化的比例远高于木本属，而中国东部对草本植物起到了“博物馆”的保存作用，对木本植物则兼具“博物馆”和“摇篮”作用(Lu et al, 2018b)。该研究不仅有助于理解中国被子植物多样性的演化历史，对揭示全球植物多样化的成因及其机制也提供了重要资料。而且，该研究在属和种的水平确定了中国重点保护的热点地区，对我国植物资源的保护和利用以及自然保护区建设等均具有指导作用。

作为高寒生物多样性的热点地区以及世界第三极，青藏高原及周边喜马拉雅和横断山地区一直是学界高度关注和研究的热点，但对于该区域生物多样性形成的历史过程和机制长期存在争议(Ding et al, 2020; Mi et al, 2021)。Ding等(2020)选取横断山及其邻近高寒生物区多样性较高的18个被子植物类群共3,798种植物，分析了横断山、喜马拉雅和青藏高原高寒生物区的就地演化速率、迁移速率以及多样性随时间的积累，发现横断山高寒植物多样性的积累始于早渐新世，是世界上已知起源最早的高寒生物区，是高寒适应性物种的起源地和分化的摇篮以及喜马拉雅和青藏高原高寒植物多样性的主要来源。该研究在解析青藏高原及其周边地区高寒植物多样性演化过程的基础上，建立了一个新的整合地理分布区和生物区演化的生物地理模型，不仅为研究特定生物区多样化的起源与演化提供了有益的借鉴，同时也有助于认识高山地形地貌的形成，对预测全球气候变化对生物多样性的影响具有重要意义。

此外，在中国和全球尺度上，中国学者还开展了许多卓有成效的研究(Liu & Manchester, 2019; Mi

et al, 2021), 包括对东亚-北美植物多样性时空差异的研究(Hu HH et al, 2021)、青藏高原隆起对东亚亚热带植被和植物多样性的影响(Su et al, 2019; Li et al, 2021)以及探讨青藏高原中部亚洲古季风演化规律(Xie et al, 2021)等。这些工作无疑有助于阐明全球植物生物多样性的起源和时空格局。

2 植物分类和系统发生重建

面对地球上的生物多样性, 人类所要完成的最基本也是最重要的任务就是发现和描述地球上所有物种并对其进行合理的分类, 即分类学研究。中国的生物区系成分非常丰富, 种数约占世界区系的10%。以维管植物为例, 中国的物种数目就占到世界25万种的12%。尽管经过几代植物分类学家的艰苦努力和不断积累, 中国的分类学研究已取得了丰硕的成果, 80卷126册的《中国植物志》已于2004年全部完成, 49卷的英文版中国植物志*Flora of China*也于2010年完成, 记录植物多样性各种相关信息的各类数据库业已建成并不断完善(Mi et al, 2021)。然而, 这些具有划时代意义工作的完成并不代表中国植物的家底业已调查清楚。尤其是当前生物多样性正以惊人的速度遭到破坏, 大量物种或基因在尚未知道其用途以前就已经在地球上灭绝, 加快植物资源的调查采集、分类修订和区系研究, 仍然是摆在我国科学家面前的迫切任务(Crane et al, 2017)。

可喜的是, 近几十年来中国在植物资源调查、收集和基础工作方面给予了持续不断的投入, 并保持了一定规模的专业分类学研究队伍, 使我国自20世纪90年代以来一直位于全球年度维管植物新物种发现和命名的前三名, 平均每年有超过100个维管植物新物种被描述发表, 到2020年达到新种发表数量最多的一年(312个), 包括22个属级以上的新分类群(杜诚等, 2021)。其中一些类群的发表在国际上产生了重要影响。例如, Liu等(2020)发表了被子植物1新科——美丽桐科(Wightiaceae), 是迄今中国学者发表的第5个被子植物科。在此之前, 该科所包含的美丽桐属(*Wightia*)只有2种, 但不同学者基于不同特征将该属置于不同的科中, 涉及到紫葳科、玄参科、车前科以及泡桐科。该研究充分考虑前人的不同观点进行了全面取样, 利用叶绿体DNA和核DNA序列构建了系统发生树, 并结合形

态学特征, 提出美丽桐属应作为被子植物的新科(Liu et al, 2020)。与此同时, 以《世界芍药属专著》(*Peonies of the World-Part III: Phylogeny and Evolution*) (Hong, 2021)为代表的一些高质量的世界性专著也相继问世。我国还发起并领导了由美、英、日等15国百余位科学家参与的重大国际合作项目“泛喜马拉雅植物志”(*Flora of Pan-Himalaya*)编研, 已出版了9卷/册, 取得了重要的阶段性成果。

确定植物类群的亲缘关系和进化历史是系统和进化植物学的主要任务之一。生命科学已经进入了基因组时代, 充分有效地利用基因组中所蕴含的遗传信息进行系统发生研究既为我们提供了难得的机会, 也是我们所面临的挑战。近年来, 中国科学家在植物各大类群的系统发生重建以及类群迁移扩散等研究方面均取得了举世瞩目的成绩。作为种子植物的重要组成部分, 裸子植物分为4大类, 即苏铁类、银杏类、松柏类和买麻藤类。近年来, 深圳仙湖植物园牵头与国内外多家机构合作, 启动了一批重要物种的基因组测序。该合作团队首先完成了买麻藤(*Gnetum montanum*)基因组的测序和组装, 在此基础上通过与17个其他陆地植物代表性物种的基因组序列进行比较分析, 发现买麻藤基因组的某些独有特征与现存最基部的被子植物无油樟(*Amborella trichopoda*)相似; 发现买麻藤基因组中与种子植物共享的保守功能基因呈现出非常古老的状态, 意味着种子植物的早期演化比我们想象中更为复杂(Wan et al, 2018)。随后, 该研究团队构建了攀枝花苏铁(*Cycas panzhihuaensis*)高质量的完整基因组, 标志着种子植物各大分支的基因组均已覆盖, 为后续比较基因组学的开展奠定了重要基础(Liu et al, 2022)。通过对62株雌雄苏铁进行重测序, Liu等(2022)利用全基因组关联分析将苏铁性别差异区域定位在基因组的第8号染色体上; 再通过对1个攀枝花苏铁雄株进行单分子测序和序列组装, 得到45.5 Mb的雄株特异Y染色体序列。通过对雌雄大小孢子叶进行转录组分析, 发现表达差异最大的基因来自雄株的Y染色体, 推测其参与调控雄株小孢子叶的发育。该研究还在攀枝花苏铁基因组中发现了一种起源于细菌的细胞毒素蛋白基因, 推测是通过水平基因转移的方式转移到真菌和苏铁中, 这可能也是苏铁种子和根部具有毒性的原因之一(Liu et

al, 2022)。

在备受关注的松柏类中, 松属(*Pinus*)是现生种类最多的属, 几乎全部分布于北半球, 但该属迄今大部分亚组间和物种间的进化关系尚未确定。为此, 中国科学院植物研究所研究团队对松柏类植物独特分布格局的成因和松属植物的时空进化历史及机制进行了深入探讨(Jin et al, 2021)。该研究对全球松属112种植物进行了谱系基因组学和生态学等研究, 发现松属约90%的现生物种在中新世就已分化形成, 中纬度地区物种的分化时间明显早于高纬度和低纬度地区的物种, 说明中纬度地区很可能是松柏类物种的博物馆, 该属对温暖干燥生境的偏好可能有助于其更好地适应全球气候变化。此外, 该研究还发现历史上新世界和旧世界在林火环境上的差异可能是导致松属在北美的物种多样性高于东亚的原因之一。

地球生命进化中具有里程碑意义的事件之一是被子植物(也叫有花植物)的出现, 但早期被子植物类群之间的系统发生关系还存在争议。在整个被子植物中, 无油樟目(Amborellales)、睡莲目(Nymphaeales)和木兰藤目(Austrobaileyales)是3个最早分化的被子植物类群(简称为ANA)。ANA类群与核心被子植物(木兰类、单子叶类和核心双子叶类等)共同构成了当今的被子植物(Amborella Genome Project, 2013; Futuyma, 2017)。因此, 针对ANA类群的研究具有重要的科学意义和实际价值。2020年, 福建农林大学与国内外多家机构合作, 完成了蓝星睡莲(*Nymphaea colorata*)的全基因组测序, 在获得该种高质量完整基因组的基础上, 开展了一系列多学科分析, 取得了一系列重要成果(Zhang LS et al, 2020)。该研究通过采用大量低拷贝基因进行系统发生重建, 支持无油樟是最早的被子植物类群, 睡莲目紧随其后; 基于21个化石标定点推测被子植物的起源时间在234–263百万年前, 单双子叶约在171–203百万年前发生分化; 对花发育基因结构和表达的研究, 初步解释了睡莲的萼片和花瓣为什么没有真正意义上的分化, 并推测双子叶植物中的ABCE基因表达模式是后期进化而来。该研究还检测到睡莲花释放的11种与花气味相关的挥发性化合物, 结合表达谱分析发现了睡莲中独立进化出在花香中的脂肪酸类物质, 推测出睡莲的花青素合成

途径基因, 进一步的突变体研究确定了参与花青素合成途径中有两个基因在蓝色花瓣中特异性高表达, 推测这两个基因编码蛋白可能是催化生成蓝色花青素的重要酶, 为最终解析睡莲的花器官发育和花香花色调控机制奠定了重要基础(Zhang LS et al, 2020)。

与此同时, 四川大学与多家国内外机构合作对来自睡莲目的另一物种芡实(*Euryale ferox*)和真双子叶植物姐妹群金鱼藻目的代表种金鱼藻(*Ceratophyllum demersum*)进行了基因组测定和进化分析, 发现被子植物的5个主要演化分支(睡莲类、木兰类、单子叶植物、金鱼藻和真双子叶植物)在演化早期均经历了独立的多倍化事件(Yang YZ et al, 2020)。该研究进一步分析认为, 不完全谱系分选可能是造成早期被子植物主要分支之间在基因树、核基因组或叶绿体基因组系统发生树不一致的主要原因之一。在基部被子植物中, 还有一些特殊类群缺乏足够的研究, 来自木兰类的马兜铃属(*Aristolochia*)植物就是进化位置特殊、花形态独特且含有特殊药用成分的类群。来自中国科学院植物研究所的研究团队对流苏马兜铃(*A. fimbriata*)这一在系统地位和经济用途上均具重要价值的物种进行了完整基因组测序和组装, 并获得了高质量的参考基因组, 为解析其他被子植物基因组的进化及被子植物祖先基因组特征等提供了重要参考(Qin et al, 2021)。

此外, 中国学者近年来在一些重要的植物科属的系统发生重建和进化历史研究方面也取得了实质性进展, 包括禾本科(Ma et al, 2021; Huang et al, 2022)、木兰科(Wang YB et al, 2020)、百岁兰科(Wan et al, 2021)、樟科(Song et al, 2020)、葡萄科(Lu et al, 2018a)、杜鹃花属(*Rhododendron*) (Xia et al, 2022)等, 解决了被子植物各大类群中一些长期存在的疑问, 为全面阐明被子植物进化历史提供了有益的资料。

3 物种形成和适应性进化

物种形成和适应性进化研究是系统与进化生物学的核心议题和研究热点。物种形成是进化生物学中最核心也是最有难度的命题。在整个生命之树上, 每一个分支点都标志着一一次物种形成事件,

即物种的一分为二, 因此物种形成意味着多样性的起源。由于生殖上的隔离, 不同物种得以进行独立的、分歧式的演化, 最终获得标志着属、科、目等高阶元分类群的差异性特征。因此, 物种形成又是连接宏观(高阶元分类群)进化和微观(种群内部和种群之间)进化的桥梁(Futuyma, 2017; 葛颂, 2017)。近年来我国学者在该领域的研究取得了明显的进展, 尤其是充分利用基因组测序技术所提供的遗传信息, 结合生物信息学、系统发生重建、生物地理和生态学等学科分析方法, 对物种形成的式样和机制进行了深入的探讨。

迄今对物种形成的模式(model)有不同的分类, 基本上是按地理起源或遗传机制进行归纳, 但关于具体模式的形成过程及其机制仍有不少争议(Futuyma, 2017)。其中, 因地理隔离而产生生殖隔离进而导致物种形成的异域物种形成(allopatric speciation)是公认最普遍存在的一种模式, 也一直被认为是物种形成的基本条件。然而存在充分地理隔离(群体间基因流阻断)并不能很好地解释物种多样性的起源(He et al, 2019)。为此, 来自中山大学的研究团队以马六甲海峡两侧(印度洋和西太平洋)海岸带生长的红树类植物为对象, 利用基因组序列、地理数据和计算机模拟等方法研究了多个红树类群的种群遗传结构及谱系地理格局, 发现历史上海平面的周期性变化造成的群体间基因流的间断是物种形成的关键, 因此提出了一个全新的物种形成理论模型: 混合-隔离-混合循环(Mixing-Isolation-Mixing Cycles, MIM)模型(He et al, 2019)。该模型的提出为解释植物物种多样性热点的形成机制提供了一个新的观点, 是中国学者在物种形成研究领域具有重要理论意义的探索; 同时为进一步研究基因流在物种形成中的作用以及杂交带的起源提供了典型案例。

平行物种形成(parallel speciation)是指决定新种形成的生殖隔离机制在相似的生境中多次独立产生, 是一种特殊的物种形成模式, 也是自然选择导致物种形成最强有力的证据。然而迄今为止, 植物界中确凿的平行物种形成案例还鲜有报道(Cai et al, 2019)。在对全球野生稻长期研究的基础上, 中国科学院植物研究所研究团队借助群体重测序和单基因序列数据, 结合传统的同质园和杂交试验, 对

野生稻(*Oryza nivara*)的起源及进化机制进行了全面的进化生物学和群体基因组学研究(Cai et al, 2019; Xu et al, 2020)。结果表明, 不同地区的一年生*O. nivara*在自然选择作用下多次独立起源于多年生野生稻*O. rufipogon*的同域分布群体; 在祖先种*O. rufipogon*和新种*O. nivara*之间因花期不同而出现几乎完全的合子前生殖隔离, 而二者之间不存在任何合子后生殖隔离机制(Xu et al, 2020), 表明开花时间的改变是野生稻种间出现生殖隔离的关键, 也是新物种对干旱环境的一种快速适应。*Oryza nivara*起源的研究是迄今植物中证据最为充分的平行物种形成案例, 也将成为深入探讨物种形成机制的一个理想系统(Cai et al, 2019)。

同倍杂交物种形成(homoploid hybrid speciation)是日益受到关注的物种形成模式。尽管近年来相关案例的报道越来越多, 但对于杂交物种与亲本物种间生殖隔离如何产生及其背后的分子遗传机制仍缺乏足够的研究。最近, 四川大学研究团队与英国学者合作以桦木科虎榛子属(*Ostryopsis*)为对象, 开展了同倍体杂交物种形成模式的研究(Wang ZF et al, 2021)。虎榛子属仅有3个物种, 且推测其中的居中虎榛子(*O. intermedia*)是另2个物种——虎榛子(*O. davidiana*)与滇虎榛子(*O. nobilis*)杂交形成的新物种。Wang ZF等(2021)构建了上述3个物种的高质量完整基因组, 结合重测序数据的群体遗传学分析和长达8年的同质园实验以及体内体外生理实验, 证实了居中虎榛子是虎榛子与滇虎榛子产生的同倍体杂交物种, 发现3个物种间同时存在合子前和合子后生殖隔离; 而且杂交物种居中虎榛子同时继承了其两个亲本物种间促进生殖隔离的关键性状, 即虎榛子的花期(造成合子前隔离)和滇虎榛子的铁离子耐受性(造成合子后生殖隔离)。据此, 该研究提出了同倍杂交物种形成这一新的遗传模型, 认为杂交物种可以继承来自亲本种间的生殖隔离性状(基因), 并重新组合从而促使新的杂交物种的形成。尽管该模型的提出有待进一步检验, 但其对于理解杂交物种形成以及基因流在物种形成中的作用以及进一步理解自然界广泛存在的网状进化均具有重要意义。在另一项针对中国特有的峨眉锥栗(*Castanea henryi* var. *omeiensis*)的研究中, Sun等(2020)探讨了同倍体杂交物种的形成过程, 发现亲

本物种间生殖隔离位点的重新组合是新物种形成的关键, 提供了杂交如何导致生殖隔离形成的又一实际案例。

在植物物种形成研究中, 广泛存在的基因流与杂交带是研究的难点和热点, 诸如种间基因流的水平与生殖隔离的形成, 杂交带的起源及其进化意义, 合子前和合子后生殖隔离在物种形成中的作用等。北京师范大学研究团队以麻核桃(*Juglans hopeiensis*)为对象, 探讨了种间基因流和杂交在物种形成和适应性进化中的作用(Zhang et al, 2022)。该研究收集了49个野生麻核桃以及102个推定亲本类群个体, 进行了全基因组重测序。为了减少利用重测序数据进行相关分析的误差以及更有效地检测结构变异, 该研究还完成了枫杨(*Pterocarya stenoptera*)的全基因组测序和组装, 并将原有组装的栽培核桃(*J. regia*)、核桃楸(*J. mandshurica*)和北美黑核桃(*J. nigra*) 3个物种的基因组升级到了染色体水平。基于对群体遗传结构、基因组变异式样和种群动态的分析表明, 现今所有的麻核桃个体均为杂种一代(F_1), 其杂交亲本间存在合子后生殖隔离。对49个基因组高分化区中的133个基因进行GO富集分析发现, 这些基因与果实发育相关的生物学过程如脱落酸(ABA)激活的信号通路、细胞对ABA刺激的反应和果实形态发生, 以及与花粉发育相关的生物学过程相关。该研究表明, 杂交个体的持续存在并不能代表是一个稳定的杂交谱系或物种, 有可能是走向进化上的死胡同。最近, 浙江大学研究团队以同域分布的两种栎属(*Quercus*)植物(*Q. acutissima*和*Q. variabilis*)为材料, 研究了全基因组范围的渐渗模式, 并探究了群体分化程度、生境相似性及重组率对渐渗的影响, 发现渐渗引入的基因顺式调控元件能调控胁迫相关基因的表达, 从而具有适应性意义(Fu et al, 2022)。该研究揭示了同域分布物种杂交提高种群适应性的新机制。

植物适应是植物与环境相互作用的结果, 是自然选择下植物进化的基础, 也是物种形成的前奏。但迄今有关适应的影响因素以及适应的分子机理仍存在很多待解之谜。通过对特殊生境中植物适应性进化的研究是探讨相关问题的有效途径。早期陆生植物形态结构相对简单, 但环境适应能力强, 特有基因对物种适应特殊环境发挥了重要作用。如前

所述, 研究人员在角苔中发现了来自细菌和真菌的水平转移基因, 这些基因与胁迫响应和代谢通路相关, 暗示早期植物登陆和适应陆地环境可能得益于这些来自土壤细菌和真菌中的有利基因(Zhang J et al, 2020)。在自然界多样的环境中, 沙漠环境具有昼夜温差大和周期性干旱的特点, 对其中生存的植物施加了巨大的选择压力。在如此严酷的环境中, 植物如何适应和分化是值得探讨的进化生物学问题。兰州大学与国内外多家机构合作, 以十字花科2种沙芥属(*Pugionium*)植物为对象, 在基因组层面探讨了干旱沙漠中植物的适应性机制(Hu QJ et al, 2021)。该研究构建了沙芥(*P. cornutum*)和斧翅沙芥(*P. dolabratum*)的完整基因组, 进而开展了群体遗传学和进化生物学分析, 发现该属起源于1次杂交异源多倍化事件, 2个祖先亲本基因组具有不同的染色体数目和结构, 杂交后的多倍化为植物适应微环境和物种分化提供了大量原材料; 在随后的二倍化过程中染色体进一步发生重组, 在数量和结构上产生了变异, 从而促进了这2个物种在沙漠微生境中的适应性分化(Hu QJ et al, 2021)。

为了探讨植物如何适应高海拔环境, 中国科学院昆明植物研究所和西藏大学等单位合作对高海拔分布的须弥芥(*Crucihimalaya himalaica*)进行了多方面的研究。该合作团队构建了须弥芥的完整基因组, 利用4,586个单拷贝核基因进行系统发生分析, 发现须弥芥与荠菜(*Capsella rubella*)最近缘, 分化时间大概为8.8–12.2个百万年, 而与拟南芥属(*Arabidopsis*)分化时间为12.7–17.2个百万年。进一步分析发现, 须弥芥的LTR反转录转座子在青藏高原上新世晚期至更新世隆升之后发生了明显的扩张, 说明转座子的爆发可能与环境适应有关。通过与近缘物种相比较, 须弥芥基因组中抗病相关的基因发生了缩减, 这与青藏高原低温、强紫外线等极端环境导致的病原菌较少有关。该研究发现植物与动物对青藏高原的适应机制既有相似点(DNA修复途径、抗病途径), 也有不同点(植物自交亲和性、植物激素途径), 为青藏高原植物适应极端环境的分子机制提供了新的线索(Zhang et al, 2019)。

植物适应性分子机制的研究在中国起步较晚, 但相关研究成果逐年增加。中国科学院植物研究所研究团队牵头国内外相关机构, 利用拟南芥(*A.*

thaliana)的群体基因组数据,运用群体遗传学及数量遗传学的方法,对“减少就是增加”这一重要假说进行了验证(Xu YC et al, 2019)。该研究发现,在分布于全球的1,000多个拟南芥自然品系的基因组中,有34%的基因没有发生假基因化,说明这些基因对拟南芥的生存繁衍是不可缺少的,也表明在自然群体中必需基因(essential gene)的数目要远远大于来自实验室的估计。该研究在全基因组水平上研究了植物假基因化的进化规律及机制,说明基因功能缺失对植物适应和进化具有重要的作用。此外,该研究团队通过分子基因组中的转座子变异进一步探讨了遗传多样性与植物适应性之间的关系。利用拟南芥的近缘属*Capsella*为材料, Niu等(2019)通过广布种和狭域种的对比,发现在遗传多样性很低的物种里转座子的大量扩增能够快速产生遗传变异并导致关键适应性状的变异,从而提高其适应能力。该研究为“生物入侵的遗传悖论”(低水平的遗传多样性和强大的适应能力)提供了一种可能的解释。

中国南方喀斯特起源古老、分布广泛,孕育了高度的物种多样性和特有性,被认为是生态与进化研究的“天然实验室”,但迄今对喀斯特植物的多样性起源和适应性进化的理解还非常缺乏。中国科学院华南植物园的研究团队完成了首个喀斯特植物怀集报春苣苔(*Primulina huaijiensis*)的全基因组测序,据此发现该物种在经历了双子叶植物共有的 γ 基因组加倍事件后,又经历了至少两次近期的全基因组加倍,推测认为最近一次基因组加倍可能促进了长蒴苣苔亚族早期的物种快速分化,并导致了大量基因的保留。该研究还发现,全基因组加倍导致怀集报春苣苔基因组中一些与喀斯特特殊生境相关的基因家族出现显著扩张,可能有助于怀集报春苣苔适应喀斯特洞穴高盐缺水的特殊生境(Feng et al, 2020)。

值得关注的是,作物的起源和驯化,尤其是驯化后期的遗传改良(育种)涉及到各种对生物和非生物环境的适应性进化,包括对光、温、水分以及各种病虫害的抵御能力。相关研究,尤其是对水稻、玉米、小麦、大豆、棉花等主要作物的报道和总结已有很多(Cheng et al, 2018; Gong et al, 2020; Liang et al, 2021; Chen et al, 2022),这些人工选择下的适应性进化对理解自然选择下的植物适应也具有重

要意义。

4 种间互作和协同进化

阐明物种之间相互作用的机理是理解物种适应和进化的关键,也是了解生物多样性形成的基础。协同进化(coevolution)是两个或多个物种由于它们之间的相互作用而共同进化的现象,包括捕食、互惠、对抗、寄生和拟态等不同方式(Futuyma, 2017; 童泽宇和黄双全, 2019)。协同进化的后果及其在物种共存中的作用仍然是进化生物学中的待解之谜,同时与物种的濒危和灭绝有很大关系,因为协同进化可能有利于物种共存关系的建立,也可能导致某些物种的灭绝(Futuyma, 2017)。达尔文在发表《物种起源》之前就已经对兰花进行观察研究了20多年。达尔文被兰花吸引的原因之一就是兰花精妙的花部特征及其与昆虫之间存在着奇妙的种间互作关系。由于大多数物种能与多个物种相互作用,协同进化如何导致种间互作的进化仍然是进化生物学中最困难的命题之一(Futuyma, 2017)。

近年来,来自不同领域的中外学者密切合作,在种间互作和协同进化研究方面取得了突出的成绩,研究案例涉及植物不同类群之间以及植物与动物和微生物之间的协同进化,研究成果发表在国内外一系列重要学术期刊上(童泽宇和黄双全, 2019; Liao et al, 2020; Zhang XT et al, 2020)。其中,代表性的工作来自中国科学院西双版纳植物园与福建农林大学联合国内外多家机构合作开展的榕树和榕小蜂协同进化的研究(Zhang XT et al, 2020)。该合作团队完成了2种榕树(*Fagus microcarpa*和*F. hispida*)和1种传粉榕小蜂(*Eupristina verticillata*)的高质量基因组构建,进而建立了榕树类群的系统发生树,结合转录组、群体重测序、挥发物和传粉榕小蜂的电生理分析等方面的证据,揭示了榕树气生根形成与光诱导生长素合成和运输能力提升相关的分子通路,发现性染色体和雄性特异基因(FhAG2)是决定叶榕性别的关键因子(Zhang XT et al, 2020)。该研究在分子水平上揭示了榕树气生根的发育机制、榕树性别决定机制和榕树-榕小蜂协同进化机制等多个未解之谜,为认识植物气生根发育、性别决定及动植物协同多样化的分子机制提供了重要资料。

另一例植物和动物之间的互作案例来自中国

农业科学院蔬菜花卉研究所与瑞士等国际机构合作针对烟粉虱(*Bemisia tabaci*)的研究(Xia et al, 2021)。该研究首次揭示了烟粉虱在距今3,500万年–8,600万年之间,通过水平基因转移方式“盗用”植物源PMaT解毒基因变成自己的BtPMaT1基因,进而分解植物的防御性物质,由此获得了对大多数植物“免疫”的能力。该研究不仅发现昆虫存在“以子之矛,攻子之盾”的生存策略,还为探索昆虫的适应性及其进化机制提供了新的视角,是针对多食性昆虫如何适应广泛寄主及其进化机制研究方面的重大突破,丰富了害虫种群暴发危害理论,为研发烟粉虱精准绿色防控技术带来新的思路并提供科学指导。

寄生也是一种重要的种间互作方式。南方菟丝子(*Cuscuta australis*)为旋花科物种,是一种从自养植物获取能量和营养的寄生植物,没有根部和叶片,但具有专门的寄主附着和入侵的吸根。为了解寄生植物的进化机制以及寄生植物与寄主间的互作,中国科学院昆明植物研究所与德国马普化学生态所合作对南方菟丝子基因组进行了测序和分析,发现自养植物中约11.7%的基因在菟丝子基因组中发生丢失,丢失的基因往往与光合作用、根和叶的功能发育等相关(Sun et al, 2018)。该研究还发现菟丝子基因组中丢失了开花决定基因,因而提出了“菟丝子及其连接的不同寄主形成微群落”这一新观点。

拟态是指一种生物模拟另一种生物,从而获得好处的一种适应性进化现象,是一种有趣的种间互作形式,也是进化生物学中尚未解决的难题之一。稻田稗草(*Echinochloa* spp.)在苗期与水稻幼苗极其相似,是一种典型的作物拟态,又称瓦维诺夫拟态(Vavilovian mimicry)。也即杂草为了生存,模拟作物,使自身在形态上与作物极其相似,从而躲避被消灭的命运(Ye et al, 2019)。浙江大学与中国水稻研究所等机构合作,对稗草拟态水稻这一有趣现象进行了研究,发现稗草基因组在拟态过程中受到了类似于人工驯化的强烈选择(Ye et al, 2019)。该研究收集了328份稻田及其周边的稗草(*E. crus-galli*),进行了苗期拟态表型观察及其基因组重测序,通过群体遗传学和进化生物学分析,发现稗草材料可明显分为3个组,依表型可分别定义为拟态组、非拟态组及中间类型;长江流域的拟态稗草大约在1,000年前起

源于非拟态稗草。与非拟态稗草组相比,拟态稗草的遗传多态性降低,经历了遗传瓶颈效应;中性检验显示拟态组的基因组中存在更多的具选择信号的区段,表明稗草在拟态过程中受到了定向选择。该研究在基因组层面解析了植物拟态的可能机制,不仅在进化生物学上具有重要意义,对作物的栽培管理和农田杂草控制也具有指导作用。

已有研究表明,植物有时会通过某种形式的拟态对传粉者进行欺骗性吸引,其中假蜜腺(pseudonectaries)就是一类外形上模拟蜜腺或蜜滴但不具备分泌功能的特殊结构,并广泛存在于被子植物各大类群中(Liao et al, 2020)。为探讨假蜜腺的发育机制和生态功能,中国科学院植物研究所研究团队以大马士革黑种草(*Nigella damascena*)为材料进行了系统性研究,发现传粉者在缺少假蜜腺的花上的访问频率和访花时间均显著降低,访花行为也发生了明显改变,表明假蜜腺具有视觉吸引和蜜导的作用(Liao et al, 2020)。该研究不仅首次对假蜜腺这一特殊结构进行了详细描述,并且澄清了蜜腺和假蜜腺在诸多方面的区别以及拟态对提高物种适应性的作用。

5 新性状的起源及其进化发育机制

生物的进化不仅表现在种类和数量上的增加,也表现在结构和功能上的日趋复杂和特化(Futuyma, 2017)。植物类群的起源和多样化往往伴随着某些新性状或特征的出现,包括生物演化早期出现的细胞结构、光合作用和有性生殖,以及在植物演化过程中出现的维管束、颈卵器、种子和花等(Futuyma, 2017; 贺超英等, 2019; Shan et al, 2019)。这些新性状的出现常常被称为“创新”(innovation)性状。对新性状起源及其机制的研究对理解和阐明植物起源和多样化至关重要,也是当前进化生物学的热点和前沿。

植物果实的起源与多样化是植物对陆地生态系统长期适应的结果,与植物的种群繁衍和通过种子传播以适应更广阔的生存空间密切相关(贺超英等, 2019)。而植物的花则是被子植物特有的繁殖结构,被子植物也因此被称为“有花植物”,花的多样化也被认为是促成被子植物繁盛的关键因素(Shan et al, 2019)。因此,揭示花和果实的起源、多样化及

其进化机制和适应意义一直是植物学和进化生物学的核心主题。同时,花和果实也是作物和经济植物改良的直接目标,是农业经济的基础,与人类的生存和文明的发展密切相关。

花的多样化可以体现在花瓣的大小、形状、颜色和功能等方面。中国科学院植物研究所研究团队以大马士革黑种草为材料,采用比较转录组-表达谱及表达和功能研究,解析了花瓣复杂化的分子机制(Zhang R et al, 2020)。该研究鉴定了在花瓣中特异高表达的基因和代谢通路,筛选出30个可能控制花瓣边缘复杂化、腹面复杂化及特化性状形成的候选基因。进一步分析表明,对已有基因和通路的重新招募可能是复杂花瓣形成的关键。该研究不仅揭示了花瓣复杂化的发育机制,而且为理解其他叶性器官形态和结构复杂化和多样化的原因和机制奠定了重要基础。来自同一研究机构的另一研究团队长期开展花的对称性研究,在利用苦苣苔科栽培大岩桐(*Sinningia speciosa*)的研究中,Dong等(2018)发现大岩桐背部花冠筒基部的一个囊状结构是导致野生大岩桐花向侧部开放的关键结构;通过遗传学分子生物学实验发现,大岩桐的顶开辐射对称花与一种基因外显子碱基缺失显著有关。进一步分析表明,TCP蛋白基因(*SsCYC*)一个10碱基缺失导致了蛋白功能的完全缺失,从而造成细胞不对称生长的消失。这一突变被人工选择,从而产生了栽培大岩桐顶开辐射花型这一观赏特征。该研究揭示了人工选择条件下栽培大岩桐产生顶开辐射花型这一典型观赏特征的进化机制,并为人们进一步理解园艺观赏植物在人工选择下的进化提供了重要证据。

针对果实变异及其机制研究比较深入的类群很多来自对瓜类作物的研究。尽管包括黄瓜(*Cucumis sativus*)、甜瓜(*C. melo*)、西瓜(*Citrullus lanatus*)、葫芦(*Lagenaria siceraria*)、冬瓜(*Benincasa hispida*)、南瓜(*Cucurbita moschata*)、丝瓜(*Luffa cylindrica*)等在内的瓜类都来自被子植物的葫芦科,但它们的形态和风味丰富多样,其多样性的遗传(基因)基础是什么,一直是科学上的未解之谜。有关瓜类作物起源与驯化的研究多有报道,包括甜瓜(Zhao GW et al, 2019)和西瓜(Guo et al, 2019)等,但对其果实大小变异及其机制仍缺乏研究。由广东省农业科学院牵头多家国内外机构对瓜类作物的进

化历史和果实大小变异开展了研究(Xie et al, 2019)。该研究首次绘制了冬瓜的全基因组精细图谱,通过比较研究发现冬瓜是所有已知瓜类保留最多祖先基因状态的作物,并以此推断所有瓜类作物起源于一个拥有15条染色体的祖先基因组,并经过多次断裂和融合等事件形成了当前丰富多彩的瓜类作物。通过对146份冬瓜样本重测序数据的分析,该研究证实冬瓜起源于印度,果实的变大经历了从野生种到地方种再到栽培种的进化过程,涉及上千个基因,其中2个控制冬瓜果实大小的候选基因还在黄瓜、西红柿等果实发育过程中起重要作用。该研究不仅为葫芦科类群的进化提供了新见解,而且为瓜类作物的分子生物学研究和分子设计育种奠定了基础。

来自中国科学院植物研究所的团队在前期研究的基础上,利用酸浆属(*Physalis*)植物进一步探讨了茄科植物果实的变异和进化机制(Lu et al, 2021, Wang et al, 2022)。该团队完成了毛酸浆(*Physalis pubescens* syn. *P. floridana*)基因组的测定。随后,Wang等(2022)进一步的研究发现,茄科特有单拷贝基因POS1/CRF3的第一内含子中存在一个37 bp的序列重复带来的拷贝数变异,且可以负调控该基因的表达量,而其表达量与酸浆属浆果的大小相关。该研究表明,酸浆族(Physaleae)中毛酸浆POS1与其在辣椒(*Capsicum annuum*)中的直系同源基因(CaPOS1)可正向调控细胞大小和果实大小,而非酸浆族如烟草属(*Nicotiana*)和茄属(*Solanum*)的POS1直系同源基因不具这一功能。这些结果阐明了POS1调控果实大小的机制,为理解果实形态进化和产量控制提供了新见解和新材料。

除花和果实外,对植物特殊性状,尤其是具有重要经济价值的性状(特征)的研究兼具理论和实际价值,我国学者取得了令人瞩目的突破。例如,针对罂粟(*Papaver somniferum*)这一和人类文明相伴出现、含止痛药主要成分吗啡的植物,西安交通大学研究团队与英国约克大学等国内外机构合作开展了一系列生物学和化学方面的研究(Guo et al, 2018)。该研究组装了高质量的罂粟完整基因组,鉴定并证实P450和氧化还原酶基因是罂粟中吗啡生物合成必不可少的STORR基因融合体。同时发现基因复制、重排和融合事件共同导致罂粟中特化代

谢产物的进化。该研究破译了罂粟基因组DNA密码, 揭示了其合成重要药用化合物的关键步骤, 为提高罂粟药用成分的产量及抗病性提供了科学的指导。

紫杉醇是目前已发现的最优秀的天然抗癌药物。中国科学院天津工业生物技术研究所与相关机构合作, 完成了喜马拉雅红豆杉(*Taxus wallichiana*)高质量的全基因组测序, 鉴定了红豆杉中生物合成紫杉醇的关键基因簇, 阐明了紫杉醇合成途径的起源与进化机制, 为完全解析紫杉醇生物合成途径奠定了重要基础(Cheng et al, 2021)。类似通过利用全基因组测序所提供的信息, 解析具有较高的经济和药用价值的次生代谢产物及其进化机制的研究近年来还有不少, 包括被广泛用于治疗恶性肿瘤的喜树碱(Camptothecin) (Kang MH et al, 2021)、含特殊药用成分的大麻(*Cannabis sativa*) (Ren et al, 2021)和流苏马兜铃(Qin et al 2021)等。

6 植物多倍化的机制和多倍体进化

全基因组加倍(WGD), 又称多倍化(polyploidization), 是指细胞核中的染色体组发生加倍并以可遗传的方式传递至后代的现象(Futuyma, 2017; 李霖锋和刘宝, 2019)。由于全基因组加倍导致基因组中所有基因加倍, 极大地改变了基因组中的遗传组成, 被认为是物种多样性的主要推动力, 但多倍化对物种多样化与基因组进化的影响及其作用机制仍存在争议(Futuyma, 2017; Cheng et al, 2018; 李霖锋和刘宝, 2019; Wu et al, 2020)。

已有的证据表明, 多倍化广泛存在于自然界, 出现在自植物起源以来的各个历史时期。为了探讨古多倍化对被子植物适应性进化的贡献, 中国科学院植物研究所研究团队挑选了25个已发表且代表被子植物不同进化分支的物种的全基因组数据, 进行了深入的生物信息和进化学分析, 试图从遗传基础层面揭示多倍化帮助植物适应大灭绝事件的明确证据(Wu et al, 2020)。该研究利用多种方法搭建了一整套分析流程, 能够准确鉴定被子植物进化历史发生的古多倍化事件后保留下来的重复基因。通过分析K-Pg (白垩纪-古近纪)生物大灭绝时期(距今大约6千万年前)不同分支独立发生的多倍体事件, 发现该时期发生的多倍化事件保留了适应大灭绝时期环境剧变的重复基因, 这些基因很可能对植物

应对环境胁迫有帮助。该研究结果不仅验证了前人的推测, 证实多倍化确实有助于被子植物适应大灭绝时期的环境剧变, 同时为多倍化如何增强植物的适应性进化提供了明确的遗传学证据。

裸子植物是被子植物的姊妹群, 仅有约1,000种, 而松属是其中物种数最多的属, 其基因组十分庞大。油松(*P. tabulaeformis*)是中国特有树种, 又被称为中国松, 是我国重要的森林物种, 也是重要的经济和观赏物种。北京林业大学与国内外多家机构合作, 对油松高达25.4 Gb的基因组进行了测序和组装, 成为首个染色体水平的松树完整基因组(Niu et al, 2022)。该研究发现了油松基因组中一些特有的组成成分和结构特点, 包括超长内含子(平均长度达10 kb), 相当于被子植物的20倍; 转座元件占70%–80%且平均“寿命”很长, 是迄今被报道的甲基化水平最高的基因组。进一步分析发现, 虽然油松在进化中经历过2次古老的WGD, 但其祖先在近1亿年内再未发生过近期WGD事件。值得关注的是, 油松超过91%的基因都发生了复制, 其中显著扩张的基因家族在生物与非生物胁迫响应通路极显著富集。推测上述油松基因组中的这些特点赋予了针叶树更强的适应性, 其中抗逆性相关基因的大量积累很可能是针叶树卓越抗逆性的基础。

在植物多倍体中, 异源多倍体不但加倍基因组, 同时也固定了种间的杂交优势, 通常表现出更强的生长势及更好的环境适应能力。但异源多倍体必须克服种间杂交引起的“基因组冲击”(genomic shock); 有些多倍体植物如油菜(*Brassica napus*)表现出亚基因组之间的交换, 而另一些多倍体植物如棉花和拟南芥的亚基因组却比较稳定, 并在进化中逐渐建立起自身的适应性和选择优势, 但在此过程中多倍体植物基因组发生了何种变化及其进化机制仍不清楚(Cheng et al, 2018; Jiang et al, 2021)。为此, 南京农业大学研究团队组装了天然异源四倍体拟南芥和人工合成的异源四倍体拟南芥Allo738的高质量基因组, 并解析了异源多倍体植物进化过程中的遗传和表观遗传调控机制, 为多倍体植物的种间杂交和长期进化的表观遗传调控研究提供了新的观点(Jiang et al, 2021)。

异源四倍体芥菜(*Brassica juncea*)是由二倍体祖先种白菜(*B. rapa*) (20条染色体)和黑芥(*B. nigra*)

(16条染色体)天然杂交后加倍而来。尽管已知芥菜经过长期的栽培和驯化,逐渐演化出籽芥、根芥、叶芥和茎芥4个亚种,但芥菜的具体驯化中心以及是单系起源还是多系起源仍存在不同观点(Kang L et al, 2021)。湖南农业大学联合中国农业科学院等机构成功组装了芥菜型油菜的完整基因组,并在此基础上揭示了芥菜的起源和遗传变异,探讨其驯化的可能机制(Kang L et al, 2021)。该研究通过对来自全球38个国家的480份种质材料进行重测序,同时组装了478个叶绿体和10个线粒体基因组,据此构建了芥菜及其祖先的系统发生树。结果表明,所有种质材料构成3个分支和对应不同形态的6个亚分支,由此形成了芥菜的4个亚种。根据母系遗传的叶绿体和线粒体DNA标记分析,结合考古证据和历史文字记录,推测芥菜于8,000–14,000年前单次起源于西亚,随后自西向东扩散,形成了3条独立传播路径,通过基因突变和渐渗杂交演化出6个遗传类群。此外,该研究还鉴定出一批可能在适应当地光周期、信号传导、养分运输、细胞生长和修饰等方面发挥作用的基因。该研究解决了芥菜起源的百年之争,揭示了芥菜形态的遗传基础,为收集和利用芥菜种质资源提供了指导,为不同用途芥菜的选择育种提供了科学依据。

许多作物和栽培植物是多倍化的产物,中国学者近年来针对多倍体小麦、油菜、棉花、大豆等模式作物开展了深入的研究,从作物驯化和改良角度增进了人们对多倍化在植物多样性形成与基因组进化过程中重要作用的理解,已有多篇相关研究综述进行了全面的总结(Cheng et al, 2018; 李霖锋和刘宝, 2019; Gong et al, 2020; Liang et al, 2021; Chen et al, 2022),这里不再赘述。

7 物种濒危机制和物种保护

当今世界面临着物种的大批灭绝,其重要原因之一来自人口膨胀带来的各种后果,包括生境的破坏、捕猎、疾病的传播和有害动植物的扩散等(葛颂, 2017; Yang J et al, 2020; 李德铎等, 2021)。尤其值得关注的是,人类活动导致的物种灭绝正在几百年甚至几十年这样的尺度上发生,这种人类活动带来物种灭绝的加剧常常被称为“第六次大灭绝”(sixth mass extinction) (Barnosky et al, 2011)。有研究表明,

自1900年以来地球上的种子植物以每年大约3种的速度消失,比物种自然消失的速度高出500倍(Ledford, 2019)。正如第19届国际植物学大会发布的《深圳宣言》所惊呼:如果人类不拯救植物,就不能拯救人类自己(Crane et al, 2017)。

在中国的大约35,000种高等植物中,受威胁物种占到近11%,其中濒危物种就达1,313种(覃海宁和赵丽娜, 2017)。在国务院最新颁发的《国家重点保护野生植物名录》中,包括了国家一级重点保护野生植物54种和二级重点保护野生植物401种,涵盖隶属植物的真核藻类、苔藓、蕨类、裸子植物和被子植物等各大植物类群。对于数目如此之多、亟待保护和抢救的物种,我们对其进化历史和种群遗传结构等基本的生物学特点仍缺乏认识,更谈不上科学的保护和资源的合理开发利用。可喜的是,近年来中国科学家在该领域开展了卓有成效的工作,对大量珍稀濒危物种开展了较为深入的研究,其中针对活化石植物的研究最具有代表性。

“活化石”银杏(*Ginkgo biloba*)是银杏纲现存的唯一成员,因在其出现到现在的近3亿年的历史长河中,形态变化都非常小,因此被称为活化石。银杏不仅具有特殊的系统地位、极高的观赏和药用价值,还是一种被人类从濒临灭绝的边缘挽救回来的孑遗树种,由曾局限分布在中国华东和华南地区扩展到如今在全球五大洲栽培观赏。因此银杏是研究物种濒危和适应及其机制的活化石植物,也是人类保护和复兴濒危物种的代表性类群。中国科学院植物研究所、浙江大学、华大基因研究院组成的联合团队在完成银杏基因组草图的基础上,对来自全球9个国家51个种群的545棵银杏大树进行了全基因组重测序,构建了当时最大的非模式物种遗传数据库(Zhao YP et al, 2019)。通过对种群遗传结构和动态历史的模拟分析,发现银杏在中国东部、西南以及南部有3个避难所,更新世晚期的多次冰期促进了不同避难所之间种群的分化和特有遗传成分的混合,使得银杏能够在物种水平维持较高的遗传变异,据此认为银杏并非处于灭绝旋涡或进化末端,而是具有足够适应潜力的活化石物种(Zhao YP et al, 2019)。该研究还发现,遍布全球的银杏几乎均源自以浙江天目山种群为代表的中国东部种群,银杏迁移到日本和韩国要早于其迁移到欧美;欧洲的银杏

源自中国而非一直认为的日本。这些结果一方面纠正了以往对银杏扩散历史的误解, 另一方面也说明了人类在银杏向全球迁移过程中的重要作用。该项工作不仅为银杏的后续研究建立了进化框架, 为其种质资源开发提供了宝贵的遗传资源, 而且为其他活化石物种的研究和保护提供了可借鉴的范例, 有助于最终揭示物种适应和灭绝的规律和机制。

另一项值得关注的研究来自扬州大学和北京林业大学合作以银杏为对象开展的关于物种长寿机制的研究(Wang L et al, 2020)。该团队选用银杏树干维管形成层为主要研究材料, 通过对不同树龄的个体进行分组, 综合开展了细胞学、生理学、多组学和分子生物学等研究。结果表明, 银杏古树形成层干细胞仍具有较强的持续不断的分裂能力, 银杏古树在整体上仍处在健康的成年状态, 因此推测银杏古树维管形成层细胞的持续分裂能力在避免衰老的过程中发挥了重要作用。该研究还在银杏古树维管形成层细胞中鉴定到远多于其他物种的R基因, 同时发现在木质素单体(monolignol)、类黄酮(flavonoid)和芪类化合物(stilbene)代谢通路中的基因数量和表达在古树中均没有下降。因此, 推测银杏可能通过持续合成木质素等物质来增加树干的密度和强度, 以支撑不断增粗的树体, 并通过大量R基因的持续表达以及积累具有保护功能的代谢物来提高个体的抗性, 从而延长了个体的寿命。最近, 南京林业大学和中国农业科学院农业基因组研究所等国内外机构合作, 基于最新的基因组测序和组装技术, 成功构建了染色体级别的银杏参考基因组, 覆盖度达到基因组的94.85%, 是现有裸子植物组装质量最高的参考基因组之一(Liu et al, 2021)。该研究获得的高质量银杏基因组不仅有助于阐明裸子植物基因组的进化, 同时有助于以银杏为模式探讨植物预防昆虫及病原体、形态变异的适应意义以及物种濒危机制等进化生物学中的重要命题。

针对被子植物“活化石”连香树(*Cercidiphyllum japonicum*), 浙江大学研究团队构建了高质量的完整基因组, 并结合群体样本的重测序探讨了该物种的种群历史和适应性进化机制, 为连香树种群的保护提供了科学指导(Zhu et al, 2020)。该研究发现, 中新世中期干冷的环境导致了连香树和大叶连香树(*C. magnificum*)的物种分化, 日本岛和欧亚大陆

的早期地理隔离以及第四纪气候波动促进了连香树种内中国和日本谱系的分化。在全基因组范围内检测到5,791个位点(823个基因)与环境因子具有显著相关性。其基因功能主要与细胞发育和增殖、新陈代谢、生殖以及环境胁迫响应有关。因此, 该研究认为与局域适应有关的选择清除和平衡选择共同维持了参与关键生理过程相关基因的遗传变异, 从而提高了连香树适应不同环境的能力; 同时提出选择清除和平衡选择对于“活化石”植物的关键功能基因多样性维持起了重要作用, 是其能够在历史气候剧变中存活下来并保持一定的适应潜力的主要原因之一。

百岁兰(*Welwitschia mirabilis*)又名千岁兰, 因其在原产地可存活达3,000年之久, 故此得名。百岁兰属于买麻藤类中的单种科百岁兰科, 是裸子植物中唯一草状木本、罕见的孑遗植物, 被国际植物学会列为世界八大珍稀植物之一(Wan et al, 2021)。根据化石记录, 百岁兰曾经广泛分布于巴西、葡萄牙等地, 随着大陆板块分裂, 气候骤变, 自然种群仅存于如今的安哥拉与纳米比亚沙漠。自2017年开始, 中国科学院中-非联合研究中心牵头组织10余个国内外研究机构开展了百岁兰基因组测序和适应性进化的研究(Wan et al, 2021)。该研究在构建百岁兰高质量完整基因组的基础上, 结合RNA-seq、Bisulphite-seq、sRNA-seq、核磁共振、激素测定等分析, 对百岁兰的演化历史和生态适应性进行了较为全面的研究(Wan et al, 2021)。结果发现, 百岁兰基因组整体呈现极端重度甲基化, 并通过CHH位点甲基化动态差异来特异性调节沉默转座子, 以维持分生组织细胞基因组完整性, 避免DNA的有害突变。这种重度的甲基化似乎加速了百岁兰基因组脱氨基的速率, 使得其G-C含量异常低。百岁兰的演化可能与最近1亿多年来的地质环境剧变和持续高温干旱的影响有关, 其基因组趋向于小且“低能耗”的现象有效地保证了百岁兰基因组在世代交替过程中的完整性。这些研究为进一步解释百岁兰的濒危机制和制定科学的保护措施提供了科学依据。

中国学者近年来还测定和组装了一批珍稀濒危植物的高质量基因组, 并利用基因组序列提供的信息开展了相关研究, 包括深受大众喜爱的“鸽子树”珙桐(*Davidia involucrata*) (Chen Y et al, 2020)、

富含抗癌成分的一级重点保护植物南方红豆杉(*Taxus chinensis* var. *mairei*) (Xiong et al, 2021)、以优良材质闻名海内外的闽楠(*Phoebe bournei*) (Chen SP et al, 2020)、分类地位特殊的单属植物蒜头果(*Malania oleifera*) (Xu CQ et al, 2019)、极度濒危的漾濞槭(*Acer yangbiense*) (Yang et al, 2019)等, 为进一步研究物种濒危机制以及物种保护提供了宝贵的基因组信息资源。

另一方面, 在物种濒危机制以及物种保护理论和保护措施等方向的探索也取得了明显的进展(Sun et al, 2019; Yang J et al, 2020; Mi et al, 2021)。例如, 物种的有效群体大小能影响到物种的长期生存, 因为有效群体大小与群体中的遗传多样性高低成正比。兰州大学与国内外机构合作, 选择铁木属(*Ostrya*)中的1对近缘种探讨了有效群体大小对物种适应和生存的影响(Yang et al, 2018)。该研究选择的濒危物种天目铁木(*O. rehderiana*)只有5株野生植株, 局限分布在天目山, 而另一种多脉铁木(*O. chinensis*)广布于西南山地和东部地区。通过构建上述2个物种的完整基因组和群体水平的基因组重测序, 该研究进行了群体遗传结构和历史动态的研究, 发现2个物种的有效群体大小均在第四纪冰期开始下降, 但广布种在冰期结束后有效群体大小迅速回升, 而濒危种的有效群体大小在冰期结束后的全新世持续下降。进一步分析表明, 濒危种中的极端有害突变比广布种明显减少, 推测其有效群体长时间的持续下降导致近交抑制减弱, 加上极端有害突变的清除, 使该濒危树种还能结实, 垂而不死, 继续生存。

交配系统的改变对植物适应和濒危的影响也是有待探讨的问题。中国科学院昆明植物研究所研究团队选取报春花属(*Primula*)类群为对象, 借助该类群内单基因突变诱发同型花柱发生的特殊机制, 采用多学科手段, 解析了交配系统由异交向自交转变的遗传学和进化效应(Wang XJ et al, 2021)。结果表明, 在异型花柱类群中伴随着同型花柱的出现和自交的发生, 衍生的自交种表现出明显的自交综合征, 即蛋白编码区内核苷酸遗传多样性及杂合度显著降低, 多态位点上呈现出更高的非同义/同义替代速率, 意味着自交物种在近中性突变位点上受到相对低效的负选择作用, 而高度有害突变比例

下降, 预示选择清除效应在自交物种中更为明显。该研究结果为理解植物交配系统转变在遗传和分子水平上的进化效应提供了有益的资料。

此外, 中国学者在物种保护方面也多有建树, 其中“极小种群野生植物”(wild plant with extremely small populations)概念的提出(Sun et al, 2019)对具体物种保护措施的制定和实施具有重要的指导作用。李德铎等(2021)对中国野生生物种质资源保护进行了评述和展望。Yang J等(2020)对中国极小种群野生植物的研究进行了总结, 回顾了极小种群野生植物研究方面取得的成效, 分析了当前研究所面临的一系列困难和挑战, 对进一步开展珍稀濒危植物的研究和保护具有很好的借鉴作用。

8 栽培植物的起源和驯化

栽培作物是人类对自然界物种长期驯化的结果, 是人类文明和社会赖以存在和发展的重要物质基础。自达尔文首次论述家养动物和栽培植物在人工选择作用下发生显著变异以来, 人们对于人工选择的遗传机制以及在人工选择下生物性状、基因和基因组的变化及其规律仍然所知甚少, 甚至比我们对自然选择机制的了解还欠缺。开展物种驯化和人工选择的研究, 不仅对理解生物进化的规律和机制具有重大理论意义, 同时对培育优质高产的农作物和畜禽优良品种也有重大的实践意义, 是国家和社会的重大需求(Purugganan, 2019; Yu et al, 2021)。近几十年来, 中国学者针对栽培植物尤其是主要作物开展了大量高水平的研究, 针对农艺和经济性状及其控制基因方面也有很多广受关注的研究成果, 在多个研究领域处于国际领先水平(Liang et al, 2021; Chen et al, 2022; Sun et al, 2022a)。本文在此重点介绍针对农作物以外的栽培植物起源和驯化研究方面取得的若干重要进展。

充分利用植物学、进化生物学、基因组学等研究手段, 并结合考古研究获得的证据, 综合探讨栽培植物的起源和驯化历史是未来研究的方向(Purugganan, 2019)。例如, 中国科学院古脊椎和古动物研究所研究团队与国内外学者合作, 根据炭化植物种子、木炭、花粉和动物遗存等考古记录及年代学证据, 将中国境内已知最古老的驯化普通小麦(*Triticum aestivum* ssp. *compactum*)和青稞

(*Hordeum vulgare* var. *nudum*)的年龄定格在5,200年前, 据此推断普通小麦和青稞约在5,500年前到达中亚天山西麓, 经由中亚的早期农牧人群带入阿尔泰地区, 形成了存在于通天洞遗址的普通小麦与青稞农业(Zhou et al, 2020)。进一步分析表明, 这些初步驯化的作物通过草原向东传播, 先后进入黄河流域、河西走廊及青藏高原北部地区。这一推论与中晚全新世全球气候变冷这一事件相一致, 反映了北亚早期草原人群在向周边地区迁徙的过程中如何响应气候的变化。该研究所证实了西亚小麦/大麦农业向东传播的历史以及为草原通道在东西方文明交流中的作用提供了最早期的证据, 增进了人们对跨欧亚大陆文明交流历史的认识。

栽培植物的起源与驯化涉及不同的起源模式和机制, 其中多次起源的实例还比较少, 驯化的机制也比较复杂, 充分利用基因组提供的信息为解决此问题提供了难得的机会。最近, 华南农业大学牵头多个国内外机构, 通过优化基因组组装策略, 成功组装完成了“妃子笑”荔枝(*Litchi chinensis*)的高质量完整基因组, 破译荔枝基因密码, 提出了荔枝“一个起源中心、两个独立驯化事件”假说(Hu et al, 2022)。在完整基因组组装的基础上, 该研究分析了72份荔枝野生资源的重测序数据, 鉴定到3.88 M高质量的SNPs (单核苷酸多态性)位点, 揭示出两次独立的驯化事件: 特早熟品种起源于云南的野生种群; 而晚熟品种则起源于海南的野生种群。推测早熟品种可能发生在广东, 由上述两类品种杂交而成。进一步对开花调控机制的研究发现, 荔枝基因组中缺失了一段特定的、与开花基因相关的DNA片段, 可能是导致荔枝不同花期形成的重要因素。该研究不仅阐明了荔枝的起源和扩散模式, 也为荔枝功能基因组研究提供了重要的参考, 对促进荔枝品种改良和产业高质量发展均具有重要意义。

茶是世界重要的饮料作物, 主要以无性方式进行繁殖。然而, 无性繁殖往往造成遗传多样性丧失, 导致对病原菌侵害的抵御能力下降, 并积累大量的有害突变。因此, 解析无性繁殖作物的基因组信息对于有效清除有害突变、改善作物品质至关重要(Zhang XT et al, 2021)。福建农林大学联合中国农业科学院深圳农业基因组研究所等多家机构, 选取十大名茶之一的“铁观音”(*Camellia sinensis* TGY)为

对象, 利用自主开发的算法成功得到了该品种的单倍体基因组和单倍体分型基因组, 揭示了茶树的群体演化和驯化历史, 阐释了等位特异性表达在长期无性繁殖过程中应对“遗传负荷”的机制, 为茶树育种改良提供了新见解(Zhang XT et al, 2021)。该研究通过对176份种质资源重测序数据分析, 确定了遗传上的3个大组, 这与茶树的形态分类一致; 同时证实了2个广布品种群(*C. var. sinensis*和*C. var. assamica*)为独立起源, 通过平行驯化而产生。研究还发现种间和种内频繁的基因渐渗可能是现代茶树品种具有丰富遗传多样性的重要原因。进一步全基因组表达和基因富集分析, 筛选到1,528对等位基因存在一致的特异性表达, 且这些基因参与核糖体、内吞、转录因子和剪接体通路等多个生物学基本过程中, 与抵御有害突变的机制密切相关。此外, 还鉴定到2个细胞色素P450家族基因受到人工选择, 这2个基因是油菜素内酯的生物合成的关键基因, 与植物的光形态建成有关, 且极有可能为植株矮化、产量提高这一茶产业界的“绿色革命”做出贡献。

苏联著名遗传学家瓦维洛夫(Nikolai I. Vavilov)在100多年前曾提出作物次生起源假说, 认为某些作物可能直接自杂草驯化而成, 并认为栽培黑麦(*Secale cereale* ssp. *cereale*)是由杂草黑麦驯化而来, 而不像其他作物有一个直接的野生祖先。浙江大学与国内外多家机构合作, 对采自世界各地的116份野生和栽培黑麦以及杂草黑麦进行了基因组重测序, 并进行种群遗传结构、动态历史模拟以及选择信号等各种分析, 证实了栽培黑麦由杂草黑麦驯化而来, 极大丰富了作物起源和驯化理论(Sun et al, 2022b)。该研究发现, 从杂草黑麦驯化为栽培黑麦的过程中, 至少有279个基因受到选择, 包括与株高、断穗、产量及抗病相关的基因; 而且鉴定出来自黑麦属其他多年生物种的持续基因流, 这些外源渗入片段中携带有与产量、育性等重要性状相关的基因, 可能对黑麦的驯化产生了不可忽视的影响。该研究证实了栽培黑麦起源的百年假说, 同时挖掘了大量黑麦驯化与遗传改良基因位点, 为黑麦及小麦遗传育种提供了重要基因资源。

特别值得关注的一项突破, 来自中国科学院遗传与发育生物学研究所与国内外多家单位合作, 利用多倍体野生稻通过人工选择优良遗传变异, 达到

从头驯化多倍体植物的目标(Yu et al, 2021)。该研究在成功组装异源四倍体高秆野生稻(*Oryza alta*)高质量完整基因组的基础上, 优化遗传转化体系, 综合运用多种组学和基因编辑技术, 改变了野生稻一系列不符合人类栽培需要的性状, 包括落粒性、芒性、株高、粒长、茎秆粗度和生育期等, 创制了首例全新设计和快速驯化的四倍体水稻, 实现了“从0到1”的突破。该研究突破了一系列限制多倍体野生稻驯化的理论难题和技术瓶颈, 展示了将异源四倍体野生稻从头驯化、培育成未来粮食作物的新策略, 开辟了一条全新的提升粮食产量并增加作物适应性的育种方向。

随着基因组测序技术的不断完善、测序成本的迅速下降以及基因组数据分析能力的大幅提升, 通过测定作物及其野生种的完整基因组并解析其中的遗传信息, 进而开展其遗传、功能和品种改良研究已成为作物研究的热点; 栽培植物起源和驯化的研究也得到了前所未有的重视。中国学者除了在主要粮油作物上开展了大量研究外, 在一些重要的蔬菜水果、观赏园艺、药用植物等类群方面也取得了突出的成绩, 包括甜瓜(Zhao GW et al, 2019)、西瓜(Guo et al, 2019)、冬瓜(Xie et al, 2019)、水果砂梨(*Pyrus pyrifolia*) (Zhang MY et al, 2021)、椰子(*Cocos nucifera*) (Wang SC et al, 2021)、菠萝(*Ananas comosus* var. *bracteatus*) (Chen et al, 2019)、梅花(*Prunus mume*) (Zhang et al, 2018)、澳洲坚果(*Macadamia integrifolia*) (Lin et al, 2022)、菠菜(*Spinacia oleracea*) (Cai et al, 2021)、李(*Prunus salicina*) (Huang et al, 2021)、毒品大麻(Ren et al, 2021)、罂粟(Guo et al, 2018)等。可以期待, 通过对栽培植物的研究, 我们不仅可以更好地理解驯化的机制并为育种实践提供科学指导, 同时也将深化人类对植物生存和适应的认识, 揭示自然选择在生物进化中的关键作用。

9 展望——机遇和挑战

过去5年, 中国学者在植物系统和进化生物学领域取得了长足的进步, 获得了一系列具有国际影响的重要成果, 相关论文发表在包括*Nature*、*Science*和*Cell*等自然科学顶级综合期刊上, 更多论文见诸于该领域的主流杂志上, 标志着中国植物多

样性科学研究的快速进步和日益增长的影响力。这些进展和突破既是未来该领域研究的发展趋势, 也是我们将面临的机遇和挑战。

首先, 全基因组测序信息已经渗透植物系统与进化研究的方方面面, 衍生出系统发生基因组、比较基因组和功能基因组等有效的方法和手段, 一些曾经难于解决的科学问题也找到了破解的可能。截止到2020年底, 已有接近800种植物的基因组被测序, 其中完整基因组达到染色体组装水平的物种达47个(Sun et al, 2022a)。随着测序技术的提升和成本的下降, 更多物种的高质量完整基因组将被发布, 在此基础上的转录组、蛋白质组等组学数据也将进一步提供更多的功能信息。因此, 生物学已经进入了后基因组的组学时代, 我们不仅可以得到大量的基因序列数据, 同时能够获取大量基因组结构和功能方面的信息, 这些都为未来的植物系统和进化研究提供了前所未有的机遇。


其次, 多学科的交叉和合作将有力地推动植物系统和进化领域的研究。如今在生命科学领域, 越来越多的突破来自跨学科之间的合作和协同攻关, 这一趋势已越来越明显地体现在植物系统和进化领域的研究中(Guo et al, 2018; Cheng et al, 2019; Xia et al, 2021; Liu et al, 2022)。在利用来自遗传(基因组)信息的基础上, 通过进一步的功能性研究, 对形态性状作再分析和再认识, 可以在更高水平上理解形态性状的演化及其系统学和进化意义。在利用全基因组信息的同时, 整合遗传(分子)性状和形态性状, 并与化石证据相互印证, 是今后系统与进化生物学发展的大方向。与此同时, 包括化学、遗传学、发育生物学、生态学、古生物学和地球科学等领域学者的参与, 必将突破传统研究的局限, 在更深层次上理解和阐释生物多样性的时空格局及其进化意义。

再者, 当今的科学已经进入大数据时代, 来自植物标本、地质历史、生态环境、遗传发育以及各种组学所提供的数据蕴含着无限的历史和进化信息。与此同时, 计算机技术和生物信息学的快速发展, 为充分利用和整合这些信息提供了强有力的工具, 使我们最终揭示生物多样性的起源、时空格局及其演化成为可能(Mi et al, 2021; Sun et al, 2022a)。另一方面, 对于大数据时代海量信息的处理和正确

解析也给我们提出了新的挑战,尤其是来自各种组学数据的增加速度远远超出了人类利用的速度(Sun et al, 2022a)。我们还面临着如何高效、准确地进行数据的采集和处理,如何建立新的理论体系和方法来解析植物多样性的时空动态及其机制等问题。要克服这些困难,还需来自数学、计算机和信息科学工作者的合作和参与。

最后,值得一提的是,植物系统和进化生物学不仅是一门基础性、理论性的学科,其研究成果对人们认识、保护和合理利用生物多样性资源也至关重要。尤其是对于中国这样一个生物多样性极度丰富的国家,迄今未被发现和描述的物种仍有相当比例;即使是已被发现命名的物种,也有相当比例处于濒危甚至灭绝的边缘。因此,系统和进化生物学研究是揭示物种濒危机制、进而科学地实施物种保护的基础,能为农作物和经济植物的遗传改良提供科学指导;在园林绿化、植物新药开发、病虫害防治和经济植物的进出口贸易等方面均具有重要的实际价值(葛颂, 2017; 李德铎等, 2021)。

ORCID

葛颂  <https://orcid.org/0000-0002-7683-5579>

参考文献

- Amborella Genome Project (2013) The *Amborella* genome and the evolution of flowering plants. *Science*, 342, 1241089.
- Barnosky AD, Matzke N, Tomiya S, Wogan GOU, Swartz B, Quental TB, Marshall C, McGuire JL, Lindsey EL, Maguire KC, Mersey B, Ferrer EA (2011) Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*, 471, 51–57.
- Cai XF, Sun XP, Xu CX, Sun HH, Wang XL, Ge CH, Zhang ZH, Wang QX, Fei ZJ, Jiao C, Wang QH (2021) Genomic analyses provide insights into spinach domestication and the genetic basis of agronomic traits. *Nature Communications*, 12, 7246.
- Cai Z, Zhou L, Ren NN, Xu X, Liu R, Huang L, Zheng XM, Meng QL, Du YS, Wang MX, Geng MF, Chen WL, Jing CY, Zou XH, Guo J, Chen CB, Zeng HZ, Liang YT, Wei XH, Guo YL, Zhou HF, Zhang FM, Ge S (2019) Parallel speciation of wild rice associated with habitat shifts. *Molecular Biology and Evolution*, 36, 875–889.
- Chen LY, VanBuren R, Paris M, Zhou HY, Zhang XT, Wai CM, Yan HS, Chen S, Alonge M, Ramakrishnan S, Liao ZY, Liu J, Lin JS, Yue JJ, Fatima M, Lin ZC, Zhang JS, Huang LX, Wang H, Hwa TY, Kao SM, Choi JY, Sharma A, Song J, Wang LL, Yim WC, Cushman JC, Paull RE, Matsumoto T, Qin Y, Wu QS, Wang JP, Yu QY, Wu J, Zhang SL, Boches P, Tung CW, Wang ML, Coppens d'Eeckenbrugge G, Sanewski GM, Purugganan MD, Schatz MC, Bennetzen JL, Lexer C, Ming R (2019) The bracteatus pineapple genome and domestication of clonally propagated crops. *Nature Genetics*, 51, 1549–1558.
- Chen RZ, Deng YW, Ding YL, Guo JX, Qiu J, Wang B, Wang CS, Xie YY, Zhang ZH, Chen JX, Chen LT, Chu CC, He GC, He ZH, Huang XH, Xing YZ, Yang SH, Xie DX, Liu YG, Li JY (2022) Rice functional genomics: Decades' efforts and roads ahead. *Scientia Sinica Vitae*, 65, 33–92.
- Chen SP, Sun WH, Xiong YF, Jiang YT, Liu XD, Liao XY, Zhang DY, Jiang SZ, Li Y, Liu B, Ma L, Yu X, He L, Liu B, Feng JL, Feng LZ, Wang ZW, Zou SQ, Lan SR, Liu ZJ (2020) The *Phoebe* genome sheds light on the evolution of magnoliids. *Horticulture Research*, 7, 146.
- Chen Y, Ma T, Zhang LS, Kang MH, Zhang ZY, Zheng ZY, Sun PC, Shrestha N, Liu JQ, Yang YZ (2020) Genomic analyses of a “living fossil”: The endangered dove - tree. *Molecular Ecology Resources*, 20, 756–769.
- Cheng F, Wu J, Cai X, Liang JL, Freeling M, Wang XW (2018) Gene retention, fractionation and subgenome differences in polyploid plants. *Nature Plants*, 4, 258–268.
- Cheng J, Wang X, Liu XN, Zhu XX, Li ZH, Chu HY, Wang Q, Lou QQ, Cai BJ, Yang YQ, Lu XY, Peng K, Liu DY, Liu YW, Lu LN, Liu H, Yang T, Ge QJ, Shi CC, Liu GC, Dong ZW, Xu X, Wang W, Jiang HF, Ma YH (2021) Chromosome-level genome of Himalayan yew provides insights into the origin and evolution of the paclitaxel biosynthetic pathway. *Molecular Plant*, 14, 1199–1209.
- Cheng SF, Xian WF, Fu Y, Marin B, Keller J, Wu T, Sun WJ, Li XL, Xu Y, Zhang Y, Wittek S, Reder T, Günther G, Gontcharov A, Wang SB, Li LZ, Liu X, Wang J, Melkonian M (2019) Genomes of subaerial Zygnematophyceae provide insights into land plant evolution. *Cell*, 179, 1057–1067.
- Crane PR, Ge S, Hong DY, Huang HW, Jiao GL, Knapp S, John Kress W, Mooney H, Raven PH, Wen J, Wu WH, Yang HM, Zhu WH, Zhu YX (2017) The Shenzhen Declaration on Plant Sciences—Uniting plant sciences and society to build a green, sustainable Earth. *Journal of Systematics and Evolution*, 55, 415–416.
- Ding WN, Ree RH, Spicer RA, Xing YW (2020) Ancient orogenic and monsoon-driven assembly of the world's richest temperate alpine flora. *Science*, 369, 578–581.
- Dong Y, Liu J, Li PW, Li CQ, Lü TF, Yang X, Wang YZ (2018) Evolution of Darwin's *Peloric* *Gloxinia* (*Sinningia speciosa*) is caused by a null mutation in a pleiotropic TCP gene. *Molecular Biology and Evolution*, 35, 1901–1915.
- Du C, Liu J, Ye W, Liao S, Ge BJ, Liu B, Ma JS (2021) Annual report of new taxa and new names for Chinese plants in 2020. *Biodiversity Science*, 29, 1011–1020. (in Chinese with English abstract) [杜诚, 刘军, 叶文, 廖帅, 葛斌杰, 刘冰, 马金双 (2021) 中国植物新分类群、新名称2020年度报告. *生物多样性*, 29, 1011–1020.]

- Feng C, Wang J, Wu LQ, Kong HH, Yang LH, Feng C, Wang K, Rausher M, Kang M (2020) The genome of a cave plant, *Primulina huaijiensis*, provides insights into adaptation to limestone Karst habitats. *New Phytologist*, 227, 1249–1263.
- Fu Q, Diez JB, Pole MK, García Ávila M, Liu ZJ, Chu H, Hou YM, Yin PF, Zhang GQ, Du KH, Wang X (2018) An unexpected noncarpellate epigynous flower from the Jurassic of China. *eLife*, 7, e38827.
- Fu RR, Zhu YX, Liu Y, Feng Y, Lu RS, Li Y, Li P, Kremer A, Lascoux M, Chen J (2022) Genome-wide analyses of introgression between two sympatric Asian oak species. *Nature Ecology & Evolution*, 6, 924–935.
- Futuyma DJ (2017) *Evolution*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Ge S (2017) What determines species diversity? *Chinese Science Bulletin*, 62, 2033–2041. (in Chinese with English abstract) [葛颂 (2017) 什么决定了物种的多样性? *科学通报*, 62, 2033–2041.]
- Ge S, Huang HW, Zhu WH, Jiao GL, Jiang Y, Jin H, Guo J (2018) Green makes the future: The XIX International Botanical Congress was held in Shenzhen. *Science & Technology Review*, 38(Suppl. 1), 48–64. (in Chinese with English abstract) [葛颂, 黄宏文, 朱伟华, 焦根林, 姜晔, 金红, 郭嘉 (2018) 绿色创造未来——第19届国际植物学大会在深圳隆重举行. *科技导报*, 38(增刊1), 48–64.]
- Gong ZZ, Xiong LM, Shi HZ, Yang SH, Herrera-Estrella LR, Xu GH, Chao DY, Li JR, Wang PY, Qin F, Li J, Ding YL, Shi YT, Wang Y, Yang YQ, Guo Y, Zhu JK (2020) Plant abiotic stress response and nutrient use efficiency. *Scientia Sinica Vitae*, 63, 635–674.
- Guan YL, Liu L, Wang Q, Zhao JJ, Li P, Hu JY, Yang ZF, Running MP, Sun H, Huang JL (2018) Gene refashioning through innovative shifting of reading frames in mosses. *Nature Communications*, 9, 1555.
- Guo L, Winzer T, Yang XF, Li Y, Ning ZM, He ZS, Teodor R, Lu Y, Bowser TA, Graham IA, Ye K (2018) The opium poppy genome and morphinan production. *Science*, 362, 343–347.
- Guo SG, Zhao SJ, Sun HH, Wang X, Wu S, Lin T, Ren Y, Gao L, Deng Y, Zhang J, Lu XQ, Zhang HY, Shang JL, Gong GY, Wen CL, He N, Tian SW, Li MY, Liu JP, Wang YP, Zhu YC, Jarret R, Levi A, Zhang XP, Huang SW, Fei ZJ, Liu WG, Xu Y (2019) Resequencing of 414 cultivated and wild watermelon accessions identifies selection for fruit quality traits. *Nature Genetics*, 51, 1616–1623.
- He CY, Wang L, Yan LX, Li QR, Yong B, Zhu WW (2019) Evolutionary developmental mechanisms underlying the origin and diversification of the fruits. *Scientia Sinica Vitae*, 49, 301–319. (in Chinese with English abstract) [贺超英, 王丽, 严立新, 李巧茹, 雍斌, 朱韦韦 (2019) 果实起源与多样化的进化发育机制. *中国科学: 生命科学*, 49, 301–319.]
- He ZW, Li XN, Yang M, Wang XF, Zhong CR, Duke NC, Wu CI, Shi SH (2019) Speciation with gene flow via cycles of isolation and migration: Insights from multiple mangrove taxa. *National Science Review*, 6, 275–288.
- Hong DY (2021) *Peonies of the World-Part III: Phylogeny and Evolution*. Royal Botanic Garden, Kew.
- Hu GB, Feng JT, Xiang X, Wang JB, Salojärvi J, Liu CM, Wu ZX, Zhang JS, Liang XM, Jiang ZD, Liu W, Ou LX, Li JW, Fan GY, Mai YX, Chen CJ, Zhang XT, Zheng JK, Zhang YQ, Peng HX, Yao LX, Wai CM, Luo XP, Fu JX, Tang HB, Lan TY, Lai B, Sun JH, Wei YZ, Li HL, Chen JZ, Huang XM, Yan Q, Liu X, McHale LK, Rolling W, Guyot R, Sankoff D, Zheng CF, Albert VA, Ming R, Chen HB, Xia R, Li JG (2022) Two divergent haplotypes from a highly heterozygous lychee genome suggest independent domestication events for early and late-maturing cultivars. *Nature Genetics*, 54, 73–83.
- Hu HH, Ye JF, Liu B, Mao LF, Smith S, Barrett R, Soltis P, Soltis D, Chen ZD, Lu LM (2021) Temporal and spatial comparisons of angiosperm diversity between eastern Asia and North America. *National Science Review*, 9, nwab199.
- Hu QJ, Ma YZ, Mandáková T, Shi S, Chen CL, Sun PC, Zhang L, Feng LD, Zheng YD, Feng XQ, Yang WJ, Jiang JB, Li T, Zhou PP, Yu QS, Wan DS, Lysak MA, Xi ZX, Nevo E, Liu JQ (2021) Genome evolution of the psammophyte *Pugionium* for desert adaptation and further speciation. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 118, e2025711118.
- Huang WC, Zhang L, Columbus JT, Hu Y, Zhao YY, Tang L, Guo ZH, Chen WL, McKain M, Bartlett M, Huang CH, Li DZ, Ge S, Ma H (2022) A well-supported nuclear phylogeny of Poaceae and implications for the evolution of C₄ photosynthesis. *Molecular Plant*, 15, 755–777.
- Huang ZY, Shen F, Chen YL, Cao K, Wang LR (2021) Chromosome - scale genome assembly and population genomics provide insights into the adaptation, domestication, and flavonoid metabolism of Chinese plum. *The Plant Journal*, 108, 1174–1192.
- Jiang XY, Song QX, Ye WX, Chen ZJ (2021) Concerted genomic and epigenomic changes accompany stabilization of *Arabidopsis* allopolyploids. *Nature Ecology & Evolution*, 5, 1382–1393.
- Jin WT, Gernandt DS, Wehenkel C, Xia XM, Wei XX, Wang XQ (2021) Phylogenomic and ecological analyses reveal the spatiotemporal evolution of global pines. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 118, e2022302118.
- Kang L, Qian LW, Zheng M, Chen LY, Chen H, Yang L, You L, Yang B, Yan ML, Gu YG, Wang TY, Schiessl SV, An H, Blischak P, Liu XJ, Lu HF, Zhang DW, Rao Y, Jia DH, Zhou DG, Xiao HG, Wang YG, Xiong XH, Mason AS, Chris Pires J, Snowdon RJ, Hua W, Liu ZS (2021) Genomic insights into the origin, domestication and diversification of *Brassica juncea*. *Nature Genetics*, 53, 1392–1402.
- Kang MH, Fu R, Zhang PY, Lou SL, Yang XC, Chen Y, Ma T,

- Zhang Y, Xi ZX, Liu JQ (2021) A chromosome-level *Camptotheca acuminata* genome assembly provides insights into the evolutionary origin of camptothecin biosynthesis. *Nature Communications*, 12, 3531.
- Ledford H (2019) Global plant extinctions mapped. *Nature*, 570, 148–149.
- Li DZ, Cai J, He W, Yang XY (2021) Progress and prospect of wild germplasm conservation. *Bulletin of Chinese Academy of Sciences*, 36, 409–416. (in Chinese with English abstract) [李德铎, 蔡杰, 贺伟, 杨湘云 (2021) 野生生物种质资源保护的进展和未来设想. *中国科学院院刊*, 36, 409–416.]
- Li HT, Yi TS, Gao LM, Ma PF, Zhang T, Yang JB, Gitzendanner MA, Fritsch PW, Cai J, Luo Y, Wang H, van der Bank M, Zhang SD, Wang QF, Wang J, Zhang ZR, Fu CN, Yang J, Hollingsworth PM, Chase MW, Soltis DE, Soltis PS, Li DZ (2019) Origin of angiosperms and the puzzle of the Jurassic gap. *Nature Plants*, 5, 461–470.
- Li LF, Liu B (2019) Recent advances of plant polyploidy and polyploid genome evolution. *Scientia Sinica Vitae*, 49, 327–337. (in Chinese with English abstract) [李霖峰, 刘宝 (2019) 植物多倍化与多倍体基因组进化研究进展. *中国科学: 生命科学*, 49, 327–337.]
- Li LZ, Wang SB, Wang HL, Sahu SK, Marin B, Li HY, Xu Y, Liang HP, Li Z, Cheng SF, Reder T, Çebi Z, Wittek S, Petersen M, Melkonian B, Du HL, Yang HM, Wang J, Wong GKS, Xu X, Liu X, van de Peer Y, Melkonian M, Liu H (2020) The genome of *Prasinoderma* colonial unveils the existence of a third phylum within green plants. *Nature Ecology & Evolution*, 4, 1220–1231.
- Li SF, Valdes PJ, Farnsworth A, Davies-Barnard T, Su T, Lunt DJ, Spicer RA, Liu J, Deng WYD, Huang J, Tang H, Ridgwell A, Chen LL, Zhou ZK (2021) Orographic evolution of northern Tibet shaped vegetation and plant diversity in eastern Asia. *Science Advances*, 7, eabc7741
- Liang YM, Liu HJ, Yan JB, Tian F (2021) Natural variation in crops: Realized understanding, continuing promise. *Annual Review of Plant Biology*, 72, 357–385.
- Liao H, Fu XH, Zhao HQ, Cheng J, Zhang R, Yao X, Duan XS, Shan HY, Kong HZ (2020) The morphology, molecular development and ecological function of pseudonectaries on *Nigella damascena* (Ranunculaceae) petals. *Nature Communications*, 11, 1777.
- Lin JS, Zhang WP, Zhang XT, Ma XK, Zhang SC, Chen S, Wang YB, Jia HF, Liao ZY, Lin J, Zhu MT, Xu XM, Cai MX, Zeng H, Wan JF, Yang WH, Matsumoto T, Hardner C, Nock CJ, Ming R (2022) Signatures of selection in recently domesticated macadamia. *Nature Communications*, 13, 242.
- Liu B, Tan YH, Liu S, Olmstead RG, Min DZ, Chen ZD, Joshee N, Vaidya BN, Chung RCK, Li B (2020) Phylogenetic relationships of *Cyrtandromoea* and *Wightia* revisited: A new tribe in Phrymaceae and a new family in Lamiales. *Journal of Systematics and Evolution*, 58, 1–17.
- Liu HL, Wang XB, Wang GB, Cui P, Wu SG, Ai C, Hu N, Li AL, He B, Shao XJ, Wu ZC, Feng H, Chang YX, Mu DS, Hou J, Dai XG, Yin TM, Ruan J, Cao FL (2021) The nearly complete genome of *Ginkgo biloba* illuminates gymnosperm evolution. *Nature Plants*, 7, 748–756.
- Liu XY, Manchester S (2019) Ecological and biogeographic implications of Asian Cenozoic fossil floras. *Journal of Systematics and Evolution*, 57, 91–93.
- Liu Y, Johnson MG, Cox CJ, Medina R, Devos N, Vanderpoorten A, Hedenäs L, Bell NE, Shevock JR, Aguero B, Quandt D, Wickett NJ, Shaw AJ, Goffinet B (2019) Resolution of the ordinal phylogeny of mosses using targeted exons from organellar and nuclear genomes. *Nature Communications*, 10, 1485.
- Liu Y, Wang SB, Li LZ, Yang T, Dong SS, Wei T, Wu SD, Liu YB, Gong YQ, Feng XY, Ma JC, Chang GX, Huang JL, Yang Y, Wang HL, Liu M, Xu Y, Liang HP, Yu J, Cai YQ, Zhang ZW, Fan YN, Mu WX, Sahu SK, Liu SC, Lang XA, Yang LL, Li N, Habib S, Yang YQ, Lindstrom AJ, Liang P, Goffinet B, Zaman S, Wegrzyn JL, Li DX, Liu J, Cui J, Sonnenschein EC, Wang XB, Ruan J, Xue JY, Shao ZQ, Song C, Fan GY, Li Z, Zhang LS, Liu JQ, Liu ZJ, Jiao YN, Wang XQ, Wu H, Wang ET, Lisby M, Yang HM, Wang J, Liu X, Xu X, Li N, Soltis PS, van de Peer Y, Soltis DE, Gong X, Liu H, Zhang SZ (2022) The *Cycas* genome and the early evolution of seed plants. *Nature Plants*, 8, 389–401.
- López-Pujol J, Zhang FM, Sun HQ, Ying TS, Ge S (2011) Centres of plant endemism in China: Places for survival or for speciation? *Journal of Biogeography*, 38, 1267–1280.
- Lu JJ, Luo MF, Wang L, Li KP, Yu YY, Yang WF, Gong PC, Gao HH, Li QR, Zhao J, Wu LF, Zhang MS, Liu XY, Zhang XM, Zhang X, Kang JY, Yu TY, Li ZM, Jiao YN, Wang HZ, He CY (2021) The *Physalis floridana* genome provides insights into the biochemical and morphological evolution of *Physalis* fruits. *Horticulture Research*, 8, 244.
- Lu LM, Ickert-Bond S, Wen J (2018a) Recent advances in systematics and evolution of the grape family Vitaceae. *Journal of Systematics and Evolution*, 56, 259–261.
- Lu LM, Mao LF, Yang T, Ye JF, Liu B, Li HL, Sun M, Miller JT, Mathews S, Hu HH, Niu YT, Peng DX, Chen YH, Smith SA, Chen M, Xiang KL, Le CT, Dang VC, Lu AM, Soltis PS, Soltis DE, Li JH, Chen ZD (2018b) Evolutionary history of the angiosperm flora of China. *Nature*, 554, 234–238.
- Ma PF, Liu YL, Jin GH, Liu JX, Wu H, He J, Guo ZH, Li DZ (2021) The *Pharus latifolius* genome bridges the gap of early grass evolution. *The Plant Cell*, 33, 846–864.
- Mi XC, Feng G, Hu YB, Zhang J, Chen L, Corlett RT, Hughes AC, Pimm S, Schmid B, Shi SH, Svenning JC, Ma KP (2021) The global significance of biodiversity science in China: An overview. *National Science Review*, 8, nwab032.
- Niu SH, Li J, Bo WH, Yang WF, Zuccolo A, Giacomello S, Chen X, Han FX, Yang JH, Song YT, Nie YM, Zhou B, Wang PY, Zuo Q, Zhang H, Ma JJ, Wang J, Wang LJ, Wu HX (2022) The Chinese pine genome and methylome unveil

- key features of conifer evolution. *Cell*, 185, 204–217.
- Niu XM, Xu YC, Li ZW, Bian YT, Hou XH, Chen JF, Zou YP, Jiang J, Wu Q, Ge S, Balasubramanian S, Guo YL (2019) Transposable elements drive rapid phenotypic variation in *Capsella rubella*. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 116, 6908–6913.
- Purugganan MD (2019) Evolutionary insights into the nature of plant domestication. *Current Biology*, 29, R705–R714.
- Qin HN, Zhao LN (2017) Evaluating the threat status of higher plants in China. *Biodiversity Science*, 25, 689–695. (in Chinese with English abstract) [覃海宁, 赵莉娜 (2017) 中国高等植物濒危状况评估. *生物多样性*, 25, 689–695.]
- Qin LY, Hu YH, Wang JP, Wang XL, Zhao R, Shan HY, Li KP, Xu P, Wu HY, Yan XQ, Liu LM, Yi X, Wanke S, Bowers JE, Leebens-Mack JH, DePamphilis CW, Soltis PS, Soltis DE, Kong HZ, Jiao YN (2021) Insights into angiosperm evolution, floral development and chemical biosynthesis from the *Aristolochia fimbriata* genome. *Nature Plants*, 7, 1239–1253.
- Ren GP, Zhang X, Li Y, Ridout K, Serrano-Serrano ML, Yang YZ, Liu A, Ravikanth G, Nawaz MA, Mumtaz AS, Salamin N, Fumagalli L (2021) Large-scale whole-genome resequencing unravels the domestication history of *Cannabis sativa*. *Science Advances*, 7, eabg2286.
- Shan HY, Cheng J, Zhang R, Yao X, Kong HZ (2019) Developmental mechanisms involved in the diversification of flowers. *Nature Plants*, 5, 917–923.
- Shi C, Wang S, Cai HH, Zhang HR, Long XX, Tihelka E, Song WC, Feng Q, Jiang RX, Cai CY, Lombard N, Li X, Yuan J, Zhu JP, Yang HY, Liu XF, Xiang QP, Zhao ZT, Long CL, Schneider H, Zhang XC, Peng H, Li DZ, Fan Y, Engel MS, Wang YD, Spicer RA (2022) Fire-prone Rhamnaceae with South African affinities in Cretaceous Myanmar amber. *Nature Plants*, 8, 125–135.
- Shi GL, Herrera F, Herendeen PS, Clark EG, Crane PR (2021) Mesozoic cupules and the origin of the angiosperm second integument. *Nature*, 594, 223–226.
- Song Y, Yu WB, Tan YH, Jin JJ, Wang B, Yang JB, Liu B, Corlett RT (2020) Plastid phylogenomics improve phylogenetic resolution in the Lauraceae. *Journal of Systematics and Evolution*, 58, 423–439.
- Su T, Spicer RA, Li SH, Xu H, Huang J, Sherlock S, Huang YJ, Li SF, Wang L, Jia LB, Deng WY, Liu J, Deng CL, Zhang ST, Valdes PJ, Zhou ZK (2019) Uplift, climate and biotic changes at the Eocene-Oligocene transition in south-eastern Tibet. *National Science Review*, 6, 495–504.
- Sun GL, Xu YX, Liu H, Sun T, Zhang JX, Hettenhausen C, Shen GJ, Qi JF, Qin Y, Li J, Wang L, Chang W, Guo ZH, Baldwin IT, Wu JQ (2018) Large-scale gene losses underlie the genome evolution of parasitic plant *Cuscuta australis*. *Nature Communications*, 9, 2683.
- Sun WB, Ma YP, Blackmore S (2019) How a new conservation action concept has accelerated plant conservation in China. *Trends in Plant Science*, 24, 4–6.
- Sun YQ, Shang LG, Zhu QH, Fan LJ, Guo LB (2022a) Twenty years of plant genome sequencing: Achievements and challenges. *Trends in Plant Science*, 27, 391–401.
- Sun YQ, Shen EH, Hu YY, Wu DY, Feng Y, Lao ST, Dong CF, Du TY, Hua W, Ye CY, Zhu JH, Zhu QH, Cai DG, Skuza L, Qiu J, Fan LJ (2022b) Population genomic analysis reveals domestication of cultivated rye from weedy rye. *Molecular Plant*, 15, 552–561.
- Sun YS, Lu ZQ, Zhu XF, Ma H (2020) Genomic basis of homoploid hybrid speciation within chestnut trees. *Nature Communications*, 11, 3375.
- Tong ZY, Huang SQ (2019) The development, misuse and evidence of the concept “coevolution”. *Scientia Sinica Vitae*, 49, 421–435. (in Chinese with English abstract) [童泽宇, 黄双全 (2019) 协同演化概念的发展、使用误区与研究证据. *中国科学: 生命科学*, 49, 421–435.]
- Wan T, Liu ZM, Leitch IJ, Xin HP, Maggs-Kölling G, Gong YB, Li Z, Marais E, Liao YY, Dai C, Liu F, Wu QJ, Song C, Zhou YD, Huang WC, Jiang K, Wang Q, Yang Y, Zhong ZX, Yang M, Yan X, Hu GW, Hou C, Su YJ, Feng SX, Yang J, Yan JJ, Chu JF, Chen F, Ran JH, Wang XQ, van de Peer Y, Leitch AR, Wang QF (2021) The *Welwitschia* genome reveals a unique biology underpinning extreme longevity in deserts. *Nature Communications*, 12, 4247.
- Wan T, Liu ZM, Li LF, Leitch AR, Leitch IJ, Lohaus R, Liu ZJ, Xin HP, Gong YB, Liu Y, Wang WC, Chen LY, Yang Y, Kelly LJ, Yang J, Huang JL, Li Z, Liu P, Zhang L, Liu HM, Wang H, Deng SH, Liu M, Li J, Ma L, Liu Y, Lei Y, Xu W, Wu LQ, Liu F, Ma Q, Yu XR, Jiang Z, Zhang GQ, Li SH, Li RQ, Zhang SZ, Wang QF, van de Peer Y, Zhang JB, Wang XM (2018) A genome for gnetophytes and early evolution of seed plants. *Nature Plants*, 4, 82–89.
- Wang L, Cui JW, Jin B, Zhao JG, Xu HM, Lu ZG, Li WX, Li XX, Li LL, Liang EY, Rao XL, Wang SF, Fu CX, Cao FL, Dixon RA, Lin JX (2020) Multifunctional analyses of vascular cambial cells reveal longevity mechanisms in old *Ginkgo biloba* trees. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 117, 2201–2210.
- Wang L, Liu XY, Li QR, Xu N, He CY (2022) A lineage-specific arginine in POS₁ is required for fruit size control in Physaleae (Solanaceae) via gene co-option. *The Plant Journal*, 111, 183–204.
- Wang SB, Li LZ, Li HY, Sahu SK, Wang HL, Xu Y, Xian WF, Song B, Liang HP, Cheng SF, Chang Y, Song Y, Çebi Z, Wittek S, Reder T, Peterson M, Yang HM, Wang J, Melkonian B, van de Peer Y, Xu X, Wong GKS, Melkonian M, Liu H, Liu X (2020) Genomes of early-diverging streptophyte algae shed light on plant terrestrialization. *Nature Plants*, 6, 95–106.
- Wang SC, Xiao Y, Zhou ZW, Yuan JQ, Guo H, Yang Z, Yang J, Sun PC, Sun LS, Deng Y, Xie WZ, Song JM, Qamar MTU, Xia W, Liu R, Gong SF, Wang Y, Wang FY, Liu XQ,

- Fernie AR, Wang XY, Fan HK, Chen LL, Luo J (2021) High-quality reference genome sequences of two coconut cultivars provide insights into evolution of monocot chromosomes and differentiation of fiber content and plant height. *Genome Biology*, 22, 304.
- Wang XJ, Barrett SCH, Zhong L, Wu ZK, Li DZ, Wang H, Zhou W (2021) The genomic selfing syndrome accompanies the evolutionary breakdown of heterostyly. *Molecular Biology and Evolution*, 38, 168–180.
- Wang YB, Liu BB, Nie ZL, Chen HF, Chen FJ, Figlar RB, Wen J (2020) Major clades and a revised classification of *Magnolia* and Magnoliaceae based on whole plastid genome sequences via genome skimming. *Journal of Systematics and Evolution*, 58, 673–695.
- Wang ZF, Jiang YZ, Bi H, Lu ZQ, Ma YZ, Yang XY, Chen NN, Tian B, Liu BB, Mao XX, Ma T, DiFazio SP, Hu QJ, Abbott RJ, Liu JQ (2021) Hybrid speciation via inheritance of alternate alleles of parental isolating genes. *Molecular Plant*, 14, 208–222.
- Wu SD, Han BC, Jiao YN (2020) Genetic contribution of paleopolyploidy to adaptive evolution in angiosperms. *Molecular Plant*, 13, 59–71.
- Wu WH, Wen J, Zhu YX, Huang HW, Chong K, Li DZ, An LZ, Zhao SW, Ge S (2018) Plant sciences promote green development: A review of hot topics in the XIX International Botanical Congress. *Science & Technology Review*, 38(Suppl. 1), 9–16. (in Chinese with English abstract) [武维华, 文军, 朱玉贤, 黄宏文, 种康, 李德铎, 安黎哲, 赵世伟, 葛颂 (2018) 植物科学助力绿色发展——第19届国际植物学大会热点评述. 科技导报, 38(增刊1), 9–16.]
- Xia JX, Guo ZJ, Yang ZZ, Han HL, Wang SL, Xu HF, Yang X, Yang FS, Wu QJ, Xie W, Zhou XG, Dermauw W, Turlings TCJ, Zhang YJ (2021) Whitefly hijacks a plant detoxification gene that neutralizes plant toxins. *Cell*, 184, 1693–1705.
- Xia XM, Yang MQ, Li CL, Huang SX, Jin WT, Shen TT, Wang F, Li XH, Yoichi W, Zhang LH, Zheng YR, Wang XQ (2022) Spatiotemporal evolution of the global species diversity of *Rhododendron*. *Molecular Biology and Evolution*, 39, msab314.
- Xie DS, Xu YC, Wang JP, Liu WR, Zhou Q, Luo SB, Huang W, He XM, Li Q, Peng QW, Yang XY, Yuan JQ, Yu JG, Wang XY, Lucas WJ, Huang SW, Jiang B, Zhang ZH (2019) The wax gourd genomes offer insights into the genetic diversity and ancestral cucurbit karyotype. *Nature Communications*, 10, 5158.
- Xie G, Li JF, Wang SQ, Yao YF, Sun B, Ferguson DK, Li CS, Deng T, Liu XD, Wang YF (2021) Bridging the knowledge gap on the evolution of the Asian monsoon during 26–16 Ma. *Innovation*, 2, 100110.
- Xiong XY, Gou JB, Liao QG, Li YL, Zhou Q, Bi GQ, Li C, Du R, Wang XT, Sun TS, Guo LJ, Liang HF, Lu PJ, Wu YY, Zhang ZH, Ro DK, Shang Y, Huang SW, Yan JB (2021) The *Taxus* genome provides insights into paclitaxel biosynthesis. *Nature Plants*, 7, 1026–1036.
- Xu CQ, Liu H, Zhou SS, Zhang DX, Zhao W, Wang SH, Chen F, Sun YQ, Nie S, Jia KH, Jiao SQ, Zhang RG, Yun QZ, Guan WB, Wang XW, Gao Q, Bennetzen JL, Maghuly F, Porth I, Van de Peer Y, Wang XR, Ma YP, Mao JF (2019) Genome sequence of *Malania oleifera*, a tree with great value for nervonic acid production. *GigaScience*, 8, giy164.
- Xu X, Meng QL, Geng MF, Ren NN, Zhou L, Du YS, Cai Z, Wang MX, Wang X, Wang XH, Han JD, Jiang S, Jing CY, Liu R, Zheng XM, Yang QW, Zhang FM, Ge S (2020) Divergence in flowering time is a major component contributing to reproductive isolation between two wild rice species (*Oryza rufipogon* and *O. nivara*). *Scientia Sinica Vitae*, 63, 1714–1724.
- Xu YC, Niu XM, Li XX, He WR, Chen JF, Zou YP, Wu Q, Zhang YE, Busch W, Guo YL (2019) Adaptation and phenotypic diversification in *Arabidopsis* through loss-of-function mutations in protein-coding genes. *The Plant Cell*, 31, 1012–1025.
- Yang J, Cai L, Liu DT, Chen G, Gratzfeld J, Sun WB (2020) China's conservation program on Plant Species with Extremely Small Populations (PSESP): Progress and perspectives. *Biological Conservation*, 244, 108535.
- Yang J, Wariss HM, Tao LD, Zhang RG, Yun QZ, Hollingsworth P, Dao ZL, Luo GF, Guo HJ, Ma YP, Sun WB (2019) *De novo* genome assembly of the endangered *Acer yangbiense*, a plant species with extremely small populations endemic to Yunnan Province, China. *GigaScience*, 8, giz085.
- Yang YZ, Ma T, Wang ZF, Lu ZQ, Li Y, Fu CX, Chen XY, Zhao MS, Olson MS, Liu JQ (2018) Genomic effects of population collapse in a critically endangered ironwood tree *Ostrya rehderiana*. *Nature Communications*, 9, 5449.
- Yang YZ, Sun PC, Lv LK, Wang DL, Ru DF, Li Y, Ma T, Zhang L, Shen XX, Meng FB, Jiao BB, Shan LX, Liu M, Wang QF, Qin ZJ, Xi ZX, Wang XY, Davis CC, Liu JQ (2020) Prickly waterlily and rigid hornwort genomes shed light on early angiosperm evolution. *Nature Plants*, 6, 215–222.
- Ye CY, Tang W, Wu DY, Jia L, Qiu J, Chen MH, Mao LF, Lin F, Xu HM, Yu XY, Lu YL, Wang YH, Olsen KM, Timko MP, Fan LJ (2019) Genomic evidence of human selection on Vavilovian mimicry. *Nature Ecology & Evolution*, 3, 1474–1482.
- Yu H, Lin T, Meng XB, Du HL, Zhang JK, Liu GF, Chen MJ, Jing YH, Kou LQ, Li XX, Gao Q, Liang Y, Liu XD, Fan ZL, Liang YT, Cheng ZK, Chen MS, Tian ZX, Li JY (2021) A route to *de novo* domestication of wild allotetraploid rice. *Cell*, 184, 1156–1170.
- Zhang J, Fu XX, Li RQ, Zhao X, Liu Y, Li MH, Zwaenepoel A, Ma H, Goffinet B, Guan YL, Xue JY, Liao YY, Wang

- QF, Wang QH, Wang JY, Zhang GQ, Wang ZW, Jia Y, Wang MZ, Dong SS, Yang JF, Jiao YN, Guo YL, Kong HZ, Lu AM, Yang HM, Zhang SZ, van de Peer Y, Liu ZJ, Chen ZD (2020) The hornwort genome and early land plant evolution. *Nature Plants*, 6, 107–118.
- Zhang LS, Chen F, Zhang XT, Li Z, Zhao YY, Lohaus R, Chang XJ, Dong W, Ho SYW, Liu X, Song AX, Chen JH, Guo WL, Wang ZJ, Zhuang YY, Wang HF, Chen XQ, Hu J, Liu YH, Qin Y, Wang K, Dong SS, Liu Y, Zhang SZ, Yu XX, Wu Q, Wang LS, Yan XQ, Jiao YN, Kong HZ, Zhou XF, Yu CW, Chen YC, Li F, Wang JH, Chen W, Chen XL, Jia QD, Zhang C, Jiang YF, Zhang WB, Liu GH, Fu JY, Chen F, Ma H, van de Peer Y, Tang HB (2020) The water lily genome and the early evolution of flowering plants. *Nature*, 577, 79–84.
- Zhang MY, Xue C, Hu HJ, Li JM, Xue YS, Wang RZ, Fan J, Zou C, Tao ST, Qin MF, Bai B, Li XL, Gu C, Wu S, Chen X, Yang GY, Liu YY, Sun MY, Fei ZJ, Zhang SL, Wu J (2021) Genome-wide association studies provide insights into the genetic determination of fruit traits of pear. *Nature Communications*, 12, 1144.
- Zhang QX, Zhang H, Sun LD, Fan GY, Ye MX, Jiang LB, Liu X, Ma KF, Shi CC, Bao F, Guan R, Han Y, Fu YY, Pan HT, Chen ZZ, Li LW, Wang J, Lv MQ, Zheng TC, Yuan CQ, Zhou YZ, Lee SMY, Yan XL, Xu X, Wu RL, Chen WB, Cheng TR (2018) The genetic architecture of floral traits in the woody plant *Prunus mume*. *Nature Communications*, 9, 1702.
- Zhang R, Fu XH, Zhao CY, Cheng J, Liao H, Wang PP, Yao X, Duan XS, Yuan Y, Xu GX, Kramer EM, Shan HY, Kong HZ (2020) Identification of the key regulatory genes involved in elaborate petal development and specialized character formation in *Nigella damascena* (Ranunculaceae). *The Plant Cell*, 32, 3095–3112.
- Zhang TC, Qiao Q, Novikova PY, Wang Q, Yue JP, Guan YL, Ming SP, Liu TM, De J, Liu YX, Al-Shehbaz IA, Sun H, Van Montagu M, Huang JL, Van de Peer Y, Qiong L (2019) Genome of *Crucihimalaya himalaica*, a close relative of *Arabidopsis*, shows ecological adaptation to high altitude. *Proceedings of the National Academy, USA*, 116, 7137–7146.
- Zhang WP, Cao L, Lin XR, Ding YM, Liang Y, Zhang DY, Pang EL, Renner SS, Bai WN (2022) Dead-end hybridization in walnut trees revealed by large-scale genomic sequence data. *Molecular Biology and Evolution*, 39, msab308.
- Zhang XT, Chen S, Shi LQ, Gong DP, Zhang SC, Zhao Q, Zhan DL, Vasseur L, Wang YB, Yu JX, Liao ZY, Xu XD, Qi R, Wang WL, Ma YR, Wang PJ, Ye NX, Ma DN, Shi Y, Wang HF, Ma XK, Kong XR, Lin J, Wei LF, Ma YY, Li RY, Hu GP, He HF, Zhang L, Ming R, Wang G, Tang HB, You MS (2021) Haplotype-resolved genome assembly provides insights into evolutionary history of the tea plant *Camellia sinensis*. *Nature Genetics*, 53, 1250–1259.
- Zhang XT, Wang G, Zhang SC, Chen S, Wang YB, Wen P, Ma XK, Shi Y, Qi R, Yang Y, Liao ZY, Lin J, Lin JS, Xu XM, Chen XQ, Xu XD, Deng F, Zhao LH, Ming R (2020) Genomes of the banyan tree and pollinator wasp provide insights into fig-wasp coevolution. *Cell*, 183, 875–889.
- Zhao GW, Lian Q, Zhang ZH, Fu QS, He YH, Ma SW, Ruggieri V, Monforte AJ, Wang PY, Julca I, Wang HS, Liu JP, Xu Y, Wang RZ, Ji JB, Xu ZH, Kong WH, Zhong Y, Shang JL, Pereira L, Argyris J, Zhang J, Mayobre C, Pujol M, Oren E, Ou DD, Wang JM, Sun DX, Zhao SJ, Zhu YC, Li N, Katzir N, Gur A, Dogimont C, Schaefer H, Fan W, Bendahmane A, Fei ZJ, Pitrat M, Gabaldón T, Lin T, Garcia-Mas J, Xu YY, Huang SW (2019) A comprehensive genome variation map of melon identifies multiple domestication events and loci influencing agronomic traits. *Nature Genetics*, 51, 1607–1615.
- Zhao YP, Fan GY, Yin PP, Sun S, Li N, Hong XN, Hu G, Zhang H, Zhang FM, Han JD, Hao YJ, Xu QW, Yang XW, Xia WJ, Chen WB, Lin HY, Zhang R, Chen J, Zheng XM, Lee SMY, Lee J, Uehara K, Wang J, Yang HM, Fu CX, Liu X, Xu X, Ge S (2019) Resequencing 545 ginkgo genomes across the world reveals the evolutionary history of the living fossil. *Nature Communications*, 10, 4201.
- Zhou XY, Yu JJ, Spengler RN, Shen H, Zhao KL, Ge JY, Bao YG, Liu JC, Yang QJ, Chen GH, Jia PW, Li XQ (2020) 5,200-year-old cereal grains from the eastern Altai Mountains redates the trans-Eurasian crop exchange. *Nature Plants*, 6, 78–87.
- Zhu SS, Chen J, Zhao J, Comes HP, Li P, Fu CX, Xie X, Lu RS, Xu WQ, Feng Y, Ye WQ, Sakaguchi S, Isagi Y, Li LF, Lascoux M, Qiu YX (2020) Genomic insights on the contribution of balancing selection and local adaptation to the long-term survival of a widespread living fossil tree, *Cercidiphyllum japonicum*. *New Phytologist*, 228, 1674–1689.

(责任编辑: 严岳鸿 责任编辑: 黄祥忠)