

DOI: 10.13376/j.cblls/2014195

文章编号: 1004-0374(2014)12-1432-04

# 国家自然科学基金委重大项目“禾本科植物的适应性辐射及其进化机制”结题综述

葛 颂<sup>1</sup>, 刘 宝<sup>2</sup>, 王宇飞<sup>1</sup>, 郭振华<sup>3</sup>, 冷 静<sup>1</sup>, 杜生明<sup>4</sup>, 温明章<sup>4\*</sup>

(1 中国科学院植物研究所, 北京100093; 2 东北师范大学, 长春 130024; 3 中国科学院昆明植物研究所, 昆明 650201; 4 国家自然科学基金委员会生命科学部, 北京 100085)

**摘 要:** 国家自然科学基金委重大项目“禾本科植物的适应性辐射及其进化机制”利用比较形态学、分子系统学、进化发育生物学、古生物学等多方面证据, 通过多学科交叉的方法探讨了禾本科植物中出现的适应性辐射现象及其机制, 在禾本科的系统发育关系以及适应性辐射的基本式样、生物和非生物环境因素在物种适应和分化以及物种快速形成中的作用、基因组大小及其结构变异以及突变、重复和调控模式变化对适应性辐射过程中关键性状(功能)的影响等方面取得了重要进展, 在人才培养、国际合作和实验体系建立等方面极具特点。该项目的顺利完成为更好地阐明植物多样性形成的原因与机理奠定了良好的基础。

**关键词:** 禾本科; 适应性辐射; 进化机制; 重大项目; 结题

中图分类号: Q949.71+4.2 文献标志码: A

## Review of the major project “Adaptive Radiation of Poaceae and Its Evolutionary Consequences” supported by NSFC

GE Song<sup>1</sup>, LIU Bao<sup>2</sup>, WANG Yu-Fei<sup>1</sup>, GUO Zhen-Hua<sup>3</sup>, LENG Jing<sup>1</sup>, DU Sheng-Ming<sup>4</sup>, WEN Ming-Zhang<sup>4\*</sup>

(1 Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; 2 Northeast Normal University, Changchun 130024, China; 3 Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650201, China; 4 Department of Life Science, National Natural Science Foundation of China, Beijing 100085, China)

**Abstract:** The project “Adaptive Radiation of Poaceae and Its Evolutionary Consequences” investigated the pattern and mechanism of the adaptive radiations in the family Poaceae using multiple approaches including comparative morphology, molecular phylogeny, Evo-Devo and paleobotany. The major findings include: (1) reconstruction of the phylogenetic relationships of some controversy lineages within the grass family with sufficient resolution and detection of major radiations happened in the evolutionary history of grasses; (2) elucidation of the roles of biotic and abiotic factors in species adaption and divergence as well as rapid speciation; (3) detection of the impact of genome size variation, gene structure variation, gene duplication, and regulatory changes on the modifications of key characters (functions) during adaptive radiation. Meanwhile, many students have been trained, the technical platforms and analytical facilities have been improved significantly, and the collaborations between Chinese scientists and their counterparts from foreign countries have been strengthened. The completion of this project provides an important basis for further studies on plant adaptive radiation and the plant biodiversity as a whole.

**Key words:** Poaceae; adaptive radiation; evolutionary consequences; major project; completion

### 1 立项与实施

适应性辐射是生命进化过程中最常见的一种生命“爆发”, 其过程和机制是自达尔文以来科学家

们一直在探索的重要进化命题。2009年, 国家自然

收稿日期: 2014-11-22

\*通信作者: E-mail: wenmz@nsfc.gov.cn

科学基金委员会针对该科学问题设立重大项目, 集中探讨与人类关系非常密切的禾本科植物中典型类群的适应性辐射过程、方式和进化的内在机制。项目利用比较形态学、分子系统学、进化发育生物学、比较和功能基因组学以及古生物学等方面的证据, 开展了以下研究: (1) 探讨禾本科适应性辐射的历史过程及其与环境与气候事件之间的关系; (2) 研究与禾本科适应性辐射相关的基因家族的起源和适应性进化; (3) 揭示适应性辐射过程中物种的基因组动态及其适应机制; (4) 阐明中国横断山地区温带木本竹子的适应性起源及其与环境变迁的关系。该项目由中国科学院植物研究所主持, 东北师范大学和中国科学院昆明植物研究所参加。

项目利用多学科交叉的手段, 分析了各种生物和非生物环境因素在物种适应和分化以及快速物种形成中的作用, 探讨了基因组大小及其结构变异以及突变、重复和调控模式变化对适应性辐射过程中关键性状(功能)的影响, 为进一步从形态、基因和基因组水平揭示植物适应性辐射的规律和机制提供了重要的基础和有益的资料。

## 2 研究进展和成果

项目在寻找和发掘新生代以来地层中保存的禾本科化石证据、关键时间段上古气候和古环境变化对禾本科适应性辐射的影响、若干与适应逆境相关基因家族的起源、功能分化以及禾本科花器官特化和多样化的进化机制和适应意义等方面开展了大量卓有成效的工作, 尤其是在禾本科以及科内典型的适应性辐射类群(竹亚科和稻亚科等)研究方面取得了一系列重要成果。

### 2.1 完善了禾本科的系统发育关系, 揭示了禾本科内适应性辐射的基本式样

尽管禾本科因包含大量重要农作物物种(如水稻、小麦、玉米、高粱、竹子等)而成为植物界研究的最多的类群之一, 但该科的起源和进化历史仍存在许多待解的难题, 包括科内主要谱系的起源时间和一些亚科的进化关系等。本项目利用二代测序技术, 在获取大量分子信息的基础上, 结合化石证据, 对禾本科主要谱系的系统发育关系以及起源和分化时间进行了深入探讨, 解决或完善了一些长期存在争议的类群的系统发育关系。研究发现, 类群辐射现象广泛存在, 贯穿于禾本科进化的各个不同阶段。初步估计在禾本科不同进化历史阶段, 出现了至少 50 次的类群辐射进化现象, 早到四千多万

年前的 BEP 分化, 近到几十万年内稻属以及温带木本竹子的快速物种分化, 说明物种辐射分化现象远比想象的要更普遍和广泛, 这也是导致迄今许多类群系统发育关系难以确定的重要原因。

### 2.2 发掘出一批不同时代地层中保存的重要禾本科化石, 结合地质气候背景的分析揭示了类群辐射的外部因素

中国是禾本科化石发掘极为薄弱的地区, 项目组寻找和发掘出一批不同地质时期的禾本科化石证据(大化石、孢粉、植硅体等), 对化石进行了精确鉴定并开展了系统定位研究, 丰富了中国的化石研究材料。例如, 在黑龙江嘉荫古新世乌云组采集到有角质层结构保存的平行脉叶片、具芒尖的种子、穗等疑似禾本科植物化石; 在浙江嵊州发现了早上新世(4.03 Ma BP) 确凿无疑的竹亚科竹叶化石, 并准确定位到刚竹属(*Phyllostachys*), 为竹亚科的起源和系统发育研究提供了确凿的化石证据。与此同时, 通过与现存类群材料的对比研究, 首次建立了判定禾本科类群的植硅体、孢粉和叶表皮综合鉴定体系, 使禾本科化石类群的鉴定精度大大提高, 为后续研究提供了重要的技术保证。项目探讨了古气候和古环境转换对禾本科/禾草草原发生、发展的影响。根据分子系统发育研究, 结合古气候和古地质证据对其中几个关键辐射事件(如温带竹子、稻属两次快速辐射等)发生的时间和地质气候背景进行了深入研究, 发现稻属两次明显的物种辐射分化均与当时的大气温度变化以及气候干旱相关; 而温带木本竹子的快速扩张则与喜马拉雅山的隆升有关。这些研究证明, 辐射性分化与环境气候的变化是密不可分的。

### 2.3 在基因组和基因家族层面上探讨了适应性辐射发生的可能内在机制

以禾本科中发生快速物种分化的代表性类群——稻属为实验体系, 结合相应的人工合成材料, 利用多学科理论和方法, 在基因组结构和功能层面上研究了植物适应性辐射的分子机制, 重点探讨贯穿植物进化历程的重要事件(杂交、多倍化、转座子活性、表观遗传变异)与适应性辐射必需的适应性变异、关键性状创新和生殖隔离之间的相关或因果关系。研究表明, 适应性辐射过程中往往伴随着多倍化现象, 杂交和多倍化对人工合成杂种等位基因表达的分化产生了重要影响。研究发现, 物种间基因的渐渗会引起基因组稳定性的变化(序列变异、转座子活跃)和基因表达的变化, 从而加速物种变

异和性状创新,提高物种对新环境的适应性并促进了新物种的快速形成;同时,环境胁迫能够诱导水稻产生可遗传的表观遗传变异,为物种迅速适应新环境并快速形成新的物种提供分子基础。此外,项目揭示了一些关键基因家族(如 Gst、GA 和 ASR 等)在基因数目和功能上的变化及其可能的适应意义,证明基因突变、重复和调控模式变化等对物种分化和适应发挥了关键作用;同时,外显子/内含子结构变异在重复基因进化中十分重要,说明基因调控在物种适应和分化中具有重要作用。值得一提的是,项目发现在决定水稻开花的 DTH2 基因位点上存在一个特有等位基因受到人工选择,其在长日照条件下抽穗早的特点使栽培稻能更好地适应亚洲北部的长日照条件,从而使得水稻品种的栽培地区向北大大幅度扩展。这一发现证明,微效数量性状基因位点上的一个等位变异就能改变物种的适应性,促进物种的适应性辐射,具有重要的进化意义。

项目组迄今在 SCI 收录刊物上发表论文 54 篇,其中多篇论文发表在 *Nature Biotechnology* (2 篇)、*PNAS* (2 篇)、*Nature Communication* (2 篇)、*Plant Cell*、*Molecular Biology and Evolution*、*Global Change Biology*、*Molecular Ecology* 和 *Evolution* 等国际权威刊物上。

### 3 项目特色

为了保证项目的顺利完成,项目组在加强各课题组之间的合作与交流的同时,也积极支持和鼓励与国际上高水平实验室的交流,着力培养年轻人才,并在实验材料和实验体系的建立方面取得了很大进展。

#### 3.1 重视国际合作,加强学术交流

禾本科类群不仅是理论研究的模式类群,而且还具有重要的经济价值,因此一直是国际上研究的热点。为了加强国际学术交流,加深与其他国家在禾本科类群研究上的合作,项目组分别与佛罗里达大学 Soltis 教授、美国康乃尔大学 Doyle 教授、奥地利维也纳大学 Ferguson 教授、乌克兰科学院地质研究所 Syabryaj 教授、印度萨尼古植物研究所 Sahni 教授等国际同行专家开展了深入的合作与交流,并在国际重要期刊上共同发表研究论文 10 篇,为项目的顺利完成提供了保障。此外,项目执行期间还组织了三次大型学术会议。项目组成员有 30 多人应邀在国际会议上作报告。

项目组还邀请了多位当今国际分子进化、进化

发育生物学和进化生物学研究领域的顶尖科学家来访交流,包括美国宾州州立大学 Masatoshi Nei 教授、亚利桑那大学 Rod Wing 教授、德国马普学会发育生物学研究所 Weigel 教授等。他们分别作了精彩的学术报告,并针对项目相关的科学问题与项目组成员进行了广泛的讨论和交流,极大地推动了研究的开展。

#### 3.2 重视年轻人才的培养

在项目实施过程中,一批年轻学者得到了锻炼和成长。项目承担人中科院植物研究所孔宏智研究员和曾庆银研究员在禾本科基因家族的分子进化和逆境适应性机制方面取得了突出成绩,分别于 2011 年和 2014 年获得国家杰出青年科学基金。

此外,项目组还十分重视研究生的培养,积极创造自由而开放的学术交流环境,支持研究生参加各类学术会议,并选派优秀研究生到国外实验室交流合作。项目执行期间,共培养了 42 位博士和 20 位硕士,有的研究生表现非常突出。例如,中科院植物所徐桂霞博士在读期间和毕业留所后均是本项目的主要承担人员,其博士论文获得中科院优秀博士学位论文奖,相关工作发表在 *PNAS* 上,并于 2014 年获得国家基金委优秀青年基金资助。还有 10 多位研究生获得中科院院长优秀奖等各类奖励,一批研究生通过参加本项目得到系统而扎实的专业训练,毕业后进入欧美著名院校从事博士后研究或就职于国内优秀的研究所或大学,成为该领域教学和科研的生力军。

#### 3.3 重视实验材料的创制和实验体系的建立

项目实施过程中,开展了大量实验材料的收集、培育和体系创制,获得一批来自中国不同地区、不同地层的禾本科化石材料,并初步建成了禾本科化石鉴定的实验体系;采集了来自 8 个国家的 3 000 多份野生稻天然群体材料,并对其中的核心种质进行了大田表型鉴定;从温带竹子的主要分布国家收集了大量实验材料,完成了各主要谱系代表性物种的鉴定;通过水稻籼粳亚种多代自交繁殖,已获得含正反交方向 S5 代染色体数目基本稳定且具有不同表型和/或适应性的四倍体、六倍体野生稻材料 5 000 余份;完善了开展比较和功能基因组学研究的技术平台,建立了适合于特殊实验对象(野生类群)的操作模式和一系列实验技术体系,包括文库构建、转基因、酵母双杂交系统和大规模蛋白质功能鉴定等实验分析体系。

以上工作为从形态、基因和基因组水平揭示植

物适应性辐射的规律和机制奠定了实验材料和技术平台基础, 将会有力地促进后续植物适应性辐射及其机制的深入研究。

#### 4 展望

生命进化的最重要特征之一就是适应性辐射, 本项目以禾本科这一在表型上高度多样、生态适应性广、研究背景好, 且有充分遗传和基因组资源的类群为研究体系, 取得了重要的结果和进展。由于适应性辐射现象贯穿于整个植物进化过程, 要更全面准确地阐释适应性辐射的机制, 仍需要把握基因组时代所带来的机遇, 在更多的类群中开展基因组、功能、形态和生态等诸多层面上的深入研究, 最终阐明植物多样性形成的原因及其与生态环境相互适应的内在机理。相信, 该领域的深入研究不仅有助于更全面认识生物进化的过程和机制, 也将为植物资源的保护和合理开发奠定理论基础, 并使人们探索植物遗传改良和育种的新途径成为可能。

#### 代表性论文目录

- [1] Ai B, Wang ZS, Ge S. Genome size is not correlated with effective population size in the *Oryza* species. *Evolution*, 2012, 66(10): 3302-10
- [2] Dong Y, Yang X, Liu J, et al. Pod shattering resistance associated with domestication is mediated by a NAC gene in soybean. *Nat Commun*, 2014, 5: 352
- [3] Li YL, Kvaček Z, Ferguson DK, et al. The fossil record of *Berberis* (Berberidaceae) from the Palaeocene of NE China and interpretations of the evolution and phylogeography of the genus. *Rev Palaeobot Palynol*, 2010, 160(1-2): 10-31
- [4] Prasad V, Stromberg CA, Leache AD, et al. Late Cretaceous origin of the rice tribe provides evidence for early diversification in Poaceae. *Nat Commun*, 2011, 2: 480
- [5] Qi B, Huang W, Zhu B, et al. Global transgenerational gene expression dynamics in two newly synthesized allohexaploid wheat (*Triticum aestivum*) lines. *BMC Biol*, 2012, 10: 3
- [6] Qin F, Ferguson DK, Zetter R, et al. Late Pliocene vegetation and climate of Zhangcun region, Shanxi, North China. *Global Change Biol*, 2011, 17: 1850-70
- [7] Wang Q, Ferguson DK, Feng GP, et al. Climatic change during the Palaeocene to Eocene based on fossil plants from Fushun, China. *Palaeogeography, Palaeoclimatol, Palaeoecol*, 2010, 295: 323-31
- [8] Wang Q, Spicer RA, Yang J, et al. The Eocene climate of China, the early elevation of the Tibetan Plateau and the onset of the Asian Monsoon. *Global Chang Biol*, 2013, 19: 3709-28
- [9] Wang W, Ortiz Rdel C, Jacques FM, et al. Menispermaceae and the diversification of tropical rainforests near the Cretaceous-Paleogene boundary. *New Phytol*, 2012, 195(2): 470-8
- [10] Wang X, Wu R, Lin X, et al. Tissue culture-induced genetic and epigenetic alterations in rice pure-lines, F1 hybrids and polyploids. *BMC Plant Biol*, 2013, 13: 77
- [11] Wang XQ, Zhao L, Eaton DA, et al. Identification of SNP markers for inferring phylogeny in temperate bamboos (Poaceae: Bambusoideae) using RAD sequencing. *Mol Ecol Resour*, 2013, 13(5): 938-45
- [12] Wu WX, Zheng XM, Lu GW, et al. Association of functional nucleotide polymorphisms at DTH2 with the northward expansion of rice cultivation in Asia. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, 110(8): 2775-80
- [13] Wu ZQ, Ge S. The phylogeny of the BEP clade in grasses revisited: evidence from the whole-genome sequences of chloroplasts. *Mol Phylogenet Evol*, 2012, 62(1): 573-8
- [14] Xu G, Guo C, Shan H, et al. Divergence of duplicate genes in exon-intron structure. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109(4): 1187-92
- [15] Xu X, Liu X, Ge S, et al. Resequencing 50 accessions of cultivated and wild rice yields markers for identifying agronomically important genes. *Nat Biotechnol*, 2012, 30(1): 105-11
- [16] Yang X, Pang HB, Liu BL, et al. Evolution of double positive autoregulatory feedback loops in CYCLOIDEA2 clade genes is associated with the origin of floral zygomorphy. *Plant Cell*, 2012, 24(5): 1834-47
- [17] Yang X, Yu Y, Jiang L, et al. Changes in DNA methylation and transgenerational mobilization of a transposable element (mPing) by the topoisomerase II inhibitor, etoposide, in rice. *BMC Plant Biol*, 2012, 12: 48
- [18] Zheng XM, Ge S. Ecological divergence in the presence of gene flow in two closely related *Oryza* species (*Oryza rufipogon* and *O. nivara*). *Mol Ecol*, 2010, 19(12): 2439-54
- [19] Zhong S, Fei Z, Chen YR, et al. Single-base resolution methylomes of tomato fruit development reveal epigenome modifications associated with ripening. *Nat Biotechnol*, 2013, 31(2): 154-9
- [20] Zou XH, Yang Z, Doyle JJ, et al. Multilocus estimation of divergence times and ancestral effective population sizes of *Oryza* species and implications for the rapid diversification of the genus. *New Phytol*, 2013, 198(4): 1155-64