

DOI: 10.13376/j.cbbls/2014021

文章编号: 1004-0374(2014)02-0138-06

植物物种形成的模式与机制

杨宇晨¹, 李建芳¹, 郭无瑕¹, 钟才荣², 周仁超¹, 施苏华^{1*}

(1 中山大学生命科学学院有害生物控制与资源利用国家重点实验室,
广州 510275; 2 海南东寨港国家级自然保护区管理局, 海口 571129)

摘要: 物种形成是指由已有的物种通过各种进化机制进化出新物种的过程。持续不断的物种形成产生了地球上灿烂的生物物种多样性。然而, 研究人员对物种形成的模式与机制的了解却非常有限。一直以来, 谱系分裂被认为是最重要的物种形成模式, 但在植物中, 谱系融合, 即通过杂交形成新物种的过程, 也是一个非常重要的物种形成模式。经过几十年的研究才逐渐认识到, 生殖隔离是差异适应和遗传漂变的副产品, 而不是物种形成的前提。相比合子形成后隔离, 合子形成前的隔离在物种形成过程中更早地发挥作用。合子形成前的隔离, 尤其是生态地理的隔离是植物中最重要的隔离机制。一些基于 QTLs 分析的研究发现, 基因组中的少数主效位点在物种形成中起了关键作用, 并且这些位点往往受到自然选择的作用。适应性辐射往往发生在隆起的山脉和新形成的岛屿上, 很可能与这些地方能够提供很多可利用的生态位有关。最新的物种形成理论认为, 基因是物种形成的基本单位, 不同的物种可以在非控制物种差异适应性状的位点上存在基因流。这一观点为植物物种形成的研究提供了新的思路。随着植物物种形成研究的深入, 越来越多植物物种形成基因被分离, 包括花色素苷合成通路和 S- 基因座上的一些关键基因, 揭示了植物物种形成的分子机制。前期的研究主要集中在模式植物和农作物上, 许多生态上非常有趣的非模式植物还未得到广泛的研究。在未来的研究中, 还需要更多来自非模式植物的例子以全面理解植物物种形成的多样化机制。

关键词: 物种形成; 植物; 物种形成基因; 分子机制

中图分类号: Q948.1 **文献标志码:** A

The modes and mechanisms of plant speciation

YANG Yu-Chen¹, LI Jian-Fang¹, GUO Wu-Xia¹, ZHONG Cai-Rong², ZHOU Ren-Chao¹, SHI Su-Hua^{1*}

(1 State Key Laboratory of Biocontrol and Guangdong Key Laboratory of Plant Resources,
School of Life Sciences, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275, China;

2 Hainan Dongzhai Harbour National Natural Reserve Administration, Haikou 571129, China)

Abstract: Speciation is the process of the formation of new species through various evolutionary mechanisms. Repeated speciation processes result in the numerous species on Earth. However, our understanding on the modes and mechanisms of speciation process is still very limited to date. It is generally accepted that lineage split is the most important speciation mode. However, lineage fusion, i.e. speciation through hybridization, also plays a very important role, especially in plants. Researches in the past several decades make it clear that reproductive isolation is just a by-product of genetic drift and differential adaptation rather than the prerequisite for speciation. Compared with postzygotic barriers, prezygotic barriers, especially ecogeographical isolation, is viewed as the earlier-acting reproductive barriers and contribute more to reproductive isolation. Studies based on QTLs have shown that a very few loci with major effect in the genome are critical in the speciation process, and these loci usually undergo natural selection. Adaptive radiation can be frequently seen on some uplifted mountains and oceanic islands, which could be attributable to the available ecological niches provided by these places. The latest theory considered genes or

收稿日期: 2013-12-04

基金项目: 国家自然科学基金项目(41130208, 31170213, 91231106)

*通信作者: E-mail: lssssh@mail.sysu.edu.cn; Tel: 020-84113677

gene complexes as the units of speciation. Genomic regions would remain shared and undifferentiated except the loci underlying differential adaptation between different species. The theory provides new insights into the plant speciation process. In the past two decades, quite a few speciation genes have been cloned in plants. These genes, including those in the anthocyanin biosynthesis pathway and *S*-locus, provide clue to the mechanisms of plant speciation. However, previous studies were mainly focused on the model plants and crops rather than non-model plants of ecological interest. In future, examples from ecologically interesting non-model plants should be studied for comprehensive understanding of the speciation mechanisms.

Key words: speciation; plants; speciation genes; molecular mechanisms

生物多样性产生的机制一直是生物学中最基础也是最重要的一个问题, 虽然基于不同的层面会有不同的答案, 但从根本上来说, 物种形成是生物多样性产生的基本机制。那么什么是物种, 物种形成的过程又是怎样的, 这也是生物学界长久以来一直争论的问题。从林奈时代开始, 物种的概念这一问题已经争论了近 300 年, 到今天尚无一个普适性的物种概念可以应用到所有的生物类群中。迄今为止, 进化生物学家已经提出了几十个物种的概念, 也提出了不少物种形成的理论, 以及检测物种形成模式的方法^[1-3]。本文对植物物种的概念、植物物种形成的模式、植物物种形成的机制以及植物物种形成基因等 4 个方面的内容进行综述。

1 物种的概念及其在植物中的应用

在中国古书以及西方博物学家的著作中均有关于物种分类的描述, 但这些分类更多的是基于生物之间相似程度的差别, 对于物种的概念和物种形成的机制并没有一个明确的认识。1859 年, 达尔文^[4]认为, “关于(物种)分类的规则、依据和难点, 都可以根据‘自然体系基于谱系演变’的见解加以解释”。“谱系”这个概念使得人们对于物种的概念以及物种形成的过程有了较深入的了解。

随着群体遗传学以及现代综合进化论理论的建立及发展, 生物学家对“物种”的定义也在发生着变化。1963 年, Mayr^[5]提出了“生物学物种概念”(biological species concept, BSC)。他认为, 就有性生殖的生物而言, 物种是“一个具有或是潜在具有相互交配能力的自然类群, 而这个类群与其他类群之间存在着生殖隔离”。这一概念在植物和动物物种判别中广泛应用。这个定义最有用的特征是它能够诊断性地区分物种间和物种内的变异。如果两个种群之间不能交配或能交配而不能形成有活力和可育的后代, 则它们代表两个不同的物种。这个物种概念无法应用到无性繁殖的生物中。另外, 在植物

中, 不同物种之间的杂交事件时有发生, 既然两个物种之间存在着基因交流, 那么这两个物种按照生物学物种概念就不会划分为不同的物种。

针对这个问题, 有人认为在植物中不存在所谓的“物种”, 种群才是植物最基本的生殖单元^[6]。2006 年, Rieseberg 等^[7]对植物的 200 多个属形态测定的研究反驳了上面的说法, 认为大部分植物之间存在着明显的生殖隔离。虽然一些植物物种之间存在着不完全的生殖隔离, 但这些有限的基因流也仅发生在不同类群的个别物种中, 而大部分植物物种之间还是具有完全的生殖隔离。

最新的物种形成的基因观则认为, 物种是适应于不同环境的产物, 生殖隔离是物种形成的副产品, 即使是两个不同的物种, 它们之间仍然可以有基因流的存在^[3]。

2 植物物种的形成模式

通常提到的物种形成是指谱系分裂 (lineage split), 即由一个物种分化形成两个物种的过程, 其实在生物中, 尤其是植物中还有另一种很重要的物种形成方式——谱系融合 (lineage fusion), 即由已经分化的物种或群体通过杂交的方式重新融合而形成新的物种。

2.1 谱系分裂

物种形成的生物地理学模式主要有 3 种。第一种为异域式物种形成模式 (allopatric speciation), 即认为物种形成完全是地理隔绝的结果, 分离的群体间在物种形成过程中完全没有基因流。第二种为邻域式物种形成模式 (parapatric speciation)。该模式认为物种形成发生在相邻的地理区域内, 而这些群体在物种形成过程中存在基因流, 但是基因流会受到地理因素的限制。第三种为同域式物种形成模式 (sympatric speciation), 是一个物种在同一个地方分化为两个物种的过程, 在此过程中, 基因流不受到地理隔离的限制。异域式物种形成可以因遗传漂变

或自然选择的作用完成,而邻域式和同域式物种形成必须依赖自然选择的力量。这3种物种形成模式在自然界物种形成的过程中究竟谁占主导仍旧是进化生物学中广泛争议的问题。最初异域物种形成模式一直占据着主导地位^[5],现在越来越多的研究发现,邻域式和同域式物种形成模式在自然界完全可以发生并且有可能占有较大的比例。

2.2 谱系融合——杂种物种形成

虽然关于物种形成的大部分研究都集中于谱系分裂,但事实上,很大一部分物种形成事件归因于谱系融合。Mallet^[8]研究表明,至少有25%的植物种类和10%的动物种类在其进化过程中经历了与其他物种杂交的过程。

自然杂交是指在自然条件下具有不同可遗传性状的两个种群个体间的成功交配^[9]。自然杂交是物种形成的一种重要的方式,尤其是植物。杂种物种形成有两种主要形式:异源多倍体杂种物种形成^[10-11]和同倍体杂种物种形成^[12-13]。其中,异源多倍体杂种物种形成占主导地位^[14],许多重要的农作物,如小麦、棉花、烟草、大豆、玉米等均为异源多倍体,野生植物类群中则更多。Otto和Whitton^[15]研究分析有花植物中2%~4%以及蕨类中7%的物种形成事件是通过多倍化形成(通常是异源多倍体)。异源多倍体物种形成主要有3种途径,即体细胞染色体加倍、未减数配子的融合以及多精受精。其中体细胞染色体加倍是指二倍体杂交个体自交形成四倍体个体的过程,报春花属的丘园报春(*Primula kewensis*)就是同属轮生报春(*P. verticillata*)和繁花报春(*P. floribunda*)的子一代杂交植株通过体细胞染色体加倍所形成的异源四倍体;未减数配子的融合可能是由于第一次减数分裂时染色体没有减数,也可能是由于第二次减数分裂时只有核分裂而没有胞质分裂;多精受精则是受精时两个或两个以上的精子同时进入卵细胞中,由此发育为多倍体,目前仅在兰科植物中发现,较为罕见^[17]。此外,减数配子和没有减数的配子融合可形成三倍体,虽然三倍体多是不育的但其可能在物种多倍化过程中起中介作用以提高效率,因此,此种途径多用于人工培育多倍体作物。相对于异源多倍体杂种物种形成模式,同倍体杂种物种形成的例子较为稀少,如向日葵属、鸢尾属和芍药属等^[13,18-19]。异源多倍体杂交物种一旦出现就会与亲本种产生生殖隔离,而同倍体杂交物种则不能立即与亲本种产生生殖隔离^[20]。同时,异源多倍体杂交物种由于包含了完整的两个亲本种

的基因组成成分可以保留基因组的完整性,而同倍体杂交物种则没有这种机制^[21]。因此,同倍体杂种物种形成要求的条件比较严苛,杂种物种通常在新奇或极端的生境中建立。

3 植物物种形成的机制

物种形成过程最重要的特征就是在之前可以相互交配的群体之间进化出阻止遗传交换的隔离机制。然而,近几十年的研究逐渐认识到,生殖隔离并不是物种形成的直接原因,只是差异适应与遗传漂变的一个副产物^[21]。对于大多数植物来说,生殖隔离的机制包括授粉前隔离、授粉后合子形成前隔离和合子形成后隔离。授粉前隔离机制,如生态地理上的隔离、开花时间上的隔离、生理结构差异导致的隔离和授粉者不同导致的隔离等,限制了花粉从一个物种的个体转移到其他物种的柱头;授粉后合子形成前隔离是指同种花粉优势以及配子不亲和。同种花粉优势是指同种花粉比非同种花粉在受精过程中更有优势,更容易形成合子。而配子不亲和是指非同种花粉由于存在不亲和的机制无法完成受精作用;合子形成后隔离是在合子形成后才起作用,主要是杂种无法存活、不育或繁殖力下降。在这3种隔离机制中,合子形成前的隔离在物种形成过程中更早地发挥作用,而合子形成前的隔离,尤其是生态地理的隔离也是植物物种间最重要的隔离机制。这可能是因为合子形成后隔离只是生物内在的遗传环境或所处的外在生态环境改变的副产物。

对大部分植物来说,物种之间依靠多种隔离机制共同起作用,一些基于QTLs(major quantitative trait loci)分析的研究发现,基因组中少数的主效位点在物种形成中起了关键作用,并且这些位点往往受到自然选择的作用。Schemske和Bradshaw^[23]发现,同种植物的不同种群间一些遗传上微小的改变会使植物的交配系统发生一些变化,传粉动物的行为和偏好也随之发生变化,从而使不同种群间形成了授粉前隔离。另外,自交不亲和(self-incompatibility)在植物物种形成过程中也扮演着重要的角色。Rieseberg和Willis^[21]研究表明,自交亲和(self-compatibility)的植物相较自交不亲和的植物更容易与其他物种发生杂交。这说明自交不亲和对于形成种内和种间的授粉后合子形成前隔离有重要的作用;而内在的合子形成后隔离则可能主要由染色体重排所导致。这些研究结果都说明了遗传上的改变对于物种间生殖隔离的形成具有重要作用。同一物种的不

同群体由于差异适应 (differential adaptation) 进化为不同的物种, 被称为适应性辐射 (adaptive radiation)。适应性辐射往往发生在隆起的山脉和新形成的岛屿上, 如杜鹃花属在我国的横断山区有几百个物种, 鬼针草属 (*Bidens*) 在夏威夷岛屿上共有 19 个种和 8 个亚种分布, 很可能与这些地方能够提供很多可利用的生态位有关^[24]。这也表明物种形成是由遗传变异与生态环境共同作用的结果。

目前生物学界普遍接受的观点是, 基因或基因复合体是最基本的进化单元。基于此种观点, Wu^[3]在 2001 年提出全基因组的生殖隔离不是一步达到的, 一些基因座位首先分化, 同时导致了这些基因及其决定的性状隔离。这种观点虽然是针对动物提出的, 但同样也可以应用在植物领域。然而, 不同的种群内, 一些基因 (即“物种形成基因”, speciation genes) 的等位基因可能存在着不同的适应性。当作用于这些基因上的选择作用大于不同种群之间的基因流时, 各个不同种群就会在这些物种形成基因上发生分化, 基因组上的这一部分也会因此失去继续发生基因交换的能力, 但在种群分化的初期, 基因组中其他基因座上并未产生分化, 还保持着持续的基因流。虽然此时各个种群中的个体仍能进行交配, 由于杂交个体持有某些物种形成基因而在特定的环境下出现适合度下降, 从而导致繁殖力下降。这一现象曾在寄生于苹果和山楂的果蝇 (*Rhagolet pomonella*) 上报道过^[25]。随着基因组发生分化的部分不断增加, 已分化的群体中的个体将失去“融合”的能力, 但在基因组的某些区段仍保持着基因流, 可以共享相同的基因库。最终, 一些性状的分化已经足以使不同群体进行区分, 而这些性状由于基因流的限制, 也不会因杂交而消退, 也就是说在不同的群体中产生完全的生殖隔离, 成为不同的物种。从这种层面上来讲, 物种形成是对不同自然环境或性选择的分化适应, 生殖隔离是这种分化适应的副产物, 而没有必要将整个基因组上完全的生殖隔离作为物种形成的绝对标准。

不过, 针对这种新的物种形成观点, 许多学者也提出了质疑。Mayr^[26]认为, 这种由几个基因或基因复合体所形成的生殖隔离只能代表合子后形成隔离的形式, 无法以全部表型作为一个整体去判断生殖隔离机制。另外, 由于形成生殖隔离的原因也很多, 如果把基因或基因复合体看成是物种形成的单位, 那么需要一个量化的标准, 到底是多少比例的基因分化可以被认为是一个新物种形成的标准,

这同样是一个难题。因此, 还需要对遗传、生殖和发育的分子机理有更加明确的认识, 才有可能对物种形成做出详细而精确的解释。

4 植物物种形成相关的基因

随着研究的深入, 越来越多与阻断物种间基因流或生殖隔离相关的基因被分离。这些物种形成基因因为群体和物种分化的生态学背景、进化力量和分子机制的研究提供了很多线索^[27]。

有关一些植物与授粉前隔离、授粉后合子形成前隔离, 以及杂种致死和杂种不育相关的基因都有报道^[28-31]。其中, 对于与授粉前隔离相关的基因来说, 不少基因和通路在不同种类的植物中发挥相同或近似的作用, 如在花色的变异上, 花色素苷合成的差异主要是由 *MYB* 相关的转录因子亚家族导致的^[28,32]。与之相类似的基因还包括光周期、春化作用和气味分子合成通路上的相关基因, 只是还需要更多的直接证据^[33-35]。相比授粉前隔离来说, 虽然目前所知与授粉后合子形成前隔离相关的基因还很少, 但已有实验证明 *S RNA* 酶的编码基因与种内的自交不亲和相关, 因为 *S*-基因座 (*S*-locus) 可在自交亲和物种和自交不亲和物种的杂交过程中造成花粉排斥 (pollen rejection) 的不对等性^[36]。车前草科 (*Plantaginaceae*)、蔷薇科 (*Rosaceae*) 和十字花科 (*Brassicaceae*) 中的相关研究也得到了类似的结果, 但在烟草属 (*Nicotiana*) 的相关研究中却显示 *S RNA* 酶仅仅在种间花粉排斥中发挥作用^[37-39]。Nasrallah 等^[40]将自交不亲和的拟南芥 (*Arabidopsis lyrata*) 中 *S* 基因座的两个成员 *S*-受体激酶 (*S*-receptor kinase, *SPK*) 和它的配合基 *S* 基因座富含半胱氨酸蛋白 (*S*-locus cysteine rich protein, *SCR*) 转入自交亲和的拟南芥 (*A.thaliana*) 中, 发现这两个基因可以使拟南芥获得自交不亲和性状, 但却对两个种之间的单边不亲和 (unilateral incompatibility) 没有明显的作用。

对于合子形成后隔离来说, 1942 年之前的研究一直认为是与 Dobzhansky-Muller (*DM*) 模型相关的机制造成的^[41-42]。2007 年, Bomblies 和 Weigel^[43]研究表明, 植物中的疾病抗性相关的基因可能在形成杂交致死的过程中发挥着重要的作用。植物由于环境压力和寄生虫感染形成的组织坏死与杂交导致的组织坏死在症状上非常相似。与传统的 *DM* 不亲和相似, 互补的疾病抗性基因之间的不亲和会导致植物组织的坏死, 而这种坏死可以阻止植物种间的

基因流^[44-46]。另外, 基因拷贝数变异同样在杂交不亲和的进化过程中扮演着重要的角色, Bikard 等^[47]在 2009 年报道了组氨酸-磷酸盐氨基转移酶(HISTIDINOL-PHOSPHATE AMINO-TRANSFERASE, HPA)的复制在拟南芥中相互沉默现象, 而这种基因重复的相互沉默经常会导致植物内在的合子形成后隔离; 但目前关于这种机制的研究还很少, 还需要更多的实验去验证基因拷贝数变异在植物杂交不亲和过程中的具体作用。相比杂交致死过程来说, 目前已检测到的与杂种不育相关的基因有很多, 最多的是胞质雄性不育(cytoplasmic male sterility, CMS)相关的。在大多数植物中, 胞质雄性不育通常表现为无法产生花粉。分子遗传学研究表明, 胞质雄性不育主要是由线粒体基因组重排所形成的嵌合体开放阅读框(open reading frames, ORFs)造成的, 主要是 ATP 合酶亚基基因启动子家族和附近的编码基因^[48-49]; 但由于线粒体基因与核基因在受到选择时有不同的表现, 使得这些基因座在选择作用下表现出复杂性, 因此, 还需要更加细化的实验去探究其对植物物种生殖隔离形成的作用。

5 展望

我们综述了植物物种的概念、植物物种形成的模式和机制, 以及与植物物种形成相关的一些基因。对于与生殖隔离相关的基因的功能以及进化背景, 我们目前所了解的还是相当有限。另外, 前期的研究结果主要是集中在模式植物和农作物上, 许多生态上非常有趣的非模式植物还未得到广泛的研究。在未来的研究中, 还需要更多来自非模式植物的例子, 以全面理解植物物种形成过程的多样化机制。

[参 考 文 献]

- [1] Harrison RG. Linking evolutionary pattern and process: The relevance of species concepts for the study of speciation[M]// Howard D, Berlochers S, eds. Endless forms: Species and speciation. Oxford: Oxford University Press, 1998: 19-31
- [2] Jiggins CD, Mallet J. Bimodal hybrid zones and speciation. Trends Ecol Evol, 2000, 15(6): 250-5
- [3] Wu CI. The genic view of the process of speciation. J Evol Biol, 2001, 14(6): 851-65
- [4] Darwin C. On the origin of species[M]. London: JOHN Murray, 1859
- [5] Mayr E. Animal species and evolution[M]. Cambridge, MA: The Belknap Press, 1963
- [6] Mishler BD, Donoghue MJ. Species concepts: a case for pluralism. Syst Zool, 1982, 31(4): 491-503
- [7] Rieseberg LH, Wood TE, Baack EJ. The nature of plant species. Nature, 2006, 440(7083): 524-7
- [8] Mallet J. Hybrid speciation. Nature, 2007, 446(7133): 279-83
- [9] Arnold ML. Natural hybridization and evolution[M]. Oxford: Oxford University Press, 1997
- [10] Thompson JD. The biology of an invasive plant. Bioscience, 1991, 41(6): 393-401
- [11] Zohary D, Feldman M. Hybridization between amphidiploids and the evolution of polyploids in the wheat (*Aegilops-Triticum*) group. Evolution, 1962, 16(1): 44-61
- [12] Arnold ML, Hamrick JL, Bennett BD. Allozymevariation in *Louisiana irises*: a test for introgression and hybrid speciation. Heredity, 1990, 65: 297-306
- [13] Rieseberg LH, Carter R, Zona S. Molecular test of the hypothesized hybrid origin of two diploid *Helianthus* species (Asteraceae). Evolution, 1990, 44(6): 1498-511
- [14] Soltis DE, Soltis PS. Molecular data and the dynamic nature of polyploidy. Crit Rev Plant Sci, 1993, 12(3): 243-73
- [15] Otto SP, Whitton J. Polyploid incidence and evolution. Annu Rev Genet, 2000, 34: 401-37
- [16] Ramsey J, Schemske DW. Neopolyploidy in flowering plants. Annu Rev Ecol Syst, 2002, 33: 589-639
- [17] Heiser CB. Hybridization between the sunflower species *Helianthus annuus* and *H. petiolaris*. Evolution, 1947, 1(4): 249-62
- [18] Arnold ML. *Irisnelsonii*: origin and genetic composition of a homoploid hybrid species. Am J Bot, 1993, 80(5): 577-83
- [19] Ferguson D, Sang T. Speciation through homoploid hybridization between allotetraploids in peonies (*Paeonia*). Proc Natl Acad Sci USA, 2001, 98(7): 3915-9
- [20] Soltis PS, Soltis DE. The origin and diversification of angiosperms. Am J Bot, 2004, 91(10): 1614-26
- [21] Rieseberg LH, Willis JH. Plant speciation. Science, 2007, 317(5840): 910-4
- [22] Nagy ES, Rice KJ. Local adaptation in two subspecies of an annual plant: Implications for migration and gene flow. Evolution, 1997, 51(4): 1079-89
- [23] Schemske DW, Bradshaw HD. Pollinator preference and the evolution of floral traits in monkeyflowers (*Mimulus*). Proc Natl Acad Sci USA, 1999, 96(21): 11910-5
- [24] Helenurm K, Ganders FR. Adaptive radiation and genetic differentiation in Hawaiian *Bidens*. Evolution, 1985, 39(4): 753-65
- [25] Barton NH, Jones JS, Mallet J. No barriers to speciation. Nature, 1988, 336(6194): 13-4
- [26] Mayr E. Wu's genic view of speciation. J Evol Biol, 2001, 14: 866-7
- [27] Rieseberg LH, Blackman BK. Speciation genes in plants. Ann Bot, 2010, 106(3): 439-55
- [28] Schwinn K, Venail J, Shang YJ, et al. A small family of MYB-regulatory genes controls floral pigmentation intensity and patterning in the genus *Antirrhinum*. Plant Cell, 2006, 18(4): 831-51

- [29] Lewis D. Male sterility in natural populations of hermaphrodite plants: the equilibrium between females and hermaphrodites to be expected with different types of inheritance. *New Phytol*, 1941, 40(1): 56-63
- [30] Landgren M, Zetterstrand M, Sundberg E, et al. Alloplasmic male-sterile Brassica lines containing *B. tournefortii* mitochondria express an ORF 3' of the *atp6* gene and a 32 kDa protein. *Plant Mol Biol*, 1996, 32(5): 879-90
- [31] Hedrick PW. The establishment of chromosomal variants. *Evolution*, 1981, 35(2): 322-32
- [32] Quattrocchio F, Wing J, van der Woude K, et al. Molecular analysis of the *anthocyanin2* gene of *Petunia* and its role in the evolution of flower color. *Plant Cell*, 1999, 11(8): 1433-44
- [33] Shindo C, Aranzana MJ, Lister C, et al. Role of *FRIGIDA* and *FLOWERING LOCUS C* in determining variation in flowering time of *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2005, 138(2): 1163-73
- [34] Scalliet G, Piola F, Douady CJ, et al. Scent evolution in Chinese roses. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105(15): 5927-32
- [35] Takahashi Y, Teshima KM, Yokoi S, et al. Variations in *Hd1* proteins, *Hd3a* promoters, and *Ehd1* expression levels contribute to diversity of flowering time in cultivated rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106(11): 4555-60
- [36] Lewis D, Crowe LK. Unilateral interspecific incompatibility in flowering plants. *Heredity*, 1958, 12: 233-56
- [37] Hiscock SJ, Dickinson HG. Unilateral incompatibility within the Brassicaceae - further evidence for the involvement of the self-incompatibility (S)-locus. *Theor Appl Genet*, 1993, 86(6): 744-53
- [38] Hancock CN, Kondo K, Beecher B, et al. The S-locus and unilateral incompatibility. *Philos Trans R Soc Lond B: Biol Sci*, 2003, 358(1434): 1133-40
- [39] Murfett J, Strabala TJ, Zurek DM, et al. S RNase and interspecific pollen rejection in the genus *Nicotiana*: Multiple pollen-rejection pathways contribute to unilateral incompatibility between self-incompatible and self-compatible species. *Plant Cell*, 1996, 8(6): 943-58
- [40] Nasrallah JB. Recognition and rejection of self in plant reproduction. *Science*, 2002, 296(5566): 305-8
- [41] Dobzhansky T. *Genetics and the origin of species*[M]. New York: Columbia University Press, 1937
- [42] Muller HJ. Isolating mechanisms, evolution, and temperature. *Biol Symp*, 1942, 6: 71-125
- [43] Bomblies K, Weigel D. Hybrid necrosis: autoimmunity as a potential gene-flow barrier in plant species. *Nat Rev Genet*, 2007, 8(5): 382-93
- [44] Kruger J, Thomas CM, Golstein C, et al. A tomato cysteine protease required for Cf-2-dependent disease resistance and suppression of autonecrosis. *Science*, 2002, 296(5568): 744-7
- [45] Rooney HCE, van't Klooster JW, van der Hoorn RA, et al. *Cladosporium Avr2* inhibits tomato *Rcr3* protease required for Cf-2-dependent disease resistance. *Science*, 2005, 308(5729): 1783-6
- [46] McNaughton IH, Harper JL. The comparative biology of closely related species living in the same area. *New Phytol*, 1960, 59: 27-41
- [47] Bikard D, Patel D, Le Mette C, et al. Divergent evolution of duplicate genes leads to genetic incompatibilities within *A. thaliana*. *Science*, 2009, 323(5914): 623-6
- [48] Bonhomme S, Budar F, Ferault M, et al. A 2.5 kb *NcoI* fragment of *Ogura* radish mitochondrial-DNA is correlated with cytoplasmic male-sterility in *Brassica* hybrids. *Curr Genet*, 1991, 19: 121-7
- [49] Iwabuchi M, Koizuka N, Fujimoto H, et al. Identification and expression of the kosen radish (*Raphanus sativus* cv. Kosen) homologue of the *ogura* radish CMS-associated gene, *orf138*. *Plant Mol Biol*, 1999, 39(1): 183-8