

禾本科系统学与演化研究的进展

刘青 赵南先*

(中国科学院华南植物园, 广东广州 510650)

摘要:综合近年来禾本科不同分支学科的研究进展,对当前禾本科研究的4个热点进行讨论:1. 禾本科内不同阶元系统的种系发育研究方法,有传统的、实验的、历史的、分支的4种分析方法;2. 性系统的演化,涉及自交亲和繁育方式的优势、偏离正常性比的发育模式、性别决定的分子生物学基础3个方面;3. 花序演化的形态学、遗传学、发育形态学研究;4. 禾本科的起源时间。总的看来,不同性状的数据比较和不同研究方法的综合已构成现代禾本科系统学研究的必然趋势,建立一个反映植物系统发育历史的分类是禾本科系统学研究的最终目标。

关键词:禾本科;系统学;演化;综述

中图分类号:Q949.714.021

文献标识码:A

文章编号:1005-3395(2004)04-0388-05

Advances in Systematics and Evolution of Gramineae

LIU Qing ZHAO Nan-xian*

(South China Botanical Garden, the Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China)

Abstract: This paper reviews the progress of the studies on systematics and evolution of Gramineae. Four principal problems are embraced in the topics for current studies on Gramineae: 1. The phylogenetic relationships of the taxonomic hierarchy of Gramineae should be most significant in the formulation of a classification. We recognize four modes of phylogenetic analysis — traditional, experimental, historical, and cladistic methods. 2. The evolution of sex system is a central issue of evolutionary biology. Research directed toward three topics seems desirable: the relative advantages of self-compatibility, the developmental models to encompass the signification departures from the normal sex ratio, and the control of the sex-form determination. 3. The understanding of the mechanism of morphology, genetics and inflorescence development provides insight into the inflorescence evolution. 4. The origin times of the family and of its subdivisions may be uncertain until recent time. In conclusion, a phylogenetic classification of Gramineae is a long-term goal, thus the ultimate goal of most systematic studies is to provide insight into the evolutionary processes that underlie diversity.

Key words: Gramineae; Systematics; Evolution; Review

禾本科的系统学和演化研究大致经历了3个阶段,从单纯依靠形态性状如小穗结构进行分类,到应用各种方法划分出叶片解剖学和细胞学特征独特的7个亚科,再到利用分子生物技术,以微观和宏观的手段,使得对禾本科的系统学和演化研究不断深入,多种研究方法与哲学思想之间的比较综合是禾本科系统学与演化研究的必然趋势。于2003年3月31日至4月4日在美国洛杉矶召开的第四

届禾本科系统学与演化研讨会,展现了当今禾本科研究的新进展。本文是笔者参会后,根据禾本科系统学和演化的最新研究进展,提出今后研究需要注意的问题。

1 禾本科内不同阶元的系统发育研究

主要涉及到各个亚科中的自然属群的划分。对禾本科的不同阶元的系统发育关系研究有助于研

收稿日期:2003-06-04 接受日期:2003-09-04

基金项目:中国科学院资源与生态环境研究重点项目(2002-1091);中国科学院“九五”资源环境重点项目(952-SI-112)

* 通讯作者 Corresponding author

价现存分类系统的自然性,进而准确地讨论类群演化和性状演化关系。有4种系统发育的研究方法:

(1)传统系统发育分析方法。俄罗斯学者 Olonova^[1]报道了羊茅属 (*Festuca*) 的系统发育,建立了单系的 (monophyletic) 羊茅属,认为依据性状的相关性可以推测性状状态的演化,利用数据的比较,如形态学、化学、解剖学、生物地理学、胚胎学、解剖学等进行系统发育重建仍具优势,强调传统分类建立的演化树可以代表类群间演化的亲缘和分离的程度。

(2)实验系统发育分析方法。这种方法常常对现存分类系统提供验证,如 Everett 等对针茅族 (Stipeae) 和 Seberg 对小麦族 (Triticeae) 的分子系统发育研究^[1],证明两个族都不是单系类群。另外对种级水平的类群,实验方法可以建立种之间的演化模式,如美国学者 Kellogg 等^[1]通过 *Setaria / Pennisetum* 的种系发育关系,在分子水平上证明狗尾草属 (*Setaria*) 内的两个单系的组与狼尾草属 (*Pennisetum*) 的关系。

(3)历史系统发育分析方法。毫无疑问,丰富的化石记录为现生类群的系统发育研究提供了强有力的证据,然而在化石证据不足的情况下,生物地理的研究也可以为系统发育研究提供帮助,如 Peterson 等通过对新世界虎尾草亚科 (Chloridoideae) 的分类和植物地理研究,提出一个虎尾草亚科的分类系统。需要注意的是这种方法的研究结论仅仅是假设,从现生分类群来推测禾本科的早期系统发育,有待将来古植物学的大量新记录进行验证。

(4)分支系统发育分析方法。分支方法在表达系统发育的型式上具有较高的均一性和简明性。如 Sánchez-Ken 等^[1]通过对蜜糖草亚科 (Centothechoideae) 和黍亚科 (Panicoideae) 组成的一支进行系统发育关系分析,澄清了组成该单系群的属内及属间的分类关系,焦点集中在性状的同源性研究。以上4种分析方法之间没有严格的界限,新数据及各种方法的综合是现代系统发育的必然趋势。

2 性系统的演化

性系统的演化是生物学演化研究的核心,即性功能具体表现的植物形态。这方面的研究有3个主

题:(1)自交亲和繁育方式的相对优势。一些类群的自交亲和性在形态上表现为闭花受精,如 Cheplick^[1]报道了闭花受精和开花受精的形态可塑性在禾本科中的分配,结果显示闭花受精的物种在个体发育繁殖方面有优势。另外一些类群则表现为无融合生殖,如 Kuoh^[1]报道台湾莠竹 (*Microstegium vimineum*) 闭花受精和开花受精的时空变化,实验表明原来开花受精的台湾莠竹在恶劣生境中出现闭花受精,并有无融合生殖的现象。他们的研究均证明了自交亲和繁育方式的出现和发展都是对其特殊生境条件的一种适应。(2)偏离正常性比例的发育模式。Miller & Venable^[2]的研究证明多倍体的出现是性二态形成过程中的关键步骤。性二态形成的机制分为两类:一类是由于雄性不育突变体入侵导致的近交衰退 (inbreeding depression); 一类是植株失去其中某个性功能之后资源补偿的重新分配,其中近交衰退在性二态禾草中广泛存在^[1]。因而在研究近交衰退的机制时,研究者们注意到性别分化和自交亲和植物演化背景的相关性问题。其途径如图1所示,多倍体的出现打断原来物种的自交不亲和,多倍体在缓冲近交的负面影响方面优于二倍体,使多倍体植物可能受到的近亲繁殖衰退有害影响减至最低,由于不育的雄性突变体不能产生花粉,继而不能近交,导致它们入侵时自身的性状得以稳定的遗传。这种自交不亲和、多倍体、性二态的相关性在禾本科的格兰马草属 (*Bouteloua*) 中得到验证,其形成途径说明多倍体的出现在经过避免近交到性二态形成的过程中起关键作用。(3)性别分化的决定因素。例如雌雄异株的分子生物学基础,目前已经从雌雄同株玉米 (*Zea mays*) 的基因组克隆了少数几个控制性别分化的基因,其中一个基因位点 *TASSELSEED2* (*Ts2*) 的功能是控制雄株中雌蕊群的败育^[4]。Kinney 等^[1]报道了格兰马草属 (*Bouteloua*) 的一个基因 *Ts2* 的同源基因 *ALCOHOL DEHYDROGENASE1* (*Adh1*) 与雄株的分化有关。正如 Lord^[5]指出的“对性系统演化的发育形态学的研究滞后于遗传学和形态学的研究”,预示了今后的性系统演化研究将向发育形态学和发育遗传学发展。

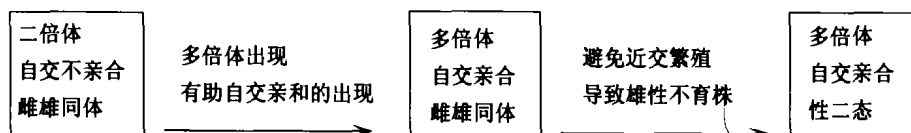


图1 与多倍体相关的性二态演化 (摘自文献[2])

Fig. 1 Diagram for the evolution of gender dimorphism involving polyploid (Cited and simplified from reference [2])

3 花序演化的研究

禾本科植物花序常被用来作为鉴定性状,同时在系统发育重建中具有重要价值,因而花序形态演化始终是禾本科研究的重点。近年来这方面的研究着重在三个层次开展:比较形态学、遗传学、进化发育形态学。

形态学方面,面对禾本科系统发育的种种变化,学者们很难得出理性的解释,这其中部分原因是由于对花序结构的描述缺乏一套规范而准确的形态学术语。如艰深的德文版 Troll 术语^[6],Weberling 术语^[7],还有 Briggs & Johnson 术语^[8],它们均注意到不同类群花序结构的差异,都有一定的独创性。Bradford^[9]讨论了花序形态术语在分支分类应用中的限制,体现了不同时期植物学家对花序形态学演化方面的探索。无论是 Troll / Weberling 术语还是 Briggs / Johnson 的术语,都没有得到广泛的应用,原因是它们的着重点在成熟花序的结构,而未综合考虑各级结构的发育形态。近年来发展的 Vegetti & Anton^[10] 术语兼顾了以上两方面,值得推荐。他们认为形成花序的区域包括成花单元(Flowering unit, FU)和营养区(Trophotagma),其中 FU 包括长花序枝和短花序枝,营养区包括增殖区(Enrichment zone, EZ)、抑制区(Inhibition zone, IZ)和新生区(Innovation zone, InZ)。各个步骤中起主要作用的是 FU 和营养区的 EZ,由于环境条件的影响,各个区域独立或联合形成不同的花序形状。他们给出禾本科花序性状和结构的定义,对花序演化分支学科的深入研究有辅助作用。

遗传学方面, Kellogg^[11] 建立了一个花序发育的遗传学控制图解,以解释控制花序和小花发育的基因是如何起作用的。目前普遍认为大量基因控制花序和小花的形成,有花时基因、分生组织基因、器官基因^[12] 3 类。花时基因控制营养器官向繁殖器官的转变,分生组织基因控制由分生组织向器官形成转变,器官基因控制繁殖器官的形成。决定花序形态是分生组织基因,如 *LEAFY (LFY)* 和 *TERMINAL FLOWER1 (TFL)* 控制花序是否分枝,分枝是否再产生分枝等等。由于演化过程是一定遗传变化的反映,花序演化模型反映了基因对花序发育的影响,所以可以直接应用到系统发育的分析,并且可以通过基因表达的产物来对模型的可靠性进行验证。但也要注意建立模型的前提存在某些限制,如对基因类型的分类过分简化,3 种基因类型之间的区别

并不绝对等等。这也提醒我们应在基因表达和调控方面,对花序演化的机制进行更精确和必需的研究。

对花序形态发育的研究开拓了禾本科花序演化研究的新视野。从某一特殊类群共性的东西在一定程度上可以推测禾本科性状演化的模式,发育形态学直接体现了遗传决定和系统发育的中间过程。Doust & Kellogg^[13] 进行了花序形态多样性的系统发育和形态发育的研究,他们研究黍族(Paniceae)的一支即狗尾草属的 3 个近缘属花序进化发育形态学,从花序发育进程的变化优选出十二个性状,涉及到发育早期分枝轴的居间分生组织活动的结果即花序的分枝和原基的分化,还有发育晚期不同种类刚毛的延长。不同的发育性状暗示着不同的遗传控制机制,性状在不同发育时间上表现出的差异弥补了形态学研究的不足,通过与分子系统发育的结果进行比较,推测花序演化的模式。简而言之,比较发育形态学是遗传学和形态多样性研究中关键的一个环节。发育形态学研究综合分子系统发育证据可以阐明花序演化历史的异时性。最终的目的是揭示植物花序多样性产生的演化进程^[14],阐明控制形态多样性的基因,是如何及通过何种途径控制植物的演化,是花序演化面临的新问题。

4 禾本科的起源

在植物的演化史上,不同起源的许多物种,都存在十分相似的 C₄ 途径。从系统关系上看,大多数人认为, C₄ 禾草是从 C₃ 禾草独立演化为分类上不同的类群,但也有一些学者认为, C₃ 禾草是经过 C₃-C₄ 居间型过渡为 C₄ 禾草的。因此对于 C₄ 植物的演化问题,一直是人们争论的热点。Keeley 等^[15] 报道了晚中新世(二十万年前左右) C₄ 禾草的扩散模型,绘制了 C₄ 禾草的演化图(图 2)。

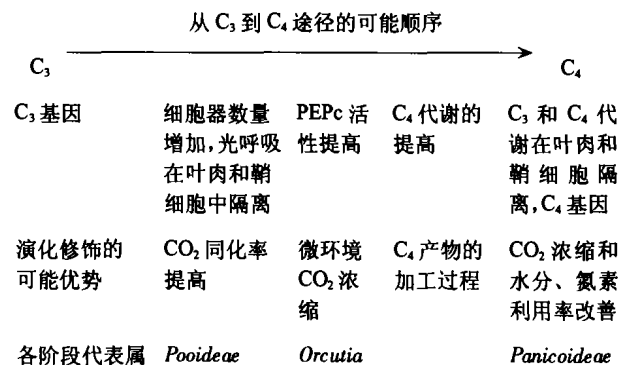


图 2 从 C₃ 途径演化到 C₄ 途径的模式图(摘自文献[15])
Fig. 2 Diagram of evolution from C₃ pathway to C₄ pathway
(Cited from reference [15])

从生理学角度,认为 C_3 禾草是经过 C_3 - C_4 居间型过渡为 C_4 禾草的。 C_3 - C_4 居间型禾草,如澳洲特有属 *Orcuttia* 大多是杂草,具有喜温暖气候、光呼吸速率和 CO_2 的补偿点比 C_3 禾草低等特征。最初的演化过程可能包含维管束鞘细胞内细胞器数量的增加,以及叶肉细胞及维管束鞘细胞之间光呼吸分开,由于叶肉细胞和鞘细胞光呼吸的隔离,提高了维管束鞘细胞同化 CO_2 的效率。另一方面, C_3 - C_4 居间型禾草的磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶 (PEPc) 活性提高,可能被用来进行 C_3 - C_4 居间型禾草的 C_4 代谢,并触发了控制其他 C_4 循环的酶,进而通过这些酶来增加了磷酸烯醇式丙酮酸 (PEP) 底物的供应和 PEPc 催化产生的 C_4 产物。 C_4 代谢和 CO_2 浓缩功能的提高,使得光合作用对水分和氮素的利用率也同时被提高了^[16]。这些演化有利于生长在温暖环境中的 C_4 禾草,并满足了在此生境下光呼吸过程甘氨酸合成速率较高的要求。目前还需解决的一个问题是 C_3 - C_4 居间型禾草的 PEPc 活性提高的机制是什么?

从分子生物学角度, C_4 途径演化的中间过程同样涉及到基因表达的变化。Monson 证明 C_4 基因与 C_3 基因同源^[15], C_4 光合途径应该是 C_3 基因或其调节序列发生修饰作用所产生新基因的表达产物,换句话说, C_4 循环的生化路径在 C_4 禾草出现前就应该存在。最近的研究发现,类似 C_4 循环的碳同化路径在两个远缘的 C_3 植物茄科烟草 (*Nicotiana tabacum*) 和伞形科旱芹 (*Apium graveolens*) 的茎秆中发现^[17]。这一发现对 C_4 基因结构和调控研究有重要启示,将来的工作是对不同 C_4 物种,从基因结构和调控的研究中寻找 C_4 途径演化的答案。

从古植物学角度, Brown & Smith^[18] 的研究表明禾本科族的分化和 C_4 途径的起源应不晚于古非洲与古美洲分离的白垩纪中期,一些 C_4 禾草属如 *Andropogon*, *Chloris*, *Eragrostis*, *Ischaemum*, *Hyparrhenia*, *Muhlenbergia*, *Paspalum*, *Setaria*, *Sporobolus* 等的全球性的分布支持了这一观点,但遗憾的是,缺乏有力的化石证据。禾本科的起源理论上推测是在白垩纪的南美或澳洲^[19]。最早的禾草花粉化石^[20] 是新生代初期(一百万年前左右),北美最早禾本科化石是晚始新世至早渐新世(四十万年前左右)的早熟禾亚科的 C_3 禾草^[21],而最早的 C_4 禾草化石是在晚中新世^[22]。禾本科有 3/4 的种存在 C_4 途径,因此解决 C_4 途径演化对于禾草起源有重要

意义。期望通过美洲和非洲大草原上禾草化石的发现为理论上的推测提供证据,尤其是非洲、北美洲和大洋洲大陆始新世时期的化石遗迹的发现,对禾本科中 C_3 草原向 C_4 草原转变有关键作用。

综上所述,本次大会集中了当前禾本科系统学和演化研究各方面的成果。除了以上 4 个热点问题,还有孢粉学、细胞学、生理学、民族植物学等方面的新突破。随着对禾本科不同类群的深入研究,今后的系统学工作还涉及到如何把系统发育树转变为不同阶元的分类系统。作为传统分类学核心的林奈等级系统就目前的应用来看,以植物的构造反映演化历史(系统发育)的分类系统发挥作用^[23,24],那么将系统发育的结果转变成反映演化历史的分类系统要遵循的规则和途径需要在今后的实践中加以完善。至于禾本科演化的研究,我们注意到演化的发育形态学研究滞后于遗传学和分子生物学研究,期望在这方面有新的进展。

参考文献

- [1] <http://www.monocots3.org/>; This site contains all abstracts of the presentations of Monocots III /Grasses IV. [DB/OL]
- [2] Miller J S, Venable D L. Polyploidy and the evolution of gender dimorphism in plants [J]. *Science*, 2000, 289:2335-2338.
- [3] Geber M A, Dawson T E, Delph L F. Gender and Sexual Dimorphism in Flowering Plants [M]. Berlin: Springer-Verlag, 1999. 61-95.
- [4] Hampson S, Mclysaght A, Gaut B, et al. Lineup: statistical detection of chromosomal homology with application to plant comparative genomics [J]. *Genome Res*, 2003, 13:999-1010.
- [5] Lord E M. Cleistogamy: a comparative study of interspecific floral variation [A]. In: White R A, Dickison W C. *Contemporary Problems in Plant Anatomy* [M]. New York: Academic Press, 1984. 451-494.
- [6] Troll W. Die Infloreszenzen, Typologie und Stellung im aufbau des Vegetationskörpers [M]. Stuttgart: Gustav Fischer, 1964/1969.
- [7] Weberling F. *Morphology of Flowers and Inflorescences* [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1989.
- [8] Briggs B, Johnson L. Evolution in the Myrtaceae — evidence from inflorescences structure [A]. In: Proceedings of the Linnean Society of New South Wales Vol. 102 [C]. Canberra: Australian National University Press, 1979. 157-272.
- [9] Bradford J C. A cladistic analysis of species groups in *Weinmannia* (Cunoniaceae) based on morphology and inflorescence architecture [J]. *Ann Mo Bot Gard*, 1998, 85:565-593.
- [10] Vegetti C, Anton A M. The grass inflorescence [A]. In: Jacobs S, Everett J. *Grass Systematics and Evolution* [M]. Melbourne: CSIRO Press, 2000. 29-31.
- [11] Kellogg E A. A model of inflorescence evolution [A]. In: Wilson K L, Morrison D A. *Monocots: Systematics and Evolution* [M].

- Melbourne: CSIRO Press, 2000. 84–88.
- [12] Levy Y Y, Dean C. The transition to flowering [J]. *Plant Cell*, 1998, 10:1973–1989.
- [13] Doust A N, Kellogg E A. Inflorescence diversification in the Panicoid “bristle grass” clade (Paniceae, Poaceae): evidence from molecular phylogenies and developmental morphology [J]. *Amer J Bot*, 2002, 89(8):1203–1222.
- [14] Hillis D M, Mable B K, Moritz C. Applications of molecular systematics: the state of the field and a look to the future [A]. In: Hillis D M, Moritz C, Mable B K. *Molecular Systematics* [M]. Sinauer Associates: Sunderland, MA, 1996. 515–543.
- [15] Monson R K. The origins of C_4 genes and evolutionary pattern in the C_4 metabolic phenotype [A]. In: Sage R F, Monson R K. *C_4 Plant Biology* [M]. San Diego: Academic Press, 1999. 377–410.
- [16] Schuster W S, Monson R K. An examination of the advantage of C_3 - C_4 intermediate photosynthesis in warm environments [J]. *Plant Cell Envir*, 1990, 13:903–912.
- [17] Hibberd J M, Quick W P. Characteristics of C_4 photosynthesis in stems and petioles of C_3 flowering plants [J]. *Nature*, 2002, 415: 451–454.
- [18] Brown W V, Smith B N. Grass evolution, the Kranz syndrome $^{13}C/^{12}C$ ratios, and continental drift [J]. *Nature*, 1972, 239:345–346.
- [19] Bremer K. Gondwanan evolution of the grass alliance of families (Poales) [J]. *Evolution*, 2002, 56:1374–1387.
- [20] Linder H P. The evolutionary history of the Poales /Restionales—a hypothesis [J]. *Kew Bull*, 1987, 42:297–318.
- [21] Stebbins G L. Coevolution of grasses and herbivores [J]. *Ann Mo Bot Gard*, 1981, 68:75–86.
- [22] Thomasson J R, Nelson M E, Zakrzewski R J. A fossil grass (Gramineae: Chloridoideae) from the Miocene with Kranz anatomy [J]. *Science*, 1986, 233:876–878.
- [23] Liu Q (刘青). Studies on the taxonomy in South China and phytogeography of the Chloridoideae [D]. Guangzhou: South China Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, 2001. 11–111. (in Chinese)
- [24] Liu Q (刘青), Zhao N X (赵南先). Change and development of the classification systems of the subfamily Chloridoideae (Gramineae) [J]. *J Trop Subtrop Bot (热带亚热带植物学报)*. 2004, 12(1):91–98. (in Chinese)