

· 专题论坛 ·

植物开花时间：自然变异与遗传分化

罗睿^{1*}, 郭建军²

¹贵州大学生命科学学院, 贵阳 550025; ²贵州大学农学院, 贵阳 550025

摘要 开花时间是植物的重要生活史性状。对模式植物的研究表明：从感受内外环境信号开始到最终分化形成功能性花器官的过程涉及复杂的信号转导途径和调控网络；开花时间受多种因子的调控，而*FT*基因作为整合途径成分起到非常关键的作用。植物的花期变异在物种、群体和个体水平上具有复杂的自然变异模式，且不同植物的花期变异随全球环境变化而具有不同的变异趋势。植物个体之间通过传粉进行的基因交流需要功能性开花时间的一致或重叠，而花期变异会导致群体之间或群体内部亚群体之间的基因流障碍和遗传分化，并可能导致邻域或同域的物种形成。该文分析了植物花期变异与群体遗传分化的关系，认为决定开花时间的基因在物种分化中可能起到关键的作用，而对开花时间自然变异模式的研究对于揭示晚近分化快速辐射物种的进化模式具有重要意义。

关键词 分化, 开花时间, 基因交流, 开花诱导, 生殖隔离

罗睿, 郭建军 (2010). 植物开花时间：自然变异与遗传分化. *植物学报* 45, 109–118.

被子植物的开花，是指植物个体从营养生长转变为生殖生长的生理发育过程。作为个体发育和后代繁衍的中心环节，开花是植物最重要的生活史性状，在植物生产和物种进化中起到核心作用。有关植物开花的研究内容非常广泛，包括开花时间、花器官发育、配子发生、传粉、花色发育、花分泌物合成和花部挥发物合成(香味形成)等方面。自Coen和Meyero-witz(1991)提出花器官发育的ABC模型以来，近20年中植物花器官发育及配子发生方面的研究飞速发展，特别是Evo-devo交叉学科兴起后，花器官发育在不同植物类群之间的变异模式及其与植物进化历史之间的关系得到了广泛而深入的研究，包括花被片的有无及数量变化(Kramer and Hall, 2005)、花被片排列的对称性(Hudson, 2000)、花被颜色(Grotewold, 2006)和花的味道(Pichersky and Dudareva, 2007)等。相应地，花发育与群体分化和物种形成的相关研究也得到了大量的开展，包括花器官形态变异(Kalisz et al., 2006)、花色变异(Chittka and Raine, 2006)、花分泌物(de la Barrera and Nobel, 2004)和挥发物(Ayasse et al., 2000)对传粉者的影响及对群体遗传多样性的影响等。

除了花器官发育与配子发生等方面的内容以外，花开放时间也是被子植物开花这一复杂发育过程(生活史性状)的重要组成部分。类似于不同植物种类或同种植物中不同个体花雌雄器官发育和性别分化的复杂表现，植物的开花时间性状(flowering phenology)也在单花、花序和个体、植物群体水平上表现出复杂的变异模式。在单花水平上重要的性状包括开花日期、花开放时间长度、雌性和雄性功能维持时间长短；在群体水平上包括始花日期、群体开花时间长度、开花季节中开花个体的频率变化等。毫无疑问，植物个体之间及群体之间通过传粉进行的基因交流受到空间距离(空间隔离)和花器官发育(性别分化、自交不亲和、雌雄异长和雌雄异位等)的影响。但是，即使在有效消除了空间隔离且不受花器官发育影响的个体或群体之间，有效的基因交流还需要个体或群体的生殖发育(开花时间)同步或重叠。植物的开花时间如何影响群体遗传结构还是未解之谜。为此，本文首先对近年来植物开花时间方面所取得的一些突破性研究进展进行简要总结，包括模式植物主要开花诱导途径成分的发现和相互关系的阐释。随后综述了近年来在植物开花时间的自然变异及植物开花时间对群体遗

收稿日期: 2008-11-25; 接受日期: 2009-02-25

基金项目: 贵州省教育厅自然科学研究项目(黔科教 2007012 号)和贵州大学人才基金(No.X060043)

* 通讯作者。E-mail: luorui_physiol@163.com

传结构的影响方面的研究进展,并在此基础上讨论该领域的研究前景和发展方向。

1 开花诱导

经典的嫁接实验证实春化(低温诱导)和光周期诱导植物开花的效应能够通过嫁接方式在植物器官和个体之间进行传递。因此,传递诱导效应的物质“春化素”或“开花素”的存在是人们的共识(Chailakhyan, 1968),但是其化学本质却一直不为人们所知。对于传递诱导效应的物质,研究者提出了C/N比理论、激素(特别是赤霉素)作用理论和多因子控制假说等(Bernier, 1988; Corbesier and Coupland, 2006)。但是,这些理论或假说都不能通用性地解释不同植物种类中的开花诱导现象,也不能从分子遗传的角度阐释植物从营养发育向生殖发育转变的发育过程。植物的开花时间受到很多因素的影响,包括内部遗传因子和外部环境条件。传统的观点认为植物必须通过幼年期才能进入生殖发育(开花),但后来的一些研究工作却

推翻了这一观点。研究发现拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)在液体振荡培养条件下可以越过幼年期生长而直接进入生殖生长,据此推断开花是植物体内抑制逐渐解除的过程而不是开花能力从无到有逐渐形成的过程(Redei et al., 1974)。后来在拟南芥中通过突变体分离技术获得了胚花突变体(EMF mutant)并克隆了该基因,该突变体能够在种子发芽后立即进入生殖发育过程——形成花或类似花的解剖结构(Sung et al., 1992)。之后,在拟南芥上的一系列研究结果表明,开花主要是一个体内抑制状态在环境因子或体内发育信号的诱导下逐步解除的过程,解除方式在不同植物和同种植物中都可能通过多种途径进行;促进植物开花的主要途径包括光依赖途径、春化途径、赤霉素途径和自主途径,4种途径的发育信号需要通过共同的整合途径来决定顶端生长点的发育命运,从而启动花的发育过程(Komeda, 2004)(图1)。

环境信号(如光周期、低温处理)能够促进植物的开花,那么植物体内传递、整合环境刺激信号的中间

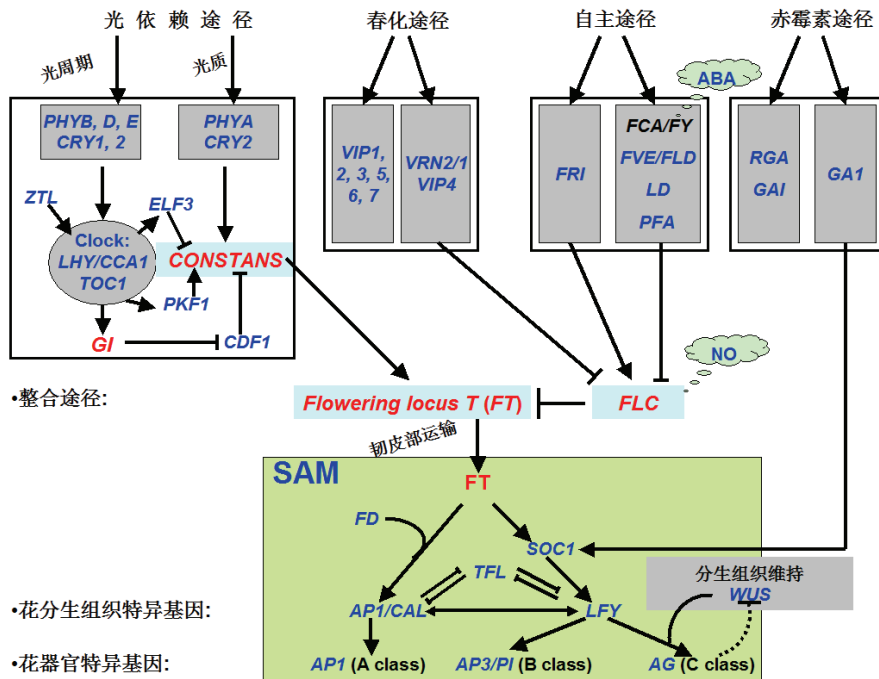


图1 调控植物开花的基因与遗传途径(Komeda, 2004; Putterill et al., 2004; Simpson, 2005; Corbesier and Coupland, 2006; Razem et al., 2006; Sablowski, 2007; Turck et al., 2008)

SAM: 茎端分生组织; ABA: 脱落酸; NO: 一氧化氮

Figure 1 Genes and genetic pathways involved in the regulation of plant flowering (Komeda, 2004; Putterill et al., 2004; Simpson, 2005; Corbesier and Coupland, 2006; Razem et al., 2006; Sablowski, 2007; Turck et al., 2008)

SAM: Shoot apical meristem; ABA: Abscisic acid; NO: Nitrate oxidate

成分物质(“开花素”)究竟是什么? 这个问题的解答得益于开花诱导信号传递途径的深入研究。拟南芥的*FT*基因突变体是用EMS(ethylmethane sulfonate)诱变方法筛选出来的晚花突变体。直到1999年, 人们才克隆了*FT*基因并发现它在*CO*基因下游起作用, 它的表达状况直接影响具有光周期反应的植物的开花时间。酵母双杂交分析表明, *FT*蛋白和*FD*蛋白(一种bZIP转录因子)在茎尖相互作用之后共同作用于下游的开花决定基因等靶基因, 而*FD*基因和*FT*基因的表达位置分别主要是在茎尖和叶片中(Turck et al., 2008)。那么, *FT*基因的什么产物起到光周期信号传递的作用——是蛋白质还是mRNA? 将拟南芥韧皮部伴胞细胞中特异表达的*SUC2*基因启动子或叶片细脉中特异表达的*GAS1*基因启动子与*FT*基因及*GFP*基因构建不同大小的融合基因, 并分析不同融合基因转化的*ft*突变体在经过诱导处理后*FT*基因的表达情况, 结果表明: 叶片中表达的*FT* mRNA在植物体内没有明显的运输现象; 而在叶片中*FT* mRNA翻译形成的*FT*蛋白可以通过韧皮部运输到达茎尖部位, 也就是说*FT*蛋白在植物体内起到“开花素”的作用(Corbesier et al., 2007)。水稻(*Oryza sativa*)*Hd3a*基因和番茄(*Solanum lycopersicum*)*SFT*基因(*FT*基因的同源基因)在开花诱导中起到类似的作用。而Yan等(2006)研究发现小麦(*Triticum aestivum*)和大麦(*Hordeum vulgare*)中的春化基因*VRN3*是*FT*基因的同源类似物, 在春化过程中起到类似的传递春化信号的作用。至此, “春化素”或“开花素”才真正从推理中的存在变为现实中的存在(Turck et al., 2008)(图1)。有趣的是, 在分析*FT*和*TFL1*基因后发现: 尽管这2个基因同源, 但在序列上有不少差异, 而且其中一个关键氨基酸的变化是导致它们一个促进而另一个抑制开花的主要原因(Hanzawa et al., 2005)。*FT*基因调控区序列的变化也是杨树(*Populus*)不同生态型之间花期差异和季节性休眠差异形成的重要基础(Bohlenius et al., 2006)。

2 自然条件下植物花期变异及遗传基础

2.1 自然条件下植物的花期变异

分布在相同或不同地域的不同种类植物在不同的季节开花是一种非常常见的现象。印度干热带地区的落叶树种表现出夏季开花、雨季开花、秋季开花、冬季

开花和干旱季节开花5种类型(Singh and Kushwaha, 2006)。分布在不同地区或同一地区不同海拔高度的同一种植物形成不同的生态型也是一种常见的自然现象, 例如长日植物拟南芥在不同纬度地区的自然分布群体至少包括3种生态型: 无春化反应的早夏一年生型(early summer annual)、低温延迟开花的晚夏一年生型(late summer annual)和冬性一年生型(winter annual) (Pigliucci, 2002; Stenoien et al., 2002)。而在同一地区不同微环境中(杂草丛中或沟渠边)分布的群体也表现出明显的花期变异(Hammad and Tienderen, 1997)。此外, 近缘植物甚至是同种植物的不同生态型或品种在同样生长环境条件下的开花时间也经常不完全一致。例如: 在日本同域分布的萱草属植物有日间开花型(*Hemerocallis fulva*的开花时间为4:30–7:30)和夜间开花型(*H. citrina*的开花时间为16:30–20:30)之分, 而其自然杂种的开花则呈现不连续的双峰分布模式, 尽管其形态变异呈现连续的单峰变异模式(Hasegawa et al., 2006); 种植在人工温室中同样条件下的蒲公英(*Taraxacum officinale*)的不同克隆植株之间也存在花期变异(Collier and Rogstad, 2004)。

同地区分布的近缘物种在某些情况下并不是严格的同域分布物种, 特别是当它们的分布在微尺度上并无交叉的时候。例如: 在Jasper Ridge Biological Preserve同地分布的*Lasthenia californica*具有瘦果形态、黄酮化学成分不同及开花时间变异的2个宗(race); 进一步的分析表明两宗生长环境的差异在于其生长的土壤发育于不同性质的母岩, 这2个宗的分布属于微邻域关系(Rajakaruna and Bohm, 1999)。在长4 km的南加州绿化带中分布的不同*Brassica rapa*群体, 其花期变异则表现出偏干区域植物开花要早于偏湿区域植物(Franke et al., 2006)。

中国西南部是报春花科(Primulaceae)最可能的起源中心, 而横断山区(沿喜马拉雅至克什米尔地区)和高加索-阿尔卑斯山为2个主要的次生分布中心(胡启明, 1994)。中国产报春花属(*Primula*)植物有24组294种, 主要分布在云南至四川西部沿线的横断山区(胡启明, 1990)。而同地分布的不同种具有广泛的花期变异, 包括: (1)花期长度变异, 如四川瓦屋山产7种报春花中花期长度有3–4个月或5–6个月(袁亚夫和潘开文, 2000); (2)开花时期变异, 如云南景东无量山

分布于海拔1 900–2 700 m的半湿润常绿阔叶林和湿润常绿阔叶林中的5种报春花组(Sect. *Monocarpicae*)植物, 其开花时期从上年秋季(10月份)到次年夏季(6月份), 呈现出丰富的物种间花期变异模式, 既有开花期重叠的, 也有不重叠的(胡启明, 1990; 薛大伟等, 2003)。除报春花属外, 在中国横断山区辐射分化形成大量种的其它属植物, 如毛茛科的乌头属(*Aconitum*)、玄参科的马先蒿属(*Pedicularis*)和凤仙花科的凤仙花属(*Impatiens*)等类群植物在物种和群体水平上也表现出丰富的花期变异。

2.2 花期变异与气候环境变化

全球气候变化是目前人类共同关心的问题之一, 其中与植物生长发育相关的主要是全球温度、降雨量和CO₂浓度变化等问题(Penuelas and Filella, 2001)。全球气候变化显著地影响植物开花时间等生活史性状。Fitter和Fitter (2002)分析了385种英国植物, 发现16%的植物在20世纪90年代的开花时间显著早于前10年, 平均提前了15天, 而有3%(10种)的植物开花时间显著延迟。

环境温度变化显著地影响植物个体发育速度和进程。Sherry等(2007)在对12种冬性一年生、两年生和多年生植物的研究中发现: 环境温度的升高能够促进开花时间在夏季温度高峰期出现之前的物种提早开花, 而使开花时间在夏季温度高峰期出现之后的物种延迟开花; 即环境温度的升高促使植物之间花期差异增大。Miller-Rushing等(2007)监测了生长于日本的97株樱花树(*Prunus* sp.)在25年中的开花时间, 结果发现: 此期间由于环境温度上升了1.8°C而导致开花时间提前了5.5天。而对美国落基山脉亚高山地带的4种不同植物的研究结果表明, 它们的开花期都受到环境温度变化的影响, 但是不同物种之间的反应程度是不同的, 这意味着在新的环境条件下不同物种具有不同的适应能力和适应程度(Lambrech et al., 2007)。

环境温度的变化通常伴随着降雨量的变化, 这意味着野外的植物个体所面临的水分环境也发生了变化。那么在变化的水分环境中植物的开花时期有什么变化呢? Franks等(2007)检测了不同年份的一年生植物*Brassica rapa*的种子从发芽到开花所经历的时间, 结果发现: 在野外经过6年(1998–2004年, 在该时期内不同年份当地生长季节的降雨量有不同程度的下降)的自然选择后, 无论是来源于较干燥的地区

还是较湿润的地区, 2004年种子形成的个体比1997年种子形成的个体开花要早; 开花时间提早对于提高种子在较干旱季节的存活率特别是对来源于较湿润地区的种子具有重要的意义。在人工控制水分供应的环境条件下, 生长在地中海沿岸的2种灌木(秋天开花的*Erica multiflora*和冬天开花的*Globularia alypum*), 在干旱条件下其开花都有不同程度的延迟, 而它们对温度变化的反应却不太一样(Llorens and Penuelas, 2005)。

除了温度和水分这两大环境因子以外, 环境中的CO₂既对植物的光合作用效率, 也对植物的开花时间有重要影响。研究发现提高空气中的CO₂浓度会加速*Phytolacca americana*的开花(He and Bazzaz, 2003)。有关空气中CO₂浓度与开花时间关系的阐述详见Springer和Ward(2007)的综述。因为植物标本采集的标准包括花期植物体的采集和开花相关信息的记录, 而植物的开花描述也常是野外旅游记录(包括文字和照片记录)中的常见内容, 因此, 在明确了开花时间与环境变化之间关系的基础上, 研究者便可以根据植物标本和照片等记录研究历史上的气候变化(Chuine et al., 2004; Bolmgren and Lonnberg, 2005; Miller-Rushing et al., 2006)。

2.3 花期变异与遗传基础

毫无疑问, 成花诱导既受内部遗传发育机制决定, 同时也受到环境因素变化的影响。广泛分布的一种植物由于受到纬度和海拔高度地带性的影响而导致其生长发育季节的自然变化; 同时, 分布在不同纬度和海拔高度的植株个体感受到的来自光照、温度等的开花诱导因子也呈现相应的变化。那么, 不同地域分布的同种植物个体的花期变异中是否有确定的遗传基础在起作用? 研究发现, 在*Arabidopsis thaliana*、*A. lyrata*、*Brassica nigra*和*Lythrum salicaria*等植物中都检测到, 不同地域分布群体中的花期变异均有较强的遗传力, 而基于139个记录获得的开花时间的平均遗传力为0.4(Geber and Griffen, 2003; Hendry and Day, 2005)。

从图1中可以看出, 开花诱导和花发育涉及多种环境因子对多种靶基因的诱导调控。很明显, 不同植物在任何一个诱导途径基因成分上的变异都有可能导导致花期发生变异。那么, 决定某种植物花期分化的主要遗传基础是什么, 不同植物间有无可比性?

Koornneef等(2004)在综述拟南芥的自然生态变异时主要提到了*FRI*、*FLC*、*ART 1*和*EDI*等基因的作用,而目前在自然分布植物和栽培作物品种之间检测到的与花期变异有关的基因主要是涉及自主开花途径的*FRI*、*FLC*基因以及涉及光周期途径的*CRY2*、*PHYC*和*COL1*基因等。在这些工作中不同的研究者都检测到群体中不同基因的特定序列变化与开花时期早晚具有不同程度的相关性。Roux等(2006)认为:“虽然开花抑制基因通常被认为是早花选择的主要靶位点,但是开花促进基因上的选择也是导致早花适应突变的主要因素”。在此基础上,他将选择压力条件下可能导致早花而起作用的相关基因按照潜在的开花抑制基因(37个基因)和潜在的开花促进基因(7个基因)分类列举。虽然有如此多的可能影响植物开花时间的基因,但是,自然的花期变化(早花偏移, shift towards an early-flowering life cycle)仅涉及有限基因的特殊功能区域(Roux et al., 2006)。鉴于开花诱导途径的多样性,可以预期将检测到更多的诱导途径成分基因序列变异与花期变化的相关性。

此外,关于花诱导途径组成成分基因本身的进化目前也有一些研究,主要包括对十字花科(Brassicaceae)中*CO*、*FLC*和*LFY*等基因以及禾本科(Poaceae)中*COLs*基因的进化分析,而光敏色素基因(*PhyA-E*)的进化分析在很多被子植物类群中都有报道。对成花诱导整合途径中的重要成分*FT*基因(属于*PEBP gene family*)的进化分析仅包括水稻、玉米(*Zea mays*)、小麦、大麦和高粱(*Sorghum bicolor*)5种禾谷类作物的*PEBP*基因家族序列进化分析(Chardon and Damerval, 2005)和大麦中*FT*基因5个类似序列的分析(Faure et al., 2007)。但是关于*FT*基因在自然群体或近缘物种间的变异和进化历史的研究目前尚未见报道。

3 花期变异与群体分化和物种形成

根据生物学上物种的概念,物种形成的关键是生殖隔离的形成。按照隔离屏障在植物有性生殖过程中起作用时期的不同,生殖隔离可以分为合子形成前隔离和合子形成后隔离。生殖隔离可以通过多种途径获得——地理环境生态因素导致种群之间基因交流受阻,种群各自独立积累遗传变异,最终即使环境限制因子消失也不能再进行基因交流从而形成独立的物种

(gradual speciation);染色体结构变异和显著基因(speciation gene)突变发生并迅速在种群中固定限制了新种群与原种群的遗传交流而导致新物种的形成;或小群体经历遗传漂移的独立进化后也能导致新物种的形成(quantum speciation)(King, 1993; Coyne and Orr, 2004)。植物可通过改变其生活史性状(交配系统、种子散布与休眠等性状)来适应环境并对群体间基因交流和群体遗传组成产生重要影响;其中,对植物成熟年龄——开花时间(花期)早晚的研究还非常少见(张大勇, 2004)。无论自然群体或近缘物种之间的花期变异主要是由遗传因素决定还是显著地受到环境因素的影响,功能性花期一致都是植物个体或群体之间进行基因交流的先决条件。那么,花期变异导致的可能后果是什么,对群体遗传结构和物种分化有什么作用?

很明显,如果2个新建成的邻域或同域群体在开花时间上并无重叠交叉,那么这2个群体之间的基因交流会受到限制。在2个花期原本一致或高度重叠的邻域群体或同域亚群体之间,它们之间的基因交流程度依赖于花期的重合程度。此时,群体之间花期的进一步变异会明显改变个体之间的交配模式(assortative mating)并导致群体之间基因交流程度的改变。如果群体之间的花期差别加大就会导致群体之间的基因交流障碍和遗传分化(图2)。Hendry和Day(2005)把由花期变异导致的基因交流障碍称为时间隔离(isolation by time),而将由繁殖季节中选择差别导致的表型适应称为时间适应(adaptation in time)。他们还进一步通过理论模拟研究了性状选择强度增加、环境对开花时间影响下降以及花期遗传力增加等条件下时间适应如何增加。多数情况下,花期早晚与植物个体大小、叶片大小和个体的花朵数量等性状呈负相关。然而,时间隔离对基因交流的影响还依赖于自然环境条件下复杂的生物互作关系,包括花期变化对传粉者、传粉者携带病毒和种子散布者与植物之间互作关系的影响(Elzinga et al., 2007)。

建立于1856年的英国Park Grass Experiment (PGF)是一个测试花期变异影响基因交流的优良实验系统。在长期的实验中,由于连续施肥处理的不同导致风媒植物黄花茅(*Anthoxanthum odoratum*)在不同小区个体的开花习性呈现变异。实验证实:分开145年的2个紧邻小区由于花期的变异导致其间通过花粉流进行的基因交流已经不可能发生(Silvertown et al.,

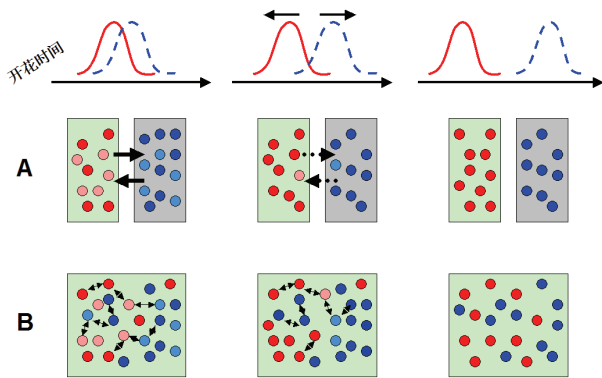


图2 花期变异导致的基因交流障碍与群体遗传分化(Bernasconi et al., 2004; Ollerton, 2005; Hendry and Day, 2005)

(A) 邻域群体(分布区不重叠); (B) 同域分布群体(分布区一致)。有色圆点表示植株个体: 红色与蓝色分别表示开花高峰期有差异的早晚两个群体, 粉红色与蓝绿色表示开花期过渡类型。双向箭头表示可进行基因交流; 虚线箭头表示基因交流减弱。

Figure 2 Discrepancy of flowering time resulted in the restricted gene flow and differentiation of genetic structure between populations (Bernasconi et al., 2004; Ollerton, 2005; Hendry and Day, 2005)

(A) Parapatric populations; (B) Sympatric populations (or subpopulations). Colored dots represent individuals: the red and blue are the main populations with early and late flowering time, respectively; the pink and cyan are the transition types between early and late flowering time populations. Gene flow is indicated by arrowheads. The arrowheads in dotted line indicate that gene flow is weakened.

2005)。而在野外从19世纪中期开始的矿山开采导致的矿尾金属污染(锌和铅)也显著地改变了黄花茅的开花习性并使不同花期群体之间产生生殖隔离, 隔离指数为0.43 (Antonovics, 2006)。

在距离澳洲东海岸580 km处, 小于12 km²的 Lord Howe Island 分布有2种风媒荷威棕植物: *Howea forsteriana* (海拔较低, 石灰岩发育土壤具较高pH值, 开花较早, 有明显的雄蕊先熟)和*H. belmoreana* (海拔较高, 火山灰发育土壤具较低pH值, 开花较晚), 这2种形态上具有明显区别的植物在很多地区呈现交错的同域分布模式。尽管2种植物在岛上分布非常丰富, 占70%以上的植被量, 但是它们之间的杂种(具有中间性状的个体)却非常少见。从约200万年前两物种分开以来, 花期的变异已经导致了明显的遗传分化(Savolainen et al., 2006)。而Gavrilets和

Vose(2007)的模拟实验结果也表明: 在控制开花期变异的位点数目较少、适应性选择的压力中等和适于花期改变的生态位存在的情况下, 低于50 000世代的时间就足以导致新生态位上的同域或邻域物种形成。对于那些借助动物传粉的植物而言, 人们认为它们更容易通过传粉者行为分化、花部形态分化以及花期的变异来实现群体分化甚至导致同域物种形成(Gustafsson and Lonn, 2003; Lowe and Abbott, 2004)。

在欧洲中部广泛分布的兰科植物*Gymnadenia conopsea*通常在同一地区具有开花时间不同的群体——早花型被命名为*conopsea*亚种, 晚花型被命名为*densifloray*亚种。遗传检测表明这两种开花时间不同的群体具有非常低的基因交流程度(Soliva and Widmer, 1999)。在樱草(*Primula sieboldii*)的同一个群体中, 最初Okayama等(2003)并没有观测到早花亚群体和晚花亚群体之间的显著遗传分化。但后来在更细致的亲本鉴定和空间遗传结构分析基础上, Kitamoto等(2006)检测到*P. sieboldii*花期变异影响群体内花粉传播并对子代的遗传结构产生影响。石蒜科水仙属植物*Narcissus serotinus*在欧洲是一个广布种, 而*N. cavanillesii*是一个同域分布的稀有种, 两种之间的杂种*N. × perezlarae*在西班牙南部常见而在葡萄牙却很罕见, 研究表明花期变异在该杂种形成中起到重要作用(Marques et al., 2007)。在美洲同域分布的马钱科胡蔓藤属植物*Gelsemium rankinii*与*G. sempervirens*中也观察到了类似的结果(Pascarella, 2007)。与花期分化形成时间隔离相反, 逸生的向日葵(*Helianthus annuus*)通过花期重叠而成为不同类型野生群体之间交流的桥梁(Reagon and Snow, 2006)。

4 花期变异与遗传分化的研究展望

虽然植物开花诱导和开花时间决定机制的研究在模式植物上已经取得了相当重要的进展, 但是随着研究的深入凸现了一些新的问题。首先, 早期通过经典遗传学和QTL定位在模式植物中鉴定的很多与开花时间有关的基因其功能仍然不清楚, 即使是Koornneef等(1991)鉴定的11个基因, 其功能目前仍在进一步研究中。其次, 在开花调控网络的作用方式上, 包括表观遗传学机制(Dennis and Peacock, 2007)和micro-

RNA调控(Jung et al., 2007)等新的调控方式还需要更多的工作来加以阐释。最后, 不同植物之间开花时间决定机制的一致性和特殊性也需要大量的工作来进一步揭示(Putterill et al., 2004)。围绕这些方面的工作都将在以后一段时期内成为植物开花时间决定机制研究中的重要组成部分。

虽然植物个体或群体之间的开花时间变异在自然条件下普遍存在, 但目前这方面的研究主要集中在模式植物和重要经济作物上, 而对相关的野外自然植物群体的研究也主要关注这些植物种或近缘种的野生群体, 而且决定花期变异的遗传基础研究目前也只涉及少数相关基因。因此, 调查更多植物种的花期自然变异并检测其遗传基础既可以进一步充实完善我们从模式植物上获得的开花时间决定机制方面的知识, 也可以更深入地理解在全球环境变化条件下花期变异的模式。花期变异不仅能对个体或群体之间的基因交流和遗传结构产生影响(Hendry and Day, 2005), 也可能在植物的多倍体物种形成中起到重要的作用(Husband and Sabara, 2004)。进化发育生物学认为, 在植物的进化中关键创新(key innovation)起到关键的作用(Muller, 2007)。从目前揭示的开花诱导和开花时间决定的遗传调控网络来看, 其中一些关键成分的突变可能导致个体花期的变异, 那么对花期变异进行深入研究对于揭示其是否在植物群体分化和物种形成中充当了关键创新性状的作用, 特别是对于那些晚近分化和快速辐射的植物类群而言具有重要的意义。

参考文献

- 胡启明 (1990). 中国植物志(第59卷第2分册). 北京: 科学出版社. pp. 1–2.
- 胡启明 (1994). 报春花科植物的地理分布. 热带亚热带植物学报 2, 1–14.
- 薛大伟, 张长芹, 黄媛, 罗吉凤 (2003). 云南无量山报春花种质资源的调查. 园艺学报 30, 476–478.
- 袁亚夫, 潘开文 (2000). 瓦屋山地区野生报春花资源及其开发利用. 山地学报 18, 263–266.
- 张大勇 (2004). 植物生活史进化与繁殖生态学. 北京: 科学出版社. pp. 43–61, 97–156.
- Antonovics J (2006). Evolution in closely adjacent plant populations X: long-term persistence of prereproductive isolation at a mine boundary. *Heredity* 97, 33–37.

- Ayasse M, Schiestl FP, Paulus HF, Lofstedt C, Hansson B, Ibarra F, Francke W (2000). Evolution of reproductive strategies in the sexually deceptive orchid *Ophrys sphegodes*: how does flower-specific variation of odor signals influence reproductive success? *Evolution* 54, 1995–2006.
- Bernasconi G, Ashman TL, Birkhead TR, Bishop JD, Grossniklaus U, Kubli E, Marshall DL, Schmid B, Skogsmyr I, Snook RR, Taylor D, Till-Bottraud I, Ward PI, Zeh DW, Hellriegel B (2004). Evolutionary ecology of the prezygotic stage. *Science* 303, 971–975.
- Bernier G (1988). The control of floral evocation and morphogenesis. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 39, 175–219.
- Bohlenius H, Huang T, Charbonnel-Campaa L, Brunner AM, Jansson S, Strauss SH, Nilsson O (2006). CO/FT regulatory module controls timing of flowering and seasonal growth cessation in trees. *Science* 312, 1040–1043.
- Bolmgren K, Lonnberg K (2005). Herbarium data reveal an association between fleshy fruit type and earlier flowering time. *Int J Plant Sci* 166, 663–670.
- Chailakhyan MK (1968). Internal factors of plant flowering. *Annu Rev Plant Physiol* 19, 1–37.
- Chardon F, Damerval C (2005). Phylogenomic analysis of the *PEBP* gene family in cereals. *J Mol Evol* 61, 579–590.
- Chittka L, Raine NE (2006). Recognition of flowers by pollinators. *Curr Opin Plant Biol* 9, 428–435.
- Chuine I, Yiou P, Viovy N, Seguin B, Daux V, le Roy Ladurie E (2004). Grape ripening as a past climate indicator. *Nature* 432, 289–290.
- Coen ES, Meyerowitz EM (1991). The war of the whorls: genetic interactions controlling flower development. *Nature* 353, 31–37.
- Collier M, Rogstad S (2004). Clonal variation in floral stage timing in the common dandelion *Taraxacum officinale* (Asteraceae). *Am J Bot* 91, 1828–1833.
- Corbesier L, Coupland G (2006). The quest for florigen: a review of recent progress. *J Exp Bot* 57, 3395–3403.
- Corbesier L, Vincent C, Jang S, Fornara F, Fan Q, Searle I, Giakountis A, Farrona S, Gissot L, Turnbull C, Coupland G (2007). FT protein movement contributes to long-distance signaling in floral induction of Arabidopsis. *Science* 316, 1030–1033.
- Coyne JA, Orr HA (2004). Speciation. Sunderland (Massachusetts): Sinauer Associates, Inc. pp. 383–399.
- de la Barrera E, Nobel PS (2004). Nectar: properties, floral aspects, and speculations on origin. *Trends Plant Sci* 9, 65–69.
- Dennis ES, Peacock WJ (2007). Epigenetic regulation of

- flowering. *Curr Opin Plant Biol* **10**, 520–527.
- Elzinga JA, Atlan A, Biere A, Gigord L, Weis AE, Bernasconi G** (2007). Time after time: flowering phenology and biotic interactions. *Trends Ecol Evol* **22**, 432–439.
- Faure S, Higgins J, Turner A, Laurie DA** (2007). The *FLOWERING LOCUS T*-like gene family in barley (*Hordeum vulgare*). *Genetics* **176**, 599–609.
- Fitter AH, Fitter RS** (2002). Rapid changes in flowering time in British plants. *Science* **296**, 1689–1691.
- Franke DM, Ellis AG, Dharjwa M, Freshwater M, Fujikawa M, Padron A, Weis AE** (2006). A steep cline in flowering time for *Brassica rapa* in southern California: population-level variation in the field and the greenhouse. *Int J Plant Sci* **167**, 83–92.
- Franks SJ, Sim S, Weis AE** (2007). Rapid evolution of flowering time by an annual plant in response to a climate fluctuation. *Proc Natl Acad Sci USA* **104**, 1278–1282.
- Gavrilets S, Vose A** (2007). Case studies and mathematical models of ecological speciation. 2. Palms on an oceanic island. *Mol Ecol* **16**, 2910–2921.
- Geber MA, Griffen LR** (2003). Inheritance and natural selection on functional traits. *Int J Plant Sci* **164**, S21–S42.
- Grotewold E** (2006). The genetics and biochemistry of floral pigments. *Annu Rev Plant Biol* **57**, 761–780.
- Gustafsson S, Lonn M** (2003). Genetic differentiation and habitat preference of flowering-time variants within *Gymnadenia conopsea*. *Heredity* **91**, 284–292.
- Hammad I, Tienderen PH** (1997). Natural variation in flowering time among populations of the annual crucifer *Arabidopsis thaliana*. *Plant Species Biol* **12**, 15–23.
- Hanzawa Y, Money T, Bradley D** (2005). A single amino acid converts a repressor to an activator of flowering. *Proc Natl Acad Sci USA* **102**, 7748–7753.
- Hasegawa M, Yahara T, Yasumoto A, Hotta M** (2006). Bimodal distribution of flowering time in a natural hybrid population of daylily (*Hemerocallis fulva*) and nightlily (*Hemerocallis citrina*). *J Plant Res* **119**, 63–68.
- He JS, Bazzaz FA** (2003). Density-dependent responses of reproductive allocation to elevated atmospheric CO₂ in *Phytolacca americana*. *New Phytol* **157**, 229–239.
- Hendry AP, Day T** (2005). Population structure attributable to reproductive time: isolation by time and adaptation by time. *Mol Ecol* **14**, 901–916.
- Hudson A** (2000). Development of symmetry in plants. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* **51**, 349–370.
- Husband BC, Sabara HA** (2004). Reproductive isolation between autotetraploids and their diploid progenitors in fireweed, *Chamerion angustifolium* (Onagraceae). *New Phytol* **161**, 703–713.
- Jung JH, Seo YH, Seo PJ, Reyes JL, Yun J, Chua NH, Park CM** (2007). The GIGANTEA-regulated microRNA172 mediates photoperiodic flowering independent of *CONSTANS* in *Arabidopsis*. *Plant Cell* **19**, 2736–2748.
- Kalisz S, Ree RH, Sargent RD** (2006). Linking floral symmetry genes to breeding system evolution. *Trends Plant Sci* **11**, 568–573.
- King M** (1993). *Species Evolution: the Role of Chromosome Change*. London: Cambridge University Press. pp. 72–125.
- Kitamoto N, Ueno S, Takenaka A, Tsumura Y, Washitani I, Ohsawa R** (2006). Effect of flowering phenology on pollen flow distance and the consequences for spatial genetic structure within a population of *Primula sieboldii* (Primulaceae). *Am J Bot* **93**, 226–233.
- Komeda Y** (2004). Genetic regulation of time to flower in *Arabidopsis thaliana*. *Annu Rev Plant Biol* **55**, 521–535.
- Koornneef M, Alonso-Blanco C, Vreugdenhil D** (2004). Naturally occurring genetic variation in *Arabidopsis thaliana*. *Annu Rev Plant Biol* **55**, 141–172.
- Koornneef M, Hanhart CJ, van der Veen JH** (1991). A genetic and physiological analysis of late flowering mutants in *Arabidopsis thaliana*. *Mol Gen Genet* **229**, 57–66.
- Kramer EM, Hall JC** (2005). Evolutionary dynamics of genes controlling floral development. *Curr Opin Plant Biol* **8**, 13–18.
- Lambrecht SC, Loik ME, Inouye DW, Harte J** (2007). Reproductive and physiological responses to simulated climate warming for four subalpine species. *New Phytol* **173**, 121–134.
- Llorens L, Penuelas J** (2005). Experimental evidence of future drier and warmer conditions affecting flowering of two co-occurring Mediterranean shrubs. *Int J Plant Sci* **166**, 235–245.
- Lowe AJ, Abbott RJ** (2004). Reproductive isolation of a new hybrid species, *Senecio eboracensis* Abbott & Lowe (Asteraceae). *Heredity* **92**, 386–395.
- Marques I, Rossello-Graell A, Draper D, Iriond JM** (2007). Pollination patterns limit hybridization between two sympatric species of *Narcissus* (Amaryllidaceae). *Am J Bot* **94**, 1352–1359.
- Miller-Rushing AJ, Katsuki T, Primack RB, Ishii Y, Lee SD, Higuchi H** (2007). Impact of global warming on a group of related species and their hybrids: cherry tree (Rosaceae) flowering at Mt. Takao, Japan. *Am J Bot* **94**, 1470–1478.
- Miller-Rushing AJ, Primack RB, Primack D, Mukunda S**

- (2006). Photographs and herbarium specimens as tools to document phenological changes in response to global warming. *Am J Bot* **93**, 1667–1674.
- Muller GB** (2007). Evo-devo: extending the evolutionary synthesis. *Nat Rev Genet* **8**, 943–949.
- Okayama Y, Nagai M, Washitani I** (2003). Testing the 'assortative mating' hypothesis on a variation maintenance mechanism for flowering time within a forest-floor population of *Primula sieboldii*. *Plant Species Biol* **18**, 1–11.
- Ollerton J** (2005). Speciation: flowering time and the Wallace effect. *Heredity* **95**, 181–182.
- Pascarella JB** (2007). Mechanisms of prezygotic reproductive isolation between two sympatric species, *Gelsemium rankinii* and *G. sempervirens* (Gelsemiaceae), in the southeastern United States. *Am J Bot* **94**, 468–476.
- Penuelas J, Filella I** (2001). Phenology. Responses to a warming world. *Science* **294**, 793–795.
- Pichersky E, Dudareva N** (2007). Scent engineering: toward the goal of controlling how flowers smell. *Trends Biotechnol* **25**, 105–110.
- Pigliucci M** (2002). Ecology and evolutionary biology of Arabidopsis. In: ASPB, ed. *The Arabidopsis Book*. Rockville, MD: American Society of Plant Biologists. doi: 10.1199/tab.0111. [2002-04-04]. <http://www.aspb.org/publications/arabidopsis/>.
- Putterill J, Laurie R, Macknight R** (2004). It's time to flower: the genetic control of flowering time. *Bioessays* **26**, 363–373.
- Rajakaruna N, Bohm BA** (1999). The edaphic factor and patterns of variation in *Lasthenia californica* (Asteraceae). *Am J Bot* **86**, 1576–1596.
- Razem FA, El-Kereamy A, Abrams SR, Hill RD** (2006). The RNA-binding protein FCA is an abscisic acid receptor. *Nature* **439**, 290–294.
- Reagon M, Snow AA** (2006). Cultivated *Helianthus annuus* (Asteraceae) volunteers as a genetic "bridge" to weedy sunflower populations in North America. *Am J Bot* **93**, 127–133.
- Redei GP, Acedeo G, Gavazzi G** (1974). Flower differentiation in Arabidopsis. *Stadler Symp* **6**, 135–168.
- Roux F, Touzet P, Cuguen J, le Corre V** (2006). How to be early flowering: an evolutionary perspective. *Trends Plant Sci* **11**, 375–381.
- Sablowski R** (2007). Flowering and determinacy in Arabidopsis. *J Exp Bot* **58**, 899–907.
- Savolainen V, Anstett MC, Lexer C, Hutton I, Clarkson JJ, Norup MV, Powell MP, Springate D, Salamin N, Baker WJ** (2006). Sympatric speciation in palms on an oceanic island. *Nature* **441**, 210–213.
- Sherry RA, Zhou X, Gu S, Arnone JA 3rd, Schimel DS, Verburg PS, Wallace LL, Luo Y** (2007). Divergence of reproductive phenology under climate warming. *Proc Natl Acad Sci USA* **104**, 198–202.
- Silvertown J, Servaes C, Biss P, Macleod D** (2005). Reinforcement of reproductive isolation between adjacent populations in the Park Grass Experiment. *Heredity* **95**, 198–205.
- Simpson GG** (2005). NO flowering. *Bioessays* **27**, 239–241.
- Singh KP, Kushwaha CP** (2006). Diversity of flowering and fruiting phenology of trees in a tropical deciduous forest in India. *Ann Bot (Lond)* **97**, 265–276.
- Soliva M, Widmer A** (1999). Genetic and floral divergence among sympatric populations of *Gymnadenia conopsea* SL (Orchideaceae) with different flowering phenology. *Int J Plant Sci* **160**, 897–905.
- Springer CJ, Ward JK** (2007). Flowering time and elevated atmospheric CO₂. *New Phytol* **176**, 243–255.
- Stenoien H, Fenster C, Kuitinen H, Savolainen O** (2002). Quantifying latitudinal clines to light responses in natural populations of *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae). *Am J Bot* **89**, 1604–1608.
- Sung ZR, Belachew A, Shunong B, Bertrand-Garcia R** (1992). *EMF*, an Arabidopsis gene required for vegetative shoot development. *Science* **258**, 1645–1647.
- Turck F, Fornara F, Coupland G** (2008). Regulation and identity of florigen: FLOWERING LOCUS T moves center stage. *Annu Rev Plant Biol* **59**, 573–594.
- Yan L, Fu D, Li C, Blechl A, Tranquilli G, Bonafede M, Sanchez A, Valarik M, Yasuda S, Dubcovsky J** (2006). The wheat and barley vernalization gene *VRN3* is an orthologue of *FT*. *Proc Natl Acad Sci USA* **103**, 19581–19586.

Plant Flowering Time: Natural Variation in the Field and Its Role in Determining Genetic Differentiation

Rui Luo^{1*}, Jianjun Guo²

¹College of Life Science, Guizhou University, Guiyang 550025, China

²College of Agriculture, Guizhou University, Guiyang 550025, China

Abstract Flowering is an important transition from vegetative to reproductive development in the plant life cycle; the determination of flowering time is an important component of flower development. A complicated genetic network involved in the perception of various signals from external environmental cues or internal developmental signs is involved in the complicated developmental process of flower organs. *FT* gene, encoding protein acting as mobile messenger, is the main integrator in this genetic network. Flowering time is affected by components of signal perception such as *CO*, *GI*, *FLC* and *FRI*. Flowering time of various plant species has sophisticated expression in the field. Global change, especially global warming, has diverse effects on flowering time for various plant species. Accordance or overlapping of flowering time is important for gene flow among individual plants. Temporal isolation, which originates from the variation in flowering time, could result in the genetic differentiation between parapatric populations or sympatric subpopulations.

Key words differentiation, flowering time, gene flow, induction, reproductive isolation

Luo R, Guo JJ (2010). Plant flowering time: natural variation in the field and its role in determining genetic differentiation. *Chin Bull Bot* **45**, 109–118.

* Author for correspondence. E-mail: luorui_physiol@163.com