

李君, 强胜. 多倍化是杂草起源与演化的驱动力[J]. 南京农业大学学报 2012 35(5):64-76

## 多倍化是杂草起源与演化的驱动力

李君, 强胜\*

(南京农业大学杂草研究室, 江苏 南京 210095)

**摘要:** 杂草及外来植物入侵给全球经济发展及生态环境都带来了严重危害, 研究其起源与演化将有助于它们的管理与控制。多倍化是植物进化的主要驱动力, 然而多倍化在杂草起源与演化中的作用还停留在种类统计以及零碎的研究案例证据上。本文综述了植物多倍体基因组结构及基因表达的研究进展以及染色体加倍后的生态学效应。多倍化促进了基因组水平与表型水平的进化, 影响物种或群体生存竞争能力和繁殖扩展能力, 提高物种或群体生态适应性。这一遗传过程可能促使外来种在新的生境中的成功入侵进而转变为杂草, 并提出重视开展对杂草及外来入侵植物的多倍化研究的设想。

**关键词:** 多倍化; 杂草; 演化; 入侵性

中图分类号: S451.1

文献标志码: A

文章编号: 1000-2030(2012)05-0064-13

## Polyploidization, one of the driving forces for weed origin and evolution

LI Jun, QIANG Sheng\*

(Weed Research Laboratory, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

**Abstract:** Weeds and alien invasive plants have caused tremendously ecological and socio-economic damages and losses worldwide, therefore it is important to study origin and evolution of weeds for their effective management. Polyploidy is believed to be the main driving force of plant evolution, however its playing the role in weeds origin and evolution is poorly understood. In this paper we review the progresses on the polyploid genome structure and gene expression and the ecological consequences of chromosome doubling. The polyploidy promotes the evolution of genomic and phenotype, affects the species survival competition, reproduction and expansion capability, and improves the ecological adaptability. Polyploidization can drive the successful invasion of invasive alien species and consequently evolution into a weed in new habitats. In addition, it is proposed that the research works on invasive alien plants may focus on polyploidization function in weed evolution and alien plant invasion.

**Key words:** polyploidization; weed; invasiveness; evolution

杂草是一类能够在农田等人工生境中不断延续其种群的植物<sup>[1]</sup>。它伴随着人类农业文明的整个过程, 没有人类的农业活动就没有杂草的产生和演化。人类从开始种植作物、进行农业生产以来, 就一直与杂草进行长期的斗争。随着近代科学技术的发展, 杂草防治技术得到长足的发展和提高, 也彻底地改变了人类“面朝黄土背朝天”的劳作方式。但是, 到目前为止, 人类仍不能彻底摆脱杂草危害, 目前全世界每年农田除草用工 1 500 ~ 3 000 亿劳动日, 但草害仍造成 9.7% 减产, 其中谷类作物减产超过 2 亿 t<sup>[1]</sup>。我国有杂草 1 400 余种, 其中严重危害的有 130 余种。在每年投入 235 亿元杂草防治费用的情况下, 杂草仍然导致粮食减产 5 000 万 t, 直接经济损失近千亿元<sup>[2]</sup>。随着全球化进程加快, 外来杂草入侵在全世界范围内对各种各样的农业生态系统造成的危害日益严重。据估计, 全世界因外来杂草入侵造成的农业损失每年可达 2 480 亿美元<sup>[3]</sup>。因此, 研究杂草起源与演化、预警杂草的危害、建立可持续的杂草治理技术对保障农业生产安全和国家生态安全具有重要意义。

研究杂草起源、演化及其入侵扩散的机制等生物学基础理论是制定有效的防控与管理技术体系的前提。什么样的植物更容易侵染农业及自然生态系统是杂草学及入侵生物学的核心科学问题之一。Baker<sup>[4]</sup>早在 1970s 针对杂草性(weedy)植物物种, 总结了理想杂草应具备 12 个方面生物学特征。其中包括: 种子萌发条件要求低; 种子寿命长且具有间断发芽的能力; 生长迅速, 营养生长期短; 具有单亲本的繁殖系统, 如自交、无融合生殖; 非特化的传粉机制, 包括自花传粉、风媒传粉和非特异性的传粉者; 较高的表型可塑性和环境耐受性; 具有短距离扩散和长距离扩散的适应机制等。Baker 认为符合这些特征越多的

收稿日期: 2012-07-12

基金项目: 国家基础研究项目(2009CB119202); 国家自然科学基金项目(31070482); 农业生物灾害学科创新引智基地 111 项目(B07030)

作者简介: 李君, 博士,\* 通讯作者: 强胜, 教授, 博导, 主要从事杂草科学研究, E-mail: wrf@njau.edu.cn, qiangs@njau.edu.cn.

物种也更易成为入侵种。这些特征已经成为农产品公司作为评估其产品是否会成为“杂草”的常规标准。Barrett 等<sup>[5-6]</sup>总结了成功的杂草具有 8 类特征,提出多倍性可能是杂草的一个共同的遗传特性,推测多倍体植物类群更容易成为杂草或入侵种。但是,Barrett 的假设迄今仍没有直接证据支持。多倍化在动物、真菌、尤其是植物进化过程中扮演着广泛的突出作用,大量研究表明,染色体组的整体加倍是植物进化的主要推动力量,在被子植物中,约 70% 的种类在进化史中曾发生过一次或多次多倍化的过程<sup>[7-9]</sup>。近 10 年来,越来越多的物种被全基因组测序,基于这类数据的比较基因组学分析表明,很多植物的二倍体物种实际上是多倍体形成后经历了二倍化(diploidization)的基因组重整过程,称之为古多倍体。多倍化被认为是生物最剧烈的遗传变异<sup>[10]</sup>。来自模式植物异源多倍体的研究表明:多倍体形成后基因组结构及基因表达发生一系列变化,因此多倍体常表现出不同于其二倍体祖先的新表型<sup>[11-14]</sup>,这些新表型可能有利于多倍体进入新的生态位<sup>[15-17]</sup>。Fawcett 等<sup>[18]</sup>的研究表明,在白垩纪至第三纪的物种大灭绝中,多倍化对一些植物类群的存活和随后的扩散起到了至关重要的作用。

近年来一些研究发现多倍体常常与植物入侵相联系。Chen 等<sup>[19]</sup>对 3 676 种被子植物的统计分析表明,杂草中多倍体/二倍体的比值(0.65)较非杂草(0.28)明显高。在一些特定的案例中,那些在原产地包含多个染色体倍性的复合种,在入侵地仅仅发现高倍性的分类群,例如,虎杖(*Fallopia japonica*)在原产地亚洲就是一种高倍性的杂草,有四倍体、六倍体和八倍体 3 种细胞型,入侵美洲与欧洲的虎杖主要是八倍体<sup>[20]</sup>。千屈菜(*Lythrum salicaria*)在原产地存在二倍体、四倍体和六倍体 3 种细胞型,而在入侵地北美洲仅发现四倍体<sup>[21]</sup>。类似的结果也发生在入侵欧洲的巨大一枝黄花(*Solidago gigantea*)<sup>[22]</sup>。在植物进化的历史上,多倍化是否影响了外来种并加速了它们成为杂草或入侵种的进程,这是非常有意义而亟待回答的科学问题。本文将通过介绍多倍化的进化意义及生态学后果,从理论上分析植物的多倍化如何影响其适应性、生存竞争能力与繁殖扩展能力,以及这一遗传过程对植物杂草化及入侵过程的影响。

## 1 多倍化在杂草中普遍存在

植物中多倍体化现象普遍存在,大量的统计分析结果表明,在显花植物中多倍体物种所占的比例显然与该类植物在进化中的地位或演变状态有密切的关系。裸子植物中约 38% 的种类为多倍体,在被子植物中,Grant<sup>[23]</sup>估计 47% 的开花植物具多倍体起源,单子叶植物中 47% 是多倍体,双子叶植物中 43% 是多倍体。而 Masterson<sup>[7]</sup>认为大约有 70% 的种类在其进化过程中经历过一次或多次多倍化,而现在的证据表明在开花植物辐射前可能就已发生了多倍化事件,从而 100% 的被子植物是古老多倍体<sup>[10, 24]</sup>。

很早就有研究者注意到多倍体在杂草中异乎寻常的高比例,Heiser 等<sup>[25]</sup>调查了美国加利福尼亚州的禾本科与菊科植物中的杂草,发现杂草中多倍体比例明显高于非杂草植物中多倍体的比例(图 1)。Holm 等<sup>[26]</sup>提出世界危害最严重的杂草有 18 种,除了 2 种倍性资料不够详实外,其他 16 种均为多倍体(表 1)。繁缕(*Stellaria media*)是一种常见的旱田杂草,在中欧与北美自然生境中生长的主要是二倍体,而生长于农田的则主要是四倍体。稗草原产于亚洲,目前广泛分布在世界水稻种植区的稗草均为多倍体:四倍体的水稗(*Echinochloa crus-galli* var. *phylloponon*)和六倍体水田稗(*Echinochloa crus-galli* var. *oryzoides*)<sup>[27]</sup>。虽然

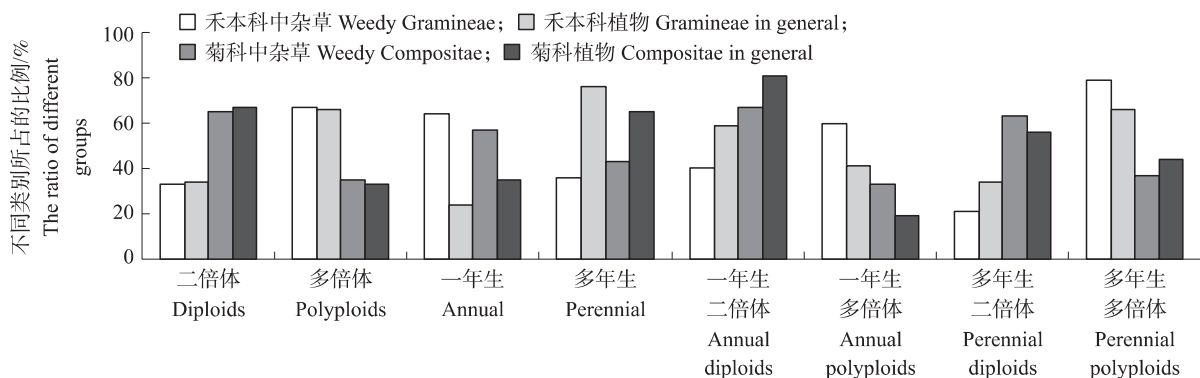


图 1 加利福尼亚州的禾本科植物和菊科植物不同倍性杂草种类比较<sup>[25]</sup>

Fig. 1 Comparison of Gramineae (Poaceae) and Compositae (Asteraceae) plant families weedy species of these families in California<sup>[25]</sup>

表1 世界危害最严重的18种杂草的染色体组倍性<sup>[26]</sup>Table 1 Genome ploidy of the 18 worst weed species in the world<sup>[26]</sup>

种名 Species	中文名 Common name	属染色体基数 Genus chromosome basic number	染色体数目 Number of chromosomes	染色体组倍性 Genome ploidy
<i>Amaranthus hybridus</i> L.	绿穗苋	$x=8$	$2n=32$	多倍体 Polyploids
<i>Amaranthus spinosus</i> L.	刺苋	$x=8$	$2n=34$	多倍体 Polyploids
<i>Avena fatua</i> L.	野燕麦	$x=7$	$2n=42$	多倍体 Polyploids
<i>Chenopodium album</i> L.	藜	$x=6/9$	$2n=54$	多倍体 Polyploids
<i>Convolvulus arvensis</i> L.	田旋花	$x=7 \sim 15$	$2n=50$	多倍体 Polyploids
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	狗牙根	$x=9/10$	$2n=36/40$	多倍体 Polyploids
<i>Cyperus esculentus</i> L.	油莎草	$x=5 \sim 60$	$2n=108$	多倍体 Polyploids
<i>Cyperus rotundus</i> L.	香附子	$x=5 \sim 60$	$2n=108$	多倍体 Polyploids
<i>Digitaria sanguinalis</i> (L.) Scop.	马唐	$x=9$	$2n=28/36/54$	多倍体 Polyploids
<i>Echinochloa colonum</i> (L.) Link.	光头稗	$x=9$	$2n=36/54$	多倍体 Polyploids
<i>Echinochloa crus-galli</i> (L.) Beauv.	稗	$x=9$	$2n=36/54$	多倍体 Polyploids
<i>Eichhornia crassipes</i> (Mart.) Solms	凤眼莲	$x=8$	$2n=32/64$	多倍体 Polyploids
<i>Eleusine indica</i> (L.) Beauv.	牛筋草	$x=9$	$2n=18/36$	?
<i>Imperata cylindrica</i> (L.) Beauv.	白茅	$x=5/10$	$2n=20$	?
<i>Paspalum conjugatum</i> Berg.	两耳草	$x=10$	$2n=60/80$	多倍体 Polyploids
<i>Portulaca oleracea</i> L.	马齿苋	$x=9$	$2n=54$	多倍体 Polyploids
<i>Rotboellia exaltata</i> L.	筒轴茅	$x=9/10$	$2n=36/40$	多倍体 Polyploids
<i>Sorghum halepense</i> (L.) Per.	假高粱	$x=10$	$2n=40$	多倍体 Polyploids

很早就有研究者注意到杂草中染色体倍性变异,但是由于缺乏相应的大尺度范围内的数据统计分析,鲜有研究者将染色体倍性这一基因组特征纳入杂草性及入侵性多重生物学特征分析。近年来人们发现多倍体在入侵植物中所占比例明显较高。Pandit等<sup>[28]</sup>调查了新加坡的入侵植物,发现它们全部是多倍体。Pandit<sup>[29]</sup>进一步调查了南亚次大陆1000多种植物,发现72%入侵种均为多倍体,而在稀有植物中的二倍体比例明显较高。Treier等<sup>[30]</sup>研究了原产地和入侵地斑点矢车菊(*Centaurea maculosa*)种群中2000多个体的多倍性水平,发现入侵地以四倍体为主,而原产地则以二倍体为主。te Beest等<sup>[31]</sup>在分析了世界性广泛分布的128种入侵植物染色体倍性,发现入侵种具有高频率的种内染色体变异,多倍体与二倍体的比例分别为55%和45%。一项对全球性分布的杂草调查研究表明,染色体倍性可能是影响外来杂草在新生境成功入侵的因素之一<sup>[32]</sup>。

## 2 多倍化驱动杂草起源

在自然界,植物的天然杂交和染色体加倍是导致多倍体物种产生的主要途径。多倍体包括同源多倍体(autopolyploid)和异源多倍体(allopolyploid)。同源多倍体是指包含2个或2个以上具有相同来源基因组的多倍体,通常是由同一物种的未减数配子产生融合,或正常减数配子之间的杂交和染色体加倍而产生。异源多倍体则是指包含2个或2个以上具有不同来源基因组的多倍体,往往是由不同物种之间的个体经天然杂交和染色体加倍而产生的。在多倍体的形成过程中,通常因为异源多倍体的杂种发生了染色体加倍的现象而导致减数分裂时趋于正常,由此克服遗传上的生殖障碍<sup>[33-34]</sup>。例如普通小麦(*Triticum aestivum*, AABBDD基因组)就是由一粒小麦(*T. monococcum*, AA)、拟斯卑尔脱山羊草(*Aegilops speltoides*, BB)和节节麦(*A. tauschii*, DD)这3个二倍体祖先种经天然杂交和染色体加倍而形成的。北美红杉(*Sequoia sempervirens*)是现存唯一的倍性最高的自然六倍体针叶树(AAAABB,  $2n=6x=66$ ),也是世界上生长最快的树种之一。其祖先经过一轮多倍化形成异源四倍体植物(AABB),四倍体(AABB)与二倍体亲本(AA)经过杂交形成AAB型植物,其后再次多倍化产生了现有的六倍体红杉<sup>[35]</sup>。当代发生的天然杂交和染色体加倍导致新物种形成的最经典的案例是大米草(*Spartina anglica*)。入侵英格兰海岸的盐沼植物互花米草(*Spartina alterniflora*,  $2n=62$ )和土著种海岸米草(*Spartina maritima*,  $2n=60$ )经杂交形成不育的杂种唐氏米草(*Spartina townsendii*),后染色体加倍形成可育的大米草(*S. anglica*,  $2n=122$ )<sup>[36]</sup>。大米草比其双亲具有更强的竞争能力和入侵性,在很多区域取代了土著米草,目前已经被列为世界危害最大的100种入侵物种之一。菊科婆罗门参属(*Tragopogon*)植物是另一个异源多倍体形成的著名案例。在华盛顿东部,该属成员草地婆罗门参(*T. pratensis*)、长喙婆罗门参(*T. dubius*)和蒜叶婆罗门参(*T. porrifolius*)两两组

合均能发生杂交<sup>[37]</sup>。草地婆罗门参和长喙婆罗门参的杂种经染色体加倍后形成一个可育物种莫斯科婆罗门参(*T. miscellus*)。草地婆罗门参和蒜叶婆罗门参的杂种经相似的途径形成第二个新物种显山羊胡子草(*T. mirus*)。目前这些物种在来源地以外有着广泛的传播<sup>[37]</sup>。在英国泛滥的千里光属植物威尔士千里光(*Senecio cambrensis*)也是经历杂交、杂种染色体组加倍后形成的一个新物种。异源多倍化是植物新种形成的常见机制,但同源多倍化同样会导致入侵新地区的植物种群形成新种。长久以来生物学家认为同源多倍体在减数分裂过程中可能存在染色体配对困难,因此自然居群中的同源多倍体非常罕见。然而随着研究方法的进步,人们发现同源多倍体在自然界中也是普遍存在的,有许多种内具有多种倍性水平的植物,很可能都是同源多倍体。例如四倍体千母草(*Tolmiea menziesii*)是典型的同源多倍体的起源<sup>[38]</sup>。四倍体醋栗叶矾根(*Heuchera grossulariifolia*)源于二倍体醋栗叶矾根染色体组加倍形成,而且系多元起源的同源四倍体,这个种的不同细胞型占据不同地理分布区<sup>[39]</sup>。Ling等<sup>[40]</sup>利用 *nrDNAITS*、*RPB2* 内含子序列、cpDNA 序列分析了倍性变异丰富的绞股蓝(*Gynostemma pentaphyllum*),单独和组合的核基因序列系统发育分析均表明多倍体绞股蓝的产生是同源多倍化的结果。菊科蓍草属(*Achillea*)植物存在强烈的杂交多倍化现象,而欧蓍草(*Achillea borealis*)却是仅分布于美国太平洋沿岸的同源多倍体复合体,该种四倍体植物能够产生未能进行减数分裂的四倍体配子( $2n=4x$ )与正常减数分裂的二倍体配子( $n=2x$ ) 2种不同倍性的配子的融合导致新同源六倍体的植物的形成。尽管在四倍体种群中新多倍体形成的频率较低,仅为1/233,但这一频率远高于基因突变率几个数量级<sup>[41]</sup>。

### 3 多倍体基因组进化对杂草进化的影响

Stebbins<sup>[42]</sup>认为多倍体基因组中重复基因的存在会对通过突变或重组而产生的新的遗传组合的表现产生抑制或缓冲作用,因此多倍体种缺乏必要的进化潜力,被看成是进化路线的终点或盲端。Comai<sup>[43]</sup>也指出了多倍化的不利:细胞核以及细胞增大从而导致细胞内物质和信息交流混乱,导致减数分裂畸形以及基因调控混乱,因此多倍化常与致死性或不育性相关联。然而,多倍体的优势显而易见,其为物种进化和分化以及随后的自然选择提供了丰富的材料<sup>[18, 43]</sup>。

#### 3.1 固定杂种优势

在植物异源多倍体中,杂合子在遗传上的永久性被固定会伴随着表现出潜在的杂种优势效应<sup>[43]</sup>。杂种优势是指杂种后代因其较高的杂合性而比亲本具有更高的生长和生殖优势的现象。多倍化可以屏蔽亲本种群中积累的一些固定的隐性有害的等位基因。由于细胞内重复基因的增加,就某一杂合基因位点而言,后代个体中杂合体会明显增加,纯合体比例会相应减少,因而隐性基因的效应和特殊基因组合在群体内显现的概率会明显变小。在多倍体水平,杂种后代的分离比例会发生明显改变,群体内杂合体所占比例会明显增加,实现杂种优势的多代利用。杂种优势在一定程度上保持和提高群体的适合度优势,因此杂种后代常常比其亲本更适应极端的环境条件<sup>[44]</sup>。同源多倍体同样被认为具有比它们的二倍体亲本更高的杂合性,而这可以归功于多体遗传(polysomic inheritance)。一些研究证实多倍体具有更高的杂合度。Arft等<sup>[45]</sup>利用蛋白质电泳的方法分析了披发绞草(*Spiranthes diluvialis*) 5个多肽酶遗传多样性,发现异源多倍体披发绞草比二倍体亲本有着更高的多态性位点和杂合度。千母草(*Tolmiea menziesii*)是生长在北美太平洋沿岸的一种植物, Soltis等<sup>[38]</sup>利用几种不同的遗传分化分析方法对野生同源四倍体种群与二倍体种群进行了比较分析,结果证实同源四倍体种群群体的杂合性(0.237)要远高于二倍体种(0.070)。群体遗传学认为外来种在最初进入新的生境时群体较小,面临着由遗传瓶颈所导致的沉重的遗传负荷<sup>[46]</sup>,因此比较容易面临灭绝的风险;而杂种优势在一定程度上能缓解这种效应,有助于多倍体在更严峻的环境中表现出更高的生存适合度。例如,我们在前面提到菊科婆罗门属的2个新形成的异源四倍体显山羊胡子草与莫斯科婆罗门参分别有33%和34%的位点与亲本不同<sup>[43]</sup>,较高杂合度可能更好地适应环境条件的变化,有利于这2个多倍体在新环境中的定居,目前这2个多倍体种在北美广泛入侵。

#### 3.2 基因表达变化

多倍化具有一个普遍的效应,即等位基因的剂量效应(allele-dosage effects)<sup>[47]</sup>,如果基因表达具有加性效应,与在纯合基因型中低表达的等位基因或高表达的等位基因相比,在杂合基因型中观察到的具有剂量效应的等位基因的表达水平介于两者之间。因此,对于有等位基因剂量效应的基因,多倍化增加了它们表达水平的变化。这一现象可能不会超出等位基因的表型范围,但会增加在这个表型范围之内的中间

型,有些中间型表型可能具有选择优势<sup>[47]</sup>。近几年多倍体基因表达研究相当活跃并取得了较大成就,但大部分研究都集中于农作物与模式植物。例如,在人工创制的异源四倍体拟南芥中有近90%的基因是加性表达<sup>[48]</sup>。然而在同源多倍体中由基因组剂量效应引起基因表达变化的位点远少于异源多倍体,基因的剂量效应似乎并不明显<sup>[49-51]</sup>,例如,在白菜的单倍体、二倍体和同源四倍体系列中,蛋白质的双向电泳图谱在不同倍性材料间差异不明显<sup>[50]</sup>。Stupar等<sup>[51]</sup>研究了马铃薯的单倍体、同源二倍体与四倍体基因表达中的倍性效应,在9000个检测位点中,大约有10%左右的位点在倍性系列中表达发生了变化,但大部分集中于单倍体,且差异水平大都低于二倍体,二倍体与四倍体间表达变化位点不多。Parisod等<sup>[52]</sup>认为同源多倍体的基因冗余可能有助于适应性变异的产生,并推测冗余拷贝因选择压力的松弛而逐渐分化,各自通过积累后产生出新的表型变异。

基因沉默是指基因组中的基因由于受遗传或表观遗传因素的影响表达降低或完全不表达的现象。1990年Napoli等<sup>[53]</sup>在研究转查尔酮合成酶(chalconesynthase, CHS)基因 $chs$ 的矮牵牛植株中首次报道基因沉默现象。多倍体中普遍存在基因沉默现象,在人工合成和天然形成的异源多倍体中如异源多倍体棉花<sup>[51, 54]</sup>、小麦<sup>[55]</sup>和拟南芥<sup>[56-57]</sup>中,均能观察到部分同源基因不等表达和单个拷贝沉默。目前普遍认为多倍体基因组中所表现的基因沉默现象主要不是源自遗传突变,而是源自一些表观遗传调控的作用。从分子机制上看,沉默可以发生在转录和转录后2个层次,越来越多的证据表明无论是转录失活还是转录后沉默都与DNA甲基化有关。甲基化对基因表达的倍性调控证据最初来自于拟南芥。在新形成的拟南芥多倍体中DNA胞嘧啶超甲基化参与了多倍体中同源基因的沉默<sup>[58]</sup>。Madlung等<sup>[59]</sup>观察到拟南芥人工异源四倍体的形态发生了改变,并证实DNA去甲基化导致该多倍体在转录水平的变化。转座子可以通过插入突变使基因失活,植物在正常的发育过程中,转座因子及其他重复序列因甲基化而处于不活跃状态<sup>[60]</sup>。但当基因组遭受“冲击”(genomic shock)时,这些转座因子就可能从抑制状态中释放出来,启动它们移动的过程。多倍化就代表了基因组“冲击”的一种形式,其结果是削弱了基因组抑制系统的作用,增强了转座因子的活性,而转座子的活动不仅会改变基因组中某些基因的结构和表达式样,同时有可能改变基因组中DNA甲基化的水平和表观遗传修饰式样,改变多倍体基因组中不同基因组成分间的相互关系,从而对整个基因组中基因的表达以及多倍体的表型产生影响<sup>[61]</sup>。逆转座子的激活也可以引起基因沉默,其作用方式是通过RNA干涉而沉默相应基因<sup>[62]</sup>。植物多倍体化过程中的另一个突出的表观遗传现象就是核仁显性。种间杂种和(或)新合成的异源多倍体中,源于一个亲本的核仁组织区(NOR)形成核仁而另一亲本的NOR无活性,这一现象称为核仁显性(nucleolar dominance)<sup>[63]</sup>。然而,核仁显性现象并不属于广义上的基因组沉默现象,核仁显性现象是可逆的,在发育过程中被调节并受染色质修饰控制,其中染色体修饰包括DNA甲基化和组蛋白乙酰化<sup>[64-65]</sup>。

以往一直认为,在多倍体基因组中存在大量重复基因,这些重复基因中有一部分拷贝保留了它们原有的功能,并正常表达,另一些冗余拷贝则因选择压力的松弛而逐渐分化,各自积累不同的变异,进而发展成为执行不同功能的新基因<sup>[66]</sup>。然而,目前有证据表明基因的功能分化明显与蛋白质序列中氨基酸加速的替代过程相伴随,这种加速的、过量的替代现象只能是正选择促进的结果<sup>[67]</sup>。由此说明在多倍体基因组中重复基因的功能分化并不完全像我们以前所认为是由于选择压力的松弛而发生随机突变的结果,多倍体基因组中新的功能基因或新的位点的出现很可能是由选择压力所驱动的。多倍体中经常出现的不同基因间交互沉默现象可能是亚功能化的前奏<sup>[68-70]</sup>。由于重复基因的功能分化通常并不是随着多倍化的过程而迅速发生的,常常需要一定的演化时间,因此目前还缺乏典型的例证来说明某一新的功能基因的出现就是多倍化后不同重复基因功能分化的结果。多倍体基因组中重复基因的功能分化不仅仅发生在结构基因中,也发生在调控基因中<sup>[71]</sup>。Wendel等<sup>[61]</sup>认为,由多倍化所导致的重复基因进化的影响最主要的不是体现在蛋白质结构和功能上,而是体现在基因表达调控式样上。多倍体基因组的进化、多倍体基因组特点的形成在很大程度上是与调控基因的“革命”联系在一起的,它们从根本上控制着多倍体生物的发育方式和适应性<sup>[61]</sup>。

上述基因表达水平的变化将直接影响生物表型变化从而产生一些新的性状,因此,多倍体后代可能呈现出更多表现型,以应对环境的变化。目前大部分多倍体基因表达研究都集中于农作物与模式植物。自然多倍体的研究很少,主要集中于起源较晚的几个多倍体物种如大米草<sup>[72]</sup>、婆罗门参<sup>[73]</sup>和千里光<sup>[74]</sup>。这些研究案例充分证明了多倍化对植物的杂草性与入侵性的进化具有重要影响。

### 3.3 基因组结构的变化

基因组结构上的进化主要体现在: 染色体重排( chromosomal rearrangement)、染色体二倍化( chromosomal diploidization) 及序列消除( sequence elimination)。染色体重排是存在于多倍体基因组进化过程中的非常普遍的现象。Reinisch 等<sup>[75]</sup>运用 RFLP 作图的方法对四倍体棉花的基因组进行研究, 发现 7 对部分同源的染色体发生过倒位或易位。Zwierzykowski 等<sup>[76]</sup>用多花黑麦草( *Lolium multiflorum*) 和草甸羊茅( *Festuca pratensis*) 为材料, 合成了一个异源四倍体(  $2n=4x=28$ ) , 然后运用染色体原位杂交的方法对其基因组进行分析, 发现在每个细胞中, 至少有 20 条染色体发生相互易位。不同基因组染色体之间广泛的相互易位和重排使多倍体基因组在结构上不再具有多倍体的特点, 而成为染色体( 行为) 二倍体化的多倍体( chromosomally diploidized polyploid)。染色体重排是不同基因表达相互协调、相互稳定的结果<sup>[61]</sup>, 但是关于这种相互协调的机制目前仍不清楚。

在异源多倍体形成过程中, 由于基因组间的不兼容, 新基因组中大量的序列会被消除掉, 从而促进新基因组的协调性。在几个小麦异源多倍体化过程中, 由倍性差异所引发的序列排除现象在不同倍性小麦中都普遍存在, 而且伴随着一种非随机、可重复的模式, 常常是来自一个亲本的序列被消除, 并在异源多倍体形成的早期完成<sup>[77-80]</sup>, 一个世代甚至能够影响 15% 的多态性位点<sup>[81]</sup>。究其生物学意义, Feldman 等<sup>[79]</sup>认为通过 DNA 排除过程, 可以把某些部分同源染色体( homoeologous) 所共有的序列转化成某些染色体所特有的序列, 增加部分同源染色体之间的差异水平, 减少它们在减数分裂过程中配对的机会, 保证严格的同源染色体( homologous) 之间的配对, 从而为多倍化以后在多倍体基因组中尽快恢复二倍化的染色体配对方式奠定基础。

由于多倍化造成细胞内染色体配对紊乱, 因此新生的多倍体育性一般较二倍体低。人工合成的多倍体孕性显著降低, 表现在结实率低和种子发育不良, 以及花粉生活力下降等方面。克服部分有性不育的一个方法是无性繁殖, 多倍体的发展可能伴随着交配系统的转变, 即常向自交、无融合生殖或营养繁殖方向的遗传转变。许多杂草具有无融合生殖特性。例如: 二倍体鸭茅状磨擦禾( *Tripsacum dactyloides*) 只能进行有性生殖, 而加倍后的同源四倍体植株则表现出兼性无融合生殖特性<sup>[82]</sup>; 二倍体大黍( *Panicum maximum*) 一般不表现无融合生殖特性, 而同源四倍化的大黍具有兼性无融合生殖特性, 随着基因组倍性的不断提高, 多倍体大黍只表现出无融合生殖特征<sup>[83]</sup>。多倍体银背委陵菜( *Potentilla argentea*) 也具有类似的现象<sup>[84]</sup>。据此推测, 交配系统转变的自然选择意义即在不利环境中增强繁殖, 至少在最初, 当异交的机会还十分有限时是如此。交配系统的转变在开始阶段对多倍体的生存与散布可能具有重要意义。无融合生殖能稳定被选择的基因型, 并在先锋生境中常常能迅速拓殖。此外, 多倍化导致植物个体高大从而利于营养繁殖器官如根状茎等更为有效地繁殖。

## 4 多倍化的生态学效应及对杂草进化的影响

### 4.1 生长和形态性状

多倍化最普遍的效应是细胞体积增大, 与多倍性对细胞大小的主要效应联系在一起的是植物形态的改变。与二倍体相比, 多倍体植株一般具有器官的巨型性, 如多倍体茎秆粗壮, 叶片变大, 种子花、果实等体积增大<sup>[85-86]</sup>。植物的生长和形态性状是作为植物资源有效利用的重要指标, 通常作为指示植物竞争能力的工具, 体现在那些与捕获光能、生物量的制造以及资源利用有关的功能性状, 例如株高、比叶面积( SLA)、叶干物质含量( LDMC)、根冠比等<sup>[87]</sup>。竞争成功与否主要是资源捕获潜力的反映, 具有最大营养组织生长率的物种将是竞争优胜者<sup>[88]</sup>。高生长速率可加快物种适宜条件下的建群速度, 能在很短的时间内占据更大的资源空间, 从而在一些环境中获得对土著种的竞争优势, 或能占据土著种不能利用的生态位从而成功入侵。植物竞争能力直接影响植物的入侵性, 例如, 入侵地四倍体巨大一枝黄花比原产地二倍体更加高大, 但与原产地四倍体之间相比并无优势<sup>[89]</sup>。

种子大小一直是植物生活史中的重要选择焦点, 种子大小会影响种子的扩散能力和萌发能力, 幼苗的存活、建群将决定植物生活史早期的生长乃至群落的分布格局<sup>[90]</sup>。有研究表明入侵植物的种子比本地植物的种子更大更多, 这能增强其远距离传播和入侵的能力<sup>[91-92]</sup>。Retagnolle 等<sup>[85]</sup>发现多倍体具有更大的种子。虽然大种子从需要消耗更多的光合产物方面看不是一种进化特征, 但是有利于种子的快速萌发, 赋予幼苗更高的活力, 从而增强其生态适应能力; 因此, 这一性状对于植物在建群阶段克服小种群的奠基者



效应具有重要影响。有研究表明多倍体一般产生比二倍体较大的花朵,花的形态、传粉方式及开花物候也显著不同于二倍体<sup>[86,93-94]</sup>。自花传粉与开花物候的变化可能会大大影响成功入侵。自花传粉的方式能产生大量种子,确保入侵植物在缺乏传粉者的情况下实现成功繁殖。改变或延长其花期,可以避免与土著种竞争传粉昆虫<sup>[94]</sup>。一项对全球农业杂草数据的分析发现杂草更倾向于由非生物媒介进行传粉和传播<sup>[95]</sup>,虫媒植物在到达新分布区后往往由于缺乏合适的传播媒介而影响其入侵能力。

#### 4.2 生理特性

大量的研究表明,植物多倍体不仅在形态特征上与相应的二倍体植物明显不同,而且在生理特征上的差异也非常明显。植物的生长、繁殖和竞争等均与其生理性状密切相关,因此,植物的生理性状对其适应能力和入侵性具有重要影响。来自经济作物与模式植物上的研究发现,多倍体在许多方面与二倍体存在差异,多倍体一般生长缓慢从而延迟开花结果<sup>[86]</sup>。有研究发现生长发育缓慢可能与细胞分裂缓慢有关,生长素含量少可能是重要影响因素<sup>[96]</sup>。染色体加倍通常会增加多倍体细胞内的次生代谢产物和起防御作用的化学物质含量,植物体内化学成分的变化可能会导致外来植物种与其他生物群落成员如植食性昆虫、传粉者或土壤生物间相互作用的改变,进而影响外来种在新生境生存竞争中的成功。Hull-Sanders等<sup>[97]</sup>研究了原产地与入侵地不同倍性巨大一枝黄花的次生代谢物质,发现四倍体的倍半萜的含量高于二倍体和六倍体。但与原产地相同倍性的类群相比,入侵地不同倍性的次生代谢物质含量均显著降低。有研究表明多倍体降低了蒸腾速率,提高了水分利用效率<sup>[98-99]</sup>,然而多倍体与光合活性的关系比较复杂,与以不同倍性植物为研究材料所获得的有关同化作用强度方面的结果并不一致,与二倍体亲本相比,多倍体的光合速率表现下降,上升或一致<sup>[100-102]</sup>。Hull-Sanders等<sup>[97]</sup>研究发现入侵的六倍体巨大一枝黄花具有最高的光合速率,然而适合度却最低。光合作用是植物最重要的生理现象之一,它是否直接影响植物入侵性可能还需要更多试验来验证。Tomkins等<sup>[103]</sup>在研究了各种杂草对不同除莠剂的反应时发现,在全部性状中,例如,组织构造、生活型和各种生理学及细胞学的因素,只有倍性水平与除草剂抗性有显著的关系,多倍体植物较二倍体植物具有更强的除草剂抗性。长期以来人们一直认为,多倍化可能增加抗逆性,从而有助于其在新生境生存竞争中的成功。近年来,一些研究表明多倍体的耐贫瘠、耐寒、耐旱、耐盐能力增强<sup>[89,104-105]</sup>,然而多倍体植物在胁迫环境中的响应可能具有种属特异性<sup>[103,106]</sup>。

#### 4.3 生态耐受性与生态位分化

由于多倍体具有更高的杂合度和多样性,因此通常认为多倍化种比二倍体种具有更为广泛的生态幅。这一假设得到一些研究的支持。Lowry等<sup>[107]</sup>研究了 *Clarkia* 属植物的地理分布,认为,该属的多倍体比二倍体有更广泛的分布。类似的结果也发生在北车前(*Plantago media*)<sup>[105,108]</sup>与泽兰属(*Eupatorium* spp.)植物<sup>[109]</sup>上。然而,Martin等<sup>[110]</sup>比较了来自北美洲的144属的二倍体与多倍体的地理分布和生态幅,认为二者之间并无差异。多倍体植物通常比二倍体祖先或其近缘种可能具有对极端环境更强的耐受能力<sup>[111]</sup>。这一假设也得到一些研究的支持。Brochmann等<sup>[112]</sup>发现北极圈是世界上植物多倍化比例最高的地区,其严酷的环境选择明显偏好多倍体,并且多倍体植物常迅速占领由冰川融化而形成的新生境。Coyer等<sup>[113]</sup>利用SSR和mtDNA RFLP分子标记技术验证在爱尔兰盐沼生境中生存的墨角藻属(*Fucus*)的植物均为多倍体。Treier等<sup>[30]</sup>发现四倍体斑点矢车菊比二倍体更加适应干旱环境,这可能是四倍体斑点矢车菊在北美广泛入侵的原因之一。上述案例研究说明多倍体比二倍体祖先具有较强的生态耐逆性,然而这些研究并不能区分增强的抗逆性是由于多倍化的直接影响还是因为多倍体基因组复制后长期适应环境积累差异基因的结果。为了验证染色体组加倍本身是否增加生态抗逆性,Ramsey<sup>[114]</sup>研究了栖息在加利福尼亚海岸的四倍体与六倍体野生欧蓍草。四倍体欧蓍草占据该海岸北部潮湿的生境,而六倍体欧蓍草生长在该海岸南部的干燥的沙质栖息地。Ramsey将野生四倍体、六倍体及源自四倍体突变新产生的同源六倍体蓍草共同种植在干燥的沙质生境中。面临逆境,野生的四倍体、六倍体及新近产生的同源六倍体蓍草存活率分别为20.4%、70.4%、34.7%。新生六倍体欧蓍草与四倍体欧蓍草在逆境中的存活率差异表明正是基因组加倍增强了植物生态耐性,而不是染色体上DNA序列的变化的结果。这个研究提供了多倍化增强植物生态耐性的直接证据<sup>[114]</sup>。

尽管多倍体是否增强生态抗逆性的假设还需要更多试验证据支持,但前人的研究表明,多倍体与其二倍体在自然分布中常常占据不同生态位,具有明显的空间隔离现象。例如四倍体千母草出现在从阿拉斯加南部至俄勒冈州中部被威斯康星冰川覆盖的地区,二倍体千母草仅出现在从俄勒冈州中部至加利福利

亚州北部未被冰川覆盖的地区<sup>[38]</sup>。类似的现象出现在巨大一枝黄花<sup>[22]</sup>。生态位分化是多倍体细胞型成功定居的结果,然而一些研究表明多倍体与其二倍体祖先生态位分化不明显<sup>[73, 37, 115]</sup>。不同倍性之间的生态位分化可能是不同倍性种对局域环境适应进化的结果<sup>[116]</sup>。一个物种向新环境的入侵是进化上的一个试验,如果具有丰富的遗传变异,入侵物种通常可以进行快速进化调整。这些进化的调整可能包括改进防御手段,提高竞争力及改变生活史特征。来自入侵植物的研究表明,许多外来种在入侵地会出现生活史特征的进化变化。例如,怪柳(*Tamarix ramosissima*)、贯叶连翘(*Hypericum perforatum*)、宾州苍耳(*Xanthium strumarium*)均在入侵地表现出生态型适应性。农田杂草因人工选择也已演化出一些特殊的生物型即作物生态型(agroecotypes),即能模拟农作物的生长和繁殖模式,从而避免在人为除草过程中被淘汰。杂草种子因为拟态而与农作物种子一起散布和种植。这种适应导致许多作物生态型杂草种子被夹杂在作物种子中引入到新的大陆<sup>[27]</sup>。然而有研究并不支持适应进化假设<sup>[117]</sup>。一般认为多倍体具有丰富的遗传变异,可能具有更高的进化潜力,然而在同质园试验条件下还没有确切的证据证明这一假设。Schlaepfer等<sup>[89]</sup>比较了巨大一枝黄花不同细胞型在同质园试验条件下的生活史特性,认为四倍体巨大一枝黄花在入侵地成功是四倍体在原产地预适应的结果而非在入侵地产生适应性进化的结果。

### 5 结论与展望

综上所述,多倍化发生后,基因组结构与功能发生改变,各种表观遗传现象和机制间相互影响、彼此制约、共同作用,最终影响性状的表达,因此多倍体常表现出不同表型性状,如耐逆性增强、抗病虫能力提高、具有无融合生殖能力、开花物候变化、器官大小变化等。尽管对多倍化引起表型进化的具体机制仍不清楚,但这些进化的改变将在个体和群体的生活史的各个环节产生重要作用,影响物种或群体生存竞争能力和繁殖扩展能力,从而改变物种或群体生态适应性(图2)。多倍体在自然界分布的优势说明多倍体比二倍体对新环境具有更高的适应能力,因此染色体组本身的倍增将赋予多倍体植物杂草性和入侵性进化的潜力。

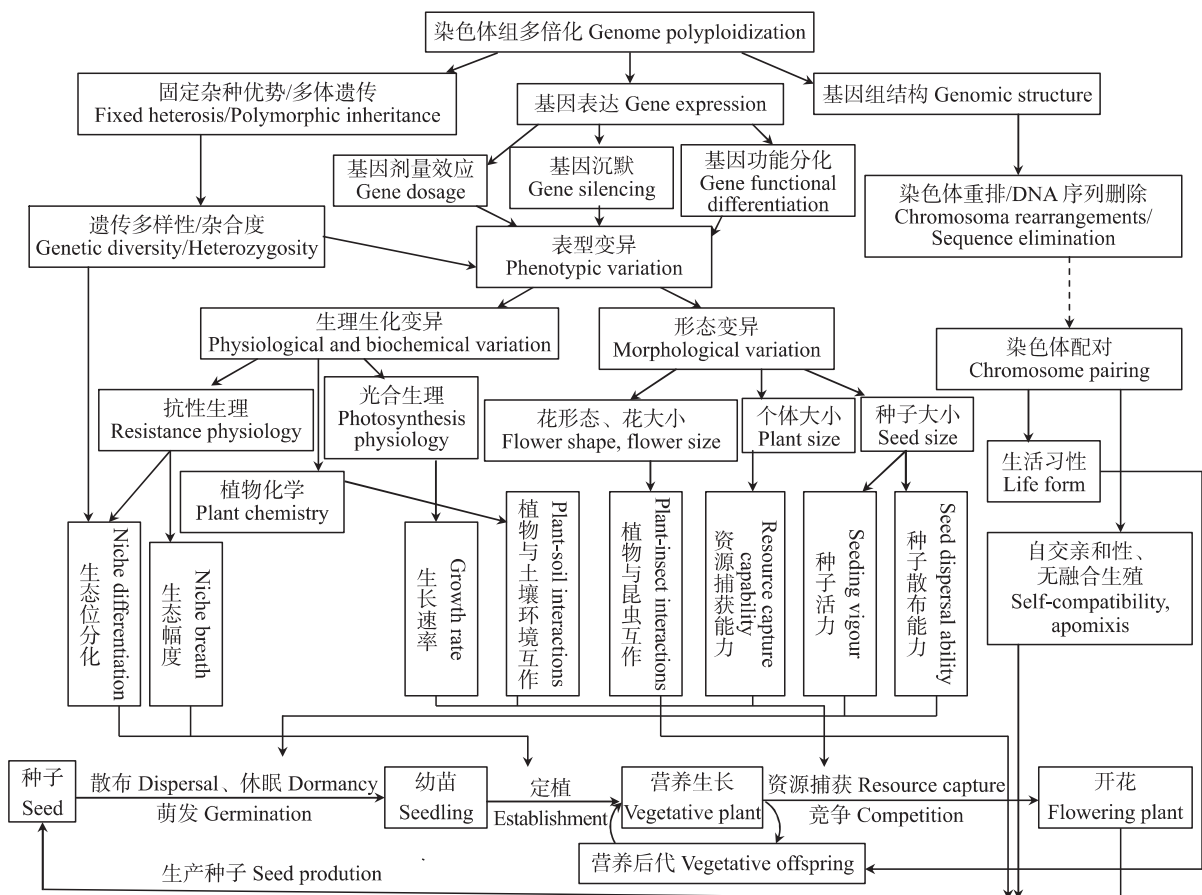


图 2 染色体组多倍化对杂草生活史的影响(引自参考文献[31]并做部分修改)

Fig. 2 The effect of polyploidization on weed life history (Reference [31] with modification)

虚线箭头表示负面影响。Dotted arrow shows the negative effect.



20世纪80年代 Barret 就提出多倍性可能是杂草的遗传特征,然而至今这个假设依然没有强有力的证据证实。相对于数以千计的杂草及外来入侵物种,目前关于多倍化与植物杂草性及入侵性的研究,涉及到的种类还非常有限。尽管统计学上显示多倍化与植物入侵性相关联,但多倍化增强杂草性及入侵性假设仍缺乏试验证据。到目前为止,大部分对多倍体的研究都集中在少数栽培作物上,如玉米、小麦、棉花、芸苔属以及模式植物拟南芥属,因此要想得到更全面的研究数据,需要全面地调查研究现有农田及外来入侵杂草的细胞地理学资料。由于多倍化的生物学效应很有可能受到特定地理区域和环境条件的影响,这需要在更多的有代表性的野生分类群中开展工作,包括遗传上纯合和杂合的物种,以明确多倍化与植物的杂草性及入侵性是否具有直接的关联性。

近年来越来越多的研究发现外来植物通过对入侵地生物和非生物环境的适应性进化调整从而实现成功入侵,因此探讨外来植物成功入侵的遗传基础,即适应进化的变异来源,成为杂草学及入侵生物学的重要内容之一。外来物种通过自然传入或人为引种进入新的生境之后,只有克服遗传瓶颈,才能在新的生境中定居和扩张,进而成为入侵种。在这一过程中,染色体组的加倍可能是最重要的遗传机制之一,对入侵种在新生境中的适应性进化起到了关键的作用。尽管多倍体植物具有明显的进化优势,但多倍化加速外来种在新生境中适应性进化的实例十分匮乏,也许多倍体基因组表达的整体变化是很微弱的,观察它需要严密的试验设计和分析。尽管多倍体是普遍的,但并不是均匀分布的。哪些因素影响多倍体的形成,自然界中多倍体的成功又与哪些因素有关,多倍体是如何获得与新生境相关的适应性状从而成为入侵性杂草,对这些问题的回答将有助于深入理解杂草性及入侵性植物的进化机制。明确杂草及入侵植物的遗传基础对引种、预防和治理入侵具有现实指导意义。对于具备高遗传变异的杂草应加强监管和生物防治。

杂草及外来植物入侵已成为全球广泛关注的重大问题,然而对植物杂草性及入侵性的认识还很有限。现有的基因组学方法为深入理解杂草的遗传学基础提供了重要工具。过去几十年的研究使我们对多倍体形成后所发生的基因和基因组上的变化有了新的认识并取得了较大成就,但有关杂草性植物多倍体基因组学研究很少,究其原因,可能目前还缺乏理想的杂草及入侵植物模式物种<sup>[118]</sup>。选取多种杂草及入侵植物建立起一个较为全面的模式系统,以实现杂草化及入侵分子机制的全面探索,是一个亟待解决的问题。流式细胞仪的普遍应用将提供快速有效的倍性检测工具,这将推动细胞地理学、区系生物学、进化生物学研究的发展。另外,随着新一代测序技术和生物信息学的快速发展,基因组序列数据以及功能信息的获得更加全面且便捷。研究者可参照同科属模式植物的基因组信息,经同源序列比对等方法鉴定与杂草化及入侵性状紧密相关的基因位点,重点分析多倍化与杂草化及入侵性状紧密相关的基因的功能及可能的表达调控途径及其在不同组织水平产生的影响,分析植物系统响应外界压力并作出反馈的过程,探索影响多倍化与植物入侵性表达的环境及生物因素。该类研究将有助于了解杂草发生、快速进化的分子机制,评估入侵植物本身的适合度,预测入侵植物可能带来的生态后果,有助于实现管理和控制杂草的目标。

#### 参考文献:

- [1] 强胜. 杂草学[M]. 北京: 中国农业出版社, 2008: 2-3
- [2] 强胜. 我国杂草学研究现状及其发展策略[J]. 植物保护, 2010, 36(4): 1-5
- [3] Pimentel D, Zuniga R, Morrison D. Update on the environmental and economic costs associated with alien invasive species in the United States[J]. *Ecological Economics*, 2005, 52: 273-288
- [4] Baker H G. The evolution of weeds[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1974, 5: 1-24
- [5] Barrett S C H. Genetic variation in weeds[C]//Charudattan D R, Walker H. *Biological Control of Weeds with Plant Pathogens*. New York: John Wiley, 1982: 73-98
- [6] Barrett S C H, Richardson B J. Genetic attributes of invading species[C]//Groves R H, Burdon J J. *Ecology of Biological Invasions*. Cambridge: Cambridge University Press, 1986: 21-33
- [7] Masterson J. Stomatal size in fossil plants—evidence for polyploidy in majority of angiosperms[J]. *Science*, 1994, 264(5157): 421-424
- [8] Hegarty M, Hiscock S. Polyploidy: doubling up for evolutionary success[J]. *Current Biology*, 2007, 17(21): 927-929
- [9] Soltis P S. Ancient and recent polyploidy in angiosperms[J]. *New Phytologist*, 2005, 166(1): 5-8
- [10] Jiao Y N, Wickett N J, Ayyampalayam S et al. Ancestral polyploidy in seed plants and angiosperms[J]. *Nature*, 2011, 473: 97-100
- [11] Warner D A, Edwards G E. Effects of polyploidy on photosynthesis[J]. *Photosynthesis Research*, 1993, 35(2): 135-147
- [12] Dhawan O P, Lavania U C. Enhancing the productivity of secondary metabolites via induced polyploidy: a review[J]. *Euphytica*, 1996, 87(2): 81-89

- [13] Ramsey J ,Schemske D W. Neopolyploidy in flowering plants[J]. Annual Review of Ecology and Systematics 2002 ,33:589-639
- [14] Wu J ,Hettenhausen C ,Bladwin I T. Evolution of proteinase inhibitor defenses in North American allopolyploid species of *Nicotiana* [J]. Planta , 2006 ,22( 4) :750-760
- [15] Halverson K ,Heard S B ,Nason J D ,et al. Differential attack on diploid ,tetraploid and hexaploid *Solidago altissima* by five insect gallmakers [J]. Oecologia 2008 ,154( 4) :755-761
- [16] Richard J A B ,John R P. Ecological differentiation and diploid superiority across a moving ploidy contact zone [J]. Evolution ,2007 ,61 ( 1) :125-140
- [17] Soltis P S ,Soltis D E. The role of genetic and genomic attributes in the success of polyploids [J]. Proc Natl Acad Sci USA ,2000 ,97 ( 3) :7051-7057
- [18] Fawcett J A ,Maere S ,Van de Peer Y. Plants with double genomes might have had a better chance to survive the Cretaceous-Tertiary extinction event [J]. Proc Natl Acad Sci USA 2009 ,106 :5737-5742
- [19] Chen G Q ,Guo S L ,Li P Y. Applying DNA C-values to evaluate invasiveness of angiosperms: validity and limitation [J]. Biological Invasions , 2010 ,12:1335-1348
- [20] Bailey J P ,Bimová K ,Mandák B. The potential role of polyploidy and hybridisation in the further evolution of the highly invasive *Fallopia* taxa in Europe [J]. Ecological Research 2007 ,22:920-928
- [21] Kubátová B ,Trávníček P ,Bastlová D ,et al. DNA ploidy level variation in native and invasive populations of *Lythrum salicaria* at a large geographical scale [J]. Journal of Biogeography 2008 ,35( 1) :167-176
- [22] Schlaepfer D R ,Edwards P J ,Semple J C ,et al. Cytogeography of *Solidago gigantea*( Asteraceae) and its invasive ploidy level [J]. Journal of Biogeography 2008 ,35:2119-2127
- [23] Grant V. Plant Speciation [M]. 2nd ed. New York: Columbia University Press ,1981
- [24] Otto S P. The evolutionary consequences of polyploidy [J]. Cell 2007 ,131:452-462
- [25] Heiser C B ,Whitaker T W. Chromosome number ,polyploidy and growth habit in California weeds [J]. American Journal of Botany ,1948 ,35: 179-186
- [26] Holm L G ,Plucknett D L ,Pancho J V ,et al. The World Worst Weeds Distribution and Biology [M]. Honolulu: The University Press of Hawaii ,1977
- [27] Barrett S C H. Crop mimicry in weeds [J]. Economic Botany ,1983 ,37:25-28
- [28] Pandit M K ,Tan H T W ,Bisht M S. Polyploidy in invasive plant species of Singapore [J]. Botanical Journal of the Linnean Society 2006 ,151: 395-403
- [29] Pandit M K. Continuing the search for pattern among rare plants: are diploid species more likely to be rare? [J]. Evolutionary Ecology Research 2006 ,8:543-552
- [30] Treier U A ,Broennimann O ,Normand S ,et al. Shift in cytotype frequency and niche space in the invasive plant *Centaurea maculosa* [J]. Ecology 2009 ,90:1366-1377
- [31] de Beest M ,Le Roux J J L ,Richardson D M ,et al. The more the better? The role of polyploidy in facilitating plant invasions [J]. Annals of Botany 2012 ,109( 1) :19-46
- [32] Pyšek P ,Jarošík V ,Pergl J ,et al. The global invasion success of Central European plants is related to distribution characteristics in their native range and species traits [J]. Diversity and Distributions 2009 ,15:891-903
- [33] Petit R J. Biological invasions at the gene level [J]. Diversity and Distributions 2004 ,10:159-165
- [34] Ainouche M L ,Baumel A ,Salmon A ,et al. Hybridization ,polyploidy and speciation in *Spartina Schreb*( Poaceae) [J]. New Phytologist 2004 , 161:165-172
- [35] Ahuja M R ,Neale D B. Evolution of genome size in conifers [J]. Silvae Genetica 2005 ,54:59-69
- [36] Ainouche M L ,Fortune P M ,Salmon A ,et al. Hybridization ,polyploidy and invasion: lessons from *Spartina*( Poaceae) [J]. Biological Invasions , 2009 ,11( 5) :1159-1173
- [37] Novak S J ,Soltis D E ,Soltis P S. Owenby's tragopogons: 40 years later [J]. American Journal of Botany ,1991 ,78:1586-1600
- [38] Soltis D E ,Soltis P S. Genetic consequences of autopolyploidy in *Tolmiea*( Saxifragaceae) [J]. Evolution ,1989 ,43:586-594
- [39] Segraves K A ,Thompson J N ,Soltis P S ,et al. Multiple origins of polyploidy and the geographic structure of *heuchera grossularifolia* [J]. Molecular Ecology ,1999 ,8:253-262
- [40] Ling Y J ,Zeng Q Q ,Zhi G G ,et al. Polyploid origins in *Gynostemma pentaphyllum*( Cucurbitaceae) inferred from multiple gene sequences [J]. Molecular Phylogenetics and Evolution 2009 ,52:183-191
- [41] Ramsey J. Unreduced gametes and neopolyploids in natural populations of *Achillea borealis*( Asteraceae) [J]. Heredity 2007 ,98:143-150
- [42] Stebbins G L. Variation and Evolution in Plants [M]. New York: Columbia University Press ,1950
- [43] Comai L. The advantages and disadvantages of being polyploid [J]. Nature Reviews Genetics 2005 ,6:836-846
- [44] Ellstrand N C ,Schierenbeck K A. Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? [J]. Proc Natl Acad Sci USA 2000 , 97:7043-7050
- [45] Arft A M ,Ranker T A. Allopolyploid origin and population genetics of the rare orchid *Spiranthes diluvialis* [J]. American Journal of Botany , 2004 ,85( 1) :110-122

- [46] Prentis P J ,Wilson J R U ,Dormont E E et al. Adaptive evolution in invasive species[J]. Trends in Plant Science 2008 ,13: 288-294
- [47] Osborn T C ,Pires J C ,Birchler J A et al. Understanding mechanisms of novel gene expression in polyploids[J]. Trends in Genetics 2003 ,19: 141-147
- [48] Wang J ,Tian L ,Lee H S et al. Genome-wide nonadditive gene regulation in *Arabidopsis* allotetraploids[J]. Genetics 2006 ,172: 507-517
- [49] Adams K L. Evolution of duplicate gene expression in polyploid and hybrid plants[J]. Journal of Heredity 2007 ,98: 136-141
- [50] Albertin W ,Brabant P ,Catrice O et al. Autopolyploidy in cabbage( *Brassica oleracea* L. ) does not alter significantly the proteomes of green tissues[J]. Proteomics 2005 ,5( 8) : 2131-2139
- [51] Stupar R M ,Bhaskar P B ,Yandell B S et al. Phenotypic and transcriptomic changes associated with potato autopolyploidization[J]. Genetics , 2007 ,176( 4) : 2055-2067
- [52] Parisod C ,Holderegger R ,Brochmann C. Evolutionary consequences of autopolyploidy[J]. New Phytologist 2010 ,186: 5-17
- [53] Napoli C ,Lemieux C ,Jorgensen R. Introduction of a chimeric chalcone synthase gene into petunia results in reversible co-suppression of homologous genes in trans[J]. Plant Cell ,1990 ,2: 279-289
- [54] Adams K L ,Percifield R ,Wendel J F. Organ-specific silencing of duplicated genes in a newly synthesized cotton allotetraploid[J]. Genetics , 2004 ,168: 2217-2226
- [55] He P ,Friebe B ,Gill B et al. Allopolyploidy alters gene expression in the highly stable hexaploid wheat[J]. Plant Molecular Biology 2003 ,52: 401-414
- [56] Mittelsten S O ,Afsar K ,Paszowski J. Formation of stable epialleles and their paramutation-like interaction in tetraploid *Arabidopsis thaliana* [J]. Nature Genetics 2003 ,34: 450-454
- [57] Comai L ,Tyagi A P ,Winter K et al. Phenotypic instability and rapid gene silencing in newly formed *Arabidopsis* allotetraploids[J]. Plant Cell , 2000 ,12: 1551-1568
- [58] Lee H S ,Chen Z J. Protein-coding genes are epigenetically regulated in *Arabidopsis* polyploids [J]. Proc Natl Acad Sci USA ,2001 , 98: 6753-6758
- [59] Madlung A ,Masuelli R W ,Watson B et al. Remodeling of DNA methylation and phenotypic and transcriptional changes in synthetic *Arabidopsis* allotetraploids[J]. Plant Physiology 2002 ,129: 733-746
- [60] Feuillet C ,Keller B. Comparative genomics in the grass family: molecular characterization of grass genome structure and evolution[J]. Annals of Botany 2002 ,89( 1) : 3-10
- [61] Wendel J F ,Wessler S R. Retrotransposon-mediated genome evolution on a local ecological scale [J]. Proc Natl Acad Sci USA ,2000 , 97: 6250-6252
- [62] Kashkush K ,Feldman M ,Levy A A. Transcriptional activation of retrotransposons alters the expression of adjacent genes in wheat [J]. Nature Genetics 2003 ,33( 1) : 102-106
- [63] Pikaard C S. Nucleolar dominance and silencing of transcription[J]. Trends in Genetics ,1999 ,4: 478-483
- [64] Chen Z J. Genetic and epigenetic mechanisms for gene expression and phenotypic variation in plant polyploids[J]. Annual Review of Plant Biology 2007 ,58: 377-406
- [65] Chen Z J ,Pikaard C S. Transcriptional analysis of nucleolar dominance in polyploid plants: biased expression/silencing of progenitor rRNA genes is developmentally regulated in *Brassica* [J]. Proc Natl Acad Sci USA ,1997 ,94: 3442-3447
- [66] Stephens S G. Possible significance of duplication in evolution[J]. Advances in Genetics ,1951 ,4: 247-265
- [67] Ohat T. Further examples of evolution by gene duplication revealed through DNA sequence comparisons[J]. Genetics ,1994 ,138: 1331-1337
- [68] Cedroni M L ,Cormn R C ,Admas K L et al. Evolution and expression of *MYB* genes in diploid and polyploid cotton [J]. Plant Molecular Biology , 2003 ,51: 313-325
- [69] Adams K L. Evolution of duplicate gene expression in polyploid and hybrid plants[J]. Hered 2007 ,98: 136-141
- [70] Adams K L ,Cronn R ,Percifield R et al. Genes duplicated by polyploidy show unequal contributions to the transcriptome and organspecific reciprocal silencing[J]. Proc Natl Acad Sci USA ,2003 ,100: 4649-4654
- [71] van de Peer Y ,Maere S ,Meyer A. The evolutionary significance of ancient genome duplications[J]. Nature Review Genetics 2009 ,10: 725-732
- [72] Salmon A ,Ainouche M L ,Wendel J F. Genetic and epigenetic consequences of recent hybridization and polyploidy in *Spartina*( Poaceae) [J]. Molecular Ecology 2005 ,14: 1163-1175
- [73] Soltis D E ,Soltis P S ,Pires J C et al. Recent and recurrent polyploidy in *Tragopogon*( Asteraceae) : cytogenetic ,genomic and genetic comparisons[J]. Biological Journal of the Linnean Society 2004 ,82: 485-501
- [74] Hegarty M J ,Barker G L ,Wilson I D et al. Transcriptome shock after interspecific hybridization in *Senecio* is ameliorated by genome duplication[J]. Current Biology 2006 ,16( 16) : 1652-1659
- [75] Reinisch A J ,Dong J ,Brubaker C J et al. Detailed RFLP map of cotton *Gossypium hirsutum*×*G. barbadense*: chromosom organization and evolution in a disomic polyploid genome[J]. Genetics ,1994 ,138: 829-847
- [76] Zwierzykowski Z ,Tayyar R ,Brunell M ,et al. Genome recombination in intergeneric hybrids between tetraploid *Festuca pratensis* and *Lolium multiflorum* [J]. Journal of Heredity ,1998 ,89: 324-328
- [77] Liu B ,Vega J M ,Feldman M. Rapid genomic change in newly synthesized amphiploids of *Triticum* and *Aegilops*. II . Changes in low-copy coding DNA sequences[J]. Genome ,1998 ,41: 535-542

- [78] Liu B ,Vega J M ,Segal G et al. Rapid genomic changes in newly synthesized amiploids of *Triticum* and *Aegilops*. I . Changes in low-copy coding DNA sequence [J]. *Genome* ,1998 ,41: 272-277
- [79] Feldman M ,Liu B ,Segal G et al. Rapid elimination of low-copy DNA sequences in polyploidy wheat: a possible mechanism for differentiation of homoeologous chromosomes [J]. *Genetics* ,1997 ,147: 1318-1387
- [80] Shaked H ,Kashkush K ,Ozkan H et al. Sequence elimination and cytosine methylation are rapid and reproducible responses of the genome to wide hybridization and allopolyploidy in wheat [J]. *Plant Cell* 2001 ,13: 1749-1759
- [81] Eckardt N A. A sense of self: the role of DNA sequence elimination in allopolyploidization [J]. *Plant Cell* 2001 ,13: 1699-1704
- [82] 殷朝珍,王兆龙,葛才林. 草地早熟禾无融合生殖及其育种利用研究进展 [J]. *草原与草坪* 2006( 1) : 18-23
- [83] 王艳,许秋生,叶秀麟. 大黍无融合生殖研究概况 [J]. *热带亚热带植物报* 2003 ,11( 1) : 83-86
- [84] 王志伟,李荣田,郭德栋. 植物无融合生殖研究进展 [J]. *中国生物工程杂志* 2004 ,24( 6) : 34-42
- [85] Retagnolle F ,Thompson J D ,Lumaret R. The influence of seed size variation on seed germination and seedling vigour in diploid and tetraploid *Dactylis glomerata* [J]. *Annals of Botany* ,1995 ,76: 607-615
- [86] Garbutt K ,Bazzaz F A. Leaf demography ,flower production and biomass of diploid and tetraploid populations of *Phlox drummondii* Hook. on a soil moisture gradient [J]. *New Phytologist* ,1983 ,93: 129-141
- [87] Navas M L ,Moreau-Richard J. Can traits predict the competitive response of herbaceous mediterranean species? [J]. *Acta Oecologica* , 2005 ,27( 2) : 107-114
- [88] Grime J P. Vegetation classification by reference to strategies [J]. *Nature* ,1974 ,250: 26-31
- [89] Schlaepfer D R ,Edwards P J ,Billeter R. Why only tetraploid *Solidago gigantea*( Asteraceae) became invasive: a common garden comparison of ploidy levels [J]. *Oecologia* 2010 ,163( 3) : 661-673
- [90] Westony M ,Falster D S ,Moles A T et al. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species [J]. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2002 ,33: 125-159
- [91] Bhilasha D ,Joshi J. Enhanced fitness due to higher fecundity ,increased defence against a specialist and tolerance towards a generalist herbivore in an invasive annual plant [J]. *Journal of Plant Ecology* 2009 ,2( 2) : 77-86
- [92] Dawson W ,Burslem D ,Hulme P E. Factors explaining alien plant invasion success in a tropical ecosystem differ at each stage of invasion [J]. *Journal of Ecology* 2009 ,97: 657-665
- [93] Segraves K A ,Thompson J N. Plant polyploidy and pollination: floral traits and insect visits to diploid and tetraploid *Heuchera grossularifolia* [J]. *Evolution* ,1999 ,53: 1114-1127
- [94] Levin D A. Flowering-time plasticity facilitates niche shifts in adjacent populations [J]. *New Phytologist* 2009 ,183: 661-666
- [95] Daehler C C. The taxonomic distribution of invasive angiosperm plants: ecological insights and comparison to agricultural weeds [J]. *Biological Conservation* ,1998 ,84: 167-180
- [96] Avery G S ,Pottorf L. Polyploidy ,auxin and nitrogen in green plants [J]. *American Journal of Botany* ,1945 ,32: 669-671
- [97] Hull-Sanders H M ,Johnson R H ,Owen H A et al. Effects of polyploidy on secondary chemistry ,physiology and performance of native and invasive genotypes of *Solidago gigantea*( Asteraceae) [J]. *American Journal of Botany* 2009 ,96: 762-770
- [98] Li W L ,Berlyn G P ,Ashton P M S. Polyploids and their structural and physiological character relative to water deficit in *Betula papyrifera*( Betulaceae) [J]. *American Journal of Botany* ,1996 ,83: 15-20
- [99] Maherali H ,Walden A E ,Husband B C. Genome duplication and the evolution of physiological responses to water stress [J]. *New Phytologist* , 2009 ,184: 721-731
- [100] 王茜龄,余茂德,鲁成,等. 果叶兼用多倍体新桑品种的选育及其光合特性研究 [J]. *中国农业科学* 2011 ,44( 3) : 562-569
- [101] 蒋观敏,罗耀武,李喆浩. 同源四倍体高粱不育系和保持系的生物学及生理特性研究 [J]. *作物学报* 2000 ,26( 4) : 444-448
- [102] 刘庆忠,刘鹏,赵红军,等. 同源四倍体皇家嘎啦苹果的生物学及光合生物特性研究 [J]. *中国农业科学* 2002 ,35( 12) : 1537-1578
- [103] Tomkins D J ,Grant W F. Morphological and genetic factors influencing the response of weed species to herbicides [J]. *Canadian Journal of Botany* ,1978 ,56: 1466-1471
- [104] Liu S Y ,Chen S M ,Chen Y et al. *In vitro* induced tetraploid of *Dendranthema nankingense*( Nakai) Tzvel. shows an improved level of abiotic stress tolerance [J]. *Scientia Horticulturae* 2011 ,127: 411-419
- [105] Meng H B ,Jiang S S ,Hua S J et al. Comparison between a tetraploid turnip and its diploid progenitor (*Brassica rapa* L.) : the adaptation to salinity stress [J]. *Agricultural Sciences in China* 2011 ,10: 363-375
- [106] Cacco G ,Ferrari G ,Lucci G C. Uptake efficiency of roots in plants at different ploidy levels [J]. *Journal of Agricultural Science* ,1976 , 87: 585-589
- [107] Lowry E ,Lester S E. The biogeography of plant reproduction: potential determinants of species range sizes [J]. *Journal of Biogeography* 2006 , 33: 1975-1982
- [108] van Dijk P ,Bakx-Schotman T. Chloroplast DNA phylogeography and cytotype geography in autotetraploids *Plantago media* [J]. *Molecular Ecology* 2003 ,12: 345-352
- [109] Watanabe K. The cytogeography of the genus *Eupatorium*( Compositae) : a review [J]. *Plant Species Biology* ,1986 ,1: 99-116
- [110] Martin S L ,Husband B C. Influence of phylogeny and ploidy on species ranges of North American angiosperms [J]. *Journal of Ecology* , 2009 ,97( 5) : 913-922

- [111] Soltis P S ,Soltis D E. The role of genetic and genomic attributes in the success of polyploids [J]. Proc Natl Acad Sci USA ,2000 ,97 (3) : 7051-7057
- [112] Brochmann C ,Brysting A K ,Alsos I G et al. Polyploidy in arctic plants [J]. Biological Journal of the Linnean Society 2004 ,82: 521-536
- [113] Coyer J A ,Hoarau G ,Pearon G A et al. Convergent adaptation to a marginal habitat by homoploid hybrids and polyploid ecads in the seaweed genus *Fucus* [J]. Biology Letters 2006 ,2: 405-408
- [114] Ramsey J. Polyploidy and ecological adaptation in wild yarrow [J]. Proc Natl Acad Sci USA 2011 ,108: 7096-7101
- [115] Trávníček P ,Dočkalová Z ,Rosenbaumová R et al. Bridging global and microregional scales: ploidy distribution in *Pilosella echioides* (Asteraceae) in central Europe [J]. Annals of Botany 2011 ,107: 443-454
- [116] Raabová J ,Fischer M ,Münzbergová Z. Niche differentiation between diploid and hexaploid *Aster amellus* [J]. Oecologia 2008 ,158: 463-472
- [117] Buggs R J A ,Pannell J R. Ecological differentiation and diploid superiority across a moving ploidy contact zone [J]. Evolution ,2007 ,61: 125-140
- [118] Stewart C N ,Tranel P J ,Horvath D P et al. Evolution of weediness and invasiveness: charting the course for weed genomics [J]. Weed Science , 2009 ,57: 451-462

责任编辑:沈波 刘怡辰



强胜:南京农业大学教授,博士生导师。南京农业大学杂草研究室主任。中国植保学会杂草学研究会副理事长,江苏省杂草研究会理事长,中国农业生物技术学会常务理事,生物安全委员会常委,江苏省植物学会副理事长。国内外7个期刊的主编或编委。国务院特殊津贴、国家高等教育教学名师奖获得者,全国优秀科技工作者。主要研究方向为杂草生物生态学及可持续治理、外来植物入侵生物学、转基因植物的环境安全。先后主持或参加国家863计划重大项目、国家转基因生物新品种培育重大专项、国家973计划项目和国家自然科学基金等项目40余项。发表论文300余篇(其中SCI 40余篇)、专著和教材11部。以第1完成人获国家、省部教学科研成果奖7项。授权国家发明专利10项,申请5项,其中国际PCT 2项。