How did flowers evolve?

花是如何起源的?

山红艳, 孔宏智*

中国科学院植物研究所系统与进化植物学国家重点实验室, 北京 100093

* 联系人, E-mail: hzkong@ibcas.ac.cn

2016-12-07 收稿, 2017-04-14 修回, 2017-04-17 接受, 2017-06-21 网络版发表

国家自然科学基金(31570225)资助

摘要 花的起源是植物学和进化生物学中的重要问题, 长期以来备受关注. 近年来, 分子系统学、进化发育生物学和基因组学的兴起和蓬勃发展, 不仅为花起源的研究带来了新思路, 而且更新了人们对该问题的认识. 基于这些领域的新进展, 人们不仅纠正了前人在理论和模型中的错误、提出了可验证的新假说, 而且揭示了花发育 MADS-box 基因的进化对花起源的贡献. 然而, 已有研究只能笼统地解释花作为一个整体是如何起源的, 并不足以全面揭示花和花器官起源的根本机制. 本文在总结与花和花器官起源相关理论和假说的基础上, 介绍人们对花和花起源问题的新见解, 探讨花起源机制的复杂性, 指出花的起源和基本结构的建立涉及诸多“小”的关键性状的改变, 认为只有对这些性状进化的分子机制进行研究才能真正揭示花起源的内在原因.

关键词 花起源, 花器官起源, 被子植物, 进化发育生物学, 花发育 MADS-box 基因, 分子机制

花是被子植物(angiosperms)特有的生殖结构, 也是其关键的创新性状. 花的出现和多样化极大地提高了植物的繁殖效率和环境适应性, 从而使被子植物成为当今陆地生态系统的主宰^[1]. 根据化石记录和分子钟估算的结果, 被子植物可能起源于距今二亿一千四百万年前的晚三叠纪, 并在短时间内快速分化, 产生了丰富多彩的种类^[2]. 众多被子植物化石在白垩纪的突然出现曾经引起了达尔文的极大关注, 并使他迷惑不解. 1879年, 他在写给胡克(Joseph Hooker)的信中将这一现象称为“令人讨厌的谜(the abominable mystery)”^[3]. 那么, 作为被子植物的关键创新性状, 花是如何起源的呢? 这不仅是达尔文“令人讨厌的谜”的主要内容, 也是植物学和进化生物学中的重要问题^[1,3,4]. 2005年, *Science*将“花是如何进化的(How did flowers evolve?)”列为125个科学前沿问题之一. 尽管编者在文中使用了“进化(evolve)”一词, 但根据其上下文, 此处要表达的意思实际上是“起源

(originate)”^[5].

本文在总结与花和花器官起源相关的理论和假说的基础上, 重点综述了分子系统学、进化发育生物学和基因组学领域所取得的研究成果. 同时, 围绕“花是什么”、“花的来源”、“花发育的遗传基础与花起源的分子理论”和“花发育 MADS-box 基因的进化与花的起源”四个方面的问题, 本文阐述了当前人们对花和花起源问题的理解, 探讨了花起源机制的复杂性, 指出花的起源和基本结构的建立实际上涉及诸多“小”的关键性状的改变, 认为只有对所有这些性状进化的分子机制进行研究才能真正揭示花起源的内在原因.

1 对花起源的研究历史

花的起源与被子植物的起源密切相关, 既涉及植物的生殖结构在进化过程中经历的改变, 又涉及它们与外界环境(如传粉昆虫、气候环境和地质历史

引用格式: 山红艳, 孔宏智. 花是如何起源的? 科学通报, 2017, 62: 2323-2334

Shan H Y, Kong H Z. How did the flower originate (in Chinese)? Chin Sci Bull, 2017, 62: 2323-2334, doi: 10.1360/N972016-01355

等)之间的相互作用. 因此, 来自多个领域的科学家都曾对被子植物和花的起源问题进行过研究和探讨. 但由于篇幅所限, 本文重点对与花和花器官起源相关的研究进行综述.

对花起源的研究最早可以追溯到18世纪90年代, 迄今已有近230年的历史(图1)^[4,6-28]. 根据研究方法的不同, 这些研究大致可被分为三个阶段. 第一阶段为达尔文之前的形态学研究阶段; 著名的植物变态理论(a theory of plant metamorphosis)就是在此期间被提出的. 第二阶段为达尔文之后的系统形态学研究阶段; 真花学说(the euanthial theory)、假花学说(the pseudanthial theory)、顶枝学说(the telome theory)、生殖叶学说(the gonophyll theory)、Meeuse的生殖茎节学说(the Meeuse's anthocorm theory)和古草本假说(the paleoherb hypothesis)都是在这个阶段被提出的, 呈现出“百家争鸣”的局面. 第三阶段为多学科的综合研究阶段; 在此期间, 得益于分子系统学、进化发育生物学和基因组学的兴起和飞速发展, 人们不仅对花的本质有了更深入的理解和认识, 而且能够从分子水平上探究花起源的可能过程, 把对花起源的研究推向了一个新的高度.

2 花是什么?

一朵典型的花具有四种类型的花器官, 由外向内依次为萼片(sepal)、花瓣(petal)、雄蕊(stamen)和心皮(carpel), 它们分别构成了花萼(calyx)、花冠(corolla)、雄蕊群(androecium)和雌蕊群(gynoecium)等结构, 其中花萼和花冠又合称花被(perianth). 有意思的是, 花的基本结构并不是固定的、一成不变的, 不同植物的花在花器官的种类、排列方式、形态结构、合生程度以及花托的形状等方面呈现出丰富的多样性. 例如, 有些植物的花缺少了雌蕊群或雄蕊群, 形成了单性花; 有些植物的花缺少了花萼或/和花冠, 形成了单被花甚至无被花^[4,27,29,30]. 此外, 不同植物类群的花通常具有不同的特点. 例如, 在比较原始的基部被子植物(basal angiosperms)中, 花器官通常为螺旋状排列, 花被通常无明显分化. 在比较次生的核心真双子叶植物(core eudicots)中, 花器官通常为轮状排列, 花被有明显的萼、瓣之分. 而对于演化程度介于二者之间的基部真双子叶植物(basal eudicots)而言, 花器官数目和排列式样的变异十分复杂, 有些与基部被子植物相似, 有些则与核心真双子叶植物相似.

早在1790年, 德国著名诗人和哲学家歌德(Johann Wolfgang von Goethe)^[6]通过总结植物形态的变异规律, 首次指出花是极度缩短的、变态的枝条, 花器官源于叶性器官的变形^[6,31]. 1907年, Arber和Parkin^[8]在提出真花学说时, 强调“花”仅特指被子植物的生殖结构, 是一种特殊的两性孢子叶球(strobilus); 基于比较形态学研究, 他们还把现存被子植物的花称为真花(eu-anthostrobilus), 把被子植物祖先的花及化石植物本内苏铁目(Bennettitales)的孢子叶球称为原花(proanthostrobilus). 此后, 不同学者又从组成、功能、适用类群和结构同源性等角度对花的形态学本质进行了探讨, 提出了一系列假说^[29]. 需要指出的是, 尽管他们对花形态学本质的理解不尽相同, 但大多倾向于认为花是一个有限的、极度缩短的两性生殖枝, 由外向内依次着生花被、雄蕊群和雌蕊群. 在被子植物一些类群中出现的各种各样的不完全花(如单性花、单被花和无被花)都是衍生类型.

也就是说, 花并不是一个“器官”, 而是一个由花托和多个叶性器官组成的复合结构. 相比于裸子植物(gymnosperms)的生殖结构(即孢子叶球), 被子植物的花至少具有以下三个明显的特征^[4,30,32,33]. 首先, 花具有能够包被胚珠(ovule)的心皮; 这是花的特有结构, 也是被子植物区别于裸子植物最重要的形态学特征. 其次, 大多数被子植物的花是两性的, 即雌、雄生殖结构生长在同一个轴性结构(花托)上, 而裸子植物的生殖结构大多以单性孢子叶球的形式存在, 其雌性结构为大孢子叶球(megastrobilus), 由大孢子叶(macrosporophyll)构成, 雄性结构为小孢子叶球(microstrobilus), 由小孢子叶(microsporophyll)构成. 最后, 花具有花被, 能够保护内部的生殖结构并吸引传粉者, 而裸子植物的孢子叶球不具有这些结构.

3 花的来源

要破解花的起源之谜, 我们首先必须弄清楚花的来源. 为了回答这一问题, 不同领域的研究人员提出了各种不同的理论和假说(图1). 例如, 通过比较现存种子植物(spermatophyte)和本内苏铁类化石植物的生殖结构, 真花学说认为: 花是单轴(uniaxial)结构, 起源于中生代类似于本内苏铁类的祖先——半被子植物(hemiangiosperm)的孢子叶球, 心皮和雄蕊分别与大孢子叶和小孢子叶同源; 现存被子植物中毛茛目(Ranunculales)和木兰目(Magnoliales)植物的花较为原

图1 与花和花器官起源相关理论和假说的总结

Figure 1 A summary of the theories and hypotheses explaining the origin of the flower and floral organs

始^[8]. 假花学说也是基于比较形态学的研究结果提出的, 认为: 花是复轴(pluriauxial或multiaxial)结构, 起源于裸子植物麻黄属(*Ephedra*)或买麻藤属(*Gnetum*)的花序状生殖结构(即所谓的“假花”), 心皮和雄蕊分别相当于极度退化的“雌花”和“雄花”; 现存被子植物中木麻黄科(*Casuarinaceae*)等植物的花较为原始^[9,10,14]. 基于比较形态学和分支系统学的分析结果, 古草本假说则认为: 被子植物祖先的花可能与金粟兰科(*Chloranthaceae*)植物的花相似, 小而简单; 金粟兰科和胡椒科(*Piperaceae*)是现存被子植物的基部类群^[15,16].

通过比较不同的理论和假说, 我们认为产生观点分歧的原因主要有以下五点. (i) 化石资料的缺乏. 人们在探讨花起源的问题时最常用到的化石资料包括本内苏铁目、开通目(*Caytoniales*)、舌羊齿类(*Glossopterids*)和五柱目属(*Pentoxylon*)植物, 但是这些植物的生殖结构与现存裸子植物的孢子叶球或现存被子植物的花都有很大差异^[18]. (ii) 对化石的鉴定存在不确定性. 古果属(*Archaeofructus*)曾被认为是被最古老的被子植物化石, 其生殖结构为单花, 具有多个雄蕊和多个心皮^[34,35]. 然而, 随后的研究对此提出了质疑, 认为该属植物的生殖结构可能是一个简化的花序^[36]. (iii) 现存被子植物和现存裸子植物分化时间较早, 二者独立演化的时间较长. 根据分子钟估算的结果, 裸子植物与被子植物的分化发生在距今约四亿年前的泥盆纪, 现存裸子植物冠群(crown group)的分化可以追溯到距今三亿五千万年前的石炭纪, 现存被子植物冠群的分化可能发生于距今一亿四千万年前的早白垩纪^[37-39]. 如此长的进化时间, 使得现存被子植物和现存裸子植物的生殖结构产生了极大的差异, 同源性难以确定. (iv) 现存被子植物和现存裸子植物个别类群的生殖结构可能发生过趋同进化(convergent evolution)^[40]. 例如, 裸子植物买麻藤目(*Gnetales*)植物的孢子叶球与被子植物一些类群的柔荑花序极为相似, 这使得以往很多研究都认为该目的孢子叶球可能代表了被子植物花的祖先状态, 以为花可能起源于柔荑花序状的复轴结构(图1). (v) 研究方法和技术手段有限. 虽然关于花起源的研究历史较长, 但是在20世纪90年代之前, 研究人员只能利用比较形态学和比较解剖学的方法来探讨花起源的问题. 这使得基于此方面证据的分支系统学研究 and 形态性状的演化分析不但存在主观性, 而且

容易陷入循环论证.

20世纪90年代, 分子系统学的兴起和蓬勃发展为花起源的研究带来了新思路. 这期间, 最重大的成就之一是被子植物和裸子植物系统发育框架的建立和完善. 研究发现, 现存被子植物和现存裸子植物各自形成单系; 曾被认为与被子植物关系密切的买麻藤目确实是现存裸子植物的一个分支, 可能与松柏类(*conifers*)关系更近; 无油樟科(*Amborellaceae*)很可能是现存被子植物中最早分化出的类群^[32,40-44]. 显然, 这些研究不仅纠正了前人在理论和假说中的错误, 而且统一了认识, 使得真花学说的主要观点逐渐被广泛接受. 但由于缺乏直接的化石证据, 我们目前还不知道花究竟来源于哪类植物, 也不清楚花在起源之初的基本结构是怎样的. 尽管如此, 基于当前的系统发育框架, 并结合已有的形态学研究结果和化石记录, 人们推测花的出现并不是突然的, 而是逐步的: 两性花的形成可能是第一步, 然后是花托的缩短和有限性的决定^[4,27,30]. 此外, 各类花器官的出现也遵循一定的规律, 其系统发育顺序和个体发育顺序几乎刚好反过来. 其中, 胚珠和雄蕊是比较古老的器官, 它们的“雏形”在现存种子植物的最近共同祖先中已经存在, 但是胚珠的外珠被(*outer integument*)和雄蕊的药隔(*connective*)是被子植物特有的结构. 此外, 心皮在被子植物的最近共同祖先中已经存在, 但花被片(*tepals*)是最晚出现的器官, 而且在花起源的早期处于不分化状态^[25,27,45-47].

4 花发育的遗传基础与花起源的分子理论

破解花起源之谜的另一个重要方面就是要揭示其起源的内在机制. 近年来, 花发育遗传学和进化发育生物学研究领域所取得的成果为人们从分子层面理解花的起源奠定了坚实基础. 其中, 最具奠基意义的研究成果当属花发育ABC模型(*ABC model*)的提出^[48]. 该模型认为: 决定花器官身份(*floral organ identity*)的基因按功能可以分为A、B和C三类, 它们单独或共同作用控制萼片、花瓣、雄蕊和心皮的形成; A功能基因与C功能基因在表达上相互拮抗. 后来人们又发现两类功能基因对花的发育不可或缺, 即控制胚珠发育的D功能基因和参与所有花器官身份决定的E功能基因^[49-51], 花发育的ABC模型也因此扩展为ABCDE模型(*ABCDE model*)^[52]. 有意思的是, 在已鉴定的功能基因中, 除了A功能基因中的*AP2*

(*APETALA2*)之外, 其他基因都是MADS-box基因家族的成员^[53], 它们的编码蛋白通过形成A-E-A-E、B1-B2-A-E、B1-B2-C-E、C-E-C-E和D-E-D-E等蛋白质复合体分别决定萼片、花瓣、雄蕊、心皮和胚珠的形成和发育(图2)。这就是著名的四聚体模型(quartet model)^[52]。该模型不仅是对ABCDE模型的进一步完善, 而且从蛋白相互作用的角度对花发育的分子机制进行了深入的解释。

在过去的20多年中, 人们在上述花发育模型的

基础上, 从拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)、金鱼草(*Antirrhinum majus*)、矮牵牛(*Petunia hybrida*)和水稻(*Oryza sativa*)等模式植物中鉴定出大量参与花和花器官形成和发育的基因。这些基因单独作用或与其他基因共同作用, 调节下游基因的表达, 构成了复杂的调控网络^[53,55-59]。其中, ABCDE模型和四聚体模型中所涉及的MADS-box基因(简称花发育MADS-box基因)是网络的核心, 它们既接受上游基因和信号的调控, 又调控下游基因的表达、控制花器官的属性。

图2 花发育MADS-box基因的进化与花的起源. (a) 花发育MADS-box基因的进化简史. A, *FLC* (*FLOWERING LOCUS C*)、E1和E2类基因仅在被子植物中被发现, 它们的祖先基因可能在种子植物的最近共同祖先中已经存在, 但在现存裸子植物中发生丢失^[54]. (b) 被子植物中花发育MADS-box基因的功能. 根据ABCDE模型和四聚体模型, 花发育MADS-box基因在不同的花器官中表达, 它们所编码的蛋白质通过形成不同组合的四聚体决定萼片、花瓣、雄蕊、心皮和胚珠的形成和发育. (c) 裸子植物中花发育MADS-box基因的功能. B'、D'和G'类基因在小孢子叶中表达, 可能通过形成四聚体B'-B'-D'-D'或B'-B'-D'-G'决定小孢子叶的形成和发育; D'和G'类基因在大孢子叶中表达, 可能通过形成D'同源四聚体或G'-D'-G'-D'异源四聚体决定大孢子叶的形成和发育. 在(b)和(c)中, 带有阴影的方框表示花发育MADS-box基因的表达范围, 圆圈表示它们所编码的蛋白

Figure 2 Evolution of floral MADS-box genes and the origin of the flower. (a) Evolution of floral MADS-box genes. Note that A, *FLC* (*FLOWERING LOCUS C*), E1, and E2-class genes were only identified in angiosperms. According to the latest result, the ancestral gene of A, *FLC*, E1, and E2 may exist in the most recent common ancestor of seed plants, but has been lost in gymnosperms^[54]. (b) Functions of floral MADS-box genes in angiosperms. According to the ABCDE and quartet models, floral MADS-box genes are expressed in different floral organs, and differential combinations of their proteins specify sepal, petal, stamen, carpel, and ovule identities. (c) Functions of floral MADS-box genes in gymnosperms. B', D', and G'-class genes are expressed in microsporophylls, and the protein complexes B'-B'-D'-D' and/or B'-B'-D'-G' may determine the formation and development of microsporophylls. D' and G'-class genes are expressed in macrosporophylls, and the D' homotetramer and/or the D'-G'-D'-G' heterotetramer may be responsible for the formation and development of macrosporophylls. In (b) and (c), the shaded boxes represent the expression domains of floral MADS-box genes, and the circles indicate their proteins

花发育ABC模型的逐步完善和调控网络的建立, 不仅为歌德的植物变态理论提供了直接证据, 而且为解释花起源的内在原因奠定了理论基础. 通过解析花和花器官发育的分子机制, 人们发现花器官身份基因的突变或沉默, 能够导致花器官转变为苞片或叶片; 而将花器官身份基因在叶片中异位表达, 则能使叶片转变为花器官^[50,60-63]. 例如, 在拟南芥中, 当四个E类MADS-box基因全部突变, 所有的花器官都变成了叶片状^[50]; 而将A和B类MADS-box基因或B、C和E类MADS-box基因在叶片中过量表达, 叶片则会转变为花瓣或雄蕊^[61]. 这些研究成果使得歌德的假说在时隔二百多年后终于得到了分子生物学证据的支持.

基于花发育的遗传机制, 并综合已有的其他证据, 研究人员又提出了一系列与花起源相关的理论

和模型(图1和3). 而且, 目前的大多数理论和模型都关注的是“第一朵花(the first flower)”在形成之初(即两性花的形成和生殖轴的缩短)所涉及的“分子事件”. 其中, “主雄性理论(the mostly male theory)”是最早被提出的分子假说. 根据花发育MADS-box基因的上游调控因子 *LFY* (*LEAFY*) 及其旁系同源基因 *NLY* (*NEEDLY*) 的表达式样和进化历史, 该理论推测, *NLY* 在被子植物最近共同祖先中的丢失和 *LFY* 调控式样的改变, 导致胚珠在小孢子叶上异位形成以及小孢子叶向心皮的转变, 进而形成两性花^[22,23,64]. 然而, 后来的研究发现, 无论是 *LFY* 的表达式样, 还是裸子植物与被子植物雌、雄生殖结构中表达基因的组成, 都不支持该理论^[65-67]. 与主雄性理论不同, Out-of-male和Out-of-female模型认为: B类MADS-box基因的异位或异量表达能够导致大、小孢子叶间的同源异型

图3 花起源的“分子”理论和假说(据Ferrándiz等人^[47]修改). (a) 主雄性理论^[22]; (b) Out-of-male模型(左)和Out-of-female模型(右)^[24]; (c) Baum和Hileman的假说^[27]; (d) Theissen和Melzer的假说^[4]

Figure 3 Schematic depictions of “molecular” theories and hypotheses explaining the origin of the flower (modified from Ferrándiz et al.^[47]). (a) The mostly male theory^[22]; (b) out-of-male model (left) and out-of-female model (right)^[24]; (c) Baum and Hileman’s hypothesis^[27]; (d) Theissen and Melzer’s hypothesis^[4]

转变,从而使孢子叶球从单性演变成两性^[24,68]。基于四聚体模型和花发育的调控网络, Baum和Hileman^[27]还重点对Out-of-male模型中B类基因表达量变化的原因进行了解释。他们认为:在花的发育过程中, *LFY*表达量的持续升高会导致生殖轴基部和顶部B类和C类基因表达量的改变以及四聚体组成的差异,结果促成了两性花的形成。随后, Theißen和Melzer^[4]对该假说进行了修正和补充,认为:在裸子植物中,决定雌、雄生殖器官发育的蛋白复合体是二聚体,而在被子植物的最近共同祖先中,由于E类MADS-box基因的出现,决定雌、雄生殖器官发育的蛋白复合体变成了四聚体;四聚体的出现大大提高了蛋白复合体与DNA之间的结合效率,减少了调控下游基因所需的蛋白量以及形成雌、雄生殖器官所需的时间,最终使得两性花的生殖轴明显缩短^[4]。值得注意的是,尽管这些理论或模型从不同方面解释了导致花起源的分子机制,但它们大多是基于拟南芥等少数模式植物的研究结果提出的,所假设的“分子事件”在被子植物的最近共同祖先中是否发生尚不清楚。此外,由于现有的、能够进行功能研究的模式植物通常具有高度特化的花部结构,它们的花发育程序未必能够代表被子植物花发育程序的祖先状态,而裸子植物中目前尚无能够进行功能研究的模式植物。因此,这些理论或模型至今尚未被验证。

5 花发育MADS-box基因的进化与花的起源

尽管对花起源分子机制的研究以及对相关理论和模型的验证还存在诸多困难,植物进化发育生物学和基因组学的发展还是使此问题的解决成为了可能。研究发现,伴随着被子植物的起源,花发育MADS-box基因的类型和数目显著增加(图2)^[54,69,70]。在现存种子植物的最近共同祖先中,花发育MADS-box基因可能只有四类,即B'、D'、G'和*A/FLC/E1/E2*的祖先基因。在现存裸子植物的最近共同祖先中,*A/FLC/E1/E2*的祖先基因可能已经丢失了,花发育MADS-box基因的数目也因此减少到三类。而在现存被子植物的最近共同祖先中,由于基因重复事件的发生,花发育MADS-box基因的数目增加到九类,即A、B1、B2、C、D、E1、E2、G和*FLC*(图2)。分子进化分析的结果进一步表明,这些新产生的重复基因在被子植物进化的早期受到了放松的选择压力,而且呈现明显的位点和支系特异性^[71]。此外,这些

重复基因还倾向于发生结构分化或表达分化。其中,外显子-内含子结构的分化使得一些基因所编码的蛋白拥有了不同结构和功能^[54,72~76],C和D类基因之间表达模式的分化可能促进了心皮的产生^[77],而A、E和G类基因表达和功能的分化可能是E类基因成为四聚体“黏合剂”的主要原因^[54]。

花发育MADS-box基因在被子植物起源之前所经历的上述变化,还导致它们所编码的蛋白在互作方式上发生了明显改变^[70,78,79]。蛋白互作关系研究以及祖先状态重建的结果表明:(i)在现存种子植物的最近共同祖先中,B'、D'和G'类MADS-box蛋白之间既可以形成同源二聚体又可以形成异源二聚体,B'和D'类蛋白之间形成的四聚体决定雄性生殖器官的形成,D'类蛋白形成的同源四聚体决定雌性生殖器官的形成,G'类蛋白可能也参与四聚体的形成;(ii)在基因重复事件发生之后,伴随着基因数目的增加和序列的分化,MADS-box蛋白之间的互作关系呈现先增后减的进化式样,B1和B2类蛋白之间形成专性异源二聚体,它们在进化过程中逐步丧失了与其他蛋白相互作用的能力;(iii)在现存被子植物的最近共同祖先中,决定各类花器官形成和发育的二聚体均已存在,E类蛋白已经具备介导四聚体形成的能力,相关四聚体也因此可能在现存种子植物的最近共同祖先中已经存在,可以调控不完全相同的下游基因。这些发现不仅阐明了花发育MADS-box基因的进化对花起源的贡献,而且为丰富和完善已有的花起源理论提供了更多的依据。正是基于这些最新的研究成果,Theißen等人^[28]推测,四聚体与下游靶基因之间互作关系的改变很有可能在花的起源过程中起重要作用。

6 花起源机制的复杂性

已有研究虽然已经揭示了花发育MADS-box基因在被子植物起源前后发生的变化及其对花起源的贡献,但花起源的分子机制仍未清楚。原因是多方面的。首先,除了花发育MADS-box基因,其他基因也会参与花的起源和早期分化。通过将分子遗传学和发育生物学等传统研究方法与RNA测序(RNA sequencing, RNA-seq)和染色质免疫共沉淀测序(chromatin immunoprecipitation-sequencing, ChIP-seq)等新兴的技术手段相结合,人们已经在模式植物中鉴定出大量参与花器官形态建成的关键基因^[47,80~85],并且发

现有些基因可能与花起源过程中一些关键性状的出现有关. 例如, *INO* (*INNER NO OUTER*)基因被认为可能与外珠被的起源有关^[86], 而*CRC*(*CRABS CLAW*)、*HEC*(*HECATE*)和*NGA* (*NGATHA*)基因在被子植物最近共同祖先中的起源以及*LUG* (*LEUNIG*)、*SEU* (*SEUSS*)和*SHI/STY*(*SHORT INTERNODE/STYLISH*)基因的重复和分化可能与心皮发育调控网络的建立和心皮的起源有关^[87–89].

其次, 以往的研究只是笼统地解释了花作为一个整体是如何起源的, 对于各类花器官起源的分子机制很少提及. 通过比较裸子植物和被子植物的生殖结构, 我们可以推断: 在现存裸子植物的最近共同祖先中, 雌、雄生殖结构可能是以大、小孢子叶球的形式存在的, 具有单珠被的胚珠裸露着生于大孢子

叶上, 而小孢子囊着生于小孢子叶上; 在现存被子植物的最近共同祖先中, 花已经存在, 而且具备心皮、雄蕊和花被片三类花器官, 其中心皮包被具有双珠被的胚珠, 雄蕊由花丝(filament)和花药(anther)两部分组成, 花药由药隔分成两室, 每个药室具有两个小孢子囊, 花被片不分化. 显然, 在花的起源过程中, 诸多“小”的关键性状发生了变化, 如心皮的出现、胚珠外珠被的产生、雄蕊药隔和花丝的出现以及花被片的获得等^[27,45,46]. 这意味着, 花这一被子植物关键创新性性状的出现可能涉及负责上述性状的多个基因调控网络的改变, 而且这些改变极有可能发生在进化的不同阶段. 因此, 在今后的研究中, 只有对这些性状进化的分子机制进行深入剖析, 才能真正理解花的起源, 充分揭示花起源的可能原因和机制.

致谢 中国科学院植物研究所的路安民研究员、陕西师范大学的任毅教授、复旦大学的国春策博士、许昌学院的余显显博士、山西师范大学的李琳博士和孔宏智研究组成员对本文提出了宝贵意见和建议, 特此致谢.

参考文献

- Soltis P S, Soltis D E. Flower diversity and angiosperm diversification. *Methods Mol Biol*, 2014, 1110: 85–102
- Murat F, Armero A, Pont C, et al. Reconstructing the genome of the most recent common ancestor of flowering plants. *Nat Genet*, 2017, 49: 490–496
- Friedman W E. The meaning of Darwin's "abominable mystery". *Am J Bot*, 2009, 96: 5–21
- Theißen G, Melzer R. Molecular mechanisms underlying origin and diversification of the angiosperm flower. *Ann Bot*, 2007, 100: 603–619
- Kennedy D, Norman C. What don't we know? *Science*, 2005, 309: 75
- Goethe J W V. Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären. Gotha: CW Ettinger, 1790
- de Candolle A P. *Organographie Végétale*. Paris: Planches, 1827
- Arber E A, Parkin J. On the origin of angiosperms. *J Linn Soc Bot*, 1907, 38: 29–80
- Wettstein R V. Die Entwicklung der Blüte der angiospermen Pflanzen aus derjenigen der Gymnospermen. *Jahrg: Das Wissen für alle*, 1907
- Neumayer H. Die Geschichte der Blüte. *Abh Zool-bot Ges Wien Bot*, 1924, 14: 1–112
- Zimmermann W. Die Phylogenie der Pflanzen. Jena: Erster Teil. G. Fischer, 1930
- Wilson C L. The telome theory and the origin of the stamen. *Am J Bot*, 1942, 29: 759–764
- Melville R. A new theory of the angiosperm flower. *Nature*, 1960, 188: 14–18
- Meeuse A D J. Sixty-five years of theories of the multiaxial flower. *Acta Biotheor*, 1972, 21: 167–202
- Burger W C. Heresy revived: The monocot theory of angiosperm origin. *Evol Theory*, 1981, 5: 189–226
- Taylor D W, Hickey L J. Phylogenetic evidence for the herbaceous origin of angiosperms. *Plant Syst Evol*, 1992, 180: 137–156
- Doyle J A, Donoghue M J. Seed plant phylogeny and the origin of angiosperms—An experimental cladistic approach. *Bot Rev*, 1986, 52: 321–431
- Crane P R. Phylogenetic analysis of seed plants and the origin of angiosperms. *Ann Mo Bot Gard*, 1985, 72: 716–793
- Meyen S V. Origin of the angiosperm gynoecium by gamoheterotopy. *Bot J Linn Soc*, 1988, 97: 171–178
- Nixon K C, Crepet W L, Stevenson D, et al. A reevaluation of seed plant phylogeny. *Ann Mo Bot Gard*, 1994, 81: 484–533
- Doyle J A. Origin of the angiosperm flower—A phylogenetic perspective. In: Endress P K, Friis E M, eds. *Early Evolution of Flowers*. New York: Springer-Verlag, 1994. 7–29

-
- 22 Frohlich M W, Parker D S. The mostly male theory of flower evolutionary origins: From genes to fossils. *Syst Bot*, 2000, 25: 155–170
 - 23 Albert V A, Oppenheimer D G, Lindqvist C. Pleiotropy, redundancy and the evolution of flowers. *Trends Plant Sci*, 2002, 7: 297–301
 - 24 Theißen G, Becker A, Winter K, et al. How the land plants learned their floral ABCs: The role of MADS-box genes in the evolutionary origin of flowers. In: Cronk Q, Bateman R, Hawkins J, eds. *Developmental Genetics and Plant Evolution*. London: Taylor & Francis, 2002. 173–205
 - 25 Stuessy T F. A transitional-combinational theory for the origin of angiosperms. *Taxon*, 2004, 53: 3–16
 - 26 Doyle J A. Seed ferns and the origin of angiosperms. *J Torrey Bot Soc*, 2006, 133: 169–209
 - 27 Baum D A, Hileman L C. A developmental genetic model for the origin of the flower. In: Ainsworth C, ed. *Flowering and Its Manipulation*. Oxford: Blackwell Publishing Ltd, 2006. 1–27
 - 28 Theißen G, Melzer R, Rümpler F. MADS-domain transcription factors and the floral quartet model of flower development: Linking plant development and evolution. *Development*, 2016, 143: 3259–3271
 - 29 Bateman R M, Hilton J, Rudall P J. Morphological and molecular phylogenetic context of the angiosperms: Contrasting the “top-down” and “bottom-up” approaches used to infer the likely characteristics of the first flowers. *J Exp Bot*, 2006, 57: 3471–3503
 - 30 Specht C D, Bartlett M E. Flower evolution: The origin and subsequent diversification of the angiosperm flower. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 2009, 40: 217–243
 - 31 Arber A. The interpretation of the flower—A study of some aspects of morphological thought. *Biol Rev Camb Philos Soc*, 1937, 12: 157–184
 - 32 Doyle J A. Molecular and fossil evidence on the origin of angiosperms. *Annu Rev Earth Planet Sci*, 2012, 40: 301–326
 - 33 Soltis P S, Soltis D E. Ancient WGD events as drivers of key innovations in angiosperms. *Curr Opin Plant Biol*, 2016, 30: 159–165
 - 34 Sun G, Dilcher D L, Zheng S, et al. In search of the first flower: A jurassic angiosperm, *Archaeofructus*, from northeast China. *Science*, 1998, 282: 1692–1695
 - 35 Sun G, Ji Q, Dilcher D L, et al. *Archaeofructaceae*, a new basal angiosperm family. *Science*, 2002, 296: 899–904
 - 36 Friis E M, Doyle J A, Endress P K, et al. *Archaeofructus*—Angiosperm precursor or specialized early angiosperm? *Trends Plant Sci*, 2003, 8: 369–373
 - 37 Lu Y, Ran J, Guo D, et al. Phylogeny and divergence times of gymnosperms inferred from single-copy nuclear genes. *PLoS One*, 2014, 9: e107679
 - 38 Magallon S, Gomez-Acevedo S, Sanchez-Reyes L L, et al. A metacalibrated time-tree documents the early rise of flowering plant phylogenetic diversity. *New Phytol*, 2015, 207: 437–453
 - 39 Soltis P S, Soltis D E, Savolainen V, et al. Rate heterogeneity among lineages of tracheophytes: Integration of molecular and fossil data and evidence for molecular living fossils. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2002, 99: 4430–4435
 - 40 Winter K U, Becker A, Munster T, et al. MADS-box genes reveal that gnetophytes are more closely related to conifers than to flowering plants. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1999, 96: 7342–7347
 - 41 Chaw S M, Zharkikh A, Sung H M, et al. Molecular phylogeny of extant gymnosperms and seed plant evolution: Analysis of nuclear 18S rRNA sequences. *Mol Biol Evol*, 1997, 14: 56–68
 - 42 Qiu Y L, Lee J, Bernasconi-Quadroni F, et al. The earliest angiosperms: Evidence from mitochondrial, plastid and nuclear genomes. *Nature*, 1999, 402: 404–407
 - 43 Soltis P S, Soltis D E, Wolf P G, et al. The phylogeny of land plants inferred from 18S rDNA sequences: Pushing the limits of rDNA signal? *Mol Biol Evol*, 1999, 16: 1774–1784
 - 44 Wang X Q, Ran J H. Evolution and biogeography of gymnosperms. *Mol Phylogenet Evol*, 2014, 75: 24–40
 - 45 Endress P K. Origins of flower morphology. *J Exp Zool*, 2001, 291: 105–115
 - 46 Endress P K. Angiosperm floral evolution: Morphological developmental framework. In: Soltis D E, Leebens-Mack J, Soltis P S, eds. *Developmental Genetics of the Flower: Advances in Botanical Research*. San Diego: Academic Press, 2006. 1–61
 - 47 Ferrándiz C, Fourquin C, Prunet N, et al. Carpel development. In: Kader J, Delseny M, eds. *Advances in Botanical Research*. London: Academic Press, 2010. 1–73
 - 48 Coen E S, Meyerowitz E M. The war of the whorls—Genetic interactions controlling flower development. *Nature*, 1991, 353: 31–37
 - 49 Colombo L, Franken J, Koetje E, et al. The petunia MADS box gene *FBP11* determines ovule identity. *Plant Cell*, 1995, 7: 1859–1868
 - 50 Ditta G, Pinyopich A, Robles P, et al. The *SEP4* gene of *Arabidopsis thaliana* functions in floral organ and meristem identity. *Curr Biol*, 2004, 14: 1935–1940
 - 51 Pelaz S, Tapia-López R, Alvarez-Buylla E R, et al. Conversion of leaves into petals in *Arabidopsis*. *Curr Biol*, 2001, 11: 182–184
 - 52 Theißen G. Development of floral organ identity: Stories from the MADS house. *Curr Opin Plant Biol*, 2001, 4: 75–85

- 53 Kaufmann K, Melzer R, Theißen G. MIKC-type MADS-domain proteins: Structural modularity, protein interactions and network evolution in land plants. *Gene*, 2005, 347: 183–198
- 54 Yu X, Duan X, Zhang R, et al. Prevalent exon-intron structural changes in the *APETALA1/FRUITFULL*, *SEPALLATA*, *AGAMOUS-LIKE6*, and *FLOWERING LOCUS C* MADS-box gene subfamilies provide new insights into their evolution. *Front Plant Sci*, 2016, 7: 598
- 55 O'Maoileidigh D S, Graciet E, Wellmer F. Gene networks controlling *Arabidopsis thaliana* flower development. *New Phytol*, 2014, 201: 16–30
- 56 Prunet N, Jack T P. Flower development in *Arabidopsis*: There is more to it than learning your ABCs. *Methods Mol Biol*, 2014, 1110: 3–33
- 57 Causier B, Davies B. Flower development in the asterid lineage. *Methods Mol Biol*, 2014, 1110: 35–55
- 58 Hirano H Y, Tanaka W, Toriba T. Grass flower development. *Methods Mol Biol*, 2014, 1110: 57–84
- 59 Liu Z, Mara C. Regulatory mechanisms for floral homeotic gene expression. *Semin Cell Dev Biol*, 2010, 21: 80–86
- 60 Cui R, Han J, Zhao S, et al. Functional conservation and diversification of class E floral homeotic genes in rice (*Oryza sativa*). *Plant J*, 2010, 61: 767–781
- 61 Honma T, Goto K. Complexes of MADS-box proteins are sufficient to convert leaves into floral organs. *Nature*, 2001, 409: 525–529
- 62 Vandenbussche M, Zethof J, Souer E, et al. Toward the analysis of the petunia MADS-box gene family by reverse and forward transposon insertion mutagenesis approaches: B, C, and D floral organ identity functions require *SEPALLATA*-like MADS-box genes in petunia. *Plant Cell*, 2003, 15: 2680–2693
- 63 Wang P, Liao H, Zhang W, et al. Flexibility in the structure of spiral flowers and its underlying mechanisms. *Nat Plants*, 2016, 2: 15188
- 64 Frohlich M W. An evolutionary scenario for the origin of flowers. *Nat Rev Genet*, 2003, 4: 559–566
- 65 Dornelas M C, Rodriguez A P M. A *FLORICAULA/LEAFY* gene homolog is preferentially expressed in developing female cones of the tropical pine *Pinus caribaea* var. *caribaea*. *Genet Mol Biol*, 2005, 28: 299–307
- 66 Tavares R, Cagnon M, Negrutiu I, et al. Testing the recent theories for the origin of the hermaphrodite flower by comparison of the transcriptomes of gymnosperms and angiosperms. *BMC Evol Biol*, 2010, 10: 240
- 67 Vazquez-Lobo A, Carlsbecker A, Vergara-Silva F, et al. Characterization of the expression patterns of *LEAFY/FLORICAULA* and *NEEDLY* orthologs in female and male cones of the conifer genera *Picea*, *Podocarpus*, and *Taxus*: Implications for current evo-devo hypotheses for gymnosperms. *Evol Dev*, 2007, 9: 446–459
- 68 Theißen G, Becker A. Gymnosperm orthologues of class B floral homeotic genes and their impact on understanding flower origin. *Crit Rev Plant Sci*, 2004, 23: 129–148
- 69 *Amborella* Genome Project. The *Amborella* genome and the evolution of flowering plants. *Science*, 2013, 342: 1241089
- 70 Li L, Yu X, Guo C, et al. Interactions among proteins of floral MADS-box genes in *Nuphar pumila* (Nymphaeaceae) and the most recent common ancestor of extant angiosperms help understand the underlying mechanisms of the origin of the flower. *J Syst Evol*, 2015, 53: 285–296
- 71 Shan H, Zahn L, Guindon S, et al. Evolution of plant MADS box transcription factors: Evidence for shifts in selection associated with early angiosperm diversification and concerted gene duplications. *Mol Biol Evol*, 2009, 26: 2229–2244
- 72 Kramer E M, Dorit R L, Irish V F. Molecular evolution of genes controlling petal and stamen development: Duplication and divergence within the *APETALA3* and *PISTILLATA* MADS-box gene lineages. *Genetics*, 1998, 149: 765–783
- 73 Kramer E M, Jaramillo M A, Di Stilio V S. Patterns of gene duplication and functional evolution during the diversification of the *AGAMOUS* subfamily of MADS box genes in angiosperms. *Genetics*, 2004, 166: 1011–1023
- 74 Shan H, Zhang N, Liu C, et al. Patterns of gene duplication and functional diversification during the evolution of the *API/SQUA* subfamily of plant MADS-box genes. *Mol Phylogenet Evol*, 2007, 44: 26–41
- 75 Zahn L M, Kong H, Leebens-Mack J H, et al. The evolution of the *SEPALLATA* subfamily of MADS-box genes: A preangiosperm origin with multiple duplications throughout angiosperm history. *Genetics*, 2005, 169: 2209–2223
- 76 Vandenbussche M, Theißen G, Van de Peer Y, et al. Structural diversification and neo-functionalization during floral MADS-box gene evolution by C-terminal frameshift mutations. *Nucleic Acids Res*, 2003, 31: 4401–4409
- 77 Zahn L M, Leebens-Mack J H, Arrington J M, et al. Conservation and divergence in the *AGAMOUS* subfamily of MADS-box genes: Evidence of independent sub- and neofunctionalization events. *Evol Dev*, 2006, 8: 30–45
- 78 Melzer R, Harter A, Rumpler F, et al. DEF- and GLO-like proteins may have lost most of their interaction partners during angiosperm evolution. *Ann Bot*, 2014, 114: 1431–1443
- 79 Wang Y Q, Melzer R, Theißen G. Molecular interactions of orthologues of floral homeotic proteins from the gymnosperm *Gnetum gnemon* provide a clue to the evolutionary origin of “floral quartets”. *Plant J*, 2010, 64: 177–190
- 80 Huang T, Irish V F. Gene networks controlling petal organogenesis. *J Exp Bot*, 2016, 67: 61–68

-
- 81 Kaufmann K, Muino J M, Jauregui R, et al. Target genes of the MADS transcription factor SEPALLATA3: Integration of developmental and hormonal pathways in the *Arabidopsis* flower. PLoS Biol, 2009, 7: e1000090
- 82 Kaufmann K, Wellmer F, Muino J M, et al. Orchestration of floral initiation by APETALA1. Science, 2010, 328: 85–89
- 83 O'Maoileidigh D S, Wuest S E, Rae L, et al. Control of reproductive floral organ identity specification in *Arabidopsis* by the C function regulator AGAMOUS. Plant Cell, 2013, 25: 2482–2503
- 84 Wijeratne A J, Zhang W, Sun Y, et al. Differential gene expression in *Arabidopsis* wild-type and mutant anthers: Insights into anther cell differentiation and regulatory networks. Plant J, 2007, 52: 14–29
- 85 Wuest S E, O'Maoileidigh D S, Rae L, et al. Molecular basis for the specification of floral organs by APETALA3 and PISTILLATA. Proc Natl Acad Sci USA, 2012, 109: 13452–13457
- 86 Yamada T, Ito M, Kato M. Expression pattern of INNER NO OUTER homologue in *Nymphaea* (water lily family, Nymphaeaceae). Dev Genes Evol, 2003, 213: 510–513
- 87 Fourquin C, Vinauger-Douard M, Fogliani B, et al. Evidence that CRABS CLAW and TOUSLED have conserved their roles in carpel development since the ancestor of the extant angiosperms. Proc Natl Acad Sci USA, 2005, 102: 4649–4654
- 88 Pfannebecker K C, Lange M, Rupp O, et al. An evolutionary framework for carpel developmental control genes. Mol Biol Evol, 2017, 34: 330–348
- 89 Pfannebecker K C, Lange M, Rupp O, et al. Seed plant specific gene lineages involved in carpel development. Mol Biol Evol, 2017, 34: 925–942

孔宏智

中国科学院植物研究所研究员，博士生导师，系统与进化植物学国家重点实验室主任。长期从事花的进化发育生物学和调控基因组学研究。2000年在中国科学院植物研究所获博士学位并留所工作，2002~2004年在美国宾夕法尼亚州立大学进行合作研究。2012年获“中国科学院青年科学家奖”，2013年获“中国青年科技奖”，2014年入选科技部“创新人才推进计划中青年科技创新领军人才”，2016年入选中共中央组织部“万人计划”。

Summary for “花是如何起源的?”

How did the flower originate?

SHAN HongYan & KONG HongZhi*

State Key Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

* Corresponding author, E-mail: hzkong@ibcas.ac.cn

The flower is a characteristic feature of angiosperms. The innovation and diversification of the flower significantly improve the reproductive efficiency and environmental adaptation of angiosperms, and thus contribute to the great success of angiosperms in terrestrial ecosystem. How the flower originated is a major aspect of Darwin's “abominable mystery” of the origin and rapid diversification of angiosperms, and has long been a basic question of evolutionary biology and botany with intense investigations. Over the past two centuries, many theories and hypotheses have been proposed to explain the origin of the flower based on a broad spectrum of multidisciplinary research involving comparative morphology, paleontology, anatomy, and developmental biology. However, the answer to how the flower originated has remained controversial because the phylogeny of the seed plants was poorly resolved and the molecular basis of flower development was not unraveled. In 2005, *Science* posed this question as one of the 125 most challenging scientific questions in a special issue to commemorate the 125th anniversary of the journal, implying that the study of the process and mechanisms of the origin of the flower is still a hot topic of current evolutionary biology and botany.

In recent years, thanks to the rise and rapid progress in molecular phylogenetics, evolutionary developmental biology (evo-devo), and genomics, new ideas have been brought and our knowledge on the origin of the flower has been updated. Now, it is generally believed that (i) the flower is a determinate, compressed, and bisexual reproductive axis, which consists of perianth, androecium, and gynoecium from the outer to the inner; (ii) the flower did not originate abruptly but evolved gradually, with bisexuality being the first step, followed by the compression of reproductive axis and the evolution of the floral determinacy, and the floral structural elements originated at different evolutionary stages; and (iii) the floral MADS-box genes that specify the identities of floral organs have experienced duplication events prior to the origin of the angiosperms and the changes in their expression patterns, functions, and modes of protein-protein interaction have contributed to the origin of the flower.

The new advances have not only corrected some mistakes in previous theories and models, stimulated the proposal of new and testable hypotheses, but also revealed the contribution of the evolution of floral MADS-box genes to the origin of the flower. However, previous studies can only provide general explanations for how the flower as a whole originated, but are insufficient for a complete understanding of the underlying mechanisms of the origins of different floral organs. In this review, we summarize the theories and hypotheses explaining the origin of the flower and floral organs. On the basis of this framework, we provide the current understanding of the flower itself and its origin. In our opinion, changes of many “small” key characters have been involved in the origin of the flower and the establishment of its basic structure. We propose that elucidation of the mechanisms underlying the evolution of these characters is the prerequisite for understanding the intrinsic basis for the origin of the flower.

flower origin, origin of floral organs, angiosperms, evo-devo, floral MADS-box gene, molecular mechanism

doi: 10.1360/N972016-01355