



拟南芥及其近缘种的适应性进化研究

郭亚龙*

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: yalong.guo@ibcas.ac.cn

收稿日期: 2018-09-30; 接受日期: 2018-12-28; 网络版发表日期: 2019-04-09

国家自然科学基金(批准号: 31222006, 91731306, 31470331)和中国科学院“百人计划”资助

摘要 植物如何适应环境变化从而生存繁衍, 即适应性进化, 是一个自达尔文时代起就备受关注的生物学核心科学问题. 随着测序技术的快速发展, 植物中各个主要类群均有物种完成了全基因组测序, 并且每个物种里有许多样品完成了重测序. 除了基因组外, 不同维度的组学数据也得到解析, 如转录组、甲基化组、小RNA组及蛋白质组等. 海量的多维组学数据极大地促进了适应性进化的研究, 基于多维组学数据来研究植物适应性进化的过程及机制已成为植物学研究的一个重要领域. 十字花科的拟南芥是植物遗传学及分子生物学研究的模式物种, 所有的研究结果及各种资源和数据使拟南芥及其近缘种也成为研究进化生物学问题的模式体系. 因此, 本文综述了围绕拟南芥及其近缘种近年来在植物适应性进化方面取得的重要进展, 并在此基础上探讨该领域仍亟待解决的核心科学问题及未来的研究方向.

关键词 适应性进化, 基因组, 拟南芥, 近缘种, 十字花科

植物适应性进化与植物能否生存繁衍密切相关. 由于育种实践很大程度上就是培育适应不同自然环境的新品种, 从而最终实现稳产和高产, 因此植物适应性进化的研究无论在理论还是实践上都非常重要. 在全球气候剧烈变化的大背景下, 无论从物种保护还是作物新品种的培育和改良的角度来说, 植物适应性进化的研究都显得更加重要和迫切^[1,2]. 近年来, 高通量的测序技术及表型分析技术取得了巨大进步, 同时在数据分析方法方面也有一系列新的进化理论模型及计算方法得到应用, 如基于群体基因组数据筛选受选择位点的方法及全基因组的表型和基因型关联分析(genome wide association study, GWAS)等,

这些技术和方法极大地促进了植物适应性进化的研究. 由于这方面已有一系列的综述^[3~5], 这里不再赘述.

十字花科是被子植物中的一个重要类群, 除模式植物拟南芥及其近缘种外, 还包括很多重要的蔬菜及油料作物, 如白菜、萝卜和油菜等(图1)^[6~9]. 十字花科起源于3240万年前, 共有约325属3740个物种^[7]. 目前该科已有几十个物种完成了全基因组测序, 而且多个属的物种已成为研究植物适应性进化的模式系统, 如拟南芥属(*Arabidopsis*)、芥属(*Capsella*)、碎米荠属(*Cardamine*)、*Boechera*、山箭菜属(*Eutrema*)、南芥属(*Arabis*)及芸苔属(*Brassica*)等^[7,10].

引用格式: 郭亚龙. 拟南芥及其近缘种的适应性进化研究. 中国科学: 生命科学, 2019, 49: 320–326

Guo Y L. Adaptive evolution of *Arabidopsis* and its relatives (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2019, 49: 320–326, doi: [10.1360/N052018-00202](https://doi.org/10.1360/N052018-00202)

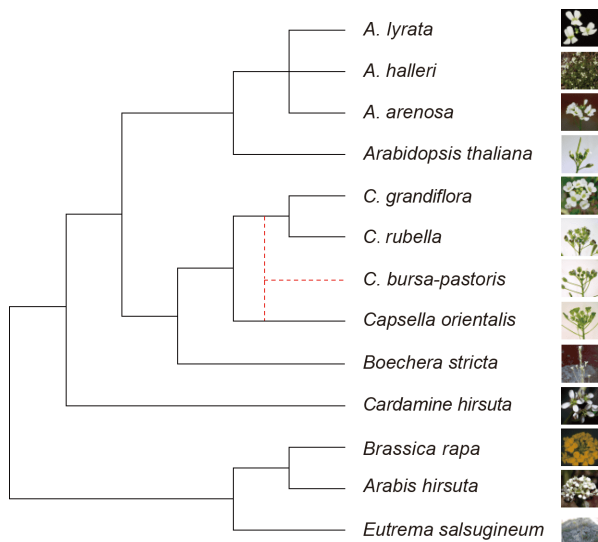


图 1 适应性进化研究比较深入的十字花科代表性类群及其系统发育关系。系统发育关系依据已发表的相关文献总结^[6-9]。红色虚线表示异源四倍体荠菜的祖先来源及其系统位置。*A. thaliana*, *A. lyrata*, *C. orientalis*, *C. bursa-pastoris* 及 *C. rubella* 的照片为本研究组拍摄, 其他物种图片均引自 phytozome (<https://phytozome.jgi.doe.gov>) 或 uniprot (www.uniprot.org)

Figure 1 Representative species of Brassicaceae used for adaptive evolution study and their phylogenetic relationship. The phylogenetic relationship was inferred from published studies^[6-9]. Red dashed line indicates the origin of allotetraploid species *Capsella bursa-pastoris*. Photos of *A. thaliana*, *A. lyrata*, *C. orientalis*, *C. bursa-pastoris*, and *C. rubella*, were produced in our lab, and others were downloaded from phytozome (<https://phytozome.jgi.doe.gov>) or uniprot (www.uniprot.org)

1 基因组成分的变异与植物适应性进化

基因组水平的各种变异与植物适应性进化密切相关, 如基因组大小的变化、基因家族的扩增或缩减、转座子插入或缺失、特定位点如自交不亲和位点等的进化。基因组大小的变化是植物基因组进化的一个重要特征, 有研究认为基因组增大是有成本的, 与植物适应性进化密切相关^[11]。尽管这方面的研究已有许多^[12-14], 但仍然有很多未解之谜, 如物种间基因组大小的变化是否都是由转座子的多少引起的? 拟南芥与其近缘种 *Arabidopsis lyrata* 的比较研究发现这两个物种近一倍的基因组增大的变异主要是由大量长短不同的序列片段在基因间隔区的插入或丢失导致的, 而非以往大多数研究认为的转座子的丰富度能在很大程度上解释基因组大小的变异^[15]。

基因家族成员数量的变化与植物的适应性进化密切相关。近期研究发现, 绿色植物中基因重复及丢失的速率与动物及微生物基本相同, 平均每个基因的进化速率为 0.001359 基因/百万年; 2745 个基因家族为所有绿色植物所共有; 在由水生到陆生的转变过程中涉及许多基因家族的扩增事件, 这种扩增事件很可能与绿色植物登陆后适应陆生环境相关^[16]。有趣的是, 该研究还发现拟南芥有许多基因是其物种特有基因(全新基因), 在别的物种里没有同源基因, 表明它们是由非编码序列进化而来。进一步的研究表明表观遗传修饰特别是 DNA 甲基化修饰与全新基因的起源密切相关, 并提出了全新基因起源的表观遗传作用假说^[17]。

重复序列, 如转座子及微卫星序列, 是动植物基因组的重要组成部分, 而且通常能调控相邻基因的表达^[18-21], 已有研究证实转座子和小 RNA 能共同调控基因表达^[22,23]。越来越多的证据表明, 转座子在生物进化中起到关键作用^[19,24]。转座子是否受自然选择是检测其功能重要与否的直接证据, 这方面的研究在果蝇中已取得重要进展^[25,26], 但目前在其他物种中未见报道。最近, 利用拟南芥群体基因组学数据, 综合多种基于群体遗传学的选择分析方法, 研究发现拟南芥里有一些转座子受到自然选择, 说明这些转座子与拟南芥的适应性进化直接相关^[27]。

阐明与适应性进化密切相关基因的进化机制是理解植物适应性进化的关键, 如自交不亲和位点^[28,29]。自交不亲和位点决定自交不亲和性(self-incompatibility)。植物通过排斥自己或与自己具有类似自交不亲和位点基因型的花粉从而保持异交。这种位点处于平衡选择作用下, 多种等位基因能够在群体里以中等频率共存。自交不亲和位点的变异能使植物从异交变为自交, 进而导致植物物种或群体间的生殖隔离。关于自交不亲和位点的进化机制有诸多假设, 但长期以来有关问题仍未解决。通过多重比较, 包括自交种与异交种间、异交种不同生态型间、自交种不同生态型间, 研究揭示了自交不亲和位点的进化受三种进化机制的影响: 正选择、基因转换及基因重复^[28]。进一步基于拟南芥与二倍体荠菜的群体基因组比较研究, 发现除自交不亲和位点外, 植物基因组里有许多位点受到平衡选择作用, 而且平衡选择对于适应性进化非常关键^[30]。

2 基于群体基因组学的研究

随着测序技术的迅猛发展, 群体遗传学的研究获得了长足的进步. 在十字花科中, 群体遗传学的研究已涵盖了众多类群, 而且涉及多层次的组学数据. 以模式植物拟南芥为例, 目前已完成多维组学的群体基因组学研究, 包括超过1000个样品的全基因组重测序^[31~37]、转录组测序及甲基化测序^[38~42]. 目前拟南芥已测序的样品基本覆盖其整个自然分布区, 最北到欧洲的挪威北部, 最南到大洋洲的新西兰和非洲的好望角. 随着各种数据的积累, 拟南芥已成为研究植物适应性进化的模式物种^[43].

群体水平的选择分析是揭示植物适应性进化的一种有效方法^[44]. 在拟南芥群体水平的一系列分析中人们已发现了很多受选择的位点^[31,32,35,45,46]. 最近, 对长江流域拟南芥群体的研究发现开花基因*SVP*的一个导致氨基酸变异的新突变受到正选择作用并在该群体中固定下来, 该突变导致早花, 从而使拟南芥能够在长江流域这个新生境中生存繁衍^[34]. 在拟南芥近缘种*A. lyrata*中, 群体间的选择分析揭示了该物种适应蛇纹岩土壤生境与一系列重金属响应的基因的变异密切相关^[47]. 在另一近缘种*Arabidopsis arenosa*中, 研究发现其适应蛇纹岩土壤生境是通过渐渗从别的物种获得新的等位基因实现的^[48].

尽管在拟南芥及其近缘种的群体遗传学方面的研究已取得一系列的重要进展, 但近期的研究发现拟南芥属除拟南芥本身能和其他物种分开外, 其他物种之间存在普遍的基因流, 难以分开, 揭示了这些物种间存在频繁的杂交渐渗^[8]. 因此, 对拟南芥具体的近缘物种的群体遗传学研究必须充分考虑这种复杂的进化历史背景.

3 基于基因型与环境数据的关联分析

生态环境数据对进化生物学研究非常重要, 植物的适应性进化其实就反映了植物的内在遗传变异与各种复杂环境因子间的相互关系是否匹配. 一个重要方法是比较不同遗传背景的物种或群体在生境上有无显著分化. 基于环境数据的分析, 植物适应性进化方面已取得了重要进展. 利用全球分布的拟南芥生态型, 基于其基因型、表型及原生境的生态因子, 最近的研究发

现基因组里一些基因位点的变异与植物适应特定生态因子的变异显著相关^[49~51]. 进一步地对相关候选基因进行深入分析, 就可以揭示哪些基因的遗传变异与植物适应环境变化密切相关.

相对于二倍体物种来说, 多倍体的适应性进化长期以来困扰着进化生物学家^[52]. 多倍体基因组整体加倍, 其基因组变大导致生存成本高, 因而一般认为多倍化是个“死胡同”, 并且多倍体起源以后能够存活下来的很少^[53]. 芥属的芥菜(*Capsella bursa-pastoris*)是一个典型异源四倍体物种, 在全球广泛分布, 是地球上最成功的物种之一. 该物种是探讨四倍体适应性进化问题的一个天然的理想体系. 综合系统发育分析、溯祖分析及基于环境数据的生态位重建等多方面的研究证据, 近期的研究发现从其二倍体近缘种到四倍体芥菜有频繁的渐渗, 并且渐渗增强了四倍体芥菜的适应性^[9]. 以上这些例子都充分说明把环境与数据结合起来的综合分析在植物适应性进化研究中非常重要.

4 适应性相关性状的研究

植物生活史中许多性状与植物适应性进化密切相关, 如开花时间、生物或非生物胁迫及种子的休眠等, 研究这些性状的变异及其进化遗传机制是理解植物适应性进化的一个重要途径. 开花是植物从营养生长到生殖生长阶段转变的关键环节, 与植物的适应性进化密切相关. 截至目前, 在拟南芥中已发现100多个与开花时间相关的基因, 包括著名的开花时间决定基因*FLC*(*FLOWERING LOCUS C*)和*FRI*(*FRIGIDA*)^[54,55]. 在拟南芥自然群体中, 70%以上的开花时间变异都是由*FRI*的自然变异引起的^[54,56,57]. 除模式植物拟南芥之外, 十字花科很多物种的开花时间的自然变异研究也越来越受到广泛关注, 如拟南芥的近缘种*A. lyrata*^[58], *Capsella rubella*^[56], *Cardamine flexuosa*^[59], *Boechera stricta*^[60], *Brassica rapa*^[61]以及*Arabidopsis alpina*^[62~64]. 对近缘类群的研究不仅能够促进人们对开花时间自然变异本身的理解, 更重要的是还可以揭示不同物种在开花时间变异及适应性进化机制方面有何差别.

在这些近缘物种中, 芥属的二倍体物种*C. rubella*是一个新近起源的物种. 由于该物种在起源过程中经历了极端的瓶颈效应, 所以其遗传多样性非常低^[65,66]. 然而, 已有的研究已表明其物种内表型多态性非常丰

富^[67]. 这就产生了一个非常有意思的问题, 遗传多态性如此低的物种, 其表型多态性是由什么遗传变异产生的呢? 是有限的已有变异, 已有变异的新组合, 还是新的突变^[56]? 最近, 我们基于F2群体, 图位克隆了影响开花时间自然变异的决定基因, 发现*C. rubella*中一些群体的早花是*FLC*基因决定的. 并且开花时间变异都是由新的突变引起的, 包括了最后一个内含子区的单碱基变异导致该基因选择性剪切从而使其变成假基因^[56], 5'端上游非编码区部分序列缺失使其表达量降低^[68], 从而导致早开花. 特别值得强调的是, 后一个研究发现二倍体芥菜不同群体中导致早花的两种不同突变都位于该基因的同一片段, 而且这两种突变是独立起源的. 说明进化在一定程度上具有可预测性, 基因的特定区域可能属于变异热点, 更易于发生突变来影响表型^[69].

除开花时间之外, 其他一些与适应性进化相关性状的研究也取得了重要进展. 最近的研究发现, *ACD6* (*ACCELERATED CELL DEATH 6*) 基因在植物抗病性与正常生长之间起到一个关键的平衡作用, 该基因高表达则植物抗病性增强但其正常生长受到抑制, 反之亦然^[70]. 该研究揭示了植物在其防御与生长之间有一种折中. 此外, 耐冷性方面也取得重要进展, 研究发现*CBF2* (*C-repeat-binding factor 2*) 基因在拟南芥耐冷适应性方面起到重要作用^[71]. 有研究利用拟南芥107个性状变异的群体数据, 通过GWAS分析鉴定了与这些性状变异相关的候选基因, 这些研究成果对植物适应性进化的研究将起到巨大的促进作用^[72].

5 展望

随着技术和方法的进步, 特别是基因组测序技术的发展, 适应性进化的研究已取得长足的进步, 但与此同时该领域也面临一系列新的问题及挑战. (i) 海量数据的产生与现有计算能力不足间的不平衡始终是一个亟待解决的问题. 计算能力包括了数据储存和数据计算平台等软硬件设备, 同时也包括对高通量数据的分析, 这对许多研究者来说仍具有挑战性. (ii) 理论模型及算法不足. 现有基于有限的分子标记或小片段序列的模型和算法无法直接应用到高通量的全基因组数据分析中. (iii) 多维组学数据的综合分析方法不足. 例如, 转录组、甲基化组、组蛋白组等各种数据间综合分析的模型及算法不够成熟. 因此, 无论是在基本理论的研究还是数据处理方面都需要进一步深入研究及提高. (iv) 对群体遗传学的重视亟待加强. 具体的进化事件发生在群体水平, 累计到一定程度才会在物种水平体现出来. 因此, 在进化生物学特别是适应性进化研究中, 一定要把群体遗传的思想和方法贯穿到研究课题的设计及后期的研究进程中去. (v) 对适应性进化的度量仍然是一个最具挑战性的问题. 如何能够较为准确地推定某个性状或序列变异与适应性进化有关, 研究者需要做大量工作, 包括进化生物学、分子遗传及生物化学等各方面的综合分析. 适应性进化的研究不仅具有重大的理论价值, 而且对于粮食安全、人类健康及生物多样性保护等这些与国计民生息息相关的重要实际问题都具有重要意义^[1,2].

致谢 感谢葛颂教授、Detlef Weigel教授、顾红雅教授、赵忠教授及Sureshkumar Balasubramanian教授多年来的精诚合作和帮助, 感谢我的博士生徐永超、牛小敏和陈佳福在本文图表及数据统计方面提供的帮助, 感谢我团队成员对初稿的宝贵建议. 由于篇幅所限, 一些相关的文章未能引用及评述, 敬请谅解.

参考文献

- 1 Carroll S P, Jørgensen P S, Kinnison M T, et al. Applying evolutionary biology to address global challenges. *Science*, 2014, 346: 1245-993
- 2 Scheffers B R, De Meester L, Bridge T C L, et al. The broad footprint of climate change from genes to biomes to people. *Science*, 2016, 354: 671-719
- 3 Vitti J J, Grossman S R, Sabeti P C. Detecting natural selection in genomic data. *Annu Rev Genet*, 2013, 47: 97-120
- 4 Nielsen R. Molecular signatures of natural selection. *Annu Rev Genet*, 2005, 39: 197-218
- 5 Wright S I, Gaut B S. Molecular population genetics and the search for adaptive evolution in plants. *Mol Biol Evol*, 2005, 22: 506-519

- 6 Huang C H, Sun R, Hu Y, et al. Resolution of Brassicaceae phylogeny using nuclear genes uncovers nested radiations and supports convergent morphological evolution. *Mol Biol Evol*, 2016, 33: 394–412
- 7 Hohmann N, Wolf E M, Lysak M A, et al. A time-calibrated road map of Brassicaceae species radiation and evolutionary history. *Plant Cell*, 2015, 27: 2770–2784
- 8 Novikova P Y, Hohmann N, Nizhynska V, et al. Sequencing of the genus *Arabidopsis* identifies a complex history of nonbifurcating speciation and abundant trans-specific polymorphism. *Nat Genet*, 2016, 48: 1077
- 9 Han T S, Wu Q, Hou X H, et al. Frequent introgressions from diploid species contribute to the adaptation of the tetraploid shepherd's purse (*Capsella bursa-pastoris*). *Mol Plant*, 2015, 8: 427–438
- 10 Yant L, Bombliks K. Genomic studies of adaptive evolution in outcrossing *Arabidopsis* species. *Curr Opin Plant Biol*, 2017, 36: 9–14
- 11 Knight C A, Molinari N A, Petrov D A. The large genome constraint hypothesis: evolution, ecology and phenotype. *Ann Bot*, 2005, 95: 177–190
- 12 Gaut B S, Ross-Ibarra J. Selection on major components of angiosperm genomes. *Science*, 2008, 320: 484–486
- 13 Ai B, Wang Z S, Ge S. Genome size is not correlated with effective population size in the *Oryza* species. *Evolution*, 2012, 66: 3302–3310
- 14 Petrov D A, Sangster T A, Johnston J S, et al. Evidence for DNA loss as a determinant of genome size. *Science*, 2000, 287: 1060–1062
- 15 Hu T T, Pattyn P, Bakker E G, et al. The *Arabidopsis lyrata* genome sequence and the basis of rapid genome size change. *Nat Genet*, 2011, 43: 476–481
- 16 Guo Y L. Gene family evolution in green plants with emphasis on the origination and evolution of *Arabidopsis thaliana* genes. *Plant J*, 2013, 73: 941–951
- 17 Li Z W, Chen X, Wu Q, et al. On the origin of *de novo* genes in *Arabidopsis thaliana* populations. *Genome Biol Evol*, 2016, 8: 2190–2202
- 18 Wei L, Cao X. The effect of transposable elements on phenotypic variation: insights from plants to humans. *Sci China Life Sci*, 2016, 59: 24–37
- 19 Chuong E B, Elde N C, Feschotte C. Regulatory activities of transposable elements: from conflicts to benefits. *Nat Rev Genet*, 2017, 18: 71–86
- 20 Song X, Cao X. Transposon-mediated epigenetic regulation contributes to phenotypic diversity and environmental adaptation in rice. *Curr Opin Plant Biol*, 2017, 36: 111–118
- 21 Eimer H, Sureshkumar S, Singh Yadav A, et al. RNA-dependent epigenetic silencing directs transcriptional downregulation caused by intronic repeat expansions. *Cell*, 2018, 174: 1095–1105.e11
- 22 Cheng F, Sun C, Wu J, et al. Epigenetic regulation of subgenome dominance following whole genome triplication in *Brassica rapa*. *New Phytol*, 2016, 211: 288–299
- 23 Hollister J D, Smith L M, Guo Y L, et al. Transposable elements and small RNAs contribute to gene expression divergence between *Arabidopsis thaliana* and *Arabidopsis lyrata*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108: 2322–2327
- 24 Rebollo R, Romanish M T, Mager D L. Transposable elements: An abundant and natural source of regulatory sequences for host genes. *Annu Rev Genet*, 2012, 46: 21–42
- 25 González J, Lenkov K, Lipatov M, et al. High rate of recent transposable element-induced adaptation in *Drosophila melanogaster*. *PLoS Biol*, 2008, 6: e251
- 26 González J, Karasov T L, Messer P W, et al. Genome-wide patterns of adaptation to temperate environments associated with transposable elements in *Drosophila*. *PLoS Genet*, 2010, 6: e1000905
- 27 Li Z W, Hou X H, Chen J F, et al. Transposable elements contribute to the adaptation of *Arabidopsis thaliana*. *Genome Biol Evol*, 2018, 10: 2140–2150
- 28 Guo Y L, Zhao X, Lanz C, et al. Evolution of the S-locus region in *Arabidopsis* relatives. *Plant Physiol*, 2011, 157: 937–946
- 29 Chen G, Zhang B, Zhao Z, et al. “A life or death decision” for pollen tubes in S-RNase-based self-incompatibility. *J Exp Bot*, 2010, 61: 2027–2037
- 30 Wu Q, Han T S, Chen X, et al. Long-term balancing selection contributes to adaptation in *Arabidopsis* and its relatives. *Genome Biol*, 2017, 18: 217
- 31 Cao J, Schneeberger K, Ossowski S, et al. Whole-genome sequencing of multiple *Arabidopsis thaliana* populations. *Nat Genet*, 2011, 43: 956–963
- 32 Horton M W, Hancock A M, Huang Y S, et al. Genome-wide patterns of genetic variation in worldwide *Arabidopsis thaliana* accessions from the RegMap panel. *Nat Genet*, 2012, 44: 212–216
- 33 The 1001 Genomes Consortium. 1135 genomes reveal the global pattern of polymorphism in *Arabidopsis thaliana*. *Cell*, 2016, 166: 481–491

- 34 Zou Y P, Hou X H, Wu Q, et al. Adaptation of *Arabidopsis thaliana* to the Yangtze River basin. *Genome Biol*, 2017, 18: 239
- 35 Long Q, Rabanal F A, Meng D, et al. Massive genomic variation and strong selection in *Arabidopsis thaliana* lines from Sweden. *Nat Genet*, 2013, 45: 884–890
- 36 Durvasula A, Fulgione A, Gutaker R M, et al. African genomes illuminate the early history and transition to selfing in *Arabidopsis thaliana*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2017, 114: 5213–5218
- 37 Zeng L, Gu Z, Xu M, et al. Discovery of a high-altitude ecotype and ancient lineage of *Arabidopsis thaliana* from Tibet. *Sci Bull*, 2017, 62: 1628–1630
- 38 Becker C, Hagemann J, Müller J, et al. Spontaneous epigenetic variation in the *Arabidopsis thaliana* methylome. *Nature*, 2011, 480: 245–249
- 39 Gan X, Stegle O, Behr J, et al. Multiple reference genomes and transcriptomes for *Arabidopsis thaliana*. *Nature*, 2011, 477: 419–423
- 40 Schmitz R J, Schultz M D, Urich M A, et al. Patterns of population epigenomic diversity. *Nature*, 2013, 495: 193–198
- 41 Seymour D K, Koenig D, Hagemann J, et al. Evolution of DNA methylation patterns in the Brassicaceae is driven by differences in genome organization. *PLoS Genet*, 2014, 10: e1004785
- 42 Kawakatsu T, Huang S S C, Jupe F, et al. Epigenomic diversity in a global collection of *Arabidopsis thaliana* accessions. *Cell*, 2016, 166: 492–505
- 43 Gaut B. *Arabidopsis thaliana* as a model for the genetics of local adaptation. *Nat Genet*, 2012, 44: 115–116
- 44 Weigel D, Nordborg M. Population genomics for understanding adaptation in wild plant species. *Annu Rev Genet*, 2015, 49: 315–338
- 45 Clark R M, Schweikert G, Toomajian C, et al. Common sequence polymorphisms shaping genetic diversity in *Arabidopsis thaliana*. *Science*, 2007, 317: 338–342
- 46 He F, Kang D, Ren Y, et al. Genetic diversity of the natural populations of *Arabidopsis thaliana* in China. *Heredity*, 2007, 99: 423–431
- 47 Turner T L, Bourne E C, Von Wettberg E J, et al. Population resequencing reveals local adaptation of *Arabidopsis lyrata* to serpentine soils. *Nat Genet*, 2010, 42: 260–263
- 48 Arnold B J, Lahner B, DaCosta J M, et al. Borrowed alleles and convergence in serpentine adaptation. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2016, 113: 8320–8325
- 49 Hancock A M, Brachi B, Faure N, et al. Adaptation to climate across the *Arabidopsis thaliana* genome. *Science*, 2011, 334: 83–86
- 50 Fournier-Level A, Korte A, Cooper M D, et al. A map of local adaptation in *Arabidopsis thaliana*. *Science*, 2011, 334: 86–89
- 51 Shen X, De Jonge J, Forsberg S K G, et al. Natural *CMT2* variation is associated with genome-wide methylation changes and temperature seasonality. *PLoS Genet*, 2014, 10: e1004842
- 52 Stebbins G L Jr. The significance of polyploidy in plant evolution. *Am Natist*, 1940, 74: 54–66
- 53 Arrigo N, Barker M S. Rarely successful polyploids and their legacy in plant genomes. *Curr Opin Plant Biol*, 2012, 15: 140–146
- 54 Weigel D. Natural variation in *Arabidopsis*: from molecular genetics to ecological genomics. *Plant Physiol*, 2012, 158: 2–22
- 55 Hepworth J, Dean C. Flowering Locus C's lessons: Conserved chromatin switches underpinning developmental timing and adaptation. *Plant Physiol*, 2015, 168: 1237–1245
- 56 Guo Y L, Todesco M, Hagemann J, et al. Independent *FLC* mutations as causes of flowering-time variation in *Arabidopsis thaliana* and *Capsella rubella*. *Genetics*, 2012, 192: 729–739
- 57 Salomé P A, Bombliès K, Laitinen R A E, et al. Genetic architecture of flowering-time variation in *Arabidopsis thaliana*. *Genetics*, 2011, 188: 421–433
- 58 Leinonen P H, Remington D L, Leppälä J, et al. Genetic basis of local adaptation and flowering time variation in *Arabidopsis lyrata*. *Mol Ecol*, 2013, 22: 709–723
- 59 Zhou C M, Zhang T Q, Wang X, et al. Molecular basis of age-dependent vernalization in *Cardamine flexuosa*. *Science*, 2013, 340: 1097–1100
- 60 Lee C R, Wang B, Mojica J P, et al. Young inversion with multiple linked QTLs under selection in a hybrid zone. *Nat Ecol Evol*, 2017, 1: 119
- 61 Xiao D, Zhao J J, Hou X L, et al. The *Brassica rapa* *FLC* homologue *FLC2* is a key regulator of flowering time, identified through transcriptional co-expression networks. *J Exp Bot*, 2013, 64: 4503–4516
- 62 Bergonzi S, Albani M C, Ver Loren van Themaat E, et al. Mechanisms of age-dependent response to winter temperature in perennial flowering of *Arabis alpina*. *Science*, 2013, 340: 1094–1097
- 63 Wang R, Farrona S, Vincent C, et al. *PEP1* regulates perennial flowering in *Arabis alpina*. *Nature*, 2009, 459: 423–427
- 64 Castaings L, Bergonzi S, Albani M C, et al. Evolutionary conservation of cold-induced antisense RNAs of *FLOWERING LOCUS C* in

- Arabidopsis thaliana* perennial relatives. [Nat Commun](#), 2014, 5: 4457
- 65 Foxe J P, Slotte T, Stahl E A, et al. Recent speciation associated with the evolution of selfing in *Capsella*. [Proc Natl Acad Sci USA](#), 2009, 106: 5241–5245
- 66 Guo Y L, Bechsgaard J S, Slotte T, et al. Recent speciation of *Capsella rubella* from *Capsella grandiflora*, associated with loss of self-incompatibility and an extreme bottleneck. [Proc Natl Acad Sci USA](#), 2009, 106: 5246–5251
- 67 Hurka H, Neuffer B. Evolutionary processes in the genus *Capsella* (Brassicaceae). [Pl Syst Evol](#), 1997, 206: 295–316
- 68 Yang L, Wang H N, Hou X H, et al. Parallel evolution of common allelic variants confers flowering diversity in *Capsella rubella*. [Plant Cell](#), 2018, 30: 1322–1336
- 69 Moyers B T. Is genetic evolution predictable? [Plant Cell](#), 2018, 30: 1171–1172
- 70 Todesco M, Balasubramanian S, Hu T T, et al. Natural allelic variation underlying a major fitness trade-off in *Arabidopsis thaliana*. [Nature](#), 2010, 465: 632–636
- 71 Kang J, Zhang H, Sun T, et al. Natural variation of *C-repeat-binding factor* (*CBF* s) genes is a major cause of divergence in freezing tolerance among a group of *Arabidopsis thaliana* populations along the Yangtze River in China. [New Phytol](#), 2013, 199: 1069–1080
- 72 Atwell S, Huang Y S, Vilhjálmsson B J, et al. Genome-wide association study of 107 phenotypes in *Arabidopsis thaliana* inbred lines. [Nature](#), 2010, 465: 627–631

Adaptive evolution of *Arabidopsis* and its relatives

GUO Ya-Long

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

Adaptive evolution, that is, how organisms adapt to diverse habitats and reproduce efficiently, is a fundamental biological question since Darwin. With the development of genome sequencing technique, many species of diverse lineages as well as many accessions within each species have been sequenced. Besides genome sequence, more omics data sets are available now, such as transcriptome, methylome, siRNA, and proteome. High throughput genome sequencing speeds up the studies of plant adaptive evolution. *Arabidopsis thaliana*, the model plant from the family Brassicaceae, has many available resources or data sets, which makes *A. thaliana* and its closely related species become a model system to study plant adaptive evolution. Therefore, this review focuses on *Arabidopsis* and its relatives, to summarize the progress of plant adaptive evolution, and at the same time, to highlight the challenges to understand the mysteries of adaptive evolution.

adaptive evolution, genome, *Arabidopsis thaliana*, relatives, Brassicaceae

doi: [10.1360/N052018-00202](https://doi.org/10.1360/N052018-00202)