

植物基因表达中的倍性效应: 研究进展、问题与展望

彭海^{①†}, 张静^{①†}, 吴先军^{②③*}

① 江汉大学生命科学学院种质资源与遗传实验室, 武汉 430056;

② 四川农业大学水稻研究所, 温江 611130;

③ 四川农业大学西南作物基因资源与遗传改良教育部重点实验室, 雅安 625014

† 同等贡献

* 联系人, E-mail: wuxjsau@126.com

收稿日期: 2007-12-06; 接受日期: 2007-12-18

国家自然科学基金(批准号: 30771157)和教育部长江学者和创新团队发展计划(批准号: IRT0453)资助项目

摘要 多(单)倍体在遗传与进化研究中极为活跃并取得了巨大成就, 激发了科学家对基因表达倍性效应探讨的兴趣. 本文综述了多(单)倍体特别是同源倍性系列基因表达及其调控机理研究进展; 分析了前人研究, 特别是研究材料的局限; 提出利用双胚苗创造同源倍性系列, 利用高通量测序分析转录组表达与倍性调控机制的设想.

关键词

倍性
多倍体
单倍体
基因表达

单倍体植物很少作为一个物种在自然界中存在, 现有单倍体多是通过花药培养、孤雌生殖等方式人工创造. 单倍体加倍即可获得纯合二倍体, 故单倍体被广泛用于加快育种进程. 多倍体在自然界分布极其广泛, 几乎所有真核生物^[1]和绝大部分被子植物^[2,3], 以及所有农作物^[4], 如水稻(*Oryza sativa* L.)^[5-7]在进化过程中都经历了多倍化事件. 多倍化可伴随一些可利用的农艺性状如育性、无性生殖、抗旱、抗病虫、花期、器官体积、生物量等变化^[8,9], 被广泛用于培育植物新品种, 如水稻^[10]. 因而, 不论是遗传与进化理论研究中, 还是育种应用中, 多(单)倍体都极为重要, 激发了科学家对倍性效应探讨的兴趣. 基因表达变化是倍性效应的重要体现, 本文对此进行了综述, 分析了已有研究的局限并提出了解决方案.

1 多(单)倍体植物基因表达

单倍体仅有一套染色体, 所有基因座位(不论是

显性还是隐性)都能在RNA或表型水平上表现出来, 因而是遗传学研究的重要工具, 然而至今对单倍体基因表达和表达调控机理还了解甚少, 仅在酵母菌(*Sachromyces cerevisiae*)^[11,12]、玉米(*Zea mays* L.)^[13]、马铃薯(*Solanum tuberosum*)^[14]、白菜(*Brassica oleracea* L.)^[15]和水稻^[16]中有所涉及. 相对而言, 近年来植物多倍体基因表达研究却是一个相当活跃的领域^[17]. Pontes等^[18]及Udall和Wendel等人^[19]综述了多倍化可引起DNA序列变异如染色体重排和基因丢失, DNA序列修饰如DNA甲基化^[20,21], 同时也大量存在基因表达变化(Adams^[17]和Chen等^[22]综述).

1.1 异源多倍体植物基因表达

在包括拟南芥(*Arabidopsis*)^[23,24]、棉花(*Gossypium*)^[25]、千里光(*Senecio*)^[26]、油菜(*Brassica napus*)^[27]和小麦(*Triticum aestivum* L.)^[28,29]在内的众多异源多倍体中, 植物基因或蛋白非加性表达得到了广泛证

实. 在进化过程中, 非加性表达可能会在不同器官或组织中^[30]导致重复基因的亚功能化^[31]. 基因表达变化时期可出现在多倍体形成时或以后几个世代中, 也可能伴随了整个进化过程^[32,33]. 各种功能类别的基因在异源多倍体中都可能发生表达变化. 利用cDNA-AFLP研究了人工异源四倍体小麦在合成后第一代3072个转录子的表达情况, 共发现了60个转录子表达发生了变化, 其中48个消失, 12个激活, 沉默基因包含了rRNA基因和编码各种功能的蛋白质基因, 但激活基因全部为逆转录元件^[28]. 但在人工/自然起源的同源/异源四倍体拟南芥中, 具有新表达模式的基因编码了各种功能类别的蛋白质, 并且在染色体上存在一定的成簇分布^[24]. 在另一拟南芥异源多倍体研究中发现, 转座子表达变化并不如其它基因多, 但作者认为这也可能是由其它原因引起^[23], 如很多转座子序列并没有设计在表达芯片中, 或者是对基因组造成的冲击(genomic shock^[34])^[34]在多倍体S₅代中已经平静下来. 另外, 具有激素调控、细胞防御和衰老功能的基因, 在异源多倍体非加性表达基因中所占比例是整个拟南芥注释基因平均比例的150%~170%^[23], 表明这些基因表达对异源多倍化更为敏感. 很多乙烯生物合成路径中基因在异源多倍体中被抑制了, 这可能会影响到与乙烯相关的很多发育进程如种子发芽、叶和花的衰老、果实的成熟、细胞程序化死亡、生物和非生物胁迫响应等^[35].

1.2 同源倍性系列基因表达

虽然多倍体基因表达研究相当活跃并取得了较大成就^[36,37], 但大部分研究都集中于异源多倍体, 然而在异源多倍体中, 基因表达除受倍性效应调节外, 还受异质基因组结合的影响, 难以将二者的效应区分开^[22]. 在千里光^[38]、油菜^[27]和玉米^[39]异源多倍体中, 二倍体杂种与相应异源多倍体表达谱比较研究表明: 杂交比基因组加倍对基因表达具有更大影响. 因而我们推测在同源多倍体中, 由基因组剂量效应引起基因表达变化位点应远少于异源多倍体, 这一猜测在同源多倍体酵母菌^[11,12]、拟南芥^[23,24]、马铃薯^[14]和白菜^[15]中得到了证实. 在酵母菌单倍体到四倍体的同源倍性系列中, 芯片杂交仅揭示了17个表达变化基因, 其中10个表达上调, 7个下调^[11], 这些

受倍性调控的基因在染色体上不存在偏态分布, 但启动子较为复杂, 上游基因间平均距离为1300 bp (所有基因平均为500 bp)^[11]. 最近, Storchová等人^[12]通过对二倍体与同源四倍体酵母基因与蛋白质表达进行了分析, 同样未发现明显差异位点. 与拟南芥二倍体比较, 在表达芯片分析中仅发现88个位点在同源四倍体中存在显著的表达变化^[23]. Stupar等人^[14]以同源的单倍体、二倍体与四倍体马铃薯为材料, 利用表达芯片技术研究了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两倍(表达芯片分析中常采用两倍作为显著差异的标准). 二倍体与四倍体间表达变化位点不多, 在根和叶中同时发生表达变化基因也很少, 仅1.4%(随机期望值为1.1%)^[14]. 表达变化基因涉及本体论(ontology)的27种分子功能和27种结构成份, 且它们在ontology上的分布大致反应了整个芯片中所有基因在ontology上的分布, 但也发现一些类别基因变化比例明显偏高, 如核酸结合、结构分子活性、细胞质和核糖体^[14]. 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^[15]. 某些基因被证明对同源多倍体生存极为重要, 但在多倍化过程中表达量也不存在明显变化^[12]. 综合已有同源多(单)倍体基因表达研究, 倍性效应仅影响了部分基因的表达且表达量变化不大. 然而, 在表型水平上, 二倍体植株活力、生物学产量和细胞大小等明显不同于人工同源多(单)倍体^[14], 因此, 同源多(单)倍体中表型差异与基因表达相关性有多大, 这些表达变化基因是否对表型贡献很大, 表达变化基因调控机理等还有待探讨.

2 多(单)倍体植物基因表达调控

多倍体基因表达的活跃研究激发了科学家去了解控制多倍体基因表达的调控机制. 在众多综述中, 不同作者对多倍体基因表达调控机制提出了自己的构想^[17,22,40], 但这些设想缺乏实验证据. 同源多倍体中基因表达变化可以从多个角度进行解释, 如根据基因表达与染色体或染色体臂的相关关系, 一些学者提出用基因组剂量效应与剂量补偿来解释倍性效应对基因表达的影响^[13,41]. 另外, 多(单)倍化中, 细

胞体积变化也被认为是酵母菌基因表达在倍性间变化的原因^[41]。

在基因表达倍性调控机理中,小RNA与DNA甲基化参与表达调控的实验证据较为明确。RNA介导的基因表达调控的证据来自于小麦^[42]。逆转座子的激活可以引起基因沉默,其作用方式是通过转录逆转座子时发生“读过”现象,因而转录了下游部分邻近基因的反义序列(小RNA)后,通过RNA干涉而沉默相应基因^[42]。在某些情况下,逆转座子也可激活下游一些不表达基因,其作用方式与基因沉默相反,即“读过”后转录了与下游基因的同义RNA序列而激活相应基因。拟南芥转录组分析也表明其中含有大量未知功能的正义或反义RNA^[43]。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与*A. suecica*中,利用甲基转移酶抑制剂或RNAi技术沉默甲基转移酶基因后,拟南芥中沉默的基因被重新激活,表明DNA胞嘧啶超甲基化参与了多倍体中同源基因的沉默^[24,44]。K7基因在人工异源四倍体拟南芥中被沉默了,进一步分析发现其CNG序列内甲基化程度比其亲本低^[45],表明CNG甲基化可能影响了异源四倍体中K7基因的表达。利用同裂酶分析发现人工异源四倍体小麦中,12个消失的转录子中4个(33.33%)位点可能发生了DNA超甲基化,而其中1个位点甲基化变异只出现在多倍化后,另外3个位点甲基化在杂交后就出现了^[28],表明异源多倍体中,倍性效应与远缘杂交都可能引发了DNA甲基化的变异,从而影响基因表达。而另一实验则进一步说明了异源多倍体中,基因组异质结合对DNA甲基化与基因表达的影响。转录因子TCP3在自然同源四倍体*Cardaminopsis arenosa*中表达,但在自然异源四倍体*A. suecica*中沉默。利用同裂酶分析确认了*A. suecica*中甲基化程度高于*C. arenosa*,利用DNA甲基转移酶抑制剂aza-dC处理*A. suecica*后,TCP3基因又被激活^[44],表明多倍体中,基因组异质结合导致了DNA甲基化,引起基因沉默。DNA甲基化对基因表达的调控与染色质的结构相关,超甲基化可导致染色质紧缩,因而相应的基因转录就会变得不活跃。事实上,异染色质区的甲基化程度比常染色质区严重,其上基因的转录也更不活跃^[46]。

3 植物基因表达倍性效应研究存在的问题

3.1 研究材料的局限

按基因组是否相同,多倍体可分为同源多倍体和异源多倍体,它们在自然界都很普遍^[47],都是新物种产生的机制^[48],但多倍体基因表达研究大量集中于异源多倍体,这可能导致基因表达倍性效应研究的不准确,例如,同源与异源四倍体中,表达变化基因只有部分重叠,因此Wang等人^[24]推测同源与异源多倍体存在不同的表达与调控机制。虽然通过比较异源多倍体与相应的二倍体可部分排除基因组异质结合对基因表达的影响(如油菜^[9]),但异源多倍体的任何性状都不太可能仅仅是种间杂交与多倍化简单相加的结果^[23],通过简单相减难以排除二者互作效应。Galitsk等人^[11]认为在基因表达研究中,创造只有倍性差异的同源系,才可将酵母菌结合型不一致对倍性效应干扰排除。Guo等人^[13]在玉米倍性系列基因表达研究中也认为,只有具有同样遗传背景的同源倍性系列才能准确估计倍性效应。

前人对基因表达倍性效应的研究多采用人工多(单)倍体,自然多(单)倍体研究很少,主要集中在起源较晚的几个多倍体物种如大米草(*Spartina*)^[49]、婆罗门参(*Tragopogon*)^[50]和千里光^[38,51]。对自然多(单)倍体来说,多数已进化了千百万年,经历了多轮多倍化与杂交事件、起源亲本和时间也不明确,因而很难在自然多倍体及其起源亲本间进行准确的比较研究^[52]。人工多倍体起源亲本与时间都明确,避免了这一缺陷,然而人工多倍体与自然多倍体起源方式是不同的,研究结果可能与自然真实情况存在差异,例如,酵母菌人工与自然多倍体在基因表达变化位点上存在差异^[24],暗示了人工与自然多倍体间可能存在不同表达调控机理。另外,人工诱变中使用的秋水仙素或物理射线等,以及加倍后组织培养与植株再生过程都难免在基因组上引入突变,这些变异可在DNA结构和基因表达等方面表现出来,从而干扰倍性效应研究的准确性。例如组织培养可激活逆转座子*Tos17*,并改变边界区域甲基化状态^[53]、DNA序列结构和基因表达^[54]。

此外,前人研究的材料中奇数倍多倍体也很少,但拟南芥转基因沉默发生在二倍体与同源四倍体中,

在三倍体中, 基因又重新得到了表达^[55], 在玉米中, 基因表达在奇偶倍性的植株中也存在差异^[13], 表明奇数倍性与偶数倍性多倍体存在不同的表达和调控机制, 不可相互替代。

3.2 研究方法与内容的局限

除研究材料外, 在研究方法上, 多(单)倍体基因表达最初主要采用Northern杂交, RT-PCR等方法, 如玉米中^[13], 这些方法由于只能研究部分位点, 存在一定局限。近年来, 基因表达芯片在多(单)倍体基因表达中得到了广泛应用, 其最大特点是一次实验可以研究基因组上成千上万的基因位点, 但其也存在一定局限, 如芯片设计在很大程度上依赖于基因组测序, 而目前大部分植物基因组序列还未知; 探针都是已知的或预测的表达序列, 因而影响了研究的全面性。另外, 表达芯片分析中的PCR扩增、杂交干扰因子、序列碱基组成等都会干扰结果的准确性^[56]。多(单)倍体基因表达调控机理如DNA甲基化与小RNA证据有限, 且大都为基因组上某个特异位点, 没有能够在基因组水平上分析多(单)倍体中DNA甲基化、小RNA与基因表达调控的关系, 然而倍性变化是在全基因组水平上进行的, 因此对倍性效应的理解同样需要在全基因组水平上进行。

4 展望

4.1 利用双胚苗创造的同源倍性系列是研究倍性效应的理想材料

双胚苗是自然界普遍存在的一种现象, 我们利用同一株系来源的双胚苗创造了水稻多倍体与单倍体^[16,57], SSR分析表明这些倍性系列间遗传背景一致, 是倍性效应研究的理想材料, 具有独特优势, 具体体现在以下几方面: 第一, 双胚苗中多(单)倍体在自然状态下自发出现, 很大程度上模拟了自然多(单)倍体的发生条件, 因此, 其研究结果应该比人工多(单)倍体更接近于自然界真实情况; 第二, 双胚苗中多(单)倍体起源的二倍体明确, 避免了自然多(单)倍体中没有明确的二倍体祖先种可以比较的缺陷, 可准确比较多(单)倍体与相应二倍体间的差异; 第三, 双胚苗中多(单)倍体与相应二倍体比较, 没有DNA序

列变异^[16,57], 避免了其对倍性效应研究的干扰, 在多(单)倍体中所观察到的变化更可能直接归因于倍性效应本身。DNA没有变异是由双胚苗材料本身的特点决定的: 首先, 双胚苗中多(单)倍体起源过程温和, 没有人工多(单)倍体起源中的诱变与组织培养的过程, 避免了人为引入变异的可能; 其次, 同源多(单)倍体起源后没有经历繁育过程中的减数分裂或配子体发育, 也没有经历选择压力, 因此基因组DNA序列受到的压力小而不容易引起变异^[14]; 另外, 一些研究表明, 新形成的多倍体遗传变化很少, 如油菜^[21]。第四, 多(单)倍体都起源于相同二倍体株系, 从单倍体到四倍体DNA序列完全一致, 实现了倍性系列完整配套, 可在不同倍性间进行比较, 从而准确分析倍性逐步增加过程中倍性效应的变化; 第五, 多(单)倍体都处于 M_0 代, 因此, 可用于研究多倍体新物种形成时对基因表达、表型性状等方面的影响, 这对于理解多倍体物种起源、适应性和生存力尤为重要^[9]; 第六, 若双胚苗中二倍体为纯合基因型, 则为同源倍性系列, 可直接分析倍性效应; 第七, 双胚苗中可出现较多的三倍体等奇数倍性多倍体^[16, 57], 这在人工加倍中难以获得。

4.2 高通量测序在多(单)倍体转录组及其调控研究中的应用前景

最近, Zhang等^[46]和Zilberman等人^[58]利用甲基胞嘧啶免疫沉淀与tiling芯片相结合建立了第一张植物基因组甲基化图谱, 并在基因组水平上分析了甲基化与转录组的关系。该思路可用于多(单)倍体基因表达及其调控分析, 但鉴于基因芯片检测的局限性, 我们推荐使用高通量测序替代芯片杂交。高通量测序可检测上亿核苷酸片段数。与芯片相比, 不需要事先知道基因组序列, 也不存在芯片杂交中的干扰因素^[56], 因此, 结果也更为准确。目前可采用两种高通量测序方式: 454 Life Science推出的焦磷酸测序^[59]和Solexa推出的四色DNA合成测序(SBS: sequencing by synthesis)^[60], 前者大约可以测出40万个长度100 bp的序列, 而后者可产生大约为4000万个长度为25~35 bp的序列, 在大多数情况下, 大约30 bp的序列就可以准确地在全基因组上进行比对^[61]。在人类基因组中, 利

用Solexa系统成功分析了转录后组氨酸修饰^[62],且该系统在全球都已建立相应技术平台,因此在多(单)倍体转录组表达及基因组DNA甲基化、小RNA等表观遗传分析中,我们认为Solexa系统是较好的选择。

参考文献

- 1 Wolfe K H. Yesterday's polyploids and the mystery of diploidization. *Nat Rev Genet*, 2001, 2(5): 333—341 [\[DOI\]](#)
- 2 Cui L, Wall P K, Leebens-Mack J H, et al. Widespread genome duplications throughout the history of flowering plants. *Genome Res*, 2006, 16(6): 738—749 [\[DOI\]](#)
- 3 Soltis P S. Ancient and recent polyploidy in angiosperms. *New Phytol*, 2005, 166(1): 5—8 [\[DOI\]](#)
- 4 Leitch I L, Bennett M D. Polyploidy in angiosperms. *Trends Plant Sci*, 1997, 2: 470—476 [\[DOI\]](#)
- 5 Paterson A H, Bowers J E, Chapman B A. Ancient polyploidization predating divergence of the cereals, and its consequences for comparative genomics. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2004, 101(26): 9903—9908 [\[DOI\]](#)
- 6 Paterson A H, Bowers J E, Peterson D G, et al. Structure and evolution of cereal genomes. *Curr Opin Genet Dev*, 2003, 13(6): 644—650 [\[DOI\]](#)
- 7 Yu J, Wang J, Lin W, et al. The Genomes of *Oryza sativa*: a history of duplications. *PLoS Biol*, 2005, 3(2): e38 [\[DOI\]](#)
- 8 陈彩艳, 肖晗, 张文利, 等. 以花药愈伤组织为受体的水稻转化和 RNA 干扰研究. *中国科学 C 辑: 生命科学*, 2006, 36(4): 289—301
- 9 Schranz M E, Osborn T C. De novo variation in life-history traits and responses to growth conditions of resynthesized polyploid *Brassica napus* (Brassicaceae). *Am J Botany*, 1991, 91(2): 174—183
- 10 蔡得田, 陈建国, 陈冬玲, 等. 两个具多倍体减数分裂稳定性的多倍体水稻品系的选育. *中国科学 C 辑: 生命科学*, 2007, 37(2): 217—226
- 11 Galitski T, Saldanha A J, Styles C A, et al. Ploidy regulation of gene expression. *Science*, 1999, 285(5425): 251—254 [\[DOI\]](#)
- 12 Storchova Z, Breneman A, Cande J, et al. Genome-wide genetic analysis of polyploidy in yeast. *Nature*, 2006, 443(7111): 541—547 [\[DOI\]](#)
- 13 Guo M, Davis D, Birchler J A. Dosage effects on gene expression in a maize ploidy series. *Genetics*, 1996, 142(4): 1349—1355
- 14 Stupar R M, Bhaskar P B, Yandell B S, et al. Phenotypic and transcriptomic changes associated with potato autopolyploidization. *Genetics*, 2007, 176(4): 2055—2067 [\[DOI\]](#)
- 15 Albertin W, Brabant P, Catrice O, et al. Autopolyploidy in cabbage (*Brassica oleracea* L.) does not alter significantly the proteomes of green tissues. *Proteomics*, 2005, 5(8): 2131—2139 [\[DOI\]](#)
- 16 张红宇, 彭海, 李云, 等. 水稻基因组 DNA 胞嘧啶甲基化在单倍体和对应二倍体间的差异. *科学通报*, 2006, 51(13): 1529—1535
- 17 Adams K L. Evolution of duplicate gene expression in polyploid and hybrid plants. *J Heredity*, 2007, 98(2): 136—141 [\[DOI\]](#)
- 18 Pontes O, Neves N, Silva M, et al. Chromosomal locus rearrangements are a rapid response to formation of the allotetraploid *Arabidopsis suecica* genome. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2004, 101(52): 18240—18245 [\[DOI\]](#)
- 19 Udall J A, Wendel J F. Polyploidy and crop improvement. *Crop Sci*, 2006, 46(Suppl 1): S3—S14
- 20 Madlung A, Masuelli R W, Watson B, et al. Remodeling of DNA methylation and phenotypic and transcriptional changes in synthetic Arabidopsis allotetraploids. *Plant Physiol*, 2002, 129(2): 733—746 [\[DOI\]](#)
- 21 Lukens L N, Pires J C, Leon E, et al. Patterns of sequence loss and cytosine methylation within a population of newly resynthesized *Brassica napus* allopolyploids. *Plant Physiol*, 2006, 140(1): 336—348 [\[DOI\]](#)
- 22 Chen Z J, Ni Z. Mechanisms of genomic rearrangements and gene expression changes in plant polyploids. *Bioessays*, 2006, 28(3): 240—252 [\[DOI\]](#)
- 23 Wang J, Tian L, Lee H S, et al. Genomewide nonadditive gene regulation in *Arabidopsis* allotetraploids. *Genetics*, 2006, 172(1): 507—517 [\[DOI\]](#)
- 24 Wang J, Tian L, Madlung A, et al. Stochastic and epigenetic changes of gene expression in *Arabidopsis* polyploids. *Genetics*, 2004, 167(4): 1961—1973 [\[DOI\]](#)
- 25 Adams K L, Percifield R, Wendel J F. Organ-specific silencing of duplicated genes in a newly synthesized cotton allotetraploid. *Genetics*, 2004, 168(4): 2217—2226 [\[DOI\]](#)

- 26 Hegarty M J, Jones J M, Wilson I D, et al. Development of anonymous cDNA microarrays to study changes to the *Senecio* floral transcriptome during hybrid speciation. *Mol Ecol*, 2005, 14(8): 2493—2510 [\[DOI\]](#)
- 27 Albertin W, Balliau T, Brabant P, et al. Numerous and rapid nonstochastic modifications of gene products in newly synthesized *Brassica napus* allotetraploids. *Genetics*, 2006, 173(2): 1101—1113 [\[DOI\]](#)
- 28 Kashkush K, Feldman M, Levy A A. Gene loss, silencing and activation in a newly synthesized wheat allotetraploid. *Genetics*, 2002, 160(4): 1651—1659
- 29 He P, Friebe B R, Gill B S, et al. Allopolyploidy alters gene expression in the highly stable hexaploid wheat. *Plant Mol Biol*, 2003, 52(2): 401—414 [\[DOI\]](#)
- 30 Adams K L, Cronn R, Percifield R, et al. Genes duplicated by polyploidy show unequal contributions to the transcriptome and organ-specific reciprocal silencing. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2003, 100(8): 4649—4654 [\[DOI\]](#)
- 31 Lynch M, Force A. The probability of duplicate gene preservation by subfunctionalization. *Genetics*, 2000, 154(1): 459—473
- 32 Adams K L, Wendel J F. Polyploidy and genome evolution in plants. *Curr Opin Plant Biol*, 2005, 8(2): 135—141 [\[DOI\]](#)
- 33 Adams K L, Wendel J F. Novel patterns of gene expression in polyploid plants. *Trends Genet*, 2005, 21(10): 539—543 [\[DOI\]](#)
- 34 McClintock B. The significance of responses of the genome to challenge. *Science*, 1984, 226(4676): 792—801 [\[DOI\]](#)
- 35 Guo H, Ecker J R. The ethylene signaling pathway: new insights. *Curr Opin Plant Biol*, 2004, 7(1): 40—49 [\[DOI\]](#)
- 36 Wendel J F. Genome evolution in polyploids. *Plant Mol Biol*, 2000, 42(1): 225—249 [\[DOI\]](#)
- 37 Liu B, Wendel J F. Epigenetic phenomena and the evolution of plant allopolyploids. *Mol Phylogenet Evol*, 2003, 29(3): 365—379 [\[DOI\]](#)
- 38 Hegarty M J, Barker G L, Wilson I D, et al. Transcriptome shock after interspecific hybridization in *Senecio* is ameliorated by genome duplication. *Curr Biol*, 2006, 16(16): 1652—1659 [\[DOI\]](#)
- 39 Auger D L, Gray A D, Ream T S, et al. Nonadditive gene expression in diploid and triploid hybrids of maize. *Genetics*, 2005, 169(1): 389—397 [\[DOI\]](#)
- 40 Osborn T C, Pires J C, Birchler J A, et al. Understanding mechanisms of novel gene expression in polyploids. *Trends Genet*, 2003, 19(3): 141—147 [\[DOI\]](#)
- 41 Guo M, Birchler J A. Trans-acting dosage effects on the expression of model gene systems in maize aneuploids. *Science*, 1994, 266(5193): 1999—2002 [\[DOI\]](#)
- 42 Kashkush K, Feldman M, Levy A A. Transcriptional activation of retrotransposons alters the expression of adjacent genes in wheat. *Nat Genet*, 2003, 33(1): 102—106 [\[DOI\]](#)
- 43 Yamada K, Lim J, Dale J M, et al. Empirical analysis of transcriptional activity in the *Arabidopsis* genome. *Science*, 2003, 302(5646): 842—846 [\[DOI\]](#)
- 44 Lee H S, Chen Z J. Protein-coding genes are epigenetically regulated in *Arabidopsis* polyploids. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2001, 98(12): 6753—6758 [\[DOI\]](#)
- 45 Comai L, Tyagi A P, Winter K, et al. Phenotypic instability and rapid gene silencing in newly formed *Arabidopsis* allotetraploids. *Plant Cell*, 2000, 12(9): 1551—1568 [\[DOI\]](#)
- 46 Zhang X, Yazaki J, Sundaesan A, et al. Genome-wide high-resolution mapping and functional analysis of DNA methylation in *Arabidopsis*. *Cell*, 2006, 126(6): 1189—1201 [\[DOI\]](#)
- 47 Tate J A, Soltis D E, Soltis P S. Polyploidy in plants, in the evolution of the genome. New York: Academic Press, 2004
- 48 Otto S P, Whitton J. Polyploid incidence and evolution. *Annu Rev Genet*, 2000, 34: 401—437 [\[DOI\]](#)
- 49 Baumel A, Ainouche M L, Levasseur J E. Molecular investigations in populations of *Spartina anglica* C.E. Hubbard (Poaceae) invading coastal Brittany (France). *Mol Ecol*, 2001, 10(7): 1689—1701 [\[DOI\]](#)
- 50 Cook L M, Soltis P S. Mating systems of diploid and allotetraploid populations of tragopogon (*Asteraceae*). I. Natural populations. *Heredity*, 1999, 82 (Pt 3): 237—244 [\[DOI\]](#)
- 51 Abbott R J, Lowe A J. Origins, establishment and evolution of new polyploid species: *Senecio cambrensis* and *S. eboracensis* in the British Isles. *Biol J Linn Soc*, 2004, 82: 467—474 [\[DOI\]](#)
- 52 Wendel J F, Doyle J J, ed. Phylogenetic incongruence: Window into genome history and molecular evolution. In: Soltis D E, Soltis P S, Doyle J J eds. *Molecular systematics of plants II*. Boston: Kluwer Academic Pub, 1998. 265—296
- 53 Han F P, Liu Z L, Tan M, et al. Mobilized retrotransposon *Tos 17* of rice by alien DNA introgression transposes into genes and causes structural and methylation alterations of a flanking genomic region. *Heredity*, 2004, 141(3): 243—251 [\[DOI\]](#)

- 54 Cheng C, Daigen M, Hirochika H. Epigenetic regulation of the rice retrotransposon *Tos17*. *Mol Genet Genomics* 2006, 276(4): 378—390 [\[DOI\]](#)
- 55 Guo M, Birchler J A. Trans-acting dosage effects on the expression of model gene systems in maize aneuploids. *Science*, 1994, 266(5193): 1999—2002 [\[DOI\]](#)
- 56 Zilberman D, Henikoff S. Genome-wide analysis of DNA methylation patterns. *Development*, 2007, 134: 3959—3965 [\[DOI\]](#)
- 57 彭海, 张红宇, 李云, 等. 双胚苗水稻 SAR II -628 的自然同源三倍化和 DNA 甲基化. *中国水稻科学*, 2006, 20(5): 469—474
- 58 Zilberman D, Gehring M, Tran R K, et al. Genome-wide analysis of *Arabidopsis thaliana* DNA methylation uncovers an interdependence between methylation and transcription. *Nat Genet*, 2007, 39: 61—69 [\[DOI\]](#)
- 59 Margulies M, Egholm M, Altman W E, et al. Genome sequencing in microfabricated high-density picolitre reactors. *Nature*, 2005, 437(7057): 376—380
- 60 Ju J, Kim D H, Bi L, et al. Four-color DNA sequencing by synthesis using cleavable fluorescent nucleotide reversible terminators. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2006, 103(52): 19635—19640 [\[DOI\]](#)
- 61 Bentley D R. Whole-genome re-sequencing. *Curr Opin Genet Dev* 2006, 16: 545—552 [\[DOI\]](#)
- 62 Barski A, Cuddapah S, Cui K, et al. High-resolution profiling of histone methylations in the human genome. *Cell*, 2007, 129(4): 823—837 [\[DOI\]](#)