



植物多倍化与多倍体基因组进化研究进展

李霖锋^{1*}, 刘宝^{2*}

1. 复旦大学生命科学学院, 生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 上海 200438;

2. 东北师范大学生命科学学院, 分子表观遗传学教育部重点实验室, 长春 130024

* 联系人, E-mail: lilinfeng@fudan.edu.cn; baoliu@nenu.edu.cn

收稿日期: 2018-09-30; 接受日期: 2019-02-01; 网络版发表日期: 2019-03-21

国家自然科学基金(批准号: 31290210, 31670382)和复旦大学引进人才启动基金(批准号: J1H1322105)资助

摘要 多倍化(polyplodization)是指细胞核中的染色体组发生加倍并以可遗传的方式传递至后代的现象。虽然已有研究揭示多倍化事件普遍出现于被子植物各类群的进化过程中, 但其对物种多样化与基因组进化的作用始终都处于争论之中。近年来随着基因组测序的革命性进步与多种组学和分子生物学技术的应用, 植物多倍化与多倍体基因组进化领域的研究已取得多方面的重要进展。本文首先系统地介绍了植物多倍化的研究历史、多倍体分类系统以及该领域目前存在的主要学术争论。在此基础上, 侧重从染色体数目与结构、DNA和组蛋白表观遗传修饰以及RNA和蛋白质表达等多个层次, 对在多倍体小麦、油菜与棉花等模式作物中所取得的研究成果进行了较详细的概括。期望本文通过对最新研究成果的总结与未来研究展望, 进一步增进对多倍化在植物物种多样性形成与基因组进化过程中重要作用的理解, 促进我国植物多倍化研究领域的发展。

关键词 基因组结构变异, 表观遗传修饰, 多倍化, 多倍体, 基因组进化, 物种多样化

植物多倍体(polyploidy)研究具有悠久的历史, 其最早可以追溯到19世纪末丹麦植物学家Hugo de Vries对月见草属(*Oenothera*)研究中的一次偶然发现。de Vries通过观察发现, 在*O. lamarckiana*传代过程中有部分个体产生了显著的表型变异, 由于这些新表型性状的产生并未受到自然选择, 因此这些突变体(后被命名为*O. gigas*)常被用来反驳达尔文渐进式物种进化假说。在之后的研究中, Lutz^[1]通过细胞学观察发现*O. gigas*的染色体数为 $2n=4x=28$, 是*O. lamarckiana*($2n=2x=14$)的两倍, 因此从细胞水平证实了多倍体的存在。随着多种多倍化途径和多倍体类型的发现, Kihara和Ono^[2]采用“autopolyploidy”和“allopolyploidy”两个专业术语来

区分未经历和经历杂交(hybridization)过程的多倍化现象。随后, Stebbins^[3,4]综合当时研究进展将多倍体进一步细分为四种, 即同源多倍体(autopolyploid)、区段异源多倍体(segmental allopolyploid)、基因组异源多倍体(genomic allopolyploid)和同源异源多倍体(autoallopolyploid)(图1)。在此基础上, Grant^[5]又将同源多倍体分为严格同源多倍体(strict autopolyploid)和种内不同品系间同源多倍体(interracial autopolyploid)。在经历多次修订后, 目前多倍体分类的主流观点是依据生物学物种(biological species)的定义进行分类, 即同源多倍体是指所有染色体组来源于一个个体的染色体组自我复制或同一个物种内不同个体间的杂交与多倍化,

引用格式: 李霖锋, 刘宝. 植物多倍化与多倍体基因组进化研究进展. 中国科学: 生命科学, 2019, 49: 327–337

Li L F, Liu B. Recent advances of plant polyploidy and polyploid genome evolution (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2019, 49: 327–337, doi: 10.1360/N052018-00201

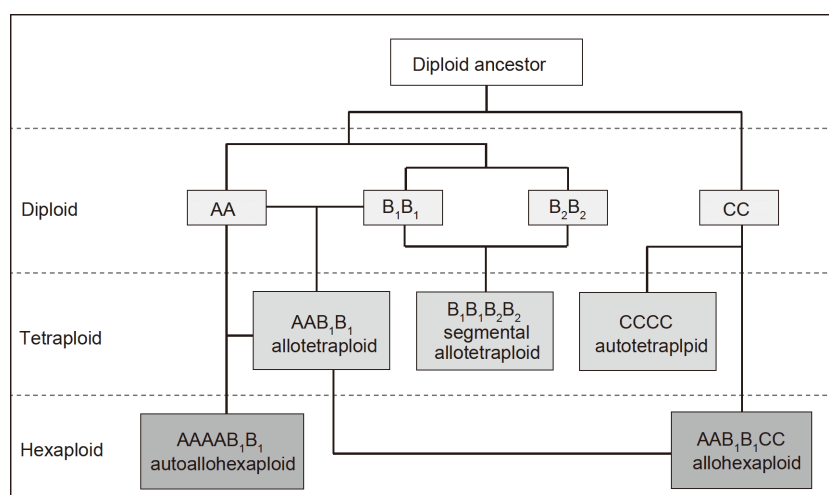


图1 不同多倍体类型的分类体系

Figure 1 Classification system of different types of polyploid

而异源多倍体则是指染色体组来自于已经产生生殖隔离(reproductive isolation)的不同物种间的杂交并加倍^[6,7]。

早期对植物多倍体的研究主要集中在形态表型及其对生态环境适应性等方面。例如, De Vries^[8]通过形态学观察发现同源多倍体物种*O. biennis*的花芽与花序明显比其二倍体亲本要大。随着20世纪30年代细胞生物学的发展,植物多倍化研究也从表型形态观察转移至染色体组进化分析,其中最具有代表性的成果就是证实很多植物都是以多倍体的形式存在,并且被子植物经历了古多倍化事件(详见文献^[9])。基于当时的研究成果, Winkler^[10]首次使用“polyploidy”这个专业术语来描述所观察到的多倍体现象,并正式将其定义为“在细胞核中存在三套及以上染色体组的物种”。近年来随着对多倍体研究的深入,其定义也进一步被修订为“细胞核中的染色体组在传代过程中出现加倍,并以可遗传的方式传递至后代的现象”^[11,12]。近10年来,随着DNA测序等技术的进步,植物多倍化研究进入了基因组学时代,植物多倍化研究也转移至基因组结构进化及其对物种分化与表型性状形成的作用机制领域。

1 多倍化在物种形成与基因组进化过程中的作用

1.1 早期研究中关于多倍化进化意义的争论

早期阶段对植物多倍化的研究发现,多倍体物种

因具有较高的染色体倍性而与其二倍体或低倍性多倍体亲本产生即刻的生殖隔离,同时多倍体后代往往又具有其亲本中没有的优势表型性状,因此Winge^[13]提出了多倍化促进物种形成与适应性进化的假说。该假说随后得到众多学者的支持,并成为当时植物多倍化研究的主流观点^[14~16]。之后的研究发现,多倍体物种的分布范围与经纬度和生境有较强的相关性^[17~19]。例如,由于多倍体物种对生态环境有较强的适应性,因此其在高纬度和高海拔等生境条件相对苛刻的区域出现的概率要明显高于低纬度和低海拔地区^[20,21]。然而,在20世纪50~70年代,以Stebbins和Wagner为代表的学者对植物多倍化的进化意义进行了反驳。例如, Stebbins^[4,22]认为新产生的遗传变异由于受到遗传缓冲效应(genetic buffering)的影响而很难发挥作用,进而难以在多倍体群体中被固定下来。同时,由于多倍化过程中的瓶颈效应使得多倍体物种的遗传多样性与适应性进化潜力进一步丢失。多倍化只是在物种形成的初期阶段(shallow evolutionary time)起到了作用,而大多数关键表型性状的形成都发生于二倍体阶段。因此, Stebbins认为多倍化只是物种进化过程中的“进化噪音(evolutionary noise)”。Wagner^[23]对该观点表示了支持,并同样认为多倍化使得物种在进化的过程中“被带向歧路和盲巷并最终走向死胡同(carried away with side branches and blind alleys that go nowhere)”。此后,多倍化无用论在很长的时间内一直都影响着多倍体领域的研究。但在同时期以Grant^[5]和Levin^[24]为代表的学者对

该观点也发起过挑战. 例如, Levin^[24]辩论道“随着对同源多倍体研究的积累, 以往关于染色体加倍阻止渐进式进化的观念也被改变(the idea that chromosome doubling *per se* hinders progressive evolution becomes less tenable as information on autopolyploid increases)”, 即多倍化是“走向进化成功的道路(a road towards evolutionary success)”^[25]. 随着之后分子遗传数据的积累, 越来越多的证据更倾向于支持Levin的观点, 多倍化对物种进化与生物多样性形成的意义逐渐被众多学者所认同.

1.2 近期研究对多倍化进化意义的阐释

近年来的研究证实, 多倍化普遍发生于各生物类群的进化过程中, 从酵母等简单的真核生物到高等的维管植物和脊椎动物都经历了多倍化历程^[26,27]. 以被子植物为例, 所有现存物种都经历了 ζ 和 ϵ 两次古老多倍化事件, 随后单子叶和双子叶植物在分化后又分别经历了 τ 和 γ 古多倍化事件^[28-31]. 这些多倍化事件不仅改变了基因组的结构与内容, 还通过快速物种形成方式提高了物种的多样性. 例如, 通过对多倍化与物种多样性形成的相关性进行分析发现, 多倍化可以通过增加染色体倍性而与其亲本形成生殖隔离, 因此多倍化(包括同源和异源多倍化物种形成)也被认为是目前唯一已知的可以通过单一遗传事件引起新物种快速产生的物种形成模式^[32-34]. 在现存维管植物中, 约有35%的物种是以多倍体的形式存在, 并且超过15%的被子植物和31%的蕨类植物的物种形成事件伴随着染色体倍性的改变^[35]. 这些研究从多个方面暗示多倍化与基因组进化和物种多样性的形成存在密切的关联. 为了验证该假说, Fawcett等人^[36]对已有的基因组数据进行分析发现, 被子植物古多倍化发生时间与白垩纪-第三纪生物灭绝事件(Cretaceous-Paleogene extinction)存在显著的关联. 换言之, 被子植物的兴盛是在特殊的地质历史事件背景下基因组古多倍化促进的. 该假说在随后的研究中再次被验证, 即古老多倍化事件集中发生于白垩纪-第三纪生物灭绝时期并非随机现象, 而是与当时地球上的气候和生境条件密切相关^[25]. 虽然越来越多的研究倾向于支持多倍化促进基因组进化与生物多样化, 近年来也有部分学者的研究对多倍化的进化意义持有相反的观点. 例如, Mayrose等人^[37]通过对近期形成的多倍体及其二倍体近缘物种的物种多样化速

率(diversification rate)进行对比分析发现, 多倍体物种偏向于出现在进化分枝的末端, 并且多倍体物种的物种形成速率比二倍体近缘物种要慢, 但其灭绝速率却相对二倍体物种要快, 这种趋势下最终导致物种在经历多倍化后走向进化的死胡同(dead end). 但该观点随后遭到了以Soltis等人为代表的学者的反驳. Soltis等人^[38]认为该研究中所使用采样策略和统计方法存在较多漏洞, 因此导致其所得到的结论偏离了真实情况. 在对部分数据进行重新分析后, Soltis等人^[38]认为新形成的多倍体在进化的初期阶段可能在各种因素的综合作用下更容易灭绝, 但从更大的进化时间尺度而言多倍化对物种进化的促进作用是没有疑问的. 为了进一步阐述该观点, Landis等人^[39]对1000个物种的转录组数据进行了多倍化与系统发育分析, 并将已知的106次多倍化事件定位到由31749个陆地植物类群所构建的系统发育树上. 结果发现, 其中的70次多倍化事件促进了物种的丰富度, 并且该现象在最近发生多倍化的类群中更为明显. 综上所述, 虽然多倍化的进化意义仍处于争论中, 但目前的主流观点是多倍化促进了基因组进化与物种多样化.

2 多倍化对基因组进化与新表型性状产生的影响和作用

如上所述, 多倍化对物种多样性的形成与基因组进化的贡献一直都处于争论中. 由于表型变异是自然选择的唯一基材(substrates), 因此, 多倍化导致表型创新的能力是关于多倍化是否促进物种多样化争论的焦点所在. 虽然在早期的研究中就发现多倍化可以促进新表型的产生, 并且近期的基因组数据分析也证实古多倍化事件普遍发生于现存类群中^[26,27], 但反驳者却根据多倍体基因组的特性及其在物种谱系发育的位置认为多倍化只是物种进化过程中的插曲, 因而不会在长期进化历程中起到实质性的作用^[4,22,37]. 近年来, DNA测序技术等多种分子生物学技术的革新为从多个层次探讨自然与人工合成多倍体中优势表型性状形成的分子机制提供了良好的契机. 鉴于此, 本文分别从染色体与DNA分子水平等多个层面对近年来植物多倍化研究领域的进展进行了概括, 以解析多倍化促进物种多样化与基因组进化的分子机理.

2.1 多倍化导致染色体数目与基因组结构变异

在经历多倍化后,新形成的多倍体物种中不同的染色体组间需要重新进行功能分配,这常常导致其在进化初期阶段的育性(fertility)迅速降低。特别是在二倍体亲本中已进化完美的减数分裂机器(meiosis machinery)的稳定性被扰乱后^[40],在新形成的多倍体中经常会出现非整倍体(aneuploidy)、染色体重排(chromosomal rearrangement)与其他类型基因组结构变异^[41~43]。近年来,随着染色体荧光原位杂交(fluorescence *in situ* hybridization, FISH)和基因组原位杂交(genomic *in situ* hybridization, GISH)等分子细胞遗传学技术的日臻成熟,为多倍体染色体数目与结构变异研究提供了高效、可靠的分析平台。以多倍体小麦为例,小麦属(*Triticum*)的二倍体物种*T. urartu*(AA, $2n=2x=14$)与山羊草属(*Aegilops*)中*Sitopsis*类群(section)中的*Ae. speltoides*(SS, $2n=2x=14$)或与其近缘的其他物种在约0.5个百万年前经过异源四倍化形成野生四倍体小麦*T. turgidum* ssp. *dicoccoides*(BBAA, $2n=4x=28$)^[44,45]。随后,被驯化的四倍体小麦*T. turgidum* ssp. *durum*(或其他栽培品系)在8000~10000年前与*Ae. tauschii*(DD, $2n=2x=14$)异源六倍化形成六倍体栽培小麦,即普通小麦*T. aestivum*(BBAAADD, $2n=6x=42$)^[46]。多倍体小麦染色体结构变异的经典例证是4A/5A/7B易位(translocation),该易位事件首先发生在二倍体物种*T. urartu*的4A和5A之间,然后在四倍体小麦中7B与交换到4A位置的5A染色体区段再次进行易位^[47]。随着4A/5A易位断点(breakpoint)被成功鉴定,近期的研究通过DNA测序分析进一步揭示,不仅两个二倍体物种*T. urartu*(AA)和*T. monococcum*(A^mA^m)都携带该易位,并且所有含A亚基因组的四倍体和六倍体小麦也含有该易位^[48,49]。此外,在多倍体小麦的4A染色体的相同断点还发生了4A长臂和短臂之间臂间倒位(pericentric inversion)以及4A长臂内的臂内倒位(paracentric inversion)等染色体结构变异^[50]。多倍化导致染色体数目与结构变异的另一个重要例证来自于人工合成四倍体小麦。Zhang等人^[51]将二倍体小麦*T. urartu*(AA), *T. monococcum*(A^mA^m), *Ae. tauschii*(DD), *Ae. longissima*(S^lS^l), *Ae. bicornis*(S^bS^b)和*Ae. sharonensis*(S^{sh}S^{sh})进行杂交与多倍化得到了基因型为S^{sh}S^{sh}A^mA^m, S^lS^lAA, S^bS^bDD和AADD的四倍体小麦。通过对这些人

工合成四倍体小麦与其二倍体亲本进行对比分析发现,在新合成的含有不同基因组组合的四倍体小麦中出现明显的表型分化。以基因组为S^lS^lAA的合成四倍体小麦为例,相对于两个二倍体亲本而言,基因组加倍事件导致了其在穗型、种子形态与植株表型性状方面都产生较大的变化^[52,53]。在染色体组水平, S^bS^bDD和AADD两种异源四倍体小麦在染色体数目和结构上都发生了很大的变化,而在S^{sh}S^{sh}A^mA^m和S^lS^lAA两种四倍体小麦中却只检测到了部分重复DNA序列和同源基因的拷贝数变化^[51]。类似的情况也发现于六倍体小麦中,例如人工合成六倍体小麦的早期世代中(S₁~S₂₀)染色体数目发生大量的变异,并且非整倍体出现的频率随着外界环境的胁迫逐渐降低^[54,55]。而在减数分裂稳定的六倍体栽培小麦中,中国春(*Chinese spring*)和瑞士春小麦(*CH Campala Lr22a*)等主要的栽培品系间也存在较大的结构变异和基因数量差异^[56]。由以上分析可知,多倍化的确可以导致新表型性状与大量染色体水平变异的产生,并且部分变异因对多倍体物种适应环境有贡献而被选择固定。

多倍化导致染色体数目与结构变异的现象还发现于其他大多数的栽培和野生多倍体物种中。在人工合成异源四倍体油菜*Brassica napus*(AACC, $2n=4x=38$)中,其早期世代中不仅非整倍体的染色体数变化范围较大(36~42条),同时还伴随着较高频率的染色体重排与同源染色体替换现象^[57]。与此类似,在近期形成(~80年)的天然异源四倍体物种*Tragopogon miscellus*中,所有的自然群体中都出现了不同程度的染色体数目与结构变异,其中非整倍体和不同染色体组间易位出现的概率可以分别高达69%和76%^[58]。虽然以上研究揭示了染色体水平的变异普遍出现于多倍体物种中,但在多倍体拟南芥和棉花等物种中却发现了相反的情况。例如,四倍体*Arabidopsis suecica*是由其二倍体亲本*A. thaliana*和*A. arenosa*通过一次异源四倍体形成,而*A. kamchatica*则是由*A. halleri*和*A. lyrata*通过多次异源四倍化形成^[59,60]。通过对人工合成和自然形成拟南芥多倍体进行分析发现,由于这些多倍体物种的基因组相对稳定而使其在经历减数分裂后并没有出现染色体数目和大的结构变异^[61~63]。综上所述,近年来的研究证实多倍化在诱导染色体数目与结构变异产生的同时还促使了新表型性状的出现,这不仅增加了多倍体物种的适应性进化潜力(evolvability),还对作物遗传育

种与品种改良种具有重要的实践应用价值。

2.2 多倍化诱导DNA分子水平遗传变异的快速产生

早在20世纪晚期, McClintock^[64]就预测不同基因组间的杂交所引起的基因组冲击(genomic shock)效应可以导致全基因组水平遗传变异的产生。早期的研究通过运用DNA限制性酶切片长度多态性(restriction fragment length polymorphism, RFLP)和DNA扩增片段长度多态性(amplified fragment length polymorphism, AFLP)等第一代分子标记技术对小麦、油菜和棉花等多倍体物种进行分析证实多倍化对遗传变异的产生起到了重要的促进作用^[65~70]。随着近年来基因组测序与分析方法的日益完善, 植物多倍化研究也取得了突飞猛进的进展, 越来越多的研究证实多倍体物种中的优势表型性状在古多倍化与近期多倍化事件中产生, 并在随后长期的进化过程中通过自然选择被保留下来^[42,71]。以四倍体棉花*Gossypium hirsutum*(AADD, $2n=4x=52$)为例, 在经历了多轮的全基因组加倍事件后, 其基因组比被子植物祖先复制了30~36倍, 这导致了该物种中特有Myb转录因子基因家族增加, 并最终促使棉花纤维细胞的形成^[72]。特别是在经历最近的异源四倍化后, 虽然由于染色体组在减数分裂过程中相对稳定以及进化时间较短, 使得四倍体物种中约有60%的位点维持了其二倍体亲本间的遗传差异, 但A和D亚基因组间却出现了明显的不对称进化(asymmetric evolution), 特别是亚基因组间非交互DNA交换(nonreciprocal DNA exchanges)机制使得四倍体中从A转变为D亚基因组等位基因的比例(25.0%~34.2%)比从D变为A亚基因组等位基因的比例(8.0%~10.6%)要高出2~3倍^[72,73]。需要指出的是, 在最近群体基因组学研究中却发现, 虽然两个四倍体棉花物种间发生了基因渐渗现象, 但A和D亚基因组间并未出现之前所报道的DNA交换情况^[74]。此外, Zhang等人^[75]从全基因组水平对四倍体棉花*G. hirsutum*的A和D亚基因组进行比对分析发现, 多倍化对A亚基因组的基因结构、丢失和重排的影响明显大于D亚基因组, 并且在驯化过程中A亚基因组受到选择的基因主要与纤维合成相关, 而D亚基因组受到选择的基因主要与环境胁迫相关。近期的研究进一步揭示四倍体棉花中的A亚基因组在多倍化后发生了多次不同染色体间和染色体内的结构变

异, 并且部分变异结构同时出现在两个四倍体棉花物种中^[76]。在基因组同样相对稳定的多倍体拟南芥中, 通过比对同源四倍体、异源四倍体及其二倍体亲本发现, 减数分裂过程中四倍体物种的重组率明显高于二倍体亲本, 并且重组率升高可能与新形成四倍体物种的基因组稳定性以及环境适应性密切相关^[77]。在多倍体油菜等基因组不稳定的类群中, 多倍化在诱导染色体水平变异的同时也导致DNA分子水平遗传变异的产生。例如, 在人工合成和天然形成四倍体油菜*B. napus*中, 全基因组加倍导致了基因的拷贝数增加, 而且这些多拷贝基因中有26%~30%发生了可变剪切(alternative splicing)^[78]。此外, 通过对二倍体油菜*B. oleracea*(CC, $2n=2x=18$)和*B. rapa*(AA, $2n=2x=20$)基因组中的三个由古多倍化形成的基因组区段(least-fractionated, medium-fractionated和most-fractionated)进行分析发现, 基因丢失、转座子扩增和可变剪切等变异在古二倍化(ancient diploidization)过程中也出现了非对称性进化^[79]。与此类似, 通过比对四倍体油菜*B. napus*(AACC, $2n=4x=38$)和*B. juncea*(AACC, $2n=4x=36$)与其共有二倍体亲本*B. rapa*的A基因组发现, 两个四倍体物种的A亚基因组分别起源于不同的*B. rapa*亚种, 在经历了独立的多倍化与人工选择后其基因组结构与功能方面产生了明显的分化, 并可能与物种间表型的分化存在关联^[80]。最近, Zou等人^[81]将二倍体*B. rapa*和四倍体*B. carinata*(BBCC, $2n=4x=34$)进行杂交后获得了基因组和与*B. napus*(AACC, $2n=4x=38$)类似的合成四倍体。该新合成的四倍体在经历短期高强度的人工定向选择后, 不仅基因组稳定性与可育性可以被快速地选择下来, 部分重要的农艺性状及其相关基因也被高效地固定在群体中^[81]。因此可知, 无论是基因组快速变化的油菜等物种, 还是基因组相对稳定的棉花等物种, 多倍化可以诱导全基因组水平DNA分子变异的产生。特别是部分在多倍化过程中产生的遗传变异促进了新优势表型性状的形成, 并对多倍体物种进化潜力起到了重要的提升作用。

2.3 多倍化对染色质表观遗传修饰和基因表达的影响

Waddington于1942年提出了表观遗传学(epigenetics)的概念, 并将其定义为“各基因之间以及与其产物之间的相互作用共同促进表型的产生(the causal in-

teractions between genes and their products which bring the phenotype into being”^[82]。随着技术的不断革新与研究内容的拓展, Waddington所定义的“the causal interactions”目前包括核仁显性(nucleolar dominance)、组蛋白修饰(histone modification)、小分子RNA、DNA甲基化(DNA methylation)以及调控元件的顺式(cis)和反式(trans)作用等方面的表观遗传修饰^[83~87]。由于表观遗传修饰易受到外界环境的影响, 且没有严格遵守遗传信息传递的中心法则, 因此其对物种多倍化与适应性进化的贡献曾受到众多学者的质疑。虽然有部分学者采用甲基化敏感扩增多态性(methylation sensitive amplified polymorphism, MSAP)等第一代分子标记对多倍化与表观遗传修饰变异的相关性进行了初步探讨, 但由于获得的有效表观遗传修饰信息位点较少而使得整体的研究进展相对缓慢。随着甲基化组测序、染色质免疫共沉淀-测序技术(ChIP-seq)和蛋白质组等分子技术的完善, 越来越多的研究证实多倍化在导致全基因组水平遗传变异产生的同时也诱导了表观遗传修饰的改变。以栽培水稻(*Oryza sativa*)为例, Xu等人^[88]对两个亚种*japonica*和*indica*及其F1杂交种与四倍体后代进行表型性状与基因表达分析发现, 约有42%和50%的同源基因在杂交种和多倍体中出现明显的基因表达差异(homeolog expression bias), 并导致不同杂交与多倍体后代个体间产生了明显的表型性状分化。在进一步群体水平的基因表达分析中再次证实, 杂交与多倍化对部分同源基因表达模式改变的作用方向相反, 即杂交后代中大部分同源基因的表达模式倾向于趋同, 但多倍化却驱使部分同源基因在不同个体中的表达差异增大^[89]。与此类似, Zhang等人^[90]通过对比分析*indica*及其同源四倍体后代DNA甲基化与siRNA表达发现, 多倍化可以导致转座子甲基化水平发生改变以进一步调节其附近基因的表达模式。此外, Wang等人^[91]从水稻基因组中鉴定出在古多倍化过程中复制并保留下的基因, 然后对5个组织(胚、胚乳、叶片、茎和根)的甲基化与基因表达进行分析, 证实基因区DNA甲基化水平与基因组多倍化历史存在相关性。比如, 基因区上甲基化水平的差异与两个基因间的物理距离和同义突变速率相关, 并且基因组甲基化水平越高则基因表达量越低。而水稻基因组中DNA甲基化与源自古老多倍化事件重复基因进化的关系在DNA甲基转移酶(MET1)突变体上也得到证实^[92]。由上可

知, 通过栽培水稻及其人工合成多倍体进行研究揭示古老与近期基因组加倍事件的确可以诱导全基因组水平表观遗传修饰的改变。

在蛋白表达水平, Hu等人^[93]对两个四倍体棉花*G. hirsutum*和*G. barbadense*及其二倍体亲本*G. arboreum*(AA, $2n=2x=26$)和*G. raimondii*(DD, $2n=2x=26$)进行对比分析发现, 超过80%的蛋白在多倍体棉花中表现出加性表达(additive expression)。而在纤维细胞中, 四倍体棉花*G. hirsutum*的蛋白表达模式与其A亚基因组亲本*G. arboreum*更相似, 但在另外一个四倍体棉花*G. barbadense*中的表达模式却更接近于其D亚基因组亲本*G. raimondii*。在人工合成六倍体油菜中, 通过对比亲本*B. carinata*(BBCC)和*B. rapa*(AA)的叶片蛋白质组发现, 约有22%的蛋白在合成六倍体中出现了差异表达, 并且非加性表达蛋白主要富集于抗逆和免疫系统相关的途径中^[94]。除了棉花和油菜外, 蛋白质组差异表达在多倍体小麦、拟南芥和木薯(*Manihot esculenta*)等物种中也被普遍发现^[95]。换言之, 多倍化对表观遗传修饰的作用不仅表现在功能基因和小RNA的表达水平, 同时还在DNA甲基化和蛋白质组表达层次也发挥了重要作用, 而这些表观遗传修饰的变化往往与多倍体物种优势表型性状的形成存在一定的关联。

3 总结与展望

近年来由于基因芯片与DNA测序等分子技术的进步, 植物多倍化与多倍体基因组进化领域的研究已取得了很大进展。在染色体水平, 多倍化导致非整倍体与染色体结构变异的产生普遍发现于人工合成与天然多倍体物种中; 在DNA和染色质水平, 多倍化可以在较短时间内诱导全基因组水平的遗传与表观遗传修饰改变; 在RNA和蛋白质水平发现多倍化诱导全基因组范围内基因表达和基因产物丰度的改变。这些研究从多个层次系统地证实多倍化可以促进物种多样化与基因组进化。由于测序技术的提升与Hi-C等多种新分子技术的出现, 植物多倍化与基因组进化研究仍需要在以下层面进一步拓展。(i) 目前的研究很少将染色体数目和结构变异与DNA分子水平的遗传与表观遗传变异相关联。以染色体结构变异为例, 多倍化过程中出现的染色体交互易位与倒位并不改变DNA分子水平的遗传物质组成。因此, 多倍体与二倍体亲本在基因

的组成方面基本一致,但这些结构变异会改变染色体的二级与三级结构,从而最终导致多倍体中基因时空表达模式的改变.近期已有部分研究借助Hi-C等新技术将染色体层次变异与DNA分子水平遗传与表观遗传修饰的相关联^[96,97].但在将来的研究中需要进一步对该研究进行拓展,以揭示这两个层次的变异对物种基因组进化与新表型形成的影响;(ii)以往的多倍化研究更多集中在近期形成的多倍体物种中,虽然在棉花和水稻中有较少的研究涉及古多倍化对物种进化的意义^[68,85,86],在将来的研究中需要区分古多倍化与近多倍化事件诱导不同基因组区段遗传与表观遗传修饰的机制;(iii)已有研究通过对比不同多倍体体系发现他们之间存在一些共同现象.例如,多倍化可以诱导染色体与全基因组水平的遗传与表观遗传修饰改变.虽然不同物种间存在遗传分化,但相同表型性状的形成在不同物种间可能存在相似的分子机制.通过开展多物种横向对比研究,特别是对由古多倍化与近多倍化所诱导产生并通过平行选择(parallel selection)所固定的相同或相似共有新表型性状进行研究,不仅能更直接地解释多倍化对物种进化的意义,同时也将丰富对多倍化生物学理论的认识;(iv)近年来有很多重要的多倍体物种及其二倍体亲本已完成高质

量参考基因组测序,如小麦、棉花和油菜等重要经济作物.通过对比分析多倍体物种及其二倍体亲本发现一些共性现象.例如,大多数多倍体物种在基因组加倍后会出现染色体组重排与基因丢失以及遗传与表观遗传水平的亚基因组不对称进化与基因组优势(genome dominance)等^[42,71].通过从科属或更高的分类单元对被子植物进行比较基因组学分析揭示,多次的古多倍化事件不仅对现存物种基因组结构与内容产生了较大的影响,还快速促进了新的表型性状的产生^[98-101].在将来的研究中,需要将进化时间尺度缩小到属或更小的分类单元对特定的类群进行更精细的多倍化与基因组结构进化的研究;(v)目前在植物多倍化领域所取得的成果主要来自于实验室中的研究体系,而证实多倍化促进物种进化更多地需要对自然形成的多倍体物种进行群体水平的探讨.例如,Han等人^[102]通过对四倍体芥菜*Capsella bursa-pastoris*的自然群体进行分析揭示,四倍体物种不仅可以在多倍化过程中产生新的优势表型性状,还能在适应性进化的过程中通过基因渐渗从二倍体近缘物种中获得优势基因.在将来的研究中需要对更多的多倍体自然群体进行类似的工作,以全面地解析多倍化对物种多样化与基因组进化的影响.

参考文献

- 1 Lutz A M. A preliminary note on the chromosomes of *Oelignothera lamarkiana* and one of its mutants, *O. gigas*. *Science*, 1907, 26: 151–152
- 2 Kihara H, Ono T. Chromosomenzahlen und systematische gruppierung der Rumex-arten. *ZZellforsch*, 1926, 4: 475–481
- 3 Stebbins G L Jr. Types of polyploids: their classification and significance. *Adv Genet*, 1947, 1: 403–429
- 4 Stebbins G L. Variation and Evolution in Plants. London: Geoffrey Cumberlege, 1950
- 5 Grant V. Plant Speciation. 2nd ed. New York: Columbia University Press, 1981. 563
- 6 Soltis D E, Rieseberg L H. Autopolyploidy in *Tolmiea menziesii* (Saxifragaceae): genetic insights from enzyme electrophoresis. *Am J Bot*, 1986, 73: 310–318
- 7 Soltis D E, Soltis P S, Tate J A. Advances in the study of polyploidy since plant speciation. *New Phytologist*, 2004, 161: 173–191
- 8 DeVries H. The coefficient of mutation in *Oenothera biennis* L. *Botanical Gazette*, 1915, 59: 169–196
- 9 Soltis D E, Visger C J, Soltis P S. The polyploidy revolution then...and now: Stebbins revisited. *Am J Bot*, 2014, 101: 1057–1078
- 10 Winkler H. Ueber die experimentelle erzeugung von pflanzen mit abweichenden chromosomenzahlen. *Z Indukt Abstamm Ver*, 1917, 17: 270–272
- 11 Otto S P. The evolutionary consequences of polyploidy. *Cell*, 2007, 131: 452–462
- 12 Frawley L E, Orr-Weaver T L. Polyploidy. *Curr Biol*, 2015, 25: R353–R358
- 13 Winge Ö. The chromosome. Their numbers and general importance. *Compt Rend Trav Lab Carlsberg*, 1917, 13: 131–175
- 14 Buxton B H, Newton W C F. Hybrids of *Digitalis ambigua* and *Digitalis purpurea*, their fertility and cytology. *Journ Gen*, 1928, 19: 269–279
- 15 Buxton B H, Darlington C D. Behaviour of a new species, *digitalis mertonensis*. *Nature*, 1931, 127: 94
- 16 Müntzing A. The evolutionary significance of autopolyploidy. *Hereditas*, 1936, 21: 363–378

- 17 Stebbins G L Jr. Polyploid complexes in relation to ecology and the history of floras. *Am Natist*, 1942, 76: 36–45
- 18 Löve A, Löve D. The significance of differences in the distribution of diploids and polyploids. *Hereditas*, 1943, 29: 145–163
- 19 Love Á, Love D. The geobotanical significance of polyploidy. I. Polyploidy and latitude. *Portugaliae Acta (Suppl)*, 1949, 273–352
- 20 Gustafsson Å. Polyploidy, life-form and vegetative reproduction. *Hereditas*, 1948, 34: 1–22
- 21 Clausen J, Keck D, Hiesey W. Experimental Studies on the Nature of Species. I. Effect of Varied Environments on Western North American Plants. Washington DC: Carnegie Institution, 1940
- 22 Stebbins G L. Chromosomal Evolution in Higher Plants. New York: Addison-Wesley, 1971
- 23 Wagner W Jr. Biosystematics and evolutionary noise. *Taxon*, 1970. 146–151
- 24 Levin D A. Polyploidy and novelty in flowering plants. *Am Natist*, 1983, 122: 1–25
- 25 Vanneste K, Baele G, Maere S, et al. Analysis of 41 plant genomes supports a wave of successful genome duplications in association with the Cretaceous-Paleogene boundary. *Genome Res*, 2014, 24: 1334–1347
- 26 Van de Peer Y, Maere S, Meyer A. The evolutionary significance of ancient genome duplications. *Nat Rev Genet*, 2009, 10: 725–732
- 27 Van de Peer Y, Mizrahi E, Marchal K. The evolutionary significance of polyploidy. *Nat Rev Genet*, 2017, 18: 411–424
- 28 Tang H, Bowers J E, Wang X, et al. Angiosperm genome comparisons reveal early polyploidy in the monocot lineage. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, 107: 472–477
- 29 Jiao Y, Wickett N J, Ayyampalayam S, et al. Ancestral polyploidy in seed plants and angiosperms. *Nature*, 2011, 473: 97–100
- 30 Renny-Byfield S, Wendel J F. Doubling down on genomes: polyploidy and crop plants. *Am J Bot*, 2014, 101: 1711–1725
- 31 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
- 32 Coyne J A, Orr H A. Speciation. Sunderland: Sinauer Associates, 2004
- 33 Rieseberg L H, Willis J H. Plant speciation. *Science*, 2007, 317: 910–914
- 34 Futuyma D. Evolution. 3rd ed. Sunderland: Sinauer Associates, 2013
- 35 Wood T E, Takebayashi N, Barker M S, et al. The frequency of polyploid speciation in vascular plants. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106: 13875–13879
- 36 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. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106: 5737–5742
- 37 Mayrose I, Zhan S H, Rothfels C J, et al. Recently formed polyploid plants diversify at lower rates. *Science*, 2011, 333: 1257
- 38 Soltis D E, Segovia-Salcedo M C, Jordon-Thaden I, et al. Are polyploids really evolutionary dead-ends (again)? A critical reappraisal of Mayrose *et al.* (2011). *New Phytol*, 2011, 202: 1105–1117
- 39 Landis J B, Soltis D E, Li Z, et al. Impact of whole-genome duplication events on diversification rates in angiosperms. *Am J Bot*, 2018, 105: 348–363
- 40 Mercier R, Mézard C, Jenczewski E, et al. The molecular biology of meiosis in plants. *Annu Rev Plant Biol*, 2015, 66: 297–327
- 41 Madlung A, Wendel J F. Genetic and epigenetic aspects of polyploid evolution in plants. *Cytogenet Genome Res*, 2013, 140: 270–285
- 42 Wendel J F, Lisch D, Hu G, et al. The long and short of doubling down: polyploidy, epigenetics, and the temporal dynamics of genome fractionation. *Curr Opin Genets Dev*, 2018, 49: 1–7
- 43 Mao L, Ling H Q, Wan J. Wheat functional genomics research in China: a decade of development. *Crop J*, 2018, 6: 1–6
- 44 Marcussen T, Sandve S R, Heier L, et al. Ancient hybridizations among the ancestral genomes of bread wheat. *Science*, 2014, 345: 1250092
- 45 Aveni R, Nave M, Barad O, et al. Wild emmer genome architecture and diversity elucidate wheat evolution and domestication. *Science*, 2017, 357: 93–97
- 46 Salamini F, Ozkan H, Brandolini A, et al. Genetics and geography of wild cereal domestication in the Near East. *Nat Rev Genet*, 2002, 3: 429–441
- 47 Devos K M, Dubcovsky J, Dvořák J, et al. Structural evolution of wheat chromosomes 4A, 5A, and 7B and its impact on recombination. *Theoret Appl Genets*, 1995, 91: 282–288
- 48 Li W, Challa G S, Zhu H, et al. Recurrence of chromosome rearrangements and reuse of DNA breakpoints in the evolution of the Triticeae genomes. *G3*, 2016, 6: 3837–3847
- 49 Luo W, Qin N, Mu Y, et al. Variation and diversity of the breakpoint sequences on 4AL for the 4AL/5AL translocation in *Triticum*. *Genome*,

- 2018, 61: 635–641
- 50 Dvorak J, Wang L, Zhu T, et al. Reassessment of the evolution of wheat chromosomes 4A, 5A, and 7B. *Theor Appl Genet*, 2018, 131: 2451–2462
 - 51 Zhang H, Bian Y, Gou X, et al. Intrinsic karyotype stability and gene copy number variations may have laid the foundation for tetraploid wheat formation. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, 110: 19466–19471
 - 52 Zhang H, Gou X, Zhang A, et al. Transcriptome shock invokes disruption of parental expression-conserved genes in tetraploid wheat. *Sci Rep*, 2016, 6: 26363
 - 53 Wang X, Zhang H, Li Y, et al. Transcriptome asymmetry in synthetic and natural allotetraploid wheats, revealed by RNA-sequencing. *New Phytol*, 2016, 209: 1264–1277
 - 54 Zhang H, Bian Y, Gou X, et al. Persistent whole-chromosome aneuploidy is generally associated with nascent allohexaploid wheat. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, 110: 3447–3452
 - 55 Bian Y, Yang C, Ou X, et al. Meiotic chromosome stability of a newly formed allohexaploid wheat is facilitated by selection under abiotic stress as a spandrel. *New Phytol*, 2018, 220: 262–277
 - 56 Thind A K, Wicker T, Müller T, et al. Chromosome-scale comparative sequence analysis unravels molecular mechanisms of genome dynamics between two wheat cultivars. *Genome Biol*, 2018, 19: 104
 - 57 Xiong Z, Gaeta R T, Pires J C. Homoeologous shuffling and chromosome compensation maintain genome balance in resynthesized allopolyploid *Brassica napus*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108: 7908–7913
 - 58 Chester M, Gallagher J P, Vaughan Symonds V, et al. Extensive chromosomal variation in a recently formed natural allopolyploid species, *Tragopogon miscellus* (Asteraceae). *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109: 1176–1181
 - 59 Bombliès K, Madlung A. Polyploidy in the *Arabidopsis* genus. *Chromosome Res*, 2014, 22: 117–134
 - 60 del Pozo J C, Ramirez-Parra E. Whole genome duplications in plants: an overview from *Arabidopsis*. *J Exp Bot*, 2015, 66: 6991–7003
 - 61 Yu Z, Haage K, Streit V E, et al. A large number of tetraploid *Arabidopsis thaliana* lines, generated by a rapid strategy, reveal high stability of neo-tetraploids during consecutive generations. *Theor Appl Genet*, 2009, 118: 1107–1119
 - 62 Yu Z, Haberer G, Matthes M, et al. Impact of natural genetic variation on the transcriptome of autotetraploid *Arabidopsis thaliana*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, 107: 17809–17814
 - 63 Henry I M, Dilkes B P, Tyagi A, et al. The *BOY NAMED SUE* quantitative trait locus confers increased meiotic stability to an adapted natural allopolyploid of *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2014, 26: 181–194
 - 64 McClintock B. The significance of responses of the genome to challenge. *Science*, 1984, 226: 792–801
 - 65 Tate J A, Ni Z, Scheen A C, et al. Evolution and expression of homeologous loci in *Tragopogon miscellus* (Asteraceae), a recent and reciprocally formed allopolyploid. *Genetics*, 2006, 173: 1599–1611
 - 66 Gaeta R T, Pires J C, Iniguez-Luy F, et al. Genomic changes in resynthesized *Brassic napus* and their effect on gene expression and phenotype. *Plant Cell*, 2007, 19: 3403–3417
 - 67 Liu B, Xu C, Zhao N, et al. Rapid genomic changes in polyploid wheat and related species: implications for genome evolution and genetic improvement. *J Genets Genom*, 2009, 36: 519–528
 - 68 Qi B, Zhong X, Zhu B, et al. Generality and characteristics of genetic and epigenetic changes in newly synthesized allotetraploid wheat lines. *J Genets Genom*, 2010, 37: 737–748
 - 69 Tian E, Jiang Y, Chen L, et al. Synthesis of a Brassica trigeneric allohexaploid (*B. carinata*×*B. rapa*) *de novo* and its stability in subsequent generations. *Theor Appl Genet*, 2010, 121: 1431–1440
 - 70 Zhao N, Zhu B, Li M, et al. Extensive and heritable epigenetic remodeling and genetic stability accompany allohexaploidization of wheat. *Genetics*, 2011, 188: 499–510
 - 71 Wendel J F, Jackson S A, Meyers B C, et al. Evolution of plant genome architecture. *Genome Biol*, 2016, 17: 37
 - 72 Paterson A H, Wendel J F, Gundlach H, et al. Repeated polyploidization of *Gossypium* genomes and the evolution of spinnable cotton fibres. *Nature*, 2012, 492: 423–427
 - 73 Guo H, Wang X, Gundlach H, et al. Extensive and biased intergenomic nonreciprocal DNA exchanges shaped a nascent polyploid genome, *Gossypium* (cotton). *Genetics*, 2014, 197: 1153–1163
 - 74 Page J T, Liechty Z S, Alexander R H, et al. DNA sequence evolution and rare homoeologous conversion in tetraploid cotton. *PLoS Genet*,

- 2016, 12: e1006012
- 75 Zhang T, Hu Y, Jiang W, et al. Sequencing of allotetraploid cotton (*Gossypium hirsutum* L. acc. TM-1) provides a resource for fiber improvement. *Nat Biotechnol*, 2015, 33: 531–537
- 76 Du X, Huang G, He S, et al. Resequencing of 243 diploid cotton accessions based on an updated A genome identifies the genetic basis of key agronomic traits. *Nat Genet*, 2018, 50: 796–802
- 77 Pecinka A, Fang W, Rehmsmeier M, et al. Polyploidization increases meiotic recombination frequency in *Arabidopsis*. *BMC Biol*, 2011, 9: 24
- 78 Zhou R, Moshgabadi N, Adams K L. Extensive changes to alternative splicing patterns following allopolyploidy in natural and resynthesized polyploids. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108: 16122–16127
- 79 Liu S, Liu Y, Yang X, et al. The *Brassica oleracea* genome reveals the asymmetrical evolution of polyploid genomes. *Nat Commun*, 2014, 5: 3930
- 80 Yang J, Liu D, Wang X, et al. The genome sequence of allopolyploid *Brassica juncea* and analysis of differential homoeolog gene expression influencing selection. *Nat Genet*, 2016, 48: 1225–1232
- 81 Zou J, Hu D, Mason A S, et al. Genetic changes in a novel breeding population of *Brassica napus* synthesized from hundreds of crosses between *B. rapa* and *B. carinata*. *Plant Biotechnol J*, 2018, 16: 507–519
- 82 Jablonka E, Lamb M J. The changing concept of epigenetics. *Ann New York Acad Sci*, 2002, 981: 82–96
- 83 Soltis P S, Soltis D E. The role of hybridization in plant speciation. *Annu Rev Plant Biol*, 2009, 60: 561–588
- 84 Ge X H, Ding L, Li Z Y. Nucleolar dominance and different genome behaviors in hybrids and allopolyploids. *Plant Cell Rep*, 2013, 32: 1661–1673
- 85 Felsenfeld G. A brief history of epigenetics. *Cold Spring Harbor Perspect Biol*, 2014, 6: a018200
- 86 Fu Y, Dominissini D, Rechavi G, et al. Gene expression regulation mediated through reversible m⁶A RNA methylation. *Nat Rev Genet*, 2014, 15: 293–306
- 87 Li L, Liu B. The roles of epigenetic variation in plant hybridization and polyploidization. *Biodiver Sci*, 2017, 25: 600–607
- 88 Xu C, Bai Y, Lin X, et al. Genome-wide disruption of gene expression in allopolyploids but not hybrids of rice subspecies. *Mol Biol Evol*, 2014, 31: 1066–1076
- 89 Sun Y, Wu Y, Yang C, et al. Segmental allotetraploidy generates extensive homoeologous expression rewiring and phenotypic diversity at the population level in rice. *Mol Ecol*, 2017, 26: 5451–5466
- 90 Zhang J, Liu Y, Xia E H, et al. Autotetraploid rice methylome analysis reveals methylation variation of transposable elements and their effects on gene expression. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2015, 112: E7022–E7029
- 91 Wang Y, Wang X, Paterson A H. Genome and gene duplications and gene expression divergence: a view from plants. *Ann New York Acad Sci*, 2012, 1256: 1–14
- 92 Wang X, Zhang Z, Fu T, et al. Gene-body CG methylation and divergent expression of duplicate genes in rice. *Sci Rep*, 2017, 7: 2675
- 93 Hu G, Koh J, Yoo M J, et al. Gene-expression novelty in allopolyploid cotton: a proteomic perspective. *Genetics*, 2015, 200: 91–104
- 94 Shen Y, Zhang Y, Zou J, et al. Comparative proteomic study on *Brassica* hexaploid and its parents provides new insights into the effects of polyploidization. *J Proteom*, 2015, 112: 274–284
- 95 Soltis D E, Misra B B, Shan S, et al. Polyploidy and the proteome. *Biochim Biophys Acta*, 2016, 1864: 896–907
- 96 Dong Q, Li N, Li X, et al. Genome-wide Hi-C analysis reveals extensive hierarchical chromatin interactions in rice. *Plant J*, 2018, 94: 1141–1156
- 97 Wang M, Wang P, Lin M, et al. Evolutionary dynamics of 3D genome architecture following polyploidization in cotton. *Nat Plants*, 2018, 4: 90–97
- 98 Murat F, Zhang R, Guizard S, et al. Shared subgenome dominance following polyploidization explains grass genome evolutionary plasticity from a seven protochromosome ancestor with 16K protogenes. *Genome Biol Evol*, 2013, 6: 12–33
- 99 Pont C, Murat F, Guizard S, et al. Wheat syntenome unveils new evidences of contrasted evolutionary plasticity between paleo- and neoduplicated subgenomes. *Plant J*, 2013, 76: 1030–1044
- 100 Murat F, Zhang R, Guizard S, et al. Karyotype and gene order evolution from reconstructed extinct ancestors highlight contrasts in genome plasticity of modern rosids crops. *Genome Biol Evol*, 2015, 7: 735–749
- 101 Pont C, Salse J. Wheat paleohistory created asymmetrical genomic evolution. *Curr Opin Plant Biol*, 2017, 36: 29–37

- 102 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

Recent advances of plant polyploidy and polyploid genome evolution

LI Lin-Feng¹ & LIU Bao²

1 Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, Ministry of Education, School of Life Sciences, Fudan University, Shanghai 200438, China;

2 Key Laboratory of Molecular Epigenetics of the Ministry of Education (MOE), School of Life Sciences, Northeast Normal University, Changchun 130024, China

Polyploidization refers to the evolutionary phenomenon that chromosome sets of a species are doubled and which can pass to offspring during the reproductive process. While polyploidy is a ubiquitous feature of all angiosperm plants, its roles in genome evolution and species diversification have been and are still debated. With the advances of DNA sequencing, molecular biology and genomic technologies, significant progress in studies of plant polyploidy and genome evolution has been made during the last decade. In this review, we will follow the research history of plant polyploidy to introduce the classification systems of plant polyploidy as well as the academic debates that are still going on. Then, we summarize recent achievements primarily in major polyploid crops including wheat, rapeseed and cotton, with a special emphasis on the progress of chromosome number and structural variations, genetic and epigenetic modifications as well as gene expression at the mRNA and protein levels. We hope that the summaries and perspectives raised in this review will improve our understanding of the importance of plant polyploidy to species diversification and genome evolution and motivate further studies in this field.

genomic structural variation, epigenetic modification, polyploidization, polyploid, genome evolution, species diversification

doi: [10.1360/N052018-00201](https://doi.org/10.1360/N052018-00201)