

•综述•

# 表观遗传变异在植物杂交与多倍化过程中的作用

李霖锋<sup>1,2\*</sup> 刘 宝<sup>2</sup><sup>1</sup> (中山大学生命科学院, 广州 510275)<sup>2</sup> (东北师范大学分子表观遗传学教育部重点实验室, 长春 130024)

**摘要:** 杂交(hybridization)与多倍化(polyploidization)普遍存在于现存植物类群中, 并对物种形成(speciation)与多样化(diversification)起到了重要作用。在以往的研究中, 已有众多的学者分别从生态学、生理学与遗传学等角度对植物杂交与多倍化进行了广泛的探讨。本综述侧重于从进化生物学的角度探讨表观遗传变异在植物杂交与多倍化过程中所起到的作用, 并基于在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)、水稻(*Oryza sativa*)和芸薹属物种(*Brassica* spp.)中已有的实例探讨表观遗传变异与表型革新(phenotypic novelty)的相关性。通过对已有研究的总结与展望, 我们建议将进化表观遗传学研究扩展到自然群体和多个近缘物种间比较的水平, 并同时需要改进从全基因组水平鉴定关键表观遗传变异的检测方法。

**关键词:** 表观遗传学; 表型革新; 多倍化; 物种形成; 杂交

## The roles of epigenetic variation in plant hybridization and polyploidization

Lin Feng Li<sup>1,2\*</sup>, Bao Liu<sup>2</sup><sup>1</sup> College of Life Sciences, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275<sup>2</sup> Key Laboratory of Molecular Epigenetics of the Ministry of Education (MOE), Northeast Normal University, Changchun 130024

**Abstract:** Hybridization and polyploidization are common phenomena in plants and play important roles in speciation and diversification of extant species. Previous studies using ecological, physiological and molecular investigations have provided a framework for understanding the underlying mechanisms of plant hybridization and polyploidization. In this review, we examine the roles of epigenetic variation in species evolution from an evolutionary perspective. We summarize recent advances in *Arabidopsis thaliana*, *Oryza sativa* and species of *Brassica* to elucidate the correlations between phenotypic novelty and epigenetic variation. Based on currently available observations, we propose that future studies should emphasize the roles of epigenetic variation at both the natural population and species levels, and that statistical methods need to be improved to identify causative epigenetic variations at the genome-wide level.

**Key words:** epigenetics; hybridization; phenotypic novelty; polyploidization; speciation

杂交(hybridization)是指具有一定遗传差异的群体或物种之间进行基因组融合的现象, 而多倍化(polyploidization)则主要是指基因组在原有的基础上进行染色体加倍的过程(Barton & Hewitt, 1985; Otto, 2007)。因此, 杂交与多倍化也可以解释为来源不同的基因组融合到同一个细胞内并进行染色体加倍的过程。据统计分析显示, 在现存的植物类群中有超过25%的物种是通过杂交与多倍化形成, 因

此同质杂交物种形成(homoploid hybrid speciation)与多倍化物种形成(polyploid speciation)是较为常见的物种形成方式(Mallet, 2007; Rieseberg & Willis, 2007; Soltis & Soltis, 2009; Abbott et al, 2013)。以小麦-山羊草复合体(*Aegilops-Triticum* complex)为例, 在已鉴定的31个物种中有18个是异源多倍体, 即在物种形成的过程中经历了杂交与多倍化事件(Zohary & Feldman, 1962; Gill & Friebe, 2002)。此外,

收稿日期: 2017-02-01; 接受日期: 2017-04-12

基金项目: 国家自然科学基金(31670382)

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: lilinfeng05@163.com

现存的5个祖先D基因组谱系(ancestral D genome lineage)的二倍体物种(*Ae. tauschii*, *Ae. searsii*, *Ae. bicornis*, *Ae. sharonensis*和*Ae. longissima*)也是A基因组谱系和B基因组谱系在5.5百万年前通过同倍体杂交物种形成(homoploid hybridization speciation)产生的(Marcussen et al, 2014; Li et al, 2015a, b)。

由上可知, 杂交与多倍化普遍发生于植物类群中, 并对物种的形成与多样化起到了重要的促进作用。在宏观水平, 由于细胞融合与染色体加倍可以在较短时间内促使大量新表型的产生, 因此高倍性的物种往往比其低倍性的亲本具有更强的适应能力(Doyle et al, 2008; Soltis & Soltis, 2009; Parisod et al, 2010; Soltis et al, 2010; Chao et al, 2013; Selmecki et al, 2015)。例如, Ramsey (2011)通过比对不同倍性的欧蓍草(*Achillea borealis*)对生境的适应能力, 发现六倍体欧蓍草对环境的适应性比四倍体强, 而且超过70%的适应性优势(fitness advantage)是在多倍化过程中即时产生。在分子水平, 近年来的研究进一步证实在杂交与多倍化过程中的基因组震荡(genomic shock)会诱导产生一系列的遗传与表观遗传变异, 如染色体重组(chromosomal rearrangement)、基因丢失(gene loss)、胞嘧啶甲基化(cytosine methylation)、组蛋白乙酰化(histone acetylation)和基因表达(gene expression)的改变(Doyle et al, 2008; Soltis & Soltis, 2009; Wendel et al, 2016)。这些被诱导产生的遗传与表观遗传变异可以直接或间接地促进表型的革新(phenotypic novelty), 以提高多倍体物种适应不同环境的能力(Ni et al, 2009; Soltis & Soltis, 2009; Song & Chen, 2015)。在本文中, 我们主要侧重于从进化生物学的角度探讨表观遗传变异在植物杂交与多倍化过程中的作用。

## 1 表观遗传学的概念

表观遗传学(Epigenetics)的概念最初是由Conrad H. Waddington于1942年提出的, 该单词的词根来源于希腊文“epigenesis”(Waddington, 1942)。亚里士多德最初使用epigenesis来描述生物体的发育过程, 即从未分化的胚胎经历持续不断地发育而最终分化形成各种类型的细胞与组织(Jablonka & Lamb, 2002; Holliday, 2006)。Waddington在此基础上将“epigenetics”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

interactions between genes and their products which bring the phenotype into being) (Jablonka & Lamb, 2002)。换言之, 表观遗传变异主要是指独立于遗传变异(genetic variation)之外的一种可以影响生物发育的遗传信息。到了20世纪90年代, 随着对表观遗传机制的进一步了解, “the causal interactions”也随之改变为可以导致基因表达变化的“染色体修饰”(chromosomal modifications)。表观遗传学的定义也相应地修改为“无法用DNA序列变异解释, 但是可以通过有丝分裂和/或无丝分裂遗传的基因功能变异”(mitotically and/or meiotically heritable changes in gene functions that can not be explained by changes in DNA sequence) (Riggs & Porter, 1996)。到目前为止, 表观遗传变异主要包括核仁显性(nucleolar dominance)、组蛋白修饰(histone modification)、DNA甲基化(DNA methylation)、小分子RNA, 以及调控元件的顺式(cis)和反式(trans)作用等(Soltis & Soltis, 2009; Ge et al, 2013; Felsenfeld, 2014)。

## 2 表观遗传变异的进化观念

虽然表观遗传变异可以在生物体发育的过程中产生并能遗传给后代, 但其产生与消亡往往会受到外界作用力的影响, 从而出现类似于“用进废退”(use and disuse)的遗传现象, 这也使得表观遗传学研究对近达尔文主义(neo-Darwinian)产生了较大的冲击。根据近达尔文主义理论, 所有存在于群体中不同个体间的表型差异都是以小的连续的遗传变异为基础。基于此假设, 现代遗传学中的各个基本理论才得以形成与发展(Weiss, 2004)。但在实际情况中, 自然群体中往往存在大量相同的表型却无法用同一种遗传突变来解释, 例如糖尿病等人类的一些常见疾病(Goldstein, 2009; Feinberg & Irizarry, 2010)。因此有学者用基于“获得性遗传(inheritance of acquired traits)”理论的拉马克主义(Lamarckism)来解释表观遗传变异的进化机制(Jablonka & Lamb, 2002)。

从进化生物学的角度探讨表观遗传变异是属于拉马克式遗传还是近达尔文式遗传, 需要从以下3个方面进行阐述:

(1)表观遗传变异是否对物种的表型产生影响, 并可以稳定地遗传给后代。在植物类群中最经典的例子来自于柳穿鱼(*Linaria vulgaris*), 由于

*Linaria-like-CYCLOIDEA* (*Lcyc*)基因甲基化水平的改变导致了其花的形态从两侧对称转变成辐射对称,而这种甲基化水平的改变可以稳定地遗传给后代并最终导致了传粉者的改变(Cubas et al, 1999)。到目前为止,表观遗传变异对物种表型的可塑性及其遗传的稳定性已经被广泛地证实(Rakyan & Beck, 2006; Richards, 2006; Jablonka & Raz, 2009)。

(2)表观遗传变异产生的驱动力和维持机制。众所周知,拉马克主义认为物种进化的驱动力是“用进废退”,即某个性状的使用程度决定其进化速度,比如长颈鹿脖子长度的进化。相对而言,近达尔文主义则认为自然选择是物种进化的驱动力,突变只是随机产生的。以DNA甲基化为例,虽然部分位点的甲基化水平可能受到环境等外界因素的影响,但是全基因组水平的甲基化有其固定的维持机制。例如植物中的CG甲基化主要是由MET1维持,而CHG甲基化的维持则主要依靠CMT3。这种甲基化维持机制类似于遗传变异信息可以通过中心法则从父代传递于子代,因此表观遗传变异信息也是通过自身固有的机制进行维持与世代传递,只是表观遗传变异产生的速率要比遗传变异快。换言之,表观遗传变异是根据其自身的机制产生与维持,并同时受到外界因素的选择作用,而并非完全符合拉马克式遗传。

(3)表观遗传变异是否能影响物种水平或更高分类单元的表型发育,从而产生类似于遗传变异的Evo-Devo现象。Zemach等(2010)通过对17种真核动植物的全基因组甲基化进行分析发现,基因区(genic region)的甲基化在动植物之间非常保守,同时甲基化对限制转座子的活性也起到了关键作用。该研究间接地说明表观遗传变异在物种水平或者更高分类单元的进化过程中起到了一定作用,但具体的Evo-Devo实例还需要在将来的研究中进一步验证。

综上所述,表观遗传变异作为相对独立于中心法则之外的遗传体系,不仅可以直接影响单个生物个体的表型,也可以对物种表型的进化起到一定的作用。类似于朊病毒(prion virus)通过蛋白质直接传递遗传信息的分子机制,表观遗传变异也是对生物信息遗传中心法则的进一步补充。

### 3 表观遗传变异在杂交与多倍化过程中的作用

杂交与多倍化在一定程度上促进了现存植物

类群的基因组进化与物种多样化,而表观遗传变异作为最主要的遗传信息之一也在此过程中起到了一定的作用。本综述主要侧重于总结以往研究中对拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)和水稻(*Oryza sativa*)等模式植物的研究成果,根据已有的实例从全基因组水平探讨表观遗传变异在植物杂交与多倍化过程中的作用。

#### 3.1 拟南芥

拟南芥属(*Arabidopsis*)是植物学研究的模式属(Bomblies & Madlung, 2014)。该属在进化的过程中经历了多次全基因组古多倍化(ancient whole genome duplication),并随后伴随着多次独立的物种间杂交与近期多倍化(recent whole genome duplication)事件。这些特征使得该属成为了研究杂交与多倍化过程中表观遗传变异产生与维持机制的理想材料(Bomblies & Madlung, 2014; del Pozo & Ramirez-Parra, 2015)。

为了探讨表观遗传变异的产生及其维持机制,Schmitz等(2011)和Becker等(2011)两个实验室各自从甲基化组(methylome)的角度对拟南芥DNA甲基化的产生与遗传机制进行了探讨。他们通过分析亲本与繁殖30代后的子代之间的甲基化变异发现,如同DNA序列中碱基突变所产生的单核苷酸多态性(single nucleotide polymorphism, SNP)一样,DNA甲基化在传代的过程中也会产生单甲基化多态性(single methylation polymorphism, SMP),并且在不同的子代个体间还会存在甲基化分化区域(differentially methylated region, DMR)。其中的一些SMP与DMR不仅能够稳定遗传,而且还能影响基因的表达以及植株体的形态。这些研究结果说明表观遗传变异在植物表型的产生与维持的过程中起到了一定作用。

在探讨表观遗传变异在植物杂交过程中的作用的研究中,最经典的例子来自于拟南芥的2个生态型C24和Ler之间所产生的杂交体系。例如,Groszmann等(2011)通过表型统计发现这2个生态型的杂交后代的生物量(biomass)比其亲本增加了250%。这2个拟南芥生态型之间的基因组序列比较接近,但在表观遗传变异水平存在一定的差别,这表明表观遗传变异可能是导致杂交后代表型变异的主要机制之一(Schneeberger et al, 2011)。该假设在随后的研究中被证实,即杂交后代中的表观遗传

变异主要产生在那些亲本之间存在差异的基因组区段, 其中CG甲基化比亲本有所增加, 而CHG甲基化却相对降低(Greaves et al, 2012)。在进一步的对比分析中发现, 导致杂交后代中甲基化水平改变的主要机制是反式染色体甲基化(trans chromosomal methylation)和反式染色体去甲基化(trans chromosomal demethylation) (Greaves et al, 2012), 这两种机制的共同作用使得杂交后代的其中一个亲本的拷贝的甲基化水平改变以接近另外一个亲本甲基化的水平。

此外, 基因区甲基化水平的改变和siRNA表达水平的变化存在相关性(Greaves et al, 2012; Shen et al, 2012)。与此类似, Lauss等(2016)将拟南芥Col-0野生型与其*ddm1-2*突变体进行了杂交, 并从全基因组的水平分析DNA甲基化对杂种优势形成的影响。通过分析叶片面积、植株高度和开花时间等多个表型性状与DNA甲基化差异区段(differentially methylated regions, DMRs)的相关性发现, 这些DMRs中有49个基因与开花时间、叶片面积和植株高度等表型性状相关。相对于DNA甲基化而言, 组蛋白修饰(histone modification)在拟南芥杂交后代中相对稳定一些(Moghaddam et al, 2011)。例如, 虽然生态型Col-0, C24和Cvi之间的杂交后代的H3K27me3的变异程度要比H2K4me2相对明显, 但它们在全基因组水平的染色质修饰(chromatin modifications)方面并未产生明显改变(Moghaddam et al, 2011)。这些研究结果显示, 表观遗传变异可以在杂交过程中产生, 并对杂交后代的表型变异起到一定的作用。

在拟南芥属的物种多倍化研究中, 对异源四倍体*A. suecica*和*A. kamchatica*的研究较为广泛。其中, *A. suecica*是通过二倍体物种*A. thaliana*和*A. arenosa*之间的异源四倍化形成, 而*A. kamchatica*则是通过二倍体物种*A. lyrata* ssp. *lyrata*和*A. halleri* ssp. *gemmifera*之间的异源四倍化形成(Bombliès & Madlung, 2014)。以异源四倍体*A. suecica*为例, 其对环境的适应性比二倍体亲本更强(Solhaug et al, 2016)。例如, 在弱光条件下四倍体物种*A. suecica*每单位叶绿素所固定的CO<sub>2</sub>的量比其二倍体亲本明显要高。Ni等(2009)通过研究发现四倍体产生这种优势的可能原因是其昼夜节律钟(circadian clock)相关基因的表观遗传修饰发生了改变。此外, 在杂交与多倍化的过程中所诱导产生的非加性表达变异

(nonadditive expression changes)也可能对四倍体表型革新起到一定的作用(Wang et al, 2006; Ng et al, 2012)。在该研究的基础上, Shi等(2015)将*A. thaliana*和*A. arenosa*进行异源四倍化获得了人工合成四倍体, 并通过分析基因表达与DNA甲基化和组蛋白修饰的相关性发现基因的拷贝数对其表达量存在较大影响。例如, 剂量补偿依赖型基因(dosage-dependent genes)一般都富集在细胞循环、光合作用和代谢等与植株的生长和发育相关的途径中, 而非剂量补偿依赖型基因(dosage-independent genes)则主要富集于生物胁迫和非生物胁迫等途径。为了验证基因组倍性增加对表型革新的影响, Matsushita等(2012)将二倍体*A. thaliana*与四倍体*A. suecica*进行了杂交与多倍化获得了异源六倍体。他们通过对从F<sub>1</sub>至F<sub>7</sub>杂交后代进行分析发现, 这些异源六倍体的表型分化比较快, 且其表型革新和细胞型变异(cytotypic variation)存在相关性, 但其潜在的遗传与表观遗传变异机制还有待进一步研究。

### 3.2 水稻

栽培水稻是单子叶植物的模式物种, 而其所在的稻属(*Oryza*)也是杂交与多倍化研究的模式属(Ge et al, 1999; Ammiraju et al, 2006)。栽培水稻包括*O. sativa* ssp. *japonica*和*O. sativa* ssp. *indica*两个亚种。由于这两个亚种之间可以杂交产生可育后代而成为杂交与多倍化研究的模式系统。He等(2010)通过对这两个亚种及其杂交后代进行转录组、甲基化组和小分子RNA分析发现, 杂交后代中两个亲本等位基因的表达量及其表观遗传修饰水平与其在亲本中的基因表达量和表观修饰成正相关。与此类似, Chodavarapu等(2012)也对这两个栽培水稻亚种及其杂交后代进行了甲基化组、转录组与小分子RNA分析。他们的研究发现这两个栽培水稻亚种间平均每253 bp存在一个SNP差异, 并且这些差异SNP基本都遗传给了杂交后代。相对而言, 两个亚种之间平均每15个胞嘧啶就有一个差异甲基化变异(differentially methylated variation)位点, 其中部分差异甲基化位点成簇地分布于两个亲本及其杂交后代的染色体上; 同时这些区段中的siRNA的数量也在两个亲本之间存在明显差异。这些研究结果说明两个栽培水稻亚种可以将遗传与表观遗传变异信息传递给杂交后代, 并最终导致其产生表型改变。

在水稻多倍体的研究中, Xu等(2014)将栽培水

稻两个亚种进行杂交与染色体加倍后获得了二倍体杂交后代及其异源四倍体。通过对比分析二倍体杂交后代、异源四倍体与其亲本之间的基因表达模式发现,亲本之间差异表达基因(differentially expressed gene)的数量在二倍体杂交后代中相对减少,但这些基因的表达模式在经历基因组加倍后变得更加复杂。这些结果说明杂交与多倍化可以改变亲本间同源基因的表达模式,并且杂交与多倍化的作用机制存在一定的差异,但其潜在的表观遗传机制还有待进一步研究。此外,Zhang等(2015)对栽培稻 *O. sativa* ssp. *indica* 进行同源四倍化,然后对二倍体亲本 *indica* 及其人工合成同源四倍体进行独立自交繁殖48代。通过对比分析二倍体与四倍体的转录组、甲基化组和siRNA发现,四倍体的转座子甲基化水平变异较大。例如,Class II DNA转座子的甲基化以CHH和CHG为主,而其甲基化水平和24-nt siRNA丰富度存在相关性,并可以抑制其附近基因的表达。

### 3.3 其他多倍体物种

除了拟南芥和水稻外,杂交与多倍化对植物表观遗传修饰的影响也在其他重要经济作物中被证实。以芸薹(*Brassica* spp.)为例,3个二倍体物种 *B. rapa* (AA)、*B. nigra* (BB)和 *B. oleracea* (CC)之间两两杂交与多倍化产生了3个四倍体物种 *B. juncea* (AABB)、*B. napus* (AACC)和 *B. carinata* (BBCC) (Nagaharu, 1935)。通过对比这些多倍体物种与其二倍体亲本之间的基因表达与表观遗传修饰差异发现,同源基因和小分子RNA的表达差异,以及DNA甲基化和组蛋白修饰等变异在多倍化初期就产生了,并可能对多倍体的杂种优势(heterosis)等重要性状的形成起到了重要作用(Xu et al, 2009; Ghani et al, 2014; Ran et al, 2016)。综上所述,通过对拟南芥、水稻和芸薹等物种的杂交与多倍化的研究发现,在基因组融合与加倍的过程中有大量的表观遗传变异被诱导产生,而其中部分的变异对表型的革新起到了重要作用。

## 4 研究展望

近年来随着表观遗传学研究的不断深入,表观遗传变异在植物杂交与多倍化过程中的作用也已经从多个角度得到了证实。但目前这些研究主要都集中在模式物种中,且部分结论是基于人工合成的

杂交与多倍体体系,表观遗传变异在自然条件下的杂交与多倍化过程中的作用还有待验证。鉴于这些原因,建议在将来的研究中从以下3个方面进行进一步探讨:

(1)群体(population)是物种进化的最基本单位,因此需要将研究对象从实验室的模式体系延伸到自然环境下的群体中。虽然已有的研究证实了表观遗传变异可以稳定地遗传给后代并导致表型革新的出现,但各表观遗传等位基因(epigenetic allele)在同一个自然群体内的频率分布模式(frequency distribution pattern)及其与群体适应生境的相关性还有待进一步探讨。例如,部分研究对拉关木(*Laguncularia racemosa*)和岳桦(*Betula ermanii*)的自然群体进行了探索性的分析,这些研究发现表观遗传变异与自然群体对不同生境的适应存在相关性(Lira-Medeiros et al, 2010; Wu et al, 2013)。因此在将来的研究中可以对自然杂交与多倍化类群进行类似的群体水平的分析,以探讨在基因组融合与染色体加倍的过程中所诱导产生的表观遗传变异对群体适应性表型的贡献。

(2)基于遗传变异的Evo-Devo从进化的角度解释了物种表型的形成与进化的分子机理,从而为进一步从宏观的水平理解物种的进化提供了证据。因此探讨表观遗传变异在杂交与多倍化过程中的作用时,也需要适当地将研究的对象延伸到物种之间的比较。例如,Paun等(2010)对3个异源四倍体兰花(*Dactylorhiza majalis* s. str., *D. traunsteineri* s.l.和 *D. ebudensis*)进行分析发现,基因组加倍过程中所产生的表观遗传变异对每个物种适应不同生境起到了重要作用。此外,我们通过对多倍体小麦基因表达的研究也发现,相对于其二倍体亲本而言,人工合成四倍体与自然四倍体的表型与基因表达模式都发生了改变,这为进一步从表观遗传学角度探讨其形成机理提供了理想的材料(Wang et al, 2016; Zhang et al, 2016)。

(3)从全基因组水平鉴定关键表观遗传变异的统计方法还有待改善。以DNA甲基化为例,每个位点的甲基化水平往往都是“数量性状”(quantitative character),而目前主要的鉴定方法是统计不同样本间的DMRs,暂时还没有其他能够将表型变异与表观遗传变异相关联的统计方法。相对而言,在鉴定遗传变异与表型相关性的研究中使用全基因

组关联分析(genome-wide association study)和数量性状基因座(quantitative trait loci)等。因此在将来鉴定表型相关的表观遗传变异的研究中也有待对统计方法进行改进。

总而言之,随着高通量测序等分子技术的快速发展,表观遗传学的研究或许将为我们理解物种的形成与进化开启另一扇窗户。

**致谢:** 感谢中国科学院华南植物园康明研究员在本文撰写过程中提出的宝贵建议。

## 参考文献

- Abbott R, Albach D, Ansell S, Arntzen J, Baird S, Bierne N, Boughman J, Brelsford A, Buerkle C, Buggs R (2013) Hybridization and speciation. *Journal of Evolutionary Biology*, 26, 229–246.
- Ammiraju JS, Luo M, Goicoechea JL, Wang W, Kudrna D, Mueller C, Talag J, Kim H, Sisneros NB, Blackmon B (2006) The *Oryza* bacterial artificial chromosome library resource: construction and analysis of 12 deep-coverage large-insert BAC libraries that represent the 10 genome types of the genus *Oryza*. *Genome Research*, 16, 140–147.
- Barton NH, Hewitt GM (1985) Analysis of hybrid zones. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 58, 113–148.
- Becker C, Hagmann J, Müller J, Koenig D, Stegle O, Borgwardt K, Weigel D (2011) Spontaneous epigenetic variation in the *Arabidopsis thaliana* methylome. *Nature*, 480, 245–249.
- Bombliès K, Madlung A (2014) Polyploidy in the *Arabidopsis* genus. *Chromosome Research*, 22, 117–134.
- Chao DY, Dilkes B, Luo H, Douglas A, Yakubova E, Lahner B, Salt DE (2013) Polyploids exhibit higher potassium uptake and salinity tolerance in *Arabidopsis*. *Science*, 341, 658–659.
- Chodavarapu RK, Feng S, Ding B, Simon SA, Lopez D, Jia Y, Wang GL, Meyers BC, Jacobsen SE, Pellegrini M (2012) Transcriptome and methylome interactions in rice hybrids. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 109, 12040–12045.
- Cubas P, Vincent C, Coen E (1999) An epigenetic mutation responsible for natural variation in floral symmetry. *Nature*, 401, 157–161.
- del Pozo JC, Ramirez-Parra E (2015) Whole genome duplications in plants: an overview from *Arabidopsis*. *Journal of Experimental Botany*, 66, 6991–7003.
- Doyle JJ, Flagel LE, Paterson AH, Rapp RA, Soltis DE, Soltis PS, Wendel JF (2008) Evolutionary genetics of genome merger and doubling in plants. *Annual Review of Genetics*, 42, 443–461.
- Feinberg AP, Irizarry RA (2010) Stochastic epigenetic variation as a driving force of development, evolutionary adaptation, and disease. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 107, 1757–1764.
- Felsenfeld G (2014) A brief history of epigenetics. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, 6, a018200.
- Ge S, Sang T, Lu BR, Hong DY (1999) Phylogeny of rice genomes with emphasis on origins of allotetraploid species. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 96, 14400–14405.
- Ge XH, Ding L, Li ZY (2013) Nucleolar dominance and different genome behaviors in hybrids and allopolyploids. *Plant Cell Reports*, 32, 1661–1673.
- Ghani MA, Li J, Rao L, Raza MA, Cao L, Yu N, Zou X, Chen L (2014) The role of small RNAs in wide hybridisation and allopolyploidisation between *Brassica rapa* and *Brassica nigra*. *BMC Plant Biology*, 14, 272.
- Gill BS, Friebe B (2002) Cytogenetics, phylogeny and evolution of cultivated wheats. In: *FAO Plant Production and Protection Series No. 30: Bread Wheat: Improvement and Production* (eds Curtis BC, Rajaram S, Macpherson HG), pp. 71–88. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Goldstein DB (2009) Common genetic variation and human traits. *New England Journal of Medicine*, 360, 1696.
- Greaves IK, Groszmann M, Ying H, Taylor JM, Peacock WJ, Dennis ES (2012) Trans chromosomal methylation in *Arabidopsis* hybrids. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 109, 3570–3575.
- Groszmann M, Greaves IK, Albertyn ZI, Scofield GN, Peacock WJ, Dennis ES (2011) Changes in 24-nt siRNA levels in *Arabidopsis* hybrids suggest an epigenetic contribution to hybrid vigor. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 108, 2617–2622.
- He G, Zhu X, Elling AA, Chen L, Wang X, Guo L, Liang M, He H, Zhang H, Chen F (2010) Global epigenetic and transcriptional trends among two rice subspecies and their reciprocal hybrids. *The Plant Cell*, 22, 17–33.
- Holliday R (2006) Epigenetics: a historical overview. *Epigenetics*, 1, 76–80.
- Jablonka E, Lamb MJ (2002) The changing concept of epigenetics. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 981, 82–96.
- Jablonka E, Raz G (2009) Transgenerational epigenetic inheritance: prevalence, mechanisms, and implications for the study of heredity and evolution. *The Quarterly Review of Biology*, 84, 131–176.
- Lauss K, Wardenaar R, van Hulten MH, Guryev V, Keurentjes JJ, Stam M, Johannes F (2016) Epigenetic divergence is sufficient to trigger heterosis in *Arabidopsis thaliana*. *bioRxiv*. doi: <http://doi.org/10.1101/059980>.
- Li LF, Liu B, Olsen KM, Wendel JF (2015a) Multiple rounds of ancient and recent hybridizations have occurred within the *Aegilops-Triticum* complex. *New Phytologist*, 208,

- 11–12.
- Li LF, Liu B, Olsen KM, Wendel JF (2015b) A re-evaluation of the homoploid hybrid origin of *Aegilops tauschii*, the donor of the wheat D-subgenome. *New Phytologist*, 208, 4–8.
- Lira-Medeiros CF, Parisod C, Fernandes RA, Mata CS, Cardoso MA, Ferreira PCG (2010) Epigenetic variation in mangrove plants occurring in contrasting natural environment. *PLoS ONE*, 5, e10326.
- Mallet J (2007) Hybrid speciation. *Nature*, 446, 279–283.
- Marcussen T, Sandve SR, Heier L, Spannagl M, Pfeifer M, Jakobsen KS, Wulff BB, Steuernagel B, Mayer KF, Olsen OA (2014) Ancient hybridizations among the ancestral genomes of bread wheat. *Science*, 345, 1250092.
- Matsushita SC, Tyagi AP, Thornton GM, Pires JC, Madlung A (2012) Allopolyploidization lays the foundation for evolution of distinct populations: evidence from analysis of synthetic *Arabidopsis* allohexaploids. *Genetics*, 191, 535–547.
- Moghaddam AMB, Roudier F, Seifert M, Bérard C, Magniette MLM, Ashtiyani RK, Houben A, Colot V, Mette MF (2011) Additive inheritance of histone modifications in *Arabidopsis thaliana* intra-specific hybrids. *The Plant Journal*, 67, 691–700.
- Nagaharu U (1935) Genome analysis in *Brassica* with special reference to the experimental formation of *B. napus* and peculiar mode of fertilization. *The Journal of Japanese Botany* 7, 389–452.
- Ng DW, Zhang C, Miller M, Shen Z, Briggs S, Chen Z (2012) Proteomic divergence in *Arabidopsis* autopolyploids and allopolyploids and their progenitors. *Heredity*, 108, 419–430.
- Ni Z, Kim ED, Ha M, Lackey E, Liu J, Zhang Y, Sun Q, Chen ZJ (2009) Altered circadian rhythms regulate growth vigour in hybrids and allopolyploids. *Nature*, 457, 327–331.
- Otto SP (2007) The evolutionary consequences of polyploidy. *Cell*, 131, 452–462.
- Parisod C, Holderegger R, Brochmann C (2010) Evolutionary consequences of autopolyploidy. *New Phytologist*, 186, 5–17.
- Paun O, Bateman RM, Fay MF, Hedrén M, Civeyrel L, Chase MW (2010) Stable epigenetic effects impact adaptation in allopolyploid orchids (Dactylorhiza: Orchidaceae). *Molecular Biology and Evolution*, 27, 2465–2473.
- Rakyan VK, Beck S (2006) Epigenetic variation and inheritance in mammals. *Current Opinion in Genetics & Development*, 16, 573–577.
- Ramsey J (2011) Polyploidy and ecological adaptation in wild yarrow. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 108, 7096–7101.
- Ran LP, Fang TT, Hao R, Jiang JJ, Fang YJ, Wang YP (2016) Analysis of cytosine methylation in early generations of re-synthesized *Brassica napus*. *Journal of Integrative Agriculture*, 15, 1228–1238.
- Richards EJ (2006) Inherited epigenetic variation—revisiting soft inheritance. *Nature Reviews Genetics*, 7, 395–401.
- Rieseberg LH, Willis JH (2007) Plant speciation. *Science*, 317, 910–914.
- Riggs AD, Porter TN (1996) Overview of epigenetic mechanisms. *Cold Spring Harbor Monograph Archive*, 32, 29–45.
- Schmitz RJ, Schultz MD, Lewsey MG, O'Malley RC, Urlich MA, Libiger O, Schork NJ, Ecker JR (2011) Transgenerational epigenetic instability is a source of novel methylation variants. *Science*, 334, 369–373.
- Schneeberger K, Ossowski S, Ott F, Klein JD, Wang X, Lanz C, Smith LM, Cao J, Fitz J, Warthmann N (2011) Reference-guided assembly of four diverse *Arabidopsis thaliana* genomes. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 108, 10249–10254.
- Selmecki AM, Maruvka YE, Richmond PA, Guillet M, Shores N, Sorenson AL, De S, Kishony R, Michor F, Dowell R (2015) Polyploidy can drive rapid adaptation in yeast. *Nature*, 519, 349–352.
- Shen H, He H, Li J, Chen W, Wang X, Guo L, Peng Z, He G, Zhong S, Qi Y (2012) Genome-wide analysis of DNA methylation and gene expression changes in two *Arabidopsis* ecotypes and their reciprocal hybrids. *The Plant Cell*, 24, 875–892.
- Shi X, Zhang C, Ko DK, Chen ZJ (2015) Genome-wide dosage-dependent and -independent regulation contributes to gene expression and evolutionary novelty in plant polyploids. *Molecular Biology and Evolution*, 32, 2351–2366.
- Solhaug EM, Ihinger J, Jost M, Gamboa V, Marchant B, Bradford D, Doerge RW, Tyagi A, Replogle A, Madlung A (2016) Environmental regulation of heterosis in the allopolyploid *Arabidopsis suecica*. *Plant Physiology*, 170, 2251–2263.
- Soltis DE, Buggs RJ, Doyle JJ, Soltis PS (2010) What we still don't know about polyploidy. *Taxon*, 59, 1387–1403.
- Soltis PS, Soltis DE (2009) The role of hybridization in plant speciation. *Annual Review of Plant Biology*, 60, 561–588.
- Song Q, Chen ZJ (2015) Epigenetic and developmental regulation in plant polyploids. *Current Opinion in Plant Biology*, 24, 101–109.
- Waddington CH (1942) Canalization of development and the inheritance of acquired characters. *Nature*, 150, 563–565.
- Wang J, Tian L, Lee HS, Wei NE, Jiang H, Watson B, Madlung A, Osborn TC, Doerge R, Comai L (2006) Genomewide nonadditive gene regulation in *Arabidopsis* allotetraploids. *Genetics*, 172, 507–517.
- Wang X, Zhang H, Li Y, Zhang Z, Li L, Liu B (2016) Transcriptome asymmetry in synthetic and natural allotetraploid wheats, revealed by RNA-sequencing. *New Phytologist*, 209, 1264–1277.
- Weiss KM (2004) The smallest grain in the balance. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 13, 122–126.
- Wendel JF, Jackson SA, Meyers BC, Wing RA (2016) Evolution of plant genome architecture. *Genome Biology*, 17, 1.
- Wu W, Yi MR, Wang X, Ma L, Jiang L, Li X, Xiao H, Sun M, Li L, Liu B (2013) Genetic and epigenetic differentiation

- between natural *Betula ermanii* (Betulaceae) populations inhabiting contrasting habitats. *Tree Genetics & Genomes*, 9, 1321–1328.
- Xu C, Bai Y, Lin X, Zhao N, Hu L, Gong Z, Wendel JF, Liu B (2014) Genome-wide disruption of gene expression in allopolyploids but not hybrids of rice subspecies. *Molecular Biology and Evolution*, 31, 1066–1076.
- Xu Y, Zhong L, Wu X, Fang X, Wang J (2009) Rapid alterations of gene expression and cytosine methylation in newly synthesized *Brassica napus* allopolyploids. *Planta*, 229, 471–483.
- Zemach A, McDaniel IE, Silva P, Zilberman D (2010) Genome-wide evolutionary analysis of eukaryotic DNA methylation. *Science*, 328, 916–919.
- Zhang HK, Gou XW, Zhang A, Wang XT, Zhao N, Dong YZ, Li LF, Liu B (2016) Transcriptome shock invokes disruption of parental expression-conserved genes in tetraploid wheat. *Scientific Reports*, 6, 26363.
- Zhang J, Liu Y, Xia EH, Yao QY, Liu XD, Gao LZ (2015) Autotetraploid rice methylome analysis reveals methylation variation of transposable elements and their effects on gene expression. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 112, E7022–E7029.
- Zohary D, Feldman M (1962) Hybridization between amphidiploids and the evolution of polyploids in the wheat (*Aegilops-Triticum*) group. *Evolution*, 16, 44–61.

(责任编辑: 郭亚龙 责任编辑: 时意专)