



مروری بر نقش پلی‌پلوئیدی در تکامل و گونه‌زایی گیاهان با تاکید بر پیامدهای سیتوزنتیکی و اپی‌ژنتیکی

گلناز مستشار^{1*}، زهرا خزایی¹، نسترن اعلا¹.

۱- دانشجوی دکتری سیستماتیک گیاهی، گروه زیست‌شناسی گیاهی و جانوری، دانشکده علوم و فناوری‌های زیستی دانشگاه اصفهان

Golnaz.mostashar@gmail.com

Zahra.khazaei74@gmail.com

Nastaran.ala9967@gmail.com

چکیده

پلی‌پلوئیدی به‌عنوان یکی از مکانیسم‌های محوری در تکامل گیاهان شناخته می‌شود و نقشی کلیدی در گونه‌زایی، سازگاری اکولوژیکی و ایجاد تنوع ژنتیکی ایفا می‌کند. این پدیده که در شکل‌گیری نیمی از گونه‌های نهاندانگان از جمله بسیاری از گیاهان زراعی مهم نقش دارد، از طریق تشکیل اتوپلی‌پلوئیدها یا آلوپلی‌پلوئیدها رخ می‌دهد. مطالعات ژنومیک معاصر، همراه با ابزارهای سیتوزنتیکی مانند شمارش کروموزوم، کاریوتایپ‌نگاری و فلوسایتومتری، همچنین ابزارهای پیشرفته‌ای نظیر فلورسانس ژنومی (GISH) امکان شناسایی دقیق سطوح پلوئیدی و بازسازی تاریخچه تکاملی گونه‌ها را فراهم کرده است. پلی‌پلوئیدی نه تنها منجر به تثبیت هتروزیگوسیتی و افزایش قدرت هیبریدی می‌شود، بلکه با فراهم آوردن ذخیره ژنتیکی غنی، زمینه تنوع و سازگاری‌های تکاملی را فراهم می‌سازد. این فرآیند با فعال‌سازی مکانیسم‌های اپی‌ژنتیکی، به‌ویژه بازآرایی الگوهای متیلاسیون DNA، همراه است. شواهد تجربی از گونه‌هایی چون *Brassica napus* و *Tragopogon × miscellus* نشان می‌دهد که پلی‌پلوئیدهای جدید می‌توانند به سرعت در محیط‌های طبیعی تثبیت شده و دامنه پراکنش گسترده‌تری نسبت به والدین دی‌پلوئید خود داشته باشند. با وجود مزایای تکاملی، پلی‌پلوئیدی چالش‌هایی مانند ناباروری میوزی و بازتنظیم بیان ژن را نیز به همراه دارد که از طریق مکانیسم‌های مانند ایزولاسیون تولیدمثلی و سازگاری‌های اکولوژیکی غلبه می‌شوند. در مجموع، پلی‌پلوئیدی نه تنها یک «بن‌بست تکاملی» نیست، بلکه یک مسیر پویا و موفق برای نوگونه‌زایی و اهلی‌سازی گیاهان محسوب می‌شود که درک آن برای توسعه محصولات زراعی پایدار در برابر تغییرات محیطی آینده ضروری است. در این مطالعه به مرور نقش پلی‌پلوئیدی در تکامل و گونه‌زایی گیاهان خواهیم پرداخت.

کلمات کلیدی: پلی‌پلوئیدی، تنوع و سازگاری‌های تکاملی، ابزارهای سیتوزنتیکی

مقدمه



دانشجویان علوم پایه ایران 4th International Conference of Iranian Basic Science Students

مفهوم پلی‌پلوئیدی

پلی‌پلوئیدی و تکثیر کل ژنوم (WGD)*، اکنون به عنوان یک سازوکار تکاملی کلیدی در یوکاریوت‌ها به ویژه گیاهان عمل میکنند. این پدیده‌ها نقش مهمی در تکامل، سازگاری و گونه‌زایی گیاهان ایفا می‌کنند که به افزایش تنوع ژنتیکی و توانایی بقا در شرایط محیطی گوناگون می‌انجامد [1,2]. پلی‌پلوئیدی به طور گسترده در گیاهان و خصوصاً نهاندانگان با فراوانی بیشتری (حدود ۱ در هر ۱۰۰,۰۰۰ رخ می‌دهد و آنها یک یا چند رویداد WGD را در تاریخ تکاملی خود تجربه کرده‌اند [3,4,5,6,7]. پلی‌پلوئیدی به عنوان ویژگی جدایی ناپذیر از نهاندانگان در نظر گرفته می‌شود، البته توالی‌یابی ژنوم *Amborella Baill.* در سال ۲۰۱۳ تأیید کرد که یک رویداد تکثیر کل ژنوم (WGD) پیش از ظهور نهاندانگان روی داده است. حدود نیمی از گونه‌های گیاهی اعم از گیاهان زراعی و گونه‌های وحشی، پلی‌پلوئیدهای جدیدی هستند که ژنوم خود را از دو یا چند جد به ارث برده‌اند و خویشاوندان دیپلوئید آنها عموماً در جنس‌های مشابه قابل شناسایی هستند. بدون تردید، پلی‌پلوئیدی مهم‌ترین محرک گونه‌زایی و تکامل ژنوم در گیاهان به شمار می‌رود که با به کارگیری رویکردهای نوین توالی‌یابی کامل ژنوم، از جمله تجزیه و تحلیل توالی‌های RNA و DNA و مونتاژ ژنوم، رویدادهای متعدد تکثیر کل ژنوم (WGD) در تاریخ تکامل گیاهان شناسایی شده است [8,9]. ادغام این روش‌ها با رویکردهای سیتوژنتیک، تکثیر ژن‌ها و مناطق حفاظت‌شده ژنومی را به وضوح نشان می‌دهد. مطالعات ژنومیک و مدل‌سازی، در کنار بررسی‌های اکولوژیکی و تاکسونومیک، درک ارزشمندی از چگونگی وقوع پلی‌پلوئیدی و نقش تکاملی آن ارائه داده‌اند. شناخت مکانیسم‌های شکل‌دهنده پلی‌پلوئیدی و پیامدهای آن، نه تنها اساس تنوع زیستی گیاهان را روشن می‌سازد، بلکه در توسعه محصولات زراعی بهبود یافته برای مواجهه با چالش‌های آینده نیز کاربرد دارد [3].

پلی‌پلوئیدی و دو برابر شدن کل ژنوم (WGD)

پلی‌پلوئیدی و تکثیر کل ژنوم (WGD) هر دو به فرآیند افزایش تعداد کروموزوم‌ها اشاره دارند، اما در مقیاس زمانی تفاوت دارند. پلی‌پلوئیدی عموماً به رویدادهای تکاملی جدید (از یک نسل تا چند میلیون سال گذشته) اطلاق می‌شود که در آن موجودات زنده دارای مضارب صحیحی از عدد کروموزوم پایه (X) هستند. این پدیده در دو شکل اصلی ظاهر می‌شود، اتوپلی‌پلوئیدها تاکسون‌هایی با بیش از دو مجموعه کروموزوم که از یک گونه یکسان منشا گرفته‌اند، و آلوپلی‌پلوئیدها که دارای بیش از دو مجموعه کروموزوم اما از دو یا چند گونه متفاوت منشا گرفته‌اند، هستند. اجداد آلوپلی‌پلوئیدها معمولاً گونه‌های مرتبطی هستند که خود از یک جد مشترک منشعب شده‌اند. در این حالت، کروموزوم‌هایی که از این اجداد به ارث رسیده‌اند (که اکنون در یک سلول با هم جمع شده‌اند)، اگرچه از گونه‌های متفاوتی آمده‌اند، اما به دلیل اشتراک در یک جد واحد، هنوز حاوی مجموعه‌های ژنی بسیار مشابهی هستند. از این رو، این کروموزوم‌ها نه به عنوان جفت‌های کاملاً همولوگ معمول (مانند آنچه در یک گونه دیپلوئید یا یک اتوپلی‌پلوئید دیده می‌شود)، بلکه به عنوان همولوگ برای یکدیگر شناخته می‌شوند. از طرفی، بسیاری از پلی‌پلوئیدها، ممکن است کروموزوم‌هایی را از دست داده باشند [10]. اصطلاح «دوپلاسیون کل ژنوم» (WGD) عمدتاً به توصیف رویدادهایی اشاره دارد که میلیون‌ها سال پیش رخ داده‌اند. این دسته از رویدادها منجر به پلی‌پلوئیدی باستانی (پالتوپلی‌پلوئیدی) شده‌اند که در گونه‌های متعددی از جمله بسیاری از گیاهان زراعی مهم دیده می‌شود. امروزه، WGD به رویدادهای "تکثیر کامل ژنوم" صرف نظر از قدمت (جدید یا باستانی) اشاره دارد، اما اغلب

* Whole Genome Duplication



دانشجویان علوم پایه ایران 4th International Conference of Iranian Basic Science Students

برای اشاره به رویدادهای پالئوپلی‌پلوئیدی به کار می‌رود [11]. در مقابل، پلی‌پلوئیدهای جدید به گونه‌هایی اشاره دارد که رویداد تکثیر ژنوم آن‌ها پس از انشعاب یک جنس یا گروهی از جنس‌های نزدیک به هم رخ داده است. با این حال، لازم به ذکر است که اصطلاح تکثیر کل ژنوم (WGD) می‌تواند به رویدادهای مدرن، از جمله دورگ‌های آزمایشگاهی که به تازگی ایجاد شده‌اند نیز اطلاق شود [12].

تاریخچه پلی‌پلوئیدی

مطالعه پلی‌پلوئیدی در گیاهان به بیش از یک قرن پیش بازمی‌گردد. این تاریخچه شامل پژوهش‌های اولیه‌ای است که روی گیاه *Oenothera grandiflora* L'Hér. (از خانواده گل مغربی - Onagraceae) انجام شد و مشخص گردید یک تتراپلوئید است [13,14]. همچنین به پیشنهاد Kuwada مبنی بر وقوع یک تکثیر کروموزومی باستانی در ذرت (*Zea mays* L.) اشاره دارد [15]. تشکیل خودبه‌خودی گیاه *Primula kewensis* W. Watson (یک آلوپلی‌پلوئید) در سال ۱۹۰۵ در باغ گیاه‌شناسی کیو ثبت شد و بعدها تتراپلوئید بودن آن تأیید شد [16]. در گام بعدی، Winkler اولین پلی‌پلوئید مصنوعی را ایجاد کرد و اصطلاح «پلی‌پلوئیدی» را رایج ساخت [17]. Winge پیشنهاد کرد که دورگ‌گیری به دنبال تکثیر کروموزوم‌ها (یعنی پلی‌پلوئیدی) می‌تواند یک مکانیزم قابل قبول برای گونه‌زایی باشد [18]. دورگ‌گیری‌های مصنوعی در جنس‌های *Nicotiana* L. (Solanaceae) و *Galeopsis* L. (Lamiaceae) و نیز تولید گیاه *Raphanobrassica* Karpech. فرضیه‌های Winge درباره منشأ پلی‌پلوئیدی را تأیید کردند [19,20].

با کشف اصطلاحات آلوپلی‌پلوئیدی و اتوپلی‌پلوئیدی توسط Kihara and Ono (1926)، درک جدیدی از تکامل گیاهان زراعی شکل گرفت. مطالعات بعدی به سرعت نشان داد که غلات اصلی مانند گندم و جو و برخی دیگر از گیاهان مانند پنبه، توتون، قهوه و سیب‌زمینی همگی دارای تبار پلی‌پلوئیدی هستند [21,22]. این یافته‌ها پایه‌ای علمی برای برنامه‌های به‌نژادی مدرن فراهم کرد و راه را برای بهبود ژنتیکی محصولات زراعی از طریق مهندسی پلی‌پلوئیدی هموار ساخت. در فاصله دهه‌های ۱۹۳۰ تا ۱۹۵۰، چندین پژوهش تأثیرگذار در حوزه پلی‌پلوئیدی منتشر شد، از جمله بررسی‌های Darlington [20]، Müntzing [23] که در میان آنها، آثار Stebbins [24,25,26] از جایگاه ویژه‌ای برخوردار بود. وی در سال ۱۹۴۰ توجه جامعه علمی را به اهمیت پلی‌پلوئیدی در تکامل گیاهان جلب کرد و در سال ۱۹۴۷ پلی‌پلوئیدها را به انواع اتوپلی‌پلوئیدی و آلوپلی‌پلوئیدی طبقه‌بندی کرد. با این حال، تأثیرگذارترین اثر در حوزه پلی‌پلوئیدی، بخشی از کتاب او با عنوان «تنوع و تکامل در گیاهان» بود [26] که شامل اطلاعاتی در مورد انواع پلی‌پلوئیدها و همچنین اهمیت تکاملی پلی‌پلوئیدی بود. استبینز در کتاب بعدی خود با عنوان «تکامل کروموزومی در گیاهان عالی» [27] نیز به بحث پلی‌پلوئیدی پرداخت و تحلیلی به روز از این پدیده، شامل پلی‌پلوئیدی باستانی در نهاندانگان و پلی‌پلوئیدی اخیر ارائه نمود. مطالعات استبینز در زمینه روابط پیچیده بین گروه‌های دو رگه و اهمیت آن در بیوسیستماتیک، پایه‌ای مستحکم برای درک روابط فیلوژنتیکی در دهه‌های بعد فراهم آورد. با ورود به عصر ژنومیک از سال ۲۰۰۰ به بعد مطالعه پلی‌پلوئیدی شاهد یک باززایی قابل توجه بوده و این روند کماکان در مرکز توجه پژوهش‌های تکاملی قرار دارد [3].

پلی‌پلوئیدی، گونه‌زایی و تکامل



دانشجویان علوم پایه ایران 4th International Conference of Iranian Basic Science Students

استبیز با آثار کلاسیک خود [25,26,27]، نقش تعیین‌کننده‌ای در شکل‌دهی به مبانی نظری پلی‌پلوئیدی تکاملی ایفا کرد. پنج گزاره اصلی در دیدگاه‌های او قابل تشخیص است: ۱. پلی‌پلوئیدها با فراوانی متوسطی در نهاندانگان تشکیل شدند، وی برآورد کرد که حدود ۳۰ تا ۳۵ درصد از کل گونه‌ها دارای تبار پلی‌پلوئیدی هستند. ۲. او پلی‌پلوئیدی را اگرچه یک نیروی تکاملی کوتاه‌مدت مهم می‌دانست، اما تأثیر بلندمدت آن را ناچیز ارزیابی می‌کرد و آن را یک «بن‌بست تکاملی» قلمداد می‌نمود و معتقد بود، تمام اقدامات تکاملی سازنده نهایتاً در چارچوب دیپلوئیدی صورت می‌پذیرد. [26,27] ۳. براساس دیدگاه او، هر گونه پلی‌پلوئید از طریق یک منشأ واحد با تنوع ژنتیکی اولیه محدود پدید می‌آید؛ نگرشی که با پیشرفت علم ژنتیک و ژنومیک امروزی به چالش کشیده شده است. ۴. وجود چندین کپی از ژن‌ها (بافر ژنتیکی) در پلی‌پلوئیدها که از ترکیب ژنوم‌های والدینی به وجود می‌آید، باعث می‌شود جهش‌های جدید به ندرت در جمعیت تثبیت شوند [26]. این پدیده در کنار تنوع ژنتیکی محدود ناشی از تنگنای* تشکیل پلی‌پلوئیدی، موجب کاهش تنوع ژنتیکی و کاهش قابلیت تکامل تطبیقی می‌گردد. ۵. وی اتوپلی‌پلوئیدها را به دلیل بروز ناباروری ناشی از مشکلات میوزی، پدیده‌هایی بسیار نادر در طبیعت میدانست که، نقش قابل توجهی در الگوی تکامل گیاهان ایفا نمی‌کنند [3,28]. در کنار استبیز، واگنر نیز با وجود پذیرش فراوانی پلی‌پلوئیدها در گیاهان، پتانسیل تکاملی بلندمدت آن‌ها را محدود ارزیابی کرد. این دو پژوهشگر با ترویج دیدگاهی سنتی، پلی‌پلوئیدها را «بن‌بست تکاملی» دانسته و معتقد بودند عمل تکاملی اصلی در سطح دیپلوئید صورت می‌گیرد. استبیز بعداً در این زمینه تصریح کرد: «پلی‌پلوئیدی نیرویی پیچیده است که تمایزات ظاهری ایجاد می‌کند، ولی حرکت تکاملی جدیدی خلق نمی‌نماید» [29]. با این حال، استبیز با بینش قابل توجهی به وجود پلی‌پلوئیدی باستانی در نهاندانگان و دیگر گیاهان دانه‌دار اذعان داشت. او با اشاره به این که شواهدی وجود دارد نشان می‌دهد بسیاری از سرده‌ها و حتی زیرخانواده‌های گیاهان دانه‌دار ریشه پلی‌پلوئیدی دارند، به درستی بر اهمیت جستجوی ردپای آلوپلی‌پلوئیدی باستانی در فیلوژنی نهاندانگان تأکید کرد. استبیز خاطر نشان ساخت که این پدیده ناشی از دورگ‌گیری میان گونه‌هایی است که نیاکان بسیاری از خانواده‌های مدرن محسوب می‌شوند [3]. همچنین در سال ۱۹۷۱، استبیز اظهار داشت: «اگر فرضیه پلی‌پلوئیدی باستانی برای گیاهان گلدار با عدد کروموزومی پایه ۱۲ به بالا صحیح باشد، پس بسیاری از خانواده‌های گیاهی برجسته حاصل تبار پلی‌پلوئیدها هستند. او فهرستی از خانواده‌های مهم از جمله Monimiaceae, Lauraceae, Winteraceae, Magnoliaceae, Fagaceae, Juglandaceae, Salicaceae, Meliaceae, Ericaceae و Oleaceae را برشمرد که همگی نتیجه رویدادهای پلی‌پلوئیدی در تاریخ تکاملی خود هستند. با توجه به بینش‌های ژنومی اخیر در مورد اهمیت پلی‌پلوئیدی باستانی در منشأ بسیاری از دودمان‌ها، این نتیجه‌گیری بسیار زیرکانه بوده است [3,27].

با این وجود، پیشرفت‌های عمده در ژنومیک، ترانسکریپتومیک و سیتوژنتیک نوین، به‌ویژه در دو دهه اخیر، دیدگاه سنتی مبنی بر «بن‌بست تکاملی» بودن پلی‌پلوئیدی را به طور جدی به چالش کشیده است [5]. شواهد گسترده‌ای نشان می‌دهد که تکثیر کل ژنوم (WGD) نه تنها یک پدیده متداول است، بلکه یک نیروی محرک مهم و پایدار در ایجاد تنوع و تکامل گیاهان بوده و هست [10]. برخلاف پیش‌بینی‌های پیشین، شواهد جدید از پلی‌پلوئیدهای نوپا، مانند گونه‌های *Senecio cambrensis* Rosser و *Tragopogon × miscellus* Ownbey، نشان می‌دهند که پلی‌پلوئیدهای جدید می‌توانند به سرعت (ظرف چند نسل) در محیط‌های طبیعی تثبیت شوند و تنوع ژنتیکی بالایی ایجاد کنند و با موفقیت قلمرو اکولوژیکی گسترده‌تری را اشغال نمایند. علاوه بر این، آنالیزهای ژنومی نشان داده است که تقریباً تمام نهاندانگان یک یا چند رویداد WGD باستانی (Paleopolyploidy) را در تاریخ تکاملی خود تجربه کرده‌اند که موفقیت بلندمدت و نقش محوری پلی‌پلوئیدی را در طول تاریخ حیات اثبات می‌کند [5,30].

* Bottle neck



دانشجویان علوم پایه ایران 4th International Conference of Iranian Basic Science Students

ابزارهای سیتوژنتیکی و ژنومی در مطالعه پلی‌پلوئیدی و گونه‌زایی

ابزارهای سیتوژنتیکی و ژنومی نقش حیاتی در مطالعه پلی‌پلوئیدی و گونه‌زایی ایفا می‌کنند. تکنیک‌های سیتوژنتیکی سنتی مانند شمارش کروموزوم و کاربوتایپ‌نگاری از دهه ۱۹۳۰ برای شناسایی پلی‌پلوئیدی مورد استفاده قرار گرفته‌اند [31]. فلوسایتومتری نیز به عنوان روشی کارآمد برای اندازه‌گیری سطح پلوئیدی از طریق سنجش اندازه ژنوم به کار می‌رود [32,33,34,35,36].

با این حال، درک ساختار پیچیده ژنوم پلی‌پلوئیدها، به‌ویژه در آلپلی‌پلوئیدهای جدید، نیازمند ابزارهای سیتوژنتیکی با وضوح بالاتر است. در این راستا، روش‌هایی مانند هیبریداسیون درجا با فلورسانس (FISH) و به‌طور خاص هیبریداسیون درجا با فلورسانس ژنومی (GISH) ابزارهای سیتوژنتیکی کلیدی هستند. GISH با استفاده از پروب‌های DNA نشان‌دار شده از ژنوم والدین دی‌پلوئید، امکان شناسایی کروموزوم‌های متعلق به هر ژنوم والد را در یک آلپلی‌پلوئید فراهم می‌سازد و برای تشخیص ترکیب ژنومی، بازآرایی‌های کروموزومی و حذف ژنی بسیار حیاتی است [10,37]. در بعد ژنومی، ظهور تکنیک‌های توالی‌یابی نسل جدید (NGS)، امکان تجزیه و تحلیل مستقیم ژنوم را فراهم کرده است. امروزه روش‌های مانند GBS* (تعیین ژنوتیپ با توالی‌یابی)، مسیرهایی تعیین‌کننده برای شناسایی سریع و مقرون‌به‌صرفه SNP‌ها در گونه‌های بدون ژنوم مرجع فراهم آورده‌اند [32]. با این حال، باید توجه داشت که تعداد کروموزوم‌ها و اندازه ژنوم ممکن است (به‌طور مستقل یا وابسته) پس از پلی‌پلوئیدی شدن، از طریق کاهش و افزایش توالی، حذف کروموزوم یا ادغام و شکافت کروموزوم تغییر کند. در کنار روش‌های سیتوژنتیکی، ابزارهای ژنومیک محاسباتی مانند برنامه ChromEvol [38]، با تلفیق داده‌های فیلوژنتیکی و اطلاعات کروموزومی، امکان بازسازی تاریخچه تغییرات تعداد کروموزوم در طول تکامل را فراهم می‌کنند. این رویکردهای تلفیقی، درک جامع‌تری از نقش پلی‌پلوئیدی در فرآیند گونه‌زایی ارائه می‌دهند [33,35].

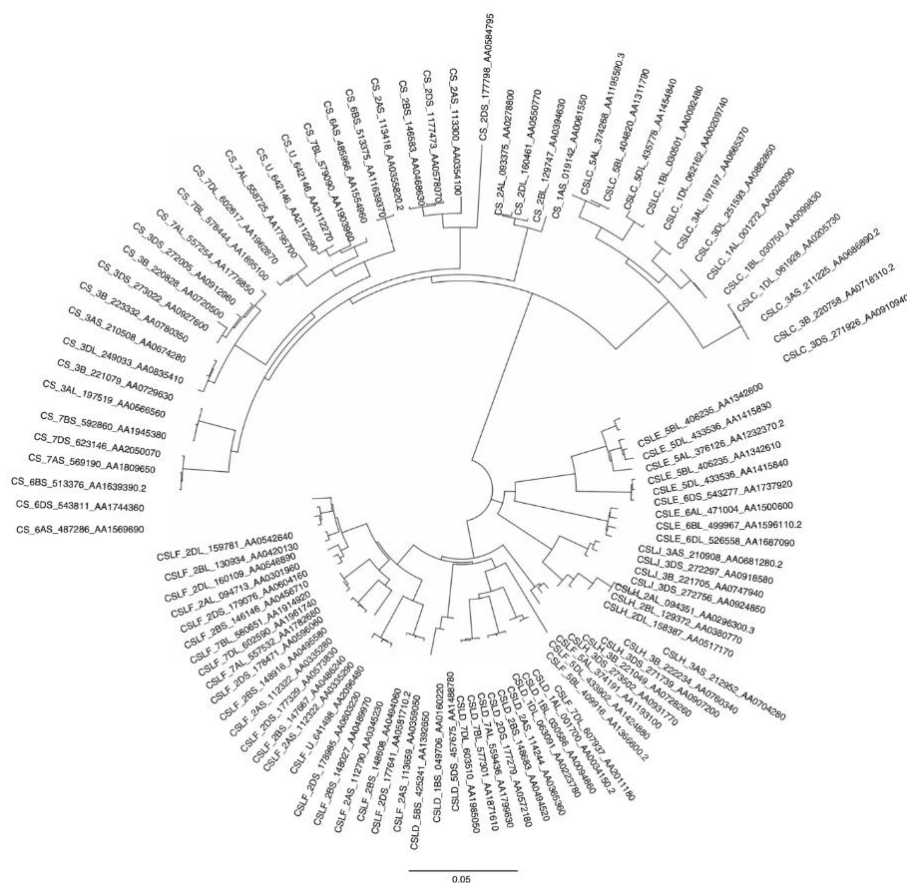
ایا پلی‌پلوئیدی موفق است؟

پلی‌پلوئیدی با فراهم آوردن دسترسی به آلل‌ها و کپی‌های متعدد ژنی، مزایای تکاملی قابل توجهی ایجاد می‌کند. این ویژگی از طریق مکانیسم‌های متعددی چون تثبیت هتروزیگوسیتی، تقویت قدرت هیبریدی، و ادغام ژن‌های گونه‌های متفاوت، به افزایش چشمگیر تنوع ژنتیکی می‌انجامد. چنین ذخیره ژنتیکی غنی‌ای، زمینه را برای نوآوری‌های تکاملی و سازگاری‌های اکولوژیکی فراهم می‌سازد [6,39,40].

در موجودات پلی‌پلوئید، تکثیر ژن‌ها منجر به ایجاد کپی‌های اضافی می‌شود که می‌توانند از فشارهای انتخابی معمول رها شوند. در این حالت، یک کپی از ژن می‌تواند عملکرد اصلی خود را حفظ کند، در حالی که کپی‌های دیگر این آزادی را دارند تا جهش یافته و عملکردهای جدیدی کسب کنند. از آنجایی که جهش‌ها در کپی‌های غیرضروری معمولاً کشنده نیستند، این فرآیند می‌تواند به نوآوری تکاملی بینجامد. شواهد این پدیده را مطالعه Joshi تأیید می‌کند که نشان می‌دهد چگونه از دست دادن ژن‌ها در پلی‌پلوئیدها در مقایسه با اجداد دی‌پلوئیدی آنها با سهولت بیشتری رخ می‌دهد [41]. جالب

* Genotyping by sequencing

توجه است که چهار محصول کشاورزی اصلی جهان که تحت انتخاب شدید به طور یکسان موفق هستند [42]، از اشکال مختلف گسترش ژنوم از طریق تکثیر یا پلی پلوئیدی بهره می‌برند: گندم یک هگزاپلوئید است، هرچند با رفتاری شبیه دیپلوئید در میوز، برنج یک دیپلوئید است اما شامل یک تکثیر کروموزومی بزرگ است؛ ذرت یک تتراپلوئید باستانی با دو ژنوم دیپلوئیدی اجدادی است؛ و ارقام نیشکر پلی پلوئیدهای بالایی هستند که از هیبریدهای بین گونه‌ای ($2n \sim 12x$) (120) با کروموزوم‌های نو ترکیب مشتق شده‌اند [43]. با این حال، پلی پلوئیدی در بازدانگان نادر است و فقط جنس‌های *Ephedra* Tourn. ex L. و *Juniperus* L. دارای پلی پلوئیدهای فراوان هستند [44].



شکل ۱. چندین کپی از ژن‌ها در پلی‌پلوئیدها شناسایی شده‌اند. یک درخت neighbour-joining (نوار نشان دهنده ۰.۰۵ تغییر در هر جایگاه (بدون outgroup) از ژن‌های شبه سلولز سنتاز (Csl) در ژنوم گندم هگزپلوئید. اکثر ژن‌ها در سه کپی وجود دارند، یکی از هر یک از ژنوم‌های A, B و D. در چند مورد، ژن‌ها در یک یا دو ژنوم حذف شده‌اند (یا به دلیل واگرایی توالی قابل توجه شناسایی نشده‌اند) یا کپی‌های اضافی توسط تکثیرهای قطعه‌ای در اعداد دیپلوئید یا هگزپلوئید ایجاد شده‌اند [10].

سرده *Tragopogon* L. (کاهوی صحرایی) نمونه‌ای استثنایی از شکل‌گیری موفق پلی‌پلوئیدی در طبیعت را ارائه می‌دهد. گونه‌های *T. mirus* Ownbey و *T. miscellus* در کمتر از ۹۰ سال گذشته و به طور مکرر در محیط طبیعی پدید آمده‌اند[45]. ویژگی قابل توجه این سیستم، تکرارپذیری بالای فرآیند تکامل آن است؛ به طوری که در رخدادهای



دانشجویان علوم پایه ایران 4th International Conference of Iranian Basic Science Students

متعدد طبیعی و نیز در رده‌های مصنوعی، الگوهای مشابهی از تغییرات ژنومی، کروموزومی و ریخت‌شناختی مشاهده می‌شود. گونه کلزای روغنی (*Brassica napus* L.) نماد بارزی از بهره‌گیری موفق از پلی‌پلوئیدی در کشاورزی است. این گیاه آلپولی‌پلوئید که حدود ۷۵۰۰ سال پیش از تلاقی بین *B. rapa* L. (AA) و *B. oleracea* L. (CC) پدید آمده، امروزه به عنوان یکی از مهم‌ترین منابع روغن نباتی جهان کشت می‌شود [46]. در حالی که والدین دیپلوئید آن عمدتاً به عنوان سبزیجات مصرف می‌شوند، این مثال به خوبی نشان می‌دهد که چگونه پلی‌پلوئیدی می‌تواند با ایجاد ترکیبات ژنتیکی جدید، زمینه را برای انتخاب صفات مطلوب و اهلی‌سازی گونه‌های زراعی فراهم کند. این انتقال از سطح دیپلوئید به پلی‌پلوئید نه تنها امکان توسعه صفات جدید را میسر ساخته، بلکه پایه ژنتیکی برای بهبود عملکرد و سازگاری در شرایط کشت مختلف را ایجاد کرده است [10]. *S. cambrensis* ($2n = 60$) از خانواده Asteraceae یکی دیگر از آلپولی‌پلوئیدهای اخیر (با قدمت کمتر از ۱۵۰ سال) است که مشتقی از *S. squalidus* L. ($2n = 20$) و یک پلی‌پلوئید دیگر به نام *S. vulgaris* L. ($2n = 40$) می‌باشد [47,48,49]. P.M.Peterson & Saarela (*Spartina anglica* (C.E.Hubb.) Poaceae) یک آلودودکاپلوئید ($2n = 120-124$) است که تنها در ۱۵۰ سال گذشته شکل گرفته است و والدین آن نیز پلی‌پلوئید هستند P.M.Peterson & Saarela (*Sporobolus alterniflorus* (Loisel.) *Sporobolus maritimus* (Curtis), $2n=62$). که حاوی ژنوم‌هایی هستند که در ۱۰ میلیون سال گذشته از هم جدا شده‌اند P.M.Peterson & Saarela ($2n = 60$), که در بریتانیا از یک هیبرید هموپلوئید (*S. anglica* (Rousseau-Gueutin et al., 2015) *S. × townsendii* (H.Groves) P.M.Peterson & Saarela (& J.Groves) سرچشمه گرفته است، که پس از آن تکثیر ژنوم انجام شده و اکنون توزیع جهانی دارد [10].

سازگاری محیطی پلی‌پلوئیدها

بررسی‌های ارائه‌شده حاکی از تمایزات اکولوژیکی بارز بین گونه‌های دیپلوئید و پلی‌پلوئید است. اگرچه پلی‌پلوئیدها عموماً از دامنه پراکنش گسترده‌تری نسبت به نیا‌های دیپلوئید خود برخوردارند [50]. اما مزایای اکولوژیک آن‌ها به‌ویژه در مواجهه با تنش‌های محیطی نظیر خشکسالی و کم‌آبی، موضوع مطالعات متعددی در این حوزه بوده است. تعداد کروموزوم‌های کمتر در گونه‌های *Nicotiana* از مناطق خشک‌تر استرالیا نشان می‌دهد این تنش باعث کاهش تعداد کروموزوم‌ها با نوترکیبی احتمالاً کمتر می‌شود و گونه‌زایی با انتقال گونه‌ها به زیستگاه‌های جدید، با پیشینه دیپلوئیدی شدن، مرتبط است [35]. از سوی دیگر، در جنس *Schoenus* L. آفریقای جنوبی، گونه‌های پلی‌پلوئید در مناطق خشک‌تر و آب و هوایی متغیرتر در مقایسه با گونه‌های دیپلوئید بیشتر یافت می‌شوند [33]. گونه‌های پلی‌پلوئید *Allium* ترجیحاً در ارتفاعات بالاتر با محیط‌های سخت یافت شدند [36]. گزارش‌های نقل شده نشان می‌دهد درختان صنوبر تریپلوئید (*Populus tremuloides* Michx.) بزرگتر هستند و سریع‌تر از دیپلوئیدها رشد می‌کنند و درختان تریپلوئید نسبت به دیپلوئیدها در برابر خشکسالی مقاوم‌تر هستند (۳۵ درصد بافت جدید بیشتر در طول بازبایی تولید می‌کنند). با این حال، اگرچه تریپلوئیدها از نظر برگ‌ی دارای سیستم دفاعی قوی‌تر، توان فتوسنتز بالاتر و فعالیت آنزیم رویسکو بیشتری هستند، در مورد سایر صفات از جمله رشد در شرایط عادی و بدون تنش، این تفاوت‌های ژنتیکی بین جمعیت‌ها و تفاوت‌های ذاتی بین ژنوتیپ‌ها بود که تنوع مشاهده‌شده را توجیه می‌کرد. به عبارت دیگر، تغییرپذیری در صفات رشدی تحت شرایط محیطی بهینه، عمدتاً ناشی از دو عامل اصلی بود: نخست، تنوع ژنتیکی موجود بین جمعیت‌های مختلف، و دوم، اختلافات ذاتی بین ژنوتیپ‌ها. این یافته نشان می‌دهد که



دانشجویان علوم پایه ایران 4th International Conference of Iranian Basic Science Students

در غیاب تنش‌های محیطی، عوامل ژنتیکی نقش تعیین‌کننده‌ای در تبیین تنوع فنوتیپی ایفا می‌کنند [12,51]... یک رویکرد تجربی هوشمندانه برای آزمایش فرضیه دیرینه مبنی بر اینکه پلی‌پلوئیدها در مقایسه با همتایان دیپلوئیدی خود، انعطاف‌پذیری فنوتیپی بیشتری دارند، اتخاذ کردند. آنها با استفاده از مواد دیپلوئیدی و اتوتتراپلوئیدی *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. دریافتند که اکثر ویژگی‌های سازگاری بین لاین‌های 4x و 2x مشابه هستند و نتیجه نشان داد که پلی‌پلوئیدی به تنهایی گاهی می‌تواند انعطاف‌پذیری فنوتیپی را تحت تنش افزایش دهد و اغلب این اثرات وابسته به ژنوتیپ و محیط بوده و تنها یک جنبه از سازگاری هستند [10].

آنچه پس از پلی‌پلوئیدی رخ می‌دهد

پس از رویداد پلی‌پلوئیدی، جدایی جمعیت‌های پلی‌پلوئید از اجداد دی‌پلوئید خود از طریق چندین مکانیسم تقویت می‌شود. این مکانیسم‌ها شامل ایجاد موانع تولیدمثلی قبل و بعد از تشکیل زیگوت، ناباروری ناشی از جفت‌شدن نامنظم کروموزوم‌های همولوگ در طی میوز و تشکیل چندظرفیتی‌ها، و همچنین چالش‌های ناشی از بازتنظیم بیان ژن‌ها در محیط ژنومی نوین می‌باشد. مطالعات موردی، تنوع این فرآیندها را به خوبی نشان می‌دهند. به عنوان مثال، Šemberova و همکاران در گونه *Campanula rotundifolia* L. نشان دادند که جدایی تولیدمثلی نه تنها توسط تفاوت‌های سیتوتیپی، بلکه عمدتاً توسط تنوع مورفولوژیک ناشی از سطح پلوئیدی و سازگاری‌های اکولوژیک ایجاد می‌شود، به طوری که پلی‌پلوئیدها اغلب جایگاه‌های اکولوژیک متمایزی را اشغال می‌کنند. با این حال، شدت و ماهیت این اثرات در بین گونه‌ها متفاوت است (Šemberova et al., 2023). برای نمونه، در جنس *Erysimum* (Lamiaceae) Tourn. ex L.، Osuna-Mascaró و همکاران (۲۰۲۳) نشان دادند که هیبریداسیون بدون توجه به رنگ گل یا سطح پلوئیدی می‌تواند رخ دهد. زمانی که پلی‌پلوئیدها تثبیت و از نظر تولیدمثلی ایزوله شوند، واگرایی و گونه‌زایی امکان‌پذیر می‌گردد، اگرچه گاهی یک گونه ممکن است در چندین سطح پلوئیدی مختلف نیز وجود داشته باشد [53]. این پویایی‌ها در زمینه اصلاح نباتات از اهمیت بالایی برخوردارند، چرا که تنوع موجود در ژنوم‌های گونه‌های مختلف را می‌توان از طریق تلاقی‌های بین‌پلوئیدی به خدمت گرفت. به عنوان نمونه، Wu و همکاران (۲۰۲۳) نشان دادند که چگونه تنوع کروموزومی در گندم دی‌پلوئید *Dasypyrum villosum* (L.) Borbás (2n = 2x = 14) می‌تواند از طریق تلاقی و دوبرابری کروموزومی، به عنوان منبعی برای بهبود گندم دوروم تتراپلوئید مورد استفاده قرار گیرد و آمفی‌دی‌پلوئیدهای هگزاپلوئید ایجاد کند. اینگونه تلاقی‌ها، مهندسی کروموزوم را از طریق تلاقی‌های برگشتی و نوترکیبی امکان‌پذیر ساخته و صفات جدیدی را به گیاه اضافه می‌کنند [54]. به طور مشابه، Tomaszewska و همکاران (۲۰۲۳) در کار بر روی علف علوفه‌ای گرمسیری *Urochloa* نشان دادند که چگونه می‌توان با بهره‌گیری از دانش مربوط به تنوع طبیعی و ترکیب ژنومی اجداد دی‌پلوئید گونه‌های پلی‌پلوئید، در برنامه‌های اصلاحی ساختاریافته به موفقیت دست یافت. لازم به ذکر است که پس از پلی‌پلوئیدی، تعداد کروموزوم‌ها اغلب در فرآیندی به سمت یک حالت شبه-دی‌پلوئید پایدار کاهش می‌یابد [34]. مطالعه Chase و همکاران (۲۰۲۳) بر روی ۴۶ گونه آلوتتراپلوئید از جنس *Nicotiana* به طور ویژه به بررسی این پویایی‌ها پرداخته است [35]. یافته‌های آنان یک رابطه پیچیده بین تعداد کروموزوم، اندازه ژنوم و سطح پلوئیدی را آشکار می‌سازد و نشان می‌دهد که در برخی تبارها، گونه‌هایی با تعداد کروموزوم کمتر، اندازه ژنوم پایدار یا حتی رو به افزایشی دارند، در حالی که گونه‌های با تعداد کروموزوم بالاتر، کاهش اندازه ژنوم را نشان می‌دهند [34,35].



دانشجویان علوم پایه ایران 4th International Conference of Iranian Basic Science Students

پیامدهای اپی‌ژنتیکی و بازتنظیم بیان ژن پس از پلی‌پلوئیدی

بازتنظیم موفقیت‌آمیز بیان ژن و تثبیت ژنوم پلی‌پلوئیدهای جدید، به‌ویژه آلوپلی‌پلوئیدها، متکی بر تغییرات سریع در سطح اپی‌ژنتیک است؛ جایی که اصلاحاتی چون متیلاسیون DNA و بازآرایی هیستون‌ها به عنوان ابزارهای مهم پاسخ تکاملی عمل می‌کنند [30]. در واقع، مطالعات ژنومی نشان می‌دهند که علاوه بر توالی DNA، بررسی اصلاحات DNA به‌ویژه متیلاسیون سیتوزین* و بسته‌بندی کروماتین از طریق هیستون‌ها برای درک تکامل پلی‌پلوئیدها ضروری است [10]. پلی‌پلوئیدی با ایجاد شوک ژنومی، منجر به بازآرایی سریع الگوهای متیلاسیون DNA می‌شود. این تغییرات می‌توانند در همان نسل‌های اولیه پس از تشکیل پلی‌پلوئید مشاهده شوند. برای مثال، در *B. napus*، تغییرات در الگوی متیلاسیون DNA به صورت فوری پس از سنتز مشاهده شد [55]. این تغییرات متیلاسیون نقشی مهمی در تنظیم بیان ژن‌های مختلف و ایجاد فنوتیپ‌های متفاوت دارند. یکی از مهم‌ترین پیامدهای کاهش متیلاسیون، امکان فعال شدن عناصر متحرک[†] یا TES است که معمولاً در ژنوم گیاهان با متیلاسیون بالا خاموش نگه‌داشته می‌شوند. فعال شدن TES می‌تواند منجر به حذف ژنی، بازآرایی کروموزومی و در نهایت تغییر اندازه ژنوم شود [56,57].

در *A. suecica*، افزایش فعالیت رونویسی چندین ترانسپوزون پس از پلی‌پلوئیدی مشاهده شده است. همچنین، مکانیسم‌های اپی‌ژنتیکی در پدیده مهم دیگری به نام غالبیت هستکی[‡] نقش دارند. در این پدیده، ژن‌های rDNA متعلق به یکی از والدین، از طریق خاموشی اپی‌ژنتیکی[§] سرکوب شده و غیرفعال می‌شوند. این خاموشی ژنی به وضوح در جنس گیاهی *Nicotiana* مشاهده شده است [58]. میزان و عامل محرک تغییرات اپی‌ژنتیکی بسته به گونه متفاوت است. در برخی موارد، خود دورگ‌گیری** قبل از دوبرابر شدن ژنوم، محرک اصلی تغییر الگوی متیلاسیون محسوب می‌شود، همان‌طور که در گونه *S. anglicus* این تغییرات در دورگ مشاهده شد [59]. در مقابل، در گیاهانی مانند گندم، هم هیبریداسیون و هم خود رویداد دوبرابر شدن ژنوم (پلی‌پلوئیدی) در ایجاد تغییرات اپی‌ژنتیکی مؤثر هستند [60].

نتیجه‌گیری و چشم‌انداز آینده

پلی‌پلوئیدی راهکاری تکاملی برای ایجاد و تثبیت گونه‌های جدید در محیط‌های در حال تغییر است. با توجه به شواهد ژنومیک و آنالیز WGD دیدگاه‌های پیشین استبیز مبنی بر «بن‌بست تکاملی» بودن پلی‌پلوئیدی دیگر قابل پذیرش نیستند، بلکه پلی‌پلوئیدی یک نیروی محرک مهم و پایدار در تکامل محسوب می‌شود.

در صورت تثبیت موفق، پلی‌پلوئیدها اغلب بر دی‌پلوئیدها برتری می‌یابند و با دارا بودن ویژگی‌هایی چون زیست‌توده بالاتر، نیروی رشد بیشتر، و اندام‌های بزرگ‌تر (از جمله دانه و میوه)، نقش محوری در فرآیندهای تکامل، گونه‌زایی و اهلی‌سازی

* cytosine methylation.

† Transposable Elements

‡ Nucleolar Dominance

§ Epigenetic Silencing

** Hybridization



دانشجویان علوم پایه ایران 4th International Conference of Iranian Basic Science Students

گیاهان ایفا می‌کنند [5,30]. نمونه بارز این موفقیت، کلزای روغنی (*B. napus*) است که یک آلوپلی‌پلوئید حاصل از تلاقی ژنوم‌های *B. oleracea* و *B. rapa* می‌باشد [46]. این مثال به خوبی نشان می‌دهد که پلی‌پلوئیدی چگونه می‌تواند با ایجاد ترکیبات ژنتیکی و صفات فنوتیپی جدید، زمینه‌ساز اهلی‌سازی محصولات و انتخاب صفات مطلوب شود. افزون بر این، وجود ژنوم مضاعف در پلی‌پلوئیدها، بستری برای تنوع‌زایی بلندمدت و موفقیت تکاملی فراهم می‌کند، به طوری که در برخی شرایط، پلی‌پلوئیدها سریع‌تر از والدین دی‌پلوئید خود با محیط جدید سازگار می‌شوند [40]. فراتر از آتوپلی‌پلوئیدی و آلوپلی‌پلوئیدی، سایر اشکال پلی‌پلوئیدی مانند آنیوپلوئیدی و تری‌زومی نیز در بهبود گیاهان نقش دارند. امروزه، با پیشرفت فناوری توالی‌یابی ژنوم، درک ما از پیچیدگی‌های ژنوم پلی‌پلوئیدها و مکانیسم‌های تکاملی حاکم بر آنها به طور بی‌سابقه‌ای افزایش یافته است. این دانش نه تنها اهمیت تکاملی پلی‌پلوئیدی را روشن می‌سازد، بلکه افق‌های جدیدی در زمینه ژنتیک و به‌زادی گیاهان برای مواجهه با چالش‌های آینده گشوده است [61].

منابع

1. Mable, B. K. (2003). Breaking down taxonomic barriers in polyploidy research. *Trends in plant Science*, 8(12), 582-590.
2. Gregory, T. R., & Mable, B. K. (2005). Polyploidy in animals. In *The evolution of the genome* Academic Press. (pp. 427-517).
3. Soltis, D. E., Visger, C. J., & Soltis, P. S. (2014). The polyploidy revolution then... and now: Stebbins revisited. *American journal of botany*, 101(7), 1057-1078.
4. Alix, K., Gérard, P. R., Schwarzacher, T., & Heslop-Harrison, J. S. (2017). Polyploidy and interspecific hybridization: partners for adaptation, speciation and evolution in plants. *Annals of botany*, 120(2), 183-194.
5. Van de Peer, Y., Mizrachi, E., & Marchal, K. (2017). The evolutionary significance of polyploidy. *Nature Reviews Genetics*, 18(7), 411-424.
6. Landis, J. B., Soltis, D. E., Li, Z., Marx, H. E., Barker, M. S., Tank, D. C., & Soltis, P. S. (2018). Impact of whole-genome duplication events on diversification rates in angiosperms. *American journal of botany*, 105(3), 348-363.
7. Chanderbali, A. S., Jin, L., Xu, Q., Zhang, Y., Zhang, J., Jian, S., ... & Soltis, P. S. (2022). Buxus and Tetracentron genomes help resolve eudicot genome history. *Nature communications*, 13(1), 643.
8. Wong, G. K. S., Soltis, D. E., Leebens-Mack, J., Wickett, N. J., Barker, M. S., Van de Peer, Y., ... & Melkonian, M. (2020). Sequencing and analyzing the transcriptomes of a thousand species across the tree of life for green plants. *Annual Review of Plant Biology*, 71(1), 741-765.
9. Nieto Feliner, G., Casacuberta, J., & Wendel, J. F. (2020). Genomics of evolutionary novelty in hybrids and polyploids. *Frontiers in genetics*, 11, 792.



دانشجویان علوم پایه ایران 4th International Conference of Iranian Basic Science Students

10. Heslop-Harrison, J. S., Schwarzacher, T., & Liu, Q. (2023). Polyploidy: its consequences and enabling role in plant diversification and evolution. *Annals of Botany*, 131(1), 1-10.
11. Mayrose, I., Zhan, S. H., Rothfels, C. J., Magnuson-Ford, K., Barker, M. S., Rieseberg, L. H., & Otto, S. P. (2011). Recently formed polyploid plants diversify at lower rates. *Science*, 333(6047), 1257-1257.
12. Mattingly, K. Z., & Hovick, S. M. (2023). Autopolyploids of *Arabidopsis thaliana* are more phenotypically plastic than their diploid progenitors. *Annals of Botany*, 131(1), 45-58.
13. Lutz, A. M. (1907). A preliminary note on the chromosomes of *Oenothera lamarckiana* and one of its mutants, *O. gigas*. *Science*, 26(657), 151-152.
14. Gates, R. R. (1909). *The stature and chromosomes of Oenothera gigas*, *De Vries*.
15. Kuwada, Y. (1911). Maiosis in the pollen mother cells of *Zea mays* L.(with Plate V.). *Shokubutsugaku Zasshi*, 25(294), en163-en181.
16. Digby, L. (1912). The cytology of *Primula kewensis* and of other related *Primula* hybrids. *Annals of Botany*, 26(102), 357-388.
17. Winkler, H. (1917). Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen.
18. Winge, O. (1917). The chromosomes. *Their numbers and general importance*. *Carlsberg Lab Copenhagen CR trav*, 13, 131-175.
19. Clausen, R. E., AND T. H. Goodspeed. 1925. Interspecific hybridization in *Nicotiana*. II. A tetraploid *glutinosa-tabacum* hybrid, an experimental verification of Winge's hypothesis. *Genetics* 10: 278 – 284.
20. Müntzing, A. (1931). Chromosomenvermehrung in Galcopsis-Kreuzungen und ihre phylogenetische Bedeutung. *Zeitschrift für Induktive Abstammungs-und Vererbungslehre*, 57(1), 360-362.
21. Beasley, J. O. (1940). The origin of American tetraploid *Gossypium* species. *The American Naturalist*, 74(752), 285-286.
22. McFadden, E. S., & Sears, E. R. (1946). The origin of *Triticum spelta* and its free-threshing hexaploid relatives. *Journal of heredity*, 37(3), 81-89.
23. Darlington, C. D. (1958). Evolution of genetic systems.
24. Stebbins Jr, G. L. (1940). The significance of polyploidy in plant evolution. *The American Naturalist*, 74(750), 54-66.
25. Stebbins Jr, G. L. (1947). Types of polyploids: their classification and significance. *Advances in genetics*, 1, 403-429.
26. Stebbins, G. L. (1950). *Variation and evolution in plants*. Columbia University Press.
27. Stebbins, G. L. (1971). Chromosomal evolution in higher plants.



دانشجویان علوم پایه ایران 4th International Conference of Iranian Basic Science Students

28. Tate, J. A., Soltis, D. E., & Soltis, P. S. (2005). Polyploidy in plants. In *The evolution of the genome* (pp. 371-426). Academic Press.
29. Wagner Jr, W. H. (1970). Biosystematics and evolutionary noise. *Taxon*, 19(2), 146-151.
30. Soltis, P. S., Marchant, D. B., Van de Peer, Y., & Soltis, D. E. (2015). Polyploidy and genome evolution in plants. *Current opinion in genetics & development*, 35, 119-125.
31. Darlington, C. D. 1937. Recent advances in cytology. J. & A. Churchill, London, UK.
32. Ala, N., Bagheri, A., Zare, H., Himmelbach, A., Harpke, D., & Blattner, F. R. (2025). Phylogenomics of Western Eurasian *Tilia*: merging GBS datasets to place the Hyrcanian forest limes. *BMC Plant Biology*, 25(1), 1370.
33. Elliott, T. L., Muasya, A. M., & Bureš, P. (2023). Complex patterns of ploidy in a holocentric plant clade (*Schoenus*, Cyperaceae) in the Cape biodiversity hotspot. *Annals of Botany*, 131(1), 143-156.
34. Tomaszewska, P., Vorontsova, M. S., Renvoize, S. A., Ficinski, S. Z., Tohme, J., Schwarzach, T., ... & Heslop-Harrison, J. S. (2023). Complex polyploid and hybrid species in an apomictic and sexual tropical forage grass group: genomic composition and evolution in *Urochloa* (Brachiaria) species. *Annals of botany*, 131(1), 87-108.
35. Chase, M. W., Samuel, R., Leitch, A. R., Guignard, M. S., Conran, J. G., Noll, F., ... & Paun, O. (2023). Down, then up: non-parallel genome size changes and a descending chromosome series in a recent radiation of the Australian allotetraploid plant species, *Nicotiana* section *Suaveolentes* (Solanaceae). *Annals of Botany*, 131(1), 123-142.
36. Wang, G., Zhou, N., Chen, Q., Yang, Y., Yang, Y., & Duan, Y. (2023). Gradual genome size evolution and polyploidy in *Allium* from the Qinghai-Tibetan Plateau. *Annals of Botany*, 131(1), 109-122.
37. Wu, N., He, Z., Fang, J., Liu, X., Shen, X., Zhang, J., ... & Qi, Z. (2023). Chromosome diversity in *Dasypyrum villosum*, an important genetic and trait resource for hexaploid wheat engineering. *Annals of Botany*, 131(1), 185-198.
38. Glick, L., & Mayrose, I. (2014). ChromEvol: assessing the pattern of chromosome number evolution and the inference of polyploidy along a phylogeny. *Molecular biology and evolution*, 31(7), 1914-1922.
39. Te Beest, M., Le Roux, J. J., Richardson, D. M., Brysting, A. K., Suda, J., Kubešová, M., & Pyšek, P. (2012). The more the better? The role of polyploidy in facilitating plant invasions. *Annals of botany*, 109(1), 19-45.
40. Zhang, L., Wu, S., Chang, X., Wang, X., Zhao, Y., Xia, Y., ... & Chen, F. (2020). The ancient wave of polyploidization events in flowering plants and their facilitated adaptation to environmental stress. *Plant, cell & environment*, 43(12), 2847-2856.



دانشجویان علوم پایه ایران 4th International Conference of Iranian Basic Science Students

41. Joshi, P., Ansari, H., Dickson, R., Ellison, N. W., Skema, C., & Tate, J. A. (2023). Polyploidy on islands—concerted evolution and gene loss amid chromosomal stasis. *Annals of Botany*, 131(1), 33-44.
42. Faostat, F. A. O. (2022). Crops and livestock products. *Statistics Division, Food and Agriculture Organization of the United Nations: Rome, Italy*.
43. Pompidor, N., Charron, C., Hervouet, C., Bocs, S., Droc, G., Rivallan, R., ... & D'hont, A. (2021). Three founding ancestral genomes involved in the origin of sugarcane. *Annals of Botany*, 127(6), 827-840.
44. Ickert-Bond, S. M., Sousa, A., Min, Y., Loera, I., Metzgar, J., Pellicer, J., ... & Leitch, I. J. (2020). Polyploidy in gymnosperms—Insights into the genomic and evolutionary consequences of polyploidy in *Ephedra*. *Molecular phylogenetics and evolution*, 147, 106786.
45. Koh, J., Chen, S., Zhu, N., Yu, F., Soltis, P. S., & Soltis, D. E. (2012). Comparative proteomics of the recently and recurrently formed natural allopolyploid *Tragopogon mirus* (Asteraceae) and its parents. *New Phytologist*, 196(1), 292-305.
46. Chalhouh, B., Denoeud, F., Liu, S., Parkin, I. A., Tang, H., Wang, X., ... & Wincker, P. (2014). Early allopolyploid evolution in the post-Neolithic *Brassica napus* oilseed genome. *science*, 345(6199), 950-953.
47. Hegarty, M. J., Barker, G. L., Wilson, I. D., Abbott, R. J., Edwards, K. J., & Hiscock, S. J. (2006). Transcriptome shock after interspecific hybridization in *Senecio* is ameliorated by genome duplication. *Current biology*, 16(16), 1652-1659.
48. Hegarty, M. J., J. M. J. Jones, I. I. D. Wilson, G. L. Barker, J. A. Coghill, P. Sanchez-Baracaldo, G. Liu, et al. 2005. Development of anonymous cDNA microarrays to study changes to the *Senecio* floral transcriptome during hybrid speciation. *Molecular Ecology* 14: 2493–2510.
49. Hegarty, M. J., Abbott, R. J., & Hiscock, S. J. (2012). Allopolyploid speciation in action: the origins and evolution of *Senecio cambrensis*. In *Polyploidy and genome evolution* (pp. 245-270). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.
50. Liu, C., & Wang, Y. G. (2023). Does one subgenome become dominant in the formation and evolution of a polyploid? *Annals of Botany*, 131(1), 11-16.
51. Eisenring, M., Lindroth, R. L., Flansburg, A., Giezendanner, N., Mock, K. E., & Kruger, E. L. (2023). Genotypic variation rather than ploidy level determines functional trait expression in a foundation tree species in the presence and absence of environmental stress. *Annals of Botany*, 131(1), 229-242.
52. Šemberová, K., Svitok, M., Marhold, K., Suda, J., & Schmickl, R. E. (2023). Morphological and environmental differentiation as prezygotic reproductive barriers between parapatric and allopatric *Campanula rotundifolia* agg. cytotypes. *Annals of Botany*, 131(1), 71-86.



53. Osuna-Mascaró C, de Casas RR, Gómez JM, *et al.* 2023. Hybridization and introgression are prevalent in Southern European *Erysimum* (Brassicaceae) species. *Annals of Botany* 131: 171–183. doi: 10.1093/aob/mcac048.
54. Wu, N., He, Z., Fang, J., Liu, X., Shen, X., Zhang, J., ... & Qi, Z. (2023). Chromosome diversity in *Dasypyrum villosum*, an important genetic and trait resource for hexaploid wheat engineering. *Annals of Botany*, 131(1), 185-198.
55. Gaeta, R. T., Pires, J. C., Iniguez-Luy, F., Leon, E., & Osborn, T. C. (2007). Genomic changes in resynthesized *Brassica napus* and their effect on gene expression and phenotype. *The Plant Cell*, 19(11), 3403-3417.
56. Madlung, A., A. P. Tyagi, B. Watson, H. Jiang, T. Kagochi, R. W. Doerge, R. Martienssen, and L. Comai. 2005. Genomic changes in synthetic *Arabidopsis* polyploids. *Plant Journal* 41: 221–230.
57. Yaakov, B., and K. Kashkush. 2011. Methylation, transcription, and rearrangements of transposable elements in synthetic allopolyploids. *International Journal of Plant Genomics* 2011: 569826.
58. Kovarik, A., M. Dadejova, Y. K. Lim, M. W. Chase, J. J. Clarkson, S. Knapp, and A. R. Leitch. 2008. Evolution of rDNA in *Nicotiana* allopolyploids: A potential link between rDNA homogenization and epigenetics. *Annals of Botany* 101: 815–823.
59. Salmon, A., Ainouche, M. L., & Wendel, J. F. (2005). Genetic and epigenetic consequences of recent hybridization and polyploidy in *Spartina* (Poaceae). *Molecular ecology*, 14(4), 1163-1175.
60. Kashkush, K., M. Feldman, and A. A. Levy. 2002. Gene loss, silencing and activation in a newly synthesized wheat allotetraploid. *Genetics* 160: 1651–1659.
61. Fujiwara T, Liu H, Meza-Torres EI, *et al.* 2023. Evolution of genome space occupation in ferns: linking genome diversity and species richness. *Annals of Botany* 131: 59–70. doi:10.1093/aob/mcab094.